

Wie schwer ist das Laufen im Wald? Laufwiderstandsmessungen an *Abax parallelepipedus* (Piller et Mitterpacher, 1783) in unterschiedlichen Habitaten

Markus BUTTERWECK und Rüdiger JESCHKE

Abstract: How easy is it to walk in the forest? Determining the resistance to movement of *Abax parallelepipedus* Piller & Mitterpacher, 1783 in different types of habitat. - Habitats differ amongst other factors in their structural composition. These structures may hamper movements within these habitats. Whenever movement patterns are compared between habitats, e.g. to analyse differences in motivations determining habitat choices, this factor should be taken into consideration. In order to quantify the influence of different habitat structure on movement resistance („habitat resistance“), the movements of *Abax parallelepipedus* (under constant motivation) were timed over a distance of 50 cm across various habitats. Habitat resistance was maximal in a dense meadow, which reduced movement velocities to about 24% of the maximal possible value of 6 m/h (achieved on open clay soil). These results indicate that habitat resistance is an important factor in the analysis of beetle movements in different habitats.

1 Einleitung

Das Laufverhalten ist ein bedeutender Faktor für die Beurteilung der Austauschwahrscheinlichkeit zwischen Populationen. So erlaubt ein gerichtetes Laufverhalten, besonders in der Kombination mit einer Orientierung mit Hilfe von Landmarken (z.B. Einzelbäume, FUNKE & HERLITTIUS 1984 oder Waldsilhouetten, LAUTERBACH 1964), eine Senkung der Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Tieres in der Matrix (=außerhalb des Habitates). Unter der Annahme, dass die Habitatwahl von Tieren ihre Überlebenswahrscheinlichkeit beeinflusst, verringert sich aus der verkürzten Aufenthaltsdauer in der Matrix die Mortalität von Individuen, die in die Matrix geraten.

Käfer zeigen beim Laufen zwei unterscheidbare Laufmuster: den zufällig erscheinenden „random walk“ und ein gerichtetes „directed movement“ (z.B. BAARS 1979; RIJNSDORP 1980; CRIST et al. 1992; HOCKMANN et al. 1989; NIEHUES et al. 1996). Einige Untersuchungen legen nahe, dass es sich dabei um den Ausdruck unterschiedlicher Motivationen handelt. So zeigen WALLIN & EKBOM (1994), dass sich Laufmuster von *Pterostichus melanarius* und *Poecilus cupreus* in Abhängigkeit der Nahrungsverfügbarkeit verschieben. Sollten

Laufmusterunterschiede auf Motivationsunterschieden beruhen, ergeben sich umgekehrt aus der Analyse der Laufmuster Einsichten in die Motivation von Käfern.

Unterschiedliche Habitats haben neben den potentiellen Einflüssen auf die Motivation auch unterschiedliche Vegetationsstrukturen. Es erscheint plausibel, dass das Laufen in unterschiedlichen Habitaten dadurch auch unterschiedlich leicht ist. HEYDEMANN (1957) hat den Begriff „Raumwiderstand“ geprägt. Es ist für ihn der „Umweltwiderstand, der der Aktivität der Tierwelt ... hemmend entgegenwirkt und von der Struktur des gedachten Quer- oder Längsschnittes der geologischen und floristischen Aufbauelemente eines Biotops verursacht wird“ (S. 332). Nachdem der Begriff „Raumwiderstand“ in der Literatur oft als Einflussfaktor auf die Antreffwahrscheinlichkeit von Arten in einem Gebiet betrachtet wird (also als eine Komponente der Habitateignung), sprechen wir im Folgenden von „Laufwiderstand“, um den Einfluss der Habitatstruktur auf die Laufbewegung von Insekten zu betonen.

Um den Laufwiderstand von der Laufmotivation zu trennen, müssen diese beiden Faktoren einzeln gemessen werden. Wir haben dabei nach einer Methode gesucht, mit der Laufmuster rechnerisch

korrigiert werden können. Das geht mit reinen Strukturmessungen nicht. Wir wollten also direkt messen, wie stark der Käfer am Laufen gehindert wird.

