Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat

Peter Hockmann, Kristin Menke, Peter Schlomberg, Friedrich Weber

Inhaltsverzeichnis

Summary 65
1. Einleitung 66
2. Material und Method 67
2.1. Die Art 67
2.2. Das Untersuchunggebiet 67
2.3. Die Rundgehege 67
2.4. Fangprogrammme und Markierung 68
2.5. Zahl der untersuchten Tiere 68
2.6. Versuche zur Magnetfeldorientierung 68
2.7. Statistische Verfahren 70
3. Ergebnisse 70
3.1. Individuendichte und Überlebensrate 70
3.2. Individuelle Fangraten und intrasaisonale Verteilung der Aktivität 72
3.3. Verteilung der Laufaktivität während der Nacht 74
3.4. Abhängigkeit der Fangraten von abiotischen Umweltfaktoren 76
3.5. Orientierung in konstanter Richtung 78
3.6. Die Analyse der Orientierung einzelner Käfer 81
3.7. Orientierung Magnet- und Kupferstab-tragender Käfer 86
4. Diskussion 90
4.1. „Directed movement“ und Magnetotaxis 90
4.2. Individuelles Verhalten 91
4.3. Zur biologischen Bedeutung des „directed movement“ bei Carabiden 92
Literaturverzeichnis 95

Summary

1. During two successive spring seasons (1987 and 1988) the individual behaviour of marked specimens of *Carabus nemoralis*, a spring breeder, was studied by recapture experiments in circular enclosures with pitfall traps along the inner side of the fence.

2. The survival rate from 1987 to 1988 was 96 % for the females and 61 % for the males.

3. Recapture rates and the distribution of activity within the season varied interindividually.

4. The animals were strictly dark-active.

5. The number of individuals caught per night depended on the early night temperature. Temperature reactions of males and females were different. In both sexes reactions to temperature changed during the spring saison. During the early spring specimens of

Carabus nemoralis became already active at temperatures of the air around 4°C near the surface.

6. A large portion of the investigated beetles – males as well as females – displayed sequences of recatches distributed non-randomly along the inner side of the fence. The mean directions preferred by the individuals were randomly distributed. Keeping a constant direction seemed to occur especially in such animals which were frequently recaptured. We conclude that the observed phenomenon is the consequence of a locomotion pattern described as „directed movement" (BAARS, 1979).

7. The possibility was tested that a magnetic compass is used for „directed movement". For that purpose a small magnet was fixed to the elytra of several beetles (a copper piece to control-animals). The loaded animals showed a higher level of running activity, their activity period was prolonged. In both groups of animals preferred directions were observed, which, however, were not randomly distributed, but were clustered at 1 or 2 directions. That means, it cannot be excluded that local orientation cues were used by the loaded animals; therefore, the hypothesis that magnetotaxis underlies „directed movement" has neither been confirmed nor refuted by this experiment.

8. It is discussed that „power of dispersal" in wingless carabid species is decisively influenced by the ability to perform the locomotion pattern „directed movement". Therefore, in wingless carabid species effective „spatial spreading of risk", a main strategy of populations to avoid extinction (DEN BOER, 1979 c, 1981), could depend on this ability.

1. Einleitung

Seit den grundlegenden Arbeiten von LARSSON (1939) und LINDROTH (1945-1949) sind Carabiden bis heute bevorzugte Objekte ökologischer Forschung geblieben. In jüngerer Zeit ist insbesondere die Bedeutung der interindividuellen Variabilität für das Überleben von Laufkäferpopulationen in den Blickpunkt des Interesses gerückt (GRÜM, 1971 a, b; VAN DIJK, 1972, 1979; DEN BOER, 1979 a, b; DEN BOER u. a., 1980; BAARS, 1979; HOCKMANN u. a., 1989). In zunehmendem Maße werden das individuelle Spontanverhalten und das individuelle Reagieren auf abiotische und biotische Umweltfaktoren im natürlichen Habitat untersucht. Eine fruchtbare Methode ist die Beobachtung individuell gekennzeichneter Käfer über einen längeren Zeitraum in Käfer-dichten Gehegen (VAN DIJK, 1973; BAARS, 1979; RIJNSDORP, 1980; LENSKI, 1982, 1984; WALLIN, 1986; HOCKMANN u. a., 1989).

In dieser Arbeit wird über das individuelle Verhalten von *Carabus nemoralis* in Rundgehegen in einem natürlichen Habitat, einem Eichen-Hainbuchenwald im Südwesten der Stadt Münster (Westfalen), berichtet. Im Vordergrund des Interesses stand die Frage, ob auch Individuen von *Carabus nemoralis* wie andere Carabiden (*Poecilus versicolor*, *Calathus melanocephalus*, BAARS, 1979; *Carabus problematicus*, RIJNSDORP, 1980; *Pterostichus melanarius* und *niger*, WALLIN & EKBOM, 1988; *Carabus auronitens*, HOCKMANN, u. a., 1989) über die Fähigkeit verfügen, sich ohne lokale Orientierungshilfen über längere Zeit in konstanter Richtung fortzubewegen. Diese als „directed movement" (BAARS, 1979) bezeichnete Fähigkeit könnte entscheidend sein für die Ausbreitungsfähigkeit flügelloser Laufkäfer-Arten (BAARS, 1979; HOCKMANN u.a., 1989) und damit auch für das Überleben ihrer Populationen (DEN BOER, 1970, 1981, 1985, 1991). Im Rahmen der Fragestellung wurde in einem ersten Ansatz – ebenfalls unter Freilandbedingungen – geprüft, ob bei der Konstanthaltung einer individuellen

Orientierungsrichtung eine Magnetotaxis im Spiele ist, eine Vermutung, die – für Carabiden – bereits von MLETZKO (1969) geäußert wurde.

Die Untersuchung lieferte auch Daten zur tageszeitlichen Verteilung und Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität von *Carabus nemoralis*, die hier ebenfalls mitgeteilt werden sollen.

Die Daten dieser Arbeit wurden 1987 von PETER HOCKMANN und PETER SCHLOMBERG und 1988 von KRISTIN MENKE im Rahmen ihrer Staatsexamensarbeiten erhoben. – In den Gehegen war außerdem *Carabus auronitens* eingesetzt worden; die Beobachtungen zum Aktivitäts- und Orientierungsverhalten der Tiere dieser Art wurden bereits publiziert (HOCKMANN u.a., 1989).

Herrn FRIEDERICH GOFFART, Elsenborn, Belgien, und Herrn REINHARD SCHULTE, Münster, danken wir für wertvolle Hilfe bei der Durchführung der Experimente.

2. Material und Methode

2.1. Die Art

Carabus nemoralis ist über weite Teile Europas verbreitet; in Skandinavien erreicht die Art den 64. Breitengrad; in Rußland kommt sie bis in das Gebiet der Moskwa vor; die südliche Grenze des Areals liegt in Nordjugoslawien, Norditalien und im Norden der iberischen Halbinsel (BREUNING, 1932-1939; LINDROTH, 1945-1949; CASALE, u. a. 1982). Die eurytope Art wird außer auf Moor- und Sumpfböden sowie auf sehr trockenen Böden fast überall angetroffen, in Wäldern, auf Wiesen und Feldern, auch in Gärten und Parkanlagen der Städte (GRIES u. a., 1973). *Carabus nemoralis* ist wie *Carabus auronitens* ein Frühlingsbrüter; die präimaginalen Stadien entwickeln sich innerhalb von 1 1/2 bis 3 Monaten (DELKESKAMP, 1930). Die frisch geschlüpften Käfer sind im Spätsommer/Herbst aktiv.

2.2. Das Untersuchungsbiet

Das Untersuchungsgebiet südwestlich von Münster ist ein etwa 525 ha großer, anthropogen überformter Eichen-Hainbuchen-Wald auf staunassem, sandigem Lehm. In der Baumschicht sind auch Buchen und – seltener – Esche und Bergahorn vertreten. Eine Strauchschicht fehlt weitgehend. Die ebenfalls meist nur lückenhaft ausgebildete Krautschicht besteht im wesentlichen aus Sauerklee, Buschwindröschen, Wurmfarn und Brombeere. Das Gebiet wird von zahlreichen Entwässerungsgräben durchzogen.

2.3. Die Rundgehege

Im März 1987 wurden 2 Gehege (Gehege A 19 m im Durchmesser, Gehege B 10 m im Durchmesser) auf einer hinsichtlich Vegetation und Bodenbeschaffenheit weitgehend homogenen Fläche im Inneren des Waldes errichtet (vgl. Abb. 2 in HOCKMANN u. a., 1989). Zur Einzäunung wurde eine 0,5 mm starke Plastikfolie verwendet, die 20 cm tief in den Boden eingelassen wurde und über dem Erdboden eine Höhe von 30 cm aufwies. Die Umzäunung erwies sich im Frühjahr 1987 als käferdicht (HOCKMANN a.u., 1989), im Frühjahr 1988 konnte eine Einwanderung nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Auf der Innenseite der Umzäunung wurden in gleichen Abständen Becherfallen (handels-

übliche 0,5 l Einmachgläser, oberer lichter Durchmesser 8,8 cm, innere Höhe 11 cm) plaziert, und zwar im Gehege A 72 sowie im Gehege B 36. Vom Mittelpunkt der Gehege aus betrachtet betrugen damit die Winkelabstände der Fallen 5 bzw. 10 Grad.

2.4. Fangprogramme und Markierung

Im Jahre 1987 wurden die Untersuchungen vom 5. April bis zum 3. Juni, im Jahre 1988 vom 31. März bis zum 18. Juni durchgeführt. 1987 umfaßte das Fangprogramm meist 3 bis 4 Kontrollen, vom 23. April bis zum 2. Mai 5 bis 9 Kontrollen pro Nacht (vgl. Tab. 9 in HOCKMANN u.a. 1989); 1988 wurden vom 15. bis 21. April, vom 29. April bis 17. Mai und vom 23. bis 28. Mai pro Nacht mindestens 4, meist 5 oder 6 Kontrollen (an 3 Tagen 11 Kontrollen) durchgeführt, an den übrigen Tagen wurden die Fallen meist nur morgens kontrolliert. Die Zahl der Kontrollen betrug 1987 insgesamt 212, 1988 insgesamt 236.

Die in den Gehegen gefangenen bzw. hier eingesetzten Tiere wurden individuell mit Hilfe von Lackstiften (Edding Nr. 751) in den Farben blau und weiß markiert. Bei den Kontrollen wurden Uhrzeit, Tiernummer und Fangfalle protokolliert. Nachdem ein Gehege auf der Außenseite abgegangen worden war, wurden die den Fallen entnommenen Käfer wieder in der Mitte des Geheges ausgesetzt. Zur Identifizierung und Protokollierung wurden lichtschwache Taschenlampen (z.T. mit Rotfilter) benutzt.

2.5. Zahl der untersuchten Tiere

Die Zahl der auf den Gehegeflächen vorhandenen (nicht eingesetzten) Tiere sowie die Zahl der eingesetzten Tieren sind im folgenden aufgelistet (Männchen/Weibchen):

Gehege A	1987		1988	
	vorhanden	eingesetzt	vorhanden	eingesetzt
C. auronitens	12/9	26/24	34/30	-
C. nemoralis	6/2	20/13	30/29	-

Gehege B	1987		1988	
	vorhanden	eingesetzt	vorhanden	eingesetzt
C. auronitens	2/2	13/13	13/7	-
C. *nemoralis*	4/1	11/8	2/8	19/13

2. 6. Versuche zur Magnetfeldorietierung

Im Jahre 1988 wurden an Tieren im Gehege B Versuche zur Magnetfeldorientierung durchgeführt. Dazu wurde 10 Männchen und 11 Weibchen ein Stabmagnet (5 – 7 mm lang, 3 mm im Durchmesser; Feldstärke in 1,25 mm Entfernung vom Pol: 160 bis 250 Oersted), den anderen Tieren (11 Männchen, 10 Weibchen) als Kontrolle ein Kupferstab von annähernd demselben Gewicht auf die Elytren geklebt (Tab. 1). Die Gewichtsbelastung betrug 47 bis 101 % des Eigengewichtes. – Da von Brieftauben bekannt ist, daß

Tab. 1: Last-tragende Käfer in Gehege B (1988). W Weibchen, M Männchen. Gewicht in Klammern: Körper- + Lastgewicht. Cu Kupfer; N magnetischer Nordpol, S magnetischer Südpol zum Kopf ausgerichtet.

Tier-Nr.	Geschl.	Kupfer/ Magnet	Gewicht d. Tieres (mg)	Gewicht d. Last (mg)	Datum d. Aussetzung
1	W	Cu	645	302	4.5.
6	W	Cu	528	284	4.5.
11	W	Cu	548	304	4.5.
14	W	Cu	495	301	4.5.
16	W	Cu	566	331	6.5
19	W	Cu	532	389	6.5.
31	W	Cu	711	353	9.5.
32	W	Cu	663	376	9.5.
35	W	Cu	622	367	9.5.
40	W	Cu	897	353	10.5.
3	M	Cu	?	(755)	4.5.
8	M	Cu	389	272	4.5.
12	M	Cu	380	281	4.5.
15	M	Cu	517	305	6.5.
29	M	Cu	566	383	9.5.
30	M	Cu	457	343	9.5.
36	M	Cu	480	346	10.5.
37	M	Cu	435	352	10.5.
38	M	Cu	488	348	10.5.
39	M	Cu	482	332	10.5.
45	M	Cu	525	317	11.5.
4	W	S	533	367	4.5.
7	W	N	608	303	4.5.
9	W	N	680	324	4.5.
17	W	S	576	379	6.5.
18	W	N	819	293	6.5.
20	W	S	430	435	6.5.
22	W	S	539	310	8.5.
23	W	N	774	385	8.5.
33	W	S	?	(1166)	9.5.
34	W	N	780	396	9.5.
44	W	S	874	474	11.5.
2	M	S	414	371	4.5.
5	M	N	489	330	4.5.
10	M	S	605	313	4.5.
13	M	S	476	329	4.5.
21	M	N	455	321	8.5.
24	M	N	437	284	9.5.
25	M	N	407	303	9.5.
26	M	S	578	356	9.5.
27	M	N	459	294	9.5.
28	M	S	448	298	9.5.

das magnetotaktische Orientierungsverhalten nur bei einer bestimmten Ausrichtung eines künstlichen Magnetfeldes relativ zur Körperlängsachse gestört wird (WALCOTT & GREEN, 1974), wurde bei der Hälfte der Magnet-tragenden Tieren der Nordpol, bei der anderen Hälfte der Südpol zum Kopf ausgerichtet (Tab. 1). Die Stärke des künstlichen Magnetfeldes betrug im Bereich des Kopfes 2,5 bis 4 Oersted und war damit hier um den Faktor 5 bis 8 größer als das Erdmagnetfeld in Mitteleuropa (etwa 0,5 Oersted; vgl. SCHÖNE, 1980). – Die mit den Gewichten belasteten Tiere wurden vom 4. bis 11. Mai ausgesetzt und bis zum Ende der Untersuchung am 18. Juni beobachtet.

