

Ökophysiologische Anpassungen xerobionter Carabiden in der Sahara

Wolfgang WAITZBAUER

Abstract: Ecophysiological adaptations of xerobiontic Carabidae in the Sahara - This paper deals with the eco-physiological adaptations to desert habitats of three species of ground beetle species from sand-dunes in the northern Sahara (Douz, southern Tunisia). In addition to *Eurynebria complanata* FABR. (Nebriinae), a nocturnally active species, the twilight- to night active *Thermophilum 6-maculatum* FABR. (Anthiinae), and the diurnal *Graphipterus serrator* FORSK. (Masoreinae) all demonstrate remarkable characteristics. They are characterised by different physiological tolerances to aridity and high daily temperatures, which can be expressed according to evaporation, locomotive activity as a function of temperature, and metabolic rate as a function of oxygen consumption. *Graphipterus serrator*, for instance, is highly adapted to life in the desert through having a wide range of ecological and eco-physiological characteristics. Compared to some desert-living black beetles (Tenebrionidae) this species has the capacity to regulate its body temperature through activity during the hot hours of the day (maxithermic adaptation). Water loss by transpiration through the integument is very low and similar to values that were determined from highly specialised day-active black beetles.

1 Einleitung

Carabiden zählen nicht unbedingt zur typischen Coleopterenfauna wüstenhafter Lebensräume. Ganz gegensätzlich zu Tenebrioniden, welche hier hinsichtlich Arten- und Individuendichte die dominierende Rolle einnehmen, fehlen im Allgemeinen lebenswichtige morphologische und ökophysiologische Eigenschaften wie ein optimaler Verdunstungsschutz durch eine dicke, weitgehend impermeable Kutikula oder ein an hohe Temperatur und Trockenheit angepasster Stoffwechsel. Somit unterbinden die oft extremen Lebensbedingungen wüstenhafter Lebensräume bei Laufkäfern die Entwicklung einer größeren Artenfülle. In den erdgeschichtlich alten Wüsten (etwa der SW-afrikanischen Namib) erfolgten solche Adaptationen über sehr lange Zeiträume in beachtlicher Diversität. Diese zeichnen die Tenebrioniden als einzigartige Spezialisten unter den Insekten aus. In den klimatisch jungen Wüsten hingegen, zu denen auch die Sahara zählt, fehlte hierzu die Zeit. Die meisten rezenten Wüstenarten sind somit weitgehend aus alten mediterranen Sandgebieten (z. B. Küstendünen) eingewandert oder stammen aus subtropischen Trockenräumen südlich der Sahara (PIERRE 1958, CLOUDSLEY-THOMPSON 1965c, 1975,

CRAWFORD 1981, CLOUDSLEY-THOMPSON 1991).

Die hier näher behandelten saharischen Carabiden sind entweder mediterraner (*Eurynebria complanata*) oder mehrfach afrikanischer Herkunft (*Graphipterus serrator*, *Heteracantha depressa*, *Thermophilum 6-maculatum*, *Th. venator*). Vorwiegend bewohnen sie die Randzonen der Sandwüste (Erg) und sind an das Leben in der Wüste in verschiedener Weise angepasst. Als schnell bewegliche Räuber besetzen sie eine wichtige Position in der Nahrungskette der Biozönose. Insgesamt wurden sie – mit Ausnahme der durch ihre Größe auffälligen Vertreter der Gattung *Thermophilum* – jedoch bisher wissenschaftlich erst wenig beachtet, wohl deshalb, weil sie nie in größerer Individuenzahl auftreten und in der Sandwüste auch nicht überall geeignete Lebensbedingungen vorfinden (CHOPARD 1936, LÉOUFFRES 1953, PIERRE 1958, DITTRICH 1983, POLIS 1991).

Die nachfolgenden Hinweise sollen Anstoß geben, gezielte Forschungsprojekte über die Ökophysiologie dieser Wüstenkäfer durchzuführen, da unter ihnen auch vereinzelte Stoffwechsel-Spezialisten hohe Leistungen aufweisen. Als vergleichbare Studienobjekte sind die bereits besser bearbeiteten Tenebrioniden gut geeignet.

2 Material und Methoden

Acht charakteristische Laufkäferarten der nördlichen Sahara (siehe Folgekapitel) dienten im Laufe mehrerer Forschungsreisen nach Südtdnesien (Douz, Oase Grad) als Beobachtungs- und Untersuchungsobjekte – teils vorort, teils unter standardisierten Laborbedingungen in Wien, wo zwei „unkomplizierte“ Arten (*Graphipterus serrator*, *Thermophilum 6-maculatum*) über mehrere Monate gepflegt wurden.

Die meisten Freilandmessungen wurden weitgehend in einem spärlich vegetationsbestandenen Dünengelände über eine Gesamtdauer von 21 Tagen durchgeführt. Neben der Erfassung des Mikroklimas, verschiedener physikalischer Bodenparameter und vegetationskundlicher Erhebungen nach Braun-Blanquet, erfolgten an den beiden genannten Arten umfangreiche Messungen der Laufgeschwindigkeit bei unterschiedlichen Substrattemperaturen und Messungen der subelytralen Temperaturen mittels feiner pt-100 Thermistoren (Fühlerstärke 0.1 mm, Eigenbau). Temperaturmessungen, wie sie etwa HAMILTON (1974) durch Einschieben eines Messfühlers in die Analöffnung empfiehlt, wurden wegen der sicheren Verletzungsgefahr der Versuchstiere ausgeschlossen.

