

Laufkäfer (Carabidae): verborgene Bewohner des Siebenmühlentals, Indikatoren evolutiver Prozesse und Leitorganismen der Biodiversität

DIRK-HENNER LANKENAU

Laufkäfer (Carabidae) eignen sich zur Beantwortung vieler biologischer Fragen. Sie sind besonders geeignet zum Studium ökophysiologischer Adaptationen, und sie sind damit gleichzeitig ausgezeichnete Leitorganismen der Biodiversität unterschiedlichster Lebensräume. Ihre nacheiszeitlichen, oft bodengebundenen Wanderbewegungen im paläarktischen Raum machen sie zu herausragenden Indikatoren geologisch kurzfristiger Evolutionsprozesse, während ihre Systematik interessante Aspekte langfristiger Evolutionsabläufe reflektiert. Im Rahmen des Tages der Artenvielfalt wurden zwischen April und Juni 56 Laufkäferarten im Raume Heidelberg registriert. Das in diesem Aufsatz behandelte Heidelberger Siebenmühlental (Odenwald) ist typisch für eine mitteleuropäische Mittelgebirgslandschaft. Sie wird geprägt durch montane Buchenwaldgesellschaften des Luzulo-Fagion Pflanzengesellschafts-Verbandes. Hier wurden 29 Carabiden Arten festgestellt. Mit insgesamt sechs Arten der Gattung *Carabus* und einer Art der Gattung *Cicindela* war dies für den Tag der Artenvielfalt 2000 der artenreichste Zensus für Groß-Carabiden in gesamt Deutschland.

Der Odenwald - ein altes Gebirge des Varisciums

Viele der alten Gebirge in Deutschland entstanden während der Variscischen Faltung, die im Unterdevon (Beginn vor 409 Mio. J.) einsetzte und im Karbon (vor 363 - 290 Mio. J.) ihren Höhepunkt erreichte. Damals wurden Abtragungsmengen aus dem ehemaligen Old-Red Kontinent (einst im heutigen Nordmeer gelegen) in einer langgestreckten Senkungszone (= Geosynklinale) abgelagert und anschließend zu einem hohen Gebirge aufgefaltet. Vergleichend halte man sich vor Augen, daß z. B. die Spitze des Mount Everest in fast 9000 m Höhe aus marinen Kalken aus der Karbonzeit besteht. Zum Variscischen Gebirge gehören das Rheinische Schiefergebirge, der Schwarzwald, die Vogesen, der Harz, das Erzgebirge, die Sudeten und der Odenwald zwischen Kraichgau und der Rhein-Main Ebene. Gneise und Granite gelten als Belegstücke der Variscischen Faltung. Der westliche Teil des Odenwaldes heißt deshalb auch kristalliner Odenwald. Der Raum Heidelberg und auch das Handschuhheimer Siebenmühlental sind durch eruptive Tuff-Gesteine

geprägt. Oft findet man Steine, bei denen große Kristalle als Einsprenglinge in einer feinkörnigen oder glasigen Grundmasse enthalten sind, dies ist magmatisches Porphyrgestein. Die Quellwässer, die im Odenwald im Raum Heidelberg entspringen, sind sauer und sehr mineralarm. Dies prägt u. a. das heutige Vorkommen von Vegetation und Fauna, und es ist ein wichtiger Lebensraum vieler Laufkäfer (Carabidae), von denen ich 29 Arten zwischen den Monaten April und Juni in und um das Siebenmühlental nachweisen konnte.

