Verh. Westd. Entom. Tag 1999, S. 111-123, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 2000

Konkurrenz im Wald? Populationsbiologische Untersuchungen an *Carabus*-Arten in der Lüneburger Heide (Coleoptera, Carabidae)

Günther, Jens M. & Aßmann, Thorsten

1. Einleitung

Obwohl Carabiden innerhalb der Coleopteren die am besten untersuchte Käferfamilie darstellen, konnte die Frage nach Vorhandensein bzw. Wirkung interspezifischer Konkurrenz noch nicht überzeugend beantwortet werden (vgl. NIEMELÄ 1993). Konkurrenz impliziert die Anwendung des regulatorischen Populationsmodells, nach welchem die Populationen durch dichteabhängige Faktoren beeinflußt werden (REDDINGIUS & DEN BOER 1989). Weiterhin sollte interspezifische Konkurrenz nur dann wirken, wenn sich die Populationen der Arten nahe ihrer Umweltkapazität (carrying capacity) befinden und somit wenigstens eine Ressource limitiert ist (vgl. KREBS 1994). Die Existenz regulatorischer Prozesse wird für einen großen Bereich von Populationsgrößen zahlreicher Tierarten in Frage gestellt (DEN BOER 1982, DEN BOER 1991, DEN BOER & REDDINGIUS 1996).

Am besten läßt sich dieses grundlegende Problem untersuchen, indem wichtige populationsbiologische Parameter ausgewählter Arten, die sich sowohl taxonomisch als auch ökologisch nahestehen, in unterschiedlichen "Syntopiesituationen" bestimmt werden (z.B. VAN ZANT et al. 1978, LENSKI 1982a, 1984). Kommt es zu signifikanten Veränderungen dieser Parameter, die sich durch die An- bzw. Abwesenheit potentieller Konkurrenten erklären lassen, so ergeben sich daraus Hinweise auf eine Konkurrenzsituation.

Im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide (Niedersachsen) wurden die Phänologie, die Körperlänge, das Gewicht und das Geschlechterverhältnis von 4 nah verwandten *Carabus*-Arten mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen bestimmt. Die untersuchten Arten, *C. violaceus* L., 1758, *C. problematicus* Hbst., 1786, *C. hortensis* L., 1758 und *C. glabratus* Payk., 1790, gehören dem Fortpflanzungstyp der mehrjährigen Sommer- bzw. Herbstbrüter mit Winterlarven an und gleichen sich nach bisherigem Kenntnisstand hinsichtlich jahres- und tageszeitlicher Aktivität, Habitatnutzung, Ernährungsweise und Größe weitgehend (LINDROTH 1945, 1985, DEN BOER & DEN BOER-DAANJE 1990).

2. Material und Methode

Die Individuen der 4 untersuchten Arten wurden vom 29.4.1997 bis 22.10.1997 an den 6 Fangstellen mittels Lebend-Bodenfallen gefangen (30 leer, 10 mit Rotwein beköderT), im Labor gewogen, vermessen und fangspezifisch markiert. Alle Fangstellen lagen in alten Wäldern und gehören dem Vegetationstyp der bodensauren Buchenwälder (Periclymeno-Fagetum) an (Abb. 1). Somit bieten sich überwiegend

gleiche Rahmenbedingungen, was sowohl biotische (exkl. die potentiellen Konkurrenten) als auch abiotische Faktoren einschließt.

