

Biologie

Differenzierung an polymorphen Enzymloci – das
Resultat von Drift oder Selektion?
Freilanduntersuchungen an den Laufkäferarten
Carabus granulatus und *Carabus auronitens*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften im Fachbereich Biologie
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster

vorgelegt von

Britta Horstmann aus Bünde (Westf.)

- 2007 -

Dekan:	Prof. Dr. Norbert Sachser
Erster Gutachter:	Prof. Dr. Friedrich Weber
Zweiter Gutachter:	Prof. Dr. Norbert Sachser
Tag der mündlichen Prüfung(en):	24.01.2008
Tag der Promotion:	08.02.2008

Gewidmet

der Liebe
dem Mut
der Zuversicht
der Lebensfreude

von
Thomas
Tristan & Laurin

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung	1
2. Material und Methode	5
2.1. Freilanduntersuchungen an <i>Carabus granulatus</i>	
2.1.1. Verbreitung, Biologie und Genetik der Art	5
2.1.2. Untersuchungsgebiet Koepe	
2.1.2.1. Benennung der Fundstellen und Struktur des Gebietes	5
2.1.2.2. Geographische Lage und Vegetation	6
2.1.2.3. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm	7
2.1.2.4. Individuenanzahlen und Größe der besammelten Flächen	7
2.1.3. Freilandexperiment Rieselfelder	
2.1.3.1. Geographische Lage und Vegetation	9
2.1.3.2. Gehegeaufbau	9
2.1.3.3. Besetzung der Gehege und Herkunft der Tiere	10
2.1.3.4. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm	11
2.1.4. Weiter entfernte <i>Carabus granulatus</i> -Fundstellen	11
2.2. Freilanduntersuchungen an <i>Carabus auronitens</i>	
2.2.1. Verbreitung, Biologie und Genetik der Art	13
2.2.2. Das Untersuchungsgebiet „Forst Tinnen“	
2.2.2.1. Geographische Lage, Vegetation und Boden	13
2.2.2.2. Gehegeaufbau	14
2.2.2.3. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm	14
2.3. Laborarbeiten	
2.3.1. Transport der Tiere, individuelle Markierung und Gewichtsbestimmung, Protokollführung sowie Bestimmung des Aushärtungsgrades	14
2.3.2. Haltung von Tieren im Labor	16
2.3.3. Elektrophoresen	
2.3.3.1. Die untersuchten Enzyme	
2.3.3.1.1. Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI)	17
2.3.3.1.2. Hämolymp-esterase	19
2.3.3.2. Hämolympabnahme, Aufbewahrung der Proben	20
2.3.3.3. Herstellung der Gele	20
2.3.3.4. Durchführung der Elektrophoresen und Anfärbung der Enzymbanden	20
2.3.3.5. Auswertung der Elektrophoresen, Aufbewahrung und Dokumentation	21
2.4. Statische Tests	23
3. Ergebnisse	
3.1. Untersuchungen zum GPI-Polymorphismus bei <i>Carabus granulatus</i> in Westfalen	33
3.1.1. Alloenzymvarianten an den einzelnen Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe	33
3.1.2. Räumliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres im Wald Koepe	36
3.1.3. Zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren im Wald Koepe	38
3.1.4. Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilung der Allelhäufigkeiten	42
3.1.5. Vergleich der Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe mit weiteren Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und mit weiter entfernten Fundstellen	44
3.1.6. Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und Inzuchtkoeffizient	50
3.1.7. F_{ST} -Werte	53
3.1.8. Clusteranalyse	57
3.1.9. Kleinräumige, zeitlich instabile Differenzierungen im Wald Koepe	68
3.1.10. Zusammenfassung der populationsgenetischen Befunde zum GPI-Polymorphismus bei <i>Carabus granulatus</i> in Westfalen	71

3.2. Experimentelle Analyse des Verhaltens verschiedener Gpi-Genotypen in Gehegepopulationen von <i>Carabus granulatus</i>	73
3.2.1. Fragestellungen	73
3.2.2. Individuenanzahlen und Genpools	74
3.2.3. Intrasaisonale Analyse	
3.2.3.1. Anmerkungen zur Zusammenfassung der einzelnen Gruppen	78
3.2.3.2. Gesamtzahl der Fänge und individuell Fanghäufigkeiten	79
3.2.3.3. Saisonalität	93
3.2.3.4. Diurnale Aktivitätsverteilung: Anteile von Tag- und Nachtfängen	106
3.2.3.5. Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität	119
3.2.3.6. Körpergewichte	131
3.2.4. Intersaisonale Analyse: Reproduktions- und Überlebensraten	142
3.2.5. Zusammenfassung der Ergebnisse des Gehegeexperimentes im Untersuchungsgebiet Rieselfelder	146
3.3. Untersuchungen zum Esterase-Polymorphismus an einer Gehegepopulation von <i>Carabus auronitens</i>	149
3.3.1. Genotypen und Allelfrequenzen 1995 – 1999	150
3.3.1.1. Hardy-Weinberg-Gleichgewicht	156
3.3.1.2. Genotypenhäufigkeiten in den Jungtierbeständen	159
3.3.1.3. Jung- und Alttiere in den Frühjahrssaisons	159
3.3.2. Analyse des altersabhängigen Überlebens	162
3.3.3. Analyse der Körperlängen und des Körpergewichtes	170
3.3.4. Test auf genetisch bedingte Unterschiede im Verhalten und in der Saisonalität	177
3.3.4.1. Kumulative Erst- und Letztfangkurven	179
3.3.4.2. Häufigkeitsverteilung von Erst- und Letztfängen	186
3.3.4.3. Die mittlere Dauer der individuellen Saison	186
3.3.4.4. Fangraten	188
3.3.4.5. Genotypenhäufigkeiten an einzelnen Fangtagen	196
3.3.4.6. Temperaturabhängigkeit der Fangrate	201
3.3.5. Zusammenfassung der Ergebnisse zum Esterase-Polymorphismus bei <i>Carabus auronitens</i> im Forst Tinnen	211
4. Diskussion	213
4.1. Methodenkritik	
4.1.1. Entnahme von Tieren aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss auf die nachfolgend gemessenen Allelfrequenzen	213
4.1.2. Geringe Überlebensraten der Gehegepopulationen im Untersuchungsgebiet Rieselfelder	216
4.1.3. Auswertung und Analyse von Allozymdaten	219
4.2. Allozympolymorphismen: genetische Differenzierung durch Drift oder Selektion?	221
4.2.1. Der GPI-Polymorphismus von <i>Carabus granulatus</i> im Kontext von Drift und Selektion	221
4.2.2. Der Esterase-Polymorphismus von <i>Carabus auronitens</i> im Kontext von Drift und Selektion	235
4.3. Ein Populationsmodell für <i>Carabus granulatus</i> : „chaotic genetic patchiness“	239
5. Zusammenfassung	245
6. Summary	247
7. Literaturverzeichnis	249
Anhang	
Lebenslauf	
Danksagung	

TABELLENVERZEICHNIS

Tab.1:	Geographische Lage und Vegetation der Fundstellen und Untersuchungsgebiete	7
Tab.2:	Entfernungen zwischen den Fundstellen und Untersuchungsgebieten von <i>Carabus granulatus</i> (Wald Koepe, Untersuchungsgebiet Koepe und weiter entfernte Fundstellen)	8
Tab.3:	Individuenanzahlen der <i>Carabus granulatus</i> -Aufsammlungen	8
Tab.4:	Herkunft und Anzahl der in Gehege A und B im Untersuchungsgebiet Rieselfelder eingesetzten <i>Carabus granulatus</i> -Individuen	10
Tab.5:	Absolute Anzahl der nachgewiesenen Allele im Untersuchungsgebiet Koepe	34
Tab.6:	Allelfrequenzen in den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe	35
Tab.7:	Vergleich der Allelhäufigkeiten von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr im Untersuchungsgebiet Koepe	37
Tab.8:	Vergleich der Allelhäufigkeiten an denselben Fundstellen in verschiedenen Jahren im Untersuchungsgebiet Koepe	39
Tab.9:	Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilung der Allelhäufigkeiten	43
Tab.10:	Vergleich der Allelhäufigkeiten im Untersuchungsgebiet Koepe mit den weiter entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder	47
Tab.11:	Test auf Vorliegen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes im Untersuchungsgebiet Koepe und in den weiter entfernten Fundstellen	51
Tab.12:	F_{ST} -Werte für Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und für die weiter entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder	55
Tab.13:	Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten der Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe und der weiter entfernten Aufsammlungen	60
Tab.14:	Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten für die Aufsammlungen aus dem Wald Koepe und für die nah benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers	61
Tab.15:	Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (Allele 0,93 und 0,94 unterschieden)	62
Tab.16:	Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst)	63
Tab.17:	Überprüfung kleinräumiger Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe	70
Tab.18:	Allelbestand im Genpool der Gehegepopulationen A und B in den Jahren 1997 und 1998 sowie im Genpool der autochthonen Population im Jahr 1998	75
Tab.19:	Autochthone Population in den Rieselfeldern: Fänge im Jahr 1998	76
Tab.20:	Vergleich der Allelhäufigkeiten in der autochthonen Population mit denen der Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998	77
Tab.21:	Übersicht über die Individuenanzahlen, die Anzahl der Fänge und die Anzahl der Fangintervalle im Untersuchungsgebiet Rieselfelder in den Jahren 1997 und 1998	80
Tab.22:	Individuelle und mittlere Fanghäufigkeiten im Jahr 1997, Rieselfelder	82
Tab.23:	Individuelle und mittlere Fanghäufigkeiten im Jahr 1998, Rieselfelder	83

Tab.24: Vergleich der Allelhäufigkeiten der nach dem Aussetzen nicht bzw. mindestens einmal wiedergefangenen Tiere der Gehegebestände A und B	84
Tab.25: Vergleich der Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fänge in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998	84
Tab.26: Vergleich der Fanghäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998	86
Tab.27: Vergleich der Allelhäufigkeiten bei homo- und heterozygoten Tieren	86
Tab.28: Vergleich der Allelhäufigkeiten über- und unterdurchschnittlich häufig gefangener Individuen, Gehegebestände A und B, 1997 und 1998	87
Tab.29: Regression der absoluten individuellen Fanghäufigkeit auf die Laufweite der GPI-Allozyme	91
Tab.30: Kumulierte Anzahl von Erst- und Letztfängen, 1997	95
Tab.31: Kumulierte Anzahl von Erst- und Letztfängen, 1998	96
Tab.32: Qualitativer Vergleich der Ergebnisse zur individuellen Fangrate und zur Länge der individuellen Saison	101
Tab.33: Die Allelausstattung der Individuen und die Länge der individuellen Saison in Tagen: Vergleich der Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998	104
Tab.34: Absolute Anzahl und relativer Anteil der tagsüber und während der Nacht gefangenen Tiere in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998	107
Tab.35: Vergleich beobachteter und erwarteter Anzahl heterozygoter Weibchen sowie Männchen in Tag- und Nachtfängen	110
Tab.36: Vergleich der Fangwahrscheinlichkeit homo- und heterozygoter Tiere in Tag- und Nachtfängen im Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998	111
Tab.37: Vergleich der Allelfrequenzen von Weibchen und Männchen in den Tag- und Nachtfängen im Jahr 1998 in Gehege B	113
Tab.38: Allelhäufigkeitsunterschiede in den Tag- und Nachtfängen: Chi-Quadrat-Zerlegung	116
Tab.39: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Fangzahlen	120
Tab.40: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalysen	121
Tab.41: Vergleich der beobachteten und erwarteten Fangzahlen homo- und heterozygoter Tiere (Weibchen und Männchen zusammengefasst) in Fangintervallen, die sich bezüglich der mittleren Temperatur unterscheiden; Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998	127
Tab.42: Vergleich der absoluten Allelhäufigkeiten der gefangenen Tiere in Fangintervallen, die sich bezüglich der mittleren Temperatur unterscheiden; Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998	129
Tab.43: Mittlere Körpergewichte der Tiere der Gehege A und B im Jahr 1998	132
Tab.44: Statistischer Vergleich der mittleren Körpergewichte der Tiere in den Gehegen A und B (t-Test)	133
Tab.45: Mittlere Körpergewichte homo- und heterozygoter Tiere im Gehegebestand A im Jahr 1998	134
Tab.46: Körpergewichte in Gehege A und B: allelbasierte Analyse (Statistik ANOVA)	136

Tab.47:	Körpergewichte und Laufweite der Allozyme im Gel: Daten der Regressionsanalysen bezüglich der Weibchen im ersten und zweiten Saison-Zeitabschnitt	139
Tab.48:	Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte der Tiere der autochthonen Population mit den Gehegetieren A und B, Rieselfelder 1998	141
Tab.49:	Jungtiere in den Gehegen A und B im Jahr 1998	143
Tab.50:	Häufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Alt- und Jungtierbestand 1998	143
Tab.51:	Vergleich der absoluten Allelhäufigkeiten und der Allelfrequenzen der adulten und jungen Tiere im Gehegebestand A und B im Jahr 1998	144
Tab.52:	Generationentabelle vom Herbst 1993 bis zum Frühjahr 1999 für <i>Carabus auronitens</i> im Neuen Gehege, Forst Tinnen	151
Tab.53:	Anzahl, Alter und Genotypen der saison-inaktiven Tiere in den Frühjahren 1995 und 1996 im Neuen Gehege, Forst Tinnen	153
Tab.54:	Genotypen- und Allelfrequenzen von Frühjahr 1995 bis Frühjahr 1999 im Neuen Gehege, Forst Tinnen	153
Tab.55:	Test auf Unterschiede der Allel- und Genotypenhäufigkeiten zwischen den Beständen der Frühjahrssaisons 1995 – 1999 und der Herbstsaisons 1995 – 1998	154
Tab.56:	Vergleich der beobachteten und nach Hardy-Weinberg erwarteten Genotypenhäufigkeiten der Weibchen	156
Tab.57:	Beobachtete und nach Hardy-Weinberg erwartete Genotypenhäufigkeiten der Weibchen, getrennt für die einzelnen Jahrgänge der Aktivitätssaisons F 95 – F 99	157
Tab.58:	Allelhäufigkeiten am Esterase-Locus bei Weibchen und Männchen	158
Tab.59:	Vergleich der Allel- bzw. Genotypenhäufigkeiten von markierten und unmarkierten Jungtieren in den Frühjahren 96, 98 und 99	160
Tab.60.:	Vergleich der Allel- und Genotypenhäufigkeiten von Jung- und Alttieren in den Frühjahrssaisons 1995 – 1999	161
Tab.61:	Veränderung der Genotypenhäufigkeiten mit dem Lebensalter der Weibchen	164
Tab.62:	Veränderung der Allelhäufigkeiten mit dem Lebensalter der Weibchen	165
Tab.63:	Veränderung der Genotypenhäufigkeiten mit dem Lebensalter der Männchen	166
Tab.64:	Vergleich der mittleren, individuellen Körperlängen der Jungtiere der Jahrgänge 1994, 1995, 1997 und 1998	172
Tab.65:	Genotypenbasierter Vergleich der mittleren Körperlängen der Jungtiere aus verschiedenen Schlupfsaisons	173
Tab.66:	Mittlere individuelle Körperlängen der 1995 – 1999 aktiven Tiere (1995 und 1999: Gesamtbestand; 1998: Jungtiere) getrennt nach Genotyp und Geschlecht	174
Tab.67:	Mittlere, individuelle Körpergewichte getrennt nach Geschlecht, Genotyp und Monat im Frühjahr 1998: Jungtiere	175
Tab.68:	Mittlere individuelle Körpergewichte getrennt nach Geschlecht, Genotyp und Monat im Frühjahr 1999: Gesamtbestand	175
Tab.69:	Statistischer Vergleich der mittleren individuellen Körpergewichte in den Aktivitätssaisons 1998 (Jungtiere) und 1998 (Gesamtbestand)	176

Tab.70:	Absolute Anzahl der Erst- und Letztfänge der Jungtiere im Frühjahr 1998	178
Tab.71:	Absolute Anzahl der Erst- und Letztfänge im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)	179
Tab.72:	Kumulative Erst- und Letztfangdaten im Frühjahr 1998: Genotypen der Jungtiere	181
Tab.73:	Kumulative Erst- und Letztfangdaten sortiert nach Genotypen im Frühjahr 1999	182
Tab.74:	Vergleich der absoluten Häufigkeitsverteilungen von Erst- und Letztfängen in den Frühjahren 1995, 1998 und 1999	187
Tab.75:	Durchschnittlicher Abstand zwischen Erst- und Letztfang in Tagen	187
Tab.76:	Beobachtete und erwartete Anzahl von Fängen der Genotypen in den Frühjahren 1998 und 1999	190
Tab.77:	Durchschnittliche individuelle Fanghäufigkeiten in den Frühjahren 1998 und 1999	191
Tab.78:	Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Fänge im Frühjahr 1998 (Jungtiere)	192
Tab.79:	Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Fänge im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)	192
Tab.80:	Häufigkeitsverteilungen der Anzahl der individuellen Fänge: statistischer Test auf Unterschiede	193
Tab.81:	Genotypen- und Allelfrequenzen in Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998: Jungtiere	197
Tab.82:	Genotypen- und Allelfrequenzen in Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1999: Gesamtbestand	197
Tab.83:	Beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten in den Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998: Weibchen (Jungtiere)	198
Tab.84:	Beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten in den Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998: Männchen (Jungtiere)	199
Tab.85:	Beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten in den Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)	200
Tab.86:	Temperaturen und Fangzahlen nach Genotypen getrennt an den einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998 (Jungtiere)	203
Tab.87:	Temperaturen und Fangzahlen nach Genotypen getrennt an den einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)	204
Tab.88:	Temperaturabhängigkeit der Fangrate in den Jahren 1998 und 1999: Ergebnis der Regressionsanalysen	204
Tab.89:	Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Statistische Überprüfung der Regressionskoeffizienten auf Unterschiede zwischen den Genotypen	205
Tab.90:	Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen mit Tierentnahmen im Untersuchungsgebiet Koepe	214
Tab.91:	Räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede im Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss durch Tierentnahmen	215
Tab.92:	Zeitliche Allelhäufigkeitsunterschiede im Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss durch Tierentnahmen	216

Tab.93: Klassifikation von Allozym polymorphismen	226
Tab.94: Allozymanzahlen am Gpi-Locus bei Carabidenarten	227
Tab.95: Allelhäufigkeiten am Gpi-Locus in westfälischen Aufsammlungen von <i>Carabus granulatus</i>	228
Tab.96: F_{ST} -Werte verschiedener Arten unter besonderer Berücksichtigung von Carabiden, von GPI als untersuchtem Marker sowie von kleinräumigen Differenzierungen	231

ABBILDUNGSVERZEICHNIS

Abb.1:	Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe	6
Abb.2:	Untersuchungsgebiet Rieselfelder	9
Abb.3:	Fundstelle Urenberg	11
Abb.4:	Fundstelle Wolbecker Tiergarten	12
Abb.5:	Untersuchungsgebiet Forst Tinnen	13
Abb.6:	Elektropherogramm des Enzyms GPI bei <i>Carabus granulatus</i>	18
Abb.7:	Durchschnittliche Gpi-Allelfrequenzen, berechnet aus den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe, Landwehr, Wiemers)	19
Abb.8:	Elektropherogramm des Enzyms Hämolymphesterase bei <i>Carabus auronitens</i>	19
Abb.9:	Die mittleren 95%-Vertrauensbereiche zweier Regressionsgeraden	29
Abb.10:	Unterschiede der Allelfrequenzen und Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Aufsammlungen Wald Koepe	41
Abb.11:	Unterschiede der Allelfrequenzen und Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Aufsammlungen Untersuchungsgebiet Koepe	49
Abb.12:	F_{ST} -Werte und geographische Distanz	56
Abb.13:	Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und der weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder und Wolbecker Tiergarten	64
Abb.14:	Clusteranalyse der Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers	65
Abb.15:	Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe: Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst	66
Abb.16:	Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe: Allele 0,93 und 0,94 unterschieden	67
Abb.17:	Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998	88
Abb.18:	Vergleich der Allelfrequenzen im Bestand mit den Allelfrequenzen in den Fängen: 1997	89
Abb.19:	Vergleich der Allelfrequenzen im Bestand mit den Allelfrequenzen in den Fängen: 1998	90
Abb.20:	Vergleich der relativen individuellen Fanghäufigkeit mit den Laufweiten der GPI-Allozyme im Gel (alle Individuen zusammengefasst)	92
Abb.21:	Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Weibchen beider Gehegebestände im Jahr 1997	98
Abb.22:	Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Männchen beider Gehegebestände im Jahr 1997	98
Abb.23:	Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Weibchen beider Gehegebestände im Jahr 1998	99
Abb.24:	Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Männchen beider Gehegebestände im Jahr 1998	99

Abb.25: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998	100
Abb.26: Vergleich der Länge der individuellen Saison von homo- und heterozygoten Tieren in den Jahren 1997 und 1988 in Gehege A	102
Abb.27: Normierte, kumulative Erst- und Letzfangkurven homo- und heterozygoter Tiere	102
Abb.28: Vergleich der Länge der individuellen Saison mit den Laufweiten der GPI-Allozyme mittels Regressionsanalyse	105
Abb.29: Kumulative Erstfangkurve der Tiere der autochthonen Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder im Jahr 1998	106
Abb.30: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen im Jahr 1997 in den Gehegen A und B	108
Abb.31: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen im Jahr 1998 in den Gehegen A und B	109
Abb.32: Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen der tagsüber und nachts gefangener Individuen in den Gehegen A und B im Jahr 1997	114
Abb.33: Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen der tagsüber und nachts gefangener Individuen in den Gehegen A und B im Jahr 1998	115
Abb.34: Verhältnis von Tag- und Nachtfängen und die Laufweite der Allozyme im Gel	117
Abb.35: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen der autochthonen Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder im Jahr 1998	118
Abb.36: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalyse der Fangzahlen der Gehegebestände A und B im Jahr 1997	122
Abb.37: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalyse der Fangzahlen der Gehegebestände A und B im Jahr 1998	123
Abb.38: Ermittlung von relativ warmen und relativ kalten Fangintervallen im Jahr 1997 und 1998 im Untersuchungsgebiet Rieselfelder	125
Abb.39: Modellhafte Darstellung möglicher Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit homo- und heterozygoter Tiere in relativ warmen, relativ kalten und in Fangintervallen (Tage bzw. Nächte) mit durchschnittlicher Temperatur	126
Abb.40: Zusammenhang zwischen der Temperatur in den Fangintervallen und der individuellen GPI-Laufweite (Weibchen und Männchen zusammengefasst)	130
Abb.41: Körpergewicht und Laufweite der Allozyme im Gel	140
Abb.42: Genotypenfrequenzen der Bestände von <i>Carabus auronitens</i> im Frühjahr 1995 bis zum Frühjahr 1999 im Neuen Gehege im Forst Tinnen	155
Abb.43: Altersabhängiges Überleben der Genotypen der Weibchen	166
Abb.44: Altersabhängige Veränderung der Allelfrequenzen der Weibchen	167
Abb.45: Altersabhängiges Überleben der Genotypen der Männchen	167
Abb.46: Regressionsanalyse der altersabhängigen Veränderungen der Genotypen der Weibchen	168

Abb.47: Regressionsanalyse der altersabhängigen Veränderungen der Allelhäufigkeiten der Weibchen	169
Abb.48: Regressionsanalyse der altersabhängigen Veränderungen der Genotypen der Männchen	169
Abb.49: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven der Weibchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1995 (Gesamtbestand)	183
Abb.50: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven der Männchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1995 (Gesamtbestand)	183
Abb.51: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven der jungen Weibchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1998 (Jungtiere)	184
Abb.52: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven der jungen Männchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1998 (Jungtiere)	184
Abb.53: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven im Frühjahr 1999: Weibchen (Gesamtbestand)	185
Abb.54: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven im Frühjahr 1999: Männchen (Gesamtbestand)	185
Abb.55: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1998: junge Weibchen	194
Abb.56: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1998: junge Männchen	194
Abb.57: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1999: Weibchen (Gesamtbestand)	195
Abb.58: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1999: Männchen (Gesamtbestand)	195
Abb.59: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ss-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 – 16	206
Abb.60: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen sf-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 – 16	206
Abb.61: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ff-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 – 16	206
Abb.62: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ss-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17 – 23	207
Abb.63: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen sf-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17 – 23	207
Abb.64: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ff-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17 – 23	207
Abb.65: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen s-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 – 16	208
Abb.66: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen f-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 – 16	208
Abb.67: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen s-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17 – 23	208

Abb.68: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen f-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17 – 23	209
Abb.69: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der ss-Weibchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5 – 14 (ohne FT 11)	209
Abb.70: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der sf-Weibchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5 – 14 (ohne FT 11)	209
Abb.71: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der ff-Weibchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5 – 14 (ohne FT 11)	210
Abb.72: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der s-Männchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5 – 14 (ohne FT 11)	210
Abb.73: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der f-Männchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5 – 14 (ohne FT 11)	210
Abb.74: Populationsmodell für <i>Carabus granulatus</i>	244

1. Einleitung

Individuengruppen derselben Art (Populationen) müssen in einer zeitlich und räumlich mehr oder weniger variablen Umwelt überleben: abiotische Faktoren, z.B. Temperatur, Wasserverfügbarkeit, Tages- und Nachtlänge, Substratbeschaffenheit sowie biotische Faktoren, z.B. Nahrungsangebot, Verfügbarkeit von Sexualpartnern und Feinddruck verändern sich in Raum und Zeit. Die Plastizität des Reagierens von Individuengruppen (Populationen) auf variierende Umweltfaktoren ist eine Folge (A) der Plastizität des Reagierens der Individuen sowie (B) eine Folge von Selektionsprozessen an polymorphen Genloci, die in aufeinander folgenden Generationen zu Verschiebungen von Allelfrequenzen in den Individuengruppen führen können.

Zu (A) Nach Johannssen (1911; zitiert nach Cockburn, 1995) reagieren Individuen entsprechend einer individuellen Reaktionsnorm auf Veränderungen der Umweltbedingungen. Nach Futuyma (1990) entspricht die individuelle Reaktionsnorm („norm of reaction“) „dem Satz phänotypischer Expressionen eines Genotyps unter verschiedenen Umweltbedingungen“. Als Beispiele werden verschiedene Wuchsformen der Weiß-Eiche (*Quercus alba*) in Abhängigkeit vom Standort sowie das Auftreten geflügelter und ungeflügelter Blattlausindividuen in Abhängigkeit von der Populationsdichte in einer kritischen Entwicklungsphase genannt. Es stellt sich die Frage, welche Mechanismen die Expression unterschiedlicher Phänotypen desselben Genotyps ermöglichen. Die Ursache sind umweltabhängige Modifikationen von Transkriptions- und Translationsraten. Nach Qiu (2006) wird die Analyse epigenetischer¹ Unterschiede - also die Analyse, wann, wo und in welcher Menge ein Genprodukt synthetisiert wird - das zentrale Ziel der zukünftigen molekulargenetischen Forschung sein. Ähnlich argumentiert Pigliucci (2005) in seinem Artikel „*Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?*“.

Zu (B) Selektion an polymorphen Genloci und damit verknüpfte adaptive Veränderungen von Genotypen- bzw. Phänotypenfrequenzen konnten zunächst nur an Populationen mit distinkten morphologischen Polymorphismen untersucht werden, z.B. am Farbpolymorphismus von *Adalia bipunctata* (Timofeeff-Ressovsky, 1940; Brakefield & Willmer, 1985) oder am Schalen- und Musterpolymorphismus der Schneckenarten *Cepea hortensis* und *Cepea nemoralis* (Cain & Sheppard, 1954). In den 60er Jahren wurde mit Hilfe einer neuen Technik, der Gelelektrophorese, ein unerwartet hoher genetischer Polymorphismus auf Enzyimbasis entdeckt (Lewontin & Hubby, 1966; Hubby & Lewontin, 1966; Harris, 1966). Enzympolymorphismen boten neue Möglichkeiten der Analyse von lokalen Gruppen mit unterschiedlichen Allelfrequenzen (Selander, 1970; Selander & Whittam, 1983). In den 70er Jahren trat mit der Kontroverse zwischen Neutralisten und Selektionisten die Frage nach einer möglichen adaptiven Bedeutung von Enzympolymorphismen in den Vordergrund. Die neutrale Theorie wurde insbesondere von Kimura (1968); Kimura & Ohta (1971) und Nei (1975) vertreten (eine Übersicht zum Stand der neutralen Theorie gibt Ford, 2002). Selektion als treibende Kraft für genetische Unterschiede stellten hingegen Selander et al. (1970), Ayala (1976), Lewontin & Krakauer (1973) sowie Nevo (1998) in den Vordergrund.

Die Frage nach der adaptiven Bedeutung von Enzympolymorphismen kann nach heutigem Kenntnisstand nicht mit einem uneingeschränkten Ja oder Nein beantwortet werden. Powell (1994) fasst den Stand der Diskussion wie folgt zusammen: „*Why ist the selectionist/neutralist controversy hardly raised anymore? Was the issue solved? No, the issue has not really been solved in a clear black or white, yes or no manner. Rather, the issue has evolved in such a manner as to make the question of selection or neutrality seem moot in many contexts. Those who were staunch selectionists have come to agree that much molecular variation is close enough to being neutral that often dynamics predicted by neutral*

¹ Der Begriff epigenetisch wurde 1942 von Waddington für umweltinduzierte Unterschiede zwischen nah verwandten Individuen geprägt. Heute beschreibt die Epigenetik alle phänotypischen Varianten eines Genotyps, die nicht durch Veränderungen von [DNA](#)-Sequenzen bedingt sind.

theory come fairly close to describing the dynamics of the variation. On the other hand, neutralists have had to concede that natural selection can be extremely sensitive in influencing molecular variation“ (ähnlich argumentiert Avise, 2004). Die Überwindung der extremen neutralistischen Hypothese war möglich, weil gezeigt werden konnte, dass Individuen mit unterschiedlichen Enzymvarianten durchaus unterschiedlich auf Umweltbedingungen reagieren können: wichtige Hinweise lieferten die Arbeiten zur klinalen Variation der Allelfrequenzen der Alkoholdehydrogenase von *Drosophila melanogaster* (Lewontin & Hubby, 1966), zum GPI-Polymorphismus bei Schmetterlingen der Gattung *Colias* (Watt, 1977; Watt et al., 1979; Watt, 1983; Watt et al., 1985), zum Polymorphismus der Lactat-Dehydrogenase bei *Fundulus heteroclitus* (Place & Powers, 1979) sowie zur Leucine-Aminopeptidase bei *Mytilus edulis* (Hall¹, 1985; Hall², 1985). Auch Kimura (1986, S. 345) betonte später das „latente Potential“ quasineutraler Allele für die Selektion: *"Sometimes, it is remarked that neutral alleles are by definition not relevant to adaptation, and therefore not biologically very important. I think that this is too short-sighted a view. Even if the so-called neutral alleles are selectively equivalent under a prevailing set of environmental conditions of a species, it is possible that some of them, when a new environmental condition is imposed, will become selected. ... "Neutral mutations" can be the raw material for adaptive evolution.* Auch in neueren Arbeiten wird die Bedeutung von Selektion betont: Paland & Lynch (2006) kommen für die Art *Daphnia pulex* zu dem Schluss, dass ca. 90% der nicht-synonymen Mutationen selektiert werden (vgl. auch Williamson et al., 2005 sowie Andolfatto, 2005). Obwohl die strikt neutrale Theorie heute allgemein abgelehnt wird, ist sie doch beim Test auf Selektionswirkungen die gängige Null-Hypothese (Ford, 2002; Van Oosterhout et al., 2004).

Die Bedeutung von Enzympolymorphismen als adaptives Potential von Populationen wirft vor allem zwei Fragen auf:

- (1.) Wie entstehen Allozympolymorphismen in einer distinkten Population?
- (2.) Wie werden Allozympolymorphismen – trotz Drift und Selektion – in einer Population aufrechterhalten?

Zu (1.) Änderungen von Allelhäufigkeiten resultieren nach Wright (1969) aus vier Prozessen: Mutation, Selektion, Genfluss (= Migration) und genetischer Drift (= Zufallsauslese). Durch Mutationen entstehen neue genetische Varianten, die sich durch Genfluss (Migration der Individuen) in einer Population ausbreiten können. Selektion und Drift können Polymorphismen entgegenwirken.

Zu (2.) Die Aufrechterhaltung (Balancierung) genetischer Polymorphismen ist möglich (Hedrick et al., 1976; Hedrick 1986; Sperlich, 1988; Futuyma, 1990; Cockburn, 1995; Black et al., 2001; Fox et al., 2001; Epperson, 2003; Avise, 2004; Lowe et al., 2004; Hedrick, 2006):

- wenn Populationen stets individuenreich sind, so dass genetische Drift wenig wirksam ist;
- wenn durch Migration aus individuenreichen Gruppen ständig neue Allele in individuenarme Gruppen einfließen oder wenn eine Population aus vielen kleinen Gruppen besteht, in denen genetische Drift wirksam ist, durch moderate Migration aber ein stetiger Austausch von Allelen stattfindet;
- wenn Selektionsbedingungen so kurzfristig (z.B. saisonal) fluktuieren, dass sich das jeweilige Häufigkeitsgleichgewicht nicht einstellen kann;
- wenn Populationen aus Subpopulationen bestehen, die an Orten mit unterschiedlichen Umweltbedingungen leben, aber in einem ständigen engen genetischen Kontakt stehen (Nischenpolymorphismus mit Selektions-Genfluss-Balance; Endler, 2000);
- wenn Heterozygotenvorteil besteht (auch als Überdominanz oder Heterosis bezeichnet).

Hinweise auf balancierte Polymorphismen bei Enzymloci, die Selektionseinflüssen unterliegen, liefern Untersuchungen von Schmidt & Rand (2001) sowie von Dufresne et al. (2002) an der Seepocke *Semibalanoides balanoides*; von Gouws et al. (2002) an drei Arten

von Süßwasserkrabben; von Hurwood et al. (2003) an einer Süßwassergarnele; von Rodríguez-Trelles (2003) und Morton et al. (2004) an verschiedenen *Drosophila*-Arten; sowie der Arbeitsgruppe Watt (Watt et al., 2003; Wheat et al., 2006) an der Bläulingsart *Colias eurytheme*. Black et al. (2001) referieren ältere Arbeiten über balancierende Selektion bei Insekten. Nachweise für Carabiden liegen bisher nicht vor; Pavlicek & Nevo (1996) diskutieren Selektionswirkungen bei *Carabus hemprichi*. Für eine Literaturübersicht zu Selektionswirkungen auf einzelne Loci vgl. Hedrick, 1986; Nevo, 1988; Powers et al., 1991; Skibinski et al., 1993; Eanes, 1999; Ford, 2002; Hedrick, 2006 sowie Avise, 2004.

In der vorliegenden Arbeit wird die mögliche Bedeutung zweier polymorpher Enzyme (der Glucose-6-Phosphat-Isomerase, GPI, und einer Esterase) für die genetische Anpassung von westfälischen Carabidenpopulationen untersucht. Der Schwerpunkt der Untersuchungen liegt auf einer Analyse der Einflussfaktoren Selektion, Genfluss und Drift. Der Einfluss von Mutationen kann in dieser Untersuchung vernachlässigt werden: Die Mutationsrate für Allozym-Loci sind mit Werten $\leq 10^{-6}$ (Hartl & Clarks, 1989) für die hier untersuchten kurzfristigen Prozesse nicht von Bedeutung.

- Bei der Art *Carabus granulatus* wird der Polymorphismus am Gpi-Locus untersucht. Das Enzym Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI) hat eine zentrale Stellung im Energiestoffwechsel (vgl. Kap.2.3.3.1.1.). Nach einer Literaturanalyse (Skibinski et al., 1993) ist das Enzym in 102 von 114 berücksichtigten Arbeiten untersucht worden; damit ist GPI das - nach der Malat-Dehydrogenase - am häufigsten untersuchte polymorphe Enzym. Aus mehreren Gründen ist GPI ein geeignetes experimentelles System, um die Frage nach der adaptiven Bedeutung von Allozympolymorphismen zu untersuchen: (1.) Es existiert ein umfangreiches Hintergrundwissen zur Struktur, zur Rolle des Enzyms im Stoffwechsel und zu seinen kinetischen Eigenschaften: Dahlhoff & Rank (2000) untersuchten an Hand von Proben des Blattkäfers *Chrysomela aeneicollis* die Temperaturabhängigkeit der Enzymkinetik (Michaelis-Menten-Konstante) sowie die Thermostabilität des Enzyms; Wheat et al. (2006) untersuchten Proben von *Colias eurytheme* und stellten die cDNA und Strukturmodelle dar (für weitere Daten siehe Enzymdatenbank Brenda: <http://www.brenda.uni-koeln.de>). (2.) Das Enzym ist in vielen natürlichen Tier- und Pflanzenpopulationen hochpolymorph, in vielen Fällen ist GPI das allelreichste der untersuchten Enzyme, z.B. bei drei untersuchten Arten von Süßwasserkrabben (Gouws et al., 2002); bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* (Myrand et al., 2002) sowie bei der Käferart *Pogonus chalceus* (Dhuyvetter et al., 2004). In der Arbeitsgruppe Weber wurde eine hohe Anzahl von Allelen am Gpi-Locus bei verschiedenen Laufkäferarten festgestellt: 18 Varianten wurden bei *Carabus granulatus* (Reimann, 1993); 14 bei *Carabus lateralis* (Bodenberger, 1999) sowie 16 bei *Carabus lineatus* (Lütke Hündfeld, 2001) nachgewiesen. (3.) Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen lokalen Gruppen bzw. Populationen sind häufig (aktuelle Publikationen liegen beispielsweise vor von Liepold (2004); Aldrich et al. (2004); Cimmaruta et al. (2005); DeBlock et al. (2005); Desender et al. (2005); Dhuyvetter et al. (2005); Riginos & Cunningham (2005); Schmucki et al. (2006)). (4.) Mehrere Untersuchungen geben Hinweise auf Selektion am Gpi-Locus: Watt (1977); Hoffmann (1983); Zera (1987); Gauldie (1996); Katz & Harrison (1997); Watt et al. (2003), Haag et al. (2005); Wheat et al. (2006); weitere Literatur wird in der Diskussion referiert (vgl. Kap.4.2.1.).
- Bei der Art *Carabus auronitens* wird ein Esterase-Polymorphismus untersucht. Die stoffwechselphysiologische Bedeutung dieser in der Hämolymphe nachweisbaren Esterase ist unbekannt. Nach Skibinski et al. (1993) wurden unspezifische Esterasen in 85 der oben erwähnten 114 berücksichtigten Arbeiten untersucht. Die Analyse des Esterase-Polymorphismus bei *Carabus auronitens* diente bisher vor allem der Rekonstruktion nacheiszeitlicher Besiedlungsprozesse bzw. der Analyse kleinräumiger Differenzierungen – unter der unbewiesenen Voraussetzung einer Selektionsneutralität (Terlutter, 1991; Assmann, 1993; Niehues, 1995; Niehues et al., 1996; Assmann & Weber, 1997; Reimann, 1999;

Reimann et al., 2002; Drees, 2003). Andere Untersuchungen ergaben jedoch Hinweise auf Selektionswirkungen an Esterase-Loci, z.B. Untersuchungen von Fernandez-Iriarte et al. (2002) an *Drosophila*.

Ein fruchtbarer Ansatz, um die Frage nach der möglichen adaptiven Bedeutung genetischer Polymorphismen zu untersuchen, ist die Analyse von zeitlichen und räumlichen Allelhäufigkeitsunterschieden innerhalb und zwischen Populationen im natürlichen Habitat. Laboruntersuchungen können nur bedingt Hinweise auf die Bedeutung genetischer Varianten in natürlichen Populationen liefern. Hinzu kommt, dass Studien zu Selektionsprozessen bei *Carabus*-Arten unter Laborbedingungen im Rahmen einer Promotionsarbeit nicht durchgeführt werden können: Die Zucht von Carabiden ist schwierig, zudem besitzen sie eine relativ lange Entwicklungs- und Lebensdauer². In der vorliegenden Arbeit wurden daher Freilanduntersuchungen durchgeführt. Für viele evolutionsökologische Fragestellungen ist die Untersuchung von Populationen im natürlichen Habitat der einzige – wenn auch relativ beschwerliche - Weg, um verlässliche Informationen über den Einfluss von Umweltfaktoren auf den Allelbestand zu erlangen (Mousseau, 2000).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, in lokalen Gruppen von *Carabus granulatus* und *Carabus auronitens* räumliche und zeitliche Änderungen der Allelfrequenzen zu analysieren und diejenigen Prozesse zu ermitteln, die diese Veränderungen hervorrufen. Dabei stehen folgende Fragen im Vordergrund: Unterscheiden sich lokale Gruppen derselben Art? Verändern sich die Allelfrequenzen von Jahr zu Jahr bzw. von Generation zu Generation? Unterscheiden sich die verschiedenen Genotypen hinsichtlich der Fanghäufigkeit, der diurnalen Aktivität, der Temperaturabhängigkeit der Aktivität, in ihrer Saisonalität und Gewichtsentwicklung sowie hinsichtlich ihrer Reproduktions- und Überlebensraten?

Die Fragestellungen werden in drei Versuchsansätzen bearbeitet:

In Kap.3.1. „Untersuchungen zum GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* in Westfalen“ werden natürliche Populationen mit nicht eingeschränktem Genfluss hinsichtlich zeitlicher sowie klein- und großräumiger Unterschiede der Gpi-Allelfrequenzen untersucht. Dazu dienten Hämolympheproben von Individuen, die in den Jahren 1991/92 bis 1998/99 in ihren Überwinterungshabitaten gesammelt wurden.

In Kap.3.2. „Experimentelle Analyse des Verhaltens verschiedener Gpi-Genotypen in Gehegepopulationen von *Carabus granulatus*“ werden mögliche Zusammenhänge zwischen der Gpi-Ausstattung der Individuen und populationsdynamischen Parametern untersucht. Dazu wurden Gehegeuntersuchungen an eingesetzten (nicht autochthonen) Individuen mit bekannten Gpi-Genotypen durchgeführt. Die nicht eingehetzte, autochthone Population diente als Referenz.

In Kap.3.3. „Untersuchungen zum Esterase-Polymorphismus an einer Gehegepopulation von *Carabus auronitens*“ wurden die Genotypen hinsichtlich verschiedener populationsdynamischer Parameter verglichen (zusätzlich zu den oben erwähnten Parametern wurde ein morphometrisches Merkmal, die Länge der Tiere, berücksichtigt). Die Untersuchungen erfolgten im natürlichen Habitat an einer eingehetzten autochthonen Gruppe.

In der Diskussion werden die experimentell gewonnenen Ergebnisse auf Hinweise möglicher Selektionswirkungen diskutiert. Für *Carabus granulatus* wird ein Populationsmodell vorgestellt, dass kleinräumige und zeitliche instabile genetische Differenzierungen allein durch Driftereignisse erklärt.

² Die individuelle Entwicklungsdauer vom Ei bis zur Imago dauert bei *Carabus auronitens* ca. 3-4 Monate; die durchschnittliche individuelle Lebensdauer beträgt 1,69 Jahre (Männchen) bzw. 1,90 Jahre (Weibchen; Werte nach Baumgartner, 2002; Baumgartner et al., 2005). Ähnlich verlässliche Daten liegen für *Carabus granulatus* nicht vor. Vermutlich ist die individuelle Lebensdauer der eher als r-Strategie einzustufenden Art kürzer als bei *Carabus auronitens*, es handelt sich jedoch ebenfalls um einen Frühjahrsbrüter mit einer jährlichen Fortpflanzungssaison.

2. Material und Methode

2.1. Freilanduntersuchungen an *Carabus granulatus*

2.1.1. Verbreitung, Biologie und Genetik der Art

Carabus granulatus L. 1758 ist ein in ganz Europa bis Sibirien verbreiteter Laufkäfer. Er gilt in Westfalen als häufige, hygrophile und euryöke Offenlandart (Gries et al., 1973; Schüle & Terlutter, 1999; Eyre et al., 2003; Döring & Kromp, 2003; Verbreitungskarten unter www.faunistik.de/karten/8x6/Carabus_granulatus_lit.html), insbesondere als Charakterart von Grünlandgesellschaften feuchter bis staunasser Standorte (Thiele, 1977; Koch, 1989; Fischer et al.; 1998; Irmeler et al., 1998; Brose, 2003). Nach Rode (1993) bevorzugt *Carabus granulatus* Mähwiesen, meidet aber intensiv genutzte Wiesen. Nowald (2003) konnte die Art auf Maisäckern nachweisen, Thiele (1977) nennt Funde auf Getreidefeldern und in Tieflandwäldern. Fuellhaas (1998) beschreibt *Carabus granulatus* als guten Schwimmer. Er konnte ausdauerndes Schwimmverhalten auf überstauten Flächen am Dämmer (See in Niedersachsen) beobachten und zeigen, dass die Tiere während des Winters selbst auf komplett überstauten Flächen überleben können. Nach experimentellen Untersuchungen (Klänning, 2000) zeichnet sich *Carabus granulatus*, wie auch *Carabus auronitens*, durch eine hohe Überflutungstoleranz aus.

Carabus granulatus ist ein Frühjahrsbrüter mit Imaginalüberwinterung, Sommerlarven und Herbstbestand. Zur Saisonalität berichtet Oertel (1924), dass *Carabus granulatus*-Individuen auch bei reichlicher Fütterung erst Mitte Mai mit der Kopulation und erst Ende Mai mit der Eiablage beginnen. Ebenfalls unter Laborbedingungen beobachtete Kühne Eiablagen von Anfang Mai bis Anfang August (Kühne, 1998; Huk & Kühne, 2000). Überwinternde *Carabus granulatus*-Individuen werden häufig an Waldrändern und in Hecken im morschen Holz gefunden (die Tiere stammen vermutlich von benachbarten Freiflächen). Die Imagines sind i.d.R. flugunfähig, gelegentlich treten makroptere Individuen auf (Oertel, 1924; Matalin, 2003), die bei ausreichend entwickelter Flugmuskulatur auch flugfähig sind (Lindroth, 1945). Zalewski (2004) stellte bei Untersuchungen in Polen einen Anteil makropterer Individuen von 0 - 29% (Mittelwert 8,9%) fest. *Carabus granulatus* ist vor allem nachts, in der Hauptaktivitätsperiode (d.h. in der Fortpflanzungsphase von Mai bis Juli) jedoch auch am Tage aktiv (15 - 30% Tagaktivität; Weber, 1966; Thiele & Weber, 1968). Hauptnahrungsquelle sind nach Lukaszewicz (1996) während des gesamten Jahres Regenwürmer sowie saisonal bedingt Tipuliden- und Elateriden-Larven.

Reimann untersuchte die Alloenzymvariabilität von *Carabus granulatus* in Aufsammlungen aus mehreren westfälischen Populationen (Reimann, 1993). Er fand je drei Allozyme bei einer in der Hämolymphe nachweisbaren Esterase und bei dem Enzym Amino-Aspartat-Transferase (AAT). Das Enzym Glucose-6-Phosphat-Isomerase erwies sich als äußerst allelreich: es wurden 18 Allozyme unterschieden (Reimann, 1993). Auch Carius (1993) fand in Aufsammlungen aus Norddeutschland 17 unterschiedliche Gpi-Allozyme bei *Carabus granulatus*. Die Populationsgenetik von *Carabus granulatus* wird in dieser Arbeit intensiv untersucht (Kap.3.1. und 3.2.) und im Kontext weiterer Untersuchungen diskutiert (vgl. Kap.4.2.1.).

2.1.2. Untersuchungsgebiet Koepe

2.1.2.1. Benennung der Fundstellen und Struktur des Gebietes

Das Untersuchungsgebiet Koepe umfasst den Wald Koepe mit den Aufsammlungen Wald Koepe West, Nord, Nord-Ost und Süd (alt und neu) sowie die benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers (Abb.1). Im folgenden werden unter der Bezeichnung „Wald Koepe“ die Aufsammlungen Wald Koepe West, Nord, Nord-Ost und Süd (alt und neu) zusammengefasst. Sind die benachbarten Flächen Landwehr und Wiemers eingeschlossen, wird die Bezeichnung „Untersuchungsgebiet Koepe“ verwendet (Abb.1). Darüber hinaus

werden Aufsammlungen von weiter entfernten Fundstellen in Westfalen (Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder Münster) untersucht (vgl. dazu Kap.2.1.4.). Eine Auflistung der Entfernungen zwischen den Fundstellen gibt Tab.2.

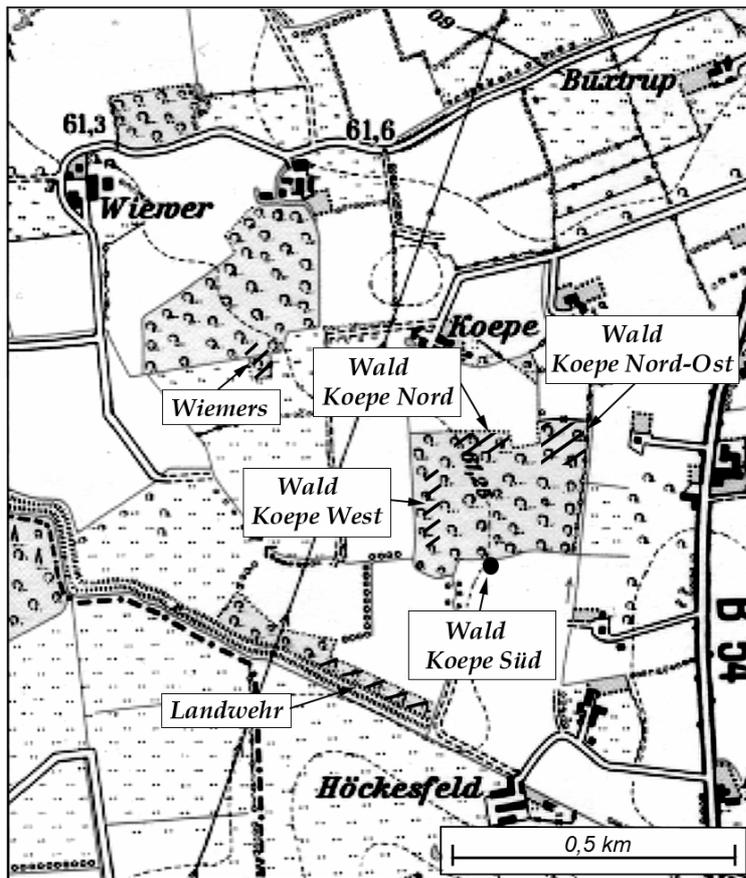


Abb.1: Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe

Die Fundstellen Wald Koepe Süd alt und Wald Koepe Süd neu befinden sich in unmittelbarer Nachbarschaft und sind nicht getrennt dargestellt. Die Karte stellt einen Ausschnitt aus Topografischen Karte TK 25 4112 Sendenhorst dar; die jeweils besammelten Bereiche sind schraffiert dargestellt.

2.1.2.2. Geographische Lage und Vegetation

Das Untersuchungsgebiet „Koepe“ liegt ca. 10 km südlich von Münster, nahe Rinkerode an der Bundesstrasse B 54 (Tab.1 und Abb.1). Der Wald Koepe ist eine relativ kleine Waldparzelle (ca. 300 m x 200 m), die - typisch für die münsterländische Parklandschaft – von landwirtschaftlich genutzten Flächen umgeben ist. Der Wald ist mit Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) bestockt und wird forstwirtschaftlich genutzt. Angrenzend an den Wald Koepe verläuft am östlichen Rand ein kleiner Bach. Die Fundstellen „Wald Koepe“ sowie „Wiemers“ befinden sich am Waldrand, die Fundstelle „Landwehr“ entspricht auf Grund ihrer linearen Struktur einem Waldrand (Abb.1). Die Fundstelle Wald Koepe Süd (alt) der Jahre 94/95 bis 97/98 ist ein einzelner morscher Baumstamm. Im Winter 98/99 wurde ein zweiter Stamm in unmittelbarer Nachbarschaft besammelt (Fundstellen Wald Koepe Süd neu; Abb.1).

Die Fundstelle Wiemers ist, ähnlich wie die Fundstelle Wald Koepe, eine relativ kleine Waldparzelle, umgeben von landwirtschaftlich genutzten Flächen. Die dreieckige Form umfasst eine Fläche von ca. 4 ha. Das eigentliche Sammelgebiet befindet sich am südlichen Rand (Abb.1). Die Fläche ist mit Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) bestockt und wird forstwirtschaftlich genutzt. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 500 m; zwischen beiden Wäldern befindet sich ein Acker (vgl. Tab.2).

Die Fundstelle Landwehr erstreckt sich auf einer Länge von ca. 600 m und einer Breite von ca. 50 m von Nord-West nach Süd-Ost (Abb.1). Die typische Struktur der Landwehr mit Wällen und Gräben ist noch zu erkennen, die Wälle sind aber abgeflacht und die Gräben

mehr oder weniger aufgefüllt (nicht wasserführend). Die Landwehr ist mit einem Dickicht aus Schlehe (*Prunus spinosa*), Heckenkirsche (*Lonicera xylosteum*) und Brombeere (*Rubus fruticosus*) sowie einzelnen hohen Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) bewachsen. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 400 m; zwischen Wald und Landwehr befindet sich ein Acker.

2.1.2.3. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm

Der Wald Koepe wurde seit dem Winter 1991/92 insgesamt achtmal, jeweils im Winter, besammelt. Die Aufsammlungen der Jahre 1991/92 bis 1994/95 wurden von Thomas Reimann, die der Jahre 1995/96 bis 1998/99 von mir durchgeführt. In den Wintern 1995/96; 1996/97 und 1997/98 wurde auch die Fundstelle Landwehr und in den Wintern 1996/97 und 1997/98 die Fundstelle Wiemers besammelt (Tab.3). *Carabus granulatus* wurde aus dem Winterlager unter Rinde und im morschem Holz gesammelt. Anschließend wurde den Tieren im Labor eine Hämolympheprobe entnommen (vgl. Kap.2.3.3.1.) und die Tiere bis zum Wiederaussetzen an der jeweiligen Fundstelle im Labor gehalten (vgl. Kap.2.3.2.)

2.1.2.4. Individuenanzahlen und Größe der besammelten Flächen

Tab.3 gibt eine Übersicht über die an den einzelnen Fundstellen gesammelte Anzahl von *Carabus granulatus*-Individuen. In einem Simulationsversuch zeigte Reimann (Reimann, 1993), dass bei einer Stichprobengröße < 30 Tieren (< 60 haploide Genome) die Nachweiswahrscheinlichkeit der relativ seltenen Allozyme stark abnimmt. Daher wurden nach Möglichkeit mindestens 30 Individuen pro Fundstelle gesammelt. Dies war nicht in jedem Jahr an jeder Fundstelle möglich (Tab.3). Im Winter 1991/92 und 1993/94 wurden Tiere auf der gesamten Waldfläche gesammelt, da an den einzelnen Fundstellen keine ausreichende Anzahl von Individuen gefangen werden konnte (1991/92: insg. 17 Tiere; 1993/94: insg. 15 Tiere). In den übrigen Jahren wurden die Individuen auf einer möglichst kleinen Fläche gesammelt, um eine Probenentnahme aus einer panmiktischen Einheit zu gewährleisten. Die Maximalgröße einer Fundstelle in diesen Jahren beträgt im Untersuchungsgebiet Koepe ca. 70 m x 80 m (Koepe Nord 94/95).

Tab.1: Geographische Lage und Vegetation der Fundstellen und Untersuchungsgebiete

Fundstelle bzw. Untersuchungsgebiet ¹⁾	geographische Lage ²⁾	TK ³⁾	Höhe über NN ⁴⁾	Vegetation	Abb.
FS Wald Koepe	³⁴ 09 rechts ⁵⁷ 44 hoch	TK 25 4112: Sendenhorst	61 m	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald	Abb.1
FS Landwehr	³⁴ 09 rechts ⁵⁷ 44 hoch	TK 25 4112: Sendenhorst	61 m	Gestrüpp aus Schlehe, Heckenrose, Brombeeren und einzelnen hohen Rotbuchen	Abb.1
FS Wiemers	³⁴ 09 rechts ⁵⁷ 44 hoch	TK 25 4112: Sendenhorst	61 m	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald	Abb.1
FS Urenberg	³⁴ 93 rechts ⁵⁷ 29 hoch	TK 50 L4319: Paderborn	ca. 300 m ⁵⁾	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald	Abb.3
FS Wolbecker Tiergarten	³⁴ 14 rechts ⁵⁷ 53 hoch	TK 25 4012 Telgte	55 m	alter Waldstandort mit z.T. sehr alten Rotbuchen	Abb.4
UG Rieselfelder	³⁴ 07 rechts ⁵⁷ 68 hoch	TK 25 3911 Greven	45 m	Glatthafer-Wiese	Abb.2
UG Forst Tinnen	³⁴ 00 rechts ⁵⁷ 51 hoch	TK 50 L4110 Münster	60 m	forstwirtschaftlich genutzter Rotbuchenwald mit vereinzelt Stieleichen und Hainbuchen	Abb.5

¹⁾„Fundstelle“ (FS) bezeichnet ein Gebiet, in dem Tiere im Winterquartier gesammelt wurden; „Untersuchungsgebiet“ (UG) bezeichnet ein Areal, in dem Gehegeuntersuchungen durchgeführt wurden. ²⁾Angegeben ist der Rechts- und Hochwert nach der Deutschen Grundkarte. ³⁾TK gibt die Nummer der verwendeten Topografischen Karte an. ⁴⁾Höhenangaben nach den jeweiligen Topografischen Karten. ⁵⁾Die Fundstelle Urenberg befindet sich an einem Hang, daher sind geringe Höhenunterschiede innerhalb der Aufsammlung möglich. Zu Angaben zur Fundstelle Billermann vgl. Reimann (1993).

Tab.2: Entfernungen zwischen den Fundstellen und Untersuchungsgebieten von *Carabus granulatus* (Wald Koepe, Untersuchungsgebiet Koepe und weiter entfernte Fundstellen)

Fundstelle	Aufsammlung	Entfernung in km Luftlinie
Wald Koepe	West - Nord-Ost	0,250
	West – Nord	0,125
	West - Süd (alt)	0,125
	Nord-Ost – Nord	0,125
	Nord-Ost - Süd (alt)	0,200
	Nord - Süd (alt)	0,200
Untersuchungsgebiet Koepe	Süd alt - Süd neu	0,005
	West – Landwehr	0,375
	Nord-Ost – Landwehr	0,550
	Nord – Landwehr	0,450
	Süd (alt) – Landwehr	0,300
	West – Wiemers	0,425
	Nord-Ost – Wiemers	0,550
	Nord – Wiemers	0,425
	Süd (alt) – Wiemers	0,500
	Landwehr – Wiemers	0,675
Weiter entfernte Fundstellen	Untersuchungsgebiet Koepe - Urenberg	70
	Untersuchungsgebiet Koepe - Wolb. Tiergarten	10
	Untersuchungsgebiet Koepe - Rieselfelder	20
	Urenberg - Wolbecker Tiergarten	67
	Urenberg – Rieselfelder	80
	Wolbecker Tiergarten - Rieselfelder	15

Tab.3: Individuenanzahlen der *Carabus granulatus*-Aufsammlungen

1991/92 und 1993/94 wurde der Wald Koepe flächig besammelt, da an den einzelnen Fundstellen eine nicht ausreichende Anzahl von Individuen gefangen worden waren. Enthält die Tabelle keine Angabe, wurde die Fläche nicht besammelt. Die *Carabus granulatus*-Individuen der Fundstelle Rieselfelder wurden während der Aktivitätsphasen in den Jahren 1997 und 1998 in den Außenfallen der Rundgehege A und B gefangen.

Fundstelle	91/92	92/93	93/94	94/95	95/96	96/97	97/98	98/99
Wald Koepe	17		15					
Wald Koepe West		15		44			27	61
Wald Koepe Nord-Ost		47		38	33	66	24	
Wald Koepe Nord				32	23		35	
Wald Koepe Süd				61	25	20	40	28 (Süd alt) 55 (Süd neu)
Landwehr					38	30	47	
Wiemers						33	32	
Urenberg						39		
Wolbecker Tiergarten							125	
Rieselfelder						7	129	

2.1.3. Freilandexperiment "Rieselfelder"

2.1.3.1. Geographische Lage und Vegetation

Die "Rieselfelder" sind ein ca. 10 km nördlich von Münster gelegenes ehemaliges Verrieselungsgebiet von Brauchwasser, jetzt haben die Rieselfelder den Status eines „Europareservates“ (Tab.1 und Abb.2). Das gesamte Gebiet hat eine Ausdehnung von insgesamt 233 ha und ist ein bedeutsames Rast- und Mauergebiet für Wat- und Wasservögel (zur Geschichte der Rieselfelder Münster vgl. Biologische Station Münster (1996 -): Jahresberichte). Die Versuchsfläche befindet sich am östlichen Rand des Schutzgebietes (Abb.2). Es handelt sich um eine mit jungen Obstbäumen (v.a. jungen Apfelbäumen) bestandene Mähwiese (Fläche 29/17 im Flächenkataster der Biologischen Station). Sie wird der Grünlandgesellschaft der Glatthaferwiese (*Arrhenatheretum elatioris*) zugeordnet. Neben Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) finden sich die Verbandscharakterarten *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Cerastium holosteoides*, *Holcus lanatus*, *Heracleum sphondylium* und *Poa trivialis* sowie die als Begleitarten eingestufteten Ruderalzeiger *Urtica dioica*, *Veronica arvensis*, *Bromus sterilis* und *Cirsium arvensis*. Innerhalb der Gehege erreicht die Ackerkratzdistel *Cirsium arvensis* z.T. hohe Deckungsgrade (Gehege A z.T. ca. > 25%). Die pflanzensoziologische Charakterisierung wurde von Starkmann (1998) durchgeführt.

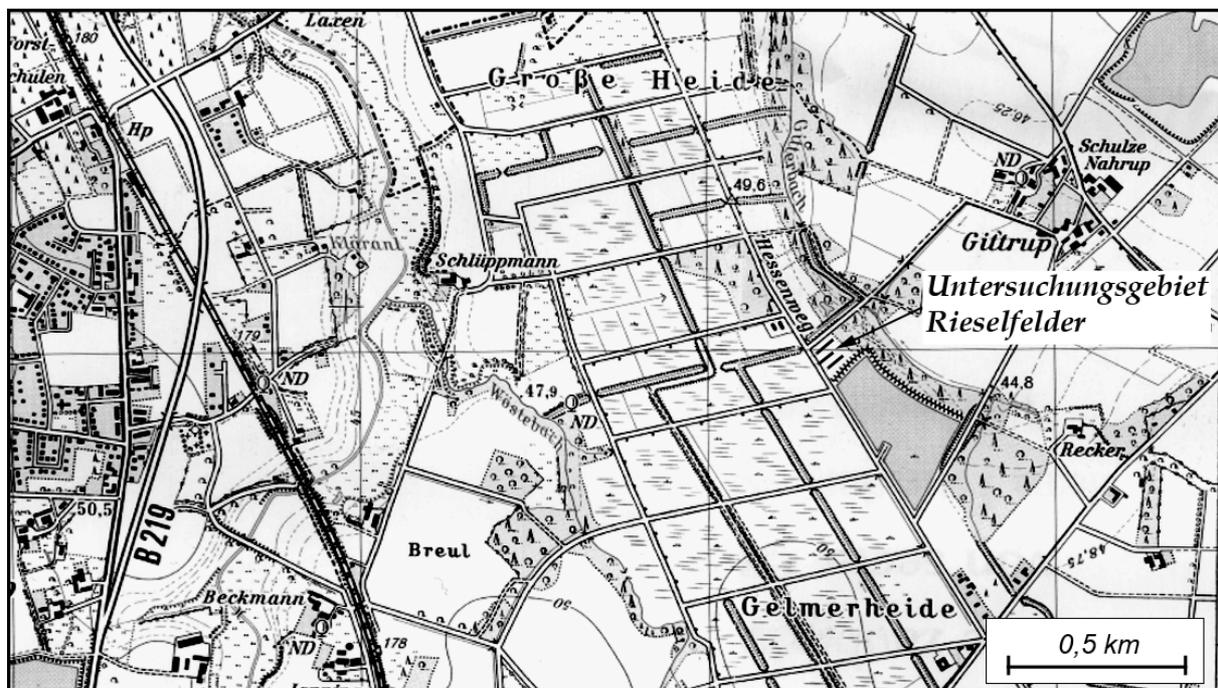


Abb.2: Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topografischen Karte TK 25 3911 Greven dar; die Untersuchungsfläche ist schraffiert dargestellt.

2.1.3.2. Gehegeaufbau

Auf der Versuchsfläche wurden im März 1997 zwei käferdichte Rundgehege (Durchmesser 20 m) errichtet, im folgenden mit Gehege A und Gehege B bezeichnet. Die Gehege wurden zunächst mit Plastikfolie und nach Ende der Aktivitätssaison Herbst 1997 mit Plexiglasplatten umgeben (zur Struktur des Plexiglaszaunes vgl. die Angaben bei van den Boom, 1995). Jedes Gehege enthält auf der Gehegeinnenseite 36 Bodenfallen im Abstand von 10°. Zur Kontrolle der Ein- und Auswanderung befinden sich an den Gehegeaußenseiten je 20 Fallen.

Als Lebendfallen dienen 0,5 l-Einmachgläser. Diese sind als Schutz vor Regen, direkter Sonneneinstrahlung und Predatoren (Vögeln) jeweils mit einem Dach versehen. Zusätzlich befinden sich in den Fallen Korkstückchen, die den Tieren bei eindringendem Regenwasser als „Rettungsinseln“ dienen können.

Die Versuchsfläche wurde außerhalb der Gehege einmal pro Jahr von Mitarbeitern der Biologischen Station gemäht (am 07.08.1997 und 28.07.1998). Die Gehegeflächen wurden erst nach Ende der Aktivitätssaison von *Carabus granulatus* im Spätherbst von mir mit einer Motorsense gemäht. Allerdings wurde die Vegetation am unmittelbaren Rand der Umzäunung während der gesamten Aktivitätssaison kurz gehalten, um ein Ein- und Auswandern der Tiere zu unterbinden. Weiterhin wurde die Plexiglas-Umrandung regelmäßig gesäubert, um ein Überklettern zu verhindern.

Die im Ergebniskapitel 3.2. verwendeten Temperaturdaten wurden von dem Institut für Landschaftsökologie der Universität Münster in Zusammenarbeit mit der Biologischen Station Rieselfelder erhoben. Die stündlichen Temperaturwerte stammen von einer Wetterstation, die sich ca. 1 000 m von der Versuchsfläche entfernt, befindet.

2.1.3.3. Besetzung der Gehege und Herkunft der Tiere

In die Rundgehege A und B wurden im Frühjahr 1997 jeweils 50 Tiere (25 Weibchen und 25 Männchen) und im Frühjahr 1998 weitere 30 Tiere (15 Weibchen und 15 Männchen) eingesetzt (Tab.4). Es erfolgte eine Auswahl der eingesetzten Tiere nach ihren Gpi-Genotypen (vgl. auch Kap.2.4.4. und Kap.3.2.): in Gehege A wurden bevorzugt Träger von in westfälischen Populationen relativ häufigen und in Gehege B bevorzugt Träger von in westfälischen Populationen relativ seltenen Gpi-Allelen eingesetzt (Abb.7). Die eingesetzten *Carabus granulatus*-Individuen wurden jeweils im vorangegangenen Winter in der Umgebung von Münster gesammelt: Sie entstammen 1997 den Aufsammlungen Wald Koepe Nord-Ost, Wald Koepe Süd, Koepe Landwehr, Koepe Wiemers und Billermann (Tab.4). Die Fundstellen Koepe werden in Kap.2.1.4. näher beschrieben. Zur Lage der Fundstelle Billermann siehe Reimann (1993). Es handelt sich um einen schmalen (etwa 250 m breiten) Waldstreifen, der allseitig von offenen (landwirtschaftlich genutzten) Flächen umgeben ist. Die Tiere der Fundstelle Billermann wurden hinsichtlich der auftretenden Varianten am Gpi-Locus im Rahmen einer Lehrveranstaltung untersucht, nach Überprüfung der ermittelten Genotypen wurden einige Tiere für das Gehegeexperiment in den Rieselfeldern benutzt. Die im Jahr 1998 in den Gehegen ausgesetzten Tiere stammen von der Fundstelle Wolbecker Tiergarten; diese Fundstelle wird ebenfalls in Kap.2.1.4. näher beschrieben.

Tab.4: Herkunft und Anzahl der in Gehege A und B im Untersuchungsgebiet Rieselfelder eingesetzten *Carabus granulatus*-Individuen

Jahr	Herkunftsgebiet	Gehege A	Gehege B
1997	Wald Koepe Nord-Ost	22	20
	Wald Koepe Süd	7	8
	Koepe Landwehr	4	2
	Koepe Wiemers	11	10
	Billermann	6	10
1998	Wolbecker Tiergarten	30	30

2.1.3.4. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm

Die Rundgehege A und B wurden in den Jahren 1997 und 1998 jeweils vom Frühjahr bis zum Herbst (06.04. – 13.10.1997 und 11.02. - 22.09.1998) in der Regel zweimal pro Woche am Tage und zweimal pro Woche in der Nacht befangen. In der Regel waren die Fallen von Montagabend bis Dienstagabend und von Donnerstagmorgen bis Freitagmorgen geöffnet. Die Fallen wurden am Dienstagmorgen und Dienstagabend (jeweils bei Sonnenaufgang bzw. Sonnenuntergang) sowie am Donnerstagabend und Freitagmorgen (jeweils bei Sonnenuntergang bzw. Sonnenaufgang) kontrolliert. Sonnenaufgangs- und Sonnenuntergangszeiten wurden der Tageszeitung entnommen. Pro Woche wurden also zwei Tagfänge und zwei Nachtfänge durchgeführt. Im Jahr 1997 waren die Fallen an insgesamt 52 Fangintervallen geöffnet, im Jahr 1998 an insgesamt 92.

Das individuelle Markierungsmuster wurde im Feld abgelesen, 1998 wurde auch das individuelle Gewicht im Feld gemessen. Nach dem 19.05.1998 mussten auf Grund technischer Probleme alle Tiere zum Wiegen ins Labor transportiert werden (vgl. Angaben in Kap.2.3.). Um die Fangrate nicht zu beeinflussen, wurden die Tiere nur an den Fangintervallen zur Gewichtsbestimmung ins Labor transportiert, an denen die Fallen anschließend geschlossen wurden. Nach dem Wiegen wurden die Tiere umgehend auf der Versuchsfläche (in der Mitte der Gehege) wieder ausgesetzt. Im Herbst gefangene, unmarkierte Jungtiere wurden zur Hämolymphentnahme und zur individuellen Markierung ins Labor transportiert (vgl. Kap.2.3.). Anschließend wurden die Tiere in der Mitte des Geheges, in dem sie gefangen worden waren, wieder ausgesetzt.

2.1.4. Weiter entfernte *Carabus granulatus*-Fundstellen

Es wurden Individuen von drei weiter entfernten Fundstellen genetisch untersucht: Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder Münster. Während im Untersuchungsgebiet Koepe kleinräumige genetische Differenzierungen untersucht wurden, geben die Analysen der weiter entfernten Aufsammlungen Auskunft über großräumigere genetische Differenzierungen bei *Carabus granulatus*.

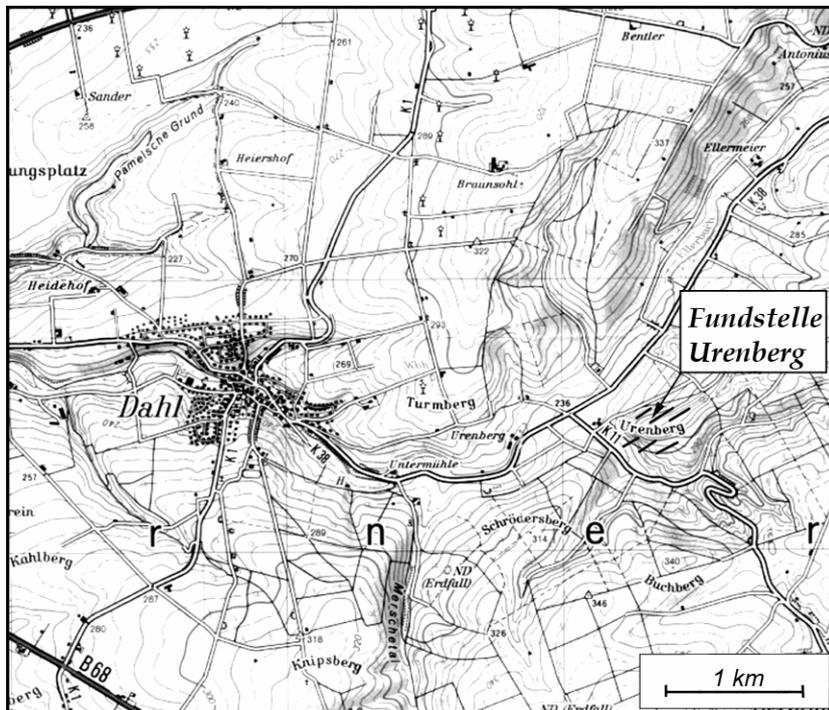


Abb.3: Fundstelle Urenberg

Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topografischen Karte TK 50 L4318 Paderborn dar; der besammelte Bereich ist schraffiert.

Die Fundstelle Urenberg befindet sich in einem größeren Waldgebiet auf der Paderborner Hochfläche, ca. 10 km östlich von Paderborn (TK 50 L4319 Paderborn; Deutsche Grundkarte: 3493 rechts 5729 hoch; Tab.1; Abb.3). Auf kalkreichem Untergrund stocken Rotbuchen (*Fagus sylvatica*). Die Fundstelle wurde im Winter 1996/97 am Waldrand und im Waldinneren besammelt.

Die Fundstelle Wolbecker Tiergarten befindet sich östlich von Münster (Tab.1 und Abb.4). Es handelt sich um einen alten Waldstandort mit über 270-jährigen Eichen und Buchen (Schulte, 2002). Die Baumschicht wird dominiert von der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) mit wenigen eingestreuten Eichen (*Quercus robur*), Eschen (*Fraxinus excelsior*) und Hainbuchen (*Carpinus betulus*). Eine Kraut- und Strauchschicht ist nur spärlich vorhanden (Schulte, 2002). Die Tiere wurden im Winter 1997/98 am Waldrand und bis zu 350 m vom Waldrand entfernt im Waldinneren gesammelt (Größe der besammelten Fläche: ca. 350 m x 200 m).

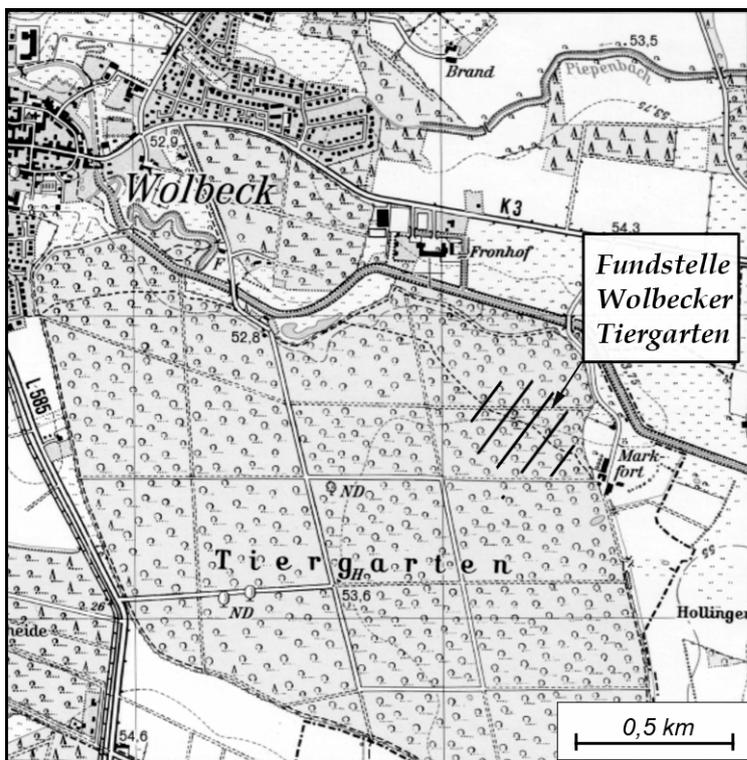


Abb.4: Fundstelle Wolbecker Tiergarten

Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topografischen Karte TK 25 4012 Telgte dar; der besammelte Bereich ist schraffiert.

Tiere von der Fundstelle Rieselfelder wurden in den Außenrandfallen an den Gehegen A und B auf der Versuchsfläche „Rieselfelder“ gefangen (für eine Charakterisierung der Fundstelle vgl. Kap.2.1.3.). Unmarkiert gefangenen Tieren wurde im Labor eine Hämolympheprobe entnommen, die Tiere wurden anschließend farbmarkiert und in der Nähe der Außenfallen wieder ausgesetzt (Die Farbmarkierung erlaubte nicht ein individuelles Wiedererkennen der Tiere.). Nach Beendigung der Untersuchungen wurden die im Jahr 1997 (7 Individuen) und 1998 (129 Individuen, vgl. Tab.3) ermittelten Gpi-Genotypen rechnerisch zu einer "Aufsammlung" vereint. Die Stichprobe beinhaltet - wie auch die winterlichen Aufsammlungen - Jung- und Alttiere, da diese im Feld nicht sicher unterschieden werden konnten (vgl. Kap. 3.2.4.).

Zur Entfernung der Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder von den anderen Fundstellen vgl. Tab.2.

2.2. Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens*

2.2.1. Verbreitung, Biologie und Genetik der Art

Das europäische Verbreitungsgebiet von *Carabus auronitens* F. 1792 erstreckt sich von Südfrankreich und den Alpen bis in die Lüneburger Heide und von der Bretagne bis zu den Karpaten. Er ist ein in den Wäldern des Münsterlandes häufiger Laufkäfer (Schüle & Terlutter, 1999) und gilt hier als stenotope Waldart (Gries et al., 1973).

Carabus auronitens ist ein Frühjahrsbrüter mit Imaginalüberwinterung, Sommerlarven und Herbstbestand. In Abhängigkeit von den Außentemperaturen wird die Art im Münsterland Ende März bis Anfang April aktiv (Althoff et al., 1992; Niehues et al., 1996; Baumgartner et al., 1997; Weber & Heimbach, 2001). Anfang Mai bis Mitte Juni findet die Eiablage statt. Anschließend suchen die überlebenden Alttiere ein Ruhequartier auf, in dem sie bis zu Beginn der Frühjahrssaison im darauf folgenden Jahr verbleiben. Ab Mitte August schlüpfen im Münsterland die Jungkäfer, die obligatorisch aktiv sind, da ihr Exoskelett aushärten muss und die Jungtiere einen Fettkörper ausbilden müssen (Weber & Heimbach, 2001). Nach der Reifungsphase im Herbst suchen die Jungtiere ihre Winterquartiere auf.

Die Populationsdynamik von *Carabus auronitens* wurde intensiv untersucht (Althoff et al., 1992; Niehues et al., 1996; Baumgartner et al., 1997; Weber & Heimbach, 2001). Hinsichtlich der Populationsgenetik liegen umfangreiche Untersuchungen zur genetischen Variabilität einer in der Hämolymphe nachweisbaren Esterase vor (Reuter, 1990; Nolte, 1992; Assmann, 1993; Wenzlok, 1994; Niehues, 1995; Reimann, 1999; Sendker, 1999). Es handelt sich um ein Enzym, das in Westfalen mit den Allozymen slow (s) und fast (f) auftritt. In der Umgebung von Münster wurde ein Allelhäufigkeitsgradient gefunden. Die kleinräumige Differenzierung im Gradienten und seine mögliche Entstehung wurde untersucht von Terlutter (1991), Wenzlok (1994), Niehues (1995), Kuhlmann (1995) und Drees (2003).

2.2.2. Das Untersuchungsgebiet "Forst Tinnen"

2.2.2.1. Geographische Lage, Vegetation und Boden

Das Untersuchungsgebiet Forst Tinnen befindet sich in dem ca. 525 ha großen Waldgebiet „Forst Tinnen“, ca. 10 km süd-östlich der Stadt Münster (Tab.1 und Abb.5). Der forstwirtschaftlich genutzte Wald ist mit Rotbuchen (*Fagus sylvatica*), Eichen (*Quercus robur*), Hainbuchen (*Carpinus betulus*) sowie vereinzelt mit Bergahorn (*Acer pseudo-platanus*), Esche (*Fraxinus excelsior*) und Hängebirke (*Betula pendula*) bestockt. Eine Krautschicht ist nur spärlich entwickelt. Der vorherrschende sandig-lehmige Boden ist durch zeitweisen Wasserstau gekennzeichnet (Bodentyp: Pseudogley). Eine ausführliche Beschreibung der Vegetation im Forst Tinnen gibt Baumgartner (2002).



Abb.5: Untersuchungsgebiet Forst Tinnen

Die Karte stellt einen Ausschnitt aus der Topografischen Karte TK 25 4011 Münster dar. Die Lage des Untersuchungsgebietes mit den beiden errichteten Rundgehegen ist mit einem X gekennzeichnet.

2.2.2.2. Gehegeaufbau

Im Waldgebiet Forst Tinnen befanden sich zwei mit Plexiglas eingezäunte Untersuchungsflächen von jeweils ca. 0,2 ha: das von 1982 bis 2001 untersuchte „Alte Gehege“ und das in direkter Nachbarschaft gelegene „Neue Gehege“ (zur Gehegezaun-Struktur vgl. van den Boom, 1995). Meine Untersuchungen erfolgten an der im Neuen Gehege eingeschlossenen Population. Das Gehege wurde im September 1993 mit einem nicht-käferdichten Zaun aus Wellplastik umgeben, der im März 1995 durch käferdichte Acrylglasplatten ersetzt wurde. Die Plexiglas-Umrandung wurde regelmäßig gesäubert, um ein Überklettern zu unterbinden. Am Innenrand des Geheges befinden sich 63 und im Inneren des Geheges in sechs Reihen weitere 114 Bodenfallen.

Als Bodenfallen werden 0,5 l-Einmachgläser verwendet. Diese sind als Schutz vor Regen und direkter Sonneneinstrahlung mit einem Dach versehen. In den Fallen befinden sich Korkstückchen, die den Tieren bei eindringendem Regenwasser als „Rettungsinseln“ dienen.

In unmittelbarer Nachbarschaft des Alten und Neuen Geheges ist ein Thermohygrograph (Fa. Thies, Typ CLIMA) installiert, mit dem kontinuierlich die Temperatur in den bodennahen Luftschichten gemessen wird. Für die im Ergebnisteil durchgeführten Analysen (Kap.3.3.) wird die gemessene Temperatur um 22 Uhr MESZ am Abend der Fallenöffnung zu Grunde gelegt.

2.2.2.3. Zeitraum der Untersuchungen und Fangprogramm

Der Esterase-Genotyp der im Neuen Gehege gefangenen Tiere wurde von Frühjahr 1995 bis zum Frühjahr 1999 bestimmt, zunächst von Michael Kuhlmann (Kuhlmann, 1995) und Volker Kliewe (Kliewe, 1996) und von Frühjahr 1996 bis Frühjahr 1999 von mir.

Die Fallen wurden während der Aktivitätssaisons (je nach Witterung von ca. März bis Oktober) in der Regel zweimal pro Woche des Abends geöffnet und am kommenden Morgen kontrolliert (*Carabus auronitens* ist überwiegend nachtaktiv; Althoff et al., 1992). Die genauen Daten der Leerungstermine geben die folgenden Arbeiten: Horstmann (1995); Kuhlmann, (1995); Kliewe (1996); Kurz (1998); Fennemann (1998); Uecker (1999); Enninga (2000); I. Köhl (2001); S. Köhl (2001); Zeidler (2002). Die gefangenen Individuen wurden einzeln in nummerierte Röhrchen ins Labor transportiert, wo das individuelle Markierungsmuster abgelesen, das Körpergewicht bestimmt und gegebenenfalls eine Hämolympheprobe entnommen wurde (vgl. Kap.2.3.). Anschließend (i.d.R. am Abend desselben Tages) wurden die Käfer an der (jetzt geschlossenen) Falle wieder ausgesetzt, in der sie gefangen worden waren.

Im Untersuchungsgebiet Forst Tinnen werden die Fangintervalle - seit Beginn der Untersuchungen - als „Fangtage“ bezeichnet. Dies mag verwirrend erscheinen, da es sich im engeren Sinne um Fangnächte handelt: die Fallen wurden des Abends geöffnet und am folgenden Morgen geleert. Um eine Kontinuität mit den vorangegangenen Arbeiten zu gewährleisten, wird die Benennung „Fangtag“ beibehalten. (Bezüglich der im Untersuchungsgebiet Rieselfelder gewonnenen Daten wird der Begriff „Fangintervall“ für einen Leerungstermin mit der Unterscheidung von Tag- und Nachtfang benutzt.)

2.3. Laborarbeiten

2.3.1. Transport der Tiere, individuelle Markierung und Gewichtsbestimmung, Protokollführung sowie Bestimmung des Aushärtungsgrades

Bei den Freilandexperimenten in den Rieselfeldern wurden alle Tiere, die unmarkiert innerhalb der Gehege A und B sowie unmarkiert in den Außenfallen gefangen wurden, ins Labor transportiert. Nach dem 19.05.1998 mussten alle Tiere aus organisatorischen Gründen

auch zum Wiegen ins Labor transportiert werden (vgl. weitere Angaben unten in diesem Kapitel). Für den Transport wurden die Tiere – getrennt nach Gehege A, B und Außenfallen – in mit Substrat (Blättern) gefüllte Plastikbehälter überführt und in einer Kühltasche mit dem PKW ins Labor transportiert. Nach Beendigung der Laborarbeiten wurden die Tiere umgehend in der Mitte ihres Geheges bzw. in der Nähe der Außenfallen wieder ausgesetzt.

Carabus granulatus-Individuen wurde auf den drei durchgängigen Rippen jeder Elytre ein individuelles Schleifmarkenmuster gesetzt. Zwischen den durchgängigen Rippen befinden sich auf den Elytren von *Carabus granulatus* unterbrochene Rippen („Kettenstreifen“). Diese wurden nicht markiert, da eine sichere Unterscheidung zwischen Schleifmarke und natürlicher Einkerbung nicht möglich ist. Das Setzen der Markierung erfolgte mit einem Schleifgerät der Firma Proxxon (Typ GG12 mit Diamantschleifstift). Auf jeder der beiden Elytren wurden 9 Markierungspunkte unterschieden (auf jeder Rippe drei): Auf der (in Aufsicht) linken Elytre die Einerwerte eins bis neun und auf der (in Aufsicht) rechten Elytre die Zehnerstellen 10 bis 90. So konnten maximal 99 Tiere individuell markiert werden. Diese Codierung bietet den Vorteil, dass die individuelle Tier-Nummer direkt im Feld abgelesen werden kann. Zusätzlich wurde am rechten Elytrenrand an den Positionen oben (Gehege A) oder unten (Gehege B) eine Markierung gesetzt.

Zur Protokollführung wurden vorgefertigte Fanglisten verwendet, in denen jedes in die Gehege eingesetzte Individuum mit seinem Markierungsmuster (der Tiernummer) und weiteren individuellen Eigenschaften (Geschlecht sowie z.B. verkürzte Fühler, fehlende Tarsen) verzeichnet war. Im Feld wurden der Fang und gegebenenfalls das Gewicht notiert. Eine Zuordnung der Fänge zur Falle erfolgte nicht. Unmarkiert gefangenen Jungtieren wurde im Labor das individuelle Schleifmarkenmuster gesetzt und eine Hämolympheprobe entnommen. In einem „Probenprotokoll“ wurde die Hämolympheprobe der jeweiligen Tiernummer zugeordnet. In den Außenfallen gefangene Tiere wurden – getrennt nach Geschlecht und bereits vorhandener oder nicht vorhandener Farbmarkierung - zahlenmäßig erfasst. Unmarkierten Außentieren wurde im Labor eine Hämolympheprobe entnommen und eine Farbmarkierung gesetzt. Die Hämolympheproben der Außentiere wurden nicht individuell zugeordnet.

Bis zum 18.05.1998 wurden die Gehegetiere bei jedem Fang vor Ort im Feld gewogen. Das Wiegen erfolgte mit einer Laborwaage (Waage Sartorius, Modell LC 620 D, Genauigkeit ± 1 mg) im Kofferraum meines PKWs. Gegen Erschütterungen war die Waage auf Styropor gelagert. Nach dem 19.05.1998 wurde das individuelle Gewicht im Labor bestimmt (Waage Sartorius, Modell LC 620 D, Genauigkeit ± 1 mg). Um die Fangwahrscheinlichkeit nicht zu beeinflussen, wurden die Tiere nur an den Fangintervallen zur Gewichtsbestimmung mit ins Labor genommen, an denen die Fallen anschließend geschlossen wurden. Nach dem Wiegen wurden sie umgehend auf der Versuchsfläche (in der Mitte der Gehege) wieder ausgesetzt.

Die im Untersuchungsgebiet Forst Tinnen gefangenen *Carabus auronitens* wurden zum Ablesen des Markierungsmusters und zum Wiegen routinemäßig ins Labor transportiert. Dazu wurden die Tiere einzeln in nummerierte Röhrchen überführt und in eine Kühltasche gesetzt. Nach Beendigung der Laborarbeiten wurden die Tiere genau an der Falle wieder ausgesetzt, in der sie gefangen worden waren.

Carabus auronitens-Individuen wurde seit Beginn der Untersuchungen im Herbst 1993 mittels eines binären Systems ein individuelles Schleifmarkenmuster gesetzt. Das Setzen der Markierung erfolgte ebenfalls mit einem Schleifgerät der Firma Proxxon (Typ GG12 mit Diamantschleifstift). Auf jeder der sechs Längsrippen (je drei auf einer Elytre) wurden die Positionen "oben", "mitte" und "unten" unterschieden. Damit ergaben sich 18 mögliche Markierungspunkte pro Tier. Für die Markierung wird zunächst eine Marke gesetzt, die die Positionen 1 bis 18 durchläuft, dann kommt eine zweite Marke hinzu. Nun durchläuft die erste Marke die Positionen 2 - 18, während die zweite Marke zunächst an der Position 1, dann an der Position 2 dann an der Position 3 usw. verbleibt. Erreichen beide Marken die letztmöglichen Positionen 17 und 18 wird eine dritte Marke hinzugenommen. Die drei Marken

befinden sich an den Positionen 1, 2 und 3. Zunächst wandert die Marke an Position drei über alle möglichen Positionen bis zur Position 18. Als nächstes Muster werden drei Marken an den Positionen 1, 3 und 4 gesetzt und die Marke von Position vier wandert über alle Positionen bis zur 18 usw. Jedem individuellen Markierungsmuster wurde eine fortlaufende individuelle Tiernummer zugeordnet. Ein Ablesen der individuellen Tiernummer im Feld war nicht möglich. Zusätzlich trugen die Tiere des Neuen Geheges eine Marke am (in Aufsicht) rechten Halsschildrand (für weitere Angaben zur Art der im Forst Tinnen verwendeten Individualmarkierung bei *Carabus auronitens* vgl. Baumgartner, 2002).

Die Protokollführung der Untersuchungen im Forst Tinnen beinhaltete weiterhin die Registrierung der Röhrchennummer, in die das gefangene Tier gesetzt worden war und der Fangfalle. Im Labor wurde das individuelle Markierungsmuster abgelesen, das individuelle Gewicht bestimmt und notiert, unmarkierte Tiere wurden markiert; bei unbekanntem Esterase-Genotyp wurde ihnen eine Hämolympheprobe entnommen. Beim Erstfang wurden die Körperlänge der Tiere gemessen (von der Mandibelspitze bis zur Elytrenspitze, gemessen mit einer Schieblehre der Firma Helios, Modell HELIOS-digit; Genauigkeit $\pm 0,1$ mm.) Die auf der Untersuchungsfläche des Neuen Geheges gewonnenen Daten sind in mehreren Arbeiten enthalten: Horstmann (1995); Kuhlmann (1995); Kliewe (1996); Kurz (1998); Fennemann (1998); Uecker (1999); Enninga (2000); I. Köhl (2001); S. Köhl (2001); Zeidler (2002). Auf eine detailliertere Beschreibung der Protokollführung sei daher an dieser Stelle verzichtet und auf die oben genannten Bearbeiter verwiesen. Da die Erhebung der Grunddaten im Neuen und Alten Gehege auf die gleiche Art und Weise erfolgte, sei ebenfalls auf die detaillierte Beschreibung der Erhebung individueller Parameter bei Baumgartner (2002) verwiesen.

Die Bestimmung des Aushärtungsgrades der Jungkäfer beruht auf den von Hemmer (1984) für die postecdysiale Reifung bei *Carabus auronitens* formulierten Kriterien. Er unterscheidet vier Aushärtungsklassen. Diese Unterscheidung konnte auf die Aushärtungszustände frisch geschlüpfter *Carabus granulatus*-Individuen übertragen werden:

- sehr weich: Die durch leichten Druck erzeugten Deformationen bleiben erhalten, das Exoskelett bietet keinen Schutz vor Druck. Die Elytren können leicht übereinander verschoben werden.
- weich: Nach leichtem Druck entstandene Deformationen bilden sich wieder zurück, die Exoskelett-Aushärtung hat begonnen.
- fast hart: Deformationen durch leichten Druck sind nicht mehr möglich. Die Elytren fühlen sich zwar noch elastisch an, erfüllen aber schon ihre volle Schutzfunktion, die Exoskelett-Aushärtung ist fast abgeschlossen.
- hart: Deformationen sind selbst durch starken Druck nicht mehr möglich. Die postecdysiale Reifung ist abgeschlossen. Bei Tieren, die im Aushärtungszustand hart erstmals gefangen werden, kann nicht sicher entschieden werden, ob es sich um Jung- oder Alttiere handelt.

