Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland (Westf.)

G.-H. Althoff, M. Ewig, J. Hemmer, P. Hockmann,
M. Klenner, F.-J. Niehues, R. Schulte, F. Weber

Inhaltsverzeichnis

Summary 4
1. Einleitung 5
2. Material und Methode 7
2.1. Die untersuchte Art 7
2.2. Das Untersuchungsgebiet 7
2.3. Die Untersuchungsfläche 8
2.4. Messung der Witterungsdaten 8
2.5. Fangen der Tiere 8
2.5.1. Bodenfallen 8
2.5.2. Baumfallen 9
2.6. Durchführung der Fänge 10
2.7. Markieren und Wiegen der Tiere im Labor 10
2.8. Die Schätzung der Abundanz 12
2.9. Statistische Tests 20
3. Ergebnisse 21
3.1. Saisonalität 21
3.2. Fangraten, Ein- und Auswanderung 24
3.3. Die Witterungsabhängigkeit der Fangraten 30
3.4. Die Schätzwerte der Abundanzen 35
3.5. Reproduktion 39
3.6. Mortalitätsraten und Anteile der Generationen am Frühjahrsbestand 41
3.7. Gewichtsentwicklung während der Frühjahrssaison und Gewichtsverluste in der Dormanzperiode 42
3.8. Die postecdysiale Reifung 46
3.9. Indirekte Hinweise auf Bedingungen der Larvalentwicklung 47
4. Diskussion 49
4.1. Kritik des Jolly-Seber-Modells 49
4.2. Die Stabilität der untersuchten Subpopulation 53
4.3. Abhängigkeit der Reproduktion 54
4.4. Strategien der Risikoverteilung 56
4.5. Dichteabhängige Prozesse? 59
Literaturverzeichnis 61

Summary

Results of a ten-years census in a subpopulation of *Carabus auronitens* from the Münster county (Westph.)

1. In order to test predictions of the deterministic and stochastic population model the size and other parameters of a local group of the carabid beetle *Carabus auronitens* have been recorded since spring 1982.

2. *Carabus auronitens* is abundant in forests of the Westphalian Lowlands southwest of Münster. Inside a forest (a Querco-Carpinetum which is somewhat altered by forestry) an area of 55.5 m x 36 m was fenced (the fence is not beetle-proof). In 1982 114 pitfall traps were exposed inside the enclosure; in 1989 additionally 54 traps were set. To record immigration and emigration 66 traps were exposed at the outside of the fence. During activity seasons of adults the traps were opened twice a week for 1 night. The trapped beetles were individually marked. From the number of catches and the sequence of recatches of marked individuals the density of the local group (that means the number of individuals being present on the fenced area during 1 night) has been calculated by the JOLLY-SEBER-model.

3.1. *Carabus auronitens* is a spring breeder with summer larvae and teneral adults obligatorily active during late summer/autumn („autumn season"). Old (surviving) beetles were not active during autumn season, but spent a dormancy period over approximately 9 months. Start of spring season depended on weather conditions. The earliest start observed was in the middle of March. Spring season ended between end of May and end of June. Autumn season started between middle of August and end of September, it ended between beginning and end of October.

3.2. Often more than 100 beetles were caught per night, and often more than 50% of the beetles trapped were already marked. In most autumn seasons the portion of females in the number of catches and in the number of observed individuals exceeded 50%; in the spring, however, the portions of females were mostly smaller than 50%, even if the portions had been greater in the previous autumn season. There are hints that during spring seasons the activity behaviour of females differed individually to a larger extent than that of males.

3.3. The number of catches depended strongly on air temperature at early night (correlations coefficients often exceeded 0.9). The temperature reaction, however, changed during the spring season. The number of catches did not depend on air humidity. – Some beetles were also active on trees. Sometimes, tree climbing activity depended on air temperature as well as on air humidity.

3.4. During the decade of investigation the average density of active individuals (that means the average number of individuals being present in 1 night on the investigation area) varied between 252 and 535 in the spring seasons and between < 20 and 370 in the autumn seasons. In some autumn seasons the portion of the average density of females exceeded 50 %, whereas in some spring seasons the average density of females was smaller than that of males (cf. 3.2.). Possibly, in some spring seasons the density of females was underestimated by the JOLLY-SEBER-model (because of individual differences in the activity behaviour ?).

3.5. The reproduction rate was estimated from the average density of individuals in the autumn and from the average density of individuals in the spring of the same year. The number of offspring per female varied between < 0.10 and 2.34.

3.6. The oldest individuals recaught were marked 2 1/2 years before. Thus, in spring at least 3 adult generations were active. After a year with poor reproductive success the portions of parental generations were high in the local group.

3.7. Males and females showed high body weights at the end of the spring season, thus being prepared for the long dormancy period. During dormancy they live on substances stored in the fat body. The average weight of males was highest at the end of the spring season. In years with reproductive success the average weight of females considerably increased already during April. However, in years with poor reproduction the average weight of females did not exceed the expected weight which can be calculated from the average weight observed in males. Thus, it seems that – to a certain extent – weight development of females reflected intensity of egg production.

3.8. Postecdysial ripening comprises sclerotization of cuticle, deposition of endocuticle and development of fat body. To a certain extent, average duration of postecdysial ripening differed between the years of investigation (3 – 5 weeks), probably indicating different food supply. During postecdysial ripening weight increased by 40 to 50%.

3.9. In some years differences of body size were observed between beetles hatching early and late, respectively. Differences of body size were also observed between beetles from different years. Adult body size seems to reflect conditions during larval development.

4.1. The reliability of the JOLLY-SEBER-model to estimate densities of individuals is discussed. The application of the model requires high catching and recatching rates.

4.2. The reproductive success calculated from the JOLLY-SEBER-estimations of the average densities depended on the average temperature in May ($r = 0.86$; $p < 0.01$). Calculated on the basis of the number of individuals observed the reproductive success was correlated with the average temperature in May by $r = 0{,}79$ ($p < 0.01$). Low temperature during May seemed to arrest oogenesis.

4.3. If reproductive failure does not continue longer than 2 – 3 years, the survival of the local group under study is not endangered. The group will survive by its old generations (strategy of temporal spreading of risk). Since 1853 no case was observed that 3 or more years with pessimal temperature in May succeeded one another. Thus, by the composition of several generations the *Carabus auronitens* population seems to be adapted to climatic spring conditions characteristic of the Westphalian Lowlands. – Moreover there are hints at strategies of spatial spreading of risk (asynchronously fluctuating local groups).

4.4. There is no evidence for the efficacy of density-dependent processes. The coefficient of correlation between rate of reproduction and density of adults in spring did not significantly deviate from zero.

1. Einleitung

Ein fundamentales Problem der Populationsökologie ist die Analyse derjenigen Prozesse, die das Aussterberisiko von Pflanzen- und Tierpopulationen mindern können. Das Problem ist deshalb von grundlegender Bedeutung, weil die Stabilität der Populationen in Raum und Zeit Voraussetzung ist für Evolution und Erhaltung der Vielfalt des Lebens auf der Erde. Der heutige rapide Rückgang der Artenvielfalt, die qualitative Verarmung der Biosphäre, die wir mit Sorge beobachten, ist eine Folge davon, daß die natürlichen Prozesse, die für das Überleben der Populationen entscheidend sind, durch menschlichen Einfluß zunehmend gestört werden. Die Kenntnis dieser Prozesse ist eine Voraussetzung, um Populationen und damit Arten gezielt schützen zu können.

Um die natürliche Stabilität der Populationen[1] zu erklären, werden schon seit längerem zwei gegensätzliche Hypothesen vertreten (z. B. BODENHEIMER, 1928; NICHOLSON, 1933). Die deterministische Hypothese nimmt an, daß bereits auf dem Niveau lokaler Gruppen (Subpopulationen) das Aussterberisiko auf Grund der Wirksamkeit regulativer Kräfte (d. h. dichteabhängiger Faktoren, die negative Rückkopplungen auslösen) klein sein kann (MAY, 1980). Vertreter der stochastischen Hypothese verweisen hingegen auf die Beobachtung, daß auch unter natürlichen Bedingungen lokale Gruppen häufig wenig stabil erscheinen. Nach ihrer Auffassung ist das Überleben auf Populationsniveau nur solange gesichert, wie das Aussterben lokaler Gruppen durch Neugründungen kompensiert werden kann (DEN BOER, 1968, 1970 a, 1973; ANDREWARTHA & BIRCH, 1984; HANSKI, 1991; HARRISON, 1991).

Die Kontroverse hat auch die populations-ökologische Erforschung der Laufkäfer erfaßt. Auf die Wirksamkeit biotischer Faktoren, wie Konkurrenz, Prädation, Kannibalismus und insbesondere der verfügbaren Nahrung, wird von einer Reihe von Autoren hingewiesen (MURDOCH, 1966 a, b; GRÜM 1971, 1975; HEESSEN 1980, 1981; HEESSEN & BRUNSTING 1981, BRUNSTING und HEESSEN 1983, LENSKI, 1984; SOTA 1985 a, b). Einige Autoren fanden Hinweise auf dichteabhängige Effekte (BAARS & VAN DIJK, 1984 b; HEESSEN, 1980; HEESSEN & BRUNSTING, 1981; BRUNSTING & HEESSEN, 1983, 1984). Nach DEN BOER (1986 a, vgl. 1986 b) steht jedoch der entscheidende Nachweis noch aus: ob nämlich dichteabhängige Faktoren auch regulierend auf die Individuendichte einwirken, d. h. sowohl Positiv- als auch Negativwachstum erzwingen können. Nach diesem Autor werden Laufkäferpopulationen durch risikoverteilende Strategien stabilisiert: neben der Verteilung des Aussterberisikos auf asynchron fluktuierende lokale Gruppen (DEN BOER, 1979 a, 1981, 1985, 1991) ist auch die Verteilung des Risikos innerhalb lokaler Gruppen (auf unterschiedliche individuelle Phänotypen und verschiedene Generationen) für das Überleben von Laufkäfer-Populationen bedeutsam (VAN DIJK, 1972, 1979 a, 1982; DEN BOER, 1979 b).

Unseres Erachtens ist eine Entscheidung zwischen den antithetischen Hypothesen (möglicherweise im Sinne einer Synthese) weder durch Elaboration theoretischer Modelle noch durch Laborexperimente möglich. „Experimenta crucis" können allein „Experimente in der Natur" bzw. „Naturexperimente" sein (BRANDMAYR & WEBER, 1983). Im ersten Fall werden die Lebensbedingungen lokaler Gruppen geplant verändert (z. B. die Nahrungsversorgung), im zweiten Fall werden die Reaktionen lokaler Gruppen auf natürliche Veränderungen in der Umwelt, z. B. Abweichungen der Witterung vom Normalfall, analysiert. Beide Vorgehensweisen sind arbeitsintensiv und zeitaufwendig. Dies ist der Grund, warum bei Carabiden die Zahl von Experimenten in der Natur (HEESSEN, 1980; BRUNSTING & HEESSEN, 1984; LENSKI, 1984; GRÜM, 1971; VAN DIJK, 1973) sowie die Zahl analysierter Naturexperimente (BAARS & VAN DIJK, 1984 a; GRÜM 1986; NELEMANS u. a., 1989; VAN DIJK & DEN BOER, 1992) immer noch klein ist.

Wir haben uns entschieden, an einer lokalen Gruppe (Subpopulation) von *Carabus auronitens* das „Naturexperiment" zu analysieren. *Carabus auronitens* ist aus verschiedenen Gründen ein für die angeschnittene Fragestellung günstiges Objekt. Dichtedeterminierende Prozesse können, sofern sie überhaupt wirksam sind, am ehesten bei stenotopen und ungeflügelten (wenig vagilen) Arten erwartet werden. Beides trifft auf *Carabus auronitens* zu. Die Art ist weiterhin in der Umgebung von Münster so häufig, daß mit vertretbarem Aufwand repräsentative Stichproben erhoben werden können.

---

[1] Zum Populationsbegriff vgl. die Arbeit von HOCKMANN u.a. in diesem Heft.

Der gewählte methodische Ansatz erfordert die lückenlose Bestimmung der Individuendichte (= Abundanz: SCHWERDTFEGER, 1979, S. 25) über einen Zeitraum von vielen Jahren. Grundsätzlich sollte es möglich sein, statt der tatsächlichen Individuendichte einen der Individuendichte proportionalen Parameter zu verwenden, z. B. eine (normierte) Fangrate. In diesem Fall müßten – um wetterbedingte Unterschiede im Aktivitätsverhalten zu eliminieren – die Fangbecher ununterbrochen über längere Zeiträume geöffnet sein, z. B. während der gesamten Dauer der Aktivitätssaisons. Dies würde die tägliche Kontrolle der Fangfallen oder die Verwendung von tötenden Konservierungslösungen in den Fallen voraussetzen. Die erste Möglichkeit erfordert einen zu großen Zeitaufwand; die zweite erscheint uns nicht nur aus Gründen des Naturschutzes bedenklich: der zu messende Parameter, die Individuendichte, könnte durch die Messung selbst in einem relevanten Ausmaß verändert werden. Wir schätzen deshalb nach einem auf Fang, individueller Markierung und (vielfachem) Wiederfang basierenden Verfahren die tatsächliche Individuendichte. Witterungsbedingte Unterschiede im Aktivitätsverhalten sollten die Schätzwerte nicht oder nur wenig beeinflussen.

Es wird analysiert, wie die Individuendichte (insbesondere die effektive Reproduktionsrate) auf einen vom Normalfall abweichenden Witterungsverlauf reagiert und ob durch die aktuelle Individuendichte die Veränderung der Individuendichte in der Zukunft determiniert wird. Inzwischen liegt ein Zehn-Jahres-Zensus (1982-1991) vor, der erste Schlußfolgerungen zur Fragestellung erlaubt. Unseres Wissens wurde bei anderen Carabidenarten die tatsächliche Individuendichte bisher noch nicht über einen vergleichbar langen Zeitraum gemessen. – Das Untersuchungsprojekt wird fortgesetzt.

Wir danken Dr. W. FRHR. v. KETTELER, Münster, für die freundliche Erlaubnis, die Untersuchungen auf seinem Grundbesitz durchführen zu können. Herrn Dr. A. JANSSEN, Essen, danken wir für die Überlassung von Klimadaten. – Die Untersuchungen wurden mit Mitteln der Universität Münster und des Landschaftsverbandes Westfalen-Lippe finanziert. Die Untersuchungen wurden von der unteren Naturschutzbehörde der Stadt Münster und des Kreises Coesfeld genehmigt.

Die Untersuchungen des Jahres 1991 sind Teil eines Promotionsprojektes (PETER HOCKMANN).

2. Material und Methode

2.1. Die untersuchte Art

Carabus auronitens F. ist die einzige von vier Arten der Untergattung *Chrysocarabus*, die über den Südwesten Europas hinaus verbreitet ist. Ihr Areal erstreckt sich von den Pyrenäen über Mitteleuropa bis in die Karpaten. *Carabus auronitens* besiedelt Wälder des Hügellandes und der Gebirge, im Hochgebirge auch unbewaldete Flächen. Im Hochsauerland wurde die Art auf unbewaldeten Hochheiden nachgewiesen (GROSSESCHALLAU, 1981). An der Nordgrenze ihres Verbreitungsgebietes kommt sie in Wäldern des Flachlandes vor, im westfälischen Tiefland in nährstoffreichen Eichen-Hainbuchenwäldern auf staunassen Böden (GRIES u. a., 1973).

2.2. Das Untersuchungsgebiet

Die populationsdynamischen Untersuchungen an *Carabus auronitens* werden im Forst Tinnen, einem Waldgebiet ca. 10 km süd-westlich von Münster durchgeführt. Der lehmig-sandige Boden des Gebietes ist durch zeitweisen Wasserstau gekennzeichnet (Pseudogley). Die potentielle natürliche Vegetation ist eine Variante des Eichen-

Hainbuchenwaldes (Querco-Carpinetum), die artenarme Subassoziation Stellario-Carpinetum (Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwald; BURRICHTER, 1973). In der Baumschicht sind Stieleichen und Hainbuchen noch häufig. Daneben sind Rotbuchen vertreten, denen das Wachstum durch die Anlage von Entwässerungsgräben ermöglicht wurde. Diese deutlich sichtbaren anthropogenen Einflüssse stehen im Zusammenhang mit der Aufforstung des Gebietes vor ca. 150 Jahren (KLENNER, 1990).

Andere, seltener vertretene Baumarten sind Esche, Bergahorn, Birke; in einigen kleineren Schonungen sind Nadelbäume angepflanzt. Die spärliche Strauchschicht wird von jungen Bäumen und wenigen Sträuchern wie Weißdorn, Stechpalme, Heckenkirsche und Brombeere gebildet.

Auch die Krautschicht ist nur lückenhaft ausgebildet, sie besteht aus Sauerklee, Buschwindröschen, Efeu, verschiedenen Gräsern, Farnen und Moosen sowie den Keimlingen der genannten Baumarten. Der Boden ist großflächig vegetationsfrei und meist nur von einer etwa 3 cm dicken Schicht aus Fallaub bedeckt.

2. 3. Die Untersuchungsfläche

In einer hinsichtlich Bodenbeschaffenheit und Vegetation typischen und relativ homogen ausgebildeten Waldparzelle wurde 1982 die eigentliche, 2000 qm große Untersuchungsfläche (55,5 m x 36 m) ausgewählt und mit einem etwa 20 cm hohen Zaun aus „Wellplastik“ begrenzt, der 10-15 cm tief in den Boden eingelassen ist. Der Zaun unterbindet nicht den Individuenaustausch zwischen Untersuchungsfläche und Umgebung, sondern erhöht lediglich die Wiederfangrate. Es ist allerdings die Möglichkeit zu erwägen, daß Ein- und Auswanderung in unterschiedlichem Ausmaße erschwert sind (vgl. Kap. 3.2.).

Auf der Untersuchungsfläche sind Buchen zahlenmäßig am stärksten vertreten, Eichen stellen etwa 20% der Bäume. Der Anteil der Eichen unter den Bäumen mit einem Umfang von 1 m und mehr beträgt 65%. Junge Bäume, fast ausschließlich Buchen, bilden zusammen mit der Heckenkirsche eine spärlich ausgebildete Strauchschicht. Lediglich zwei kleinere Bereiche des Geheges weisen einen Krautbewuchs auf; der Boden ist lückenlos mit Fallaub bedeckt.

Auf dem Boden der Untersuchungsfläche befindet sich eine größere Menge Totholz: Baumstümpfe und verrottende Äste unterschiedlicher Stärke. An einer Stelle ist eine flache Bodensenke (≈ 45 qm) ausgebildet, die sich nach starken Regenfällen mit Wasser füllt.

2.4. Messung der Witterungsdaten

Witterungsdaten werden mit einem Thermohygrographen gemessen, der in der Nähe des Geheges auf dem Erdboden installiert ist (Genauigkeit der Temperaturmessung: ±0,5°C; der Messung der relativen Luftfeuchtigkeit: ±5%). Die Meßgenauigkeit des Thermohygrographen wird an jedem Fangtag mit einem Thermometer und einem Hygrometer überprüft; falls erforderlich wird der Thermohygrograph nachjustiert.

2.5. Fangen der Tiere

2.5.1. Bodenfallen

Die bodenaktiven Käfer werden mit Becherfallen gefangen. Im Gehege sind 168 Becherfallen in 8 Längsreihen mit je 21 Fallen angeordnet. Der Abstand zwischen den Reihen

beträgt 4 – 5 m, der Fallenabstand innerhalb einer Reihe 2 – 3 m. Bei der Errichtung des Geheges im Jahre 1982 waren 114 freistehende Fallen in 6 Reihen mit je 19 Fallen installiert worden. Im Herbst 1988 wurden unmittelbar an der Innenseite der Längsseiten der Gehegeumzäunung zusätzlich je 19 Fallen exponiert. Wegen der hohen Fängigkeit dieser Randfallen wurden im Frühjahr 1989 auch an den Querseiten der Gehegeumzäunung in jeder der 8 Reihen Randfallen eingerichtet. Um den Austausch von Tieren zwischen Gehege und Umgebung unmittelbar nachweisen zu können, wurden im Frühjahr 1990 am Außenrand der Gehegeumzäunung 66 Becherfallen gesetzt. – Jeder Falle ist eine Nummer zugeordnet.

Als Becherfallen werden 0,5 l Einmachgläser mit einer Tiefe von 10 cm und einem oberen lichten Durchmesser von 9 cm verwendet. Die ebenerdig eingegrabenen Gläser sind außerhalb der Fangnächte mit einem Glasdeckel verschlossen. Die Anzahl der fängigen Fallen pro Fangnacht ist manchmal etwas geringer als die Zahl der insgesamt exponierten Fallen, da gelegentlich einzelne Fallen während der Nacht mit Fallaub oder Regenwasser angefüllt werden. Die Fallen sind nicht mit einem Dach als Schutz vor Regen versehen, da Laufkäfer erfahrungsgemäß innerhalb einer Nacht nicht ertrinken.

2.5.2. Baumfallen

Die Baumaktivität von *Carabus auronitens* wurde 1987 von P. Hockmann und P. Schlomberg bei Untersuchungen zum individuellen Verhalten im Habitat mit Hilfe eines Radargerätes entdeckt (Hockmann u. a., 1989). Nach Sonnenuntergang ersteigen die Tiere häufig Bäume bis in Höhen von über 6 m; sie kehren in der Regel am selben Baumstamm und in derselben Nacht vor Sonnenaufgang zur Erdoberfläche zurück. Das Verhalten baumaktiver Käfer unterscheidet sich auffällig von dem bodenaktiver Tiere. Auf dem Boden wird *Carabus auronitens* leicht in Becherfallen gefangen; baumaktive Käfer hingegen vermeiden einen Absturz, indem sie Bereiche zu umgehen versuchen, auf denen die Klauen der Tarsen keinen Halt finden. – Zur routinemäßigen Erfassung der Baumaktivität entwickelte R. Schulte die Trichterfalle. Die Falle besteht aus einem aus Plastikfolie geformten Trichter (oberer Durchmesser: 22 – 28 cm cm, Höhe: 16 – 23 cm), in dessen untere Öffnung ein Plastik-Röhrchen (Durchmesser 5 cm, Länge 10 cm) eingesetzt wird. Der Trichter liegt dem Baumstamm an. Die Konstruktion der Falle, die Abb. 1 zu entnehmen ist, erlaubt Käfern entlang von 2 Leitstreifen aus Plastikfolie, die einen schmalen Durchlaß freilassen, den Aufstieg. Absteigende Tiere werden durch die Leitstreifen in den Trichter geleitet.

Die Wiederfangquote ist gering (≈ 30%), wenn nicht die Ventilfunktion des Durchlasses verstärkt wird. Bei den Untersuchungen im Jahre 1989 wurde der Durchlaßspalt zwischen den Leitstreifen der Trichterfallen nach Mitternacht (d. h. nach Aufstieg der Käfer, aber vor ihrer Rückkehr zum Erdboden) mit einem Plastikstreifen verschlossen. Die Fangwahrscheinlichkeit wurde mit individuell markierten Käfern bestimmt, die abends unterhalb des Durchlasses auf den Stamm gesetzt wurden und danach spontan den Baum erstiegen. Die Wiederfangquote betrug etwa 70% (n = 45). Bei den Untersuchungen im Jahre 1990 wurde auf den Verschluß des Durchlasses verzichtet; als Ersatz wurden, um ein Entweichen absteigender Käfer durch den Durchlaß zu erschweren, zusätzliche Leitelemente über dem Durchlaß angebracht (Abb. 1). Die Wiederfangquote betrug etwa 50% (n = 169). Die meisten Tiere wurden bereits am Morgen des nächsten Tages, einige wenige Tiere am übernächsten Tag zurückgefangen.

1988 wurden 35, 1989 weitere 35 Bäume im Gehege mit einer Trichterfalle versehen. Die Baumfallen werden zusammen mit den Bodenfallen fangbereit gemacht und kontrolliert.

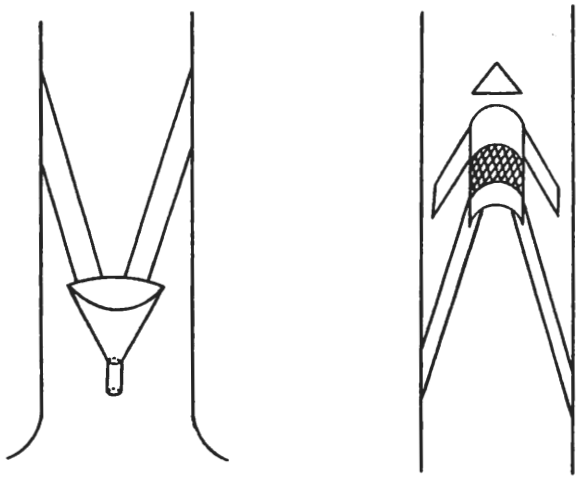


Abb. 1: Die Trichterfalle. Links ist der Trichter mit dem eingesetzten Fanggefäß am unteren Stammbereich eines Baumes dargestellt. Vom Trichter aus verlaufen 2 Leitstreifen aus Plastikfolie V-förmig nach oben. Rechts ist der in etwa 2 m Höhe auf der gegenüberliegenden Stammseite befindliche Durchlaß mit weiteren Leitelementen abgebildet, die die Ventilfunktion des Durchlasses verstärken.

2.6. Durchführung der Fänge

Während der Aktivitätsperioden der Imagines im Frühjahr und Spätsommer/Herbst werden die Fallen innerhalb und außerhalb des Geheges in der Regel zweimal pro Woche, außerhalb der jahreszeitlichen Aktivitätssaisons in größeren Abständen (meist einmal pro Woche), abends vor Sonnenuntergang geöffnet bzw. fangbereit gemacht. Die Bodenfallen werden am nächsten Morgen nach Sonnenaufgang wieder verschlossen, aus den Baumfallen wird das Plastikröhrchen entfernt. Die Fallen sind also jeweils nur für eine Nacht fängig.

Die gefangenen Imagines von *Carabus auronitens* werden einzeln in mit fortlaufender Nummer gekennzeichnete Plastikröhrchen überführt (Höhe 60 mm, Durchmesser 20 mm; mit kleinen Durchbohrungen, um eine ausreichende Luftzirkulation zu gewährleisten). Die Entsprechung von Röhrchen- und Fallennummern wird in einem Tagesprotokoll vermerkt. In den Becherfallen gefangene Carabidenlarven werden, ebenfalls einzeln, in Plastikröhrchen mit etwas Substrat überführt. Die Röhrchen sind entsprechend ihrer Numerierung auf Paletten angeordnet und werden in einer Kühltasche ins Labor transportiert. – Individuen anderer Carabidenarten werden sofort wieder freigelassen, nachdem ihre Anzahl protokolliert worden ist. Die ins Labor transportierten Tiere werden in der Regel noch am selben Tag wieder freigelassen, und zwar unmittelbar an der (jetzt verschlossenen) Falle, in der sie gefangen worden waren. Bei sehr großen Fängen ist das Aussetzen der Käfer erst am folgenden Tag möglich; die Käfer verbleiben dann während 1 Nacht in einem Klimaraum bei etwa 10°C.

2.7. Markieren und Wiegen der Tiere im Labor

Käfer, die im Gehege gefangen werden, werden individuell mit einem dauerhaften Schleifmarkenmuster gekennzeichnet. Käfer, die erstmals in einer Falle am Außenrand

des Geheges gefangen werden, werden individuell mit Lackfarben markiert (Lackstift der Marke Edding 751 oder 780); sie werden erst dann mit einem Schleifmarkenmuster gekennzeichnet, wenn sie im Gehege nachgewiesen werden.

Zur Markierung werden die Tiere mit CO_2 betäubt; mit einem Transformator-betriebenen Graviergerät werden Schleifmarken auf den Elytrenrippen angebracht. Je Rippe können drei Marken gesetzt werden (vorne, in der Mitte und hinten), auf den 6 Rippen des Käfers also maximal 18. Damit können theoretisch $2^{18} - 1$ (= 262.143) Tiere individuell markiert werden. Jedem Schleifmarkenmuster ist eine Nummer im Dezimalsystem zugeordnet.

Welches Markierungsmuster (d. h. welche individuelle Nummer) zu vergeben ist, geht aus dem sogenannten Erstfangprotokoll hervor, in dem die bereits vergebenen und die vorgesehenen Muster fortlaufend verzeichnet sind.

Frisch geschlüpfte Tiere mit sehr weichen Elytren können nicht mit Schleifmarken gekennzeichnet werden. Für diese Tiere wird das zu vergebende Markierungsmuster ‚reserviert'; die Tiere werden mit einem vorläufigen Farbmuster (individuell) markiert. Wenn sie bei einem späteren Wiederfang hinreichend gehärtet sind, wird die vorläufige Markierung durch das dauerhafte Schleifmarken-Muster ersetzt.

Von jedem gefangenen Tier, den neugefangenen wie den zurückgefangenen, wird auf einer elektronischen Laborwaage das Gewicht bestimmt (Genauigkeit: ±1 mg). Zusätzlich wird von den neugefangenen Tieren auf Millimeterpapier die Körperlänge gemessen (Mandibelspitze bis Elytrenspitze; Genauigkeit: ±0,5 mm). Von den im Spätsommer/Herbst gefangenen Tieren wird der Aushärtungsgrad der Elytren notiert (s. unten). Die Individual-Daten (einschließlich Geschlecht und besondere Kennzeichen wie z. B. Beschädigung oder Fehlen von Extremitäten oder eine besondere Ausprägung der Elytrenrippen) werden zusammen mit der Code-Nummer hinter der Fallennummer im Tagesprotokoll vermerkt.

In einem dritten Protokoll werden unter den Individuen-Nummern fortlaufend alle individuellen Daten notiert. Seit Frühjahr 1991 werden an Stelle dieses Protokolls die Daten des Tagesprotokolls im Computer gespeichert (Datenverwaltungsprotokoll „FileMaker").

