©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen
Band 24, S. 111–138, 1998

Morphometrische Untersuchungen an einer Kontaktzone zwischen *Carabus (Megodontus) violaceus* und *purpurascens* (Coleoptera, Carabidae) in Südwest-Niedersachsen[1), 2)]

Thorsten Aßmann & Cornelia Schnauder

Abstract: Morphometric investigation of a contact zone between *Carabus (Megodontus) violaceus* and *purpurascens* (Coleoptera, Carabidae) in south-west Lower Saxony.

Among 9 exoskeletal characters investigated, the end of the aedeagus and the sculpture of the elytra show a strong differentiation between populations of both forms sampled in regions far away from a contact zone (populations studied: *purpurascens* from the Pyrenees and Normandy, *violaceus* from northern and north-eastern Germany, Poland and Romania). In south-west Lower Saxony, populations of both forms as well as such characterized by intermediate values of the aedeagus and the elytron sculpture have been detected, indicating a hybrid zone in the study area. For a more exact description of the hybrid zone in south-west Lower Saxony (e.g. geographic dimensions) and of other contact zones, the two differentiating characters should be analyzed in additional populations. Nonetheless the *violaceus* populations, which are isolated and partly surrounded by *purpurascens* ("Eifel", Black Forest), indicate that both taxa form a mosaic hybrid zone in Central Europe. The postglacial population history of both taxa and of the hybrid zone is discussed.

Kurzfassung: Unter 9 Exoskelett-Merkmalen zeigen das Ende des Aedeagus und die Skulptur der Elytren eine starke Differenzierung zwischen Populationen beider Formen, die aus weit von einer Kontaktzone entfernten Regionen stammen (untersuchte Populationen: *purpurascens* aus den Pyrenäen und der Normandie, *violaceus* aus Nord- und Nordost-Deutschland, Polen und Rumänien). In Südwest-Niedersachsen wurden Populationen beider Formen als auch Populationen festgestellt, die sich durch intermediäre Werte des Aedeagus und der Elytrenskulptur auszeichnen. Das Auftreten solcher Populationen zeigt eine Hybridzone in dem Untersuchungsgebiet an. Für eine weitergehende Beschreibung der Hybridzone (z. B. ihre geographische Ausdehnung) in Südwest-Niedersachsen und anderer Kontaktzonen müssen die beiden trennenden Merkmale in weiteren Populationen analysiert werden. Nichtsdestoweniger zeigen die isolierten und teilweise von *purpurascens* umgebenen *violaceus*-Populationen (Eifel, Schwarzwald), daß beide Taxa eine Mosaik-Hybridzone in Mitteleuropa ausbilden. Die postglaziale Populationsgeschichte beider Formen und ihrer Hybridzone wird diskutiert.

Key words: *Carabus,* population, morphometry, differentiation, hybrid zone, secondary contact zone, postglacial colonisation, biogeography, aedeagus

Autoren:
Dr. Th. Aßmann, Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück, Barbarastr. 11, D-49069 Osnabrück, Deutschland
Dipl.-Biol. C. Schnauder, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie, Universität Bremen, Postfach 330440, D-28334 Bremen, Deutschland

1) Herrn Prof. Dr. Dr. Heinrich E. Weber mit herzlichen Grüßen zum 65. Geburtstag gewidmet.
2) Veröffentlichung der Arbeitsgemeinschaft für Biologisch-Ökologische Landeserforschung, ABÖL, Nr. 119, Münster.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Inhalt

1 Einleitung ... 112
2 Material und Methoden ... 114
2.1 Die untersuchten Populationen ... 114
2.2 Morphometrie ... 116
2.3 Statistische Auswertung ... 117
3 Ergebnisse ... 118
3.1 Univariate Analyse ... 118
3.2 Divariate Analyse ... 120
3.3 Diskriminanz-Analyse ... 123
4 Diskussion ... 126
4.1 Habitatbindung und postglaziale Populationsgeschichte der beiden Formen ... 126
4.2 Die Kontaktzone der beiden Formen ... 131
4.3 Arten oder Unterarten? ... 133
Dank ... 133
Literatur ... 133

1 Einleitung

Die Vertreter der artenreichen Laufkäfer-Gattung *Carabus* – allein in Europa kommen über 130 Arten vor (Breuning 1932-1937, Deuve 1994) – zeichnen sich durch ein besonders hohes Maß an intraspezifischer Differenzierung aus. Von den meisten Arten sind mehrere Unterarten beschrieben worden, die sich hinsichtlich Skulptur, Farbe, Körperproportionen und anderer Parameter voneinander unterscheiden. Ein wesentlicher Grund für die starke Differenzierung der Populationen ist sicherlich das mit der Flugunfähigkeit zusammenhängende geringe Ausbreitungsvermögen vieler Arten.

Besonders groß ist die Divergenz von Exoskelettmerkmalen bei zwei im nördlichen Mitteleuropa vorkommenden Formen der *Carabus violaceus*-Gruppe[3] (*violaceus* Linné 1758 s. str. und *purpurascens* Fabricius 1787), die sich u. a. in der Form des Aedeagus und der Elytrenskulptur voneinander unterscheiden (z. B. Breuning 1932-1937): *violaceus* s. str. zeichnet sich durch glatte Flügeldecken und eine stark verbreiterte Aedeagus-Spitze aus, während die Elytren von *purpurascens* deutlich gestreift bzw. gerippt sind und die langgezogene Spitze des Aedeagus nicht verbreitert oder abgeflacht ist.

Das Ausmaß der Differenzierung beider Formen war Anlaß zu einer lebhaften Diskussion über ihren systematischen Status (z. B. Henseler 1940, Eidam 1941). Auch heute werden noch konträre Standpunkte vertreten; so sehen Blumenthal (1976) und Deuve (1994) in beiden Formen Subspezies, während Foret & Leplat (1995) sowie Turin et al. (1993) ihnen Artstatus zusprechen.

Carabus violaceus s. str. kommt von den Britischen Inseln über ganz Skandinavien

3) Die Nomenklatur taxonomischer Begriffe folgt Mayr (1975), die populations- und evolutionsbiologischer Bezeichnungen Sperlich (1988) und Futuyma (1990).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

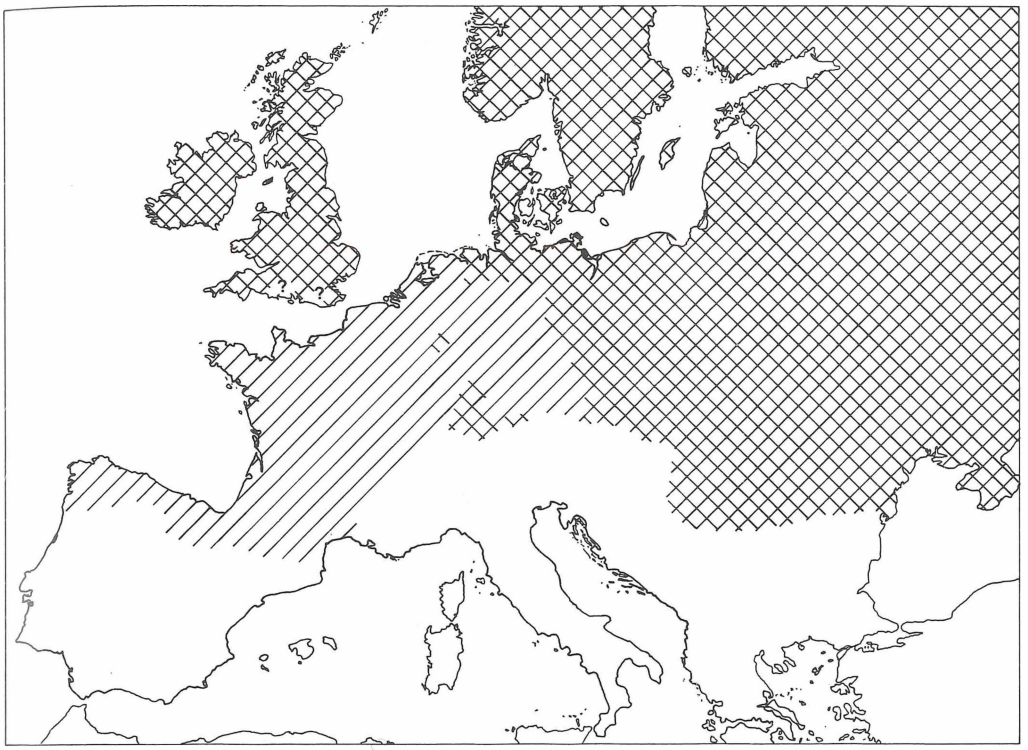

Abb. 1: Gesamtverbreitungsgebiete von *Carabus violaceus* (kreuzschraffiert) und *purpurascens* (einfach schraffiert) (nach den faunistischen Angaben von Horion 1941, Lindroth 1974, 1985, Blumenthal et al. 1977, Marggi 1992, Turin et al. 1993, Zaballos & Jeanne 1994, Kryzhanovskij et al. 1995, Foret & Leplat 1995, den Boer mdl. Mitt.). Die Fragezeichen an der Südküste Englands beziehen sich auf Populationen mit gestreiften Flügeldecken (vgl. 4.1).

(ohne Island) und das westliche Rußland bis Mitteleuropa und in die ungarische Ebene vor (Abb. 1). Den Südwestrand des geschlossenen Verbreitungsareals erreicht er in der Norddeutschen Tiefebene. Mit dem übrigen Verbreitungsgebiet nicht zusammenhängende *violaceus* s. str.-Populationen leben in der Eifel, Südwestdeutschland (z. B. Schwarzwald) und Teilen der Alpen (Blumenthal et al. 1977, Marggi 1992).

Die Form *purpurascens* ist von Nordwest-Spanien (Galizien bis Baskenland) über die Pyrenäen und Frankreich (ohne Teile der französischen Westalpen) bis Belgien, den Niederlanden und Deutschland verbreitet (Abb. 1).

Aus den Kontaktzonen beider Formen wurden „Übergangspopulationen" angeführt (z. B. Blumenthal 1965, Blumenthal et al. 1977), die jedoch keine klinale Variabilität aufweisen sollen. Vielmehr wird betont, daß es sich um Populationen handele, die „keine Skala von Übergängen" zeigen, sondern „als Transitus-Form fixiert" sind (Blumenthal et al. 1977:12). Zudem wurden die Populationen innerhalb der Kontaktzonen stets einer der beiden Formen zugeordnet; Populationen hingegen, die intermediäre Merkmale aufweisen, sind in den Karten nicht verzeichnet (Blumenthal 1965, Blumenthal et al. 1977). – Damit ist immer noch unge-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

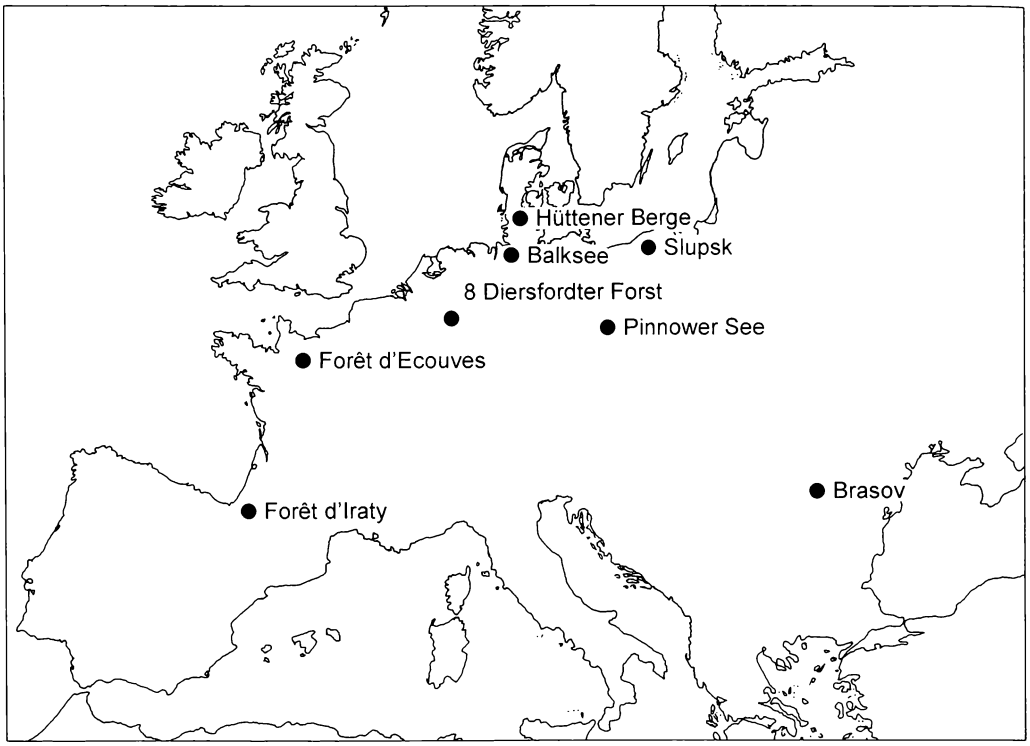

Abb. 2: Lage der Fundstellen in West-, Mittel- und Osteuropa (ohne Fundstellen in Südwest-Niedersachsen) (vgl. Tab. 1).

klärt, wie sich beide Formen in einer Kontaktzone zueinander verhalten.