Messreihen zum Sauerstoffverbrauch wurden bei unterschiedlichen Temperaturen und Lichtverhältnissen mit einer modifizierten Warburg-Apparatur (WAITZBAUER & FEHRINGER 1982) im Wasserbad weitgehend bereits am Untersuchungsort durchgeführt, ebenso Versuche zur Transpirationsrate mit definierten Temperatur- und Feuchtebedingungen (30 °C, 20 % rel. F.) unter Verwendung einer Mikrowaage (Mettler Toledo AB204 und Mettler PL 200). Messungen der Laufaktivität bei unterschiedlicher Bodentemperatur wurden im Freiland und auch unter Laborbedingungen in einer Klimaorgel mit Bodenheizung oder -kühlung und variabler Beleuchtungsstärke durchgeführt.

3 Allgemeines über ausgewählte Laufkäfer der Sahara

Megacephala euphratica, ein rund 20 mm großer, überwiegend metallisch grüner Vertreter der Cindelinæ mit geographisch weiter Verbreitung über ganz Nordafrika bis Vorderasien, besiedelt als Frühjahrsform die Randzonen periodisch wasserführender Depressionen mit tiefgründigen tonigen

Böden, wie flache Tonpfannen (Sebkhas) und die Randzonen von Salzseen (Chotts). Tagsüber erwärmt sich die Bodenoberfläche – bereits im zeitigen Frühjahr – auf Temperaturen bis zu 50 °C, aber bereits in 10 cm Tiefe werden maximal nur 28 °C erreicht. Das Substrat ist selbst dann noch etwas feucht, wenn die winterliche Wasserbedeckung im Frühjahr bereits verdunstet ist. Das Verhalten von *Megacephala euphratica* unterscheidet sich sehr von dem anderer Sandlaufkäfer: Die flugunfähigen Imagines sind ab März nur noch nächtlich aktiv und verbringen die Tagesstunden in einer selbst gegrabenen Höhle, welche äußerlich als kleine Tonaufwölbung erkennbar ist. Nach ersten Untersuchungen ist mit steigender Umgebungstemperatur die Einhaltung einer Tagesdormanz wahrscheinlich, wodurch bei verminderter Stoffwechselrate Energie eingespart wird.

Unter den Carabiden sandiger Halbwüsten sind vor allem Vertreter der Gattung *Thermophilum* (Anthiinae) als auffällige Räuber zu nennen. Die Gattung umfasst zahlreiche große Arten bis zu 40 mm Länge. Diese flugunfähigen, aber sehr schnellen Jäger sind durch lange Beine, einen übergroßen Kopf mit mächtigen, scherenartigen Mandibeln und kugelig vorgewölbten Augen gekennzeichnet. Eine wespenartige Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen gewährleistet hohe Mobilität. Arttypisch sind meist weiße, oder selten auch gelb beschuppte Flecken seitlich auf dem Halsschild und den Elytren. Im saharischen Bereich kommen *Thermophilum sexmaculatum* (Abb. 2) und als größte Art *Th. venator* vor, die in der arabischen Wüste durch *Th. 14-guttatum* abgelöst werden. Alle Arten sind Bombardierkäfer und versprühen aus paarigen Pygidialdrüsen ein Wehrsekret gezielt bis zu 50 cm weit. Dieses besteht – ähnlich wie bei anderen Carabiden mit Bombardierapparat – vorwiegend aus Wasserstoffperoxid in hoher Konzentration sowie Toluhydrochinon und vermutlich auch Ameisensäure (HUEY & PIANKA 1977a). Nähere biochemische Untersuchungen hierzu fehlen jedoch.

Diese großen Laufkäfer besiedeln vorwiegend sandige Halbwüsten und stabile Dünenfelder im Vorraum der Ergs mit schütterem Bewuchs von ausdauernden Kleinsträuchern (wie *Oudneya africana*, *Zygophyllum album* oder *Anabasis articulata* und *Sueda sp.*) sowie Sandstaudünen (Nebkas) mit dichter Bedeckung durch Rutensträucher (*Retama raetam*, *Limoniastrum guyonianum*) und Dornsträucher (*Zizyphus lotus*) (QUÉZEL 1965) (Abb. 1). Für



Abb. 1: Dünen der nördlichen Sahara mit Vegetationsanteilen sind der typische Lebensraum von *Thermophilum*-Arten und *Graphipterus serrator*.

die Habitatswahl ist die Beschattung des Bodens wichtig, wodurch ein günstigeres Mikroklima entsteht. Die umfangreichen Wurzelsysteme ziehen außerdem Feuchtigkeit aus tieferen Sandschichten hoch. Solche Vegetationsinseln werden regelmäßig auch von Nagetieren, wie *Gerbillus* und *Meriones sp.* besiedelt. Ihre weitläufigen Bauten dienen den Laufkäfern zugleich als Unterkunft.