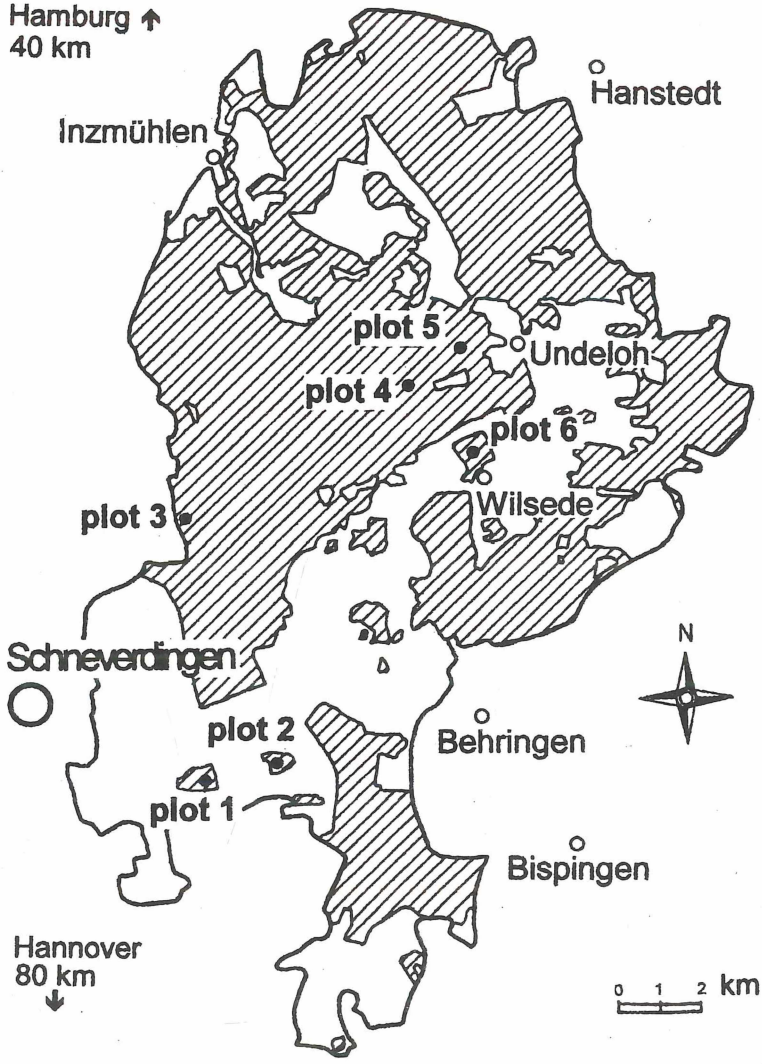


Abb. 1: Das Naturschutzgebiet Lüneburger Heide und die Lage der Fangstellen (plots) 1-6. Die schraffierte Fläche zeigt die heutigen Waldgebiete.

Zur statistischen Absicherung der Ergebnisse wurden folgende Tests verwendet (SYSTAT 5.04 für Windows, SACHS 1992):

- Der Tukey-Test wurde bei der Überprüfung der Mittelwerte von Köperlänge und Gewicht auf signifikante Abweichungen verwendet.
- Der chi^2-Vierfelder-Test fand seine Anwendung bei der statistischen Absicherung der unterschiedlichen Phänologien und der unterschiedlichen Aktivität der Weibchen von *C. violaceus* und *C. problematicus* an den Fangstellen 1-3 ohne und 4-6 mit potentiellen Konkurrenten.
- Mit dem chi^2-Anpassungstest wurde getestet, inwieweit das Geschlechterverhältnis von einer Gleichverteilung abweicht.

3. Ergebnisse

3.1. Sympatrie-Situation und Geschlechterverhältnis der 4 Arten

Tab. 1: Verteilung, Individuenzahl (n) und Geschlechterverhältnis (Weibchen/Männchen) der 4 *Carabus*-Arten an den 6 Fangstellen (FS). n.s.: nicht signifikant; *: <0,05; **: <0,01; ***: <0,001 (chi^2-Anpassungstest).

FS	*C. violaceus*		*C. problematicus*		*C. hortensis*		*C. glabratus*	
1	**0.53** ***	n(65/122)	**0.92** n.s.	n(12/13)				n(1[1])
2	**0.59** n.s.	n(20/34)	**1.25** n.s.	n(40/32)				
3	**0.6** *	n(32/53)	**1.39** n.s.	n(18/13)				
4	**1.1** n.s.	n(67/61)	**2.2** n.s.	n(11/5)	**1.26** **	n(295/235)	**1.32** n.s.	n(74/56)
5	**0.87** n.s.	n(162/187)	**4.33** *	n(13/3)	**0.93** n.s.	n(152/164)	**2.58** ***	n(49/19)
6	**1.11** n.s.	n(59/53)	**1.73** n.s.	n(26/15)	**1.1** n.s.	n(221/200)	**2.21** *	n(31/14)

[1]Dieser Einzelfund ist auf enclosure-Versuche aus den Jahren 1994 und 1995 zurückzuführen, als die Art in einigen Individuen dort ausgebracht wurde.

Wie Tab. 1 zu entnehmen ist, sind die Arten *C. hortensis* und *C. glabratus* in ihrem Vorkommen auf die nördlichen Fangstellen 4-6 beschränkt, wogegen *C. violaceus* und *C. problematicus* an allen Fangstellen nachgewiesen werden konnten. Somit lassen sich die 6 Fangstellen in 2 Fangstellengruppen einteilen: a) die

Fangstellen 4-6 mit und b) die Fangstellen 1-3 ohne die potentiellen Konkurrenten *C. hortensis* und *C. glabratus*.