2.3.2. Haltung von Tieren im Labor

Die an den Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten, Wald Koepe, Landwehr, Wiemers und Billermann im Winterlager gesammelten Tiere wurden nach dem Fang bei 4°C im Labor auf feuchtem Torf gehalten. Sie wurden im Frühjahr (April) an der Fundstelle, an der sie gefangen worden waren, wieder ausgesetzt (mit Ausnahme von Tieren der Aufsammlungen Koepe 1996/97 und Billermann, die für das Gehegeexperiment in den Riesefeldern verwendet wurden, Tab.4). Einige Tage vor dem Aussetzen wurde die Temperatur in der Kühlkammer auf ca. 10 °C erhöht und die Tiere mit S chabenstückchen gefüttert.

Carabus auronitens-Individuen wurden nicht im Labor gehalten.

2.3.3. Elektrophoresen

2.3.3.1. Die untersuchten Enzyme

2.3.3.1.1. Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI)

Bei *Carabus granulatus* wurden die genetischen Varianten des Enzyms Glucose-6-Phosphate-Isomerase (GPI; E.C. Nr. 5.3.1.9.) untersucht; synonym werden die Bezeichnungen Phosphoglucose-Isomerase (PGI), Phosphohexose-Isomerase (PHI), Hexose-6-Phosphat-Isomerase und Lohmann's Isomerase benutzt (Synonyme nach der Enzymdatenbank „Brenda“ unter: www.brenda.uni-koeln.de). Im Stoffwechsel katalysiert das Enzym die (reversible) Isomerisierung von D-Glucose-6-Phosphat zu D-Fruktose-6-Phosphat und hat damit eine Schlüsselstellung in der Glykolyse, der Gluconeogenese und im Pentose-Phosphat-Weg (Stryer, 1990). Die Färbereaktion nutzt diese katalytische Funktion und führt sie in umgekehrter Richtung durch (vgl. Kap.2.3.3.4.).

Das Enzym sowie das kodierende Gen wurden intensiv untersucht: biochemische und immunologische Charakterisierungen des Enzyms geben Charles & Lee (1980); das Gen wurde kloniert und sequenziert, seine Tertiär- und Kristallstruktur wurden beschrieben (Hansen et al., 2004). Das Protein hat bei Hefezellen und Säugetieren 54 - 58% identische Positionen; Vergleiche der kinetischen Eigenschaften des Enzyms von Trypanosomen, Hefezellen und Kaninchenmuskel zeigen keine großen Unterschiede: z.B. sind die pH-Profile und Substrataffinitäten ähnlich (Marchand et al., 1989).

Es handelt sich um ein dimeres Enzym: heterozygote Individuen besitzen ein Muster aus drei Banden, wobei die obere und untere Bande aus den Homodimeren gebildet werden, die mittlere Bande stellt das Heterodimer dar (Abb.6). Die Benennung der Allozym-Banden erfolgte nach Reimann (1993), der im Jahr 1991 mit den Untersuchungen zum Gpi-Allozym polymorphismus bei *Carabus granulatus* im Münsterland begonnen hatte. Dabei wurde das häufigste Allozym mit 1,00 bezeichnet. Läuft ein Allozym weiter in Richtung Anode oder bleibt es zurück, werden die Laufweitenunterschiede zum Allozym 1,00 in Millimeter ausgemessen und zu 1,00 addiert bzw. von 1,00 subtrahiert. Allerdings können die von Reimann in Millimeter ausgemessenen Laufweitenunterschiede nicht direkt auf die von mir verwendeten Gele übertragen werden, da ich kleinere Gele verwendet habe (vgl. Kap. 2.3.3.3.). Eine Einheitlichkeit der Benennung wurde durch die Eichung meiner Proben mit alten Proben gewährleistet.

Reimann (1993) konnte insgesamt 19 Allozyme unterscheiden, von denen 18 Allozyme in den Aufsammlungen Koepe, Landwehr und Wiemers auch von mir nachgewiesen wurden. Das von Reimann selten gefundene Allozym 0,92 (an fünf Fundstellen im Münsterland insgesamt neunmal nachgewiesen) wurde von mir nicht gefunden. Ein Eichgel zeigt Abb.6. Die maximale Anzahl von Allozymen in einer Aufsammlung ist 16 (Koepe West 98/99, n = 61 Tiere). (Anhang 1 bis 30 enthält eine Zusammenstellung aller nachgewiesenen Genotypen von den einzelnen Standorten).

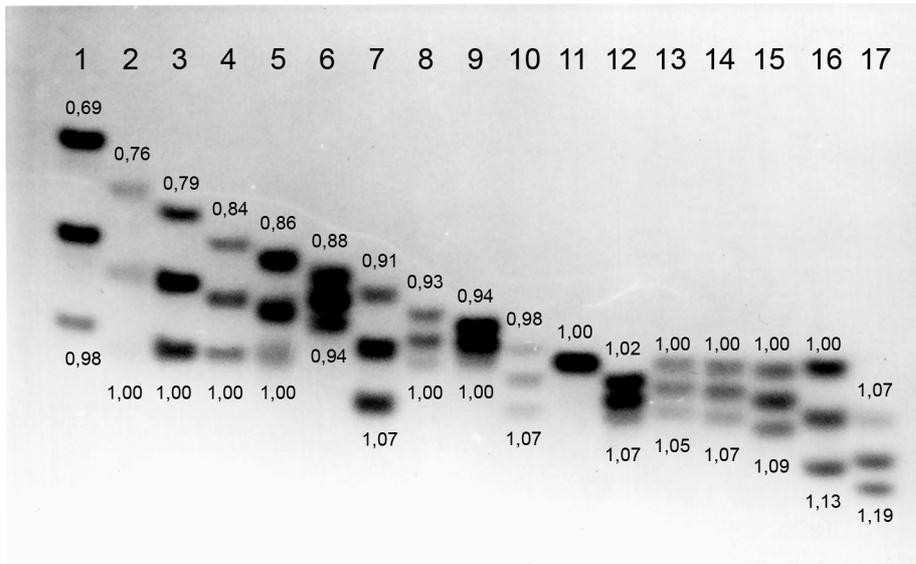


Abb.6: Elektropherogramm des Enzyms GPI bei *Carabus granulatus*

Dargestellt sind 17 der 18 im Untersuchungsgebiet Koepe nachgewiesenen Allozyme (das nur einmal nachgewiesene Allozym 1,18 fehlt). Die Genotypen lauten im Einzelnen:

- Spur 1: 0,69 - 0,98
- Spur 2: 0,76 - 1,00
- Spur 3: 0,79 - 1,00
- Spur 4: 0,84 - 1,00
- Spur 5: 0,86 - 1,00
- Spur 6: 0,88 - 0,94
- Spur 7: 0,91 - 1,07
- Spur 8: 0,93 - 1,00
- Spur 9: 0,94 - 1,00
- Spur 10: 0,98 - 1,07
- Spur 11: 1,00 - 1,00
- Spur 12: 1,02 - 1,07
- Spur 13: 1,00 - 1,05
- Spur 14: 1,00 - 1,07
- Spur 15: 1,00 - 1,09
- Spur 16: 1,00 - 1,13
- Spur 17: 1,07 - 1,19

Über alle Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe gepoolt, treten zwei Allozyme mit einer Häufigkeit > 15% auf: 0,86 und 1,00; vier Allozyme mit einer Häufigkeit zwischen 5 bis 15%: 0,93; 0,94; 1,07 und 1,13; die restlichen Allozyme treten mit einer Häufigkeit < 5% auf (Abb.7). (Die Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder, Wolbecker Tiergarten und der von Reimann untersuchten münsterländischen Aufsammlungen gibt Tab.95). Insgesamt treten die Allozyme im Untersuchungsgebiet Koepe in einer graduellen Abstufung auf, die eine eindeutige Unterscheidung in seltene und häufige Allozyme unmöglich macht. Für die Untersuchungen im Experiment Rieselfelder wurden die Allozyme 0,86; 1,00; 1,07; 1,13 als relativ häufig klassifiziert und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege A eingesetzt; andererseits die Allozyme 0,69; 0,76; 0,88; 0,94; 0,98; 1,02 sowie 1,05 als relativ selten und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege B eingesetzt. Es wurde versucht, ausschließlich Träger der klassifizierten Allozyme einzusetzen, dies war auf Grund der großen Allelvielfalt und der damit verbundenen relativen Seltenheit bestimmter Genotypen nicht in jedem Fall möglich (Tab.18/22/23).

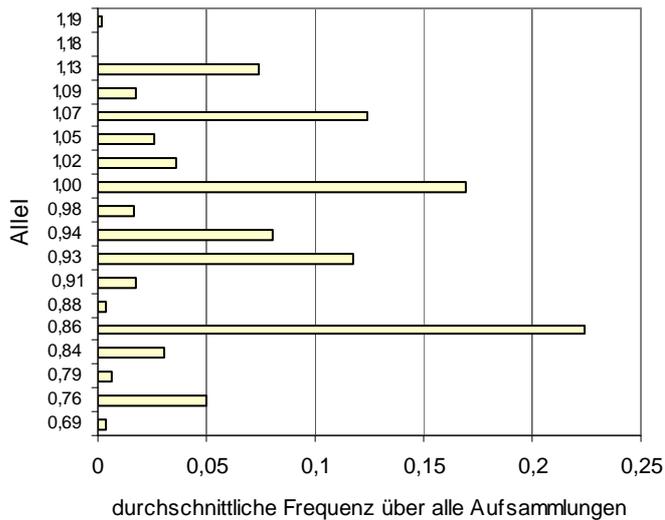


Abb.7: Durchschnittliche Gpi-Allelfrequenzen, berechnet aus den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe, Landwehr, Wiemers)

N = 1784 haploide Genome (entspricht 892 Individuen)

2.3.3.1.2. Hämolymp-Esterase

Bei *Carabus auronitens* wurde die genetische Variabilität der bereits bei dieser Art intensiv untersuchten Hämolymp-Esterase analysiert (Reuter, 1990; Nolte, 1992; Assmann, 1993; Wenzlokot, 1994; Niehues, 1995; Reimann, 1999; Sendker, 1999). Es handelt sich um ein monomeres Enzym, das in Westfalen mit den Allozymen slow (s) und fast (f) auftritt. Das Gen für die untersuchte Hämolymp-Esterase wird x-chromosomal vererbt, heterozygote Individuen treten folglich nur bei den Weibchen auf; die Männchen sind hemizygot (Abb.8). Die spezifische Funktion der Hämolymp-Esterase bei Carabiden ist unbekannt.

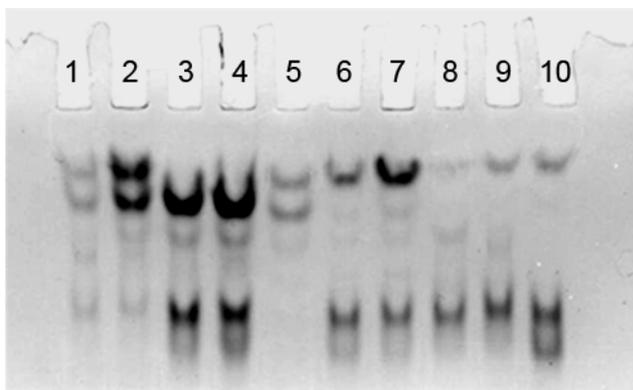


Abb.8: Elektropherogramm des Enzyms Hämolymphesterase bei *Carabus auronitens*

Aufgetragen sind die folgenden Genotypen (w = Weibchen, m = Männchen, die Männchen sind hemizygot):

- Spur 1: w, sf
- Spur 2: w, sf
- Spur 3: m, f
- Spur 4: m, f
- Spur 5: w, sf
- Spur 6: m, s
- Spur 7: m, s
- Spur 8: w, ss
- Spur 9: w, ss
- Spur 10: w, ss

2.3.3.2. Hämolymphabnahme, Aufbewahrung der Proben

Die Hämolympfabnahme erfolgte bei beiden Arten wie folgt: Die lebend gefangenen Tiere wurden mit CO₂ für kurze Zeit betäubt. Anschließend wurde mit einer angeschliffenen 5 µl Glaskapille von ventral in eine Intersegmentalhäut des Abdomens eingestochen. Hämolympdruck und Kapillarkräfte bewirken, dass Hämolymphe in der Kapille aufsteigt. Anschließend wurde die Hämolympheprobe in 60 µl Probenpuffer (Zusammensetzung des Puffers siehe Anhang 31) geblasen, der in flüssigem Stickstoff schockgefroren und anschließend bei minus 24°C im Kühlfach gelagert wurde. Die Proben können über mehrere Jahre gelagert werden, so dass eine Eichung von alten und neuen Proben möglich ist.

Allen im Winterlager gesammelten *Carabus granulatus-Individuen* wurde im Labor eine Hämolympheprobe entnommen: an Hand der Hämolympheproben konnte in allen Fällen der Gpi-Genotyp bestimmt werden. Von den Fängen in den Rieselfeldern konnte hingegen bei einem jungen Weibchen aus Gehege B (Kap.3.2.4.) und bei 24 der in den Außenfallen gefangenen Tieren das zur Bestimmung der Allozyme nötige Hämolymphe-Volumen nicht abgenommen werden.

Im Untersuchungsgebiet Forst Tinnen wurde von mir die Gehegepopulation des Neuen Geheges genetisch untersucht. Mit Beginn der Aktivitätsperiode im Frühjahr 1995 wurde jedem Tier bei seinem (saisonalen) Erstfang eine Hämolympheprobe entnommen. Im weiteren Verlauf der Untersuchungen erfolgte die Hämolymphentnahme dann routinemäßig bei jedem individuellen Erstfang gemeinsam mit dem Setzen des individuellen Markierungsmusters. In der Regel brauchte den Individuen nur eine Hämolympheprobe entnommen zu werden. Schwierigkeiten ergaben sich nur bei frisch geschlüpften Jungtieren im Herbst, bei denen z.T. die Hämolymphentnahme im Frühjahr wiederholt werden musste.

2.3.3.3. Herstellung der Gele

Die Varianten beider Enzyme (Glucose-6-Phosphat-Isomerase und Hämolymphe-Esterase) wurden mittels kontinuierlicher, nativer Polyacrylamid-Elektrophorese getrennt. Verwendet wurden Polyacrylamid-Gele von ca. 7 x 9 cm Größe mit einer Dicke von etwa 1 mm (Elektrophorese-Apparatur LKB 2050 MIDGET; eine ausführliche Beschreibung der Elektrophorese-Apparatur findet sich bei Freiburg & Freiburg, 1990; zur Durchführung der Elektrophorese vgl. Michov, 1995).

Die Gele wurden wie folgt hergestellt: Eine Lösung von 4,22 ml Tris-Citrat-Puffer, 8,88 ml Ammoniumpersulfat (APS)-Lösung, 1,06 ml Aqua dest. und 3,16 ml Acrylamid-Lösung wurden im Exsikkator mittels einer Wasserstrahl-Pumpe so lange entgast, bis keine Luftblasen mehr aus der Lösung entwichen (für GPI wurde anstatt einer APS-Lösung eine APS-MgCl₂-Lösung verwendet). Anschließend wurden 12 µl TEMED (N,N,N',N'-Tetramethylethyldiamin) und für den Nachweis von GPI zusätzlich 8 µl Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase zugegeben; die Gele polymerisierten in ca. einer Stunde bei Raumtemperatur (zur Zusammensetzung der verwendeten Lösungen siehe Anhang 31).

2.3.3.4. Durchführung der Elektrophoresen und Anfärbung der Enzymbanden

Je nach Größe der Kämme wurden pro Gel 15 bis 20 Proben aufgetragen. Im Kühlraum (ca. 4°C) wurde ein Probenvolumen von 6 µl (Hämolympheesterase) bzw. 3 µl (GPI) aufgetragen. Bestand nach dem ersten Elektrophoreselauf der Probe die Vermutung, dass ein GPI-Allozym homozygot vorliegt, wurde in den folgenden Eichläufen lediglich 2 µl Probenvolumen aufgetragen. Zusätzlich wurde in eine Tasche des Gels eine geringe Menge des Farbstoffes Bromphenolblau einpipettiert. Das relativ kleine Molekül markiert die Front, d.h. den Bereich der am schnellsten wandernden Moleküle. (Das Einbringen des Farbstoffes Bromphenolblau erfolgte meist in die äußerste linke Tasche. Dadurch entstand eine an der linken Seite des Gels gut sichtbare Front.) Die Elektrophoresen fanden im Kühlraum statt. Eine zusätzliche Kühlung lieferte gekühltes Wasser (4°C), das an der äußeren Gel-Glasplatte entlangfloß. Die obere und untere Kammer der Elektrophorese-Apparatur wurde mit einem Tris-Borat-

Elektrodenpuffer (Zusammensetzung siehe Anhang 31) aufgefüllt, die angelegte Stromstärke betrug 15 mA pro Gel. Die Elektrophorese dauerte ca. zwei Stunden. Die Elektrophorese wurde in der Regel beendet, wenn die Front das Gelende erreicht hat (deshalb ist die Front auf den Fotografien nicht immer sichtbar). In einigen Fällen, insbesondere bei den schwierig zu trennenden GPI-Allozymen 0,93 und 0,94 wurde die Dauer der Elektrophorese auf drei Stunden verlängert, um den Laufweitenunterschied zu erhöhen.

Anschließend wurden die Gele bei Raumtemperatur gefärbt (Färbung nach Murphy et al., 1990). Die Anfärbung der GPI-Banden geschieht mittels mehrerer gekoppelter Reaktionen: In der Färbelösung befindet sich u.a. Fructose-6-Phosphat. Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI) katalysiert die Umwandlung von Fructose-6-Phosphat zu Glucose-6-Phosphat (in der Glykolyse läuft die Reaktion in umgekehrter Reihenfolge ab). Glucose-6-Phosphat reagiert anschließend, katalysiert durch das im Gel vorhandene Enzym Glucose-6-Phosphat-Dehydrogenase, zu 6-Phosphoglucono-Lacton. Dieser Schritt geschieht unter Bildung von NADPH aus NADP⁺ (NADP⁺ wird der Färbelösung zugegeben). Die bei der Bildung von NADPH frei werdenden Protonen reagieren mit dem in der Färbelösung vorhandenen Phenazin-Methosulfat (PMS) und Nitrobluetetrazoniumsalz (NBT) zu dem Farbstoff Formazon (Die Zusammensetzung der Färbelösung findet sich in Anhang 31).

Die Anfärbung der Hämolymphesterase beruht auf einer Färbereaktion, in der das (noch aktive) Enzym zunächst zu einer Spaltung von 1-Naphtylacetat führt. An den entstehenden Naphtylrest bindet der Azofarbstoff Fast-Red und führt zu einer braunroten Anfärbung an den Stellen, an denen das Enzym aktiv ist. Die Färbereaktion dauert ca. 45 Minuten. (Die Zusammensetzung der Färbelösung findet sich im Anhang 31; Färbung nach Michov, 1995).

2.3.3.5. Auswertung der Elektrophoresen, Aufbewahrung und Dokumentation

Die Auswertung der Gele erfolgte für das Enzym Glucose-6-Phosphat-Isomerase wie folgt: In einem Erstlauf wurden die zu untersuchenden Proben nebeneinander in die Taschen eines bzw. mehrerer Gele pipettiert. In jeweils eine Tasche pro Gel wurde statt einer erstmals zu untersuchenden Probe eine Probe mit bekannter Allozymausstattung gegeben (meist Proben, in denen die Allozyme 0,76; 0,86, 1,00 oder 1,13 nachgewiesen worden waren). An Hand des Erstlaufes konnte für jede Probe eine vermutliche Allozymkombination bestimmt werden. Diese wurde dann in Eichläufen mit Proben bekannter Allozymvarianten verifiziert. Das Eichen der Proben erwies sich als äußerst zeitaufwendig, da fast alle Proben mehrmals gegeneinander getestet werden mussten. Durch das Eichen mit alten Proben war eine sichere Unterscheidung der Allozyme gewährleistet. Die relative Stabilität der GPI-Enzymaktivität (auch mehrere Jahre alte Proben können noch benutzt werden) erweist sich dabei als ein großer Vorteil (Sendker, 1999).

Abb.6 zeigt ein Eichgel mit 17 der 18 im Untersuchungsgebiet Koepe nachgewiesenen GPI-Allozymen. Zwei auf dieser Abbildung erkennbare Phänomene erschweren die Interpretation des Bandenmusters: (1.) Bei einigen heterozygoten Genotypen ist eine der beiden homodimeren Banden schwächer gefärbt als die andere. (2.) Bei einem Genotyp liegt die heterodimere Bande nicht genau in der Mitte zwischen den beiden Homodimeren.

zu (1.): Unterschiede in der Anfärbeintensität der Banden treten bei den von mir durchgeführten GPI-Elektrophoresen häufig auf. Schwächer gefärbte homodimere Banden sind in Abb.6 z.B. die Allozym-Bande 0,98 in Spur 1 und die Allozym-Bande 1,00 in Spur 5. Die auf dem eingescannten Foto nicht sichtbare 1,00-Bande in Spur 2 ist auf dem Originalfoto schwach erkennbar. Unterschiede in der Anfärbeintensität der GPI-Allozymbanden werden ebenfalls von Markus Bodenberger (1999) für Hämolympheproben von *Carabus arcensis*, von Andrea Sendker (1999) für *Carabus irregularis*, von Thomas Reimann (1999) für *Carabus auronitens* und von Andrea Lütke Hündfeld (2001) für *Carabus lineatus* und *Carabus lateralis* beschrieben. Eine schwächere Anfärbung tritt sowohl bei der oberen als auch bei der unteren homodimeren Bande heterozygoter Tiere auf (Abb.6 zeigt nur schwächer gefärbte untere Banden). Die Anfärbeunterschiede treten in Abstufungen von sehr schwacher bis zu starker Färbung auf. Für eine quantitative Auswertung der Häufigkeit

dieses Phänomens wäre eine Messung der Anfärbeunterschiede erforderlich, die im Rahmen dieser Untersuchungen nicht möglich war.

Unterschiede in den Anfärbeintensitäten eines Allozyms könnten durch unterschiedliche katalytische Effizienz („Effizienzvarianten“) bedingt sein und deuten damit auf einen versteckten Polymorphismus. Die Tatsache, dass mittels Elektrophorese nur ein Teil der Gesamtvariabilität aufgedeckt werden kann, wurde intensiv diskutiert: Lewontin (1991) bemerkt, dass nur ein Viertel der genetischen Variabilität auf DNA-Ebene mit Veränderungen der Proteinladungen verknüpft sind. GPI-Allozyme mit unterschiedlich starker enzymatischer Aktivität wurden von verschiedenen Autoren nachgewiesen: z.B. von Watt (1983) für zwei *Colias*-Arten, von Hoare & Beaumont (1995) für *Mytilus edulis* und von Takase et al. (1998) für *Carassius auratus*. Coppes de Achaval et al. (1982) untersuchten die Thermostabilität von GPI-Allozymen bei fünf tropischen Fischarten der Superordnung Ostariophysi. Sie konnten zeigen, dass die in der anodalen Region bandierenden Allozyme relativ thermolabil sind. Assmann (1987) beobachtete das Phänomen einer unterschiedlich intensiven Anfärbung bei Esterase-Allozymen heterozygoter *Carabus auronitens*. Er vermutet, dass sich die Varianten unterschiedlich gegenüber den Elektrophorese- und Färbebedingungen verhalten. Da die Intensitätsunterschiede in Wiederholungselektrophoresen derselben Proben reproduzierbar auftreten, wertet er dies als Hinweis auf einen versteckten Polymorphismus. Unterschiede in der Menge der abgenommenen Hämolymphe scheiden demgegenüber als Ursache aus: diese Möglichkeit kann zu Unterschieden in der Anfärbbarkeit der Banden verschiedener Individuen führen, nicht aber zu einer unterschiedlichen Anfärbbarkeit der beiden homodimeren Banden eines Individuums.

Zu (2.): In Spur 17 (Abb.6) liegt die heterodimere Bande nicht genau in der Mitte zwischen den homodimeren Banden der Allozyme 1,07 und 1,19. Eine - relativ zu den homodimeren Banden - asymmetrisch positionierte heterodimere Bande wurde von mir nur in einigen wenigen Fällen beobachtet. Für eine systematische Auswertung war das Phänomen zu selten. Freiburg & Freiburg (1990) berichten, dass artifiziell veränderte Laufweiten die Folge einer unregelmäßigen Polymerisation sein können. Diese Erklärung scheidet im vorliegenden Fall mit hoher Wahrscheinlichkeit aus, denn die asymmetrische Lage der heterodimeren Bande ist reproduzierbar (vgl. unten). Andrea Lütke Hündfeld (2001) berichtet von einer ebenfalls asymmetrisch liegenden, heterodimeren GPI-Bande bei Proben von *Carabus lineatus* und *Carabus lateralis*. Sie vermutet, dass die asymmetrische Position durch die genetischen Eigenschaften der Allozyme bedingt ist. Recherchen in der Enzymdatenbank „Brenda“ und in Zeitschriften, die methodische Fragen der Elektrophorese und Proteinbiologie behandeln (u.a. *Methods in Enzymology*; *Journal of biological Chemistry*; *Biochemical Journal*; *Enzyme and microbial Technology*; *Journal of Chromatography*) erbrachten keine Hinweise auf Untersuchungen, in denen asymmetrisch positionierte Banden beobachtet wurden.

Die Phänomene der Effizienzvarianten sowie der asymmetrisch positionierten Bande, d.h. das Vorhandensein versteckter Polymorphismen, wurde von mir nicht systematisch untersucht. Effizienzvarianten können nur bei heterozygoten Tieren, nicht aber bei Vergleichen von homozygoten Tieren erkannt werden (wenn die Bande homozygoter Tiere unterschiedlich stark färbt, kann die Menge der abgenommenen Hämolymphe die Ursache dafür sein); auch eine versteckte Variabilität, die im heterozygoten Zustand zu einer asymmetrisch positionierten heterodimeren Bande führt, bleibt beim Vergleich homozygoter Tiere unentdeckt.

Einige Allozyme unterscheiden sich in ihrer Laufweite nur geringfügig, z.B. die Allozyme 0,93 und 0,94. Diese Varianten können nur in side-by-side-Läufen unterschieden werden. Die für die Allozyme 0,93 und 0,94 heterozygoten Individuen können nicht sicher von den bezüglich dieser Allozyme homozygoten Tieren unterschieden werden.

Die Auswertung der Gele erfolgte stets unmittelbar nach Durchführung der Elektrophoresen. Um mögliche Zweifelsfälle nachträglich prüfen zu können, wurden die Gele in einer

Konservierungsflüssigkeit (Zusammensetzung siehe Anhang 31) bis zum Abschluss der Auswertungen gelagert.

Bei der in der Hämolymphe nachweisbaren Esterase konnten die beiden Allozyme s und f in der Regel in einem Lauf identifiziert werden. Lediglich bei einigen der im Herbst gefangenen Jungtiere, vor allem bei sehr weichen und weichen Tieren (vgl. Kap.2.3.1.), ist die Esterase-Enzymaktivität sehr gering bzw. nicht nachweisbar. Auch das für den Nachweis nötige Hämolympfvolumen konnte nicht immer gewonnen werden. Dies ist der Grund, warum nicht bei allen in der Herbstsaison gefangenen Tieren der Genotyp bestimmt werden konnte. In Zweifelsfällen wurde diesen Tieren im Frühjahr erneut eine Hämolympheprobe entnommen.

Wenzlokot (1994) und Kuhlmann (1995) weisen auf eine charakteristisch geformte Störbande hin, die knapp oberhalb der f-Bande der Hämolympheesterase im Gel verläuft. Im Vergleich zur f-Bande ist diese Störbande schmaler und ist an den Rändern schärfer zum Gel abgegrenzt. Sie wurde von mir nur in einigen wenigen Fällen beobachtet. Eine weitere Störbande, die wahrscheinlich ein Abbauprodukt des s-Allozyms ist, liegt knapp unterhalb der f-Bande. Fehlinterpretationen sind auszuschließen, da diese Störbande schwächer anfärbt als die stets gleich stark anfärbenden s- und f-Banden.

Die GPI- und Esterase-Gele wurden zur Dokumentation fotografiert.

2.4. Statistische Tests

Die Durchführung der statistischen Tests erfolgt mit Hilfe des Statistikprogramms SPSS Vers. 10.0 (Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor, t-Test, ANOVA, Mann-Whitney-U-Test, Korrelations- und Regressionsanalyse, Arcus-Sinus-Winkeltransformation, simultaner Vergleich mittels Mehrfeldertafeln) und mit Hilfe des Tabellenkalkulationsprogramms Excel, wobei die Funktion zur Eingabe von Formeln benutzt wird (Chi-Quadrat-Anpassungstest, Chi-Quadrat-Vierfeldertest; G-Test, Exakter Test nach Fisher; Signifikanz nach Mehrfachtest-Korrektur; Inzuchtkoeffizient nach Weir, Signifikanzstatistik der F_{ST} -Werte nach Workman & Niswander). F_{ST} -Werte und Clusteranalysen werden mit dem Computerprogramm POPGENE berechnet (Yeh et al., 1999).

Die Bewertung der Irrtumswahrscheinlichkeit folgt der allgemein verwendeten Einteilung: schwach signifikant: * $p < 0,05$; signifikant: ** $p < 0,01$; hoch-signifikant: *** $p < 0,001$. Irrtumswahrscheinlichkeiten $< 0,1$ werden mit (*) gekennzeichnet und als Tendenz gewertet.

Es werden die folgenden Tests angewendet:

$k \times 2$ -Felder- χ^2 -Test nach Brandt & Snedecor (Homogenitätstest)

Der Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor (Sachs, 1992: S. 580 ff.) dient zum Vergleich zweier unabhängiger empirischer Verteilungen von Häufigkeitsdaten. Er wird in dieser Arbeit verwendet zum Vergleich der folgenden Häufigkeitsverteilungen:

- Vergleich der Allelhäufigkeiten zweier Aufsammlungen (zeitliche und räumliche Vergleiche; Kap.3.1.)
- Vergleich der Allelhäufigkeiten verschiedener Kohorten (Kohortentrennung z.B. nach Geschlecht, Homo- und Heterozygotie, Anzahl der individuellen Fänge, Länge der individuellen Saison, Tag- und Nachtfängen; Kap.3.2.)
- Vergleich der Allel- und Genotypenhäufigkeiten verschiedener Kohorten (Kohortentrennung z.B. nach Aktivitätssaison, Jung- und Alttieren und Überlebensraten; Kap.3.3.)

Beim Vergleich der Allelhäufigkeiten zweier Aufsammlungen werden alle seltenen Allele (Erwartungshäufigkeiten kleiner eins) zu einer Klasse zusammengefasst (Kap.3.1.; Kap.3.2.). Eine Zusammenfassung von benachbarten Klassen ist hingegen nicht sinnvoll, da es sich nicht um ein kontinuierlich variierendes Merkmal handelt. Beim Vergleich der Häufigkeitsverteilung von Fängen werden hingegen niedrig besetzte Fangklassen mit benachbarten Klassen zusammengefasst (Kap.3.3.4.4.).

Werden mehrere Tests auf den gleichen Datenkörper durchgeführt, erfolgt eine Korrektur der Signifikanzen nach Mehrfachtestung (vgl. Erläuterungen zu „Signifikanz nach Mehrfachtest-Korrektur“ weiter unten in diesem Kapitel).

Simultaner Vergleich durch Mehrfeldertafeln

Der simultane Vergleich mittels Mehrfeldertafeln wird in Kap. 3.3. zum Vergleich der Allel- und Genotypenhäufigkeiten in mehreren Aktivitätssaisons verwendet (Kap.3.3.1.: Tab.55; Tab.61 bis Tab.63; erweiterter Test nach Brandt & Snedecor; Sachs, 1992: S. 582 – 583).

Chi-Quadrat-Anpassungstest

Der Chi-Quadrat-Anpassungstest dient der Prüfung der Übereinstimmung einer beobachteten mit einer hypothetisch zu erwartenden Häufigkeitsverteilung (Sachs, 1992: S. 212. u. 421). Der Test wird angewendet zum Vergleich der beobachteten und erwarteten Fanghäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere (Kap.3.2.3.2.: Tab.26), der beobachteten und erwarteten Anzahl homo- und heterozygoter Tiere in Tag- und Nachtfängen (Kap.3.2.3.4.: Tab.35; Tab.36), der temperaturabhängigen Laufaktivität homo- und heterozygoter Tiere (Kap.3.2.3.5.: Tab.41) sowie der beobachteten und erwarteten Fangzahlen der *Carabus auronitens*-Genotypen (Kap.3.3.4.4.: Tab.76 und Kap.3.3.4.5.: Tab.83; Tab.84).

Chi-Quadrat-Vierfeldertest

Der Chi-Quadrat-Vierfeldertest dient der Prüfung der Übereinstimmung der Häufigkeiten in zwei unabhängigen, empirischen Häufigkeitsverteilungen mit je zwei Klassen (Sachs, 1992: S. 212 u. 450). Er wird verwendet beim Vergleich der Anzahl tag- und nachtaktiver Tiere im Gehegebestand A und B (Kap.3.2.3.4.), beim Test auf gleiche Allelhäufigkeiten von weiblichen und männlichen *Carabus auronitens*-Individuen (Kap.3.3.1.: Tab.58 bis Tab.60) sowie beim Test auf Veränderungen der Allel- und Genotypenhäufigkeiten mit dem Alter einer Schlupfgeneration (Kap.3.3.2.: Tab.61 bis Tab.63).

G-Test

Der G-Test nach Woolf ist eine modifizierte Version des Chi-Quadrat-Vierfeldertests, er wird bei kleinen Stichprobengrößen empfohlen (Sachs, 1992: S. 456 ff.). Der Test wird hier verwendet, um zu untersuchen, ob bei einer gegebenen Anzahl von durchgeführten statistischen Tests die beobachtete Anzahl von signifikanten Unterschieden im Bereich der Zufallserwartung liegt (Kap.3.1.2.; Kap.3.1.3.; Kap.3.1.6.).

Exakter Test nach Fisher

Der exakte Test nach Fisher (Sachs, 1992: S. 477 ff.) eignet sich für den Vergleich zweier Verteilungen mit sehr kleinem Stichprobenumfang. Er wird in Kap.3.2. angewendet zum Vergleich der Häufigkeiten homo- und heterozygoter *Carabus granulatus*-Individuen in der Parental- und Jungtiergeneration (Kap.3.2.4.: Tab.50).

Signifikanz nach Mehrfachtest-Korrektur

Werden mehrere Tests auf den gleichen Datenkörper angewandt, werden jeweils die Irrtumswahrscheinlichkeit und das Signifikanzniveau nach Mehrfachtest-Korrektur

angegeben (Sachs 1992, S. 183). Dies wird nötig beim Vergleich der Allelhäufigkeiten der autochthonen Population mit den Allelhäufigkeiten in den Gehegebeständen A und B mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor (es wird – getrennt für Weibchen und Männchen - der Allelbestand der autochthonen Population im Jahr 1998 mit dem Allelbestand in der Gehegepopulation A und B der Jahre 1997 und 1998 verglichen; es werden also bei Weibchen und Männchen jeweils $k = 4$ Tests auf den gleichen Datenkörper durchgeführt; Kap.3.2.2.: Tab.20). Korrekturen der Signifikanzen nach Mehrfachtestung werden weiterhin notwendig beim Vergleich der Aktivität homo- und heterozygoter Weibchen und Männchen in Tag- und Nachtfängen (Kap.3.2.3.4.: Tab.35; Tab.36), bei der Analyse der Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität (Kap.3.2.3.5.: Tab.40), beim Vergleich der Häufigkeitsverteilungen der individuellen Wiederfänge (Kap.3.2.: Tab.25) sowie in Kap.3.3.4.5. beim Vergleich der beobachteten und erwarteten Genotypenhäufigkeiten in den *Carabus auronitens*-Fängen an einzelnen Fangtagen (Tab.83 bis Tab.85).

Chi-Quadrat-Zerlegung

Mittels der Chi-Quadrat-Zerlegung wird das Gesamt-Chi-Quadrat als Ergebnis eines Brandt & Snedecor-Tests in Anteile zerlegt (Sachs, 1992: S. 585 ff.). Die Chi-Quadrat-Zerlegung wird hier benutzt, um Hinweise darüber zu erhalten, welche Allele maßgeblich für Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe verantwortlich sind (Kap.3.1.4.). Sie wird in allen Fällen durchgeführt, in denen die räumlichen und zeitlichen Vergleiche signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede offenbaren. Allele mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst.

Im Gehegeexperiment Rieselfelder wird mittels des Tests nach Brandt & Snedecor untersucht, ob sich (1.) die Allelausstattung der Individuen, die kürzer oder länger als der Durchschnitt aktiv sind (Kap.3.2.3.3.: Tab.33) und (2.) die Allelausstattung der tagsüber und nachts gefangenen *Carabus granulatus*-Individuen (Kap.3.2.3.4.: Tab.38) unterscheiden. Anschließend wird jeweils mittels Chi-Quadrat-Zerlegung analysiert, welche Allele für die gefundenen Unterschiede verantwortlich sind. In Kap.3.3.4.4. werden die Häufigkeitsverteilungen der Genotypen der individuellen Wiederfänge verglichen (Tab.80). Mittels Chi-Quadrat-Zerlegung wird untersucht, ob die zwischen den ss- und sf-Weibchen auftretenden Unterschiede auf Unterschieden in einer bestimmten Fangklasse beruhen.

Da bei der Chi-Quadrat-Zerlegung stets mehrere Tests auf den gleichen Datenkörper durchgeführt werden, werden die Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Tabelle (vgl. Sachs (1992): S. 598) korrigiert.

t-Test

Der t-Test wird durchgeführt zum Vergleich zweier empirischer Mittelwerte aus normalverteilten Grundgesamtheiten (Sachs, 1992: S. 210, 355). In Kap.3.1. werden die Mittelwerte der genetischen Distanzen mittels t-Test verglichen (Kap.3.1.9: Tab.17; die Vorgehensweise folgt Schmeller, 1995). In Kap.3.2. wird der t-Test zum Vergleich der mittleren Körpergewichte (Kap.3.2.3.6.: Tab.44; Tab.45 und Tab.48) angewandt sowie in Kap.3.3. beim Vergleich der durchschnittlichen Abstände zwischen Erst- und Letztfang (Kap.3.3.4.3.: Tab.75), beim Vergleich der Genotypen bezüglich der durchschnittlichen individuellen Fanghäufigkeit (Kap.3.3.4.4.: Tab.77), der mittleren Körpergewichte (Kap.3.3.3.: Tab.69) sowie der mittleren Körperlängen (Kap.3.3.3.: Tab.64 bis Tab.66).

In Kap.3.3. wird die Temperaturabhängigkeit der Fangrate von *Carabus auronitens* mittels Regressionsanalyse untersucht (s. unten). Die Regressionskoeffizienten (Kap.3.3.2.: Abb.46 bis Abb.48 und Kap.3.3.4.6.: Tab.89) zweier Regressionsgeraden werden mittels t-Test verglichen. Die Vorgehensweise folgt Sachs (1992, S. 553 ff.). Zur Durchführung des Tests habe ich die in Sachs (1992) angegebene Formel (Formel 5.104 auf S. 553) mit dem Formeleditor in Excel programmiert und an Hand der von Sachs angegebenen Beispielrechnung überprüft.

Varianzanalyse (ANOVA)

Die Varianzanalyse dient der quantitativen Analyse von Einflussgrößen auf Versuchsergebnisse, vor allem zum Vergleich mehrerer Mittelwerte (Sachs, 1992: S. 612 ff.). Die ANOVA-Methode vergleicht die Varianz zwischen den Gruppen mit der Varianz innerhalb der Gruppen. Gehören beide Gruppen derselben Grundgesamtheit an, weicht die Varianz zwischen den Gruppen nur zufällig und nicht signifikant von der Varianz innerhalb der Gruppen ab. Berechnet wird ein Varianzquotient F. Wenn sich beide Varianzen nur zufällig unterscheiden, ist auch der Quotient F nur zufällig von eins verschiedenen. Die ANOVA-Methode wird hier zum Vergleich der Mittelgewichte der Gpi-Genotypen bei *Carabus granulatus* im Untersuchungsgebiet Rieselfelder (Kap.3.2.3.6.: Tab.46) und zum Vergleich der mittleren Körperlängen und -gewichte der Esterase-Genotypen bei *Carabus auronitens* im Untersuchungsgebiet Forst Tinnen angewendet (Kap.3.3.3).

Mann-Whitney U-Test

Der Mann-Whitney U-Test dient dem Vergleich zweier unabhängiger Stichproben von Messdaten. Es wird überprüft, ob zwei beprobte Grundgesamtheiten die gleiche Lage besitzen, indem die Beobachtungen aus beiden Gruppen in eine gemeinsame Rangfolge gebracht werden (Sachs, 1992: S. 380 ff.). Der Test wird hier verwendet zum Vergleich der individuellen Fanghäufigkeiten (Kap.3.2.3.2.); zum Vergleich der Länge der individuellen Saison homo- und heterozygoter Tiere (Kap.3.2.3.3.) sowie zum Vergleich der Allelhäufigkeiten der Tierkohorten, die nach dem Aussetzen im Gehegeexperiment „Rieselfelder“ nicht oder mindestens einmal wiedergefangen wurden (Kap.3.2.3.2.: Tab.24)

Test auf Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Es wird getestet, ob die absoluten Häufigkeiten der beobachteten Genotypen mit den nach dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht zu erwartenden Häufigkeiten übereinstimmen. Mögliche Abweichungen werden wie folgt auf Signifikanz getestet:

- (1.) mittels des Inzuchtkoeffizienten nach Weir (Weir, 1996: S. 91 ff.) zur Auswertung der Daten aus den Aufsammlungen Koepe (vgl. Kap.3.1.6.)
und
- (2.) mittels des Chi-Quadrat-Anpassungstests (Sachs, 1992: S. 421 und S. 212) zur Auswertung der Daten aus den Aufsammlungen Koepe (Kap.3.1.6.), der Daten des Gehegeexperimentes „Rieselfelder“ (Kap.3.2.2.) sowie der Daten aus dem Untersuchungsgebiet Forst Tinnen (Kap.3.3.1.1.).

zu (1.) Der durchschnittliche Inzuchtkoeffizient (f) einer Population gibt die Wahrscheinlichkeit an, mit der ein Individuum an einem Genlocus homozygot ist. Der Inzuchtkoeffizient errechnet sich nach der Formel:

$$f = \frac{(d-h+(1/n)*h)}{(d+(1/n)*h)}$$

mit h = beobachtete relative Häufigkeit der Heterozygoten
 d = erwartete Häufigkeit der Heterozygoten
 n = Größe der Stichprobe

Es gilt: $f = 0$ bei Zufallspaarung und $f = 1$ wenn alle Individuen homozygot sind.

Mittels des Chi-Quadrat-Wertes (1 FG) kann bestimmt werden, ob der Inzuchtkoeffizient signifikant von der durch die Hardy-Weinberg gegebene Zufallsverteilung abweicht (Weir, 1990: S. 382):

$$x^2 = \frac{(n * (d - h)^2)}{(\sum_i p_i^2 + (\sum_i p_i^2)^2 - 2 \sum_i p_i^3)}$$

(p = Allelfrequenz, übrige Notationen siehe oben,)

zu (2.) Chi-Quadrat-Anpassungstest

In den Ergebniskapiteln Kap.3.1.; 3.2. und 3.3. werden mögliche Abweichungen zwischen den beobachteten und erwarteten Genotypenhäufigkeiten mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest überprüft. Die erwarteten Häufigkeiten errechnen sich aus der Hardy-Weinberg-Gleichung. Bei den Männchen von *Carabus auronitens* ist der Esterase-Locus hemizygot. Daher erfolgt der Test auf Übereinstimmung mit dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht indirekt: mittels des Chi-Quadrat-Vierfeldertests wird auf gleiche Allelhäufigkeiten bei Weibchen und Männchen getestet (Kap.3.3.1.1.: Tab.58).

Erst- und Letztfangkurven

Mittels der Fangdaten wird das saisonale Aktivitätsverhalten untersucht. Dazu werden in den Ergebniskapiteln (Kap.3.2. und Kap.3.2.) Erst- und Letztfangkurven erstellt: Durch die fortlaufende Aufsummierung (Kumulation) aller in der Saison erstmalig gefangenen Individuen erhält man die Erstfangkurve und auf entsprechende Weise die Letztfangkurve, die erst nach Ende der Saison erstellt werden kann. Erstfangkurven erlauben es, den Verlauf des Aktivwerdens auf geschlossenen Flächen (keine Ein- und Auswanderung) zu verfolgen. Der Verlauf der Letztfangkurve gibt Hinweise auf intrasaisonale Mortalität und Inaktivwerden. Der Abstand zwischen Erst- und Letztfangkurve ist gleich der Mindestanzahl der in einem bestimmten Fangintervall auf der Versuchsfläche vorhandenen aktiven Käfer. Eng zusammenliegende Erst- und Letztfangkurven deuten auf relativ kurze individuelle Aktivitätssaisons. Ein statistischer Vergleich des Verlaufs von Erst- bzw. Letztfangkurven ist nicht möglich. Für statistische Vergleiche werden andere Verfahren angewandt (Mann-Whitney U-Test; vgl. Kap.2.7.)

Für die autochthone Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder können lediglich Erstfangkurven, aber keine Letztfangkurven erstellt werden, da die Farbmarkierung keine individuelle Erkennung der Wiederfänge erlaubt (Abb.29).

Korrelations- und Regressionsanalyse

Die Korrelationsanalyse wird zur Analyse stochastischer Zusammenhänge zwischen gleichwertigen Zufallsvariablen einer Stichprobe verwendet (Sachs, 1992: S. 492 ff.). Es wird der Korrelationskoeffizient nach Pearson berechnet, z.B. in Kap.3.2. die Korrelation zwischen dem Mittelgewicht I, dem aus allen Einzelmessungen errechneten mittleren Körpergewicht, sowie dem Mittelgewicht II, bei dem zunächst für jedes Tier, das mehrmals in einem Zeitabschnitt gefangen wurde, ein individuelles Mittelgewicht errechnet wird, das der Berechnung des Mittelgewichtes II dient (vgl. Kap.3.2.). Die Überprüfung des Korrelationskoeffizienten r auf Signifikanz gegen Null erfolgt bei zweiseitiger Fragestellung.

Die Regressionsanalyse dient der Ermittlung der Regressionsgeraden (Sachs, 1992: S. 493 ff.), die Berechnung erfolgt mit Hilfe des Statistikprogramms SPSS. In der Regel wird auf Vorliegen einer linearen Regression getestet; beim Vergleich der relativen individuellen Fanghäufigkeit von *Carabus granulatus* mit den Laufweiten der GPI-Allozyme wird zusätzlich auf Vorliegen einer logarithmischen und exponentiellen Regression getestet (Kap.3.2.3.2.: Abb.20). In Kap.3.1. werden mittels Regressionsanalyse mögliche Zusammenhänge zwischen F_{ST} -Wert und geografischer Distanz zwischen den Fundstellen (Kap.3.1.7.: Abb.12) untersucht. In Kap.3.2. wird auf Zusammenhänge zwischen der relativen sowie der absoluten individuellen Fanghäufigkeit (Kap.3.2.3.2.: Abb.20; Tab.29), der Länge der individuellen Saison (Kap.3.2.3.3.: Abb.28), der diurnalen Aktivitätsverteilung (Kap.3.2.3.4.:

Abb.34), der Temperatur (Kap.3.2.3.5.: Abb.40) sowie dem Körpergewicht (Kap.3.2.3.6.: Tab.47; Abb.41) mit den Laufweiten der GPI-Allozyme getestet. In Kap.3.3. wird das altersabhängige Überleben (Kap.3.3.2.: Abb.46 bis Abb.48) der *Carabus auronitens*-Individuen mittels Regressionsanalyse untersucht.

Darüber hinaus wird mittels Regressionsanalyse getestet, ob sich die Temperaturabhängigkeit der Aktivität genotypenspezifisch unterscheidet (Kap.3.3.4.6.: Tab.88; Abb.59 bis Abb.73). Die Steigung der Regressionsgeraden (der Regressionskoeffizient m) kann als Maß für die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und der Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse als Schwellenwert der Aktivität interpretiert werden (Hockmann, 1997). Um mögliche Unterschiede zwischen den Genotypen aufzudecken, sind also (A.) die Regressionskoeffizienten und (B.) die x-Achsen Schnittpunkte jeweils zweier Regressionsgeraden zu vergleichen: Zu (A.) Der Vergleich der Regressionskoeffizienten erfolgt mittels t-Test (vgl. dazu die Erläuterung zum t-Test weiter oben in diesem Kapitel). Zu (B.) Ob sich die x-Achsen Schnittpunkte zweier Regressionsgeraden voneinander unterscheiden, wird an Hand der mittleren 95%-Vertrauensbereiche überprüft. Dazu werden die 95%-Vertrauensbereiche mit dem Statistikprogramm SPSS für jeweils zwei Regressionsgeraden in einer Abbildung angezeigt (Abb.9). Beim paarweisen Vergleich sind drei Fälle zu unterscheiden: (1.) der Schnittpunkt beider Regressionsgeraden liegt außerhalb des mittleren Vertrauensbereiches der jeweiligen anderen Regressionsgeraden. In einem solchen Fall wird ein signifikanter Unterschied zwischen den x-Achsen Schnittpunkten der beiden Regressionsgeraden angenommen. (2.) Beide x-Achsen Schnittpunkte liegen innerhalb des mittleren 95%-Vertrauensbereiches der jeweils anderen Regressionsgeraden. Die x-Achsen Schnittpunkte unterscheiden sich in einem solchen Fall nicht. (3.) Nur der x-Achsen Schnittpunkt einer Regressionsgeraden liegt außerhalb des mittleren Vertrauensbereiches der jeweils anderen Regressionsgeraden (der Schnittpunkt der anderen Regressionsgeraden liegt innerhalb des mittleren Vertrauensbereiches der Vergleichsregressionsgeraden): auch in diesem Fall unterscheiden sich die Schnittpunkte nicht signifikant. Einen solchen Fall zeigt Abb.9: Hier liegt der x-Achsen Schnittpunkt der ss-Weibchen (rote Linie, Schnittpunkt bei 1,3°C) inner halb des 95%-Vertrauensbereiches der ff-Weibchen, der x-Achsen Schnittpunkt der ff-Weibchen (grüne Linie, Schnittpunkt bei 3,6°C) aber außerhalb des 95%-Vertrauensbereiches der ss-Weibchen. - Regressionen, die nicht-signifikant von Null verschieden sind, werden nicht auf Unterschiede der x-Achsen Schnittpunkte getestet.

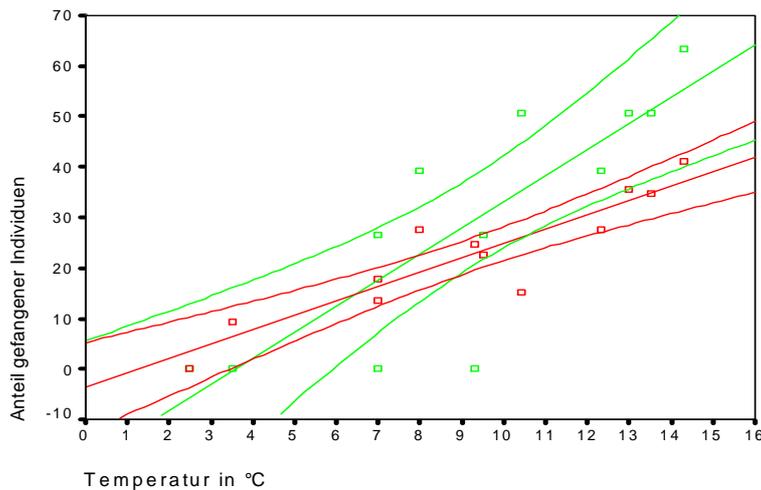


Abb.9: Die mittleren 95%-Vertrauensbereiche zweier Regressionsgeraden

Gezeigt werden die Regressionsgeraden für ss- (rot) und ff (grün)-Weibchen im ersten Saisonabschnitt des Jahres 1998. Die Regressionsgeraden und ihre Parameter lauten (vgl. Tab.88):

$$y \text{ (ss)} = 2,859x - 3,765; r^2 = 0,831; p < 0,001$$

$$y \text{ (ff)} = 5,187x - 18,734; r^2 = 0,689; p < 0,001$$

Die x-Achsenschnittpunkte liegen bei 1,3°C (ss-Weibchen) und 3,6°C (ff-Weibchen). Zur Verdeutlichung der Überlappungsbereiche der mittleren 95%-Vertrauensbereiche mit den x-Achsenschnittpunkten ist die Skalierung der Grafik so gewählt, dass die y-Achse erst bei einem y-Wert von -10 durch die x-Achse geschnitten wird. Weitere Erläuterungen siehe Text auf der vorherigen Seite.

Winkeltransformation (Arcus-Sinus-Transformation)

Arcus-Sinus-Winkeltransformationen (Sachs 1992, S. 354) werden durchgeführt, um relative Häufigkeiten statistisch zu vergleichen. Dazu werden die relativen Häufigkeiten in Winkel zwischen 0° bis 90° umgerechnet, z.B. entspricht einer relativen Häufigkeit von 0,25 ein Winkelgrad (in Altgrad) von 30°. Zur Berechnung der arc-sinus-transformierten Werte wurde der Formeleditor von Excel benutzt. Die Werte wurden an Hand der in Sachs angegebenen Tabelle überprüft (Sachs, 1992, Tab.93., S. 355.). Arc-sinus-transformierte Werte werden für Regressionsanalysen verwendet (Temperaturabhängigkeit der Aktivität der Genotypen: Kap.3.3.4.6.: Tab.88; Abb.59 bis Abb.73; Veränderungen der Allel- und Genotypenhäufigkeiten mit dem Alter der *Carabus auronitens*-Individuen: Kap.3.3.2.: Abb.46 bis Abb.48) und zum Vergleich der relativen individuellen Fanghäufigkeiten mit den Laufweiten der GPI-Allozyme im Gel (Kap.3.2.: Abb.20).

Differenzierung der Populationen: F-Statistik

Mittels der F-Statistik können verschiedene populationsgenetische Parameter berechnet werden, darunter der hier verwendete F_{ST} -Wert. Der F_{ST} -Wert ist ein Maß für die Differenzierung von Aufsammlungen (Subpopulation: s) im Vergleich zur zusammengefassten Stichprobe (total: t). Dazu schreibt Weir: „With *Theta* [der F_{ST} -Wert wird von Weir als *Theta* bezeichnet] estimated, there is a quantification of the degree of divergence among a set of *r* populations. Equal allele frequencies in all populations will cause *theta* to be zero, and for a pair of populations *theta* may serve as a measure of genetic distance.“ (Weir, 1996: S. 174). Nei betont die Eignung der F-Statistik für die Analyse von Allozypolymorphismen: „The fixation indices are useful for understanding the breeding structure of populations or the pattern of selection associated with polymorphic alleles.“ (Nei, 2000: S. 238).

Der F_{ST} -Wert gilt als Standardmaß zur Beschreibung genetischer Differenzierungsgrade zwischen Populationen. Er beschreibt den Anteil der Variabilität der Individuen der Gesamtpopulation, der durch Unterschiede zwischen den Subpopulationen verursacht wird. Der F_{ST} -Wert entspricht einer standardisierten Varianz der Allelfrequenzen zwischen lokalen Populationen. Nach Wright entsprechen F_{ST} -Werte von 0 – 0,05 einer geringen, von 0,05 – 0,15 einer moderaten, von 0,15 – 0,25 einer großen und über 0,25 einer sehr großen Differenzierung (Wright, 1978).

Hier wird an Hand von F_{ST} -Werten das Ausmaß der Differenzierung der Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe analysiert (Kap.3.1.7.). Die F_{ST} -Werte werden mit dem Computerprogramm POPGENE (Yeh et al., 1999) nach der Methode von Hartl & Clark (1989) berechnet.

Chi-Quadrat-Test nach Workman & Niswander

Die ermittelten F_{ST} -Werte werden mittels des Chi-Quadrat-Tests von Workman & Niswander (1970) auf mögliche Abweichungen von Null und damit auf das Vorliegen einer signifikanten Differenzierung getestet (Kap.3.1.7.). Da nur ein Locus untersucht wurde, können Permutationsverfahren zur Abschätzung der Vertrauenswürdigkeit der F_{ST} -Werte, z.B. die Berechnung von Bootstrap-Werten, nicht durchgeführt werden (Limburg, 2000).

Die Formel nach Workman & Niswander lautet:

$$\chi^2 = 2N_r (k - 1) F_{ST}$$

mit N_r = Anzahl der Subpopulationen und k = Anzahl der Allele

Bei der Berechnung des Gesamt- F_{ST} -Wertes ist die Anzahl der Freiheitsgrade sehr groß (> 200 FG; Kap.3.1.: Tab.12). Sachs nennt Signifikanzschranken nur für Werte < 200 Freiheitsgrade (Sachs, 1992: S. 212). Für Fälle > 200 FG wird eine Matrix (in Excel) erstellt, die es ermöglicht, Irrtumswahrscheinlichkeiten bei einer beliebigen Anzahl von Freiheitsgraden zu ermitteln. Im unteren Bereich (< 200 FG) zeigen die so ermittelten Werte eine fast vollständige Übereinstimmung mit den in Sachs angegebenen Irrtumswahrscheinlichkeiten. Der Matrix liegt die folgende Formel zu Grunde:

$$\chi^2 \approx 1/2 + (z + \sqrt{2n - 1})^2$$

mit: z : α -Quantil der Standardabweichung; n : Anzahl der Freiheitsgrade (Formel aus Fahrmeir et al., 2001)

Clusteranalyse

Mittels Clusteranalyse wird die relative Ähnlichkeit der Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen untersucht. Die Erstellung der Ähnlichkeitscluster (Kap.3.1.8.: Abb.13 bis Abb.16) erfolgt nach der Methode der durchschnittlichen Distanzen („unweighted pair-group method with arithmetic mean“: UPGMA) nach Sneath & Sokal (1973), berechnet auf Grundlage der genetischen Distanzen nach Nei (1978). Dargestellt werden die Ähnlichkeitscluster mit Hilfe des Computerprogramms POPGENE; Version 1.31 (<http://www.ualberta.ca/~fyeh>; Francis C. Yeh, University of Alberta, Edmonton). Auf Grund der Schwierigkeit, dass die bezüglich der Allele 0,93 und 0,94 homozygoten Tiere nicht sicher von den bezüglich dieser Allele heterozygoten Tiere unterschieden werden können, werden die Cluster sowohl bei Unterscheidung als auch bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 berechnet.

Es wird die UPGMA-Methode ausgewählt, die auf dem arithmetischen Mittel der genetischen Distanzen und der Annahme einer konstanten Evolutionsrate beruht. Andere Verfahren, z.B. die Neighbour-Joining-Methode, beruhen auf additiven genetischen Distanzen, die im Cluster durch unterschiedliche Astlängen auf unterschiedlichen Evolutionsraten hinweisen. Da

jedoch bei den hier vorliegenden Daten unterschiedliche Evolutionsraten mit großer Wahrscheinlichkeit keinen Einfluss auf die Position im Cluster haben, erscheint das UPGMA-Cluster besonders geeignet.

Bei Anwendung der UPGMA-Methode wird zunächst das Paar mit der geringsten genetischen Distanz gebildet und die durchschnittliche genetische Distanz dieses Paares zu den übrigen Populationen berechnet. Anschließend wird aus dem Pool der verbleibenden Populationen diejenige Population gesucht, die zu der zusammengefassten Population die geringste genetische Distanz aufweist, das nächste Vergleichspaar gebildet und die genetische Distanz berechnet. Auf diese Weise wird verfahren, bis alle Populationen zusammengefasst sind. Die genetischen Distanzen zwischen den Populationen bzw. Gruppen von Populationen werden im Ähnlichkeitscluster durch die Länge der verbindenden Äste dargestellt (Abb.13 bis Abb.16). Die Summe der Astlängen, die zwei Populationen verbindet, entspricht dem Distanzlevel in der Matrix (genetischen Distanzwerten nach Nei). Zur Berechnung der Distanzwerte nach Nei stehen zwei Verfahren zur Verfügung: Distanzwerte nach Nei 1972 und nach Nei 1978. Hier wird die Version '78 verwendet, da sie nach Nei v.a. für kleine Stichproben geeignet ist (Nei, 1978).

Bootstrap-Werte können nicht berechnet werden, da nur ein Locus untersucht wird: „*The bootstrap method produces an inaccurate nonparametric confidence interval in this case, as it does more generally because it converges to the correct confidence interval only when the number of independent estimates of F_{ST} (i.e. loci) increases. Thus, as stated by Weir (1990) it is necessary to sample several loci.*“ (Raymond & Rousset, 1995).

3. Ergebnisse

3.1. Untersuchungen zum GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* in Westfalen

Hämolympheproben aus Winteraufsammlungen von *Carabus granulatus* aus dem Münsterland der Jahre 1991/92 bis 1998/99 werden hinsichtlich der am Gpi-Locus (Glucose-6-Phosphat-Isomerase) auftretenden Allel-Varianten untersucht. Ziel der Untersuchungen ist es, räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zu analysieren. Die Genotypen und deren absoluten Häufigkeiten in den Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe (Wald Koepe, Landwehr, Wiemers) sowie der weiter entfernten Fundstellen (Wolbecker Tiergarten, Urenberg, Rieselfelder) gibt Anhang 1 - 30.

3.1.1. Alloenzym-Varianten an den einzelnen Fundstellen im Untersuchungsgebiet Koepe

Tab.5 und Tab.6 geben die absoluten Anzahlen der am Gpi-Locus nachgewiesenen Allele sowie die Allelfrequenzen in den einzelnen Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe an. Die Aufsammlungen werden folgenden Analysen unterzogen:

- 1.) Mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor werden die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen aus demselben Jahr (vgl. Kap. 3.1.2.) sowie in den Aufsammlungen von jeweils derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren (vgl. Kap. 3.1.3.) verglichen. Darüber hinaus werden die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen Wald Koepe mit denen in den nah benachbarten Aufsammlungen (Untersuchungsgebiet Koepe) und mit denen in weiter entfernten Fundstellen verglichen (Kap.3.1.5.). Die Ergebnisse dieser räumlichen und zeitlichen Vergleiche sind in Abb.10 und Abb.11 zusammengefasst.
- 2.) Mittels des Inzuchtkoeffizienten nach Weir und des Chi-Quadrat-Anpassungstests (Kap. 3.1.6.) werden die Aufsammlungen hinsichtlich möglicher Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung untersucht.
- 3.) Mittels der F-Statistik wird das Ausmaß der genetischen Differenzierung verschiedener Aufsammlungen berechnet (Kap. 3.1.7.).
- 4.) Mittels der Clusteranalyse und auf Grundlage der genetischen Distanzen nach Nei (1978) wird die relative Ähnlichkeit der Aufsammlungen dargestellt (Kap. 3.1.8.).

Die Aufsammlungen werden wie folgt unterschieden: unter der Bezeichnung „Wald Koepe“ werden Aufsammlungen der Fundstellen Wald Koepe Süd, West, Nord und Nord-Ost zusammengefasst. Werden auch die benachbarten Aufsammlungen Landwehr (LW) und Wiemers (W) berücksichtigt, wird die Bezeichnung „Untersuchungsgebiet Koepe“ verwendet. (zur Lage und Charakterisierung der Fundstellen vgl. Kap.2.1.2.)

Zu den einzelnen Fundstellen ist anzumerken: Im Winter 91/92 wurde die gesamte Waldfläche Koepe besammelt; eine Zuordnung der Funde zu den später unterschiedenen Fundstellen ist nicht möglich. In der Winteraufsammlung 93/94 wurden die Tiere der Fundstellen Nord, West und Ost zu einer Gesamtstichprobe vereinigt, da die einzelnen Aufsammlungen zu geringe Individuenzahlen aufwiesen (8, 2 bzw. 5 Individuen; Tab.3). In der Winteraufsammlung 96/97 wurden Tiere aus drei nahe benachbarten morschen Baumstämmen von der in den Vorjahren beprobten Fundstelle Nord-Ost (NO) gesammelt. Die 18 (NO 1), 18 (NO 2) und 30 (NO 3) Individuen werden für den Vergleich der Allelhäufigkeiten innerhalb eines Jahres und den Test auf Erfüllung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes zunächst getrennt betrachtet. Bezüglich der Allelhäufigkeiten ergeben sich weder Unterschiede zwischen den drei Aufsammlungen noch zwischen den einzelnen

Aufsammlungen im Vergleich zu der vereinigten Stichprobe (Tab.8). Auch hinsichtlich des Hardy-Weinberg Gleichgewichtes weichen weder die drei einzelnen Aufsammlungen noch die vereinigte Stichprobe signifikant von der Erwartung ab (Tab.11). Damit ist es gerechtfertigt, die Aufsammlungen NO 1, NO 2 und NO 3 zu vereinen (für den Vergleich der Aufsammlungen gleicher Fundstellen aus verschiedenen Jahren, bei der Berechnung der FST-Werte und bei der Clusteranalyse). Im zusammenfassenden „Etagenmodell“ sind die drei Teilflächen als eine Fläche dargestellt (Abb.10). Die Fundstelle Süd der Jahre 94/95 bis 97/98 ist ein einzelner morscher Baumstamm. Im Winter 98/99 wurde ein weiterer einzelner Stamm in der unmittelbaren Nachbarschaft besammelt, zur Unterscheidung werden die Fundstellen "Wald Koepe Süd alt" und "Wald Koepe Süd neu" genannt.

Insgesamt werden in den Proben der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe 18 Gpi-Allozyme nachgewiesen (ein Eichgel zeigt Abb.6). Über alle Aufsammlungen gepoolt, treten zwei Allozyme mit einer Häufigkeit > 15% auf: 0,86 und 1,00; vier Allozyme mit einer Häufigkeit zwischen 5 bis 15%: 0,93; 0,94; 1,07 und 1,13; die restlichen Allozyme treten mit einer Häufigkeit < 5% auf (Abb.7). Die maximale Anzahl von Allozymen in einer Aufsammlung ist 16 (Koepe West 98/99, n = 61 Tiere). Anhang 1 - 30 gibt eine Übersicht über alle nachgewiesenen Genotypen. Methodisch ergibt sich die Schwierigkeit, dass die für die Allele 0,93 und 0,94 heterozygoten Individuen nicht sicher von den bezüglich dieser Allele homozygoten Tieren unterschieden werden können. Daher werden für die Tests auf mögliche räumliche und zeitliche Unterschiede, auf Erfüllung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes sowie bei der Berechnung der F_{ST}-Werte und der Clusteranalyse die Allele 0,93 und 0,94 sowohl zusammengefasst als auch unterschieden.

Tab.5: Absolute Anzahl der nachgewiesenen Allele im Untersuchungsgebiet Koepe
N_i gibt die Anzahl der Individuen; N_a die Anzahl der Allele

Jahr	Fundstelle	Allel																	Summe		
		0,69	0,76	0,79	0,84	0,86	0,88	0,91	0,93	0,94	0,98	1,00	1,02	1,05	1,07	1,09	1,13	1,18	1,19	N _i	N _a
91/92	Koepe 91/92	0	0	0	1	9	0	1	4	3	0	6	4	0	3	2	1	0	0	17	10
92/93	Koepe SW	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	2	4
	Koepe W	0	3	0	2	5	0	0	6	0	1	3	2	0	6	0	1	0	1	15	10
	Koepe NO	0	5	0	6	14	0	5	13	3	1	14	5	5	14	2	7	0	0	47	13
	Koepe SO	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	4	8
	Koepe 92/93 ges.	0	8	0	8	21	0	6	20	3	3	19	8	6	22	2	9	0	1	68	14
93/94	Koepe N	0	0	0	2	3	0	0	0	1	0	4	1	0	0	1	4	0	0	8	7
	Koepe W	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	2	2
	Koepe O	0	0	0	0	2	0	1	0	5	0	1	0	0	1	0	0	0	0	5	5
	Koepe 93/94 ges.	0	0	0	2	5	0	1	0	6	0	6	1	3	1	1	4	0	0	15	10
94/95	Koepe NO	0	2	0	4	20	0	1	9	2	0	19	2	0	7	2	8	0	0	38	11
	Koepe N	0	5	2	0	9	0	5	5	11	2	10	2	3	3	1	5	0	1	32	15
	Koepe W	0	4	2	0	18	1	3	11	9	1	10	3	0	14	6	6	0	0	44	14
	Koepe S	0	7	0	0	28	1	1	14	8	2	21	2	3	23	4	8	0	0	61	13
	Koepe 94/95 ges.	0	18	4	4	75	2	10	39	30	5	60	9	6	47	13	27	0	1	175	17
95/96	Koepe NO	0	2	1	2	18	0	0	11	4	1	11	5	2	2	0	7	0	0	33	12
	Koepe N	0	1	0	0	12	0	0	4	6	0	8	5	1	3	0	6	0	0	23	9
	Koepe S	0	0	0	1	17	1	0	3	7	1	9	1	1	6	2	1	0	0	25	12
	Koepe 95/96 ges.	0	3	1	3	47	1	0	18	17	2	28	11	4	11	2	14	0	0	81	14
Landwehr	3	1	0	0	11	0	3	12	8	3	13	2	3	13	0	3	1	0	38	13	
96/97	Koepe NO 1	0	1	0	0	12	1	0	5	1	0	3	0	1	5	0	7	0	0	18	9
	Koepe NO 2	0	1	0	0	9	0	1	3	5	0	7	1	1	5	1	2	0	0	18	11
	Koepe NO 3	0	2	1	0	13	0	1	7	8	1	10	3	2	6	1	5	0	0	30	13
	Koepe S 96/97	0	3	0	0	12	0	0	4	3	1	7	2	1	2	0	5	0	0	20	10
	Koepe 96/97 ges.	0	7	1	0	46	1	2	19	17	2	27	6	5	18	2	19	0	0	86	14
Landwehr	0	5	0	2	14	1	0	8	10	1	3	1	3	8	1	3	0	0	30	13	
Wiemers	0	6	0	0	16	0	1	11	4	1	13	2	1	3	0	8	0	0	33	11	
97/98	Koepe NO	0	1	0	4	11	0	1	3	1	2	9	0	2	8	2	4	0	0	24	12
	Koepe N	0	8	1	3	19	0	0	7	7	0	9	3	1	6	0	6	0	0	35	11
	Koepe W	1	6	2	3	10	0	0	10	5	0	9	2	1	0	1	4	0	0	27	12
	Koepe S	0	4	1	2	20	0	2	6	4	0	16	3	2	17	0	3	0	0	40	12
	Koepe 97/98 ges.	1	19	4	12	60	0	3	26	17	2	43	8	6	31	3	17	0	0	126	15
Landwehr	0	6	0	6	15	0	2	8	8	3	19	4	3	13	1	6	0	0	47	13	
Wiemers	1	1	0	1	13	0	1	11	4	1	10	2	0	16	1	2	0	0	32	13	
98/99	Koepe S alt	0	3	1	4	16	0	0	4	2	3	7	1	0	6	1	8	0	0	28	12
	Koepe S neu	0	7	0	4	27	0	1	12	9	2	20	3	2	17	2	4	0	0	55	13
	Koepe W	1	5	1	7	25	1	0	18	6	1	28	2	5	13	1	7	0	1	61	16
	Koepe 98/99 ges.	1	15	2	15	68	1	1	34	17	6	55	6	7	36	4	19	0	1	144	17
Summe	6	89	12	54	400	6	31	210	144	29	302	64	47	222	32	132	1	3	892		

Tab.6: Allelfrequenzen in den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe

N_{hap} gibt die Anzahl der haploiden Genome

Jahr	Fundstelle	Allel																	N hap	
		0,69	0,76	0,79	0,84	0,86	0,88	0,91	0,93	0,94	0,98	1,00	1,02	1,05	1,07	1,09	1,13	1,18		1,19
91/92	Koepe 91/92	0	0	0	0,030	0,265	0	0,030	0,120	0,090	0	0,180	0,118	0	0,088	0,060	0,030	0	0	34
92/93	Koepe W 92/93	0	0	0	0	0,250	0	0	0,250	0	0	0,250	0	0	0,250	0	0	0	0	4
	Koepe SW 92/93	0	0,100	0	0,067	0,167	0	0	0,200	0	0,033	0,033	0,067	0	0,200	0	0,033	0	0,033	30
	Koepe NO 92/93	0	0,053	0	0,064	0,149	0	0,053	0,138	0,032	0,011	0,149	0,053	0,053	0,149	0,021	0,074	0	0	94
	Koepe SO 92/93	0	0	0	0	0,125	0	0,125	0	0	0,125	0,125	0,125	0,125	0,125	0	0,125	0	0	8
	Koepe 92/93 ges.	0	0,059	0	0,059	0,154	0	0,044	0,147	0,022	0,022	0,140	0,059	0,044	0,162	0,015	0,066	0	0,007	136
93/94	Koepe N 93/94	0	0	0	0,125	0,188	0	0	0	0,063	0	0,250	0,063	0	0	0,063	0,250	0	0	16
	Koepe W 93/94	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,250	0	0,750	0	0	0	0	0	0	4
	Koepe O 93/94	0	0	0	0	0,200	0	0,100	0	0,500	0	0,100	0	0	0,100	0	0	0	0	10
	Koepe 93/94 ges.	0	0	0	0,067	0,167	0	0,033	0	0,200	0	0,200	0,033	0,100	0,033	0,033	0,133	0	0	30
94/95	Koepe NO 94/95	0	0,026	0	0,053	0,263	0	0,013	0,118	0,026	0	0,250	0,026	0	0,092	0,026	0,105	0	0	76
	Koepe N 94/95	0	0,078	0,031	0	0,141	0	0,078	0,078	0,172	0,031	0,156	0,031	0,047	0,047	0,016	0,078	0	0,016	64
	Koepe W 94/95	0	0,045	0,02273	0	0,205	0,011	0,034	0,125	0,102	0,011	0,114	0,034	0	0,159	0,068	0,068	0	0	88
	Koepe S 94/95	0	0,057	0	0	0,230	0,008	0,008	0,115	0,066	0,016	0,172	0,016	0,025	0,189	0,033	0,066	0	0	122
	Koepe 94/95 ges.	0	0,051	0,011	0,011	0,214	0,006	0,029	0,111	0,086	0,014	0,171	0,026	0,017	0,134	0,037	0,077	0	0,003	350
95/96	Koepe NO 95/96	0	0,030	0,015	0,030	0,273	0	0	0,167	0,061	0,015	0,167	0,076	0,030	0,030	0	0,106	0	0	66
	Koepe N 95/96	0	0,022	0	0	0,261	0	0	0,08696	0,13043	0	0,174	0,109	0,022	0,065	0	0,130	0	0	46
	Koepe S 95/96	0	0	0	0,020	0,340	0,020	0	0,060	0,140	0,020	0,180	0,020	0,020	0,120	0,040	0,020	0	0	50
	Koepe 95/96 ges.	0	0,019	0,006	0,019	0,290	0,006	0	0,111	0,105	0,012	0,173	0,068	0,025	0,068	0,012	0,086	0	0	162
	Landwehr 95/96	0,039	0,013	0	0	0,145	0	0,039	0,158	0,105	0,039	0,171	0,026	0,039	0,171	0	0,039	0,013	0	76
96/97	Koepe NO 1 96/97	0	0,028	0	0	0,333	0,028	0	0,139	0,028	0	0,083	0	0,028	0,139	0	0,194	0	0	36
	Koepe NO 2 96/97	0	0,028	0	0	0,250	0	0,028	0,083	0,139	0	0,194	0,028	0,028	0,139	0,028	0,056	0	0	36
	Koepe NO 3 96/97	0	0,033	0,017	0	0,217	0	0,017	0,117	0,133	0,017	0,167	0,050	0,033	0,100	0,017	0,083	0	0	60
	Koepe S 96/97	0	0,075	0	0	0,300	0	0	0,100	0,075	0,025	0,175	0,050	0,025	0,05	0	0,125	0	0	40
	Koepe 96/97 ges.	0	0,041	0,006	0	0,267	0,006	0,012	0,110	0,099	0,012	0,157	0,035	0,029	0,105	0,012	0,110	0	0	172
	Landwehr 96/97	0	0,083	0	0,033	0,233	0,017	0	0,133	0,167	0,017	0,050	0,017	0,050	0,133	0,017	0,050	0	0	60
Wiemers 96/97	0	0,091	0	0	0,242	0	0,015	0,167	0,061	0,015	0,197	0,030	0,015	0,045	0	0,121	0	0	66	
97/98	Koepe NO 97/98	0	0,021	0	0,083	0,229	0	0,021	0,063	0,021	0,042	0,188	0	0,042	0,167	0,042	0,083	0	0	48
	Koepe N 97/98	0	0,114	0,014	0,043	0,271	0	0	0,100	0,100	0	0,129	0,043	0,014	0,086	0	0,086	0	0	70
	Koepe W 97/98	0,019	0,111	0,037	0,056	0,185	0	0	0,185	0,093	0	0,167	0,037	0,019	0	0,019	0,074	0	0	54
	Koepe S 97/98	0	0,050	0,013	0,025	0,250	0	0,025	0,075	0,050	0	0,200	0,038	0,025	0,213	0	0,038	0	0	80
	Koepe 97/98 ges.	0,004	0,075	0,016	0,048	0,238	0	0,012	0,103	0,067	0,008	0,171	0,032	0,024	0,123	0,012	0,067	0	0	252
	Landwehr 97/98	0	0,064	0	0,064	0,160	0	0,021	0,085	0,085	0,032	0,202	0,043	0,032	0,138	0,011	0,064	0	0	94
Wiemers 97/98	0,016	0,016	0	0,016	0,203	0	0,016	0,172	0,063	0,016	0,156	0,031	0	0,250	0,016	0,031	0	0	64	
98/99	Koepe S alt 98/99	0	0,054	0,018	0,071	0,286	0	0	0,071	0,036	0,054	0,125	0,018	0	0,107	0,018	0,143	0	0	56
	Koepe S neu 98/99	0	0,064	0	0,036	0,245	0	0,009	0,109	0,082	0,018	0,182	0,027	0,018	0,155	0,018	0,036	0	0	110
	Koepe W 98/99	0,008	0,041	0,008	0,057	0,205	0,008	0	0,148	0,049	0,008	0,230	0,016	0,041	0,107	0,008	0,057	0	0,008	122
	Koepe 98/99 ges.	0,003	0,052	0,007	0,052	0,236	0,003	0,003	0,118	0,059	0,021	0,191	0,021	0,024	0,125	0,014	0,066	0	0,003	288

3.1.2. Räumliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres im Wald Koepe

Signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe treten nur in den Winteraufsammlungen 94/95 und 97/98 auf (Tab.7; Abb.10). Es unterscheiden sich die folgenden Fundstellen sowohl bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 als auch bei Unterscheidung dieser Allele:

Wald Koepe Nord-Ost 94/95 und Wald Koepe West 94/95 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 19,220$; $p = 0,038$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 21,270$; $p = 0,031$)

Wald Koepe Nord-Ost 94/95 und Wald Koepe Nord 94/95 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 25,630$; $p = 0,007$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 32,130$; $p = 0,001$)

Wald Koepe Süd 94/95 und Wald Koepe Nord 94/95 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 20,380$; $p = 0,040$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 24,578$; $p = 0,017$)

Wald Koepe West 97/98 und Wald Koepe Nord-Ost 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 19,010$; $p = 0,025$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 19,078$; $p = 0,039$)

Wald Koepe Süd 97/98 und Wald Koepe West 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 20,635$; $p = 0,024$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 20,750$; $p = 0,036$)

Außerdem besteht ein Unterschied auf einem Signifikanzniveau unter 10%:³

Wald Koepe Nord-Ost 97/98 und Wald Koepe Nord 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 16,431$; $p = 0,058$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 16,995$; $p = 0,074$)

Die Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 führt nur zu geringfügigen Veränderungen der Chi-Quadrat-Werte und damit der Irrtumswahrscheinlichkeiten. Räumliche Unterschiede zwischen den Aufsammlungen bleiben auch bei Zusammenfassung der Allele mit gleichem Signifikanzniveau erhalten (Ausnahme: Wald Koepe Süd 94/95 und Wald Koepe Nord-Ost 94/95; Tab.7b). Dies deutet auf einen relativ geringen Einfluss der Allele 0,93 und 0,94 auf die Differenzierung der Aufsammlungen.

Die Aufsammlungen der Jahre 92/93, 95/96, 96/97 sowie 98/99 unterscheiden sich räumlich nicht (Tab.7; Abb.10; bezüglich der Unterschiede zu den benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers vgl. Kap.3.1.5.). Die Aufsammlungen der Jahre 91/92 und 93/94 konnten auf Grund geringer Individuenzahlen nicht auf lokale Unterschiede getestet werden.

Dass nur in den Wintersaisons 94/95 und 97/98 räumliche Differenzierungen auftreten, ist möglicherweise dadurch bedingt, dass es in den jeweils vorausgegangenen Reproduktionssaisons 1994 und 1997 zu relativ großen lokalen Unterschieden im Reproduktionserfolg und einer ausgeprägten räumlichen Fragmentierung der Populationen kam (vgl. Kap.4.3.).

Insgesamt werden bezüglich der räumlichen Differenzierungen 20 paarweise Vergleiche mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor durchgeführt (sechs Vergleiche im Jahr 94/95, drei 95/96, zwei 96/97, sechs 97/98 und drei 98/99). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von kleiner 5% könnte damit ein Unterschied zufällig bedingt sein; fünf beobachtete Unterschiede mit jeweils einer Irrtumswahrscheinlichkeit, die kleiner als 5% ist, liegen signifikant über der Zufallserwartung ($G = 26,28$; 1 FG; $p < 0,001$; G-Test nach Woolf, vgl. Sachs, 1992: S. 456).

³ Ein tendenziell signifikanter Unterschied ($p < 0,10$) wird im Text nur dann erwähnt, wenn der Unterschied sowohl bei Zusammenfassung als auch bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 nachweisbar ist.

Tab.7: Vergleich der Allelhäufigkeiten von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr im Untersuchungsgebiet Koepe

Die (absoluten) Allelhäufigkeiten werden mittels Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor verglichen. Angegeben ist jeweils der Chi-Quadrat-Wert, die Anzahl der Freiheitsgrade (FG) und die Irrtumswahrscheinlichkeit p mit *** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05 und (*) p < 0,1.

a) Wald Koepe 1992/93

	Allel 0,93 / 0,94	Nord-Ost 92/93		
		χ^2	FG	p
West 92/93	zus.	6,243	10	0,794
	untersch.	6,016	10	0,814

b) Wald Koepe 1994/95

	Allel 0,93 / 0,94	Nord 94/95			Nord-Ost 94/95			Süd 94/95		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
West 94/95	zus.	14,952	12	0,244	19,220	10	0,038 *	10,160	11	0,516
	untersch.	17,009	13	0,199	21,270	11	0,031 *	10,490	12	0,573
Nord 94/95	zus.				25,630	11	0,007 **	20,380	11	0,040 *
	untersch.				32,130	12	0,001 **	24,578	12	0,017 *
Nord-Ost 94/95	zus.							16,058	10	0,098 (*)
	untersch.							17,136	11	0,104

c) Untersuchungsgebiet Koepe 1995/96

	Allel 0,93 / 0,94	Nord-Ost 95/96			Süd 95/96			Landwehr		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Nord 95/96	zus.	4,179	8	0,841	11,011	8	0,201	17,093	10	0,072 (*)
	untersch.	6,934	9	0,644	11,232	9	0,260	18,107	11	0,079 (*)
Nord-Ost 95/96	zus.				9,027	8	0,340	21,459	11	0,029 *
	untersch.				13,501	9	0,141	22,124	12	0,036 *
Süd 95/96	zus.							13,119	10	0,217
	untersch.							15,347	11	0,167

d) Untersuchungsgebiet Koepe 1996/97

	Allel 0,93 / 0,94	Süd 96/97			Landwehr			Wiemers		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Nord-Ost 96/97	zus.	4,591	8	0,800	10,059	8	0,261	7,669	9	0,568
	untersch.	4,650	9	0,864	10,318	9	0,325	9,600	10	0,476
Nord-Ost 1 96/97	zus.	4,765	6	0,574	10,330	7	0,171	7,968	6	0,240
	untersch.	5,802	7	0,563	12,523	8	0,129	8,179	7	0,317
Nord-Ost 2 96/97	zus.	4,402	7	0,733	6,498	7	0,483	5,552	7	0,593
	untersch.	4,979	8	0,760	6,598	8	0,581	8,346	8	0,400
Nord-Ost 3 96/97	zus.	4,179	8	0,841	7,462	8	0,488	5,320	8	0,723
	untersch.	4,368	9	0,886	7,478	9	0,588	7,548	9	0,580
Süd 96/97	zus.				11,660	8	0,167	1,059	7	0,994
	untersch.				11,934	9	0,217	1,592	8	0,991
Landwehr	zus.							13,657	8	0,091 (*)
	untersch.							16,435	9	0,058 (*)

zum Vergleich der Fundstellen Koepe NO 1 - 3 vgl. Tab.8.

e) Untersuchungsgebiet Koepe 1997/98

	Allel 0,93 / 0,94	Nord 97/98			West 97/98			Süd 97/98			Landwehr 97/98			Wiemers 97/98		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Nord-Ost 97/98	zus.	16,431	9	0,058 (*)	19,010	9	0,025 *	10,802	10	0,373	7,948	11	0,718	10,426	8	0,236
	untersch.	16,995	10	0,074 (*)	19,078	10	0,039 *	11,046	11	0,439	8,526	12	0,743	10,429	9	0,317
Nord 97/98	zus.				9,134	9	0,425	11,163	9	0,265	9,882	10	0,451	14,830	8	0,063 (*)
	untersch.				9,976	10	0,443	11,392	10	0,328	9,882	11	0,541	16,506	9	0,057 (*)
West 97/98	zus.							20,635	10	0,024 **	14,027	10	0,172	21,097	8	0,007 **
	untersch.							20,750	11	0,036 *	14,979	11	0,183	21,257	9	0,012 *
Süd 97/98	zus.										8,561	11	0,662	5,051	9	0,830
	untersch.										8,797	12	0,720	5,527	10	0,853
Landwehr 97/98	zus.													12,510	11	0,327
	untersch.													14,351	12	0,279

f) Wald Koepe 1998/99

	Allele 0,93 / 0,94	Süd alt 98/99			Süd neu 98/99		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
West 98/99	zus.	14,455	9	0,107	7,465	11	0,760
	untersch.	14,581	10	0,148	9,069	12	0,697
Süd alt 98/99	zus.				11,818	10	0,297
	untersch.				11,954	11	0,367

3.1.3. Zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren im Wald Koepe

Es werden signifikante zeitliche Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren gefunden (Tab.8; Abb.10):

Wald Koepe West 94/95 und 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 20,670$; $p = 0,037$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 21,173$; $p = 0,048$)

Wald Koepe West 94/95 und 98/99 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 25,180$; $p = 0,014$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 27,159$; $p = 0,012$)

Wald Koepe Nord-Ost ges. 96/97 und 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 18,990$; $p = 0,040$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 19,410$; $p = 0,054$)

Wald Koepe Süd 94/95 und Süd alt 98/99 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 17,724$; $p = 0,039$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 17,738$; $p = 0,060$).

Außerdem besteht ein Unterschied mit einem Signifikanzniveau unter 10%:⁴

Wald Koepe Nord-Ost 95/96 und 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 17,610$; $p = 0,062$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 17,610$; $p = 0,091$).

Werden die Allele 0,93 und 0,94 unterschieden, bleiben die Unterschiede zwischen den Aufsammlungen von der Fundstelle West bei etwa gleichen Irrtumswahrscheinlichkeiten erhalten (West 94/95 und 97/98 sowie West 94/95 und 98/99; Tab.8). Bezüglich der Unterschiede zwischen den Aufsammlungen Nord-Ost 96/97 und 97/98 sowie Süd 94/95 und 98/99 erhöhen sich die Irrtumswahrscheinlichkeiten: Sie liegen nun mit $p = 0,054$ bzw. $p = 0,060$ knapp über der Signifikanzgrenze von 5%. In einem Fall, beim Vergleich der Aufsammlungen Nord-Ost 92/93 und 96/97, ergibt sich erst bei Unterscheidung der Allele 0,93/0,94 ein signifikanter Unterschied (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 18,36$; $p = 0,074$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 21,97$; $p = 0,038$). Eine Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 führt also nicht zu einer gleichgerichteten Veränderung der Chi-Quadrat-Werte. Insgesamt scheinen zeitliche Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle von den Allelen 0,93 und 0,94 relativ wenig beeinflusst zu werden.

Es werden bezüglich der zeitlichen Vergleiche 34 paarweise statistische Tests durchgeführt (jeweils bei Zusammenfassung und bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94): bezüglich der Fundstelle Nord-Ost 10 Tests (im Jahr 96/97 wird NO ges. berücksichtigt und nicht die drei Einzelaufsammlungen NO 1-3; Tab.8a), bezüglich der Fundstelle West sechs Tests (Tab.8b); bezüglich der Fundstelle Nord drei Tests (Tab.8c) und bezüglich der Fundstelle Süd 15 Tests (Tab.8d). In keinem Fall ist die Irrtumswahrscheinlichkeit hoch-signifikant ($< 0,01$). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% könnten etwas weniger als zwei Unterschiede rein zufällig bedingt sein (exakt 1,7 Unterschiede); tatsächlich wurden drei bzw. vier Unterschiede gefunden (drei Unterschiede bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94; vier Unterschiede bei Zusammenfassung der Allele). Der Unterschied zwischen Beobachtung und Erwartung ist nicht signifikant (Allele 0,93 und 0,94 untersch.: $G = 0,048$; 1 FG; $p > 0,10$; Allele 0,93 und 0,94 zus.: $G = 0,52$; 1 FG; $p > 0,10$; G-Test, vgl. Kap.2.4.).

Zeitliche Unterschiede an derselben Fundstelle in direkt aufeinander folgenden Jahren werden nur in einem Fall beobachtet: Die Allelhäufigkeiten der Fundstelle Nord-Ost 96/97 unterscheiden sich signifikant von denen des Jahres 97/98. In den weiteren drei Fällen mit signifikanten zeitlichen Unterschieden liegen jeweils mehrere Jahre zwischen den Aufsammlungen.