Thermophilum ist an xerische Milieubedingungen aber nur bedingt angepasst. Wie Versuche zeigen, ist der Verdunstungsschutz recht unvollkommen und die kutikuläre Evaporation hoch (siehe Abb. 5). Die großen Käfer sind deshalb gegen Winterende tagaktiv, ab April dämmerungsaktiv und ab Juni nachtaktiv, wenn auch mit einer hohen Plastizität der jahreszeitlichen Rhythmik (PAARMANN 1979a). Tagsüber benötigen sie den Schatten von Sträuchern oder das ausgeglichene Mikroklima von Nagetierbauten. Sie erscheinen erst mit tiefem Sonnenstand an der Oberfläche, um auf Beutefang zu gehen. Geeignete Objekte können sie optisch bis zu einer Entfernung von 3 m wahrnehmen. Dazu zählen neben verschiedenen epigäischen Insekten sogar Skorpione (*Buthus*) und Jungtiere von Eidechsen (*Acanthodactylus*, *Eremias*). Zweifellos ernährt sich der Riese der saharischen Carabiden, *Thermophilum venator*, aber vorwiegend von nestjungen Mäusen und bleibt aufgrund seiner Wehrhaftigkeit unbehelligt. Der Käfer frisst eine Maus gleicher Größe in nur 10 Minuten auf und nimmt so in 30-stündigen Intervallen Nahrung im Ausmaß des eigenen Körpergewichtes zu sich (WAITZBAUER unpubl.).

Die Larvalbiologie der beiden saharischen *Thermophilum*-Arten wurde durch PAARMANN (1979a,

1985), PAARMANN et al. (1986), sowie DINTER et al. (2002) ausführlich erforscht. Demnach entwickeln sich diese in den Nestern von verschiedenen Wüstenameisen und weisen hierzu spezifische Anpassungen auf. Ihr Entwicklungszyklus ist eng mit der Larvalentwicklung der Ameisen im Sommer verbunden.

Gänzlich nachtaktive Arten der Sanddünen sind der schwarze *Sphodrus leucophthalmus*, die hellbraune *Eurynebria complanata* (Abb. 3) und die flache, glänzend schwarze *Heteracantha depressa*, die bei Untersuchungen in Dünengebieten zwar nur selten gefunden werden, jedoch immer wieder an nächtlichen Lichtquellen erscheinen. Die erste Art findet sich auch im gesamten Mittelmeerraum bis in das südl. Mitteleuropa, wo sie aber synanthrop feuchte Erdkeller bewohnt. Die zweitgenannte ist eine typisch psammophile Art südmediterraner (Strand)Dünen und dringt bis in die nördliche Sahara vor. Beide Arten weisen außer langen Tibialdornen keine spezifischen morphologischen Anpassungen zur Fortbewegung auf sandigem Untergrund auf – sie sind auch keine obligatorischen Wüstenkäfer. Die afrikanische *Heteracantha depressa* hingegen vermag mit dem scheibenförmigen Körper – wie auch Tenebrioniden mit ähnlichem Habitus (*Lepidochora*- und *Zophosis*-Arten) – durch lose Sandschichten zu „schwimmen“. Sie besitzt zu Graborganen modifizierte Vordertibien und bewegt sich mit den zu „Sandschuhen“ verbreiterten Tarsen nachts rasch auf dem lockeren Substrat (ähnlich auch die Vertreter psammobionter Tenebrioniden, wie *Prionothea coronata*, *Pimelia sp.*, *Thriptera sp.*, u.a.).

Einen völlig konträren ökophysiologischen Morphotypus stellt *Graphipterus serrator* (Masoreinae) dar (Abb. 4). Der scheibenförmig flache, bis 20 mm große Käfer, eine typische Frühjahrsart, bewohnt in der Sahara die Randdünen der Ergs mit zerstreuter Vegetation und ist weit verbreitet. In der arabischen Wüste tritt die kleinere Art *Gr. minutulus* auf. Die leicht laterigrade Beinstellung ermöglicht den sehr raschen Lauf. Lange, z. T. blattförmig verbreiterte tibiale Endsporne und steife tarsale Randborsten – ähnlich denen, wie sie auch bei Tenebrioniden auftreten (z. B. Gattg. *Pimela*) – verhindern das Versinken im lockeren Substrat. Zugleich ist die Oberseite mit langen, leuchtend weißen und schwarzen Schuppen bedeckt – ganz offensichtlich als Schutz gegen Überhitzung bzw. zur raschen Förderung eines optimalen Stoffwechselliveaus, wie



Abb. 2: *Thermophilum 6-maculatum* ist ein afrikanischer Bombar-
dierkäfer, der den Nordrand der Sahara erreicht.

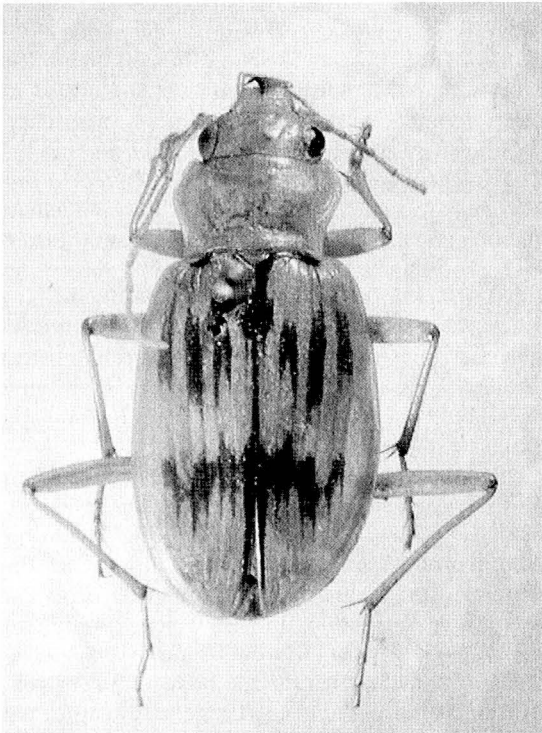


Abb. 3: *Eurynebria complanata* ist eine nachtaktive psammobionte
Art, welche vom Mediterranraum bis in die nördliche Sahara verbreitet
ist.