Carabus auronitens-Larven werden nach dem Bestimmungsschlüssel von Hurka (1971) determiniert. Durch Ausmessen der Kopfkapselbreite werden die Larven einem der drei Entwicklungsstadien zugeordnet. Die mit CO_2 betäubten Tiere werden unter dem Binokular mit einem Okularmikrometer vermessen, das mit einem Objektmikrometer geeicht wurde (Genauigkeit: ± 0,05 mm bei 25-facher Vergrößerung).

Die im Spätsommer/Herbst (während der Schlüpfphase) gefangenen Individuen werden zusätzlich hinsichtlich des Grades der Exoskelettaushärtung untersucht. Der Aushärtungsgrad wird durch leichten Fingerdruck auf die Elytren ermittelt und nach folgenden Kriterien einer von vier Kategorien zuordnet:

– Flügeldecken sehr weich (sw): Exoskelett bietet noch keinerlei Schutz vor Druck, Deformationen der pergamentartigen Elytren bleiben erhalten;
– Flügeldecken weich (w): die Elytren leisten Druck bereits einen gewissen Widerstand, nach leichter Deformation wird die ursprüngliche Flügeldeckenform sofort wieder eingenommen.
– Flügeldecken fast hart (fh): Aushärtung des Exoskeletts fast abgeschlossen, die Elytren fühlen sich noch elastisch an.
– Flügeldecken hart (h): Deformation der Elytren durch leichten Fingerdruck nicht mehr möglich.

Die Methode ist nicht frei von subjektiven Einflüssen; sie erlaubt nicht die genaue Analy-

se der postecdysialen Reifung einzelner Tiere. Bei einer größeren Anzahl von Wiederfängen liefert sie jedoch ein verläßliches Bild des mittleren postecdysialen Reifungsprozesses in der jeweiligen Saison. Bewertungen, die von verschiedenen Personen durchgeführt werden, sind zumindestens hinsichtlich der Zuordnungen „sehr weich" und „hart" verläßlich.

2.8. Die Schätzung der Abundanz

Die Abschätzung der Anzahl der in einer Fangnacht auf der Untersuchungsfläche befindlichen Käfer (der „Individuendichte" oder „Abundanz") erfolgt nach dem Schätzverfahren von JOLLY (1965) und SEBER (1965). Das auf Fang, Markierung und Wiederfang basierende JOLLY-SEBER-Modell gestattet Schätzungen von Individuenzahlen auch für Gruppen, die mit anderen Gruppen in der Umgebung Individuen austauschen (zur Kritik an diesem Modell s. Kap. 4.1.).

Zur Anwendung dieser Methode sind mindestens drei, besser jedoch eine Serie von Fängen erforderlich. Die Käfer müssen fangspezifisch oder – wie im Rahmen dieser Untersuchung an *Carabus auronitens* – individuell markiert werden. Damit wird es möglich, von jedem in einer bestimmten Fangnacht gefangenen Tier die früheren und späteren Fangtermine zu bestimmen. Für jeden Fangtermin, mit Ausnahme des ersten und letzten, können die Anzahl der markierten Tiere auf der Untersuchungsfläche und die Individuendichte geschätzt werden, vorausgesetzt, der Anteil der gefangenen sowie der bereits markierten Tiere ist nicht zu klein. Das Verfahren erlaubt auch die Abschätzung der individuellen Verbleibewahrscheinlichkeit, der Anzahl der Abgänge (durch Auswanderung, Inaktivwerden und Tod) und der Anzahl der Zugänge (durch Geburt, Aktivwerden und Einwanderung) zwischen aufeinanderfolgenden Fangterminen.

Für die JOLLY-SEBER-Methode müssen wie für andere auf Fang, Markierung und Wiederfang basierende Methoden einige Voraussetzungen erfüllt sein (vgl. auch SOUTHWOOD, 1978, S. 92-95):

– eine dauerhafte Markierung;
– die Markierung darf Verhalten und Lebenserwartung der Tiere nicht beeinflussen; insbesondere muß die Fangwahrscheinlichkeit für markierte und unmarkierte Tiere gleich groß sein;
– die freigelassenen Tiere müssen sich mit den nicht gefangenen Tieren vermischen;
– die Individuen der untersuchten Art dürfen sich nicht konstant hinsichtlich der Fangwahrscheinlichkeit unterscheiden (CORMACK, 1972; CAROTHERS, 1973; GILBERT, 1973); nach Simulationsversuchen (HOCKMANN, unveröffentlicht) ist die Methode jedoch robust gegenüber saisonalen, auch asynchronen Veränderungen der individuellen Fangwahrscheinlichkeit, solange diese während einer Saison im Mittel gleich groß ist.

Zur Berechnung der Populationsparameter dienen die folgenden Notationen und Formeln (JOLLY, 1965):

i:	Nummer des Fangtages i
n_i:	Gesamtzahl der am Fangtag i gefangenen Tiere
s_i:	Anzahl der vom Fang i wieder freigelassenen Tiere
m_i:	Anzahl der am Fangtag i gefangenen markierten Tiere (Anzahl der Wiederfänge)
R_i:	Anzahl aller am Fangtag i freigelassenen Tiere, die später noch mindestens einmal wieder gefangen werden ($R_i \leq s_i$)
Z_i:	Gesamtzahl aller Tiere, die vor dem Fangtag i markiert wurden, nicht am Fangtag i gefangen wurden, später aber noch mindestens einmal wiedergefangen werden

M_i (geschätzte Anzahl markierter Tiere auf der Untersuchungsfläche am Fangtag i) = $s_i \cdot Z_i / R_i + m_i$

N_i (geschätzte Anzahl der Käfer am Fangtag i auf der Untersuchungsfläche = Abundanz = Individuendichte) = $M_i \cdot n_i / m_i$

a_i (Anteil der markierten Tiere im Fang am Fangtag i) = m_i / n_i

j_i (individuelle Wahrscheinlichkeit des Verbleibens, Verbleiberate, auf der Untersuchungsfläche zwischen den Fangtagen i und i+1) = $M_{i+1} / (M_i - m_i + s_i)$

$\sqrt[d]{j_i}$: Verbleibewahrscheinlichkeit (Verbleiberate) pro Tag (d = Anzahl der Tage zwischen den Fangtagen i und i+1)

$(1 - j_i)$: individuelle Abgangswahrscheinlichkeit (Schwundrate) zwischen den Fangtagen i und i+1

$N_i \cdot (1 - j_i)$: Anzahl der Abgänge zwischen den Fangtagen i und i+1

B_i (Anzahl der Zugänge zwischen den Fangtagen i und i+1) = $N_{i+1} - j_i \cdot (N_i - n_i + s_i)$

Var N_i (ein Maß für Schätzfehler, die durch kleine Fangzahlen oder durch eine Verletzung der Voraussetzungen des Modells bedingt sind; vgl. SOUTHWOOD, 1978, S. 110):
$= N_i \cdot (N_i - n_i) \cdot \{(M_i - m_i + s_i) \cdot 1/M_i \cdot (1/R_i - 1/s_i) + (1 - a_i) / m_i\}$

Als relevant gelten Schätzwerte der Abundanz nur dann, wenn die Bedingungen $n_i > 10\%$ N_i und $R_i > 5$ erfüllt sind.

Die JOLLY-SEBER-Methode liefert für jeden Fangtermin einen Schätzwert. Zur Bestimmung der Individuendichte (Abundanz) einer Saison werden entsprechend ihrer Varianz gewichtete Einzelwerte gemittelt:

$$N_{Saison} = \sum (N_i^2 / \sqrt{VarN_i}) / \sum (N_i / \sqrt{VarN_i})$$

Zur Berechnung der Abundanzen der Herbstsaisons dienen R_i- und Z_i-Tabellen, die die Termine der Herbstsaison und der folgenden Frühjahrssaison umfassen (Tab. 1 – 7). H*-F-Tabellen[2] liefern vertrauenswürdigere (höhere) Schätzwerte als H-Tabellen, die nur die Herbsttermine enthalten: ausgereifte Tiere suchen bereits ein Winterquartier auf, während noch neue schlüpfen; dennoch gelten früh ins Winterlager gegangene Tiere, da sie (z. T.) im Frühjahr wiedergefangen werden, in H*-F-Tabellen bis zum Ende der Herbstsaison als präsent (in H-Tabellen gelten sie nach dem letzten Fang als abgegangen). Zu Beginn einer Herbstsaison nehmen die geschätzten Abundanzwerte von Fangtermin zu Fangtermin zu, bis ein den (aktiven) Herbstbestand charakterisierender Abundanzwert erreicht wird, der meist bis zum Ende der Saison konstant bleibt. Zur Berechnung des Saisonwertes der Abundanz (N_{Saison}) werden die Einzelwerte N_i dieser „Plateauphase" gemittelt (Tab. 13). – Für die Frühjahrssaisons werden F-H-F*-Tabellen verwendet: Individuen, die bereits im vorausgegangenen Frühjahr bzw. im Herbst markiert wurden, gelten schon vor ihrem 1. Wiederfang im Frühjahr als präsent und werden in den Z_i-Tabellen berücksichtigt (bei Verwendung von F-Tabellen, die nur das Frühjahr umfassen, würden sie erst ab dem 1. Fang als auf der Fläche anwesend gelten). Maximale Abundanzwerte werden deshalb oft schon zu Beginn der Saison gemessen. Die Schätzwerte nehmen hingegen zum Ende des Frühjahrs ab, wobei nicht nur tote, sondern auch inaktiv werdende Tiere als Abgänge gewertet werden. Zur Berechnung des Saisonwertes der Abundanz (N_{Saison}) werden die ab etwa Mitte April bis zum Ende der Plateauphase gemessenen Einzelwerte (N_i) gemittelt (Tab. 13; Begründung in Kap. 3.4.). – Zur Berechnung der Abundanzwerte der ersten Saison dieser Untersuchung (F 1982) wurden F*-H-F-Tabellen verwendet, am Ende des Frühjahrs inaktiv werdende (überlebende) Tiere wurden also nicht als Abgänge gewertet. – F-H-F-Tabellen dürfen nicht zur Berechnung eines Herbstbestandes verwendet werden, da in diesem Fall nicht nur die frisch geschlüpften Tiere,

[2] Das Sternchen markiert die Saison, die geschätzt werden soll.

sondern auch die überlebenden (im Herbst inaktiven) Alttiere berücksichtigt würden (vgl. Kap. 3.6.). – Im Herbst 1987 wurden nur 4 Individuen auf der Untersuchungsfläche nachgewiesen (vgl. Tab. 8). Es konnte deshalb keine Schätzung nach dem JOLLY-SEBER-Verfahren durchgeführt werden. Der Saisonwert der Abundanz war wahrscheinlich kleiner als 20.

Tiere, die auswandern und innerhalb des durch die Z_i-Tabelle erfaßten Zeitraumes auf die Untersuchungsfläche zurückkehren, gelten ohne Unterbrechung als präsent. Der dadurch bedingte Schätzfehler ist vernachlässigbar.

i	Datum	n_i	s_i	m_i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
1	15.08.	5	5	0
2	16.08.	1	1	1	1
3	22.08.	25	25	3	-	3
4	25.08.	15	15	4	-	-	4
5	29.08.	18	18	10	-	-	4	6
6	01.09.	36	36	11	-	-	4	4	3
7	04.09.	30	30	15	-	-	2	1	3	9
8	08.09.	81	80	33	-	-	2	1	4	13	13
9	12.09.	119	116	47	-	-	-	1	1	6	5	34
10	15.09.	118	118	91	-	-	-	-	2	2	4	14	69
11	18.09.	124	124	87	-	-	1	-	1	-	1	1	16	62
12	22.09.	129	126	87	-	-	-	-	1	1	-	1	6	15	62
13	26.09.	52	52	44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	42
14	28.09.	41	41	36	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	12	20
15	02.10.	26	26	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	5	4	9
16	05.10.	32	32	28	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	7	2	5	12
17	09.10.	10	10	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	6
18	12.10.	17	17	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1	1	6	4
19	16.10.	5	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	3
20	19.10.	5	5	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
21	23.10.	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
22	19.03.	55	52	29	-	-	-	-	-	1	-	3	1	-	5	8	2	2	1	3	1	1	-	1	-
23	23.03.	10	10	7	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	3
24	30.03.	3	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
25	02.04.	55	55	32	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	3	3	1	1	2	1	-	1	-	-	-	13	2	-
26	06.04.	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27	09.04.	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	12.04.	43	43	33	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1	1	-	2	-	2	-	1	1	-	-	3	-	2	17	-	1
29	16.04.	3	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
30	19.04.	21	21	18	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	1	4	-	-	5	1
31	23.04.	55	52	32	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-	2	2	-	4	-	-	9	1	7
32	26.04.	41	40	26	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	3	-	-	2	-	1	13
33	30.04.	68	66	46	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	1	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	6	-	-	8	-	1	8	19
34	03.05.	77	69	49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	1	1	-	-	-	-	1	-	-	1	2	-	1	-	-	3	-	3	5	4	24
35	07.05.	93	90	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	2	1	-	1	-	-	1	1	-	5	4	13	25
36	12.05.	49	49	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	2	2	19
37	16.05.	17	17	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	4	4
38	22.05.	63	61	47	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	2	2	5	14	14	5
39	25.05.	11	11	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	9
40	30.05.	50	48	36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	3	4	4	17	4
41	05.06.	27	27	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	3	1	-	-	1	11
42	08.06.	12	12	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	1	6
43	11.06.	9	9	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	2	1
44	14.06.	2	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
45	17.06.	5	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1	-	1	1
46	21.06.	7	7	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	5
47	24.06.	4	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	3
48	27.06.	5	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	4
49	30.06.	4	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
				R_i	5	0	18	13	15	33	24	62	101	85	86	91	34	24	21	22	8	7	5	2	0	26	8	3	36	0	1	30	3	13	35	29	44	36	44	23	11	27	5	20	9	2	3	1	5	3	4	4

Tab. 1: R_i-Tabelle (H-F-Tabelle: Herbst 1989 und Frühjahr 1991) für die Weibchen. Die Zahlen auf der Diagonalen geben den Fangtag an, an dem die Tiere (vor dem Fangtag i) letztmals gefangen worden sind. Notationen vgl. Kap. 2.8.

i	Datum	n_i	s_i	m_i	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
1	15.08.	7	6	0																																																
2	18.08.	11	11	2	2																																															
3	22.08.	36	36	4	1	3																																														
4	25.08.	18	18	10	-	1	9																																													
5	29.08.	21	19	11	1	-	3	7																																												
6	01.09.	35	35	14	1	1	4	1	7																																											
7	04.09.	20	19	12	-	-	1	1	1	9																																										
8	08.09.	66	65	30	-	-	3	1	3	10	13																																									
9	12.09.	85	85	35	-	1	1	1	1	5	1	25																																								
10	15.09.	77	76	57	-	-	-	-	-	2	-	10	45																																							
11	18.09.	77	76	55	-	-	-	-	-	-	-	6	15	34																																						
12	22.09.	102	102	67	-	-	-	-	-	-	-	1	7	14	45																																					
13	26.09.	39	39	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	28																																				
14	28.09.	34	34	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	14	14																																			
15	02.10.	30	30	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	5	10																																		
16	05.10.	27	27	26	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	3	6	3	13																																	
17	09.10.	8	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	2	3																																
18	12.10.	22	22	20	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	4	1	2	1	7	4																															
19	16.10.	9	9	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	6																														
20	19.10.	6	8	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3																													
21	23.10.	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-																												
22	19.03.	132	132	28	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	4	12	3	1	1	3	-	-	1	1	-																											
23	23.03.	20	20	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5																										
24	30.03.	17	17	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	4	1																									
25	02.04.	199	199	98	-	-	-	-	-	1	1	2	1	1	1	2	-	2	3	4	1	1	1	-	-	53	11	13																								
26	06.04.	3	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1																							
27	09.04.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-																						
28	12.04.	186	184	132	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1	1	2	2	1	-	-	-	1	-	16	3	2	100	1	-																					
29	16.04.	11	11	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	5																				
30	19.04.	87	87	72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	5	1	1	18	-	-	40	5																			
31	23.04.	185	183	118	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	1	6	2	-	21	-	-	53	3	29																		
32	26.04.	203	203	143	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	9	-	-	17	3	14	96																	
33	30.04.	188	186	149	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	8	-	6	33	101																
34	03.05.	182	182	139	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	2	-	-	2	-	-	6	-	1	10	27	87															
35	07.05.	143	141	107	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	2	7	23	71														
36	12.05.	71	70	53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	6	12	33													
37	18.05.	33	33	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	5	10	7												
38	22.05.	74	74	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	3	7	24	9	10											
39	25.05.	13	13	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	4	-	7										
40	30.05.	54	54	47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	9	7	5	17	6									
41	05.06.	18	18	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	3	-	10								
42	08.06.	8	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	1	4							
43	11.06.	7	7	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2	2						
44	14.06.	3	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3					
45	17.06.	3	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	-				
46	21.06.	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1			
47	24.06.	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1		
48	27.06.	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
49	30.06.	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
				R_i	5	7	21	11	13	28	15	48	69	55	55	78	35	22	23	20	6	11	6	2	1	95	18	16	153	2	0	132	11	50	143	139	122	99	77	29	16	30	6	14	7	2	3	0	1	1	0	0

Tab. 2: R_i-Tabelle (H-F-Tabelle: Herbst 1989 und Frühjahr 1991) für die Männchen. Vgl. Tab. 1.

i	m_i	1	1-2	1-3	1-4	1-5	1-6	1-7	1-8	1-9	1-10	1-11	1-12	1-13	1-14	1-15	1-16	1-17	1-18	1-19	1-20	1-21	1-22	1-23	1-24	1-25	1-26	1-27	1-28	1-29	1-30	1-31	1-32	1-33	1-34	1-35	1-36	1-37	1-38	1-39	1-40	1-41	1-42	1-43	1-44	1-45	1-46	1-47	1-48	1-49
1	0
2	1	(1)
3	3	3	(3)
4	4	-	-	(4)
5	10	-	-	4	(10)
6	11	-	-	4	8	(11)
7	15	-	-	2	3	6	(15)
8	33	-	-	2	3	7	20	(33)
9	47	-	-	-	1	2	8	13	(47)
10	91	-	-	-	-	2	4	8	22	(91)
11	87	-	-	1	1	2	2	3	9	25	(87)
12	87	-	-	-	-	1	2	2	3	9	25	(87)
13	44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	(44)
14	36	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	4	16	(36)
15	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	10	14	(23)
16	28	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	9	11	16	(28)
17	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	(9)
18	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	2	3	4	10	(14)
19	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	2	2	(5)
20	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	(3)
21	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	(2)
22	29	-	-	-	-	-	1	1	4	5	5	10	18	20	22	23	26	27	28	28	29	(29)
23	7	-	-	1	1	1	1	1	1	2	2	2	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	(7)
24	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	(1)
25	32	-	-	-	-	-	-	-	1	3	5	8	11	12	13	15	16	16	17	17	17	17	30	32	(32)
26	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(0)
27	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	(1)
28	33	-	-	-	-	-	-	1	2	2	2	3	4	4	6	6	8	8	9	10	10	10	13	13	15	32	32	(33)
29	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	(3)
30	16	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	3	3	3	3	3	3	4	4	4	5	5	6	10	10	10	15	(16)
31	32	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	4	5	5	6	6	6	7	7	7	7	7	9	11	11	15	15	15	24	25	(32)
32	26	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	3	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	7	7	10	10	10	12	12	13	(26)
33	46	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2	2	2	3	4	4	5	5	6	6	6	6	6	6	12	12	12	18	18	19	27	(46)
34	49	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	4	5	6	6	6	6	6	6	6	6	7	9	9	10	10	10	13	13	16	21	25	(49)
35	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	3	3	3	4	4	4	4	6	7	7	8	8	8	9	10	10	15	19	32	(57)
36	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	4	4	6	8	(27)
37	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3	7	(11)
38	47	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	5	7	9	14	28	42	(47)
39	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	(11)
40	36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	3	4	7	11	15	32	(36)
41	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	4	4	7	8	8	8	9	(20)
42	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	3	3	4	(10)
43	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	7	(8)
44	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	(2)
45	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	2	3	3	4	(5)
46	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	(6)
47	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	(4)
48	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	(5)
49	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(4)
Z_{i+1}		4	1	15	18	22	40	31	46	56	54	53	100	98	99	92	105	99	101	103	103	74	93	100	71	107	106	74	101	88	69	78	61	56	35	52	64	28	44	13	13	12	6	7	3	2	1	0	-

Tab. 3: Z_i-Tabelle (H-F-Tabelle: Herbst 1989 und Frühjahr 1991) für die Weibchen. Die in der R_i-Tabelle in der Zeile i aufgeführten Wiederfänge von den vorausgegangenen Fangtagen werden von links nach rechts aufsummiert und ergeben den ganz rechts in Klammern stehenden Wert, der m_i entspricht (= Anzahl der Wiederfänge am Fangtag i). Die Spaltensumme, ohne den eingeklammerten Wert m_i, ist Z_i (ΣSpalte 1 = Z_2, ΣSpalte 1-2 = Z_3 usw.). Z_i ist die Summe aller vor dem Fangtag i gefangenen und nach dem Fangtag i zurückgefangenen, aber nicht am Fangtag i gefangenen Tiere. Notationen in Kap. 2.8.

i	m_i	1																																													
1	0	1-2																																													
2	2	(2)	1-3																																												
3	4	1	(4)	1-4																																											
4	10	-	1	(10)	1-5																																										
5	11	1	1	4	(11)	1-6																																									
6	14	1	2	6	7	(14)	1-7																																								
7	12	-	-	1	2	3	(12)	1-8																																							
8	30	-	-	3	4	7	17	(30)	1-9																																						
9	35	-	1	2	3	4	9	10	(35)	1-10																																					
10	57	-	-	-	-	-	2	2	12	(57)	1-11																																				
11	55	-	-	-	-	-	-	-	6	21	(55)	1-12																																			
12	67	-	-	-	-	-	-	-	1	8	22	(67)	1-13																																		
13	33	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5	(33)	1-14																																	
14	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4	18	(32)	1-15																																
15	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	15	(25)	1-16																															
16	26	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	4	10	13	(26)	1-17																														
17	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	3	5	(8)	1-18																													
18	20	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	5	6	8	9	16	(20)	1-19																												
19	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	3	(9)	1-20																											
20	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	(5)	1-21																										
21	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	(1)	1-22																									
22	28	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	6	18	21	22	23	26	26	26	27	28	(28)	1-23																								
23	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(5)	1-24																							
24	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	2	2	2	2	2	6	(7)	1-25																						
25	98	-	-	-	-	-	1	2	4	5	6	7	9	9	11	14	18	19	20	21	21	21	74	85	(98)	1-26																					
26	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(3)	1-27																				
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(0)	1-28																			
28	132	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	3	4	6	8	9	9	9	9	10	10	26	29	31	131	132	(132)	1-29																				
29	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	(6)	1-30																		
30	72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	7	8	9	27	27	27	67	(72)	1-31																		
31	118	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	2	2	2	2	3	3	3	3	3	4	10	12	12	33	33		86	89	(118)	1-32																	
32	143	-	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	4	4	4	13	13	13	30	33	47	(143)	1-33																
33	149	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	9	9	15	48	(149)	1-34															
34	139	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	3	3	3	3	3	4	4	4	6	6	6	8	8	8	14	14	15	25	52	(139)	1-35														
35	107	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	4	4	6	13	36	(107)	1-36													
36	53	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	8	20	(53)	1-37												
37	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	8	18	(25)	1-38											
38	57	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	4	7	14	38	47	(57)	1-39										
39	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	6	6	(13)	1-40									
40	47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	12	19	24	41	(47)	1-41								
41	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	3	6	6	(16)	1-42							
42	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	3	3	4	(8)	1-43						
43	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	3	5	(7)	1-44					
44	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(3)	1-45				
45	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	3	3	(3)	1-46			
46	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(1)	1-47		
47	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(1)	1-48	
48	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(0)	1-49
49	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(0)
Z_{i+1}		3	6	17	17	16	32	17	30	42	42	30	75	78	75	72	84	70	72	73	74	47	137	148	66	216	218	86	212	151	83	83	73	56	48	72	76	35	52	11	9	8	3	3	0	0	0	0	-

Tab. 4: Z_i-Tabelle (H-F-Tabelle: Herbst 1989 und Frühjahr 1991) für die Männchen. Vgl. Tab. 3.

i	Datum	n_i	s_i	R_i	Z_i	m_i	$\hat{M}_i$	$\hat{N}_i$	$\hat{M}_{i+n}$	$\hat{\varphi}_i$	d	$\sqrt[d]{\hat{\varphi}_i}$	$\frac{n_i}{\hat{N}_i} \cdot 100\,\%$	$\sqrt{Var}$	α_i
1	15. 08.	5	5	5	–	0	–	–	–	–	–	–	–	–	0,0
2	18. 08.	1	1	0	4	1	–	–	4	–	4	–	–	–	1
3	22. 08.	25	25	18	1	3	4	37	21	0,808	3	0,931	68,4	13	0,12
4	25. 08.	15	15	13	15	4	21	80	32	0,978	4	0,994	18,8	32	0,27
5	29. 08.	18	18	15	18	10	32	57	35	0,884	3	0,960	31,7	11	0,56
6	01. 09.	36	36	33	22	11	35	115	65	1,083	3	1,027	31,4	25	0,31
7	04. 09.	30	30	24	40	15	65	130	73	0,913	4	0,977	23,1	24	0,50
8	08. 09.	81	80	62	31	33	73	179	100	0,832	4	0,955	45,2	21	0,41
9	12. 09.	119	116	101	46	47	100	253	169	0,999	3	0,999	47,1	23	0,40
10	15. 09.	118	118	85	56	91	169	219	165	0,888	3	0,961	53,9	12	0,77
11	18. 09.	124	124	86	54	87	165	235	160	0,795	4	0,944	52,8	14	0,70
12	22. 09.	129	126	91	53	87	160	238	197	0,988	4	0,997	54,2	14	0,67
13	26. 09.	52	52	34	100	44	197	233	203	0,993	2	0,996	22,3	24	0,85
14	28. 09.	41	41	24	98	36	203	232	146	0,698	4	0,914	17,7	31	0,88
15	02. 10.	26	26	21	99	23	146	165	162	1,089	3	1,030	15,8	18	0,89
16	05. 10.	32	32	22	92	28	162	185	140	0,846	4	0,959	17,3	23	0,88
17	09. 10.	10	10	8	105	9	140	156	254	1,801	3	1,217	6,4	29	0,90
18	12. 10.	17	17	7	99	14	254	309	106	0,412	4	0,801	5,5	94	0,82
19	16. 10.	5	5	5	101	5	106	106	261	2,458	3	1,350	4,7	–	1,0
20	19. 10.	5	5	2	103	3	261	434	177	0,674	150	0,997	1,2	285	0,60
21	23. 10.	2	2	0	103	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–
22	19. 03.	55	52	26	74	29	177	336	123	0,616	4	0,886	16,4	60	0,53
23	23. 03.	10	10	8	93	7	123	176	101	0,8	7	0,969	5,7	45	0,70
24	30. 03.	3	3	3	100	1	101	303	140	1,364	3	1,109	1,0	246	0,33
25	02. 04.	55	55	36	71	32	140	241	107	0,655	7	0,941	22,8	33	0,58
26	06. 04.	0	0	0	107	0	–	–	–	–	–	–	–	–	0
27	09. 04.	1	1	1	106	1	107	107	139	1,23	3	1,071	1,0	–	1,0
28	12. 04.	43	43	30	74	33	139	181	104	0,698	4	0,914	23,7	21	0,77
29	16. 04.	3	3	3	101	3	104	104	158	1,521	3	1,150	2,9	–	1,0
30	19. 04.	21	21	13	88	16	158	208	135	0,824	4	0,953	10,1	42	0,76
31	23. 04.	55	52	35	69	32	135	231	134	0,865	3	0,953	23,8	31	0,58
32	26. 04.	41	40	29	78	26	134	211	138	0,932	4	0,983	19,5	30	0,63
33	30. 04.	68	66	44	61	46	138	203	156	0,993	3	0,998	33,5	21	0,68
34	03. 05.	77	69	36	56	49	156	246	129	0,729	4	0,924	31,3	30	0,64
35	07. 05.	93	90	44	35	57	129	210	138	0,853	5	0,967	44,3	23	0,61
36	12. 05.	49	49	23	52	27	138	250	110	0,688	6	0,940	19,6	47	0,55
37	18. 05.	17	17	11	64	11	110	170	110	0,951	4	0,988	10,0	41	0,65
38	22. 05.	63	61	27	28	47	110	148	108	0,868	3	0,954	42,6	19	0,75
39	25. 05.	11	11	5	44	11	108	108	67	0,623	6	0,924	10,2	34	1,0
40	31. 05.	50	48	20	13	36	67	93	59	0,745	5	0,943	53,6	13	0,72
41	05. 06.	27	27	9	13	20	59	80	82	1,244	3	1,073	33,9	20	0,74
42	08. 06.	12	12	2	12	10	82	98	26	0,310	3	0,677	12,2	61	0,84
43	11. 06.	9	9	3	6	8	26	29	16	0,593	3	0,840	30,8	12	0,89
44	14. 06.	2	2	1	7	2	16	16	8	0,5	3	0,794	12,5	11	1,0
45	17. 06.	5	5	5	3	5	8	8	11	1,333	4	1,075	62,5	–	1,0
46	21. 06.	7	7	3	2	6	11	12	5	0,429	3	0,754	56,3	4	0,86
47	24. 06.	4	4	4	1	4	5	5	–	–	–	–	80	–	1,0
48	27. 06.	5	5	4	0	5	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0
49	30. 06.	4	4	0	0	4	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0

Tab. 5: Parameter der JOLLY-SEBER-Schätzung nach der H-F-Tabelle (Herbst 1989, Frühjahr 1991) für die Weibchen. Notationen vgl. Kap. 2.8.