In dieser Arbeit beschreiben wir die Variabilität und Differenzierung von 9 Exoskelettmerkmalen in einer Kontaktzone, die im südwestlichen Niedersachsen (Bersenbrücker Land, westliches Wiehengebirge) und damit südwestlich der bisher bekannten *C. violaceus* s. str.-Vorkommen (Gersdorf & Kuntze 1957, Dülge 1992) liegt. Aus den Befunden ergeben sich Schlußfolgerungen zur Populationsgeschichte beider Formen und zu ihrer Hybridzone im Untersuchungsgebiet.

2 Material und Methoden

2.1 Die untersuchten Populationen

Um die Differenzierung und Variabilität beider Formen weit entfernt von einer Kontaktzone beschreiben zu können, wurden 2 Vergleichsgruppen gebildet: Tiere aus den Pyrenäen und der Normandie (Populationen Forêt d'Iraty und Forêt d'Écouves) stellen die „*purpurascens*-Vergleichsgruppe", Tiere aus dem nördöstlichen Niedersachsen, Schleswig-Holstein, Ostdeutschland, Polen und Rumänien die „*violaceus*-Vergleichsgruppe" dar (Abb. 2, Tab. 1).

Aus dem südwestlichen Niedersachsen wurden 7 Populationen untersucht, die aus der Sögeler Geest (1 Sprakeler Holz), dem

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 1: Die morphometrisch untersuchten Populationen. leg.: legit.

Name der Population	Lage	Höhe über N. N. in m	Fangjahr	leg.
purpurascens-Vergleichsgruppe				
Forêt d'Iraty	25 km südwestlich von St. Jean-Pied-de-Port, Dep. Pyr. atl.	1200	1994	Th. Aßmann
Forêt d'Écouves	16 km nördlich von Alençon, Dep. Orne	350	1988	Th. Aßmann
violaceus-Vergleichsgruppe				
Hüttener Berge	15 km nördlich von Rendsburg, Schleswig-Holstein	80	1982	Th. Aßmann
Balksee	16 km nordwestlich von Bremervörde, Niedersachsen	5	1983	Th. Aßmann
Pinnower See	30 km westlich von Guben, Brandenburg	~50	1995	H.-K. Nettmann
Slupsk	Bytow, Jasien, Polen	?	1982	Watala
Brasov	Poiana, Rumänien	1000	1981	L. Ivanovs
1 Sprakeler Holz	7 km südwestlich von Sögel, Emsland	40	1995	Th. Aßmann
2 Geestmoor	3 km westlich von Groß Hesepe, Emsland	20	1992, 1996	A. Hirschfelder, Th. Aßmann
3 Achterbusch	Börsteler Wald, 4,5 km nordwestlich von Berge, Landkreis Osnabrück	25	1992	Th. Aßmann
4 Maiburg	1 km südlich von Bippen, Landkreis Osnabrück	80	1992	Th. Aßmann
5 Kalkrieser Berg	15 km nordöstlich von Osnabrück, Landkreis Osnabrück	80	1992	Th. Aßmann
6 Penter Knapp	13 km nordwestlich von Osnabrück, Landkreis Osnabrück	90	1983	Th. Aßmann
7 Stemweder Berg	Umgebung von Haldem, 30 km nordöstlich von Osnabrück, Kreis Minden-Lübbecke	120	1983	Th. Aßmann
8 Diersfordter Forst	8 km nordwestlich von Wesel, Niederrhein	30	1986	S. Scharf, Th. Aßmann

Lingener Land (2 Geestmoor), der Ankumer Höhe (3 Achterbusch, 4 Maiburg), dem westlichen Wiehengebirge (5 Kalkrieser Berg, 6 Penter Knapp) und einer Erhebung nördlich des östlichen Wiehengebirges (7 Stemweder Berg) stammen (Tab. 1). Die Lage der Fundpunkte im Untersuchungsgebiet ist Abb. 3 zu entnehmen. Da einzelne Tiere aus dem Wiehengebirge noch eine erweiterte Spitze des Aedeagus aufweisen (vgl. Kap. 3.1), wurden zum Vergleich zusätzlich noch Käfer aus einer weiter südwestlich gelegenen Population am Niederrhein herangezogen (8 Diersfordter Forst; Tab. 1, Abb. 2).

Die Käfer wurden mit Barber-Fallen gefangen, die als Lockstoff Essig, Rotwein oder Bier enthielten. Aufgestellt waren die

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

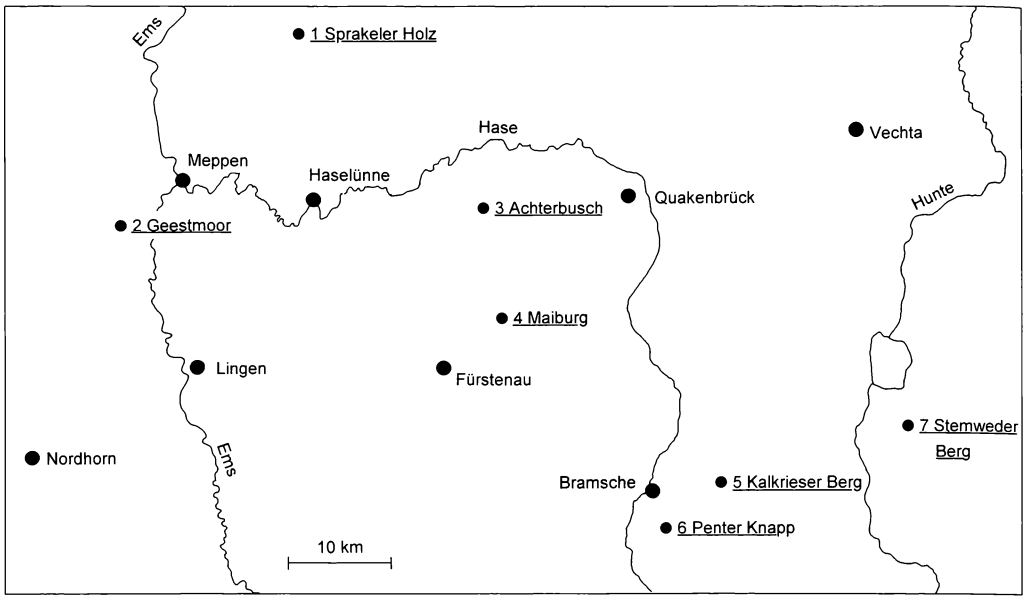

Abb. 3: Lage der Fundstellen der aus Südwest-Niedersachsen untersuchten Populationen (vgl. Tab. 1).

Fallen jeweils auf einer Fläche, die 4.000 m² nicht überschritt. – Die vermessenen Käfer befinden sich in den Sammlungen der Autoren.

2.2 Morphometrie

Um eine Beschädigung der Käfer bei den Messungen zu vermeiden, erfolgte ein „Vorweichen" für mehrere Stunden in einem geschlossenen Gefäß, auf dessen Boden sich Zellstoff befand, der mit Speiseessig getränkt war.

Für die Messungen am Exoskelett wurden 8 Strecken ausgewählt (Tab. 2, Abb. 4). Ihre Auswahl orientierte sich an den Unterscheidungsmerkmalen, die in der Literatur für beide Formen angegeben werden: (1) Längen- und Breitenmaße des Pronotums (HschBm, HschBh, HschLm, HschLr) und der Elytren (FldL, FldB) lassen Rückschlüsse auf die relative Breite der Käfer zu. (2) Am Aedeagus wurden die distale Verbreiterung (AedB) und die Verengung zwischen der Verbreiterung und dem Präputialfeld (AedV) bestimmt. (3) Als weiteres Merkmal diente die Flügeldeckenskulptur (ElySt): Eine '0' steht für Flügeldecken ohne erkennbare Längsstreifung bzw. Rippung. Sind wenigstens Primärrippen[4] vorhanden, aber keine weiteren Streifen, erfolgte die Einteilung der betreffenden Individuen in die Kategorie '1' Eine '2' kennzeichnet Elytren mit mehr als 3 Rippen bzw. Streifen (meistens Primär-, Sekundär- und Tertiärrippen). Je höher der Durchschnittswert einer Population liegt, desto größer ist folglich der Anteil an Käfern der Kategorien '1' und/oder '2'

Alle Messungen erfolgten mit einem Binokular zwischen 6,3- und 100facher Vergrößerung, und zwar doppelt, um Fehlmes-

4) Zur Nomenklatur der Streifen bzw. Rippen auf den Flügeldecken vgl. Blumenthal (1976) und Deuve (1994).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 2: Die berücksichtigten Merkmale.

Nr.	Abkürzung	Merkmal	Vergrößerungsfaktor (Okular x Objektiv)
1	FldL	Flügeldeckenlänge (Scutellumende bis Spitze der rechten Elytre)	10 x 0,63
2	FldB	größte Breite der linken Elytre	10 x 1,6
3	HschBm	größte Breite des Halsschildes	10 x 1,25
4	HschBh	Abstand zwischen den Halsschildhinterecken	10 x 1,25
5	HschLm	Länge des Halsschildes in der Mittellinie	10 x 1,6
6	HschLr	Länge der Strecke vor der vorderen zur hinteren Ecke des Halsschildes auf der rechten Seite	10 x 1,6
7	AedB	Breite der Spitze des Aedeagus	25 x 4,0
8	AedV	Verengung an der Spitze des Aedeagus	25 x 4,0
9	ElySt	Flügeldeckenskulptur	–

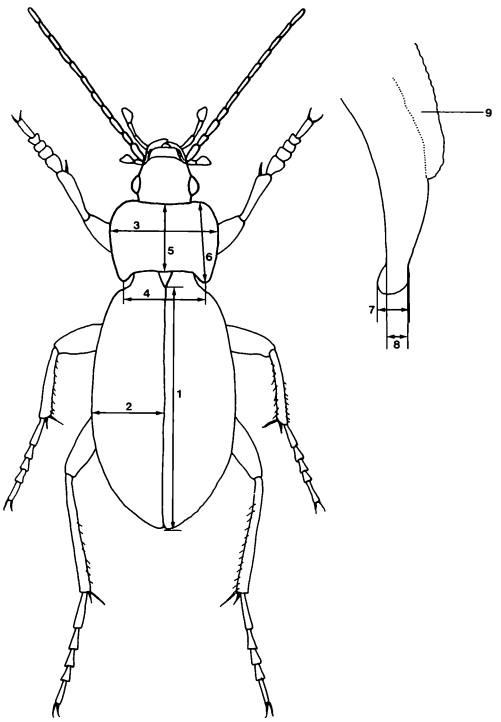

Abb. 4: Übersicht der Meßstrecken (vgl. Tab. 2); links: Oberseite, 1: FldL, 2: FldB, 3: HschBm, 4: HschBh, 5: HschLm, 6: HschLr; rechts: Aedeagus-Spitze (stärker vergrößert), 7: AedB, 8: AedV, 9: Präputialfeld.

sungen zu verhindern. Bei den Längenbestimmungen wurde darauf geachtet, daß sich die Endpunkte der zu bestimmenden Strecke in der optischen Ebene des Binokulars befanden. Dies konnte durch Einjustieren der beiden Meßstrecken-Endpunkte bei starker Vergrößerung (bei den Strecken 1 bis 6: 40fache, bei 7 und 8: ~130fache) erreicht werden. Durch wiederholtes Messen konnte die Meßungenauigkeit bestimmt werden. Sie liegt für die Merkmale 1 bis 6 deutlich unter 2% und für die Meßstrecken am Aedeagus unter 4%.