⁴ Vgl. Fußnote S.36

Tab.8: Vergleich der Allelhäufigkeiten an denselben Fundstellen in verschiedenen Jahren im Untersuchungsgebiet Koepe. Legende vgl. Tab.7.

a) Wald Koepe Nord-Ost (NO)

	Allel 0,93 / 0,94	NO 94/95			NO 95/96			NO 1 96/97			NO 2 96/97			NO 3 96/97			NO ges. 96/97			NO 97/98		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
NO 92/93	zus.	15,040	11	0,181	15,230	10	0,124	15,660	10	0,110	6,140	10	0,803	9,637	11	0,563	18,360	11	0,074(*)	9,550	11	0,571
	untersch.	15,050	12	0,239	15,520	11	0,160	15,670	11	0,154	11,238	11	0,424	13,885	12	0,308	21,970	12	0,038 *	9,610	12	0,650
NO 94/95	zus.				7,130	8	0,523	7,840	7	0,347	5,921	9	0,748	11,130	9	0,267	15,640	11	0,155	5,650	8	0,686
	untersch.				7,380	9	0,598	7,847	8	0,449	10,290	10	0,415	14,414	10	0,155	18,224	12	0,109	5,720	9	0,768
NO 95/96	zus.							10,460	8	0,234	5,757	8	0,674	7,419	11	0,764	6,160	8	0,629	17,610	10	0,062(*)
	untersch.							10,674	9	0,299	8,551	9	0,480	9,646	12	0,647	8,090	9	0,525	17,610	11	0,091(*)
NO 1 96/97	zus.										5,592	5	0,348	8,061	8	0,428	5,008	7	0,659	9,772	7	0,202
	untersch.										0,873	8	0,345	10,110	9	0,342	6,719	8	0,567	9,466	7	0,221
NO 2 96/97	zus.												1,170	8	0,997	1,181	8	0,997	6,367	8	0,606	
	untersch.												1,343	9	0,998	1,692	9	0,995	7,729	9	0,562	
NO 3 96/97	zus.															1,482	8	0,993	15,509	11	0,160	
	untersch.															1,588	9	0,996	14,844	12	0,250	
NO ges. 96/97	zus.																		18,990	10	0,040 *	
	untersch.																		19,410	11	0,054(*)	

b) Wald Koepe West (W)

	Allel 0,93 / 0,94	W 94/95			W 97/98			W 98/99		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
W 92/93	zus.	5,380	8	0,716	13,020	8	0,111	5,890	7	0,553
	untersch.	9,245	9	0,415	15,348	9	0,082(*)	7,783	8	0,455
W 94/95	zus.				20,670	11	0,037 *	25,180	12	0,014 *
	untersch.				21,173	12	0,048 *	27,159	13	0,012 *
W 97/98	zus.							12,420	9	0,191
	untersch.							12,771	10	0,237

c) Wald Koepe Nord (N)

	Allel 0,93 / 0,94	N 95/96			N 97/98		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
N 94/95	zus.	15,550	9	0,077(*)	18,843	13	0,128
	untersch.	15,752	10	0,107	19,934	14	0,132
N 95/96	zus.				7,959	8	0,437
	untersch.				8,198	9	0,514

d) Wald Koepe Süd (S)

	Allel 0,93 / 0,94	S 95/96			S 96/97			S 97/98			S alt 98/99			S neu 98/99		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
S 94/95	zus.	7,670	8	0,466	5,858	6	0,440	6,794	10	0,745	17,724	9	0,039 *	7,097	11	0,791
	untersch.	10,925	9	0,281	5,941	7	0,547	6,829	11	0,813	17,738	10	0,060(*)	7,287	12	0,838
S 95/96	zus.				10,662	7	0,154	7,764	9	0,558	12,759	9	0,174	6,062	9	0,734
	untersch.				11,891	8	0,156	9,684	10	0,469	14,686	10	0,144	8,094	10	0,620
S 96/97	zus.							9,453	8	0,306	6,522	9	0,687	8,812	8	0,358
	untersch.							9,468	9	0,395	6,648	10	0,758	8,812	9	0,455
S 97/98	zus.										14,821	9	0,096(*)	4,527	10	0,920
	untersch.										14,890	10	0,136	4,548	11	0,951
S alt 98/99	zus.													11,818	10	0,297
	untersch.													11,954	11	0,367

e) Landwehr (LW)

	Allel 0,93 / 0,94	LW 96/97			LW 97/98		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Landwehr 95/96	zus.	18,974	11	0,080(*)	14,884	12	0,248
	untersch.	19,003	12	0,088(*)	15,243	13	0,292
Landwehr 96/97	zus.				12,156	10	0,275
	untersch.				12,266	11	0,344

f) Wiemers 97/98

	Allel 0,93 / 0,94	Wiemers 97/98		
		χ^2	FG	p
Wiemers 96/97	zus.	17,740	9	0,038 *
	untersch.	17,740	10	0,059(*)

Legende zu Abb.10 auf der folgenden Seite

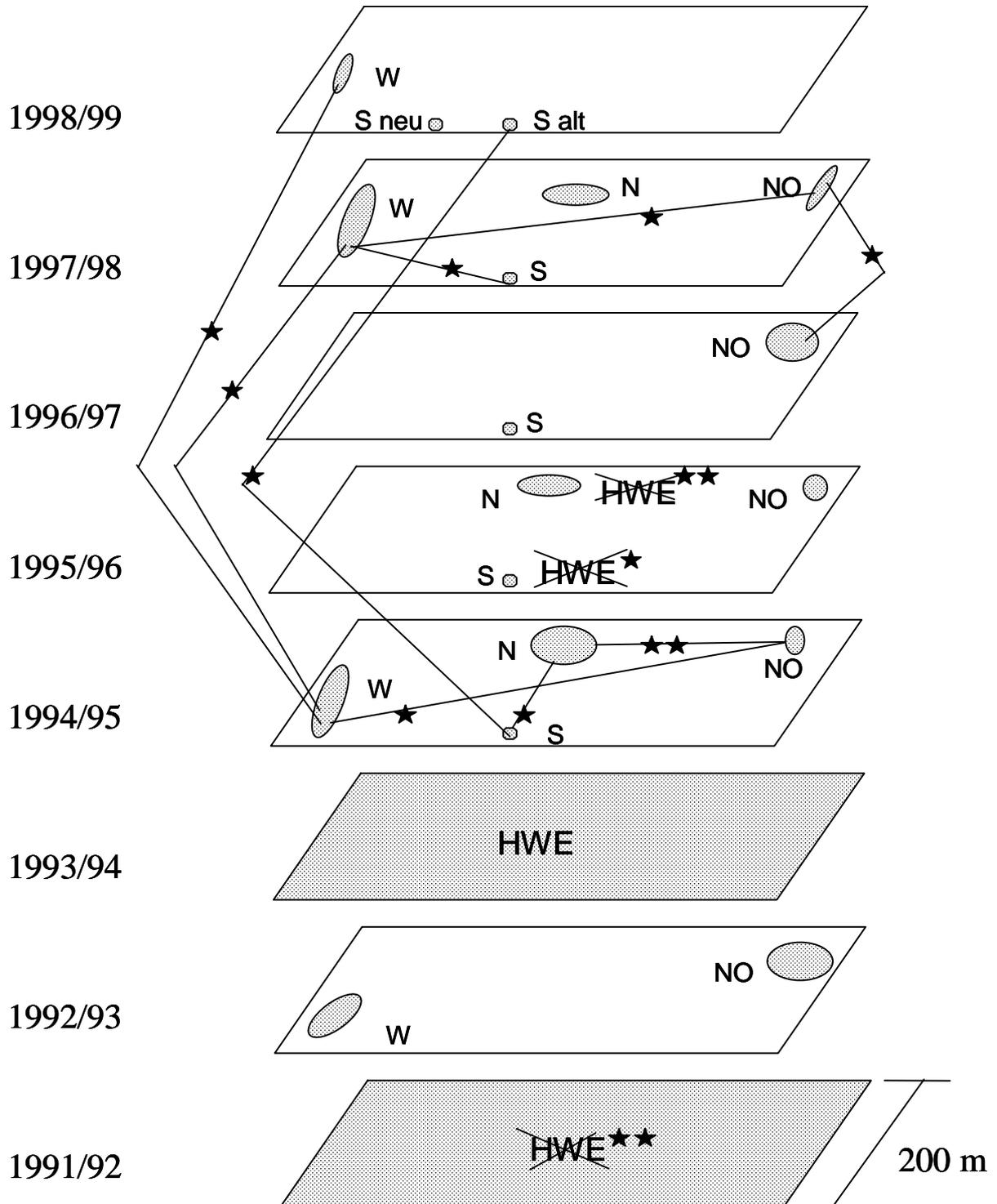
Lage und Größe der besammelten Flächen sind punktiert dargestellt. Sterne beziehen sich auf das Signifikanzniveau mit * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Verglichen werden Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres und Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren. Dargestellt sind die Ergebnisse der Brandt-Snedecor-Tests nach Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94. Werden die Allele unterschieden, bleiben die Unterschiede mit folgenden Ausnahmen erhalten (Tab.8): Beim Vergleich der Aufsammlungen Nord-Ost 1992/93 und Nord-Ost ges. 1996/97 wird die Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,074$ bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 auf $p = 0,038$ bei Unterscheidung der Allele reduziert. In die andere Richtung verändert sich die Irrtumswahrscheinlichkeit beim Vergleich der Aufsammlungen Nord-Ost ges. 1996/97 und Nord-Ost 1997/98: Die Irrtumswahrscheinlichkeit erhöht sich von $p = 0,04$ bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 auf $p = 0,054$ bei Unterscheidung der Allele. Beim Vergleich der Aufsammlungen Süd 1994/95 und Süd alt 1998/99 erhöht sich die Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,039$ bei Zusammenfassung auf $p = 0,06$ bei Unterscheidung der Allele.

Bei der Überprüfung möglicher Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht werden mittels des statistischen Tests von Weir drei signifikante Abweichungen festgestellt (markiert mit HWE durchgestrichen): Koepe 1991/92 ges.; Nord 1995/96; Süd 1995/96. Der weniger empfindliche Chi-Quadrat-Anpassungstest bestätigt bei Zusammenfassung der Allele eine signifikante Abweichung für Koepe 1991/92 ges. und an der Fundstelle Nord 1995/96 bestätigt. Werden die Allele 0,93 und 0,94 unterschieden, bleiben alle signifikanten Abweichungen bei gleichem Signifikanzniveau erhalten (Tab.11).

Die Individuenzahlen sind Tab.3 zu entnehmen.

Abb.10.: Unterschiede der Allelfrequenzen und Abweichungen vom Hardy-Weinberg Gleichgewicht in den Aufsammlungen Wald Koepe
(Legende siehe vorangegangene Seite)



3.1.4. Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilungen der Allelhäufigkeiten

Im Wald Koepe werden räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten beobachtet (wobei die Häufigkeit des Auftretens räumlicher Unterschiede von der Zufallserwartung abweicht; vgl. Kap.3.1.2./3.1.3.). Zur Klärung der Frage, ob bestimmte Allele für diese Unterschiede verantwortlich sind, werden Chi-Quadrat-Zerlegungen durchgeführt (Sachs, 1992: S. 585ff.). Sollten jeweils gleiche Allele für die Häufigkeitsunterschiede verantwortlich sein, könnte dies als Hinweis auf das Einwirken von Selektion gewertet werden (Tab.9).

Nur in zwei der neun getesteten Fälle offenbart die Chi-Quadrat-Zerlegung einen signifikanten Anteil eines einzelnen Alleles am Gesamt-Chi-Quadrat (in beiden Fällen des Allels 1,07): Im Vergleich Wald Koepe Nord-Ost 97/98 gegen Wald Koepe West 97/98 ($p < 0,05$) und Wald Koepe West 97/98 gegen Wald Koepe Süd 97/98 ($p < 0,01$; Tab.9). In weiteren drei Fällen finden sich Irrtumswahrscheinlichkeiten kleiner 10%: Einmal hinsichtlich des Allels 0,91 (Wald Koepe Nord 94/95 gegen Wald Koepe Süd 94/95; $p < 0,1$) und zweimal hinsichtlich des Allels 0,84 (Wald Koepe Süd alt 94/95 gegen 98/99; $p < 0,1$ sowie Wald Koepe Nord-Ost 96/97 gegen 97/98; $p < 0,1$). Weiterhin weist das Allel 0,84 in weiteren vier Fällen relativ hohe (allerdings nicht signifikante) Chi-Quadrat-Werte auf, die auf eine Sonderstellung dieses Allels hindeuten könnten. Insgesamt deutet die Chi-Quadrat-Zerlegung einen Einfluss der Allele 0,84; 0,91 und 1,07 auf die gefundenen Allelhäufigkeitsunterschiede an. Allerdings ist nur in einem der neun Fälle das Allel 1,07 mit hoher Wahrscheinlichkeit ($p < 0,01$) und alleine für die Unterschiede verantwortlich.

Werden alle genannten Allele mit relativ hohen Anteilen am Gesamt-Chi-Quadrat berücksichtigt, so sind die Allele 0,84; 0,91; 0,93 + 0,94 (zus.); 1,00; 1,07; 1,09 und die als "Rest" bezeichneten zusammengefassten seltenen Allele an der Entstehung räumlicher und zeitlicher Unterschiede beteiligt. Nicht beteiligt sind die sieben Allele: 0,69; 0,76; 0,86; 1,02; 1,05; 1,13 und 1,18. Darunter ist also auch das mit 400 Nachweisen im Untersuchungsgebiet Koepe relativ häufigste Allele 0,86; ferner gehören zu dieser Gruppe Allele, die mit mittleren relativen Häufigkeiten auftreten (0,76; 1,02 und 1,13) sowie das relativ seltene Allel 1,18 (vgl. Tab.5; Tab.6).

Ein Einfluss der Selektion auf bestimmte Allele kann auf Grund des Ergebnisses der Chi-Quadrat-Zerlegung letztlich nicht ausgeschlossen werden. Jedoch lässt u.a. die relativ große Anzahl von Allelen am Gpi-Genlocus bei *Carabus granulatus* (18 Allele) vermuten, dass eine strenge Selektion zugunsten bestimmter Allele nicht wirksam wird (vgl. Kap.4.2.1.).

Tab.9: Chi-Quadrat-Zerlegung der Verteilungen der Allelhäufigkeiten

Die Chi-Quadrat-Zerlegung wird für die Fälle durchgeführt, in denen der räumliche oder zeitliche Vergleich signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede offenbart (Tab.7; Tab.8). Die Allele 0,93 und 0,94 werden zusammengefasst. Allele mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Gruppe, hier „Rest“ genannt, zusammengefasst. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Tabelle (vgl. Sachs, 1992: S.598). Die Anzahl gefangener Individuen je Fundstelle gibt Tab.3.

a) Räumliche Unterschiede	Gesamt-Chi-Quadrat	p	FG	Allele, mit hohen Anteilen am Gesamt-Chi-Quadrat:
94/95: Wald Koepe West gegen Wald Koepe Nord-Ost	19,222	0,038	10	0,84: $\chi^2 = 4,664$; $p > 0,1$ 1,00: $\chi^2 = 6,287$; $p > 0,1$ Rest (0,79 + 0,88 + 0,98): $\chi^2 = 4,085$; $p > 0,1$
94/95: Wald Koepe Nord-Ost gegen Wald Koepe Nord	25,629	0,007	11	0,84: $\chi^2 = 5,233$; $p > 0,1$ 0,91: $\chi^2 = 4,911$; $p > 0,1$ Rest (0,79 + 0,98 + 1,19): $\chi^2 = 6,157$; $p > 0,1$
94/95: Wald Koepe Nord gegen Wald Koepe Süd	20,380	0,040	11	0,91: $\chi^2 = 7,103$; $p < 0,1$ (*) 1,07: $\chi^2 = 6,625$; $p > 0,1$
95/96: Wald Koepe Nord-Ost gegen Landwehr	22,124	0,036	12	1,07: $\chi^2 = 6,388$; $p < 0,05$ *
97/98: Wald Koepe Nord-Ost gegen Wald Koepe West	19,010	0,025	9	0,93 + 0,94 (zus.): $\chi^2 = 4,664$; $p > 0,1$ 1,07: $\chi^2 = 9,986$; $p < 0,05$ *
97/98: Wald Koepe West gegen Wald Koepe Süd	20,635	0,024	10	1,07: $\chi^2 = 12,487$; $p < 0,01$ **
97/98: Wald Koepe West gegen Wiemers	21,257	0,012	9	1,07: $\chi^2 = 15,857$; $p < 0,01$ **
b) Zeitliche Unterschiede	Gesamt-Chi-Quadrat	p	FG	Allele, mit hohen Anteilen am Gesamt-Chi-Quadrat:
Wald Koepe West 94/95 gegen 97/98	20,668	0,037	11	0,84: $\chi^2 = 5,349$; $p > 0,1$ 1,07: $\chi^2 = 3,960$; $p > 0,1$
Wald Koepe West 94/95 gegen 98/99	25,181	0,014	12	0,84: $\chi^2 = 4,540$; $p > 0,1$ 0,91: $\chi^2 = 4,415$; $p > 0,1$ 1,09: $\chi^2 = 5,733$; $p > 0,1$
Wald Koepe Süd alt 94/95 gegen 98/99	17,724	0,039	9	0,84: $\chi^2 = 6,492$; $p < 0,1$ (*)
Wald Koepe Nord-Ost 96/97 gegen 97/98	18,992	0,040	10	0,84: $\chi^2 = 7,272$; $p < 0,1$ (*)
Wiemers 96/97 gegen 97/98	17,740	0,038	10	1,07: $\chi^2 = 5,231$; $p > 0,1$

3.1.5. Vergleich der Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe mit weiteren Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und mit weiter entfernten Fundstellen

In unmittelbarer Nachbarschaft zum Wald Koepe wurden in den Jahren 95/96, 96/97 und 97/98 die Fundstellen „Landwehr“ und in den Jahren 96/97 und 97/98 der benachbarte Wald „Wiemers“ besammelt (Tab.3.; Tab.5.; zur Lage der Fundstellen vergl. Abb.1.).

Signifikante räumliche bzw. zeitliche Unterschiede werden zwischen den folgenden Aufsammlungen gefunden (Tab.7):

Wald Koepe Nord-Ost 95/96 und Landwehr 95/96 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 21,459$; $p = 0,029$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 22,124$; $p = 0,036$)

Wald Koepe West 97/98 und Wiemers 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 21,097$; $p = 0,007$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 21,257$; $p = 0,012$).

Wiemers 96/97 und 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 17,740$; $p = 0,038$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 17,740$; $p = 0,059$).

Außerdem werden in vier Fällen Unterschiede mit einem Signifikanzniveau unter 10% ermittelt.⁵

Wald Koepe Nord 95/96 und Landwehr 95/96 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 17,093$; $p = 0,072$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 18,107$; $p = 0,079$)

Landwehr 96/97 und Wiemers 96/97 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 13,657$; $p = 0,091$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 16,435$; $p = 0,058$)

Wald Koepe Nord 97/98 und Wiemers 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 14,830$; $p = 0,063$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 16,506$; $p = 0,057$)

Landwehr 95/96 und Landwehr 96/97 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 18,974$; $p = 0,080$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 19,003$; $p = 0,088$).

Neben den nah benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers werden drei weiter entfernte Fundstellen untersucht und deren Allelhäufigkeiten mit denen im Untersuchungsgebiet Koepe verglichen: Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder (Tab.10; zur Lage und Charakterisierung der Fundstelle vgl. Kap.2.1.2. sowie Abb.2. bis Abb.4.; für die einzelnen Genotypen vgl. Anhang 1 bis 30).

Die Fundstelle Urenberg wurde im Winter 96/97 besammelt. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 70 km Luftlinie (Tab.2). Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zu einzelnen Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (Tab.10). Allerdings unterscheiden sich die Allelhäufigkeiten zu der (vereinigten) Stichprobe Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe + Landwehr + Wiemers) signifikant und zu der Aufsammlung Landwehr sogar hochsignifikant (Tab.10):

Landwehr 96/97 und Urenberg 96/97 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 25,268$; $p = 0,005$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 26,85$; $p = 0,005$)

Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 und Urenberg 96/97 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 20,730$; $p = 0,023$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 21,260$; $p = 0,031$).

Die Fundstelle Wolbecker Tiergarten wurde im Winter 97/98 besammelt. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 10 km Luftlinie (Tab.2). Signifikante Unterschiede bestehen zwischen den Aufsammlungen (Tab.10):

⁵ Vgl. Fußnote S.36

Wald Koepe Nord 97/98 und Wolbecker Tiergarten 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 22,823$; $p = 0,029$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 22,908$; $p = 0,043$)

Wald Koepe West 97/98 und Wolbecker Tiergarten 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 27,976$; $p = 0,006$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 28,867$; $p = 0,007$)

Wald Koepe 97/98 und Wolbecker Tiergarten 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 22,792$; $p = 0,044$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 23,131$; $p = 0,058$)

Weiterhin werden die Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen Koepe 97/98 mit den im Untersuchungsgebiet Rieselfelder festgestellten Allelhäufigkeiten der autochthonen Population verglichen. Dabei handelt es sich um die in den Außenfallen der Gehege gefangenen Individuen. Die Entfernung zum Wald Koepe beträgt ca. 20 km Luftlinie (Tab.2). Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bestehen zwischen den folgenden Aufsammlungen (Tab.10):

Wald Koepe Nord-Ost 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 21,637$; $p = 0,010$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 23,055$; $p = 0,011$)

Wald Koepe Nord 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 20,891$; $p = 0,013$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 21,267$; $p = 0,019$)

Wald Koepe West 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 37,980$; $p < 0,001$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 41,628$; $p < 0,001$)

Wald Koepe 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 31,397$; $p = 0,003$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 33,410$; $p = 0,003$)

Landwehr 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 22,699$; $p = 0,012$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 23,061$; $p = 0,017$)

Wiemers 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 21,711$; $p = 0,005$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 26,977$; $p = 0,001$).

Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 36,780$; $p < 0,001$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 38,890$; $p < 0,001$)

Wolbecker Tiergarten 97/98 und Rieselfelder 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 30,593$; $p = 0,002$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 31,537$; $p = 0,003$)

Die Aufsammlung Rieselfelder unterscheidet sich also von den meisten Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe des Jahres 97/98 (Ausnahme Fundstelle Wald Koepe Süd).

Nach den Ergebnissen der Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor unterscheidet sich die weit entfernte Aufsammlung Urenberg weniger von den Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe, als die näher gelegenen Aufsammlungen Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder. Die Unterschiede der Aufsammlung Rieselfelder zu den Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe sind am deutlichsten: in sechs von sieben getesteten Fällen wurde ein signifikanter Unterschied gefunden (Tab.10). Dies kann als Hinweis gewertet werden, dass in Westfalen weniger die räumliche Distanz, als vielmehr kleinräumige Fragmentierungen für genetische Differenzierungen innerhalb der Art *Carabus granulatus* bedeutungsvoll sind (vgl. Kap.3.1.7. und Kap.4.3.).

Tab.10: Vergleich der Allelhäufigkeiten im Untersuchungsgebiet Koepe mit den weiter entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder; Legende vgl. Tab.7.

a) 1996/97	Allel 0,93 / 0,94	Urenberg 96/97		
		χ^2	FG	p
Wald Koepe NO 96/97	zus.	12,784	10	0,236
	untersch.	13,608	11	0,255
Wald Koepe Süd 96/97	zus.	10,128	9	0,340
	untersch.	10,450	10	0,340
Wald Koepe 96/97	zus.	14,822	10	0,139
	untersch.	15,571	11	0,158
Landwehr 96/97	zus.	25,268	10	0,005 **
	untersch.	26,845	11	0,005 **
Wiemers 96/97	zus.	13,911	9	0,126
	untersch.	13,943	10	0,176
Untersuchungs- gebiet Koepe 96/97	zus.	20,730	10	0,023 *
	untersch.	21,260	11	0,031 *

b) 1997/98	Allel 0,93 / 0,94	Wolbecker Tiergarten 97/98			Rieselfelder 97/98		
		χ^2	FG	p	χ^2	FG	p
Wald Koepe NO 97/98	zus.	15,014	11	0,182	21,637	9	0,010 *
	untersch.	15,361	12	0,222	23,055	10	0,011 *
Wald Koepe Nord 97/98	zus.	22,823	12	0,029 *	20,891	9	0,013 *
	untersch.	22,908	13	0,043 *	21,267	10	0,019 *
Wald Koepe West 97/98	zus.	27,976	12	0,006 **	37,980	9	< 0,001 ***
	untersch.	28,867	13	0,007 **	41,628	10	< 0,001 ***
Wald Koepe Süd 97/98	zus.	10,996	12	0,529	15,313	10	0,121
	untersch.	11,081	13	0,604	16,428	11	0,126
Wald Koepe 97/98	zus.	22,792	13	0,044 *	31,397	13	0,003 **
	untersch.	23,131	14	0,058 (*)	33,410	14	0,003 **
Landwehr 97/98	zus.	13,031	12	0,367	22,699	10	0,012 *
	untersch.	13,117	13	0,439	23,061	11	0,017 *
Wiemers 97/98	zus.	11,226	11	0,425	21,711	8	0,005 **
	untersch.	13,152	12	0,358	26,977	9	0,001 **
Untersuchungs- gebiet Koepe 96/97	zus.	20,400	13	0,086	36,780	13	< 0,001 ***
	untersch.	20,890	14	0,100	38,890	14	< 0,001 ***
Urenberg 96/97	zus.	9,832	12	0,631	7,689	8	0,464
	untersch.	10,497	13	0,653	10,299	9	0,327
Wolb. Tier- garten 97/98	zus.				30,593	12	0,002 **
	untersch.				31,537	13	0,003 **

Legende zu Abb.11. auf der folgenden Seite:

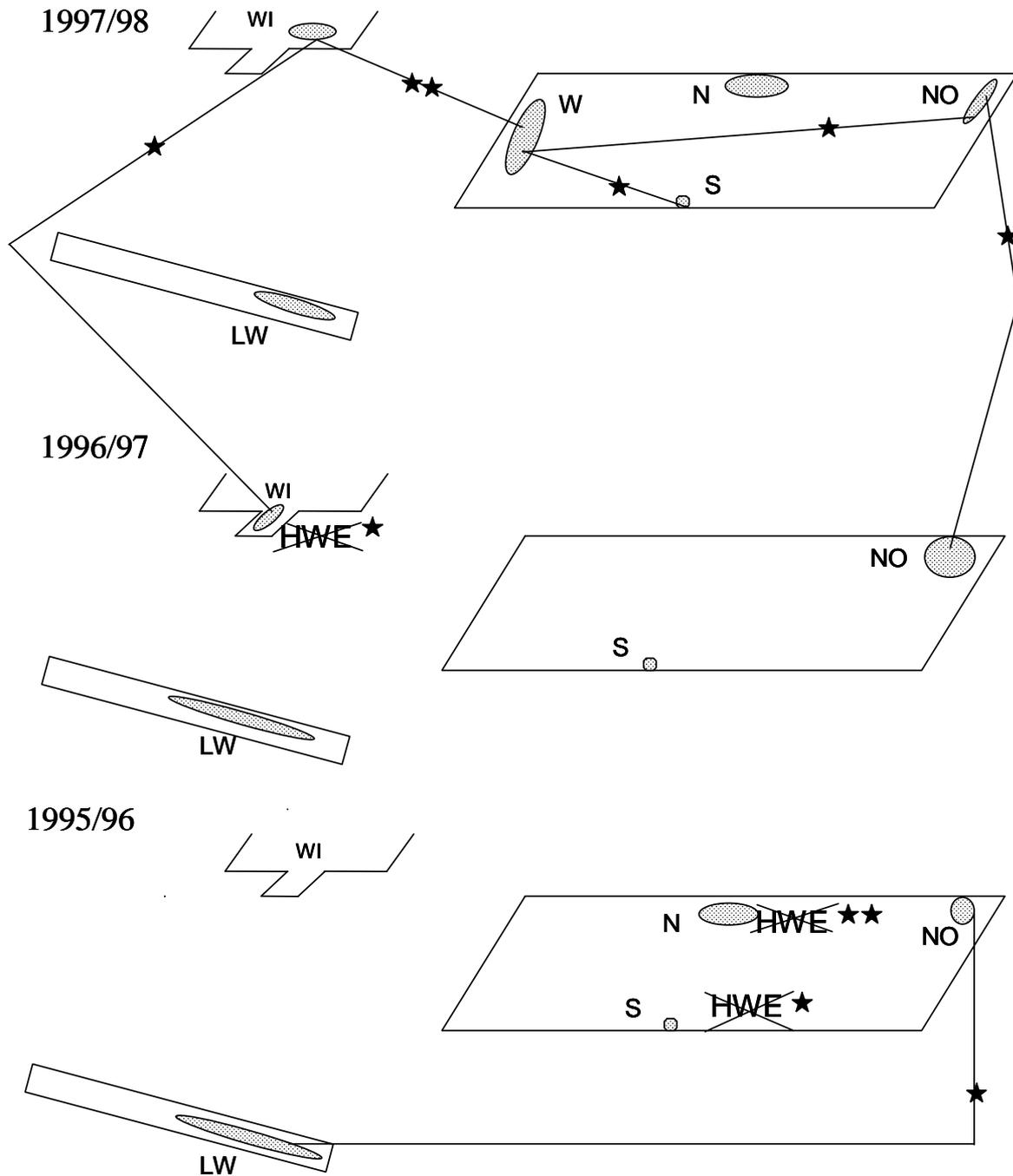
Lage und Größe der besammelten Flächen sind punktiert dargestellt. Sterne beziehen sich auf das Signifikanzniveau mit * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Verglichen werden Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen innerhalb eines Jahres und Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren. Dargestellt sind die Ergebnisse der Brandt-Snedecor-Tests nach Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94. Werden die Allele unterschieden, bleibt der Unterschied zwischen Landwehr 1995/96 und Koepe Nord-Ost 1995/96 bei gleichem Signifikanzniveau erhalten (Tab.7c); bezüglich des Vergleiches Wiemers 97/98 zu Koepe West 97/98 erhöht sich die Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,007$ auf $p = 0,012$ (Tab.7e) und bezüglich des Vergleiches Wiemers 1996/97 und Wiemers 1997/98 erhöht sich die Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,038$ auf $p = 0,059$ (Tab.8f). Zu den Unterschieden innerhalb des Waldes Koepe vgl. Abb.10.

In der Aufsammlung Wiemers 1996/97 wird mittels des Testes nach Weir eine signifikante Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung festgestellt und zwar mit ähnlicher Irrtumswahrscheinlichkeit bei Unterscheidung und Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94 (Tab.11). Der Chi-Quadrat-Anpassungstest zeigt eine signifikante Abweichung nur bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 an.

Die Individuenzahlen sind Tab.3 zu entnehmen.

Abb.11.: Unterschiede der Allelfrequenzen und Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Aufsammlungen Untersuchungsgebiet Koepe
(Legende siehe vorangegangene Seite)



3.1.6. Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und Inzuchtkoeffizient

Die Aufsammlungen werden auf mögliche Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (1.) mittels des Inzuchtkoeffizienten nach Weir (Weir, 1996: S. 91 ff.) und (2.) mittels des Chi-Quadrat-Anpassungstests untersucht (Tab.11).

zu (1.) Der Inzuchtkoeffizient nach Weir zeigt signifikante Abweichungen in den folgenden Aufsammlungen an (Tab.11):⁴

Wald Koepe 91/92 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 11,758$; $p < 0,001$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 10,084$; $p = 0,002$)

Wald Koepe Nord 95/96 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 4,739$; $p = 0,029$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 6,877$; $p = 0,009$)

Wald Koepe Süd 95/96 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 4,242$; $p = 0,039$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 5,776$; $p = 0,016$)

Wiemers 96/97 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 3,976$; $p = 0,046$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 5,919$; $p = 0,015$)

In allen Fällen entsteht die Abweichung durch ein Heterozygotendefizit (positiver Inzuchtkoeffizient nach Weir).

zu (2.) Der Chi-Quadrat-Anpassungstest zeigt in zwei der vier Fälle signifikante Abweichungen von der Erwartung an (offenbar reagiert der Test nach Weir empfindlicher auf Abweichungen von der Erwartung; Tab.11).⁶

Wald Koepe 91/92 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 10,729$; $p < 0,001$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 9,017$; $p = 0,003$)

Wald Koepe Nord 95/96 (Allele 0,93/0,94 zus.: $\chi^2 = 4,419$; $p = 0,036$; Allele 0,93/0,94 untersch.: $\chi^2 = 6,33$; $p = 0,012$)

Insgesamt werden bezüglich des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes 34 Chi-Quadrat-Tests auf die im Untersuchungsgebiet Koepe gewonnenen Daten durchgeführt (mit Berücksichtigung der zusammengefassten Aufsammlungen eines Jahres). Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit $< 5\%$ könnte in etwa einem Fall (exakt in 1,35 Fällen) der Unterschied rein zufällig sein. Nach dem G-Test ist der Unterschied zwischen den 1,35 erwarteten Unterschieden und den vier nach Weir ermittelten Abweichungen nicht signifikant ($G = 1,023$; 1 FG; $p > 0,10$).

Bezüglich der weiter entfernten Fundstellen Rieselfelder, Urenberg und Wolbecker Tiergarten zeigt sowohl der Test nach Weir als auch der Chi-Quadrat-Anpassungstest eine signifikante Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung an der Fundstelle Wolbecker Tiergarten an. Diese ist allerdings in beiden statistischen Verfahren nur bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 signifikant (Test nach Weir: $\chi^2 = 4,523$; $p = 0,033$; Chi-Quadrat-Anpassungstest: $4,143$; $p = 0,042$; Tab.11).

⁶ In der Aufzählung werden nur einzelne Aufsammlungen genannt, in denen sowohl bei Zusammenfassung als auch bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 die Irrtumswahrscheinlichkeit $< 5\%$ ist.

Tab.11: Test auf Vorliegen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes im Untersuchungsgebiet Koepe und in den weiter entfernten Fundstellen

Das Vorliegen des Hardy-Weinberg-Gleichgewichtes wird nach Weir und mit Hilfe des Chi-Quadrat-Anpassungstest untersucht (vgl. Kap.2.4.). Für beide Tests gilt jeweils ein Freiheitsgrad. Testergebnisse, die signifikante Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung belegen, sind fett gedruckt. Irrtumswahrscheinlichkeiten < 10% werden als Tendenz gewertet.

Fundstelle		Allel 0,93/0,94	beobachtete Hetero- zygoten- frequenz (h)	erwartete Hetero- zygoten- frequenz (d)	Inzucht- koeffizient nach Weir (f)	Test nach Weir		Anpassungstest	
						χ^2	Sign.	χ^2	Sign.
Wald Koepe	91/92	zus.	0,529	0,829	0,241	11,758	p < 0,001	10,729	p < 0,001
		untersch.	0,588	0,849	0,261	10,084	p < 0,01	9,017	p < 0,01
Wald Koepe	West 92/93	zus.	0,800	0,871	0,071	0,719	n.s.	0,449	n.s.
		untersch.	0,800	0,860	0,060	0,478	n.s.	0,449	n.s.
	Nord-Ost 92/93	zus.	0,915	0,883	-0,032	0,489	n.s.	0,463	n.s.
		untersch.	0,915	0,892	-0,023	0,274	n.s.	0,256	n.s.
Wald Koepe	92/93	zus.	0,887	0,883	-0,004	0,011	n.s.	0,012	n.s.
		untersch.	0,887	0,889	-0,008	0,047	n.s.	0,002	n.s.
Wald Koepe	93/94	zus.	0,800	0,856	0,056	0,398	n.s.	0,375	n.s.
		untersch.	0,800	0,856	0,056	0,116	n.s.	0,382	n.s.
Wald Koepe	West 94/95	zus.	0,886	0,856	-0,030	0,345	n.s.	0,373	n.s.
		untersch.	0,886	0,880	-0,006	0,099	n.s.	0,017	n.s.
	Nord-Ost 94/95	zus.	0,789	0,823	0,034	0,331	n.s.	0,288	n.s.
		untersch.	0,789	0,829	0,040	0,485	n.s.	0,419	n.s.
	Nord 94/95	zus.	0,875	0,867	-0,008	0,019	n.s.	0,017	n.s.
		untersch.	0,875	0,895	0,020	0,137	n.s.	0,136	n.s.
	Süd 94/95	zus.	0,836	0,842	0,006	0,018	n.s.	0,006	n.s.
		untersch.	0,836	0,855	0,019	0,188	n.s.	0,176	n.s.
Wald Koepe	94/95	zus.	0,846	0,857	0,011	0,179	n.s.	0,137	n.s.
		untersch.	0,846	0,875	0,029	1,429	n.s.	1,372	n.s.
Wald Koepe	Nord-Ost 95/96	zus.	0,879	0,825	-0,054	0,746	n.s.	0,660	n.s.
		untersch.	0,879	0,845	-0,034	0,325	n.s.	0,288	n.s.
	Nord 95/96	zus.	0,652	0,820	0,168	4,739	p < 0,05	4,419	p < 0,05
		untersch.	0,652	0,843	0,191	6,877	p < 0,01	6,328	p < 0,05
	Süd 95/96	zus.	0,640	0,794	0,154	4,242	p < 0,05	3,601	Tendenz
		untersch.	0,640	0,810	0,170	5,776	p < 0,05	4,695	p < 0,05
Wald Koepe	95/96	zus.	0,741	0,821	0,080	4,003	p < 0,05	3,541	Tendenz
		untersch.	0,741	0,844	0,103	7,625	p < 0,01	6,559	p < 0,05
Landwehr	95/96	zus.	0,921	0,842	-0,079	1,967	n.s.	1,700	n.s.
		untersch.	0,921	0,876	-0,045	0,759	n.s.	0,710	n.s.
Wald Koepe	Nord-Ost 1 96/97	zus.	0,722	0,795	0,073	0,668	n.s.	0,581	n.s.
		untersch.	0,722	0,802	0,080	0,859	n.s.	0,721	n.s.
	Nord-Ost 2 96/97	zus.	0,944	0,824	-0,120	1,946	n.s.	1,799	n.s.
		untersch.	0,944	0,847	-0,097	1,432	n.s.	1,319	n.s.

Fundstelle	Allel 0,93/0,94	beobachtete Hetero- zygoten- frequenz (h)	erwartete Hetero- zygoten- frequenz (d)	Inzucht- koeffizient nach Weir (f)	Test nach Weir		Anpassungstest	
					χ^2	Sign.	χ^2	Sign.
Nord-Ost 3 96/97	zus.	0,933	0,840	-0,093	2,142	n.s.	1,944	n.s.
	untersch.	0,933	0,871	-0,062	1,101	n.s.	1,037	n.s.
Nord-Ost ges. (1-3) 96/97	zus.	0,879	0,833	-0,046	1,091	n.s.	0,991	n.s.
	untersch.	0,879	0,857	-0,022	0,283	n.s.	0,003	n.s.
Süd 96/97	zus.	0,900	0,821	-0,079	0,954	n.s.	0,845	n.s.
	untersch.	0,900	0,836	-0,064	0,691	n.s.	0,598	n.s.
Wald Koepe 96/97	zus.	0,884	0,833	-0,051	1,802	n.s.	1,608	n.s.
	untersch.	0,884	0,855	-0,029	0,675	n.s.	0,572	n.s.
Landwehr 96/97	zus.	0,833	0,821	-0,012	0,034	n.s.	0,030	n.s.
	untersch.	0,833	0,866	0,033	0,299	n.s.	0,276	n.s.
Wiemers 96/97	zus.	0,697	0,824	0,127	3,976	p < 0,05	3,670	Tendenz
	untersch.	0,697	0,844	0,147	5,919	p < 0,05	5,418	p < 0,05
Wald Koepe Nord-Ost 97/98	zus.	0,833	0,853	0,020	0,086	n.s.	0,116	n.s.
	untersch.	0,833	0,860	0,027	0,163	n.s.	0,142	n.s.
Nord 97/98	zus.	0,829	0,841	0,012	0,044	n.s.	0,023	n.s.
	untersch.	0,829	0,858	0,029	0,271	n.s.	0,249	n.s.
West 97/98	zus.	0,778	0,834	0,056	0,684	n.s.	0,670	n.s.
	untersch.	0,778	0,870	0,092	2,172	n.s.	2,030	n.s.
Süd 97/98	zus.	0,825	0,830	0,005	0,008	n.s.	0,005	n.s.
	untersch.	0,825	0,837	0,012	0,046	n.s.	0,042	n.s.
Wald Koepe 97/98	zus.	0,817	0,856	0,039	1,689	n.s.	1,453	n.s.
	untersch.	0,817	0,867	0,052	3,340	Tendenz	2,682	n.s.
Landwehr 97/98	zus.	0,830	0,869	0,039	0,669	n.s.	0,670	n.s.
	untersch.	0,830	0,883	0,053	1,399	n.s.	1,288	n.s.
Wiemers 97/98	zus.	0,813	0,813	0,001	0,001	n.s.	0,005	n.s.
	untersch.	0,813	0,835	0,022	0,123	n.s.	0,118	n.s.
Wald Koepe Süd alt 98/99	zus.	0,964	0,848	-0,117	3,371	Tendenz	2,952	Tendenz
	untersch.	0,964	0,853	-0,107	2,987	Tendenz	2,765	Tendenz
West 98/99	zus.	0,852	0,845	-0,007	0,027	n.s.	0,028	n.s.
	untersch.	0,869	0,859	-0,010	0,054	n.s.	0,049	n.s.
Süd neu 98/99	zus.	0,800	0,838	0,038	0,632	n.s.	0,580	n.s.
	untersch.	0,818	0,856	0,038	0,700	n.s.	0,638	n.s.
Wald Koepe 98/99	zus.	0,854	0,849	-0,005	0,029	n.s.	0,026	n.s.
	untersch.	0,882	0,863	-0,019	0,478	n.s.	0,095	n.s.
Rieselfelder 97/98	zus.	0,813	0,817	0,004	0,016	n.s.	0,135	n.s.
	untersch.	0,813	0,822	0,009	0,072	n.s.	0,259	n.s.
Urenberg 96/97	zus.	0,872	0,841	-0,031	0,304	n.s.	0,277	n.s.
	untersch.	0,872	0,848	-0,024	0,194	n.s.	0,171	n.s.
Wolbecker Tiergarten 97/98	zus.	0,816	0,860	0,044	2,105	n.s.	2,010	n.s.
	untersch.	0,816	0,876	0,060	4,523	< 0,05	4,143	< 0,05

3.1.7. F_{ST} -Werte

Die berechneten F_{ST} -Werte sind vergleichsweise niedrig: Sie variieren zwischen 0,0041 (Wald Koepe 92/93, Allele 0,93 und 0,94 unterschieden) und 0,0203 (Untersuchungsgebiet Koepe 97/98, Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Tab.12). Nach Wright (1978) entspricht einem F_{ST} -Wert von 0 – 0,05 eine geringe, von 0,05 – 0,15 eine moderate, von 0,15 – 0,25 eine große und über 0,25 eine sehr große Differenzierung. Signifikante Abweichungen der F_{ST} -Werte von Null und damit eine signifikante Differenzierung der Aufsammlungen liegen für die folgenden Aufsammlungen vor (angegeben sind die Ergebnisse bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94; im Falle von Signifikanzabweichungen werden auch die Irrtumswahrscheinlichkeiten bei Unterscheidung dieser Allele genannt; Tab.12):

F_{ST} -Werte für Aufsammlungen innerhalb eines Jahres:

Wald Koepe 94/95 (F_{ST} -Wert: 0,0140; $\chi^2 = 73,5$; 45 FG; $p < 0,001$)

Wald Koepe 97/98 (Allele 0,93/0,94 zus.: F_{ST} -Wert: 0,0203; $\chi^2 = 66,5$; 39 FG; $p < 0,01$; Allele 0,93/0,94 untersch.: F_{ST} -Wert: 0,0178; $\chi^2 = 62,79$; 42 FG; $p < 0,05$)

Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 (Wald Koepe - Landwehr - Wiemers; Allele 0,93/0,94 zus.: F_{ST} Wert: 0,0198; $\chi^2 = 105,53$; 65 FG; $p < 0,001$; Allele 0,93/0,94 untersch.: F_{ST} -Wert: 0,0182; $\chi^2 = 104,47$; 70 FG; $p < 0,01$)

F_{ST} -Werte für Aufsammlungen aus mehreren Jahren:

Wald Koepe 91/92 - 98/99 (F_{ST} -Wert: 0,0183; $\chi^2 = 388,69$; 285 FG; $p < 0,001$)

Untersuchungsgebiet Koepe 91/92 – 98/99 (F_{ST} -Wert: 0,0193; $\chi^2 = 514,15$; 360 FG; $p < 0,001$)

F_{ST} -Werte unter Berücksichtigung der weiter entfernten Aufsammlungen (die Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe werden zu einem Genpool zusammengefasst):

Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98 (F_{ST} -Wert: 0,0059; $\chi^2 = 42,34$; 26 FG; $p < 0,05$)

Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98 (F_{ST} -Wert: 0,0161; $\chi^2 = 177,91$; 65 FG; $p < 0,001$)

Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98 (F_{ST} -Wert: 0,0177; $\chi^2 = 238,38$; 70 FG; $p < 0,001$)

Für Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe desselben Jahres gilt: Signifikant von Null abweichende F_{ST} -Werte weisen Aufsammlungen auf, bei denen auch die räumlichen Vergleiche der Allelhäufigkeiten signifikante Unterschiede offenbaren:

- Wald Koepe 94/95 drei signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (Abb.10)
- Wald Koepe 97/98 zwei signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (Abb.10)
- Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 drei signifikante räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede (Abb.11)

In allen anderen Jahren finden sich keine signifikanten Allelhäufigkeitsunterschiede innerhalb des Untersuchungsgebietes Koepe. Korrespondierend dazu zeigt auch der F_{ST} -Wert keine signifikanten Differenzierungen an. Eine Ausnahme betrifft das Untersuchungsgebiet Koepe 95/96: Die Allelfrequenzen der Aufsammlung Wald Koepe Nord-Ost unterscheiden sich signifikant von denen der Aufsammlung Landwehr, der F_{ST} -Wert ist jedoch nicht signifikant. Die Ergebnisse der F-Statistik unterstützen damit im wesentlichen die gefundenen Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen verschiedenen Aufsammlungen aus demselben Jahr.

Bezüglich der über den Gesamtuntersuchungszeitraum zusammengefassten Aufsammlungen Wald Koepe und Untersuchungsgebiet Koepe (91/92 bis 98/99) zeigen die F_{ST} -Werte hochsignifikante Differenzierungen an (Tab.12). Mittels des Brandt & Snedecor-Tests werden signifikante zeitliche Allelhäufigkeitsunterschieden an den Fundstellen Wald Koepe West, Süd und Nord-Ost sowie an der Fundstelle Wiemers (Abb.10 und Abb.11) festgestellt, die ebenfalls auf eine zeitliche Differenzierung der Aufsammlungen hinweisen.

Eine Zunahme der Differenzierung mit der geografischen Distanz ist nicht nachweisbar (Abb.12): Differenzierungen (die z.T. signifikant sind) mit etwa gleich hohen F_{ST} -Werten finden sich zwischen den nah benachbarten Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (z.B. Wald Koepe 94/95: F_{ST} -Wert: 0,014; mittlere Entfernung der Fundstellen 0,17 km Luftlinie), aus dem Untersuchungsgebiet Koepe (z.B. Untersuchungsgebiet Koepe 95/96: F_{ST} -Wert: 0,0158; mittlere Entfernung der Fundstellen 0,304 km Luftlinie) und zwischen den relativ weit entfernten Aufsammlungen Untersuchungsgebiet Koepe 96/97, Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder (F_{ST} -Wert: 0,0161; mittlere Entfernung der Fundstellen 44 km Luftlinie). Unter Berücksichtigung der zehn in Abb.12 berücksichtigten F_{ST} -Werte zeigt die Regressionsanalyse keine signifikante Beziehung zwischen F_{ST} -Wert und geografischer Distanz (Regressionskoeffizient: $r = 0,218$; $p = 0,546$). Auch wenn nur die signifikant von Null abweichenden F_{ST} -Werte berücksichtigt werden (sechs Werte, vgl. die Tabelle in Abb.12), ergibt sich keine signifikante Beziehung zwischen F_{ST} -Wert und geografischer Distanz ($r = 0,020$; $p = 0,971$).

Die gefundenen Differenzierungen scheinen damit weniger durch großräumige Trennungen (nach Wright, 1932: isolation by distance) als vielmehr durch kleinräumig stattfindende stochastische Prozesse bedingt zu sein. Festzuhalten ist, dass die kleinräumigen Differenzierungen zeitlich instabil sind (vgl. Populationsmodell in Kap.4.3.).

Tab.12: F_{ST}-Werte für Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und für die weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder

Untersuchungsgebiet Koepe bezeichnet die vereinigten Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers. Die F_{ST}-Werte werden mit Hilfe des Computerprogramms POPGENE (Yeh et al., 1999) berechnet. Für die Aufsammlungen Wald Koepe 91/92 und Wald Koepe 93/94 kann kein F_{ST}-Wert bestimmt werden, da jeweils der gesamte Wald ohne Unterscheidung einzelner Fundstellen besammelt wurde (zur Berechnung eines F_{ST}-Wertes sind mindestens zwei getrennte Aufsammlungen erforderlich). Die Aufsammlungen Wald Koepe 91/92 und Wald Koepe 93/94 werden für die Berechnung der F_{ST}-Werte Wald Koepe 91/92 - 98/99 und Untersuchungsgebiet Koepe 91/92 - 98/99 berücksichtigt.

N_{Aufs.}: Anzahl der Aufsammlungen, die bei der Berechnung des F_{ST}-Wertes berücksichtigt werden -¹⁾ Bei der Berechnung der F_{ST}-Werte für die weiter entfernten Fundstellen werden die Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe zu einem Genpool vereinigt. - "untersch.": Die Allele 0,93 und 0,94 werden bei der Berechnung des F_{ST}-Wertes unterschieden. - "zus.": Die Allele 0,93 und 0,94 werden bei der Berechnung des F_{ST}-Wertes zusammengefasst.

Der Test auf signifikante Abweichungen von Null erfolgt nach der Formel von Workman & Niswander (1970). *** : p < 0,001; **: p < 0,01; * p < 0,05; Tendenz: p < 0,1. Chi-Quadrat-Werte und Freiheitsgrade sind in Kap.3.1.7. angegeben. Bei der Durchführung des Chi-Quadrat-Tests nach Workman & Niswander ergab sich für einige F_{ST}-Werte eine sehr hohe Anzahl von Freiheitsgraden (Kap.3.1.7.). Die Signifikanzgrenzen wurden nach einer Formel zur Approximation der Chi-Quadrat-Verteilung bei hohen Freiheitsgraden nach Fahrmeir et al. (2001) bestimmt (vgl. Kap.2.4.)

Berücksichtigte Aufsammlungen	N _{Aufs.}	Allele 0,93/0,94	Fst-Wert		
Differenzierung der Aufsammlungen innerhalb eines Jahres im Untersuchungsgebiet Koepe	Wald Koepe 92/93	untersch.	0,0041		
		zus.	0,0042		
	Wald Koepe 94/95	untersch.	0,0156	***	
		zus.	0,0140	***	
	Wald Koepe 95/96	untersch.	0,0111		
		zus.	0,0088		
	Wald Koepe 95/96 - Landwehr 95/96	4	untersch.	0,0179	(*)
			zus.	0,0158	(*)
	Wald Koepe 96/97	2	untersch.	0,0046	
			zus.	0,0051	
Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 (Wald Koepe - Landwehr - Wiemers)	4	untersch.	0,0123		
		zus.	0,0125		
Wald Koepe 97/98	4	untersch.	0,0178	*	
		zus.	0,0203	**	
Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 (Wald Koepe - Landwehr - Wiemers)	6	untersch.	0,0182	**	
		zus.	0,0198	***	
Koepe 98/99	3	untersch.	0,0093	(*)	
		zus.	0,0098	(*)	
Differenzierung der Aufsammlungen aus mehreren Jahren im Untersuchungsgebiet Koepe	Wald Koepe 91/92 - 98/99 (alle Aufsammlungen Wald Koepe)	untersch.	0,0196	***	
		zus.	0,0183	***	
	Untersuchungsgebiet Koepe 91/92 - 98/99 (alle Aufsammlungen Wald Koepe - Landwehr - Wiemers)	25	untersch.	0,0204	***
		zus.	0,0193	***	
Differenzierung der weiter entfernten Aufsammlungen	Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	untersch.	0,0055	*	
		zus.	0,0059	*	
	Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	4 ¹⁾	untersch.	0,0146	***
			zus.	0,0161	***
	Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	4 ¹⁾	untersch.	0,0164	***
			zus.	0,0177	***

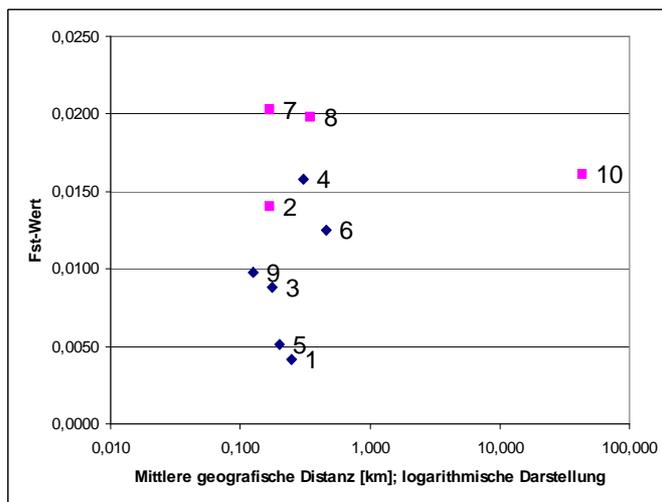


Abb.12: F_{ST} -Werte und geografische Distanz

Als geografische Distanz ist die mittlere Entfernung zwischen den Fundstellen in km Luftlinie angegeben (vgl. Tab.2). Die F_{ST} -Werte werden für die zusammengefassten Allele 0,93 und 0,94 berechnet (vgl. Tab.12). Signifikant von Null abweichende F_{ST} -Werte ($p < 0,05$) sind in der obigen Abbildung mit einem Quadrat, nicht signifikante mit einer Raute gekennzeichnet. Die Signifikanzwerte werden nach der Formel von Workman & Niswander (vgl. Kap.2.4.) berechnet. Der Koeffizient der Regression auf die (nicht logarithmierte) Distanz lautet: $r = 0,218$; $p = 0,546$. Werden nur die signifikant von Null abweichenden F_{ST} -Werte berücksichtigt, ist der Koeffizient der Regression auf die (nicht logarithmierte) Distanz: $r = 0,020$; $p = 0,971$. In der obigen Abbildung sind die folgenden Aufsammlungen berücksichtigt (mit ^(*) $p < 0,10$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$):

Aufsammlung	Entfernung [km]	F_{ST} -Wert
1: Wald Koepe 92/93: West - Nord-Ost	0,250	0,0042
2: Wald Koepe 94/95: West - Nord-Ost - Nord - Süd	0,170	0,0140 ***
3: Wald Koepe 95/96: Nord-Ost - Nord - Süd	0,175	0,0088
4: Untersuchungsgebiet Koepe 95/96: Wald Koepe Nord-Ost - Nord - Süd - Landwehr	0,304	0,0158 *
5: Wald Koepe 96/97: Nord-Ost - Süd	0,200	0,0051
6: Untersuchungsgebiet Koepe 96/97: Wald Koepe Nord-Ost - Süd - Landwehr - Wiemers	0,463	0,0125
7: Wald Koepe 97/98: West - Nord-Ost - Nord - Süd	0,170	0,0203 **
8: Untersuchungsgebiet Koepe 97/98: Wald Koepe West - Nord-Ost - Nord - Süd - Landwehr - Wiemers	0,352	0,0198 ***
9: Wald Koepe 98/99: West - Süd alt - Süd neu	0,125	0,0098 *
10: Untersuchungsgebiet Koepe 96/97 - Urenberg 96/97 - Wolbecker Tiergarten 97/98 - Rieselfelder 97/98	44	0,0161 ***

3.1.8. Clusteranalyse

Die Clusteranalyse erfolgt mittels der UPGMA-Methode auf Grundlage der genetischen Distanzen nach Nei (Nei 1978, vgl. Tab.13 bis Tab.16). Berechnet und dargestellt wird das Ähnlichkeitscluster mit Hilfe des Computerprogramms Popgene (vgl. Kap.2.4.). Die Cluster werden bei Zusammenfassung und bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 erstellt (Abb.13 bis Abb.16). In den Fällen, in denen sich die Cluster nur geringfügig unterscheiden, werden nur die Cluster bei Zusammenfassung der Allele gezeigt; in den Erläuterungen wird auf die geringen Unterschiede zum Cluster bei Unterscheidung der Allele hingewiesen. Mittels der Ähnlichkeits-Cluster werden drei unterschiedliche Fragestellungen (1-3) mit den folgenden Ergebnissen untersucht:

1.) Die Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe werden zu je einer Aufsammlung pro Jahr vereinigt („Wald Koepe + Landwehr (LW) + Wiemers (W)“). Ziel ist es, die relative Ähnlichkeit dieser Aufsammlungen zu den weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder zu ermitteln (Abb.13).

Wenn die Differenzierung der Aufsammlungen von der geografischen Entfernung abhängig ist (vgl. Kap.3.1.7. und Abb.12) und Differenzierungen nicht auf kleinräumig stattfindende Prozesse zurückzuführen sind, ist zu erwarten, dass die Aufsammlungen abhängig von ihrer geografischen Entfernung clustern. Weiterhin ist zu erwarten, dass bei einer kontinuierlichen Veränderung der Allelfrequenzen in der Zeit Aufsammlungen aus aufeinander folgenden Jahren näher clustern als Aufsammlungen, die zeitlich auseinander liegen.

Die Erwartungen bestätigen sich nicht (Abb.13): z.B. clustern die weit entfernten Aufsammlungen Urenberg und Rieselfelder auf einem gemeinsamen, deutlich abgesetztem Ast. Dabei handelt es sich offenbar um eine zufällige Ähnlichkeit. Für die Bedeutung von kleinräumigen Differenzierungsprozessen spricht, dass die Aufsammlung Wald Koepe 93/94 relativ weit von den übrigen Aufsammlungen des Waldes und des Untersuchungsgebietes Koepe entfernt, auf einem eigenen Ast clustert. Weiterhin clustert die weit entfernte Aufsammlung Wolbecker Tiergarten 97/98 auf einem gemeinsamen Ast mit der Aufsammlung Wald Koepe 94/95.

Werden die Allele 0,93 und 0,94 unterschieden, clustern die Aufsammlungen Urenberg und Rieselfelder ebenfalls auf einem eigenen, deutlich abgesetzten Ast, und die Aufsammlung Wald Koepe 93/94 setzt sich noch deutlicher ab als bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94: Wald Koepe 93/94 clustert bei Unterscheidung der Allele 0,93 und 0,94 auf einem eigenen Ast, der noch unterhalb des Astes abzweigt, auf dem die Aufsammlungen Urenberg und Rieselfelder clustern (nicht gezeigt). Die Sonderstellung der Aufsammlung Wald Koepe 93/94 könnte die Folge einer zu kleinen Stichprobe sein: es wurden nur 15 Individuen untersucht.

Eine kontinuierliche Veränderung der Allelfrequenzen in der Zeit, die auf ein Einwirken gerichteter Selektion hindeuten würde, ist nicht erkennbar (Abb.13): Ein regelmäßiges clustern der zeitlich aufeinander folgenden Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (91/92 – 92/93 – 93/94 – 94/95) liegt nicht vor; in einigen Fällen clustern zwei Aufsammlungen aus aufeinander folgenden Jahren sogar auffällig weit voneinander entfernt: Wald Koepe 91/92 und 92/93; Wald Koepe 92/93 und 93/94 sowie Wald Koepe 93/94 und 94/95. Auch die beiden zeitlich aufeinander folgenden Aufsammlungen Wald Koepe + LW + W 96/97 und 97/98 sind im Cluster relativ weit entfernt. Lediglich die vereinigten Aufsammlungen Wald Koepe + LW 95/96 und Wald Koepe + LW + W 96/97 sowie Wald Koepe + LW + W 97/98 und Wald Koepe 98/99 liegen auf benachbarten Ästen (die Fundstelle Wiemers wurde 95/96 und die Fundstellen Landwehr und Wiemers 98/99 nicht besammelt).

Die Clusteranalyse bestätigt die Verschiedenheit der Aufsammlungen Urenberg sowie der Aufsammlung Rieselfelder von Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe, wie sie die Brandt & Snedecor-Tests gezeigt hatten: signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bestehen nach Tab.10 zwischen den Aufsammlungen Urenberg und Landwehr 96/97 sowie

zwischen der Aufsammlung Rieselfelder 97/98 und fast allen Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe 97/98. Auch die signifikanten Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen der Aufsammlung Wolbecker Tiergarten und der Aufsammlung Rieselfelder dürften ihre weit voneinander entfernten Positionen im Ähnlichkeitscluster bedingen. Unerwartet ist allerdings, dass die Aufsammlung Wolbecker Tiergarten 97/98 relativ nah benachbart der vereinigten Aufsammlungen Wald Koepe + LW + W 97/98 clustert, obwohl zu den Aufsammlungen Wald Koepe Nord 97/98 und Wald Koepe West 97/98 signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bestehen.

Die Clusteranalyse bestätigt auch die F-Statistik, die für die Jahre 96/97 und 97/98 hochsignifikante Differenzierungen zwischen den Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder, Wolbecker Tiergarten und dem Untersuchungsgebiet Koepe anzeigt (Tab.12). Korrespondierend zu diesem Ergebnis clustert die vereinigte Aufsammlung Wald Koepe + LW + W 96/97 weit entfernt von den Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder und Wolbecker Tiergarten auf einem anderen Ast. Auch die vereinigte Aufsammlung Wald Koepe + LW + W 97/98 clustert getrennt von den weit entfernten Aufsammlungen (Abb.13).

Wie in Abb.12 gezeigt, besteht kein Zusammenhang zwischen der geografischen Distanz und dem Grad der Differenzierung. Die Clusteranalyse bestätigt dieses Ergebnis insofern, als weit entfernte Aufsammlungen sowohl auf einem gemeinsamen Ast clustern, z.B. Urenberg und Rieselfelder sowie Wolbecker Tiergarten und Wald Koepe 94/95, als auch auf weit entfernten Ästen clustern, z.B. Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder (Abb.13).

2.) In einem zweiten Cluster wird die Ähnlichkeit der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe und der Aufsammlungen Landwehr und Wiemers dargestellt (Abb.14). Sollten die Individuen der Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers eines Jahres aus derselben panmiktischen Einheit hervorgegangen sein, kann erwartet werden, dass die Aufsammlungen Landwehr und Wiemers jeweils mit bzw. nah benachbart der Aufsammlung „Wald Koepe“ des entsprechenden Jahres clustern.

Die Erwartung bestätigt sich nur in einem Fall (Abb.14): Die Aufsammlung Wald Koepe 96/97 clustert auf einem gemeinsamen Ast mit Wiemers 96/97. In allen anderen Fällen clustern die Aufsammlungen aus demselben Jahr nicht häufiger auf einem Ast als Aufsammlungen aus verschiedenen Jahren: Koepe 95/96 und Landwehr 95/96 clustern weit voneinander entfernt, ebenso Landwehr 96/97 und Wiemers 96/97. Nach Cluster Abb.14 scheinen sich die Aufsammlungen Landwehr und Wiemers ebenso stark voneinander zu unterscheiden wie von den Aufsammlungen Wald Koepe: nur die Aufsammlung Wiemers 97/98 und Landwehr 95/96 clustern zusammen. Werden die Allele 0,93 und 0,94 unterschieden, setzt sich die Aufsammlung Wald Koepe 93/94 noch stärker als in Abb.14 von den übrigen Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe ab: Wald Koepe 93/94 clustert nun auf einem separaten Ast, der noch unterhalb des Astes abzweigt, auf dem die Aufsammlung Landwehr 96/97 clustert (nicht gezeigt). Dass es sich dabei möglicherweise um die Folge einer zu kleinen Stichprobe handelt, wurde bereits erwähnt (vgl. oben).

Auch die Ergebnisse dieser Clusteranalyse entsprechen weitgehend den Ergebnissen der paarweisen Vergleiche mittels Brandt & Snedecor-Tests (Abb.11): Im Jahr 95/96 bestehen signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen den Aufsammlungen Landwehr und Wald Koepe Nord-Ost ($p < 0,05$; Abb.11). Korrespondierend dazu liegen die Aufsammlungen Wald Koepe 95/96 und Landwehr 95/96 relativ weit entfernt auf verschiedenen Hauptästen des Clusters (Abb.14). Entsprechendes gilt für die Aufsammlungen Wiemers 96/97 und Wiemers 97/98. Für das 96/97 werden im Untersuchungsgebiet Koepe mittels Brandt & Snedecor-Tests keine signifikanten Allelhäufigkeitsunterschiede gefunden, dazu korrespondierend clustert die Aufsammlung Wald Koepe 96/97 auf einem gemeinsamen Ast mit der Aufsammlung Wiemers 96/97 (die Aufsammlung Landwehr 96/97 ist allerdings weit abgesetzt.). Für das Jahr 97/98 werden signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen den Aufsammlungen Wiemers und Wald Koepe West gefunden, dazu korrespondierend

clustert die Aufsammlung Wiemers 97/98 weit entfernt von der Aufsammlung Wald Koepe 97/98 (aber relativ nahe der Aufsammlung Landwehr 97/98).

3.) Im dritten Schritt werden die Aufsammlungen aus dem Wald Koepe getrennt betrachtet (Abb.15 und Abb.16). Ziel der Analyse ist es: (a) die relative Ähnlichkeit der Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr und (b) die relative Ähnlichkeit der Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren zu analysieren.

Sollten die Individuen verschiedener Fundstellen eines Jahres aus einer panmiktischen Einheit hervorgegangen sein, ist zu erwarten, dass die Aufsammlungen eines Jahres zusammen clustern. Sollten die Individuen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren eine genetisch unveränderte panmiktische Einheit repräsentieren, ist zu erwarten, dass Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren eng benachbart clustern.

Benachbartes Clustern der Aufsammlungen aus demselben Jahr (Abb.15 und Abb.16) wird nur in zwei (Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst) bzw. in drei Fällen (Allele 0,93 und 0,94 unterschieden) beobachtet: West 92/93 clustert mit Nord-Ost 92/93 und Nord-Ost 95/96 clustert mit Nord 95/96. Werden die Allele 0,93 und 0,94 getrennt, clustert zusätzlich West 94/95 mit Süd 94/95.

Benachbartes Clustern der Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren wird nur in zwei Fällen beobachtet (Abb.15 und Abb.16): Süd 94/95 clustert mit Süd 97/98 und Süd 98/99, Nord-Ost 94/95 clustert mit Nord-Ost 97/98.

Damit ist weder gemeinsames Clustern von Aufsammlungen aus demselben Jahr noch gemeinsames Clustern von Aufsammlungen derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren als Regelhaftigkeit zu erkennen. Offenbar sind weder die Individuen der Aufsammlungen eines Jahres aus einer panmiktischen Einheit hervorgegangen, noch scheinen die Individuen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren eine genetisch unveränderte panmiktische Einheit zu repräsentieren.

Die Clusteranalyse bestätigt die mittels Brandt & Snedecor-Tests gefundenen Unterschiede zwischen Aufsammlungen aus dem Wald Koepe: in keinem Fall liegen Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden auf einem gemeinsamen Ast (Abb.10 und Abb.11). Dies gilt sowohl für das Cluster bei Unterscheidung als auch bei Zusammenfassung der Allele 0,93 und 0,94.

Der Clusteranalyse entspricht teilweise die F-Statistik (Tab.12). So liegen die beiden Aufsammlungen Wald Koepe West 92/93 und Nord-Ost 92/93, für die die F-Statistik keine signifikante Differenzierung angezeigt hatte, auf einem Ast. Auch für die drei Aufsammlungen aus dem Wald Koepe 95/96 zeigen die F_{ST} -Werte keine signifikanten Differenzierungen an, allerdings liegen nur zwei Aufsammlungen (Nord-Ost 95/96 und Nord 95/96) auf einem Ast, während die dritte (Süd 95/96) weit entfernt clustert. Bezüglich der Aufsammlungen des Jahres 96/97 bestehen dagegen auffällige Unterschiede zwischen den F_{ST} -Werten und der Clusteranalyse: zwischen den Aufsammlungen Nord-Ost 96/97 und Süd 96/97 besteht nach der F-Statistik kein Unterschied, die Aufsammlungen clustern aber weit voneinander entfernt.

Tab.13: Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten der Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes Koepe und der weiter entfernten Aufsammlungen

Über der Diagonalen ist die genetische Ähnlichkeit, unterhalb der Diagonalen die genetische Distanz angegeben. Beide Werte wurden nach Nei (1978) mit Hilfe des Computerprogramms Popgene errechnet. LW: Landwehr; W: Wiemers

Aufsammlung	Allele 0,93 und 0,94	Wald Koepe 91/92	Wald Koepe 92/93	Wald Koepe 93/94	Wald Koepe 94/95	Wald Koepe+ LW 95/96	Wald Koepe + LW + W 96/97	Wald Koepe + LW + W 97/98	Wald Koepe 98/99	Urenberg 96/97	Wolbecker Tiergarten 97/98	Rieselfelder 97/98
Wald Koepe 91/92	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	****	0.9251	0.8864	0.9775	1.0088	0.9696	0.9616	0.9625	0.9280	0.9566	0.9251
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	****	0.9426	0.9483	0.9806	1.0093	0.9707	0.9711	0.9774	0.9338	0.9651	0.9088
Wald Koepe 92/93	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0778	****	0.8087	0.9707	0.9396	0.9590	0.9852	0.9678	0.9455	0.9850	0.8900
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0591	****	0.9314	0.9775	0.9473	0.9409	0.9921	0.9706	0.9413	0.9876	0.8851
Wald Koepe 93/94	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.1206	0.2123	****	0.8681	0.8686	0.8712	0.8075	0.8258	0.8170	0.8551	0.8722
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0531	0.0711	****	0.9507	0.9681	0.9570	0.9408	0.9558	0.9254	0.9540	0.9136
Wald Koepe 94/95	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0228	0.0297	0.1414	****	0.9862	0.9937	0.9942	0.9898	0.9841	0.9973	0.9635
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0196	0.0227	0.0506	****	0.9870	0.9832	0.9978	0.9960	0.9812	0.9981	0.9475
Wald Koepe+ LW 95/96	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	-0.0088	0.0623	0.1409	0.0139	****	0.9963	0.9817	0.9838	0.9642	0.9769	0.9423
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	-0.0093	0.0541	0.0324	0.0131	****	0.9936	0.9792	0.9841	0.9519	0.9783	0.9181
Wald Koepe + LW + W 96/97	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0309	0.0418	0.1379	0.0063	0.0038	****	0.9916	0.9887	0.9643	0.9749	0.9502
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0298	0.0609	0.0440	0.0170	0.0064	****	0.9730	0.9759	0.9377	0.9594	0.9144
Wald Koepe+ LW + W 97/98	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0392	0.0149	0.2138	0.0058	0.0185	0.0084	****	1.0046	0.9754	0.9835	0.9474
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0293	0.0080	0.0610	0.0022	0.0210	0.0274	****	1.0034	0.9725	0.9901	0.9424
Wald Koepe 98/99	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0383	0.0327	0.1914	0.0103	0.0163	0.0114	-0.0046	****	0.9842	0.9779	0.9599
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0228	0.0298	0.0453	0.0040	0.0161	0.0244	-0.0034	****	0.9806	0.9820	0.9585
Urenberg 96/97	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0747	0.0560	0.2021	0.0160	0.0364	0.0364	0.0249	0.0159	****	0.9957	0.9949
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0685	0.0605	0.0776	0.0190	0.0493	0.0644	0.0279	0.0196	****	0.9888	1.0002
Wolbecker Tiergarten 97/98	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0444	0.0151	0.1565	0.0027	0.0234	0.0255	0.0166	0.0223	0.0043	****	0.9518
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0356	0.0125	0.0471	0.0019	0.0219	0.0415	0.0099	0.0182	0.0113	****	0.9384
Rieselfelder 97/98	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0778	0.1166	0.1367	0.0371	0.0595	0.0511	0.0541	0.0409	0.0051	0.0494	****
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0956	0.1220	0.0904	0.0539	0.0855	0.0895	0.0593	0.0424	-0.0002	0.0636	****

Tab.14: Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten für die Aufsammlungen aus dem Wald Koepe und für die nah benachbarten Fundstellen Landwehr und Wiemers; Legende vgl. Tab.13.

Aufsammlung	Allele 0,93 und 0,94	Wald Koepe 91/92	Wald Koepe 92/93	Wald Koepe 93/94	Wald Koepe 94/95	Wald Koepe 95/96	Wald Koepe 96/97	Wald Koepe 97/98	Wald Koepe 98/99	Koepe Landwehr 95/96	Koepe Landwehr 96/97	Koepe Wiemers 96/97	Koepe Landwehr 97/98	Koepe Wiemers 97/98
Wald Koepe 91/92	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	****	0.9251	0.8864	0.9775	1.0146	0.9748	0.9640	0.9625	0.9048	0.8997	0.9229	0.9475	0.8955
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	****	0.9426	0.9483	0.9806	1.0124	0.9796	0.9728	0.9774	0.9314	0.9044	0.9583	0.9537	0.9344
Wald Koepe 92/93	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0778	****	0.8087	0.9707	0.8924	0.9276	0.9733	0.9678	0.9694	0.9140	0.8991	1.0082	0.9688
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0591	****	0.9314	0.9775	0.9100	0.9383	0.9753	0.9706	0.9666	0.9240	0.9147	1.0101	0.9760
Wald Koepe 93/94	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.1206	0.2123	****	0.8681	0.8883	0.8718	0.8381	0.8258	0.7438	0.7909	0.8089	0.8883	0.6497
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0531	0.0711	****	0.9507	0.9659	0.9627	0.9472	0.9558	0.9051	0.8584	0.9833	0.9684	0.8341
Wald Koepe 94/95	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0228	0.0297	0.1414	****	0.9647	0.9859	0.9918	0.9898	0.9499	0.9219	0.9559	0.9906	0.9435
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0196	0.0227	0.0506	****	0.9689	0.9876	0.9939	0.9960	0.9591	0.9223	0.9767	0.9912	0.9658
Wald Koepe 95/96	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	-0.0145	0.1138	0.1185	0.0359	****	0.9992	0.9703	0.9662	0.8756	0.9119	0.9689	0.9252	0.8581
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	-0.0123	0.0943	0.0347	0.0315	****	0.9993	0.9751	0.9758	0.9005	0.9157	0.9903	0.9337	0.8935
Wald Koepe 96/97	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0255	0.0752	0.1372	0.0142	0.0008	****	0.9831	0.9748	0.9042	0.9392	0.9833	0.9391	0.8963
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0206	0.0637	0.0381	0.0125	0.0007	****	0.9846	0.9803	0.9198	0.9393	0.9975	0.9460	0.9214
Wald Koepe 97/98	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0366	0.0270	0.1766	0.0082	0.0302	0.0170	****	1.0052	0.9197	0.9236	0.9762	0.9903	0.9243
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0276	0.0251	0.0543	0.0061	0.0253	0.0155	****	1.0054	0.9196	0.9210	0.9822	0.9928	0.9359
Wald Koepe 98/99	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0383	0.0327	0.1914	0.0103	0.0344	0.0255	-0.0052	****	0.9385	0.9031	0.9705	0.9922	0.9426
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0228	0.0298	0.0453	0.0040	0.0245	0.0199	-0.0053	****	0.9340	0.9113	0.9736	0.9983	0.9487
Koepe Landwehr 95/96	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.1001	0.0311	0.2959	0.0514	0.1328	0.1007	0.0837	0.0635	****	0.8814	0.8915	0.9632	1.0038
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0711	0.0340	0.0997	0.0417	0.1048	0.0836	0.0838	0.0682	****	0.9265	0.9041	0.9675	0.9979
Koepe Landwehr 96/97	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.1057	0.0899	0.2346	0.0814	0.0922	0.0628	0.0795	0.1019	0.1263	****	0.8708	0.8801	0.8897
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.1005	0.0790	0.1526	0.0808	0.0880	0.0626	0.0823	0.0929	0.0764	****	0.9124	0.8850	0.9277
Koepe Wiemers 96/97	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0802	0.1063	0.2121	0.0451	0.0316	0.0168	0.0241	0.0299	0.1148	0.1383	****	0.9308	0.8483
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0426	0.0892	0.0168	0.0236	0.0097	0.0025	0.0180	0.0267	0.1008	0.0917	****	0.9535	0.8656
Koepe Landwehr 97/98	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.0539	-0.0081	0.1184	0.0095	0.0777	0.0628	0.0098	0.0079	0.0375	0.1277	0.0717	****	0.9377
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0474	-0.0100	0.0321	0.0089	0.0686	0.0555	0.0072	0.0017	0.0330	0.1221	0.0477	****	0.9595
Koepe Wiemers 97/98	Allele 0,93 und 0,94 untersch.	0.1103	0.0317	0.4313	0.0581	0.1530	0.1095	0.0787	0.0591	-0.0038	0.1169	0.1645	0.0643	****
	Allele 0,93 und 0,94 zus.	0.0678	0.0243	0.1814	0.0348	0.1126	0.0818	0.0663	0.0527	0.0022	0.0750	0.1443	0.0413	****

Tab.15: Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (Allele 0,93 und 0,94 unterschieden)
 Legende vgl. Tab.13.

Aufsammlung	West 92/93	Nord-Ost 92/93	West 94/95	Nord-Ost 94/95	Nord 94/95	Süd 94/95	Nord-Ost 95/96	Nord 95/96	Süd 95/96	Nord-Ost 96/97	Süd 06/97	Nord-Ost 97/98	Nord 97/98	West 97/98	Süd 97/98	Süd alt 98/99	West 98/99	Süd neu 98/99
West 92/93	****	1.0254	0.9943	0.8757	0.8265	0.9910	0.8476	0.8623	0.8736	0.9295	0.8538	0.9354	0.9573	0.8314	1.0020	0.9192	0.9185	1.0023
Nord-Ost 92/93	-0.0251	****	0.9748	0.9381	0.8833	0.9743	0.9028	0.9103	0.8716	0.9528	0.8884	0.9811	0.9294	0.8795	0.9740	0.9113	0.9696	0.9804
West 94/95	0.0057	0.0256	****	0.9257	0.8896	1.0008	0.9108	0.9361	0.9495	0.9938	0.9140	0.9284	0.9547	0.8557	0.9685	0.9280	0.9258	0.9918
Nord-Ost 94/95	0.1327	0.0639	0.0772	****	0.8265	0.9553	0.9773	0.9630	0.9413	0.9689	0.9625	1.0090	0.9485	0.8975	0.9532	0.9689	0.9971	0.9751
Nord 94/95	0.1906	0.1241	0.1169	0.1906	****	0.8484	0.8594	0.9201	0.8508	0.8993	0.8691	0.8028	0.8934	0.8895	0.8020	0.7888	0.8351	0.8626
Süd 94/95	0.0090	0.0261	-0.0008	0.0458	0.1644	****	0.8981	0.9224	0.9561	0.9848	0.9121	0.9834	0.9482	0.8268	1.0100	0.9407	0.9583	1.0103
Nord-Ost 95/96	0.1654	0.1023	0.0935	0.0230	0.1516	0.1075	****	1.0136	0.9307	0.9828	1.0197	0.9186	0.9852	0.9673	0.8785	0.9605	0.9569	0.9406
Nord 95/96	0.1481	0.0940	0.0660	0.0377	0.0833	0.0808	-0.0135	****	0.9564	1.0006	1.0279	0.9108	0.9824	0.8980	0.9007	0.9463	0.9174	0.9403
Süd 95/96	0.1351	0.1374	0.0518	0.0605	0.1616	0.0449	0.0718	0.0446	****	0.9761	0.9171	0.9316	0.9518	0.8039	0.9484	0.9312	0.9100	0.9786
Nord-Ost 96/97	0.0732	0.0484	0.0062	0.0316	0.1061	0.0153	0.0173	-0.0006	0.0242	****	0.9922	0.9576	0.9888	0.8907	0.9577	0.9711	0.9525	0.9881
Süd 96/97	0.1581	0.1183	0.0899	0.0382	0.1403	0.0920	-0.0195	-0.0275	0.0865	0.0078	****	0.9244	1.0069	0.9228	0.8778	1.0045	0.9053	0.9252
Nord-Ost 97/98	0.0668	0.0191	0.0743	-0.0090	0.2197	0.0167	0.0849	0.0934	0.0709	0.0433	0.0787	****	0.9249	0.8229	0.9879	0.9968	0.9869	0.9833
Nord 97/98	0.0436	0.0732	0.0463	0.0529	0.1127	0.0532	0.0149	0.0178	0.0494	0.0113	-0.0069	0.0781	****	0.9580	0.9316	0.9871	0.9328	0.9826
West 97/98	0.1846	0.1284	0.1558	0.1081	0.1171	0.1903	0.0332	0.1076	0.2183	0.1157	0.0803	0.1949	0.0429	****	0.7891	0.8529	0.9370	0.8888
Süd 97/98	-0.0020	0.0264	0.0320	0.0479	0.2206	-0.0099	0.1295	0.1046	0.0530	0.0432	0.1303	0.0121	0.0709	0.2369	****	0.9231	0.9556	1.0076
Süd alt 98/99	0.0842	0.0929	0.0747	0.0316	0.2372	0.0611	0.0403	0.0552	0.0713	0.0293	-0.0045	0.0032	0.0129	0.1591	0.0800	****	0.9134	0.9507
West 98/99	0.0850	0.0309	0.0771	0.0029	0.1802	0.0426	0.0440	0.0862	0.0943	0.0487	0.0995	0.0132	0.0695	0.0650	0.0454	0.0906	****	0.9860
Süd neu 98/99	-0.0023	0.0198	0.0082	0.0252	0.1478	-0.0102	0.0612	0.0615	0.0216	0.0120	0.0777	0.0168	0.0175	0.1178	-0.0076	0.0505	0.0141	****

Tab.16: Genetische Distanzen und genetische Ähnlichkeiten der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst)

Werte, die fett gedruckt sind, gehen in die Mittelwertsberechnung zum Vergleich der genetischen Distanzen ein (vgl. Tab.17 und Kap.3.1.9.); weitere Erläuterungen vgl. Legende Tab.13.

Aufsammlung	West 92/93	Nord-Ost 92/93	West 94/95	Nord-Ost 94/95	Nord 94/95	Süd 94/95	Nord-Ost 95/96	Nord 95/96	Süd 95/96	Nord-Ost 96/97	Süd 96/97	Nord-Ost 97/98	Nord 97/98	West 97/98	Süd 97/98	Süd alt 98/99	West 98/99	Süd neu 98/99
West 92/93	****	1.0212	0.9926	0.8801	0.8904	0.9900	0.8665	0.8881	0.9039	0.9385	0.8660	0.9195	0.9636	0.8509	0.9917	0.9122	0.9319	1.0009
Nord-Ost 92/93	-0.0209	****	0.9784	0.9361	0.9475	0.9760	0.9148	0.9341	0.9066	0.9611	0.8979	0.9606	0.9415	0.8916	0.9659	0.9043	0.9762	0.9828
West 94/95	0.0074	0.0219	****	0.9221	0.9407	0.9926	0.9290	0.9483	0.9609	0.9937	0.9165	0.9019	0.9592	0.8885	0.9510	0.9113	0.9451	0.9897
Nord-Ost 94/95	0.1277	0.0660	0.0811	****	0.8775	0.9600	0.9674	0.9741	0.9706	0.9657	0.9656	1.0050	0.9517	0.8783	0.9570	0.9697	0.9928	0.9740
Nord 94/95	0.1160	0.0539	0.0611	0.1307	****	0.8852	0.9469	0.9384	0.8599	0.9429	0.9058	0.8155	0.9298	0.9948	0.8253	0.8140	0.9380	0.9132
Süd 94/95	0.0101	0.0243	0.0075	0.0408	0.1220	****	0.9089	0.9321	0.9713	0.9818	0.9190	0.9754	0.9513	0.8398	1.0059	0.9397	0.9709	1.0079
Nord-Ost 95/96	0.1433	0.0891	0.0736	0.0332	0.0545	0.0955	****	1.0313	0.9676	0.9913	1.0152	0.8969	0.9942	0.9665	0.8766	0.9454	0.9616	0.9492
Nord 95/96	0.1186	0.0682	0.0531	0.0263	0.0635	0.0703	-0.0308	****	0.9596	1.0032	1.0269	0.9042	0.9862	0.9346	0.9027	0.9436	0.9577	0.9537
Süd 95/96	0.1011	0.0981	0.0399	0.0298	0.1510	0.0291	0.0330	0.0412	****	0.9853	0.9373	0.9428	0.9631	0.8573	0.9605	0.9462	0.9634	0.9951
Nord-Ost 96/97	0.0635	0.0397	0.0064	0.0349	0.0588	0.0184	0.0087	-0.0032	0.0148	****	0.9881	0.9354	0.9893	0.9144	0.9466	0.9560	0.9707	0.9886
Süd 96/97	0.1439	0.1077	0.0872	0.0350	0.0989	0.0845	-0.0151	-0.0266	0.0648	0.0120	****	0.9188	1.0037	0.9189	0.8821	0.9990	0.9205	0.9308
Nord-Ost 97/98	0.0839	0.0402	0.1033	-0.0050	0.2039	0.0249	0.1088	0.1007	0.0589	0.0667	0.0847	****	0.9117	0.7870	0.9869	0.9959	0.9718	0.9671
Nord 97/98	0.0371	0.0603	0.0416	0.0495	0.0728	0.0499	0.0058	0.0139	0.0376	0.0107	-0.0037	0.0925	****	0.9674	0.9271	0.9760	0.9555	0.9850
West 97/98	0.1614	0.1148	0.1182	0.1298	0.0053	0.1746	0.0341	0.0677	0.1540	0.0895	0.0846	0.2395	0.0331	****	0.7824	0.8289	0.9351	0.8998
Süd 97/98	0.0084	0.0347	0.0503	0.0439	0.1920	-0.0058	0.1317	0.1023	0.0403	0.0549	0.1254	0.0132	0.0757	0.2454	****	0.9260	0.9574	0.9985
Süd alt 98/99	0.0919	0.1006	0.0929	0.0307	0.2058	0.0622	0.0561	0.0580	0.0553	0.0450	0.0010	0.0041	0.0243	0.1877	0.0769	****	0.9121	0.9435
West 98/99	0.0706	0.0241	0.0564	0.0072	0.0640	0.0295	0.0392	0.0432	0.0373	0.0297	0.0828	0.0286	0.0455	0.0671	0.0435	0.0920	****	0.9953
Süd neu 98/99	-0.0009	0.0174	0.0104	0.0264	0.0908	-0.0079	0.0521	0.0474	0.0049	0.0115	0.0718	0.0335	0.0151	0.1056	0.0015	0.0581	0.0048	****

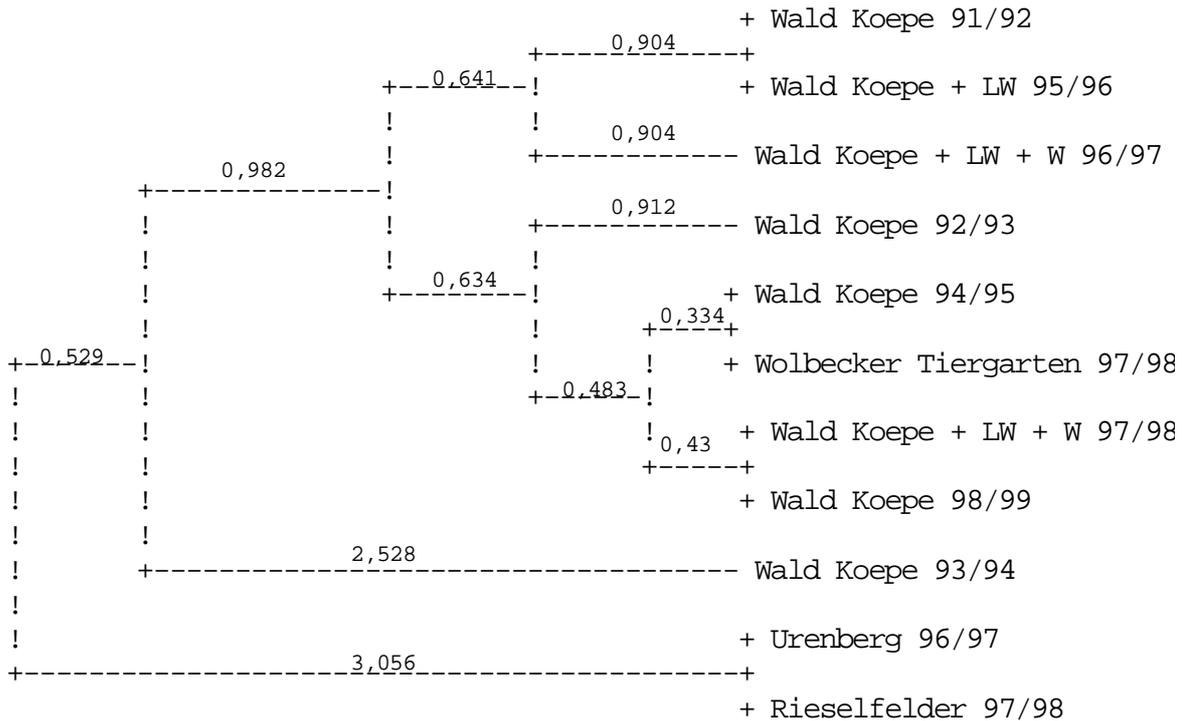


Abb.13: Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe + Landwehr (LW) + Wiemers (W)) und der weiter entfernten Aufsammlungen Urenberg, Rieselfelder und Wolbecker Tiergarten

Die Clusteranalyse erfolgt mittels der UPGMA-Methode auf Grundlage der genetischen Distanzen nach Nei (1978, vgl.Tab.13). Berechnet und dargestellt wird das Ähnlichkeitscluster mit Hilfe des Computerprogramms Popgene (vgl. Kap.2.4.).

Werte über den Ästen geben die Länge des jeweiligen Astes von der Wurzel bis zur Verzweigung. Es handelt es sich dabei um arithmetische Mittelwerte, die sich aus den genetischen Distanzwerten nach Nei errechnen (Sneath & Sokal, 1973). Bootstrap-Werte können nicht berechnet werden, da nur ein Locus untersucht wurde.

Für die Berechnung werden die Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst. Werden die Allele unterschieden, verändert sich das Ergebnis nur sehr geringfügig: Das gemeinsame Cluster von Urenberg und Rieselfelder tauscht die Position mit der Aufsammlung Wald Koepe 93/94 (nicht gezeigt).

Die Aufsammlungen der Fundstellen Landwehr (LW) und Wiemers (W) werden mit den Aufsammlung aus dem Wald Koepe zusammengefasst, sofern diese Fundstellen besammelt wurden. Dies betrifft die Winteraufsammlungen 95/96; 96/97 und 97/98.

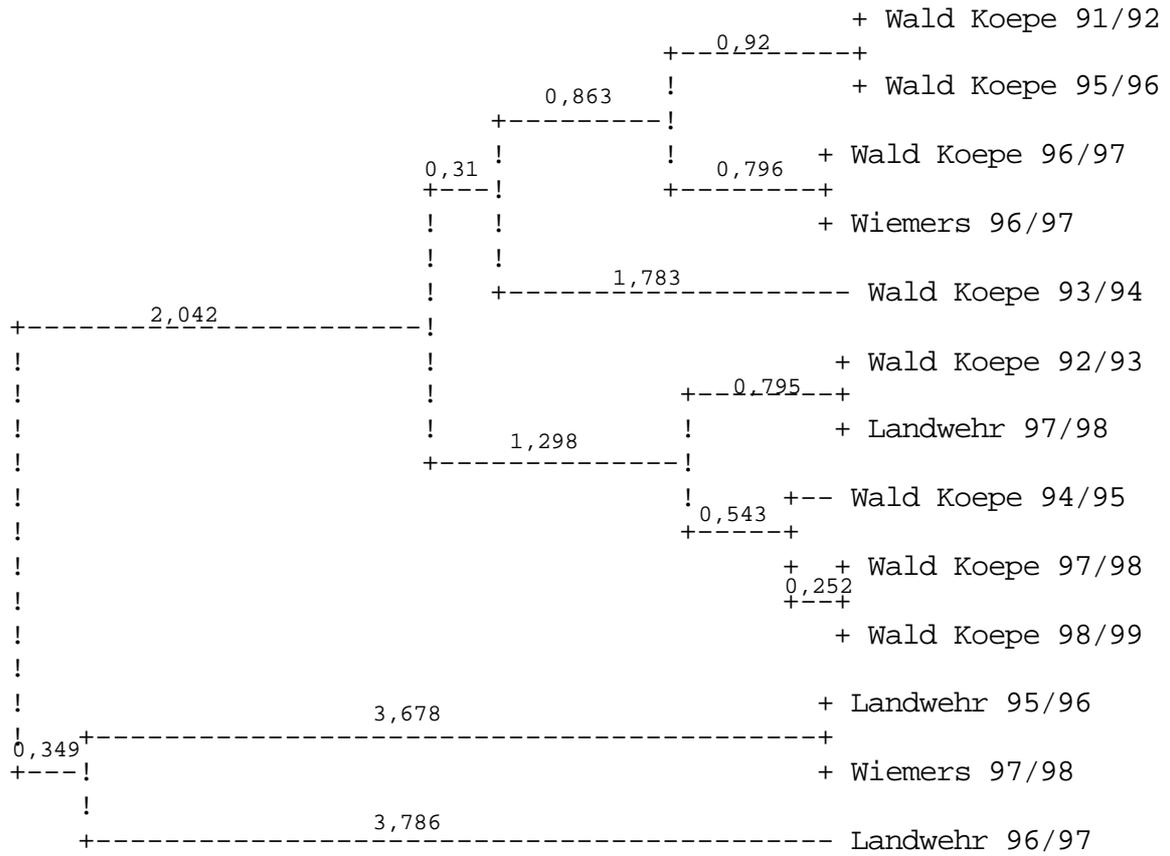


Abb.14: Clusteranalyse der Aufsammlungen Wald Koepe, Landwehr und Wiemers

Erläuterungen vgl. Legende Abb.13; genetische Distanzen nach Nei (vgl. Tab.14).

Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst

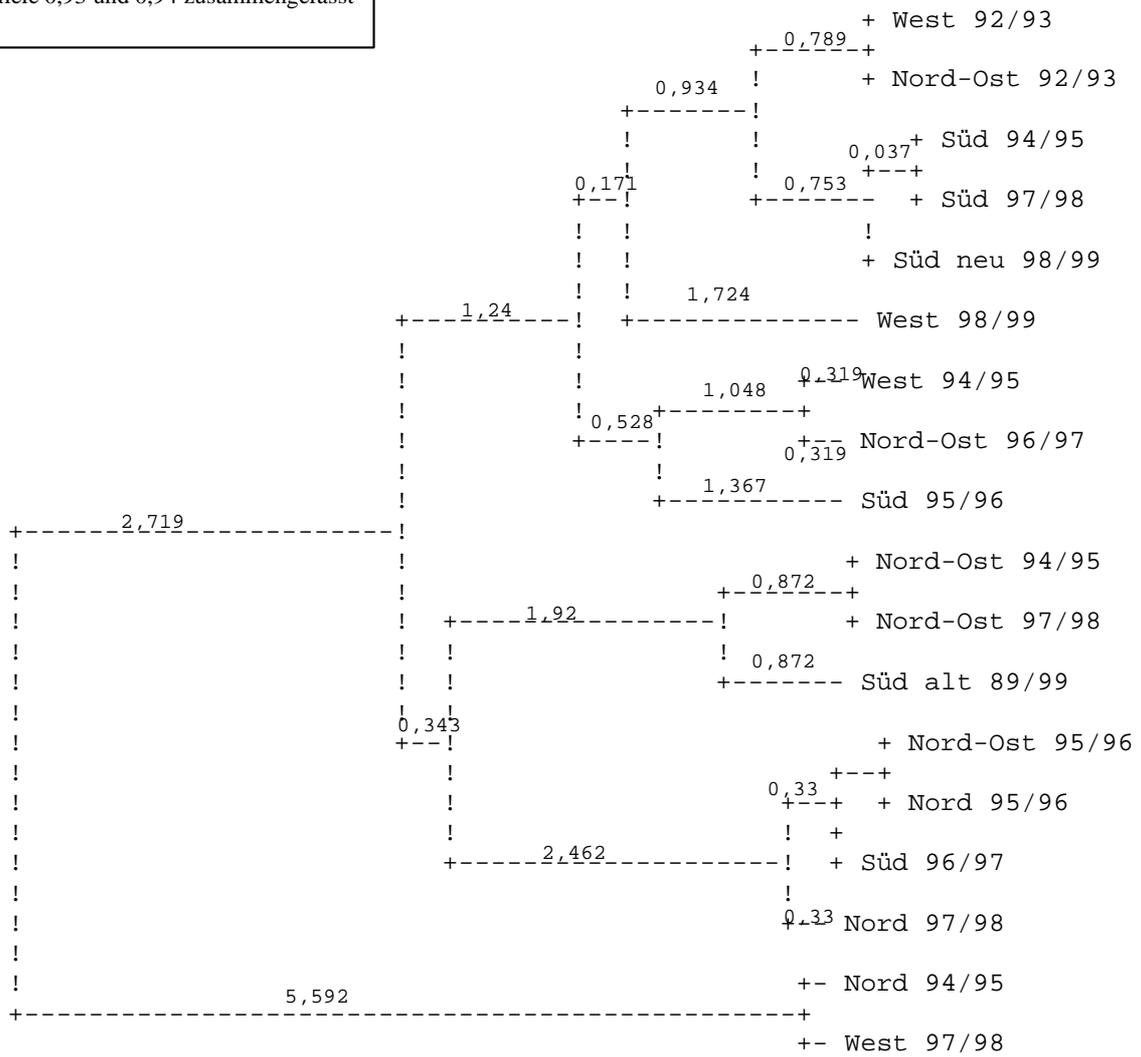


Abb.15: Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe: Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst

Erläuterungen vgl. Legende Abb.13; genetische Distanzen nach Nei (vgl. Tab.15)

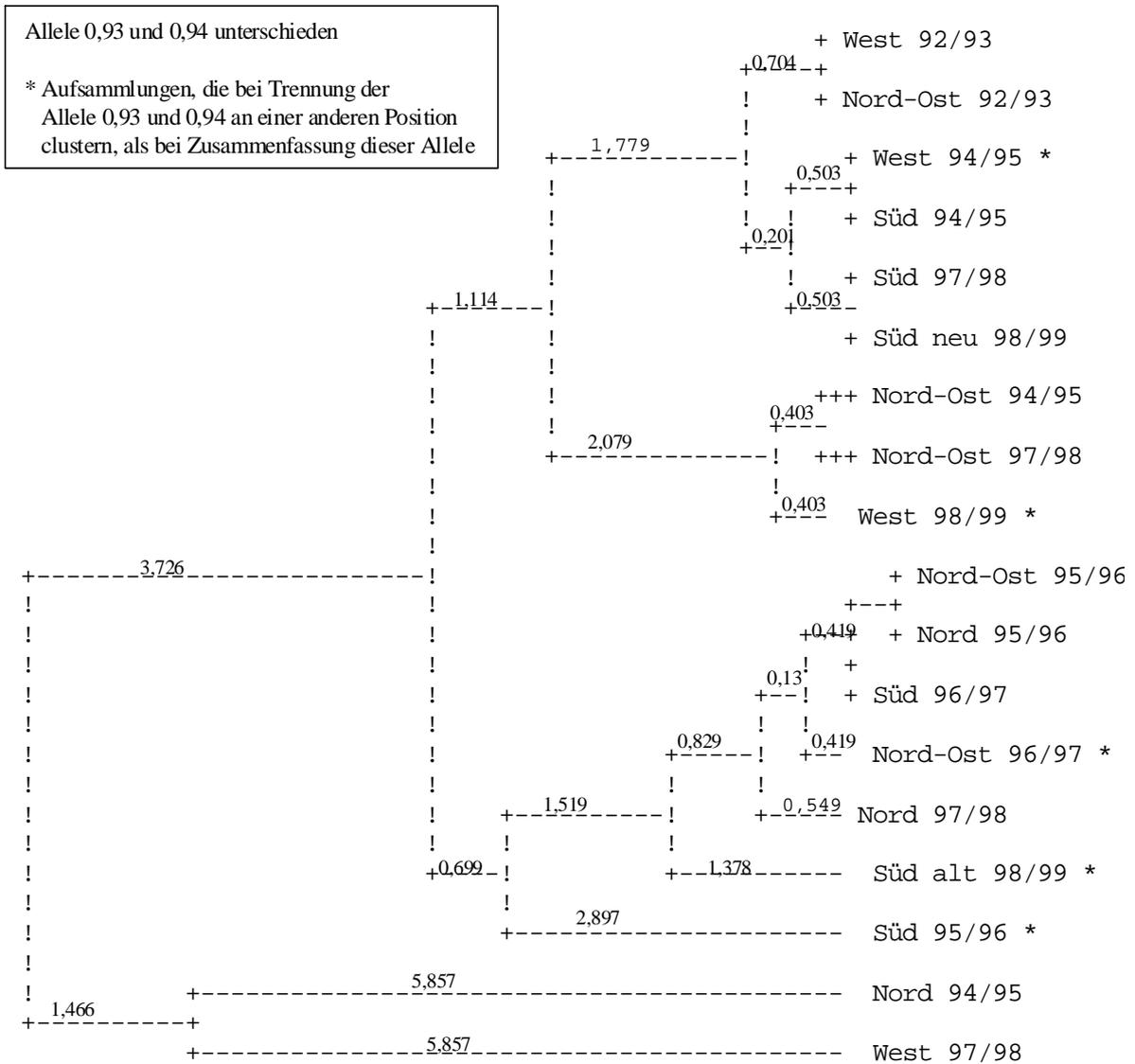


Abb.16: Clusteranalyse der Aufsammlungen aus dem Wald Koepe: Allele 0,93 und 0,94 unterschieden

Erläuterungen vgl. Legende Abb.13; genetische Distanzen nach Nei (vgl. Tab.16).

3.1.9. Kleinräumige, zeitlich instabile Differenzierungen im Wald Koepe

Kleinräumige und zeitlich instabile Allelhäufigkeitsunterschiede, wie sie in den Kap.3.1.2.; Kap.3.1.3. und Kap.3.1.5. mittels der paarweisen Vergleiche durch Brandt & Snedecor-Tests festgestellt wurden, sind ein überraschendes und interessantes Phänomen. Dies gilt insbesondere, weil sie bei der euryöken Art *Carabus granulatus* festgestellt wurden, für die eine Fragmentierung in so kleinräumig differenzierte, lokale Gruppen wie hier gefunden, eher unwahrscheinlich erscheint.

Bei 20 paarweisen räumlichen Vergleichen von Aufsammlungen aus dem Wald Koepe (jeweils innerhalb eines Jahres) werden fünf signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede festgestellt. Die mittlere Entfernung zwischen den Aufsammlungen beträgt nur 150m (vgl. Tab.2). Die Anzahl der gefundenen Unterschiede liegt hoch-signifikant über der Zufallserwartung (vgl. Kap.3.1.2.).

Von 34 paarweisen zeitlichen Vergleichen von Aufsammlungen derselben Fundstellen aus dem Wald Koepe zeigen vier Fälle signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede. Die Häufigkeit der gefundenen signifikanten Unterschiede liegt in diesem Fall im Rahmen der Zufallserwartung (Kap.3.1.3.).

Um nachzuweisen, dass kleinräumige, zeitlich instabile Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe auftreten, sollen die Evidenzen für diese Differenzierungen im folgenden zusammengestellt werden. Dazu werden für die neun (fünf räumliche und vier zeitliche Unterschiede) oben erwähnten Paare von Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden, die folgenden zusätzlichen statistischen Tests durchführt:

1.) Test auf Erfüllung der Hardy-Weinberg-Verteilung

Werden zwei Aufsammlungen, die sich hinsichtlich ihrer Allelhäufigkeiten unterscheiden, zusammengefasst, ist in der zusammengefassten Stichprobe eine Abweichung der Genotypenhäufigkeiten von der Hardy-Weinberg-Verteilung zu erwarten, die auf ein Heterozygotendefizit (Wahlund-Effekt) zurückzuführen ist (Wahlund, 1928). Die neun Vergleichspaare mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden werden jeweils zu einer Stichprobe vereinigt und deren Genotypenhäufigkeiten werden auf Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung getestet.

In den vereinigten Stichproben war in keinem Fall eine signifikante Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung nachweisbar (Tab.17).

2.) Test der F_{ST} -Werte auf signifikante Differenzierungen

Für die neun Paare von Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden wurden F_{ST} -Werte berechnet (Tab.17). Anschließend wurden die F_{ST} -Werte mittels des Chi-Quadrat-Tests von Workman & Niswander auf mögliche Abweichungen von Null und damit auf das Vorliegen einer signifikanten Differenzierung getestet.

Die Tests belegen für vier der fünf Paare mit räumlichen Allelhäufigkeitsunterschieden und für eins der vier Paare mit zeitlichen Allelhäufigkeitsunterschieden signifikante Differenzierungen. Zwei weitere Paare (jeweils ein räumlicher und ein zeitlicher Vergleich) sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit < 10% tendenziell differenziert.

3.) Test der genetischen Distanzen auf signifikante Unterschiede

Mit Hilfe des t-Test wurden die Mittelwerte der genetischen Distanzen nach Nei 1978 (Tab.17) zweier Gruppen verglichen (Schmeller, 1995):

Gruppe 1: Mittelwert der genetischen Distanzen von Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden. In den Mittelwert gehen für die Vergleiche verschiedener Aufsammlungen aus demselben Jahr fünf genetische Distanzen ein (jeweils berechnet aus paarweisen Vergleichen); für die Vergleiche der Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren vier genetische Distanzen (jeweils berechnet aus paarweisen Vergleichen; Tab.17).

Gruppe 2: Mittelwert der genetischen Distanzen von Aufsammlungen ohne signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede. Es gehen 15 genetische Distanzen (errechnet aus jeweils paarweisen Vergleichen von Aufsammlungen verschiedener Fundstellen aus demselben Jahr) bzw. 30 genetischen Distanzen (errechnet aus jeweils paarweisen Vergleichen von Aufsammlungen derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren) in die Mittelwertberechnung ein (Werte der genetischen Distanzen gibt Tab.16).

Dieses Vorgehen basiert auf der folgenden Überlegung: Genetische Distanzen sind ein Maßstab für genetische Unterschiede zwischen zwei Aufsammlungen. Sie werden bei der Erstellung der Ähnlichkeitscluster zu Grunde gelegt. Sind Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden insgesamt stärker differenziert als Aufsammlungen ohne signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede, sollten sich die Mittelwerte dieser beiden Gruppen unterscheiden. Dies trifft für die Vergleiche verschiedener Fundstellen innerhalb eines Jahres (räumliche Unterschiede) zu. Die Mittelwerte der beiden Gruppen unterscheiden sich signifikant ($p = 0,015$). Für die Vergleiche derselben Fundstellen in verschiedenen Jahren (zeitliche Unterschiede) bestätigt der t-Test eine Differenzierung nicht ($p = 0,225$; n.s.)

Die Überprüfung räumlicher und zeitlicher Allelhäufigkeitsunterschieden im Wald Koepe zeigt ein uneinheitliches Bild (vgl. oben und Tab.17): Signifikante Abweichungen der F_{ST} -Werte von Null sowie der t-Test der genetischen Distanzen bestätigen räumliche Unterschiede zwischen den Aufsammlungen aus dem Wald Koepe. Bereits der G-Test zeigte, dass die Anzahl der gefundenen fünf Unterschiede hoch-signifikant über der Zufallserwartung liegt (vgl. Kap.3.1.2.). Zeitliche Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle in verschiedenen Jahren bestätigt der t-Test der genetischen Distanzen in keinem Fall, und eine signifikante Abweichung der F_{ST} -Werte von Null findet sich nur in einem Fall (Wald Koepe West 94/94 – 97/98; Tab.17). Entsprechend hatte auch der G-Test gezeigt, dass die Häufigkeit des Auftretens zeitlicher Unterschiede im Rahmen der Zufallserwartung liegt (Kap.3.1.3.).

Eine Abweichung der Genotypenhäufigkeiten von der Hardy-Weinberg-Verteilung in den rechnerisch vereinigten Aufsammlungen war weder in den räumlichen noch in den zeitlichen Vergleichen nachweisbar. Möglicherweise wird ein tatsächlich vorhandener Wahlund-Effekt nicht erkannt, weil der Gpi-Locus extrem allelreich ist: Die Heterozygotenfrequenz ist stets relativ hoch (es wurde in den Tests die Gesamtzahl der beobachteten Homozygoten und Heterozygoten der Gesamtzahl der erwarteten Homozygoten und Heterozygoten gegenübergestellt). Nur gelegentlich wurden in Aufsammlungen aus dem Wald Koepe und auch in punktuellen Aufsammlungen anderer Untersuchungsgebiete Heterozygotendefizite festgestellt (Tab.11).

Die statistisch nicht testbare Clusteranalyse bestätigt die Ergebnisse der Brandt & Snedecor-Tests und damit das Auftreten von kleinräumigen Unterschieden insofern, als in keinem Fall zwei Aufsammlungen mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden auf einem gemeinsamen Ast clustern (Abb.14). Entsprechungen zwischen den Ergebnissen der Clusteranalysen und den F_{ST} -Werten werden in Kap.3.1.8. ausführlich dargelegt.

Tab.17: Überprüfung kleinräumiger Allelhäufigkeitsunterschiede im Wald Koepe

1) Zum Signifikanzniveau der Brandt-Snedecor Tests vgl. Tab.7 und Tab.8; Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst. - 2) Chi-Quadrat-Test nach Weir (vgl. Kap.2.4.); Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst. Alle Ergebnisse nicht signifikant. - 3) F_{ST} -Wert nach Nei (1987), berechnet mit dem Computerprogramm Poppene; Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst. Mittels des χ^2 -Tests von Workman & Niswander (vgl. Kap.2) wird der F_{ST} -Wert auf eine signifikante Abweichung von Null getestet. - 4) Genetische Distanzen nach Nei (1978); Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst. - Aufsl.: Aufsammlung; Signifikanzgrenzen: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; (*) $p < 0,1$

Paarweise Vergleiche, mit signifikanten Allelhäufigkeitsunterschieden		Signifikanzniveau Brandt-Snedecor Test ¹	Hardy-Weinberg-Verteilung ²		Fst-Wert ³				genetische Distanz ⁴
			χ^2	Sign.	Fst-Wert	χ^2	FG	Sign.	
Vergl. verschiedener Aufsl. innerhalb eines Jahres im Wald Koepe	Koepe West 94/95 - Nord-Ost 94/95	*	0,05	n.s.	0,0107	17,55	10	Tendenz	0,0811
	Koepe Nord 94/95 - Nord-Ost 94/95	**	0,45	n.s.	0,0151	23,25	11	*	0,1307
	Koepe Nord 94/95 - Süd 94/95	*	0,11	n.s.	0,0126	25,78	11	**	0,1220
	Koepe Nord-Ost 97/98 - West 97/98	*	1,58	n.s.	0,0225	21,06	9	*	0,2395
	Koepe West 97/98 - Süd 97/98	*	1,234	n.s.	0,0239	32,50	10	***	0,2454
Vergl. von Aufsl. derselben Fundstellen in verschiedenen Jahren im Wald Koepe	Koepe West 94/95 - 97/98	*	0,11	n.s.	0,0130	20,59	11	*	0,1182
	Koepe West 94/95 - 98/99	*	0,12	n.s.	0,0072	18,14	12	n.s.	0,0564
	Koepe Süd 94/95 Süd alt 98/99	*	0,51	n.s.	0,0086	13,78	9	n.s.	0,0622
	Koepe Nord-Ost 96/97 - 97/98	*	0,37	n.s.	0,0096	17,28	10	Tendenz	0,0667

3.1.10. Zusammenfassung der populationsgenetischen Befunde zum GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* in Westfalen

(1.) Das untersuchte Enzym GPI ist in westfälischen Populationen von *Carabus granulatus* äußerst allelreich: Mit Hilfe der Polyacrylamid-Gelelektrophorese können 18 Varianten unterschieden werden (Abb.6).

(2.) Mittels paarweiser Vergleiche der Aufsammlungen von verschiedenen Fundstellen aus demselben Jahr sowie der Aufsammlungen von denselben Fundstellen aus verschiedenen Jahren durch Brandt & Snedecor-Tests werden signifikante räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelfrequenzen festgestellt. Signifikante Unterschiede liegen zwischen räumlich eng benachbarten Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe sowie zwischen weiter entfernten Aufsammlungen aus Westfalen vor. Unterschiede zwischen Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe sind zeitlich nicht konstant, sondern können nach nur einem Jahr nivelliert sein bzw. von einem bis zum nächsten Jahr neu entstehen. Bestimmte Allele, die maßgeblich das Entstehen von Unterschieden bedingen, wurden nicht gefunden.

(3.) Im Jahr 91/92, als die Aufsammlung aus dem Wald Koepe nicht räumlich getrennt wurde, wird eine Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht gefunden. Dies deutet auf räumliche Unterschiede im Wald Koepe in diesem Jahr. Außerdem werden Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht gelegentlich innerhalb punktueller Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe beobachtet (Tab.11).

(4.) Die F_{ST} -Werte deuten auf relativ geringe, aber z.T. signifikante Differenzierungen zwischen den untersuchten Aufsammlungen. Sie variieren zwischen 0,0041 (nicht signifikant; Wald Koepe 92/93, Allele 0,93 und 0,94 unterschieden) und 0,0203 ($p < 0,01$; Untersuchungsgebiet Koepe 97/98, Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Tab.12). Bezüglich der relativ weit entfernten Aufsammlungen Untersuchungsgebiet Koepe (alle Aufsammlungen des Jahres 97/98 zusammengefasst), Urenberg, Wolbecker Tiergarten und Rieselfelder wurde mit einem F_{ST} -Wert von 0,0177 eine relativ geringe, aber signifikante Differenzierung gemessen (Tab.12).

Hochsignifikante räumliche Differenzierungen treten innerhalb des Waldes Koepe (Wald Koepe 94/95; $F_{ST} = 0,0140$; $p < 0,001$; Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Tab.12), innerhalb des Untersuchungsgebietes Koepe (Wald Koepe 97/98 + Landwehr 97/98 + Wiemers 97/98; $F_{ST} = 0,0198$; $p < 0,001$; Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Tab.12) sowie zwischen den weit entfernten Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten, Rieselfelder und dem Untersuchungsgebiet Koepe auf (Untersuchungsgebiet Koepe 97/98 - Urenberg - Wolbecker Tiergarten - Rieselfelder; $F_{ST} = 0,0177$; $p < 0,001$; Allele 0,93 und 0,94 zusammengefasst; Tab.12). Eine Zunahme des Grades räumlicher Differenzierungen mit der geografischen Distanz ist nicht nachweisbar (Abb.12). Vielmehr sind signifikante Differenzierungen z.T. bereits sehr kleinräumig ausgebildet.

(5.) Die Clusteranalysen (Abb.13 bis Abb.16) zeigen, dass
(a) räumlich weiter entfernte Aufsammlungen nicht häufiger auf getrennten Ästen clustern als räumlich eng benachbarte Aufsammlungen;
(b) keine Regelmäßigkeiten bezüglich der Unterschiede zwischen eng benachbarten Aufsammlungen aus dem Wald Koepe bestehen: Es wird weder ein zeitliches noch ein räumliches Muster des Ähnlichkeitsgrades zwischen diesen eng benachbarten Aufsammlungen beobachtet. Nur in wenigen Ausnahmefällen clustern die Aufsammlungen aus demselben Jahr oder Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren auf einem gemeinsamen Ast.

6.) Es sind kleinräumige Differenzierungen (innerhalb des Waldes Koepe); Differenzierungen bei mittleren räumlichen Distanzen (im Untersuchungsgebiet Koepe) und Differenzierungen bei relativ großen räumlichen Distanzen (Differenzierungen zwischen den weiter entfernten

Fundstellen Urenberg, Wolbecker Tiergarten, Rieselfelder und dem Untersuchungsgebiet Koepe) ausgebildet. Da das Auftreten kleinräumiger Differenzierungen bei der euryöken Art *Carabus granulatus* überraschend ist, werden diese Differenzierungen weiteren statistischen Prüfungen unterzogen: Es werden das Auftreten eines Wahlund-Effektes, die Signifikanz der F_{ST} -Werte und die Signifikanzen der genetischen Distanzen getestet (Tab.17). Die Ergebnisse bestätigen das Auftreten kleinräumiger Differenzierungen zwischen Aufsammlungen aus demselben Jahr; das Auftreten zeitlicher Unterschiede zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle aus verschiedenen Jahren ist dagegen weniger gut abgesichert.

3.2. Experimentelle Analyse des Verhaltens verschiedener Gpi-Genotypen in Gehegepopulationen von *Carabus granulatus*

3.2.1. Fragestellungen

Die in Kapitel 3.1. dargestellten populationsgenetischen Untersuchungen an Aufsammlungen von *Carabus granulatus* zeigen z.T. signifikante räumliche und zeitliche Unterschiede der Gpi-Allelhäufigkeiten (Abb.10 und Abb.11) sowie in mehreren Fällen Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (Tab.11). Zwei mögliche Effekte können für diese Unterschiede verantwortlich sein: (1.) Räumlich und/oder zeitlich variierende Selektionsbedingungen verursachen lokale Unterschiede in der Viabilitäts- und/oder Reproduktionsfitness der Gpi-Genotypen. Dabei könnte räumliche und/oder zeitliche Umweltheterogenität balancierte Polymorphismen aufrechterhalten, so dass innerhalb einer Metapopulation die Gesamtzahl der Allele und deren mittleren Häufigkeiten in der Zeit konstant bleiben. (2.) Eine ausgeprägte Metapopulationsdynamik führt zu wiederholten Fragmentierungen in kleine lokale Gruppen, in denen es durch genetische Drift zu Allelhäufigkeitsveränderungen kommen kann.

Um nähere Hinweise auf die Populationsdynamik der Art und auf ein mögliches Einwirken der Selektion auf den Gpi-Locus zu erhalten, wurden *Carabus granulatus*-Individuen mit bekannten Gpi-Genotypen in zwei Rundgehegen in den Rieselfeldern (Gehege A und B, siehe Kap.2.1.3.) ausgesetzt. In intrasaisonalen Analysen (Kap.3.2.3.) werden mögliche Unterschiede (1.) zwischen den Gehegebeständen und (2.) zwischen Gruppen bzw. Individuen eines Geheges untersucht. Darüber hinaus werden (3.) in einer intersaisonalen Analyse (Kap.3.2.4.) mögliche Veränderungen der Allelfrequenzen in der Zeit untersucht. Neben den Gehegepopulationen A und B wird (4.) die autochthone Population auf der Untersuchungsfläche untersucht. Es werden die folgenden Fragestellungen analysiert:

- (1.) Treten Unterschiede populationsdynamischer Parameter zwischen unmittelbar benachbarten lokalen Gruppen auf, die sich hinsichtlich der Genotypenhäufigkeiten am Gpi-Locus unterscheiden? Verglichen werden die Gehegebestände A und B bezüglich des Aktivitätsverhaltens (Gesamtzahl der Fänge, durchschnittliche individuelle Fanghäufigkeit, diurnales Aktivitätsverhalten und Temperaturabhängigkeit der Aktivität), der Saisonalität (Erst- und Letzfangkurven) und der Gewichtsentwicklung (nur 1998).
- (2.) (a) Gibt es innerhalb des Gehegebestandes A Unterschiede hinsichtlich des Aktivitätsverhaltens, der Saisonalität und der Gewichtsentwicklung zwischen der Gruppe der homozygoten und der Gruppe der heterozygoten Tiere?
(b) Differieren Fanggruppen innerhalb eines Gehegebestandes (A oder B), die sich in Merkmalen des Aktivitätsverhaltens, der Saisonalität und der Gewichtsentwicklung unterscheiden, hinsichtlich der Allelhäufigkeiten („allelbasierte“ Analysen)?
(c) Treten Unterschiede in den genannten Merkmalen zwischen Individuen mit unterschiedlicher Allelausstattung auf („laufweitenbasierte“ Analysen)?
- (3.) Können individuelle Unterschiede hinsichtlich der Reproduktions- und Viabilitätsfitness nachgewiesen werden? Verändern sich die Allelfrequenzen von einer Generation zur nächsten (Vergleich innerhalb der Gehegebestände A und B und der autochthonen Population)?
- (4.) Die außerhalb der Gehege gefangenen Individuen werden hinsichtlich populationsdynamischer Parameter untersucht: Gesamtzahl der Fänge (Kap.3.2.3.2.); Erstfangkurven (Kap.3.2.3.3.); Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen (Kap.3.2.3.4.) sowie Gewichtsstatistik (Kap.3.2.3.6.). Die populationsdynamischen Parameter der autochthonen Population liefern wichtige Hinweise auf das natürliche Verhaltensspektrum der Art im Untersuchungsgebiet. Die autochthone Population wird nicht hinsichtlich eines möglichen Einwirkens der Selektion auf den Gpi-Locus untersucht. Eine solche Untersuchung würde eine sehr große Stichprobe von individuell

markierten Tieren und einen mehrjährigen Untersuchungszeitraum erfordern oder könnte als Gehegeexperiment mit individuell markierten Tieren bekannter Genotypen durchgeführt werden.

3.2.2. Individuenanzahlen und Genpools

Im Frühjahr 1997 wurden jeweils 50 Individuen (25 Weibchen und 25 Männchen) und im Frühjahr 1998 jeweils 30 Individuen (15 Weibchen und 15 Männchen) in die Gehege eingesetzt. In beiden Jahren wurden in das Gehege A bevorzugt Individuen eingesetzt, die Träger relativ häufiger Gpi-Allele waren, in das Gehege B wurden bevorzugt Träger relativ seltener Allele eingesetzt („häufig“ und „selten“ bezieht sich auf die relative Häufigkeit dieser Allele in Aufsammlungen im Münsterland, vgl. Tab.5). Zur Herkunft der Tiere sowie zur Methode der Bestimmung der Genotypen vgl. Kap. 2.1.3.3. bzw. Kap.2.3.3.

Im Jahr 1997 sind im Genpool der Gehegepopulation A 6 Gpi-Allele vorhanden, 13 der 50 Individuen sind homozygot (6 Weibchen, 7 Männchen; Tab.18; Tab.22; Tab.23): 8 Individuen (4 Weibchen, 4 Männchen) tragen das Allel 0,86, 5 Individuen (2 Weibchen, 3 Männchen) das Allel 1,00 im homozygoten Zustand. 1998 sind im Gehegebestand A 4 Gpi-Allele vorhanden, 15 der 30 Individuen sind homozygot (8 Weibchen und 7 Männchen): 6 Individuen (4 Weibchen, 2 Männchen) für das Allel 0,86; 6 Individuen (2 Weibchen, 4 Männchen) für das Allel 1,00, 2 Individuen (1 Weibchen, 1 Männchen) für das Allel 1,13 und ein Individuum für das Allel 0,94 (1 Weibchen). Im Genpool der Gehegepopulation B sind 1997 16 und 1998 13 Gpi-Allele vorhanden. Nur ein Individuum (1 Männchen im Jahr 1997) ist homozygot.

Die in den Gehegebeständen eingestellten Individuendichten entsprechen den in natürlichen Populationen beobachteten Abundanzen von *Carabus granulatus*: Fuellhaas (Fuellhaas, 1998) untersuchte die Individuendichte auf degeneriertem Niedermoorgrünland am Dümmer und stellte in Gehegen mit einer Grundfläche von 500 m² (11,9 m x 42 m) in den Jahren 1993, 1994 und 1995 Individuenzahlen von 20 bis 160 Weibchen sowie 30 bis 170 Männchen fest. Drees (Drees, 1997) führte Untersuchungen im Niedermoor Drömling durch und stellte in vier Gehegen (Durchmesser 15 m) Gesamtindividuenzahlen von 47 bis 166 Tiere pro Gehege fest.

Individuenzahlen und Genpool der autochthonen Population

Nach den Habitatansprüchen von *Carabus granulatus* (vgl. Kap.2.) war zu vermuten, dass auf der Untersuchungsfläche eine autochthone Population lebt. Die Vermutung bestätigte sich, doch konnten im Jahr 1997 nur 6 Individuen (4 Weibchen und 2 Männchen) im Inneren der Gehege (diese Individuen wurden am Außenrand der Gehege ausgesetzt.) und 7 Individuen (1 Weibchen, 6 Männchen) in den Außenrandfallen gefangen werden. Im Jahr 1998 wurden in den Außenrandfallen überraschenderweise insgesamt 129 Individuen nachgewiesen (60 Weibchen, 69 Männchen; Tab.19). Von jedem Individuum der autochthonen Population wurde zur Bestimmung des Genotyps eine Hämolympheprobe entnommen. Anschließend wurden die Tiere farbmarkiert und in der Nähe der Außenrandfallen wieder ausgesetzt. Die Farbmarkierung erlaubte nicht eine individuelle Erkennung der Wiederränge.

Bei 112 Individuen der autochthonen Population (53 Weibchen und 59 Männchen) konnte der Genotyp am Gpi-Locus sicher bestimmt werden. Bei den Weibchen wurden 11 Allele, bei den Männchen 13 Allele nachgewiesen (Tab.18). Die Allelhäufigkeiten von Weibchen und Männchen unterscheiden sich nicht (Brandt & Snedecor-Test: $\chi^2 = 11,002$; 12 FG; $p = 0,529$). 21 Individuen sind homozygot; die Allelhäufigkeiten entsprechen der Hardy-Weinberg-Verteilung (Chi-Quadrat-Anpassungstest: $\chi^2 = 0,142$, 1 FG, $p = 0,700$).

Die Allelhäufigkeiten der in den Außenrandfallen gefangenen Individuen unterscheiden sich signifikant von denen der beiden Gehegepopulationen. Dies ist zu erwarten, da in Gehege A

nur Träger häufiger Allele und in Gehege B Träger seltener Allele eingesetzt worden waren. Allerdings sind nach einer Mehrfachtest-Korrektur die Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten der Weibchen der autochthonen Population und des Gehegebestandes A im Jahr 1998 sowie der Männchen der autochthonen Population und des Gehegebestandes A im Jahr 1997 nicht mehr signifikant (Tab.20).

Tab.18: Allelbestand im Genpool der Gehegepopulationen A und B in den Jahren 1997 und 1998 sowie im Genpool der autochthonen Population im Jahr 1998

Angegeben sind die absoluten Allel-Anzahlen und die Allelfrequenzen, die in den Gehegepopulationen durch das gezielte Einsetzen von Individuen eingestellt wurden bzw. sich für die autochthone Population aus der Untersuchung der gefangenen Individuen ergeben. Die Genotypen der Individuen der Gehegebestände gibt Tab.22; Tab.23.

Allel (Allel- frequenz)	1997, Gehege A: Weibchen	1997, Gehege A: Männchen	1997, Gehege B: Weibchen	1997, Gehege B: Männchen	1998, Gehege A: Weibchen	1998, Gehege A: Männchen	1998, Gehege B: Weibchen	1998, Gehege B: Männchen	1998, Autochth. Pop.: Weibchen	1998 Autochth. Pop.: Männchen
0,69 Frequenz			1 0,02							
0,76 Frequenz			10 0,20	6 0,12			1 0,03	1 0,03	3 0,03	6 0,05
0,79 Frequenz							3 0,10	2 0,07		1 0,01
0,81 Frequenz			1 0,02							
0,84 Frequenz			1 0,02	1 0,02				3 0,10	1 0,01	1 0,01
0,86 Frequenz	23 0,46	18 0,36	7 0,14	7 0,14	15 0,50	10 0,33	2 0,07	4 0,13	26 0,25	33 0,28
0,88 Frequenz			1 0,02	1 0,02						
0,91 Frequenz				1 0,02			3 0,10	4 0,13		
0,93 Frequenz	5 0,10	5 0,10	3 0,06	2 0,04			5 0,17	2 0,07	3 0,03	6 0,05
0,94 Frequenz	3 0,06	5 0,10	4 0,08	7 0,14	2 0,07			1 0,03	9 0,09	4 0,03
0,98 Frequenz			3 0,06	2 0,04			3 0,10	2 0,07	3 0,03	2 0,02
1,00 Frequenz	16 0,32	16 0,32	4 0,08	4 0,08	9 0,30	14 0,47		2 0,07	29 0,27	27 0,23
1,02 Frequenz			2 0,04	4 0,08			2 0,07	3 0,10	4 0,04	2 0,02
1,05 Frequenz			6 0,12	2 0,04				2 0,07		2 0,02
1,07 Frequenz	2 0,04	3 0,06	3 0,06	3 0,06			9 0,30	3 0,10	11 0,10	18 0,15
1,09 Frequenz				3 0,06					1 0,01	1 0,01
1,13 Frequenz	1 0,02	3 0,06	4 0,08	7 0,14	4 0,13	6 0,20	2 0,07	1 0,03	16 0,15	15 0,13
Gesamt- Individuen -Anzahl	25	25	25	25	15	15	15	15	53	59
Anzahl der Allele	6	6	14	14	4	3	9	13	11	13

Tab.19: Autochthone Population in den Riesefeldern: Fänge im Jahr 1998

„FI“ gibt die Nummer des jeweiligen Fangintervalls; „Tag/Nacht“ gibt an, ob die Fallen tagsüber oder des Nachts geöffnet waren; „Erstfänge“ gibt die Anzahl unmarkierter Individuen und „Wiederfänge“ die Anzahl wiedergefangener (farbmarkierter) Tiere an, die im jeweiligen Fangintervall in den Außenfallen gefangen wurden.

FI	Tag / Nacht	Datum	Weibchen			Männchen		
			Erst- fänge	Wieder- fänge	Fänge gesamt	Erst- fänge	Wieder- fänge	Fänge gesamt
6	T	30.03.			0	1		1
7	N	31.03.	1		1			0
8	T	02.04.			0			0
9	N	03.04.	3		3	3		3
10	T	06.04.			0			0
11	N	07.04.			0			0
12	T	09.04.			0			0
13	N	10.04.			0			0
14	N	13.04.			0			0
15	T	13.04.			0			0
16	N	20.04.	1		1	2	1	3
17	T	20.04.			0	1		1
18	T	23.04.	1		1	3		3
19	N	24.04.	1		1	4	2	6
20	N	28.04.	1		1	4	2	6
21	T	28.04.			0			0
22	N	02.05.	6		6	5	2	7
23	T	02.05.			0			0
24	N	05.05.	3		3	7	4	11
25	T	05.05.	1		1			0
26	T	07.05.			0			0
27	N	08.05.	1		1	3	2	5
28	N	12.05.	4	1	5	3	6	9
29	T	12.05.	2	1	3		3	3
30	N	14.05.	1	1	2	1		1
31	T	14.05.	2		2	3	1	4
32	N	19.05.	1		1		2	2
33	T	19.05.	5		5	2	3	5
34	N	21.05.	1	1	2			0
35	T	21.05.			0			0
36	N	26.05.	1	1	2	1		1
37	T	26.05.		1	1		1	1
38	T	28.05.			0	1	1	2
39	N	29.05.		1	1		1	1
40	N	01.06.			0	2	3	5
41	T	03.06.		2	2		3	3
42	N	06.06.	1	1	2	1	3	4
43	N	09.06.			0			0
44	T	09.06.			0	1		1
45	N	12.06.			0			0
46	T	14.06.	1	1	2	4	2	6
47	N	15.06.			0			0
48	N	17.06.			0		1	1
49	T	17.06.		2	2	1	2	3
50	N	19.06.			0			0
51	N	22.06.			0		3	3
52	T	22.06.	3	2	5	1	4	5
53	T	24.06.	1	4	5	2	1	3
54	N	25.06.			0			0
55	N	30.06.			0			0
56	T	30.06.			0	1	2	3
57	T	02.07.	3		3	1		1
58	N	03.07.			0			0
59	N	07.07.			0			0
60	T	07.07.	2		2	1		1
61	T	09.07.			0			0
62	N	10.07.			0	1		1
63	N	14.07.			0			0
64	T	14.07.			0			0
65	T	16.07.	1		1	1	1	2
66	N	17.07.			0			0
67	N	20.07.			0			0

Fortsetzung Tab.19

FI	Tag / Nacht	Datum	Weibchen			Männchen		
			Erstfänge	Wiederfänge	Fänge gesamt	Erstfänge	Wiederfänge	Fänge gesamt
68	T	20.07.	3		3	1	1	2
69	T	23.07.			0	1		1
70	N	24.07.			0			0
71	T	03.08.	1		1			0
72	N	04.08.			0	1		1
73	N	06.08.			0			0
74	T	06.08.	1		1	1		1
75	N	11.08.			0			0
76	T	11.08.	1		1			0
77	N	13.08.			0			0
78	T	13.08.	4		4	1		1
79	T	17.08.			0			0
80	N	18.08.			0			0
81	T	20.08.			0	1		1
82	N	21.08.			0	1		1
83	T	24.08.			0			0
84	N	25.08.			0			0
85	N	28.08.			0			0
86	T	28.08.			0			0
87	T	07.09.	1		1			0
88	N	08.09.			0	1		1
89	T + N	11.09.	1	1	2			0
90	T + N	16.09.			0			0
91	T + N	25.09.			0			0
92	T + N	07.10.			0			0
Summe			60	20	80	69	57	126

Tab.20: Vergleich der Allelhäufigkeiten in der autochthonen Population mit denen der Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998

Die Allelhäufigkeiten in der autochthonen Population werden - getrennt nach Jahr, Gehege und Geschlecht - mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor mit den (eingestellten) Allelhäufigkeiten in den Gehegen verglichen; Klassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst; FG gibt die Anzahl der Freiheitsgrade; p die Irrtumswahrscheinlichkeit mit den Signifikanzgrenzen (Sig.) * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001. Da mehrere Test auf den gleichen Datenkörper angewendet werden (hier zweimal jeweils vier Tests K = 4, werden die Signifikanzen nach Mehrfachtest-Korrektur angegeben (p_{corr}; vgl. Kap.2.4.).

Getestete Kohorte		χ^2	FG	p	p _{corr}
♀♀	Außen 1998 - F 1997, Gehege A	21,58	9	0,010 *	0,039 *
	Außen 1998 - F 1997, Gehege B	40,07	11	< 0,001 ***	< 0,004 **
	Außen 1998 - F 1998, Gehege A	12,59	5	0,030 *	0,104
	Außen 1998 - F 1998, Gehege B	47,34	10	< 0,001 ***	< 0,004 **
♂♂	Außen 1998 - F 1997, Gehege A	14,95	7	0,040 *	0,140
	Außen 1998 - F 1997, Gehege B	27,70	11	0,004 **	0,016 *
	Außen 1998 - F 1998, Gehege A	18,64	7	0,010 **	0,036 *
	Außen 1998 - F 1998, Gehege B	38,89	7	<0,001 ***	< 0,004 **

3.2.3. Intrasaisonale Analyse

3.2.3.1. Anmerkungen zur Zusammenfassung der einzelnen Gruppen

In den Analysen werden nur Tiere berücksichtigt, die nach dem Aussetzen mindestens einmal wiedergefangenen werden: Im Jahr 1997 sind dies im Gehegebestand A 6 homozygote Weibchen und 6 homozygote Männchen sowie 18 heterozygote Weibchen und 15 heterozygote Männchen; im Jahr 1998 sind es 7 (6) homozygote Weibchen (Männchen) und 6 (6) heterozygote Weibchen (Männchen). Im Gehegebestand B befindet sich im Jahr 1997 nur ein homozygoten Männchen und im Jahr 1998 kein homozygoten Tier, so dass die Gehegebestände B nicht für einen Vergleich von homo- und heterozygoten Tieren berücksichtigt werden können. Bezüglich der Gehegebestände A werden die gemessenen Parameter bei homo- und heterozygoten Tieren verglichen, wobei alle homo- und heterozygoten Weibchen sowie alle homo- und heterozygoten Männchen zu je einer Gruppe zusammengefasst werden (im Jahr 1997 liegen die Allele 0,86 und 1,00 im homozygoten Zustand vor; im Jahr 1998 die Allele 0,86; 0,94; 1,00 und 1,13.; vgl. Kap.3.2.2. und Tab.22; Tab.23). Dieser Vorgehensweise liegt die Überlegung zu Grunde, dass die heterodimeren Gpi-Varianten möglicherweise effizienter katalysieren als die homodimeren, so dass sich ein Vergleich der Homo- und Heterozygoten ohne Berücksichtigung der tatsächlich vorhandenen Allele anbietet. Ein Heterosiseffekt am Gpi-Locus wurde z.B. von Watt (1983) für Weißlingsarten der Gattung *Colias* und von Patarnello et al. (1989) für *Gammarus insensibilis* nachgewiesen. Auf Grund der relativ geringen Individuenanzahlen ist bei der Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität eine getrennte Analyse von Weibchen und Männchen nicht immer möglich (vgl. Kap.3.2.3.5.). Zur Problematik der Zusammenfassung der Fangzahlen beider Geschlechter vgl. auch Kap. 3.2.3.3.

Die „allelbasierte“ Analyse wird durchgeführt, indem jedes Allel mit der Häufigkeit in die Berechnungen eingeht, mit der es „gefangen“ wurde: bei heterozygoten Tieren gehen beide Allele jeweils einfach in die Häufigkeiten der untersuchten Allele ein, bei homozygoten Tieren zählt das vorhandene Allel zweifach. Ziel der Auswertung ist es, durch Vergleiche der Allelhäufigkeiten in den Fängen mögliche allelbedingte Fitness-Unterschiede zu erkennen. Auf Unterschiede zwischen den Individuen kann nur indirekt durch deren individuelle Allelausstattung geschlossen werden. Beispielhaft sei auf den Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen mit den Allelfrequenzen in den Beständen hingewiesen (Abb.18 und Abb.19).

In der „laufweitenbasierten“ Analyse wird überprüft, ob Zusammenhänge zwischen der Laufweite der individuellen GPI-Allozyme im Elektrophoresegel und individuellen Parametern des Verhaltens und der Gewichtsentwicklung bestehen. Im Gegensatz zur „allelbasierten“ Analyse handelt es sich bei der „laufweitenbasierten“ Analyse also um eine Untersuchung auf der Ebene einzelner Individuen. Bei heterozygoten Individuen wird die Laufweite der heterodimeren Bande zu Grunde gelegt. Dieser Ansatz beruht auf einer Hypothese von Riddoch (1993), der einen Zusammenhang zwischen der individuellen GPI-Laufweite und der Stresstoleranz des Trägers postuliert. Diese Literaturarbeit berücksichtigt Bakterien-, Muschel-, Insekten-, Fisch-, Vogel-, Amphibien- und Säugetier-Arten. Nach Riddochs Untersuchungen finden sich die im Elektrophoresegel relativ weit zur Anode laufenden GPI-Allozyme vor allem in Populationen, die unter extremen Umweltdingungen leben. Die relativ weit laufenden GPI-Allozyme sind die stabileren Varianten, da sie relativ stark negativ geladen sind und daher eine relativ stabile Konformation aufweisen. Andererseits besitzen die weniger weit laufenden Varianten eine größere katalytische Effizienz. Als mögliche Stressfaktoren nennt Riddoch abiotische Faktoren, wie extreme Temperaturen, einen hohen Salzgehalt u.a. In der hier vorliegenden Arbeit wird die Temperatur als abiotischer Stressfaktor berücksichtigt. Es wird analysiert, ob Individuen, die Träger relativ weit zur Anode laufender GPI-Allozyme sind, in bestimmten Fangintervallen (z.B. relativ niedrigen und/oder relativ hohe Temperaturen) gehäuft auftreten. Desweiteren werden mögliche Zusammenhänge zwischen der GPI-Laufweite und extrem hohen bzw. niedrigen Fanghäufigkeiten sowie extrem langer bzw. kurzer individueller Saison untersucht. (In den graphischen Darstellungen wird die Laufweite der GPI-Allozyme stets auf der x-Achse abgetragen.) Im Gegensatz zu Riddochs Untersuchungen handelt es sich nicht um eine

Analyse von Populationen, die unter unterschiedlichen Umweltbedingungen leben, sondern um eine Analyse der Umwelttoleranz von Individuen an derselben Lokalität.

Bei allen in Kap.3.2.3. durchgeführten Analysen (Fanghäufigkeiten, Saisonalität, diurnale Aktivitätsverteilung, Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität und Körpergewichte) werden ausschließlich die in der Frühjahrssaison aktiven (reproduzierenden) Tiere berücksichtigt. Eine Ausnahme stellen die Tiere der autochthonen Population dar. Da die Tiere nicht individuell markiert sind, können Alt- und Jungtiere nicht unterschieden werden. Erste sicher als Jungtiere erkannte Fänge werden in den Außenfallen am 16.07.1998 gemacht (Aushärtungszustand weich; vgl. Kap. 3.2.4.). Sofern die folgenden Analysen Fangdaten der autochthonen Population nach dem 16.07.1998 berücksichtigen, sind also mit Sicherheit Jung- und Alttiere in der Stichprobe enthalten. (Im Jahr 1997 wird die autochthone Population auf Grund der geringen Fangzahlen nicht untersucht.)

Einige der in die Gehege eingesetzten Tiere werden nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen und sind vermutlich gestorben. Ihre Anzahl schwankt zwischen 1 (im Jahr 1997 bei den Weibchen in Gehege A) und 4 (im Jahr 1997 bei den Männchen in Gehege A; Tab.22; Tab.23). Tab.24 zeigt die Allelhäufigkeiten der nicht und der mindestens einmal wiedergefangenen Gehegetiere im Vergleich. Die Werte werden mittels Mann-Whitney U-Tests verglichen. In keinem Fall besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den Allelhäufigkeiten beider Gruppen.

3.2.3.2. Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten

Im Jahr 1997 (1998) sind die Fallen an 27 (38) Tagen und 25 (42) Nächten geöffnet. Im Jahr 1997 werden in Gehege A insgesamt 338 Fänge gemacht: 152mal (44,97%) werden Weibchen, 186mal (55,03%) Männchen gefangen; in Gehege B 254 Fänge, 123mal werden (48,43%) Weibchen und 131mal (51,57%) Männchen gefangen (Tab.21).

Überraschend ist im Jahr 1997 die Beobachtung, dass in beiden Gehegebeständen der Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der Fänge relativ hoch ist (44,97 bzw. 48,43%). Andere Untersuchungen an *Carabus granulatus* (Drees, 1997; Fuellhaas, 1998), wie auch die unten angeführten Werte aus dem Jahr 1998 lassen auf eine in der Regel erheblich höhere Laufaktivität der Männchen schließen. Im Jahr 1997 scheint aber die Laufaktivität der Weibchen verstärkt oder die der Männchen reduziert gewesen zu sein. Es handelt sich möglicherweise um eine Reaktion auf relativ schlechte Umweltbedingungen im Jahr 1997, die sich auch in der fehlenden Reproduktion und den hohen Mortalitätsraten widerspiegeln (Kap.3.2.4.). Die spezifischen Gründe sind nicht bekannt. Ein hoher Predationsdruck (z.B. durch Spitzmäuse oder Vögel) wurde nicht beobachtet, kann aber auch nicht sicher ausgeschlossen werden.

Im Frühjahr 1998 werden in Gehege A insgesamt 165 Fänge gemacht, 52mal werden Weibchen (31,52%) und 113mal Männchen gefangen. In Gehege B werden 322 Fänge registriert, 96mal werden Weibchen (29,81%) und 226mal Männchen gefangen (Tab.21). Das Geschlechterverhältnis in den Fängen liegt 1998 in beiden Gehegebeständen bei ca. 1/3 Weibchen und 2/3 Männchen und spiegelt damit, im Gegensatz zum Jahr 1997, die auch von anderen Carabidenarten berichtete deutlich höhere Laufaktivität der Männchen wider (Horstmann, 1995; Baumgartner, 2002).

Die individuelle Fanghäufigkeit der Weibchen beträgt im Jahr 1997 in Gehege A durchschnittlich $6,33 \pm 4,18$ Fänge, in Gehege B $5,86 \pm 3,10$ Fänge (Tab.22); im Jahr 1998 in Gehege A $4,00 \pm 4,2$ Fänge, in Gehege B $7,38 \pm 6,19$ Fänge (Tab.23). Die Männchen werden 1997 in Gehege A durchschnittlich $8,86 \pm 6,14$ mal, in Gehege B $5,95 \pm 3,98$ mal, im Jahr 1998 in Gehege A $9,33 \pm 7,54$ mal und in Gehege B $17,38 \pm 8,72$ mal gefangen (der statistische Vergleich zwischen den Gehegebeständen wird im folgenden Unterkapitel durchgeführt).

Drees (1997) maß in einer 28-tägigen Untersuchung an *Carabus granulatus* individuelle Fanghäufigkeiten bei Weibchen von durchschnittlich 5,3 (nicht verpaarte Weibchen) und 6,3 (verpaarte Weibchen) sowie bei Männchen von durchschnittlich 9,1 (normale Dichte) und 10,5 (hohe Dichte). Mit Ausnahme der Männchen in Gehege B im Jahr 1998, die mit durchschnittlich 17,38 Fängen pro Individuum relativ häufig gefangen wurden, und der Weibchen in Gehege A im Jahr 1998, die mit durchschnittlich vier Fängen pro Individuum relativ selten gefangen wurden, liegen die Werte aus den Rieselfeldern im Bereich der von Drees gemessenen Werte. Es ist jedoch zu berücksichtigen, dass Dress die Aktivität der Tiere nur vom 11.Mai bis 8.Juni untersucht hat. Die etwa gleich hohen Werte der individuellen Fanghäufigkeit in der deutlich längeren Fangperiode in den Rieselfeldern (von Ende März bis Anfang Oktober) deuten vordergründig auf eine relativ geringe Aktivität der Tiere in den Gehegen in den Rieselfeldern. In der von Drees durchgeführten Untersuchung waren die Fallen jedoch während der 28-tägigen Untersuchungsperiode kontinuierlich geöffnet und wurden sechsmal täglich kontrolliert: ein direkter Vergleich der Werte von Dress mit meinen Werten ist damit nur eingeschränkt möglich.

Tab.21: Übersicht über die Individuenzahlen, die Anzahl der Fänge und die Anzahl der Fangintervalle im Untersuchungsgebiet Rieselfelder in den Jahren 1997 und 1998

	1997		1998		1998
	Gehege A	Gehege B	Gehege A	Gehege B	Autochthone Population
Anzahl der Individuen:					
Weibchen	25	25	15	15	60
Männchen	25	25	15	15	69
Anzahl der Fangintervalle*	52		80		
Fangintervalle am Tage	27		38		
Fangintervalle in der Nacht	25		42		
Gesamtzahl der Fänge	338	254	165	322	206
Weibchen	152 44,97%	123 48,43%	52 31,52%	96 29,81%	80 38,83%
Männchen	186 55,03%	131 51,57%	113 68,48%	226 68,48%	126 61,17%

* Der Zeitabschnitt vom Öffnen der Fallen bis zur Leerung wird als Fangintervall bezeichnet, zur Definition des Fangintervalls vgl. auch Kap.3.2.3.4.

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten: Vergleich der Gehegebestände A und B

Mit einer Ausnahme (Weibchen 1997) unterscheiden sich die Gesamtzahlen der Fänge in Gehege A und B in beiden Jahren signifikant von einer 1:1-Verteilung (χ^2 -Anpassungstest; Weibchen 1997: $\chi^2 = 3,058$, $p = 0,080$; Männchen 1997: $\chi^2 = 9,543$, $p = 0,002$; Weibchen 1998: $\chi^2 = 13,08$, $p < 0,001$; Männchen 1998: $\chi^2 = 37,667$, $p < 0,001$). Es stellt sich die Frage, ob in den Abweichungen von einer 1:1-Verteilung ein regelhaft unterschiedliches Verhalten der Tiere in den beiden Gehegen zum Ausdruck kommt. Die Ergebnisse sind widersprüchlich: Für die Männchen entsteht die Abweichung im Jahr 1997 auf Grund höherer Fangzahlen in Gehege A, im Jahr 1998 auf Grund höherer Fangzahlen in Gehege B (Tab.21).

Der Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor zeigt keine signifikanten Unterschiede der Häufigkeitsverteilungen der individuellen Wiederfänge in den Gehegen A und B an (Tab.25). Auch nach dem Mann-Whitney-U-Test besteht in keinem Fall ein signifikanter Unterschied: 1997 Weibchen $U = 262,00$, $p = 0,325$; 1997 Männchen $U = 263,00$, $p = 0,241$; 1998 Weibchen $U = 85,50$, $p = 0,169$; 1998 Männchen $U = 63,50$, $p = 0,041$, $p_{\text{corr}} = 0,080$ ($k = 2$).

Der scheinbare Widerspruch, dass signifikante Abweichungen von einer 1:1-Verteilung der Fangzahlen auftreten, sich die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fänge aber in keinem Fall unterscheiden, kann folgendermaßen erklärt werden: Einzelne Individuen werden sehr häufig gefangen (z.B. werden vier Männchen im Gehege B im Jahr 1998 26 bzw. 27mal gefangen; vgl. Abb.17) und erhöhen dadurch die Gesamtzahl der Fänge stark. Beim Vergleich der Häufigkeitsverteilungen bleiben Klassen, die in beiden Gruppen unbesetzt sind, unberücksichtigt; dadurch werden die großen individuellen Unterschiede in der Fanghäufigkeit verschleiert. (Da die Häufigkeitsverteilungen der Fänge nicht normalverteilt sind, wird auf eine Durchführung von t-Tests zum Vergleich der mittleren Fanghäufigkeiten verzichtet.)

Es scheint also das Verhalten einzelner Tiere und nicht ein unterschiedliches Verhalten der Gehegepopulationen für die gefundenen Unterschiede verantwortlich zu sein. Große individuelle Unterschiede im Verhalten sind jedoch gerade bei einem durch balancierende Selektion aufrechterhaltenen Polymorphismus zu erwarten (vgl. Kap.4.2.1.).

Tab.22: Individuelle und mittlere Fanghäufigkeiten im Jahr 1997, Rieselfelder

Angegeben ist die absolute Anzahl der Fänge für jedes Individuum. Bei der Mittelwertsberechnung werden Individuen mit Null-Fängen nicht berücksichtigt, da diese Tiere vermutlich früh gestorben sind.

1997, Gehege A							
Tier- Nr.	Weibchen			Tier-Nr.	Männchen		
	Genotyp		Anzahl Fänge		Genotyp		Anzahl Fänge
5	0,86	1,00	0	4	0,93	1,00	0
3	0,86	0,86	1	8	1,00	1,00	0
16	0,86	0,86	1	9	0,86	1,07	0
24	0,93	1,00	1	42	0,93	1,00	0
31	0,86	1,00	1	11	0,86	1,13	1
34	0,86	0,93	1	26	0,86	1,07	1
1	0,86	0,86	2	30	0,86	1,00	1
7	1,00	1,00	3	10	0,86	0,94	2
37	0,86	0,94	4	22	0,94	1,00	3
32	0,86	0,93	5	27	0,86	1,13	5
48	0,93	1,00	5	20	0,86	0,93	6
43	1,00	1,07	6	50	0,94	1,00	6
44	0,86	1,00	6	28	0,86	0,86	7
45	0,86	0,86	6	29	0,86	0,86	7
33	0,86	1,07	7	39	1,00	1,07	8
15	0,86	1,00	8	14	1,00	1,00	9
40	0,93	1,00	8	17	0,94	1,00	10
46	0,86	0,94	8	25	0,86	0,86	10
2	0,86	0,94	9	19	0,86	0,86	11
35	0,86	1,00	9	41	1,00	1,13	12
5	0,86	1,13	10	49	0,94	1,00	12
36	1,00	1,00	10	18	0,86	0,93	14
12	0,86	1,00	12	13	0,86	0,93	20
23	0,86	1,00	13	38	1,00	1,00	20
21	0,86	1,00	16	47	0,86	1,00	21
Mittelwert			6,33				8,86
SD			± 4,18				± 6,14

1997, Gehege B							
Tier- Nr.	Weibchen			Tier-Nr.	Männchen		
	Genotyp		Anzahl Fänge		Genotyp		Anzahl Fänge
1	0,84	0,98	0	8	0,76	0,86	0
12	0,76	1,00	0	10	1,05	1,09	0
16	0,76	0,86	0	44	1,07	1,13	0
29	0,93	1,05	0	7	0,94	1,13	1
2	0,76	1,05	1	15	0,84	1,13	1
19	0,76	0,86	1	39	0,94	1,09	2
31	0,98	1,05	1	46	0,91	1,02	2
21	0,76	0,86	2	13	0,93	1,13	4
25	0,86	1,05	4	30	0,88	1,07	4
27	0,86	0,98	4	37	0,86	1,02	4
34	0,94	1,07	4	38	0,93	1,02	4
45	0,76	0,86	4	47	0,86	0,94	4
3	0,69	1,00	5	11	0,94	0,98	5
22	0,76	1,02	6	14	0,76	0,94	5
6	1,07	1,13	7	17	0,94	1,13	5
18	0,88	0,94	7	24	0,76	1,00	6
26	0,76	1,00	7	32	0,76	1,00	6
28	0,76	0,93	7	50	1,00	1,09	6
43	1,05	1,13	7	5	0,94	1,07	7
9	0,94	1,13	8	23	0,98	1,13	7
40	0,93	1,05	8	35	0,76	0,86	8
41	0,81	1,00	8	48	0,86	0,86	8
33	1,02	1,13	10	20	0,76	1,02	10
42	0,76	0,86	10	49	1,00	1,05	15
4	0,94	1,07	12	36	0,86	1,13	17
Mittelwert			5,86				5,95
SD			± 3,10				± 3,98

Tab.23: Individuelle und mittlere Fanghäufigkeiten im Jahr 1998, Rieselfelder
Erläuterungen vgl. Tab.22

1998, Gehege A							
Tier- Nr.	Weibchen			Tier-Nr.	Männchen		
	Genotyp		Anzahl Fänge		Genotyp		Anzahl Fänge
58	0,86	1,00	0	65	0,86	1,00	0
73	1,00	1,00	0	68	0,86	1,13	0
51	0,86	1,13	1	78	0,86	0,86	0
69	0,86	0,86	1	66	1,00	1,00	1
61	0,86	0,86	2	54	1,00	1,00	2
62	0,86	1,00	2	60	0,86	0,86	2
63	0,86	0,86	2	74	0,86	1,00	2
70	0,86	1,00	2	56	1,00	1,00	3
76	0,86	1,00	2	52	1,00	1,13	7
79	0,94	0,94	2	77	1,00	1,00	8
64	1,00	1,00	3	72	0,86	1,00	14
75	1,13	1,13	3	59	0,86	1,00	16
53	0,86	1,00	6	67	1,13	1,13	19
55	0,86	0,86	12	71	1,00	1,13	19
57	0,86	1,13	14	80	0,86	1,13	19
Mittelwert			4,00				9,33
SD			± 4,20				± 7,54

1998, Gehege B							
Tier.- Nr.	Weibchen			Tier.-Nr.	Männchen		
	Genotyp		Anzahl Fänge		Genotyp		Anzahl Fänge
62	0,91	0,93	0	55	0,93	0,98	0
65	0,98	1,07	0	69	0,91	0,93	0
70	0,91	1,07	1	80	1,05	1,07	1
79	0,93	1,07	1	74	0,84	1,00	3
66	0,98	1,13	2	73	0,91	0,94	9
67	0,79	0,93	3	57	0,79	1,13	13
63	1,02	1,13	4	51	0,86	1,02	17
58	0,76	1,07	5	54	0,84	1,07	19
59	0,79	1,07	5	68	1,02	1,05	19
75	0,86	0,98	6	76	0,76	0,84	19
64	0,79	0,86	7	53	0,86	0,91	20
78	0,93	1,07	11	60	0,86	1,02	26
52	1,02	1,07	14	71	0,91	1,00	26
61	0,91	1,07	18	56	0,79	0,86	27
77	0,93	1,07	19	72	0,98	1,07	27
Mittelwert			7,38				17,38
SD			± 6,19				± 8,72

Tab.24: Vergleich der Allelhäufigkeiten der nach dem Aussetzen nicht bzw. mindestens einmal wiedergefangenen Tiere der Gehegebestände A und B

Die Tabelle gibt die absoluten Allelhäufigkeiten der nach dem Aussetzen mindestens einmal („mind. 1 Fang“) bzw. nicht („0 Fänge“) wiedergefangenen Tiere. Die Allelhäufigkeiten werden mittels des Mann-Whitney U-Tests verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit. n.t. nicht testbar

1997								
Allel	Gehege A, Weibchen		Gehege A, Männchen		Gehege B, Weibchen		Gehege B, Männchen	
	mind. 1 Fang	0 Fänge						
0,69					1	0		
0,76					8	2	5	1
0,81					1	0		
0,84					0	1	1	0
0,86	22	1	17	1	6	1	6	1
0,88					1	0	1	0
0,91							1	0
0,93	5	0	3	2	2	1	2	0
0,94	3	0	5	0	4	0	7	0
0,98					2	1	2	0
1,00	15	1	12	4	3	1	4	0
1,02					2	0	4	0
1,05					5	1	1	1
1,07	2	0	2	1	3	0	2	1
1,09							2	1
1,13	1	0	3	0	4	0	6	1
Ergebnisse U-Test:								
U =	n.t.		128,50		134,00		106,00	
p =			0,302		0,382		0,456	

1998								
Allel	Gehege A, Weibchen		Gehege A, Männchen		Gehege B, Weibchen		Gehege B, Männchen	
	mind. 1 Fang	0 Fänge						
0,76					1	0	1	0
0,79					3	0	2	0
0,84							3	0
0,86	14	1	6	4	2	0	4	0
0,91					2	1	3	1
0,93					4	1	0	2
0,94	2	0					1	0
0,98					2	1	1	1
1,00	6	3	13	1			2	0
1,02					2	0	3	0
1,05							2	0
1,07					8	1	3	0
1,13	4	0	5	1	2	0	1	0
Ergebnisse U-Test:								
U =	40,00		46,00		50,00		52,00	
p =	0,498		0,191		0,930		1,000	

Tab.25: Vergleich der Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fänge in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998

Die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fänge werden, getrennt nach Jahr und Geschlecht, mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor verglichen. Tiere mit Null Fängen sind nicht berücksichtigt (vgl. Text). Erwartungshäufigkeiten kleiner eins treten nicht auf: p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit.

Jahr	Geschlecht	χ^2 -Wert	p
1997	♀	11,150	0,516
	♂	18,387	0,302
1998	♀	11,910	0,371
	♂	14,980	0,308

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeit der homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A

Am Gpi-Locus heterozygote Tiere könnten eine größere Umwelttoleranz besitzen und daher in einem breiteren Temperaturbereich aktiv sein als homozygote Tiere. Einen Heterozygotenvorteil konnte Watt (1983) für Schmetterlingsarten der Gattung *Colias* nachweisen: heterozygote Tiere sind fähig, bereits morgens bei relativ niedrigen Temperaturen zu fliegen. Sie haben dadurch den Vorteil, früher mit der Nahrungssuche beginnen zu können. Für die Weibchen besteht zusätzlich ein Vorteil bei der Suche nach Eiablageplätzen: Watt (1992) konnte zeigen, dass bei relativ kühler Witterung die heterozygoten Weibchen auf Grund der früheren Flugaktivität eine höhere reproduktive Fitness aufweisen. Den Ergebnissen dieser Untersuchungen folgend, soll bei *Carabus granulatus* ein möglicher Heterozygotenvorteil untersucht werden. Dies könnte sich in der individuellen Fanghäufigkeit manifestieren, die ein direkter Spiegel des individuellen Aktivitätsniveaus ist. Bei einem Heterozygotenvorteil sollten heterozygote Individuen häufiger gefangen werden, als es ihrem Individuenanteil in der Population entspricht.

Nach dem Chi-Quadrat-Anpassungstest werden in Gehege A im Jahr 1997 die heterozygoten Weibchen, im Jahr 1998 die heterozygoten Männchen signifikant häufiger gefangen als nach ihrem Individuenanteil im Bestand zu erwarten ist (Tab.26). (Individuen, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen wurden, werden nicht berücksichtigt.) Bei den Männchen im Jahr 1997 scheint die umgekehrte Tendenz vorzuliegen: die heterozygoten Tiere werden etwas seltener gefangen als erwartet (die Irrtumswahrscheinlichkeit ist $< 10\%$). Für die Weibchen im Jahr 1998 werden keine signifikanten Unterschiede festgestellt.

Ein Heterozygotenvorteil, wie ihn Watt (1992) für die Schmetterlingsgattung *Colias* beschreibt, scheint demnach bei *C. granulatus* nicht generell vorhanden zu sein. Der Grund, warum Unterschiede in der Fangrate homo- und heterozygoter Tiere nur gelegentlich auftreten, könnte dadurch bedingt sein, dass außer Heterozygotie auch das Auftreten bestimmter Allele die Umwelttoleranz beeinflusst (im Sinne der These Riddochs, vgl. Kap.3.2.3.1.). Unterschiede in den Allelhäufigkeiten der eingesetzten und mindestens einmal wiedergefangenen Individuen liegen jedoch nur 1997 bei homo- und heterozygoten Männchen vor (Tab.27) Es ist also zu analysieren, ob 1997 ein Vorteil des homozygoten Auftretens eines oder mehrerer bestimmter Allele größer gewesen ist, als der Vorteil der Heterozygotie. Das Ergebnis ist negativ: Weder der Vergleich der Allelausstattung über- und unterdurchschnittlich häufig gefangener Individuen mittels des Tests nach Brand & Snedecor offenbart einen Zusammenhang zwischen Allelhäufigkeit und Fanghäufigkeit (Tab.28) noch der Vergleich der Fanghäufigkeit mit der Gpi-Laufweite mittels Regressionsanalyse (Tab.29). Auch wenn diese Analysen zu einem positiven Ergebnis führen würden, bliebe ungeklärt, warum 1998 nicht auch die heterozygoten Weibchen (wie die heterozygoten Männchen) aktiver waren als die homozygoten Tiere. Nach der Arbeitshypothese ist das Überwiegen der Heterozygoten in den Fängen dann nicht zu erwarten, wenn der Temperaturverlauf in einer Saison keine extremen Abweichungen vom Mittel aufweist; gegen diese Möglichkeit sprechen sowohl die im Frühjahr 1998 gemessenen Temperaturen (vgl. Kap.3.2.3.5.) als auch das Überwiegen der heterozygoten Männchen in den Fängen.

Tab.26: Vergleich der Fanghäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998

N = Anzahl der Individuen im Gehege, die mindestens einmal wiedergefangen wurden. Genannt wird die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl der Homo- und Heterozygoten in den Fängen. Die Erwartung berechnet sich aus dem relativen Anteil der Genotypen im Bestand. p nennt die Irrtumswahrscheinlichkeit; *** p < 0,001; ** p < 0,01; (*): p < 0,1.

Jahr	Geschl.	Genotyp	Fänge		χ^2 -Anpassungstest (1 FG)	
			B	E	χ^2	p
1997	♀♀	homozygot (N = 6)	23	37,98	7,899	0,005 **
		heterozygot (N = 18)	129	113,94		
	♂♂	homozygot (N = 6)	64	53,16	3,104	0,078 (*)
		heterozygot (N = 15)	122	132,90		
1998	♀♀	homozygot (N = 7)	25	28,00	0,696	0,404
		heterozygot (N = 6)	27	24,00		
	♂♂	homozygot (N = 6)	35	55,98	15,760	< 0,001 ***
		heterozygot (N = 6)	77	55,98		

Tab.27: Vergleich der Allelhäufigkeiten bei homo- und heterozygoten Tieren

Verglichen werden die absoluten Allelhäufigkeiten der eingesetzten und mindestens einmal wiedergefangenen homo- und heterozygoten Individuen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor. Allele mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst. p nennt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit * p < 0,05.

Jahr	Geschl.	Genotyp	χ^2 - Test nach Brandt & Snedecor	
			χ^2	p
1997	♀♀	homozygot (N = 6)	5,204	0,157
		heterozygot (N = 18)		
	♂♂	homozygot (N = 6)	8,180	0,042 *
		heterozygot (N = 15)		
1998	♀♀	homozygot (N = 7)	2,815	0,421
		heterozygot (N = 6)		
	♂♂	homozygot (N = 6)	1,559	0,459
		heterozygot (N = 6)		

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeiten: Allelhäufigkeiten in den Fängen der Gehegebestände A und B

In dem allelbasierten Verfahren werden die Allelfrequenzen (graphische Darstellung in Abb.18 und Abb.19) und die absoluten Allelhäufigkeiten (statistischer Tests nach Brandt & Snedecor) in den Fängen mit denen im Bestand verglichen. Die Allelhäufigkeiten in den Fängen werden bestimmt, indem jedes Allel mit der Häufigkeit, mit der es „gefangen“ wird, in die Untersuchung eingeht. (Bei homozygoten Tieren wird das entsprechende Allel zweimal berücksichtigt.) Die erwarteten Fanghäufigkeiten entsprechen den Allelhäufigkeiten im Bestand. Diesem Vorgehen liegt die Überlegung zu Grunde, dass bei Unterschieden im Aktivitätsniveau der Genotypen die Allelfrequenzen in den Fängen zugunsten der betreffenden Allele verschoben sein müssten. Es zeigen sich jedoch keine signifikanten

Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten in den Fängen und im Bestand (Abb.18 und Abb.19).

Auch der Vergleich der Allel-Ausstattung der über- und unterdurchschnittlich häufig gefangenen Individuen erbringt keinen Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Gpi-Genotyp und Fanghäufigkeit. Dabei werden die absoluten Allelhäufigkeiten der Gruppen von Individuen, die unterdurchschnittlich häufig gefangen werden, mit denen der Gruppe der überdurchschnittlich häufig gefangenen Individuen verglichen (Tab.28). Die Grenze zwischen den beiden Klassen ist der Durchschnitt der individuellen Fanghäufigkeit (Tab.22; Tab.23). In keiner der getesteten acht Gruppen finden sich signifikante Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten in den Gruppen der unter- und überdurchschnittlich häufig gefangenen Individuen. Die Null-Klasse, d.h. die Tiere, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen werden, wird bei den in Tab.28 angegebenen Werten berücksichtigt. Auch wenn die Null-Klasse eliminiert wird, finden sich keine signifikanten Unterschiede (nicht gezeigt).

Der Vergleich der Allelausstattung über- und unterdurchschnittlich häufig gefangener Individuen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor liefert keine Hinweise auf mit dem Genotyp korrelierte Aktivitätsunterschiede zwischen den Individuen.

Tab.28: Vergleich der Allelhäufigkeiten über- und unterdurchschnittlich häufig gefangener Individuen, Gehebestände A und B, 1997 und 1998

Es werden die absoluten Allelhäufigkeiten der über- und unterdurchschnittlich häufig gefangenen Individuen mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor verglichen. Als überdurchschnittlich häufig gefangen gilt ein Individuum, das häufiger gefangen wird als der Durchschnitt; entsprechendes gilt für unterdurchschnittlich häufig gefangene Tiere. Der Durchschnitt bezieht sich auf die in Tab.22 und Tab.23 angegebenen Mittelwerte. Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst. FG nennt die Anzahl der Freiheitsgrade, p die Irrtumswahrscheinlichkeit.

	getestete Kohorte	χ^2	FG	p
1997, Gehege A: ♀♀	0 bis 7 mal gefangen - 8 bis 16 mal gefangen	5,483	5	0,360
1997, Gehege A: ♂♂	0 bis 9 mal gefangen - 10 bis 21 mal gefangen	1,847	5	0,870
1997, Gehege B: ♀♀	0 bis 6 mal gefangen - 7 bis 12 mal gefangen	18,045	13	0,156
1997, Gehege B: ♂♂	0 bis 6 mal gefangen - 7 bis 17 mal gefangen	7,837	13	0,854
1998, Gehege A: ♀♀	0 bis 3 mal gefangen - 6 bis 14 mal gefangen	1,424	3	0,700
1998, Gehege A: ♂♂	0 bis 8 mal gefangen - 14 bis 19 mal gefangen	3,943	2	0,139
1998, Gehege B: ♀♀	0 bis 7 mal gefangen - 11 bis 19 mal gefangen	6,534	8	0,588
1998, Gehege B: ♂♂	0 bis 17 mal gefangen - 19 bis 27 mal gefangen	6,897	12	0,864

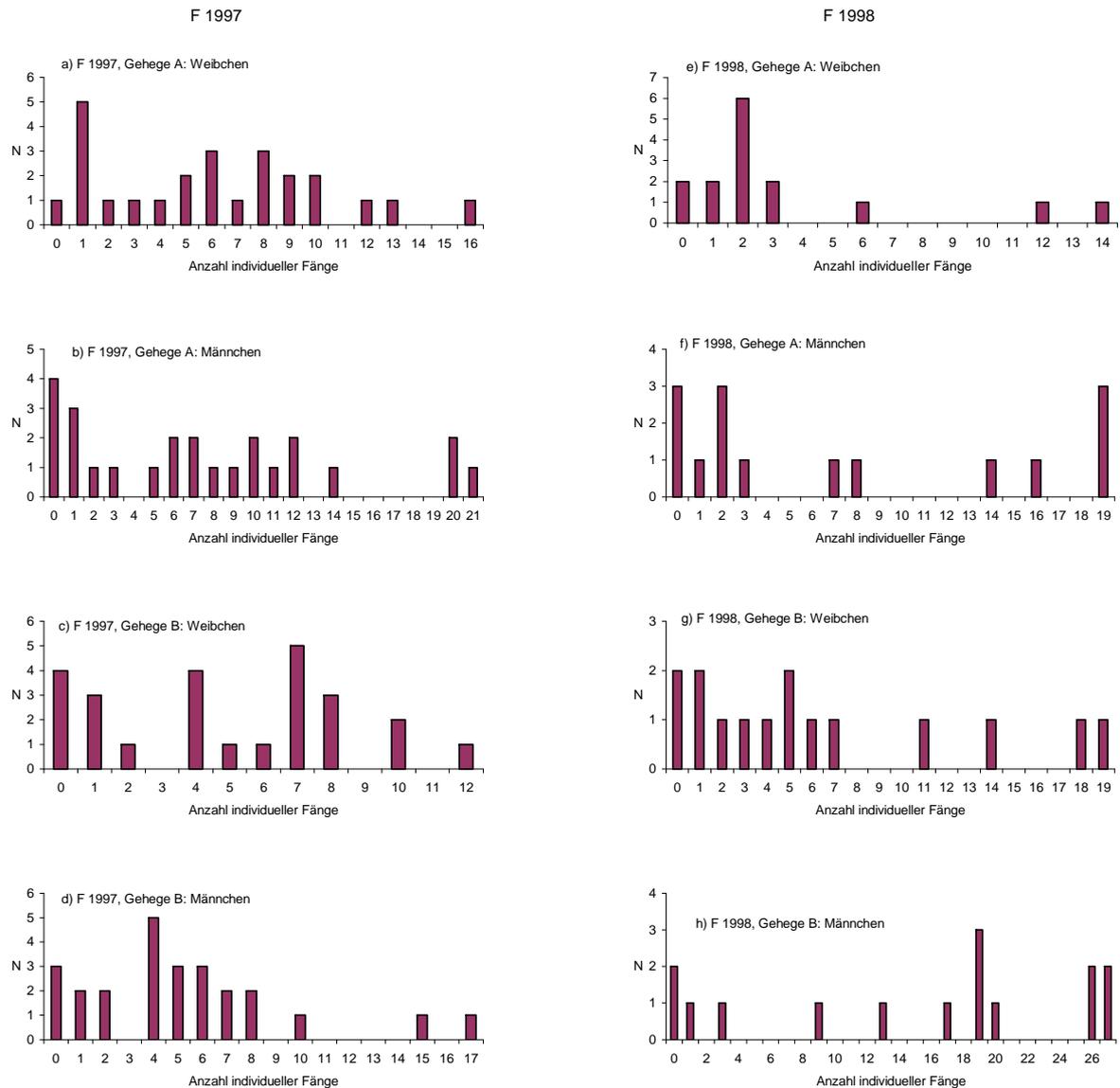


Abb.17: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998

N gibt die Anzahl der Individuen, die in der entsprechenden Fangklasse vertreten sind. Es ist zu beachten, dass die Skalierungen der Abbildungen a-h nicht identisch sind. Null-Fänge: Anzahl der Tiere, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen werden.



Abb.18: Vergleich der Allelfrequenzen im Bestand mit den Allelfrequenzen in den Fängen: 1997

Auf der x-Achse sind Anteile von 0 bis 1 aufgetragen (Achsenbeschriftung nur in den beiden oberen Abbildungen). Die Balkendiagramme geben die Anteile der einzelnen Allele: die linken Balkendiagramme zeigen die Allelfrequenzen im Bestand, die rechten diejenigen in den Fängen. (Individuen, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen werden, nicht berücksichtigt). Die Allelhäufigkeiten im Bestand und in den Fängen unterscheiden sich statistisch nicht. Verglichen werden die absoluten Allelhäufigkeiten mittels des Tests nach Brandt & Snedecor: Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner als eine gesonderte Klasse zusammengefasst. Angegeben sind der Chi-Quadrat-Wert, die Anzahl der Freiheitsgrade (FG) und die Irrtumswahrscheinlichkeit (p).

getestete Kohorte	χ^2	FG	p
1997, Gehege A: Weibchen	1,513	5	0,912
1997, Gehege A: Männchen	2,574	5	0,765
1997, Gehege B: Weibchen	3,692	12	0,988
1997, Gehege B: Männchen	6,338	13	0,933

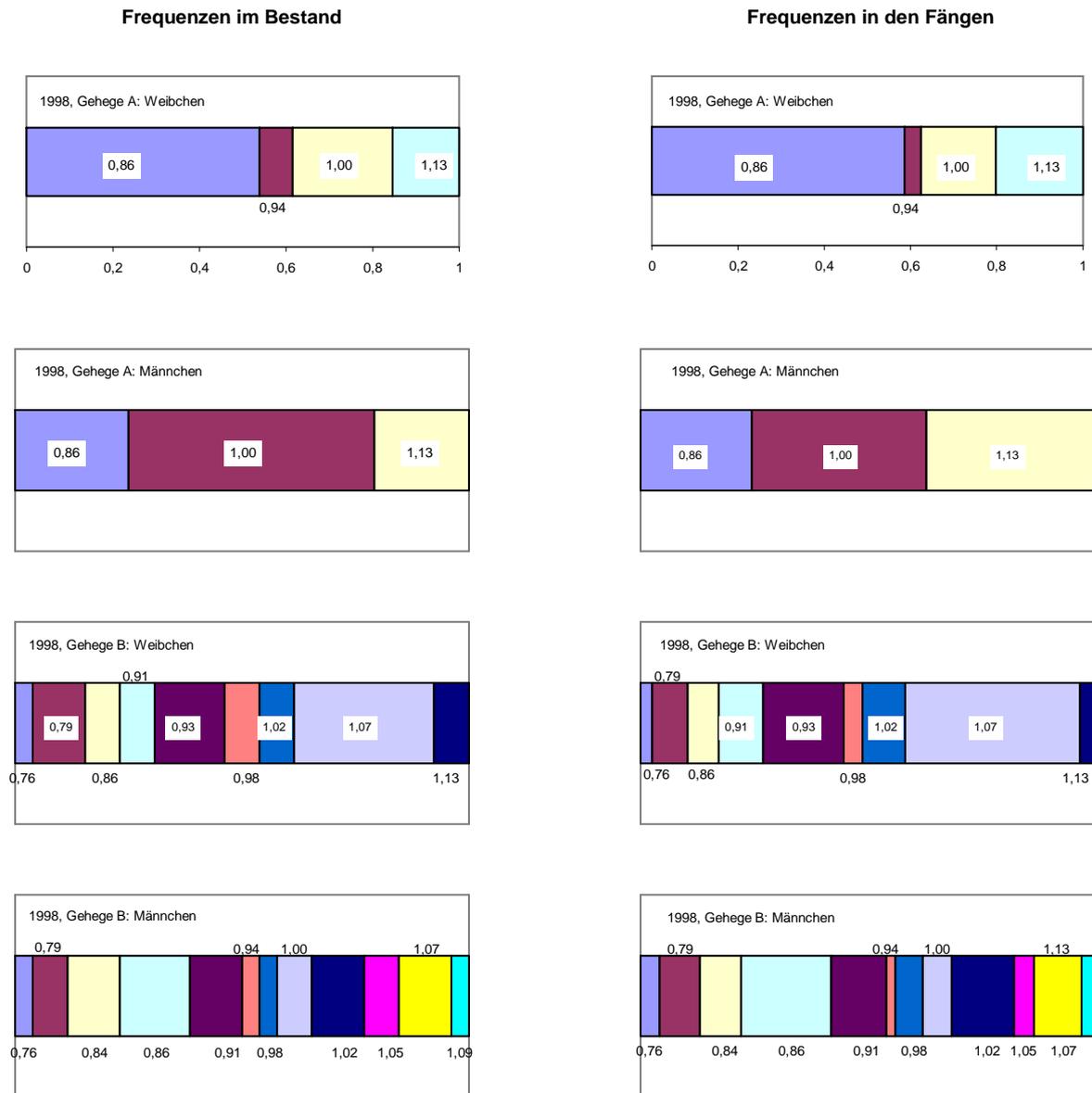


Abb.19: Vergleich der Allelfrequenzen im Bestand mit den Allelfrequenzen in den Fängen: 1998

Legende vgl. Abb.18

getestete Kohorte	χ^2	FG	p
1998, Gehege A: Weibchen	1,375	3	0,711
1998, Gehege A: Männchen	2,960	2	0,228
1998, Gehege B: Weibchen	3,089	8	0,929
1998, Gehege B: Männchen	1,894	11	0,999

Gesamtzahl der Fänge und individuelle Fanghäufigkeit: Relative individuelle Fanghäufigkeit und Laufweite der Allozyme im Gel

Nach Riddoch (1993) zeichnen sich Individuen verschiedener Arten (vgl. Kap.3.2.3.1.), die Träger von im Elektrophoresegel relativ weit laufenden GPI-Allozymen sind, durch eine relativ hohe Stresstoleranz aus. Relativ hohe individuelle Fanghäufigkeiten deuten auf eine hohe Umwelttoleranz. Dem Ansatz Riddochs folgend, sollten sich Individuen mit relativ wenig weit laufenden GPI-Varianten in niedrigen Fangklassen finden, während Tiere mit relativ weit laufenden GPI-Varianten variabelere Umweltbedingungen tolerieren und damit relativ häufig in hohen Fangklassen vertreten sein sollten. Diese Erwartung geht davon aus, dass auf der Untersuchungsfläche Stressfaktoren, z.B. suboptimale Temperaturen, wirksam waren. Hohe Mortalitäts- und relativ niedrige Reproduktionsraten im Untersuchungszeitraum können als Indizien dafür gewertet werden (vgl. Kap.3.2.4.).

Um auf eine möglichst große Datenbasis zurückgreifen zu können, erfolgt in Abb.20 der laufweitenbasierten Vergleich über alle Individuen der Gehegebestände A und B der Jahre 1997 und 1998. Um eine Vergleichbarkeit zwischen den Gruppen zu gewährleisten, wird die relative individuelle Fanghäufigkeit berechnet (vgl. unten). Zusätzlich liefert Tab.29 die Ergebnisse des laufweitenbasierten Vergleichs bei getrennter Betrachtung der Jahre, Gehege und Geschlechter. In beiden Fällen werden die Werte mittels Regressionsanalyse verglichen. Zur Berechnung der relativen individuellen Fanghäufigkeit: Die höchste Anzahl der individuellen Fänge beträgt - z.B. bei den Weibchen des Gehegebestandes A im Jahr 1997 16 (Tab.22). 16 wird gleich eins gesetzt. Für die Fanghäufigkeit eines jeden Weibchens, das 1997 in Gehege A gefangen wird, wird der relative Anteil an eins bestimmt. Die Berechnung erfolgt entsprechend für alle der insgesamt acht vorhandenen Gruppen, indem die jeweilige höchste Fangzahl gleich eins gesetzt wird (die acht Gruppen nennt Tab.29). Anschließend werden die (relativen) Werte arcus-sinus transformiert (vgl. Kap.2.4.).

Die Regressionsanalyse zeigt keinen Zusammenhang zwischen der relativen individuellen Fanghäufigkeit und der GPI-Laufweite an (der Test erfolgt auf lineare, logarithmische und exponentielle Abhängigkeit; vgl. Abb.20). Auch die Regressionsanalyse der absoluten Fangzahlen – getrennt nach Jahr, Gehege und Geschlecht – liefert in keiner der getesteten acht Gruppe Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen der absoluten individuellen Fanghäufigkeit und der GPI-Laufweite (Test auf lineare Regression; vgl. Tab.29).

Zusammenfassend ist festzuhalten: Individuen mit relativ wenig weit oder relativ weit laufenden GPI-Varianten finden sich nicht überhäufig in extrem niedrigen oder in extrem hohen Fangklassen. Damit wird die Hypothese Riddochs nicht bestätigt, nach der relativ hohe Fanghäufigkeiten auf eine relativ hohe Umwelttoleranz deuten. Nach dieser Hypothese müssten relativ weit laufende GPI-Varianten vor allem bei relativ häufig gefangenen Tieren auftreten.

Tab.29: Regression der absoluten individuellen Fanghäufigkeit auf die Laufweite der GPI-Allozyme (die Analyse erfolgt getrennt nach Jahr, Gehege und Geschlecht)

Die (absoluten) individuellen Fanghäufigkeiten gibt Tab.22 und Tab.23. Die Regressionskoeffizienten werden auf signifikante Abweichungen von Null getestet (zweiseitiger Test).

Jahr	Gehege	Geschlecht	N	Geradengleichung	r ²	p
1997	A	♀♀	24	y = 24,164x – 16,149	0,080	0,182
1997	A	♂♂	21	y = - 4,297x + 12,913	0,002	0,853
1997	B	♀♀	21	y = 10,391x – 3,846	0,105	0,152
1997	B	♂♂	22	y = -3,767x + 9,569	0,005	0,762
1998	A	♀♀	13	y = 1,324x + 2,755	0,001	0,937
1998	A	♂♂	12	y = 41,269x – 31,609	0,161	0,197
1998	B	♀♀	13	y = 12,82x – 5,046	0,024	0,612
1998	B	♂♂	13	y = - 29,305x + 44,942	0,064	0,405

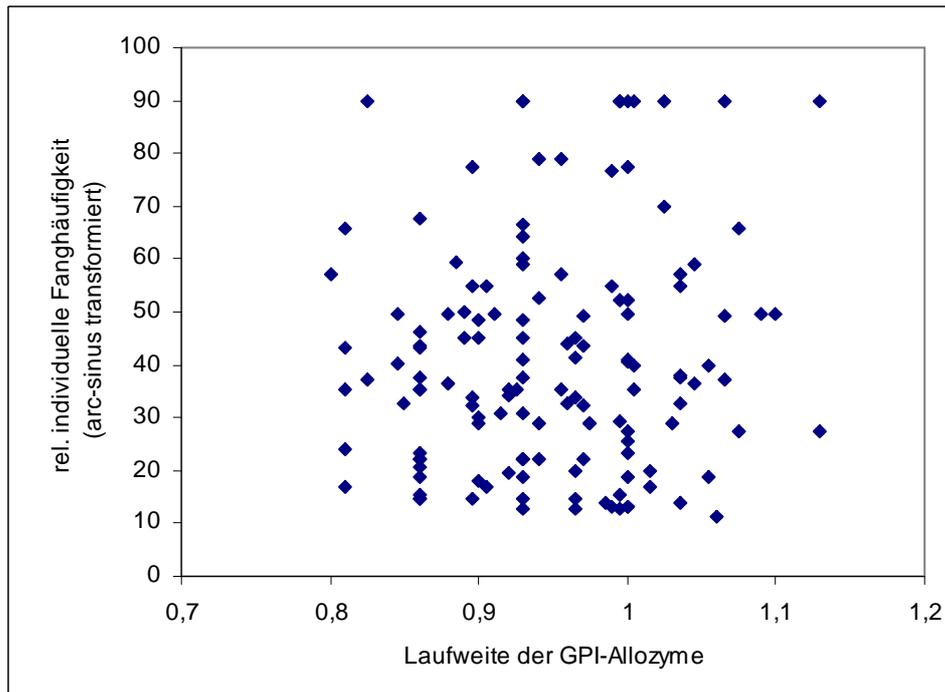


Abb.20: Vergleich der relativen individuellen Fanghäufigkeit mit den Laufweiten der GPI-Allozyme im Gel (alle Individuen zusammengefasst)

Es werden die Individuen (Alttiere) aus Gehege A und B und den Jahren 1997 und 1998 zusammengefasst. Zur Berechnung der relativen individuellen Fanghäufigkeit siehe Kapitel "Relative individuelle Fanghäufigkeit und Laufweite der Allozyme im Gel". Bei heterozygoten Individuen wird die Laufweite der heterodimeren Bande eingesetzt. Die Regressionsanalysen zeigen keinen Zusammenhang:

- lineare Regression:	$y = 33,691x - 9,265$	$r^2 = 0,013$	$p > 0,1$	n.s.
- logarithm. Regression:	$y = 30,855 \ln(x) + 42,943$	$r^2 = 0,012$	$p > 0,1$	n.s.
- exponentielle Regression:	$y = 21,756 e^{0,5223x}$	$r^2 = 0,005$	$p > 0,1$	n.s.

Gesamtzahl der Fänge und Anzahl der nachgewiesenen Individuen in der autochthonen Population

Insgesamt werden im Jahr 1998 in den Außenrandfallen 206 Fänge gemacht: 80mal (38,83%) werden Weibchen und 126mal (61,17%) Männchen gefangen (Tab.19). In diesen Werten sind Alt- und Jungtiere enthalten, da im Herbst eine sichere Trennung der Generationen nicht möglich ist (vgl. Kap.3.2.4.: Reproduktionsraten der autochthonen Population).

Die Anzahl der Wiederfänge ist erwartungsgemäß relativ gering: bei den Weibchen werden 20 Wiederfänge, bei den Männchen 57 registriert (Tab.19). Die Wiederfänge fallen überwiegend in die Aktivitätsperiode der Alttiere von Mitte Mai bis Ende Juni. Der Anteil der Weibchen an der Gesamtzahl der nachgewiesenen Individuen ist mit 46,51% (60 Weibchen bei 129 nachgewiesenen Individuen) höher als ihr Anteil in den Fängen (38,83%). Der Anteil der Männchen an der Gesamtzahl der nachgewiesenen Individuen beträgt 53,49 % (69 Männchen bei 129 nachgewiesenen Individuen). Erwartungsgemäß werden die laufaktiveren Männchen häufiger gefangen als Weibchen (61,17% der Fänge in den Außenfallen sind Männchen).

3.2.3.3. Saisonalität

Untersucht werden mögliche Unterschiede in der individuellen Saisonalität, d.h. im Aktiv- und Inaktivwerden im Laufe einer Saison. Für den Vergleich der Gehegebestände A und B sowie für den Vergleich von Homo- und Heterozygoten innerhalb des Gehegebestandes A dienen Erst- und Letztfangkurven (vgl. Kap.2.4.).

Kumulative Erst- und Letztfangkurven der Gehegebestände A und B

Abb.21 bis Abb.24 zeigen für den Vergleich der Gehegebestände die kumulativen Erst- und Letztfangkurven für 1997 und 1998 getrennt nach Weibchen und Männchen. Auf eine Normierung der Individuenzahlen wird verzichtet, da jeweils gleiche Individuenanzahlen in Gehege A und B eingesetzt werden. Kleine Unterschiede in den Individuenzahlen entstehen durch die nach dem Einsetzen nicht wiedergefangenen Tiere, die in den Erst- und Letztfangkurven nicht berücksichtigt werden (Tab.30; Tab.31). Zusätzlich werden für den Vergleich der Saisonalität der Geschlechter die Erst- und Letztfangkurven von Weibchen und Männchen eines Gehegebestandes zusammen in einer Grafik dargestellt (Abb.25).

Im Jahr 1997 zeigt der Verlauf der Erst- und Letztfangkurven Unterschiede zwischen den Gehegebeständen A und B. Die Weibchen im Gehege A werden sowohl etwas eher erstmalig als auch etwas eher letztmalig gefangen als die Weibchen im Gehege B. Die 50%-Marke der Erstfänge wird bei den Weibchen aus Gehege A bereits im Fangintervall 4 (26.04.), bei den Weibchen aus Gehege B erst am FT 7 (02.05.) erreicht (die 50%-Grenzen sind Tab.30 zu entnehmen.). Die 50%-Grenze der Letztfänge wird im Gehegebestand A im Fangintervall 22 (02.06.) und im Gehegebestand B erst im Fangintervall 33 (27.06.) erreicht (Tab.30). Möglicherweise hat die Aktivitätssaison der Weibchen im Gehegebestand B etwas länger gedauert als im Gehegebestand A. Dies würde auf einen Unterschied hindeuten, der ein Jahr später sehr ausgeprägt zwischen den beiden Gehegebeständen ausgebildet war (siehe unten).

Bei den Männchen ist der Verlauf der Erst- und Letztfangkurven im Jahr 1997 in beiden Gehegebeständen weitgehend identisch. Leichte Unterschiede finden sich nur bei den Erstfangkurven: die 50%-Marke des Gehegebestandes A wird etwas eher erreicht (50% der Erstfänge an FT 4, 26.04., im Gehege B an FT 7, 02.05., Tab.30). Bezüglich der Letztfänge besteht kein Unterschied (50% der Letztfänge sowohl im Gehegebestand A als auch im Gehegebestand B am 29.05.1997; Tab.30).