Nacheiszeitliche Wiederbesiedlung Nordeuropas

Vor 10 000 Jahren endete die Würm-Eiszeit. Sie hatte Mitteleuropa und damit auch das Gebiet des Odenwaldes in eine Tundren-Landschaft verwandelt. Die meisten Tier- und Pflanzenarten, die wir heute antreffen, gab es während der Eiszeit hier nicht. Sie gab es nur noch in eisfreien Gebieten, den „Massifs de refuge“, südlich der Alpen und der Pyrenäen. So waren z. B. alle Höhlentiere (Troglobionten) durch den Permafrost ausgestorben. Nach der Eiszeit konnten nur wasserbewohnende Höhlentiere aus dem Mittelmeerraum über das unterirdische Wasserlückensystem wieder nach Norden vordringen. Heute sind deshalb viele höhlenbewohnende Wassertiere auch im Odenwald anzutreffen, wie z. B. der Ruderfußkrebs *Graeteriella unisetiger*, der Höhlen-Flohkrebs *Niphargus tatrensis* oder die Schnecke *Bythiospeum acicula* in der Eberstadter Tropfsteinhöhle (DOBAT et al. 1998). Den landbewohnenden Troglobionten, von denen es in und südlich der Alpen und in Südfrankreich eine Anzahl Carabidenarten gibt, gelang die Rückkehr in unser Gebiet bis heute nicht. Flugfähige Tiere und Pflanzen, deren Samen über weite Distanzen fliegen können, zählten deshalb zu den Erstbesiedlern der sich erwärmenden Tundra. Bewohner der Tundra mußten hingegen vor der Wärme fliehen und dem Eis „folgen“. Tiere wie der Schneehase, das Schneehuhn, der Laufkäfer *Nebria rufescens* oder die Blütenpflanze *Dryas octopetala* folgten dem Eis in die Alpen und in die nördliche Arktis, starben aber in den wärmer werdenden Zonen aus. Dies wird boreo-alpine Disjunktion genannt. Der ehemalige Tundrenraum, also auch der Odenwald ist bis heute durch die Wiederbesiedlung südlicher Lebens-

gemeinschaften geprägt, die die Eiszeiten südlich der Alpen, und der Pyrenäen „überdauerten“.

Verbreitungsstrategien der wandernden Organismen sind verantwortlich für die Biodiversität in unserer heutigen Landschaft. Man darf sich aber nicht täuschen lassen: ganz so direkt reflektiert die heutige Biodiversität natürlich nicht ausschließlich die sukzessive Einwanderung aus Eiszeitrefugien in das heutige Odenwaldgebiet. Vielmehr gab es in Europa mehrere Veränderungen im Klima und den ökologischen Bedingungen. Jede Veränderung hat ihrerseits Spuren zurückgelassen, die bis heute in Flora und Fauna wiederzufinden sind (NIEHUES et al. 1996).

Ein Lebensraum für Laufkäfer: das Siebenmühlental und seine Buchenwald- gesellschaft.

Insgesamt wurden 56 Laufkäferarten im Raume Heidelberg registriert. 29 Arten traf ich im Siebenmühlental und Umgebung an. Dieses Odenwald-Areal ist durch Buchenwaldgesellschaften charakterisiert. Die vorgefundene Vegetationseinheit kann in Anlehnung an POTT (1992) wie folgt unterteilt werden.

Gruppe: Laubwald-Gesellschaften und Gebüsche.
Klasse: Querco-Fagetea Europäische Falllaubwälder
und Gebüsche
Ordnung: Fagitalia sylvaticae Buchen- und Edellaub-
mischwälder.
Verband: Luzulo-Fagion bodensaure Hainsimsen-Bu-
chenwälder.
Unterverband: Luzulo-Fagenion bodensaure, nährstoff-
arme Buchenwälder.