2.7. Statistische Verfahren

Folgende statistische Tests wurden angewendet:

– Korrelationsanalyse an Hand der t-Verteilung nach Fisher (nach der von SACHS, 1984, auf S. 330 publizierten Tabelle; zweiseitige Fragestellung);

– Vergleich zweier unabhängiger empirischer Häufigkeitsverteilungen nach dem Test von Brandt-Snedecor (SACHS, 1984);

– Tests von Richtungswahlen auf Abweichung von einer Zufallsverteilung. Es stehen 2 Testverfahren zur Verfügung: der Test nach Rayleigh, der eine Mindestanzahl von 5 Messungen, und Rao´s spacing-Test, der eine Mindestanzahl von 4 Messungen voraussetzt (SCHMIDT-KOENIG, 1975; BATSCHELET, 1981). Der Rayleigh-Test basiert auf der Berechnung der mittleren Richtung α; die Länge des mittleren Vektors r ($1 \geq r > 0$) ist ein Maß für die Konzentration der Einzelwerte um die mittlere Richtung α. Sind aufeinanderfolgende Fänge um eine mittlere Richtung geballt, so ist das Produkt ($r \cdot n \cdot R$) die Luftliniendistanz, die ein Tier auf freier Fläche zurückgelegt hätte (wenn es nicht durch die Folie des Gehegerandes aufgehalten und gefangen worden wäre; n = Anzahl der Einzelwerte; R = Radius des Geheges). – Um bimodale Richtungswahlen auf eine axiale Anordnung (Bevorzugung zweier um 180° verschiedener Richtungen) zu testen, wird die Methode der Verdopplung der Winkel angewendet (BATSCHELET, 1981). Bei einer axialen Anordnung ergibt dies eine unimodale Verteilung, die mit dem Rayleigh-Test auf Abweichung von der Zufallsverteilung überprüft werden kann. Der mittlere Winkel α liefert die mittlere Orientierungsachse.

Mit Watson's U^2-Test wird geprüft, ob sich die Verteilungen um 2 mittlere Richtungen signifikant voneinander unterscheiden (BATSCHELET, 1981).

3. Ergebnisse

3.1. Individuendichte und Überlebenssrate

Schätzungen der Individuendichte von *Carabus nemoralis* im Untersuchungsgebiet liegen nicht vor. Es wurden lediglich (im Rahmen der seit 1982 in demselben Gebiet durchgeführten populationsdynamischen Untersuchung an *Carabus auronitens*; WEBER & KLENNER, 1987; KLENNER, 1989) die Fangraten von *Carabus nemoralis* während der Frühjahrs- und Herbstsaison von *Carabus auronitens* notiert. Im folgenden ist für beide Arten die je Saison höchste Fangrate (Anzahl der in 1 Nacht und 100 Fallen gefangenen Individuen) und für *Carabus auronitens* die Zahl der geschätzten Individuen (auf 0,2 ha) aufgelistet (vgl. Althoff u.a. in diesem Heft).

		Carabus auronitens max. Fangrate	Individuenzahl (0,2 ha)	*C. nemoralis* max. Fangrate
1982	Frühjahr	28,9	421	12,0
	Herbst	27,2	289	4,1
1983	Frühjahr	59,6	375	nicht notiert
	Herbst	21,9	84	nicht notiert
1984	Frühjahr	49,1	252	9,8
	Herbst	23,7	166	5,3
1985	Frühjahr	41,6	256	11,7
	Herbst	39,5	267	9,5
1986	Frühjahr	87,5	315	9,6
	Herbst	179,8	298	24,6
1987	Frühjahr	167,5	403	28,1
	Herbst	0,9	<20	0,9
1988	Frühjahr	55,3	271	10,0
	Herbst	52,3	223	32,0
1989	Frühjahr	82,0	316	14,3
	Herbst	125,0	370	4,8
1990	Frühjahr	154,0	535	6,0
	Herbst	79,0	325	5,4
1991	Frühjahr	110,7	452	17,3

Gemessen an den Fangratenunterschieden dürfte im Untersuchungsgebiet die Individuendichte von *Carabus nemoralis* meist erheblich niedriger gewesen sein als bei *Carabus auronitens*. Dies bestätigen die Anzahlen der 1987 auf den Gehegeflächen vorhandenen (nicht ausgesetzten) Individuen: 25 *Carabus auronitens*, aber nur 13 *Carabus nemoralis* auf insgesamt 362 m² (vgl. Kap. 2.5.). Die Flächen waren jedoch zu klein, um repräsentative Werte liefern zu können.

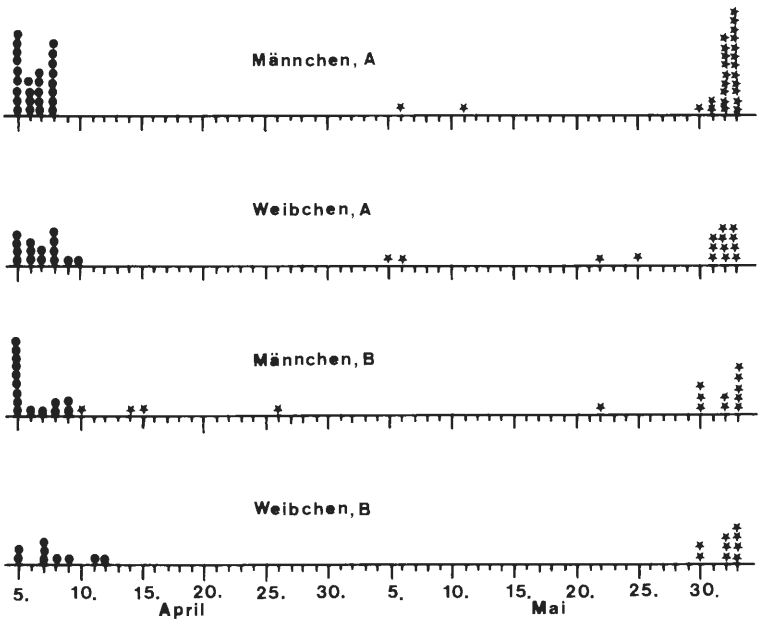

Abb. 1: Erster Fang (bzw. Termin des Einsatzes in das Gehege) (•) und letzter Fang (*) im Jahr 1987. Für jedes Tier steht ein Zeichen. A, B: Gehege.

Bereits im Frühjahr 1987 wurde eine hohe Überlebensrate der Gehege-Käfer festgestellt: von den meisten Tieren liegen Wiederfunde bis zum Ende der Untersuchung Anfang Juni vor (vgl. Abb.1 für *Carabus nemoralis*). Eine geringe Mortalitätsrate bestätigte sich durch den Wiederfund eines erheblichen Teils der im Frühjahr 1987 markierten Tiere im Frühjahr 1988 (die wiedergefundenen Käfer konnten allerdings wegen des schlechten Erhaltungszustandes der Farbmarken nicht individuell identifiziert werden).

Im Gehege A wurden 1988 wiedergefunden:
Carabus auronitens:
26 von 38 Männchen,
24 von 33 Weibchen;
Carabus nemoralis:
23 von 26 Männchen,
vermutlich alle Weibchen (15);

im Gehege B wurden wiedergefunden:
Carabus auronitens:
13 von15 Männchen,
7 von 15 Weibchen;
Carabus nemoralis:
2 von 15 Männchen,
8 von 9 Weibchen.

Vom Frühjahr 1987 bis zum Frühjahr 1988 überlebten also etwa 74 % der Männchen und 64 % der Weibchen von *Carabus auronitens* sowie 61 % der Männchen und 96 % der Weibchen von *Carabus nemoralis*. Der Nachweis einer hohen Überlebensrate ist für unsere Untersuchungen von erheblicher methodischer Bedeutung, widerlegt er doch die an sich naheliegende Vermutung, daß auf Grund der stark erhöhten Individuenzahlen die Lebensbedingungen der Käfer drastisch verschlechtert waren. Hohe Überlebensraten wurden für Carabus auronitens auch im Rahmen der seit 1982 durchgeführten populationsdynamischen Untersuchungen ermittelt (ALTHOFF, u. a., in diesem Heft).

Da nicht mit Sicherheit ausgeschlossenen werden konnte, daß sich unter den im Frühjahr 1988 unmarkiert vorgefundenen Käfern auch Tiere befanden, die im Herbst 1987 oder während der Frühjahrssaison 1988 eingewandert waren, verbietet sich eine Berechnung der Reproduktionsraten.

3.2. Individuelle Fangraten und intrasaisonale Verteilung der Aktivität

Wie bei *Carabus auronitens* variierte auch bei *Carabus nemoralis* die Zahl der Nächte, in denen ein Tier mindestens einmal gefangen wurde, interindividuell erheblich: im Gehege A bei den Männchen zwischen 9 und 31, bei den Weibchen zwischen 11 und 26 Nächten; im Gehege B bei den Männchen zwischen 6 und 32, bei den Weibchen zwischen 7 und 30 Nächten(1987; da der Besatz der Gehege erst am 9.4. vollständig war, beziehen sich die Werte auf den Untersuchungszeitraum danach: 10. 4. – 2.6.; vom 16. bis 19. 4. blieben die Fallen geschlossen; insgesamt 50 Untersuchungsnächte; Abb. 2).

Die Gesamtzahl der Wiederfänge pro Tier variierte bei den Männchen von 11 bis 49 in Gehege A und von 8 bis 42 in Gehege B sowie bei den Weibchen von 14 bis 39 in Gehege A und von 10 bis 44 in Gehege B (1987, insgesamt 193 Fangtermine; Abb. 3).

Individuelle Unterschiede wurden auch hinsichtlich der intrasaisonalen Verteilung der Aktivität beobachtet. 1987 fiel insbesondere auf, daß einige Tiere in der 1. Maihälfte (vorübergehend) ganz oder weitgehend inaktiv waren, während andere weiterhin relativ häufig gefangen wurden (Abb. 4). Diese Beobachtung deutet möglicherweise auf interindividuell unterschiedliches Reagieren gegenüber Temperaturveränderungen (vgl. Abb. 5: Anfang Mai 1987 gingen die Temperaturen drastisch zurück und blieben mit Ausnahme des 9. u. 11. Mai bis Mitte des Monats niedrig).

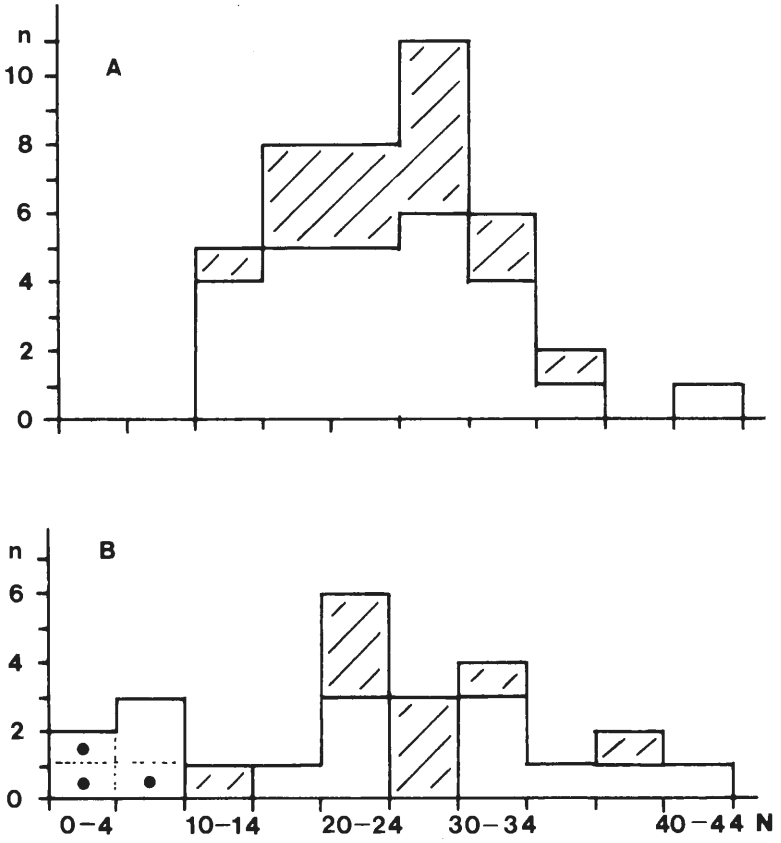

Abb. 2: Häufigkeitsverteilungen der Anzahl der Nächte (N), in denen ein Tier mindestens einmal gefangen wurde. Anzahl der Männchen: helle Säulen, Anzahl der Weibchen: schraffierte Säulen. Untersuchungszeitraum: 10.4. bis 2.6.1987 (Anzahl der Untersuchungsnächte: 50). A, B: Gehege. • 3 Männchen in Gehege B, die letztmals am 10., 14. bzw. 15. April gefangen wurden (vgl. Abb. 1).

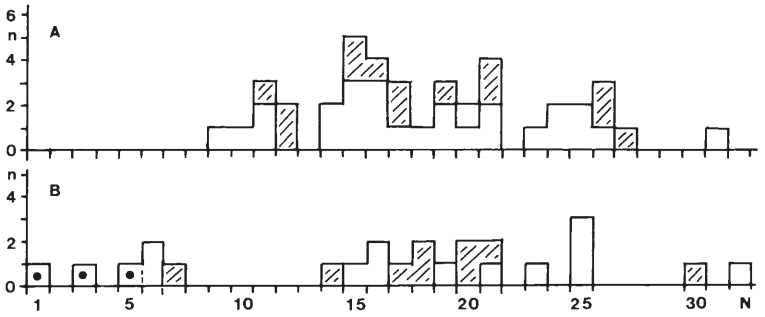

Abb. 3: Häufigkeitsverteilungen der Anzahl der Wiederfänge pro Tier (N). Anzahl der Männchen: helle Säulen, Anzahl der Weibchen: schraffierte Säulen. Untersuchungszeitraum: 10.4. bis 2.6.1987 (Anzahl der Fangtermine insgesamt 193). A, B: Gehege. • 3 Männchen in Gehege B, die letztmals am 10., 14. bzw. 15. April gefangen wurden (vgl. Abb. 1).

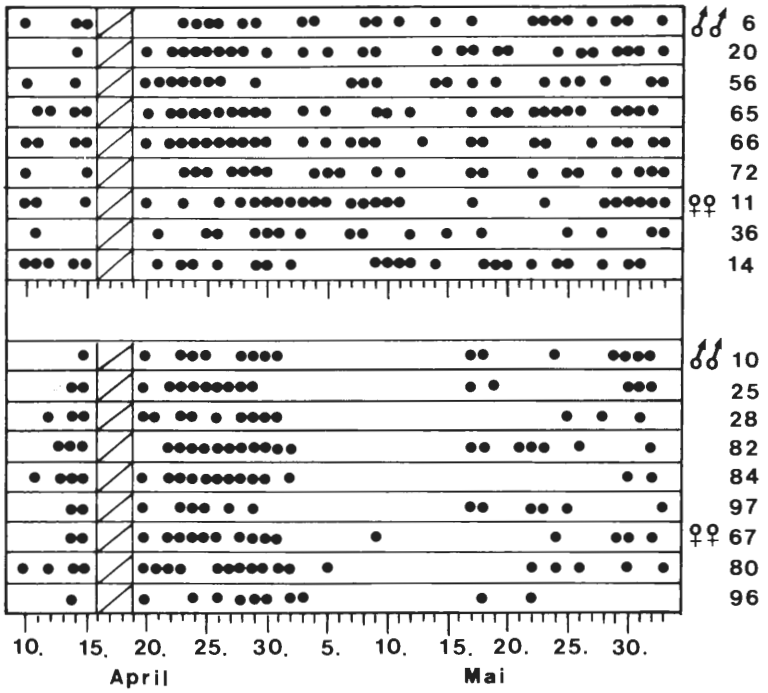

Abb. 4: Variabilität der intrasaisonalen Verteilung der Aktivität, dargestellt am Beispiel von je 6 Männchen und je 3 Weibchen mit extrem großen Unterschieden (1987, Gehege A). Oben: Tiere mit Aktivität zwischen dem 3. und 16. Mai; unten: Tiere, die nicht oder nur selten zwischen dem 3. und 16. Mai aktiv waren. Vom 16. bis zum 19. April waren die Fallen geschlossen. Rechts die individuellen Tiernummern

3.3. Verteilung der Laufaktivität während der Nacht

Carabus nemoralis war strikt dunkelaktiv. Während *Carabus auronitens* bereits um die Zeit des Sonnenunterganges aktiv wird (HOCKMANN u a., 1989), wurde *Carabus nemoralis* stets erst nach Sonnenuntergang in Becherfallen gefangen. *Carabus auronitens* ist während der 2. Nachthälfte relativ inaktiv, läßt aber manchmal ein Nebenmaximum der Aktivität in der Morgendämmerung erkennen. Die Aktivtität von *Carabus nemoralis* war hingegen gleichmäßiger über die Nacht verteilt, ein Nebenmaximum in der Morgendämmerung wurde nicht registriert.

