

Ausbreitungsvermögen, Lebenszyklus, Larvalökologie und Habitatwahl von *Carabus clatratus* Linné, 1761

Thomas HUK

Abstract: Dispersal capacity, life cycle, larval ecology and habitat choice of *Carabus clatratus* Linné, 1761. - This study is based on a review of literature, knowledge of experts, as well as own investigations. Although flight has been observed in *C. clatratus* its role for dispersal is not yet fully understood. Populations in Northern Germany consist mainly of micropterous individuals. *C. clatratus* is a spring breeder with a short reproduction period during May-June. Development is completed within 5 to 10 weeks, depending on temperature and food supply. Larvae have only a low capacity to survive periods without food. Compared to other carabids like *C. granulatus*, larvae show a more pronounced endogaeic activity. Morphological adaptations, such as short legs, support this endogaeic life style. Experimental studies led to the conclusion that immature beetles exhibit a short active period in autumn, because they need to gather sufficient food before over-wintering. *C. clatratus* lives on bogs and different kinds of wetlands. This ecological distribution cannot, however, be explained by abiotic factors alone. Interspecific competition is discussed as an alternative reason, because within the ground beetle community associated with these habitats only low numbers of potential competitors are present.

1. Einleitung

Die Gattung *Carabus* ist innerhalb der vergleichsweise gut untersuchten Familie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) eine systematisch besonders intensiv bearbeitete Gruppe. Deutlich wird dies u.a. durch die oftmals verwirrende Vielfalt beschriebener Subspecies (vgl. FREUDE 1976). Im Gegensatz zum systematischen und faunistischen Bearbeitungsstand sind autökologische Untersuchungen selten. Detaillierte Angaben zur Ökologie der einzelnen *Carabus*-Arten fehlen daher oftmals. Im folgenden wird ein aktueller Überblick über die Ökologie der gefährdeten Art *Carabus clatratus* gegeben, da diese im Rahmen eines Naturschutzmanagementes von Niedermooren eine geeignete Zielart darstellt (HUK 1997a).

Während *C. clatratus* wahrscheinlich noch bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts eine der häufigsten *Carabus*-Arten war (TURIN im Druck), ist die Art heute in vielen Gebieten nur noch vereinzelt anzutreffen. In Dänemark, den Niederlanden, Belgien und Luxemburg kam es in den letzten 50 Jahren zu einem drastischen Rückgang, der dazu führte, daß *C. clatratus* dort heutzutage vom Aussterben bedroht ist (DESENDER & TURIN 1989). In Deutschland ist die Art stark gefährdet (TRAUTNER et al.

1997). Der Gefährdungsgrad ist hierbei in den einzelnen Bundesländern unterschiedlich (TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD 1995). Die derzeit günstigste Bestandssituation herrscht im Bundesland Mecklenburg-Vorpommern. Die Art wurde dort im Zeitraum von 1980 bis 1996 an 46 Fundorten nachgewiesen (MÜLLER-MOTZFELD schriftl. Mitt.).

Die Verbreitung dieser paläarktischen Art ist gut untersucht und erstreckt sich über Mitteleuropa bis nach Japan (FREUDE 1976). Innerhalb Europas ist die Art in Flachlandgebieten weit verbreitet (LINDROTH 1985; HURKA 1973; TURIN im Druck), fehlt jedoch in den westlichen und südlichen Regionen (z.B. der Iberischen Halbinsel). In der Mittelmeerregion kommt *C. clatratus* in Norditalien, der Ostküste der Adria und in der Umgebung der Camargue vor (CASALE et al. 1982).

Enzymatische Untersuchungen konnten bislang nicht einwandfrei klären, ob *C. clatratus* während der letzten Eiszeit in Refugialräumen überdauerte oder postglazial zurückwanderte (vgl. KLEIN 1995).

2. Ausbreitungsvermögen

Für eine Bewertung der Bestandsentwicklung ist das Ausbreitungsvermögen ein wichtiger Parame-

ter, da er im Rahmen des Metapopulationskonzeptes entscheidend zur Besiedlung geeigneter Habitate und zum Überleben von Subpopulationen beiträgt. Für die Überlebenswahrscheinlichkeit dieser Art ist positiv zu werten, daß Teile der Populationen flugfähig sind. Von den europäischen *Carabus*-Arten ist nur noch *Carabus granulatus* potentiell flugfähig (HORION 1941).

Von entscheidender Bedeutung ist die Frage, ob der Flug für die Vernetzung der verschiedenen Populationen eine wichtige Rolle spielt. Hierfür spricht die Angabe von FREUDE (1976), daß die Unterflügel häufig vollständig entwickelt sind.

Bei Laufkäferuntersuchungen stellt sich jedoch immer das Problem, daß bei makropteren Individuen die Flugmuskulatur reduziert sein kann. Es ist anzunehmen, daß der Selektionsdruck bei einem Verlust des Flugvermögens aus energetischen Gründen im Laufe der Evolution eher eine Reduktion der Flugmuskulatur als eine Reduktion der Alae bewirkt. Der Nachweis einer reduzierten Flugmuskulatur zeigt allerdings nur an, daß das Individuum zum Fangzeitpunkt flugunfähig war. Ob es prinzipiell flugunfähig ist kann nicht gefolgert werden, da die Flugmuskulatur bei flugfähigen Arten zeitweise eingeschmolzen werden kann (HUIZEN 1977). Flugbeobachtungen aus den nördlichen Regionen des Bottnischen Meerbusens (LINDROTH 1985), dem europäischen Teil Rußlands (TURIN im Druck), und dem Neusiedlersee (HORION 1941) zeigen jedoch, daß die makropteren Tiere auch mit einer funktionsfähigen Flugmuskulatur ausgestat-

tet sein können.

Eine systematische Analyse zur Ausbildung der Alae liegt für die meisten europäischen Gebiete bislang nicht vor. Einzelbeobachtungen zur Populationsentwicklung auf Inseln (HORION 1941; TURIN im Druck) lassen jedoch vermuten, daß das Flugvermögen für die Etablierung neuer Populationen eine große Rolle spielt. Interessant ist in diesem Zusammenhang die Erwähnung HORIONS (1941), daß am Neusiedlersee die Anzahl flugfähiger Weibchen größer war als die der Männchen, da für die Etablierung neuer Populationen Weibchen die bedeutendere Rolle einnehmen.

