

Populationsgenetische Untersuchungen an der Laufkäferart *Carabus granulatus* in Westfalen

Britta Horstmann & Thomas Reimann, Berlin

Der Inhalt dieser Publikation ist eine gekürzte Fassung der Dissertation von Britta Horstmann mit dem Titel „Differenzierung an polymorphen Enzymloci – das Resultat von Drift oder Selektion? Freilanduntersuchungen an den Laufkäferarten *Carabus granulatus* und *Carabus auronitens*“. Die Dissertation wurde in der AG von Herrn Prof. F. Weber am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik an der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster angefertigt.

Wir danken Herrn Prof. Dr. F. Weber vor allem für seine fachliche, aber auch für seine tatkräftig-zupackende Unterstützung bei der Erhebung und Auswertung der hier vorgestellten Untersuchungsergebnisse. Ohne seine Ausdauer, seine intensive Diskussionsbereitschaft und seine stetige Ansprechbarkeit wäre diese Arbeit nicht entstanden.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	5
Summary	6
1. Einleitung	8
2. Material und Methode	8
2.1. Verbreitung, Biologie und Genetik der Art von <i>Carabus granulatus</i>	8
2.2. Untersuchungsgebiet Koepe	10
2.2.1. Benennung der Fundstellen und Struktur des Gebietes	10
2.2.2. Geographische Lage und Vegetation	11
2.2.3. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm.	13
2.2.4. Individuenanzahlen und Größe der besammelten Flächen	13
2.3. Freilandexperiment Rieselfelder	14
2.3.1. Geographische Lage und Vegetation	14
2.3.2. Gehegeaufbau	15
2.3.3. Besetzung der Gehege und Herkunft der Tiere	16
2.3.4. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm	16
2.4. Weiter entfernte <i>Carabus granulatus</i> -Fundstellen	17
2.5. Elektrophoresen	19
2.5.1. Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI)	19
2.5.2. Hämolympfabnahme, Aufbewahrung der Proben	21
2.5.3. Durchführung und Auswertung der Elektrophoresen	22
2.6. Statistische Tests	23
3. Ergebnisse	27
3.1. Der GPI-Polymorphismus bei <i>Carabus granulatus</i> in Westfalen	27
3.1.1. Alloenzymvarianten an den einzelnen Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe	27

3.1.2.	Räumliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres im Wald Koepe	30
3.1.3.	Zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren im Wald Koepe	32
3.1.4.	Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilung der Allelhäufigkeiten	35
3.1.5.	Vergleich der Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe mit weiteren Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und mit weiter entfernten Fundstellen	37
3.1.6.	Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und Inzuchtkoeffizient	41
3.1.7.	F_{ST} -Werte	44
3.1.8.	Clusteranalyse	48
3.1.9.	Kleinräumige, zeitlich instabile Differenzierungen im Wald Koepe ..	53
3.1.10.	Zusammenfassung der populationsgenetischen Befunde zum GPI- Polymorphismus bei <i>Carabus granulatus</i> in Westfalen	55
3.2.	Experimentelle Analyse des Verhaltens verschiedener Gpi-Genotypen in Gehegepopulationen von <i>Carabus granulatus</i>	57
3.2.1.	Fragestellungen	57
3.2.2.	Individuenanzahlen und Genpoole	58
3.2.3.	Intrasaisonale Analyse	59
3.2.3.1.	Anmerkungen zur Zusammenfassung der einzelnen Gruppen	59
3.2.3.2.	Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten	60
3.2.3.3.	Saisonalität	69
3.2.3.4.	Diurnale Aktivitätsverteilung: Anteile von Tag- und Nachtfängen	77
3.2.3.5.	Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität	90
3.2.3.6.	Körpergewichte	99
3.2.4.	Intersaisonale Analyse: Reproduktions- und Überlebensraten	108
3.2.5.	Zusammenfassung der Ergebnisse des Gehegeexperimentes im Untersuchungsgebiet Rieselfelder	110
4.	Diskussion	112
4.1.	Methodenkritik	112
4.1.1.	Entnahme von Tieren aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss auf die nachfolgend gemessenen Allelfrequenzen	112
4.1.2.	Geringe Überlebensraten der Gehegepopulationen im Untersuchungsgebiet Rieselfelder	113
4.1.3.	Vor- und Nachteile bei der Analyse von Allozymdaten	114
4.2.	Der GPI-Polymorphismus von <i>Carabus granulatus</i> : genetische Differenzierung durch Drift oder Selektion?	115
4.3.	Ein Populationsmodell für <i>Carabus granulatus</i> : „chaotic genetic patchiness“ ?	130
5.	Literaturverzeichnis	137

Zusammenfassung

Untersucht wurde der Polymorphismus der Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI) bei *Carabus granulatus*. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, in autochthonen bzw. translozierten Populationen räumliche und zeitliche Veränderungen der Allelfrequenzen zu analysieren und diejenigen Prozesse zu ermitteln, die diese Veränderungen hervorrufen.

Am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* tritt in westfälischen Populationen ein ausgeprägter Polymorphismus auf. In Hämolympfproben sind mittels nativer Polyacrylamid-Elektrophorese bis zu 18 GPI-Varianten unterscheidbar. – Für die Analyse kleinräumiger Differenzierungen wurden in acht aufeinander folgenden Wintern (1991/92 bis 1998/99) aus punktuell verteilten Aufsammlungen je 15 bis 61 Individuen gesammelt und hinsichtlich der auftretenden GPI-Varianten untersucht. Die Tiere wurden in ihren Winterquartieren in einem eng begrenzten Gebiet in der Nähe der Stadt Münster gesammelt (Flächengröße ca. 500m x 500m; Entfernung zwischen den Aufsammlungen 125 m bis 500 m). Das Untersuchungsgebiet besteht aus einem Mosaik kleiner Wälder, einer Landwehr und landwirtschaftlich genutzter Flächen. Alle in westfälischen Populationen auftretenden GPI-Varianten waren im Untersuchungsgebiet nachweisbar; in einer punktuellen Aufsammlung maximal 16. Es wurden signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen z.T. sehr eng benachbarten (nur 125 m voneinander entfernten) Aufsammlungen in demselben Jahr sowie zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle in verschiedenen Jahren mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor festgestellt. Die räumlichen Unterschiede ließen kein Muster erkennen und waren zeitlich nicht konstant: Unterschiede konnten nach nur einem Jahr nivelliert sein bzw. von einem bis zum nächsten Jahr neu entstehen. Es waren variierende Allelkombinationen für die Unterschiede verantwortlich. Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht traten in drei punktuellen Aufsammlungen auf (es wurde der Inzukt-koeffizient nach Weir berechnet sowie der Chi-Quadrat-Anpassungstest durchgeführt). Die F_{ST} -Werte (0,0041 bis 0,0203) zeigten nur relativ geringe, z.T. aber signifikante räumliche Differenzierungen an. – Für die Analyse großräumiger Differenzierungen wurden 276 Individuen von drei weiteren, 10 bis 80 km entfernten westfälischen Fundstellen untersucht. Auch die weiter entfernten Aufsammlungen waren signifikant differenziert, der Grad der Differenzierung nahm nicht mit der geografischen Distanz zu. Clusteranalysen offenbarten keine Regelmäßigkeiten: räumlich weiter entfernte Aufsammlungen clusterten nicht häufiger auf getrennten Ästen als die räumlich eng benachbarten Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes nahe Münster.

Um ein mögliches Einwirken der Selektion auf die Allelfrequenzen am Gpi-Locus zu prüfen, wurden *Carabus granulatus*-Individuen mit bekanntem GPI-Phänotyp in zwei Rundgehegen (Durchmesser 20m) ausgesetzt. Das Untersuchungsgebiet, eine mäßig feuchte Mähwiese, entsprach erfahrungsgemäß den Habitatsprüchen von *Carabus granulatus*. Es wurden im Frühjahr 1997 je 50 und im folgenden Frühjahr je 30 individuell markierte Individuen (jeweils gleich viele Weibchen und Männchen) in die Gehege eingesetzt. In beiden Jahren wurden in ein Gehege Träger von in Westfalen relativ häufigen Gpi-Allelen, in das andere Gehege Träger von in Westfalen relativ seltenen Gpi-Allelen eingesetzt. Mittels regelmäßiger Fallenfänge wurden die folgenden individuellen Parameter der imaginalen Entwicklung und des imaginalen Verhaltens gemessen: Intensität, diurnale Verteilung und Temperaturabhängigkeit der lokomotorischen Aktivität, saisonaler Erst- und Letztfang, Gewichtsentwicklung und Überlebensrate. Zusätzlich erfolgte eine Abschätzung der Reproduktionsrate. Es wurden zwischen

den beiden Gehegebeständen, zwischen homo- und heterozygoten Tieren bzw. zwischen Individuengruppen mit unterschiedlicher Allelausstattung gelegentliche Unterschiede bezüglich der untersuchten Parameter gemessen. Regelmäßige Unterschiede in Abhängigkeit vom Genotyp wurden jedoch nicht beobachtet. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der eingesetzten adulten Tiere war relativ gering. In beiden Untersuchungsjahren war bei sehr kleiner mittlerer Reproduktionsrate der Unterschied zwischen den geschätzten individuellen Reproduktionsraten auffällig groß. Auch in der am Ort der Gehegeuntersuchung lebenden autochthonen Population wurden relativ große jährliche Schwankungen der Individuenanzahl festgestellt.

Die Befunde zum GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* werden bezüglich möglicher Selektionswirkungen diskutiert. Es liegen keine eindeutigen Hinweise auf Adaptationen vor, der untersuchte Polymorphismus scheint selektionsneutral bzw. quasi-neutral zu sein. Für *Carabus granulatus* wird ein Populationsmodell entwickelt (Abb. 32), das kleinräumige, zeitlich instabile Differenzierungen allein durch wiederholte Driftereignisse erklärt. Nach diesem Modell bilden sich innerhalb einer lokalen Population während der Reproduktionsphase punktuell verteilte reproduktive Gruppen (breeding units), die nur einen Ausschnitt der genetischen Variabilität der lokalen Gruppe aufweisen. Die Nachkommen der einzelnen breeding units bleiben während der larvalen Entwicklung, der postecdysialen Reifungsphase und im Winterquartier mehr oder weniger isoliert. Zu Beginn der nächsten Reproduktionsphase durchmischen sich jedoch zunächst die Nachkommen verschiedener breeding units des Vorjahres, bevor neue erfolgreich reproduzierende punktuell verteilte Kleingruppen entstehen. Es resultiert ein mit dem aus der Literatur übernommenen Begriff „chaotic genetic patchiness“ anschaulich beschriebenes Muster extrem instabiler genetischer Differenzierungen.

Summary

This study examines the polymorphism at the gene locus encoding glucose-6-phosphate-isomerase (GPI) for *Carabus granulatus*. Its aim is to analyse spatial and temporal changes of allele frequencies in autochthonous and translocated populations and to determine the processes which cause these changes.

There is a distinct polymorphism at the Gpi-locus of *Carabus granulatus* in Westphalian populations. In hemolymph extracts up to 18 variants can be distinguished after segregation by native polyacrylamid-electrophoresis. - In order to analyse the differences in a highly restricted area between 15 and 61 individuals were collected in eight consecutive winter seasons (1991/92 to 1998/99) and examined concerning the GPI-variants present. Specimens were collected in their winter habitats located on the periphery of the city of Münster (area-size about 500m x 500 m; distance between two samples from 125m to 500 m). The investigation area consists of a mosaic of small woods, a 'landwehr' (former line of fortification) and farmland. All GPI-variants known from other Westphalian populations were detected in the investigation area – up to a maximum of 16 in one sample. Significant differences in allele frequencies were found between neighbouring sites (only 125 m apart) dating from the same year as well as between samples from the same location in different years applying the chi-squared test according to Brandt & Snedecor. Spatial differences revealed no pattern and were temporally unstable: in some cases differences evened out after one year, in other cases new differences appeared from one year to the next. Differences were caused by varying

alleles. Deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium were found in three cases in spot-samples (inbreeding coefficient according to Weir and the chi-squared test of goodness of fit). F_{ST} -values varied between 0,0041 and 0,0203; they indicated small but in some cases significant spatial differences. - To assess larger-scale differences 276 individuals from remoter sites (at a distance between 10 and 80 km) were analysed. These samples were significantly differentiated, too, but the degree of differentiation did not increase with geographical distance. The clusters of similarity revealed no pattern: samples from far-away sites did not cluster more often on different branches than samples from neighbouring sites within the Münster area.

To clarify whether the allele frequencies of the Gpi-locus are subject to selection pressure, *Carabus granulatus* individuals with known Gpi-phenotype were translocated into two enclosures (20m in diameter). The investigation area, a moderately wet meadow, was known to fit the habitat requirements of *Carabus granulatus*. In the spring season of 1997 50 individuals and in the following spring season once again 30 individuals were introduced into each enclosure (balancing the number of males and females). In both years one enclosure received individuals carrying Gpi-alleles relatively frequent in Westphalian populations, the other enclosure was set aside for relatively rare Gpi-alleles. By means of regular catches the following parameters of imaginal development and imaginal behaviour were measured individually: intensity, diurnal distribution and temperature-dependence of locomotion activity, first und last seasonal catch, body weight, and survival rate. Additionally, the reproduction rate was assessed. Results show occasional differences between the two enclosure populations, between homo- and heterozygous individuals as well as between groups differentiated by Gpi-allele variants concerning all parameters examined. Constant differences dependent on the Gpi-genotype were not found, however. The survival probability of the newly introduced adults was relatively low. During the entire research period the average reproduction rates were very low, although the differences between the estimated individual reproduction rates were strikingly high. In addition, the autochthonous population living in the investigation area showed relatively large fluctuations in the number of individuals from year to year.

Findings are discussed from the viewpoint of possible selection effects. No evidence of adaptations was found, the examined polymorphisms seem to be neutral or quasi-neutral. For the Gpi-polymorphism of *Carabus granulatus* a population model (Abb.32) is developed which explains locally and temporally unstable differences by recurrent instances of genetic drift only. This model assumes that during reproduction periods local and short-term breeding units come into being which carry only a fraction of the total genetic variability. The offsprings of single breeding units remain more or less isolated during their larval and postecdysial stages and during hibernation. At the beginning of the following reproduction period the offsprings of different breeding units mix, before new local breedings units will originate. The result is a pattern of extremely unstable genetic differentiation graphically described as „chaotic genetic patchiness“ in recent research.

1. Einleitung

Individuengruppen derselben Art (Populationen) müssen in einer zeitlich und räumlich mehr oder weniger variablen Umwelt überleben: abiotische Faktoren, z.B. Temperatur, Wasserverfügbarkeit, Tages- und Nachtlänge, Substratbeschaffenheit sowie biotische Faktoren, z.B. Nahrungsangebot, Verfügbarkeit von Sexualpartnern und Feinddruck verändern sich in Raum und Zeit. Die Plastizität des Reagierens von Individuengruppen (Populationen) auf variierende Umweltfaktoren ist eine Folge der Plastizität des Reagierens der Individuen sowie eine Folge von Selektionsprozessen an polymorphen Genloci, die in aufeinander folgenden Generationen zu Verschiebungen von Allelfrequenzen in den Individuengruppen führen können.

In der vorliegenden Arbeit wird die mögliche adaptive Bedeutung des polymorphen Enzyms Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI) in westfälischen *Carabus granulatus* Populationen untersucht. Der Schwerpunkt der Untersuchungen liegt auf einer Analyse der Einflussfaktoren Selektion, Genfluss und Drift. Der Einfluss von Mutationen kann in dieser Untersuchung vernachlässigt werden: Die Mutationsrate für Allozym-Loci sind mit Werten $\leq 10^{-6}$ (HARTL & CLARK, 1989) für die hier untersuchten kurzfristigen Prozesse nicht von Bedeutung.

Das Enzym Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI) hat eine zentrale Stellung im Energiestoffwechsel. Aus mehreren Gründen ist GPI ein geeignetes experimentelles System, um die Frage nach der adaptiven Bedeutung von Allozym polymorphismen zu untersuchen: (1.) Es existiert ein umfangreiches Hintergrundwissen zur Struktur, zur Rolle des Enzyms im Stoffwechsel und zu seinen kinetischen Eigenschaften: DAHLHOFF & RANK (2000) untersuchten an Hand von Proben des Blattkäfers *Chrysomela aeneicollis* die Temperaturabhängigkeit der Enzymkinetik (Michaelis-Menten-Konstante) sowie die Thermostabilität des Enzyms; WHEAT et al. (2006) untersuchten Proben von *Colias eurytheme* und stellten die cDNA und Strukturmodelle dar (für weitere Daten siehe Enzym-Datenbank Brenda: <http://www.brenda.uni-koeln.de>). (2.) Das Enzym ist in vielen natürlichen Tier- und Pflanzenpopulationen hochpolymorph, in vielen Fällen ist GPI das allelreichste der untersuchten Enzyme, z.B. bei drei untersuchten Arten von Süßwasserkrabben (GOUWS et al., 2002); bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* (MYRAND et al., 2002) sowie bei der Käferart *Pogonus chalceus* (DHUYVETTER et al., 2004). In der Arbeitsgruppe Weber wurde eine hohe Anzahl von Allelen am Gpi-Locus bei verschiedenen Laufkäferarten festgestellt: 18 Varianten wurden bei *Carabus granulatus* (REIMANN, 1993); 14 bei *Carabus lateralis* (BODENBERGER, 1999) sowie 16 bei *Carabus lineatus* (LÜTKE HÜNDFELD, 2001) nachgewiesen. (3.) Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen lokalen Gruppen bzw. Populationen sind häufig (aktuelle Publikationen liegen beispielsweise vor von LIEPOLD (2003); ALDRICH et al. (2004); CIMMARUTA et al. (2005); DE BLOCK et al. (2005); DESENDER et al. (2005); DHUYVETTER et al. (2005²); RIGINOS & CUNNINGHAM (2005); SCHMUCKI et al. (2006). (4.) Mehrere Untersuchungen geben Hinweise auf Selektion am Gpi-Locus: WATT (1977); HOFFMANN (1983); ZERA (1987); GAULDIE (1996); KATZ & HARRISON (1997); WATT et al. (2003), HAAG et al. (2005); WHEAT et al. (2006).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, in lokalen Gruppen von *Carabus granulatus* räumliche und zeitliche Änderungen der Allelfrequenzen zu analysieren und diejenigen Prozesse zu ermitteln, die diese Veränderungen hervorrufen. Dabei stehen folgende Fragen im Vordergrund:

- Unterscheiden sich lokale Gruppen derselben Art?
- Verändern sich die Allelfrequenzen von Jahr zu Jahr bzw. von Generation zu Generation?
- Unterscheiden sich die verschiedenen Genotypen hinsichtlich der Fanghäufigkeit, der diurnalen Aktivität, der Temperaturabhängigkeit der Aktivität, in ihrer Saisonalität und Gewichtsentwicklung sowie hinsichtlich ihrer Reproduktions- und Überlebensraten?

Die Fragestellungen werden in zwei Versuchsansätzen bearbeitet:

In Kap. 3.1. „Der GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* in Westfalen“ werden natürliche Populationen mit nicht eingeschränktem Genfluss hinsichtlich zeitlicher sowie klein- und großräumiger Unterschiede der Gpi-Allelfrequenzen untersucht. Dazu dienten Hämolympfproben von Individuen, die in den Jahren 1991/92 bis 1998/99 in ihren Überwinterungshabitaten gesammelt wurden.

In Kap. 3.2. „Experimentelle Analyse des Verhaltens verschiedener Gpi-Genotypen in Gehegepopulationen von *Carabus granulatus*“ werden mögliche Zusammenhänge zwischen der Gpi-Ausstattung der Individuen und populationsdynamischen Parametern untersucht. Dazu wurden Gehegeuntersuchungen an eingesetzten (nicht autochthonen) Individuen mit bekannten Gpi-Genotypen durchgeführt. Die nicht eingehetzte, autochthone Population diente als Referenz.

In der Diskussion werden die experimentell gewonnen Ergebnisse auf Hinweise möglicher Selektionswirkungen diskutiert. Für *Carabus granulatus* wird ein Populationsmodell vorgestellt, das kleinräumige und zeitliche instabile genetische Differenzierungen allein durch Driftereignisse erklärt.

2. Material und Methode

2.1. Verbreitung, Biologie und Genetik von *Carabus granulatus*

Carabus granulatus L. 1758 ist ein in ganz Europa bis Sibirien verbreiteter Laufkäfer. Er gilt in Westfalen als häufige, hygrophile und euryöke Offenlandart (GRIES et al., 1973; SCHÜLE & TERLUTTER, 1999; EYRE et al., 2003; DÖRING & KROMP, 2003; Verbreitungskarte unter www.faunistik.de/karten/8x6/Carabus_granulatus_lit.html), insbesondere als Charakterart von Grünlandgesellschaften feuchter bis staunasser Standorte (THIELE, 1977; KOCH, 1989; FISCHER et al.; 1998; IRMLER et al., 1998; BROSE, 2003). Nach RODE (1993) bevorzugt *Carabus granulatus* Mähwiesen, meidet aber intensiv genutzte Wiesen. NOWALD (2003) konnte die Art auf Maisäckern nachweisen, THIELE (1977) nennt Funde auf Getreidefeldern und in Tieflandwäldern. FUELLHAAS (1998) beschreibt *Carabus granulatus* als guten Schwimmer. Er konnte ausdauerndes Schwimmverhalten auf überstauten Flächen am Dümmer (See in Niedersachsen) beobachten und zeigen, dass die Tiere während des Winters selbst auf komplett überstauten Flächen überleben können. Nach experimentellen Untersuchungen (KLÄNING, 2000) zeichnet sich *Carabus granulatus* durch eine hohe Überflutungstoleranz aus.

Carabus granulatus ist ein Frühjahrsbrüter mit Imaginalüberwinterung, Sommerlarven und Herbstbestand. Zur Saisonalität berichtet OERTEL (1924), dass *Carabus granulatus*-Individuen auch bei reichlicher Fütterung erst Mitte Mai mit der Kopulation und erst Ende Mai mit der Eiablage beginnen. Ebenfalls unter Laborbedingungen beobachtete Kühne Eiablagen von Anfang Mai bis Anfang August (KÜHNE, 1998; HUK & KÜHNE, 2000). Überwinternde *Carabus granulatus*-Individuen werden häufig an Waldrändern und in Hecken im morschen Holz gefunden (die Tiere stammen vermutlich von benachbarten Freiflächen). Die Imagines sind i.d.R. flugunfähig, gelegentlich treten makroptere Individuen auf (OERTEL, 1924; MATALIN, 2003), die bei ausreichend entwickelter Flugmuskulatur auch flugfähig sind (LINDROTH, 1945). ZALEWSKI (2004) stellte bei Untersuchungen in Polen einen Anteil makropterer Individuen von 0 - 29% (Mittelwert 8,9%) fest. *Carabus granulatus* ist vor allem nachts, in der Hauptaktivitätsperiode (d.h. in der Fortpflanzungsphase von Mai bis Juli) jedoch auch am Tage aktiv (15 - 30% Tagaktivität; WEBER, 1966; THIELE & WEBER, 1968). Hauptnahrungsquelle sind nach LUKASIEWICZ (1996) während des gesamten Jahres Regenwürmer sowie saisonal bedingt Tipuliden- und Elateriden-Larven.

Reimann untersuchte die Allozymvariabilität von *Carabus granulatus* in Aufsammlungen aus mehreren westfälischen Populationen (REIMANN, 1993). Er fand je drei Allozyme bei einer in der Hämolymphe nachweisbaren Esterase und bei dem Enzym Amino-Aspartat-Transferase (AAT). Das Enzym Glucose-6-Phosphat-Isomerase erwies sich als äußerst allelreich: es wurden 18 Allozyme unterschieden (REIMANN, 1993). Auch CARIUS (1993) fand in Aufsammlungen aus Norddeutschland 17 unterschiedliche Gpi-Allozyme bei *Carabus granulatus*.

2.2. Untersuchungsgebiet Koepe

2.2.1. Benennung der Fundstellen und Struktur des Gebietes

Das Untersuchungsgebiet Koepe umfasst den Wald Koepe mit den Aufsammlungen Wald Koepe West, Nord, Nord-Ost und Süd (alt und neu) sowie die benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers (Tab. 1). Im Folgenden werden unter der Bezeichnung „Wald Koepe“ die Aufsammlungen Wald Koepe West, Nord, Nord-Ost und Süd zusammengefasst. Sind die benachbarten Flächen Landwehr und Wiemers eingeschlossen, wird die Bezeichnung „Untersuchungsgebiet Koepe“ verwendet. Darüber hinaus werden Aufsammlungen von weiter entfernten Fundstellen in Westfalen (Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder Münster) untersucht (vgl. dazu Kap. 2.4.). Eine Auflistung der Entfernungen zwischen den Fundstellen gibt Tab. 2.

Die Fundstellen Wald Koepe Süd alt und Wald Koepe Süd neu befinden sich in unmittelbarer Nachbarschaft und sind nicht getrennt dargestellt. Die Karte stellt einen Ausschnitt der Topografischen Karte TK 25 4112 Sendenhorst dar; die jeweils gesammelten Bereiche sind schraffiert dargestellt.

2.2.2. Geographische Lage und Vegetation

Das Untersuchungsgebiet „Koepe“ liegt ca. 10 km südlich von Münster, nahe Rinkerode an der Bundesstrasse B 54 (Tab. 1 und Abb. 1). Der Wald Koepe ist eine relativ kleine Waldparzelle (ca. 300 m x 200 m), die - typisch für die münsterländische Parklandschaft - von landwirtschaftlich genutzten Flächen umgeben ist. Der Wald ist mit Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) bestockt und wird forstwirtschaftlich genutzt. Angrenzend an den Wald Koepe verläuft am östlichen Rand ein kleiner Bach. Die Fundstellen „Wald Koepe“ sowie „Wiemers“ befinden sich am Waldrand, die Fundstelle „Landwehr“ entspricht auf Grund ihrer linearen Struktur einem Waldrand. Die Fundstelle Wald Koepe Süd (alt) der Jahre 94/95 bis 97/98 ist ein einzelner morscher Baumstamm. Im Winter 98/99 wurde ein zweiter Stamm in unmittelbarer Nachbarschaft besammelt (Fundstellen Wald Koepe Süd neu).

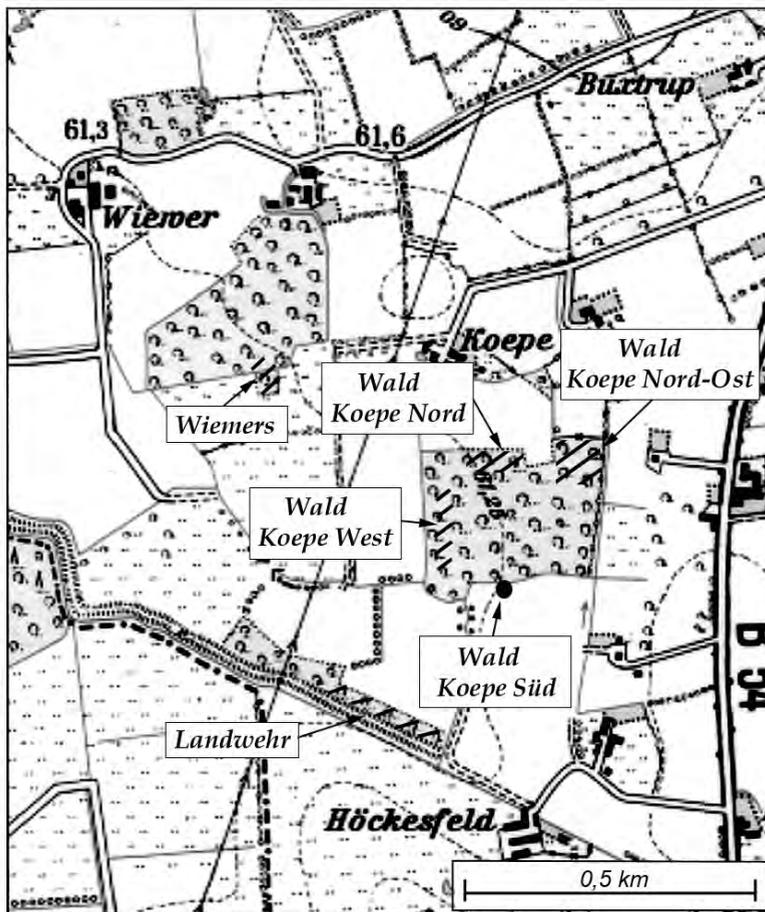


Abb. 1: Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe

Die Fundstelle Wiemers ist, ähnlich wie die Fundstelle Wald Koepe, eine relativ kleine Waldparzelle, umgeben von landwirtschaftlich genutzten Flächen. Die dreieckige Form

umfasst eine Fläche von ca. 4 ha. Das eigentliche Sammelgebiet befindet sich am südlichen Rand (Abb.1). Die Fläche ist mit Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) bestockt und wird forstwirtschaftlich genutzt. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 500 m; zwischen beiden Wäldern befindet sich ein Acker (vgl. Tab. 2).

Die Fundstelle Landwehr erstreckt sich auf einer Länge von ca. 600 m und einer Breite von ca. 50 m von Nord-West nach Süd-Ost (Abb.1). Die typische Struktur der Landwehr mit Wällen und Gräben ist noch zu erkennen, die Wälle sind aber abgeflacht und die Gräben mehr oder weniger aufgefüllt (nicht wasserführend). Die Landwehr ist mit einem Dickicht aus Schlehe (*Prunus spinosa*), Heckenkirsche (*Lonicera xylosteum*) und Brombeere (*Rubus fruticosus*) sowie einzelnen hohen Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) bewachsen. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 400 m; zwischen Wald und Landwehr befindet sich ein Acker.

Tab. 1: Geographische Lage und Vegetation der Fundstellen und Untersuchungsgebiete

Fundstelle bzw. Untersuchungsgebiet ¹⁾	geographische Lage ²⁾	TK ³⁾	Höhe über NN ⁴⁾	Vegetation	Abb.
FS Wald Koepe	³⁴ 09 rechts ⁵⁷ 44 hoch	TK 25 4112: Sendenhorst	61 m	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald	Abb. 1
FS Landwehr	³⁴ 09 rechts ⁵⁷ 44 hoch	TK 25 4112: Sendenhorst	61 m	Gestrüpp aus Schlehe, Heckenrose, Brombeeren und einzelnen hohen Rotbuchen	Abb. 1
FS Wiemers	³⁴ 09 rechts ⁵⁷ 44 hoch	TK 25 4112: Sendenhorst	61 m	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald	Abb. 1
FS Urenberg	³⁴ 93 rechts ⁵⁷ 29 hoch	TK 50 L4319: Paderborn	ca. 300 m ⁵⁾	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald	Abb. 3
FS Wolbecker Tiergarten	³⁴ 14 rechts ⁵⁷ 53 hoch	TK 25 4012 Telgte	55 m	alter Waldstandort mit z.T. sehr alten Rotbuchen	Abb. 4
UG Rieselfelder	³⁴ 07 rechts ⁵⁷ 68 hoch	TK 25 3911 Greven	45 m	Glatthafer-Wiese	Abb. 2

¹⁾ „Fundstelle“ (FS) bezeichnet ein Gebiet, in dem Tiere im Winterquartier gesammelt wurden; „Untersuchungsgebiet“ (UG) bezeichnet ein Areal, in dem Gehegeuntersuchungen durchgeführt wurden. ²⁾ Angegeben ist der Rechts- und Hochwert nach der Deutschen Grundkarte. ³⁾ TK gibt die Nummer der verwendeten Topografischen Karte an. ⁴⁾ Höhenangaben nach den jeweiligen Topografischen Karten. ⁵⁾ Die Fundstelle Urenberg befindet sich an einem Hang, daher sind geringe Höhenunterschiede innerhalb der Aufsammlung möglich.

Tab. 2: Entfernungen zwischen den Fundstellen und Untersuchungsgebieten von *Carabus granulatus* (Wald Koepe, Untersuchungsgebiet Koepe und weiter entfernte Fundstellen)

Fundstelle	Aufsammlung	Entfernung in km Luftlinie
Wald Koepe	West - Nord-Ost	0,250
	West – Nord	0,125
	West - Süd (alt)	0,125
	Nord-Ost – Nord	0,125
	Nord-Ost - Süd (alt)	0,200
	Nord - Süd (alt)	0,200
	Süd alt - Süd neu	0,005
Untersuchungsgebiet Koepe	West – Landwehr	0,375
	Nord-Ost – Landwehr	0,550
	Nord – Landwehr	0,450
	Süd (alt) – Landwehr	0,300
	West – Wiemers	0,425
	Nord-Ost – Wiemers	0,550
	Nord – Wiemers	0,425
	Süd (alt) – Wiemers	0,500
	Landwehr – Wiemers	0,675
Weiter entfernte Fundstellen	Untersuchungsgebiet Koepe - Urenberg	70
	Untersuchungsgebiet Koepe - Wolb. Tiergarten	10
	Untersuchungsgebiet Koepe - Rieselfelder	20
	Urenberg - Wolbecker Tiergarten	67
	Urenberg – Rieselfelder	80
	Wolbecker Tiergarten - Rieselfelder	15

2.2.3. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm

Der Wald Koepe wurde seit dem Winter 1991/92 insgesamt achtmal, jeweils im Winter, besammelt. Die Aufsammlungen der Jahre 1991/92 bis 1994/95 wurden von Thomas Reimann, die der Jahre 1995/96 bis 1998/99 von Britta Horstmann durchgeführt. In den Wintern 1995/96; 1996/97 und 1997/98 wurde auch die Fundstelle Landwehr und in den Wintern 1996/97 und 1997/98 die Fundstelle Wiemers besammelt. *Carabus granulatus* wurde aus dem Winterlager unter Rinde und im morschem Holz gesammelt. Anschließend wurde den Tieren eine Hämolympheprobe entnommen und die Tiere bis zum Wiederaussetzen an der jeweiligen Fundstelle im Labor gehalten (vgl. Kap. 2.5.)

2.2.4. Individuenanzahlen und Größe der besammelten Flächen

Tab. 3 gibt eine Übersicht über die an den einzelnen Fundstellen gesammelte Anzahl von *Carabus granulatus*-Individuen. In einem Simulationsversuch zeigte Reimann, 1993, dass bei einer Stichprobengröße < 30 Tieren (< 60 haploide Genome) die Nachweis-

wahrscheinlichkeit der relativ seltenen Allozyme stark abnimmt. Daher wurden nach Möglichkeit mindestens 30 Individuen pro Fundstelle gesammelt. Dies war nicht in jedem Jahr an jeder Fundstelle möglich. Im Winter 1991/92 und 1993/94 wurden Tiere auf der gesamten Waldfläche gesammelt, da an den einzelnen Fundstellen keine ausreichende Anzahl von Individuen gefangen werden konnte (1991/92: insg. 17 Tiere; 1993/94: insg. 15 Tiere). In den übrigen Jahren wurden die Individuen auf einer möglichst kleinen Fläche gesammelt, um eine Probenentnahme aus einer panmiktischen Einheit zu gewährleisten. Die Maximalgröße einer Fundstelle in diesen Jahren beträgt im Untersuchungsgebiet Koepe ca. 70 m x 80 m (Koepe Nord 94/95).

Tab. 3: Individuenanzahlen der *Carabus granulatus*-Aufsammlungen

1991/92 und 1993/94 wurde der Wald Koepe flächig besammelt, da an den einzelnen Fundstellen eine nicht ausreichende Anzahl von Individuen gefangen worden waren. Enthält die Tabelle keine Angabe, wurde die Fläche nicht besammelt. Die *Carabus granulatus*-Individuen der Fundstelle Rieselfelder wurden während der Aktivitätsphasen in den Jahren 1997 und 1998 in den Außenfallen der Rundgehege A und B gefangen.

Fundstelle	91/92	92/93	93/94	94/95	95/96	96/97	97/98	98/99
Wald Koepe	17		15					
Wald Koepe West		15		44			27	61
Wald Koepe Nord-Ost		47		38	33	66	24	
Wald Koepe Nord				32	23		35	
Wald Koepe Süd				61	25	20	40	28 (alt) 55 (neu)
Landwehr					38	30	47	
Wiemers						33	32	
Urenberg						39		
Wolbecker Tiergarten							125	
Rieselfelder						7	129	

2.3. Freilandexperiment "Rieselfelder"

2.3.1. Geographische Lage und Vegetation

Die "Rieselfelder" sind ein ca. 10 km nördlich von Münster gelegenes ehemaliges Verrieselungsgebiet von Brauchwasser, jetzt haben die Rieselfelder den Status eines „Europareservates“. Das gesamte Gebiet hat eine Ausdehnung von insgesamt 233 ha und ist ein bedeutsames Rast- und Mausergebiet für Wat- und Wasservögel (zur Geschichte der Rieselfelder Münster vgl. Biologische Station Münster (1997 -): Jahresberichte). Die Versuchsfläche befindet sich am östlichen Rand des Schutzgebietes (Abb. 2). Es handelt sich um eine mit jungen Obstbäumen (v.a. jungen Apfelbäumen) bestandene Mähwiese (Fläche 29/17 im Flächenkataster der Biologischen Station). Sie wird der Grünlandgesellschaft der Glatthaferwiese (*Arrhenatheretum elatioris*) zugeordnet. Neben Glatthafer

(*Arrhenatherum elatius*) finden sich die Verbandscharakterarten *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Cerastium holosteoides*, *Holcus lanatus*, *Heracleum sphondylium* und *Poa trivialis* sowie die als Begleitarten eingestuften Ruderalzeiger *Urtica dioica*, *Veronica arvensis*, *Bromus sterilis* und *Cirsium arvensis*. Innerhalb der Gehege erreicht die Ackerkratzdistel *Cirsium arvensis* z.T. hohe Deckungsgrade (Gehege A z.T. ca. > 25%). Die pflanzensoziologische Charakterisierung wurde von STARKMANN (1998) durchgeführt.

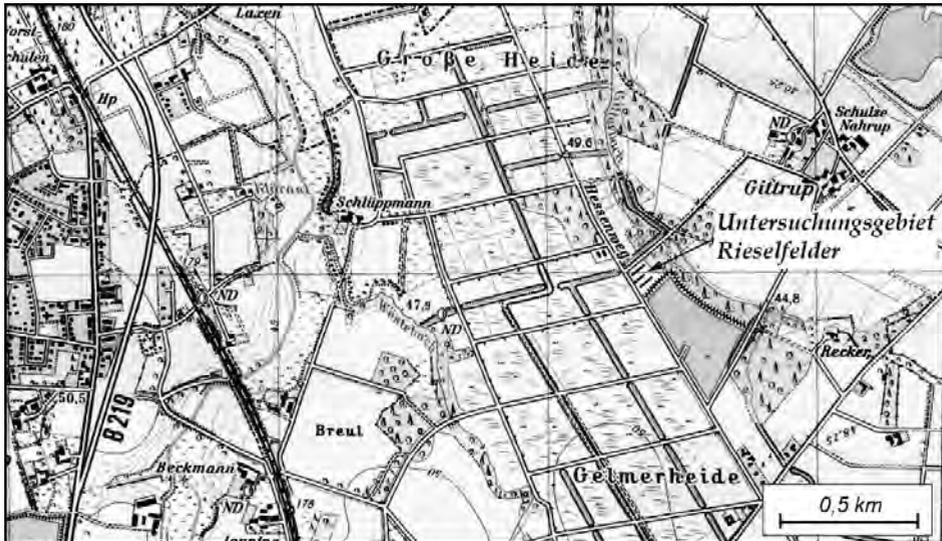


Abb. 2: Untersuchungsgebiet Rieselfelder (Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topographischen Karte TK 25 3911 Greven dar; die Untersuchungsfläche ist schraffiert dargestellt.)

2.3.2. Gehegeaufbau

Auf der Versuchsfläche wurden im März 1997 zwei käferdichte Rundgehege (Durchmesser 20 m) errichtet, im Folgenden mit Gehege A und Gehege B bezeichnet. Die Gehege wurden zunächst mit Plastikfolie und nach Ende der Aktivitätssaison Herbst 1997 mit Plexiglasplatten umgeben (zur Struktur des Plexiglaszaunes vgl. die Angaben bei VAN DEN BOOM, 1995). Jedes Gehege enthält auf der Gehegeinnenseite 36 Bodenfallen im Abstand von 10°. Zur Kontrolle der Ein- und Auswanderung befinden sich an den Gehegeaußenseiten je 20 Fallen.

Als Lebendfallen dienen 0,5 l-Einmachgläser. Diese sind als Schutz vor Regen, direkter Sonneneinstrahlung und Predatoren (Vögeln) jeweils mit einem Dach versehen. Zusätzlich befinden sich in den Fallen Korkstückchen, die den Tieren bei eindringendem Regenwasser als „Rettungsinseln“ dienen können.

Die Versuchsfläche wurde außerhalb der Gehege einmal pro Jahr von Mitarbeitern der Biologischen Station gemäht (am 07.08.1997 und 28.07.1998). Die Gehegeflächen wurden erst nach Ende der Aktivitätssaison von *Carabus granulatus* im Spätherbst mit einer

Motorsense gemäht. Allerdings wurde die Vegetation am unmittelbaren Rand der Umzäunung während der gesamten Aktivitätssaison kurz gehalten, um ein Ein- und Auswandern der Tiere zu unterbinden. Weiterhin wurde die Plexiglas-Umrandung regelmäßig gesäubert, um ein Überklettern zu verhindern.

Die Temperaturdaten wurden von dem Institut für Landschaftsökologie der Universität Münster in Zusammenarbeit mit der Biologischen Station Rieselfelder erhoben. Die stündlichen Temperaturwerte stammen von einer Wetterstation, die sich ca. 1 000 m von der Versuchsfläche entfernt, befindet.

2.3.3. Besetzung der Gehege und Herkunft der Tiere

In die Rundgehege A und B wurden im Frühjahr 1997 jeweils 50 Tiere (25 Weibchen und 25 Männchen) und im Frühjahr 1998 weitere 30 Tiere (15 Weibchen und 15 Männchen) eingesetzt (Tab. 4). Es erfolgte eine Auswahl der eingesetzten Tiere nach ihren Gpi-Genotypen: in Gehege A wurden bevorzugt Träger von in westfälischen Populationen relativ häufigen und in Gehege B bevorzugt Träger von in westfälischen Populationen relativ seltenen Gpi-Allelen eingesetzt (Abb. 6). Die eingesetzten *Carabus granulatus*-Individuen wurden jeweils im vorangegangenen Winter in der Umgebung von Münster gesammelt: Sie entstammen 1997 den Aufsammlungen Wald Koepe Nord-Ost, Wald Koepe Süd, Koepe Landwehr, Koepe Wiemers und Billermann (Tab. 4). Zur Lage der Fundstelle Billermann siehe REIMANN (1993).

Tab. 4: Herkunft und Anzahl der in Gehege A und B im Untersuchungsgebiet Rieselfelder eingesetzten *Carabus granulatus*-Individuen

Jahr	Herkunftsgebiet	Gehege A	Gehege B
1997	Wald Koepe Nord-Ost	22	20
	Wald Koepe Süd	7	8
	Koepe Landwehr	4	2
	Koepe Wiemers	11	10
	Billermann	6	10
1998	Wolbecker Tiergarten	30	30

2.3.4. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm

Die Rundgehege A und B wurden in den Jahren 1997 und 1998 jeweils vom Frühjahr bis zum Herbst (06.04. – 13.10.1997 und 11.02. - 22.09.1998) in der Regel zweimal pro Woche am Tage und zweimal pro Woche in der Nacht befangen. In der Regel waren die Fallen von Montagabend bis Dienstagabend und von Donnerstagmorgen bis Freitagmorgen geöffnet. Die Fallen wurden am Dienstagmorgen und Dienstagabend (jeweils bei Sonnenaufgang bzw. Sonnenuntergang) sowie am Donnerstagabend und Freitagmorgen (jeweils bei Sonnenuntergang bzw. Sonnenaufgang) kontrolliert. Sonnenaufgangs- und Sonnenuntergangszeiten wurden der Tageszeitung entnommen. Pro Woche wurden also zwei Tagfänge und zwei Nachtfänge durchgeführt. Im Jahr 1997 waren die Fallen an insgesamt 52 Fangintervallen geöffnet, im Jahr 1998 an insgesamt 92.

Das individuelle Markierungsmuster wurde im Feld abgelesen, 1998 wurde auch das individuelle Gewicht im Feld gemessen. Nach dem 19.05.1998 mussten auf Grund technischer Probleme alle Tiere zum Wiegen ins Labor transportiert werden. Um die Fangrate nicht zu beeinflussen, wurden die Tiere nur an den Fangintervallen zur Gewichtsbestimmung ins Labor transportiert, an denen die Fallen anschließend geschlossen wurden. Nach dem Wiegen wurden die Tiere umgehend auf der Versuchsfläche (in der Mitte der Gehege) wieder ausgesetzt. Im Herbst gefangene, unmarkierte Jungtiere wurden zur Hämolymphtnahme und zur individuellen Markierung ins Labor transportiert. Anschließend wurden die Tiere in der Mitte des Geheges, in dem sie gefangen worden waren, wieder ausgesetzt.

2.4. Weiter entfernte *Carabus granulatus*-Fundstellen

Es wurden Individuen von drei weiter entfernten Fundstellen genetisch untersucht: Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder Münster. Während im Untersuchungsgebiet Koepe kleinräumige genetische Differenzierungen untersucht wurden, geben die Analysen der weiter entfernten Aufsammlungen Auskunft über großräumigere genetische Differenzierungen bei *Carabus granulatus*.

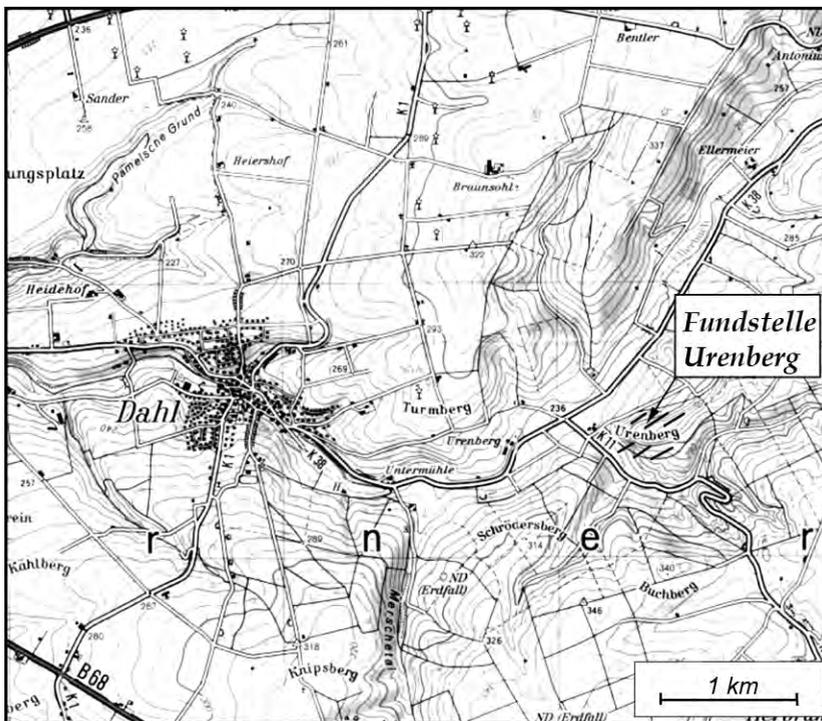


Abb. 3: Fundstelle Urenberg (Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topografischen Karte TK 50 L4318 Paderborn dar; der besammelte Bereich ist schraffiert.)

Die Fundstelle Urenberg befindet sich in einem größeren Waldgebiet auf der Paderborner Hochfläche, ca. 10 km östlich von Paderborn (TK 50 L4319 Paderborn);

Deutsche Grundkarte: ³⁴93 rechts ⁵⁷29 hoch;). Auf kalkreichem Untergrund stocken Rotbuchen (*Fagus sylvatica*). Die Fundstelle wurde im Winter 1996/97 am Waldrand und im Waldinneren besammelt.

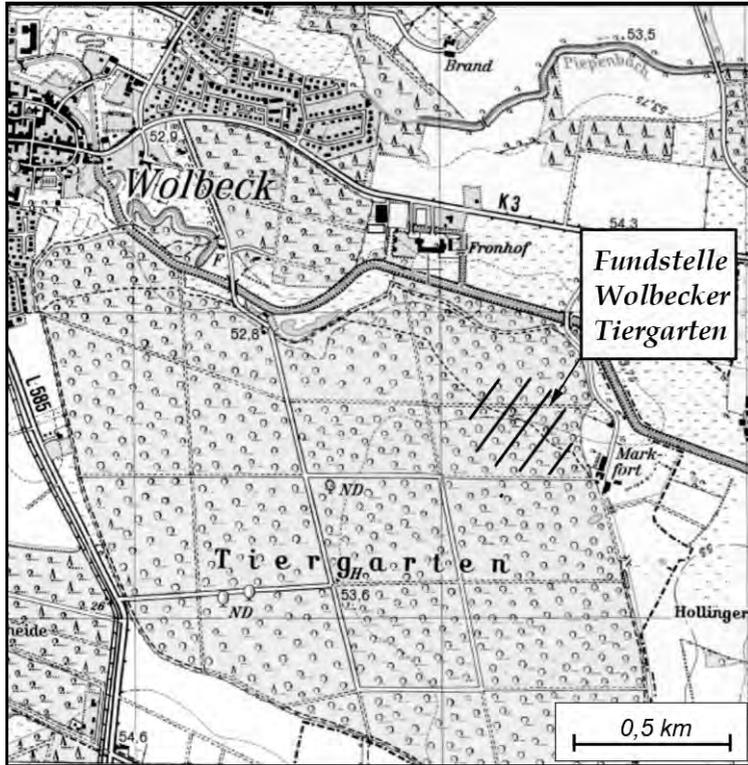


Abb. 4: Fundstelle Wolbecker Tiergarten (Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topografischen Karte TK 25 4012 Telgte dar; der besammelte Bereich ist schraffiert.)

Die Fundstelle Wolbecker Tiergarten befindet sich östlich von Münster. Es handelt sich um einen alten Waldstandort mit über 270-jährigen Eichen und Buchen (SCHULTE, 2002). Die Baumschicht wird dominiert von der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) mit wenigen eingestreuten Eichen (*Quercus robur*), Eschen (*Fraxinus excelsior*) und Hainbuchen (*Carpinus betulus*). Eine Kraut- und Strauchschicht ist nur spärlich vorhanden (SCHULTE, 2002). Die Tiere wurden im Winter 1997/98 am Waldrand und bis zu 350 m vom Waldrand entfernt im Waldinneren gesammelt (Größe der besammelten Fläche: ca. 350 m x 200 m).

Tiere von der Fundstelle Rieselfelder wurden in den Außenrandfallen an den Gehegen A und B auf der Versuchsfläche „Rieselfelder“ gefangen (vgl. Kap. 2.3.). Zur Entfernung der Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder von den anderen Fundstellen vgl. Tab. 2.

2.5. Elektrophoresen

2.5.1. Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI)

Bei *Carabus granulatus* wurden die genetischen Varianten des Enzyms Glucose-6-Phosphate-Isomerase (GPI; E.C. Nr. 5.3.1.9.) untersucht; synonym werden die Bezeichnungen Phosphoglucose-Isomerase (PGI), Phosphohexose-Isomerase (PHI), Hexose-6-Phosphat-Isomerase und Lohmann's Isomerase benutzt (Synonyme nach der Enzymdatenbank „Brenda“ unter: www.brenda.uni-koeln.de). Im Stoffwechsel katalysiert das Enzym die (reversible) Isomerisierung von D-Glucose-6-Phosphat zu D-Fructose-6-Phosphat und hat damit eine Schlüsselstellung in der Glykolyse, der Gluconeogenese und im Pentose-Phosphat-Weg (STRYER, 1990). Die Färbereaktion nutzt diese katalytische Funktion und führt sie in umgekehrter Richtung durch (vgl. Kap. 2.5.).

Das Enzym sowie das kodierende Gen wurden intensiv untersucht: biochemische und immunologische Charakterisierungen des Enzyms geben CHARLES & LEE (1980); das Gen wurde kloniert und sequenziert, seine Tertiär- und Kristallstruktur wurden beschrieben (HANSEN et al., 2004). Das Protein hat bei Hefezellen und Säugetieren 54 - 58% identische Positionen; Vergleiche der kinetischen Eigenschaften des Enzyms von Trypanosomen, Hefezellen und Kaninchenmuskel zeigen keine großen Unterschiede: z.B. sind die pH-Profile und Substrataffinitäten ähnlich (MARCHAND et al., 1989).

Es handelt sich um ein dimeres Enzym: heterozygote Individuen besitzen ein Muster aus drei Banden, wobei die obere und untere Bande aus den Homodimeren gebildet werden, die mittlere Bande stellt das Heterodimer dar (Abb. 5). Die Benennung der Allozym-Banden erfolgte nach REIMANN (1993), der im Jahr 1991 mit den Untersuchungen zum Gpi-Allozym polymorphismus bei *Carabus granulatus* im Münsterland begonnen hatte. Dabei wurde das häufigste Allozym mit 1,00 bezeichnet. Läuft ein Allozym weiter in Richtung Anode oder bleibt es zurück, werden die Laufweitenunterschiede zum Allozym 1,00 in Millimeter ausgemessen und zu 1,00 addiert bzw. von 1,00 subtrahiert.

REIMANN (1993) konnte insgesamt 19 Allozyme unterscheiden. Das von Reimann selten gefundene Allozym 0,92 wurde später nicht mehr nachgewiesen. Ein Eichgel zeigt Abb. 5. Die maximale Anzahl von Allozymen in einer Aufsammlung ist 16 (Koepe West 98/99, n = 61 Tiere). (Eine Zusammenstellung aller nachgewiesenen Genotypen je Standort gibt HORSTMANN, 2008).

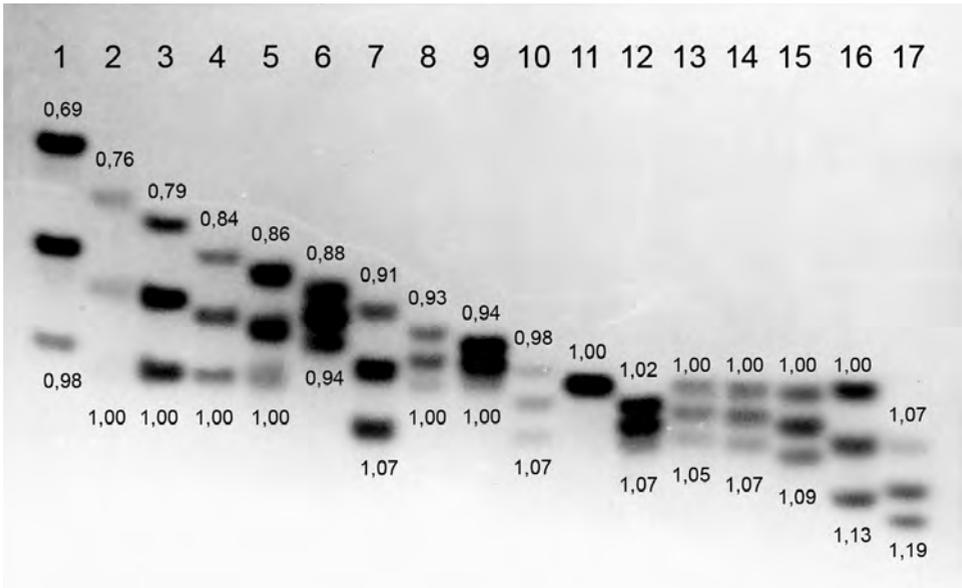


Abb. 5: Elektropherogramm des Enzyms GPI bei *Carabus granulatus*

Dargestellt sind 17 der 18 im Untersuchungsgebiet Koepe nachgewiesenen Allozyme (das nur einmal nachgewiesene Allozym 1,18 fehlt). Die Genotypen lauten im Einzelnen:

- Spur 1: 0,69 - 0,98
- Spur 2: 0,76 - 1,00
- Spur 3: 0,79 - 1,00
- Spur 4: 0,84 - 1,00
- Spur 5: 0,86 - 1,00
- Spur 6: 0,88 - 0,94
- Spur 7: 0,91 - 1,07
- Spur 8: 0,93 - 1,00
- Spur 9: 0,94 - 1,00
- Spur 10: 0,98 - 1,07
- Spur 11: 1,00 - 1,00
- Spur 12: 1,02 - 1,07
- Spur 13: 1,00 - 1,05
- Spur 14: 1,00 - 1,07
- Spur 15: 1,00 - 1,09
- Spur 16: 1,00 - 1,13
- Spur 17: 1,07 - 1,19

Über alle Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe gepoolt, treten zwei Allozyme mit einer Häufigkeit > 15% auf: 0,86 und 1,00; vier Allozyme mit einer Häufigkeit zwischen 5 bis 15%: 0,93; 0,94; 1,07 und 1,13; die restlichen Allozyme treten mit einer Häufigkeit < 5% auf (Abb. 6). (Die Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder, Wolbecker Tiergarten und der von Reimann untersuchten münsterländischen Aufsammlungen gibt Tab. 31). Insgesamt treten die Allozyme im Untersuchungsgebiet Koepe in einer graduellen Abstufung auf, die eine eindeutige Unter-

scheidung in seltene und häufige Allozyme unmöglich macht. Für die Untersuchungen im Experiment Rieselfelder wurden die Allozyme 0,86; 1,00; 1,07; 1,13 als relativ häufig klassifiziert und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege A eingesetzt; andererseits die Allozyme 0,69; 0,76; 0,88; 0,94; 0,98; 1,02 sowie 1,05 als relativ selten und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege B eingesetzt. Es wurde versucht, ausschließlich Träger der klassifizierten Allozyme einzusetzen, dies war auf Grund der großen Allelvielfalt und der damit verbundenen relativen Seltenheit bestimmter Genotypen nicht in jedem Fall möglich.

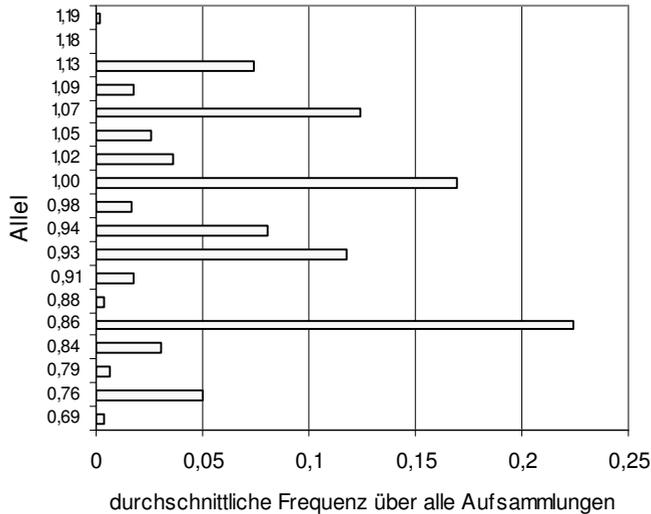


Abb. 6: Durchschnittliche Gpi-Allelfrequenzen, berechnet aus den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe, Landwehr, Wiemers)
N = 1784 haploide Genome (entspricht 892 Individuen)

2.5.2. Hämolympfabnahme, Aufbewahrung der Proben

Die Hämolympfabnahme erfolgte wie folgt: Die lebend gefangenen Tiere wurden mit CO₂ für kurze Zeit betäubt. Anschließend wurde mit angeschliffenen 5 µl Glaskapilette von ventral in eine Intersegmentalhaut des Abdomens eingestochen. Hämolympfdruck und Kapillarkräfte bewirken, dass Hämolymphe in der Kapilette aufsteigt. Anschließend wurde die Hämolympfprobe in 60 µl Probenpuffer (zur Zusammensetzung des Puffers vgl. HORSTMANN, 2008) geblasen, der in flüssigem Stickstoff schockgefroren und anschließend bei minus 24°C im Kühlfach gelagert wurde. Die Proben können über mehrere Jahre gelagert werden, so dass eine Eichung von alten und neuen Proben möglich ist.

