Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrucken 1973.

PHYSIOLOGISCH-ÖKOLOGISCHE STUDIEN AN LAUFKÄFERN ZUR KAUSALANALYSE IHRER HABITATBINDUNG

H. U. THIELE

Abstract

Field and laboratory experiments were combined to reach a causal analysis of habitat selection in carabid beetles. Forest inhabiting carabids of Central Europe prefer only slightly more cold than species of the open field, but they are conspicuously more hygrophilous, dark preferent, and night active. Moreover, they are mostly autumn breeders while field species are often spring breeders. Regular connections between all these characteristics of behaviour can be confirmed. Carabids from different habitats show a greater variety in behaviour and physiology than in their morphological characters. The necessity of an experimental analysis of the behaviour of bioindicators is emphasized.

Die Carabiden (Laufkäfer) sind mit etwa 25.000 Arten eine der grössten Insektenfamilien der Erde. Dabei sind sie in ihrem Körperbau recht homogen und lassen weder makro- noch mikromorphologisch besonders viele Anpassungen an ihre Habitate erkennen. Damit bieten sie sich besonders unmittelbar für das Studium der Frage an, welche physiologischen Anpassungen und Anpassungen des Verhaltens sie befähigen, die Anforderungen der Umwelten zu meistern, denen sie ausgesetzt

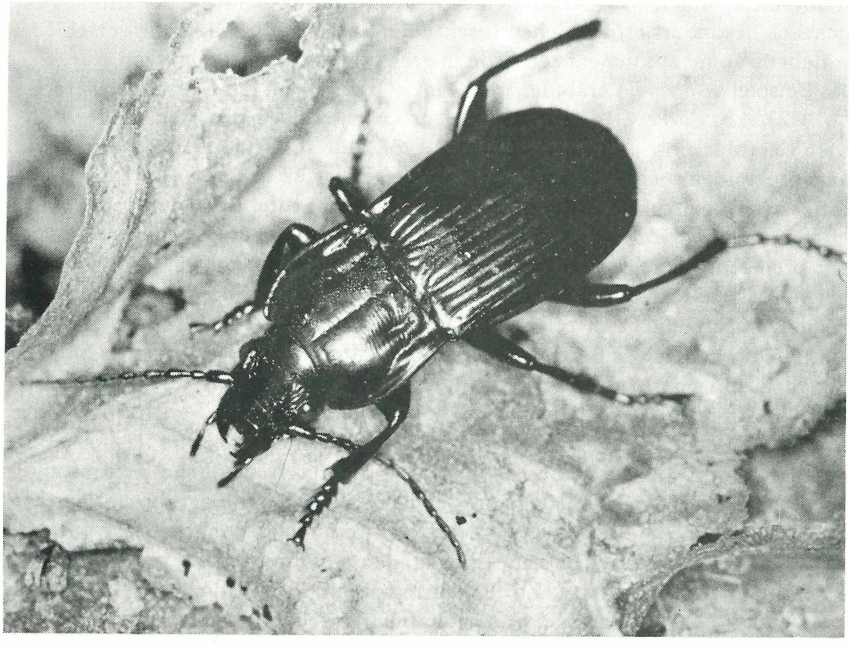


Abb. 1: *Abax ater* VILL. Nat.Gr. etwa 18–22 mm.

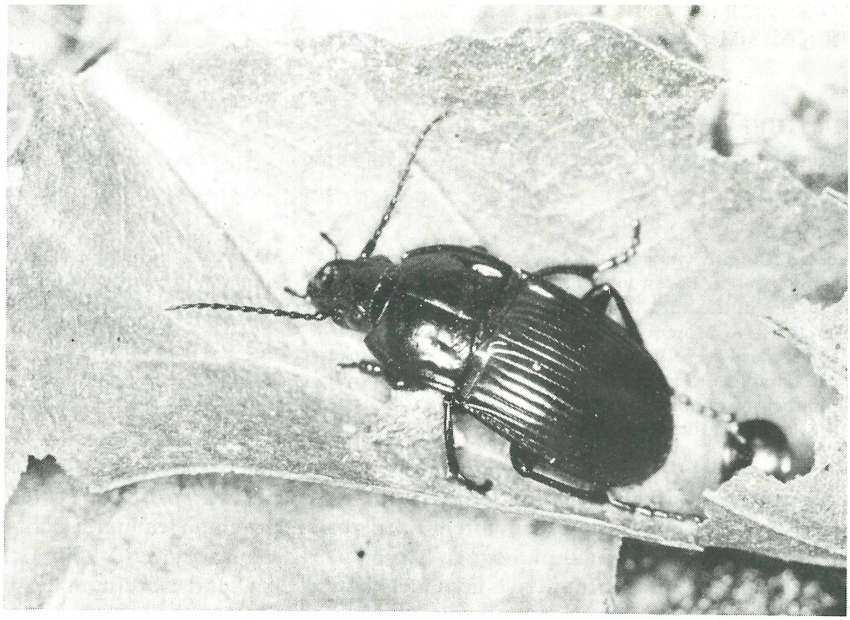


Abb. 2: *Abax ovalis* DFT. Nat.Gr. etwa 12–15 mm.

sind und die es ihnen als einer sehr einfach strukturierten und dabei stammesgeschichtlich besonders erfolgreichen Insektenfamilie erlaubt haben, die verschiedensten Lebensräume auf der ganzen Erde in grösstem Umfang zu besetzen.

Das Beispiel von zwei Carabidenarten einer Gattung soll das Gesagte erläutern (Abb. 1,2). *Abax ater* VILL. ist in Mitteleuropa einer der häufigsten waldbewohnenden Carabiden. Er ist ausgesprochen euryök, d.h. in Wäldern aller möglichen pflanzensoziologischen Typen verbreitet. Dagegen ist *Abax ovalis* DFT. ein Bergwaldtier der Hügelstufe und der niedrigen montanen Stufe. Er kommt nur sporadisch im Flachland vor und zeigt einen deutlichen Schwerpunkt seiner Verbreitung in den pflanzensoziologisch als **Fagetalia** bezeichneten Edellaubwäldern, die sich durch gemässigte Kühle und gleichmässig hohe Feuchtigkeit des Bodens und der bodennahen Luftschicht auszeichnen (THIELE & KOLBE 1962). Beide Arten sind sehr ähnlich: Nichtspezialisten müssen auf die Unterscheidungsmerkmale hingewiesen werden, um überhaupt zu erkennen, dass es sich um zwei Arten handelt. Mit Hilfe von Barberfallen – einfachen in den Boden eingelassenen Fangbechern oder -trichtern – lässt sich die Verbreitung epigäischer Arthropoden und besonders der Carabiden quantitativ bestimmen. Abb. 3 zeigt die unterschiedliche Verbreitung der beiden Arten in einem Mittelgebirgsbuchenwald und auf einer durch Windwurf entstandenen Lichtung: der euryöke *Abax ater* kommt im Hochwald wie auf der Lichtung vor, *Abax ovalis* hält sich streng an den Wald mit seinem spezifischen, gerade geschilderten Mikroklima. Zur Erklärung der unterschiedlichen Verbreitung können experimentelle Befunde beitragen. In einer feuchten ringförmigen Temperaturorgel verhält sich *Abax ater* eurytherm: seine Vorzugstemperatur zeigt ein breites Maximum zwischen 15 und 25° C. *Abax ovalis* ist stenotherm mit einem gut

