

Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald (Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente)*

Peter Hockmann, Münster, Peter Schlomberg, Münster,
Henrik Wallin, Uppsala, und Friedrich Weber, Münster

Inhaltsverzeichnis

Summary	4
1. Einleitung	6
2. Material und Methode	8
2.1. Die Art	8
2.2. Das Untersuchungsgebiet	8
2.3. Radarbeobachtungen	8
2.4. Rückfangexperimente in Rundgehegen	10
2.5. Statistische Tests	12
2.6. Witterungsverlauf	12
3. Ergebnisse	13
3.1. Radarbeobachtungen zum Aktivitätsverhalten	13
3.2. Rückfangexperimente in Rundgehegen	36
3.3. Beobachtungen zum Diapause-Verhalten	51
4. Diskussion	52
4.1. Eu- oder Epiphänomene?	52
4.2. Baumaktivität	53
4.3. Zur „Populationsgeschichte“ von <i>Carabus auronitens</i> südwestlich von Münster	54
4.4. Das Vermehrungs- und Dispersionspotential	55
4.5. „Nomaden“ und „Bauern“?	56
Literatur	58
Anhang: Tab. 14-26	60
Abb. 4 und 6 als Faltblätter	73

* Dem Andenken an Prof. Dr. Ludwig Franzisket (1917-1988) gewidmet, dessen Fürsprache die Durchführung dieser Arbeit ermöglichte.

Summary

Patterns of movement and orientation of the carabid beetle *Carabus auronitens* in a Westphalian oak-hornbeam forest (radar tracing and recapture experiments).

1. The forest-inhabiting ground beetle *Carabus auronitens* FABRICIUS is abundant in many forests of the Westphalian Lowland south of the line Ahaus-Münster-Glandorf. Despite its mosaic- and island-like distribution in this area a decline of the beetles' abundance could not be observed up to now. The question arises which strategies of survival have been evolved in this stenoplastic, wingless carabid.
2. Since 1979 the population-dynamic parameters of *Carabus auronitens* have been recorded in a forest southwest of the city of Münster. *Carabus auronitens* is a spring breeder. A large portion of the beetles survive the period of reproduction; they are dormant during approximately 9 months becoming active not earlier than in the next spring season. Preimaginal development happens during spring and summer. In the autumn the newly hatched beetles are obligatorily active during a feeding period of some weeks. *Carabus auronitens* is night-active.
3. During the spring of 1987 individual patterns of movement were studied using a portable radar system as well as performing recapture experiments in circular enclosures.
 - 4.1. By using the radar technique the patterns of movement of 7 females and 6 males were monitored during 4-30 days. Every night the positions of the beetles were ascertained every 15-90 min.
 - 4.2. The patterns of movement exhibited large individual differences. The longest distance covered during 29 days amounted to 95 m; the longest distance per night amounted to 40,4 m; the longest distance covered during 90 min amounted to 23,4 m (air lines!). Long distances were mapped more frequently in the males than in the females.
 - 4.3. Three of the 7 males followed a constant main direction of running during the period of monitoring. In 1 of these 3 males only long distances were connected with a constant direction, whereas interspersed short ways were randomly directed.
 - 4.4. Below a temperature of 6.5 °C of the ground-near air the beetles showed nearly no activity. The portion of the active females and males was significantly correlated with the temperature during the early night. On the other hand the length of the distances covered per night was only slightly correlated with the temperature of the early night; correlations with other abiotic parameters were not recognizable.
 - 4.5. Using the radar system, we were able to demonstrate that *Carabus auronitens* is a tree-climber. With the exception of 1 female, which was active only during 7 nights, all animals climbed trees, partly higher than 6 m. Tree-climbing was observed when the early night temperature was higher than 10 °C. Under optimal conditions the activity of tree-climbing seemed to exceed the running activity on the ground. The beetles begun tree-climbing somewhat later than the ground activity; they always returned to the ground before sunrise. The behaviour on trees can be preliminarily characterized as follows: (1) a quick climbing up to a height of above 5-6 m, sometimes within a few minutes; (2) a slow running about on the lower part of a trunk with frequent changes of direction; (3) a motionless resting, sometimes for hours, on a place of the lower region of a trunk. – Behaviour (1) and (2) is a foraging behaviour:

we observed beetles preying caterpillars and snails on the surface of the trunks as well as near the leaves. Behaviour (1) could also be an escape reaction. Behaviour (3) probably protects the beetles against shrews and hedgehogs; the lower part of the trunks could also offer optimum microclimatic conditions to the beetles.

- 5.1. In addition, we studied the ability of the beetles to keep a constant direction of running by recapture experiments in circular enclosures with pitfalls along the inner side of the fence. A large portion of the investigated beetles – females as well as males – were recaptured in pitfalls which distribution significantly deviated from random. That means, the beetles kept a constant direction of running during longer periods (sometimes during successive nights), although they were caught and – after any catch – were replaced to the centre of the enclosure. Importantly, the mean directions of the individuals were not clustered, but were distributed randomly. Keeping a constant direction was especially frequent in animals which were recaptured within 1 hour.
- 5.2. The enclosure experiments also displayed a high degree of interindividual variability – concerning the keeping of a constant direction as well as concerning the relative frequency of recatches. The individual recatching-rates of the males differed by a maximum factor of 6.4, the rates of the females by a maximum factor of 4.8.
- 6.1. We discuss the evidences that the 3 important phenomena observed in this study – (1) the ability of *Carabus auronitens* to keep a constant direction of running during a longer period; (2) quickly to cover long distances because of this ability and (3) to climb trees – are significant phenomena characterizing the normal pattern of these beetles' behaviour. – Tree-climbing activity probably enlarges the food resources of *Carabus auronitens* considerably, and therefore it could be an important condition for its relatively great capacity of reproduction. – The ability, to keep any constant direction of running on a homogeneous ground for a longer period and therefore quickly to cover long distances, probably increases the power of dispersal.
- 6.2. On the basis of population-genetic investigations we are able to describe the subrecent population history of *Carabus auronitens* in the southwest of Münster. This area was probably recolonized not earlier than 100 years ago, after the economic utilization of brushwoods had been finished and a mosaic of forests and fields had developed. Important conditions of the recolonization were the great capacity of reproduction and the high power of dispersal.
- 6.3. The possibility is discussed that the observed behavioural differences between the individuals were prerequisites for the postglacial colonization of a large area as well as the mentioned recolonization of a small area. Probably, the populations of *Carabus auronitens* are composed of different individual types: The more mobile types contribute to the survival of this species by colonizing new areas, the more sessile types contribute to the survival by filling up the occupied habitats.
- 6.4. This view corresponds to the theory that the survival strategies of populations can not adequately be described by mean values as they are essentially founded on differences between the individual abilities, reactions and behavioural patterns.

1. Einleitung

Seit 1979 werden von uns populationsdynamische Untersuchungen an einer lokalen Population des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem Wald südwestlich von Münster durchgeführt¹⁾ (NIESING, 1979; HEMMER, 1981, 1984; KLENNER, 1984, in Vorber.; HOCKMANN, 1987; SCHLOMBERG, 1987; MENKE, 1988; SCHULTE, 1988).

Unser Ziel ist es, die „Populationsgeschichte“ einer Art zu analysieren, die möglicherweise als Modell einer schützenswerten Insektenart für Naturschutz-Konzepte bedeutsam werden kann. Insbesondere möchten wir die Aussterberisiken abschätzen. *Carabus auronitens* lebt in der Münsterschen Bucht nicht mehr in einem geschlossenen Waldgebiet, sondern in Habitatsinseln. Die Frage nach den Aussterberisiken impliziert die nach den Überlebensstrategien.

Das von uns bisher angewandte Methoden-Instrumentarium umfaßt „erweiterte“ Becherfallen-Techniken. Das Verfahren, mit Hilfe von Becherfallen bodenoberflächenaktive Arthropoden zu fangen, wurde zu Beginn der fünfziger Jahre dieses Jahrhunderts insbesondere von HEYDEMANN (1953) standardisiert und als wissenschaftliche Methode in die ökologische Feldforschung eingeführt (vgl. auch BARBER, 1931; STAMMER, 1948; TRETZEL, 1955; HEYDEMANN, 1956; NOVAK, 1969; LUFF, 1975). Vor allem die Kenntnisse zur Ökologie und Biologie der adulten Laufkäfer sind seitdem durch die vielfältige Anwendung dieser Fangtechnik erheblich erweitert worden (THIELE, 1977). Durch den Becherfang können relativ verlässlich Artenspektren und ihre räumlichen und zeitlichen Veränderungen ermittelt werden. Die Becherfang-Methode liefert Daten zur Tages- und Jahresrhythmik sowie – bei konstanter Abundanz – auch zur Abhängigkeit der lokomotorischen Aktivität von abiotischen und biotischen Faktoren.

Der schwerwiegende Nachteil dieser Methode besteht darin, daß auch aus exakt standardisierten Fängen (den „Aktivitätsdichten“) die realen Abundanzen nicht ohne Kenntnis artspezifischer (BAARS, 1979a) und vermutlich auch habitatspezifischer (HEYDEMANN, 1957) Proportionalitätsfaktoren errechnet werden können.

Dieser Nachteil wurde durch die Entwicklung „erweiterter“ Becherfallen-Methoden überwunden: (1) der Gesamtfang in geschlossenen („käferdichten“) Gehegen ist gleich der realen Abundanz (BAARS, 1979a); (2) für offene Flächen kann die reale Abundanz aus den Wiederfangraten fangspezifisch oder (besser) individuell markierter Käfer ermittelt werden (z. B. durch die Schätzung nach JOLLY, 1965; vgl. NIESING & WEBER, 1981).

Wir haben bei unseren Untersuchungen an *Carabus auronitens* die Methoden (1) und (2) kombiniert (HEMMER et al., 1986). Dies hat im Vergleich zur Methode (1) den Vorteil, daß die Umzäunung der Gehege nicht völlig „käferdicht“ zu sein braucht. Gegenüber der Methode (2) hat die kombinierte Methode den Vorteil, daß der Anteil markierter Individuen relativ hoch wird.

Aber auch die „erweiterten“ Becherfallen-Methoden sind in ihrer Aussagekraft beschränkt. Welche Lokomotionsmuster die Tiere aufweisen, kurz bevor sie gefangen werden, bleibt ebenso unbekannt, wie ihr Verhalten zwischen den Fangterminen. Gerade die ökologisch besonders relevanten Fragen können durch die Anwendung von Becherfallen-Methoden in der Regel nicht beantwortet werden: Sind die Tiere nur auf der Erdoberfläche aktiv? Wo ruhen Sie? Wie finden Sie ihre Beute; wie aufwendig ist das „Beutemachen“? Welche Strategien wenden die Tiere an, um selbst Räubern zu entgehen? Wie finden sie den Geschlechtspartner? Wann und wo werden die Eier abgelegt? Aus welchen anderen Gründen noch werden die Tiere aktiv? – Wir konnten mit Hilfe erweiterter Becherfallen-Methoden bei *Carabus auronitens* die Saisonalität der Entwicklung und die Überle-

¹⁾ Mit Erlaubnis der Unteren Naturschutzbehörde.

bens- und Fortpflanzungsraten in Abhängigkeit von der Witterung untersuchen. Das Verhalten der Tiere, insbesondere ihre Lokomotions-Muster blieben uns methodenbedingt unbekannt. Häufig war es schwierig, die Fangzahlen schlüssig zu interpretieren.

Probleme dieser Art können nur durch kontinuierliche Beobachtungen des Verhaltens individueller Tiere im Habitat beantwortet werden. „Tracing“- („Fährten-“) Beobachtungen wurden erstmals von BAARS (1979b) durchgeführt. Er kartierte täglich einmal die Positionen radioaktiv markierter Käfer der Carabiden-Arten *Poecilus versicolor* und *Calathus melanocephalus*. Das bemerkenswerte Resultat dieses aufwendigen Experimentes war die Entdeckung, daß die untersuchten Tiere zwischen zwei Lokomotionsmustern wechselten. Das Verhalten des „directed movement“ ist durch lange Tagesstrecken und auffällige Konstanz der Laufrichtung charakterisiert. Es erscheint besonders geeignet, um den Aufenthaltsort rasch zu wechseln. Der Orientierungsmechanismus, mit dessen Hilfe die Tiere ihre Laufrichtung in aufeinanderfolgenden Aktivitätsphasen annähernd konstant halten, ist noch unbekannt. Das Verhalten des „random walk“ ist durch kürzere Tagesstrecken und wie zufällig streuende Veränderungen der Laufrichtungen charakterisiert. Es erscheint geeignet, um einen begrenzten Aufenthaltsraum abzusuchen (z. B. nach Beutetieren). Die Entdeckung BAARS eröffnete erstmals in der carabidologischen Forschung die Möglichkeit, die Entsprechung von Motivationen und Verhaltensmustern zu analysieren und ihren adaptiven Wert zu beurteilen.

MASCANZONI & WALLIN (1986) entwickelten für Carabiden die Methode des Radar-„Tracings“ (vgl. auch WALLIN & EKBOM, 1988). Die Spur des mit einem Reflektor versehenen Käfers wird mit Hilfe eines Radargerätes kartiert.

„Tracing“-Beobachtungen werden an individuell markierten Tieren durchgeführt. Sie können damit einem besonders fruchtbaren Konzept der modernen Ökologie Rechnung tragen. Jedes Einzeltier ist hinsichtlich seiner Lebensgeschichte und – bei sich zweigeschlechtlich fortpflanzenden Arten – auch hinsichtlich seiner genetischen Ausstattung ein Unikat. Die Überlebensstrategien einer Population (die – in der Regel durch geographische Barrieren – genetisch isolierte „Einheit der Evolution“)¹⁾ werden durch gemittelte Werte nur mangelhaft beschrieben, da sie wesentlich durch die Gesamtheit der individuellen Leistungen, Reaktionen und Verhaltensweisen bedingt sind. Erst durch die Möglichkeit, Unterschiede zwischen den Individuen zu erkennen und ihre Bedeutung für das Überleben der Populationen zu bewerten, hat die ökologische Forschung an Carabiden Anschluß an andere, methodisch hoch-entwickelte feldökologische Disziplinen gefunden (z. B. an die Ornithologie). Die Möglichkeit, Carabiden individuell zu markieren, die erstmals von SCHJØTZ-CHRISTENSEN (1965) angewendet wurde, hat dazu ganz wesentlich beigetragen.

Die Methode des Radar-„Tracings“ konnte von uns im Jahre 1987 eingesetzt werden²⁾. Bei einer kleineren Anzahl von Tieren wurden die Aufenthaltsorte über einen längeren Zeitraum Nacht für Nacht in Abständen von meist 30 bis 60 min kartiert. Die untersuchten Käfer zeigten große Unterschiede ihrer Lokomotionsmuster auf der Erdoberfläche. Sie waren in einem vorher unbekanntem Ausmaße auch auf Bäumen aktiv.

Außerdem wurden an einer größeren Anzahl von Tieren Rückfangexperimente in zirkulären Gehegen durchgeführt, deren Ergebnisse mit Hilfe der durch die „Tracing“-Beobachtungen gewonnenen Erkenntnisse interpretiert werden können. Bereits GRÜM (1971), BAARS (1979b), RIJNSDORP (1980) und WALLIN (1986) benutzten zirkuläre Gehe-

¹⁾ Zu den Begriffen „Population“ und „lokale Population“ siehe insbesondere ANDREWARTHA & BIRCH (1984, S. 163, 184).

²⁾ Mit Erlaubnis der Oberpostdirektion Münster.

ge, um das Lokomotionsverhalten und die Habitatwahl bzw. die Orientierungsfähigkeit von Carabiden zu studieren.

Frau Dr. B. Gries, Museum für Naturkunde Münster, und Herrn Dr. R. Wilhelm, Zoologisches Institut Münster, danken wir für Hilfe und Anregungen. Der Arbeitsgemeinschaft für Biologisch-Ökologische Landesforschung, Münster, danken wir für eine Sachmittel-Hilfe.

2. Material und Methode

2.1. Die Art

Carabus auronitens FABRICIUS ist montan und subalpin von den Gebirgen Südfrankreichs über das französische Zentralmassiv, die Alpen und das europäische Mittelgebirge bis in die Hohe Tatra und in die Karpaten verbreitet (HORION, 1941). Die Art besiedelt auch das dem Nordrande der Mittelgebirge vorgelagerte Tiefland. Sie ist in niedrigen Lagen waldstenotop.

In der Münsterschen Bucht tritt *Carabus auronitens* nördlich etwa bis zur Linie Ahaus-Münster-Glandorf in vielen feuchten und nährstoffreichen Wäldern in hohen Abundanz auf (GRIES et al., 1973). Die Art zeigt hier zwei getrennte jahreszeitliche Aktivitätsperioden. Im Frühjahr findet die Reproduktion statt. Im Spätsommer und Herbst sind nur die frisch geschlüpften Käfer aktiv. Die überlebenden Altkäfer verbringen ab Juni eine etwa 9-monatige Ruheperiode bis zu Beginn der nächsten Fortpflanzungsphase (HEM-MER et al., 1986). Abundanzschätzungen nach JOLLY im Untersuchungsgebiet südwestlich von Münster ergaben für die Herbstsaison Werte von 20 bis 320 (frisch geschlüpfte) Käfer auf 0,2 ha. Im Frühjahr wurden Abundanz von 200 bis 480 Tieren auf 0,2 ha gemessen. Beginn und Ende der Frühjahrs- und Herbstsaison schwanken witterungsbedingt von Jahr zu Jahr erheblich.

2.2. Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet südwestlich von Münster ist ein etwa 525 ha großer, anthropogen überformter Eichen-Hainbuchen-Wald auf staunassen, sandigem Lehm. In der Baumschicht sind auch Eschen, Bergahorn und – zahlreich – Buchen vertreten. Eine Strauchschicht fehlt fast ganz. Die lückenhaft ausgebildete Krautschicht besteht im wesentlichen aus Sauerklee, Buschwindröschen, Wurmfarne und Brombeere. An wenigen Stellen wächst Gras. Das Gebiet ist von zahlreichen Entwässerungsgräben durchzogen.

2.3. Radarbeobachtungen

Die von MASCANZONI & WALLIN (1986) angewandte Radar-Technik wurde ursprünglich zur schnellen Ortung von Lawinopfern entwickelt. Das System besteht aus einem transportablen Radargerät und einem Reflektor, der in die Stiefel der Skifahrer eingearbeitet ist. Für „Tracing“-Experimente an Carabiden wurde der Reflektor so verändert, daß er von den Tieren ohne wesentliche Behinderung auf den Elytren getragen werden kann. Das Ortungsgerät besteht aus einem Mikrowellen-Sender (915 MHz) und einem Empfänger. Es kann – von einem Arm gehalten – in alle Richtungen geschwenkt werden. Die erforderlichen Batterien werden in einem Rucksack getragen. Als Reflektoren

dienen Schottky-Dioden (AA 119 und HP 2835), die das empfangene Signal mit der doppelten Frequenz (1830 MHz) zurückstrahlen (Prinzip des harmonischen Radars). Das reflektierte Signal wird als Ton über einen an den Empfänger angeschlossenen Kopfhörer wahrgenommen. Die Stärke des Tonsignals variiert je nach Entfernung und Ausrichtung des Ortungsgerätes relativ zum Reflektor. Um den Ortungsabstand zu vergrößern, wurden die Dioden mit einer Antenne aus dünnem, isoliertem Kupferdraht (\varnothing 0,2 mm) verbunden. Entsprechend den Angaben von MASCANZONI & WALLIN (1986) wurden ca. 5 cm lange Antennen verwendet. Um die Knickfestigkeit der Antenne zu erhöhen, wurde der Kupferdraht in engen Windungen um sich selbst gewickelt. Die Antenne wurde mit der Diode AA 119 verlötet. Bei einem Teil der Reflektoren wurde diese Diode zusätzlich mit der Diode HP 2835 verbunden. Dadurch konnte der Ortungsabstand (s. u.) aber nicht wesentlich vergrößert werden. Die Dioden wurden mit einem Sekundenkleber auf die Elytrenmitte geklebt und anschließend mit einem Zweikomponentenkleber versiegelt. Um eine bessere Haftung zu gewährleisten, wurde die Elytrenmitte vorher mit einem kleinen Bohrer aufgeraut. Das Gewicht der Reflektoren betrug 20-50% des Körpergewichtes. Es wurde nicht beobachtet, daß die Käfer beim Laufen auf der Erdoberfläche oder beim Besteigen von Bäumen durch den Reflektor behindert wurden. Möglicherweise war aber das Eingraben in den Erdboden erschwert (vgl. Kap. 3.3.). Ein Käfer, der sich auf der Erdoberfläche aufhielt, konnte noch aus einer Entfernung von 5-6 m geortet werden. Indem man sich dem georteten Käfer nähert, kann sein Aufenthaltsort bis auf wenige cm genau festgelegt werden. Der maximale Ortungsradius war deutlich kürzer, wenn sich der Käfer unter Blättern oder Ästen aufhielt. Ein einige cm tief im Boden vergrabener Käfer konnte oft nur in einem Abstand von 1 m geortet werden.

Die Größe der engeren (nicht umzäunten) Untersuchungsfläche betrug 210 x 330 m. Die individuell mit Bohrmarken markierten Käfer wurden zu Beginn der Beobachtungen soweit voneinander ausgesetzt, daß die empfangenen Signale eindeutig zugeordnet werden konnten. Die Käfer blieben also „ungestört“. Nur in einigen Fällen, wenn das Signal in mehreren aufeinanderfolgenden Nächten von derselben Stelle empfangen worden war, wurde vorsichtig kontrolliert, ob der Käfer noch lebte. Dabei wurde vermieden, das eventuell noch lebende Tier aufzuschrecken.

Vom 5. Mai bis zum 4. Juni wurden die Positionen der Käfer nachts in Abständen von meist 30-60 min bis zu Beginn der Ruhephase (in der Regel um Mitternacht) ermittelt. Oft nahm die Suche nach einem Käfer längere Zeit in Anspruch, so daß sich die Kontrolle der nächsten Tiere verzögerte. Eine weitere Positionskontrolle wurde am Vormittag durchgeführt. Die Positionen der Käfer wurden mit nummerierten Rundhölzchen markiert. Tagsüber blieben die Käfer im Habitat am selbstgewählten Ruheplatz. Jeweils am Tage wurden Längen und Richtungen der in der Nacht zuvor ermittelten Wege ausgemessen und kartiert (s. unten).

Zwischen dem 4. und 15. Juni wurden die Radarbeobachtungen unterbrochen. Die Tiere verblieben frei im Habitat. Ab dem 15. Juni wurden die Positionen einmal während der Tagphase, ab dem 18. Juli in größeren Abständen kartiert. Ab dem 15. Juni wurde zusätzlich das Verhalten Reflektor-tragender Käfer im Rundgehege beobachtet (vgl. Kap. 2.4.).

Für die Kartierung der von den Käfern zurückgelegten Wege wurden die Weglängen mit einem Meßband und die Wegrichtungen mit einem Kompaß (als Abweichung von Norden) bestimmt. Die Differenz der Richtungen aufeinanderfolgender Einzelstrecken ergibt den Drehwinkel ϱ_i , um den die Strecke i gegen die Strecke $(i-1)$ um die Position $(i-1)$ gedreht ist (vgl. Abb. 1). Alle Meßwerte sind in den Tab. 14-26 im Anhang enthalten. Auf den Wegekarten (Abb. 4-16) sind die festgestellten Positionen durchnummeriert. Die Ruheplätze am Tage sind mit einem Stern versehen. n Sterne an einer Position bedeuten, daß der Käfer $(n-1)$ Nächte ganz inaktiv war. Auch Bäume, die sich auf bzw. in der Nähe der

Spur der Käfer befanden, wurden in die Wegekarten eingetragen. Durch Verbinden der Ruhepositionen am Tage ergeben sich die in den Nächten zurückgelegten Luftlinien-Distanzen.

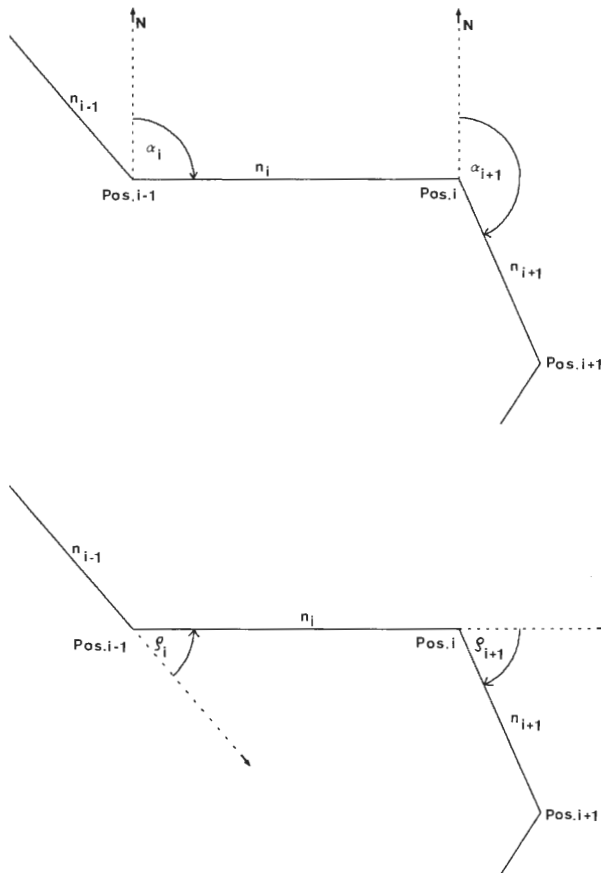


Abb. 1: Ein Kartierungsbeispiel.
 Meßdaten: Streckenlänge (n_i) und Streckenrichtung (α_i). ϕ ist der Drehwinkel zwischen 2 aufeinanderfolgenden Strecken.

2.4. Rückfangexperimente in Rundgehegen

In Ergänzung zu den Radarbeobachtungen wurde in Rundgehegen die Fähigkeit von *Carabus auronitens* untersucht, die Laufrichtung über längere Zeit konstant zu halten. Im März 1987 wurden 2 Gehege (Gehege A 19 m im Durchmesser, Gehege B 10 m im Durchmesser) auf einer jeweils hinsichtlich Vegetation und Bodenbeschaffenheit homogenen und typischen Fläche im Inneren des Waldes errichtet (Abb. 2). Zur Einzäunung wurde eine 0,5 mm starke Plastikfolie verwendet, die 20 cm tief in den Boden eingelassen wurde und über dem Erdboden eine Höhe von 30 cm aufwies. Diese Umzäunung erwies sich als „käferdicht“ (vgl. Kap. 3.2.2.). Die Fallen wurden in gleichen Abständen auf der Innenseite der Umzäunung plziert. Gehege A wurde mit 72 Fallen bestückt. Vom Mittelpunkt des Geheges aus gesehen hatten die Fallen einen Abstand von 5 Winkelgraden. Gehege B enthielt 36 Fallen ($\hat{=} 10^\circ$).



Abb. 2: Gehege A von Süden.

Die in den Rundgehegen gefangenen bzw. hier eingesetzten Tiere wurden individuell mit Hilfe von Lackstiften (Edding Nr. 751) in den Farben Blau und Weiß markiert. Das minimale Kontrollprogramm bestand aus 1 Leerung am Abend und 1 Leerung am Morgen. Zwischen Anfang April und Anfang Juni wurde meist auch noch mehrmals in der Nacht kontrolliert (s. Tab. 9). Bei den Kontrollen wurden Fangfalle und Tiernummer protokolliert. Nachdem das gesamte Gehege auf der Außenseite abgegangen worden war, wurden die gefangenen Tiere in der Mitte des Geheges wieder ausgesetzt. Um die Tiere möglichst wenig zu stören, wurden lichtschwache Taschenlampen (z. T. mit Rotfilter) verwendet.

2.5. Statistische Tests

Folgende statistische Tests wurden angewendet:

- Korrelationsanalyse an Hand der t-Verteilung nach Fisher (nach der von SACHS, 1974, auf S. 330 publizierte Tabelle; zweiseitige Fragestellung);
- Vergleich zweier unabhängiger empirischer Verteilungen von Häufigkeitsdaten nach Brandt und Snedecor oder mit dem Vierfelder-Test (SACHS, 1974);
- Vergleich empirischer Häufigkeitsverteilungen mit der theoretischen Erwartung mit Hilfe des χ^2 -Anpassungstests (SACHS, 1974);
- Test von Richtungswahlen auf zufällige Streuung nach Rayleigh (BATSCHULET, 1981; SCHMIDT-KOENIG, 1975).

Als bedeutsam werden nur solche Abweichungen von der Nullhypothese erachtet, deren Irrtumswahrscheinlichkeit $\alpha \leq 0,05$ ($\hat{=} \leq 5\%$) ist.

2.6. Witterungsverlauf

Klimadaten wurden uns von der Wetterstation Münster¹⁾, die etwa 4 km von der Untersuchungsfläche entfernt ist, zur Verfügung gestellt. Ein im Untersuchungswald unmittelbar über der Erdoberfläche exponierter Thermo-Hygrograph registrierte Temperatur und Luftfeuchte kontinuierlich über die gesamte Saison. Im folgenden wird insbesondere auf die Temperatur in der frühen Nacht eingegangen (Abb. 3), die nach HEMMER et al. (1986) die Fangraten des nachtaktiven *Carabus auronitens* wesentlich beeinflusst ($r \approx +0,8$).

Das Frühjahr 1987 war im Jahresvergleich sehr kühl. Der Boden war im Untersuchungsgebiet bis in den März hinein unter einer dünnen Schneedecke gefroren. In der 1. Aprilhälfte lag die bodennahe Lufttemperatur um 22.30 MESZ (mitteleuropäische Sommerzeit) zwischen 4 und 13 °C. Die Tiefsttemperaturen lagen im Untersuchungswald stets über dem Gefrierpunkt. Der Himmel war meist bewölkt; es traten häufige, kurze Regenperioden auf. Die 2. Aprilhälfte zeigte überwiegend warmes und fast niederschlagsfreies Wetter. Die Tageshöchsttemperaturen überschritten meist die 20 °C-Marke. Gegen 22.30 MESZ lagen die Temperaturen meist über 10 °C. Die nächtlichen Tiefstwerte fielen nur selten unter 7 °C. Zu Beginn des Monats Mai erfolgte ein ausgeprägter Temperatursturz. Am 4. Mai betrug die Tages-Höchsttemperatur nur 7,7 °C. Die Temperaturen um 22.30 MESZ lagen in der 1. Maihälfte bis auf wenige Ausnahmen unter 9 °C. Besonders niederschlagsreich waren der 11. bis 17. Mai. In der 2. Maihälfte kam es bei niederschlagsreicher Witterung zu einem leichten Temperaturanstieg. Die bodennahen Temperaturen lagen

¹⁾ Den Mitarbeitern der Wetterstation danken wir herzlich.

um 22.30 MESZ meist über 10 °C. Die Tages-Höchsttemperaturen betragen 12 bis 21 °C. Auch der Juni war noch vergleichsweise kühl und regnerisch. Bis zum 26. Juni erreichten die Temperaturen am Tage nie die 20 °C-Marke und fielen nachts fast immer unter 10 °C. Die bodennahe Temperatur lag um 22.30 MESZ bis zum 26. Juni zwischen 9 und 14 °C. Erst ab dem 27. Juni setzten sommerliche Temperaturen ein.

