

## **Genetische Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Populationen des Laufkäfers *Carabus granulatus* L. (Coleoptera: Carabidae)**

T. Reimann

### **1. Einleitung**

Grundsätzlich können zwei Muster von Arealen unterschieden werden; entweder ist das Verbreitungsareal einer Art kontinuierlich oder disjunkt (de LATTIN 1967). Dies betrifft nicht nur das Gesamtareal einer Art, sondern setzt sich auf regionaler Ebene fort und wird hier durch die ökologischen Ansprüche der Art bestimmt; dieses Verbreitungsmuster kann sich wiederum in der Landschaftsstruktur abbilden (WITH & CRIST 1995). Im ersten Fall besiedelt die Art eine große, durchgängige Fläche, in der sich Gruppen der Art auf Grund ihrer räumlichen Weite genetisch unterscheiden können (isolation-by-distance) (WASER & ELLIOTT 1991). Im zweiten Fall sind die Gruppen durch Barrieren getrennt und somit der Genfluß unterbrochen

*Carabus granulatus* L. ist eine in der gesamten Paläarktis verbreitete Laufkäferart (LINDROTH 1954) und innerhalb ihres Verbreitungsgebietes in Mitteleuropa ist es die häufigste *Carabus*-Art (ARNDT 1989). Die Art besiedelt sowohl Wälder, als auch Wiesen und Felder (THIELE 1977). Das Münsterland bietet aufgrund seiner kleinräumig gegliederten Landschaft ideale Bedingungen für *C. granulatus* und sollte somit keine Ausbreitungsbarrieren für die Art besitzen.

Die Untersuchung zielte darauf, die genetische Struktur und Dynamik, d. h. den räumlichen Abstand und die zeitliche Veränderung einer eurytopen, häufigen Laufkäferart zu analysieren.

Eine Möglichkeit, um genetische Differenzierungen zwischen Populationen zu analysieren, stellt die Ermittlung des Alloenzym polymorphismus mit Hilfe elektrophoretischer Techniken dar (u.a. SCHNEIDER et al. (1984), FLEISCHER et al. (1991) und WASER & ELLIOTT (1991), ABMANN et al. (1994).

### **2. Durchführung der Analyse**

Die Tiere wurden in ihrem Winterlager von 1991/92 bis 1994/95 aufgesammelt. Es wurden an 20 Stellen im Münsterland insgesamt 29 Aufsammlungen durchgeführt (Abb. 1, Tab. 1). Jede dieser Aufsammlungen wurde als panmiktische Einheit betrachtet. Zwischen den Individuen einer solchen Gruppe herrscht Panmixie, das heißt für jedes Individuum einer faktisch panmiktischen Gruppe ist die Wahrscheinlichkeit der Verpaarung mit einem beliebigen Individuum des anderen Geschlechts annähernd gleich.

Die Probengewinnung erfolgte nach TERLUTTER (1989), da das Enzym Glucose-6-Phosphat-Isomerase in der Hämolymphe nachweisbar ist.

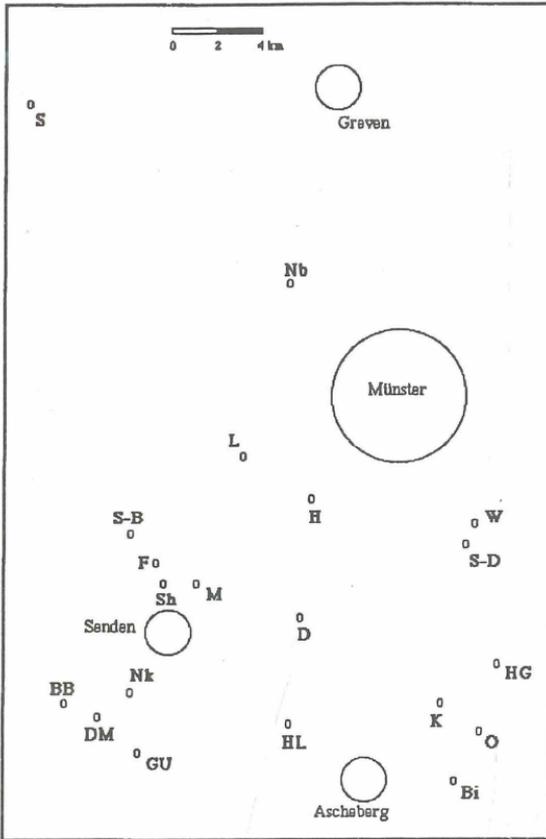


Abb. 1: Fundstellen der Aufsammlungen von *C. granulatus*. Abkürzungen siehe Tab. 1.