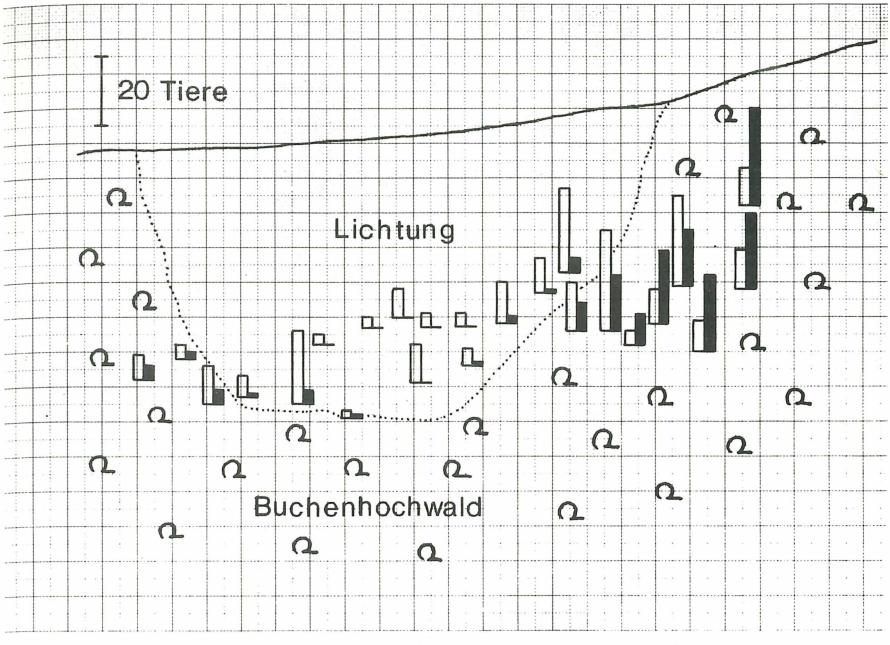


Abb. 3: Vorkommen von *Abax ater* (weisse Säulen) und *A. ovalis* (schwarze Säulen) in einem Buchenhochwald und auf einer Waldlichtung. Jede Doppelsäule entspricht dem Fangergebnis einer Falle. Fangzeitraum: Mai–September 1959.

reproduzierbaren steilen Optimum um 15° C (THIELE 1964a). Prüft man das Verhalten der beiden Arten in einem ringförmigen Gradienten der Relativen Luftfeuchtigkeit von 40–100% (Feuchtigkeitsorgel), so zeigt sich immer wieder (bei verschiedenen Temperaturen und zu verschiedenen Jahreszeiten), dass beide Arten feuchtepräferent sind, aber dass die Feuchtepräferenz des *A.ovalis* grösser ist (THIELE 1964a). In diesem Falle ist die stenöke Art *A.ovalis* also im Gegensatz zu *A.ater* auch stenopotent gegenüber wichtigen Faktoren des Klimas, und zwar ist ihr Verhalten im Experiment kongruent mit ihrer Verteilung auf klimatisch verschiedene Standorte im Freiland. Allerdings wäre es falsch, die ökologische Verbreitung der Carabiden nur als durch Orientierungsreaktionen in Mikroklimagradienten bedingt ansehen zu wollen. Auch *Abax parallelus* DFT. zeigt gegenüber *A.ater* eine begrenzte ökologische Verbreitung. *A.parallelus* ist *A.ater* äusserlich noch ähnlicher als *A.ovalis.* Die Art kommt auch im Flachland vor, aber ebenfalls ganz überwiegend in den mikroklimatisch ausgeglichenen Edellaubwäldern. Ein Diagramm (Abb. 4) zeigt die Verbreitung in einem Gebüschstreifen, bei dem die Vegetation vom Eichen-Hainbuchen-Typ in den Eichen-Birken-Typ übergeht. *A.ater* kommt gleichmässig in beiden Vegetationstypen vor, *A.parallelus* fast nur im Eichen-Hainbuchen-Typ.

A.parallelus reagiert aber in Temperatur- und Feuchtigkeitsgradienten gleich wie *A.ater.* Hier kann die verschiedene Verbreitung mit einem sehr verschiedenen Brutfürsorge- und Brutpflegeverhalten in Zusammenhang gebracht werden (THIELE

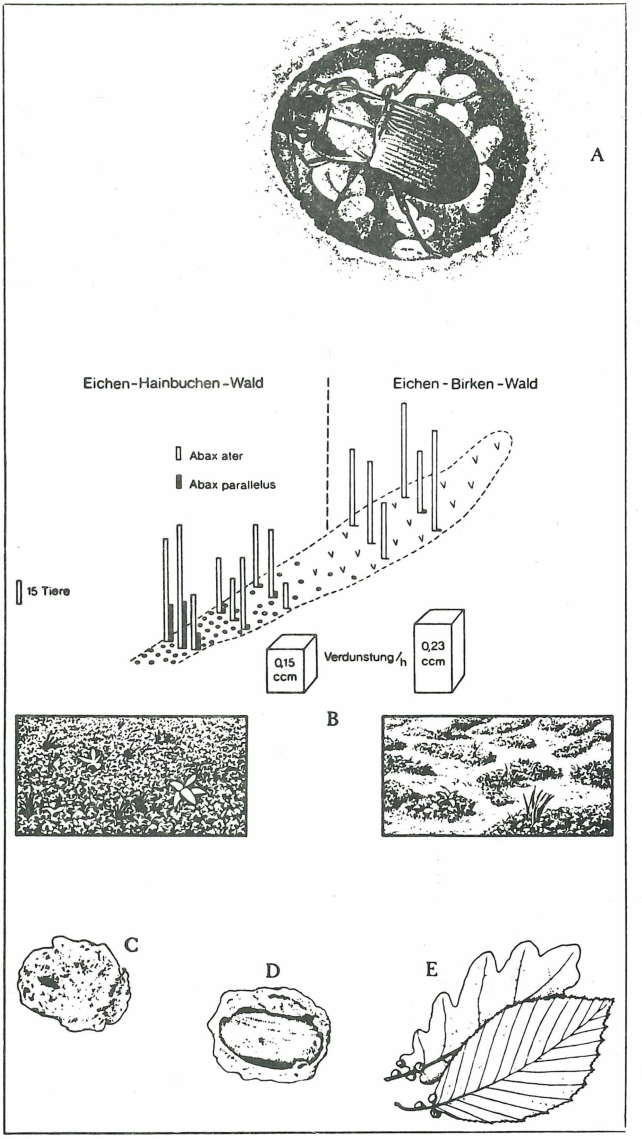


Abb. 4: (A) Weibchen von *Abax parallelus* (nat.Gr. etwa 14–17 mm) bei der Brutpflege. (B) Vorkommen von *Abax ater* und *A.parallelus* in zwei Vegetationstypen eines Gebüschstreifens. (C) Erdkokon mit Ei von *Abax ater.* (D) desgl., geöffnet. (E) Erdkokons von *A.ater* an Streublättern. Nach Untersuchungen von LÖSER (1970, 1972) und THIELE (1964b) aus THIELE 1973.