i	Datum	n_i	s_i	R_i	Z_i	m_i	$\hat{M}_i$	$\hat{N}_i$	$\hat{M}_{i+n}$	$\hat{\varphi}_i$	d	$\sqrt[d]{\hat{\varphi}_i}$	$\frac{n_i}{\hat{N}_i} \cdot 100\%$	$\sqrt{Var}$	α_i
1	15. 08.	7	6	5	-	0	-	-	7	-	-	-	-	-	0,0
2	18. 08.	11	11	7	3	2	7	37	14	0,910	4	0,977	29,8	23	0,18
3	22. 08.	36	36	21	6	4	14	129	38	0,817	3	0,935	28,0	58	0,11
4	25. 08.	18	18	11	17	10	38	68	36	0,782	4	0,940	26,4	17	0,56
5	29. 08.	21	19	13	17	11	36	68	34	0,775	3	0,919	30,7	15	0,52
6	01. 09.	35	35	28	16	14	34	85	53	0,955	3	0,985	41,2	15	0,40
7	04. 09.	20	19	15	32	12	53	88	53	0,891	4	0,972	22,8	17	0,60
8	08. 09.	66	65	48	17	30	53	117	72	0,818	4	0,951	56,6	13	0,46
9	12. 09.	85	85	69	30	35	72	175	115	0,943	3	0,981	48,6	18	0,41
10	15. 09.	77	76	55	42	57	115	155	113	0,843	3	0,945	49,6	11	0,74
11	18. 09.	77	76	55	42	55	113	158	106	0,793	4	0,944	48,7	12	0,71
12	22. 09.	102	102	78	30	67	106	162	117	0,825	4	0,953	63,1	9	0,66
13	26. 09.	39	39	35	75	33	117	138	153	1,245	2	1,116	28,3	10	0,85
14	28. 09.	34	34	22	78	32	153	162	123	0,795	4	0,944	21,0	19	0,94
15	02. 10.	30	30	23	75	25	123	147	123	0,964	3	0,988	20,4	17	0,83
16	05. 10.	27	27	20	72	26	123	128	120	0,966	4	0,991	21,1	14	0,96
17	09. 10.	8	8	6	84	8	120	120	160	1,333	3	1,101	6,7	24	1,0
18	12. 10.	22	22	11	70	20	160	176	117	0,722	4	0,922	12,5	37	0,91
19	16. 10.	9	9	6	72	9	117	117	224	1,915	3	1,242	7,7	15	1,0
20	19. 10.	6	6	2	73	5	224	269	75	0,333	4	0,760	2,2	161	0,83
21	23. 10.	1	1	1	74	1	75	75	93	1,244	146	1,001	1,3	-	1,0
22	19. 03.	132	132	95	47	28	93	440	157	0,797	4	0,945	30,1	68	0,21
23	23. 03.	20	20	18	137	5	157	629	164	0,954	7	0,993	3,2	244	0,25
24	30. 03.	17	17	16	148	7	164	399	184	1,055	3	1,018	4,3	116	0,41
25	02. 04.	199	199	153	66	98	184	373	327	1,148	4	1,035	53,3	22	0,49
26	06. 04.	3	3	2	216	3	327	327	252	0,770	6	0,957	0,9	133	1,0
27	09. 04.	0	0	0	218	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
28	12. 04.	186	184	132	86	132	252	355	218	0,717	4	0,920	52,4	17	0,71
29	16. 04.	11	11	11	212	6	218	400	335	1,501	3	1,145	2,8	108	0,55
30	19. 04.	87	87	50	151	72	335	404	224	0,641	4	0,895	21,5	38	0,83
31	23. 04.	185	183	143	83	118	224	352	264	0,914	3	0,970	52,6	17	0,64
32	26. 04.	203	203	139	83	143	264	375	260	0,803	4	0,947	54,1	18	0,70
33	30. 04.	188	186	122	73	149	260	328	242	0,648	3	0,865	57,2	15	0,79
34	03. 05.	182	182	99	56	139	242	317	195	0,684	4	0,909	57,5	17	0,76
35	07. 05.	143	141	77	48	107	195	260	227	0,991	5	0,998	54,9	17	0,75
36	12. 05.	71	70	29	72	53	227	304	182	0,746	6	0,952	23,4	43	0,75
37	18. 05.	33	33	16	76	25	182	240	143	0,755	4	0,932	13,8	46	0,76
38	22. 05.	74	74	30	35	57	143	186	126	0,784	3	0,922	39,8	23	0,77
39	25. 05.	13	13	6	52	13	126	126	89	0,712	6	0,945	10,3	36	1,0
40	31. 05.	54	54	14	11	47	89	103	39	0,406	5	0,835	52,6	17	0,87
41	05. 06.	18	18	7	9	16	39	44	40	0,972	3	0,991	40,9	11	0,89
42	08. 06.	8	8	2	8	8	40	40	14	0,350	3	0,705	20,0	22	1,0
43	11. 06.	7	7	3	3	7	14	14	-	-	-	-	50,0	2	1,0
44	14. 06.	3	3	0	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0
45	17. 06.	3	3	1	0	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0
46	21. 06.	1	1	1	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0
47	24. 06.	1	1	1	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0
48	27. 06.	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
49	30. 06.	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tab. 6: Parameter der JOLLY-SEBER-Schätzung nach der H-F-Tabelle (Herbst 1989, Frühjahr 1991) für die Männchen. Notationen vgl. Kap. 2.8.

i	Datum	Schwundrate $(1-\hat{\varphi}_i)$			Anzahl der Abgänge $\hat{N}_i \cdot (1-\hat{\varphi}_i)$			Anzahl der Neuzugänge $(\hat{B}_i)$ $\hat{N}_{i+1}-\hat{\varphi}_i \cdot (\hat{N}_i - n_i + s_i)$			Nettozugänge $(\hat{B}_i$ - Abgänge)		
		♂♂+♀♀	♀♀	♂♂	♂♂+♀♀	♀♀	♂♂	♂♂+♀♀	♀♀	♂♂	♂♂+♀♀	♀♀	♂♂
2	18. 08.	0,252	-	0,090	15	-	3	112	-	95	97	-	92
3	22. 08.	0,194	0,192	0,183	30	7	24	11	50	-37	-19	43	-61
4	25. 08.	0,127	0,022	0,218	17	2	15	6	-21	15	-11	-23	0
5	29. 08.	0,168	0,116	0,225	21	7	15	94	64	34	73	57	19
6	01. 09.	-0,019	-0,083	0,045	-4	-10	4	17	6	6	21	16	2
7	04. 09.	0,095	0,088	0,109	21	11	10	103	61	40	82	50	30
8	08. 09.	0,165	0,168	0,182	49	30	21	180	105	80	131	75	59
9	12. 09.	0,024	0,001	0,057	10	0	10	-37	-31	-9	-47	-31	-19
10	15. 09.	0,157	0,112	0,157	59	25	24	79	41	28	20	16	4
11	18. 09.	0,209	0,205	0,207	82	48	33	88	51	37	6	3	4
12	22. 09.	0,095	0,012	0,175	38	3	28	5	1	4	-33	-2	-24
13	26. 09.	-0,103	0,007	-0,245	-37	2	-34	-10	1	-9	27	-1	25
14	28. 09.	0,256	0,302	0,205	100	70	33	23	3	19	-77	-67	-14
15	02. 10.	-0,025	-0,089	0,036	-8	-15	5	-12	6	-14	-4	21	-19
16	05. 10.	0,102	0,154	0,034	32	28	4	-4	-1	-4	-36	-29	-8
17	09. 10.	-0,533	-0,801	-0,333	-147	-125	-40	37	28	16	184	153	56
18	12. 10.	0,422	0,588	0,278	194	182	49	-31	-21	-10	-225	-203	-59
19	16. 10.	-1,103	-1,458	-0,915	-258	-155	-107	183	174	45	441	329	152
20	19. 10.	-0,079	0,326	0,667	-53	142	179	-195	-	-15	-142	-142	-194
21	23. 10.	0,549	-	-0,244	293	-	-18	550	-	347	257	-	365
22	19. 03.	0,246	0,384	0,203	195	129	89	100	-29	278	-95	-158	189
23	23. 03.	0,089	0,200	0,046	62	35	29	41	162	-201	-21	127	-230
24	30. 03.	-0,118	-0,364	-0,055	-79	-110	-22	-138	-172	-48	-59	-62	-26
25	02. 04.	-0,113	0,345	-0,148	-69	83	-55	-196	-	-102	-127	-83	-47
26	06. 04.	0,333	-	0,230	163	-	75	0	-	-	-163	-	-75
27	09. 04.	-0,198	-0,230	-	-64	-25	-	151	50	-	215	75	-
28	12. 04.	0,286	0,302	0,283	154	55	100	117	-22	147	-37	-77	47
29	16. 04.	-0,522	-0,521	-0,501	-261	-54	-200	-152	49	-195	109	103	5
30	19. 04.	0,323	0,176	0,359	197	37	145	148	60	92	-49	24	-53
31	23. 04.	0,078	0,135	0,086	44	31	30	68	13	56	24	-18	26
32	26. 04.	0,163	0,068	0,197	95	14	74	38	8	27	-57	-6	-47
33	30. 04.	0,130	0,007	0,352	68	1	116	94	46	105	26	45	-11
34	03. 05.	0,298	0,271	0,316	163	67	100	86	37	44	-77	-30	-56
35	07. 05.	0,066	0,147	0,009	31	31	2	117	74	48	86	43	46
36	12. 05.	0,267	0,312	0,254	146	78	77	11	-2	14	-135	-80	-63
37	18. 05.	0,181	0,049	0,245	74	8	59	-2	-14	5	-76	-22	-54
38	22. 05.	0,179	0,132	0,216	60	20	40	-39	-19	-20	-99	-39	-60
39	25. 05.	0,336	0,377	0,288	78	41	36	39	26	13	-39	-15	-23
40	30. 05.	0,438	0,255	0,594	85	24	61	14	12	2	-71	-12	-59
41	05. 06.	-0,104	-0,242	0,028	-13	-19	1	-4	-1	-3	9	18	-4
42	08. 06.	0,675	0,690	0,650	89	68	26	-1	-1	0	-90	-69	-26
43	11. 06.	-0,375	0,407	-	-16	12	-	-2	-1	-	14	-13	-
44	14. 06.	0,782	0,500	-	43	8	-	0	0	-	-43	-8	-
45	17. 06.	0,083	-0,333	-	1	-3	-	2	2	-	1	5	-
46	21. 06.	0,479	0,571	-	6	7	-	0	0	-	-6	-7	-

Tab. 7: Schätzungen der Zu- und Abgänge nach der H-F-Tabelle (Herbst 1989, Frühjahr 1991). Notationen vgl. Kap. 2.8.

2.9. Statistische Tests

Korrelationskoeffizienten werden anhand der von SACHS, 1984, S. 330, publizierten Tabelle, die auf der t-Verteilung nach FISHER basiert, bei grundsätzlich zweiseitiger Fragestellung auf Signifikanz überprüft.

Empirische Häufigkeitsverteilungen werden mit Hilfe des χ^2-Anpassungstestes auf Übereinstimmung mit einer zu erwartenden theoretischen Verteilung überprüft (z. B. der 1:1-

oder der POISSON-Verteilung). Zwei voneinander unabhängige empirische Häufigkeitsverteilungen werden mit dem χ^2-Vierfelder-Test (in kritischen Fällen auch mit dem G-Test nach WOOLF) bzw. mit dem χ^2-Test nach BRANDT und SNEDECOR verglichen. Zum Vergleich zweier empirischer Mittelwerte normalverteilter Grundgesamtheiten wird der t-Test durchgeführt (SACHS, 1984).

Nur bei Irrtumswahrscheinlichkeiten $p \leq 0{,}05$ (5 %) werden Abweichungen von einer Nullhypothese als bedeutsam angesehen.

3. Ergebnisse

3.1. Saisonalität

Carabus auronitens ist ein Frühlingsbrüter mit Herbstbestand (LARSSON, 1939; THIELE, 1977). Die Art weist im Untersuchungsgebiet zwei zeitlich getrennte Aktivitätsperioden auf, in denen Imagines in Fallen gefangen werden können, die Frühjahrs- und die Spätsommer/Herbst-Saison (die letztere wird im folgenden kurz als Herbstsaison bezeichnet). – Im Frühjahr werden ausschließlich ausgereifte Käfer gefangen. Sezierte Weibchen enthalten reife Eier oder vitellogenetische Oocyten (HEMMER u. a., 1986). In größerer Anzahl werden in früheren Saisons markierte Käfer gefangen (Tab. 8; Abb.2). An der Reproduktion im Frühjahr nehmen mindestens 3 Generationen teil: die im Vorherbst geschlüpften Jungtiere sowie Alttiere, die bereits 1 oder sogar 2 Fortpflanzungsperioden überlebt haben (die ältesten im Untersuchungszeitraum nachgewiesenen Käfer hatten ein Imaginalalter von 2 1/2 Jahren; KLENNER, 1989; inzwischen wurden Tiere mit einem Alter von mindestens 3 1/2 Jahren zurückgefangen). Die genauen Anteile der Generationen am Frühjahrsbestand können nicht bestimmt werden, da die Auswanderungswahrscheinlichkeit um so größer wird, je länger die Markierung zurückliegt. Tiere, die nach einigen Saisons wiedergefangen werden, sind vermutlich Rückwanderer.

Die Frühjahrssaison beginnt nach unseren bisherigen Beobachtungen frühestens Mitte März, wenn die Temperatur des oberflächennahen Bodens etwa 5 bis 6°C und die Temperatur der bodennahen Luft in der frühen Nacht 6 bis 7°C übersteigt. Ein früher Aktivitätsbeginn wurde 1991 beobachtet, als in der Nacht vom 16. zum 17. März in 166 Bodenfallen 19 Weibchen und 22 Männchen gefangen wurden; im Jahre 1990 wurden in der Nacht vom 19. zum 20. März sogar 55 Weibchen und 132 Männchen gefangen. Einen relativ späten Beginn der Saison beobachteten wir hingegen 1984, als erst ab dem 25. April eine größere Anzahl von Käfern gefangen wurde. Wegen der starken Temperaturabhängigkeit der Aktivität (vgl. Kap. 3.3.) weisen die Fangraten in der Regel bis Ende April, manchmal auch noch im Mai große Schwankungen auf. Sinkt die Temperatur in der frühen Nacht unter 6°C, werden keine oder nur vereinzelte Tiere gefangen (HEMMER u. a., 1986). Die Zahl der gefangenen Tiere kann in Abhängigkeit von Abundanz und Temperatur sehr groß sein, z. B. wurden im Frühjahr 1990 maximal 201 Männchen und 88 Weibchen in 1 Nacht gefangen (in 166 bzw. 168 Bodenfallen).

Die Saison endet nach frühem Saisonstart und/oder bei hoher mittlerer Temperatur während der Saison frühestens Ende Mai (z. B. 1989); nach spätem Start und/oder bei niedriger mittlerer Temperatur jedoch erst Ende Juni (wie z. B. 1991). Nach Beendigung der Saison sind nur noch einige wenige, in der Regel relativ leichte (vermutlich moribunde) Tiere aktiv, die manchmal eine zeitlang in auffällig kurzen Abständen wiedergefangen werden. Die überlebenden Käfer verbringen bis zum Beginn der nächsten Fortpflanzungssaison eine 9- bis 10-monatige Dormanzperiode, während der sie nicht aktiv sind und vermutlich auch keine Nahrung zu sich nehmen (HEMMER u. a., 1986).

Jahr	Sai-son	Σn_i	Σs_i	Σm_i	Σn_{ie}	Σn_{io}	Σm_{ie}	1982 Fr	1982 He	1983 Fr	1983 He	1984 Fr	1984 He	1985 Fr	1985 He	1986 Fr	1986 He	1987 Fr	1987 He	1988 Fr	1988 He	1989 Fr	1989 He	1990 Fr	1990 He	1991 Fr	1991 He
1982	Fr	342	321	86	235	235	-																				
	He	470	470	234	241	236	5	5																			
1983	Fr	515	514	232	344	282	62	19	43																		
	He	194	194	91	103	103	0	0	0	0																	
1984	Fr	357	357	232	232	151	81	1	7	36	37																
	He	171	169	47	123	123	0	0	0	0	0	0															
1985	Fr	252	252	112	190	140	50	0	0	3	1	11	35														
	He	162	161	41	121	120	1	0	0	0	0	0	0	1													
1986	Fr	530	529	284	326	246	80	0	0	0	1	1	11	29	38												
	He	1018	998	578	420	420	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0											
1987	Fr	694	692	405	466	287	179	0	0	0	0	0	2	3	4	31	139										
	He	4	2	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
1988	Fr	460	460	245	295	215	80	0	0	0	0	0	1?	0	0	8	27	42	2								
	He	562	560	298	262	262	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
1989	Fr	820	811	451	466	357	109	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	12	94						
	He	1626	1608	1011	597	597	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
1990	Fr	2632	2599	1802	1041	830	211	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	29	179				
	He	1224	1213	751	473	471	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2			
1991	Fr	2137	2136	1280	857	539	318	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	33	96	185		
	He	101	100	43	58	58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Tab. 8: Fang- und Wiederfangzahlen in den Frühjahrs- und Herbstsaisons von 1982 bis 1991. - Σn_i = Summe aller Fänge; Σs_i = Summe der freigelassenen (markierten) Tiere; Σm_i = Summe der Wiederfänge; Σn_{ie} = Summe der gefangenen Individuen; Σn_{io} Summe der neumarkierten Individuen (tote Tiere ausgenommen); Σm_{ie} = Summe der wiedergefangenen Individuen, die in einer früheren Saison markiert worden waren. Die Jahresspalten rechts geben an, in welchen Saisons die wiedergefangenen Tiere erstmals gefangen wurden. Fr Frühjahrssaison; H Spätsommer-/Herbstsaison. - Von den 4 im Herbst 1987 gefangenen Käfern wurden nur 2 markiert.

Da in der Regel die Zahl der Larvenfunde in Bodenfallen sehr gering ist, blieb zunächst unklar, wie schnell sich die Larven entwickeln. HURKA (1971) berichtet, daß die Larven der Subspecies *Carabus auronitens escheri* überwintern. Im Sommer 1990 wurde überraschenderweise eine größere Anzahl von Larven in Bodenfallen gefangen, bis zum 20. Juni Larven des 1. und 2. Stadiums, später auch Larven des 3. Stadiums (Abb. 3). Aus der beobachteten Sequenz der Larvenstadien folgt, daß sich *Carabus auronitens* offenbar im Sommerhalbjahr (innerhalb von 4 bis 5 Monaten) entwickelt. Die Puppenruhe dürfte sich innerhalb von einigen Wochen vollziehen. Nach STURANI (1962) dauert bei 18°C die Embryonalentwicklung 11, die Larvalentwicklung 65 und die Puppenentwicklung 14 Tage. Leider ist die routinemäßige Zucht von *Carabus auronitens* noch nicht gelungen.

Im Herbst sind nahezu ausschließlich frisch geschlüpfte Käfer aktiv; es werden praktisch keine in einer früheren Saison markierten Tiere gefangen (Tab. 8, Abb. 4). Die Herbst-

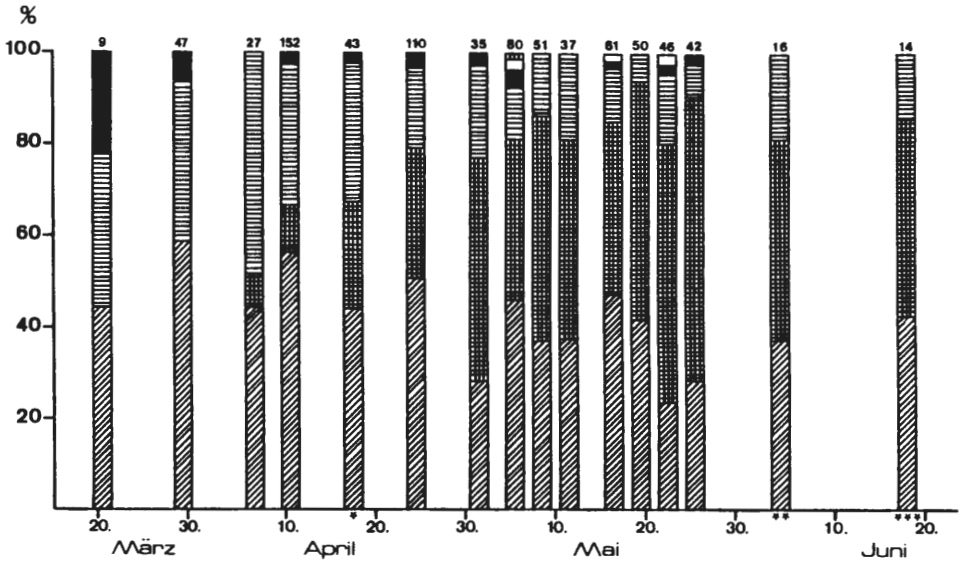


Abb. 2: Anteile der Generationen an den Fängen im Frühjahr 1989. Die Säulen enthalten von unten nach oben: Neufänge, Erstfänge im Frühjahr 1989, Erstfänge im Herbst 1988, Erstfänge im Frühjahr 1988 (ganz schwarz), Erstfänge im Frühjahr 1987 (hell), Erstfang im Herbst 1986 (1 Tier Anfang Mai). Über den Säulen die Gesamtzahl der gefangenen Tiere (Männchen plus Weibchen). Einige Fangtage wurden zusammengefaßt.

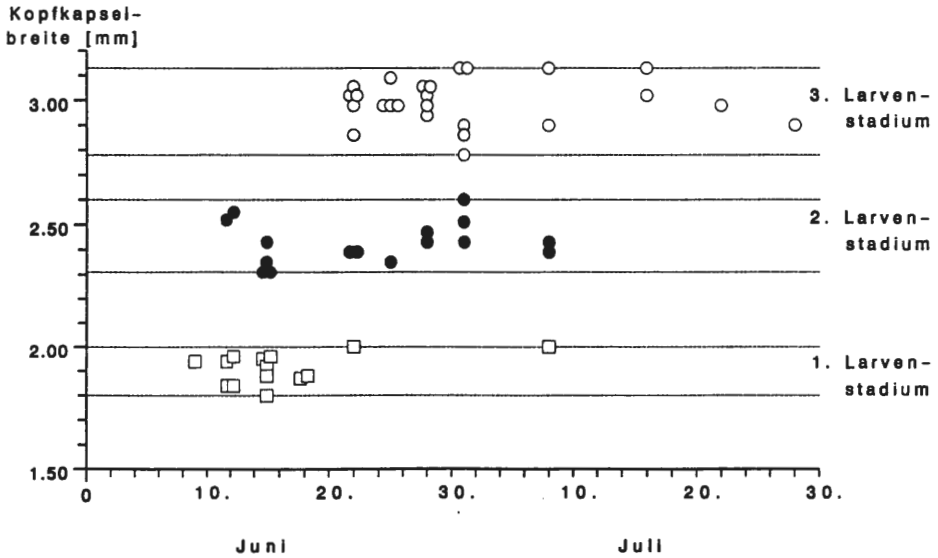


Abb. 3: Zeitlicher Verlauf des Auftretens der drei Larvenstadien im Sommer 1990. Die Zuordnung der Larven zu den Stadien erfolgte auf Grund der Verteilung der Kopfkapselbreite, die drei Häufungsbereiche erkennen läßt.

saison beginnt mit dem Erscheinen einer größeren Anzahl frisch geschlüpfter (sehr weicher) Käfer frühestens Mitte August (1990) und spätestens Ende September (1984). Frisch geschlüpfte Käfer werden – in abnehmender Anzahl – bis zum Ende der Saison gefangen (Abb. 4). Die Saison endet im Oktober, größere Fangzahlen wurden z. B. 1983 bis Anfang Oktober, 1984 bis Ende Oktober registriert. Die Größe des Herbstbestandes variiert sehr stark (vgl. Kap. 3.4.); maximal wurden bisher 97 Weibchen und 113 Männchen in 1 Nacht gefangen (in 168 Bodenfallen; 1989); 1987 hingegen wurden auf der Untersuchungsfläche in 22 Fangnächten nur insgesamt 4 Tiere nachgewiesen. Wegen der in der Regel ausgeglicheneren Temperaturen schwanken die Fangraten von Nacht zu Nacht meist weniger stark als im Frühjahr. Durch die ersten Nachtfröste wird nach unseren Beobachtungen die Saison in jedem Fall beendet.

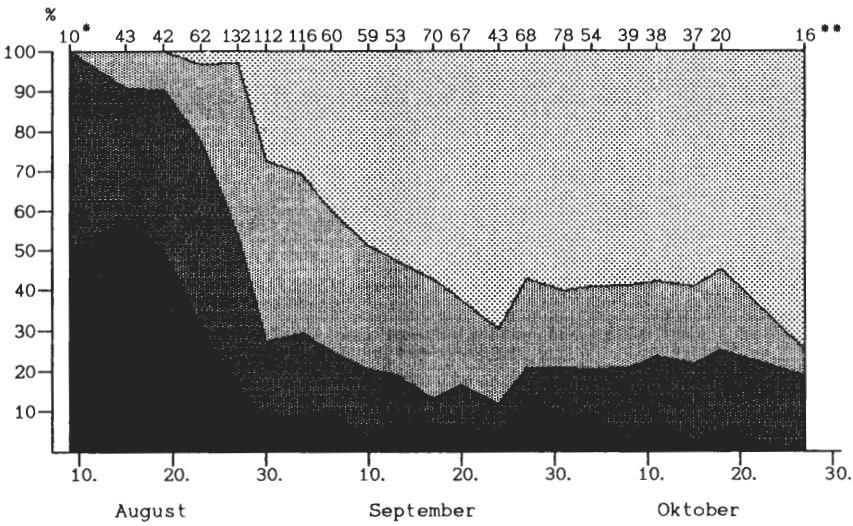


Abb. 4: Prozentuale Anteile der Tiere an den vier unterschiedenen Aushärtungsstufen des Exoskelettes im Herbst 1990. Von links unten nach rechts oben: sehr weich, weich, fast hart, hart. * Fangtage 1 u. 2 zusammengefaßt, ** Fangtage 22 bis 25 zusammengefaßt. Die Zahlen oben geben die Größe des Fanges am jeweiligen Fangtag an (Männchen plus Weibchen).

3.2. Fangraten, Ein- und Auswanderung

Wegen der großen Anzahl der exponierten Fallen sind die Fangraten häufig sehr hoch. Nicht selten werden nach einer Nacht mehr als 100 Käfer in den Fallen auf der Untersuchungsfläche festgestellt. Oft sind mehr als 50% der gefangenen Tiere bereits markiert (Wiederfänge) (vgl. Tab. 5 u. 6).

Da viele Tiere mehrmals gefangen werden, ist die Gesamtzahl der Fänge in einer Saison meist erheblich größer als die Anzahl der insgesamt auf der Untersuchungsfläche nachgewiesenen Individuen (Tab. 8). Da die Käfer die Untersuchungsfläche verlassen können und andere aus der Umgebung einwandern, kann außerdem die Anzahl der in einer Saison auf der Untersuchungsfläche nachgewiesenen Individuen größer sein als die geschätzte mittlere Abundanz (vgl. Tab. 14). Der Individuenaustausch mit der Umgebung ist auch eine Ursache dafür, daß am Ende einer Saison immer noch unmarkierte Tiere nachgewiesen werden.

Männchen und Weibchen unterscheiden sich häufig sowohl bezüglich ihrer Anteile an den Fängen als auch ihrer Anteile an der Gesamtzahl der nachgewiesenen Individuen. Im Herbst liegen die Anteile der Weibchen an den Fängen sowie an der Gesamtzahl der Individuen meist über 50 %, im Frühjahr oft deutlich unter 50 % (Tab. 9). Nur am Ende der Frühjahrssaison nimmt der Anteil der Weibchen an den Fängen bei insgesamt stark schrumpfenden Fangraten zu (Abb. 5): die Männchen beenden die Saison im Mittel früher als die Weibchen.

Tab. 9: Anteile der Weibchen (%).

		an der Gesamtzahl der Fänge	an der Anzahl der in der Saison nachgewiesenen Individuen
1982	F	36,5***	39,1**
	H	56,2**	47,2
1983	F	35,1***	38,7***
	H	59,8**	53,4
1984	F	27,7***	32,3***
	H	55,0	52,0
1985	F	33,3***	34,7***
	H	58,6*	58,3
1986	F	35,1***	39,9***
	H	62,1***	60,0***
1987	F	48,0	46,6
	H	–	–
1988	F	28,7***	31,4***
	H	59,0***	56,4*
1989	F	28,4***	29,8***
	H	54,9***	55,3**
1990	F	30,0***	35,0***
	H	55,7***	53,3
1991	F	43,0***	44,2**
	H	48,5	44,8

F Frühjahrssaison; H Herbstsaison; *** $p < 0{,}001$; ** $p < 0{,}01$; * $p < 0{,}05$

Männchen und Weibchen unterscheiden sich häufig auch hinsichtlich der Abundanz. Im Herbst 1989 war z. B. die Abundanz der Weibchen signifikant größer, im Frühjahr 1989 und 1990 signifikant kleiner als die der Männchen (vgl. Kap. 3.4.).

