

Der Hochmoorlaufkäfer *Carabus ménétriesi* im voralpinen Moor- und Hügelland Bayerns

Ingmar HARRY, Thorsten ASSMANN, Jörg RIETZE und Jürgen TRAUTNER

Abstract: The raised bog ground beetle *Carabus ménétriesi* within the early alpine bog- and rolling country of Bavaria – From 1999 to 2001 we investigated *Carabus ménétriesi*, a species listed as a prior taxon in the European FFH-directive with the subspecies *pacholei*, in Southern Bavaria. The aim of the investigation was to discover unknown populations of the species and to get information on its ecology by using mark-recapture-release-methods. We were able to confirm the highly threatened disposition of the species: it is restricted to oligotrophic bogs and transition mires and has a low power of dispersal. In addition to that many populations are small and vulnerable to extinction by stochastic effects. We conclude that every single population of the species should be conserved, especially because of the strong isolation of single populations. The discovery of seven populations suggests that others may be found in the area in future. As some of the research areas are part of pastures we also discuss the influence of grazing on the species. In summary we can ascertain that grazing can have positive effects on the species, especially to enlarge suitable habitat patches, although case-to-case consideration would need to be given.

1 Einleitung

Das voralpine Moor- und Hügelland in Südwestbayern, geomorphologisch durch die Orogenese der Alpen sowie durch glaziale Prozesse geprägt und klimatisch durch hohe Niederschlagsmengen gekennzeichnet, ist mit einer für Bayern einzigartigen Anzahl und Vielfalt von Mooren ausgestattet (RINGLER & DINGLER 2000). Aufgrund des Moorreichturns und des ehemaligen Vorkommens von *Carabus ménétriesi* im österreichischen Kricklmoos in der Nähe von Reutte/Tirol bezeichnete REISER (1972) die Region als "Erwartungsgebiet" der Art. Nach mehrjähriger Suche konnte er Mitte der 1970er Jahre *C. ménétriesi* schließlich in der Region nachweisen (s. a. GEISER 1985). Der Fundort lag nur etwa 20 km entfernt von dem Nordtiroler Typusfundort der Unterart *knabli*, die von Mandl nach einem einzelnen (mittlerweile verschollenen) Weibchen beschrieben wurde (MANDL 1951). In neuerer Zeit werden alle Formen des *C. ménétriesi* – darunter auch *knabli* - aus dem südlichen und zentralen Mitteleuropa von den meisten Autoren der ssp. *pacholei* zugerechnet, wie dies insbesondere auch in der neuen Monographie der Gattung von TURIN et al. (2003) geschieht. Gleichwohl ist der taxonomische Status dieser Formen

noch nicht abschließend geklärt. Eingehendere morphometrische Untersuchungen werden derzeit durchgeführt. Im vorliegenden Artikel wird daher nur der Artnamen *C. ménétriesi* verwendet und nicht weiter auf eine potenzielle subspezifische Differenzierung eingegangen.

Im Jahr 1999 wurde *C. ménétriesi* im voralpinen Moor- und Hügelland im Rahmen des F+E-Projekts "Allmendweide als alternatives Nutzungskonzept für gefährdete, offene und halboffene Landschaften", finanziert vom Bundesministerium für Bildung, Forschung und Technologie (BMBF), wiedergefunden (TRAUTNER et al. 2000). Infolgedessen kam es zu einer intensivierten Suche nach weiteren Vorkommen in der Region, unter anderem im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz, und zu vertieften Untersuchungen der Ökologie der Art (HARRY 2002; TRAUTNER et al. 2000). Im vorliegenden Beitrag werden ausgewählte Ergebnisse der Untersuchungen der letzten Jahre in Südwestbayern zusammengefasst.

2 Methoden

Zunächst wurde in den Jahren 1999 bis 2001 in verschiedenen Moorgebieten in Süd- und Südwestbayern nach Vorkommen gesucht. Dies geschah

Jahr	Untersuchungszeitraum	Anzahl Untersuchungsgebiete	Anzahl Nachweise
1999	Mitte Mai – Ende August	8	3
2000	Mitte Juni - Ende Juli	9	1
2001	Anfang Mai - Ende Juli	15	3

Tab. 1: Übersicht über die Untersuchungen nach unbekanntem Vorkommen der Art.

mittels Barberfallen, die teils mit fünfzigprozentigem Ethylenglykol, teils mit zehnpromtzentiger Essigsäure als Fang- und Konservierungsmittel beschickt wurden. Die Beprobung fand schwerpunktmäßig in Hoch- und Übergangsmooren statt, die als Biotope für die Art geeignet schienen, zusätzlich in begrenzter Zahl in Streuwiesen und anderen Feuchtbiotopen. In den einzelnen Gebieten wurden je nach Größe und Heterogenität der Fläche eine bis drei Fallenreihen mit jeweils sechs Fallen aufgestellt. Es wurden sowohl offene als auch mit Bäumen bewachsene Standorte beprobt. Die Fallen wurden regelmäßig kontrolliert und ab 2000 nach einem Nachweis sofort abgebaut. Die Methodik entsprach damit der empfohlenen Vorgehensweise für die Erfassung der Art (TRAUTNER 2001). Zusätzlich erfolgte eine grobe Charakterisierung der einzelnen Untersuchungsflächen bezüglich Vegetation und Hydrologie. Die Anzahl der untersuchten Gebiete und die Dauer der Fallenexposition variierte von Jahr zu Jahr und ist Tab. 1 zu entnehmen. In den meisten Gebieten fand nur in einem der drei Untersuchungsjahre eine Erfassung statt.

Im Jahr 2001 wurden an drei Populationen intensivere Untersuchungen zur Ökologie der Art durchgeführt. Dabei wurde ausschließlich mit Lebendfallen gearbeitet, um eine Gefährdung der Populationen durch die intensive Befangung auszuschließen. Lebendfallen ermöglichen die Anwendung von Fang-Markierung-Wiederfangmethoden, die eine Schätzung der Populationsgröße erlauben. Bei individueller Markierung wird außerdem die Berechnung von Mindestentfernungen zurückgelegter Strecken möglich (Mühlenberg 1993; Southwood 1978). Als prinzipieller Nachteil von Lebendfallen ist der erheblich größere Zeitaufwand zu nennen.

Es wurden insgesamt sieben Fallenfelder (in zwei Gebieten je zwei, in einem drei Felder) von fünf Reihen mit je zehn Bodenfallen aufgestellt, insgesamt 350 Fallen. Der Abstand der Fallen betrug zehn Meter, ein Fallenfeld umfasste daher ein Rechteck von 40 x 90 Metern und bestand aus 50 Fallen. Die eingesetzten Fallen enthielten keine

Fangflüssigkeit. Es handelte sich um Plastikbecher mit einem Durchmesser von 90 mm und eine Tiefe von 120 mm. In jede Falle wurden zwei Styroporstücke gelegt, die sowohl als "Rettungsflöße" während Regens als auch als Sonnenschutz bei hoher Sonneneinstrahlung dienten (s. RIETZE 2002). Zudem konnte beobachtet werden, dass sich die gefangenen Arthropoden ruhiger verhielten, wenn sie durch das Styropor eine Versteckmöglichkeit hatten. Eine zusätzliche Anbringung von Dächern aus durchsichtigem Plastik diente als Schutz vor Regen und Vögeln. Alle Fallen wurden nach Standort nummeriert.

Die Kontrolle der Fallen erfolgte nach zwei bis drei, in Ausnahmefällen auch erst nach vier Tagen. Wenn kein *C. ménétresii* in der Falle war, wurde die Falle kurz gesäubert und erneut eingebaut. Beim Fang einer Imago der Art wurde diese vor der Fallensäuberung aus der Falle genommen und individuell markiert. Das Markierschema folgte dem 1-2-4-7 System von SOUTHWOOD (MÜHLENBERG 1993; SOUTHWOOD 1978). Diese Methode erlaubt es, mit insgesamt zwölf Punkten auf den Flügeldecken alle Zahlen zwischen 1 und 999 darzustellen. Markiert wurde mit einem Zahnbohrer, mit dem Schleifmarken in die Flügeldecken gefräst wurden. Die laufende Nummer, der Fundort und das Geschlecht des Käfers sowie ergänzende Bemerkungen über Besonderheiten (Missbildungen, Fehlen von Gliedmaßen usw.) wurden protokolliert. Larven konnten nicht markiert werden, bei ihnen wurde lediglich die Körperlänge gemessen. Die Tiere wurden in einem Abstand von ungefähr 0,5 m von der Falle freigelassen.