Im Jahr 1998 unterscheiden sich die Erstfangkurven der Weibchen in Gehege A und B nur wenig: die Weibchen aus Gehege A werden etwas eher erstmalig gefangen als die Weibchen in Gehege B (der Unterschied ist weniger deutlich als im Jahr 1997). Bei den Männchen unterscheiden sich die Erstfangkurven in Gehege A und B des Jahres 1998 nicht. Im Jahr 1998 dauert die Aktivitätssaison der Weibchen und Männchen in Gehege B erheblich länger als in Gehege A (Tab.31 und Abb.23/24). Während in Gehege A 50% der Weibchen bereits in Fangintervall 21 (08.05.) und 50% der Männchen in Fangintervall 23 (12.05.) letztmalig gefangen werden, werden die 50%-Grenzen in Gehege B bei den Weibchen erst in Fangintervall 63 (23.07.) und bei den Männchen in Fangintervall 70 (11.08.) erreicht. Die relativ kurze Aktivitätsphase in Gehege A kann nicht erklärt werden. Möglicherweise war die intrasaisonale Mortalität relativ hoch. Der relativ kurzen Aktivitätssaison entspricht eine geringere Reproduktionsrate im Gehegebestand A im Vergleich zum Gehegebestand B (vgl. Kap. 3.2.4). Auch die Gewichtsstatistik liefert keine Erklärung für die längere Aktivitätssaison der Gehegepopulation B: die Tiere in Gehege A und B unterscheiden sich nicht hinsichtlich der Gewichtsentwicklung, und in beiden Gehegepopulationen sind die Weibchen zum Ende der Saison signifikant schwerer als die Außentiere (Tab.48). - Die Tiere der autochthonen Population zeigen 1998 ein intermediäres Verhalten: sie beenden ihre Frühjahrssaison später als die Tiere in Gehege A, aber früher als die Tiere in Gehege B (vgl. Abb.29). In den beiden Gehegebeständen wurden möglicherweise unterschiedliche künstliche Effekte wirksam, die zu einem zeitlich differierenden Abschluss der Saison führten.

Im Kap.3.2.3.5. zur "Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität" werden die Fangzahlen von Weibchen und Männchen bei mehreren Analysen zusammengefasst. Dies ist jedoch nur legitim, wenn sich Weibchen und Männchen im Aktivitätsverhalten nicht oder nur geringfügig unterscheiden. Daher sollen an dieser Stelle auch die Erst- und Letztfangkurven der Weibchen und Männchen eines Gehegebestandes verglichen werden (Abb.25): Keine oder nur geringe Unterschiede zwischen Weibchen und Männchen finden sich: Im Jahr 1997 bei den Erst- sowie bei den Letztfangkurven des Gehegebestandes A (Abb.25a); im Jahr 1997 bei den Erstfangkurven des Gehegebestandes B (Abb.25b); im Jahr 1998 bei den Erstfangkurven des Gehegebestandes A (Abb.25c) sowie bei den Erst- und Letztfangkurven des Gehegebestandes B (Abb.25d). Deutliche Unterschiede zwischen Weibchen und Männchen existieren jedoch in den folgenden Fällen: Im Jahr 1997 sind die Weibchen des Gehegebestandes B länger aktiv als die Männchen und werden daher später letztmalig gefangen (Abb.25b). Im Jahr 1998 sind die Weibchen des Gehegebestandes A außergewöhnlich kurz aktiv und werden daher eher letztmalig gefangen als die Männchen (Abb.25c); das Verhalten der Weibchen im Jahr 1998 ist vermutlich auf einen Gehegeeffekt zurückzuführen und korrespondiert mit den hohen Mortalitäts- und geringen Reproduktionsraten. (Die Analyse des Verhaltens der Weibchen im Jahr 1998 in Gehege A erlaubt damit nur eingeschränkte Rückschlüsse auf natürliche Populationen.) Die Analyse der Erst- und Letztfangkurven zeigt: Das Zusammenfassen der Fangzahlen beider Geschlechter ist zumindest im Jahr 1997 für den Gehegebestand A und im Jahr 1998 für den Gehegebestand B legitim, während im Jahr 1997 im Gehegebestand B und im Jahr 1998 im Gehegebestand A Aktivitätsunterschiede zwischen den Geschlechtern bei der Analyse der Ergebnisse berücksichtigt werden müssen. Allerdings gibt die weitere Analyse des Gehegeexperimentes in den Rieselfeldern keine Hinweise auf deutliche Verhaltensunterschiede der Geschlechter (keine Hinweise auf Unterschiede zwischen Weibchen und Männchen liefern die folgenden Analysen: Vergleich der Allelhäufigkeiten nicht und mindestens einmal wiedergefangener Tiere (Tab.24); Vergleich der Fanghäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere (Tab.26); Vergleich der Allelhäufigkeiten über- und unterdurchschnittlich häufig gefangener Tiere (Tab.28); Vergleich der Fanghäufigkeit und der GPI-Laufweite (Tab.29); Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen und im Bestand (Abb.18 und Abb.19); Vergleich der Allelausstattung der Individuen und der Länge der individuellen Saison (Tab.33); Vergleich der Länge der individuellen Saison und der GPI-Laufweite (Abb.28); Vergleich der Fangwahrscheinlichkeit homo- und heterozygoter Tiere in Tag- und Nachtfängen (Tab.36); Verhältnis von Tag- und Nachtfängen und die Laufweite der GPI-Allozyme (Abb.34); Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität (Tab.40); Körpergewichte und Laufweite der Allozyme (Tab.47; Abb.41).

Tab.30: Kumulierte Anzahl von Erst- und Letztfängen, 1997

Erst- und Letztfangwerte, an denen die 50%-Marken des Individuenbestandes erreicht werden, sind hervorgehoben.

	Fang- datum	Gehege A 1997				Gehege B 1997			
		Weibchen		Männchen		Weibchen		Männchen	
		Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge
1	13.04.	0	0	0	0	0	0	0	0
2	17.04.	0	0	0	0	0	0	0	0
3	25.04.	4	2	4	2	3	0	3	0
4	26.04.	15	4	14	2	9	0	10	1
5	30.04.	15	4	15	2	9	0	10	1
6	01.05.	16	5	15	3	10	1	10	3
7	02.05.	18	5	17	3	11	2	12	4
8	08.05.	19	5	19	3	14	2	17	4
9	08.05.	19	5	19	3	14	2	18	4
10	12.05.	21	6	20	5	19	2	21	5
11	12.05.	22	6	20	5	19	2	21	5
12	16.05.	23	7	21	5	21	4	21	5
13	17.05.	24	7	21	5	21	4	22	6
14	17.05.	24	7	21	5	21	4	22	7
15	18.05.	24	7	21	5	21	5	22	8
16	21.05.	24	7	21	6	21	5	22	8
17	21.05.	24	7	21	6	21	5	22	9
18	23.05.	24	7	21	7	21	5	22	9
19	24.05.	24	7	21	7	21	5	22	9
20	29.05.	24	7	21	8	21	5	22	12
21	29.05.	24	11	21	11	21	5	22	12
22	02.06.	24	12	21	11	21	6	22	13
23	03.06.	24	12	21	11	21	6	22	13
24	06.06.	24	12	21	11	21	6	22	15
25	06.06.	24	13	21	13	21	6	22	15
26	09.06.	24	13	21	13	21	6	22	15
27	09.06.	24	13	21	13	21	7	22	15
28	12.06.	24	13	21	13	21	7	22	15
29	13.06.	24	13	21	13	21	8	22	15
30	17.06.	24	13	21	14	21	8	22	15
31	17.06.	24	14	21	14	21	8	22	15
32	20.06.	24	14	21	14	21	8	22	15
33	27.06.	24	14	21	15	21	12	22	16
34	28.06.	24	14	21	15	21	12	22	16
35	02.07.	24	14	21	15	21	12	22	16
36	02.07.	24	16	21	16	21	13	22	19
37	05.07.	24	16	21	16	21	13	22	19
38	07.07.	24	17	21	16	21	14	22	19
39	08.07.	24	17	21	16	21	14	22	19
40	09.07.	24	17	21	17	21	15	22	19
41	10.07.	24	17	21	17	21	15	22	19
42	10.07.	24	18	21	18	21	15	22	19
43	16.07.	24	18	21	18	21	15	22	19
44	16.07.	24	19	21	18	21	15	22	19
45	18.07.	24	21	21	20	21	18	22	21
46	21.07.	24	22	21	20	21	18	22	21
47	28.07.	24	24	21	20	21	20	22	22
48	29.07.	24	24	21	20	21	20	22	22
49	01.08.	24	24	21	20	21	20	22	22
50	15.08.	24	24	21	20	21	20	22	22
51	16.08.	24	24	21	20	21	20	22	22
52	16.08.	24	24	21	21	21	21	22	22

Tab.31: Kumulierte Anzahl von Erst- und Letztfängen, 1998

Erst- und Letztfangwerte, an denen die 50%-Marken des Individuenbestandes erreicht werden, sind hervorgehoben.

	Fang- datum	Gehege A 1998				Gehege B 1998			
		Weibchen		Männchen		Weibchen		Männchen	
		Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge
1	31.03.	2	0	2	0	2	0	1	0
2	02.04.	2	0	2	0	2	0	1	0
3	03.04.	4	1	4	0	4	0	4	0
4	06.04.	5	1	5	0	4	0	4	0
5	07.04.	6	1	<u>6</u>	0	4	0	5	0
6	09.04.	6	1	7	0	4	0	5	1
7	10.04.	6	1	8	0	4	0	<u>7</u>	1
8	13.04.	6	1	8	0	4	0	7	1
9	13.04.	6	1	8	0	5	0	7	1
10	20.04.	6	1	8	0	5	0	8	2
11	20.04.	6	1	8	0	5	0	8	2
12	23.04.	<u>9</u>	3	9	0	6	1	9	2
13	24.04.	10	5	10	1	<u>9</u>	2	11	2
14	28.04.	11	5	11	3	9	2	12	2
15	28.04.	11	5	11	3	9	2	12	2
16	02.05.	11	6	12	3	11	3	13	2
17	02.05.	11	6	12	3	11	3	13	2
18	05.05.	11	6	12	3	11	3	13	2
19	05.05.	11	6	12	4	11	3	13	2
20	07.05.	11	6	12	4	11	3	13	2
21	08.05.	13	<u>8</u>	12	4	11	3	13	3
22	12.05.	13	9	12	5	11	3	13	3
23	12.05.	13	10	12	<u>6</u>	12	3	13	3
24	14.04.	13	10	12	6	12	3	13	3
25	14.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
26	19.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
27	19.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
28	21.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
29	21.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
30	26.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
31	26.05.	13	10	12	7	12	3	13	3
32	28.05.	13	11	12	7	12	3	13	3
33	29.05.	13	11	12	7	12	4	13	3
34	01.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
35	03.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
36	06.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
37	09.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
38	09.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
39	12.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
40	14.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
41	15.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
42	17.06.	13	11	12	7	13	4	13	3

Fortsetzung s. folgende Seite

Fortsetzung Tab.31

	Fang- datum	Gehege A 1998				Gehege B 1998			
		Weibchen		Männchen		Weibchen		Männchen	
		Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge	Erst- fänge	Letzt- fänge
43	17.06.	13	11	12	7	13	4	13	3
44	19.06.	13	11	12	7	13	5	13	4
45	22.06.	13	11	12	7	13	5	13	4
46	22.06.	13	11	12	7	13	6	13	4
47	24.06.	13	11	12	7	13	6	13	4
48	25.06.	13	11	12	7	13	6	13	4
49	30.06.	13	11	12	7	13	6	13	4
50	30.06.	13	11	12	7	13	6	13	4
51	02.07.	13	11	12	8	13	6	13	4
52	03.07.	13	11	12	8	13	6	13	4
53	07.07.	13	11	12	9	13	6	13	4
54	07.07.	13	11	12	10	13	6	13	4
55	09.07.	13	11	12	10	13	6	13	4
56	10.07.	13	11	12	10	13	6	13	4
57	14.07.	13	11	12	10	13	6	13	4
58	14.07.	13	11	12	11	13	6	13	5
59	16.07.	13	11	12	11	13	6	13	5
60	17.07.	13	11	12	11	13	6	13	5
61	20.07.	13	11	12	11	13	6	13	5
62	20.07.	13	12	12	12	13	6	13	5
63	23.07.	13	12	12	12	13	<u>7</u>	13	5
64	24.07.	13	12	12	12	13	<u>7</u>	13	5
65	03.08.	13	12	12	12	13	7	13	5
66	04.08.	13	12	12	12	13	7	13	5
67	06.08.	13	12	12	12	13	7	13	5
68	06.08.	13	12	12	12	13	7	13	6
69	11.08.	13	12	12	12	13	7	13	6
70	11.08.	13	12	12	12	13	8	13	<u>7</u>
71	13.08.	13	12	12	12	13	8	13	<u>7</u>
72	13.08.	13	12	12	12	13	8	13	8
73	17.08.	13	12	12	12	13	8	13	8
74	18.08.	13	12	12	12	13	8	13	8
75	20.08.	13	13	12	12	13	10	13	10
76	21.08.	13	13	12	12	13	10	13	10
77	24.08.	13	13	12	12	13	11	13	10
78	25.08.	13	13	12	12	13	11	13	10
79	28.08.	13	13	12	12	13	11	13	11
80	28.08.	13	13	12	12	13	13	13	13

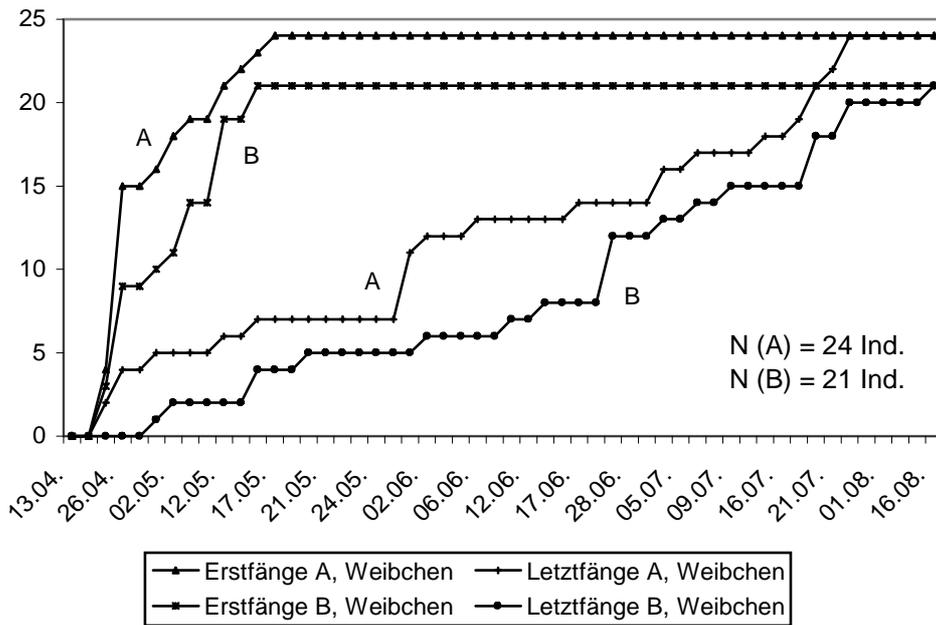


Abb.21: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Weibchen beider Gehegebestände im Jahr 1997

Es sind nur Individuen berücksichtigt, die mindestens einmal im Gehege gefangen werden.

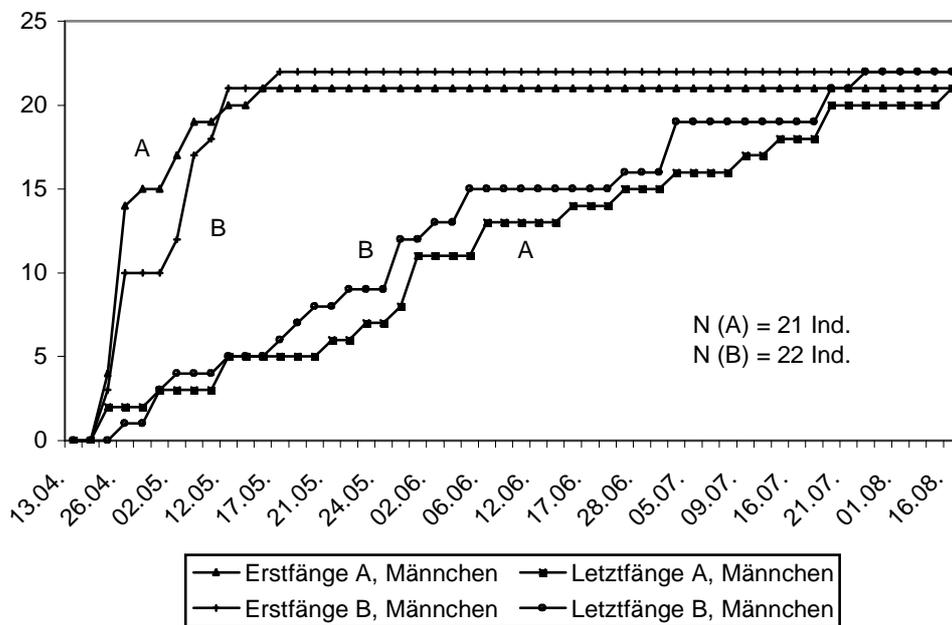


Abb.22: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Männchen beider Gehegebestände im Jahr 1997

Es sind nur Individuen berücksichtigt, die mindestens einmal im Gehege gefangen werden.

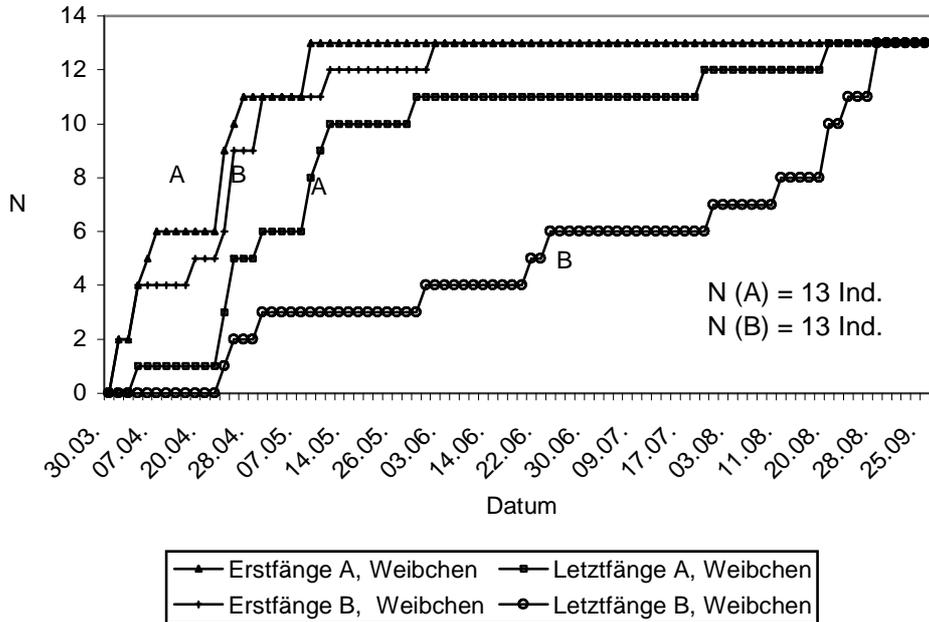


Abb.23: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Weibchen beider Gehegebestände im Jahr 1998

Es sind nur Individuen berücksichtigt, die mindestens einmal im Gehege gefangen werden.

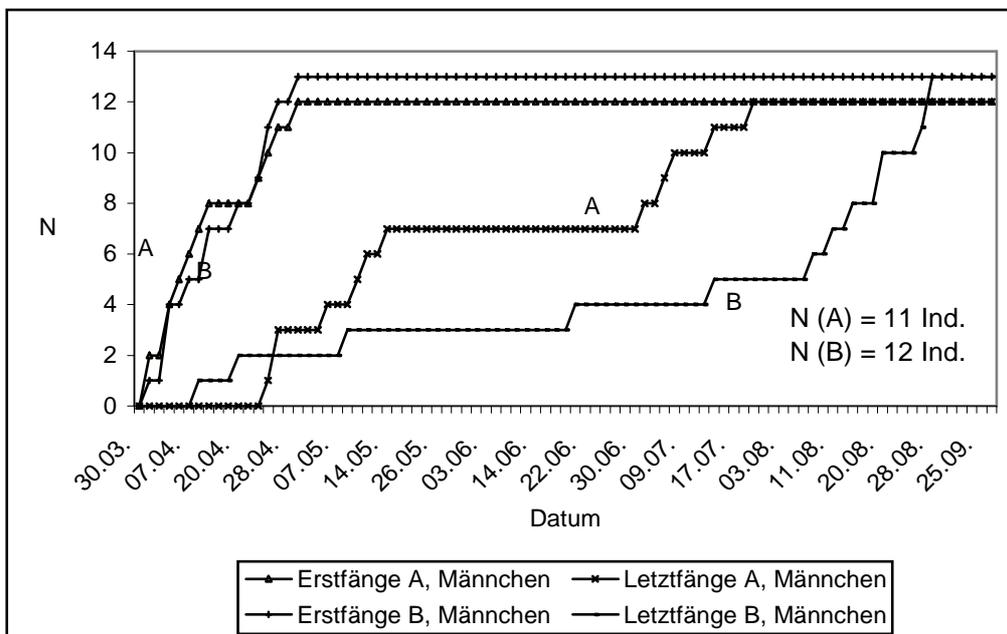


Abb.24: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Männchen beider Gehegebestände im Jahr 1998

Es sind nur Individuen berücksichtigt, die mindestens einmal im Gehege gefangen werden.

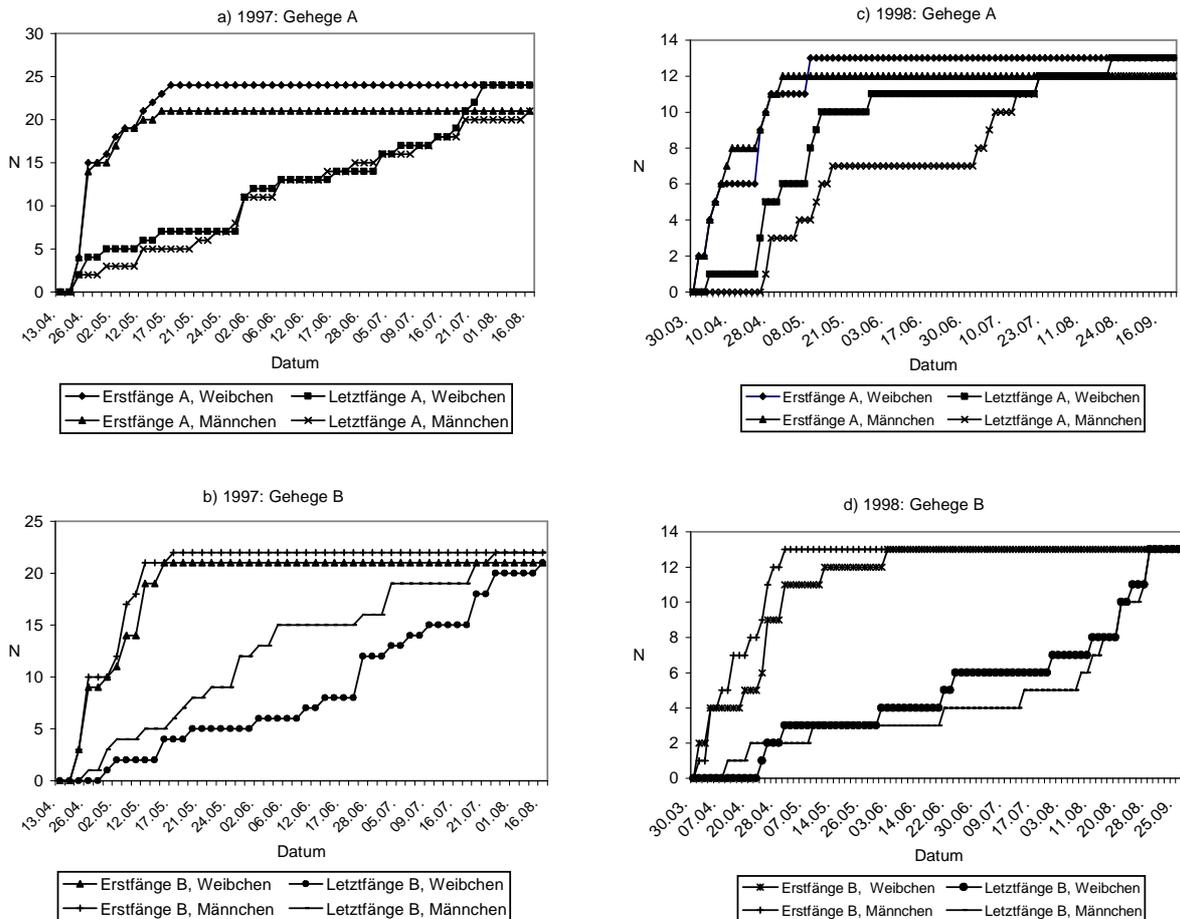


Abb.25: Kumulative Erst- und Letzfangkurven der Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998 (Weibchen und Männchen jeweils eines Geheges in einer Abbildung dargestellt)

Abb.25 zeigt die Erst- und Letzfangkurven der Weibchen und Männchen aus jeweils einem Gehegebestand, während in Abb.21 bis Abb.24 die Erst- und Letzfangkurven der Weibchen bzw. der Männchen beider Gehegebestände in einer Abbildung dargestellt werden.

Vergleich der Homo- und Heterozygoten im Gehegebestand A: die kumulativen Erst- und Letzfangkurven und die Länge der individuellen Saison

Den Untersuchungen von Watt (1983) und Riddoch (1993) folgend, kann für den Vergleich von homo- und heterozygoten Tieren folgende Erwartung formuliert werden: Wenn heterozygote Tiere eine größere Toleranz gegenüber Stressfaktoren besitzen, könnte dies eine längere Aktivitätssaison (einen früheren Beginn und einen späteren Abschluss) der Heterozygoten im Vergleich zu den Homozygoten zur Folge haben.

Die in Abb.27 dargestellten kumulativen Erst- und Letzfangkurven der Homo- und Heterozygoten im Gehegebestand A zeigen normierte Werte: Die Gesamtzahl der Individuen ist gleich 100% gesetzt, um die Trends in den Jahren 1997 und 1998 besser vergleichen zu können. Im Jahr 1997 weisen die heterozygoten Weibchen eine längere Aktivitätsspanne auf als die homozygoten: Sie werden sowohl etwas eher erstmalig als auch etwas später letztmalig gefangen. Die heterozygoten Männchen sind im Jahr 1997 dagegen weniger lange aktiv als die homozygoten. Dieser Unterschied resultiert aus den späteren Letzfangterminen der homozygoten Männchen, bezüglich der Erstfangkurve findet sich kein Unterschied. Im Jahr 1998 unterscheiden sich die Erst- und Letzfangkurven bei den homo- und

heterozygoten Weibchen kaum. Dagegen sind jetzt die heterozygoten Männchen 1998 deutlich länger aktiv: sie werden später letztmalig gefangen als die homozygoten Tiere.

Die Ergebnisse dieser Analyse entsprechen denen in Kap.3.2.3.2. gefundenen, gelegentlichen Unterschieden in der relativen Fangrate homo- und heterozygoter Tiere: 1997 sind die heterozygoten Weibchen deutlich aktiver als die homozygoten Weibchen, während im selben Jahr die homozygoten Männchen schwach signifikant aktiver sind als die heterozygoten Männchen; 1998 sind andererseits die heterozygoten Männchen aktiver als die homozygoten Männchen, bei den Weibchen sind keine Unterschiede nachweisbar (Tab.26). Ein Vergleich der individuellen Fangrate (vgl. Tab.26) mit der Länge der individuellen Saison (vgl. Abb.27) weist auf folgenden möglichen Zusammenhang: wenn sich Homo- und Heterozygote in einer Saison bezüglich der relativen Fangrate unterscheiden, könnte dies auch durch eine unterschiedlich lange individuelle Saison bedingt sein (Tab.32).

Ein quantitativer Vergleich mit Hilfe des Mann-Whitney-U-Tests bestätigt die in den Erst- und Letztfangkurven sichtbaren Unterschiede zwischen homo- und heterozygoten Tieren in den Jahren 1997 bzw. 1998 jedoch nicht. gibt die Länge der individuellen Saison für homo- und heterozygote Tiere des Gehegebestandes A (Weibchen und Männchen zusammengefasst). Die Unterschiede sind nach dem U-Test nicht signifikant: 1997: $U = 146,50$; $p = 0,289$; 1998: $U = 57,00$; $p = 0,270$. Auch bei getrennter Betrachtung der Geschlechter sind keine Unterschiede vorhanden: 1997 Weibchen: $U = 33,00$; $p = 0,177$; 1997 Männchen: $U = 29,50$; $p = 0,235$; 1998 Weibchen: $U = 20,50$; $p = 0,945$; 1998 Männchen: $U = 8,00$; $p = 0,132$.

Tab.32: Qualitativer Vergleich der Ergebnisse zur individuellen Fangrate (vgl. Tab.26) und zur Länge der individuellen Saison (vgl. Abb.27)

Jahr	Geschl.	Genotyp	Vergleich der individuellen Fangrate (Tab.26)	Vergleich der Länge der individuellen Saison (Abb.27)
1997	♀♀	homozygot	weniger aktiv	kürzer
	♀♀	heterozygot	aktiver	länger
	♂♂	homozygot	aktiver	länger
	♂♂	heterozygot	weniger aktiv	kürzer
1998	♀♀	homozygot	gleich aktiv	gleich lang
	♀♀	heterozygot	gleich aktiv	gleich lang
	♂♂	homozygot	weniger aktiv	kürzer
	♂♂	heterozygot	aktiver	länger

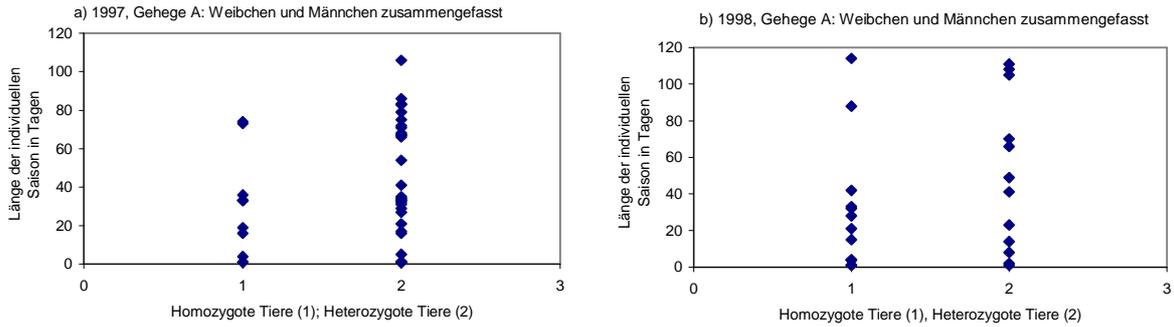


Abb.26: Vergleich der Länge der individuellen Saison von homo- und heterozygoten Tieren in den Jahren 1997 und 1998 in Gehege A

Für jedes Individuum ist die Länge seiner Aktivitätsperiode (Abstand zwischen Erst- und Letztfang) in Tagen aufgetragen. Ergebnisse der statistischen Tests vgl. Text auf der vorangegangenen Seite.

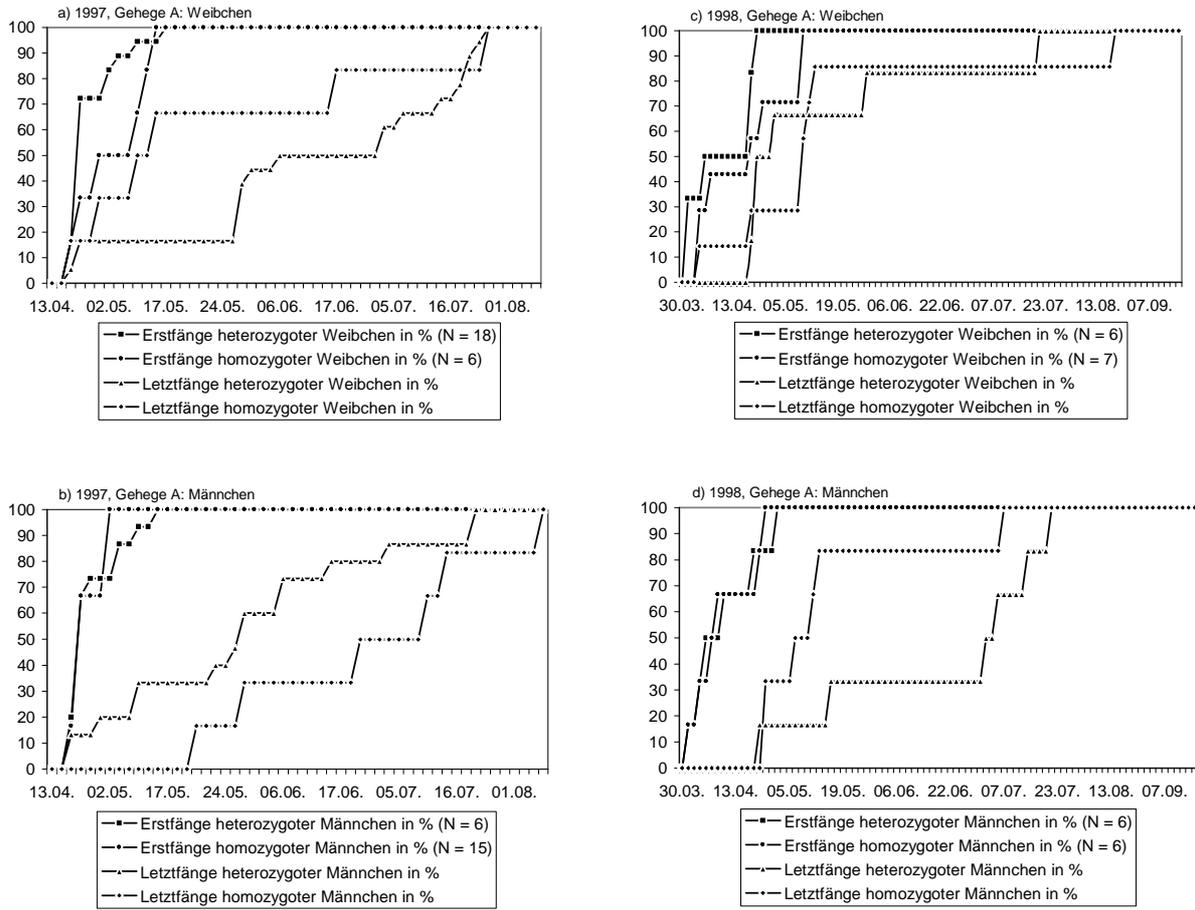


Abb.27: Normierte kumulative Erst- und Letztfangkurven homo- und heterozygoter Tiere

In jeder Kohorte ist die Gesamtzahl der Individuen gleich 100% gesetzt.

Die Allelausstattung der Individuen und die Länge der individuellen Saison

Untersucht wird, ob die Allelausstattung der Individuen einen Einfluss auf die Länge der individuellen Saison hat. Zunächst wird für jede untersuchte Gruppe (vgl. Tab.33) die mittlere Länge der individuellen Saison in Tagen berechnet. Für die statistische Auswertung werden die (absoluten) Allelhäufigkeiten der Tiere, die kürzer als der Durchschnitt aktiv sind, mit den Allelhäufigkeiten der Tiere, die länger als der Durchschnitt aktiv sind, verglichen (Brandt & Snedecor Tests, Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst). Unterschiede der Allelhäufigkeiten würden auf Unterschiede in der Saisonalität deuten, die mit der Allelausstattung der Tiere zusammenhängen könnten. Signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede treten nicht auf (Tab.33). In zwei Fällen (1997 bei den Weibchen in Gehege B und 1998 bei den Männchen in Gehege A) sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten kleiner als 10% und liegen damit nur knapp unter dem Signifikanzniveau. Allerdings tritt ein gleichgerichteter Unterschied nicht auf: einmal unterscheiden sich die Weibchen im Gehegebestand B, einmal die Männchen im Gehegebestand A. Mittels Chi-Quadrat-Zerlegung wird untersucht, welche Allele maßgeblich für die Unterschiede sind (Tab.33). Signifikante Unterschiede zwischen den "Stichprobenpaaren" finden sich nicht. Bezüglich der Weibchen im Gehegebestand B des Jahres 1997 nehmen die Allele 0,94 und 1,07 eine Sonderstellung ein; bezüglich der Männchen im Gehegebestand A des Jahres 1998 das Allel 1,13. Die Irrtumswahrscheinlichkeiten erreichen allerdings in beiden Fällen nicht die kritische Grenze von $p < 0,1$. (Bonferroni-Statistik nach Sachs, 1992: S. 598. Die kritische Signifikanzgrenze von 5% liegt im ersten Fall - sieben Tests auf den gleichen Datenkörper - bei $\chi^2 = 6,002$ und im zweiten Fall - zwei Tests auf den gleichen Datenkörper - bei $\chi^2 = 3,841$).

Die Länge der individuellen Saison und die Laufweite der Allozyme im Gel (Regressionsanalyse)

Eine relativ lange individuelle Saison kann als Folge größerer Umwelttoleranz interpretiert werden (vgl. oben). Der Hypothese Riddochs (1993) folgend, wird untersucht, ob ein Zusammenhang zwischen der Länge der individuellen Saison und der Laufweite der GPI-Allozyme besteht („laufweitenbasierte“ Analyse): die Regressionsanalysen erfolgen getrennt nach Jahr, Gehege und Geschlecht (Abb.28). Sie offenbaren nur in einem Fall einen signifikant positiven Zusammenhang zwischen der Länge der individuellen Saison und der GPI-Laufweite: bei den Weibchen im Gehegebestand A sind im Jahr 1997 die Träger von im Elektrophoresegel relativ weit laufenden GPI-Varianten länger aktiv als die Träger von weniger weit laufenden GPI-Varianten ($p = 0,042$; Abb.28a). In den übrigen sieben Fällen findet sich kein Zusammenhang (Abb.28).

Kumulative Erstfangkurven der autochthonen Population

Abb.29 zeigen die kumulativen Erstfangkurven der in den Außenrandfallen gefangenen Weibchen und Männchen. Kumulative Letztfangkurven können nicht erstellt werden, da die Außentiere nicht individuell markiert wurden. Die kumulativen Erstfangkurven der in den Außenrandfallen gefangenen Weibchen und Männchen steigen bis zum Ende der Saison an; ab Anfang Juli ist dies vor allem durch den Schlupf von Jungtieren bedingt (Jung- und Alttiere können nicht sicher unterschieden werden, da ihre Aktivitätssaisons überlappen; vgl. Kap. 3.2.4.: Reproduktionsraten der autochthonen Population.).

Bei den Weibchen nimmt zwischen Mitte Mai und Mitte Juni die Anzahl der Erstfänge nur wenig zu, bei den Männchen ist eine solche Plateauphase nicht zu erkennen. Der stetige Anstieg der kumulativen Erstfangkurve bei den Männchen ist vermutlich durch die höhere Mobilität der Männchen und größere Austauschraten mit benachbarten Flächen bedingt.

Tab.33: Die Allelausstattung der Individuen und die Länge der individuellen Saison in Tagen: Vergleich der Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998

Mit Hilfe des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor werden die Allelhäufigkeiten der Tiere verglichen, die kürzer bzw. länger als der Durchschnitt aktiv sind. Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner 1 werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst. In zwei Fällen finden sich Unterschiede mit Irrtumswahrscheinlichkeiten unter 10%. Für diese beiden Fälle erfolgt eine Chi-Quadrat-Zerlegung, um zu ermitteln, welche Allele maßgeblich für die Unterschiede sind (vgl. unten).

Jahr	Gehegebestand	Geschl.	Durchschnittliche Länge der individuellen Saison in Tagen	SD	Brandt & Snedecor Test	
					χ^2	p
1997	A	♀♀	40,29	30,55	4,95	0,422
1997	A	♂♂	38,57	30,47	4,59	0,468
1997	B	♀♀	50,14	31,62	13,21	0,067 (*)
1997	B	♂♂	30,95	26,17	11,39	0,122
1998	A	♀♀	29,31	39,40	0,52	0,773
1998	A	♂♂	50,33	36,99	5,04	0,080 (*)
1998	B	♀♀	76,23	48,83	3,47	0,324
1998	B	♂♂ ¹⁾	103,69	44,57	n.t.	
1998	B	♀♀ + ♂♂	89,96	47,90	3,28	0,953

¹⁾ Im Jahr 1998 können im Gehegebestand B die Allelhäufigkeiten der über- und unterdurchschnittlich häufig gefangenen Männchen nicht verglichen werden, da die Erwartungshäufigkeiten aller Allele bei den unterdurchschnittlich häufig gefangenen Tieren unter eins liegen. Daher werden im Jahr 1998 im Gehegebestand B auch die zusammengefassten weiblichen und männlichen Fangdaten analysiert.

Chi-Quadrat-Zerlegung (nach Sachs, 1992: S. 588f.):

a) 1997, Gehege B, Weibchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 13,21$; p = 0,067

0,76 x 0,86: $\chi^2 = 1,659$, p_{corr} > 0,1

(0,76 + 0,86) x 0,94: $\chi^2 = 5,143$, p_{corr} > 0,1

(0,76 + 0,86 + 0,94) x 1,00: $\chi^2 = 0,286$, p_{corr} > 0,1

(0,76 + 0,86 + 0,94 + 1,00) x 1,05: $\chi^2 = 1,704$, p_{corr} > 0,1

(0,76 + 0,86 + 0,94 + 1,00 + 1,05) x 1,07: $\chi^2 = 3,123$, p_{corr} > 0,1

(0,76 + 0,86 + 0,94 + 1,00 + 1,05 + 1,07) x 1,13: $\chi^2 = 0,768$, p_{corr} > 0,1

(0,76 + 0,86 + 0,94 + 1,00 + 1,05 + 1,07 + 1,13) x Rest: $\chi^2 = 0,424$, p_{corr} > 0,1

Rest: Allele mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins (hier die Allele: 0,69; 0,81; 0,88; 0,93; 0,98; 1,02) werden zusammengefasst. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 7$; Sachs, 1992: S. 598)

b) 1998, Gehege A, Männchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 5,04$; p = 0,080

0,86 x 1,00: $\chi^2 = 1,377$; p_{corr} > 0,1

(0,86 + 1,00) x 1,13: $\chi^2 = 3,818$; p_{corr} > 0,1

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 2$; Sachs, 1992: S. 598)

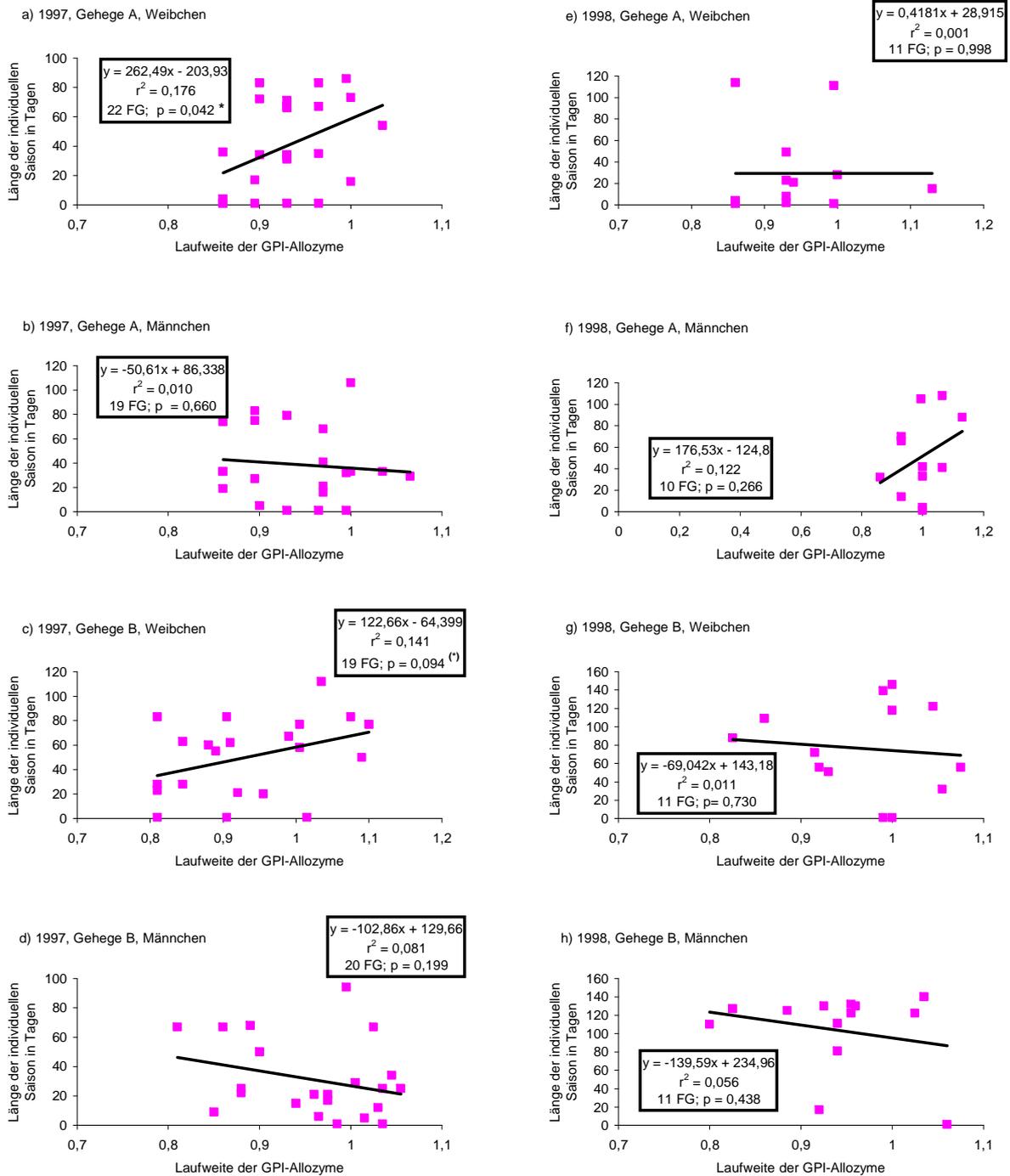


Abb.28: Vergleich der Länge der individuellen Saison mit den Laufweiten der GPI-Allozyme mittels Regressionsanalyse

Jedes Individuum ist einmal berücksichtigt (bei heterozygoten Individuen ist die Laufweite der heterodimeren Bande aufgetragen). Die Regressionskoeffizienten werden auf signifikante Abweichungen von Null getestet (zweiseitiger Test).

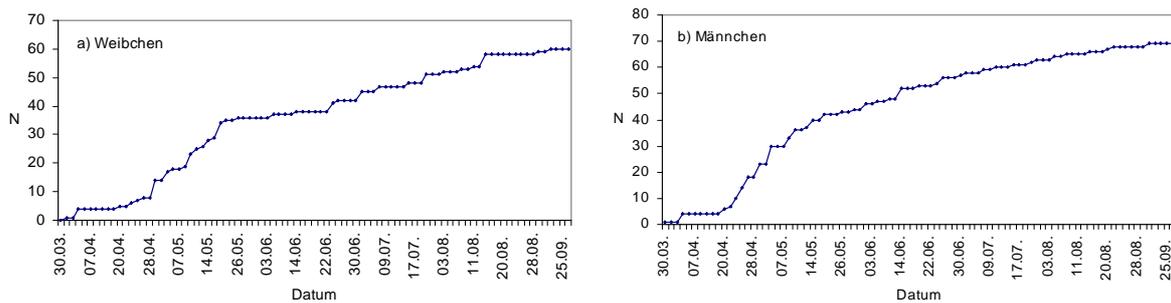


Abb.29: Kumulative Erstfangkurve der Tiere der autochthonen Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder im Jahr 1998

N gibt die kumulierte Anzahl der nachgewiesenen Individuen an. Bei den in den Außenfallen gefangenen Tieren kann nicht sicher zwischen Alt- und Jungtieren unterschieden werden: die Abbildungen umfassen nach dem 16.07.1998 Alt- und Jungtiere.

3.2.3.4. Diurnale Aktivitätsverteilung: Anteile von Tag- und Nachtfängen

Als Fangintervall wird der Zeitraum vom Öffnen der Fallen bis zur Leerung bezeichnet. Umfasst dieser Zeitraum die Zeitspanne von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang handelt es sich um einen Tagfang, bei der Zeitspanne von Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang um einen Nachtfang (vgl. Kap.2.1.3.4.).

In beiden Untersuchungsjahren (1997 und 1998) sind die Anteile der tagaktiven Tiere unerwartet hoch (Tab.34): Sie liegen zwischen 42,75% (1997, Gehege B: Männchen) und 62,60% (1997, Gehege B: Weibchen). Thiele (1977) gibt für *Carabus granulatus* einen Anteil der Tagaktivität an der Gesamtaktivität von bis zu 30% an. Drees (1997) ermittelte in Untersuchungen von Mitte April bis Mitte Juni, dass 76% der Gesamtaktivität der Männchen bzw. 64% der Gesamtaktivität der Weibchen auf die Nachtstunden fällt.

Der Anteil der tagaktiven Tiere nimmt besonders zum Ende der Saison stark zu (Abb.30 und Abb.31). Werden nur die Fänge bis Mitte Juni (19.06.1998) berücksichtigt, liegen die Anteile tagaktiver Tiere im Bereich der von Thiele (1977) angegebenen Werte: Gehegebestand A - Weibchen 36%, Männchen 34%; Gehegebestand B - Weibchen 27%, Männchen 25%.

Die Zunahme der Tagaktivität im Laufe der Saison wird in beiden Jahren und in beiden Gehegebeständen beobachtet, besonders ausgeprägt jedoch bei den Weibchen im Gehegebestand A im Jahr 1998. Die beiden in diesem Gehege ab dem 09.06.98 noch aktiven Weibchen werden nur tagsüber gefangen. Die Zunahme der Tagaktivität zum Ende der Saison ist vermutlich kein Gehegeartefakt, denn auch bei den in den Außenrandfallen gefangenen Tieren wird ab Mitte Juni ausschließlich Tagaktivität beobachtet (Abb.35).

Nach Weber (1966) zeigt ein Vergleich der Aktivitätsmuster in der Fortpflanzungsphase, dass bevorzugt auf freien Flächen lebende Arten sowohl tag- als auch nachaktiv bzw. überwiegend tagaktiv sind. Für *Carabus cancellatus* findet er eine regelhafte, jahreszeitliche Änderung des Aktivitätsmusters: Im Mai ist der Anteil der Tagaktivität stark erhöht. Weber (1966) hält es für wahrscheinlich, dass sich *Carabus granulatus* ähnlich verhält. Die Untersuchungen in den Rieselfeldern bestätigen eine ausgeprägte Tagaktivität bei *Carabus granulatus*, die im Laufe der Frühjahrssaison zunimmt (Abb.30 und Abb.31).

Diurnale Aktivitätsverteilung: Vergleich der Gehegebestände A und B

Die Anzahl tag- und nachtaktiver Tiere in Gehege A und B wird getrennt für Weibchen und Männchen mittels Chi-Quadrat-Vierfeldertest verglichen. Bei den Weibchen finden sich weder 1997 noch 1998 signifikante Unterschiede zwischen den Gehegebeständen (1997: $\chi^2 = 0,64$, $p > 0,1$; 1998: $\chi^2 = 0,59$, $p > 0,1$). Bei den Männchen unterscheiden sich die Anzahlen tag- und nachtaktiver Tiere 1997 und 1998 tendenziell (1997: $\chi^2 = 3,09$, $p = 0,079$; 1998: $\chi^2 = 3,85$, $p = 0,050$). Die Unterschiede deuten in unterschiedliche Richtungen: 1997 sind die Männchen des Gehegebestandes B stärker nachtaktiv (57,25%), 1998 dagegen stärker tagaktiv (54,42%) als im Gehegebestand A.

Tab.34: Absolute Anzahl und relativer Anteil der tagsüber und während der Nacht gefangenen Tiere in den Gehegen A und B in den Jahren 1997 und 1998

Jahr	Gehege	Geschl.	Tag / Nacht	abs. Anzahl von Fängen	rel. Anteil	
1997	A	♀♀	Tag	88	57,89%	
			Nacht	64	42,11%	
		♂♂	Tag	98	52,69%	
			Nacht	88	47,31%	
	B	♀♀	Tag	77	62,60%	
			Nacht	46	37,40%	
		♂♂	Tag	56	42,75%	
			Nacht	75	57,25%	
1998	A	♀♀	Tag	28	53,85%	
			Nacht	24	46,15%	
		♂♂	Tag	48	43,48%	
			Nacht	65	57,52%	
		B	♀♀	Tag	55	57,29%
				Nacht	41	42,71%
	♂♂	Tag	123	54,42%		
		Nacht	103	45,58%		
	1998	Autochth. Population	♀♀	Tag	46	58,97%
				Nacht	32	41,03%
			♂♂	Tag	54	42,86%
				Nacht	72	57,14%

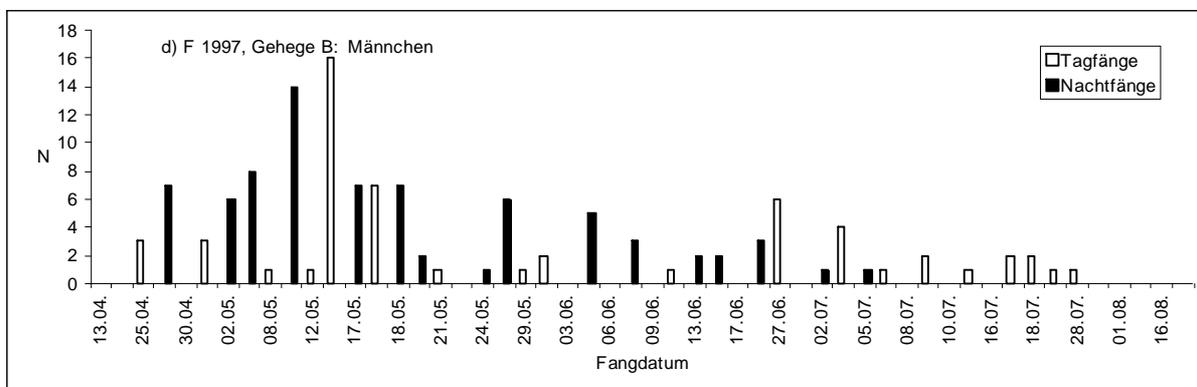
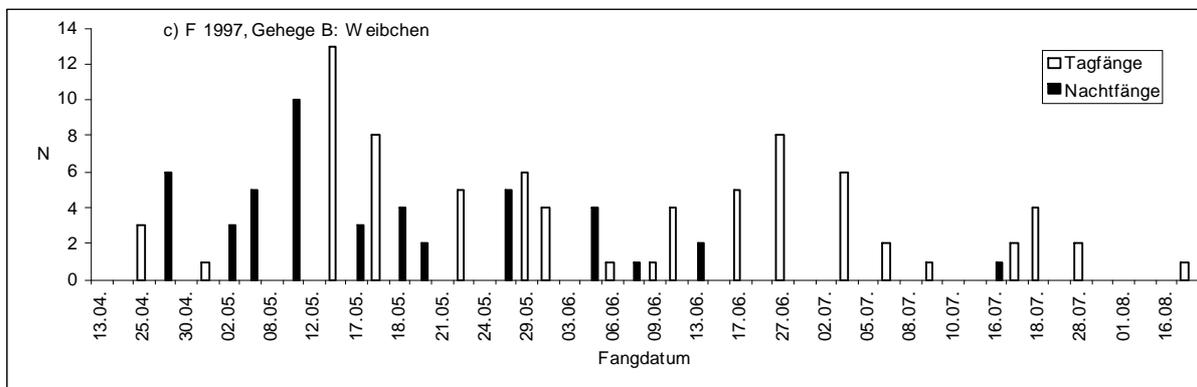
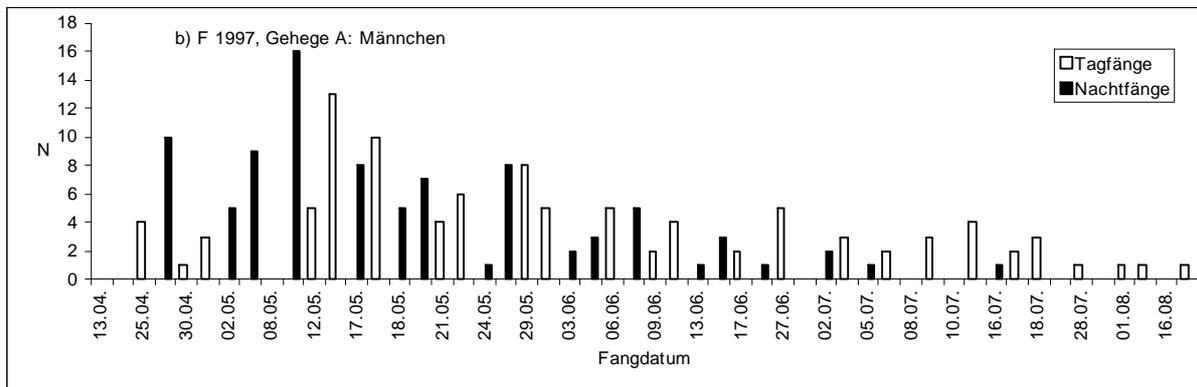
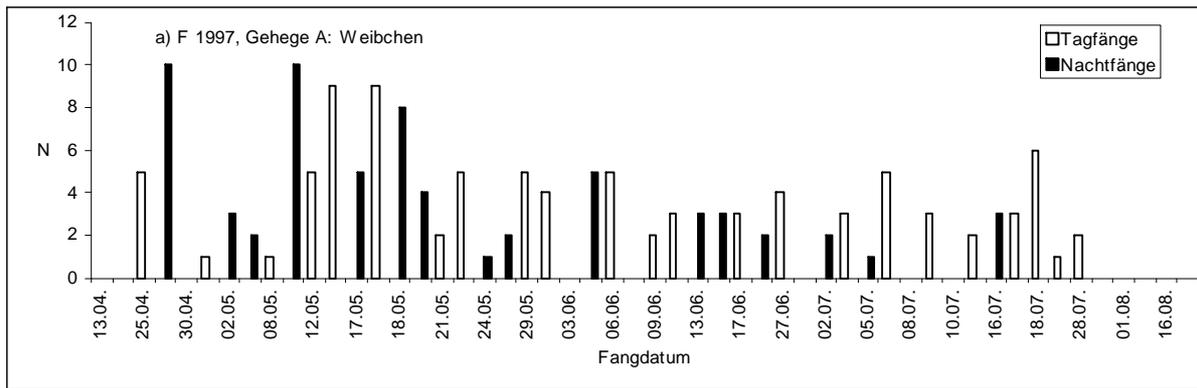


Abb.30: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen im Jahr 1997 in den Gehegen A und B

N gibt die Anzahl der gefangenen Individuen (nur Alttiere berücksichtigt).

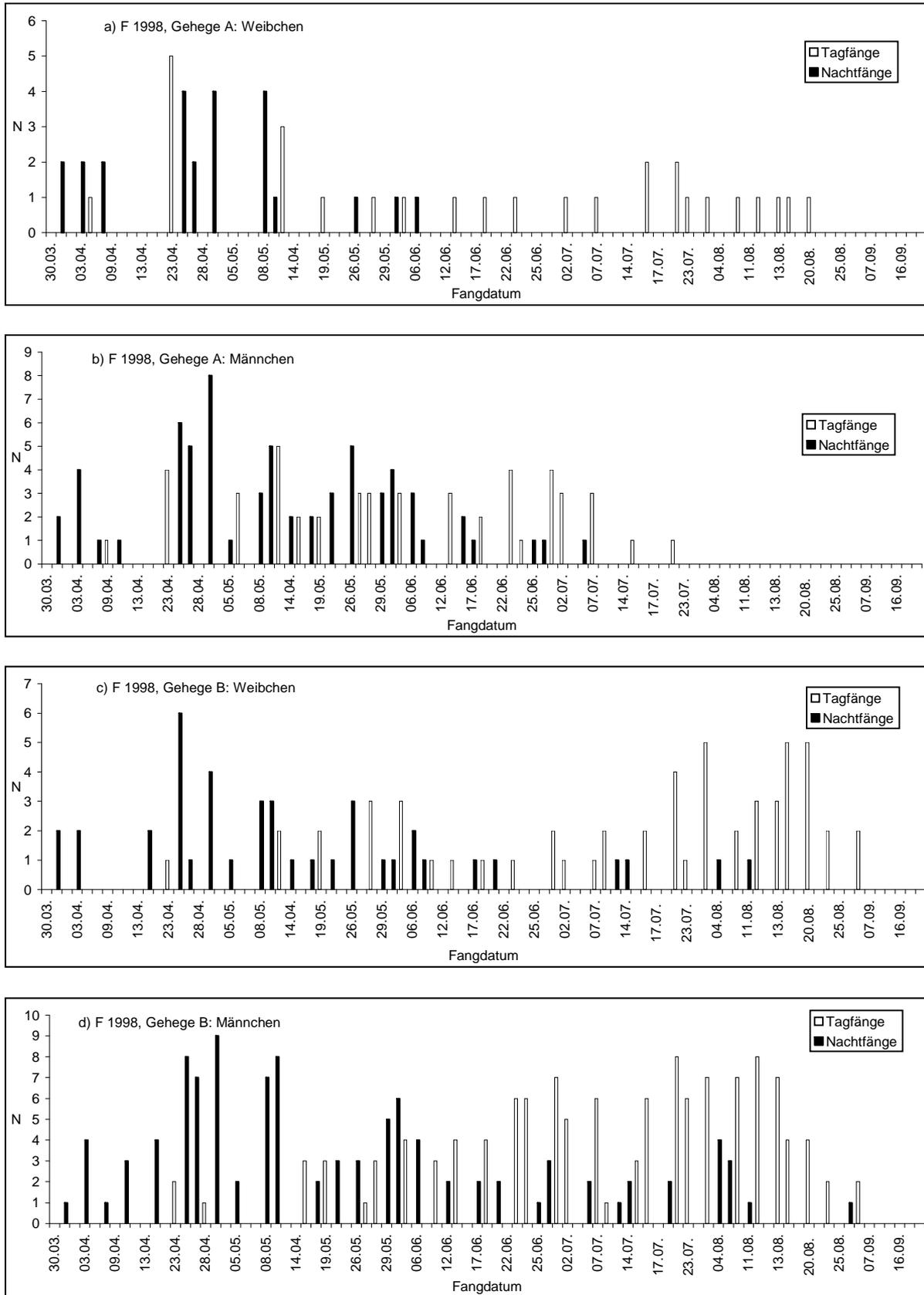


Abb.31: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen im Jahr 1998 in den Gehegen A und B

N gibt die Anzahl der gefangenen Individuen (nur Alttiere berücksichtigt).

Diurnale Aktivitätsverteilung: Vergleich der Homo- und Heterozygoten im Gehegebestand A

In Kap.3.2.3.2. wird untersucht, ob sich die Fangwahrscheinlichkeiten der am Gpi-Locus homo- und heterozygoten Tiere unterscheiden. 1997 ist die Fangwahrscheinlichkeit der heterozygoten Weibchen hochsignifikant größer als die Fangwahrscheinlichkeit der homozygoten Weibchen; bei den Männchen könnte ein entgegengesetzter Trend vorliegen: die homozygoten Männchen sind schwach signifikant ($p < 10\%$) aktiver. 1998 sind andererseits die heterozygoten Männchen hochsignifikant aktiver als die homozygoten Männchen. Die homo- und heterozygoten Weibchen unterscheiden sich im Jahr 1998 nicht (Tab.26). In diesem Kapitel wird die diurnale Aktivitätsverteilung der Homo- und Heterozygoten verglichen. Unterscheiden sich die Fangwahrscheinlichkeiten der Gpi-Genotypen in den Tag- und Nachtfängen? Nach den Untersuchungen von Watt (1992) könnten Heterozygote auf Grund höherer Umwelttoleranz eine höhere akzessorische Tagaktivität als Homozygote aufweisen. In Tab.36 werden die beobachteten Fangzahlen mit den erwarteten Fangzahlen in Tag- und Nachtfängen verglichen. Die erwarteten Fangzahlen ergeben sich aus dem jeweiligen Gesamtfang und den Anteilen der Genotypen am Individuenbestand in Gehege A. Im Jahr 1997 werden in den Tagfängen entgegen der Erwartung die homozygoten Männchen mit größerer Wahrscheinlichkeit gefangen als die heterozygoten Männchen, der Unterschied ist allerdings nach Korrektur der Irrtumswahrscheinlichkeit nicht mehr signifikant. In den Nachtfängen werden die heterozygoten Weibchen hochsignifikant häufiger gefangen als die homozygoten Weibchen. 1998 werden die heterozygoten Männchen sowohl am Tage als auch in der Nacht mit größerer Wahrscheinlichkeit als die homozygoten Männchen gefangen. Werden die Fangzahlen der heterozygoten Tiere in den Tag- und Nachtfängen miteinander verglichen (Chi-Quadrat-Anpassungstest; Tab.35) zeigt sich, dass 1998 die relative Fangwahrscheinlichkeit der heterozygoten Männchen in den Tagfängen signifikant größer ist als in den Nachtfängen. Die Fangwahrscheinlichkeit der heterozygoten Weibchen in den Tag- und Nachtfängen unterscheiden sich nicht, auch für das Jahr 1997 ergeben sich für beide Geschlechter keine Unterschiede.

Die Befunde deuten nicht auf eine generell höhere Tagaktivität der heterozygoten Gpi-Genotypen. Falls jedoch Unterschiede auftreten, ist - wie erwartet - die akzessorische Tagaktivität der Heterozygoten größer als die der Homozygoten.

Tab.35: Vergleich beobachteter und erwarteter Anzahl heterozygoter Weibchen sowie Männchen in Tag- und Nachtfängen

Angegeben ist die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl heterozygoter Tiere. Die erwartete Anzahl errechnet sich aus der Höhe des Gesamtfanges und der relativen Häufigkeit der heterozygoten Individuen im Gehegebestand A. Beobachtung und Erwartung werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstests verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit ** $p < 0,01$. Zum Abgleich mit der in Tab.36 durchgeführten Analysen werden die Irrtumswahrscheinlichkeiten mit $k = 2$ korrigiert.

Jahr	Gehege	berücksichtigte Individuen		Tagfänge	Nachtfänge	χ^2	Anpassungstest	
							p	p_{corr}
1997	A	heterozygote Weibchen	B	71	58	2,462	0,117	
			E	66	48			
	A	heterozygote Männchen	B	62	60	1,044	0,307	
			E	70	62,86			
1998	A	heterozygote Weibchen	B	15	12	0,411	0,521	
			E	12,92	11,08			
	A	heterozygote Männchen	B	34	43	7,559	0,006 **	0,012 *
			E	24	32,5			

Tab.36: Vergleich der Fangwahrscheinlichkeit homo- und heterozygoter Tiere in Tag- und Nachtfängen im Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998

Mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest werden die beobachteten und erwarteten Fangzahlen gegenübergestellt. Die erwarteten Fangzahlen ergeben sich aus dem Gesamtfang in den Tag- und Nachtfängen und dem Anteil des jeweiligen Genotyps am Individuenbestand in Gehege A. (Individuen, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen wurden, werden nicht berücksichtigt.) In Abgleichung mit Tab.35 werden die Irrtumswahrscheinlichkeiten mit $k = 2$ korrigiert.

Jahr	Fangintervall	Geschl.	Genotyp	B	E	χ^2 – Anpassungstest					
						χ^2	p	p _{corr}			
1997	Tagfänge	♀♀	homoz. (N = 6)	17	22,00	1,515	0,218				
			heteroz. (N = 18)	71	66,00						
		♂♂	homoz. (N = 6)	36	28,00				3,200	0,074 (*)	0,143
			heteroz. (N = 15)	62	70,00						
1997	Nachtfänge	♀♀	homoz. (N = 6)	6	16,00	8,333	0,004 *	0,008 **			
			heteroz. (N = 18)	58	48,00						
		♂♂	homoz. (N = 6)	28	25,14				0,455	0,500	
			heteroz. (N = 15)	60	62,86						
1998	Tagfänge	♀♀	homoz. (N = 7)	13	15,08	0,622	0,430				
			heteroz. (N = 6)	15	12,92						
		♂♂	homoz. (N = 6)	14	24,00				8,333	0,004 **	0,008 **
			heteroz. (N = 6)	34	24,00						
1998	Nachtfänge	♀♀	homoz. (N = 7)	12	12,92	0,142	0,706				
			heteroz. (N = 6)	12	11,08						
		♂♂	homoz. (N = 6)	22	32,50				6,785	0,009 **	0,018 *
			heteroz. (N = 6)	43	32,50						

Diurnale Aktivitätsverteilung und die Allelausstattung der Individuen

Innerhalb der beiden Gehegebestände werden die Allelhäufigkeiten der tagsüber und während der Nacht gefangenen Individuen verglichen, wobei jedes Allel mit der Häufigkeit in die Analyse eingeht, mit der es „gefangen“ wird (Abb.32; Abb.33 und Tab.37).

Im Frühjahr 1997 werden keine signifikanten Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen den tagsüber und nachts gefangenen Individuen gefunden (Abb.32). Im Frühjahr 1998 unterscheiden sich die Allelhäufigkeiten der Tagfänge von denen der Nachtfänge bei den Weibchen des Gehegebestandes A und B signifikant, bei den Männchen des Gehegebestandes B tendenziell (Abb.33). Die signifikanten Häufigkeitsunterschiede bei den Weibchen im Gehegebestand A im Frühjahr 1998 sind möglicherweise ein Artefakt, der dadurch bedingt ist, dass einige Individuen relativ lange in der Saison und zum Ende der Saison vor allem tagsüber gefangen werden. So werden im Jahr 1998 in Gehege A nur noch zwei weibliche Individuen später als Ende Mai gefangen: Weibchen Nr. 55 (Genotyp 0,86 - 1,00) und Weibchen Nr. 57 (Genotyp 0,86 - 1,13). Da beide Weibchen das Allel 0,86 tragen, lässt sich die signifikante Erhöhung des Anteils des Allels 0,86 in den Tagfängen mit der längeren Saison und der auf den Tag ausgeweiteten Aktivität dieser beiden Weibchen erklären. (Eine statistische Prüfung, ob sich die Genotypenhäufigkeiten der bis Ende Mai aktiven Weibchen von denen der länger aktiven Tiere unterscheiden, ist auf Grund der geringen Individuenzahlen nicht möglich.)

Für die Weibchen und Männchen des Gehegebestandes B können hingegen die Allelhäufigkeitsunterschiede der Tag- und Nachtfänge im Jahr 1998 nicht durch die längere Saison und die zum Ende der Saison auf den Tag ausgedehnte Aktivität einiger Tiere erklärt werden: Es besteht kein signifikanter Unterschied bezüglich der Allelhäufigkeiten zwischen den bis Ende Mai aktiven und den über diesen Termin hinaus aktiven Tieren: Weibchen: $\chi^2 = 7,937$; 5 FG; $p = 0,160$; Männchen: $\chi^2 = 2,572$; 2 FG; $p = 0,276$. (Brandt & Snedecor Tests: Klassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zusammengefasst, so dass die Anzahl der Freiheitsgrade deutlich kleiner ist als die Anzahl der Allele).

Um Hinweise, auf einen möglichen Zusammenhang zwischen der Allelausstattung einzelner Individuen und der diurnalen Aktivitätsverteilung zu erhalten, werden die in Abb.33 dargestellten Allelhäufigkeitsvergleiche einer Chi-Quadrat-Zerlegung unterzogen (es werden alle Testergebnisse mit Irrtumswahrscheinlichkeiten kleiner 10% geprüft). Die Chi-Quadrat-Zerlegung zeigt, dass jeweils andere Allele für die Unterschiede verantwortlich sind: bei den Weibchen im Gehegebestand A sind dies die Allele 0,86; 0,94 und 1,00 und bei den Weibchen im Gehegebestand B das Allel 0,98. Bei den Männchen im Gehegebestand B übt kein Allel einen signifikant distinkten Einfluss aus (Tab.38).

Diurnale Aktivitätsverteilung und die Laufweite der Allozyme im Gel („laufweitenbasierte“ Regressionsanalyse)

Für jedes Individuum mit mehr als insgesamt fünf Fängen wird der Quotient „individuelle Anzahl der Tagfänge durch individuelle Anzahl der Nachtfänge“ gebildet. Als Mindest-Gesamtfangzahl (Tagfänge plus Nachtfänge) werden fünf Fänge festgelegt, um Zufallseffekte zu minimieren. Anschließend wird der Quotient auf die individuelle GPI-Laufweite regressiert. Abb.34 zeigt für keine der untersuchten Gruppen einen Zusammenhang zwischen der individuellen Laufweite der GPI-Allozyme und dem individuellen Verhältnis von Tag- und Nachtfängen: die Bestimmtheitsmaße (r^2) schwanken zwischen 0,001 (1998, Gehege A: Männchen) und 0,217 (1998, Gehege B: Weibchen). Für die Weibchen des Gehegebestandes A im Jahr 1998 wird auf Grund der geringen Individuenanzahl – nur drei Weibchen weisen mehr als fünf individuelle Fänge auf – auf die Durchführung einer Regressionsanalyse verzichtet.

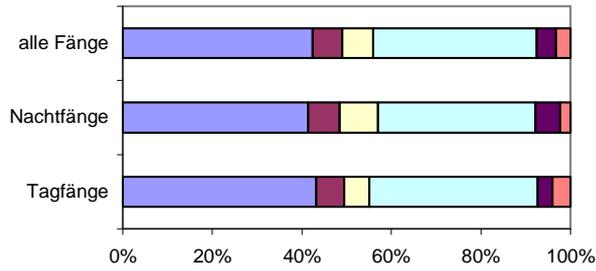
Es finden sich damit keine Hinweise auf genotypenbedingte Unterschiede in der diurnalen Aktivitätsverteilung.

Tab.37: Vergleich der Allelfrequenzen von Weibchen und Männchen in den Tag- und Nachtfängen im Jahr 1998 in Gehege B.

Es handelt sich nicht um einen statistischen Vergleich: „+“ kennzeichnet Allele, bei denen gleiche Tendenzen bei Weibchen und Männchen auftreten, „-“, unterschiedliche Tendenzen. „n.n.“ zeigt an, dass das Allel nicht vorhanden ist und n.v., dass ein Vergleich von Weibchen und Männchen nicht möglich ist.

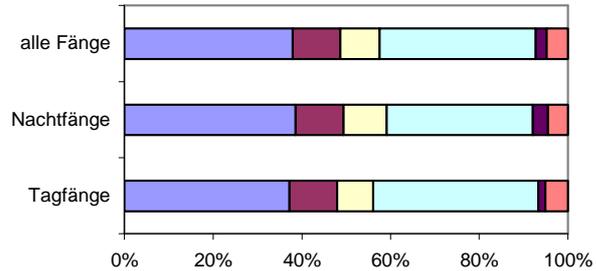
Allel	Weibchen		Männchen		Gleiche Tendenzen bei Weibchen und Männchen ?
	Frequenz in Tagfängen	Frequenz in Nachtfängen	Frequenz in Tagfängen	Frequenz in Nachtfängen	
0,76	0,036	0,012	0,045	0,039	+
0,79	0,091	0,061	0,089	0,087	-
0,84	n.n.	n.n.	0,089	0,092	n.v.
0,86	0,055	0,085	0,219	0,175	-
0,91	0,109	0,085	0,098	0,150	-
0,93	0,200	0,146	n.n.	n.n.	n.v.
0,94	n.n.	n.n.	0,004	0,039	n.v.
0,98	0	0,098	0,073	0,044	-
1,00	n.n.	n.n.	0,049	0,083	n.v.
1,02	0,082	0,110	0,15	0,121	-
1,05	n.n.	n.n.	0,049	0,039	n.v.
1,07	0,418	0,341	0,118	0,087	+
1,13	0,009	0,061	0,016	0,044	+

a) 1997, Gehege A: Weibchen



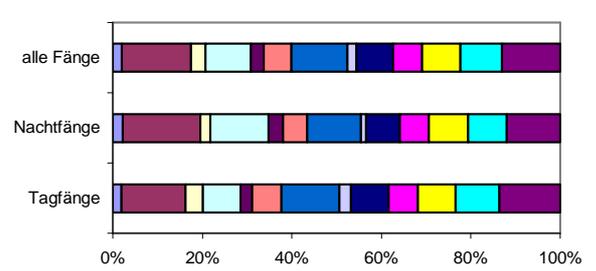
$\chi^2 = 2,481$ 5 FG $p = 0,779$

b) 1997, Gehege A: Männchen



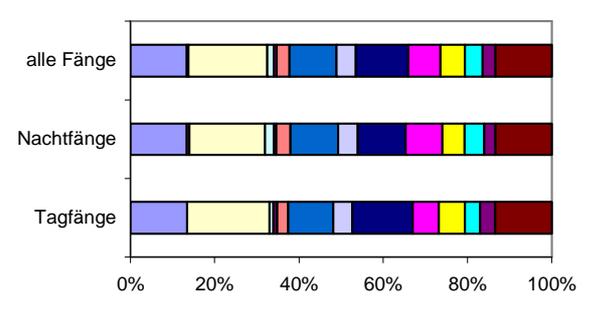
$\chi^2 = 2,178$ 5 FG $p = 0,824$

c) 1997, Gehege B: Weibchen



$\chi^2 = 3,235$ 12 FG $p = 0,994$

d) 1997, Gehege B: Männchen

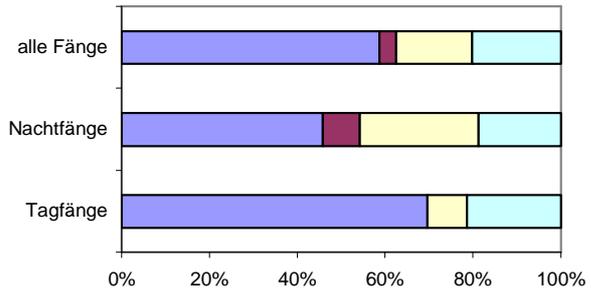


$\chi^2 = 2,310$ 12 FG $p = 0,999$

Abb.32: Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen der tagsüber und nachts gefangenen Individuen in den Gehegen A und B im Jahr 1997

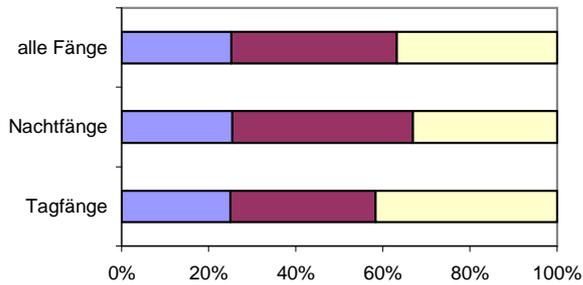
Chi-Quadrat-Werte beziehen sich auf Vergleiche der absoluten Allelhäufigkeiten in den Nacht- und Tagfängen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor (Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst).

a) 1998, Gehege A: Weibchen



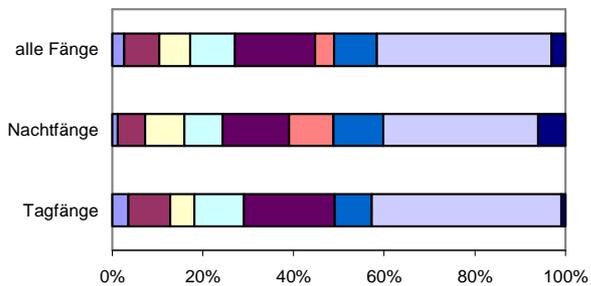
$\chi^2 = 12,179$ 3 FG $p = 0,007^{**}$

b) 1998, Gehege A: Männchen



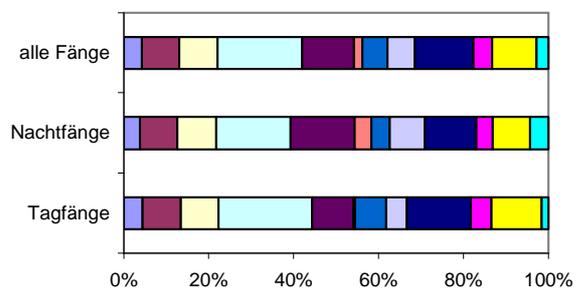
$\chi^2 = 2,090$ 2 FG $p = 0,352$

c) 1998, Gehege B: Weibchen



$\chi^2 = 19,170$ 8 FG $p = 0,014^*$

d) 1998, Gehege B: Männchen



$\chi^2 = 19,121$ 11 FG $p = 0,058^{(*)}$

Abb.33: Vergleich der Allelfrequenzen in den Fängen der tagsüber und nachts gefangenen Individuen in den Gehegen A und B im Jahr 1998

Chi-Quadrat-Werte beziehen sich auf Vergleiche der absoluten Allelhäufigkeiten in den Nacht- und Tagfängen mittels des Tests nach Brandt & Snedecor (Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst).

Tab.38: Allelhäufigkeitsunterschiede in den Tag- und Nachtfängen: Chi-Quadrat-Zerlegung (Sachs, 1992: S. 587 ff.)

a) 1998, Gehege A, Weibchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 12,179$; $p = 0,007$ (Abb.33a)

$$0,86 \times 0,94: \chi^2 = 6,393; p_{\text{corr}} < 0,05^*$$

$$(0,86 + 0,94) \times 1,00: \chi^2 = 5,876; p_{\text{corr}} < 0,05^*$$

$$(0,86 + 0,94 + 1,00) \times 1,13: \chi^2 = 0,115; p_{\text{corr}} > 0,1$$

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 3$; Sachs, 1992: S. 598)

b) 1998, Gehege B, Weibchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 19,170$; $p = 0,014$ (Abb.33c)

$$0,76 \times 0,79: \chi^2 = 0,317; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79) \times 0,86: \chi^2 = 1,877; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86) \times 0,91: \chi^2 = 0,033; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91) \times 0,93: \chi^2 = 0,088; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93) \times 0,98: \chi^2 = 11,805; p_{\text{corr}} < 0,01^{**}$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93 + 0,98) \times 1,02: \chi^2 = 0,340; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93 + 0,98 + 1,02) \times 1,07: \chi^2 = 0,643; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,86 + 0,91 + 0,93 + 0,98 + 1,02 + 1,07) \times 1,13: \chi^2 = 4,178; p_{\text{corr}} > 0,1$$

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 8$; Sachs, 1992: S. 598)

c) 1998, Gehege B, Männchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 19,121$; $p = 0,058$ (Abb.33d)

$$0,76 \times 0,79: \chi^2 = 0,044; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79) \times 0,84: \chi^2 = 0,051; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84) \times 0,86: \chi^2 = 0,484; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86) \times 0,91: \chi^2 = 3,241; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91) \times 0,94: \chi^2 = 6,493; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94) \times 0,98: \chi^2 = 1,902; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98) \times 1,00: \chi^2 = 1,705; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00) \times 1,02: \chi^2 = 0,955; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00 + 1,02) \times 1,05: \chi^2 = 0,272; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00 + 1,02 + 1,05) \times 1,07:$$

$$\chi^2 = 0,920; p_{\text{corr}} > 0,1$$

$$(0,76 + 0,79 + 0,84 + 0,86 + 0,91 + 0,94 + 0,98 + 1,00 + 1,02 + 1,05 + 1,07) \times 1,13:$$

$$\chi^2 = 3,020; p_{\text{corr}} > 0,1$$

Alle Allele mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 11$; Sachs, 1992: S. 598)

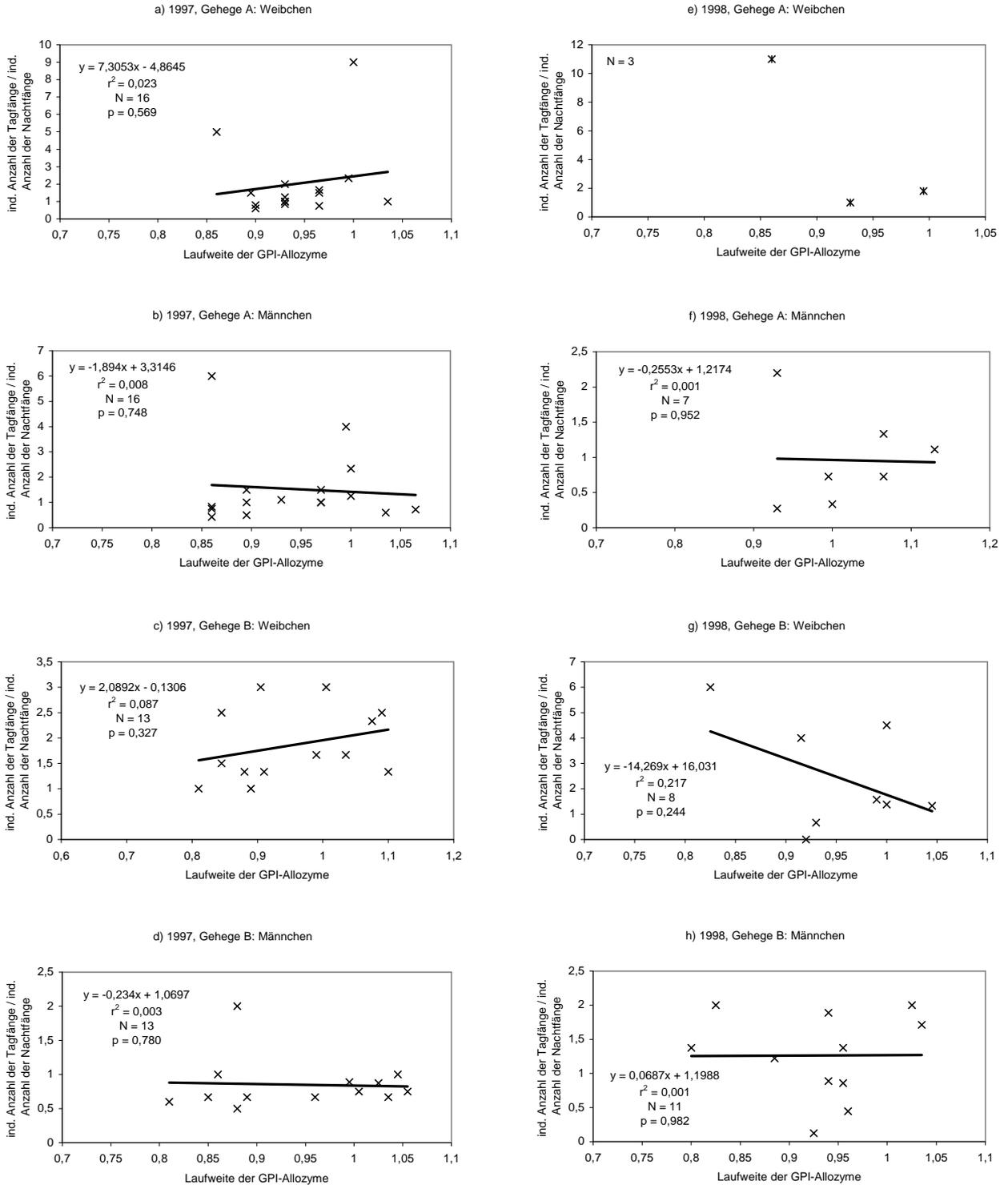


Abb.34: Verhältnis von Tag- und Nachtfängen und die Laufweite der Allozyme im Gel

Aufgetragen ist für jedes Individuum der Quotient "individuelle Anzahl der Tagfänge durch individuelle Anzahl der Nachtfänge". Es sind nur Individuen mit mindestens fünf Fängen berücksichtigt. N nennt die Anzahl der berücksichtigten Individuen. Die Werte werden einer Regressionsanalyse unterzogen. Bei heterozygoten Individuen wird die Laufweite der heterodimeren Bande eingesetzt. Im Gehegebestand A des Jahres 1998 weisen nur drei Weibchen mehr als fünf individuelle Fänge auf. Auf Grund dieser geringen Stichprobe wird auf die Regressionsanalyse verzichtet.

Diurnale Aktivitätsverteilung in den Fängen der autochthonen Population

Für die Individuen der autochthonen Population wird, wie auch für die Individuen der Gehegebestände, im Jahr 1998 eine Zunahme der Tagaktivität zum Ende der Saison beobachtet, besonders deutlich bei den Weibchen: sie werden nach dem 14.06.1998 ausschließlich tagsüber gefangen (Abb.35). Allerdings werden am 16.07. die ersten Jungtiere in den Außenfallen gefangen (vgl. Kap.3.2.4.). Nach diesem Zeitpunkt ist also eine unbekannte Anzahl von Jungtieren in den dargestellten Fangzahlen enthalten. Ob die Jungtiere von *Carabus granulatus* häufiger am Tage oder des Nachts aktiv sind, ist nicht bekannt.

Ein Vergleich der Allelhäufigkeiten ist nicht möglich, da die Tiere nicht individuell markiert waren. Statt dessen werden die Allelhäufigkeiten der Tiere, deren erster Fang an einem Tag und der Tiere, deren erster Fang in einer Nacht erfolgte, verglichen. Es finden sich keine signifikanten Unterschiede (Weibchen: $\chi^2 = 7,717$; 10 FG; $p = 0,656$; Männchen: $\chi^2 = 6,205$; 7 FG, $p = 0,516$).

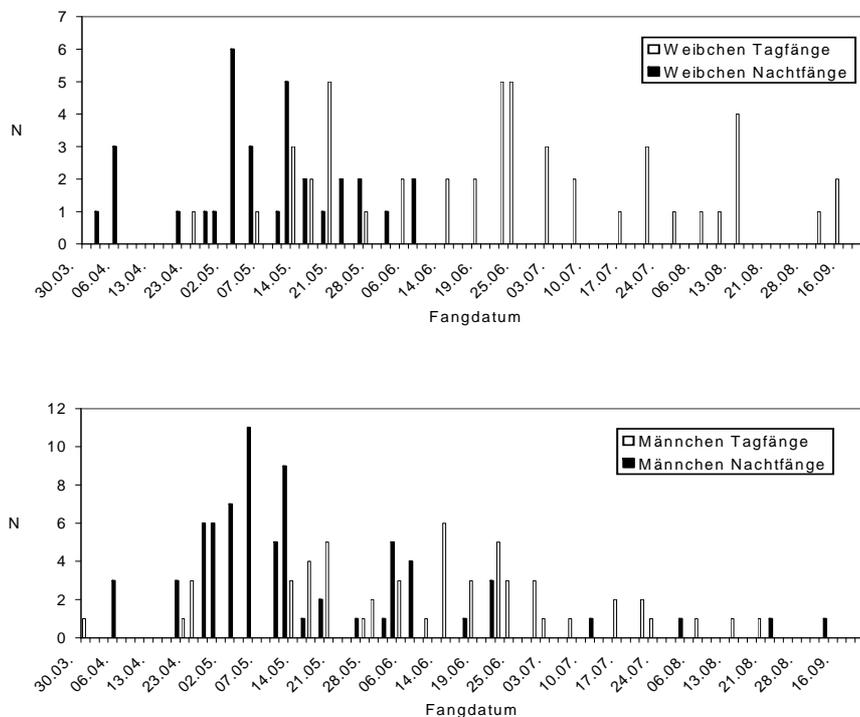


Abb.35: Häufigkeitsverteilung von Tag- und Nachtfängen der autochthonen Population im Untersuchungsgebiet Rieselfelder im Jahr 1998

N umfasst z.T. Jung- und Alttiere: diese können in den Fängen in den Außenfallen nicht sicher unterschieden werden. Erste eindeutige Jungtiere werden am 16.07.1998 gefangen. Die maximale Anzahl der in einer Schlupfsaison (1998) gefangenen Jungtiere beträgt 19 Weibchen und 15 Männchen (vgl. Kap.3.2.4.).

3.2.3.5. Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität

Die Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität wird in beiden Jahren vom Zeitpunkt des Aussetzens an bis Ende Juni untersucht (Tab.39). Spätere Werte werden nicht berücksichtigt, da nach Ende Juni nur noch einzelne Tiere aktiv sind und die Temperatursensitivität im Laufe der Saison abnimmt, wie für *Carabus granulatus* von Drees (1997) gezeigt wurde. Für jedes Fangintervall (d.h. für jeden Tagfang und für jeden Nachtfang) wird eine Durchschnittstemperatur aus stündlich gemessenen Temperaturwerten berechnet (vgl. Kap.2.1.3.). Für meine Auswertungen habe ich aus diesen Grunddaten zunächst für jedes Fangintervall eine Durchschnittstemperatur berechnet, wobei exakt die Stunden berücksichtigt wurden, in denen die Fallen geöffnet waren. Anschließend wurden über die Temperaturwerte Ausgleichsgeraden berechnet, die den durchschnittlichen Temperaturverlauf zeigen. Zusätzlich wurde jeweils eine parallele Gerade im Abstand von plus 2°C und eine weitere im Abstand von minus 2°C eingetragen. Fangintervalle, deren Temperaturwerte außerhalb dieser Geraden liegen, werden als relativ warm bzw. relativ kalt gewertet (Abb.38).

Im folgenden Kapitel werden die Fangzahlen von Weibchen und Männchen bei mehreren Analysen zusammengefasst. Dies erscheint zumindest für den Gehegebestand A des Jahres 1997 und den Gehegebestand B des Jahres 1998 unproblematisch, da sich die Erst- und Letztfangkurven von Weibchen und Männchen nicht unterscheiden (vgl. Kap. 3.2.3.3. und Abb.25). Unterschiede finden sich bei den Letztfängen im Jahr 1997 im Gehegebestand B und im Jahr 1998 im Gehegebestand A (Abb.25). Tab.40 zeigt jedoch, dass sich die Temperaturabhängigkeit nicht entscheidend verändert, wenn Weibchen und Männchen getrennt betrachtet werden. Es erscheint daher legitim, wenn in einigen Untersuchungen Weibchen und Männchen zusammengefasst werden.

Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Vergleich der Gehegebestände A und B

Mittels Regressionsanalyse wird ein möglicher Zusammenhang zwischen der mittleren Temperatur am Tage sowie in der Nacht und der Anzahl der gefangenen Individuen untersucht (die Analyse erfolgt also getrennt für Tag- und Nachtfänge). Die Geschlechter werden getrennt betrachtet, aber auch zusammengefasst (Weibchen und Männchen eines Gehegebestandes). Außerdem werden Weibchen sowie Männchen beider Gehegebestände zusammengefasst (Tab.40; Abb.36 und Abb.37). Da mehrere Test auf den gleichen Datenkörper angewendet werden (hier jeweils drei Tests: $K = 3$), werden die Signifikanzen nach einer Mehrfachtest-Korrektur angegeben (vgl. Kap.2.4.).

Nach der Mehrfachtest-Korrektur regressiert nur im Jahr 1998 und nur bei den Tagfängen die Anzahl der gefangenen Individuen auf die Temperatur (im Jahr 1997 bleiben die bei den Tagfängen auftretenden signifikanten Unterschiede nach der Mehrfachtest-Korrektur nicht erhalten; Tab.40). Die Unterschiede sind sowohl bei Zusammenfassung von Weibchen und Männchen eines Geheges (Gehege A: $p_{\text{corr}} = 0,003$; Gehege B: $p_{\text{corr}} = 0,033$), bei Zusammenfassung von Weibchen bzw. Männchen der beiden Gehegebestände (Weibchen A + B: $p_{\text{corr}} = 0,003$; Männchen A + B: $p_{\text{corr}} = 0,009$) als auch bei der nach Geschlecht und Gehege getrennten Analyse signifikant (siehe p_{corr} in Tab.40; Ausnahme Tagfänge 1998 der Männchen in Gehege B: $p_{\text{corr}} = 0,148$).

Konsistente Verhaltensunterschiede sind nicht erkennbar: während bei den Weibchen die Temperaturabhängigkeit etwas stärker in Gehege B ausgeprägt ist (Tagfänge: B $r^2 = 0,331$; A: $r^2 = 0,268$), ist die Tendenz bei den Männchen entgegengesetzt: die Temperaturabhängigkeit der Männchen im Gehegebestand A ist größer als die der Männchen im Gehegebestand B (Tagfänge: A $r^2 = 0,357$; B: $r^2 = 0,161$; Tab.40).

Verglichen mit Ergebnissen anderer Untersuchungen ist die gemessene Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität relativ schwach ausgeprägt: Für *Carabus auronitens* wurde eine starke Abhängigkeit der bei dieser Art überwiegenderen Nachtaktivität von der Temperatur in der frühen Nacht beobachtet: es wurden Bestimmtheitsmaße von bis zu $r^2 = 0,96$ (Weibchen im ersten Saisonabschnitt im Frühjahr 1990; Althoff, 1994) und $r^2 = 0,83$ (Weibchen im ersten Saisonabschnitt im Frühjahr 1998; Uecker, 1999) gemessen. Drees

(1997) maß bei Untersuchungen an *Carabus granulatus* Werte von $r^2 = 0,77$. In den von mir untersuchten Gehegebeständen scheinen vor allem während der Nacht andere Faktoren als die Temperatur die Laufaktivität und damit die Fangwahrscheinlichkeit maßgeblich beeinflusst zu haben. Möglich wäre auch, dass sich einzelne Individuen bezüglich ihrer Temperatursensitivität unterscheiden. Dies soll im folgenden näher untersucht werden.

Die überraschend schwache Temperaturabhängigkeit findet sich sowohl bei Trennung der Fangzahlen von Weibchen und Männchen als auch bei deren Zusammenfassung (Tab.40). Eine Zusammenfassung der Fangzahlen von Weibchen und Männchen, wie in den folgenden Unterkapiteln vorgenommen, erscheint daher zulässig.

Tab.39: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Fangzahlen

1997, Tagfänge							1997, Nachtfänge						
Fangdatum	Fangtag-Nummer	mittlere Temperatur	Weibchen Gehege A	Weibchen Gehege B	Männchen Gehege A	Männchen Gehege B	Fangdatum	Fangtag-Nummer	mittlere Temperatur	Weibchen Gehege A	Weibchen Gehege B	Männchen Gehege A	Männchen Gehege B
25.04.1997	3	11,01	5	3	4	3	26.04.1997	4	8,55	10	6	10	7
30.04.1997	5	12,43	0	0	1	0	02.05.1997	7	7,71	3	3	5	6
01.05.1997	6	13,73	1	1	3	3	08.05.1997	8	4,29	2	5	9	8
08.05.1997	9	10,38	1	0	0	1	12.05.1997	10	11,89	10	10	16	14
12.05.1997	11	16,10	5	0	5	1	17.05.1997	13	17,72	5	3	8	7
16.05.1997	12	22,98	9	13	13	16	18.05.1997	15	15,68	8	4	5	7
17.05.1997	14	24,98	9	8	10	7	21.05.1997	16	11,50	4	2	7	2
21.05.1997	17	14,94	2	0	4	1	24.05.1997	19	6,49	1	0	1	1
23.05.1997	18	13,00	5	5	6	0	29.05.1997	20	7,47	2	5	8	6
29.05.1997	21	14,87	5	6	8	1	03.06.1997	23	9,36	0	0	2	0
02.06.1997	22	19,78	4	4	5	2	06.06.1997	24	16,48	5	4	3	5
06.06.1997	25	25,86	5	1	5	0	09.06.1997	26	14,11	0	1	5	3
09.06.1997	27	20,77	2	1	2	0	13.06.1997	29	14,72	3	2	1	2
12.06.1997	28	20,81	3	4	4	1	17.06.1997	30	9,24	3	0	3	2
17.06.1997	31	18,12	3	5	2	0	20.06.1997	32	13,97	2	0	1	4
27.06.1997	33	17,72	4	7	5	7							

1998, Tagfänge							1998, Nachtfänge						
Fangdatum	Fangtag-Nummer	mittlere Temperatur	Weibchen Gehege A	Weibchen Gehege B	Männchen Gehege A	Männchen Gehege B	Fangdatum	Fangtag-Nummer	mittlere Temperatur	Weibchen Gehege A	Weibchen Gehege B	Männchen Gehege A	Männchen Gehege B
30.03.1998	6	19,21	0	0	0	0	31.03.1998	7	14,02	2	2	2	1
02.04.1998	8	12,15	0	0	0	0	03.04.1998	9	10,82	2	2	4	4
06.04.1998	10	11,68	1	0	0	0	07.04.1998	11	7,91	2	0	1	1
09.04.1998	12	9,98	0	0	1	0	10.04.1998	13	7,43	0	0	1	3
13.04.1998	15	5,30	0	0	0	0	13.04.1998	14	2,79	0	0	0	0
20.04.1998	17	11,08	0	0	0	0	20.04.1998	16	8,29	0	2	0	4
23.04.1998	18	19,22	5	1	4	2	24.04.1998	19	12,52	4	6	6	8
28.04.1998	21	11,00	0	0	0	1	28.04.1998	20	9,38	2	1	5	7
02.05.1998	23	13,82	0	0	0	0	02.05.1998	22	11,95	4	4	8	9
05.05.1998	25	10,46	0	0	3	0	05.05.1998	24	6,97	0	1	1	2
07.05.1998	26	14,26	0	0	0	0	08.05.1998	27	12,43	4	3	3	7
12.05.1998	29	26,39	3	2	5	0	12.05.1998	28	16,91	1	3	5	8
14.05.1998	31	19,56	0	0	2	3	14.04.1998	30	12,56	0	1	2	0
19.05.1998	33	19,78	1	2	2	3	19.05.1998	32	12,62	0	1	2	2
21.05.1998	35	12,56	0	0	0	0	21.05.1998	34	10,80	0	1	3	3
26.05.1998	37	14,15	0	0	3	1	26.05.1998	36	11,92	1	3	5	3
28.05.1998	38	18,11	1	3	3	3	29.05.1998	39	14,79	0	1	3	5
03.06.1998	41	19,28	1	3	3	4	01.06.1998	40	14,06	1	1	4	6
09.06.1998	44	17,71	0	1	0	3	06.06.1998	42	13,81	1	2	3	4
14.06.1998	46	15,36	1	1	3	4	09.06.1998	43	16,08	0	1	1	0
17.06.1998	49	14,75	1	1	2	4	12.06.1998	45	12,43	0	0	0	2
22.06.1998	52	18,69	1	1	4	6	15.06.1998	47	12,85	0	0	2	0
24.06.1998	53	18,53	0	0	1	6	17.06.1998	48	12,27	0	1	1	2
30.06.1998	56	15,03	0	2	1	7	19.06.1998	50	13,93	0	1	0	2
							22.06.1998	51	18,94	0	0	0	0
							25.06.1998	54	16,55	0	0	1	1
							30.06.1998	55	13,68	0	0	1	3

Tab.40: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalysen

Die Regressionsanalysen erfolgen für die zusammengefassten Fangzahlen der Geschlechter (w + m), für die zusammengefassten Fangzahlen aus beiden Gehegen (A + B) als auch für die nicht zusammengefassten Fangzahlen (Weibchen und Männchen sowie beide Gehege werden getrennt betrachtet). Angegeben sind die Geradengleichung und das Bestimmtheitsmaß (r^2) der linearen Regression. Die Prüfung der Regressionskoeffizienten auf Abweichungen von Null erfolgt im zweiseitigen Test (vgl. Sachs 1992, S. 540). Da mehrere Test auf den gleichen Datenkörper angewendet werden (hier jeweils $K = 3$ Tests), wird auch die Irrtumswahrscheinlichkeit nach Mehrfachtest-Korrektur angegeben (p_{corr}).

berücksichtigte Daten								
Jahr	Tag-/Nachtfänge	Gehege	Geschl.	Geradengleichung	r^2	p	p_{corr}	Abbildung
1997	Tagfänge	A	w + m	$y = 0,659x - 2,6772$	0,307	0,026 *	0,076 (*)	Abb.36b
1997	Tagfänge	B	w + m	$y = 0,602x - 3,906$	0,148	0,157		Abb.36d
1997	Tagfänge	A	w	$y = 0,301x - 1,2754$	0,321	0,022 *	0,065 (*)	
1997	Tagfänge	B	w	$y = 0,334x - 2,1682$	0,194	0,087 (*)	0,239	
1997	Tagfänge	A + B	w	$y = 0,635x - 3,4436$	0,272	0,038 *	0,110	
1997	Tagfänge	A	m	$y = 0,358x - 1,4018$	0,274	0,037 *	0,107	
1997	Tagfänge	B	m	$y = 0,318x - 2,8291$	0,134	0,163		
1997	Tagfänge	A + B	m	$y = 0,676x - 4,2309$	0,216	0,070 (*)	0,196	
1997	Nachtfänge	A	w + m	$y = 0,023x + 8,6143$	0,001	0,962		Abb.36a
1997	Nachtfänge	B	w + m	$y = -0,064x + 9,2311$	0,002	0,881		Abb.36c
1997	Nachtfänge	A	w	$y = 0,199x + 1,6252$	0,062	0,370		
1997	Nachtfänge	B	w	$y = -0,031x + 3,346$	0,002	0,875		
1997	Nachtfänge	A + B	w	$y = 0,168x + 4,9713$	0,015	0,669		
1997	Nachtfänge	A	m	$y = -0,141x + 7,194$	0,019	0,626		
1997	Nachtfänge	B	m	$y = 0,039x + 4,4947$	0,002	0,875		
1997	Nachtfänge	A + B	m	$y = -0,103x + 11,69$	0,003	0,844		
1998	Tagfänge	A	w + m	$y = 0,339x - 2,9429$	0,386	0,001 **	0,003 **	Abb.37f
1998	Tagfänge	B	w + m	$y = 0,330x - 2,3919$	0,260	0,011 *	0,033 *	Abb.37h
1998	Tagfänge	A	w	$y = 0,135x - 1,441$	0,268	0,010 *	0,030 *	
1998	Tagfänge	B	w	$y = 0,128x - 1,2491$	0,331	0,003 **	0,009 **	
1998	Tagfänge	A + B	w	$y = 0,262x - 2,690$	0,416	0,001 **	0,003 **	
1998	Tagfänge	A	m	$y = 0,214x - 1,7435$	0,357	0,002 **	0,006 **	
1998	Tagfänge	B	m	$y = 0,202x - 1,1429$	0,161	0,052 (*)	0,148	
1998	Tagfänge	A + B	m	$y = 0,4165x - 2,8864$	0,343	0,003 **	0,009 **	
1998	Nachtfänge	A	w + m	$y = 0,240x + 0,8305$	0,054	0,274		Abb.37e
1998	Nachtfänge	B	w + m	$y = 0,086x + 3,5442$	0,006	0,707		Abb.37g
1998	Nachtfänge	A	w	$y = -0,012x + 1,032$	0,001	0,881		
1998	Nachtfänge	B	w	$y = 0,044x + 0,8324$	0,011	0,601		
1998	Nachtfänge	A + B	w	$y = 0,032x + 1,8644$	0,002	0,832		
1998	Nachtfänge	A	m	$y = 0,074x + 1,4757$	0,015	0,549		
1998	Nachtfänge	B	m	$y = 0,042x + 2,7118$	0,003	0,794		
1998	Nachtfänge	A + B	m	$y = 0,0115x + 4,1875$	0,008	0,667		

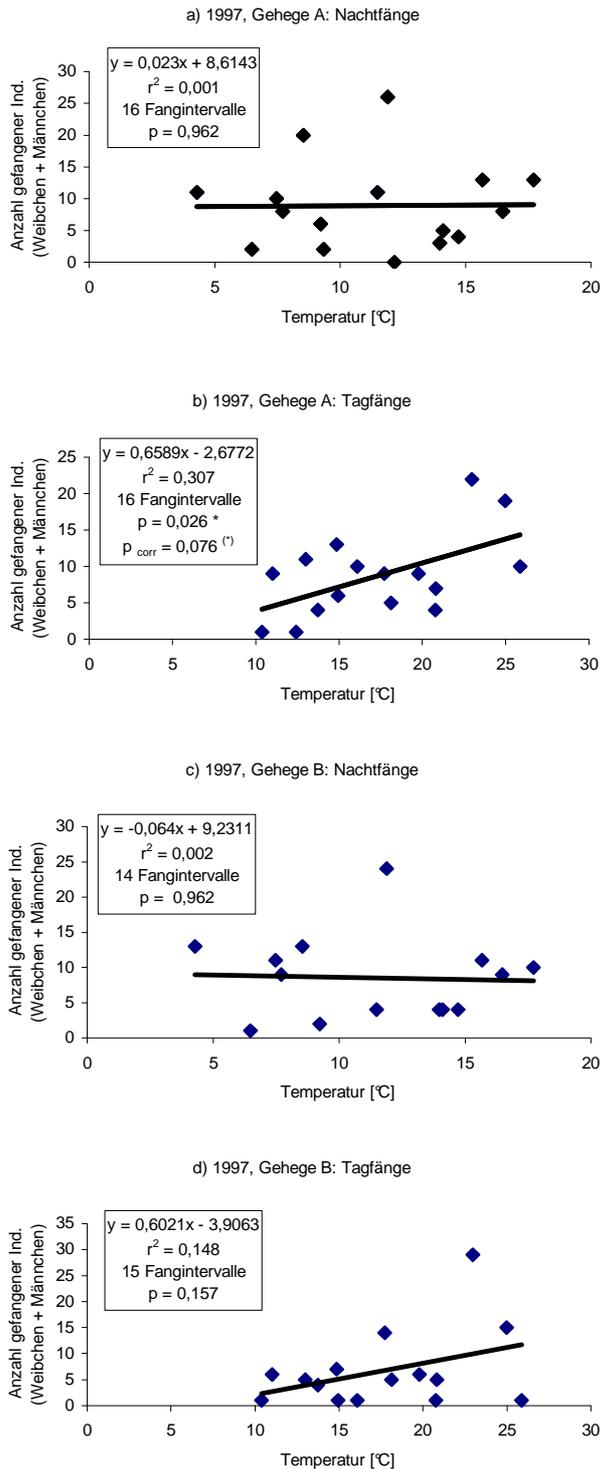


Abb.36: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalyse der Fangzahlen der Gehegebestände A und B im Jahr 1997

Die Anzahl der berücksichtigten Fangintervalle sind den einzelnen Abbildungen zu entnehmen. Berücksichtigt werden Fänge bis Ende Juni (vgl. Kap.3.2.3.5). Die x-Achse gibt die Durchschnittstemperatur im jeweiligen Fangintervall berechnet aus stündlich ermittelten Temperaturwerten. Die y-Achse nennt die Anzahl der gefangenen Individuen (Weibchen + Männchen). Die Gesamtzahl der auf der Fläche vorhandenen Individuen gibt Tab.21. Die Prüfung der Regressionskoeffizienten auf Abweichungen von Null erfolgt im zweiseitigen Test (vgl. Sachs 1992, S. 540).

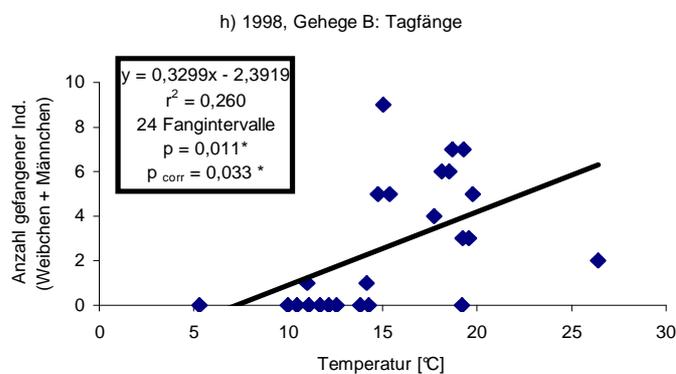
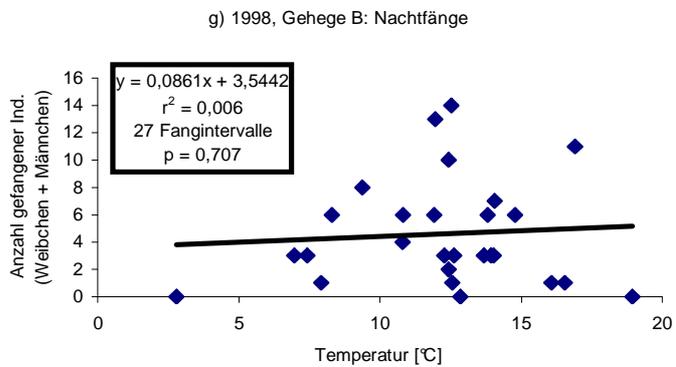
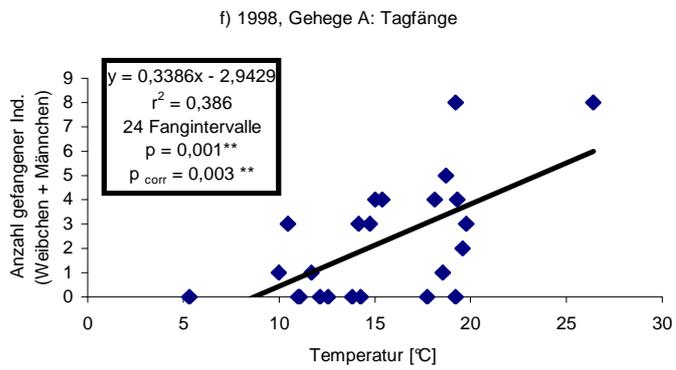
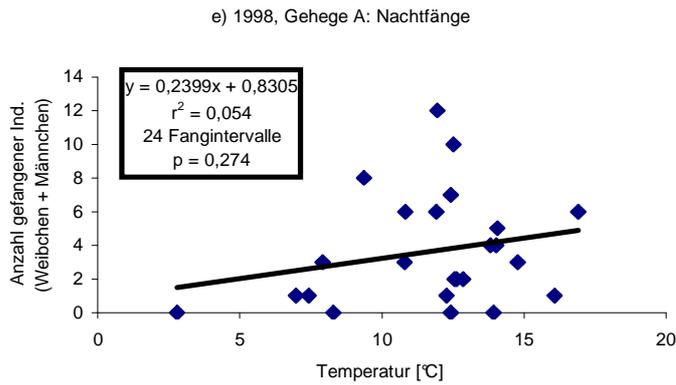


Abb.37: Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität: Regressionsanalyse der Fangzahlen der Gehegebestände A und B im Jahr 1998; Legende vgl. Abb.36a-d

Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität der homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A

Watt (1983) wies für Weißlingsarten der Gattung *Colias* einen Vorteil von Gpi-Heterozygoten bezüglich der Temperaturabhängigkeit des Flugverhaltens nach: die für die GPI-Allozyme 3 und 4 heteromorphen Tiere sind in der Lage, bereits bei relativ niedrigen Temperaturen zu fliegen. Diesen Befunden folgend, soll für *Carabus granulatus* untersucht werden, ob ein entsprechender Unterschied in der Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität zwischen homo- und heterozygoten Tieren vorliegt.

Es werden relativ warme, relativ kalte und Fangintervalle (Tage bzw. Nächte) mit durchschnittlicher Temperatur unterschieden. Als relativ warm bzw. relativ kalt gelten Fangintervalle, deren Durchschnittstemperatur um mehr als 2°C nach oben bzw. unten von der Regressionsgeraden abweicht. Die Regressionsgerade wird aus den im Laufe der Frühjahrssaison ansteigenden mittleren Tages- bzw. Nachttemperaturen berechnet (vgl. Abb.38). Durch dieses Vorgehen ist die Berücksichtigung der Zunahme der durchschnittlichen Temperaturen im Jahresverlauf gewährleistet. Drei Gruppen von Fangintervallen (Tage bzw. Nächte) sind also zu unterscheiden:

- 1.) "Relativ warme" Fangintervalle mit einer mittleren Temperatur, die 2°C oder mehr über der Ausgleichsgeraden liegt.
- 2.) "Relativ kalte" Fangintervalle mit einer mittleren Temperatur, die 2°C oder tiefer unter der Ausgleichsgeraden liegt.
- 3.) Fangintervalle mit "durchschnittlicher Temperatur", deren mittlere Temperatur weniger als $\pm 2^\circ\text{C}$ (nach unten oder oben) von der Ausgleichsgeraden abweicht.

Es wird analysiert, ob die Temperaturabhängigkeit der Fangwahrscheinlichkeit Rückschlüsse auf Unterschiede der homo- und heterozygoten Individuen hinsichtlich ihres Temperaturoptimums, ihrer Temperaturtoleranz und/oder ihres Aktivitätsniveaus zulassen. Abb.39 stellt modellhaft einige mögliche Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit der homo- und heterozygoten Tiere dar, die eine Unterscheidung zwischen den genannten Möglichkeiten (Unterschiede im Temperaturoptimum, in der Temperaturtoleranz oder im Aktivitätsniveau) erlauben würden. Nach den Versuchen von Watt (1983) ist zu erwarten, dass am Gpi-Locus Heterozygote eine größere Temperaturtoleranz aufweisen. Um testbare Fangzahlen zu erhalten, müssen die Fänge von Weibchen und Männchen zusammengefasst werden.

Die beobachteten Fangzahlen homo- und heterozygoter Tiere werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstests mit den sich aus den Individuenanteilen in Gehege A ergebenden Erwartungen verglichen (Tab.41). Bei der Berechnung der erwarteten Fangzahlen werden Tiere, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen wurden, nicht berücksichtigt. Im Jahr 1997 lassen nur die Fangwahrscheinlichkeiten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur einen Unterschied zwischen Homo- und Heterozygoten erkennen (schwache Signifikanz): überraschenderweise ist die Fangwahrscheinlichkeit der Homozygoten größer als die der Heterozygoten. - Deutlichere Unterschiede treten im Jahr 1998 auf: die relative Fangrate der Heterozygoten ist in allen signifikanten Fällen größer als die der Homozygoten. Dabei unterscheidet sich die Fangwahrscheinlichkeit der Homo- und Heterozygoten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur schwach signifikant und in Nächten mit durchschnittlicher Temperatur gut signifikant. Die Fangwahrscheinlichkeiten an relativ warmen sowie an relativ kalten Tagen sind gut signifikant bzw. schwach signifikant (gleichgerichtet) unterschiedlich.

Nach dem in Abb.39 dargestellten Modell haben demnach 1997 und 1998 Homo- und Heterozygote am Tage ein unterschiedliches Aktivitätsniveau; 1997 sind die Homozygoten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur etwas stärker aktiv; 1998 sind dagegen die Heterozygoten stärker aktiv, und zwar während des Tages unter allen untersuchten Temperaturbedingungen und in der Nacht nur bei durchschnittlicher Temperatur.

Damit liegen Hinweise auf Unterschiede in der Temperaturtoleranz von Homo- und Heterozygoten vor, wie von Watt (1983) für die Gattung *Colias* gefunden, nicht vor (vgl. auch Kap.3.2.3.2., Kap.3.2.3.4.). Die Unterschiede scheinen vielmehr durch variierende Unterschiede im Aktivitätsniveau der Homo- und Heterozygoten bedingt zu sein. Auf

varierende Unterschiede im Aktivitätsniveau homo- und heterozygoter Tiere weisen auch der Vergleich der relativen Fangraten (Kap.3.2.3.2.) sowie der Vergleich der Länge der individuellen Saison (Kap.3.2.3.3.). Warum 1997 die Homozygoten etwas stärker aktiv sind (an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur), 1998 aber die Heterozygoten (während des Tages unter allen untersuchten Temperaturbedingungen, in der Nacht bei durchschnittlicher Temperatur), bleibt unklar. Es ist unwahrscheinlich, dass unterschiedliche Allelhäufigkeiten bei Homo- und Heterozygoten Unterschiede im Aktivitätsniveau bedingen: Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere finden sich nur bei den Männchen im Jahre 1997 ($\chi^2 = 8,180$; $p = 0,042$; vgl. Kap.3.2.3.2.). Andererseits ist nicht auszuschließen, dass Unterschiede in den Temperaturschwankungen in den Jahren 1997 und 1998 einen Einfluss auf das Aktivitätsverhalten hatten. Im Jahr 1997 (1998) liegen 19% (24%) der Tagfänge im Temperaturbereich relativ warm, 38% (44%) im Bereich mittlerer Temperatur und 44% (32%) sind relativ kalt (zur Definition der Temperaturbereiche vgl. oben; die Prozentwerte errechnen sich aus den Angaben in Abb.38). Bezüglich der Nachtfänge liegen deutlichere Unterschiede vor: Die Werte lauten für das Jahr 1997 (1998): 19% (19%) relativ warm, 50% (70%) mit durchschnittlicher Temperatur und 31% (11%) relativ kalt. Im Jahr 1997 sind die Fallen also in deutlich mehr Nächten mit relativ kalten Temperaturen geöffnet als im Jahr 1998. Während die Temperaturunterschiede stärker in den Nachtfängen ausgebildet sind, finden sich Unterschiede im Aktivitätsverhalten jedoch häufiger in den Tagfängen (Tab.41). Eine abschließende Erklärung für das unterschiedliche Aktivitätsverhalten der homo- und heterozygoten Tiere der Jahre 1997 und 1998 liefern diese Unterschiede in den Temperaturschwankungen nicht.

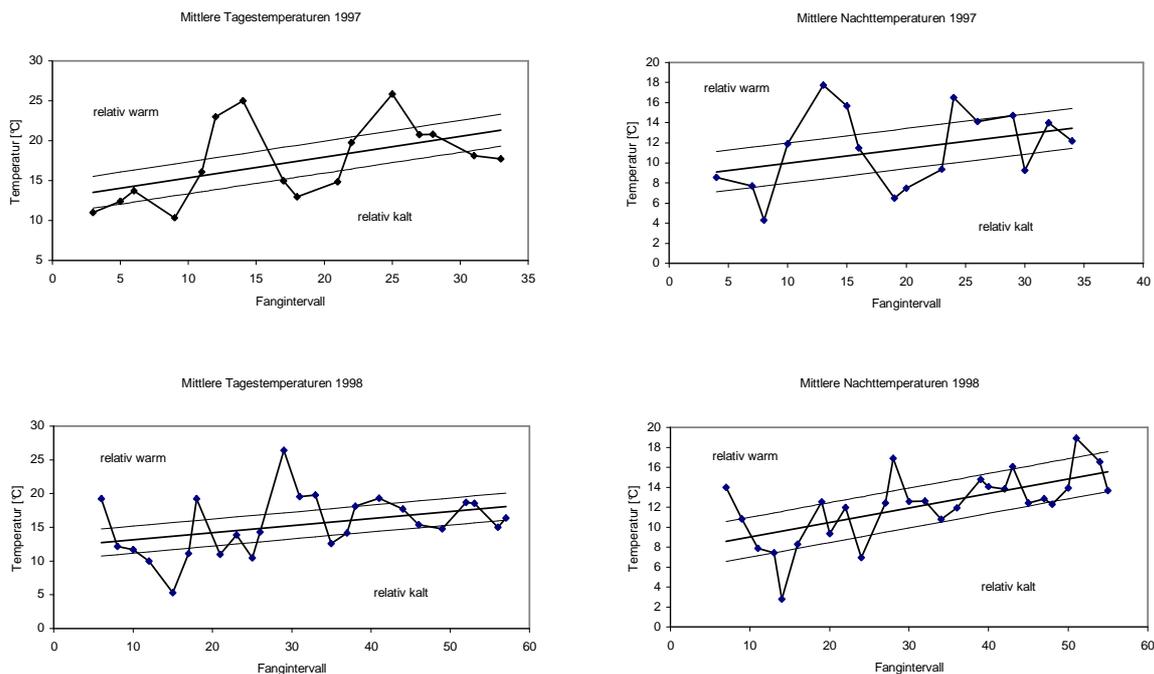
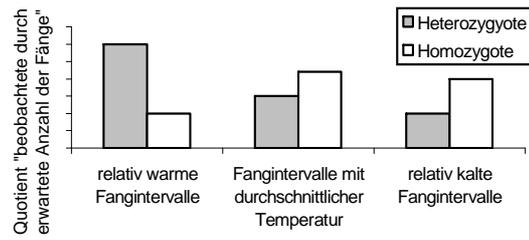


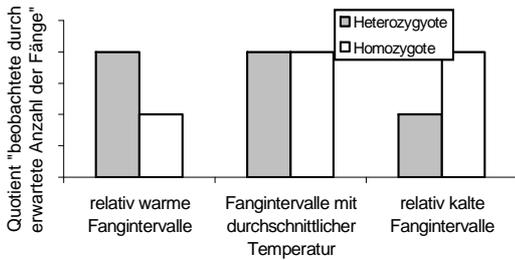
Abb.38: Ermittlung von relativ warmen und relativ kalten Fangintervallen im Jahr 1997 und 1998 im Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Die für die Fangintervalle angegebenen Temperaturen sind Durchschnittstemperaturen, die aus stündlichen Einzelmessungen ermittelt werden. Für die Temperaturwerte werden Ausgleichsgeraden berechnet, die den durchschnittlichen Temperaturverlauf zeigen. Zusätzlich sind jeweils zwei parallele Geraden im Abstand von plus 2°C und minus 2°C von der Ausgleichsgeraden eingetragen. Fangintervalle, deren Temperaturwerte außerhalb dieser Geraden liegen, werden als relativ warm bzw. relativ kalt gewertet.

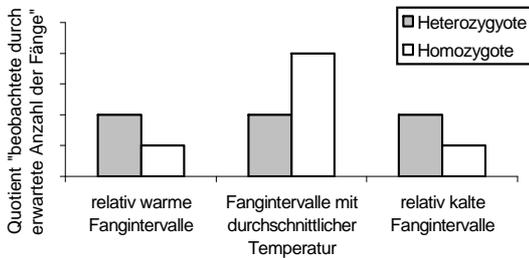


Interpretation

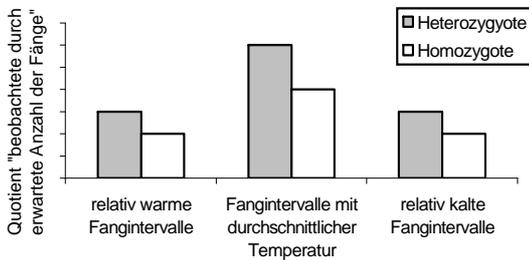
a) unterschiedliche Temperaturoptima



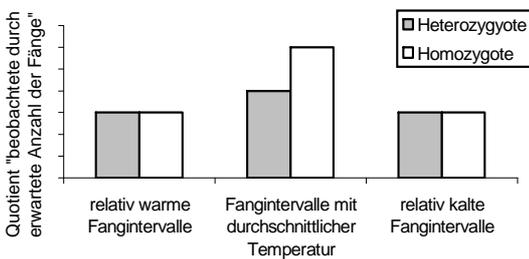
b) unterschiedliche Temperaturoptima



c) unterschiedliche Temperaturtoleranz



d) Unterschiede im Aktivitätsniveau



e) Unterschiede im Aktivitätsniveau

Abb.39: Modellhafte Darstellung möglicher Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit homo- und heterozygoter Tiere in relativ warmen, relativ kalten und in Fangintervallen (Tage bzw. Nächte) mit durchschnittlicher Temperatur

Dargestellt sind fünf mögliche Fälle, die eine eindeutige Interpretation zulassen. In den Fällen a, b und c die Summe der Säulenhöhen bei Homo- und Heterozygoten gleich. Im Fall d ist die Summe der Säulenhöhe bei Heterozygoten größer als die Summe der Säulenhöhe der Homozygoten, im Fall e ist die Summe der Säulenhöhe der Homozygoten größer. Jeweils rechts ist die zulässige Interpretation angegeben.

Tab.41: Vergleich der beobachteten und erwarteten Fangzahlen homo- und heterozygoter Tiere (Weibchen und Männchen zusammengefasst) in Fangintervallen, die sich bezüglich der mittleren Temperatur unterscheiden; Gehegebestand A in den Jahren 1997 und 1998

Angegeben ist die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl von homo- und heterozygoten Tieren in den einzelnen Fangintervallen. Die erwartete Anzahl errechnet sich aus den Häufigkeiten der homo- und heterozygoten Individuen im Gehegebestand A. Zur Definition von relativ warmen, relativ kalten und von Fangintervallen mit durchschnittlicher Temperatur vgl. Erläuterungen im Text und Abb.38. Beobachtung und Erwartung werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit * p < 0,05; (*) p < 0,1.

Jahr	Gehege	Fangintervall	mittlere Temperatur		Homozygote	Heterozygote	χ ² -Anpassungstest	
							χ ²	p
1997	A	Tagfänge	relativ warme Tage	B	14	37	0,056	0,813
				E	13,26	37,74		
			relativ kalte Tage	B	13	41	0,104	0,747
				E	14,04	39,96		
			Tage mit durchschnittlicher Temperatur	B	14	21	3,565	0,059 (*)
				E	9,1	25,9		
	A	Nachtfänge	relativ warme Nächte	B	7	27	0,518	0,472
				E	8,84	25,16		
			relativ kalte Nächte	B	7	24	0,188	0,664
				E	8,06	22,94		
			Nächte mit durchschnittlicher Temperatur	B	20	57	0,001	0,996
				E	20,02	56,98		
1998	A	Tagfänge	relativ warme Tage	B	8	18	3,846	0,049 *
				E	13	13		
			relativ kalte Tage	B	4	11	3,267	0,071 (*)
				E	7,5	7,5		
			Tage mit durchschnittlicher Temperatur	B	5	13	3,556	0,059 (*)
				E	9	9		
	A	Nachtfänge	relativ warme Nächte	B	6	8	0,286	0,593
				E	7	7		
			relativ kalte Nächte	B	1	2	n.t.	
				E	1,5	1,5		
			Nächte mit durchschnittlicher Temperatur	B	27	44	4,07	0,044 *
				E	35,5	35,5		

Allelausstattung der Individuen und die Temperaturabhängigkeit der individuellen Laufaktivität

Ziel der Analyse ist es, mögliche Unterschiede bezüglich des Temperaturoptimums bzw. der Temperaturtoleranz bei den Trägern bestimmter Allele zu ermitteln. Die Fänge von Weibchen und Männchen werden zusammengefasst (vgl. Anmerkungen oben in diesem Kapitel).

Es werden zwei Hypothesen untersucht:

- (1.) Wenn die Allele das Temperaturoptimum beeinflussen, sollten Unterschiede der Allelhäufigkeiten besonders deutlich werden in Fängen bei relativ hoher im Vergleich zu Fängen bei relativ niedriger Temperatur (Vergleiche der Allelhäufigkeiten mittels Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor; Tab.42).
- (2.) Wenn dagegen bestimmte Allele den Trägern allgemein eine größere Umwelttoleranz verleihen, sollten diese Allele sowohl in den Fängen bei relativ niedriger als auch in den Fängen bei relativ hoher Temperatur relativ häufig sein. In Fängen bei durchschnittlicher Temperatur sollten diese Allele relativ seltener sein, weil jetzt auch die Träger der anderen Allele relativ stark aktiv sind und häufiger gefangen werden. Für eine statistische Überprüfung dieser Hypothese werden die Allelhäufigkeiten in den Fängen an Tagen sowie in Nächten mit extremer (relativ hoher oder relativ niedriger) Temperatur zusammengefasst und gegen die Allelhäufigkeiten in den Fängen an Tagen sowie in Nächten mit durchschnittlicher Temperatur mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor getestet (Tab.42).

In keinem Fall finden sich signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede: ein unterschiedliches Temperaturoptimum oder eine unterschiedliche Temperaturtoleranz der Träger bestimmter Allele kann nicht nachgewiesen werden.

Laufweite der Allozyme im Gel und Temperaturabhängigkeit der individuellen Laufaktivität

In diesem Unterkapitel werden mögliche Zusammenhänge zwischen der Laufweite der Allozyme und der Laufaktivität der Tiere bei extremen Temperaturen untersucht. Die Überlegungen folgen dem Ansatz Riddochs, nach dem ein Zusammenhang zwischen der Laufweite der GPI-Allozyme im Elektrophoresegel und der Anpassung an extreme Umweltbedingungen bestehen kann. Es wird für jeden Tagfang die maximale Temperatur und für jeden Nachtfang die minimale Temperatur zu Grunde gelegt. Erwartet wird, dass in Fangintervallen mit extremer Temperatur die Allelhäufigkeiten zugunsten der relativ weit laufenden GPI-Varianten verschoben sind (Weibchen und Männchen werden zusammengefasst). Daher wird - dem Ansatz Riddochs folgend - nicht die durchschnittliche Temperatur eines Fangintervalls, sondern die maximale bzw. minimale Temperatur zu Grunde gelegt. Nach Riddochs Analysen treten Unterschiede zwischen den Trägern bestimmter Allozyme vor allem bei extremen Umweltbedingungen auf.

Die Ergebnisse in Abb.40 zeigen keinen Zusammenhang zwischen den individuellen GPI-Laufweiten und der maximalen bzw. minimalen Temperatur im Fangintervall. Tiere mit relativ weit laufenden GPI-Varianten werden weder verstärkt bei relativ hohen Temperaturen am Tage noch verstärkt bei relativ niedrigen Temperaturen in der Nacht gefangen.

Tab.42: Vergleich der absoluten Allelhäufigkeiten der gefangenen Tiere in Fangintervallen, die sich bezüglich der mittleren Temperatur unterscheiden; Gehegebestände A und B in den Jahren 1997 und 1998

Die Allelhäufigkeiten der in den entsprechenden Fangintervallen gefangenen Tiere werden mittels des Tests nach Brandt & Snedecor verglichen (Allelhäufigkeitsklassen mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst). Weitere Erläuterungen vgl. Tab.41.

Jahr	Gehege	Fangintervall	Vergleich der Allelhäufigkeiten in Fangintervallen mit folgenden Temperaturen	χ^2	p	
1997	A	Tagfänge	relativ warme gegen relativ kalte Tage	4,216	0,519	
			Tage mit ober- und Tage mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Tage mit durchschnittlicher Temp.	3,422	0,635	
	A	Nachtfänge	relativ warme gegen relativ kalte Nächte	3,302	0,654	
			Nächte mit ober- und Nächte mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Nächte mit durchschnittlicher Temp.	1,375	0,927	
	B	Tagfänge	relativ warme gegen relativ kalte Tage	11,400	0,784	
			Tage mit ober- und Tage mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Tage mit durchschnittlicher Temp.	11,570	0,773	
	B	Nachtfänge	relativ warme gegen relativ kalte Nächte	11,921	0,749	
			Nächte mit ober- und Nächte mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Nächte mit durchschnittlicher Temp.	11,066	0,805	
	1998	A	Tagfänge	relativ warme gegen relativ kalte Tage	0,275	0,872
				Tage mit ober- und Tage mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Tage mit durchschnittlicher Temp.	0,721	0,697
		A	Nachtfänge	relativ warme gegen relativ kalte Nächte	7,535	0,674
				Nächte mit ober- Nächten und unterdurchschnittlicher Temp. gegen Nächte mit durchschnittlicher Temp.	15,604	0,112
B		Tagfänge	relativ warme gegen relativ kalte Tage	n.t.		
			Tage mit ober- und Tage mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Tage mit durchschnittlicher Temp.	2,388	0,469	
B		Nachtfänge	relativ warme gegen relativ kalte Nächte	9,469	0,662	
			Nächte mit ober- und Nächte mit unterdurchschnittlicher Temp. gegen Nächte mit durchschnittlicher Temp.	12,635	0,396	

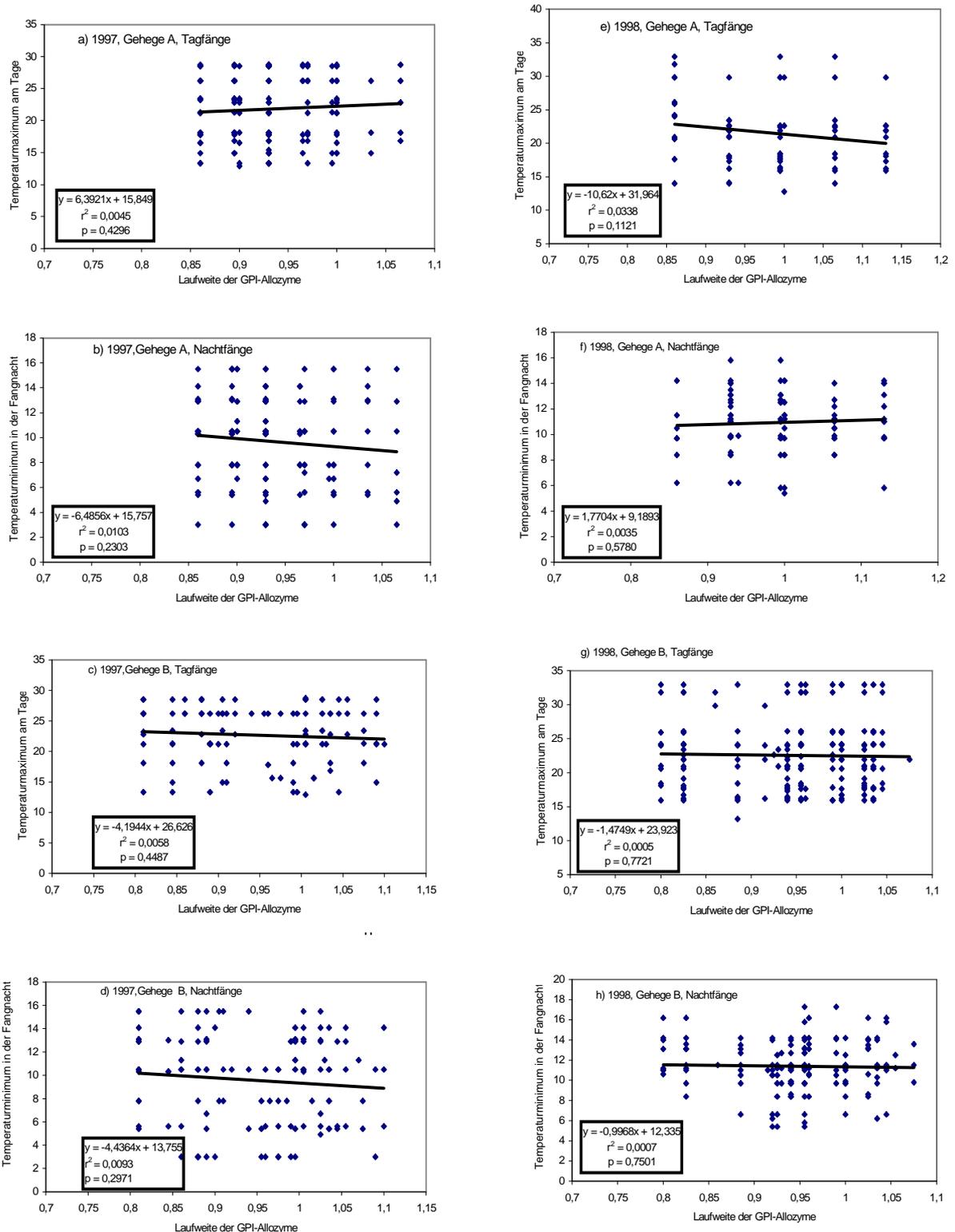


Abb.40: Zusammenhang zwischen der Temperatur in den Fangintervallen und der individuellen GPI-Laufweite (Weibchen und Männchen zusammengefasst)

Jeder Punkt im Diagramm ist der Fang eines Weibchens oder Männchens mit seiner spezifischen Allozymausstattung. Bei heterozygoten Individuen ist die Laufweite der heterodimeren Bande berücksichtigt. Die eingezeichnete Gerade stellt die Regressionsgerade dar. Das Kästchen gibt die Parameter der Regression.

3.2.3.6. Körpergewichte

Auf Grund der relativ geringen Individuenzahlen müssen für eine Gewichtsstatistik mehrere Fangintervalle der Fangsaison 1998 zusammengefasst werden: die Saison wird in vier Abschnitte unterteilt (Tab.43). Für diese Zeitabschnitte werden Mittelgewichte berechnet: bei der Berechnung des „Mittelgewichtes I“ werden die Gewichte aller individuellen Fänge berücksichtigt, bei der Berechnung des „Mittelgewichtes II“ wird für jedes Tier, das im entsprechenden Zeitabschnitt mehrmals gefangen wurde, zunächst ein individuelles Mittelgewicht berechnet, das dann in die Berechnungen des "Mittelgewichtes II" eingeht. Es werden ausschließlich Alttiere berücksichtigt.

Körpergewichte der Tiere der Gehegebestände A und B

Im Vergleich der Gehegebestände A und B werden in keinem Zeitabschnitt, weder bei den Weibchen noch bei den Männchen, signifikante Unterschiede des durchschnittlichen Gewichtes beobachtet. Das gilt sowohl für die "Mittelgewichte I" als für die „Mittelgewichte II“ (Tab.44). Die "Mittelgewichte I" nehmen nach dem Aussetzen der Tiere zunächst stark zu, bei den Weibchen um 79 (Gehegebestand A) bzw. 96mg (Gehegebestand B), bei den Männchen um 22 (Gehegebestand A) bzw. 41mg (Gehegebestand B). Ein im Vergleich zu den Männchen überproportional starke Gewichtsentwicklung der Weibchen im Laufe der Saison, die mit der Eiproduktion korrelieren könnte, wird weder bei den Individuen der Gehegebestände noch bei den in den Außenrandfallen gefangenen Tiere deutlich (Tab.43 und Tab.48). In beiden Gehegebeständen werden die "Mittelgewichte I" im letzten Viertel der Saison (02.07. – 07.10.) wieder kleiner: bei den Weibchen gehen sie auf $329,75 \pm 42\text{mg}$ (Gehege A) bzw. $357,42 \pm 59\text{mg}$ (Gehege B) und bei den Männchen auf $253,60 \pm 23\text{mg}$ bzw. $257,46 \pm 27\text{mg}$ zurück. Die Werte der Weibchen des Gehegebestandes B in den letzten beiden Saisonabschnitte (vom 19.05. bis 02.10.) sind allerdings nur eingeschränkt aussagekräftig, da nur noch zwei Individuen aktiv sind.

Die Werte "Mittelgewicht I" und "Mittelgewicht II" sind im Gehegebestand B sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen signifikant positiv korreliert (Weibchen: $r = 0,995$; $p = 0,005$; Männchen: $r = 0,984$; $p = 0,016$; Korrelationskoeffizient nach Pearson). Im Gehegebestand A sind dagegen die Gewichtswerte "Mittelgewicht I" und "Mittelgewicht II" bei den Weibchen nur schwach (Irrtumswahrscheinlichkeit knapp über 5%) und bei den Männchen nicht korreliert (Weibchen: $r = 0,949$; $p = 0,051$; Männchen: $r = 0,890$; $p = 0,110$). Eine mögliche Erklärung für diesen gehegegespezifischen Unterschied könnte sein, dass die individuellen Schwankungen der Gewichtswerte im Gehegebestand A größer sind als im Gehegebestand B. Die Standardabweichungen bestätigen diese Vermutung allerdings nicht: sie sind im Gehegebestand A nicht deutlich größer als im Gehegebestand B (Tab.43).

Die Individuen innerhalb der Gehege sind - gemessen am "Mittelgewicht I" - in allen unterschiedenen Zeitabschnitten im Mittel schwerer als die Individuen der autochthonen Population. Die Unterschiede sind z.T. signifikant: die Weibchen der Gehegebestände A und B sind in den ersten drei Zeitabschnitten signifikant schwerer als die Außentiere. Ausnahme sind die Weibchen im Gehege A im zweiten Zeitabschnitt (Tab.48), die Männchen der Gehegebestände A und B sind in den ersten beiden Zeitabschnitten signifikant schwerer als die Außentiere (Tab.48).

Die Gewichtsentwicklung liefert damit keine Hinweise auf eine ungünstige Ernährungssituation in den Gehegen und kann nicht als Erklärung für die relativ niedrigen Reproduktions- und relativ hohen Mortalitätsrate innerhalb der Gehegebestände (Kap.3.2.4.) dienen.

Tab.43: Mittlere Körpergewichte der Tiere der Gehege A und B im Jahr 1998

„Mittelgewicht I“ gibt das aus allen Einzelmessungen errechnete mittlere Körpergewicht; beim „Mittelgewicht II“ wird zunächst für jedes Tier, das mehrmals im entsprechenden Zeitabschnitt gefangen wird, ein individuelles Mittelgewicht errechnet, das dann in die Berechnung des "Mittelgewichtes II" eingeht. SD gibt die Standardabweichung; n die Gesamtzahl der Fänge und N die Anzahl der im jeweiligen Zeitabschnitt aktiven Tiere.

Gehege	Geschl.	Zeitabschnitt	Mittelgewicht I	SD	n	Mittelgewicht II	SD	N
A	♀♀	27.03. ¹				298,60	± 48,17	13
		30.03. - 28.04.	377,00	± 71,27	16	368,42	± 67,09	11
		02.05. - 14.05.	385,67	± 56,31	12	391,07	± 64,06	7
		19.05. - 30.06.	394,75	± 31,66	4	379,50	± 43,13	2
		02.07. - 07.10.	329,75	± 42,07	4	329,75	± 34,29	2
A	♂♂	27.03. ¹				239,13	± 41,15	13
		30.03. - 28.04.	261,86	± 38,20	22	255,09	± 38,21	11
		02.05. - 14.05.	271,59	± 23,63	29	268,81	± 22,28	9
		19.05. - 30.06.	251,80	± 20,92	25	254,92	± 22,33	5
		02.07. - 07.10.	253,60	± 22,89	5	250,00	± 21,63	3
B	♀♀	27.03. ¹				307,13	± 40,94	12
		30.03. - 28.04.	403,42	± 60,75	12	407,46	± 63,53	8
		02.05. - 14.05.	414,86	± 65,86	14	416,30	± 69,82	10
		19.05. - 30.06.	393,11	± 47,32	9	385,36	± 50,96	7
		02.07. - 07.10.	357,42	± 58,69	12	338,76	± 67,37	6
B	♂♂	27.03. ¹				230,00	± 35,35	13
		30.03. - 28.04.	271,43	± 26,18	30	267,42	± 24,82	12
		02.05. - 14.05.	267,17	± 22,42	29	265,16	± 23,20	10
		19.05. - 30.06.	247,65	± 19,80	37	248,14	± 19,35	10
		02.07. - 07.10.	257,46	± 26,52	35	259,37	± 21,30	10

¹ Gewichte zum Zeitpunkt des Aussetzens

Tab.44: Statistischer Vergleich der mittleren Körpergewichte der Tiere in den Gehegen A und B (t-Test)

Die mittleren Körpergewichte gibt Tab.43. Die Mittelwerte werden mittels t-Test verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit.

Geschl.	Zeitabschnitt	Vergleich der Gehegebestände A und B		
		zu vergleichende Gewichte	t-Wert	p
♀♀	30.03. - 28.04.	Mittelgewicht I	-1,057	0,301
		Mittelgewicht II	-1,291	0,215
	02.05. - 14.05.	Mittelgewicht I	-1,218	0,241
		Mittelgewicht II	-0,770	0,454
	19.05. - 30.06.	Mittelgewicht I	0,073	0,943
		Mittelgewicht II	-0,162	0,887
	02.07. - 07.10.	Mittelgewicht I	-1,024	0,338
		Mittelgewicht II	-0,246	0,818
♂♂	30.03. - 28.04.	Mittelgewicht I	-1,013	0,318
		Mittelgewicht II	-0,909	0,376
	02.05. - 14.05.	Mittelgewicht I	0,730	0,469
		Mittelgewicht II	0,350	0,731
	19.05. - 30.06.	Mittelgewicht I	0,783	0,437
		Mittelgewicht II	0,579	0,580
	02.07. - 07.10.	Mittelgewicht I	-0,345	0,742
		Mittelgewicht II	-0,649	0,561

Körpergewichte: Vergleich der homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A

Ein Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte homo- und heterozygoter Tiere ist auf Grund der geringen Individuenzahlen nur eingeschränkt möglich (vgl. Angaben N in Tab.45): Verglichen werden die "Mittelgewichte I und II" in den ersten beiden Zeitabschnitten. Im dritten und vierten Zeitabschnitt sind nur noch ein homozygoten Weibchen und ein homozygoten Männchen aktiv. In keinem Fall unterscheiden sich die mittleren Körpergewichte homo- und heterozygoter Tiere: weder hinsichtlich des "Mittelgewichtes I" noch des "Mittelgewichtes II". Da im zweiten Zeitabschnitt nur noch zwei heterozygote Weibchen mit insgesamt drei Fängen vorhanden sind, werden zusätzlich die Fangzahlen der ersten beiden Zeitabschnitte zusammengefasst und die "Mittelgewichte II" für die Zeitspanne vom 30.03. bis 14.05.1998 verglichen. Auch hier ist kein Unterschied vorhanden ("Mittelgewicht II": t = 1,094, p = 0,306; nicht gezeigt).

Tab.45: Mittlere Körpergewichte homo- und heterozygoter Tiere im Gehegebestand A im Jahr 1998

„Mittelgewicht I“ gibt das aus allen Einzelmessungen errechnete mittlere Körpergewicht; beim „Mittelgewicht II“ wird zunächst für jedes Tier, das mehrmals im entsprechenden Zeitabschnitt gefangen wird, ein individuelles Mittelgewicht errechnet, das dann in die Berechnung des „Mittelgewichtes II“ eingeht. SD gibt die Standardabweichung; n die Gesamtzahl der Fänge und N die Anzahl der im jeweiligen Zeitabschnitt aktiven Tiere. Die Mittelwerte werden mittels t-Test verglichen. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit. Nach dem 19.05. sind nur noch ein homozygoten Weibchen und ein homozygoten Männchen aktiv. Daher erfolgt nach diesem Termin keine Mittelwertberechnung.

Gehege	Geschl.	Zeitabschnitt	homo- / heterozygot	Mittelgewicht I	SD	n	t	p		
A	♀♀	30.03. - 28.04.	homozygot	364,60	± 96,48	5	0,480	0,649		
			heterozygot	387,40	±	10				
		02.05. - 14.05.	homozygot	372,78	± 49,49	9	1,208	0,321		
			heterozygot	424,33	± 68,19	9				
		19.05. - 30.06.	homozygot			1				
			heterozygot			3				
		02.07. - 07.10.	homozygot			2				
			heterozygot			2				
		A	♂♂	30.03. - 28.04.	homozygot	260,00	± 48,13	11	0,556	0,585
					heterozygot	269,67	± 33,11	12		
				02.05. - 14.05.	homozygot	272,36	± 30,89	11	-0,121	0,905
					heterozygot	271,11	± 18,91	18		
19.05. - 30.06.	homozygot					6				
	heterozygot					19				
02.07. - 07.10.	homozygot					1				
	heterozygot					4				
Gehege	Geschl.			Zeitabschnitt	homo- / heterozygot	Mittelgewicht II	SD	N	t	p
A	♀♀			30.03. - 28.04.	homozygot	345,13	± 90,46	4	0,883	0,423
					heterozygot	389,53	± 53,86	6		
				02.05. - 14.05.	homozygot	376,38	± 54,70	4	1,040	0,441
		heterozygot	444,00		± 83,44	2				
		19.05. - 30.06.	homozygot			1				
			heterozygot			1				

Gehege	Geschl.	Zeitabschnitt	homo- / heterozygot	Mittelgewicht I	SD	n	t	p
		02.07. - 07.10.	homozygot			1		
			heterozygot			1		
A	♂♂	30.03. - 28.04.	homozygot	245,22	± 46,38	6	1,381	0,197
			heterozygot	278,28	± 35,84	6		
		02.05. - 14.05.	homozygot	268,94	± 27,84	4	-0,014	0,989
			heterozygot	268,71	± 20,29	5		
		19.05. - 30.06.	homozygot			1		
			heterozygot			4		
		02.07. - 07.10.	homozygot			1		
			heterozygot			2		

Körpergewichte und Allelausstattung der Individuen (Varianzanalyse)

Ziel dieser Analyse ist es zu untersuchen, ob sich Unterschiede in den Körpergewichten der Träger bestimmter Allele finden. Dazu werden die Gewichtswerte eines Individuums den beiden individuellen Allelen zugeordnet. Für die Träger der einzelnen Allele werden „Mittelgewicht I“ und Mittelgewicht II“ berechnet. (Bei homozygoten Tieren geht das auf das jeweilige Allel bezogene Gewicht zweimal in die Berechnung ein.) Anschließend werden die Mittelgewichte der Träger der Allele mittels Varianzanalyse verglichen. Auf Grund der relativ geringen Individuenanzahlen bei den Weibchen werden die Zeitabschnitt 30.03. - 28.04.1998 und 02.05. - 14.05.1998 zusammengefasst (Tab.46).

Signifikante Unterschiede finden sich nur hinsichtlich des „Mittelgewichtes I“ und zwar in den folgenden sechs Gruppen (es werden insgesamt acht Gruppen untersucht; vgl. Tab.46):

- Gruppe a) Gehege A, Weibchen, Abschnitt 30.03. – 14.05.1998
- Gruppe c) Gehege A, Männchen, Abschnitt 02.05. – 14.05.1998
- Gruppe d) Gehege A, Männchen, Abschnitt 19.05. – 30.06.1998
- Gruppe f) Gehege B, Männchen, Abschnitt 30.03. – 28.04.1998
- Gruppe g) Gehege B, Männchen, Abschnitt 02.05. – 14.05.1998
- Gruppe h) Gehege B, Männchen, Abschnitt 19.05. – 30.06.1998

In allen untersuchten acht Gruppen findet sich das jeweils niedrigste Gewicht bei Trägern des Allels 1,13: dies gilt sowohl für die Fälle, in denen mittels ANOVA signifikante Unterschiede für die „Mittelgewichte I“ festgestellt werden, als auch für die (nicht signifikant unterschiedlichen) „Mittelgewichte II“ und gilt sowohl für die Untersuchung am relativ allelarmen Gehegebestand A als auch am relativ allelreichen Gehegebestand B. Maximale Gewichte finden sich bei Trägern des Allels 0,94 in drei Fällen (Weibchen Gehegebestand A: Tab.46a; Männchen Gehegebestand B im ersten und zweiten Saisonabschnitt: Tab.46f/g); bei Trägern des Allels 1,00 in zwei Fällen (Männchen Gehegebestand A im zweiten Saisonabschnitt: Tab.46c; Männchen Gehegebestand B im dritten Saisonabschnitt: Tab.46h) und bei Trägern des Allels 0,86 in einem Fall (Männchen Gehegebestand A im dritten Saisonabschnitt: Tab.46d). (In der Aufzählung sind nur die Fälle berücksichtigt, in denen mittels ANOVA signifikante Unterschiede bezüglich des "Mittelgewichtes I" auftreten.)

Besonders auffällig ist, dass Träger des Allels 1,13 in allen acht Gruppen das jeweils niedrigste Gewicht aufweisen. Statistisch zeigt sich dieser Zusammenhang allerdings nur bezüglich des "Mittelgewichtes I" (in sechs von acht Fällen; vgl. Aufzählung oben auf dieser Seite). Möglicherweise liegt der Berechnung des "Mittelgewichtes II" eine zu kleine Stichprobe zu Grunde, um statistisch abgesicherte Aussagen zu ermöglichen. Eine Zusammenfassung der Werte aus beiden Gehegen erhöht die Stichprobe der einzelnen Allele kaum, da in Gehege A vor allem Träger relativ häufiger und in Gehege B Träger relativ seltener Allele eingesetzt sind. Dennoch wird bei Zusammenfassung der Daten der Weibchen beider Gehegebestände im ersten und zweiten Zeitabschnitt mit $F = 2,741$; $p = 0,005$ eine niedrigere Irrtumswahrscheinlichkeit erreicht, als bei getrennter Betrachtung der beiden Gehege (Statistik ANOVA; vgl. Tab.46a/e). Auch in der laufweitenbasierte Analyse (siehe folgendes Unterkapitel) zeigt sich für die Weibchen beider Gehegebestände ein im Trend negativer Zusammenhang zwischen der individuellen Laufweite und dem individuellen Körpergewicht ("Mittelgewicht II"; die Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt bei Zusammenfassung der Fangdaten beider Gehege und der ersten beiden Zeitabschnitten $p = 0,054$; vgl. Tab.47). Möglicherweise zeichnen sich die Träger des relativ weit laufenden Allels 1,13 durch eine Verhaltens- und/oder Stoffwechseleigenschaft aus, die sie nicht zum Erreichen höherer individueller Körpergewichte befähigt. Dieser Befund ist überraschend und widerspricht zunächst den Analysen von Riddoch, nach denen Tiere mit relativ weit laufenden GPI-Allozymen toleranter gegen Umweltstress sind und deshalb höhere Körpergewichte aufweisen sollten. Die Untersuchungen zur „Diurnalen Aktivitätsverteilung und Allelausstattung der Individuen“ (vgl. das entsprechende Unterkapitel in Kap.3.2.3.4.) hatten Hinweise ergeben, dass die Träger des Allels 1,13 häufiger in den Nachtfängen als in den Tagfängen vertreten sind (der Unterschied findet sich bei Weibchen und Männchen; vgl. Tab.37 und Abb.33). Die Chi-Quadrat-Zerlegung bestätigt einen maßgeblichen Einfluss des Allels 1,13 allerdings nicht (Tab.38). Weitere Hinweise, die auf mögliche Zusammenhänge zwischen Verhalten und Allelausstattung der Individuen hindeuten könnten, liegen nicht vor: (1.) Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten unter- und überdurchschnittlich häufig gefangener Tiere (Tab.28). (2.) Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Allelhäufigkeiten im Bestand im Vergleich zu den Allelhäufigkeiten in den Fängen (Abb.18 und Abb.19). (3.) Es bestehen keine Unterschiede zwischen den Trägern verschiedener Allele bezüglich der Länge der individuellen Saison (Tab.33). (4.) Es bestehen keine Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen Fängen in Fangintervallen, die sich in der mittleren Temperatur unterscheiden (Tab.42).

Tab.46: Körpergewichte in Gehege A und B: allelbasierte Analyse (Statistik ANOVA)

$n_{\text{Fänge}}$ gibt die Anzahl der „Fänge pro Allel“; N_{ind} gibt die Anzahl der Individuen pro Allel (vgl. Text). Beachte: Jedes Individuum ist Träger von zwei Allelen. Die Werte für $n_{\text{Fänge}}$ und N_{ind} sind also doppelt so hoch wie die Werte für n und N in Tab.43. „Mittelgewicht I“ ist das "Allelgewicht", errechnet aus allen Fängen; beim "Mittelgewicht II" wird für jedes Individuum, das im entsprechenden Zeitabschnitt mehrmals gefangen wird, zunächst ein individuelles Mittelgewicht berechnet. SD gibt die Standardabweichung; n.b.; nicht bestimmbar. Mittels ANOVA wird der F-Wert bestimmt, p nennt die Irrtumswahrscheinlichkeit. Es ist zuerst der Wert auf Grundlage des „Mittelgewichtes I“ und dann auf Grundlage des „Mittelgewichtes II“ angegeben.

a) 1998, Gehege A; Weibchen: 30.03. - 14.05.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	26 / 17	394,15 / 392,25	52,64 / 50,62	3,127 /	0,033 * /
0,94	4 / 2	442,50 / 442,50	58,31 / n.b.	1,891	0,151
1,00	14 / 9	361,64 / 359,79	88,26 / 98,86		
1,13	12 / 8	353,25 / 348,63	27,56 / 20,06		
Σ	56 / 36	380,71 / 377,23	63,70 / 64,06		

b) 1998, Gehege A, Männchen: 30.03. - 28.04.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	9 / 5	256,22 / 258,40	34,72 / 31,88	1,088 /	0,346 /
1,00	24 / 12	269,29 / 254,94	44,64 / 46,50	0,032	0,968
1,13	11 / 5	250,27 / 252,13	16,54 / 17,67		
Σ	44 / 22	261,86 / 255,09	37,75 / 37,29		

c) 1998, Gehege A, Männchen: 02.05. - 14.05.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	14 / 5	274,21 / 272,36	14,24 / 12,64	5,336 /	0,008 ** /
1,00	25 / 8	280,00 / 274,79	26,69 / 26,39	1,347	0,290
1,13	19 / 5	258,58 / 255,69	18,93 / 17,45		
Σ	58 / 18	271,59 / 268,81	23,42 / 21,62		

d) 1998, Gehege A, Männchen: 19.05. - 30.06.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,86	14 / 3	261,00 / 259,67	22,42 / 17,62	4,621 /	0,0147 * /
1,00	15 / 3	256,60 / 255,20	22,78 / 18,41	0,842	0,470
1,13	21 / 4	242,24 / 244,15	13,69 / 13,99		
Σ	50 / 10	251,80 / 252,12	20,70 / 16,12		

e) 1998, Gehege B, Weibchen: 30.03. – 14.05.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,76	1* / 1	485,00 / 485,00	n.b. / n.b.	1,341 /	0,254 /
0,79	4 / 2	427,25 / 427,25	111,23 / 136,12	1,091	0,420
0,86	4 / 1	391,50 / 391,50	62,12 / n.b.		
0,91	4 / 2	394,00 / 388,33	59,54 / 16,03		
0,93	9 / 4	458,22 / 462,73	40,32 / 40,88		
0,98	5 / 2	372,20 / 343,25	68,97 / 68,24		
1,02	5 / 2	388,20 / 394,17	37,20 / 42,19		
1,07	17 / 8	405,47 / 410,55	53,10 / 51,26		
1,13	3* / 2	381,00 / 359,50	74,59 / 91,22		
Σ	52 / 24	409,58 / 409,87	61,94 / 62,58		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

f) 1998, Gehege B, Männchen: 30.03. - 28.04.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,79	5 / 2	243,80 / 237,83	36,91 / 42,19	2,908/	0,009 ** /
0,84	5 / 2	280,60 / 277,58	22,04 / 21,33	1,928	0,133
0,86	11 / 4	271,73 / 273,85	18,76 / 16,15		
0,91	12 / 3	278,25 / 277,39	19,70 / 11,70		
0,94	5 / 1	288,60 / 288,60	11,13 / n.b.		
0,98	1* / 1	274,00 / 274,00	n.b. / n.b.		
1,00	6 / 2	285,50 / 285,00	23,98 / 10,14		
1,02	6 / 3	278,67 / 278,67	19,18 / 17,34		
1,05	3* / 2	261,00 / 254,75	22,61 / 26,52		
1,07	4 / 3	258,75 / 257,50	17,23 / 19,49		
1,13	2* / 1	208,00 / 208,00	25,46 / n.b.		
Σ	60 / 24	271,43 / 267,42	25,96 / 24,27		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

g) 1998, Gehege B, Männchen: 02.05. – 14.05.1998

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,76	2* / 1	250,00 / 250,00	12,73 / n.b.	2,348 /	0,037 * /
0,79	4 / 2	244,00 / 244,00	34,88 / 42,43	1,757	0,205
0,84	6 / 2	253,50 / 252,63	10,01 / 3,71		
0,86	11 / 4	273,20 / 273,13	19,60 / 15,46		
0,91	9 / 3	282,70 / 283,61	14,21 / 9,43		
0,94	3* / 1	293,30 / 293,33	7,09 / n.b.		
1,00	4 / 1	274,50 / 274,50	2,89 / n.b.		
1,02	10 / 3	270,70 / 269,17	17,49 / 16,93		
1,05	3* / 1	272,00 / 272,00	5,57 / n.b.		
1,07	4 / 1	255,30 / 255,25	10,05 / n.b.		
1,13	2* / 1	214,00 / 214,00	5,67 n.b.		
Σ	58 / 20	267,20 / 265,16	22,22 / 22,58		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

h) 1998, Gehege B, Männchen: 19.05. - 30.06.

Allel	n Fänge/ N ind.	Mittelgewicht I / Mittelgewicht II	SD I / SD II	ANOVA	
				F	p
0,76	2* / 1	233,50 / 233,50	7,78 / n.b.	7,351 /	< 0,001 *** /
0,79	10 / 2	232,40 / 227,25	27,44 / 36,42	1,503	0,276
0,84	3* / 2	242,30 / 246,75	16,26 / 18,74		
0,86	18 / 4	251,40 / 252,27	12,18 / 11,34		
0,91	6 / 2	258,30 / 258,33	7,86 / 6,59		
0,98	4 / 1	256,50 / 256,50	9,47 / n.b.		
1,00	3* / 1	263,00 / 263,00	8,54 / n.b.		
1,02	14 / 3	252,60 / 253,40	13,83 / 14,32		
1,05	5 / 1	257,80 / 257,80	7,39 / n.b.		
1,07	5 / 2	257,20 / 258,25	8,35 / 2,47		
1,13	4 / 1	201,50 / 201,50	3,42 / n.b.		
Σ	74 / 20	247,60 / 248,14	19,67 / 18,83		

* die Allele werden für die Analyse zusammengefasst

Körpergewichte und Laufweite der Allozyme im Gel (Regressionsanalyse)

Untersucht wird, ob ein Zusammenhang zwischen der Laufweite der GPI-Allozyme und dem „Mittelgewicht II“ besteht. Da die laufweitenbasierte Analyse mögliche Unterschiede zwischen den Genotypen offenbaren soll, wird das "Mittelgewicht II" verwendet, das hierfür besser geeignet erscheint als das "Mittelgewicht I", bei dem alle Einzelmessungen verwendet werden. Die Analysen erfolgen getrennt für die in Tab.43 angegebenen Zeitabschnitte sowie getrennt nach Gehege und Geschlecht (Abb.41): Mittels Regressionsanalyse wird untersucht, ob ein Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht und der Laufweite der individuellen GPI-Allozyme besteht.

Eine signifikante Abweichung der Ausgleichsgeraden von Null findet sich in keiner der untersuchten Gruppen (Abb.41). Als nicht signifikanter Trend zeigt die Grafik - besonders deutlich bei den Weibchen - dass Träger relativ weit laufender GPI-Allozyme relativ niedrige individuelle Gewichtswerte aufweisen. Auch der allelbasierte Vergleich der Körpergewichte im vorangegangenen Unterkapitel zeigte in allen untersuchten acht Gruppen niedrigste Körpergewichte für das relativ weit laufende Allele 1,13 an (Tab.46). Um weitere Hinweise auf einen möglichen Zusammenhang zwischen GPI-Laufweite und Körpergewicht zu erhalten, werden bezüglich der Gewichtswerte der Weibchen zusätzliche Regressionsanalysen durchgeführt: (1.) Zusammenfassung der Daten beider Gehegebestände; (2.) Zusammenfassung der ersten beiden Zeitabschnitte und (3.) Zusammenfassung beider Gehegebestände und beider Zeitabschnitte. - Nur im dritten Fall ergibt sich mit $p = 0,054$ eine Irrtumswahrscheinlichkeit knapp über dem Signifikanzniveau von 5% (vgl. Tab.47). Nach einer Korrektur wegen Mehrfachtestung (hier $K = 4$ Tests auf den gleichen Datenkörper) ist allerdings auch in diesem Fall die Irrtumswahrscheinlichkeit deutlich größer als 10% ($p_{\text{corr}} = 0,199$). Es ergeben sich also keine weiteren Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen der individuellen GPI-Laufweite und dem individuellen Körpergewicht. Auffällig ist allerdings, dass in neun von zehn Fällen der Zusammenhang zwischen Gpi-Laufweite und Mittelgewicht (II) negativ ist (Abb.41): Träger weit laufender Allele haben im Mittel ein relativ niedriges Körpergewicht.

Tab.47: Körpergewichte und Laufweite der Allozyme im Gel: Daten der Regressionsanalysen bezüglich der Weibchen im ersten und zweiten Saison-Zeitabschnitt

Die Zeitabschnitte umfassen die folgenden Termine: Zeitabschnitt I = 30.03. - 28.04.1998; Zeitabschnitt II = 02.05. - 14.05.1998.

Zeitabschnitt	Geh.	Geschl.	N	Geradengleichung	r^2	p	Abb.
I	A	♀♀	11	$y = - 489,51x + 841,69$	0,254	0,114	Abb.41a
II	A	♀♀	7	$y = - 186,53x + 567,88$	0,087	0,521	Abb.41b
I + II	A	♀♀	13	$y = - 336,58x + 703,71$	0,199	0,127	
I	B	♀♀	8	$y = - 380,5x + 782,25$	0,164	0,319	Abb.41f
II	B	♀♀	10	$y = - 540,05x + 945,01$	0,296	0,104	Abb.41g
I + II	B	♀♀	12	$y = - 493,28x + 894,1$	0,243	0,104	
I + II	A + B	♀♀	25	$y = - 335,81x + 720,52$	0,152	0,054 (*)	

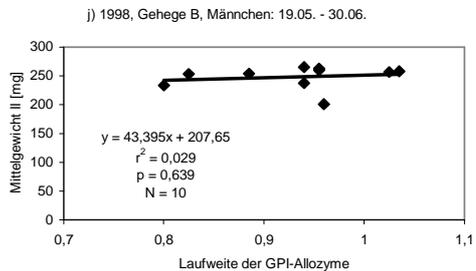
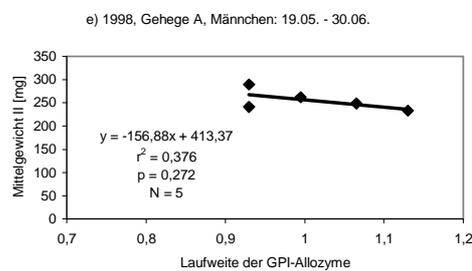
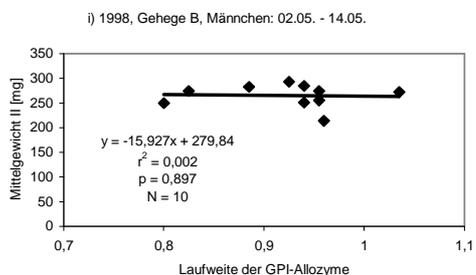
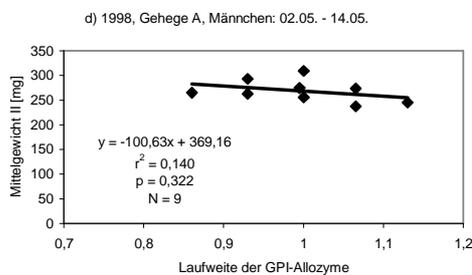
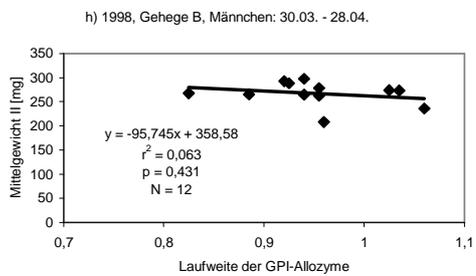
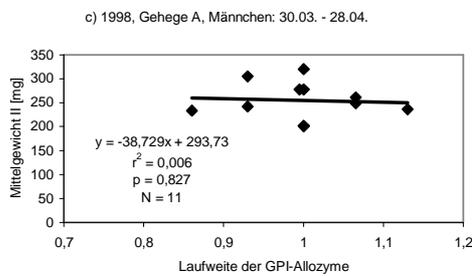
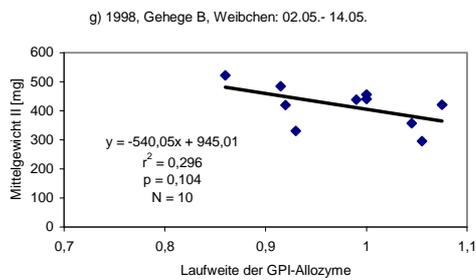
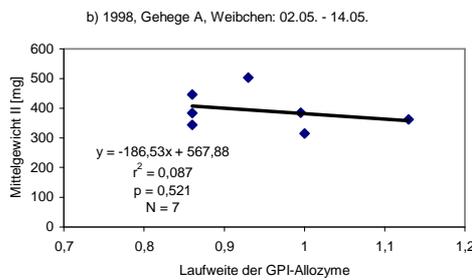
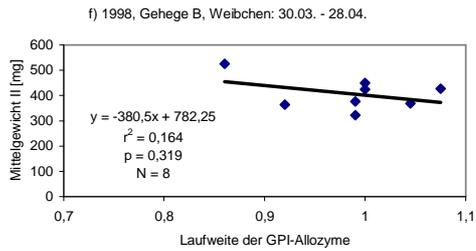
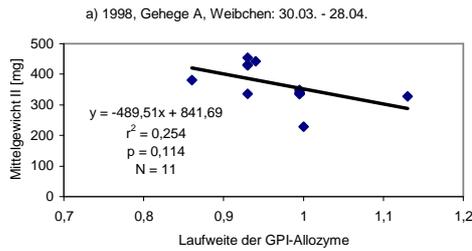


Abb.41: Körpergewichte und Laufweite der Allozyme im Gel

Für jedes Individuum (N) wird das individuelle Mittelgewicht gegen die Laufweite seines GPI-Allozyms aufgetragen (bei heterozygoten Individuen die Laufweite der heterodimeren Bande). Mittels Regressionsanalyse wird getestet, ob ein Zusammenhang zwischen den Körpergewichten und den Laufweiten der Allozyme besteht. Die Regressionskoeffizienten werden auf Abweichungen von Null getestet (zweiseitiger Test).

Gewichtsstatistik der autochthonen Population

Für den Vergleich des mittleren Körpergewichtes zwischen der autochthonen Population und den Gehegepopulationen werden ausschließlich Alttiere berücksichtigt. Für die Gehegetiere werden die in Tab.43 genannten „Mittelgewichte I“ zu Grunde gelegt. Die Verwendung der „Mittelgewichte I“ und nicht der „Mittelgewichte II“ ist notwendig, da für die Außentiere kein individuelles Mittelgewicht berechnet werden kann. Am 16.07. und 20.07. werden in den Außenfallen die ersten (als solche erkannten) Jungtiere gefangen (Aushärtungszustand weich). Deshalb werden die ab dem 02.07. gemessenen Gewichtsdaten (vierter Zeitabschnitt) nicht berücksichtigt (Tab.48).

Die in den Außenrandfallen gefangenen Weibchen erreichen, wie auch die Weibchen in den Gehegen, maximale Durchschnittsgewichte Mitte bis Ende Mai. Bei den Männchen werden maximale Durchschnittsgewichte etwas später (Ende Mai bis Ende Juni) erreicht. Zur statistischen Analyse der Unterschiede zwischen autochthoner Population und Gehegetieren vgl. Tab.48. Im ersten (30.03. – 28.04.98) und zweiten (02.05. – 14.05.) Zeitabschnitt sind sowohl Weibchen als auch Männchen beider Gehege signifikant schwerer als die Tiere der autochthonen Population; im zweiten Zeitabschnitt ist der Unterschied zwischen den Weibchen des Gehegebestandes A und den Weibchen der autochthonen Population mit $p = 0,092$ nur tendenziell vorhanden. Im dritten Zeitabschnitt (19.05. – 30.06.98) sind die Weibchen beider Gehege wieder signifikant schwerer, während bei den Männchen signifikante Unterschiede nicht länger vorhanden sind. In keinem Fall sind die Tiere der autochthonen Population schwerer als die Gehegetiere (Tab.43 und Tab.48). Möglicherweise sind gerade die relativ hohen Körpergewichte der Gehegetiere ein Indiz für relativ schlechte Umweltbedingungen im Inneren der Gehege: die Tiere investieren weniger in Reproduktion, sondern vor allem in die Entwicklung ihres Körpergewichtes (vgl. Kap.3.2.4.).

Tab.48: Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte der Tiere der autochthonen Population mit den Gehegetieren A und B, Rieselfelder 1998

Für die Berechnung der durchschnittlichen Körpergewichte ("Mittelgewichte I"; Tab.43) werden nur Alttiere berücksichtigt, die bis zum 02.07.1998 gefangen wurden. n gibt die Anzahl der Fänge, die in die Mittelwertsberechnung eingehen. Eine Berechnung der "Mittelgewichte II" ist nicht möglich, da die Tiere der autochthonen Population nicht individuell markiert sind. Die "Mittelgewichte I" (in mg) werden mittels t-Test verglichen (zweiseitiger t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen). p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit; n.b.: nicht bestimmbar.

Geschl.	Zeit- spanne	Autochthone Population			Vergl. autochthone Population / Gehegeb. A		Vergl. autochthone Population / Gehegeb. B	
		Mittel- gewicht	n	SD	t-Wert	p	t-Wert	p
♀♀	30.03. - 28.04.	316,67	3	14,64	3,059	0,007 **	4,456	0,001 **
	02.05. - 14.05.	349,40	20	56,68	1,759	0,092 (*)	3,018	0,006 **
	19.05. - 30.06.	333,19	16	51,24	3,023	0,018 *	2,949	0,009 **
	02.07. - 07.10.	n.b.						
♂♂	30.03. - 28.04.	231,50	12	24,48	2,816	0,008 **	4,681	< 0,001 ***
	02.05. - 14.05.	238,76	21	24,45	4,751	< 0,001 ***	4,198	< 0,001 ***
	19.05. - 30.06.	243,38	16	33,48	0,9	0,377	0,476	0,639
	02.07. - 07.10.	n.b.						

3.2.4. Intersaisonale Analyse: Reproduktions- und Überlebensraten

Reproduktionsraten der Gehegebestände A und B

Im Jahr 1997 werden weder in Gehege A noch in Gehege B Jungtiere gefangen. Auch im Frühjahr 1998 werden keine unmarkierten Tiere in den Gehegen nachgewiesen. Offenbar haben die 1997 eingesetzten Tiere nicht erfolgreich reproduziert. Bei der autochthonen Population ist wegen der möglichen Abwanderung von Jungtieren sowie der nicht flächendeckenden Befangung ein Ausbleiben der Reproduktion nicht sicher. Da jedoch 1997 keine eindeutigen Jungtiere in den Außenrandfallen gefangen wurden, ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch die autochthone Population im Jahr 1997 nicht reproduzierte. Umso überraschender waren die im Frühjahr 1998 zahlreich in den Außenrandfallen gefangenen, unmarkierten Tiere. Es handelte sich offenbar um zugewanderte Individuen. Der Befund deutet auf ein hohes Rekolonisierungs- und Ausbreitungspotential von *Carabus granulatus* (vgl. Kap.4.3.).

Im Jahr 1998 werden im Gehege A 8, im Gehege B 13 Jungtiere gefangen (Tab.49). Das entspricht einer Reproduktionsrate von $r = 0,533$ in Gehege A und $r = 0,867$ in Gehege B (jeweils berechnet für 15 reproduzierende Weibchen). Die ersten Jungtiere werden am 07.07.1998 (Gehege B; Fangintervall 59), die letzten am 16.09. (Gehege B; Fangintervall 90) gefangen. In Gehege A werden die Jungtiere in nur zwei Fangintervallen gefangen (am 14.07. und 20.07.). Bis auf ein Tier weisen alle erstmals gefangenen Jungtiere den Aushärtungszustand weich oder sehr weich auf (zur Definition der Aushärtungsklassen vgl. Kap.2.3.1.) Die Synchronie der Entwicklung in Gehege A könnte dadurch bedingt sein, dass die Jungtiere nur von ein oder zwei Eiablagen abstammen. Es würde sich dann um die Nachkommen von nur ein oder zwei Weibchen handeln. Sieben der acht Jungtiere sind Weibchen (Tab.49). In Gehege B werden sechs junge Weibchen und sieben junge Männchen gefangen. Die Fangwahrscheinlichkeit der Jungtiere liegt in Gehege B offenbar unter der Fangwahrscheinlichkeit in Gehege A, da die Mehrzahl der Jungtiere erst im Aushärtungszustand hart gefangen wird (Tab.49).

In beiden Gehegebeständen ist der Allelbestand der Jungtiere ein Ausschnitt des Allelbestandes der eingesetzten Alttiere (Tab.51): signifikante Unterschiede der Allelhäufigkeiten zwischen dem eingesetzten Gehegebestand und den in dem jeweiligen Gehege geschlüpften Jungtieren bestehen nicht (Gehege A: $\chi^2 = 1,394$, 3 FG, $p = 0,707$; Gehege B: $\chi^2 = 8,351$, 11 FG, $p = 0,682$). Im Gehegebestand A sind bei den Weibchen die Allelfrequenzen der Eltern- und Jungtiergeneration identisch (Tab.51): bei den jungen Weibchen in Gehege A werden alle Allele gefunden, die in der Parentalgeneration vorhanden sind. Die Allelfrequenzen der adulten und jungen Männchen können nicht verglichen werden, da nur ein männliches Jungtier geschlüpft ist. Im Gehegebestand B zeigt ein Vergleich der Allelhäufigkeiten der Jung- und Alttiere die Wirksamkeit von genetischer Drift an: So ist das Allel 1,00 im Jungtierbestand des Geheges B nicht mehr vorhanden, die Frequenz des Allels 1,07 hat sich bei den Weibchen von 0,31 auf 0,10 reduziert, bei den Männchen ist dieses Allel ganz verloren gegangen. Eine Verschiebung zugunsten der in natürlichen Populationen häufigen Allele, also zugunsten der Allele 1,00; 0,86 und 1,07 - wie man es bei einem möglichen Selektionsvorteil dieser Allele erwarten könnte - wird nicht beobachtet: Im Gegenteil, die Frequenz dieser Allele ist im Jungtierbestand sogar zurückgegangen (Tab.51). Die relativen Häufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Alt- und Jungtierbestand unterscheiden sich nicht (Tab.50).

Welche Individuen des jeweiligen Alttierbestandes reproduziert haben, kann mit einer Ausnahme nicht bestimmt werden, da die Allele der Jungtiere bei mehreren Individuen der Elterngeneration auftreten. Einzig im Gehegebestand B kann durch das Auftreten des Allels 0,94 bei zwei Jungtieren (Tab.49b) geschlossen werden, dass das Männchen Nr. 73 (Genotyp 0,91 – 0,94) Nachkommen mit mindestens zwei Weibchen hat (der weibliche Genotyp 0,86 – 1,13 ist in der Elterngeneration in Gehege B nicht vorhanden; Tab.22; Tab.23). Damit scheinen die übrigen Männchen in Gehege B einen Reproduktionserfolg von im Mittel $r = 0,78$ und Männchen Nr. 73 einen Reproduktionserfolg von mindestens $r = 2,0$ aufzuweisen. Ferner ergibt sich durch einen Vergleich des Allelbestandes der Jungtiere mit

den Alttieren, dass im Gehegebestand B der Allelbestand der Jungtiere durch die Reproduktion von nur 5 Weibchen und 6 Männchen erklärt werden kann. Damit würde sich die individuelle Reproduktionsrate der reproduzierenden Weibchen von im Mittel $r = 0,867$ auf $r = 2,6$ erhöhen. Diese Befunde können als Hinweise auf individuell stark variierende Reproduktionserfolge bei *Carabus granulatus* gewertet werden.

Tab.49: Jungtiere in den Gehegen A und B im Jahr 1998

Gehege A Tier-Nr.	Erstfangdatum 1998	Geschlecht	Genotyp		Aushärtung beim Erstfang	Gewicht (mg)	Länge (mm)
A 81	14.07. (N 63)	Weibchen	0,86	1,00	weich	238	21,1
A 82	14.07. (T 64)	Weibchen	0,86	1,13	weich	251	20,9
A 83	20.07. (N 67)	Weibchen	0,86	0,94	weich	244	21,9
A 84	20.07. (T 68)	Weibchen	0,86	1,00	weich	323	20,1
A 85	20.07. (T 68)	Weibchen	0,86	1,00	weich	235	21,1
A 86	20.07. (T 68)	Weibchen	0,86	1,13	sehr weich	252	21,1
A 87	20.07. (T 68)	Weibchen	0,86	1,00	fast hart	298	22,0
A 88	20.07. (T 68)	Männchen	1,13	1,13	sehr weich	141	18,3

Gehege B Tier-Nr.	Erstfangdatum 1998	Geschlecht	Genotyp		Aushärtung beim Erstfang	Gewicht (mg)	Länge (mm)
B 81	07.07. (N 59)	Männchen	0,94	1,13	sehr weich	180	19,3
B 82	14.07. (T 64)	Männchen	0,91	1,13	sehr weich	160	18,3
B 83	20.07. (T 68)	Weibchen	0,84	0,93	hart	242	20,2
B 84	24.07. (N 70)	Weibchen	0,76	1,13	hart	294	19,3
B 85	04.08. (T 71)	Weibchen	nn		hart	279	20,0
B 86	04.08. (T 71)	Männchen	0,86	0,86	hart	205	18,0
B 87	04.08. (T 71)	Weibchen	1,05	1,07	hart	305	20,5
B 88	04.08. (T 71)	Männchen	0,79	1,02	hart	237	19,0
B 89	06.08. (T 74)	Männchen	0,91	1,05	fast hart	167	17,7
B 90	11.08. (T 76)	Männchen	0,86	0,94	fast hart	206	18,5
B 91	11.09. (T+N 89)	Weibchen	0,79	0,86	hart	307	21,1
B 92	16.09. (T+N 90)	Weibchen	0,76	0,98	hart	261	19,8
B 93	16.09. (T+N 90)	Männchen	0,91	1,02	hart	250	19,4

Tab.50: Häufigkeiten homo- und heterozygoter Tiere im Alt- und Jungtierbestand 1998

Die absoluten Häufigkeiten werden mittels des exakten Tests nach Fisher (vgl. Kap.2.4.) verglichen.

Gehege	Geschlecht	Kohorte	N Alttiere	N Jungtiere	χ^2	p
A	♀♀	homozygot	7	0	0,022	0,881
		heterozygot	6	7		
A	♂♂	homozygot	6	1	0,538	0,463
		heterozygot	6	0		
B	♀♀	homozygot	0	0	1,000	0,317
		heterozygot	13	5		
B	♂♂	homozygot	0	1	0,350	0,554
		heterozygot	13	6		

Tab.51: Vergleich der absoluten Allelhäufigkeiten und der Allelfrequenzen der adulten und jungen Tiere im Gehegebestand A und B im Jahr 1998

Angegeben sind für jedes Allel die absolute Häufigkeit und die Frequenz. Die Genotypen der adulten Tiere gibt Tab.22 und Tab.23. Alttiere, die nach dem Aussetzen nicht wiedergefangen wurden, werden nicht berücksichtigt. In Gehege A wurde nur ein männliches Jungtier (Genotyp: 1,13 – 1,13) gefangen, das nicht berücksichtigt wird.

a) Gehege A

Allel	adulte Weibchen	junge Weibchen
0,86	15 0,5	7 0,5
0,94	2 0,07	1 0,07
1,00	9 0,3	4 0,29
1,13	4 0,13	2 0,14

b) Gehege B

Allel	adulte Weibchen	junge Weibchen	adulte Männchen	junge Männchen
0,76	1 0,04	2 0,2	1 0,04	-
0,79	3 0,12	1 0,1	2 0,08	1 0,07
0,84	-	1 0,1	3 0,12	-
0,86	2 0,08	1 0,1	4 0,15	3 0,21
0,91	2 0,08	-	3 0,12	3 0,21
0,93	4 0,15	1 0,1	-	-
0,94	-	-	1 0,04	2 0,14
0,98	2 0,08	1 0,1	1 0,04	-
1,00	-	-	2 0,08	-
1,02	2 0,08	-	3 0,12	2 0,14
1,05	-	1 0,1	2 0,08	1 0,07
1,07	8 0,31	1 0,1	3 0,12	-
1,13	2 0,08	1 0,1	1 0,04	2 0,14

Reproduktionsraten der autochthonen Population

Die Anzahl der Jungtiere der autochthonen Population kann nicht genau bestimmt werden, da sich die Aktivitätssaisons von Jung- und Alttieren überschneiden. Ein Beleg für diese Überlappung liefern die Fänge vom 16.07. und 20.07.1998, als jeweils ein farbmarkiertes altes Männchen gemeinsam mit (noch weichen) Jungtieren gefangen wird (am 16.07. und 20.07.1998 werden auch innerhalb der Gehege die ersten Jungtiere gefangen). Ein weiterer Hinweis für eine Überlappung: Am 24.06.1998 werden in den Außenfallen die ersten sicher als Jungtiere anzusprechenden Tiere gefangen. Es handelt sich um zwei Männchen, deren Exoskelett noch nicht vollständig ausgehärtet ist (Aushärtungsgrad „weich“ bei beiden Tieren) und die mit 194 bzw. 196 mg relativ leicht sind. Gleichzeitig werden in diesem und in den darauf folgenden Fangintervallen Tiere gefangen, bei denen es sich wahrscheinlich um Alttiere handelt, da sie vollständig ausgehärtet sind und ein hohes Körpergewicht besitzen.