Die Aktivität der Weibchen von *C. violaceus* und *C. problematicus* war an den Fangstellen 4-6 sehr viel höher als an den Fangstellen 1-3. Der Anteil dieser Weibchen am Gesamtfang der jeweiligen Art war in Anwesenheit der potentiellen Konkurrenten ungefähr verdoppelt (Tab. 1). Eine signifikante Abweichung von einer Gleichverteilung konnte bei allen 4 Arten nachgewiesen werden: An den Fangstellen 1-3 wurden signifikant mehr Männchen als Weibchen von *C. violaceus* gefangen, während die Weibchen der anderen 3 Arten an den Fangstellen 4-6 teilweise signifikant überwogen (*C. problematicus*: FS 5; *C. hortensis*: FS 4; *C. glabratus*: FS 5,6). Werden diese Ergebnisse für *C. violaceus* und *C. problematicus* für die Fangstellengruppen 1-3 und 4-6 zusammengefaßt und mit dem chi^2-Vierfeldertest untersucht, so ergeben sich für das Geschlechterverhältnis ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen beiden Fangstellengruppen. Dabei war bei beiden Arten der Weibchenanteil an der Fangstellengruppe 4-6 signifikant höher als an der Fangstellengruppe 1-3 (*C. violaceus*: $p<0,001$, *C. problematicus*: $p<0,05$).

3.2. Phänologie

Das Aktivitätsmaximum von *C. violaceus* an den Fangstellen 1-3 lag in der 35. Kalenderwoche, das der Fangstellen 4-6 bereits 3 Wochen früher (32. Kalenderwoche). An allen Fangstellen konnten nur wenige immature Individuen (mit sehr weichen Flügeldecken) zu Beginn der Aktivitätsperiode festgestellt werden. Die *C. problematicus*-Populationen an den Fangstellen 1-3 zeigten 2 Aktivitätsmaxima in der 38. und 40. Kalenderwoche. An diesen Fangstellen waren die ersten Fangintervalle (26.-34. Kalenderwoche) von immaturen Individuen dominiert, wogegen an den Fangstellen 4-6 nur während des ersten Aktivitätspeaks immature Individuen gefangen werden konnten (26.-31. Kalenderwoche). An den Fangstellen 4-6 wurden 2 weitere Maxima in der 32.-33. und der 37. Kalenderwoche festgestellt. Die ersten immaturen Individuen von *C. hortensis* erschienen von der 29. bis zur 33. Kalenderwoche. Während der 2 Hauptaktivitätsmaxima in der 35./36. und in der 40. Kalenderwoche wurden nur adulte Tiere gefangen. Die Populationen von *C. glabratus* zeigten ein Aktivitätsmaximum in der 35. und 36. Kalenderwoche. Zuvor war die Aktivität relativ gering mit einigen immaturen Individuen zwischen der 27. und 30. Kalenderwoche (Abb. 2).

C. violaceus und *C. problematicus* zeigten einen höheren Anteil frühaktiver Tiere in Anwesenheit von *C. hortensis* und *C. glabratus* (Fangstellen 4-6). In Abwesenheit der potentiellen Konkurrenten (Fangstellen 1-3) waren die Individuen hauptsächlich in Zeiten aktiv, in denen auch die stärkste Aktivität von *C. hortensis* und *C. glabratus* festgestellt werden konnte (Abb. 2). Während 65% der Individuen von *C. violaceus* an den Fangstellen 4-6 vor der 34. Kalenderwoche gefangen werden konnten, war der Anteil an den Fangstellen 1 - 3 dieses Zeitraumes mit 45%

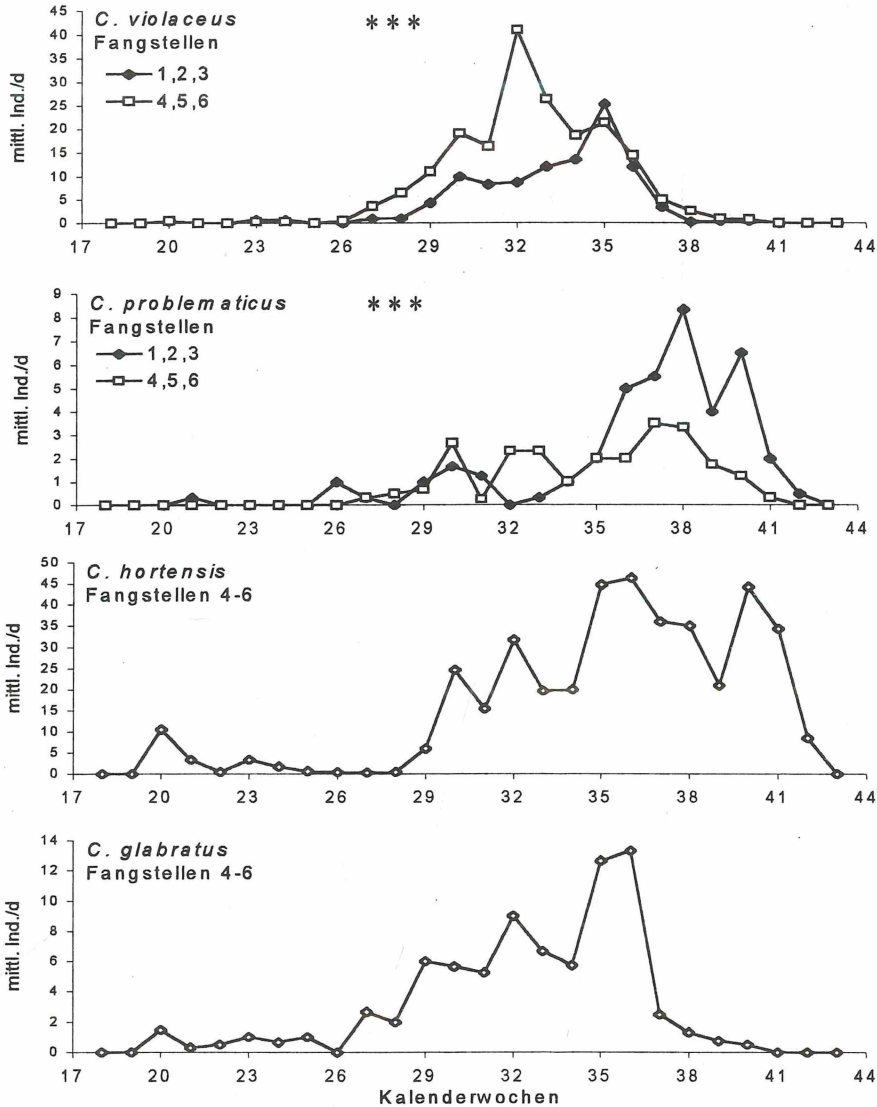
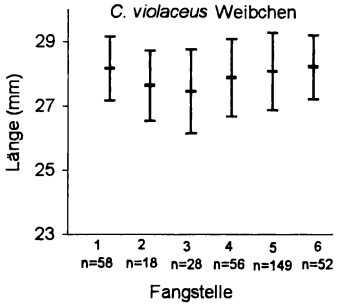