2 Methoden

2.1 Untersuchungsansatz

Um den Faktor Laufmotivation vom Faktor Laufwiderstand zu trennen, muss die Laufmotivation konstant gehalten werden. Dies ist insbesondere bei der Untersuchung unterschiedlicher Habitats nicht einfach, da angenommen werden kann, dass diese auch einen Einfluss auf die Motivation der Tiere ausüben. Um trotzdem zu einem einheitlichen Verhalten über die unterschiedlichen Habitats zu kommen, wurden die Tiere zu einem Fluchtlauf animiert. Wir gehen davon aus, dass dieser Motivationsunterschiede wie Hunger oder die Suche nach Geschlechtspartnern überdeckt. Dadurch kann beim Vergleich der Habitats der Faktor Motivation vernachlässigt werden.

Es ist zu vermuten, dass bei dieser Methode der reale Einfluss des Laufwiderstandes überschätzt wird. Tiere könnten z.B. bei geringen Geschwindigkeiten Hindernisse leichter umgehen als bei einem Fluchtlauf mit maximaler Geschwindigkeit. Wir gehen aber davon aus, dass dieser Fehler kleiner ist, als der Fehler, der aus der völligen Vernachlässigung des Faktors Laufwiderstand resultiert.

2.2 Untersuchungsgebiete

Die hier vorgestellten Untersuchungen wurden in neun Bereichen unterschiedlicher Dichte in vier Lebensräumen (Wald, Waldrand, Hecke und Wiese) in einem Waldgebiet 6km NW von Heilbronn durchgeführt, die auch für andere Untersuchungen des Laufmusters von *Abax parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher) 1783 herangezogen wurden (JESCHKE 1994; BUTTERWECK 1998).

Wald: anthropogen überformter Eichen-Hainbuchen-Wald. Die dominierenden Arten der Baumschicht sind vor allem Hainbuche und Stieleiche, die fast durchgehend ein geschlossenes Kronendach bilden. Die spärlich vorhandene Strauchschicht wird hauptsächlich aus Jungbäumen gebildet. Die lückenhaft ausgebildete Krautschicht besteht im Wesentlichen aus der Buschwindrös-

chen-Gruppe mit Scharbockskraut (*Ficaria verna*), Gold-Hahnenfuß (*Ranunculus auricomus*), Mäiglöckchen (*Convallaria majalis*), Flattergras (*Milium effusum*), Waldmeister (*Galium odoratum*), Gewöhnlichem Hexenkraut (*Circaea lutetiana*), Aronstab (*Arum maculatum*) und Männlichem Wurmfarne (*Dryopteris filix-mas*).

Der Habitattyp Wald wurde in zwei Bereiche mit ähnlicher Artenzusammensetzung, aber unterschiedlichem Untergrund unterteilt. Bereich "Wald Nord" weist eine leichte Hangneigung von ca. 10°-20° auf. Bereich "Wald Süd" ist die sich anschließende Talmulde, in der sich das durch Erosion im oberen Bereich abgetragene Material absetzt, größere offene Bereiche in der Krautschicht bildet und aufgrund seines lehmigeren und staunassen Bodens insgesamt feuchter und dadurch moos- und farnreicher ist.

Waldrand: Dem schmalen und lückigen Gehölzmantel aus Holunder (*Sambucus nigra*), Hasel (*Corylus avellana*) und Schlehen (*Prunus spinosa*) ist ein dichter, von Brennesseln (*Urtica dioica*) und Gräsern dominierter Krautsaum vorgelagert.

Hecke: Die ca. 6m breite Hecke schließt sich direkt an den Wald an. Sie steht an einem hohen und steilen Rain zwischen der untersuchten Wiese und einem Roggenfeld. Sie besteht fast ausschließlich aus hochwüchsiger Hasel (*Corylus avellana*). Der hängige und der ebene Bereich der Hecke wurden getrennt untersucht.