Allen im Winterlager gesammelten *Carabus granulatus*-Individuen wurde im Labor eine Hämolympfprobe entnommen: an Hand der Hämolympfproben konnte in allen Fällen der Gpi-Genotyp bestimmt werden. Von den Fängen in den Rieselfeldern konnte hingegen bei einem jungen Weibchen aus Gehege B und bei 24 der in den Außenfallen gefangenen Tieren das zur Bestimmung der Allozyme nötige Hämolympf-Volumen nicht abgenommen werden.

2.5.3. Durchführung und Auswertung der Elektrophoresen

Eine Anleitung zur Herstellung der verwendeten Polyacrylamidgele sowie die Zusammensetzung aller verwendeten Lösungen liefert HORSTMANN, 2008. Je nach Größe der Kämme wurden pro Gel 15 bis 20 Proben aufgetragen. Im Kühlraum (ca. 4°C) wurde ein Probenvolumen von 3 µl aufgetragen. Bestand nach dem ersten Elektrophoreselauf der Probe die Vermutung, dass ein GPI-Allozym homozygot vorliegt, wurde in den folgenden Eichläufen lediglich 2 µl Probenvolumen aufgetragen. Die Elektrophoresen wurden bei 4°C und einer angelegten Stromstärke von 15 mA pro Gel durchgeführt. Die Elektrophorese wurde in der Regel nach 2 Stunden beendet, wenn die Front das Gelende erreicht hat. In einigen Fällen, insbesondere bei den schwierig zu trennenden GPI-Allozymen 0,93 und 0,94 wurde die Dauer der Elektrophorese auf drei Stunden verlängert, um den Laufweitenunterschied zu erhöhen. Anschließend wurden die Gele bei Raumtemperatur gefärbt (Färbung nach MURPHY et al., 1990). Die Zusammensetzung der Färbelösung gibt HORSTMANN, 2008.

Abb. 5 zeigt ein Eichgel mit 17 der 18 im Untersuchungsgebiet Koepe nachgewiesenen GPI-Allozymen. Zwei auf dieser Abbildung erkennbare Phänomene erschweren die Interpretation des Bandenmusters: (1.) Bei einigen heterozygoten Genotypen ist eine der beiden homodimeren Banden schwächer gefärbt als die andere. (2.) Bei einem Genotyp liegt die heterodimere Bande nicht genau in der Mitte zwischen den beiden Homodimeren.

zu (1.): Unterschiede in der Anfärbeintensität der Banden treten bei den durchgeführten GPI-Elektrophoresen häufig auf. Schwächer gefärbte homodimere Banden sind in Abb. 5 z.B. die Allozym-Bande 0,98 in Spur 1 und die Allozym-Bande 1,00 in Spur 5. Die auf dem eingescannten Foto nicht sichtbare 1,00-Bande in Spur 2 ist auf dem Originalfoto schwach erkennbar. Unterschiede in der Anfärbeintensität der GPI-Allozym-Banden werden ebenfalls von BODENBERGER (1999) für Hämolympfproben von *Carabus arcensis*, von SENCKER (1999) für *Carabus irregularis*, von REIMANN (1999) für *Carabus auronitens* und von LÜTKE HÜNDFELD (2001) für *Carabus lineatus* und *Carabus lateralis* beschrieben. Eine schwächere Anfärbung tritt sowohl bei der oberen als auch bei der unteren homodimeren Bande heterozygoter Tiere auf (Abb. 5 zeigt nur schwächer gefärbte untere Banden). Die Anfärbeunterschiede treten in Abstufungen von sehr schwacher bis zu starker Färbung auf. Für eine quantitative Auswertung der Häufigkeit dieses Phänomens wäre eine Messung der Anfärbeunterschiede erforderlich, die im Rahmen dieser Untersuchungen nicht möglich war.

Unterschiede in den Anfärbeintensitäten eines Allozyms könnten durch unterschiedliche katalytische Effizienz („Effizienzvarianten“) bedingt sein und deuten damit auf einen versteckten Polymorphismus. Die Tatsache, dass mittels Elektrophorese nur ein Teil der Gesamtvariabilität aufgedeckt werden kann, wurde intensiv diskutiert: LEWONTIN (1991) bemerkt, dass nur ein Viertel der genetischen Variabilität auf DNA-Ebene mit Veränderungen der Proteinladungen verknüpft sind. GPI-Allozyme mit unterschiedlich starker enzymatischer Aktivität wurden von verschiedenen Autoren nachgewiesen: z.B. von WATT (1983) für zwei *Colias*-Arten, von HOARE & BEAUMONT (1995) für *Mytilus edulis* und von TAKASE et al. (1998) für *Carassius auratus*. COPPES DE ACHAVAL et al. (1982) untersuchten die Thermostabilität von GPI-Allozymen bei fünf tropischen Fischarten der Superordnung Ostariophysi. Sie konnten zeigen, dass die in der anodalen Region bandierenden Allozyme relativ thermolabil sind. ASSMANN (1987) beobachtete

das Phänomen einer unterschiedlich intensiven Anfärbung bei Esterase-Allozymen heterozygoter *Carabus auronitens*. Er vermutet, dass sich die Varianten unterschiedlich gegenüber den Elektrophorese- und Färbebedingungen verhalten. Da die Intensitätsunterschiede in Wiederholungselektrophoresen derselben Proben reproduzierbar auftreten, wertet er dies als Hinweis auf einen versteckten Polymorphismus. Unterschiede in der Menge der abgenommenen Hämolymphe scheidet demgegenüber als Ursache aus: diese Möglichkeit kann zu Unterschieden in der Anfärbbarkeit der Banden verschiedener Individuen führen, nicht aber zu einer unterschiedlichen Anfärbbarkeit der beiden homodimeren Banden eines Individuums.

Zu (2.): In Spur 17 (Abb. 5) liegt die heterodimere Bande nicht genau in der Mitte zwischen den homodimeren Banden der Allozyme 1,07 und 1,19. Eine - relativ zu den homodimeren Banden - asymmetrisch positionierte heterodimere Bande wurde nur in einigen wenigen Fällen beobachtet. Für eine systematische Auswertung war das Phänomen zu selten. FREIBURG & FREIBURG (1990) berichten, dass artifizial veränderte Laufweiten die Folge einer unregelmäßigen Polymerisation sein können. Diese Erklärung scheidet im vorliegenden Fall mit hoher Wahrscheinlichkeit aus, denn die asymmetrische Lage der heterodimeren Bande ist reproduzierbar (vgl. unten). LÜTKE HÜNDFELD (2001) berichtet von einer ebenfalls asymmetrisch liegenden, heterodimeren GPI-Bande bei Proben von *Carabus lineatus* und *Carabus lateralis*. Sie vermutet, dass die asymmetrische Position durch die genetischen Eigenschaften der Allozyme bedingt ist. Recherchen in der Enzymdatenbank „Brenda“ und in Zeitschriften, die methodische Fragen der Elektrophorese und Proteinbiologie behandeln (u.a. *Methods in Enzymology*; *Journal of biological Chemistry*; *Biochemical Journal*; *Enzyme and microbial Technology*; *Journal of Chromotography*) erbrachten keine Hinweise auf Untersuchungen, in denen asymmetrisch positionierte Banden beobachtet wurden.

Die Phänomene der Effizienzvarianten sowie der asymmetrisch positionierten Bande, d.h. das Vorhandensein versteckter Polymorphismen, wurde nicht systematisch untersucht. Effizienzvarianten können nur bei heterozygoten Tieren, nicht aber bei Vergleichen von homozygoten Tieren erkannt werden (wenn die Bande homozygoter Tiere unterschiedlich stark färbt, kann die Menge der abgenommenen Hämolymphe die Ursache dafür sein); auch eine versteckte Variabilität, die im heterozygoten Zustand zu einer asymmetrisch positionierten heterodimeren Bande führt, bleibt beim Vergleich homozygoter Tiere unentdeckt.

Einige Allozyme können nur in side-by-side-Läufen unterschieden werden. Die für die Allozyme 0,93 und 0,94 heterozygoten Individuen können nicht sicher von den bezüglich dieser Allozyme homozygoten Tieren unterschieden werden. Daher werden in der hier vorliegenden Arbeit die Allozyme 0,93 und 0,94 zusammengefasst. In HORSTMANN, 2008 finden sich die Analysen auch bei Trennung der Allele 0,93 und 0,94.

2.6. Statistische Tests

Die Durchführung der statistischen Tests erfolgt mit Hilfe des Statistikprogramms SPSS Vers. 10.0 (Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor, t-Test, ANOVA, Mann-Whitney-U-Test, Korrelations- und Regressionsanalyse, Arcus-Sinus-Winkeltransformation, simultaner Vergleich mittels Mehrfeldertafeln) und mit Hilfe des Tabellenkalkulationsprogramms Excel, wobei die Funktion zur Eingabe von Formeln benutzt wird (Chi-

Quadrat-Anpassungstest, Chi-Quadrat-Vierfeldertest; G-Test, Exakter Test nach Fisher; Signifikanz nach Mehrfachtest-Korrektur; Inzuchtkoeffizient nach Weir, Signifikanzstatistik der F_{ST} -Werte nach WORKMAN & NISWANDER, 1970). F_{ST} -Werte und Clusteranalysen werden mit dem Computerprogramm POPGENE berechnet (YEH et al., 1999). Ausführliche Erläuterungen zu den angewendeten statistischen Tests finden sich in der dieser Publikation zu Grunde liegenden Originalarbeit (HORSTMANN, 2008).

Die Bewertung der Irrtumswahrscheinlichkeit folgt der allgemein verwendeten Einteilung: schwach signifikant: * $p < 0,05$; signifikant: ** $p < 0,01$; hoch-signifikant: *** $p < 0,001$. Irrtumswahrscheinlichkeiten $< 0,1$ werden mit (*) gekennzeichnet und als Tendenz gewertet.

Test auf Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Es wird getestet, ob die absoluten Häufigkeiten der beobachteten Genotypen mit den nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartenden Häufigkeiten übereinstimmen. Mögliche Abweichungen werden wie folgt auf Signifikanz getestet:

- (1.) mittels des Inzuchtkoeffizienten nach Weir (WEIR, 1996: S. 91 ff.) zur Auswertung der Daten aus den Aufsammlungen Koepe und
- (2.) mittels des Chi-Quadrat-Anpassungstests (SACHS, 1992: S. 421 und S. 212) zur Auswertung der Daten aus den Aufsammlungen Koepe sowie der Daten des Gehegeexperimentes „Rieselfelder“

zu (1.) Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient (f) einer Population gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der ein Individuum an einem Genlocus homozygot ist. Der Inzuchtkoeffizient errechnet sich nach der Formel:

$$f = \frac{(d - h + (1/n) * h)}{(d + (1/n) * h)}$$

mit h = beobachtete relative Häufigkeit der Heterozygoten
 d = erwartete Häufigkeit der Heterozygoten
 n = Größe der Stichprobe

Es gilt: $f = 0$ bei Zufallspaarung und $f = 1$ wenn alle Individuen homozygot sind.

Mittels des Chi-Quadrat-Wertes (1 FG) kann bestimmt werden, ob der Inzuchtkoeffizient signifikant von der durch die Hardy-Weinberg gegebene Zufallsverteilung abweicht (WEIR, 1990: S. 382):

$$x^2 = \frac{(n * (d - h)^2)}{(\sum_i p_i^2 + (\sum_i p_i)^2 - 2 \sum_i p_i^3)}$$

(p = Allelfrequenz, übrige Notationen siehe oben,)

zu (2.) Chi-Quadrat-Anpassungstest

In den Ergebniskapiteln werden mögliche Abweichungen zwischen den beobachteten und erwarteten Genotypenhäufigkeiten mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest überprüft. Die erwarteten Häufigkeiten errechnen sich aus der Hardy-Weinberg-Gleichung.

Differenzierung der Populationen: F-Statistik

Mittels der F-Statistik können verschiedene populationsgenetische Parameter berechnet werden, darunter der hier verwendete F_{ST} -Wert. Der F_{ST} -Wert ist ein Maß für die Differenzierung von Aufsammlungen (Subpopulation: s) im Vergleich zur zusammengefassten Stichprobe (total: t). Nei betont die Eignung der F-Statistik für die Analyse von Allozym polymorphismen: „*The fixation indices are useful for understanding the breeding structure of populations or the pattern of selection associated with polymorphic alleles.*“ (NEI & KUMAR, 2000: S. 238).

Der F_{ST} -Wert gilt als Standardmaß zur Beschreibung genetischer Differenzierungsgrade zwischen Populationen. Er beschreibt den Anteil der Variabilität der Individuen der Gesamtpopulation, der durch Unterschiede zwischen den Subpopulationen verursacht wird. Der F_{ST} -Wert entspricht einer standardisierten Varianz der Allelfrequenzen zwischen lokalen Populationen. Nach Wright entsprechen F_{ST} -Werte von 0 – 0,05 einer geringen, von 0,05 – 0,15 einer moderaten, von 0,15 – 0,25 einer großen und über 0,25 einer sehr großen Differenzierung (WRIGHT, 1978).

Hier wird an Hand von F_{ST} -Werten das Ausmaß der Differenzierung der Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe analysiert (Kap. 3.1.7.). Die F_{ST} -Werte werden mit dem Computerprogramm POPGENE (YEH et al., 1999) nach der Methode von HARTL & CLARK (1989) berechnet.

Chi-Quadrat-Test nach Workman & Niswander

Die ermittelten F_{ST} -Werte werden mittels des Chi-Quadrat-Tests von WORKMAN & NISWANDER (1970) auf mögliche Abweichungen von Null und damit auf das Vorliegen einer signifikanten Differenzierung getestet (Kap. 3.1.7.). Da nur ein Locus untersucht wurde, können Permutationsverfahren zur Abschätzung der Vertrauenswürdigkeit der F_{ST} -Werte, z. B. die Berechnung von Bootstrap-Werten, nicht durchgeführt werden (LIMBURG, 2000).

Die Formel nach Workman & Niswander lautet: $\chi^2 = 2N_r (k - 1) F_{ST}$

mit N_r = Anzahl der Subpopulationen und k = Anzahl der Allele

Bei der Berechnung des Gesamt- F_{ST} -Wertes ist die Anzahl der Freiheitsgrade sehr groß (>200 FG; Tab. 11). Sachs nennt Signifikanzschranken nur für Werte <200 Freiheitsgrade (SACHS, 1992: S. 212). Für Fälle > 200 FG wird eine Matrix (in Excel) erstellt, die es ermöglicht, Irrtumswahrscheinlichkeiten bei einer beliebigen Anzahl von Freiheitsgraden zu ermitteln. Im unteren Bereich (<200 FG) zeigen die so ermittelten Werte eine fast vollständige Übereinstimmung mit den in Sachs angegebenen Irrtumswahrscheinlichkeiten. Der Matrix liegt die folgende Formel zu Grunde:

$$\chi^2 \approx 1/2 + (z + \sqrt{2n - 1})^2$$

mit: z: α -Quantil der Standardabweichung; n: Anzahl der Freiheitsgrade (Formel aus FAHRMEIR et al., 2001)

Clusteranalyse

Mittels Clusteranalyse wird die relative Ähnlichkeit der Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen untersucht. Die Erstellung der Ähnlichkeitscluster (Kap. 3.1.8.) erfolgt nach der Methode der durchschnittlichen Distanzen („unweighted pair-group method with arithmetic mean“: UPGMA) nach SNEATH & SOKAL (1973), berechnet auf Grundlage der genetischen Distanzen nach NEI (1978). Dargestellt werden die Ähnlichkeitscluster mit Hilfe des Computerprogramms POPGENE; Version 1.31 (<http://www.ualberta.ca/~fyeh>; Francis C. Yeh, University of Alberta, Edmonton). Auf Grund der Schwierigkeit, dass die bezüglich der Allele 0,93 und 0,94 homozygoten Tiere nicht sicher von den bezüglich dieser Allele heterozygoten Tiere unterschieden werden können, erfolgen die Clusteranalysen hier nur bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94. HORSTMANN (2008) gibt die Daten auch bei Unterscheidung dieser beiden Allozyme.

Es wird die UPGMA-Methode ausgewählt, die auf dem arithmetischen Mittel der genetischen Distanzen und der Annahme einer konstanten Evolutionsrate beruht. Andere Verfahren, z.B. die Neighbour-Joining-Methode, beruhen auf additiven genetischen Distanzen, die im Cluster durch unterschiedliche Astlängen auf unterschiedliche Evolutionsraten hinweisen. Da jedoch bei den hier vorliegenden Daten unterschiedliche Evolutionsraten mit großer Wahrscheinlichkeit keinen Einfluss auf die Position im Cluster haben, erscheint das UPGMA-Cluster besonders geeignet.

Bei Anwendung der UPGMA-Methode wird zunächst das Paar mit der geringsten genetischen Distanz gebildet und die durchschnittliche genetische Distanz dieses Paares zu den übrigen Populationen berechnet. Anschließend wird aus dem Pool der verbleibenden Populationen diejenige Population gesucht, die zu der zusammengefassten Population die geringste genetische Distanz aufweist, das nächste Vergleichspaar gebildet und die genetische Distanz berechnet. Auf diese Weise wird verfahren, bis alle Populationen zusammengefasst sind. Die genetischen Distanzen zwischen den Populationen bzw. Gruppen von Populationen werden im Ähnlichkeitscluster durch die Länge der verbindenden Äste dargestellt (Abb. 10 bis Abb. 12). Die Summe der Astlängen, die zwei Populationen verbindet, entspricht dem Distanzlevel in der Matrix (genetischen Distanzwerten nach Nei). Zur Berechnung der Distanzwerte nach Nei stehen zwei Verfahren zur Verfügung: Distanzwerte nach NEI 1972 und nach NEI 1978. Hier wird die Version 78 verwendet, da sie nach NEI v.a. für kleine Stichproben geeignet ist (NEI, 1978). Bootstrap-Werte können nicht berechnet werden, da nur ein Locus untersucht wird (RAYMOND & ROUSSET, 1995).

3. Ergebnisse

3.1. Der GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* in Westfalen

Hämolympheproben aus Winteraufsammlungen von *Carabus granulatus* aus dem Münsterland der Jahre 1991/92 bis 1998/99 werden hinsichtlich der am Gpi-Locus (Glucose-6-Phosphat-Isomerase) auftretenden Allel-Varianten untersucht. Ziel der Untersuchungen ist es, räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zu analysieren. Die Genotypen und deren absoluten Häufigkeiten in den Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe (Wald Koepe, Landwehr, Wiemers) sowie der weiter entfernten Fundstellen (Wolbecker Tiergarten, Urenberg, Rieselfelder) gibt HORSTMANN, 2008.

3.1.1. Alloenzym-Varianten an einzelnen Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe

Tab. 5 gibt die absoluten Anzahlen der am Gpi-Locus nachgewiesenen Allele in den einzelnen Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe (die Allelfrequenzen gibt HORSTMANN, 2008). Die Aufsammlungen werden folgenden Analysen unterzogen:

- 1.) Mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor werden die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen aus demselben Jahr (vgl. Kap. 3.1.2.) sowie in den Aufsammlungen von jeweils derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren (vgl. Kap. 3.1.3.) verglichen. Darüber hinaus werden die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen Wald Koepe mit denen in den nah benachbarten Aufsammlungen (Untersuchungsgebiet Koepe) und mit denen in weiter entfernten Fundstellen verglichen (Kap. 3.1.5.). Die Ergebnisse dieser räumlichen und zeitlichen Vergleiche sind in Abb. 7 und Abb. 8 zusammengefasst.
- 2.) Mittels des Inzuchtkoeffizienten nach Weir und des Chi-Quadrat-Anpassungstests (Kap. 3.1.6.) werden die Aufsammlungen hinsichtlich möglicher Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung untersucht.
- 3.) Mittels der F-Statistik wird das Ausmaß der genetischen Differenzierung verschiedener Aufsammlungen berechnet (Kap. 3.1.7.).
- 4.) Mittels der Clusteranalyse und auf Grundlage der genetischen Distanzen nach NEI (1978) wird die relative Ähnlichkeit der Aufsammlungen dargestellt (Kap. 3.1.8.).

Die Aufsammlungen werden wie folgt unterschieden: unter der Bezeichnung „Wald Koepe“ werden Aufsammlungen der Fundstellen Wald Koepe Süd, West, Nord und Nord-Ost zusammengefasst. Werden auch die benachbarten Aufsammlungen Landwehr (LW) und Wiemers (W) berücksichtigt, wird die Bezeichnung „Untersuchungsgebiet Koepe“ verwendet. (zur Lage und Charakterisierung der Fundstellen vgl. Kap. 2.2.)

Zu den einzelnen Fundstellen ist anzumerken: Im Winter 91/92 wurde die gesamte Waldfläche Koepe besammelt; eine Zuordnung der Funde zu den später unterschiedenen Fundstellen ist nicht möglich. In der Winteraufsammlung 93/94 wurden die Tiere der Fundstellen Nord, West und Ost zu einer Gesamtstichprobe vereinigt, da die einzelnen Aufsammlungen zu geringe Individuenzahlen aufwiesen (8, 2 bzw. 5 Individuen; Tab. 3). In der Winteraufsammlung 96/97 wurden Tiere aus drei nahe benachbarten morschen Baumstämmen von der in den Vorjahren beprobten Fundstelle Nord-Ost (NO) ge-

sammelt. Die 18 (NO 1), 18 (NO 2) und 30 (NO 3) Individuen wurden für den Vergleich der Allelhäufigkeiten innerhalb eines Jahres und den Test auf Erfüllung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes zunächst getrennt betrachtet. Es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede und auch hinsichtlich des Hardy-Weinberg Gleichgewichtes wichen weder die drei einzelnen Aufsammlungen noch die vereinigte Stichprobe signifikant von der Erwartung ab (HORSTMANN, 2008). Die Aufsammlungen NO 1, NO 2 und NO 3 werden daher nur vereint betrachtet (NO ges). Die Fundstelle Süd der Jahre 94/95 bis 97/98 ist ein einzelner morscher Baumstamm. Im Winter 98/99 wurde ein weiterer einzelner Stamm in der unmittelbaren Nachbarschaft besammelt, zur Unterscheidung werden die Fundstellen "Wald Koepe Süd alt" und "Wald Koepe Süd neu" genannt.

Insgesamt werden in den Proben der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe 18 Gpi-Allozyme nachgewiesen (ein Eichgel zeigt Abb. 5). Über alle Aufsammlungen gepoolt, treten zwei Allozyme mit einer Häufigkeit > 15% auf: 0,86 und 1,00; vier Allozyme mit einer Häufigkeit zwischen 5 bis 15%: 0,93; 0,94; 1,07 und 1,13; die restlichen Allozyme treten mit einer Häufigkeit < 5% auf (Abb.6). Die maximale Anzahl von Allozymen in einer Aufsammlung ist 16 (Koepe West 98/99, n = 61 Tiere). Methodisch ergibt sich die Schwierigkeit, dass die für die Allele 0,93 und 0,94 heterozygoten Individuen nicht sicher von den bezüglich dieser Allele homozygoten Tieren unterschieden werden können. Daher werden für die Tests auf mögliche räumliche und zeitliche Unterschiede, auf Erfüllung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes sowie bei der Berechnung der F_{ST} -Werte und der Clusteranalyse die Allele 0,93 und 0,94 sowohl zusammengefasst als auch unterschieden. In dieser Publikation werden nur die Analysen und Ergebnisse bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 angegeben, Analysen und Ergebnisse bei Trennung der beiden Allele gibt HORSTMANN, 2008. Grundsätzliche Unterschiede, die auf Unterschiede in der adaptiven Bedeutung dieser beiden Allele hinweisen würden, finden sich nicht.

Tab. 5: Absolute Anzahl der nachgewiesenen Allele im Untersuchungsgebiet Koepe
 N_i gibt die Anzahl der Individuen; N_a die Anzahl der Allele

Jahr	Fundstelle	Allel																	Summe		
		0,69	0,76	0,79	0,84	0,86	0,88	0,91	0,93	0,94	0,98	1,00	1,02	1,05	1,07	1,09	1,13	1,18	1,19	Ni	Na
91/92	Koepe 91/92	0	0	0	0	1	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
92/93	Koepe SW	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
	Koepe W	0	3	0	2	5	0	0	0	1	3	2	0	6	0	0	0	0	0	0	15
	Koepe NO	0	5	0	6	14	0	5	13	3	1	14	5	5	14	2	7	0	0	0	47
	Koepe SO	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	4
	Koepe 92/93 ges.	0	8	0	8	21	0	6	20	3	3	19	8	6	22	2	9	0	1	68	
93/94	Koepe N	0	0	0	2	3	0	0	0	0	1	0	4	1	0	0	1	4	0	0	8
	Koepe W	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	2
	Koepe O	0	0	0	0	2	0	1	0	5	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	5
	Koepe 93/94 ges.	0	0	0	2	5	0	1	0	6	1	3	1	3	1	1	4	0	0	15	
94/95	Koepe NO	0	2	0	4	20	0	1	9	2	0	19	2	0	7	2	8	0	0	0	38
	Koepe N	0	5	2	0	9	0	5	5	11	2	10	2	3	3	1	5	0	1	32	32
	Koepe W	0	4	2	0	18	1	3	11	9	1	10	3	0	14	6	6	0	0	44	44
	Koepe S	0	7	0	0	28	1	1	14	8	2	21	2	3	23	4	8	0	0	61	61
		Koepe 94/95 ges.	0	18	4	4	75	2	10	39	30	5	60	9	6	47	13	27	0	1	175
95/96	Koepe NO	0	2	1	2	18	0	0	11	4	1	11	5	2	2	0	7	0	0	0	33
	Koepe N	0	1	0	0	12	0	0	4	6	0	8	5	1	3	0	6	0	0	0	23
	Koepe S	0	0	0	1	17	1	0	3	7	1	9	1	1	6	2	1	0	0	0	25
		Koepe 95/96 ges.	0	3	1	3	47	1	0	18	17	2	28	11	4	11	2	14	0	0	81
96/97	Landwehr	3	1	0	0	11	0	3	12	8	3	13	2	3	13	0	3	1	0	0	38
	Koepe NO 1	0	1	0	0	12	1	0	5	1	0	3	0	1	5	0	7	0	0	0	18
	Koepe NO 2	0	1	0	0	9	0	1	3	5	0	7	1	1	5	1	2	0	0	0	18
	Koepe NO 3	0	2	1	0	13	0	1	7	8	1	10	3	2	6	1	5	0	0	0	30
		Koepe 96/97 ges.	0	3	0	0	12	0	0	4	3	1	7	2	1	2	0	5	0	0	20
96/97	Koepe 96/97 ges.	0	7	1	0	46	1	2	19	17	2	27	6	5	18	2	19	0	0	0	86
	Landwehr	0	5	0	2	14	1	0	8	10	1	3	1	3	8	1	3	0	0	0	30
	Wiemers	0	6	0	0	16	0	1	11	4	1	13	2	1	3	0	8	0	0	0	33
	Koepe NO	0	1	0	4	11	0	1	3	1	2	9	0	2	8	2	4	0	0	0	24
	Koepe N	0	8	1	3	19	0	0	7	7	0	9	3	1	6	0	6	0	0	0	35
97/98	Koepe W	1	6	2	3	10	0	0	10	5	0	9	2	1	0	1	4	0	0	0	27
	Koepe S	0	4	1	2	20	0	2	6	4	0	16	3	2	17	0	3	0	0	0	40
		Koepe 97/98 ges.	1	19	4	12	60	0	3	26	17	2	43	8	6	31	17	0	0	0	126
	Landwehr	0	6	0	6	15	0	2	8	8	3	19	4	3	13	1	6	0	0	0	47
	Wiemers	1	1	0	1	13	0	1	11	4	1	10	2	0	16	1	2	0	0	0	32
98/99	Koepe S alt	0	3	1	4	16	0	0	4	2	3	7	1	0	6	1	8	0	0	0	28
	Koepe S neu	0	7	0	4	27	0	1	12	9	2	20	3	2	17	2	4	0	0	0	55
	Koepe W	1	5	1	7	25	1	0	18	6	1	28	2	5	13	1	7	0	0	0	61
		Koepe 98/99 ges.	1	15	2	15	68	1	1	34	17	6	55	6	7	36	4	19	0	1	144
	Summe	6	89	12	54	400	6	31	210	144	29	302	64	47	222	32	132	1	3	892	

3.1.2 Räumliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres im Wald Koepe

Signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe treten nur in den Winteraufsammlungen 94/95 und 97/98 auf (Tab. 6; Abb. 7). Es unterscheiden sich die folgenden Fundstellen:

Wald Koepe Nord-Ost 94/95 und West 94/95: $\chi^2 = 19,220$; $p = 0,038$

Wald Koepe Nord-Ost 94/95 und Nord 94/95: $\chi^2 = 25,630$; $p = 0,007$

Wald Koepe Süd 94/95 und Nord 94/95: $\chi^2 = 20,380$; $p = 0,040$

Wald Koepe West 97/98 und Nord-Ost 97/98: $\chi^2 = 19,010$; $p = 0,025$

Wald Koepe Süd 97/98 und West 97/98: $\chi^2 = 20,635$; $p = 0,024$

Außerdem besteht ein Unterschied auf einem Signifikanzniveau unter 10%:

Wald Koepe Nord-Ost 97/98 und Nord 97/98: $\chi^2 = 16,431$; $p = 0,058$

Die Aufsammlungen der Jahre 92/93, 95/96, 96/97 sowie 98/99 unterscheiden sich räumlich nicht (Tab. 6; Abb. 7; bezüglich der Unterschiede zu den benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers vgl. Kap. 3.1.5.). Die Aufsammlungen der Jahre 91/92 und 93/94 konnten auf Grund geringer Individuenzahlen nicht auf lokale Unterschiede getestet werden.

Dass nur in den Wintersaisons 94/95 und 97/98 räumliche Differenzierungen auftreten, ist möglicherweise dadurch bedingt, dass es in den jeweils vorausgegangenen Reproduktionssaisons 1994 und 1997 zu relativ großen lokalen Unterschieden im Reproduktionserfolg und einer ausgeprägten räumlichen Fragmentierung der Populationen kam (vgl. Kap. 4.2. und 4.3.).

Insgesamt werden bezüglich der räumlichen Differenzierungen 20 paarweise Vergleiche mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor durchgeführt (sechs Vergleiche im Jahr 94/95, drei 95/96, zwei 96/97, sechs 97/98 und drei 98/99). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von kleiner 5% könnte damit ein Unterschied zufällig bedingt sein; fünf beobachtete Unterschiede mit jeweils einer Irrtumswahrscheinlichkeit, die kleiner als 5% ist, liegen signifikant über der Zufallserwartung ($G = 26,28$; 1 FG; $p < 0,001$; G-Test nach Woolf, vgl. SACHS, 1992: S. 456).

Tab. 6: Vergleich der Allelhäufigkeiten von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr im Untersuchungsgebiet Koepe

Die (absoluten) Allelhäufigkeiten werden mittels Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor verglichen. Angegeben ist jeweils der Chi-Quadrat-Wert, die Anzahl der Freiheitsgrade (FG) und die Irrtumswahrscheinlichkeit p mit *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05 und (*) p < 0,1.

a) Wald Koepe 1992/93

	Nord-Ost 92/93		
	χ^2	FG	p
West 92/93	6,243	10	0,794

b) Wald Koepe 1994/95

	Nord 94/95			Nord-Ost 94/95			Süd 94/95		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
West 94/95	14,952	12	0,244	19,220	10	0,038 *	10,160	11	0,516
Nord 94/95				25,630	11	0,007 **	20,380	11	0,040 *
Nord-Ost 94/95							16,058	10	0,098 (*)

c) Untersuchungsgebiet Koepe 1995/96

	Nord-Ost 95/96			Süd 95/96			Landwehr		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Nord 95/96	4,179	8	0,841	11,011	8	0,201	17,093	10	0,072 (*)
Nord-Ost 95/96				9,027	8	0,340	21,459	11	0,029 *
Süd 95/96							13,119	10	0,217

d) Untersuchungsgebiet Koepe 1996/97

	Süd 96/97			Landwehr			Wiemers		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Nord-Ost 96/97	4,591	8	0,800	10,059	8	0,261	7,669	9	0,568
Nord-Ost 1 96/97	4,765	6	0,574	10,330	7	0,171	7,968	6	0,240
Nord-Ost 2 96/97	4,402	7	0,733	6,498	7	0,483	5,552	7	0,593
Nord-Ost 3 96/97	4,179	8	0,841	7,462	8	0,488	5,320	8	0,723
Süd 96/97				11,660	8	0,167	1,059	7	0,994
Landwehr							13,657	8	0,091 (*)

e) Untersuchungsgebiet Koepe 1997/98

	Nord 97/98			West 97/98			Süd 97/98			Landwehr 97/98			Wiemers 97/98		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Nord-Ost 97/98	16,431	9	0,058 (*)	19,010	9	0,025 *	10,802	10	0,373	7,948	11	0,718	10,426	8	0,236
Nord 97/98				9,134	9	0,425	11,163	9	0,265	9,882	10	0,451	14,830	8	0,063 (*)
West 97/98							20,635	10	0,024 *	14,027	10	0,172	21,097	8	0,007 **
Süd 97/98										8,561	11	0,662	5,051	9	0,830
Landwehr 97/98													12,510	11	0,327

f) Wald Koepe 1998/99

	Süd alt 98/99			Süd neu 98/99		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
West 98/99	14,455	9	0,107	7,465	11	0,760
Süd alt 98/99				11,818	10	0,297

3.1.3 Zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren im Wald Koepe

Es werden signifikante zeitliche Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren gefunden (Tab. 7; Abb. 6):

Wald Koepe West 94/95 und 97/98: $\chi^2 = 20,670$; $p = 0,037$

Wald Koepe West 94/95 und 98/99: $\chi^2 = 25,180$; $p = 0,014$

Wald Koepe Nord-Ost ges. 96/97 und 97/98: $\chi^2 = 18,990$; $p = 0,040$

Wald Koepe Süd 94/95 und Süd alt 98/99: $\chi^2 = 17,724$; $p = 0,039$

Außerdem besteht ein Unterschied mit einem Signifikanzniveau unter 10%:

Wald Koepe Nord-Ost 95/96 und 97/98: $\chi^2 = 17,610$; $p = 0,062$

Es werden bezüglich der zeitlichen Vergleiche 34 paarweise statistische Tests durchgeführt: bezüglich der Fundstelle Nord-Ost 10 Tests (im Jahr 96/97 wird NO ges. berücksichtigt und nicht die drei Einzelaufsammlungen NO 1-3; Tab. 7a), bezüglich der Fundstelle West sechs Tests (Tab. 7b); bezüglich der Fundstelle Nord drei Tests (Tab. 7c) und bezüglich der Fundstelle Süd 15 Tests (Tab. 7d). In keinem Fall ist die Irrtumswahrscheinlichkeit hoch-signifikant ($< 0,01$). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% könnten etwas weniger als zwei Unterschiede rein zufällig bedingt sein (exakt 1,7 Unterschiede); tatsächlich wurden vier Unterschiede gefunden. Der Unterschied zwischen Beobachtung und Erwartung ist nicht signifikant ($G = 0,52$; 1 FG; $p > 0,10$; G-Test).

Zeitliche Unterschiede an derselben Fundstelle in direkt aufeinander folgenden Jahren werden nur in einem Fall beobachtet: Die Allelhäufigkeiten der Fundstelle Nord-Ost 96/97 unterscheiden sich signifikant von denen des Jahres 97/98. In den weiteren drei Fällen mit signifikanten zeitlichen Unterschieden liegen jeweils mehrere Jahre zwischen den Aufsammlungen.

Tab. 7: Vergleich der Allelhäufigkeiten an denselben Fundstellen in verschiedenen Jahren im Untersuchungsgebiet Koepe

Die (absoluten) Allelhäufigkeiten werden mittels Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor verglichen. Angegeben ist jeweils der Chi-Quadrat-Wert, die Anzahl der Freiheitsgrade (FG) und die Irrtumswahrscheinlichkeit p mit *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05 und (*) p < 0,1. Die Fundstellen NO 1, NO2 und NO 3 des Jahres 96/97 wurden zu einer Fundstelle zusammengefasst. Zwischen den Fundstellen bestehen keine signifikanten Allelhäufigkeitsunterschiede. Die Parameter des statistischen Vergleichs nennt Horstmann, 2008.

a) Wald Koepe Nord-Ost (NO)

	NO 94/95			NO 95/96			NO ges. 96/97			NO 97/98		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
NO 92/93	15,040	11	0,181	15,230	10	0,124	18,360	11	0,074(*)	9,550	11	0,571
NO 94/95				7,130	8	0,523	15,640	11	0,155	5,650	8	0,686
NO 95/96							6,160	8	0,629	17,610	10	0,062(*)
NO ges. 96/97										18,990	10	0,040*

b) Wald Koepe West (W)

	W 94/95			W 97/98			W 98/99		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
W 92/93	5,380	8	0,716	13,020	8	0,111	5,890	7	0,553
W 94/95				20,670	11	0,037*	25,180	12	0,014*
W 97/98							12,420	9	0,191

c) Wald Koepe Nord (N)

	N 95/96			N 97/98		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
N 94/95	15,550	9	0,077(*)	18,843	13	0,128
N 95/96				7,959	8	0,437

d) Wald Koepe Süd (S)

	S 95/96			S 96/97			S 97/98			S alt 98/99			S neu 98/99		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
S 94/95	7,670	8	0,466	5,858	6	0,440	6,794	10	0,745	17,724	9	0,039*	7,097	11	0,791
S 95/96				10,662	7	0,154	7,764	9	0,558	12,759	9	0,174	6,062	9	0,734
S 96/97							9,453	8	0,306	6,522	9	0,687	8,812	8	0,358
S 97/98										14,821	9	0,096(*)	4,527	10	0,920
S alt 98/99													11,818	10	0,297

e) Landwehr (LW)

	LW 96/97			LW 97/98		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Landwehr 95/96	18,974	11	0,080(*)	14,884	12	0,248
Landwehr 96/97				12,156	10	0,275

f) Wiemers 97/98

	Wiemers 97/98		
	χ^2	FG	p
Wiemers 96/97	17,740	9	0,038*

3.1.4. Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilungen der Allelhäufigkeiten

Im Wald Koepe werden räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten beobachtet (wobei die Häufigkeit des Auftretens räumlicher Unterschiede von der Zufallserwartung abweicht). Zur Klärung der Frage, ob bestimmte Allele für diese Unterschiede verantwortlich sind, werden Chi-Quadrat-Zerlegungen durchgeführt (SACHS, 1992: S. 585ff.). Sollten jeweils gleiche Allele für die Häufigkeitsunterschiede verantwortlich sein, könnte dies als Hinweis auf das Einwirken von Selektion gewertet werden.

Nur in zwei der neun getesteten Fälle offenbart die Chi-Quadrat-Zerlegung einen signifikanten Anteil eines einzelnen Alleles am Gesamt-Chi-Quadrat (in beiden Fällen des Allels 1,07): Im Vergleich Wald Koepe Nord-Ost 97/98 gegen Wald Koepe West 97/98 ($p < 0,05$) und Wald Koepe West 97/98 gegen Wald Koepe Süd 97/98 ($p < 0,01$; Tab.8). In weiteren drei Fällen finden sich Irrtumswahrscheinlichkeiten kleiner 10%: Einmal hinsichtlich des Allels 0,91 (Wald Koepe Nord 94/95 gegen Wald Koepe Süd 94/95; $p < 0,1$) und zweimal hinsichtlich des Allels 0,84 (Wald Koepe Süd alt 94/95 gegen 98/99; $p < 0,1$ sowie Wald Koepe Nord-Ost 96/97 gegen 97/98; $p < 0,1$). Weiterhin weist das Allel 0,84 in weiteren vier Fällen relativ hohe (allerdings nicht signifikante) Chi-Quadrat-Werte auf, die auf eine Sonderstellung dieses Allels hindeuten könnten. Insgesamt deutet die Chi-Quadrat-Zerlegung einen Einfluss der Allele 0,84; 0,91 und 1,07 auf die gefundenen Allelhäufigkeitsunterschiede an. Allerdings ist nur in einem der neun Fälle das Allel 1,07 mit hoher Wahrscheinlichkeit ($p < 0,01$) und alleine für die Unterschiede verantwortlich.

Werden alle genannten Allele mit relativ hohen Anteilen am Gesamt-Chi-Quadrat berücksichtigt, so sind die Allele 0,84; 0,91; 0,93 + 0,94 (zus.); 1,00; 1,07; 1,09 und die als "Rest" bezeichneten zusammengefassten seltenen Allele an der Entstehung räumlicher und zeitlicher Unterschiede beteiligt. Nicht beteiligt sind die sieben Allele: 0,69; 0,76; 0,86; 1,02; 1,05; 1,13 und 1,18. Darunter ist also auch das mit 400 Nachweisen im Untersuchungsgebiet Koepe relativ häufigste Allele 0,86; ferner gehören zu dieser Gruppe Allele, die mit mittleren relativen Häufigkeiten auftreten (0,76; 1,02 und 1,13) sowie das relativ seltene Allel 1,18.

Ein Einfluss der Selektion auf bestimmte Allele kann auf Grund des Ergebnisses der Chi-Quadrat-Zerlegung letztlich nicht ausgeschlossen werden. Jedoch lässt u.a. die relativ große Anzahl von Allelen am Gpi-Genlocus bei *Carabus granulatus* (18 Allele) vermuten, dass eine strenge Selektion zugunsten bestimmter Allele nicht wirksam wird (vgl. Kap. 4.2.).

Tab. 8: Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilungen der Allelhäufigkeiten

Die Chi-Quadrat-Zerlegung wird für die Fälle durchgeführt, in denen der räumliche oder zeitliche Vergleich signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede offenbart (Tab. 6; Tab. 7). Allele mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Gruppe, hier „Rest“ genannt, zusammengefasst. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Tabelle (vgl. SACHS, 1992: S.598).

a) Räumliche Unterschiede	Gesamt-Chi-Quadrat	p	FG	Allele, mit hohen Anteilen am Gesamt-Chi-Quadrat:
94/95: Wald Koepe West gegen Wald Koepe Nord-Ost	19,222	0,038	10	0,84: $\chi^2 = 4,664$; $p > 0,1$ 1,00: $\chi^2 = 6,287$; $p > 0,1$ Rest (0,79 + 0,88 + 0,98): $\chi^2 = 4,085$; $p > 0,1$
94/95: Wald Koepe Nord-Ost gegen Wald Koepe Nord	25,629	0,007	11	0,84: $\chi^2 = 5,233$; $p > 0,1$ 0,91: $\chi^2 = 4,911$; $p > 0,1$ Rest (0,79 + 0,98 + 1,19): $\chi^2 = 6,157$; $p > 0,1$
94/95: Wald Koepe Nord gegen Wald Koepe Süd	20,380	0,040	11	0,91: $\chi^2 = 7,103$; $p < 0,1$ (*) 1,07: $\chi^2 = 6,625$; $p > 0,1$
95/96: Wald Koepe Nord-Ost gegen Landwehr	22,124	0,036	12	1,07: $\chi^2 = 6,388$; $p < 0,05$ *
97/98: Wald Koepe Nord-Ost gegen Wald Koepe West	19,010	0,025	9	0,93 + 0,94 (zus.): $\chi^2 = 4,664$; $p > 0,1$ 1,07: $\chi^2 = 9,986$; $p < 0,05$ *
97/98: Wald Koepe West gegen Wald Koepe Süd	20,635	0,024	10	1,07: $\chi^2 = 12,487$; $p < 0,01$ **
97/98: Wald Koepe West gegen Wiemers	21,257	0,012	9	1,07: $\chi^2 = 15,857$; $p < 0,01$ **

b) Zeitliche Unterschiede	Gesamt-Chi-Quadrat	p	FG	Allele, mit hohen Anteilen am Gesamt-Chi-Quadrat:
Wald Koepe West 94/95 gegen 97/98	20,668	0,037	11	0,84: $\chi^2 = 5,349$; $p > 0,1$ 1,07: $\chi^2 = 3,960$; $p > 0,1$
Wald Koepe West 94/95 gegen 98/99	25,181	0,014	12	0,84: $\chi^2 = 4,540$; $p > 0,1$ 0,91: $\chi^2 = 4,415$; $p > 0,1$ 1,09: $\chi^2 = 5,733$; $p > 0,1$
Wald Koepe Süd alt 94/95 gegen 98/99	17,724	0,039	9	0,84: $\chi^2 = 6,492$; $p < 0,1$ (*)
Wald Koepe Nord-Ost 96/97 gegen 97/98	18,992	0,040	10	0,84: $\chi^2 = 7,272$; $p < 0,1$ (*)
Wiemers 96/97 gegen 97/98	17,740	0,038	10	1,07: $\chi^2 = 5,231$; $p > 0,1$

3.1.5. Vergleich der Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe mit weiteren Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und mit weiter entfernten Fundstellen

In unmittelbarer Nachbarschaft zum Wald Koepe wurden in den Jahren 95/96, 96/97 und 97/98 die Fundstellen „Landwehr“ und in den Jahren 96/97 und 97/98 der benachbarte Wald „Wiemers“ besammelt (Tab. 1).

Signifikante räumliche bzw. zeitliche Unterschiede werden zwischen den folgenden Aufsammlungen gefunden (Tab. 6):

Wald Koepe Nord-Ost 95/96 und Landwehr 95/96: $\chi^2 = 21,459$; $p = 0,029$

Wald Koepe West 97/98 und Wiemers 97/98: $\chi^2 = 21,097$; $p = 0,007$

Wiemers 96/97 und 97/98: $\chi^2 = 17,740$; $p = 0,038$

Außerdem werden in vier Fällen Unterschiede mit einem Signifikanzniveau unter 10% ermittelt:

Wald Koepe Nord 95/96 und Landwehr 95/96: $\chi^2 = 17,093$; $p = 0,072$

Landwehr 96/97 und Wiemers 96/97: $\chi^2 = 13,657$; $p = 0,091$

Wald Koepe Nord 97/98 und Wiemers 97/98: $\chi^2 = 14,830$; $p = 0,063$

Landwehr 95/96 und Landwehr 96/97: $\chi^2 = 18,974$; $p = 0,080$

Neben den nah benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers werden drei weiter entfernte Fundstellen untersucht und deren Allelhäufigkeiten mit denen im Untersuchungsgebiet Koepe verglichen: Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder (Tab. 9; zur Lage und Charakterisierung der Fundstellen vgl. Kap. 2 sowie Abb. 2. bis Abb. 4; die einzelnen Genotypen gibt HORSTMANN, 2008).

Die Fundstelle Urenberg wurde im Winter 96/97 besammelt. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 70 km Luftlinie (Tab. 2). Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zu einzelnen Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (Tab. 9). Allerdings unterscheiden sich die Allelhäufigkeiten zu der (vereinigten) Stichprobe Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe + Landwehr + Wiemers) signifikant und zu der Aufsammlung Landwehr sogar hochsignifikant (Tab. 9):

Landwehr 96/97 und Urenberg 96/97: $\chi^2 = 25,268$; $p = 0,005$

Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 und Urenberg 96/97: $\chi^2 = 20,730$; $p = 0,023$

Die Fundstelle Wolbecker Tiergarten wurde im Winter 97/98 besammelt. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 10 km Luftlinie (Tab. 2). Signifikante Unterschiede bestehen zwischen den Aufsammlungen (Tab. 9):

Wald Koepe Nord 97/98 und Wolbecker Tiergarten 97/98: $\chi^2 = 22,823$; $p = 0,029$

Wald Koepe West 97/98 und Wolbecker Tiergarten 97/98: $\chi^2 = 27,976$; $p = 0,006$

Wald Koepe 97/98 und Wolbecker Tiergarten 97/98: $\chi^2 = 22,792$; $p = 0,044$

Weiterhin werden die Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen Koepe 97/98 mit den im Untersuchungsgebiet Rieselfelder festgestellten Allelhäufigkeiten der autochthonen Population verglichen. Dabei handelt es sich um die in den Außenfallen der Gehege gefangenen Individuen. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 20 km Luftlinie (Tab. 2). Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bestehen zwischen den folgenden Aufsammlungen (Tab. 9):

Wald Koepe Nord-Ost 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 21,637$; $p = 0,010$

Wald Koepe Nord 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 20,891$; $p = 0,013$

Wald Koepe West 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 37,980$; $p < 0,001$

Wald Koepe 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 31,397$; $p = 0,003$

Landwehr 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 22,699$; $p = 0,012$

Wiemers 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 21,711$; $p = 0,005$

Untersuchungsg. Koepe 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 36,780$; $p < 0,001$

Wolbecker Tiergarten 97/98 und Rieselfelder 97/98: $\chi^2 = 30,593$; $p = 0,002$

Die Aufsammlung Rieselfelder unterscheidet sich also von den meisten Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe des Jahres 97/98 (Ausnahme Fundstelle Wald Koepe Süd).

Nach den Ergebnissen der Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor unterscheidet sich die weit entfernte Aufsammlung Urenberg weniger von den Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe, als die näher gelegenen Aufsammlungen Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder. Die Unterschiede der Aufsammlung Rieselfelder zu den Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe sind am deutlichsten: in sechs von sieben getesteten Fällen wurde ein signifikanter Unterschied gefunden (Tab. 9). Dies kann als Hinweis gewertet werden, dass in Westfalen weniger die räumliche Distanz, als vielmehr kleinräumige Fragmentierungen für genetische Differenzierungen innerhalb der Art *Carabus granulatus* bedeutungsvoll sind (vgl. Kap. 3.1.7. und Kap. 4.2. und 4.3.).

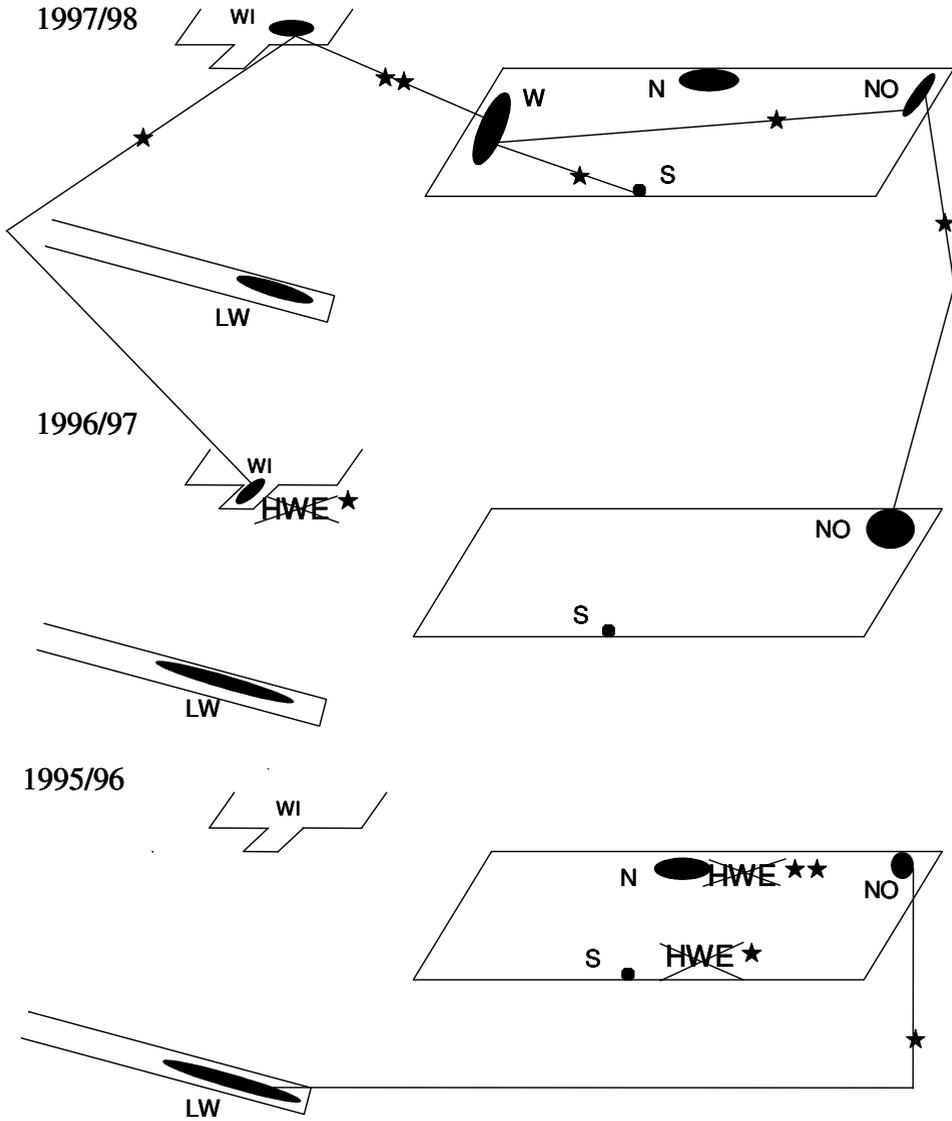
Tab. 9: Vergleich der Allelhäufigkeiten im Untersuchungsgebiet Koepe mit den weiter entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder; Legende vgl. Tab. 7.

a) 1996/97			
Urenberg 96/97			
	χ^2	FG	p
Wald Koepe NO 96/97	12,784	10	0,236
Wald Koepe Süd 96/97	10,128	9	0,340
Wald Koepe 96/97	14,822	10	0,139
Landwehr 96/97	25,268	10	0,005 **
Wiemers 96/97	13,911	9	0,126
Untersuchungs- gebiet Koepe 96/97	20,730	10	0,023 *

b) 1997/98						
	Wolbecker Tiergarten 97/98			Rieselfelder 97/98		
	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Wald Koepe NO 97/98	15,014	11	0,182	21,637	9	0,010 *
Wald Koepe Nord 97/98	22,823	12	0,029 *	20,891	9	0,013 *
Wald Koepe West 97/98	27,976	12	0,006 **	37,980	9	< 0,001 ***
Wald Koepe Süd 97/98	10,996	12	0,529	15,313	10	0,121
Wald Koepe 97/98	22,792	13	0,044 *	31,397	13	0,003 **
Landwehr 97/98	13,031	12	0,367	22,699	10	0,012 *
Wiemers 97/98	11,226	11	0,425	21,711	8	0,005 **
Untersuchungs- gebiet Koepe 96/97	20,400	13	0,086	36,780	13	< 0,001 ***
Urenberg 96/97	9,832	12	0,631	7,689	8	0,464
Wolb. Tiergarten 97/98				30,593	12	0,002 **

Abb. 8: Unterschiede der Allelfrequenzen und Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Aufsammlungen Untersuchungsgebiet Koepe

Lage und Größe der besammelten Flächen sind dunkel dargestellt. Sterne beziehen sich auf das Signifikanzniveau mit * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$. Verglichen werden Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres und Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren. Dargestellt sind die Ergebnisse der Brandt-Snedecor-Tests (Tab. 6/7) und die Statistik zum HWE (Tab.10). Die Individuenzahlen sind Tab. 3 zu entnehmen.



3.1.6. Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und Inzuchtkoeffizient

Die Aufsammlungen werden auf mögliche Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (1.) mittels des Inzuchtkoeffizienten nach Weir (WEIR, 1996: S. 91 ff.) und (2.) mittels des Chi-Quadrat-Anpassungstests untersucht (Tab. 10).

zu (1.) Der Inzuchtkoeffizient nach Weir zeigt signifikante Abweichungen in den folgenden Aufsammlungen an (Tab. 10):

Wald Koepe 91/92: $\chi^2 = 11,758$; $p < 0,001$

Wald Koepe Nord 95/96: $\chi^2 = 4,739$; $p = 0,029$

Wald Koepe Süd 95/96: $\chi^2 = 4,242$; $p = 0,039$

Wiemers 96/97: $\chi^2 = 3,976$; $p = 0,046$

In allen Fällen entsteht die Abweichung durch ein Heterozygotendefizit (positiver Inzuchtkoeffizient nach Weir).

zu (2.) Der Chi-Quadrat-Anpassungstest zeigt in zwei der vier Fälle signifikante Abweichungen von der Erwartung an (offenbar reagiert der Test nach Weir empfindlicher auf Abweichungen von der Erwartung; Tab. 10):

Wald Koepe 91/92: $\chi^2 = 10,729$; $p < 0,001$

Wald Koepe Nord 95/96: $\chi^2 = 4,419$; $p = 0,036$

Insgesamt werden bezüglich des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes 34 Chi-Quadrat-Tests auf die im Untersuchungsgebiet Koepe gewonnenen Daten durchgeführt (mit Berücksichtigung der zusammengefassten Aufsammlungen eines Jahres). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $< 5\%$ könnte in etwa einem Fall (exakt in 1,35 Fällen) der Unterschied rein zufällig sein. Nach dem G-Test ist der Unterschied zwischen den 1,35 erwarteten Unterschieden und den vier nach Weir ermittelten Abweichungen nicht signifikant ($G = 1,023$; 1 FG; $p > 0,10$).

Bezüglich der weiter entfernten Fundstellen Rieselfelder, Urenberg und Wolbecker Tiergarten zeigt sowohl der Test nach Weir als auch der Chi-Quadrat-Anpassungstest eine signifikante Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung an der Fundstelle Wolbecker Tiergarten an. Diese ist allerdings in beiden statistischen Verfahren nur bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 signifikant (Test nach Weir: $\chi^2 = 4,523$; $p = 0,033$; Chi-Quadrat-Anpassungstest: $4,143$; $p = 0,042$; Tab. 10).

Tab. 10: Test auf Vorliegen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes im Untersuchungsgebiet Koepe und in den weiter entfernten Fundstellen

Das Vorliegen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes wird nach Weir und mit Hilfe des Chi-Quadrat-Anpassungstest untersucht (vgl. Kap.2.6.). h gibt die beobachtete, d die erwartete Heterozygotenfrequenz - f gibt den Inzuchtkoeffizienten nach Weir. Für beide Tests gilt jeweils ein Freiheitsgrad. Testergebnisse, die signifikante Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung belegen, sind fett gedruckt. Irrtumswahrscheinlichkeiten $< 10\%$ werden als Tendenz gewertet.