Die Luzulo-Fagenion Gesellschaft des Siebenmühlentals ist durch *Fagus sylvatica* (Buche) und *Luzula sylvatica* (Waldhainsimse) geprägt. Eingestreut wächst die Stechpalme - *Ilex aquifolium*. Sie zeigt in ihrer geographischen Verbreitung große Koinzidenz zum heutigen Areal von *Fagus sylvatica*. Als atlantisch-submediterranes Gehölz, das v. a. früh- und spätfrostgefährdet ist, benötigt *Ilex* auf dem europäischen Festland fast überall eine schützende Baumschicht. Aus diesem Grunde konnte sie sich nur im Schutze der Laubdächer großer Buchenbestände (Fagetum) nach Norden ausbreiten. *Ilex* ist damit eine Charakterart der postglazialen Wiederbesiedlung aus den eiszeitlichen Refugien - südlich der Alpen und Pyrenäen. *Ilex* und die Buche sind damit auch Begleiter der postglazialen Ausbreitung des Goldglänzenden Laufkäfers *Carabus auronitens* (TERLUTTER 1991), der ein Bewohner des Siebenmühlentals ist. Dieser Käfer ist wie *Ilex* ein postglazialer Rückwanderer auf weite Distanz. POTT (1992) studierte den multifunktionellen Wirkungskomplex bei der Ausbreitung von *Ilex* und dessen Einnischung in verschiedene Waldgesellschaften der

Quercetalia robori-petraeae sowie Fagitalia sylvaticae. *Fagus* und *Abies* haben seit jeher eine Schutzfunktion als Überhälter gehabt. Auf Silikatstandorten des Siebenmühlentals läßt sich *Ilex* dem Wuchsbereich von Quercion robori-petraeae und Luzulo-Fagenion-Gesellschaften zuordnen. Der westeuropäische Verband Ilici-Fagion wird als vikariierender (= stellvertretender) Parallelverband zum mitteleuropäischen Luzulo-Fagion oder Luzulo-Fagenion-Unterverband aufgefaßt. So sind auch die *Ilex*-reichen Buchenwälder der Bretagne und Normandie sowie des Baskenlandes, die das eiszeitliche Refugium von *Carabus auronitens* waren als Vikarianten des subatlantisch-subkontinentalen Fago-Quercetum anzusehen.

Laufkäfer (Carabidae)

Laufkäfer eignen sich zur Beantwortung vieler biologischer Fragen. Nur wenige Insekten-Familien übertreffen die Carabiden an Artenzahlen (40 000). Im Vergleich gibt es z. B. nur 3000 Taufliegenarten (Drosophilidae), wobei ca. 800 zu der Artenradiation Hawaiis gehören. Carabiden besitzen eine relativ uniforme Morphologie. Deshalb sind sie besonders geeignet zum Studium ökophysiologischer Adaptationen, die sie an unterschiedlichste Umwelt-Gefüge angepaßt haben (THIELE 1977). Auch die exakte Quantifizierung von Individuenzahlen (Abundanzen) und Populationsstärken ist möglich (ALTHOFF et al. 1992). Carabiden geben ebenfalls Einblicke in kurzfristige Evolutionsvorgänge, wie z. B. der Wiederbesiedlung Nordeuropas nach den Eiszeiten vor 10 000 Jahren (s. o.).

Besonders die nacheiszeitlichen Wanderbewegungen lassen sich an Carabiden besonders gut zurückverfolgen. Arten wie *Nebria rufescens*, *Pterostichus kokeili*, *Amara erratica* sind postglazial dem Eis gefolgt und kommen ausschließlich in der Arktis und in den Alpen vor. Andere Arten sind aus dem warmen Mittelmeerraum und aus dem Balkan in das Odenwaldgebiet zurückgewandert. Die ersten „Rückwanderer auf weite Distanz“ waren flugfähige Laufkäferarten, wie z. B. *Carabus granulatus*, der im Siebenmühlental nicht gefunden wurde, oder *Pterostichus angustatus* oder *Leistus rufomarginatus*, die im Siebenmühlental häufig vorkommen.