Wiese: Die leicht südexponierte, ca. 20m breite Wiese liegt zwischen der Hecke und dem Wald. Sie geht auf ackerbauliche Nutzung zurück und stellt hier ein Sukzessionsstadium dar mit *Poa trivialis*, *Agropyron repens*, *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Echinochloa crus-galli*, *Plantago major*, *Taraxacum officinale*, *Geranium pratense*, *Tussilago farfara*, *Trifolium repens*, *Daucus carota*, *Polygonum aviculare*, *Heracleum sphondylium*, *Cirsium arvense*, *Anagallis arvensis*, *Sonchus asper* und *Hieracium* sp.

Aufgrund z.T. lokal unterschiedlicher Strukturdichte wurde die Wiese für die Untersuchung des Laufwiderstandes in zwei Bereiche ("Wiese dicht" und "Wiese lückig") unterteilt.

Zur Ermittlung von "Null-Widerstands-Werten" (maximal möglichen Laufgeschwindigkeiten) wurden ein asphaltierter Feldweg und ein struktur-

freier Lehmboden im Wald mit einbezogen.

2.3 Habitatpräferenz

Bei Bodenfallenfängen kann aus dem Quotient vergleichbarer Fangzahlen in zwei Habitaten ein Relativer Habitatpräferenz Index RHI als quantitatives Maß für Habitatpräferenz ermittelt werden (BUTTERWECK 1998). Wird dabei der jeweils größere Wert im Nenner angegeben, ergibt sich ein Vergleichsmaß für Dichteunterschiede zwischen 0 und 1, wobei 0 vollständig unterschiedliche und 1 vollständig gleiche Aktivitätsdichte anzeigt.

In unbekönderten Boden-Lebendfallen in Wiese und Waldrand betrug dieser bei *Abax parallelepipedus* 0.06 (Unterschied zwischen Wiese und Waldrand: Chi²-Test, $p < 0.001$). Für *Abax parallelepipedus* wurde damit die bekannte Waldpräferenz (z.B. KOCH 1989) quantitativ bestätigt.

2.4 Versuchsaufbau

Zwei Kunststoffplatten von 0,5m Länge wurden im Abstand von 5cm zueinander an Zufallsstellen in den ausgewählten Habitattypen aufgestellt. Ein Tier wurde am Anfang dieser Arena freigelassen und die Zeit gemessen, die das Tier zur Durchquerung der Arena benötigte. Um einen Fluchtlauf auszulösen, wurde das Tier mit einem Holzstückchen am Hinterende angestoßen, ohne dass es dabei angeschoben wurde.

Es wurde pro Versuchsaufbau je ein Männchen und ein Weibchen freigelassen. Jedes dieser Tiere wurde mit kurzen Erholungspausen in allen neun Habitaten getestet. Um Ermüdungseffekte auszuschließen, wurden die Habitate regelmäßig durchgewechselt, so dass in jedem Habitat ein Tier am Versuchsbeginn, ein Tier im zweiten Durchgang, ein Tier im dritten Durchgang usw. war.

Die Untersuchungen wurden vom 21. bis 30.9.1994 zwischen 18³⁰ und 20³⁰ Uhr durchgeführt.