Es kann also nur eine Mindestanzahl von Jungtieren im Bereich der Außenfallen angegeben werden. Sie liegt bei insgesamt 15 Individuen (7 Weibchen und 8 Männchen). Diese Zahl schließt alle Individuen ein, die mit einem noch nicht ausgehärteten Exoskelett oder - falls sie ausgehärtet sind – mit einem Gewicht unter 200 mg erstmals gefangen werden. Es ist jedoch zu vermuten, dass die Anzahl der Jungtiere im Bereich der Außenfallen größer ist. Die Anzahl der gefangenen Jungtiere beträgt maximale 34 Individuen (19 Weibchen und 15 Männchen), wenn man alle nach dem 24.06. in den Außenfallen gefangenen (unmarkierten) Individuen als Jungtiere ansieht.

Überlebensraten der Gehegebestände A und B

Das Überleben eines Tieres von einer Aktivitätssaison zur folgenden gilt als gegeben, wenn das Tier in der folgenden Aktivitätssaison gefangen wird. Die Untersuchungen zum Überleben der Tiere aus der Aktivitätssaison 1997 geschah mit den Routineuntersuchungen bei den Kontrollen der Fallen im Jahr 1998. Von den 1997 ausgesetzten Tieren überleben lediglich drei Alttiere bis 1998: ein Weibchen und ein Männchen in Gehege A (Tier-Nr. 23 und 38) und ein Männchen in Gehege B (Tier-Nr. 20). Da nach Ende der Aktivitätssaison 1998 die Untersuchungen abgeschlossen werden, werden die Fallen im Frühjahr 1999 lediglich geöffnet, um die Anzahl der überlebenden Tiere festzustellen. Im Frühjahr 1999 werden die Fallen vom 28.03. bis zum 23.05. durchgehend geöffnet und werden während dieser Zeit achtmal kontrolliert. In Gehege A werden keine überlebenden Alttiere aus den vorangegangenen Aktivitätssaisons 1998 oder 1997 gefangen. Auch von den insgesamt acht Jungtieren in Gehege A wird im Frühjahr 1999 kein Individuum wiedergefangen. In Gehege B werden insgesamt 9 Tiere aus der vorangegangenen Aktivitätssaison 1998 gefangen: vom Jahr 1998 bis zum Frühjahr 1999 überleben drei der eingesetzten Weibchen (Tier-Nr. 58, 61 und 77) sowie zwei Männchen (Tier-Nr. 54 und 76). Von den 13 Jungtieren werden drei Weibchen (Tier-Nr. 84, 85 und 87) und ein Männchen (Tier-Nr. 86) wieder gefangen. Alle Überlebenden werden zu Beginn der Aktivitätssaison in den Fallen in Gehege B gefangen: zwei Tiere am 31.03.99; sechs weitere Tiere am 04.04.99 und ein weiteres Tier am 23.04.99. Nach dem 23.04.99 werden keine Tiere im Inneren der Gehege gefangen. Alle neun überlebenden Tiere können eindeutig identifiziert werden. Tote Tiere werden nicht gefangen, auch nicht in Gehege A. Ein Raub durch Vögel scheint unwahrscheinlich, da die Fallen mit einem Dach versehen sind, das neben der Witterung auch einen Schutz vor Vogelfraß bietet.

Insgesamt sind die Überlebensraten der eingesetzten und geschlüpften Tiere niedrig. Mögliche Gründe werden in Kap.4.1.2. diskutiert werden. Ein dauerhaftes Überleben der Populationen von *Carabus granulatus* scheint nach diesen Befunden vor allem durch eine ausgeprägte Metapopulationsdynamik gewährleistet zu sein (vgl. Kap.4.3.).

3.2.5. Zusammenfassung der Ergebnisse des Gehegeexperimentes im Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Im folgenden gebe ich zusammenfassende Antworten auf die in Kap.3.2.1. formulierten Fragen:

zu (1.) Treten Unterschiede populationsdynamischer Parameter zwischen unmittelbar benachbarten lokalen Gruppen auf, die sich in den Genotypenhäufigkeiten am Gpi-Locus unterscheiden?

Es werden mehrere Unterschiede populationsdynamischer Parameter zwischen den Gehegebeständen A und B gefunden: 1997 unterscheiden sich bei den Männchen und 1998 bei den Weibchen und Männchen die Gesamtzahlen der Fänge in Gehege A und B signifikant von einer 1:1-Verteilung (Kap.3.2.3.2.); 1998 unterscheiden sich die Häufigkeitsverteilungen der Fänge bei den Männchen in Gehege A und B signifikant (Kap. 3.2.3.2.); 1997 sind die Weibchen des Gehegebestandes B und 1998 die Weibchen und Männchen des Gehegebestandes B länger aktiv als die Tiere des Gehegebestandes A (Kap. 3.2.3.3.; Abb.21 bis Abb.24); 1997 und 1998 ist eine Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität in den Tagfängen in Gehege A deutlicher ausgeprägt als in Gehege B (Abb.36 und Abb.37); im Jahr 1998 beträgt die Reproduktionsrate in Gehege A $r = 0,533$ und in Gehege B $r = 0,867$ (Kap.3.2.4.). Unterschiede zwischen den Individuen des allelarmen Gehegebestandes A und den Individuen des allelreichen Individuenbestandes B sind jeweils nur bei einer Gruppe von Tieren, z.B. nur bei einem Geschlecht oder aber nur in einem Jahr ausgebildet. Ein regelhaft unterschiedliches Verhalten der in die Gehege A und B eingesetzten Tiere, das zum Beispiel auf eine größere Umwelttoleranz der allelreichen Population im Gehegebestand B deuten würde, wird nicht beobachtet.

zu (2.) Gibt es innerhalb eines Gehegebestands genetisch bedingte Unterschiede hinsichtlich populationsdynamischer Parameter?

Es werden Hinweise auf mögliche Unterschiede im Verhalten der am Gpi-Locus homo- und heterozygoten Tiere in den Gehegebeständen A gefunden: 1997 werden die heterozygoten Weibchen und 1998 die heterozygoten Männchen signifikant häufiger gefangen, als nach ihrem Individuenanteil zu erwarten ist (Tab.26). Im Jahr 1998 werden die heterozygoten Tiere (Weibchen und Männchen zusammengefasst) an relativ kalten, relativ warmen und an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur signifikant häufiger gefangen als erwartet (Tab.41). Die Ergebnisse deuten auf mögliche Unterschiede im Aktivitätsniveau der Homo- und Heterozygoten. Welche Bedingungen dazu führen, dass Unterschiede auftreten, bleibt unklar. Als mögliche Ursachen werden die Allelausstattung der Individuen und der Temperaturverlauf in den Jahren 1997 und 1998 untersucht. Beide Ansätze liefern keine ausreichenden Hinweise für eine Erklärung der gelegentlich auftretenden Unterschiede zwischen homo- und heterozygoten Tieren.

Bei der "allelbasierten" Analyse werden im Jahr 1998 bei den Weibchen des Gehegebestandes A und des Gehegebestandes B signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede bezüglich der am Tage und in der Nacht gefangenen Tiere gefunden (Abb.33). Die Unterschiede deuten auf einen Einfluss der Allele 0,76, 1,07 und 1,13 auf die diurnale Verteilung der Aktivität (Tab.37). Die Chi-Quadrat-Zerlegung offenbart im Gehegebestand A einen maßgeblichen Einfluss der Allele 0,86; 0,94 und 1,00 und im Gehegebestand B des Allels 0,98 auf die gefundenen Unterschiede (Tab.38). Weiterhin ergibt die allelbasierte Analyse z.T. signifikante Unterschiede bezüglich der Körpergewichte (vgl. Kap.3.2.3.6.) im Jahr 1998 (1997 nicht untersucht) und zwar bei den Weibchen und Männchen im Gehegebestand A und den Männchen im Gehegebestand B (Mittelgewicht I; vgl. Tab.46). In beiden Gehegen werden sowohl bei Weibchen als auch bei Männchen niedrigste Gewichtswerte bei den Trägern des Allels 1,13 festgestellt (Tab.46).

Die laufweitenbasierten Analysen liefern keine Hinweise auf Verhaltensunterschiede zwischen Individuen, die sich bezüglich der Laufweite ihrer GPI-Allozyme unterscheiden (Abb.20; Abb.28; Abb.34; Abb.40; Abb.41). Nur bei den Weibchen des Gehegebestandes A

tritt im Jahr 1997 ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen der GPI-Laufweite und der Länge der individuellen Saison auf (Abb.28).

zu (3.) Können individuelle Unterschiede hinsichtlich der Reproduktions- und/oder Viabilitätsfitness nachgewiesen werden? Verändern sich die Allelfrequenzen von einer Generation zur nächsten?

Es wird gezeigt, dass lokal und individuell relativ große Schwankungen der Reproduktions- und Viabilitätsfitness auftreten (Kap.3.2.4.). Signifikante Veränderungen der Allelfrequenzen oder der Häufigkeit homo- und heterozygoter Tiere von einer Generation zur nächsten treten nicht auf (Kap.3.2.4.). Die relativ kleinen, gemessenen Reproduktions- und Überlebensraten sind bei der euryöken Art *Carabus granulatus* überraschend.

zu (4.) Die Populationsdynamik der autochthonen Population

Die autochthone Population zeigt eine ausgeprägte Populationsdynamik mit relativ großen Abundanzschwankungen: Im Jahr 1997 werden 7 Individuen und im Jahr 1998 129 Individuen in den Außenrandfallen gefangen (Kap.3.2.2.). Im Jahr 1998 sind sowohl die Individuen der Gehegebestände A und B als auch die Tiere der autochthonen Population - vor allem zum Ende der Saison - ausgeprägt tagaktiv (Abb.35). Der Vergleich der durchschnittlichen Körpergewichte zeigt, dass im ersten (30.03. - 28.04.1998) und zweiten (02.05. - 14.05.1998) Saison-Zeitabschnitt die Weibchen und Männchen beider Gehegebestände signifikant schwerer sind als die Tiere der autochthonen Population (Tab.48). Die Erstfangkurven der autochthonen Population zeigen - zumindest für die Männchen - keine ausgeprägte Plateauphase (Abb.29). Dieser Befund und die Abundanzschwankungen zwischen 1997 und 1998 deuten auf Zuwanderung von Individuen aus benachbarten Gruppen und belegen ein hohes Rekolonisationspotential. Die Ergebnisse stützen die Vermutung einer ausgeprägten Metapopulationsdynamik bei *Carabus granulatus* (vgl. Diskussion Kap.4.3.).

3.3. Untersuchungen zum Esterase-Polymorphismus an einer Gehegepopulation von *Carabus auronitens*

Es werden mittels nativer Polyacrylamid-Elektrophorese (vgl. Kap.2.3.3.) zwei Allele am x-chromosomalen Esterase-Locus bei *Carabus auronitens*-Populationen hinsichtlich des Ausmaßes der zeitlichen Konstanz und hinsichtlich möglicher Ursachen zeitlicher Veränderungen der Allelhäufigkeiten untersucht. Das Untersuchungsgebiet ist ein ca. 2.500m² großes Gehege im Wald „Forst Tinnen“ südlich von Münster. Das Gehege liegt in unmittelbarer Nachbarschaft des von 1982 bis 2001 für populationsdynamische Untersuchungen befangenen „Alten Geheges“ und wird daher im folgenden als „Neues Gehege“ bezeichnet. Die Fläche des Neuen Geheges wurde im September 1993 mit einem nicht käferdichten Zaun aus Wellplastik umgeben: Ein- und Auswanderung wurden durch den Zaun eingeschränkt, aber nicht völlig unterbunden. Im März 1995 wurde das Gehege mit Acrylglasplatten käferdicht eingezäunt (vgl. Kap.2.2.2.). Der Esterase-Genotyp der im Neuen Gehege gefangenen Tiere wurde von Frühjahr 1995 bis Frühjahr 1999 bestimmt, zunächst von Michael Kuhlmann (Kuhlmann 1995) und Volker Kliewe (Kliewe 1996) und von Frühjahr 1996 bis Frühjahr 1999 von mir.

Die Individuen-Anzahl und die Altersstruktur der vom Herbst 1993 bis zum Frühjahr 1999 untersuchten Tiere werden in einer Generationentabelle mitgeteilt (Tab.52). Da das Neue Gehege erst im Frühjahr 1995 mit einem käferdichten Zaun umgeben wurde, kann erst ab Frühjahr 1996 mit einiger Sicherheit geschlossen werden, dass Tiere, die erstmals (unmarkiert) in einer Frühjahrssaison gefangen werden, in der vorausgegangenen Herbstsaison geschlüpft sind. Das Alter der erstmals im Frühjahr 1994 und 1995 gefangenen Tiere ist also unbekannt: es kann sich um ältere Tiere handeln, die in das Gehege eingewandert sind. Aus der Biologie der Art (vgl. Kap.2.2.) folgt andererseits, dass Individuen, die im nicht käferdichten Gehege erstmals in einer Herbstsaison gefangen werden, mit großer Wahrscheinlichkeit in dieser Herbstsaison geschlüpft sind. In den Tabellen und Abbildungen beziehen sich Individuenanzahlen, die mit „Herbst“ benannt sind, z.B. „Herbst 1997“ bzw. „H 97“ in Tab.54 und Abb.42, auf die im Herbst gefangenen Jungtiere. Individuenanzahlen, die mit „Jahrgang“ benannt sind, z.B. „Jahrgang 1997“ in Tab.64, beziehen sich auf alle unmarkiert im Herbst und im darauf folgenden Frühjahr gefangenen Tiere und umfassen damit die Gruppe der im betreffenden Herbst geschlüpften Tiere.

Im Frühjahr 1995 und im Frühjahr 1996 werden einige auf der Fläche vorhandenen Tiere nicht gefangen, dies sind sogenannte saison-inaktive Tiere (Tab.53). Bei diesen Tieren handelt es sich um Individuen, die sowohl in der vorangegangenen als auch in der nachfolgenden Saison im Gehege gefangen werden. Diese Tiere sind sehr wahrscheinlich auch in der Saison, in der sie nicht gefangen werden, auf der Untersuchungsfläche anwesend gewesen. Im Frühjahr 1995 sind dies 12 Individuen (7 Weibchen, 5 Männchen). Im Frühjahr 1996 wird – wie auch im Alten Gehege – auf Grund ungewöhnlich niedriger Temperaturen während der Aktivitätssaison der Art eine größere Anzahl der auf der Fläche vorhandenen Individuen nicht gefangen: es sind 18 Individuen (17 Weibchen, 1 Männchen), die aber sowohl 1995 als auch 1997 gefangen werden. Von der witterungsbedingten Einschränkung der Aktivität sind also vor allem die Weibchen betroffen. Es ist zu betonen, dass saison-inaktive Tiere nur im geschlossenen Gehege erkannt werden.

Es stellt sich die Frage, ob sich die im Frühjahr 1996 saison-inaktiven Weibchen hinsichtlich ihrer Genotypenfrequenzen von den aktiven (gefangenen) Weibchen unterscheiden. Wegen der geringen Individuenzahlen ist ein Test nur für die Weibchen möglich. Es fällt insbesondere der relativ hohe Anteil heterozygoter Weibchen unter den saison-inaktiven Tieren auf: 37,5% gegenüber 29,8% (Tab.53). Der Unterschied ist statistisch allerdings nicht signifikant ($\chi^2 = 0,276$; $p < 0,7$). Die saison-inaktiven Tiere des Frühjahres 1995 und 1996 werden aus diesem Grund bei allen Analysen berücksichtigt.

Auch im Frühjahr 1999 treten saison-inaktive Tiere auf: drei im Gehege lebende Weibchen und ein Männchen wurden nicht gefangen (im Frühjahr 2000 wurden sie wieder nachgewiesen). Die hier vorgelegten Auswertungen waren bereits vor Beginn der Frühjahrssaison 2000 abgeschlossen: die saison-inaktiven Tiere des Frühjahrs 1999 sind deshalb nicht berücksichtigt.

3.3.1. Genotypen- und Allelfrequenzen 1995 – 1999

In den Frühjahrssaisons schwanken die Anteile der für das s-Allel homozygoten Weibchen zwischen 63% und 69%, die Anteile der Heterozygoten zwischen 26% und 34% und der ff-homozygoten Weibchen zwischen 3% und 5% (Abb.42). Die Frequenzen des s-Allels schwanken bei den Weibchen zwischen 0,797 und 0,822; die des f-Allels zwischen 0,184 und 0,203 (Tab.54). Bei den Männchen (die Genotypenfrequenzen des x-chromosomalen Genlocus entsprechen den Allelfrequenzen) liegt der Anteil der Individuen, die das s-Allel tragen, zwischen 74% und 82%, die der f-Tiere entsprechend zwischen 18% und 27% (Tab.54 und Abb.42).

In den Herbstsaisons schwanken die Anteile der ss-Weibchen zwischen 52% und 66%; der Anteil der heterozygoten Weibchen zwischen 27% und 48% und der ff-Weibchen zwischen 0% und 7%; bei den Männchen schwankt der Anteil der s-Tiere zwischen 79% und 87% (Abb.42).

Von Frühjahr zu Frühjahr zeigen sich damit nur relativ geringe Schwankungen der relativen Genotypenhäufigkeiten, bei Weibchen und Männchen maximal um ca. 8%. Die Unterschiede zwischen aufeinander folgenden Frühjahrsbeständen sind weder bei den Weibchen noch bei den Männchen signifikant (Tab.55).

Stärkere Schwankungen werden zwischen den Herbstbeständen der Weibchen beobachtet: der Anteil der heterozygoten Tiere variiert um bis zu 21% (Abb.42). Im Vergleich der Herbstbestände unterscheiden sich die Genotypenhäufigkeiten der im Herbst 1995 geschlüpften Weibchen signifikant von denen der im Herbst 1997 geschlüpften Weibchen ($\chi^2 = 7,489$, $p = 0,024$; Tab.55a). Der Unterschied geht auf eine Erhöhung des relativen Anteils der ss-Weibchen im Herbst 1997 zurück. Auch im Vergleich der Genotypen-Anteile des Herbstbestandes 1995 zu denen des Herbstbestandes 1998 zeigt sich eine, wenn auch nur leichte, Verschiebung zugunsten der ss-Weibchen im Herbst 1998 (Abb.42). Der Chi-Quadrat-Wert ist mit $\chi^2 = 3,562$ im Vergleich zu den anderen durchgeführten Tests groß, liegt aber mit $p = 0,168$ noch deutlich oberhalb des Signifikanzniveaus (Tab.55). Die Allelfrequenzen der Männchen und die Allelfrequenzen der Gesamtbestände (Weibchen plus Männchen) unterscheiden sich im Vergleich der Saisons nicht.

Tab.52: Generationentabelle vom Herbst 1993 bis zum Frühjahr 1999 für *Carabus auronitens* im Neuen Gehege, Forst Tinnen

Die Tabelle stellt die Anzahl der erstmals in einer Saison gefangenen *Carabus auronitens*-Individuen und die Anzahl der Überlebenden in den nachfolgenden Saisons, getrennt nach Weibchen und Männchen dar. Das Gehege wurde im März 1995 (also vor Beginn der Aktivitätssaison von *Carabus auronitens*) käferdicht geschlossen. Im offenen Gehege ist das Alter der unmarkiert im Frühjahr (F) gefangenen Tiere unbekannt, sie können daher keinem Jahrgang zugeordnet werden. Im geschlossenen Gehege sind unmarkiert im Frühjahr gefangene Tiere mit sehr großer Wahrscheinlich in der vorausgegangenen Herbstsaison (H) innerhalb des Geheges geschlüpft. Sie werden daher dem Jahrgang der im Herbst geschlüpften Tiere zugeordnet. Bei unmarkiert im Frühjahr 1995 gefangenen Tieren ist das Alter unbekannt, da das Gehege im März 1995 geschlossen wurde, im vorausgegangenen Frühjahr also noch Individuen von außerhalb des Geheges eingewandert sein könnten.

Anzahl n.a. nennt die Anzahl der saison-inaktiven Tiere. Dabei handelt es sich um Individuen, die nicht in der jeweiligen Saison, aber vorher und nachher innerhalb des Geheges gefangen wurden. Saison-inaktive Tiere können nur im geschlossenen Gehege ermittelt werden. (+ Anzahl) nennt die Anzahl der Einwanderer in das geschlossene Gehege. Dabei handelt es sich vermutlich um Tiere, die über Bäume in das Gehege eingewandert sind. Die Genotypen gibt Tab.54.

Erstfangsaison	Jahrgang	Geschl.	Fangsaison												
			H 93	F 94	H 94	F 95	H 95	F 96	H 96	F 97	H 97	F 98	H 98	F 99	
Herbst 1993	Herbst 1993	♀♀	47	20		3		1							
		♂♂	49	20		3		1							
Frühjahr 1994	Neufang Frühjahr 1994: Alter unbekannt	♀♀		242		50 (4 n.a.)		23 (3 n.a.)		13		6		1	
		♂♂		401		48 (3 n.a.)		31		17		3			
Herbst 1994	Herbst 1994	♀♀			246		116 (3 n.a.)		71 (13 n.a.)		54		28		9
		♂♂			188		76 (2 n.a.)		51 (1 n.a.)		35		7		1
Frühjahr 1995	Neufang Frühjahr 1995: Alter unbekannt	♀♀					43		19 (1 n.a.)		12		5		1
		♂♂					48		19		12		3		

Tab.53: Anzahl, Alter und Genotypen der saison-inaktiven Tiere in den Frühjahren 1995 und 1996 im Neuen Gehege, Forst Tinnen

Saison-inaktive Tiere sind Individuen, die nicht in der jeweiligen Frühjahrssaison, aber vorher und nachher auf der Fläche des Neuen Geheges gefangen wurden. Diese Tiere sind mit sehr großer Wahrscheinlichkeit auch in der entsprechenden Saison auf der Fläche vorhanden gewesen, wurden aber - vermutlich wegen relativ geringer Aktivität - nicht gefangen. Saison-inaktive Tiere können nur im geschlossenen Gehege ermittelt werden. nn nennt die Anzahl der Individuen, bei denen der Genotyp nicht sicher bestimmt werden konnte.

Erstfang- saison im:	saison-inaktive Weibchen im:				saison-inaktive Männchen im:			
	F 95		F 96		F 95		F 96	
F 94	ss	3	2	s	2			
	sf			f				
	ff			nn	1			
	nn	1	1		3			
		4	3					
H 94	ss	2	6	s	1	0		
	sf		6	f	1	1		
	ff		1	nn				
	nn	1			2	1		
		3	13					
F 95	ss		1					
	sf							
	ff							
	nn							
			1					
inaktive Tiere		7	17		5	1		

Tab.54: Genotypen- und Allelfrequenzen von Frühjahr 1995 bis Frühjahr 1999 im Neuen Gehege, Forst Tinnen

Angegeben sind die Genotypenhäufigkeiten und die Allelfrequenzen aller in den Frühjahrs- (F) und Herbst (H)-Saisons vorhandenen Tiere mit bekanntem Genotyp ("Summe 1"). "nn" nennt die Anzahl der Tiere, bei denen der Genotyp nicht bestimmt werden konnte; "Summe 2" nennt die Gesamtzahl der auf der Fläche vorhandenen Individuen, inkl. der Tiere mit unbekanntem Genotyp und inkl. der saison-inaktiven Tiere. (Ausnahme: vier saison-inaktive Tiere im Frühjahr 99 wurden nicht berücksichtigt.)

Frühjahr, Weibchen										
	F 95		F 96		F 97		F 98		F 99	
	N	Allelfrequenz								
ss	127	s = 0,797	86	s = 0,815	58	s = 0,816	105	s = 0,822	83	s = 0,813
sf	68	f = 0,203	40	f = 0,185	26	f = 0,184	40	f = 0,178	34	f = 0,187
ff	7		4		3		7		6	
Summe 1	202		130		87		152		123	
nn	10		4		2		2		13	
Summe 2	212		134		89		154		136	

Frühjahr, Männchen										
	F 95		F 96		F 97		F 98		F 99	
	N	Allelfrequenz								
s	131	0,762	88	0,765	55	0,743	100	0,82	106	0,815
f	41	0,248	27	0,235	19	0,267	22	0,18	24	0,185
Summe 1	172		115		74		122		130	
nn	3		3		0		2		7	
Summe 2	175		118		74		124		137	

Herbst, Weibchen										
	H 95		H 96		H 97		H 98			
	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz
ss	23	s = 0,761			58	s = 0,795	26	s = 0,75		
sf	21	f = 0,239			24	f = 0,205	17	f = 0,35		
ff	0				6		3			
Summe 1	44				88		46			
nn	10				8		8			
Summe 2	54		0		96		54			

Herbst, Männchen										
	H 95		H 96		H 97		H 98			
	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz	N	Allelfrequenz
s	22	0,786			60	0,789	40	0,87		
f	6	0,214			16	0,211	6	0,13		
Summe 1	28				76		46			
nn	10				7		5			
Summe 2	38		0		83		51			

Tab.55: Test auf Unterschiede der Allel- und Genotypenhäufigkeiten zwischen den Beständen der Frühjahrssaisons 1995 - 1999 und der Herbstsaisons 1995 – 1998

Die Vergleiche beziehen sich auf jeweils alle in der Saison vorhandenen Tiere mit bekanntem Genotyp. Die Genotypenhäufigkeiten der Weibchen werden im Saison-Saison-Vergleich mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor verglichen, die Genotypenhäufigkeiten der Männchen und die Allelfrequenzen der für Weibchen und Männchen zusammengefassten Daten mittels des Chi-Quadrat-Vierfeldertests. Die unter "simultan" angegebenen Werte resultieren aus Mehrfeldertafeln, die jeweils alle Frühjahrs- bzw. Herbstsaisons berücksichtigen (zum simultanen Vergleich vgl. Kap.2.4.). Auf eine Korrektur der Chi-Quadrat-Werte nach Mehrfachtestung wird verzichtet, da die Unterschiede nicht signifikant sind.

a) Weibchen (Genotypenhäufigkeiten)

getestete Saison	χ^2 -Wert	p
F 95 - F 96	0,373	0,830
F 96 - F 97	0,038	0,981
F 97 - F 98	0,479	0,787
F 98 - F 99	0,081	0,961
Simultan	3,275	0,916
H 95 - H 97	7,489	0,024 *
H 97 - H 98	1,354	0,508
H 95 - H 98	3,562	0,168
Simultan	7,605	0,107

b) Männchen (Allel- = Genotypenhäufigkeiten)

getestete Saison	χ^2 - Wert	p
F 95 - F 96	0,005	0,944
F 96 - F 97	0,118	0,731
F 97 - F 98	1,626	0,202
F 98 - F 99	0,008	0,930
Simultan	3,133	0,536
H 95 - H 97	0,002	0,967
H 97 - H 98	1,244	0,265
H 95 - H 98	0,901	0,343
Simultan	1,384	0,501

c) Weibchen und Männchen zusammengefasst (Allelhäufigkeiten)

getestete Saison	χ^2 -Wert	p
F 95 - F 96	0,108	0,743
F 96 - F 97	0,050	0,824
F 97 - F 98	1,293	0,256
F 98 - F 99	0,009	0,922
Simultan	2,311	0,679
H 95 - H 97	0,329	0,566
H 97 - H 98	0,008	0,930
H 95 - H 98	0,188	0,665
Simultan	0,342	0,843

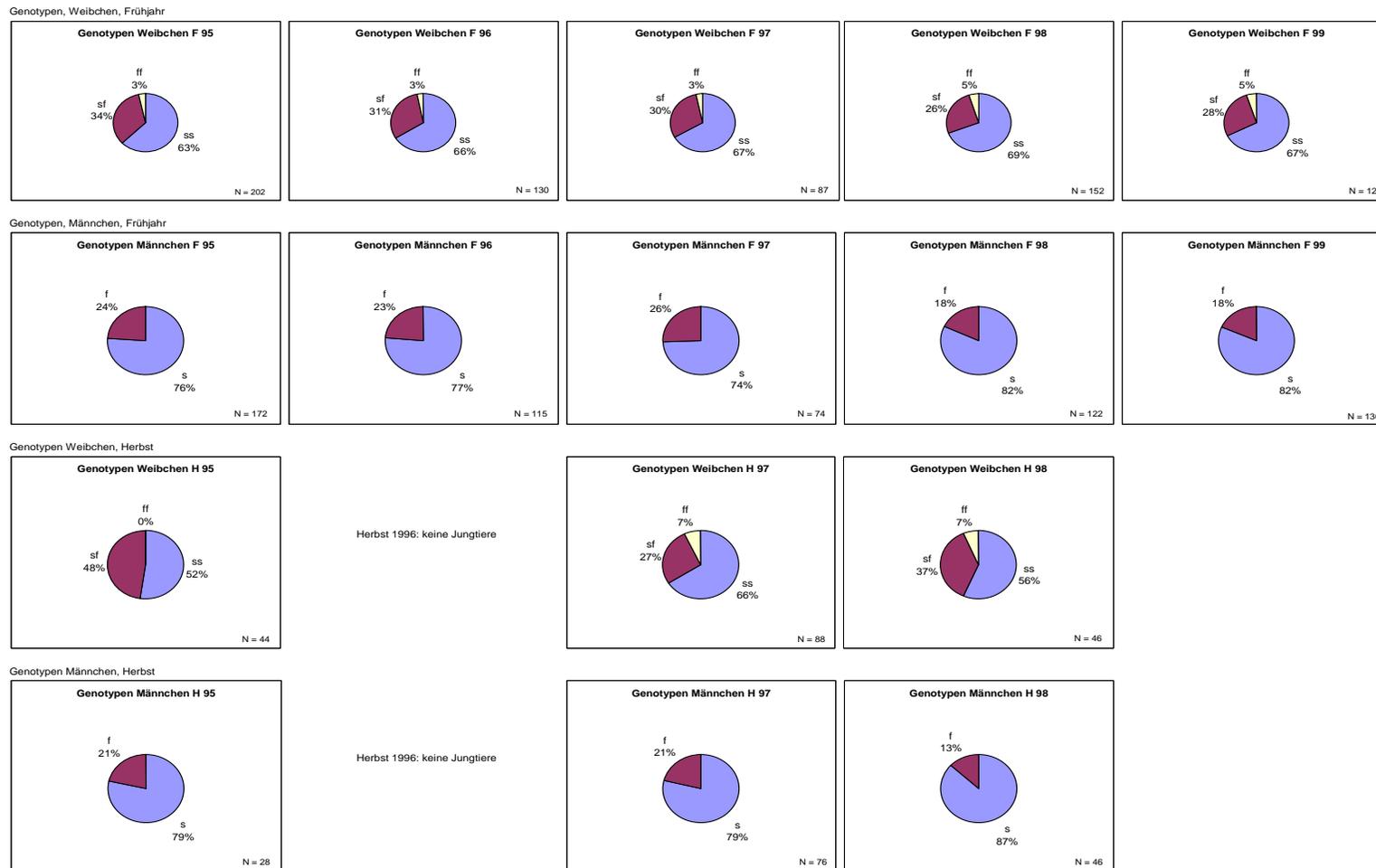


Abb.42: Genotypenfrequenzen der Bestände von *Carabus auronitens* vom Frühjahr 1995 bis zum Frühjahr 1999 im Neuen Gehege im Forst Tinnen

Die Frühjahrsbestände umfassen jeweils alle auf der Fläche vorhandenen Tiere (Alt- und Jungtiere), bei denen der Genotyp bekannt ist. Die Herbstbestände umfassen die in der jeweiligen Herbstsaison aktiven Jungtiere, von denen der Genotyp bekannt ist. N gibt die Anzahl der Individuen mit bekanntem Genotyp. Diese Anzahl kann von der Gesamtzahl der auf der Fläche vorhandenen Individuen abweichen, da nicht von allen Tieren der Genotyp ermittelt werden konnte (vgl. Summe 1 und Summe 2 in Tab.54)

1998 und 1999 leicht darunter (um vier bzw. drei Tiere). Alle Unterschiede sind nicht signifikant (Chi-Quadrat-Anpassungstest, Werte siehe Tab.56).

In den Herbstbeständen sind die Unterschiede zwischen Beobachtung und Erwartung etwas größer (Tab.56): So wird im Herbst 1995 ein leichter Heterozygotenüberschuss beobachtet (21 beobachtete gegenüber 16 erwarteten heterozygoten Weibchen; $\chi^2 = 4,31$; $p = 0,116$). Im Herbst 1997 werden hingegen weniger heterozygote Weibchen als erwartet beobachtet (24 gegenüber 28,68; $\chi^2 = 2,29$, $p = 0,317$). Die Abweichung im Herbstbestand 1997 ist also gegenüber der Abweichung im Herbstbestand 1995 in die entgegengesetzte Richtung verschoben. Alle Abweichungen liegen oberhalb des Signifikanzniveaus von $p = 0,100$; die χ^2 -Werte sind jedoch im Vergleich zu den Tests der Frühjahrsbestände relativ groß.

Tab.57: Beobachtete und nach Hardy-Weinberg erwartete Genotypenhäufigkeiten der Weibchen, getrennt für die einzelnen Jahrgänge der Aktivitätssaisons F 95 - F 99

Es sind jeweils alle in der entsprechenden Saison vorhandenen Tiere mit bekanntem Genotyp berücksichtigt. Abweichungen zwischen der Summe der Beobachtung (B) und Summe der Erwartung (E) entstehen durch Individuen, deren Genotyp nicht bestimmt werden konnte (nn).

a) Frühjahr, ♀♀

Aktivitätssaison:	F 95		F 96		F 97		F 98		F 99	
	B	E	B	E	B	E	B	E	B	E
ss	127	128,31	86	86,35	58	57,93	105	102,70	83	81,30
sf	68	65,36	40	39,20	26	26,13	40	44,48	34	37,40
ff	7	8,32	4	4,45	3	2,95	7	4,82	6	4,30
Summe 1	202	201,99	130	130,00	87	87,01	152	152,00	123	123,00
nn	10		4		2		2		13	
Summe 2	212		134		89		154		136	

b) Herbst, ♀♀

Aktivitätssaison:	H 95		H 96		H 97		H 98	
	B	E	B	E	B	E	B	E
ss	23	25,48			58	55,61	26	25,88
sf	21	16,01			24	28,68	17	17,25
ff	0	2,51			6	3,7	3	2,86
Summe 1	44	44,00			88	87,99	46	45,99
nn	10				8		8	
Summe 2	54		0		96		54	

c) Test auf Erfüllung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (Chi-Quadrat-Anpassungstest)

getestete Saison	χ^2 -Wert	p
Weibchen F 95	0,33	0,848
Weibchen F 96	0,06	0,968
Weibchen F 97	0,001	0,999
Weibchen F 98	1,49	0,475
Weibchen F 99	1,02	0,601
Weibchen H 95	4,31	0,116
Weibchen H 97	2,29	0,317
Weibchen H 98	0,01	0,995

Die Hardy-Weinberg-Statistik deutet auf Veränderungen der Genotypenhäufigkeiten von Herbstsaison zu Herbstsaison: die Genotypenhäufigkeiten der Weibchen im Herbst 1995 und Herbst 1997 unterscheiden sich sogar signifikant (Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor; $\chi^2 = 7,489$; $p = 0,024$; Tab.55). Dies könnte durch gelegentliche Unterschiede im Reproduktionserfolg der verschiedenen Genotypen bedingt sein. In den Frühjahrssaisons scheinen sich Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung zu verwischen, möglicherweise weil die Frühjahrsbestände aus mehreren Alterskohorten bestehen.

Bei den Männchen ist der Esterase-Locus hemizygot. Daher erfolgt der Test auf Übereinstimmung mit der Hardy-Weinberg-Verteilung indirekt, durch einen Test auf gleiche Allelhäufigkeiten bei Weibchen und Männchen: die Allelhäufigkeiten von Weibchen und Männchen unterscheiden sich in keiner Saison (Tab.58e).

Tab.58: Allelhäufigkeiten am Esterase-Locus bei Weibchen und Männchen

Es sind jeweils alle in der entsprechenden Saison vorhandenen Tiere mit bekanntem Genotyp berücksichtigt. "Summe" nennt die absolute Anzahl der nachgewiesenen Allele.

a) Frühjahr, Weibchen

	F 95	F 96	F 97	F 98	F 99
s	322	212	142	250	200
f	82	48	32	54	46
Summe	404	260	174	304	246

b) Frühjahr, Männchen

	F 95	F 96	F 97	F 98	F 99
s	131	88	55	100	106
f	41	27	19	22	24
Summe	172	115	74	122	130

c) Herbst, Weibchen

	H 95	H 96	H 97	H 98
s	67		140	69
f	21		36	23
Summe	88		176	92

d) Herbst, Männchen

	H 95	H 96	H 97	H 98
s	22		60	40
f	6		16	6
Summe	28		76	46

e) Test auf gleiche Allelhäufigkeiten bei Weibchen und Männchen

(Chi-Quadrat-Vierfeldertest)

getestete Saison	χ^2 -Wert	p
F 95	0,900	0,343
F 96	1,254	0,263
F 97	1,687	0,194
F 98	0,004	0,948
F 99	0,003	0,949
H 95	0,071	0,791
H 97	0,012	0,914
H 98	2,641	0,104

3.3.1.2. Genotypenhäufigkeiten in den Jungtierbeständen

Im Frühjahr können zwei Gruppen von Jungtieren unterschieden werden: bereits im Herbst gefangene und erst im Frühjahr nachgewiesene Jungtiere. Im folgenden wird der Frage nachgegangen, ob sich diese beiden Gruppen von Jungtieren hinsichtlich ihrer Genotypenhäufigkeiten unterscheiden. Mögliche Unterschiede könnten auf unterschiedliches Verhalten im Herbst hindeuten.

Bei den Weibchen unterscheiden sich weder die beiden Gruppen der einzelnen Jahrgänge noch die aus allen Jahrgängen zusammengefassten Gruppen (Tab.59). Bei den Männchen unterscheidet sich die Gruppe der erst im Frühjahr 1998 gefangenen Jungtiere signifikant von den schon im Herbst 1997 gefangenen Jungtieren ($\chi^2 = 4,161$, $p = 0,041$; Tab.59). Dieser nur einmal aufgetretene Unterschied wird als zufallsbedingt interpretiert. In vorangegangenen Untersuchungen (Klenner, 1990) war deutlich geworden, dass die Jungtiere im Herbst obligatorisch aktiv sind: vermutlich waren auch die erst im Frühjahr gefangenen Jungtiere im Herbst aktiv, wurden aber zufällig nicht gefangen.

3.3.1.3. Jung- und Alttiere in den Frühjahrssaisons

Im Frühjahr 1995 beobachtete M. Kuhlmann (1995) signifikante Unterschiede der Allelfrequenzen zwischen jungen (0,5 Jahre alten) Tieren und der Gruppe der „Anderen“ (die von M. Kuhlmann als „Andere“ bezeichnete Gruppe setzt sich aus Alttieren und den im Herbst 1994 nicht gefangenen Jungtieren zusammen.) Bei den Jungtieren (die Allelfrequenzen von Weibchen und Männchen wurden zusammengefasst) war die Frequenz des s-Allels signifikant höher als in der Gruppe der „Anderen“ (0,819 bzw. 0,739; $p < 0,03$).

Aus diesem Anlass werden auch von mir die Bestände der Frühjahrssaisons auf Unterschiede in den Genotypen- bzw. Allelfrequenzen zwischen Jung- und Alttieren untersucht, wobei die nach Errichtung des käferdichten Zaunes erstmals in einer Frühjahrssaison gefangenen Käfer als Jungtiere betrachtet werden. Die Genotypenfrequenzen der Weibchen und Männchen werden getrennt analysiert; außerdem werden die Allelfrequenzen der Weibchen untersucht (Tab.60). Bis auf den von M. Kuhlmann für das Frühjahr 1995 gefundenen Unterschied zwischen den Allelfrequenzen der Jungtiere und „Anderen“, werden keine weiteren signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen- bzw. Allelfrequenzen der Jung- und Alttiere beobachtet (Tab.60).

Tab.59: Vergleich der Allel- bzw. Genotypenhäufigkeiten von markierten und unmarkierten Jungtieren in den Frühjahren 96, 98 und 99 (im Herbst 1996 wurden keine Jungtiere nachgewiesen)

Die Tabelle bezieht sich auf die in den Frühjahren 96, 98 und 99 nachgewiesenen Jungtiere. Diese Jungtiere können im geschlossenen Gehege entweder bereits markiert ("1. Frühjahr markiert") oder unmarkiert ("1. Frühjahr unmarkiert") sein; je nachdem, ob sie erstmals im Herbst oder erstmals im Frühjahr gefangen wurden. Angegeben ist die absolute Anzahl der Jungtiere im Frühjahr, getrennt nach Geschlecht und Genotyp. Tiere mit unbekanntem Genotyp sind nicht berücksichtigt. Die Genotypenhäufigkeiten der Weibchen werden mittels des Tests nach Brandt & Snedecor verglichen, die der Männchen mittels Chi-Quadrat-Vierfeldertest. n.t.: nicht testbar

a) Anzahl der im Frühjahr aktiven Jungtiere

Fang-saison	Schlupf-saison	Genotyp	Weibchen		Genotyp	Männchen	
			1. Frühjahr markiert	1. Frühjahr unmarkiert		1. Frühjahr markiert	1. Frühjahr unmarkiert
F 96	H 95	ss	7	3	s	3	7
		sf	6	3	f	1	3
		ff	0	0			
F 98	H 97	ss	52	22	s	56	31
		sf	22	8	f	16	2
		ff	5	0			
F 99	H 98	ss	20	5	s	38	13
		sf	13	4	f	6	5
		ff	2	0			
	H 95, 97 u. 98 zusammen-gefasst	ss	79	30	s	97	51
sf		41	15	f	23	10	
ff		7	0				

b) Statistischer Test auf gleiche Allel- bzw. Genotypenhäufigkeiten bei markierten und unmarkierten Jungtieren in den Frühjahrssaisons

Ge-schlecht	Fang-saison	Generation	χ^2 -Wert	p
♀♀	F 96	H 95	0,024	0,876
	F 98	H 97	2,090	0,352
	F 99	H 98	0,616	0,735
	F 96, 98 u. 99 zusammen-gefasst	H 95, 97 u. 98 zusammen-gefasst	2,596	0,273
♂♂	F 96	H 95	n.t.	
	F 98	H 97	4,161	0,041 *
	F 99	H 98	1,750	0,186
	F 96, 98 u. 99 zusammen-gefasst	H 95, 97 u. 98 zusammen-gefasst	0,209	0,648

Tab.60: Vergleich der Allel- und Genotypenhäufigkeiten von Jung- und Alttieren in den Frühjahrssaisons 1995 - 1999

Angegeben sind jeweils alle in der entsprechenden Saison vorhandenen Jung- und Alttiere. "nn" nennt die Anzahl der Tiere mit unbekanntem Genotyp; "Summe" die Gesamtzahl der nachgewiesenen Jung- und Alttiere. Als Jungtiere des vorangegangenen Herbstes werden entsprechend markierte und unmarkierte Tiere des Frühjahres gewertet. Eine Ausnahme ist das Frühjahr 1995, in dem die unmarkiert im Frühjahr gefangenen Individuen zu den Alttieren gerechnet werden, da das Gehege erst im März 1995 geschlossen wurde.

a) Häufigkeitstabelle der in der jeweiligen Frühjahrssaison aktiven Tiere

		Aktivitätssaison:					
		F 95	F 96	F 97	F 98	F 99	
Weibchen	alt	Summe	96	114	89	44	79
		ss	49	76	58	31	58
		sf	35	31	26	10	17
		ff	4	4	3	2	4
		nn	8	3	2	1	0
Männchen	alt	Summe	99	102	74	17	69
		s	70	78	55	13	55
		f	26	23	19	4	13
		nn	3	1	0	0	1
Weibchen	jung	Summe	116	20		110	57
		ss	78	10		74	25
		sf	33	9		30	17
		ff	3	0		5	2
		nn	2	1		1	13
Männchen	jung	Summe	76	16		107	68
		s	61	10		87	51
		f	15	4		18	11
		nn		2		2	6

b) Statistischer Test auf mögliche Unterschiede der Genotypen- und Allelhäufigkeiten zwischen Alt- und Jungtieren

Weibchen, Genotypenhäufigkeiten: Brandt & Snedecor-Test, 2 FG

Testvariablen	χ^2	p
alt - jung F 95	3,536	0,174
alt - jung F 96	3,292	0,193
alt - jung F 97	n.t.	
alt - jung F 98	0,292	0,864
alt - jung F 99	4,165	0,125

Weibchen, Allelhäufigkeiten: Chi-Quadrat-Vierfeldertest

Testvariablen	χ^2	p
alt - jung F 95	3,296	0,069 ^(*)
alt - jung F 96	0,806	0,369
alt - jung F 97	n.t.	
alt - jung F 98	0,181	0,671
alt - jung F 99	2,404	0,121

Männchen, Allel- = Genotypenhäufigkeiten: Chi-Quadrat-Vierfeldertest

Testvariablen	χ^2	p
alt - jung F 95	1,261	0,261
alt - jung F 96	0,23	0,631
alt - jung F 97	n.t.	
alt - jung F 98	0,404	0,525
alt - jung F 99	0,041	0,840

Weibchen + Männchen zusammengefasst, Allelhäufigkeiten: Chi-Quadrat-Vierfeldertest

Testvariablen	χ^2	p
alt - jung F 95	4,943	0,026 *
alt - jung F 96	0,943	0,331
alt - jung F 97	n.t.	
alt - jung F 98	0,012	0,912
alt - jung F 99	1,215	0,270

n.t. nicht testbar

3.3.2. Analyse des altersabhängigen Überlebens

Die im Herbst 1995 im Alten und Neuen Gehege geschlüpften Jungtiere weisen eine deutlich herabgesetzte Viabilitätsfitness auf (Kliewe, 1996): bis zum Frühjahr 1996 betrug die Überlebensrate der Weibchen nur 24,1%, die der Männchen sogar nur 10,5% (meist liegt die Überlebensrate der Jungtiere bei 80%). Die im Herbst 1995 geschlüpften Tiere waren auch im Mittel kleiner und ihr relatives Gewicht (Gewicht geteilt durch Länge) war geringer als in anderen Herbstsaisons (Kliewe, 1996). R. Baumgartner konnte in mehrjährigen Untersuchungen an *Carabus auronitens* im gleichen Untersuchungsgebiet zeigen, dass die Lebenserwartung der Jungtiere von Jahr zu Jahr mehr oder weniger stark variiert (Baumgartner, 2002).

Die Untersuchungen am Esterase-Locus scheinen die Sonderstellung der im Herbst 1995 geschlüpften Tiere widerzuspiegeln:

- Die Genotypenhäufigkeiten der Weibchen der Herbstgeneration 1995 unterscheiden sich von denen der Herbstgeneration 1997 signifikant (Tab.55).
- Zwar weichen im Herbst 1995 die Häufigkeiten der homo- und heterozygoten Weibchen nicht signifikant von der Hardy-Weinberg Verteilung ab, doch war die Irrtumswahrscheinlichkeit vergleichsweise klein ($\chi^2 = 4,31$, $p = 0,116$; Tab.56).

Diese Beobachtungen deuten auf mögliche Unterschiede der Viabilitätsfitness der Esterase-Genotypen. Diese Möglichkeit wird im folgenden genauer untersucht. Dazu werden alle Individuen, deren Alter bekannt ist, geschlechtsspezifisch zu den Kohorten „Herbst“, „1. Frühjahr“, „2. Frühjahr“, „3. Frühjahr“ usw. zusammengefasst (Tab.61 bis Tab.63). Eine separate Analyse der aus verschiedenen Herbstsaisons stammenden Tiere ist auf Grund der relativ geringen Individuenzahlen nicht möglich. Für die Weibchen wird jeweils eine Überlebensanalyse auf Grundlage der Genotypen (Tab.61) und eine auf Grundlage der Allele durchgeführt (Tab.62).

Zu den verschiedenen Jahrgängen ist folgendes anzumerken:

- Herbst 1994: die Untersuchungen zum Esterase-Polymorphismus wurden erst im Frühjahr 1995 aufgenommen. Der Jahrgang Herbst 1994 kann also erst ab der Frühjahrssaison 1995 berücksichtigt werden. Dadurch werden die Summen der absoluten Werte in den Überlebens Tabellen (Tab.61 bis Tab.63) ab dem 1. Frühjahr größer.
- Herbst 1995: Die Tiere dieses Jahrgangs weisen eine deutlich herabgesetzte Viabilitätsfitness auf (s. oben).
- Herbst 1996: In dieser Herbstsaison sind keine Jungtiere geschlüpft.

Es werden drei unterschiedliche Analysen durchgeführt, um eine mögliche Veränderung der Allel- und Genotypenhäufigkeiten mit zunehmendem Alter der Tiere statistisch zu überprüfen: (1.) Die Überlebensraten von einer zur nächsten Saison werden mit Hilfe des Tests nach Brandt & Snedecor (bezüglich der Genotypenhäufigkeiten der Weibchen) und mit Hilfe des Chi-Quadrat-Vierfeldertests (bezüglich der Allelhäufigkeiten der Weibchen und der Genotypenhäufigkeiten der Männchen) verglichen. (2.) Die altersabhängigen Überlebensraten zwischen aufeinander folgenden Saisons werden simultan mit Hilfe von Mehrfeldertafeln verglichen. (3.) Die Veränderungen der relativen Allel- und Genotypenhäufigkeiten werden mittels Regressionsanalyse analysiert.

Bei den Weibchen nimmt der Anteil der für das s-Allel homozygoten Tiere mit dem Alter fast kontinuierlich zu (Abb.43), lediglich vom zweiten zum dritten Frühjahr ist der Anteil der ss-Weibchen geringfügig rückläufig (2. F.: 70,07 % - 3. F.: 69,49 %; Tab.61). Der Anteil der sf-Weibchen sinkt vom Herbst bis zum fünften Frühjahr von 34,83% auf 11,11%; der Anteil der ff-Weibchen von 5,06% auf 0,00% (Tab.61). Die statistische Analyse nach Brandt & Snedecor ergibt allerdings keine signifikanten Unterschiede zwischen der Altersklasse der frisch geschlüpften Jungtiere (Herbstbestand) und den Überlebenden im ersten, zweiten,

dritten usw. Frühjahr (Tab.61). Auch der simultane Vergleich (vgl. Kap.2.4.) aller Altersklassen mit Hilfe der Mehrfeldertafel zeigt keinen signifikanten Trend an ($p = 0,542$; Tab.61).

Die Analyse auf Grundlage der Allele (Abb.44) zeigt erwartungsgemäß bei den Weibchen eine Zunahme des Anteils des s-Allels mit dem Alter. Von der Schlüpfseason zum zweiten, vierten und fünften Frühjahr werden Unterschiede festgestellt, die zwar nicht statistisch signifikant, aber mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,089$ relativ nahe am Signifikanzniveau liegen. Diese Unterschiede werden als beachtenswerte Tendenz interpretiert (Tab.62). Der simultane Vergleich aller Altersklassen zeigt keine signifikanten Unterschiede ($p = 0,183$; (Tab.62).

Bei den Männchen (Abb.45) zeigt die graphische Darstellung des altersabhängigen Überlebens der Genotypen keinen Trend. Entsprechend finden sich bei der statistischen Analyse bei den Männchen keine signifikanten Unterschiede (Tab.63) und auch im simultanen Vergleich aller Altersklassen treten keine signifikanten Unterschiede auf ($p = 0,88$; Tab.63).

Die Zunahme des relativen Anteils der ss-Weibchen mit dem Alter (Abb.43) könnte auf eine größere Überlebenswahrscheinlichkeit dieses Genotyps hindeuten und soll im folgenden mit Hilfe einer Regressionsanalyse näher untersucht werden. Die relativen Häufigkeiten werden dazu einer Arc-sinus-Transformation unterzogen (Kap.2.4.).

Die Häufigkeit der ss-Genotypen der Weibchen regressiert signifikant positiv auf das Alter, die Steigung der Ausgleichsgeraden weicht hochsignifikant von Null ab ($m = 3,53$; $p = 0,0052$ (Abb.46): d.h. die relative Häufigkeit der ss-Weibchen nimmt mit dem Alter einer Generation zu. Bei den heterozygoten sf-Weibchen ist die Regression signifikant negativ ($m = -3,13$; $p = 0,0037$). Die Steigung der für die homozygoten ff-Weibchen errechnete Ausgleichsgeraden weicht nicht signifikant von Null ab ($m = -0,44$; $p = 0,186$; Abb.46). Die Regressionsanalysen bestätigen, dass ss-Weibchen eine gegenüber sf- und ff-Weibchen erhöhte Überlebenswahrscheinlichkeit besitzen. Auch die Regressionen der Häufigkeiten des s- und f-Allels im Weibchenbestand weichen signifikant von Null ab: die relative Häufigkeit des s-Allels nimmt mit dem Alter einer Generation zu, die relative Häufigkeit des f-Alleles nimmt ab ($m = 2,53$; $p = 0,009$ bzw. $m = -2,56$; $p = 0,008$; Abb.47)

Bei den Männchen regressieren die relativen Häufigkeiten der Genotypen nicht signifikant auf das Alter ($m = 0,37$; $p = 0,713$ bzw. $m = -0,370$; $p = 0,713$; Abb.48).

Tab.61: Veränderung der Genotypenhäufigkeiten mit dem Lebensalter der Weibchen

a) Absolute und relative Häufigkeiten

Jahrgang	Genotyp	Herbst	1.	2.	3.	4.	5.
			Frühjahr	Frühjahr	Frühjahr	Frühjahr	Frühjahr
H 1994	ss		78	50	38	22	8
	sf		33	18	14	5	1
	ff		3	2	2	1	0
H 1995	ss	23	10	4	3		
	sf	21	9	5	2		
	ff	0	0	0	0		
H 1997	ss	58	74	49			
	sf	24	30	15			
	ff	6	5	4			
H 1998	ss	26	25				
	sf	17	17				
	ff	3	2				
Summe	ss	107	187	103	41	22	8
	sf	62	89	38	16	5	1
	ff	9	10	6	2	1	0
rel. Häufigkeit	% ss	60,11	65,38	70,07	69,49	78,57	88,89
	% sf	34,83	31,12	25,85	27,11	17,86	11,11
	% ff	5,06	3,50	4,08	3,39	3,57	0,00

b) Statistischer Test auf Veränderungen der Genotypenhäufigkeiten mit dem Lebensalter: Saison-Saison-Vergleiche: Chi-Quadrat-Vierfeldertest mit 1 FG; Simultaner Vergleich aller Altersklassen: Mehrfeldertafel mit 4 FG; n.s.: nicht signifikant; n.t.: nicht testbar. Auf eine Korrektur der Chi-Quadrat-Werte nach Mehrfachtestung wird verzichtet, da die Unterschiede nicht signifikant sind.

getestete Altersklassen	χ^2 - Wert	p
Herbst - 1. Frühjahr	1,598	0,450
Herbst - 2. Frühjahr	3,511	0,173
Herbst - 3. Frühjahr	1,690	0,429
Herbst - 4. Frühjahr	3,570	0,168
Herbst - 5. Frühjahr	3,039	0,219
1. Frühjahr - 2. Frühjahr	1,327	0,515
1. Frühjahr - 3. Frühjahr	0,384	0,825
1. Frühjahr - 4. Frühjahr	2,165	0,339
1. Frühjahr - 5. Frühjahr	2,189	0,335
2. Frühjahr - 3. Frühjahr	0,080	0,961
2. Frühjahr - 4. Frühjahr	0,865	0,649
2. Frühjahr - 5. Frühjahr	1,527	0,466
3. Frühjahr - 4. Frühjahr	0,893	0,640
3. Frühjahr - 5. Frühjahr	1,513	0,469
Simultaner Vergleich aller Altersklassen	8,896	0,542

Tab.62: Veränderung der Allelhäufigkeiten mit dem Lebensalter der Weibchen

a) Absolute und relative Häufigkeiten (im Herbst 1996 wurden keine Jungtiere fangen)

Jahrgang	Allel	Herbst	1. Frühjahr	2. Frühjahr	3. Frühjahr	4. Frühjahr	5. Frühjahr
H 1994	s		189	118	90	49	17
	f		39	22	18	7	1
H 1995	s	67	29	13	8		
	f	21	9	5	2		
H 1997	s	140	178	113			
	f	36	40	23			
H 1998	s	69	67				
	f	23	21				
Summe	s	276	463	244	98	49	17
	f	80	109	50	20	7	1
rel. Häufigkeit	% s	77,53	80,94	82,99	83,05	87,50	94,40
	% f	22,47	19,50	17,01	16,95	12,50	5,60

b) Statistischer Test auf Veränderungen der Allelhäufigkeiten mit dem Lebensalter: Saison-Saison-Vergleiche: Chi-Quadrat-Vierfeldertest mit 1 FG; Simultaner Vergleich aller Altersklassen: Mehrfeldertafel mit 4 FG; n.s.: nicht signifikant; n.t.: nicht testbar. Auf eine Korrektur der Chi-Quadrat-Werte nach Mehrfachtestung wird verzichtet, da die Unterschiede nicht signifikant sind.

getestete Alterklassen	χ^2- Wert	p
Herbst - 1. Frühjahr	1,579	0,209
Herbst - 2. Frühjahr	3,006	0,083
Herbst - 3. Frühjahr	1,624	0,203
Herbst - 4. Frühjahr	2,889	0,089
Herbst - 5. Frühjahr	2,889	0,089
1. Frühjahr - 2. Frühjahr	0,544	0,461
1. Frühjahr - 3. Frühjahr	0,286	0,593
1. Frühjahr - 4. Frühjahr	1,456	0,228
1. Frühjahr - 5. Frühjahr	2,097	0,148
Simultaner Vergleich aller Altersklassen	7,545	0,183

Tab.63: Veränderung der Genotypenhäufigkeiten mit dem Lebensalter der Männchen

a) Absolute und relative Häufigkeiten (im Herbst 1996 wurden keine Jungtiere gefangen)

Jahrgang	Genotyp	Herbst	1. Frühjahr	2. Frühjahr	3. Frühjahr	4. Frühjahr	5. Frühjahr
Herbst 1994	s		61	39	28	6	1
	f		15	12	7	1	
Herbst 1995	s	22	10	6	2		
	f	6	4	4	2		
Herbst 1997	s	60	87	53			
	f	16	18	12			
Herbst 1998	s	40	51				
	f	6	11				
Summe	s	122	209	98	30	6	1
	f	28	48	28	9	1	
rel. Häufigkeit	% s	81,33	81,32	77,78	76,92	85,71	
	% f	18,67	18,68	22,22	23,18	14,39	

b) Statistischer Test auf Veränderungen der Genotypenhäufigkeiten mit dem Lebensalter: Saison-Saison-Vergleiche: Chi-Quadrat-Vierfeldertest mit 1 FG; Simultaner Vergleich aller Altersklassen: Mehrfeldertafel mit 4 FG; n.s.: nicht signifikant; n.t.: nicht testbar. Auf eine Korrektur der Chi-Quadrat-Werte nach Mehrfachtestung wird verzichtet, da die Unterschiede nicht signifikant sind.

getestete Alterklasse	χ^2 - Wert	p
Herbst - 1. Frühjahr	0,001	0,998
Herbst - 2. Frühjahr	0,535	0,464
Herbst - 3. Frühjahr	0,382	0,536
Herbst - 4. Frühjahr	n.t.	
Herbst - 5. Frühjahr	n.t.	
Simultaner Vergleich aller Altersklassen	1,189	0,880

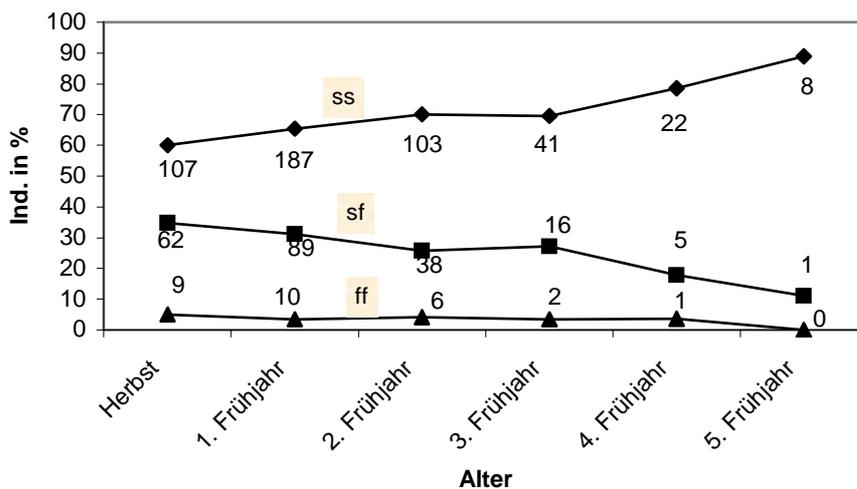


Abb.43: Altersabhängiges Überleben der Genotypen der Weibchen

Die Kurven zeigen den Anteil der überlebenden Genotypen mit zunehmendem Alter. Die Gesamtzahl der Überlebenden jeder Altersklasse ist gleich 100%. Zahlen in der Graphik geben die absolute Anzahl der Überlebenden an (vgl. Tab.61). Die Zunahme der absoluten Werte vom Herbst zum 1. Frühjahr resultiert aus der Tatsache, dass nicht alle Jungtiere in der Schlupfsaison (Herbst) gefangen werden.

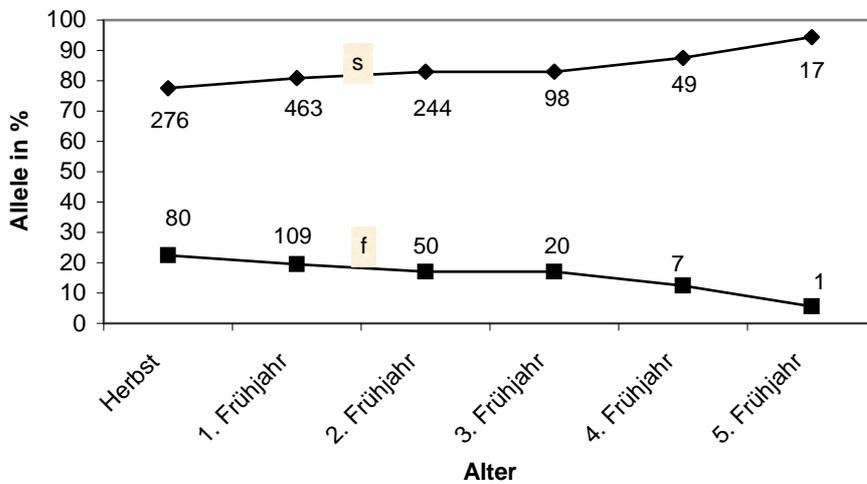


Abb.44: Altersabhängige Veränderung der Allelfrequenzen der Weibchen

Die Kurven zeigen den Anteil der „überlebenden Allele“ mit zunehmendem Alter der Weibchenbestände. Die Gesamtzahl der Überlebenden jeder Altersklasse ist gleich 100%. Zahlen in der Graphik geben die absolute Anzahl der Allele der Überlebenden an (vgl. Tab.62). Die Zunahme der absoluten Werte vom Herbst zum 1. Frühjahr resultiert aus der Tatsache, dass nicht alle Jungtiere in der Schlupfsaison (Herbst) gefangen werden.

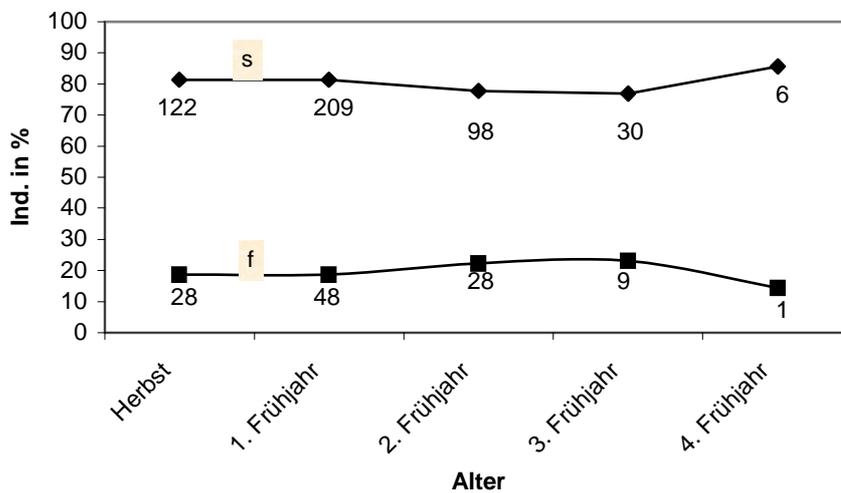


Abb.45: Altersabhängiges Überleben der Genotypen der Männchen

Die Kurven zeigen den Anteil der überlebenden Genotypen mit zunehmendem Alter. Die Gesamtzahl der Überlebenden jeder Altersklasse ist gleich 100%. Zahlen in der Graphik geben die absolute Anzahl der Überlebenden an (vgl. Tab.63). Die Zunahme der absoluten Werte vom Herbst zum 1. Frühjahr resultiert aus der Tatsache, dass nicht alle Jungtiere in der Schlupfsaison (Herbst) gefangen werden.

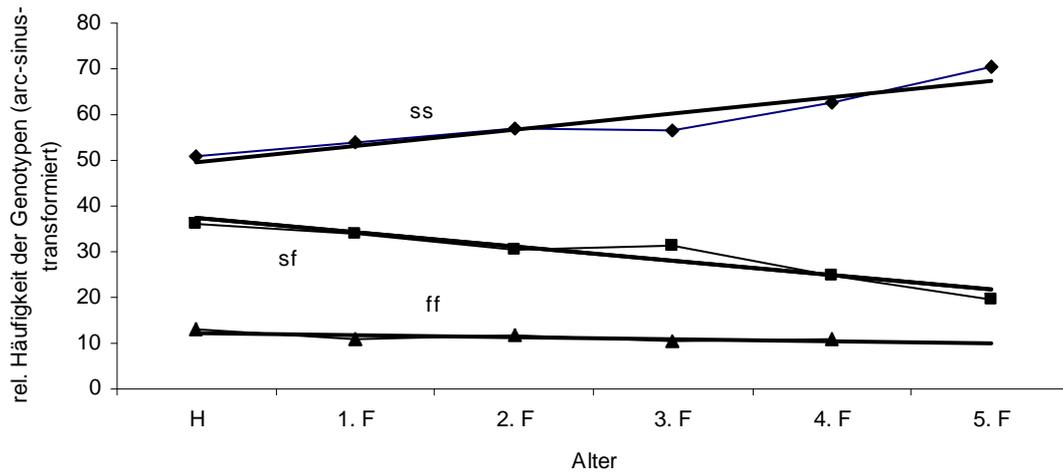


Abb.46: Regressionsanalyse der altersabhängigen Veränderung der Genotypen der Weibchen

Die x-Achse bezieht sich wie in Abb.43 bis Abb.45 auf das Alter der Bestände (H = Herbst, 1. F. = 1. Frühjahr usw.). Auf der y-Achse sind die relativen Genotypenhäufigkeiten der Altersklassen abgetragen (arc-sinus-transformiert; vgl.Kap.2.4.). Der Genotyp ff ist in der Altersklasse 5. Frühjahr (5. F) nicht vertreten. Mittels t-Test wird überprüft, ob die Steigung der Ausgleichsgeraden signifikant von Null verschieden ist. p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit den Signifikanzgrenzen: * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001; Tendenz p < 0,1; n.s. nicht signifikant.

Genotyp	Geradengleichung und Bestimmtheitsmaß (r ²)	t-Wert	p	Sign.
ss	y = 3,5288x + 46,158 r ² = 0,8845	5,535	0,0052	**
sf	y = -3,1257x + 40,345 r ² = 0,9028	-6,095	0,0037	**
ff	y = -0,437x + 12,697 r ² = 0,4946	-1,707	0,1864	n.s.

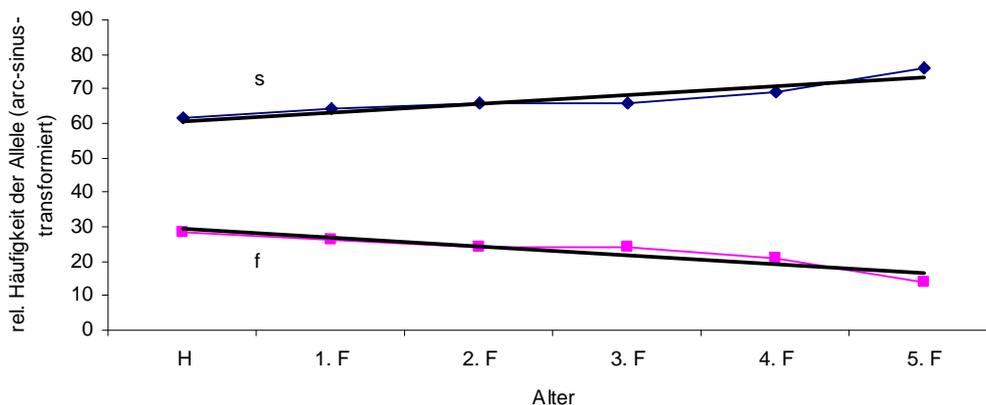


Abb.47: Regressionsanalyse der altersabhängigen Veränderung der Allelhäufigkeiten der Weibchen; Erläuterungen vgl. Abb.46

Allel	Geradengleichung und Bestimmtheitsmaß (r^2)	t-Wert	p	Sign.
s	$y = 2,5322x + 58,263; r^2 = 0,8512$	4,784	0,0087	**
f	$y = -2,559x + 31,886; r^2 = 0,8567$	-4,890	0,0081	**

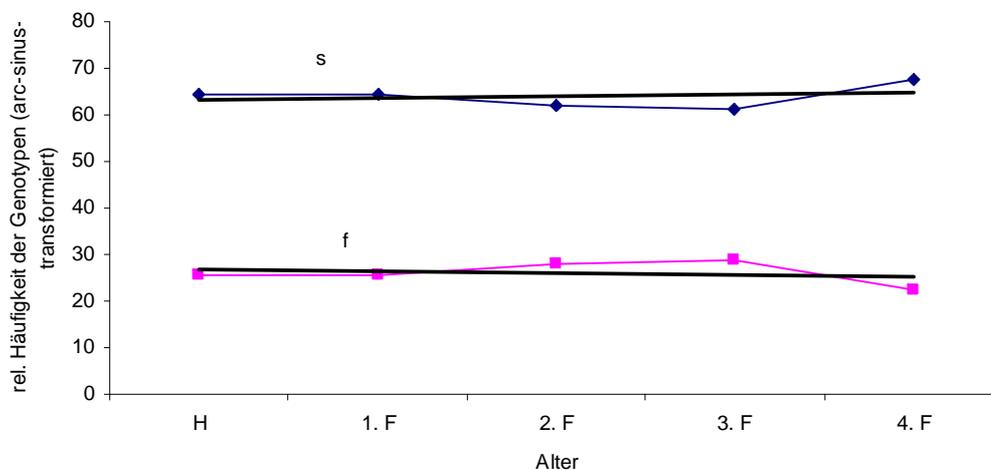


Abb.48: Regressionsanalyse der altersabhängigen Veränderung der Genotypen der Männchen; Erläuterungen vgl. Abb.46

Allel = Genotyp	Geradengleichung und Bestimmtheitsmaß (r^2)	t-Wert	p	Sign.
s	$y = 0,3702x + 62,829; r^2 = 0,0518$	0,405	0,7127	n.s.
f	$y = -0,3702x + 27,171; r^2 = 0,0518$	-0,405	0,7127	n.s.

3.3.3. Analyse der Körperlängen und des Körpergewichtes

Unterschiede hinsichtlich der mittleren Körperlängen sind bei *Carabus auronitens* mehrfach beobachtet worden. M. Kuhlmann beobachtete im Frühjahr 1995 im Neuen Gehege, dass die für das s-Allel homozygoten Weibchen (Jung- und Alttiere) signifikant größer waren als die heterozygoten sf-Weibchen (durchschnittliche Körperlänge der ss-Weibchen: $24,64 \pm 0,87$ mm; sf-Weibchen: $24,32 \pm 1,01$ mm; $p < 0,05$). Die für das f-Allozym homozygoten Weibchen waren im Mittel noch kleiner, die Unterschiede zu den ss- und sf-Weibchen waren jedoch auf Grund der geringen Stichprobe nicht statistisch abzusichern. Bei den Männchen wiesen die Unterschiede der mittleren Körperlängen die gleiche Tendenz auf, waren aber weniger stark ausgeprägt und nicht signifikant. Bei Betrachtung nur der im Frühjahr 1995 aktiven Jungtiere, fand M. Kuhlmann keine signifikanten Größenunterschiede zwischen den einzelnen Genotypen. Wenzlokot (1994) fand in Aufsammlungen aus dem Westmünsterland keinen Zusammenhang zwischen dem f-Allel-Anteil und der mittleren Körpergröße. Baumgartner (2002) untersuchte die Veränderungen der Körperlänge in den Jahren 1993 bis 1999 im Alten Gehege und fand, dass Weibchen und Männchen im Frühjahr 1999 im Mittel signifikant kleiner waren als im Frühjahr 1993. Weiterhin beobachtete er Unterschiede in der Überlebensfitness zwischen unterschiedlich großen Tieren: adulte Tiere weisen einerseits eine mit zunehmender Körpergröße zunehmende Überlebensfitness auf, andererseits scheint aber unter relativ ungünstigen Bedingungen die Reproduktionsrate kleiner Weibchen größer zu sein.

Eine Betrachtung der Genotypen könnte Zusammenhänge zwischen der Körperlänge und der Reproduktionsrate und/oder Überlebensfitness verschiedener Genotypen offenbaren. Im folgenden soll der Frage nachgegangen werden, ob Unterschiede hinsichtlich der Körperlänge zwischen den verschiedenen Genotypen eines Jahrgangs (Tab.64) bzw. zwischen den verschiedenen Jahrgängen bei denselben Genotypen (Tab.65) auftreten. Es werden die Jahrgänge Herbst 1994, 1995, 1997 und 1998 untersucht.

Bei den Jahrgängen 1995, 1997 und 1998 werden die im Herbst und im darauf folgenden Frühjahr unmarkiert gefangenen Tiere berücksichtigt. Bei dem Jahrgang 1994 können nur die im Frühjahr 1995 wiedergefangenen Jungtiere berücksichtigt werden, da im Herbst 1994 die Körperlängen der Jungtiere nicht bestimmt wurden. Im Herbst 1996 sind keine Jungtiere geschlüpft.

Innerhalb der Jahrgänge 1994, 1995, 1997 und 1998 sind nur bei den im Herbst 1994 geschlüpften Weibchen (auf dem 5%-Niveau) signifikante Größenunterschiede zwischen den Genotypen nachweisbar: die jungen ss-Weibchen sind etwas größer als die jungen sf-Weibchen (ss: $24,88 \pm 0,701$ mm; sf: $24,56 \pm 0,888$ mm; zweiseitiger t-Test mit $t = 2,018$; $p = 0,046$; Tab.64).

Der Vergleich der mittleren Körperlängen der Jungtiere aus verschiedenen Schlupfsaisons belegt die Sonderstellung der im Herbst 1994 geschlüpften Tiere: die ss-Weibchen des Jahrgangs 1994 ($24,88 \pm 0,701$ mm) sind signifikant größer als die ss-Weibchen des Jahrgangs 1995 ($24,13 \pm 2,167$ mm; $t = 2,627$; $p = 0,028$), 1997 ($24,25 \pm 1,122$ mm; $t = 4,112$; $p = 0,005$) und 1998 ($23,94 \pm 0,828$ mm; $t = 5,898$; $p = 0,001$) (Tab.65). Bei den sf-Weibchen bestehen Größenunterschiede zwischen den Tieren des Jahrgangs Herbst 1994 ($24,56 \pm 0,888$ mm) und des Jahrgangs 1995 ($23,55 \pm 1,382$ mm; $t = 3,435$; $p = 0,001$) (Tab.65). Die durchschnittlichen Körperlängen der ff-Weibchen unterscheiden sich nicht. Bei den Männchen sind die s-Allel-Träger des Jahrgangs 1994 signifikant größer als die des Jahrgangs 1998 ($22,43 \pm 0,656$ mm gegenüber $21,58 \pm 1,677$ mm; $t = 3,619$; $p = 0,004$) (Tab.65). f-Männchen der untersuchten Jahrgänge unterscheiden sich hinsichtlich der Körperlänge nicht.

Neben dem paarweisen Vergleich von jeweils zwei Jahrgängen werden die mittleren Körperlängen der vier Jahrgänge simultan mittels ANOVA (vgl. Kap.2.4.) verglichen (Tab.65). Die Ergebnisse bestätigen die t-Tests insofern, als bei den Genotypen, bei denen im paarweisen Vergleich signifikante Unterschiede der mittleren Körperlängen festgestellt

wurden, auch die ANOVA-Statistik signifikante Unterschiede anzeigt: ss- und sf-Weibchen sowie s-Männchen besitzen signifikant unterschiedliche Körperlängen in den untersuchten Schlupfsaisons (Tab.65).

Interessanterweise findet Baumgartner bei der Analyse der Bestände des benachbarten „Alten Geheges“, dass dort die mittleren Körperlängen der vom Herbst 1992 bis zum Herbst 1999 geschlüpften Jungtiere von Saison zu Saison fast kontinuierlich abnehmen (Baumgartner, 2002). Im Neuen Gehege sind die ss- und sf-Weibchen des Jahrgangs 1994 (z.T. signifikant, Tab.65) größer als die Tiere der darauf folgenden Jahrgänge. Eine kontinuierliche Abnahme der Körperlänge, wie von Baumgartner für das Alte Gehege gefunden, ist allerdings nicht feststellbar (Körperlänge [mm] ss: 24,88 → 24,13 → 24,25 → 23,94; sf: 24,56 → 23,55 → 23,98 → 23,76; Tab.64). - Einige Hinweise sprechen für außerordentlich gute Entwicklungsbedingungen im Jahr 1994: die Reproduktionsrate war relativ hoch und die Jungtiere waren relativ groß.

In den Frühjahrsbeständen 1998 und 1999 unterscheiden sich die mittleren Körperlängen der Genotypen von Weibchen und Männchen nicht (Tab.66). Werden jedoch alle Tiere, die vom Frühjahr 1995 bis zum Frühjahr 1999 im Neuen Gehege gefangen wurden, zusammengefasst, bestätigt sich der von M. Kuhlmann gefundene Größenunterschiede zwischen homo- und heterozygoten Weibchen: ss-Weibchen sind signifikant größer als sf-Weibchen ($p < 0,05$; Tab.66). Andererseits sind in der zusammengefassten Gruppe weder die ff-Weibchen besonders klein, noch wird ein Unterschied zwischen den Genotypen der Männchen sichtbar.

Hinsichtlich der eingangs formulierten Frage nach einem möglichen Zusammenhang zwischen der Körperlänge und der Reproduktionsrate und/oder Überlebensfitness verschiedener Genotypen lässt sich also festhalten: Der Vergleich der durchschnittlichen Körperlängen der Genotypen bei einem Jahrgang offenbart nur in einem Fall Unterschiede zwischen den Genotypen: die ss-Weibchen des Jahrgangs 1994 sind signifikant größer als die sf-Weibchen dieses Jahrgangs (Tab.64). Dieser einmalige Unterschied wird als zufällig gewertet. Dagegen unterscheiden sich die mittleren Längen der ss- und sf-Weibchen verschiedener Jahrgänge signifikant (vgl. Tab.65). Eine Tendenz, die auf eine Zunahme der durchschnittlichen Körperlänge der Population oder auf eine Veränderung der Körperlänge der Genotypen ss und sf im Laufe der Untersuchungsjahre hindeutet, findet sich nicht (vgl. oben).

Zusätzlich zu den Körperlängen werden für die Frühjahrsbestände 1998 und 1999 die mittleren Körpergewichte der Genotypen berechnet (Tab.67 und Tab.68): für jeden Monat ein Mittelgewicht pro Genotyp und Geschlecht. Für Individuen, die mehrmals in einem Monat gefangen werden, wird zunächst ein individuelles Mittelgewicht errechnet, das dann in den Monatsdurchschnitt eingeht. Die mittleren Gewichte jeden Monats werden – getrennt nach Genotypen - mittels t-Test verglichen. (Da sich bei den Jungtieren im Jahr 1998 und im Gesamtbestand 1999 die mittleren Körperlängen nicht unterscheiden (Tab.66), wird in diesem Fall auf eine Normierung des Gewichtes verzichtet.)

Es finden sich keine Hinweise auf eine Abhängigkeit des Körpergewichts vom Genotyp (Tab.69). Der scheinbar signifikante Unterschied zwischen dem Gewicht der ff-Weibchen und dem der ss- sowie sf-Weibchen im März 1999 (Tab.69) ist irrelevant, da die Kohorte der homozygoten ff-Weibchen nur drei Individuen umfasst. Auch Kuhlmann (1995) und Wenzlokot (1994) beobachteten keine Abhängigkeit des mittleren Körpergewichtes vom Genotyp.

Tab.64: Vergleich der mittleren, individuellen Körperlängen der Jungtiere der Jahrgänge 1994, 1995, 1997 und 1998

Für den Jahrgang 1994 können nur die Tiere berücksichtigt werden, die im Frühjahr 1995 wiedergefangen wurden, da im Herbst 1994 keine Körperlängen bestimmt wurden. Für die Jahrgänge 1995, 1997 und 1998 werden die jeweils unmarkiert im Herbst und im darauf folgenden Frühjahr gefangenen Tiere berücksichtigt. Im Herbst 1996 wurden keine Jungtiere gefangen. nn nennt die Anzahl der Individuen, bei denen der Genotyp oder die Körperlänge nicht bestimmt wurde. Die mittleren Längen werden mittels t-Test verglichen (zweiseitiger Test, bei möglicherweise ungleichen Varianzen). SD gibt die Standardabweichung, t den T-Wert und p die Irrtumswahrscheinlichkeit an. n.t.: nicht testbar.

Jahrgang	Geschl. + Genotyp	N	Mittlere individuelle Körperlänge [mm]	SD	Vergleich der mittleren Körperlängen innerhalb eines Jahrgangs			
						t	p	
1994	♀♀	116						
	ss	78	24,88	± 0,701	ss - sf	2,018	0,046 *	
	sf	33	24,56	± 0,888	ss - ff	1,044	0,300	
	ff	3	24,43	± 1,222	sf - ff	0,231	0,818	
	nn	2						
	♂♂	76						
	s	61	22,43	± 0,656	s - f	0,374	0,710	
	f	15	22,35	± 0,961				
	1995	♀♀	61					
		ss	26	24,13	± 2,167	ss - sf	1,127	0,265
sf		24	23,55	± 1,382	ss - ff	n.t.		
ff		0			sf - ff	n.t.		
nn		11						
♂♂		50						
s		27	21,75	± 1,231	s - f	-0,242	0,810	
f		9	21,86	± 0,850				
nn		14						
1997		♀♀	127					
	ss	80	24,25	± 1,122	ss - sf	1,166	0,246	
	sf	32	23,98	± 1,048	ss - ff	0,781	0,437	
	ff	6	23,89	± 0,997	sf - ff	0,215	0,831	
	nn	9						
	♂♂	117						
	s	91	21,98	± 1,409	s - f	0,285	0,776	
	f	18	21,88	± 0,650				
	nn	8						
	1998	♀♀	72					
ss		31	23,94	± 0,828	ss - sf	0,660	0,512	
sf		21	23,76	± 1,173	ss - ff	-1,293	0,205	
ff		3	24,61	± 1,100	sf - ff	-1,174	0,253	
nn		17						
♂♂		74						
s		53	21,58	± 1,677	s - f	-0,831	0,409	
f		11	22,01	± 0,5516				
nn		10						

Tab.65: Genotypenbasierter Vergleich der mittleren Körperlängen der Jungtiere aus verschiedenen Schlupfsaisons

Im Vergleich zweier Saisons werden zwei Mittelwerte mittels t-Test verglichen (zweiseitiger t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen). Da es zu einer Anwendung von mehreren statistischen Tests auf den gleichen Datenkörper kommt (hier jeweils sechs Tests), werden zusätzlich die Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Mehrfachtestung genannt (p_{corr}). Der simultane Vergleich der Mittelwerte der Genotypen der vier Herbstbestände erfolgt mittels ANOVA.

Geschl.	Genotyp	Jahrgang	t	p	p_{corr}
♀♀	ss	H 94 - H 95	2,627	0,010 *	0,059 (*)
		H 94 - H 97	4,112	< 0,001 ***	< 0,006 **
		H 94 - H 98	5,898	< 0,001 ***	< 0,006 **
		H 95 - H 97	-0,376	0,708	
		H 95 - H 98	0,444	0,659	
		H 97 - H 98	1,395	0,166	
		simultan	F = 6,841	< 0,001 ***	
	sf	H 94 - H 95	3,435	0,001 **	0,006 **
		H 94 - H 97	2,43	0,018 *	0,103
		H 94 - H 98	2,886	0,006 **	0,035 *
		H 95 - H 97	-1,352	0,182	
		H 95 - H 98	-0,559	0,579	
		H 97 - H 98	0,725	0,472	
		simultan	F = 4,636	0,004 **	
	ff	H 94 - H 95	n.t.		
		H 94 - H 97	0,727	0,491	
		H 94 - H 98	-0,183	0,864	
		H 95 - H 97	n.t.		
		H 95 - H 98	n.t.		
		H 97 - H 98	-0,993	0,354	
		simultan	F = 0,544	0,598	
♂♂	s	H 94 - H 95	3,359	0,001 **	0,006 **
		H 94 - H 97	2,317	0,022 *	0,125
		H 94 - H 98	3,619	< 0,001 ***	0,006 **
		H 95 - H 97	-0,761	0,448	
		H 95 - H 98	0,454	0,651	
		H 97 - H 98	1,509	0,133	
		simultan	F = 4,263	0,006 **	
	f	H 94 - H 95	0,616	0,545	
		H 94 - H 97	1,657	0,108	
		H 94 - H 98	1,055	0,302	
		H 95 - H 97	-0,499	0,624	
		H 95 - H 98	-0,083	0,934	
		H 97 - H 98	-0,559	0,581	
		simultan	F = 1,251	0,302	

Tab.66: Mittlere individuelle Körperlängen der 1995 - 1999 aktiven Tiere (1995 und 1999: Gesamtbestand; 1998: Jungtiere) getrennt nach Genotyp und Geschlecht

Angegeben ist die mittlere individuelle Körperlänge (\bar{x}) mit Standardabweichung (SD), getrennt nach Aktivitätssaison (Jahr), Geschlecht und Genotyp. N gibt die Gesamtzahl der berücksichtigten Individuen. Abweichungen zur Gesamtzahl der in der entsprechenden Saison auf der Fläche vorhandenen Tiere (vgl. Tab.52) entstehen durch die Nicht-Berücksichtigung von Tieren mit unbekanntem Genotyp oder mit unbekannter Länge. In den Frühjahren 1995 und 1999 werden jeweils alle auf der Fläche vorhandenen Tiere berücksichtigt (Jung- und Alttiere), 1998 nur die Jungtiere. Unter „Individuen 1995 – 1999“ sind alle in dieser Zeit auf der Fläche des Neuen Geheges nachgewiesenen Tiere berücksichtigt, unabhängig von ihrer Aktivitätssaison. Jeweils zwei Mittelwerte werden mittels t-Test verglichen (zweiseitiger t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen). p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit * p < 0,05; ** p < 0,01; n.t.: nicht testbar. k.A. keine Angaben bei M. Kuhlmann.

Jahr	Geschl.	Genotyp	N	\bar{x} [mm]	SD	t-Wert	p	Signif.
1995 (Gesamtbestand)	♀♀	ss	121	24,64	± 0,868	ss – sf: k.A.	< 0,05	*
		sf	67	24,32	± 1,014	ss – ff: n.t.		n.t.
		ff	7	24,157	± 0,713	sf – ff: n.t.		n.t.
	♂♂	s	128	22,28	± 0,722	s – f: k.A.	n.s.	n.s.
		f	41	22,35	± 0,946			
	1998 (Jungtiere)	♀♀	ss	74	24,20	± 1,14	ss-sf: 1,021	0,312
sf			30	23,96	± 1,08	ss-ff: 0,428	0,688	n.s.
ff			5	23,98	± 1,10	sf-ff: -0,045	0,966	n.s.
♂♂		s	87	22,09	± 0,78	s – f: 1,154	0,256	n.s.
		f	18	21,89	± 0,65			
1999 (Gesamtbestand)		♀♀	ss	83	24,20	± 0,99	ss-sf: 1,002	0,321
	sf		33	23,98	± 1,05	ss-ff: 0,355	0,735	n.s.
	ff		6	24,05	± 1,02	sf-ff: -0,134	0,897	n.s.
	♂♂	s	106	21,97	± 0,77	s – f: 0,161	0,873	n.s.
		f	24	21,95	± 0,64			
	Indiv. 1995 – 1999	♀♀	ss	215	24,37	± 1,00	ss-sf: 3,058	0,003
sf			107	23,98	± 1,13	ss-ff: 0,414	0,685	n.s.
ff			13	24,26	± 0,93	sf-ff: -1,011	0,327	n.s.
♂♂		s	251	22,02	± 0,83	s – f: -0,160	0,874	n.s.
		f	61	22,04	± 0,85			

Tab.67: Mittlere, individuelle Körpergewichte getrennt nach Geschlecht, Genotyp und Monat im Frühjahr 1998: Jungtiere

Angegeben sind die mittleren individuellen Körpergewichte [mg] ± Standardabweichung. Werden Individuen im jeweiligen Monat mehr als einmal gefangen, wird zunächst ein individuelles monatliches Mittelgewicht berechnet, das dann in die Mittelgewichtsberechnung aller Tiere des Monats einfließt.

Geschlecht	Genotyp	März '98	April '98	Mai '98	Juni '98
♀♀ (Jungtiere)	ss	536,20 ± 95,24	572,56 ± 80,44	594,39 ± 80,97	633,29 ± 61,13
	sf	490,00 ± 119,84	572,09 ± 136,24	616,63 ± 85,56	634,00 ± 181,02
	ff	564,33 ± 93,52	562,88 ± 87,33	573,10 ± 73,35	634,00 ± 181,02
♂♂ (Jungtiere)	s	395,46 ± 66,02	419,25 ± 53,31	445,05 ± 54,48	460,00 ± 39,93
	f	431,18 ± 56,29	401,17 ± 45,81	427,68 ± 62,77	461,07 ± 48,75

Tab.68: Mittlere, individuelle Körpergewichte getrennt nach Geschlecht, Genotyp und Monat im Frühjahr 1999: Gesamtbestand; Erläuterungen vgl. Tab.67

Geschlecht	Genotyp	März '99	April '99	Mai '99	Juni '99
♀♀ (Gesamtbestand)	ss	532,34 ± 77,29	571,89 ± 90,26	639,43 ± 80,03	586,35 ± 94,43
	sf	525,15 ± 78,64	544,87 ± 90,79	610,25 ± 96,5	536,60 ± 114,11
	ff	601,33 ± 33,86	nur 1 Ind.	594,00 ± 46,51	kein Ind.
♂♂ (Gesamtbestand)	s	409,53 ± 53,81	410,82 ± 44,47	458,43 ± 48,42	437,07 ± 49,55
	f	406,14 ± 45,98	406,44 ± 36,86	450,79 ± 36,80	nur 1 Ind.

Tab.69: Statistischer Vergleich der mittleren individuellen Körpergewichte in den Aktivitätssaisons 1998 (Jungtiere) und 1998 (Gesamtbestand)

Die mittleren individuellen Körpergewichte werden paarweise (genotypenbasiert) mittels t-Test verglichen (zweiseitiger t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen). p gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit mit den Signifikanzgrenzen: * p < 0,05; (*) p < 0,1; n.t.. = nicht testbar.

Jahr	Geschlecht	Monat	getestete Kohorte	t-Wert	p
1998 (Jungtiere)	♀♀	März	ss – sf	1,148	0,269
			ss – ff	- 0,495	0,661
			sf - ff	-1,144	0,316
		April	ss – sf	0,015	0,988
			ss – ff	0,215	0,842
			sf - ff	0,176	0,866
		Mai	ss – sf	- 1,102	0,277
			ss – ff	0,620	0,563
			sf - ff	1,171	0,283
		Juni	ss – sf	1,298	0,225
			ss – ff	- 0,005	0,996
			sf - ff	- 0,290	0,817
	♂♂	März	s – f	- 1,844	0,083 (*)
		April	s – f	1,304	0,206
		Mai	s – f	1,030	0,315
Juni		s - f	- 0,036	0,974	
1999 (Gesamtbestand)	♀♀	März	ss – sf	0,275	0,786
			ss – ff	- 2,845	0,039 *
			sf - ff	- 2,601	0,032 *
		April	(ss + ff) – sf	1,109	0,276
		Mai	ss – sf	0,805	0,442
			ss – ff	1,540	0,224
	sf - ff		0,374	0,718	
	Juni	ss – sf	0,889	0,410	
	♂♂	März	s – f	0,174	0,866
		April	s – f	0,429	0,671
		Mai	s – f	0,710	0,483
		Juni	s - f	n.t.	