Fundstelle	h	d	f	Test nach Weir χ^2 Signifikanz	Anpassungstest χ^2 Signifikanz
Wald Koepe 91/92	0,529	0,829	0,241	11,758 $p < 0,001$	10,729 $p < 0,001$
Wald Koepe West 92/93	0,800	0,871	0,071	0,719 n.s.	0,449 n.s.
Nord-Ost 92/93	0,915	0,883	-0,032	0,489 n.s.	0,463 n.s.
Wald Koepe 92/93	0,887	0,883	-0,004	0,011 n.s.	0,012 n.s.
Wald Koepe 93/94	0,800	0,856	0,056	0,398 n.s.	0,375 n.s.
Wald Koepe West 94/95	0,886	0,856	-0,030	0,345 n.s.	0,373 n.s.
Nord-Ost 94/95	0,789	0,823	0,034	0,331 n.s.	0,288 n.s.
Nord 94/95	0,875	0,867	-0,008	0,019 n.s.	0,017 n.s.
Süd 94/95	0,836	0,842	0,006	0,018 n.s.	0,006 n.s.
Wald Koepe 94/95	0,846	0,857	0,011	0,179 n.s.	0,137 n.s.
Wald Koepe Nord-Ost 95/96	0,879	0,825	-0,054	0,746 n.s.	0,660 n.s.
Nord 95/96	0,652	0,820	0,168	4,739 $p < 0,05$	4,419 $p < 0,05$
Süd 95/96	0,640	0,794	0,154	4,242 $p < 0,05$	3,601 Tendenz
Wald Koepe 95/96	0,741	0,821	0,080	4,003 $p < 0,05$	3,541 Tendenz
Landwehr 95/96	0,921	0,842	-0,079	1,967 n.s.	1,700 n.s.
Wald Koepe Nord-Ost 1 96/97	0,722	0,795	0,073	0,668 n.s.	0,581 n.s.
Nord-Ost 2 96/97	0,944	0,824	-0,120	1,946 n.s.	1,799 n.s.
Nord-Ost 3 96/97	0,933	0,840	-0,093	2,142 n.s.	1,944 n.s.
Nord-Ost ges. (1-3) 96/97	0,879	0,833	-0,046	1,091 n.s.	0,991 n.s.
Süd 96/97	0,900	0,821	-0,079	0,954 n.s.	0,845 n.s.
Wald Koepe 96/97	0,884	0,833	-0,051	1,802 n.s.	1,608 n.s.
Landwehr 96/97	0,833	0,821	-0,012	0,034 n.s.	0,030 n.s.
Wiemers 96/97	0,697	0,824	0,127	3,976 $p < 0,05$	3,670 Tendenz

Fundstelle		h	d	f	Test nach Weir χ^2 Signifikanz		Anpassungstest χ^2 Signifikanz	
Wald Koepe	Nord-Ost 97/98	0,833	0,853	0,020	0,086	n.s.	0,116	n.s.
	Nord 97/98	0,829	0,841	0,012	0,044	n.s.	0,023	n.s.
	West 97/98	0,778	0,834	0,056	0,684	n.s.	0,670	n.s.
	Süd 97/98	0,825	0,830	0,005	0,008	n.s.	0,005	n.s.
Wald Koepe	97/98	0,817	0,856	0,039	1,689	n.s.	1,453	n.s.
Landwehr	97/98	0,830	0,869	0,039	0,669	n.s.	0,670	n.s.
Wiemers	97/98	0,813	0,813	0,001	0,001	n.s.	0,005	n.s.
Wald Koepe	Süd alt 98/99	0,964	0,848	-0,117	3,371	Tendenz	2,952	Tendenz
	West 98/99	0,852	0,845	-0,007	0,027	n.s.	0,028	n.s.
	Süd neu 98/99	0,800	0,838	0,038	0,632	n.s.	0,580	n.s.
Wald Koepe	98/99	0,854	0,849	-0,005	0,029	n.s.	0,026	n.s.
Rieselfelder	97/98	0,813	0,817	0,004	0,016	n.s.	0,135	n.s.
Urenberg	96/97	0,872	0,841	-0,031	0,304	n.s.	0,277	n.s.
Wolbecker Tiergarten	97/98	0,816	0,860	0,044	2,105	n.s.	2,010	n.s.

3.1.7. F_{ST} -Werte

Die berechneten F_{ST} -Werte sind vergleichsweise niedrig: Sie variieren zwischen 0,0041 (Wald Koepe 92/93, Allele 0,93 und 0,94 unterschieden) und 0,0203 (Untersuchungsgebiet Koepe 97/98, Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Tab. 11). Signifikante Abweichungen der F_{ST} -Werte von Null und damit eine signifikante Differenzierung der Aufsammlungen liegen für die folgenden Aufsammlungen vor (angegeben sind die Ergebnisse bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94; im Falle von Signifikanzabweichungen werden auch die Irrtumswahrscheinlichkeiten bei Unterscheidung dieser Allele genannt; Tab. 11:

F_{ST} -Werte für Aufsammlungen innerhalb eines Jahres:

Wald Koepe 94/95 (F_{ST} -Wert: 0,0140; $\chi^2 = 73,5$; 45 FG; $p < 0,001$)

Wald Koepe 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: F_{ST} -Wert: 0,0203; $\chi^2 = 66,5$; 39 FG; $p < 0,01$;
Allele 0,93/0,94 untersch.: F_{ST} -Wert: 0,0178; $\chi^2 = 62,79$; 42 FG; $p < 0,05$)

Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 (Wald Koepe - Landwehr - Wiemers; Allele 0,93/0,94 zus.: F_{ST} Wert: 0,0198; $\chi^2 = 105,53$; 65 FG; $p < 0,001$; Allele 0,93/0,94 untersch.: F_{ST} -Wert: 0,0182; $\chi^2 = 104,47$; 70 FG; $p < 0,01$)

F_{ST} -Werte für Aufsammlungen aus mehreren Jahren:

Wald Koepe 91/92 - 98/99 (F_{ST} -Wert: 0,0183; $\chi^2 = 388,69$; 285 FG; $p < 0,001$)

Untersuchungsgebiet Koepe 91/92 - 98/99 (F_{ST} -Wert: 0,0193; $\chi^2 = 514,15$; 360 FG; $p < 0,001$)

F_{ST} -Werte unter Berücksichtigung der weiter entfernten Aufsammlungen (die Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe werden zu einem Genpool zusammengefasst):

Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98 (F_{ST} -Wert: 0,0059; $\chi^2 = 42,34$; 26 FG; $p < 0,05$)

Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98 (F_{ST} -Wert: 0,0161; $\chi^2 = 177,91$; 65 FG; $p < 0,001$)

Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98 (F_{ST} -Wert: 0,0177; $\chi^2 = 238,38$; 70 FG; $p < 0,001$)

Für Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe desselben Jahres gilt: Signifikant von Null abweichende F_{ST} -Werte weisen Aufsammlungen auf, bei denen auch die räumlichen Vergleiche der Allelhäufigkeiten signifikante Unterschiede offenbaren:

- Wald Koepe 94/95 drei signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (Abb. 7)

- Wald Koepe 97/98 zwei signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (Abb. 7)
- Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 drei signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (Abb. 8)

In allen anderen Jahren finden sich keine signifikanten Allelhäufigkeitsunterschiede innerhalb des Untersuchungsgebietes Koepe. Korrespondierend dazu zeigt auch der F_{ST} -Wert keine signifikanten Differenzierungen an. Eine Ausnahme betrifft das Untersuchungsgebiet Koepe 95/96: Die Allelfrequenzen der Aufsammlung Wald Koepe Nord-Ost unterscheiden sich signifikant von denen der Aufsammlung Landwehr, der F_{ST} -Wert ist jedoch nicht signifikant. Die Ergebnisse der F-Statistik unterstützen damit im wesentlichen die gefundenen Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen verschiedenen Aufsammlungen aus demselben Jahr.

Bezüglich der über den Gesamtuntersuchungszeitraum zusammengefassten Aufsammlungen Wald Koepe und Untersuchungsgebiet Koepe (91/92 bis 98/99) zeigen die F_{ST} -Werte hochsignifikante Differenzierungen an (Tab. 11). Mittels des Brandt & Snedecor-Tests werden signifikante zeitliche Allelhäufigkeitsunterschieden an den Fundstellen Wald Koepe West, Süd und Nord-Ost sowie an der Fundstelle Wiemers (Abb. 7 und Abb. 8) festgestellt, die ebenfalls auf eine zeitliche Differenzierung der Aufsammlungen hinweisen.

Eine Zunahme der Differenzierung mit der geografischen Distanz ist nicht nachweisbar (Abb. 9): Differenzierungen (die z. T. signifikant sind) mit etwa gleich hohen F_{ST} -Werten finden sich zwischen den nah benachbarten Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (z.B. Wald Koepe 94/95: F_{ST} -Wert: 0,014; mittlere Entfernung der Fundstellen 0,17 km Luftlinie), aus dem Untersuchungsgebiet Koepe (z. B. Untersuchungsgebiet Koepe 95/96: F_{ST} -Wert: 0,0158; mittlere Entfernung der Fundstellen 0,304 km Luftlinie) und zwischen den relativ weit entfernten Aufsammlungen Untersuchungsgebiet Koepe 96/97, Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder (F_{ST} -Wert: 0,0161; mittlere Entfernung der Fundstellen 44 km Luftlinie). Unter Berücksichtigung der zehn in Abb. 9 berücksichtigten F_{ST} -Werte zeigt die Regressionsanalyse keine signifikante Beziehung zwischen F_{ST} -Wert und geografischer Distanz (Regressionskoeffizient: $r = 0,218$; $p = 0,546$). Auch wenn nur die signifikant von Null abweichenden F_{ST} -Werte berücksichtigt werden (sechs Werte, vgl. die Tabelle in Abb. 9), ergibt sich keine signifikante Beziehung zwischen F_{ST} -Wert und geografischer Distanz ($r = 0,020$; $p = 0,971$).

Die gefundenen Differenzierungen scheinen damit weniger durch großräumige Trennungen (nach WRIGHT, 1932: isolation by distance) als vielmehr durch kleinräumig stattfindende stochastische Prozesse bedingt zu sein. Festzuhalten ist, dass die kleinräumigen Differenzierungen zeitlich instabil sind (vgl. Populationsmodell in Kap. 4.3. und Abb. 32).

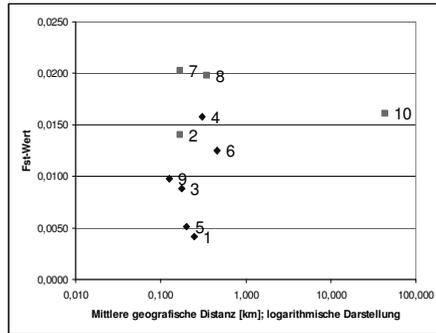


Abb. 9: F_{ST} -Werte und geografische Distanz

Als geografische Distanz ist die mittlere Entfernung zwischen den Fundstellen in km Luftlinie angegeben (vgl. Tab. 2). Signifikant von Null abweichende F_{ST} -Werte ($p < 0,05$) sind in der obigen Abbildung mit einem Quadrat, nicht signifikante mit einer Raute gekennzeichnet. Die Signifikanzwerte werden nach der Formel von WORKMAN & NISWANDER (vgl. Kap. 2.6.) berechnet. Der Koeffizient der Regression auf die (nicht logarithmierte) Distanz lautet: $r = 0,218$; $p = 0,546$. Werden nur die signifikant von Null abweichenden F_{ST} -Werte berücksichtigt, ist der Koeffizient der Regression auf die (nicht logarithmierte) Distanz: $r = 0,020$; $p = 0,971$. In der obigen Abbildung sind die folgenden Aufsammlungen berücksichtigt:

Aufsammlung	Entfernung [km]	F_{ST} -Wert
1: Wald Koepe 92/93: West - Nord-Ost	0,250	0,0042
2: Wald Koepe 94/95: West - Nord-Ost - Nord - Süd	0,170	0,0140 ***
3: Wald Koepe 95/96: Nord-Ost - Nord - Süd	0,175	0,0088
4: Untersuchungsgebiet Koepe 95/96: Wald Koepe Nord-Ost - Nord - Süd - Landwehr	0,304	0,0158 *
5: Wald Koepe 96/97: Nord-Ost - Süd	0,200	0,0051
6: Untersuchungsgebiet Koepe 96/97: Wald Koepe Nord-Ost - Süd - Landwehr - Wiemers	0,463	0,0125
7: Wald Koepe 97/98: West - Nord-Ost - Nord - Süd	0,170	0,0203 **
8: Untersuchungsgebiet Koepe 97/98: Wald Koepe West - Nord-Ost - Nord - Süd - Landwehr - Wiemers	0,352	0,0198 ***
9: Wald Koepe 98/99: West - Süd alt - Süd neu	0,125	0,0098 *
10: Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	44	0,0161 ***

Tab. 11: F_{ST} -Werte für Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und für die weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder

Berücksichtigte Aufsammlungen		$N_{Aufs.}$	F_{st} -Wert	
Differenzierung der Aufsammlungen innerhalb eines Jahres im Untersuchungsgebiet Koepe	Wald Koepe 92/93	2	0,0042	
	Wald Koepe 94/95	4	0,0140	***
	Wald Koepe 95/96	3	0,0088	
	Wald Koepe 95/96 - Landwehr 95/96	4	0,0158	(*)
	Wald Koepe 96/97	2	0,0051	
	Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 (Wald Koepe - Landwehr - Wiemers)	4	0,0125	
	Wald Koepe 97/98	4	0,0203	**
	Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 (Wald Koepe - Landwehr - Wiemers)	6	0,0198	***
	Koepe 98/99	3	0,0098	(*)
	Wald Koepe 91/92 - 98/99 (alle Aufsammlungen Wald Koepe)	20	0,0183	***
Differenzierung der Aufsammlungen aus mehreren Jahren im Untersuchungsgebiet Koepe	Untersuchungsgebiet Koepe 91/92 - 98/99 (alle Aufsammlungen Wald Koepe - Landwehr - Wiemers)	25	0,0193	***
	Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	3	0,0059	*
Differenzierung der weiter entfernten Aufsammlungen	Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	4 ¹⁾	0,0161	***
	Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	4 ¹⁾	0,0177	***

Untersuchungsgebiet Koepe bezeichnet die vereinigten Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers. Die F_{ST} -Werte werden mit Hilfe des Computerprogramms POPGENE (YEH et al., 1999) berechnet. Für die Aufsammlungen Wald Koepe 91/92 und Wald Koepe 93/94 kann kein F_{ST} -Wert bestimmt werden, da jeweils der gesamte Wald ohne Unterscheidung einzelner Fundstellen besammelt wurde (zur Berechnung eines F_{ST} -Wertes sind mindestens zwei getrennte Aufsammlungen erforderlich). Die Aufsammlungen Wald Koepe 91/92 und Wald Koepe 93/94 werden für die Berechnung der F_{ST} -Werte Wald Koepe 91/92 - 98/99 und Untersuchungsgebiet Koepe 91/92 - 98/99 berücksichtigt.

N_{Aufs} : Anzahl der Aufsammlungen, die bei der Berechnung des F_{ST} -Wertes berücksichtigt werden -¹⁾. Bei der Berechnung der F_{ST} -Werte für die weiter entfernten Fundstellen werden die Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe zu einem Genpool vereinigt.

Der Test auf signifikante Abweichungen von Null erfolgt nach der Formel von WORKMAN & NISWANDER (1970). ***: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; * $p < 0,05$; Tendenz: $p < 0,1$. Chi-Quadrat-Werte und Freiheitsgrade sind in Kap.3.1.7. angegeben. Bei der Durchführung des Chi-Quadrat-Tests nach Workman & Niswander ergab sich für einige F_{ST} -Werte eine sehr hohe Anzahl von Freiheitsgraden. Die Signifikanzgrenzen wurden nach einer Formel zur Approximation der Chi-Quadrat-Verteilung bei hohen Freiheitsgraden nach FAHRMEIR et al. (2001) bestimmt (vgl. Kap. 2.6.)

3.1.8. Clusteranalyse

Die Clusteranalyse erfolgt mittels der UPGMA-Methode auf Grundlage der genetischen Distanzen nach NEI, 1978 (die berechneten genetischen Distanzen gibt HORSTMANN, 2008). Berechnet und dargestellt wird das Ähnlichkeitscluster mit Hilfe des Computerprogramms Popgene (vgl. Kap. 2.6.). Die Cluster werden bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 erstellt (Abb. 10; HORSTMANN, 2008 gibt die Cluster auch bei Unterscheidung dieser Allele). Mittels der Ähnlichkeits-Cluster werden drei unterschiedliche Fragestellungen (1-3) mit den folgenden Ergebnissen untersucht:

1.) Die Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe werden zu je einer Aufsammlung pro Jahr vereinigt („Wald Koepe + Landwehr (LW) + Wiemers (W)“). Ziel ist es, die relative Ähnlichkeit dieser Aufsammlungen zu den weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder zu ermitteln (Abb. 10).

Wenn die Differenzierung der Aufsammlungen von der geografischen Entfernung abhängig ist und Differenzierungen nicht auf kleinräumig stattfindende Prozesse zurückzuführen sind, ist zu erwarten, dass die Aufsammlungen abhängig von ihrer geografischen Entfernung clustern. Weiterhin ist zu erwarten, dass bei einer kontinuierlichen Veränderung der Allelfrequenzen in der Zeit Aufsammlungen aus aufeinander folgenden Jahren näher clustern als Aufsammlungen, die zeitlich auseinander liegen.

Die Erwartungen bestätigen sich teilweise (Abb. 10) z. B. clustern die weit entfernten Aufsammlungen Urenberg und Rieselfelder auf einem gemeinsamen, deutlich abgesetztem Ast. Für die Bedeutung von kleinräumigen Differenzierungsprozessen spricht, dass die Aufsammlung Wald Koepe 93/94 relativ weit von den übrigen Aufsammlungen des Waldes und des Untersuchungsgebietes Koepe entfernt, auf einem eigenen Ast clustert. Weiterhin clustert die weit entfernte Aufsammlung Wolbecker Tiergarten 97/98 auf einem gemeinsamen Ast mit der Aufsammlung Wald Koepe 94/95.

Eine kontinuierliche Veränderung der Allelfrequenzen in der Zeit, die auf ein Einwirken gerichteter Selektion hindeuten würde, ist nicht erkennbar (Abb. 10): Ein regelmäßiges clustern der zeitlich aufeinander folgenden Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (91/92 – 92/93 – 93/94 – 94/95) liegt nicht vor; in einigen Fällen clustern zwei Aufsammlungen aus aufeinander folgenden Jahren sogar auffällig weit voneinander entfernt.

Die Clusteranalyse bestätigt die Verschiedenheit der Aufsammlungen Urenberg sowie der Aufsammlung Rieselfelder von Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe, wie sie die Brandt & Snedecor-Tests gezeigt hatten: signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bestehen nach Tab. 9 zwischen den Aufsammlungen Urenberg und Landwehr 96/97 sowie zwischen der Aufsammlung Rieselfelder 97/98 und fast allen Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe 97/98. Auch die signifikanten Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen der Aufsammlung Wolbecker Tiergarten und der Aufsammlung Rieselfelder dürften ihre weit voneinander entfernten Positionen im Ähnlichkeitscluster bedingen. Unerwartet ist allerdings, dass die Aufsammlung Wolbecker Tiergarten 97/98 relativ nah benachbart der vereinigten Aufsammlungen Wald Koepe + LW + W 97/98 clustert, obwohl zu den Aufsammlungen Wald Koepe Nord 97/98 und Wald Koepe West 97/98 signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bestehen.

Die Clusteranalyse bestätigt auch die F-Statistik, die für die Jahre 96/97 und 97/98 hochsignifikante Differenzierungen zwischen den Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder, Wolbecker Tiergarten und dem Untersuchungsgebiet Koepe anzeigt (Tab. 11). Korrespondierend zu diesem Ergebnis clustert die vereinigte Aufsammlung Wald Koepe + LW + W 96/97 weit entfernt von den Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder und Wolbecker Tiergarten auf einem anderen Ast. Auch die vereinigte Aufsammlung Wald Koepe + LW + W 97/98 clustert getrennt von den weit entfernten Aufsammlungen (Abb. 10).

Wie in Abb. 9 gezeigt, besteht kein Zusammenhang zwischen der geografischen Distanz und dem Grad der Differenzierung. Die Clusteranalyse bestätigt dieses Ergebnis insofern, als weit entfernte Aufsammlungen sowohl auf einem gemeinsamen Ast clustern, z. B. Urenberg und Rieselfelder sowie Wolbecker Tiergarten und Wald Koepe 94/95, als auch auf weit entfernten Ästen clustern, z.B. Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder (Abb. 10).

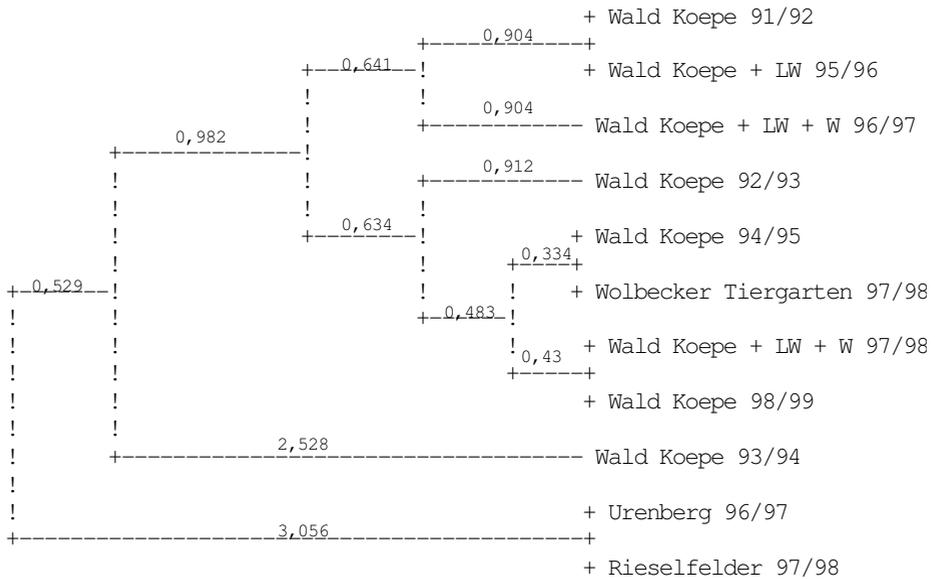


Abb. 10: Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe + Landwehr (LW) + Wiemers (W)) und der weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder und Wolbecker Tiergarten

Die Clusteranalyse erfolgt mittels der UPGMA-Methode auf Grundlage der genetischen Distanzen nach NEI (1978, die genetischen Distanzen gibt HORSTMANN, 2008). Berechnet und dargestellt wird das Ähnlichkeitscluster mit Hilfe des Computerprogramms Poppene (vgl. Kap.2.6.).

Werte über den Ästen geben die Länge des jeweiligen Astes von der Wurzel bis zur Verzweigung. Es handelt es sich dabei um arithmetische Mittelwerte, die sich aus den genetischen Distanzwerten nach Nei errechnen (SNEATH & SOKAL, 1973). Bootstrap-Werte können nicht berechnet werden, da nur ein Locus untersucht wurde.

Für die Berechnung werden die Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst. Werden die Allele unterschieden, verändert sich das Ergebnis nur sehr geringfügig: Das gemeinsame Cluster von Urenberg und Rieselfelder tauscht die Position mit der Aufsammlung Wald Koepe 93/94 (nicht gezeigt).

Die Aufsammlungen der Fundstellen Landwehr (LW) und Wiemers (W) werden mit den Aufsammlung aus dem Wald Koepe zusammengefasst, sofern diese Fundstellen besammelt wurden. Dies betrifft die Winteraufsammlungen 95/96; 96/97 und 97/98.

2.) In einem zweiten Cluster wird die Ähnlichkeit der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe und der Aufsammlungen Landwehr und Wiemers dargestellt (Abb. 11). Sollten die Individuen der Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers eines Jahres aus derselben panmiktischen Einheit hervorgegangen sein, kann erwartet werden, dass die Aufsammlungen Landwehr und Wiemers jeweils mit bzw. nah benachbart der Aufsammlung „Wald Koepe“ des entsprechenden Jahres clustern.

Die Erwartung bestätigt sich nur in einem Fall (Abb. 8): Die Aufsammlung Wald Koepe 96/97 clustert auf einem gemeinsamen Ast mit Wiemers 96/97. In allen anderen Fällen clustern die Aufsammlungen aus demselben Jahr nicht häufiger auf einem Ast als Aufsammlungen aus verschiedenen Jahren. Die Ergebnisse entsprechen weitgehend den Ergebnissen der paarweisen Vergleiche mittels Brandt & Snedecor-Tests.

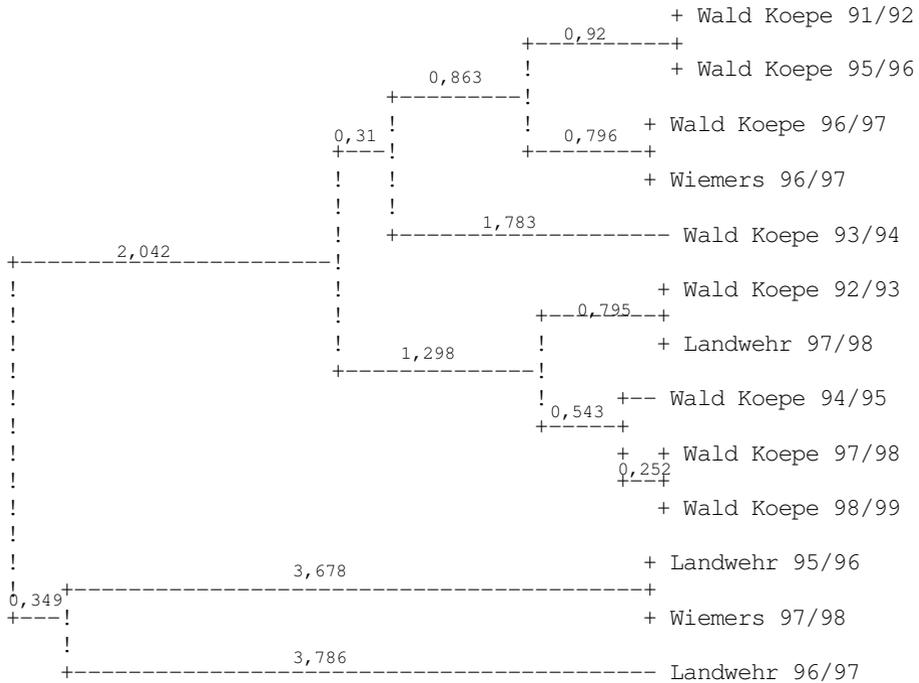


Abb. 8: Clusteranalyse der Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers; Erläuterungen vgl. Legende Abb. 7.

3.) Im dritten Schritt werden die Aufsammlungen aus dem Wald Koepe getrennt betrachtet (Abb. 9). Ziel der Analyse ist es, die relative Ähnlichkeit der Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr und der Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren zu analysieren. Sollten die Individuen verschiedener Fundstellen eines Jahres aus einer panmiktischen Einheit hervorgegangen sein, ist zu erwarten, dass die Aufsammlungen eines Jahres zusammen clustern. Sollten die Individuen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren eine genetisch unveränderte panmiktische Einheit repräsentieren, ist zu erwarten, dass Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren eng benachbart clustern.

Benachbartes Clustern der Aufsammlungen aus demselben Jahr wird nur in zwei, benachbartes Clustern der Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen

derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren als Regelhaftigkeit zu erkennen. Offenbar sind weder die Individuen der Aufsammlungen eines Jahres aus einer panmiktischen Einheit hervorgegangen, noch scheinen die Individuen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren eine genetisch unveränderte Einheit zu sein.

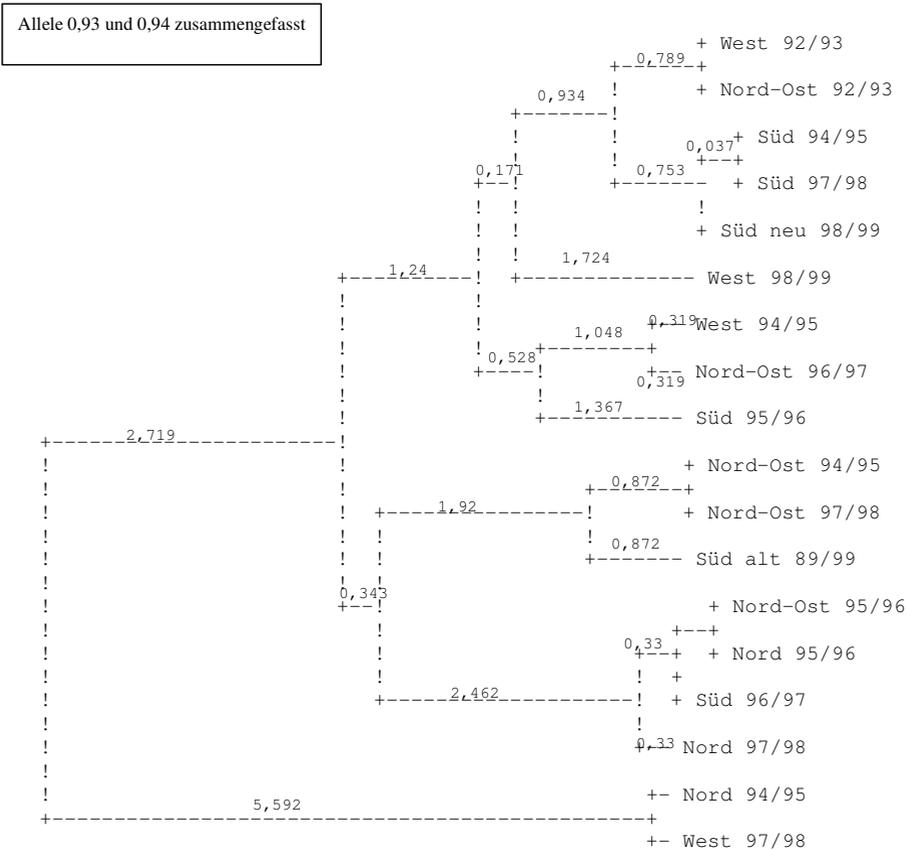


Abb. 12: Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe: Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Erläuterungen vgl. Legende Abb. 10.

3.1.9. Kleinräumige, zeitlich instabile Differenzierungen im Wald Koepe

Kleinräumige und zeitlich instabile Allelhäufigkeitsunterschiede, wie sie in den Kap. 3.1.2.; Kap. 3.1.3. und Kap. 3.1.5. mittels der paarweisen Vergleiche durch Brandt & Snedecor-Tests festgestellt wurden, sind ein überraschendes und interessantes Phänomen. Dies gilt insbesondere, weil sie bei der euryöken Art *Carabus granulatus* festgestellt wurden, für die eine Fragmentierung in so kleinräumig differenzierte, lokale Gruppen wie hier gefunden, eher unwahrscheinlich erscheint.

Bei 20 paarweisen räumlichen Vergleichen von Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (jeweils innerhalb eines Jahres) werden fünf signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede festgestellt. Die mittlere Entfernung zwischen den Aufsammlungen beträgt nur 150 m (vgl. Tab. 2). Die Anzahl der gefundenen Unterschiede liegt hoch-signifikant über der Zufallserwartung (vgl. Kap. 3.1.2.).

Von 34 paarweisen zeitlichen Vergleichen von Aufsammlungen derselben Fundstellen aus dem Wald Koepe zeigen vier Fälle signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede. Die Häufigkeit der gefundenen signifikanten Unterschiede liegt in diesem Fall im Rahmen der Zufallserwartung (Kap. 3.1.3.).

Um nachzuweisen, dass kleinräumige, zeitlich instabile Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe auftreten, sollen die Evidenzen für diese Differenzierungen im Folgenden zusammengestellt werden. Dazu werden für die neun (fünf räumliche und vier zeitliche Unterschiede) oben erwähnten Paare von Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden, die folgenden zusätzlichen statistischen Tests durchführt:

1.) Test auf Erfüllung der Hardy-Weinberg-Verteilung

Werden zwei Aufsammlungen, die sich hinsichtlich ihrer Allelhäufigkeiten unterscheiden, zusammengefasst, ist in der zusammengefassten Stichprobe eine Abweichung der Genotypenhäufigkeiten von der Hardy-Weinberg-Verteilung zu erwarten, die auf ein Heterozygotendefizit (Wahlund-Effekt) zurückzuführen ist (WAHLUND, 1928). Die neun Vergleichspaare mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden werden jeweils zu einer Stichprobe vereinigt und deren Genotypenhäufigkeiten werden auf Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung getestet. In den vereinigten Stichproben war in keinem Fall eine signifikante Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung nachweisbar (Tab. 10).

2.) Test der F_{ST} -Werte auf signifikante Differenzierungen

Für die neun Paare von Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden wurden F_{ST} -Werte berechnet (Tab. 11). Anschließend wurden die F_{ST} -Werte mittels des Chi-Quadrat-Tests von WORKMAN & NISWANDER (1970) auf mögliche Abweichungen von Null und damit auf das Vorliegen einer signifikanten Differenzierung getestet. Die Tests belegen für vier der fünf Paare mit räumlichen Allelhäufigkeitsunterschieden und für eins der vier Paare mit zeitlichen Allelhäufigkeitsunterschieden signifikante Differenzierungen. Zwei weitere Paare (jeweils ein räumlicher und ein zeitlicher Vergleich) sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $< 10\%$ tendenziell differenziert.

3.) Test der genetischen Distanzen auf signifikante Unterschiede

Mit Hilfe des t-Test wurden die Mittelwerte der genetischen Distanzen nach NEI (1978) zweier Gruppen verglichen (SCHMELLER, 1995): Gruppe 1: Mittelwert der genetischen Distanzen von Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden (jeweils

berechnet aus paarweisen Vergleichen. Gruppe 2: Mittelwert der genetischen Distanzen von Aufsammlungen ohne signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede. (Die genetischen Distanzen gibt HORSTMANN, 2008). Dieses Vorgehen basiert auf der folgenden Überlegung: Genetische Distanzen sind ein Maßstab für genetische Unterschiede zwischen zwei Aufsammlungen. Sie werden bei der Erstellung der Ähnlichkeitscluster zu Grunde gelegt. Sind Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden insgesamt stärker differenziert als Aufsammlungen ohne signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede, sollten sich die Mittelwerte dieser beiden Gruppen unterscheiden. Dies trifft für die Vergleiche verschiedener Fundstellen innerhalb eines Jahres (räumliche Unterschiede) zu. Die Mittelwerte der beiden Gruppen unterscheiden sich signifikant ($p = 0,015$). Für die Vergleiche derselben Fundstellen in verschiedenen Jahren (zeitliche Unterschiede) bestätigt der t-Test eine Differenzierung nicht ($p = 0,225$; n.s.)

Die Überprüfung räumlicher und zeitlicher Allelhäufigkeitsunterschieden im Wald Koepe zeigt ein uneinheitliches Bild: Signifikante Abweichungen der F_{ST} -Werte von Null sowie der t-Test der genetischen Distanzen bestätigen räumliche Unterschiede zwischen den Aufsammlungen aus dem Wald Koepe. Bereits der G-Test zeigte, dass die Anzahl der gefundenen fünf Unterschiede hoch-signifikant über der Zufallserwartung liegt (vgl. Kap.3.1.2.). Zeitliche Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle in verschiedenen Jahren bestätigt der t-Test der genetischen Distanzen in keinem Fall, und eine signifikante Abweichung der F_{ST} -Werte von Null findet sich nur in einem Fall (Wald Koepe West 94/94 – 97/98; Tab.11). Entsprechend hatte auch der G-Test gezeigt, dass die Häufigkeit des Auftretens zeitlicher Unterschiede im Rahmen der Zufallserwartung liegt (Kap. 3.1.3.).

Eine Abweichung der Genotypenhäufigkeiten von der Hardy-Weinberg-Verteilung in den rechnerisch vereinigten Aufsammlungen war weder in den räumlichen noch in den zeitlichen Vergleichen nachweisbar. Möglicherweise wird ein tatsächlich vorhandener Wahlund-Effekt nicht erkannt, weil der Gpi-Locus extrem allelreich ist: Die Heterozygotenfrequenz ist stets relativ hoch (es wurde in den Tests die Gesamtzahl der beobachteten Homozygoten und Heterozygoten der Gesamtzahl der erwarteten Homozygoten und Heterozygoten gegenübergestellt). Nur gelegentlich wurden in Aufsammlungen aus dem Wald Koepe und auch in punktuellen Aufsammlungen anderer Untersuchungsgebiete Heterozygotendefizite festgestellt (Tab. 10).

Die statistisch nicht testbare Clusteranalyse bestätigt die Ergebnisse der Brandt & Snedecor-Tests und damit das Auftreten von kleinräumigen Unterschieden insofern, als in keinem Fall zwei Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden auf einem gemeinsamen Ast clustern (Abb. 11).

Tab. 12: Überprüfung kleinräumiger Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe

¹⁾ Zum Signifikanzniveau der Brandt-Snedecor Tests vgl. Tab. 6 und Tab. 7. - ²⁾ Chi-Quadrat-Test nach Weir (vgl. Kap. 2.6.). - ³⁾ F_{ST} -Wert nach NEI (1978), berechnet mit dem Computerprogramm Popgene. Mittels des χ^2 -Tests von Workman & Niswander (vgl. Kap. 2.6.) wird der F_{ST} -Wert auf eine signifikante Abweichung von Null getestet. - ⁴⁾ Genetische Distanzen nach NEI (1978). - Aufsl.: Aufsammlung.

Paarweise Vergleiche, mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden		Signifikanzniveau Brandt-Snedecor Test ¹	Hardy-Weinberg-Verteilung ²		Fst-Wert ³				genetische Distanz ⁴
			γ^2	Sign.	Fst-Wert	γ^2	FG	Sign.	
Vergl. verschiedener Aufsl. innerhalb eines Jahres im Wald Koepe	Koepe West 94/95 - Nord-Ost 94/95	*	0,05	n.s.	0,0107	17,55	10	Tendenz	0,0811
	Koepe Nord 94/95 - Nord-Ost 94/95	**	0,45	n.s.	0,0151	23,25	11	*	0,1307
	Koepe Nord 94/95 - Süd 94/95	*	0,11	n.s.	0,0126	25,78	11	**	0,1220
	Koepe Nord-Ost 97/98 - West 97/98	*	1,58	n.s.	0,0225	21,06	9	*	0,2395
	Koepe West 97/98 - Süd 97/98	*	1,234	n.s.	0,0239	32,50	10	***	0,2454
Vergl. von Aufsl. derselben Fundstellen in verschiedenen Jahren im Wald Koepe	Koepe West 94/95 - 97/98	*	0,11	n.s.	0,0130	20,59	11	*	0,1182
	Koepe West 94/95 - 98/99	*	0,12	n.s.	0,0072	18,14	12	n.s.	0,0564
	Koepe Süd 94/95 - Süd alt 98/99	*	0,51	n.s.	0,0086	13,78	9	n.s.	0,0622

3.1.10. Zusammenfassung der populationsgenetischen Befunde zum GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* in Westfalen

(1.) Das untersuchte Enzym GPI ist in westfälischen Populationen von *Carabus granulatus* äußerst allelreich: Mit Hilfe der Polyacrylamid-Gelelektrophorese können 18 Varianten unterschieden werden (Abb. 5).

(2.) Mittels paarweiser Vergleiche der Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr sowie der Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren durch Brandt & Snedecor-Tests werden signifikante räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelfrequenzen festgestellt. Signifikante Unterschiede liegen zwischen räumlich eng benachbarten Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe sowie zwischen weiter entfernten Aufsammlungen aus Westfalen vor. Unterschiede

zwischen Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe sind zeitlich nicht konstant, sondern können nach nur einem Jahr nivelliert sein bzw. von einem bis zum nächsten Jahr neu entstehen. Bestimmte Allele, die maßgeblich das Entstehen von Unterschieden bedingen, wurden nicht gefunden.

(3.) Im Jahr 91/92, als die Aufsammlung aus dem Wald Koepe nicht räumlich getrennt wurde, wird eine Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht gefunden. Dies deutet auf räumliche Unterschiede im Wald Koepe in diesem Jahr. Außerdem werden Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht gelegentlich innerhalb punktueller Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe beobachtet (Tab. 10).

(4.) Die F_{ST} -Werte deuten auf relativ geringe, aber z.T. signifikante Differenzierungen zwischen den untersuchten Aufsammlungen. Sie variieren zwischen 0,0042 (nicht signifikant; Wald Koepe 92/93) und 0,0203 ($p < 0,01$; Wald Koepe 97/98, Tab. 11). Bezüglich der relativ weit entfernten Aufsammlungen wurde mit einem F_{ST} -Wert von 0,0177 eine relativ geringe, aber signifikante Differenzierung gemessen (Tab. 11).

Hochsignifikante räumliche Differenzierungen treten innerhalb des Waldes Koepe (Wald Koepe 94/95; $F_{ST} = 0,0140$; $p < 0,001$), innerhalb des Untersuchungsgebietes Koepe (Wald Koepe 97/98 + Landwehr 97/98 + Wiemers 97/98; $F_{ST} = 0,0198$; $p < 0,001$) sowie zwischen den weit entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten, Rieselfelder und dem Untersuchungsgebiet Koepe auf (Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 - Urenberg - Wolbecker Tiergarten - Rieselfelder; $F_{ST} = 0,0177$; $p < 0,001$). Eine Zunahme des Grades räumlicher Differenzierungen mit der geografischen Distanz ist nicht nachweisbar (Abb. 9). Vielmehr sind signifikante Differenzierungen z. T. bereits sehr kleinräumig ausgebildet.

(5.) Die Clusteranalysen (Abb. 10 bis Abb. 12) zeigen, dass räumlich weiter entfernte Aufsammlungen nicht häufiger auf getrennten Ästen clustern als räumlich eng benachbarte Aufsammlungen und keine Regelmäßigkeiten bezüglich der Unterschiede zwischen eng benachbarten Aufsammlungen aus dem Wald Koepe bestehen: Es wird weder ein zeitliches noch ein räumliches Muster des Ähnlichkeitsgrades zwischen diesen eng benachbarten Aufsammlungen beobachtet. Nur in wenigen Ausnahmefällen clustern die Aufsammlungen aus demselben Jahr oder Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren auf einem gemeinsamen Ast.

6.) Es sind kleinräumige Differenzierungen (innerhalb des Waldes Koepe); Differenzierungen bei mittleren räumlichen Distanzen (im Untersuchungsgebiet Koepe) und Differenzierungen bei relativ großen räumlichen Distanzen (Differenzierungen zwischen den weiter entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten, Rieselfelder und dem Untersuchungsgebiet Koepe) ausgebildet. Da das Auftreten kleinräumiger Differenzierungen bei der euryöken Art *Carabus granulatus* überraschend ist, werden diese Differenzierungen weiteren statistischen Prüfungen unterzogen: Es werden das Auftreten eines Wahlund-Effektes, die Signifikanz der F_{ST} -Werte und die Signifikanzen der genetischen Distanzen getestet (Tab. 12). Die Ergebnisse bestätigen das Auftreten kleinräumiger Differenzierungen zwischen Aufsammlungen aus demselben Jahr; das Auftreten zeitlicher Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren ist dagegen weniger gut abgesichert.

3.2. Experimentelle Analyse des Verhaltens verschiedener Gpi-Genotypen in Gehegepopulationen von *Carabus granulatus*

3.2.1. Fragestellungen

Die in Kapitel 3.1. dargestellten populationsgenetischen Untersuchungen an Aufsammlungen von *Carabus granulatus* zeigen z.T. signifikante räumliche und zeitliche Unterschiede der Gpi-Allelhäufigkeiten (Abb. 7 und Abb. 8) sowie in mehreren Fällen Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (Tab. 10). Zwei mögliche Effekte können für diese Unterschiede verantwortlich sein:

(A.) Räumlich und/oder zeitlich variierende Selektionsbedingungen verursachen lokale Unterschiede in der Viabilitäts- und/oder Reproduktionsfitness der Gpi-Genotypen. Dabei könnte räumliche und/oder zeitliche Umweltheterogenität balancierte Polymorphismen aufrechterhalten, so dass innerhalb einer Metapopulation die Gesamtzahl der Allele und deren mittleren Häufigkeiten in der Zeit konstant bleiben.

(B.) Eine ausgeprägte Metapopulationsdynamik führt zu wiederholten Fragmentierungen in kleine lokale Gruppen, in denen es durch genetische Drift zu Allelhäufigkeitsveränderungen kommen kann.

Um nähere Hinweise auf die Populationsdynamik der Art und auf ein mögliches Einwirken der Selektion auf den Gpi-Locus zu erhalten, wurden *Carabus granulatus*-Individuen mit bekannten Gpi-Genotypen in zwei Rundgehegen in den Rieselfeldern (Gehege A und B) ausgesetzt. In intrasaisonalen Analysen werden mögliche Unterschiede (1.) zwischen den Gehegebeständen und (2.) zwischen Gruppen bzw. Individuen eines Geheges untersucht. Darüber hinaus werden (3.) in einer intersaisonalen Analyse mögliche Veränderungen der Allelfrequenzen in der Zeit untersucht. Neben den Gehegepopulationen A und B wird (4.) die autochthone Population auf der Untersuchungsfläche untersucht. Es werden die folgenden Fragestellungen analysiert:

- (1.) Treten Unterschiede populationsdynamischer Parameter zwischen unmittelbar benachbarten lokalen Gruppen auf, die sich hinsichtlich der Genotypenhäufigkeiten am Gpi-Locus unterscheiden? Verglichen werden die Gehegebestände A und B bezüglich des Aktivitätsverhaltens (Gesamtzahl der Fänge, durchschnittliche individuelle Fanghäufigkeit, diurnales Aktivitätsverhalten und Temperaturabhängigkeit der Aktivität), der Saisonalität (Erst- und Letzfangkurven) und der Gewichtsentwicklung (nur 1998).
- (2.) (a) Gibt es innerhalb des Gehegebestandes A Unterschiede hinsichtlich des Aktivitätsverhaltens, der Saisonalität und der Gewichtsentwicklung zwischen der Gruppe der homozygoten und der Gruppe der heterozygoten Tiere?
(b) Differieren Fanggruppen innerhalb eines Gehegebestandes (A oder B), die sich in Merkmalen des Aktivitätsverhaltens, der Saisonalität und der Gewichtsentwicklung unterscheiden, hinsichtlich der Allelhäufigkeiten („allelbasierte“ Analysen)?
(c) Treten Unterschiede in den genannten Merkmalen zwischen Individuen mit unterschiedlicher Allelausstattung auf („laufweitenbasierte“ Analysen)?

- (3.) Können individuelle Unterschiede hinsichtlich der Reproduktions- und Viabilitätsfitness nachgewiesen werden? Verändern sich die Allelfrequenzen von einer Generation zur nächsten (Vergleich innerhalb der Gehegebestände A und B und der autochthonen Population)?
- (4.) Die außerhalb der Gehege gefangenen Individuen werden hinsichtlich populationsdynamischer Parameter untersucht: Gesamtzahl der Fänge; Erstfangkurven; Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen sowie Gewichtsstatistik. Die populationsdynamischen Parameter der autochthonen Population liefern wichtige Hinweise auf das natürliche Verhaltensspektrum der Art im Untersuchungsgebiet.

3.2.2. Individuenanzahlen und Genpools

Im Frühjahr 1997 wurden jeweils 50 Individuen (25 Weibchen und 25 Männchen) und im Frühjahr 1998 jeweils 30 Individuen (15 Weibchen und 15 Männchen) in die Gehege eingesetzt. In beiden Jahren wurden in das Gehege A bevorzugt Individuen eingesetzt, die Träger relativ häufiger Gpi-Allele waren, in das Gehege B wurden bevorzugt Träger relativ seltener Allele eingesetzt („häufig“ und „selten“ bezieht sich auf die relative Häufigkeit dieser Allele in Aufsammlungen im Münsterland, vgl. Abb. 6).

Im Jahr 1997 sind im Genpool der Gehegepopulation A 6 Gpi-Allele vorhanden, 13 der 50 Individuen sind homozygot (6 Weibchen, 7 Männchen): 8 Individuen (4 Weibchen, 4 Männchen) tragen das Allel 0,86, 5 Individuen (2 Weibchen, 3 Männchen) das Allel 1,00 im homozygoten Zustand. 1998 sind im Gehegebestand A 4 Gpi-Allele vorhanden, 15 der 30 Individuen sind homozygot (8 Weibchen und 7 Männchen): 6 Individuen (4 Weibchen, 2 Männchen) für das Allel 0,86; 6 Individuen (2 Weibchen, 4 Männchen) für das Allel 1,00, 2 Individuen (1 Weibchen, 1 Männchen) für das Allel 1,13 und ein Individuum für das Allel 0,94 (1 Weibchen). Im Genpool der Gehegepopulation B sind 1997 16 und 1998 13 Gpi-Allele vorhanden. Nur ein Individuum (1 Männchen im Jahr 1997) ist homozygot.

Die in den Gehegebeständen eingestellten Individuendichten entsprechen den in natürlichen Populationen beobachteten Abundanz von *Carabus granulatus*: FUELLHAAS (1998) untersuchte die Individuendichte auf degeneriertem Niedermoorgrünland am Dümmer und stellte in Gehegen mit einer Grundfläche von 500 m² (11,9 m x 42 m) in den Jahren 1993, 1994 und 1995 Individuenzahlen von 20 bis 160 Weibchen sowie 30 bis 170 Männchen fest. DREES (1997) führte Untersuchungen im Niedermoor Drömling durch und stellte in vier Gehegen (Durchmesser 15 m) Gesamtindividuenzahlen von 47 bis 166 Tiere pro Gehege fest.

Individuenzahlen und Genpool der autochthonen Population

Nach den Habitatansprüchen von *Carabus granulatus* war zu vermuten, dass auf der Untersuchungsfläche eine autochthone Population lebt. Die Vermutung bestätigte sich, doch konnten im Jahr 1997 nur 6 Individuen (4 Weibchen und 2 Männchen) im Inneren der Gehege (diese Individuen wurden am Außenrand der Gehege ausgesetzt.) und 7 Individuen (1 Weibchen, 6 Männchen) in den Außenrandfallen gefangen werden. Im Jahr 1998 wurden in den Außenrandfallen überraschenderweise insgesamt 129 Individuen nachgewiesen (60 Weibchen, 69 Männchen; die Zahl der Fänge an den einzelnen Fangterminen gibt HORSTMANN, 2008). Von jedem Individuum der autochthonen Po-

beide Allele jeweils einfach in die Häufigkeiten der untersuchten Allele ein, bei homozygoten Tieren zählt das vorhandene Allel zweifach. Ziel der Auswertung ist es, durch Vergleiche der Allelhäufigkeiten in den Fängen mögliche allelbedingte Fitness-Unterschiede zu erkennen. Auf Unterschiede zwischen den Individuen kann nur indirekt durch deren individuelle Allelausstattung geschlossen werden. Beispielhaft sei auf den Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen mit den Allelfrequenzen in den Beständen hingewiesen (Abb. 11 und Abb. 14).

In der „laufweitenbasierten“ Analyse wird überprüft, ob Zusammenhänge zwischen der Laufweite der individuellen GPI-Allozyme im Elektrophoresegel und individuellen Parametern des Verhaltens und der Gewichtsentwicklung bestehen. Im Gegensatz zur „allelbasierten“ Analyse handelt es sich bei der „laufweitenbasierten“ Analyse also um eine Untersuchung auf der Ebene einzelner Individuen. Bei heterozygoten Individuen wird die Laufweite der heterodimeren Bande zu Grunde gelegt. Dieser Ansatz beruht auf einer Hypothese von RIDDOCH (1993), der einen Zusammenhang zwischen der individuellen GPI-Laufweite und der Stresstoleranz des Trägers postuliert. Diese Literaturarbeit berücksichtigt Bakterien-, Muschel-, Insekten-, Fisch-, Vogel-, Amphibien- und Säugetier-Arten. Nach Riddochs Untersuchungen finden sich die im Elektrophoresegel relativ weit zur Anode laufenden GPI-Allozyme vor allem in Populationen, die unter extremen Umweltdingungen leben. Die relativ weit laufenden GPI-Allozyme sind die stabileren Varianten, da sie relativ stark negativ geladen sind und daher eine relativ stabile Konformation aufweisen. Andererseits besitzen die weniger weit laufenden Varianten eine größere katalytische Effizienz. Als mögliche Stressfaktoren nennt Riddoch abiotische Faktoren, wie extreme Temperaturen, einen hohen Salzgehalt u.a. In der hier vorliegenden Arbeit wird die Temperatur als abiotischer Stressfaktor berücksichtigt. Es wird analysiert, ob Individuen, die Träger relativ weit zur Anode laufender GPI-Allozyme sind, in bestimmten Fangintervallen (z.B. relativ niedrigen und/oder relativ hohe Temperaturen) gehäuft auftreten. Desweiteren werden mögliche Zusammenhänge zwischen der GPI-Laufweite und extrem hohen bzw. niedrigen Fanghäufigkeiten sowie extrem langer bzw. kurzer individueller Saison untersucht. (In den graphischen Darstellungen wird die Laufweite der GPI-Allozyme stets auf der x-Achse abgetragen.) Im Gegensatz zu Riddochs Untersuchungen handelt es sich nicht um eine Analyse von Populationen, die unter unterschiedlichen Umweltbedingungen leben, sondern um eine Analyse der Umwelttoleranz von Individuen an derselben Lokalität.

3.2.3.2. Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten

Im Jahr 1997 (1998) sind die Fallen an 27 (38) Tagen und 25 (42) Nächten geöffnet. Im Jahr 1997 werden in Gehege A insgesamt 338 Fänge gemacht: 152mal (44,97%) werden Weibchen, 186mal (55,03%) Männchen gefangen; in Gehege B 254 Fänge, 123mal werden (48,43%) Weibchen und 131mal (51,57%) Männchen gefangen (Tab. 13). Überraschend ist im Jahr 1997 die Beobachtung, dass in beiden Gehegebeständen der Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der Fänge relativ hoch ist (44,97 bzw. 48,43%). Andere Untersuchungen an *Carabus granulatus* (DREES, 1997; FUELLHAAS, 1998; DREES & HUK, 2000), wie auch die unten angeführten Werte aus dem Jahr 1998 lassen auf eine in der Regel erheblich höhere Laufaktivität der Männchen schließen. Im Jahr 1997 scheint aber die Laufaktivität der Weibchen verstärkt oder die der Männchen reduziert gewesen zu sein. Es handelt sich möglicherweise um eine Reaktion auf relativ schlechte Umweltbedingungen im Jahr 1997, die sich auch in der fehlenden Repro-

eine Untersuchung auf der Ebene einzelner Individuen. Bei heterozygoten Individuen wird die Laufweite der heterodimeren Bande zu Grunde gelegt. Dieser Ansatz beruht auf einer Hypothese von RIDDOCH (1993), der einen Zusammenhang zwischen der individuellen GPI-Laufweite und der Stresstoleranz des Trägers postuliert. Diese Literaturarbeit berücksichtigt Bakterien-, Muschel-, Insekten-, Fisch-, Vogel-, Amphibien- und Säugetier-Arten. Nach Riddochs Untersuchungen finden sich die im Elektrophoresegel relativ weit zur Anode laufenden GPI-Allozyme vor allem in Populationen, die unter extremen Umweltdingungen leben. Die relativ weit laufenden GPI-Allozyme sind die stabileren Varianten, da sie relativ stark negativ geladen sind und daher eine relativ stabile Konformation aufweisen. Andererseits besitzen die weniger weit laufenden Varianten eine größere katalytische Effizienz. Als mögliche Stressfaktoren nennt Riddoch abiotische Faktoren, wie extreme Temperaturen, einen hohen Salzgehalt u.a. In der hier vorliegenden Arbeit wird die Temperatur als abiotischer Stressfaktor berücksichtigt. Es wird analysiert, ob Individuen, die Träger relativ weit zur Anode laufender GPI-Allozyme sind, in bestimmten Fangintervallen (z. B. relativ niedrigen und/oder relativ hohe Temperaturen) gehäuft auftreten. Desweiteren werden mögliche Zusammenhänge zwischen der GPI-Laufweite und extrem hohen bzw. niedrigen Fanghäufigkeiten sowie extrem langer bzw. kurzer individueller Saison untersucht. (In den graphischen Darstellungen wird die Laufweite der GPI-Allozyme stets auf der x-Achse abgetragen.) Im Gegensatz zu Riddochs Untersuchungen handelt es sich nicht um eine Analyse von Populationen, die unter unterschiedlichen Umweltbedingungen leben, sondern um eine Analyse der Umwelttoleranz von Individuen an derselben Lokalität.

3.2.3.2. Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten

Im Jahr 1997 (1998) sind die Fallen an 27 (38) Tagen und 25 (42) Nächten geöffnet. Im Jahr 1997 werden in Gehege A insgesamt 338 Fänge gemacht: 152mal (44,97%) werden Weibchen, 186mal (55,03%) Männchen gefangen; in Gehege B 254 Fänge, 123mal werden (48,43%) Weibchen und 131mal (51,57%) Männchen gefangen (Tab. 13). Überraschend ist im Jahr 1997 die Beobachtung, dass in beiden Gehegebeständen der Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der Fänge relativ hoch ist (44,97 bzw. 48,43%). Andere Untersuchungen an *Carabus granulatus* (DREES, 1997; FUELLHAAS, 1998; DREES & HUK, 2000), wie auch die unten angeführten Werte aus dem Jahr 1998 lassen auf eine in der Regel erheblich höhere Laufaktivität der Männchen schließen. Im Jahr 1997 scheint aber die Laufaktivität der Weibchen verstärkt oder die der Männchen reduziert gewesen zu sein. Es handelt sich möglicherweise um eine Reaktion auf relativ schlechte Umweltbedingungen im Jahr 1997, die sich auch in der fehlenden Reproduktion und den hohen Mortalitätsraten widerspiegeln (Kap. 3.2.4.). Die spezifischen Gründe sind nicht bekannt. Ein hoher Predationsdruck (z.B. durch Spitzmäuse oder Vögel) wurde nicht beobachtet, kann aber auch nicht sicher ausgeschlossen werden.

Im Frühjahr 1998 werden in Gehege A insgesamt 165 Fänge gemacht, 52mal werden Weibchen (31,52%) und 113mal Männchen gefangen. In Gehege B werden 322 Fänge registriert, 96mal werden Weibchen (29,81%) und 226mal Männchen gefangen (Tab. 13). Das Geschlechterverhältnis in den Fängen liegt 1998 in beiden Gehegebeständen bei ca. 1/3 Weibchen und 2/3 Männchen und spiegelt damit, im Gegensatz zum Jahr 1997, die auch von anderen Carabidenarten berichtete deutlich höhere Laufaktivität der Männchen wider (HORSTMANN, 1995; BAUMGARTNER, 2002).

Die individuelle Fanghäufigkeit der Weibchen beträgt im Jahr 1997 in Gehege A durchschnittlich $6,33 \pm 4,18$ Fänge, in Gehege B $5,86 \pm 3,10$ Fänge; im Jahr 1998 in Gehege A $4,00 \pm 4,2$ Fänge, in Gehege B $7,38 \pm 6,19$ Fänge. Die Männchen werden 1997 in Gehege A durchschnittlich $8,86 \pm 6,14$ mal, in Gehege B $5,95 \pm 3,98$ mal, im Jahr 1998 in Gehege A $9,33 \pm 7,54$ mal und in Gehege B $17,38 \pm 8,72$ mal gefangen (die absoluten Fangzahlen und damit die Grunddaten zur Ermittlung der durchschnittlichen Fanghäufigkeiten gibt HORSTMANN, 2008).

DREES (1997) maß in einer 28-tägigen Untersuchung an *Carabus granulatus* individuelle Fanghäufigkeiten bei Weibchen von durchschnittlich 5,3 (nicht verpaarte Weibchen) und 6,3 (verpaarte Weibchen) sowie bei Männchen von durchschnittlich 9,1 (normale Dichte) und 10,5 (hohe Dichte). Mit Ausnahme der Männchen in Gehege B im Jahr 1998, die mit durchschnittlich 17,38 Fängen pro Individuum relativ häufig gefangen wurden, und der Weibchen in Gehege A im Jahr 1998, die mit durchschnittlich vier Fängen pro Individuum relativ selten gefangen wurden, liegen die Werte aus den Rieselfeldern im Bereich der von Drees gemessenen Werte. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass Drees die Aktivität der Tiere nur vom 11. Mai bis 8. Juni untersucht hat. Die etwa gleich hohen Werte der individuellen Fanghäufigkeit in der deutlich längeren Fangperiode in den Rieselfeldern (von Ende März bis Anfang Oktober) deuten vordergründig auf eine relativ geringe Aktivität der Tiere in den Gehegen in den Rieselfeldern. In der von Drees durchgeführten Untersuchung waren die Fallen jedoch während der 28-tägigen Untersuchungsperiode kontinuierlich geöffnet und wurden sechsmal täglich kontrolliert: ein direkter Vergleich der Werte von Drees mit meinen Werten ist damit nur eingeschränkt möglich.