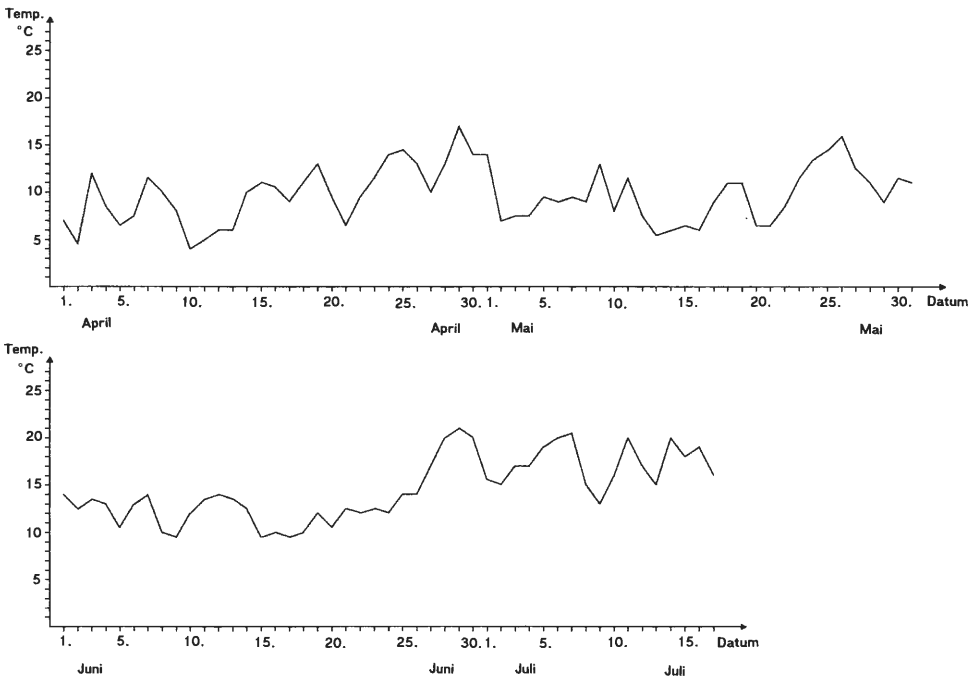


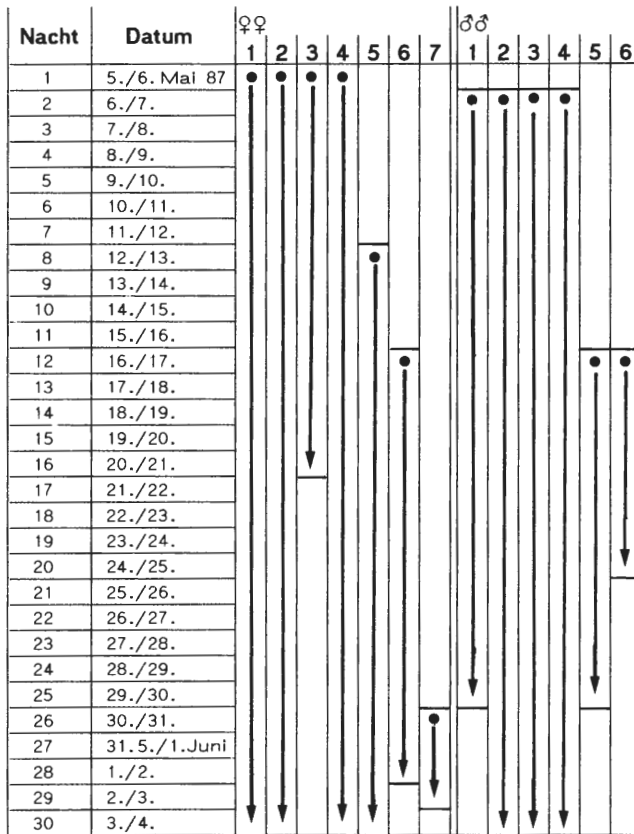
Abb. 3: Die Temperatur der bodennahen Luft um 22.30 MESZ im Untersuchungswald.

3. Ergebnisse

3.1. Radarbeobachtungen zum Aktivitätsverhalten

3.1.1. Wir begannen die Radarbeobachtungen am 5./6. Mai mit 4 ♀♀ und 4 ♂♂ (Tab. 1). Davon blieben 3 ♀♀ und 3 ♂♂ bis zum 3./4. Juni unter Beobachtung. 2 Tiere gingen vorher verloren, weil sich der Reflektor bzw. die Reflektorantenne von den Elytren abgelöst hatte. Weitere Tiere (3 ♀♀ und 2 ♂♂) wurden später ausgesetzt (vgl. Tab. 1). Von ihnen wurde 1 ♀ bis zum 3./4. Juni beobachtet. Die anderen Tiere gingen verloren, weil sich die Reflektoren von den Elytren ablösten. Von den zwischen dem 5./6. Mai und dem 3./4. Juni beobachteten 7 ♀♀ und 6 ♂♂ ging also kein Tier nachweislich durch Tod verloren. Die Belastung durch den Reflektor sowie die Radarbeobachtungen selbst haben also in diesem Zeitraum die Überlebenswahrscheinlichkeit der Käfer vermutlich nicht reduziert.

3.1.2. Die Meßdaten der Radarkontrollen sind in den Tab. 14-26 (Anhang) enthalten. Die aus den Positionierungen konstruierten Wegekarten (Abb. 4-16) weisen große interindividuelle Unterschiede auf. Extrem verschieden sind die Wegekarten von ♂ 3 und ♂ 4 (Abb. 6 und 7) sowie von ♀ 1 und ♀ 2 (Abb. 10 u. 11). Die Wegekarten dieser Tiere, die jeweils



Tab. 1: Die Zeiträume der Radarbeobachtungen.

bis zum 3./4. Juni unter Beobachtung standen, sollen zunächst exemplarisch genauer beschrieben werden.

Die Wegekarte von ♂ 3 (Abb. 6) läßt 2 unterschiedliche Lokomotionsmuster erkennen. Das eine Muster ist durch große Einzelstrecken, die während der gesamten Beobachtungszeit annähernd in dieselbe Richtung wiesen, charakterisiert, das andere Muster durch kurze Strecken in wechselnden Richtungen. In den Perioden, in denen dieses Muster realisiert wurde, war das Tier in mehreren Nächten ganz inaktiv. ♂ 3 entfernte sich bis Anfang Juni um eine Luftlinie von etwa 95 m vom Aussetzungspunkt. Die längste gemessene Einzelstrecke beträgt 23,4 m (sie wurde in 90 min zurückgelegt) (Tab. 16, Anhang). Die größte Luftliniendistanz zwischen Abend- und Morgenposition beträgt 40,4 m, der längste nächtliche Weg (Summe der Einzelstrecken) 43,1 m (Tab. 3).

In der Wegekarte von ♂ 4 sind die beiden für ♂ 3 charakteristischen Muster der Lokomotion weniger deutlich zu erkennen (Abb. 7). Die längsten gemessenen Einzelstrecken sind erheblich kürzer als bei ♂ 3; ihre Ausrichtung streut stark. Entsprechend kurz ist die bis zum 3./4. Juni zurückgelegte Luftliniendistanz: nur etwa 10 m. Auch ♂ 4 war in mehreren Nächten inaktiv.

Die Wegekarte von ♀ 2 scheint wiederum eine Hauptausrichtung zu haben (Abb. 11). Eine eindeutige Unterscheidung von 2 Mustern der Lokomotion ist aber auch bei die-

Abb. 4-16: Wegekarten.

Die Positionen sind durchnummeriert (einige Positionen sind nur mit einem Strich markiert/vgl. Tab. 14-26 im Anhang). Position mit Stern: Ruheplatz während einer Tagphase. Position mit n Sternen: das Tier war (n-1) Nächte inaktiv. Bäume auf der Spur sind als kleine Kreise markiert (maßstabsgetreu). Wenn die Spur einen Kreis schneidet, wurde keine Baumbesteigung beobachtet. Wenn die Spur an einem Kreis endet, war der Baum bestiegen worden. Abb. 4 und 6 im Anhang.

✓ ✓ Krautbewuchs; ≡ Altholz; ~ Stauwasser; - - - - - flacher Graben (30-50 cm tief) ohne Wasser.

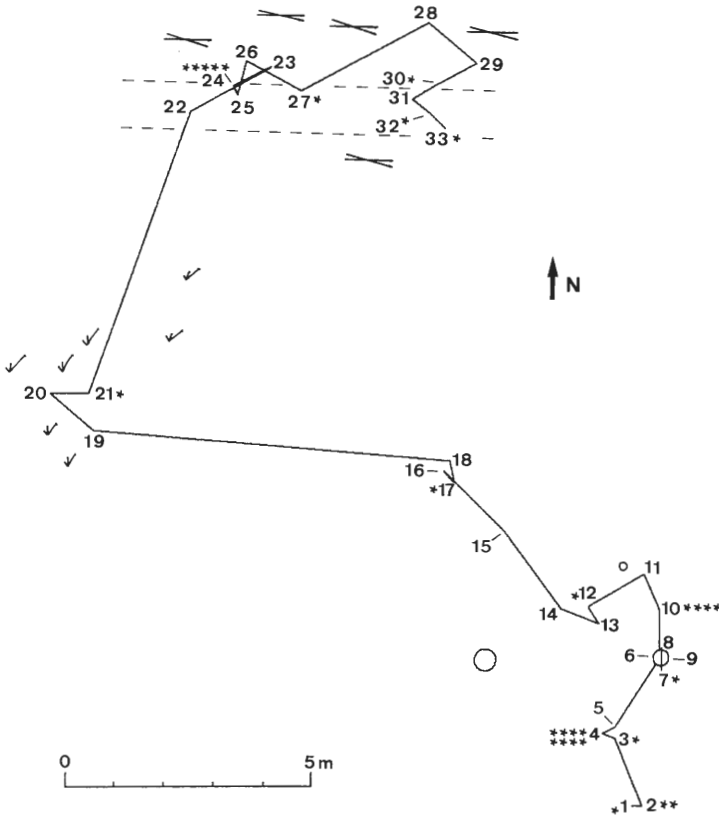


Abb. 5. Wegekarte von ♂ 2.

sem Tier nicht möglich. Die während der Beobachtungszeit zurückgelegte Luftliniendistanz beträgt etwa 17 m. ♀ 2 war in 10 von 30 Nächten inaktiv.

♀ 1 entfernte sich während der 30tägigen Beobachtungszeit nur um etwa 7 m vom Ausgangspunkt (Abb. 10). Eine Hauptausrichtung der Wege ist nicht erkennbar. ♀ 1 war in 14 von 30 Nächten inaktiv.

3.1.3. Im folgenden soll zunächst untersucht werden, ob der Anteil der inaktiven Tiere an der Gesamtzahl der beobachteten Tiere von der Temperatur bestimmt wurde. Dann sind die Tiere hinsichtlich der Länge der von ihnen zurückgelegten Wege und Luftliniendistanzen zu charakterisieren. Es ist zu prüfen, ob die Weglängen von der Temperatur bestimmt wurden. Schließlich ist zu klären, ob sich die in der Wegekarte von ♂ 3 erkennbaren Loko-

motionsmuster mathematisch beschreiben lassen und auch in den Wegekarten anderer Tiere nachgewiesen werden können. Dabei geht es also um die konkrete Frage, ob die von BAARS (1979b) beschriebenen Lokomotionsmuster „directed movement” und „random walk” auch bei *Carabus auronitens* auftraten. In weiteren Abschnitten werden die Baumaktivität sowie Beginn und Dauer der nächtlichen Aktivität untersucht. Außerdem wird das Verberge-Verhalten beschrieben.

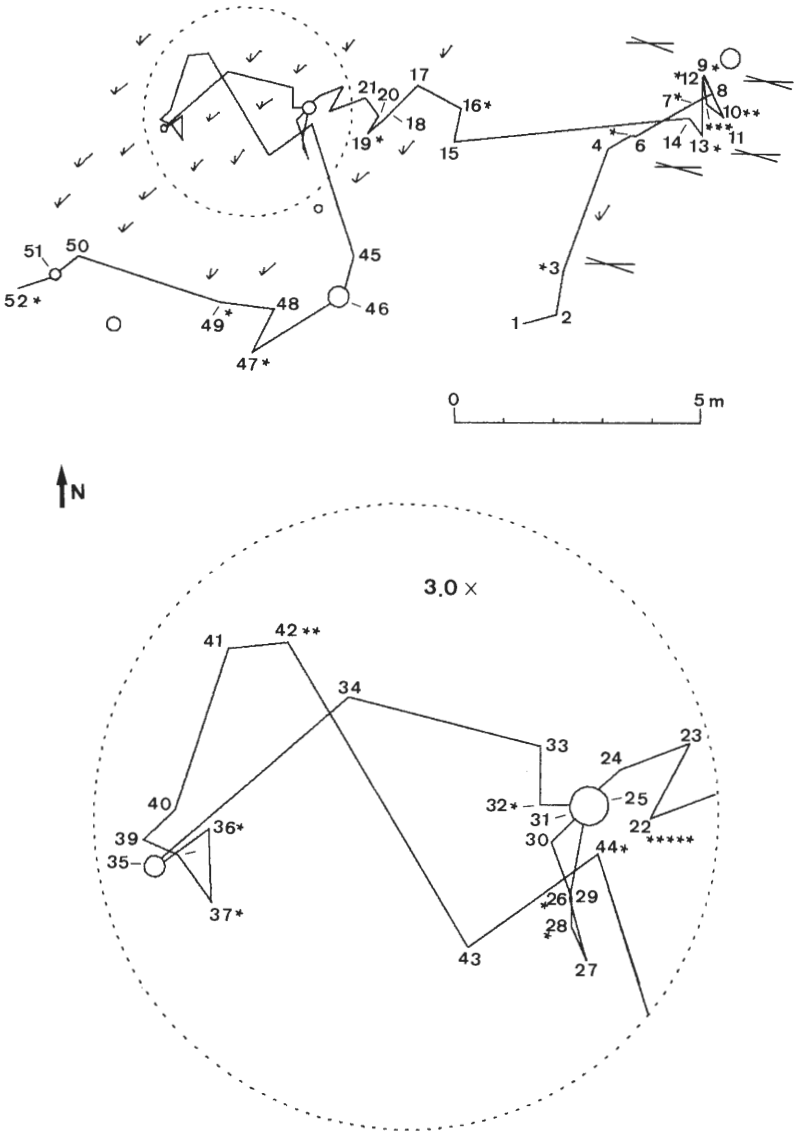


Abb. 7. Wegekarte von ♂ 4.

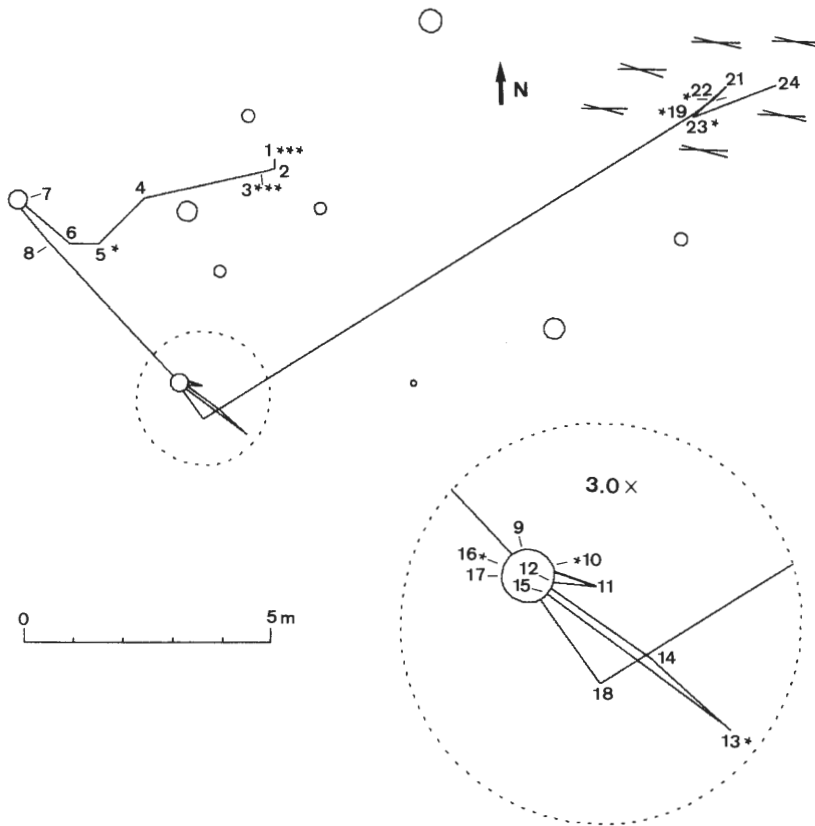


Abb. 8. Wegekarte von ♂ 5.

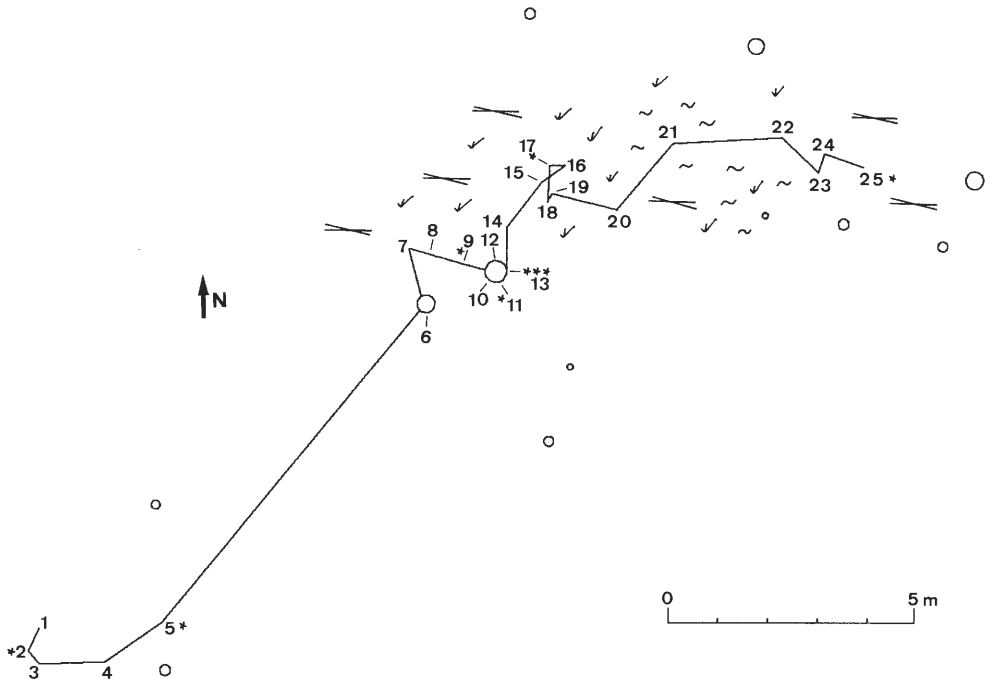


Abb. 9. Wegekarte von ♂ 6.

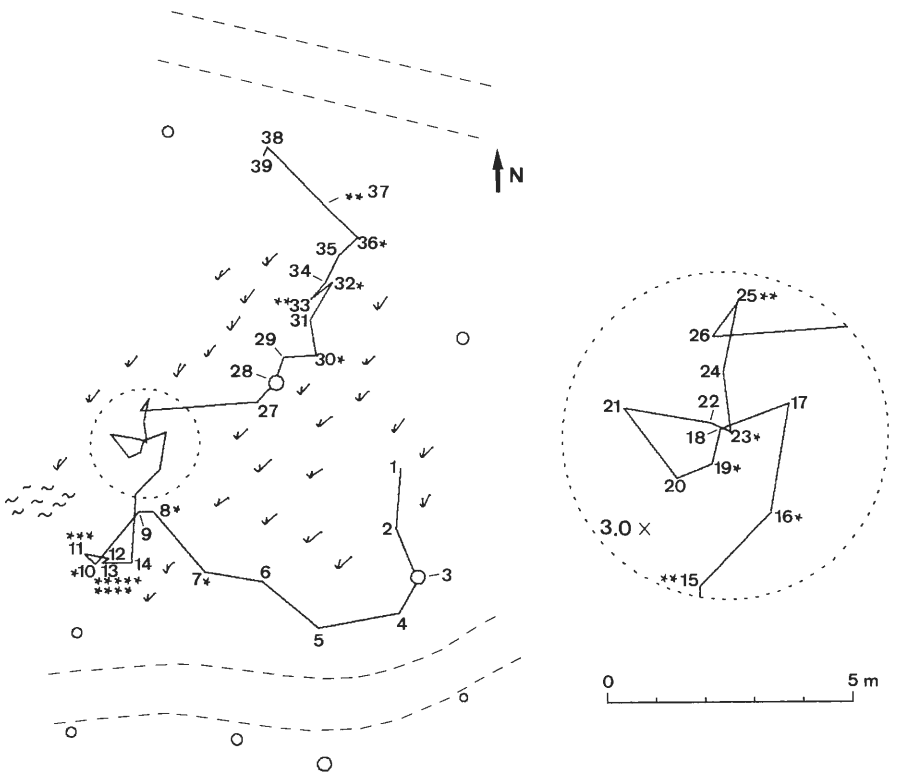


Abb. 10. Wegekarte von ♀ 1.

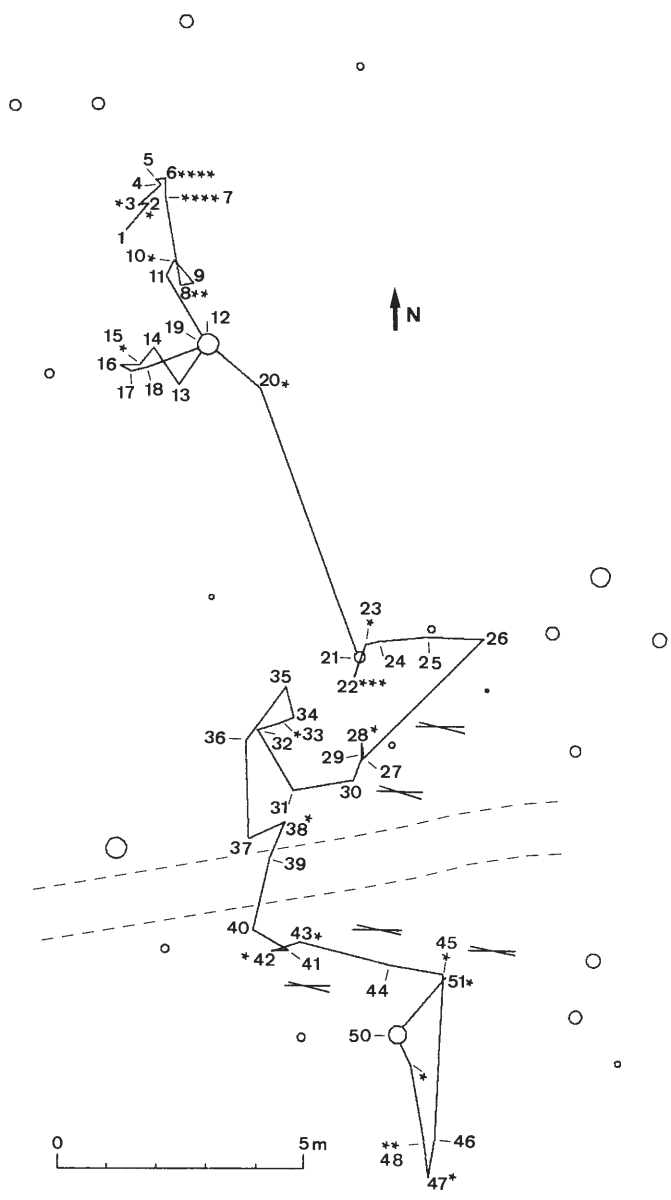


Abb. 11. Wegekarte von ♀ 2.

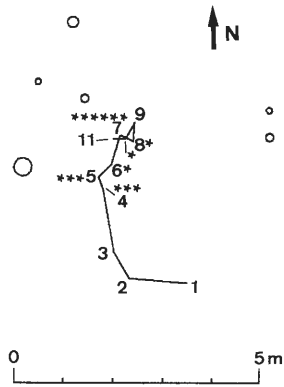


Abb. 12. Wegekarte von ♀ 3.

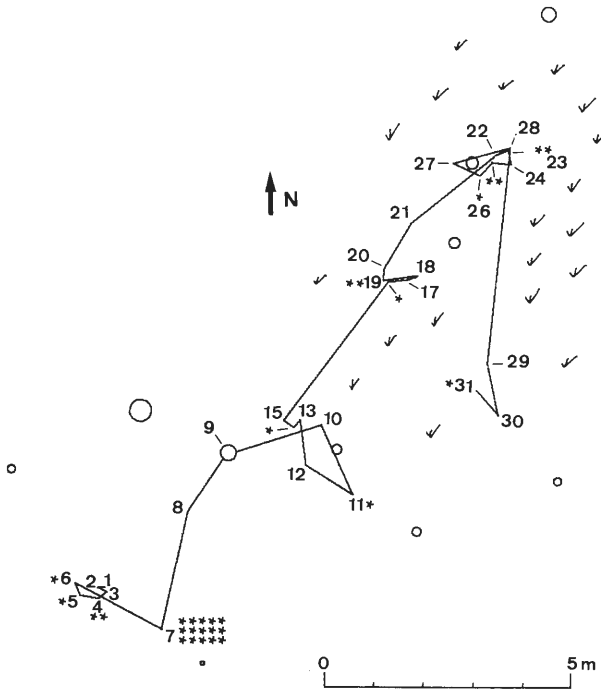


Abb. 13. Wegekarte von ♀ 4.

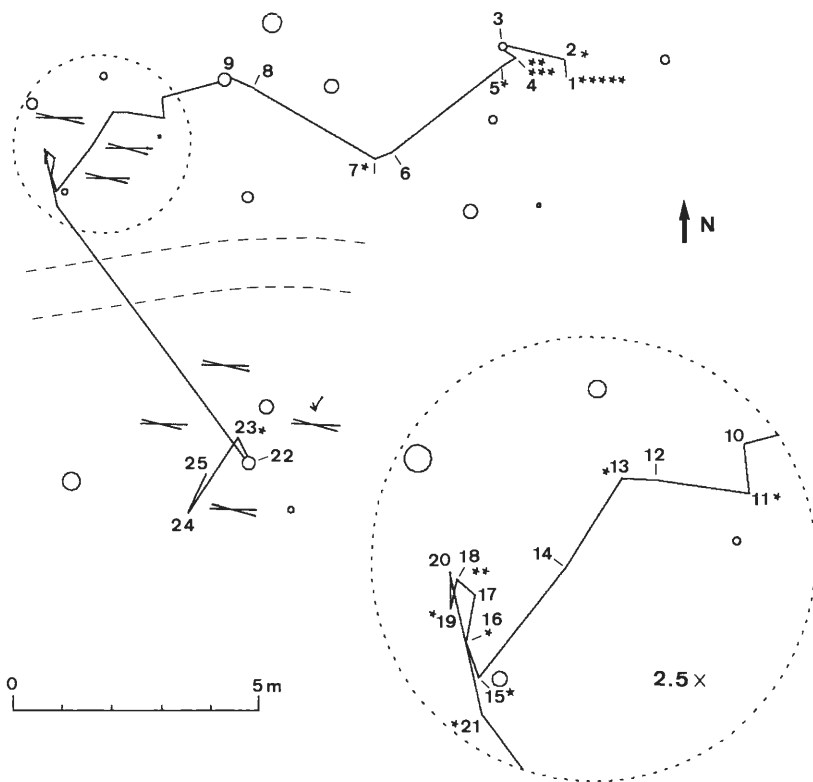


Abb. 14. Wegekarte von ♀ 5.

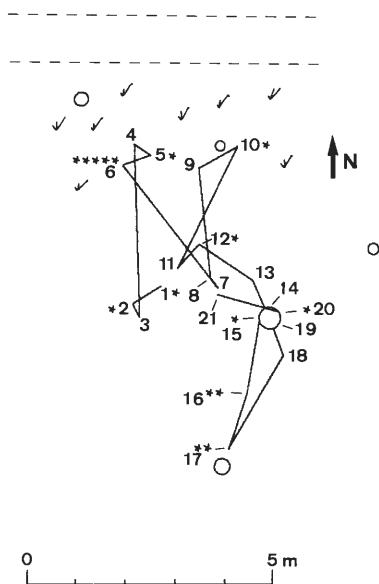


Abb. 15. Wegekarte von ♀ 6.

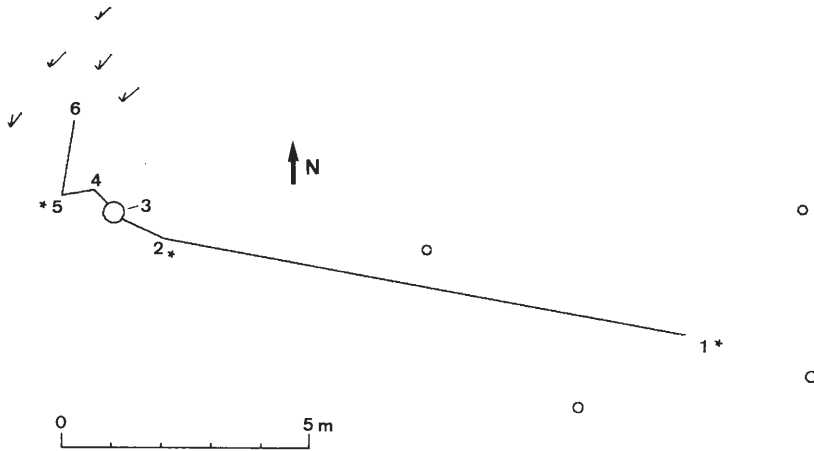


Abb. 16. Wegekarte von ♀ 7.

3.1.4. Nächte ohne Lokomotion wurden bei jedem Käfer beobachtet. Der relative Anteil solcher Nächte an der Gesamtzahl der Beobachtungsnächte variierte aber interindividuell erheblich (Tab. 2). Im Mittel war der Anteil der Nächte ohne Lokomotion bei den ♀♀ größer als bei den ♂♂. Wenn die Temperatur der bodennahen Luft in der frühen Nacht (um 22.30 MESZ) unter 6,5 °C fiel, waren nur noch sehr wenige Tiere aktiv (vgl. auch HEMMER et al., 1986). Andererseits waren einzelne Käfer, sowohl ♂♂ als auch ♀♀, gelegentlich aber auch bei sehr viel höheren Temperaturen (bei über 12 °C um 22.30 MESZ) inaktiv.

Tab. 2: Anzahl der Untersuchungsnächte (n); relativer Anteil der Nächte ohne Aktivität (NoA); mittlere Länge der nächtlichen Wege (= mittlere Summe der Einzelstrecken, ohne Wege der Länge „Null m“, \overline{LW} [m]); mittlere nächtliche Luftliniendistanz (\overline{LD} [m]).

Tier-Nr.	n	NoA	\overline{LW}	\overline{LD}
♂1	24	0.125	4.61	3.74
♂2	29	0.55	3.09	2.25
♂3	29	0.31	6.74	5.68
♂4	29	0.28	2.25	1.74
♂5	14	0.36	3.27	2.62
♂6	9	0.22	3.57	3.04
♀1	30	0.47	1.74	1.30
♀2	30	0.33	2.42	1.71
♀3	16	0.56	0.81	0.65
♀4	30	0.60	2.58	1.84
♀5	22	0.41	1.95	1.59
♀6	17	0.41	2.45	1.76
♀7	4	0.25	4.13	4.86

Der Anteil der inaktiven ♂♂ ist mit einem Koeffizienten von $r = -0,76$ mit der Höhe der bodennahen Lufttemperatur um 22.30 MESZ verknüpft. Der entsprechende Koeffizient ist bei den ♀♀ geringfügig kleiner: $r = -0,66$. Werden ♂♂ und ♀♀ zusammen betrachtet, ergibt sich ein Koeffizient von $r = -0,76$ (α jeweils $< 0,1\%$).

