

Abhandlungen
aus dem
Westfälischen Museum
für Naturkunde

60. Jahrgang · 1998 · Heft 1

Manfred Schwöppe, Martin Kreuels und
Friedrich Weber

Zur Frage der historisch oder ökologisch bedingten
Begrenzung des Vorkommens einer
waldbewohnenden, ungeflügelten Carabidenart:
Translokationsexperimente unter kontrollierten
Bedingungen mit *Carabus auronites* im Münsterland

Westfälisches Museum für Naturkunde Münster



Landschaftsverband
Westfalen-Lippe

Hinweise für Autoren

In der Zeitschrift **Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde** werden naturwissenschaftliche Beiträge veröffentlicht, die den Raum Westfalen betreffen.

Druckfertige Manuskripte sind an die Schriftleitung zu senden.

Aufbau und Form des Manuskriptes

1. Das Manuskript soll folgenden Aufbau haben: Überschrift, darunter Name (ausgeschrieben) und Wohnort des Autors, Inhaltsverzeichnis, kurze Zusammenfassung in deutscher Sprache, klar gegliederter Hauptteil, Literaturverzeichnis (Autoren alphabetisch geordnet), Anschrift des Verfassers.
2. Manuskriptblätter einseitig und weitzeilig in Maschinenschrift.
3. Die Literaturzitate sollen enthalten: Autor, Erscheinungsjahr, Titel der Arbeit, Name der Zeitschrift in den üblichen Kürzeln, Band, Seiten; bei Büchern sind Verlag und Erscheinungsort anzugeben.

Beispiele:

KRAMER H. (1962): Zum Vorkommen des Fischreihers in der Bundesrepublik Deutschland. – J. Orn. **103**: 401-417.

RUNGE, F. (19B2): Die Naturschutzgebiete Westfalens und des früheren Regierungsbezirks Osnabrück. 4. Aufl. – Aschendorff, Münster. Bei mehreren Autoren sind die Namen wie folgt zu nennen:

MEYER, H., A. HUBER & F. BAUER (1984): . . .

4. Schrifttypen im Text:

einfach unterstrichen = **Fettdruck**

unterstrichelt oder *g e s p e r r t* = **S p e r r d r u c k**

wissenschaftliche Art- und Gattungsnamen sowie Namen von Pflanzengesellschaften untersträngeln = *Kursivdruck*

Autorennamen in GROSSBUCHSTABEN / KAPITÄLCHEN

Abschnitte, die in Kleindruck gebracht werden können, an linken Rand mit „petit“ kennzeichnen.

Abbildungsvorlagen

5. Die Abbildungsvorlagen (Fotos, Zeichnungen, grafische Darstellungen) müssen bei Verkleinerung auf Satzspiegelgröße (12,6 x 19,7 cm) gut lesbar sein. Größere Abbildungen (z. B. Vegetationskarten) können nur in Ausnahmefällen nach Rücksprache mit der Schriftleitung gedruckt werden.
6. Fotos sind in schwarzweißen Hochglanzabzügen vorzulegen.
7. Die Beschriftung der Abbildungsvorlagen muß in Anreibebuchstaben auf dem Original oder sonst auf einem transparenten Deckblatt erfolgen.
8. Die Unterschriften zu den Abbildungen sind nach Nummern geordnet (Abb. 1, Abb. 2 . . .) auf einem separaten Blatt beizufügen.

Korrekturen

9. Korrekturfahnen werden dem Autor einmalig zugestellt. Korrekturen gegen das Manuskript gehen auf Rechnung des Autors.

Für den Inhalt der Beiträge sind die Autoren allein verantwortlich.

Jeder/s Autor/Autorenteam erhält 50 Freixemplare/Sonderdrucke seiner Arbeit. Liegen die Herstellungskosten (incl. Mehrwertsteuer) pro Exemplar über 30,- DM, so verringert sich die Anzahl der Freixemplare auf 30 Stück, bei Produktionskosten über 50,- DM auf 20 Stück.

Schriftleitung Abhandlungen:

Dr. Brunhild Gries

Westfälisches Museum für Naturkunde

Sentruper Straße 285

48161 Münster

Abhandlungen
aus dem
Westfälischen Museum
für Naturkunde

60. Jahrgang · 1998 · Heft 1

Manfred Schwöppe, Martin Kreuels und
Friedrich Weber

Zur Frage der historisch oder ökologisch bedingten
Begrenzung des Vorkommens einer
waldbewohnenden, ungeflügelten Carabidenart:
Translokationsexperimente unter kontrollierten
Bedingungen mit *Carabus auronites* im Münsterland

Westfälisches Museum für Naturkunde
Landschaftsverband Westfalen-Lippe
Münster 1998

Impressum

Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde

Herausgeber: Dr. Alfred Hendricks
Landschaftsverband Westfalen-Lippe
Westfälisches Museum für Naturkunde
Sentruper Str. 285, 48161 Münster
Telefon; 02 51 / 5 91-05, Telefax: 02 51 / 5 91 60 98

Druck: Druckhaus Cramer, Münster

Schriftleitung: Dr. Brunhild Gries

© 1998 Landschaftsverband Westfalen-Lippe

ISSN 0175-3495

Alle Rechte vorbehalten. Kein Teil der Werke darf in irgendeiner Form ohne schriftliche Genehmigung des Landschaftsverbandes Westfalen-Lippe reproduziert oder unter Verwendung elektronischer Systeme verarbeitet, vervielfältigt oder verbreitet werden.

Zur Frage der historisch oder ökologisch bedingten Begrenzung des Vorkommens einer waldbewohnenden, ungeflügelten Carabidenart: Translokationsexperimente unter kontrollierten Bedingungen mit *Carabus auronitens* im Münsterland

Manfred Schwöppe, Martin Kreuels und Friedrich Weber

Zusammenfassung	4
Summary	6
1. Einleitung	7
2. Material und Methode	13
2.1 Die untersuchte Art, Herkunft der Untersuchungstiere	13
2.2 Die Gehege	14
2.3 Versuchsdurchführung	14
2.4 Klima, Boden und Vegetation	16
2.5 Statistische Tests	16
3. Ergebnisse	16
3.1 Beschreibung der Untersuchungsflächen	16
3.2 Autochthone Carabidenfauna	22
3.3 Die Entwicklung der Gehegebestände von <i>Carabus auronitens</i>	27
3.4 Überlebens- und Nettofortpflanzungsraten sowie Anteile der Generationen am Frühjahrsbestand	28
3.5 Anzahl der Fänge und Aktivitätsintensität	30
3.6 Temperaturabhängigkeit der Fangzahlen	34
3.7 Verlauf der Frühjahrs- und Herbstsaison	36
3.8 Individuelle Aktivitätsspannen im Frühjahr und Herbst	38
3.9 Überlebenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit vom Ende der individuellen Saison	41
3.10 Das Gewicht der Tiere in der Frühjahrsaison	42
3.11 Postecdysiale Reifung	47
3.12 Körpergröße	50
4. Diskussion	52

4.1 Die Geschichte der räumlichen Verbreitung von <i>Carabus auronitens</i> in der westfälischen Bucht	52
4.2 Die Entwicklung der Gehegepopulationen - Überleben und Aussterben . . .	54
4.3 Die Analyse der Negativfaktoren	55
4.4 Hinweise auf Anpassungen an die klimatischen Bedingungen des Hochlandes	60
4.5 Schlußfolgerungen	66
Literaturverzeichnis	67

Zusammenfassung

Fragestellungen und Methoden

Der Laufkäfer *Carabus auronitens* kommt in vielen Wäldern des Westfälischen Tieflandes vor. Auffälligerweise fehlt die Art aber an einigen Stellen, unter anderem in dem Gebiet zwischen Werse und Ems. Um die Frage zu klären, ob das Fehlen von *C. auronitens* hier historisch oder ökologisch bedingt ist, wurden in diesem Gebiet von 1991 bis 1994 Translokationsexperimente durchgeführt. In zwei Wäldern nahe Everswinkel (Wartenhorster Sundern und Ketteler Horst) wurden insgesamt acht Rundgehege (Ø 20 m) errichtet. In sechs Gehege wurden jeweils 25 individuell markierte Weibchen und Männchen eingesetzt. In zwei Gehege wurden keine Tiere eingesetzt. Durch Entfernen der großen indigenen Carabiden aus drei mit *C. auronitens* besetzten Gehegen wurde geprüft, ob das Fehlen von *C. auronitens* im Untersuchungsgebiet durch prädativ oder kompetitive Exklusion bedingt sein könnte. In den anderen drei Gehegen wurden die großen indigenen Carabiden, nachdem sie gefangen worden waren, individuell markiert und zurückgesetzt. Um regionalspezifische Adaptationen zu untersuchen, wurden in vier Gehegen *C. auronitens*-Gruppen aus dem Westfälischen Tiefland und in zwei Gehegen Tiere aus dem Hochsauerland ausgesetzt. Die lokomotorische Aktivität der Käfer und die Entwicklung der Gehegepopulationen wurden mit der Bodenfallenmethode untersucht. Am Innenrand der Gehege waren 36 - 72 Fallen exponiert. Die Fallen wurden ab Beginn der Frühjahrsaison bis zum Ende der Spätsommer-Herbstsaison von *C. auronitens* ein- oder zweimal pro Woche für eine Nacht geöffnet. Die gefangenen Tiere wurden identifiziert; die in den Gehegen geschlüpften Tiere wurden individuell markiert. Nach jedem Fang wurden die Tiere gewogen.

Überleben und Aussterben - eine Klärung der historisch-ökologischen Alternative

Die Gehegebestände von *C. auronitens* entwickelten sich unterschiedlich. Nur zwei Bestände im Wald Wartenhorster Sundern waren bis zum Abschluß der Untersuchung im Herbst 1994 stabil. Vier Bestände starben aus, obwohl in allen Gehegen die Entwicklungs- und Ernährungsbedingungen günstig waren: die mittlere Körpergröße der in den Gehegen geschlüpften Käfer war größer als die der eingesetzten Tiere (ein Hinweis auf günstige Entwicklungsbedingungen der Larven); während der postecdysialen Reifung und während der Reproduktionssaison entwickelte sich das Gewicht der Adulten normal (ein Hinweis auf günstige Ernährungsbedingungen). Das Aussterben scheint durch verschiedene Faktoren verursacht worden zu sein: im Wartenhorster Sundern vermutlich durch überstauende Nässe in den Wintermonaten und durch Prädation durch Kleinsäuger;

im Ketteler Horst vermutlich durch einen ungünstigen Bodenchemismus. Effektive Konkurrenz oder Prädation durch indigene Carabiden scheinen für das Aussterben der Gehegepopulationen nicht maßgeblich gewesen zu sein. Der eine überlebende Gehegebestand stammte aus dem Westfälischen Tiefland, der andere aus dem hochmontanen Sauerland. Der Tieflandbestand überlebte aufgrund relativ hoher Überlebensraten der Adulten bei relativ geringen Reproduktionsraten; der Hochlandbestand überlebte aufgrund relativ hoher Reproduktionsraten bei relativ geringen Überlebensraten der Adulten von der ersten zur zweiten Reproduktionssaison. Aus diesen Befunden schließen wir, daß *C. auronitens* zumindest im Wartenhorster Sundern aus historischen Gründen fehlt: die Art hat das Gebiet zwischen Werse und Ems noch nicht wieder besiedelt, nachdem sie hier wie auch in anderen Gebieten des Westfälischen Tieflandes vermutlich während der Epoche der anthropogenen Waldverwüstung ausgestorben war.

Hinweise auf regionalspezifische Anpassungen

Hochland- und Tieflandbestände von *C. auronitens* unterschieden sich am Translokationsort (d.h. unter Tieflandbedingungen) hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit der lokomotorischen Aktivität der Adulten und hinsichtlich der Saisonalität der Entwicklung. Die eingesetzten Tiere aus dem Hochland wurden bei niedrigeren Temperaturen als die Tiere aus dem Tiefland aktiv (die eingesetzten Weibchen unterschieden sich hinsichtlich der Temperatur-Reaktionsnorm signifikant). Die geringere Temperaturabhängigkeit schien bei den im Tiefland geborenen Nachkommen der aus dem Hochland stammenden Tiere erhalten zu bleiben. Die geringere Temperaturabhängigkeit ist also vermutlich genetisch bedingt und kann als regionalspezifische Anpassung an das kühlere Klima des hochmontanen Sauerlandes interpretiert werden. Die Unterschiede in der Saisonalität betrafen das Ende der Frühjahrssaison und den Beginn der Schlüpfzeit im Spätsommer/Herbst. Das bei den Hochlandbeständen beobachtete spätere Ende der Frühjahrssaison wird als Folge einer veränderten photoperiodischen Reaktionsnorm und damit als Anpassung an den späteren Frühjahrsbeginn im Hochland gedeutet. Die Schlüpfzeit der Hochlandbestände setzte unter Tieflandbedingungen früher ein als bei den Tieflandbeständen. Möglicherweise begannen die Hochlandtiere im Frühjahr früher (d.h. bei niedrigeren Temperaturen) mit Eiproduktion und Eiablage, und/oder ihre präimaginale Entwicklung war (unter Tieflandbedingungen) beschleunigt. Das Grundmuster der Saisonalität eines Frühjahrsbrüters (Univoltinismus) ist bei den *C. auronitens*-Populationen des hochmontanen Sauerlandes jedoch offenbar noch erhalten. Die unterschiedlichen Überlebensstrategien des bis zum Versuchsende stabilen Hochland- und Tieflandbestandes werden nicht als regionalspezifische Adaptationen gedeutet. Vielmehr vermuten wir, daß Hochlandpopulationen in Anpassung an das jeweilige Jahresklima unter günstigen Witterungsbedingungen eine hohe Reproduktionsrate in Kombination mit einer relativ geringen individuellen Überlebenswahrscheinlichkeit, unter ungünstigen Bedingungen aber eine niedrige Reproduktionsrate in Kombination mit einer hohen individuellen Überlebenswahrscheinlichkeit zeigen. Nach dieser Hypothese reagieren Hochlandpopulationen im Sinne eines „trade off“ zwischen Reproduktion und Überleben plastischer auf Veränderungen der Umweltbedingungen als Populationen aus dem Tiefland.

Summary

Historical vs. ecological limitation of the distribution of a forest-dwelling, wingless beetle: experimental translocation of *Carabus auronitens* in the Münsterland under controlled conditions

Problems and methods

The ground beetle *Carabus auronitens* inhabits many forests in the Westphalian Lowlands (Münsterland). Remarkably, the species is absent in some regions of this country, for example between the rivers Werse and Ems. To learn whether the absence of the beetle in this region is due to historical or ecological causes, we performed translocation experiments lasting from 1991 to 1994. In two forests near the town of Everswinkel (in the Wartenhorster Sundern and in the Ketteler Horst) altogether eight circular enclosures were erected (Ø 20 m). Into each of six enclosures 25 individually marked females and males of *C. auronitens* were introduced; two control enclosures were not provided with *C. auronitens*. In order to study whether the absence of *C. auronitens* in the area of investigation is due to predatory or competitive exclusion the large indigenous carabid species were removed from three *C. auronitens* enclosures after trapping. In the other enclosures, these indigenous species were individually marked and replaced after trapping. Moreover, in order to study adaptations that might be specific to a given region we introduced beetles of two different origins: those in four of the enclosures were taken from a population in the Westphalian Lowlands, and those in the other two from a Westphalian mountain population. Locomotory activity of the beetles and development of the enclosure populations were monitored by pitfall trapping (36 - 72 pitfalls were set out in each enclosure). From the start of the spring season of *C. auronitens* until the end of its late summer / autumn season the pitfalls were left open once or twice a week for one night. The beetles trapped were identified by their markings; beetles hatched in the enclosures were individually marked, and their body size was measured. The beetles were weighed after every catch.

Survival and extinction - clarification of the historical-ecological alternative

The various enclosure populations of *C. auronitens* developed differently. Only two populations in the Wartenhorster Sundern were stable until the end of the experiment in 1994. Four enclosure populations became extinct, although in all enclosures the conditions for individual development and nutrition were not bad: the mean body size of the beetles hatched in the enclosures was larger than that of the introduced beetles (an indication of favourable conditions during larval development); the weight increase of the adults was normal during postecdysial maturation and during the season of reproduction (an indication of good feeding conditions for the adults). The extinction in the four enclosures was probably due to different factors: in the Wartenhorster Sundern the soil in one enclosure was extremely damp during the winter months, and in the other one there was probably predation by small mammals; in the Ketteler Horst the chemical conditions in the soil were probably unfavourable. There were no indications of effective competition or effective predation by other carabid beetles. One of the two surviving enclosure populations originated from the lowland, the other one from the mountains. The lowland population persisted because of relatively high adult survival rates, although their reproduction rates were relatively low; the mountain population survived because of relatively high reproduction rates, whereas the survival rates of the adults from the 1st until the 2nd reproductive season were relatively low. From these results we conclude that *C. auronitens* is absent in the Wartenhorster Sundern for historical reasons: this species has not yet reco-

lonized the region between the rivers Werse and Ems after it had become extinct in this region during the epoch of anthropogenic forest destruction.

Evidence of regionally specific adaptations

Under lowland conditions, the enclosure populations from the lowland and highland differed with respect to both the dependence of locomotory activity on the ambient temperature and the seasonality of development. The introduced animals from the mountains became active at a lower temperature than those from the lowland (in the introduced females the difference of the temperature reaction norm was significant). We also found an indication of a lower temperature threshold for activity in the descendants of the highlanders. Thus, the tendency to be active at relatively low temperatures seems to be caused genetically, and can be interpreted as a regionally specific adaptation to the colder climate of high mountains. The differences in seasonality concerned the end of the beetles' spring activity and the start of their hatching season. The beetles from the mountains and their descendants finished the spring season later. We interpreted this phenomenon as the consequence of a changed or weakened photoperiodically controlled reaction norm, i.e. as an adaptation to the later start of the spring in the high mountains. Furthermore, the hatching season of the highlanders and their descendants started earlier. They may have started egg production and egg laying earlier in the spring (that is, at lower temperature), and/or their preimaginal development may have been faster under lowland conditions than that of the lowlanders and their descendants. The basic pattern of development, however, seems to be unchanged in the population from the mountains: the highlanders are univoltine spring breeders like the beetles of the lowland. The different strategies for survival of the stable highland and lowland enclosure population are not interpreted as regionally specific adaptations. Rather, it could be that highland populations are able to switch between the two strategies: under favourable weather conditions - such as prevail in the lowland - they manifest a high reproduction rate combined with a low adult survival probability, whereas under unfavourable conditions the rate of reproduction is decreased, but the adults gain a high individual probability of survival. According to this hypothesis mountain populations react more plastically - i.e., in the sense of a „trade-off“ between reproduction and adult survival - to changes of the environmental conditions than do populations from the lowland.

1. Einleitung

Das heutige Vorkommen von Pflanzen und Tieren in Mitteleuropa läßt sich zu einer langen Folge von natürlichen Prozessen und anthropogenen Einwirkungen in Beziehung setzen (vgl. DE LATTIN 1967, BURRICHTER 1976). Während der Glazialzeiten waren die Lebensbedingungen derart extrem, daß keine unserer heutigen Waldgesellschaften in Mitteleuropa überdauern konnte (ELLENBERG 1986). Damit konnten auch Tiere, deren Habitat der Wald ist, in Mitteleuropa nicht überleben. Am Ende des Arktikums war die Vegetation in Mitteleuropa durch eine kalt-kontinentale, arktische Tundra geprägt; nur stellenweise traten Gletscherweiden und Zwergbirken auf (FLINT 1971, POTT 1992). Die mit dem Praeboreal einsetzende Bewaldung Mitteleuropas steht im Zusammenhang mit einer fortschreitenden Erwärmung. Im Zuge der nacheiszeitlichen Klimaveränderungen breiteten sich seit dem Boreal anspruchsvolle Laubbaumarten aus südeuropäischen Reliktstandorten nach Mitteleuropa aus (JALUT & DELIBRIAS 1980, DE BEUALIEU et al. 1984, LANG 1994). Auch stenotope Waldtiere haben Mitteleuropa nach der letzten Eiszeit wiederbesiedelt (DE LATTIN 1967). ASSMANN (1995) vermutet aufgrund von Untersuchungen zur Alloenzymvariabilität, daß *Carabus auronitens* die letzte Eiszeit in südfranzösischen

Wäldern überlebte und sich nacheiszeitlich aus einem in den Cevennen gelegenen Reliktstandort ausgebreitet hat.

Weitere wesentliche Veränderungen des Lebensraumes erfolgten seit Beginn des Neolithikums, als der Mensch die aneignende Lebensweise des Sammlers und Jägers aufgab und zur produzierenden Wirtschaftsform des seßhaften Bauern übergang (BURRICHTER 1976). Die Menschen begannen, Wälder zu roden, Äcker zu bestellen und Schweine, Rinder, Schafe und Ziegen zu züchten. Sehr wahrscheinlich ließen sie ihr Vieh frei in den Wäldern der Umgebung ihrer Ansiedlungen weiden. Waldweide schädigt unmittelbar den Jungwuchs der Bäume. Lücken der Baumschicht werden nicht mehr geschlossen, so daß der Wald zunehmend aufgelichtet wird. Nach und nach breiteten sich die Pflanzen- und Tiergemeinschaften des Freilandes aus. Die durch die Beweidung des Waldes ausgelöste Sukzession führte über parkartige Stadien zur freien Trift, wobei auch der Boden zunehmend verändert wurde. Keine Maßnahme des Menschen ist in Breitenwirkung und Andauer mit einer extensiven und den Wald einbeziehenden Weidewirtschaft zu vergleichen (ELLENBERG 1986).

In den nachfolgenden Epochen (Bronzezeit, Eisenzeit, römische Zeit) nahm aufgrund technischer und landwirtschaftlicher Fortschritte die Bevölkerung deutlich zu. Waldfreie Siedlungsräume sowie Waldweideflächen wurden stetig ausgeweitet. Wegen der häufigen Verlagerung von Siedlungen und Ackerflächen konnte sich allerdings abschnittsweise auch wieder Wald ausbreiten (POTT 1992, KÜSTER 1995). Die natürliche Regeneration erreichte einen relativ kurzfristigen Höhepunkt während der Siedlungsdepression der Völkerwanderungszeit (BURRICHTER 1976).

Im Frühmittelalter verbesserte der Übergang zu ortsfesten Siedlungen die wirtschaftlichen Grundlagen der Menschen. Im Zuge eines starken Bevölkerungswachstums wurde jetzt z.B. auch das zentrale Kleimünsterland mit seinen Eichen-Hainbuchen-Wäldern besiedelt (BURRICHTER 1976).

Ab dem Hochmittelalter war der Wald großflächig vernichtet. Holzverbrauch, Plaggenwirtschaft und extensive Beweidung hatten die Ausbildung einer parkartigen Landschaft mit freien Triften und großflächiger Bodenverwüstung verursacht. In Westfalen erreichte diese Krise ihren Höhepunkt im 18. Jahrhundert (HESMER & SCHRÖDER 1963). Die vielfältige unkontrollierte Nutzung des Waldes hatte auf Sandboden zur Entstehung von Heiden geführt, sogar Wanderdünen waren entstanden. Aber auch auf schweren Böden war der Hochwald weitgehend vernichtet, im günstigsten Fall waren Niederwälder übriggeblieben (POTT 1985).

Das großflächige Verschwinden des Hochwaldes führte zum völligen Aussterben oder zur Verinselung von Populationen waldbundener Arten. Vegetationskundliche Beispiele sind von BURRICHTER et al. (1980), PETERKEN & GAME (1984) und POTT (1985), faunistische von BOYCOTT (1934), HAMMOND (1974), PAUL (1975, 1978), BARBER & KEAY (1988), TERLUTTER (1989) und ASSMANN (1994) dargestellt worden. Außer Extinktion können genetische Differenzierung durch Zufallsdrift oder auch Anpassung an spezielle Lebensbedingungen die Folgen einer Verinselung sein (BEGON et al. 1990, RICKLEFS 1990).

C. auronitens scheint ein Beispiel dafür zu sein, daß heutige genetische Differenzierungen populationsgeschichtliche Prozesse widerspiegeln, die mit anthropogenen Veränderungen der Waldverteilung im Zusammenhang stehen (TERLUTTER 1989 u. 1991, NIEHUES 1995). TERLUTTER fand südwestlich der Stadt Münster einen Häufigkeitsgradienten von zwei Esterase-Varianten, der vermutlich durch Kontakt von genetisch differenzierten Populationen entstand. Durch die bis in die Neuzeit hineinreichende Waldverwüstung war wahrscheinlich ein Großteil der ursprünglichen westfälischen Populationen dieses Laufkäfers ausgelöscht worden. Es überlebten nur kleine Reliktpopulationen. TERLUTTER

(1991) vermutet, daß eine Reliktpopulation die Periode der Waldverwüstung im Bereich der Baumberge, eine weitere im Bereich der Davert überdauerte. Beide Populationen waren offenbar starken Dichteschwankungen ausgesetzt, so daß es aufgrund von Zufallsauslese zu (zufällig gegenläufigen) Verschiebungen von Allelfrequenzen kam. In den Baumbergen wurde das f-Allel völlig, in der Davert das s-Allel des Esterase-kodierenden Gens weitgehend eliminiert. Nach Renaturierung der Wälder und Aufforstung größerer Flächen, konnte sich *C. auronitens* um die Jahrhundertwende erneut ausbreiten. Das starke Reproduktions- und Dispersionspotential dieser Art (HOCKMANN 1987, SCHLOMBERG 1987, HOCKMANN et al. 1989, KLENNER 1990, NIEHUES 1995) ließ die vorher in der Davert und den Baumbergen isolierten Populationen während der letzten 80 - 100 Jahre zu einer großen Metapopulation im Südwesten von Münster verschmelzen. Durch Ausbreitung und fortgesetzten Genfluß entstand der heutige Allelhäufigkeitsgradient (NIEHUES et al. 1996).

Diese Interpretation beruht wesentlich auf Mitteilungen über die Verbreitung von *C. auronitens*, die WESTHOFF 1881 und 1882 publizierte. Die wenigen mitgeteilten Fundorte im Münsterland sind Bocholt und Oeding nahe der niederländischen Grenze, Osterwick bei Coesfeld, Dülmen und Schapdetten (Baumberge). Aus der Umgebung südlich und südwestlich von Münster, wo die Art heute sehr häufig ist, kennt WESTHOFF keine Funde; andere Carabidenarten (*Carabus arcensis*, *Carabus coriaceus*, *Carabus problematicus*) waren ihm hingegen aus diesem Gebiet bekannt (GRIES et al. 1973). Erst ab den 20er Jahren dieses Jahrhunderts liegen Meldungen über das Vorkommen von *C. auronitens* aus der näheren Umgebung von Münster vor (KOLBE 1926, PEUS 1926, BARNER 1937, WILMS 1961).

Heute ist die Art in einem breiten Streifen, der sich von der Hohen Ward südlich von Münster bis zur Umgebung von Winterswijk erstreckt, in fast allen Wäldern sehr häufig (Abb. 1; NOLTE 1992, KLENNER 1994, WENZLOKAT 1994, KUHLMANN 1995, NIEHUES 1995, TEN HAKEN 1995, Klenner mündl. Mitt., Niehues mündl. Mitt.). Ein weiteres Areal in der Münsterländischen Bucht erstreckt sich östlich der Ems von Telgte bis Kattenvenne (PEUS 1926, NIEHUES 1995, unveröffentlicht), ein drittes wurde kürzlich von TEN HAKEN (1995) nördlich Enschede beschrieben. Im Gebiet unmittelbar nördlich der Lippe, im Steinfurter Raum und südöstlich von Münster zwischen Werse und Ems, in dem auch die beiden Versuchsstandorte "Wartenhorster Sundern" und "Ketteler Horst" liegen (Abb. 1), wurde *C. auronitens* nicht nachgewiesen (KLENNER 1994).

Es gibt zwei Deutungen, warum die Art in einigen Gebieten des Münsterlandes nicht vorkommt:

1. Die historische Deutung: Durch die mittelalterliche und frühneuzeitliche Waldverwüstung wurde die Art in diesen Gebieten völlig ausgelöscht. Ausbreitungsbarrieren (insbesondere Flußauen, NIEHUES et al. 1996) haben eine Wiederbesiedlung aus anderen Gebieten bis heute verhindert.
2. Die ökologische Deutung: In den Gebieten, in denen *C. auronitens* fehlt, sind abiotische, z.B. edaphische Bedingungen nicht zusagend (in Frage kommen Auflage, Struktur, Wassergehalt, pH-Wert, Kalkgehalt des Bodens; LINDROTH 1949, THIELE 1977). Aber auch biotische Faktoren, wie die Wirkung von Räubern, Opponenten und Konkurrenten oder das Fehlen geeigneter Beutetiere könnten das Vorkommen dieser Art ausschließen (LINDROTH 1949, BAARS & VAN DIJK 1984, BRUNSTING & HEESSEN 1984, LENSKI 1982, 1984; LOREAU 1990, SOTA 1985a; ERNSTING 1993).

Im Münsterland ist auffällig, daß in einigen Wäldern, in denen *Carabus coriaceus* vorkommt, *C. auronitens* fehlt (Klenner, 1990, mündl. Mitt. Weber mündl.), so daß der Verdacht einer prädativen Exklusion naheliegt. KLENNER (1994) fing eine ungewöhnlich große Anzahl von *Carabus coriaceus*-Individuen im Wartenhorster Sundern (660 Tiere)

und Ketteler Horst (54 Tiere, jeweils innerhalb von zwei Jahren in fünf Fallen).

Exklusion einer Art durch einen starken Konkurrenten (BEGON 1990) wurde nach NIE-MELÄ (1993) bei Laufkäfern noch nicht nachgewiesen.

Einen Hinweis auf Verdrängung durch Prädation gibt LINDROTH (1949), der einen Rückgang der Dichte von *Carabus hortensis* in Gebieten mit zunehmender Dichte von *Carabus nemoralis* beobachtete. LINDROTH nahm eine Räuber/Beute-Beziehung zwischen den Imagines von *Carabus nemoralis* (Frühjahrsbrüter) und den im Frühjahr aktiven Larven des im Herbst brütenden *Carabus hortensis* an. ERNSTING (1993) stellte einen Rückgang der Dichte und Veränderungen der Altersstruktur in der Population der endemischen Art *Hydromedion sparsutum* (Perimylopidae) durch jüngst eingebürgerte Laufkäferarten (*Oopterus soledadinus* und *Trechisibus antarcticus*) im subantarktischen South Georgia fest und führte dies ebenfalls auf eine Räuber/Beute-Beziehung zurück (Prädation der *Hydromedion sparsutum*-Larve durch Imagines von *Trechisibus antarcticus*).

Die Frage der historisch oder ökologisch bedingten Begrenzung des Vorkommens von *C. auronitens* soll durch Aussetzen in käferdichten Gehegen in dem von *C. auronitens* unbesiedelten Gebiet zwischen Ems und Werse entschieden werden (je zwei Gehege in den Wäldern Wartenhorster Sundern und Ketteler Horst, Abb. 1). Um der Möglichkeit der Exklusion Rechnung zu tragen, wurden aus einem Teil der Gehege *Carabus coriaceus* und andere potentielle Räuber und Konkurrenten von *C. auronitens* entfernt.

Im Zuge des Translokationsexperimentes wurde am Beispiel von *C. auronitens* auch das populationsökologische Phänomen der regional-spezifischen Anpassung untersucht (KÜHNELT 1943). Von *C. auronitens* ist bekannt, daß seine Habitatbindung im Gesamtverbreitungsareal nicht überall gleich ist. In der Ebene verhält sich der Käfer stenotop, da er strikt an Wälder gebunden ist. In der hochmontanen und subalpinen Stufe kommt er auch auf waldfreien Flächen vor, z.B. wurde er auf Hochwiesen der Rhön (Weber mündl. Mitt.), auf Kahlschlägen und Hochheiden im Hochsauerland (BALKENHOHL 1981, GROSSESCHALLAU 1981, HEMMER & TERLUTTER 1987), auf Brachflächen im Hochschwarzwald (KAISER 1995) und auf waldfreien Kammlagen des Alpennordrandes (HEMMER & TERLUTTER 1991) nachgewiesen. In den alpinen Zonen tritt die Art allerdings nicht auf (ASSMANN et al. 1994). Bei Carabiden wurden bisher vor allem Breitengrad- und Längengradabhängige Veränderungen der Habitatbindung (LINDROTH 1949, WILLIAMS 1959, GHILAROV 1961, DEN BOER 1977) und der Saisonalität (THIELE 1977, HOUSTON 1981, SPARKS 1995) beschrieben. Entlang von Höhengradienten, bei denen sich die klimatischen Faktoren auf kurzer Distanz rasch verändern, sind ebenfalls adaptive Veränderungen des Entwicklungszyklus und der Habitatpräferenz zu vermuten (BRANDMAYR & ZETTO-BRANDMAYR 1979, SOTA 1986a, SPARKS 1995). Auch die veränderte Habitatbindung von *C. auronitens* in hochmontanen und subalpinen Zonen scheint eine adaptive Reaktion auf höhenbedingte Veränderungen klimatischer Faktoren zu sein.

In Westfalen sind der Oberflächengestalt entsprechend sehr verschiedenartige Klimabedingungen ausgeprägt (MÜLLER-WILLE 1966). Die Tieflandregion der westfälischen Bucht ist durch ein atlantisches Klima mit relativ hohen Jahresdurchschnittstemperaturen (z.B. Münster mit 9,1°C, Abb. 2), relativ hoher Luftfeuchtigkeit und Niederschlagsmengen über 700 mm im Jahr gekennzeichnet. In den höheren Lagen des südwestfälischen Berglandes herrscht ein gemäßigtes Montanklima, das gekennzeichnet ist durch relativ niedrige Jahresdurchschnittstemperaturen (z.B. Hochlagen des Rothaargebirges mit 5,0°C Jahresdurchschnittstemperatur, ca. 67 Eistage auf dem Kahlen Asten gegenüber 15 in Münster), häufige winterliche Schneebedeckungen und sehr hohe Niederschlagsmengen (auf den Kammlagen des Rothaargebirges mehr als 1400 mm pro Jahr, FELIX-HENNINGSEN et al. 1989). Auch während der Vegetationsperiode treten Nachtfroste auf (RINGLEB & RINGLEB 1966).

Demgegenüber ist die jahreszeitliche Verteilung der Niederschläge in ganz Westfalen ähnlich (Abb. 2): relativ hohen Winterniederschlägen folgt eine Frühjahrsdepression in den Monaten Februar bis Mai; häufig ist der Mai der niederschlagsärmste Monat des Jahres. Meist steigen die monatlichen Regenmengen von Juni bis August kräftig an. In tieferen Lagen werden in dieser Zeit sogar die höchsten Niederschlagsmengen erreicht. In den Mittelgebirgslagen halten sich in der Regel Sommer- und Winterniederschläge die Waage. Ab September folgt im Tiefland und Hochland dem sommerlichen Maximum eine Herbst-Depression, die spätestens im Dezember von höheren Winterniederschlägen abgelöst wird.

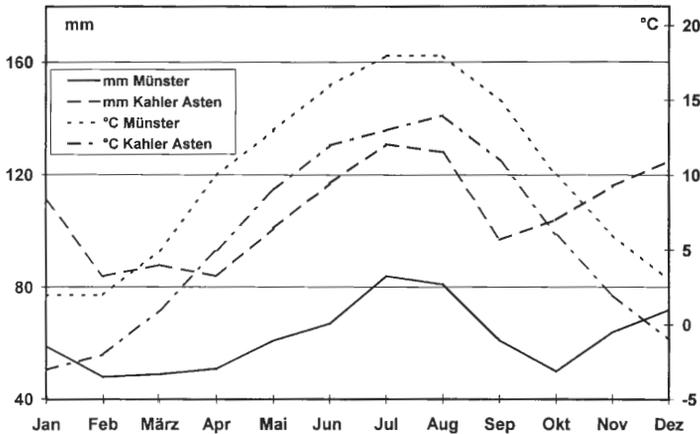


Abb. 2: Mittlere monatliche Niederschlagshöhe in mm (Zeitraum: 1951 - 1980) und Monatsmittel der Lufttemperatur in °C (Zeitraum: 1931 - 1960) in Münster (62 m über NN) und auf dem Kahlen Asten (839 m über NN; nach MURL 1989).

Durch die im Verhältnis zum Tiefland längeren Winter und niedrigeren Jahresdurchschnittstemperaturen ist die Vegetationsperiode im Hochland ungefähr zwei Monate kürzer als im Tiefland (MEYNEN & SCHMITHÜSEN 1957). An im Mittel nur 180 Tagen ist im Hochland das Tagesmittel der Lufttemperatur höher als 5°C, während dies im Tiefland an 257 Tagen der Fall ist; die mittlere Anzahl an Sommertagen mit Temperaturen über 25°C beträgt im Hochland nur etwa 4 und in Münster etwa 22 Tage. Die mittlere Maitemperatur, die in der Westfälischen Bucht für *C. auronitens* ein Schlüsselfaktor für die Reproduktion ist (ALTHOFF et al. 1992, 1994, NIEHUES et al. 1996), beträgt am Kahlen Asten etwa 9°C, in Münster aber etwa 13°C (MURL 1989).