Wir vermuten, daß der nachgewiesene Individuenanteil und der geschätzte Abundanzanteil der Weibchen im Frühjahr kleiner sein können als den tatsächlichen Verhältnisssen entspricht, und zwar möglicherweise deshalb, weil die Weibchen stärker als die Männchen im Verhalten divergieren (Kap. 3.4.). Unterschiede im Ausmaß des individuellen Divergierens sollten an den Wiederfangdaten erkennbar sein. Die Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Wiederfänge im Frühjahr 1990 läßt stärkeres Divergieren der Weibchen im Vergleich zu den Männchen nicht erkennen (Abb. 6); dasselbe gilt für die Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen 2 aufeinanderfolgenden Fangtagen (Abb. 7). Erst bei einem divariaten Vergleich der Fangdaten werden Unterschiede sichtbar: in Abb. 8 ist die individuelle Fangrate (Anzahl der Fänge pro Individuum während der Saison: iFR) gegen den Abstand zwischen 1. und letztem Fangtag des Individuums (t_F) aufgetragen. Für jede iFR-Klasse sind der Medianwert und der beobachtete 68,27 %-Streuungsbereich der t_F-Werte dargestellt. Bei den Männchen

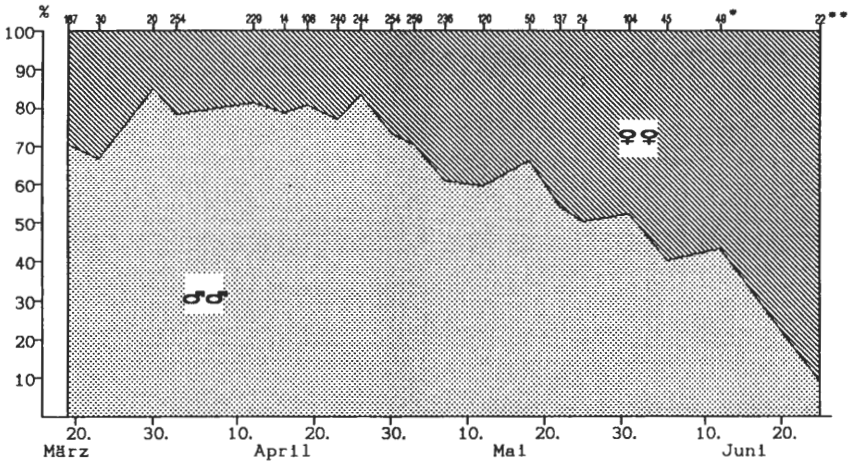


Abb. 5: Prozentuale Anteile von Männchen und Weibchen an den Fängen im Frühjahr 1990. * Fantage 21-24, ** Fangtage 25 - 28 zusammengefaßt. Zahlen oben: Anzahl der jeweils gefangenen Tiere.

nimmt mit der Größe der individuellen Fangrate der Medianwert der t_F-Werte linear zu, bei den Weibchen ist die Zunahme unregelmäßiger. Entscheidend für die Fragestellung ist, daß bei den Weibchen der 68,27 %-Streuungsbereich in den meisten iFR-Klassen deutlich größer ist als bei den Männchen. Bei Weibchen, die eine bestimmte Anzahl individueller Fänge aufweisen, streut also der Abstand zwischen 1. und letztem Fang stärker, d. h. die Unterschiede im individuellen Aktivitätsverhalten sind bei den Weibchen offenbar größer als bei den Männchen. – Im Herbst 1989 zeigten hingegen die Männchen in den iFR-Klassen 5, 6 und ≥7 ein etwas stärkeres Divergieren als die Weibchen (Abb. 8).

Möglicherweise ist das stärkere individuelle Divergieren der Weibchen im Frühjahr die Ursache für die regelmäßig in dieser Saison auftretende Unterrepräsentation der Weibchen an der Gesamtheit der nachgewiesenen Individuen (vgl. Kap. 3.4.). Wir vermuten, daß starkes individuelles Divergieren auch eine Unterschätzung der Abundanz der Weibchen bedingen kann (wie z. B. im Frühjahr 1989 und 1990).

Die JOLLY-SEBER-Methode gestattet die Abschätzung der individuellen Verbleiberate j und der individuellen Schwundrate (1 – j) (vgl. Kap. 2.8. u. Tab. 5 u. 6). Die mittlere individuelle Schwundrate pro Tag betrug in der Plateauphase der Abundanz im Herbst 1989 und im Frühjahr 1990:

	H 1989 8.9. – 5.10.	F 1990 19.4. – 22.5.
Weibchen	0,025	0,036
Männchen	0,022	0,057

Mit Hilfe der individuellen Verbleiberate kann die Anzahl der Abgänge und die Anzahl der Zugänge geschätzt werden (vgl. Tab. 7). Die Schätzwerte betragen für die Plateauphase im Herbst 1989 und Frühjahr 1990:

		Weibchen	Männchen
H 1989	Abgänge	163	120
	Zugänge	177	136
F 1990	Abgänge	268	550
	Zugänge	204	328

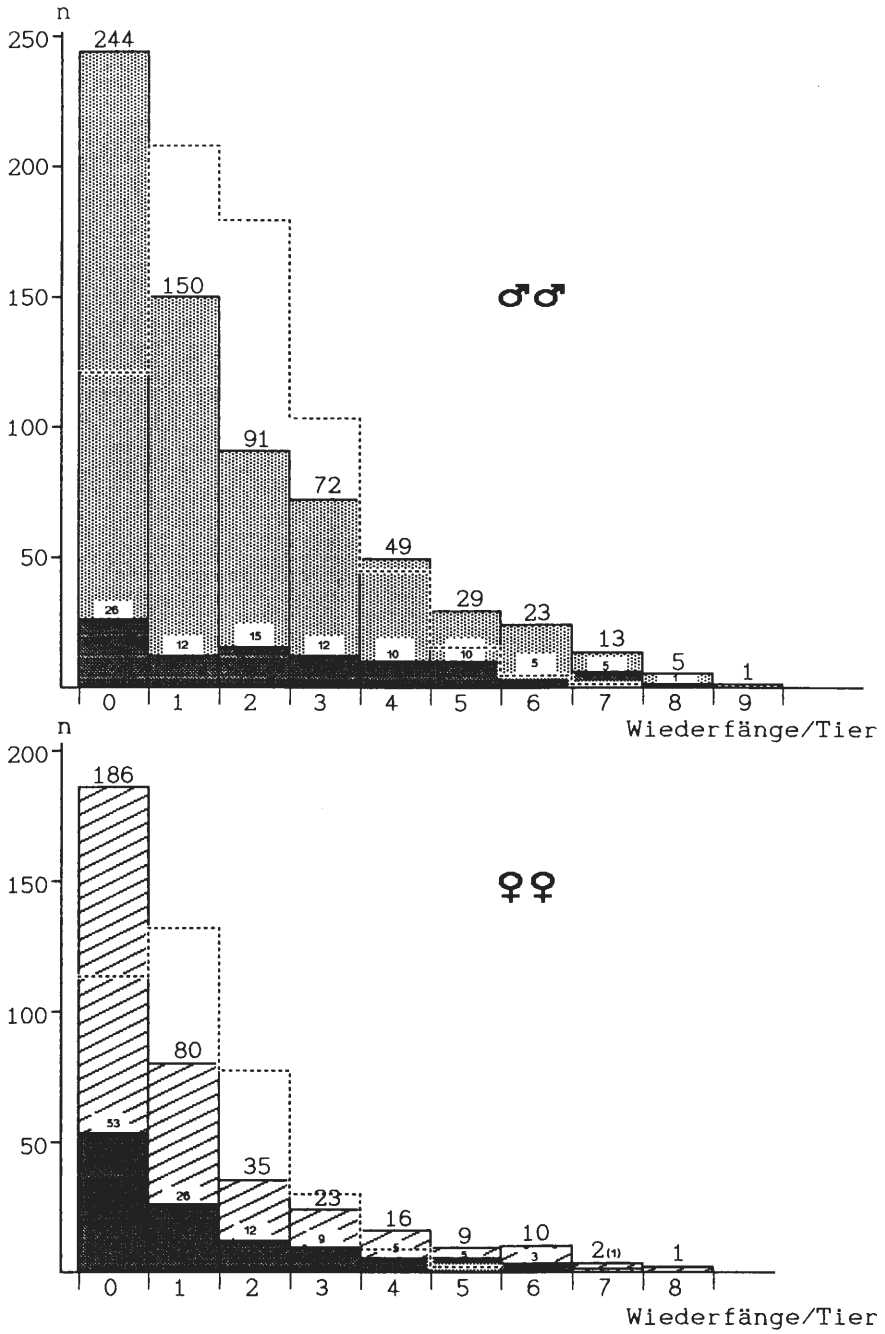
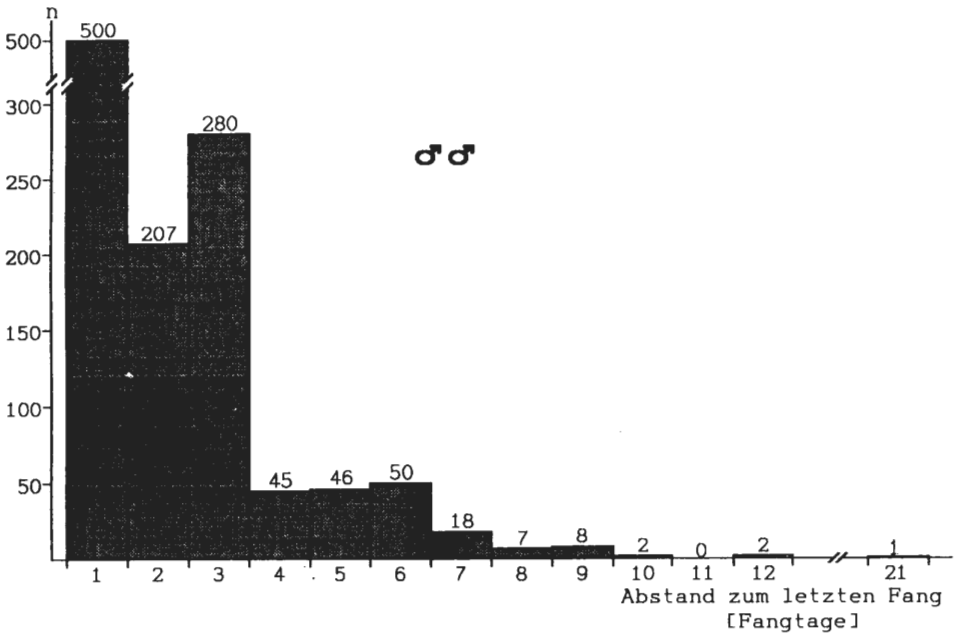


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der Anzahl der Wiederfänge pro Tier im Frühjahr 1990. Oberhalb der Säulen die Gesamtanzahl der Tiere. Innerhalb der Säulen ist die Anzahl der Tiere dargestellt, die in einer früheren Saison markiert worden waren. Die gestrichelte Verteilung ist die angenäherte Zufallsverteilung (Poissonverteilung), von der die beobachteten Verteilungen signifikant abweichen ($p < 0{,}001$). Nach dem χ^2-Test nach Brandt und Snedecor weichen die Verteilungen der Männchen und Weibchen signifikant voneinander ab ($p < 0{,}001$).



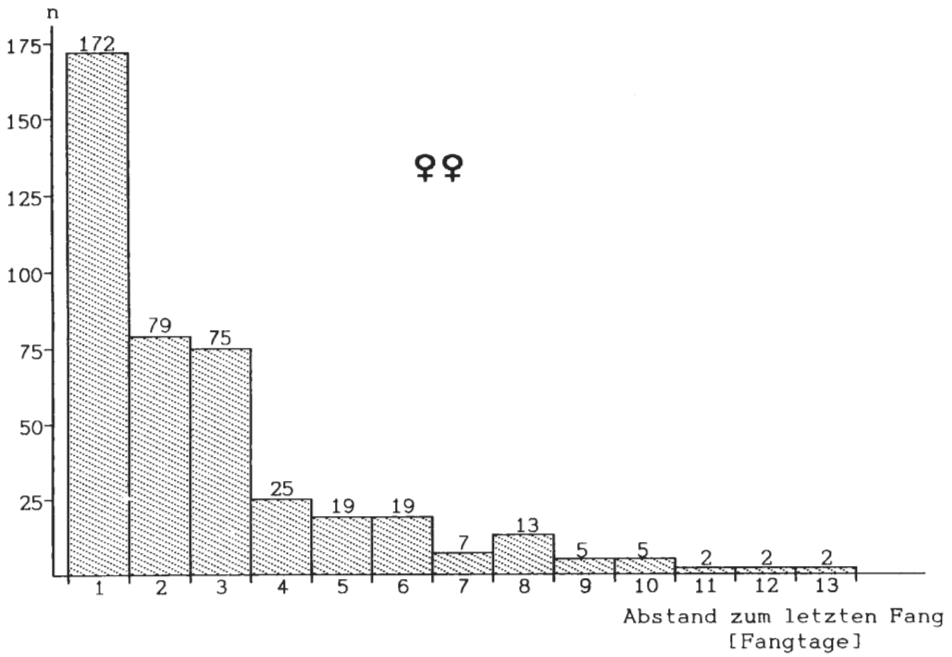


Abb. 7: Häufigkeitsverteilung der Abstände zwischen 2 aufeinanderfolgenden Fangtagen im Frühjahr 1990. Die Verteilungen weichen signifikant von der Poissonverteilung ab (nicht gezeigt). Nach dem χ^2-Test nach Brandt und Snedecor weichen die Verteilungen der Männchen und Weibchen signifikant voneinander ab ($p < 0{,}001$).

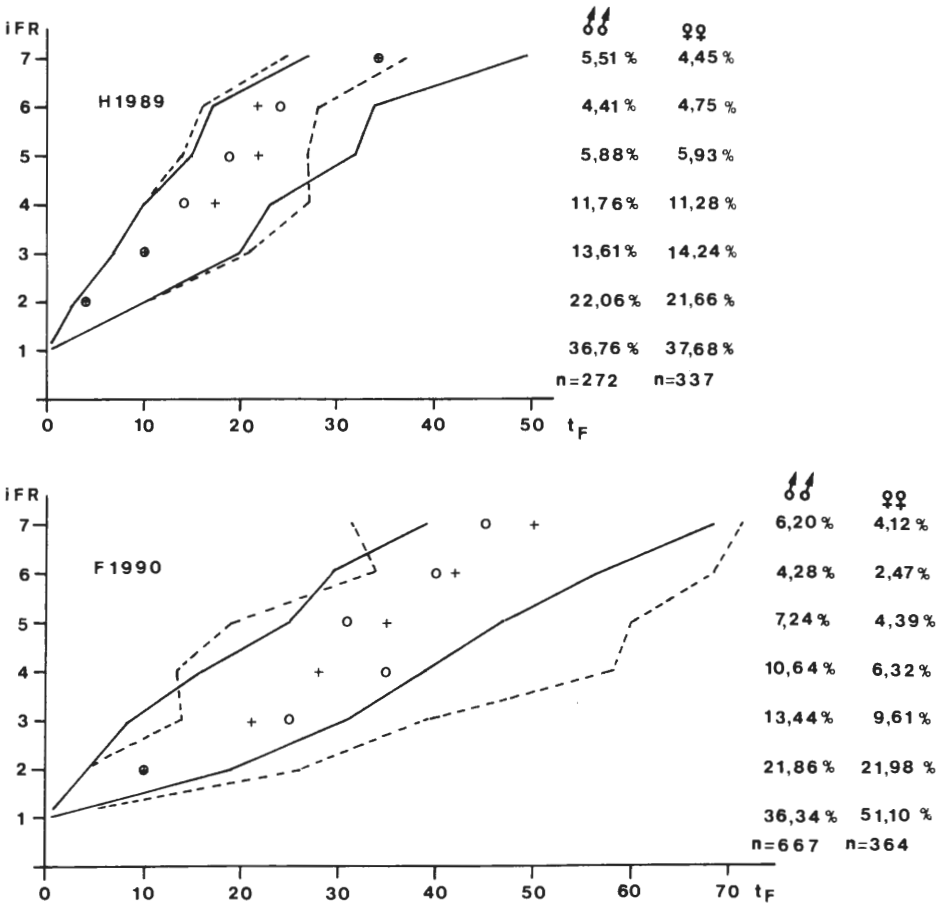


Abb. 8: Divariater Vergleich zwischen der Anzahl der individuellen Fänge (iFR) und dem Abstand zwischen 1. und letztem Fangtag des Individuums (t_F). Es sind nicht die individuellen Punkte dargestellt, sondern für jede iFR-Klasse der Medianwert und der beobachtete 68,27%-Streuungsbereich der t_F-Werte. Männchen: +,———; Weibchen: o, - - - - . Oben: Herbst 1989; unten: Frühjahr 1990.

Im Frühjahr bestehen – bei Verwendung von F-H-F*-Tabellen – die Zugänge ausschließlich aus Einwanderern, deren hohe Anzahl den lebhaften Austausch von Individuen zwischen Gehegefläche und Umgebung belegt. Im Herbst setzen sich die Zugänge aus neu geschlüpften Tieren und Einwanderern zusammen. Die Anzahl der Abgänge, in denen neben Auswanderern stets auch gestorbene Tiere enthalten sind, ist im Frühjahr – erwartungsgemäß – auch in der Plateauphase der Abundanz größer als die Zahl der Zugänge; im Herbst ist die Anzahl der Zugänge etwas größer.

Die Abgangs-Zugangs-Bilanz spricht nicht für die – naheliegende – Vermutung, daß die Zahl der auf der Gehegefläche nachgewiesenen Individuen deshalb so groß ist, weil das Gehege als „Riesenfalle" wirkt. Dies wäre der Fall, wenn die Umzäunung für Einwanderer leichter zu überwinden wäre als für Auswanderer. Nach den mitgeteilten Werten könnte allenfalls das Gegenteil der Fall sein.

Ein- und Auswanderung werden durch Fänge in den Außenrandfallen der Gehegeumzäunung direkt nachgewiesen. Im Jahre 1991 wurden 52 Einwanderer (29 Männchen, 23 Weibchen) im Gehege nachgewiesen, die 1990 oder 1991 erstmals in einer Außenrandfalle gefangen und markiert worden waren, während andererseits 1991 95 Tiere (63 Männchen, 32 Weibchen) in Außenrandfallen gefangen wurden, die erstmals innen gefangen worden waren (der zahlenmäßige Unterschied zwischen den nachgewiesenen Ein- und Auswanderern ist wohl in erster Linie durch die unterschiedliche Gesamtzahl innen und außen gefangener Tiere bedingt).

Im Vergleich zur Bodenoberflächenaktivität ist die gemessene Baumaktivität immer relativ gering: die Zahl der pro Nacht in 50 Fallen gefangenen Tiere betrug im Frühjahr 1989 maximal 20, im Herbst 1989 maximal 16 (Durchlaßspalt der Trichterfallen kurz nach Mitternacht mit einem Plastikstreifen verschlossen), 1990 im Frühjahr und Herbst maximal je 9 (Durchlaßspalt mit Leitelementen versehen, vgl. Kap. 2.5.2.). Die Fangraten der Boden- und Baumfallen waren 1989 und 1990 im Frühjahr ($r = 0{,}76$ bzw. 0,63) und Herbst ($r = 0{,}59$ bzw. 0,54) positiv miteinander korreliert ($p < 0{,}01$ oder 0,05).

3.3. Die Witterungsabhängigkeit der Fangraten

Carabus auronitens ist bevorzugt in der 1. Hälfte der Nacht aktiv, zusätzlich scheint manchmal ein 2. Maximum der Aktivität vor Sonnenaufgang ausgebildet zu sein (THIELE & WEBER, 1968; HOCKMANN u. a., 1989). Die Fangrate der Bodenfallen ist in hohem Maße von der Temperatur der bodennahen Luftschicht in der 1. Nachthälfte abhängig. Um diese Abhängigkeit nachzuweisen, ist es meist erforderlich, die Saison in kürzere Abschnitte zu unterteilen. Tab. 10 bringt als Beispiel die Korrelationsanalysen für das Frühjahr 1989 und 1990. Die Fangraten werden auf die Temperatur um 22^{00} MESZ bezogen.

Sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen wird die Variabilität der Fangrate z. T. zu über 90% von der Temperatur um 22^{00} bestimmt. Die Temperaturabhängigkeit verändert sich im Verlaufe der Frühjahrssaison: der Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse, der von der Gesamtzahl der Individuen, die gefangen werden können, unabhängig ist, verschiebt sich in der Regel in Richtung auf höhere Werte. Dies ist ein Hinweis darauf, daß sich im Verlaufe der Frühjahrssaison die Temperaturabhängigkeit der Aktivität verändert.

Es wurde die Korrelation der Fangraten mit der Temperatur zu verschiedenen Nachtzeiten geprüft (18^{00} bis 6^{00} MESZ, in halbstündigen Abständen). Die Temperatur um 22^{00} liegt stets im Bereich maximaler Korrelationskoeffizienten, manchmal liegt das Maximum etwas früher (um 21^{00}), manchmal etwas später (gegen 22^{30}) (Abb. 9 a, b). Das Ergebnis entspricht den Beobachtungen, daß *Carabus auronitens* bevorzugt in der 1. Nachthälfte aktiv ist.

Auch während der Herbstsaison wird die Fangrate in Bodenfallen in hohem Maße von der Temperatur der bodennahen Luft bestimmt (Tab. 10). Veränderungen der Temperatur-Reaktionsnorm sind nicht erkennbar; die Unterteilung der Saison in verschiedene Abschnitte ist lediglich wegen der sich verändernden Anzahl aktiver Tiere erforderlich.

Die hohe Temperatur-Abhängigkeit der Fangrate in Bodenfallen mit Bestimmtheitsmaßen, die z. T. größer als 90% sind, läßt es unwahrscheinlich erscheinen, daß irgendein anderer Umweltparameter (innerhalb der jeweiligen unterschiedenen Saisonabschnitte) die Aktivität erkennbar beeinflußte. Tatsächlich wurde bisher in keinem Jahr eine Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchte ermittelt, weder während der Frühjahrs- noch wäh-

Tab. 10: Abhängigkeit der Fangrate der Bodenfallen von der Temperatur der bodennahen Luft um 22^{00} MESZ. - n = Anzahl der Fangnächte; m = Steigung der Regressionsgeraden; a = Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-(Temperatur-)Achse; r = Korrelationskoeffizient; B = Bestimmtheitsmaß (%); p = Irrtumswahrscheinlichkeit; n.s. nicht signifikant.

Frühjahr 1989, Männchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
3.4. - 24.4.	7	8,3	5,4	0,92	85	< 0,01
28.4. - 16.5.	6	2,8	6,0	0,97	94	< 0,01
19.5. - 5.6.	6	2,1	10,8	0,84	71	< 0,05
9.6. - 23.6.	5	0,0	41,7	-0,09	-	n.s.

Frühjahr 1989, Weibchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
3.4. - 24.4.	7	2,4	5,5	0,91	83	< 0,01
28.4. - 16.5.	6	1,2	5,9	0,83	69	< 0,05
19.5. - 5.6.	6	1,3	10,4	0,95	90	< 0,01
9.6. - 23.6.	5	0,2	10,1	0,37	-	n.s.

Frühjahr 1990, Männchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
23.3. - 6.4.	4	14,5	5,6	0,96	92	< 0,05
9.4. - 26.4.	6	14,1	2,1	0,96	92	< 0,01
30.4. - 18.5.	5	15,6	7,6	0,92	85	< 0,05
22.5. - 8.6.	5	6,4	10,3	0,85	-	n.s.
11.6. - 30.6.	7	-0,57	17,9	-0,85	72	< 0,05

Frühjahr 1990, Weibchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
23.3. - 6.4.	4	3,8	5,7	0,98	96	< 0,05
9.4. - 26.4.	6	3,1	1,7	0,88	78	< 0,05
30.4. - 18.5.	5	4,5	4,3	0,66	-	n.s.
22.5. - 8.6.	5	5,3	9,8	0,89	80	< 0,05
11.6. - 30.6.	7	0,0	-76,3	0,06	-	n.s.

Herbst 1989, Männchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
22.8. - 4.9.	5	2,3	7,4	0,91	83	< 0,05
8.9. - 12. 10.	11	4,1	7,3	0,92	85	< 0,01

Herbst 1989, Weibchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
22.8. - 4.9.	5	0,8	-1,9	0,62	-	n.s.
8.9. - 12. 10.	11	5,4	7,3	0,88	77	< 0,001

Herbst 1990, Männchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
4.8. - 23.8.	5	-1,1	27,6	-0,65	-	n.s.
27.8. - 11.10.	14	2,9	5,6	0,95	91	< 0,001
15.10. - 1.11.	6	0,7	5,6	0,94	89	< 0,01

Herbst 1990, Weibchen

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
4.8. - 23.8.	5	-1,5	25,9	-0,84	-	n.s.
27.8. - 11.10.	14	2,4	2,2	0,88	77	< 0,001
15.10. - 1.11.	6	1,0	6,4	0,93	86	< 0,01

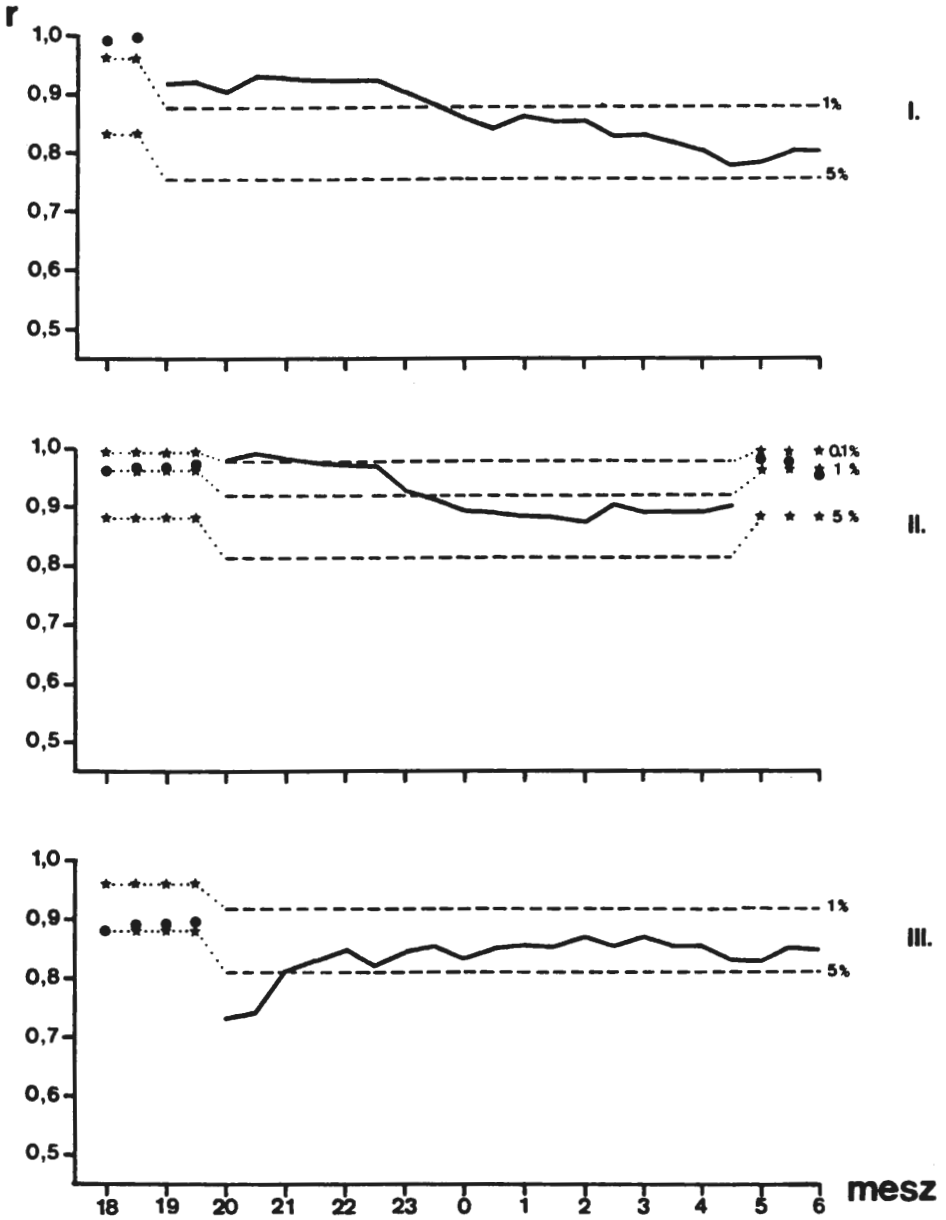


Abb. 9 a

Abb. 9 a, b: Koeffizient r der Korrelation zwischen der Temperatur der bodennahen Luft, gemessen in halbstündigen Abständen während der Nacht von 18^{00} bis 6^{00}, und der Anzahl der in der Nacht gefangenen Käfer (Bodenfallen). Frühjahrssaison 1989. Unterschieden werden 3 Abschnitte der Saison: I 3.4. - 24.4; II 28.4. - 16.5.; III 19.5. - 5.6. (vgl. auch Tab. 10). Gestrichelte Linien: Signifikanzgrenzen. • Zahl der Wertepaare um 2 (Abschnitt I) bzw 1 (Abschnitt II und III) vermindert. * veränderte Signifikanzgrenzen. - Abb. 9 a Männchen, Abb. 9 b Weibchen

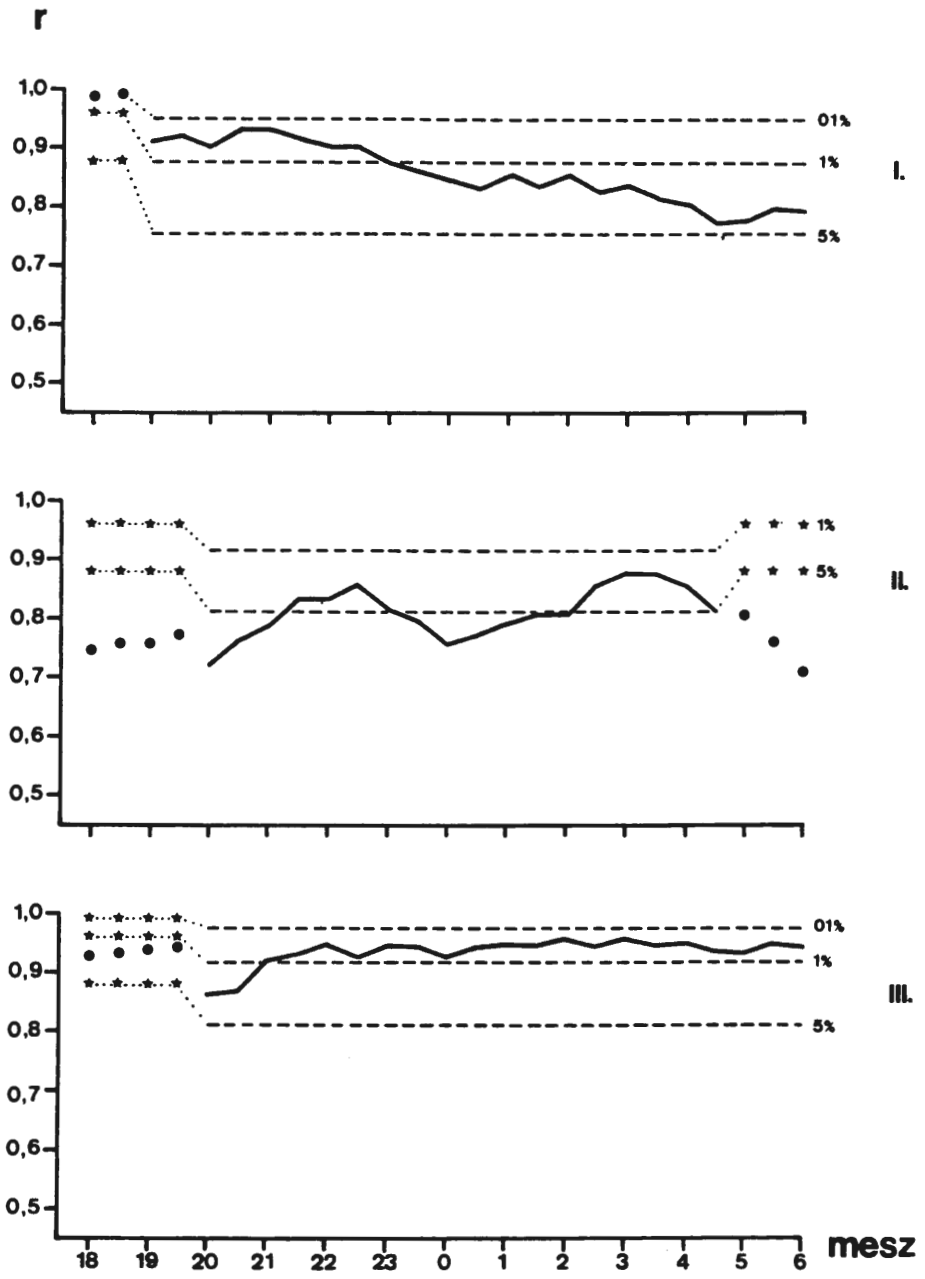


Abb. 9 b

rend der Herbstsaison.[3] Offenbar sind in der Laubstreu des Waldes unabhängig von der Witterung stets günstige Feuchtebedingungen gegeben. – Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß ein Umweltfaktor bzw. ein Komplex von Umweltfaktoren die saisonalen Veränderungen der Temperatur-Reaktionsnorm während der Frühjahrssaison, auf die oben hingewiesen wurde, kontrolliert. Möglicherweise werden die saisonalen Veränderungen der Reaktionsnorm aber auch mehr oder weniger stark endogen beeinflußt.