Nach 10 000 Jahren gliedern sich manche Carabiden-Arten häufig in Populationen mit langen Flügeln (makroptere) und solche ohne oder mit mehr oder weniger verkürzten Hinterflügeln (brachyptere). Bei einer Analyse der Flugverhältnisse in Abhängigkeit vom Verbreitungsgebiet konnte gezeigt werden, daß die Evolution von brachypteren Individuen durch Stabilität des Biotops, Arealbegrenzung und Separation der Standorte gefördert wird (Abwanderung flugfähiger Individuen - vgl. k-Strategie). An Arealgrenzen hingegen werden überwiegend makroptere Individuen

beobachtet, was auf eine gesteigerte Ausbreitungsfähigkeit (r-Strategie) hindeutet. Im Odenwald in stabilen Buchenwaldgebieten (auch im Siebenmühlental) finden wir häufig die flugunfähige Carabiden-Art *Pterostichus oblongopunctatus*. Diese Art verfügt in keiner ihrer Populationen mehr über makroptere Individuen und ist deshalb ein typischer k-Strategie. Die flugfähige Schwesterart, *Pterostichus angustatus*, besiedelt hingegen instabile und kurzlebige Lebensräume wie Waldlichtungen oder frische Kahlschläge. Flugunfähig sind auch die großen *Carabus*-Arten. Trotz ihrer Flügellosigkeit gelang ihnen eine weite postglaziale Ausbreitung nach Norden.

Der Goldglänzende Laufkäfer *Carabus auronitens*, der auch im Siebenmühlental vorkommt, besitzt eine Lebensstrategie, mit der dieser Art die Ausbreitung nach Norden bis ins westfälische Bergland (Teutoburger Wald, Wiehengebirge) gelang. In Skandinavien und den britischen Inseln fehlt *C. auronitens*. Seiner Schwesterart, *C. punctatoauratus*, hingegen gelang eine nördliche Ausbreitung überhaupt nicht. Sie ist heute lediglich endemisch in den Pyrenäen. F. Weber zeigte kürzlich unter Einsatz von Radiosendermarkierten Käfern, daß *C. auronitens* ein äußerst interessantes Wanderverhalten besitzt, welches seinen Ausbreitungserfolg erklären könnte: die Tiere sind strikt an Wälder gebunden (meist Fagetum). Sie jagen nachts und ersteigen dabei regelmäßig Bäume, von denen sie bei Dämmerung wieder heruntersteigen. Plötzlich kann ein einzelnes Tier sein Verhalten ändern. Es schlägt präzise eine Richtung ein und läuft kilometerweit unter steter Beibehaltung dieser Richtung. Nur ein Waldrand stoppt diese Aktivität. Das Konstanthalten einer individuellen Laufrichtung wird als "directed movement" bezeichnet. Es wurde intensiv an dem Laufkäfer *Carabus nemoralis* erforscht (HOCKMANN et al. 1992), der ebenfalls im Siebenmühlental lebt. Vielleicht besitzen die Pyrenäen Populationen von *Carabus punctatoauratus* diese Eigenschaften nicht, was ihre geringe Ausbreitungsfähigkeit nach der Eiszeit erklärt („Rückwanderer auf kurze Distanz“) (TERLUTTER 1991). Aber auch abiotische Umweltfaktoren üben wichtige Einflüsse auf den Lebenszyklus von *C. auronitens* aus: Mitte März beginnt die Frühjahrsaison, in der die Käfer aus ihren Winterquartieren erscheinen. Unterhalb von 6 °C sind sie nicht aktiv. Ab Mitte Mai muß das Wetter für ca. 14 Tage relativ günstig sein, denn hier liegt die Hauptreproduktionsphase. Schlechtwetterperioden in diesem Zeitfenster können sich katastrophal auf die Population auswirken. Mitte Juni begeben sich die Tiere in eine Sommerdormanz, die ohne Unterbrechung in einen Winterschlaf übergeht, während die Larven der Nachfolgegeneration im Sommer heranwachsen. Die Käfer werden mindestens dreieinhalb Jahre alt.