Tab. 13: Übersicht über die Individuenzahlen, die Anzahl der Fänge und Fangintervalle in Gehege A und B im Untersuchungsgebiet Rieselfelder in den Jahren 1997 und 1998

	1997		1998		1998
	A	B	A	B	Autochthone Population
Weibchen	25	25	15	15	60
Männchen	25	25	15	15	69
Anzahl der Fangintervalle*	52		80		
Tagfänge	27		38		
Nachtfänge	25		42		
Gesamtzahl der Fänge	338	254	165	322	206
Weibchen	152	123	52	96	80
	44,97%	48,43%	31,52%	29,81%	38,83%
Männchen	186	131	113	226	126
	55,03%	51,57%	68,48%	70,19%	61,17%

- Der Zeitabschnitt vom Öffnen der Fallen bis zur Leerung wird als Fangintervall bezeichnet, zur Definition des Fangintervalls vgl. auch Kap. 3.2.3.4.

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten: Vergleich der Gehegebestände A und B

Mit einer Ausnahme (Weibchen 1997) unterscheiden sich die Gesamtzahlen der Fänge in Gehege A und B in beiden Jahren signifikant von einer 1:1-Verteilung (χ^2 -Anpassungstest; Weibchen 1997: $\chi^2 = 3,058$, $p = 0,080$; Männchen 1997: $\chi^2 = 9,543$, $p = 0,002$; Weibchen 1998: $\chi^2 = 13,08$, $p < 0,001$; Männchen 1998: $\chi^2 = 37,667$, $p < 0,001$). Es stellt sich die Frage, ob in den Abweichungen von einer 1:1-Verteilung ein regelhaft unterschiedliches Verhalten der Tiere in den beiden Gehegen zum Ausdruck kommt. Die Ergebnisse sind widersprüchlich: Für die Männchen entsteht die Abweichung im Jahr 1997 auf Grund höherer Fangzahlen in Gehege A, im Jahr 1998 auf Grund höherer Fangzahlen in Gehege B (Tab. 13).

Der Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor zeigt keine signifikanten Unterschiede der Häufigkeitsverteilungen der individuellen Wiederfänge in den Gehegen A und B an (vgl. HORSTMANN, 2008). Auch nach dem Mann-Whitney-U-Test besteht in keinem Fall ein signifikanter Unterschied: 1997 Weibchen $U = 262,00$, $p = 0,325$; 1997 Männchen $U = 263,00$, $p = 0,241$; 1998 Weibchen $U = 85,50$, $p = 0,169$; 1998 Männchen $U = 63,50$, $p = 0,041$, $p_{\text{corr}} = 0,080$ ($k = 2$).

Der scheinbare Widerspruch, dass signifikante Abweichungen von einer 1:1-Verteilung der Fangzahlen auftreten, sich die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fänge aber in keinem Fall unterscheiden, kann folgendermaßen erklärt werden: Einzelne Individuen werden sehr häufig gefangen (z. B. werden vier Männchen im Gehege B im Jahr 1998 26 bzw. 27mal gefangen; vgl. Abb. 12) und erhöhen dadurch die Gesamtzahl der Fänge stark. Beim Vergleich der Häufigkeitsverteilungen bleiben Klassen, die in beiden Gruppen unbesetzt sind, unberücksichtigt; dadurch werden die großen individuellen

Unterschiede in der Fanghäufigkeit verschleiert. (Da die Häufigkeitsverteilungen der Fänge nicht normalverteilt sind, wird auf eine Durchführung von t-Tests zum Vergleich der mittleren Fanghäufigkeiten verzichtet.)

Es scheint also das Verhalten einzelner Tiere und nicht ein unterschiedliches Verhalten der Gehegepopulationen für die gefundenen Unterschiede verantwortlich zu sein. Große individuelle Unterschiede im Verhalten sind jedoch gerade bei einem durch balancierende Selektion aufrechterhaltenen Polymorphismus zu erwarten (vgl. Kap. 4.2.).

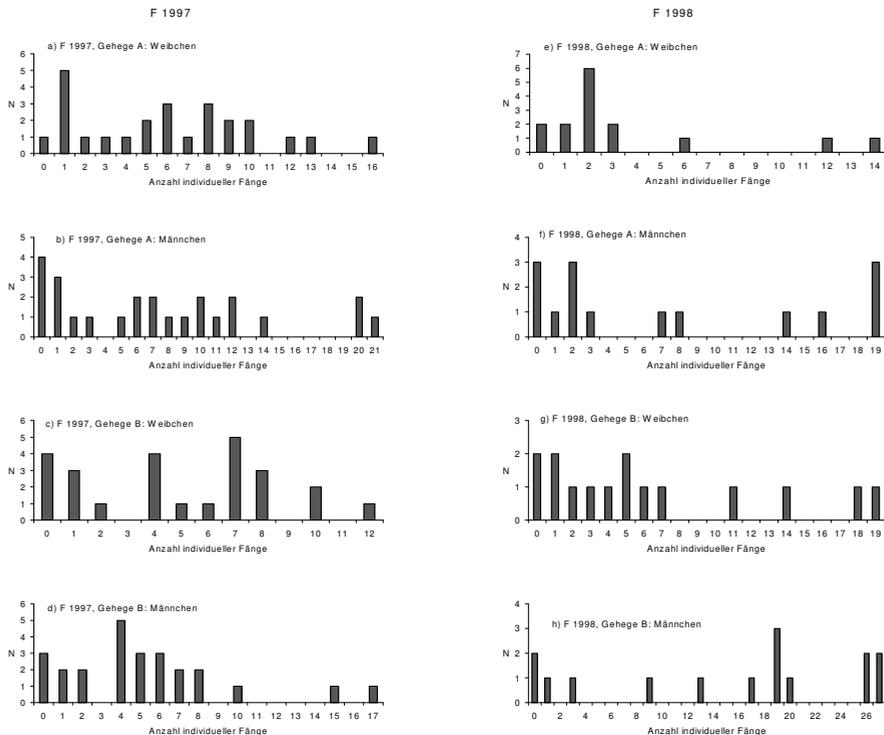


Abb. 13: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998

N gibt die Anzahl der Individuen, die in der entsprechenden Fangklasse vertreten sind. Es ist zu beachten, dass die Skalierungen der Abbildungen a-h nicht identisch sind. Null-Fänge: Anzahl der Tiere, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen werden.

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeit der homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A

Am Gpi-Locus heterozygote Tiere könnten eine größere Umwelttoleranz besitzen und daher in einem breiteren Temperaturbereich aktiv sein als homozygote Tiere. Einen Heterozygotenvorteil konnte WATT (1983) für Schmetterlingsarten der Gattung *Colias* nachweisen: heterozygote Tiere sind fähig, bereits morgens bei relativ niedrigen

Temperaturen zu fliegen. Sie haben dadurch den Vorteil, früher mit der Nahrungssuche beginnen zu können. Für die Weibchen besteht zusätzlich ein Vorteil bei der Suche nach Eiablageplätzen: WATT (1992) konnte zeigen, dass bei relativ kühler Witterung die heterozygoten Weibchen auf Grund der früheren Flugaktivität eine höhere reproduktive Fitness aufweisen. Den Ergebnissen dieser Untersuchungen folgend, soll bei *Carabus granulatus* ein möglicher Heterozygotenvorteil untersucht werden. Dies könnte sich in der individuellen Fanghäufigkeit manifestieren, die ein direkter Spiegel des individuellen Aktivitätsniveaus ist. Bei einem Heterozygotenvorteil sollten heterozygote Individuen häufiger gefangen werden, als es ihrem Individuenanteil in der Population entspricht.

Nach dem Chi-Quadrat-Anpassungstest werden in Gehege A im Jahr 1997 die heterozygoten Weibchen, im Jahr 1998 die heterozygoten Männchen signifikant häufiger gefangen als nach ihrem Individuenanteil im Bestand zu erwarten ist. Bei den Männchen im Jahr 1997 scheint die umgekehrte Tendenz vorzuliegen: die heterozygoten Tiere werden etwas seltener gefangen als erwartet (die Irrtumswahrscheinlichkeit ist < 10%). Für die Weibchen im Jahr 1998 werden keine signifikanten Unterschiede festgestellt. Ein Heterozygotenvorteil, wie ihn WATT (1992) für die Schmetterlingsgattung *Colias* beschreibt, scheint demnach bei *C. granulatus* nicht generell vorhanden zu sein.

Tab. 14: Vergleich der Fanghäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998

N = Anzahl der Individuen im Gehege, die mindestens einmal wiedergefangen wurden. Genannt wird die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl der Homo- und Heterozygoten in den Fängen. Die Erwartung berechnet sich aus dem relativen Anteil der Genotypen im Bestand. p nennt die Irrtumswahrscheinlichkeit.

Jahr	Geschl.	Genotyp	Fänge		χ^2 -Anpassungstest		
			B	E	χ^2	p	
1997	♀♀	homozygot (N = 6)	23	37,98	7,899	0,005	**
		heterozygot (N = 18)	129	113,94			
	♂♂	homozygot (N = 6)	64	53,16	3,104	0,078	(*)
		heterozygot (N = 15)	122	132,90			
1998	♀♀	homozygot (N = 7)	25	28,00	0,696	0,404	
		heterozygot (N = 6)	27	24,00			
	♂♂	homozygot (N = 6)	35	55,98	15,760	< 0,001	***
		heterozygot (N = 6)	77	55,98			

Tab. 15: Vergleich der Allelhäufigkeiten bei homo- und heterozygoten Tieren

Verglichen werden die absoluten Allelhäufigkeiten der eingesetzten und mindestens einmal wiedergefangenen homo- und heterozygoten Individuen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor. Allele mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst. p nennt die Irrtumswahrscheinlichkeit.

Jahr	Geschl.	Genotyp	χ^2	p
1997	♀♀	homozygot (N = 6)	5,204	0,157
		heterozygot (N = 18)		
	♂♂	homozygot (N = 6)	8,180	0,042 *
		heterozygot (N = 15)		
1998	♀♀	homozygot (N = 7)	2,815	0,421
		heterozygot (N = 6)		
	♂♂	homozygot (N = 6)	1,559	0,459
		heterozygot (N = 6)		

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten: Allelhäufigkeiten in den Fängen der Gehebestände A und B

In dem allelbasierten Verfahren werden die Allelfrequenzen (graphische Darstellung in Abb. 14 und Abb. 15) und die absoluten Allelhäufigkeiten (statistischer Tests nach Brandt & Snedecor) in den Fängen mit denen im Bestand verglichen. Die Allelhäufigkeiten in den Fängen werden bestimmt, indem jedes Allel mit der Häufigkeit, mit der es „gefangen“ wird, in die Untersuchung eingeht. (Bei homozygoten Tieren wird das entsprechende Allel zweimal berücksichtigt.) Die erwarteten Fanghäufigkeiten entsprechen den Allelhäufigkeiten im Bestand. Diesem Vorgehen liegt die Überlegung zu Grunde, dass bei Unterschieden im Aktivitätsniveau der Genotypen die Allelfrequenzen in den Fängen zugunsten der betreffenden Allele verschoben sein müssten. Es zeigen sich jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten in den Fängen und im Bestand (Abb. 14 und Abb. 15). Auch der Vergleich der Allel-Ausstattung der über- und unterdurchschnittlich häufig gefangenen Individuen erbringt keinen Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Gpi-Genotyp und Fanghäufigkeit (für Details zur Durchführung des statistischen Tests vgl. HORSTMANN, 2008).

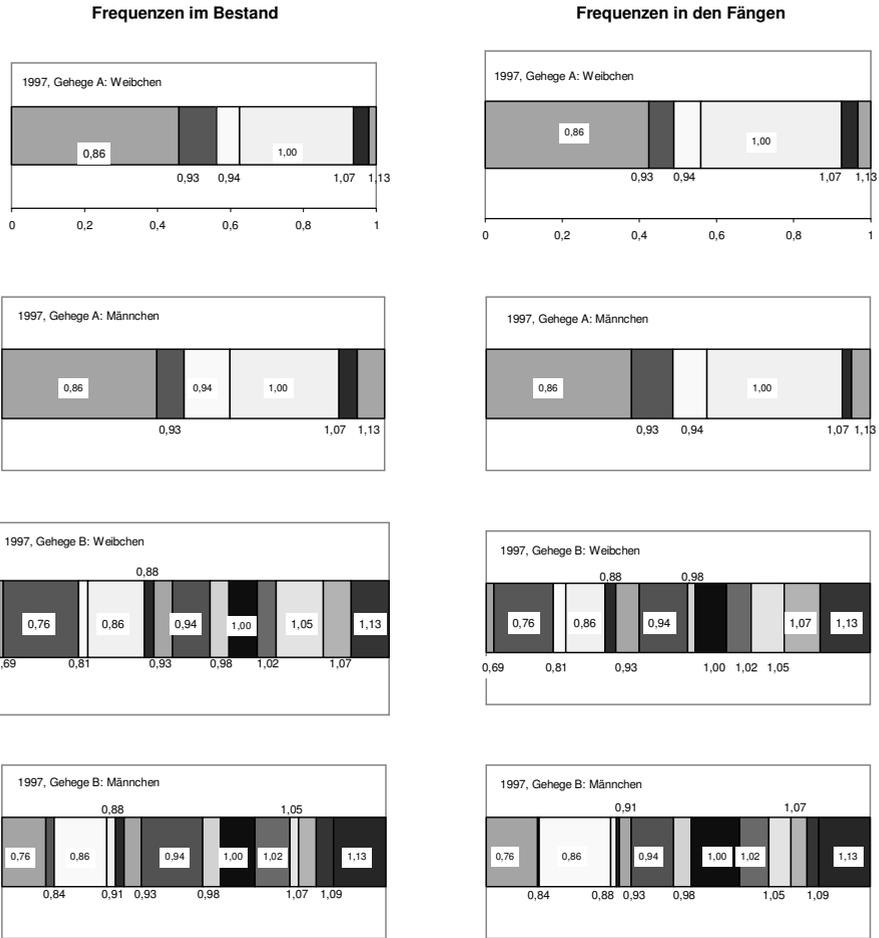


Abb. 14: Vergleich der Allelfrequenzen im Bestand mit den Allelfrequenzen in den Fängen: 1997

Auf der x-Achse sind Anteile von 0 bis 1 aufgetragen (Achsenbeschriftung nur in den beiden oberen Abbildungen). Die Balkendiagramme geben die Anteile der einzelnen Allele: die linken Balkendiagramme zeigen die Allelfrequenzen im Bestand, die rechten diejenigen in den Fängen. Die Allelhäufigkeiten im Bestand und in den Fängen unterscheiden sich statistisch nicht (vgl. HORSTMANN, 2008)

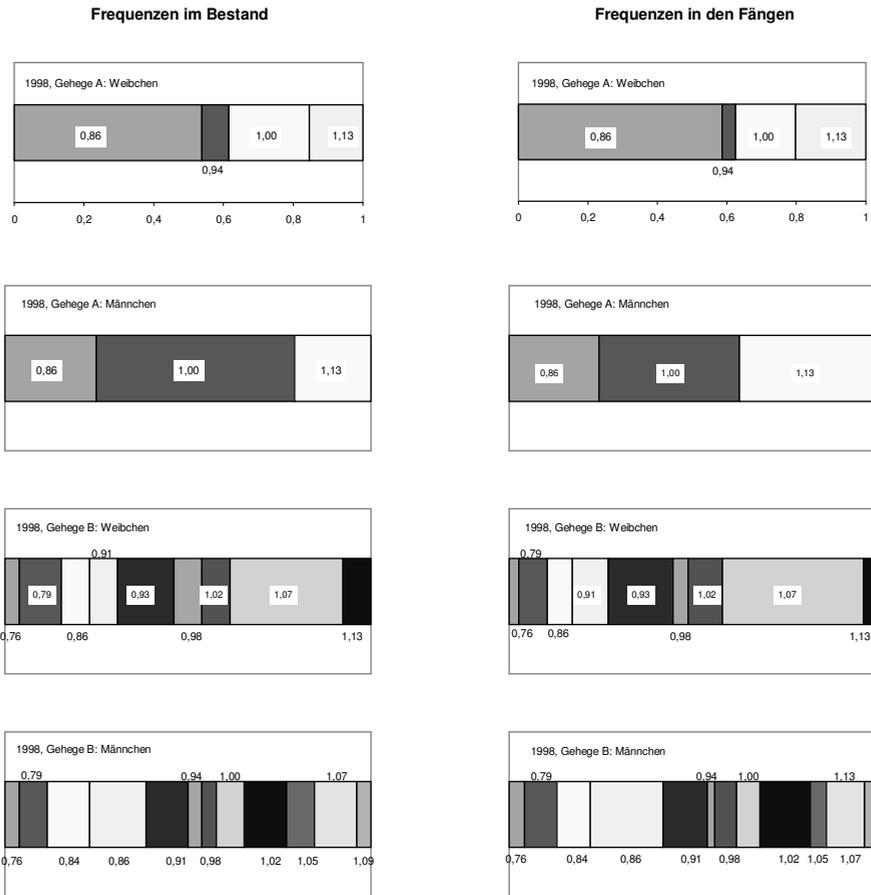


Abb. 15: Vergleich der Allelfrequenzen im Bestand mit den Allelfrequenzen in den Fängen: 1998

Auf der x-Achse sind Anteile von 0 bis 1 aufgetragen (Achsenbeschriftung nur in den beiden oberen Abbildungen). Die Balkendiagramme geben die Anteile der einzelnen Allele: die linken Balkendiagramme zeigen die Allelfrequenzen im Bestand, die rechten diejenigen in den Fängen. Die Allelhäufigkeiten im Bestand und in den Fängen unterscheiden sich statistisch nicht (vgl. HORSTMANN, 2008)

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeit: Relative individuelle Fanghäufigkeit und Laufweite der Allozyme im Gel

Nach RIDDOCH (1993) zeichnen sich Individuen verschiedener Arten, die Träger von im Elektrophoresegel relativ weit laufenden GPI-Allozymen sind, durch eine relativ hohe Stresstoleranz aus. Relativ hohe individuelle Fanghäufigkeiten deuten auf eine hohe Umwelttoleranz. Dem Ansatz Riddochs folgend, sollten sich Individuen mit relativ wenig weit laufenden GPI-Varianten in niedrigen Fangklassen finden, während Tiere mit

relativ weit laufenden GPI-Varianten variablere Umweltbedingungen tolerieren und damit relativ häufig in hohen Fangklassen vertreten sein sollten.

Die Regressionsanalyse zeigt keinen Zusammenhang zwischen der relativen individuellen Fanghäufigkeit und der GPI-Laufweite an (der Test erfolgt auf lineare, logarithmische und exponentielle Abhängigkeit; vgl. Abb. 16). Auch die Regressionsanalyse der absoluten Fangzahlen – getrennt nach Jahr, Gehege und Geschlecht – liefert in keiner der getesteten acht Gruppen Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen der absoluten individuellen Fanghäufigkeit und der GPI-Laufweite (Test auf lineare Regression; vgl. HORSTMANN, 2008). Damit wird die Hypothese Riddochs nicht bestätigt.

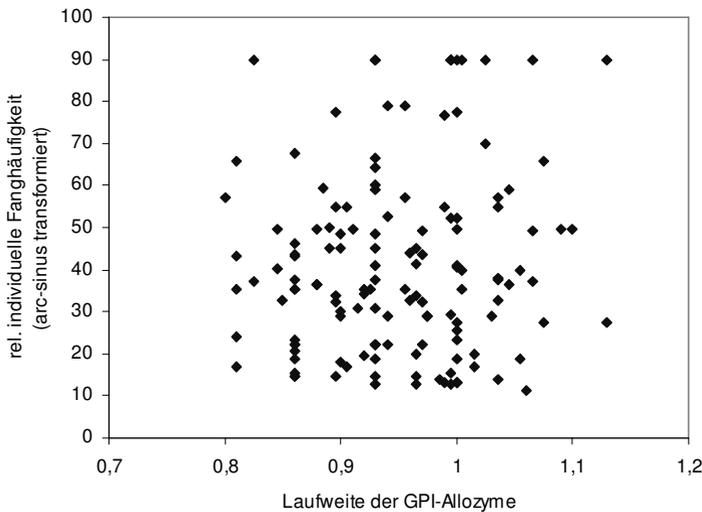


Abb. 16: Vergleich der relativen individuellen Fanghäufigkeit mit den Laufweiten der GPI-Allozyme im Gel (alle Individuen zusammengefasst)

Die Regressionsanalysen zeigen keinen Zusammenhang:

- lineare Regression: $y = 33,691x - 9,265$ $r^2 = 0,013$ $p > 0,1$ n.s.
- logarithm. Regression: $y = 30,855 \ln(x) + 42,943$ $r^2 = 0,012$ $p > 0,1$ n.s.
- exponentielle Regression: $y = 21,756 e^{0,5223x}$ $r^2 = 0,005$ $p > 0,1$ n.s.

Gesamtzahl der Fänge und Anzahl der nachgewiesenen Individuen in der autochthonen Population

Insgesamt werden im Jahr 1998 in den Außenrandfallen 206 Fänge gemacht: 80mal (38,83%) werden Weibchen und 126mal (61,17%) Männchen gefangen (HORSTMANN, 2008). In diesen Werten sind Alt- und Jungtiere enthalten, da im Herbst eine sichere Trennung der Generationen nicht möglich ist (vgl. Kap. 3.2.4.).

Die Anzahl der Wiederfänge ist erwartungsgemäß relativ gering: bei den Weibchen werden 20 Wiederfänge, bei den Männchen 57 registriert (HORSTMANN, 2008). Die Wiederfänge fallen überwiegend in die Aktivitätsperiode der Alttiere von Mitte Mai bis

Ende Juni. Der Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der nachgewiesenen Individuen ist mit 46,51% (60 Weibchen bei 129 nachgewiesenen Individuen) höher als ihr Anteil in den Fängen (38,83%). Der Anteil der Männchen an der Gesamtzahl der nachgewiesenen Individuen beträgt 53,49 % (69 Männchen bei 129 nachgewiesenen Individuen). Erwartungsgemäß werden die lauffaktiveren Männchen häufiger gefangen als Weibchen (61,17% der Fänge in den Außenfallen sind Männchen).

3.2.3.3. Saisonalität

Untersucht werden mögliche Unterschiede in der individuellen Saisonalität, d.h. im Aktiv- und Inaktivwerden im Laufe einer Saison. Für den Vergleich der Gehegebestände A und B sowie für den Vergleich von Homo- und Heterozygoten innerhalb des Gehegebestandes A dienen Erst- und Letztfangkurven. Mit ihrer Hilfe wird das saisonale Aktivitätsverhalten untersucht. Durch die fortlaufende Aufsummierung (Kumulation) aller in der Saison erstmalig gefangenen Individuen erhält man die Erstfangkurve und auf entsprechende Weise die Letztfangkurve, die erst nach Ende der Saison erstellt werden kann. Erstfangkurven erlauben es, den Verlauf des Aktivwerdens auf geschlossenen Flächen (keine Ein- und Auswanderung) zu verfolgen. Der Verlauf der Letztfangkurve gibt Hinweise auf intrasaisonale Mortalität und Inaktivwerden. Der Abstand zwischen Erst- und Letztfangkurve ist gleich der Mindestanzahl der in einem bestimmten Fangintervall auf der Versuchsfläche vorhandenen aktiven Käfer. Eng zusammenliegende Erst- und Letztfangkurven deuten auf relativ kurze individuelle Aktivitätssaisons. Ein statistischer Vergleich des Verlaufs von Erst- bzw. Letztfangkurven ist nicht möglich. Für statistische Vergleiche werden andere Verfahren angewandt (Mann-Whitney U-Test)

Für die autochthone Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder können lediglich Erstfangkurven, aber keine Letztfangkurven erstellt werden, da die Farbmarkierung keine individuelle Erkennung der Wiederfänge erlaubt (Abb. 22).

Kumulative Erst- und Letztfangkurven der Gehegebestände A und B

Abb. 17 bis Abb. 20 zeigen für den Vergleich der Gehegebestände die kumulativen Erst- und Letztfangkurven für 1997 und 1998 getrennt nach Weibchen und Männchen. Auf eine Normierung der Individuenzahlen wird verzichtet, da jeweils gleiche Individuenanzahlen in Gehege A und B eingesetzt werden. Kleine Unterschiede in den Individuenzahlen entstehen durch die nach dem Einsetzen nicht wiedergefangenen Tiere, die in den Erst- und Letztfangkurven nicht berücksichtigt werden (vgl. HORSTMANN, 2008).

Im Jahr 1997 zeigt der Verlauf der Erst- und Letztfangkurven Unterschiede zwischen den Gehegebeständen A und B. Die Weibchen im Gehege A werden sowohl etwas eher erstmalig als auch etwas eher letztmalig gefangen als die Weibchen im Gehege B. Die 50%-Marke der Erstfänge wird bei den Weibchen aus Gehege A bereits im Fangintervall 4 (26.04), bei den Weibchen aus Gehege B erst am FT 7 (02.05.) erreicht. Die 50%-Grenze der Letztfänge wird im Gehegebestand A im Fangintervall 22 (02.06.) und im Gehegebestand B erst im Fangintervall 33 (27.06.) erreicht. Möglicherweise hat die Aktivitätssaison der Weibchen im Gehegebestand B etwas länger gedauert als im Gehegebestand A. Dies würde auf einen Unterschied hindeuten, der ein Jahr später sehr ausgeprägt zwischen den beiden Gehegebeständen ausgebildet war (siehe unten).

Bei den Männchen ist der Verlauf der Erst- und Letztfangkurven im Jahr 1997 in beiden Gehegebeständen weitgehend identisch. Leichte Unterschiede finden sich nur bei den Erstfangkurven: die 50%-Marke des Gehegebestandes A wird etwas eher erreicht (50% der Erstfänge an FT 4, 26.04., im Gehege B an FT 7, 02.05.). Bezüglich der Letztfänge besteht kein Unterschied (50% der Letztfänge sowohl im Gehegebestand A als auch im Gehegebestand B am 29.05.1997).

Im Jahr 1998 unterscheiden sich die Erstfangkurven der Weibchen in Gehege A und B nur wenig: die Weibchen aus Gehege A werden etwas eher erstmalig gefangen als die Weibchen in Gehege B (der Unterschied ist weniger deutlich als im Jahr 1997). Bei den Männchen unterscheiden sich die Erstfangkurven in Gehege A und B des Jahres 1998 nicht. Im Jahr 1998 dauert die Aktivitätssaison der Weibchen und Männchen in Gehege B erheblich länger als in Gehege A (Abb.24). Während in Gehege A 50% der Weibchen bereits in Fangintervall 21 (08.05.) und 50% der Männchen in Fangintervall 23 (12.05.) letztmalig gefangen werden, werden die 50%-Grenzen in Gehege B bei den Weibchen erst in Fangintervall 63 (23.07.) und bei den Männchen in Fangintervall 70 (11.08.) erreicht. Die relativ kurze Aktivitätsphase in Gehege A kann nicht erklärt werden. Möglicherweise war die intrasaisonale Mortalität relativ hoch. Der relativ kurzen Aktivitätssaison entspricht eine geringere Reproduktionsrate im Gehegebestand A im Vergleich zum Gehegebestand B (vgl. Kap. 3.2.4). Auch die Gewichtstatistik liefert keine Erklärung für die längere Aktivitätssaison der Gehegepopulation B: die Tiere in Gehege A und B unterscheiden sich nicht hinsichtlich der Gewichtsentwicklung, und in beiden Gehegepopulationen sind die Weibchen zum Ende der Saison signifikant schwerer als die Außentiere (Tab. 28). - Die Tiere der autochthonen Population zeigen 1998 ein intermediäres Verhalten: sie beenden ihre Frühjahrssaison später als die Tiere in Gehege A, aber früher als die Tiere in Gehege B (vgl. Abb. 19). In den beiden Gehegebeständen wurden möglicherweise unterschiedliche artifizielle Effekte wirksam, die zu einem zeitlich differierenden Abschluss der Saison führten.

Abb. 17: Kumulative Erst- und Letztfangkurven der Weibchen beider Gehegebestände im Jahr 1997

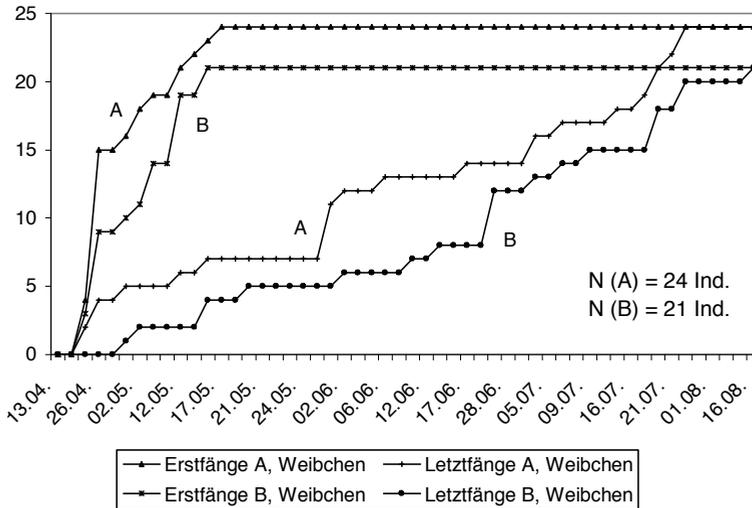


Abb. 18: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Männchen beider Gehegebestände im Jahr 1997

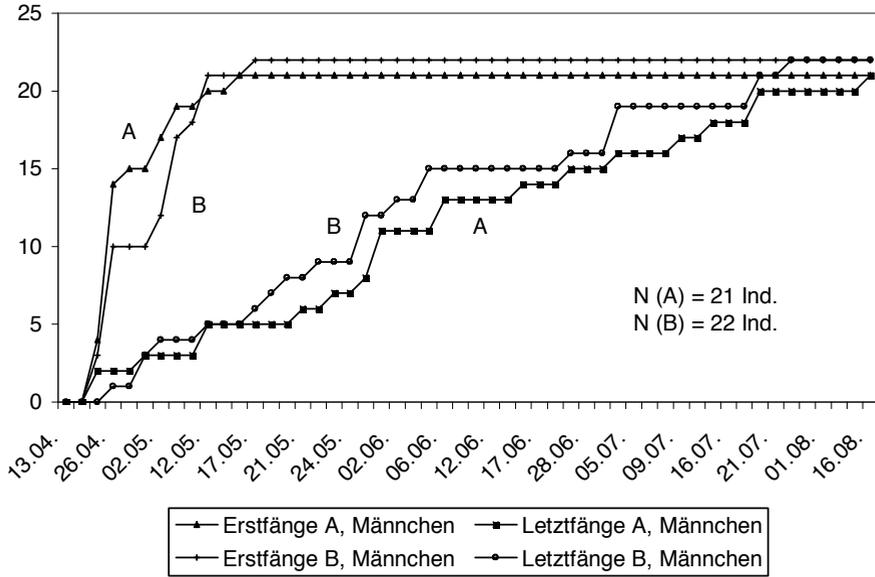
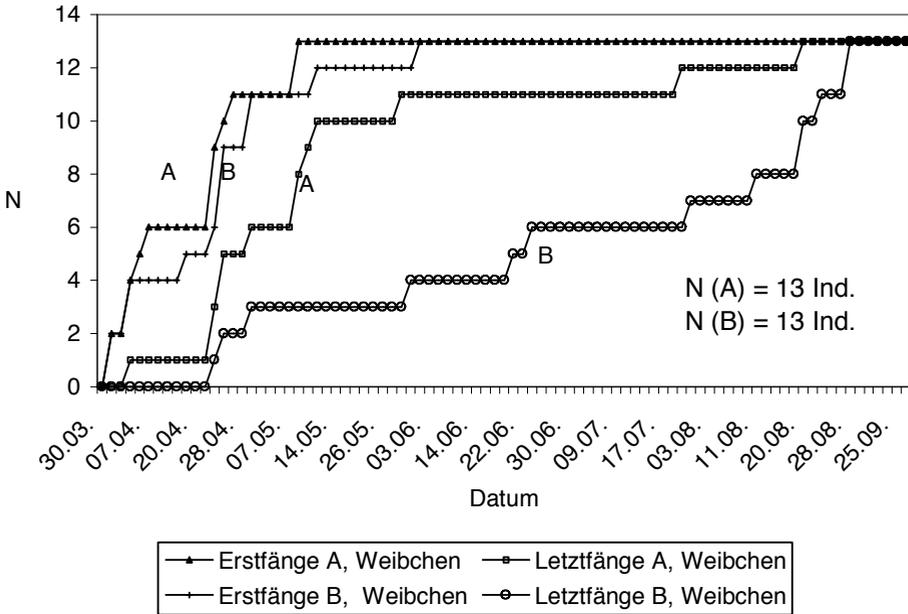


Abb. 19: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Weibchen beider Gehegebestände im Jahr 1998



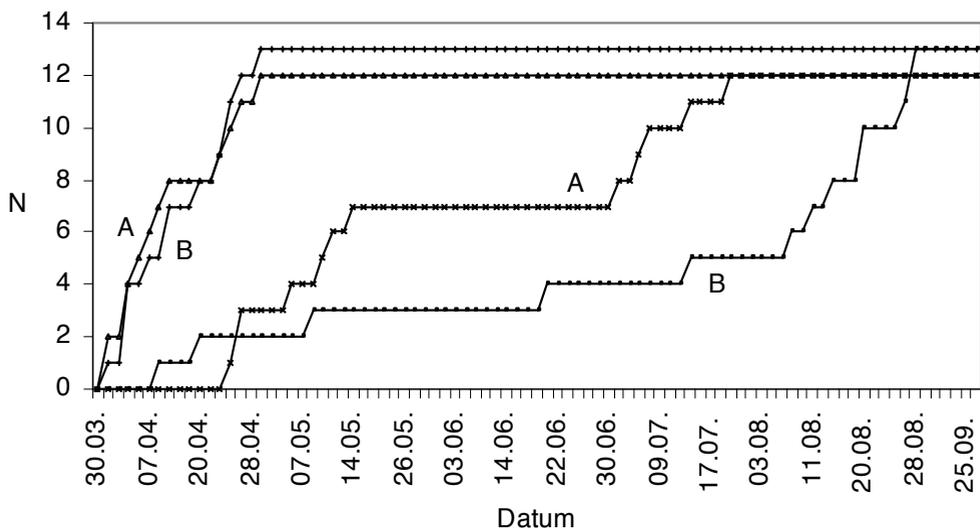


Abb. 20: Kumulative Erst- und Letztfangkurven der Männchen beider Gehegebestände im Jahr 1998

Vergleich der Homo- und Heterozygoten im Gehegebestand A: kumulative Erst- und Letztfangkurven und die Länge der individuellen Saison

Den Untersuchungen von WATT (1983) und RIDDOCH (1993) folgend, kann für den Vergleich von homo- und heterozygoten Tieren folgende Erwartung formuliert werden: Wenn heterozygote Tiere eine größere Toleranz gegenüber Stressfaktoren besitzen, könnte dies eine längere Aktivitätssaison (einen früheren Beginn und einen späteren Abschluss) der Heterozygoten im Vergleich zu den Homozygoten zur Folge haben.

Die kumulativen Erst- und Letztfangkurven der Homo- und Heterozygoten im Gehegebestand A zeigen: Im Jahr 1997 weisen die heterozygoten Weibchen eine längere Aktivitätsspanne auf als die homozygoten: Sie werden sowohl etwas eher erstmalig als auch etwas später letztmalig gefangen. Die heterozygoten Männchen sind im Jahr 1997 dagegen weniger lange aktiv als die homozygoten. Dieser Unterschied resultiert aus den späteren Letztfangterminen der homozygoten Männchen, bezüglich der Erstfangkurve findet sich kein Unterschied. Im Jahr 1998 unterscheiden sich die Erst- und Letztfangkurven bei den homo- und heterozygoten Weibchen kaum. Dagegen sind jetzt die heterozygoten Männchen 1998 deutlich länger aktiv: sie werden später letztmalig gefangen als die homozygoten Tiere (die Erst- und Letztfangkurven gibt HORSTMANN, 2008).

Die Ergebnisse dieser Analyse entsprechen denen in Kap. 3.2.3.2. beschriebenen, gelegentlichen Unterschieden in der relativen Fangrate homo- und heterozygoter Tiere.

Tab. 16: Qualitativer Vergleich der Ergebnisse zur individuellen Fangrate (vgl. Tab. 17) und zur Länge der individuellen Saison (Erst- und Letzfangkurven gibt HORSTMANN, 2008)

Jahr	Geschl.	Genotyp	Vergleich der individuellen Fangrate	Vergleich der Länge der individuellen Saison
1997	♀♀	homozygot	weniger aktiv	kürzer
	♀♀	heterozygot	aktiver	länger
	♂♂	homozygot	aktiver	länger
	♂♂	heterozygot	weniger aktiv	kürzer
1998	♀♀	homozygot	gleich aktiv	gleich lang
	♀♀	heterozygot	gleich aktiv	gleich lang
	♂♂	homozygot	weniger aktiv	kürzer
	♂♂	heterozygot	aktiver	länger

Die Allelausstattung der Individuen und die Länge der individuellen Saison

Untersucht wird, ob die Allelausstattung der Individuen einen Einfluss auf die Länge der individuellen Saison hat. Unterschiede der Allelhäufigkeiten würden auf Unterschiede in der Saisonalität deuten, die mit der Allelausstattung der Tiere zusammenhängen könnten. Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede treten nicht auf (Tab. 14). In zwei Fällen (1997 bei den Weibchen in Gehege B und 1998 bei den Männchen in Gehege A) sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten kleiner als 10% und liegen damit nur knapp unter dem Signifikanzniveau. Allerdings tritt ein gleichgerichteter Unterschied nicht auf: einmal unterscheiden sich die Weibchen im Gehegebestand B, einmal die Männchen im Gehegebestand A. Mittels Chi-Quadrat-Zerlegung wird untersucht, welche Allele maßgeblich für die Unterschiede sind (Tab. 17). Signifikante Unterschiede zwischen den "Stichprobenpaaren" finden sich nicht. Bezüglich der Weibchen im Gehegebestand B des Jahres 1997 nehmen die Allele 0,94 und 1,07 eine Sonderstellung ein; bezüglich der Männchen im Gehegebestand A des Jahres 1998 das Allel 1,13. Die Irrtumswahrscheinlichkeiten erreichen allerdings in beiden Fällen nicht die kritische Grenze von $p < 0,1$. (Bonferroni-Statistik nach SACHS, 1992: S. 598. Die kritische Signifikanzgrenze von 5% liegt im ersten Fall - sieben Tests auf den gleichen Datenkörper - bei $\chi^2 = 6,002$ und im zweiten Fall - zwei Tests auf den gleichen Datenkörper - bei $\chi^2 = 3,841$).

Die Länge der individuellen Saison und die Laufweite der Allozyme im Gel (Regressionsanalyse)

Eine relativ lange individuelle Saison kann als Folge größerer Umwelttoleranz interpretiert werden (vgl. oben). Der Hypothese Riddochs (1993) folgend, wird untersucht, ob ein Zusammenhang zwischen der Länge der individuellen Saison und der Laufweite der GPI-Allozyme besteht („laufweitenbasierte“ Analyse): die Regressionsanalysen erfolgen getrennt nach Jahr, Gehege und Geschlecht (Abb. 21). Sie offenbaren nur in einem Fall einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen der Länge der individuellen Saison und der GPI-Laufweite: bei den Weibchen im Gehegebestand A sind im Jahr 1997 die Träger von im Elektrophoresegel relativ weit laufenden GPI-Varianten länger aktiv als die Träger von weniger weit laufenden GPI-Varianten ($p = 0,042$; Abb. 21a). In den übrigen sieben Fällen findet sich kein Zusammenhang (Abb. 21).

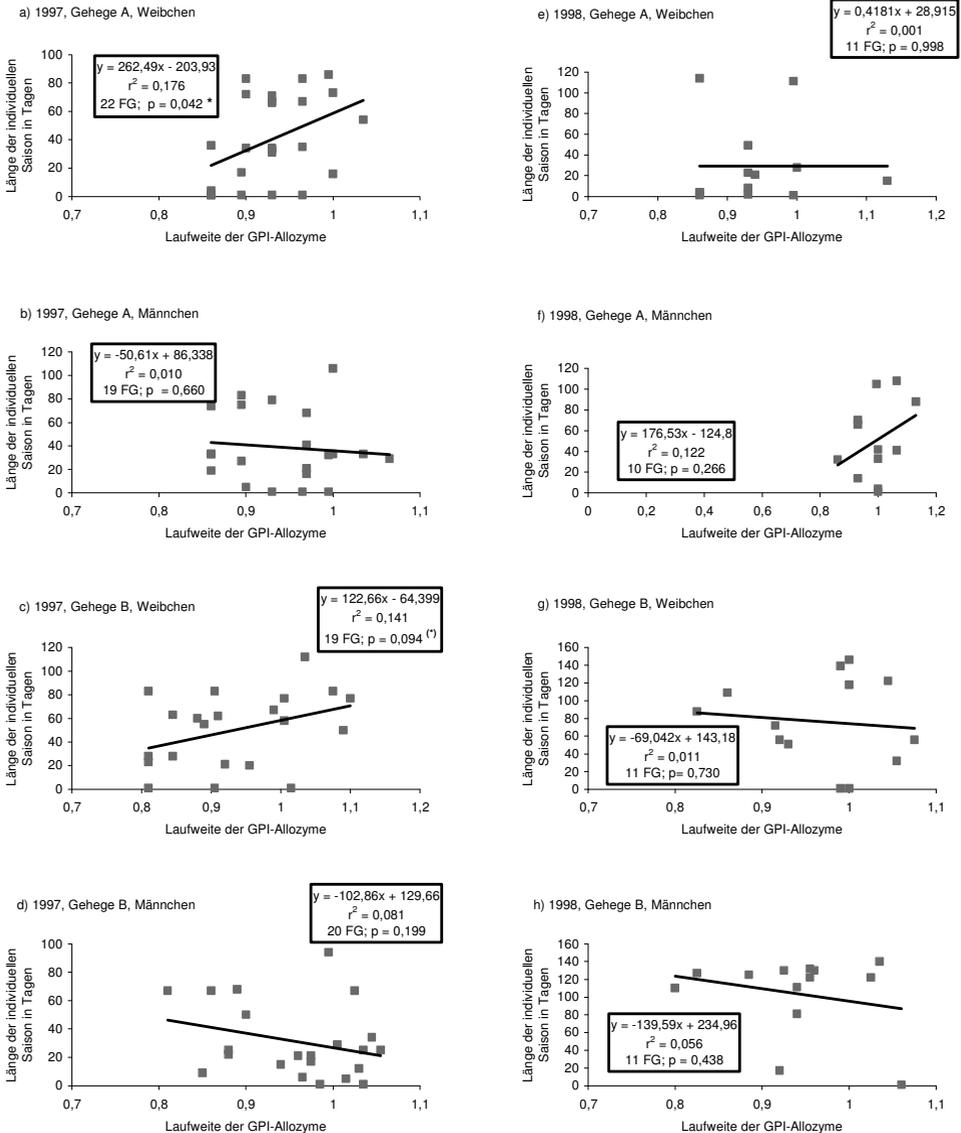


Abb. 18: Vergleich der Länge der individuellen Saison mit den Laufweiten der GPI-Allozyme mittels Regressionsanalyse

Jedes Individuum ist einmal berücksichtigt (bei heterozygoten Individuen ist die Laufweite der heterodimeren Bande aufgetragen). Die Regressionskoeffizienten werden auf signifikante Abweichungen von Null getestet (zweiseitiger Test).

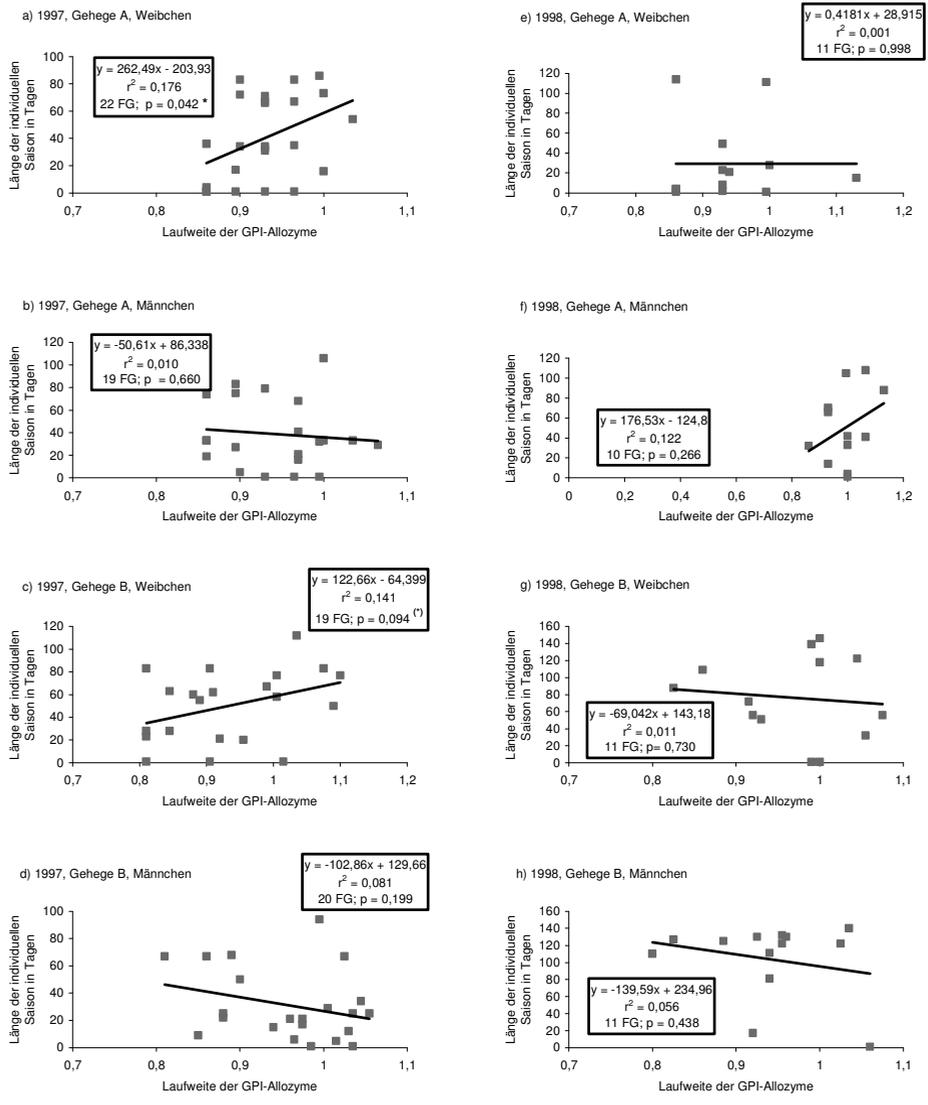


Abb. 21: Vergleich der Länge der individuellen Saison mit den Laufweiten der GPI-Allozyme mittels Regressionsanalyse

Jedes Individuum ist einmal berücksichtigt (bei heterozygoten Individuen ist die Laufweite der heterodimeren Bande aufgetragen). Die Regressionskoeffizienten werden auf signifikante Abweichungen von Null getestet (zweiseitiger Test).

Kumulative Erstfangkurven der autochthonen Population

Abb. 22 zeigen die kumulativen Erstfangkurven der in den Außenrandfallen gefangenen Weibchen und Männchen. Kumulative Letztfangkurven können nicht erstellt werden, da die Außentiere nicht individuell markiert wurden. Die kumulativen Erstfangkurven der in den Außenrandfallen gefangenen Weibchen und Männchen steigen bis zum Ende der Saison an; ab Anfang Juli ist dies vor allem durch den Schlupf von Jungtieren bedingt (Jung- und Alttiere können nicht sicher unterschieden werden, da ihre Aktivitätssaisons überlappen; vgl. Kap. 3.2.4.).

Bei den Weibchen nimmt zwischen Mitte Mai und Mitte Juni die Anzahl der Erstfänge nur wenig zu, bei den Männchen ist eine solche Plateauphase nicht zu erkennen. Der stetige Anstieg der kumulativen Erstfangkurve bei den Männchen ist vermutlich durch die höhere Mobilität der Männchen und größere Austauschraten mit benachbarten Flächen bedingt.

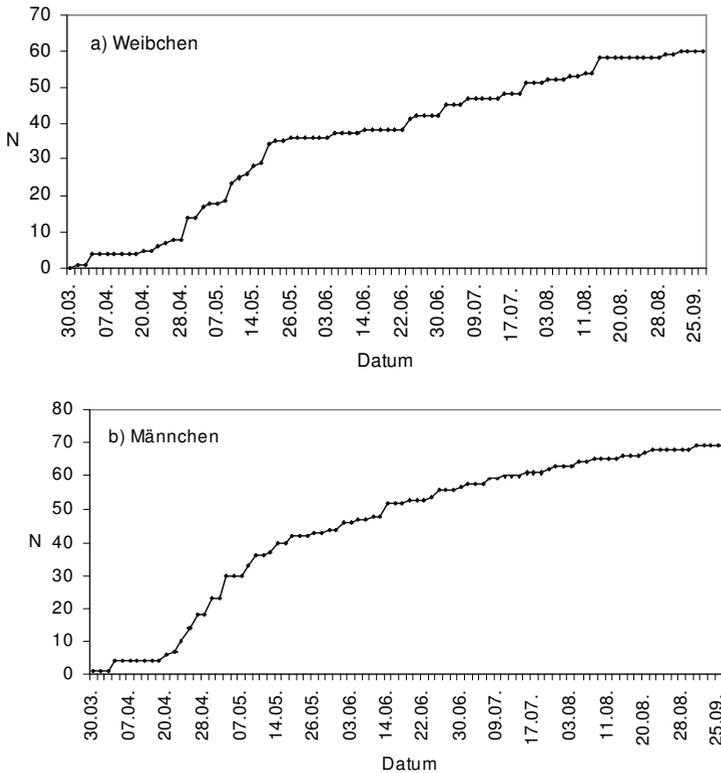


Abb. 22: Kumulative Erstfangkurve der Tiere der autochthonen Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder im Jahr 1998

N gibt die kumulierte Anzahl der nachgewiesenen Individuen an. Bei den in den Außenrandfallen gefangenen Tieren kann nicht sicher zwischen Alt- und Jungtieren unterschieden werden; die Abbildungen umfassen nach dem 16.07.1998 Alt- und Jungtiere.

3.2.3.4. Diurnale Aktivitätsverteilung: Anteile von Tag- und Nachtfängen

Als Fangintervall wird der Zeitraum vom Öffnen der Fallen bis zur Leerung bezeichnet. Umfasst dieser Zeitraum die Zeitspanne von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang handelt es sich um einen Tagfang, bei der Zeitspanne von Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang um einen Nachtfang (vgl. Kap. 2.2.3.).

In beiden Untersuchungsjahren (1997 und 1998) sind die Anteile der tagaktiven Tiere unerwartet hoch (Tab. 15): Sie liegen zwischen 42,75% (1997, Gehege B: Männchen) und 62,60% (1997, Gehege B: Weibchen). THIELE (1977) gibt für *Carabus granulatus* einen Anteil der Tagaktivität an der Gesamtaktivität von bis zu 30% an. DREES (1997) ermittelte in Untersuchungen von Mitte April bis Mitte Juni, dass 76% der Gesamtaktivität der Männchen bzw. 64% der Gesamtaktivität der Weibchen auf die Nachtstunden fällt.

Der Anteil der tagaktiven Tiere nimmt besonders zum Ende der Saison stark zu (Abb. 23 und Abb. 24). Werden nur die Fänge bis Mitte Juni (19.06.1998) berücksichtigt, liegen die Anteile tagaktiver Tiere im Bereich der von THIELE (1977) angegebenen Werte: Gehegebestand A - Weibchen 36%, Männchen 34%; Gehegebestand B - Weibchen 27%, Männchen 25%.

Die Zunahme der Tagaktivität im Laufe der Saison wird in beiden Jahren und in beiden Gehegebeständen beobachtet, besonders ausgeprägt jedoch bei den Weibchen im Gehegebestand A im Jahr 1998. Die beiden in diesem Gehege ab dem 09.06.98 noch aktiven Weibchen werden nur tagsüber gefangen. Die Zunahme der Tagaktivität zum Ende der Saison ist vermutlich kein Gehegeartefakt, denn auch bei den in den Außenrandfallen gefangenen Tieren wird ab Mitte Juni ausschließlich Tagaktivität beobachtet (Abb. 28).

Nach WEBER (1966) zeigt ein Vergleich der Aktivitätsmuster in der Fortpflanzungsphase, dass bevorzugt auf freien Flächen lebende Arten sowohl tag- als auch nachaktiv bzw. überwiegend tagaktiv sind. Für *Carabus cancellatus* findet er eine regelhafte, jahreszeitliche Änderung des Aktivitätsmusters: Im Mai ist der Anteil der Tagaktivität stark erhöht. WEBER (1966) hält es für wahrscheinlich, dass sich *Carabus granulatus* ähnlich verhält. Die Untersuchungen in den Riesefeldern bestätigen eine ausgeprägte Tagaktivität bei *Carabus granulatus*, die im Laufe der Frühjahrssaison zunimmt (Abb. 23 und Abb. 24).

Diurnale Aktivitätsverteilung: Vergleich der Gehegebestände A und B

Die Anzahl tag- und nachaktiver Tiere in Gehege A und B wird getrennt für Weibchen und Männchen mittels Chi-Quadrat-Vierfeldertest verglichen. Bei den Weibchen finden sich weder 1997 noch 1998 signifikante Unterschiede zwischen den Gehegebeständen (1997: $\chi^2 = 0,64$, $p > 0,1$; 1998: $\chi^2 = 0,59$, $p > 0,1$). Bei den Männchen unterscheiden sich die Anzahlen tag- und nachaktiver Tiere 1997 und 1998 tendenziell (1997: $\chi^2 = 3,09$, $p = 0,079$; 1998: $\chi^2 = 3,85$, $p = 0,050$). Die Unterschiede deuten in unterschiedliche Richtungen: 1997 sind die Männchen des Gehegebestandes B stärker nachaktiv (57,25%), 1998 dagegen stärker tagaktiv (54,42%) als im Gehegebestand A.

Tab. 18: Absolute Anzahl und relativer Anteil der tagsüber und während der Nacht gefangenen Tiere in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998

Jahr	Gehege	Geschl.	Tag / Nacht	abs. Anzahl von Fängen	rel. Anteil
1997	A	♀♀	Tag	88	57,89%
			Nacht	64	42,11%
		♂♂	Tag	98	52,69%
			Nacht	88	47,31%
	B	♀♀	Tag	77	62,60%
			Nacht	46	37,40%
		♂♂	Tag	56	42,75%
			Nacht	75	57,25%
1998	A	♀♀	Tag	28	53,85%
			Nacht	24	46,15%
		♂♂	Tag	48	43,48%
			Nacht	65	57,52%
	B	♀♀	Tag	55	57,29%
			Nacht	41	42,71%
		♂♂	Tag	123	54,42%
			Nacht	103	45,58%
1998	Autochth. Population				
		♀♀	Tag	46	58,97%
			Nacht	32	41,03%
		♂♂	Tag	54	42,86%
	Nacht		72	57,14%	

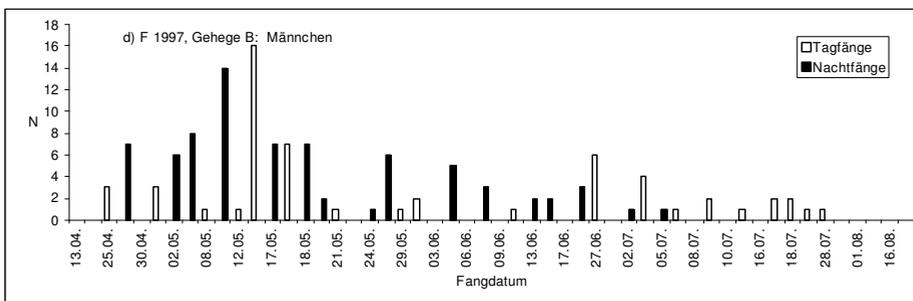
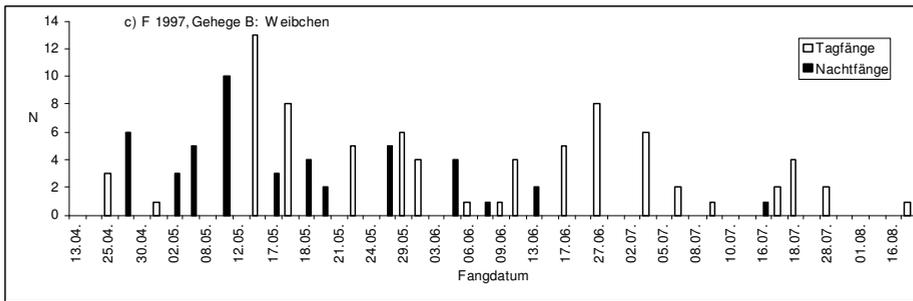
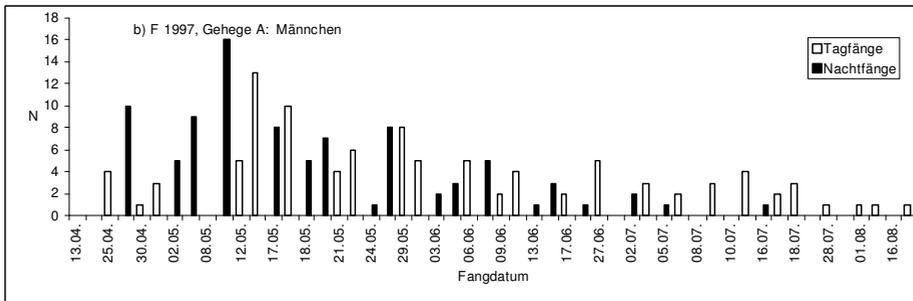
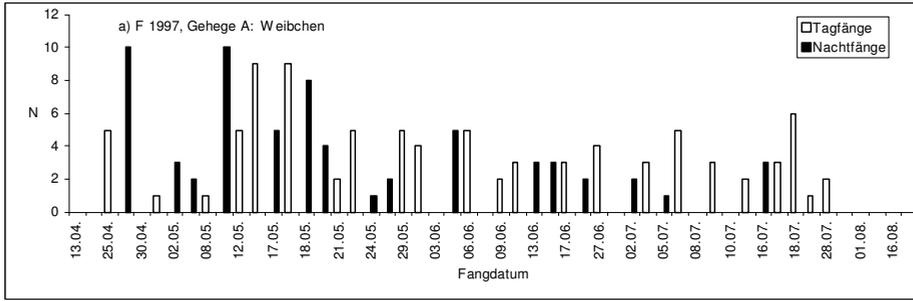


Abb. 23: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen im Jahr 1997 in den Gehegen A und B
N gibt die Anzahl der gefangenen Individuen (nur Alttiere berücksichtigt).