Die Fallen waren mit Unterbrechungen vom 29.4. bis zum 27.7. geöffnet, ein Fallenfeld wurde zu einer Aktivitätskontrolle vom 23.8. bis 24.8. noch einmal geöffnet.

Über den gesamten Zeitraum der Freilandarbeit wurden zudem Witterungsdaten aufgenommen, und zwar die Tageshöchst- und -tiefsttemperatur, die Niederschlagssumme sowie stichpunktartig die allgemeine Wetterlage (Wind, Bewölkung usw.). Zudem wurden an jeder der 350 Fallen diverse

Standortparameter, in erster Linie Strukturparameter, erfasst.

Begleitend zu der Arbeit mit Bodenfallen wurden lebende Käfer im Freiland und im Terrarium beobachtet. Die Beobachtungen im Terrarium dienten vor allem dazu, etwas über die tageszeitliche Aktivität herauszufinden. Das Terrarium wurde zu diesem Zweck mit feuchtem Sphagnum ausgelegt, das Versteckmöglichkeiten sowie ausreichend Wasser bot. Bei mehrtägiger Haltung erfolgte eine Fütterung der Tiere mit Regenwürmern.

3 Ergebnisse

Insgesamt kam es im Untersuchungszeitraum zu 798 Fängen von *C. ménétriesi*. Davon wurden 76 Tiere mit Fallen mit Konservierungsflüssigkeit gefangen und 722 Fänge bei den Lebendfallenuntersuchungen verzeichnet. Bei den letzteren wurden 435 Männchen und 223 Weibchen gefangen, bei 15 Individuen wurde eine Geschlechtsbestimmung versäumt bzw. war bei Funden von Käferresten nicht möglich. Außerdem gab es 49 Fänge von Larven der Art.

Von den Imagines wurden 482 Individuen markiert, es kam zu 103 Wiederfängen markierter Käfer.

3.1 Verbreitung

In 7 Gebieten wurden Nachweise der Art erbracht. Obwohl in einem größeren Raum nach der Art gesucht wurde, konnten nur aus den Naturräumen der Lech-Vorberge und des Ammer-Loisach-Hügellandes (vgl. MEYNEN & SCHMITHÜSEN 1953) Nachweise erbracht werden, in anderen Regionen konnte die Art auch in grundsätzlich geeignet erscheinenden Biotopen nicht gefunden werden. Eine Darstellung von Isolation und Größe der verschiedenen Untersuchungsflächen in den Lech-Vorbergen und dem Ammer-Loisach-Hügelland zeigt Abb. 1. Es fällt auf, dass bei geringen Entfernungen zu einem bekannten Vorkommen eine hohe Nachweiswahrscheinlichkeit in einem Gebiet bestand. Dies galt allerdings nur für wenige hundert Meter, bei größeren Entfernungen war die Nachweiswahrscheinlichkeit geringer. Bezüglich der Gebietsgröße ist festzustellen, dass zwar ein hoher Anteil der großen Gebiete besiedelt ist, es auf der anderen Seite allerdings auch kleinflächige Lebensräume gibt, in denen *C. ménétriesi* nachgewiesen wurde.

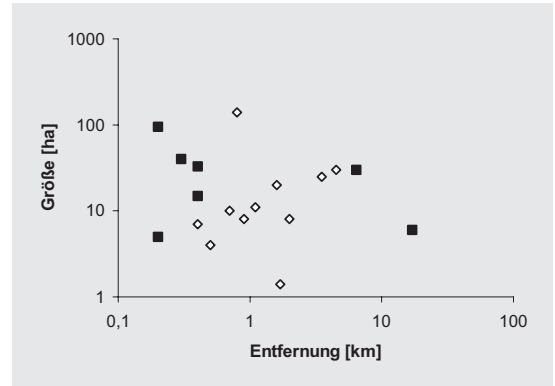


Abb. 1: Isolation und Größe verschiedener Untersuchungsflächen. Eingezeichnet sind die untersuchten Hoch- und Übergangsmoore. Entfernung meint die kürzeste Strecke zum nächsten bekannten Vorkommen. Schwarz: Gebiete mit Nachweis, weiß: Gebiete ohne Nachweis.

3.2 Habitat

Untersuchungen zum Habitat stellten den Schwerpunkt der Arbeit im voralpinen Moor- und Hügelland dar, die Ergebnisse werden in Kürze separat publiziert (HARRY et al. in Vorb.). Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die meisten Vorkommen Übergangsmoore verschiedener Stadien darstellen. Innerhalb der besiedelten Flächen zeigt die Art eine stark geklumpfte Verteilung, was auf eine starke Abhängigkeit der Verteilung von Standortparametern hinweist. Bevorzugte Bereiche sind durch einen hohen Strukturreichtum gekennzeichnet: dazu gehört lückiger Baumbewuchs und eine abwechslungsreiche Bodenvegetation, die durch den Wechsel zwischen vitalen Sphagnum-Bulten und krautreichem Vegetationsteppich charakterisiert ist (RIETZE & HARRY 2004). Drei der sieben Fundorte liegen komplett oder teilweise in intensiv von Rindern beweideten Mooren.

3.3 Aktivität

Nach den Beobachtungen im Terrarium an 7 Käfern lag deren Hauptaktivitätszeit in den späten Abendstunden bzw. in der Nacht. Zwei Tiere wurden am 8. bzw. 9. Juni genauer (etwa im Viertelstundenrhythmus) ab 18 Uhr beobachtet. Zunächst waren die Tiere inaktiv zwischen den Sphagnum-Polstern und wurden zwischen 22.20 und 22.50 Uhr bzw. 21.35 und 21.48 Uhr aktiv, ab dann konnten sie beinahe ständig an der Oberfläche beobachtet werden und verschwanden höchstens kurzzeitig zwischen den Torfmoosen. Der erste Käfer war bis

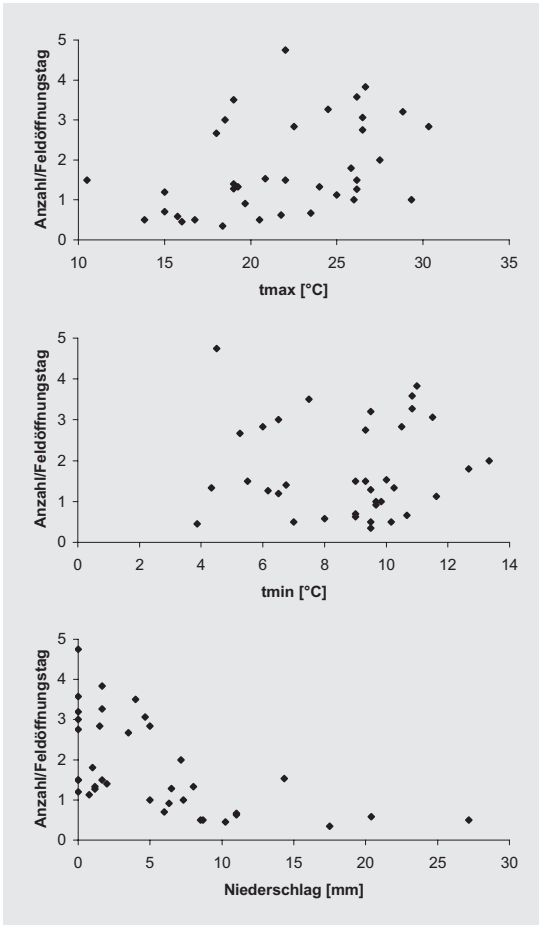


Abb. 2: Aktivitätsdichte in Abhängigkeit von der Witterung, tmax ist die Tageshöchsttemperatur, tmin die –tiefsttemperatur.

mindestens 3.22 Uhr aktiv (danach wurde die Beobachtung eingestellt), der zweite beendete seine Aktivität zwischen 4.42 und 4.53 Uhr. Es können keine Angaben gemacht werden, ob die Tiere in den frühen Morgenstunden nochmals kurzzeitig aktiv wurden. Eine nächtliche Aktivität konnte auch bei weiteren Käfern im Terrarium festgestellt werden, tagsüber versteckten sich die Käfer meist in den Sphagna.

