

Der höhlenbewohnende Laufkäfer *Laemostenus schreibersi* (Coleoptera, Carabidae) im Felsspaltensystem

Laemostenus schreibersi (Coleoptera, Carabidae) - a carabid beetle living in caves and the surrounding fissure-system

EVELYN RUSDEA

Kurzfassung: Im Rahmen einer Langzeituntersuchung wurden Aspekte der Populationsdynamik und Evolutionsbiologie an einer Population des Laufkäfers *Laemostenus schreibersi* untersucht. Diese Art bewohnt Höhlen, Stollen und das oberflächennahe Spaltensystem der Karstmassive und ist in höheren Lagen in Blockfeldern, Schutthalden und unter großen Steinen zu finden. In der Zeitspanne von 1986-1995 (während 15 Fangperioden) wurden die Käfer in einer Höhle in Kärnten, dem Eggerloch bei Warmbad Villach, in beköderten Bodenfallen gefangen und individuell markiert. Anhand der Fang- und Wiederfang-Methode konnte die Populationsgröße geschätzt, die Bewegungsmuster innerhalb der Höhle und der Austausch zwischen Höhle und Spaltensystem erfaßt werden.

Die untersuchten Parameter betreffen: das jahreszeitliche und räumliche Vorkommen der Tiere in der Höhle, die Verteilung der Wiederfänge über den Untersuchungszeitraum, die Austauschrate mit im Spaltensystem lebenden Gruppen, die Jahresperiodizität der Entwicklung sowie das Geschlechtsverhältnis. Die Größe der im Eggerloch lebenden Population des micropthalmen *Laemostenus schreibersi* erwies sich als klein, aber relativ konstant (50-110 Tiere). Anhand zahlreicher Wiederfänge konnten genaue Aussagen über das Alter und die Lebenserwartung der Tiere gemacht werden. Manche Individuen erreichten das bemerkenswerte Alter von 8 Jahren. Langlebigkeit könnte einer der Faktoren sein, der die Populationsgröße stabilisiert. Messungen der klimatischen Umweltfaktoren wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Bewetterung) ergänzen die biologischen Befunde aus der Höhle.

Schlagworte: Höhlenbiologie, Populationsökologie, Laufkäfer, Langlebigkeit

Abstract: During a long-term investigation, a local population of the carabid beetle *Laemostenus schreibersi* (KÜSTER 1846) was studied in a cave in Carinthia/Austria. The investigations cover a period over 10 years from 1986. This species inhabits caves and cave-like cavities (mines for example), as well as the superficial underground compartments (the "milieu souterrain superficiel"-habitat of JUBERTHIE et al. 1980). At higher altitude the beetles can be found in holes beneath deeply embedded stones and in stony debris. The beetles were trapped in pitfalls, individually marked and released in the cave near the trapping site. Using the mark-recapture method it was possible to estimate population size and the patterns of locomotion activity inside the cave and between cave and the surrounding fissure system. The rate of exchange with other populations living in the fissure-system was evaluated. Other aspects of population dynamics are concerned with seasonal and spatial distribution in the different cave-compartments, sex-ratio, reproduction and development.

Population size was small, but rather constant (50-110 individuals). The beetles of *Laemostenus schreibersi* can reach the remarkable age of 8 years. Longevity of the individuals is discussed as a factor stabilizing population size (immigration from the surrounding fissure-system seems to be less important). Measurements of climatic parameters complemented the biological investigations.

Keywords: cave biology, population ecology, carabid beetles, longevity

1. Einleitung

Spätestens seit der Beschreibung des oberflächennahen Spaltensystems – das „milieu souterrain superficiel“ (JUBERTHIE et al. 1980, 1981) – als Teil des unterirdischen Lebensraumes und seine Besiedlung durch höhlenadaptierte cavernicole Arten, muß bei Untersuchungen zur Populationsdynamik terrestrischer Höhlentiere die räumliche Kontinuität Höhle-Spaltensystem in Betracht gezogen werden. Die Höhle erweist sich als eine größere „Spalte“, die im Unterschied zum Spaltensystem für uns Menschen zugänglich ist (Abb. 1). Die funktionelle Verbindung zwischen Spaltensystem und Höhle wird auch durch Untersuchungen an Höhlenkäfern belegt, welche die Erarbeitung eines Modells zur jahreszeitlichen Austausch-Dynamik ermöglichen. Die räumliche Verteilung der Tiere innerhalb des Systems Höhle-Spaltensystem erfolgt entsprechend ihrem ökologischen Optimum, d.h. den jeweilig herrschenden „besseren“ Bedingungen (RACOVITZA 1983). Höhle und Spaltensystem sind aber nicht gleichzusetzen, die Lebensbedingungen (Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Bewetterung) sind zwar sehr ähnlich, es gibt aber auch Unterschiede, die z. B. den Nahrungsinput betreffen.

Am Beispiel der langjährigen Untersuchungen an einer Population des Höhlenlaufkäfers *Laemostenus schreibersi* soll die Verbindung zwischen Höhlen- und Spaltensystemen erörtert werden.

Die evolutiven Prozesse der Anpassung an ein unterirdisches Leben bedingen neben morphologischen Veränderungen – Depigmentierung, Regression bis Fehlen der Augen, Verlängerung der Körperanhänge (Antennen, Beine), vermehrte Anzahl von Tast-, Druck- und Chemorezeptoren – auch Veränderungen der Lebensweise, der Stoffwechselprozesse und Entwicklungsvorgänge der Individuen (VANDEL 1965). Da die Umweltbedingungen in Höhlen relativ wenig variieren, ist ihr Einfluß vergleichsweise leicht absehbar. Unklar ist jedoch, wie groß und wie stabil Höhlenpopulationen sind, und in diesem Zusammenhang, wie hoch ihre Reproduktions- und Überlebensraten sind bzw. in welchem Ausmaß sie variieren. Kenntnisse dazu sind eine Voraussetzung, um beurteilen zu können, wie empfindlich Höhlenpopulationen auf menschliche Eingriffe reagieren.

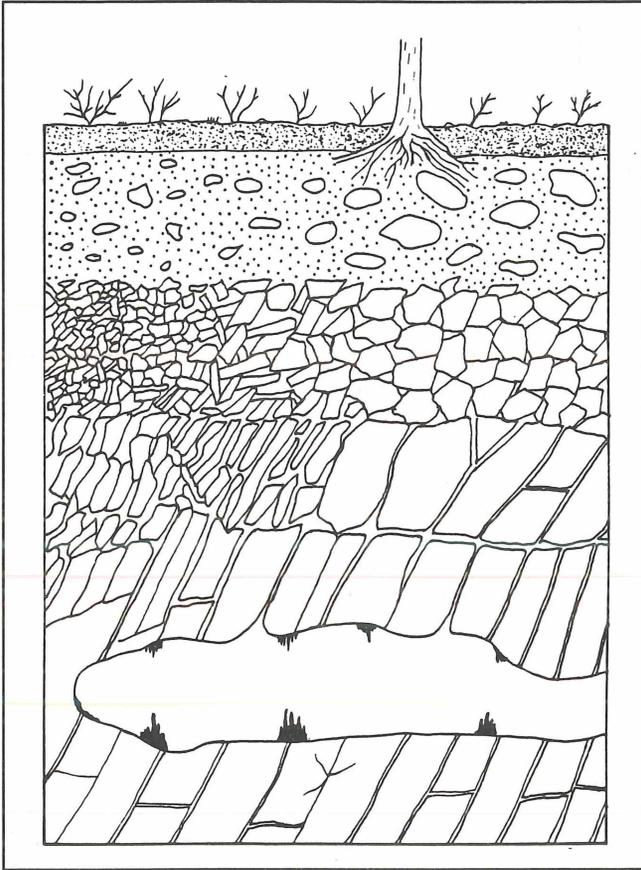


Abbildung 1. Schematische Darstellung des oberflächennahen Spaltensystems und seine Verbindung zum Höhlensystem (verändert nach JUBERTHIE et al. 1980)