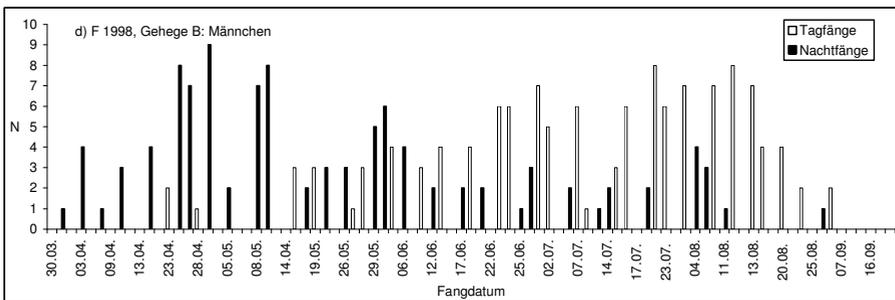
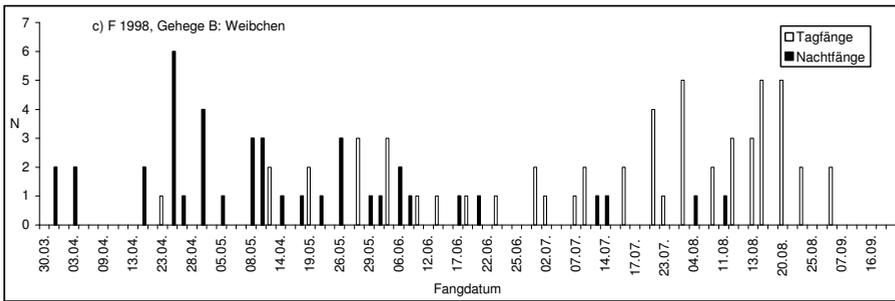
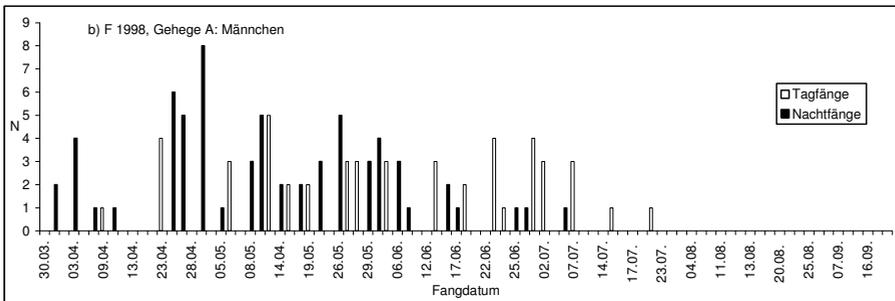
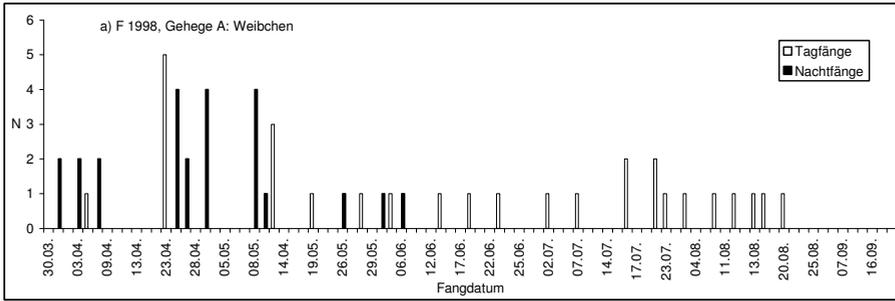


Abb. 24: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen im Jahr 1998 in den Gehegen A und B
 N gibt die Anzahl der gefangenen Individuen (nur Alttiere berücksichtigt).

Diurnale Aktivitätsverteilung: Vergleich der Homo- und Heterozygoten im Gehegebestand A

Es konnte gezeigt werden, dass sich die Fangwahrscheinlichkeiten der am Gpi-Locus homo- und heterozygoten Tiere unterscheiden (Kap. 3.2.3.2.). In diesem Kapitel wird die diurnale Aktivitätsverteilung der Homo- und Heterozygoten verglichen. Unterscheiden sich die Fangwahrscheinlichkeiten der Gpi-Genotypen in den Tag- und Nachtfängen? Nach den Untersuchungen von WATT (1992) könnten Heterozygote auf Grund höherer Umwelttoleranz eine höhere akzessorische Tagaktivität als Homozygote aufweisen. In Tab. 19 werden die beobachteten Fangzahlen mit den erwarteten Fangzahlen in Tag- und Nachtfängen verglichen. Die erwarteten Fangzahlen ergeben sich aus dem jeweiligen Gesamtfang und den Anteilen der Genotypen am Individuenbestand in Gehege A. Im Jahr 1997 werden in den Tagfängen entgegen der Erwartung die homozygoten Männchen mit größerer Wahrscheinlichkeit gefangen als die heterozygoten Männchen, der Unterschied ist allerdings nach Korrektur der Irrtumswahrscheinlichkeit nicht mehr signifikant. In den Nachtfängen werden die heterozygoten Weibchen hochsignifikant häufiger gefangen als die homozygoten Weibchen. 1998 werden die heterozygoten Männchen sowohl am Tage als auch in der Nacht mit größerer Wahrscheinlichkeit als die homozygoten Männchen gefangen. Werden die Fangzahlen der heterozygoten Tiere in den Tag- und Nachtfängen miteinander verglichen (Tab. 19) zeigt sich, dass 1998 die relative Fangwahrscheinlichkeit der heterozygoten Männchen in den Tagfängen signifikant größer ist als in den Nachtfängen. Die Fangwahrscheinlichkeit der heterozygoten Weibchen in den Tag- und Nachtfängen unterscheiden sich nicht, auch für das Jahr 1997 ergeben sich für beide Geschlechter keine Unterschiede.

Die Befunde deuten nicht auf eine generell höhere Tagaktivität der heterozygoten Gpi-Genotypen. Falls jedoch Unterschiede auftreten, ist - wie erwartet - die akzessorische Tagaktivität der Heterozygoten größer als die der Homozygoten.

Tab. 19: Vergleich beobachteter und erwarteter Anzahl heterozygoter Weibchen sowie Männchen in Tag- und Nachtfängen in Gehege A

Angegeben ist die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl heterozygoter Tiere. Die erwartete Anzahl errechnet sich aus der Höhe des Gesamtfanges und der relativen Häufigkeit der heterozygoten Individuen im Gehegebestand A. Beobachtung und Erwartung werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstests verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit. Zum Abgleich mit der in Tab. 19 durchgeführten Analysen werden die Irrtumswahrscheinlichkeiten mit $k = 2$ korrigiert.

Jahr	Fangintervall	♀♀/♂♂	Genotyp	B	E	χ^2	p	p_{corr}
1997	Tagfänge	♀♀	homoz. (N = 6)	17	22,00	1,515	0,218	
			heteroz. (N = 18)	71	66,00			
		♂♂	homoz. (N = 6)	36	28,00	3,200	0,074 _(*)	
			heteroz. (N = 15)	62	70,00			
1997	Nachtfänge	♀♀	homoz. (N = 6)	6	16,00	8,333	0,004 *	0,008 **
			heteroz. (N = 18)	58	48,00			
		♂♂	homoz. (N = 6)	28	25,14	0,455	0,500	

			heteroz. (N = 15)	60	62,86			
1998	Tagfänge	♀♀	homoz. (N = 7)	13	15,08	0,622	0,430	
			heteroz. (N = 6)	15	12,92			
		♂♂	homoz. (N = 6)	14	24,00	8,333	0,004 **	0,008 **
			heteroz. (N = 6)	34	24,00			
1998	Nachtfänge	♀♀	homoz. (N = 7)	12	12,92	0,142	0,706	
			heteroz. (N = 6)	12	11,08			
		♂♂	homoz. (N = 6)	22	32,50	6,785	0,009 **	0,018 *
			heteroz. (N = 6)	43	32,50			

Diurnale Aktivitätsverteilung und die Allelausstattung der Individuen

Innerhalb der beiden Gehegebestände werden die Allelhäufigkeiten der tagsüber und während der Nacht gefangenen Individuen verglichen, wobei jedes Allel mit der Häufigkeit in die Analyse eingeht, mit der es „gefangen“ wird (Abb. 26 und Tab. 22).

Im Frühjahr 1997 werden keine signifikanten Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen den tagsüber und nachts gefangenen Individuen gefunden (Abb. 25). Im Frühjahr 1998 unterscheiden sich die Allelhäufigkeiten der Tagfänge von denen der Nachtfänge bei den Weibchen des Gehegebestandes A und B signifikant, bei den Männchen des Gehegebestandes B tendenziell (Abb. 26). Die signifikanten Häufigkeitsunterschiede bei den Weibchen im Gehegebestand A im Frühjahr 1998 sind möglicherweise ein Artefakt, der dadurch bedingt ist, dass einige Individuen relativ lange in der Saison und zum Ende der Saison vor allem tagsüber gefangen werden. So werden im Jahr 1998 in Gehege A nur noch zwei weibliche Individuen später als Ende Mai gefangen: Weibchen Nr. 55 (Genotyp 0,86 - 1,00) und Weibchen Nr. 57 (Genotyp 0,86 - 1,13). Da beide Weibchen das Allel 0,86 tragen, lässt sich die signifikante Erhöhung des Anteils des Allels 0,86 in den Tagfängen mit der längeren Saison und der auf den Tag ausgeweiteten Aktivität dieser beiden Weibchen erklären. (Eine statistische Prüfung, ob sich die Genotypenhäufigkeiten der bis Ende Mai aktiven Weibchen von denen der länger aktiven Tiere unterscheiden, ist auf Grund der geringen Individuenzahlen nicht möglich.)

Tab. 20: Vergleich der Allelfrequenzen von Weibchen und Männchen in den Tag- und Nachtfängen im Jahr 1998 in Gehege B.

Es handelt sich nicht um einen statistischen Vergleich: „+“ kennzeichnet Allele, bei denen gleiche Tendenzen bei Weibchen und Männchen auftreten, „-“, unterschiedliche Tendenzen. „n.n.“ zeigt an, dass das Allel nicht vorhanden ist und n.v., dass ein Vergleich von Weibchen und Männchen nicht möglich ist.

Allel	Weibchen		Männchen		Gleiche Tendenzen bei Weibchen und Männchen ?
	Frequenz in Tagfängen	Frequenz in Nachtfängen	Frequenz in Tagfängen	Frequenz in Nachtfängen	
0,76	0,036	0,012	0,045	0,039	+
0,79	0,091	0,061	0,089	0,087	-
0,84	n.n.	n.n.	0,089	0,092	n.v.
0,86	0,055	0,085	0,219	0,175	-
0,91	0,109	0,085	0,098	0,150	-
0,93	0,200	0,146	n.n.	n.n.	n.v.
0,94	n.n.	n.n.	0,004	0,039	n.v.
0,98	0	0,098	0,073	0,044	-
1,00	n.n.	n.n.	0,049	0,083	n.v.
1,02	0,082	0,110	0,15	0,121	-
1,05	n.n.	n.n.	0,049	0,039	n.v.
1,07	0,418	0,341	0,118	0,087	+
1,13	0,009	0,061	0,016	0,044	+

Für die Weibchen und Männchen des Gehegebestandes B können hingegen die Allelhäufigkeitsunterschiede der Tag- und Nachtfänge im Jahr 1998 nicht durch die längere Saison und die zum Ende der Saison auf den Tag ausgedehnte Aktivität einiger Tiere erklärt werden: Es besteht kein signifikanter Unterschied bezüglich der Allelhäufigkeiten zwischen den bis Ende Mai aktiven und den über diesen Termin hinaus aktiven Tieren: Weibchen: $\chi^2 = 7,937$; 5 FG; $p = 0,160$; Männchen: $\chi^2 = 2,572$; 2 FG; $p = 0,276$. (Brandt & Snedecor Tests: Klassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zusammengefasst, so dass die Anzahl der Freiheitsgrade deutlich kleiner ist als die Anzahl der Allele).

Um Hinweise, auf einen möglichen Zusammenhang zwischen der Allelausstattung einzelner Individuen und der diurnalen Aktivitätsverteilung zu erhalten, werden die in Abb. 26 dargestellten Allelhäufigkeitsvergleiche einer Chi-Quadrat-Zerlegung unterzogen (es werden alle Testergebnisse mit Irrtumswahrscheinlichkeiten kleiner 10% geprüft). Die Chi-Quadrat-Zerlegung zeigt, dass jeweils andere Allele für die Unterschiede verantwortlich sind: bei den Weibchen im Gehegebestand A sind dies die Allele 0,86; 0,94 und 1,00 und bei den Weibchen im Gehegebestand B das Allel 0,98. Bei den Männchen im Gehegebestand B übt kein Allel einen signifikant distinkten Einfluss aus (Tab. 22).

Tab. 21: Vergleich der Allelfrequenzen von Weibchen und Männchen in den Tag- und Nacht- fängen im Jahr 1998 in Gehege B.

Es handelt sich nicht um einen statistischen Vergleich: „+“ kennzeichnet Allele, bei denen gleiche Tendenzen bei Weibchen und Männchen auftreten, „-“, unterschiedliche Tendenzen. „n.n.“ zeigt an, dass das Allel nicht vorhanden ist und n.v., dass ein Vergleich von Weibchen und Männchen nicht möglich ist.

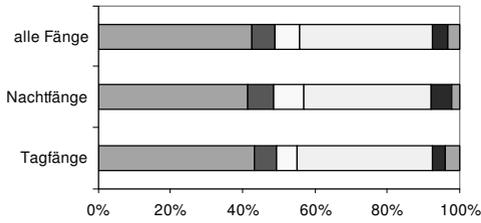
Allel	Weibchen		Männchen		Gleiche Tendenzen bei Weibchen und Männchen ?
	Frequenz in Tag- fängen	Frequenz in Nacht- fängen	Frequenz in Tag- fängen	Frequenz in Nacht- fängen	
0,76	0,036	0,012	0,045	0,039	+
0,79	0,091	0,061	0,089	0,087	-
0,84	n.n.	n.n.	0,089	0,092	n.v.
0,86	0,055	0,085	0,219	0,175	-
0,91	0,109	0,085	0,098	0,150	-
0,93	0,200	0,146	n.n.	n.n.	n.v.
0,94	n.n.	n.n.	0,004	0,039	n.v.
0,98	0	0,098	0,073	0,044	-
1,00	n.n.	n.n.	0,049	0,083	n.v.
1,02	0,082	0,110	0,15	0,121	-
1,05	n.n.	n.n.	0,049	0,039	n.v.
1,07	0,418	0,341	0,118	0,087	+
1,13	0,009	0,061	0,016	0,044	+

Diurnale Aktivitätsverteilung und die Laufweite der Allozyme im Gel („laufweiten- basierte“ Regressionsanalyse)

Für jedes Individuum mit mehr als insgesamt fünf Fängen wird der Quotient „individuelle Anzahl der Tagfänge durch individuelle Anzahl der Nachtfänge“ gebildet. Als Mindest-Gesamtfangzahl (Tagfänge plus Nachtfänge) werden fünf Fänge festgelegt, um Zufallseffekte zu minimieren. Anschließend wird der Quotient auf die individuelle GPI-Laufweite regressiert. Abb. 27 zeigt für keine der untersuchten Gruppen einen Zusammenhang zwischen der individuellen Laufweite der GPI-Allozyme und dem individuellen Verhältnis von Tag- und Nachtfängen: die Bestimmtheitsmaße (r^2) schwanken zwischen 0,001 (1998, Gehege A: Männchen) und 0,217 (1998, Gehege B: Weibchen). Für die Weibchen des Gehegebestandes A im Jahr 1998 wird auf Grund der geringen Individuenanzahl – nur drei Weibchen weisen mehr als fünf individuelle Fänge auf – auf die Durchführung einer Regressionsanalyse verzichtet.

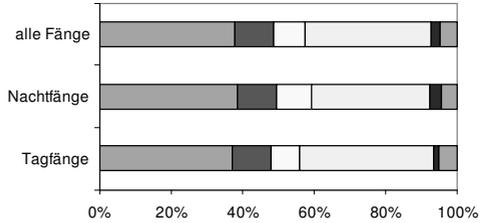
Es finden sich damit keine Hinweise auf genotypenbedingte Unterschiede in der diurnalen Aktivitätsverteilung.

a) 1997, Gehege A: Weibchen



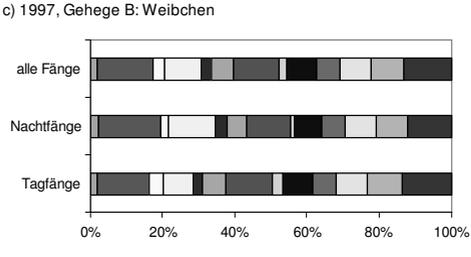
$\chi^2 = 2,481$ 5 FG $p = 0,779$

b) 1997, Gehege A: Männchen



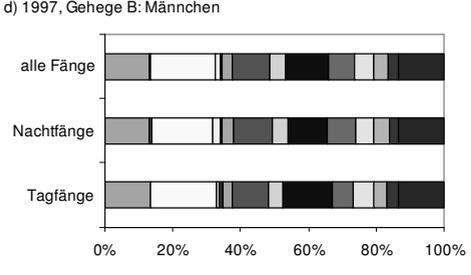
$\chi^2 = 2,178$ 5 FG $p = 0,824$

c) 1997, Gehege B: Weibchen



$\chi^2 = 3,235$ 12 FG $p = 0,994$

d) 1997, Gehege B: Männchen

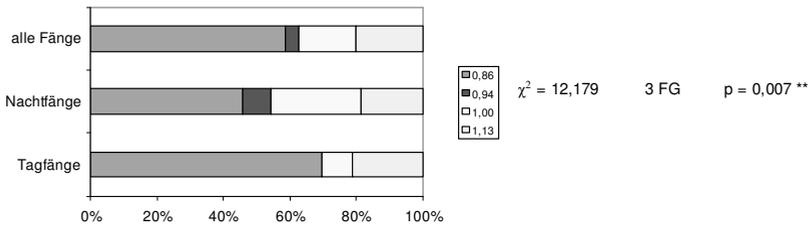


$\chi^2 = 2,310$ 12 FG $p = 0,999$

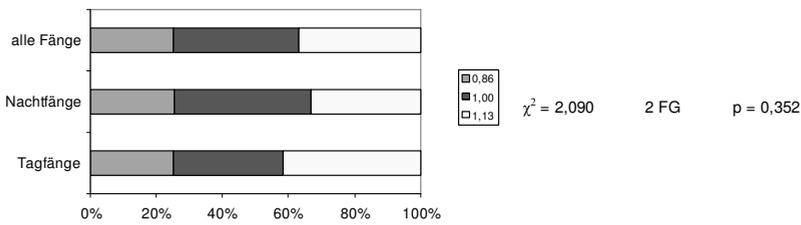
Abb. 25: Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen der tagsüber und nachts gefangenen Individuen in den Gehegen A und B im Jahr 1997

Chi-Quadrat-Werte beziehen sich auf Vergleiche der absoluten Allelhäufigkeiten in den Nacht- und Tagfängen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor (Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst).

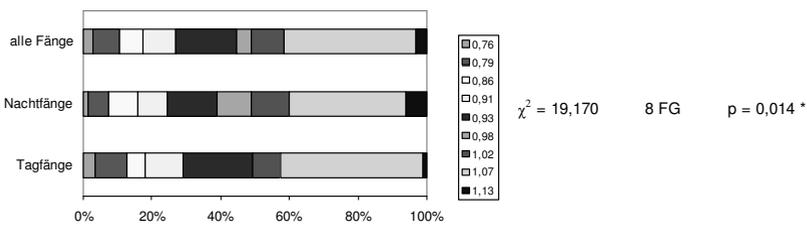
a) 1998, Gehege A: Weibchen



b) 1998, Gehege A: Männchen



c) 1998, Gehege B: Weibchen



d) 1998, Gehege B: Männchen

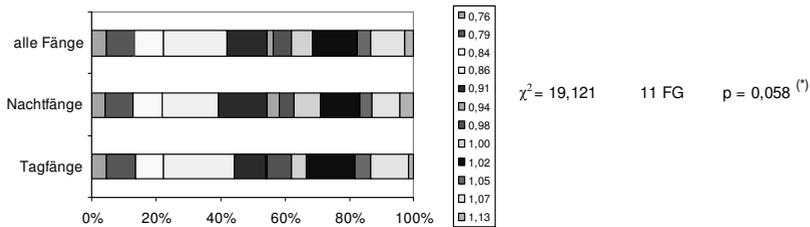


Abb. 26: Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen der tagsüber und nachts gefangenen Individuen in den Gehegen A und B im Jahr 1998

Chi-Quadrat-Werte beziehen sich auf Vergleiche der absoluten Allelhäufigkeiten in den Nacht- und Tagfängen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor (Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst).

Tab. 22: Allelhäufigkeitsunterschiede in den Tag- und Nachtfängen: Chi-Quadrat-Zerlegung (SACHS, 1992: S. 587 ff.)

a) 1998, Gehege A, Weibchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 12,179$; $p = 0,007$ (Abb. 26a)

$$0,86 \times 0,94: \chi^2 = 6,393; p_{\text{corr}} < 0,05 *$$

$$(0,86 + 0,94) \times 1,00: \chi^2 = 5,876; p_{\text{corr}} < 0,05 *$$

$$(0,86 + 0,94 + 1,00) \times 1,13: \chi^2 = 0,115; p_{\text{corr}} > 0,1$$

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 3$; SACHS, 1992: S. 598)

b) 1998, Gehege B, Weibchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 19,170$; $p = 0,014$ (Abb. 26c)

$$0,76 \times 0,79: \chi^2 = 0,317; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79) \times 0,86: \chi^2 = 1,877; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86) \times 0,91: \chi^2 = 0,033; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91) \times 0,93: \chi^2 = 0,088; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93) \times 0,98: \chi^2 = 11,805; p_{\text{corr}} < 0,01 **$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93 + 0,98) \times 1,02: \chi^2 = 0,340; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93 + 0,98 + 1,02) \times 1,07: \chi^2 = 0,643; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93 + 0,98 + 1,02 + 1,07) \times 1,13: \chi^2 = 4,178; p_{\text{corr}} > 0,1$$

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 8$; SACHS, 1992: S. 598)

c) 1998, Gehege B, Männchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 19,121$; $p = 0,058$ (Abb. 26d)

$$0,76 \times 0,79: \chi^2 = 0,044; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79) \times 0,84: \chi^2 = 0,051; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84) \times 0,86: \chi^2 = 0,484; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86) \times 0,91: \chi^2 = 3,241; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91) \times 0,94: \chi^2 = 6,493; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94) \times 0,98: \chi^2 = 1,902; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98) \times 1,00: \chi^2 = 1,705; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00) \times 1,02: \chi^2 = 0,955; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00 + 1,02) \times 1,05: \chi^2 = 0,272; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00 + 1,02 + 1,05) \times 1,07:$$

$$\chi^2 = 0,920; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00 + 1,02 + 1,05 + 1,07) \times 1,13:$$

$$\chi^2 = 3,020; p_{\text{corr}} > 0,1$$

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 11$; SACHS, 1992: S. 598)

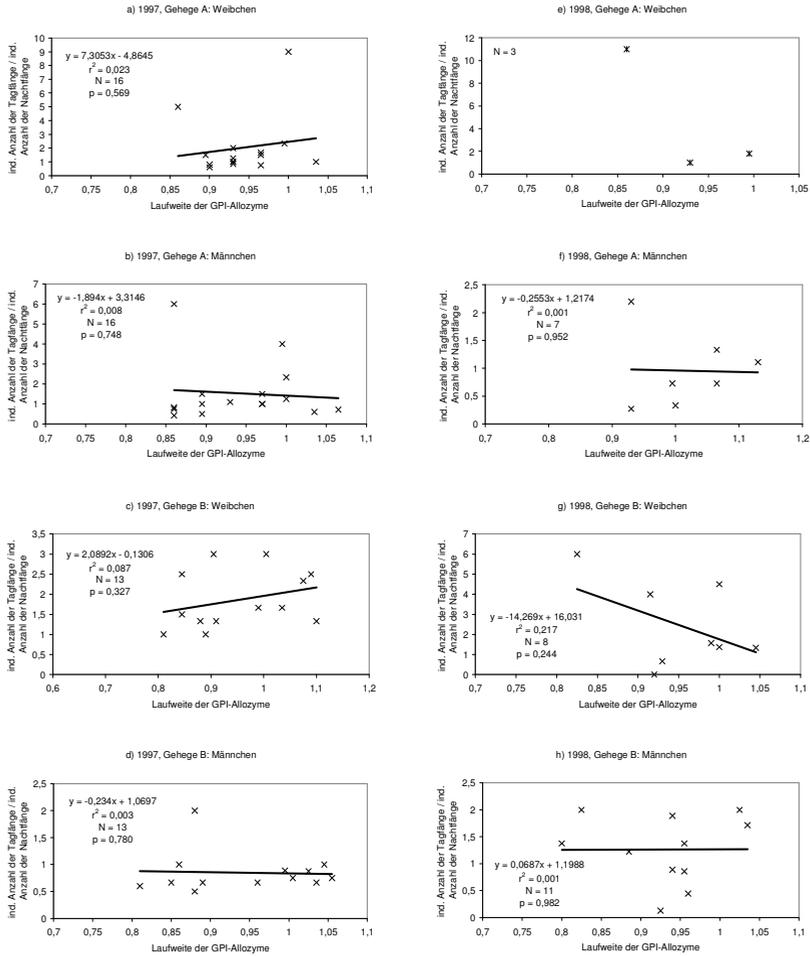


Abb. 27: Verhältnis von Tag- und Nachtfängen und die Laufweite der Allozyme im Gel

Aufgetragen ist für jedes Individuum der Quotient "individuelle Anzahl der Tagfänge durch individuelle Anzahl der Nachtfänge". Es sind nur Individuen mit mindestens fünf Fängen berücksichtigt. N nennt die Anzahl der berücksichtigten Individuen. Die Werte werden einer Regressionsanalyse unterzogen. Bei heterozygoten Individuen wird die Laufweite der heterodimeren Bande eingesetzt. Im Gehegebestand A des Jahres 1998 wiesen nur drei Weibchen mehr als fünf individuelle Fänge auf. Auf Grund dieser geringen Stichprobe wird auf die Regressionsanalyse verzichtet.

Diurnale Aktivitätsverteilung in den Fängen der autochthonen Population

Für die Individuen der autochthonen Population wird, wie auch für die Individuen der Gehegebestände, im Jahr 1998 eine Zunahme der Tagaktivität zum Ende der Saison beobachtet, besonders deutlich bei den Weibchen: sie werden nach dem 14.06.1998 ausschließlich tagsüber gefangen (Abb. 28). Allerdings werden am 16.07. die ersten Jungtiere in den Außenfallen gefangen (vgl. Kap. 3.2.4.). Nach diesem Zeitpunkt ist also eine unbekannte Anzahl von Jungtieren in den dargestellten Fangzahlen enthalten. Ob die Jungtiere von *Carabus granulatus* häufiger am Tage oder des Nachts aktiv sind, ist nicht bekannt.

Ein Vergleich der Allelhäufigkeiten ist nicht möglich, da die Tiere nicht individuell markiert waren. Statt dessen werden die Allelhäufigkeiten der Tiere, deren erster Fang an einem Tag und der Tiere, deren erster Fang in einer Nacht erfolgte, verglichen. Es finden sich keine signifikanten Unterschiede (Weibchen: $\chi^2 = 7,717$; 10 FG; $p = 0,656$; Männchen: $\chi^2 = 6,205$; 7 FG, $p = 0,516$).

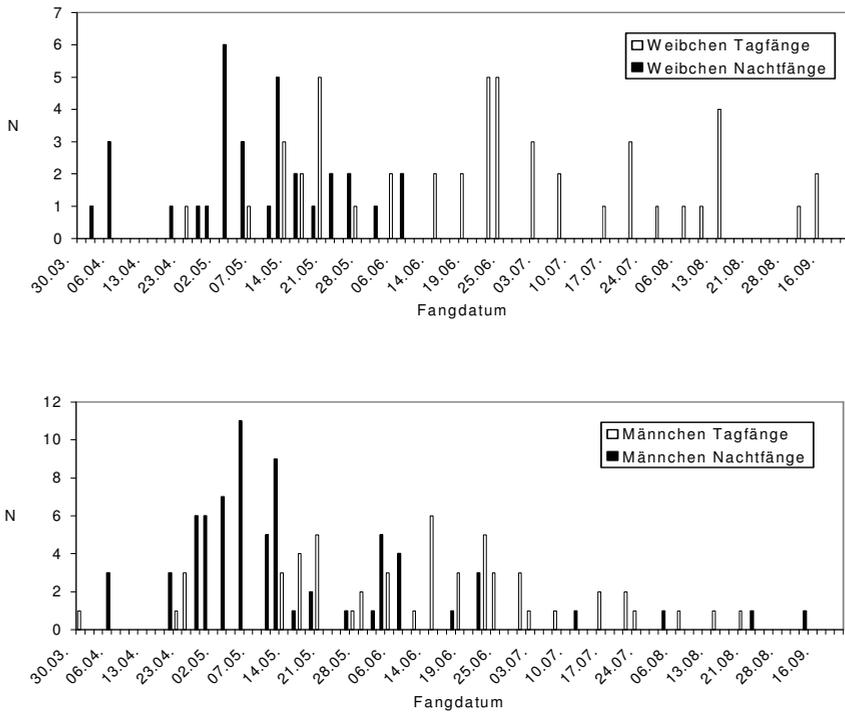


Abb. 28: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen der autochthonen Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder im Jahr 1998

N umfasst z. T. Jung- und Alttiere: diese können in den Fängen in den Außenfallen nicht sicher unterschieden werden. Erste eindeutige Jungtiere werden am 16.07.1998 gefangen. Die maximale Anzahl der in einer Schlupfsaison (1998) gefangenen Jungtiere beträgt 19 Weibchen und 15 Männchen (vgl. Kap. 3.2.4.).

3.2.3.5. Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität

Die Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität wird in beiden Jahren vom Zeitpunkt des Aussetzens an bis Ende Juni untersucht (die absoluten Fangzahlen nennt HORSTMANN, 2008). Spätere Werte werden nicht berücksichtigt, da nach Ende Juni nur noch einzelne Tiere aktiv sind und die Temperatursensitivität im Laufe der Saison abnimmt, wie für *Carabus granulatus* von DREES (1997) gezeigt wurde. Für jedes Fangintervall (d.h. für jeden Tagfang und für jeden Nachtfang) wird eine Durchschnittstemperatur aus stündlich gemessenen Temperaturwerten berechnet (vgl. Kap. 2.2.). Für die Auswertungen wurde aus diesen Grunddaten zunächst für jedes Fangintervall eine Durchschnittstemperatur berechnet, wobei exakt die Stunden berücksichtigt wurden, in denen die Fallen geöffnet waren. Anschließend wurden über die Temperaturwerte Ausgleichsgeraden berechnet, die den durchschnittlichen Temperaturverlauf zeigen. Zusätzlich wurde eine parallele Gerade im Abstand von plus 2°C und eine weitere im Abstand von minus 2°C eingetragen. Fangintervalle, deren Temperaturwerte außerhalb dieser Geraden liegen, werden als relativ warm bzw. relativ kalt gewertet (Abb. 29).

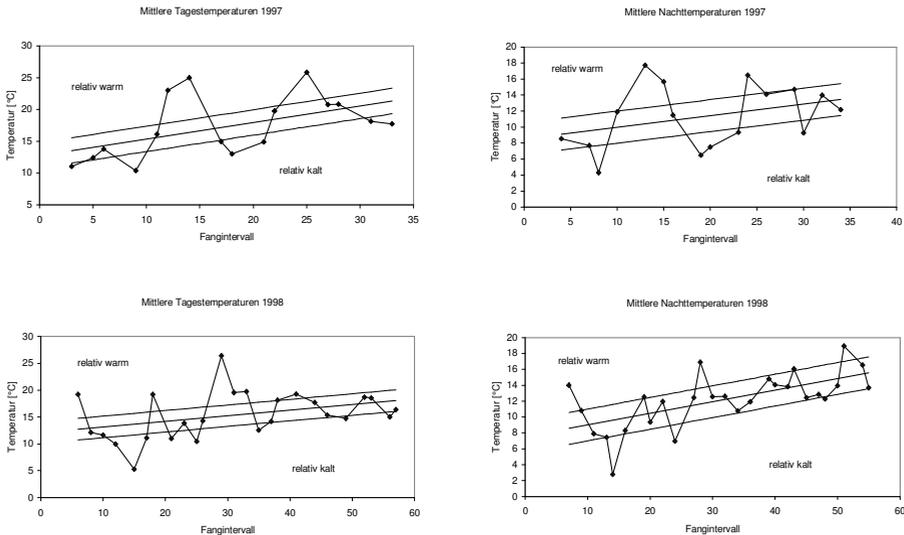


Abb. 29: Ermittlung von relativ warmen und relativ kalten Fangintervallen im Jahr 1997 und 1998 im Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Die für die Fangintervalle angegebenen Temperaturen sind Durchschnittstemperaturen, die aus stündlichen Einzelmessungen ermittelt werden. Für die Temperaturwerte werden Ausgleichsgeraden berechnet, die den durchschnittlichen Temperaturverlauf zeigen. Zusätzlich sind jeweils zwei parallele Geraden im Abstand von plus 2°C und minus 2°C von der Ausgleichsgeraden eingetragen. Fangintervalle, deren Temperaturwerte außerhalb dieser Geraden liegen, werden als relativ warm bzw. relativ kalt gewertet.

Im folgenden Kapitel werden die Fangzahlen von Weibchen und Männchen bei mehreren Analysen zusammengefasst. Dies erscheint zumindest für den Gehegebestand A des Jahres 1997 und den Gehegebestand B des Jahres 1998 unproblematisch, da sich die Erst- und Letzfängkurven von Weibchen und Männchen nicht unterscheiden (vgl. Kap.

3.2.3.3. und HORSTMANN, 2008). Unterschiede finden sich bei den Letztfängen im Jahr 1997 im Gehegebestand B und im Jahr 1998 im Gehegebestand A. Es zeigte sich, dass sich die Temperaturabhängigkeit nicht entscheidend verändert, wenn Weibchen und Männchen getrennt betrachtet werden. Es erscheint daher legitim, wenn in einigen Untersuchungen Weibchen und Männchen zusammengefasst werden.

Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität:

Vergleich der Gehegebestände A und B

Mittels Regressionsanalyse wird ein möglicher Zusammenhang zwischen der mittleren Temperatur am Tage sowie in der Nacht und der Anzahl der gefangenen Individuen untersucht (die Analyse erfolgt also getrennt für Tag- und Nachtfänge). Die Geschlechter werden getrennt betrachtet, aber auch zusammengefasst (Weibchen und Männchen eines Gehegebestandes). Außerdem werden Weibchen sowie Männchen beider Gehegebestände zusammengefasst. Da mehrere Test auf den gleichen Datenkörper angewendet werden (hier jeweils drei Tests: $K = 3$), werden die Signifikanzen nach einer Mehrfachtest-Korrektur angegeben.

Nach der Mehrfachtest-Korrektur regressiert nur im Jahr 1998 und nur bei den Tagfängen die Anzahl der gefangenen Individuen auf die Temperatur (im Jahr 1997 bleiben die bei den Tagfängen auftretenden signifikanten Unterschiede nach der Mehrfachtest-Korrektur nicht erhalten; Tab. 23). Die Unterschiede sind sowohl bei Zusammenfassung von Weibchen und Männchen eines Geheges (Gehege A: $p_{\text{corr}} = 0,003$; Gehege B: $p_{\text{corr}} = 0,033$), bei Zusammenfassung von Weibchen bzw. Männchen der beiden Gehegebestände (Weibchen A + B: $p_{\text{corr}} = 0,003$; Männchen A + B: $p_{\text{corr}} = 0,009$) als auch bei der nach Geschlecht und Gehege getrennten Analyse signifikant (siehe p_{corr} in Tab. 23; Ausnahme Tagfänge 1998 der Männchen in Gehege B: $p_{\text{corr}} = 0,148$).

Konsistente Verhaltensunterschiede sind nicht erkennbar: während bei den Weibchen die Temperaturabhängigkeit etwas stärker in Gehege B ausgeprägt ist (Tagfänge: B $r^2 = 0,331$; A: $r^2 = 0,268$), ist die Tendenz bei den Männchen entgegengesetzt: die Temperaturabhängigkeit der Männchen im Gehegebestand A ist größer als die der Männchen im Gehegebestand B (Tagfänge: A $r^2 = 0,357$; B: $r^2 = 0,161$).

Verglichen mit Ergebnissen anderer Untersuchungen ist die gemessene Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität relativ schwach ausgeprägt: Für *Carabus auronitens* wurde eine starke Abhängigkeit der bei dieser Art überwiegenden Nachtaktivität von der Temperatur in der frühen Nacht beobachtet: es wurden Bestimmtheitsmaße von bis zu $r^2 = 0,96$ (Weibchen im ersten Saisonabschnitt im Frühjahr 1990; ALTHOFF et al., 1994) und $r^2 = 0,83$ (Weibchen im ersten Saisonabschnitt im Frühjahr 1998; UECKER, 1999) gemessen. DREES (1997) maß bei Untersuchungen an *Carabus granulatus* Werte von $r^2 = 0,77$. In den hier untersuchten Gehegebeständen scheinen vor allem während der Nacht andere Faktoren als die Temperatur die Laufaktivität und damit die Fangwahrscheinlichkeit maßgeblich beeinflusst zu haben. Möglich wäre auch, dass sich einzelne Individuen bezüglich ihrer Temperatursensitivität unterscheiden. Dies soll im Folgenden näher untersucht werden.

Die überraschend schwache Temperaturabhängigkeit findet sich sowohl bei Trennung der Fangzahlen von Weibchen und Männchen als auch bei deren Zusammenfassung. Eine Zusammenfassung der Fangzahlen von Weibchen und Männchen, wie in den folgenden Unterkapiteln vorgenommen, erscheint daher zulässig.

Tab. 23: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalysen

Die Regressionsanalysen erfolgen für die zusammengefassten Fangzahlen der Geschlechter (w + m), für die zusammengefassten Fangzahlen aus beiden Gehegen (A + B) als auch für die nicht zusammengefassten Fangzahlen (Weibchen und Männchen sowie beide Gehege werden getrennt betrachtet). Angegeben sind die Geradengleichung und das Bestimmtheitsmaß (r^2) der linearen Regression. Die Prüfung der Regressionskoeffizienten auf Abweichungen von Null erfolgt im zweiseitigen Test (vgl. SACHS 1992, S. 540). Da mehrere Test auf den gleichen Datenkörper angewendet werden (hier jeweils $K = 3$ Tests), wird auch die Irrtumswahrscheinlichkeit nach Mehrfachtest-Korrektur angegeben (p_{corr}).

berücksichtigte Daten							
Jahr	Tag-/Nachtfänge	Gehege	Geschl.	Geradengleichung	r^2	p	p_{corr}
1997	Tagfänge	A	w + m	$y = 0,659x - 2,6772$	0,307	0,026 *	0,076 (*)
1997	Tagfänge	B	w + m	$y = 0,602x - 3,906$	0,148	0,157	
1997	Tagfänge	A	w	$y = 0,301x - 1,2754$	0,321	0,022 *	0,065 (*)
1997	Tagfänge	B	w	$y = 0,334x - 2,1682$	0,194	0,087 (*)	0,239
1997	Tagfänge	A + B	w	$y = 0,635x - 3,4436$	0,272	0,038 *	0,110
1997	Tagfänge	A	m	$y = 0,358x - 1,4018$	0,274	0,037 *	0,107
1997	Tagfänge	B	m	$y = 0,318x - 2,8291$	0,134	0,163	
1997	Tagfänge	A + B	m	$y = 0,676x - 4,2309$	0,216	0,070 (*)	0,196
1997	Nachtfänge	A	w + m	$y = 0,023x + 8,6143$	0,001	0,962	
1997	Nachtfänge	B	w + m	$y = -0,064x + 9,2311$	0,002	0,881	
1997	Nachtfänge	A	w	$y = 0,199x + 1,6252$	0,062	0,370	
1997	Nachtfänge	B	w	$y = -0,031x + 3,346$	0,002	0,875	
1997	Nachtfänge	A + B	w	$y = 0,168x + 4,9713$	0,015	0,669	
1997	Nachtfänge	A	m	$y = -0,141x + 7,194$	0,019	0,626	
1997	Nachtfänge	B	m	$y = 0,039x + 4,4947$	0,002	0,875	
1997	Nachtfänge	A + B	m	$y = -0,103x + 11,69$	0,003	0,844	
1998	Tagfänge	A	w + m	$y = 0,339x - 2,9429$	0,386	0,001 **	0,003 **
1998	Tagfänge	B	w + m	$y = 0,330x - 2,3919$	0,260	0,011 *	0,033 *
1998	Tagfänge	A	w	$y = 0,135x - 1,441$	0,268	0,010 *	0,030 *
1998	Tagfänge	B	w	$y = 0,128x - 1,2491$	0,331	0,003 **	0,009 **
1998	Tagfänge	A + B	w	$y = 0,262x - 2,690$	0,416	0,001 **	0,003 **
1998	Tagfänge	A	m	$y = 0,214x - 1,7435$	0,357	0,002 **	0,006 **
1998	Tagfänge	B	m	$y = 0,202x - 1,1429$	0,161	0,052 (*)	0,148
1998	Tagfänge	A + B	m	$y = 0,4165x - 2,8864$	0,343	0,003 **	0,009 **
1998	Nachtfänge	A	w + m	$y = 0,240x + 0,8305$	0,054	0,274	
1998	Nachtfänge	B	w + m	$y = 0,086x + 3,5442$	0,006	0,707	
1998	Nachtfänge	A	w	$y = -0,012x + 1,032$	0,001	0,881	
1998	Nachtfänge	B	w	$y = 0,044x + 0,8324$	0,011	0,601	
1998	Nachtfänge	A + B	w	$y = 0,032x + 1,8644$	0,002	0,832	
1998	Nachtfänge	A	m	$y = 0,074x + 1,4757$	0,015	0,549	
1998	Nachtfänge	B	m	$y = 0,042x + 2,7118$	0,003	0,794	
1998	Nachtfänge	A + B	m	$y = 0,0115x + 4,1875$	0,008	0,667	

Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität der homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A

WATT (1983) wies für Weißlingsarten der Gattung *Colias* einen Vorteil von Gpi-Heterozygoten bezüglich der Temperaturabhängigkeit des Flugverhaltens nach: die für die GPI-Allozyme 3 und 4 heteromorphen Tiere sind in der Lage, bereits bei relativ niedrigen Temperaturen zu fliegen. Diesen Befunden folgend, soll für *Carabus granulatus* untersucht werden, ob ein entsprechender Unterschied in der Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität zwischen homo- und heterozygoten Tieren vorliegt.

Es werden relativ warme, relativ kalte und Fangintervalle (Tage bzw. Nächte) mit durchschnittlicher Temperatur unterschieden. Als relativ warm bzw. relativ kalt gelten Fangintervalle, deren Durchschnittstemperatur um mehr als 2°C nach oben bzw. unten von der Regressionsgeraden abweicht. Die Regressionsgerade wird aus den im Laufe der Frühjahrssaison ansteigenden mittleren Tages- bzw. Nachttemperaturen berechnet (vgl. Abb. 29). Durch dieses Vorgehen ist die Berücksichtigung der Zunahme der durchschnittlichen Temperaturen im Jahresverlauf gewährleistet. Drei Gruppen von Fangintervallen (Tage bzw. Nächte) sind also zu unterscheiden:

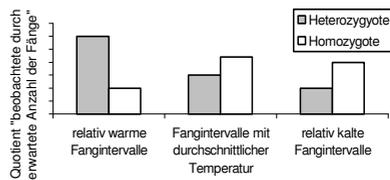
- 1.) "Relativ warme" Fangintervalle mit einer mittleren Temperatur, die 2°C oder mehr über der Ausgleichsgeraden liegt.
- 2.) "Relativ kalte" Fangintervalle mit einer mittleren Temperatur, die 2°C oder tiefer unter der Ausgleichsgeraden liegt.
- 3.) Fangintervalle mit "durchschnittlicher Temperatur", deren mittlere Temperatur weniger als $\pm 2^\circ\text{C}$ (nach unten oder oben) von der Ausgleichsgeraden abweicht.

Es wird analysiert, ob die Temperaturabhängigkeit der Fangwahrscheinlichkeit Rückschlüsse auf Unterschiede der homo- und heterozygoten Individuen hinsichtlich ihres Temperaturoptimums, ihrer Temperaturtoleranz und/oder ihres Aktivitätsniveaus zulassen. Abb. 30 stellt modellhaft einige mögliche Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit der homo- und heterozygoten Tiere dar, die eine Unterscheidung zwischen den genannten Möglichkeiten (Unterschiede im Temperaturoptimum, in der Temperaturtoleranz oder im Aktivitätsniveau) erlauben würden. Nach den Versuchen von WATT (1983) ist zu erwarten, dass am Gpi-Locus Heterozygote eine größere Temperaturtoleranz aufweisen. Um testbare Fangzahlen zu erhalten, müssen die Fänge von Weibchen und Männchen zusammengefasst werden.

Die beobachteten Fangzahlen homo- und heterozygoter Tiere werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstests mit den sich aus den Individuenanteilen in Gehege A ergebenden Erwartungen verglichen (Tab. 24). Im Jahr 1997 lassen nur die Fangwahrscheinlichkeiten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur einen Unterschied zwischen Homo- und Heterozygoten erkennen (schwache Signifikanz): überraschenderweise ist die Fangwahrscheinlichkeit der Homozygoten größer als die der Heterozygoten. – Deutlichere Unterschiede treten im Jahr 1998 auf: die relative Fangrate der Heterozygoten ist in allen signifikanten Fällen größer als die der Homozygoten. Dabei unterscheidet sich die Fangwahrscheinlichkeit der Homo- und Heterozygoten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur schwach signifikant und in Nächten mit durchschnittlicher Temperatur gut signifikant. Die Fangwahrscheinlichkeiten an relativ warmen sowie an relativ kalten Tagen sind gut signifikant bzw. schwach signifikant (gleichgerichtet) unterschiedlich.

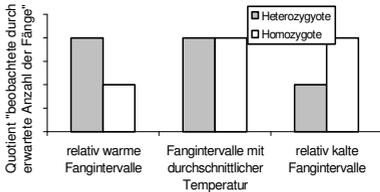
Nach dem in Abb. 30 dargestellten Modell haben demnach 1997 und 1998 Homo- und Heterozygote am Tage ein unterschiedliches Aktivitätsniveau; 1997 sind die Homozygoten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur etwas stärker aktiv; 1998 sind dagegen die Heterozygoten stärker aktiv, und zwar während des Tages unter allen untersuchten Temperaturbedingungen und in der Nacht nur bei durchschnittlicher Temperatur.

Hinweise auf Unterschiede in der Temperaturtoleranz von Homo- und Heterozygoten, wie von WATT (1983) für die Gattung *Colias* gefunden, liegen nicht vor. Die Unterschiede scheinen vielmehr durch variierende Unterschiede im Aktivitätsniveau der Homo- und Heterozygoten bedingt zu sein. Auf variierende Unterschiede im Aktivitätsniveau homo- und heterozygoter Tiere weisen auch der Vergleich der relativen Fangraten (Kap. 3.2.3.2.) sowie der Vergleich der Länge der individuellen Saison (Kap. 3.2.3.3.). Warum 1997 die Homozygoten etwas stärker aktiv sind (an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur), 1998 aber die Heterozygoten (während des Tages unter allen untersuchten Temperaturbedingungen, in der Nacht bei durchschnittlicher Temperatur), bleibt unklar. Es ist unwahrscheinlich, dass unterschiedliche Allelhäufigkeiten bei Homo- und Heterozygoten Unterschiede im Aktivitätsniveau bedingen: Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere finden sich nur bei den Männchen im Jahre 1997 ($\chi^2 = 8,180$; $p = 0,042$). Andererseits ist nicht auszuschließen, dass Unterschiede in den Temperaturschwankungen in den Jahren 1997 und 1998 einen Einfluss auf das Aktivitätsverhalten hatten. Im Jahr 1997 (1998) liegen 19% (24%) der Tagfänge im Temperaturbereich relativ warm, 38% (44%) im Bereich mittlerer Temperatur und 44% (32%) sind relativ kalt (zur Definition der Temperaturbereiche vgl. oben; die Prozentwerte errechnen sich aus den Angaben in Abb. 29). Bezüglich der Nachtfänge liegen deutlichere Unterschiede vor: Die Werte lauten für das Jahr 1997 (1998): 19% (19%) relativ warm, 50% (70%) mit durchschnittlicher Temperatur und 31% (11%) relativ kalt. Im Jahr 1997 sind die Fallen also in deutlich mehr Nächten mit relativ kalten Temperaturen geöffnet als im Jahr 1998. Während die Temperaturunterschiede stärker in den Nachtfängen ausgebildet sind, finden sich Unterschiede im Aktivitätsverhalten jedoch häufiger in den Tagfängen (Tab. 24). Eine abschließende Erklärung für das unterschiedliche Aktivitätsverhalten der homo- und heterozygoten Tiere der Jahre 1997 und 1998 liefern diese Unterschiede in den Temperaturschwankungen nicht.

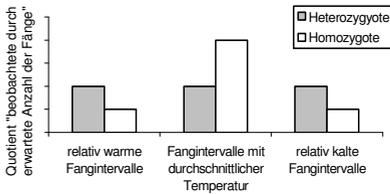


Interpretation

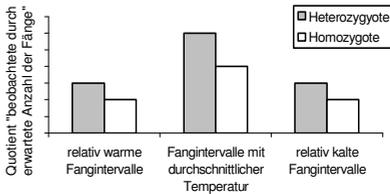
a) unterschiedliche Temperaturoptima



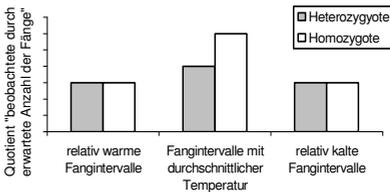
b) unterschiedliche Temperaturoptima



c) unterschiedliche Temperaturtoleranz



d) Unterschiede im Aktivitätsniveau



e) Unterschiede im Aktivitätsniveau

Abb. 30: Modellhafte Darstellung möglicher Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit homo- und heterozygoter Tiere in relativ warmen, relativ kalten und in Fangintervallen (Tage bzw. Nächte) mit durchschnittlicher Temperatur

Dargestellt sind fünf mögliche Fälle, die eine eindeutige Interpretation zulassen. In den Fällen a, b und c ist die Summe der Säulenhöhen bei Homo- und Heterozygoten gleich. Im Fall d ist die Summe der Säulenhöhe bei Heterozygoten größer als die Summe der Säulenhöhe der Homozygoten, im Fall e ist die Summe der Säulenhöhe der Homozygoten größer. Jeweils rechts ist die zulässige Interpretation angegeben.

Tab. 24: Vergleich der beobachteten und erwarteten Fangzahlen homo- und heterozygoter Tiere in Fangintervallen, die sich bezüglich der mittleren Temperatur unterscheiden; Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998

Angegeben ist die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl von homo- und heterozygoten Tieren in den einzelnen Fangintervallen. Die erwartete Anzahl errechnet sich aus den Häufigkeiten der homo- und heterozygoten Individuen im Gehegebestand A. Zur Definition von relativ warmen, relativ kalten und von Fangintervallen mit durchschnittlicher Temperatur vgl. Erläuterungen im Text und Abb. 29. Beobachtung und Erwartung werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit * p < 0,05; (*) p < 0,1.

Jahr	Gehege	Fangintervall	mittlere Temperatur		Homozygote	Heterozygote	χ^2 -Anpassungstest	
							χ^2	p
1997	A	Tagfänge	relativ warme Tage	B	14	37	0,056	0,813
				E	13,26			
			relativ kalte Tage	B	13	41	0,104	0,747
				E	14,04			
			Tage mit durchschnittlicher Temperatur	B	14	21	3,565	0,059 (*)
				E	9,1			
	A	Nachtfänge	relativ warme Nächte	B	7	27	0,518	0,472
				E	8,84			
			relativ kalte Nächte	B	7	24	0,188	0,664
				E	8,06			
			Nächte mit durchschnittlicher Temperatur	B	20	57	0,001	0,996
				E	20,02			
1998	A	Tagfänge	relativ warme Tage	B	8	18	3,846	0,049 *
				E	13			
			relativ kalte Tage	B	4	11	3,267	0,071 (*)
				E	7,5			
			Tage mit durchschnittlicher Temperatur	B	5	13	3,556	0,059 (*)
				E	9			
	A	Nachtfänge	relativ warme Nächte	B	6	8	0,286	0,593
				E	7			
			relativ kalte Nächte	B	1	2	n.t.	
				E	1,5			
			Nächte mit durchschnittlicher Temperatur	B	27	44	4,07	0,044 *
				E	35,5			

Allelausstattung der Individuen und die Temperaturabhängigkeit der individuellen Laufaktivität

Ziel der Analyse ist es, mögliche Unterschiede bezüglich des Temperaturoptimums bzw. der Temperaturtoleranz bei den Trägern bestimmter Allele zu ermitteln. Die Fänge von Weibchen und Männchen werden zusammengefasst.

Es werden zwei Hypothesen untersucht:

- (1.) Wenn die Allele das Temperaturoptimum beeinflussen, sollten Unterschiede der Allelhäufigkeiten besonders deutlich werden in Fängen bei relativ hoher im Vergleich zu Fängen bei relativ niedriger Temperatur.
- (2.) Wenn dagegen bestimmte Allele den Trägern allgemein eine größere Umwelttoleranz verleihen, sollten diese Allele sowohl in den Fängen bei relativ niedriger als auch in den Fängen bei relativ hoher Temperatur relativ häufig sein. In Fängen bei durchschnittlicher Temperatur sollten diese Allele relativ seltener sein, weil jetzt auch die Träger der anderen Allele relativ stark aktiv sind und häufiger gefangen werden. Für eine statistische Überprüfung dieser Hypothese werden die Allelhäufigkeiten in den Fängen an Tagen sowie in Nächten mit extremer (relativ hoher oder relativ niedriger) Temperatur zusammengefasst und gegen die Allelhäufigkeiten in den Fängen an Tagen sowie in Nächten mit durchschnittlicher Temperatur mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor getestet.

In keinem Fall finden sich signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede: ein unterschiedliches Temperaturoptimum oder eine unterschiedliche Temperaturtoleranz der Träger bestimmter Allele kann nicht nachgewiesen werden.

Laufweite der Allozyme im Gel und Temperaturabhängigkeit der individuellen Laufaktivität

In diesem Unterkapitel werden mögliche Zusammenhänge zwischen der Laufweite der Allozyme und der Laufaktivität der Tiere bei extremen Temperaturen untersucht. Die Überlegungen folgen dem Ansatz Riddochs, nach dem ein Zusammenhang zwischen der Laufweite der GPI-Allozyme im Elektrophoresegel und der Anpassung an extreme Umweltbedingungen bestehen kann. Es wird für jeden Tagfang die maximale Temperatur und für jeden Nachtfang die minimale Temperatur zu Grunde gelegt. Erwartet wird, dass in Fangintervallen mit extremer Temperatur die Allelhäufigkeiten zugunsten der relativ weit laufenden GPI-Varianten verschoben sind (Weibchen und Männchen werden zusammengefasst). Daher wird - dem Ansatz Riddochs folgend - nicht die durchschnittliche Temperatur eines Fangintervalls, sondern die maximale bzw. minimale Temperatur zu Grunde gelegt. Nach Riddochs Analysen treten Unterschiede zwischen den Trägern bestimmter Allozyme vor allem bei extremen Umweltbedingungen auf.

Die Ergebnisse in Abb. 31 zeigen keinen Zusammenhang zwischen den individuellen GPI-Laufweiten und der maximalen bzw. minimalen Temperatur im Fangintervall. Tiere mit relativ weit laufenden GPI-Varianten werden weder verstärkt bei relativ hohen Temperaturen am Tage noch verstärkt bei relativ niedrigen Temperaturen in der Nacht gefangen.

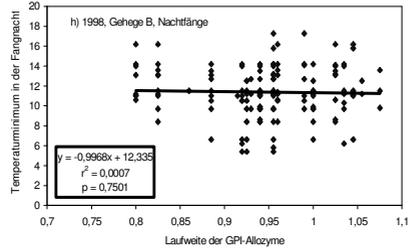
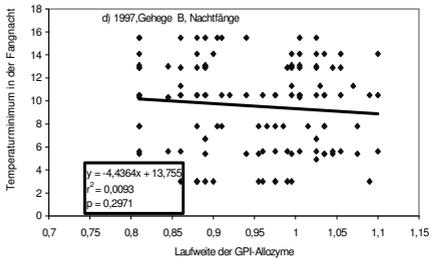
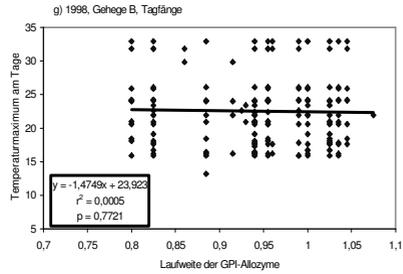
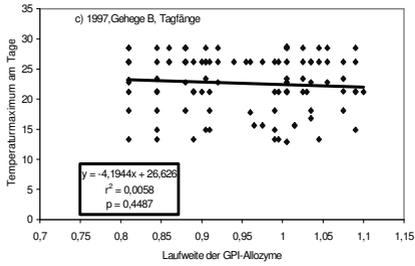
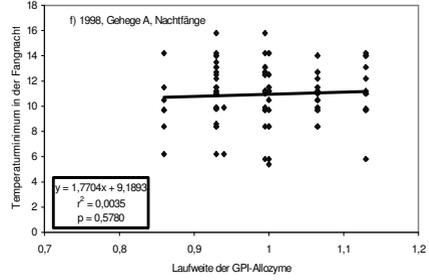
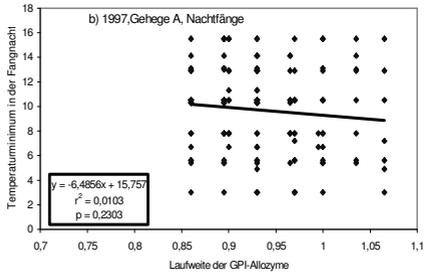
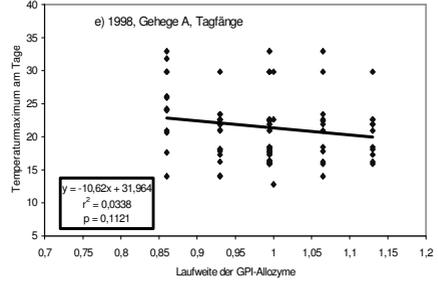
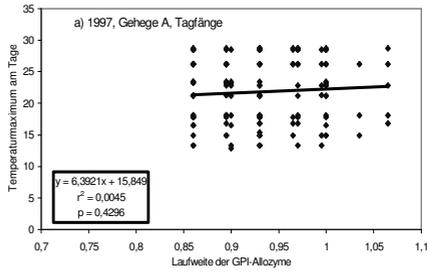


Abb. 31: Zusammenhang zwischen der Temperatur in den Fangintervallen und der individuellen GPI-Laufweite (Weibchen und Männchen zusammengefasst)

Jeder Punkt im Diagramm ist der Fang eines Weibchens oder Männchens mit seiner spezifischen Allozyenausstattung. Bei heterozygoten Individuen ist die Laufweite der heterodimeren Bande berücksichtigt. Gegeben ist die Regressionsgerade und die Parameter der Regression.

3.2.3.6. Körpergewichte

Auf Grund der relativ geringen Individuenzahlen müssen für eine Gewichtsstatistik mehrere Fangintervalle der Fangsaison 1998 zusammengefasst werden: die Saison wird in vier Abschnitte unterteilt (Tab. 25). Für diese Zeitabschnitte werden Mittelgewichte berechnet: bei der Berechnung des „Mittelgewichtes I“ werden die Gewichte aller individuellen Fänge berücksichtigt, bei der Berechnung des „Mittelgewichtes II“ wird für jedes Tier, das im entsprechenden Zeitabschnitt mehrmals gefangen wurde, zunächst ein individuelles Mittelgewicht berechnet, das dann in die Berechnungen des "Mittelgewichtes II" eingeht. Es werden ausschließlich Alttiere berücksichtigt.