1973). *A.parallelus*-Weibchen graben im Sommer Nester im Boden. Dahinein legen sie im Mittel 16 Eier und bewachen diese 2 bis 3 Wochen bis zum Schlüpfen der Larven (LÖSER 1970, 1972, Abb. 4). Für das Gedeihen der Brut und des sie be-

wachenden Weibchens ist eine garantierte gleichmässige Bodenfeuchte Voraussetzung.

Ganz anders ist das Verhalten von *A.ater*. Die Weibchen dieser Art legen die Eier in selbst geformte Lehmkokons, in denen sie vor Austrocknung weitgehend geschützt sind (LÖSER 1970, 1972, Abb. 4). Eine über diese Fürsorge hinausgehende Brutpflege findet nicht statt. Die Brut von *A.ater* ist also vom Mikroklima viel stärker unabhängig als die von *A.parallelus*. Diese 3 Arten zeigen uns: genetisch fixiertes Verhalten gegenüber Mikroklimafaktoren kann ein wichtiges Element der Habitatbindung sein *(A.ovalis)*. In anderen Fällen verhilft die Analyse der Mikroklimaansprüche nicht zum Verständnis des Verbreitungsbildes: komplizierte, bis in die neueste Zeit unbekannte Verhaltensweisen spielen eine Rolle für die Habitatbindung *(A.parallelus)*.

Geduldige Freilandbeobachtungen und Laborexperimente können so die physiologischen und Verhaltens-Ursachen der verschiedenen ökologischen Verbreitung morphologisch übereinstimmender Arten klären. Wie steht es mit der Möglichkeit, innerhalb einer Tiergruppe zu allgemeinen Aussagen zu gelangen? Dazu müssen zahlreiche ökologisch verschiedene Arten in ihrem Verhalten gegenüber mehreren Faktoren untersucht werden. Dann lassen sich statistische Aussagen machen, die für die Mehrzahl der Arten einer ökologischen Gruppe gelten. Dies sei in einer stark verkürzten Darstellung für mitteleuropäische Wald- und Feldcarabiden erläutert. Man kann die experimentell ermittelte Verteilung der Individuen einer Art auf die verschiedenen Stufen eines Gradienten in einem Diagramm darstellen. Gleichheit der Untersuchungsmethode vorausgesetzt, lassen sich Mittelwertskurven aus den Arten einer ökologischen Gruppe bilden, die dann das gemittelte Verhalten zum Beispiel von Wald- und Feldarten widergeben (Abb. 5).

Man sieht, dass die Kurve der Vorzugstemperatur der Waldtiere im Mittel gegenüber der der Feldtiere etwas nach links verschoben ist, also zum kälteren Bereich hin – aber nur wenig. Viel drastischer sind die Unterschiede bei den anderen untersuchten Faktoren. Während sich die Feldcarabiden im Mittel recht gleichmässig im Gradienten der Relativen Luftfeuchtigkeit (R.F.) verteilen, zeigen die Waldcarabiden ein steiles Maximum der Feuchtepräferenz bei 100% R.F. Noch deutlicher ausgeprägt ist eine starke Präferenz der Waldcarabiden für niedrige Lichtintensitäten in der Helligkeitsorgel gegenüber den indifferenten Feldcarabiden. Waldcarabiden sind also gegenüber Feldbewohnern im Mittel sehr viel stärker feuchte- und dunkelpräferent, dagegen nur wenig kältepräferent. Daraus ist der Schluss zu ziehen, dass im statistischen Mittel die Faktoren Feuchtigkeit und Licht eine grössere Bedeutung für die Habitatbindung der mitteleuropäischen Carabiden haben als der Temperaturfaktor.

Der Faktor Licht ist hier von besonderem Interesse. Es erscheint einleuchtend, dass Dunkelpräferenz eine vorteilhafte Adaptation feuchtebedürftiger Tiere, also auch der Waldcarabiden, darstellt: dunkle Unterschlupfe bieten zumeist hohe Feuchtigkeit. Der Mechanismus der Dunkelpräferenz funktioniert in dieser Weise bei Nacht (wenn sie nicht völlig lichtlos ist) wie am Tage: LAUTERBACH (1964) konnte bei *A.ater* nachweisen, dass er stets die dunkelste Horizontrichtung wählt, gleichgültig ob ein Gradient von 100 bis 1 Lux geboten wird, von 10 bis 1 Lux oder von 1 Lux bis 1/10 Lux. In offene Landschaft verirrte Waldcarabiden finden so in ihren Vorzugshabitat zurück (NEUMANN 1971). Licht ist aber bei Carabiden auch wichtigster Zeitgeber der Tagesrhythmik. Damit erhalten die Waldcarabiden einen