3.1.5. Die Länge der zurückgelegten nächtlichen Wege (= Summe der Einzelstrecken) variierte sowohl bei den einzelnen Tieren als auch interindividuell erheblich (Abb. 4 bis 16; Tab. 3). Der relative Anteil der Nächte ohne Aktivität und die mittlere Länge der nächtlichen Wege (ohne Berücksichtigung der Wegstrecken „Null m“) sind weder bei den ♂♂ noch bei den ♀♀ korreliert. D. h., Tiere, die häufig ganz inaktiv waren, legten in den Nächten mit Aktivität nicht auffällig kurze Wege zurück (Tab. 2).

Bei den ♂♂ wurden häufiger als bei den ♀♀ lange nächtliche Wege gemessen ($\alpha \approx 0,001$) (Abb. 17): bei den ♂♂ waren 8,9% der gemessenen Wege länger als 10 m; 34,4% waren länger als 4 m. Bei den ♀♀ waren nur 1,2% der Wege länger als 10 m und 14,8% länger als 4 m. Der längste bei einem ♂ gemessene nächtliche Weg betrug 43,1 m (♂ 3), der längste bei einem ♀ gemessene 10,8 m (♀ 7).

Die mittlere Länge der nächtlichen Luftliniendistanzen ist bei ♂♂ und ♀♀ mit der mittleren Länge der nächtlichen Wege (= Summe der Einzelstrecken) hoch korreliert ($r = +1,00$ bzw. $+0,99$; vgl. Tab. 2). Dies ist nicht selbstverständlich: Tiere mit relativ langen Einzelstrecken würden, wenn die Drehwinkel zwischen aufeinanderfolgenden Einzelstrecken sehr häufig groß wären, relativ kleine Luftliniendistanzen zurücklegen; Tiere mit relativ kurzen Einzelstrecken würden, wenn die Drehwinkel sehr häufig klein wären, relativ lange Luftliniendistanzen zurücklegen.

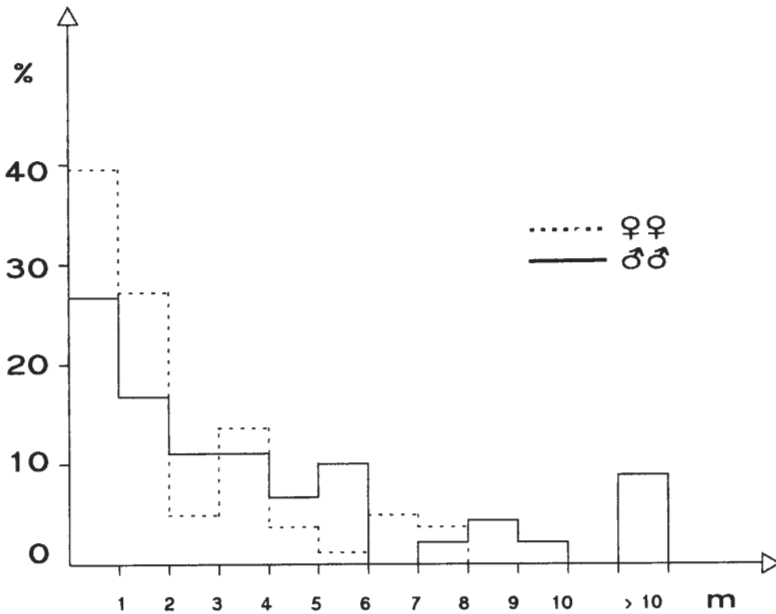


Abb. 17: Prozentuale Häufigkeiten der Länge der nächtlichen Wege. ♂♂ : 90; ♀♀ : 81 Werte. Abszisse: Länge in m. – Die Verteilungen der absoluten Häufigkeiten der Länge der nächtlichen Wege von ♂♂ und ♀♀ unterscheiden sich signifikant ($0,01 > \alpha > 0,001$).

3.1.6. Die Länge der zurückgelegten nächtlichen Wege (vgl. Tab. 3) ist nur bei ♂ 2 signifikant mit der Temperatur der bodennahen Luft um 22.30 MESZ korreliert ($r = +0,76$; $1\% > \alpha > 0,1\%$) (ohne Berücksichtigung der Weglänge „Null m“). Da bei den anderen Tieren – mit einer Ausnahme (♀ 1) – die errechneten (nicht-signifikanten) Koeffizienten positiv sind, werden die Weglängen der ♂♂ sowie die der ♀♀ zusammengefaßt und auf eine Korrelation mit der Temperatur der frühen Nacht geprüft. Die beiden

Tab. 3: Nächtliche Luftliniendistanzen (LD [m]), Länge der nächtlichen Wege (= Summe der Einzelstrecken, LW [m]) und Drehwinkel ρ zwischen den Luftlinien i und $(i-1)$.

Nacht	$\delta 1$			$\delta 2$			$\delta 3$			$\delta 4$			$\delta 5$			$\delta 6$		
	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW
1																		
2	0.30		0.30				6.66		7.15	1.35		1.60						
3	2.06	- 73°	2.10	0.20		0.20	0.37	+154°	0.80	3.05	- 11°	3.15						
4	1.20	- 79°	1.20				3.70	+137°	3.70	1.88	+ 37°	1.90						
5	9.87	+ 33°	11.35	1.50	-112°	1.50	40.42	- 7°	43.05	0.40	- 88°	0.80						
6	0.85	+ 16°	0.85	0.25	- 45°	0.25	10.94	+ 8°	11.20	0.95	-179°	0.95						
7	2.20	-169°	2.20				3.27	+ 38°	3.35									
8	4.44	+124°	4.55							0.45	+154°	0.45						
9																		
10																		
11	0.20	-116°	0.20							0.55	+ 42°	0.55						
12										1.20	-170°	1.20				0.50		0.50
13	5.24	+144°	5.80				0.17	+139°	1.70	4.94	+ 96°	5.95				2.82	-127°	3.15
14	7.05	+ 15°	8.25	1.58	+109°	2.70	1.50	- 81°	4.20	1.97	- 22°	2.40				8.77	- 36°	9.65
15	10.37	+ 29°	10.80	0.80	- 42°	1.20	0.51	- 88°	1.15	0.90	+ 43°	1.65	0.28		0.35	0.50	+ 64°	0.50
16	5.03	- 25°	5.05													---		---
17	3.49	-144°	8.60															
18	0.51	+ 45°	0.90										3.72	+ 31°	3.85			
19	4.59	+ 48°	7.15	1.44	- 87°	2.10	14.68	- 17°	17.90				2.63	-100°	5.60	2.30	- 82°	2.90
20	0.47	- 12°	0.65	4.09	+ 43°	5.65	2.39	- 10°	5.85	0.64	- 67°	1.65	1.36	- 15°	2.10	6.40	+ 68°	8.30
21	1.25	- 52°	5.30	7.48	- 36°	9.25	0.99	- 87°	1.10	0.21	- 54°	0.70	1.39	+176°	1.55			
22	9.59	+ 47°	11.30	6.90	+105°	8.80	0.62	-170°	0.75	0.78	+175°	1.10	11.62	+115°	12.40			
23	3.87	- 6°	3.90				1.86	- 85°	3.05	2.41	- 88°	4.10	0.40	- 6°	1.40			
24	5.66	-108°	6.10				0.41	-171°	0.85	0.50	- 86°	0.50	0.40	+172°	0.40			
25	0.30	+114°	0.30							1.84	-162°	2.50	1.80	-159°	1.80			
26							4.30	-124°	4.30									
27				1.37	+ 69°	2.15	3.40	- 77°	3.40	2.37	+106°	3.50						
28				2.72	- 6°	5.25	2.62	- 47°	3.95	4.92	+ 70°	5.90						
29				0.58	+ 95°	1.00	2.46	+179°	4.10	1.21	+135°	2.20						
30				0.40	- 49°	0.40	12.24	- 64°	13.30	4.12	- 54°	4.45						

Nacht	♀ 1			♀ 2			♀ 3			♀ 4			♀ 5			♀ 6		
	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW	LD	ρ	LW
1	4.19		7.05	0.70		0.70	2.57		3.10	0.26		0.55						
2	1.60	+ 71°	1.60	0.20	-135°	0.20												
3	1.56	- 92°	1.65	0.77	+140°	0.95				0.40	+ 72°	0.40						
4	0.30	+ 83°	0.30				0.25	+ 20°	0.25	0.25	+ 58°	0.25						
5										2.00	+140°	2.00						
6																		
7	0.40	+166°	0.65	0.40	+133°	0.40	0.40	+ 66°	0.40									
8							0.60	- 28°	0.60									
9																		
10																		
11				1.80	- 8°	1.80												
12																		
13				0.52	+175°	0.85							0.35		0.35	0.65		0.65
14				1.37	-133°	3.40	0.30	+ 99°	0.30				1.11	- 94°	1.65	3.03	+128°	4.20
15				2.15	-108°	3.25	0.19	+171°	0.80							0.60	-116°	0.60
16	1.56	- 91°	2.00	6.14	+ 56°	6.20	0.25	- 17°	0.25									
17																		
18	0.70	+ 17°	0.70															
19	0.52	- 95°	1.50	0.70	-140°	0.70							0.30	- 19°	0.30			
20	0.26	+ 83°	1.60	2.22	+161°	6.45				4.52	- 66°	7.20	3.23	- 6°	3.25	2.36	-169°	6.55
21	0.89	- 28°	0.90	1.91	+107°	3.70				1.81	- 94°	2.25	3.94	+ 49°	4.75	2.13	+121°	3.40
22				2.01	-114°	5.20				3.55	+ 75°	3.80	1.05	- 6°	1.05	1.74	- 65°	1.85
23	2.66	+ 79°	3.40	2.63	+ 11°	3.50				0.11	-113°	1.30	2.00	- 61°	2.00	1.50	+ 54°	1.50
24	1.51	- 69°	1.60	0.60	-113°	0.60							0.30	+125°	0.30			
25	0.55	-142°	0.55	3.00	+ 30°	3.00	LD	ρ	LW	4.08	+118°	4.15	0.53	+ 11°	0.60	1.20	+ 8°	1.20
26				3.24	+ 79°	3.25												
27	1.58	+165°	1.60	0.60	+172°	0.60	10.80		10.80	0.42	-165°	0.70	0.25	-159°	0.25	3.07	+176°	3.20
28	1.00	- 83°	1.00				2.24	+ 20°	2.45				0.91	- 29°	1.50	1.30	- 84°	1.30
29				1.70	- 4°	1.70	1.55	+ 69°	1.55	0.35	- 10°	0.35	5.76	- 16°	6.65			
30	1.54	- 6°	1.80	1.63	+ 34°	1.85				4.37	- 42°	8.00	0.97	+ 76°	2.75			

Koeffizienten sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $5\% > \alpha > 1\%$ von Null verschieden, aber sehr klein (+0,22 bzw. +0,26). Die Länge der nächtlichen Wege wird also nur in sehr geringem Ausmaß (zu weniger als 10%) von der Temperatur der frühen Nacht bestimmt. Demgegenüber nimmt – wie im Abschnitt 3.1.4. gezeigt wird – die Wahrscheinlichkeit, daß ein Tier in einer Nacht überhaupt aktiv wird, nicht unerheblich mit der Temperatur zu. Um zu prüfen, ob ein anderer Faktor, z. B. die rel. Luftfeuchte, die Temperatur zu einer anderen Nachtzeit oder eine „Temperatursumme“, die Länge der nächtlichen Wege wesentlich und in gleichartiger Weise beeinflusst haben könnte, wird das Ausmaß der zeitlichen Koinzidenz der je Tier 3 längsten Wege untersucht. Diese Analyse wird auf die ♂♂ 1, 2, 3, 4 und die ♀♀ 1, 2, 4 sowie auf die Zeit zwischen der 2. und 25. Untersuchungsnacht beschränkt (vgl. Tab. 1). In die 22. Untersuchungsnacht (höchste Frühnachttemperatur: 16,0 °C) fielen 4 Maxima; in die 20. Nacht (13,5 °C) 3 Maxima; in die 3. (9,5 °C), 5. (13,0 °C), 16. (6,5 °C) und 23. Nacht (12,5 °C) je 2 Maxima; in die 6. (8,0 °C), 13. (9,0 °C), 15. (11,0 °C), 19. (11,5 °C), 21. (14,5 °C) und 25. Nacht (9,0 °C) fiel je 1 Maximum. Die Koinzidenz ist also relativ gering und spiegelt möglicherweise nur die bereits oben ermittelte schwache Abhängigkeit von der Frühnachttemperatur wider.

Die Länge der nächtlichen Wege scheint also bei den Untersuchungstieren nicht in gleichartiger Weise von exogenen Faktoren wesentlich bestimmt worden zu sein. Zwei Gründe könnten dafür maßgeblich gewesen sein: – jedes Individuum wies eine eigene, durch seinen physiologischen Zustand (durch seine „Motivationslage“) bestimmte Reaktionsnorm gegenüber exogenen Faktoren auf; – die Käfer reagierten auf mikroklimatische Faktoren, deren Werte von Punkt zu Punkt im Habitat variierten.

Diese Analyse zeigt also, daß bei *Carabus auronitens* die interindividuelle Variabilität des Verhaltens zu einem bestimmten Zeitpunkt innerhalb eines relativ kleinräumigen Habitatausschnittes erheblich sein kann. Dies bestätigt im folgenden Abschnitt die Analyse der Wegmuster.

3.1.7. BAARS (1979b) beschrieb die Lokomotionsmuster „directed movement“ und „random walk“ an Hand des Zusammenhanges zwischen der Länge der pro Tag zurückgelegten Luftliniendistanzen und der Größe der Drehwinkel zwischen aufeinanderfolgenden Wegstrecken. „Random walk“ ist durch kleine Distanzen und wie zufällig variierende (und damit im Mittel relativ große) Drehwinkel, „directed movement“ durch große Distanzen und kleine (d. h. nicht wie zufällig variierende) Drehwinkel charakterisiert. Die Richtung einer langen Wegstrecke wird demnach von der Richtung der unmittelbar vorausgehenden Strecke bestimmt, wenn diese selbst lang ist. Die Richtung einer kurzen Wegstrecke ist von der Richtung der vorausgegangenen Strecke (ob kurz oder lang) unabhängig. „Directed movement“ setzt die Fähigkeit einer Richtungsorientierung voraus.

Die Variabilität der Wegekarten der von uns beobachteten Tiere verbietet eine Zusammenfassung der Meßwerte aller Tiere. Einzeltier-Analysen führen andererseits zu Stichproben-Umfängen, die für statistische Analysen zu klein sind. Als Ausweg bietet sich die Zusammenfassung der Meßwerte solcher Tiere an, die – optisch – ähnliche Wegekarten aufweisen. Wir fassen die Meßwerte der ♂♂ 1 und 3 (Abb. 4, 6; Tab. 14, 16 im Anhang) sowie der ♀♀ 2 und 4 (Abb. 11, 13; Tab. 21, 23 im Anhang) zusammen, deren Wegekarten jeweils unterschiedlich lange Einzelstrecken und möglicherweise eine Hauptorientierungsrichtung aufweisen. Da die Radarkontrollen nicht immer in konstanten Abständen durchgeführt werden konnten, werden die Einzelstrecken normiert: auf die in 30 min zurückgelegten Strecken. Die von ♂ 3 in 90 min zurückgelegte Einzelstrecke von 23,4 m geht also mit 7,8 m in die Analyse ein. Eine weitere Schwierigkeit besteht darin, daß die Käfer manchmal schon vor der 1. Kontrolle am Abend sowie z. T. auch noch nach der letzten Kontrolle in der Nacht aktiv gewesen waren. Solche nicht normierbaren Einzelstrecken müssen bei der Analyse vernachlässigt werden. Die Analyse basiert z. T. auf von BAARS (1979b) sowie WALLIN & EKBOM (1988) vorgeschlagenen Verfahren.

Es wird zunächst untersucht, ob die Länge der Strecke i mit der Größe des Drehwinkels zwischen den Strecken $(i-1)$ und i sowie mit der Größe des Drehwinkels zwischen den Strecken i und $(i+1)$ korreliert ist (vgl. Abb. 1). Die Strecken werden an Hand ihrer Häu-

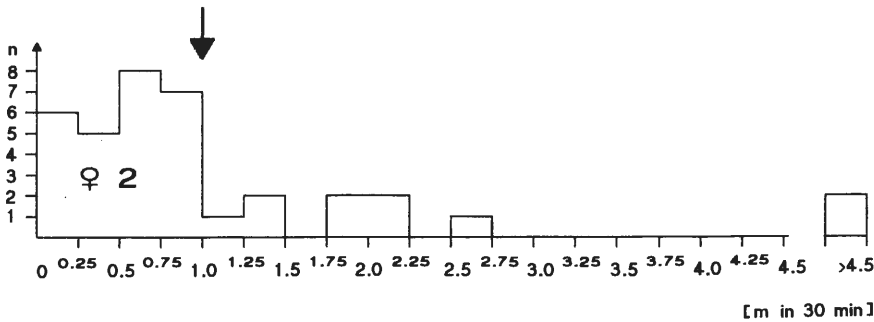
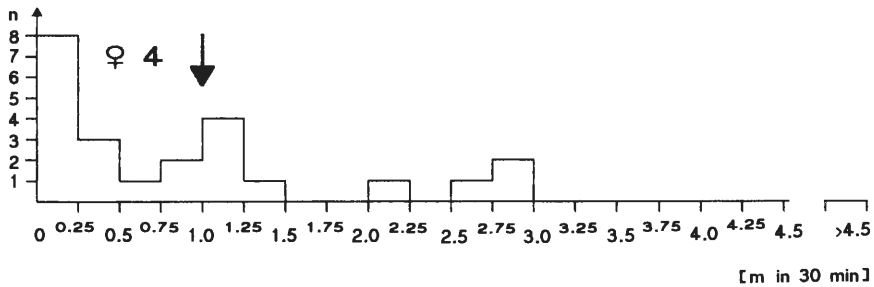
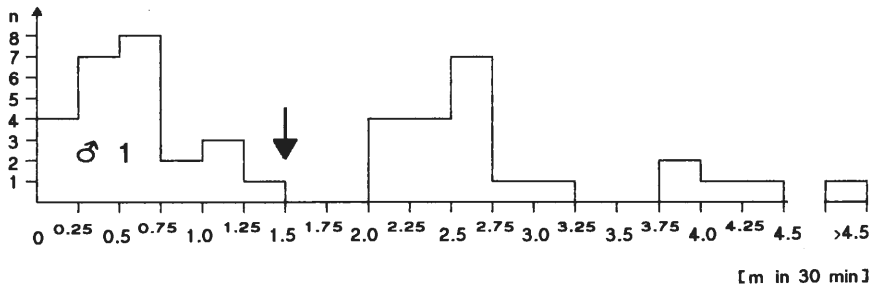
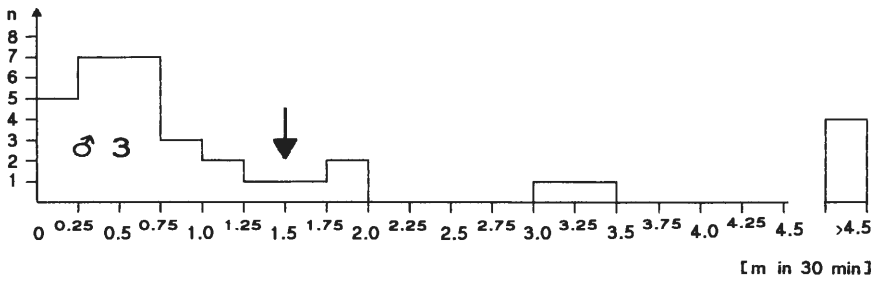


Abb. 18: Häufigkeitsverteilungen der Länge der normierten Einzelstrecken (m in 30 min) für die ♂♂ 1 und 3 sowie die ♀♀ 2 und 4. Die Pfeile markieren die Grenze zwischen „kurzen“ und „langen“ Einzelstrecken.

figkeitsverteilungen in 2 Klassen eingeteilt: „lange“ und „kurze“ Strecken (vgl. Abb. 18). Auf Grund der Unstetigkeiten in den Verteilungen wird für die ♂ ♂ 1 und 3 der Grenzwert bei 1,50 m, für die ♀ ♀ 2 und 4 der Grenzwert bei 1,00 m festgelegt. Die Drehwinkel werden 4 Klassen zugeordnet (vgl. Tab. 4, 5). Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß sich die Drehwinkel stets auf die unmittelbar benachbarten Strecken beziehen, ohne Rücksicht darauf, ob diese „kurz“, „lang“ oder nicht normierbar sind. Bei der Zuordnung von Strecke und Drehwinkel werden die Ruhephasen am Tage ebenso ignoriert wie Ruheperioden, die 1 oder mehrere Nächte umfassen. Dies erscheint gerechtfertigt, weil die Wegekarten möglicherweise Hauptausrichtungen aufweisen, die sich auch nach längerer Inaktivität nicht zu verändern scheinen.

Tab. 4: Häufigkeitsverteilung der Drehwinkel ρ zwischen den Einzelstrecken i und $(i-1)$ für die ♂ ♂ 1 und 3; n_i = Länge der (normierten) Einzelstrecken.

	$n_i < 1.50 \text{ m}$	$n_i \geq 1.50 \text{ m}$
$-45^\circ \leq \rho \leq +45^\circ$	14	35
$\pm 45^\circ < \rho \leq \pm 90^\circ$	15	20
$\pm 90^\circ < \rho \leq \pm 135^\circ$	16	18
$\pm 135^\circ < \rho \leq \pm 180^\circ$	8	10

$\chi^2 = 15.72 \quad 0.01 > \alpha > 0.001$

Tab. 5: Häufigkeitsverteilung der Drehwinkel ρ zwischen den Einzelstrecken i und $(i+1)$ für die ♂ ♂ 1 und 3; n_i = Länge der (normierten) Einzelstrecken.

	$n_i < 1.50 \text{ m}$	$n_i \geq 1.50 \text{ m}$
$-45^\circ \leq \rho \leq +45^\circ$	24	18
$\pm 45^\circ < \rho \leq \pm 90^\circ$	15	8
$\pm 90^\circ < \rho \leq \pm 135^\circ$	5	2
$\pm 135^\circ < \rho \leq \pm 180^\circ$	6	2

$\chi^2 = 1.32 \quad \text{nicht signifikant}$

Bei den beiden ♂ ♂ weisen „lange“ Wegstrecken häufiger als „kurze“ Strecken kleine Drehwinkel zur unmittelbar vorausgegangenen Strecke $(i-1)$ auf ($0,01 > \alpha > 0,001$, Tab. 4). Die Verteilung der Drehwinkel der „langen“ Strecken weicht hoch-signifikant von einer Zufallsverteilung ab ($\alpha < 0,001$), die der „kurzen“ Strecken nicht. – Die Verteilungen der Drehwinkel zur unmittelbar nachfolgenden Strecke $(i+1)$ weichen hingegen nicht voneinander ab (Tab. 5). Sowohl bei den „kurzen“ als auch den „langen“ Strecken weichen die Verteilungen hoch-signifikant von Zufallsverteilungen ab ($\alpha < 0,001$).

Dieses Ergebnis erscheint in sich widersprüchlich. Es kann möglicherweise erst dann interpretiert werden, wenn die Verfahren, die Wegekarten von Carabiden zu analysieren, weiterentwickelt worden sind. Voraussetzung dafür ist eine sehr viel größere empirische Basis (vgl. das weiter unten Gesagte).

Festgehalten werden kann, daß bei den ♂ ♂ 1 und 3 „lange“ Wegstrecken häufiger als „kurze“ annähernd dieselbe Ausrichtung aufweisen wie die jeweils vorangegangene Wegstrecke. Damit ist noch nicht nachgewiesen, daß sich die Tiere beim Zurücklegen langer Wege bevorzugt in eine Richtung fortbewegten. Um dies zu testen, werden die Richtungen der normierten „langen“ und „kurzen“ Wegstrecken der ♂ ♂ 1 und 3 auf Abweichung von einer Zufallsverteilung mit Hilfe der Kreisstatistik untersucht. Sowohl bei ♂ 1 als

auch ♂ 3 sind die Richtungen der „langen“ Strecken hoch-signifikant um eine mittlere Richtung geballt ($\alpha < 0,001$ bzw. $\alpha = 0,001$) (Abb. 19, 21). Die Richtungen der „kurzen“ Wege weichen bei ♂ 1 nicht von einer Zufallsverteilung ab (Abb. 20), bei ♂ 3 sind sie mit einem $0,05 > \alpha > 0,01$ um eine mittlere Richtung geballt (Abb. 22). Die signifikanten mittleren Richtungen entsprechen gut den Hauptausrichtungen der beiden Wegekarten (vgl. Abb. 4 u. 6).

Bei den ♀ ♀ 2 und 4 weichen die Verteilungen der Drehwinkel der „langen“ und „kurzen“ Strecken weder voneinander noch von der jeweiligen Zufallsverteilung ab. Auch Vorzugsrichtungen sind in den Wegekarten der ♀ ♀ 2 und 4 weder für die „langen“ noch für die „kurzen“ Wegstrecken statistisch nachweisbar.

Bei ♂ 6 (Abb. 9) weichen die Richtungen aller Einzelstrecken signifikant von einer Zufallsverteilung ab (Abb. 23). Bei allen anderen Tieren sind Elemente eines „directed movement“ mathematisch nicht zu ermitteln.

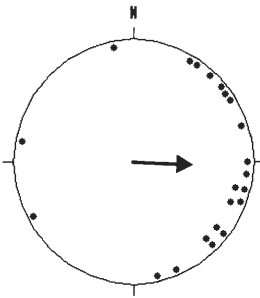


Abb. 19

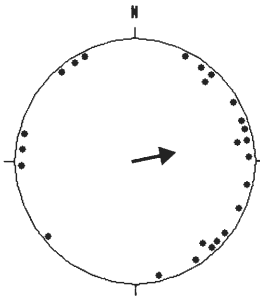


Abb. 20

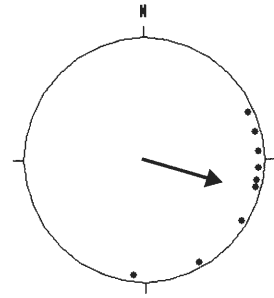


Abb. 21

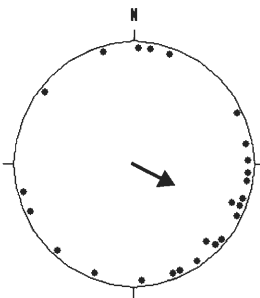


Abb. 22

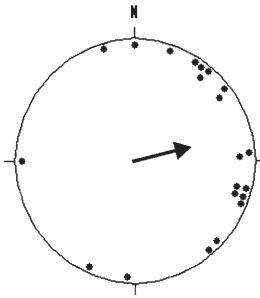


Abb. 23

Abb. 19: Richtungen der „langen“ (normierten) Einzelstrecken ($n \geq 1,50$ m) von ♂ 1. Der Pfeil gibt die mittlere Richtung an. Länge des mittleren Vektors: $a = 0,56$; $\alpha < 0,001$.

Abb. 20: Richtungen der „kurzen“ (normierten) Einzelstrecken ($n < 1,50$ m) von ♂ 1. $a = 0,33$; $0,10 > \alpha > 0,05$.

Abb. 21: Richtungen der „langen“ (normierten) Einzelstrecken ($n \geq 1,50$ m) von ♂ 3. Der Pfeil gibt die mittlere Richtung an. $a = 0,80$; $\alpha = 0,001$.

Abb. 22: Richtungen der „kurzen“ (normierten) Einzelstrecken von ♂ 3. Der Pfeil gibt die mittlere Richtung an. $a = 0,39$; $0,05 > \alpha > 0,01$.

Abb. 23: Richtungen aller Einzelstrecken von ♂ 6. Der Pfeil gibt die mittlere Richtung an. $a = 0,53$; $0,01 > \alpha > 0,001$.

Die bisherige Analyse zeigt also, daß *Carabus auronitens* – ♂♂ grundsätzlich in der Lage sind, eine Vorzugsrichtung beim Zurücklegen langer Wege über eine längere Zeit konstant zu halten und möglicherweise auch nach einigen Nächten ohne Aktivität wieder aufzunehmen. Kurze Wege werden in stärker streuenden Richtungen zurückgelegt. In dieser allgemeinen Form sind die Kriterien eines „random walk“ und „directed movement“ bei 2 von 6 untersuchten ♂♂ nachweisbar. Die Versuche in Rundgehegen werden zeigen, daß nicht nur ♂♂, sondern auch ♀♀ grundsätzlich in der Lage sind, sich über längere Zeit in eine konstante Richtung zu orientieren (vgl. Abschnitt 3.2.7.).

Bei *Calathus melanocephalus* und *Poecilus versicolor*, für die erstmals die beiden Lokomotionsmuster beschrieben wurden (BAARS, 1979b), sind „lange“ und „kurze“ tägliche Luftliniendistanzen nicht zufällig verteilt, sondern jeweils „geclustert“. Dies ließ sich bei den hier analysierten Beispielen bezüglich der Einzelstrecken nicht nachweisen (Tab. 6), obwohl vor allem die Wegekarte von ♂ 3 (Abb. 6) die Existenz von „random walk“- und „directed movement“-Phasen suggeriert, deren Dauer die Länge eines mittleren Meßintervalles übertrifft. Möglicherweise hat die (notwendige) Elimination der nicht-normierbaren Wegstrecken zur Folge, daß solche Phasen nicht mehr nachweisbar sind, obwohl sie vorhanden waren.

Tab. 6: Häufigkeitsverteilung der Kombinationen aufeinanderfolgender „kurzer“ ($n < 1,50$ m) und „langer“ ($n \geq 1,50$ m) Einzelstrecken für die ♂♂ 1 und 3.

	$n_i < 1.50$ m	$n_i \geq 1.50$ m
$n_{i+1} < 1.50$ m	24	8
$n_{i+1} \geq 1.50$ m	14	14

$\chi^2 = 4.02$ nicht signifikant

Gegen die Verwendung der Einzelstrecken-Werte bei der Analyse der Lokomotionsmuster ließe sich der Einwand erheben, daß die aufeinanderfolgenden Messungen nicht unabhängig sind. Bei den Positionierungen, die nachts in Abständen von 15 bis 90 min aufeinanderfolgten, blieben die Tiere meist ungestört. Konkret würde der Einwand lauten: die Wahrscheinlichkeit, daß ein Tier nach einer Positionskontrolle geradeaus oder annähernd geradeaus weiterläuft, ist größer, als daß das Tier umkehrt (wegen der Symmetrie der Motorik ist ein Weiterlaufen mit einer konstanten Orientierungsrichtung wahrscheinlicher als eine Veränderung der Laufrichtung). Dem ist entgegenzuhalten, daß der Waldboden so inhomogen ist, daß die Motorik allein wohl nur für sehr kurze Strecken eine Konstanz der Laufrichtung garantieren kann. Richtungskonstanz über längere Strecken dürfte unter diesen Bedingungen einen Orientierungsmechanismus voraussetzen. Allenfalls kann vermutet werden, daß die relative Konstanz in der Ausrichtung kurzer Wegstrecken (vgl. Tab. 5 u. Abb. 22) dadurch bedingt ist, daß die aufeinanderfolgenden Messungen die Bedingung der Unabhängigkeit nicht voll erfüllen. Obwohl stichhaltige Gründe gegen den Einwand sprechen, sollte die Fähigkeit von *Carabus auronitens*, die Laufrichtung längere Zeit konstant halten zu können, in Experimenten mit zweifelsfrei voneinander unabhängigen Messungen untersucht werden. Dazu wurden die Gehege-Experimente durchgeführt (vgl. Kap. 3.2.7.).