C. auronitens ist in Westfalen in allen Höhenstufen verbreitet, vom Münsterländischen Tiefland (60 m über NN) bis zur unbewaldeten Kuppe des Kahlen Asten (839 m über NN). Genetische Adaptationen an höhenbedingte klimatische Unterschiede sind nicht unwahrscheinlich. Um auch einen Beitrag zu der bei Carabiden bisher wenig untersuchten Problematik der höhenbedingten Adaptation zu leisten, wurden im Wartenhorster Sundern zwei weitere Gehege mit Tieren aus dem Hochland besetzt (Herkunft: Drommberge bei Lenne, Fundstelle 600 m über NN, nordöstliche Hanglage). Der Fundort liegt ca. 20 km südwestlich des Kahlen Asten. Die mittlere Maitemperatur ist hier etwa 1°C höher (um 10°C) als auf der Kuppe des Kahlen Asten (MURL 1989).

Es ist nicht zu erwarten, daß die ins Tiefland translozierten Hochlandtiere dasselbe Verhalten und die gleiche Saisonalität wie im Ursprungshabitat zeigen. Falls sie aber genetische Anpassungen ihrer "life history" aufweisen, die von den münsterländischen Popula-

tionen abweichen, sollten unter Tieflandbedingungen Phänomene deutlich werden, die als Folgen dieser Anpassungen zu interpretieren sind.

Danksagung

Wir danken Ferdinand Graf von Westerholt, H.-Westerholt, und Herrn Forstdirektor F. Stockmann (Forstamt Warendorf) für die Erlaubnis, die Untersuchungen im Ketteler Horst und Wartenhorster Sundern durchführen zu dürfen. Herrn Forstoberinspektor M. Spindeldreher danken wir für seine Unterstützung. Frau Dr. B. Gries, Westfälisches Museum für Naturkunde, Münster, Frau Dipl. Geoökologin M. Vormann, Biologische Station Zwillbrock, und Herrn Prof. W. Topp, Zoologisches Institut der Universität Köln, danken wir für die Durchsicht des Manuskriptes.

2. Material und Methode

2.1 Die untersuchte Art, Herkunft der Untersuchungstiere

C. auronitens gehört der Untergattung *Chrysocarabus* THOMSON 1875 an. Die goldmetallisch glänzenden Tiere haben eine langovale bis ovale Gestalt und messen 18 bis 27 mm. Auffällig sind die stark hervortretenden schwarzen Primärstreifen auf den Flügeldecken. Wie die meisten *Carabus*-Arten ist *C. auronitens* flugunfähig.

Das Verbreitungsgebiet reicht von den Pyrenäen über Mitteleuropa bis hin zu den Karpaten (GRIES et al. 1973); im allgemeinen besiedelt *C. auronitens* die Wälder des Hügellandes und des Gebirges. Im Gebirge ist er auch auf unbewaldeten Flächen zu finden, z.B. im Hochsauerland auf Hochheiden (vgl. oben). Im Westfälischen Tiefland, an der Nordgrenze seines Verbreitungsgebietes, ist die Art häufig in feuchten und nährstoffreichen Waldtypen anzutreffen (GRIES et al. 1973).

THIELE (1977) typisiert Carabiden anhand der Jahresrhythmik ihrer Entwicklung und ordnet *C. auronitens* als univoltinen Frühjahrsbrüter ein, dessen Larven sich im Sommer entwickeln. Im westfälischen Tiefland zeigen die Imagines zwei deutlich getrennte Aktivitätsperioden: die Frühjahrssaison dient der Reproduktion, in der Herbstsaison sind fast ausschließlich frisch geschlüpfte Tiere aktiv (HEMMER et al. 1986). Die Entwicklung der Larven im Sommer wurde von NIEHUES (1991) bestätigt. Die überlebenden Käfer der Frühjahrssaison verbringen eine etwa neun- bis zehnmonatige Ruhephase bis zum Beginn der nächsten Reproduktionssaison (ALTHOFF et al. 1992). Einzelne Individuen können bis zu fünf Jahre alt werden (VAN DEN BOOM 1995, NIEHUES et al. 1996).

C. auronitens ist überwiegend nachtaktiv; die während der Dämmerung einsetzende lokomotorische Aktivität fällt temperaturbedingt überwiegend in die Zeit der frühen Nachtstunden (HEMMER 1984, KLENNER 1990). Der Käfer ernährt sich von Raupen, Regenwürmern und kleineren Schnecken (REDING 1993).

Von den 295 in die Gehege der Untersuchungsstandorte eingesetzten Tieren stammten 200 (100 ♂♂, 100 ♀♀) aus einem Wald im Westfälischen Tiefland in der Nähe von Havixbeck (Stift Tilbeck); 95 Tiere (45 ♂♂, 50 ♀♀) wurden in einem Wald im Hochsauerland (Drommberge, Lenne ca. 600 m über NN) gefangen. Die Tiere wurden im Dezember 1990 und Januar 1991 in morschem Holz gesammelt.

2.2 Die Gehege

Im Februar 1991 wurden am Standort Wartenhorster Sundern sechs und am Standort Ketteler Horst zwei Rundgehege mit einem Durchmesser von 20 m errichtet. Die sechs Gehege am Standort Wartenhorster Sundern werden mit den Großbuchstaben A - F und die beiden Gehege am Standort Ketteler Horst mit G und H gekennzeichnet (Tab.1).

Der Gehegezaun bestand aus einer 0,5 mm starken farblosen Kunststoffolie. Je Gehege wurden 72 Kanthölzer in einem Abstand von 5 Winkelgraden 50 cm tief in den Boden eingesenkt und mit einer Kunststoffschnur überspannt. Die über die Schnur gelegte Kunststoffolie wurde 20 cm tief in den Boden eingelassen. Die Höhe der Folie über dem Boden betrug 30 cm. Pro Gehege wurden 72 Fallen (handelsübliche Einmachgläser, Innendurchmesser 9 cm) auf der Innenseite vor die Kanthölzer plaziert. Die Anzahl der fängigen Fallen pro Fangtag war wegen Laubeinwehungen manchmal etwas geringer als die Gesamtzahl der exponierten Fallen. 1994 wurde die Fallenzahl auf 36 pro Gehege reduziert (KREUELS 1995) (alle 10 Winkelgrade eine Falle).

Zu Beginn des Frühjahres 1992 wurden zusätzlich je vier Fallen an der Außenseite der Gehege exponiert (sie dienten der Kontrolle der Dichtigkeit der Gehegeeinzäunung). Die Umzäunung erwies sich als weitgehend "käferdicht" (vgl. HOCKMANN et al. 1989). Allerdings wurden einige aus den Gehegen stammende Tiere außerhalb der Gehege in Außenrandfallen bzw. im Winterlager in Baumstümpfen gefunden (18.1. und 4.2.95): - *C. auronitens* ♀ Nr. 382 aus Gehege F in einer Außenrandfalle von Gehege F am 27.8.1992; - *Abax ater* ♂ Nr. 300 aus Gehege A in einer Außenrandfalle von Gehege B am 19.9.92; - *C. auronitens* ♂ Nr. 739 aus Gehege C 3m vor Gehege D im Winterlager (Totholz); - *C. auronitens* ♀ unmarkiert 15 m vor Gehege F im Winterlager (Totholz) (vgl. KREUELS 1995).

2.3 Versuchsdurchführung

Die Untersuchung wurde in den Jahren 1991-1993 von Manfred Schwöppe im Rahmen einer Promotionsarbeit (SCHWÖPPE 1997) durchgeführt und im Jahr 1994 von Martin Kreuels im Rahmen einer Diplomarbeit fortgesetzt (KREUELS 1995).

Die in die Gehege eingesetzten Käfer wurden nach dem Fang in mit angefeuchtetem Torf gefüllten Plexiglasbecken (Grundfläche ca. 35 x 20 cm, Höhe ca. 25 cm, mit einer Drahtabdeckung) in einem Klimaraum bei 4°C gehalten. Die Tiere setzten ihre Winterruhe nach Einsetzen in die Becken fort. Nach dem Fang und acht Tage vor dem Aussetzen ins Freiland wurden die Tiere gefüttert. Am Tag vor dem Aussetzen, am 3. April 1991, wurden die Tiere individuell markiert; sie wurden gewogen und ihre Länge wurde gemessen (von der Mandibelspitze bis zur Elytrenspitze). Die Tiere aus dem Westfälischen Tiefland wurden in den Gehegen C und D am Standort Wartenhorster Sundern und in den Gehegen G und H am Standort Ketteler Horst ausgesetzt; die Tiere aus dem Hochsauerland in den Gehegen E und F am Standort Wartenhorster Sundern (Tab. 1). Die Gehege A und B dienten als Kontrollgehege, sie wurden nicht mit *C. auronitens* besetzt.

Während der Aktivitätssaisons im Frühjahr und Spätsommer/Herbst wurden die Fallen zweimal pro Woche (1991, 1994) oder einmal pro Woche (1992, 1993) für eine Nacht geöffnet. Im Juli wurden die Fallen stets nur einmal pro Woche geöffnet. Da *C. auronitens* nachtaktiv ist, wurden die Fallen stets abends vor Sonnenuntergang geöffnet. Leerung und Schließen der Fallen fanden am darauffolgenden Morgen statt. Als Fangtermin wird das Datum der Fallenleerung angegeben.

Die in den Gehegen A, C, E und G gefangenen größeren indigenen *Carabiden*-Arten wurden ebenfalls individuell markiert (s.u.) und in das jeweilige Gehege zurückgesetzt. Aus

den Gehegen B, D, F und H wurden die gefangenen Individuen dieser Arten entfernt (Tab. 1).

Die gefangenen *C. auronitens*-Individuen wurden einzeln in nummerierte Kunststoffröhrchen mit Lamellenstopfen (20 x 60 mm) überführt. Die anderen gefangenen Carabiden wurden für jedes Gehege nach Arten getrennt in Bechern sortiert, sie wurden anschließend markiert, bzw. die bereits vorhandene Markierung wurde abgelesen. Die Individuen der nicht markierten Arten wurden ausgezählt (Tab. 3). Die Erfassung aller individuellen Daten (Fangdatum, Markierungsmuster, Tiernummer, Geschlecht, Gewicht, Aushärtungsgrad, Größe und etwaige Besonderheiten) fand im Gelände statt.

Die Tiere wurden zunächst gewogen (Waage: Fa. Satorius, Modell MC1, Genauigkeit +/- 1mg). Dann wurden die unmarkierten Tiere markiert, anschließend wurde ihre Länge bestimmt (von der Mandibelspitze bis zur Elytrenspitze; Genauigkeit 0,1mm) sowie der Aushärtungszustand des Exoskelettes durch Fingerdruck abgeschätzt. Diese Methode ordnet den Aushärtungsgrad den vier Kategorien sehr weich, weich, fast hart und hart zu (HEMMER 1994). Die Aushärtung der im Herbst 1994 geschlüpften Tiere wurde nicht untersucht.

Die erhobenen Daten und individuelle Besonderheiten (z.B. Verletzungen) wurden unter der Markierungsnummer und dem Fangdatum unmittelbar elektronisch gespeichert. Damit die Datenerhebung im Gelände (insbesondere die Gewichtsbestimmung) durch ungünstige Witterung nicht beeinflusst wurde, errichteten wir am Standort Wartenhorster Sundern einen Unterstand mit einem stabilen Holztisch, am Standort Ketteler Horst einen Holztisch mit Windschutz.

Die Eingabe des Markierungsmusters in eine relationale Datenbank wurde mit den Daten einer Referenzdatenbank (Codierung, Tiernummer, Geschlecht und Gehege) verglichen. So war im Gelände eine unmittelbare Überprüfung der Dateneingabe möglich. Für ein erstmalig gefangenes Tier gab das Programm das nächste freie Markierungsmuster an. Im Anschluß an die Erfassung aller individuellen Parameter wurden die Tiere in der Gehegemitte wieder ausgesetzt.

Die Tiere wurden mit Hilfe eines batteriebetriebenen Thermokauters nach SCHJØTZ-CHRISTENSEN (1965) unter einer Halogenlampe (12V 20 Watt) im Gelände individuell markiert. Mit einer abnehmbaren Nadel aus Chromnickel wurden *C. auronitens* feine Punkte in die Längsrippen der Elytren eingebrannt. Die individuelle Markierung der übrigen größeren indigenen Arten erfolgte ebenfalls (Tab. 3) mittels Thermokauterisierung auf Elytren und Pronotum.

Tab. 1: Übersicht über die Versuchsdurchführung.

Standort Gehege	Wartenhorster Sundem								Ketteler Horst					
	A	B	C		D		E		F		G	H		
Herkunft v. <i>C. auronitens</i>			Tiefland				Hochland				Tiefland			
Geschlecht			♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Anzahl eingesetzt. Tiere	-	-	26	25	24	25	22	25	23	25	25	25	25	25
Entfernen indig. Carabiden		X				X				X				X
Markieren indig. Carabiden	X		X				X				X			
Versuchsende nach Herbst 1993											X		X	
Versuchsende nach Herbst 1994	X	X	X		X		X		X					

2.4 Klima, Boden und Vegetation

Mit Hilfe eines Thermohygrographen (Fa. Lambrecht KG, Göttingen Typ: 252 C) wurde die bodennahe Lufttemperatur registriert.

Für die Bodenanalyse im Gelände wurden an beiden Untersuchungsstandorten Profilgruben mit einer Grundfläche von ca. 1,0 m x 1,0 m angelegt. Die Einordnung und Kennzeichnung der Bodenhorizonte erfolgte in Anlehnung an die Bodenkundliche Kartieranleitung (ARBEITSGRUPPE BODENKUNDE 1982). Pro Horizont wurden vier Stechzylinderproben (100 cm³) zur Bestimmung des Wassergehaltes und der Lagerungsdichte (HARTGE & HORN 1989) entnommen. Im Labor wurden zusätzlich horizontweise der pH-Wert (in 0,01 m CaCl₂-Lösung nach SCHEFFER & SCHACHTSCHNABEL 1984), die Korngrößenverteilung (nach HARTGE & HORN 1989) sowie für den humosen Oberboden (Ah) der Gesamtkohlenstoff- und Gesamtstickstoffgehalt mittels eines C/N-Analyser (Fa. Carlo Erba, Typ NA 1500) bestimmt.

Die Determination und Nomenklatur der Pflanzenarten erfolgten nach OBERDORFER (1994). Die Artmächtigkeitsangaben entsprechen denen von BRAUN-BLANQUET (1964).

2.5 Statistische Tests

Bei der Auswertung der erhobenen Daten wurden folgende statistische Tests angewendet:

- χ^2 - Vierfeldertest: Prüfung von zwei unabhängigen, empirischen Häufigkeitsverteilungen mit je zwei Klassen auf signifikante Unterschiede (SACHS 1992).
- χ^2 - Anpassungstest: Überprüfung von empirischen Häufigkeitsverteilungen auf Übereinstimmung mit einer zu erwartenden theoretischen Zufalls-Verteilung (hier: Poisson-Verteilung) (SACHS 1992).
- t-Test: (bei unbekanntem Varianzen, die möglicherweise ungleich sind): zum Vergleich zweier empirischer Mittelwerte (berechnet aus stetig verteilten Messwerten, SACHS 1992).
- Korrelationsanalyse: Analyse stochastischer Zusammenhänge zwischen zwei Variablen einer Stichprobe. Prüfung des Korrelationskoeffizienten r (Produkt-Moment-Korrelation) auf Signifikanz gegen Null bei zweiseitiger Fragestellung (SACHS 1992).
- Regressionsanalyse: Ermittlung der Regressionsgeraden sowie Vergleich zweier Regressionskoeffizienten und zweier Achsenabschnitte (SACHS 1992).

Irrtumswahrscheinlichkeiten von $p \leq 0,05$ werden als bedeutsam angesehen.

3. Ergebnisse

3.1 Beschreibung der Untersuchungsflächen

Lage

Die Wälder, in denen die Untersuchungen durchgeführt wurden, befinden sich südöstlich von Münster, nahe beim Ort Everswinkel. Die Gehege A bis F wurden in dem ca. 100 ha großen Waldgebiet "Wartenhorster Sundern", die Gehege G und H in dem ca. 180 ha großen Waldgebiet "Ketteler Horst" errichtet. Die Geländehöhe über NN beträgt nach der

Topographischen Karte ca. 61 bzw. 59 m (TK 1:25000, Blatt 4013 Warendorf, Blatt 4113 Enniger); das Gelände ist fast eben.

Geologie

Im Bereich des Wartenhorster Sundern und des Ketteler Horst wird der Untergrund von flachlagernden Schichten der Oberkreide gebildet (ARNOLD et al. 1960). Es handelt sich um Mergel des Obercampan. Der Mergel ist von pleistozänen Schichten überlagert, insbesondere von der Grundmoräne des Drenthe-Stadiums der Saale-Eiszeit. Die Moräne hat im Bereich der Untersuchungsflächen eine Mächtigkeit von ca. 1 m, sie besteht aus sandig-tonigen Ablagerungen. Die Oberfläche der Moräne ist eben und wird von einer Schicht unterschiedlicher Mächtigkeit aus fluviatil umgelagerten Sanden und Tonen überdeckt. Die Grundmoräne am Standort Wartenhorster Sundern steht beinahe direkt bis an die Oberfläche an (20-40 cm). Am Standort Ketteler Horst wird die Grundmoräne selbst in einer Tiefe von etwa 1 m noch nicht angeschnitten.

Boden

Fluviatile und äolische Sedimente mit einer Mächtigkeit von bis zu 30 m stellen in vielen Gebieten der Westfälischen Bucht die Ausgangsgesteine der Böden dar (FELIX-HENNINGSSEN et al. 1989). Die Bodengesellschaften des Münsterlandes lassen sich in zwei große Komplexe gliedern. Aus dichtlagerndem Ton- und Kalkmergel der Oberkreide entstanden primäre Pseudogleye. Bei sandigerem Grundmoränenmaterial, fluviatilen Umlagerungen oder Überwehungen mit Flugsand setzte eine Verbraunung oder Podsolierung ein und führte zur Ausbildung verschiedener Übergangsformen zwischen den Bodentypen Braunerde und Podsol. Aufgrund der Entkalkung des Grundmoränenmaterials sind für das Kernmünsterland niedrige pH-Werte im Oberboden kennzeichnend.

Im Bereich der Untersuchungsflächen hat sich aufgrund der Zweischichtigkeit der Bodenbildungszone und des ebenen Geländes ein Staunässeboden (Pseudogley) entwickelt. Die Grundmoräne stellt den eigentlichen Staukörper für das Niederschlagswasser dar. In feuchten Witterungsperioden kann das gestaute Niederschlagswasser stellenweise über der Bodenoberfläche stehen. Der Wurzelraum der Bäume trocknet wohl nur in besonders extremen Dürreperioden aus.

Am Standort Wartenhorster Sundern ist der Boden durch Stauwasser (Gley-Pseudogley) beeinflusst. Die organische Auflage (O-Horizont) ist nur 8,5 cm mächtig. Der 10 cm tiefe humose und sandige Oberboden (A-Horizont) ist versauert (pH-Werte um 3,5) und sehr humos (Humusgehalt um 6,1%). Er wird von dem feinkörnigen wasserstauenden (Sd-) Horizont unterlagert, in dem die Schluff- und Sandfraktion mit jeweils etwa 45 Gew.% vertreten sind. In den tieferen Horizonten überwiegt der Schluffanteil. Hier geht die Durchwurzelung von Pflanzen stark zurück. Der pH-Wert steigt im Unterboden etwa auf den Neutralwert (pH-Wert 6,5 - 7,5) an.

Der Boden am Standort Ketteler Horst ist durch mehrere bodenbildende Prozesse (Pseudovergleyung, Podsolierung und Verbraunung) gekennzeichnet, er gehört zu den oben beschriebenen Übergangsformen (im Oberboden podsoliierte Pseudogley-Braunerde). Die Sandfraktion überwiegt in allen Horizonten. Der bis zu 35 cm mächtige Oberboden (Aeh-Horizont) hat einen noch niedrigeren pH-Wert (um 3) und enthält nur 3,6 % Humus. Er weist deutliche Podsolierungserscheinungen (gebleichte Quarzkörner) auf. Bis in 60 cm Tiefe schließt sich ein verbraunter Übergangshorizont (Bv) an, der zum stau- bzw. grundwasserbeeinflussten Unterboden (Sd/Gor) überleitet. In einer Tiefe von 1,10 m steht fluviatil umgelagerter Kalkmergel als Ausgangsgestein der Bodenbildung an. Der pH-Wert aller Unterbodenhorizonte liegt im leicht sauren Bereich (um 5,8).

Bestandesgeschichte

Der Wald "Wartenhorster Sundern" war wahrscheinlich eine frühzeitig aus der allgemeinen Mark ausgesonderte Fläche, wie der Name "Sundern" andeutet (LÖLF 1989). Dadurch wurden die Rechte der Markgenossen zugunsten einiger weniger Berechtigter beschränkt. Der Schulze Wartenhorst war z.B. zur ausschließlichen Nutzung des Schlagholzes berechtigt, und der hochadeligen Abtei Freckenhorst stand das Bau- und Brennholz zu. Die Beweidung war jedoch in der gesamten Hoetmarer Mark allgemein gestattet, zu der der Wartenhorster Sundern und der Ketteler Horst gehörten. Die hier praktizierte Ziegenhude war für viele nordwestdeutsche Holzungen und Marken früherer Zeiten kennzeichnend. Aufgrund der enormen Verbißschäden galt sie als die schädlichste aller Hudenutzungen (BURRICHTER et al. 1980). Bereits 1585 wurde die Ziegenhude in der Hoetmarer Mark wegen der Devastierung des Waldbestandes verboten: "Dieweill die Zegen dermaßen ein schedlich gedierete dem Holtz ist, das solang dieselbig nit abgeschaffett, kein Possen der Marck zusteuer gereichen kahn. Vnnd souern die Zegen nit abgeschaffett dan alles vergieblich" (HESMER & SCHRÖDER 1963). Da auch spätere Verbote überall ignoriert wurden, sah sich die Preußische Regierung im 19. Jahrhundert veranlaßt, ein generelles Verbot der Ziegenhude in Holzungen herauszugeben. Bei Zuwiderhandlungen sollten die Tiere enteignet und verkauft werden (BURRICHTER et al. 1980).

Die unkontrollierte vielfältige Nutzung des Waldes hatte in vielen Fällen zur Entstehung von Heiden geführt (POTT 1985), so auch im gesamten Bereich des Wartenhorster Sundern, wie die Eintragung "Heide" für 2007 Preußische Morgen im Urkataster von 1829 bestätigt (Abb. 3; im Übersichtsblatt der Urkatasterkarte der Gemeinde Everswinkel ist allerdings eine lückige Baumsignatur eingetragen: Abb. 4).

Eine im Jahre 1842 im Urkataster durchgeführte Änderung gibt für den vormaligen Bereich der Heide 465 Preußische Morgen Holzung und 1534 Preußische Morgen Weide an. Die Eintragungen von 1829 sind im Original in roter Tinte und die Änderungen in schwarzer Tinte erfolgt (Abb. 3).

Das Urmeßtischblatt von 1841 bestätigt die Eintragungen im Urkataster. Für den Bereich Wartenhorster Sundern wird zwar Wald angegeben, aber die Signatur ist im Unterschied zu anderen Wäldern stellenweise auffällig lückig (Abb. 5). Vermutlich wurden nach Aufteilung der Mark zu Beginn des 19. Jahrhunderts alle Berechtigungen der Genossen abgelöst, wonach durch Ausbleiben der Weidenutzung wieder Bäume und Sträucher aufwachsen konnten (vgl. BURRICHTER et al. 1980).

Der Bereich, in dem heute der Ketteler Horst stockt, wurde ebenfalls bei der Aufnahme zum Urkataster überwiegend als Heide gekennzeichnet. Der Gehegestandort selbst war 1829 im Urkataster und 1842 im Urmeßtischblatt mit der Nutzung "Acker" eingetragen. Die Begründung des heutigen Eichenbestandes beider Untersuchungsflächen dürfte in den Jahren zwischen 1870 und 1880 liegen. Die etwas älteren Hainbuchen stammen vermutlich aus dem Vorbestand; sie wurden zunächst im Kultur- und Dickungsstadium der Eichen zurückgedrängt (LÖLF 1989)

Relief und Boden: Wartenhorster Sundern

Die Anordnung der Gehege und die jeweilige Geländehöhe sind in Abb. 6 für den Veruchsstandort Wartenhorster Sundern dargestellt. Die Geländehöhe und das Gefälle des Geländes wurden mit Hilfe eines Nivelliergerätes Ni 20, Fa. Zeiss, bestimmt. Die Geländeoberfläche fällt auf einer Strecke von knapp 150 m um 0,92 m in nördlicher Richtung ab (von Gehege A nach F).

Der lehmig-tonige Unterboden des Gebietes führt nach starken Regenfällen in Bodensenken zu periodisch auftretendem Wasserüberstau. Der wasserstauende Unterbodenhori-

N a m e n der Flur, des Bezirks oder der Gemeinde.	N u m m e r des alphabetisch geordnet Blatts.	Namen, Vornamen, Stand und Wohnort der Eigentümer und Pächter.	Kulturart.	Flächen-Inhalt der Grundstücke.		Flächen-Inhalt nach den Kulturarten. Mora. Ruth. Inf.
				Steuerbar. Mora. Ruth. Inf.	Steuerfrei. Mora. Ruth. Inf.	
Wartenhorster Sundern	58	Interessenten der Holtmar- Markt	Waldung Acker Wiese Wald Wiese Acker	465 2007 00 90 156 00 38 1999 44 38 530 510 514 11 38 157 67	— — 18 1/2 — — —	465 1534 11 38
dasselbst	2	denselben. (i. Pächter Kretzmann)	Acker	—	—	—
Sulzer, Nicola	3	denselben. (i. Pächter Lachmeyer & Generali)	Acker	7 28 37	—	—
dasselbst	4	Interessenten der Holtmar- Markt.	Acker	1 169 59	188	—
dasselbst	5	denselben (i. Pächter Sauter.)	Acker	7 127 48	—	—
dasselbst, Roggen	6	dito.	Acker Holzung	2 23 24	—	20 15 0 79

Abb. 3: Ausschnitt aus dem Urkataster von 1829 (Archiv des Kreises Warendorf). Die Schrift in den beiden ersten Zeilen, die die Hinweise zum Wartenhorster Sundern enthalten, wurde verstärkt.

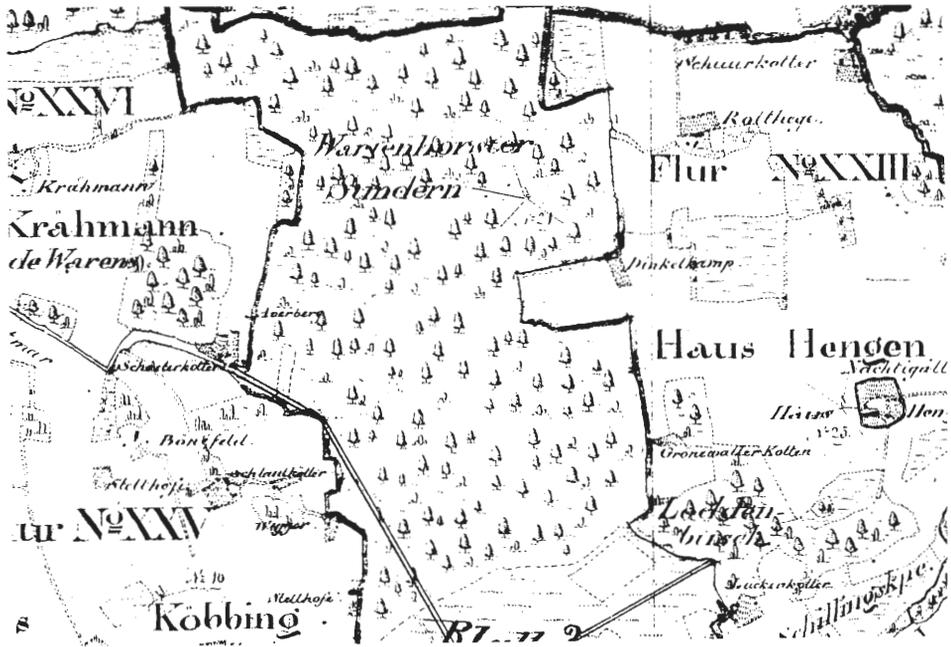


Abb. 4: Ausschnitt aus dem Übersichtsblatt der Urkatasterkarte von 1829 („Charte der Gemeinde Everswinkel“, Archiv Kreis Warendorf). Originalmaßstab: 1: 20 000.



Abb. 5: Ausschnitt aus der preußischen Uraufnahme des Jahres 1841 (Landesvermessungsamt NRW). Originalmaßstab: 1: 25 000.

zont steht im Gehege A in einer Tiefe von ca. 40 cm unter Geländeoberfläche an, in Gehege F tritt diese Schicht schon in 20 cm Tiefe auf (Abb. 6). Das Oberflächenrelief ist durch flache Entwässerungsgräben (Gehege F) und Fahrspuren (Gehege C) anthropogen verändert (Abb. 6).

Im Untersuchungszeitraum wurde insbesondere während der regenreichen Wintermonate z.T. eine Überflutung der Oberfläche beobachtet. Die Ausdehnung war in den einzelnen Gehegen unterschiedlich. Gehege D und E wiesen keinen Wasserüberstau auf. In den Gehegen A und C betrug das Ausmaß der oberflächlichen Vernässung im Winter maximal 10% bis 20% der Fläche. In Gehege F, das in einer Geländemulde liegt und in dessen Bereich der wasserstauende Bodenhorizont hoch ansteht, scheint die Vernässung durch die 20 cm in den Boden versenkte Folie verstärkt worden zu sein; in diesem Gehege waren zeitweise bis zu 60% der Bodenoberfläche überflutet. Auch Gehege B war zeitweise oberflächlich weitgehend vernässt.

Der Waldboden ist mit einer 4,5 - 8 cm dicken Schicht aus Fallaub bedeckt. Inselartig sind Stubben und anderes Totholz unterschiedlicher Stärke und unterschiedlichen Zersetzungsgrades vorhanden (Abb. 6).

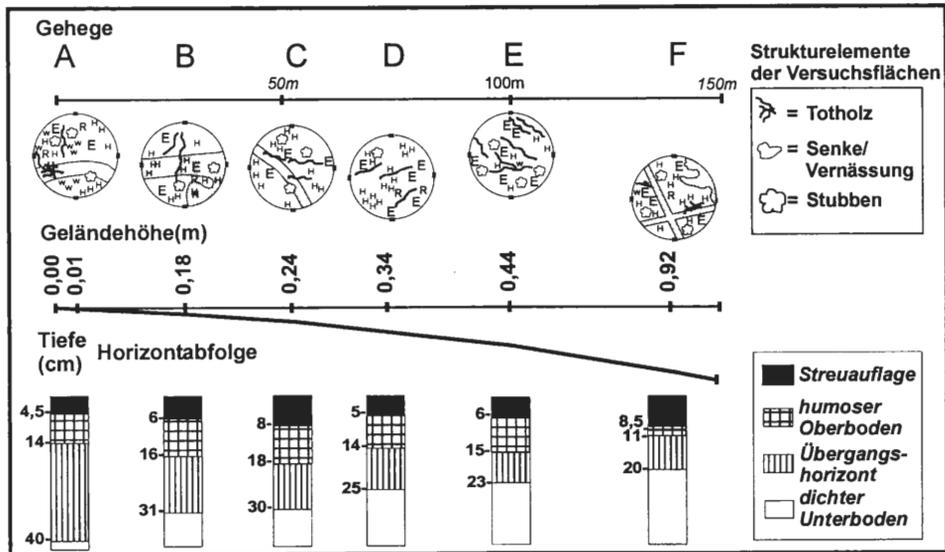


Abb. 6: Geländehöhe, Bodenhorizonte, Strukturelemente und Ausmaß der Oberflächenvernässung (am 1.2. 1995) in den Gehegen (A - F) im Wartenhorster Sundern E = Eiche, H = Hainbuche, R = Rotbuche, W = Weißdorn. Radius der Gehege 10 m.

Relief und Boden: Ketteler Horst

Im Wald befinden sich flache parallel verlaufende Gräben, die in vergangener Zeit zur Entwässerung angelegt worden sind. Diese anthropogene Überformung war auch in den Gehegeflächen erkennbar und führte zu Höhenunterschieden von maximal 20 cm. Während des Untersuchungszeitraumes konnte in den beiden angelegten Gehegen G und H keine oberflächliche Vernässung festgestellt werden. Offenbar leitete das überwiegend sandige Bodensubstrat das Niederschlagswasser gut ab. Der Waldboden ist mit einer bis zu 10,5 cm dicken Schicht aus Fallaub bedeckt.

Die Untersuchungsflächen lagen nur ca. 100 m vom östlichen Waldrand entfernt. Hier wurde Laub in die bestehenden Geländemulden geweht, auch an einigen Stellen in den

Gehegen war die Laubaufgabe erhöht (bis zu 30 cm), insbesondere durch Anwehungen an den Gehegerändern. Bis auf einige dünne Äste war kein Totholz vorhanden.

Vegetation

Die Vegetationstabelle (Tab. 2) beschreibt den Pflanzenbestand in den Gehegen der Untersuchungsflächen, getrennt für die Baum-, Strauch- und Krautschicht. Die Artenzahl beträgt 12 bis 16. Das Kronendach setzt sich aus einer 25 bis 30 m hohen oberen Baumschicht und einer etwa 10 bis 15 m hohen unteren Baumschicht zusammen. Die obere Baumschicht wird vornehmlich von der Stieleiche (*Quercus robur*) mit einer Armmächtigkeit von 4 – 5 eingenommen, während die Hainbuche (*Carpinus betulus*) mit geringeren Anteilen (Armmächtigkeit: 2 - 4) vertreten ist und die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) nur vereinzelt vorkommt. In der zweiten Baumschicht dominiert die Hainbuche (*Carpinus betulus*). Im Wartenhorster Sundern ist eine Strauchschicht aus Weißdorn (*Craetaegus laevigata*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*) vorhanden, im Ketteler Horst (Gehege G) nimmt die Strauchschicht mit der Hasel (*Corylus avellana*) einen hohen Deckungsgrad (5) ein. Dieser Strauch kann in übernutzten und entsprechend verlichteten Eichen-Hainbuchenwäldern ein dichtes Unterholz bilden (LOHMEYER 1967).

Die Krautschicht ist ungleichmäßig ausgebildet. Zum Teil überzieht sie den Boden in fast geschlossenem Bestand (Gehege E), während sie an anderen Stellen schütter entwickelt ist (Gehege C und F). Unterschiede zwischen dem Wartenhorster Sundern und dem Ketteler Horst werden durch das Vorkommen von Wald-Geißblatt (*Lonicera periclymenum*), Schattenblümchen (*Maianthemum bifolium*) und Faulbaum (*Frangula alnus*) im Ketteler Horst deutlich. LOHMEYER (1967) unterscheidet drei Subassoziationen des *Stellario-Carpinetum*, die sich hinsichtlich der Standorteigenschaften unterscheiden. Demnach ist der Pflanzenbestand der Untersuchungsfläche im Wartenhorster Sundern dem *Stellario-Carpinetum typicum* und die des Ketteler Horstes dem *Stellario-Carpinetum periclymenetosum* zuzuordnen. Die obengenannten Trennarten, die auf die Untersuchungsfläche des Ketteler Horstes beschränkt sind, sind nach DIERSCHKE (1986) und ELLENBERG et al. (1991) kennzeichnend für versauerte und weniger feuchte Böden.

Das Gehege C im Wartenhorster Sundern zeichnet sich durch eine bemerkenswert hohe Anzahl (6) von Nässe- und Verlichtungszeigern aus. Dies hängt zum einen mit dem nicht vollständigen Kronenschluß der ersten Baumschicht und zum anderen mit der durch Befahrung mit Forstfahrzeugen verdichteten Bodenoberfläche zusammen (Abb. 6). Auf den Untersuchungsflächen im Ketteler Horst sind ebenfalls einige Verlichtungszeiger vorhanden: im Gehege H fehlt die zweite Baumschicht und im Gehege G beträgt der Kronenschluß der ersten Baumschicht nur 50%.