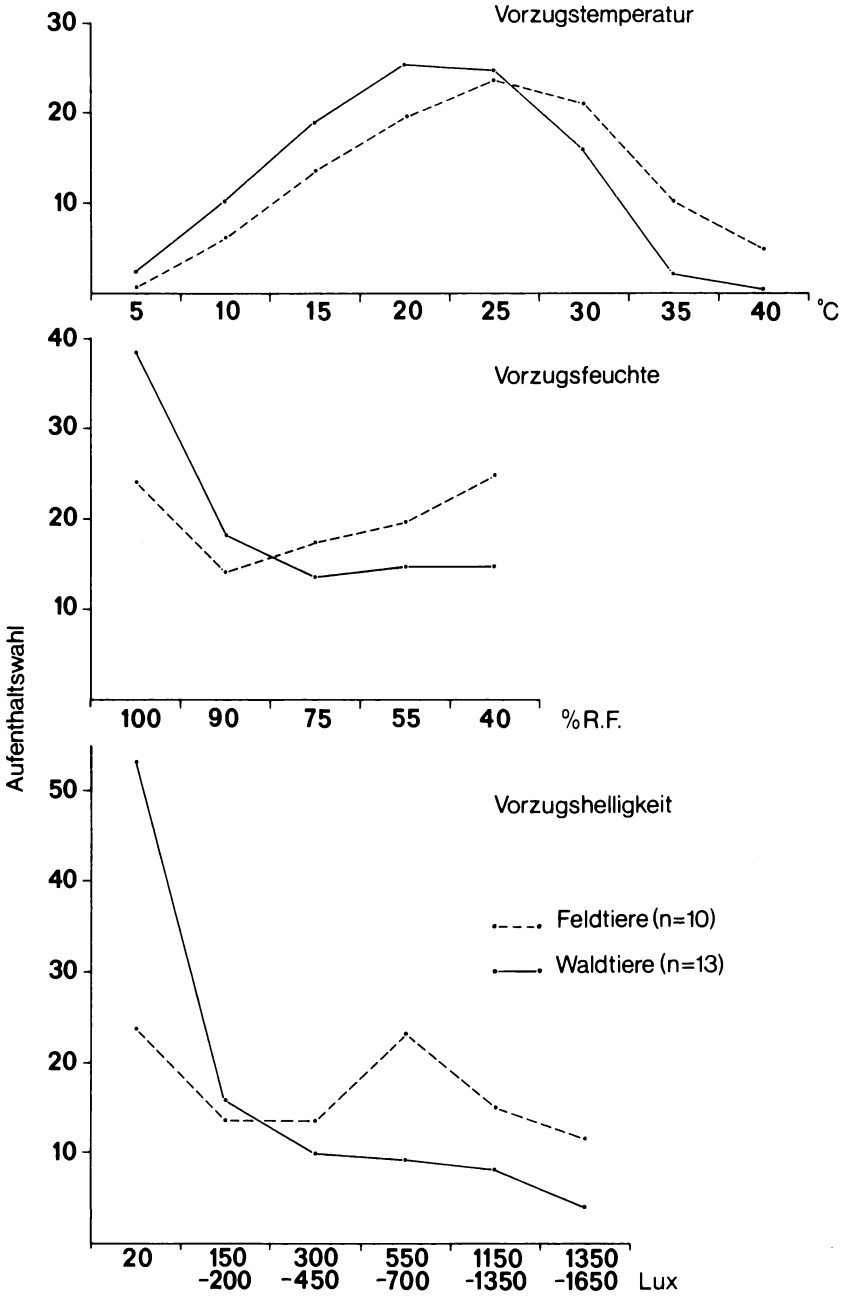


Abb. 5: Mittelwertskurven der Aufenthaltswahl von wald- und feldbewohnenden Carabidenarten in Gradienten von Temperatur, Feuchtigkeit und Helligkeit. Ordinatenwerte: Aufenthaltswahl in den Stufen der Gradienten in %. Die Kurve für die Vorzugshelligkeit der Feldtiere beruht auf der Untersuchung von nur 7 Arten. Nach Daten von THIELE 1964a.

weiteren Adaptationsvorteil: sie werden als feuchtigkeitsbedürftige Tiere nachtaktiv und meiden die Zeiten des Tages, also starker Besonnung und Austrocknungsgefahr, für ihre Aktivität. Das lässt sich einmal für die Artenbestände der verschiedenen Habitate zeigen, wenn man quantitative Daten der Tagesrhythmik aus Freiland- und Laborversuchen zusammenstellt (Abb. 6). Besser noch belegt wird dieser Verhaltensunterschied, wenn man in Wald- und unmittelbar benachbarten Freilandstandorten Fänge mit Zeitsortierfallen[1] durchführt: die verschiedenen Aktivitätszeiten von Wald- und Feldcarabiden lassen sich so unmittelbar im Habitat demonstrieren (Abb. 7).

Die sehr unterschiedlichen Tagesmuster der Aktivität, die wir bei den Carabiden sehen, sind im Rahmen einer Familie, wie die Carabiden sie darstellen, keineswegs selbstverständlich. Viel grössere systematische Gruppen können sich in der Tagesrhythmik der ihnen zugehörigen Arten sehr viel einheitlicher verhalten. Die verschiedenen Tageszeiten der Aktivität geben den Carabiden also erweiterte Verbreitungsmöglichkeiten über viele Habitate.

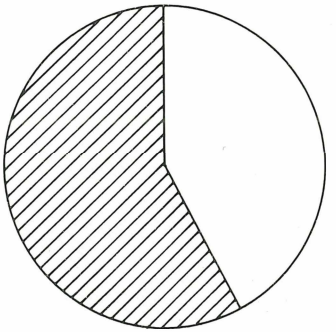
Das gilt auch für die Jahresrhythmik der Aktivität und der Entwicklung. Auch in dieser Hinsicht können sich ganze Insektenordnungen einheitlich verhalten: alle Eintagsfliegen sind Larvalüberwinterer, die Libellen sind es mit verschwindend wenigen Ausnahmen. Ganz anders die Carabiden. Bei ihnen finden wir die beiden grossen Gruppen der Larval- und der Imagoüberwinterer, bei einer weiteren Gruppe von Arten kommen beide Überwinterungsformen regelmässig nebeneinander vor. Imagoüberwinterer pflanzen sich im Frühling fort und haben Sommerlarven, Larvalüberwinterer pflanzen sich im Sommer bis Herbst fort. Zwischen Fortpflanzungstyp und ökologischer Verbreitung bestehen bei Carabiden wichtige Beziehungen.

Die Larven der Frühlingstiere ertragen keine Wintertemperaturen. Die der Larvalüberwinterer ertragen sie nicht nur, sondern benötigen sie obligatorisch zur Entwicklung. Die meisten Carabiden der gemässigten und kalten Zonen mussten daher verlässliche Mechanismen ausbilden, die die Einpassung der Entwicklungsvorgänge in den Jahresgang der Umweltfaktoren gewährleisten. Bei der Untersuchung dieser Mechanismen war eine enge Verknüpfung ökologischer und entwicklungsphysiologischer Fragestellungen und Methoden erforderlich (THIELE 1966, 1968a, 1969a, 1971, THIELE & KREHAN 1969). Ein Beispiel sei hier erläutert.

Pterostichus nigrita F. ist ein Frühlingstier. Im Frühling und Frühsommer pflanzen sich die Tiere fort. Unter Sommertemperaturen dauert die Gesamtentwicklung etwa 6 Wochen; im Spätsommer schlüpft die neue Generation. Diese bleibt jedoch zunächst noch unreif. Zur Überwindung einer Dormanz der Gonaden ist Überwinterung erforderlich. Erst im nächsten Frühjahr erfolgt die Fortpflanzung der neuen Generation.

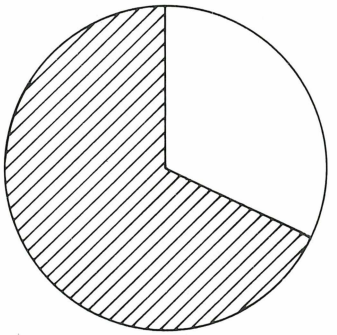
Die Wintertemperaturen spielen zur Erlangung der Gonadenreife eine geringe Rolle. Männchen reifen jedoch die für Carabiden charakteristischen Bündelungen von Spermien ("Spermiozeugmen") nur unter Kurztagbedingungen (FERENZ 1973). Bei den Weibchen verhindert Langtag im Spätsommer die Eireifung. Diese erfolgt in zwei Stufen, wie sich im Experiment zeigen lässt: unter Kurztag erfolgt die Prävitellogenese, unter Langtag, der auf Kurztag folgt, die Vitellogenese (Dot-

1. Herrn Prof. Dr. L. VLIJM, Vrije Universiteit te Amsterdam, danke ich herzlich dafür, dass er mir ein Muster seiner "time sorting pitfall-traps" zum Nachbau zur Verfügung gestellt hat.