An dieser Stelle sei betont, daß Käfer wohl auch beim „random walk“ nicht „orientierungslos“ sind, sondern sich nach wechselnden Marken und Faktorengradienten orientieren. „Random walk“ stellt vermutlich einen Komplex unterschiedlicher Verhaltensweisen dar. Manchmal waren die von uns beobachteten Käfer in einer Nacht nur während eines einzigen Meßintervalls aktiv und legten dabei eine Strecke im dm-Bereich zu-

rück (z. B. ♂ 1 Nacht 11, Tab. 14; ♀ 2 Nächte 2 und 7, Tab. 21; ♀ 4 Nächte 4 und 29, Tab. 23). In solchen Fällen handelte es sich wohl nur um einen Wechsel des Ruheplatzes. In anderen Fällen erweckte „random walk“ aber auch den Eindruck eines Suchverhaltens (z. B. ♂ 3 Nächte 7, 13 und 23, Tab. 16): in einer Nacht wurden jeweils mehrere kurze Wege in wechselnden Richtungen zurückgelegt. Wenn – wie von BAARS (1979b) – nur einmal am Tage der Aufenthaltsort kartiert wird, kann zwischen einem Wechsel des Ruheplatzes und wirklicher Aktivität nicht diskriminiert werden. Auch die Baumaktivität von *Carabus auronitens* wäre von uns übersehen worden, wenn nur einmal am Tage der Aufenthaltsort kartiert worden wäre (Abschnitt 3.1.8.).

Die Analyse der Wegmuster offenbart wie die Analyse der Temperaturabhängigkeit der Lokomotion eine erstaunlich große interindividuelle Variabilität des Verhaltens. Die ungeprüfte Zusammenfassung von Einzeltiermessungen kann dazu führen, daß sich nur bei einzelnen Tieren zeigende Verhaltensweisen, die für das Überleben der Population aber durchaus von Bedeutung sein können, unentdeckt bleiben (vgl. Diskussion).

3.1.8. Bei den Radarbeobachtungen entdeckten wir die Baumaktivität von *Carabus auronitens*. Daß Käfer dieser Art Bäume bis in die Kronenregion besteigen, war bisher offenbar unbekannt. MARTIUS (1986) fand ein einziges Exemplar in einem Baum-Photoelektroskop. FUNKE (1983) und FUNKE & HERLITZIUS (1984) beschrieben, daß sich *Carabus auronitens* in Richtung auf Baumsilhouetten orientiert, offenbar aber nicht – wie die Autoren vermuten – weil die Erdoberfläche in der Nähe von Baumstämmen ein bevorzugtes Subhabitat darstellt, sondern weil die Tiere Bäume besteigen. Wir haben beobachtet, daß sich Käfer auf der Rinde von Stämmen paarten und daß sie dort und auch im Bereich der Blätter Beutetiere (Schnecken, Schmetterlingsraupen) überwältigten und verdauten.

Auf den Wegekarten sind die bestiegenen Bäume als kleine Kreise auf der Spur der Käfer eingezeichnet (Abb. 4-16). Mit Ausnahme von ♀ 3 (Abb. 12), das – solange wir es beobachteten – nur in 7 Nächten aktiv war, haben wir jedes Tier mindestens einmal auf einem Baum geortet. ♂ 4 (Abb. 7) bestieg in 21 Nächten mit Aktivität fünfmal einen Baum. Wie sich die Baumbesteigungen auf die Beobachtungsnächte verteilen und wie häufig die einzelnen Tiere baumaktiv waren, ist den Abb. 24 u. 25 zu entnehmen.

Abb. 24 verdeutlicht, daß die Käfer erst ab Mitte Mai häufiger auf Bäumen beobachtet wurden. Dies war vermutlich dadurch bedingt, daß Baumaktivität erst bei Frühnachttemperaturen (22.30 MESZ) oberhalb von 10 °C häufiger auftrat. Die Temperaturschwelle war also deutlich höher als die für Erdoberflächenaktivität (vgl. Kap. 3.1.4. u. 3.2.5.). Der Anteil der baumaktiven ♂♂ ist mit einem Koeffizienten von $r = +0,62$ mit der Frühnachttemperatur korreliert ($\alpha < 0,1\%$), der der baumaktiven ♀♀ mit einem Koeffizienten von $r = +0,56$ ($1\% > \alpha > 0,1\%$) (♂♂ und ♀♀ zusammen: $r = +0,64$; $\alpha < 0,1\%$). Eine bestimmte Baumart wurde nicht bevorzugt, vermutlich haben die Tiere aber eine Präferenz für Bäume größeren Umfanges (Tab. 7). Von mehreren Bäumen in der Nähe der Spur wurde häufig der jeweils dickere ausgewählt. Die Wegekarten vermitteln den Eindruck, daß sich die Tiere in Richtung auf Bäume orientierten, z. B. bestieg ♂ 5 (Abb. 8) ein und denselben Baum in 4 aufeinanderfolgenden Nächten (Nacht 18-21, vgl. Tab. 18 im Anhang). Zweimal entfernte es sich zwischendurch von dem Baum, kehrte aber – offenbar „zielstrebig“ – wieder zurück. Die Tiere ♂ 4, ♀ 2 und ♀ 6 bestiegen einen Baum je zweimal.

Bis zu einer Höhe von 6 m waren die Tiere mit dem Radar zu orten. Sie konnten dann manchmal auch noch gesehen werden. Bei 22 von 35 Baumbesteigungen kletterten sie aber so hoch (über 6 m), daß sie sich nicht mehr in Reichweite des Radars befanden (Tab. 8).

Nur in wenigen Fällen bestiegen die Käfer sofort nach beginnender nächtlichen Aktivität einen Baum. Nicht selten verging 1 Stunde, in der die Käfer am Boden aktiv waren,

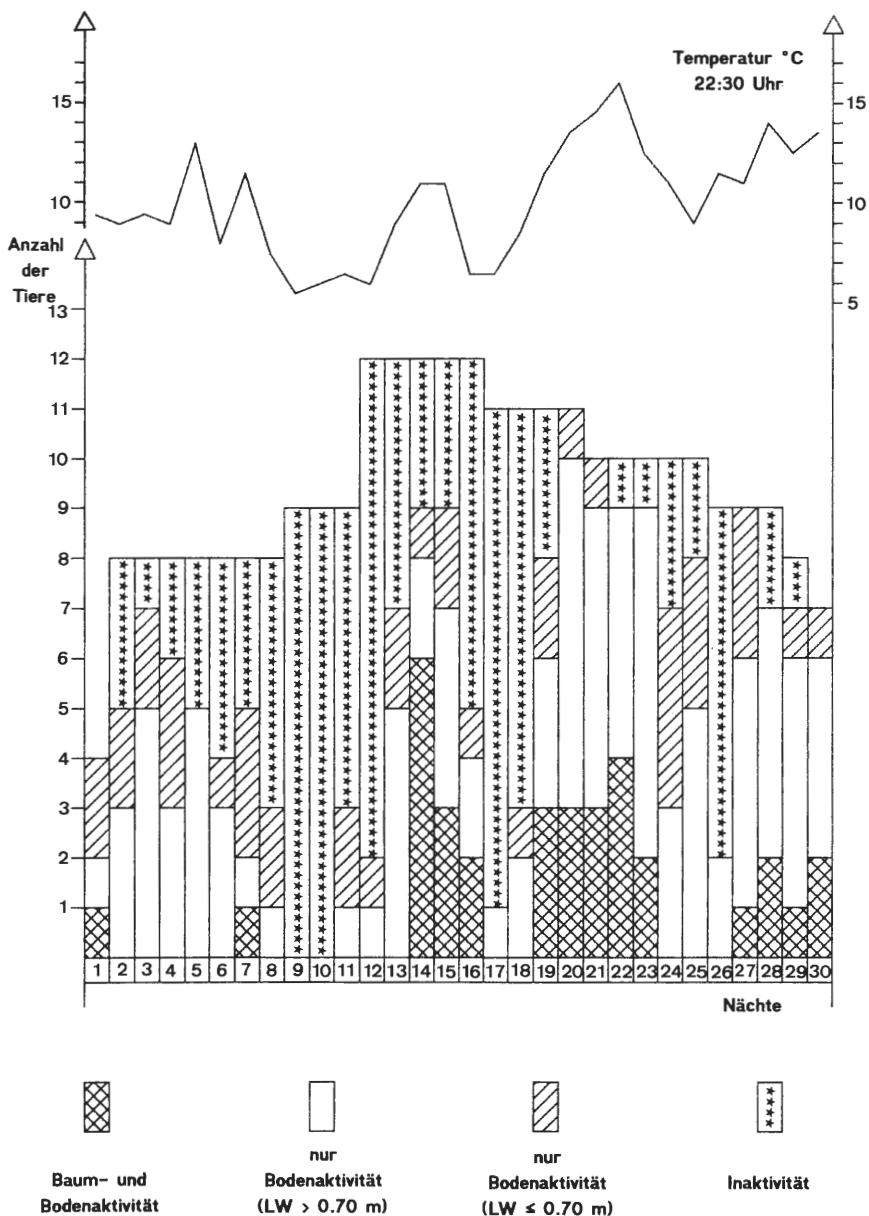


Abb. 24: Baum- und Bodenaktivität in den Untersuchungs Nächten (vgl. Tab.1). Oben die Temperatur der bodennahen Luft um 22.30 MESZ. LW = Länge des nächtlichen Weges.

bevor sie mit der Baumbesteigung begannen. Manchmal dauerte der Baumaufenthalt nur $\frac{1}{2}$ -1 Std., oft dauerte er aber mehr als 3 Std. (Tab. 8). Offenbar kehrten die Tiere manchmal erst im Morgenrauen auf den Erdboden zurück. Ihre Aktivitätsphase war dann länger als bei Tieren mit reiner Bodenaktivität (vgl. Abschnitt 3.1.9.). Die Beobachtungstiere suchten stets auf dem Erdboden einen Ruheplatz auf. Wir haben auch nie beobachtet, daß der Abstieg über einen anderen Baum erfolgte als der Aufstieg.

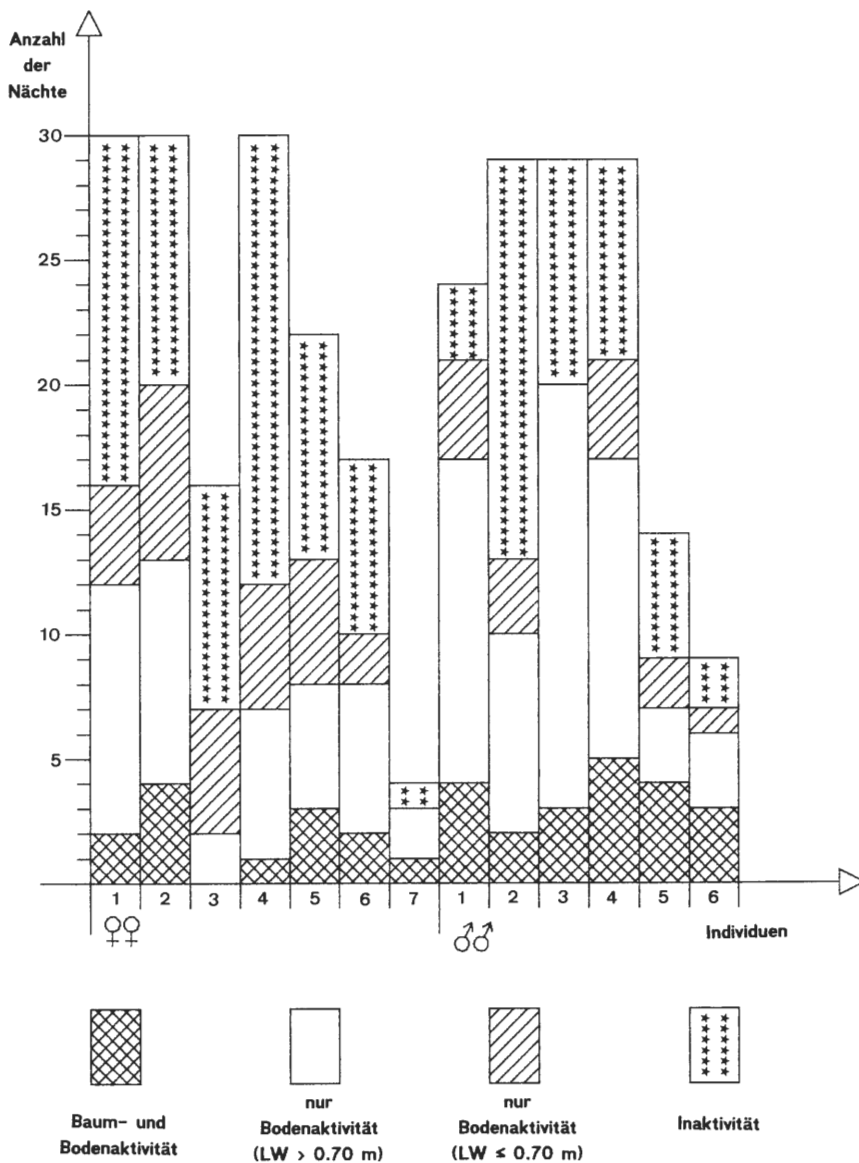


Abb. 25: Baum- und Bodenaktivität der untersuchten Individuen (vgl. Abb. 24).

Sowohl bei den Gehege-Untersuchungen als auch während der nächtlichen Radarbeobachtungen haben wir auch häufig Individuen auf Bäumen beobachtet, die nicht zu unseren Reflektor-tragenden Tieren gehörten. Im Rundgehege A wurde z. B. in der Nacht vom 31. 5. zum 1. 6. von insgesamt 59 noch vorhandenen Käfern 15 verschiedene Tiere (12 ♂♂, 3 ♀♀) an Bäumen beobachtet. In den 72 Randfällen wurden in dieser Nacht nur 8 Tiere (4 ♂♂, 4 ♀♀) gefangen. Unter bestimmten Bedingungen scheint also das Ausmaß der Baumaktivität das der Erdoberflächenaktivität durchaus zu erreichen, möglicherweise sogar zu übersteigen.

Tab. 7: Die von den Tieren bestiegenen Bäume.

Tier	Baumart	Umfang	Tier	Baumart	Umfang
♀ 1	Q. robur	0.90 m	♂ 1	Fr. excelsior	1.00 m
	Q. robur	0.95 m		F. sylvatica	0.45 m
♀ 2	2 F. sylvatica	1.30 m		F. sylvatica	1.20 m
	F. sylvatica	0.70 m		Fr. excelsior	0.50 m
	F. sylvatica	1.15 m	♂ 2	2 F. sylvatica	1.00 m
♀ 3	- - - - -	- - - - -	♂ 3	C. betulus	0.80 m
♀ 4	Fr. excelsior	1.00 m		F. sylvatica	0.85 m
♀ 5	Q. robur	0.50 m		C. betulus	0.30 m
	F. sylvatica	0.80 m	♂ 4	2 Q. robur	0.80 m
	F. sylvatica	0.80 m		Fr. excelsior	0.45 m
♀ 6	2 F. sylvatica	1.40 m		F. sylvatica	1.30 m
♀ 7	F. sylvatica	1.30 m	Fr. excelsior	0.70 m	
C Carpinus, F Fagus, Fr Fraxinus, Q Quercus			♂ 5	F. sylvatica	1.20 m
			♂ 6	4 F. sylvatica	1.15 m
				F. sylvatica	1.15 m
			2 F. sylvatica	1.40 m	

- Im folgenden wird eine vorläufige Typisierung des Verhaltens an Bäumen gegeben:
- (1) schnelles Emporklettern bis außer Sichtweite (oft innerhalb weniger min);
 - (2) sehr langsames Umherlaufen auf dem unteren Teil des Stammes mit häufigem Richtungswechsel (kein Höhengewinn);
 - (3) z. T. stundenlanges, regungsloses Sitzen an einer Stelle im unteren Stammbereich.

(1) und (2) dienen vermutlich dem Nahrungserwerb, in der Kronenregion (1) bzw. im unteren Stammbereich (2). Verhalten (1) ist zudem möglicherweise eine Fluchtreaktion (wir haben beobachtet, wie ausgesetzte Tiere häufig sofort den nächstgelegenen Baum senkrecht erstiegen). Verhalten (3) ist noch nicht sicher zu interpretieren (der Stamm könnte ein günstiges Mikroklima bieten; möglicherweise sind hier die Tiere auch vor Räubern – Igel, Spitzmäusen – geschützt).

Wir zweifeln nicht daran, daß Baumbesteigungen zum normalen Verhaltensrepertoire von *Carabus auronitens* gehören. Jedoch sind wir noch nicht in der Lage, die genaueren Bedingungen der Baumaktivität und den Grad der ökologischen Bedeutung dieses Verhaltens abzuschätzen.

3.1.9. Aus Fallenfängen mit zweistündiger Leerung wissen wir, daß *Carabus auronitens* nachtaktiv ist (HEMMER et al., 1986). Wann genau die Aktivität relativ zum Sonnenuntergang beginnt, war unbekannt. Die Radarbeobachtungen bestätigten grundsätzlich das Überwiegen der Nachtaktivität. In der 1. Maihälfte wurden die Tiere meist erst nach Sonnenuntergang aktiv. In der 2. Maihälfte wurden aber die ♂♂ 2, 3, 4 und die ♀♀ 5 und 6 meistens bereits vor Sonnenuntergang aktiv. ♂ 5 und ♀ 2 wurden hingegen auch in der 2. Maihälfte erst nach Sonnenuntergang aktiv (vgl. die Tab. 14-26 im Anhang).

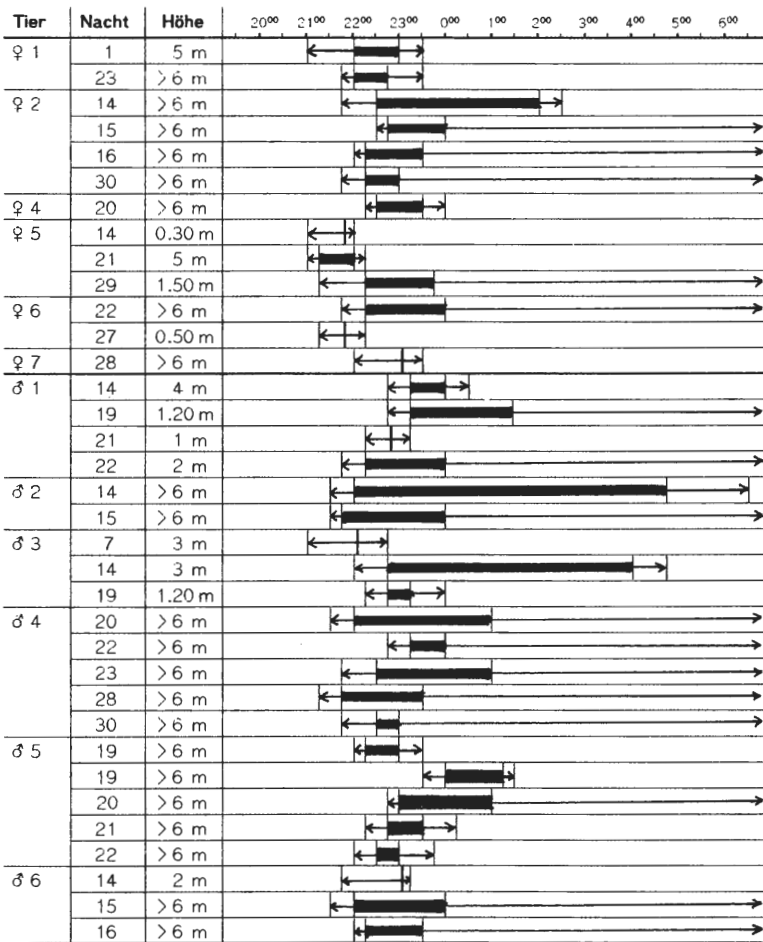
3.1.10. Die Dauer der nächtlichen Aktivitätsphase betrug in vielen Fällen nur wenige Stunden, oft war sie kürzer als 1 Stunde. Die Hauptaktivität lag stets vor Mitternacht, und zwar auch dann, wenn die Tiere erst relativ spät aktiv wurden. Eindeutige Hinweise auf ein Aktivitätsmaximum vor Sonnenaufgang gaben die Radarbeobachtungen nicht (vgl. auch Kap. 3.2.6.). Es war aber auffällig, daß sich Tiere manchmal dann noch auf Bäumen aufhielten, wenn die Lokomotion auf der Erdoberfläche bereits aufgehört hatte (s. Tab. 8). Allerdings ist nicht bekannt, ob die Tiere dann noch wirklich aktiv waren oder sich auf den Bäumen still verhielten. „Baumläufer“ zeigten aber spätestens gegen Morgen noch einen Aktivitätsschub: den Abstieg vom Baum.




3.1.11. Durch den auf den Elytren angebrachten Reflektor könnte das Verbergerverhalten nachhaltig gestört worden sein. Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen können deshalb nur mit Vorsicht verallgemeinert werden.

Die Käfer verbargen sich am Tage meist unter der Streu auf dem Waldboden. Nicht selten waren die Tiere zum Teil sichtbar. Hin und wieder hielten sie sich unter Altholz-Ästen auf dem Boden auf. In aller Regel waren sie nicht vergraben, auch nicht in längeren Ruheperioden (z. B. ♀ 4 von Nacht 6 bis 19, vgl. Tab. 23 im Anhang). Die Tiere verließen ihren Ruheplatz häufig schon vor Beginn der nächtlichen Aktivitätsphase und waren auf der Erdoberfläche sichtbar, ohne aber sofort aktiv zu werden.

Während der Beobachtungsperiode vergruben sich nur 2 ♀♀ 2-5 cm tief in die Humusschicht (♀ 1: Nacht 4-6, Tab. 20 im Anhang; ♀ 2: Nacht 7-11, Tab. 21 im Anhang), wo-

Tab. 8: Dauer und Höhe des Baumaufenthalts.



-  - Zeitspanne, in der der Käfer am Baum war,
-  - Zeitspanne, in der der Aufstieg erfolgt sein muß,
-  - Zeitspanne, in der der Abstieg erfolgt sein muß.

bei der Hinterleib jeweils tiefer im Boden steckte als der Vorderkörper. Wir vermuten, daß sich die Tiere zur Eiablage eingegraben hatten. Allerdings konnten keine Eier entdeckt werden, nachdem die Tiere wieder aktiv geworden waren.

3.2. Rückfangexperimente in Rundgehegen

3.2.1. Die Gehege-Fänge begannen in der Nacht vom 5. zum 6. April und dauerten mit einer Unterbrechung (16.-20. April) bis zum 3. Juni 1987. Die Fallen waren – mit Ausnahme der Unterbrechung – ständig geöffnet, auch am Tage. Die Anzahl der nächtlichen Leerungen war variabel (vgl. Tab. 9), stets wurde aber eine Abend- und eine Morgen-Kontrolle durchgeführt. Der Witterungsverlauf legt eine Aufteilung in 4 Untersuchungsabschnitte nahe:

1. Abschnitt: 5./6. April bis 15./16. April (wechselnde Nachttemperaturen);
2. Abschnitt: 21./22. April bis 1./2. Mai (hohe Nachttemperaturen);
3. Abschnitt: 2./3. Mai bis 17./18. Mai (kühle Nächte);
4. Abschnitt: 18./19. Mai bis 2./3. Juni (höhere Nachttemperaturen) (vgl. Abb. 6).

Am 20. Juni wurden die Gehege-Fänge wieder aufgenommen. Bis zum 10. Juli wurde täglich einmal (morgens) geleert (vgl. Abschnitt 3.3.3.).

3.2.2. Im Gehege A (\varnothing 19 m) wurden 12 ♂♂ und 9 ♀♀, im Gehege B (\varnothing 10 m) 2 ♂♂ und 2 ♀♀ gefangen, die nicht eingesetzt worden waren. Da die Umzäunungen „käferdicht“ waren (s. unten), waren diese Tiere offenbar bereits vor Errichten der Zäune (Mitte März 1987) auf der Fläche vorhanden. Bis Ende April wurden in Gehege A zusätzlich 26 ♂♂ und 24 ♀♀, in Gehege B zusätzlich 13 ♂♂ und 13 ♀♀ eingesetzt. Ob das Verhalten der Tiere durch diese Überdichte beeinflusst worden ist, wird gesondert zu diskutieren sein (Kap. 4.1.).

Die Umzäunungen erwiesen sich als „käferdicht“. Das letzte unmarkierte Tier wurde in Gehege A am 24. April, in Gehege B am 16. April gefangen. Es fand also keine Einwanderung statt. Vermutlich konnten auch keine Tiere auswandern.

Käfer, die nicht wiedergefangen wurden, sind vermutlich in den Gehegen gestorben. Die Mortalitätsrate war aber nicht auffällig hoch: von 71 Tieren im Gehege A wurden 12 (5 ♂♂, 7 ♀♀), von den 30 Tieren im Gehege B 5 (3 ♂♂, 2 ♀♀) im 4. Untersuchungsabschnitt nicht zurückgefangen. Im Frühjahr 1988 wurden 50 markierte Tiere im Gehege A und 20 im Gehege B zurückgefangen (MENKE, 1988). Dies entspricht – bezogen auf die jeweilige Maximaldichte – einer Überlebensrate von 70 bzw. 67%.

Die Meßwerte des Wiederfangexperimentes in den Rundgehegen sollen hinsichtlich

- der Veränderungen der Wiederfangrate im Verlaufe der Untersuchung;
- der individuellen Unterschiede der Wiederfangraten;
- der Temperaturabhängigkeit der Wiederfangraten;
- der Tagesperiodizität der Laufaktivität;
- der Fähigkeit der Orientierung in eine konstante Richtung sowie
- hinsichtlich der zwischen Fang und Wiederfang möglicherweise realisierten Lokomotionsmuster („random walk“, „directed movement“) ausgewertet werden.

3.2.3. Die Zahl der Wiederfänge war z. T. erstaunlich groß. Im 2. Untersuchungsabschnitt (11 Untersuchungs-nächte) wurden in Gehege A 1 ♂ und 1 ♀ je 22 mal wiedergefangen. In beiden Gehegen betrug die Anzahl der Wiederfänge pro Tier und Nacht maximal 6! Tab. 10 gibt die Wiederfänge der ♂♂ und ♀♀ für die 4 Untersuchungsabschnitte an. Die Wiederfangraten sind nicht ohne weiteres vergleichbar, da die Zahl der Leerun-

Tab. 9: Das Leerungsprogramm der Gehege-Versuche. Für jede Untersuchungsnacht sind Datum und Uhrzeit (MESZ) der Kontrollen angegeben. UA = Untersuchungsabschnitt.

Datum	UA	Uhrzeit der Kontrolle mit zugeordneter Kontrollnummer										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9		
05./06.	A	1	22:30	8:30	Fallen geöffnet am 5. April 19:00							
06./07.	P	1	0:00	1:00	8:30							
07./08.	r	1	22:30	1:30	4:30	8:00						
08./09.	i	1	22:00	23:00	0:00	1:00	4:00	10:00				
09./10.		1	21:30	0:00	2:30	9:00						
10./11.		1	21:00	22:30	0:00	10:00						
11./12.		1	22:30	8:00								
12./13.		1	22:30	8:00								
13./14.		1	22:30	8:00								
14./15.		1	23:00	9:00								
15./16.		1	23:00	9:00	Fallen geschlossen							
16.-20.			Fallen geöffnet am 20. April 19:00									
20./21.			8:00									
21./22.		2	20:30	21:30	22:30	8:00						
22./23.		2	21:00	23:00	8:00							
23./24.		2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	8:00			
24./25.		2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	3:30	4:30	6:00	
26./26.		2	21:30	22:30	23:30	1:30	8:00					
26./27.		2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	8:00			
27./28.		2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	8:00			
28./29.		2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	8:00			
29./30.		2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	7:00			
30./01.	M	2	20:30	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	9:00			
01./02.	a	2	21:30	22:30	23:30	0:30	1:30	7:00				
02./03.	i	3	21:30	22:30	23:30	7:00						
03./04.		3	21:30	23:30	7:00							
04./05.		3	23:00	8:00								
05./06.		3	20:30	21:30	22:30	23:30	10:00					
06./07.		3	21:30	22:30	23:30	10:00						
07./08.		3	21:30	22:30	0:30	1:30	10:00					
08./09.		3	21:30	22:30	23:30	10:00						
09./10.		3	20:00	23:00	0:30	10:00						
10./11.		3	21:00	22:30	23:30	11:00						
11./12.		3	21:30	23:30	8:30							
12./13.		3	21:30	23:30	9:00							
13./14.		3	21:00	23:00	8:30							
14./15.		3	22:30	9:30								
15./16.		3	21:00	23:00	9:00							
16./17.		3	21:30	23:00	11:00							
17./18.		3	21:30	23:00	9:30							
18./19.		4	21:00	23:30	1:30	4:00	7:00					
19./20.		4	21:00	23:30	9:00							
20./21.		4	21:00	22:30	10:30							
21./22.		4	21:00	23:00	10:00							
22./23.		4	20:30	23:00	9:30							
23./24.		4	21:00	23:00	1:00	11:00						
24./25.		4	21:00	23:00	1:00	11:00						
25./26.		4	21:00	23:00	10:30							
26./27.		4	21:00	23:30	9:30							
27./28.		4	21:30	23:00	1:00	10:30						
28./29.		4	21:00	23:00	9:30							
29./30.		4	20:00	21:00	23:00	10:00						
30./31.		4	21:30	23:00	11:00							
31./01.	J	4	21:00	23:00	9:30							
01./02.	u	4	21:00	23:00	9:30							
02./03.	i	4	21:30	23:30	10:00	Fallen geschlossen						

Tab. 10: Untersuchungsabschnitte; durchschnittliche Anzahl der Leerungen pro Nacht (\bar{m}); Anzahl der Tiere in den Gehegen (N); Anzahl der Wiederfänge (W); durchschnittliche Anzahl der Wiederfänge pro Tier (WT); durchschnittliche Anzahl der Wiederfänge pro Tier und Leerung (\overline{WTL}).