Die kontinuierlichen Elektrophoresen und die Färbung von GPI erfolgten wie bei ABMANN (1987) beschrieben. Die Unterscheidung der Allele konnte mit absoluter Sicherheit nur in "side-by-side" Läufen festgestellt werden. Die Bezeichnung der Varianten bezieht sich auf die relative Laufweite der Farbbanden im Gel. Das häufigste Alloenzym wurde mit GPI-1.02\* bezeichnet.

Die Berechnung des Inzuchtkoeffizienten erfolgte nach WEIR (1990). Die statistische Berechnung, in wie weit sich zwei Populationen signifikant voneinander unterscheiden, wurde mit dem  $k \times 2$ -Felder- $\chi^2$ -Test nach BRAND und SNEDCOR (SACHS 1984) durchgeführt.

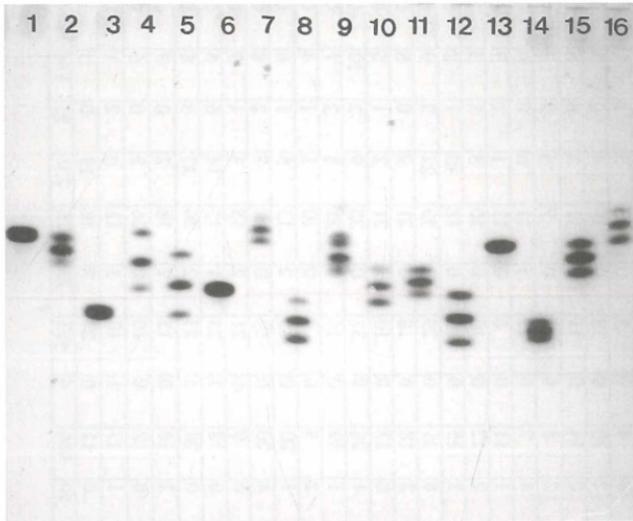
### 3. Ergebnisse

Es konnten 15 Alloenzym-Varianten am GPI-Locus festgestellt werden (Tab. 1). Die Varianten, die im Text und in der Tabelle (Abb. 2) mit einem Sternchen (\*)

Tab. 1 : Allelhäufigkeiten der GPI-Allele von *C. granulatus* in den westfälischen Aufsammlungen. \* "Superallele" (s. Text); N Individuen/Aufsammlung; h Heterozygotenfrequenz.