1987 wurden nur in 1 Nacht (24./25. April) Kontrollen auch in der 2. Nachthälfte durchgeführt: die höchste Fangrate wurde bei *Carabus auronitens* zwischen 21^{30} und 22^{30} beobachtet, danach gingen die Fangraten stark zurück. *Carabus nemoralis* wurde hingegen auch nach Mitternacht zahlreich gefangen (Abb. 5). 1988 wurden die Fallen in 3 Nächten, am 9./10., 10./11. und 24./25. Mai, zwischen 21^{00} und 5^{00} bzw 6^{00} stündlich kontrolliert. *Carabus auronitens* wurde zwischen 1^{00} und 4^{00} nicht gefangen, für *Carabus nemoralis* liegen für diese Nachtzeit mehrere Fänge vor. Am 24./25. Mai zeigte *Carabus auronitens* ein Nebenmaximum der Aktivtität nach 6^{00}, *Carabus nemoralis* wurde später als 6^{00} nicht mehr gefangen (Abb. 5).

Auch Aktivtitäsregistrierungen unter Laborbedingungen spiegeln Unterschiede zwischen *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis* hinsichtlich der Bindung der Aktivität an die

Dunkelheit wider (THIELE & WEBER, 1968): bei *Carabus auronitens* wurde ein relativer Anteil der „Tagaktivität" (Aktivität in der Hellphase) an der Gesamtaktivität von 39 %, bei *Carabus nemoralis* hingegen von nur 1 – 4 % registriert. – KLUG (1958/59) registrierte unter Laborbedingungen, MLETZKO (1978) unter Freilandbedingungen bei *Carabus nemoralis* eine bimodale nächtliche Aktität mit einem Aktivitätsminimum um 24^{00}.

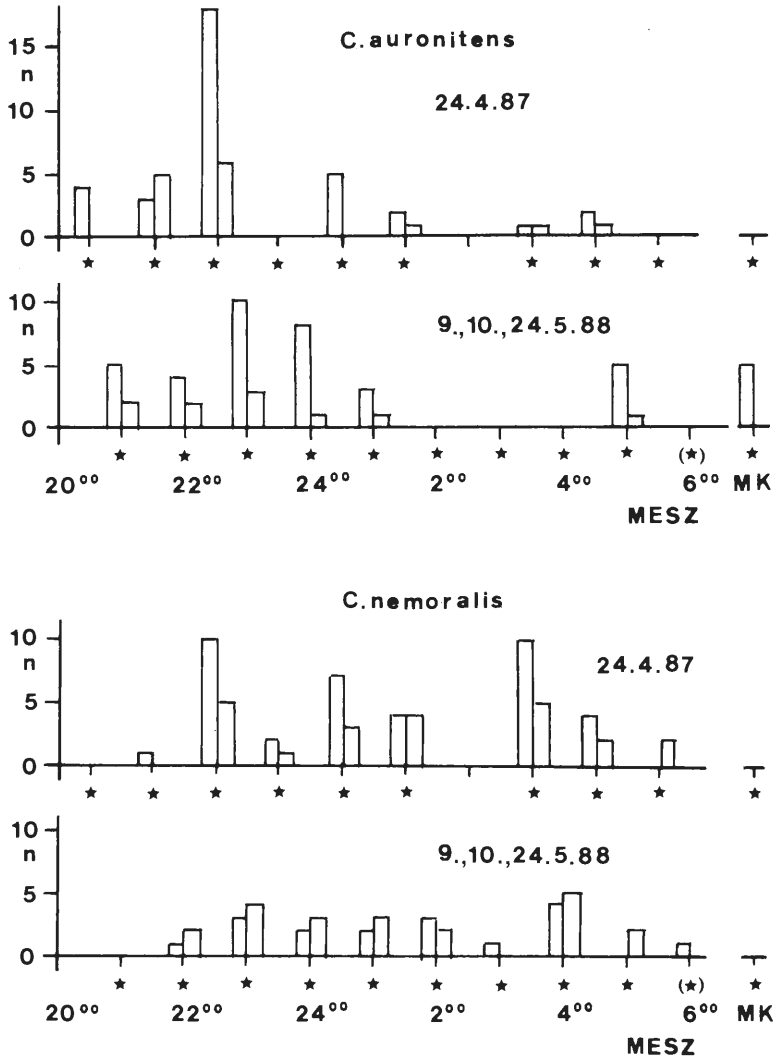

Abb. 5: Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung von *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. Abszisse: Uhrzeit (MESZ = Mitteleuropäische Sommerzeit); Ordinate: Anzahl der gefangenen Käfer (n), jeweils links die Männchen, rechts die Weibchen (Fänge in Gehege A, zur Individuendichte vgl. Kap. 2. 5.). Die Fallen waren kontinuierlich geöffnet; * Zeitpunkt einer Leerung, (*) Leerung nur an 1 Tag. MK = „Morgenkontrolle" (zwischen 8^{00} und 10^{00}).

3.4. Abhängigkeit der Fangraten von abiotischen Umweltfaktoren

Die Fangraten von *Carabus auronitens* in Bodenfallen werden in starkem Maße durch die Temperatur der bodennahen Luftschicht in der ersten Nachthälfte beeinflußt. Für die Fänge in Gehege A wurden 1987 maximale Korrelationskoeffizienten von 0,86 bestimmt (HOCKMANN u. a., 1989). In anderen Jahren wurden z. T. sogar Korrelationskoeffizienten >0,95 ermittelt (ALTHOFF, u. a., in diesem Heft). Voraussetzung für den Nachweis der starken Temperaturabhängigkeit des Laufverhaltens von *Carabus auronitens* ist die getrennte Analyse der Fänge von Männchen und Weibchen sowie die Einteilung der Frühjahrssaison in kürzere (mehrwöchige) Abschnitte. Offenbar reagieren nicht nur Männchen und Weibchen in unterschiedlicher Weise auf Temperaturveränderungen, sondern es kann sich auch in beiden Geschlechtern im Laufe einer Saison die Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität verändern.

In Abb. 6 sind für *Carabus nemoralis* die prozentualen Anteile der pro Nacht mindestens einmal gefangenen Individuen im Vergleich mit den Temperaturen der bodennahen Luftschicht um 22^{30} MESZ dargestellt (Gehege A, Untersuchungssaison 1987). Es ist augenscheinlich, daß Temperatureinbrüche Rückgänge der Fangraten von Männchen und Weibchen bewirkten. – Für die Korrelationsanalyse der Temperaturabhängigkeit der pro Nacht gefangenen Individuen werden 8 bis 16 Tage lange Abschnitte getrennt analysiert (ab dem 10.4., vgl. Kap. 3.2.; Fänge aus den Gehegen A und B zusammengefaßt; 3 bereits in der 1. Aprilhälfte letztmals gefangene Tiere nicht mit berücksichtigt, vgl. Abb. 1). Der höchste Koeffizient betrug 0,91 (vgl. auch Abb. 7):

	Männchen		Weibchen	
	r	p	r	p
10.4. – 28.4.	0,89	<0,1%	0,66	<1%.
29.4. – 9.5.	0,91	<0,1%	0,69	<5%.
10.5. – 25.5.	0,70	<1%	0,46	n.s.
26.5. – 2.6.	0,05	n.s.	0,15	n.s.

r = Korrelationskoeffizient; p = Irrtumswahrscheinlichkeit; n.s. = nichtsignifikant

Da Einwanderungen im Frühjahr 1988 nicht ausgeschlossen werden konnten, ist eine Analyse der Temperaturabhängigkeit der Aktivität für diese Saison nicht möglich.

Auch bei *Carabus nemoralis* unterschieden sich die Temperaturreaktionen von Männchen und Weibchen; auffällig ist vor allem, daß im ersten Untersuchungsabschnitt (10.4. bis 28.4.) bei niedrigen Temperaturen relativ mehr Weibchen als Männchen aktiv waren (Abb. 6). Bei beiden Geschlechtern verschob sich im Laufe der Saison die Regressionsgerade annähernd parallel nach rechts unten (Abb. 7), d. h. bei gegebener Temperatur wurden die Fangraten kleiner. Männchen und Weibchen von *Carabus nemoralis* waren (im ersten Untersuchungsabschnitt) schon bei Temperaturen der bodennahen Luftschicht um 4°C aktiv; *Carabus auronitens* hingegen wird erst oberhalb von 6-7°C gefangen. Mit der größeren Kältetoleranz von *Carabus nemoralis* scheinen ein oft um 2 bis 3 Wochen früherer Beginn der Frühjahrssaison sowie eine stärkere Aktivität in der 2. Nachthälfte in Verbindung zu stehen (vgl. Kap. 3.4.).

Eine Abhängigkeit der Fänge in Bodenfallen von der relativen Luftfeuchtigkeit konnte für *Carabus nemoralis* ebensowenig wie für *Carabus auronitens* nachgewiesen werden (ALTHOFF, u. a., in diesem Heft). Offenbar bot die Streu des Waldes stets optimale Feuchtebedingungen. – Bei *Carabus auronitens* wird allerdings die Anzahl der auf Bäumen aktiven Tiere gelegentlich signifikant von der relativen Luftfeuchtigkeit bestimmt. Bei *Carabus nemoralis* ist eine Aktivität auf Bäumen in sehr viel geringerem Maße ausgebildet. Nur gelegentlich wurden einzelne Tiere in Höhen von maximal 2 Metern an Baumstämmen beobachtet; sie verhielten sich meist inaktiv.

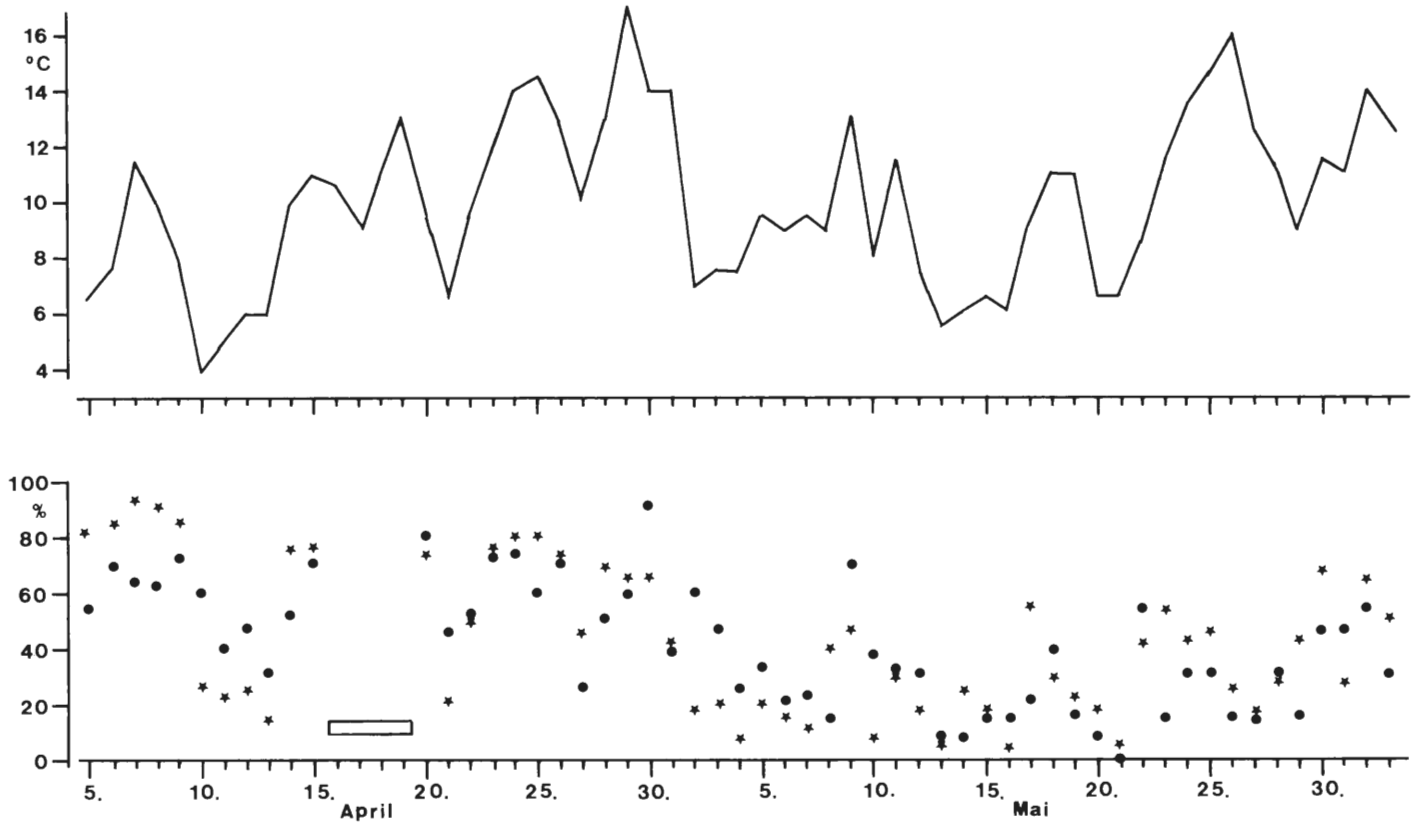

Abb. 6: Zur Temperaturabhängigkeit der Anzahl der pro Nacht (mindestens einmal) gefangenen Individuen (Gehege A, 1987). Oben: Temperatur der bodennahen Luftschicht um 22^{30} Mitteleuropäische Sommerzeit. Unten: prozentualer Anteil der gefangenen Individuen an der Anzahl der zum jeweiligen Termin im Gehege vorhandenen Käfer (* Männchen, • Weibchen). Vom 16. bis zum 19. 4. waren die Fallen geschlossen.

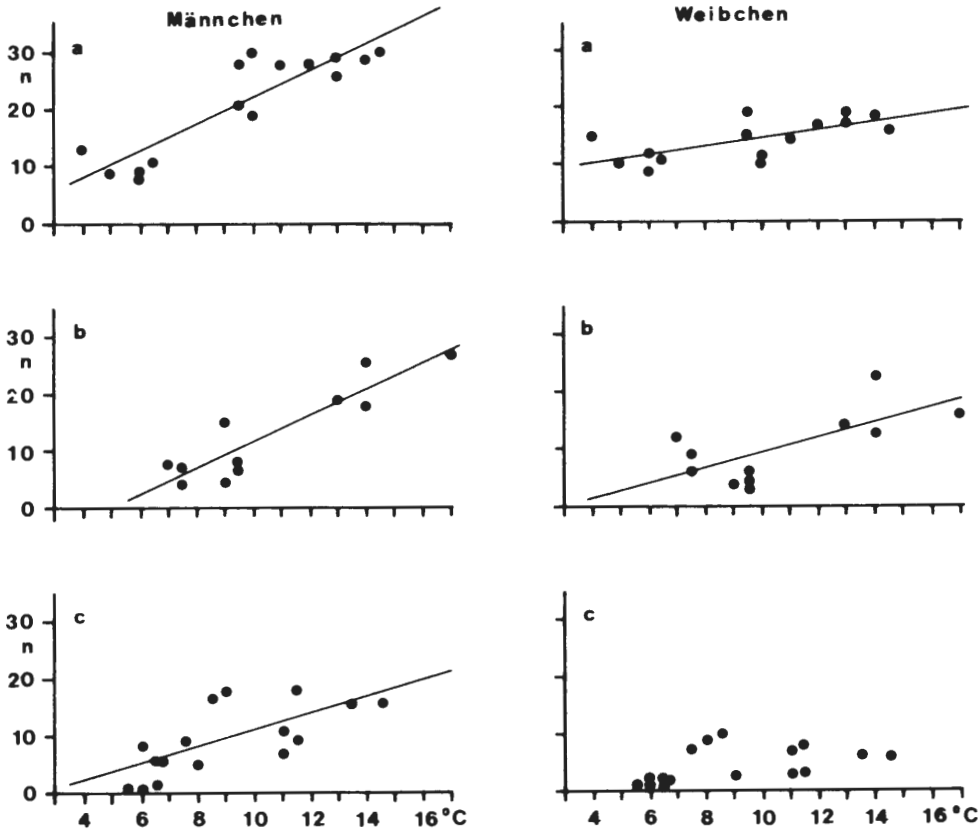

Abb. 7: Temperaturabhängigkeit der Anzahl der pro Nacht (mindestens einmal) gefangenen Individuen (Gehege A und B). Zu den Korrelationskoeffizienten s. Kap. 3.4.