2. Material und Methode

Laemostenus schreibersi (Coleoptera, Carabidae) ist ein microphtalmer Laufkäfer, d.h. er besitzt rückgebildete Augen: die Anzahl der Ommatidien ist im Vergleich zu epigäischen *Laemostenus*-Arten deutlich reduziert (BARTKOWIAK et al. 1991). Die Körpergröße liegt zwischen 10,5 und 16,5 mm (CASALE 1988).

Das Verbreitungsgebiet dieser Art umfaßt den Südrand der Ostalpen, von Norditalien (östlich des Etsch-Tales) über Kärnten, die Steiermark, bis nach Slowenien und Kroatien. Bis in eine Höhe von 1000-1500 m kommt *Laemostenus schreibersi* in Höhlen und höh-

lenähnlichen Hohlräumen (z. B. Stollen) vor, bewohnt aber auch das oberflächennahe Spaltensystem. In höheren Lagen bis in etwa 2400-2500 m treten die Tiere auch außerhalb von Höhlen in Blockfeldern, Schutthalden, unter großen Steinen und am Rande von Schneefeldern auf. Funde im Freien unter großen Steinen sind schon aus dem vorigen Jahrhundert bekannt (vgl. GANGLBAUR 1903), u.a. auch aus der alpinen Zone der Villacher Alpe (Dobratsch) (SCHATZMAYR 1907). Es handelt sich demnach um eine „eucavernicole“ Art (nach der Klassifizierung von VIGNA-TAGLIANTI 1982), die in Höhlen – bevorzugt im Höhleneingangsbereich – und außerhalb von Höhlen unter Steinen und im Spaltensystem vorkommt (vgl. auch STROUHAL 1936).

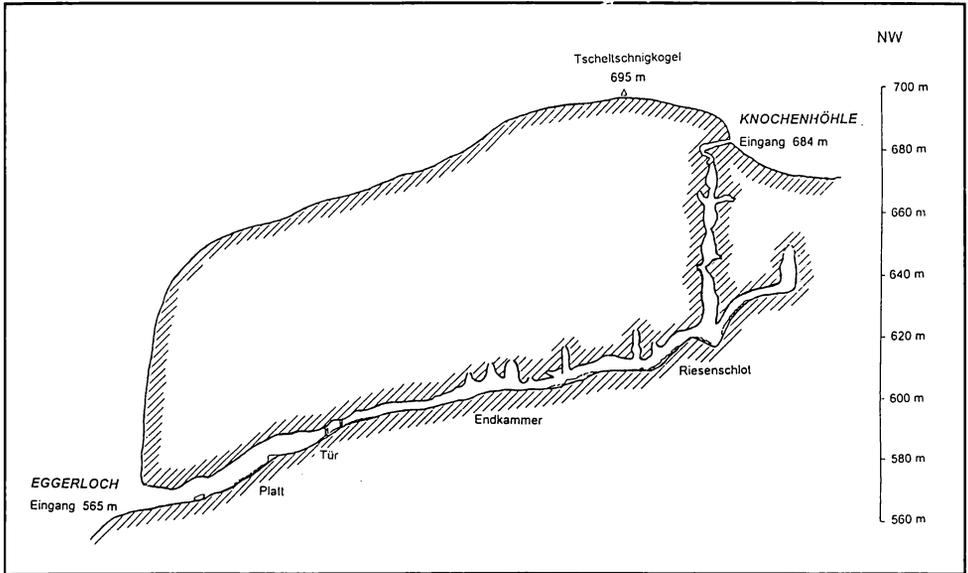


Abbildung 2. Aufriß des Höhlensystems Eggerloch-Knochenhöhle

Die Untersuchungen wurden in einer Höhle in Kärnten, dem Eggerloch bei Warmbad Villach, durchgeführt. Es handelt sich um das Höhlensystem "Eggerloch-Knochenhöhle", das sich im triassischen Wettersteinkalk auf einer Länge von 650 m erstreckt. Der Verlauf der Höhle ist aufsteigend (Abb. 2), der Höhenunterschied zwischen den beiden Eingängen (des Eggerlochs und der Knochenhöhle) beträgt 119 m. Der untere Eingang liegt 565 m über dem Meeresspiegel auf der Südseite eines Ausläufers der Villacher Alpe. Die Fauna der Höhle ist relativ gut bekannt (STROUHAL 1940), die Höhle wurde bereits 1948 unter Schutz gestellt. Entsprechend der Topographie der Höhle werden vier Höhlenkompartimente unterschieden (Abb. 3). Kompartiment I und II stellen den Eingangsbereich im weiteren Sinn dar, der noch vom Tageslicht beeinflusst wird. Die Kompartimente III und IV (ab 90 m vom Eingang entfernt) liegen in völliger Dunkelheit. Sie stellen den "aphotischen" Teil der Höhle dar, im Unterschied zum "disphotischen" Eingangsbereich (vgl. auch STROUHAL 1940).

Über einen Zeitraum von 10 Jahren wurden insgesamt 15 mehrwöchige Fangperioden durchgeführt (Tab. 1). Dabei wurden im Höhlenverlauf 35 Bodenfallen exponiert, die mit rohem Fleisch beködert waren (Abb. 3). Während der ersten Fangperioden (1986 und 1987) wurden die Fallen zweimal täglich kontrolliert (morgens vor Sonnenaufgang und abends nach Sonnenuntergang), ab 1988 jeweils alle zwei Tage. Die gefangenen Käfer wurden außerhalb der Höhle individuell markiert und in der Höhle in der Nähe ihrer Fangstelle wieder freigelassen. Die Markierung der Tiere geschah durch Schleifmarken auf Halsschild und Flügeldecken mit Hilfe eines Handbohrers. Messungen der klimatischen Parameter (Boden- und Lufttemperatur, relative Luftfeuchte, Windgeschwindigkeit) ergänzen die biologischen Untersuchungen in der Höhle. Die Untersuchungen im Eggerloch werden zur Zeit weiter fortgesetzt und ein Teil der Ergebnisse ist bereits publiziert (RUSDEA 1992, 1994, 1998).