Jahr	Aufsammlung	n	0,69	0,76	0,78*	0,81	0,84	0,86	0,88	0,92*	0,98	1,02*	1,07	1,09	1,13	1,18	1,19	h
1991/92	Haus Göttemdorf (HG)	41	0	4	2	0	2	18	0	19	1	22	8	0	5	1	0	0,76
	Ossenbeck (O)	28	1	2	1	0	4	7	0	10	3	16	4	1	7	0	0	0,89
	Koepe (K 91/92)	17	0	0	0	0	1	9	0	8	0	10	3	2	1	0	0	0,53
	Billermann (Bi 91/92)	27	0	1	0	0	0	13	0	4	0	15	12	0	9	0	0	0,74
	Haus Lindhövel (HL)	51	0	3	0	0	3	13	0	34	0	32	9	1	7	0	0	0,75
	Davert (D)	8	0	0	0	0	0	3	0	3	1	4	2	0	3	0	0	0,88
	Große Uphoff (GU)	66	1	4	1	0	4	35	1	23	2	39	10	0	12	0	0	0,80
	Dicke Mark (DM 91/92)	30	0	1	0	0	1	12	0	16	1	20	4	0	5	0	0	0,60
	Berenbrocks Busch (BB)	38	0	5	0	0	0	11	0	17	2	24	11	0	6	0	0	0,82
	Niekamp (Nk)	22	0	1	0	0	0	10	0	9	0	16	5	1	2	0	0	0,82
	Fellermann (F)	9	0	1	0	0	0	4	0	5	0	3	3	1	1	0	0	0,83
	Schlingheide (Sh)	28	1	3	0	0	2	10	0	13	0	18	4	0	5	0	0	0,84
	Mönkingsheide (M)	24	0	1	0	0	0	14	0	11	0	11	3	0	8	0	0	0,87
	Schulze-Bredenbeck (S-B)	21	1	1	0	0	2	8	0	11	0	7	6	2	3	1	0	0,86
	Holltschulte (H)	23	0	1	1	0	4	7	0	13	3	11	6	0	0	0	0	0,83
	Laumann (L)	18	0	0	1	0	1	11	0	6	0	12	1	1	3	0	0	0,72
	Nienberge (Nb)	23	1	2	1	0	2	12	0	10	0	10	3	1	3	1	0	0,78
	Schenkskotten (S)	36	3	1	0	0	2	15	0	19	0	18	10	1	3	0	0	0,89
1992/93	Koepe (K 92/93)	68	0	8	0	0	8	21	0	29	3	33	22	2	9	0	0	1,087
	Billermann (Bi 92/93)	40	0	5	1	0	2	18	0	18	0	21	9	0	6	0	0	0,85
	Dicke Mark (DM 92/93)	26	0	0	0	0	0	12	0	10	1	21	2	1	5	0	0	0,76
1993/94	Schulze-Dernebockh. (S-D)	59	0	1	1	1	1	26	0	32	0	35	9	2	10	0	0	0,71
	Watermann (W)	37	0	2	0	0	1	19	0	14	0	21	8	2	7	0	0	0,73
	Koepe (K 93/94)	15	0	0	0	0	2	5	0	7	0	10	1	1	4	0	0	0,73
1994/95	Billermann (Bi 94/95)	34	1	3	1	0	1	20	0	15	2	13	5	1	6	0	0	0,91
	Koepe Nordost (K NE 94/95)	38	0	2	0	0	4	20	0	12	0	21	7	2	8	0	0	0,79
	Koepe Nord (K N 94/95)	32	0	5	2	0	0	9	0	9	0	2	15	3	1	5	0	1,081
	Koepe West (K W 94/95)	44	0	4	2	0	0	18	1	23	1	13	14	6	6	0	0	0,86
	Koepe Süd (K S 94/95)	61	0	7	0	0	0	28	1	23	2	26	23	4	8	0	0	0,84
1995/96	Koepe Nordost (K NE 95/96)	33	0	2	1	0	2	18	0	15	1	18	2	0	7	0	0	0,88
	Koepe Nord (K N 95/96)	23	0	1	0	0	0	12	0	10	0	14	3	0	6	0	0	0,65
	Koepe Süd (K S 95/96)	25	0	0	0	0	1	17	1	10	1	11	6	2	1	0	0	0,84
	Koepe Landwehr (K L 95/96)	38	3	1	0	0	0	11	0	23	3	18	13	0	3	1	0	0,92
Σ		1083	12	72	15	1	50	466	4	493	29	578	231	35	174	4	2	

versehen sind, werden als "Superallele" bezeichnet. Hinter diesen Laufweiten verbergen sich mit Sicherheit mehrere Alloenzyme, die aber nicht in jedem Fall mit absoluter Sicherheit getrennt werden konnten und deshalb zusammengefaßt wurden.