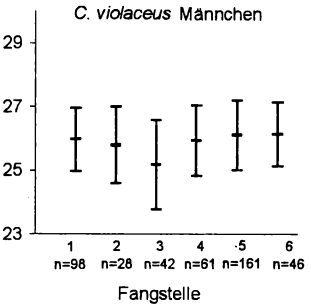
Abb. 2: Phänologie von *C. violaceus*, *C. problematicus*, *C. hortensis* und *C. glabratus*. Mittl. Ind./d: durchschnittliche Anzahl von Individuen, die pro Nacht in der jeweiligen Kalenderwoche gefangen wurden.
***: <0,001: Signifikanzschranke der vor der 34. Kalenderwoche aktiven Individuen der beiden Fangstellengruppen 1-3 und 4-6 (chi^2-Vierfelder-Test).



FS 1 > 3 (**)

FS 3 < FS 5 (*); 6 (**)

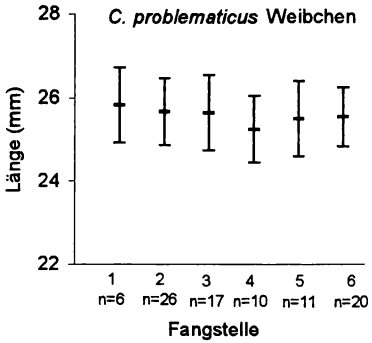
andere FS-Kombinationen: ns



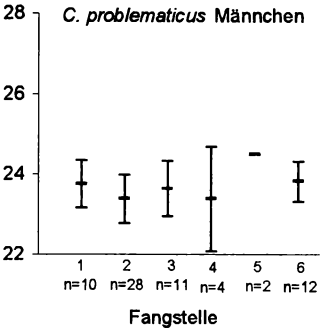
FS 1 > FS 3 (***)

FS 3 < FS 2 (*), 4 (**), 5 (***) und 6 (***)

andere FS-Kombinationen: ns



alle FS-Kombinationen: ns



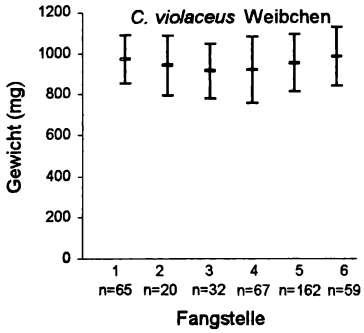
alle FS-Kombinationen: ns

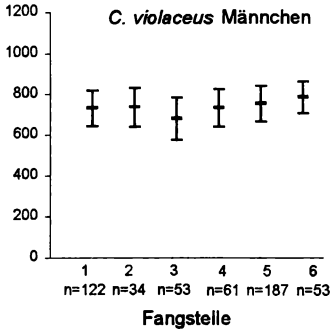
Abb. 3: Mittlere Körperlänge von *C. violaceus* und *C. problematicus*. Dargestellt sind Mittelwerte, Standard Abweichung, Anzahl der Individuen und Signifikanzschranken (Tukey-Test). ns: nicht signifikant; *: <0,05; **: <0,01; ***: <0,001; FS=Fangstelle

deutlich geringer. Die Aktivitäten in beiden Bezugszeiträumen unterschieden sich an den Fangstellengruppen hochsignifikant ($p<0{,}001$, chi^2-Vierfelder-Test).