	Regressionsgeraden	
Intervall	Männchen	Weibchen
a: 10.4.-28.4.87	y = 2,29x - 0,83	y = 0,66x + 7,99
b: 29.4.-9.5.87	y = 2,29x - 11,32	y = 1,31x - 3,80
c: 10.5.-25.5.87	y = 1,48x - 3,92	

3.5. Orientierung in konstanter Richtung

Auch Individuen von *Carabus nemoralis* zeigten entlang der Gehege-Peripherie Häufungen von Fängen in benachbarten Fallen (d.h. signifikante Abweichungen aufeinanderfolgender Wiederfänge von einer Zufallsverteilung). 1987 traten Sequenzen, in denen aufeinanderfolgende Wiederfänge signifikant um eine mittlere Richtung geballt waren, in folgender Häufigkeit auf: in Gehege A bei 21 von 26 Männchen und bei 14 von 15 Weibchen, in Gehege B bei 10 von 15 Männchen und bei 8 von 9 Weibchen (die ensprechende Werte für *Carabus auronitens*: Gehege A: 27 von 38 Männchen, 11 von 33 Weibchen; Gehege B: 9 von 15 Männchen, 10 von 15 Weibchen). 1988 war bei beiden Arten die Zahl der Tiere mit Sequenzen bevorzugter Fangrichtungen geringer (*Carabus nemoralis*: 7 von 30 Männchen, 12 von 29 Weibchen in Gehege A; *Carabus auronitens*: 7 von 34 Männchen und 5 von 30 Weibchen in Gehege A; 6 von 13 Männchen, 3 von 7

Weibchen in Gehege B; zu den Versuchen an *Carabus nemoralis* in Gehege B s. Kap. 3.7.). – Sequenzen mit Fängen in annähernd konstanter Richtung erstreckten sich über mehrere Tage bis einige Wochen (s. Kap. 3.6.). Eine „Orientierungssequenz" war von Phasen flankiert, in denen das Tier nicht gefangen wurde, in denen es mehr oder weniger häufig in zufallsgemäß verteilten Richtungen gefangen wurde oder in denen es eine andere Richtung bevorzugte. Bei mehreren Tiere wechselte die bevorzugte Orientierungsrichtung um annähernd 180^0. Auch innerhalb derselben Fangsequenz wurden in einigen Fällen in unregelmäßiger Folge entgegengesetzte Richtungen bevorzugt (axiale Verteilung der Fänge).

Der Nachweis der Fähigkeit eines „directed movement" im Sinne von Baars ist erst dann geführt, wenn gezeigt werden kann, daß (1) die individuellen Vorzugsrichtungen nicht gehäuft, sondern zufallsgemäß verteilt sind (Baars, 1979) (so daß eine Orientierung nach einer lokalen „Orientierungshilfe", z. B. derselben auffälligen Landmarke oder innerhalb desselben kleinräumigen Umweltgradienten ausgeschlossen werden kann) und (2) die Wiederfänge von Tieren, die sich in konstanter Richtung orientieren, im Mittel schneller erfolgen als Wiederfänge nicht „orientierter" Tiere (Baars, 1979).

Beide Bedingungen scheinen gegeben zu sein:
(1) sowohl 1987 und 1988 wichen die Verteilungen der Vorzugsrichtungen weder bei *Carabus auronitens* noch bei *Carabus nemoralis* signifikant von einer Zufallsverteilung ab (Abb. 8).

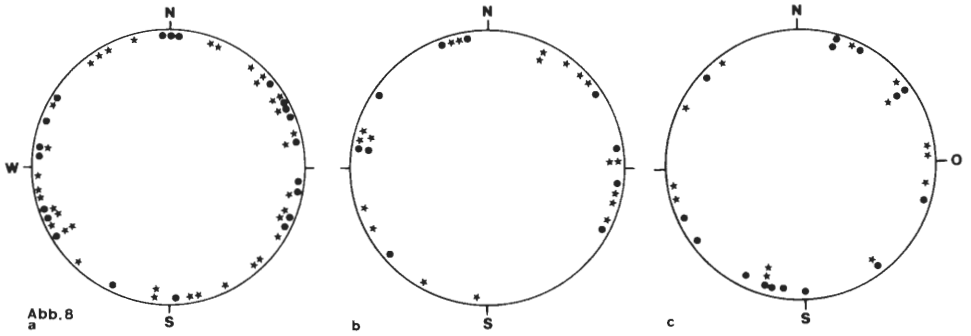

Abb. 8: Verteilung der mittleren Richtungen der signifikant von Zufallsverteilungen abweichenden individuellen Fangrichtungen. • Weibchen, * Männchen. Die Zahl der mittleren Richtungen je Tier ist z. T. größer als 1 (bei axialer Verteilung der Fänge wurden beide - um 180 Grad verschiedene - Richtungen berücksichtigt: insgesamt 4 Fälle). r = Länge des mittleren Vektors; p = Irrtumswahrscheinlichkeit.

a: Gehege A; 1987; 14 Weibchen, 21 Männchen; r = 0,04; p > 0,05
b: Gehege B; 1987; 8 Weibchen, 10 Männchen; r = 0,26; p > 0,05
c: Gehege A; 1988; 12 Weibchen, 7 Männchen; r = 0,07; p > 0,05

(2) Die Analyse des Zusammenhanges zwischen Orientierung und Wiederfangintervall wurde auf den Untersuchungsabschnitt vom 23. April bis 2. Mai 1987 beschränkt, in dem je Nacht mehrere Kontrollen durchgeführt wurden und relativ viele Tiere bevorzugte Laufrichtungen aufwiesen. Es wurden die Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel aufeinanderfolgender Wiederfänge auf Zufallsverteilung untersucht (Tab. 2 a, b). Bei *Carabus nemoralis* wichen sowohl die Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel zwischen Wiederfängen in derselben Nacht als auch die Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel zwischen Wiederfängen in aufeinanderfolgenden Nächten (bei nur je 1 Fang pro Nacht) signifikant von Zufallsverteilungen ab (Tab. 2 a, getrennte Analyse für die

Gehege A und B, Werte für Männchen und Weibchen zusammengefaßt). Werden die Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel aufeinanderfolgender Fänge in Abhängigkeit von der Zahl der Wiederfänge pro Individuum analysiert, ergibt sich für Tiere mit einer Wiederfanganzahl von 4-8 keine Abweichung von einer Zufallsverteilung, bei Wiederfanganzahlen von 9-12, 13-16, 17-20 und über 21 sind die Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel von einer Zufallsverteilung signifikant verschieden (Tab. 2 b, getrennte Analyse von Männchen und Weibchen, Werte aus Gehege A und B zusammengefaßt). (Zur Analyse der Häufigkeitsverteilung der Drehwinkel zwischen aufeinanderfolgenden Wiederfängen bei *Carabus auronitens* vgl. Tab. 2 a, b in dieser Arbeit und Tab. 13 in HOCKMANN u.a., 1989.).

Tab. 2a: Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel φ zwischen aufeinanderfolgenden Fängen (23. April bis 2. Mai 1987); Männchen und Weibchen zusammengefaßt. A, B: Gehege. p = Irrtumswahrscheinlichkeit (%).

			Wiederfänge in derselben Nacht				Wiederfänge in aufeinanderfolgenden Nächten (je Nacht 1 Fang)			
Drehwinkel	erwartete Anteile		*nemoralis*		*auronitens*		*nemoralis*		*auronitens*	
φ	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
0-30	13/72	7/36	55	56	65	31	18	7	16	9
30-60	12/72	6/36	31	28	46	24	11	9	11	7
60-90	12/72	6/36	23	17	32	18	5	2	14	2
90-120	12/72	6/36	14	10	38	20	7	2	8	2
120-150	12/72	6/36	11	6	25	12	2	1	7	4
150-180	11/72	5/36	5	5	13	18	1	1	8	0
		p (%)	<0,1	<0,1	<0,1	>5	<0,1	<1	>5	>5

Tab. 2b: Häufigkeitsverteilungen der Drehwinkel φ aufeinanderfolgender Fänge (*Carabus nemoralis*) in Abhängigkeit von der Gesamtzahl der Fänge pro Individuum (m) vom 23. April bis 2. Mai 1987; Fänge aus Gehege A und B zusammengefaßt. n Zahl der Tiere. Erwartete Anteile s. Tab. 2 a.

m	4 - 8		9 - 12		13 - 16		17 - 20		>21
Geschl.	M	W	M	W	M	W	M	W	M
n	13	6	12	7	6	7	4	4	2
Drehw. φ									
0-30	17	7	44	16	33	29	29	25	16
30-60	12	3	20	15	15	20	7	14	13
60-90	11	4	16	8	8	10	12	12	8
90-120	8	6	14	4	10	9	7	4	1
120-150	7	6	8	4	9	8	3	5	0
150-180	3	2	4	3	2	0	5	5	2
p (%)	>5	>5	<0,1	<1	<0,1	<0,1	<0,1	<0,1	<0,1

Damit kann auch für *Carabus nemoralis* als wahrscheinlich gelten, daß signifikant um eine mittlere Richtung gehäufte Fänge insbesondere bei solchen Tieren auftraten, die in relativ rascher Folge wiedergefangen wurden. Der Befund ist möglicherweise deshalb weniger eindeutig als bei *Carabus auronitens*, weil sich *Carabus nemoralis* auf Grund seiner Körperproportionen weniger schnell fortbewegt. Bei beiden Arten scheinen sich Tiere mit geballten Wiederfangrichtungen (innerhalb einer Sequenz aufeinanderfolgen-

der Wiederfänge) meist ohne längere Ruhepausen und relativ gradlinig vom Mittelpunkt zur Peripherie der Gehege bewegt zu haben. Diese Vorstellung wurde durch Radarbeobachtungen an *Carabus auronitens* bestätigt (HOCKMANN u. a., 1989).

Nach unseren Befunden kann als sicher gelten, daß auch *Carabus nemoralis* wie *Carabus auronitens* zum „directed movement" befähigt ist. Es mag verwundern, daß sich trotz der mit der Untersuchung verbundenen Störung relativ viele Tiere in individuellen, relativ konstanten Vorzugsrichtungen orientierten; möglicherweise wurde das Verhalten des „directed movement" aber gerade durch die mit dem Fallenfang, der Entnahme und dem Wiederaussetzen der Tiere verbundenen Störung ausgelöst bzw. verstärkt.

Im Gegensatz zu unseren Befunden konnten WALLIN & EKBOM (1988) bei Radarbeoabachtungen an 8 Carabus nemoralis aus einer mittelschwedischen Population „directed movement" nicht nachweisen

3.6. Die Analyse der Orientierung einzelner Käfer

Im folgenden wird das Orientierungsverhalten einiger Tiere im einzelnen analysiert (M = Männchen; W = Weibchen).

M 3 (1987, Gehege B) wurde vom 5. bis 10. April neunmal gefangen, die Fänge waren um eine mittlere Richtung von $\alpha = 44°$ geballt (Abb. 9). Vier sich vom 13. bis 15. April anschließende Wiederfänge ließen sich dieser Orientierungsrichtung nicht mehr zuordnen. Vom 20. bis 30. April (25 Wiederfänge) orientierte sich der Käfer signifikant in eine mittlere Richtungs von $\alpha = 348°$. Außerhalb des Geheges hätte sich das Tier innerhalb dieser 11 Nächte um 93 m Luftlinie vom Ausgangspunkt entfernt. Anschließend war das Tier inaktiv, 10 Fänge ab dem 12. Mai waren zufallsgemäß verteilt.

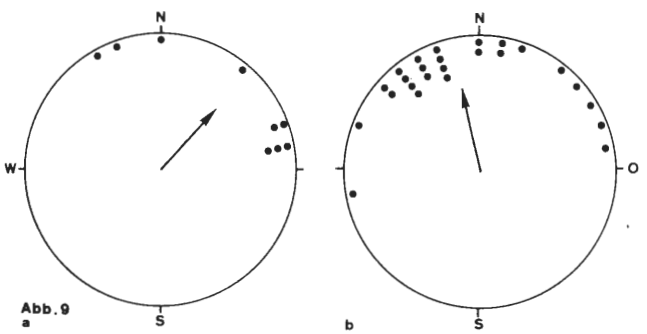

Abb. 9: Fangrichtungen von M 3. - Der Vektor gibt die mittlere Richtung (α) und die Konzentration der Einzelwerte um die mittlere Richtung an (r)

a: 5.4.-10.4.87; $r = 0{,}74$; $\alpha = 44^0$; $p < 0{,}01$
b: 20.4.-30.4.87; $r = 0{,}75$; $\alpha = 348^0$; $p < 0{,}01$

M 8 (1987, Gehege B) orientierte sich vom 5. April bis 8. April in einer Serie von 6 aufeinanderfolgenden Fängen signifikant in östliche Richtung ($\alpha = 244°$). Die folgenden 4 Fänge wichen von dieser Richtung ab. 16 Fänge vom 22. bis 29. April streuten nur auffallend wenig ($r = 0{,}91$!) um eine mittlere Orientierungsrichtung von $\alpha = 103°$ (Abb. 10). Auf freier Fläche hätte sich das Tier um eine Luftlinienentfernung von 74 m vom Ausgangsort fortbewegt. In den folgenden beiden Nächten waren die Fänge zufallsverteilt, anschließend war das Tier inaktiv; 11 Fänge zwischen dem 7. Mai und 1. Juni waren ebenfalls zufallsverteilt.

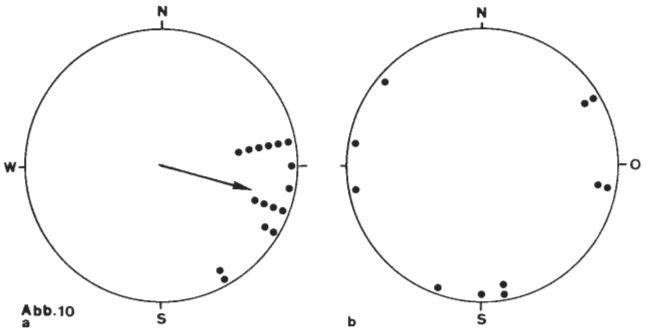

Abb. 10: Fangrichtungen von M 8, vgl. Abb. 9
a: 22.4.-29.4.87; r = 0,92; $\alpha = 103^0$; $p < 0{,}01$
b: 7.5.-1.6.87; r = 0,25; $p > 0{,}05$

M 64 (1987, Gehege B) verhielt sich während 3 Fangsequenzen „orientiert". Vom 5. bis 9. April orientierte es sich in eine mittlere Richtung von $\alpha = 287°$ (n = 6; $p < 0{,}01$). Anschließend zeigte es keine bevorzugte Fangrichtung; vom 25. bis 30. April war es in 11 aufeinanderfolgen Fängen signifikant nach SSW orientiert (Abb. 11). Nach einer Periode der Inaktivität wurde es vom 24. Mai bis zum 2. Juni 6mal gefangen, zwar folgten die Fänge meist im Abstand von einigen Nächten, dennoch läßt sich eine signifikante Ballung in NNO nachweisen. Die Orientierungsrichtung hatte sich also um etwa 180° verändert.