Lauf	Genotyp
1	0,86
2	0,86-0,92*
3	1,07
4	0,84-1,02*
5	0,92*-1,07
6	1,02*
7	0,78*-0,86
8	1,02*-1,13
9	0,86-0,92*
10	0,92*-1,02*
11	0,92*-1,02*
12	1,02*-1,13
13	0,86
14	1,09-1,13
15	0,86-0,92*
16	0,76-0,86

Abb. 2: Beispiel für ein Elektropherogramm. Proben der Aufsammlung Nienberge

Drei Alloenzyme (1.02\*, 0.92\*, 0.86) hatten einen Anteil in der Gesamtpopulation zwischen 20 und 30 % und waren in allen Aufsammlungen vertreten. Die Alloenzyme 1.07 und 1.13 lagen um 10 % und kamen ebenfalls in fast allen Aufsammlungen vor. Zwischen 2 und 5 % lagen weitere drei Alloenzyme (0.76, 0.84, 1.09). Mit ca. 1 % waren die Alloenzyme 0.98 und 0.78\* vertreten. Die übrigen fünf Allele sind selten (Tab. 1).

Mit etwa 20 untersuchten Tieren kann man verlässliche Aussagen zur Allelvielfalt der betreffenden Population machen.

Signifikante Unterschiede zwischen den Aufsammlungen traten hin und wieder auf. Bemerkenswert sind die Aufsammlungen Bi91/92 und K93/94. Bi91/92 unterschied sich signifikant von 18 anderen Aufsammlungen, K93/94 von 10. Die anderen signifikanten Unterschiede zwischen Aufsammlungen konzentrierten sich nicht auf bestimmte Aufsammlungen, sondern verteilten sich.

Auch signifikante Unterschiede zwischen Aufsammlungen aus verschiedenen Jahren derselben Stelle wurden beobachtet: die Aufsammlung Bi91/92 unterschied sich

von Bi92/93 und Bi94/95 (Tab. 2 Mitte).

Tab. 2: Auswahl einiger statistischer Ergebnisse. Oben: Die Fundstellen Koepe aus den verschiedenen Jahren und Stellen im Vergleich. Mitte: Die Fundstellen Billermann. Oberhalb der Diagonalen der  $\chi^2$ -Wert und die Freiheitsgrade, unterhalb die Signifikanzen. Unten: Die beiden vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht abweichenden Aufsammlungen.

Fundstelle	K 91/92	K 92/93	K 93/94	K NE 94/95	K N 94/95	K W 94/95	K S 94/95
K 91/92	<del> </del>	6,42 / 7	4,44 / 6	4,31 / 7	9,17 / 7	6,51 / 7	5,84 / 7
K 92/93	n. s.	<del> </del>	7,05 / 7	10,34 / 9	13,25 / 8	15,77 / 9	10,81 / 9
K 93/94	n. s.	n. s.	<del> </del>	3,15 / 6	4,55 / 6	10,11 / 7	9,61 / 6
K NE 94/95	n. s.	n. s.	n. s.	<del> </del>	19,65 / 8	17,95 / 8	14,39 / 8
K N 94/95	n. s.	n. s.	n. s.	<0,025	<del> </del>	10,94 / 9	15,42 / 8
K W 94/95	n. s.	n. s.	n. s.	<0,025	n. s.	<del> </del>	6,19 / 8
K S 94/95	n. s.	<del> </del>					

Fundstelle	Bi 91/92	Bi 92/93	Bi 94/95
Bi 91/92	<del> </del>	12,85 / 6	17,10 / 6
Bi 92/93	<0,05	<del> </del>	5,97 / 7
Bi 94/95	<0,01	n. s.	<del> </del>

Fundstelle	$\chi^2$	Signifikanz
K 91/92	6,45	<0,025
DM 91/92	5,19	<0,025

Die Berechnung des Inzuchtkoeffizienten erbrachte bei zwei Aufsammlungen des Jahres 1991 signifikante Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung (K, DM). Und zwar wurden zu viele homozygote Tiere festgestellt (Tab. 2 unten).

Da räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (d. h. die Besammlung verschiedener panmiktischer Einheiten) nicht ausgeschlossen werden konnten, wurden im Winter 1994/95 an der Fundstelle K größere Stichproben an vier diametral gegenüberliegenden Stellen gesammelt. Es zeigte sich, das es nicht nur starke Unterschiede zwischen auseinanderliegenden Fundstellen gibt, sondern auch signifikante Unterschiede innerhalb eines kleinen Waldes (Ausdehnung des Waldes ca. 200 mal 300m) nachgewiesen werden konnten; es traten zwei signifikante Unterschiede zwischen K Ne und K N und zwischen K Ne und K W auf (Tab. 2 oben).