Eine starke Abhängigkeit der Fangraten von der Temperatur, ebenfalls verknüpft mit einer saisonalen Veränderung der Temperatur-Reaktionsnorm, hat BRUNSTING (1981) bei *Pterostichus oblongopunctatus* nachgewiesen.

Anders stellen sich die Verhältnisse bei der Baumaktivität dar, die von Temperatur und relativer Luftfeuchte abhängig sein kann (Tab. 11 u. 12). Warum nur gelegentlich und nicht in jeder Saison eine Abhängigkeit der Baumaktivität von Temperatur bzw. relativer Luftfeuchte gemessen wurde, ist unbekannt.

Tab. 11: Abhängigkeit der Fangrate der Baumfallen von der Temperatur der bodennahen Luft um 22°° MESZ. Männchen und Weibchen zusammengefaßt. Parameter s. Tab. 10.

Frühjahr 1989

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
3.4. - 24.4.	7	2,4	5,3	0,90	81	< 0,01
28.4. - 16.5.	6	0,3	1,8	0,40	-	n.s.
19.5. - 5.6.	6	0,2	12.1	0,48	-	n.s.

Herbst 1989 - keine Abhängigkeit nachgewiesen

Frühjahr 1990

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
23.3. - 6.4.	4	0,6	5,1	1,00	99	< 0,01
9.4. - 26.4.	6	0,5	0,9	0,60	-	n.s.
30.4. - 18.5.	5	-1,1	17,6	-0,67	-	n.s.
22.5. - 8.6.	5	0,5	9,3	0,74	-	n.s.
11.6. - 30.6.	7	0,2	17,4	-0,61	-	n.s.

Herbst 1990

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
30.8. - 11.10.	13	0,8	5,8	0,69	47	< 0,01

Tab. 12: Abhängigkeit der Fangrate der Baumfallen von der relativen Feuchte der boden-nahen Luft um 22°° MESZ. Männchen und Weibchen zusammengefaßt. a = Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse (rel. Feuchte). Übrige Parameter s. Tab. 10.

Frühjahr 1989 - keine Abhängigkeit nachgewiesen
Herbst 1989 - keine Abhängigkeit nachgewiesen

Frühjahr 1990

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
23.3. - 16.4.	7	0,0	6,7	0,11	-	n.s.
19.4. - 31.5.	11	0,3	68,4	0,97	94	< 0,001
5.6. - 17.6.	5	0,1	77,8	0,76	-	n.s.

Herbst 1990

Abschnitt	n	m	a	r	B	p
27.8. - 11.10.	14	0,3	75,2	0,60	36	< 0,05

[3] Gelegentlich werden signifikante negative Korrelationen zwischen Fangrate und relativer Luftfeuchte in der 2. Nachthälfte beobachtet. Dieser Zusammenhang ist mit Sicherheit eine Folge der starken Temperaturabhängigkeit der Bodenaktivität: in kühlen Nächten mit geringer Aktivität stellen sich in der 2. Nachthälfte im Zusammenhang mit Taubildung hohe relative Luftfeuchten ein.

3.4. Die Schätzwerte der Abundanzen

Die Verwendung von F-H-F*-Tabellen zur Abschätzung der Abundanzwerte im Frühjahr bedingt, daß bereits für die ersten Fangtermine sehr hohe, z. T. maximale Abundanzwerte gemessen werden (Tab. 13). Einer Reduktion der Werte Ende März/Anfang April, deren Ursache vielleicht eine erhöhte Mortalität nach der Winterruhe ist, folgt in der Regel bis Mitte Mai eine Phase, in der die Abundanzen relativ konstant sind. Anschließend werden die Schätzwerte deutlich kleiner (vgl. Kap. 2.8.). Da die Reproduktionsleistung im frühen Frühjahr gering zu sein scheint (vgl. Kap. 4.2.), dürfte der Mittelwert, dem die ab etwa Mitte April bis zum Ende der Plateauphase gemessenen Einzelwerte zugrunde liegen, am besten der Größe der reproduzierenden Gruppe entsprechen (N_{Saison}). – Zu Beginn der Herbstsaison zeigen die Abundanzwerte einen Anstieg bis zu einer Plateauphase, die bis zum Ende der Herbstsaison eingehalten wird (bei Verwendung von H*-F-Tabellen, vgl. Kap. 2.8.). Die Werte der Plateauphasen werden zum Saisonwert der Abundanz (N_{Saison}) gemittelt (Tab. 13).

Die Schätzung der mittleren Individuendichte (Abundanz) auf der Untersuchungsfläche von 55,5 m x 36 m (= 1998 m^2) ergibt für die Frühjahrssaisons Werte zwischen 252 (1984) und 535 (1990). Diese Werte entsprechen 1,3 bzw. 2,7 Tieren auf 10 m^2. Die Schätzwerte für die Herbstsaisons schwanken in stärkerem Maße: zwischen minimal < 20 (1987) und maximal 370 Tieren (0,1 bzw. 1,85 Tiere auf 10 m^2) (Tab. 13). Die Genauigkeit der Schätzwerte wird in Kap. 4.1. erörtert.

Es ist zu erwarten, daß bei hoher Abundanz viele Individuen während der Saison auf der Untersuchungsfläche nachgewiesen werden und daß die Zahl der Fänge insgesamt groß ist. Obwohl die Fangbedingungen in der Untersuchungsdekade variierten (insbesondere die Anzahl der Fangbecher und der Fangtermine sowie die Temperatur an den Fangterminen), sind die Koeffizienten der Korrelation zwischen diesen Parametern sogar erstaunlich groß (vgl. Tab. 8 u. 14):

N_{Saison} (x) – Anzahl nachgewiesener Individuen (y): $r = 0{,}83$; $y = 1{,}63\,x - 1119{,}32$; $p < 0{,}01$

N_{Saison} (x) – Gesamtzahl der Fänge ($\sum n_i$) (y): $r = 0{,}74$; $y = 3{,}90\,x - 392{,}49$; $p < 0{,}05$

Bei der Berechnung der Saisonwerte der Abundanz werden die Fänge von Weibchen und Männchen zusammengefaßt. Nachdem in den Jahren 1988 und 1989 die Zahl der Bodenfallen auf der Untersuchungsfläche vermehrt worden waren und seitdem große Fangzahlen erreicht werden, sind verläßliche Abschätzungen der Abundanz der Weibchen und Männchen möglich. Die Summe der geschätzten Abundanzen der Männchen und Weibchen ist mit dem jeweiligen Gesamtschätzwert fast identisch. – Im Frühjahr 1989 und 1990 wurden signifikant mehr Männchen als Weibchen geschätzt; im Herbst 1989 wich das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen vom erwarteten 1:1-Verhältnis ab. Im Herbst 1988 und 1990 sowie im Frühjahr 1991 entsprachen die geschätzten Individuendichten der Weibchen und Männchen der Erwartung.

	Gesamtschätzung	getrennte Schätzung		Anteil der Weibchen
		Weibchen	Männchen	
H 1988	223	120	101	54%
F 1989	316	110	203	35% ***
H 1989	370	220	152	59% ***
F 1990	535	214	329	40% ***
H 1990	325	167	156	52%
F 1991	452	215	241	47%

*** $p < 0{,}001$

Die geschätzten Weibchenanteile an der Abundanz entsprechen nicht den beobachteten Anteilen der Weibchen an den Fängen bzw. an der Anzahl nachgewiesener Individuen, vielmehr treten erhebliche Unterschiede auf. Im Frühjahr 1989 wurde z. B. ein Anteil der Weibchen an den Fängen von 28,4% und an den Individuenzahlen von 29,8% beobachtet, während der Anteil an der Abundanz auf 35% geschätzt wurde (vgl. Tab. 9).

Zwei Gründe könnten dafür maßgeblich sein, daß bei einem Weibchenanteil an der Abundanz von ≥ 50% in einer Herbstsaison im folgenden Frühjahr ein Anteil von < 50% geschätzt wird (wie z. B. im Frühjahr 1989 u. 1990).

(1) Die Mortalitätsrate der Weibchen ist größer als die der Männchen. Dies ist für die junge Generation nicht wahrscheinlich, könnte aber für die Generation der Alttiere zutreffen, deren Weibchen bereits Eier produziert haben. Diese Möglichkeit impliziert, daß die

Tab. 13: Die Individuendichten auf der Untersuchungsfläche (55,5 x 36 m) nach der Schätzmethode von JOLLY und SEBER. Die Fänge von Männchen und Weibchen wurden zusammengefaßt. Nur die relevanten Schätzwerte sind berücksichtigt (vgl. Kap. 2.8.). Bei der Berechnung der Mittelwerte N_{Saison} wurden die Einzelwerte N_i mit der Wurzel ihrer Varianz ($\sqrt{VarN_i}$) gewichtet (vgl. Kap. 2.8.). Bei der Mittelwertsbildung nicht berücksichtigte Werte sind mit einem " – " gekennzeichnet (vgl. Kap.3.4.). - F Frühjahrssaison, H Spätsommer-/Herbstsaison

Saison/ Datum	N_i	$\sqrt{VarN_i}$	N_{Saison}	Saison/ Datum	N_i	$\sqrt{VarNi}$	N_{Saison}
F 1982				H 1982			
26.4.	153 -	39		6.9.	92 -	19	
30.4.	156 -	41		11.9.	90 -	6	
18.5.	424	129		16.9.	147 -	13	
27.5.	417	182	421	20.9.	187 -	14	
				1.10.	283	40	
				14.10.	305	111	289
F 1983				H 1983			
18.4.	351	66		27.8.	22 -	4	
22.4.	421	89		1.9.	89	30	
28.4.	388	51		3.9.	61	13	
18.5.	426	73		6.9.	116	49	
19.5.	244	68	375	9.9.	105	25	
9.6.	148 -	50		14.9.	62	14	
				16.9.	89	23	
				27.9.	83	21	84
F 1984				H 1984			
25.4.	349	72		9.10.	243	134	
27.4.	186	35		12.10.	110	29	
1.5.	189	36		17.10.	153	59	
4.5.	202	51		23.10.	200	68	166
15.5.	323	87					
18.5.	313	124	252				
1.6.	70 -	18					
F 1985				H 1985			
6.4.	232 -	52		16.9.	106 -	70	
22.4.	282	69		24.9.	204	77	
6.5.	231	55		1.10.	335	136	267
14.5.	306	88		5.10.	111 -	24	
23.5.	209	59	256				

Saison/ Datum	N_i	$\sqrt{VarN_i}$	N_{Saison}
F 1986			
23.4.	271	64	
25.4.	356	72	
29.4.	572	112	
2.5.	281	42	
6.5.	210	29	
14.5.	261	42	315
21.5.	110 -	21	
4.6.	144 -	43	
F 1987			
8.4.	515 -	86	
15.4.	459	52	
20.4.	483	56	
24.4.	399	96	
19.5.	186	51	
26.5.	286	91	403
F 1988			
16.4	332	80	
21.4.	268	53	
27.4	457	109	
2.5.	183	32	
3.5.	218	60	
8.5.	182	50	271
22.5.	79 -	22	
24.5.	96 -	25	
31.5.	97 -	32	
F 1989			
29.3.	449 -	98	
10.4.	350 -	36	
24.4.	405	54	
5.5.	316	47	
8.5.	321	66	
11.5.	257	57	
16.5.	238	43	316
19.5.	177 -	31	
22.5.	120 -	20	

Saison/ Datum	N_i	$\sqrt{VarN_i}$	N_{Saison}
H 1986			
26.8.	26 -	10	
29.8.	61 -	27	
2.9.	134 -	42	
5.9.	130 -	36	
9.9.	298	94	
11.9.	175	28	
16.9.	224	31	
19.9.	270	50	
20.9	256	50	
21.9.	221	15	
25.9.	298	20	
30.9.	325	14	
6.10.	379	23	
14.10.	413	56	298
H 1987			(< 20)
H 1988			
26.8.	76 -	46	
30.8.	218	77	
2.9.	220	39	
6.9.	172	19	
13.9.	238	35	
16.9.	230	26	
20.9.	222	20	
23.9.	210	19	
27.9.	257	39	
4.10.	272	52	223
H 1989			
18.8.	60 -	32	
22.8.	156 -	49	
25.8.	137 -	28	
29.8.	125 -	19	
1.9.	197 -	27	
4.9.	218 -	29	
8.9.	299	24	
12.9.	426	28	
15.9.	374	18	
18.9.	394	19	
22.9.	399	17	
26.9.	364	24	
28.9.	392	35	
2.10.	314	25	
5.10.	311	26	370

Saison/ Datum	N_i	$\sqrt{VarN_i}$	N_{Saison}	Saison/ Datum	N_i	$\sqrt{VarN_i}$	N_{Saison}
F 1990				H 1990			
19.3.	799 -	81		16.8.	72 -	22	
2.4.	643 -	36		20.8.	149 -	37	
12.4.	569 -	27		24.8.	151 -	20	
19.4.	636	54		28.8.	194 -	12	
23.4.	584	29		31.8.	221 -	13	
26.4.	599	29		4.9.	268	18	
30.4.	538	23		7.9.	259	22	
3.5.	565	30		11.9.	262	22	
7.5.	482	28		14.9.	293	29	
12.5.	527	57		18.9.	369	39	
18.5.	403	59		21.9.	358	36	
22.5.	332	30	535	25.9.	325	37	
25.5.	233 -	49		28.9.	378	39	
31.5.	194 -	21		2.10.	379	37	
5.6.	122 -	22		5.10.	434	57	
11.6.	42 -	11		9.10.	312	35	
				12.10.	339	41	325
F 1991				H 1991			
22.3.	727 -	81		17.9.	25	8	
2.4.	762 -	58		24.9.	65	26	
9.4.	657 -	68		27.9.	33	8	
12.4.	668 -	60		30.9.	35	9	
15.4.	613	48		11.10.	45	16	39
3.5.	532	46					
10.5.	422	28					
13.5.	380	39					
21.5.	437	25					
27.5.	437	46					
31.5.	383	20					
3.6.	442	39	452				
6.6.	294 -	36					
9.6.	305 -	28					
13.6.	297 -	35					
17.6.	241 -	46					
21.6.	193 -	48					
25.6.	67 -	12					
28.6.	48 -	21					
1.7.	19 -	1					
5.7.	13 -	2					
11.7.	7 -	1					

Mortalitätsrate der alten Weibchen erheblich größer sein müßte als die der alten Männchen, anderenfalls könnte sich vom Herbst zum darauffolgenden Frühjahr der Weibchenanteil nicht so drastisch verändern, wie dies 1988/1989 und insbesondere 1989/1990 der Fall war. Gegen die Vermutung spricht, daß in der Regel im Winterlager ein größerer Anteil alter Weibchen angetroffen wird, die am Vorhandensein der sogenannten Gelbkörper („Corpora lutea")[4] eindeutig von jungen Weibchen unterschieden werden können.

[4] Eine gelb-grüne Verfärbung am Ovariolenhals, die eine Folge des Austritts der Eier aus der Ovariole ist und sich mit der Anzahl produzierter Eier verstärkt (KERN, 1912; VAN DUK, 1972).

Im Winter 1988/89 betrug z. B. der Anteil der Weibchen mit Corpora lutea 28% (vgl. Text-Tab. in Kap. 3.6.). In 5 käferdichten Rundgehegen (Durchmesser 20 m) mit hoher individueller Nachweiswahrscheinlichkeit, in die zu Beginn der Frühjahrssaison 1991 insgesamt 143 Weibchen und 141 Männchen eingesetzt worden waren, überlebten bis zum Beginn der Frühjahrssaison 1992 46% der Weibchen und 36% der Männchen (SCHWÖPPE, unveröffentlicht; MODEREGGER, unveröffentlicht). Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Weibchen war also eher größer als die der Männchen (der Unterschied ist nicht signifikant) (vgl. auch die Befunde von VAN DIJK an *Calathus melanocephalus* und *Pterostichus versicolor*[5], 1979 b).

(2) Das Schätzverfahren nach JOLLY und SEBER ist fehleranfällig, d. h. in Wirklichkeit kann die Abundanz der Weibchen im Frühjahr größer sein, als der jeweilige Schätzwert angibt. Es kommt zu einer Unterschätzung der Abundanz, wenn die Fangwahrscheinlichkeit, bezogen auf die gesamte Saison, individuell stark differiert (vgl. Kap. 2.8.). Die Ursache der Unterschätzung der Abundanz der Weibchen im Frühjahr 1989 und 1990 könnte also gewesen sein, daß sich die Weibchen in stärkerem Maße als die Männchen hinsichtlich des individuellen Aktivitätsniveaus unterschieden. – Nicht nur die Abundanz, auch der Anteil nachgewiesener Individuen war bei den Weibchen in den Frühjahrssaisons häufig < 50%, während in den Herbstsaisons ihr Individuenanteil z. T. > 50% war (vgl. Tab. 9). Der nachgewiesene Anteil der Individuen kann ebenfalls kleiner sein, als der Realität entspricht, z. B. dann, wenn eine „Fraktion" W,a der Weibchen eine individuelle Nachweiswahrscheinlichkeit $f_{W,a} < 1$ hat (bezogen auf die gesamte Frühjahrssaison), die individuelle Nachweiswahrscheinlichkeit aller Männchen-Fraktionen aber $f_M > f_{W,a}$ ist (z. B. = 1).

Durch einen divariaten Vergleich der Fangdaten (Anzahl der Fänge pro Individuum gegen Abstand zwischen erstem und letztem Fang) konnte gezeigt werden, daß die Weibchen im Frühjahr 1990 im individuellen Aktivitätsverhalten stärker divergierten als die Männchen (Abb. 8, Kap. 3.2.). Ob das nachgewiesene Divergieren der Weibchen groß genug war, um eine Unterschätzung der Abundanz der Weibchen zu bedingen, bleibt aber ungewiß. Für diese Möglichkeit spricht, daß im Herbst 1989, als für die Weibchen eine höhere Abundanz geschätzt wurde, die Männchen ein etwas stärkeres Divergieren im individuellen Aktivitätsverhalten erkennen ließen (Abb. 8).

3.5. Reproduktion

Die im Herbst schlüpfenden Käfer sind Nachkommen der im Frühjahr desselben Jahres aktiv gewesenen Tiere (vgl. Kap. 3.1.). Da die jungen Tiere im Herbst obligatorisch aktiv werden, die überlebenden Alttiere aber während dieser Zeit inaktiv sind, ergibt sich für *Carabus auronitens* die günstige Situation, aus den Abundanzen der Herbst- und Frühjahrssaison die mittlere effektive Reproduktionsrate bestimmen zu können (die Anzahl imaginaler Nachkommen pro Weibchen).

Die genannten 2 Voraussetzungen müssen streng erfüllt sein, um die Reproduktionsrate schätzen zu können. Die eine Voraussetzung, Inaktivität der überlebenden Alttiere im Herbst, wird durch die Wiederfangdaten selbst bestätigt: die Alttiere fehlen im Herbst in den Fallen, während sie im folgenden Frühjahr wieder auftauchen. Die andere Voraussetzung, obligatorische Aktivität der frisch geschlüpften Käfer, kann hingegen nicht aus den Fängen auf der Untersuchungfläche abgeleitet werden. Es ist aber nach einigen anderen Beobachtungen und Befunden sehr wahrscheinlich, daß die postecdysiale Reifung von einer Nahrungsaufnahme abhängt: (1) die Tiere sind kurz nach dem Schlüpfen extrem

[5] Synonym: *Poecilus coerulescens*.

leicht und weisen keine (oder allenfalls nur sehr geringe) Fettkörperreserven auf; (2) Nahrungsmangel verzögert die Ausreifung; (3) Nahrungsentzug für nur 10 Tage schädigt die Tiere irreversibel (vgl. Kap. 3.8.); (4) in Rundgehegen, in denen die individuelle Nachweiswahrscheinlichkeit hoch ist, wurden im Herbst 1991 nur etwa 15% der geschlüpften Käfer nicht nachgewiesen (SCHWÖPPE, unveröffentlicht; MODEREGGER, unveröffentlicht).[6]

Die Reproduktionsraten werden auf der Grundlage der geschätzten Abundanzwerte der Frühjahrs- und Herbstsaisons sowie auf der Grundlage der in den Herbst- und Frühjahrssaisons nachgewiesenen Individuen berechnet (Tab. 14). R_1 ist die auf der Grundlage der Abundanzwerte (N_{Saison}) berechnete Reproduktionsrate. Da die Schätzung der Abundanz der Männchen und Weibchen erst ab 1989 verläßlich ist, wird die Herbst-Abundanz durch den halben Wert der Frühjahrs-Abundanz dividiert (es wird also ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis angenommen, wie es möglicherweise meist auch vorliegt, vgl. Kap. 3.4.). Die Reproduktionsrate R_2 ist gleich der Anzahl der nachgewiesenen Individuen im Herbst dividiert durch die halbe Anzahl der nachgewiesenen Individuen im Frühjahr; die Reproduktionsrate R_3 ist gleich der Anzahl der nachgewiesenen Individuen im Herbst dividiert durch die Anzahl der nachgewiesenen Weibchen im Frühjahr.

Tab. 14: Größe und Reproduktionsrate der untersuchten lokalen Gruppe in der Untersuchungsdekade. - Anzahl nachgewiesener Individuen (vgl. Tab. 8); Anzahl nachgewiesener Weibchen; Abundanzwert der Saison (N_{Saison}); Fluktuation der Abundanzwerte (Saisonwert im Jahr j dividiert durch Saisonwert im Jahr j-1); Reproduktionsrate R_1: Herbst-Abundanz dividiert durch den halben Wert der Frühjahrs-Abundanz; Reproduktionsrate R_2: Anzahl der nachgewiesenen Individuen im Herbst dividiert durch die halbe Anzahl der nachgewiesenen Individuen im Frühjahr; Reproduktionsrate R_3: Anzahl der nachgewiesenen Individuen im Herbst dividiert durch Anzahl der nachgewiesenen Weibchen im Frühjahr.

	Anzahl d. Individuen		Anzahl d. Weibchen	Abundanz N_{Saison}		Fluktuation N_j / N_{j-1}		R_1	R_2	R_3
	F	H	F	F	H	F	H			
1982	235	241	92	421	289			1,37	2,05	2,62
1983	344	103	133	375	84	0,89	0,29	0,45	0,60	0,77
1984	232	123	75	252	166	0,67	1,98	1,32	1,06	1,64
1985	190	121	66	256	267	1,02	1,61	2,09	1,27	1,83
1986	326	420	130	315	298	1,23	1,12	1,89	2,58	3,23
1987	466	4	217	403	(<20)	1,28	0,07	<0,10	0,02	0,02
1988	295	262	93	271	223	0,67	11,15	1,65	1,78	2,82
1989	466	597	139	316	370	1,17	1,66	2,34	2,56	4,29
1990	1041	473	364	535	325	1,69	0,88	1,21	0,91	1,30
1991	857	58	379	452	39	0,84	0,12	0,17	0,14	0,15

Die Reproduktionsraten variieren sehr stark, R_1 z. B. zwischen 2,34 (1989) und < 0,10 (1987); auch 1991 war die Reproduktionsrate klein (0,17) (Tab. 14).

Die Reproduktionsraten R_1, R_2 und R_3 sind untereinander stark korreliert ($R_1 - R_2$: $r = 0{,}87$; $R_1 - R_3$: $r = 0{,}90$; $R_2 - R_3$: $r = 0{,}98$; $p \approx 0{,}001$ bzw. $< 0{,}001$).

[6] Es ist unwahrscheinlich, daß diese Tiere die Puppenwiege nicht verließen; möglicherweise wurden sie deshalb nicht gefangen, weil sie zufällig vor den Fangterminen Nahrung erbeutet hatten und deshalb inaktiv waren.

Die hohen Korrelationen überraschen zunächst, da die Anzahl der in einer Saison auf der Untersuchungsfläche nachgewiesenen Individuen nicht nur von der Abundanz, sondern auch von der Größe der Fangzahlen abhängt. Von 1982 bis Frühjahr 1988, als noch keine Fallen am Innenrand der Gehegeumzäunung exponiert waren, dürfte der Anteil der nachgewiesenen Individuen – bezogen auf die jeweilige Abundanz – kleiner gewesen sein als in den späteren Saisons. Da dies aber für Herbst- und Frühjahrssaisons in gleicher Weise gilt, ist der Einfluß auf die Berechnung der Reproduktionsrate offenbar nicht erheblich (mit Ausnahme vielleicht des Jahres 1988, als im Herbst die Zahl der Fallen vergrößert wurde). – In Kap. 4.1. wird dargelegt, daß bis zur Frühjahrssaison 1988 vermutlich auch die Abundanzen zu niedrig geschätzt wurden. Da die Schätzwerte für Frühlings- und Herbstsaisons in derselben Richtung von den tatsächlichen Individuendichten abweichen, dürfte der Einfluß auf die Berechnung der Reproduktionsrate auch in diesem Fall nicht erheblich sein.

3.6. Mortalitätsraten und Anteile der Generationen am Frühjahrsbestand

Auf Grund von Wiederfunden kann auf erhebliche Alttieranteile im Frühjahrsbestand geschlossen werden: z. B. setzten sich in der Frühjahrssaison 1991 die aus einer früheren Saison wiedergefundenen Käfer (318 Individuen) zu 58% aus Käfern des Herbstes 1990 (also jungen Tieren) und zu 42% aus Alttieren zusammen, die erstmals im Frühjahr 1990 oder noch früher gefangen worden waren (Tab. 8). Bei der Bewertung dieser Zahlen ist zu berücksichtigen, daß die Wahrscheinlichkeit der Auswanderung aus dem Gehege mit dem Lebensalter der Tiere ansteigt.

Der Frühjahrsbestand der Jahre 1988 und 1992 sollte, nachdem in den Jahren 1987 und 1991 die Reproduktion fast völlig ausgefallen war, sogar ganz überwiegend aus Alttieren bestanden haben, die bereits an einer oder mehreren Reproduktionssaisons teilgenommen hatten. Damit steht in Übereinstimmung, daß im Winter 1987/88 und im Winter 1991/1992 der Anteil von Weibchen mit eindeutig erkennbarem „Gelbkörper", also der Anteil alter Weibchen, ungewöhnlich groß war: 69% bzw. 76%. In anderen Jahren wurden unter Weibchen, die aus dem Winterlager gesammelt worden waren, Anteile alter Tiere von maximal 39% bestimmt.

Anteile alter Tiere unter den aus dem Winterlager gesammelten Weibchen:

Winter	Anzahl Weibchen	Tiere mit Corpora lutea	Alttier-Anteil
1984/85	44	17	39%
1985/86	30	3	10%
1986/87	72	23	32%
1987/88	39	27	69%
1988/89	29	8	28%
1991/92	25	19	76%

Der Anteil alter Weibchen ist allerdings vor allem im Winter 1987/88 kleiner als erwartet. Eine Ursache dafür könnte sein, daß der Reproduktionserfolg kleinräumig nicht unerheblich schwanken kann: die Aufsammlungen aus dem Winterlager waren nicht auf der Untersuchungsfläche, sondern in anderen Parzellen des Forstes Tinnen erfolgt, in denen die Reproduktion möglicherweise nicht so niedrig gewesen war wie im Gehege (zum Phänomen kleinräumigen asynchronen Fluktuierens vgl. Kap. 4.3.). Es könnte hinzukommen, daß nach einer Frühjahrssaison mit sehr geringer Eiproduktion die Corpora lutea vorjähriger Weibchen z. T. nur schwach ausgebildet sind, so daß diese Weibchen nicht immer verläßlich von jungen Weibchen unterschieden werden können.