3.2 Autochthone Carabidenfauna

Insgesamt wurden in den 4 Untersuchungsjahren an den beiden Standorten Wartenhorster Sundern und Ketteler Horst 32 Carabidenarten registriert (Tab. 3). Ausschließlich im Wartenhorster Sundern wurden in einzelnen Exemplaren *Loricera pilicornis*, *Molops piceus* und *Carabus purpurascens* gefunden. Nur im Ketteler Horst traten *Pterostichus madidus* und *Calathus piceus* sowie Arten der Gattung *Amara* auf. Von den nachgewiesenen 32 Arten sind in Mitteleuropa 14 Arten auf bewaldete Habitate und Hecken beschränkt (Tab. 3, THIELE 1977, TURIN et al. 1991). Weitere 12 Arten sind eurytop und werden auch in anderen Habitaten regelmäßig angetroffen. *Leistus rufescens*, *Patrobus atrorufus* und *Pterostichus diligens* sind hygrophil, sie bevorzugen Sümpfe, feuchte Wälder, Auwälder und Gewässerufer. In Tab. 3 ist *Carabus problematicus* nicht aufgeführt, die Art wurde am Standort Wartenhorster Sundern mit nur einem Exemplar in einer Außenrand-Falle gefangen (am 26. August 1993).

Tab. 2: Vegetationsaufnahme der Untersuchungsflächen A, B, C, D, E und F (*Stellario-Carpinetum typicum*) sowie G und H (*Stellario-Carpinetum periclymenetosum*) vom Juni 1993.

Standort Gehege	Wartenhorster Sundern						Ketteler Horst	
	A	B	C	D	E	F	G	H
Artenzahl	13	13	16	13	14	12	13	15
Kronenschluß der 1. Baumschicht (%)	90	100	80	100	100	100	50	100
Kronenschluß der 2. Baumschicht (%)	45	30	40	20	40	50	50	•
Deckung der Strauchschicht (%)	25	•	•	•	2	•	80	•
Deckung der Krautschicht (%)	60	60	40	50	80	35	50	50

1. Baumschicht

Quercus robur
Carpinus betulus
Fagus sylvatica

Artmächtigkeit

4	5	4	5	5	5	4	4
3	3	3	2	3	2	•	4
•	2	•	2	•	2	•	•

2. Baumschicht

Carpinus betulus
Crataegus laevigata
Fagus sylvatica

3	3	3	2	3	3	4	•
•	•	•	•	•	2	•	•
5	•	•	•	•	•	•	•

Strauchschicht

Crataegus laevigata
Carpinus betulus
Corylus avellana

2	•	•	•	+	•	•	•
2	•	•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•	5	•

Krautschicht

Charakterarten

Anemone nemorosa KC
Hedera helix KC
Milium effusum OC
Carex sylvatica OC
Polygonatum multiflorum OC
Stellaria holostea VC

4	3	3	3	3	3	•	+
•	+	+	+	1	+	•	+
•	1	1	1	2	1	1	+
•	•	+	•	+	•	•	•
+	+	•	•	•	•	1	•
2	2	1	2	2	1	3	3

Keimlinge

Carpinus betulus
Corylus avellana
Fagus sylvatica
Crataegus laevigata
Fraxinus excelsior

1	1	1	1	1	•	+	+
•	•	•	+	+	+	•	•
•	•	•	+	•	+	+	•
+	+	•	+	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•	•	+

Trennarten

Lonicera periclymenum
Maianthemum bifolium
Frangula alnus

+	•	•	•	•	•	1	2
•	•	•	•	•	•	•	2
•	•	•	•	•	•	•	+

Begleiter

Oxalis acetosella
Rubus fruticosus
Deschampsia caespitosa
Athyrium filix-femina
Dryopteris carthusiana
Sambucus nigra

2	2	2	2	3	2	1	1
1	+	+	+	1	•	2	2
+	+	1	1	1	+	•	•
1	+	•	+	•	•	2	1
+	•	•	•	+	+	•	•
•	•	•	•	+	•	•	•

Verlichtungszeiger

Moehringia trinervia
Galeopsis tetrahit
Epilobium angustifolium

•	•	+	•	•	•	1	1
•	•	+	•	•	•	+	+
•	•	+	•	•	•	•	•

Nässezeiger

Juncus effusus
Carex remota
Glyceria fluitans

•	•	+	•	•	•	•	•
•	•	+	•	•	•	•	•
•	•	+	•	•	•	•	•

Artmäßigkeitsangaben nach BRAUN-BLANQUET (1964). KC = Klassencharakterart, OC = Ordnungscharakterart, VC = Verbandscharakterart (nach OBERDORFER 1994)

Um zu prüfen, ob der relative Anteil der einzelnen Arten am Artenspektrum Ausdruck der selektiven Wirkung der abiotischen und biotischen Gegebenheiten in den Gehegen ist und damit auch unter Umständen der inter- und intraspezifischen Konkurrenz um Ressourcen unterliegt, wurden die Individuen von neun größeren Käferarten in den Gehegen A, C, E und G individuell markiert (Tab. 3). Aus den Gehegen B, D, F und H wurden die Individuen dieser Arten sowie die der Art *Calosoma inquisitor* entfernt. Es interessierte insbesondere, ob und inwieweit die Entnahme dieser Arten die Entwicklung der eingesetzten *C. auronitens*-Bestände beeinflusste.

Tab 3: Nachgewiesene autochthone Laufkäfer in den Untersuchungsgebieten Wartenhorster Sundern (W) und Ketteler Horst (K). Angaben zur Fanghäufigkeit: e einzelne; r regelmäßige, h häufige Fänge; - Angaben zu den Habitatansprüchen nach THIELE (1977) sowie TURIN et al. (1991): w Waldart; eu eurytope Art; hy hygrophile Art; o Art offener Habitate; - x individuelle Markierung.

Art	Fanghäufigkeit		Habitat	Markierung
	W	K		
<i>Calosoma inquisitor</i>	h	h	w	
<i>Carabus coriaceus</i>	h	h	w	x
<i>Carabus purpurascens</i>	e		w	
<i>Carabus granulatus</i>	r	r	eu	x
<i>Carabus nemoralis</i>	h	h	eu	x
<i>Cychrus caraboides</i>	e	e	w	x
<i>Leistus rufomarginatus</i>	r	r	w	
<i>Leistus rufescens</i>	e	e	hy	
<i>Nebria brevicollis</i>	r	r	eu	
<i>Notiophilus biguttatus</i>	r	r	w	
<i>Loricera pilicornis</i>	e		eu	
<i>Clivina fossor</i>	e	e	eu	
<i>Patrobus atrorufus</i>	e	e	hy	
<i>Harpalus latus</i>	e	e	w	
<i>Stomis pumicatus</i>	e	e	eu	
<i>Poecilus cupreus</i>	h	h	eu	
<i>Pterostichus madidus</i>		e	w	x
<i>Pterostichus melanarius</i>	h	h	eu	x
<i>Pterostichus strenuus</i>	e	e	w	
<i>Pterostichus diligens</i>	e	e	hy	
<i>Pterostichus niger</i>	h	h	eu	x
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	h	h	w	
<i>Pterostichus rhaeticus</i>	e	e	eu	
<i>Molops piceus</i>	e		w	
<i>Abax ater</i>	h	h	w	x
<i>Abax parallelus</i>	r	r	w	x
<i>Calathus piceus</i>		r	eu	
<i>Platynus assimilis</i>	h	h	w	
<i>Amara eurynota</i>		e	o	
<i>Amara similata</i>		e	o	
<i>Amara familiaris</i>		e	o	
<i>Syntomus truncatellus</i>	e	e	eu	

Die Anzahl der individuell markierten und zurückgesetzten Individuen wird in Tab. 4 getrennt nach Gehege, Jahr und Saison (F = Frühjahr bis 15.7. und H = Herbst ab 16.7.) angegeben. Es fällt auf, daß die Abundanz aller Arten am Standort Ketteler Horst erheblich geringer war als am Standort Wartenhorster Sundern. Unter den markierten und zurückgesetzten Arten waren am Standort Wartenhorster Sundern *Abax ater* und *Carabus nemoralis* am häufigsten (pro Jahr bis zu 100 und mehr Individuen). Die Fangzahlen der

Tab. 4: Anzahl der individuell markierten und zurückgesetzten Individuen pro Saison in den Gehegen A, C, E und G sowie Anzahl (pro Saison) der aus den Gehegen B, D, F und H entfernten Individuen. F Frühjahrssaison (bis 15.7.); H Herbstsaison (ab 16.7.).

A	<i>Carabus coriaceus</i>			<i>Carabus nemoralis</i>			<i>Carabus granulatus</i>			<i>Pterostichus melanarius</i>			<i>Pterostichus niger</i>			<i>Abax ater</i>		
	F	H	Σ	F	H	Σ	F	H	Σ	F	H	Σ	F	H	Σ	F	H	Σ
91	3	8	11	31	105	136	6	8	14	0	2	2	1	21	22	103	115	218
92	8	4	12	81	81	162	11	5	16	5	14	19	2	7	9	139	111	250
93	5	10	15	72	93	165	1	0	1	3	9	12	0	2	2	76	48	124
94	4	46	50	49	31	80	0	4	31	0	0	0	10	29	39	207	100	307
C																		
91	5	3	8	32	73	105	4	1	5	0	5	5	13	39	52	33	43	76
92	0	4	4	48	48	96	1	1	2	1	22	23	1	29	30	52	49	101
93	0	3	3	44	64	108	0	7	7	7	16	23	0	5	5	33	26	59
94	1	19	20	11	16	27	0	0	14	0	0	0	11	8	19	98	26	124
E																		
91	3	8	11	31	85	116	9	4	13	0	0	0	2	27	29	40	50	90
92	2	8	10	56	23	79	3	0	3	1	32	33	2	26	28	44	55	99
93	5	12	17	34	59	93	1	0	1	9	13	22	0	12	12	57	41	98
94	10	20	30	36	29	65	2	0	2	0	0	0	7	30	37	116	30	146
G																		
91	1	2	3	3	0	3	2	0	2	1	0	1	2	4	6	1	1	2
92	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	2	0	2
93	1	3	4	10	4	14	5	7	12	2	3	5	0	2	2	3	4	7
B																		
91	1	0	1	18	23	41	5	0	5	0	10	10	3	12	15	46	4	50
92	0	0	0	0	13	13	2	0	2	5	33	38	2	19	21	29	7	36
93	2	0	0	6	14	20	0	1	1	7	4	11	1	0	1	8	1	9
94	0	0	0	7	3	10	0	0	0	0	0	0	0	1	1	8	6	14
D																		
91	6	3	9	0	3	3	12	2	14	0	9	9	1	21	22	36	4	40
92	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	37	37	3	21	24	27	13	40
93	0	60	60	3	4	7	1	0	1	2	3	5	7	41	48	11	4	15
94	4	63	67	2	8	10	0	0	0	0	0	0	0	16	16	28	70	98
F																		
91	0	0	0	17	12	29	3	1	4	0	27	27	13	70	83	25	11	36
92	0	5	5	0	5	5	1	0	1	10	57	67	5	95	100	23	47	70
93	2	80	82	4	5	9	11	2	13	12	19	31	7	27	34	38	6	44
94	9	165	174	26	13	39	6	6	12	0	0	0	5	14	19	129	209	338
H																		
91	1	1	2	1	0	0	3	0	3	0	1	1	1	3	4	1	0	1
92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
93	0	18	18	8	0	8	1	2	3	1	0	1	0	2	2	0	1	1

anderen vier Arten waren z.T. erheblich geringer. *Carabus coriaceus* trat in Individuenzahlen von 20 - 50 pro Jahr auf. Besonders individuenreich war Gehege A (mit Ausnahme von *Pterostichus melanarius* und *Pt. niger*).

Nach den Tabellen 4 und 5 wurden am Standort Wartenhorster Sundern 301 Käfer aus dem Gehege B, 487 aus Gehege D, 1222 aus Gehege F und im Ketteler Horst 46 Tiere aus Gehege H entfernt. Deutliche Leerfangeffekte wurden erstaunlicherweise bei keiner Art beobachtet. Trotz der Entfernung der gefangenen Tiere war *Carabus coriaceus* im Jahr 1993 und dann wieder 1994 in den Gehegen D, F und H häufig.

Tab. 5: Fangzahlen der nicht markierten Arten. *Calosoma inquisitor* wurde aus den Gehegen B, D, F und H entfernt, die übrigen drei Arten nicht (vgl. Tab. 4).

A	<i>Calosoma inquisitor</i>			<i>Poecilus cupreus</i>			<i>Platynus assimilis</i>			<i>Pterostichus oblongop.</i>		
	F	H	Σ	F	H	Σ	F	H	Σ	F	H	Σ
91	16	0	16	25	9	34	413	60	473	330	114	444
92	14	0	14	17	11	28	502	113	615	377	72	449
93	9	0	9	8	5	13	343	58	401	298	67	365
94	64	0	64	16	0	16	356	122	478	372	112	484
B												
91	13	0	13	16	5	21	303	63	366	489	115	604
92	4	0	4	13	15	28	333	11	344	493	55	548
93	19	0	19	18	5	23	298	12	310	307	43	350
94	61	0	61	8	0	8	128	18	146	173	19	192
C												
91	38	0	38	11	8	19	607	210	817	548	237	785
92	11	0	11	10	12	22	690	171	861	586	74	660
93	19	0	19	5	2	7	447	97	544	371	31	402
94	104	0	104	14	1	15	375	24	399	462	40	502
D												
91	8	0	8	19	3	22	424	60	484	616	105	721
92	8	0	8	15	7	22	374	1	375	645	32	677
93	25	0	25	13	8	21	311	13	324	462	79	541
94	12	0	12	4	0	4	114	10	124	136	22	158
E												
91	33	0	33	35	8	43	314	70	384	504	254	758
92	13	0	13	12	12	24	265	19	284	556	57	613
93	25	0	25	7	3	10	211	79	290	419	53	472
94	69	1	70	43	3	46	564	128	692	661	157	818
F												
91	19	0	19	44	5	49	353	68	421	409	67	476
92	7	0	7	8	16	24	404	16	420	246	26	272
93	11	0	11	8	0	8	191	8	199	117	57	174
94	12	0	12	6	1	7	143	30	173	772	150	922
G												
91	36	0	36	13	5	18	75	21	96	902	299	1201
92	92	0	92	0	15	15	14	2	16	1028	162	1190
93	45	0	45	6	0	6	41	1	42	873	177	1050
H												
91	74	0	74	14	2	16	36	4	40	1038	245	1283
92	84	0	84	3	8	11	16	1	17	1103	171	1274
93	130	0	130	5	3	8	41	1	42	987	132	1119

In Tab. 5 sind die vier häufigsten Laufkäferarten aufgelistet, die nicht markiert und mit Ausnahme von *Calosoma inquisitor* in die Gehege zurückgesetzt wurden. Auffälligerweise waren *Calosoma inquisitor* und *Pterostichus oblongopunctatus* am Standort Ketteler Horst sehr häufig. *Poecilus cupreus* und *Platynus assimilis* waren im Wartenhorster Sundern häufiger.

3.3 Die Entwicklung der Gehegebestände von *Carabus auronitens*

Zu Beginn des Frühjahres 1991 wurden jeweils 22 - 26 ♂♂ und 25 ♀♀ (Kohorte I) in die Gehege C, D, E und F am Standort Wartenhorster Sundern und in Gehege G und H am Standort Ketteler Horst eingesetzt (Tab. 1).

Die Populationsentwicklung am Standort Wartenhorster Sundern verlief in den einzelnen Gehegen sehr unterschiedlich (Abb. 7 u. Tab. 6). In Gehege D und E stabilisierten sich die Individuenzahlen, obwohl die Anzahl der Jungtiere im Herbst 1991 relativ niedrig war (Kohorte II: 5 - 20 Jungtiere). Auffällig war die hohe Anzahl an Jungtieren (75) im Herbst 1994 in Gehege E. Während die Individuenzahl in Gehege C in den Jahren 1992 und 1993 noch relativ hoch war, sank sie 1994 auf 13 Alttiere und 7 Jungtiere ab. Noch schneller verlief die Reduzierung der Population in Gehege F.

Bemerkenswert war, daß im Herbst 1991 am Standort Ketteler Horst keine Jungtiere nachgewiesen wurden. In den Herbstsaisons 1992 und 1993 fand aber auch hier trotz niedriger Abundanz eine Reproduktion statt (Tab. 6). Dennoch nahm bis 1994 die Populationsgröße bis auf 6 Tiere in Gehege G und 3 Tiere in Gehege H ab. Die Gehege F, G und H wurden am Ende der Frühjahrsaison 1994 aufgegeben.

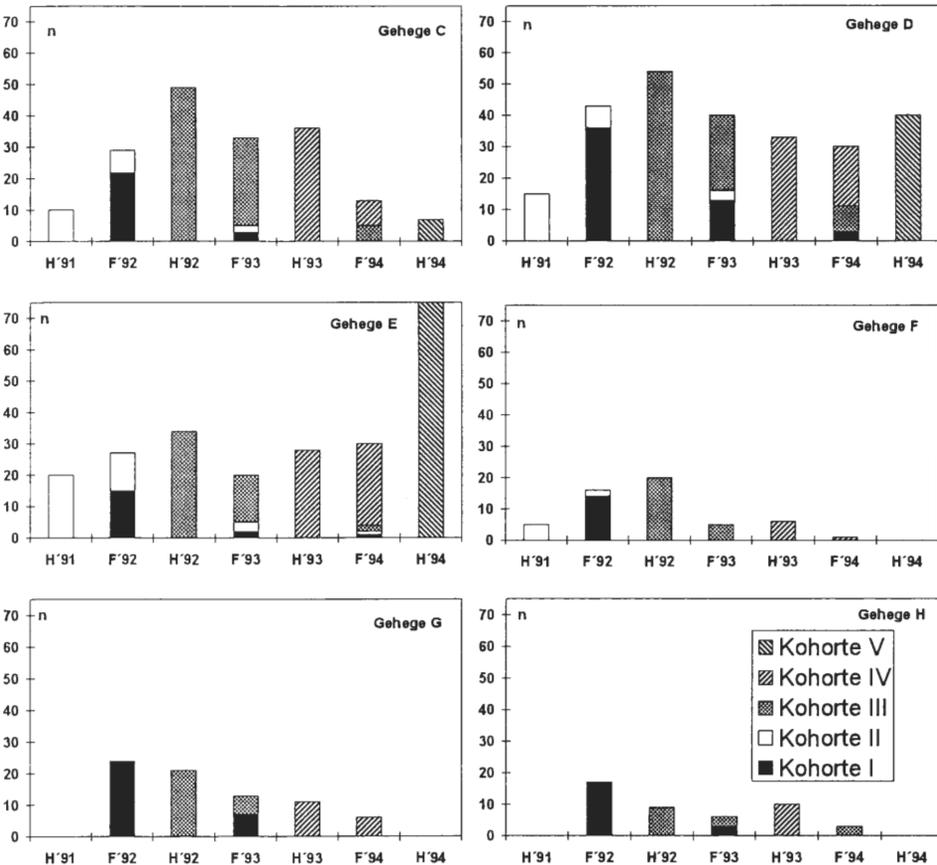


Abb. 7: Anteile der Generationen an den Frühjahrsbeständen 1992 - 1994 sowie die Herbstbestände in den Jahren 1991 - 1994.

In Kapitel 3.4 wird gezeigt, daß für die Stabilisierung in Gehege E eine hohe Natalität, in Gehege D eine geringe Mortalität bestimmend war. Die möglichen Ursachen für die unterschiedliche Entwicklung der Individuenzahlen in den Gehegen werden in Kapitel 4.2 und 4.3 erörtert.

Tab. 6: Individuenanzahlen der Kohorten von *C. auronitens* in den Gehegen. K I = Kohorte I: ausgesetzte Tiere Frühjahr 1991 - K II = Kohorte II: im Herbst 1991 geschlüpfte Tiere - K III = Kohorte III: im Herbst 1992 geschlüpfte Tiere - K IV = Kohorte IV: im Herbst 1993 geschlüpfte Tiere - K V = Kohorte V: im Herbst 1994 geschlüpfte Tiere - * Versuch nach der Herbstsaison 1993 beendet.

Jahr	Herkunft	Tiefland				Hochland				Tiefland					
		Standort								Wartenhorster Sundern				Ketteler Horst	
Gehege		C		D		E		F		G		H			
einheimische Käfer entfernt				x				x				x			
Geschlecht		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀		
1991	K I	26	25	24	25	22	25	23	25	25	25	25	25		
	K I (nicht wiedergefangen)	3	2	1	2	2	0	0	3	2	2	4	6		
	K II (Jungtiere im Herbst)	4	6	10	5	9	11	1	4	0	0	0	0		
1992	K I	7	15	16	20	6	9	7	7	8	16	10	7		
	K II (Wiederfänge)	0	4	6	1	6	6	0	2	0	0	0	0		
	K II (erstmal gefangen)	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	Gesamt-Frühjahrsbestand	8	21	22	21	12	15	7	9	8	16	10	7		
	K III (Jungtiere im Herbst)	25	24	29	25	18	16	5	15	13	8	3	6		
1993	K I	0	3	4	9	1	1	0	0	2	5	2	1		
	K II	1	1	3	0	1	2	0	0	0	0	0	0		
	K III (Wiederfänge)	9	13	9	8	9	3	2	3	2	4	1	2		
	K III (erstmal gefangen)	2	4	6	1	3	0	0	0	0	0	0	0		
	Gesamt-Frühjahrsbestand	12	21	22	18	14	6	2	3	4	9	3	3		
K IV (Jungtiere im Herbst)	19	17	13	20	13	15	3	3	4	7	3	7			
1994	K I	0	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0		
	K II	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		
	K III	1	4	3	5	2	0	0	0	0	0	1	2		
	K IV (Wiederfänge)	2	3	6	10	9	15	1	0	3	3	0	0		
	K IV (erstmal gefangen)	3	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0		
	Gesamt-Frühjahrsbestand	6	7	12	18	14	16	1	0	3	3	1	2		
K V (Jungtiere im Herbst)	2	5	17	23	38	37	0	0	*	*	*	*			

3.4 Überlebens- und Nettoreproduktionsraten sowie Anteile der Generationen am Frühjahrsbestand

Die Nettoreproduktionsrate [R] läßt sich bei *C. auronitens* aufgrund der getrennten jahreszeitlichen Aktivitätsphasen von Jung- und Alttieren berechnen (ALTHOFF et al. 1992): im Herbst sind frischgeschlüpfte Käfer obligatorisch aktiv, während überlebende Alttiere dormant sind. R ist der Quotient aus der Anzahl im Herbst geschlüpfter Jungtiere und der Anzahl der ♀♀ in der Frühjahrsaison desselben Jahres. Bei der Berechnung von R des Jahres i werden auch die Jungtiere berücksichtigt, die erstmals im Frühjahr des Jahres i + 1 gefangen wurden. Dabei wird bei einer Version der Berechnung die Wintermortalität der Jungtiere berücksichtigt (R1), bei der anderen nicht (R2) (Tab. 7).

Im ersten Untersuchungsjahr war die Nettoreproduktionsrate in allen Gehegen niedrig (maximal 0,80 in Gehege E, Tab. 7). Am Standort Ketteler Horst reproduzierten die Gehe-

gepopulationen 1991 überhaupt nicht; in den Jahren 1992 und 1993 lag hier die Netto-reproduktionsrate zwischen 1,22 und 3,33. In den Gehegen am Standort Wartenhorster Sundern waren die Netto-reproduktionsraten im Mittel deutlich größer. Häufig wurden Raten $\geq 2,00$ erreicht, in Gehege E sogar Werte von 5,00 (1993 und 1994).

Unsere Befunde bestätigen, daß *C. auronitens* mehrjährig ist (Tab. 6). Allerdings zeigen die Überlebensraten von Frühjahr zu Frühjahr starke Schwankungen: 29 - 73% der ausgesetzten Tiere (Kohorte I) wurden im Frühjahr 1992 wiedergefangen. Von diesen waren bis zu 35% auch im Frühjahr 1993 aktiv; sogar im Frühjahr 1994 wurden noch einige der 1991 ausgesetzten Tiere wiedergefangen (in Gehege D und E; Tab. 6). Die relativ hohen Überlebensraten sind um so erstaunlicher, als sich unter den 1991 ausgesetzten Individuen mit großer Wahrscheinlichkeit auch alte Tiere befanden, die schon eine oder mehrere Reproduktionssaisons überlebt hatten.

Die Jungtiere am Standort Wartenhorster Sundern überlebten vom Herbst zum Frühjahr mit Anteilen von 17 - 86%, wobei die Kohorte IV in Gehege C sowie die Kohorten III und IV in Gehege F durch niedrige Werte (Tab. 7) auffallen. Die Kohorten III und IV in Gehege E zeichnen sich dagegen durch relativ hohe Überlebensraten (60 - 86%) vom Herbst zum Frühjahr aus, von Herbst 1993 bis zum Frühjahr 1994 überlebten hier sogar alle ♀♀ (Tab. 6). Bei der geringen Zahl an Tieren in Gehege G und H bewirkten vermut-

Tab. 7: Reproduktions- und Überlebensraten in den Jahren 1991 - 1994. - Berechnung der Netto-reproduktionsrate unter Berücksichtigung der Wintermortalität: $R_1 = (a + b)/n$; n: Anzahl der ♀♀ während der Frühjahrsaison i; a: Anzahl der im Herbst i nachgewiesenen Jungtiere; b: Anzahl der nicht im Herbst nachgewiesenen Jungtiere. - $b = (a \times c)/a'$; c: Anzahl der erstmalig im Frühjahr i + 1 gefangenen Jungtiere; a' = Anzahl der von a überlebenden Tiere. - Berechnung der Netto-reproduktionsrate ohne Berücksichtigung der Wintermortalität: $R_2 = (a + c)/n$. Überlebensrate in %: Anteil der überlebenden Tiere (♂♂+♀♀) am Bestand der vorherigen Saison; * Versuch nach Herbst 1993 beendet; ** Anzahl der erstmalig im Frühjahr 1995 aktiven Jungtiere unbekannt; # ausschließlich der erstmalig im Frühjahr gefangenen Jungtiere.

Herkunft	Tiefland				Hochland				Tiefland			
	Wartenhorster Sundern				Wartenhorster Sundern				Ketteler Horst			
Gehege	C		D		E		F		G		H	
Reproduktionsrate	R ₁	R ₂	R ₁	R ₂	R ₁	R ₂	R ₁	R ₂	R ₁	R ₂	R ₁	R ₂
1991	0,70	0,52	0,60	0,60	0,80	0,80	0,20	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00
1992	2,83	2,62	3,63	2,90	2,83	2,47	2,22	2,22	1,31	1,31	1,28	1,28
1993	2,74	1,86	2,17	2,00	5,43	5,00	2,00	2,00	1,22	1,22	3,33	3,33
1994	**	1,00	**	2,22	**	4,69	**	0,00	*	*	*	*
Überlebensraten												
Kohorte I F91/F92	43		75		32		29		48		34	
Kohorte I F92/F93	14		35		13		0		29		18	
Kohorte I F93/F94	0		33		50		0		0		0	
Kohorte II H91/F92 #	40		47		60		40		-		-	
Kohorte II F92/F93	28		43		25		0		0		0	
Kohorte II F93/F94	18		25		13		20		0		0	
Kohorte III H92/F93 #	45		31		86		25		29		33	
Kohorte III F93/F94	18		33		13		20		0		100	
Kohorte IV H93/F94 #	14		48		86		9		55		0	

lich zufällige Ereignisse eine starke Streuung der Überlebensraten der Jungtiere (0 - 55%).

Wie in Abb. 7 dargestellt wird, bestanden die "Tieflandpopulationen" (C und D) im Winterhorster Sundern im Frühjahr 1992 überwiegend aus Tieren der Kohorte I (22 bzw. 37 Individuen) (nur jeweils 7 Tiere der Kohorte II). Im darauffolgenden Frühjahr nimmt der Anteil der Kohorte I stark ab, wird aber in beiden Gehegen durch jüngere Tiere der Kohorte III ersetzt. Im Frühjahr 1994 unterscheiden sich die Gehegepopulationen C und D hinsichtlich ihrer Individuenzahl deutlich voneinander. Während in Gehege C Kohorte III und IV mit insgesamt nur 13 Tieren schwach vertreten sind (und Kohorte I ganz fehlt), kommen in dieser Saison im Gehege D 8 Tiere der Kohorte III und 19 Jungtiere der vierten Kohorte und darüber hinaus sogar noch 3 Tiere der Kohorte I vor.

Auch die Entwicklung der beiden Hochlandpopulationen unterscheidet sich voneinander (Gehege E und F). Im Herbst 1991 wurden in Gehege E 20 und in F nur 5 Tiere registriert. Im Frühjahr 1992 setzt sich die E-Population etwa je zur Hälfte aus Kohorte I und II, die F-Population hingegen ganz überwiegend aus Tieren der Kohorte I zusammen. Im Frühjahr 1993 befinden sich aufgrund der relativ hohen Reproduktionsrate im Jahr 1992 überwiegend Jungtiere der Kohorte III im Bestand E. Im Gehege F befinden sich im Frühjahr 1993 nur einige Jungtiere aus dem Herbst 1992. Eine hohe Anzahl an Nachkommen wird in Gehege E auch im Jahr 1993 und insbesondere 1994 registriert. Dagegen bricht die Population in Gehege F aufgrund geringer Überlebensraten und relativ niedriger Reproduktionsraten zusammen (Abb. 7).

Auch am Standort Ketteler Horst ist von 1992 bis 1994 eine stetige Abnahme der Abundanzen zu verzeichnen, 1994 sind nur noch wenige Einzeltiere aktiv. Nur im Jahre 1993 setzen sich an diesem Standort die Bestände aus zwei Kohorten (I und III) zusammen (Abb. 7).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß in den Gehegen D und E die Bestände bis 1994 annähernd konstant geblieben sind, während in Gehege C die Individuenzahl stark reduziert ist, und die Bestände in Gehege F, G und H praktisch ausgestorben sind. Für die Stabilisierung des Bestandes D war vor allem eine relativ hohe Überlebenswahrscheinlichkeit der Alttiere maßgeblich (25 - 75%), während der Bestand in Gehege E trotz z.T. erheblich geringerer Überlebenswahrscheinlichkeit der Alttiere (13 - 50%) aufgrund hoher Nettoreproduktionsraten (und niedriger Mortalität der Jungtiere) überlebte. In der Diskussion (s. Kap. 4.2) wird erörtert, inwieweit unsere Daten im Sinne eines "trade off" zwischen Reproduktion und Überlebensraten interpretiert werden können. Der starke Rückgang in Gehege C von 1993 auf 1994 war wesentlich durch geringe Überlebensraten sowohl bei Jungtieren wie bei Alttieren bedingt (in der Mitte der Frühjahrssaison 1994 verschwanden plötzlich alle Tiere). Das faktische Aussterben in Gehege F wurde durch hohe Mortalitätsraten und relativ geringe Reproduktionsraten verursacht. Auch in den Gehegen G und H waren in der Regel sowohl die Nettoreproduktionsraten als auch die Überlebensraten gering.

In den folgenden Kapiteln wird geprüft, inwieweit sich die Unterschiede in der Entwicklung der Gehege-Bestände im individuellen Aktivitätsverhalten bzw. in der individuellen Entwicklung (Gewicht, postecdyale Reifung) widerspiegeln.

3.5 Anzahl der Fänge und Aktivitätsintensität

Im folgenden wird analysiert, ob sich die Gehegebestände hinsichtlich der lokomotorischen Aktivität unterscheiden. Um den Einfluß eventuell unterschiedlicher Mortalitätsraten zu minimieren, bleiben im folgenden alle Tiere unberücksichtigt, die nur einmal in

einer Saison gefangen wurden. Unterschiede zwischen den Fangzahlen in den verschiedenen Jahren sind z.T. dadurch bedingt, daß in den Jahren 1992 und 1993 einmal wöchentlich, in den Jahren 1991 und 1994 zweimal gefangen wurde.

Der Vergleich der mittleren Fangzahl und der mittleren Aktivitätsintensität (s.u.) mit dem t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen (SACHS 1992) ergab, daß sich die Bestände in den Gehegen C und D (Tieflandbestände Wartenhorster Sundern), G und H (Tieflandbestände Ketteler Horst) sowie E und F (Hochbestände Wartenhorster Sundern) jeweils nicht signifikant unterschieden. Die Bestände konnten deshalb nach ihrer Herkunft und ihrem Standort zusammengefaßt werden.

In der Frühjahrssaison des ersten Versuchsjahres (1991) unterscheiden sich die Tiere der drei Gruppen hinsichtlich der mittleren Anzahl der Fänge pro Tier (Tab. 8). Die Tieflandtiere sind am Standort Ketteler Horst durchschnittlich nur 2,9 - 3,2 mal, am Standort Wartenhorster Sundern 4,9 - 5,6 mal gefangen worden. Bei den eingesetzten Hochlandtieren (Gehege E + F) wurden hohe Fangzahlen von 7,4 - 8,5 festgestellt. Die Fangzahlen von ♂♂ und ♀♀ unterscheiden sich 1991 wenig. In den nachfolgenden Jahren differieren die Werte von ♂♂ und ♀♀ insgesamt stärker: die ♂♂ werden häufiger wiedergefangen als die ♀♀.

Tab. 8: Mittlere Anzahl der Fänge pro Tier.

Standort	Frühjahrssaison						Herbstsaison						
	Wartenhorster Sundern				Ketteler Horst		Wartenhorster Sundern				Ketteler Horst		
	C + D		E + F		G + H		C + D		E + F		G + H		
Gehege	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
1991	\bar{X}	5,6	4,9	8,5	7,4	3,2	2,9	3,1	3,2	4,7	3,9	**	**
	s	3,1	2,0	3,5	3,6	1,2	0,9	1,0	1,1	3,8	1,6	**	**
	n ₁	42	44	42	45	31	36	9	8	7	12	**	**
	n ₂	4	2	1	2	13	7	5	3	3	3	**	**
1992	\bar{X}	5,1	4,0	7,7	5,8	4,9	4,0	2,7	2,4	2,7	2,5	3,3	2,9
	s	1,9	2,2	3,6	3,8	1,9	1,6	1,5	1,0	1,8	1,2	1,4	1,1
	n ₁	23	38	16	21	16	19	22	24	14	19	11	11
	n ₂	7	4	3	3	3	4	32	25	9	12	5	3
1993	\bar{X}	4,3	3,9	7,4	3,3	3,4	2,9	2,6	2,9	2,8	3,3	2,6	2,2
	s	1,4	1,3	4,5	1,2	1,1	1,1	1,2	1,1	1,0	1,0	1,4	0,8
	n ₁	23	34	14	6	7	7	10	16	12	14	6	9
	n ₂	11	5	2	3	0	5	22	21	4	4	1	5
1994	\bar{X}	8,2	4,5	9,2	7,8	*	*	2,7	2,5	4,5	4,0	*	*
	s	3,2	2,5	4,3	3,2	*	*	1,0	1,2	2,3	2,6	*	*
	n ₁	13	20	13	15	*	*	10	12	30	28	*	*
	n ₂	5	5	2	1	*	*	9	16	8	9	*	*

\bar{X} Mittelwert; s Standardabweichung; n₁ Anzahl der mindestens zweimal gefangenen Individuen; n₂ Anzahl der nur einmal gefangenen Tiere; ** keine Individuen gefangen; * Versuch nach dem Herbst 1993 beendet.

In den Jahren 1992 - 1993 unterscheiden sich die Tieflandpopulationen der beiden Gehegestandorte nicht mehr. Die mittlere Fangzahl beträgt für die ♂♂ ca. 4,5 und für die ♀♀ ca. 4. Die Hochlandtiere zeichnen sich demgegenüber wie 1991 auch in den folgenden Untersuchungsjahren durch deutlich höhere Fangzahlen aus (♂♂: 7,4 - 9,2; ♀♀: 5,8 -

7,8) (Tab.8). Dieser Unterschied zwischen den Tiefland- und Hochlandbeständen ist bei den ♂♂ häufiger als bei den ♀♀ statistisch signifikant (Tab. 9).

Tab. 9: Vergleich der individuellen Fangraten unter Anwendung des t-Tests für ungleiche Varianzen. Lesebeispiel: In der Frühjahrssaison 1991 unterscheiden sich die ♂♂ der Gehege E + F von den ♂♂ der Gehege C + D signifikant mit $t = 4,02$. Die ♀♀ der Gehege E + F unterscheiden sich signifikant von den ♀♀ der Gehege C + D mit $t = 4,06$.