das auch von zahlreichen tagaktiven Tenbrioniden-
arten mit weißer Wachsschicht bekannt ist (EDNEY
1971, HAMILTON 1974). Die eigentliche Phase der
Hauptaktivität (Nahrungserwerb, Kopula) fällt im

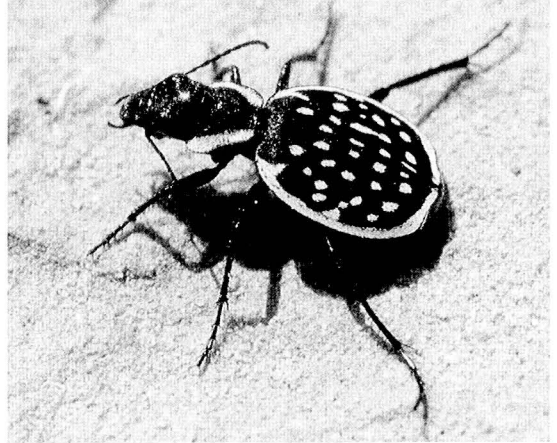


Abb. 4: *Graphipterus serrator* ist ein scheibenförmig flacher, durch
weiße Schuppenflecken auffälliger Laufkäfer der nordsaharischen
Sandgebiete.

Frühjahr und Frühsommer in die heißen Mittags-
stunden bei Temperaturen der Bodenoberfläche
bis zu 55 °C. Als Beute dienen sterbende Insekten
oder Hitzeleichen, z.B. Ameisen, Fliegen, Klein-
schmetterlinge und deren Raupen. Ähnlich rä-
uberisch ernähren sich die großen Wüstenameisen
der Gattung *Cataglyphis* (*C. albicans*, *C. bicolor*,
C. bombycina, *C. fortis*: Formicidae), wengleich deren
Aktivitätsmaximum im noch höheren Temperat-
urbereich liegt und dadurch selbst im Hochsommer
bei Bodenoberflächen-Temperaturen bis 60 °C volle
Aktivität gewährleistet ist. Die weit spreizenden
Beine dieser Ameise dienen neben der Erlangung
hoher Geschwindigkeiten auf dem heißen Sand zu-
gleich der Stabilisierung des Körpers beim raschen
Richtungswechsel.

Der gleiche Lebensraum und eine sehr ähnli-
che Form der Ernährung fördern solche Analogien.
Gegensätzlich zu vielen Tenebrioniden sind die un-
spezialisierten Vordertibien von *Graphipterus* nicht
unmittelbar als Graborgane ausgebildet; die Käfer
suchen daher bei großer Hitze den kühlenden
Schatten der Vegetation. Ebenso können sie sich
oberflächlich im Sand eingraben.

4 Ökophysiologische Anpassun- gen

Das Leben in der Wüste erfordert die Anpassungs-
fähigkeit an langzeitige Trockenheit, hohe Tempe-
raturen, starke Klimaschwankungen sowie geringe
Ressourcen. Die Befähigung zur aktiven Stoffwech-

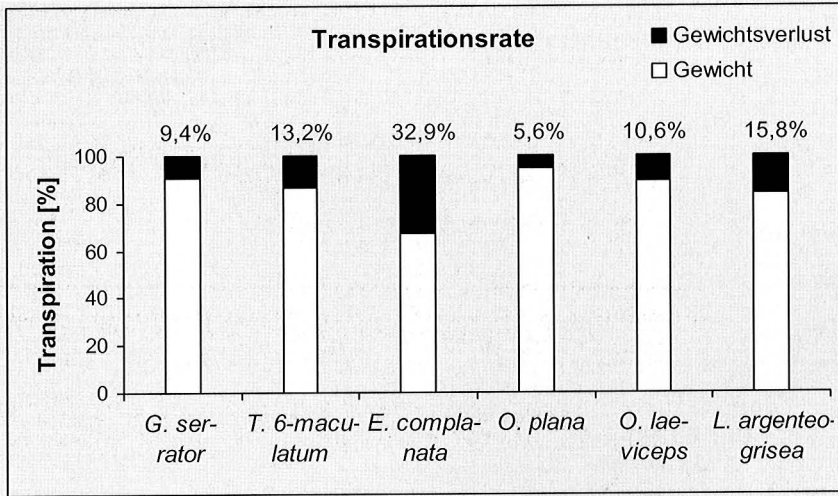


Abb. 5: Vergleichende Transpirationsrate nächtlich und tagaktiver Wüsten-carabiden und -tenebrioniden mit den prozentuellen Werten der Gewichtsverluste durch Transpiration. Carabiden: *Eurynebria complanata*, *Graphipterus serrator*, *Thermophilum 6-maculatum* - Tenebrioniden: *Lepidochora argenteo-grisea*, *Onymacris laeviceps*, *Onymacris plana*.

selbregulierung ist daher unbedingt erforderlich. Deserticole Tenebrioniden, die Spezialisten unter allen Wüsteninsekten, erreichen hier Höchstleistungen. Unter den Carabiden gibt es nur sehr wenige Arten, die ein ähnliches Niveau erreichen.

4.1 Verdunstungsschutz, Transpiration

Sphodrus, *Eurynebria* und *Heteracantha* sind tagsüber bis zu 1m tief in den Dünen vergraben. In diesem Bereich ist das Mikroklima ausgeglichen (Ende April beträgt die Temperatur der Dünenoberfläche Mittags 35 °C, in 1m Tiefe hingegen nur 23 °C und die Feuchtigkeit liegt zwischen 40-45 %).