Die eigene Untersuchung der Alae an 42 Individuen im Drömling, einem Niedermoorgebiet zwischen Wolfsburg und Magdeburg, ergab nur mikroptere Individuen. Es muß derzeit davon ausgegangen werden, daß *C. clatratus* in der norddeutschen Tiefebene flugunfähig ist (MOSSAKOWSKI mdl. Mitt.; MÜLLER-MOTZFELD mdl. Mitt.). Demnach spielt die Flugfähigkeit keine oder - wie der Fund eines einzigen makropteren Individuums im Unteren Odertal zeigt (WOHLGEMUTH von REICHE mdl. Mitt.) - nur eine untergeordnete Rolle.

Aufgrund dieser Erkenntnisse stellt sich die Frage, ob eine Vernetzung von Populationen durch die Laufaktivität möglich ist. BAARS (1979) konnte an *Calathus melanocephalus* und *Poecilus versicolor* ein geradliniges Laufmuster vom herkömmlichen, ungerichteten "random walk" abgrenzen. Bei diesem geradlinigen "directed movement" handelte es sich nicht um ein Orientierungsphänomen, da die

Vorzugsrichtung individuell verschieden war. Die Studie individueller Laufmuster an *C. clatratus* ließ ebenfalls zwei sich abwechselnde Aktivitätsmuster erkennen, die sich zum einen mit einem häufigen

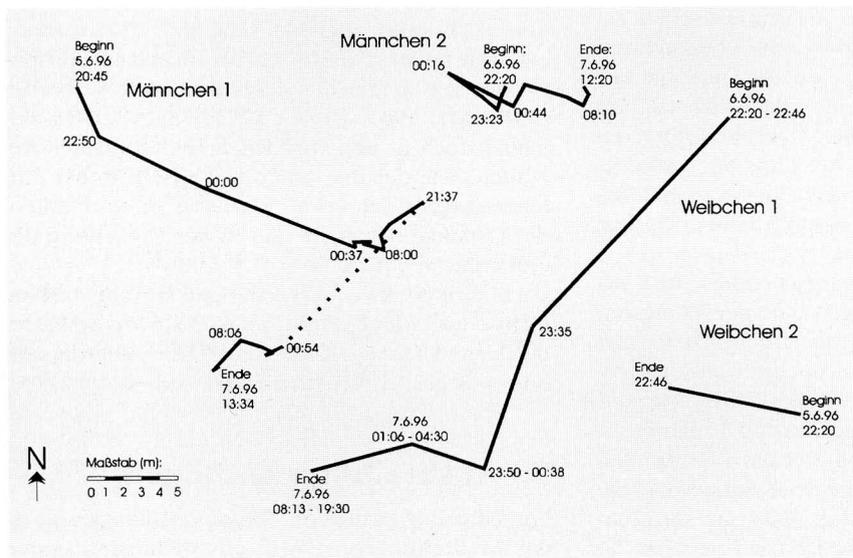


Abb. 1: Bewegungsmuster von *Carabus clatratus*-Individuen. Die Tiere wurden für den Versuch zentral auf eine frisch gemähte Moordammkultur im Drömling ausgesetzt und mittels "harmonic radar" bis zu 3mal stündlich kontrolliert (vgl. MASCANZONI & WALLIN 1986). Die Linien geben die kürzeste Distanz zwischen zwei Fundpunkten wieder.

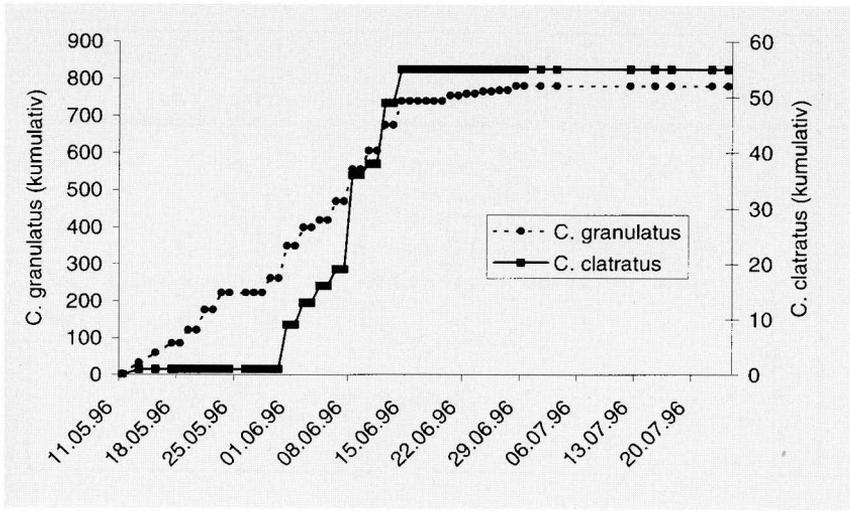


Abb. 2: Kumulative Fangzahlen von *Carabus clatratus* und *C. granulatus* auf einer Untersuchungsfläche im Drömling vom 18.04. bis zum 24.07.1996. Die Lebensfallen wurden i.d.R. im 2-Tage-Rhythmus kontrolliert.

gen Richtungswechsel und der Überbrückung kurzer Distanzen ("random walk") und zum anderen durch eine relativ geradlinige Bewegung über größere Distanzen hinweg beschreiben lassen (Abb. 1). Wie ein Vergleich der vier Individuen zeigt, handelte es sich bei der geradlinigen Bewegung höchstwahrscheinlich nicht um eine Orientierung, da die Vorzugsrichtungen individuell verschieden waren. Die Ergebnisse deuten folglich darauf hin, daß *C. clatratus* ebenfalls das von BAARS (1979) beschriebene "directed movement"-Verhalten aufweist. Telemetrieuntersuchungen an anderen *Carabus*-Arten konnten zeigen, daß im Zuge des "directed movement" innerhalb von 24 Stunden große Distanzen zurückgelegt werden können. *C. problematicus* überbrückte in einem Wald innerhalb einer Nacht bis zu 132 Meter (ASSMANN & KRATOCHWIL 1995) und *C. nemoralis* legte auf einem Gerstenfeld über 200 Meter zurück (KENNEDY 1994). Die Ausbreitungsdistanzen sind jedoch artspezifisch sehr unterschiedlich (vgl. u.a. ASSMANN & KRATOCHWIL 1995) und außerdem vom Raumwiderstand des Habitats abhängig (u.a. WALLIN & EKBOM 1988). Eine Vernetzung einzelner Subpopulationen von *C. clatratus* innerhalb eines Nieder- oder Hochmoores scheint aufgrund des "directed movement" möglich.