Diese Lebensstrategie ist der Hauptgrund, warum ich die Bestandsaufnahme der Carabiden Arten des

Siebenmühlentals über ein dreimonatiges Zeitintervall (April bis Juni) und nicht nur einen 24 Stundenzensus am Tage der Artenvielfalt durchführte! Tatsächlich schienen einige der *Carabus*-Arten schon wirklich am 3. Juni aufgrund des warmen Wetters in den Sommer/Winterschlaf gegangen zu sein, denn ich konnte sie trotz intensiver Bemühungen nicht wieder aufspüren. Andere Arten wie *C. intricatus*, *Carabus problematicus* und *Carabus ullrichi* waren noch aktiv.

Mitte August bis spätestens Ende September schlüpfen dann die Jungkäfer von *C. auronitens*, und sie sind dann bis zu ihrem Winterschlaf bis Ende Oktober aktiv. *C. punctatoauratus* ist möglicherweise noch weniger tolerant gegenüber ungünstigen Witterungsbedingungen als *C. auronitens*, weshalb diese Art postglazial nicht nach Norden vordringen konnte. Dieses Rückwanderverhalten ähnelt der Wiederbesiedlung Mitteleuropas durch die oben beschriebene Stechpalme (*Ilex*).

Als typische Laufkäferart ausgesprochen montaner Regionen, kommt *Molops elatus* im Siebenmühlental vor. Zusammen mit *Carabus auronitens* ist *Molops elatus* gleichzeitig auch typisch für Buchenwaldgesellschaften. *Molops piceus* hingegen ist nicht so ausgesprochen montan wie *M. elatus*. Auch *Pterostichus metallicus* ist ein Bewohner montaner bis sogar subalpiner Bergwälder. Im Siebenmühlental bewohnt diese Art höhere Fagetum Hänge, in denen auch der Feuersalamander und *Carabus intricatus* häufig vorkommen. Weitere montane Arten des Siebenmühlentals umfassen *Trichotichmus laevicollis*, *Harpalus quadripunctatus* sowie *Harpalus atratus*, wobei letztere Art am Auerstein zusammen mit *Carabus ullrichi* und *Carabus intricatus* vorkommt. Details können der folgenden annotierten Liste entnommen werden.

Annotierte Liste der Carabiden im Siebenmühlental und Heidelberg

Der Ort und das Datum des Erstfanges im Jahr 2000 sind in eckigen Klammern angezeigt. Alle nicht von einer eckigen Klammer begleiteten Arten kommen ebenfalls im Raum Heidelberg vor, wurden aber nicht im Siebenmühlental-Zensus angetroffen.

Ordnung Coleoptera - Käfer, Unterordnung Adephaga {synapomorphes Merkmal der monophyletischen Gruppe: Hinterhüften ragen über den Hinterrand des 1. (sichtbaren) Hinterleibssegments hinaus und sind fest mit der Hinterbrust verschmolzen.}
Geadephaga (Laufkäfer, Sandlaufkäfer); Familie Carabidae

U. Familie Cicindelidae - Sandlaufkäfer

Cicindela campestris (L. 1758) [04.05.2000, Siebenmühlental]

U. Familie Carabinae - Laufkäfer

Carabus coriaceus (L., 1758) [08.05.2000, Siebenmühlental] Charakterart der Buchenwaldgesellschaften.
Carabus auronitens (F., 1792) [02.04.2000, Siebenmühlental] meist im Fagetum.
Carabus intricatus (L. 1761) [06.05.2000, Siebenmühlental] thermophil, in Buchenwäldern.
Carabus problematicus (HBST., 1786) [04.05.2000, [Siebenmühlental]
Carabus nemoralis (MÜLL., 1764) [15.04.2000, Siebenmühlental]
Carabus ullrichi (GERM., 1824) [26.05.2000, Auerstein] Obst- und Weingärten, angrenzendes Luzulofagenion.