Frühjahrssaison 1991				Herbtsaison 1991			
♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H	♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H
C + D		$t=4,02$ a	$t=4,57$ a	C + D		$t=1,09$	**
E + F	$t=4,06$ a		$t=9,11$ a	E + F	$t=1,16$		**
G + H	$t=5,94$ a	$t=8,08$ a		G + H	**	**	

Frühjahrssaison 1992				Herbtsaison 1992			
♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H	♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H
C + D		$t=2,64$ b	$t=0,32$	C + D		$t=0,00$	$t=1,13$
E + F	$t=1,99$		$t=2,75$ b	E + F	$t=0,29$		$t=0,94$
G + H	$t=0,00$	$t=2,00$		G + H	$t=1,28$	$t=0,93$	

Frühjahrssaison 1993				Herbtsaison 1993			
♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H	♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H
C + D		$t=2,50$ b	$t=1,77$	C + D		$t=0,42$	$t=0,00$
E + F	$t=1,11$		$t=2,17$ b	E + F	$t=1,04$		$t=0,31$
G + H	$t=2,12$	$t=0,62$		G + H	$t=1,83$	$t=2,64$ b	

Frühjahrssaison 1994				Herbtsaison 1994			
♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H	♀♀ \ ♂♂	C + D	E + F	G + H
C + D		$t=0,63$	*	C + D		$t=3,42$ a	*
E + F	$t=3,31$ a		*	E + F	$t=2,50$ b		*
G + H	*	*		G + H	*	*	

b: $p < 0,05$ a: $p < 0,01$

** keine wiedergefangenen Individuen; * Versuch nach Herbst 1993 beendet

Die unterschiedlichen mittleren Fangzahlen zwischen Tiefland- und Hochlandbeständen legen die Vermutung nahe, daß die Hochlandtiere intensiver aktiv waren. Um diese Vermutung zu testen, wurde die mittlere Aktivitätsintensität berechnet (Tab. 10). Die individuelle Aktivitätsintensität ist der Quotient aus der Anzahl der Fänge und der Länge der Aktivitätsspanne (Abstand zwischen erstem und letztem Fang in einer Saison in Tagen).

Tab. 10: Mittlere Aktivitätsintensität in den Frühjahrssaisons. Die individuelle Aktivitätsintensität ist der Quotient aus der Anzahl der individuellen Fänge und der Länge der individuellen Aktivitätsspanne (Abstand zwischen erstem und letztem Fang in einer Saison in Tagen).

Standort	Wartenhorster Sundern				Ketteler Horst	
	C + D		E + F		G + H	
Gehege						
Geschlecht	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1991	\bar{x} 0,152	0,135	0,121	0,130	0,183	0,164
	s 0,076	0,038	0,038	0,090	0,127	0,186
	n 42	44	42	45	31	35
1992	\bar{x} 0,131	0,135	0,116	0,120	0,149	0,135
	s 0,037	0,059	0,052	0,069	0,060	0,048
	n 23	38	16	21	16	20
1993	\bar{x} 0,130	0,108	0,109	0,080	0,160	0,181
	s 0,053	0,062	0,044	0,048	0,114	0,109
	n 23	34	14	6	7	7
1994	\bar{x} 0,198	0,155	0,150	0,118	*	*
	s 0,060	0,168	0,066	0,058	*	*
	n 11	17	13	15	*	*

Wie die Werte in Tab. 10 zeigen, bestätigt sich die Annahme einer höheren Aktivitätsintensität der Hochlandtiere nicht, vielmehr waren die Tieflandtiere intensiver aktiv. Der Unterschied war 1991 zwischen den ♂♂ der Bestände C + D und E + F signifikant. Auch am Standort Ketteler Horst (Gehege G + H) waren die ♂♂ 1991 signifikant intensiver aktiv als die ♂♂ aus dem Hochland in den Gehegen E + F (Tab. 11).

Tab. 11: Vergleich der mittleren Aktivitätsintensität in den Frühjahrssaisons unter Anwendung des t-Tests für ungleiche Varianzen. Lesebeispiel s. Tab. 9.

1991				1992					
♀♀	♂♂	C + D	E + F	G + H	♀♀	♂♂	C + D	E + F	G + H
C + D			t=2,36 b	t=1,21	C + D			t=0,99	t=1,07
E + F	t=0,34			t=2,63 b	E + F	t=0,84			t=1,66
G + H	t=0,91	t=0,99			G + H	t=0,00	t=0,81		
1993				1994					
♀♀	♂♂	C + D	E + F	G + H	♀♀	♂♂	C + D	E + F	G + H
C + D			t=1,30	t=0,67	C + D			t=1,87	*
E + F	t=1,26			t=1,14	E + F	t=0,85			*
G + H	t=1,67	t=1,81			G + H	*	*		

b: p<0,05

* Versuch nach Herbst 1993 beendet

Die höhere mittlere Anzahl der Fänge pro Tier in den Hochlandbeständen ist offenbar wesentlich eine Folge längerer individueller Aktivitätsspannen (Kap. 3.8). Die mittlere Anzahl der Fänge pro frischgeschlüpftem Tier im Herbst ist erheblich niedriger als während der Reproduktionsaison (Tab. 8). Unterschiede in den Fangraten zwischen Tiefland- und Hochlandtieren treten nur im Jahr 1994 auf (Tab. 9).

3.6 Temperaturabhängigkeit der Fangzahlen

Nach Untersuchungen an Gehegepopulationen von *C. auronitens* im natürlichen Habitat im Tiefland ist die Zahl der gefangenen Tiere in der Frühjahrssaison eng mit der Temperatur in der 1. Nachthälfte korreliert (KLENNER 1990, ALTHOFF 1990, NIEHUES 1991, ALTHOFF et al. 1992, 1994). Bei unserem Experiment interessiert vor allem, ob sich Tiefland- und Hochlandtiere hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit der Aktivität im Frühjahr unterscheiden. Um die unterschiedlich großen Gehebestände vergleichen zu können, wurde die Fangzahl normiert. Die normierte Fangzahl ist der Quotient aus der Anzahl der Tiere, die am Fangtermin *i* gefangen wurden, und der Differenz "kumulative Anzahl der Erstfänge am Fangtermin *i* minus kumulative Anzahl der Letztfänge am Fangtermin (*i*-1)" [diese Differenz ist gleich der Mindestanzahl der am Fangtermin *i* aktiven Tiere]. Auf 100% normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven der Frühjahrssaisons sind in Abb. 10 dargestellt.

Da insbesondere am Ende der Frühjahrssaison die Aktivität von *C. auronitens* durch endogene Faktoren beeinflusst wird, sind in diese Berechnung nur Fangtermine bis Mitte Mai eingegangen (ALTHOFF et al. 1992, 1994). Fangzahlen und Mindestanzahl der aktiven Tiere der Gehege C und D (Tieflandbestände) sowie E und F (Hochlandbestände) wurden zusammengefaßt. Die Fänge in Gehege C wurden im Frühjahr 1994 nicht berücksichtigt, da unerwartet ab Anfang Mai 1994 in diesem Gehege keine Tiere mehr gefangen wurden (vgl. Kap. 3.3 und 4.3). Wir analysierten die Temperaturabhängigkeit der Fangzahl der eingesetzten Tiere (Kohorte I) im Frühjahr 1991 und ihrer Nachkommen (Kohorte II-IV) im Frühjahr 1992 - 1994 (Tab. 12).

Tab. 12: Statistischer Zusammenhang zwischen normierter Fangrate und Temperatur um 22.00 Uhr MESZ in der Frühjahrssaison bei Kohorte I (ausgesetzte Tiere) im Jahre 1991 und bei den Kohorten II - IV (in den Gehegen von 1991 -1993 geschlüpfte Tiere) in den Frühjahrssaisons 1992 - 1994.

Gehege	Kohorte I				Kohorte II - IV			
	C + D	E + F	C + D	E + F	C + D	E + F	C + D	E + F
Geschlecht	♂♂		♀♀		♂♂		♀♀	
r	0,82	0,75	0,78	0,62	0,61	0,58	0,59	0,58
p	<0,01	<0,01	<0,01	<0,05	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
m	3,85	4,26	4,23	2,92	5,11	3,42	3,56	2,63
t-Wert ¹	0,094		0,283		0,506		0,357	
a	2,65	1,50	2,71	-1,14	2,72	-0,36	3,38	2,71
a'	-10,2	-6,4	-11,5	3,34	-13,9	1,22	-12,06	-7,11
t-Wert ²	0,863		3,127 p<0,01		1,1735		0,631	
n	11	11	11	11	33	33	33	33

r = Korrelationskoeffizient; m = Steigung der Regessionsgeraden; t-Wert¹ = Vergleich der Regressionskoeffizienten; a = Schnittpunkt der Regessionsgeraden mit der x-Achse; a' = Schnittpunkt der Regessionsgeraden mit der y-Achse; t-Wert² = Vergleich der y-Achsenabschnitte; n = Anzahl der Fangnächte; p = Irrtumswahrscheinlichkeit des Korrelationskoeffizienten.

Die normierten Fangzahlen sind signifikant mit der Temperatur in der 1. Nachthälfte (22.00 MESZ) korreliert (Tab. 12). Unterschiede zwischen den Tieren unterschiedlicher Herkunft werden durch die Regressionsgeraden deutlich (Abb. 8 und 9). Die Regressionsgerade schneidet die X-Achse in den Diagrammen der Kohorte I der Gehege C + D bei höheren Werten als in den Diagrammen der Kohorte I der Gehege E + F (C + D: ♂♂

2,65°C, ♀♀ 2,71°C; E + F: ♂♂ 1,50°C, ♀♀ -1,14°C). Außerdem ist die Regressionsgerade bei den Weibchen der Gehege E + F flacher als bei den Weibchen der Gehege C + D ($m = 2,92$ bzw. $m = 4,23$; Abb. 8). Beim Vergleich der y-Achsenabschnitte ergibt sich dementsprechend bei den Weibchen der Kohorte I ein signifikanter Unterschied zwischen Tiefland- und Hochlandtieren (Tab. 12): die ♀♀ aus dem Hochland sind weniger tempe-

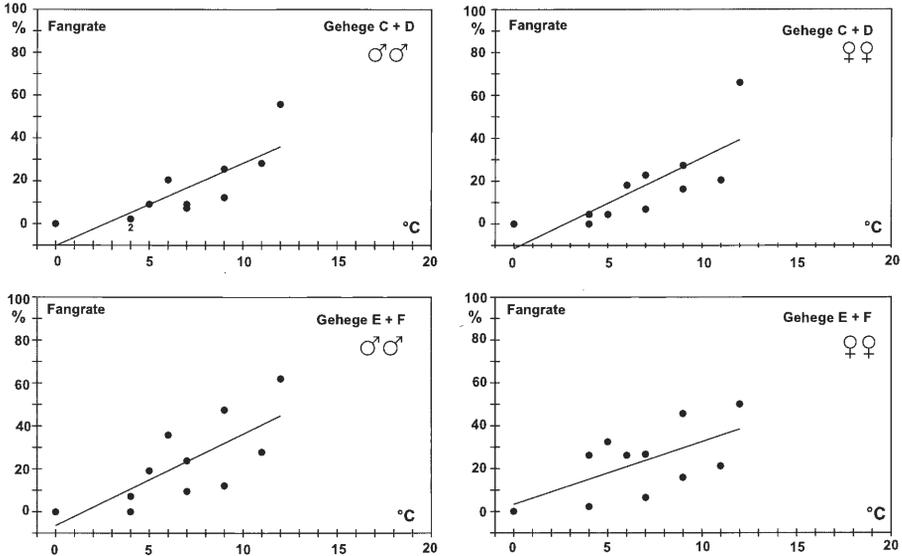


Abb. 8: Korrelation zwischen Temperatur der bodennahen Luft um 22.00 MESZ und den normierten Fangraten der Kohorte I in der Frühjahrssaison 1991.

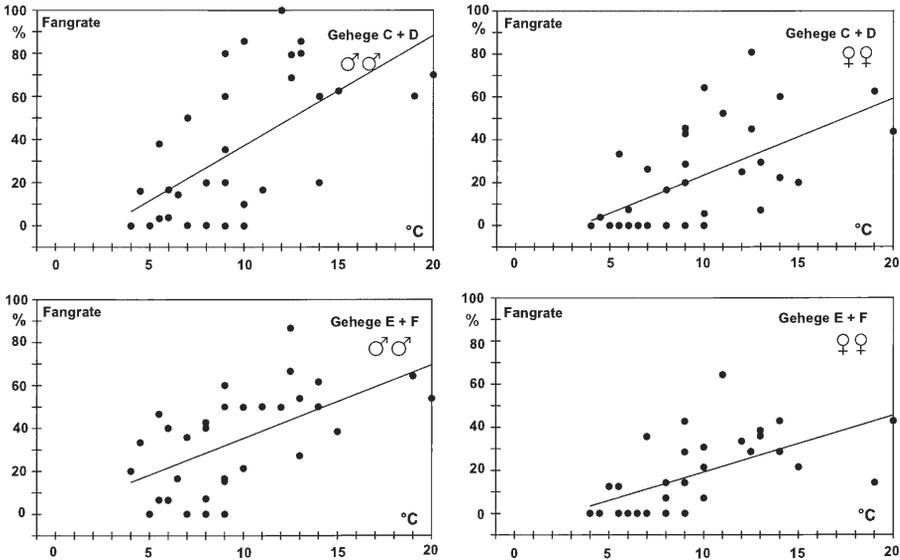


Abb. 9: Korrelation zwischen Temperatur der bodennahen Luft um 22.00 MESZ und den normierten Fangraten der Kohorten II-IV in den Frühjahrssaisons 1992 - 1994.

raturabhängig als die ♀♀ aus dem Flachland; insbesondere fällt auf, daß ein größerer Anteil der Hochland-♀♀ schon bei niedrigen Temperaturen gefangen wurde. Die eingesetzten ♂♂ unterscheiden sich hingegen nicht. Bei den Nachkommen der eingesetzten Tiere sind die Unterschiede hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit der Fangzahl im Frühjahr nicht signifikant. Allerdings fällt auf, daß bei männlichen und weiblichen Nachkommen der Hochlandbestände die Regressionsgerade flacher verläuft als bei den Tieflandtieren und die X-Achse bei niedrigeren Werten schneidet (Tab. 12, Abb. 9).

3.7 Verlauf der Frühjahrs- und Herbstsaison

Der Verlauf der Frühjahrs- und Herbstsaison wird durch die auf 100% normierten kumulativen Erst- und Letztfangkurven dargestellt. Die kumulative Erstfangkurve gibt an, wieviele Tiere bis zu einem bestimmten Zeitpunkt innerhalb einer Saison mindestens einmal gefangen worden sind; aus den kumulativen Letztfangkurven kann abgelesen werden, wieviele Tiere bis zu einem bestimmten Zeitpunkt zum letztenmal in der betreffenden Saison gefangen worden sind. Unterschiede in der Saisonalität zwischen den Gehegebeständen unterschiedlicher Herkunft werden besonders durch den Zeitpunkt deutlich, an dem der 50%-Wert der Erst- und Letztfangkurve überschritten wird (Abb. 10).

Der überwiegende Anteil der Tiere wurde in den Frühjahrssaisons bis Ende April mindestens einmal gefangen. Ein deutlicher Unterschied zwischen den Gehegebeständen wurde nur 1993 registriert: Die ♀♀ der Hochlandbestände wurden im Mittel später aktiv als die ♀♀ der Tieflandbestände (Abb. 10). Die Verzögerung des Aktivitätsbeginns im Frühjahr 1991 ist dadurch bedingt, daß die Tiere erst am 3. April in die Gehege eingesetzt worden waren.

Aus der normierten kumulativen Letztfangkurve läßt sich das Ende der Aktivitätssaison der im Frühjahr aktiven Tiere ablesen (Abb. 10). Deutlich wird durch diese Darstellung der Unterschied zwischen den Tiefland- und Hochlandbeständen in Gehegen C und D und E und F. *C. auronitens* aus dem Tiefland (Gehege C + D) beendet seine Aktivität überwiegend im Juni. Dagegen ist der Anteil der noch aktiven Individuen der Hochlandbestände (Gehege E + F) im Juni noch relativ groß. Die 50%-Marke der Letztfangkurven wird im Tieflandbestand Ende Mai bis Anfang Juni, bei dem Hochlandbestand in der Regel etwa 20 - 30 Tage später erreicht. Eine Ausnahme stellen die ♂♂ im Jahr 1992 dar: Hochland- und Tieflandbestand überschreiten zum gleichen Zeitpunkt den 50%-Wert der kumulativen Letztfangkurve, jedoch wurden auch 1992 in den Gehegen E + F die letzten ♂♂ fast einen Monat später als in Gehegen C + D gefangen.

C. auronitens ist nach dem Schlüpfen während der postecdysialen Reifungsphase obligatorisch aktiv, um Nahrung aufzunehmen (KLENNER 1990). Nach frühestens 3 Wochen ist die Reifungsphase beendet. Aus Abb. 11 wird deutlich, daß die Hochlandtiere in allen Jahren im Mittel früher gefangen wurden als die Tieflandtiere. Der Unterschied im Beginn der Herbstsaison zwischen Hochland- und Tieflandtieren betrug in den Untersuchungsjahren bis zu einem Monat: Im Mittel der Jahre 1992 - 1994 wurden die ersten Jungtiere der Hochlandpopulation schon Anfang bis Mitte Juli gefangen, während junge Tieflandtiere erst Mitte August auftraten. Dieser Unterschied spiegelt sich auch im weiteren Aktivitätsverlauf wider: Der 50%-Wert der normierten kumulativen Erstfangkurve wird von den Hochlandbeständen im Mittel der Jahre etwa 25 Tage früher erreicht (Abb. 11). Obwohl in den Hochlandbeständen die Schlupfsaison erheblich früher beginnt, wurden jedoch - wie in den Tieflandbeständen - bis in den September hinein frisch geschlüpfte Tiere gefangen.

Im Vergleich zu den Jahren 1992 - 1994 zeichnet sich das erste Untersuchungsjahr, in dem die Tiere in die Gehege eingesetzt wurden, durch eine in den Herbst verschobene kürze-

re Aktivitätssaison aus. Aber auch 1991 schlüpft der größte Teil der Hochlandtiere im Mittel früher als die der Tieflandtiere (Abb. 11). Es kann vermutet werden, daß das frühe Erscheinen der Jungtiere die Folge einer früh beginnenden Eiablage und/oder einer schnelleren präimaginalen Entwicklung der Hochlandtiere ist (vgl. Kap. 4.4).

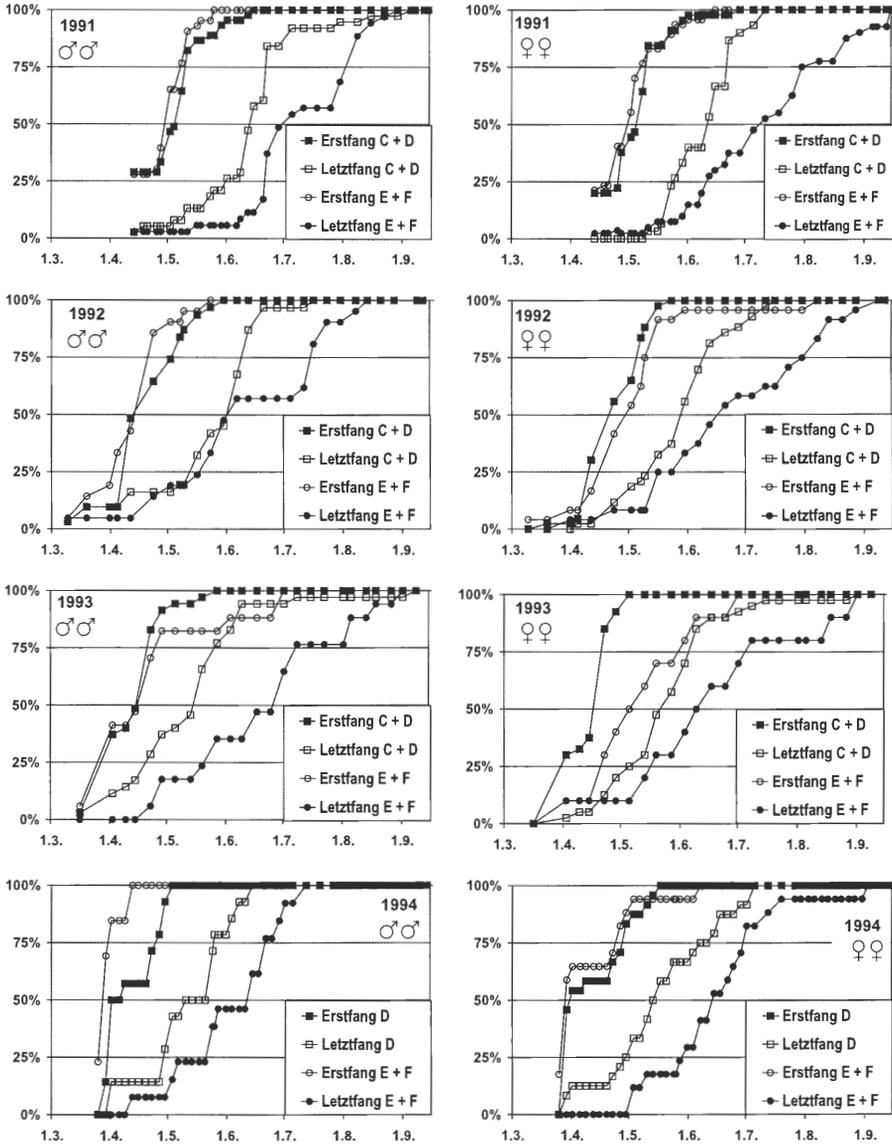


Abb. 10: Kumulative Darstellung der Erst- und Letzfänge im Frühjahr der Jahre 1991 -1994 normiert auf 100%. Im Frühjahr 1994 wurde der Bestand in Gehege C nicht berücksichtigt (vgl. Text).

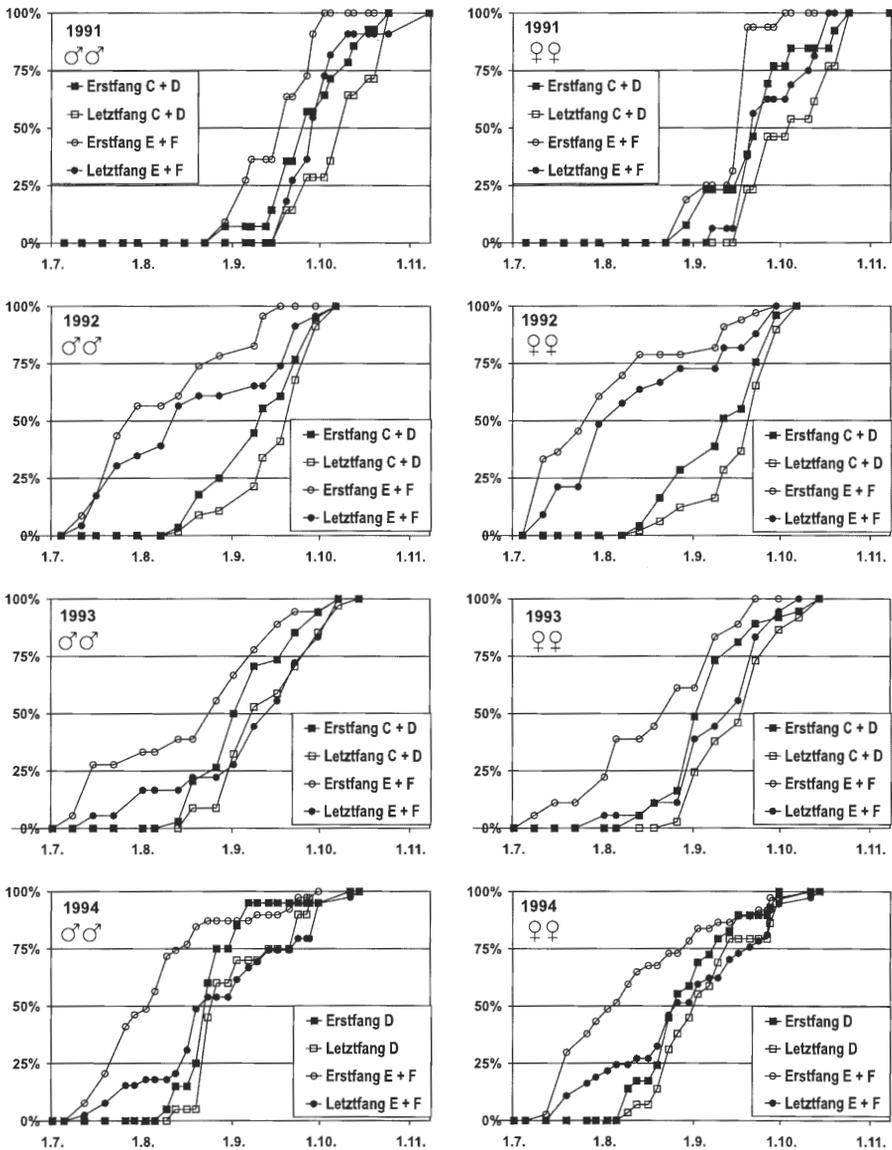


Abb. 11: Kumulative Darstellung der Erst- und Letztfänge im Herbst der Jahre 1991 - 1994 normiert auf 100%. Im Herbst 1994 wurde der Bestand in Gehege C nicht berücksichtigt.

3.8 Individuelle Aktivitätsspannen im Frühjahr und Herbst

Im vorhergehenden Kapitel war deutlich geworden, daß sich Frühjahrs- und Herbstsaison der Tiefland- und Hochlandbestände voneinander unterscheiden. In diesem Kapitel wird die Länge der individuellen Saison verglichen. Dazu werden aus der Differenz zwischen dem Tag des erstmaligen und des letztmaligen Fanges eines Tieres die individuelle Aktivitätsspanne errechnet (Tab. 13). Bei der statistischen Auswertung konnten nur die Früh-

jahrtiere nach Herkunft und Standort zusammengefaßt werden, da sich die Aktivitätsspannen der Jungtiere der Bestände gleicher Herkunft im Herbst häufig signifikant unterschieden.

In den Frühjahrssaisons ist die mittlere Aktivitätsspanne der Hochlandtiere in allen Jahren länger als diejenige der Tieflandtiere (Tab. 13). Die Tiere der Hochlandbestände waren im Mittel etwa 70 Tage, diejenigen der Tieflandbestände ca. 40 Tage aktiv. In fast allen Jahren sind die Unterschiede signifikant (Tab. 15).

In den Herbstsaisons verstreichen zwischen Erst- und Letzfang im Mittel 10 bis 30 Tage (Tab. 14).

Tab. 13: Mittlere Aktivitätsspannen in den Frühjahrssaisons. Bestände gleicher Herkunft und gleichen Standortes wurden zusammengefaßt.

Standort	Wartenhorster Sundern				Ketteler Horst	
	C + D		E + F		G + H	
Gehege	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1991	\bar{x} 43,6	39,3	72,7	72,3	27,3	29,3
	s 27,4	18,7	29,2	35,5	18,2	17,3
	n 42	44	42	45	31	36
1992	\bar{x} 43,2	37,8	73,5	61,0	41,4	33,4
	s 20,5	23,0	32,4	40,7	19,3	19,1
	n 23	38	16	21	16	19
1993	\bar{x} 41,3	44,7	72,6	48,0	28,7	22,0
	s 27,5	26,9	38,7	36,8	15,2	13,6
	n 23	34	14	6	7	7
1994	\bar{x} 45,8	47,2	65,8	78,9	*	*
	s 13,0	26,5	24,0	44,0	*	*
	n 11	17	13	15	*	*

* Versuch nach Herbst 1993 beendet

Tab. 14: Mittlere Aktivitätsspannen in den Herbstsaisons.

Gehege	C		D		E		F		G		H	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
1991	\bar{x} 25,3	20,3	12,5	12,0	14,0	16,6	63,0	13,0	**	**	**	**
	s 3,1	4,9	6,9	7,1	8,3	10,4	0,0	8,0	**	**	**	**
	n 3	4	6	4	6	8	1	4	**	**	**	**
1992	\bar{x} 20,0	15,3	9,7	12,9	22,3	20,2	8,7	13,6	24,5	11,7	**	21,8
	s 13,4	8,7	7,6	7,9	17,7	14,2	4,7	8,6	12,0	8,6	**	11,0
	n 11	12	11	12	11	12	3	7	11	7	**	4
1993	\bar{x} 16,9	21,6	25,5	27,4	24,1	28,7	14,0	20,0	12,0	14,5	30,7	20,0
	s 14,4	8,9	4,9	9,6	13,7	23,4	0,0	9,9	7,8	0,7	10,6	9,7
	n 8	9	2	7	11	12	1	2	3	2	3	7
1994	\bar{x}	22,8	14,0	13,6	25,1	23,2	**	**	*	*	*	*
	s	9,1	7,3	7,6	17,8	19,2	**	**	*	*	*	*
	n	0	4	10	8	30	28	**	**	*	*	*

** keine wiedergefangenen Individuen; * Versuch nach Herbst 1993 beendet

Tab. 15: Vergleich der mittleren Aktivitätsspannen mit dem t-Test für ungleiche Varianzen. Lesebeispiel s. Tab. 9.

Frühjahrsaison 1991			
♀♀ \ ♂♂	C+D	E+F	G+H
C+D		t=4,81 a	t=3,05 a
E+F	t=5,50 a		t=9,63 a
G+H	t=2,47 b	t=8,25 a	

Frühjahrsaison 1992			
♀♀ \ ♂♂	C+D	E+F	G+H
C+D		t=2,84 a	t=0,73
E+F	t=1,60		t=3,37 a
G+H	t=1,78	t=2,80 a	

Frühjahrsaison 1993			
♀♀ \ ♂♂	C+D	E+F	G+H
C+D		t=2,64 b	t=1,11
E+F	t=0,26		t=2,71 b
G+H	t=2,1 b	t=1,58	

Frühjahrsaison 1994			
♀♀ \ ♂♂	D	E	G+H
D		t=2,59 b	*
E	t=2,33 b		*
G+H	*	*	

Herbtsaison 1991						
	C	D	E	F	G	H
C		t=2,54 b	t=1,88	***	**	**
D	t=1,56		t=0,30	***	**	**
E	t=0,58	t=0,71		***	**	**
F	t=1,27	t=0,15	t=0,55		**	**
G	**	**	**	**		**
H	**	**	**	**	**	

Herbtsaison 1992						
	C	D	E	F	G	H
C		t=2,20 b	t=0,34	t=1,28	t=0,82	**
D	t=0,69		t=2,16 b	t=0,21	t=3,43 a	**
E	t=1,02	t=1,55		t=1,17	t=0,34	**
F	t=0,38	t=0,16	t=1,04		t=1,98	**
G	t=0,8	t=0,29	t=1,33	t=0,37		**
H	t=1,13	t=1,64	t=0,19	t=1,22	t=1,49	

Herbtsaison 1993						
	C	D	E	F	G	H
C		***	t=1,04	***	t=0,48	t=1,32
D	t=1,17		***	***	***	***
E	t=0,82	***		***	t=1,31	t=0,7
F	***	***	***		***	***
G	***	***	***	***		t=1,73
H	t=0,31	t=1,31	t=0,87	***	***	

Herbtsaison 1994						
	C	D	E	F	G	H
C		***	***	**	*	*
D	t=1,78		t=2,78 a	**	*	*
E	t=0,05	t=1,33		**	*	*
F	**	**	**		*	*
G	*	*	*	*		*
H	*	*	*	*	*	

b: p<0,05 a: p<0,01

***= < 3 Tiere; ** keine Individuen; * Versuch nach Herbst 1993 beendet

3.9 Überlebenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit vom Ende der individuellen Saison

Wahrscheinlichkeit des Überlebens von Frühjahr zu Frühjahr in Abhängigkeit vom Letztfangtermin

Tiefland- und Hochlandbestände unterscheiden sich bezüglich des Endes der Frühjahrsaison (d.h. bezüglich der Länge der individuellen Saison). In diesem Kapitel ist zu analysieren, ob dieser Unterschied mit einer unterschiedlichen Wahrscheinlichkeit des Überlebens verknüpft ist: Wie Tab. 7 zeigt, wurden in Gehege D Überlebensraten von 25 - 75 % festgestellt und in Gehege E Raten von 13 bis 50% gemessen.

Durch Vergleich der normierten kumulativen Letztfangkurve aller Tiere (vgl. Kap. 3.7) mit der normierten kumulativen Letztfangkurve der bis zum nächsten Frühjahr überlebenden Tiere wird im folgenden analysiert, ob der Zeitpunkt des letztmaligen Fanges im Frühjahr einen Einfluß auf die individuelle Überlebenswahrscheinlichkeit hat und inwieweit sich Hochland- und Tieflandtiere in dieser Hinsicht unterscheiden.

Falls der Zeitpunkt des Überschreitens des 50%-Wertes der Letztfangkurve der überlebenden Tiere früher (später) erreicht wird als die 50%-Marke der Letztfangkurve aller Tiere, deutet das auf eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere hin, die früher (später) letztmals gefangen werden. Ist der Zeitpunkt gleich, läßt sich kein Einfluß des Zeitpunktes des Letztfanges auf die Überlebenswahrscheinlichkeit nachweisen.

Die Zusammenfassung der Daten aus dem Frühjahr 1991 bis 1993 (Abb. 12) läßt erkennen, daß die 50%-Marken der Letztfangkurven bei den ♂♂ der Tief- und Hochlandbestände wenig voneinander abweichen. Bei den ♀♀ schneidet die Kurve der überlebenden Tiere etwas später als die Kurve aller Tiere die 50%-Linie. Erwartungsgemäß wird die Tendenz sichtbar, daß früh zum letztmalig gefangene Tiere in der nächsten Frühjahrsaison nicht wieder gefangen werden. Spät letztmalig gefangene Tiere scheinen kein erhöhtes Mortalitätsrisiko zu haben; dies gilt auch für die Tiere der Hochlandbestände, deren Aktivitätsspanne sehr lang ist (Abb. 12).

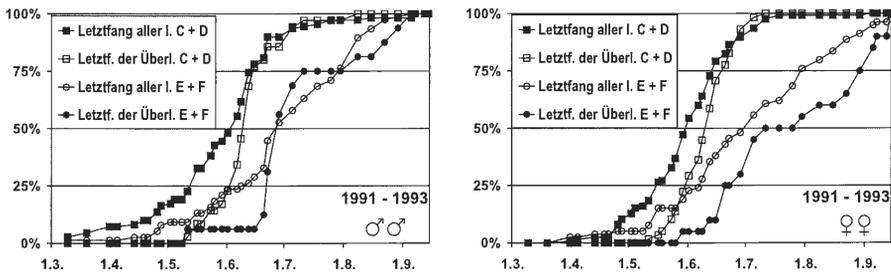


Abb. 12: Kumulative Darstellung der Letztfänge aller Individuen sowie der Letztfänge der überlebenden Individuen (auf 100% normiert). Daten der Frühjahrsaisons 1991, 1992 und 1993 zusammengefaßt.

Überlebenswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit vom Zeitpunkt des letztmaligen Fanges in der Herbstsaison

In den Hochlandbeständen beginnt die Schlüpfseason eher, die 50%-Linie der kumulativen Erstfangkurven wird früher erreicht als in den Tieflandbeständen (Abb. 11). Da die individuelle Herbstsaison aber nicht wesentlich länger ist, wurden viele Tiere der Hochlandbestände auch früh letztmalig im Herbst gefangen. Im folgenden wird analysiert, ob

dies einen Einfluß auf die individuelle Überlebenswahrscheinlichkeit bis zum darauf folgenden Frühjahr hat.

Die Überlebensrate der Jungtiere schwankte im Untersuchungszeitraum zwischen 9 und 86% (Tab. 7, Kap. 3.4). Die Jungtiere in den Hochlandbeständen überlebten mit einer Rate von im Mittel ca. 80% (in Gehege E) deutlich besser als die Jungtiere der Tieflandbestände (im Mittel ca. 40% in Gehege D).

Da in der Herbstsaison 1991 die Jungtiere der Hochlandbestände später schlüpften als in den folgenden Untersuchungs Jahren (vgl. Kapitel 3.11), gehen nur die Jahre 1992 und 1993 in die zusammenfassende Darstellung ein (Abb. 13). Der Zeitpunkt des Überschreitens der Letztfangkurven aller Tiere unterscheidet sich bei den ♂♂ der Tiefland- und Hochlandbestände und bei den ♀♀ der Tieflandbestände nicht wesentlich von dem Zeitpunkt des Überschreitens des 50%-Wertes der Letztfangkurven der überlebenden Tiere. Bei den ♀♀ der Hochlandbestände steigt jedoch die Letztfangkurve der überlebenden Tiere langsamer an als die Letztfangkurve aller Tiere: Früh schlüpfende Tiere schienen ein höheres Mortalitätsrisiko zu haben als spät schlüpfende Tiere.