3. Lebenszyklus

Bei *C. clatratus* handelt es sich um einen typischen Imaginalüberwinterer mit Frühjahrsfortpflanzung. Die Aktivitätsspanne epigäisch aktiver Imagines reicht von April bis August/September (FREUDE

1976; STURANI 1962). Die Hauptaktivitätsphase erstreckt sich jedoch lediglich auf die Monate Mai und Juni (HURKA 1973; LINDROTH 1985; KLEIN 1995) und ist deutlich kürzer als die der vergesellschafteten Art *C. granulatus* (Abb. 2). Während dieser kurzen Zeit erfolgt die Begattung und Eiablage. Von mir durchgeführte Verhaltensbeobachtungen im Labor zeigten, daß eine Begattung unverzüglich erfolgte, wenn Männchen und Weibchen zu Beginn der Aktivitätsphase (Anfang Mai) zusammengesetzt wurden. Außergewöhnlich kleine Männchen wurden von den Weibchen abgewehrt und konnten diese somit nicht begatten. Diese Beobachtungen deuten auf eine aktive Partnerwahl der Weibchen hin, wie sie für andere Insektengruppen bekannt ist (CHOE & CRESPI 1997). Aufgrund der unverzüglichen Begattung ist es wahrscheinlich, daß die ersten Eier kurz nach Beginn der Aktivitätsphase abgelegt werden. LARSSON (1939) geht davon aus, daß die Eiablage Anfang Juni abgeschlossen ist.

Im Gegensatz zu den Imagines liegen kaum Larvenfunde vor. Die wenigen Angaben erstrecken sich auf den Zeitraum von Ende Mai bis Mitte Juli (vgl. HURKA 1973). Die Kenntnisse zur Entwicklungsdauer beruhen daher auf Laborstudien (vgl. Tab. 1). Demnach dauert die komplette Entwicklung von der Eiablage bis zum Imaginalschlupf fünf bis zehn Wochen. Erwartungsgemäß hat die Temperatur einen entscheidenden Einfluß; die kürzesten Entwicklungszeiten beschreibt STIPRAJS (1961), dessen Temperaturbedingungen im Vergleich zu den anderen Zuchten höher lagen. Für eine Entwicklungsverlängerung scheinen aber auch die Ernährungsbedingungen verantwortlich zu sein. Hierauf deutet ein Versuch zum Einfluß einer 7tägigen Hungerphase während der Larvalentwicklung hin. Die Entwicklungsdauer der überlebenden Individuen war trotz vergleichbarer Tempera-

	Temperatur [°C]	Ei		Larve		Puppe		Dauer ges.	
		[d]	N	[d]	N	[d]	N	[d]	N
HURKA (1973)	17 – 25 (21)	4 – 7 (6)	23						
STURANI (1962)	18	9 – 10	k.A.	30 – 45	k.A.	7	k.A.	46 – 62	k.A.
STIPRAJS (1961)	20 – 25	6 – 7	4	22 – 30	4	6 – 7	4	34 – 42	4
KÜHNE (1998)	15 – 23 (19)	4 – 9 (6)	106	24 – 43 (30)	20	6 – 11 (9)	14	34 – 47 (38)	29*
7-tägige Hungerphase im Larvalstadium	15 – 25 (19)	4 – 13 (9)	42	35 – 58 (41)	9	8 – 11 (10)	9	55 – 74 (61)	9

Tab. 1: Entwicklungsdauer von *Carabus clatratus* unter Laborbedingungen. Bezüglich Temperaturen und Dauer der Entwicklung (d = Tage) findet sich jeweils der minimale und maximale Wert. Soweit möglich wurde der Mittelwert (in Klammern) angegeben.

* höhere Stichprobenzahl, da in die Analyse 15 Individuen eingingen, bei denen die Dauer von Larval- und Puppenstadium nicht getrennt wurde.
N = Stichprobengröße, k.A. = keine Angaben

turen deutlich höher als in den Zuchten von STURANI (1962) und KÜHNE (1998). Hierbei konnte ein negativer Zusammenhang zwischen der Dauer der Larvalentwicklung und dem Gewicht der immaturen Individuen nach der Puppenruhe festgestellt werden ($R^2 = 0,65$; $P = 0,028$). Für ähnliche Zusammenhänge konnte FORREST (1987) anhand zweier Grillenarten das Modell einer optimierten Kosten-Nutzen-Analyse aufstellen. Ein verringertes Schlupfgewicht im Zusammenhang mit einer verlängerten Larvalentwicklung läßt sich für *C. clatratus* demnach analog zu FORREST (1987) durch die folgenden Überlegungen erklären: Ein verspäteter Imaginalschlupf erhöht zum einen wahrscheinlich das Risiko ungünstiger, kalter Witterungsbedingungen während der Herbstaktivität der immaturen Imagines. Zum anderen kann sich die Überlebenswahrscheinlichkeit der Individuen bei einer verlängerten Larvalphase verringern, da bei Laufkäfern die Larvalmortalität wahrscheinlich den Schlüsselfaktor in der Gesamtmortalität darstellt (LÖVEI & SUNDERLAND 1996). Hierdurch steigen die Kosten bei einer Verlängerung der Larvalentwicklung an und führen dazu, daß die Individuen den Fitneßnachteil einer kleineren imaginalen Körpergröße (u.a. FORREST 1987) in Kauf nehmen.

STURANI (1962) gibt für *Carabus*-Arten eine artspezifische Zeitspanne von 7-15 Tagen an, bis die immaturen Imagines die Puppenhöhle verlas-

sen. Nach meinen Beobachtungen sind die frisch geschlüpften Imagines nach einem Tag vollständig ausgefärbt und nach weiteren 2-4 Tagen ist das Exoskelett ausgehärtet. Eine Nahrungsaufnahme der immaturen Tiere erfolgte bereits vor der vollständigen Aushärtung des Chitinpanzers. Es ist daher möglich, daß die immaturen Tiere die Puppenhöhle schon nach weniger als sieben Tagen verlassen. LINDROTH (1945) gibt den ungewöhnlich frühen Fund eines immaturen Tieres am 25. Juni an. In Anbetracht der derzeitigen Kenntnisse zur Entwicklungsdauer wurde das Ei, aus dem sich dieses Tier entwickelte, im April oder Anfang Mai des selben Jahres abgelegt. Entsprechend der Hauptaktivitätsphase sollte jedoch der Hauptteil der neuen Generation von Ende Juli bis September des selben Jahres den Imaginalschlupf durchführen.