U. Familie Nebriinae

Nebria brevicollis (F., 1792) [04.04.2000, Siebenmühlental]
Leistus rufomarginatus (DUFTSCHMID, 1812) [06.05.2000, Siebenmühlental] besitzt interessante Fangkorb-Vorrichtung unter dem Kopf, an dem verbreiterte Mandibeln und Borsten- und Zahnstrukturen beteiligt sind. Hauptnahrung Collembolen (Springschwänze), deren Entkommen im Korb verhindert wird. Ist ein guter Flieger.
Leistus ferrugineus (L., 1758)

U. Familie Elaphrinae

Elaphrus riparius (L., 1758) Ufer schlammiger Gewässer, Auwälder.

U. Familie Notiophilinae

Notiophilus biguttatus (F., 1779)
Notiophilus palustris (DUFTSCH., 1812) offenes Gelände, feuchte Ackerränder, Lichtungen.
Notiophilus rufipes (CURT., 1829)

U. Familie Pterostichinae

Molops elatus (FABRICIUS, 1801) [01.05.2000, Siebenmühlental] niedere Gebirgslagen, typisch für Fagetum zusammen mit *Carabus auronitens*.
Molops piceus (Pz., 1793) [Maustalwiese, 07.05.2000] nicht so ausgesprochen montan wie *M. elatus*.
Pterostichus oblongopunctatus (F., 1787) [04.04.2000, Siebenmühlental] Schwesterart von *Pt. angustatus*. In stabilen Habitaten = k-Strategie.
Pterostichus angustatus (DUFTSCHMID, 1812) [25.05.2000, Auerstein, Steinbergw.] Schwesterart von *Pt. oblongopunctatus*. Neubesiedler von instabilen Habitaten, wie z. B. Rodungen = r-Strategie.
Pterostichus metallicus (F., 1792) [24.05.2000, Siebenmühlental] montane bis subalpine Bergwälder, meist im Fagetum.
Poecilus versicolor (STURM, 1824) [23.3.2000, Dossenheim, Mühlthal, Zimmerholztalweg]
Pterostichus pumilio (DEJEAN, 1828) montan bis subalpin.
Platynus assimilis (PAYK, 1790) [Siebenmühlental, 02.04.2000]
Platynus ruficornis (GOEZE, 1777) [24.05.2000, Sie-

benmühlental] Bachufer, Holarktis.

Abax parallelepipedus (PILL. & MITT., 1783) (=ater) (Vill.) [08.05.2000, Siebenmühlental] häufig, insbesondere feuchte Buchenwälder.

Abax parallelus (DUFT., 1812) [08.05.2000, Siebenmühlental]

Abax ovalis (DUFT., 1812) in feuchten Buchen- und Eichen-Buchen-Mischwäldern.

Calathus fuscipes (GOEZE, 1777) offenes Gelände, Trockenböden.

Stomis pumicatus (PANZER, 1796) Kulturbegleiter, lehmige Böden, Feldraine, Ufer.

U. Familie Harpalinae

Trichotichnus laevicollis (DUFT., 1812) [04.05.2000, Siebenmühlental] montane Art.

Harpalus quadripunctatus (DEJEAN 1829) [15.05.2000, Mausbachwiese] montane Waldgebiete RL.

Harpalus rufitarsis (DUFTSCHMIDT, 1812) [23.05.2000, Uni-Parkplatz, Neuenheimer Feld] thermophil.

Harpalus atratus (LATREILLE, 1804) [03.06.2000, Auerstein] zusammen mit *Carabus ullrichi*, montan.

Harpalus aeneus (F., 1775) (=affinis) eurytop, xerophil.

Harpalus latus (L., 1758) eurytop und häufig.

Ophonus rufibarbis (F., 1792) Felder, Ruderalflächen, Laubwälder.

U. Familie Bembidiinae

Asaphidion flavipes (L., 1761) [06.05.2000, Siebenmühlental] Bachnähe.

Bembidion (Peryphus) femoratum (STURM, 1825) [24.05.2000, Siebenmühlental] Bachufer.