Untersuchungsabschnitt Gehege:	\bar{m}	N		W		WT		$\overline{WTL}^{3)}$		
		A	B	A	B	A	B	A	B	
1: 5./6.4. - 15./16.4.	3.0	♂♂	18 ¹⁾	9 ¹⁾	43	23	2.39	3.29	0.15	0.16
		♀♀	14 ¹⁾	8 ¹⁾	20	34	1.54	4.25	0.13	0.31
2: 21./22.4. - 1./2.5.	6.3	♂♂	38 ¹⁾	15 ¹⁾	393	165	10.47	11.07	0.17	0.18
		♀♀	33 ¹⁾	15 ¹⁾	211	144	6.64	9.60	0.13	0.16
3: 2./3.5. - 17./18.5.	3.4	♂♂	38	15	113	50	3.08	3.40	0.06	0.06
		♀♀	33	15	59	47	1.76	3.07	0.03	0.06
4: 18./19.5. - 2./3.6.	3.4	♂♂	33 ²⁾	12 ²⁾	102	44	3.06	3.75	0.06	0.07
		♀♀	26 ²⁾	13 ²⁾	89	71	3.38	5.31	0.06	0.10

1) am Ende des jeweiligen Untersuchungsabschnitts;

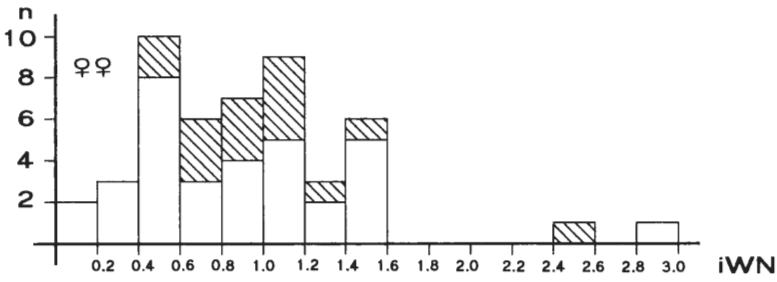
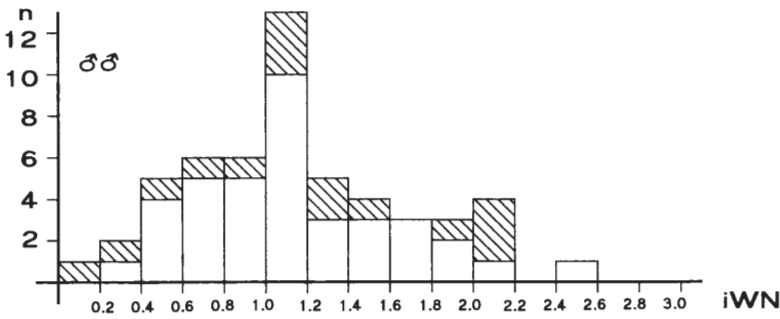
2) vermindert um die wahrscheinlich gestorbenen Tiere;

3) gemittelt über die Anzahl der individuellen Wiederfänge pro Leerung.

gen pro Nacht variierte. Am ehesten sind noch die Wiederfangraten pro Tier und Leerung vergleichbar. Bei gleicher (verhaltensbedingter) Fangwahrscheinlichkeit sollten die Wiederfangraten pro Tier und Leerung um so größer werden, je kleiner die Zahl der Leerungen pro Nacht wird. Wenn hingegen trotz Reduktion der Zahl der Leerungen pro Nacht die Wiederfangraten pro Tier und Leerung kleiner werden, so läßt sich dies nur dadurch erklären, daß die Fangwahrscheinlichkeit reduziert ist. Gerade dies wird beim Vergleich der Fänge der Untersuchungsabschnitte 2, 3 und 4 deutlich. Trotz geringerer Anzahl der Leerungen pro Nacht war in den Abschnitten 3 und 4 die Wiederfangrate pro Tier und Leerung erheblich kleiner als im Abschnitt 2. Dies könnte im Abschnitt 3 die Folge des drastischen Temperaturabfalls gewesen sein. Im Abschnitt 4 aber waren die Frühnachttemperaturen wieder erheblich höher, die Wiederfangrate aber blieb klein. Dies kann demnach nur durch eine Verhaltensänderung bedingt gewesen sein. Beim Vergleich der Abschnitte 1 und 2 wird ein Unterschied zwischen den Wiederfangraten nicht so deutlich (Tab. 10). Da die Anzahl der Leerungen im 1. Abschnitt kleiner als im 2. war, könnte im 1. Abschnitt die Wiederfangwahrscheinlichkeit etwas größer gewesen sein.

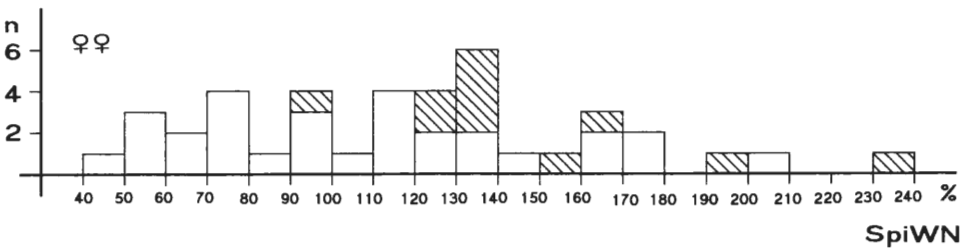
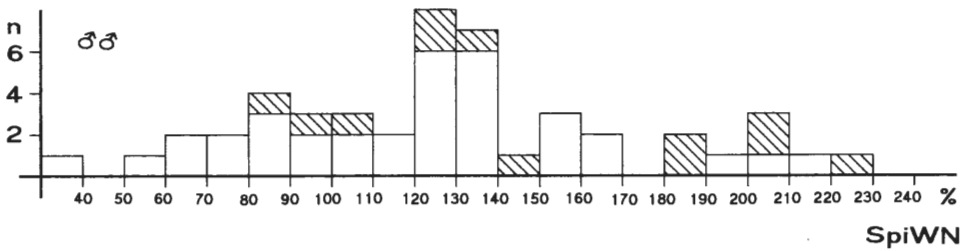
3.2.4. Auch die interindividuellen Unterschiede in der Zahl der Wiederfänge waren erheblich. Abb. 26 gibt für den 2. Untersuchungsabschnitt die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Wiederfangraten pro Nacht an (die Normierung „pro Nacht“ ist erforderlich, da im 2. Abschnitt die Zahl der Untersuchungstiere noch variabel war; die Normierung ist möglich, weil das Leerungsprogramm im 2. Abschnitt relativ konstant war, vgl. Tab. 9). Die individuellen Wiederfangraten unterschieden sich bei ♂♂ und ♀♀ um den Faktor 10!

Auch im 3. und 4. Untersuchungsabschnitt unterschieden sich die (im Mittel reduzierten) Fangraten von Tier zu Tier in vergleichbarem Ausmaß (in dieser Arbeit nicht gezeigt). Die Tiere, die in den verschiedenen Abschnitten hohe bzw. niedrige Fangraten aufwiesen, wechselten teilweise (nicht gezeigt). Erhebliche Unterschiede bleiben aber erhalten, wenn man die individuellen Fangwahrscheinlichkeiten für den gesamten Zeitraum der Untersuchungsabschnitte 2, 3 und 4 abzuschätzen versucht. Dabei ergibt sich die Schwierigkeit, daß die Anzahl der durchschnittlichen Leerungen pro Nacht im 2. Untersuchungsabschnitt erheblich größer war als im 3. und 4. (6,3 bzw. 3,4, vgl. Tab. 10). Um eine Vergleichbarkeit herzustellen, werden die individuellen Fangraten in Prozent der im jeweili-



□ Gehege A ▨ Gehege B

Abb. 26: Häufigkeitsverteilungen der individuellen Wiederfangraten pro Nacht (iWN) im Untersuchungsabschnitt 2.



□ Gehege A
▨ Gehege B

Abb. 27: Häufigkeitsverteilungen der „Summe der prozentualen individuellen Wiederfangraten pro Nacht“ (SpiWN), berechnet aus den individuellen Wiederfangraten pro Nacht in den Untersuchungsabschnitten 2, 3 und 4.

gen Abschnitt größten individuellen Fangrate umgerechnet. Die je Tier 3 prozentualen Fangquoten werden addiert. Abb. 27 gibt die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Summen wieder. Sie unterscheiden sich bei den ♂♂ maximal um den Faktor von 6,4 (♀♀ : 4,8). Es darf gefolgert werden, daß es sowohl ♂♂ als auch ♀♀ gab, deren Wiederfangwahrscheinlichkeit während der gesamten Frühjahrssaison relativ gering bzw. relativ hoch war.

3.2.5. Zur Beurteilung der Temperaturabhängigkeit der Fangwahrscheinlichkeit (und damit des Laufverhaltens) wird der prozentuale Anteil der in einer Nacht überhaupt wiedergefangenen Tiere an der Gesamtzahl vorhandener Tiere herangezogen (unter Berücksichtigung der wahrscheinlich gestorbenen Käfer, vgl. Abschnitt 3.2.2.). Dieser Parameter ist von der Anzahl der Leerungen pro Nacht unabhängig.

Bis in die 1. Maihälfte war der Anteil der wiedergefangenen Tiere in sehr eindeutiger Weise mit der Frühnachttemperatur (um 22.30 MESZ im Untersuchungsgebiet gemessen) verknüpft (Abb. 28). Am 8., 9., 14. und 15. April war die Fangrate bei über 8 °C hoch, am 10., 11. und 12. April bei Temperaturen zwischen 5 und 6 °C gleich Null bzw. sehr klein. Zwischen dem 22. April und 1. Mai waren die Frühnachttemperaturen wieder hoch (maximal 14,5 °C), die Wiederfangraten der ♂♂ und ♀♀ erreichten Werte von über 80%. Ein Rückgang der Temperatur am 27. April hatte einen deutlichen Rückgang der Fangrate zur Folge. Der Temperatursturz in der Nacht vom 2. zum 3. Mai bewirkte ebenfalls eine drastische Reduktion (bis unter 20%). – Ende Mai/Anfang Juni waren die Frühnachttemperaturen wieder höher. Die prozentualen Wiederfangraten blieben aber auffällig niedrig. Die Temperaturabhängigkeit der Wiederfangwahrscheinlichkeit schien sich also im Laufe der Frühjahrssaison zu verändern.

Dies bestätigt die mathematische Analyse, bei der die bis zum 9./10. Mai und die ab dem 10./11. Mai gemessenen Werte getrennt ausgewertet werden. Für die erste Periode beträgt der Korrelationskoeffizient zwischen der Fangrate der ♂♂ bzw. ♀♀ und der Frühnachttemperatur um 22.30 MESZ jeweils +0,86 ($\alpha < 0,1\%$), für die 2. Periode bei den ♂♂

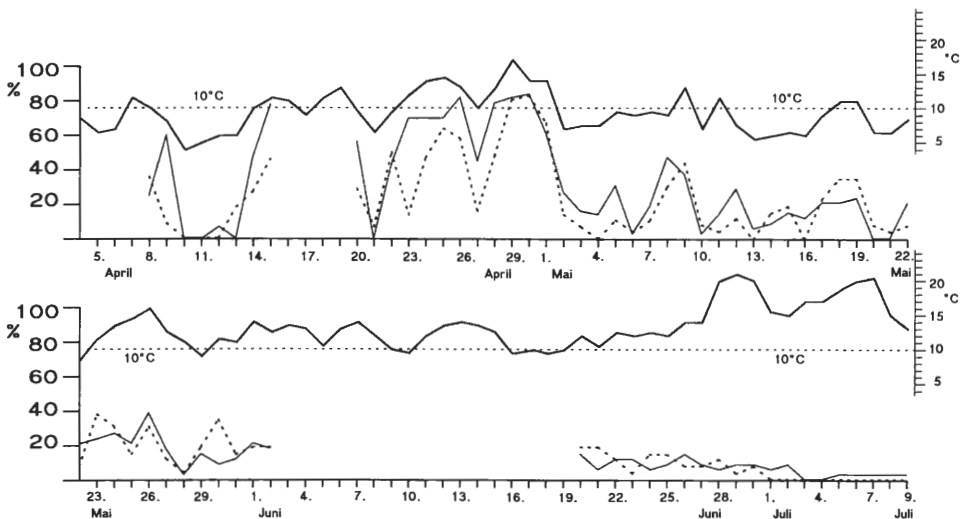


Abb. 28: Die relative Laufaktivität der ♂♂ (—) und ♀♀ (····) im Gehege A. Abszisse: Datum der 1. Nachthälfte (5. April entspricht der Nacht vom 5. zum 6. April); Ordinate: prozentualer Anteil der gefangenen Tiere an der Gesamtzahl der vorhandenen Tiere. Oben die Temperatur der bodennahen Luft um 22.30 MESZ.

+0,56 und bei den ♀♀ +0,59. Entscheidender als die etwas geringere Bestimmtheit der Fangrate durch die Temperatur ist die in der 2. Periode geringere Steigung der Regressionsgeraden: sie beträgt in der 1. Periode 7,99 (♂♂) und 6,95 (♀♀), in der 2. aber nur 1,80 (♂♂) und 2,39 (♀♀). (Tab. 11). Nach den Regressionsgeraden hätte ein Temperaturanstieg um 10 °C in der 1. Periode eine Steigerung der Fangrate der ♂♂ um den Faktor 2,9, der der ♀♀ um den Faktor 3,3 bewirkt. Für die 2. Periode betragen diese Faktoren 2,1 (♂♂) bzw. 2,4 (♀♀). Dies besagt natürlich nicht, daß in der 2. Periode die Abhängigkeit der Aktivitätsintensität von der Temperatur verändert war. Die reduzierte Temperaturabhängigkeit der Fangwahrscheinlichkeit in Becherfallen könnte auch die Folge eines veränderten Aktivitätsverhaltens gewesen sein, z. B. eine Verstärkung der Baumaktivität in der 2. Periode zu Lasten der Erdoberflächenaktivität.

Tab. 11: Abhängigkeit der relativen Anzahl der pro Nacht zurückgefangenen Individuen von der Frühnachttemperatur (22.30 MESZ) der bodennahen Luft im Untersuchungswald. Periode 1: 5./6. 4.-9./10. 5.; Periode 2: 10./11. 5.-2./3. 6. n = Anzahl der Wertepaare; r = Korrelationskoeffizient; α = Irrtumswahrscheinlichkeit; a, b = Variablen der Regressionsgleichung $y = a \cdot x + b$.

	♂♂		♀♀	
	1. Periode	2. Periode	1. Periode	2. Periode
n	28	24	28	24
r	+0.86	+0.56	+0.86	+0.59
α	< 0.1%	< 1%	< 0.1%	< 1%
a	7.99	1.79	6.95	2.39
b	-37.41	-1.39	-39.90	-6.87

Im Kap. 3.2.3. wird gezeigt, daß im 4. Untersuchungsabschnitt (ab 18./19. Mai) die mittlere Fangwahrscheinlichkeit bei vergleichbaren Temperaturen geringer war als im 2. Abschnitt (Ende April). Dies und die Veränderung der Temperaturabhängigkeit sind zwei Aspekte desselben Phänomens.

Die oben mitgeteilten Werte bestätigen frühere Befunde. HEMMER et al. (1986) teilten einen Korrelationskoeffizienten von etwa 0,8 für die Abhängigkeit der Fangrate (einmalige Leerung pro Nacht, wie auch hier zugrunde gelegt) von der Temperatur in der frühen Nacht für die 1. Hälfte der Frühjahrssaison mit. HEMMER (1984) vermutete bereits die Veränderung der Temperaturabhängigkeit der Fangwahrscheinlichkeit im Verlaufe der Frühjahrssaison. Dieser Wechsel wurde bei den Radarbeobachtungen wahrscheinlich deshalb nicht deutlich, weil diese überwiegend in der 2. Hälfte der Frühjahrssaison stattfanden. Nach den Radarbeobachtungen wurde die *Weglänge* der aktiven Tiere nicht wesentlich von der Temperatur bestimmt (wohl aber der Anteil der aktiven Tiere). Dieses Phänomen und die verminderte Steigung der Regressionsgeraden, die den Zusammenhang zwischen Temperatur und Fangrate in der 2. Hälfte der Frühjahrssaison beschreibt, haben möglicherweise dieselbe Ursache.

3.2.6. Die Tagesperiodik der Laufaktivität wird an Hand der Fänge zwischen dem 23./24. April und dem 1./2. Mai 1987 untersucht (Abb. 29). Es werden alle Wiederfänge berücksichtigt. In dieser Periode war das Fangprogramm umfangreich und von Tag zu Tag weitgehend identisch. Die Fangraten der ♂♂ waren meist größer als die der ♀♀. Die Veränderungen der Fangraten im Verlauf der einzelnen Nächte und von Nacht zu Nacht waren aber bei beiden Geschlechtern weitgehend gleich. Die Fangzahlen waren in der frühen Nacht zwischen 20.30 und 21.30 MESZ oder zwischen 21.30 und 22.30 MESZ maxi-

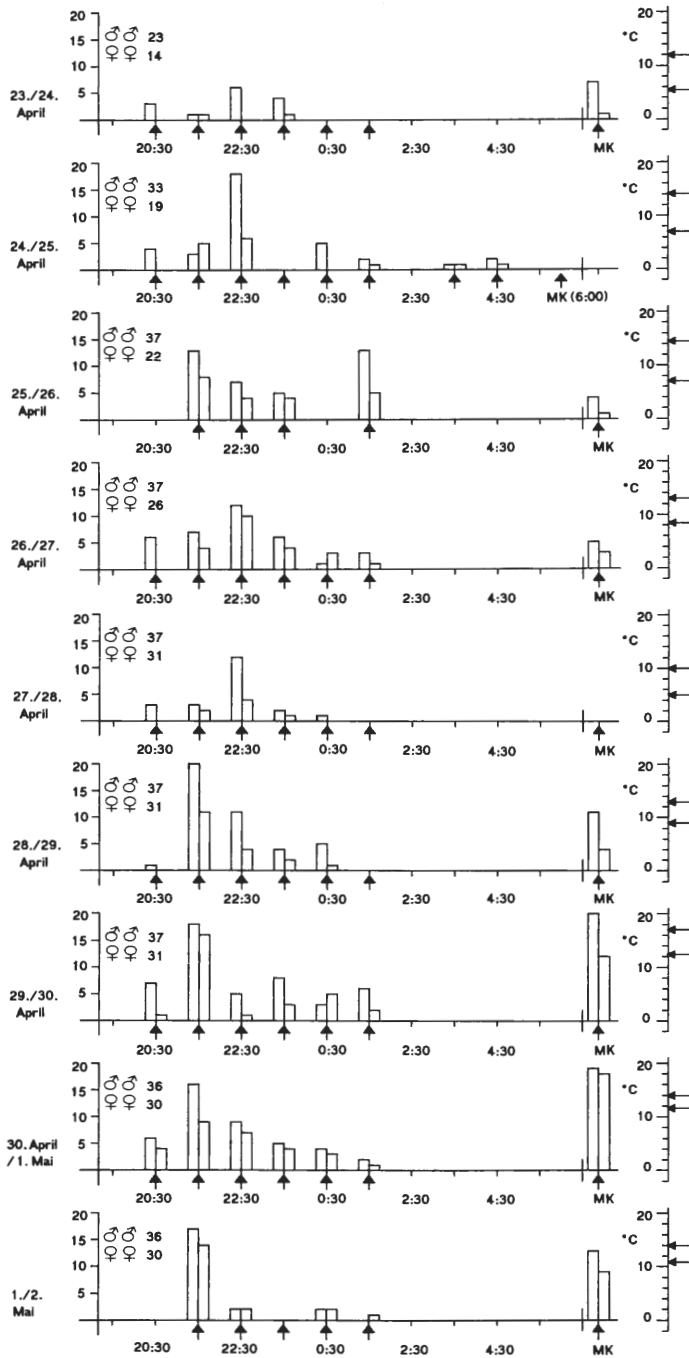


Abb. 29: Anzahl der Fänge bei den nächtlichen Kontrollen vom 23./24. April bis zum 1./2. Mai im Gehege A. Die Kontrollzeiten sind durch Pfeile markiert; jeweils links die Zahl der gefangenen ♂♂, rechts die Zahl der gefangenen ♀♀. Die Anzahl der sich im Gehege befindlichen Individuen ist für jede Nacht angegeben. MK = Kontrolle am Morgen. Rechts die Temperatur der bodennahen Luft um 22.30 MESZ und die nächtliche Tiefsttemperatur im Untersuchungswald.

mal, also während der 1. oder 2. Stunde nach Sonnenuntergang. Kleinere Fänge wurden aber auch schon vor Sonnenuntergang (um 20.30 MESZ) gemacht. Es bestätigte sich also der schon bei den Radarbeobachtungen erhobene Befund, daß *Carabus auronitens* z. T. schon vor Sonnenuntergang aktiv wird. Die Fangraten gingen meist schon vor Mitternacht wieder deutlich zurück. Überraschenderweise fanden wir an einigen Tagen aber relativ viele Tiere bei der Morgenkontrolle (zwischen 7.00 und 9.00 MESZ).

Da die letzte nächtliche Leerung – bis auf 1 Ausnahme – um 1.30 MESZ durchgeführt wurde, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob die bei der Morgenkontrolle vorgefundenen Tiere gleichmäßig während der 2. Nachthälfte gefangen wurden oder ob ein Frühmorgen-Maximum der Aktivität aufgetreten war. Letzteres ist nicht unwahrscheinlich. Wenn z. B. in der Nacht vom 30. 4./1. 5. zwischen 1.30 und 6.30 MESZ die Fangraten ebenso hoch gewesen wären wie zwischen 0.30 und 1.30 MESZ, wären bei der Morgenkontrolle nur 10 ♂♂ und 5 ♀♀ zu erwarten gewesen. Gefangen wurden aber 19 bzw. 18 Tiere (Abb. 29). Ein Frühmorgen-Maximum der Aktivität war weder bei den Radarbeobachtungen noch bei früheren Fängen (vgl. HEMMER et al., 1986) aufgefallen.

Die prozentuale Fangrate bei der Morgenkontrolle (100% = Anzahl der vorhandenen Tiere) ist – erwartungsgemäß – nicht mit der Frühnachttemperatur, wohl aber signifikant mit der Tiefsttemperatur in der Nacht korreliert (♂♂: $r = +0,83$, ♀♀: $r = +0,86$; α jeweils $< 1\%$).

3.2.7. Fänge in Rundgehegen eignen sich in besonderem Maße, um die Fähigkeit der Tiere zu studieren, sich in konstante Richtung fortzubewegen. Wird ein Tier in aufeinanderfolgenden Fängen an der Gehege-Peripherie in Fallen gefangen, deren Verteilung von der Zufallsverteilung abweicht, kann auf eine Orientierungsleistung des Tieres geschlossen werden. Die aufeinanderfolgenden Fänge waren außer Frage voneinander unabhängig, da die Tiere nach jedem Fang in die Mitte der Gehege zurückgesetzt wurden, sich also neu orientieren mußten.

Zunächst werden die Drehwinkel aufeinanderfolgender Fänge für die 4 unterschiedenen Abschnitte der Saison auf Zufallsverteilungen untersucht (Tab. 12). Da die Zahl der Meßwerte erheblich größer ist als bei den Radarbeobachtungen, können kleinere Winkelklassen gewählt werden: $-30^\circ \rightarrow +30^\circ$; $-30^\circ \rightarrow -90^\circ$; $+30^\circ \rightarrow +90^\circ$; $-90^\circ \rightarrow -150^\circ$;

Tab. 12: Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel aufeinanderfolgender Fänge. Randwerte wurden beiden Klassen zur Hälfte zugeordnet (deshalb sind die Werte nicht immer ganze Zahlen). UA: Untersuchungsabschnitte (vgl. Tab. 10); aW: Anzahl aufeinanderfolgender Wiederfänge. Die Drehwinkel-Klassen umfassen jeweils 60° . DS: erwartete Anzahl der Fänge pro Klasse bei Gleichverteilung. α : Irrtumswahrscheinlichkeit.

Gehege	♂♀	UA	aW	Drehwinkelklassen						DS	α
A	♂♀	1	44	10.0	9.0	9.0	6.0	7.0	3.0	7.3	$> 5\%$
A	♂♂	2	311	39.0	64.5	78.5	61.0	42.5	25.5	51.8	$< 0.1\%$
A	♀♀	2	189	28.0	30.0	46.0	36.0	28.5	20.5	31.5	$< 5\%$
A	♂♀	3	173	26.0	26.5	32.5	35.0	22.5	30.5	28.8	$> 5\%$
A	♂♀	4	189	29.5	25.5	33.0	30.0	31.0	40.0	31.5	$> 5\%$
B	♂♀	1	43	5.0	11.0	5.5	7.0	8.0	6.5	7.2	$> 5\%$
B	♂♂	2	152	18.5	35.0	36.0	32.5	16.5	13.5	25.3	$< 0.1\%$
B	♀♀	2	133	16.5	18.5	35.5	19.5	19.5	23.5	22.2	$> 5\%$
B	♂♀	3/4	212	42.5	37.5	35.0	27.5	33.0	36.5	35.3	$> 5\%$

+ 90° → + 150°; + 150° → - 150°. – Nur für den Untersuchungsabschnitt 2 ergibt sich eine signifikante Abweichung von der Zufallsverteilung.

Die Analyse auf einen möglichen Zusammenhang zwischen dem zeitlichen Abstand zweier aufeinanderfolgender Fänge und der Größe des Drehwinkels zwischen den gewählten Richtungen ist nur bei konstantem Fangprogramm sinnvoll. Aus diesem Grunde wird diese Analyse auf den Untersuchungsabschnitt 2 beschränkt, indem – bis auf wenige Ausnahmen – die Fallen zwischen 20.30 und 1.30 MESZ in stündlichen Abständen (sowie morgens) kontrolliert wurden (vgl. Tab. 9). Außerdem muß die Bedingung gegeben sein, daß die Leerungsintervalle konstant sind. Deshalb werden nur die Fänge berücksichtigt, die während der Phasen stündlicher Leerungen (also im wesentlichen zwischen 20.30 und 1.30 MESZ) gemacht wurden.

Die Werte von ♂♂ und ♀♀ werden zusammengefaßt, da zwischen ihnen kein Unterschied deutlich wird. Sowohl in Gehege A als auch B weicht nur die Drehwinkelverteilung in der 1-Std.-Klasse signifikant von einer Zufallsverteilung ab ($\alpha < 0,001$ bzw. $0,05 > \alpha > 0,01$) (Tab. 13). Die übrigen Std.-Klassen sind nicht von Zufallsverteilungen zu unterscheiden. Tiere, die sich sehr schnell vom Mittelpunkt zur Peripherie des Geheges bewegten, schienen also im Mittel eine konstantere Richtung zu wählen als langsamere Tiere. Dieses Ergebnis bestätigt die aus den Radarbeobachtungen gewonnene Vorstellung, daß *Carabus auronitens* unterschiedliche Muster der Lokomotion realisieren kann. Beim „directed movement“ legen die Tiere pro Zeiteinheit relativ lange Luftliniendistanzen zurück (d. h. sie werden in kurzen Abständen zurückgefangen). Sie halten dabei ihre Orientierungsrichtung annähernd konstant. Beim „random walk“ werden pro Zeiteinheit kürzere Luftliniendistanzen bewältigt (die Tiere werden in größeren Abständen gefangen); die Laufrichtungen wechseln häufiger. Bereits BAARS (1979b) und RIJNSDORP (1980) wiesen darauf hin, daß Experimente in Rundgehegen Hinweise auf die realisierten Laufmuster geben können.

Tab. 13: Häufigkeitsverteilungen der (absoluten) Drehwinkel (ρ) aufeinanderfolgende Wiederfänge zwischen dem 23./24. 4. und dem 1./2. 5. (Werte für ♂♂ und ♀♀ zusammengefaßt). Nur die Häufigkeitsverteilungen der Wiederfänge nach 1 Std. weichen von Zufallsverteilungen ab (Gehege A: $\alpha < 0,001$, Gehege B: $0,05 > \alpha > 0,01$).

Wiederfang: Gehege:	nach 1 Std		nach 2 Std		nach 3, 4 u. 5 Std	
	A	B	A	B	A	B
0° < ρ ≤ 30°	23	10	9	2	3	8
30° < ρ ≤ 60°	16	6	12	5	1	5
60° < ρ ≤ 90°	5	2	3	4	7	7
90° < ρ ≤ 120°	3	4	5	3	4	4
120° < ρ ≤ 150°	2	1	3	0	5	2
150° < ρ ≤ 180°	2	3	4	3	2	3

Die in Tab. 13 mitgeteilten Werte beziehen sich auf alle Tiere. Es darf deshalb nicht gefolgert werden, daß ein Tier nur dann eine konstante Laufrichtung einhält, wenn es sich so schnell geradeaus bewegt, daß es (in unseren Gehegen) in 1-Std.-Intervallen zurückgefangen wird. Bereits die Radarbeobachtungen zeigten, daß *Carabus auronitens* eine Hauptorientierungsrichtung auch von einem zum anderen Tag, ja selbst über mehrere Tage einhalten und auch nach einer Ruheperiode von einigen Tagen wieder aufnehmen kann. Gerade das Phänomen der Langzeitorientierung wird durch Einzeltier-Analysen der Gehege-Daten bestätigt.

Wir entdeckten bei einer Reihe der Gehege-Tiere Sequenzen von Fängen, die signifikant um eine mittlere Richtung geballt waren. Solche Sequenzen wurden insbesondere im 2. Untersuchungsabschnitt beobachtet, in Gehege A bei 25 der 38 ♂♂ und bei 9 der 33 ♀♀, in Gehege B bei 10 ♂♂ und 9 ♀♀ (von insgesamt 15 ♂♂ und 15 ♀♀) (diese Sequenzen erstreckten sich z. T. bis in den Untersuchungsabschnitt 3). Mit geringerer Häufigkeit wurden Sequenzen von Fängen mit signifikant von einer Zufallsverteilung abweichenden Richtungen auch im 1., 3. und 4. Untersuchungsabschnitt beobachtet. Da wir im 2. Untersuchungsabschnitt erheblich häufiger kontrollierten, darf nicht ohne weiteres gefolgert werden, daß die Orientierung in konstante Richtung während der Frühjahrssaison in unterschiedlich starkem Maße ausgeprägt war. Es bleibt aber festzuhalten, daß im 2. Untersuchungsabschnitt die Fangwahrscheinlichkeit – verhaltensbedingt – groß war (vgl. Abschnitt 3.2.3.) und daß sich die Tiere auffällig häufig in konstante Richtung orientierten.

Im folgenden wird das Phänomen der Orientierung in den Rundgehegen an Hand einiger Beispiele näher erläutert.

♂ 2 wurde im 1. Untersuchungsabschnitt neunmal gefangen. Die Richtungen der Fänge insgesamt waren nicht geballt; wenn man jedoch die Fänge 4-9 (8.-14. April) getrennt auswertet, so ergibt sich nach dem Raleigh-Test eine signifikante mittlere Orientierungsrichtung von $\alpha = 254^\circ$ ($\alpha < 0,05$) (Abb. 30). Wie in vielen anderen Fällen auch begann der Abschnitt signifikant orientierten Verhaltens nicht mit Beginn einer Nacht, sondern mitten in einer Nacht (auch das Ende eines Abschnittes orientierter Fänge fiel oftmals mitten in eine Nacht). Vom 20.-23. April liegen von ♂ 2 fünf Fänge mit einer mittleren Richtung von 91° vor ($\alpha < 0,05$). Die folgenden 24 Fänge vom 24. April bis zum 8. Mai lagen gehäuft um die Vorzugsrichtung 325° ($\alpha < 0,01$). Ab dem 9. Mai wurde das Tier fast 14 Tage lang nicht gefangen. Vom 22. Mai bis zum 1. Juni wurde es wieder fünfmal gefangen, ohne aber jetzt (signifikant) orientiert zu sein.

♂ 34 war im 1. Untersuchungsabschnitt nicht orientiert (Abb. 31). In der übrigen Saison zeigte der Käfer mit Ausnahme von drei aufeinanderfolgenden Fängen am 30. April, 1. und 2. Mai eine konstante Bevorzugung der Fallen im Südostteil des Geheges. Die 3 abweichenden Fänge wiesen um annähernd 180° versetzt in NW-Richtung. Auch dieses Phänomen – innerhalb geballter Fangsequenzen traten einzelne oder einige wenige Fänge auf, die fast entgegengesetzt zur Hauptorientierungsrichtung lagen – wurde häufiger beobachtet.

♂ 49 wurde vom 22. April bis zum 30. Mai 14mal gefangen. Die mittlere Orientierungsrichtung lag bei 35° ($\alpha < 0,01$) (Abb. 32). In den Untersuchungsabschnitten 3 und 4 wurde das Tier seltener gefangen. Es war nicht mehr orientiert.

♂ 14 wurde innerhalb von 17 Tagen (22. April-8. Mai) mit einer immer nur geringen Abweichung 16mal im OSO des Geheges gefangen (Abb. 33). Später war das Tier ungerichtet aktiv.

♂ 53 veränderte im Verlaufe der Saison seine Hauptorientierungsrichtung (Abb. 34). Vom 25. April bis zum 9. Mai wurde es bevorzugt im NNW, nach einer 10tägigen Unterbrechung vom 19. bis zum 27. Mai im NNO gefangen. Auffällig ist, daß auch diese Fänge aus dem 4. Untersuchungsabschnitt – im Gegensatz zu denen der meisten anderen Tiere – hochsignifikant um eine mittlere Richtung geballt waren ($\alpha < 0,01$).