Strittig ist bislang, ob die immaturen Individuen vor der Überwinterung eine Aktivitätsphase aufweisen. HURKA (1973) geht davon aus, daß die Puppenwiege meist erst im Frühjahr verlassen wird. Demgegenüber gibt LINDROTH (1985) eine geringe Herbstaktivität an, die nach MOSSAKOWSKI (mdl. in KLEIN 1995) auf die Suche nach Winterquartieren zurückzuführen ist. Eigene Laborversuche zeigten, daß die frisch geschlüpften Imagines vor der Winterruhe Nahrung aufnahmen. Das Gewicht der Tiere ($N = 24$) vergrößerte sich durchschnittlich um 50,7 Prozent ($\pm 20,5$ SD). An *C. gra-*

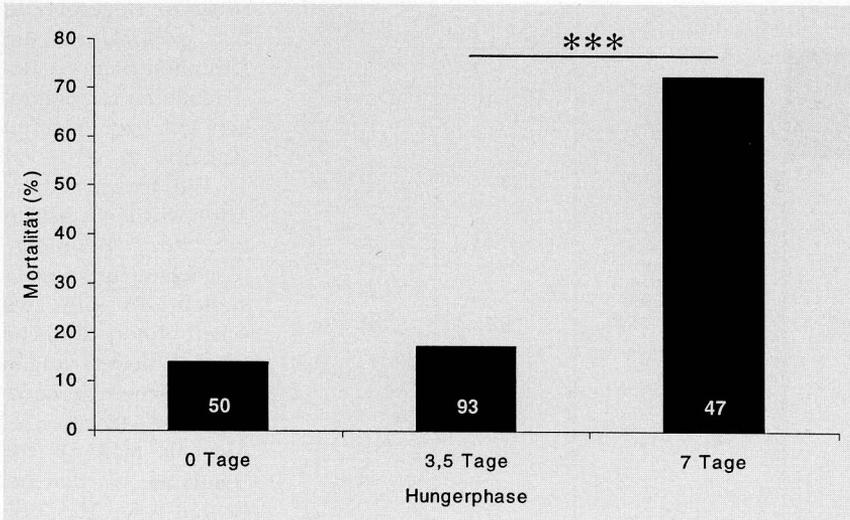


Abb. 3: Experimentelle Untersuchung zur Mortalität von solitär gehaltenen *Carabus clatratus*-Larven in Abhängigkeit von einer Hungerphase. Angabe der Stichprobengröße in den Säulen; Test auf signifikante Unterschiede mittels G-Test (***: $G > 15,25$; $P < 0,001$).

nulatus wurde getestet, ob diese Nahrungszufuhr für die Überwinterung der Tiere entscheidend ist. Hierzu wurden im Herbst 26 frisch geschlüpfte (weichhäutige) Imagines gefangen. Von diesen Tieren starben 19 innerhalb weniger Wochen, wenn ihnen vor der Überwinterung keine Nahrung angeboten wurde. Auch *Carabus auronitens* ist als frisch geschlüpfte Tier vor der Winterpause obligat aktiv auf Nahrungssuche (BAUMGARTNER et al. 1997). Vermutlich benötigt auch *C. clatratus* nach vollendeter Larvalentwicklung vor der Überwinterung obligat weitere Nahrung. Da diese Art keine ausgeprägte Herbstaktivität aufweist, muß angenommen werden, daß der Aufbau der benötigten Fettreserven und das Aufsuchen des Winterlagers innerhalb kurzer Zeit bewältigt werden.

Im Gegensatz zum jahreszeitlichen Aktivitäts- und Fortpflanzungszyklus liegen bislang keine Angaben zur Überlebenswahrscheinlichkeiten der verschiedenen Lebensabschnitte vor. Obwohl Laufkäfer eine sehr gut untersuchte Gruppe darstellen (DESENDER et al. 1994), sind detaillierte Lebensstafeln, wie sie z.B. für *C. auronitens* bestehen (BAUMGARTNER et al. 1997), eine Ausnahme.

4. Larvalökologie

Nach HURKA (1971) nehmen die Larven des ersten Stadiums die ersten 2-4 Tage nach dem Schlupf keine Nahrung auf und zehren von den aus dem Ei mitgebrachten Dottervorräten. Eigene Laborversuche zeigten jedoch, daß die Larven auch innerhalb dieser ersten Tage Nahrung zu sich nehmen. Die

Larve führt eine räuberische Lebensweise, bei der sie ihre Beute extraintestinal verdaut. Die Mundwerkzeuge der Larven sind wie bei den anderen *Carabus*-Arten relativ ursprünglich und gestatten daher die Annahme, daß es sich um einen unspezialisierten Prädator handelt. Der Nahrungsbedarf der Larven ist sehr hoch, da sie ihr Gewicht innerhalb weniger Wochen vervielfachen müssen. Das Schlupfgewicht der ersten Larvenstadien beträgt im Durchschnitt 19,2 mg ($\pm 2,1$ SD), wohingegen die immaturen Käfer nach der Puppenruhe oftmals weit über 400 mg wiegen. Laborversuche zur Hungertoleranz von *C. clatratus* ergaben, daß die Larven bereits nach sieben Tagen ohne Nahrung einer signifikant erhöhten Mortalität ausgesetzt sind (Abb. 3). Eine ausreichende Nahrungsverfügbarkeit ist daher von zentraler Bedeutung.

Innerhalb der Gattung *Carabus* lassen sich bei den Larven hinsichtlich der Morphologie zwei Extremformen unterscheiden, zwischen denen allerdings zahlreiche Übergangsformen vorkommen (HURKA 1971). Diese morphologisch unterschiedlichen Formen zeigen ökologische Unterschiede an. Während die langbeinigen *Neocarabus*-Arten typische Bewohner der Streuschicht im Waldboden sind, erlaubt die Morphologie der *Archeocarabus*-Gruppe den Larven eine teilweise endogäische Lebensweise in den oftmals harten Böden der Offenlandbiotope. *C. clatratus* zählt ebenso wie die oftmals hiermit vergesellschaftete Art *C. granulatus* zu den *Archeocarabus*. Obwohl die Larven beider Arten zur gleichen morphologisch-ökologischen Gruppe gehören, konnten die Larven von *C. cla-*