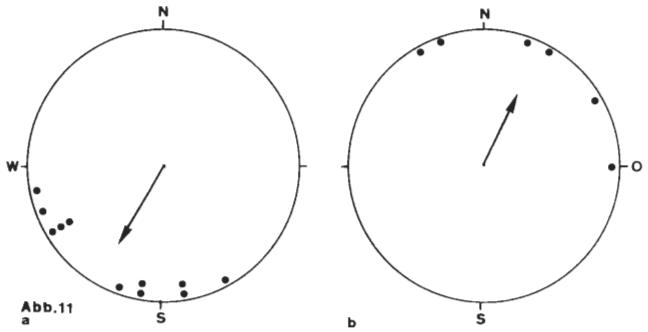

Abb. 11: Fangrichtungen von M 64; vgl. Abb. 9
a: 25.4.-30.4.87; r = 0,81; $\alpha = 209^0$; $p < 0{,}01$.
b: 14.5.-2.6.87; r = 0,75; $\alpha = 24^0$; $p < 0{,}05$

M 65 (1987, Gehege A): 7 Fänge waren zunächst zufallsverteilt. Vom 23. bis 30. April orientierte sich das Tier signifikant in eine mittlere südliche Richtung (Abb. 12). Innerhalb der Nacht vom 30. April zum 1. Mai erfolgte von einem Fang zum anderen eine Umorientierung in fast entgegengesetzte Richtung, die über 20 Fänge, auch während der Kälteperiode vom 2. bis 17. Mai, bis zum 26. Mai eingehalten wurde. Auf freier Fläche wäre das Tier zunächst um 91 m Luftlinie nach Süden gelaufen und hätte sich anschließend um insgesamt 140 m Luftlinie annähernd nach Norden bewegt.

M 82 (1987, Gehege A) orientierte sich vom 8. bis 15. April in 9 Fängen in nordwestliche Richtung (Abb. 13). Vom 22. April bis 2. Mai wurde das Tier 23mal gefangen, die Wiederfänge waren signifikant um eine mittlere Richtung von $\alpha = 240°$ geballt. Der Käfer hätte sich innerhalb dieser Sequenz auf freier Fläche um 146 m Luftlinie vom Aus-

gangspunkt entfernt. Nach einer 15-tägigen Inaktivitätsperiode waren 7 weitere Fänge zufallsverteilt.

W 41 (1987, Gehege B) orientierte sich zunächst in 6 Fängen in östliche Richtung ($p < 0{,}05$). 18 Fänge vom 22. bis 30. April waren signifikant im Norden des Geheges geballt (Abb. 14). Nach 2 Nächten ohne Aktitvität orientierte sich das Tier vom 3. bis 21. Mai 11mal wiederum in fast dieselbe mittlere Richtung. Auch dieses Tier zeigte eine konstante Orientierungsrichtung während der Kälteperiode in der 1. Maihälfte, als die meisten anderen Käfer inaktiv oder nur sehr wenig aktiv waren. Die anschließenden Fänge waren zufallsverteilt. Nimmt man aber alle 48 Fänge dieses Tieres zusammen, so hätte es sich auf freier Fläche um etwa 103 m Luftlinie vom Startpunkt aus in nördliche Richtung bewegt.

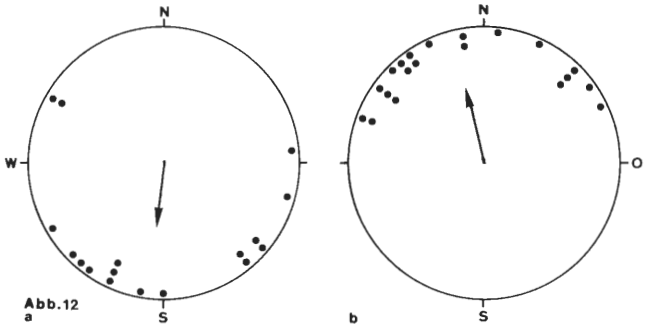

Abb. 12: Fangrichtungen von M 65, vgl. Abb. 9
a: 23.4.-30.4.87; $r = 0{,}56$; $\alpha = 187^0$; $p < 0{,}01$
b: 30.4.-26.5.87; $r = 0{,}73$; $\alpha = 345^0$; $p < 0{,}001$

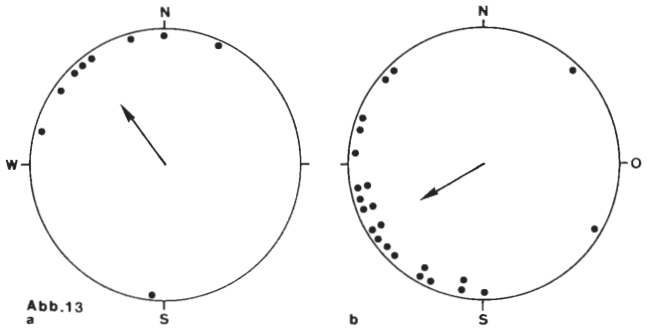

Abb. 13: Fangrichtungen von M 82, vgl. Abb. 9
a: 8.4.-15.4.87; $r = 0{,}69$; $\alpha = 324^0$; $p < 0{,}01$
b: 22.4.-2.5.87; $r = 0{,}67$; $\alpha = 241^0$; $p < 0{,}01$

W 42 (1987, Gehege B) wurde in 15 Fängen vom 20. bis 30. April bevorzugt im Westen des Geheges gefangen. Die Ballung ist mit $r = 0{,}83$ relativ stark (Abb. 15).

W 49 (1987, Gehege B) wurde vom 24. bis 30. April 13mal im Südostteil des Geheges gefangen (Abb. 16). Auch bei diesem Tier ist die Ballung der Fangrichtungen um die mittlere Richtung relativ stark ($r = 0{,}84$). Im Vergleich mit W 42 wird deutlich, daß verschiedene Tiere in demselben Zeitraum (d. h. bei identischen Temperatur- und Witterungsbedingungen) ganz unterschiedliche Orientierungsrichtungen mit großer Konstanz immer wieder gewählt haben.

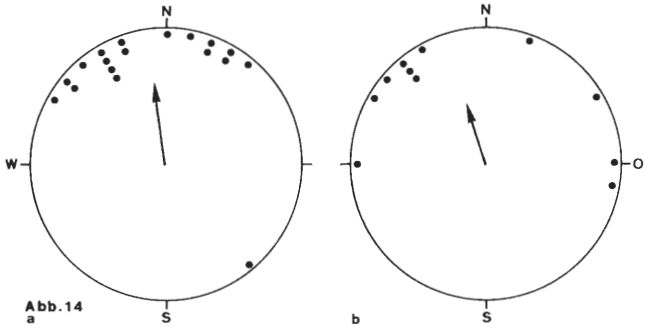

Abb. 14: Fangrichtungen von W 41, vgl. Abb. 9
a: 22.4.-30.4.87; r = 0,76; $\alpha = 349^0$; $p < 0{,}01$
b: 3.5.-11.5.87; r = 0,53; $\alpha = 341^0$; $p < 0{,}05$

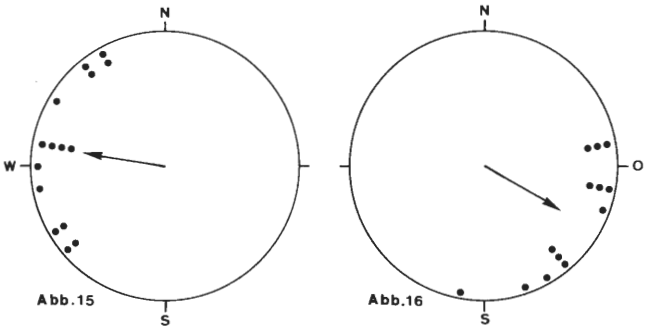

Abb. 15: (links) Fangrichtungen von W 42, vgl. Abb. 9;
20.4.-30.4.87; r = 0,83; $\alpha = 279^0$; $p < 0{,}01$

Abb. 16: (rechts) Fangrichtungen von W 49, vgl. Abb. 9;
24.4.-30.4.87; r = 0,84; $\alpha = 120^0$; $p < 0{,}01$

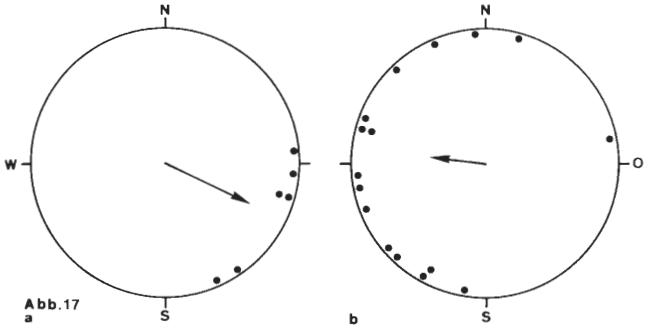

Abb. 17: Fangrichtungen von W 14, vgl. Abb. 9
a: 23.4.-29.4.87; r = 0,71; $\alpha = 114^0$; $p < 0{,}01$
b: 9.5.-31.5.87; r = 0,53; $\alpha = 276^0$; $p \approx 0{,}01$

W 14 (1987, Gehege A) zeigte 3 Fangsequenzen mit geballten Wiederfängen in unterschiedlichen Richtungen. Vom 7. bis 11. April lag die bevorzugte Richtung bei $\alpha = 291°$ ($p < 0{,}01$; 6 Fänge). Vom 23. bis 29. April war das Tier annähernd nach Südosten orientiert; vom 9. Mai bis 31. Mai wieder annähernd entgegengesetzt nach Westen (Abb. 17).

W 34 (1987, Gehege A) war nach zufallsverteilten Fängen zu Beginn der Beobachtung vom 20. bis 30. April signifikant nach Norden orientiert (Abb. 18). Nach einer Periode der Inaktivität wurde das Tier ab dem 9. Mai noch 17mal wieder in zufallsverteilten Richtungen gefangen.

M 14w (1988, Gehege A) zeigte 3 Phasen mit bevorzugten Orientierungsrichtungen. Vom 3. bis 7. April bevorzugte das Tier eine mittlere Richtung von $\alpha = 54°$, vom 9. bis 30. April verhielt es sich nicht „orientiert" (7 Fänge), vom 1. bis 9. Mai waren die Fänge in fast entgegengesetzter Richtung geballt. Unmittelbar anschließend bevorzugte es bis zum 20. Mai wieder die nordöstliche Richtung (Abb. 19). Auch danach wurde das Tier noch regelmäßig gefangen, sein Laufverhalten war aber ungerichtet.

M 21w (1988, Gehege A) ist ein Beispiel für einige Tiere, die innerhalb einer Sequenz aufeinanderfolgender Fänge etwa annähernd entgegengesetzte Richtungen bevorzugten. Vom 2. bis 7. April orientierte sich das Tier in östliche Richtung; danach waren seine Fänge zunächst zufallsgemäß, dann aber vom 27. April bis zum 12. Mai axial verteilt (in nordwestlicher und südöstlicher Richtung) (Abb. 20).

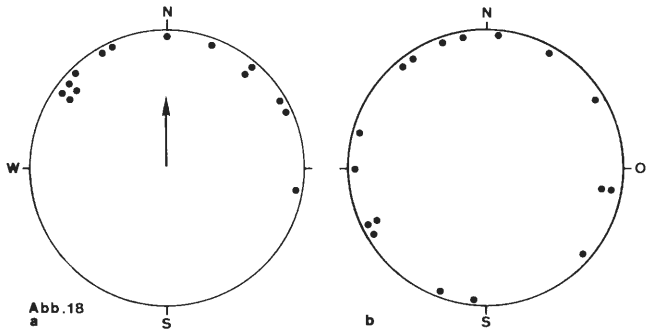

Abb. 18: Fangrichtungen von W 34, vgl. Abb. 9
a: 20.4.-30.4.87; $r = 0{,}65$; $\alpha = 357^0$; $p < 0{,}01$
b: 9.5.-1.6.87; $r = 0{,}19$; $p > 0{,}05$

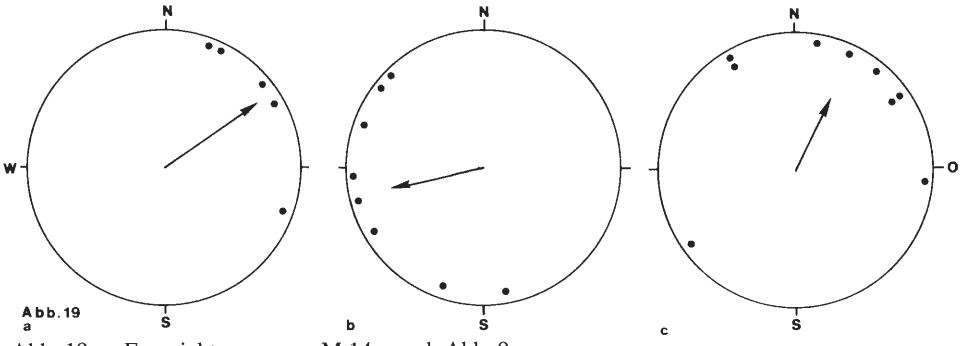

Abb. 19: Fangrichtungen von M 14w, vgl. Abb. 9
a: 3.4.-7.4.88; $r = 0{,}84$; $\alpha = 54^0$; $p < 0{,}05$
b: 30.4.-9.5.88; $r = 0{,}69$; $\alpha = 259^0$; $p < 0{,}05$
c: 10.5.-20.5.88; $r = 0{,}59$; $\alpha = 23^0$; $p < 0{,}05$

W 56b (1988, Gehege A) orientierte sich vom 15. April, als es zum erstenmal gefangen wurde, bis zum 2. Juni bevorzugt in nordöstliche Richtung (Abb. 21).

W 75w (1988, Gehege A) wurde vom 25. April bis zum 10. Juni gefangen, seine Fänge

waren zufallsverteilt, bis auf eine kurze Fangsequenz von 4 Fängen vom 2. bis 9. Mai, die sich auf 4 benachbarte Fallen im Süden des Geheges verteilten (Abb.22). Innerhalb dieser Zeit hätte das Tier auf freier Fläche eine Luftliniendistanz von etwa 38 m zurückgelegt.

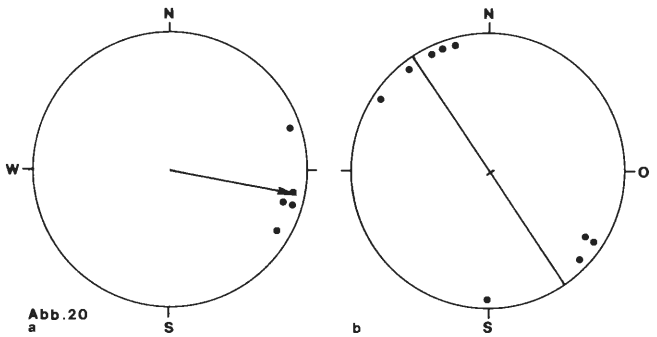

Abb. 20: Fangrichtungen von M 21w, vgl. Abb. 9
a: 2.4.-7.4.88; r = 0,96; $\alpha = 100^0$; $p < 0{,}01$
b: 27.4.-3.5.88; r = 0,79; Orientierungs-Achse = $145/325^0$; $p < 0{,}01$

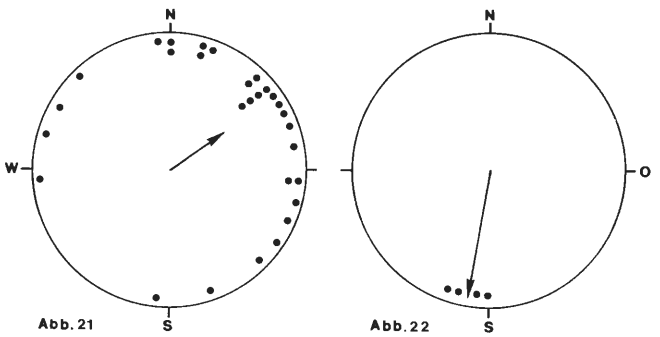

Abb. 21: (links) Fangrichtungen von W 56b, vgl. Abb. 9; 21.4.-2.6.88; r = 0,51; $\alpha = 53^0$; $p < 0{,}01$

Abb. 22: (rechts) Fangrichtungen von W 75w, vgl. Abb. 9; 2.5.-8.5.88; r = 0,91; $\alpha = 190^0$; $p < 0{,}01$

3.7. Orientierung Magnet- und Kupferstab-tragender Käfer

Die vom 4. bis 11. Mai 1988 im Gehege B ausgesetzten, Last-tragenden Käfer wurden auffällig häufig zurückgefangen; die Wiederfangrate der Weibchen war im Mittel etwa dreimal, die der Männchen etwa viermal größer als in Gehege A. Magnet- und Kupferstab-tragende Tiere unterschieden sich hinsichtlich der Wiederfangraten nicht. Da 1987 die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fangraten in Gehege A und B bei Männchen sowie Weibchen weitgehend identisch gewesen waren (vgl. Abb. 3), dürfte die Verstärkung der Aktivität durch das zusätzliche Gewicht der Metallstücke ausgelöst worden sein; möglicherweise wurde Fluchtaktivität wirksam. Die Last-tragenden Käfer in Gehege B waren im Juni auch auffällig länger aktiv als die nicht-belasteten Tiere in Gehege A.