#### 4. Diskussion

##### 4.1. Zusammenfassung der Ergebnisse

Zu Anfang seien noch einmal die drei auffälligen Erscheinungen aufgeführt, die in dieser Untersuchung festgestellt wurden.

- (1) Zum einen wurde eine enorme große Allelvielfalt fest gestellt.
- (2) Zum zweiten treten innerhalb von Aufsammlungen signifikante Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung auf, und zwar wurden jedesmal zuviel homozygote Tiere gefunden.

(3) Drittens treten signifikante Unterschiede zwischen Aufsammlungen auf, die zum einen räumlich benachbart sind oder aus einem Wald stammen und Aufsammlungen verschiedener Jahre betreffen.

#### 4.2. Grundlagen der Allelvielfalt bei *C. granulatus*

Es ist nicht anzunehmen, daß *C. granulatus* L. die Eiszeit in Mitteleuropa überdauerte, da die Art weder an ihrer nördlichen Verbreitungsgrenze noch in Gebirgen die Waldgrenze überschreitet (LINDROTH 1945), Mitteleuropa war aber im Glazial waldfrei (FRENZEL 1968).

COOPE (1969, 1977) hat intensive paläontologische Untersuchungen an Coleopteren in England durchgeführt, konnte aber *C. granulatus* weder im Glazial noch im letzten Interglazial nachweisen. Nach der letzten Eiszeit hingegen hat dann *C. granulatus* sowohl England (ALLEN 1983) erreicht, als auch in Skandinavien seine klimatische Nordgrenze gefunden (LINDROTH 1945).

Trotzdem besteht ein extrem hoher Polymorphismus an diesem Gen-Locus in Westfalen. Dies kann man so erklären, daß die Art sowohl die letzte Eiszeit in großen Populationen überdauert hat, in denen keine genetische Verarmung wirksam wurde, als auch die Wiederbesiedlung wahrscheinlich großflächig und ohne starke Allelverluste durch Founder-Effekte erfolgte.

Dies wiederum bedeutet, daß die Ausbreitungskraft (power-of-dispersal) bei *C. granulatus* höher ist als bei anderen *Carabus*-Arten. Das kann man an Hand von vier Punkten annehmen:

- (1) So kommen zum einen makroptere Individuen vor (LINDROTH 1945).
- (2) Individuenreiche Populationen leben in Flußauen und ermöglichen eine schnelle und weite Verbreitung bei Überschwemmungen. So erfolgte z. B. die Besiedlung Skandinaviens und die Besiedlung Neufundlands vom amerikanischen Festland aus über hydrochoren Transport (LINDROTH 1945, LARSON & LANGOR 1982).
- (3) Auch die Euryökie der Art hat zur leichteren Ausbreitung beigetragen, da zur Fortpflanzung geeignete Habitate überall zur Verfügung standen.
- (4) Durch Rodung der Wälder wurde der Lebensraum dieser Art vergrößert, da sie an diese neue Landschaftsstruktur präadaptiert war. Die Individuendichte nahm zu und damit auch die Zahl der migrierenden Tiere.

#### 4.3 Ein Populationsmodell

Im folgenden soll ein Populationsmodell entwickelt werden, daß das Auftreten genetischer Unterschiede zwischen benachbarten Gruppen und die Abweichung der Genotypenfrequenzen von der Hardy-Weinberg-Verteilung in kleinräumigen Aufsammlungen erklären kann (dabei wird neutrales Reagieren der GPI-Allele im Selektionsgeschehen vorausgesetzt).