2.3 Statistische Auswertung

Einem ersten Überblick über die Variabilität und Differenzierung dienen arithmetische Mittelwerte (m) und Standardabweichungen (s), die sich für jedes Merkmal bestimmen lassen. – Bei der divariaten Analyse werden 2 Merkmale (bzw. in dieser Arbeit auch Quotienten von Merkmalen) von 2 oder mehreren Populationen miteinander verglichen. Um die Differenzierung von Populationen besser beurteilen zu können, wurden in einigen Fällen 95%-Streuungsellipsen gezeichnet, die den Bereich umgrenzen, in dem sich

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

mit 95%iger Wahrscheinlichkeit die Werte der betreffenden Tiergruppe befinden. – Die Diskriminanz-Analyse ermöglicht eine Beschreibung der Beziehung zwischen Populationen und variablen Merkmalen. Mit Hilfe von Rotationstransformationen werden Diskriminanzfaktoren ermittelt, auf denen sich (bei Senkrechtprojektion) einerseits die Mittelwerte der verglichenen Populationen möglichst deutlich voneinander unterscheiden und andererseits ein möglichst kleiner Überschneidungsbereich der Populationen ergibt. Damit gestattet die Diskriminanz-Analyse die Bearbeitung folgender, für diese Arbeit bedeutende Fragen: (1) Lassen sich die untersuchten Populationen an Hand der untersuchten Merkmale trennen? (2) Und welche Merkmale sind dafür ausschlaggebend? (3) Wie hoch ist die Zuordnungswahrscheinlichkeit der Individuen zu ihren Populationen aufgrund der Klassifikationsfunktionen („interne Analyse" mit Kontingenztafel)? Eine ausführliche Darstellung der mathematischen Grundlagen einer Diskriminanz-Analyse findet sich bei Bortz (1993).

Die statistischen Auswertungen erfolgten mit dem Computerprogramm SYSTAT 5.04 for windows (SYSTAT INC.).

3 Ergebnisse

3.1 Univariate Analyse

Die meisten Populationen weisen große Überschneidungen an den gemessenen Strecken auf (Abb. 5). Dies trifft an den **Merkmalen des Halsschildes und der Flügeldecken** auch auf die beiden Vergleichsgruppen zu. Nur bei Merkmalen des Aedeagus und der Elytrenskulptur liegt keine Überlappung der Standardabweichungen vor. Auffällig ist die größere Variabilität der Tiere innerhalb der *violaceus*-Vergleichsgruppe. (Dies hat vielleicht seinen Grund in der größeren Entfernung der Populationen, aus denen die untersuchten Tiere stammen.)

Nur einige der berücksichtigten Populationen aus dem nordwestlichen Mitteleuropa unterscheiden sich bereits auf dem Niveau eines Merkmals deutlich: So weisen z. B. die Populationen 2 Geestmoor und 3 Achterbusch einerseits und die Populationen 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst andererseits keine Überschneidung der Standardabweichungen an dem Merkmal FldL auf. Auch an anderen Merkmalen findet man vergleichbare Größenunterschiede (z. B. HschBm: Populationen 2 Geestmoor, 5 Kalkrieser Berg und 6 Penter Knapp einerseits und die Population 7 Stemweder Berg andererseits). Besonders starke Variabilität (sowohl hinsichtlich der Standardabweichungen als auch der Extremwerte) weist die Population 4 Maiburg auf (Ausnahmen: AedB, AedV).

Die taxonomisch wichtigen Merkmale der Aedeagus-Spitze zeigen Differenzierungen zwischen einigen Populationen. Beide Vergleichsgruppen lassen sich bereits mit dem Merkmal **AedB** trennen: *violaceus* zeichnet sich durch hohe AedB-Werte aus, während die Spitze des Aedeagus bei *purpurascens* nicht (oder nur geringfügig) erweitert ist. Auffällig ist die kontinuierliche Abnahme der Mittelwerte für das Merkmal AedB bei den Populationen 3 Achterbusch, 4 Maiburg, 5 Kalkrieser Berg, 6 Penter Knapp, 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst. Die Population 6 Penter Knapp zeichnet sich zudem durch eine starke Streuung um ihren Mittelwert aus: In dieser Population (wie auch in der Population 4 Maiburg) können sowohl Tiere mit als auch ohne Verbreiterung an der Aedeagus-Spitze angetroffen werden. – Keine bearbeitete Population aus Nordwest-Deutschland (inkl. der Populationen 7 Stem-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

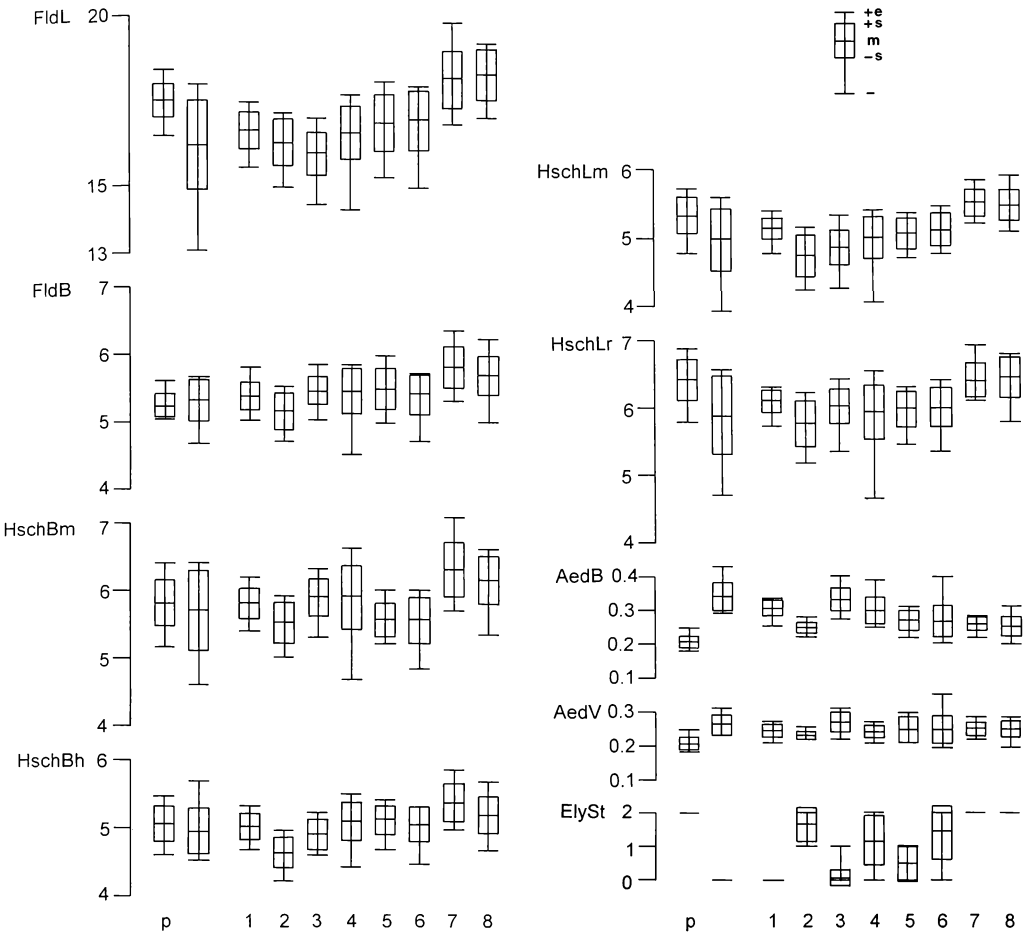

Abb. 5: Mittelwerte (m), Standardabweichungen (± s), Maximalwerte (+ e) und Minimalwerte (– e) (in mm). p: *purpurascens*-Vergleichsgruppe, v: *violaceus*-Vergleichsgruppe. 1-8: Populationen 1 bis 8 (vgl. Tab. 1).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

weder Berge und 8 Diersfordter Forst) hat so schmale Aedeagus-Spitzen wie die westeuropäische *purpurascens*-Vergleichsgruppe und nur 2 Populationen (1 Sprakeler Holz, 3 Achterbusch) weisen ähnlich hohe AedB-Werte wie die *violaceus*-Vergleichsgruppe auf.

Die Unterschiede des Merkmals **AedV** sind nicht so deutlich wie die von AedB: Die nordwestdeutschen Populationen zeigen an diesem Merkmal große Überschneidungen, lediglich die Population 2 Geestmoor zeichnet sich durch niedrige Werte aus, die jedoch höher liegen als bei der *purpurascens*-Vergleichsgruppe.

Durch stark gestreifte Käfer (**ElySt:** 1,2), die gleichzeitig ein schmales (aber schwach erweitertes) Aedeagus-Ende aufweisen, fällt die Population 2 Geestmoor auf. Damit unterscheiden „*purpurascens*-Merkmale" diese Tiere von der anderen (untersuchten) emsländischen Population, die östlich der Ems lebt (1 Sprakeler Holz) und aufgrund der Elytrenskulptur und der verbreiterten Aedeagus-Spitze als „*violaceus*-Population" anzusprechen ist. Eine starke Variabilität des Merkmals ElySt (also das Vorkommen von Tieren der 3 Skulpturvarianten) oder häufiges Auftreten der Skulpturvariante 1 (Primärrippen erkennbar, Sekundär- und Tertiärrippen nicht ausgebildet) zeichnet die Populationen 4 Maiburg, 5 Kalkrieser Berg und 6 Penter Knapp aus. Nur selten finden sich solche Tiere in der Population 3 Achterbusch, die weitgehend aus Käfern mit ungestreiften Flügeldecken zusammengesetzt ist. Die Populationen vom Stemweder Berg und Niederrhein zeigen keine Variabilität und sind wie die westeuropäischen Tiere mit Primär-, Sekundär- und Tertiärrippen gestreift. Damit nehmen auch bei dem Merkmal ElySt die Populationen 4 bis 6 eine intermediäre Position zwischen den „*violaceus*-Populationen" im Norden (1 Sprakeler Holz, 3 Achterbusch) und den „*purpurascens*-Populationen" im Osten und Süden (7 Stemweder Berg, 8 Diersfordter Forst) ein.

Die Abb. 6 bis 13 zeigen unterschiedliche Skulpturvarianten aus den Populationen 1 bis 7 und eine subfossile Elytre aus dem Vinter Moor (leg. Rehage, vgl. 4.1).

3.2 Divariate Analyse

In der Literatur wird häufig die Breite des Körpers als Unterscheidungsmerkmal zwischen *violaceus* und *purpurascens* angeführt (vgl. Kap. 2). Auch in der vorliegenden Untersuchung weisen die beiden Vergleichsgruppen eine entsprechende Tendenz auf (Quotienten FldL/FldB und HschBm/HschLm in Abb. 14, Quotient HschBh/HschLr in Abb. 15). Die Streuung um die Mittelwerte ist jedoch so groß, daß sich die 95%-Streuungsellipsen stark überschneiden. Eine Übergangszone zwischen beiden Formen läßt sich mit diesem Merkmal deshalb nicht (oder nur schlecht) aufzeigen.

Zur Trennung von „*violaceus*- und *purpurascens*-Populationen" sind Merkmale der Aedeagus-Spitze geeigneter: Wird der Quotient AedB/AedV herangezogen, ergibt sich eine Differenzierung der Vergleichsgruppen (Abb. 15): *violaceus* weist deutlich größere Werte auf als *purpurascens*. Die starke Überschneidung der 95%-Streuungsellipsen zwischen der Population 8 Diersfordter Forst und der *purpurascens*-Vergleichsgruppe sowie der Population 1 Sprakeler Holz und der *violaceus*-Vergleichsgruppe läßt sich ebenfalls erkennen. Die Differenzierung der Population 1 Sprakeler Holz von den beiden „*purpurascens*-Stichproben" zeigt sich im geringfügigen Überschneidungsbereich der Streuungsellipsen.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Die Variabilität der Aedeagus-Merkmale in den Populationen 4 Maiburg und 5 Kalkrieser Berg wird besonders in Abb. 16 deutlich: In diesen beiden Populationen ist die Streuung groß und die 95%-Streuungsellipsen umfassen sogar alle Werte der Populationen 7 Stemweder Berg und 3 Achterbusch, die sich durch „*purpurascens*- bzw. *violaceus*-Merkmale" auszeichnen. Große Übereinstimmungen weisen die Populationen 2 Geestmoor, 6 Penter Knapp, 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst auf (Abb. 17), während sich die 3 nördlichsten Populationen (1 Sprakeler Holz, 2 Geestmoor, 3 Achterbusch) stärker unterscheiden (Abb. 18).

Aufschlußreich ist die gleichzeitige Berücksichtigung der beiden Merkmale, die eine starke Differenzierung zwischen den Populationen aufzeigen (Abb. 19): Aedeagus-Spitze (AedB/AedV) und Elytrenskulptur (ElySt). Die Populationen 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst zeigen mit einem niedrigen AedB/AedV-Wert und konstant stark gestreiften Flügeldecken „*purpurascens*-Merkmale" Die Aedeagus-Spitze ist bei den untersuchten Käfern der Populationen 1 Sprakeler Holz und 3 Achterbusch verbreitert. Gleichzeitig sind diese Tiere (mit einer Ausnahme bei 35 untersuchten Individuen) ungestreift und entsprechen in dieser Kombination „*violaceus*-Merkmalen" Die Käfer der Populationen 4 Maiburg, 5 Kalkrieser Berg und 6 Penter Knapp sind sowohl hinsichtlich der Aedeagus-Spitze als auch der Flügeldeckenstreifung sehr variabel und nehmen zum Teil eine Mittelstellung ein. Es gibt jedoch auch Individuen, die durch ihre Merkmalskombination sehr „*purpurascens-*" oder „*violaceus*-Individuen" ähneln. Außerdem gibt es mehrere Fälle, in denen eine stark verbreiterte Aedeagus-Spitze mit stark gerippten Elytren (ElySt: 2) und ein schmales Endstück des Aedeagus mit glatter Flügeldeckenstruktur (ElySt: 0) kombiniert sind. Aufgrund dieser Eigenschaften kann man diese 3 Populationen als **Übergangspopulationen** bezeichnen. Die Population 2 Geestmoor zeichnet sich – trotz ihrer Ähnlichkeit mit *purpurascens* – ebenfalls durch „Übergangsmerkmale" aus: Neben der häufigen Skulpturvariante ElySt 2 treten auch Tiere auf, die nur Primärrippen erkennen lassen (ElySt 1) und die Aedeagus-Spitze ist (im Durchschnitt) breiter als bei Tieren der Populationen 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst.