Im folgenden wird an einem Beispiel geprüft, ob Alttier- und Jungtieranteile mit Hilfe der JOLLY-SEBER-Methode bestimmt werden können. Während mit H*-F-Tabellen allein der (aktive) Jungtierbestand im Herbst geschätzt wird, könnten mit F-H*-F-Tabellen Werte geschätzt werden, die den Jungtierbestand und die Anzahl der bis zum Frühjahr überlebenden Alttiere umfassen. Nach der H*-F-Tabelle ergeben sich für den Herbst 1990 320 Jungtiere, nach der F-H*-F-Tabelle 542 Tiere. Die Differenz, 222, sollte gleich der Anzahl der bis zum Frühjahr überlebenden Alttiere sein. Für den Beginn der Frühjahrssaison 1991 (22.3. – 12.4., vgl. Tab. 13) wird aus der F-H-F*-Tabelle eine Individuenanzahl von 707 Tieren geschätzt. Die numerisch darin enthaltene Anzahl von Jungtieren ist um 165 größer als der aktive Herbstbestand. Das Verfahren ist offenbar zu ungenau, um eingesetzt werden zu können.

Damit sind auch die Mortalitätsraten der alten und jungen Generation einer Schätzung nicht zugänglich. Aus der Summe von Frühjahrs- und Herbstbestand eines Jahres einerseits und dem Frühjahrsbestand des nächstfolgenden Jahres andererseits kann lediglich die Gesamt-Jahresmortalität berechnet werden. Sie variierte in der Untersuchungsdekade zwischen 34% und 47%; nur 1989/90 war sie mit 22% erheblich kleiner (vgl. Tab. 13).

Nach Wiederfangexperimenten (1991/1992) in käferdichten Rundgehegen (Durchmesser 20 m) mit hoher individueller Nachweiswahrscheinlichkeit kann die Mortalität der jungen Käfer die der alten Käfer fast erreichen: 46% (alte Tiere: 50%) (MODEREGGER, unveröff.; SCHWÖPPE, unveröff.).

3.7. Gewichtsentwicklung während der Frühjahrssaison und Gewichtsverluste in der Dormanzperiode

Die Gewichtsentwicklung im Verlaufe einer Saison vermittelt einen Einblick in den Ernährungszustand der Population. Aus der Differenz der Gewichte zu Beginn und zum Ende einer Frühjahrssaison läßt sich ablesen, wie groß die Fettkörperreserve ist, die zur Überdauerung der 9- bis 10-monatigen Dormanzperiode eingelagert wird. Darüberhinaus bietet der Vergleich der Gewichtsentwicklung von Männchen und Weibchen die Möglichkeit, Aussagen zur Eiproduktion zu machen.

Im Mittel über alle Jahre betrug das Gewicht der Männchen am Ende des Winters 350 mg (in den einzelnen Jahren im Mittel 337 bis 369 mg), das der Weibchen 445 mg (414 bis 490 mg). Bis zum Ende der Frühjahrssaison nimmt das Gewicht der Männchen um im Mittel 25% (in den einzelnen Jahren im Mittel 19% bis 37%), das der Weibchen um im Mittel 31 % zu (26% bis 46%). Um etwa dieselben Beträge reduziert sich das Gewicht während der Dormanzperiode bis zum Beginn der nächsten Frühjahrssaison (im Mittel über alle Jahre bei den Männchen 20% (17% bis 26 %), bei den Weibchen 25% (20% bis 29%)). – Der Substanzverlust in der langen Dormanzperiode ist aber größer als die oben genannten Zahlen widerspiegeln, denn erstaunlicherweise nimmt das Körpergewicht der überwinternden Tiere zum Ende des Winters hin nicht unerheblich zu. Dies ist möglicherweise die Folge einer Zunahme des Wassergehaltes des Körpers:

Datum	Weibchen		Männchen	
1990	n	Gewicht ± s (mg)	n	Gewicht ± s (mg)
4.1.	15	391 ± 47	32	320 ± 32
12.1.	6	408 ± 31	5	342 ± 30
23.1.	9	428 ± 52	11	345 ± 40
24.2.	24	445 ± 47	26	354 ± 45

Die Männchen erreichen im Mittel die höchsten Gewichte am Ende der Frühjahrssaison (Abb. 10). Die gelegentlich beobachtete Abnahme des mittleren Gewichtes an den letzten Fangtagen der Saison im Juni geht auf sehr aktive, relativ leichte Männchen zurück, die kein Ruhequartier aufsuchen und vermutlich nicht überleben.

Um die Gewichtsentwicklung von Weibchen und Männchen vergleichen zu können, wird für die Weibchen ein erwartetes Gewicht unter der Annahme errechnet, daß sich ihr mittleres Gewicht in derselben Weise verändert wie das mittlere Gewicht der Männchen (nach der Formel: mittleres Gewicht der Männchen am Fangtag i multipliziert mit dem Quotienten aus dem mittleren Gewicht der Weibchen am Winterende und dem mittleren Gewicht der Männchen am Winterende). Die Gewichtsentwicklung der Weibchen während der Frühjahrssaison ist sehr unterschiedlich. Meist beginnen die Weibchen bereits im April relativ schwerer als die Männchen zu werden:

mittlere Differenz zwischen beobachtetem und erwartetem Gewicht der Weibchen (gerundet auf volle Zehner) (vgl. auch Abb. 10):

Jahr	April mg	Mai mg
1985	40	100
1986	50	90
1987	–10	10
1988	100	110
1989	30	20
1990	50	50
1991	0	–10

In den Jahren 1987 und 1991 aber, in denen die Reproduktionsrate klein war (vgl. Kap. 3.5.), entwickelte sich das Gewicht der beiden Geschlechter fast identisch (Abb. 10). Möglicherweise liefert die Gewichtsentwicklung der Weibchen während der Frühjahrssaison einen Hinweis darauf, ob Eier in größerer oder in geringer Anzahl produziert werden. Dies bestätigen Sektionsbefunde: in der 2. Saisonhälfte 1986, als die Weibchen relativ schwerer als die Männchen waren, betrug die Zahl der chorionisierten Eier pro Weibchen 6,8 ± 4,1 (n = 34; 3 Weibchen ohne Eier); in der 2. Saisonhälfte 1987, als die Weibchen kaum relativ schwerer waren als die Männchen, betrug die Zahl chorionisierter Eier pro Weibchen nur 3,4 ± 3,3 (n = 44; 14 Weibchen ohne Eier).

Die Differenz zwischen erwartetem und beobachtetem Weibchengewicht (die „Gewichtsschere" in Abb. 10) läßt aber keine genaue Aussage zum Umfang der Eiproduktion zu: zwar war z. B. 1988 die Differenz groß, 1989 aber, als die Reproduktion ebenfalls hoch war, war die Differenz relativ klein. Dies könnte mehrere Ursachen haben (1-3). (1) Eiproduktion und Eiablage werden in unterschiedlicher Weise von Umweltfaktoren kontrolliert (vgl. dazu VAN DIJK, 1979 a): in Abhängigkeit von der Eiablagerate können Weibchen, die pro Saison dieselbe Anzahl Eier produzieren, unterschiedlich schwer werden. (2) Die Ausprägung der Gewichtsschere hängt wesentlich davon ab, in welchem Ausmaß die Weibchen bezüglich Eiproduktion und Eiablage miteinander synchronisiert sind. Im Jahr 1986 waren die Weibchen offenbar weitgehend synchronisiert: Ende April stieg innerhalb von 4 Tagen das mittlere Gewicht der Weibchen um 95 mg an (Abb. 10). Die Männchen zeigten in derselben Zeit nur einen sehr geringen Gewichtsanstieg (WEBER & KLENNER, 1987). (3) Die Größe der „Gewichtsschere" ist abhängig von den Winterendgewichten. Möglicherweise waren die zugrunde gelegten Winterendgewichte nicht immer repräsentativ, da nicht Tiere von der Untersuchungsfläche, sondern Tiere von benachbarten Parzellen gewogen wurden.

Nach Sektionsbefunden kann die Fettkörperentwicklung von Jahr zu Jahr differieren, immer aber ist – als Vorbereitung auf die lange Dormanzperiode – bei Männchen wie bei

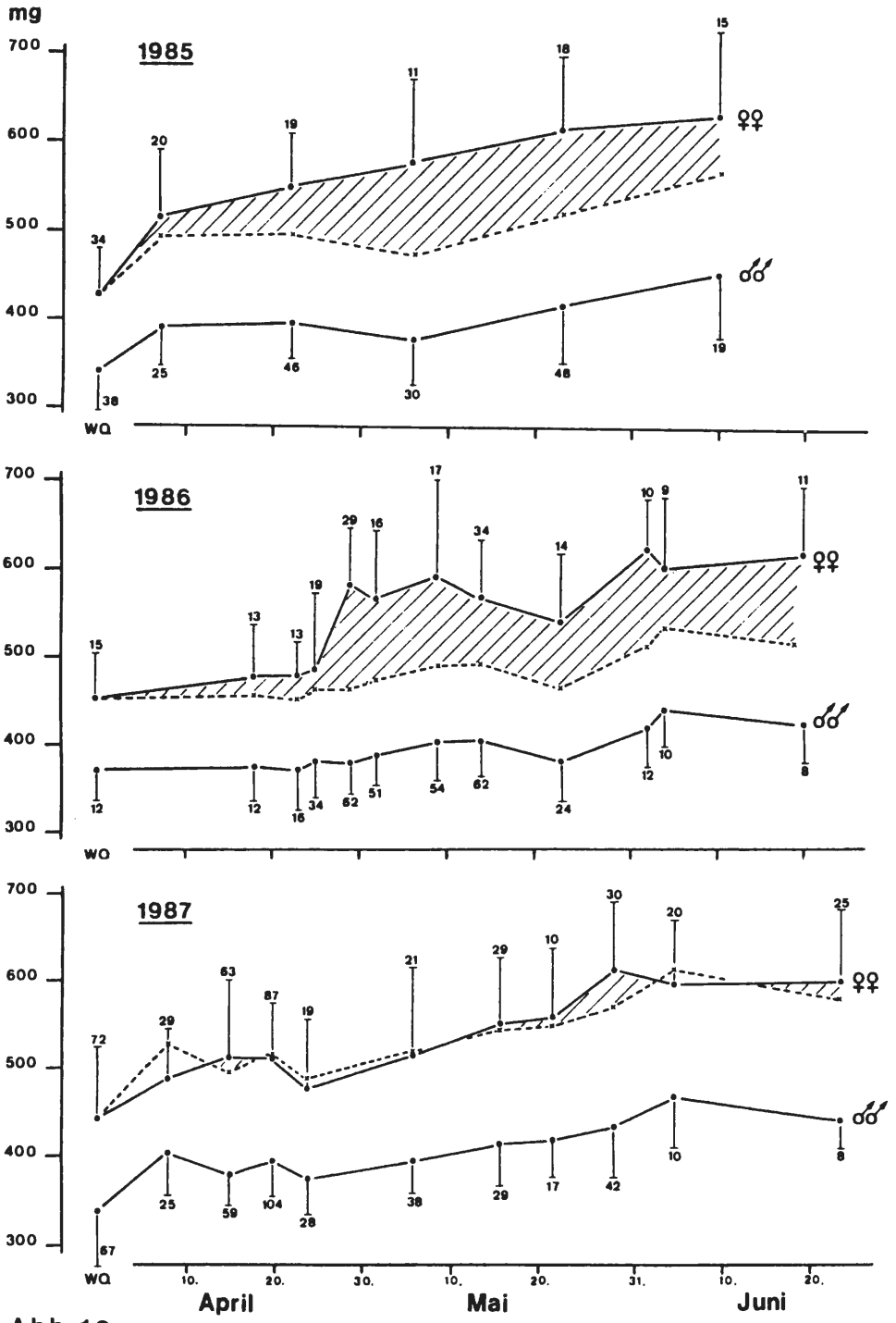

mg
700
600
500
400
300
1985
1986
1987
♀♀
♂♂
WQ
10.
20.
30.
10.
20.
31.
10.
20.
April
Mai
Juni

Abb.10 a

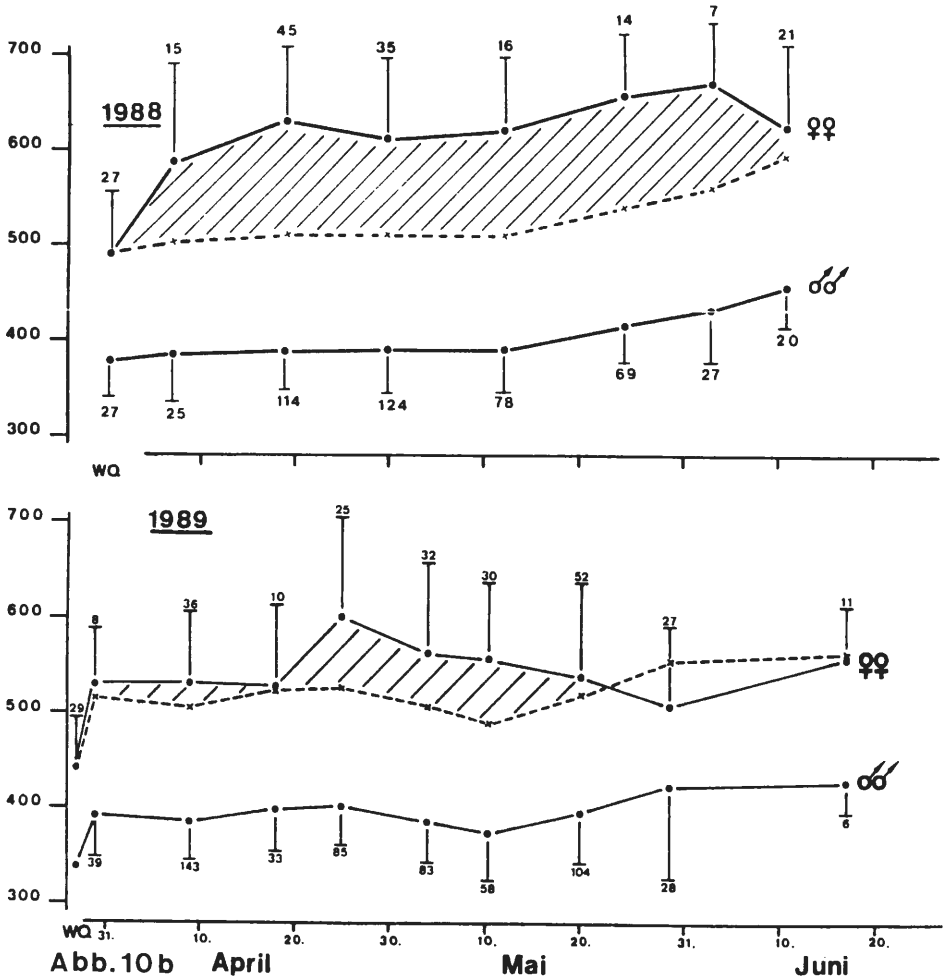


Abb.10b

Abb. 10 a - c: Gewichtsentwicklung von Carabus auronitens in den Frühjahrssaisons 1985 - 1991. Dargestellt sind jeweils Mittelwerte, Standardabweichung und Zahl der untersuchten Tiere. Bei kleinen Fangzahlen wurden Fangtage zusammengefaßt. Die erwartete Gewichtsentwicklung der Weibchen ist gestrichelt. Das erwartete Gewicht der Weibchen wird nach der Formel errechnet: mittleres Gewicht der Männchen am Fangtag i multipliziert mit dem Quotienten aus dem mittleren Gewicht der Weibchen am Winterende und dem mittleren Gewicht der Männchen am Winterende. Für das Jahr 1989 liegt kein Wintergewicht der Männchen vor. Das eingetragene Wintergewicht der Männchen wurde aus dem Wintergewicht der Weibchen im Jahre 1989 und aus den Wintergewichten von Männchen und Weibchen in den übrigen Jahren berechnet. - Abb. 10 a 1985 - 1987. Abb. 10 b 1988 u. 1989. Abb. 10 c 1990 u. 1991.

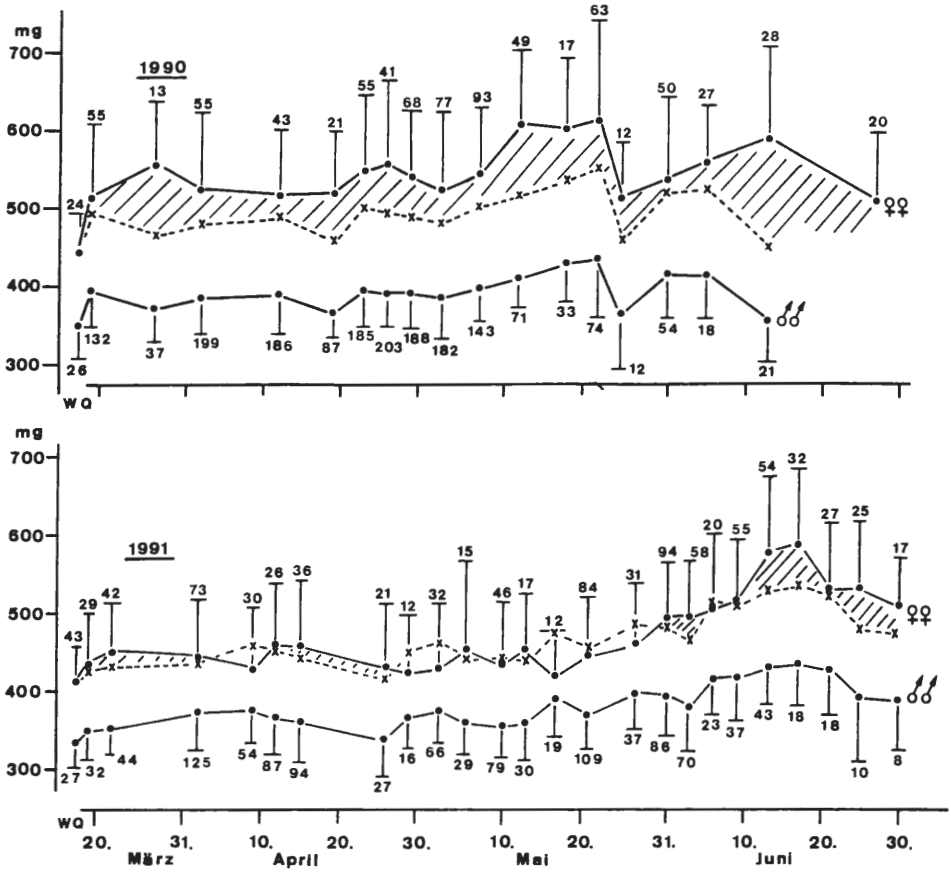


Abb. 10 c

Weibchen der Fettkörper am Ende der Frühjahrssaison maximal entwickelt (HEMMER u. a., 1986).

Am Ende der Winterruhe ist der im Jahr zuvor gespeicherte Vorrat in der Regel keineswegs völlig verbraucht, ein nicht unerheblicher Rest kann zur Erfüllung von Leistungen zu Beginn der Frühjahrssaison eingesetzt werden (z. B. für die Suche nach Nahrung und Fortpflanzungspartnern; HEMMER u. a., 1986; KLENNER, 1989).

3.8. Die postecdysiale Reifung

Die Herbstsaison beginnt zwischen Mitte August und Ende September mit dem Erscheinen frisch geschlüpfter Käfer (mit sehr weichem oder weichem Exoskelett). Einige Tage bis Wochen nach Saisonbeginn erscheinen auch Käfer mit fast hartem und hartem Exoskelett in den Fängen; bis zum Ende der Saison werden jedoch weiterhin (in geringer werdender Anzahl) frisch geschlüpfte (sehr weiche) Tiere angetroffen (Abb. 4).

Die Exoskelettausreifung umfaßt die Sklerotisierung der Exokutikula und die Ablagerung der Endokutikula. Während der postecdysialen Reifung nimmt auch das Gewicht der Tiere zu, wobei sich der Fettkörper kräftig entwickelt (HEMMER u. a., 1986).

Offenbar ist die postecdysiale Reifung von einer Nahrungsaufnahme abhängig; nach histologischen Untersuchungen von M. KLENNER (1990) stagniert das Endokutikula-Wachstum bei unzureichend ernährten Käfern; frisch geschlüpfte Käfer sind bereits irreversibel geschädigt, wenn sie etwa 10 Tage lang keine Nahrung aufnehmen.

Die Dauer der vier unterschiedenen Stadien der postecdysialen Reifung (sehr weiches, weiches, fast hartes, hartes Exoskelett) kann an Hand der Wiederfunde individuell markierter Tiere abgeschätzt werden. Bei einer großen Anzahl von Wiederfängen ist die Schätzung erstaunlich genau: die Längen der verschiedenen Reifungs-Intervalle ergänzen sich zu demselben Wert für die Gesamtdauer der Reifung.

Im Herbst 1990 dauerte die postecdysiale Reifung der Weibchen und Männchen im Mittel 28 Tage (vgl. auch Abb. 11):

	Summe der Dauer der Reifungs-Intervalle (Tage)	
	Weibchen	Männchen
sw-w + w-fh + fh-h	28	28
sw-w + w-h	29	26
sw-fh + fh-h	27	27
sw-h	29	28

Während dieser Zeitspanne nahm das mittlere Gewicht der Weibchen von 325 mg auf 479 mg (um 47%) zu, das der Männchen von 270 mg auf 382 mg (um 41%; Abb. 11). Nach Sektionsbefunden haben frisch geschlüpfte (sehr weiche) Käfer keinen erkennbaren oder nur einen sehr schwach entwickelten Fettkörper, ausgehärtete Tiere weisen hingegen einen kräftig entwickelten Fettkörper auf (HEMMER u. a., 1986).

Die Dauer der Exoskelettaushärtung kann von Jahr zu Jahr erheblich variieren:

1982	21 Tage	1987	nicht bestimmbar
1983	22 Tage	1988	35 Tage
1984	24 Tage	1989	33 Tage
1985	21 Tage	1990	28 Tage
1986	32 Tage		

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sich in diesen Differenzen Unterschiede in der Nahrungsversorgung während der postecdysialen Reifung widerspiegeln. – Unabhängig von der Dauer nimmt bis zum Abschluß der postecdysialen Reifung das Gewicht der Weibchen und Männchen um 40 bis 50% zu (vgl. auch GRÜM, 1973).

Das Endgewicht, mit dem die jungen Käfer das Winterlager aufsuchen, scheint im Mittel kleiner zu sein als das Gewicht, mit dem überlebende Tiere am Ende der Frühjahrssaison inaktiv werden. Dieser Unterschied ist z. T. noch im Winter feststellbar. In manchen Jahren waren im Winterquartier gesammelte junge Weibchen (ohne „Gelbkörper") im Mittel signifikant leichter als alte Weibchen (mit „Gelbkörper"), obwohl diese – bei z. T. hohen Temperaturen – eine erheblich längere Ruhepause verbracht haben. Vermutlich ist am Ende der Frühjahrssaison die Nahrungsversorgung günstiger als im Herbst.

3.9. Indirekte Hinweise auf Bedingungen der Larvalentwicklung

Im Herbst 1990 waren die Käfer im Mittel um so kleiner, je später sie schlüpften (Tab. 15). Dagegen war im Jahre 1989 die Körpergröße vom Schlüpfzeitpunkt unabhängig. Die 1989 geschlüpften Käfer waren signifikant größer als die des Herbstes 1990 (mit Ausnahme der früh geschlüpften Weibchen) (vgl. auch KLENNER, 1990).

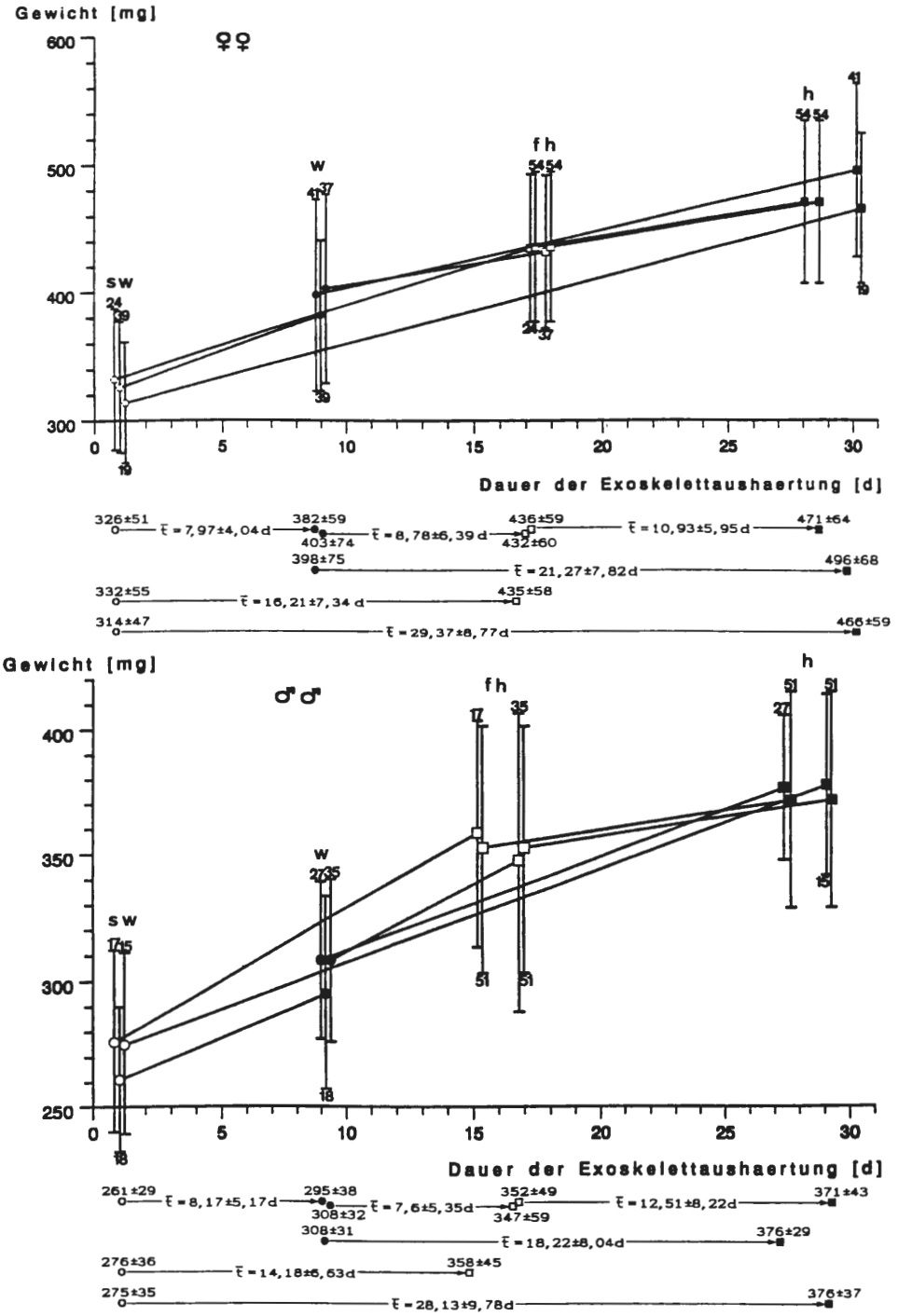


Abb. 11: Dauer der postecdysialen Reifung (Exoskelettaushärtung und Gewichtsentwicklung) bei Männchen und Weibchen im Herbst 1990. sw = sehr weiches, w = weiches, fh = fast hartes, h hartes Exoskelett. Über der Standardabweichung der mittleren Gewichte ist die Zahl der untersuchten Individuen angegeben. Unter der Abszisse ist die geschätzte Dauer der Exoskelettaushärtung in Tagen dargestellt. Über den Endpunkten der Strecken das mittlere Gewicht (mg).

Tab. 15: Abhängigkeit der Körpergröße vom Jahr der Entwicklung und vom Schlüpfzeitpunkt.

	1. Abschnitt		2. Abschnitt		3. Abschnitt	
	1989	1990	1989	1990	1989	1990
	30.7.-	30.7.-	21.8.-	20.8.-	8.9.-	10.9.-
	20.8.	19.8.	7.9.	9.9.	30.9.	21.10.
Männchen						
Anzahl	41	111	125	64	46	44
Länge (mm)	22,44	21,47	22,00	21,29*	21,93	20,82
± s	±0,92	± 0,73	± 0,72	± 0,77	± 0,77	± 1,15
Weibchen						
Anzahl	29	97	157	100	62	55
Länge (mm)	24,24	24,22***	24,27	23,42*	24,11	23,05
± s	± 0,91	± 0,84	± 0,94	± 1,04	± 0,91	± 1,06

Mit Ausnahme der im 1. Abschnitt geschlüpften Weibchen sind die Tiere des Jahres 1989 signifikant größer als die des Jahres 1990 ($p < 0{,}001$). Signifikanz der Unterschiede zum jeweils folgenden Abschnitt im Jahre 1990: * < 0,05; *** < 0,001.

Diese Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Entwicklungsbedingungen der Larven von Jahr zu Jahr variieren können und daß sich in manchen Jahren die spät schlüpfenden Käfer unter ungünstigeren Bedingungen entwickeln als die früh schlüpfenden. Größenunterschiede scheinen indirekte Hinweise auf Bedingungen der Larvalentwicklung zu geben – ein wichtiger Befund angesichts der Schwierigkeit, die Entwicklung der Larven im Habitat direkt zu analysieren.