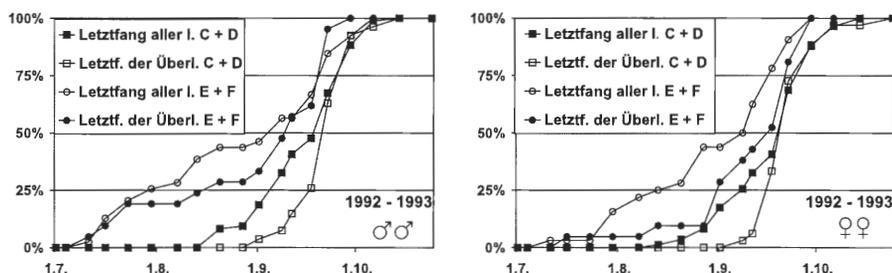


Abb. 13: Kumulative Darstellung der Letztfänge aller Individuen sowie der Letztfänge der überlebenden Individuen (auf 100% normiert). Daten der Herbstsaisons 1992 und 1993 zusammengefaßt.

3.10 Das Gewicht der Tiere in der Frühjahrssaison

Das mittlere Gewicht der eingesetzten und der in den Gehegen geborenen Tiere

Der Ernährungszustand ist ein bedeutender Faktor für das Überleben und die Reproduktionsleistung einer Population. Insbesondere bei carnivoren Arthropoden ist er häufig erheblichen Schwankungen unterworfen (vgl. u.a. WHITE 1978; ANDREWARTHA & BIRCH 1984). Im folgenden wird untersucht, ob sich Unterschiede im Verhalten zwischen den Hochland- und Tieflandbeständen in der Gewichtsentwicklung widerspiegeln. Die Hochlandtiere hatten eine um ca. 1 Monat längere Frühjahrssaison (Kap. 3.8; Abb. 11) und waren z.T. bei niedrigen Temperaturen aktiver als die Tiere aus dem Tiefland (Kap. 3.6).

Zur Beurteilung der Nahrungsverfügbarkeit in den Gehegen während der Frühjahrssaison untersuchten wir die Gewichtsentwicklung der Tiere, indem das mittlere Gewicht der gefangenen Tiere für bestimmte Zeitabschnitte berechnet wurde (jedes Individuum wurde so oft berücksichtigt, wie es gefangen wurde; Tab. 16, 17). Da die Tiere der Kohorte I (ausgesetzte Tiere) im Mittel kleiner waren als die in den Gehegen geschlüpften Tiere der Kohorten II - IV (Kap. 3.12), sind diese Gruppen getrennt untersucht worden. Wegen der zum Teil signifikanten Unterschiede war eine Zusammenfassung der Gehegebestände gleicher Herkunft nicht zulässig.

Das Ausgangsgewicht der ausgesetzten ♂♂ lag im Mittel zwischen 323 mg und 377 mg, das der ♀♀ zwischen 396 und 506 mg (Tab. 16). Die mittleren Gewichte der Kohorte I nehmen im Verlauf der Frühjahrssaison 1991 und 1992 deutlich zu. Maximale Gewichte werden im Juni, manchmal auch schon in der 2. Maihälfte gemessen: gegenüber den im April gemessenen Werten nimmt das Gewicht um ca. 20 - 25% zu. Die mittleren Gewichte der ♂♂ sind im Jahre 1992 ähnlich hoch wie 1991; bei den ♀♀ liegen die mittleren im April und Mai gemessenen Gewichte im Jahr 1992 (469 - 632 mg im April, 542 - 634 mg im Mai) höher als im Jahre 1991 (396 - 514 mg bzw. 409 - 554 mg). Vermutlich ist das geringere Gewicht der ♀♀ im Frühjahr 1991 keine Folge einer streßbedingten Reduktion des Gewichtes im Zusammenhang mit dem Fang der Tiere, der Hälterung im Labor und

Tab. 16: Mittleres Gewicht (mg) der ♂♂ und ♀♀ aller in den Fängen enthaltenen Tiere der Kohorte I für die Zeitabschnitte April, 1. Maihälfte, 2. Maihälfte, Juni und Juli getrennt für die Gehege und Jahre 1991 - 1994. Jedes Individuum wurde so oft berücksichtigt, wie es gefangen worden war.

Monat	Gehege	♂♂						♀♀					
		April											
		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
Ausgangs-	\bar{x}	353	340	362	377	323	323	487	445	506	479	396	405
Gewicht	s	46,8	41,0	35,9	32,3	37,7	35,3	68,7	51,5	83,8	71,3	31,3	42,3
am 3.4.91	n	26	24	22	23	25	25	25	25	25	25	25	25
1991	\bar{x}	420	326	339	375	346	352	514	488	475	489	396	400
	s	77,9	89,7	34,0	43,7	65,1	47,4	96,2	75,9	82,5	66,5	27,2	62,6
	n	12	7	6	13	15	16	12	9	11	15	10	12
1992	\bar{x}	367	359	392	386	358	361	569	528	632	465	510	469
	s	52,6	38,7	37,6	28,6	31,3	35,0	93,9	82,5	44,6	45,8	79,0	54,5
	n	6	9	13	6	14	12	11	11	5	3	18	7
1993	\bar{x}	**	342	**	**	383	**	518	567	**	**	518	632
	s	**	20,8	**	**	27,5	**	103,4	57	**	**	58,2	-
	n	**	6	**	**	4	**	5	10	**	**	8	1
1994	\bar{x}	**	**	**	**	*	*	**	641	701	**	*	*
	s	**	**	**	**	*	*	**	-	-	**	*	*
	n	**	**	**	**	*	*	**	1	1	**	*	*

Monat	Gehege	♂♂						♀♀					
		1. Maihälfte											
		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1991	\bar{x}	379	371	389	404	346	367	507	477	537	527	409	395
	s	51,2	37,6	43,3	45,6	55,5	23,4	82,1	69,0	72,3	79,4	74,3	31,5
	n	22	25	35	34	22	10	29	23	35	36	23	8
1992	\bar{x}	400	388	418	397	396	361	575	596	559	555	546	544
	s	16,6	42,3	51,1	65,2	34,5	23,5	70,0	103,1	89,6	28,4	59,9	45,3
	n	4	26	10	10	15	6	11	22	9	6	20	2
1993	\bar{x}	**	366	**	**	370	**	559	649	789	**	635	**
	s	**	33,7	**	**	2,8	**	-	96,9	-	**	174,0	**
	n	**	6	**	**	2	**	1	5	1	**	2	**
1994	\bar{x}	**	**	**	**	*	*	**	602	721	**	*	*
	s	**	**	**	**	*	*	**	43,0	65,1	**	*	*
	n	**	**	**	**	*	*	**	4	2	**	*	*

Fortsetzung Tab. 16:

		♂♂						♀♀					
Monat		2. Maihälfte											
Gehege		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1991	\bar{x}	394	407	420	398	367	401	528	503	554	494	447	489
	s	48,7	63,7	47,8	41,6	68,5	53,7	56,4	83,6	91,9	45,4	53,6	60,2
	n	36	26	30	32	14	18	43	28	41	29	19	8
1992	\bar{x}	416	425	451	431	413	420	602	634	609	610	542	573
	s	31,5	55,0	70,9	39,4	59,5	67,9	83,0	127,6	211,2	101,6	79,4	122,9
	n	7	29	13	9	12	9	18	27	13	9	19	5
1993	\bar{x}	**	379	**	**	454	**	661	624	**	**	633	**
	s	**	24,6	**	**	-	**	123,6	56,1	**	**	7,8	**
	n	**	4	**	**	1	**	3	7	**	**	2	**
1994	\bar{x}	**	**	**	**	*	*	**	759	632	**	*	*
	s	**	**	**	**	*	*	**	-	156,0	**	*	*
	n	**	**	**	**	*	*	**	1	3	**	*	*

		♂♂						♀♀					
Monat		Juni											
Gehege		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1991	\bar{x}	441	455	425	469	482	492	631	592	619	622	582	610
	s	53,0	51,1	53,7	49,6	41,3	34,3	101,7	83,1	102,6	114,6	54,6	60,7
	n	44	42	66	70	10	7	37	24	57	49	12	8
1992	\bar{x}	464	451	448	475	449	482	596	622	638	602	610	598
	s	39,1	41,1	38,4	51,0	35,2	36,6	131,2	63,1	78,5	75,2	48,6	25,5
	n	3	14	12	9	5	7	8	20	14	7	3	2
1993	\bar{x}	**	412	720	**	390	**	515	649	**	**	**	**
	s	**	88,4	-	**	-	**	42,5	28,0	**	**	**	**
	n	**	2	1	**	1	**	4	3	**	**	**	**
1994	\bar{x}	**	**	**	**	*	*	**	**	717	**	*	*
	s	**	**	**	**	*	*	**	**	14,4	**	*	*
	n	**	**	**	**	*	*	**	**	3	**	*	*

		♂♂						♀♀					
Monat		Juli											
Gehege		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1991	\bar{x}	385	453	416	432	**	**	586	544	583	585	**	**
	s	37,8	40,1	91,7	39,4	**	**	-	50,7	91,7	98,3	**	**
	n	7	8	24	28	**	**	1	4	26	23	**	**
1992	\bar{x}	**	362	413	418	**	**	474	471	580	530	**	**
	s	**	-	42,2	53,9	**	**	118,0	77,1	68,7	-	**	**
	n	**	1	10	4	**	**	2	5	12	1	**	**
1993	\bar{x}	**	**	**	**	**	**	**	557	**	**	**	**
	s	**	**	**	**	**	**	**	24,8	**	**	**	**
	n	**	**	**	**	**	**	**	3	**	**	**	**
1994	\bar{x}	**	**	**	**	*	*	**	**	**	**	*	*
	s	**	**	**	**	*	*	**	**	**	**	*	*
	n	**	**	**	**	*	*	**	**	**	**	*	*

\bar{x} Mittelwert; s Standardabweichung; n Anzahl aller in den Fängen enthaltenen Individuen
 ** keine wiedergefangenen Individuen; * Versuch nach Herbst 1993 beendet

dem Aussetzen, sondern ist durch eine im Vergleich zu 1992 relativ geringe Eiproduktion bedingt (vgl. die Reproduktionsraten 1991 und 1992 in Tab. 7). Auch in einer autochthonen *C. auronitens*-Population des Tieflandes war 1991 - vermutlich temperaturbedingt - die Reproduktionsrate klein (ALTHOFF et al. 1994).

Die mittleren Gewichte der Kohorten II - IV nehmen ebenfalls im Verlaufe der Frühjahrssaisons deutlich zu (Tab. 17). Auffällig ist, daß das mittlere Gewicht der Kohorten II

Tab. 17: Mittleres Gewicht (mg) der ♂♂ und ♀♀ aller in den Fängen enthaltenen Tiere der Kohorte II - IV für die Zeitabschnitte April, 1. Maihälfte, 2. Maihälfte, Juni und Juli getrennt für die Gehege und Jahre 1992 - 1994. Jedes Individuum wurde so oft berücksichtigt wie es gefangen worden war.

Monat	Gehege	♂♂						♀♀					
		April											
		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1992	\bar{x}	**	381	406	**	**	**	513	**	**	596	**	**
	s	**	46,2	16,5	**	**	**	112,6	**	**	-	**	**
	n	**	5	5	**	**	**	5	**	**	1	**	**
1993	\bar{x}	400	386	394	355	440	368	526	578	539	415	463	554
	s	67,0	46,7	38,4	-	23,0	31,8	84,6	85,5	61,8	-	213,7	54,6
	n	23	24	34	1	4	9	36	12	3	1	6	4
1994	\bar{x}	418	407	424	**	*	*	718	582	648	**	*	*
	s	39,0	42,8	29,32	**	*	*	104,0	105,5	66,6	**	*	*
	n	10	35	44	**	*	*	5	17	22	**	*	*

Monat	Gehege	♂♂						♀♀					
		1. Maihälfte											
		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1992	\bar{x}	**	498	440	**	**	**	612	**	610	734	**	**
	s	**	53,1	43,5	**	**	**	75,0	**	31,9	6,36	**	**
	n	**	5	6	**	**	**	5	**	5	2	**	**
1993	\bar{x}	459	457	417	433	464	**	615	630	601	429	**	731
	s	97,8	70,9	45,7	-	30,4	**	117,9	107,5	174,4	-	**	157,0
	n	8	9	10	1	3	**	13	6	4	1	**	2
1994	\bar{x}	**	410	447	**	*	*	**	652	733	**	*	*
	s	**	30,0	45,1	**	*	*	**	63,2	102,7	**	*	*
	n	**	29	18	**	*	*	**	14	16	**	*	*

Monat	Gehege	♂♂						♀♀					
		2. Maihälfte											
		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1992	\bar{x}	396	509	448	**	**	**	585	583	576	**	**	**
	s	-	85,0	53,2	**	**	**	37,1	64,4	67,6	**	**	**
	n	1	8	7	**	**	**	5	3	8	**	**	**
1993	\bar{x}	503	478	431	**	**	**	665	657	656	**	**	**
	s	77,5	77,3	32,8	**	**	**	120,9	121,5	44,4	**	**	**
	n	4	15	18	**	**	**	10	7	4	**	**	**
1994	\bar{x}	**	440	465	**	*	*	**	719	764	**	*	*
	s	**	35,9	54,4	**	*	*	**	89,9	101,8	**	*	*
	n	**	22	21	**	*	*	**	15	23	**	*	*

Fortsetzung Tab. 17:

		♂♂						♀♀					
Monat		Juni											
Gehege		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1992	\bar{x}	378	492	485	**	**	**	670	**	604	720	**	**
	s	-	30,0	61,5	**	**	**	23,3	**	56,0	-	**	**
	n	1	4	2	**	**	**	2	**	5	1	**	**
1993	\bar{x}	415	490	454	438	440	**	623	571	672	424	**	**
	s	14,1	75,5	49,8	-	-	**	70,8	118,7	41,3	-	**	**
	n	2	6	16	1	1	**	6	4	3	1	**	**
1994	\bar{x}	**	470	486	**	*	*	**	663	756	**	*	*
	s	**	50,3	78,0	**	*	*	**	110,5	92,1	**	*	*
	n	**	7	22	**	*	*	**	14	23	**	*	*

		♂♂						♀♀					
Monat		Juli											
Gehege		C	D	E	F	G	H	C	D	E	F	G	H
1992	\bar{x}	**	**	459	372	**	**	567	**	546	**	**	**
	s	**	**	8,1	59,2	**	**	38,2	**	78,3	**	**	**
	n	**	**	4	6	**	**	2	**	12	**	**	**
1993	\bar{x}	**	445	443	497	**	**	508	**	566	538	**	**
	s	**	-	24,8	78,1	**	**	-	**	-	-	**	**
	n	**	1	15	3	**	**	1	**	1	1	**	**
1994	\bar{x}	**	**	483	**	*	*	**	640	718	**	*	*
	s	**	**	47,3	**	*	*	**	17,2	121,1	**	*	*
	n	**	**	6	**	*	*	**	3	6	**	*	*

\bar{x} Mittelwert; s Standardabweichung; n Anzahl aller in den Fängen enthaltenen Individuen; ** keine wiedergefangenen Individuen; * Versuch nach Herbst 1993 beendet

- IV häufig höher ist als das der Kohorte I; dies dürfte zum Teil dadurch bedingt sein, daß die in den Gehegen geborenen Tiere im Mittel größer waren als die eingesetzten Tiere (vgl. Kap. 3.12). Insgesamt betrachtet entspricht die Gewichtsentwicklung während der Frühjahrssaisons der Gewichtsentwicklung autochthoner *C. auronitens*-Populationen im Tiefland. Es kann daraus geschlossen werden, daß die Nahrungsverfügbarkeit in den Gehegen günstig war.

Hinweise auf die Eiproduktion

Im Verlauf der Frühjahrssaison nimmt das Gewicht der ♂♂ durch den Zuwachs an Reserven im Fettkörper zu. Das Gewicht der ♀♀ kann sich zusätzlich aufgrund der Eiproduktion erhöhen (HEMMER 1984, WEBER & KLENNER 1987, KLENNER 1990). Damit könnte die Veränderung des Quotienten "Gewicht der ♀♀ durch Gewicht der ♂♂" im Laufe einer Frühjahrssaison einen Hinweis auf das Ausmaß der Eiproduktion geben.

Der Vergleich der Bestände bestätigt die Erwartung tendenziell (Tab.18). Bei niedrigen Nettoerproduktionsraten war im Jahr 1991 der Gewichtsquotient relativ niedrig. Die Nettoerproduktionsraten der Gehegebestände C bis H sind mit der Summe der Gewichtsquotienten der 1. und 2. Maihälfte positiv korreliert (R_2 : $r = 0,72$, $p < 0,1\%$; R_1 : $r = 0,65$, $p < 0,1\%$; nur für die Gehege C bis F: R_2 : $r = 0,70$, $p < 1\%$; R_1 : $r = 0,65$, $p < 5\%$). Mit dem Quotienten für den Monat April besteht keine Korrelation, weder für die Gesamtheit der Reproduktionsraten noch für die Reproduktionsrate der Gehegebestände C und D bzw. E und F (zur Berechnung von R_1 und R_2 s. Kap. 3.4)

Tab.18: Quotient der mittleren Gewichte von ♀♀ und ♂♂ für distinkte Zeitabschnitte in der Frühjahrssaison in den Jahren 1991 - 1994. Ein Quotient wurde nur dann berechnet, wenn im jeweiligen Saisonabschnitt mindestens vier männliche bzw. weibliche Individuen gefangen worden waren. Jedes Individuum wurde so oft berücksichtigt, wie es gefangen worden war.

Gehege	C	D	E	F	G	H
1991						
Ausgangsgewicht	1,38	1,31	1,40	1,27	1,23	1,25
April	1,22	1,50	1,40	1,30	1,14	1,14
1.Maihälfte	1,34	1,29	1,38	1,30	1,18	1,08
2.Maihälfte	1,34	1,24	1,32	1,24	1,22	1,22
Juni	1,43	1,30	1,46	1,33	1,21	1,24
R ₂	0,52	0,60	0,80	0,20	0,00	0,00
1992						
April	1,50	1,44	1,59	1,29	1,42	1,30
1.Maihälfte	1,47	1,47	1,36	1,51	1,38	1,51
2.Maihälfte	1,45	1,42	1,39	1,42	1,31	1,42
Juni	1,38	1,35	1,39	1,30	1,36	**
R ₂	2,62	2,90	2,47	2,22	1,31	1,28
1993						
April	1,31	1,52	1,37	**	1,20	1,54
1.Maihälfte	1,33	1,52	1,53	**	**	**
2.Maihälfte	1,32	1,40	1,52	**	**	**
Juni	1,40	1,28	1,47	**	**	**
R ₂	1,86	2,00	5,00	2,00	1,22	3,33
1994						
April	**	1,44	1,53	**	*	*
1.Maihälfte	**	1,56	1,66	**	*	*
2.Maihälfte	**	1,64	1,61	**	*	*
Juni	**	1,41	1,54	**	*	*
R ₂	1,00	2,22	4,69	0,00	*	*

** Anzahl Individuen < 4; * Versuch nach Herbst 1993 beendet

3.11 Postecdysiale Reifung

Die Parameter der postecdysialen Reifung geben Hinweise auf die Nahrungsverfügbarkeit während der Herbstsaison (KLENNER 1990). Die postecdysiale Reifung umfaßt die Aushärtung des Exoskeletts, die Ablagerung der Endokutikula und das Wachstum des Fettkörpers. Der Verlauf der Aushärtung und die Gewichtszunahme können anhand individueller Wiederfunde abgeschätzt werden, wobei durch Fingerdruck die Aushärtungsstadien sehr weich (sw), weich (w), fast hart (fh) und hart (h) unterschieden werden (HEMMER 1984).

In den Jahren 1992 und 1993 beginnt die Herbstsaison der Tieflandtiere mit dem Erscheinen junger Tiere Mitte August (Kap. 3.7). Bis Anfang September treten nur vereinzelt bereits ausgehärtete Tiere auf. Im weiteren Verlauf der Saison nimmt der Anteil an fast harten und harten Tieren in den Fängen deutlich zu, allerdings werden bis zum Ende der Saisons einzelne weiche Tiere gefangen (Abb. 14).

In den Hochlandpopulationen sind 1992 und 1993 Jungtiere mit sehr weichem und weichem Exoskelett bereits Mitte Juli aktiv. Mitte August, zu dem Zeitpunkt, an dem erste Jungtiere in den Tieflandpopulationen erscheinen, sind bereits große Anteile der Jungtiere in den Gehegen E und F ausgehärtet. Jedoch wurden auch in den Hochlandbeständen bis zum Ende der Saison nicht ausgehärtete Tiere gefangen (Abb. 14).

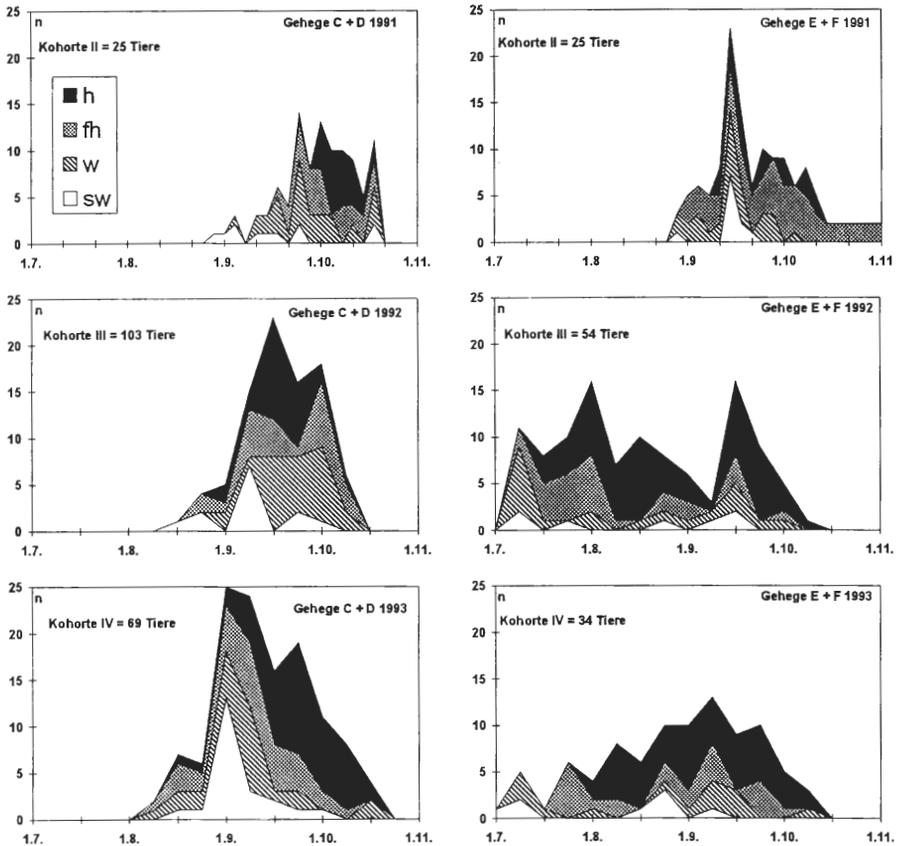


Abb. 14: Auftreten von unterschiedlich ausgehärteten Jungtieren im Herbst 1991, 1992 und 1993 (sw = sehr weich, w = weich, fh = fast hart, h = hart. ♂♂ und ♀♀ sowie Bestände gleicher Herkunft wurden zusammengefaßt (Abszisse = Datumsachse).

Der Zeitraum, in dem 1992 und 1993 frischgeschlüpfte Tiere mit sehr weichem Exoskelett in den Fängen nachgewiesen wurden, umfaßt in der Hochlandpopulation ca. 60 Tage und in den Tieflandpopulationen ca. 40 Tage. Die Jungtiere der Tieflandpopulationen schlüpfen also etwas synchroner, sie weisen ein deutlich ausgeprägtes Schlüpfmaximum im September auf.

Zur Berechnung der Dauer der vier unterschiedenen Stadien der postecdysialen Reifung werden die Herbstbestände der Jahre 1991 - 1993 sowie ♂♂ und ♀♀ nach Herkunft zusammengefaßt (die Zeitspannen der Reifungsintervalle stimmen bei ♂♂ und ♀♀ überein, NIEHUES 1991; im Herbst 1994 wurden die Aushärtungsstadien nicht protokolliert). Die Zusammenfassung war erforderlich, da die Anzahl individueller Wiederfänge in den einzelnen Jahren gering war. Die gesamte Dauer der postecdysialen Reifung (sw-w, w-fh,

fh-h) beträgt bei den Tieflandtieren im Mittel ca. 24 bzw. bei den Hochlandtieren im Mittel ca. 21 Tage (Tab. 19) und liegt damit in dem von ALTHOFF et al. (1992) für eine autochthone Tiefland-Population mitgeteilten Bereich.

Tab. 19: Dauer (Tage) der Reifungsintervalle der vier unterschiedenen Stadien der Exosklettareifung (sehr weich, weich, fast hart und hart). Die Daten der Kohorten II - IV (1991, 1992 und 1993) sowie der ♂♂ und ♀♀ wurden nach Herkunft zusammengefaßt.

		sw-w	w-fh	fh-h	sw-fh	sw-h	w-h
C+D	\bar{X}	5,76	9,31	8,7	5,5	28,3	18,3
	s	2,1	4,64	4,2	0,7	7,02	6,08
	n	17	35	46	2	3	6
E+F	\bar{X}	3,25	7,86	9,53	14,6	18	15,5
	s	2,5	4,98	5,72	6,4	3,6	8,9
	n	4	21	34	9	3	6
G+H	\bar{X}	7,2	10,1	12,8	13	*	13,2
	s	3,3	6,4	7,3	-	*	3,7
	n	5	7	17	1	*	3

\bar{X} Mittelwert; s Standardabweichung; n Anzahl Individuen, die jeweils den in der Tabelle angegebenen zwei Aushärtungsstufen zugeordnet werden konnten

Tab. 20: Mittleres Gewicht der Jungtiere im Herbst in den vier unterschiedenen Stadien der postecdysialen Reifung (sehr weiches, weiches, fast hartes, hartes Exoskelett). Die Kohorten II - IV wurden nach Herkunft zusammengefaßt (Jahre 1991, 1992 und 1993). Jedes Tier wurde so oft berücksichtigt, wie es gefangen wurde, d.h. u.U. auch mehrmals in einer Aushärtungsstufe.

		sw		w		fh		h	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
C+D	\bar{X}	295	369	336	414	403	462	438	528
	s	77,0	55,0	66,0	69,9	54,0	84,7	68,0	78,5
	n	28	30	52	52	46	45	51	61
E+F	\bar{X}	300	348	340	405	387	479	422	555
	s	53,1	90,2	53,1	80,6	54,3	94,6	60,5	102,4
	n	6	17	32	26	48	51	54	68
G+H	\bar{X}	290	436	351	412	397	447	410	535
	s	59,4	75	45	82,2	76,6	83,4	39,7	74
	n	13	3	12	9	16	22	22	26

\bar{X} Mittelwert; s Standardabweichung; n Anzahl an Individuen

Im Laufe der postecdysialen Reifungsphase nehmen die Tiere an Gewicht zu (Tab. 20). Das mittlere Gewicht der Tiefland-♀♀ stieg im Mittel von 369 mg auf 528 mg an (43%); die Gewichte der Hochland-♀♀ von 348 mg auf 555 mg (48%). Das mittlere Gewicht der Tiefland-♂♂ nahm von 295 mg bis auf 438 mg zu (48%); das Gewicht der Hochland-♂♂ von 300 mg bis auf 422 mg (41%). Gewichtszunahmen von 40 bis 50% während der postecdysialen Reifung wurden auch bei Untersuchungen an autochthonen *C. auronitens*-Populationen im Tiefland beobachtet (KLENNER 1990, NIEHUES 1991, ALTHOFF et al. 1992). Auffällig ist, daß das Gewicht der Hochland-♀♀ etwas stärker zunahm als das der Tiefland-♀♀ (48 gegenüber 43%). Auch bei der Fortführung des Experimentes 1994 wurde beobachtet, daß am Ende der Herbstsaison die Hochland-♀♀ schwerer waren als die Tiefland-♀♀ (640 gegenüber 588 mg) (KREUELS 1995).

Die Dauer der postecdysialen Reifung und die Gewichtsentwicklung der Jungtiere zeigen an, daß auch während der Herbstsaisons die Nahrungsverfügbarkeit in den Gehegen günstig war.

3.12 Körpergröße

Die Körpergröße der adulten Insekten ist ein Parameter, der Hinweise auf die Bedingungen der Larvalentwicklung liefert: die von der Larve erreichte Größe bestimmt die Größe des ausdifferenzierten Körpers (WEBER 1954). Bei *C. auronitens* wurden Unterschiede in der Körpergröße zwischen verschiedenen Generationen auf derselben Parzelle, aber auch in demselben Jahr zwischen den auf verschiedenen Parzellen eines Waldes geschlüpften Tieren und sogar Unterschiede in Abhängigkeit vom Schlupfzeitpunkt in der Herbstsaison auf derselben Parzelle beobachtet (ALTHOFF et al. 1992, NIEHUES 1995, REDING 1993). Auch bei unseren Untersuchungen liefert die Körpergröße einen wichtigen Hinweis auf die Bedingungen in den Versuchsgehegen (vgl. Kap. 4.3).

Die mittlere Körpergröße der eingesetzten Hochland- und Flachlandtiere unterschied sich nicht. Die mittlere Größe der ♂♂ betrug 20,6 - 21,3, die der ♀♀ 23,1 - 23,3mm (Tab. 21). Da sich die Gehege gleicher Herkunft nicht signifikant unterscheiden, sind in der Tab. 22 die Bestände C und D, E und F sowie G und H zusammengefaßt. Die Tiere der Kohorte I sind im Mittel kleiner als die Tiere der nachfolgenden Kohorten (Ausnahme Kohorte III, ♂♂, Gehege G + H; Tab. 23). Ohne Ausnahme sind die Tiere der Kohorte IV am größten. Die Nachkommen (Kohorte II - V) der Gründerpopulationen auf dem Tiefland unterscheiden sich hinsichtlich dieses auf Veränderungen der Umweltbedingungen besonders empfindlich reagierenden Parameters häufig signifikant voneinander. Bei den Nachkommen des Hochlandbestandes trifft dies für die ♂♂ der Kohorte V zu; sie sind signifikant kleiner als die Individuen der Kohorten II - IV (Tab. 23).

Mit der mittleren Körpergröße scheint häufig die Variation der Körpergröße zuzunehmen. Eine positive Korrelation zwischen mittlerer Körpergröße und dem Variationskoeffizien-

Tab. 21: Mittlere Körpergröße (mm) der Kohorten I - V in den Gehegen.

Gehege	C		D		E		F		G		H	
Geschlecht	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Kohorte I	\bar{X} 21,0	23,2	20,8	23,0	20,6	23,3	21,1	23,2	20,7	23,3	21,3	23,3
	s 0,82	0,72	0,88	0,93	0,95	1,11	0,54	1,02	0,93	1,14	0,88	1,03
	n 26	25	24	25	22	25	23	25	25	25	25	25
Kohorte II	\bar{X} 22,6	24,1	22,9	24,9	22,5	24,5	22,0	24,4	-	-	-	-
	s 0,87	1,59	0,52	0,88	1,03	1,36	-	2,82	-	-	-	-
	n 5	6	10	5	9	11	1	4	**	**	**	**
Kohorte III	\bar{X} 22,0	24,0	21,8	24,4	22,3	24,3	23,1	25,0	21,5	24,3	22,1	25,1
	s 1,17	1,37	1,23	0,72	1,01	1,20	1,02	1,68	0,94	0,72	1,84	1,67
	n 27	28	35	26	21	16	5	15	13	8	3	6
Kohorte IV	\bar{X} 23,1	25,0	23,0	25,0	22,8	25,7	22,7	23,5	22,4	25,5	23,2	25,0
	s 1,67	1,47	1,08	1,06	1,03	1,43	0,55	1,46	0,54	1,15	1,51	1,76
	n 22	17	16	20	15	15	3	3	4	7	3	7
Kohorte V	\bar{X} 22,0	24,8	21,7	24,0	21,4	24,4	-	-	*	*	*	*
	s -	1,3	1,22	1,08	0,92	1,32	-	-	*	*	*	*
	n 2	5	17	23	38	37	**	**	*	*	*	*

** keine Individuen gefangen; * Versuch nach dem Herbst 1993 beendet; \bar{X} Mittelwert; s Standardabweichung; n Anzahl Individuen.

ten besteht bei den ♀♀ der zusammengefaßten Flachlandbestände C und D und bei den ♀♀ und ♂♂ der zusammengefaßten Hochlandbestände E und F. Wenn außerdem die Wertepaare von ♀♀ und ♂♂ aus dem Hochland zusammengefaßt werden, ergibt sich ein signifikant von Null abweichender Koeffizient ($r = 0,8065$; $n = 10$; $p < 0,01$, Tab. 24).

Tab. 22: Mittlere Körpergröße (mm).

Gehege	C + D		E + F		G + H	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Kohorte I	\bar{X} 20,9	23,1	20,9	23,2	20,9	23,3
	s 0,85	0,83	0,80	1,06	0,77	1,07
	V 4,1	3,6	3,8	5,1	3,7	4,6
	n 50	50	45	50	50	50
Kohorte II	\bar{X} 22,8	24,4	22,4	24,5	-	-
	s 0,87	1,38	0,99	1,74	-	-
	V 3,8	5,6	4,4	7,1	-	-
	n 14	11	10	15	**	**
Kohorte III	\bar{X} 21,9	24,2	22,4	24,6	21,4	24,8
	s 1,17	1,37	1,23	1,31	1,16	1,40
	V 5,3	5,7	5,5	5,3	5,4	5,6
	n 62	54	26	31	16	14
Kohorte IV	\bar{X} 23,1	25,0	22,7	25,3	22,8	25,3
	s 1,34	1,25	0,97	1,63	1,03	1,23
	V 5,8	5	4,2	6,5	4,5	4,9
	n 38	37	18	18	7	14
Kohorte V	\bar{X} 21,7	24,2	21,4	24,4	*	*
	s 1,51	1,31	0,92	1,32	*	*
	V 6,9	5,4	4,3	5,4	*	*
	n 19	28	38	37	*	*

** keine Individuen gefangen; * Versuch nach dem Herbst 1993 beendet; \bar{X} Mittelwert; s Standardabweichung; V Variationskoeffizient; n Anzahl Individuen.

Tab. 23: Größenvergleich der verschiedenen Kohorten. t-Wert für ungleiche Varianzen (SACHS 1992). Lesebeispiel s. Tab. 9.

Gehege C + D					Gehege E + F					Gehege G + H								
♂	I	II	III	IV	V	♂	I	II	III	IV	V	♀	I	II	III	IV	V	
♀																		
I		7,26 a	5,23 a	8,86 a	2,18 b	I		4,48 a	5,57 a	6,98 a	2,62 a	I		**	1,61	5,76 a	*	
II	3,01 a		3,26 a	0,44 a	2,64 b	II	2,74 b		0,00	0,77	2,88 a	II	**		**	**	*	
III	4,99 a	0,44		4,56 a	0,53	III	7,07 a	0,21		0,90	3,53 a	III	3,72 a	**		2,61 b	*	
IV	8,03 a	1,29	2,88 a		3,42 a	IV	5,09 a	1,35	1,73		4,76 a	IV	5,53 a	**	1,00		*	
V	4,01 a	0,43	0,00	2,49 b		V	4,55 a	0,20	0,79	2,04		V	*	*	*	*		

b: $p < 0,05$ a: $p < 0,01$

* Versuch nach Herbst 1993 beendet; ** keine Individuen; I - V Kohorten.

Tab. 24: Korrelationskoeffizienten zwischen mittlerer Körpergröße und dem Variationskoeffizienten.

Gehege	♂♂	♀♀	♂♂ + ♀♀
C + D	+0,0434	+0,7013	+0,0999
E + F	+0,5707	+0,6899	+0,8065*
n	5	5	10

* p<0,01

Die Größen-Variabilität dürfte zu einem erheblichen Teil modifikatorisch bedingt sein. Dabei spielt vermutlich die Chance der Larven, qualitativ wertvolle Nahrung in genügender Menge zu erlangen, die entscheidende Rolle. Daß hierbei Unterschiede auftreten, kann sich in der Abhängigkeit der mittleren Größe vom Schlüpftermin widerspiegeln (vgl. oben).

4. Diskussion

4.1 Die Geschichte der räumlichen Verbreitung von *Carabus auronitens* in der westfälischen Bucht

Die Verbreitung einer Art ist sowohl geographisch als auch ökologisch charakterisiert. Die geographische Verbreitung von *C. auronitens* erstreckt sich von Südfrankreich über weite Teile Mitteleuropas bis zu den Karpaten im Südosten Europas. Die nördliche Verbreitungsgrenze, die die Art nach der letzten Eiszeit erreicht hat, liegt ungefähr beim 53. Breitengrad (Lüneburger Heide). Ökologisch betrachtet ist *C. auronitens* überwiegend in bewaldeten Habitaten verbreitet, nur in montanen und subalpinen Bereichen kommt die Art auf offenen Flächen vor.