3.3 Diskriminanz-Analyse

Um zu überprüfen, ob sich die Vergleichsgruppen sowie die Populationen 1 Sprakeler Holz und 8 Diersfordter Forst, die im divariaten Vergleich noch Überschneidungen der Streuungsellipsen aufweisen, unter Verwendung aller 9 berücksichtigten Merkmale voneinander unterscheiden lassen, wurde eine Diskriminanz-Analyse durchgeführt. Das Ergebnis der Klassifikations-Analyse, bei der jedes Individuum aufgrund seines Merkmalsprofils und der ermittelten Diskriminanzfunktionen einer Gruppe zugeordnet wird („interne Analyse"), ist Tab. 3 zu entnehmen. Nur innerhalb der beiden Formen (*purpurascens* bzw. *violaceus*) gibt es Fehlzuordnungen.

Ein ganz ähnliches Ergebnis erhält man auch, wenn das Merkmal ElySt nicht bei der Diskriminanz-Analyse berücksichtigt wird. Wie gut die Trennbarkeit der einzelnen Populationen unter Verwendung von nur 8 variablen Merkmalen (alle Merkmale ohne ElySt) ist, zeigt auch Abb. 20: „*violaceus*- und *purpurascens*-Populationen" weisen keine Überschneidung auf. Auch die *purpurascens*-Vergleichsgruppe und die Population 8 Diersfordter Forst sind in dieser Ordination getrennt, während die beiden „*violaceus*-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Abb. 6: Männchen aus der Population 1 Sprakeler Holz (ElySt: 0).

Abb. 8: Männchen aus der Population 2 Geestmoor (ElySt: 2).

Abb. 7: Männchen aus der Population 3 Achterbusch (ElySt: 0).

Abb. 9: Männchen aus der Population 4 Maiburg (ElySt: 2).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Abb. 10: Männchen aus der Population 6 Penter Knapp (ElySt: 1).

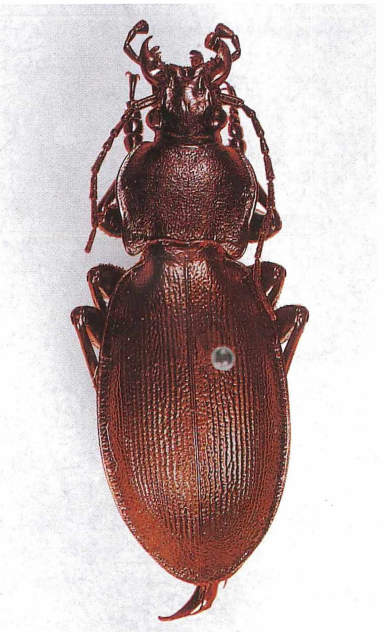

Abb. 12: Männchen aus der Population 7 Stemweder Berg (ElySt: 2).

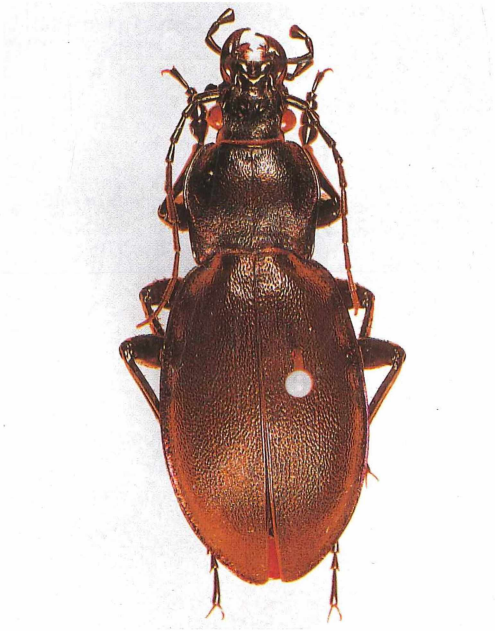

Abb. 11: Männchen aus der Population 5 Kalkrieser Berg (ElySt: 0).

Abb. 13: Subfossile Elytre aus dem Vorlaufstorf des Vinter Moores (leg. Rehage; ElySt: 2).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

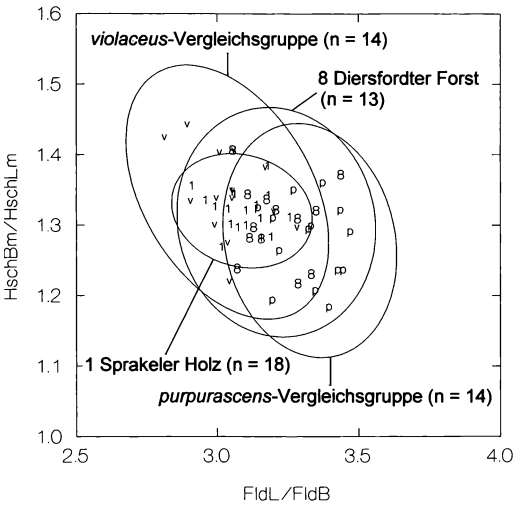

Abb. 14: Streuungsellipsen für die Quotienten FldL/FldB und HschBm/HschLm der beiden Vergleichsgruppen sowie der Populationen 1 Sprakeler Holz und 8 Diersfordter Forst.

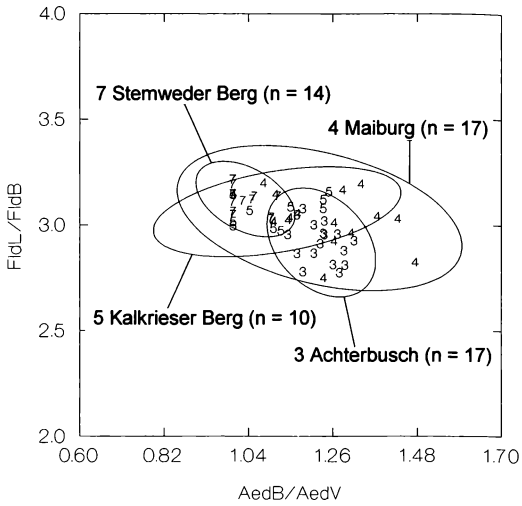

Abb. 16: Streuungsellipsen für die Quotienten AedB/AedV und FldL/FldB der Populationen 3 Achterbusch, 4 Maiburg, 5 Kalkrieser Berg und 7 Stemweder Berg.

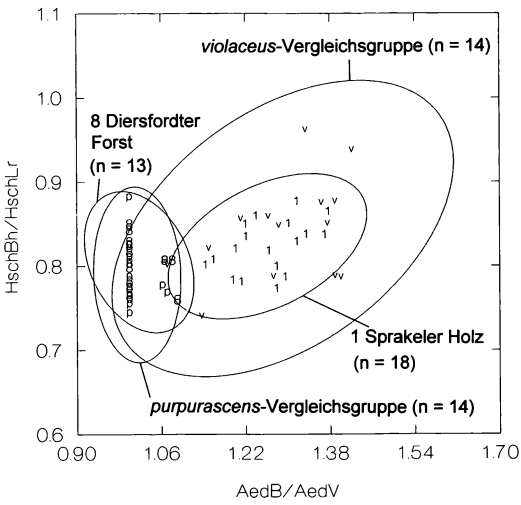

Abb. 15: Streuungsellipsen für die Quotienten AedB/AedV und HschBh/HschLr der beiden Vergleichsgruppen sowie der Populationen 1 Sprakeler Holz und 8 Diersfordter Forst.

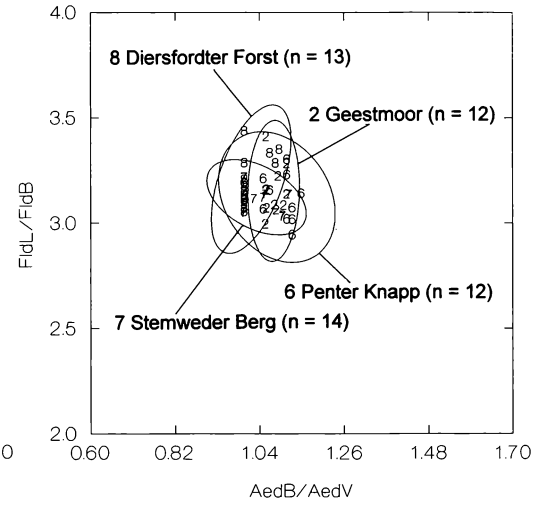

Abb. 17: Streuungsellipsen für die Quotienten AedB/AedV und FldL/FldB der Populationen 2 Geestmoor, 6 Penter Knapp, 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

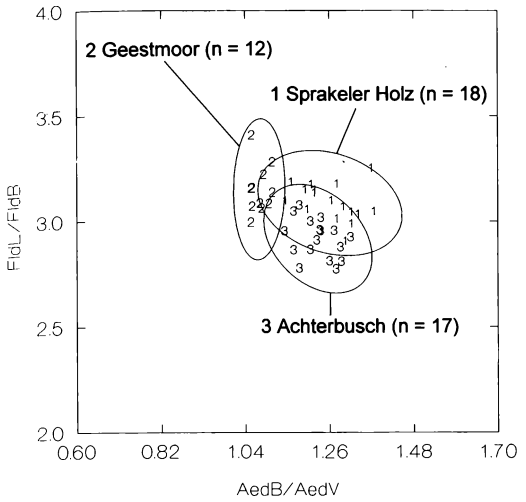

Abb. 18: Streuungsellipsen für die Quotienten AedB/AedV und FldL/FldB der Populationen 1 Sprakeler Holz, 2 Geestmoor und 3 Achterbusch.

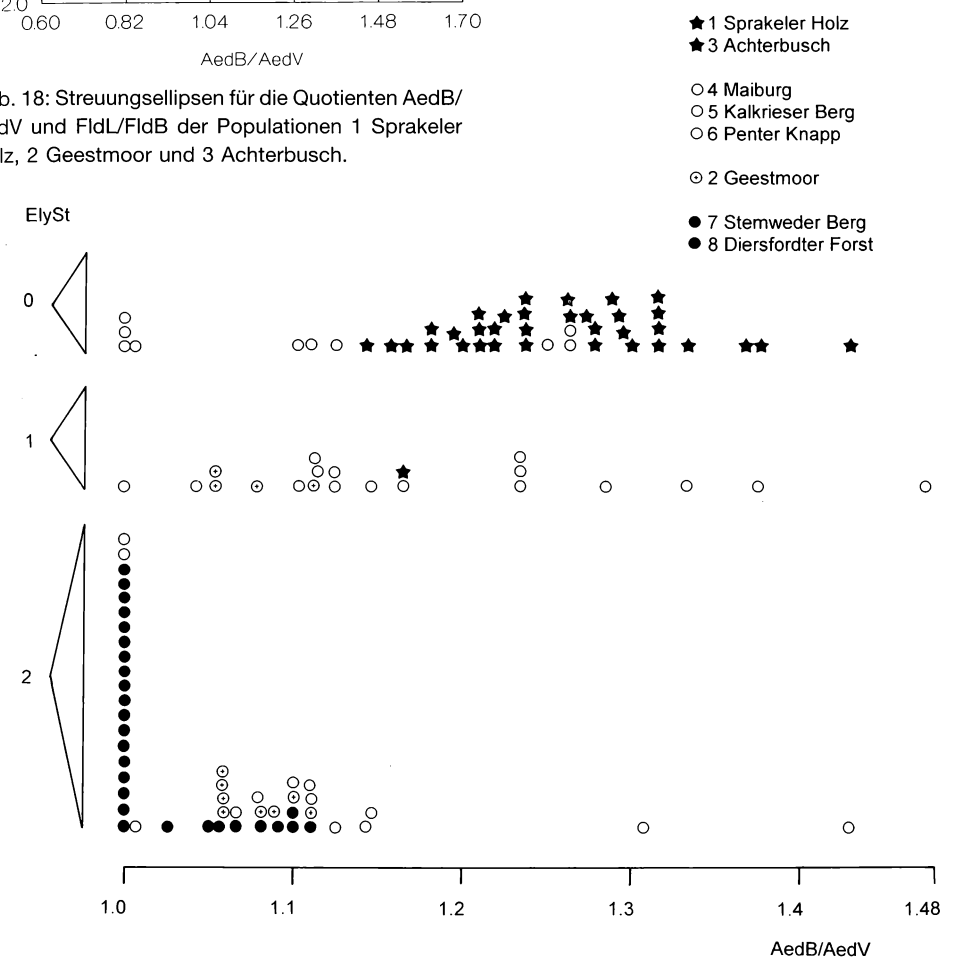

Abb. 19: Ordination der Populationen 1 bis 8 nach den Merkmalen ElySt und AedB/AedV; jedes Symbol repräsentiert ein Individuum. Die Werte 0, 1 und 2 an der Ordinate geben die Ausbildung der Flügeldeckenskulptur an.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Stichproben" (*violaceus*-Vergleichsgruppe, 1 Sprakeler Holz) sich überlappen.