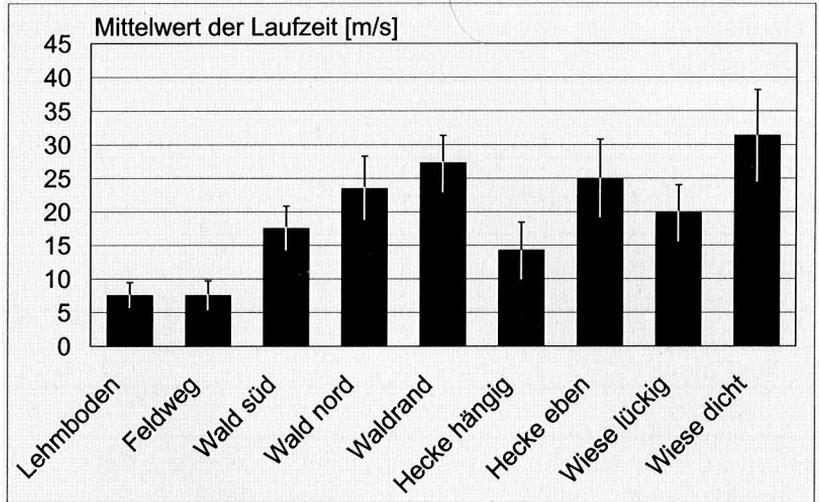


Abb. 1: Mittlere Laufzeiten und Standardabweichungen von *Abax parallelepipedus* pro 0,5m-Arena in unterschiedlichen Habitaten.

3 Ergebnisse

Es wurden deutliche Unterschiede in der Laufzeit von *Abax parallelepipedus* zwischen den unterschiedlichen Habitaten gefunden (Abbildung 1). Wie erwartet ergeben sich die längsten Laufzeiten in der dichten Wiese.

Die Stellen ohne Laufwiderstand auf offenem Lehmboden und auf der Straße wiesen die kürzesten Laufzeiten und damit die höchsten Laufgeschwindigkeiten von maximal 6m/min auf. Diese beiden Werte sind nahezu identisch und unterscheiden sich von allen anderen Werten. Dass die Werte nahe beieinander liegen, kann als Hinweis auf die Verlässlichkeit der angewendeten Methode gedeutet werden.

Die hohen Laufzeiten am Waldrand beruhen auf der größeren Dichte durch einen Brennnesselbestand. Dieses führt dazu, dass kein Unterschied zur dichten Wiese besteht. Auch zwischen den ähnlichen Lebensräumen Waldrand und Hecke besteht kein Unterschied in den Laufzeiten. Die Laufzeiten zwischen Männchen und Weibchen sind ebenfalls nicht unterschiedlich.

Aus den Laufzeiten pro 0,5m Laufstrecke können Laufgeschwindigkeiten berechnet werden (Tabelle 1). Die Laufgeschwindigkeiten zwischen den meisten Habitaten unterscheiden sich signifikant (Tabelle 2).

Habitat	Mittelwert	Maximum	Minimum
Lehmboden	3,97	6,00	2,73
Feldweg	3,97	6,00	2,31
Wald süd	1,71	2,73	1,30
Wald nord	1,28	1,88	0,88
Waldrand	1,10	1,43	0,81
Hecke hängig	2,10	3,33	1,11
Hecke eben	1,21	1,88	0,88
Wiese lückig	1,51	2,31	1,00
Wiese dicht	0,96	1,76	0,70

	Lehm- boden	Feld- weg	Wald süd	Wald nord	Wald- rand	Hecke hängig	Hecke eben	Wiese lückig
Lehmboden								
Feldweg	.8647							
Wald süd	.0002 **	.0003 **						
Wald nord	.0002 **	.0002 **	.0006 **					
Waldrand	.0002 **	.0002 **	.0002 **	.0060 *				
Hecke hängig	.0002 **	.0002 **	.0099	.0006 **	.0003 **			
Hecke eben	.0002 **	.0002 **	.0005 **	.4591	.2559	.0003 **		
Wiese lückig	.0002 **	.0002 **	.1556	.0261	.0011 *	.0006 **	.0038 *	
Wiese dicht	.0002 **	.0002 **	.0002 **	.0007 **	.0879	.0002 **	.0031 *	.0003 **

4 Diskussion

In dieser Untersuchung wurden Laufgeschwindigkeiten von *A. parallelepipedus* unter konstanter Motivation in unterschiedlichen Habitaten gemessen. Die maximalen Laufgeschwindigkeiten liegen in ähnlichen Größenordnungen, wie bei anderen Autoren. Bei HEYDEMANN zeigt *Carabus auratus* auf einem Weg eine Maximalgeschwindigkeit von 6m/min. THIELE (1977) gibt für *Abax parallelepipedus*

Tab. 1 (oben): Laufgeschwindigkeiten von *Abax parallelepipedus* in verschiedenen Habitaten [m/min].