Sowohl bei Kupferstab- als auch bei Magnetstab-tragenden Tieren wurde Orientierung in konstanter Richtung beobachtet; die unterschiedliche Ausrichtung des Magnetstabes (Nord- oder Südpol zum Kopf ausgerichtet) wirkte sich nicht auf das Verhalten der Tiere aus (Tab. 3).- Allerdings waren die individuellen Vorzugsrichtungen nicht zufallsverteilt, sondern waren bei den Kupferstab-tragenden Käfern im Norden, und bei den Magnet-tragenden Tieren im Norden und Westen des Geheges gehäuft (Abb. 23). Die Verteilungen der Vorzugsrichtungen der Magnet- und Kupferstab-tragenden Käfer unterschieden sich nicht signifikant voneinander (Watson's U^2-Test). – Es kann damit nicht ausgeschlossen werden, daß sich die Last-tragenden Käfer nach derselben Landmarke bzw. innerhalb desselben Umweltgradienten orientierten: z. B. könnte eine Gruppe relativ dicht stehender Bäume im Nordwesten (außerhalb des Geheges) als Peilmarke gedient haben, oder die etwas höhere Bodenfeuchtigkeit im Süden des Geheges B könnte Wendereaktionen nach Norden ausgelöst haben (KNAUST, 1986, beobachtete bei *Carabus nemoralis* gerichtete Ortsveränderungen innerhalb eines lokalen Feuchtegradienten). Die Orientierung in dieselbe Richtung mit Hilfe einer lokalen „Orientierungshilfe" war möglicherweise ebenfalls die Folge einer durch die Last ausgelösten Fluchtreaktion .

Tab. 3: Orientierung Last-tragender Käfer in Gehege B (1988). α = mittlerer Orientierungswinkel. Vgl. Tab 1.

Tier-Nr.	Geschl.	Kupfer/ Magnet	Orientierungsphase	Anzahl Fänge	α	p (%)
1	W	Cu	6.5. - 13.5.	6	44^0	<1%
6	W	Cu	25.5. - 3.6.	6	339^0	<5%
11	W	Cu	13.5. - 17.5.	5	4^0	<5%
16	W	Cu	21.5. - 31.5.	14	133^0	<5%
19	W	Cu	9.5. - 22.5.	6	79^0	<5%
8	M	Cu	6.5. - 15.5.	11	19^0	<5%
15	M	Cu	7.5. - 14.6.	19	309^0	<1%
29	M	Cu	11.5. - 10.6.	15	330^0	<1%
39	M	Cu	10.5. - 19.5.	13	13^0	<1%
45	M	Cu	12.5. - 19.5.	6	35^0	<0,1%
7	W	N	7.5. - 18.5.	10	11^0	<1%
9	W	N	14.5. - 27.5.	8	276^0	<1%
23	W	N	13.5. - 15.6.	19	0^0	<1%
33	W	S	12.5. - 17.6.	19	250^0	<1%
5	M	N	13.5. - 19.5.	9	7^0	<1%
10	M	S	5.5. - 19.5.	9	350^0	<1%
13	M	S	9.5. - 17.5.	7	11^0	<5%
21	M	N	8.5. - 15.5.	11	240^0	<5%
25	M	N	9.5. - 19.5.	7	296^0	<0,1%
26	M	S	9.5. - 19.5.	9	258^0	<1%
28	M	S	9.5. - 25.5.	5	38^0	<5%

Das Ergebnis läßt somit keine Schlußfolgerung bezüglich der Fragestellung zu, ob dem Phänomen des „directed movement" eine Erdmagnetfeld-Orientierung zugrunde liegt (vgl. Kap. 3. 5. und 4.1.).

Im folgenden werden die Orientierungsleistungen einiger Käfer im einzelnen erläutert. 2 der 10 aus dem Gehege B stammenden Tiere zeigten eine signifikante Richtungsbevorzugung vor *und* nach Anbringen der Last (W11 u. M 13).

M 15 wurde am 6. Mai mit einem Kupferstab versehen. Die bis zum Ende der Untersu-

chungen registrierten Fänge lagen gehäuft in NW des Geheges; 4 Fänge vor Anbringen der Last wiesen ebenfalls annähernd in diese Richtung (Abb. 24).

M 39 wurde am 10. Mai mit einem Kupferstab versehen; bis zum 19. Mai orientierte es sich bevorzugt in Richtung Norden; danach waren seine Fänge zufallsverteilt (Abb. 25).

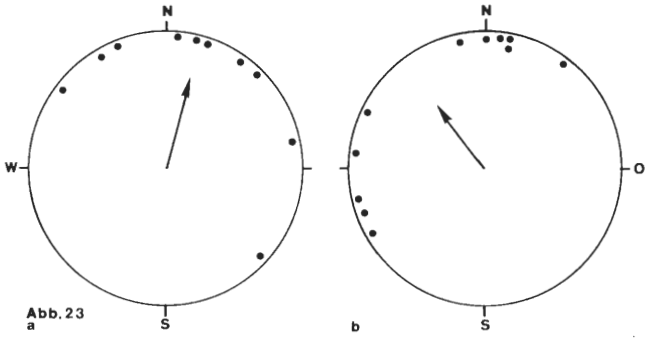

Abb. 23: Verteilung der mittleren Richtungen der signifikant von Zufallsverteilungen abweichenden individuellen Fangrichtungen der Last-tragenden Tiere. Vgl. Tab. 3 u. Abb. 9
a: Kupferstab-tragende Tiere; $r = 0{,}67$; $\alpha = 17^0$; $p < 0{,}01$
b: Magnet-tragende Tiere; $r = 0{,}58$; $\alpha = 324^0$; $p < 0{,}05$

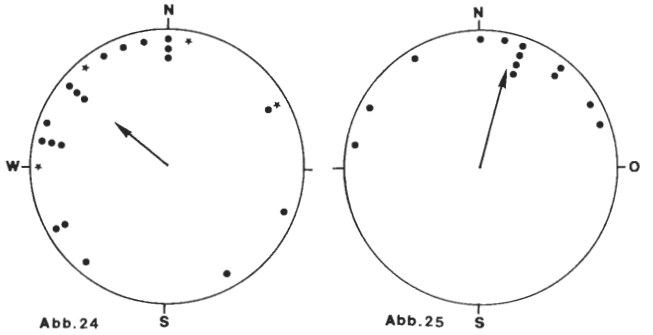

Abb. 24: (links) Fangrichtungen von M 15 (Kupferstab), vgl. Abb. 9;
* Fänge vor Anbringen des Kupferstabes; 7.5.-14.6.88; $r = 0{,}50$; $\alpha = 309^0$; $p < 0{,}01$

Abb. 25: (rechts) Fangrichtungen von M 39 (Kupferstab), vgl. Abb. 9;
10.5.-19.5.88; $r = 0{,}75$; $\alpha = 13^0$; $p < 0{,}01$

W 11 wurde schon vor Anbringen der Last mehrmals gefangen, es orientierte sich bevorzugt nach NO. Nach Anbringen eines Kupferstabes am 4. Mai zeigten seine Fänge zunächst keine Orientierung; erst vom 13. bis 17. Mai orientierte sich das Tier in 5 Fängen bevorzugt nach Norden; danach war eine konstante Orientierungsrichtung nicht mehr nachweisbar (Abb. 26).

M 13 orientierte sich zunächst nach SW; nach Anbringen eines Magnetstabes (Südpol zum Kopf ausgerichtet) am 4. Mai waren die Fänge zunächst zufallsverteilt; vom 9. bis 17. Mai orientierte es sich in nördliche Richtung (Abb. 27). Anschließend war eine Orientierung nicht mehr nachweisbar.

M 21 wurde am 8. Mai mit einem Magneten, dessen Nordpol zum Kopf ausgerichtet war, versehen. In den darauffolgenden 7 Nächten streuten die Wiederfänge um eine mittlere

Richtung von $\alpha = 240°$ (SW) (Abb. 28). Danach waren die Wiederfunde zufallsgemäß verteilt.

M 25 wurde am 9. Mai mit einem Magneten versehen, dessen Nordpol zum Kopf ausgerichtet war. Bis zum 19. Mai orientierte sich das Tier im Mittel nach NW (Abb. 29). Anschließend war eine Orientierung nicht mehr feststellbar.

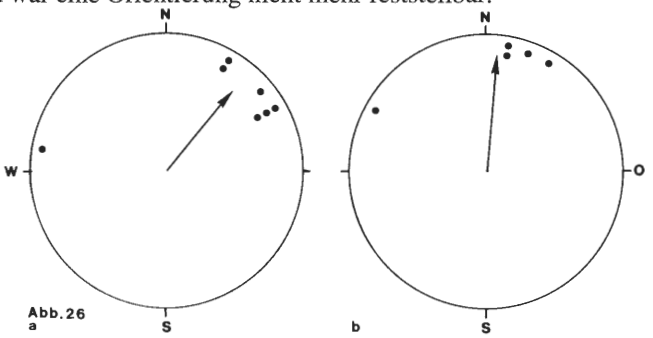

Abb. 26: Fangrichtungen von W 11 (Kupferstab), vgl. Abb. 9
a: 27.4.-2.5.88 (vor Anbringen des Stabes); $r = 0{,}75$; $\alpha = 40^0$; $p < 0{,}05$
b: 13.5.-17.5.88; $r = 0{,}86$; $\alpha = 4^0$; $p < 0{,}05$

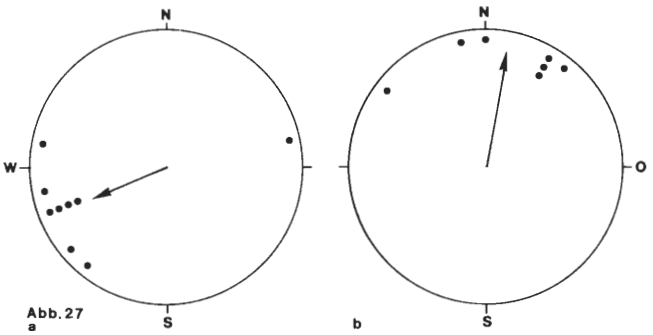

Abb. 27: Fangrichtungen von M 13 (Magnet, Südpol zum Kopf weisend), vgl. Abb. 9
a: 27.4.-3.5.88 (vor Anbringen des Magneten); $r = 0{,}85$; $\alpha = 248^0$; $p < 0{,}01$
b: 9.5.-17.5.88; $r = 0{,}87$; $\alpha = 11^0$; $p < 0{,}05$

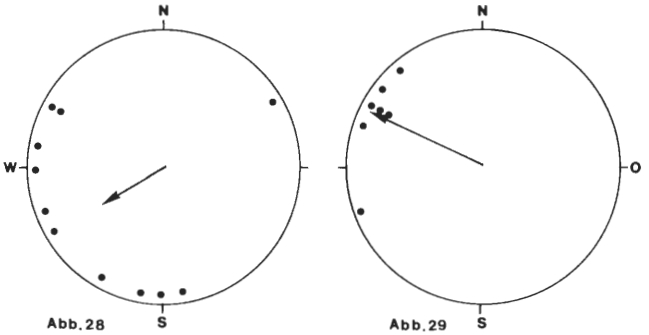

Abb. 28: (links) Fangrichtungen von M 21 (Magnet, Nordpol zum Kopf weisend), vgl. Abb. 9
8.5.-25.5.88; $r = 0{,}54$; $\alpha = 240^0$; $p < 0{,}05$

Abb. 29: (rechts) Fangrichtungen von M 25 (Magnet, Nordpol zum Kopf weisend), vgl. Abb. 9
9.5.-25.5.88; $r = 0{,}93$; $\alpha = 296^0$; $p < 0{,}01$

W 33 war mit einem Magneten versehen, dessen Südpol zum Kopf gerichtet war. Das Tier orientierte sich vom Tag des Einsatzes (9. Mai) bis zum Ende der Beobachtungen bevorzugt in westliche bis südwestliche Richtung (Abb. 30).

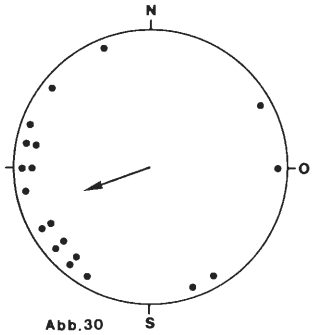

Abb. 30: Fangrichtungen von W 33 (Magnet, Südpol zum Kopf weisend), vgl. Abb. 9
12.5.-17.6.88; $r = 0{,}53$; $\alpha = 250^0$; $p < 0{,}01$

4. Diskussion

4. 1. „Directed movement" und Magnetotaxis

Wesentliches Merkmal des erstmals von Baars (1979) bei Carabiden beschriebenen Bewegungsmusters „directed movement" ist das (weitgehende) Konstanthalten einer individuellen Laufrichtung über längere Zeit. Solange sich ein Käfer annähernd gradlinig fortbewegt, legt er pro Zeiteinheit relativ lange Luftliniendistanzen zurück; außerdem ist möglicherweise während eines „directed movement" die Laufgeschwindigkeit erhöht. Ein alternatives Bewegungsmuster ist der „random walk", bei dem ein Käfer seine Laufrichtung häufig (anscheinend um beliebig große Winkel) verändert; die pro Zeiteinheit zurückgelegten Luftliniendistanzen (nicht notwendigerweise auch die zurückgelegten Wege!) sind deshalb vergleichsweise klein.

Es ist unwahrscheinlich, daß ein auf dem Boden laufender Käfer beim „directed movement" seine Laufrichtung mit Hilfe lokaler Orientierungshilfen (Landmarken oder Umweltgradienten) über eine längere Zeit (z.T. über mehrere tageszeitliche Aktivitätsperioden; vgl. Abb. 1 in Baars, 1979; Abb. 4 u. 6 in Hockmann u. a., 1989) konstant halten kann. Dies erscheint aus sinnesphysiologischen Gründen unwahrscheinlich; es kommt hinzu, daß offenbar eine *beliebige* Richtung ausgewählt und konstant gehalten werden kann. Es ist deshalb die Annahme naheliegend, daß der Käfer einen magnetotaktischen Kurs läuft: seine Laufrichtung schneidet die Feldlinien des Erdmagnetfeldes unter einem konstanten (aber beliebig ausgewählten) Winkel.