Das Ergebnis einer Klassifikations-Analyse mit Tieren der Populationen 1 bis 8 ist Tab. 4 zu entnehmen: Nur Käfer der Population 1 Sprakeler Holz konnten bei der „internen Analyse" fehlerfrei aufgrund ihres Merkmalsprofils zugeordnet werden. Jeweils 1 „falsche" Klassifikation weisen die Populationen 2 Geestmoor und 3 Achterbusch auf. Deutlich „schlechter" fallen die Ergebnisse für die anderen Populationen aus: Nur 58,3% bis 69,2% der Tiere einer Population lassen sich aufgrund ihres Merkmalsprofils der Ursprungspopulation zuordnen. Einen hohen Anteil an Fehlzuordnungen zeigen die Populationen 4, 5 und 6, die nach der uni- und divariaten Analyse als Übergangspopulationen charakterisiert wurden. Die morphometrische Variabilität dieser Käfer ist größer als bei den übrigen untersuchten Populationen (vgl. zur Variabilität auch 3.1 und 3.2).

Ein ganz ähnliches Ergebnis wie die Klassifikations-Analyse zeigt auch die Ordination der untersuchten Individuen der Populationen 1 bis 8 mit Hilfe der beiden ersten extrahierten Faktoren (Abb. 21): Weit getrennt in der Ordination sind die „*violaceus*-Populationen" einerseits (1 Sprakeler Holz, 3 Achterbusch) und die „*purpurascens*-Populationen" (7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst) andererseits. In dem Raum zwischen diesen beiden Gruppen sind die Individuen der 4 Populationen lokalisiert. Die Werte der Tiere der Population 4 Maiburg zeigen dabei die größte Streuung. Einige Käfer dieser Stichprobe liegen zwischen „*violaceus*-Individuen" der Populationen 1 Sprakeler Holz und 3 Achterbusch, andere „ähneln" hingegen Tieren der Population 7 Stemweder Berg.

Auch die Berücksichtigung des 3. und 4. extrahierten Faktors ermöglicht keine deutlichere Trennung der Populationen 4 bis 6 bei einer Ordination oder Klassifikations-Analyse. Nahezu identische Ergebnisse liefert die Diskriminanz-Analyse auch dann, wenn nicht die Originalwerte der Käfer, sondern „Größen-korrigierte" Werte herangezogen werden. Dazu wurden alle gemessenen Strecken durch die Flügeldeckenlänge (FldL) dividiert (nicht jedoch FldL).

4 Diskussion

4.1 Habitatbindung und postglaziale Populationsgeschichte der beiden Formen

Beide Formen unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Habitatbindungen: *violaceus* besiedelt Wälder unterschiedlicher Ausprägung (vom trockenen Betulo-Quercetum[5] bis zum Stellario-Carpinetum und *Sphagnum*-reichen Betuletum pubescentis) (Dülge 1992, eigene Beobachtungen), konnte bisher aber nicht aus nassen, nährstoffreichen Waldgesellschaften (z. B. Carici elongatae-Alnetum) oder periodisch überfluteten Auwäldern nachgewiesen werden. Regelmäßig wird die Form auch in Wacholderbeständen (Dicrano-Juniperetum), Heiden (Genisto-Callunetum, Ericetum tetralicis) und *Sphagnum*-reichen Mähwiesen angetroffen (z. B. Blumenthal 1961, Hellbernd-Tiemann 1994). Da die Tiere der letztgenannten Vorkommen oft eine geringe Körpergröße aufweisen, leben sie vermutlich unter suboptimalen Bedingungen.

Die Form *purpurascens* ist ebenfalls eurytop und kann vom trockenen Carici-Fagetum und Betulo-Quercetum bis zum stau-

5) Nomenklatur der Pflanzengesellschaften nach Pott (1995).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 3: Diskriminanz-Analyse: Zusammenfassung einer Klassifikations-Analyse. Prozentwerte sind in Klammern angegeben. p: *purpurascens*-Vergleichsgruppe; v: *violaceus*-Vergleichsgruppe; 1: Sprakeler Holz; 8 Diersfordter Forst.

Population	8	p	v	1	Σ
8	12 (92,3%)	1 (7,7%)	.	.	13
p	.	14 (100%)	.	.	14
v	.	.	11 (78,6%)	3 (21,4%)	14
1	.	.	2 (11,1%)	16 (88,9%)	18
Σ	12	15	13	19	59

Tab. 4: Diskriminanz-Analyse: Zusammenfassung einer Klassifikations-Analyse. Prozentwerte sind in Klammern angegeben.

Population	1	2	3	4	5	6	7	8	Σ
1	18 (100%)	.	.	.	.	.	.	.	18
2	.	11 (91,7%)	.	.	.	1 (8,3%)	.	.	12
3	1 (5,9%)	.	16 (94,1%)	.	.	.	.	.	17
4	2 (11,8%)	3 (17,6%)	1 (5,9%)	10 (58,8%)	.	.	1 (5,9%)	.	17
5	1 (10%)	.	.	2 (20%)	6 (60%)	1 (10%)	.	.	10
6	.	.	.	.	4 (33,3%)	7 (58,3%)	1 (8,3%)	.	12
7	.	.	.	.	.	2 (14,3%)	9 (64,3%)	3 (21,4%)	14
8	.	.	.	.	.	.	4 (30,8%)	9 (69,2%)	13
Σ	22	14	17	12	10	11	15	12	113

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

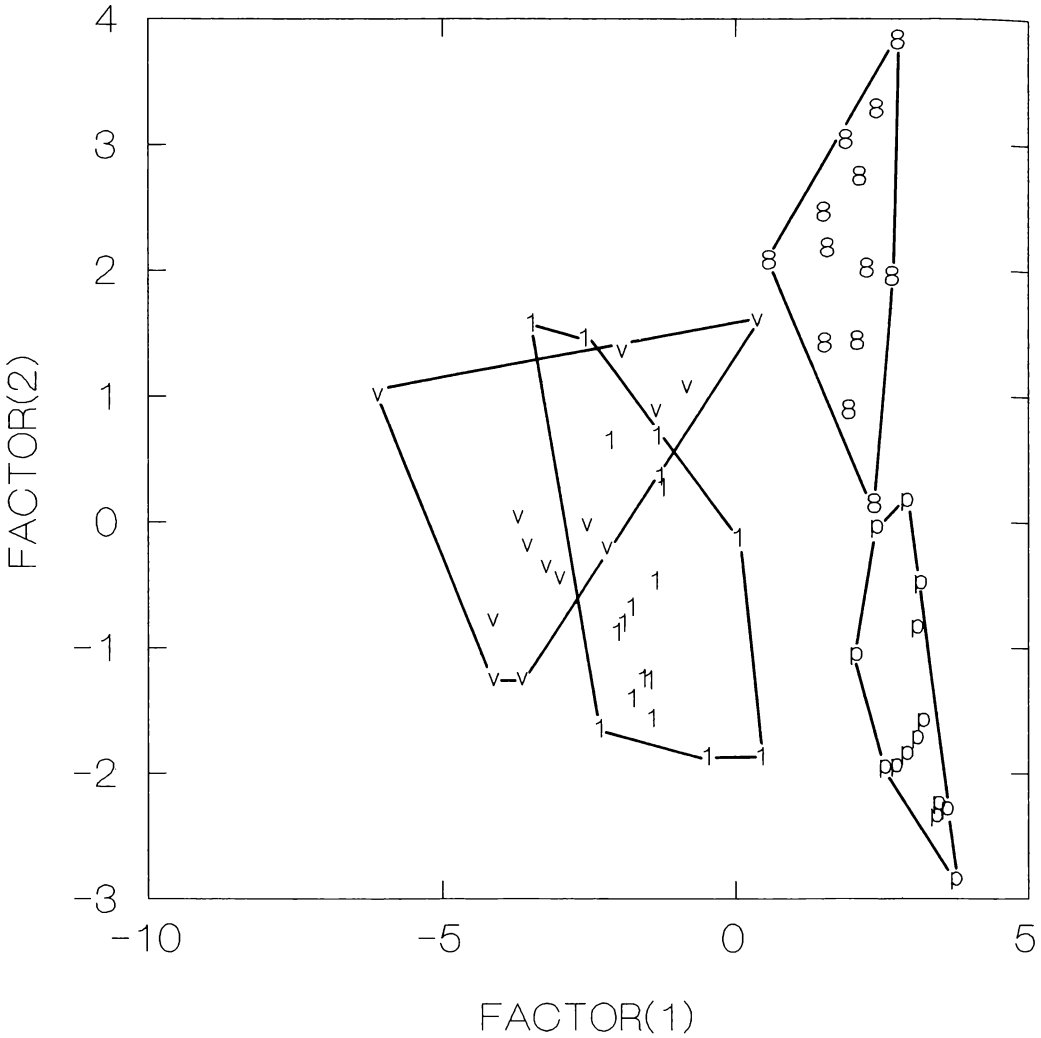

Abb. 20: Ordination von Einzelindividuen aufgrund ihres Merkmalsprofils und der beiden ersten ermittelten Diskriminanzfunktionen; berücksichtigte Stichproben: *purpurascens*-Vergleichsgruppe (p), *violaceus*-Vergleichsgruppe (v), 1 Sprakeler Holz, 8 Diersfordter Forst (vgl. Tab.1); berücksichtigte Merkmale: FldL, FldB, HschBm, HschBh, HschLm, HschLr, AedB, AedV.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

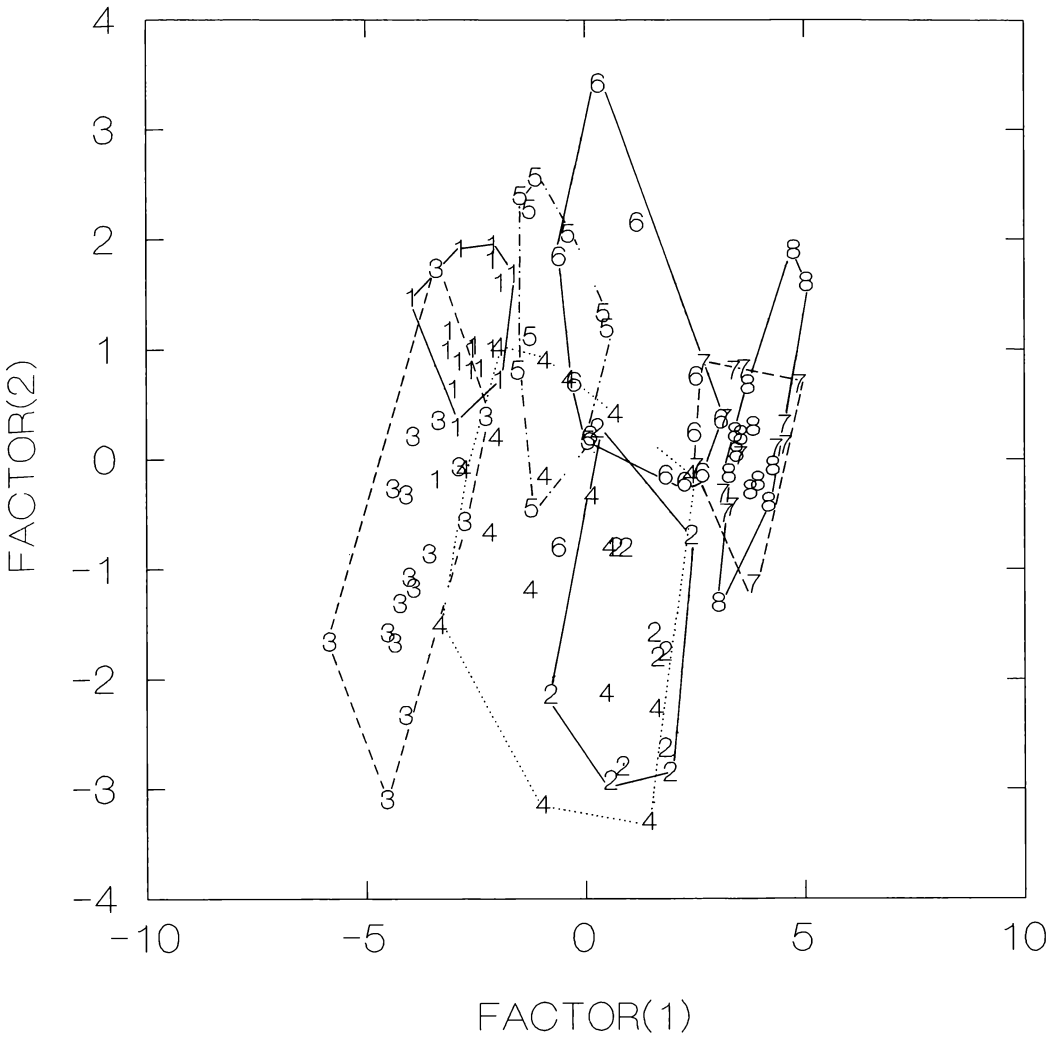

Abb. 21: Ordination von Einzelindividuen aufgrund ihres Merkmalsprofils und der beiden ersten ermittelten Diskriminanzfunktionen; berücksichtigte Stichproben: Populationen 1 bis 8 (vgl. Tab. 1); alle 9 Merkmale berücksichtigt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

nassen Stellario-Carpinetum angetroffen werden (Giers 1971, Gries et al. 1973, Vossel & Aßmann 1995, eigene Beobachtungen). Lokal werden auch Äcker und Wiesen auf Lehmboden besiedelt (z. B. in der Weseraue und im Bereich der Börden).