Eine ähnliche Verschiebung der Aktivität konnte ebenso bei *C. problematicus* nachgewiesen werden (Fangstellen 4-6: 37% der Ind. vor der 34. Kalenderwoche, Fangstellen 1-3: 14% der Ind. vor der 34. Kalenderwoche; $p<0{,}001$, chi^2- Vierfelder-Test). In diesem Zeitraum war die Aktivität von *C. hortensis*, als eine der 4

3.3. Mittleres Gewicht und Körperlänge





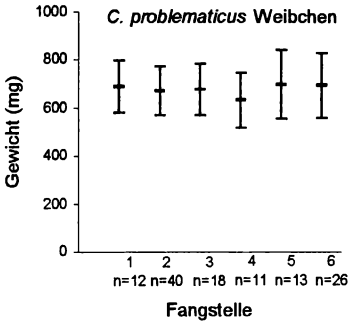
alle FS-Kombinationen: ns

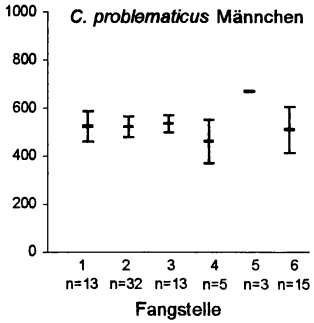
FS 3 < FS 1 (**) und2(*)

FS 4 > FS 3 (*)

FS 5 > FS 3 (***)

FS 6 > FS 1(**), 3(***), 4(*)





alle FS-Kombinationen: ns

FS 5 > FS 1 (**), 2 (**), 3 (**), 4 (***), 6 (**)

Abb. 4: Mittleres Gewicht von *C. violaceus* und *C. problematicus*. Dargestellt sind Mittelwerte, Standard Abweichung, Anzahl der Individuen und Signifikanzschranken (Tukey-Test). ns: nicht signifikant;
*: <0,05; **: <0,01; ***: <0,001; FS=Fangstelle

Arten mit der höchsten Abundanz, relativ gering (28% der Ind. vor der 34. Kalenderwoche).

Die Populationen von *C. violaceus* und *C. problematicus* an den 3 Fangstellen mit und den 3 Fangstellen ohne potentielle Konkurrenten zeigten bezüglich des mittleren Gewichtes und der Körperlänge keinen gemeinsamen Trend, wie Abb. 3 und Abb. 4 zu entnehmen ist. Obwohl teilweise signifikante Unterschiede dieser

Parameter mit dem Tukey-Test festgestellt werden konnten, überlappten sich die Standardabweichungen über weite Bereiche. Hochsignifikant unterschieden sich jedoch nur die *C. violaceus*-Populationen an den Fangstellen 3, 5 und 6 ($p<0{,}001$, Länge und Gewicht der Männchen). Bei *C. problematicus* konnten keine hochsignifikanten Unterschiede bei beiden Parametern gefunden werden. An den Fangstellen 4 und 5 reichte die Anzahl der männlichen Individuen nicht für einen statistischen Test aus.

3.4. Gewichtsverlauf der Populationen

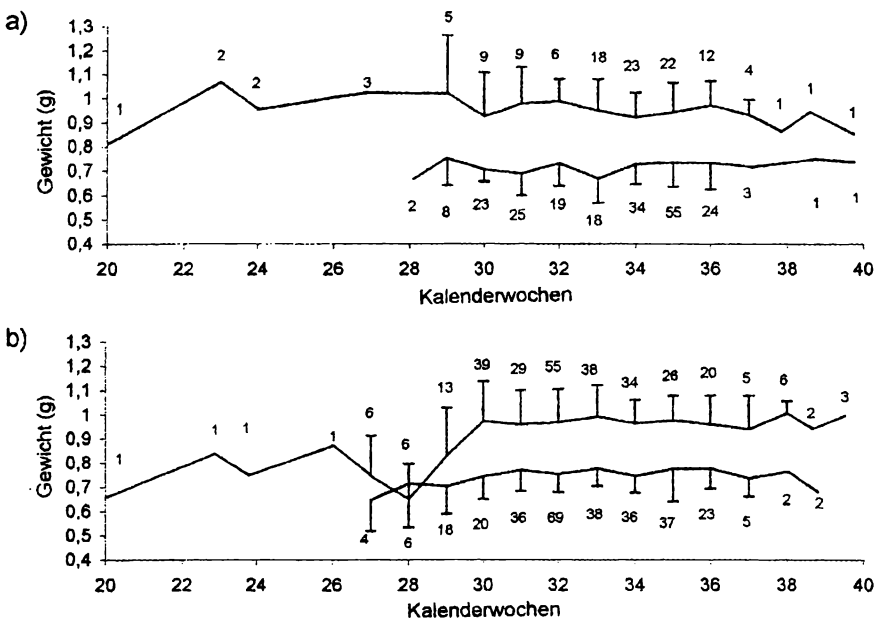


Abb. 5: Der Gewichtsverlauf von *C. violaceus* an den Fangstellen a) 1-3 und b) 4-6. Dargestellt sind Mittelwerte und Standard Abweichung. Die Anzahl der Individuen ist ober- bzw. unterhalb der Kurven angegeben. Obere Kurve: Weibchen, untere Kurve: Männchen.