Aus den ökologischen Ansprüchen darf nicht auf das tatsächliche geographische Vorkommen geschlossen werden. Die aktuelle geographische Verbreitung einer Art ist häufig aus historischen Gründen begrenzt. Natürliche Prozesse (z.B. die Klimaveränderungen), aber auch anthropogene Einflüsse können die Gründe dafür sein, daß eine Art in Gebieten fehlt, in denen ihre ökologischen Ansprüche erfüllt sind.

Die mit der Siedlungsgeschichte des Menschen verbundene Vernichtung, Degeneration und Fragmentierung der Wälder führte zur Auslöschung oder Verinselung vieler Populationen waldstenotoper Pflanzen und Tiere (vgl. Kap.1). *C. auronitens* überlebte die Epoche der Waldverwüstung in Westfalen in wenigen Refugien, wie populationsgenetische Untersuchungen von TERLUTTER (1989), NOLTE (1992), WENZLOKAT (1994) und NIEHUES (1995) vermuten lassen.

Erst nach der Übernahme des westfälischen Münsterlandes in die preußische Oberhoheit wurden gesetzliche Grundlagen für die Teilung der Marken zu Beginn des 19. Jahrhunderts geschaffen. Damit wurde eine wichtige Voraussetzung für Aufforstung und Waldregeneration erfüllt. Die bisher gemeinschaftlich genutzten Flächen der Marken gingen in privaten Besitz über. Durch die Verantwortung für persönliches Eigentum wurde bei der beschränkten landwirtschaftlichen Nutzfähigkeit der devastierten ehemaligen Markenflächen die Wiederaufforstung nachhaltig gefördert. Von der Regierung wurde schon im Jahr 1816 eine Verordnung erlassen, die jedem Untertanen des Regierungsbezirkes Münster anbot, über die zentrale Verwaltung Eichensaatgut zu beziehen (WEDDEWER 1989). Innerhalb kurzer Zeit vervielfachte sich die Waldfläche, wie aus dem um 1840 aufgenommenen Urmeßtischblatt hervorgeht (vgl. TERLUTTER 1989). Eine weitere wichtige Maßnahme zum Schutze der neuangelegten Kulturen vor weidendem Vieh war das Edikt

der Forstverwaltung der Preußischen Regierung zur Anlage von bepflanzten Wällen (zwei Wälle mit einem dazwischen liegenden Graben) als Abgrenzung zum nachbarlichen Besitz. Da die Flächen früher als gemeine Mark zur Beweidung genutzt worden waren, war die Gefahr groß, daß das Vieh aus Gewohnheit und Sorglosigkeit weiterhin eingetrieben wurde. Dies war zwar unter Androhung von Geldstrafen verboten, doch waren die Möglichkeiten der Überwachung beschränkt. Durch das erwähnte Edikt nahm die Zahl der Wallhecken schnell zu. LANDOIS schätzte ihren Anteil im Münsterland noch im Jahre 1883 auf 8% der gesamten Bodenoberfläche (WEDDEWER 1989). Die Aufforstung von Wäldern, die Regeneration von Niederwäldern zu Hochwäldern und die Anlage von Wallhecken schufen für waldstenotope Arten die Möglichkeit der Wiederbesiedlung ihrer potentiellen Habitate in Westfalen. Hohe Ausbreitungsfähigkeit und zielsichere Orientierung haben zur Wiederbesiedlung vieler Hochwälder des Münsterlandes durch *C. auronitens* geführt (HOCKMANN 1987, SCHLOMBERG 1987, HOCKMANN et al. 1989, EWIG 1989, NIEHUES 1995, NIEHUES et al. 1996).

Das gegenwärtige Vorkommen von *C. auronitens* in der westfälischen Bucht (Abb.1) ist das vorläufige Ergebnis einer intensiven Ausbreitung, die sich vermutlich nach Regeneration und Aufforstung von Hochwäldern vollzogen hat (kurz nach 1900). Nach TERLUTTER (1989) und NIEHUES (1995) hat *C. auronitens* Wälder wiederbesiedelt, die noch um 1800 nachweislich zu Niederwäldern degeneriert oder sogar vernichtet waren.

Biologisch bedeutet die Ausbreitung einer Art die Fortsetzung der Anwesenheit im Raum, so wie die Reproduktion die Fortsetzung der Anwesenheit einer Art in der Zeit ist (DEN BOER 1977). Da das Ausbreitungsverhalten genetische Wurzeln hat, kann bei der Ausbreitung einer Art natürliche Selektion wirksam werden, und zwar auch dann, wenn sich die Umweltbedingungen im Herkunftsgebiet und in dem neubesiedelten Gebiet nicht unterscheiden (JACKSON 1928; LINDROTH 1949; STEIN 1973; AUKEMA 1986, DESENDER 1989). Sich ausbreitende Tiere selektieren sich selbst aus der zurückbleibenden Population und verändern damit die genetische Zusammensetzung der Ursprungspopulation. Die Zahl der Emigranten wird besonders dann größer sein als die Zahl der Immigranten, wenn eine Population relativ isoliert ist. Natürliche Selektion begünstigt dann die Eigenschaften der zurückbleibenden Individuen, ungeachtet, ob damit die Überlebenschance einer Population gefördert wird oder nicht. Weil derartige Selektionsprozesse ständig stattfinden, bleiben Gene, welche mittelbar oder unmittelbar das Verbreitungsvermögen beeinflussen, nur dann in größeren Anteilen im Genpool einer Metapopulation erhalten, wenn die Reproduktion dieser Gene in neugegründeten lokalen Populationen hoch genug ist, um die Verluste durch Dispersion ausgleichen zu können (DEN BOER 1977, zum Begriff der Metapopulation als "Population" lokaler Populationen s. HANSKI & GILPIN 1991). Ein solches Selektionsgleichgewicht verschiebt sich aber leicht in eine von zwei Richtungen:

- zugunsten des Anteils der Gene der "Nomaden", wenn neue geeignete Habitate besiedelt werden, oder
- zugunsten des Anteils der Gene der "Bauern", wenn lokale Populationen mehr oder weniger isoliert werden.

Die Reliktpopulationen von *C. auronitens* in Westfalen haben offensichtlich trotz genetischer Verarmung durch Drift (vgl. NIEHUES 1995) die genetischen Wurzeln, die das Verbreitungsverhalten bestimmen, im Genpool erhalten können. Nach EWIG & NIEHUES (1994) sichert die relativ starke Bindung von *C. auronitens* an den Wald das Überleben der Ausgangspopulation, während einzelne Individuen den Kontakt zu ihrem Ursprungshabitat verlieren. Dieses Verhalten relativiert die Bindung an den Wald und ist eine der wesentlichen Voraussetzungen für die Ausbreitung (DEN BOER 1971). Dabei wird die Anzahl der Individuen, die ein neues Habitat erreichen, wesentlich durch den Abstand der

dauerhaft oder vorübergehend zu besiedelnden Fläche sowie durch das Vorhandensein von Ausbreitungshilfen bzw. -barrieren beeinflusst. Ferner wird das Ausbreitungsverhalten von *C. auronitens* durch ein hohes physisches Mobilitätsvermögen (eine hohe Lokomotionsleistung), durch Orientierung auf geeignete Habitate, durch Einhaltung konstanter Bewegungsrichtungen, auch ohne lokale Orientierungshilfen, und durch Toleranz gegenüber den abiotischen Bedingungen auf den zu überquerenden Flächen gefördert (HOCKMANN et al. 1989, NIEHUES 1995, NIEHUES et al. 1996). Die Wahrscheinlichkeit erfolgreicher Populationsneugründungen wird durch Langlebigkeit der Adulten und durch hohe Reproduktionsraten erhöht. Ob zusätzlich in kleinen, neugegründeten Populationen Attraktions- bzw. Aggregationsmechanismen besonders wirksam sind, ist unbekannt.

C. auronitens ist dennoch heute in einigen Gebieten der westfälischen Bucht nicht in der Carabidenfauna der Wälder vertreten, so z.B. in dem Gebiet zwischen Werse und Ems, in dem die beiden Untersuchungsstandorte Wartenhorster Sundern und Ketteler Horst liegen (s. Abb. 1). Möglicherweise hat die Art während ihrer jüngeren Ausbreitungsgeschichte dieses Gebiet bisher noch nicht wieder erreicht, wobei die Barrierewirkung der Flußauen von Werse und Ems eine Rolle gespielt haben könnte.

Möglicherweise fehlt *C. auronitens* aber auch aufgrund ökologischer Faktoren (z.B. aufgrund ungünstiger abiotischer Standorteigenschaften, des Fehlens geeigneter Beutetiere oder der Anwesenheit von Räubern, Konkurrenten oder Parasiten, vgl. Kap.1). Im folgenden wollen wir versuchen, diese Alternativen mit Hilfe der Daten zum Verhalten und zur Entwicklung der Gehegepopulationen zu klären.

4.2 Die Entwicklung der Gehegepopulationen – Überleben und Aussterben

Von sechs Gehegepopulationen erwiesen sich bis zum Abschluß der Untersuchungen im Jahr 1994 zwei als stabil: die Populationen in Gehege D und E. Die Stabilität einer Population ist die Folge einer ausgeglichenen Reproduktions-Mortalitäts-Bilanz. Interessanterweise überlebte die Population in Gehege D bei relativ niedrigen Reproduktionsraten aufgrund der Langlebigkeit der Adulten, während die Population in Gehege E bei relativ hohen Mortalitätsraten der Adulten nach der 1. Reproduktionssaison aufgrund hoher Reproduktionsraten und niedriger Wintermortalität der jungen Käfer überlebte (s. Kap. 3.3 u. 3.4). In der theoretischen Ökologie gelten diese Strategien des Überlebens auf Populationsniveau als Alternativen, die - zumindest in ihren extremen Ausprägungen - nicht kombiniert werden können (STEARNS 1992).

Ein mit allen Ressourcen und Eigenschaften optimal ausgestatteter Organismus würde, um im Laufe seines Lebens eine maximale Anzahl an Nachkommen zu produzieren, sofort nach der Geburt mit der Fortpflanzung beginnen. Er wäre langlebig, würde große Gelege mit großen Individuen produzieren und Brutpflege betreiben. Da aber die Ressourcen, die einem Organismus zur Verfügung stehen, zumeist begrenzt sind, müssen Organismen in der Nutzung der Ressourcen Kompromisse (trade-offs) eingehen (BEGON et al. 1990). In der Literatur werden zahlreiche Beweise für die Existenz solcher Kompromisse aufgeführt, bei denen Individuen einen überproportionalen Anteil der verfügbaren Ressourcen in ein Merkmal oder eine Verhaltensweise investieren und dann anscheinend weniger Ressourcen für andere Merkmale bzw. Verhaltensweisen zur Verfügung haben (MURDOCH 1966, LAWLER 1976, CLUTTON-BROCK et al. 1983, BEGON et al. 1990, STEARNS 1992). STEARNS (1992) nennt 45 mögliche "trade-offs" zwischen zehn verschiedenen Eigenschaften, wovon bislang lediglich fünf näher untersucht wurden. Dabei handelt es sich um "trade-offs" zwischen:

- aktueller Reproduktion und Überleben der Alttiere (MURDOCH 1966, SNELL & KING 1977, PARTRIDGE & FARQUHAR 1981, CLUTTON-BROCK et al. 1983);
- aktueller Reproduktion und Viabilität der Alttiere (FINKE et al. 1987);
- aktueller Reproduktion und künftiger Reproduktion (GUSTAFSSON & PÄRT 1990);
- aktueller Reproduktion und Größe der Alttiere (LAWLER 1976, WARNER 1984, ERNSTING et al. 1993);
- Anzahl und Größe der Jungtiere (LEUTENEGGER 1979).

“Trade-offs” zwischen aktueller Reproduktion und Überleben kommen bei Pflanzen und Tieren vor. *Digitalis purpurea* blüht im zweiten Jahr nach der Keimung und stirbt ab, nachdem sie Samen ausgebildet hat. Falls die Pflanze keine Samen ausbilden kann (z.B. wegen Blütenbeschädigung), blüht sie im folgenden Jahr erneut (BEGON et al. 1990). Die Überlebensdauer von *Drosophila melanogaster* ♂♂, die mit rezeptiven (unbefruchteten) ♀♀ gehalten wurden, ist stärker reduziert als bei den ♂♂, die mit befruchteten (nicht mehr rezeptiven) ♀♀ zusammengehalten werden (PARTRIDGE & FARQUHAR 1991). Beim Rothirsch (*Cervus elaphus*) ist die Überlebensrate der ♀♀, die Junge führen, geringer als bei den ♀♀, die keine Junge führen (CLUTTON-BROCK 1983).

MURDOCH (1966) beobachtete bei *Carabiden* der Gattung *Agonum* in den Jahren, in denen die Reproduktionsrate gering war, eine Zunahme der Überlebensrate der Alttiere. Er vermutete einen Zusammenhang zwischen Nahrungsversorgung, Reproduktion und Überleben. Wenn die Nahrung ausreichte und die Reproduktionsrate hoch war, überlebten wenig Alttiere; wenn die Nahrungsversorgung schlecht war, verringerte sich die Reproduktionsrate, während die Überlebensrate anstieg. Dieses “trade-off” zwischen Reproduktion und Überleben kann als Mechanismus verstanden werden, durch den heftige Fluktuationen der Populationsdichte vermieden werden und der damit die relative Stabilität der Population in Raum und Zeit garantiert (MURDOCH 1966).

Auffällig bei den im Tiefland durchgeführten Untersuchungen waren die hohen Reproduktionsraten und die geringen Überlebensraten der Hochlandtiere im Vergleich zu den Tieren aus dem Tiefland. Offensichtlich investierte die Tieflandpopulation in Gehege D mehr Ressourcen in das Überleben der Alttiere und weniger in die Erzeugung von Jungtieren. Die Hochlandpopulation in Gehege E dagegen verbrauchte mehr Ressourcen für die Fortpflanzung und investierte weniger in das Überleben der Alttiere. Wir vermuten, daß die Ausprägung alternativer Überlebensstrategien in den beiden Gehegen nicht grundsätzlich westfälische Hoch- und Tieflandpopulationen von *C. auronitens* unterscheidet. In Kapitel 4.4 wird erläutert, warum gerade im Hochland Langlebigkeit der Adulten eine wichtige Voraussetzung für die Stabilität der Individuenanzahl und das langfristige Überleben der Populationen sein dürfte. Vielleicht ist aber unter Hochlandbedingungen ein opportunistisches “trade-off” zwischen Reproduktion und Überleben besonders vorteilhaft für das Überleben der Population. In Anpassung an ständig wechselnde Umweltbedingungen investieren die Hochlandtiere möglicherweise unter günstigen klimatischen Bedingungen (wie im Tiefland während der Untersuchung) mehr Ressourcen in die aktuelle Reproduktion, während unter ungünstigen Bedingungen der Anteil der überlebenden adulten Käfer sehr groß ist.

4.3 Die Analyse der Negativfaktoren

Die Entwicklung einer Population wird wesentlich durch die Höhe der Reproduktions- und Mortalitätsraten bestimmt, die dem Einfluß abiotischer und biotischer Faktoren unterliegen. In den verschiedenen Gehegen entwickelte sich die Abundanz sehr unterschied-

lich. In den Gehegen D (Tieflandbestand) und E (Hochlandbestand) am Standort Wartenhorster Sundern blieben die Individuenzahl bis zum Abschluß der Untersuchung im Herbst 1994 relativ stabil. Im Gegensatz dazu nahmen die Individuenzahlen in den Gehegen G und H am Standort Ketteler Horst (Tieflandbestände) sowie im Gehege F (Hochlandbestand) am Standort Wartenhorster Sundern kontinuierlich nach dem Einsetzen der Tiere im Frühjahr 1991 ab. Im Gehege C (Tieflandbestand) am Standort Wartenhorster Sundern brach der Bestand plötzlich im Frühjahr des Jahres 1994 zusammen (s. Kap. 3.3).

Um Hinweise auf die Entwicklungsbedingungen der Tiere und die Fitness der Adulten zu erhalten, wurden Körpergröße, Dauer der Exoskelettaushärtung nach dem Schlüpfen und Gewichtsentwicklung der Tiere der verschiedenen Kohorten gemessen. Die Körpergröße des ausdifferenzierten Insektes spiegelt die Bedingungen der Larvalentwicklung wider; Aushärtung und Ernährungszustand der Adulten sind bedeutende Faktoren für das individuelle Überleben bzw. die Reproduktion (Eiproduktion). Wenn Faktoren wirksam werden, die die Larvenentwicklung ungünstig beeinflussen, sollte dies an dem Parameter Körpergröße ablesbar sein. Ungünstige Ernährungsbedingungen der Adulten sollten sich während der Herbstsaison im Verlauf der postecdysialen Reifung (KLENNER 1989) und während der Frühjahrssaison in der Gewichtsentwicklung widerspiegeln.

Körpergröße (Hinweise auf die Entwicklungsbedingungen der Larven)

Die mittlere Körpergröße der eingesetzten Tiefland- und Hochlandtiere unterschied sich nicht. Die mittlere Größe der ♂♂ betrug 20,6 - 21,3 mm, die der ♀♀ 23,0 - 23,3 mm (Tab. 21). Alle folgenden Generationen waren im Mittel größer als die translozierten Tiere. Dies gilt nicht nur für die Bestände mit stabilen Individuenzahlen, sondern auch für die Bestände (C, F, G, H), die im Laufe der Untersuchung ausstarben: die mittlere Körpergröße der dritten in den Gehegen geborenen Generation (Kohorte IV) betrug in den Gehegen C, E, G und H 22,7 - 23,2 cm bei den ♂♂ und 23,5 - 25,5 cm bei den ♀♀ (Tab. 21). Bemerkenswerterweise nahm nicht nur der Mittelwert zu, auch der Variationskoeffizient der Körpergröße wurde z. T. größer. Bei den Hochlandbeständen bestand eine signifikante Beziehung zwischen mittlerer Körpergröße und Variationskoeffizient (Tab. 24): je größer die Tiere im Mittel waren, um so relativ stärker streuten die individuellen Unterschiede. In einigen Fällen nahm die Körpergröße, wie es bei der westfälischen Tieflandpopulation „Forst Tinnen“ die Regel ist, mit dem Schlüpfzeitpunkt ab; z. T. aber blieb die Körpergröße der zu verschiedenen Zeitpunkten in einer Herbstsaison schlüpfenden Tiere im Mittel unverändert, oder sie nahm sogar mit dem Schlüpfzeitpunkt zu.

Nach diesen Befunden ist nicht daran zu zweifeln, daß die Bedingungen der larvalen Entwicklung in allen Gehegen gut waren, möglicherweise sogar besser als in den Herkunftshabitaten. Darüber hinaus war bei den translozierten Hochlandbeständen die stabilisierende Selektion der Körpergröße abgeschwächt (vgl. ENDLER 1986, SPERLICH 1988): die Entwicklungs- und Überlebenschancen der relativ kleinen und relativ großen Tiere scheinen im Vergleich zu den Verhältnissen in den Ursprungshabitaten erhöht gewesen zu sein. „Weiche“ (relaxierende) Selektion ist stets ein Anzeichen günstiger Umweltbedingungen, in diesem Fall günstiger Entwicklungsbedingungen der Larven. Welche auf die Larvalentwicklung einwirkenden Faktoren zu einer Abschwächung der Auslese nach der Körpergröße führten, ist nicht bekannt. In den „Hochlandgehegen“ könnte die extrem asynchrone Entwicklung für die große phänotypische Variabilität mit entscheidend gewesen sein: die ersten Käfer schlüpfen hier erheblich früher als in den „Tieflandgehegen“, das Ende der Schlüpfperiode unterschied sich hingegen weniger deutlich (Abb. 11). Unter Hochlandbedingungen dürfte die individuelle Entwicklung in der Regel stärker synchronisiert sein, so daß auch die interindividuelle Variabilität der Körpergröße geringer ist (vgl. Kap. 4.4).

Die Wirksamkeit einer Selektion, die Entwicklungsprozesse stabilisiert und damit auch die Varianz der mittleren Körpergröße kontrolliert, wurde bei Carabiden-Larven noch nicht direkt nachgewiesen. In der westfälischen Tieflandpopulation „Forst Tinnen“ haben sowohl relativ kleine als auch relativ große Tiere eine im Vergleich zu Tieren mittlerer Körpergröße etwas reduzierte Wahrscheinlichkeit, von der ersten zur zweiten Reproduktionssaison zu überleben (WEBER et al. 1996). Die selektiven Vorteile bzw. Nachteile unterschiedlich großer Individuen sind unbekannt.

Postecdysiale Reifung

Auch die Ernährung der Adulten läßt keinen Unterschied zwischen den überlebenden und nicht überlebenden Gehegebeständen erkennen (Tab. 16 u. 17). Soweit dies die z. T. geringen Individuenzahlen erkennen lassen, bestehen weder hinsichtlich der Dauer der Exoskelettaushärtung noch hinsichtlich der postecdysialen Gewichtsentwicklung Unterschiede zwischen den Gehegen mit abnehmenden Individuenzahlen und den Gehegen mit stabilen Abundanz. Die Ernährungsbedingungen scheinen demnach während der Herbstsaison in allen Gehegen gut gewesen zu sein. Nahrungsmangel scheidet als Ursache der in einigen Fällen geringen Überlebensrate der jungen Generationen aus.

Gewichtsentwicklung im Frühjahr

Im Frühjahr 1991 waren die Tiere der Kohorte I zum Zeitpunkt des Einsetzens in die Gehege relativ leicht, ihr Gewicht entwickelte sich in allen Gehegen im Laufe der Monate Mai und Juni kräftig (Tab. 16). 1992 war bereits das Gewicht im April bei den ♀♀ der Kohorte I höher als 1991 (dies war insbesondere bei den Gehegepopulationen G und H auffällig; eine Ausnahme stellt das Gehege F im Frühjahr 1992 dar, als hier nur noch 3 ♀♀ gefangen wurden) (Tab. 16). Während der Frühjahrssaison 1992 wurden auch in den nicht-stabilen Gehegepopulationen Gewichtsanstiege gemessen, die im Mittel ähnlich hoch waren wie in den stabilen Beständen (Tab. 7). Dies sei hier noch einmal am Beispiel der Bestände E (stabil) und F (instabil) verdeutlicht: das mittlere Gewicht der ♂♂ der Kohorte I in Gehege F lag in der zweiten Maihälfte 1991 im Mittel bei 95 % des Gewichtes der ♂♂ aus Gehege E, das der ♀♀ in F bei 89 % der ♀♀ aus Gehege E; im Jahre 1992 betrug die Gewichtswerte der Kohorte I in Gehege F in der zweiten Maihälfte 96 bzw. 100% bezogen auf die Tiere in Gehege E. In den Gehegen am Standort Ketteler Horst nahm im Frühjahr 1991 das Gewicht zwar langsamer zu als bei den Tieren am Standort Wartenhorster Sundern, erreichte dann aber etwa dieselbe Höhe. In der zweiten Maihälfte 1992 betrug das mittlere Gewicht der ♂♂ und ♀♀ der Kohorte I in den Gehegen im Ketteler Horst 97 - 99% (♂♂) bzw. 85 - 90%(♀♀) des Gewichtes der Tiere in Gehege D im Wartenhorster Sundern (Tab. 16). Möglicherweise war am Standort Ketteler Horst die Nahrungsverfügbarkeit für die Adulten weniger optimal, der relativ kleine Unterschied kann aber die an diesem Standort auffällig geringe Reproduktionsleistung nicht erklären. Ebenso wenig können die niedrigen Überlebensraten, die in den Gehegen F, G und H, z. T. auch in Gehege C und E beobachtet wurden (Tab. 7), mit einer unzureichenden Nährstoffspeicherung erklärt werden.

Offenbar waren nicht nur die Bedingungen für die Larvalentwicklung, sondern auch die Ernährungsbedingungen der Adulten in allen Gehegen gut. Es kommt hinzu, daß die in den Gehegen geschlüpften Tiere nicht auffällig häufig verkrüppelt waren oder Extremitäten verloren hatten: auch die Bedingungen während der Puppenentwicklung, die z.B. die Habitatbindung von *Carabus problematicus* entscheidend beeinflussen (DEN BOER 1971), waren demnach nicht ungünstig. Es ist deshalb naheliegend, das Aussterben der Gehegepopulationen C, F, G und H nicht auf generell erschwerte Bedingungen der Entwicklung

zurückzuführen. Negativfaktoren, die nicht störend auf Entwicklungsprozesse einwirken, sind z. B. Prädation, aber auch solche abiotischen Bedingungen, die zeitlich begrenzt während Ruhephasen der Tiere wirksam werden. Solche Faktoren neigen zu „katastrophenartigen“ Wirkungen bei Populationen, die auf kleinen Flächen leben (z.B. Gehegepopulationen) und bei denen deshalb die Möglichkeiten, durch räumliche Risikoverteilung zu überleben, eingeschränkt sind (DEN BOER 1968).

Mortalität der Adulten im Winterlager durch überstauende Nässe ?

Ein wesentlicher Unterschied in der Dynamik der beiden Hochlandbestände betraf die Mortalität der Adulten. In Gehege F war vor allem die Mortalität der jungen Adulten im Vergleich zu Gehege E deutlich erhöht (Tab. 6). Sehr wahrscheinlich waren der Grund dafür die in Gehege F regelmäßig im Winter eintretenden großflächigen und lang andauernden Überstauungen: im Bereich des Geheges F steht der wasserstauende Bodenhorizont höher an als in den Bereichen der anderen Gehege, das Gehege liegt zudem in einer Geländemulde (Abb. 6), und der Wasserabfluß wurde durch die Gehegefolie behindert. Die Beobachtung, daß *C. auronitens* in Habitaten mit wasserstauenden Böden Überwinterungslager bevorzugt, die vor Überflutung geschützt sind (z. B. im morschen Holz und in Wurzelballen umgestürzter Bäume), läßt darauf schließen, daß längerfristige Überstauung ein die Mortalität erhöhender Risikofaktor ist (auf wasserzügigen Böden scheinen die Tiere dagegen häufiger im Boden zu überwintern). Allerdings beobachtete NIEHUES (1995) in Rundgehegen auf Brachland trotz zeitweiliger fast vollständiger Überflutung der Bodenoberfläche eine hohe Überlebensrate der eingesetzten Tiere. Dormante *C. auronitens*-Individuen scheinen demnach eine gewisse Überflutungsresistenz aufzuweisen, möglicherweise sind die Dauer der Überflutung und die Temperatur während der Überflutung limitierende Faktoren.

Carabidenarten der Ufer und Auen können bei hoher Temperatur (20° C) 6-17 Tage lang, bei niedriger Temperatur (6-8° C) sogar 50-80 Tage lang im Wasser überleben (PALMEN 1945, LINDROTH 1949, ANDERSEN 1968, HEYDEMANN 1968). Die ökologische Verbreitung von *C. auronitens* liegt außerhalb von Ufern und Auen; vermutlich ist deshalb die Überlebensdauer bei Überflutung geringer.

Im Vergleich zur Wintermortalität waren in Gehege F die Reproduktionsraten nicht besonders niedrig (Tab. 6): während des Sommerhalbjahres waren die Bedingungen offensichtlich günstig.

Einfluß des Bodenchemismus?

In den Gehegen G und H im Ketteler Horst waren sowohl die Netto-Reproduktionsraten als auch die Überlebensraten der Adulten niedrig. Ein Aussterben dieser Gehege zeichnete sich bereits im Jahr 1992, ein Jahr nach dem Einsetzen ab. 1991 waren die Reproduktionsraten in allen Gehegen relativ niedrig, im Ketteler Horst wurden aber im Herbst 1991 überhaupt keine jungen Tiere beobachtet (Tab. 6). Es liegt der Verdacht nahe, daß in den Gehegen in diesem Wald der Einfluß der niedrigen Maitemperatur im Jahr 1991 besonders groß war. Dafür könnten folgende Gründe maßgeblich gewesen sein: die Parzelle, auf der die Gehege standen, liegt unweit des Waldrandes, an dem kein Waldmantel vorhanden ist; Windeinfluß führt hier zu Laubaufwehungen, wodurch die Erwärmung des Bodens verzögert werden dürfte. Die niedrigen Reproduktionsraten im Jahr 1992 und die niedrigen Überlebensraten der adulten Käfer finden hierdurch aber keine plausible Erklärung. Im Ketteler Horst fiel auch die im Vergleich zum Wartenhorster Sundern geringe Individuendichte der autochthonen Carabidenfauna auf (Tab. 4 und 5; bestätigt durch Bodenfallen-Fänge an einer etwa 250 m von unseren Gehegen entfernten Stelle durch

KLENNER 1994), für die ebensowenig eine naheliegende Erklärung gefunden werden kann.

Ein deutlicher Unterschied zu den Bedingungen im Wartenhorster Sundern betrifft den Bodenchemismus: der pH-Wert der humosen, oberen Bodenschicht beträgt im Ketteler Horst 2,9, im Wartenhorster Sundern 3,5. Durch niedrige pH-Werte wird direkt und indirekt die Zersetzung der Bodenstreu gehemmt (ABRAHAMSEN et al. 1980, SCHÄFER 1986, EISENBEIS 1993). Dies könnte ein Grund für die größere Streuauflage (bis zu 10,5 cm) im Ketteler Horst im Vergleich zum Wartenhorster Sundern sein (bis zu 8,5 cm). Böden mit niedrigen pH-Werten weisen eine charakteristisch verarmte Bodenflora und -fauna auf. In sauren Böden herrscht Pilzwachstum vor, sie beherbergen im wesentlichen Kleinorganismen der Mikro- und Mesofauna. In schwach sauren bis basischen Böden ist das Bakterienwachstum verstärkt, neben Organismen der Mikro- und Mesofauna verfügen solche Böden über eine gut entwickelte Makrofauna, insbesondere Regenwürmer, Schnecken, Asseln, Diplopoden, Collembolen, die als Erstzersetzer den Abbau der Laubstreu beschleunigen (TOPP 1981, DUNGER 1983, SCHÄFER 1990, EISENBEIS 1993). Die relative Häufigkeit von tierischen Erstzsetzern beeinflusst die Besiedlung mit epigäischen Raubarthropoden, für die sie als Beutetiere bedeutungsvoll sind. Die schwache Besiedlung des Ketteler Horstes mit Carabiden könnte wesentlich durch einen Mangel an Beutetieren bedingt sein. Die Gehegepopulationen im Ketteler Horst ließen jedoch Hinweise auf einen ausgeprägten Nahrungsmangel nicht erkennen (vgl. oben).

Aussterben durch Prädation oder Konkurrenz?

Die Bestandsdynamik von *C. auronitens* in Gehege C verlief anders als in den Gehegen F, G und H. Im Frühjahr 1993 war der Bestand noch individuenreich (Tab. 4 und 6). Vom Jahr 1993 zum Jahr 1994 verschwand ein großer Teil der Tiere (Abb. 7). Der Rest der Tiere wurde letztmals im Mai des Jahres 1994 gefangen. Daß für die geringe Überlebensrate vom Jahr 1993 zum Jahr 1994 wie vermutlich in Gehege F überstauende Nässe verantwortlich war, ist unwahrscheinlich, da in Gehege C immer nur die hier vorhandenen Wagenspuren überflutet waren (Abb. 6). Das plötzliche Verschwinden der Tiere im Frühjahr 1994 könnte die Folge davon gewesen sein, daß das Gehege undicht wurde; dafür liegen jedoch keine konkreten Hinweise vor (im Frühjahr 1994 wurden keine *C. auronitens* in Außenfallen gefangen). Wahrscheinlicher ist es, daß der Schwund eine Folge von Prädation durch Kleinsäuger im Jahr 1993 und im Frühjahr 1994 war; als Räuber kommen insbesondere die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) und die Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) in Frage, die sich auch insektivor ernähren (SCHRÖPFER et al. 1984). Bereits im Frühjahr 1993 hatte wir im Wartenhorster Sundern vor allem innerhalb von Gehege C (und in der Umgebung von Gehege F) oberflächennahe Gangsysteme beobachtet. Spitzmäuse, die Gangsysteme anderer Kleinsäuger bevorzugen, scheiden als Prädatoren aus: sie wären in den Becherfallen nachgewiesen worden. Auch Maulwürfe scheiden aus: sie wären in den Maulwurfällen, die im Frühjahr 1993 in die Gehege und außerhalb exponiert wurden, gefangen worden.

Die Vermutung, daß Prädation die Ursache für das Verschwinden von *C. auronitens* in Gehege C ist, wird auch durch den deutlichen Rückgang des Bestandes von *Carabus nemoralis* in diesem Gehege im Frühjahr 1994 gestützt (Tab. 4). Nach THIELE (1977) besteht kein Zweifel, daß Prädation einen bedeutenden Einfluß auf die Populationsdynamik von Carabiden haben kann. Dabei spielen neben Ameisen, Spinnen, Kurzflüglern und Fröschen auch große Singvögel, Greife, Falken, Eulen, Nagetiere, Spitzmäuse und Igel eine Rolle. THIELE sieht aber keinen signifikanten Zusammenhang zwischen dem Fehlen von bestimmten *Carabiden*-Arten und dem Vorkommen von Prädatoren.

Die Entfernung von potentiellen Konkurrenten und Prädatoren aus den Gehegen B, D, F und H war wider Erwarten wenig erfolgreich: die Abundanz der Arten, deren gefangene Individuen entfernt wurden, wurde dadurch nicht wesentlich reduziert (Tab. 5). Die in der Einleitung geäußerte Vermutung einer prädativen Exklusion von *C. auronitens* vor allem durch *Carabus coriaceus* konnte nicht bestätigt werden. Zwar war *Carabus coriaceus* in Gehege F, in dem der *C. auronitens*-Bestand ausstarb, besonders häufig, aber auch in Gehege D, in dem der Bestand stabil war, wurde *Carabus coriaceus* häufig gefangen. In Gehege C, G und H, deren Bestände ebenfalls ausstarben, war *Carabus coriaceus* hingegen relativ selten (Tab. 4).

4.4 Hinweise auf Anpassungen an die klimatischen Bedingungen des Hochlandes

Die aus dem Hoch- und Tiefland in den Wartenhorster Sundern translozierten Gruppen unterschieden sich in zwei phänologischen Merkmalen sowie in der Temperaturabhängigkeit der Fangrate. Im folgenden wird erörtert, ob diese Unterschiede als Folge einer Anpassung an unterschiedliche klimatische Bedingungen interpretiert werden können.

Zur Temperaturabhängigkeit der Fangrate

Nach Untersuchungen im Forst Tinnen bei Münster wird die Fangrate von *C. auronitens* während der Frühjahrssaison häufig zu 80 bis über 90 % von der Temperatur der bodennahen Luftschicht bestimmt. Wenn die Frühlachttemperatur niedriger als 6 °C ist, ist *C. auronitens* im Tiefland inaktiv (HEMMER et al. 1986, KLENNER 1990). In unseren Gehegeuntersuchungen scheint die Temperaturschwelle der Aktivität bei Tiefland- wie Hochlandtieren etwas niedriger gewesen zu sein. Beim Vergleich der Bestände fällt jedoch auf, daß die ♂♂ der Hochlandbestände bei niedrigen Temperaturen relativ stärker aktiv waren als die ♂♂ der Tieflandbestände. Die Regressionsgerade, die die Abhängigkeit der Fangzahl von der Temperatur der bodennahen Luft in der frühen Nacht beschreibt, schneidet bei den eingesetzten Hochland-♂♂ und -♀♀ die Temperaturachse bei niedrigeren Werten als bei den eingesetzten Tieflandtieren; bei den ♀♀ aus dem Hochland verläuft außerdem die Regressionsgerade weniger steil als bei den ♀♀ aus dem Tiefland (Abb. 8; Tab. 12). Bemerkenswerterweise unterscheiden sich (allerdings nicht signifikant) auch die männlichen und weiblichen Nachkommen hinsichtlich der Steigung der Regressionsgerade und ihres Schnittpunktes mit der Temperatur-Achse: bei männlichen und weiblichen Nachkommen der Hochlandtiere ist die Steigung geringer, und die Regressionsgerade schneidet die Temperatur-Achse bei tieferen Werten (Abb. 9).