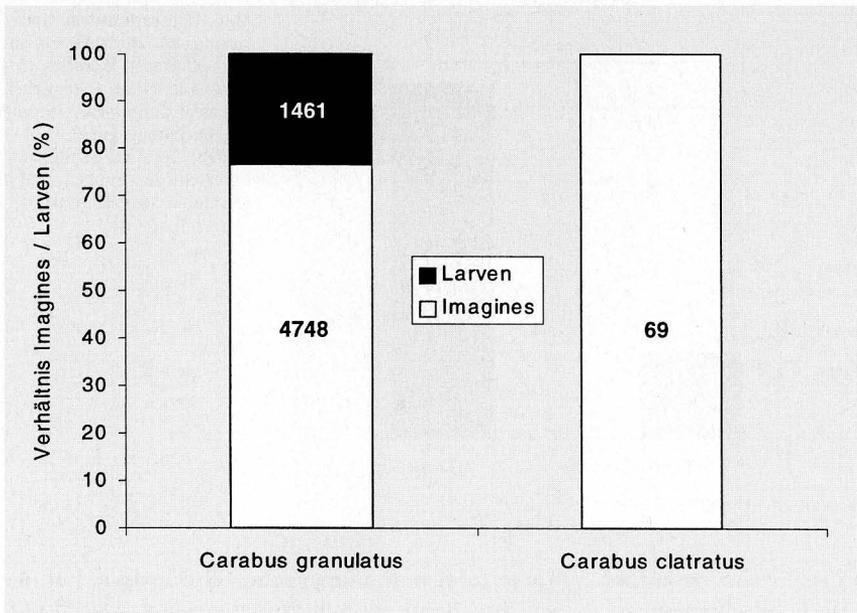


Abb. 4: Fangzahlen (Zahlen in den Säulen) von *Carabus clatratus* und *C. granulatus* in den Bodenfallen aller Untersuchungstransekte im Drömling 1996 sowie das Verhältnis gefangener Imagoes und Larven.

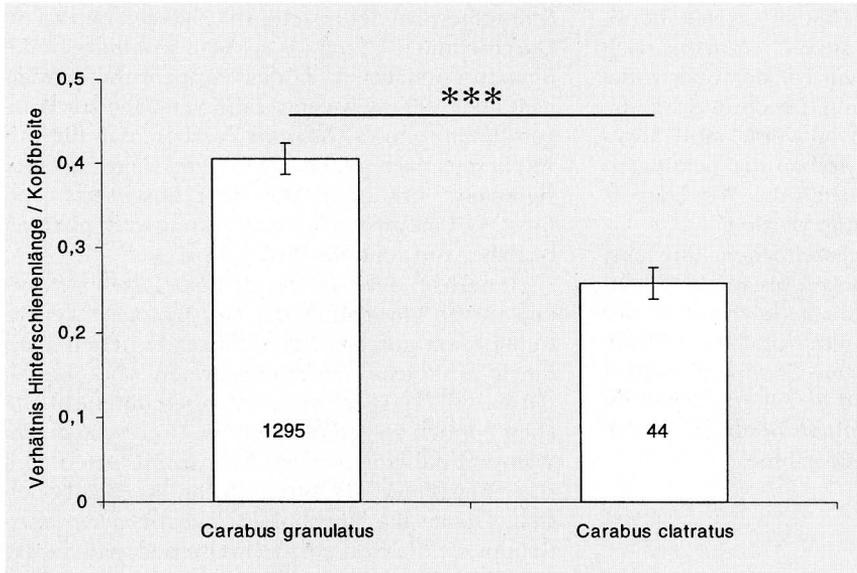


Abb. 5: Morphologische Unterschiede zwischen *Carabus clatratus* und *C. granulatus* in der relativen Beinlänge der Larven (Mittelwert \pm SD). Angabe der Stichprobengröße in den Säulen. Zwischen beiden Arten bestehen signifikante Unterschiede (***: T-Test, $T = 51,24$; $P < 0,001$).

tratus im Gegensatz zu *C. granulatus* im Drömling nicht in Bodenfallenuntersuchungen gefangen werden (vgl. Abb. 4).

Die Larven beider Arten wurden hinsichtlich ihrer Beinlänge verglichen, um festzustellen, ob sich zwischen ihnen ähnliche Unterschiede zeigen wie zwischen *Neocarabus* und *Archeocarabus*. Als Maß für die Beinlänge wurden bei beiden Arten die Tibien des dritten Beinpaars vermessen. Um die Größenunterschiede beider Arten zu

berücksichtigen, wurde ein relatives Maß gewählt, indem das Verhältnis der Hinterschielenlänge zur Kopfbreite der einzelnen Individuen bestimmt wurde (Abb. 5). Demnach weist *C. clatratus* ver-

hältnismäßig kürzere Beine auf als *C. granulatus*, die bei einer endogäischen Grabtätigkeit von Vorteil sein dürften. Im Zusammenhang mit der geringen Fängigkeit in den Bodenfallen deutet dieser morphologische Unterschied darauf hin, daß *C. clatratus*-Larven eine stärker endogäische Lebensweise führen als die von *C. granulatus*.

Weitere morphologische Anpassungen der Larven von *C. clatratus* hinsichtlich der beschriebenen submersen Nahrungssuche

(vgl. STURANI 1962) - wie sie z.B. *Oodes belopioides*-Larven anhand ihrer weitgehend fehlenden Beborstung zeigen (LUFF 1993) - sind im Vergleich mit *C. granulatus* nicht erkennbar.

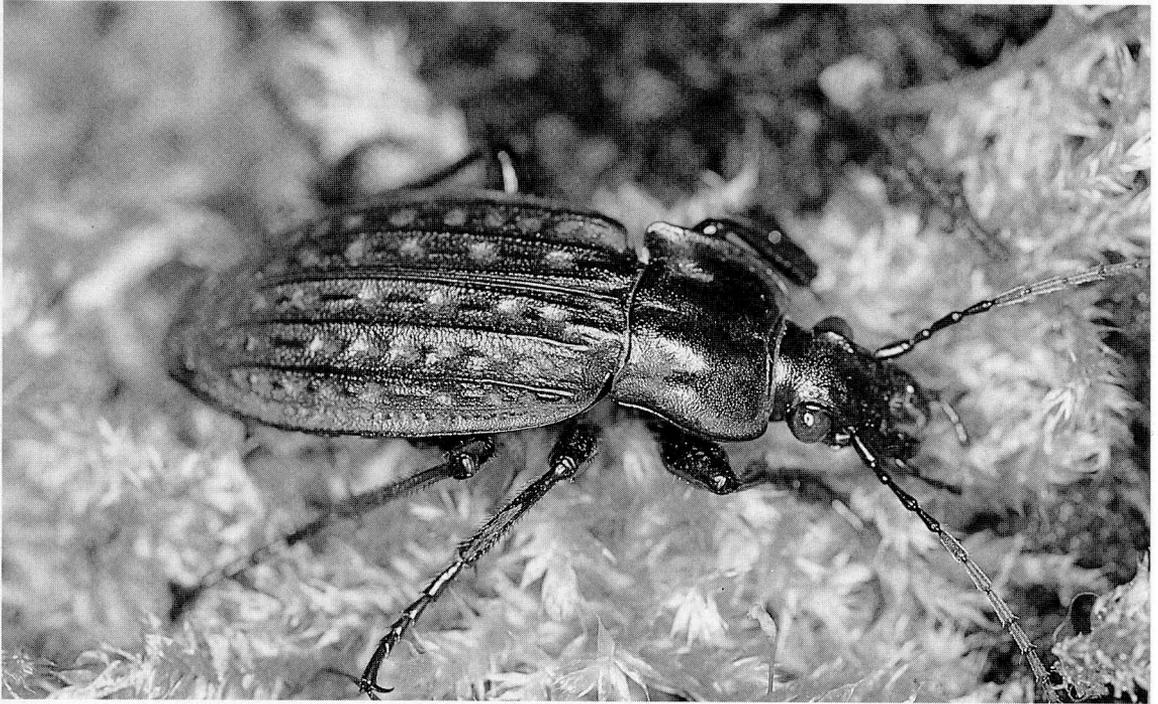


Abb. 6: Männchen von *Carabus clatratus* (Foto: TRAUTNER).