Die saisonalen Gewichtsverläufe von männlichen und weiblichen Individuen von *C. violaceus* mit (Fangstellen 4-6) und ohne (Fangstellen 1-3) potentielle

Konkurrenten zeigten nach der 30. Kalenderwoche keine unterschiedlichen Trends bezüglich des Verlaufs der Mittelwerte und der Intervallgröße beider Kurven (Abb. 5). Zwischen der 28. und der 30. Kalenderwoche nahmen die Mittelwerte der Weibchen an den Fangstellen 4-6 um ungefähr 50% zu. In diesem Zeitraum wurden an den Fangstellen 1-3 zu wenige Individuen gefangen, um diese Zunahme mit verläßlichen Mittelwerten zu dokumentieren. Die Ergebnisse für *C. problematicus* waren ähnlich, werden jedoch aufgrund der geringen Individuenzahl nicht dargestellt.

Diskussion

Die geringen Unterschiede in den Körperlängen der Populationen ergaben keinen Hinweis auf das Vorliegen einer Nahrungskonkurrenz im Larvenstadium der 4 Arten oder einer Merkmalsverschiebung bei *C. violaceus* und *C. problematicus* durch eine Konkurrenzsituation mit *C. hortensis* und *C. glabratus*.

Das zunehmende Körpergewicht der *C. violaceus*-Weibchen zwischen der 28. und 30. Kalenderwoche ist ein Hinweis auf die beginnende Oogenese, und die Entwicklung der Gewichtsdifferenz beider Kurven (Männchen und Weibchen) kann als Maß für die Eiproduktion gesehen werden (vgl. Lenski 1982b, van Dijk 1986, Juliano 1986) (Abb. 5). Der Gewichtsverlauf als ein Anzeichen für die Ernährungssituation und das Ausmaß der Oogenese zeigte keine wesentlichen Unterschiede der Populationen mit (Fangstellen 4-6) und ohne (Fangstellen 1-3) potentielle Konkurrenten. Offensichtlich ist die Menge der aufgenommenen Nahrung bei den *C. violaceus*- und *C. problematicus*-Popu- lationen der unterschiedlichen Sympatriesituationen mit den potentiellen Konkurrenten ähnlich groß. Die Aktivitätsparameter zeigen jedoch einen gemeinsamen Trend, der darauf hindeutet, daß Konkurrenz vorkommen kann: (1) Die höhere Aktivität der *C. violaceus*- und *C. problematicus*-Weibchen an den Fangstellen 4-6 kann als eine geringere Nahrungsverfügbarkeit in Anwesenheit von *C. hortensis* und *C. glabratus* interpretiert werden. Diese wird vielleicht durch eine erhöhte Aktivität der Weibchen kompensiert, da diese viel Nahrung für die Oogenese benötigen (vgl. Baars 1979, Chiverton 1984). Auf diesem Wege könnte die betroffene Art die Konkurrenzeffekte durch verstärkte Aktivität ausgleichen. (2) Die große Anzahl von frühaktiven Tieren von *C. violaceus* und *C. problematicus,* die vor der 34. Kalenderwoche gefangen wurden, ließ sich nur in Anwesenheit der potentiellen Konkurrenten feststellen (Fangstellen 4-6), während die Individuen dieser potentiellen Konkurrenzarten überwiegend nach diesem Zeitpunkt nachgewiesen wurden (z. B. *C. hortensis*: 72%, Abb. 2). Diese hochsignifikante Verschiebung der Aktivität von *C. violaceus* und *C. problematicus* an den Fangstellen 4-6 in Zeiten einer geringeren Aktivität von *C. hortensis* und *C. glabratus* gibt Hinweise auf eine Konkurrenzvermeidung (vgl. Günther & Aßmann 2000).