Die Wahl des subterranean Aufenthaltsortes ergibt sich aus dem Umstand eines ungenügenden Verdunstungsschutzes. Im Transpirationsversuch (30 °C, 20 % rel. Luftfeuchte) verliert die südmediterrane *Eurynebria complanata* bereits nach 24 Stunden bis zu 33% des Körpergewichtes durch Wasserverlust. Auch bei dämmerungs- und nachtaktiven Tenebrioniden der Wüste Namib konnten hohe Wasserverluststraten zwischen 10,6 % (*Onymacris laeviceps*) und 15,8 % des Frischgewichtes (*Lepidochora argenteo-grisea*) festgestellt werden (EDNEY 1974) (Abb.4). Diese Gewichts waren allerdings erst nach einem mehrtägigen Versuch feststellbar. Nach AHEARN & HADLEY (1969) sowie AHEARN (1970b) scheint - zumindest bei Tenebrioniden - die Transpiration hauptsächlich über die Stigmen zu erfolgen. Als einschränkende und wirkungsvolle Gegenmaßnahme konnte bei *Eleodes armata* und *Cryptoglossa verrucosa* mit zunehmender Trocken-

heit eine Verlängerung der Atempausen festgestellt werden. Hieraus resultiert wieder eine geringere Ventilationshäufigkeit der Stigmenöffnungen und eine Absenkung der Transpiration.

4.2 Temperaturhaushalt

Für nähere Untersuchungen über die ökophysiologische Einnischung von Laufkäfern in einem wüstenhaften Lebensraum boten sich *Graphipterus serrator* und *Thermophilum 6-maculatum* an. Aktivitätsperiodik und Laufstil sind bei diesen Arten unterschiedlich. Die Aktivphase von *Graphipterus* beginnt am frühen Vormittag, steigert sich über die Mittagsstunden und endet am späten Nachmittag. Während der gesamten Beobachtungszeit zwischen Februar und Mai war dieser Ablauf feststellbar. *Thermophilum* orientiert seine Aktivitätsphasen an klimatisch günstigeren Bedingungen. Dadurch ergibt sich eine auffällige jahreszeitliche Periodizität - tagaktiv im Winter, dämmerungsaktiv im Frühjahr und nachtaktiv im Sommer (EBERLING & PAARMANN 1985). Während der eigenen Untersuchungen an der Wende von Frühjahr zum Sommer konnte - auch unter Laborbedingungen - eine zunehmende Aktivität zwischen Dämmerung und Mitternacht festgestellt werden.

Bei einem Vergleich der Subelytral-Temperaturen beider Arten zeigt sich, daß die Körpertemperatur während der aktiven Phase steigt, wenn auch - abhängig von den Außenbedingungen - in unterschiedlichem Ausmaß und abhängig vom Anteil lokomotorischer Tätigkeit. Bei *Thermophilum*

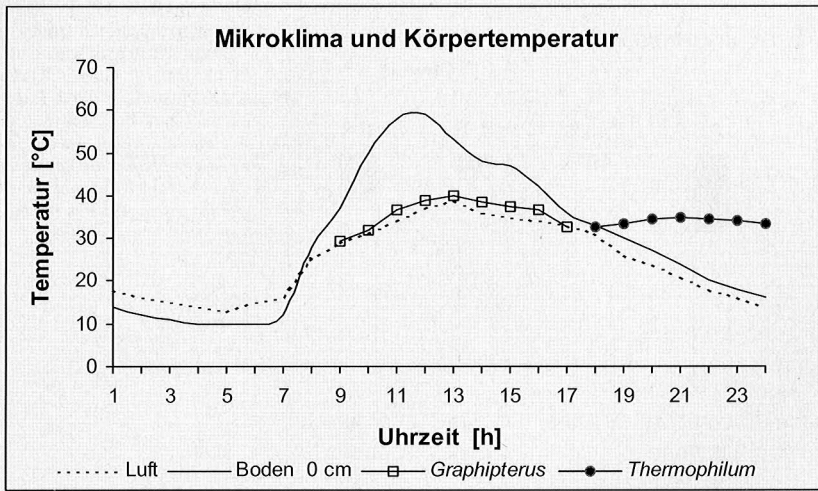


Abb. 6: Zusammenhänge zwischen Mikroklima und Körpertemperatur von *Graphipterus serrator* (tagaktiv) und *Thermophilum 6-maculatum* (nachtaktiv).

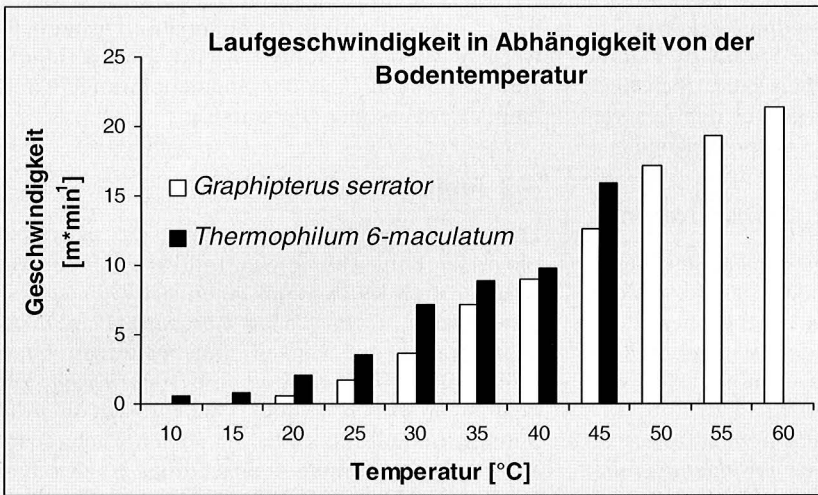


Abb. 7: Die Laufgeschwindigkeit von *Graphipterus serrator* und *Thermophilum 6-maculatum* ist eine Funktion der Temperatur und hat starken Bezug zur tageszeitlichen Aktivitätsperiodik.