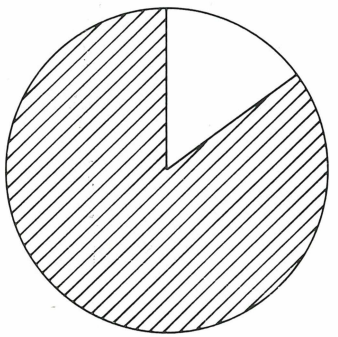
Carabidenarten
des Freilandes

n= 24



Euryöke
Carabidenarten

n= 17



Carabidenarten
des Waldes

n= 20

nachtaktiv (Tagaktivität <30%)

indifferent bis tagaktiv
(Tagaktivität >30%)

Abb. 6: Prozentanteil tag- und nachtaktiver Carabidenarten des Freilandes, des Waldes und euryöker Arten, die in Wald- und Feldhabitaten vorkommen. Nach Daten von THIELE & WEBER 1968.

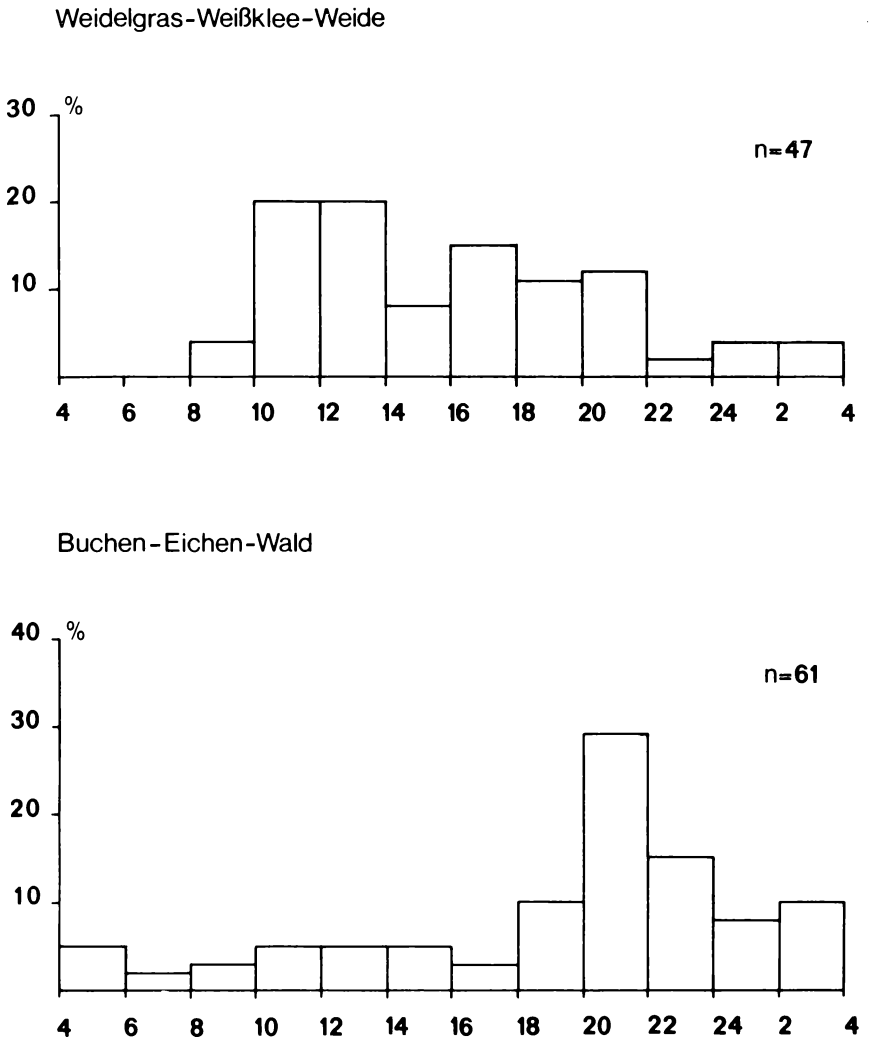


Abb. 7: Mit Zeitsortierfallen ermitteltes Muster der tageszeitlichen Aktivität von Carabiden in einem Waldstandort und auf einer benachbarten Weide. Ordinate: Prozentanteil der gefangenen Tiere am Gesamtfang in 2 std-Intervallen. Summierte Fänge von Mitte April—Anfang Juni und Mitte September—Anfang November 1972. Untersuchungen in Zusammenarbeit mit S. LÖSER an der Station Wildenrath bei Erkelenz im Naturpark Schwalm-Nette. Dem Landschaftsverband Nordrhein danken wir für Unterstützung.

tereinlagerung). Damit ist die Kontrolle der Jahresrhythmik im Prinzip geklärt: der erste Schritt der Eireifung erfordert den herbstlichen und winterlichen Kurztag. Erst die steigende Tageslänge im Frühling ermöglicht dann die volle Reifung (THIELE 1966, 1971). Die Tageslänge wirkt auf die Weibchen über mehrere Hormonsysteme. FERENZ (1973) konnte nachweisen, dass Injektion von Juvenilhor-

mon oder Transplantation von Corpora allata aus geschlechtsreifen Weibchen die Prävitellogenese auch unter extremen Langtagbedingungen auslösen, die Vitellogenese jedoch nicht bewirken können. Dieser letztere Langtagprozess steht möglicherweise unter der direkten Kontrolle des in der Pars intercerebralis gebildeten Neurosekrets, wie Untersuchungen von HOFFMANN (1970) zeigen, der eine starke Zunahme des Neurosekrettransports entlang den Nervi corporis cardiaci bei Überführung von Versuchstieren aus Kurz- in Langtag nachweisen konnte.

Die Tiere können also die für sie so wichtige Änderung der Tageslänge im Jahreslauf messen. Sie reagieren auf verschiedene Tageslängen mit der Aktivierung verschiedener Hormonsysteme, und dadurch werden bestimmte Schritte der Gonadenreifung ausgelöst. Wie misst *P.nigrita* die Tageslänge? Lässt man Kurztag (KT) auf die Weibchen einwirken, gelangen sie nicht über das Stadium der Prävitellogenese hinaus. Gibt man in der Nacht jedoch zusätzliche kurze Störlichtphasen von 2 Stunden, so können die Weibchen voll ausreifen. Der Langtagprozess und damit die vollständige Eireifung beruht also nicht auf einem Summeneffekt der Hellstunden, denn eine ununterbrochene Hellzeit von 10 Stunden wirkt noch nicht als Langtag (LT), wohl aber 8 std Hauptlichtphase + 2 std Störlichtphase, optimal dann, wenn das Störlicht etwa 12–16 std nach "Licht an" der Hauptlichtphase geboten wird. Es gibt also in dieser Zeit eine kritische sensible Phase für Licht. Wird es geboten, so tritt Vitellogenese ein, bleibt es (bei KT) aus, so bleiben die Weibchen im Zustand der Prävitellogenese. Der Befund lässt sich kaum anders interpretieren als damit, dass eine innere Uhr am Vorgang der Tageslängenmessung beteiligt ist.[1] Bestimmt man die kritische Photoperiode der LT-Wirkung, d.h. die Grenze, oberhalb deren eine gegebene Photoperiode als LT wirkt, so liegt diese sehr scharf bei ca. 13 std. (THIELE 1971). Wird dieser Grenzwert überschritten, so fällt nach dem gerade geschilderten Modell Licht in die sensible Phase, und Reifung tritt ein.