Wie in Kap. 2 ausgeführt wurde bieten alle 6 Fangstellen überwiegend gleiche Rahmenbedingungen: alte, bodensaure Buchenwälder, geringe Entfernungen der Fangstellen zueinander (nahezu identischer Witterungsverlauf, vgl. GÜNTHER 1998). Daß historische und nicht ökologische Faktoren für das Fehlen von *C. hortensis* und *C. glabratus* an den Fangstellen 1-3 verantwortlich sind, deutet die beginnende Etablierung der *C. glabratus*-Population an Fangstelle 1 an. Nachdem dort 1994 und 1995 einige markierte Individuen dieser Art für enclosure-Versuche ausgebracht wurden, konnten in den Folgejahren regelmäßig unmarkierte Individuen von *C. glabratus* festgestellt werden, was eine erfolgreiche Reproduktion dokumentiert (vgl. Tab. 1, AßMANN & GÜNTHER 2000).

Nach RIJNSDORP (1980) und DEN BOER & DEN BOER-DANNJE (1990) reproduziert *C. problematicus* in den Niederlanden ab Mitte August, was eine Oogenese vor der 34. Kalenderwoche unwahrscheinlich macht. Diese Art konnte in der Lüneburger Heide nur in geringem Umfang gefangen werden, so daß nur wenige Informationen über den Gewichtsverlauf und damit über die Oogenese vorliegen. Die Weibchen von *C. violaceus* erreichten an den Fangstellen 4-6 ihr maximales Gewicht bereits in der 30. Kalenderwoche, womit die Oogenese - als ein sehr sensibles Stadium in Bezug auf Konkurrenz - weit vor der 34. Kalenderwoche einsetzte. Damit ist der Hinweis auf eine Konkurrenzvermeidung bei *C. violaceus* wahrscheinlicher als bei *C. problematicus*.

Bei den meisten Carabiden ist die Steuerung der Phänologie und damit der Oogenese ein komplexer Vorgang, der durch kritische Photoperioden induziert wird (vgl. THIELE 1977). Es gibt Hinweise, daß verschiedene geographische Regionen unterschiedliche Phänologien der Populationen einer Art zur Folge haben können. *C. glabratus* zeigt in Nordengland im Norden des Pennines-Gebirges eine völlig andere Jahresperiodik als im norddeutschen Tiefland. HOUSTON (1981) beschreibt ihn dort als Frühjahrs- bzw. Frühsommerbrüter ohne überwinternde Larven, was im Gegensatz zu den Verhältnissen im norddeutschen Tiefland steht, wo sich die Art eindeutig im Sommer reproduziert und überwinternde Larven aufweist (LARSSON 1939, vorliegende Untersuchung). Ebenfalls unterschiedliche Aktivitätsphänologien conspezifischer Populationen fanden HEMMER & TERLUTTER (1987) bei *Carabus auronitens*, der in montanen Lagen des Sauerlandes erst Mitte Mai bis Ende August reproduziert, wogegen eine etwa 100 km entfernte Flachlandpopulation bei Münster 2 deutlich getrennte Aktivitätsperioden und somit auch andere kritische Photoperiodenwerte aufweist, da sie hier bereits im Frühjahr reproduziert (ALTHOFF et al. 1992). In einem Translokations-Experiment untersuchten SCHWÖPPE et al. (1998) die Populationsbiologie von Tieren aus einer solchen montanen Lage in Tiefland-enclosures. Auch unter den zu ihrer Herkunftsregion abweichenden Umweltbedingungen zeigten die Käfer (in der Parental- und in den Filialgenerationen) das für montane Populationen charakteristische Muster der Aktivität und Oogenese. Dies spricht dafür, daß die Photoperiodik genetisch kontrolliert und nicht

modifikatorisch von der Umwelt gesteuert wird (vgl. MAYNARD SMITH 1998). Allelische Variabilität an Genen, die Phänologie bzw. Reproduktionszeit steuern, ist eine wesentliche Voraussetzung für eine schnelle Reaktionsfähigkeit der Populationen auf sich verändernde Umweltbedingungen. Für die Populationen von *C. violaceus* könnte man eine gerichtete Selektion annehmen, die eine Vorverlegung der Aktivität zur Folge hat.

5. Literatur

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. Westf. Mus. Naturkde. 54 (4): 3-64.

AßMANN, T. & GÜNTHER, J.M. (2000): Ancient populations in ancient woodlands: genetic differentiation, variability, and power of dispersal of *Carabus glabratus* (Coleoptera, Carabidae) in north-western Germany. In: BRANDMAYR, P., CASALE, A., LÖVEI, G.L. & VIGNA TAGLIANTI, A. (eds.): Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles. Sofia, Moscow (Pensoft Publishers) (submitted): 193-202.

BAARS, M.A. (1979): Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. Oecologia 41: 25-46.

CHIVERTON, P.A. (1984): Pitfall-trap catches of the carabid beetle *Pterostichus melanarius*, in ralation to gut contents and prey densities, in insecticide treated and untreated spring barley. Entomol. Exp. Appl. 36: 23-30.

DEN BOER, P.J. (1982): On the stability of animal populations, or how to survive in a heterogeneous and changeable world? In: MOSSAKOWSKI, D. & ROTH, G. (eds.): Environmental Adaption and Evolution. Gustav Fischer, Stuttgart, New York. 211-231.