♀ 15 wurde im 1. Untersuchungsabschnitt siebenmal gefangen. Es war nicht orientiert. Vom 23. bis zum 30. April wurde das Tier 12mal gefangen. Die Fänge waren besonders dicht um eine mittlere Richtung geballt (Abb. 35). Die ersten drei Fänge innerhalb dieser Sequenz waren sogar in derselben Falle. Später wurde das Tier nur noch selten und nicht mehr in konstanter Richtung gefangen.

Abb. 30-40: Richtungen ausgewählter Fangsequenzen. Angegeben sind jeweils Tier-Nr.; Gehege (A oder B); 1. und letzter Fang der Sequenz (Datum der 1. Nachthälfte und Kontrollnummer; vgl. Tab. 9); Anzahl der Fänge(n); Länge des mittleren Vektors (a); mittlere Richtung (β) und Irrtumswahrscheinlichkeit (α) nach dem Rayleigh-Test. – Die Pfeile stellen die mittleren Vektoren dar.

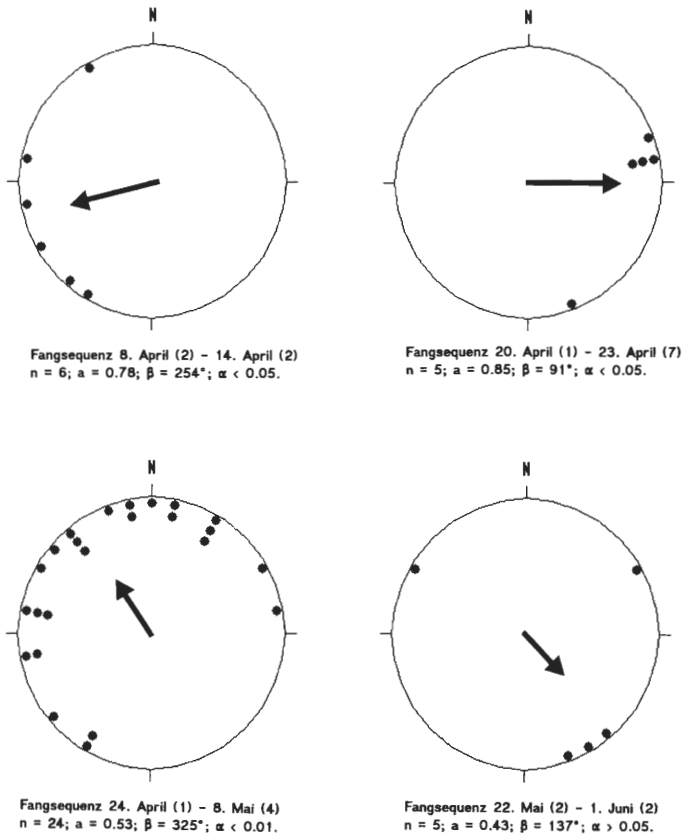
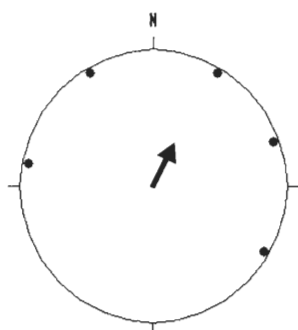


Abb. 30. ♂ 2; Gehege B.

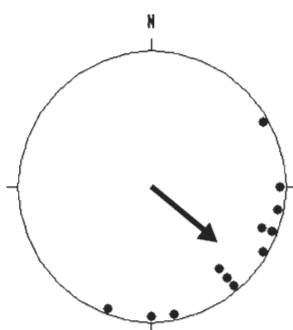
♀ 71 gehörte zu der kleinen Gruppe von Tieren, für die sich trotz einer vergleichsweise hohen Wiederfangrate von 23 Fängen in keinem Untersuchungsabschnitt eine konstante Orientierung nachweisen ließ (Abb. 36).

♀ 72 wurde im 2. Untersuchungsabschnitt 19mal gefangen. Zwischen dem 24. und 29. April orientierte sich dieses Tier signifikant in NW-Richtung (Abb. 37). In der Nacht vom 28. zum 29. April wurde ♀ 72 allein fünfmal gefangen. Wertet man diese Fänge separat aus, sind sie ebenfalls signifikant von einer Zufallsverteilung verschieden. Hinweise auf orientiertes Verhalten liegen auch aus dem 3. Untersuchungsabschnitt vor (3 Fänge in 2 benachbarten Fallen an 3 aufeinanderfolgenden Tagen).

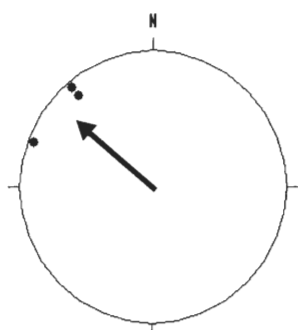
♀ 68 wurde vom 24. April bis zum 26. April siebenmal in unterschiedlichen Richtungen gefangen. Es folgten dann bis zum 5. Mai 16 Fänge, die signifikant von einer Zufallsverteilung abweichen (Abb. 38).



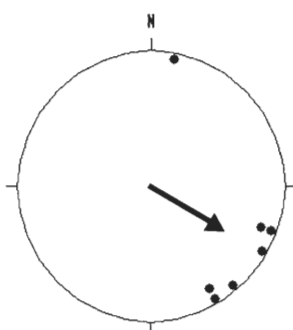
Fangsequenz 12. April (2) - 15. April (1)
 $n = 5$; $a = 0.39$; $\beta = 25^\circ$; $\alpha > 0.05$.



Fangsequenz 22. April (1) - 30. April (1)
 $n = 12$; $a = 0.80$; $\beta = 130^\circ$; $\alpha < 0.01$.

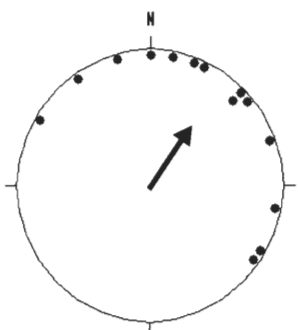


Fangsequenz 30. April (7) - 2. Mai (1)
 $n = 3$; $\beta = 310^\circ$.

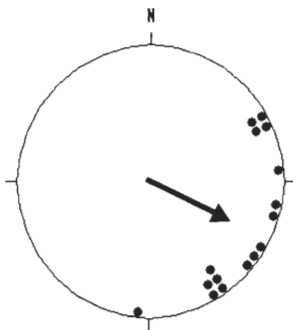


Fangsequenz 3. Mai (1) - 24. Mai (1)
 $n = 7$; $a = 0.76$; $\beta = 121^\circ$; $\alpha < 0.01$.

Abb. 31. ♂ 34; Gehege B.



Fangsequenz 22. April (3) - 30. April (1)
 $n = 14$; $a = 0.63$; $\beta = 35^\circ$; $\alpha < 0.01$.



Fangsequenz 22. April (1) - 8. Mai (4)
 $n = 16$; $a = 0.80$; $\beta = 115^\circ$; $\alpha < 0.01$.

Abb. 32. ♂ 49; Gehege A.

Abb. 33. ♂ 14; Gehege A.

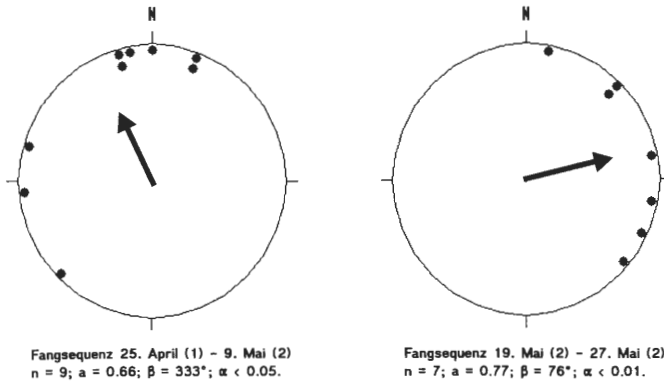


Abb. 34. ♂ 53; Gehege A.

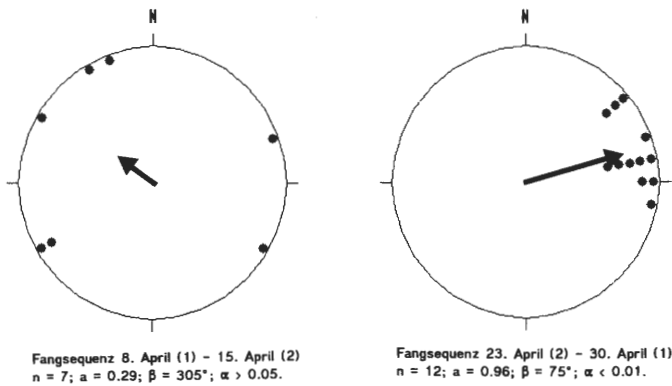


Abb. 35. ♀ 15; Gehege B.

♀ 69 wurde zwischen dem 24. April und 8. Mai neunmal gefangen. Die Orientierung wies signifikant nach WNW ($\alpha < 0,01$, Abb. 39). Die zeitliche Abfolge dieser Fänge war nicht kontinuierlich, sondern es traten in der Sequenz 2 Lücken von 4 bzw. 5 Nächten ohne Fänge auf. Daß auch nach einer längeren Phase der Inaktivität die alte Orientierungsrichtung manchmal wieder aufgenommen wurde, wird auch bei der Analyse der mit Hilfe des Radargeräts kartierten Wege deutlich (vgl. Abschnitt 3.1.2. und Abb. 4 u. 6).

♀ 105 orientierte sich vom 26. April bis zum 29. April in 7 aufeinanderfolgenden Fängen in eine SSW-Richtung ($\alpha < 0,01$, Abb. 40). Später wurde das Tier nur noch sporadisch gefangen.

Die Auswahl dieser Beispiele macht deutlich, daß die mittleren individuellen Orientierungsrichtungen unterschiedlich waren. Dieses sehr wichtige Ergebnis ist für den Untersuchungsabschnitt 2 in Abb. 41 dargestellt: die (signifikanten) mittleren individuellen Orientierungsrichtungen sind nicht geballt, sondern streuen wie zufällig. Eine bevorzugte Orientierung auf Bäume oder sonstige Marken lag also offenbar nicht vor. Das hier geschilderte Orientierungs-Phänomen bei *Carabus auronitens* unterscheidet sich damit von der Orientierung, die LAUTERBACH (1964), NEUMANN (1971), RIJNSDORP (1980) und WAL-LIN (1986) bei Carabiden im Grenzbereich von Feld und Wald beobachteten. – Auch *Ca-*

rabus auronitens kann sich auf der Grenze von Feld und Wald in den Wald hinein orientieren: in einem Rundgehege (\varnothing 8,5 m) wurden Tiere, die innerhalb einer Nacht zurückgefangen wurden, signifikant häufiger in den Fallen auf der Waldseite gefangen; Tiere, die erst nach 2 oder mehr Nächten zurückgefangen wurden, waren hingegen zufallsgemäß in den Fallen verteilt (EWIG, 1989).

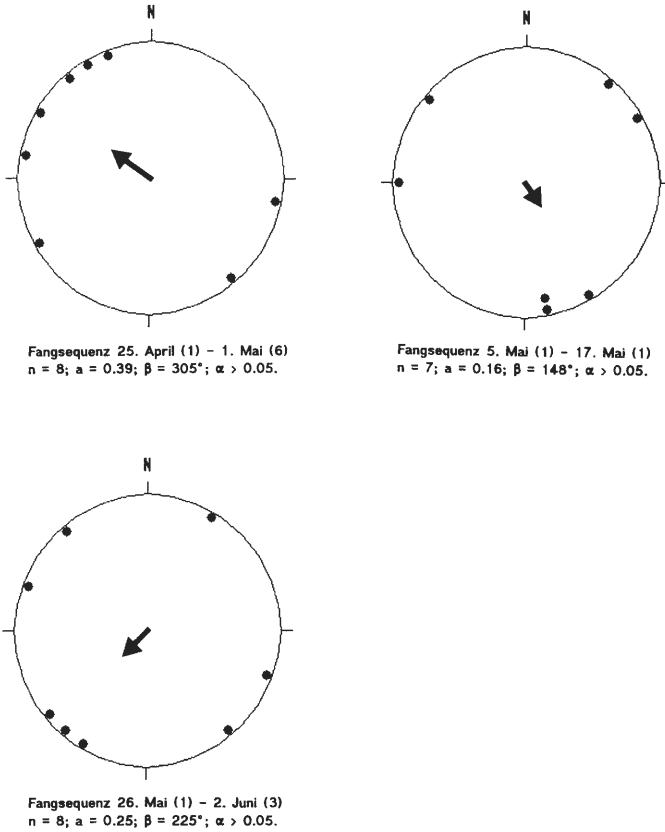


Abb. 36. ♀ 71; Gehege B.

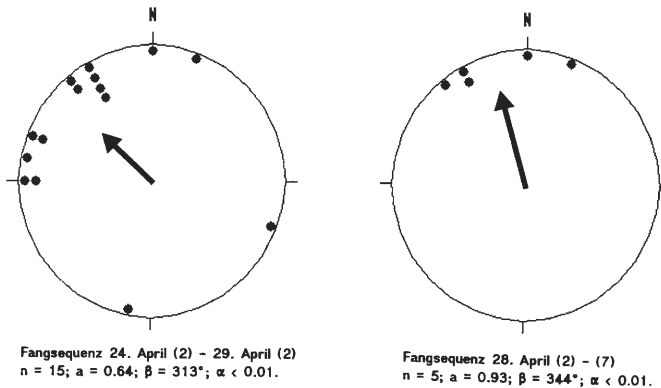
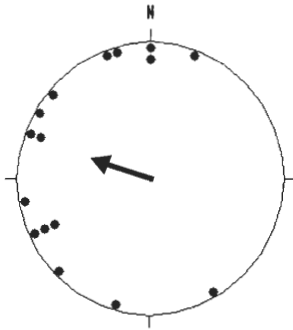
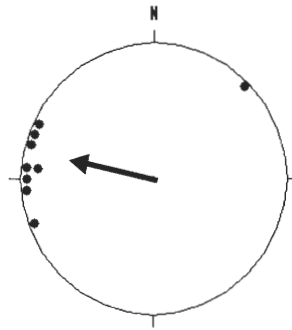


Abb. 37. ♀ 72; Gehege B.



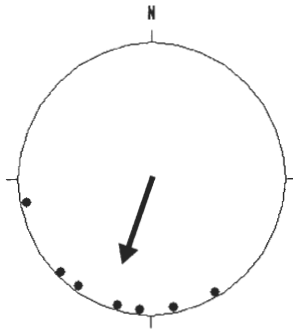
Fangsequenz 26. April (4) - 2. Mai (1)
 $n = 16$; $a = 0.52$; $\beta = 289^\circ$; $\alpha < 0.01$.

Abb. 38. ♀ 68; Gehege A.



Fangsequenz 24. April (6) - 8. Mai (1)
 $n = 9$; $a = 0.80$; $\beta = 282^\circ$; $\alpha < 0.01$.

Abb. 39. ♀ 69; Gehege A.



Fangsequenz 26. April (3) - 29. April (7)
 $n = 7$; $a = 0.84$; $\beta = 199^\circ$; $\alpha < 0.01$.

Abb. 40. ♀ 105; Gehege A.

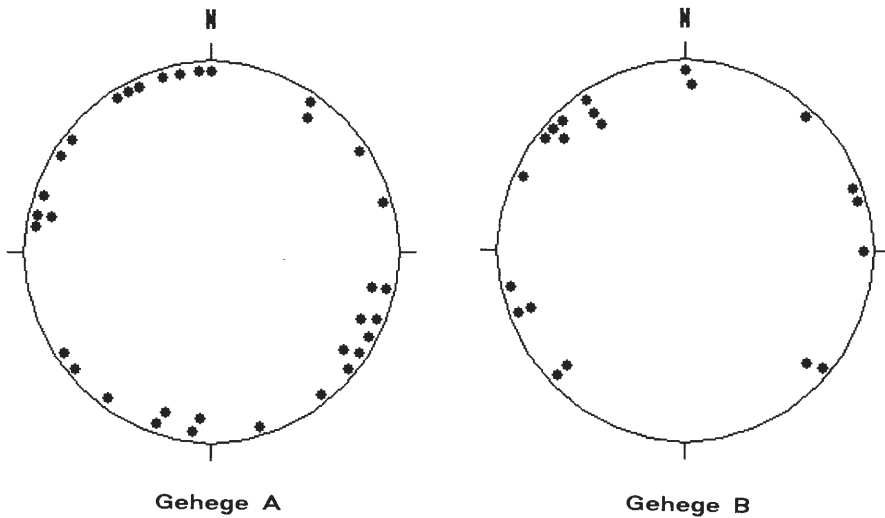


Abb. 41: Die Verteilung der (signifikanten) mittleren individuellen Orientierungsrichtungen in den Gehegen A und B im Untersuchungsabschnitt 2 (21./22. 4.-1./2. 5.; die Orientierungsphasen erstreckten sich z. T. bis in den Untersuchungsabschnitt 3). Die Orientierungsrichtungen streuen wie zufällig. Im Gehege B wechselten 2 Tiere die (signifikant) bevorzugte Orientierungsrichtung.

3.3. Beobachtungen zum Diapause-Verhalten

3.3.1. *Carabus auronitens* beendet im Westfälischen Flachland die Frühjahrssaison im Laufe des Monats Juni (HEMMER et al., 1986). Die überlebenden Käfer werden erst zu Beginn der Frühjahrssaison im folgenden Jahr wieder in Becherfallen gefangen. Wo bzw. unter welchen Bedingungen die Käfer die Diapause-Periode von annähernd 9 Monaten verbringen, ist bisher nicht genau bekannt. Vermutlich verbergen sie sich zuerst unter der Bodenstreu oder im Boden. Ab Spätherbst sind alte Käfer auch in morschem Holz anzutreffen. Wir haben daraus geschlossen, daß zumindest ein Teil von ihnen im Herbst den Ruheplatz wechselt. Dieser Aktivitätsschub scheint sich aber nur kurzfristig und über sehr kurze Entfernungen abzuspielen, da die Tiere dabei nicht in Becherfallen gefangen werden.

3.3.2. Um nähere Informationen zum Diapause-Verhalten der überlebenden Käfer zu gewinnen, wurden die Tracing-Beobachtungen mit dem Radargerät ab dem 15. Juni 1987 wieder aufgenommen. Zunächst wurde der Aufenthaltsort der Käfer täglich einmal, ab Mitte Juli in längeren Abständen kontrolliert. Von 7 am 2./3. Juni noch vorhandenen Reflektor-tragenden Käfern wurden 4 am 15./16. Juni wiedergefunden. Am 20. Juni wurden weitere 5 (1 ♀, 4 ♂♂), am 13. Juli 6 Käfer (3 ♀♀, 3 ♂♂) mit Reflektoren ausgestattet und ausgesetzt.

Einige Tiere legten sehr lange Strecken zurück (maximale Luftliniendistanz pro 24 Std. 37 m). Dies scheint der Grund dafür zu sein, daß insgesamt 7 Tiere nach einigen Tagen nicht mehr geortet werden konnten. 3 Tiere wurden tot aufgefunden. 1 Tier hatte bis zum 17. Juli noch keinen Ruheplatz bezogen und wurde in das Rundgehege A gesetzt. Das Verbergeverhalten wurde also nur bei 4 Tieren beobachtet. Die Ruheperiode begann am 22.

6., 25. 6., 6. 7. bzw. 7. 7. 3 Tiere vergruben sich einige cm tief im Boden (bis 5 cm tief), davon 2 Tiere unter einem am Boden liegenden Altholz-Ast. Eines dieser Tiere wurde Anfang August wieder kurzfristig aktiv. Es wählte 20 m vom ersten Ruheplatz einen zweiten Ruheplatz im Boden (2-3 cm tief) aus, wiederum unter einem Altholz-Ast. Das 4. Tier verbarg sich auf dem Boden unter der Streu. Dort wurden am 15. August nur noch die Elytren mit dem Reflektor gefunden.

Wir gewannen den Eindruck, daß die Reflektor-tragenden Tiere länger aktiv blieben und eine erhöhte Mortalität aufwiesen. Dieser Eindruck wird durch Vergleich des Verhaltens von Käfern mit und ohne Reflektor in den Rundgehegen verstärkt.

3.3.3. Ab Mitte Juni befanden sich – zusätzlich zu den überlebenden Tieren des Wiederfang-Experimentes – im Rundgehege A 12, im Rundgehege B 5 Reflektor-tragende Käfer. Bis Anfang August starben die 5 Käfer in Gehege B. In Gehege A überlebten wahrscheinlich 5 Tiere. Von 2 Tieren wurde der Ruheplatz geortet: 1 Tier befand sich ab 3. Juli unter einem Altholz-Ast im Boden, war aber nicht tief eingegraben. Ein weiteres wurde am 14. September unter der Wurzel eines morschen Baumstumpfes etwa 10 cm tief unter der Oberfläche des Waldbodens gefunden (vermutlich war es hier schon längere Zeit verborgen, wurde aber vorher nicht geortet). Die anderen 3 Tiere wurden nicht geortet (vermutlich, weil sie sich zu tief eingegraben hatten); sie wurden im Frühjahr 1988 wiedergefangen (insgesamt wurden im Gehege A 4 Reflektor-tragende Tiere lebend zurückgefangen).

Die Zahl der Fänge farb-markierter Tiere ging in den Rundgehegen im Verlaufe des Monats Juni kontinuierlich zurück. Von den vermutlich 59 überlebenden Käfern wurden Mitte Juni pro Nacht noch 9, Ende Juni 5 Fänge und Anfang Juli nur noch 1 Fang gemacht. Von den Tieren mit Reflektor wurden in den Gehegen Ende Juni pro Nacht noch $\frac{3}{4}$, Anfang Juli noch $\frac{1}{4}$ der Tiere gefangen. Offenbar eignen sich Radarbeobachtungen nicht, um das Verbergeverhalten ungestört während der Diapause zu untersuchen. Die Tiere zeigten eine verlängerte Aktivitätsperiode und eine erhöhte Mortalität. 2 Gründe könnten dafür maßgeblich gewesen sein: – der Reflektor erschwerte das Auffinden eines adäquaten Ruheplatzes; – die Reflektor-tragenden Tiere waren beim Nahrungserwerb behindert (und traten deshalb, weil die Fettkörperentwicklung verzögert war, verspätet oder gar nicht in die Diapause ein). Dennoch entsprechen die spärlichen Befunde den Vorstellungen, die wir uns vom Verhalten von *Carabus auronitens* während der neunmonatigen Diapause machen. Die Tiere suchen im Sommer einen Ruheplatz auf, den ein Teil von ihnen erst etwa 9 Monate später wieder verläßt. Die 5 Reflektor-tragenden Tieren, deren Ruheort uns Mitte September bekannt war (3 im freien Habitat, 2 im Gehege A) wurden Mitte Oktober noch an derselben Stelle gefunden, an der sie sich im Verlaufe des Sommers verborgen hatten. 1 Tier (auf freier Fläche) war allerdings – gerade als seine Position kontrolliert wurde – im Begriff, seinen Ruheplatz zu verlassen (es wurde nicht wiedergefunden). Im März 1988 wurden von den 5 Tieren zwei lebend an dem Ruheplatz gefunden, den sie seit dem 22. Juni bzw. seit Anfang August 1987 (frei im Habitat) innehatten. Ein drittes Tier wurde an seinem Ruheplatz (im Gehege A) tot aufgefunden.

4. Diskussion

4.1. Eu- oder Epiphänomene?

Unsere Beobachtungen an *Carabus auronitens* haben 3 wichtige Phänomene offenbart:

(1) Die Tiere waren fähig, ihre Laufrichtung über längere Zeit annähernd konstant zu

halten (Radarbeobachtungen: Abb. 4, 6; Gehege-Beobachtungen: Abb. 30-40). Dabei waren auf den homogenen Untersuchungsflächen die bevorzugten Laufrichtungen wie zufällig verteilt (Abb. 41).

- (2) Die in eine annähernd konstante Richtung laufenden Tiere legten häufig lange Luftliedistanzen zurück (Radarbeobachtungen: Abb. 19, 21) bzw. wurden in kurzen Abständen zurückgefangen (Gehege-Beobachtungen: Tab. 13). Die Kombination der Phänomene (1) und (2) spricht für das Auftreten des Laufmusters „directed movement“ bei *Carabus auronitens* in dem von BAARS (1979b) definierten Sinne.
- (3) Die Tiere waren in der Lage, Bäume bis in die Kronenregion zu besteigen (Tab. 8).

Es ist nun die Möglichkeit zu erörtern, daß es sich bei den Phänomenen (1), (2) und (3) um methodisch bedingte Epiphänomene handelt, die bei ungestörten Tieren nicht auftreten. Bei den Radarbeobachtungen könnte das Gewicht des Reflektors, bei den Gehege-Beobachtungen die künstlich erhöhte Individuendichte und in beiden Experimenten ein häufiges „Aufgescheuchtwerden“ die Verhaltensweisen (1)-(3) ausgelöst oder zumindest verstärkt haben. Wenn diese Verhaltensweisen abnorm häufig waren, könnten sie zu einer Einschränkung des Nahrungserwerbs und damit zu einer Gewichtsreduktion geführt haben. Um diese Möglichkeit zu testen, wurden vom 18. bis zum 26. Mai einige Gehege-Tiere gewogen. Bis zum 22. Mai war in der Tat ihr Gewicht im Mittel etwas geringer als das von Tieren auf freier Fläche; bis zum 27. Mai hatten sich die Unterschiede aber fast wieder ausgeglichen:

	Gehege-Tiere		Tiere auf freier Fläche (nach KLENNER, in Vorber.)	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
18. 5.-22. 5. 87	405 ± 38 mg n = 12	504 ± 49 mg n = 9	433 ± 42 mg	573 ± 76 mg
23. 5.-27. 5. 87	430 ± 46 mg n = 11	591 ± 72 mg n = 12	442 ± 48 mg	600 ± 76 mg

Auch die hohe Überlebensrate der Gehege-Tiere (vgl. 3.2.2.) spricht dagegen, daß ihr Nahrungserwerb reduziert war. Gegen die Vermutung, daß die Phänomene (1)-(3) durch die Untersuchung ausgelöst oder verstärkt wurden, spricht auch vor allem, daß sowohl bei den Radarbeobachtungen als auch bei den Gehege-Experimenten einige Tiere Phasen geringer Aktivität und auch völliger Ruhe zeigten (bzw. zeitweise selten oder gar nicht rückgefangen wurden).

4.2. Baumaktivität

Baumaktivität bei der Jagd nach Schmetterlingsraupen vermutete MARTIUS (1986) für *Carabus irregularis*, der in größerer Zahl in Baum-Photoektoren gefangen wurde. Auf Grund ihres Habitus (schlanke Körper, lange Beine) möchten wir Baumaktivität auch für *Carabus intricatus*, *linnei*, *creutzeri* und vielleicht auch für *Carabus problematicus* vorhersagen. Eine ausgeprägte Aktivität auf Bäumen beobachtete SCHULTE (1988) bei *Platynus assimilis* (vgl. auch REEVES et al., 1983, für *Platynus decentis* in New Hampshire). Seit langem bekannt ist die Baumaktivität der Larven und Imagines der *Calosoma*-Arten (vgl. WESELOH, 1986). Einige weitere europäische Carabiden-Arten, die gelegentlich auf Bäumen beobachtet wurden, nennt EVANS (1975). Eine reichhaltige Carabiden-Fauna mit extremen morphologischen Anpassungen wurde in den letzten Jahren in der „canopy“-Schicht tropischer Regenwälder entdeckt (STORK, 1987).

4.3. Zur „Populationsgeschichte“ von *Carabus auronitens* südwestlich von Münster

Carabus auronitens ist in der Münsterschen Bucht nördlich etwa bis zur Linie Ahaus-Münster-Glandorf verbreitet. Im Dreieck zwischen den Baumbergen, der Stadt Münster und der Davert kommt *Carabus auronitens* heute in fast allen Wäldern in hohen Abundanz vor (GRIES et al. 1973). Dies steht in auffälligem Gegensatz zu den Verhältnissen, die WESTHOFF in der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts vorfand. In der 1881 von WESTHOFF veröffentlichten Liste wird *Carabus auronitens* für einige Fundpunkte im Westmünsterland genannt: Dülmen, Oeding, Osterwick, Bocholt sowie im Nachtrag auch für die Baumberge (Schapdetten). Hinweise auf die heute abundanten lokalen Populationen in der Davert, im Löhvelingloh, auf der Alvingheide usw. suchen wir vergebens. Erst nach 1920 wird die Art an diesen Stellen und in anderen Wäldern von PEUS, ABEL, VORNEFELD und PEETZ gefangen (GRIES et al. 1973). Es ist sehr unwahrscheinlich, daß WESTHOFF *Carabus auronitens* in den stadtnahen Waldgebieten übersehen hat.

Man würde aber wohl an diese historische Quelle keine weitreichenden Spekulationen anknüpfen, wenn nicht populationsgenetische Befunde hinzukämen. TERLUTTER (in Vorber.) hat in populationsgenetischen Untersuchungen an *Carabus auronitens* ein dimorphes Esterase-Gen entdeckt, das 2 Alloenzyme kodiert, die fast-(F-) und die slow-(S-) Variante. In den meisten untersuchten westfälischen Populationen ist das F-Allel selten. Nur in den südlich von Münster im Bereich der Davert zwischen Senden und der Hohen Wardt lebenden Lokalpopulationen erreicht das F-Allel hohe Frequenzen, z. T. 100%. Im Bereich der Baumberge und der östlich vorgelagerten Wälder beträgt hingegen die Häufigkeit des S-Allels 100%. Die lokalen Populationen dazwischen bilden einen Allel-Häufigkeitsgradienten: die Häufigkeit des F-Allels nimmt in Richtung Davert, die des S-Allels in Richtung Baumberge zu.

Zusammen mit den historischen Quellen zur Verbreitung von *Carabus auronitens* erlauben die populationsgenetischen Daten folgende Interpretation. *Carabus auronitens* wanderte wahrscheinlich erst zwischen 1880 und 1920 in die Wälder südwestlich von Münster ein, und zwar aus 2 Richtungen, aus den Baumbergen und aus dem Bereich der Davert. Die im 18. Jahrhundert ihren Höhepunkt erreichende Waldverwüstung überlebte *Carabus auronitens* in Reliktpopulationen in den Baumbergen und in der Davert. Die Populationsgröße wurde in den Refugien vermutlich mehrmals kurzfristig drastisch reduziert (daß diese Reliktpopulationen dabei nicht ausstarben – wie vermutlich viele andere – ist wohl nur dem Zufall zu verdanken). Die Allelfrequenzen in den Reliktpopulationen wurden dabei durch Zufallsauslese (genetische Drift) verändert. In den Baumbergen wurde das F-Allel, in der Davert das S-Allel ganz bzw. weitgehend eliminiert. Die Verschiebung der Allelfrequenzen zugunsten des ursprünglich selteneren Allels (des F-Allels) ist der relativ unwahrscheinlichere Vorgang. D. h., daß die heutigen lokalen Populationen zwischen Senden und der Hohen Wardt mit hoher Wahrscheinlichkeit von einer einzigen Reliktpopulation abstammen. Wo genau diese Reliktpopulation die Waldverwüstung überlebte, ist durchaus zweifelhaft. Die Davert war nach der topographischen Karte von LE COCK um 1800 unbewaldet (LE COCK, 1805).