Auch im Freiland konnte bei mehrfachen Kontrollen der Fallen rund um die Uhr festgestellt werden, dass die meisten Käfer im Zeitraum zwischen 18 Uhr und 9 Uhr gefangen wurden. Allerdings wurden bei Kontrollgängen am Tag ebenfalls einige neue Fänge registriert, was eine gelegentliche Aktivität während der Tagesstunden belegt.

Die gesamte Fangperiode von Ende April bis

Ende Juli lag jahreszeitlich in der Aktivitätsphase der Art. Bei einer gezielten Suche nach inaktiven Imagines am 6. April konnte ein Weibchen in einem Sphagnum-Polster gefunden werden, welches das Winterlager vermutlich bereits verlassen hatte. Mitte August wurden bei einer Nachkontrolle erneut zwei Tiere gefangen, wobei unsicher ist, ob es sich um frisch geschlüpfte Tiere oder ältere Imagines handelte. Die erste Larve konnte am 30. Mai gefangen werden. Ab diesem Zeitpunkt kam es regelmäßig zu Fängen von Larven, der Schwerpunkt der Larvenfänge lag im gesamten Juli bis zum Ende der Freilandarbeit. Während die zwischen Ende Mai und Mitte Juni gefangenen Larven alle unter 20 mm Körperlänge aufwiesen, konnten ab Ende Juni Größen zwischen 11 mm und 28 mm festgestellt werden, wobei auch Ende Juli noch Larven auftraten, die deutlich unter 20 mm Körperlänge maßen.

Um nach Zusammenhängen zwischen Witterung und Aktivität zu suchen wurden Anzahlen gefangener Käfer pro Feldöffnungstag (50 Fallen, die einen Tag geöffnet sind) betrachtet. Es konnte ein deutlicher negativer Zusammenhang zwischen der Niederschlagssumme und der Anzahl gefangener Käfer ($r_s = -0,656$; $p < 0,001$) festgestellt werden (Abb. 2). Auch bei der Tageshöchsttemperatur und den Käferfängen gab es Zusammenhänge ($r_s = 0,478$; $p = 0,003$), wobei die Tageshöchsttemperatur und die Niederschlagsereignisse Interkorrelationen zeigten und bei einer partiellen Korrelation der beiden Faktoren nur die Niederschlagsereignisse noch signifikante Werte besitzen. Die Tiefsttemperatur schien keine Auswirkung auf die Aktivität der Käfer zu haben ($r_s = 0,127$; n. s.).

3.4 Wiederfänge

Insgesamt kam es zu 103 Wiederfängen markierter Käfer, einige konnten dabei mehrfach (bis zu viermal) wiedergefangen werden. Die Wiederfangrate bei Betrachtung beider Geschlechter betrug insgesamt 21,4 %. Bei den Männchen nahm sie mit 28,0 % einen deutlich höheren Wert als bei den Weibchen ein, bei denen eine Wiederfangrate von 9,9 % ermittelt wurde. Der Unterschied der Wiederfangraten von Männchen und Weibchen ist signifikant ($\chi^2 = 16,85$; $df = 1$; $p < 0,001$).

Es können zudem Aussagen über die Mindestentfernungen zurückgelegter Strecken der wiedergefangenen Käfer gemacht werden. Die über-

wiegende Mehrheit waren Käfer, die im selben Fallenfeld mehrmals gefangen wurden. Es konnte nur ein "Feldwechsler" registriert werden, dieser legte 126 m zurück. Außerdem wurde das Tier, das am 6. April im Freiland gefunden wurde, später in einer Entfernung von 124 m in einer Falle wieder gefangen.

Für die Interpretation der festgestellten zurückgelegten Entfernungen war zu beachten, dass es aufgrund der geometrischen Anordnung der Fallen und der Größe der Fallenfelder nur eingeschränkte Möglichkeiten messbarer Entfernungen gab, die von den Käfern zurückgelegt worden sind. Diese Verteilung potenziell messbarer Strecken konnte durch das Berechnen der Entfernung jeder Falle zu sämtlichen anderen Fallen des Fallenfeldes (und der Falle selbst als ebenfalls möglicher Ort eines Wiederfangs) bestimmt werden. Anhand des Medians wurden real aufgetretene Strecken und potenzielle Verteilung verglichen. Der Median der potenziell messbaren Strecken innerhalb eines Fallenfeldes liegt bei 36 m, bei den tatsächlich gemessenen Entfernungen wurde ein Median von 22 m festgestellt (vgl. Abb. 3). Selbst bei Betrachtung der Daten, bei denen zwischen Fang und Wiederfang mindestens 30 Tage vergangen sind, lag der Median bei 28 m und damit unter dem der potenziell messbaren Strecken. Die gemessenen zurückgelegten Entfernungen waren bei den männlichen Tieren durchschnittlich größer. Dieser Unterschied ist allerdings nicht signifikant (Mann-Whitney-U=354; $Z=-1,843$; $n=79$; $p=0,065$).

Außerdem ist in Abb. 3 die zurückgelegte Mindestentfernung in Abhängigkeit von der Zeit dargestellt. Zwar konnte ein Zusammenhang zwischen zurückgelegter Mindestentfernung und Zeit zwischen Erst- und Letzfang festgestellt werden ($r_s=0,334$; $n=81$; $p=0,002$), dennoch fällt auf, dass etliche Wiederfänge nach längerer Zeit im unmittelbaren Umfeld des Erstfangortes gelangen und einige Tiere bereits nach wenigen Tagen relativ große Entfernungen zurückgelegt hatten. Bei mehrfach wiedergefangenen Tieren waren zudem häufig Richtungswechsel ersichtlich, mehrfach war der Letzfang näher am Erstfang als Fänge zwischen diesen beiden (Abb. 4).

3.5 Populationsgrößen

Es gibt zahlreiche Schätzmethoden für Populationsgrößen mit Fang-Markierung-Wiederfangdaten. Für

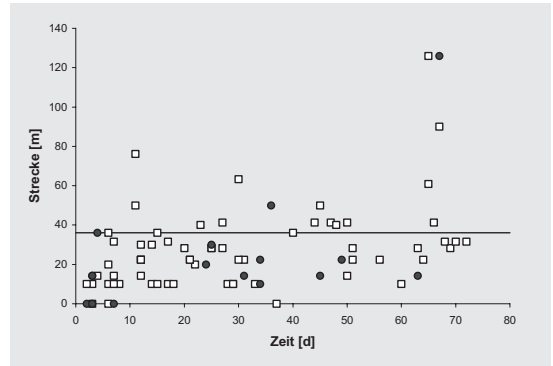


Abb. 3: Gemessene Mindestentfernungen zurückgelegter Strecken in Abhängigkeit von der Zeit. Weibchen sind durch schwarze Kreise, Männchen durch offene Quadrate gekennzeichnet. Die zwei Individuen, die über 100m zurückgelegt haben, wurden nicht im gleichen Fallenfeld wiedergefangen. Eingetragen ist zudem der Median der potenziellen Wanderstrecken innerhalb eines Fallenfeldes (durchgezogene Linie).