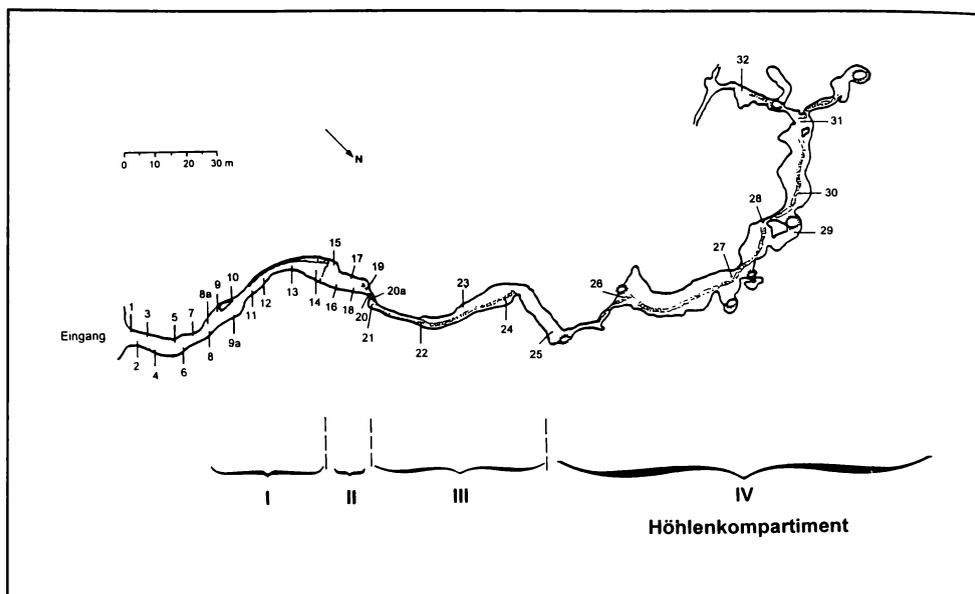


Abbildung 3. Grundriß der Höhle mit Fallenstandorten (Eggerloch bei Villach/Kärnten)

Tabelle 1. Untersuchungszeiträume im Eggerloch

Jahr	Fangperiode	Anzahl der Tage
1986	Frühsommer (25.5.-12.7.)	49
	Herbst (24.9.-25.10.)	32
1987	Frühsommer (6.4.-27.6.)	83
	Herbst (3.8.-16.9.)	45
1988	Frühsommer (30.5.-17.7.)	49
1990	Frühsommer (30.6.-17.7.)	18
	Herbst (25.8.-13.9.)	20
1992	Frühsommer (24.5.-10.6.)	18
	Herbst (5.9.-23.9.)	19
1993	Frühsommer (23.5.-10.6.)	19
	Herbst (4.9.-20.9.)	17
1994	Frühsommer (29.5.-16.6.)	19
	Herbst (20.8.-20.9.)	41
1995	Frühsommer (1.6.-17.6.)	17
	Herbst (3.9.-19.9.)	17
Total	15 Fangperioden	463 Tage

3. Ergebnisse und Diskussion

Das Klima der Höhle wird vom Lokalklima der Region und der Topographie der Höhle bestimmt. Das Eggerloch weist eine dynamische Wetterführung auf. Entsprechend der Topographie (aufsteigende Höhle mit mehreren Tagöffnungen), erfolgt die Bewetterung durch einen einläufigen (unidirektionalen) Luftstrom, dessen Richtung sich in Abhängigkeit von dem Temperaturunterschied zwischen Höhlenluft und Außenluft ändert (Abb. 4).

Im Winter, wenn die Temperatur in der Höhle höher ist als außerhalb, ist die Bewetterung durchgehend aufsteigend: die relativ wärmere Luft in der Höhle steigt auf und entweicht durch die Knochenhöhle (als obere Tagöffnung); entsprechend wird am unteren Eingang des Eggerlochs Kaltluft nachgesaugt. Während der sommerlichen Bewetterung entströmt durch den unteren Eingang (dem Eggerloch) die kältere Höhlenluft und am oberen Eingang (der Knochenhöhle) wird die wärmere Außenluft eingesaugt. Zu diesem absteigendem Wetterstrom gesellt sich außerdem ein zirkulärer Wetterstrom im Eingangsbereich (Kompartiment I und II): warme Luft strömt an der Höhlendecke ein und kalte Luft am Höhlenboden aus. Der Übergang von winterlicher zu sommerlicher Bewetterung und umgekehrt vollzieht sich gewöhnlich im April/Mai bzw. Oktober/November. In den Übergangszeiten wechselt die Richtung tagesperiodisch: tagsüber ist die Wetterführung absteigend (wie im Sommer) und während der Nacht aufsteigend (wie im Winter). Alle Kompartimente sind von der Wetterführung betroffen: auch im hinteren Bereich der Höhle, d.h. außerhalb des Hauptwetterweges wurden noch kleine Windgeschwindigkeiten registriert – ein Zeichen, daß eine Bewetterung auch durch die an der Höhlendecke befindlichen Schlote stattfindet (siehe auch RUSDEA 1992).

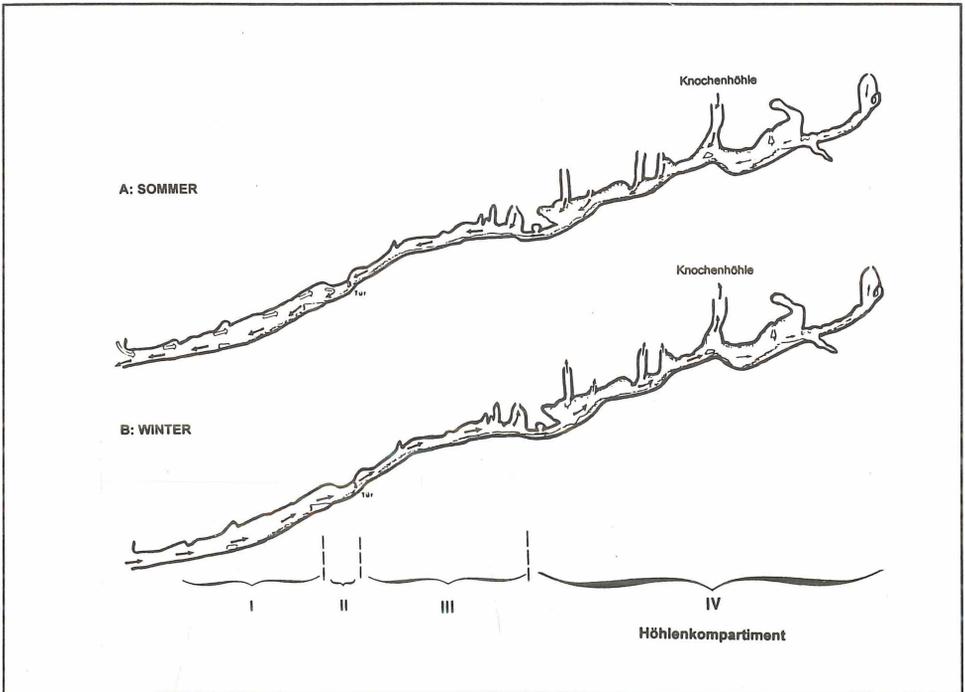


Abbildung 4. Bewetterung der Höhle im Sommer (A) und im Winter (B). Die Pfeile geben die Richtung des Wetterstromes an.