Um 1800 setzte die Regeneration des Waldes ein. Die noch vorhandenen Niederwälder begannen zu Hochwäldern zu regenerieren, außerdem wurden zusätzliche Flächen aufgeforstet. Es entstand zwischen den Baumbergen und der Davert ein kleinräumiges Feld-Wald-Mosaik, das bereits um 1840 hinsichtlich der Flächenaufteilung den heutigen Verhältnissen annähernd entsprach (nur die Hohe Wardt war noch nicht aufgeforstet). Aber erst 40-80 Jahre später breitete sich *Carabus auronitens* aus.

Die Ausbreitung von *Carabus auronitens* dürfte also im wesentlichen 2 exogene Voraussetzungen gehabt haben:

- die Beendigung der Niederwald-Bewirtschaftung und
- die Entstehung eines Feld-Wald-Mosaiks, in dem benachbarte Hochwälder nicht weiter als einige 100 m voneinander entfernt sind.

Möglicherweise erfolgte die Ausbreitung kontinuierlich oder aber, als bestimmte Bedingungen gegeben waren, geradezu explosionsartig. Die Ausbreitungsgeschichte, die Bedingungen der Ausbreitung und der Verlauf der Ausbreitung selbst, sollten *Carabus auronitens* als Modellobjekt moderner Naturschutzkonzepte interessant machen, bei denen es ja auch vornehmlich darum geht, durch Schaffung von Habitatnetzen bzw. -mosaiken Habitatverinselungen zu überwinden und dadurch der Gefahr des Aussterbens einheimischer Tierarten vorzubeugen.

4.4. Das Vermehrungs- und Dispersionspotential

Wir vermuten, daß für die Ausbreitung von *Carabus auronitens* wesentlich zwei *en* *o* *g* *e* *n* *e* Voraussetzungen maßgeblich waren, die in den Untersuchungen, die in diesem Beitrag geschildert werden, zu Tage traten.

- (1) Die Fähigkeit von *Carabus auronitens*, sich in unserem Gebiet relativ stark zu vermehren. Dies scheint wesentlich durch eine optimale Nutzung der Nahrungsressourcen bedingt zu sein. Dazu dürfte die Baumaktivität beitragen.
- (2) Die Fähigkeit, einen starken Dispersionsdruck zu entwickeln. Dies scheint – neben dem hohen Vermehrungspotential – wesentlich durch die Fähigkeit bedingt zu sein, lange Strecken in konstante Richtung zurückzulegen.

Zu (1) Es ist bisher nicht möglich, die jährliche Eiproduktion von *Carabus auronitens* zu messen. Aus einigen experimentellen Ansätzen wissen wir aber, daß *Carabus auronitens* – ♀♀ im Mittel bis zu 2 Eiern täglich produzieren können (KLENNER & WEBER, 1987). Dazu könnte der Erwerb von Beutetieren durch Baumaktivität erheblich beitragen. *Carabus auronitens* weist auch postecdysial eine hohe Biomasse-Produktionsrate auf: innerhalb von 3 Wochen nimmt das Gewicht der Tiere um im Mittel 55% zu (HEMMER et al., 1986). Da frisch geschlüpfte Käfer schon baumaktiv sind (SCHULTE, 1988), könnte auch die rasche Reifung im Herbst wesentlich durch Beuteerwerb auf den Stämmen und Ästen der Bäume mitbedingt sein. Die Reifung der jungen Käfer im Herbst muß schnell erfolgen, da der Eintritt ungünstiger Winterwitterung nicht vorhersehbar ist.

Zu (2) Die Orientierung auf homogener Fläche in wie zufällig gewählter Richtung erscheint auf den ersten Blick wie eine „nonsense“-Orientierung. Die Orientierung in annähernd konstanter Richtung hat zur Folge, daß die Tiere relativ große Luftliniendistanzen pro Zeiteinheit zurücklegen. Die theoretische Luftliniendistanz, die die Tiere in den Gehege-Experimenten mindestens zurückgelegt hätten, wenn sie nicht immer wieder in die Gehege-Mitte zurückgesetzt worden wären, ist gleich dem Produkt „Länge des mittleren Vektors (a) x Anzahl der Fänge x Gehegeradius“. ♂ 49 hätte sich in 9 Tagen um mindestens 84 m, ♀ 68 in 7 Tagen um mindestens 80 m vom Ausgangspunkt entfernt (vgl. Abb. 32, 38).

Damit wird das Phänomen der Orientierung in eine beliebige Richtung auf homogener Fläche sinnvoll interpretierbar: es hat den Vorteil, daß die Tiere gleichmäßig auf der bewohnten Fläche verteilt werden; daß sie die bewohnte Fläche ausdehnen und eventuell benachbarte Wälder besiedeln. Wie die Tiere dabei unbewohnbare Flächen (Wiesen, Felder) überwinden, um benachbarte Waldparzellen zu erreichen, wurde noch nicht untersucht. Die Dispersion könnte vorzugsweise, wenn auch nicht ausschließlich, während der 1. Hälfte der Frühjahrssaison erfolgen, in der wir in den Rundgehegen häufig orientiertes

Laufverhalten und hohe Rückfangquoten beobachtet haben. Möglicherweise kann im Frühjahr eine „Schwarmphase“ von einer zweiten Phase unterschieden werden, die vornehmlich der Nahrungsaufnahme und der Reproduktion dient.

4.5. „Bauern“ und „Nomaden“?

Die physiologischen Leistungen der Carabiden (z. B. das individuelle Überleben und die Reproduktion) werden in hohem Maße von abiotischen Faktoren bestimmt (THIELE, 1967). Nach DEN BOER (1985) bedingen „unvorhersehbare“ Veränderungen der Witterung von Jahr zu Jahr (im Gegensatz zu den „vorhersehbaren“ im Ablauf der Jahreszeiten), daß lokale Carabiden-Populationen natürlicherweise ein hohes Aussterberisiko aufweisen (das sich entsprechend dem unterschiedlichen Stenotopie- bzw. Eurytopie-Grad von Art zu Art unterscheidet). Da die Lebensbedingungen auf den von einer Art bewohnten Flächen differieren, wirkt sich ein vom Mittel abweichender Witterungsverlauf oft in unterschiedlicher (auch gegensätzlicher) Weise auf lokale Populationen aus (auch auf nah benachbarte). „Unvorhersehbar“ sind außerdem katastrophentartige Vorgänge (Überschwemmungen; Vernichtung eines Waldes durch Waldbrand oder Windbruch u. a.), die lokale Populationen dezimieren können. Katastrophen-anfällige Habitate bezeichnet man als instabil.

„Unvorhersehbare“ Veränderungen der Umweltbedingungen verursachen asynchrone Fluktuationen der Individuendichte in benachbarten lokalen Populationen. Während einzelne lokale Populationen aussterben, überleben andere. Von diesen werden Flächen, deren Lokalpopulation ausgestorben ist, früher oder später durch Auswanderer neu kolonisiert. DEN BOER bezeichnet diesen Mechanismus, der das Aussterberisiko der Gesamtpopulation wesentlich reduziert, als räumliche Risikoverteilung. Dieser Mechanismus kann aber nur dann wirksam werden, wenn eine Population aus lokalen Populationen zusammengesetzt ist, also ein größeres Areal besiedelt (DEN BOER, 1981). Besonders augenfällig sind asynchrone Fluktuationen und die Wirkung der räumlichen Risikoverteilung bei Arten, die ausschließlich ephemere Habitate besiedeln (z. B. Habitate, die Sukzessionsstadien von Pflanzengesellschaften darstellen).

Ob Individuengruppen noch lokale Populationen einer umfassenden Population sind oder bereits als „Reliktpopulationen“ isoliert sind, hängt wesentlich von der Arealstruktur und der Ausbreitungsfähigkeit der Art ab. Besonders ausbreitungsfähig sind geflügelte bzw. flügeldimorphe Arten. Sie besiedeln in der Regel Areale disperser Struktur: die bewohnbaren Flächen grenzen nicht aneinander, sondern sind durch unbewohnbare Flächen voneinander getrennt (vgl. für Carabiden insbesondere DARLINGTON, 1943; LINDROTH, 1949; BRANDMAYR, 1983).

Das Gleichgewicht zwischen Ein- und Auswanderung wurde genauer bei Carabiden-Arten untersucht, deren Flügeldimorphismus genetisch bedingt ist (DEN BOER, 1970, 1980). Eine neu gegründete lokale Population weist einen relativ hohen Prozentsatz macropterer Individuen auf. Der Anteil der Allele, die Macropterie bedingen, nimmt nach einer Neugründung solange ab, bis die Auswanderungsrate gleich der Rate der Einwanderung ist. Es ist zu erwarten, daß unter natürlichen Bedingungen die Immigrations-/Emigrationsrate im Gleichgewichtszustand dem Aussterberisiko der lokalen Populationen angepaßt ist. Arten, die „instabile“ Habitate besiedeln, weisen einen hohen Anteil geflügelter Individuen auf (im Extremfall sind alle geflügelt). Bei Arten, die stabilere Habitate besiedeln, ist der Anteil geflügelter Individuen klein.

Die Einwanderungsrate und damit der Gleichgewichtszustand zwischen Ein- und Auswanderungsrate reagieren unmittelbar auf die Anzahl der lokalen Populationen pro

Fläche. Als Folge des Aussterbens lokaler Populationen (z. B. durch Habitatvernichtung durch den Menschen) wird der Anteil der Macropterie-bedingenden Allele in den noch vorhandenen lokalen Populationen abnehmen (der Verlust durch Auswanderer wird nicht mehr kompensiert). Beides (Verlust an lokalen Populationen und Allel-Verlust) beschränkt die Möglichkeit, das Aussterberisiko der Gesamtpopulation durch räumliche Risikoverteilung zu minimalisieren. Falls eine isolierte lokale Population keine neuen Kolonien gründen kann (z. B. weil bewohnbare Flächen nicht vorhanden oder erreichbar sind) (und falls sie lange genug überlebt), wird sie alle Macropterie-bedingenden Allele verlieren (also monomorph brachypter werden).

In dem oben skizzierten Modell wird das Überleben einer Population wesentlich dadurch gesichert, daß Populationen im doppelten Sinne „zusammengesetzt“ sind: aus lokalen Populationen und diese wieder aus „Fraktionen“, die unterschiedliche, aber jeweils für das Überleben der Gesamtpopulation unverzichtbare Funktionen erfüllen. Die Fraktionen werden oft – aber nicht notwendigerweise – von verschiedenen Genotypen gestellt.

Auch monomorph brachyptere Carabiden-Populationen können eine räumliche Risikoverteilung zur Verminderung der Aussterbewahrscheinlichkeit „praktizieren“: wenn sie geschlossene Areale bzw. Areale mit eng benachbarten bewohnbaren Flächen besiedeln und sich durch Lokomotion anstatt durch Fliegen ausbreiten. Es ist nun verführerisch zu spekulieren, daß auch bei monomorph brachypteren Carabiden, z. B. *Carabus auronitens*, verschiedene Fraktionen („Nomaden“ und „Bauern“) auftreten, die bei der räumlichen Risikoverteilung unterschiedliche, aber jeweils unverzichtbare Funktionen erfüllen.

Die „Nomaden“ stellen – analog zu den geflügelten Individuen bei flügel-dimorphen Arten – das mobile, die „Bauern“ das sessile Element dar. Welche Beobachtungen legen eine solche Annahme nahe? Die Unterschiede im individuellen Verhalten, die bei unseren Beobachtungen an *Carabus auronitens* zu Tage traten, waren enorm. Sie wurden bereits bei den Radar-Beobachtungen deutlich, insbesondere aber bei den Gehege-Experimenten augenfällig. Die Wiederfangraten der Individuen unterschieden sich bei den ♂♂ um den maximalen Faktor 6,4; bei den ♀♀ um den maximalen Faktor 4,8. Zwar gleichen die Häufigkeitsverteilungen der Abb. 27 Normalverteilungen. Dies rechtfertigt aber nicht den Schluß, die beobachteten Unterschiede in den individuellen Wiederfangquoten seien durch „Meßfehler“ bedingt. Normalverteilungen können sich auch ergeben, wenn nur einige (z. B. diallele) Gene die Wiederfangrate (d. h. die Lauffreudigkeit) positiv (durch das eine Allel) bzw. negativ (durch das andere Allel) beeinflussen würden. Wir müssen – da sich die oben mitgeteilten Unterschiede fast auf die gesamte Frühjahrssaison beziehen – davon ausgehen, daß sie keine Meßfehler darstellen, sondern individuelle Unterschiede im Verhalten der Tiere widerspiegeln. Ob diese Unterschiede auch genetisch oder ausschließlich modifikatorisch bedingt sind, ist natürlich völlig unklar.

Erwartungsgemäß wurde bei den während der gesamten Saison häufig wiedergefangenen Individuen häufiger orientiertes Laufverhalten beobachtet (und zwar nicht nur im 2., sondern auch im 3. und 4. Untersuchungsabschnitt) als bei den seltener rückgefangenen Tieren (in dieser Arbeit nicht gezeigt).

Im Unterschied zu den Verhältnissen bei flügel-dimorphen Arten ist das Nomaden-Bauern-Konzept für monomorph brachyptere Arten sehr viel schwieriger zu überprüfen. Es erfordert aufwendige, standardisierte Vergleiche zwischen sorgfältig ausgesuchten Populationen. Dazu eignen sich Experimente mit Rundgehegen, da sie Messungen an einer größeren Anzahl von Tieren ermöglichen.

Vielleicht wirft dieses Konzept auch Licht auf ein altes, weitgehend vergessenes Problem der Carabiden-Ökologie: das der Endemiten in eiszeitlichen Refugial-Gebieten

(HOLDHAUS, 1954). Gewisse Arten sind vielleicht deshalb zu Endemiten geworden, weil ihre Populationen in den eiszeitlichen Refugien die Allele für „Nomadentum“ verloren haben (durch den oben beschriebenen Eliminationsmechanismus). Anderen monomorph brachypteren Arten, zu denen auch *Carabus auronitens* gehört, blieb dieses Schicksal erspart, so daß sie ihr Areal nacheiszeitlich ausdehnen konnten: *Carabus auronitens* von Südfrankreich über die Mittelgebirge bis in die Münstersche Bucht. In der einheimischen *Carabus auronitens*-Population ist diese Dispersionskraft offenbar erhalten geblieben (zumindest in einem gewissen Umfang), sonst wäre die Arealausweitung über das im vorigen Jahrhundert entstandene Feld-Wald-Mosaik im Südwesten Münsters nicht möglich gewesen. Wir vermuten, daß wir Teilaspekte dieser Dispersionsfähigkeit beim Radar-„Tracing“ und bei den Gehege-Untersuchungen beobachtet haben.

Literatur

- ANDREWARTHA, H. G. & L. C. BIRCH (1984): The Ecological Web. – The University of Chicago Press, Chicago.
- BAARS, M. A. (1979a): Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. – *Oecologia* (Berlin) **41**: 25-46.
- ,– (1979b): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. – *Oecologia* (Berlin) **44**: 125-140.
- BARBER, H. S. (1931): Traps for cave inhabiting insects. – J. Elish. Mitchell. *Science SOC* **46**: 259-266.
- BATSCHLET, E. (1981): Circular Statistics in Biology. – Academic Press, London.
- BOER, P. J. DEN (1970): On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). – *Oecologia* (Berlin) **4**: 1-28.
- ,– (1980): Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera: Carabidae). – *Entomologia Generalis* **6**: 107-134.
- ,– (1981): On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment – *Oecologia* (Berlin) **50**: 39-53.
- ,– (1985): Fluctuations of density and survival of carabid populations. – *Oecologia* (Berlin) **67**: 322-330.
- BRANDMAYR, P. (1983): The main axis of the coenoclineal continuum from macroptery to brachyptery in carabid communities of the temperate zone. – Report 4th Symp. Carab. **81**: 147-169. PUDOC, Wageningen.
- LE COCK (1805): Topographische Karte von Westfalen (1 : 100.000) – Hrsg.: Histor. Kommission für Westfalen, Münster/Westf.
- DARLINGTON, P. J. Jr. (1943): Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings – *Ecol. Monogr.* **13**: 37-61.
- EVANS, G. (1975): The Life of Beetles. – Allen & Unwin, London.
- EWIG, M. (1989): Zur Habitatselektion bei Carabiden: die Bindung von *Carabus auronitens* und anderer Laufkäfer an den Wald. – Staatsarbeit, Münster.
- FUNKE, W. (1983): Waldökosysteme in der Analyse von Struktur und Funktion – Untersuchungen an Arthropodenzönosen. – *Verhandl. Ges. Ökologie* **10**: 13-26.
- ,– & H. HERLITZIUS (1984): Zur Orientierung von Arthropoden der Bodenoberfläche nach Stammsilhouetten im Wald – *Jbr. naturwiss. Ver. Wuppertal* **37**: 8-13.
- GRIES, B., D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (1973): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae. Genera *Cychrus*, *Carabus* und *Calosoma* - Abh. Landesmus. Naturk. Münster **35** (4): 1-80.
- GRÜM, L. (1971): Spatial differentiation of the *Carabus* L. (Carabidae, Coleoptera) mobility. *Ekologia Polska* **19**: 1-34.
- HEMMER, J. (1981): Parameter der Reproduktion bei Insekten: Jahresperiodizität der Vitellogeninsynthese und der Reproduktion bei Carabiden-Populationen im natürlichen Habitat. – Diplomarbeit, Münster.

- ,– (1984): Struktur und Dynamik einer westfälischen Population des Laufkäfers *Carabus auronitens* FABR. Ein Beitrag zum Problem der Dichte-Determination bei Insekten. – Dissertation, Münster.
- ,– M. KLENNER, H. NIESING & F. WEBER (1986): Life history phenomena in a subpopulation of *Carabus auronitens* F. from the Westphalian Lowland. In: DEN BOER et al. (eds.): Carabid Beetles: Their Adaptations and Dynamics. – Fischer, Stuttgart.
- HEYDEMANN, B. (1953) Agrarökologische Problematik (dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder). – Dissertation, Kiel.
- ,– (1956): Über die Bedeutung der „Formalinfallen“ für die zoologische Landesforschung. – Faun. Mitt. Norddeutschland **6**: 19-24.
- ,– (1957): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg **1956**: 332-347.
- HOCKMANN, P. (1987): Bewegungsmuster und Aufenthaltsorte des Laufkäfers *Carabus auronitens*. – Staatsarbeit, Münster.
- HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.
- HORION, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer. I. Adephega – Caraboidea. – Goecke, Krefeld.
- JOLLY, G. M. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model. – Biometrika **52**: 225-247.
- KLENNER, M. (1984): Untersuchungen zur Populationsdynamik von *Carabus auronitens* FABR. – Staatsarbeit, Münster.
- ,– (in Vorber.): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Dynamik einer westfälischen *Carabus auronitens*-Population.
- ,– & F. WEBER (1987): Life history phenomena and risk of extinction in a subpopulation of *Carabus auronitens*. – Acta Phytopath. Entom. Hung. **22**: 321-328.
- LAUTERBACH, A. W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster **26 (4)**: 1-103.
- LINDROTH, C. H. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae. III. Allgemeiner Teil. – Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar – Ser. B., **4**, 7-902.
- LUFF, M. L. (1975): Some features influencing the efficiency of pitfall traps. – Oecologia (Berlin) **19**: 345-357.
- MASCANZONI, D. & H. WALLIN (1986): The harmonic radar: a new method of tracing insects in the field. – Ecol. Entomol. **11**: 387-390.
- MARTIUS, C. (1986): Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) eines Kalkbuchenwaldes. – Drosera **86**: 1-11.
- MENKE, K. (1988): Feldstudien zum Phänomen des orientierten Laufverhaltens bei den Laufkäfern *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. – Staatsarbeit, Münster.
- NIESING, H. (1979): Die Bestimmung von Populationsdichten durch Markierung und Wiederfang bei Carabiden. – Staatsarbeit, Münster.
- ,– & F. WEBER (1981): Populationsdichte-Bestimmung durch individuelles Markieren und Wiederfangen bei *Carabus auronitens* F. (Coleoptera, Carabidae). – Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entomol. **3**: 40-43.
- NEUMANN, U. (1971): Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae [Coleoptera], Diplopoda und Iso-poda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlenreviers. – Pedobiologia **11**: 193-226.
- NOVAK, B. (1969): Bodenfallen mit großem Öffnungsdurchmesser zur Untersuchung der Bewegungsaktivität von Feldcarabiden (Col. Carabidae). – Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium **31**: 71-86.
- REEVES, R. M., G. A. DUNN & D. T. JENNINGS (1983): Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) associated with the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) – Can. Ent. **115**: 453-472.
- RIJNSDORP, A. D. (1980): Pattern of movement in and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia (Berlin) **45**: 274-281.
- SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik, 4. Aufl. – Springer, Berlin.
- SCHJØTZ-CHRISTENSEN, B. (1965): Biology and population studies of Carabidae of the Corynephorum. – Natura Jutlandica **11**. Aarhus, Denmark.
- SCHLOMBERG, P. (1987): Konstanz und Variabilität der Orientierungsrichtung im Bewegungsmuster

- von Laufkäfern des Waldes. – Staatsarbeit, Münster.
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1975): Migration and Homing in Animals. – Springer, Berlin.
- SCHULTE, R. (1988): Zur Bodenoberflächen- und Baumaktivität von Laufkäfern des Waldes mit besonderer Berücksichtigung von *Carabus auronitens* – Staatsarbeit, Münster.
- STAMMER, H. J. (1948): Die Bedeutung der Äthylen-Glycol-Fallen für tierökologische und -phänologische Untersuchungen. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1948**: 387-391.
- STORK, N. E. (1987): Adaptations of arboreal carabids to life in trees – Acta Phytopath. Entom. Hung. **22**: 273-291.
- TERLUTTER, H. (in Vorber.): Entstehung eines Allelgradienten bei *Carabus auronitens* F. (Col. Carabidae) durch Fragmentierung von Landschaftselementen.
- THIELE, H.-U. (1967): Ein Beitrag zur experimentellen Analyse von Euryökie und Stenökie bei Carabiden. – Z. Morph. Ökol. Tiere **58**: 355-372.
- ,– (1977): Carabid Beetles in Their Environments. – Springer, Berlin.
- TRETZEL, E. (1955): Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. – Zool. Anz. **155**: 276-287.
- WALLIN, H. (1986): Habitat choice of some field-inhabiting carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) studied by recapture of marked individuals. – Ecol. Entomology **11**: 457-466.
- ,– & B. S. EKBOM (1988): Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. – Oecologia (Berlin) **77**: 39-43.
- WESELOH, R. M. (1986): Biological control of gypsy moths: help from a beetle. – Frontiers of Plant Science (New Haven, Connecticut). Fall 1986 2-3.
- WESTHOFF, F. (1881): Die Käfer Westfalens. I. Abtheilung. – Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinl. Westf., Suppl. **38**: I-XXVIII, 1-140.

Korrespondierender Autor: Prof. Dr. Friedrich Weber, Zoologisches Institut der Universität, Schloßplatz 5, D-4400 Münster (Westf.)

Tab.14-26: Meßdaten der Radarkontrollen. n_i : Länge der Einzelstrecken; ρ : Drehwinkel der Strecke i gegenüber der Strecke $(i-1)$; letzte Spalte: Kontrolle ohne Positionsänderung (Nacht/Uhrzeit).

Tab. 14. Meßdaten von δ 1.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	η_i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	1	21:00	Startposition				(2/22:00), (2/23:00)
2	2	12:00	232°	0.30 m			(3/21:00)
3	3	22:00	148°	1.00 m		- 84°	
4	1	23:00	169°	1.10 m		+ 21°	(3/ 0:00), (4/21:00)
5	4	22:00	80°	1.20 m		- 89°	(4/23:00), (5/20:30)
6	5	22:00	103°	7.75 m		+ 23°	
7	1	22:45	147°	3.10 m		+ 44°	(5/23:30), (5/ 1:00)
8	1	11:00	341°	0.50 m		- 166°	(6/21:00)
9	6	22:00	129°	0.85 m		+ 148°	(6/22:30), (7/21:00)
10	7	22:00	320°	2.20 m		- 169°	(7/22:30), (8/21:00)
11	8	22:00	103°	1.20 m		+ 143°	
12	1	22:30	73°	2.40 m		- 30°	
13	1	23:00	88°	0.95 m		+ 15°	(8/ 9:00), (11/21:30)
14	11	22:45	328°	0.20 m		- 120°	(11/23:15), (13/21:30)
15	13	22:00	75°	0.45 m		+ 107°	
16	1	22:30	90°	2.60 m		+ 15°	(13/23:00), (13/ 0:00)
17	1	9:30	138°	2.75 m		+ 48°	(14/21:00), (14/21:30)
18	14	22:00	136°	3.90 m		- 2°	
19	1	22:15	110°	1.30 m		- 26°	
20	1	22:45	128°	2.25 m		+ 18°	
21	1	23:15	80°	0.30 m	~ 4 m	- 48°	
	1	23:45			~ 2.5 m		
	1	0:00			~ 2.5 m		
22	1	0:30	S	0.00 m	am Fuß		(14/ 1:30), (14/ 2:00)
23	1	2:30	NW	(0.50 m)	am Fuß		(14/ 6:30), (15/21:15)
24	15	21:30	112°	1.20 m		+ 32°	
25	1	22:15	168°	4.10 m		+ 56°	
26	1	22:45	158°	2.70 m		- 10°	(15/23:15), (15/ 0:00)
27	1	9:00	154°	2.80 m		- 4°	(16/21:00), (16/21:30)
28	16	22:15	138°	0.65 m		- 16°	
29	1	22:30	128°	3.80 m		- 10°	
30	1	23:30	141°	0.60 m		+ 13°	(16/10:30), (17/21:45)
31	17	22:00	96°	2.15 m		- 45°	
32	1	22:15	32°	1.10 m		- 64°	
33	1	22:30	351°	2.10 m		- 41°	
34	1	23:00	281°	3.25 m		- 70°	(18/20:00), (18/21:00)
35	18	22:00	37°	0.70 m		+ 116°	
36	1	22:30	230°	0.20 m		- 167°	(18/ 9:30), (19/21:15)
37	19	21:30	269°	0.70 m		+ 39°	
38	1	22:00	55°	2.65 m		+ 146°	
39	1	22:45	134°	1.00 m		+ 89°	
40	1	23:15	103°	2.30 m	~ 1.5 m	- 31°	
	1	0:00			~ 1.5 m		
	1	1:00			~ 1.5 m		
	1	1:30			~ 1.5 m		
41	1	11:00	11°	0.50 m		- 92°	(20/21:15), (20/21:30)
42	20	21:45	114°	0.30 m		+ 103°	(20/22:15), (20/22:45)
43	1	23:15	26°	0.35 m		- 88°	(20/23:45), (21/21:45)
44	21	22:15	70°	1.00 m		+ 44°	
45	1	22:45	34°	2.20 m	~ 1 m	- 36°	
46	1	23:15	243°	2.10 m		- 151°	(21/ 0:00), (21/11:00)
47	22	21:15	304°	0.60 m		+ 61°	
48	1	21:45	42°	3.80 m		+ 98°	
49	1	22:15	50°	2.50 m	~ 1 m	+ 8°	
	1	23:15			~ 2 m		
	1	0:00			~ 1 m		
50	1	9:30	91°	4.40 m		+ 41°	(23/21:00)
51	23	21:45	42°	0.30 m		- 49°	
52	1	22:15	59°	2.80 m		+ 17°	
53	1	22:45	42°	0.80 m		- 17°	(23/23:45), (24/21:00)
54	24	21:45	335°	1.60 m		- 67°	
55	1	22:45	277°	1.35 m		- 58°	
56	1	23:30	285°	0.90 m		+ 8°	
57	1	9:30	311°	2.25 m		+ 26°	(25/20:00), (25/21:00)
58	25	22:00	60°	0.30 m		+ 109°	(25/22:30), (26/11:00)

Tab. 15. Meßdaten von ♂ 2.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n _i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1		21:00	Startposition				(2/22:00), (3/22:00)
2	3	23:00	90°	0.20 m			(3/ 0:00), (5/20:30)
3	5	22:00	338°	1.50 m		- 112°	(5/23:30), (6/21:00)
4	6	22:00	293°	0.25 m		- 45°	(6/22:30), (13/ 9:30)
5	14	21:00	62°	0.30 m		+ 129°	(14/21:30)
6		22:00	38°	1.30 m	~ 4 m	- 24°	
		22:05			~ 6 m		
		22:10			> 6 m		
		22:45			> 6 m		
		23:00			> 6 m		
		4:00			> 6 m		
		4:45			> 6 m		
7		6:30	S	0.10 m	am Fuß		(15/21:15)
8	15	21:30	N	0.40 m	am Fuß		
9		21:45			~ 3 m		
		21:52			~ 4 m		
		22:15			~ 5 m		
		22:45			> 6 m		
		23:15			> 6 m		
		0:00			> 6 m		
10		9:00	0°	0.80 m		- 38°	(16/21:00), (19/21:15)
11	19	21:30	337°	0.80 m		- 23°	
12		22:00	240°	1.30 m		- 97°	(19/22:45), (19/11:00)
13	20	21:15	150°	0.40 m		- 90°	
14		21:30	292°	0.85 m		+ 142°	
15		21:45	324°	1.95 m		+ 32°	
16		22:15	315°	1.70 m		- 9°	(20/22:45), (20/23:45)
17		1:00	140°	0.30 m		- 175°	
18		11:00	350°	0.45 m		- 150°	
19	21	21:15	275°	7.30 m		- 75°	
20		21:30	310°	1.15 m		+ 35°	(21/21:45)
21		22:00	89°	0.80 m		+ 139°	(21/22:15), (21/11:00)
22	22	21:15	20°	6.10 m		- 69°	
23		21:45	61°	1.85 m		+ 41°	(22/22:15), (22/ 0:00)
24		9:30	243°	0.85 m		- 178°	(23/21:00), (26/11:00)
25	27	21:15	156°	0.20 m		- 87°	
26		21:45	15°	0.70 m		- 141°	
27		22:15	118°	1.25 m		+ 103°	(27/23:15), (27/ 9:30)
28	28	21:15	62°	2.95 m		- 56°	
29		22:00	130°	1.30 m		+ 68°	(28/22:30), (28/23:30)
30		10:00	242°	1.00 m		+ 112°	
31	29	21:15	238°	0.50 m		- 4°	(29/22:15), (29/23:15)
32		10:00	129°	0.50 m		- 109°	
33	30	21:15	134°	0.40 m		+ 5°	(30/21:45), (30/ 9:30)