5. Habitatwahl

C. clatratus kommt in verschiedenen Lebensräumen vor. Neben Hochmooren (u.a. ASSMANN 1981) besiedelt die Art Niedermoore (u.a. PERNER schriftl. Mitt.; GRUBE schriftl. Mitt.; HUK 1994, 1997a,b), Flußauen (u.a. WOHLGEMUTH VON REICHE mdl. Mitt.) sowie Küstenüberflutungsmoore (MÜLLER-MOTZFELD et al. 1996). Charakteristisch für die drei letztgenannten Lebensräume ist ein mehr oder weniger langer periodischer Überstau während des Winterhalbjahrs und im Niedermoor keine bzw. in den Küstenüberflutungsmooren nur relativ kurze Überstauungen zur Reproduktionsphase von *C. clatratus* in den Sommermonaten.

Die Nachweise auf Lehm- (TIETZE 1973; WOHLGEMUTH VON REICHE mdl. Mitt.) und z.T. sogar Sandböden (GÜRLICH schriftl. Mitt., TURIN schriftl. Mitt.) zeigen, daß es sich bei *C. clatratus* nicht um eine tyrophobionte Art handelt. Da *C. clatratus* an Standorten mit deutlich unterschiedlichen pH-Werten (4,8-7,5) vorkommt, erscheint es unwahrscheinlich, daß dieser Faktor eine entscheidende Rolle bei der Habitatwahl spielt, obwohl bekannt

ist, daß sich Laufkäfer an dem pH-Wert orientieren können (PAJE & MOSSAKOWSKI 1984). Wahrscheinlich beruht die erwähnte Tyrphophilie (vgl. KOCH 1989) eher auf der Tatsache, daß es sich bei vielen Feucht- und Naßgrünländern um Niedermoorstandorte handelt. So wird die Art im Drömling nur auf einer extensiv bewirtschafteten Feuchtwiese sowie in einer feucht-nassen Senke innerhalb eines intensiv genutzten Wiesenkomplexes gefunden. Die Bodenfeuchtigkeit der Grünlandstandorte, auf denen die Art nachgewiesen wird, kann in den Sommermonaten während der Aktivitätszeit der besonders sensiblen Larvenstadien jedoch stark variieren. Insbesondere nach einer Mahd trocknen die Flächen oftmals stark aus, so daß Trockenrisse verzeichnet werden können. Obwohl *C. clatratus* aufgrund seiner Habitatwahl sicherlich als hygrophil zu bezeichnen ist (z.B. LINDROTH 1985), scheint demnach eine Bindung an den Faktor "Feuchte" innerhalb enger Grenzen unwahrscheinlich. Detaillierte autökologische Untersuchungen zur Bedeutung von Feuchtegrad und Bodentyp für die Habitatwahl fehlen allerdings bislang ebenso, wie Angaben zu den Überlebensraten der Larven unter verschiedenen abiotischen Bedingungen.

Ein entscheidender Grund für den dramatischen Rückgang dieser Art auf Grünlandstandor-

ten dürfte die Intensivierung der Landwirtschaft sein (siehe auch MÜLLER-MOTZFELD 1992; TURIN im Druck).

Hierbei ist als entscheidender Parameter sicherlich die Trockenlegung der Lebensräume und erst sekundär die Art der Bewirtschaftung von Bedeutung, weil *C. clatratus* nicht nur auf extensiv genutzten Flächen, sondern z.B. im Drömling und im Rhinluch auch auf stärker genutzten Grünlandbereichen nachgewiesen wird (eigene Untersuchungen, KRÜPER schriftl. Mitt.). Es kann allerdings davon ausgegangen werden, daß eine intensive landwirtschaftliche Nutzung ebenfalls einen negativen Einfluß auf die Bestandsentwicklung von *C. clatratus* hat, da Laufkäferzönosen bei einer Intensivierung der Bewirtschaftung zunehmend durch kleine Arten dominiert werden (BLAKE et al. 1994).

In der Nähe der Fundorte kommen oftmals Gewässer vor. Es ist möglich, daß diese Gewässer als zusätzlicher Jagdgrund dienen, da *C. clatratus* aktiv unter Wasser auf Nahrungssuche geht (THIELE 1977). Diese zusätzliche Nahrungsnische hat in den eutrophen Grünlandhabitaten sicherlich eine geringere Bedeutung als in den nahrungsarmen Hochmooren. Hier kommt *C. clatratus* häufig in der Nähe von Torfstichen vor und kann dort beim Abtauchen beobachtet werden (ASSMANN mdl. Mitt.). Die submerse Nahrungssuche - die Imagines können mit dem mitgeführten Luftvorrat bis zu 17,5 Minuten unter Wasser bleiben (STURANI 1962) - bildet für *C. clatratus* vermutlich eine wichtige Erweiterung des Nahrungsspektrums: Während das Beutespektrum in dem oligotrophen Hochmoor deutlich eingeschränkter ist als in eutrophen Lebensräumen, bieten die Torfstiche hohe Abundanzen von Dipteren und somit ein reiches Nahrungsangebot.

Obwohl die Art i.d.R. aus Offenlandbereichen gemeldet wird, zeigen Fundorte in Polen, daß *C. clatratus* auch in Erlenbruchwäldern in relativ hohen Abundanzen vorkommen kann (STEGNER mdl. Mitt.). Im Unteren Odertal wird *C. clatratus* zur Fortpflanzungszeit auch in relativ offenen Weidengehölsen in beträchtlicher Zahl gefangen (WOHLGEMUTH VON REICHE mdl. Mitt.).