Eine hohe Temperaturabhängigkeit der Aktivität bei Carabiden wurde bereits mehrfach bei quantitativen Freilanduntersuchungen festgestellt (z.B. BRUNSTING 1981, NEVE 1994). Laboruntersuchungen liegen vor allem zur Temperaturpräferenz vor, die in der Regel während der tageszeitlichen Ruhephase der Tiere bestimmt wird. Dies ist vermutlich der Grund, warum die von den Tieren präferierten Temperaturbereiche meist erheblich höher sind als die Temperaturen, bei denen sie im Habitat aktiv sind. SCHMIDT (1957) bestimmte für *C. auronitens* individuelle Präferenzbereiche zwischen 13,1 und 26,5 °C. Innerhalb des individuellen Vorzugsbereiches sind nach SCHMIDT (1955, 1956) Sauerstoffverbrauch und Transpirationsrate annähernd temperatur-kompensiert. Nach THIELE (1977) scheint der bevorzugte Temperaturbereich, der mit guter Reproduzierbarkeit gemessen werden kann, mit den Temperaturbedingungen im Habitat korreliert zu sein. Waldbewohnende Carabidenarten bevorzugen im Wahlversuch in der Regel deutlich niedrigere Temperaturbereiche als eurytope Arten oder Arten des offenen Geländes. Bei der Diskussion der Ergebnisse von Präferenzversuchen ist auch immer wieder die Frage gestellt worden, ob

sich conspezifische, unter differierenden Umweltbedingungen lebende Populationen in ihren Temperaturpräferenzen unterscheiden. KRUMBIEGEL (1932) ermittelte im Wahlversuch unterschiedliche Temperaturoptima bei Individuen von *Carabus nemoralis* unterschiedlicher geographischer Herkunft (Radeberg bei Dresden, Münster (Westf.), Olargues St. Herault - Südfrankreich). SCHMIDT (1956) vermutete, daß unterschiedliche individuelle Temperaturpräferenzen bei *Carabus problematicus* aus Westfalen genetisch bedingt sind. THIELE kam 1977 aufgrund eigener Laboruntersuchungen und nach Durchsicht der Literatur zu dem Schluß, daß es noch keine eindeutigen Beweise für die Ausbildung von „Temperaturreassen“ gab. Später fand allerdings THIELES Schülerin Doris KOCH (1985) beim Vergleich von Populationen der Carabidenart *Pterostichus rhaeticus* aus verschiedenen geographischen Regionen sowohl Hinweise auf genetische Adaptationen als auch auf die Fähigkeit zur Akklimatisation. Nach gleicher Vorbehandlung wurde bei einem Labor-Stamm, dessen Ursprung Lappland war, ein deutlich breiterer, sich in den Bereich tieferer Temperaturen erstreckender Vorzugsbereich registriert als bei einem Stamm aus der Umgebung von Köln. Nach mehreren Wochen Aufenthalt in tieferen Temperaturen zeigten Tiere des Stammes 'Köln' eine Verschiebung der Vorzugstemperatur zu kühleren, Tiere des Stammes 'Lappland' zu wärmeren Bereichen.

Vergleichende Laboruntersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der lokomotorischen Aktivität oder anderer physiologischer Funktionen bzw. zur Temperaturpräferenz in der Ruhe liegen für *C. auronitens*-Populationen unterschiedlicher Herkunft noch nicht vor. Nach unseren Befunden zum Verhalten der translozierten Bestände ist jedoch zu erwarten, daß sich auch *C. auronitens*-Populationen, die in unterschiedlichen klimatischen Bedingungen leben, z.B. im Hoch- und Tiefland, hinsichtlich ihrer Reaktionen auf die Umgebungstemperatur unterscheiden.

Unterschiede in der Saisonalität

Die Unterschiede in der Saisonalität zwischen den translozierten Hochland- und Tieflandbeständen betreffen (A) das Ende der Reproduktionssaison und (B) den Beginn der Schlüpfperiode.

(A) In den Reproduktionssaisons von 1991 bis 1994 wurde bei ♀♀ und ♂♂ der Hochlandtiere die 50%-Marke der kumulativen Letztfangkurven später (im Mittel um 25 Tage) überschritten als bei den Tieflandtieren (Abb.10). Der Unterschied trat sowohl bei den eingesetzten Tieren als auch bei ihren Nachkommen auf und hat deshalb möglicherweise eine genetische Grundlage. Die Unterschiede scheinen die Kontrolle des Endes der Aktivitätssaison zu betreffen. Falls das Ende der Frühjahrssaison ausschließlich durch den physiologischen Zustand der Tiere kontrolliert wird (z.B. durch die Fettkörperentwicklung als Vorbereitung auf die Langzeitdormanz), könnte der Unterschied durch eine verzögerte Entwicklung (des Fettkörpers) der Hochlandtiere unter Tieflandbedingungen verursacht sein. Dafür liegen jedoch keine konkreten Hinweise vor, vielmehr war das mittlere Gewicht der Hochland-♀♀ häufig bereits in der ersten Maihälfte so hoch oder höher als das mittlere Gewicht der Tiefland-♀♀. Eine zweite Möglichkeit ist, daß das Saisonende auch durch exogene Signale, z.B. die Photoperiode, kontrolliert wird. Ein (auf die Jahreszeit bezogen) späteres Saisonende der Frühjahrssaison als Folge einer veränderten photoperiodischen Reaktionsnorm wäre plausibel als Anpassung an den späteren Frühlingsbeginn im Hochgebirge zu deuten. Die postecdysiale Reifung der Frühjahrsbrüter wird obligatorisch von der Photoperiode kontrolliert (THIELE 1977). Daß auch das Saisonende, die Dormanz und die Wiederaufnahme der Eiproduktion bei überlebenden Imagines in der zweiten, eventuell auch dritten und vierten Reproduktionssaison photoperiodisch kontrolliert werden, ist wahrscheinlich; bisher liegen dazu noch keine experimentellen Untersuchungen vor.

(B) Bei den translozierten Hochlandbeständen begann die Schlüpfzeit in den Jahren 1992 bis 1994 um 2 bis 4 Wochen früher als bei den Tieflandbeständen; auch die 50%-Marke der kumulativen Erstfang- und Letzfangkurve fiel in der Schlüpfzeit meist auf frühere Termine (Abb. 11). Allerdings wurden in den Hochlandbeständen - ebenso wie in den Tieflandbeständen - bis zum Saisonende, in dem sich die Bestände weniger deutlich unterschieden, frischgeschlüpfte Tiere gefangen. Der frühe Beginn der Schlüpfzeit könnte zwei Ursachen haben: (1) die Hochlandtiere beginnen früher mit Eiproduktion und Eiablage, so daß - bei gleich langer präimaginaler Entwicklungsdauer - die ersten frisch geschlüpfte Tiere früher erscheinen; (2) die präimaginale Entwicklung verläuft bei den Hochlandtieren schneller als bei den Tieflandtieren. Die erste Möglichkeit ist wahrscheinlicher: im Jahre 1991, als die verschiedenen Gehege zur gleichen Zeit (am 3. April) mit den Hochland- und Tieflandtieren besetzt wurden, begann die Schlüpfzeit in den Hochlandbeständen wenig früher als in den Tieflandbeständen, möglicherweise weil der Beginn der Eiablage bei den Hochland- und Tieflandbeständen weniger stark divergierte als in den späteren Jahren. Bei genauerer Betrachtung der Schlüpfzeit 1991 fällt jedoch auf, daß in den Hochlandbeständen das Schlüpfmaximum etwa 8 bis 10 Tage früher eintrat als in den Tieflandbeständen, auch die 50%-Marken fielen auf frühere Termine (Abb. 11). Möglicherweise wurde also auch 1991 ein großer Teil der Eier in den "Hochlandgehegen" etwas früher abgelegt als in den "Tieflandgehegen". Die Ursache für die Unterschiede zwischen den translozierten Hochland- und Tieflandbeständen im Jahr 1991 und in den späteren Jahren könnte also sein, daß die Hochlandtiere schon bei niedrigeren Temperaturen mit Produktion und Ablage von Eiern begannen. Diese Vermutung wäre durch Sektionen, die hier nicht durchgeführt wurden, leicht zu verifizieren. Daneben sind auch Anpassungen der Embryogenese und Larvenentwicklung an niedrigere Temperaturen bei den Hochlandtieren nicht auszuschließen (vgl. KOCH 1985).

Über die Anpassung der Jahresperiodizität der Entwicklung an unterschiedliche klimatische Bedingungen liegen bei conspezifischen Carabidenpopulationen eine Reihe von Untersuchungen vor (Zusammenfassung bei SOTA 1994). Bei herbstrütenden Arten fällt unter mäßig kühlen Bedingungen die Aestivation der Adulten fort: die frisch geschlüpfte Tiere beginnen ohne Einschaltung einer Diapause unmittelbar nach Abschluß der postecdysialen Reifung mit der Eiproduktion (Abb. 15, "moderate Anpassung"). Durch den Wegfall der Aestivationsphase der Adulten wird die für die präimaginale Entwicklung zur Verfügung stehende Zeit verlängert. Wenn unter noch extremeren Temperaturbedingungen diese Abwandlung des saisonalen Programmes für eine Entwicklung nicht mehr ausreicht, werden die Reproduktionssaison auf noch frühere Termine (z.T. in das Früh-

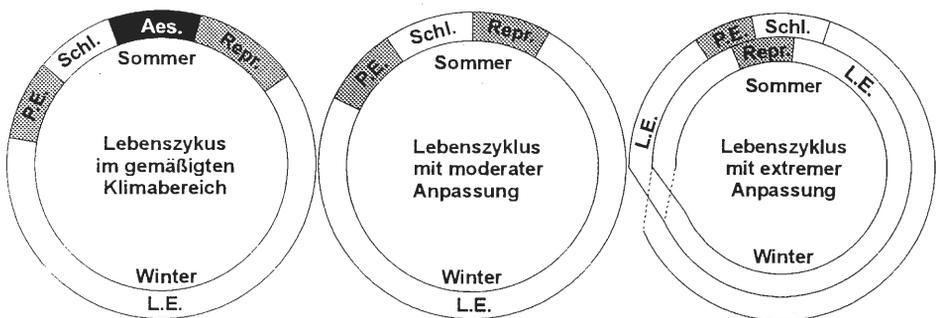


Abb. 15: Anpassung des Lebenszyklus herbstrütender Carabidenarten an ein kühles Klima (P.E. = Puppenentwicklung, Schl. = Schlupf, Aes. = Aestivation, Repr = Reproduktion, L.E. = Larvenentwicklung).

jahr) und die Schlüpfseason auf noch spätere Termine verlagert, so daß sie überlappen bzw. die Schlüpfseason sogar später als die Reproduktionsseason liegt (Abb. 15, "extreme Anpassung"). Dies hat zur Folge, daß die Tiere nicht mehr im dem Jahr, in dem sie geschlüpft sind, erstmals reproduzieren (Univoltismus), sondern ein Jahr später (Semivoltismus).

Semivoltismus wurde von HOUSTON (1981), REFSETH (1984), BUTTERFIELD (1986) und SPARKS (1995) bei *Carabus problematicus*, *C. glabratus* und *C. violaceus* als Anpassung an hohe Breiten beschrieben.

Nach SOTA (1994) durchlaufen frühlingsbrütende Arten die gesamte präimaginale Entwicklung stets innerhalb einer Saison, da bei ihnen eine präimaginale Diapause (d.h. eine präimaginale Hibernation) nicht auftreten soll (Abb. 16, Lebenszyklus im gemäßigten Klima). Es gibt jedoch in der Literatur vereinzelte Hinweise auf Überwinterung von Larven frühlingsbrütender Arten, z.B. für *Pterostichus metallicus* (WEIDEMANN, 1971) und *Pterostichus oblongopunctatus* (LINDROTH 1949). Nach HURKA (1973) wurden in der Hohen Tatra auch Larven von *C. auronitens* im Winter gefunden. (Abb. 16, "extreme Anpassung"). Auch bei unserer Art könnte demnach als Anpassung an hochmontane Klimabedingungen die Saisonalität der Entwicklung in der Weise abgewandelt sein, daß die präimaginale Entwicklung nicht mehr im Jahr der Eiablage, sondern erst im darauffolgenden Jahr beendet wird. Möglicherweise könnte dabei die Reproduktionsseason in Anpassung an die verkürzte warme Jahreszeit in den Sommer verlagert werden. Falls im übrigen die photoperiodische Kontrolle der imaginalen Entwicklung (THIELE 1977) unverändert bliebe, würde die Verlängerung der präimaginalen Entwicklung über den Winter bedeuten, daß die Tiere nicht im zweiten, sondern - wie „Herbstbrüter“ mit extremer Anpassung - erst im dritten Jahr nach Beginn der Ontogenese geschlechtsreif werden (Abb. 16).

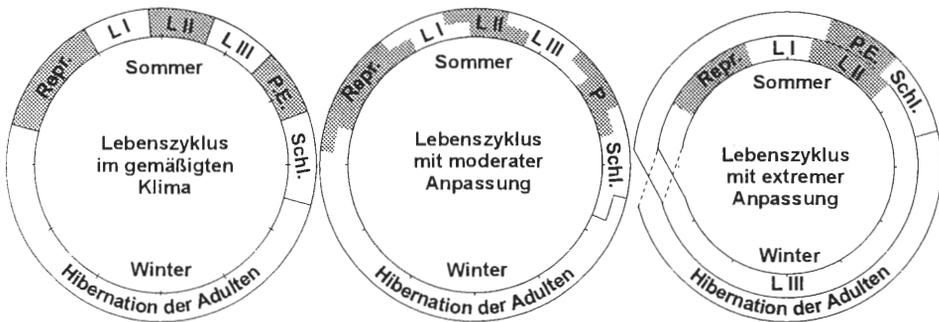


Abb. 16: Anpassung des Lebenszyklus frühlingsbrütender Carabidenarten an ein kühles Klima (Repr. = Reproduktion, L I = 1.Larvenstadium etc., P.E. = Puppenentwicklung, Schl. = Schlupf). Durch die gegenseitige Versetzung der Entwicklungsphasen bei der moderaten Anpassung soll eine für diesen Anpassungstyp vermutete Abschwächung der interindividuellen Synchronie der Entwicklung angedeutet werden.

Im Hochsauerland scheint bei *C. auronitens* eine solche extreme Abwandlung des Lebenszyklus allerdings nicht vorzuliegen. Unseres Erachtens deuten alle Befunde darauf hin, daß westfälische montane *C. auronitens*-Populationen typische Frühjahrsbrüter sind, bei denen allerdings die Temperaturschwellen für Oogenese, Eiablage und vielleicht auch für die präimaginale Entwicklung reduziert sind. Hinzu kommt möglicherweise, daß die Jahresperiodizität der Reproduktion und Entwicklung bei *C. auronitens* im Hochsauerland - innerhalb des Rahmens eines typischen Frühjahrsbrüters - von Jahr zu Jahr in

Anpassung an die jeweiligen Witterungsbedingungen stärker abgewandelt wird, als dies bei Tieflandpopulationen der Fall ist. *C. auronitens* könnte sich im Hochsauerland hinsichtlich seiner Saisonalität plastischer verhalten als im Tiefland (Abb. 16, moderate Anpassung). Noch deutlicher als bei den Tieflandpopulationen dürften Momente einer zeitlichen Risikostreuung hervortreten. Dies soll im folgenden anhand des vorliegenden Datenmaterials genauer dargelegt werden.

C. auronitens ist in der westfälischen Bucht ein Frühjahrsbrüter mit zwei deutlich getrennten Aktivitätsperioden im Frühjahr und im Spätsommer/Herbst (HEMMER et al. 1986, KLENNER 1990, ALTHOFF et al. 1992). Nach der Reproduktion im Frühjahr verbringen die überlebenden Käfer eine 9- bis 10-monatige Langzeitdormanz bis zum Beginn der nächsten Frühjahrssaison. Die Langzeitdormanz bietet vermutlich zwei Vorteile: hohe Temperaturen und Trockenheit im Sommer schaden wahrscheinlich dormanten Adulten in geeigneten Ruhelagern relativ wenig, während sie sich möglicherweise auf aktive Adulte durch Erhöhung des Stoffwechsels bzw. Verstärkung des Wasserverlustes durch Transpiration negativ auswirken (THIELE 1977, SOTA 1986a, 1994); zum anderen wird durch die verhaltensbedingte Isolation der alten von der jungen Generation vermieden, daß überlebende Adulte mit frisch geschlüpften Käfern um Nahrung konkurrieren bzw. diese sogar als Beutetiere verfolgen (ALTHOFF et al. 1992). Voraussetzung für die Langzeitdormanz ist ein reichhaltiges Nahrungsangebot am Ende der Frühjahrssaison.

Nach Fallenfängen von *C. auronitens* fehlt im Hochsauerland zwischen der Frühjahrssaison und der Spätsommer/Herbstsaison die für Tieflandpopulationen typische Sommerpause, in der keine adulten Käfer aktiv sind (BALKENHOHL 1981, GROSSESCHALLAU 1985, HEMMER & TERLUTTER 1987). Das Fehlen einer Sommerruhe konnten wir durch Fallenfänge am Herkunftsort der translozierten *C. auronitens*-Population bestätigen (Abb. 17). Offenbar haben sich die umgesetzten Hochlandtiere im Wartenhorster Sundern diesbezüglich ähnlich verhalten wie an ihrem Herkunftsort. In den im Hochsauerland (Drommberge) exponierten Fallen wurde auch eine größere Anzahl von Larven gefangen (Abb. 17). Während im Tiefland die drei Larvenstadien zeitlich gestaffelt auftreten (NIEHUES 1991, HORSTMANN 1995), wurden im Hochland Larven des 1., 2. und 3. Stadiums zum Teil in demselben Fangintervall nachgewiesen. Im Winter wurden keine Larven gefangen.

Die milden, atlantischen Klimabedingungen im westfälischen Tiefland erlauben eine relativ weitgehende interindividuelle Synchronisation der prä- und postecdysialen Entwicklung und Reproduktion. Wir beobachten zeitlich relativ eng fixierte und aufeinanderfolgende Phasen der Entwicklung. Im montanen Klima ist der Temperaturverlauf während der Vegetationsperiode erheblich unregelmäßiger und weniger „unvorhersehbar“: die Temperaturschwankungen sind größer, Abkühlung der Erdoberfläche bis unter Null Grad ist sogar in den Sommermonaten möglich (RINGLEB & RINGLEB 1966). Solche Klimabedingungen könnten zu starken Desynchronisationen in der Entwicklung der Tiere einer Population führen. Möglicherweise sind die Hochlandpopulationen an unvorhersehbar wechselnde Witterungsbedingungen aber auch dadurch angepaßt, daß sie ausgeprägte Strategien einer zeitlichen Risikostreuung entfalten (DEN BOER 1968). Unsere Befunde deuten darauf hin, daß zwei Effekte zu einer starken zeitlichen Streckung der Reproduktionssaison und damit zu einer Reduktion der Wahrscheinlichkeit eines Reproduktionsmißerfolges führen: (1) die Tiere werden bereits bei relativ niedrigen Temperaturen lauf- und fortpflanzungsaktiv, (2) das Ende der Frühjahrssaison wird möglicherweise weniger strikt durch die Photoperiode kontrolliert als bei Tieflandpopulationen. Eine Voraussetzung für einen frühen Start der Reproduktion könnte die bei den Gehegetieren aus dem Hochsauerland beobachtete besonders starke Fettkörperentwicklung am Ende der Frühjahrssaison sein (s. Tab. 16, 17): am Ende der Frühjahrssaison gespeicherte Nährstoffe sind die Grundlage der physiologischen Leistungen zu Beginn der nächsten Frühjahrssaison (ALTHOFF et al. 1992). Die sich über eine längere Zeitspanne erstreckende Eiablage

hat zwangsläufig eine asynchrone Larven- und Puppenentwicklung sowie asynchrones Schlüpfen und eine asynchrone postecdysiale Reifung zur Folge. Die endogenen Bedingungen, die zur Asynchronie der Entwicklung führen können, scheinen genetisch fixiert zu sein: sie bleiben auch unter Tieflandbedingungen wirksam und führen hier, im Vergleich zu den Tieflandpopulationen zu einer deutlichen Vorverlagerung des Beginns der Schlüpfperiode (sowie des Schlüpfmaximums), während sich das Ende der Schlüpfperiode nicht unterscheidet.

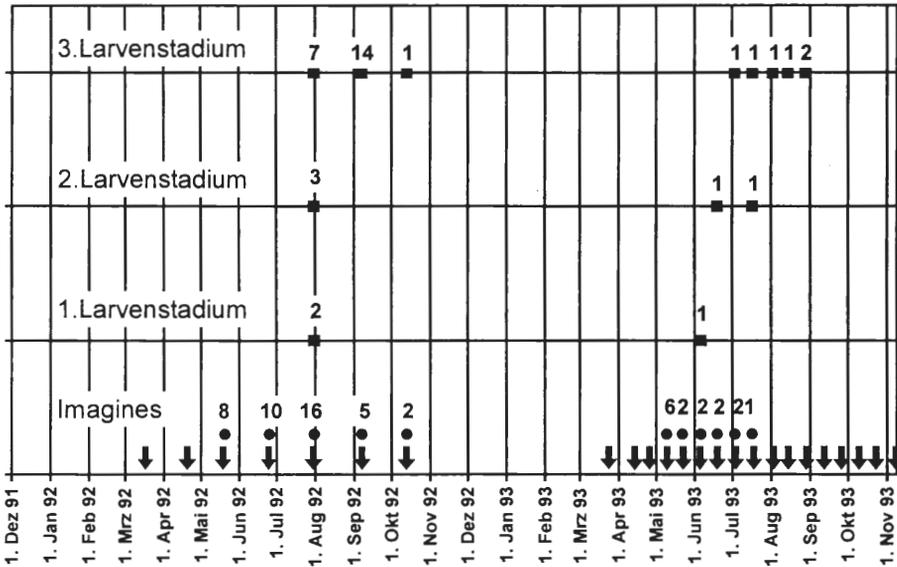


Abb. 17: Anzahl von Imagines und verschiedenen Larvenstadien von *C. auronitens* in über den gesamten Zeitraum fängigen Totfallen im Hochsauerland (Lenne, Drommberge ca. 600 m über NN, Pfeile: Leerungstermine).

Das Grundmuster der Saisonalität der Reproduktion und Entwicklung scheint bei *C. auronitens* im Hochsauerland unverändert zu sein. Die von HEMMER & TERLUTTER (1987) geäußerte Vermutung, daß *C. auronitens* im Hochsauerland semivoltin sei, wird durch unsere Beobachtungen nicht bestätigt. Wir vermuten, daß insbesondere Strategien einer zeitlichen Risikostreuung ein Überleben unter montanen Bedingungen ermöglichen. Daß dennoch gelegentlich die Reproduktion ausfallen kann, zeigen Fallenfänge aus dem Jahre 1993, als am Drommberge im gesamten Spätsommer und Herbst keine Adulten gefangen wurden (Abb. 17). Auch die potentielle Langlebigkeit der Adulten ist damit eine wichtige Voraussetzung für das Überleben der Populationen im Hochsauerland. Wir vermuten, daß *C. auronitens*-Populationen im Hochland in Anpassung an das jeweilige Jahresklima im Sinne eines "Trade-offs" zwischen hoher Reproduktionsrate und geringer individueller Überlebenswahrscheinlichkeit der adulten Käfer als eine Möglichkeit sowie geringerer Reproduktionsrate und hoher individueller Überlebenswahrscheinlichkeit als andere Möglichkeit wechseln.

4.5 Schlußfolgerungen

Bis zum Abschluß der Untersuchungen im Herbst 1994 überlebten zwei von vier Gehegepopulationen im Wartenhorster Sundern; im Ketteler Horst starben beide Gehegepopulationen aus. Eine der überlebenden Populationen sicherte ihren Bestand durch hohe Reproduktionsraten (bei gleichzeitig hoher Mortalität der Adulten), die andere Population überlebte bei relativ kleinen Reproduktionsraten durch geringe Mortalität. Die Entwicklungs- und Ernährungsbedingungen waren in allen Gehegen gut, auch in den Gehegen, in denen *C. auronitens* ausstarb. Das Aussterben geht vermutlich auf verschiedene Ursachen zurück: auf überstauende Nässe und Prädation durch Säugetiere im Wartenhorster Sundern sowie auf einen ungünstigen Bodenchemismus (sehr niedrige pH-Werte) im Ketteler Horst. Konkurrenz oder Prädation durch indigene Carabidenarten ließ sich nicht nachweisen.

Es ist also anzunehmen, daß das Fehlen von *C. auronitens* im Wartenhorster Sundern historisch bedingt ist: die Art hat offenbar die Flußauen von Werse und Ems noch nicht überwinden können (vgl. Abb.1 in Kap. 1).

Zweifelhaft ist hingegen, ob *C. auronitens* im Ketteler Horst eine stabile Population ausbilden könnte. An der Stelle, an der die Gehege errichtet worden waren, war auch die Dichte der indigenen Carabiden-Populationen relativ gering - vermutlich wegen des hier herrschenden extremen Bodenchemismus. Es ist allerdings unbekannt, ob das gesamte Waldgebiet für eine Besiedlung mit Carabiden ungünstig ist.

Seitdem der Mensch begonnen hat, die Raumstruktur der Landschaft zu verändern, sind viele Tier- und Pflanzenpopulationen, durch Vernichtung oder Isolierung ihrer Habitate ausgestorben (TURIN & DEN BOER 1988). Kleine isolierte Populationsfragmente sterben mit hoher Wahrscheinlichkeit auf Grund natürlicher stochastischer Prozesse aus (DEN BOER 1977, DE VRIES 1994), da wegen der Unterbrechung der Metapopulationsdynamik die Wiederkolonisation unterbleibt (DEN BOER 1977, DE VRIES 1994). Besonders stark wirkt sich eine Habitatfragmentierung auf Laufkäferpopulationen aus, die an stabile Habitate angepaßt sind und deshalb ein nur relativ geringes Ausbreitungsvermögen besitzen (DEN BOER 1990).

Im Sinne eines aktiven Naturschutzes ist der Gedanke naheliegend, ausgestorbene Carabidenpopulationen durch Aussetzen von Tieren, die gezüchtet wurden oder aus Populationen entnommen werden, die nicht gefährdet sind, neu zu begründen. Die Zahl solcher Versuche ist noch sehr gering, uns sind nur drei bekannt geworden.

MATHYL (1990) scheint ein Translokationsexperiment mit *Carabus nitens* gelungen zu sein. 1985 setzte er 20 ♀♀ und 24 ♂♂ im Teufelsmoor bei Rostock auf einer etwa 1 ha großen (nicht umzäunten) Fläche aus (*Calluna*-Heide mit eingestreuten Torfschlammflächen). Die Art war hier seit 1929 ausgestorben. MATHYL berichtet, daß er bei Begehungen des Gebietes in den Jahren 1986 bis 1989 einzelne Individuen beobachten konnte.

Carabus olympiae ist heute nur noch an einer Stelle in den italienischen Westalpen verbreitet. Der Versuch einer Neugründung von Populationen in zwei ehemals besiedelten Gebieten scheint fehlgeschlagen zu sein (MALAUSA 1991). Obwohl eine große Anzahl gezüchteter Larven (4195) und Imagines (1813) über einen Zeitraum von 10 Jahren freigelassen wurden, ließen sich in den folgenden Jahren nur wenige Jungtiere nachweisen. Möglicherweise waren die im Labor gezüchteten Tiere an die speziellen Habitatbedingungen nicht mehr angepaßt (Veränderung des "Genpools" durch Zufallsauslese?). Es wäre auch bei diesem Versuch vorteilhaft gewesen, die Tiere zunächst in Gehegen auszusetzen. Dies hätte eine Zerstreuung der Tiere über größere Flächen und damit ein Absinken der Gründungspopulationen unter die "Kritische Mindestdichte" verhindert. Zudem

hätten sich leicht wichtige Erkenntnisse zur Populationsbiologie der Art gewinnen lassen. Nach DE VRIES (1996) ist es möglich, *Pterostichus lepidus*, einen für Sandheide typischen flugunfähigen Laufkäfer, in Gehegen in ehemals von dieser Art besiedelten Gebieten wieder anzusiedeln. Reproduktions- und Überlebensrate waren vergleichbar hoch wie in noch besiedelten Habitaten.

Wie unsere Translokationsexperimente zeigten auch die von DE VRIES (1996) durchgeführten Versuche, daß durch Beobachtung von Gehegepopulationen wichtige Erkenntnisse über die Populationsdynamik einer Art gewonnen werden können. Auch bei Versuchen, Populationen einzubürgern, sollten zunächst Gehege besetzt werden. Der Nachteil des Gehegeversuches (weitgehende Einschränkung der räumlichen Risikoverteilung) kann dadurch kompensiert werden, daß mehrere Gehege errichtet werden.

Literaturverzeichnis

- ABRAHAMSEN, G., J. HOVLAND & S. HÄGVAR (1980): Effects of artificial rain and liming on soil organisms and the decomposition of organic matter. - In: HUTCHINSON, T. C. & M. HAVAS (eds.): Effects of Acid Precipitation on Terrestrial Ecosystems. - Plenum Press, New York, London: 341-362.
- ALTHOFF, G.-H. (1990): Zur Abhängigkeit der Boden- und Baumaktivität der Laufkäfer des Waldes von abiotischen Faktoren (mit besonderer Berücksichtigung der Art *Carabus auronitens*). - Dipl. Univ. Münster.
- ALTHOFF, G.-H., M. EWIG, J. HEMMER, P. HOCKMANN, M. KLENNER, F.-J. NIEHUES, R. SCHULTE & F. WEBER (1992): Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland (Westfalen). - Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster 54(4): 3-64.
- ALTHOFF, G.-H., P. HOCKMANN, M. KLENNER, F.-J. NIEHUES & F. WEBER (1994): Dependence of running activity and net reproduction in *Carabus auronitens* on temperature. S. 95-100. - In: DESENDER, K. et al. (eds.): Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- ANDERSEN, J. (1968): The effect of inundation and choice of hibernation sites of coleoptera living on river banks. - Norsk. Ent. Tidsskr. 15: 115-133.
- ANDREWARTHA, H. G. & L. C. BIRCH (1984): The ecological web. More on the distribution and abundance of animals. Chicago Univ. Press, Chicago.
- ARBEITSGRUPPE BODENKUNDE der geologischen Landesämter und der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe in der Bundesrepublik Deutschland (1982): Bodenkundliche Kartieranleitung. - Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- ARNDT, E. (1989): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Gattung *Carabus* Linné (Coleoptera: Carabidae). - Beitr. Ent. Berlin 39: 63-103.
- ARNOLD, H., M. BODE & H. WORTMANN (1960): Geologische Karte von Nordrhein-Westfalen 1:100.000, Erläuterungen zu Blatt Münster C 4310. - Geologisches Landesamt NRW, Krefeld.
- ASSMANN, T. (1993): Genetischer Polymorphismus und Differenzierung endemischer und postglazial gegründeter Populationen der Laufkäfer *Carabus punctatoauratus* Germar und *Carabus auronitens* Fabricius. - Diss. Univ. Münster.
- ASSMANN, T. (1994): Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Nordwestdeutschen Tiefebene. - Norddeutsche Naturschutz-Akademie (NNA)-Berichte 3: 142-150.
- ASSMANN, T. (1995): Zur Populationsgeschichte der Laufkäfer *Carabus punctatoauratus* Germar und *Carabus auronitens* Fabricius (Coleoptera, Carabidae): Über Endemismus in eiszeitlichen Refugialräumen und postglaziale Arealausweitung. - Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 20/21: 225-273.
- ASSMANN, T., O. NOLTE & H. REUTER (1994): Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). S. 3-9. - In: DESENDER, K. et al. (eds.): Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- AUKEMA, B. (1986): Winglength determination in relation to dispersal by flight in two wing polymorphic species of *Calathus* Bonelli (Coleoptera, Carabidae). S. 1-99. - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): Carabid beetles, their adaptations and dynamics. G. Fischer, Stuttgart.

- BAARS, M. A. & TH. S. VAN DIJK (1984): Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. - I. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal. - *J. Anim. Ecol.* **53**: 375-388.
- BAARS, M. A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. - *Oecologia (Berlin)* **44**: 125-140.
- BALKENOHL, M. & H. GROSSESCHALLAU (1985): Höhenbedingte Veränderung der Habitatbindung bei Carabiden. - *Mitt. dt. Ges. allg. angew. Ent.* **4**: 219-222.
- BALKENOHL, M. (1981): Die Carabidenfauna einer Hoch- und einer Wacholderheide des Sauerlandes. - *Natur und Heimat* **41**: 51-55.
- BARBER, A. D. & A. N. KEAY (1988): Provisional atlas of the Centipedes of the British Isles. - Lavendam Press, Huntingdon.
- BARNER, K. (1937): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld. - *Abh. Westf. Prov. Mus. Naturk. Münster* **8**(3): 1-34.
- BECHTEL, A. (1996): Die Gewichtsentwicklung der Individuen einer natürlichen Population von *Carabus auronitens*: Ein Parameter der Nahrungsverfügbarkeit, der postecdysialen Reifung und der Reproduktion? - *Dipl. Univ. Münster*.
- BEGON, M., J. L. HARPER, & C. R. TOWNSEND (1990): *Ecology - Individuals, Populations, Communities*. - Blackwell, Oxford.
- BENGTSSON, J. (1991): Interspecific competition in metapopulations. - *Biol. J. Linnean Soc.* **42**: 219-237.
- BETZ, J. O. (1992): Studies on winter-active larvae of the ground beetle *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). - *Pedobiologia* **36**: 159-167.
- BLAB, J., E. NOWAK, W. TRAUTMANN & H. SUKOPP (1984): Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Kilda-Verlag, Greven.
- BLUMENTHAL, C. L. (1976): Gattung *Carabus* L. S. 24-45. - In: FREUDE, H., K. W. HARDE & G. A. LOHSE: *Die Käfer Mitteleuropas*. Band 2, Adephaga 1. Goecke & Evers, Krefeld.
- BOOM, A. VAN DEN (1995): Die Bedeutung der Generationsstruktur für die Stabilität von Carabidenpopulationen: Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. - *Dipl. Univ. Münster*.
- BOYCOTT, A. E., (1934): The habitats of land Mollusca in Britain. - *J. Ecol.* **22**: 1-38.
- BRANDMAYR, P. & F. WEBER (1983): Research in carabid ecology in past, presence and future. S.191-196. - In: BRANDMAYR, P. et al. (eds.): *Ecology of carabids: the synthesis of field study and laboratory experiment*. Rep. 4th Symp. Carab. '81. Pudoc, Wageningen.
- BRANDMAYR, P. & T. ZETTO-BRANDMAYR (1979): Contribution to ecology of an euryphysic ground-beetle of Eastern Alps and Dinartic Karst, *Carabus creutzeri* FABR. - *Zool. Jb. Sys.* **106**: 50-64.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie*. Springer Verlag, Wien.
- BRUNSTING, A. M. H. & H. J. L. HEESSEN (1983): Cannibalism, laboratory artefact or natural phenomenon? S. 135-139. - In: BRANDMAYR, P. et al. (eds.): *Ecology of carabids: the synthesis of field study and laboratory experiment*. Rep. 4th Symp. Carab. '81. Pudoc, Wageningen.
- BRUNSTING, A. M. H. & H. J. L. HEESSEN (1984): Density regulation in the carabid beetle *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col. Carabidae). - *J. Animal Ecol.* **53**: 751-760.
- BRUNSTING, A. M. H. (1981): Distribution pattern, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* GRAV. (Col., Staphylinidae). - *Netherl. J. Zool.* **31**: 418-452.
- BUREL, F. & J. BAUDRY (1990): Structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany, France. - *Landscape Ecology* **4**: 197-210.
- BUREL, F. (1989): Landscape structure effects on carabid beetle spatial patterns in western France. - *Landscape Ecology* **2**: 215-226.
- BURGMAN, M. A., S. FERSON & H. R. AKCAKAYA (1993): *Risk Assessment in Conservation Biology*. - Chapman & Hall, New York.
- BURRICHTER, E. (1973): Die potentielle natürliche Vegetation in der Westf. Bucht. Erl. z. Übersichtskarte 1 : 200.000. - Reihe: Siedlung u. Landschaft in Westf. **8**. Geographische Kommission Münster (Westfalen).
- BURRICHTER, E. (1976): Vegetationsräumliche und siedlungsgeschichtliche Beziehungen in der Westfälischen Bucht. - *Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster* **38** (1): 3-14.
- BURRICHTER, E., R. POTT, T. RAUSS & R. WITTIG (1980): Die Hudellandschaft "Borkener Paradies" im Emstal bei Meppen. - *Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster* **42**(4): 1-69.