Tab. 16. Meßdaten von ♂ 3.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n _i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	I	21:00	Startposition				
2	2	22:00	153°	3.90 m			
3	I	22:30	196°	3.25 m		+ 43°	(2/23:00), (2/12:00)
4	3	21:00	230°	0.30 m		+ 34°	
5	I	22:00	3°	0.50 m		+ 133°	(3/23:00), (4/21:00)
6	4	22:00	100°	3.40 m		+ 97°	
7	I	23:00	110°	0.30 m		+ 10°	(5/20:30), (5/21:00)
8	5	22:30	77°	23.40 m		- 33°	
9	I	23:30	95°	5.95 m		+ 18°	
10	I	0:30	122°	13.70 m		+ 27°	(5/ 1:00), (6/21:00)
11	6	22:00	105°	10.10 m		- 17°	(6/22:30), (6/23:00)
12	I	10:00	63°	1.70 m		- 42°	(7/21:00)
13	7	22:00	157°	1.15 m	~ 3 m	+ 94°	
14	I	22:45	N	0.00 m	am Fuß		
15	I	23:30	130°	0.50 m		- 27°	
16	I	8:30	130°	1.70 m		0°	(8/21:00), (13/21:30)
17	13	22:00	89°	0.70 m		- 41°	
18	I	22:30	308°	0.40 m		- 141°	
19	I	23:00	247°	0.60 m		- 61°	(13/ 0:00), (13/ 9:30)
20	14	21:00	255°	2.20 m		+ 8°	
21	I	21:30	95°	0.90 m		- 160°	(14/22:00)
22	I	22:45	135°	1.10 m	~ 0.5 m	+ 40°	
	I	23:15			~ 2.5 m		23:45 0:30
	I	1:15			~ 3 m		2:00 2:30
	I	3:00			~ 2.5 m		4:00
23	I	4:45	S	0.00 m	am Fuß		(14/ 6:30), (15/21:30)
24	15	22:15	80°	0.70 m		- 55°	(15/22:45)
25	I	23:15	160°	0.15 m		+ 80°	(15/ 0:00)
26	I	9:00	240°	0.30 m		+ 60°	(16/21:00), (18/ 9:30)
27	19	21:15	120°	2.50 m		- 120°	
28	I	21:45	110°	1.30 m		- 10°	
29	I	22:15	86°	13.00 m		- 24°	
30	I	22:45	116°	0.60 m	~ 1 m	+ 30°	
	I	23:15			~ 1.5 m		
31	I	0:00	65°	0.50 m		- 51°	(19/ 1:00), (19/11:00)
32	20	21:15	4°	1.55 m		- 61°	(20/21:30)
33	I	21:45	201°	1.05 m		- 163°	
34	I	22:15	136°	1.15 m		- 65°	
35	I	22:45	67°	1.90 m		- 69°	(20/23:15), (20/ 1:00)
36	I	11:00	152°	0.20 m		+ 85°	
37	21	21:15	314°	0.30 m		+ 162°	(21/21:45)
38	I	22:15	18°	0.30 m		+ 64°	(21/22:45), (21/ 0:00)
39	I	11:00	5°	0.50 m		- 13°	
40	22	21:15	200°	0.60 m		- 165°	(22/21:45)
41	I	22:15	109°	0.15 m		- 91°	(22/22:45), (22/ 9:30)
42	23	21:00	53°	0.70 m		- 56°	
43	I	21:45	147°	1.25 m		+ 94°	
44	I	22:15	98°	0.70 m		- 49°	
45	I	23:00	345°	0.40 m		- 113°	(23/23:45), (23/11:00)
46	24	21:00	30°	0.30 m		+ 45°	
47	I	21:45	257°	0.55 m		- 133°	(24/22:45), (25/10:00)
48	26	21:30	165°	4.30 m		- 92°	(26/22:00), (26/11:00)
49	27	21:15	88°	3.40 m		- 77°	(27/21:45), (27/ 9:30)
50	28	21:15	327°	1.35 m		- 121°	(28/22:00), (28/23:30)
51	I	10:00	71°	2.60 m		+ 104°	
52	29	21:15	268°	1.15 m		- 163°	
53	I	22:15	176°	0.75 m		- 92°	(29/23:15)
54	I	10:00	204°	1.20 m		+ 28°	
55	30	21:45	160°	11.90 m		- 44°	
56	I	22:30	222°	0.30 m		+ 62°	
57	I	23:00	9°	0.20 m		+ 147°	
58	I	9:30	93°	0.90 m		+ 84°	

Tab. 17. Meßdaten von ♂ 4.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n _i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1		21:00	Startposition				(2/22:00)
2	2	22:30	75°	0.70 m			
3		23:00	9°	0.90 m		- 66°	(2/12:00), (3/21:00)
4	3	22:00	20°	2.65 m		+ 11°	(3/23:00), (3/ 0:00)
5		12:00	60°	0.50 m		+ 40°	
6	4	21:00	100°	0.10 m		+ 40°	
7		22:00	60°	1.40 m		- 40°	(4/23:00)
8	5	20:30	63°	0.40 m		+ 3°	
9		22:30	335°	0.40 m		- 88°	(5/23:30), (6/21:00)
10	6	22:00	154°	0.95 m		+ 179°	(6/22:30), (7/ 8:30)
11	8	21:00	308°	0.45 m		+ 154°	(8/22:00), (11/21:30)
12	11	22:45	350°	0.55 m		+ 42°	(11/23:15), (11/ 9:00)
13	12	22:00	180°	1.20 m		- 170°	(12/22:30), (12/10:30)
14	13	21:30	324°	0.45 m		+ 144°	
15		22:00	264°	4.80 m		- 40°	
16		22:30	11°	0.70 m		+ 107°	(13/23:00), (13/ 9:30)
17	14	21:00	297°	1.00 m		- 74°	(14/21:30)
18		22:00	225°	1.05 m		- 72°	
19		22:45	230°	0.35 m		+ 5°	(14/23:15), (14/ 6:30)
20	15	21:15	32°	0.40 m		+ 162°	(15/21:30)
21		22:15	324°	0.45 m		- 68°	
22		22:45	249°	0.80 m		- 75°	(15/23:15), (19/11:00)
23	20	21:15	28°	0.45 m		+ 139°	
24		21:30	249°	0.50 m		- 139°	
25		22:00	230°	0.20 m	~ 2 m	- 19°	
		22:15			> 6 m		22:45 23:15 23:45 1:00
26		11:00	190°	0.50 m		- 40°	
27	21	21:15	165°	0.45 m		- 28°	
28		21:45	335°	0.25 m		+ 170°	(21/22:15), (21/11:00)
29	22	21:15	0°	0.20 m		+ 25°	(22/21:45)
30		22:45	340°	0.40 m		- 20°	
31		23:15	50°	0.30 m	> 6 m	+ 70°	
		0:00			> 6 m		
32		9:30	270°	0.20 m		- 140°	
33	23	21:00	0°	0.40 m		+ 90°	
34		21:45	284°	1.35 m		- 76°	
35		22:30	230°	1.90 m	~ 2 m	- 54°	
		23:00			~ 6 m		
		23:45			> 6 m		0:30 1:00
36		11:00	55°	0.45 m		- 175°	(24/21:00), (24/21:45)
37	24	22:45	178°	0.50 m		+ 123°	(24/23:30), (25/20:00)
38	25	21:00	324°	0.40 m		+ 146°	
39		22:00	294°	0.25 m		- 30°	
40		22:30	47°	0.30 m		+ 113°	
41		0:00	18°	1.15 m		- 29°	
42		10:00	84°	0.40 m		+ 66°	(26/21:30), (26/11:00)
43	27	21:15	149°	2.40 m		+ 65°	
44		21:45	44°	1.10 m		- 105°	(27/22:15), (27/ 9:30)
45	28	21:15	164°	3.10 m		+ 120°	
46		21:45	195°	0.70 m	> 6 m	+ 31°	
		22:30			> 6 m		
		23:30			> 6 m		
47		10:00	237°	2.10 m		+ 42°	
48	29	21:15	27°	1.00 m		- 110°	
49		22:15	277°	1.10 m		- 110°	(29/23:15), (29/10:00)
50	30	21:15	288°	3.05 m		+ 11°	(30/21:45)
51		22:30	230°	0.60 m	> 6 m	- 58°	
		23:00			> 6 m		
52		9:30	249°	0.80 m		+ 19	

Tab. 18. Meßdaten von δ 5.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n_i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	12	21:15	Startposition				(12/22:00), (15/21:30)
2	15	22:00	185°	0.20 m			(15/22:15), (15/ 0:00)
3		9:00	257°	0.15 m		+ 72°	(16/21:00), (18/21:00)
4	18	22:00	257°	2.55 m		0°	
5		22:30	225°	1.30 m		- 32°	(18/23:00), (19/21:30)
6	19	22:00	270°	0.60 m		+ 45°	
7		22:15	310°	1.00 m	> 6 m	+ 40°	
		22:30			> 6 m		
		23:00			~ 2.5 m		
8		23:30	140°	0.80 m		- 170°	
9		0:00	134°	3.20 m	> 6 m	- 6°	
		0:45			~ 6 m		
		1:15			~ 0.5 m		
10		1:30	0	0.00 m	am Fuß		(19/11:00), (20/22:15)
11	20	22:30	110°	0.30 m		- 24°	(20/22:45)
12		23:00	282°	0.30 m	> 6 m	+ 172°	
		23:30			> 6 m		
		0:00			> 6 m		
		1:00			> 6 m		
13		11:00	128°	1.50 m		- 154°	(21/21:00), (21/22:00)
14	21	22:15	312°	0.70 m		- 176°	
15		22:45	292°	0.85 m	> 6 m	- 20°	
		23:00			> 6 m		
		23:30			> 6 m		
16		0:00	NW		am Fuß		(21/11:00), (22/22:00)
17	22	22:30			> 6 m		
		23:00			~ 2.5 m		
18		23:45	144°	0.70 m		- 148°	
19		9:30	58°	11.70 m		- 86°	(23/21:00), (23/22:45)
20	23	23:30	55°	0.50 m		- 3°	
21		0:30	47°	0.40 m		- 8°	
22		1:00	228°	0.50 m		- 179°	(23/11:00), (24/21:45)
23	24	22:30	228°	0.40 m		0°	(24/23:30), (25/22:00)
24	25	22:30	69°	1.80 m		- 159°	(25/ 0:00), (28/10:00)

Tab. 19. Meßdaten von ♂ 6.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n_i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1		21:15	Startposition				(12/22:00)
2	12	22:45	205°	0.50 m			(12/23:15), (12/10:30)
3	13	21:15	141°	0.35 m		- 64°	
4		21:45	88°	1.35 m		- 53°	
5		22:15	55°	1.45 m		- 33°	(13/22:45), (14/21:45)
6	14	23:00	37°	8.05 m	~ 2 m	- 18°	
7		23:15	345°	0.50 m		- 52°	
8		23:30	106°	0.10 m		+ 121°	(14/ 0:00), (14/ 0:30)
9		4:00	106°	1.00 m		0°	(14/ 6:30), (15/21:30)
10	15	22:00	105°	0.50 m	> 6 m	- 1°	
		23:00			> 6 m		
		0:00			> 6 m		
11		9:00	S		am Fuß		(16/21:00), (16/22:00)
12	16	22:15			~ 0.5 m		
		22:30			~ 2.5 m		
		22:45			> 6 m		
		23:30			> 6 m		
13		10:30	O		am Fuß		(17/21:15), (19/21:30)
14	19	22:00	0°	0.85 m		- 105°	
15		22:30	38°	1.20 m		+ 38°	
16		22:45	54°	0.55 m		+ 16°	
17		23:00	271°	0.30 m		- 143°	(19/ 0:00), (19/11:00)
18	20	21:15	184°	0.75 m		- 87°	(20/21:30)
19		21:45	33°	0.20 m		- 151°	
20		22:15	105°	1.35 m		+ 72°	
21		22:30	40°	1.80 m		- 65°	
22		23:00	87°	2.20 m		+ 47°	(20/23:30)
23		0:00	134°	1.05 m		+ 47°	
24		1:00	19°	0.40 m		- 115°	
25		11:00	109°	0.85 m		+ 90°	(21/21:00), (25/23:15)

Tab. 20. Meßdaten von ♀ 1.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n _i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	I	16:00	Startposition				
2	I	21:00	185°	1.20 m			
3	I	22:00	140°	0.80 m	~ 3 m	- 45°	
		22:30			~ 5 m		
4	I	23:00	210°	0.70 m		+ 70°	
5	I	23:30	260°	1.65 m		+ 50°	
6	I	0:00	310°	1.50 m		+ 50°	
7	I	12:00	280°	1.20 m		- 30°	(2/21:00)
8	2	22:00	320°	1.60 m		+ 40°	(2/22:30), (2/12:00)
9	3	21:00	270°	0.30 m		- 50°	(3/22:00), (3/ 0:00)
10	I	12:00	220°	1.35 m		- 50°	(4/21:00), (4/22:00)
11	4	23:00	311°	0.30 m		+ 91°	(5/20:30), (7/21:00)
12	7	22:30	102°	0.50 m		+ 151°	(7/22:45), (7/23:30)
13	I	8:30	235°	0.15 m		+ 133°	(8/21:00), (16/21:00)
14	16	21:30	90°	0.60 m		- 145°	
15	I	22:00	4°	1.40 m		- 86°	(16/22:45), (18/22:30)
16	18	9:30	44°	0.70 m		+ 40°	(19/21:00)
17	19	21:30	10°	0.75 m		- 34°	
18	I	22:00	250°	0.50 m		- 120°	
19	I	22:30	195°	0.25 m		- 55°	(19/23:00), (20/21:30)
20	20	21:45	248°	0.25 m		+ 53°	
21	I	22:15	323°	0.60 m		+ 75°	(20/22:30)
22	I	23:00	100°	0.60 m		+ 137°	(20/23:30), (20/ 1:00)
23	I	11:00	114°	0.15 m		+ 14°	(21/21:00), (21/22:00)
24	21	22:15	353°	0.40 m		- 121°	(21/23:00)
25	I	23:30	12°	0.50 m		+ 19°	(21/ 0:15), (22/ 9:30)
26	23	21:00	217°	0.30 m		- 155°	
27	I	21:45	88°	1.75 m		- 129°	
28	I	22:00	70°	0.30 m	~ 2 m	- 18°	
		22:15			~ 4 m		
		22:45			> 6 m		
29	I	23:30	20°	0.40 m		- 50°	
30	I	0:15	86°	0.65 m		- 66°	(23/ 1:00), (24/21:45)
31	24	22:30	351°	0.70 m		- 95°	
32	I	23:30	31°	0.90 m		+ 40°	(24/ 9:30), (25/22:30)
33	25	0:00	232°	0.55 m		- 159°	(25/10:00), (26/11:00)
34	27	21:00	41°	0.45 m		+ 169°	
35	I	21:30	27°	0.65 m		- 14°	
36	I	22:00	47°	0.50 m		+ 20°	(27/23:00), (28/21:00)
37	28	22:00	314°	1.00 m		- 93°	(28/23:00), (29/10:00)
38	30	21:15	316°	1.60 m		+ 2°	
39	I	21:45	205°	0.20 m		- 111°	(30/22:15), (30/ 9:30)

Tab. 21. Meßdaten von ♀ 2.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n_i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1		16:00	Startposition				
2	1	21:00	40°	0.70 m			(1/22:00), (1/12:00)
3	2	21:00	265°	0.20 m		- 135°	(2/22:00), (3/21:00)
4	3	22:00	48°	0.60 m		+ 161°	
5		23:00	220°	0.15 m		- 88°	
6		0:00	82°	0.20 m		+ 122°	(3/12:00), (7/21:00)
7	7	22:30	178°	0.40 m		+ 96°	(7/22:45), (11/21:30)
8	11	22:45	170°	1.80 m		- 8°	(11/23:15), (13/21:15)
9	13	21:45	80°	0.25 m		- 90°	(13/22:15), (13/ 0:00)
10		9:30	320°	0.60 m		- 120°	(14/21:00)
11	14	21:45	207°	0.35 m		- 113°	
12		22:30	130°	0.90 m		- 77°	
		23:30			> 6 m		
		0:00			> 6 m		
		0:30			~ 6 m		
		0:45			~ 4 m		
		1:15			> 6 m		
		1:30			~ 6 m		
		2:00			~ 6 m		
13		2:30	214°	0.80 m		+ 84°	
14		2:45	325°	0.90 m		+ 111°	
15		3:00	220°	0.45 m		- 105°	(14/ 3:30), (14/ 6:30)
16	15	21:00	268°	0.40 m		+ 48°	
17		21:30	119°	0.25 m		- 149°	
18		22:30	74°	0.40 m		- 45°	
19		22:45	74°	1.00 m	~ 1 m	0°	
		23:00			> 6 m		
		23:15			> 6 m		
		0:00			> 6 m		
20		9:00	130°	1.20 m		+ 56°	(15/21:00), (15/21:30)
21	16	22:00	158°	5.90 m	am Fuß	+ 28°	
		22:15			~ 2 m		
		22:30			~ 4 m		
		22:45			> 6 m		
		23:30			> 6 m		
22		10:30	196°	0.30 m		+ 38°	(17/21:15), (19/ 0:15)
23	19	11:00	20°	0.70 m		- 176°	(20/21:15), (20/21:30)
24	20	21:45	77°	0.25 m		+ 57°	
25		22:15	84°	0.90 m		+ 7°	
26		22:30	92°	1.25 m		+ 8°	
27		22:45	225°	3.50 m		- 133°	
28		23:30	2°	0.35 m		+ 137°	(20/ 0:00), (20/ 1:00)
29		11:00	172°	0.20 m		+ 170°	(21/21:00), (21/22:00)
30	21	22:15	201°	0.60 m		- 29°	
31		23:00	260°	1.25 m		+ 59°	
32		23:30	329°	1.45 m		+ 69°	(21/ 0:15)
33		11:00	72°	0.40 m		- 103°	
34	22	21:00	71°	0.40 m		- 1°	
35		21:30	344°	0.65 m		- 87°	
36		22:00	216°	1.35 m		- 128°	
37		22:30	178°	2.00 m		- 42°	
38		23:00	65°	0.80 m		- 113°	(22/23:45), (23/21:45)
39	23	22:15	203°	0.80 m		+ 138°	(23/22:45)
40		23:30	193°	1.50 m		- 10°	
41		0:15	119°	0.85 m		- 74°	
42		1:00	268°	0.35 m		+ 149°	(23/11:00), (24/21:45)
43	24	22:30	73°	0.60 m		+ 165°	(24/23:30), (25/22:00)
44	25	22:30	104°	1.90 m		+ 31°	(25/ 0:00)
45		10:00	100°	1.10 m		- 4°	
46	26	21:15	179°	2.50 m		+ 79°	
47		21:45	190°	0.75 m		+ 11°	(27/21:00), (27/21:30)
48	27	22:00	354°	0.60 m		+ 164°	(27/23:00), (29/23:15)
49	29	10:00	350°	1.70 m		- 4°	(30/21:15), (30/21:45)
50	30	22:15	335°	0.50 m	~ 6 m	- 15°	
		23:00			> 6 m		
51		9:30	40°	1.35 m		+ 65°	

Tab. 22. Meßdaten von ♀ 3.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n _i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	1	16:00	Startposition				
2	1	22:30	275°	1.20 m			
3	1	23:00	230°	0.60 m		+ 50°	(1/23:30), (1/ 0:00)
4	1	12:00	350°	1.30 m		+ 20°	(2/21:00), (4/21:00)
5	4	22:00	338°	0.25 m		- 12°	(4/23:00), (7/22:45)
6	7	8:30	44°	0.40 m		+ 66°	(8/21:00)
7	8	22:00	16°	0.60 m		- 28°	(8/22:30), (14/23:00)
8	14	6:30	115°	0.30 m		+ 99°	(15/21:00)
9	15	22:00	3°	0.40 m		- 112°	(15/23:00)
10	1	23:15	210°	0.40 m		- 153°	(15/ 0:00), (16/21:00)
11	16	21:30	270°	0.25 m		+ 60°	(16/22:30), (17/20:00)

Tab. 23. Meßdaten von ♀ 4.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n _i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	1	16:00	Startposition				(1/21:00), (1/22:00)
2	1	22:30	265°	0.15 m			(1/23:00)
3	1	23:30	115°	0.20 m		- 150°	(1/ 0:00)
4	1	12:00	230°	0.20 m		+ 115°	(2/21:00), (3/21:00)
5	3	22:00	280°	0.40 m		+ 50°	(3/23:00), (4/21:00)
6	4	22:00	338°	0.25 m		+ 58°	(4/23:00), (5/20:30)
7	5	22:00	118°	2.00 m		+ 140°	(5/22:45), (20/21:15)
8	20	22:15	12°	2.45 m		- 106°	
9	1	22:30	30°	1.40 m	~ 1 m	+ 18°	
		22:45			> 6 m		
		23:30			~ 5 m		
10	1	0:00	72°	1.80 m		+ 42°	
11	1	1:00	155°	1.55 m		+ 83°	(20/11:00), (21/21:30)
12	21	22:00	302°	1.15 m		+ 147°	(21/22:15)
13	1	23:00	353°	0.90 m		+ 51°	(21/23:30), (21/ 0:15)
14	1	11:00	220°	0.20 m		- 133°	(22/21:00)
15	22	21:30	306°	0.25 m		+ 86°	(22/22:00), (22/23:45)
16	1	9:30	37°	3.55 m		+ 91°	(23/21:00), (23/21:45)
17	23	22:15	84°	0.40 m		+ 47°	
18	1	22:45	68°	0.20 m		- 16°	
19	1	23:30	262°	0.70 m		- 166°	(23/ 0:00), (25/20:00)
20	25	21:00	4°	0.25 m		- 102°	
21	1	22:00	31°	1.10 m		+ 27°	
22	1	22:30	43°	2.50 m		+ 22°	
23	1	23:45	54°	0.30 m		+ 11°	(25/ 0:15), (26/11:00)
24	27	21:00	169°	0.30 m		+ 115°	(27/21:30)
25	1	22:00	276°	0.40 m		+ 107°	(27/23:00), (29/23:15)
26	29	10:00	223°	0.35 m		- 53°	
27	30	21:15	295°	0.60 m		+ 72°	
28	1	21:45	75°	1.20 m		+ 140°	
29	1	22:30	186°	4.40 m		+ 111°	
30	1	23:00	168°	1.10 m		- 18°	
31	1	9:30	318°	0.70 m		+ 150°	

Tab. 24. Meßdaten von ♀ 5.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n_j	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	9	21:00	Startposition				(9/23:00), (12/10:30)
2	13	21:15	353°	0.35 m			(13/21:45), (14/21:00)
3	14	21:45	268°	1.35 m	~ 0.5 m	- 85°	
4	1	22:00	122°	0.30 m		- 146°	(14/22:30), (19/ 0:15)
5	19	11:00	240°	0.30 m		+ 118°	
6	20	21:15	232°	2.90 m		- 8°	(20/21:30), (20/ 1:00)
7	1	11:00	250°	0.35 m		+ 18°	
8	21	21:00	300°	2.85 m		+ 50°	
9	1	21:15	300°	0.30 m	~ 1 m	0°	
	1	21:30			~ 1 m		
	1	21:45			~ 5 m		
	1	22:00			~ 2 m		
10	1	22:15	255°	1.20 m		- 45°	
11	1	23:00	173°	0.40 m		- 82°	(21/23:30), (22/21:30)
12	22	22:00	278°	0.75 m		+ 105°	(22/22:30), (22/23:45)
13	1	9:30	273°	0.30 m		- 5°	(23/21:00)
14	23	21:45	212°	0.85 m		- 61°	
15	1	22:15	218°	1.15 m		+ 6°	(23/22:45), (24/21:45)
16	24	22:30	340°	0.30 m		+ 122°	(24/23:30), (25/20:00)
17	25	21:00	10°	0.40 m		+ 30°	(25/22:00), (25/ 0:00)
18	1	10:00	311°	0.20 m		- 59°	(26/21:15), (26/11:00)
19	27	21:00	192°	0.25 m		- 119°	(27/21:30), (27/ 9:30)
20	28	21:00	359°	0.30 m		+ 167°	(28/22:00), (28/23:30)
21	1	10:00	167°	1.20 m		+ 168°	(29/21:15)
22	29	22:15	145°	6.20 m	~ 1 m	- 22°	
	1	23:15			~ 1.5 m		
	1	23:45			~ 1.5 m		
23	1	10:00	334°	0.45 m		- 171°	
24	30	21:15	213°	1.85 m		- 121°	
25	1	21:45	25°	0.90 m		+ 172°	(30/22:15), (30/ 9:30)

Tab. 25. Meßdaten von ♀ 6.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n_i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	12	21:15	Startposition				(12/22:00), (12/10:30)
2	13	21:30	238°	0.65 m			(13/22:00), (13/ 9:30)
3	14	21:00	155°	0.30 m		- 83°	
4		21:30	358°	3.50 m		- 157°	
5		22:00	123°	0.40 m		+ 125°	(14/22:45), (14/ 6:30)
6	15	21:15	250°	0.60 m		+ 127°	(15/21:30), (19/11:00)
7	20	21:15	142°	3.15 m		- 108°	(20/21:30)
8		22:00	320°	0.25 m		+ 178°	
9		22:15	354°	2.25 m		+ 34°	(20/22:45), (20/ 1:00)
10		11:00	61°	0.90 m		+ 67°	
11	21	21:15	206°	2.75 m		+ 145°	
12		21:45	42°	0.65 m		- 164°	(21/22:15), (21/11:00)
13	22	21:15	124°	1.35 m		+ 82°	(22/21:45)
14		22:15	170°	0.50 m	~ 4 m	+ 46°	
		22:45			> 6 m		
		23:15			> 6 m		
		0:00			> 6 m		
15		9:30	SW	0.00 m			(23/21:00)
16	23	21:45	190°	1.50 m		+ 20°	(23/22:30), (25/22:30)
17	25	0:00	198°	1.20 m		+ 8°	(25/10:00), (26/11:00)
18	27	21:15	24°	2.60 m		- 174°	
19		21:45	340°	0.60 m	~ 0.5 m	- 44°	
20		22:15	NO	0.00 m			(27/23:15), (27/ 9:30)
21	28	21:15	290°	1.30 m		- 50°	

Tab. 26. Meßdaten von ♀ 7.

Position	Nacht	Zeit (MESZ)	Richtung	n_i	Höhe am Baum	ρ	Kontr. o. Änderung (Nacht/Uhrzeit)
1	26	22:30	Startposition				(26/23:15), (27/22:00)
2	27	23:00	280°	10.80 m			(27/ 9:30), (28/21:00)
3	28	23:00	314°	1.40 m	> 6 m	+ 34°	
4		23:30	314°	0.40 m		0°	
5		10:00	260°	0.65 m		- 54°	(29/21:15)
6	29	22:15	9°	1.55 m		+ 109°	(29/23:00)

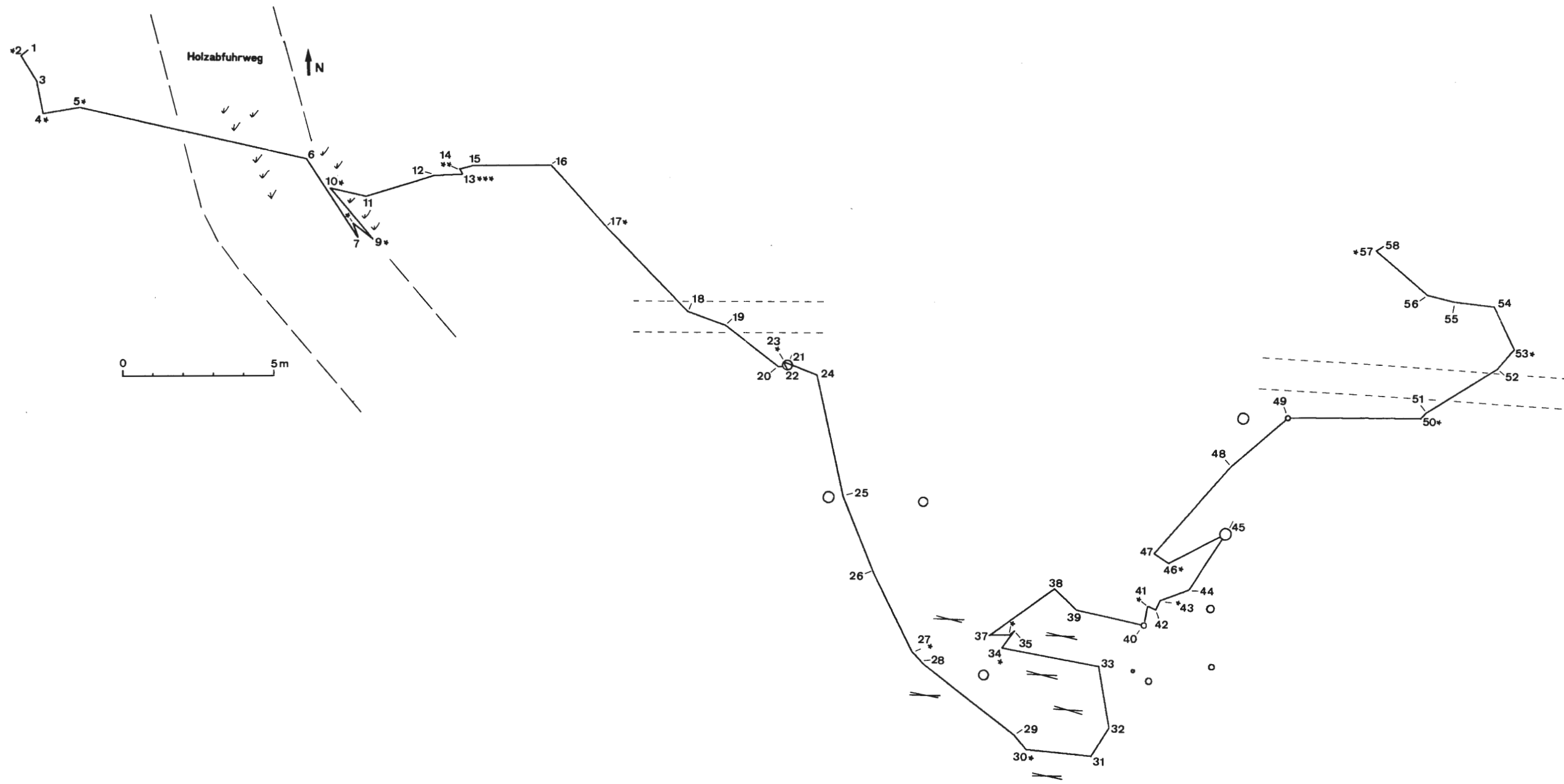


Abb. 4. Wegekarte von ♂ 1.

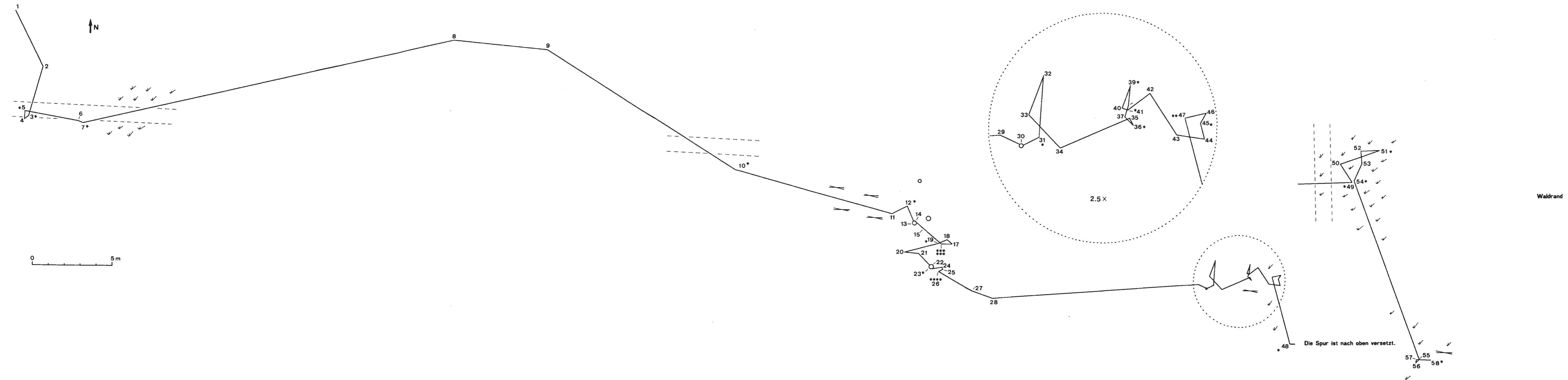


Abb. 6. Wegekarte von ♂ 3.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen aus dem Westfälischen Provinzial-Museum für Naturkunde](#)

Jahr/Year: 1989

Band/Volume: [51_1_1989](#)

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: [Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald \(Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente\)* 3-71](#)