Zurück aus dem Labor ins Freiland, wo sich diese Befunde bestätigen lassen müssen, wenn sie einen ökologischen Sachverhalt erklären sollen. Wenn die Befunde generelle Gültigkeit haben, muss die Reifung der Weibchen im Freiland nach der Frühlingstagundnachtgleiche beginnen, etwa im April. Das ist tatsächlich der Fall (THIELE 1971). Die Analyse weiterer Steuerungsmechanismen von Jahresrhythmen ist ein umfangreiches Kapitel und kann hier nicht abgehandelt werden. Alle bisher gefundenen Mechanismen sichern die Einpassung der Fortpflanzungsrhythmik von Carabiden in den Jahresgang der Umweltfaktoren.

Auch zwischen Habitatbindung und Typus der Jahresrhythmik gibt es bei Carabiden Beziehungen. Es ist schon seit längerem aufgefallen, dass es solche statistischen Zusammenhänge gibt (LARSSON 1939, THIELE & WEBER 1968). Unter den Waldcarabiden ist der Prozentsatz der Herbsttiere mit Larvalüberwinterung höher als bei Feldtieren, wo sich mehr Frühlingstiere mit Sommerlarven finden. Gut demonstriert wird dies durch Fallenfänge von Carabiden am Bausenberg, einem Eifelvulkan. Der Berg hat eine fast ideale Form eines Kegelstumpfes. In den verschiedenen Himmelsrichtungen sind Trockenrasen, Buschwälder und – nach NE – kühlfeuchte Buchenhochwälder als Habitate anzutreffen (vgl. THIELE & BECKER im

1. Unveröffentliche Befunde aus einem Forschungsprojekt, das von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Schwerpunktprogramms "Biologie der Zeitmessung" gefördert wird.

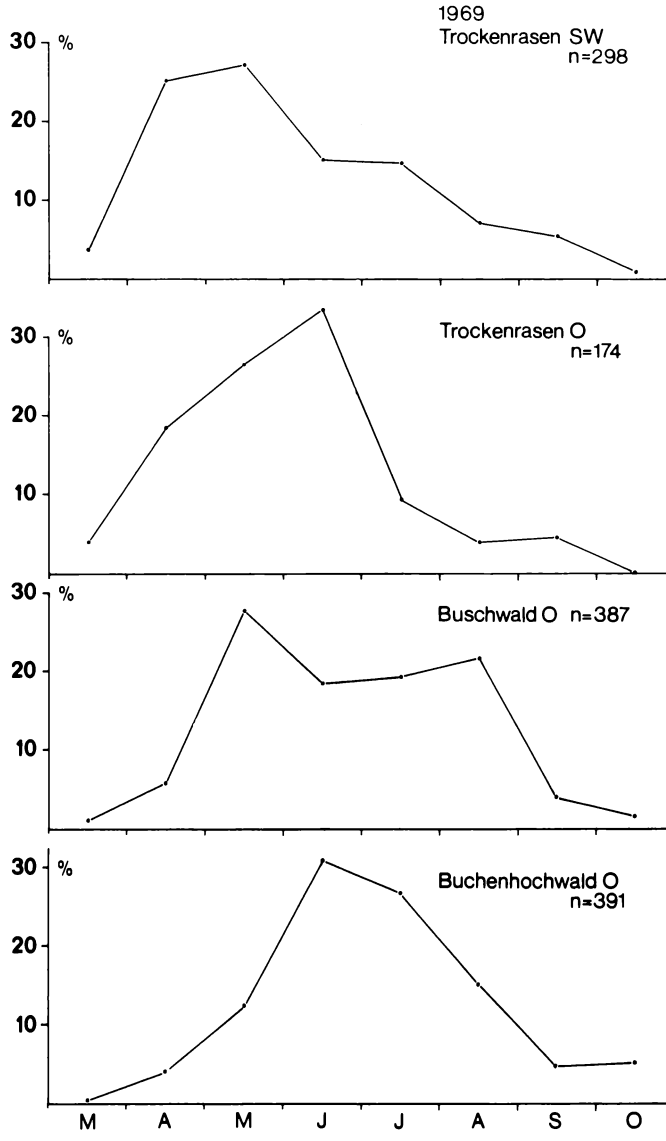


Abb. 8: Jahresperiodik der Aktivität von Carabiden in verschieden exponierten Pflanzengesellschaften am Bausenberg in der Eifel. Ordinate: Prozentanteil vom Jahresfang in den einzelnen Monaten. Abszisse: Monate März–Oktober. Zusammengestellt nach Daten von BECKER 1972.

Druck). Gleichzeitige Fallenfänge in 2 Jahren zeigten eine gleichmässige Verschiebung des Aktivitätsgipfels der Carabiden vom Frühjahr zum Herbst von den warmen Trockenrasen zum kühlen Hochwald hin (Abb. 8). Abb. 9 zeigt die tageszeitliche