Körpergewichte der Tiere der Gehegebestände A und B

Im Vergleich der Gehegebestände A und B werden in keinem Zeitabschnitt, weder bei den Weibchen noch bei den Männchen, signifikante Unterschiede des durchschnittlichen Gewichtes beobachtet. Das gilt sowohl für die "Mittelgewichte I" als für die „Mittelgewichte II“. Die "Mittelgewichte I" nehmen nach dem Aussetzen der Tiere zunächst stark zu, bei den Weibchen um 79 (Gehegebestand A) bzw. 96mg (Gehegebestand B), bei den Männchen um 22 (Gehegebestand A) bzw. 41mg (Gehegebestand B). Ein im Vergleich zu den Männchen überproportional starke Gewichtsentwicklung der Weibchen im Laufe der Saison, die mit der Eiproduktion korrelieren könnte, wird weder bei den Individuen der Gehegebestände noch bei den in den Außenrandfallen gefangenen Tiere deutlich (Tab. 25 und Tab. 28). In beiden Gehegebeständen werden die "Mittelgewichte I" im letzten Viertel der Saison (02.07. – 07.10.) wieder kleiner: bei den Weibchen gehen sie auf $329,75 \pm 42\text{mg}$ (Gehege A) bzw. $357,42 \pm 59\text{mg}$ (Gehege B) und bei den Männchen auf $253,60 \pm 23\text{mg}$ bzw. $257,46 \pm 27\text{mg}$ zurück. Die Werte der Weibchen des Gehegebestandes B in den letzten beiden Saisonabschnitte (vom 19.05. bis 02.10.) sind allerdings nur eingeschränkt aussagekräftig, da nur noch zwei Individuen aktiv sind.

Die Werte "Mittelgewicht I" und "Mittelgewicht II" sind im Gehegebestand B sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen signifikant positiv korreliert (Weibchen: $r = 0,995$; $p = 0,005$; Männchen: $r = 0,984$; $p = 0,016$; Korrelationskoeffizient nach Pearson). Im Gehegebestand A sind dagegen die Gewichtswerte "Mittelgewicht I" und "Mittelgewicht II" bei den Weibchen nur schwach (Irrtumswahrscheinlichkeit knapp über 5%) und bei den Männchen nicht korreliert (Weibchen: $r = 0,949$; $p = 0,051$; Männchen: $r = 0,890$; $p = 0,110$). Eine mögliche Erklärung für diesen gehegespezifischen Unterschied könnte sein, dass die individuellen Schwankungen der Gewichtswerte im Gehegebestand A größer sind als im Gehegebestand B. Die Standardabweichungen bestätigen diese Vermutung allerdings nicht: sie sind im Gehegebestand A nicht deutlich größer als im Gehegebestand B (Tab. 25).

Die Individuen innerhalb der Gehege sind - gemessen am "Mittelgewicht I" - in allen unterschiedenen Zeitabschnitten im Mittel schwerer als die Individuen der autochthonen Population. Die Unterschiede sind z.T. signifikant: die Weibchen der Gehegebestände A und B sind in den ersten drei Zeitabschnitten signifikant schwerer als die Außentiere. Ausnahme sind die Weibchen im Gehege A im zweiten Zeitabschnitt (Tab. 28), die Männchen der Gehegebestände A und B sind in den ersten beiden Zeitabschnitten signifikant schwerer als die Außentiere (Tab. 28).

Die Gewichtsentwicklung liefert damit keine Hinweise auf eine ungünstige Ernährungssituation in den Gehegen und kann nicht als Erklärung für die relativ niedrigen Reproduktions- und relativ hohen Mortalitätsrate innerhalb der Gehegebestände (Kap. 3.2.4.) dienen.

Tab. 25: Mittlere Körpergewichte der Tiere der Gehege A und B im Jahr 1998

„Mittelgewicht I“ gibt das aus allen Einzelmessungen errechnete mittlere Körpergewicht; beim „Mittelgewicht II“ wird zunächst für jedes Tier, das mehrmals im entsprechenden Zeitabschnitt gefangen wird, ein individuelles Mittelgewicht errechnet, das dann in die Berechnung des "Mittelgewichtes II" eingeht. SD gibt die Standardabweichung; n die Gesamtzahl der Fänge und N die Anzahl der im jeweiligen Zeitabschnitt aktiven Tiere.

Geschlecht	Zeitabschnitt	zu vergleichende Gewichte	Vergleich der Gehegebestände A und B: t-Wert und p	
			t-Wert	p
♀♀	30.03. - 28.04.	Mittelgewicht I	-1,057	0,301
		Mittelgewicht II	-1,291	0,215
	02.05. - 14.05.	Mittelgewicht I	-1,218	0,241
		Mittelgewicht II	-0,770	0,454
	19.05. - 30.06.	Mittelgewicht I	0,073	0,943
		Mittelgewicht II	-0,162	0,887
	02.07. - 07.10.	Mittelgewicht I	-1,024	0,338
		Mittelgewicht II	-0,246	0,818
♂♂	30.03. - 28.04.	Mittelgewicht I	-1,013	0,318
		Mittelgewicht II	-0,909	0,376
	02.05. - 14.05.	Mittelgewicht I	0,730	0,469
		Mittelgewicht II	0,350	0,731
	19.05. - 30.06.	Mittelgewicht I	0,783	0,437
		Mittelgewicht II	0,579	0,580
	02.07. - 07.10.	Mittelgewicht I	-0,345	0,742
		Mittelgewicht II	-0,649	0,561

¹ Gewichte zum Zeitpunkt des Aussetzens

Körpergewichte: Vergleich der homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A

Ein Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte homo- und heterozygoter Tiere ist auf Grund der geringen Individuenzahlen nur eingeschränkt möglich. Verglichen werden die "Mittelgewichte I und II" in den ersten beiden Zeitabschnitten (die Ergebnisse der statistischen Vergleiche gibt HORSTMANN, 2008). Im dritten und vierten Zeitabschnitt sind nur noch ein homozygotes Weibchen und ein homozygotes Männchen aktiv. In keinem Fall unterscheiden sich die mittleren Körpergewichte homo- und heterozygoter Tiere: weder hinsichtlich des "Mittelgewichtes I" noch des "Mittelgewichtes II". Da im zweiten Zeitabschnitt nur noch zwei heterozygote Weibchen mit insgesamt drei Fängen vorhanden sind, werden zusätzlich die Fangzahlen der ersten beiden Zeitabschnitte zusammengefasst und die "Mittelgewichte II" für die Zeitspanne vom 30.03. bis 14.05.1998 verglichen. Auch hier ist kein Unterschied vorhanden ("Mittelgewicht II": $t = 1,094$, $p = 0,306$).

Körpergewichte und Allelausstattung der Individuen (Varianzanalyse)

Ziel dieser Analyse ist es zu untersuchen, ob sich Unterschiede in den Körpergewichten der Träger bestimmter Allele finden. Dazu werden die Gewichtswerte eines Individuums

den beiden individuellen Allelen zugeordnet. Für die Träger der einzelnen Allele werden „Mittelgewicht I“ und Mittelgewicht II“ berechnet. (Bei homozygoten Tieren geht das auf das jeweilige Allel bezogene Gewicht zweimal in die Berechnung ein.) Anschließend werden die Mittelgewichte der Träger der Allele mittels Varianzanalyse verglichen. Auf Grund der relativ geringen Individuenanzahlen bei den Weibchen werden die Zeitabschnitt 30.03. - 28.04.1998 und 02.05. - 14.05.1998 zusammengefasst (Tab. 27).

Tab. 26: Statistischer Vergleich der mittleren Körpergewichte der Tiere in den Gehegen A und B (t-Test)

Die mittleren Körpergewichte gibt Tab. 25. Die Mittelwerte werden mittels t-Test verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit.

- Gruppe a) Gehege A, Weibchen, Abschnitt 30.03. – 14.05.1998
- Gruppe c) Gehege A, Männchen, Abschnitt 02.05. – 14.05.1998
- Gruppe d) Gehege A, Männchen, Abschnitt 19.05. – 30.06.1998
- Gruppe f) Gehege B, Männchen, Abschnitt 30.03. – 28.04.1998
- Gruppe g) Gehege B, Männchen, Abschnitt 02.05. – 14.05.1998
- Gruppe h) Gehege B, Männchen, Abschnitt 19.05. – 30.06.1998

In allen untersuchten acht Gruppen findet sich das jeweils niedrigste Gewicht bei Trägern des Allels 1,13; dies gilt sowohl für die Fälle, in denen mittels ANOVA signifikante Unterschiede für die „Mittelgewichte I“ festgestellt werden, als auch für die (nicht signifikant unterschiedlichen) „Mittelgewichte II“ und gilt sowohl für die Untersuchung am relativ allelarmen Gehegebestand A als auch am relativ allelreichen Gehegebestand B. Maximale Gewichte finden sich bei Trägern des Allels 0,94 in drei Fällen (Weibchen Gehegebestand A:

Tab. 26a; Männchen Gehegebestand B im ersten und zweiten Saisonabschnitt:

Tab. 26f/g); bei Trägern des Allels 1,00 in zwei Fällen (Männchen Gehegebestand A im zweiten Saisonabschnitt:

Tab. 26c; Männchen Gehegebestand B im dritten Saisonabschnitt:

Tab. 26h) und bei Trägern des Allels 0,86 in einem Fall (Männchen Gehegebestand A im dritten Saisonabschnitt:

Tab. 26d). (In der Aufzählung sind nur die Fälle berücksichtigt, in denen mittels ANOVA signifikante Unterschiede bezüglich des "Mittelgewichtes I" auftreten.)

Besonders auffällig ist, dass Träger des Allels 1,13 in allen acht Gruppen das jeweils niedrigste Gewicht aufweisen. Statistisch zeigt sich dieser Zusammenhang allerdings nur bezüglich des "Mittelgewichtes I" (in sechs von acht Fällen; vgl. Aufzählung oben auf dieser Seite). Möglicherweise liegt der Berechnung des "Mittelgewichtes II" eine zu kleine Stichprobe zu Grunde, um statistisch abgesicherte Aussagen zu ermöglichen. Eine Zusammenfassung der Werte aus beiden Gehegen erhöht die Stichprobe der einzelnen Allele kaum, da in Gehege A vor allem Träger relativ häufiger und in Gehege B Träger relativ seltener Allele eingesetzt sind. Dennoch wird bei Zusammenfassung der Daten der Weibchen beider Gehegebestände im ersten und zweiten Zeitabschnitt mit $F = 2,741$; $p = 0,005$ eine niedrigere Irrtumswahrscheinlichkeit erreicht, als bei getrennter Betrachtung der beiden Gehege (Statistik ANOVA; vgl.

Tab. 26a/e). Auch in der laufweitenbasierte Analyse (siehe folgendes Unterkapitel) zeigt sich für die Weibchen beider Gehegebestände ein im Trend negativer Zusammenhang zwischen der individuellen Laufweite und dem individuellen Körpergewicht ("Mittelgewicht II"; die Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt bei Zusammenfassung der Fangdaten beider Gehege und der ersten beiden Zeitabschnitten $p = 0,054$).

fund ist überraschend und widerspricht zunächst den Analysen von Riddoch, nach denen Tiere mit relativ weit laufenden GPI-Allozymen toleranter gegen Umweltstress sind und deshalb höhere Körpergewichte aufweisen sollten. Die Untersuchungen zur „Diurnalen Aktivitätsverteilung und Allelausstattung der Individuen“ (vgl. das entsprechende Unterkapitel in Kap. 3.2.3.4.). hatten Hinweise ergeben, dass die Träger des Allels 1,13 häufiger in den Nachtfängen als in den Tagfängen vertreten sind (der Unterschied findet sich bei Weibchen und Männchen; vgl. Tab. 22 und Abb. 26). Die Chi-Quadrat-Zerlegung bestätigt einen maßgeblichen Einfluss des Allels 1,13 allerdings nicht (Tab. 22). Weitere Hinweise, die auf mögliche Zusammenhänge zwischen Verhalten und Allelausstattung der Individuen hindeuten könnten, liegen nicht vor: (1.) Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten unter- und überdurchschnittlich häufig gefangener Tiere (Kap. 3.2.3.2.). (2.) Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten im Bestand im Vergleich zu den Allelhäufigkeiten in den Fängen (Abb. 14 und Abb. 15). (3.) Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Trägern verschiedener Allele bezüglich der Länge der individuellen Saison (Tab. 14). (4.) Es bestehen keine Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Fängen in Fangintervallen, die sich in der mittleren Temperatur unterscheiden (die Ergebnisse dieses statistischen Vergleichs gibt HORSTMANN, 2008).

Tab. 27: Körpergewichte in Gehege A und B: allelbasierte Analyse (Statistik ANOVA)

$n_{\text{Fänge}}$ gibt die Anzahl der „Fänge pro Allel“; N_{ind} gibt die Anzahl der Individuen pro Allel (vgl. Text). Beachte: Jedes Individuum ist Träger von zwei Allelen. Die Werte für $n_{\text{Fänge}}$ und N_{ind} sind also doppelt so hoch wie die Werte für n und N in Tab. 25. „Mittelgewicht I“ ist das „Allelgewicht“, errechnet aus allen Fängen; beim „Mittelgewicht II“ wird für jedes Individuum, das im entsprechenden Zeitabschnitt mehrmals gefangen wird, zunächst ein individuelles Mittelgewicht berechnet. SD gibt die Standardabweichung; n.b.; nicht bestimmbar. Mittels ANOVA wird der F-Wert bestimmt, p nennt die Irrtumswahrscheinlichkeit. Es ist zuerst der Wert auf Grundlage des „Mittelgewichtes I“ und dann auf Grundlage des „Mittelgewichtes II“ angegeben.

a) 1998, Gehege A; Weibchen: 30.03. - 14.05.1998

Allel	$n_{\text{Fänge.}} / N_{\text{ind.}}$	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	26 / 17	394,15 / 392,25	52,64 / 50,62		
0,94	4 / 2	442,50 / 442,50	58,31 / n.b.	3,127 /	0,033 * /
1,00	14 / 9	361,64 / 359,79	88,26 / 98,86	1,891	0,151
1,13	12 / 8	353,25 / 348,63	27,56 / 20,06		
Σ	56 / 36	380,71 / 377,23	63,70 / 64,06		

b) 1998, Gehege A, Männchen: 30.03. - 28.04.1998

Allel	$n_{\text{Fänge.}} / N_{\text{ind.}}$	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	9 / 5	256,22 / 258,40	34,72 / 31,88		
1,00	24 / 12	269,29 / 254,94	44,64 / 46,50	1,088 /	0,346 / 0,968
1,13	11 / 5	250,27 / 252,13	16,54 / 17,67	0,032	
Σ	44 / 22	261,86 / 255,09	37,75 / 37,29		

den beiden individuellen Allelen zugeordnet. Für die Träger der einzelnen Allele werden „Mittelgewicht I“ und „Mittelgewicht II“ berechnet. (Bei homozygoten Tieren geht das auf das jeweilige Allel bezogene Gewicht zweimal in die Berechnung ein.) Anschließend werden die Mittelgewichte der Träger der Allele mittels Varianzanalyse verglichen. Auf Grund der relativ geringen Individuenanzahlen bei den Weibchen werden die Zeitabschnitte 30.03. - 28.04.1998 und 02.05. - 14.05.1998 zusammengefasst (Tab. 27).

Signifikante Unterschiede finden sich nur hinsichtlich des „Mittelgewichtes I“ und zwar in den folgenden sechs Gruppen (es werden insgesamt acht Gruppen untersucht; vgl. Tab. 27):

- Gruppe a) Gehege A, Weibchen, Abschnitt 30.03. – 14.05.1998
- Gruppe c) Gehege A, Männchen, Abschnitt 02.05. – 14.05.1998
- Gruppe d) Gehege A, Männchen, Abschnitt 19.05. – 30.06.1998
- Gruppe f) Gehege B, Männchen, Abschnitt 30.03. – 28.04.1998
- Gruppe g) Gehege B, Männchen, Abschnitt 02.05. – 14.05.1998
- Gruppe h) Gehege B, Männchen, Abschnitt 19.05. – 30.06.1998

In allen untersuchten acht Gruppen findet sich das jeweils niedrigste Gewicht bei Trägern des Allels 1,13: dies gilt sowohl für die Fälle, in denen mittels ANOVA signifikante Unterschiede für die „Mittelgewichte I“ festgestellt werden, als auch für die (nicht signifikant unterschiedlichen) „Mittelgewichte II“ und gilt sowohl für die Untersuchung am relativ allelarmen Gehegebestand A als auch am relativ allelreichen Gehegebestand B. Maximale Gewichte finden sich bei Trägern des Allels 0,94 in drei Fällen (Weibchen Gehegebestand A: Tab. 27a); Männchen Gehegebestand B im ersten und zweiten Saisonabschnitt: Tab. 27f/g); bei Trägern des Allels 1,00 in zwei Fällen (Männchen Gehegebestand A im zweiten Saisonabschnitt: Tab. 27c); Männchen Gehegebestand B im dritten Saisonabschnitt: Tab. 27h) und bei Trägern des Allels 0,86 in einem Fall (Männchen Gehegebestand A im dritten Saisonabschnitt: Tab. 27d). (In der Aufzählung sind nur die Fälle berücksichtigt, in denen mittels ANOVA signifikante Unterschiede bezüglich des "Mittelgewichtes I" auftreten.)

Besonders auffällig ist, dass Träger des Allels 1,13 in allen acht Gruppen das jeweils niedrigste Gewicht aufweisen. Statistisch zeigt sich dieser Zusammenhang allerdings nur bezüglich des "Mittelgewichtes I" (in sechs von acht Fällen; vgl. Aufzählung oben auf dieser Seite). Möglicherweise liegt der Berechnung des "Mittelgewichtes II" eine zu kleine Stichprobe zu Grunde, um statistisch abgesicherte Aussagen zu ermöglichen. Eine Zusammenfassung der Werte aus beiden Gehegen erhöht die Stichprobe der einzelnen Allele kaum, da in Gehege A vor allem Träger relativ häufiger und in Gehege B Träger relativ seltener Allele eingesetzt sind. Dennoch wird bei Zusammenfassung der Daten der Weibchen beider Gehegebestände im ersten und zweiten Zeitabschnitt mit $F = 2,741$; $p = 0,005$ eine niedrigere Irrtumswahrscheinlichkeit erreicht, als bei getrennter Betrachtung der beiden Gehege (Statistik ANOVA; vgl. Tab. 27a/e). Auch in der laufweitenbasierte Analyse (siehe folgendes Unterkapitel) zeigt sich für die Weibchen beider Gehegebestände ein im Trend negativer Zusammenhang zwischen der individuellen Laufweite und dem individuellen Körpergewicht ("Mittelgewicht II"; die Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt bei Zusammenfassung der Fangdaten beider Gehege und der ersten beiden Zeitabschnitten $p = 0,054$). Möglicherweise zeichnen sich die Träger des relativ weit laufenden Allels 1,13 durch eine Verhaltens- und/oder Stoffwechseleigenschaft aus, die sie nicht zum Erreichen höherer individueller Körpergewichte befähigt. Dieser Be-

c) 1998, Gehege A, Männchen: 02.05. - 14.05.1998

Allel	n Fänge./ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	14 / 5	274,21 / 272,36	14,24 / 12,64	5,336 / 1,347	0,008 ** / 0,290
1,00	25 / 8	280,00 / 274,79	26,69 / 26,39		
1,13	19 / 5	258,58 / 255,69	18,93 / 17,45		
Σ	58 / 18	271,59 / 268,81	23,42 / 21,62		

d) 1998, Gehege A, Männchen: 19.05. - 30.06.1998

Allel	n Fänge./ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	14 / 3	261,00 / 259,67	22,42 / 17,62	4,621 / 0,842	0,0147 * / 0,470
1,00	15 / 3	256,60 / 255,20	22,78 / 18,41		
1,13	21 / 4	242,24 / 244,15	13,69 / 13,99		
Σ	50 / 10	251,80 / 252,12	20,70 / 16,12		

e) 1998, Gehege B, Weibchen: 30.03. – 14.05.1998

Allel	n Fänge./ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,76	1* / 1	485,00 / 485,00	n.b. / n.b.	1,341 / 1,091	0,254 / 0,420
0,79	4 / 2	427,25 / 427,25	111,23 / 136,12		
0,86	4 / 1	391,50 / 391,50	62,12 / n.b.		
0,91	4 / 2	394,00 / 388,33	59,54 / 16,03		
0,93	9 / 4	458,22 / 462,73	40,32 / 40,88		
0,98	5 / 2	372,20 / 343,25	68,97 / 68,24		
1,02	5 / 2	388,20 / 394,17	37,20 / 42,19		
1,07	17 / 8	405,47 / 410,55	53,10 / 51,26		
1,13	3* / 2	381,00 / 359,50	74,59 / 91,22		
Σ	52 / 24	409,58 / 409,87	61,94 / 62,58		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

f) 1998, Gehege B, Männchen: 30.03. - 28.04.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,79	5 / 2	243,80 / 237,83	36,91 / 42,19		
0,84	5 / 2	280,60 / 277,58	22,04 / 21,33		
0,86	11 / 4	271,73 / 273,85	18,76 / 16,15		
0,91	12 / 3	278,25 / 277,39	19,70 / 11,70		
0,94	5 / 1	288,60 / 288,60	11,13 / n.b.		
0,98	1* / 1	274,00 / 274,00	n.b. / n.b.	2,908/ 1,928	0,009 ** / 0,133
1,00	6 / 2	285,50 / 285,00	23,98 / 10,14		
1,02	6 / 3	278,67 / 278,67	19,18 / 17,34		
1,05	3* / 2	261,00 / 254,75	22,61 / 26,52		
1,07	4 / 3	258,75 / 257,50	17,23 / 19,49		
1,13	2* / 1	208,00 / 208,00	25,46 / n.b.		
Σ	60 / 24	271,43 / 267,42	25,96 / 24,27		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

g) 1998, Gehege B, Männchen: 02.05. – 14.05.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,76	2* / 1	250,00 / 250,00	12,73 / n.b.		
0,79	4 / 2	244,00 / 244,00	34,88 / 42,43		
0,84	6 / 2	253,50 / 252,63	10,01 / 3,71		
0,86	11 / 4	273,20 / 273,13	19,60 / 15,46		
0,91	9 / 3	282,70 / 283,61	14,21 / 9,43		
0,94	3* / 1	293,30 / 293,33	7,09 / n.b.	2,348 / 1,757	0,037 * / 0,205
1,00	4 / 1	274,50 / 274,50	2,89 / n.b.		
1,02	10 / 3	270,70 / 269,17	17,49 / 16,93		
1,05	3* / 1	272,00 / 272,00	5,57 / n.b.		
1,07	4 / 1	255,30 / 255,25	10,05 / n.b.		
1,13	2* / 1	214,00 / 214,00	5,67 n.b.		
Σ	58 / 20	267,20 / 265,16	22,22 / 22,58		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

h) 1998, Gehege B, Männchen: 19.05. - 30.06.

Allel	n Fänge / N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I/ SD II	ANOVA	
				F	p
0,76	2* / 1	233,50 / 233,50	7,78 / n.b.		
0,79	10 / 2	232,40 / 227,25	27,44 / 36,42		
0,84	3* / 2	242,30 / 246,75	16,26 / 18,74		
0,86	18 / 4	251,40 / 252,27	12,18 / 11,34		
0,91	6 / 2	258,30 / 258,33	7,86 / 6,59		
0,98	4 / 1	256,50 / 256,50	9,47 / n.b.	7,351 /	< 0,001 *** /
1,00	3* / 1	263,00 / 263,00	8,54 / n.b.	1,503	0,276
1,02	14 / 3	252,60 / 253,40	13,83 / 14,32		
1,05	5 / 1	257,80 / 257,80	7,39 / n.b.		
1,07	5 / 2	257,20 / 258,25	8,35 / 2,47		
1,13	4 / 1	201,50 / 201,50	3,42 / n.b.		
Σ	74 / 20	247,60 / 248,14	19,67 / 18,83		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

Körpergewichte und Laufweite der Allozyme im Gel (Regressionsanalyse)

Untersucht wird, ob ein Zusammenhang zwischen der Laufweite der GPI-Allozyme und dem „Mittelgewicht II“ besteht. Da die laufweitenbasierte Analyse mögliche Unterschiede zwischen den Genotypen offenbaren soll, wird das "Mittelgewicht II" verwendet, das hierfür besser geeignet erscheint als das "Mittelgewicht I", bei dem alle Einzelmessungen verwendet werden. Die Analysen erfolgen getrennt für die in Tab. 25 angegebenen Zeitabschnitte sowie getrennt nach Gehege und Geschlecht mittels Regressionsanalyse.

Eine signifikante Abweichung der Ausgleichsgeraden von Null findet sich in keiner der untersuchten Gruppen (die Geradengleichungen liefert HORSTMANN, 2008). Als nicht signifikanter Trend zeigt sich - besonders deutlich bei den Weibchen - dass Träger relativ weit laufender GPI-Allozyme relativ niedrige individuelle Gewichtswerte aufweisen. Auch der allelbasierte Vergleich der Körpergewichte im vorangegangenen Unterkapitel zeigte in allen untersuchten acht Gruppen niedrigste Körpergewichte für das relativ weit laufende Allel 1,13 an (Tab. 27). Um weitere Hinweise auf einen möglichen Zusammenhang zwischen GPI-Laufweite und Körpergewicht zu erhalten, werden bezüglich der Gewichtswerte der Weibchen zusätzliche Regressionsanalysen durchgeführt: (1.) Zusammenfassung der Daten beider Gehegebestände; (2.) Zusammenfassung der ersten beiden Zeitabschnitte und (3.) Zusammenfassung beider Gehegebestände und beider Zeitabschnitte. - Nur im dritten Fall ergibt sich mit $p = 0,054$ eine Irrtumswahrscheinlichkeit knapp über dem Signifikanzniveau von 5% (die Daten gibt Horstmann, 2008). Nach einer Korrektur wegen Mehrfachtestung (hier $K = 4$ Tests auf den gleichen Datenkörper) ist allerdings auch in diesem Fall die Irrtumswahrscheinlichkeit deutlich größer als 10% ($p_{\text{corr}} = 0,199$). Es ergeben sich also keine weiteren Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen der individuellen GPI-Laufweite und dem individuellen Körpergewicht. Auffällig ist allerdings, dass in neun von zehn Fällen der Zusammenhang zwischen Gpi-Laufweite und Mittelgewicht (II) negativ ist (vgl. HORSTMANN, 2008): Träger weit laufender Allele haben im Mittel ein relativ niedriges Körpergewicht.

Gewichtsstatistik der autochthonen Population

Für den Vergleich des mittleren Körpergewichtes zwischen der autochthonen Population und den Gehegepopulationen werden ausschließlich Alttiere berücksichtigt. Für die Gehegetiere werden die in Tab. 25 genannten „Mittelgewichte I“ zu Grunde gelegt. Die Verwendung der „Mittelgewichte I“ und nicht der „Mittelgewichte II“ ist notwendig, da für die Außentiere kein individuelles Mittelgewicht berechnet werden kann. Am 16.07. und 20.07. werden in den Außenfallen die ersten (als solche erkannten) Jungtiere gefangen (Aushärtungszustand weich). Deshalb werden die ab dem 02.07. gemessenen Gewichtsdaten (vierter Zeitabschnitt) nicht berücksichtigt (Tab. 28).

Die in den Außenrandfallen gefangenen Weibchen erreichen, wie auch die Weibchen in den Gehegen, maximale Durchschnittsgewichte Mitte bis Ende Mai. Bei den Männchen werden maximale Durchschnittsgewichte etwas später (Ende Mai bis Ende Juni) erreicht (Tab. 29). Im ersten (30.03. – 28.04.98) und zweiten (02.05. – 14.05.) Zeitabschnitt sind sowohl Weibchen als auch Männchen beider Gehege signifikant schwerer als die Tiere der autochthonen Population; im zweiten Zeitabschnitt ist der Unterschied zwischen den Weibchen des Gehegebestandes A und den Weibchen der autochthonen Population mit $p = 0,092$ nur tendenziell vorhanden. Im dritten Zeitabschnitt (19.05. – 30.06.98) sind die Weibchen beider Gehege wieder signifikant schwerer, während bei den Männchen signifikante Unterschiede nicht länger vorhanden sind. In keinem Fall sind die Tiere der autochthonen Population schwerer als die Gehegetiere (Tab. 25 und 28).

Tab. 28: Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte der Tiere der autochthonen Population mit den Gehegetieren A und B

Für die Berechnung der durchschnittlichen Körpergewichte ("Mittelgewichte I"; Tab. 25) werden nur Alttiere berücksichtigt, die bis zum 02.07.1998 gefangen wurden. n gibt die Anzahl der Fänge, die in die Mittelwertberechnung eingehen. Eine Berechnung der "Mittelgewichte II" ist nicht möglich, da die Tiere der autochthonen Population nicht individuell markiert sind. Die "Mittelgewichte I" (in mg) werden mittels t-Test verglichen (zweiseitiger t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen). p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit; n.b.: nicht bestimmbar.

W/ M	Zeitspanne	Autochthone Population			Vergl. autochthone Population / Gehegeb. A		Vergl. autochthone Population / Gehegeb. B	
		Mittelgewicht	n	SD	t-Wert	p	t-Wert	p
♀♀	30.03. - 28.04.	316,67	3	14,64	3,059	0,007 **	4,456	0,001 **
	02.05. - 14.05.	349,40	20	56,68	1,759	0,092 (*)	3,018	0,006 **
	19.05. - 30.06.	333,19	16	51,24	3,023	0,018 *	2,949	0,009 **
	02.07. - 07.10.	n.b.						
♂♂	30.03. - 28.04.	231,50	12	24,48	2,816	0,008 **	4,681	< 0,001 **
	02.05. - 14.05.	238,76	21	24,45	4,751	< 0,001 **	4,198	< 0,001 **
	19.05. - 30.06.	243,38	16	33,48	0,9	0,377	0,476	0,639
	02.07. - 07.10.	n.b.						

3.2.4. Intersaisonale Analyse: Reproduktions- und Überlebensraten

Reproduktionsraten der Gehegebestände A und B

Im Jahr 1997 werden weder in Gehege A noch in Gehege B Jungtiere gefangen. Auch im Frühjahr 1998 werden keine unmarkierten Tiere in den Gehegen nachgewiesen. Offenbar haben die 1997 eingesetzten Tiere nicht erfolgreich reproduziert. Bei der autochthonen Population ist wegen der möglichen Abwanderung von Jungtieren sowie der nicht flächendeckenden Befangung ein Ausbleiben der Reproduktion nicht sicher. Da jedoch 1997 keine eindeutigen Jungtiere in den Außenrandfallen gefangen wurden, ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch die autochthone Population im Jahr 1997 nicht reproduzierte. Umso überraschender waren die im Frühjahr 1998 zahlreich in den Außenrandfallen gefangenen, unmarkierten Tiere. Es handelte sich offenbar um zugewanderte Individuen. Der Befund deutet auf ein hohes Rekolonisierungs- und Ausbreitungspotential von *Carabus granulatus* (vgl. Kap. 4.2. und 4.3.).

Im Jahr 1998 werden im Gehege A 8, im Gehege B 13 Jungtiere gefangen (Anzahl, Geschlecht und Genotyp der Jungtiere gibt HORSTMANN, 2008). Das entspricht einer Reproduktionsrate von $r = 0,533$ in Gehege A und $r = 0,867$ in Gehege B (jeweils berechnet für 15 reproduzierende Weibchen). Die ersten Jungtiere werden am 07.07.1998 (Gehege B; Fangintervall 59), die letzten am 16.09. (Gehege B; Fangintervall 90) gefangen. In Gehege A werden die Jungtiere in nur zwei Fangintervallen gefangen (am 14.07. und 20.07.). Bis auf ein Tier weisen alle erstmals gefangenen Jungtiere den Aushärtungszustand weich oder sehr weich auf (zur Definition der Aushärtungsklassen vgl. HORSTMANN, 2008.) Die Synchronie der Entwicklung in Gehege A könnte dadurch bedingt sein, dass die Jungtiere nur von ein oder zwei Eiablagen abstammen. Es würde sich dann um die Nachkommen von nur ein oder zwei Weibchen handeln. Sieben der acht Jungtiere sind Weibchen. In Gehege B werden sechs junge Weibchen und sieben junge Männchen gefangen. Die Fangwahrscheinlichkeit der Jungtiere liegt in Gehege B offenbar unter der Fangwahrscheinlichkeit in Gehege A, da die Mehrzahl der Jungtiere erst im Aushärtungszustand hart gefangen wird.

In beiden Gehegebeständen ist der Allelbestand der Jungtiere ein Ausschnitt des Allelbestandes der eingesetzten Alttiere (die Genotypen der Jungtiere gibt HORSTMANN, 2008): signifikante Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen dem eingesetzten Gehegebestand und den in dem jeweiligen Gehege geschlüpften Jungtieren bestehen nicht (Gehege A: $\chi^2 = 1,394$, 3 FG, $p = 0,707$; Gehege B: $\chi^2 = 8,351$, 11 FG, $p = 0,682$). Im Gehegebestand A sind bei den Weibchen die Allelfrequenzen der Eltern- und Jungtiergeneration identisch: bei den jungen Weibchen in Gehege A werden alle Allele gefunden, die in der Parentalgeneration vorhanden sind. Die Allelfrequenzen der adulten und jungen Männchen können nicht verglichen werden, da nur ein männliches Jungtier geschlüpft ist. Im Gehegebestand B zeigt ein Vergleich der Allelhäufigkeiten der Jung- und Alttiere die Wirksamkeit von genetischer Drift an: So ist das Allel 1,00 im Jungtierbestand des Geheges B nicht mehr vorhanden, die Frequenz des Allel 1,07 hat sich bei den Weibchen von 0,31 auf 0,10 reduziert, bei den Männchen ist dieses Allel ganz verloren gegangen. Eine Verschiebung zugunsten der in natürlichen Populationen häufigen Allele, also zugunsten der Allele 1,00; 0,86 und 1,07 - wie man es bei einem möglichen Selektionsvorteil dieser Allele erwarten könnte - wird nicht beobachtet: Im Gegenteil, die Frequenz dieser Allele ist im Jungtierbestand sogar zurückgegangen. Die relativen Häufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Alt- und Jungtierbestand unterscheiden sich nicht (vgl. HORSTMANN, 2008).

Welche Individuen des jeweiligen Alttierbestandes reproduziert haben, kann mit einer Ausnahme nicht bestimmt werden, da die Allele der Jungtiere bei mehreren Individuen der Elterngeneration auftreten. Einzig im Gehegebestand B kann durch das Auftreten des Allels 0,94 bei zwei Jungtieren geschlossen werden, dass das Männchen Nr. 73 (Genotyp 0,91 – 0,94) Nachkommen mit mindestens zwei Weibchen hat (der weibliche Genotyp 0,86 – 1,13 ist in der Elterngeneration in Gehege B nicht vorhanden). Damit scheinen die übrigen Männchen in Gehege B einen Reproduktionserfolg von im Mittel $r = 0,78$ und Männchen Nr. 73 einen Reproduktionserfolg von mindestens $r = 2,0$ aufzuweisen. Ferner ergibt sich durch einen Vergleich des Allelbestandes der Jungtiere mit den Alttieren, dass im Gehegebestand B der Allelbestand der Jungtiere durch die Reproduktion von nur 5 Weibchen und 6 Männchen erklärt werden kann. Damit würde sich die individuelle Reproduktionsrate der reproduzierenden Weibchen von im Mittel $r = 0,867$ auf $r = 2,6$ erhöhen. Diese Befunde können als Hinweise auf individuell stark variierende Reproduktionserfolge bei *Carabus granulatus* gewertet werden.

Reproduktionsraten der autochthonen Population

Die Anzahl der Jungtiere der autochthonen Population kann nicht genau bestimmt werden, da sich die Aktivitätssaisons von Jung- und Alttieren überschneiden. Ein Beleg für diese Überlappung liefern die Fänge vom 16.07. und 20.07.1998, als jeweils ein farbmarkiertes altes Männchen gemeinsam mit (noch weichen) Jungtieren gefangen wird (am 16.07. und 20.07.1998 werden auch innerhalb der Gehege die ersten Jungtiere gefangen). Ein weiterer Hinweis für eine Überlappung: Am 24.06.1998 werden in den Außenfallen die ersten sicher als Jungtiere anzusprechenden Tiere gefangen. Es handelt sich um zwei Männchen, deren Exoskelett noch nicht vollständig ausgehärtet ist (Aushärtungsgrad „weich“ bei beiden Tieren) und die mit 194 bzw. 196 mg relativ leicht sind. Gleichzeitig werden in diesem und in den darauf folgenden Fangintervallen Tiere gefangen, bei denen es sich wahrscheinlich um Alttiere handelt, da sie vollständig ausgehärtet sind und ein hohes Körpergewicht besitzen.

Es kann also nur eine Mindestanzahl von Jungtieren im Bereich der Außenfallen angegeben werden. Sie liegt bei insgesamt 15 Individuen (7 Weibchen und 8 Männchen). Diese Zahl schließt alle Individuen ein, die mit einem noch nicht ausgehärteten Exoskelett oder - falls sie ausgehärtet sind – mit einem Gewicht unter 200 mg erstmals gefangen werden. Es ist jedoch zu vermuten, dass die Anzahl der Jungtiere im Bereich der Außenfallen größer ist. Die Anzahl der gefangenen Jungtiere beträgt maximale 34 Individuen (19 Weibchen und 15 Männchen), wenn man alle nach dem 24.06. in den Außenfallen gefangenen (unmarkierten) Individuen als Jungtiere ansieht.

Überlebensraten der Gehegebestände A und B

Das Überleben eines Tieres von einer Aktivitätssaison zur folgenden gilt als gegeben, wenn das Tier in der folgenden Aktivitätssaison gefangen wird. Die Untersuchungen zum Überleben der Tiere aus der Aktivitätssaison 1997 geschah mit den Routineuntersuchungen bei den Kontrollen der Fallen im Jahr 1998. Von den 1997 ausgesetzten Tieren überleben lediglich drei Alttiere bis 1998: ein Weibchen und ein Männchen in Gehege A (Tier-Nr. 23 und 38) und ein Männchen in Gehege B (Tier-Nr. 20). Da nach Ende der Aktivitätssaison 1998 die Untersuchungen abgeschlossen werden, werden die Fallen im Frühjahr 1999 lediglich geöffnet, um die Anzahl der überlebenden Tiere festzustellen. Im Frühjahr 1999 werden die Fallen vom 28.03. bis zum 23.05. durchgehend geöffnet und werden während dieser Zeit achtmal kontrolliert. In Gehege A werden keine überlebenden Alttiere aus den vorangegangenen Aktivitätssaisons 1998

oder 1997 gefangen. Auch von den insgesamt acht Jungtieren in Gehege A wird im Frühjahr 1999 kein Individuum wiedergefangen. In Gehege B werden insgesamt 9 Tiere aus der vorangegangenen Aktivitätssaison 1998 gefangen: vom Jahr 1998 bis zum Frühjahr 1999 überleben drei der eingesetzten Weibchen (Tier-Nr. 58, 61 und 77) sowie zwei Männchen (Tier-Nr. 54 und 76). Von den 13 Jungtieren werden drei Weibchen (Tier-Nr. 84, 85 und 87) und ein Männchen (Tier-Nr. 86) wieder gefangen. Alle Überlebenden werden zu Beginn der Aktivitätssaison in den Fallen in Gehege B gefangen: zwei Tiere am 31.03.99; sechs weitere Tiere am 04.04.99 und ein weiteres Tier am 23.04.99. Nach dem 23.04.99 werden keine Tiere im Inneren der Gehege gefangen. Alle neun überlebenden Tiere können eindeutig identifiziert werden. Tote Tiere werden nicht gefangen, auch nicht in Gehege A. Ein Raub durch Vögel scheint unwahrscheinlich, da die Fallen mit einem Dach versehen sind, das neben der Witterung auch einen Schutz vor Vogelfraß bietet.

Insgesamt sind die Überlebensraten der eingesetzten und geschlüpften Tiere niedrig. Mögliche Gründe werden in Kap. 4.1.2. diskutiert werden. Ein dauerhaftes Überleben der Populationen von *Carabus granulatus* scheint nach diesen Befunden vor allem durch eine ausgeprägte Metapopulationsdynamik gewährleistet zu sein (vgl. Kap. 4.3.).

3.2.5. Zusammenfassung der Ergebnisse des Gehegeexperimentes im Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Im Folgenden geben wir zusammenfassende Antworten auf die anfangs formulierten Fragen:

zu (1.) Treten Unterschiede populationsdynamischer Parameter zwischen unmittelbar benachbarten lokalen Gruppen auf, die sich in den Genotypenhäufigkeiten am Gpi-Locus unterscheiden?

Es werden mehrere Unterschiede populationsdynamischer Parameter zwischen den Gehegebeständen A und B gefunden: 1997 unterscheiden sich bei den Männchen und 1998 bei den Weibchen und Männchen die Gesamtzahlen der Fänge in Gehege A und B signifikant von einer 1:1-Verteilung (Kap. 3.2.3.2.); 1998 unterscheiden sich die Häufigkeitsverteilungen der Fänge bei den Männchen in Gehege A und B signifikant (Kap. 3.2.3.2.); 1997 sind die Weibchen des Gehegebestandes B und 1998 die Weibchen und Männchen des Gehegebestandes B länger aktiv als die Tiere des Gehegebestandes A (Kap. 3.2.3.3.; Abb. 17 bis 20; 1997 und 1998 ist eine Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität in den Tagfängen in Gehege A deutlicher ausgeprägt als in Gehege B (Abb. 36); im Jahr 1998 beträgt die Reproduktionsrate in Gehege A $r = 0,533$ und in Gehege B $r = 0,867$ (Kap. 3.2.4.). Unterschiede zwischen den Individuen des allelarmen Gehegebestandes A und den Individuen des allelreichen Individuenbestandes B sind jeweils nur bei einer Gruppe von Tieren, z.B. nur bei einem Geschlecht oder aber nur in einem Jahr ausgebildet. Ein regelhaft unterschiedliches Verhalten der in die Gehege A und B eingesetzten Tiere, das zum Beispiel auf eine größere Umwelttoleranz der allelreichen Population im Gehegebestand B deuten würde, wird nicht beobachtet.

zu (2.) Gibt es innerhalb eines Gehegebestands genetisch bedingte Unterschiede hinsichtlich populationsdynamischer Parameter?

Es werden Hinweise auf mögliche Unterschiede im Verhalten der am Gpi-Locus homo- und heterozygoten Tiere in den Gehegebeständen A gefunden: 1997 werden die hetero-

zygoten Weibchen und 1998 die heterozygoten Männchen signifikant häufiger gefangen, als nach ihrem Individuenanteil zu erwarten ist. Im Jahr 1998 werden die heterozygoten Tiere (Weibchen und Männchen zusammengefasst) an relativ kalten, relativ warmen und an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur signifikant häufiger gefangen als erwartet (Tab. 24). Die Ergebnisse deuten auf mögliche Unterschiede im Aktivitätsniveau der Homo- und Heterozygoten. Welche Bedingungen dazu führen, dass Unterschiede auftreten, bleibt unklar. Als mögliche Ursachen werden die Allelausstattung der Individuen und der Temperaturverlauf in den Jahren 1997 und 1998 untersucht. Beide Ansätze liefern keine ausreichenden Hinweise für eine Erklärung der gelegentlich auftretenden Unterschiede zwischen homo- und heterozygoten Tieren.

Bei der "allelbasierten" Analyse werden im Jahr 1998 bei den Weibchen des Gehegebestandes A und des Gehegebestandes B signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bezüglich der am Tage und in der Nacht gefangenen Tiere gefunden (Abb. 26). Die Unterschiede deuten auf einen Einfluss der Allele 0,76, 1,07 und 1,13 auf die diurnale Verteilung der Aktivität (Tab. 21). Die Chi-Quadrat-Zerlegung offenbart im Gehegebestand A einen maßgeblichen Einfluss der Allele 0,86; 0,94 und 1,00 und im Gehegebestand B des Allels 0,98 auf die gefundenen Unterschiede (Tab. 22). Weiterhin ergibt die allelbasierte Analyse z.T. signifikante Unterschiede bezüglich der Körpergewichte (vgl. Kap. 3.2.3.6.) im Jahr 1998 (1997 nicht untersucht) und zwar bei den Weibchen und Männchen im Gehegebestand A und den Männchen im Gehegebestand B (Mittelgewicht I; vgl. Tab. 27). In beiden Gehegen werden sowohl bei Weibchen als auch bei Männchen niedrigste Gewichtswerte bei den Trägern des Allels 1,13 festgestellt (Tab. 27).

Die laufweitenbasierten Analysen liefern keine Hinweise auf Verhaltensunterschiede zwischen Individuen, die sich bezüglich der Laufweite ihrer GPI-Allozyme unterscheiden (Abb. 16; Abb. 21; Abb. 27; Abb. 31). Nur bei den Weibchen des Gehegebestandes A tritt im Jahr 1997 ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen der GPI-Laufweite und der Länge der individuellen Saison auf (Abb. 21).

zu (3.) Können individuelle Unterschiede hinsichtlich der Reproduktions- und/oder Viabilitätsfitness nachgewiesen werden? Verändern sich die Allelfrequenzen von einer Generation zur nächsten?

Es wird gezeigt, dass lokal und individuell relativ große Schwankungen der Reproduktions- und Viabilitätsfitness auftreten (Kap. 3.2.4.). Signifikante Veränderungen der Allelfrequenzen oder der Häufigkeit homo- und heterozygoter Tiere von einer Generation zur nächsten treten nicht auf. Die relativ kleinen, gemessenen Reproduktions- und Überlebensraten sind bei der euryöken Art *Carabus granulatus* überraschend.

zu (4.) Die Populationsdynamik der autochthonen Population

Die autochthone Population zeigt eine ausgeprägte Populationsdynamik mit relativ großen Abundanzschwankungen: Im Jahr 1997 werden 7 Individuen und im Jahr 1998 129 Individuen in den Außenrandfallen gefangen (Kap. 3.2.2.). Im Jahr 1998 sind sowohl die Individuen der Gehegebestände A und B als auch die Tiere der autochthonen Population - vor allem zum Ende der Saison - ausgeprägt tagaktiv (Abb. 28). Der Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte zeigt, dass im ersten (30.03. - 28.04.1998) und zweiten (02.05. - 14.05.1998) Saison-Zeitabschnitt die Weibchen und Männchen beider Gehegebestände signifikant schwerer sind als die Tiere der autochthonen Population (Tab. 28). Die Erstfangkurven der autochthonen Population zeigen – zumindest für

die Männchen - keine ausgeprägte Plateauphase (Abb. 22). Dieser Befund und die Abundanzschwankungen zwischen 1997 und 1998 deuten auf Zuwanderung von Individuen aus benachbarten Gruppen und belegen ein hohes Rekolonisationspotential. Die Ergebnisse stützen die Vermutung einer ausgeprägten Metapopulationsdynamik bei *Carabus granulatus* (vgl. Diskussion Kap. 4.2. und 4.3.).

4. Diskussion

4.1. Methodenkritik

4.1.1. Entnahme von Tieren aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss auf die nachfolgend gemessenen Allelfrequenzen

Von den im Winter 1996/97 im Untersuchungsgebiet Koepe gesammelten 149 *Carabus granulatus*-Individuen wurden 84 im Frühjahr 1997 in den Gehegen A und B auf der Versuchsfläche in den Riesefeldern ausgesetzt. Es fragt sich, ob die Entnahme der Tiere einen Einfluss auf die im Jahr 97/98 gemessenen Allelfrequenzen hatte und die beobachteten Allelhäufigkeitsunterschiede beeinflusste (Abb. 7/8). Unterschiede könnten hervorgerufen, verstärkt oder nivelliert worden sein. Durch die Beantwortung der folgenden Fragen (1 - 3) wird versucht, einen möglichen Einfluss zu klären:

(1.) Unterschieden sich die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen von denen der wieder ausgesetzten Gruppen?

In keinem Fall finden sich signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen der Originalaufsammlung und der wieder ausgesetzten Gruppe (die Ergebnisse der einzelnen statistischen Tests gibt HORSTMANN, 2008).

(2.) Verändert sich die Häufigkeit räumlicher Allelhäufigkeitsunterschiede durch die Tierentnahme?

In drei Fällen, die nach der Tierentnahme 96/97 beobachtet wurden, kann eine artifizielle Veränderung der Allelhäufigkeiten nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden: die Unterschiede traten im nachfolgenden Jahr auf und betrafen Aufsammlungen, aus denen Tiere entnommen wurden. Gegen wirksame Veränderung der Allelhäufigkeiten durch die Tierentnahme spricht allerdings, dass die räumlichen Unterschiede des Jahres 97/98 auf Unterschieden zur Aufsammlung Wald Koepe West beruhen, die 96/97 nicht gesammelt wurde. Es ist daher zu vermuten, dass eine lokale Differenzierung der an der Fundstelle West lebenden Gruppe für die 97/98 beobachteten Unterschiede verantwortlich war (bereits 94/95 hatte sich die Aufsammlung Wald Koepe Nord-Ost von der Aufsammlung Wald Koepe West unterschieden; vgl. Abb. 7). Ein artifizielles Entstehen von Allelhäufigkeitsunterschieden ist damit unwahrscheinlich (die Ergebnisse der einzelnen statistischen Tests gibt HORSTMANN, 2008).

(3.) Sind zeitliche Veränderungen der Allelfrequenzen durch die Tierentnahme bedingt?

Signifikante zeitliche Veränderungen der Allelfrequenzen traten im Untersuchungsgebiet Koepe an vier Fundstellen auf (Abb. 7/8). In einem dieser Fälle (an der Fundstelle Wald Koepe West) waren 96/97 keine Tiere entnommen worden. In einem weiteren Fall (Wald Koepe Süd) trat der Unterschied nicht im Jahr nach der Tierentnahme auf, sondern ein Jahr später auf (Abb. 7). Gravierender sind die restlichen zwei Fälle (Wald Koepe Nord-Ost und Wiemers), in denen der Unterschied im Jahr nach der Tierent-

nahme im Vergleich zum Jahr der Tierentnahme beobachtet wurde. Durch die Analyse der Allele, die diese Unterschiede bedingten, kann jedoch die Annahme eines Einflusses der Tierentnahme entkräftet werden. An der Fundstelle Nord-Ost ist das Allel 0,84; an der Fundstelle Wiemers das Allel 1,07 maßgeblich an der Entstehung des zeitlichen Unterschiedes beteiligt. Die Frequenzen beider Allele wurden durch die Tierentnahmen nicht (FS Nord-Ost) bzw. nur geringfügig (FS Wiemers) verändert. Ein Einfluss der Tierentnahme auf die Entstehung der zeitlichen Unterschiede ist damit auch in diesen Fällen nicht wahrscheinlich (die Ergebnisse der einzelnen statistischen Vergleiche gibt HORSTMANN, 2008).

4.1.2. Geringe Überlebensraten der Gehegepopulationen im Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Die Reproduktions- und Überlebensraten der in die beiden Rundgehege eingesetzten *Carabus granulatus*-Individuen waren überraschend niedrig. In HORSTMANN, 2008 werden 5 Gründe diskutiert, die dazu geführt haben könnten. Das sind:

- Das Habitat war für die Art *Carabus granulatus* ungeeignet.
- Die eingesetzten Individuen sind nicht an die speziellen lokalen Bedingungen angepasst.
- Der Fang der Tiere (aus den Winterquartieren), die etwa dreimonatige Haltung im Labor sowie die individuelle Schleifmarken-Markierung hat zu einer nachhaltigen Schwächung der Tiere geführt.
- Die eingestellte Dichte (1997: 0,16 Ind./m²; 1998: 0,10 Ind./m²) ermöglichte kein dauerhaftes Überleben.
- Es wurden überalterte oder aus einem anderen Grund nicht vitale Tiere eingesetzt.

Nach einer ausführlichen Diskussion (vgl. HORSTMANN, 2008) kommen wir zu dem Schluss, dass am wahrscheinlichsten (unbekannte) Predatoren für die relativ hohen Mortalitätsraten verantwortlich waren. Eventuell waren Predatoren auch an einer Dezimierung der Eier und Larven beteiligt. Nach dieser Vermutung wurde die autochthone Population im Jahr 1997 ebenfalls durch Predatoren dezimiert, im Jahr 1998 wurde der Verlust durch zugewanderte Tiere ausgeglichen.

Möglicherweise sind relativ starke lokale Populationsschwankungen bei *Carabus granulatus* nicht selten. FUELLHAAS (2000²) beobachtete ausgeprägte Abundanzschwankungen der Individuenzahlen in Gehegeuntersuchungen (die Individuenanzahlen schwankten zwischen 43 und 393 Individuen) sowie in Bodenfallen: auf der Parzelle 5 (Untersuchungsgebiet Dümmer) variierte die Anzahl der gefangenen *Carabus granulatus*-Individuen wie folgt: 1,79 Ind./100 Fallen (1994); 132,13 Ind./100 Fallen (1996); 35,72 Ind./100 Fallen (1997); 55,37 Ind./100 Fallen (1998). Die Populationsdynamik von *Carabus granulatus* wird im Zusammenhang mit einem zu entwickelnden Populationsmodell diskutiert (Abb. 32 in Kap. 4.3.).

4.1.3. Vor- und Nachteile bei der Analyse von Allozymdaten

Die vorliegenden Analysen wurden mit Hilfe der Methode der Gel-Elektrophorese durchgeführt. Im Folgenden werden die Vor- und Nachteile der Methode vorgestellt und die in dieser Arbeit aufgetauchten Probleme diskutiert.

Als Vorteile der Methode der Elektrophorese gelten:

- (1.) „*Allozymes are the most widely used and understood of the marker systems currently applied in ecological genetic studies*” (BUTLIN & TREGENZA, 1998). MITTON (1998) argumentiert ähnlich. Die Methode eignet sich nach LOWE et al. (2004) besonders für die Analyse der genetischen Variabilität innerhalb von Populationen. SCHWARTZ et al. (2006) betonen die Bedeutung der Messung von Allelhäufigkeitsunterschieden in der Zeit als Instrument des Naturschutzes („genetisches Monitoring“).
- (2.) Es kann auf eine große Datenfülle zur Funktion, sowie zur Struktur der Proteine und zu Allozymuntersuchungen an zahlreichen Arten zurückgegriffen werden (HARTL et al., 1994). Enzymvarianten und damit ihre kodierenden Allele können in einem direkten ökophysiologischen Kontext stehen (AVISE, 2004). Nicht zuletzt durch diesen Aspekt ist die Analyse der Häufigkeit und Verteilung von Allozymen in und zwischen Populationen auch weiterhin aktuell.

Als Nachteile der Methode der Gelelektrophorese gelten:

- (1.) Nur ein Teil der Gesamtvariabilität ist elektrophoretisch detektierbar. Nach LEWONTIN (1991) ist nur ein Viertel der Variabilität der DNA mit Änderungen der Ladung der kodierenden Proteine verknüpft. Synonyme Basensubstitutionen werden mittels Elektrophorese nicht erkannt. Für eine ausführliche Analyse versteckter Polymorphismen (“hidden allelic variants“) vgl. LEWONTIN (1985) sowie SELANDER & WHITTAM (1983). Wie hoch der Anteil versteckter Variabilität bei dem hier untersuchten Allozymen GPI ist, kann nur geschätzt werden: REIMANN (1999) konnte mittels Standardelektrophorese acht Gpi-Allele bei *Carabus auronitens* nachweisen, mittels isoelektrischer Fokussierung (IEF) konnte die Gesamtzahl der Allele auf 15 erhöht werden. Ob sich IEF-Varianten auch bei *Carabus granulatus* finden, wurde nicht untersucht. Unterschiede zwischen den Anfärbeintensitäten lassen es allerdings möglich erscheinen, dass „Effizienzvarianten“ auftreten, deren Häufigkeiten nicht systematisch erfasst wurden. Die Anzahl der festgestellten Allele (18 Varianten, Abb.5) erscheint ausreichend, um räumliche und zeitliche Muster der Differenzierung zu untersuchen. „*However, we already knew that standard techniques of single-condition gel electrophoresis did not reveal all variation, but it revealed enough to present theoretical population genetics with some serious problems. ... Ordinary gel electrophoresis already supplied sufficient numbers of polymorphic markers for many purposes, and subdividing these markers was not worth the effort.*” (POWELL, 1994).
- (2.) Die Variabilität von Enzymloci erwies sich in vielen Fällen als geringer als die der DNA-Marker (PINHO et al., 2003; LOWE et al., 2004). Die Variabilität am

Gpi-Locus von *Carabus granulatus* ist allerdings ungewöhnlich groß. Wir konnten 18 Allozymvarianten unterscheiden, CARIUS (1993) fand 17 Varianten. (Untersuchungen an DNA-Markern sind bei dieser Art nicht bekannt.).

- (3.) Es können Probleme bei der Interpretation der Allozym-Bandenmuster auftreten. In der vorliegenden Arbeit fanden sich (a) Unterschiede in der Anfärbeintensität zwischen den beiden homodimeren Banden, (b) eine asymmetrische Lage der heterodimeren Bande und (c) Allele mit geringen Laufweitenunterschieden. (Null-Allele, die die Interpretation des Bandenmusters erschweren können, wurden nicht gefunden) Zu (a) + (b): Unterschiede in der Anfärbeintensität der beiden homodimeren Banden sowie die asymmetrische Lage der heterodimeren Bande werden in Kap.2.5. an Hand der Abbildung eines Elektrophoresegels erläutert (Abb. 5). Beide Phänomene könnten auf Effizienzvarianten beruhen und damit auf eine versteckte Variabilität deuten, die allerdings nicht näher untersucht wurde (vgl. oben). Zu (c) Die Allozyme 0,93 und 0,94 unterschieden sich in ihren Laufweiten nur sehr geringfügig (Abb.5). Ihre Varianten konnten nur in side-by-side-Läufen unterschieden werden. Die für die Allozyme 0,93 und 0,94 heterozygoten Individuen konnten nicht sicher von den bezüglich dieser Allozyme homozygoten Tieren unterschieden werden. Daher wurden alle räumlichen und zeitlichen Vergleiche mit den zusammengefassten Frequenzen der Allele 0,93 und 0,94 durchgeführt (Analysen bei Trennung diese Allele gibt HORSTMANN, 2008).

Trotz dieser Probleme erscheint die Analyse des GPI-Polymorphismus eine geeignete Methode zur Beantwortung der dieser Arbeit zu Grunde liegenden Fragestellungen nach dem adaptiven Potential dieser Allozyme. Allerdings wäre es vorteilhaft gewesen, einzelne Gpi-Genotypen (vor allem die relativ häufigen) zu vergleichen (vgl. die Untersuchungen von WATT 1977, 1979, 1983, 2003 an *Colias*-Arten). Dies war wegen der Vielzahl der in den einzelnen Populationen nachgewiesenen Allelen nicht möglich. Bei den Verhaltensanalysen im Experiment „Rieselfelder“ wurden deshalb homo- und heterozygote Tiere verglichen sowie Vergleiche auf Grundlage der Häufigkeit der Allele sowie der Laufweite der Allozyme durchgeführt.

4.2. Der GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* genetische Differenzierungen durch Drift oder Selektion?