Die klimatischen Messungen der Lufttemperatur und -feuchtigkeit in der Höhle ergaben mittlere Werte von 8-9 °C und 97 % (Abb. 5). Die Schwankungen der Witterungseinflüsse von außerhalb werden in der Höhle mit zunehmender Entfernung vom Eingang abgedämpft. Ab dem dritten Höhlenkompartiment (90 m vom Eingang entfernt) weist die Lufttemperatur fast konstante Werte auf: 8,6 °C im Sommer und 8,0 °C im Winter. Die Schwankungen der Luftfeuchtigkeit werden noch schneller abgedämpft: bereits 20 m vom Eingang entfernt erreicht die relative Luftfeuchte Werte von 90 %. Die genaueren jahreszeitlichen Veränderungen dieser Parameter sind ebenfalls in RUSDEA (1992) beschrieben.

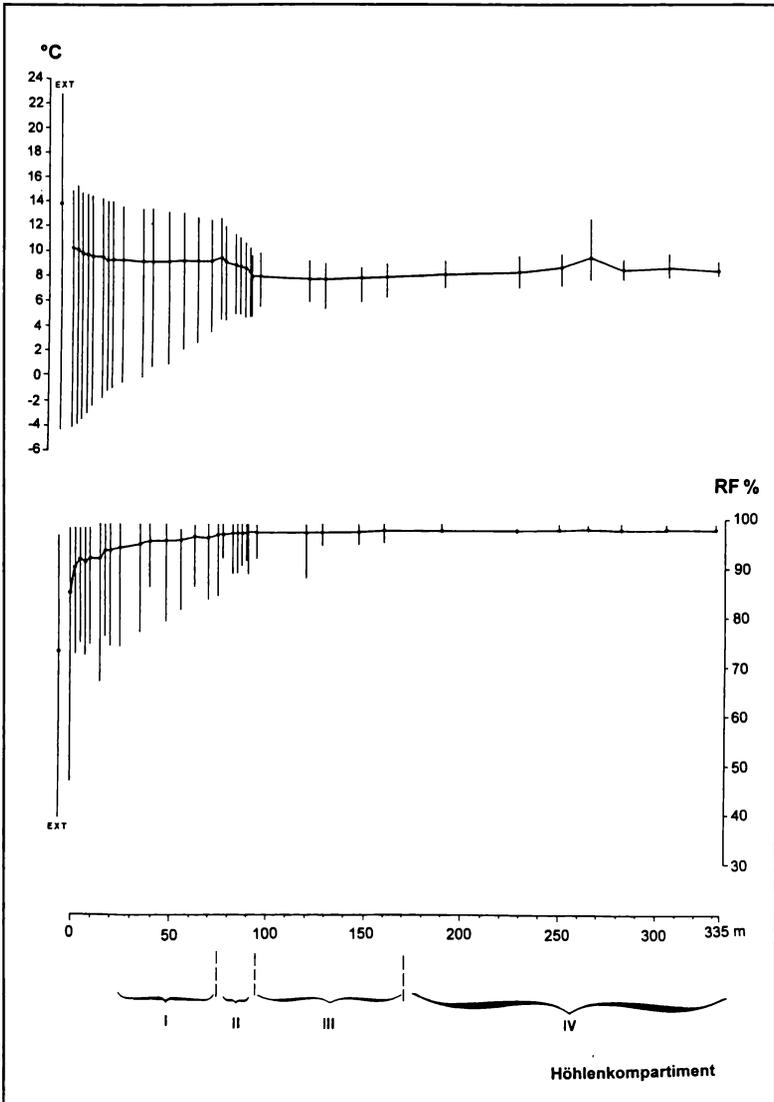


Abbildung 5. Mittelwerte und Amplituden der Lufttemperatur ($^{\circ}\text{C}$) und relativen Luftfeuchte (RF %) im Eggerloch. (EXT = Vergleichswert von außerhalb der Höhle).

Die Population des Laufkäfers *Laemostenus schreibersi* zeigt im Eggerloch eine jahreszeitliche und räumliche Verteilung. Während der Wintermonate werden in der Höhle keine Tiere gefangen. Die ersten Käfer erscheinen in den beköderten Fallen im Frühjahr (Ende Mai). Während der Sommer- und Herbstmonate werden die Tiere regelmäßig gefangen. Ab Ende Oktober gehen die Fangzahlen wieder zurück. Die Tiere ziehen sich offenbar in das umgebende Spaltensystem des Karstmassivs zurück. Die Ursache für diese jahreszeitlichen Fluktuationen liegt in der Veränderung der Umweltbedingungen im Höhlenverlauf. Die Aktivität von *Laemostenus schreibersi* scheint eng an die Wetterführung der Höhle gebunden zu sein. Durch die aufsteigende winterliche Bewetterung kommt kalte Außenluft in die Höhle und führt in den ersten beiden Höhlenkompartimenten zu einer Abkühlung um einige Grad Celsius. Die Tiere scheinen auf diese Abkühlung zu antworten, indem sie sich in das umgebende Spaltensystem zurückziehen. Mit Beginn der sommerlichen (absteigenden) Bewetterung erwärmt sich die Höhle und die Tiere

kehren wieder zurück. Auftreten und Verschwinden von *Laemostenus schreibersi* im Eggerloch stimmen mit den Zeitpunkten der Änderung der Wetterführung (siehe oben) auffällig überein.

Während der 15 Fangperioden wurden insgesamt 597 Individuen markiert. Die Gesamtanzahl der Fänge war 1567 (inklusive Wiederfänge). In Abb. 6 ist die Anzahl der in den Fangperioden nachgewiesenen Individuen dargestellt (ohne Wiederfänge). Sie schwankt zwischen 50 und 110 Individuen, mit Ausnahme des Herbstes 1993, als lediglich 13 Tiere gefangen wurden. Die Ursache für diesen zeitlich begrenzten Rückgang könnte in den veränderten Umweltbedingungen liegen: die extrem geringe Niederschlagsmenge während des Winters 1992/1993 und auch das niederschlagsarme Frühjahr führten dazu, daß manche Höhlenbereiche relativ trocken wurden (durch weniger eindringendes Spaltenwasser). Die Population hat sich aber von diesem Rückgang schnell erholt, bereits im Frühsommer 1994 wurden wieder 47 Individuen registriert und im darauffolgenden Herbst erreichte die Population im Eggerloch einen mittleren Wert von 77 Individuen. Es zeigt sich, daß die Auswirkung einer solchen Witterungsanomalie auf eine lokale Population nur in einer langjährigen Untersuchungsserie ermittelt werden kann.

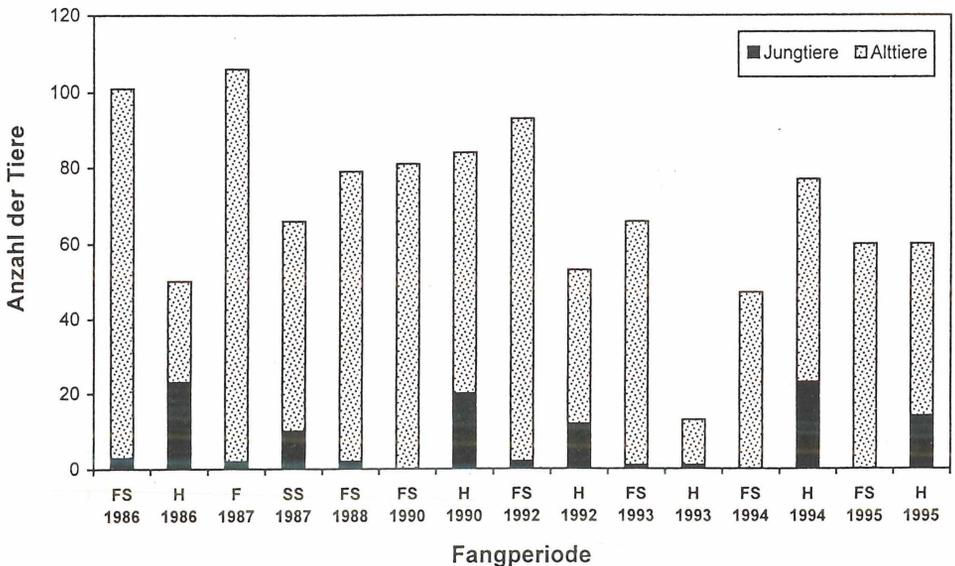


Abbildung 6. Größe der Population in jeder Fangperiode (= Anzahl der Einzeltiere, ohne Wiederfänge). F = Frühjahr, FS = Frühsommer, SS = Spätsommer, H = Herbst