Lärchen-Erlen-Schonung

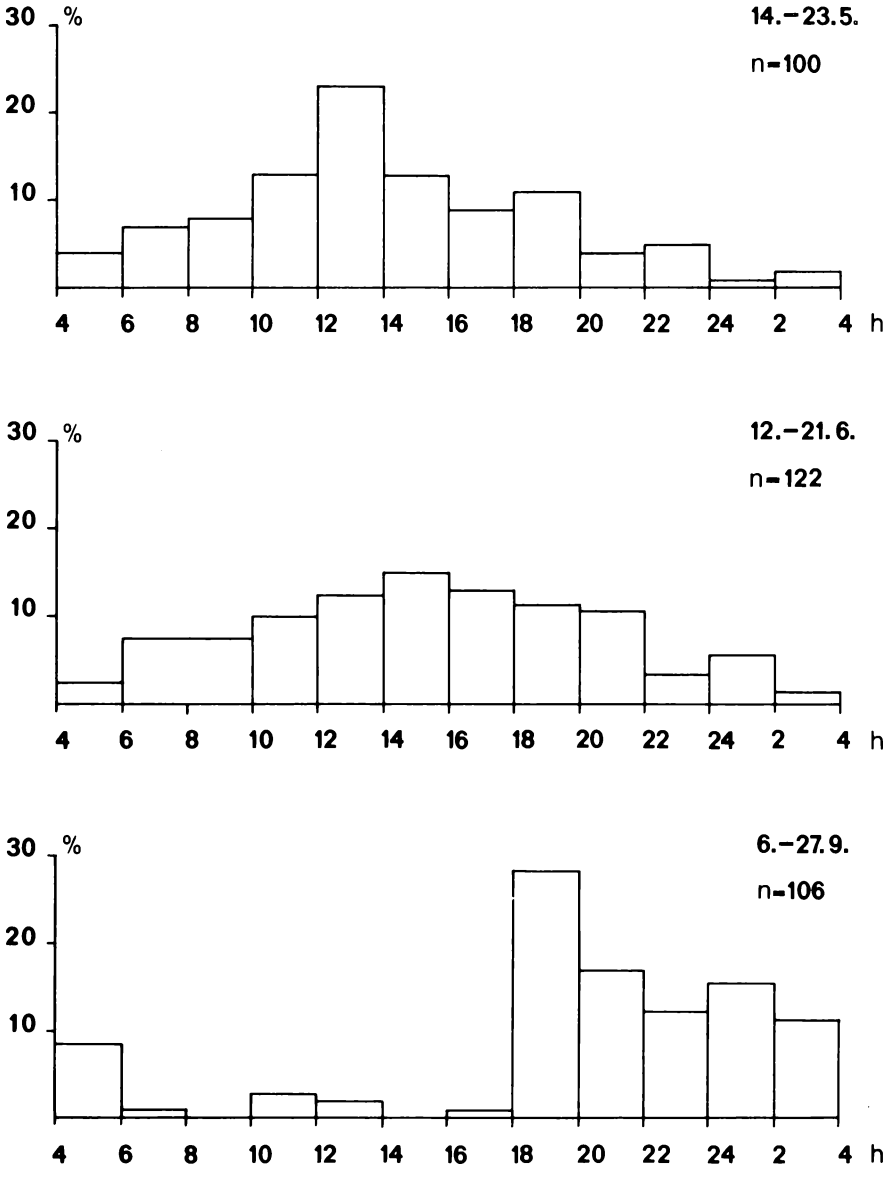


Abb. 9: Mit Zeitsortierfallen ermittelte Muster der tageszeitlichen Aktivität von Carabiden in einer Lärchen-Erlen-Schonung bei Köln zu 3 verschiedenen Jahreszeiten. Ordinate: Prozentanteil der gefangenen Tiere am Gesamtfang in 2 std-Intervallen. Unter Mitverwendung der Daten von BITTNER 1971.

Verteilung von Carabiden an ein und demselben Standort zu verschiedenen Jahreszeiten. Dabei handelt es sich um eine junge Aufforstung, also einen Habitat, der zwischen Feld und Wald steht. Im Frühjahr dominiert Tagaktivität, im Herbst Nachtaktivität, im Sommer finden wir Tag- und Nachtaktivität. Darin spiegelt sich eine jahreszeitliche Verschiebung des Artenspektrums wider. Wie fügt sich das zu dem bisher Erörterten? Waldcarabiden besitzen – wie wir gesehen haben – relativ hohe Vorzugstemperaturen, die nur wenig unter denen der Feldtiere liegen. Da die Feldtiere zum grossen Teil tagaktiv sind, gelangen sie schon zeitig im Frühjahr unter Temperaturbedingungen, die volle Aktivität und Fortpflanzung ermöglichen. Für die nachtaktiven Tiere sind die nächtlichen Temperaturen dann noch zu niedrig; erst später im Jahr (Juli bis September) werden auch nachts die Temperaturen so hoch, dass die zur Fortpflanzung notwendige Aktivität ermöglicht wird (Abb. 10). Die nachtaktiven Waldcarabiden sind daher ganz überwiegend Arten mit Herbstfortpflanzung (THIELE & WEBER 1968). Zwischen Mikroklimaansprüchen, Tages- und Jahresrhythmik der Aktivität bestehen also enge, ökologisch bedeutsame Beziehungen. Stammesgeschichtlich konnten sich diese Verhaltenskomplexe nicht unabhängig voneinander, sondern nur in engster Abstimmung aufeinander entwickeln (THIELE 1969b).

Es war der Sinn dieser Ausführungen zu zeigen, wie man bei physiologisch-ökologischen Untersuchungen zur Erklärung der Standortbindung vorgehen kann. Wir holen uns Fragestellungen aus dem Freiland ins Labor, versuchen dort Teilfragen zu lösen und testen wieder im Freiland, ob die gefundenen Antworten dort gültig sind. Dabei haben wir die Carabiden als ein gut zu untersuchendes Beispiel ausgewählt, zudem stellen sie eine wichtige Tiergruppe dar, einen phylogenetischen Erfolg, wenn wir ihre riesige Artenzahl betrachten. Wir glauben aber, bei diesen Tieren auch zu Einsichten zu gelangen, die über die Carabiden hinaus gültig sind. Dazu gehört die Erkenntnis, dass die Carabidenarten in ihrer Physiologie und ihrem Verhalten stärker differenziert sind als im Körperbau (THIELE 1968b). KRUMBIEGEL (1932) hat für *Carabus nemoralis* schon festgestellt, dass physiologische Differenzierung der morphologischen vorangehe. Zu ähnlichen Feststellungen kommt PARSONS (1973) in seinem soeben erschienenen Buch über die genetischen Grundlagen der Ökologie und des Verhaltens bei *Drosophila*: "The likely importance of behavioural phenomena in evolutionary change may help to explain the high level of variation of behavioural traits compared with morphological traits. Probably permanent morphological changes follow behavioural changes, and, as we have seen, there is an association between behavioural and morphological divergence."

Abschliessend ein Wort dazu, wie sich diese Untersuchungen zu einem Generalthema unserer Tagung, der Gefährdung der Umwelt, verhalten. Wir suchen nach Bioindikatoren für Zustände der Umwelt. Solche Bioindikatoren werden besonders verlässlich sein, wenn wir nicht nur ± regelmässige Korrelationen zwischen Organismenarten und der Wirkung bestimmter Umweltfaktoren in der Natur registrieren, sondern diese Zusammenhänge auf Grund von Experimenten auch kausal verstehen können.