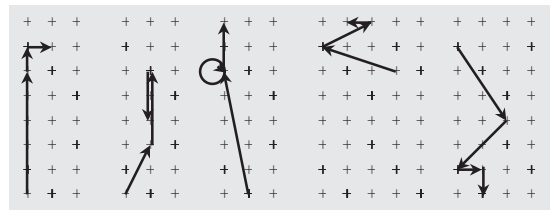


Abb. 4: Fangmuster mehrfach wiedergefangener Käfer. Fallen sind als Kreuze dargestellt; die Entfernung zwischen den Fallen betrug je 10 Meter.

die erhobenen Daten war das stochastische Modell für nicht abgeschlossene Populationen nach Jolly-Seber geeignet (SEBER 1973; SOUTHWOOD 1978). Vor den Berechnungen der Populationsgröße wurden mehrere Fangtage zusammengezogen, um eine bessere Datengrundlage zu schaffen und die Ansprüche für die Anwendung des Modells zu erfüllen. Da bereits festgestellt wurde, dass Männchen und Weibchen unterschiedlich fängig waren, erfolgten die Berechnungen für beide Geschlechter getrennt. Die Abschätzungen wurden mit dem Programm JOLLY 3.5 durchgeführt. Die mathematische Vorgehensweise ist z. B. SOUTHWOOD (1978) oder SETTELE et al. (1999) zu entnehmen.

Trotz der zusammengefassten Fangdaten war die Anzahl von Wiederfängen in den meisten Gebieten zu niedrig für eine Schätzung nach Jolly-Seber. Die Konfidenzintervalle übertrafen häufig deutlich die Schätzwerte. Die Ergebnisse der beiden Fallenfelder mit den besten Wiederfangraten sind den Tab. 2 und 3 zu entnehmen. Auch bei

Tab. 3: Populationsgrößenabschätzungen mit Konfidenzintervallen nach Jolly-Seber für ein weiteres Fallenfeld. Abkürzungen entsprechen Tab. 4. Die mit * markierten Werte erfüllen die Kriterien zur Verwendung von Jolly-Seber.

Zeitraum	Anzahl Fänge (m/w)	Anzahl WF (m/w)	R (m/w)	Zi (m/w)	Populationsgröße gesamt (m/w)
29.4. - 7.5.	28 (21/7)	0	3 (2/1)	0	n.g.
8.5. - 16.5.	19 (10/9)	0	4 (3/1)	3 (2/1)	n.g.
27.5. - 5.6.	26 (13/13)	2 (1/1)	4 (2/2)	5 (4/1)	449 ± 394 (351 ± 427 / 98 ± 129)
6.6. - 19.6.	13 (8/5)	1 (0/1)	1 (1/0)	8 (6/2)	1365 ± 1898 (n.g.)
27.6. - 6.7.	38 (24/14)	5 (4/1)	4 (3/1)	4 (3/1)	327 ± 232 (168 ± 131 / 210 ± 331)
7.7. - 21.7.	24 (14/10)	8 (6/2)	0	0	n.g.

Tab. 2: Populationsgrößenabschätzungen eines Fallenfeldes mit Konfidenzintervallen nach Jolly-Seber. Bei der Angabe (m/w) sind die Daten, falls dies möglich war, für Männchen und Weibchen getrennt angegeben. WF bedeutet Wiederfänge, R ist die Anzahl der Tiere, die beim jeweiligen Fangzeitraum markiert wurden und später wiedergefangen wurden und Z die Anzahl der Tiere, die vor dem jeweiligen Fangzeitraum markiert wurden und nicht am jeweiligen Fang, aber zu einem späteren Fangzeitraum wiedergefangen wurden. n.g. bedeutet, dass aufgrund geringer Datendichte keine Schätzung der Populationsgröße möglich war.

Zeitraum	Anzahl Fänge (m/w)	Anzahl WF (m/w)	Ri (m/w)	Zi (m/w)	Populationsgröße (m/w)
9.5. - 17.5.	34 (24/10)	0	9 (8/1)	0	n.g.
22.5. - 1.6.	21 (18/3)	4 (4/0)	3 (3/0)	5 (4/1)	205 ± 152 (126 ± 91 / n.g.)
4.6. - 21.6.	19 (14/5)	2 (2/0)	10 (8/2)	6 (5/1)	127 ± 87* (75 ± 50* / n.g.)
26.6. - 5.7.	33 (28/5)	12 (10/2)	6 (6/0)	4 (3/1)	94 ± 39* (67 ± 28 / n.g.)
6.7. - 14.7.	18 (14/4)	7 (7/0)	2 (2/0)	3 (2/1)	87 ± 64 (42 ± 27 / n.g.)
15.7. - 26.7.	15 (10/5)	5 (4/1)	0	0	n.g.

diesen beiden Feldern sind die Populationsgrößenabschätzungen nicht allzu genau, was sich in den Konfidenzintervallen der Populationsgröße widerspiegelt. Nur insgesamt drei Schätzungen (alle drei in Tabelle 3) erfüllen die Kriterien für die Verwendung von Jolly-Seber. Auf die Angabe der Verbleibwahrscheinlichkeit und anderer nach Jolly-Seber berechenbarer Größen wurde wegen der unzureichenden Datengrundlage verzichtet.

4 Diskussion

4.1 Verbreitung und Vorkommen

Die Funde belegen, dass die Art im voralpinen Hügelland eine größere Verbreitung hat als bisher angenommen. Sie lassen insbesondere vermuten, dass es weitere bislang unbekanntere Vorkommen in noch nicht untersuchten Mooren der Region gibt. Da in einem Fall der Nachweis durch nur einen Käfer am letzten Fallenleerungstermin gelang, und zudem in manchen Gebieten nur in einer von mehreren Fallenreihen Käfer festgestellt werden konnten, ist davon auszugehen, dass Vorkommen

mit geringen Abundanzen leicht übersehen werden können, wenn nicht mit ausreichend hohen Fallenzahlen gearbeitet wird (TRAUTNER et al. 2000). Aufgrund der hohen Schutzverantwortung ist eine intensiviertere Suche, in erster Linie in bisher noch nicht bearbeiteten Gebieten, aber auch in einzelnen geeignet erscheinenden Gebieten ohne Nachweis, zu fordern.

Eine Abhängigkeit von der Größe der Einzelhabitate und der Nähe zu weiteren Habitatinseln, wie sie bei anderen Insektenarten nachgewiesen wurde (z. B. HANSKI 1999), konnte bei *C. ménètriosi* nur bedingt festgestellt werden. Lediglich bei einer sehr geringen Entfernung zweier Gebiete steigt mit dem Vorkommen in einem Gebiet auch die Wahrscheinlichkeit, dass die Art in dem anderen Gebiet ebenso vorkommt. Die Grenze dieser Entfernung liegt bei den eigenen Daten bei etwa 400 Metern. Es ist möglich, dass solche nahe beieinander liegenden Populationen vor wenigen Jahrzehnten noch nicht getrennt waren und es sich zumindest teilweise um seit kurzem fragmentierte Populationen handelt. Sämtliche gefundenen Populationen

liegen in einem Gebiet von weniger als 20 km Radius, obwohl besonders im Jahr 2000 auch im weiteren Umfeld nach der Art gesucht wurde. Die Populationen scheinen damit biogeografisch langfristig isoliert von anderen Vorkommensregionen der Art zu liegen.

Ein Ausbreitungspotential nach der Gleichgewichtstheorie bei Inseln (MACARTHUR & CONELL 1970) oder dem Konzept der Metapopulationen (HANSKI 1999) ist bei *C. ménétriesi* nach unserer Einschätzung unter den heutigen Bedingungen weitgehend auszuschließen. Die einzelnen Populationen sind zum Großteil voneinander isoliert. Es kann allerdings keine sichere Aussage gemacht werden, ob ein Austausch zwischen den wenige hundert Meter voneinander entfernten Gebieten bei günstigen Bedingungen möglich ist. Bessere Erkenntnisse können hier morphometrische oder populationsgenetische Untersuchungen liefern (ASSMANN & WEBER 1997; HINSCH & ASSMANN 2002; TERLUTTER 1991).

Das Vorhandensein isolierter Vorkommen, die auch kleinflächig sein können, deutet eine hohe Stabilität einzelner Populationen in geeigneten Habitaten an und zeigt, dass es sich bei *C. ménétriesi* um eine (verglichen mit anderen Arthropoden) persistente Art handelt. Allerdings sind viele große Moore besetzt. Dies ist zumindest teilweise durch die hohe Habitatqualität der größeren Moore bedingt, lässt aber auch vermuten, dass stochastische Aussterbeprozesse in den größeren Populationen weniger stark wirken oder eine zunehmende Diversität der Habitats mit der Moorgröße die Aussterbewahrscheinlichkeit verringert.