Tab. 2 (unten): Signifikanzniveaus der Unterschiede der Laufgeschwindigkeiten von *Abax parallelepipedus* zwischen den Habitaten. Wilcoxon Mached-Pairs Signed-Ranks Test, n = 18, zweiseitig. Signifikanz mit Korrektur gegen künstliche Signifikanzen bei multiplen Tests (sequenzieller Bonferroni-Test, RICE 1989). * = Tabellenweite $p < 0.05$, ** = Tabellenweite $p < 0.01$. Nicht fettgedruckte Werte sind nicht signifikant.

mit 7,32 m/min einen etwas größeren Wert an als den maximalen hier gefundenen von 6m/min. Vermutlich befanden sich die Tiere bei ihm ebenfalls in einer Fluchtsituation. Nach WALLIN & EKBOM (1994) laufen *Poecilus cupreus* ca. 4m/min, *Pterostichus melanarius* ca. 3m/min und *P. niger* ca. 6m/min. Aufgrund der gefundenen Größenordnungen der Laufbewegungen und der Versuchsanordnung kann hier ebenfalls die Laufmotivation "Fluchtlauf" vermutet werden.

C. auratus erreicht in einer dichten Wiese nur noch 1 bis ½ m pro Minute (HEYDEMANN 1957). *A. parallelepipedus* ist mit 1.76 m/min Maximalgeschwindigkeit etwas schneller. HEYDEMANN gibt nicht an, wie er die Tiere behandelt hat. Deshalb könnten auch unterschiedliche Motivationen zu den Unterschieden beigetragen haben.

Die von HEYDEMANN (1957) vorgelegten Daten stützen die Annahme, dass sich der Raumwiderstand auf die Laufgeschwindigkeit von Käfern auswirkt. Sie erlauben aber nicht die Trennung zwischen den Einflüssen von Laufmotivation und Habitatstruktur. Insbesondere bei Untersuchungen, bei denen zuvor gefangene Tiere freigelassen werden, ist dieser Unterschied aber von großer Bedeutung. Es kann z.B. erwartet werden, dass ein frisch freigelassener Käfer auf freier Fläche einen schnellen und gerichteten (Flucht-)Lauf durchführt, auf einer reich strukturierten Wiese aber eher dazu neigt, sich am nächsten möglichen Ort zu verstecken oder nach einem Versteck zu suchen.

Im Rahmen dieser Untersuchung sollten Daten erhoben werden, die eine Trennung von Laufmotivation und Einfluss des Laufwiderstandes ermöglichen. Hierzu mussten die Daten einen quantitativen Korrekturfaktor zulassen, mit dem aus einer Laufspur die Motivation herausgerechnet werden kann.

Der Korrekturfaktor für den Laufwiderstand wurde für eine Reihe von Habitattypen ermittelt, die auch in Untersuchungen von Laufmustern untersucht wurden. Wie zu erwarten war, wurden deutliche Unterschiede der Laufgeschwindigkeiten zwischen den Habitaten gefunden.

Bei der Analyse von Laufmustern wurden keine tatsächlichen Unterschiede in Laufparametern nach WIENS et al. (1993) zwischen unterschiedlichen Habitaten gefunden (JESCHKE 1994; BUTTERWECK 1998). Rechnet man die hier beschriebenen unterschiedlichen Laufwiderstandswerte ein,

ergeben sich naturgemäß Unterschiede in den Laufparametern zwischen den unterschiedlichen Habitaten.

Zwei Hypothesen können dieses Phänomen erklären. Erstens: Bei realen Laufspuren wirkt sich weder die Habitatstruktur (z.B. durch kompensatorisches Verhalten der Tiere), noch die Laufmotivation auf die Laufspur aus. Zweitens: Beide Faktoren wirken sich aus, sind entgegengesetzt und heben sich in unserer Untersuchung der Laufspuren gerade auf. Zwischen diesen beiden Erklärungen kann derzeit nicht unterschieden werden.