Über die Habitat-Faktoren, die die Larvalentwicklung einheimischer Carabiden-Arten beeinflussen, ist wenig bekannt. Detailliertere Untersuchungen, insbesondere zum Einfluß der Temperatur sowie der Quantität und Qualität der Nahrung, liegen bisher nur für die Larvalentwicklung von *Pterostichus oblongopunctatus* (Heessen & Brunsting, 1981), *Pterostichus versicolor, Calathus melanocephalus* (van Dijk & den Boer, 1992) und *Nebria brevicollis* vor (Nelemans, 1987 a, b, 1988). Die Nahrungsversorgung der Larven scheint häufig suboptimal zu sein (z. B. bei *Nebria brevicollis*). Van Dijk und den Boer vermuten, daß die Fähigkeit der Larven von *Pterostichus versicolor* und *Calathus melanocephalus*, Nahrung zu erlangen, eingeschränkt ist.

4. Diskussion

4.1. Kritik des Jolly-Seber-Modells

Die Anwendbarkeit des Jolly-Seber-Modells zur Bestimmung von Individuendichten bei Laufkäfern wurde von Nelemans u. a. (1989) in Zweifel gezogen. Bei dem Laufkäfer *Nebria brevicollis* wurden nach dem Modell Abundanzen geschätzt, die um die Hälfte oder mehr die Individuenzahlen unterschritten, die bestimmt wurden, indem auf einer eingezäunten Untersuchungsfläche alle Tiere markiert wurden (Tab. 16 a).

Nach den Autoren unterschätzt das Jolly-Seber-Modell dann die Individuendichte, wenn die Fangwahrscheinlichkeit individuell variiert (vgl. auch Cormack, 1972; Carothers,

Tab. 16 a-c: Zur Genauigkeit der Schätzung der Individuendichte von Carabiden nach dem JOLLY-SEBER-Modell.

Tab.16 a: Markierungs-Wiederfangexperiment an *Nebria brevicollis* auf einer eingezäunten Fläche von 1700 m² (nach NELEMANS u.a., 1989). Σn_i = Anzahl der Fänge; Σn_{ie} Anzahl der nachgewiesenen Individuen

			Schätzung der Populationsgröße nach		
	Σn_i	Σn_{ie}	CRAIG I	CRAIG II	JOLLY
1976	3090	461	353	467	232
1977	1719	362	263	374	148

Tab. 16 b: Markierungs-Wiederfangexperimente an *Antisphodrus schreibersi*, Eggerloch bei Villach, Kärnten, nach RUSDEA (im Druck).

Die Untersuchung erstreckte sich über Frühjahr und Herbst 1986 und 1987 und Frühjahr 1988. Die Fallen wurden täglich zweimal kontrolliert. Die Fänge einer größeren Anzahl aufeinanderfolgender Fangtermine wurden zusammengefaßt. Wiederfänge innerhalb eines Intervalles wurden ignoriert. Die Individuenanzahl wurde für jedes Intervall nach dem JOLLY-SEBER-Modell mit der den gesamten Untersuchungszeitraum umfassenden R_i- und Z_i-Tabelle geschätzt.

Σn_{ie} = Anzahl der in der jeweiligen Saison bis zum angegebenen Datum nachgewiesenen Individuen; * die Zahl der nachgewiesenen Individuen erreichte einen Plateauwert; Z_s Anzahl der Individuen, die vorher und nachher gefunden wurden, nicht aber in der betreffenden Saison.

Intervall	Fangtermine	Σn_{ie}	N_i	$\sqrt{VarN_i}$	Z_S
26.5. - 4.6.86	1 - 11	61	-		
21.6. - 27.6.	12 - 25	95	118	12	
28.6. - 6.7.	26 - 38	99	102	8	
7.7. - 12.7.	39 - 49	101*	90	10	-
25.9. - 1.10.86	50 - 63	32	232	57	
3.10. - 18.10.	64 - 75	40	137	35	
19.10. - 25.10.	76 - 88	50	173	48	42
7.4. - 3.6.87	89 - 101	48	107	9	
4.6. - 9.6.	102 - 113	83	153	20	
15.6. - 21.6.	114 - 127	100	106	7	
22.6. - 27.6.	128 - 139	106*	98	6	4
4.8. - 21.8.87	140 - 151	36	94	8	
22.8. - 27.8.	152 - 162	42	149	42	
31.8. - 7.9.	163 - 174	57	120	24	
8.9. - 16.9.	175 - 187	66	230	97	23
31.5. - 17.6.88	188 - 192	28	66	7	
19.6. - 27.6.	193 - 197	56	95	15	
29.6. - 7.7.	198 - 202	69	62	7	
9.7. - 17.7.	203 - 207	79	-	-	-

Tab. 16 c: Markierungs-Wiederfangexperimente an in käferdichten Gehegen (Durchmesser 20 m) ausgesetzten *Carabus auronitens* (nach SCHWÖPPE, unveröffentlicht). - Die nicht zurückgefangenen Tiere sind vermutlich kurz nach dem Aussetzen gestorben.

Gehege	Anzahl eingesetzter Tiere	Anzahl nicht rückgefangener Tiere
C	51	5
D	49	5
E	47	2
F	48	3
G	50	5
H	50	11

Anzahl gefangener Tiere n_i und Abundanz N_i, geschätzt nach dem JOLLY-SEBER-Modell; in Klammern die auf Grund des Kriteriums $n_i < 10\%\ N_i$ nicht vertrauenswürdigen Schätzwerte (vgl. Kap. 2.8.). Werte innerhalb der Plateauphase der geschätzten Abundanz, die bei der Berechnung der Mittelwerte berücksichtigt wurden, sind unterstrichen. Die Einzelwerte wurden nicht gewichtet. Unterste Zeile: prozentualer Anteil des Mittelwertes an der Anzahl der vermutlich im Gehege vorhandenen Tiere.

Gehege	C		D		E		F		G		H	
Datum	n_i	N_i	n_i	N_i	n_i	N_i	n_i	N_i	n_i	N_i	n_i	N_i
13.4.	12	-	10	-	10	-	13	-	11	-	20	-
18.4.	0	-	1	-	0	-	1	-	0	-	0	-
25.4.	2	(22)	1	9	6	24	9	29	2	-	0	-
27.4.	10	40	4	18	2	-	5	30	14	46	7	31
2.5.	10	47	7	19	14	98	13	37	18	40	5	38
4.5.	5	37	1	-	13	37	10	37	2	(23)	1	-
8.5.	11	39	12	(180)	18	36	23	37	24	33	12	30
11.5.	25	41	28	40	25	41	24	41	1	(22)	0	-
16.5.	3	(102)	3	(35)	9	38	13	45	2	(22)	0	-
18.5.	2	(36)	8	38	6	45	6	43	5	36	1	-
23.5.	27	42	14	49	12	42	12	40	17	35	14	25
25.5.	16	36	9	36	22	45	10	47	2	2	6	(66)
29.5.	31	39	20	32	22	41	20	40	7	(75)	5	22
1.6.	13	44	11	39	15	41	12	49	2	2	0	-
6.6.	5	37	5	28	9	41	4	39	0	-	1	-
8.6.	11	34	7	31	21	43	19	40	3	(30)	3	16
12.6.	13	40	16	45	14	46	17	42	10	23	4	(52)
15.6.	14	26	11	33	24	39	15	36	3	3	7	7
20.6.	8	32	3	12	8	43	14	42	4	4	0	-
22.6.	13	22	12	14	21	46	21	32	0	-	0	-
28.6.	4	16	1	7	11	38	17	28	0	-	0	-
5.7.	3	6	6	9	12	36	15	24	0	-	0	-
11.7.	1	2	3	3	11	26	8	21	0	-	0	-
18.7.	1	2	1	-	6	25	4	16	0	-	0	-
25.7.	2	2	1	-	7	21	13	16	0	-	0	-
30.7.	1	2	1	-	14	30	10	13	0	-	0	-
Mittelwerte		40		37		44		41		38		33
% der Individuen		87		84		98		91		84		85

1973; GILBERT, 1973). Stärkeres individuelles Variieren im Aktivitätsverhalten wird auch von uns als Grund dafür angesehen, warum die Abundanz der *Carabus auronitens*-Weibchen während der Frühjahrssaison offensichtlich häufig unterschätzt wird (vgl. Kap. 3.4.). Ob bereits jede Abweichung der Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Fänge von der POISSON-Verteilung (vgl. Abb. 6) signalisiert, daß die Voraussetzungen zur Anwendung des JOLLY-SEBER-Modells schwerwiegend verletzt sind, erscheint uns allerdings fraglich (vgl. auch Abb. 27 in HOCKMANN u.a., 1989.).

In unserer Arbeitsgruppe bestimmte RUSDEA (1992) die Individuendichte einer weitgehend isolierten Population des Höhlenlaufkäfers *Antisphodrus schreibersi* nach dem JOLLY-SEBER-Modell und dem Verfahren der Markierung aller vorhandenen Individuen; beide Verfahren lieferten für die untersuchten Frühjahrssaisons weitgehend identische Werte (Tab. 16 b). Für die Herbstsaisons schätzt das JOLLY-SEBER-Modell Werte, die größer sind als die in der jeweiligen Saison festgestellte Individuenanzahl. Dies ist zum Teil auf Individuen zurückzuführen, die vorher und nachher, nicht aber in der jeweiligen Herbstsaison gefangen wurden (vgl. dazu Kap. 2.8.). Große Varianzen der Herbstwerte signalisieren Fehlschätzungen.

Wiederfangexperimente in käferdichten Gehegen mit bekannter Anzahl eingesetzter Individuen haben uns überzeugt, daß das JOLLY-SEBER-Modell bei *Carabus auronitens* – anders als offenbar bei *Nebria brevicollis* – relativ vertrauenswürdige Schätzwerte liefert, vorausgesetzt die Zahl der Fangtermine und Zahl der Fänge pro Termin sind hinreichend groß. Ein Teil der Ergebnisse ist in Tab. 16 c zusammengefaßt (SCHWÖPPE, unveröffentlicht). Es ist bei der Bewertung der mitgeteilten Werte in Rechnung zu stellen, daß sich ein Schätzwert N_i nur auf den Fangtermin i bezieht und Individuen, die noch nicht aktiv geworden sind, ebensowenig berücksichtigt, wie solche Individuen, die endgültig inaktiv geworden sind (vgl. Kap. 2.8. u. 3.4.). Durch die Anwendung des Vertrauenskriteriums $n_i > 10\% \ N_i$ werden stärker abweichende Schätzwerte eliminiert. Die Mittelwerte aus den Einzelwerten N_i in der Plateauphase der Abundanz sind nur um 2% bis 16%, im Mittel um 12%, kleiner als die erwartete Anzahl vorhandener Individuen. Werden die Fangwerte aus den Gehegen C – F zusammengefaßt, schätzt das JOLLY-SEBER-Modell 160 Individuen (89%). Da vermutlich auch während der Plateauphasen der Abundanz einige Tiere gestorben sind, dürften die Schätzwerte der Realität vermutlich noch näherkommen. Die Genauigkeit der Abundanzschätzung der Weibchen und Männchen war nicht unterschiedlich (88% bzw. 92%).

Da in Rundgehegen die individuelle Nachweiswahrscheinlichkeit sehr groß ist, sind die in diesen Experimenten gewonnenen Erfahrungen nicht ohne weiteres auf die Abundanzschätzungen für die Untersuchungsfläche zu übertragen. Um dennoch eine Vorstellung über die Verläßlichkeit der Werte zu gewinnen, bietet es sich an, die JOLLY-SEBER-Schätzung nur mit den Fängen bestimmter Fallengruppen durchzuführen und dann mit den Werten zu vergleichen, die auf der Gesamtheit der Fänge basieren. Für 4 Saisons schätzten wir die Abundanz (für die jeweilige Plateauphase der Saison) einerseits allein mit den Fängen der Randfallen (54 Fallen), die an der Innenseite der Gehegeumzäunung exponiert sind, und andererseits allein mit den Fängen der freistehenden Fallen im Gehege (114 Fallen, vgl. Kap. 2.5.1.).

	alle Fallen	nur Randfallen		ohne Randfallen	
	N_{Saison}	Σn	$\% N_{Saison}$	Σn	$\% N_{Saison}$
H 1989	370	646	101	484	85
F 1990	535	1086	92	505	76
H 1990	325	433	80	315	86
F 1991	452	598	96	500	84

Σ n Anzahl der Fänge in der Plateauphase

Die große Fängigkeit der Randfallen hat zur Folge, daß Abundanzschätzungen auf der Grundlage allein der Randfallenfänge nur um maximal 20%, im Mittel um 8% kleiner sind als bei Verwendung aller Fallenfänge. Wir folgern aus diesem Ergebnis, daß durch die Einrichtung der Randfallen die Schätzung nach dem JOLLY-SEBER-Modell eine Genauigkeit erreicht hat, die durch eine weitere Erhöhung der Fangzahlen nicht mehr bedeutend verbessert werden könnte. Dennoch sind Schätzfehler als Folge einer Verletzung der Voraussetzungen des JOLLY-SEBER-Modells auch weiterhin nicht auszuschließen, z. B. dann, wenn (trotz großer Fallenanzahl) die individuelle Fangwahrscheinlichkeit verhaltensbedingt stark divergiert (vgl. Kap. 3.2. u. 3.4.).

Vor Herbst 1988, als die ersten Randfallen installiert wurden, dürften die Abundanzen zu klein geschätzt worden sein. Es ist allerdings fraglich, ob die Schätzfehler so groß waren, wie bei der Berechnung oben ohne Randfallen (maximal 25%, im Mittel 17%), da die Fängigkeit der frei auf der Untersuchungsfläche exponierten Fallen durch die Randfallen vermutlich etwas reduziert wird.

Da alternative Verfahren für die Schätzung der Individuendichte in offenen Systemen (mit Ein- und Auswanderung) nicht zur Verfügung stehen, ist die Anfälligkeit des JOLLY-SEBER-Modells für Schätzfehler in Kauf zu nehmen und durch Einsatz vieler Fallen bzw. andere Maßnahmen zu reduzieren, durch die die Fangwahrscheinlichkeit erhöht wird. In Anpassung an die Phänologie der untersuchten Art ist die Schätzung mit Hilfe von R_i- und Z_i-Tabellen vorzunehmen, die mehrere Saisons umfassen. Große Varianzwerte signalisieren Fehlschätzungen. Durch die Anwendung von Vertrauenskriterien werden mit großem Fehler behaftete Werte mit höherer Wahrscheinlichkeit eliminiert als Werte, die mit kleinem Fehler behaftet sind. Durch Mittelung von Schätzwerten in einer Plateauphase der Abundanz kann der Einfluß fehlerbehafteter Werte gemindert werden.

Die von CRAIG (1953; Southwoud, 1978, S. 113) (vgl. Tab. 16 a) und YIP (1991) vorgeschlagenen Verfahren sind ungeeignet, wenn der Austausch von Individuen mit der Umgebung so groß ist, daß er nicht unberücksichtigt bleiben kann (wie bei unseren Untersuchungen, vgl. Kap. 3.2.). An geschlossenen Gruppen (in käferdichten Gehegen) andererseits kann natürliches populationsdynamisches Geschehen, das Ein- und Auswanderung mit einschließt, nicht untersucht werden; außerdem ist bei Langzeituntersuchungen die Gefahr zu groß, daß untersuchungsbedingte Effekte wirksam werden (d.h. durch Ein- bzw. Auswanderung nicht mehr ausgeglichen werden).

4.2. Die Stabilität der untersuchten Subpopulation

DEN BOER (1979 b, 1981, 1991) schlägt vor, die Stabilität lokaler Gruppen (Subpopulationen) mit Hilfe der folgenden Koeffizienten zu bewerten: (1) „LR" ist die Differenz zwischen dem (natürlichen) Logarithmus der höchsten und der niedrigsten im Untersuchungszeitraum gemessenen Abundanz. „LR" mißt die Grenzen, zwischen denen die Abundanz fluktuierte. – (2) „Var R" ist die Varianz der jährlichen Nettoreproduktion R (R = Abundanz der Generation n dividiert durch Abundanz der Generation n-1). „Var R" beschreibt den Umfang der Abundanzfluktuationen und ist ein Maß für die Wahrscheinlichkeit, daß extreme Abundanzwerte erreicht werden (DEN BOER, 1985).

In der folgenden Aufstellung werden die Koeffizienten, die die Stabilität der lokalen Gruppe von *Carabus auronitens* während der Untersuchungsdekade charakterisieren, mit Koeffizienten verglichen, die für andere Carabidenarten vorliegen (DEN BOER, 1979 b, 1981). Da die Koeffizienten möglicherweise nicht konstanten (art- und habitatspezifischen) Grenzwerten zustreben, sondern dazu tendieren, mit der Dauer einer Untersuchung größer zu werden (dies impliziert die stochastische Hypothese: DEN BOER, 1981, 1991), ist auch die Dauer der jeweiligen Untersuchung zu berücksichtigen.

Art	LR	Var R	Untersuchungs-zeitraum
Pterostichus versicolor[1]	1,53	0,25	11 Jahre
Pterostichus versicolor[1]	2,26	0,43	19 Jahre
Calathus melanocephalus[1]	3,67	1,79	11 Jahre
Calathus melanocephalus[1]	4,88	3,27	19 Jahre
Agonum assimile	1,11	0,31	8 Jahre
Pterostichus oblongopunctatus	0,81	0,17	8 Jahre
Nebria brevicollis	2,07	1,34	8 Jahre
Carabus auronitens [2]			
Frühjahrsbestand	0,75	0,11	10 Jahre
Herbstbestand	2,92	12,01	10 Jahre

[1] Mittelwerte von 9 lokalen Gruppen; [2] auf der Grundlage der Saison-Abundanzwerte (vgl. Tab. 13 u. 14).

Der Frühjahrsbestand von *Carabus auronitens* scheint etwas stabiler gewesen zu sein als die untersuchten lokalen Gruppen der ebenfalls im Frühjahr brütenden waldbewohnenden Arten *Pterostichus oblongopunctatus* und *Agonum assimile* (bei denen allerdings Fänge über jeweils ganze Jahre zugrunde liegen); er ist deutlich stabiler als die der Freilandarten *Pterostichus versicolor* und *Calathus melanocephalus* und erheblich stabiler als die der herbstbrütenden euryöken Art *Nebria brevicollis*. Hoch-instabil ist hingegen der Herbstbestand von *Carabus auronitens*. Diese Instabilität ist die Folge davon, daß der Reproduktionserfolg starken Schwankungen ausgesetzt ist. Die Ursachen dafür werden im nächsten Kapitel analysiert.

Die Stabilität des Frühjahrsbestandes der untersuchten *Carabus auronitens*-Subpopulation ist offenbar durch das Überleben eines relativ großen Teils des Alttierbestandes bedingt. Die Mehrjährigkeit der Adulten ist auch bei anderen Carabiden ein wesentliches Element, durch das die Individuendichte stabilisiert und das Risiko des Aussterbens lokaler Gruppen gemindert wird (vgl. DEN BOER, 1979 b; VAN DIJK, 1972, 1979 b, VAN HEERDT u.a., 1976; BRUNSTING, 1981). – Dagegen zeigen Arten mit hoher Mortalitätsrate der Adulten nach der 1. Reproduktionsphase, wie z. B. *Nebria brevicollis*, relativ starke Fluktuationen (DEN BOER, 1979 b).

4.3. Abhängigkeit der Reproduktion

In der Untersuchungsdekade war zweimal die mittlere Maitemperatur besonders niedrig: 1987 mit 10,3°C und 1991 mit 10,4°C (das langjährige Mittel der mittleren Maitemperatur beträgt für Münster 12,8°C). In beiden Jahren war – gemessen an der geschätzten Individuenanzahl im Herbst – die Reproduktionsrate der untersuchten *Carabus auronitens*-Subpopulation sehr gering. Diese Beobachtung gab Veranlassung, den Zusammenhang zwischen Temperatur und Reproduktion genauer zu analysieren.

Tab. 17: Mittlere Monats-Temperatur (°C).

	April	Mai		April	Mai
1982	8,0	13,5	1987	11,0	10,3
1983	9,3	11,3	1988	8,9	15,3
1984	8,0	11,0	1989	7,2	14,7
1985	8,7	14,4	1990	8,5	14,2
1986	6,6	14,3	1991	8,3	10,4

Ein Zusammenhang zwischen Reproduktionsrate (Tab. 14) und mittlerer Maitemperatur (Tab. 17) scheint für die untersuchte Dekade in der Tat zu bestehen: der Koeffizient der Korrelation zwischen mittlerer Maitemperatur und Reproduktion beträgt etwa 0,8.

	Korrelation zur mittleren Maitemperatur (x)		
	r	lineare Regression	p
R_1	0,86	$y = 0{,}35\,x - 3{,}23$	$< 0{,}01$
R_2	0,79	$y = 0{,}37\,x - 3{,}56$	$< 0{,}01$
R_3	0,80	$y = 0{,}57\,x - 5{,}46$	$< 0{,}01$

Für die Signifikanz spricht, daß nicht nur die beiden Jahre mit niedrigster Temperatur und Reproduktion diesen Zusammenhang bedingen; werden sie eliminiert, ergibt sich immer noch eine positive Korrelation ($r = 0{,}60$ bis $0{,}71$; z. T. $p < 0{,}05$); auch die lineare Regression verändert sich nur wenig.

Zwischen mittlerer Temperatur im April (Tab. 17) und der Reproduktionsrate (R_1) vermittelt ein Korrelationskoeffizient von $r = -0{,}67$ ($y = -0{,}44\,x + 4{,}99$; $p < 0{,}05$). Es ergibt sich auch dann eine negative (allerdings nicht signifikante) Korrelation, wenn das Jahr 1987 (höchste Apriltemperatur – niedrigste Reproduktion) eliminiert wird (R_1: $r = -0{,}50$; $y = -0{,}42\,x + 4{,}86$). Ein Zusammenhang der Art, daß die Eiproduktion vor allem dann durch hohe Temperaturen im Mai stimuliert wird, wenn der April relativ kühl war, ist nicht unwahrscheinlich. Dennoch erscheint die errechnete Beziehung zwischen Reproduktion und Apriltemperatur wenig vertrauenswürdig: der multiple Korrelationskoeffizient beträgt nur 0,90 und ist damit nur wenig größer als der Koeffizient der Korrelation Maitemperatur – Reproduktion (Koeffizient der Korrelation April- – Maitemperatur: $r = -0{,}49$). – Als relativ gesichert kann nur gelten, daß eine hohe mittlere Temperatur im April nicht Voraussetzung für eine hohe Eiproduktion in der Frühjahrssaison ist.

Nachdem sich in vorläufigen Analysen der populationsdynamischen Daten diese Temperaturabhängigkeit der Reproduktion herausgeschält hatte, konnte als Saisonwert der Abundanz, der der Größe der reproduzierenden Gruppe auf der Untersuchungsfläche am besten entsprechen dürfte, der Mittelwert über die Einzelwerte N_i, die von Mitte April bis zum Ende der Plateauphase gemessen werden, festgelegt werden (vgl. Kap. 3.4.). Daß die errechnete Beziehung zwischen Maitemperatur und Reproduktion kein Artefakt dieser Festlegung ist, folgt daraus, daß sich die Korrelation nicht verändert, wenn die Abundanzwerte N_i vom Beginn der Frühjahrssaison bis zum Ende der Plateauphase gemittelt werden und diese Mittelwerte der Berechnung der Reproduktionsrate zugrunde gelegt werden ($r = 0{,}86$).

Unsere Befunde lassen auch eine Aussage darüber zu, auf welche Weise die Temperatur im Mai die Reproduktionsrate beeinflußt. Es ist vorstellbar, daß durch niedrige Temperaturen Embryonen und Larven geschädigt werden, ebenso aber auch, daß bereits die Oogenese gehemmt ist. Letzteres scheint der Fall zu sein: nur im Frühjahr 1987 und 1991 wurden die Weibchen nicht relativ schwerer als die Männchen (Abb. 10). Ob darüber hinaus auch die Entwicklungsstadien durch niedrige Umgebungstemperaturen geschädigt werden, ist unbekannt.

Die Entwicklung der „Gewichtsschere" zwischen beobachtetem und erwartetem Gewicht der Weibchen als Ausdruck der beginnenden Oogenese wirft im einzelnen noch ungeklärte Fragen auf. Warum entwickelte sich die „Gewichtsschere" 1988 bereits relativ früh im April, 1986 und 1989 aber erst Ende April, und warum bildete sich 1987 im April (bei hohen Temperaturen) keine „Schere" aus (Abb. 10)? Möglicherweise können genauere Vergleiche mit dem Witterungsverlauf in den verschiedenen Frühjahrssaisons zu begründeten Annahmen führen.

Auf welche Weise die Temperatur die Eiproduktion beeinflußt, ist nicht genau bekannt. Die starke Abhängigkeit der Aktivität von der Temperatur (Kap. 3.3.) läßt es denkbar erscheinen, daß bei niedrigen Temperaturen die Nahrungsaufnahme der Weibchen, als Folge reduzierter Aktivität, so gering ist, daß die Oogenese gehemmt wird. Der Einfluß von Nahrungsmenge (und Nahrungsqualität) auf die Höhe der Eiproduktion bei Laufkäfern ist bereits mehrfach im Labor und unter Außenbedingungen untersucht worden (VAN DIJK, 1979 b, 1983; HEESSEN, 1980; SOTA, 1985 b). Wir gewannen allerdings 1987 nicht den Eindruck, daß ungenügende Ernährung der Grund für die gedrosselte Eiproduktion war: im Untersuchungsgebiet herrschte im Mai eine Eichenwickler- und Frostspanner-Kalamität; Schmetterlingsraupen waren in hoher Dichte auch auf dem Erdboden anzutreffen und für die Käfer, die ja nicht inaktiv waren, leicht zu erreichen. Wir vermuten deshalb, daß die Umgebungstemperatur die Eiproduktion unmittelbar beeinflußte.

Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die mittlere Maitemperatur der unmittelbar für die Eiproduktion entscheidende Faktor ist. Vermutlich ist letztlich ein kleinräumig variierender Temperaturfaktor bestimmend (vgl. Kap. 4.3.).

Eine nicht zu niedrige Maitemperatur ist für eine intensive Eiproduktion nur eine notwendige, nicht hinreichende Bedingung. Welche anderen Habitat-Faktoren die Reproduktion von *Carabus auronitens* beeinflussen können, ist unbekannt. Möglicherweise kann unter veränderten Bedingungen die Reproduktionsrate entscheidend von Faktoren beeinflußt werden, die in der Unterschungsdekade nicht oder nur schwach wirksam wurden (und darum unerkannt blieben), zum Beispiel von einem limitierten Nahrungsangebot. – Während des Untersuchungszeitraumes wurde im Forst Tinnen schwacher bis starker Befall durch Eichenwickler und Frostspanner beobachtet, deren Raupen im Frühjahr für die Ernährung von *Carabus auronitens* bedeutsam sein könnten. Eine Beziehung zwischen der Reproduktion des Käfers und der Befallsdichte (nach Aufzeichnungen des Forstbetriebsbezirkes Münster-West) bestand jedoch nicht. Es ist z.B. nicht nachweisbar, daß die relativ hohe Reproduktionsrate im Jahr 1984 (bei relativ niedriger mittlerer Maitemperatur, vgl. Tab. 14 u. 17) die Folge eines besonders reichhaltigen Nahrungsangebotes war: 1984 wurde im Forst Tinnen kein Schädlingsbefall beobachtet.

Zwischen Abundanz bzw. Anzahl der Individuen im Frühjahr und der Reproduktionsrate besteht kein signifikanter Zusammenhang ($p > 0{,}05$):

Abundanz – R_1: $r = -0{,}55$;
Anzahl der nachgewiesenen Individuen – R_2: $r = -0{,}41$;
Anzahl der nachgewiesenen Weibchen – R_3: $r = -0{,}52$.

4.4. Strategien der Risikoverteilung

Unsere Untersuchungen belegen die starke Abhängigkeit der untersuchten *Carabus auronitens*-Gruppe von nicht vorhersehbaren Veränderungen der Umweltfaktoren (der Witterung). Nicht nur die lokomotorische Aktivität der Imagines, auch die reproduktive Aktivität war in der untersuchten Dekade in erheblichem Maße von der Umgebungstemperatur abhängig. Die Bestimmtheitsmaße betrugen etwa 90% bzw. 65%. Eine Ursache für die starke Umweltabhängigkeit könnte sein, daß *Carabus auronitens* in der Münsterschen Bucht, am nördlichen Rande seines Verbreitungsgebietes, bereits in der Nähe seines Umweltpessimums lebt. Eine starke Abhängigkeit von abiotischen Faktoren kennzeichnet allerdings Carabiden insgesamt (LINDROTH, 1949; THIELE, 1977). Insbesondere auf die Temperaturabhängigkeit der Eiproduktion ist in verschiedenen Untersuchungen hingewiesen worden (z. B. VAN DIJK, 1979 b, 1982, 1983; HEESSEN, 1980).

Wie stark die Umweltzwänge sind, denen *Carabus auronitens* unterworfen ist, geht aus der folgenden Überlegung hervor. Sollte in der untersuchten Population nicht eine Variante im Vorteil sein, die Eier auch noch zu einer etwas späteren Zeit als im Monat Mai produziert? In unserem Gebiet sind Maitemperaturen, die für die Oogenese von Carabus auronitens pessimal sind, kein seltenes Ereignis (vgl. unten); die ab Ende Mai, Anfang Juni herrschenden Temperaturen aber sollten für die Produktion von Eiern stets hoch genug sein. Daß sich eine solche Variante, falls sie je entstand, nicht durchsetzen konnte, hat vermutlich den Grund darin, daß bei später Eiablage der Abschluß der Individualentwicklung (einschließlich der postecdysialen Reifung) vor Einbruch des Winters nicht gesichert ist (vgl. auch das exakte „Timing" des Endes der Reproduktionsphase bei *Pterostichus oblongopunctatus*: HEESSEN u. a., 1982). Risikoärmer ist die Strategie, die wir bei *Carabus auronitens* verwirklicht finden: vor einer (späten) Eiproduktion mit zweifelhaftem Erfolg hat die Nahrungsspeicherung im Fettkörper, d.h. die Sicherung des Überlebens der Alttiere, Vorrang. Auch in den Jahren mit reduzierter Reproduktion, 1987 und 1991, erreichten die Käfer, Weibchen und Männchen, am Ende der Frühjahrssaison maximale Körpergewichte (d.h. einen maximal entwickelten Fettkörper) (vgl. Abb. 10).