4.2 Populationsgröße

Wie aus den breiten Konfidenzintervallen ersichtlich, können die Abschätzungen der Populationsgröße lediglich grobe Richtwerte liefern. Es ist bekannt, dass verlässliche Abschätzungen mit Jolly-Seber eine sehr hohe Wiederfangrate erfordern und auf Verletzungen der Voraussetzungen für die Durchführung von Populationsgrößeabschätzungen empfindlich reagieren. ALTHOFF et al. (1992) stießen bei ihren Untersuchungen zu *C. auronitens* außerdem auf das Problem, dass das individuelle Aktivitätsverhalten der Tiere unterschiedlich ist und dadurch Abundanzen falsch eingeschätzt werden. Dementsprechend müssen die Populationsgrößeabschätzungen vorsichtig interpretiert

Tab. 4: Populationsdichteabschätzungen verschiedener *Carabus*-Arten.

Autor	Art	Populationsdichte [1/10m ²]
ALTHOFF et al. (1992)	<i>C. auronitens</i>	1,3-2,7
HOCKMANN et al. (1992)	<i>C. auronitens</i>	0,70
	<i>C. nemoralis</i>	0,40
ROSENKRANZ (2000)	<i>C. glabratus</i>	0,20
	<i>C. hortensis</i>	0,80
	<i>C. problematicus</i>	0,40
	<i>C. violaceus</i>	0,40
eigene Untersuchungen	<i>C. menetriasi</i>	0,31

werden. Scheinbare Trends, wie die sinkende Populationsgröße in Tab. 3, entstehen vermutlich aufgrund schlechter Datengrundlage und spiegeln zumindest nicht in diesem Ausmaß reale Trends wider. Die Schätzungen von Tab. 3 scheinen insgesamt verlässlicher als die Werte von Tab. 2, wo nur drei Werte ermittelt werden konnten, von denen einer stark abweicht. In Tab. 3 erfüllen außerdem zwei Schätzwerte der Gesamtpopulationsgröße die Kriterien zur Anwendung von Jolly-Seber. Der Median der berechneten Populationsgrößen liegt bei 110,5 Individuen. Vermutlich sind die Schätzungen nach Jolly-Seber etwas zu niedrig, was bereits von anderen Autoren festgestellt wurde (ALTHOFF et al. 1992; GILBERT 1973), da bei Anwendung der gleichen Methodik von einem ähnlichen Fehler ausgegangen werden kann, können die Schätzungen zumindest mit anderen nach Jolly-Seber ermittelten Ergebnissen verglichen werden. Für den Vergleich wurden Populationsdichten errechnet. Aus Tab. 3 ergibt sich unter Verwendung des Medians eine Populationsdichte von 0,31 Individuen/10 m².

Tabelle 4 zeigt, dass die Populationsdichten als eher gering einzustufen sind. Obwohl *C. ménétriesi* die dominierende *Carabus*-Art in den untersuchten Lebensraumtypen der Übergangs- und Hochmoore ist, liegt die geschätzte Populationsdichte im Vergleich zu Werten anderer *Carabus*-Arten in anderen Lebensräumen im niedrigen Bereich. Allerdings nahm die Fangzahl in dem Fallenfeld nach Osten hin ab, entsprechend ist davon auszugehen, dass im besser geeigneten Westen des Gebiets höhere Abundanzen geschätzt würden. Schätzwerte der Populationsgröße sind außerdem bei einjährigen Untersuchungen nur als zeitliche Ausschnitte zu werten: Zahlreiche Arbeiten belegen starke Schwankungen der Populationsgrößen bei Carabiden von Jahr zu Jahr (ALTHOFF et al. 1992; DEN BOER 1970; 1982; 1986; 1990).

4.3 Aktivität

Nach den eigenen Untersuchungen im Freiland und Terrarium handelt es sich bei *C. ménétriesi* um eine Art, die ihre Hauptaktivität in den Nachtstunden hat. Die Aktivität ist allerdings nicht auf die Nachtstunden begrenzt: Neben den eigenen Beobachtungen von Tagfängen in den Fallen liegt von einem Untersuchungsgebiet aus dem Jahr 2000 ein Fund eines tagaktiven Tieres vor, das im Freiland laufend beobachtet werden konnte (Hermann, pers. Mitteilung). Dieses Aktivitätsmuster mit Hauptaktivität in der Nacht und einem gewissen Anteil von Tagesaktivität kann bei verschiedenen Arten der Gattung *Carabus* festgestellt werden, insbesondere bei Frühjahrsbrütern (THIELE 1977; WEBER 1966). Die eigenen Ergebnisse widersprechen allerdings den Angaben von NÜSSLER (1969), der *C. ménétriesi* im Erzgebirge als vorwiegend tagaktive Art einschätzt und auch mehrfach am Tag aktiv im Moor fand. Nach seinen Angaben endet die Aktivität um 23 Uhr, also zu der Zeit, an der nach eigenen Beobachtungen die Hauptaktivitätszeit gerade beginnt. Häufig können bei Laufkäfern tageszeitliche Aktivitäten von der Jahreszeit abhängig sein (THIELE 1977; TURIN et al. 2003, WEBER 1966), allerdings führte auch Nüssler seine Untersuchungen von Mai bis Juli durch. Ein Unterschied in der tageszeitlichen Aktivität zwischen mitteleuropäischen und skandinavischen Laufkäferpopulationen wurde für andere Arten der Gattung bereits festgestellt (NEUDECKER 1971; THIELE & WEBER 1968). Ob bei *C. ménétriesi* ein solcher Unterschied zwischen Populationen verschiedener Regionen vorliegt, ist derzeit allerdings noch nicht geklärt, da die tageszeitliche Aktivität sowohl bei Nüsslers Arbeit als auch unseren Untersuchungen keinen Untersuchungsschwerpunkt darstellte. Es erscheint sinnvoll, eine vergleichende und methodisch korrekte Untersuchung der Aktivität verschiedener Populationen von *C. ménétriesi* durchzuführen, um eindeutige Aussagen über die Aktivität und mögliche Unterschiede zwischen Populationen treffen zu können.

Für Aussagen über die jahreszeitliche Aktivität sind die eigenen Daten wenig geeignet, da die Tiere von Anfang bis Ende der Untersuchungszeit aktiv waren. Die starke Streuung der Larvenfunde und die deutlichen Größenunterschiede der am Ende der Untersuchung gefundenen Larven deuten aber an, dass sich die Reproduktion der Imagines auf einen längeren Zeitraum im Frühjahr

ausdehnt. Bei Zuchtversuchen konnte NÜSSLER (1969) bereits feststellen, dass die Eier eines Weibchens einzeln über einen Zeitraum von 23 bis 25 Tagen abgelegt wurden.

4.4 Zurückgelegte Strecken

Bei den gemessenen Mindestentfernungen handelt es sich nicht um real gewanderte Strecken, sondern um Luftlinienentfernungen. Die Werte sagen also wenig über eine lokomotorische Aktivität aus, sondern etwas über die gerichtete lokomotorische Aktivität einzelner Individuen. Die Vergleiche von real zurückgelegten Strecken mit den theoretischen Erwartungswerten deuten auf eine geringe gerichtete lokomotorische Aktivität hin. Dies gilt auch für Tiere, bei denen zwischen Fang und Wiederfang eine längere Zeit verstrichen ist. Die Tatsache, dass bei 103 Wiederfängen lediglich ein Individuum in einem anderen Fallenfeld wiedergefangen wurde, deutet darauf hin, dass die Tiere durchwegs geringe gerichtete Wanderungen vornehmen und nicht unterschiedliche Ausbreitungsstrategien zwischen verschiedenen Individuen vorliegen, wie sie bei anderen Arten bereits nachgewiesen wurden (LAMBIN et al. 2001; ROFF & FAIRBAIRN 2001).