Am Ende mancher Fangperioden wurden nur noch markierte Tiere gefangen. In der kumulierten Darstellung der Anzahl der gefangenen Individuen wurde in diesem Fall ein konstanter Wert (Plateauwert) erreicht: am Ende der Fangperiode waren alle gefangenen Tiere Wiederfänge. Offensichtlich waren alle zu diesem Zeitpunkt in der Höhle aktiven Tiere registriert, d.h. mindestens einmal gefangen. Da beköderte Fallen verwendet wurden und das Nahrungsangebot in der Höhle nicht sehr groß ist, kann davon ausgegangen werden, daß alle in der Höhle vorkommenden Tiere auch tatsächlich durch die Köder angelockt wurden. Damit entspricht der Plateauwert am Ende der Fangperioden der Anzahl der in den untersuchten Höhlenkompartimenten lebenden Individuen von *Laemostenus schreibersi*. In manchen Fangzeiträumen wurde bei der kumulativen Darstellung der Erstfänge kein Plateauwert erreicht, auch am Ende der jeweiligen Fangperiode wurden noch neue (unmarkierte) Tiere gefangen. Dementsprechend sind für diese Fangperioden genauere Aussagen über die Populationsgröße mit dieser Methode nicht möglich.

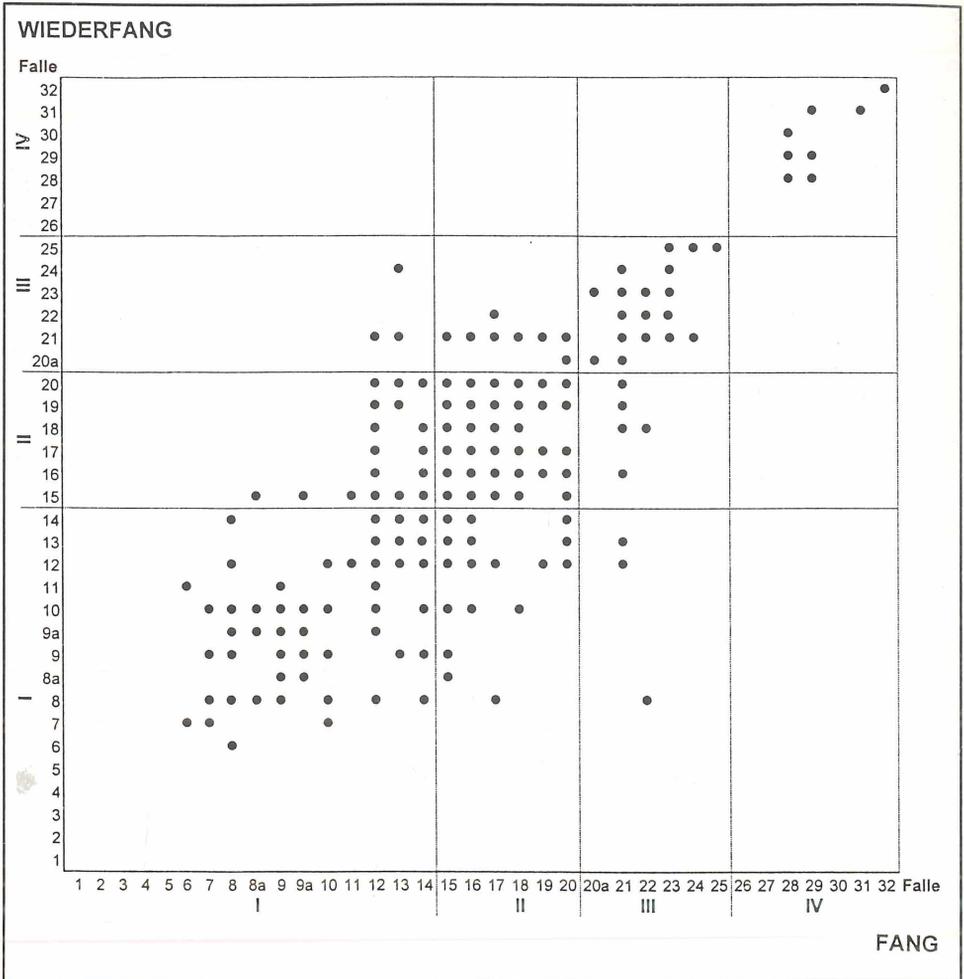


Abbildung 7a. Austausch zwischen den Höhlenkompartimenten (I-IV) innerhalb der Fangperioden. Ordinate: Falle des Fanges, Abszisse: Falle des folgenden Wiederfanges. Die Zahlen bezeichnen die Anzahl der wiedergefangenen Tiere.

Zur Schätzung der Populationsgröße für jede Fangperiode wurde deshalb auch die Methode nach JOLLY (1965) und SEBER (1965) verwendet. Das auf Fang, Markierung und Wiederfang basierende JOLLY-SEBER-Modell verlangt eine Serie von Fängen und Wiederfängen und ermöglicht Schätzungen der Populationsgröße, auch wenn die Tiere die Untersuchungsfläche verlassen (durch Tod oder Abwanderung) oder wenn neue Tiere hinzukommen (Geburt oder Einwanderung). Die im Eggerloch lebende Population von *Laemostenus schreibersi* erweist sich als relativ klein und konstant: sie besteht aus 100-300 Individuen je Fangperiode. Ein Vergleich der beiden Verfahren zeigt, daß für die Fangperioden, in denen ein Plateauwert erreicht wurde, die Werte der JOLLY-SEBER-Schätzung sehr gut mit diesem Wert übereinstimmen (z. B. in den Frühjahrs-Fangperioden 1986 und 1987 – siehe auch RUSDEA 1992).

Die Auswertung der Wiederfänge vermittelt ein Bild über Richtung und Länge der innerhalb der verschiedenen Höhlenkompartimente zurückgelegten Strecken. Betrachtet man die individuellen Wiederfänge innerhalb der Fangperioden (Abb. 7a), so stellt man fest, daß die Mehrheit der Tiere im selben Kompartiment wiedergefangen wurde; aber auch Migrationen zwischen den Kompartimenten I, II und III wurden beobachtet. Andererseits konnte kein Wechsel der Tiere aus Kompartiment IV in die anderen drei Kompartimente und umgekehrt nachgewiesen werden. Deswegen könnte man annehmen,

daß die Tiere in Kompartiment IV räumlich isoliert sind und es sich um eine separate Population handelt. Betrachtet man aber die Verteilung der Wiederränge von einer Fangperiode zur nächstfolgenden (Abb. 7b), so ergibt sich ein anderes Bild: Wanderungen zwischen Kompartiment IV und den anderen treten sehr wohl auf. Zwischen den einzelnen Höhlenkompartimenten findet also ein Austausch von Individuen statt: die *Laemostenus schreibersi*-Individuen im Eggerloch gehören alle einer gemeinsamen Population an.