Bezüglich ihres adaptiven Potentials können für Allozym-Polymorphismen keine a priori-Annahmen gemacht werden (LOWE et al., 2004). Daher haben wir in Ergänzung zur Analyse von zeitlichen und räumlichen Differenzierungsmustern am Gpi-Locus untersucht, ob Parameter der lokalen Populationsdynamik und des individuellen Verhaltens mit der Frequenz der GPI-Varianten korrelieren. Im Folgenden wird anhand dieser Befunde diskutiert, ob Selektion einen Einfluss auf raum-zeitliche Differenzierungsmuster am Gpi-Locus haben könnte.

Der Gpi-Locus ist bei vielen Tierarten auffällig allelreich, bei einigen Arten erwies sich Gpi sogar als der allelreichste der untersuchten Loci: außer bei *Carabus granulatus* z.B. bei den Carabidenarten *Pogonus chalceus* unter 7 untersuchten Loci (DHUYVETTER et al., 2004: 7 Allele) und *Poecilus lepidus* unter 6 untersuchten Loci (DE VRIES, 1996; PERSIGHEHL, 1999; 8 bzw. 14 Allele); bei drei Arten von Süßwasserkrabben unter je 10 untersuchten Loci (GOUWS et al., 2002: je 7 Allele); bei der Muschelart *Mytilus edulis*

unter 7 untersuchten Loci (MYRAND et al., 2002: 6 Allele); bei der Tsetse-Fliege *Glossina pallidipes* unter 8 untersuchten Loci (KRAFSUR, 2002: 6 Allele). Innerhalb der Gattung *Carabus* wurden auch in Populationen von *C. lineatus*, *C. lateralis*, *C. problematicus*, *C. punctatoauratus* und *C. purpurascens* ≥ 10 Allele am Gpi-Locus nachgewiesen (Tab. 29).

Es sind jedoch auch Arten bzw. Populationen bekannt, bei denen der Gpi-Locus monomorph oder wenig variabel ist. VEITH et al. (1996) untersuchten zwei Grasshüpfer-, zwei Schmetterlingsarten und die Zikadenart *Adarrus multinotatus*; nur bei der Zikade ist Gpi mit 6 Allelen relativ hoch-polymorph, bei dem Grasshüpfer *Oedipoda germanica* monomorph und bei den anderen vier Arten durchschnittlich polymorph. Ebenfalls monomorph ist Gpi bei dem Blattkäfer *Phyllotreta nemorum* (DE JONG et al., 2001); ein geringer Polymorphismus liegt bei der Maulwurfsgrille *Gryllotalpa gryllotalpa* (NEVO et al., 2000), bei der Mücke *Aedes rusticus* (DAVID et al., 2003) und bei der Fischart *Zosterisessor ophiocephalus* (BISOL et al., 2007) vor. Innerhalb der Carabiden ist der Gpi-Locus bei einer Reihe von Arten relativ wenig variabel, in einigen der untersuchten Populationen sogar monomorph, z. B. bei *Carabus auronitens* aus Westfalen (Tab. 29).

Tab. 29: Allozymanzahlen am Gpi-Locus bei Carabidenarten

Art	Anzahl Gpi-Allozyme	Anzahl untersuchter Loci	Gpi allelreichster Locus	Fundort	Quelle
<i>Carabus arcensis</i>	4	2	ja	Westfalen (Deutschland)	Bodenberger, 1999
<i>C. auratus</i>	1	16	nein	Norddeutschland	Mossakowski et al., 1995
<i>C. auronitens</i>	a) 8	a) 5	a) ja	a) Frankreich	a) Reimann, 1999
	b) 3	b) 5	b) ja	b) Belgien	b) Desender et al., 2002
	c) 1	b) 2	c) nein	c) Westfalen (Deutschland)	c) Drees, 2003
<i>C. cancellatus</i>	2	16	nein	München, Bremen (Deutschl.)	Carius, 1993
<i>C. clathratus</i>	8	16	ja	Norddeutschland	Carius, 1993
<i>C. coriaceus</i>	2	1		Westfalen (Deutschland)	Hansen, 2002
<i>C. deyrollei</i>	6	1		Galizien (Spanien)	Bodenberger, 1999
<i>C. glabratus</i>	4	3	nein	Nord-West-Deutschland	Assmann & Günther, 2000
<i>C. granulatus</i>	18	1		Westfalen (Deutschland)	Reimann, 1993 u. diese Arbeit
<i>C. hemprichi</i>	2	20	nein	Mount Carmel, Israel	Pavlicek & Nevo, 1996
<i>C. hispanus</i>	5	1		Südfrankreich	Hansen, 2002
<i>C. intricatus</i>	2	8	ja	Südfrankreich	Braun, 1988
<i>C. irregularis</i>	4	2	ja	Teutoburger Wald (Deutschl.)	Sendker, 1999
<i>C. lateralis</i>	23	1		Galizien, Spanien	Bodenberger, 1999; Lütke Hündfeld, 2001

<i>Art</i>	<i>Anzahl Gpi-Allozyme</i>	<i>Anzahl unter-such-ter Loci</i>	<i>Gpi alle-reich-ster Locus</i>	<i>Fundort</i>	<i>Quelle</i>
<i>C. lineatus</i>	20	1		Galizien, Spanien	Lütke Hündfeld, 2001
<i>C. monilis</i>	5	16	ja	Deutschland	Carius, 1993
<i>C. nemoralis</i>	3	11	nein	Süddeutschland	Butterweck, 1998
<i>C. nitens</i>	2	3	nein	Lüneburger Heide (Deutschl.)	Assmann & Janssen, 1999
<i>C. olympiae</i>	1	8	nein	Südfrankreich	Braun, 1988
<i>C. problematicus</i>	a) 1	a) 16	nein	Norddeutschland	a) Carius, 1993
	b) 10	b) 1		Südfrankreich	b) Hansen, 2002
<i>C. punctatoauratus</i>	13	18	nein	Pyrenäen, Frankreich	Assmann & Weber, 1997
<i>C. purpurascens</i>	a) 5	a) 1		a) Westfalen (Deutschland)	a) Hansen, 2002
	b) 10	b) 1		b) Südfrankreich	b) Hansen, 2002
<i>C. rutilans</i>	a) 2	a) 8	a) ja	a) Südfrankreich	a) Braun, 1988
	b) 9	b) 1		b) Südfrankreich	b) Hansen, 2002
<i>C. solieri</i>	2	8	nein	Südfrankreich	Braun, 1988
<i>C. splendens</i>	a) 3	a) 8	a) nein	a) Südfrankreich	a) Braun, 1988
	b) 4	b) 1		b) Südfrankreich	b) Hansen, 2002
<i>Abax ater</i>	1	7	nein	Brüssel (Belgien) & Birmingham (UK)	Desender et al., 2005
<i>Abax parallel-epipedus</i>	2	10	nein	Süddeutschland	Butterweck, 1998
<i>Agonum decorum</i>	5	12	nein	Nord-Amerika	Liebherr, 1983
<i>Agonum ericeti</i>	5	10	nein	Niederlande	de Vries, 1996
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	3	13	nein	Süddeutschland	Butterweck, 1998; Liepold, 2003
<i>Poecilus lepidus</i>	a) 14	a) 6	a) ja	a) Nord-deutschland	a) Persigehl, 1999
	b) 8	b) 6	b) ja	b) Niederlande	b) de Vries, 1996
<i>Pogonus chalceus</i>	7	7	ja	England, Frankreich, Spanien	Dhuyvetter et al., 2004
<i>Pogonus littoralis</i>	5	9	nein	Frankreich	Dhuyvetter et al., 2005 ²

GPI gilt als eines der wenigen polymorphen Enzyme, für die empirische Nachweise von Selektionswirkungen vorliegen. Die umfangreiche Literatur wird von NEVO (1988); POWERS et al. (1991); RIDDOCH (1993); SKIBINSKI et al. (1993); GAULDIE (1996), MITTON (1998); EANES (1999), FORD (2002) sowie AVISE (2004) referiert. Auch HORSTMANN, 2008 gibt es ausführliche Literaturanalyse.

Der untersuchte GPI-Polymorphismus der Art *Carabus granulatus* zeichnete sich durch mehrere Besonderheiten aus:

- (1) Der Locus ist bemerkenswert allelreich. In westfälischen Populationen wurden 18 Allele nachgewiesen (Abb. 5). Die große Anzahl von GPI-Varianten ist keine Besonderheit westfälischer Populationen. REIMANN (1993) wies in einer lokalen Aufsammlung von 16 Individuen aus den Vogesen 10 verschiedene Allozyme nach, die auch in westfälischen Populationen auftreten (vgl. Tab. 6 in REIMANN, 1993). CARIUS (1993) ermittelte 17 GPI-Allozyme in Aufsammlungen aus Norddeutschland (ob es sich um Varianten handelt, die auch in Westfalen vorkommen, ist nicht bekannt).
- (2) Es wurden zeitliche und räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede, auch zwischen nah benachbarten Fundstellen und zwischen aufeinander folgenden Jahren an derselben Fundstelle, beobachtet (Abb. 7/8).
- (3) In einigen lokalen sowie punktuellen Aufsammlungen traten Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung zugunsten der homozygoten Genotypen auf (Tab. 10).
- (4) In Gehegeexperimenten wurden gelegentlich (zeitlich inkonstante) Unterschiede zwischen genetisch differierenden Kohorten hinsichtlich phänotypischer Parameter beobachtet (Kap. 3.2.).

Im Folgenden wird diskutiert, ob diese Phänomene (1 – 4) auf Selektion hinweisen:

Zu (1.) Es stellt sich die Frage, ob ein allelreicher Gpi-Locus unter der Kontrolle balancierender Selektionsprozesse stehen kann, durch die der Polymorphismus aufrechterhalten wird. Balancierte Polymorphismen können auf verschiedenen Mechanismen beruhen: Heterozygotenvorteil, frequenzabhängige Selektion, zeitlich sowie räumlich variierende Selektion (DOBZHANSKY, 1955; 1970; SPERLICH, 1988; KATZ & HARRISON, 1997; HEDRICK, 2006).

HEDRICK (2006) vermutet, dass viele Polymorphismen phylogenetisch relativ jung sind, da sie nur bei einzelnen Arten und an bestimmten Loci auftreten. Würden die Wirkmechanismen, die den Polymorphismus erhalten, seit einer langen Zeitspanne einwirken, müsste der betreffende Polymorphismus bei nah verwandten Arten in ähnlicher Weise an denselben Loci auftreten, wie z.B. beim MHC-Polymorphismus der Säugetiere: „*If balancing selection maintains variation for a long period, then the same polymorphism may be present in different related species.*“ (HEDRICK, 2006). Wir vermuten, dass der GPI-Polymorphismus bei Carabus-Arten phylogenetisch relativ jung ist, da die Anzahl der Allele von Art zu Art erheblich zu variieren scheint (Tab. 29). Im Vergleich mit anderen Carabiden-Arten, insbesondere mit anderen in Norddeutschland verbreiteten Arten, ist die Anzahl der Gpi-Allele bei *Carabus granulatus* außergewöhnlich hoch. Möglicherweise sind in der Biologie, Ökologie und/oder in der Ausbreitungs-

geschichte der Art spezifische Ursachen verborgen, die die Herausbildung und den Erhalt eines Polymorphismus mit einer sehr großen Anzahl von Allelen begünstigte. Mögliche artspezifische Faktoren werden in Kap. 4.3. im Zusammenhang mit einem Populationsmodell (Abb. 32) diskutiert.

Allgemein gültige Kriterien zur Unterscheidung häufiger und seltener Allele liegen nicht vor (LEWONTIN, 1985; SPERLICH, 1988). Tab. 31 zeigt die Allelhäufigkeiten am Gpi-Locus in den untersuchten *Carabus granulatus* Aufsammlungen aus dem Münsterland. Auf Grund der graduellen Abstufung der Häufigkeiten ist eine scharfe Abgrenzung seltener und häufiger Allele nicht möglich. (Für die Untersuchungen im Experiment Rieselfelder wurden die Allozyme 0,86; 1,00; 1,07; 1,13 als relativ häufig klassifiziert und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege A eingesetzt; andererseits wurden die Allozyme 0,69; 0,76; 0,88; 0,94; 0,98; 1,02 sowie 1,05 als relativ selten klassifiziert, und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege B eingesetzt; vgl. Kap. 2.3.).

LEWONTIN (1985) gibt bezüglich des Typs eines Allel-Polymorphismus die in Tab. 29 dargestellte Einteilung: Die meisten Loci sind monomorph (Feld a); daneben finden sich Polymorphismen mit einem häufigen und mehreren seltenen Allelen (Feld c), Polymorphismen mit mehreren häufigen Allelen (Feld b) sowie hoch-polymorphe Loci mit mehreren häufigen und mehreren seltenen Allelen (Feld d). Bezogen auf diese Einteilung unterscheidet Lewontin zwei Polymorphismus-Achsen: „*These can be represented by two axes of polymorphism, major and minor. The major axis is that of classical polymorphism with two or three alleles; the minor axis represents the rare alleles that appear in large numbers within populations.*” Einen „minor axis polymorphism“ hält Lewontin für selektionsneutral. Als Hinweis darauf wertet er die Tatsache, dass sich hier vor allem Enzyme mit hohen Molekulargewichten finden (60 – 130 kDa), bei denen mit größerer Wahrscheinlichkeit Aminosäuresubstitutionen auftreten können, die keine Auswirkung auf die Enzymaktivität haben („*This suggests the hypothesis that loci varying along the minor axis tolerate amino acid substitutions, which are then essentially neutral to selection.*“). Dagegen betont Lewontin die Bedeutung der Selektion für die Balancierung von „major axis polymorphisms“, bei denen pro Locus mehrere häufige Allele auftreten: „*In contrast, the major axis variation may very well be selectively balanced.*“.

Der GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* scheint die Kombination eines „minor“ und „major axis“-Polymorphismus zu sein. Ein Merkmal des „minor axis“-Polymorphismus ist das Molekulargewicht: Die Enzymdatenbank Brenda liefert für *Drosophila*-Arten GPI-Molekulargewichte von 62 kDa, für *Homo sapiens* von 63 kDa sowie für *Zea mays* von 62 kDa. Die geringen Schwankungen zwischen weit entfernt verwandten Arten lassen es wahrscheinlich erscheinen, dass auch bei *Carabus granulatus* GPI ein (relativ hohes) Molekulargewicht um 62 kDa aufweist. Dieses Molekulargewicht liegt im unteren Bereich, den Lewontin für überwiegend selektionsneutral variierende Enzyme angibt. Ein Merkmal für „major polymorphism“ (und damit ein Hinweis auf Selektionskontrolle) ist andererseits die relativ hohe Frequenz mehrerer Allele: Gpi ist ein hoch-polymorpher Locus, der neben mehreren seltenen auch mehrere häufige Allele aufweist.

Tab. 30: Klassifikation von Allozympolymorphismen (nach LEWONTIN, 1985).

		← „major axis polymorphism“ →	
← „minor axis polymorphism“ →	a) Monomorphismus: ca. 70% aller Loci	b) klassischer Polymorphismus mit 2 – 3 relativ häufigen Allelen, z.B. Alkoholdehydrogenase (ADH) bei <i>Drosophila</i> -Arten	
	c) polymorphe Loci mit einem häufigen und mehreren seltenen Allelen, z.B. Xanthine-dehydrogenase (XDH) bei <i>Drosophila pseudoobscura</i>	d) polymorphe Loci mit häufigen und seltenen Allelen, z.B. Esterase-6 und Xanthine-dehydrogenase (XDH) bei <i>D. melanogaster</i>	

Allozympolymorphismen können durch verschiedene Formen der natürlichen Selektion balanciert werden, u.a. durch Heterozygotenvorteil: haben Heterozygote eine höhere Fitness als die beiden jeweiligen Homozygoten, bleiben beide Allele in der Population erhalten (FUTUYMA, 1990). Nach LEWONTIN (1985) kann Heterozygotenvorteil allein jedoch einen Polymorphismus mit mehr als 6 bis 7 Allelen nicht balancieren: Die Heterozygotenfrequenz wird (auch bei identischen Allelhäufigkeiten) in Abhängigkeit von der Allelzahl schnell so groß, dass sie durch weitere hinzukommende Allele in einem zunehmend geringerem Ausmaß ansteigt. “*Even when all heterozygotes are more fit than all homozygotes, the proportion of fitness arrays that will lead to a stable, feasible equilibrium of more than 6 or 7 alleles is vanishingly small.*” (LEWONTIN et al., 1978). Lewontin vermutet, dass bei Loci mit mehr als 6 bis 7 Allelen weitere Faktoren, z.B. frequenzabhängige und räumlich variierende Selektion diesen Polymorphismus balancieren. Als Hinweis wertet er u.a. die Tatsache, dass an extrem polymorphen Loci die Allelhäufigkeiten nicht gleichmäßig verteilt sind, sondern stets häufigere und seltenere Allele auftreten.

In Kongruenz mit Lewontins Modell betonen andere Autoren, dass eine Voraussetzung großer genetischer Variabilität mit mehreren seltenen Allelen ist, dass diese Allele für ihre Träger nicht nachteilig sind (z. B. WRIGHT, 1948; LEBERG, 1992). Im anderen Fall müsste es durch Selektion schnell zum Verlust gerade der seltenen Allele kommen. - Dass die relativ seltenen Allele auch bei *Carabus granulatus* keinen Selektionsnachteil bedingen, kann aus den vorliegenden Daten indirekt gefolgert werden: Im Gehegeexperiment wurde das Verhalten von Trägern seltener (Gehegebestand B) und häufiger (Gehegebestand A) Allele verglichen. Konsistente Verhaltensunterschiede zwischen den beiden Gehegebeständen wurden nicht beobachtet.

Es ist auf Grund unserer Feldbeobachtungen nicht auszuschließen, dass bei *Carabus granulatus* schwache räumlich und/oder zeitlich variierende Selektion den GPI-Polymorphismus balanciert: d. h. dass räumlich und zeitlich instabile lokale Differenzierungsmuster mit umweltabhängigen Fitnessunterschieden zwischen den individuellen Genotypen korrelieren. Beide Phänomene – sowohl räumlich und zeitlich instabile

Differenzierungsmuster als auch veränderliche Fitnessunterschiede – sind beobachtet worden (vgl. Kap. 3.1. sowie 3.2.). Eine Zusammenstellung der Ergebnisse, die die These eines derart balancierten Polymorphismus stützen, findet sich am Ende dieses Kapitels.

Arbeiten, in denen die Anzahl der Allele pro Locus in Zusammenhang mit möglichen Selektionswirkungen diskutiert wird, sind selten. EWENS (1972); LI (1978) und WATTERSON (1978) führten mathematischen Analysen über den Zusammenhang zwischen Heterozygotiegrad und Selektionskoeffizienten für unterschiedliche Allelanzahlen (und Populationsgrößen) durch, die später als Ewens-Watterson-Test auf Neutralität bezeichnet wurden. Der Test wurde u.a. angewendet von KEITH et al. (1985), POTTS & WAKELAND (1990), HEDRICK (2006) sowie DHUYVETTER et al. (2007). Der Ewens-Watterson-Test erfordert umfangreiche Simulationen; eine einfache Übertragung auf unsere Daten ist nicht möglich. Auch wird die Aussagekraft des Ewens-Watterson-Test in Frage gestellt (SPERLICH, 1988). - Nach LEBERG (1992) und RICHMAN (2000) geben Frequenzunterschiede zwischen lokalen Populationen relevante Hinweise auf den Einfluss von Selektion: während die Frequenz seltener Allele mit größerer Wahrscheinlichkeit durch Drift-Ereignisse verändert wird, kann Selektion sowohl auf häufige als auch auf seltene Allele einwirken. In großräumigen und individuenreichen Metapopulationen, die aus zahlreichen relativ instabilen lokalen Populationen bestehen, sollten seltene Allele auf Dauer durch Drift verloren gehen, es sei denn sie verschaffen ihren Trägern – zumindest gelegentlich – einen Vorteil. „*Selection capable of maintaining many alleles in populations necessarily involves some type of rare allele advantage*“ (RICHMANN, 2000).

Tab. 31: Allelhäufigkeiten am Gpi-Locus in westfälischen Aufsammlungen von *Carabus granulatus*

Allel	Untersuchungs- gebiet Koepe 91/92 - 98/99		Urenberg 96/97		Wolbecker Tiergarten 97/98		Rieselfelder 97 · 98		Haus Göttendorf 91/92 ¹		Haus Lindhövel 91/92 ¹		Große Uphoff 91/92 ¹		Berenbrocks Busch 91/92 ¹		Schenkings- kotten 91/92 ¹	
	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.
0,69	6 (0,003)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 (0,007)	0	0	0	0	0	3 (0,041)	
0,76	89 (0,049)	1 (0,012)	7 (0,028)	9 (0,040)	4 (0,048)	3 (0,029)	4 (0,030)	5 (0,066)	1 (0,013)									
0,79	12 (0,007)	0	5 (0,020)	1 (0,004)	2 (0,024)	0	1 (0,007)	0	0									
0,84	54 (0,030)	1 (0,012)	3 (0,012)	2 (0,008)	2 (0,024)	3 (0,029)	4 (0,030)	0	2 (0,027)									
0,86	400 (0,224)	18 (0,230)	46 (0,184)	59 (0,263)	18 (0,219)	13 (0,128)	35 (0,265)	11 (0,146)	15 (0,208)									
0,88	6 (0,003)	0	0	0	0	0	1 (0,007)	0	0									
0,91	31 (0,017)	3 (0,038)	11 (0,044)	0	2 (0,024)	1 (0,009)	3 (0,022)	0	4 (0,055)									
0,93	210 (0,117)	7 (0,089)	25 (0,100)	9 (0,040)	10 (0,121)	17 (0,168)	13 (0,098)	14 (0,186)	4 (0,055)									
0,94	144 (0,080)	3 (0,038)	21 (0,084)	13 (0,058)	7 (0,085)	15 (0,148)	7 (0,053)	2 (0,026)	11 (0,152)									
0,98	29 (0,016)	4 (0,051)	7 (0,028)	5 (0,022)	1 (0,012)	0	2 (0,015)	2 (0,026)	0									
1,00	302 (0,169)	17 (0,217)	48 (0,192)	57 (0,254)	15 (0,182)	28 (0,277)	31 (0,234)	16 (0,213)	15 (0,208)									
1,02	64 (0,035)	1 (0,012)	10 (0,040)	5 (0,022)	3 (0,036)	3 (0,029)	4 (0,030)	3 (0,040)	1 (0,013)									
1,05	47 (0,026)	0	6 (0,024)	2 (0,008)	4 (0,048)	1 (0,009)	4 (0,030)	5 (0,066)	2 (0,027)									
1,07	222 (0,124)	12 (0,153)	38 (0,152)	29 (0,129)	8 (0,097)	9 (0,089)	10 (0,075)	11 (0,146)	10 (0,138)									
1,09	32 (0,017)	0	3 (0,012)	2 (0,008)	1 (0,009)	0	0	1 (0,013)										
1,13	132 (0,073)	9 (0,115)	20 (0,080)	31 (0,138)	5 (0,060)	7 (0,069)	12 (0,090)	6 (0,080)	3 (0,041)									
1,18	1 (0,001)	1 (0,012)	0	0	1 (0,012)	0	0	0	0									
1,19	3 (0,002)	1 (0,012)	0	0	0	0	0	0	0									
N_a	1784	78	250	224	82	101	132	75	72									

N_a gibt die Anzahl der Allele; abs.: absolute Allelhäufigkeit, rel.: relative Allelhäufigkeit

¹ Daten nach REIMANN (1993): Das von Reimann (insgesamt nur) zweimal nachgewiesene Allel 0,92 wurde hier nicht berücksichtigt.

In den meisten der untersuchten *Carabus granulatus*-Aufsammlungen aus Westfalen fehlten einzelne Allele (Tab. 31). Dies könnte eine Folge zu kleiner Stichproben gewesen sein (die Anzahl der in einer Aufsammlung nicht nachgewiesenen Allele regressiert signifikant negativ gegen die Größe einer Aufsammlung; $p = 0,0122$), kann aber auch auf Driftereignissen in den einzelnen „breeding units“ beruhen. In größeren Stichproben (z. B. im „Untersuchungsgebiet Koepe“) wurden alle 18 überhaupt nachgewiesenen Allele gefunden. Den Ansätzen LEBERGS (1992) und RICHMANNs (2000) folgend kann damit Selektion für die seltenen Gpi-Allele nicht a priori ausgeschlossen werden. In einem Populationsmodell (Abb. 32 in Kap. 4.3.) werden wir jedoch zeigen, dass auch der Erhalt relativ vieler und relativ seltener GPI-Varianten die Folge einer ausgeprägten Metapopulations- und Migrationsdynamik sein könnte.

Zu (2.) Bei den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe wurden mehrere signifikante kleinräumige und zeitliche (instabile) Differenzierungen am Gpi-Locus gefunden (Kap. 3.1.; Abb. 7/8). Kleinräumige genetische Differenzierungen wurden bei Carabidenarten mehrfach beobachtet, z.B. bei fünf Arten der Gattung *Cicindela* (Sandlaufkäfer) von FOSTER & KNOWLES (1990); bei *Carabus auronitens* von TERLUZZI (1991), WENZLOKAT (1994), NIEHUES (1995), NIEHUES et al. (1996); REIMANN et al. (2002), DREES (2003), bei *Carabus punctatoauratus* von ASSMANN & WEBER (1997); bei *Carabus arcensis* von BODENBERGER (1999); bei *Poecilus lepidus* von PERSIGHEHL (1999); bei *Carabus irregularis* von SENDKER (1999); bei *Carabus lineatus* von LÜTKE HÜNFELD (2001); bei *Carabus nemoralis* und *Carabus problematicus* von BROUAT et al. (2003); bei *Pterostichus oblongopunctatus* von LIEPOLD (2003); bei *Abax parallelepipedus* von KELLER & LARGIADER (2003). Für Blattkäfer wurden kleinräumige Differenzierungen von DE JONG et al. (2001) bei *Phyllotreta nemorum* sowie von RANK (1992) bei *Chrysomela aeneicollis* nachgewiesen. Die zitierten Autoren können Selektion als Ursache der Differenzierung nicht sicher ausschließen, halten sie aber für unwahrscheinlich.

Sind die zeitlichen und kleinräumigen Allelhäufigkeitsunterschiede, die im Untersuchungsgebiet Koepe nachgewiesen wurden, allein eine Folge des Vorkommens bzw. Fehlens seltener Allozyme in den einzelnen Aufsammlungen bedingt? Diese Möglichkeit kann ausgeschlossen werden (a - c). – (a) Nach Chi-Quadrat-Zerlegungstests waren 11 der insgesamt 18 nachgewiesenen Allozyme an der Entstehung der Unterschiede beteiligt, nämlich die Allozyme 0,79; 0,84; 0,88; 0,91; 0,93; 0,94; 0,98; 1,00; 1,07; 1,09; 1,19. Es finden sich in dieser Gruppe Allozyme, die in Westfalen stetig mit relativ großer Häufigkeit nachgewiesen wurden, darunter die Allozyme 1,00 und 1,07: Das Allozym 1,00 ist in einem Fall, das Allozym 1,07 in sieben Fällen mit einem hohen Anteil am Gesamt-Chi-Quadrat maßgeblich an der Entstehung der Allelhäufigkeitsunterschiede beteiligt. – (b) Einige der relativ seltenen Allozyme waren in keinem Fall an der Entstehung signifikanter Allelhäufigkeitsunterschiede beteiligt, z.B. die Allozyme 0,69 und 1,18. – (c) Der angewendete statistische Test (Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor) zeigt signifikante Testergebnisse nur dann an, wenn die Stichproben unterschiedlichen Grundgesamtheiten angehören (um die Testvoraussetzungen zu erfüllen, wurden Allozyme mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst).

Als Ursache für selektionsunabhängige kleinräumige Differenzierungen wird vor allem Drift nach Unterbrechung des Genflusses als Folge von Habitatfragmentierung vermutet, wie sie insbesondere bei stenöken Arten mit eingeschränkter Migrationskapazität wirk-

sam wird. Vor allem wenn die relictären Habitatflächen und damit die Populationen relativ klein sind, kann schnell und effektiv Drift wirksam werden. Dies haben für Carabiden-Arten z. B. RASPLUS et al. (2000), ASSMANN & GÜNTHER (2000) und ASSMANN & JANSSEN (1999) dokumentiert.

Bei euryöken Arten, wie z.B. *Carabus granulatus*, bzw. bei Arten mit großem Migrationspotential erfordern kleinräumige Differenzierungen differenziertere Erklärungen (VELIZ et al., 2006; WAPLES, 1998). EANES & KOEHN (1978) vermutet, dass dann Selektion an einzelnen Loci eine entscheidende Rolle spielt. Andererseits machen PREMOLI et al. (2001) darauf aufmerksam, dass auch weit verbreitete Arten in distinkte lokale Gruppen zerfallen können, in denen es durch Drift zu Differenzierungen kommen kann. In Kap. 4.3. wird diskutiert, dass auch bei der untersuchten Art *Carabus granulatus* (zeitlich befristete) Fragmentierungen der relativ großen, individuenreichen Metapopulationen in kleine lokale Reproduktionseinheiten wirksam werden könnten. Hier soll zunächst die Verwendung von F_{ST} -Werten als ein quantitatives Maß für Differenzierungen diskutiert werden (zur Aussagekraft von F_{ST} -Werten vgl. WHITLOCK 1992, 2004; BEAUMONT, 2005).

Die für die *Carabus granulatus*-Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe ermittelten F_{ST} -Werte waren in drei Jahren (94/95; 95/96 sowie 97/98) signifikant von Null verschieden, aber - wie für eine euryöke, weit verbreitete Art zu erwarten - relativ klein: sie variierten zwischen 0,0041 und 0,0203. Ähnlich niedrige F_{ST} -Werte wurden von DESENDER et al. (2005) bei *Abax ater*-Populationen im Stadtgebiet von Brüssel gemessen ($F_{ST} = 0,0119^{**}$). Nach WARD et al. (1992) beträgt der durchschnittliche F_{ST} -Wert bei Insekten $0,097 \pm 0,015$; HSIAO (1989) errechnete einen durchschnittlichen F_{ST} -Wert für 30 Käferarten von 0,103. BROUAT et al. (2003, 2004) verglichen die genetische Differenzierung der als euryök eingestuften Art *Carabus nemoralis* und des waldbundenen Spezialisten *Carabus punctatoauratus* in Aufsammlungen von denselben Untersuchungsflächen an Hand von Mikrosatelliten-Polymorphismen. Die F_{ST} -Werte sind erwartungsgemäß bei der euryöken Art deutlich kleiner als bei der stenöken Art (Kap. 3.1.7.). Hohe F_{ST} -Werte sind insbesondere bei stenöken Arten mit diskontinuierlicher Verbreitung zu erwarten, z. B. bei Höhlentieren (KANE et al., 1992) und Wattbewohnern (DHUYVETTER et al., 2005²; weitere Beispiele s. bei WHITLOCK, 2004).

Räumliche Differenzierungen können auf das isolation-by-distance-Modell nach WRIGHT (1932) zurückgeführt werden. Das Modell beschreibt den Zusammenhang zwischen der Differenzierung von Populationen und ihrer geografischen Distanz. Es wurde entwickelt, um genetische Differenzierungen in kontinuierlich besiedelten Habitaten deuten zu können und geht von selektionsneutralem Verhalten der genetischen Marker aus. Genetische Differenzierung ist nach diesem Modell das Resultat eines limitierten Genflusses: die F_{ST} -Werte werden umso größer, je größer die geografische Distanz ist. Innerhalb Westfalens zeigen die für *Carabus granulatus* ermittelten F_{ST} -Werte jedoch keinen Zusammenhang zwischen genetischer Differenzierung und geografischer Distanz an (Abb. 9). Auch in Clusteranalysen werden die Aufsammlungen unabhängig von ihrer geografischen Lage gruppiert (Abb. 10).

Die gemessenen F_{ST} -Werte können nicht zur Abschätzung einer möglichen Selektionswirkung herangezogen werden: um den Lewontin-Krakauer-Test durchzuführen, hätten mehrere polymorphe Loci untersucht werden müssen (LEWONTIN & KRAKAUER, 1973; BEAUMONT & BALDING, 2004; DHUYVETTER et al., 2004; BEAUMONT, 2005).

Carabus granulatus zeichnet sich durch ein relativ großes Ausbreitungspotential aus: (REIMANN, 1993). Die Imagines sind in der Regel flugunfähig, gelegentlich treten aber makroptere Individuen auf (OERTEL, 1924; MATALIN, 2003). ZALEWSKI (2004) stellte bei Untersuchungen in Polen einen Anteil makropterer Individuen zwischen 0 – 29% fest (Mittelwert 8,9%). Nach TURIN (2000) war *Carabus granulatus* die erste Carabus-Art, die neu eingedeichte Polder am Ijsselmeer besiedelte. Nach ihrer Einschleppung in Nord-Amerika (LINDROTH, 1961) wurde *Carabus granulatus* in Neuschottland (Kanada) rasch häufig (LARSON & LANGOR, 1982). PENEV & TURIN (1994) untersuchten das Vorkommen von Carabus-Arten in Europa. Während die meisten Arten nur in ein oder zwei geografischen Zonen vorkommen, ist *Carabus granulatus* als eine von vier der insgesamt 41 untersuchten Carabus-Arten, in fast allen Zonen verbreitet. Möglicherweise bedingen die große Ausbreitungsfähigkeit der Art und die stetige Verfügbarkeit geeigneter Habitats, dass keine großräumigen genetischen Differenzierungen evolvierten. Für einen starken Genfluss spricht auch die geringe Unterartendifferenzierung: BREUNING (1932) unterscheidet nur vier Unterarten - eine im Vergleich zur Größe des natürlichen Verbreitungsgebietes der Art (von Europa bis Japan) auffällig geringe Anzahl.

Welche Faktoren aber könnten instabile kleinräumige Differenzierungen verursachen, wie wir sie im Untersuchungsgebiet Koepe beobachtet haben? Diese Differenzierungen folgen keinem erkennbaren Muster in Raum und Zeit (Abb. 7/8). Die Wirksamkeit strenger und/oder gerichteter Selektion erscheint unwahrscheinlich: in diesem Fall sollten die Differenzierungsmuster zeitlich stabiler sein. Der Einfluss von schwachen Selektionskräften wechselnder Richtung kann auf Grund unserer Daten allerdings nicht ausgeschlossen werden.

HINSCH & ASSMANN (2002) zeigten in einem individuenbasierten Computermodell, dass auch bei (relativ schwachem) Genfluss genetische Differenzierungsmuster über geringe geographische Distanzen ohne Einwirken von Selektion entstehen können. Für *Carabus granulatus* sind Prozesse, die zu einer Abschwächung des Genflusses führen könnten, bisher unbekannt. Es ist allerdings möglich, dass trotz der breiten ökologischen Nische der Art und des gelegentlichen Auftretens geflügelter Individuen die Ausbreitungsfähigkeit in bestimmten Entwicklungsstadien, z. B. während der präimaginalen Entwicklung, stark eingeschränkt ist. Zuchtversuche haben enge Ansprüche an die Nahrungsqualität während der Larvalentwicklung von *Carabus granulatus* angezeigt (KÜHNE, 1998). Auch Art und Dauer der landwirtschaftlichen Nutzung des Habitats könnten kurzfristige Fragmentierungen in lokale Klein-Gruppen („breeding units“) hervorrufen (vgl. dazu unser Populationsmodell in Abb. 32, Kap. 4.3.)

Der Einfluss von Habitatfragmentierungen auch bei euryöken Arten, wird von mehreren Autoren betont: SCHMUKI et al. (2006) zeigten, dass durch Habitatfragmentierung auch bei "common und robust insects" nach 10 - 15 Generationen genetische Differenzierungen auftreten können. DESENDER et al. (2005) untersuchten die genetische Differenzierung der Arten *Abax ater* und *Pterostichus madidus* im Stadtgebiet von Brüssel und Birmingham. Sie fanden signifikante kleinräumige Differenzierungen innerhalb der Stadtgebiete, die sie im Wesentlichen auf Habitatfragmentierung zurückführen. In der Regel sollten sich stenöke und euryöke Arten allerdings in der Stabilität selektionsneutraler genetischer Differenzierungen unterscheiden. Bei euryöken Arten sollten sie zeitlich instabiler sein, weil sie durch relativ hohe Migrationsraten relativ schnell wieder ausgeglichen werden können. Verhältnisse, die denen bei *Carabus*

granulatus entsprechen, beobachteten WOOD & PULLIN (2002) bei den Schmetterlingsarten *Pyronia tithonus* und *Coenonympha pamphilus*: es besteht kein Zusammenhang zwischen genetischer Differenzierung und geografischer Entfernung, dennoch sind einzelne Aufsammlungen signifikant differenziert. Die Autoren betonen die Bedeutung von Ausbreitungshindernissen und eingeschränkter Habitatverfügbarkeit in der anthropogen geprägten Landschaft.

Zu (3.) Signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurden für vier Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe ges. 91/92; Nord 95/96, Süd 95/96 und Wiemers 96/97; Abb. 7/8) sowie in der weiter entfernten Aufsammlung Wolbecker Tiergarten 97/98 (Kap. 3.1.6.) errechnet. In allen Fällen lag ein Heterozygotendefizit vor, dessen Entstehung durch Selektion (3 A) oder den Wahlund-Effekt (3 B) bedingt sein könnte (FUTUYMA, 1990).

Zu (3 A): Selektion verursacht ein Heterozygotendefizit, wenn die Heterozygoten einem Selektionsnachteil ausgesetzt sind. Ein Heterozygotennachteil am Gpi-Locus erscheint bei *Carabus granulatus* wegen der Vielzahl der Allele und der damit verbundenen relativen Seltenheit homozygoter Tiere unwahrscheinlich. Auch bei anderen Arten wurde ein Heterozygotennachteil an diesem Locus nicht beobachtet, während andererseits Heterozygotenvorteil z.B. bei *Colias* (WATT et al., 1983) belegt ist.

Zu (3 B): Nei definiert den Wahlund-Effekt wie folgt: „*If a population is subdivided into many breeding units, the frequency of homozygotes tends to be higher than the Hardy-Weinberg proportion. This property was first noted by Wahlund and is called Wahlund's principle.*“ (NEI & KUMAR, 2000; S. 237, s. auch SPERLICH, 1988; S. 87 ff.). Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung als Folge eines Wahlund-Effektes diskutieren u.a. die folgenden Autoren: WATT et al. (1983) und CARTER & WATT (1988) bei Schmetterlingen der Gattung *Colias*; FERNANDEZ IRIARTE et al. (2002) und MATEUS & SENE (2003) bei (natürlichen) *Drosophila*-Populationen sowie PLUTCHAK et al. (2006) bei der Schneckenart *Crepidula onyx*.

Es ist anzunehmen, dass im Falle der Koepe-Aufsammlungen Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung eine Folge des Zusammenfassens der Nachkommen verschiedener „breeding units“ war (vgl. Kap. 4.3.). Während der jährlichen Reproduktionsphase (im Frühjahr) könnten sich nah benachbarte, aber relativ isolierte Fortpflanzungsgemeinschaften bilden, in denen Drift zu genetischen Differenzierungen führt. Vereinigen sich mehrere differenzierte Gruppen in demselben Winterquartier, kann eine Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung resultieren (vgl. dazu das Populationsmodell in Kap. 4.3.). Dieser Fall entspricht der Zusammenfassung mehrerer „breeding units“ in einer Aufsammlung. „This phenomenon occurs when an area is sampled as a single population but is actually composed of two or more distinct populations, which are differentiated and have little or no gene flow between them.“ (LOWE et al., 2004).

Tab. 32: F_{ST} -Werte verschiedener Arten unter besonderer Berücksichtigung von Carabiden, von GPI als untersuchtem Marker sowie von kleinräumigen Differenzierungen (siehe Hinweise unter der Tabelle)

Art	F_{ST} -Wert und Signifikanz	genetischer Marker	Entfernung zwischen den Fundstellen ¹	Quelle
<i>Carabus granulatus</i>	0,0041 bis 0,0203	GPI	< 250 m (Tab.2)	Untersuchungen im Wald Koepe in dieser Arbeit (Kap.3.1)
<i>Carabus auronitens</i> (Frankreich)	1.) 0,001 2.) 0,067	GPI	1.) 53 km (Cevennen) 2.) 4 km (Loire)	REIMANN, 1999 REIMANN et al., 2002
<i>Carabus auronitens</i> (Münsterland)	0,0414 sig.	Esterase	390 m	DREES, 2003
<i>Carabus punctatoauratus</i>	0,015 *	GPI	ca. 10 km	ASSMANN & WEBER, 1997
<i>Carabus punctatoauratus</i>	0,017 **	Mikrosatelliten	450 m – 13,6 km	BROUAT et al., 2003
<i>Carabus glabratus</i>	0,130 ***	GPI	ca. 150- 200 km	ASSMANN & GÜNTHER, 2000
<i>Carabus solieri</i>	0,110 sig	Microsatelliten	ca. 5 km	RASPLUS et al., 2000
<i>Carabus nemoralis</i>	0,033 sig.	11 Enzyme, darunter GPI	ca. 4 km	BUTTERWECK, 1998
<i>Carabus nemoralis</i>	0,008 **	Mikrosatelliten	450 m – 13,6 km	BROUAT et al., 2003
<i>Carabus nitens</i>	0,101	mehrere Enzyme, darunter GPI	1 km – 16 km	ASSMANN & JANSSEN, 1999
<i>Carabus hemprichi</i>	0,043	22 Enzyme, darunter GPI	200 m	PAVLICEK & NEVO, 1996
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,028 n.s.	10 Enzyme darunter GPI	ca. 4 km	BUTTERWECK, 1998
<i>Abax ater</i>	1) 0,0119 ** 2) 0,0322 **	4 Enzyme, GPI monomorph	1) Brüssel 2) Birmingham	DESENDER et al., 2005
<i>Poecilus lepidus</i>	0,034	GPI	ca. 30 km	PERSIGHEHL, 1999
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,031 sig.	13 Enzyme, darunter GPI	ca. 4 km	BUTTERWECK, 1998
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,001 n.s.	GPI	ca. 6 km	LIEPOLD, 2003

<i>Pterostichus madidus</i>	1) 0,0056 * 2) 0,0106 *	4 Enzyme, darunter GPI	1) Brüssel 2) Birmingham	DESENDER et al., 2005
<i>Pogonus chalceus</i>	0,021*	GPI	ca. 600 km	DHUYVETTER et al., 2004
<i>Agonum ericeti</i>	0,041***	GPI	ca. 50 km	DE VRIES, 1996
<i>Pterostichus lepidus</i>	0,108***	GPI	ca. 50 km	DE VRIES, 1996
<i>Bolitophagus reticulatus</i>	1.) 0,055 2.) 0,013	GPI	1.) max. 4,4 km 2.) max. 1,84km	KNUTSEN et al., 2000
<i>Agonum elongatulum</i>	0,003	17 Enzyme, darunter GPI	400 km	LIEBHERR, 1988
<i>Agonum decorum</i>	0,08	17 Enzyme, darunter GPI	4100 km	LIEBHERR, 1988
<i>Agonum extensicolle</i>	0,16	17 Enzyme, darunter GPI	3600 km	LIEBHERR, 1988
<i>Platynus tenuicollis</i>	0,26	24 Enzyme, darunter GPI	1000 km	LIEBHERR, 1988
<i>Platynus angustatus</i>	0,27	17 Enzyme, darunter GPI	450 km	LIEBHERR, 1988
<i>Phyllotreta nemorum</i> (<i>Chrysomelidae</i>)	a) 0,009 * b) 0,015 n.s.	a) + b) 7 Enzyme, GPI monomorph	a) ca. 1 km b) ca. 600 m	DE JONG et al., 2001

Zu (4.) Im Gehege-Experiment wurde die mögliche adaptive Relevanz des GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* untersucht (Kap. 3.2.), indem der Zusammenhang zwischen dem Gpi-Genotyp und phänotypischen Parametern analysiert wurde: der Fanghäufigkeit (Kap. 3.2.3.2.), der Saisonalität (Kap. 3.2.3.3.), der diurnalen Aktivitätsverteilung (Kap. 3.2.3.4.), der Temperaturabhängigkeit der Fangrate (Kap. 3.2.3.5.) sowie des individuellen Körpergewichtes (Kap. 3.2.3.6.). Es wurden:

- (A) Träger relativ seltener (Gehegebestand B) und relativ häufiger Allele (Gehegebestand A) sowie
- (B) homo- und heterozygote Tiere (Gehegebestand A) miteinander verglichen;
- (C) außerdem wurden in sogenannten „allelbasierten“ Analysen die Allelhäufigkeiten in Kohorten, die sich hinsichtlich der untersuchten phänotypischen Parameter (vgl. oben) unterschieden, mit Hilfe von Brandt-Snedecor-Tests bzw. für die Analyse der Gewichtsdaten mittels ANOVA-Statistik verglichen (die Gehegebestände A und B wurden getrennt analysiert);

- (D) in sogenannten „laufweitenbasierten“ Analysen wurde die kontinuierliche Veränderung individueller Parameter in Abhängigkeit von der Laufweite der GPI-Varianten mit Hilfe von Regressionsanalysen analysiert (die Gehegebestände A und B wurden getrennt analysiert).

Zu (4A): Es wurden gelegentliche, zeitlich instabile Unterschiede zwischen den Trägern relativ seltener (Gehegebestand B) und den Trägern relativ häufiger Allele (Gehegebestand A) gefunden (Kap. 3.2.5.). Allerdings waren Unterschiede jeweils nur bei einem Geschlecht bzw. nur in einem Jahr ausgebildet. Ein regelhaft unterschiedliches Verhalten, das zum Beispiel auf eine unterschiedliche Umwelttoleranz der beiden Tierkohorten deuten würde, wurde nicht beobachtet.

Zu (4B): Es wurden Hinweise auf mögliche Unterschiede zwischen den am Gpi-Locus homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A gefunden (Kap. 3.2.5.). 1997 und 1998 hatten Homo- und Heterozygote ein unterschiedliches Aktivitätsniveau: 1997 waren die Homozygoten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur etwas stärker aktiv; 1998 waren dagegen die Heterozygoten stärker aktiv, und zwar während des Tages unter allen untersuchten Temperaturbedingungen und in der Nacht bei durchschnittlicher Temperatur. Die Unterschiede scheinen durch variierende Unterschiede im Aktivitätsniveau der Homo- und Heterozygoten bedingt gewesen zu sein, wie auch Vergleiche der relativen Fangraten (Kap. 3.2.3.2.) und Vergleiche der Länge der individuellen Saison (Kap. 3.2.3.3.) ergaben. Welche Bedingungen dazu führen, dass diese Unterschiede auftraten, blieb unklar. Ein gelegentlich auftretender Heterozygotenvorteil kann nicht ausgeschlossen werden.

Zu (4C) Bei Zusammenfassung der Gehegebestände A und B wurden Unterschiede zwischen Tierkohorten mit unterschiedlicher allelischer Ausstattung hinsichtlich phänotypischer Parameter gefunden (Zusammenfassung in Kap. 3.2.5.). Es wurden jedoch keine Allele detektiert, die das Verhalten der Tiere vorhersagbar bestimmten.

Zu (4D) RIDDOCH (1993) formulierte die Hypothese, dass im Elektrophoresegel relativ weit zur Anode laufenden GPI-Varianten vor allem in Populationen auftreten, die unter relativ extremen Umweltbedingungen leben (Kap. 3.2.). Da das Enzym eine zentrale Stellung im Energiestoffwechsel einnimmt (WATT, 1983), sollte insbesondere die Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität den vermuteten Zusammenhang zeigen. Die Analysen lieferten jedoch keine überzeugenden Hinweise auf einen Zusammenhang im Sinne der Hypothese Riddochs. Lediglich ein phänotypischer Parameter, die Länge der individuellen Saison der Weibchen im Frühjahr 1997, regressierte signifikant positiv auf die GPI-Laufweite. Auch BRENDONCK et al. (2000) schließen nach Untersuchungen an der Krebsart *Branchipodopsis wolffi* Selektion am Gpi-Locus aus: „*It is very unlikely that the measured correlation between average pool temperature and allele frequency at three loci (GPI, PGM, AAT) at the same time is the result of selection, as this association is usually only manifested at the Gpi locus (RIDDOCH, 1993). ... Our data suggest that persistent stochastic events and limited effective longrange dispersal appear to dominate genetic differentiation among populations.*“ Wir fanden in der Literatur nur eine weitere Bestätigung für den von Riddoch postulierten Zusammenhang zwischen GPI-Laufweite und Umweltparametern: nach SZAROWSKA et al. (1998) sind bei einer Schneckenart der Gattung *Bythinella* Individuen mit relativ weit laufenden GPI-Varianten in Habitaten mit vergleichsweise ungünstigen Umweltbedingungen relativ häufig.

Die Ergebnisse (A – D) geben keine eindeutigen Hinweise auf die Wirksamkeit von Selektion: Es wurden weder bestimmte Allele noch bestimmte Genotypen detektiert, deren Verhalten sich regelhaft unterschied. Vielmehr offenbarten die Gehegeexperimente ein Spektrum verschiedener Allele, die für gelegentliche Unterschiede individueller Parameter verantwortlich sein könnten. Möglicherweise ist die allelische Vielfalt am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* zu groß, als dass in den durchgeführten Gehegeexperimenten statistisch konsistente Unterschiede hätten ermittelt werden können. Die gefundenen, sporadisch auftretenden Unterschiede zwischen genetisch differierenden Kohorten geben am ehesten Hinweise auf einen balancierten Polymorphismus, bei dem die begünstigten Genotypen in Abhängigkeit von den aktuellen Umweltbedingungen wechseln.

Schlussfolgerungen

Gerichtete Selektion am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* war in den Untersuchungs-jahren im Untersuchungsgebiet Koepe nicht erkennbar: die Allelhäufigkeiten variierten in Zeit und Raum ungerichtet. Auch im Gehegeexperiment Rieselfelder wurden keine Hinweise auf ein konsistent unterschiedliches Verhalten einzelner Genotypen gefunden. Wir halten es für unwahrscheinlich, dass am Gpi-Locus der untersuchten Art überhaupt gerichtete Selektion wirksam wird, da die Allelzahl in allen Populationen groß ist und Hinweise auf langfristige Veränderungen der Allelhäufigkeiten nicht vorliegen. SACCHERI & HANSKI (2006) vermuten, dass schwache Selektion in lokalen Gruppen einer strukturierten Metapopulation auftritt, starke Selektion dagegen die gesamte größere Einheit betrifft. Auch unsere Befunde können allenfalls als Hinweise auf schwache (balancierende, quasi-neutrale Selektion im Sinne Kimuras; SPERLICH, 1988) Selektion interpretiert werden, die sich in gelegentlichen räumlichen und zeitlichen Veränderungen der Allelfrequenzen in lokalen Gruppen manifestiert. Darauf weisen folgende Befunde:

- (A.) Nach der Balance-Hypothese kann die genetische Variabilität in lokalen Populationen hoch sein. Dies ist bei *Carabus granulatus* der Fall: sein Polymorphismus zeigt graduelle Abstufungen der Häufigkeit zahlreicher Allozyme.
- (B.) Balancierende Selektion ist vor allem bei Enzymen zu erwarten, die – wie GPI – eine wichtige Rolle im Stoffwechsel spielen (WHEAT et al., 2006).
- (C.) Die beobachteten zeitlichen und räumlichen Veränderungen der Allelhäufigkeiten betreffen verschiedene Allele.
- (D.) Die zeitlichen und räumlichen Differenzierungen am Gpi-Locus sind instabil (nach Untersuchungen an Aufsammlungen aus dem Winterquartier im Untersuchungsgebiet Koepe).
- (E.) Sowohl nah benachbarte Aufsammlungen als auch Aufsammlungen aus einem größeren Gebiet clustern zufällig.
- (F.) Die beobachteten Unterschiede im Verhalten zwischen Tierkohorten mit unterschiedlicher genetischer Ausstattung am Gpi-Locus waren zeitlich instabil (nach den Gehegeexperimenten im Untersuchungsgebiet Rieselfelder).

Balancierende Selektion zeigt die Merkmale schwacher Selektion. Schwache Selektion nachzuweisen, ist schwierig. Bereits WRIGHT (1931, 1948) und KIMURA (1954, 1989) wiesen darauf hin, dass balancierende Selektion die gleichen Differenzierungsmuster wie Drift erzeugen kann. LEWONTIN (1974) kommt zu dem Schluß: „*Fluctuating selection intensities on very large populations can generate gene frequency distributions that are indistinguishable from those expected for a neutral locus exposed to random drift resulting from finite population size*“. Es ist nicht möglich, statistisch zu prüfen, ob Veränderungen von Allelhäufigkeiten durch Zufallsereignisse oder adaptive Prozesse bedingt sind (LEWONTIN, 1985). Auch bezüglich des gefundenen zeitlichen und räumlichen Differenzierungsmuster sowie der sporadisch auftretenden Verhaltensunterschiede kann nicht sicher auf das Wirksamwerden balancierender Selektion geschlossen werden. Aus diesem Grunde versuchen wir, bei der Entwicklung eines Populationsmodells im folgenden Kapitel ausschließlich von Drift-Ereignissen auszugehen.

4.3. Ein Populationsmodell für *Carabus granulatus*: „chaotic genetic patchiness“ ?

Es wird für *Carabus granulatus* ein Populationsmodell entwickelt (Abb. 32), das im Folgenden vorgestellt und diskutiert wird. Mit Hilfe des Modells kann allein durch Driftereignisse die Entstehung kleinräumiger und zeitlich instabiler Allelhäufigkeitsunterschiede sowie die Entstehung von Abweichungen der Genotypenfrequenzen von einer Gleichgewichts-Verteilung erklärt werden. Es wird also postuliert, dass sich der Gpi-Locus quasi-selektionsneutral verhält. Das Populationsmodell gliedert sich in die Punkte I bis VII:

- I. Das Modell geht von einer mehr oder weniger homogenen Verteilung der *Carabus granulatus*-Individuen auf landwirtschaftlich genutzten Flächen im Frühjahr x aus.
- II. Die Reproduktion auf diesen Flächen ist nur punktuell erfolgreich: es bilden sich isolierte, punktuell verteilte Fortpflanzungsgemeinschaften (breeding units), die aus relativ wenigen erfolgreich reproduzierenden Individuen bestehen, im Extremfall nur aus einem Pärchen. Bei der Formierung individuenarmer Fortpflanzungsgemeinschaften wird genetische Drift wirksam: die breeding units können sich hinsichtlich der Allelfrequenzen an polymorphen Loci unterscheiden.
- III. Im Spätsommer schlüpfen die Nachkommen der punktuell verteilten breeding units. Die Anzahl der von den einzelnen lokalen Gruppen produzierten Jungtiere kann relativ groß sein.
- IV. Die Aktionsradien der Larven und frisch geschlüpften (noch nicht ausgereiften) Jungtiere sind relativ klein: die Jungtiere benachbarter breeding units durchmischen sich nur zum Teil, im Extremfall bleiben auch die Jungtiere punktuell verteilter Fortpflanzungsgemeinschaften isoliert.
- V. Im Herbst orientieren sich die (ausgereiften) Jungtiere in Richtung des nächst gelegenen Waldes (oder einer Hecke) und suchen dort Winterquartiere auf. Die Überwinterungsgemeinschaften bestehen aus den Nachkommen einzelner oder einiger weniger breeding units.

- VI. Im Frühjahr des Jahres X + 1 verlassen die Tiere ihre Winterquartiere und migrieren auf benachbarte Kulturflächen. Dabei kommt es wieder zu einer mehr oder weniger homogenen Durchmischung der Überwinterungsgemeinschaften.
- VII. Erneut ist die Reproduktion nur punktuell erfolgreich. Die Verteilung der Stellen, an denen die Tiere erfolgreich reproduzieren, weicht von denen im vorausgehenden Frühjahr mehr oder weniger stark ab.

Das Populationsmodell geht davon aus, dass sich innerhalb einer Metapopulation individuenarme reproduktive Gruppen bilden, in denen genetische Drift wirksam wird. Die entstehenden genetischen Abweichungen sind z. T. noch in den Überwinterungsgemeinschaften nachweisbar. Offenbar durchmischen sich jedoch die adulten Individuen in jedem Frühjahr so stark, dass die Differenzierungen zwischen Nachkommen verschiedener *breeding units* zeitlich instabil sind: selbst in unmittelbar aufeinander folgenden Jahren wurden konstante Differenzierungen nicht beobachtet. Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Aufsammlungen sind nach dem Modell eine Folge davon, dass die genetisch differenzierten Nachkommen verschiedener *breeding units* dasselbe Überwinterungsquartier aufgesucht haben.

Das Populationsmodell geht von mehreren (1 – 5) Voraussetzungen aus, die im Folgenden genannt und diskutiert werden:

- (1.) Adulte *Carabus granulatus*-Individuen reproduzieren in der Regel nur einmal; ihre Überlebenswahrscheinlichkeit ist relativ gering.
- (2.) Der Reproduktionserfolg variiert in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen punktuell sehr stark.
- (3.) Die Zahl der sich entwickelnden Nachkommen pro Weibchen kann relativ groß sein.
- (4.) Die überwiegende Anzahl der Käfer verlässt im Frühjahr den Wald. Die im Frühjahr auswandernden, fortpflanzungsreifen Tiere sind ausbreitungsaktiver als die im Spätsommer schlüpfenden Jungtiere.
- (5.) Die Jungtiere orientieren sich nach Beendigung ihrer postecdysialen Reifungsphase gerichtet auf den nächst gelegenen Wald oder die nächst gelegene Hecke, um dort Überwinterungslager aufzusuchen. Dabei konzentrieren sich die Tiere an geeigneten Stellen (z. B. in verrotteten Bäumen oder Baumstümpfen).

Zu (1.) Es wird angenommen, dass die Mehrzahl der *Carabus granulatus*-Individuen nur an einer Reproduktionsphase teilnehmen. Mehrere Befunde geben Hinweise auf eine relativ kurze (einjährige) Lebensdauer dieser Art: Im Gehegeexperiment „Rieselfelder“ wurde nur vereinzelt das Überleben adulter Tiere beobachtet: Von den 1997 eingesetzten 100 Tieren überlebten drei bis in das folgende Frühjahr; von den 1998 eingesetzten 60 Tieren überlebten 5 (8,3%; vgl. Kap. 3.2.4). Fuellhaas maß in Gehegen am Dümmer durchschnittliche Überlebensraten für *Carabus granulatus* von 18,8% (Gehege I); 7,2% (Gehege II); 0,0% (Gehege III) sowie 1,6% (Gehege IV; jeweils Mittelwerte über drei

Untersuchungsjahre). Auch die Beobachtung, dass *Carabus granulatus*-Populationen relativ große Abundanzschwankungen aufweisen, kann als Hinweis für das Fehlen eines Puffersystems, d.h. als Hinweis auf eine relativ kurze Lebensdauer gewertet werden, z. B. schwankten die Werte in einem der von Fuellhaas errichteten Gehegen (in Gehege I) wie folgt: 1993 139 Ind.; 1994 618 Ind.; 1995 488 Ind. (FUELLHAAS, 2000¹). Auch zwischen nah benachbarten Gehegen stellte der Autor relativ große Abundanzunterschiede im Frühjahr fest, beispielsweise schätzte er die Abundanz in Gehege III im Jahr 1995 auf 282 Individuen und in dem unmittelbar angrenzenden, gleich großen Gehege IV auf 767 Individuen (es wurde die autochthone Population eingehegt). – GRÜM (1967, 1986) untersuchte die Dichte von Carabiden in den Jahren 1956 – 1965 in zwei Waldhabitaten, die sich innerhalb eines mosaikartig strukturierten, größeren Waldgebietes (Kampinos Forest) in der Nähe von Warschau befanden. An Hand der durchschnittlichen Fangzahlen pro Jahr berechnete er die jährlichen Schwankungen der Populationsdichte. Die Schwankungen waren für *Pterostichus niger* und *Carabus arcensis* am höchsten. *Carabus granulatus* folgte an dritter Stelle. Grüm stellte für *Carabus granulatus* variierende Unterschiede sowohl zwischen nah benachbarten (wenige m voneinander entfernten) Flächen als auch im Vergleich unmittelbar aufeinander folgender Untersuchungsjahre fest. – SCHÜTTE (1995) untersuchte die Aktivitätsdichte verschiedener Laufkäferarten in den Jahren 1983 – 1987 auf landwirtschaftlich genutzten Flächen in der „Harzrandmulde“ und maß für *Carabus granulatus* Schwankungen der relativen Anzahl gefangener Tiere um bis zu 60% von Jahr zu Jahr.