beträgt die Körpertemperatur zu Beginn der Aktivitätsphase gegen 18 Uhr 32,5 °C. Sie steigt maximal auf 34,8 °C und beträgt um 24 Uhr 33,4 °C. Bemerkenswert ist, daß diese Temperatur trotz der kühlen Nachtstunden aufrecht erhalten werden kann, obwohl die Lufttemperatur von 33 auf 14 °C absinkt und selbst die Temperatur der anfangs noch warmen Sandoberfläche um Mitternacht nur noch 16 °C beträgt (Abb. 6). Über ein interessantes Thermo-Regulationssystem verfügt *Graphipterus*. Seine Körpertemperatur variiert zwischen 29,7 °C am frühen Vormittag (Aktivitätsbeginn), 39,8 °C zu Mittag (Aktivitätsmaximum) und 32,5 °C am Nachmittag (Aktivitätsende). Trotz beachtlicher Laufgeschwindigkeit beim Beutefang ist sie aber

auch während der heißen Tageszeit nur wenig höher als die Lufttemperatur, obwohl sich die Bodenoberfläche bereits im April auf 50 °C erhitzen kann. Eine Anhebung der Körpertemperatur bis zur physiologisch noch vertretbaren Grenze (Maxithermie) ist vor allem von tagaktiven Tenebrioniden der Namib bekannt und dient wohl einer Verringerung des Verdunstungsdefizites (HAMILTON 1974, CLOUDSLEY-THOMPSON 1979a, SEELY, ROBERTS & MITCHELL 1988b). So kann etwa die Thorax-Temperatur bei *Onymacris brincki* durchaus 46 °C übersteigen (EDNEY 1971a). Für einen Laufkäfer, dessen physiologische Adaptation trotz des ariden Lebensraumes auf einem deutlich niedrigerem Niveau liegt als der wüstenbewohnenden

Tenebrioniden, sind die genannten Leistungen des aktiven Regulationsvermögens der Körpertemperatur jedoch beachtlich.

4.3 Aktivität und Sauerstoffverbrauch

Graphipterus gehört – wie verschiedene langbeinige Tenebrioniden (*Adesmia*, *Onymacris*, *Stenocara*) – zu den „fast runners“. Diese und auch die Wüstenameisen der Gattung *Cataglyphis* erreichen bei hohen Temperaturen Rekordgeschwindigkeiten von 1m/sec (BARTHOLOMEW et al. 1985). Während jedoch tagaktive Tenebrioniden aufgrund ihres perfekten Verdunstungsschutzes weite Strecken zurücklegen können, ist der tagaktive Wüstenlaufkäfer *Graphipterus serrator* kein Dauerläufer sondern ein Kurzstreckenläufer, der selbst bei Bodentemperaturen von 55-60 °C nach Beute jagt. Die maximal gemessene Geschwindigkeit beträgt dann 90 cm/sec. Er legt jedoch wiederholt kurze Pausen ein, weshalb die insgesamt pro Minute zurückgelegte Distanz 20m kaum überschreitet. (Abb. 7). Diese Werte korrespondieren gut mit anderen Wüsteninsekten bei ähnlichen Temperaturen, wie z.B. der Ameise *Ocymyrmex barbiger*, und zeigen den linearen Bezug zwischen Zunahme der Geschwindigkeit und steigender Temperatur (MARSH 1985a).

Die dämmerungs- und nachtaktive Art *Thermophilum 6-maculatum* beendet im Versuch zwar jede Laufaktivität bei Bodentemperaturen von maximal 45 °C (und flüchtet dann in den schützenden Schatten der Vegetation oder eines Nagetierbaues), weist aber noch bei nächtlichen Bodentemperaturen unter 10°C schwaches Beutesuchverhalten auf (Abb. 7).

Die temperaturgesteuerte unterschiedliche Motorik beider Arten äußert sich deutlich im Energieaufwand, ausgedrückt durch den Stoffwechsel im Sauerstoffverbrauch (Abb. 8). Über weite Temperaturbereiche bleibt dieser bei *Graphipterus* auf tiefem Niveau und steigt erst ab 35 °C Lufttemperatur deutlicher an. Jedoch auch bei 45 °C beträgt er weniger als die Hälfte der Respirationsrate, die *Thermophilum 6-maculatum* bereits bei 40 °C aufweist. Das allgemein höhere Stoffwechsellniveau dieser Art läßt sich durch deren nächtliche Aktivität bei niedrigen Temperaturen erklären.