Man nimmt zu Beginn eine Population an, die sich in ihrem Winterquartier im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht befindet. Zur Reproduktion verteilt sich diese

Winterpopulation zufällig in verschiedene Reproduktionseinheiten auf, wobei Zufallsauslese wirksam werden kann, die sich bei der anschließenden Reproduktion manifestiert. Zum Herbst werden wiederum zur Hibernation günstige Orte aufgesucht. Hierbei bleiben die Reproduktionseinheiten entweder getrennt, und man kann kleinräumige Frequenzunterschiede nachweisen; oder aber diese Reproduktionseinheiten vermischen sich im Winterlager und es kann zu einem Abweichen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht kommen.

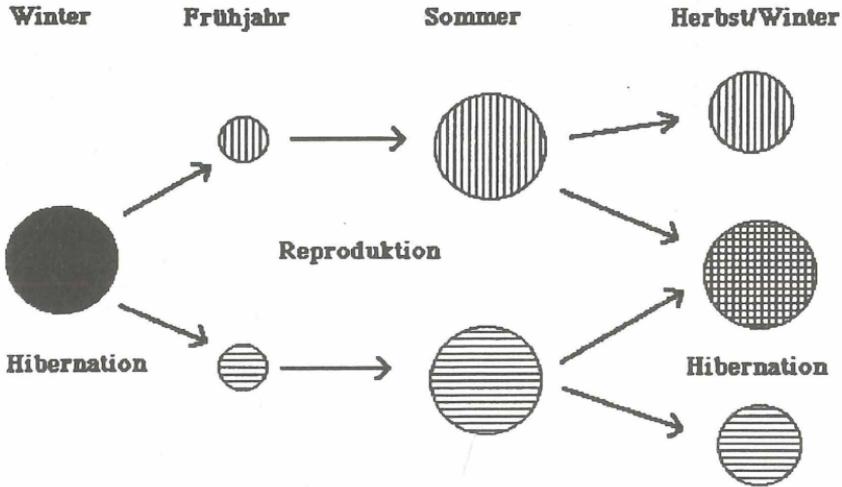


Abb. 3: Ein hypothetisches populationsdynamisches Modell zur Erklärung der Veränderungen der Allelfrequenzen des Fanggebietes Koepe (verschieden Muster bedeuten unterschiedliche Allelfrequenzen)

Die wesentlichen Ursachen für die nachgewiesenen Phänomene sind in der Populationsbiologie der Art selber zu suchen.

- (1) Nach Verlassen der Winterquartiere werden geeignete Habitate zur Reproduktion aufgesucht, dabei können sich in jedem Frühjahr neu isolierte kleine panmiktische Einheiten auf Wiesen, Kulturfeldern etc. bilden.
- (2) Unter günstigen Bedingungen kann die effektive Reproduktionsrate sehr groß werden.
- (3) Die überlebenden Alttiere und die im Spätsommer/Herbst geschlüpften Jungtiere wandern in Winterquartiere, wodurch sich die Individuen bzw. Abkömmlinge unterschiedlicher panmiktischer Gruppen vermischen.

Die großen genetischen Unterschiede, die zwischen benachbarten Populationen in einem bestimmten Jahr auftreten und eine "Generation" später schon wieder verwischt sein können, lassen sich am ehesten mit im Mittel großen, aber stark fluktuierenden Migrationsraten und starken Populationsschwankungen erklären. Im

Zusammenspiel von fluktuierenden Migrationsraten und starken Populationschwankungen können selbst zwischen nah benachbarten Populationen signifikante Unterschiede entstehen, die allerdings schnell wieder revidiert werden.

Das hier entwickelte Populationsmodell nimmt an, daß die *Carabus granulatus* Populationen des Münsterlandes einer Metapopulation angehören. Innerhalb dieser Großpopulation werden zufällig zeitlich und räumlich verteilte Prozesse der genetischen Drift wirksam. Diese Dynamik ist nicht nur in der Ökologie und Biologie der Art begründet, sondern ebenfalls eine Folge der heterogenen Raumstruktur des Münsterlandes, in dem Wälder, Wiesen und Felder kleinräumig wechseln.