Bembidion (Metallina) lampros? (HERBST, 1784) [24.05.2000, Siebenmühlental] Bachufer.

Porotachys bisulcatus (NICOLAI, 1822) Ebene, Vorgebirge, an Gewässern, Baummulm und bei Ameisen.

Bembidion dentellum (THUNBERG, 1787) ripicol, sonnenexponierte Stellen.

Bembidion articulatum (GYLLENH., 1810) Gewässerufer.

Bembidion lunulatum (FOURCROY, 1785) feuchte, lehmige oder tonige Stellen.

Tachyta nana (GYLLENHALL, 1810) sonnenexponierte Stellen, bevorzugt Koniferen, Jäger von Borkenkäfern.

Peryphus nitidulum (MARSH., 1802) montan.

U. Familie Zabrinae

Amara spreta (DEJEAN 1831) [15.05.2000, Mausbachwiese]

Amara aenea (DEGEER 1774) [25.05.2000, Mausbachwiese]

Amara eurynota (PANZER 1797) [01.06.2000, Siebenmühlental] mehrere Individuen an den Schoten-Früchten von *Alliaria petiolata* (Knoblauchsrauke) fressend.

Amara plebeja (GYLLH., 1810) trockene Felder, Wiesen, Waldränder.

Amara similata (GYLLH., 1810) trockene sandige Stellen, Äcker, Ödland.

U. Familie Anisodactylinae

Diachromus germanus (L. 1758) moderat trockene, oft schattige Wiesen, oft auf Getreidefeldern.

U. Familie Lebiinae

Lebia marginata (FOURCROY, 1785) selten, Süddeutschland, oft auf Kalkboden.

U. Familie Licinae

Badister meridionalis (PUEL, 1925) in offenem Gelände, oft nahe Gewässer.

U. Familie Dromiinae

Paradromius linearis (OLIVIER, 1795) xerophil und wärmeliebend, trockene Wiesen, Dünen.

Paranchus albipes (FABR., 1796) Flußbänke, lehmiger Sand, Kies in Ufernähe.

U. Familie Perigonini

Trechus quadristriatus (SCHRK., 1806) trockene Habitate.

Literatur

- ALTHOFF, G.-H., EWIG M., HEMMER J., HOCKMANN P., KLENNER M., NIEHUES F.-J., SCHULTE R. & WEBER F. (1992): Ergebnisse eines Zehn-Jahre-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland (Westf.) Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. 54. Jahrg., Heft 4: 3 - 64.
- DOBAT, K., EICHLER H., FRANKE H. W., FRITZ G. (1998): Die Eberstadter Tropfsteinhöhle im Neckar-Odenwald-Kreis Anhandlungen zur Karst- und Höhlenkunde. Reihe A, Speläologie, 12: 1 - 80.
- HOCKMANN, P., K. MENKE, P. SCHLOMBERG & F. WEBER (1992). Untersuchungen zum individuellen Verhalten (Orientierung und Aktivität) des Laufkäfers *Carabus nemoralis* im natürlichen Habitat Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. 54. Jahrg. Heft 4: 65 - 98.
- 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.
- POTT, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. Ulmer, Stuttgart.
- TERLUTTER, H. (1991): Morphometrische und elektrophoretische Untersuchungen an westfälischen und süd-französischen *Carabus auronitens*-Populationen (Col. Carabidae): Zum Problem der Eiszeitüberdauerung in Refugialgebieten und der nacheiszeitlichen Arealausweitung Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde. 53. Jahrg., Heft 3: 1 - 111.
- THIELE, H.-U. (1977): Carabid Beetles in Their Environments. Springer-Verlag, Heidelberg.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dirk-Henner Lankenau, Entwicklungsgenetik, Deutsches Krebsforschungszentrum, Im Neuenheimer Feld 280, D-69120 Heidelberg. E-Mail: d.lankenau@dkfz.de