Auch außerhalb Niedersachsens unterscheiden sich die Habitatbindungen der beiden Unterarten voneinander: Die Nominatform besiedelt in Skandinavien Heiden und am Polarkreis auch Permafrostböden (vgl. Lindroth 1945); *purpurascens* ist hingegen wärmebedürftiger und steigt im Gebirge höchstens bis in die subalpine Stufe[6] empor (eigene Beobachtungen in den Pyrenäen: z. B. am Mont Valier, Pic du Midi de Bigorre, Pic d'Orhy; und in Asturien: Picos de Europa, Peña Ubiña).

Ein eiszeitliches Refugialgebiet von *purpurascens* in West- und Mitteleuropa ist aufgrund der Habitatbindung deshalb sehr unwahrscheinlich, weil in dieser Region während der letzten Eiszeit mit Ausnahme des südlichen Frankreichs Permafrostboden ausgebildet war (Washburn 1979, Frenzel 1980). Das aktuelle Verbreitungsgebiet dieser Unterart (Abb. 20) erreicht in Südfrankreich und Nordspanien eiszeitliche Refugialgebiete („massifs de refuge", vgl. Holdhaus 1954). In dieser Hinsicht ähnelt *purpurascens Carabus auronitens*, dessen Populationsgeschichte bereits ausführlich diskutiert wurde (Terlutter 1991, Aßmann et al. 1994, Aßmann 1995, dort auch weitere Literatur zu diesem Thema zitiert). Vermutlich hat sich *purpurascens* postglazial, als sich die klimatischen Bedingungen für diese Unterart besserten, aus einem oder mehreren Refugien nordwärts bis nach Mitteleuropa ausgebreitet.

Wann *purpurascens* Nordwestdeutschland erreichte, ist nicht genau bekannt. Das hängt damit zusammen, daß wenige entomologische Untersuchungen über fossile (bzw. subfossile) Lagerstätten in Mitteleuropa durchgeführt wurden (Elias 1994). Uns ist nur ein subfossiler Fund dieser Unterart aus Norddeutschland bekannt: eine Elytre aus dem Vorlaufstorfs des Vinter Moores (ca. 12 km westlich von Achmer bei Bramsche; leg. Rehage, Abb. 13). Diese überwiegend aus *Sphagna cuspidata* und *Scheuchzeria palustris* aufgebaute Torfschicht wurde etwa zwischen 200 und 460 pc abgelagert (Kramm 1978). Der Fund von nur einer Flügeldecke muß sehr vorsichtig interpretiert werden, wir glauben jedoch, ihn als Hinweis auf ein *purpurascens*-Vorkommen in der Nähe des Vinter Moores zu der betreffenden Zeit werten zu dürfen.

Ein weiterer Hinweis auf die Einwanderungszeit von *purpurascens* könnte sich aus dem Auftreten gestreifter Individuen im südlichen England ergeben („... but certain populations on the south-coast differ in having more granulate elytra with longitudinal ridges more pronounced than usual", Lindroth 1974: 23). Bevor die Landbrücke zwischen Britannien und dem Kontinent überflutet wurde (vgl. unten), könnte sie von *purpurascens* überschritten worden sein. Eine morphologische Untersuchung der Populationen nördlich und südlich des Ärmelkanals und der Straße von Dover erscheint vor diesem Hintergrund besonders wichtig.

Für *violaceus* s. str. muß eine postglaziale Einwanderung nach Mitteleuropa nicht postuliert werden. Da die Art heute auf Permafrostboden vorkommt (s. oben), ist es wahrscheinlich, daß sie auch während der letzten Eiszeit in Mitteleuropa leben konnte. Für diese Annahme sprechen auch (1) das Vorkommen auf den Britischen Inseln, die mindestens bis 8.700 bp mit dem europäischen Festland über eine Landbrücke ver-

6) Nomenklatur der Höhenstufen nach Ozenda (1988).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

bunden waren (Lang 1994), und (2) die (vermutlich reliktären) Vorkommen im Bereich der Eifel, des Schwarzwaldes und Teilen der nördlichen Alpen (Abb. 1). (3) Die von de Lapouge (1902, 1903) aus dem letzten Interglazial in Belgien angeführten Funde belegen, daß die Nominatform in einer Region Mitteleuropas vorkam, in der sie heute fehlt (in Belgien ist – mit Ausnahme grenznaher Teile der Eifel – nur *purpurascens* nachgewiesen, Desender 1986).

4.2 Die Kontaktzone der beiden Formen

Angesichts des Flügeldecken-Fundes im Vinter Moor (vgl. 4.1) ist es wahrscheinlich, daß *purpurascens* bereits seit langer Zeit in Südwest-Niedersachsen vorkommt. Dies bedeutet jedoch nicht, daß auch der Kontakt zwischen beiden Formen so alt (oder älter) sein muß: Die Übergangspopulationen aus der Ankumer Höhe und dem Wiehengebirge liegen in einem Gebiet, das noch vor ca. 200 Jahren weitgehend entwaldet war und nur wenige Waldreste aufwies. Ein gesichertes Refugialgebiet für Waldarten in der Waldverwüstungsphase ist der Stiftswald Börstel, zu dem auch die Fangstelle 3 Achterbusch gehört. In diesem Wald sind als Reliktarten alter Wälder der Feuersalamander *(Salamandra salamandra)* und der Laufkäfer *Carabus glabratus* nachgewiesen (Aßmann & Kratochwil 1995). Die nächsten südlich gelegenen alten Wälder, die die mittelalterliche und neuzeitliche Waldvernichtung überstanden, finden sich auf dem Gehn (hier auch der Feuersalamander und *Carabus glabratus*, Baehr mdl. Mitt.) und im Wiehengebirge. Damit ist nicht auszuschließen, daß die in dieser Arbeit beschriebenen Übergangspopulationen erst nach den Aufforstungen der letzten 200 Jahre entstanden sind.

Als Beispiel für eine Ausbreitung, bei der es zur Ausbildung einer sekundären Kontaktzone als Folge der neuzeitlichen Aufforstungen kommt, sei hier *Carabus auronitens* angeführt (Terlutter 1990, 1991, Niehues et al. 1996): Aus Refugialräumen, in denen eine Differenzierung erfolgte, breitete sich die Art innerhalb von ca. 100 Jahren aus. Aufgrund des Genflusses entstand dabei ein Gradient von 2 Allozymen einer Hämolymphesterase. Innerhalb von 20 Kilometern verändert sich die Frequenz der betreffenden Elektromorphen um ca. 90%.

Klinale Variabilität, die sich über größere geographische Distanzen erstreckt, ist auf der Ebene von Allozymen bei Laufkäfern (i. w. S.) dreimal beobachtet worden: Jeweils eine Variante von 2 Enzymen, einer Gewebeesterase und der Glukose-6-Phosphat-Isomerase, bildet bei *Carabus punctatoauratus* Häufigkeitsgradienten aus, die sich ca. 150 km in West-Ost-Richtung über das Verbreitungsgebiet der Art in den Pyrenäen erstrecken (Aßmann & Weber 1997). Eine ähnlich große geographische Distanz in der Chesapeake Bay (USA) zeigt die klinale Variabilität von 2 Mannose-Phosphat-Isomerase-Allozymen bei dem Sandlaufkäfer *Cicindela dorsalis* (Aßmann & Vogler 1998). Weder bei *Carabus punctatoauratus* noch bei *Cicindela dorsalis* läßt sich eine Kongruenz zwischen der morphometrischen Differenzierung und der klinalen Variabilität feststellen.

Klinale Variabilität morphometrischer Merkmale wurde bereits aus der Gattung *Carabus* beschrieben: So nimmt die Breite der Aedeagus-Spitze bei *C. lateralis* und *C. lineatus* von West nach Ost zu. In dieser Region variieren klinal auch einige andere Meßstrecken des Exoskeletts (Mossakowski & Weber 1976). Die Rippung der Elytren verändert sich nahezu parallel zur Aedeagus-Spitze im nordspanischen Verbreitungsareal die-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ser beiden *Chrysocarabus*-Arten (Roschen & Mossakowski 1990). Ein wesentlicher Unterschied zu den bei *Carabus violaceus* und *purpurascens* gefundenen Übergangspopulationen stellt sicherlich die große geographische Distanz dar, über die sich die klinale Differenzierung des Flügeldecken-Merkmals ausgebildet hat (ca. 300 km).

Unterschiede im geographischen Ausmaß verschiedener klinaler Differenzierungen können nicht als Hinweis auf die Dauer des Kontaktes interpretiert werden, wenn das Ausmaß des Genflusses wie auch mögliche Selektionsdrucke nicht bekannt sind. Wie Untersuchungen an den Hybrid(isierungs)zonen zahlreicher Arten gezeigt haben, kann die Breite einer Übergangszone für jedes Merkmal unterschiedlich ausfallen (Hewitt 1988).

Unter einer Hybridzone versteht man eine geographische Zone, in der eine oder mehrere Klinen zwischen 2 parapatrischen Taxa ausgebildet sind (Hewitt 1988). Da zumindest für die Merkmale AedB und ElySt entsprechende Übergänge belegt sind und beide Merkmale unabhängig voneinander vererbt werden, kann die Kontaktzone zwischen *violaceus* s. str. und *purpurascens* auch als Hybridzone bezeichnet werden[7].

Die isolierten, von *purpurascens*-Populationen umgebenen *violaceus* s. str.-Vorkommen in Mitteleuropa legen die Vermutung nahe, daß die beiden Formen eine mosaikartige Hybridzone aufweisen[8]. Eine solche räumliche Verteilung von Hybridzonen kann dann entstehen, wenn die Umweltfaktoren mosaikartig verteilt sind, die das Vorkommen der unterschiedlichen Formen bedingen (Harrison 1990). Das Klima könnte ein solcher Faktor sein: In den höheren Lagen der Mittelgebirge, wo *violaceus* s. str.-Populationen nachgewiesen wurden, könnte diese Form eine höhere Fitness aufweisen (dies korrespondiert auch mit der Habitatbindung), während in den wärmeren Tieflagen *purpurascens*-Populationen besser angepaßt sind. In dem Kontaktbereich zwischen beiden Formen sollten dann vergleichbare Übergänge auftreten wie in Nordwest-Deutschland. Nach dieser Erklärung ist Selektion auch verantwortlich dafür, daß während der postglazialen Einwanderung von *purpurascens* keine großräumige Vermischung zwischen beiden Formen erfolgte.

Einen möglichen Hinweis auf die Spuren eines bereits lange währenden Kontaktes zwischen mitteleuropäischen *purpurascens*- und *violaceus* s. str.-Populationen gibt die Breite der Aedeagus-Spitze, die auch bei den Populationen 7 Stemweder Berg und 8 Diersfordter Forst noch breiter ist als bei den Tieren der *purpurascens*-Vergleichsgruppe aus Frankreich. (Tiere aus dem Münsterland und dem Süderbergland zeichnen sich ebenfalls durch relativ hohe AedB-Werte aus, während Tiere aus Spanien und den Cevennen sehr schlanke Aedeagus-Spitzen haben, eigene Beobachtungen).