Alle beschriebenen Habitate sind Extremlebensräume, entweder Hochmoore oder durch periodische Überflutungen geprägt. In diesen im Winter periodisch überfluteten Bereichen wird die Laufkäferfauna durch Imaginalüberwinterer dominiert (u.a. MURDOCH 1967). Frühjahrsarten mit Verbreitungsschwerpunkten in trockeneren Berei-

chen werden auf den feucht-nassen Flächen ebenfalls so gut wie nicht angetroffen. Für *C. clatratus* deuten die Indizien darauf hin, daß die Habitatwahl das Produkt einer Konkurrenzvermeidung (vgl. BEGON et al. 1996) mit anderen Laufkäferarten darstellt, da in den derzeit besiedelten Habitaten keine nennenswerte Anzahl anderer großer Laufkäfer vorkommt (vgl. HUK 1997a).

Lediglich *C. granulatus* kommt in relativ hohen Abundanzen mit *C. clatratus* vergesellschaftet vor (u.a. HUK & FISCHER 1994) und könnte einen potentiellen Konkurrenten innerhalb der Laufkäferzönose darstellen. *C. clatratus* und *C. granulatus* unterscheiden sich im Hinblick auf die Imagines als auch bei den einzelnen Larvenstadien in der Größe im Faktor 1,3 und im Gewicht im Faktor 2 (KÜHNE 1998; eigene Untersuchungen). Größen- und Gewichtsunterschiede folgen somit sehr gut der Hutchinson-Regel (vgl. HUTCHINSON 1959) und zeigen demnach eine Nischendifferenzierung zwischen den beiden Arten an. In diesem Zusammenhang muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß die Konkurrenzvermeidung nur aufgrund von Indizien abgeleitet wurde und ein Beweis für diese These noch aussteht. Die Bedeutung interspezifischer Konkurrenz innerhalb der Familie der Laufkäfer ist umstritten und bislang nicht geklärt (NIEMELÄ 1993).

Durch Wiedervernässungsmaßnahmen von Feuchtgebieten ist eine positive Bestandsentwicklung dieser gefährdeten Art zu erwarten, da sowohl die abiotischen Rahmenbedingungen als auch die vermutlich wichtigen interspezifischen Konkurrenzbedingungen durch den Ausfall potentieller Konkurrenten günstiger werden. Hierbei spielt jedoch die Stärke der Wiedervernässung eine entscheidende Rolle. Während sich winterliche Überstauungen aufgrund der Konkurrenzverminderung mit großer Sicherheit positiv auswirken, hat ein großflächiger Überstau bis in den Sommer aufgrund der starren jahreszeitlichen Fortpflanzungszeit für *C. clatratus* negative Konsequenzen (HUK 1997b).

6. Zusammenfassung

Anhand einer Zusammenstellung von Literaturangaben, einer Umfrage unter Laufkäferexperten sowie eigener Untersuchungen werden die derzeitigen Kenntnisse zum Ausbreitungsvermögen, Lebenszyklus und zur Larvalökologie und Habitatwahl der gefährdeten Laufkäferart *Carabus*

clatratus dargestellt. Obwohl Flugbeobachtungen für diese Art vorliegen, ist deren Rolle für die Ausbreitung bislang nicht geklärt. Die Populationen in Norddeutschland bestehen in erster Linie aus mikropteren Individuen. Bei *C. clatratus* handelt es sich um eine Frühjahrsart mit einer relativ kurzen Fortpflanzungszeit, deren Schwerpunkt im Mai und Juni liegt. Die komplette Entwicklung vom Ei bis zum Imago erstreckt sich, abhängig von der Temperatur und den Ernährungsbedingungen, auf fünf bis zehn Wochen. Die Larven von *C. clatratus* weisen nur eine geringe Hungertoleranz auf. Mehrere Indizien sprechen dafür, daß die Larven von *C. clatratus* eine ausgeprägtere endogäische Aktivität aufweisen als z.B. *C. granulatus*. Experimentelle Studien lassen den Schluß zu, daß die immaturren Imagines im Herbst eine kurze Aktivitätsphase haben, da sie vor der Überwinterung ausreichend Nahrung zu sich nehmen müssen.

Die bevorzugten Habitate von *C. clatratus* erstrecken sich auf Hochmoore sowie verschiedenartige Feuchtlebensräume. Die Verbreitung auf diesen unterschiedlichen Habitaten kann derzeit nicht allein durch abiotische Parameter erklärt werden. Als eine Erklärungshypothese wird Konkurrenzvermeidung diskutiert. Grundlage hierfür ist die Struktur der Laufkäferzönosen in den Lebensräumen, in denen *C. clatratus* vorkommt. Allen *C. clatratus*-Habitaten gemein ist das weitgehende Fehlen potentieller Laufkäferkonkurrenten.

Dank

Hiermit möchte ich allen danken, die mir durch persönliche Mitteilungen bei der Erstellung dieses Artikels wertvolle Informationen zukommen ließen. Diese Arbeit wurde vom BMBF unter Kennzeichen 0339559 gefördert.

Literatur

- ASSMANN, T. (1981): Ein Beitrag zur Kenntnis der Carabidenfauna des Oppenweher Moores. - Osnabrücker naturwiss. Mitt. 8: 161-171.
- ASSMANN, T. & KRATOCHWIL, A. (1995): Biozönotische Untersuchungen in Hudellandschaften Nordwestdeutschlands - Grundlagen und erste Ergebnisse. - Osnabrücker naturwiss. Mitt. 20/21: 274-337.
- BAARS, M.A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. - Oecologia 44: 125-140.
- BAUMGARTNER, R., BECHTEL, A., VAN DEN BOOM, A., HOCKMANN, P., HORSTMANN, B., KLIEWE, V., LANDWEHR, M. & WEBER, F. (1997): Age pyramid of a local population and viability fitness of phenotypical fractions in *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae). - Ital. J. Zool. 64: 319-340.

- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1996): Ecology - Individuals, Populations and Communities. - 1068 S.; Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BLAKE, S., FOSTER, G.N., EYRE, M.D. & LUFF, M.L. (1994): Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. - Pedobiologia 38: 502-512.
- CASALE, A., STURANI, M. & VIGNA TAGLIANTI, A. (1982): Coleoptera - Carabidae I. - Introduzione, Paussinae, Carabinae. - 489 S.; Edizioni Calderini, Bologna.
- CHOE & CRESPI (1997): The evolution of mating systems in insects and arachnids - 387 S., Cambridge University Press, Cambridge.
- DESENDER, K. & TURIN, H. (1989): Loss of habitats and changes in the composition of the ground and tiger beetle fauna in four west european countries since 1950 (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae). - Biol. Conserv. 48: 277-294.
- DESENDER K., DUFRÈNE M., LOREAU M., LUFF M.L. & MAELFAIT J.-P. (1994): Introduction. - In: DESENDER K., DUFRÈNE M., LOREAU M., LUFF M.L. & MAELFAIT J.-P. (eds): Carabid beetles: ecology and evolution: xi-xii; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- FORREST, T.G. (1987): Insect size tactics and developmental strategies. - Oecologia 73: 178-184.
- FREUDE, H., (1976): Aephaga 1: Familie Carabidae (Laufkäfer). - In: FREUDE, H., HARDE, K.W. & LOHSE, G.A. (Hrsg.): Die Käfer Mitteleuropas, 2: 302 S.; Goecke & Evers, Krefeld.
- HORION, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer. I. Aephaga-Carabidae. - 463 S.; Krefeld.
- HUIZEN, T.H.P. VAN (1977): The significance of flight activity in the life cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). - Oecologia 29: 27-41.
- HUK, T. (1997a): Laufkäfer als Zielarten für ein Naturschutzmanagement von Niedermooren. - Verh. Ges. Ökol. 27: 207-212.
- HUK, T. (1997b): Auswirkungen eines langfristigen Überstaus auf die Laufkäferfauna einer intensiv genutzten Niedermoorwiese. - Arbeitsberichte Landschaftsökolog. Münster 17: 147-160.
- HUK, T. & FISCHER, M. (1994): Zur Carabidenfauna des Drömlings und seiner Umgebung: Ein ökologischer Vergleich der Carabidenzönosen eines Niedermoorgebietes mit denen benachbarter Geestflächen. - Braunsch. naturkd. Schr. 4: 521-531.
- HURKA, K. (1971): Die Larven der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. Morphologisch-taxonomische Studie. - Rozpr. cesl. Akad. Ved. 81 (8): 1-136.
- HURKA, K. (1973): Fortpflanzung und Entwicklung der mitteleuropäischen *Carabus*- und *Procerus*-Arten. - Studie cesl. Akad. Ved. 9: 1-78.
- HUTCHINSON, G.E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? - Am. Nat. 93: 145-159.
- KENNEDY P. J. (1994): The distribution and movement of ground beetles in relation to set-aside arable land. - In: DESENDER K., DUFRÈNE M., LOREAU M., LUFF M.L. & MAELFAIT J.-P. (eds): Carabid beetles: ecology and evolution: 439-444; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- KLEIN, B. (1995): Postglaziale Rückwanderung oder Überdauern vor der Eiskante? Untersuchungen des Enzyms PGI an heimischen Populationen von *Carabus clatratus* L. (Col., Carabidae). - 82 S.; Diplomarbeit, FB Biologie/Chemie, Universität Bremen (unveröff.).
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas - Ökologie. - 440 S.; Goecke & Evers, Krefeld.
- KÜHNE, B. (1998): Untersuchungen zur Eiablage und Larvalentwicklung von *Carabus clatratus* und *Carabus granulatus* (Coleoptera, Carabidae). - 86 S.; Diplomarbeit, Zoologisches Institut, Technische Universität Braunschweig.
- LARSSON, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. - Ent. Medd. 20: 277-560.

- LINDROTH, C.H. (1945): Die fennoskandischen Carabidae. - Goteb. K. Vetensk. Vitter Hets-Samh. Handl. Sjätte Följden (B): 709 S.
- LINDROTH, C.H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna entomol. Scand. 15: 1-225.
- LÖVEI, G.L. & SUNDERLAND, K.D. (1996): Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - Ann. Rev. Entomol. 41: 231-256.
- LUFF, M.L. (1993): The Carabidae (Coleoptera) larvae of Fennoscandia and Denmark. - Fauna entomol. Scand. 27: 1-187.
- MASCANZONI, D. & WALLIN, H. (1986): The harmonic radar - a new method of tracing insects in the field. - Ecol. Entomol. 11: 387-390.
- MÜLLER-MOTZFELD, G. (1992): Rote Liste der gefährdeten Laufkäfer Mecklenburg-Vorpommerns. - 20 S.; Umweltministerium des Landes Mecklenburg-Vorpommern (Hrsg.), Schwerin.
- MÜLLER-MOTZFELD, G., SCHULTZ, R. & PÖSSEL, K.-U. (1996): Die Laufkäferfauna der Karrenderdorfer Wiesen als Indikator für die Sukzession der epedaphischen Arthropodenfauna nach dem Deichrückbau. - Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern 32: 112-129.
- MURDOCH, W.W. (1967): Life history of some British Carabidae (Coleoptera) and their ecological significance. - Oikos 18: 25-32.
- NIEMELÄ, J. (1993): Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? - Oikos 66: 325-335.
- PAJE, F. & MOSSAKOWSKI, D. (1984): pH-preferences and habitat selection in carabid beetles. - Oecologia 64: 41-46.
- STIPRAJS, M.A. (1961): Vyascivanie zuzelic roda *Carabus* L. - Fauna Latv. SSR 3: 147-162.
- STURANI, M. (1962): Osservazioni e ricerche biologiche sul genera *Carabus* Linnaeus (sensu lato) (Col., Carabidae). - Mem. Soc. entomol. Ital. 41: 85-202.
- THIELE, H.-U. (1977): Carabid beetles in their environment. - 369 S., Berlin, Springer.
- TIETZE (1973): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR. I. Teil Carabiden der untersuchten Lebensorte. - Hercynia, N. F.10: 3-76.
- TRAUTNER, J. & MÜLLER-MOTZFELD, G. (1995): Faunistisch-ökologischer Bearbeitungsstand, Gefährdung und Checkliste der Laufkäfer. Eine Übersicht für die Bundesländer Deutschlands. - Naturschutz und Landschaftsplanung 27 (3): 96-105; I-XII (Beilage).
- TRAUTNER, J., MÜLLER-MOTZFELD, G. & BRÄUNICKE, M. (1997): Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cindelidae et Carabidae), 2. Fassung, Stand Dezember 1996. - Naturschutz und Landschaftsplanung, 29 (9): 261-273.
- TURIN, H. (im Druck): De Loopkevers van Nederland, Faunistiek en Oecologie.
- WALLIN H. & EKBOM, B.S. (1988): Movements of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. - Oecologia 77: 39-43.

Anschrift des Verfassers

Thomas HUK
 Zoologisches Institut
 Technische Universität Braunschweig
 D-38092 Braunschweig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Huk Thomas

Artikel/Article: [Ausbreitungsvermögen, Lebenszyklus, Larvalökologie und Habitatwahl von Carabus clatratur Linne, 1761 41-50](#)