Eine Ausrichtung der Läufe anhand lokaler Orientierungshilfen ist auch unwahrscheinlich, wenn in einem Rundgehege der einzelne Käfer eine wie zufällig ausgewählte Orientierungsrichtung über längere Zeit konstant hält (so daß die Orientierungsrichtungen der verschiedenen Individuen zufallsgemäß verteilt sind). Zwar stehen theoretisch beliebig viele (und auch zufällig verteilte) lokale Orientierungshilfen zur Verfügung – zumal in einem Wald – , ihre Nutzung würde jedoch einen genauen Überblick und eine genaue Kenntnis des umgebenden Geländes voraussetzen. Diese Voraussetzungen sind bei Carabiden nicht gegeben. Es ist deshalb nicht unwahrscheinlich, daß das Phänomen

der (zeitweiligen) individuellen Konstanz der Fangrichtungen in Rundgehegen die Folge von „directed movement“ ist.

Richtungsorientierung mit Hilfe des Erdmagnetfeldes ist bei einer Reihe von Tieren nachgewiesen worden, z. B. bei Brieftauben (KEETON, 1971), nächtlich ziehenden Zugvögeln (WILTSCHKO, 1968; WILTSCHKO & WILTSCHKO, 1990), bei Seeschildkröten und beim Aal (nach MERKEL, 1980). In all diesen Fällen wird – im Gegensatz zum Verhalten der Carabiden – das Magnetfeld dazu genutzt, um eine *bestimmte* angeborene, erlernte oder spontan „berechnete“ Orientierungsrichtung zu finden und einzuhalten. Von weiteren Arten ist bekannt, daß sie mit Hilfe des Erdmagnetfeldes ihre Baue bzw. Nester oder in der Ruhelage ihre Körperachse zum Magnetfeld ausrichten (vor allem Insekten, vgl. MERKEL, 1980; aber auch subterrane Nager, BURDA u. a., 1990).

Der experimentelle Nachweis, daß Carabiden konstante Kurse mit Hilfe des geomagnetischen Feldes steuern können, steht noch aus.

Zur Beantwortung der Frage, ob sich Individuen von *Carabus nemoralis* magnetotaktisch orientieren können, stehen bei dem in dieser Arbeit gewählten experimentellen Ansatz die folgenden Entscheidungskriterien zur Verfügung. (1) Ein Hinweis auf eine Magnetotaxis wäre nur dann erbracht, wenn zumindest in einer Gruppe der Magnet-tragenden Tiere (Südpol oder Nordpol zum Kopf ausgerichtet) kein orientiertes Laufverhalten auftreten würde, die Kupferstab-tragenden Kontrolltiere sich aber – wie unbelastete Tiere – in individuelle Vorzugsrichtungen orientieren würden, die interindividuell zufallsgemäß streuen. (2) Die Möglichkeit einer magnetotaktischen Orientierung wäre hingegen auszuschließen, wenn sich Magnet-tragende Käfer beider Gruppen (und Kontrolltiere) in individuelle Vorzugsrichtungen orientieren würden, die interindividuell zufallsgemäß streuen.

Keines der Entscheidungskriterien (1) und (2) ist erfüllt: zwar zeigten sowohl Tiere aus den beiden Magnet-tragenden Gruppen als auch Tiere aus der kupferstab-tragenden Gruppe orientiertes Verhalten, die individuellen Vorzugsrichtungen streuten aber nicht zufallsgemäß, sondern traten an bestimmten Stellen an der Gehegeperipherie gehäuft auf. Dies bedeutet, daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß die Last-tragenden Käfer eine (oder zwei) auffällige lokale Orientierungshilfen nutzten. Damit ist die Annahme einer Magnetotaxis bei *Carabus nemoralis* durch das Experiment weder bekräftigt noch widerlegt. Ein Experiment dieser Art liefert vermutlich nur dann ein im Sinne der Fragestellung interpretierbares Resultat, wenn die Untersuchungsfläche noch homogener ist, also keine lokalen „Orientierungshilfen“ bietet.

Unabhängig von der Frage nach dem Orientierungsmechanismus ist die Frage nach der biologischen Bedeutung des „directed movement“.

4. 2. Individuelles Verhalten

Über das interindividuelle Variieren morphologischer Merkmale bei Carabiden liegt eine Fülle von Daten vor (vgl. TERLUTTER, 1991). Auch die Alloenzymvariabilität wird untersucht (VAJE u. a., 1984; BRAUN u. a., 1991; ASSMANN, 1990, in Vorber.). In welchem Ausmaß aber physiologische und verhaltensphysiologische Parameter innerhalb lokaler Populationen von Carabiden streuen, ist noch weitgehend unbekannt. Häufig werden nur Mittelwert und Standardabweichung, nicht aber die gemessene Häufigkeitsverteilung eines interindividuell variablen Parameters publiziert; gerade aber die Extremwerte einer Häufigkeitsverteilung sind von besonderer Bedeutung, spiegeln sie doch den Gesamtumfang des Reaktionspotentials einer lokalen Population gegenüber einer variablen Umwelt wider.

„Directed movement" ist ein Paradigma für solche Verhaltenskomplexe, die sich nur bei Beobachtung von Individuen offenbaren: da die Orientierungsrichtungen interindividuell zufallsgemäß streuen, muß „directed movement" bei der Untersuchung einer Gruppe nicht individuell gekennzeichneter Käfer unerkannt bleiben.

1987 wurde „directed movement" bei fast allen untersuchten Individuen von *Carabus nemoralis* beobachtet; bei *Carabus auronitens* trat das Phänomen hingegen nur bei einem Teil der untersuchten Individuen auf. Es wurde deshalb erörtert, ob möglicherweise die Fähigkeit, sich über längere Zeit in konstanter Richtung fortzubewegen, nur bei einem Teil der Individuen der untersuchten *Carabus auronitens*-Population ausgebildet ist und welche Bedeutung eine solche „Fraktionierung" („Bauern" und „Nomaden") für Ausbreitungsfähigkeit und Überleben einer Population haben könnte (vgl. HOCKMANN u. a. , 1989). Die Frage ist noch nicht zu beantworten, zumal der Anteil der Tiere mit zeitweiliger individueller Richtungskonstanz der Fortbewegung auch von Jahr zu Jahr zu schwanken scheint (wie 1987 und 1988), „directed movement" also der Auslösung durch äußere Faktoren unterliegen könnte.

In dem Zusammenhang der Frage, ob die Fähigkeit zum „directed movement" interindividuell variiert, ist möglicherweise auch die Beobachtung von Bedeutung, daß die Zahl der Fallenfänge bei *Carabus nemoralis* – wie bei *Carabus auronitens* (vgl. HOCKMANN u. a., 1989) – interindividuell stark variierte (vgl. Abb. 2 u. 3). Möglicherweise gehen diese individuellen Unterschiede auf Unterschiede im Aktivitätsverhalten zurück; wodurch sie bedingt sind, ob neben modifikatorischen Einflüssen auch genetische Faktoren eine Rolle spielen, ist völlig offen.

Schließlich verdient der Hinweis Beachtung, daß bei *Carabus nemoralis* möglicherweise auch das Reagieren auf Temperaturveränderungen interindividuell variiert (Abb. 4). Bei *Carabus auronitens* hat sich die Temperatur als dominierender abiotischer Faktor erwiesen, der das Aktivititätsverhalten beeinflußt. Auch die jährliche Reproduktionsrate dieser Art wird in hohem Maße von der Temperatur bestimmt (in den Jahren 1982 bis 1990: $r = 0{,}86$, $p < 1\ \%$; ALTHOFF, u. a., in diesem Heft). Bei *Carabus nemoralis* könnte interindividuelles Variieren der Reaktionen auf Temperaturveränderungen zur Umwelttoleranz der Populationen dieser Art beitragen.

4. 3. Zur biologischen Bedeutung des „directed movement" bei Carabiden

„Directed movement" erlaubt die Zurücklegung relativ großer Luftliniendistanzen pro Zeiteinheit. Von der Möglichkeit, dieses Bewegungsmuster zu verwirklichen, könnte deshalb wesentlich die Ausbreitungsfähigkeit flügelloser Carabiden bestimmt werden. Ausbreitungsfähigkeit ist in verschiedener Hinsicht bedeutungsvoll: (1) die Durchmischung der Individuen einer lokalen Population wird beschleunigt: punktuelle Unterschiede der Individuendichte werden ausgeglichen, die Entstehung kleinlokaler genetischer Differenzierungen wird verhindert; (2) die Tiere werden in den Stand versetzt, für Überleben und Reproduktion ungünstige Orte schnell zu verlassen (vgl. BAARS, 1979); (3) vor allem aber ist Ausbreitungsfähigkeit für das Überleben der Population und darüberhinaus (4) für eine Ausweitung des Populationsareals sowie (5) für die Gründung neuer Populationen bedeutungsvoll.

„Directed movement" in dem von BAARS (1979) definierten Sinne ist eine optimale Strategie, um eine Fläche gleichmäßig zu besiedeln. Um pessimale Bereiche auf „schnellstem Wege" zu verlassen, ist „directed movement" nur die „zweitbeste" Strategie, die nur dann jedem anderen Verhalten

vorzuziehen ist, wenn lokale Orientierungshilfen nicht zur Verfügung stehen. – Das Verhalten der Last-tragenden Käfer in Gehege B (1988) deutet darauf hin, daß *Carabus nemoralis* auch lokale Orientierungshilfen nutzt, um relativ ungünstige Aufenthaltsorte zu verlassen. – Nach BATHON (1973) orientieren sich Carabiden in Richtung auf ungegliederte schwarze Flächen (Horizontattrappen). – Die Orientierung waldbewohnender Carabiden-Arten in Richtung auf Waldsilhouetten wurde unter Freilandbedingungen erstmals von LAUTERBACH (1964) und NEUMANN (1971) beschrieben: *Carabus problematicus* orientierte sich auf einer sehr unebenen, horstweise mit hohen Kräutern bewachsenen Fläche unter Horizontwinkeln von 30° (17 m), 20° (34 m) und 10° (64 m Entfernung zum Wald) in Wald-Richtung (NEUMANN; vgl. auch ähnliche Versuche von RIJNSDORP, 1980); *Carabus auratus* bevorzugte die waldabgewandte Seite (LAUTERBACH). – WALLIN (1986) beobachtete, daß sich *Carabus nemoralis*-Tiere einer mittelschwedischen Populationen in einem Gehege auf der Grenze „Feld-Wald" zum Wald hin orientierten. EWIG (1989) beobachtete ein entsprechendes Verhalten bei *Carabus auronitens* (auffälligerweise scheinen sich die Tiere beider Arten etwas stärker axial, in Richtung der Waldgrenze, als in Richtung Waldmitte orientiert zu haben). *Carabus auronitens*-Tiere, die zur Aktivität auf Bäumen motiviert sind, orientieren sich in Richtung auf Baumstämme (FUNKE & SAMMER, 1980; HOCKMANN u. a., 1989).- Die Möglichkeit der Orientierung in Umweltgradienten (Temperatur, Feuchte, Helligkeit) wurde bei Carabiden vor allem unter Laborbedingungen untersucht (THIELE, 1977). – Nach EVANS (z.B. 1984) ist bei halophilen Carabiden eine Orientierung nach Gerüchen bedeutungsvoll, um das Brut-Habitat zu finden. – MLETZKO (1971) beschreibt bei *Carabus nemoralis* eine möglicherweise nach der Sonne ausgerichtete tageszeitliche Orientierungsrhythmik.

Nach DEN BOER (1981, 1985, 1991) unterliegen lokale Populationen natürlicherweise einem mehr oder weniger hohen Aussterberisiko. Das Überleben der Population als übergeordneter Einheit[1] ist nur gesichert, solange innerhalb der Population ein Gleichgewicht zwischen Aussterben und Neugründung von lokalen Populationen besteht, solange also im Mittel mindestens ebensoviele lokale Populationen neu gegründet werden wie aussterben („räumliche Risikoverteilung"). Wenn die Gründung neuer lokaler Populationen erschwert ist, entsteht für die betroffene Population ein reales Aussterberisiko; es wird maximal, wenn Neugründungen überhaupt nicht mehr möglich sind (dies der Grund der Gefährdung von Populationen in der Kulturlandschaft, vgl. unten). Die Möglichkeit, das Aussterberisiko einer Population räumlich zu verteilen, hängt nicht nur von dem Vorhandensein besiedelbarer Habitate ab; die Individuen müssen auch gewisse physiologische Eigenschaften aufweisen, um neue lokale Populationen gründen zu können. Diese Fähigkeit wird von einer Reihe art- bzw. populationsspezifischer Parameter bestimmt, z. B.

[1] Zum Populationsbegriff: räumlich verteilte Gruppen zusammenlebender Individuen derselben Art gehören dann zu einer Population, wenn zwischen ihnen ein Austausch von Individuen (und damit von Genen) stattfindet (auch ein indirekter Genaustausch genügt der Definition: wenn Gruppe A mit Gruppe B und Gruppe B mit Gruppe C, nicht aber Gruppe A mit Gruppe C Individuen austauscht, so gehören doch A und C, zusammen mit B, zu derselben Population). Gruppen von Individuen derselben Art gehören dann verschiedenen Populationen an, wenn (in der Regel geographische) Barrieren einen Austausch von Individuen (und damit von Genen) verhindern. – Diese Definition entspricht weitgehend den Begriffen „natural population" und „metapopulation" (s. Übersichten bei HANSKI, 1989, u. OLIVIERI u. a., 1990) sowie dem Populationsbegriff von TIMOFEEFF-RESSOVSKY u. a., 1977, die – folgerichtig – die Population als Einheit der Evolution definieren. – Die allgemeine Definition reicht selbstverständlich noch nicht aus, um im konkreten Fall die Grenzen eines Populationsareals zu bestimmen; die Definition liefert dazu lediglich die Kriterien. Zur Bestimung der Grenzen eines Populationsareals bedarf es meist gründlicher populationsdynamischer bzw. populationsgenetischer Untersuchungen. – Die zu derselben Population gehörenden, räumlich verteilten Gruppen von zusammenlebenden Individuen derselben Art werden als „lokale Populationen", „Subpopulationen", „Deme", „interaction groups" oder – bedauerlicherweise – auch als „Populationen" (im engeren Sinne) bezeichnet.

vom Reproduktionspotential, von der Größe der kritischen Mindestdichte, insbesondere aber von dem individuellen Ausbreitungsvermögen. Unter natürlichen Bedingungen (im Gleichgewicht) war die Fähigkeit der Kolonisation den geographischen Strukturen des Areals angepaßt, d. h. nur solche Populationen überlebten auf Dauer, deren Individuen bei gegebenen geographischen Strukturen neue lokale Populationen mit hinreichend hoher Rate gründen konnten.

Es mag die Vorstellung akzeptiert werden, daß nicht nur bei Populationen, die inselartig verteilte, instabile bzw. kleine Habitate besiedeln, sondern auch bei Populationen waldbewohnender Arten wie *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis* die räumliche Verteilung des Aussterberisikos *auch unter natürlichen Bedingungen* bedeutungsvoll war. Da die Waldbedeckung Mitteleuropas, bevor der Mensch die Landschaft nachhaltig veränderte, nahezu lückenlos war, stellt sich jedoch die berechtigte Frage, ob die räumliche Verteilung des Aussterberisikos bei Bewohnern des Waldes eine hohe Ausbreitungsfähigkeit voraussetzte. Es ist jedoch zu bedenken, daß z. B. *Carabus auronitens* vermutlich nicht jede Stelle im Naturwald besiedeln konnte und auch *Carabus nemoralis* nicht überall zu reproduzieren vermochte. Für beide Arten könnte deshalb die individuelle Fähigkeit, ungeeignete Bereiche zu überwinden, eine wichtige Voraussetzung gewesen sein, um neue lokale Populationen zu gründen und dadurch das Aussterberisiko der Populationen zu mindern.