Um die Hybridzone in Südwest-Niedersachsen besser beschreiben zu können (z. B. hinsichtlich ihrer Ausdehnung), ist es notwendig, weitere Populationen aus dieser Region zumindest an den Aedeagus- und Skulptur-Merkmalen der Elytren zu untersuchen. Eine wesentliche Frage ist außerdem, ob in allen Kontaktzonen Übergangspopulationen auftreten bzw. ob die Breite der Hybridzonen ähnliche Dimensionen aufweist.

7) Erste Ergebnisse zur Differenzierung der Populationen auf Allozym-Niveau belegen ebenfalls die Existenz einer Hybridzone.

8) Aus der Schweiz kennen wir ebenfalls Übergangspopulati

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

4.3 Arten oder Unterarten?

Nach dem biologischen Artkonzept ist eine Entscheidung, ob die allopatrischen Populationen der *Carabus violaceus*-Gruppe Unterarten oder Arten darstellen, dann möglich, wenn Hinweise auf einen Genfluß vorliegen (vgl. Mayr 1975). Das wäre der Fall, wenn in einer Kontakt- bzw. Hybridzone stabile Übergangspopulationen und nicht nur gelegentlich Hybride auftreten.

Solche Übergangspopulationen sind im Bereich der Ankumer Höhe und des westlichen Wiehengebirges jetzt für beide Formen beschrieben worden. Über die Stabilität der betreffenden Populationen kann kein Zweifel bestehen, da sie – nach eigenen Beobachtungen – seit über 15 Jahren mit den beschriebenen morphometrischen Eigenschaften existieren.

Nach dem biologischen Artkonzept sind deshalb *violaceus* s. str. und *purpurascens* als Unterarten einer Art, *Carabus violaceus*, anzusehen (vgl. Mayr 1975: 178, Ridley 1996).

Dank

Unser herzlicher Dank für das Überlassen von Fängen oder fruchtbare Diskussionen zu Inhalten dieser Arbeit gilt:
Dipl.-Biol. Uwe Fuellhaas, Osnabrück; Frank Forman, Bohmte; Dipl.-Biol. Anja Hirschfelder, Belm; Dr. Heinrich Hirschfelder, Osnabrück; Dr. Lothar Ivanovs, Hannover; Dr. Hans-Konrad Nettmann, Bremen; Dr. Oliver Nolte, Heidelberg; Heinz-Otto Rehage, Biologische Station Heiliges Meer; Sigmund Scharf, Wesel; Dr. Heinrich Terlutter, Osnabrück; Werner Starke, Warendorf; Dipl.-Biol. Ansgar Suntrup, Meppen (jetzt Hannover).

Literatur

Aßmann, T. (1995): Zur Populationsgeschichte der Laufkäfer *Carabus punctatoauratus* Germar und *Carabus auronitens* Fabricius (Coleoptera, Carabidae): Über Endemismus in eiszeitlichen Refugialräumen und postglaziale Arealausweitung. – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 20/21: 225-273.

Aßmann, T., Nolte, O. & Reuter, H. (1994): Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). – In: Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M. L. & Maelfait, J.-P. (eds.): Carabid beetles, ecology and evolution, Kluwer Academic Press: Dordrecht, Boston, London: 3-9.

Aßmann, T. & Kratochwil, A. (1995): Biozönotische Untersuchungen in Hudelandschaften Nordwestdeutschlands – Grundlagen und erste Ergebnisse. – Osnabrücker Naturwiss. Mitt. 20/21: 275-337

Aßmann, T. & Vogler, A. (1998): Allozyme differentiation at the population level in *Cicindela dorsalis*: congruence and divergence with DNA and morphometric data. (submitted)

Aßmann, T. & Weber, F. (1997): On the allozyme differentiation of *Carabus punctatoauratus* Germar (Coleoptera, Carabidae). – J. Zool. Syst. Evol. Research 34: 33-43.

Blumenthal, C. L. (1961): Die Laufkäfer der Lüneburger Heide, Teil III, Zur Verbreitung des *Carabus violaceus* L. in Nordwestdeutschland. – Zeitschr. der Arbeitsgemeinschaft österr. Entomologen 13 (1): 24-27

Blumenthal, C. L. (1965): Die Laufkäfer der Lüneburger Heide, Teil IV, Beitrag zur Verbreitung des *Carabus violaceus* L. und seiner Subspezies *purpurascens* F. – Beitr. z. Naturkde. Nieders. 18 (4): 95-98.

Blumenthal, C. L. (1976): 4. Gattung: *Carabus* Linné 1758. – In: Freude, H. (ed.): 1. Fam. Carabidae. – In: Freude, H., Harde, K. W. & Lohse, G. A. (eds.): Die Käfer Mitteleuropas. Goecke & Evers: Krefeld, 24-45.

Blumenthal, C. L., Neudecker, C. & Neumann, U. (1977): *Carabus violaceus* L. in der Rheinprovinz. – Decheniana, Beiheft 20: 10-21.

Bortz, J. (1993): Statistik. 753 S. – Springer: Berlin u. a.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Breuning, S. (1932-1937): Monographie der Gattung *Carabus* L. – Best. Tab. europ. Col. 105-111: 1-1610. Edmund Reitter's Nachf. Emmerich Reitter: Troppau.

Desender, K. (1986): Distribution and ecology of carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae), Part 1, species 1-80. – Inst. Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Documents de travail 26: 1-30.

Deuve, T. (1994): Une classification du genre *Carabus*. 296 S. – Sciences Nat: Venette.

Dülge, R. (1992): Die Carabidenfauna (Coleoptera: Carabidae) ausgewählter Geestwälder nördlich von Bremen. – Abh. Naturw. Verein Bremen 42 (1): 95-111.

Eidam, P. (1941): *Carabus violaceus* L. und *purpurascens* F. – Entomol. Blätter 37 (1): 45-46.

Elias, S. A. (1994): Quaternary insects and their environments. 284 S.- Smithsonian Institution Press: Washington und London.

Foret, J. & Leplat, J. (1995): Les Carabes de France. 320 S. – Sciences Nat: Venette.

Frenzel, B. (1980): Das Klima der letzten Eiszeit in Europa. – In: Oeschger, H., Messerli, B. & Svilar, M. (eds.): Das Klima. Springer, Berlin: 45-63.

Futuyma, D. J. (1990): Evolutionsbiologie. 679 S. – Birkhäuser: Basel.

Gersdorf, E. & Kuntze, K. (1957): Zur Faunistik der Carabiden Niedersachsens. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover 103: 101-136.

Giers, E. (1971): Die Habitatgrenzen der Carabiden (Coeloptera, Insecta) im Melico-Fagetum des Teutoburger Waldes. Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westf. 35 (3): 1-36.

Gries, B., Mossakowski, D. & Weber, F. (1973): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera *Cychrus, Carabus* und *Calosoma*. Abh. Landesmus. Naturk. Münster 33 (2): 1-79.

Harrison, R. G. (1990): Hybrid zones: windows on evolutionary process. – Oxford Surv. Evol. Biol. 7: 69-128.

Hellbernd-Tiemann, L. (1994): Laufkäfer. – Unveröff. Gutachten im Auftrag der Alfred-Toepfer-Akademie (NNA), Schneverdingen: 42 S.

Henseler, C. (1940): *Carabus violaceus* L. und *purpurascens* F. in Deutschland (Altreich). – Entomol. Blätter 36 (5): 152-157.

Hewitt, G. (1988): Hybrid zones – natural laboratories for evolutionary studies. – Trends Ecol. Evol. 3 (7): 158-167

Holdhaus, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. 493 S. – Universitätsverlag: Innsbruck.

Horion, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer, Bd. 1 Adephaga. 463 S. – Goecke & Evers: Krefeld.

Kramm, E. (1978): Pollenanalytische Hochmooruntersuchungen zur Floren- und Siedlungsgeschichte zwischen Ems und Hase. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westf. 40 (4): 1-49.

Kryzhanovskij, O. L., Belousov, I. A., Kabak, I. I., Kataev, B. M., Makarov, K. V. & Shilenkov, V. G. (1995): A checklist of the ground-beetles of Russia and adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). 271 S. – Pensoft Publishers: Sofia, Moskau.

Lang, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. 462 S. – Gustav Fischer, Jena.

Lapouge, G. de (1902): Degré d'évolution du genre Carabus à l'époque du pléistocène moyen. – Bull. Soc. Sc. & Med. Ouest 11: 548–564.

Lapouge, G. de (1903): Carabes de la tourbe des Alluvions anciennes et de Soignies. – Ann. Soc. Ent. Belg. 47: 227–240.

Lindroth, C. H. (1945): Die fennoskandischen Carabidae. I. Spezieller Teil. – Göteborgs Kungl. Vet. Vitterh. Samh. Handl., Ser. B. 1: 1-709.

Lindroth, C. H. (1974): Coleoptera, Carabidae. – Handbooks for the identification of British insects 4 (2): 1-148.

Lindroth, C. H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. – Fauna Entomologica Scandinavia 15 (1): 1-225.

Marggi, W. A. (1992): Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae), Teil 1 (Text) und Teil 2 (Verbreitungskarten). – Documenta Faunistica Helveticae, 13 (1): 1-477, 13 (2): 1-243.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. 370 S. – Parey: Hamburg und Berlin.

Mossakowski, D. & Weber, F. (1976): Chromosomale und morphometrische Divergenz bei *Carabus lineatus* und *C. splendens* (Carabi-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

dae). I. Ein Vergleich sympatrischer und allopatrischer Populationen. – Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 14: 280-291.

Niehues, F.-J., Hockmann, P. & Weber, F. (1996): Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian Lowlands (Coleoptera, Carabidae). – Ann. Zool. Fennici 33: 85-96.

Ozenda, P. (1988): Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. 353 S. Fischer: Stuttgart.

Pott, R. (1995): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 622 S. – Ulmer: Stuttgart.

Ridley, M. (1996): Evolution. 719 S. – Blackwell: Cambridge, Massachusetts.

Roschen, A. & Mossakowski, D. (1990): Die geographische Variabilität der Elytren-Rippung im *Carabus lineatus-splendens*-Komplex (Coleoptera, Carabidae). – Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 7: 663-669.

Sperlich, D. (1988): Populationsgenetik. 240 S. – Fischer: Stuttgart.

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: Stork, N. E. (ed.): The role of ground beetles in ecology and environmental studies: 359-364. Intercept: Andover, Hampshire.

Terlutter, H. (1991): Morphometrische und elektrophoretische Untersuchungen an westfälischen und südfranzösischen *Carabus auronitens*-Populationen (Col. Carabidae): Zum Problem der Eiszeitüberdauerung in Refugialräumen und der nacheiszeitlichen Arealausweitung. – Abh. Westfäl. Mus. Naturkde. 53 (3): 1-111.

Turin, H., Casale, A., Kryzhanovskij, O. L., Makarov, K. V. & Penev, L. D. (1993): Checklist and atlas of the genus *Carabus* Linnaeus in Europe (Coleoptera, Carabidae). 79 S. Backhuys: Leiden.

Vossel, E. & Aßmann, T. (1995): Die Chilopoden, Diplopoden und Carabiden unterschiedlich genutzter Waldflächen bei Bentheim (Südwest-Niedersachsen): Vergleich eines Wirtschaftshochwaldes mit zwei ehemaligen Hudewäldern. – Drosera '95 (2): 127-143.

Washburn, A. L. (1979): Geocryology. A survey of periglacial processes and environments. – Edward Arnold, Norwich.

Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit. 207 S. – Parey: Berlin und Hamburg.

Zaballos, J. P. & Jeanne, C. 1994: Nuevo Catalogo de los Carabidos (Coleoptera) de la Peninsula Iberica. – Monografias Sociedad Entomológica Aragonesa 1: 1-159.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Anhang

Liste mit Meßwerten (in mm) der morphometrisch bearbeiteten Käfer.