- BUTTERFIELD, J. (1986): Changes in life-cycle strategies of *Carabus problematicus* over a range of altitudes in Northern England. - *Ecol. Ent.* **11**: 17-26.
- CLUTTON-BROCK, T., F. E. GUINNESS & S. D. ALBON (1983): The costs of reproduction to red deer hind. - *J. Anim. Ecol.*, **52**: 367-383.
- COOPER, S. J. B., K. M. IBRAHIM & G. M. HEWITT (1995): Postglacial expansion and genome subdivision in the European grasshopper *Chorthippus parallelus*. - *Molecular Ecology* **4**: 49-60.
- COX, C. B. & P. D. MOORE (1987): Einführung in die Biogeographie. - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- DAVIES, L. (1987): Long adult life, low reproduction and competition in two sub-Antarctic carabid beetles. - *Ecol. Entomol.* **12**: 149-162.
- DE BEUALIEU, J. L., M. COUTEAUX, A. PONS, M. REILLE & H. TRIAT-LAVAL (1984): Première approche d'une histoire postwurmienne de quelques taxons arboréens dans le Sud-Est de la France. - *Rev. de Paleobiol. Vol. spec.* 11-24.
- DE LATTIN, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie. - G. Fischer, Jena.
- DE VRIES, H. H. (1994): Size of habitat and presence of ground beetle species. - In: DESENDER, K. et al. (eds.): *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- DE VRIES, H. H. (1996): Metapopulation structure of *Pterostichus lepidus* and *Olisthopus rotundatus* on heathland in the Netherlands: the results from transplant experiments. - *Ann. Zool. Fennici* **33**: 77-84.
- DEN BOER, P. J. (1968): Spreading of risk and stabilization of animal numbers. - *Acta Biotheor.* **18**: 165-194.
- DEN BOER, P. J. (1970): On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). - *Oecologia (Berlin)* **4**: 1-28.
- DEN BOER, P. J. (1970a): Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: the problem of the persistence of sparse populations. - *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek, 1970b): 77-97.
- DEN BOER, P. J. (1971): On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. - In: DEN BOER, P. J. (ed.): *Dispersal and dispersal power of carabid beetles*. *Miscell. Papers (Agric. Univ. Wageningen)* **8**: 119-135.
- DEN BOER, P. J. (1973): Das Überleben von Populationen und Arten und die Bedeutung von Umweltheterogenität. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 125-136.
- DEN BOER, P. J. (1977): Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. - *Miscell. Papers (Agric. Univ. Wageningen)* **14**: 1-190.
- DEN BOER, P. J. (1979): The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): *On the evolution and behaviour in carabid beetles*. - *Miscell. Papers (Agric. Univ. Wageningen)* **18**: 151-166.
- DEN BOER, P. J. (1979): The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. - *Fortschr. Zool.* **25**(2/3): 79-94. G. Fischer, Stuttgart.
- DEN BOER, P. J. (1981): On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. - *Oecologica (Berlin)* **50**: 39-53.
- DEN BOER, P. J. (1985a): Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypothesis. - *Z. f. Zool. Systematik u. Evolutionsforschung* **23** (4): 259-274.
- DEN BOER, P. J. (1985b): Fluctuations of density and survival of carabid populations. - *Oecologia (Berl.)* **67**: 322-330.
- DEN BOER, P. J. (1986a): Density dependence and stabilization of animal numbers. 1. The winter moth. - *Oecologia (Berlin)* **69**: 507-512.
- DEN BOER, P. J. (1986b): Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. The significance of density-related egg production. S. 361-370. - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): *Carabid beetles - Their adaptations and dynamics*. G. Fischer, Stuttgart.
- DEN BOER, P. J. (1990): The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. - *Biol. Conserv.* **54**: 175-192.
- DEN BOER, P. J. (1991): Seeing the trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? - *Oecologia (Berlin)* **86**: 484-491.
- DESENDER, K. (1989): Heritability of wing polymorphism and body size in a carabid beetle *Pogonus chalceus* Marsham, and its evolutionary significance. - *Oecologia (Berlin)* **78**: 513-520.

- DIERSCHKE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Südniedersachsens. *Tuexenia* **6**: 299-323.
- DOBZHANSKY, T. (1970): Genetics of the evolutionary process. - Columbia Univ. Press, New York.
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. - Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
- EISENBEIS, G. (1993): Zersetzung im Boden. - Inf. Natursch. Landschaftspfl.: 53-76.
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER, D. PAULIBEN (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scripta Geobotanica Hrsg.: Univ. Göttingen Volume **18** Verlag Erich Goltze Göttingen.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. - Verlag E. Ulmer, Stuttgart.
- ENDLER, J. A. (1977): Geographic variation, speciation and clines. - Princeton, New Jersey.
- ENDLER, J. A. (1986): Natural Selection in the Wild. - Princeton, New Jersey.
- ERNSTING, G. (1993): Observations on life cycle and feeding ecology of two recently introduced predatory beetle species at South Georgia, sub-Antarctic. - *Polar Biology* **13**: 423-428.
- ERNSTING, G., C. ZONNEVELD, J. A. ISAACS & A. KROON (1993): Size at maturity and patterns of growth and reproduction in an insect with intermediate growth. - *Oikos* **66**: 17-26.
- EWENS, W. J., P. J. BROCKWELL, J. M. GANI & S. I. RESNICK (1987): Minimum viable population size in the presence of catastrophes. S. 59-68. - In: SOULE, M. E. (ed.): *Viable Populations for Conservation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- EWIG, M. & F.-J. NIEHUES (1994): Beobachtungen zum Orientierungsverhalten von *Carabus auronitens* Fabr. 1792 (Coleoptera: Carabidae) im Waldrandbereich. - Verh. Westd. Entom. Tag 1993, 123-130, Löbbecke-Mus. Düsseldorf.
- EWIG, M. (1989): Zur Habitatselektion bei Carabiden: die Bindung von *Carabus auronitens* und anderer Laufkäfer an den Wald. - Staatsex. Univ. Münster.
- FELIX-HENNINGSEN, P., K.-F. SCHREIBER, & A. VOGEL (1989): Bodenbildende Faktoren, Bodengesellschaften und Bodennutzung Westfalens im Überblick. - Mitteilungen Deutsche Bodenkundliche Gesellschaft **58**: 7-42.
- FINKE, M. A., D. J. MILINKOVICH & C. F. THOMPSON (1987): Evolution of clutch size: an experimental test in the house wren (*Troglodytes aedon*). - *J. Anim. Ecol.* **56**: 99-114.
- FLINT, R. F. (1971): Glacial and quaternary geology. - John Wiley and Sons, New York.
- FREITAG, H. (1962): Einführung in die Biogeographie von Mitteleuropa. - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. - Steiner, Wiesbaden.
- FRENZEL, B. (1993): Ökologische Konsequenzen der Entwicklung vom Wald zum Forst in Mitteleuropa. S. 141-159. - In: Bayerische Akademie der Wissenschaften (ed.): *Rundgespräche der Kommission für Ökologie* **7**.
- FREUDE, H., K. W. HARDE & G. A. LOHSE (1976): Die Käfer Mitteleuropas. Band 2, Adephaga 1 - Carabidae. Goecke & Evers, Krefeld.
- FUTUYMA, D. (1990): Evolutionsbiologie. - Birkhäuser Verlag, Berlin.
- GHILAROV, M. S. (1961): Die Veränderung der Steppenbodenfauna unter dem Einfluß der künstlichen Bewaldung. - *Beitr. Entom.* **11**: 256-269.
- GILBERT, N. & D. A. RAWORTH (1996): Insects and temperature - a general theory. - *The Canadian Entomologist* **128**: 1-13.
- GILPIN, M. (1991): The genetic effective size of a metapopulation. - *Biol. J. Linnean Soc.* **42**: 165-175.
- GLÜCK, E. & A. KREISEL (1986): Die Hecke als Lebensraum, Refugium und Vernetzungsstruktur und ihre Bedeutung für die Dispersion von Waldcarabidenarten. - *Laufener Seminarbeiträge* **10**: 64-83.
- GIERS, E. (1973): Die Habitatgrenzen der Carabiden (Coleoptera, Insekta) im Melico-Fagetum des Teutoburger Waldes. - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* **35**(3): 1-36.
- GRIES, B., D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (1973): Coleoptera Westfalica, Familia Carabidae: Genera *Cychrus*, *Carabus* und *Calosoma*. - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* **35**(4): 4-80.
- GROSSESCHALLAU, H. (1981): Ökologische Valenzen der Carabiden (Ins. Coleoptera) in hochmontanen, naturnahen Habitaten des Sauerlandes (Westfalen). - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* **43**(3): 3-33.

- GRÜM, L. (1971): Spatial differentiation of the *Carabus* L. (Carabidae, Coleoptera) mobility. - *Ekol. Polska* **19**: 1-34.
- GRÜM, L. (1973): Weight increase of newly hatched carabid-beetles. - *Bull. Acad. Polonaise Sc., Ser. sc. biol. Cl. II*, **21**: 499-503.
- GRÜM, L. (1975): Mortality patterns in carabid populations. - *Ekologia Polska* **23**: 649-665.
- GRÜM, L. (1984): Carabid fecundity as affected by extrinsic and intrinsic factors. - *Oecologia (Berlin)* **65**, 114-121.
- GRÜM, L. (1986): Density fluctuations in a carabid guild. S. 343-359. - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): *Carabid beetles - Their adaptations and dynamics*. G. Fischer, Stuttgart.
- GRUTTKE, H. & P. M. KORNACKER (1995): The development of epigeic fauna in new hedges - a comparison of spatial and temporal trends. - *Landscape and Urban Planning* **31**: 217-231.
- GRUTTKE, H. (1994): Dispersal of carabid species along a linear sequence of young hedge plantations. S. 299-303. - In: DESENDER, K. et al. (eds.): *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- GUSTAFFSON, L. & T. Pärt (1990): Acceleration of senescence in the collared flycatcher *Ficedula albicollis* by reproductive costs. - *Nature* **347**: 279-281.
- HAMMOND, P. M. (1974): Changes in the British Coleopterous fauna. S. 323-369. - In: HAWKSWORTH, D. L. (ed.): *The changing Flora and Fauna of Britain*. Academic Press, London.
- HANSKI, I. & M. GILPIN (1991): Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. - *Biol. J. Linnean Soc.* **42**: 3-16.
- HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. - *Biol. J. Linnean Soc.* **42**: 17-38.
- HANSSON, L. (1991): Dispersal and connectivity in metapopulations. - *Biol. J. Linnean Soc.* **42**: 89-103.
- HARTGE, K. H. & R. HORN (1989): *Die physikalische Untersuchung von Böden*. Enke, Stuttgart.
- HASTINGS, A. & S. HARRISON (1994): Metapopulation dynamics and genetics. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**: 167- 188.
- HEESSEN, H. J. L. & A. M. H. BRUNSTING (1981): Mortality of larvae of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* (Gravenhorst) (Col., Staphylinidae). - *Neth. J. Zool.* **31**: 729-745.
- HEESSEN, H. J. L. (1980): Egg production of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* (Gravenhorst) (Col., Staphylinidae). *Neth. J. Zool.* **30**: 35-53.
- HEESSEN, H. J. L. (1981): Egg mortality in *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae). - *Oecologia (Berlin)* **50**: 233-235
- HEESSEN, H. J. L., M. A. WILDSCHUT & A. M. H. BRUNSTING (1982): Duration of the developmental stages and timing of the end of the reproductive season of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* (Gravenhorst) (Col., Staphylinidae). - *Neth. J. Zool.* **32**: 49-62.
- HEMMER, J. (1984): Struktur und Dynamik einer westfälischen Population des Laufkäfers *Carabus auronitens* (Fabricius). Ein Beitrag zum Problem der Dichte-Determination bei Insekten. - *Diss. Univ. Münster*.
- HEMMER, J., M. KLENNER, H. NIESING & F. WEBER (1986): Life history phenomena in a subpopulation of *Carabus auronitens* F. from the Westphalian Lowland. S. 439-464. - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): *Carabid Beetles - Their Adaptations and Dynamics*. G. Fischer: Stuttgart.
- HEMMER, J. & H. TERLUTTER (1987): Die Carabidenfauna der hochmontanen Lagen des Rothaargebirges: Untersuchungen zur Habitatbindung und Jahresperiodizität. - *Decheniana* **140**: 87-93.
- HEMMER, J. & H. Terlutter (1991): Untersuchungen zur Höhenverbreitung von Carabiden am Alpen-Nordrand. - *NachrBL. bayer. Ent.* **40**(3): 72-79.
- HESMER, H. & F. G. SCHRÖDER (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jhrhd. - *Decheniana, Beiheft* **11**: 304 S.
- HEYDEMANN, B. (1968): Das Freiland- und Laborexperiment zur Ökologie der Grenze Land - Meer. - *Verh. dtsh. zool. Ges.* 1967: 256-309.
- HOCKMANN, P. (1987): Bewegungsmuster und Aufenthaltsorte des Laufkäfers *Carabus auronitens*. - *Staatsex. Univ. Münster*.

- HOCKMANN, P., P. SCHLOMBERG, H. WALLIN & F. WEBER (1989): Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchenwald (Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente). - Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster **51**(1): 1-71.
- HOCKMANN, P., K. MENKE, P. SCHLOMBERG & F. WEBER (1992): Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat. - Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster **54**(4): 65-98.
- HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. - Wagner, Innsbruck.
- HORSTMANN, B. (1995): Die Abhängigkeit der Reproduktion und Mortalität von abiotischen und biotischen Faktoren bei Carabiden (Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*). - Dipl. Univ. Münster.
- HOUSTON, W. W. K. (1981): The life cycle and age of *Carabus glabratus* Paykull und *Carabus problematicus* Herbst (Col.:Carabidae) on moorland in Northern England. - Ecol. Entomol. **6**: 263-271.
- HURKA, K. (1971): Die Larven der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. - Rozpravy CSAV, rada mat.-prir. ved. **81**(8), 1 - 136, Academia, Prag.
- HURKA, K. (1973): Fortpflanzung und Entwicklung der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. - Studie csl. Akad. Ved. **9**: 1-78.
- JACKSON, D. J. (1928): The inheritance of long and short wings in the weevil *Sitonia hisidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. - Trans. R.Soc. Edinburgh **55**: 665-735.
- JALUT & DELIBRIAS (1980): 21000 years of forest history in the Pyrenees: the peat bog of Freychinede (Arriege, South of France). - Abstr. 5th Int. Palyn. Conf., Marseille.
- JETSCHKE, G. & H. FROBE (1994): Ausbreitung und Überleben von kleinen Populationen in fragmentierten Habitaten. - Z. für Ökologie u. Naturschutz **3**(3): 179-187.
- JULIANO, S. A. (1986): Food limitation of reproduction and survival for populations of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). - Ecology **67**(4): 1036-1045.
- KAISER, M. (1995): Ökologische Untersuchungen zur Laufkäferfauna auf Brachversuchsflächen in Baden-Württemberg. - Dipl. Univ. Münster.
- KLENNER, M. F. (1989): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Dynamik einer westfälischen *Carabus auronitens*-Population (Coleoptera, Carabidae). - Verh. Ges. Ökologie **XVII**: 781-791, Essen 1988.
- KLENNER, M. F. (1990): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Populationsdynamik von *Carabus auronitens* F. (Col. Carabidae) in einem westfälischen Eichen-Hainbuchenwald. - Diss. Univ. Münster.
- KLENNER, M. F. (1994): The carabid fauna of diflubenzuron-sprayed and unsprayed plots in Westphalian oak forests - a post treatment comparison. S. 445-449. - In: DESENDER, K. et al. (eds.): Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- KLIEWE, V. (1996): Untersuchungen zum Verlauf der postecdysialen Reifung bei *Carabus auronitens*. - Dipl. Univ. Münster.
- KOCH, D. (1984): Morphologische und ökophysiologische Differenzierung, Speziation und Verbreitung der Arten des *Pterostichus nigrita*-Komplexes (Coleoptera, Carabidae). - Diss. Univ. Köln.
- KOLBE, H. (1926): Die Carabenfauna Westfalens und ihr Naturcharakter. - Jber. zool. Sekt. westf. Prov. Ver. Wiss. Kunst **50/51/52**: 87-106.
- KOPKA, A. (1994): Der Einfluß intraspezifischer Nahrungskonkurrenz auf das Aktivitätsverhalten des Laufkäfers *Carabus auronitens*. - Staatsex. Univ. Münster.
- KORNECK, D. & H. SUKOPP (1988): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland ausgestorbenen, verschollenen und gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen und ihre Auswertung für den Arten- und Biotopschutz. - Schr.-R. Vegetationskde. **19**, Bonn-Bad Godesberg.
- KREUELS, M. (1995): Zum Problem der Gründung neuer Populationen: Ein Translokationsexperiment mit *Carabus auronitens*. - Dipl. Univ. Münster.
- KRUMBIEGEL, I. (1932): Untersuchungen zur physiologischen Rassenbildung - Zoologische Jahrbücher Fischer Jena **63** (2): 131-280.
- KUHLMANN, M. (1995): Anpassung oder Zufallsauslese: Untersuchungen zur lokalen Differenzierung von *Carabus auronitens* im Münsterland. - Dipl. Univ. Münster.
- KÜHNELT, W. (1943): Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. - Biol.Gener.**17**: 106-146.

- KÜSTER, H. (1995): Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa. Von der Eiszeit bis zur Gegenwart. - Beck, München.
- LACY, R. C. (1987): Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection and population subdivision. - *Conserv. Biology* **1**: 143-158.
- LAMPE, K. H. (1975): Die Fortpflanzungsbiologie und Ökologie des Carabiden *Abax ovalis* Dft. und der Einfluß der Umweltfaktoren Bodentemperatur, Bodenfeuchtigkeit und Photoperiode auf die Entwicklung in Anpassung an die Jahreszeit. - *Zool. Jb. Syst.* **102**: 128-170.
- LANDWEHR, M. (1996): Die Entstehung der Alterspyramide in einer Population von *Carabus auronitens*: Ist phänotypische Selektion nachweisbar? - Dipl. Univ. Münster.
- LANG, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. - G. Fischer, Stuttgart.
- LARSSON, S. G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. - *Entomol. Meddr.* **20**: 277-560.
- LAUTERBACH, A. W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. - *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* **26**(4): 1-103.
- Lawler, L. R. (1976): Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. - *Ecology*, **57**: 1179-1194.
- LENSKI, R. E. (1982): Effects of forest cutting on two *Carabus* species: Evidence for competition for food. - *Ecology* **63**(5): 1211-1217.
- LENSKI, R. E. (1984): Food limitation and competition: A field experiment with two *Carabus* species. - *J. Anim. Ecol.* **53**: 203-216.
- LEUTENEGGER, W. (1979): Evolution of litter size in primates. - *Am. Nat.* **114**: 525-531.
- LINDROTH, C. H. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. III. Allgemeiner Teil. - Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar. S.F. Ser. B, Bd. **4** (No. 3). Stockholm.
- LOHMEYER, W. (1967): Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kernmünsterlandes und einige seiner Gehölz-Kontaktgesellschaften. - *Schriftenr. Veg.kde* **2**: 161-180.
- LÖLF (Hrsg., 1981): Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. Teil III: Westfälische Bucht. - Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung, S. 22-28.
- LOREAU, M. (1986): Niche Differentiation and Community Organisation in Forest Carabid Beetles. S. 465-487. - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): *Carabid beetles - Their adaptations and dynamics*. Fischer, New York.
- LOREAU, M. (1989): On testing temporal niche differentiation in carabid beetles. - *Oecologica*, **81**: 89-96.
- LOREAU, M. (1990): Competition in a carabid beetle community: a field experiment. - *Oikos* **58**: 25-38.
- LOREAU, M. (1992): Species abundance patterns and the structure of ground-beetle communities. - *Ann. Zool. Fennici* **28**: 49-56.
- LÖSER, S. (1972): Art und Ursache der Verbreitung einiger Carabidenarten (Coleoptera) im Grenzraum Ebene - Mittelgebirge. - *Zool. Jb. Syst.* **99**: 213-262.
- MALAUSSA, J. C. & J. DRESCHER (1991): The project to rescue the Italian ground beetle *Chrysocarabus olympiae*. - *Int. Zoo. Yb.* **30**: 75-79
- MATHYL, E. (1990): Maßnahmen zum Schutz des Heidelaukäfers (*Carabus nitens*) (Coleoptera, Carabidae). - *Entomologische Nachrichten und Berichte*. **34**: 73-76
- MAY, R. M. (1980): Theoretische Ökologie. - Verlag Chemie, Weinheim.
- MEYNEN, E. & J. SCHMITHÜSEN (Hrsg., 1957): Handbuch der Naturräumlichen Gliederung Deutschlands. - Bundesanstalt für Landeskunde, Bonn.
- MÜLLER, J. K. (1986): Anpassung zur interspezifischen Konkurrenzverminderung bei Carabiden (Coleoptera). - *Zool. Jb. Syst.* **113**: 343-352.
- MÜLLER-WILLE, W. (1966): Bodenplastik und Naturräume Westfalens. - Spieker, Münster. Landeskundliche Beitr. Ber. (Hrsg: Geogr. Komm. Westf) **14**.
- MUNSELL (1988): Revised Standard Soil Color Charts. - Munsell Color Company Inc., Baltimore, Maryland, 21218 USA.
- MURDOCH, W. W. (1966a): Aspects of the population dynamics of some marsh carabidae. - *J. Anim. Ecol.* **35**: 127-156.
- MURDOCH, W. W. (1966b): Population stability and life history phenomena. - *Am. Nat.* **100**: 5-11.

- MURL- Ministerium für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalen (1989): Klima-Atlas von Nordrhein-Westfalen. Deutscher Wetterdienst, Offenbach.
- NELEMANS, M. N. E. (1987a): On the life-history of the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). - Neth. J. Zool. **37**: 26-42.
- NELEMANS, M. N. E. (1987b): Possibilities for flight in the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). The importance of food during larval growth. - Oecologia (Berlin) **72**: 502-509.
- NELEMANS, M. N. E. (1988): Surface activity and growth of larvae of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). - Neth. J. Zool. **38**: 74-95.
- NELEMANS, M. N. E., P.J. DEN BOER & A. SPEE (1989): Recruitment and summer diapause in the dynamics of a population of *Nebria brevicollis* (Coleoptera: Carabidae). - Oikos **56**: 157-169.
- NEVE, G. (1994): Influence on temperature and humidity on the activity of three *Carabus* species. S. 189-192. - In: DESENDER, K. et al. (eds.): Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- NICHOLSON, A. J. (1933): The balance of animal populations. - J. Anim. Ecol. **2**: 132-178.
- NIEHUES, F.-J. (1995): Die Geschichte einer Carabidenpopulation im Spiegel ihrer Genetik und Dynamik: Untersuchungen an *Carabus auronitens* im Münsterland. - Diss. Univ. Münster.
- NIEHUES, F.-J., P. HOCKMANN & F. WEBER (1996): Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian Lowlands (Coleoptera, Carabidae). - Ann. Zool. Fennici Helsinki **33**: 37-48.
- NIEHUES; F.-J.: (1991): Fluktuationen der Parameter einer *Carabus auronitens*- Population seit 1982 (mit eigenen Untersuchungen aus dem Jahre 1990). - Dipl. Univ. Münster.
- NIEMELÄ, J. (1993): Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what we have learned? - Oikos **66**: 325-335.
- NOLTE, O. (1992): Elektrophoretische Untersuchungen zur klein- und großräumigen genetischen Differenzierung innerhalb der Laufkäferart *Carabus auronitens*. - Dipl. Univ. Münster.
- OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. - Pflanzensoziologie **10**, G.Fischer, Jena.
- OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. - Ulmer, Stuttgart.
- PALMEN, E. (1944): Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor mit besonderer Berücksichtigung der baltischen Einwanderungsrichtung als Ankunftswege der fennoskandischen Käferfauna. - Ann. zool. Soc. bot. Fenn. „Vanamo“ **10**: 1-262.
- PARTRIDGE, L. & M. FARQUHAR (1981): Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. - Nature **294**: 580-582.
- PAUL, C. R. C. (1975): The ecology of Mollusca in ancient woodland. 1.: The fauna of Hayley Wood, Cambridgeshire. - J. Conchol. **28**: 301-327.
- PAUL, C. R. C. (1978): The ecology of Mollusca in ancient woodland. 3.: Frequency and occurrence in west Cambridgeshire woods. - J. Conchol. **29**: 295-300.
- PETERKEN, G. (1993): Woodland Conservation and Management. - Chapman & Hall, London.
- PETERKEN, G. F. & F. GAME (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of Central Lincolnshire. - J. Ecol. **72**: 155-182.
- Peus, F. (1926): Ein Beitrag zur Käferfauna Westfalens. - Jber. Zool. Sekt. Westf. Prov. Ver. Wiss. Kunst **50/51/52**: 131-138.
- POTT, R. (1985): Vegetationsgeschichtliche und Pflanzensoziologische Untersuchungen zur Niederwaldwirtschaft in Westfalen. - Abh. Westf. Mus. f. Naturk. Münster **47(4)**: 1-75.
- POTT, R. (1988): Entstehung von Vegetationstypen und Pflanzengesellschaften unter dem Einfluß des Menschen. - Düsseld. Geob. Kolloq. **5**: 27 -54.
- POTT, R. (1992): Entwicklung der Kulturlandschaft Nordwestdeutschlands unter dem Einfluß des Menschen. - Z. d. Univ. Hannover **19(1)**: 3-48.
- REDING, G. (1993): Die Bedeutung räumlicher Risikostreuung für das Überleben von Carabidenpopulationen. Mit eigenen Untersuchungen an Westfälischen *Carabus auronitens*-Populationen. - Dipl. Univ. Münster.
- REFSETH, D. (1984): The life cycles and growth of *Carabus glabratus* and *C. violaceus* in Budalen, central Norway. - Ecol. Entomol. **9**: 449-455.
- REMMERT, H. (1989): Ökologie. - Springer Verlag, New York.
- RICKLEFS, R. E. (1990): Ecology. - Freeman, New York.

- RINGLEB, A. & F. RINGLEB (1966): Das Hochsauerland in klimatischer Sicht. - Naturk. In Westf. **2**: 7-10.
- RÖBER, H. & G. SCHMIDT (1949): Untersuchungen über die räumliche und biotopmäßige Verteilung einheimischer Käfer (Carabidae, Silphidae, Geotrupidae, Necrophoridae). - Natur u. Heimat **9**: 1-19.
- SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik. - Springer, Berlin.
- SCHAEFER, M. (1990): The soil fauna of a beech forest on limestone: Trophic structure and energy budget. - Oecologia **82**: 128-136.
- SCHÄFER, H. (1986): Streuabbauverzögerung durch Akkumulation von Schadstoffen in Buchenwäldern. - Verh. Ges. Ökologie **14**: 309-318.
- SCHÄFER, H. (1987): Auswirkungen der Bodenversauerung und Schwermetallakkumulation in Wäldern auf die CO₂-Produktion und Dekomposition der Streu. - Verh. Ges. Ökol. (Gießen) **16**: 279-290.
- SCHIEFFER, F. & P. SCHACHTSCHABEL (1984): Lehrbuch der Bodenkunde. - Enke, Stuttgart.
- SCHJØTZ-CHRISTENSEN (1965): Biology and population studies of Carabidae. II. Technique, 1. Trapping. - Natura Jutlandica **11**: 1-173.
- SCHLOMBERG, P. (1987): Konstanz und Variabilität der Orientierungsrichtung im Bewegungsmuster von Laufkäfern des Waldes. - Staatsex. Univ. Münster.
- SCHMIDT, G. (1955): Physiologische Untersuchungen zur Transpiration und zum Wassergehalt der Gattung *Carabus* (Ins. Coleopt.) - Zoologische Jahrbücher **65**(4): 357-504, G. Fischer Jena.
- SCHMIDT, G. (1956): Der Stoffwechsel der Caraben und seine Beziehung zum Wasserhaushalt. - Zoologische Jahrbücher **66**(2/3): 273-294, G. Fischer Jena.
- SCHMIDT, G. (1957): Die Bedeutung des Wasserhaushalts für das ökologische Verhalten der Caraben (Ins. Coleopt.) - Z. f. angewandte Entomologie **40**(3): 390-399.
- SCHRÖPFER, R., R. FELDMANN & H. VIERHAUS (1984): Die Säugetiere Westfalens. - Abh. Westf. Mus. Naturk. Münster **46**(4): 1-397.
- SCHWERDTFEGER, F. (1979): Demökologie. Struktur und Dynamik tierischer Populationen. - Parey, Hamburg.
- SCHWÖPPE, M. (1997): Zur Frage der historischen oder ökologisch bedingten Begrenzung des Vorkommens einer waldbewohnenden, ungeflügelten Carabidenart: Translokationsexperimente unter kontrollierten Bedingungen mit *Carabus auronitens* im Münsterland. - Diss. Univ. Münster.
- SIEPE, A. (1994): Das "Flutverhalten" von Laufkäfern (Coleoptera: Carabidae), ein Komplex von öko-ethologischen Anpassungen an das Leben in der periodisch überfluteten Aue I: Das Schwimmverhalten. - Zool. Jb. Syst. **121**: 515-566.
- SKUPIN, K., E. SPEETZEN & J.G. ZANDSTRA (1993): Die Eiszeiten in Nordwestdeutschland. - Geologisches Landesamt NRW, Krefeld.
- SNELL, T. W. & C. E. KING (1977): Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction. - Evolution **31**: 882-890.
- SOTA, T. (1985a): Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). - Ecol. Entomol. **10**: 315-324.
- SOTA, T. (1985b): Limitation of reproduction by feeding condition in a carabid beetle, *Carabus yaconinus*. - Res. Popul. Ecol. **27**: 171-184.
- SOTA, T. (1986a): Carabid populations along an altitudinal gradient: life history variation of *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). S. 429-438 - In: DEN BOER, P. J. et al. (eds.): Carabid beetles - Their adaptations and dynamics. Fischer, New York.
- SOTA, T. (1986b): Effects of Temperature and Photoperiod on the Larval Development and Gonad maturation of a Carabid Beetle, *Carabus yaconinus* (Coleoptera, Carabidae). - Appl. Ent. Zool. **21**(1): 89-94.
- SOTA, T. (1994): Variation of carabid life cycles along climatic gradients: An adaptive perspective for life-history evolution under adverse conditions. S. 91-112. - In: DANKS, H. F. (ed.): Insect life-cycle Polymorphism. Kluwer Academic Press, Netherlands.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1978): Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. - Methuen, London.
- SPARKS, T. H., A. BUSE & R. J. GARDENS (1995): Life strategies of *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae) at different altitudes on Snowdon, North Wales. - J. Zool. Lond. **236**: 1-10.

- SPERLICH, D. (1988): Populationsgenetik. - G. Fischer, Stuttgart.
- STEARNS, S. (1992): The evolution of life histories. - Oxford University Press, New York.
- STEIN, W. (1973): Zur Vererbung des Flügeldimorphismus bei *Apion virens* Herbst (Coleoptera, Curculionidae). - Z. ang. Entom. **74**: 62-63.
- TEN HAKEN, B. (1989): Loopkevers in de bossen rond Winterswijk. Insektenfauna en Natuurbeheer. - In: ELLIS, W. N. (ed.): Wet. Med. Kon. Ned. Nat. Ver. **192**: 35-41.
- TEN HAKEN, B. (1995): De Verspreiding van *Carabus auronitens* in Oost-Nederland. - Natuur & Museum **39**: 2-4.
- TERLUTTER, H. (1989): Entstehung eines Allelgradienten bei *Carabus auronitens* F. (Coleoptera, Carabidae) durch Fragmentierung von Landschaftselementen. - Verh. Ges. Ökol. (Essen, 1988) **18**: 747-754.
- TERLUTTER, H. (1991): Morphometrische und elektrophoretische Untersuchungen an westfälischen und südfranzösischen *Carabus auronitens*-Populationen (Col. Carabidae): Zum Problem der Eiszeitüberdauerung in Refugialgebieten und der nacheiszeitlichen Arealausweitung. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster **53**(3): 3-111.
- THIELE, H. U. & F. Weber (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. - Oecologia (Berl.) **1**: 315-355.
- THIELE, H. U. (1977): Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour. - Zoophysiology and Ecology **10**, Springer, Berlin.
- TOPP, W. (1981): Biologie der Bodenorganismen. - Quelle & Meyer, Heidelberg.
- TURIN, H. & P. J. DEN BOER (1988): Changes in the distribution of carabid beetles in the Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). - Biol. Conservation **44**: 179-200.
- TURIN, H., K. ALDERS, P.J. DEN BOER, S. VAN ESSEN, TH. HEIJERMAN, W. LANNE & E. PENTERMAN (1991): Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae) in the Netherlands from thirty years pitfall sampling. - Tijdschr. for Entomol. **134**: 279-304.
- VAN DIJK, T. S. & P. J. DEN BOER (1992): The life histories and population dynamics of two carabid species on a Dutch heathland. - Oecologia **90**: 340-352.
- VAN DIJK, T. S. (1972): The significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* L. (Col., Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog. - Oecologia (Berlin) **10**: 111-136.
- VAN DIJK, T. S. (1973): The age-composition of populations of *Calathus melanocephalus*: analysed by studying marked individuals kept within fenced sites. - Oecologia (Berlin) **12**: 213-240.
- VAN DIJK, T. S. (1979a): On the relationship between reproduction, age and survival in two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* L. and *Pterostichus coerulescens* L. (Col., Carabidae). - Oecologia (Berlin) **40**: 63-80.
- VAN DIJK, T. S. (1979b): Reproduction in young and old females in two carabid beetles and the relationship between the number of eggs in the ovaries and the number of eggs laid. - Miscell. Papers (Agric. Univ. Wageningen) **18**: 167-183.
- VAN DIJK, T. S. (1982): Individual variability and its significance for the survival of animal populations. S. 333-351. - In: MOSSAKOWSKI, D. & G. ROTH (eds.): Environmental adaptations and evolution. G. Fischer, Stuttgart.
- VAN DIJK, T. S. (1983): The influence of food and temperature on the amount of reproduction in carabid beetles. - S. 105-123. Rep. 4th Symp. Carab. 1981. Pudoc, Wageningen.
- VAN DIJK, T. S. (1994): On the relationship between food, reproduction and survival of two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* and *Pterostichus versicolor*. - Ecol. Entomol. **19**: 263-270.
- VAN HEERDT, P. F., B. BLOCKHUIS & C. VAN HAAFTEN (1976): The reproductive cycle and age composition of a population of *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) in the Netherlands (Coleoptera, Carabidae). - Tijdschr. Entomol. **119**: 1-13.
- WARNER, R. R. (1984): Different reproduction as a response to sexual selection in a coral reef fish: a test of the life historical consequences. - Evolution **38**: 148-162.
- WEBER, H. (1954): Grundriß der Insektenkunde. - G. Fischer, Stuttgart.
- WEBER, F. & M. KLENNER (1987): Life history phenomena and risk of extinction in a subpopulation of *Carabus auronitens*. - Acta Phytopath. Entom. Hung. **22**(1-4): 321-328.
- WEBER, F., B. HORSTMANN, A. VAN DEN BOOM, M. LANDWEHR, A. BECHTEL, R. BAUMGARTNER & V. KLIEWE (1996): The development of the age pyramid in a local population of *Carabus auronitens*.

- tens* Fabricius (Coleoptera, Carabidae) - (Abstract) XX. Intern. Congr. of Entomology, Florence (im Druck).
- WEDDEWER, A. (1989): Die Waldwirtschaft im Lohner Brock von 1820 - 1933. - Dipl. Univ. Freiburg.
- WEIDEMANN, G. (1971): Zur Biologie von *Pterostichus metallicus* F. (Coleoptera, Carabidae). - Faun. Ökol. Mitt. **4**: 30-36.
- WENZLOKAT, C. (1994): Elektrophoretische Untersuchungen zur kleinräumigen genetischen Differenzierung der Laufkäferart *Carabus auronitens* im West-Münsterland. - Dipl. Univ. Münster.
- WESTHOFF, F. (1881): Die Käfer Westfalens. I.Abteilung. - Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf. **38**: I-XXVII, 1-140.
- WESTHOFF, F. (1882): Die Käfer Westfalens. II.Abteilung. - Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf. **38**: 141-323.
- WHITE, T. C. R. (1978): The importance of a relative shortage of food in animal ecology. - Oecologica (Berlin) **33**: 71-86.
- WILLIAMS, G. (1959): Seasonal and diurnal activity of Carabidae, with particular reference to *Nebria*, *Notiophilus* and *Feronia*. - J.Anim. Ecol. **28**: 309-330.
- WILMS, B. (1961): Untersuchungen zur Bodenkäferfauna in drei pflanzensoziologisch unterschiedenen Wäldern der Umgebung von Münster. - Abh. Landesmus. Naturk. Münster **23**(1): 1-15.
- WITTIG, R. (1979): Geschichte, Verbreitung und Funktion der westfälischen Wallhecken. - Natur- u. Landschaftsk.Westf. **15**(1): 1-9.

Anschriften der Verfasser:

Dr. Manfred Schwöppe (Korrespondierender Autor), Naturschutzzentrum im Kreis Kleve e.V., Niederstr. 3, D-46459 Rees-Bienen

Dipl.-Biol. Martin Kreuels, Institut für Landschaftsökologie, Robert-Koch-Str. 26, D-48149 Münster

Prof. Dr. Friedrich Weber, Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Universität, Schloßplatz 5, D-48149 Münster