Die relativ hohe Ausbreitungsfähigkeit der mitteleuropäischen *Carabus auronitens*- und *Carabus nemoralis*-Populationen könnte noch eine weitere Ursache haben. Die Arten haben, wie viele andere Carabiden auch, Mitteleuropa vermutlich erst nach der letzten Eiszeit besiedelt. Die Besiedlung eines so großen Gebietes setzte eine hohe Ausbreitungsfähigkeit voraus. Vermutlich lebten beide Arten während der Eiszeit in südfranzösischen Refugialarealen. Von diesen Reliktarealen aus wurde die Besiedlung Mitteleuropas von solchen Individuen vorangetragen, die ausbreitungsfähig waren.

Wir postulieren damit einen Selektions-Mechanismus wie er für flügeldimorphe und flügelpolymorphe Carabiden seit längerem diskutiert wird. Vor allem LINDROTH (1945-1949) und DEN BOER (1970; DEN BOER u. a.,1980) haben gezeigt, daß bei Carabiden-Arten mit *genetisch bedingtem* Flügeldimorphismus bzw. Flügelpolymorphismus neu gegründete Lokalpopulationen einen höheren Anteil flugfähiger Individuen aufweisen als alte Lokalpopulationen. Es ist zu erwarten, daß nach einer Neugründung der Anteil flugfähiger Individuen solange abnimmt, bis ein Gleichgewichtszustand zwischen Genverlust durch Auswanderer und Gengewinn durch Einwanderer erreicht ist. Isolierte „lokale Populationen" können sogar im Laufe der Zeit diejenigen Gene, die die Entwicklung großer Alae steuern, völlig verlieren (vorausgesetzt, sie überleben trotz Wegfall der räumlichen Risikoverteilung lange genug): dann nämlich, wenn Genverlust durch Auswanderung anhält (aber durch Einwanderung nicht mehr kompensiert wird).

Auch im Zuge der Besiedlung Mitteleuropas durch ungeflügelte Arten könnte ein ähnlicher Selektionsprozeß wirksam gewesen sein und in den neu gegründeten mitteleuropäischen Populationen zur Anreicherung derjenigen Gene geführt haben, die für die Ausprägung des ausbreitungs-fördernden „directed movement" erforderlich sind. Die Ausbreitungsfähigkeit der mitteleuropäischen Populationen von *Carabus auronitens* und *nemoralis* ist also möglicherweise ein genetisches Erbe der nacheiszeitlichen Gründer dieser Populationen. – Diese Hypothese ist testbar: wir erwarten in den eiszeitlichen Reliktarealen, sofern sie noch besiedelt sind, einen geringeren Anteil an Individuen, die zu einem „directed movement" befähigt sind, bzw. eine insgesamt schwächer ausgeprägte Fähigkeit, sich über längere Zeit gradlinig fortzubewegen.

Diese Hypothese wirft vielleicht auch ein neues Licht auf das Problem der Endemiten-Populationen (HOLDHAUS, 1954). Diese Populationen, die ihre eiszeitlichen

Refugialareale nacheiszeitlich nicht oder nur wenig ausgeweitet haben, verloren möglicherweise während der Eiszeit die Fähigkeit des „directed movement" durch den oben am Beispiel der Evolution der Brachypterie erläuterten Eliminationsprozeß völlig (daß sie dennoch nicht ausstarben, bedarf einer besonderen Erklärung: z. B. geringere Bedeutung der räumlichen Risikoverteilung für das Überleben oder wirksame räumliche Risikoverteilung innerhalb des Refugialareals trotz Reduktion der Ausbreitungsfähigkeit). Wir erwarten deshalb, daß in endemischen Carabiden-Populationen „directed movement" nicht nachweisbar ist. – Interessanterweise ist auch bei *Carabus auronitens* Endemismus bekannt. Nach populationsgenetischen Befunden breitete sich nacheiszeitlich möglicherweise nur eine von insgesamt 3 südfranzösischen Refugialpopulationen aus; mindestens eine der beiden anderen Populationen verhält sich endemisch (ASSMANN, in Vorber.). Auch die genetisch stark differenzierten Populationen der in den Pyrenäen lebenden Schwesterart *Carabus punctatoauratus* scheinen nicht oder nur wenig ausbreitungsfähig zu sein (ASSMANN, 1990).

Die hohe Ausbreitungsfähigkeit der mitteleuropäischen Populationen von *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis* sowie anderer ungeflügelter Carabiden, die Mitteleuropa nacheiszeitlich besiedelt haben, ist auch konkret belegt: LINDROTH (1945-1949) beurteilt *Carabus nemoralis* in Skandinavien als einen verhältnismäßig späten Einwanderer aus Mitteleuropa, „der sich noch immer in Ausbreitung befindet" (III, S. 560). *Carabus nemoralis* wurde unbeabsichtigt – vermutlich mit Schiffsballast – in Nordamerika (an der Ost- und Westküste) eingeführt; nach der von LINDROTH (1957, S. 140) publizierten Karte scheint die Art ihre nordamerikanischen Areale aktiv erweitert zu haben. – *Carabus auronitens* hat sein bewohntes Areal in der westfälischen Bucht nach Regeneration der im Mittelalter und in der frühen Neuzeit devastierten Wälder zwischen 1880 und 1920 erheblich erweitert (TERLUTTER, 1989, 1990). Nach ARNDT (1989) hat in jüngster Zeit auch in Ostdeutschland die Zahl der Fundstellen erheblich zugenommen. – Es sei außerdem an *Carabus auratus* erinnert, der sein Areal seit Beginn der entomologischen Forschung erheblich nach Osten erweitert hat. Erst ab der Mitte des vorigen Jahrhunderts begann die Art, Mecklenburg zu besiedeln (GERSDORF, 1937); um 1945 überquerte sie die Oder; *Carabus auratus* ist heute in weiten Teilen Polens verbreitet (ARNDT, 1989).

Eine hohe Ausbreitungsfähigkeit, in der wir das genetische Erbe der nacheiszeitlichen Kolonisten vermuten, setzt heute die stenotopen Populationen von *Carabus auronitens* und die eurytopen Populationen von *Carabus nemoralis* in den Stand, sich auch im Habitatmosaik der Kulturlandschaft durch räumliche Risikoverteilung zu behaupten und sogar auszubreiten. Populationen anderer Carabiden-Arten hingegen, deren Individuen – als Folge einer anderen Besiedlungsgeschichte ? – weniger ausbreitungsfähig sind, sind durch die Vernichtung bewohnbarer Habitate und der damit verbundenen Isolierung der noch bestehenden lokalen Populationen einem hohen Aussterberisiko ausgesetzt (vgl. DEN BOER,1979 c; TURIN & DEN BOER, 1988). Zu diesen Arten scheint im norddeutschen Flachland *Carabus glabratus* zu gehören (für diesen Hinweis danken wir THORSTEN ASSMANN; vgl. auch die von ARNDT, 1989, publizierte Verbreitung dieser Art in Ostdeutschland). *Carabus glabratus* lebte möglicherweise bereits während der Eiszeit in Mitteleuropa.

Literaturverzeichnis

ARNDT, E. (1989): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Gattung *Carabus* Linné (Coleoptera: Carabidae). – Beitr. Ent. Berlin **39**: 63-103.

ASSMANN, Th. (1990): Multiallelic genes in the carabid beetle *Carabus punctatoauratus* GERMAR from the Pyrenees. – In: The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies (ed. N. E. Stork). p. 319-324.

BAARS, M. A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. – Oecologia (Berlin): **44**: 125-140.

BATHON, H. (1973): Über das Formensehen bei der Verbergeorientierung der Laufkäfer (Col., Carabidae). – Z. Tierpsychol. **32**: 337-392.

BATSCHELET, E. (1981): Circular Statistics in Biology. – London.

BRAUN, S., J.-C. Malausa & D. Mossakowski (1991): Genetic control of chymotrypsin- and trypsin-like enzymes in carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). – J. Heredity **82**: 164-167.

BREUNING, S. (1932-1936): Monographie der Gattung *Carabus* L. – Verlag Edmund Reitter´s Nachf. Emmerich Reitter, Troppau.

BURDA, H., S. Marhold, T. Westenberger, R. Wiltschko & W. Wiltschko (1990): Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). – Experientia **46**: 528 – 530.

CASALE, A., M. Sturani & A. Vigna Taglianti (1982): Fauna d´Italia Coleoptera. Carabidae I. – Edizioni Calderini, Bologna.

DELKESKAMP, K. (1930): Biologische Studien über *Carabus nemoralis* MÜLL. – Z. Morphol. Ökol. Tiere **19**: 1-58.

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

DEN BOER, P. J. (1979 a): Populations of carabid beetles and individual behaviour. General aspects. – Miscell. Papers (Wageningen) **18**: 145-149.

DEN BOER, P.J. (1979 b): The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. – Miscell. Papers (Wageningen) **18**: 151-166.

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

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

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

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

DEN BOER, P. J., T. H. P. van Huizen, W. den Boer-Daanje, B. Aukema &. C. F. M. den Bieman (1980): Wing polymorphism und dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera: Carabidae). – Entomol. General. **6**: 107-134.

EVANS, W. G. (1984): Odor-mediated responses of Bembidion obtusidens (Coleptera: Carabidae) in a wind tunnel. – Canadian Entomol. **116**: 1653-1658.

EWIG, M. (1989): Zur Habitatselektion bei Carabiden: die Bindung von *Carabus auronitens* und anderer Laufkäfer an den Wald. – Staatsarbeit am Zoologischen Institut Münster.

FUNKE, W. &. G. Sammer (1980): Stammauflauf und Stammanflug von Gliederfüßern in Laubwäldern (Arthropoda). Entomologia Generalis **6**: 159-168.

GERSDORF, E. (1937): Ökologisch-faunistische Untersuchungen über die Carabiden der mecklenburgischen Landschaft. – Zool. Jb. Abt.. System. **70**: 17-86.

GRIES, B., D. Mossakowski & F. Weber: Coleoptera Westfalica: Familie Carabidae. Genera *Cychrus, Carabus* und *Calosoma*.- Abh. Landesmus. Naturk. Münster **35** (4): 1-80.

GRÜM, L. (1971 a): Spatial differentiation of the *Carabus* L. (Carabidae, Coleoptera) mobility. – Ekologia Polska **XIX**: 1-34.

GRÜM, L. (1971 b): Remarks of the differentiation in Carabidae mobility. – Ekologia Polska **XIX**: 47-56.

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

HOCKMANN, P. (1987): Bewegungsmuster und Aufenthaltsorte des Laufkäfers *Carabus auronitens*. – Staatsarbeit am Zoologischen Institut Münster.

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. Westf. Mus. Naturk. **51** (1): 1-71.

HOLDHAUS, K (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. – Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.

KEETON, W.T. (1971): Magnets interfere with pigeon homing. – Proc. Nat. Acad. Sci. **68**: 102-106.

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

KLUG, H. (1958/59): Histo-physiologische Untersuchungen über die Aktivitätsperiodik bei Carabiden. – Z. Humboldt-Univ. Berlin, math.-nat. Reihe **8**: 405-434.

KNAUST, H.-J. (1986): Durch Trockenheit bedingte Ortsveränderungen bei *Carabus nemoralis* (Coleoptera: Carabidae) in einer Sandgrube. – Natur und Heimat **46**: 131-134.

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

LENSKI, R.E. (1982): Effects of forest cutting on two *Carabus* species: evidence for competition for food. – Ecology **63**: 1211-1217.

LENSKI, R.E.: Food limitation and competition: a field experiment with two *Carabus* species. – J Animal Ecol. **53**: 203-216.

LINDROTH, C.H. (1945-1949): Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. I Spezieller Teil (1945), II Die Karten (1945), III Allgemeiner Teil (1948). – Göteborgs Kungl. Vetenskap- och Vitterhets-Samhälles Handlingar, Sjätte Följden. Ser. B., Bd. **4**, Nr. 1, 2, 3., Göteborg und Stockholm.

LINDROTH, C. H. (1957): The faunal connections between Europe and North America. – Amqvist & Wisksell, Stockholm.

LAUTERBACH, A.-W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster **26** (4): 1-103.

MENKE, K. (1988): Feldstudien zum Phänomen des orientierten Laufverhaltens bei den Laufkäfern *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. – Staatsarbeit am Zoologischen Institut Münster.

MERKEL, F. W. (1980): Orientierung im Tierreich. – Gustav Fischer, Stuttgart New York.

MLETZKO, G. (1969): Orientierungsrhythmik bei Carabiden (Russ.). – Z. obschii biologii **30**: 232-233.

MLETZKO, G. (1971): Orientierungsrhythmik von Laufkäfern (Coleoptera). I. Die nachtaktiven Laufkäfer. – Zool. Anz. **187**: 384-396.

MLETZKO, G. (1978): Kontinuierliche Registrierung periodischer Abläufe der Bewegungsmuster von Insekten im Biotop. – Zool. Jb. Physiol. **82**: 337-348 (1978).

NEUMANN, U. (1971): Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae Coleoptera), Diplopoda und Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlenreviers. – Pedobiologia **11**: 193-226.

OLIVIERI, I., D. COUVET & P.-H. GOUYON (1990): The genetics of transient populations: research at the metapopulation level. – TREE 5: 207-210.

RIJNSDORP, A D.: Pattern of movement in and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* HBST. (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia (Berlin) **45**: 274-281.

SACHS, L. (1984): Angewandte Statistik (6. Aufl.). – Springer Verlag, Berlin.

SCHLOMBERG, P. (1987): Konstanz und Variabilität der Orientierungsrichtung im Bewegungsmuster von Laufkäfern des Waldes. – Staatsarbeit am Zoologischen Institut Münster.

SCHMIDT-KOENIG, K. (1975): Migration and Homing in Animals. – Springer Verlag, Berlin.

SCHÖNE, H. (1980): Orientierung im Raum. – Wiss. Verlagsgesellsch., Stuttgart.

TERLUTTER, H. (1989): Entstehung eines Allelgradienten bei *Carabus auronitens* F. (Coleoptera, Carabidae) durch Fragmentierung von Landschaftselementen. – Verhandl. Ges. Ökol. (Essen) **XVIII**: 747-754.

TERLUTTER, H. (1990): An allele gradient of an esterase gene locus as a result of recent gene flow: electrophoretic investigations of *Carabus auronitens* F. (Col. Carabidae). – In: The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies (ed. N. E. STORK), p. 359-364.

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** (Heft 3): 1-111.

TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W., A. N. JABLOKOV & N. V. I. GLOTOV (1977): Grundriß der Populationslehre. – Fischer, Jena 1977.

THIELE, H.-U. (1977): Carabid Beetles in Their Environments. – Springer Verlag, Berlin.

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 occurence of Carabid species with different powers of dispersal (Coleoptera, Carbidae). – Biol. Conservation **44**: 179-200.

VAJE, S., D. MOSSAKOWSKI & D. GABEL (1984): Temporal, intra- and interspecific variation of proteolytic enzymes in carabid-beetles. – Insect Biochem. 14: 13-20.

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* L. analysed by studying marked individuals kept within fenced sites. – Oecologia (Berlin) **12**: 213-240 (1973).

VAN DIJK, TH. S. (1979): 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. – Miscell. Papers (Wageningen) **18**: 167-184.

WALCOTT, C. & R. GREEN (1974): Orientation of homing pigeons altered by a change in the direction of an applied magnetic field. Science **184**: 180-182.

WALLIN, H. (1986): Habitat choice of some field-inhabiting carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) studied by recapture of marked individuals. – Ecol. Entomol. **11**: 457-466.

WALLIN, H. & B. S. EKBOM (1988): Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. – Oecologia (Berlin) **77**: 39-43.

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

WILTSCHKO, W. (1968): Über den Einfluß statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). – Z. Tierpsychol. **25**: 537-558.

WILTSCHKO, W. & R. WILTSCHKO (1990): Magnetic orientation and celestial cues in migratory orientation. – Experientia **46**: 342-352.

Korrespondierender Autor: Prof. Dr. Friedrich Weber
Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Universität
Schloßplatz 5
D-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: Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers Carabus nemoralis im natürlichen Habitat 65-98