Von *Th. venator* ist bekannt, daß sich die Laufaktivität mit abnehmender Außentemperatur steigert (HEATWOLE 1995). Bei *Th. 6-maculatum* wurde dieses Regulationsphänomen zwar nicht festgestellt,

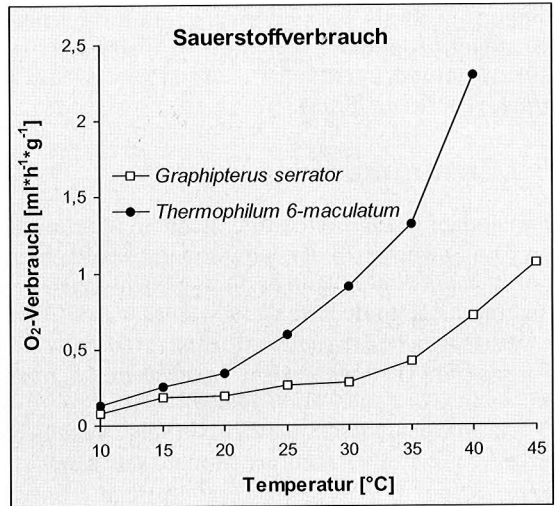


Abb. 8: Das Stoffwechsellniveau als Funktion des Sauerstoffverbrauches ist bei tag- und nachtaktiven Arten unterschiedlich und zielt auf möglichst große Effizienz beim Beutefang und gleichzeitiger Ökonomie im Energieverbrauch ab.

wird aber vermutlich durch einen generell höheren Grundumsatz des Energiehaushaltes ausgeglichen.

Die Befähigung von *Graphipterus* zur Maxithermie äußert sich zugleich in der niedrigen Stoffwechselrate als Reservepotenzial in der Konfrontation mit sehr hohen Temperaturen (Luft bis 45 °C, Boden bis 60 °C). Die ermittelten Daten fügen sich gut in die Messergebnisse des Sauerstoffverbrauches tagaktiver Tenebrioniden mit unterschiedlicher Laufstrategie (z.B. *Onymacris plana*) durch BARTHOLOMEW et al. (1985). Hier wäre jedenfalls ein erster Ansatz für weitere vergleichende Untersuchungen und eine vertiefende Betrachtung der stoffwechsellphysiologischen Adaptationen von Laufkäfern an aride Umweltbedingungen gegeben.

Die physiologische Leistungsfähigkeit dieser Wüstenlaufkäfer zur ökonomischen Abstimmung von Aktivitätsmuster und Energieverbrauch zeigt sich im Vergleich mit Vertretern eines geringeren Regulationsniveaus. Wie vorläufige – statistisch noch nicht abgesicherte – Respirationsversuche an den nachtaktiven Arten *Eurynebria complanata* (südmediterran) und *Heteracantha depressa* (afrikanisch) zeigen, wird der Stoffwechsel bei steigender Temperatur (tagsüber) durch eine Verringerung der Respirationsrate auf 1/3 des aktiven Grundumsatzes abgesenkt, wodurch sich auch die hohe Transpirationsrate verringert (Abb. 5). Diese Anpassungsmöglichkeit an ungünstige Außenbe-

dingungen ist als Wärmedormanz von zahlreichen Wüstenarthropoden bekannt (ANDREWARTHA 1952, PAARMANN 1975, 1976, WHARTON & SEELY 1982, HEATWOLE 1995).

5 Zusammenfassung

Im Rahmen wiederholter Aufenthalte in Südtunesien (Douz) wurden in den Randdünen-Gebieten der nördlichen Sahara ökologische Beobachtungen an mehreren Carabidenarten (*Megacephala euphratica* LATR., *Eurynebria complanata* FABR., *Heteracantha depressa* BRULLÉ, *Sphodrus leucophthalmus*, *Thermophilum venator* FABR.) durchgeführt.

Ausführliche ökophysiologische Versuchsreihen befassten sich über mehrere Monate mit *Graphipterus serrator* FORSK. sowie *Thermophilum 6-maculatum* FABR. Untersucht wurden ihre Anpassungsmechanismen an die Mangelfaktoren Feuchtigkeit und hohe Temperaturen, wobei sich deutliche Unterschiede in Abhängigkeit vom artypischen tageszeitlichen Aktivitätsrhythmus ergaben. Bemerkenswert ist die von Wüstenlaufkäfern bisher noch kaum bekannte physiologische Regulationsfähigkeit. *Thermophilum 6-maculatum* ist nur im Winter tagaktiv, sonst ein dämmerungs- bis nachtaktiver raschbeweglicher Räuber, dessen Stoffwechsel auf einem erhöhtem Niveau verläuft um auch bei geringen Nachttemperaturen noch Betriebsfähigkeit zu gewährleisten. *Graphipterus serrator* ist ein tagaktiver, schneller Kurzstreckenläufer (90 cm/sec bei 60°C Bodentemperatur), der an das Leben in der Wüste durch niedrige Transpiration und Fähigkeit zur Maxithermie bei gleichzeitig niedriger Stoffwechselrate optimal adaptiert ist. Mehrfach werden hierzu vergleichende Messdaten der nachtaktiven *Eurynebria complanata* und wüstenbewohnender Tenebrioniden herangezogen.