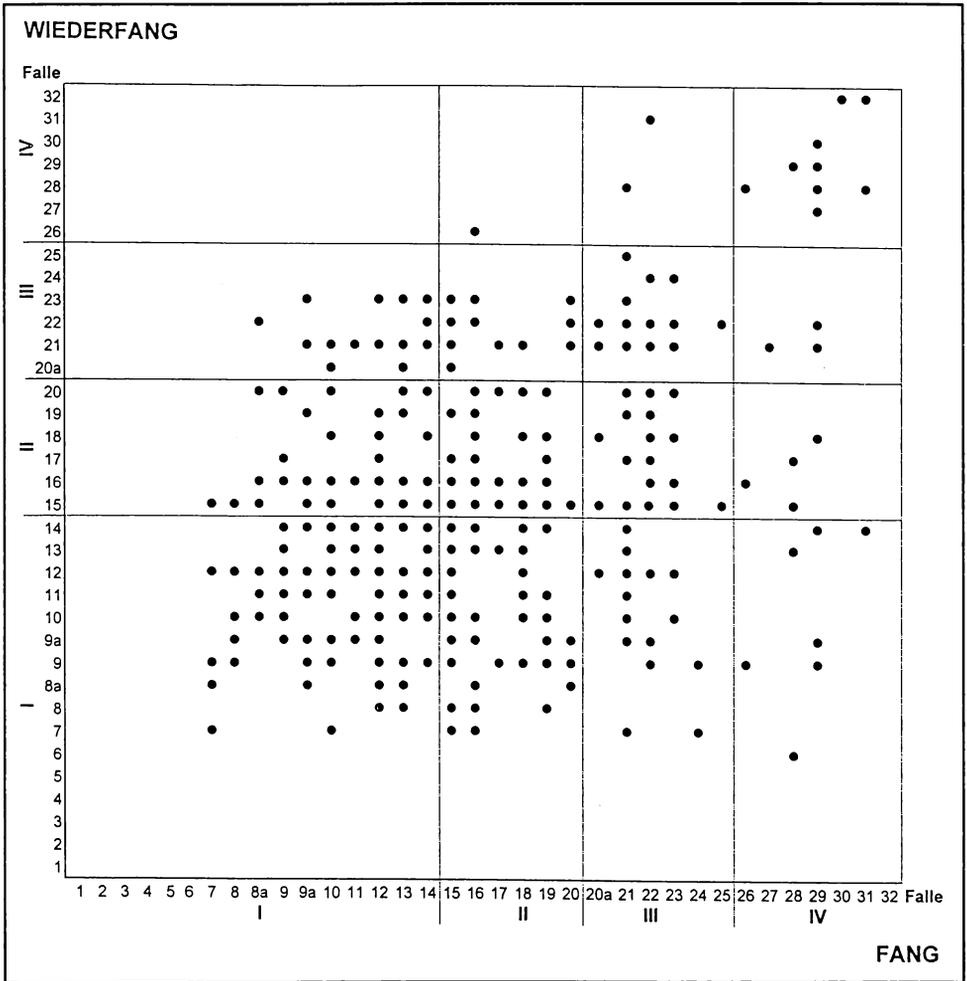


Abbildung 7b. Austausch zwischen den Höhlenkompartimenten (I-IV) von einer Fangperiode zur nächstfolgenden. Ordinate: Falle des Fanges, Abszisse: Falle des folgenden Wiederranges. Die Zahlen bezeichnen die Anzahl der wiedergefangenen Tiere.

Von der Gesamtzahl der 1567 Fänge sind 62 % Wiederränge. Die individuelle Verbleibswahrscheinlichkeit in der Höhle während der Fangperioden sowie vom Frühjahr/Frühsummer zum Spätsommer/Herbst ist sehr groß. Innerhalb einer Fangperiode verändert sich die Zusammensetzung der Population offenbar wenig. Die Verbleibswahrscheinlichkeit vom Spätsommer/Herbst zum Frühjahr/Frühsummer hingegen ist auffällig kleiner (vgl. RUSDEA 1992). Dieser Unterschied ist anscheinend dadurch bedingt, daß nur ein Teil der Tiere, welche die Höhle im Herbst verlassen und sich in das Spaltensystem zurückziehen, im nächsten Frühjahr in die Höhle zurückkehren. Das Vorkommen der Tiere in höhlenbenachbarten Habitaten (Spalträumen) des Karstmassivs, die zum normalen Lebensbereich der Art gehören, dem Menschen aber nicht zugänglich

sind, wird auch durch die Tatsache belegt, daß manche Tiere im Eggerloch erst wiedergefangen wurden, nachdem sie in einer oder mehreren aufeinanderfolgenden Fangperioden nicht gefangen wurden. Zwei Tiere haben sogar sieben Fangperioden in der Höhle (insgesamt 5 Jahre) „übersprungen“, bevor sie wiedergefangen wurden (Tab. 2). Die Tatsache, daß manche Tiere einige Fangperioden „überspringen“ und Jahre später wiedergefangen werden, ist gleichzeitig auch ein Beweis für die Langlebigkeit dieser Tiere.