Tier Nr.	FldL	FldB	HschBm	HschBh	HschLm	HschLr	AedB	AedV	ElySt
purpurascens-Vergleichsgruppe									
Forêt d'Iraty									
481	17,43	5,45	6,94	5,23	5,29	6,62	0,22	0,22	2
482	17,11	5,04	6,16	4,60	5,20	5,92	0,23	0,23	2
483	17,82	5,32	6,47	4,95	5,36	6,43	0,20	0,18	2
484	17,11	5,36	6,55	5,23	5,48	6,43	0,21	0,21	2
485	17,27	5,04	6,79	5,46	5,48	6,17	0,25	0,25	2
486	17,58	5,29	6,94	4,88	5,36	6,39	0,18	0,18	2
487	18,06	5,42	7,29	5,30	5,61	6,80	0,22	0,21	2
488	17,43	5,07	6,67	4,91	5,04	6,39	0,18	0,18	2
489	17,43	5,16	6,86	4,80	5,04	6,43	0,20	0,20	2
490	17,58	5,10	6,71	4,91	5,42	6,49	0,21	0,21	2
Forêt d'Écouves									
161	18,37	5,29	7,41	5,46	5,73	6,74	0,21	0,20	2
162	18,06	5,61	7,18	5,27	5,67	6,87	0,21	0,21	2
163	16,64	5,29	7,02	5,07	5,29	6,30	0,20	0,20	2
164	16,49	5,04	6,47	4,80	4,79	5,80	0,21	0,21	2
violaceus-Vergleichsgruppe									
Hüttener Berge									
201	13,11	4,66	5,62	4,52	3,94	4,69	0,31	0,23	0
202	14,92	5,13	6,40	4,76	4,79	5,54	0,30	0,25	0
203	16,49	5,48	6,90	4,88	4,91	6,17	0,36	0,29	0
Balksee									
521	16,96	5,17	6,71	4,68	5,17	5,92	0,33	0,23	0
522	16,96	5,54	7,10	4,68	5,04	6,30	0,33	0,29	0
523	17,98	5,67	7,41	5,27	5,36	6,55	0,29	0,27	0
Slupsk									
561	14,76	4,85	5,77	4,68	4,73	4,98	0,35	0,25	0
562	16,64	5,48	6,44	4,99	5,04	5,80	0,31	0,25	0
563	15,39	5,04	6,08	4,68	4,50	5,32	0,33	0,23	0
Brasov									
601	15,86	5,29	7,18	5,30	5,36	6,24	0,38	0,30	0
602	15,86	5,48	6,55	4,84	4,54	5,67	0,43	0,31	0
Pinnower See									
641	16,96	5,67	7,14	5,07	5,48	6,43	0,36	0,26	0
642	17,11	5,61	7,18	5,19	5,36	6,30	0,30	0,26	0
643	17,74	5,54	7,41	5,69	5,61	6,49	0,39	0,29	0
1 Sprakeler Holz									
241	16,49	5,67	7,18	5,15	5,29	6,05	0,34	0,26	0
242	16,96	5,54	6,94	5,07	5,17	6,17	0,31	0,26	0
243	17,43	5,36	6,94	5,23	5,29	6,24	0,34	0,25	0
244	16,01	5,17	6,83	4,88	5,17	6,08	0,31	0,27	0
245	16,64	5,48	6,67	5,07	5,04	6,05	0,31	0,23	0
246	16,01	5,17	6,55	4,88	5,04	5,95	0,31	0,25	0
247	16,80	5,36	6,86	5,30	5,17	6,24	0,25	0,21	0
248	17,43	5,83	7,02	5,23	5,29	6,30	0,33	0,25	0
249	16,49	5,58	6,94	5,15	5,20	5,99	0,34	0,27	0
250	17,27	5,48	7,10	5,27	5,42	6,30	0,33	0,27	0
251	16,88	5,29	6,63	4,91	5,17	6,08	0,29	0,25	0
252	16,33	5,42	6,40	4,68	5,04	6,05	0,30	0,23	0
253	17,43	5,48	7,02	4,99	5,23	6,24	0,30	0,23	0
254	16,33	5,36	6,71	5,07	4,98	5,86	0,29	0,21	0

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Liste mit Meßwerten (in mm) der morphometrisch bearbeiteten Käfer.

Tier Nr.	FldL	FldB	HschBm	HschBh	HschLm	HschLr	AedB	AedV	ElySt
1 Sprakeler Holz									
255	16,49	5,23	6,79	4,91	5,29	6,27	0,28	0,23	0
256	16,64	5,42	6,86	4,91	5,29	6,24	0,29	0,22	0
257	15,54	5,10	6,40	5,03	4,91	5,73	0,33	0,25	0
258	16,01	5,04	6,63	4,68	4,79	5,99	0,30	0,25	0
2 Geestmoor									
441	16,64	5,42	6,79	4,95	5,17	6,24	0,23	0,22	2
442	16,01	5,10	6,59	4,60	4,91	5,76	0,26	0,23	2
443	15,23	4,73	6,01	4,33	4,25	5,20	0,24	0,22	2
444	17,11	5,42	6,94	4,76	5,10	6,17	0,25	0,23	1
445	16,33	4,79	6,12	4,41	4,47	5,61	0,24	0,23	2
446	16,33	5,29	6,75	4,68	4,66	6,05	0,28	0,25	2
447	16,96	5,17	6,55	4,80	4,98	6,05	0,26	0,23	1
448	16,01	5,23	6,67	4,60	4,73	5,48	0,25	0,23	2
449	16,33	5,17	6,32	4,76	4,60	5,73	0,23	0,22	2
450	14,92	4,73	6,16	4,21	4,41	5,36	0,24	0,23	1
451	15,86	5,29	6,63	4,68	4,73	5,54	0,25	0,23	2
452	17,11	5,54	6,86	4,84	5,04	5,99	0,27	0,25	1
3 Achterbusch									
1	15,39	5,54	6,86	4,91	4,79	5,95	0,30	0,23	0
2	16,33	5,36	6,94	5,23	5,10	6,30	0,36	0,31	1
3	15,86	5,42	6,71	4,99	4,95	5,92	0,33	0,25	0
4	15,23	5,42	6,86	4,68	4,79	6,05	0,40	0,31	0
5	16,01	5,42	6,71	4,84	4,85	6,05	0,34	0,27	0
6	16,64	5,54	7,25	5,07	5,20	6,43	0,30	0,25	0
7	16,49	5,36	6,63	5,15	5,04	6,11	0,34	0,29	0
8	15,86	5,36	6,63	4,60	4,91	5,99	0,27	0,22	0
9	16,96	5,73	7,33	5,19	5,36	6,39	0,36	0,29	0
10	15,78	5,42	6,79	4,60	4,73	5,92	0,35	0,29	0
11	14,44	5,04	6,32	4,68	4,28	5,36	0,27	0,23	0
12	16,17	5,36	6,86	4,68	4,91	5,99	0,34	0,27	0
13	15,94	5,73	7,18	5,07	4,95	6,05	0,34	0,29	0
14	16,33	5,67	6,86	4,95	4,79	6,05	0,32	0,25	0
15	14,99	5,23	7,02	4,68	4,47	5,61	0,30	0,25	0
16	16,49	5,86	7,10	5,23	5,04	6,17	0,38	0,30	0
17	16,01	5,42	7,18	4,80	4,66	6,11	0,31	0,27	0
4 Maiburg									
121	16,64	5,51	7,22	4,84	4,91	6,05	0,27	0,25	2
122	16,01	5,67	6,86	4,99	4,98	6,17	0,36	0,25	1
123	17,11	5,36	6,94	5,23	5,07	6,11	0,36	0,27	1
124	17,66	5,86	7,49	5,30	5,29	6,36	0,27	0,25	1
125	16,80	5,67	7,02	5,50	5,42	6,24	0,33	0,25	2
126	14,29	4,54	5,70	4,45	4,06	4,66	0,26	0,26	2
127	15,86	5,76	7,64	5,38	5,42	6,55	0,27	0,22	1
128	16,17	5,29	6,86	5,27	5,17	5,92	0,27	0,23	1
129	16,49	5,42	6,59	4,91	5,04	5,99	0,29	0,21	1
130	16,96	5,80	6,86	5,23	5,20	5,80	0,31	0,25	0
131	17,27	5,73	7,22	5,30	5,04	6,05	0,31	0,25	0
132	15,86	5,04	6,63	4,60	4,73	5,61	0,26	0,23	0
133	17,04	5,32	6,79	5,15	5,10	5,92	0,27	0,25	2
134	17,35	5,73	6,86	5,07	4,79	5,99	0,26	0,23	2
135	16,80	5,54	7,41	5,07	5,04	6,02	0,39	0,27	2
136	16,64	5,48	7,14	5,27	5,13	5,95	0,25	0,22	1
137	16,56	5,23	6,28	5,07	4,85	5,67	0,30	0,23	1

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Liste mit Meßwerten (in mm) der morphometrisch bearbeiteten Käfer.

Tier Nr.	FldL	FldB	HschBm	HschBh	HschLm	HschLr	AedB	AedV	ElySt
5 Kalkrieser Berg									
81	18,06	5,99	6,79	5,19	5,29	6,24	0,30	0,30	0
82	16,80	5,61	6,36	5,07	5,04	5,99	0,29	0,29	1
83	16,49	5,54	6,28	5,23	4,98	5,67	0,23	0,21	0
84	17,11	5,54	6,71	4,91	5,13	6,11	0,30	0,26	1
85	17,90	5,73	7,02	5,42	5,36	6,33	0,27	0,22	1
86	16,64	5,29	6,63	5,07	4,79	5,92	0,22	0,22	0
87	17,11	5,73	6,63	5,38	5,17	6,05	0,27	0,25	0
88	15,23	4,95	6,24	4,68	4,73	5,48	0,27	0,22	1
89	17,11	5,42	6,71	5,15	5,39	6,17	0,26	0,21	0
90	15,86	5,17	6,51	5,15	4,95	5,99	0,31	0,30	1
6 Penter Knapp									
321	17,90	5,73	6,86	5,23	5,29	6,43	0,26	0,26	2
322	16,33	5,54	6,79	5,19	5,10	6,05	0,23	0,21	1
323	17,90	5,61	6,79	5,30	5,48	6,24	0,26	0,26	0
324	17,51	5,45	7,02	5,23	5,23	6,14	0,27	0,26	2
325	17,58	5,73	6,71	4,99	5,29	6,30	0,27	0,26	0
326	16,49	5,10	6,32	4,84	4,91	5,86	0,26	0,23	2
327	17,11	5,67	6,55	5,30	5,36	6,17	0,23	0,21	1
328	17,27	5,23	6,32	4,88	4,98	5,92	0,26	0,23	2
329	14,92	4,73	5,85	4,49	4,79	5,36	0,21	0,20	2
330	16,17	5,36	6,32	4,99	4,91	5,83	0,26	0,23	1
331	17,43	5,67	6,79	5,30	5,36	6,11	0,29	0,26	2
332	16,33	5,20	6,55	4,91	4,85	5,89	0,40	0,35	2
7 Stemweder Berg									
281	19,00	6,27	8,07	5,85	5,80	6,93	0,29	0,26	2
282	18,84	5,86	7,41	5,38	5,54	6,49	0,25	0,25	2
283	18,06	5,92	7,57	5,23	5,54	6,62	0,23	0,23	2
284	17,74	5,51	7,18	5,30	5,23	6,24	0,22	0,22	2
285	17,58	5,61	7,06	5,23	5,61	6,46	0,25	0,23	2
286	16,80	5,36	6,71	4,99	5,23	6,11	0,25	0,22	2
287	19,78	6,36	7,96	5,77	5,86	6,87	0,29	0,29	2
288	18,53	6,05	7,33	5,38	5,61	6,36	0,25	0,25	2
289	17,27	5,54	6,94	5,15	5,54	6,36	0,26	0,25	2
290	17,90	5,61	7,33	5,62	5,36	6,17	0,26	0,26	2
291	17,74	5,64	7,10	5,07	5,48	6,30	0,29	0,29	2
292	17,11	5,48	6,71	5,15	5,36	6,24	0,27	0,26	2
293	18,84	5,99	7,57	5,62	5,73	6,36	0,25	0,25	2
294	18,37	6,05	7,49	5,54	5,48	6,27	0,29	0,26	2
8 Diersfordter Forst									
41	17,27	5,54	6,86	4,91	5,36	6,11	0,25	0,25	2
42	16,80	5,04	6,36	4,68	5,17	5,80	0,21	0,20	2
43	18,21	5,54	7,18	5,19	5,48	6,43	0,26	0,24	2
44	17,90	5,86	7,18	5,30	5,10	6,24	0,23	0,23	2
45	17,35	5,54	6,86	5,03	5,29	6,30	0,24	0,24	2
46	18,61	5,86	7,41	5,23	5,54	6,68	0,23	0,23	2
47	18,84	5,48	7,61	5,58	5,54	6,62	0,26	0,26	2
48	19,00	5,92	7,41	5,23	5,61	6,74	0,26	0,26	2
49	18,84	5,73	6,87	5,15	5,64	6,30	0,27	0,27	2
50	19,15	6,24	7,33	5,62	5,92	6,80	0,27	0,27	2
51	18,21	5,86	7,45	5,54	5,54	6,68	0,25	0,25	2
52	17,90	5,67	7,02	4,91	5,48	6,43	0,26	0,26	2
53	19,00	5,67	7,49	5,15	5,67	6,77	0,31	0,29	2

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Aßmann [Assmann] Thorsten, Schnauder Cornelia

Artikel/Article: Morphometrische Untersuchungen an einer Kontaktzone zwischen Carabus (Megodontus) violaceus und purpurascens (Coleóptera, Carabidae) in Südwest- Niedersachsen 111-138