Es ist schwierig, die zurückgelegten Entfernungen mit den gewonnenen Daten von anderen Arbeiten zu vergleichen, da diese stark vom Versuchsaufbau abhängen. Mit einem ähnlichen Versuchsaufbau mit zwei Fallenfeldern (90 Meter Entfernung) wurden für *Carabus problematicus* und *C. auronitens* Wanderentfernungen ausgewertet (DE MÉVERGNIES & BAGUETTE 1990). Sowohl bei den durchschnittlichen Gesamtentfernungen als auch bei den durchschnittlich pro Tag zurückgelegten Distanzen zeigten sich für *C. problematicus* deutlich höhere Werte, auch bei *C. auronitens* liegen die Werte der Wanderdistanzen höher als die gemessenen Werte von *C. ménétriesi*. Auch die Maximaldistanzen gemessener Strecken der beiden Arten lagen über den für *C. ménétriesi* festgestellten. Von *C. problematicus* wurden in einer einzigen Nacht 132 Meter zurückgelegt (ASSMANN 1998), bei *C. nemoralis* wurden schon 200 Meter in 24 h festgestellt (KENNEDY 1994). Für eine genauere Betrachtung der lokomotorischen Aktivität bietet sich in einer zukünftigen Untersuchung eine individuenbasierte Betrachtung über einen längeren Zeitraum (z.B. mit harmonic radar) an. Im Fall der individuenbasierten Betrachtung lassen

sich die Ergebnisse von unterschiedlichen Versuchen deutlich besser vergleichen. Diese Methoden werden durch die verbesserte Technik zunehmend eingesetzt (AEBISCHER et al. 1993; BAARS 1979; FOURNIER & LOREAU 2001; KUTSCH 1999; RIECKEN & RATHS 1996; ROLAND et al. 1996; WALLIN & EK-BOM 1988), sind allerdings bei kleineren *Carabus*-Arten noch mit Problemen behaftet.

Das Ausbreitungspotenzial der Art ist nach den eigenen Ergebnissen als äußerst gering einzustufen. Das lässt sich zum einen aus der eben diskutierten geringen gerichteten lokomotorischen Aktivität schließen, zum anderen aus dem Meiden pessimaler Bereiche. Es konnte festgestellt werden, dass ungeeignete Stellen am Rand des Habitats kaum begangen werden und diese somit bereits eine starke Barrierenfunktion aufweisen (HARRY 2002; HARRY et al. in Vorb.). Eine Wieder- oder Neubesiedlung leerer Habitatpatches erscheint damit für die Art äußerst unwahrscheinlich. Diese These wird auch durch das Vorhandensein zahlreicher unbesiedelter, aber standörtlich und strukturell geeigneter erscheinender Moore in der Region gestützt.

5 Folgerungen für den Naturschutz

Die Ergebnisse zeigen, dass bei *C. ménétriesi* eine hohe Gefährdungsdiskposition vorliegt. Als wohl gravierendster Punkt ist die hohe Stenotopie der Art zu nennen (HARRY et al. in Vorb.), und dabei die Bindung an einen gegenüber Eingriffen sehr empfindlichen Biotoptyp. Nur noch ein Bruchteil der ursprünglichen Hochmoorfläche kann heute noch als völlig oder weitgehend unbeeinflusst gelten (KAULE 1991), im Fall von Übergangsmooren ist die Situation möglicherweise noch kritischer. Das ehemalige Vorkommen in Sachsen ist möglicherweise bereits infolge zwischenzeitlicher Habitatverschlechterung erloschen (RIETZE et al. 2002). Das ehemalige Vorkommen in Nordtirol wurde im Zuge einer Straßenbaumaßnahme und Veränderungen des Wasserhaushaltes zerstört (Kahlen, pers. Mitteilung). Im ehemals besiedelten Gebiet Pechschnait im südöstlichen Bayern ist ein aktuelles Vorkommen nicht geklärt, hier haben allerdings erhebliche Veränderungen von Moorgestalt und Wasserhaushalt stattgefunden. Es ist davon auszugehen, dass die Art auf Eingriffe schnell und empfindlich reagiert.

Ebenfalls als Gefährdungsdiskposition ist die

kleine Populationsgröße vieler Vorkommen zu nennen. Eine kleine Populationsgröße, bei *C. ménétriesi* durch die meist geringe Größe der Moorflächen und geringe Populationsdichten bedingt, lässt die Wahrscheinlichkeit von stochastischen Aussterbeereignissen steigen (DEN BOER 1982; 1990), vor allem durch das zusätzliche Auftreten von Allee-Effekten (STAMPS 2001). Außerdem kann es zu Inzuchtdepressionen kommen.

Schließlich muss das Ausbreitungspotential der Art als äußerst gering eingeschätzt werden, die Wiederbesiedlung verlassener Vorkommen dürfte aufgrund der geringen gerichteten lokomotorischen Aktivität und der großen Barrierewirkung ungeeigneter Strukturen meist unmöglich sein (HARRY 2002). Der Verlust einzelner Populationen wird deshalb in aller Regel nicht reversibel sein.

Besonders der letztgenannte Punkt, d. h. das geringe Ausbreitungspotenzial, muss zunächst zu einer konservativen Schutzstrategie für die Art führen. Dabei ist der Erhalt sämtlicher Populationen zu sichern, da eine Wiederbesiedlung durch die vom Aussterben bedrohte Art als unwahrscheinlich einzustufen ist. Neben dem direkten Flächenschutz und der Bewahrung standörtlich entscheidender Parameter (speziell Wasserhaushalt) sollten innerhalb sowie im Randbereich besiedelter Flächen Entwicklungsmaßnahmen durchgeführt werden, welche die Habitatqualität sichern oder erhöhen und Populationen stabilisieren könnten. Eine Veränderung des Nutzungsregimes, insbesondere die Einstellung der den Standort strukturell homogenisierenden Streumahd (RIETZE & HARRY 2004), könnte bereits hilfreich sein. Durch solche Maßnahmen wäre es bei geeigneten Bedingungen denkbar, besiedelte und unbesiedelte Moore/Moorteile miteinander zu verbinden und letztere für die Art (wieder) zugänglich zu machen.

Für den Naturschutz ist zudem die Frage interessant, wie sich eine Beweidung auf Vorkommen der Art in der Region auswirkt. Die Ergebnisse unserer Untersuchungen zeigen, dass hier eine differenzierte Betrachtung nötig ist. Ob sich die Beweidung positiv, indifferent oder negativ für die jeweilige Population auswirken kann, hängt maßgeblich von zwei Fragen ab: Zum Ersten, wie sich die Flächen im Zuge der natürlichen Sukzession bzw. bei einer Nutzungsaufgabe entwickeln und zum Zweiten, wie intensiv die Flächen beweidet werden.

Moorreichtum und -diversität der Region zei-

gen deutlich auf, wie verschieden sich die einzelnen Moore entwickeln (BRAUN & QUINGER 1998; KAULE 1973; 1976; QUINGER 1995; RINGLER & DINGLER 2000). Während einige Übergangs- und insbesondere Hochmoore auch in Klimaxstadien als Habitat von *C. ménétriesi* langfristig geeignet sein dürften, würde in anderen Mooren bei Nutzungsaufgabe die Habitatqualität deutlich sinken bzw. sogar ein mittel- bis langfristiges Erlöschen der Art zu erwarten sein.

Die Erweiterung einer Viehweide im Jahr 2000 auf einen für die Art bis dahin ungeeigneten Schilfbereich zeigte, dass dieser durch Nutzungsaufnahme und die damit verbundene strukturelle Veränderung der Fläche von *C. ménétriesi* besiedelt wurde. Es ist davon auszugehen, dass bei Nutzungsaufgabe dieser Viehweide zumindest ein Teil des Habitats wegfallen würde. Auch in Gebieten, in denen eine Sukzession zu feuchten Wäldern hinführen würde, könnte durch Beweidung eine höhere oder grundsätzlich geeignete Habitatqualität erhalten bleiben (HARRY 2002).