Weitere Untersuchungen könnten das Modell untermauern. Von Vorteil ist hierbei, daß man populationsdynamische Prozesse bei *C. granulatus* an Hand von Alloenzymdaten am GPI-Locus gewinnen kann. Denn zum einen ist die allelische Vielfalt an diesem Genort bei *C. granulatus* extrem hoch, zum anderen benötigt man nur geringe Hämolympfmengen, so daß die Tiere wieder ausgesetzt werden können, um gegebenenfalls individuelle, langzeitige Bewegungen zu verfolgen.

## 5. Danksagung

Herrn Prof. Dr. F. Weber danke ich für die Bereitstellung des Themas und die intensive Betreuung der Arbeiten.

## 6. Literatur

- ARNDT, E. (1989): Insektenfauna der DDR: Gattung *Carabus*. Beiträge Entomologie, Vol. 39 (1): 80-103.
- ALLEN, A. A. (1983): Notes on the incidence, etc., of certain *Carabus* spp. (Col.) mostly in southeastern England. Entomologist's Record, Vol. 95: 80-82.
- ABMANN, T. (1987): Untersuchungen zur Differenzierung von Populationen bei dem Laufkäfer *Carabus punctatoauratus* Germ.. unveröffentl. Univ. Münster.
- ABMANN, T., NOLTE, O., REUTER, H. (1994): Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). In: Desender, K. et al. (eds.): Carabid beetles: ecology and evolution; Kluwer, Dordrecht: 3-9.
- COOPE, G. R. (1969): The response of Coleoptera to gross thermal changes during the Mid Weichselian interstadial. Mitt. Internat. Verein. Limnol., Vol. 17: 173-183.
- (1977): Fossil coleopteran assemblages as sensitive indicators of climatic changes during the Devensian (last) cold stage. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., Vol. 280: 313-340.
- FLEISCHER, R.; CONANT, S. & MORIN, M. P. (1991): Genetic variation in native and translocated populations of the Laysan-finch (*Telospiza cantans*) Heredity, Vol. 66: 125-130.
- FRENZEL, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Europas. Steiner, Wiesbaden.
- LARSON, D. J. & LANGOR, D. W. (1982): The carabid beetles of insular Newfoundland.

- land (Coleoptera: Carabidae, Cicendellidae) 30 years after Lindroth. *Canadian Entomologist*, Vol. 114: 591-597.
- LATTIN, G. de (1967): *Grundriss der Zoogeographie*. Fischer, Jena.
- LINDROTH, C. H. (1945-1949): *Die fennoskandischen Carabidae. Eine Tiergeographische Studie*. Bd. 1: *Spezieller Teil Wettergren u. Kerbers*, Göteborg.
- (1954): *Carabidae common to Europe and North America* *Coleopterist's Bulletin*, Vol. 8 (2): 35-52.
- SACHS, L. (1984): *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden* Springer, Berlin (u.a.).
- SCHNEIDER, K. et al. (1984): *Elektrophoretische Untersuchungen der Hämolymphe epigäisch lebender Coleopteren in unterschiedlich immissionsbelasteten Kiefernforsten*. *Pedobiologia*, Vol. 26: 107-116.
- 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* *Abhandl. d. Westf. Museums f. Naturkunde*, Vol. 53 (3).
- THIELE, H. W. (1977): *Carabid beetles in their environment*. Springer, Berlin (u.a.)
- WASER, P. & ELLIOTT, L. F. (1991): *Dispersal and genetic structure in kangaroo rats (Dipodomys spectabilis)* *Evolution*, Vol. 45 (4): 935-943.
- WEIR, B. S. (1990): *Chapter 10: Intraspecific differentiation*. In: Hillis, D. M. & Moritz, C. (eds.): *Molecular systematics*.
- WITH, K. A.; CRIST, T. O. (1995): *Critical thresholds in species responses to landscape structure*. *Ecology*, Vol. 76 (8): 2446-2459.

Thomas Reimann  
Inst. f. Allgem. Zoologie u. Genetik  
Schloßplatz 5  
D 48 149 Münster

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [1995](#)

Autor(en)/Author(s): Reimann Thomas

Artikel/Article: [Genetische Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Populationen des Laufkäfers \*Carabus granulatus\* L. \(Coleoptera: Carabidae\) 257-265](#)