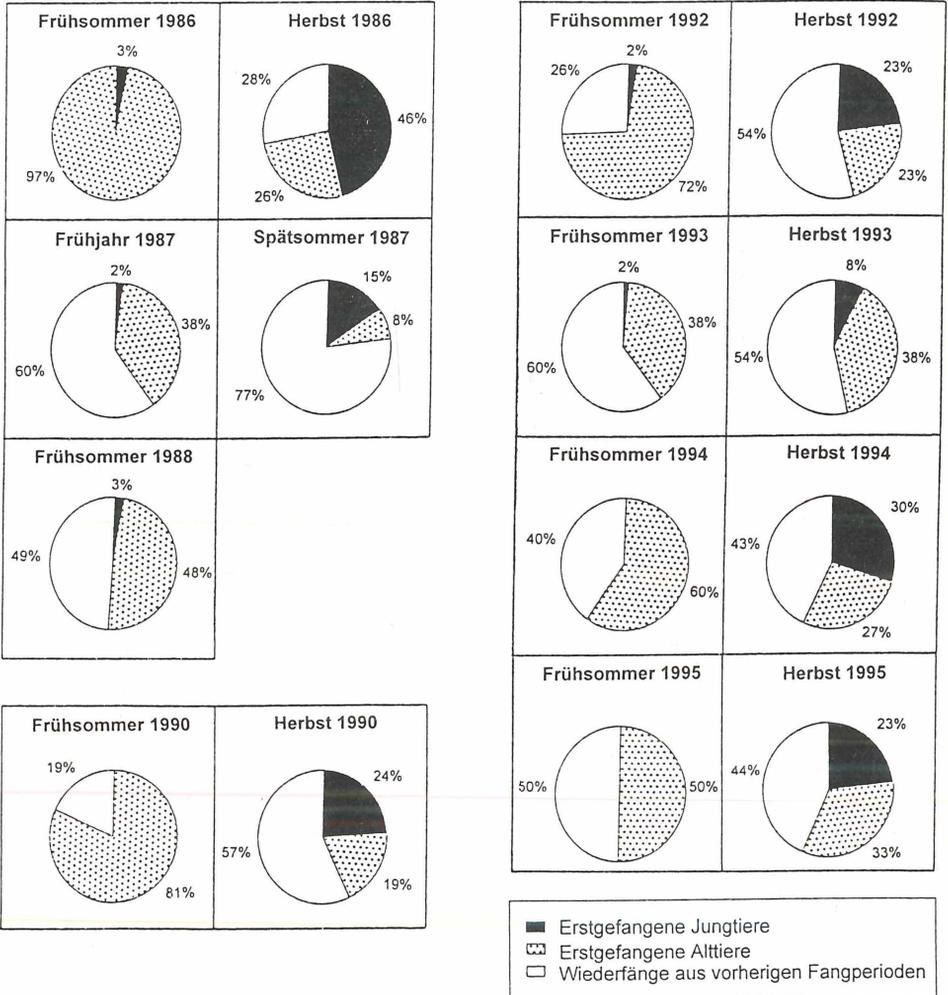


Abbildung 8. Anteil der in einer Fangperiode erstmals gefangenen Tiere (aufgeschlüsselt nach Jung- und Alttieren) und Anteil der Wiederfänge aus vorherigen Fangperioden.

Der Austausch von Individuen zwischen Eggerloch und dem umgebenden Spaltensystem ist auch aus der Darstellung der Wiederfänge und Neuzugänge (Abb. 8) ersichtlich. Die Neuzugänge (das sind alle Tiere, die in den vorausgegangenen Fangperioden noch nie gefangen wurden) sind aufgeschlüsselt nach Jung- und Alttieren. Der Anteil der wiedergefangenen Tiere aus vorherigen Fangperioden schwankt zwischen 28 % und 77 % (im Mittel 54 %). Ihr Anteil im Frühsommer 1991 bzw. Frühsommer 1992 war gering, da die Untersuchungsserie in den Jahren 1989 bzw. 1991 unterbrochen wurde. Neumarkierte Jungtiere wurden hauptsächlich in den Spätsommer/Herbst-Fangperioden gefangen. Ein großer Teil der Neuzugänge sind aber adulte Alttiere. Ihr Anteil in den Frühjahr/Frühsommer-Fangperioden schwankt zwischen 38 % und 60 % (im Durchschnitt 45 % – für diese Werte wurden nur aufeinanderfolgende Fangperioden der Untersuchungsserie in Betracht gezogen). Diese Neuzugänge widerspiegeln den Aus-

tausch mit anderen Gruppen von *Laemostenus schreibersi* wider, der hauptsächlich während dem Winterhalbjahr erfolgt, wenn sich die Tiere in das benachbarte Spaltensystem des Bergmassivs zurückgezogen haben. Während der Sommer-Fangperioden ist der Austausch geringer (im Mittel 23 %).

Aus dem Auftreten der Larven und Jungtiere kann auf die Jahresperiodizität der Reproduktion und Entwicklung geschlossen werden. Larven wurden in den Köderfallen nur im Spätsommer/Herbst (in den Monaten August, September und Oktober) gefangen. Junge adulte Tiere sind aufgrund der hellen Färbung ihres nicht ausgehärteten Exoskeletts leicht zu erkennen. Sie treten im Laufe eines Jahres zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf (Abb. 6). In den Frühjahr/Frühsummer-Fangperioden schwankt ihr Anteil zwischen 1 %-3 % und in den Spätsommer/Herbst-Fangperioden zwischen 15 %-46 % (im Mittel 24 %). Unter Laborbedingungen dauert die Ausfärbung und Aushärtung des Exoskeletts bei *Laemostenus schreibersi* ungefähr 3-4 Monate (unpublizierte Laborbeobachtungen). In der Höhle wurden hellbraun gefärbte Jungtiere mit weichen Elytren ab dem Monat August gefangen. Es ist deshalb anzunehmen, daß die im Frühjahr gefangenen unausgereiften Jungtiere spät im vorangegangenen Herbst geschlüpft waren. *Laemostenus schreibersi* weist demnach im Eggerloch eine Jahresperiodizität der Entwicklung auf: die Tiere schlüpfen bevorzugt im Spätsommer/Herbst. Nach CASALE (1988) sind *Laemostenus*-Arten Frühlingsbrüter mit Sommerlarve.

Das Verhältnis der Geschlechter zeigt ein deutliches Überwiegen der Weibchen (59 % Weibchen im Vergleich zu 41 % Männchen) und zwar sowohl im Falle des Individuenbestandes (Anzahl der nachgewiesenen Individuen pro Fangperiode) als auch im Falle der Gesamtzahl der Fänge (d.h. einschließlich der Wiederfänge) pro Fangzeitraum. Das bedeutet, daß die Wiederfangwahrscheinlichkeit für beide Geschlechter gleich groß war; Männchen und Weibchen unterscheiden sich offenbar nicht hinsichtlich ihrer Aktivität.

Aus den individuellen Wiederfängen während des gesamten Untersuchungszeitraumes von 1986 bis 1995 war es möglich, das Alter der Tiere genau zu bestimmen. Einige Individuen von *Laemostenus schreibersi* erreichen das erstaunliche Alter von sieben bis acht Jahren (siehe RUSDEA 1998). Ein Tier wurde nachweislich sogar älter als acht Jahre! Andere Beispiele für Lebensspannen von besonders langlebigen Individuen sind in RUSDEA (1998) dargestellt. Langlebigkeit wurde auch schon bei anderen Carabidenarten nachgewiesen, aber ein so extrem langes Überleben wie bei *Laemostenus schreibersi* wurde bisher bei Carabiden noch nicht beobachtet.

Langlebigkeit der Adulten wurde als bedeutsamer Faktor nachgewiesen, der die Stabilität einer Population bestimmen kann (z. B. Untersuchungen von DEN BOER 1979, ALTHOFF et al. 1992, NIEHUES et al. 1996, BAUMGARTNER et al. 1997). Auch relativ individuenarme lokale Populationen können singuläre Ausfälle der Reproduktion (z. B. aufgrund ungünstiger Klimaverhältnisse) verkraften, sofern die Individuen langlebig sind: die Populationen überleben auch bei niedrigen Reproduktionsraten aufgrund der niedrigen Mortalitätsrate der Adulten. Langlebigkeit der Adulten scheint einer der Faktoren zu sein, der die Größe der Population im Eggerloch und im Karstmassiv stabilisiert. Ein weiterer Stabilisierungsfaktor für die Teilpopulation im begehbaren Teil des Systems könnte die hohe Zuwanderungsrate aus Teilpopulationen des Spaltensystems sein. Ein Teil der „Zuwanderer“ aus dem Spaltensystem sind allerdings „Rückwanderer“ in die Population. Die folgenden Zahlen mögen veranschaulichen, wieviele der markierten Tiere in die Höhle zurückkehren. Im Gesamtuntersuchungszeitraum wurden 597 Individuen nachgewiesen. Davon wurden 314 (53 %) nur in einer Fangperiode gefangen, d.h. sie können als „Auswanderer“ gelten (Tab. 2). Von den restlichen 283 Tieren „überspringen“ 106 Individuen eine Fangperiode und 34 Tiere mindestens zwei. Diese insgesamt 140 Individuen (23 %), die 1-7 Fangperioden überspringen, sind als „Rückwanderer“ aus dem Spaltensystem zu betrachten. Die Größe der Teilpopulationen im Spaltensystem ist unbekannt. Die Tatsache, daß relativ viele Tiere die Höhle verlassen, aber nach kürzerer oder längerer Zeit in die Höhle zurückkehren, spricht jedoch dagegen, daß die Teilpopulationen im Spaltensystem erheblich individuenreicher sind als die im Sommerhalbjahr in der begehbaren Höhle lebende Gruppe.