Sehr stark hängt die Frage nach den Folgen einer Beweidung allerdings von deren Intensität ab. Im Rahmen des BMBF-Forschungsprojektes konnte festgestellt werden, dass eine extensive Moorbeweidung den Strukturreichtum erhöhen kann und für viele Arten - auch spezifische der Hoch- und Übergangsmoore - eine Verbesserung des Habitats bedeutet (LEDERBOGEN et al. 2004). Die dort und bei anderen Autoren dargestellten Ergebnisse belegen allerdings auch, dass eine Intensivierung der Beweidung die Strukturvielfalt verringert und besonders Spezialisten dadurch in ihren Beständen bedroht werden (DOLEK et al. 1994; GARDNER et al. 1997; NEUMANN 1998; RINGLER 2000; SCHMID & WIEDEMEIER 1998). Für *C. ménétriesi* wäre insbesondere eine Beweidungsintensität, die (ähnlich der regelmäßigen Streumahd) auf potenziell geeigneten Standorten zur weitgehenden Zerstörung von Bulten oder vollständigen Unterdrückung einer Bultbildung führt, als kritisch zu bewerten. Eine entsprechend angepasste Regelung der Beweidung ist jedoch möglich und wird vor allem durch großflächige Weidesysteme, in die wenig genutzte Moorflächen integriert sind, garantiert (RIETZE & HARRY 2004).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass eine extensive Beweidung von Mooren für Vorkommen von *C. ménétriesi* häufig förderlich sein und insbesondere geeignete Habitatflächen

erweitern kann. Eine pauschal positive Bewertung einer Beweidung unabhängig von Gebietsspezifika und Beweidungsintensität wäre jedoch falsch. Neubeweidung oder Änderungen bestehender Beweidungsregime in bereits bekannten oder potenziellen Habitaten der Art sollten nur nach eingehenden Voruntersuchungen vorgenommen werden.

6 Zusammenfassung

In den Jahren 1999 bis 2001 wurden im voralpinen Moor- und Hügelland Bayerns Untersuchungen zu *Carabus ménétriesi*, eines mit seiner Unterart pacholei prioritären Taxons des Anhangs II der europäischen FFH-Richtlinie, durchgeführt. Dabei wurde sowohl nach bislang unbekanntem Vorkommen gesucht, als auch mittels Fang-Markierung-Wiederfang-Methoden in einzelnen Populationen Erkenntnisse über die Ökologie der Art gewonnen. Die Untersuchungen zeigen eine hohe Gefährdungsdisposition von *Carabus ménétriesi* auf: Diese wird zum einen mit der engen Bindung an die gefährdeten und seltenen Lebensraumtypen der Übergangs- und Hochmoore, zum anderen mit dem sehr geringen Ausbreitungspotenzial der Art auf Grund ihrer geringen gerichteten lokomotorischen Aktivität sowie der hohen Barrierefunktion von Habitatgrenzen begründet. Da viele Populationen klein sind, ist eine zusätzliche Gefahr lokaler Extinktion durch stochastische Prozesse wahrscheinlich. Der Schutz sämtlicher Populationen der Art wird als erforderlich erachtet. Die sieben gefundenen Populationen lassen auf die Existenz weiterer Vorkommen in der Region hoffen. Da einige der Untersuchungsflächen beweidet werden, wird abschließend der Einfluss der Beweidung auf die Populationen diskutiert. Dabei zeigt sich, dass eine extensive Beweidung von Mooren für Vorkommen von *Carabus ménétriesi* häufig förderlich ist und insbesondere geeignete Habitatflächen erweitern kann. Allerdings ist eine Einzelfallbetrachtung wichtig. Als ungeeignete Pflegemaßnahme in Habitaten der Art ist die regelmäßige Streumahd einzustufen.

Dank

Die vorliegende Publikation basiert im wesentlichen auf Ergebnissen, die einerseits im Rahmen des F+E-Vorhabens "Allmendweiden als alternatives Nutzungskonzept für gefährdete offene und halboffene Landschaften" des Bundesministeriums

für Bildung, Forschung und Technologie (Förderkennzeichen 01LN0005), andererseits in Auftragsarbeiten für das Bayerische Landesamt für Umweltschutz gewonnen wurden. Auftraggebern sowie anderweitig an den Projekten beteiligten Personen und Institutionen gilt unser herzlicher Dank für die vielfältige Unterstützung.

Literatur

- AEBISCHER, N. J., ROBERTSON, P. J. & R. E. KENWARD (1993): Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74: 1313-1325.
- ALTHOFF, G.H., EWIG, M., HEMMER, J., HOCKMANN, P., KLENNER, P., NIEHUES, F.-J., SCHULTE, R. & F. WEBER (1992): Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland (Westf.). *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 54: 3-64.
- ASSMANN, T. (1998): Bedeutung der Kontinuität von Lebensräumen für den Naturschutz - Untersuchungen an waldbewohnenden Laufkäfern (Coleoptera, Carabidae) mit Beispielen für methodische Ergänzungen zur Langzeitforschung. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 58: 191-214.
- ASSMANN, T. & F. WEBER (1997): On the allozyme differentiation of *Carabus punctoauratus* Germar (Coleoptera, Carabidae). *J. Zool. Syst. Evol. Research* 34: 33-43.
- BAARS, M. A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. *Oecologia* 44: 125-140.
- BRAUN, W. & B. QUINGER (1998): Moorvegetation im Jungmoränengebiet des Nördlichen Alpenvorlandes - Exkursion Moore zwischen Füssen und Schongau. In: Müller, N. (Hrsg.): *Zur Vegetation der Nordalpen und des Alpenvorlandes. Exkursionsführer zur 48. Jahrestagung der Flor.-soz. Arbeitsgemeinschaft*. Verlag Dr. Wißner, Augsburg: 51-70.
- DE MÉVERGNIES, G. N. & M. BAGUETTE (1990): Spatial behaviour and microhabitat preference of *Carabus auronitens* and *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). *Acta Oecologica* 11: 327-336.
- DEN BOER, P. J. (1970): Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: the problem of the persistence of sparse populations. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.*: 77-97.
- DEN BOER, P. J. (1982): On the stability of animal populations, or how to survive in a heterogenous and changeable world? In: Mossakowski D. & Roth G. (eds): *Environmental adaptations and Evolution*. Gustav Fischer, Stuttgart New York: 211-232.
- DEN BOER, P. J. (1986): What can carabid beetles tell us about dynamics of populations? In: den Boer, P.J., Luff, M.J., Mossakowski, D. & Weber, F. (eds): *Carabid Beetles. Their Adaptions and Dynamics*. Gustav Fischer, Stuttgart New York: 315-330.
- DEN BOER, P. J. (1990): Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 19-48.
- DOLEK, M., GEYER, A. & W. KRAUS (1994): Die Bewirtschaftung der Moore im Bayrischen Alpenvorland. Weide und Mahd im Vergleich. Unveröffentlichtes Gutachten bei der Regierung von Oberbayern.
- FOURNIER, E. & M. LOREAU (2001): Activity and satiation state in *Pterostochus melanarius*: an experiment in different agricultural habitats. *Ecological Entomology* 26: 235-244.
- GARDNER, S. M., HARTLEY, S. E., DAVIES, A. & S. C. F. PALMER (1997): Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland: the consequences of grazing pressure for community diversity. *Biological conservation* 81: 275-286.
- GEISER, R. (1985): Überblick über den gegenwärtigen Stand der faunistisch-ökologischen Erfassung der Käfer Bayerns. *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft* 74: 129-154.
- GILBERT, R. O. (1973): Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics* 29: 501-526.
- HANSKI, I. (1999): *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- HARRY, I. (2002): Habitat und Ökologie von *Carabus ménétriesi pachelei* (Sokolár) im voralpinen Hügelland. Unveröffentlichte Diplomarbeit am Institut für Landschaftsökologie der Universität Münster.
- HARRY, I., ASSMANN, T., RIETZE, J. & J. TRAUTNER (in Vorb.): Analysing microhabitat selection of endangered beetle *Carabus ménétriesi* (Coleoptera: Carabidae): Grazing in bogs as a management scenario?
- HINSCH, M. & T. ASSMANN (2002): Bottom-up creation of allele frequency differentiation in *Carabus auronitens*. In: Hölker F. (ed.): *Scales, hierarchies and emergent properties in ecological models*. Peter Lang, Frankfurt/Main, 71-82.
- HOCKMANN, P., MENKE, K., SCHLOMBERG, P. & F. WEBER (1992): Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 54: 65-98.
- KAULE, G. (1973): Die Seen und Moore zwischen Inn und Chiemsee. Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, München.
- KAULE, G. (1976): Die Moore des Ammergebirges und seines Vorlandes. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 47: 151-173.
- KAULE, G. (1991): *Arten- und Biotopschutz*, 2., überarb. u. erw. Aufl. Ulmer, Stuttgart.
- KENNEDY, P. J. (1994): The distribution and movement of ground beetles in relation to set-aside arable land. In: Desender, K., Dufrene, M., Loreau, M., Luff, M.J. & J.-P. Maelfait (eds): *Carabid beetles: ecology and evolution*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 439-444.
- KUTSCH, W. (1999): Telemetry in insects: the "intact animal approach". *Theory Bioscience* 118: 29-53.
- LAMBIN, X., AARS, J. & PIERTNEY, S. B. (2001): Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & J.D. Nichols (eds): *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, 123-142.
- LEDERBOGEN, D., ROSENTHAL, G., SCHOLLE, D., TRAUTNER, J., ZIMMERMANN, B., KAULE, G. (Hrsg.) (2004): *Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung*. Angewandte Landschaftsökologie, H. 62.
- LORENZ, W. (1998): Systematic list of extant ground beetles of the world, Tutzing.
- MANDL, K. (1951): Ergebnisse einer gelegentlich der Neuaufstellung der Koleopterensammlung durchgeführten Revision der Carabiden-Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien (1. Teil). *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 58: 122-126.
- MACARTHUR, R. H. & J. H. CONELL (1970): *Biologie der Populationen*. BLV-Verlag, München.
- MEYNEN, E. & J. SCHMITHÜSEN (1953): *Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands*. Verlag der Bundesanstalt für Landeskunde, Remagen.

- MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie, 3., überarbeitete. Aufl. Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.
- NEUDECKER, C. (1971): Lokomotorische Aktivität von *Carabus glabratus* Payk. und *Carabus violaceus* L. am Polarkreis. *Oikos* 22: 128-130.
- NEUMANN, F. (1998): Auswirkungen verschiedener Bewirtschaftungsweisen im Feuchtgrünland auf die Gastropoda-Fauna. Faunistisch-ökologische Mitteilungen, Supplement 24:5-43.
- NÜSSLER, H. (1969): Zur Ökologie und Biologie von *Carabus ménétriesi* Hummel (Coleoptera, Carabidae). *Entomologische Abhandlungen* 36: 281-301.
- QUINGER, B. (1995): Übergangsmoore. In: Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen (Hrsg.): Landschaftspflegekonzept Bayern II. 9 Lebensraum Streuwiese. Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen, München, 91-92.
- REISER, P.-L. (1972): Vergleichende Untersuchungen an *Carabus ménétriesi* Humm. (Coleoptera, Carabidae). *Nachrichtenblatt der bayrischen Entomologen* 21:58-61.
- RIECKEN, U. & U. RATHS (1996): Use of radiotelemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici* 33:108-116.
- RIETZE J. (2002): Wirksamkeit von Grünbrücken über Verkehrswege am Beispiel der Laufkäfer - Methoden, Erfahrungen, Ergebnisse. *Angewandte Carabidologie* 4/5: 61-91.
- RIETZE, J. & I. HARRY (2004): Hochmoor-Laufkäfer (*Carabus ménétriesi* ssp. *pacholei*). In: Lederbogen, D., Rosenthal, G., Scholle, D., Trautner, J., Zimmermann, B., Kaul, G. (Hrsg.): Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung. *Angewandte Landschaftsökologie*, H. 62, 304-306.
- RIETZE, J., HIMMER, C. & J. TRAUTNER (2002): Der Torfmoos-Laufkäfer (*Carabus ménétriesi pacholei*) im FFH-Gebiet "Moore und Mittelgebirgslandschaft bei Elterlein" (Erzgebirge/Sachsen). Einschätzung des Erhaltungszustandes der prioritären FFH-Anhang II-Art und methodische Hinweise für weitere Erhebungen. Unveröffentlichtes Gutachten im Auftrag des Sächsischen Staatsministeriums für Umwelt und Landwirtschaft, vertreten durch das Staatliche Umweltfachamt Chemnitz.
- RINGLER, A. (2000): Gebietskulisse Extensivbeweidung. Wo kann Beweidung unsere Pflegeprobleme entlasten? *Laufener Seminarbeiträge* 4: 163-211.
- RINGLER, A. & B. DINGLER (2000): Moorentwicklungskonzept Bayern. Phase 2. Moortypen und Moorregionen in Bayern - Revidierte Fassung. Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, Walpertskirchen.
- ROFF, D. A. & D. J. FAIRBAIRN (2001): The genetic basis of dispersal and migration, and its consequences for the evolution of correlated traits. In: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & Nichols, J.D. (eds): *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, 191-202.
- ROLAND, J., MCKINNON, G., BACKHOUSE, C. & P. D. TAYLOR (1996): Even smaller radar tags on insects. *Nature* 381: 120.
- ROSENKRANZ, B. (2000): Untersuchung zur Ausbreitungsbiologie einiger waldbewohnender Carabusarten (Coleoptera, Carabidae) im NSG "Lüneburger Heide" (Niedersachsen). Diplomarbeit am Fachbereich Biologie der Universität Osnabrück.
- SCHMID, W. & P. WIEDEMEIER (1998): Extensive Weiden und Artenvielfalt. Fallstudie 1997 Bern, Graubünden, St. Gallen. Agrofutura, Brugg und Sternenberg.
- SEBER, G. A. F. (1973): *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffin, London.
- SETTELE, J., FELDMANN, R. & R. REINHARD (1999): *Die Tagfalter Deutschlands. Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1978): *Ecological methods*, 2. Aufl. Chapman and Hall, London.
- STAMPS, J. A. (2001): Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. & J.D. Nichols (eds): *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford, 230-242.
- 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. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 53: 3-111.
- THIELE, H.-U. (1977): *Carabid beetles in their environments. A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour*. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- THIELE, H.-U. & F. WEBER (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. *Oecologia* 1: 315-355.
- TRAUTNER, J. (2001): Hochmoor-Laufkäfer (*Carabus ménétriesi* subsp. *pacholei*). – In: Fartmann, T., Gunnemann, H., Salm, P. & E. Schröder (Hrsg.): Berichtspflichten in Natura 2000-Gebieten: Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – *Angewandte Landschaftsökologie* 42: 281-287.
- TRAUTNER, J., RIETZE, J. & W. LORENZ (2003): Vorkommen der prioritären FFH-Anhang II-Laufkäferart *Carabus ménétriesi* ssp. *pacholei* Sokolár, 1911 (Hochmoor-Laufkäfer) im bayerischen Voralpengebiet. Unveröffentlichter Endbericht, Berichtsstand Juni 2003 (basierend auf den Berichten bis 2001). Studie im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz.
- TURIN, H., PENEV, L. & A. CASALE (2003): *The Genus Carabus in Europe. A Synthesis*. Pensoft, Sofia, Moskau.
- WALLIN, H. & B. S. EKBOM (1988): Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. *Oecologia* 77: 39-43.
- WEBER, F. (1966): Die tageszeitliche Aktivitätsverteilung von *Carabus cancellatus* Ill. und *nitens* L. unter künstlichen Belichtungsbedingungen. *Zoologischer Anzeiger* 177: 367-379.

Anschriften der Verfasser

Thorsten ASSMANN und Ingmar HARRY
 Universität Lüneburg
 Institut für Ökologie und Umweltchemie
 Scharnhorststr. 1 (Gebäude 13)
 D-21335 Lüneburg

Jörg RIETZE und Jürgen TRAUTNER
 Arbeitsgruppe für Tierökologie und Planung
 Johann-Strauß-Str.22,
 D-70794 Filderstadt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Angewandte Carabidologie](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [Supp_4](#)

Autor(en)/Author(s): Aßmann [Assmann] Thorsten, Rietze Jörg, Trautner Jürgen, Harry Ingmar

Artikel/Article: [Der Hochmoorlaufkäfer *Carabus ménétiesi* im voralpinen Moor- und Hügelland Bayerns 53-64](#)