5 Zusammenfassung

Unterschiedliche Lebensräume unterscheiden sich neben vielen anderen Faktoren auch in ihrer strukturellen Zusammensetzung. Diese Strukturen behindern Laufbewegungen innerhalb dieses Habitattyps (Laufwiderstand). Zur Ermittlung von quantitativen (Korrektur-) Maßen für den Laufwiderstand in unterschiedlichen Habitaten wurden Laufzeiten von *Abax parallelepipedus* in Arenen von 0,5m Länge in unterschiedlichen Habitaten bei konstanter Motivation gemessen. Die Maximalgeschwindigkeit von *Abax parallelepipedus* betrug sowohl auf offenem Lehmboden als auch auf einer asphaltierten Straße 6m/min. Es ergaben sich deutliche Unterschiede zwischen neun untersuchten Habitattypen. Eine dichte Wiese konnte die mittlere Laufgeschwindigkeit von 3,97m/min auf offenem Lehmboden auf ca. 24% (0,96m/min) reduzieren.

Literatur

- BAARS, M. A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. - *Oecologia* (Berlin) 44: 125-140.
- BUTTERWECK, M. D. (1998): Metapopulationsstudien an Waldlaufkäfern (Coleoptera: Carabidae). Einfluss von Korridoren und Trittsteinbiotopen. - 142 S.; Wissenschaft und Technik-Verlag, Berlin.
- CRIST, T. O., GUERTIN, D. S., WIENS, J. A. & MILNE, B. T. (1992): Animal movement in heterogeneous landscapes: an experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie. - *Functional Ecology* 6: 536-544.
- FUNKE, W. & HERLITZIUS, H. (1984): Zur Orientierung von Arthropoden der Bodenoberfläche nach Stammsilhouetten im Wald. - *Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 37: 8-13.
- HEYDEMANN, B. (1957): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. - *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg* 1956: 332-347.
- HOCKMANN, P., SCHLOMBERG, P., WALLIN, H. & WEBER, F. (1989): Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald

- (Radarbeobachtungen und Rückfangexperimente). - Abh. Westfälischen Mus. Naturkunde 51: 3-71.
- JESCHKE, R. (1994): Bewegungsmuster und Verhalten des Laufkäfers *Abax parallelepipedus* in verschiedenen Habitaten (Coleoptera: Carabidae). - Diplomarbeit: Universität Würzburg,
- KOCH, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas: Ökologie, Band 1. - 440 S.; Goecke & Evers, Krefeld.
- LAUTERBACH, A. W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. - Abh. Landesmus. Naturkunde Münster 26: 1-103.
- NIEHUES, F.-J., HOCKMANN, P. & WEBER, F. (1996): Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian lowlands (Coleoptera: Carabidae). - Ann. Zool. Fennici 33 (1): 85-96.
- RICE, W. R. (1989): Analyzing tables of statistical tests. - Evolution 43: 223-225.
- RIJNSDORP, A. D. (1980): Pattern of movement in and dispersal from a dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). - Oecologia (Berl.) 45: 274-281.
- THIELE, H. U. (1977): Carabid beetles in their environments. - 369 S.; Springer, New York.
- WALLIN, H. & EKBOM, B. (1994): Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae). - Environmental Entomology 23: 1171-1181.
- WIENS, J. A., CRIST, T. O. & MILNE, B. T. (1993): On quantifying insect movements. - Environmental Entomology 22: 709-715.

Anschriften der Verfasser

Dr. Markus BUTTERWECK
Ökologische Station der Universität Würzburg-
Glashüttenstraße 5
D-96181 Rauhenebrach - Fabrikschleichach

Rüdiger JESCHKE
Goethestraße 2
D-74388 Talheim

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 2001

Band/Volume: [Supp_2](#)

Autor(en)/Author(s): Butterweck Markus D., Jeschke Rüdiger

Artikel/Article: [Wie schwer ist das Laufen im Wald?
Laufwiderstandsmessungen an *Abax parallelepipedus* in unterschiedlichen
Habitaten 99-104](#)