4. Schluß

Die im Eggerloch bei Villach (Kärnten) lebende Population des Laufkäfers *Laemostenus schreibersi* erweist sich als Teil einer größeren Gesamtpopulation (Metapopulation), die sowohl das Höhlensystem als auch das benachbarte Spaltensystem des Karstmassivs besiedelt. Diese Population läßt Elemente einer K-Strategie des Überlebens erkennen. Die Größe der Population ist relativ konstant. Die individuelle Netto-Reproduktionsrate (bezogen auf die Weibchen) ist mit 0,39 relativ klein. Die Mortalitätsrate scheint ähnlich niedrig zu sein. Das Verhältnis der Geschlechter zeigt ein leichtes Überwiegen der Weibchen. Langlebigkeit der Individuen, bzw. ihre geringe Mortalität spielt offenbar eine große Rolle zur Erhaltung der konstanten Populationsgröße. Die Teilpopulation von *Laemostenus schreibersi*, die im begehbaren Höhlensystem des Eggerlochs untersucht wurde, überlebt auch bei niedrigen Reproduktionsraten aufgrund der niedrigen Mortalitätsrate der Adulten. Es ist unwahrscheinlich, daß diese Gruppe auch durch Zuwanderung von Tieren aus andere Teilen des Spaltensystems wesentlich stabilisiert wird: diese Teilpopulationen scheinen nicht erheblich individuenreicher zu sein.

Literaturverzeichnis

- ALTHOFF, G.-H., EWIG, M., HEMMER, J., HOCKMANN, P., KLENNER, M., NIEHUES, F.-J., SCHULTE, R. & WEBER, F. (1992): Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland (Westf.). - Abh. Landesm. Naturkde. Münster, **54** (4), 1-64
- BARTKOWIAK, D., TSCHARNTKE T. & WEBER, F. (1991): Effects of stabilizing selection on the regressive evolution of compound eyes in hypogean carabid beetles. - Mém. Biospéol., Moulis, **XVIII**, 19-24
- BAUMGÄRTNER, R., BECHTEL, A., BOOM, A. van den, HOCKMANN, P., HORSTMANN, B., KLIEWE, V., LANDWEHR, M. & WEBER, F. (1997): Age pyramid of a local population and viability fitness of phenotypical fractions in *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae). - Ital. J. Zool., **64**, 319-340
- CASALE, A. (1988): Revisione degli Sphodrina (Coleoptera, Carabidae, Sphodrinini). - Museo Reg. Sc. Nat., Monografia V., Torino, 1024 S.
- DEN BOER, P. J. (1979): The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. - in: DEN BOER, P. J., THIELE, H. U. & WEBER, F. (Hrsg.): On the evolution of behaviour in carabid beetles. - Miscellaneous Papers, Landbouw Hogeschool Wageningen, **18**, 151-166
- GANGLBAUR, L. (1903): Die Rassen des *Laemostenus elegans* DEJ. und *cavicola* SCHAUM. - Münch. Kol. Z., **1**, 222-229
- JUBERTHIE, C., DELAY, B. & BOUILLION, M. (1980): Extension du milieu souterrain en zone non-calcaire: description d'un nouveau milieu et de son peuplement par les coleoptères troglobies. - Mém. Biospéol., Moulis, **VII**, 19-52
- JUBERTHIE, C., BOUILLION, M. & DELAY, B. (1981): Sur l'existence du milieu souterrain superficiel en zone calcaire. - Mém. Biospéol., Moulis, **VIII**, 77-93
- JOLLY, G. (1965): Explicit estimates from capture-recapture data both with death and immigration stochastic model. - Biometrika, **5**, 225-247
- NIEHUES, F.-J., HOCKMANN, P. & WEBER, F. (1996): Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian lowlands (Coleoptera, Carabidae). - Ann. Zool. Fennici, **33**, 85-96
- RACOVITZA, G. (1983): Sur le relations dynamiques entr le milieu souterrain superficiel et le milieu cavernicole. - Mém. Biospéol., Moulis, **X**, 85-89
- RUSDEA, E. (1992): Stabilisierende Selektion bei microphthalmen Höhlentieren: Untersuchungen zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung und Populationsdynamik von *Laemostenus schreibersi* (KÜSTER) (Carabidae). - Mém. Biospéol., Moulis, **XIX**, 1-110
- RUSDEA, E. (1994): Population dynamics of *Laemostenus schreibersi* (Carabidae) in a cave in Carinthia (Austria). - in: DESENDER, K. et al. (Hrsg.): Carabid beetles: ecology and evolution. - Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 207-212
- RUSDEA, E. (1998): Adult longevity - a factor stabilizing the abundance of a *Laemostenus schreibersi* - population (Coleoptera, Carabidae). - in: BAUMGÄRTNER, J. et al. (Hrsg.): Population and community ecology for insect management and conservation. - Balkema Publishers, Rotterdam, Brookfield, 157-166
- SEBER, G. A. F. (1965): A note on the multiple-recapture census. - Biometrika, **52**, 249-259
- SCHATZMAYR, A. (1907): Die Koleopterenfauna der Villacher Alpe (Dobratsch). - Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **57**, 116-136
- STROUHAL, H. (1936): Die Entotrophi (Ins. Apteryg.) von Warmbad Villach. - Festschr. Zum 60. Geb. Prof. Dr. EMBRIK STRAND, Riga, Vol. I, 519-529
- STROUHAL, H. (1940): Die Tierwelt der Höhlen von Warmbad Villach in Kärnten. - Arch. Naturgesch., N.F. **9**, 372-434
- VANDEL, A. (1965): Biospeleology. The biology of cavernicolous animals (trans. into English by B.E. FREEMAN), Pergamon Press, Oxford, 524 S.

VIGNA-TAGLIANTI, A. (1982): Le attuali conoscenze sui Coleotteri Carabidi cavernicoli italiani. - *Lav. Soc. ital. Biogeogr. (n. s.)*, **7**, 339-430

Anschrift der Autorin: Dr. EVELYN RUSDEA, Institut für Landespflege, Albert-Ludwig-Universität Freiburg im Breisgau, Tennenbacher Str. 4, D-79106 Freiburg i. Br., BR Deutschland

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [BH_37](#)

Autor(en)/Author(s): Rusdea Evelyn

Artikel/Article: [Der höhlenbewohnende Laufkäfer *Laemostenus schreibersi* \(Coleoptera, Carabidae\) im Felsspaltensystem 127-140](#)