Solange Jahre mit niedrigen mittleren Frühjahrstemperaturen nur vereinzelt oder in kurzer Serie auftreten, ist das Überleben der untersuchten lokalen Gruppe ungefährdet: sie überlebt in ihren alten Generationen. Da einige Tiere an 3, vielleicht sogar 4 Reproduktionsphasen teilnehmen (vgl. Kap. 3.1. u. 3.6.), gefährdet vermutlich erst ein Ausfall der Reproduktion, der sich über mehr als 2 – 3 Jahre erstreckt, das Überleben der lokalen Gruppe.

Seit 1853, dem Beginn regelmäßiger meteorologischer Aufzeichnungen in Münster, betrug die höchste gemessene mittlere Maitemperatur 17,0°C (1868), die niedrigste 9,1°C (1902). Die mittlere Maitemperatur war achtzehnmal niedriger als 11°C; in drei Fällen folgten zwei Jahre mit niedriger mittlerer Maitemperatur unmittelbar aufeinander: 1873 u. 1874; 1876 u. 1877 sowie 1961 und 1962. Längere Serien mit niedrigen Maitemperaturen wurden nicht beobachtet. Die untersuchte *Carabus auronitens*-Population erweist sich somit in ihrem Altersaufbau als angepaßt an die (variablen) Frühjahrsbedingungen eines Gebietes im Einflußbereich atlantischer und kontinentaler Klimabedingungen.

Die Verteilung des Aussterberisikos auf verschiedene Generationen ist vermutlich bei der Mehrzahl der Carabiden-Arten eine Strategie, die dazu beiträgt, trotz unvorhersehbarer Schwankungen der abiotischen Umweltbedingungen (unvorhersehbar bezüglich Zeitpunkt und Ausmaß) die Gefahr des Aussterbens zu reduzieren (VAN DIJK, 1972, 1982 1979 a; DEN BOER, 1979 b).

Neben der zeitlichen Risikoverteilung ist auch bei *Carabus auronitens* die räumliche Verteilung des Aussterberisikos der Population bedeutsam (zum Phänomen der räumlichen Risikoverteilung vgl. insbesondere DEN BOER, 1970 b, 1979 a, 1981; 1985; TURIN & DEN BOER, 1988). Auf Grund von populationsgenetischen Untersuchungen (TERLUTTER, 1991; NIEHUES, unveröffentlicht) wird vermutet, daß die Art im Gebiet um Münster die mittelalterliche-frühneuzeitliche Waldverwüstung in wenigen Reliktpopulationen überlebte (möglichwerweise nur 2 bis 3), die so klein waren, daß genetische Drift zur Allelelimination führen konnte. Die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens in den Isolaten war offenbar sehr groß, und vermutlich sind auch viele isolierte lokale Gruppen ausgestorben. Nach Regeneration naturnaher Hochwälder konnte sich die Art von Reliktgruppen, die zufällig überlebt hatten, über ein größeres Gebiet (das Gebiet zwischen den Baumbergen und der Davert) ausbreiten (vermutlich erst nach 1880) und hier fast jede Waldparzelle besiedeln. Auf Grund des Wirksamwerdens einer relativ großen

Ausbreitungskraft, deren Grundlagen z. Zt. untersucht werden, entstand eine „Metapopulation" mit zahlreichen lokalen Gruppen (zum Metapopulations-Konzept vgl.: HANSKI, 1989; HANSKI, 1991; HANSKI & GILPIN, 1991; HARRISON, 1991). Die lokalen Gruppen dieser Metapopulation leben unter nicht identischen Umweltbedingungen; möglicherweise fluktuieren sie asynchron. Damit scheint die Metapopulation z. Zt. keinem akutem Aussterberisiko ausgesetzt zu sein: das Risiko des Scheiterns (des Aussterbens) wird von zahlreichen Schultern getragen (räumliche Risikoverteilung).

Selbst in kleineren Waldgebieten, wie dem Forst Tinnen, wirkt Umweltheterogenität erkennbar stabilisierend auf die Abundanz ein. Im Herbst 1987 und 1991 wurden nicht nur auf der Untersuchungsfläche, sondern auch auf anderen Waldparzellen Fallenfänge durchgeführt. In beiden Jahren wurden auf einigen Vergleichsflächen erheblich größere Anzahlen von Tieren als im Gehege gefangen, besonders auffällig waren diese kleinräumigen Unterschiede im Jahre 1991 :

Fallenfänge im Forst Tinnen vom 9.9. bis 23.10.1987 (Anzahl Tiere in 100 Fallen pro Nacht):

Fläche	Anzahl der Fallen	Fangrate
Gehege	114	0,2
NL	50	1,1
GR	50	1,0
RH	50	3,0

Fallenfänge im Forst Tinnen vom 20.9. bis 2.11.1991 (Anzahl Tiere in 100 Fallen pro Nacht):

Fläche	Anzahl der Fallen	Fangrate Weibchen	Männchen
Gehege	168	2,1	1,7
Außenrandfallen	66	2,5	1,8
A1	25	11,3	7,6
A2	25	0,7	0,7
A3	25	2,5	3,3
A4	25	1,1	1,1
A5	25	16,0	12,4

Gehege, Außenrandfallen: Buchen, Eichen, wenige Hainbuchen, spärliche Krautschicht
A1: Buchen, einzelne Eichen, wenige Hainbuchen, spärliche Krautschicht
A2: Eichen, dichter Hainbuchenbestand, ohne Krautschicht
A3: Nähe Waldrand (Süden); Laubverwehungen; Eichen, Buchen, Hainbuchen, stärker ausgebildete Krautschicht
A4: Laubwaldkorridor zwischen 2 Fichtenschonungen; Buchen; ohne Krautschicht
A5: kleine Lichtung (Windwurf) und Bestand aus Buchen, jungen Eichen u. Birken, spärliche Krautschicht

Aus diesen Beobachtungen folgt zwangsläufig, daß die mittlere Maitemperatur nicht der unmittelbar für die Reproduktionsleistung entscheidende Faktor sein kann. Entscheidend scheint vielmehr ein kleinräumig variierender Faktor (ein Temperaturfaktor ?) zu sein, der sich in Abhängigkeit von der mittleren Maitemperatur in Parzellen-spezifischer Weise verändert. Möglicherweise bestimmt die Erwärmung der Laubstreu, in der sich die

Käfer tagsüber aufhalten, die Intensität der Eiproduktion. Bei niedrigen mittleren Temperaturen wird auf Flächen mit lichtem Baumbestand und geringer Streuauflage die notwendige Erwärmung möglicherweise durch direkte Sonneneinstrahlung erreicht.

Aus zahlreichen Laboruntersuchungen ist bekannt, daß Laufkäfer sehr sensibel auf die abiotischen Faktoren Licht, Temperatur und Feuchte reagieren (THIELE, 1977). Es ist hingegen noch relativ unbekannt, welche abiotischen Faktoren bzw. Faktorenkomplexe die populationsdynamischen Parameter der verschiedenen Arten vorherrschend beeinflussen (vgl z. B. GRÜM, 1986). Eine detaillierte Analyse der abiotischen (und biotischen) Faktoren, die den Reproduktionserfolg von *Pterostichus versicolor* und *Calathus melanocephalus* bestimmen, haben kürzlich VAN DIJK und DEN BOER (1992) vorgelegt. Bei *Pterostichus versicolor* beeinflussen kleinräumig variierende abiotische und biotische Faktoren die Mortalität der Eier und Larven. Bei *Calathus melanocephalus* dominiert hingegen ein großräumig wenig variierender abiotischer Faktor (die Witterung im Winter) die Larven-Mortalität. Dieser Unterschied zwischen den beiden Arten hat populationsdynamische Konsequenzen: die lokalen Gruppen von *Pterostichus versicolor* fluktuieren asynchron, die von *Calathus melanocephalus* fluktuieren stärker synchron; die Populationen von *Pterostichus versicolor* sind relativ stabil, die von *Calathus melanocephalus* relativ instabil (vgl. die in Kap. 4.2. mitgeteilten Stabilitätskoeffizienten „LR“ und „Var R“).

4.5. Dichteabhängige Prozesse?

Bei den Untersuchungen an *Carabus auronitens* sind Elemente einer Strategie der Risikoverteilung deutlich hervorgetreten: die Zusammensetzung der lokalen Gruppen aus verschiedenen Generationen und die Besiedlung von Parzellen mit mehr oder weniger stark voneinander abweichenden Umweltbedingungen garantieren einen effektiven (wenn auch nicht absoluten) Schutz gegenüber unvorhersehbaren Schwankungen der Umweltbedingungen. Daneben sind dichteabhängige Mechanismen nicht deutlich geworden. Die Reproduktionsrate ist nicht signifikant mit der Abundanz bzw. der Anzahl nachgewiesener Individuen korreliert (vgl. Kap. 4.2.).

Man könnte allerdings spekulieren, ob nicht populationsdynamische Phänomene, die im Jahre 1990 zu Tage traten, auf dichteabhängige Prozesse hinweisen. Bei hoher mittlerer Maitemperatur war die Reproduktionsrate relativ klein. Dies könnte eine Folge der sehr hohen Dichte der reproduzierenden Individuen gewesen sein, wobei die Gegenregulation während der Larvalentwicklung wirksam geworden sein könnte. Möglicherweise waren die Larven so zahlreich, daß intraspezifische Konkurrenz um Nahrung wirksam wurde – mit mehreren Konsequenzen: die Larven wurden so aktiv, daß sie in Becherfallen in ungewöhnlich großer Anzahl gefangen wurden (beobachtet); viele Käfer, besonders die spät geschlüpften, waren relativ klein (beobachtet); aber auch die Mortalität der Larven könnte hoch gewesen sein, so daß die Zahl der im Herbst schlüpfenden Käfer relativ klein blieb (beobachtet). Konkrete Hinweise dafür, daß dieser Prozeß tatsächlich wirksam war, liegen aber nicht vor.

Auch bei anderen Carabiden sind Hinweise auf dichteabhängige populationsdynamische Prozesse spärlich (BAARS & VAN DIJK, 1984 b; HEESSEN, 1980; HEESSEN & BRUNSTING, 1981; BRUNSTING & HEESSEN, 1983). Nur ein konkreter Hinweis auf eine Dichteregulation scheint bisher publiziert worden zu sein: BRUNSTING & HEESSEN (1984) beobachteten bei Gehegeexperimenten mit *Pterostichus oblongopunctatus*, daß eine künstlich erhöhte oder reduzierte Individuendichte wieder einer habitatspezifischen Sollwert-Dichte zustrebt.

Experimente in der Natur bieten vermutlich viele Möglichkeiten, um die Hypothese einer Regulation der Individuendichte durch dichteabhängige Faktoren zu überprüfen. In einem ersten Ansatz hat MODEREGGER (unveröffentlicht) ein von LENSKI (1984) erstmals durchgeführtes Experiment in folgender Weise bei *Carabus auronitens* abgewandelt. Zu Beginn der Frühjahrssaison 1991 wurden 87 bzw. 86 individuell markierte Käfer (Männchen und Weibchen etwa im Verhältnis 1:1) in 2 käferdichte Rundgehege (Gehege A u. B), die im Forst Tinnen errichtet worden waren, eingesetzt (Durchmesser 20 m; die Individuendichte entspricht maximaler natürlicher Abundanz). In Gehege A wurden zwei Gruppen unterschieden. Tiere der einen Gruppe wurden, wenn sie gefangen worden waren, im Labor über Nacht ad libitum gefüttert (mit zerschnittenen Schaben), ehe sie am nächsten Tag wieder ausgesetzt wurden. Die Tiere der anderen Gruppe wurden ebenso wie alle Tiere aus Gehege B nicht gefüttert und noch am selben Tag wieder freigelassen. Es stellt sich die Frage, ob die ungefütterten Käfer in Gehege A von der Fütterung des anderen Teils der Tiere profitieren (Minderung intraspezifischer Konkurrenz um Nahrung ?). Die während der gesamten Saison im Labor aufgenommene Nahrungsmenge betrug bei den (seltener gefangenen) Weibchen im Mittel 3786 ± 1727 mg pro Tier, bei den (häufiger gefangenen) Männchen 4323 ± 1756 mg. Die Fütterung beeinflußte nicht das mittlere Körpergewicht am Ende der Frühjahrssaison, jedoch erreichten die gefütterten Tiere das Endgewicht etwas früher und wurden etwas früher inaktiv als die ungefütterten Tiere in Gehege A und die (ebenfalls nicht gefütterten) Tiere in Gehege B. Bezüglich der Wiederfangraten traten keine im Sinne der Fragestellung interpretierbaren Unterschiede auf. Während der Herbstsaison wurden in Gehege A 12 frisch geschlüpfte Tiere festgestellt, 2 weitere unmarkierte Tiere, die vermutlich ebenfalls im Herbst im Gehege geschlüpft waren, kamen im Frühjahr 1992 hinzu; in Gehege B wurden im Herbst 3 Tiere, im Frühjahr 1 weiteres unmarkiertes Tier gefangen (der Unterschied in der Reproduktion zwischen den Gehegen A und B ist mit $p < 0{,}025$ signifikant). Unterschiede traten auch hinsichtlich der Überlebensrate der Alttiere auf:

	Gehege A gefüttert	nicht-gefüttert	Gehege B nicht gefüttert
F 1991 eingesetzt	42	45	86
F 1992 zurückgefangen	36	31	38

Der Unterschied zwischen den gefütterten Tieren in A und den nicht gefütterten Tieren in B ist schwach signifikant ($p < 0{,}05$); zwischen den nicht-gefütterten Tieren in A und in B ist der Unterschied nicht signifikant ($p > 0{,}05$; jeweils χ^2-Vierfeldertest und G-Test). – Das Ergebnis des Fütterungsexperimentes ist damit nicht eindeutig.

Wir haben in den Ergebnissen unserer bisherigen Untersuchungen an *Carabus auronitens* keine signifikanten (sondern allenfalls nur schwache) Hinweise dafür gefunden, daß dichteabhängige Prozesse wirksam wurden und die Individuendichte der untersuchten lokalen Gruppe stabilisierten. Damit ist aber noch nicht gezeigt, daß bei dieser Art dichteabhängige Prozesse unter allen Umständen nicht existent bzw. unwirksam sind.

Carabus auronitens hat sich als ein günstiges Objekt für populationsdynamische Untersuchungen erwiesen. Wir konnten zeigen, daß eine Reihe variabler Parameter relativ leicht quantitativ bestimmt und populationsdynamisch interpretiert werden kann: Fangrate, Ein- und Auswanderungsrate, Individuendichte, Reproduktionsrate; relative Gewichtsentwicklung der Weibchen während der Reproduktionssaison; Dauer der postecdysialen Reifung; Größe der Imagines. Eine Fortsetzung des Projektes – unter Einschluß von Experimenten in der Natur – läßt eine eindeutigere Antwort zu der kontrovers diskutierten Hypothese einer Dichteregulation erwarten.

Literaturverzeichnis

Andrewartha, H.G. & L.C. Birch (1984): The ecological web – more on the distribution and abundance of animals. – Chicago Univ. Press, Chicago. 506 S.

BAARS, M.A. & TH. S. VAN DIJK (1984 a): Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. – I. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal. – J. Anim. Ecol. **53**: 375 – 388.

BAARS, M.A. & TH. S. VAN DIJK (1984 b): Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. – II. Egg production and survival in relation to density. – J. Anim. Ecol. **53**: 389 – 400.

BODENHEIMER, F.S. (1928): Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur? – Biol. Zbl. 48: 714-739.

BRANDMAYR, P. & F. WEBER (1983): Research in carabid ecology in past, presence and future. – In: BRANDMAYR, P., P.J. DEN BOER & F. WEBER (Hrsg.): Ecology of carabids: the synthesis of field study and laboratory experiment. Rep. 4th Symp. Carab. ´81 (1983): 191-196. Pudoc, Wageningen.

BRUNSTING, A.M.H. (1981): Distribution pattern, life cycle and phenology of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* GRAV. (Col., Staphylinidae). – Netherl. J. Zool. **31**: 418 – 452.

BRUNSTING, A.M.H. & H.J.L. HEESSEN (1983): Cannibalism, laboratory artefact or natural phenomenon? – - In: BRANDMAYR, P., P.J. DEN BOER & F. WEBER (Hrsg.): Ecology of carabids: the synthesis of field study and laboratory experiment. Rep. 4th Symp. Carab. ´81 (1983): 135-139. Pudoc, Wageningen.

BRUNSTING, A.M.H. & H.J.L. HEESSEN (1984): Density regulation in the carabid beetle *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col. Carabidae). – J. Animal Ecol. **53**: 751-760.

BURRICHTER, E. (1973): Die potentielle natürliche Vegetation in der Westfälischen Bucht. Erläuterungen zur Übersichtskarte 1 : 2000.000. – Reihe Siedlung und Landschaft in Westfalen. In: Müller-Wille & Bertelsmeier (Hrsg.) Landeskundliche Karten und Hefte der geographischen Kommission für Westfalen. Selbstverlag der Geographischen Kommission, Münster (Westf.).

CAROTHERS, A.D. (1973): The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. – Biometrics **29**: 79 – 100.

CORMACK, R.M. (1972): The logic of capture-recapture estimates. – Biometrics **28**: 337-343.

Craig, C.C. (1953): On the utilization of marked specimens in estimating populations of flying insects. – Biometrika **40**: 170-176.

DEN BOER, P.J. (1968): Spreading of risk and stabilization of animal numbers. – Acta Biotheor. **18**: 165-194.

DEN BOER, P.J. (1970 a): Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: the problem of the persistence of sparse populations. – Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeck, 1970): 77-97.

DEN BOER, P.J. (1970 b): On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia (Berlin) **4**: 1-28.

DEN BOER, P.J. (1973): Das Überleben von Populationen und Arten und die Bedeutung von Umweltheterogenität. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **1973**: 125-136.

DEN BOER, P.J. (1979 a): The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the carabid beetles in a cultivated countryside. – Fortschr. Zool. **25** (2/3): 79-94. G. Fischer, Stuttgart.

DEN BOER, P.J. (1979 b): The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. – In: P.J. DEN BOER, H.U. THIELE & F. WEBER (Hrsg.): On the evolution and behaviour in carabid beetles. – Miscellaneous Papers **18**: 151-166. Agricultural University Wageningen.

DEN BOER, P.J. (1981): On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. – Oecologia (Berl.) **50**: 39 – 53.

DEN BOER, P.J. (1985): Fluctuations of density and survival of carabid populations. – Oecologia (Berl.) **67**: 322-330.

DEN BOER, P.J. (1986 a): Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. The significance of density-related egg production. S. 361-370. – In: P.J. DEN BOER, M.L. LUFF, D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (Hrsg.): Carabid beetles – their adaptations and dynamics. G. Fischer, Stuttgart.

DEN BOER, P.J. (1986 b): Density dependence and stabilization of animal numbers. 1. The winter moth. – Oecologia (Berlin) **69**: 507-512.

DEN BOER, P.J. (1991): Seeing the trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? – Oecologia (Berlin) **86**: 484-491.

GILBERT, R. O. (1973): Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. – Biometrics **29**: 501-526.

GRIES, B., D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (1973): Coleoptera Westfalica, Familia Carabidae: Genera *Cychrus*, *Carabus* und *Calosoma*. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster **35** (4): 41-80.

GROSSESCHALLAU, H. (1981): Ökologische Valenzen der Carabiden (Ins. Coleoptera) in hochmontanen, naturnahen Habitaten des Sauerlandes (Westfalen). – Abh. Landesmus. Naturk. Münster **43** (3): 3-33.

GRÜM, L. (1971): Spatial differentiation of the *Carabus* L. (Carabidae, Coleoptera) mobility. – Ekol. Polska **19**: 1 – 34.

GRÜM, L. (1973): Weight increase of newly hatched carabid-beetles. – Bull. Acad. Polonaise Sc., Ser. sc. biol. Cl. II, **21**: 499 – 503.

GRÜM, L. (1975): Mortality patterns in carabid populations. – Ekologia Polska **23**: 649-665.

GRÜM, L. (1986): Density fluctuations in a carabid guild. S. 343-359. – In: P.J. DEN BOER, M.L. LUFF, D. MOSSAKOWSKI und F. WEBER (Hrsg.): Carabid beetles – their adaptations and dynamics. G. Fischer, Stuttgart.

HANSKI, I. (1989): Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? – TREE **4**: 113-114.

HANSKI, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. – Biol. J. Linnean Soc. **42**: 17-38.

HANSKI, I. & M. GILPIN (1991): Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. – Biol. J. Linnean Soc. **42**: 3-16.

HARRISON, S. (1991): Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. – Biol. J. Linnean Soc. **42**: 73-88.

HEESSEN, H.J.L. (1980): Egg production of *Pterostichus oblongopunctatus* (FABRICIUS) (Col., Carabidae) and Philonthus decorus (GRAVENHORST) (Col, Staphylinidae). – Neth. J. Zool. **30**, 35-53.

HEESSEN, H.J.L. (1981): Egg mortality in *Pterostichus oblongopunctatus* (FABRICIUS) (Col., Carabidae). – Oecologia (Berlin) **50**: 233-235.

HEESSEN, H.J.L. & A.M.H. BRUNSTING (1981): Mortality of larvae of *Pterostichus oblongopunctatus* (FABRICIUS) (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* (GRAVENHORST) (Col., Staphylinidae). – Neth. J. Zool. **31**: 729-745.

HEESSEN, H.J.L., M.A. WILDSCHUT & A.M.H. BRUNSTING (1982): Duration of the developmental stages and timing of the end of the reproductive season of *Pterostichus oblongopunctatus* (FABRICIUS) (Col., Carabidae) and *Philonthus decorus* (GRAVENHORST) (Col., Staphylinidae). – Neth. J. Zool. **32**: 49-62 (1982).

HEMMER, J. , M. KLENNER, H. NIESING,H. & F. WEBER (1986): Life history phenomena in a subpopulation of *Carabus auronitens* from the Westphalian Lowland. S. 439-464. – In: P.J. DEN BOER, M.L. LUFF, D. MOSSAKOWSKI & F. WEBER (Hrsg.): Carabid beetles – their adaptations and dynamics. G. Fischer, Stuttgart.

HOCKMANN, P., P. SCHLOMBERG, H. WALLIN & F. WEBER (1989): Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald (Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente). – Abh . Landesmus. Naturk. Münster **51** (1): 3-71.

HURKA, K. (1971): Die Larven der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. – Rozpravy CSAV, rada mat.-prir. ved. **81** (8): 1-136. Academia, Prag.

JOLLY, G. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data both with death and immigration stochastic model. – Biometrika **52**: 225 – 247.

KERN, P. (1912): Über Fortpflanzung und Eibildung bei einigen Caraben. – Zool. Anz. **40**: 345-351.

KLENNER, M. (1989): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Dynamik einer westfälischen *Carabus auronitens*-Population (Coleoptera, Carabidae). – Verh. Ges. Ökologie **XVII**: 781 – 791, Essen 1988.

KLENNER, M. F. (1990): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Populationsdynamik von *Carabus auronitens* F. (Col., Carabidae) in einem westfälischen Eichen-Hainbuchenwald. – Diss. Universität Münster. 223 S.

LARSSON, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. – Entomol. Meddr. **20**: 277-560.

LENSKI, R.E. (1984): Food limitation and competition: A field experiment with two *Carabus* species. – J. Anim. Ecol. **53:** 203 – 216.

LINDROTH, C. H. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. III. Allgemeiner Teil. – Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar. S. F. Ser. B, Bd. **4** (No. 3). Stockholm. 911 S.

MAY, R.M. (1980): Theoretische Ökologie. – Verlag Chemie, Weinheim. 284 S.

MURDOCH, W.W. (1966 a): Aspects of the population dynamics of some marsh carabidae. – J. Animal Ecol. **35**: 127-156.

MURDOCH, W.W. (1966 b): Population stability and life history phenomena. – American Nat. **100**: 5-11.

NELEMANS, M.N.E. (1987 a): On the life-history of the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). – Neth. J. Zool. **37**: 26-42.

NELEMANS, M.N.E. (1987 b): Possibilities for flight in the carabid beetle *Nebria brevicollis* (F.). The importance of food during larval growth. – Oecologia (Berlin) **72**: 502-509.

NELEMANS, M.N.E. (1988): Surface activity and growth of larvae of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera, Carabidae). – Neth. J. Zool. **38**: 74-95.

NELEMANS, M.N.E., P.J. DEN BOER & A. SPEE (1989): Recruitment and summer diapause in the dynamics of a population of *Nebria brevicollis* (Coleoptera: Carabidae). – Oikos **56**: 157-169.

NICHOLSON, A. J. (1933): The balance of animal populations. – J. Animal Ecol. **2**: 132-178.

RUSDEA, E. (1992): Stabilisierende Selektion bei microphthalmen Höhlentieren: Untersuchungen zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung und Populationsdynamik von *Laemostenus schreibersi* (KÜSTER) (Carabidae). – Mém. Biospéol. im Druck.

SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik. 6. Auflage. – Springer, Berlin. 552 S.

Schwerdtfeger, F. (1979): Demökolgie. Struktur und Dynamik tierischer Populationen. 2. Aufl. – Parey, Hamburg. 450 S.

SEBER, G.A.F. (1965): A note on the multiple-recapture census. – Biometrika **52**: 249-259.

SOTA, T. (1985a): Activity patterns, diets and interspecific interactions of coexisting spring and autumn breeding carabids: *Carabus yaconinus* and *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). – Ecol. Entomol. **10**: 315 – 324.

SOTA, T. (1985b): Limitation of reproduction by feeding condition in a carabid beetle, *Carabus yaconinus*. – Res. Popul. Ecol. **27**: 171 – 184.

SOUTHWOOD, T.R.E. (1978): Ecological methods wih particular reference to the study of insect populations. – Methuen, London. 524 S.

STURANI, M. (1962): Osservazione e richerche biologiche sul genere *Carabus* LINNAEUS (sensu lato) (Coleoptera, Carabidae). – Mem. Soc. Ent. Italiana **38**: 85-202.

TERLUTTER, H. (1991): Morphometrische und elektrophoretische Untersuchungen an westfälischen und südfranzösischen *Carabus auronitens*-Populationen (Col. Carabidae): Zum Problem der Eiszeitüberdauerung in Refugialgebieten und der nacheiszeitlichen Arealausweitung. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster **53** (3): 3-111.

THIELE, H.U. (1977): Carabid beetles in their environments. – Springer, Berlin. 369 S.

THIELE, H.U. & F. WEBER (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. – Oecologia (Berl.) **1**: 315 – 355.

TURIN, H. & P.J. DEN BOER (1988): Changes in the distribution of carabid beetles in the Netherlands since 1880. II. Isolation of habitats and long-term time trends in the occurrence of carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carabidae). – Biol. Conservation **44**: 179-200.

VAN DIJK, TH.S. (1972): The significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* L. (Col., Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog. – Oecologia (Berlin) **10**: 111-136.

VAN DIJK, TH.S. (1973): The age-composition of populations of *Calathus melanocephalus*: analysed by studying marked individuals kept within fenced sites. – Oecologia (Berlin) **12**: 213-240.

VAN DIJK, TH.S. (1979 a): Reproduction of young and old females in two carabid beetles and the relationship between the number of eggs in the ovaries and the number of eggs laid. S. 167-183. – In: P.J. DEN BOER , H.U. THIELE & F.WEBER (Hrsg.): On the evolution and behaviour in carabid beetles. – Miscellaneous Papers **18**: 167-183. Agricultural University Wageningen.

VAN DIJK, TH.S. (1979 b): On the relationship between reproduction, age and survival in two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* L. and *Pterostichus coerulescens* L. (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia (Berlin) **40**: 63-80.

VAN DIJK, TH.S. (1982): Individual variability and its significance for the survival of animal populations. S. 333-351. – In: D. MOSSAKOWSKI & G. ROTH (Hrsg.): Environmental adaptations and evolution. G. Fischer, Stuttgart.

VAN DIJK, TH.S. (1983): The influence of food and temperature on the amount of reproduction in carabid beetles. – In: BRANDMAYR, P., P.J. DEN BOER & F. WEBER (Hrsg.): Ecology of carabids: the synthesis of field study and laboratory experiment. Rep. 4th Symp. Carab. ´81 (1983): 105-123. Pudoc, Wageningen.

VAN DIJK, TH. S. & P. J. DEN BOER (1992): The life histories and population dynamics of two carabid species on a Dutch heathland. I. Fecundity and the mortality of immature stages. – Oecologia **90**: 340-352.

VAN HEERDT, P.F., B. BLOCKHUIS & C. VAN HAAFTEN (1976): The reproductive cycle and age composition of a population of *Pterostichus oblongopunctatus* (FABRICIUS) in the Netherlands (Coleoptera, Carabidae). – Tijdschr. Entomol. **119**: 1-13.

WEBER, F. & M. KLENNER (1987): Life history phenomena and risk of extinction in a subpopulation of *Carabus auronitens*. – Acta Phytopath. Entom. Hung. **22** (1-4): 321-328.

YIP, P. (1991): A martingale estimating equation for a capture-recapture experiment in discrete time. – Biometrics **47**: 1081-1088.

Korrespondierender Autor: Prof. Dr. Friedrich Weber
Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Universität
Schloßplatz 5
4400 Münster

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: 1992

Band/Volume: 54_4_1992

Autor(en)/Author(s): diverse

Artikel/Article: Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer Carabus auronitens-Subpopulation im Münsterland (Westf.) 3-64