Literatur

- AHEARN, G. A. (1970b): The control of water loss in desert tenebrionid beetles. *J. Exp. Biol.* 53: 573-595
- AHEARN, G. A. & N. F. HADLEY (1969): The effects of temperature and humidity on water loss in two desert tenebrionid beetles, *Eleodes armata* and *Cryptoglossa verrucosa*. *Comp. Biochem. Physiol.* 30: 739-749
- ANDREWARTHA, H. G. (1952): Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev.* 27: 50-107
- BARTHOLOMEW, G. A. LIGHTON, J. R. & G. N. LOUW (1985): Energetics of locomotion and patterns of respiration in tenebrionid beetles from the Namib Desert. *J. Comp. Physiol. B* 155: 155-162
- CHOPARD, L. (1936): La larve de *Anthia sexmaculata* F. (Col., Carabidae). *Bull. Soc. Ent. Fr.* 41: 168-173
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1965e): Desert life. Pergamon Press, Oxford
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1975): Adaptations of Arthropoda to arid environments. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 261-283
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1991): Ecophysiology of desert arthropods and reptiles. Springer, Berlin
- CRAWFORD, C. S. (1981): Biology of desert invertebrates. Springer, Berlin
- DINTER, K. PAARMANN, W. PESCHKE, K. & E. ARNDT (2002): Ecological behavioural and chemical adaptations to ant predation in species of *Thermophilum* and *Graphipterus* (Coleoptera: Carabidae) in the Sahara desert. *J. Arid Environ.* 50: 267-286
- DITTRICH, P. (1983): Biologie der Sahara. Uni Druck München
- EBERLING, L. & W. PAARMANN (1985): Diel activity patterns of the desert carabid beetle *Thermophilum* (= *Anthia*) *sexmaculata* F. (Coleoptera: Carabidae). *J. Arid Environ.* 8: 141-155.
- EDNEY, E. B. (1971a): The body temperature of tenebrionid beetles in the Namib Desert of Southern Africa. *J. Exp. Biol.* 55: 253-272
- EDNEY, E. B. (1974): Desert Arthropods. In: BROWN, G. W. (ed.) (1974): Desert biology Vol II: 311-384. Academic Press, New York
- HAMILTON, W. J. (1974): Coloration and its consequences for diurnal desert insects. In: BROWN G. W. (ed.) (1974): Desert biology Vol. II: 67-89. Academic Press, New York
- HEATWOLE, H. (1995): Energetics of desert invertebrates. Springer, Berlin
- HUEY, R. B. & E. R.PIANKA (1977a): Natural selection for juvenile lizards mimicking noxious beetles. *Science (NY)* 195: 201-203
- LÉOUFFRES, A. (1953): Phénologie des Insectes du Sud oranais. *Désert Res. Proc. Int. Symp. Jérusalem. Spécial Publ. Res. Coun. Israel* 2: 325-331
- MARSH, A. C. (1985a): Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant, *Ocymyrmex barbiger*. *Insects Soc.* 32: 286-296
- PAARMANN, W. (1975): Freilanduntersuchungen in Marokko (Nordafrika) zur Jahresrhythmik von Carabiden (Col., Carabidae) und zum Mikroklima im Lebensraum der Käfer. *Zool. Jb. Syst.* 102: 72-88
- PAARMANN, W. (1976): Die Trockenzeitdormanz der Carabiden des zentralafrikanischen Hochlandes und ihre Steuerung durch Außenfaktoren. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1976: 209, Fischer, Stuttgart
- PAARMANN, W. (1979a): A reduced number of larval instars, as an adaptation of the desert carabid beetle *Thermophilum* (*Anthia*) *sexmaculata* F. (Coleoptera: Carabidae) to ist arid environment. *Miscellaneous Papers, K. H. Wageningen* 18: 113-117
- PAARMANN, W. (1985): Larvae preying on ant broods: An adaptation of the desert carabid beetle *Graphipterus serrator* Forskäl (Col., Carabidae) to arid environments. *J. Arid Environ.* 9: 210-214
- PAARMANN, W., ERBELING, L. & K. SPINNLER (1986): Ant and brood preying larvae: An adaptation of carabid beetles to arid environments. In: BOER, P. D., den LUFF, M. L., MOSSAKOWSKI, D. & WEBER, F. (Eds.) (1986): Carabid Beetles. Their adaptations and Dynamics: 79-90, Fischer, Stuttgart
- PIERRE, F. (1958): Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord-occidental. *Publ. Centre Rech. Sahar. Ser. Biol.* 1: 1-332. Centre Nat. Rech. Sci. Paris
- POLIS, G. A. (1991): The Ecology of desert communities. Univ. of Arizona Press, Tuscon

- QUÉZEL, P. (1965): La Vegetation du Sahara, du Tschad à la Mauretanie. Fischer, Stuttgart
- SEELY, M. K., ROBERTS, C. S. & D. MITCHELL (1988b): High body temperatures of Namib dune tenebrionids-why? *J. Arid Environ.* 14: 135-143.
- WAITZBAUER, W. (unpubl.): Beobachtungen zum Fressverhalten großer Laufkäfer (Col., Carabidae) in der nördlichen Sahara.
- WAITZBAUER, W. & F. FEHRINGER (1982): Ein modifiziertes Scholander-Respirometer. *Sber. Öst.- Akad.Wiss., Math.- Nat. Kl. Abt. I*, 191: 143-148
- WHARTON, R. A. & M. K. SEELY (1982): Species composition and biological notes on Tenebrionidae of the lower Kuiseb River and adjacent gravel plain. *Madoqua* 13: 5-25, in: CLOUDSLY-THOMPSON,

J. L. (ed.) (1982): *Ecophysiology of desert arthropods and reptiles.* Springer, Berlin

Anschrift des Verfassers

Wolfgang WAITZBAUER
Institut für Ökologie & Naturschutz
der Universität Wien
Althanstraße 14
A-1090 Wien

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [Supp_3](#)

Autor(en)/Author(s): Waitzbauer Wolfgang

Artikel/Article: [Ökophysiologische Anpassungen xerobionter Carabiden in der Sahara 67-75](#)