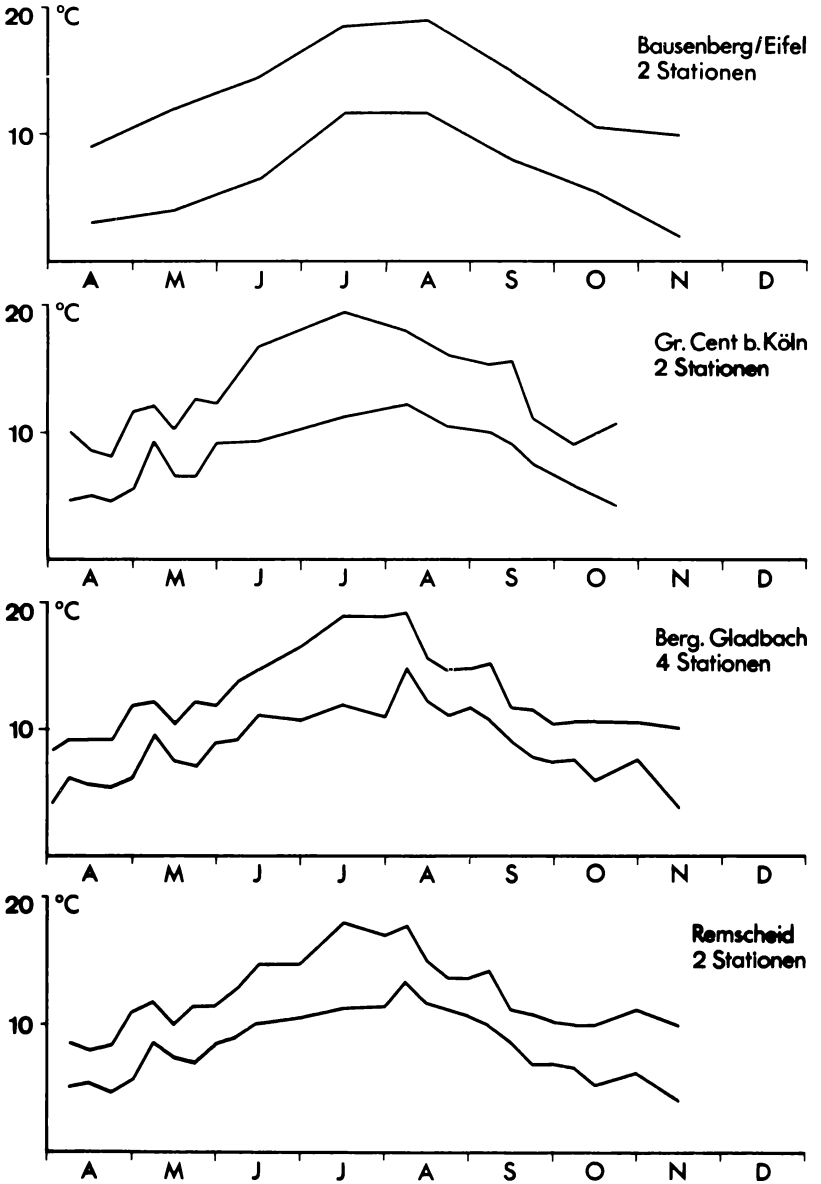


Abb. 10: Jahresgang der Maxima (obere Kurve) und Minima (untere Kurve) der Temperatur an 4 Standorten im Jahre 1972. Abszisse: Monate April–Dezember. Die Maxima in den Monaten April/Mai entsprechen den Minima in den Monaten Juli bis September. Gezeichnet nach Messdaten von K.H. LAMPE.

LITERATUR

BECKER, J. (1972): Art und Ursachen der Habitatbindung von Bodenarthropoden (Carabidae [Coleoptera], Diplopoda, Isopoda) xerothermer Standorte in der Eifel. Dissertation Köln (Rotaprintdruck, 106 S.).

BITTNER, H. (1971): Möglichkeiten und Grenzen der Anwendung von Barberfallen. Unveröff. Staatsexamensarbeit Köln.

FERENZ, H.J. (1973): Steuerung der Larval- und Imaginalentwicklung von *Pterostichus nigrita* F. (Col.Carabidae) durch Umweltfaktoren und Hormone. Unveröff. Dissertation Köln.

HOFFMANN, H.J. (1970): Neuro-endocrine control of diapause and oocyte maturation in the beetle *Pterostichus nigrita. J.Ins.Physiol.* 16: 629–642.

KRUMBIEGEL, I. (1932): Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. *Zool.Jb.Syst.* 63: 183–280.

LARSSON, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. *Entom.Meddelels.* 20: 277–560.

LAUTERBACH, A.W. (1964): Verbreitungs- und aktivitätsbestimmende Faktoren bei Carabiden in sauerländischen Wäldern. *Abh.Landesmus.Naturkde.Münster* 26: 1–100.

LÖSER, S. (1970): Brutfürsorge und Brutpflege bei Laufkäfern der Gattung *Abax. Zool.Anz. Suppl.* 33 (*Verh.Zool.Ges.* 1969): 322–326.

LÖSER, S. (1972): Art und Ursachen der Verbreitung einiger Carabidenarten (Coleoptera) im Grenzraum Ebene-Mittelgebirge. *Zool.Jb.Syst.* 99: 213–262.

NEUMANN, U. (1971): Die Sukzession der Bodenfauna (Carabidae [Coleoptera], Diplopoda und Isopoda) in den forstlich rekultivierten Gebieten des Rheinischen Braunkohlenreviers. *Pedobiologia* 11: 193–226.

PARSONS, P.A. (1973): Behavioural and ecological genetics: a study in *Drosophila.* Oxford (Clarendon Press), 232 p.

THIELE, H.U. (1964a): Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Biotopbindung bei Carabiden. *Z.Morph.Ökol.Tiere* 53: 387–452.

THIELE, H.U. (1964b): Ökologische Untersuchungen an bodenbewohnenden Coleopteren einer Heckenlandschaft. *Z.Morph.Ökol.Tiere* 53: 537–586.

THIELE, H.U. (1966): Einflüsse der Photoperiode auf die Diapause von Carabiden. *Z.angew. Entom.* 58: 143–149.

THIELE, H.U. (1968a): Formen der Diapausesteuerung bei Carabiden. *Zool.Anz.Suppl.* 31 (*Verh.Dt.Zool.Ges.* 1967): 358–364.

THIELE, H.U. (1968b): Was bindet Laufkäfer an ihre Lebensräume? *Naturwiss.Rundschau* 21: 57–65.

THIELE, H.U. (1969a): The control of larval hibernation and of adult aestivation in the Carabid beetles *Nebria brevicollis* F. and *Patrobus atrorufus* STROEM. Oecologia (Berl.) 2: 347–361.

THIELE, H.U. (1969b): Zusammenhänge zwischen Tagesrhythmik, Jahresrhythmik und Habitatbindung bei Carabiden. Oecologia (Berl.) 3: 227-229.

THIELE, H.U. (1971): Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren. Zool.Jb.Syst. 98: 341–371.

THIELE, H.U. (1973): Anpassungen an die unbelebte Natur, 1. Kapitel: Der Einfluss von Temperatur und Feuchtigkeit. In: GRZIMEKS Buch der Ökologie (hrsg. von ILLIES und KLAUSEWITZ): 35–47. München (Kindler).

THIELE, H.U. & BECKER, J. (im Druck): Der Bausenberg – Naturgeschichte eines Eifelvulkans (mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt seiner Trockenrasen). Beitr. Landespflege Rheinland-Pfalz, Beiheft 4.

THIELE, H.U. & KOLBE, W. (1962): Beziehungen zwischen bodenbewohnenden Käfern und Pflanzengesellschaften in Wäldern. *Pedobiologia* 1: 157–173.

THIELE, H.U. & KREHAN, I. (1969): Experimentelle Untersuchungen zur Larvaldiapause des Carabiden *Pterostichus vulgaris. Entom.exp.appl.* 12: 67–73.

THIELE, H.U. & WEBER, F. (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. *Oecologia (Berl.)* 1: 315–355.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. H.U. THIELE, Zoologisches Institut der Universität Köln, Lehrstuhl für Physiologische Ökologie, 5 Köln 41, Weyertal 119, BRD.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 3_1974

Autor(en)/Author(s): Thiele Hans-Ulrich

Artikel/Article: Physiologisch-Ökologische Studien an Laufkäfern zur Kausalanalyse ihrer Habitatbindung 39-54