DEN BOER, P.J. (1991): Seeing trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? Oecologia 86: 484-491.

DEN BOER, P.J. & DEN BOER-DAANJE, W. (1990): On life history tactics in carabid beetles. Are there only spring and autumn breeders? In: STORK, N.E. (ed.): The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Intercept, Andover, Hampshire. 247-258.

DEN BOER, P.J. & REDDINGIUS, J. (1996): Regulation and stabilization paradigms in population ecology. Chapman & Hall, London a.o.

GÜNTHER, J.M. (1998): Populationsökologische Parameter bei *Carabus*-Arten (Coleoptera: Carabidae) mit Winterlarven in alten Wäldern des Naturschutzgebietes "Lüneburger Heide" (Niedersachsen). Diplom-Arbeit, Universität Osnabrück (unveröff.).

GÜNTHER, J.M. & AßMANN, T. (2000): Competition in the woodland? Phenology, body mass and body length of coexisting *Carabus* species - preliminary results (Coleoptera, Carabidae). In: BRANDMAYR, P., CASALE, A., LÖVEI, G.L. & VIGNA

TAGLIANTI, A. (eds.): Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles. Sofia, Moscow (Pensoft Publishers): 181-191.

HEMMER, J. & TERLUTTER, H. (1987): Die Carabidenfauna der hochmontanen Lagen des Rothaargebirges: Untersuchungen zur Habitatbindung und Jahresperiodizität. Decheniana 140: 87-93.

HOUSTON, W.W.K. (1981): The life cycles and age of *Carabus glabratus* Paykull and *Carabus problematicus* Herbst (Col.: Carabidae) on moorland in northern England. Ecol. Entomol. 6: 263-271.

JULIANO, S.A. (1986): Food limitation of reproduction and survival for populations of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). Ecology 67 (4): 1036-1045.

Krebs, C.J. (1994): Ecology. Harper Collins College Publishers, New York.

Larsson, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. Entomologiske Meddelelser 20: 277-560.

LENSKI, R.E. (1982a): Effects of forest cutting on two *Carabus* species: evidence for competition for food. Ecology 63 (5): 1211-1217.

LENSKI, R.E: (1982b): The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the southern Appalachians. Ecol. Entom. 7: 385-390.

LENSKI, R.E. (1984): Food limitation and competition: a field experiment with two *Carabus* species. J. Anim. Ecol. 53: 203-216.

LINDROTH, C.H. (1945): Die fennoskandischen Carabidae. Spezieller Teil. - Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handl. S.B. 1: 1-709.

Lindroth, C.H. (1985): The carabidae (Coleoptera) of Fennoskandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica, Scand. Science Press, Leiden - Copenhagen, Vol. 15, part 1.

MAYNARD SMITH, J. (1998): Evolutionary genetics. Oxford University Press, Oxford a.o.

NIEMELÄ, J. (1993): Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): What have we learned? Oikos 66: 325-335.

REDDINGIUS, J. & DEN BOER, P.J. (1989): On the stabilisation of animal numbers. Problems of testing. 1. Power estimates and estimation errors. Oecologia 78: 1-8.

RIJNSDORP, A.D. (1980): Pattern of Movement in and Dispersial from a Dutch Forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). Oecologia 45: 274-281.

SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik. Springer, Berlin.

SCHWÖPPE, M., KREUELS, M. & WEBER, F. (1998): Zur Frage der historisch oder ökologisch bedingten Begrenzung des Vorkommens einer waldbewohnenden, ungeflügelten Carabidenart: Translokationsexperimente unter kontrollierten Bedingungen mit *Carabus auronitens* im Münsterland. Abh. Westf. Mus. Naturkde. 60 (1): 3-77.

THIELE, H.U. (1977): Carabid beetles in their environments. Springer, Berlin a.o.

VAN DIJK, Th.S. (1986): How to estimate the level of food availability in field populations of carabid beetles. In: DEN BOER, P.J., LUFF, M.L., MOSSAKOWSKI, D., & WEBER, F. (eds.): Carabid beetles, their adaptions and dynamics. Fischer, Stuttgart, New York.

VAN ZANT, T., POULSON, TH.L., & KANE, Th.S. (1978): Body size differences in carabid cave beetles. American Naturalist 112: 229-234.

Jens M. Günther
Dr. Thorsten Aßmann
Universität Osnabrück, FB Biologie/Chemie, Fachgebiet Ökologie
Barbarastr. 11
D 49069 Osnabrück

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 1999

Autor(en)/Author(s): Günther Jens

Artikel/Article: Konkurrenz im Wald? Populationsbiologische Untersuchungen an Carabus-Arten in der Lüneburger Heide (Coleoptera, Carabidae) 111-123