Zu (2.) Die Untersuchungen in den Rieselfeldern geben Hinweise auf Unterschiede im individuellen Reproduktionserfolg, die zu kleinräumigen Unterschieden der Reproduktionsrate führen können (2a – 2d): (2a) Im Gehegebestand B kann aus dem Auftreten eines bestimmten Allels bei zwei Jungtieren (Allel 0,94) geschlossen werden, dass Männchen Nr. 73 (Genotyp 0,91 – 0,94) Nachkommen mit mindestens zwei Weibchen hatte. Damit hatte dieses Männchen einen Reproduktionserfolg von mindestens $r = 2,0$; der Reproduktionserfolg der übrigen Männchen betrug im Mittel $r = 0,78$. – (2b) Durch einen Vergleich des Allelbestandes zwischen Jung- und Alttieren kann im Gehegebestand B der Allelbestand der Jungtiere durch die Reproduktion von nur 5 Weibchen und 6 Männchen erklärt werden. Diese fünf Weibchen reproduzierten mit einer durchschnittlichen Rate von $r = 2,6$ (die übrigen 10 Weibchen reproduzierten nicht). – (2c) Das Populationsmodell geht davon aus, dass in punktuell verteilten, individuenarmen breeding units genetische Drift wirksam wird. Auch diese Annahme stimmt mit Beobachtungen an den Gehegepopulationen überein. In Gehege A wurden Jungtiere nur in zwei Fangintervallen gefangen. Bis auf ein Tier wiesen diese Jungtiere den Aushärtungszustand weich oder sehr weich auf. Die Synchronie der Entwicklung in Gehege A könnte dadurch bedingt sein, dass die Jungtiere nur von ein oder zwei Eiablagen abstammten. – Im Gehegebestand B wird die Wirksamkeit von Drift durch einen Vergleich der Allelhäufigkeiten bei Jung- und Alttieren im Untersuchungsjahr 1998 bestätigt: das Allel 1,00 ist im Jungtierbestand nicht mehr vorhanden (im Alttierbestand war das Allel bei den Männchen mit einer Frequenz von 0,08; bei den Weibchen nicht vertreten); die Frequenz des Allel 1,07 ist bei den Weibchen von 0,31 auf 0,10; bei den Männchen von 0,12 auf 0,00 reduziert. Eine Frequenzveränderung zugunsten der in natürlichen Populationen häufigen Allele 1,00; 0,86 und 1,07 - wie man es bei einem Selektionsvorteil dieser Allele erwarten könnte - wurde nicht beobachtet. (2d) Unterschiede in der Bewirtschaftung bedingen vermutlich eine erhebliche kleinräumige, zeitlich instabile Umweltheterogenität. Es ist deshalb zu erwarten, dass die Reproduktionsraten punktuell räumlich und zeitlich sehr stark variieren. Der Einfluss der Bewirtschaftungsintensität

auf die Carabidenfauna wurde untersucht von BASEDOW et al. (1976); KÖNIG et al. (1989); BÜCHS (1993); KAISER & SCHULTE (1998); BOIVIN & HANCE (2003) sowie von DÖRING & KROMP (2003). Die Angaben in diesen Publikationen ermöglichen leider keine Aussagen über den kleinräumigen Einfluss der Bewirtschaftungsintensität auf *Carabus granulatus*-Populationen. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, dass insbesondere *Carabus granulatus*-Larven empfindlich auf die Dauer und die Intensität der landwirtschaftlichen Nutzung reagieren, da sie relativ hohe Ansprüche an die Habitatqualität stellen. Untersuchungen, die die Bedeutung von Umweltheterogenität für den Erhalt genetischer Polymorphismen betonen, liegen zahlreich vor, z. B. von FELSENSTEIN (1976); HEDRICK et al. (1976); SMITH & HOEKSTRA (1980); KARLIN (1982); HEDRICK (1986); KNUTSEN et al. (2000); BROUAT et al. (2003); KELLER & LARGIADER (2003); WILLIAMS et al. (2005); DHUYVETTER et al. (2005¹); SACCHERI & HANSKI (2006).

Zu (3.) Nach KÜHNE (1998) legen *Carabus granulatus*-Weibchen unter Laborbedingungen im Mittel 25 Eier ab. Die Aufzucht der geschlüpften Larven war schwierig, da die Larven hohe Ansprüche an Nahrungs- und Habitatqualität stellten. Im natürlichen Habitat könnte dieses Phänomen dazu führen, dass die Mortalitätsraten der Larven unter relativ ungünstigen Umweltbedingungen relativ hoch sind, während unter günstigen Bedingungen überproportional viele Jungkäfer schlüpfen. Relativ große punktuelle Unterschiede in der Anzahl der schlüpfenden Käfer wären – wie im Populationsmodell postuliert – die Folge. Auf landwirtschaftlichen Nutzflächen könnten die für den Reproduktionserfolg essentiellen Umweltbedingungen in Abständen von einigen Metern variieren (z.B. die durch Befahrung bedingte Verdichtung des Bodens).

Zu (4.) Das Migrationsverhalten von *Carabus granulatus* wurde in dieser Arbeit nicht direkt untersucht. Es liegen jedoch indirekte Hinweise auf ein ausgeprägtes Migrationsverhalten adulter Tiere (4a/b) sowie auf ein wenig ausgeprägtes Migrationsverhalten der frisch geschlüpften Käfer (vor der Abwanderung in ein Winterquartier) (4c) vor: (4a) Während im Jahr 1997 in den Außenfallen auf der Versuchsfläche Rieselfelder nur wenige Individuen gefangen wurden, wurden im Jahr 1998 überraschend viele unmarkierte Tiere gefangen (Kap. 3.2). Bei den Weibchen wurden unmarkierte Tiere bis Mitte Mai gefangen, danach erreicht die kumulative Erstfangkurve eine Plateauphase. Erst nach Ende Juni stieg die Fangrate unmarkierter Tiere – vermutlich handelte es sich um am Ort geschlüpfte Jungtiere – wieder an. Bei den Männchen wurde im Frühjahr keine Plateauphase der Erstfänge erreicht, es wanderten offenbar während der gesamten Frühjahrssaison unmarkierte Männchen auf die Untersuchungsfläche ein. - (4b) Es ist zu vermuten, dass das relativ große Ausbreitungsvermögen von *Carabus granulatus* (vgl. Kap.4.2.1 sowie OERTEL, 1924; BREUNING, 1932; LINDROTH, 1961; LARSON & LANGOR, 1982; PENEV & TURIN, 1994; REIMANN, 1993; TURIN, 2000; MATALIN, 2003; ZALEWSKI, 2004) durch ein ausgeprägtes Migrationsverhalten der ausgereiften Imagines bedingt ist. - (4c) Auch das Lokomotionsverhalten der Jungtiere wurde bislang nicht detailliert untersucht. LINDROTH (1945) beschreibt *Carabus granulatus* als einen Frühjahrsbrüter mit Sommerlarven und Herbstbestand und verweist auf die relativ kurze Aktivitätsphase der Jungtiere im Herbst. Dies könnte die angenommene geringe radiale Ausbreitung der Jungtiere auf den Flächen, auf denen sie geschlüpft sind, erklären. Auch von anderen Carabiden ist eine relativ geringe Aktivität der noch nicht ausgereiften Jungtiere bekannt, z.B. bei *Carabus auronitens* (BAUMGARTNER et al., 1997).

Zu (5.) Der postulierte Wechsel zwischen Winter- und Sommerhabitat wurde nicht direkt untersucht. An dieser Stelle können nur indirekte Hinweise genannt werden: THIELE

(1964) verweist ausdrücklich auf das Phänomen des jahreszeitlichen Habitatwechsels bei Carabiden, den er bei *Agonum dorsale* experimentell nachwies. *Carabus granulatus* bezeichnet THIELE (1964) als Feldtier, erwähnt ihn aber auch ausdrücklich als Art, die innerhalb von Hecken überwintert. BREIDBACH (1982) beobachtete bei *Carabus granulatus* die Fähigkeit der „Randkontrastorientierung“, eine Voraussetzung für die Orientierung in Richtung auf Waldsilhouetten. Für *Carabus auronitens* konnte NIEHUES (1995) eine Orientierung auf Waldsilhouetten experimentell nachweisen.

Die unter den Punkten 1 – 5 dargestellten Voraussetzungen des Populationsmodells stellen extreme Zustände dar, die für den postulierten Wirkmechanismus nicht stets und vollständig erfüllt sein müssen. So wurde eine geringe Überlebensrate der Käfer bis zur nächsten Reproduktionsphase nachgewiesen. Eine gewisse (nicht zu hohe) Überlebensrate der adulten Tiere würde die Gültigkeit des Modells aber wohl nicht in Frage stellen. Vereinfacht ist auch die Annahme, dass *Carabus granulatus* auf landwirtschaftlichen Nutzflächen nur punktuell erfolgreich reproduziert. Möglicherweise würden die postulierten punktuellen Drift-Ereignisse aber auch resultieren, wenn der Reproduktionserfolg auf einer Nutzfläche kleinräumig graduell variiert. Über die Mindestbedingungen, die erfüllt sein müssen, damit das Modell gültig ist, könnten Simulationen Auskunft geben.

Das hier postulierte Populationsmodell könnte durch Freilanduntersuchungen an einer lokalen Gruppe von *Carabus granulatus*-Individuen verifiziert werden: durch Fang und Wiederfang individuell markierter Individuen auf einer Fläche, die sowohl geeignete Reproduktions- als auch geeignete Überwinterungshabitate aufweist. In den Reproduktionshabitaten würde mit Hilfe von Fallenfängen die Vermutung der Existenz kleinräumlich verteilter breeding units überprüft: treten punktuell verteilte Schwankungen in der Anzahl von Jungtieren auf und wie groß sind diese Schwankungen? Wiederfänge würden über das Dispersionsverhalten der Jungtiere Auskunft geben: wie weit breiten sich die Jungtiere der einzelnen punktuellen breeding units über das Reproduktionshabitat aus; orientieren sie sich nach Abschluss der postecdysialen Reifungsphase gerichtet auf die nächst gelegene Wald- bzw. Heckensilhouette; bleiben sie auch in den aufgesuchten Winterquartieren mehr oder weniger isoliert? Schließlich wäre zu klären, ob sich – wie das Modell postuliert – die aus den Winterquartieren im Frühjahr auswandernden Individuen mehr oder weniger homogen über das Reproduktionshabitat verteilen. – Wenn auch die individuellen Gpi-Genotypen ermittelt werden, könnte überprüft werden, inwieweit die Allelhäufigkeiten in den breeding units denen in den nächst gelegenen Überwinterungsquartieren entsprechen.

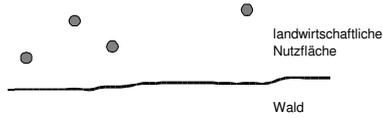
Lokale (bzw. punktuelle) genetische Differenzierungen sind bei euryöken Arten überraschend, da sie durch eine weite ökologische Nische gekennzeichnet sind und ihr Verbreitungsgebiet in großen Metapopulationen besiedeln (LAWTON, 1993). Bisher liegen nur wenige populationsgenetische Analysen für Arten mit individuenreichen, großräumigen Metapopulationen vor, darunter sind Untersuchungen zu genetischen Differenzierungen bei Süß- und Salzwasserorganismen. Es werden z. T. ähnliche Differenzierungsprozesse vermutet, wie wir sie hier für *Carabus granulatus* geschildert haben. JOHNSON & BLACK (1982) untersuchten das zeitliche und räumliche Auftreten von Allozymvarianten an vier polymorphen Loci (darunter eine Esterase und GPI) bei einer Muschelart der Gattung *Siphonaria* vor Australien. Die Autoren fanden signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen Fundstellen, die nur 50m voneinander entfernt lagen als auch zwischen denselben Fundstellen in unterschiedlichen Jahren (untersucht wurden die Jahre 1978 und 1979). Die Autoren schlussfolgern: „*This genetic hetero-*

geneity does not follow a simple, consistent pattern, but forms a shifting, ephemeral genetic patchiness best described as chaotic.“ Die Autoren führen den Begriff „*chaotic genetic patchiness*“ zur Beschreibung kleinräumig und zeitlich variierender Allelhäufigkeitsunterschiede bei euryöken Arten ein. In der Literatur wird der Begriff für Allozym- und Mikrosatellitenanalysen benutzt, allerdings konnten wir ihn nur im Kontext mariner Untersuchungen finden, z. B. in genetischen Analysen von WATTS et al. (1990) an der Seegurke *Echinometra mathaei*; von DAVID et al. (1997) an der Trogmuschel *Spisula ovalis* und von SELKOE et al. (2006) an der Barschart *Paralabrax clathratus*. Der Begriff beschreibt jedoch auch die im Untersuchungsgebiet Koepe beobachteten Differenzierungsmuster am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* anschaulich. - LAURENT & PLANES (2007) stellten in Untersuchungen zu genetischen Differenzierungen bei der Sardine ein ähnliches genetisches Differenzierungsmuster wie bei *Carabus granulatus* fest, nämlich schwache, aber signifikante Differenzierungen zwischen einzelnen Aufsammlungen. Die Autoren gehen davon aus, dass sich die Art durch relative große Unterschiede des individuellen Reproduktionserfolges auszeichnet, die durch heterogene ozeanografische Umweltbedingungen verstärkt werden. Nach der Hypothese der Autoren sind Sardinien-Populationen durch starke Driftereignisse gekennzeichnet, da nur wenige Individuen (aber stets unterschiedliche) einen relativ großen reproduktiven Beitrag zur Gesamtpopulation beisteuern. - BARCIA et al. (2005) untersuchten die Veränderungen der Allelfrequenzen sechs polymorpher Enzyme, darunter einer Esterase, bei der Shrimpsart *Farfantepenaeus notialis* vor Cuba. Sie fanden signifikante zeitliche Unterschiede hinsichtlich der Allelfrequenzen zwischen Aufsammlungen aus dem Jahr 1995 im Vergleich zu Aufsammlungen aus dem Jahr 2003. Die Autoren halten Selektionswirkungen für unwahrscheinlich. Sie vermuten vielmehr, dass Hurrikane und starke Befischung zur Fragmentierungen der Metapopulation führten. - Bei der Bachforelle fanden JORDE & RYMAN (1996) sowie OSTERGAARD et al. (2003), bei der Regenbogenforelle HEATH et al. (2002) räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten, die die Autoren mit genetischer Drift unter instabilen Umweltbedingungen erklären.

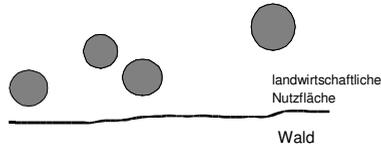
I. Frühjahr X: homogene Verteilung auf einer landwirtschaftlichen Nutzfläche



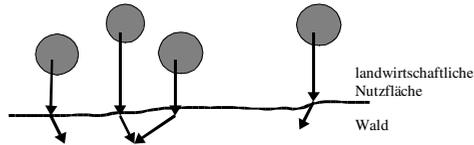
II. Erfolgreiche Reproduktion individuenarmer „breeding units“ an isolierten Stellen im Frühjahr X



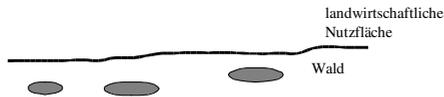
III. Geringfügige, radiäre Ausbreitung während der Larvalentwicklung und nach dem Schlüpfen im Spätsommer X



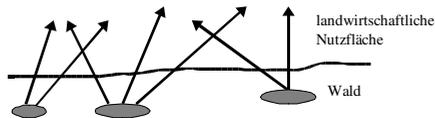
IV. Aufsuchen der Winterquartiere im Herbst X



V. Winter X/X + 1: Überwinterung an günstigen Stellen am Waldrand



VI. Frühjahr X + 1: annähernd homogene Verteilung auf der benachbarten landwirtschaftlichen Nutzfläche



VII. Erfolgreiche Reproduktion individuenarmer „breeding units“ an isolierten Stellen im Frühjahr X + 1

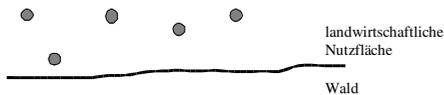


Abb. 32: Populationsmodell für *Carabus granulatus*

5. Literaturverzeichnis

- ALDRICH, B., KRAFSUR, E. & KAMBHAMPATI, S. (2004): Species-specific allozyme markers for Appalachian wood-feeding cockroaches (Dictyoptera: Cryptocercidae). *Biochemical Genetics* **42** (5/6): 149 - 164.
- ALTHOFF, G., HOCKMANN, P., KLENNER, M., NIEHUES, F. & WEBER, F. (1994): Dependence of running activity and net reproduction in *Carabus auronitens* on temperature. In: Desender, K. (Hrsg.): *Carabid beetles: ecology and evolution*. Kluwer, London: 95 - 100.
- ASSMANN, T. (1987): Untersuchungen zur Differenzierung von Populationen bei dem Laufkäfer *Carabus punctatoauratus*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- ASSMANN, T. & WEBER, F. (1997): On the allozyme differentiation of *Carabus punctatoauratus* Germar (Col., Carabidae). *J. Zoolog. Syst. Evol. Res.* **35**: 33 - 43.
- ASSMANN, T. & JANSSEN, J. (1999): The effects of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus nitens* (Coleoptera: Carabidae). *J. Insect Conserv.* **3**: 107 - 116.
- ASSMANN, T. & GÜNTHER, J. (2000): Relict populations in ancient woodlands: genetic differentiation, variability, and power of dispersal of *Carabus glabratus* (Coleoptera, Carabidae) in north-western Germany. In: Brandmayer, P. et al. (Hrsg.): *Natural history and applied ecology of Carabid beetles: Proceedings of the IX th European Carabidologists' Meeting*. Pensoft, Sofia: 197 - 206.
- AVISE, J. (2004): *Molecular markers, natural history and evolution*. Sinauer, Sunderland.
- BARCIA, A., LOPEZ, G., HERNANDEZ, D. & GARCIA-MACHADO, E. (2005): Temporal variation of the population structure and genetic diversity of *Farfantepenaeus notialis* assessed by allozyme loci. *Mol. Ecol.* **14** (10): 2933 - 2942.
- BASEDOW, T., BORG, A. & SCHERNEY, F. (1976): Auswirkungen von Insektizidbehandlungen auf die epigäischen Raubarthropoden in Getreidefeldern, insbesondere die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). *Entomol. Exp. Appl.* **19** (1): 37 - 51.
- BAUMGARTNER, R., BECHTEL, A., VAN DEN BOOM, A., HOCKMANN, P., HORSTMANN, B., KLEWE, V., LANDWEHR, M. & WEBER, F. (1997): Age pyramid of a local population and viability fitness of phenotypical fractions in *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae). *Italian J. Zool.* **64**: 319 - 340.
- BAUMGARTNER, R. (2002): Die Abhängigkeit der individuellen Überlebensfitness von der Ausprägung phänotypischer Merkmale in einer lokalen Population von *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae) (mit einer Abschätzung des Adaptationspotentials der Population). Dissertation, Universität Münster. Schöling, Münster.
- BEAUMONT, M. & BALDING, D. (2004): Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Mol. Ecol.* **13** (4): 969 - 980.
- BEAUMONT, M. (2005): Adaptation and speciation: what can F_{ST} tell us? *Trends Ecol. Evol.* **20** (8): 435 - 440.
- Biologische Station Rieselfelder Münster (1997 -): *Jahresberichte*. Münster.
- BISOL, P., GALLINI, A., PREVEDELLO, S., RIANNA, E., BERNARDINELLI, E., FRANCO, A. & ZANE, L. (2007): Low variation at allozyme loci and differences between age classes at microsatellites in grass goby (*Zosterisessor ophiocephalus*) populations. *Hydrobiologia* **577** (1): 151 - 159.
- BODENBERGER, M. (1999): Ein Vergleich von Allozymvarianten in conspezifischen Populationen, bei zwei Arten derselben Untergattung und bei Arten, die zwei verschiedenen Untergattungen angehören (Gattung *Carabus* s.l., Coleoptera). Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- BOVIN, G. & HANCE, T. (2003): Ground beetle assemblages in cultivated organic soil and adjacent habitats: temporal dynamics of microspatial changes. *Pedobiologia* **47** (2): 193 - 202.
- BRAUN, S. (1988): Verwandtschaftsanalyse bei nahverwandten *Carabus*-Arten (Coleoptera, Carabidae) mittels elektrophoretischer Untersuchungen. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **6**: 548 - 559.
- BREIDBACH, O. (1982): Zur Nahorientierung von *Carabus granulatus* L. *Dtsch. Entomol. Z.* **29** (1 - 3): 89 - 97.
- BRENDONCK, L., MEESTER, L. & RIDDOCH, B. (2000): Regional structuring of genetic variation in short-lived rock pool populations of *Branchipodopsis wolffi* (Crustacea: Anostraca). *Oecologia*

123: 506 – 515.

- BREUNING, S. (1932): Monographie der Gattung *Carabus* L.: Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren. Reitter, Troppau.
- BROSE, U. (2003): Island biogeography of temporary wetland carabid beetle communities. *J. Biogeogr.* **30** (6): 879 - 888.
- BROUAT, C., SENNEDOT, F., AUDIOT, P., LEBLOIS, R. & RASPLUS, J.-Y. (2003) : Fine-scale genetic structure of two carabid species with contrasted levels of habitat speciation. *Mol. Ecol.* **12**: 1731 - 1745.
- BROUAT, C., CHEVALLIER, H., MEUSNIER, S., NOBLECOURT, T. & RASPLUS, J.-Y. (2004): Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Mol. Ecol.* **13**: 1815 - 1826.
- BUTLIN, R. & TREGENZA, T. (1998): Levels of genetic polymorphism: marker loci versus quantitative traits. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **353**: 187 - 198.
- BÜCHS, W. (1993): Förderung von Großcarabiden durch Dauerbrache und Extensivierungsmaßnahmen? *Nachrichten der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* **7**: 31 – 33.
- BUTTERWECK, M. (1998): Metapopulationsstudien an Waldlaufkäfern (Coleoptera: Carabidae) Einfluß von Korridoren und Trittsteinbiotopen. Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin.
- CARIUS, W. (1993): Zur Verwendbarkeit biochemischer Daten in der Verwandtschaftsanalyse von Insekten: elektrophoretische Untersuchungen an *Archeocarabus* (Bengtsson 1927) (*Carabus*, Carabidae, Coleoptera) und der Gattung *Aeshna* Fabricius 1775 (*Aeshnidae*, Odonata). Dissertation, Universität Bremen.
- CARTER, P. & WATT, W. (1988): Adaptation at specific loci: V. Metabolically adjacent enzyme loci may have very distinct experiences of selective pressures. *Genetics* **119** (4): 913 - 924.
- CHARLES, D. & LEE, C. (1980): Biochemical and immunological characterization of genetic variants of phosphoglucose-isomerase from mouse. *Biochem. Genet.* **18** (1/2): 153 – 169.
- CIMMARUTA, R., BONDANELLI, P. & NASCETTI, G. (2005): Genetic structure and environmental heterogeneity in the European hake (*Merluccius merluccius*). *Mol. Ecol.* **14** (8): 2577 - 2591.
- COPPE DE ACHAVAL, Z., SCHWANTE, M., SCHWANTE, A., DE LUCA, P. & VAL, A. (1982): Adaptive features of ectothermic enzymes. III - Studies on phosphoglucose-isomerase (PGI) from five species of tropical fishes of the superorder Ostariophysi. *Comp. Biochem. Physiol., B* **72** (2): 201 - 214.
- DAHLHOFF, E. & RANK, N. (2000): Functional and physiological consequences of genetic variation at phospho-glucose-isomerase: heat shock protein expression is related to enzyme genotype in a montane beetle. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **97**: 10056 - 10061.
- DAVID, J., HUBER, K., FAILLOUX, A., REY, D. & MEYRAN, J. (2003): The role of environment in shaping the genetic diversity of the subalpine mosquito, *Aedes rusticus* (Diptera, Culicidae). *Mol. Ecol.* **12** (7): 1951 – 1961.
- DAVID, P., PERDIEU, M., PERNOT, A. & JARNE, P. (1997): Fine-grained spatial and temporal population genetic structure in the marine bivalve *Spisula ovalis*. *Evolution* **51** (4): 1318 - 1322.
- DE BLOCK, M., GEENEN, S., JORDAENS, K., BACKELJAU, T. & STOKS, R. (2005): Spatiotemporal allozyme variation in the damselfly, *Lestes viridis* (Odonata: Zygoptera): gene flow among permanent and temporary ponds. *Genetica* **124** (1): 137 - 144.
- DE JONG, P., DE VOS, H. & NIELSEN, J. K. (2001): Demic structure and its relation with the distribution of an adaptive trait in Danish leaf beetles. *Mol. Ecol.* **10** (5): 1323 - 1332.
- DE VRIES, H. (1996): Viability of ground beetles populations in fragmented heathlands. Agricultural University, Wageningen.
- DESENDER, K., VERDYCK, P., GLAUBLOMME, E., DHUYVETTER, H. & RASPLUS, J. (2002): Extreme genetic differentiation and isolation by non-distance in *Carabus auronitens* in relation to forest historical ecology in Flanders (Belgium). In: Szysko, J. (Hrsg.): How to protect or what we know about Carabid beetles. Agricultural University, Wageningen: 227 - 235.
- DESENDER, K., GAUBLOMME, E. & VERDYCK, P. (2005): Rural-urban gradients and the population genetic structure of woodland ground beetles. *Conserv. Genet.* **6**: 51 - 62.
- DHUYVETTER, H., GAUBLOMME, E. & DESENDER, K. (2004): Genetic differentiation and local adaptation in the salt-marsh beetle *Pogonus chalceus*: a comparison between allozyme and microsatellite loci. *Mol. Ecol.* **13**: 1065 - 1074.

- DHUYVETTER, H., GAUBLomme, E. & DESENDER, K. (2005¹): Bottlenecks, drift and differentiation: a fragmented population structure of the saltmarsh beetle *Pogonus chalceus*. *Genetica* **124**: 167 – 177.
- DHUYVETTER, H. GAUBLomme, E., VERDYCK, P. & DESENDER, K. (2005²): Genetic differentiation among populations of the salt marsh beetle *Pogonus littoralis* (Coleoptera: Carabidae): a comparison between atlantic and mediterranean populations. *J. Hered.* **96** (4): 381 - 387.
- DHUYVETTER, H., HENDRICK, F., GAUBLomme, E. & DESENDER, K. (2007): Differentiation between two saltmarsh beetles ecotypes: evidence for ongoing speciation. *Evolution* **61** (1): 184 - 193.
- DOBZHANSKY, T. (1955): A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **20**: 1 – 15.
- DOBZHANSKY, T. (1970): *Genetics and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- Döring, T. & Kromp, B. (2003): Which carabid species benefit from organic agriculture?-a review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. *Agric. Ecosyst. Environ.* **98**: 153 – 161.
- DREES, C. (1997): Untersuchungen zur Verhaltensökologie von *Carabus granulatus*: Laufaktivität und Bewegungsmuster. Diplomarbeit an der Universität Braunschweig.
- DREES, C. & HUK, T. (2000): Sexual differences in locomotory activity of the ground beetle *Carabus granulatus* L. In:). In: Brandmayr, P. (Hrsg): *Natural history and applied ecology of Carabid beetles*. Sofia, Pensoft. S. 133 - 138.
- DREES, C. (2003): Ausbreitung flugunfähiger Arthropoden über Habitatkorridore: Untersuchungen an einer Metapopulation von *Carabus auronitens* (Col., Carabidae) im Münsterland. Dissertation, Universität Münster. Schöling, Münster.
- EANES, W. & KOEHN, R. (1978): An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. *Evolution* **32** (4): 784 - 797.
- EANES, W. (1999): Analysis of selection on enzyme polymorphisms. *Annu Rev Ecol Syst* **30**: 301 - 326.
- EWENS, W. (1972): The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theor Popul Biol* **3**: 87 - 112.
- EYRE, M., LUFF, M., STALEY, J. & TELFER, M. (2003): The relationship between British ground beetles (Coleoptera, Carabidae) and land cover. *J. Biogeogr.* **30** (5): 719 – 730.
- FAHRMEIR, L., KÜNSTLER, R., PIGEOT, I. & TUTZ, G. (2001): *Statistik: der Weg zur Datenanalyse*. Springer, Berlin.
- Felsenstein, J. (1976): The theoretical population genetics of variable selection and migration. *Ann. Rev. Genet.* **10**: 25 – 280.
- FERNANDEZ IRIARTE, P., RODRIGUEZ, C. & HASSON, E. (2002): Inversion and allozyme polymorphism show contrasting patterns of microgeographical population structure in a natural population of *Drosophila buzzatii* Argentina. *J. Evol. Biol.* **15**: 226 - 234.
- Fischer, M., Fuellhaas, U. & Huk, T. (1998): Laufkäferzönosen unterschiedlich anthropogen beeinflusster Feuchtgrünländer in vier Niedermooren Norddeutschlands. *Angew. Carabid.* **1**: 13 – 22.
- FORD, M. (2002): Applications of selective neutrality tests to molecular ecology. *Mol. Ecol.* **11**(8): 1245 - 1262.
- FOSTER, R. & KNOWLES, A. (1990): Genetic variation in five species and 12 populations of *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae) in Northwestern Ontario. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **83** (4): 838 - 845.
- FREIBURG, M. & FREIBURG, M. (1990): Auftrennung und Bestimmung der relativen molaren Massen von Proteinen. *Praxis der Naturwissenschaften – Chemie* **39** (3): 25 – 31.
- FUELLHAAS, U. (1998): Restitution von Feuchtgrünland auf Niedermoor - Der Einfluss mehrjähriger Überstau- und Vernässungsmaßnahmen auf Laufkäferzönosen. *Angew. Carabid.* **1**: 3 – 12.
- FUELLHAAS, U. (2000¹): Restitution von Feuchtgrünland auf ehemaligem Niedermoor - Der Einfluss mehrjähriger Überstauungs- und Vernässungsmaßnahmen auf die Laufkäferfauna (Coleoptera, Carabidae). Dissertation, Universität Osnabrück.
- FUELLHAAS, U. (2000²): Restoration of degraded fen grassland - effects of long-term inundation and water logging on ground beetle populations (Coleoptera, Carabidae). In: Brandmayr, P.

- (Hrsg.): Natural history and applied ecology of carabid beetles. Pensoft, Sofia: 251 - 263.
- FUTUYMA, D. (1990): Evolutionsbiologie. Birkhäuser, Berlin.
- GAULDIE, R. (1996): Testing neutral theories: revisiting heterozygotes at the phosphoglucose mutase locus and glucosephosphate-isomerase locus. *Comp. Biochem. Physiol.*, **B 115** (1): 47 - 59.
- GOUWS, G., DANIELS, S. & STEWART, B. (2002): Allozyme electrophoresis demonstrates the presence of a species boundary in freshwater crabs (Decapoda: Potamonautidae). *J. Nat. Hist.* **36** (10): 1199 - 1224.
- GRIES, B., MOSSAKOWSKI, D. & WEBER, F. (1973): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera Cychrus, Carabus und Calosoma. *Abh. Westf. Mus. Naturk.* **35**: 3 - 80.
- GRÜM, L. (1967): Remarks on fluctuations in density of carabidae populations. *Ekologia Polska A* **14**: 336 - 345.
- GRÜM, L. (1986): Density fluctuations in a carabid guild. In: Den Boer et al. (Hrsg.): Carabid beetles. Fischer, Stuttgart: 343 - 359.
- HAAG, C., SAASTAMOINEN, M., MARDEN, J. & HANSKI, I. (2005): A candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **272**: 2449 - 2456.
- HANSEN, A. (2002): Der GPI-Polymorphismus südwest- und mitteleuropäischer Populationen der Gattung Carabus. Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster.
- HANSEN, T., WENDORFF, D. & SCHÖNHEIT, P. (2004): Bifunctional phosphoglucose/ phosphomannose-isomerase from the archaea *Aeropyrum pernix* and *Thermoplasma acidophilum* constitute a novel enzyme family within the phosphoglucose-isomerase superfamily. *J. Biol. Chem.* **279** (3): 2263 - 2272.
- HARTL, D. & CLARK, A. (1989): Principles of population genetics. Sinauer, Sunderland.
- HARTL, G., WILLING, R. & NADLINGER, K. (1994): Allozymes in mammalian population genetics and systematics: indicative function of a marker system reconsidered. In: Schierwater, B., Wagner, G. & DeSalle, R. (Hrsg.): Molecular ecology and evolution: approaches and applications. Birkhäuser, Basel: 299 - 310.
- HEATH, D., BUSCH, C., KELLY, J. & ATAGI, D. (2002): Temporal change in genetic structure and effective population size in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Mol. Ecol.* **11** (2): 197 - 214.
- HEDRICK, P., GINEVAN, M. & EWING, E. (1976): Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **7**: 1 - 32.
- HEDRICK, P. (1986): Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 535 - 566.
- HEDRICK, P. (2006): Genetic polymorphism in heterogeneous environments: the age of genomics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **37**: 67 - 93.
- HINSCH, M. & ASSMANN, T. (2002): Bottom-up creation of allele frequency differentiation in *Carabus auronitens*. In: Hölker, F. (Hrsg.): Scales, hierarchies and emergent properties in ecological models. Langer, Frankfurt: 71 - 82.
- HOARE, K. & BEAUMONT, A. (1995): Effects of an Odh null allele and a GPI low-activity allozyme on shell length in laboratory-reared *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* **123**: 775 - 780.
- HOFFMANN, R. (1983): Temperature modulation of the kinetics of phosphoglucose-isomerase genetic variants from the sea anemone *Metridium senile*. *J. Exp. Zool.* **227**: 361 - 370.
- HORSTMANN, B. (1995): Die Abhängigkeit der Reproduktion und Mortalität von abiotischen und biotischen Faktoren: Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- HORSTMANN, B. (2008): Differenzierung an polymorphen Enzymloci – das Resultat von Drift oder Selektion? Untersuchungen an den Laufkäferarten *Carabus granulatus* und *Carabus auronitens*. Dissertation, Universität Münster. (Online-Publikation der UB Münster unter: <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:hbz:6-56519390743>).
- HSIAO, T. (1989): Estimation of genetic variability amongst Coleoptera. In: Loxdale, H. & den Hollander, J. (Hrsg.): Elektrophoretic studies on agricultural pests. Clarendon, Oxford: 143 - 180.
- HUK, T. & KÜHNE, B. (2000): Egg laying strategy and aspects of larval biology of two Carabus species (Coleoptera, Carabidae). In: Brandmayr, P. (Hrsg.): Natural history and applied ecology of Carabid beetles. Pensoft, Sofia: 161 - 168.

- IRMLER, U., SCHRAUTZER, J., GRABO, J., HANSEN, U., HINGST, R. & PICHINOT, V. (1998): Der Einfluss von Nutzung und Bodenparametern auf die Biozöosen des Feuchtgrünlandes. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **7**: 15 - 28.
- JOHNSON, M. & BLACK, R. (1982): Chaotic genetic patchiness in an intertidal limpet, *Siphonaria* sp. *Mar. Biol.* **70** (2): 157 - 164.
- JORDE, P. & RYMAN, N. (1996): Demographic genetics of brown trout (*Salmo trutta*) and estimation of effective population size from temporal change in allele frequencies. *Genetics* **143**: 1369 - 1381.
- KAISER, M. & SCHULTE, G. (1998): Vergleich der Laufkäferfauna (Coleoptera, Carabidae) alternativ und konventionell bewirtschafteter Äcker in Nordrhein-Westfalen. In Ebermann, E. (Hrsg.): *Arthropod biology: contributions to morphology, ecology and systematics. Biosystematics and ecology series* **14**: 365 - 384.
- KANE, T., BARR, T. & BADARACCA, W. (1992): Cave beetles genetics: geology and gene flow. *Heredity* **68**: 277 - 286.
- Karlin, S. (1982): Classification of selection-migration structures and conditions for a protected polymorphism. *Evol. Biol.* **14**: 61 - 205.
- KATZ, L. & HARRISON, R. (1997): Balancing selection on electrophoretic variation of phosphoglucose-isomerase in two species of field cricket: *Gryllus veletis* and *Gryllus pennsylvanicus*. *Genetics* **147**: 609 - 621.
- KEITH, T. , BROOKS, L. , LEWONTIN, R. , MARTINEZ-CRUZADO, J. & RIGBY, D. (1985): Nearly identical allelic distributions of xanthine-dehydrogenase in two populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Mol. Biol. Evol.* **2** (3): 206 - 216.
- KELLER, I. & LARGIADER, C. (2003): Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **270**: 417 - 423.
- KIMURA, M. (1954): Process leading to quasi-fixation of genes in natural populations due to random fluctuations of selection intensities. *Genetics* **39**: 280 - 295.
- KIMURA, M. (1989): The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome* **31**: 24 - 31.
- KLÄNING, H. (2000): Experimentelle Untersuchungen zur Überflutungstoleranz des Laufkäfers *Carabus auronitens*. Staatsexamenarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- KNUTSEN, H., RUKKE, B., JORDE, P. & IMS, R. (2000): Genetic differentiation among populations of the beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in a fragmented and a continuous landscape. *Heredity* **84**: 667 - 676.
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas. Goecke & Evers, Krefeld.
- KÖNIG, W., SUNKEL, R., NECKER, U., WOLFF-STRAUB, R., INGRISCH, S., WASNER, U. & GLÜCK, E. (1989): Alternativer und konventioneller Landbau: Vergleichsuntersuchungen von Ackerflächen auf Lößstandorten im Rheinland. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung 11.
- KRAFSUR, E. (2002): Population structure of the tsetse fly *Glossina pallidipes* estimated by allozyme, microsatellite and mitochondrial gene diversities. *Insect Mol. Biol.* **11**: 37 - 45.
- KÜHNE, B. (1998): Untersuchungen zur Eiablage und Larvalentwicklung von *Carabus clatratus* L. und *Carabus granulatus* L. (Coleoptera: Carabidae). Diplomarbeit an der Universität Braunschweig.
- LARSON, D. & LANGOR, D. (1982): The carabid beetles of insular Newfoundland (Coleoptera: Carabidae, Cicindellidae) - 30 years after Lindroth. *Can. Entomol.* **114**: 591 - 597.
- LAURENT, V. & PLANES, S. (2007): Effective population size estimation on *Sardina pilchardus* in the Bay of Biscay using a temporal genetic approach. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* **90** (4): 591 - 602.
- LAWTON, J. (1993): Range, population abundance and conservation. *Trends Ecol. Evol.* **8** (11): 409 - 413.
- LEWONTIN, R. & KRAKAUER, J. (1973): Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms. *Genetics* **74**: 175 - 195.
- LEWONTIN, R. (1974): *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, New York.
- LEWONTIN, R., GINZBURG, L. & TULJAPURKAR, S. (1978): Heterosis as an explanation for large

- amounts of genic polymorphism. *Genetics* **88**: 149 - 169.
- LEWONTIN, R. (1985): Population genetics. *Annu. Rev. Genet.* **19**: 81 - 102.
- LEWONTIN, R. (1991): Twenty-five years ago in genetics: electrophoresis in the development of evolutionary genetics: milestone or millstone? *Genetics* **128**: 657 - 662.
- LIEBHERR, J. (1983): Genetic basis for polymorphism in the ground beetle *Agonum decorum* (Say) (Coleoptera, Carabidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **76**: 349 - 358.
- LIEBHERR, J. (1988): Gene flow in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of different habitat preferences and flight-wing development. *Evolution* **42** (1): 129 - 137.
- LIEPOLD, K. (2003): Vergleichende Untersuchungen zur faunistischen und genetischen Diversität von Käferzönosen in genutzten und ungenutzten Bergmischwäldern des Bayerischen Waldes. Dissertation, Technische Universität München.
- LIMBURG, P. (2000): Molekularbiologische Untersuchungen einer Daphnia-Population im Belauer See: Entstehung, Einfluß und Entwicklung einer Dauereibank. Dissertation, Universität Kiel.
- LINDROTH, C. (1945 - 49): Die fennoskandinavischen Carabiden: eine tiergeografische Studie. Bd. 1: Spezieller Teil. Wettergren u. Kerbers, Göteborg. Bd. 2: Die Karten. Elanders, Stockholm. Bd. 3: Allgemeiner Teil. Lagerström, Stockholm.
- LINDROTH, C. (1961): The ground beetles of Canada and Alaska, part 2. *Opusc. ent. Suppl.* 20.
- LOWE, A., HARRIS, S. & ASHTON, P. (2004): Ecological genetics: design, analysis, and application. Blackwell, Oxford.
- LUKASIEWICZ, J. (1996): Predation by the beetle *Carabus granulatus* L. on soil macrofauna in grassland on drained peats. *Pedobiologica* **40**: 364 - 376.
- LÜTKE HÜNFELD, A. (2001): Untersuchungen zum Polymorphismus der Glucosephosphat-Isomerase (GPI) beim Artenkomplex *Carabus lineatus* - *Carabus lateralis* (Coleoptera, Carabidae). Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- MARCHANT, M., KOOYSTRRA, U., WIERENGA, R., LAMBEIR, A., VAN BEEUMEN, J., OPPERDOES, F. & MICHELD, P. (1989): glucosephosphate-isomerase from *Trypanosoma brucei*. Cloning and characterization of the gene and analysis of the enzyme. *Eur. J. Biochem.* **184** (2): 455 - 464.
- MATALIN, A. (2003): Variation in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologia* **47** (4): 1 - 9.
- MATEUS, R. & SENE, F. (2003) : Temporal and spatial allozyme variation in the South American cactophilic *Drosophila antonietae* (Diptera; Drosophilidae). *Biochem. Genet.* **41** (7/8): 219 - 233.
- MITTON, J. (1998): Selection in natural populations. Oxford University Press, Oxford.
- MOSSAKOWSKI, D., SCHNAUDER, C., CARIUS, W. & KLEIN, B. (1995): Differenzierungen in der Enzym-Variabilität von Carabus-Arten nahe des frühen Eisrandes. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **9** (4 - 6): 787 - 792.
- MURPHY, R., SITES, J., BUTH, D. & HAUFLE, C. (1990): Proteins I: isozyme electrophoresis. In: Hillis, D. & Moritz, C. (Hrsg.): Molecular systematics. Sinauer, Sunderland: 45 - 126.
- MYRAND, B., TREMBLAY, R. & SEVIGNY, J. (2002): Selection against blue mussels (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions. *J. Hered.* **93** (4): 238 - 248.
- NEI, M. (1972): Genetic distance between populations. *Am. Nat.* **106**: 283 - 292.
- NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**: 583 - 590.
- NEI, M. & KUMAR, S. (2000): Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, New York.
- NEVO, E. (1998): Molecular evolution and ecological stress at global, regional and local scales: the Israeli perspective. *J. Exp. Zool. A* **282**: 95 - 119.
- NEVO, E., BEILES, A., KOROL, A., RONIN, Y., PAVLICEK, T. & HAMILTON, W. (2000): Extraordinary multilocus genetic organization in mole crickets, Gryllotalpidae. *Evolution* **54** (2): 586 - 605.
- NIEHUES, F. (1995): Die Geschichte einer Carabidenpopulation im Spiegel ihrer Genetik und Dynamik: Untersuchungen an *Carabus auronitens* im Münsterland. Dissertation, Universität Münster.
- NIEHUES, F., HOCKMANN, P. & WEBER, F. (1996): Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian Lowlands (Coleoptera, Carabidae). *Ann. Zool. Fenn.* **33**: 85 - 96.

- NOWALD, G. (2003): Bedingungen für den Fortpflanzungserfolg: Zur Öko-Ethologie des Graukranichs *Grus grus* während der Jungenaufzucht. Dissertation, Universität Osnabrück.
- OERTEL, R. (1924): Biologische Studien über *Carabus granulatus*. Zool. Jahrb. **48**: 299 - 366.
- OSTERGAARD, S., HANSEN, M., LOESCHKE, V. & NIELSEN, E. (2003): Long-term temporal changes of genetic composition in brown trout (*Salmo trutta* L.) populations inhabiting an unstable environment. Mol. Ecol. **12** (11): 3123 - 3135.
- PATARNELLO, T., BISOL, P. & BATTAGLIA, B. (1989): Studies on differential fitness of Pgi genotypes with regard to temperature in *Gammarus insensibilis* (Crustacea: Amphipoda). Mar. Biol. **102**: 355 - 359.
- PAVLICEK, T. & NEVO, E. (1996): Genetic divergence in populations of the beetle *Carabus hemprichi* from microclimatically opposing slopes of "Evolution canyon": a mediterranean microsite, Mount Carmel, Israel. Isr. J. Zool. **42**: 403 - 409.
- PENEV, L. & TURIN, H. (1994): Patterns of distribution of the genus *Carabus* L. in Europe: approaches and preliminary results. In: Desender, K. (Hrsg.): Carabid beetles: Ecology and evolution. Kluwer, London: 37 - 43.
- PERSIGEHL, M. (1999): Populationsgenetische Untersuchungen an *Poecilus lepidus* (Leske 1785) in unterschiedlich fragmentierten Habitaten. Diplomarbeit an der Universität Osnabrück.
- PINHO, C., HARRIS, D. & FERRAND, N. (2003): Genetic polymorphism of 11 allozyme loci in population of wall lizards (*Podarcis* sp.) from the Iberian Peninsula and North Africa. Biochem. Genet. **41** (9/10): 343 - 359.
- PLUTCHAK, L., SIMMONS, R. & WOODRUFF, D. (2006): Multilocus allozyme heterozygote deficiencies in *Crepidula onyx*: geographic and temporal patterns among adult snails in Mission Bay, California. J. Molluscan Stud. **72** (4): 337 - 348.
- POTTS, W. & WAKELAND, E. (1990): Evolution of diversity at the major histocompatibility complex. Trends Ecol. Evol. **5** (6): 181 - 187.
- POWELL, J. (1994): Molecular techniques in population genetics: a brief history. In: Schierwater, B., Streit, B., Wagner, G. & DeSalle, R. (Hrsg.): Molecular ecology and evolution: approaches and applications. Birkhäuser, Basel: 131 - 156.
- POWERS, D., LAUERMAN, T., CRAWFORD, D. & DiMICHELE, L. (1991): Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. Annu. Rev. Genet. **25**: 629-660.
- PREMOLI, A., SOUTO, C., ALLNUTT, T. & NEWTON, A. (2001): Effects of population disjunction on isozyme variation in the widespread *Pilgerodendron uviferum*. Heredity **87**: 337 - 343.
- RANK, N. (1992): A hierarchical analysis of genetic differentiation in a montane leaf beetle *Chrysomela aeneicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). Evolution **46** (4): 1097 - 1111.
- RASPLUS, J.-Y., MEUSNIER, S., MONDOR, G., PIRY, S. & CORNUET, J.-M. (2000) : Microsatellite analysis of genetic population structure in the endangered beetle: *Carabus solieri* (Carabidae). In: Brandmayer, P., Lövei, G., Brandmayer, T., Casala, A. & Taglianti, V. (Hrsg.): Natural history and applied ecology of Carabid beetles: Proceedings of the IX th European Carabidologists' Meeting. Pensoft, Sofia: 11 - 24.
- RAYMOND, M. & ROUSSET, F. (1995): An exact test for population differentiation. Evolution **49** (6): 1280 - 1283.
- REIMANN, T. (1993): Untersuchungen zum Alloenzym polymorphismus bei *Carabus granulatus* (Coleoptera, Carabidae). Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- REIMANN, T. (1999): Zur Paläoökologie von *Carabus auronitens* F.: Lokalisation glazialer Refugialpopulationen in Südfrankreich und Rekonstruktion ihrer postglazialen Expansion an Hand von Alloenzym polymorphismen. Dissertation, Universität Münster.
- REIMANN, T., ASSMANN, T., NOLTE, O., REUTER, H., HUBER, C. & WEBER, F. (2002): Palaeogeography and palaeoecology of *Carabus auronitens* (Coleoptera): characterization and localization of glacial refugia in southern France and reconstruction of postglacial expansion routes by means of allozyme polymorphisms. Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF) **35**: 1 - 151.
- RICHMAN, A. (2000): Evolution of balanced genetic polymorphism. Mol. Ecol. **9** (12): 1953 - 1963.
- RIDDOCH, B. (1993): The adaptive significance of electrophoretic mobility in phosphoglucose isomerase (Pgi). Biol. J. Linn. Soc. Lond. **50**: 1 - 17.

- RIGINOS, C. & CUNNINGHAM, C. (2005): Local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis* × *Mytilus trossulus*) hybrid zones. *Mol. Ecol.* **14** (2): 381 - 400.
- RODE, M. (1993): Habitatpräferenzen häufiger Carabiden-Arten des nordwestdeutschen Feuchtgrünlandes. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **8**: 417 - 425.
- SACCHERI, I. & HANSKI, I. (2006): Natural selection and population dynamics. *Trends Ecol. Evol.* **21** (6): 341 - 347.
- SACHS, L. (1992): *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin.
- SCHMELLER, D. (1995): Genetische Untersuchungen der Populationsstruktur der Heuschrecke *Platycleis albopunctatus* (GOEZE 1778) unter Berücksichtigung verschiedener Umweltparameter. Dissertation, Universität Mainz.
- SCHMUKI, C., VORBURGER, C., RUNCIMAN, D., MACEACHERN, S. & SUNNUCKS, P. (2006): When log-dwellers meet loggers: impacts of forest fragmentation on two endemic log-dwelling beetles in southeastern Australia. *Mol. Ecol.* **15** (6): 1481 - 1492.
- SCHÜLE, P. & TERLUTTER, H. (1999): Rote Liste der gefährdeten Sandlaufkäfer und Laufkäfer (Coleoptera: Cicindelidae, Carabidae) in Nordrhein-Westfalen. *LÖBF-Schriftenreihe* **17**: 541 - 561.
- SCHÜTTE, F. (1995): Zu mehrjährigen Auswirkungen von Insektizid-Anwendungen auf die Aktivitätsdichte von Laufkäfern (Carabidae). *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.* **9**: 845 - 849.
- SCHWARTZ, M., LUIKART, G. & WAPLES, R. S. (2006): Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends Ecol. Evol.* **22** (1): 25 - 33.
- SELANDER, R. & WHITTAM, T. (1983): Protein polymorphism and the genetic structure of populations. In: Nei, M. & Koehn, R. (Hrsg): *Evolution of genes and proteins*. Sinauer, Sunderland. S. 89 - 114.
- SELKOE, K., GAINES, S., CASELLE, J. & WARNER, R. (2006): Current shifts and kin aggregation explain genetic patchiness in fish recruits. *Ecology* **87** (12): 3082 - 3094.
- SENDKER, A. (1999): Genetische Enzymvarianten (Allozyme) in isolierten Populationen des Laufkäfers *Carabus irregularis* am nördlichen Rand des Artareals (Ein Vergleich mit coexistierenden Populationen der Arten *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*). Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- SKIBINSKI, D., WOODWARD, M. & WARD, R. (1993): A quantitative test of the neutral theory using pooled allozyme data. *Genetics* **135**: 233 - 248.
- SNEATH, P. & SOKAL, R. (1973): *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- SPERLICH, D. (1988): *Populationsgenetik*. Fischer, Stuttgart.
- STARKMANN, T. (1998): Pflanzengesellschaften der Rieselfelder: Grünland. *Biologische Station Rieselfelder, Jahresberichte*: 124 - 131.
- STRYER, L. (1990): *Biochemie. Spektrum der Wissenschaften*. Heidelberg.
- SZAROWSKA, M., FALNIOWSKI, A., MAZAN, K. & FIALKOWSKI, W. (1998): Adaptive significance of glucosephosphate- isomerase (GPI) allozymes in the spring snail *Bythinella*. *J. Molluscan Stud.* **64**: 257 - 261.
- TAKASE, T., KIJIMA, A. & FUJIO, Y. (1998): Detection of heat stability variants in GPI Isozymes of Goldfish and Crucian carp. *Fish. Sci.* **64** (1): 31 - 34.
- TERLUTTER, H. (1991): Morphometrische und elektrophoretische Untersuchungen an westfälischen und südfranzösischen *Carabus auronitens*-Populationen (Col. Carabidae): Zum Problem der Eiszeitüberdauerung in Refugialgebieten und der nacheiszeitlichen Arealausweitung. *Abh. Westf. Mus. Naturk.* **53** (3): 1 - 111.
- Thiele, H.-U. (1964): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **53**: 387 - 452.
- THIELE, H.-U. & WEBER, F. (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. *Oecologia* **1**: 315 - 355.
- THIELE, H.-U. (1977): *Carabid beetles in their environment*. Springer, New York.
- TURIN, H. (2000): *De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie* (Coleoptera: Carabidae). Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- UECKER, A. (1999): Heterogenität im Verhalten und in der Abundanzentwicklung in zwei benachbarten Gehegepopulationen des Laufkäfers *Carabus auronitens* - Hinweise auf räumliche Risikoverteilung in einer fein-skalierten Umwelt oder experimentelle Artefakte? Diplomarbeit

- am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- VAN DEN BOOM, A. (1995): Die Bedeutung der Generationsstruktur für die Stabilität von Carabidenpopulationen: Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- VEITH, M., JOHANNESSEN, B., NICKLAS-GÖRGEN, B., SCHMELLER, D., SCHWING, U. & SEITZ, A. (1996): Genetics of insect populations in fragmented landscapes - a comparison of species and habitat. In: Settele, J., Margules, C., Poschlod, P. & Henle, K. (Hrsg.): Species survival in fragmented landscapes. Kluwer, Amsterdam: 344 - 355.
- VELIZ, D., DUCHESNE, P., BOURGET, E. & BERNATCHEZ, L. (2006): Stable genetic polymorphism in heterogeneous environments: balance between asymmetrical dispersal and selection in the acorn barnacle. *J. Evol. Biol.* **19** (2): 589 - 599.
- WAHLUND, S. (1928): Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* **11**: 65 - 106.
- WAPLES, R. (1998): Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *J. Hered.* **89** (5): 438 - 450.
- WARD, R., SKIBINSKI, D. & WOODWARK, M. (1992): Protein heterozygosity, protein structure and taxonomic differentiation. In: Hecht, M., Wallace, B. & MacIntyre, R. (Hrsg.): *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York: 73 - 159.
- WATT, W. (1977): Adaptation at specific loci. I. Natural selection on phosphoglucose-isomerase of *Colias* butterflies: biochemical and population aspects. *Genetics* **87**: 177 - 194.
- WATT, W., HAN, D. & TABASHNIK, B. (1979): Population structure of Pierid butterflies: II. A "native" population of *Colias philodice eriphyle* in Colorado. *Oecologia* **44**: 44 - 52.
- WATT, W. (1983): Adaptation at specific loci. II. Demographic and biochemical elements in the maintenance of the *Colias* PGI polymorphism. *Genetics* **103**: 691 - 724.
- WATT, W., CASSIN, R. & SWAN, M. S. (1983): Adaptations at specific loci III: Behavior and survivorship differences among *Colias* Pgi Genotyp are predictable from in vitro biochemistry. *Genetics* **103**: 725 - 739.
- WATT, W. (1992): Eggs, enzymes, and evolution: Natural genetic variants change insect fecundity. *Evolution* **89**: 10608 - 10612.
- WATT, W., WHEAT, C., MEYER, E. & MARTIN, J. (2003): Adaptation at specific loci. VII. Natural selection, dispersal and the diversity of molecular-functional variation patterns among butterfly species complexes (*Colias*: Lepidoptera, Pieridae). *Mol. Ecol.* **12** (5): 1265 - 1275.
- WATTERSON, G. (1978): The homozygosity test of neutrality. *Genetics* **88**: 405 - 417.
- WATTS, R., JOHNSON, M. & BLACK, R. (1990): Effects of recruitment on genetic patchiness in the urchin *Echinometra mathaei*. *Mar. Biol.* **105**: 145 - 151.
- WEBER, F. (1966): Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung der Carabus-Arten. *Zoologisches Jahrbuch Physiologie* **72**: 136 - 156.
- WEIR, B. (1990): Intraspecific differentiation. In: Hillis, D. & Moritz, C. (Hrsg.): *Molecular systematics*. Sinauer, Sunderland.
- WEIR, B. (1996): *Genetic data analysis II*. Sinauer, Sunderland.
- WENZLOKAT, C. (1994): Elektrophoretische Untersuchungen zur kleinräumigen genetischen Differenzierung der Laufkäferart *Carabus auronitens* im West-Münsterland. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- WHEAT, C., WATT, W., POLLOCK, M. S. & SCHULTE, P. (2006): From DNA to fitness differences: sequences and structures of adaptive variants of *Colias* phosphoglucose-isomerase (PGI). *Mol. Biol. Evol.* **23** (3): 499 - 512.
- WHITLOCK, M. (1992): Temporal fluctuations in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution* **46**: 608 - 615.
- WHITLOCK, M. (2004): Selection and drift in Metapopulations. In: Hanski, I. & Gaggiotti, O. (Hrsg.): *Ecology, genetics, and Evolution in Metapopulations*. Elsevier, Amsterdam: 153 - 174.
- WOOD, B. & PULLIN, A. (2002): Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodivers. Conserv.* **11**: 1451 - 1468.
- WORKMAN, P. & NISWANDER, J. (1970): Population studies on south-western Indian tribes. II. Local genetic differentiation in the Papago. *Am. J. Hum. Genet.* **22**: 24 - 49.
- WRIGHT, S. (1931): Evolution of Mendelian populations. *Genetics* **16**: 97 - 159.

- WRIGHT, S. (1932): Isolation by distance. *Genetics* **28**: 139 - 156.
- WRIGHT, S. (1948): On the role of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. *Evolution* **2** (4): 279 - 295.
- WRIGHT, S. (1978): *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4: Variability in and among natural populations. University Press, Chicago.
- YEH, F., YANG, R. & BOYLE, T. (1999): Popgene: Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Edmonton, University Alberta: www.ualberta.ca/~fyeh.
- ZALEWSKI, M. (2004): Do smaller islands host younger populations? A case study on meta-populations of three carabid species. *J. Biogeogr.* **31** (7): 1139 - 1148.
- ZERA, A. (1987): Temperature-dependent kinetic variation among phosphoglucose-isomerase allozymes from the wing-polymorphic water strider, *Limnoporus canaliculatus*. *Mol. Biol. Evol.* **4** (3): 266 - 285.

Karten

Ausschnitte aus den TK 25 4112 Sendenhorst, TK 25 3911 Greven, TK 50 4318 Paderborn und TK 25 4012 Telgte mit Genehmigung der Bezirksregierung Köln Abteilung 7 GEObasis.nrw vom 10.10.2008

Anschrift der Verfasser

Britta Horstmann & Thomas Reimann
Gaillardstr. 3
13 187 Berlin