3.3.4. Tests auf genetisch bedingte Unterschiede im Verhalten und in der Saisonalität

Wenn der Einfluss der langlebigeren ss-Tiere auf den Genpool der Gehegepopulation relativ groß ist, sollte der Anteil des s-Allels im Laufe der Untersuchungsjahre zunehmen. Weder in den Herbst- noch in den Frühjahrsbeständen der aufeinander folgenden Jahre wird jedoch eine Zunahme des Anteils des s-Allels beobachtet (Tab.54). Lediglich die Herbstbestände der Weibchen der Jahre 1995 und 1997 unterscheiden sich: 1997 waren die ss-Weibchen relativ häufiger; bezüglich der Häufigkeit des s-Allels bestand aber auch zwischen den Gesamt-Herbstbeständen (Weibchen und Männchen zusammengefasst) 1995 und 1997 kein Unterschied (Tab.54 und Tab.55). Es ist daher ein Kompensationsmechanismus zu postulieren, der die geringere Überlebensfitness der sf- und ff-Genotypen durch eine größere reproduktive Fitness pro Fortpflanzungssaison ausgleicht. Wir haben keine Möglichkeit, den Beitrag einer distinkten Gruppe zur Reproduktion der Population zu messen. Es besteht aber die Möglichkeit, die verschiedenen Genotypen auf Unterschiede im Verhalten und in der Saisonalität zu untersuchen, die möglicherweise den Fortpflanzungserfolg beeinflussen. Es wird im folgenden untersucht, ob die Ausprägung verschiedener individueller Parameter des Verhaltens und der Saisonalität in den Frühjahrsbeständen 1998 (Jungtiere) und 1999 (Gesamtbestand) vom Esterase-Genotyp abhängen. Zusätzlich werden die bereits von Michael Kuhlmann analysierten Werte des Frühjahrsbestandes 1995 (Gesamtbestand und teilweise getrennte Betrachtung der Jung- und Alttiere) genannt (Kuhlmann, 1995).

Jung- und Alttiere können sich im Lokomotionsverhalten und in der Saisonalität unterscheiden (Hockmann et al., 1998). Aus diesem Grunde sollten die untersuchten Kohorten so homogen wie möglich sein. Dies war nur im Frühjahr 1998 möglich. Das Frühjahr 1998 ist die einzige der untersuchten Frühjahrssaisons mit einer genügend großen Anzahl von Jungtieren für eine separate Analyse (110 junge Weibchen mit den Genotypen: 74 ss; 30 sf; 5 ff; 1 nn und 107 junge Männchen mit den Genotypen: 87 s; 18 f; 2 nn; Tab.60). Auch für das Frühjahr 1999 erscheint die Anzahl der Jungtiere zunächst ausreichend hoch: 57 junge Weibchen und 68 junge Männchen. Für eine getrennte Analyse der einzelnen Genotypen (junge Weibchen: 25 ss-; 17 sf- und 2 ff-Tiere; junge Männchen: 51 s- und 11 f-Tiere; Tab.60) ist die Anzahl jedoch nicht ausreichend. Daher liegen den folgenden Auswertungen für das Frühjahr 1998 ausschließlich Jungtiere (110 junge Weibchen und 107 junge Männchen; Tab.70) und für das Frühjahr 1999 alle Individuen (Gesamtbestand: 136 Weibchen und 137 Männchen; Tab.71) zu Grunde.

Auf Grund der folgenden Überlegung erscheint es legitim, im Frühjahr 1998 nur die Jungtiere, im Frühjahr 1999 aber den Gesamtbestand zu untersuchen: Angenommen es wird im Frühjahr 1998 ein Unterschied in einem Parameter des Verhaltens (z.B. hinsichtlich der Länge der Aktivität) zwischen ss- und sf-Jungtieren gefunden, könnte die Ursache dieses Verhaltensunterschiedes in der genetischen Ausstattung der Jungtiere begründet sein. Würden sich gleichgerichtete Unterschiede zwischen den Genotypen auch in der (alters-inhomogenen) Gruppe im folgenden Frühjahr 1999 finden, wäre dies ein wichtiger Hinweis auf genetisch bedingte Verhaltensunterschiede. Würde sich dagegen im Frühjahr 1999 der Zusammenhang zwischen Genotyp und Verhalten nicht bestätigen, könnte dies nicht als Hinweis gegen die Annahme genetisch bedingter Verhaltensunterschiede gewertet werden: genetisch bedingte Verhaltensunterschiede könnten sich gegenläufig mit dem Alter der Tiere verändern.

Jungtiere sind die im jeweils vorangegangenen Herbst sowie die in der betreffenden Frühjahrssaison erstmals gefangenen Tiere (vereinzelt im Herbst aktive Alttiere werden nicht berücksichtigt). Die Gesamtheit der in einer Herbstsaison geschlüpften Jungtiere wird als Jahrgang bezeichnet. Im Frühjahr 1998 wurde das Neue Gehege an 29 Fangterminen; im Frühjahr 1999 an nur 14 Fangterminen befangen. Am 05. Mai 1999 wurden die Fallen nicht nur am Morgen (FT 10, 05.05.1999), sondern zusätzlich am Abend kontrolliert (FT 11, 05.05.1999).

Tab.70: Absolute Anzahl der Erst- und Letztfänge der Jungtiere im Frühjahr 1998

Dargestellt sind alle im Frühjahr 1998 gefangenen Jungtiere, deren Genotyp bekannt ist. Im Frühjahr 1998 wurden ausschließlich die Jungtiere analysiert, die Anzahl der Alttiere war für eine gesonderte Betrachtung zu klein. FT gibt die Nummer des Fangtages. Die Rahmen markieren die Fangtage, die für den statistischen Test nach Brandt & Snedecor (Tab.74) zusammengefasst wurden. Die Zusammenfassungen sind erforderlich, da die Erwartungswahrscheinlichkeit in jeder Klasse größer eins sein muss. Daher werden beispielsweise bei den Erstfängen der Weibchen die Fangtage 1 bis 5; 7 bis 10 und 11 bis 19 jeweils zusammengefasst; der Fangtag 6 geht als einzelner Fangtag in die Statistik ein (die Ergebnisse des statistischen Vergleichs gibt Tab.74).

FT	Weibchen						FT	Männchen			
	Erstfänge			Letztfänge				Erstfänge		Letztfänge	
	ss	sf	ff	ss	sf	ff	s	f	s	f	
1	6	0	0	0	0	0	1	10	3	0	0
2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
4	2	1	0	0	0	0	4	8	0	0	0
5	20	10	3	2	1	0	5	30	8	1	2
6	7	7	1	1	1	0	6	8	2	1	0
7	2	4	0	1	2	0	7	2	0	1	0
8	2	1	0	0	0	0	8	1	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0
10	1	1	0	1	0	0	10	1	0	0	0
11	7	0	0	2	1	0	11	8	2	1	0
12	11	2	0	1	0	0	12	6	0	5	0
13	2	0	0	1	1	0	13	3	2	1	0
14	4	2	0	3	2	0	14	2	1	2	1
15	1	0	1	1	0	0	15	0		2	0
16	0	1	0	2	1	0	16	2		1	0
17	5	0		7	4	0	17	5		10	3
18	1	0		9	3	1	18	0		18	2
19	2	1		11	5	1	19	1		11	4
20				4	0	1	20			4	0
21				3	5	0	21			3	1
22				13	0	1	22			11	3
23				0	0	0	23			10	0
24				7	1	0	24			3	0
25				1	1	0	25			1	1
26				2	1	0	26			1	0
27				2	0	1	27				1
28					1		28				
29							29				
N	74	30	5	74	30	5	N	87	18	87	18

Tab.71: Absolute Anzahl der Erst- und Letztfänge im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)

Für die detaillierte Analyse der Daten aus dem Frühjahr 1999 wurden Jung- und Alttiere zusammengefasst. Eine getrennte Analyse der Jahrgänge war auf Grund der relativ geringen Individuenzahlen nicht möglich. Weitere Erläuterungen vgl. Tab.70.

FT	Weibchen						Männchen					
	Erstfänge			Letztfänge			Erstfänge			Letztfänge		
	ss	sf	ff	ss	sf	ff	s	f	s	f		
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	
2	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
3	9	3	0	0	1	0	3	6	0	1	0	
4	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	
5	19	9	3	4	4	0	5	28	7	3	1	
6	0	1	0	0	0	0	6	3	0	0	0	
7	7	4	0	5	3	1	7	20	5	0	0	
8	18	6	0	10	6	0	8	27	5	8	0	
9	11	4	0	3	3	0	9	6	3	3	2	
10	6	3	1	10	3	0	10	15	4	23	3	
11	2	0	1	4	2	2	11	0	0	3	1	
12	4	1	1	9	3	1	12	1	0	22	3	
13	6	1	0	21	3	2	13	0	0	29	13	
14	0	1	0	17	5	0	14	0	0	14	1	
N	83	33	6	83	33	6		106	24	106	24	

3.3.4.1. Kumulative Erst- und Letztfangkurven

An Hand der kumulierten Erst- und Letztfangkurven kann die intrasaisonale Dynamik (d.h. das Aktiv- und Inaktivwerden) der verschiedenen Genotypen verglichen werden (Tab.72; Tab.73). Dazu wird die Gesamtzahl der nachgewiesenen Individuen eines Genotyps gleich 100% gesetzt. Normierte Erst- und Letztfangkurven werden für die Jungtiere im Frühjahr 1998 (Tab.72; Abb.51; Abb.52) und für alle Individuen im Frühjahr 1999 erstellt (Tab.73; Abb.53; Abb.54). Zusätzlich wurde nachträglich eine Normierung der von M. Kuhlmann erhobenen Werte (Gesamtbestand) für das Frühjahr 1995 durchgeführt (vgl. unten und Abb.49; Abb.50).

Der Vergleich von ss- mit den sf-Weibchen der Jungtier-Kohorte im Frühjahr 1998 deutet auf Unterschiede im zeitlichen Auftreten (Abb.51). (Auf eine Darstellung des Genotyps ff wird wegen der geringen Individuenzahlen verzichtet: N = 5). Während der gesamten Saison verläuft die Erstfangkurve der jungen sf-Weibchen vor der Erstfangkurve der jungen ss-Weibchen. Der Verlauf der Letztfangkurven zeigt eine ähnliche Tendenz: die jungen sf-Weibchen werden im Mittel etwas früher letztmalig gefangen als die jungen ss-Weibchen. Der Verlauf der Kurven deutet damit auf einen etwas früheren Aktivitätsbeginn der jungen heterozygoten sf- Weibchen im Vergleich zu den jungen homozygoten ss-Weibchen. Hinweise auf Unterschiede in der Dauer der Aktivität zwischen jungen ss- und sf-Weibchen liefern die Kurven nicht.

Bei den jungen Männchen zeigt sich im Frühjahr 1998 bezüglich der Erstfangkurven ein leichter Unterschied zwischen den Genotypen: die das f-Allel tragenden jungen Männchen werden etwas früher erstmalig gefangen als die jungen s-Allel-Träger (Abb.52). Der Unterschied zwischen den Genotypen ist bei den jungen Männchen jedoch weniger deutlich ausgeprägt als bei den jungen Weibchen. Bezüglich der Letztfangkurven besteht bei den jungen Männchen kein Unterschied zwischen den Genotypen.

Im Frühjahr 1999 (Jung- und Alttiere zusammengefasst) bestätigt sich der im Frühjahr 1998 beobachtete Unterschied zwischen den weiblichen Genotypen vor allem bezüglich der Letztfänge: die sf-Weibchen des Gesamtbestandes werden im Frühjahr 1999 im Mittel deutlich früher letztmalig gefangen als ss-Weibchen (Abb.53). Die Erstfangkurven unterscheiden sich weniger stark: die Kurve der sf-Weibchen des Gesamtbestandes verläuft im Jahr 1999 knapp vor der der ss-Tiere. Im Frühjahr 1999 scheinen also die sf-Weibchen

des Gesamtbestandes eine etwas kürzere Dauer der Aktivität aufzuweisen als die ss-Weibchen. Dieser graphische Hinweis wird durch die Analyse der mittleren Dauer der individuellen Saison auch statistisch bestätigt (vgl. folgendes Unterkapitel und Tab.75). Bei den Männchen des Gesamtbestandes 1999 verläuft die Erstfangkurven der s-Tiere knapp vor der der f-Männchen, die Letztfangkurven unterscheiden sich in ähnlicher Weise wie die Erstfangkurven: die s-Männchen werden von Fangtag 8 bis 12 im Mittel etwas eher letztmalig gefangen als die f-Männchen (Abb.54).

Zusammenfassend kann festgestellt werden: sowohl die sf-Weibchen des Jungtierbestandes 1998 als auch des Gesamtbestandes 1999 werden im Mittel früher aktiv und auch früher wieder inaktiv als die jeweiligen ss-Weibchen. Die Aktivitätssaison der sf-Weibchen ist sowohl bei den Jungtieren als auch im Gesamtbestand im Vergleich zu der der ss-Weibchen ins frühere Frühjahr verschoben (im Jahr 1998 ist der Unterschied deutlicher als im Jahr 1999). Die Saisonalität der Genotypen der Männchen zeigt bei den Jungtieren 1998 und im Gesamtbestand 1999 keinen gleichgerichteten Unterschied.

M. Kuhlmann erstellt für das Frühjahr 1995 Erst- und Letztfangkurven der Genotypen der Gruppen Jungtiere und „Andere“. Die Gruppe „Andere“ umfasst unmarkierte Alttiere und nicht erkannte (weil im Herbst nicht gefangene) Jungtiere. Den Verlauf der Erst- und Letztfangkurven analysiert M. Kuhlmann an Hand der absoluten Fangzahlen. Er stellt keine Unterschiede zwischen den Genotypen fest. Ein Unterschied zwischen den Erst- und Letztfangkurven von ss- und sf-Tieren wird jedoch erst nach Normierung der Fangzahlen sichtbar. Diese Normierung wird auf der Grundlage der Daten von M. Kuhlmann von mir nachträglich durchgeführt (Abb.49; Abb.50). Zwischen den Gruppen „Jungtiere“ und „Andere“ wird nicht unterschieden. Wie für die Frühjahre 1998 (Abb.51) und 1999 (Abb.53) beginnt auch im Frühjahr 1995 die Aktivitätssaison der heterozygoten sf-Weibchen im Mittel früher als die der ss-Tiere (Abb.49). Während jedoch sowohl bei den Jungtieren 1998 als auch im Gesamtbestand 1999 das frühere Aktivwerden der sf-Weibchen mit einem früheren Inaktivwerden verbunden ist, unterscheiden sich 1995 die Letztfangkurven kaum (Abb.49). Anders als in den Frühjahren 1998 und 1999 weisen die Daten des Frühjahrs 1995 nicht auf zeitlich gegeneinander verschobene Aktivitätssaisons der ss und sf-Tiere, sondern auf einen früheren Beginn der Saison, d.h. auf eine im Durchschnitt längere individuelle Saison der sf-Weibchen (vgl. Kap.3.3.4.3.). f-Männchen werden im Mittel etwas früher aktiv als s-Männchen; die Letztfangkurven unterscheiden sich kaum (Abb.50). Auch bei den f-Männchen war also 1995, wie bereits M. Kuhlmann feststellte, die Saison im Mittel etwas länger als bei den s-Männchen.

Tab.72: Kumulative Erst- und Letzfangdaten im Frühjahr 1998: Genotypen der Jungtiere

a) Weibchen (Jungtiere)

Fangtag	Erstfänge						Letztfänge					
	ss	ss in %	sf	sf in %	ff	ff in %	ss	ss in %	sf	sf in %	ff	ff in %
1	6	8,11	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
2	7	9,46	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
3	7	9,46	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
4	9	12,16	1	3,33	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
5	29	39,19	11	36,67	3	60,00	2	2,70	1	3,33	0	0,00
6	36	48,65	18	60,00	4	80,00	3	4,05	2	6,67	0	0,00
7	38	51,35	22	73,33	4	80,00	4	5,41	4	13,33	0	0,00
8	40	54,05	23	76,67	4	80,00	4	5,41	4	13,33	0	0,00
9	40	54,05	23	76,67	4	80,00	4	5,41	4	13,33	0	0,00
10	41	55,41	24	80,00	4	80,00	5	6,76	4	13,33	0	0,00
11	48	64,86	24	80,00	4	80,00	7	9,46	5	16,67	0	0,00
12	59	79,73	26	86,67	4	80,00	8	10,81	5	16,67	0	0,00
13	61	82,43	26	86,67	4	80,00	9	12,16	6	20,00	0	0,00
14	65	87,84	28	93,33	4	80,00	12	16,22	8	26,67	0	0,00
15	66	89,19	28	93,33	5	100,00	13	17,57	8	26,67	0	0,00
16	66	89,19	29	96,67	5	100,00	15	20,27	9	30,00	0	0,00
17	71	95,95	29	96,67	5	100,00	22	29,73	13	43,33	0	0,00
18	72	97,30	29	96,67	5	100,00	31	41,89	16	53,33	1	20,00
19	74	100,00	30	100,00	5	100,00	42	56,76	21	70,00	2	40,00
20	74	100,00	30	100,00	5	100,00	46	62,16	21	70,00	3	60,00
21	74	100,00	30	100,00	5	100,00	49	66,22	26	86,67	3	60,00
22	74	100,00	30	100,00	5	100,00	62	83,78	26	86,67	4	80,00
23	74	100,00	30	100,00	5	100,00	62	83,78	26	86,67	4	80,00
24	74	100,00	30	100,00	5	100,00	69	93,24	27	90,00	4	80,00
25	74	100,00	30	100,00	5	100,00	70	94,59	28	93,33	4	80,00
26	74	100,00	30	100,00	5	100,00	72	97,30	29	96,67	4	80,00
27	74	100,00	30	100,00	5	100,00	74	100,00	29	96,67	5	100,00
28	74	100,00	30	100,00	5	100,00	74	100,00	30	100,00	5	100,00
29	74	100,00	30	100,00	5	100,00	74	100,00	30	100,00	5	100,00
Anzahl Individuen	74		30		5		74		30		5	

b) Männchen (Jungtiere)

Fangtag	Erstfänge				Letztfänge			
	s	s %	f	f in %	s	s in %	f	f in %
1	10	11,49	3	16,67	0	0,00	0	0,00
2	10	11,49	3	16,67	0	0,00	0	0,00
3	10	11,49	3	16,67	0	0,00	0	0,00
4	18	20,69	3	16,67	0	0,00	0	0,00
5	48	55,17	11	61,11	1	1,15	2	11,11
6	56	64,37	13	72,22	2	2,30	2	11,11
7	58	66,67	13	72,22	3	3,45	2	11,11
8	59	67,82	13	72,22	3	3,45	2	11,11
9	59	67,82	13	72,22	3	3,45	2	11,11
10	60	68,97	13	72,22	3	3,45	2	11,11
11	68	78,16	15	83,33	4	4,60	2	11,11
12	74	85,06	15	83,33	9	10,34	2	11,11
13	77	88,51	17	94,44	10	11,49	2	11,11
14	79	90,80	18	100,00	12	13,79	3	16,67
15	79	90,80	18	100,00	14	16,09	3	16,67
16	81	93,10	18	100,00	15	17,24	3	16,67
17	86	98,85	18	100,00	25	28,74	6	33,33
18	86	98,85	18	100,00	43	49,43	8	44,44
19	87	100,00	18	100,00	54	62,07	12	66,67
20	87	100,00	18	100,00	58	66,67	12	66,67
21	87	100,00	18	100,00	61	70,11	13	72,22
22	87	100,00	18	100,00	72	82,76	16	88,89
23	87	100,00	18	100,00	82	94,25	16	88,89
24	87	100,00	18	100,00	85	97,70	16	88,89
25	87	100,00	18	100,00	86	98,85	17	94,44
26	87	100,00	18	100,00	87	100,00	17	94,44
27	87	100,00	18	100,00	87	100,00	18	100,00
28	87	100,00	18	100,00	87	100,00	18	100,00
29	87	100,00	18	100,00	87	100,00	18	100,00
Anzahl Individuen	87		18		87		18	

Tab.73: Kumulative Erst- und Letztfangdaten sortiert nach Genotypen im Frühjahr 1999

a) Genotypen Weibchen (Gesamtbestand)

Fang- tag	Erstfänge						Letztfänge					
	ss	ss in %	sf	sf in %	ff	ff in %	ss	ss in %	sf	sf in %	ff	ff in %
1	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
2	1	1,20	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
3	10	12,05	3	9,09	0	0,00	0	0,00	1	3,03	0	0,00
4	10	12,05	3	9,09	0	0,00	0	0,00	1	3,03	0	0,00
5	29	34,94	12	36,36	3	50,00	4	4,82	5	15,15	0	0,00
6	29	34,94	13	39,39	3	50,00	4	4,82	5	15,15	0	0,00
7	36	43,37	17	51,52	3	50,00	9	10,84	8	24,24	1	16,67
8	54	65,06	23	69,70	3	50,00	19	22,89	14	42,42	1	16,67
9	65	78,31	27	81,82	3	50,00	22	26,51	17	51,52	1	16,67
10	71	85,54	30	90,91	4	66,67	32	38,55	20	60,61	1	16,67
11	73	87,95	30	90,91	5	83,33	36	43,37	22	66,67	3	50,00
12	77	92,77	31	93,94	6	100,00	45	54,22	25	75,76	4	66,67
13	83	100,00	32	96,97	6	100,00	66	79,52	28	84,85	6	100,00
14	83	100,00	33	100,00	6	100,00	83	100,00	33	100,00	6	100,00
Anzahl Individuen	83		33		6		83		33		6	

b) Genotypen Männchen (Gesamtbestand)

Fang- tag	Erstfänge				Letztfänge			
	s	s in %	f	f in %	s	s in %	f	f in %
1	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
2	0	0,00	0	0,00	0	0,00	0	0,00
3	6	5,66	0	0,00	1	0,94	0	0,00
4	6	5,66	0	0,00	1	0,94	0	0,00
5	34	32,08	7	29,17	4	3,77	1	4,17
6	37	34,91	7	29,17	4	3,77	1	4,17
7	57	53,77	12	50,00	4	3,77	1	4,17
8	84	79,25	17	70,83	12	11,32	1	4,17
9	90	84,91	20	83,33	15	14,15	3	12,50
10	105	99,06	24	100,00	38	35,85	6	25,00
11	105	99,06	24	100,00	41	38,68	7	29,17
12	106	100,00	24	100,00	63	59,43	10	41,67
13	106	100,00	24	100,00	92	86,79	23	95,83
14	106	100,00	24	100,00	106	100,00	24	100,00
Anzahl Individuen	106		24		106		24	

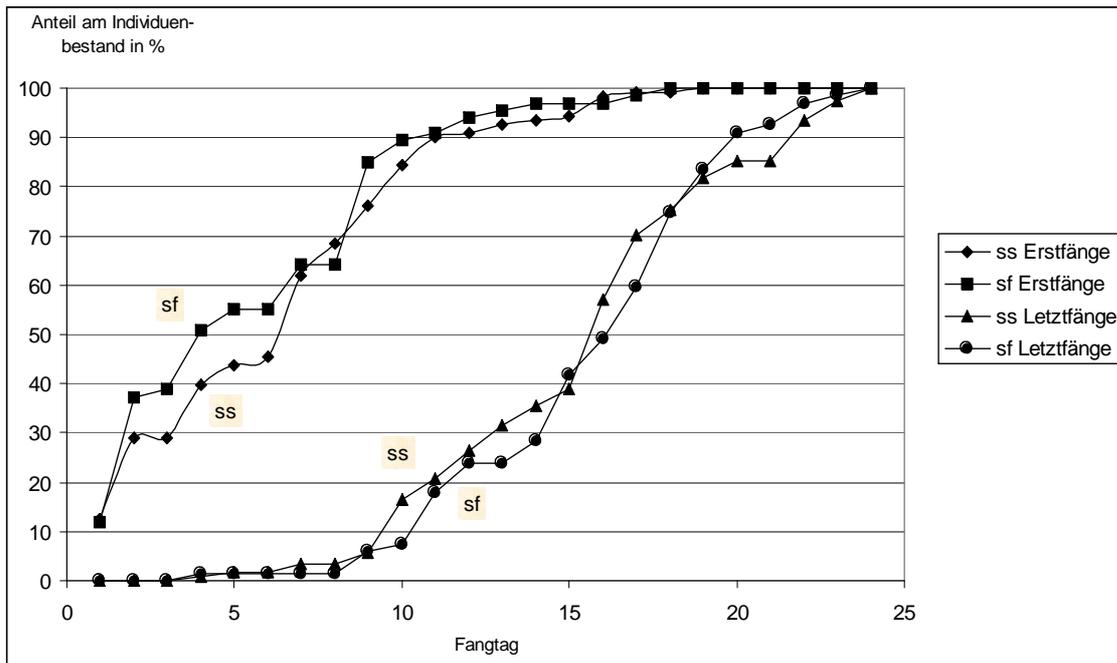


Abb.49: Normierte kumulative Erst- und Letzfangkurven der Weibchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1995 (Gesamtbestand)

Die absoluten Erst- und Letzfangzahlen sind Kuhlmann (1995) entnommen. Die Normierung der Werte wurde nachträglich durchgeführt, um einen Vergleich mit den Daten von 1998 und 1999 zu ermöglichen. Der Genotyp ff ist auf Grund der geringen Individuenzahlen nicht berücksichtigt. Der absolute Individuenbestand (Jung- und Alttiere) beträgt 195 Weibchen (ss: 121; sf: 67; ff: 7)

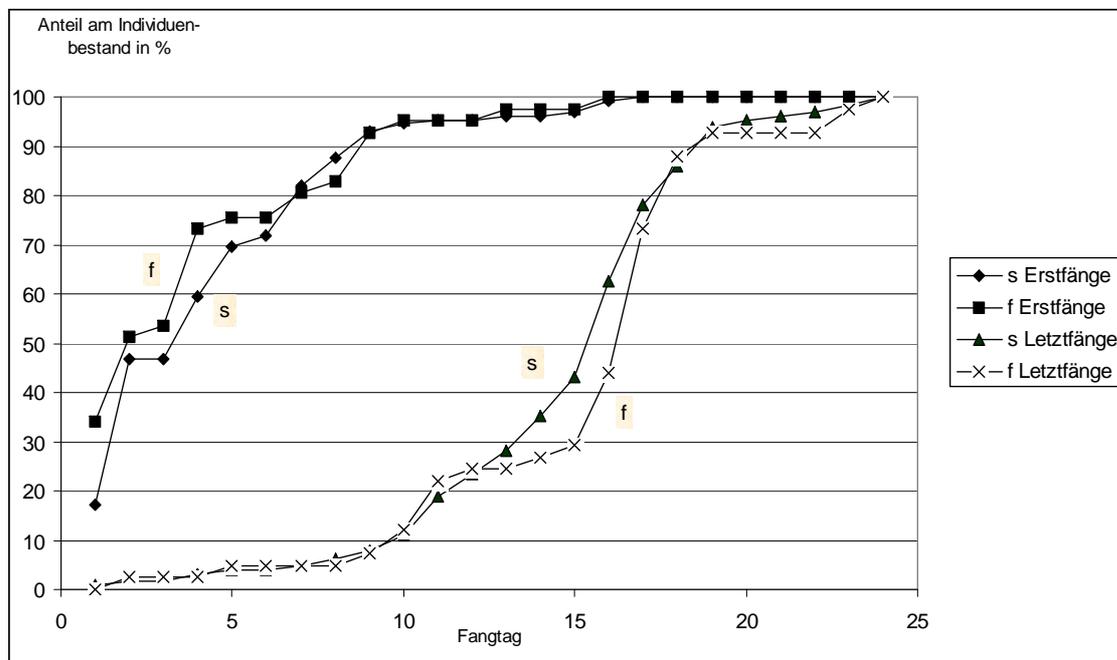


Abb.50: Normierte kumulative Erst- und Letzfangkurven der Männchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1995 (Gesamtbestand)

Der absolute Individuenbestand (Jung- und Alttiere) beträgt 169 Männchen (s: 128; f: 41). Weitere Erläuterungen vgl. Abb.49

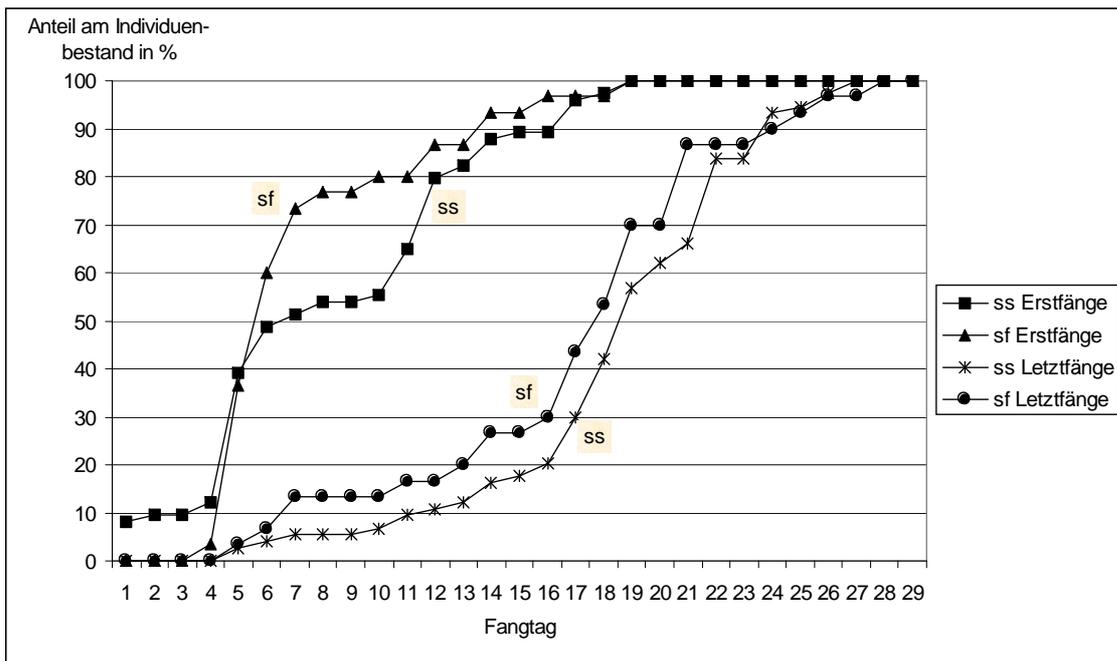


Abb.51: Normierte kumulative Erst- und Letzfangkurven der jungen Weibchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1998 (Jungtiere)

Die absolute Anzahl der jungen Weibchen beträgt 74 ss- und 30 sf-Tiere. Der Genotyp ff wurde auf Grund der geringen Individuenzahlen (N = 5) nicht berücksichtigt.

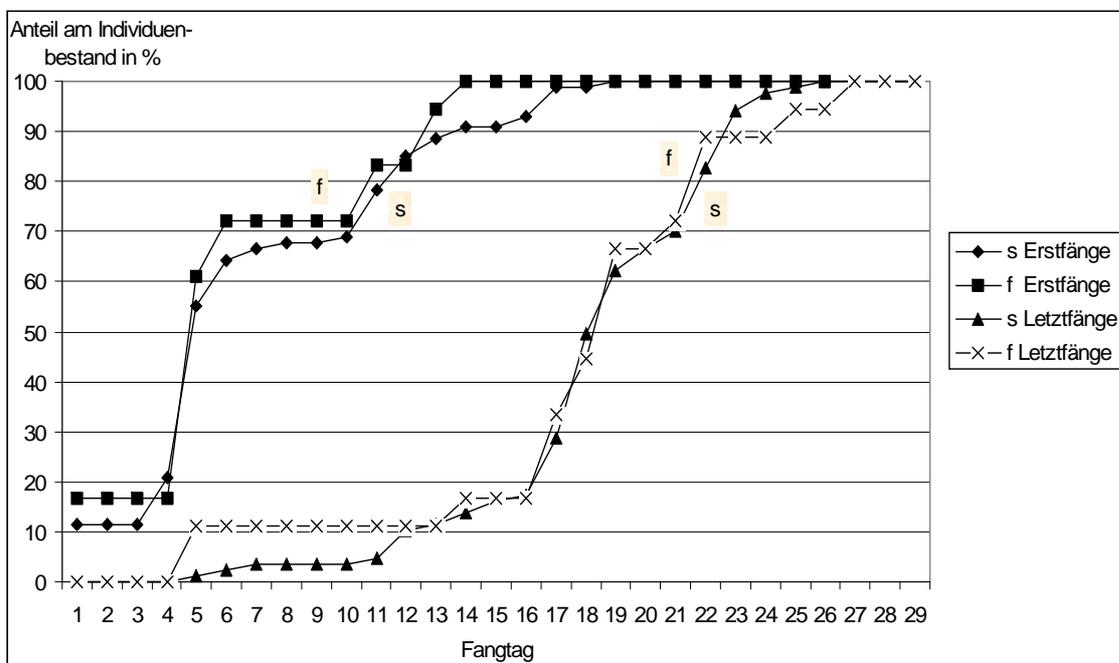


Abb.52: Normierte kumulative Erst- und Letzfangkurven der jungen Männchen, getrennt nach Genotypen, im Frühjahr 1998 (Jungtiere)

Die absolute Anzahl der jungen Männchen beträgt 87 s- und 18 f-Tiere.

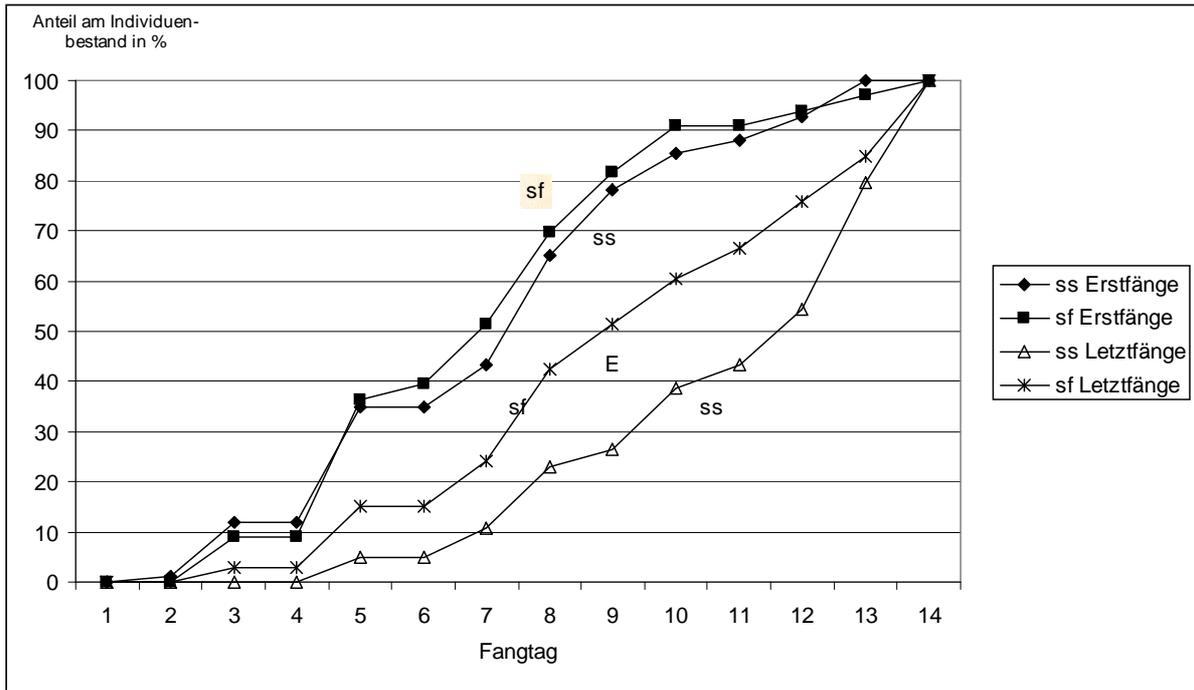


Abb.53: Normierte kumulative Erst- und Letzfangkurven im Frühjahr 1999: Weibchen (Gesamtbestand)

Die absolute Anzahl der Individuen beträgt 83 ss- und 33 sf-Weibchen. Der Genotyp ff wurde auf Grund der geringen Individuenzahlen (N = 6) nicht berücksichtigt.

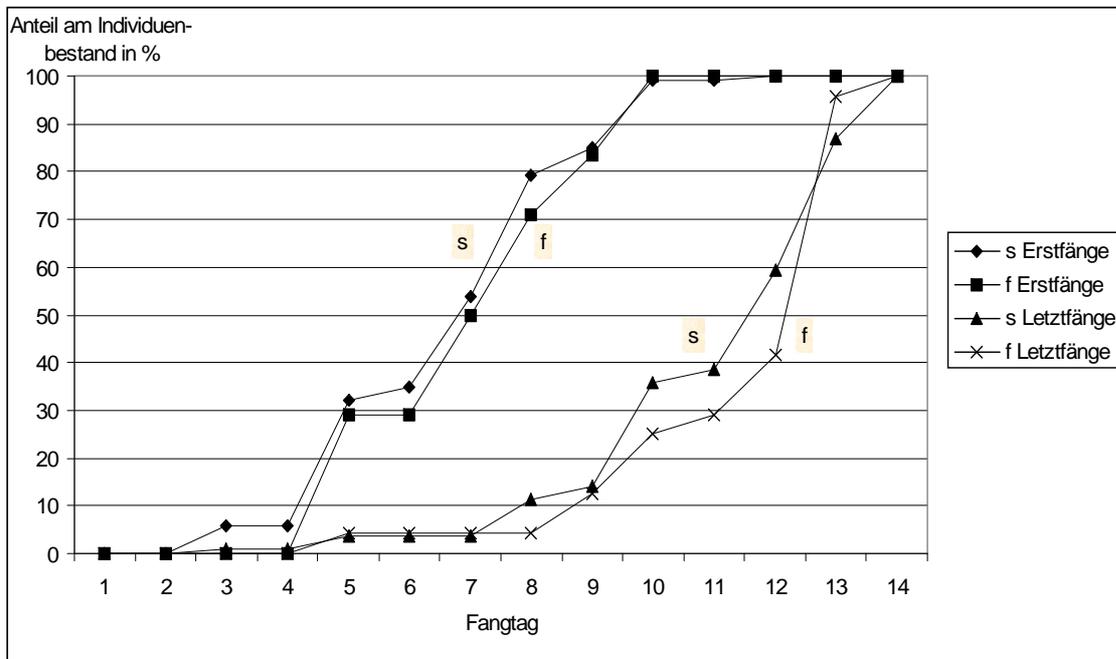


Abb.54: Normierte kumulative Erst- und Letzfangkurven im Frühjahr 1999: Männchen (Gesamtbestand)

Die absolute Anzahl der Individuen beträgt 106 s- und 24 f-Männchen.

3.3.4.2. Häufigkeitsverteilung von Erst- und Letztfängen

Kumulative Kurven können statistisch nicht analysiert werden. Für die weitere Analyse des Phänomens der genotypenabhängigen Unterschiede der Saisonalität werden deshalb die (nicht kumulierten) Häufigkeitsverteilungen der (absoluten) Erst- und Letztfänge verglichen (Tab.74). Niedrig besetzte Klassen werden dazu, wie in Tab.70 und Tab.71 markiert, zusammengefasst. Signifikante Unterschiede sind bezüglich der Häufigkeitsverteilung der Letztfänge von ss- und sf-Weibchen im Frühjahr 1995 sowie bezüglich der Erstfänge von s- und f-Männchen im Frühjahr 1995 und der Erstfänge von jungen ss- und sf-Weibchen im Frühjahr 1998 nachweisbar (Tab.74). Die Unterschiede entsprechen denen, die bei Betrachtung der Erst- und Letztfangkurven deutlich werden (vgl. Kap.3.3.4.1.1).

3.3.4.3. Die mittlere Dauer der individuellen Saison

Als Dauer der individuellen Saison wird der Abstand zwischen Erst- und Letztfang eines Individuums in Tagen definiert. Bei Tieren, die nur einmal gefangen werden, wird die Länge der individuellen Saison gleich ein Tag gesetzt. Tab.75 zeigt den durchschnittlichen Abstand zwischen Erst- und Letztfang in Tagen für die Frühjahrssaisons 1998 (Jungtiere) und 1999 (Gesamtbestand) getrennt nach Genotyp und Geschlecht.

Die Mittelwerte der Genotypen der Männchen unterscheiden sich weder bei den Jungtieren im Jahr 1998 noch beim Gesamtbestand im Jahr 1999 (1998: s-Tiere = $40,75 \pm 22,01$ Tage; f-Tiere = $41,17 \pm 21,38$ Tage; 1999: s-Tiere = $37,19 \pm 19,44$ Tage; f-Tiere = $39,13 \pm 22,40$ Tage; Tab.75).

Im Frühjahr 1998 ist der durchschnittliche Abstand zwischen Erst- und Letztfang bei jungen ss- und jungen sf-Weibchen mit 36,95 Tagen bzw. 35,37 Tagen etwa gleich lang (Tab.75; dies wird bereits bei Betrachtung der Erst- und Letztfangkurven deutlich (Abb.51; Abb.53): Im Frühjahr 1999 sind im Gesamtbestand die ss-Weibchen signifikant länger aktiv als die sf-Weibchen (ss-Weibchen: 29,29 Tage; sf-Weibchen: 17,79 Tage; $p = 0,025$; Tab.75). Dieser Unterschied wird ebenfalls in den Erst- und Letztfangkurven sichtbar (Abb.53): während die Erstfangkurve der heterozygoten Tiere nur leicht gegenüber der Kurve der homozygoten ss-Tiere nach vorne verschoben ist, ist die Schere zwischen den Letztfangkurven relativ breit.

Nach M. Kuhlmann waren im Frühjahr 1995 in der Altersgruppe "Andere" (vgl. Erläuterung oben) die männlichen Träger des f-Allels im Durchschnitt länger aktiv als die Träger des s-Allels (f-Tiere: $46,46 \pm 19,71$ Tage; s-Tiere $39,31 \pm 21,27$ Tage), und auch die für das f-Allel homozygoten Weibchen dieser Altersgruppe waren im Durchschnitt länger aktiv als die homozygoten ss-Weibchen; heterozygote Weibchen nahmen eine intermediäre Stellung ein (ff-Tiere: $50,25 \pm 18,73$ Tage; sf-Tiere: $40,5 \pm 22,45$ Tage; ss-Tiere: $33,02 \pm 23,11$ Tage). M. Kuhlmann ermittelte auch Unterschiede zwischen der Gruppe der Jungtiere und der Gruppe „Andere“: bei den Jungtieren waren 1995 die Verhältnisse umgekehrt: die für das f-Allel homozygoten Weibchen waren im Durchschnitt nur relativ kurz aktiv, die ss-homozygoten und heterozygoten Weibchen waren deutlich länger aktiv (ff-Tiere: $12,0 \pm 11,58$ Tage; sf-Tiere: $32,0 \pm 20,36$ Tage; ss-Tiere: $32,2 \pm 21,50$ Tage). Die Unterschiede waren bei den Jungtieren aber weniger deutlich als in der Gruppe „Andere“. Allerdings sind die Unterschiede zwischen den Genotypen im Frühjahr 1995 nicht signifikant. Nur wenn bei den Männchen die Genotypen s und f zusammengefasst werden, sind die jungen Männchen signifikant kürzer aktiv als die Männchen der Alterskohorte „Andere“ ($p < 0,02$; Kuhlmann, 1995).

In den Frühjahren 1995, 1998 und 1999 variiert also die Dauer der Frühjahrssaison der Genotypen uneinheitlich. Dies muss jedoch nicht bedeuten, dass keine genetisch bedingten Unterschiede vorhanden sind. Vielmehr könnte das scheinbar nicht regelhafte Fluktuieren der Unterschiede – mal hat der eine, mal hat der andere Genotyp eine längere Frühjahrssaison – eine Reaktion auf die zeitlich heterogene Umwelt darstellen (vgl. Kap.4.3.).

Tab.74: Vergleich der absoluten Häufigkeitsverteilungen von Erst- und Letzfängen in den Frühjahren 1995, 1998 und 1999

Es werden die folgenden Tiere berücksichtigt: Im Frühjahr 1995 alle Tiere, im Frühjahr 1998 junge Weibchen und junge Männchen, im Frühjahr 1999 alle Tiere. Die Häufigkeitsverteilungen der Erst- und Letzfänge werden mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor verglichen. Dabei werden niedrig besetzte Klassen zusammengefasst (vgl. Tab.70 und Tab.71). Der Genotyp ff der Weibchen wird auf Grund der geringen Individuenzahlen nicht berücksichtigt.

Jahr	getestete Genotypen	χ^2 -Wert	p
1995 (Gesamtbestand)	♀♀ Erstfänge ss – sf	7,551	0,273
	♀♀ Letzfänge ss – sf	16,15	0,004 **
	♂♂ Erstfänge s – f	9,509	0,023 *
	♂♂ Letzfänge s – f	7,555	0,183
1998 (Jungtiere)	♀♀ Erstfänge ss – sf	10,07	0,018 *
	♀♀ Letzfänge ss – sf	2,307	0,511
	♂♂ Erstfänge s – f	0,444	0,801
	♂♂ Letzfänge s – f	0,192	0,909
1999 (Gesamtbestand)	♀♀ Erstfänge ss – sf	2,074	0,839
	♀♀ Letzfänge ss – sf	6,395	0,172
	♂♂ Erstfänge s – f	0,851	0,837
	♂♂ Letzfänge s – f	2,509	0,285

Tab.75: Durchschnittlicher Abstand zwischen Erst- und Letzfang in Tagen

Mittelwert, Standardabweichung (SD) und Anzahl (N) der im Neuen Gehege gefangenen Tiere, differenziert nach Geschlecht und Genotyp. Werte für das Jahr 1995 nach M. Kuhlmann (1995). Der statistische Vergleich der Mittelwerte wird mittels t-Test durchgeführt (zweiseitig bei möglicherweise ungleichen Varianzen). k.A.: keine Angaben bei M. Kuhlmann; * p < 0,05

Aktivitäts-saison	Geschlecht	Genotyp	N	Mittelwert	SD	Statistischer Vergleich der Mittelwerte (t-Test)	
						Testvariablen	p
F 1995	Weibchen (Gesamtbestand)	ss	121	32,51	22,13	ss - sf	k.A.
		sf	67	36,31	21,86	ss - ff	k.A.
		ff	7	33,86	24,82	sf - ff	k.A.
	Männchen (Gesamtbestand)	s	128	37,33	19,74	s - f	k.A.
		f	41	40,56	20,72		
F 1998	Weibchen (Jungtiere)	ss	74	36,95	23,85	ss - sf	0,725
		sf	30	35,37	19,20	ss - ff	0,217
		ff	5	52,40	23,34	sf - ff	0,183
	Männchen (Jungtiere)	s	87	40,75	22,01	s - f	0,940
		f	18	41,17	21,38		
F 1999	Weibchen (Gesamtbestand)	ss	83	29,29	25,07	ss - sf	0,025 *
		sf	33	17,79	24,02	ss - ff	0,662
		ff	6	23,00	31,84	sf - ff	0,716
	Männchen (Gesamtbestand)	s	106	37,19	19,44	s - f	0,698
		f	24	39,13	22,40		

3.3.4.4. Fangraten

Es wird in diesem Kapitel analysiert, ob sich die individuelle Fangwahrscheinlichkeit der Genotypen unterscheidet. Es werden die individuellen Fanghäufigkeiten der Jungtiere im Jahr 1998 und die individuellen Fanghäufigkeiten des Gesamtbestandes im Jahr 1999 analysiert. Dazu werden folgende Berechnungen durchgeführt:

- (1.) Die Gesamtzahl der Fänge der Genotypen wird mit den aus den Genotypenfrequenzen des Saisonbestandes errechneten Erwartungen verglichen;
- (2.) es werden die durchschnittliche Fanghäufigkeit der Genotypen und
- (3.) die Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Fänge der Genotypen analysiert.

(1.) Tab.76 zeigt die Gesamtzahl der beobachteten und erwarteten Fänge je Genotyp in den untersuchten Frühjahrssaisons: 1998 werden die Jungtiere und 1999 der Gesamtbestand untersucht. Die erwartete Anzahl wird aus den Genotypenhäufigkeiten im entsprechenden Saisonbestand errechnet. Es wird erwartet, dass bei gleichem Aktivitätsverhalten die Genotypenfrequenzen in den Fängen den Genotypenfrequenzen in den Populationen entsprechen. Signifikante Unterschiede würden auf Unterschiede im Aktivitätsverhalten der Genotypen deuten.

Bei den Männchen zeigen sich in beiden Frühjahren keine Unterschiede: die Genotypenfrequenzen in den Fängen entsprechen den Genotypenfrequenzen im Bestand (Tab.76). Bei den Weibchen werden sowohl im Jungtierbestand 1998 als auch im Gesamtbestand 1999 gleichgerichtete, signifikante Abweichungen zwischen Beobachtung und Erwartung festgestellt: in beiden Jahren (sowohl im Jungtier- als auch im Gesamtbestand) werden die ss-Weibchen häufiger, die sf-Weibchen seltener gefangen als erwartet. Die signifikanten Unterschiede bleiben in den Frühjahren 1998 und 1999 auch dann erhalten, wenn die mit nur wenigen Individuen vertreten ff-Weibchen nicht berücksichtigt werden (F 98: $\chi^2 = 6,305$; $p = 0,012$; F 99: $\chi^2 = 8,521$; $p = 0,004$; Tab.76).

Die Unterschiede zwischen beobachteten und erwarteten Genotypenhäufigkeiten in den Fängen gehen möglicherweise auf nur wenige ss-Individuen zurück, die relativ häufig gefangen wurden: so wurde im Frühjahr 1998 jeweils ein junges ss-Weibchen neun- bzw. zehnmal gefangen, vier junge ss-Weibchen wurden achtmal und sieben junge ss-Weibchen wurden siebenmal gefangen (Tab.78). Bei den jungen sf-Weibchen war dagegen die Fangklasse sieben mit nur einem Individuum besetzt. Auch im Frühjahr 1999 sind die höchsten Fangklassen (fünf und sechs Fänge je Individuum) mit sieben ss-Weibchen aber nur einem sf-Weibchen besetzt (Tab.79).

(2.) Offenbar unterscheiden sich 1998 die jungen ss- und sf-Weibchen sowie 1999 die ss- und sf-Weibchen des Gesamtbestandes gleichgerichtet in ihrem Aktivitätsverhalten: In beiden Jahren werden die ss-Weibchen im Mittel häufiger gefangen als die sf-Weibchen (Tab.77). Der Unterschied zwischen den Mittelwerten ist allerdings nur im Frühjahr 1999 signifikant.

Der Unterschied in der Fanghäufigkeit der weiblichen Genotypen im Jahr 1999 spiegelt vermutlich die Unterschiede in der Dauer der Saison wider (Kap.3.3.4.3.): die heterozygoten Weibchen des Gesamtbestandes sind im Mittel signifikant weniger lange aktiv als die ss-Weibchen und werden dementsprechend signifikant seltener gefangen. Im Frühjahr 1998 sind die jungen ss- und sf Weibchen im Mittel etwa gleich lang aktiv (Tab.75) und werden entsprechend im Mittel etwa gleich häufig gefangen (Tab.77). - Bei den Männchen unterscheiden sich die durchschnittlichen Fanghäufigkeiten der Genotypen weder im Jahr 1998 noch im Jahr 1999 (Tab.77). Auch bezüglich des durchschnittlichen Abstandes zwischen Erst- und Letztfang in Tagen finden sich bei den Männchen im Jahr 1998 und 1999 keine Unterschiede (Tab.75).

Die durchschnittlichen individuellen Fanghäufigkeiten sind im Frühjahr 1999 bei allen Genotypen niedriger als im Frühjahr 1998 (Tab.77). Besonders groß ist der Unterschied bei den ff-Weibchen: durchschnittlich 7,00 Fänge im Frühjahr 1998 (Jungtiere) gegenüber nur

durchschnittlich 1,83 Fängen im Frühjahr 1999 (Jung- und Alttiere). Die Unterschiede spiegeln vermutlich nicht einen relevanten (gleichgerichteten) Aktivitätsunterschied der Genotypen wider, sondern sind die Folge einer unterschiedlichen Anzahl von Fangtagen: 29 Fangterminen im Frühjahr 1998 stehen lediglich 14 in Frühjahr 1999 gegenüber. Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass im Frühjahr 1998 ausschließlich Jungtiere und im Frühjahr 1999 der Gesamtbestand (Jung- und Alttiere) analysiert wurde. Dass sich Jung- und Alttiere im Lokomotionsverhalten und in der Saisonalität unterscheiden, berichten Hockmann et al. (1998).

(3.) Tab.78 und Tab.79 sowie die Abb.55 bis Abb.58 zeigen die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Wiederfänge der Weibchen und Männchen getrennt nach den Genotypen für die Saisons 1998 (Jungtiere) und 1999 (Gesamtbestand).

Bei den Weibchen sind im Frühjahr 1998 die jungen ss-Weibchen in den Fangklassen drei und vier relativ selten vertreten, ab Fangklasse sechs sind die jungen ss-Weibchen häufiger (Abb.55). Im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand) sind in der Fangklasse eins die ss-Weibchen seltener als die Heterozygoten, ab Fangklasse drei sind die ss-Weibchen häufiger (Abb.57).

Die Häufigkeitsverteilungen der Genotypen der jungen Männchen sind sich im Frühjahr 1998 relativ ähnlich, bis auf die Fangklasse sechs, in der die jungen f-Männchen häufiger als die jungen s-Männchen vertreten sind (Abb.56). Im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand) sind die für das f-Allel hemizygoten Männchen in der Fangklasse zwei etwas häufiger, in der Fangklasse drei etwas seltener als die s-Männchen (Abb.58).

Die Häufigkeitsverteilungen der individuellen Fänge werden mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor verglichen (Tab.80). Bei den Männchen sind weder im Frühjahr 1998 (Jungtierbestand) noch im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand) die Unterschiede zwischen den Genotypen signifikant. Bei den Weibchen unterscheiden sich die Häufigkeitsverteilungen der Fänge von jungen ss- und sf-Genotypen im Jahr 1998 sowie der ss- und sf-Genotypen des Gesamtbestandes im Jahr 1999 tendenziell (1998: $p = 0,096$ und 1999: $p = 0,055$; Tab.80). Die Chi-Quadrat-Zerlegung offenbart, dass in beiden statistischen Vergleichen die relativ hohen Fangklassen (Fangklasse 5 - 10 im Frühjahr 1998 und Fangklasse 4 - 6 im Frühjahr 1999) einen relativ großen Anteil am Gesamt-Chi-Quadrat ausmachen (Tab.80). Dies war zu erwarten, da die hohen Fangklassen bei den heterozygoten Weibchen niedrig besetzt sind (Tab.78; Tab.79).

M. Kuhlmann beobachtete, dass sich im Frühjahrsbestand 1995 die Häufigkeitsverteilung der Fänge von ss- und sf-Weibchen (Gesamtbestand) signifikant unterscheiden ($p < 0,05$): dabei überwogen die ss-Tiere in niedrigen Fangklassen (Fangklasse zwei und drei), die sf-Weibchen zeigten ein Maximum in der Fangklasse fünf. Die im Jahr 1995 beobachteten Unterschiede zwischen den Genotypen können weder für 1998 noch für 1999 bestätigt werden: in beiden Jahren werden die ss-Weibchen im Mittel häufiger gefangen als die sf-Weibchen, wobei der Unterschied nur zwischen den ss- und sf-Weibchen des Gesamtbestandes im Jahr 1999 signifikant ist (Tab.77). Sollten ss- und sf-Weibchen unterschiedlich auf Umweltbedingungen reagieren, sind fluktuierende Unterschiede zu erwarten.

Tab.76: Beobachtete und erwartete Anzahl von Fängen der Genotypen in den Frühjahren 1998 und 1999

Angegeben ist die beobachtete (B) und erwartete (E) Gesamtzahl der Fänge, differenziert nach Aktivitätssaison (Jahr), Geschlecht und Genotyp. Die erwartete Anzahl von Fängen wird aus den Genotypenhäufigkeiten im Bestand und der Gesamtzahl der Fänge in der entsprechenden Saison berechnet. Diesem Vorgehen liegt die Überlegung zu Grunde, dass bei gleichem Aktivitätsverhalten die Frequenzen der Genotypen in den Fängen denen im Bestand entsprechen sollten. Signifikante Häufigkeitsunterschiede deuten auf Unterschiede im Verhalten. Im Frühjahr 1998 werden die Jungtiere; im Frühjahr 1999 der Gesamtbestand berücksichtigt. Beobachtung und Erwartung werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest verglichen. Da die Stichprobe der ff-Weibchen relativ klein ist, wird die Statistik bei den Weibchen erstens auf Grundlage aller drei Genotypen und zweitens auf Grundlage der Genotypen ss und sf durchgeführt. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Jahr	Geschlecht	Genotyp	Anzahl der Fänge		χ^2 -Wert*	p
			B	E		
1998 (Jungtiere)	♀♀	ss	301	293,03	34,34	< 0,001 ***
		sf	103	131,27		
		ff	35	14,70		
	♂♂	ss	301	293,03	6,304	0,012 *
		sf	103	131,27		
		f	108	99,69		
1999 (Gesamtbestand)	♀♀	s	475	483,31	0,836	0,361
		f	108	99,69		
		ss	200	179,13		
	♂♂	sf	60	82,40	8,765	0,012 *
		ff	11	9,48		
		ss	200	179,13		
♂♂	sf	60	82,40	8,521	0,004 **	
	f	85	84,18			
	s	370	370,83			
		f	85	84,18	0,01	0,921

Tab.77: Durchschnittliche individuelle Fanghäufigkeiten in den Frühjahren 1998 und 1999

Angegeben ist die durchschnittliche Anzahl der Fänge pro Individuum (\bar{x}) mit Standardabweichung (SD), differenziert nach Jahr, Geschlecht und Genotyp. Im Frühjahr 1998 werden die Jungtiere; im Frühjahr 1999 wird der Gesamtbestand untersucht. Die durchschnittlichen individuellen Fanghäufigkeiten werden mittels t-Test verglichen (zweiseitiger t-Test bei möglicherweise ungleichen Varianzen); p: Irrtumswahrscheinlichkeit mit *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; Irrtumswahrscheinlichkeiten $< 0,1$ werden als Tendenz gewertet.

a) Durchschnittliche Anzahl der Fänge pro Individuum

Jahr	Geschl.	Genotyp	\bar{x}	SD
1998 (Jungtiere)	♀♀	ss	4,12	± 2,30
		sf	3,50	± 1,48
		ff	7,00	± 3,39
	♂♂	s	5,46	± 3,61
		f	6,00	± 3,25
	1999 (Gesamtbestand)	♀♀	ss	2,41
sf			1,81	± 1,31
ff			1,83	± 0,75
♂♂		s	3,49	± 1,41
		f	3,54	± 1,84

b) Statistischer Test auf Unterschiede der durchschnittlichen individuellen Fanghäufigkeit (t-Test)

Jahr	Geschlecht	getestete Genotypen	t-Wert	p
1998	♀♀	ss - sf	1,636	0,106
		ss - ff	-1,869	0,131
		sf - ff	-2,272	0,082 (*)
	♂♂	s - f	0,629	0,535
1999	♀♀	ss - sf	2,191	0,032 *
		ss - ff	1,697	0,131
		sf - ff	-0,04	0,969
	♂♂	s - f	- 0,218	0,899

Tab.78: Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Fänge im Frühjahr 1998 (Jungtiere)

Angegeben ist die absolute ("absolut") und die relative (%) Anzahl der Fänge pro Fangklasse, differenziert nach Geschlecht und Genotyp. "Summe" nennt die Anzahl der Individuen. Die Rahmen in der Spalte "absolut" markieren die Klassen, die für den statistischen Test nach Brandt & Snedecor (Tab.80) zusammengefasst werden. Die Zusammenfassungen sind erforderlich, da die Erwartungswahrscheinlichkeit in jeder Klasse größer eins sein muss. Daher werden beispielsweise die Fangzahlen der Weibchen an den Fangtagen 1 und 2 sowie 5 bis 10 (bzw. 5 bis 7 bei den heterozygoten Weibchen) zusammengefasst; die Fangtage 3 und 4 gehen dagegen jeweils als Einzelwert in die Statistik ein.

Anzahl Fänge	♀♀ ss		♀♀ sf		♀♀ ff		Anzahl Fänge	♂♂ s		♂♂ f	
	absolut	%	absolut	%	absolut	%		absolut	%	absolut	%
1	10	13,5	2	6,7			1	5	5,7	1	5,6
2	13	17,6	6	20,0			2	12	13,8	1	5,6
3	11	14,9	8	26,7	1	20,0	3	14	16,1	2	11,1
4	8	10,8	7	23,3	1	20,0	4	13	14,9	2	11,1
5	10	13,5	4	13,3			5	7	8,0	1	5,6
6	9	12,2	2	6,7			6	11	12,6	5	27,8
7	7	9,5	1	3,3			7	6	6,9	2	11,1
8	4	5,4			1	20,0	8	4	4,6	1	5,6
9	1	1,4			1	20,0	9	4	4,6	1	5,6
10	1	1,4					10	3	3,4	1	5,6
11					1	20,0	11				
12							12	3	3,4		
13							13	2	2,3		
14							14	1	1,1		
15							15			1	5,6
16							16	1	1,1		
17							17				
18							18				
19							19	1	1,1		
Summe	74	100	30	100	5	100	Summe	87	100	18	100

Tab.79: Häufigkeitsverteilung der Anzahl der individuellen Fänge im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)

Rahmen in der Spalte "absolut" markieren die Klassen, die für den statistischen Test (Tab.80) zusammengefasst werden. Weitere Notationen siehe Tab.78.

Anzahl Fänge	♀♀ ss		♀♀ sf		♀♀ ff		Anzahl Fänge	♂♂ s		♂♂ f	
	absolut	%	absolut	%	absolut	%		absolut	%	absolut	%
1	25	30,1	18	54,5	2	33,3	1	9	8,5	3	12,5
2	24	28,9	9	27,3	3	50,0	2	14	13,2	5	20,8
3	18	21,7	4	12,1	1	16,7	3	32	30,2	4	16,7
4	9	10,8	1	3,0			4	30	28,3	6	25,0
5	5	6,0	1	3,0			5	13	12,3	3	12,5
6	2	2,4					6	5	4,7	1	4,2
7							7	2	1,9	1	4,2
8							8	1	0,9	1	4,2
Summe	83	100	33	100	6	100	Summe	106	100	24	100

Tab.80: Häufigkeitsverteilungen der Anzahl der individuellen Fänge (Tab.78 und Tab.79):
statistischer Test auf Unterschiede

Jeweils zwei Häufigkeitsverteilungen werden mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor verglichen. Niedrig besetzte Klassen werden zusammengefasst (vgl. Tab.78 und Tab.79). p: Irrtumswahrscheinlichkeit; (*) p < 0,1; n.t.: nicht testbar

Jahr	Geschl.	Testvariablen	χ^2 -Wert	p
1998 (Jungtiere)	♀♀	ss – sf	6,344	0,096 (*)
		ss - ff	n.t.	
		sf – ff	n.t.	
	♂♂	s - f	0,2081	0,353
1999 (Gesamt- bestand)	♀♀	ss – sf	7,620	0,055 (*)
		ss - ff	n.t.	
		sf – ff	n.t.	
		♂♂	s - f	3,057

Chi-Quadrat-Zerlegung für die Vergleiche mit Irrtumswahrscheinlichkeiten p < 0,1 (Chi-Quadrat-Zerlegung nach Sachs, 1992: S. 587 ff: Tab.218.):

a) 1998, Vergleich der jungen ss - und sf- Weibchen: Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 6,344$; p = 0,096 (vgl. oben)

(Fangklasse 1 + 2) x Fangklasse 3: $\chi^2 = 1,438$; p = 0,230; $p_{\text{corr}} > 0,1$; n.s.
 ((Fangklasse 1 + 2) + Fangklasse 3) x Fangklasse 4: $\chi^2 = 1,086$; p = 0,297; $p_{\text{corr}} > 0,1$; n.s.
 ((Fangklasse 1 + 2) + Fangklasse 3 + Fangklasse 4) x Fangklasse 5 - 10 Fänge:
 $\chi^2 = 3,610$; p = 0,057; $p_{\text{corr}} > 0,1$; n.s.

Alle Klassen mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 3$; Sachs, 1992: S. 598)

b) 1999; Vergleich der ss - und sf- Weibchen (Gesamtbestand): Gesamt-Chi-Quadrat $\chi^2 = 7,620$; p = 0,055 (vgl. oben)

Fangklasse 1 x Fangklasse 2: $\chi^2 = 1,735$; p = 0,188; $p_{\text{corr}} > 0,1$ n.s.
 (Fangklasse 1 + Fangklasse 2) x Fangklasse 3: $\chi^2 = 2,373$; p = 0,123; $p_{\text{corr}} > 0,1$ n.s.
 (Fangklasse 1 + Fangklasse 2 + Fangklasse 3) x Fangklasse 4 - 6:
 $\chi^2 = 3,146$; p = 0,076; $p_{\text{corr}} > 0,1$ n.s.

Alle Klassen mit Erwartungshäufigkeiten größer eins. Irrtumswahrscheinlichkeiten nach der Bonferroni-Statistik ($\tau = 3$; Sachs, 1992: S. 598)

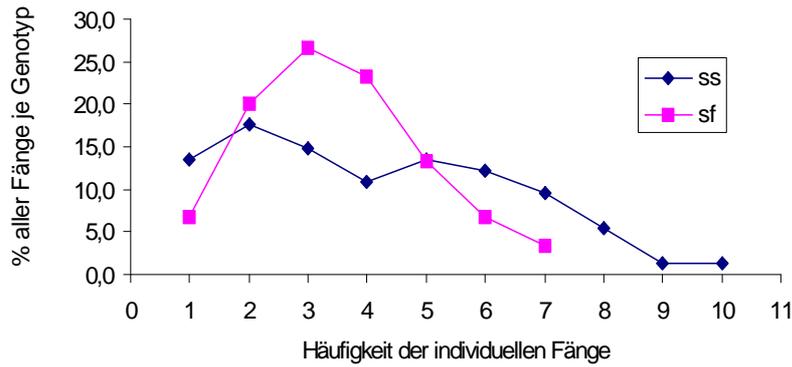


Abb.55: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1998: junge Weibchen

"% aller Fänge je Genotyp" gibt den relativen Anteil an der Gesamtzahl der Fänge des jeweiligen Genotyps (vgl. Tab.78). Der Genotyp ff ist auf Grund der geringen Individuenanzahl (5 Tiere) nicht dargestellt. Für die Analyse werden ausschließlich Jungtiere berücksichtigt.

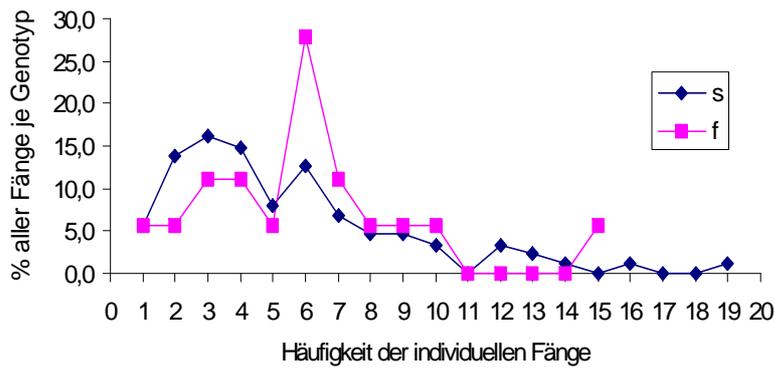


Abb.56: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1998: junge Männchen; Erläuterungen vgl. Tab.78.

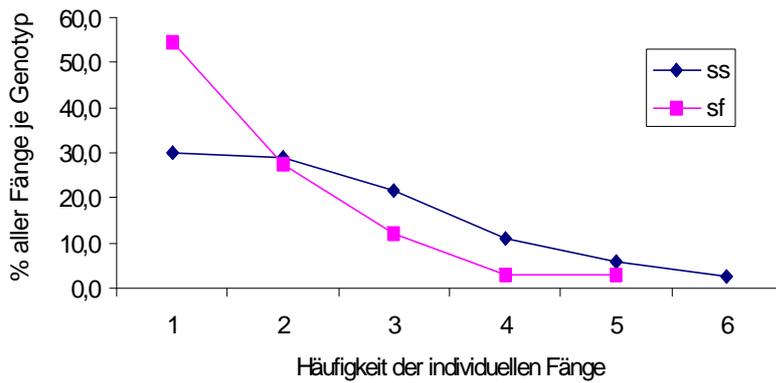


Abb.57: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1999: Weibchen (Gesamtbestand);

"% aller Fänge je Genotyp" gibt den relativen Anteil an der Gesamtzahl der Fänge des jeweiligen Genotyps (vgl. Tab.79). Der Genotyp ff ist auf Grund der geringen Individuenanzahl (6 Tiere) nicht dargestellt. Für die Analyse werden Jung- und Alttiere berücksichtigt.

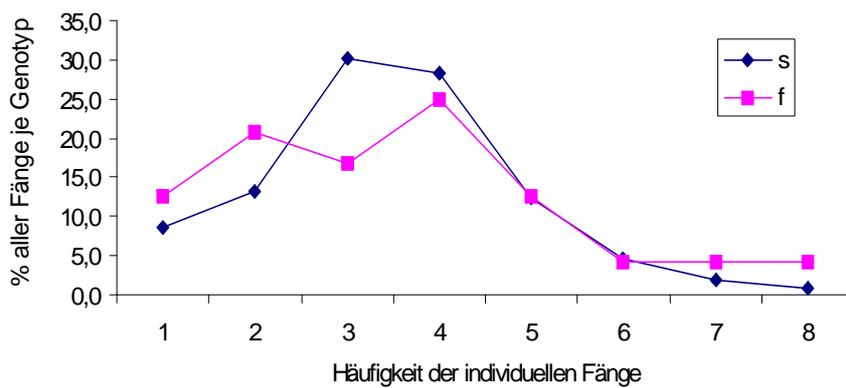


Abb.58: Häufigkeitsverteilung der individuellen Fänge getrennt nach Genotypen im Frühjahr 1999: Männchen (Gesamtbestand); Erläuterungen vgl. Abb.57 und Tab.79.

3.3.4.5. Genotypenhäufigkeiten an einzelnen Fangtagen

Eine detaillierte Analyse der Genotypenhäufigkeiten an den einzelnen Fangtagen erscheint erforderlich, um ein möglicherweise unterschiedliches Aktivitätsverhalten der Genotypen – insbesondere der ss- und sf-Weibchen – abzusichern. Hinweise auf solche Unterschiede haben die oben durchgeführten Analysen insbesondere durch zwei Befunde geliefert:

1. Ein Vergleich zwischen der beobachteten und erwarteten Gesamtzahl der Fänge zeigt bei den weiblichen Genotypen signifikante Unterschiede, die sich in gleicher Richtung im Jungtierbestand 1998 und im Gesamtbestand 1999 finden (Tab.76): In beiden Jahren wurden die heterozygoten Weibchen etwas seltener gefangen als nach ihrer Häufigkeit in der Population zu erwarten war. Dieses Phänomen sollte sich auch in den Fangzahlen an einzelnen Fangtagen widerspiegeln. Durch diese Analyse kann zudem geklärt werden, ob der Unterschied auf bestimmte Fangtage bzw. Fangabschnitte beschränkt ist.
2. Die Erst- und Letztfangkurven deuten auf mögliche Unterschiede in der Saisonalität von heterozygoten und homozygoten Weibchen im Frühjahr 1998 bei den Jungtieren und im Frühjahr 1999 im Gesamtbestand (Abb.51 und Abb.53). Unterschiede im Aktiv- und Inaktivwerden sollten sich ebenfalls in unterschiedlichen Genotypenhäufigkeiten an den einzelnen Fangtagen, und zwar vor allem an den frühen und späten Fangtagen, widerspiegeln.

Im folgenden wird die an den einzelnen Fangtagen beobachtete Anzahl der Individuen mit der Erwartung, die sich aus den durchschnittlichen Allelfrequenzen des Saisonbestandes ergibt, verglichen (Tab.81 bis Tab.85). Da besonders das Verhalten der Heterozygoten näher untersucht werden soll, werden die Genotypenhäufigkeiten (und nicht wie von M. Kuhlmann, 1995, die Allelfrequenzen) analysiert. Mit Hilfe des Chi-Quadrat-Anpassungstestes werden Beobachtung und Erwartung an den einzelnen Fangtagen gegeneinander getestet. Benachbarte Klassen, deren Erwartungswahrscheinlichkeiten unter eins liegen, werden zusammengefasst. Da mehrere Tests der gleichen Art durchgeführt werden, sind die Chi-Quadrat-Werte und Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Bonferroni zu korrigieren (Sachs 1992, S. 598; Tab.83 bis Tab.85).

Im Frühjahr 1998 unterscheiden sich die beobachteten und erwarteten Genotypenhäufigkeiten der jungen Weibchen vor Durchführung der Bonferroni-Korrektur an den Fangtagen 12 und 18 sowie an den zusammengefassten Fangtagen 13 - 17 und 19 - 29 signifikant (Tab.83). Nach der Bonferroni-Korrektur besteht ein signifikanter Unterschied zwischen Beobachtung und Erwartung nur noch an den zusammengefassten Fangtagen 13 - 17; an den Fangtagen 12, 18, und 19 - 29 ist p größer 0,05 und kleiner 0,10. Nach den Erst- und Letztfangkurven sind vor allem Abweichungen zu Beginn und am Ende der Saison zu erwarten (Abb.51). Die Erwartung bestätigt sich nur teilweise: eine signifikante Abweichung zugunsten der jungen ss-Weibchen wird am Ende der Saison gefunden, die erwartete Abweichung zugunsten der jungen Heterozygoten zu Beginn der Saison bestätigt sich hingegen nicht (Tab.83). Dies könnte mit den geringen Individuenzahlen zu Beginn der Saison und der erforderlichen Zusammenfassung mehrerer Fangtage zusammenhängen.

Im Frühjahr 1999 treten im untersuchten Gesamtbestand keine signifikanten Abweichungen zwischen Beobachtung und Erwartung auf (Tab.85). An den Fangtagen 10 bis 12 und 13/14 sind die beobachteten Anzahlen der ss-Weibchen (Gesamtbestand) größer als die Erwartung, die Irrtumswahrscheinlichkeiten liegen mit $p = 0,06$ bzw. $p = 0,055$ nahe am Signifikanzniveau (nach der Bonferroni-Korrektur sind die Irrtumswahrscheinlichkeiten größer als 10%). Die aus den Erst- und Letztfangkurven abgeleitete Erwartung (Unterschiede zwischen den Fangzahlen der Genotypen zu Beginn und am Ende der Saison; Abb.53) bestätigt sich damit nur eingeschränkt. Bei den Männchen unterscheiden sich beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten an den einzelnen Fangtagen kaum: 1998 (Jungtiere) ist lediglich an Fangtag 13 der Unterschied zwischen Beobachtung und Erwartung signifikant ($p = 0,048$; Tab.84), der aber nach der Bonferroni-Korrektur verschwindet. Im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand) entsprechen sich beobachtete und erwartete Anzahlen gefangener Männchen (Tab.85) vollständig. Auch nach den Erst- und Letztfangkurven waren Unterschiede zwischen den Genotypen der Männchen im Gesamtbestand 1999 nicht zu erwarten.

M. Kuhlmann (1995) hat untersucht, ob sich an bestimmten Fangtagen die Allelfrequenzen der aktiven und nicht aktiven Tiere (Gesamtbestand) unterscheiden: An zwei Fangtagen (Fangtag 1 und 18 im Frühjahr 1995) ist der f-Allel-Anteil bei den gefangenen Männchen größer als erwartet. Bei den Weibchen fand er keine Unterschiede zwischen Beobachtung und Erwartung. Da M. Kuhlmann die Allelfrequenzen (und nicht die Genotypenfrequenzen) der Weibchen untersucht hat, blieb die Frage offen, ob sich die Anzahl der gefangenen und der erwarteten homo- und heterozygoten Weibchen im Frühjahr 1995 nicht doch an einigen Fangtagen unterschieden. Eine nachträgliche Analyse der Allelfrequenzen an einzelnen Fangtagen setzt die Neuauswertung der individuellen Fangdaten voraus. Auf diese umfangreiche Arbeit am Grunddatenmaterial von M. Kuhlmann wird hier verzichtet.

Tab.81: Genotypen- und Allelfrequenzen in Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 98: Jungtiere

a) junge Weibchen, F 1998					b) junge Männchen, F 1998									
Fangtag	Anzahl Fänge				Genotypenfrequenz			Allelfrequenz		Anzahl Fänge			Genotypenfrequenz	
	ss	sf	ff	ges.	ss	sf	ff	s	f	s	f	ges.	s	f
1	6	0	0	6	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	10	3	13	0,769	0,231
2	1	0	0	1	1,000	0,000	0,000	1,000	0,000	0	0	0	0,000	0,000
3	0	0	0	0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0	0	0	0,000	0,000
4	0	0	0	0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	10	0	10	1,000	0,000
5	24	11	3	38	0,632	0,289	0,079	0,776	0,224	39	11	50	0,780	0,220
6	11	10	1	22	0,500	0,455	0,045	0,727	0,273	24	4	28	0,857	0,143
7	7	6	1	14	0,500	0,429	0,071	0,714	0,286	7	0	7	1,000	0,000
8	4	2	0	6	0,667	0,333	0,000	0,833	0,167	5	0	5	1,000	0,000
9	0	0	0	0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0	0	0	0,000	0,000
10	2	1	0	3	0,667	0,333	0,000	0,833	0,167	5	1	6	0,833	0,167
11	16	3	2	21	0,762	0,143	0,095	0,833	0,167	26	5	31	0,839	0,161
12	32	6	4	42	0,762	0,143	0,095	0,833	0,167	48	7	55	0,873	0,127
13	13	2	0	15	0,867	0,133	0,000	0,933	0,067	17	8	25	0,680	0,320
14	25	10	3	38	0,658	0,263	0,079	0,789	0,211	37	12	49	0,755	0,245
15	5	3	3	11	0,455	0,273	0,273	0,591	0,409	19	4	23	0,826	0,174
16	16	7	2	25	0,640	0,280	0,080	0,780	0,220	32	10	42	0,762	0,238
17	29	10	3	42	0,690	0,238	0,071	0,810	0,190	53	10	63	0,841	0,159
18	27	6	4	37	0,730	0,162	0,108	0,811	0,189	41	9	50	0,820	0,180
19	21	8	2	31	0,677	0,258	0,065	0,806	0,194	26	8	34	0,765	0,235
20	10	1	1	12	0,833	0,083	0,083	0,875	0,125	11	2	13	0,846	0,154
21	7	5	1	13	0,538	0,385	0,077	0,731	0,269	7	2	9	0,778	0,222
22	16	1	2	19	0,842	0,053	0,105	0,868	0,132	19	4	23	0,826	0,174
23	15	6	2	23	0,652	0,261	0,087	0,783	0,217	15	3	18	0,833	0,167
24	8	1	0	9	0,889	0,111	0,000	0,944	0,056	14	1	15	0,933	0,067
25	2	1	0	3	0,667	0,333	0,000	0,833	0,167	3	2	5	0,600	0,400
26	2	1	0	3	0,667	0,333	0,000	0,833	0,167	3	1	4	0,750	0,250
27	2	1	1	4	0,500	0,250	0,250	0,625	0,375	2	1	3	0,667	0,333
28	0	1	0	1	0,000	1,000	0,000	0,500	0,500	1	0	1	1,000	0,000
29	0	0	0	0	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1	0	1	1,000	0,000
301	103	35	439							475	108	583		

Tab.82: Genotypen- und Allelfrequenzen in Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 99: Gesamtbestand

a) Weibchen, F 99 (Gesamtbestand)					b) Männchen, F 99 (Gesamtbestand)									
Fangtag	Fänge				Genotypenfrequenz			Allelfrequenz		Fänge			Genotypenfrequenz	
	ss	sf	ff	ges.	ss	sf	ff	s	f	s	f	ges.	s	f
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	0	0	1	0	0	0	1,000	0	0	0	0	0	0
3	9	3	0	12	0,750	0,250	0,000	0,875	0,125	6	0	6	1,000	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	27	9	3	39	0,692	0,231	0,077	0,808	0,192	29	7	36	0,806	0,194
6	2	1	0	3	0,667	0,333	0	0,833	0,167	6	1	7	0,857	0,143
7	14	8	1	23	0,609	0,348	0,043	0,783	0,217	29	8	37	0,784	0,216
8	28	10	0	38	0,737	0,263	0,000	0,868	0,132	50	9	59	0,847	0,153
9	18	5	0	23	0,783	0,217	0,000	0,891	0,109	47	11	58	0,810	0,190
10	21	8	2	31	0,677	0,258	0,065	0,806	0,194	82	20	102	0,804	0,196
11	9	3	2	14	0,643	0,214	0,143	0,750	0,250	20	4	24	0,833	0,167
12	22	3	1	26	0,846	0,115	0,038	0,904	0,096	44	10	54	0,815	0,185
13	32	5	2	39	0,821	0,128	0,051	0,885	0,115	43	14	57	0,754	0,246
14	17	5	0	22	0,773	0,227	0,000	0,886	0,114	14	1	15	0,933	0,067
200	60	11	271							370	85	455		

Tab.83: Beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten in den Fängen an den einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998: Weibchen (Jungtiere)

Angegeben ist die beobachtete (B) und erwartete (E) Anzahl von Fängen, differenziert nach Genotyp, für jeden einzelnen Fangtag. Die erwartete Anzahl von Fängen errechnet sich aus den Genotypenhäufigkeiten im Bestand der entsprechenden Saison. Diesem Vorgehen liegt die Überlegung zu Grunde, dass bei gleichem Aktivitätsverhalten der Genotypen die Frequenz in den Fängen den Genotypenfrequenzen in der Population entsprechen sollte. „Summe“ nennt die Gesamtzahl der Fänge. Die erwartete und beobachtete Anzahl der Fänge werden mittels Chi-Quadrat-Anpassungstest verglichen (zwei Freiheitsgrade). Bei Erwartungshäufigkeiten kleiner eins werden die Fangtage wie unten angegeben zusammengefasst. Da mehrere statistische Tests auf den gleichen Datenkörper angewendet werden, werden bei signifikanten Unterschieden zusätzlich die Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Mehrfachtestung genannt (p_{corr}).

Fangtag	B ss	B sf	B ff	E ss	E sf	E ff
1	6	0	0	4,005	1,794	0,201
2	1	0	0	0,667	0,299	0,033
3	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0
5	24	11	3	25,365	11,363	1,273
6	11	10	1	14,685	6,578	0,737
7	7	6	1	9,345	4,186	0,469
8	4	2	0	4,005	1,794	0,201
9	0	0	0	0	0	0
10	2	1	0	2,002	0,897	0,100
11	16	3	2	14,017	6,279	0,703
12	32	6	4	28,035	12,559	1,407
13	13	2	0	10,012	4,485	0,502
14	25	10	3	25,365	11,363	1,273
15	5	3	3	7,342	3,289	0,368
16	16	7	2	16,687	7,476	0,837
17	29	10	3	28,035	12,559	1,407
18	27	6	4	24,697	11,064	1,239
19	21	8	2	20,692	9,270	1,038
20	10	1	1	8,010	3,588	0,402
21	7	5	1	8,677	3,887	0,435
22	16	1	2	12,682	5,681	0,636
23	15	6	2	15,352	6,878	0,770
24	8	1	0	6,007	2,691	0,301
25	2	1	0	2,002	0,897	0,100
26	2	1	0	2,002	0,897	0,100
27	2	1	1	2,670	1,196	0,134
28	0	1	0	0,667	0,299	0,033
29	0	0	0	0	0	0
Summe	301	103	35	293,028	131,271	14,702

Statistische Prüfung der Unterschiede zwischen beobachteten und erwarteten Fangzahlen: Chi-Quadrat-Anpassungstest mit 2 FG; p_{corr} gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit nach Mehrfachtestung (hier sieben Tests):

Testgröße	χ^2 -Wert	p	p_{corr}
FT 1-4	3,603	0,165	
FT 5	2,428	0,297	
FT 6-11	1,689	0,429	
FT 12	8,768	0,012 *	0,081 (*)
FT 13-17	11,285	0,004 **	0,028 *
FT 18	8,684	0,013 *	0,088 (*)
FT 19-29	9,120	0,010 *	0,068 (*)

Tab.84: Beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten in den Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998: Männchen (Jungtiere)

Erläuterungen vgl. Tab.83

Fangtag (FT)	B s	B f	E s	E f
1	10	3	10,777	2,223
2	0	0	0	0
3	0	0	0	0
4	10	0	8,290	1,710
5	39	11	41,450	8,550
6	24	4	23,212	4,788
7	7	0	5,803	1,197
8	5	0	4,145	0,855
9	0	0	0	0
10	5	1	4,974	1,026
11	26	5	25,699	5,301
12	48	7	45,595	9,405
13	17	8	20,725	4,275
14	37	12	40,621	8,379
15	19	4	19,067	3,933
16	32	10	34,818	7,182
17	53	10	52,227	10,773
18	41	9	41,450	8,550
19	26	8	28,186	5,814
20	11	2	10,777	2,223
21	7	2	7,461	1,539
22	19	4	19,067	3,933
23	15	3	14,922	3,078
24	14	1	12,435	2,565
25-29	10	4	11,606	2,394
Summe	475	108	483,307	99,693

Statistische Prüfung auf Unterschiede zwischen beobachteten und erwarteten Fangzahlen: Chi-Quadrat-Anpassungstest mit 2 FG; p_{corr} gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit nach Mehrfachtestung (hier 21 Tests):

Testgröße	χ^2-Wert	p	p_{corr}
FT 1	0,328	0,567	
FT 4	2,063	0,151	
FT 5	0,847	0,357	
FT 6	0,156	0,692	
FT 7 + 8	2,475	0,116	
FT 10	0,001	0,978	
FT 11	0,021	0,887	
FT 12	0,742	0,389	
FT 13	3,915	0,048 *	0,644
FT 14	1,888	0,169	
FT 15	0,001	0,970	
FT 16	1,334	0,248	
FT 17	0,067	0,067	
FT 18	0,029	0,866	
FT 19	0,992	0,319	
Ft 20	0,027	0,869	
FT 21	0,167	0,683	
FT 22	0,001	0,970	
FT 23	0,002	0,522	
FT 24	1,152	0,283	
FT 25 - 29	1,300	0,254	

Tab.85: Beobachtete und erwartete Genotypenhäufigkeiten in den Fängen an einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)

Erläuterungen vgl. Tab.83

Fangtag	Weibchen						Männchen			
	B ss	B sf	B ff	E ss	E sf	E ff	B s	B f	E s	E f
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	0	0	0,661	0,304	0,035	0	0	0	0
3	9	3	0	7,932	3,649	0,420	6	0	4,890	1,110
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	27	9	3	25,778	11,858	1,364	29	7	29,340	6,660
6	2	1	0	1,983	0,912	0,105	6	1	5,705	1,295
7	14	8	1	15,202	6,993	0,804	29	8	30,155	6,845
8	28	10	0	25,117	11,554	1,329	50	9	48,085	10,915
9	18	5	0	15,202	6,993	0,804	47	11	47,270	10,730
10	21	8	2	20,490	9,426	1,084	82	20	83,130	18,870
11	9	3	2	9,254	4,257	0,490	20	4	19,560	4,440
12	22	3	1	17,185	7,906	0,909	44	10	44,010	9,990
13	32	5	2	25,778	11,858	1,364	43	14	46,455	10,545
14	17	5		14,541	6,689	0,769	14	1	12,225	2,775
Summe	200	60	11	179,123	82,401	9,477	370	85	370,825	84,175

Statistische Prüfung auf Unterschiede zwischen beobachteten und erwarteten Fangzahlen: Chi-Quadrat-Anpassungstest mit zwei Freiheitsgraden; keine Angabe der Irrtumswahrscheinlichkeiten nach Mehrfachtestung, da keine signifikanten Unterschiede vorliegen:

F 1999	Testgröße	χ^2 -Wert	p
♀♀	FT 1- 5	1,888	0,389
	FT 6 + 7	0,242	0,886
	FT 8 + 9	3,612	0,164
	FT 10 - 12	5,767	0,060 (*)
	FT 13 + 14	5,817	0,055 (*)
♂♂	FT 3	1,362	0,243
	FT 5	0,021	0,884
	FT 6	0,083	0,774
	FT 7	0,239	0,625
	FT 8	0,412	0,521
	FT 9	0,008	0,927
	FT 10	0,083	0,773
	FT 11	0,054	0,817
	FT 12	0,001	0,997
	FT 13	1,389	0,239
FT 14	1,393	0,238	

3.3.4.6. Temperaturabhängigkeit der Fangrate

Die Anzahl der gefangenen Individuen wird stark von der Außentemperatur beeinflusst (Althoff et al., 1994). Für die *Carabus auronitens*-Population im Alten Gehege wurde eine maximale Abhängigkeit der Fangrate von der Temperatur um 22.00 Uhr mitteleuropäische Sommerzeit (MESZ) bestimmt (Niehues, 1991). Als Referenztemperatur verwende ich ebenfalls die Temperatur um 22.00 Uhr MESZ, die mit einem THG bodennah in unmittelbarer Nähe des Geheges gemessen wurde (vgl. Kap.2.2.2.2.). Mittels Regressionsanalyse wird untersucht, ob sich die Temperaturabhängigkeiten der Fangraten der Genotypen unterscheiden (Tab.88; Tab.89 und Abb.59 bis Abb.73). Dazu wird zunächst der relative Anteil der gefangenen Individuen als Quotient "Anteil der gefangenen Individuen durch Gesamtzahl der in der betreffenden Saison nachgewiesenen Individuen" bestimmt. Für die Regressionsanalyse werden die Anteile arcus-sinus-transformiert (vgl. Kap.2.4.). Die Steigung der Regressionsgeraden (der Regressionskoeffizient m) kann als Maß für die Temperaturabhängigkeit der Aktivität und der Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse als Schwellenwert der Aktivität interpretiert werden (Hockmann, 1997).

Ziel der Analysen ist es, mögliche Unterschiede zwischen den Genotypen aufzudecken. Dazu werden die Regressionskoeffizienten und die x-Achsen Schnittpunkte jeweils zweier Regressionsgeraden verglichen. Der Vergleich der Regressionskoeffizienten erfolgt mittels t-Test (Tab.89; die Vorgehensweise folgt Sachs 1992, vgl. Kap.2.4.). Ob sich die x-Achsen Schnittpunkte zweier Regressionsgeraden voneinander unterscheiden, wurde an Hand der mittleren 95%-Vertrauensbereiche überprüft: Wenn sich die Schnittpunkte mit der x-Achse zwischen den Genotypen unterscheiden, so sollte der x-Achsen Schnittpunkt der einen Regression außerhalb des Vertrauensbereichs der anderen Regressionsgeraden liegen. Zur Durchführung vgl. Kap.2.4.; in diesem Kapitel wird beispielhaft das Vorgehen an Hand des Vergleiches von ss- und sf-Weibchen im ersten Saisonabschnitt 1998 erläutert.

In früheren Untersuchungen an *Carabus auronitens* im Forst Tinnen ist deutlich geworden, dass sich die Temperaturabhängigkeit der Fangrate im Laufe der Frühjahrssaison verändern kann (Hockmann, 1997; Uecker, 1999). Klenner (1990) beschreibt eine besonders starke Temperaturabhängigkeit der Fangrate zwischen Anfang April bis Anfang Mai. 1997 wurde aber keine Veränderung der Temperaturabhängigkeit der Fangrate im Verlauf der Saison beobachtet (Fennemann, 1998). Für das Frühjahr 1998 untersuchte Uecker (1999) die Temperaturabhängigkeit der Fangrate unter besonderer Berücksichtigung des Alters der Tiere (ohne Unterscheidung der Genotypen). Im ersten Saisonabschnitt (bis FT 16) fand sie sowohl bei alten und jungen Weibchen, als auch bei alten und jungen Männchen eine signifikant positive Regression des Anteils der gefangenen Tiere auf die Temperatur mit Bestimmtheitsmaßen von 66% bis 83%. Im zweiten Saisonabschnitt war keine signifikante Abhängigkeit der Fangrate von der Temperatur nachweisbar.

Der erste Saisonabschnitt 1998 umfasst die Daten vom 31.03. bis 08.05.1998 (FT 5-16), der Zweite die Daten vom 11.05. bis 03.06. (FT 17-23; Tab.86 und Tab.88). Die Fangtage 1 bis 4 und 24 bis 29 bleiben unberücksichtigt, weil zu Beginn und zum Ende der Frühjahrssaison im Jahr 1998 keine (Jung-) Tiere gefangen wurden. Das Bestimmtheitsmaß variiert bei den jungen Weibchen im Jahr 1998 zwischen 87,1% (junge ss-Weibchen im zweiten Saisonabschnitt) und 64,3% (junge ff-Weibchen im zweiten Saisonabschnitt), bei den jungen Männchen zwischen 89,4% (junge s-Männchen im ersten Saisonabschnitt) und 69,6% (junge f-Männchen im ersten Saisonabschnitt). Im Vergleich der Genotypen erreichen die Bestimmtheitsmaße in beiden Saisonabschnitten bei den ss-Weibchen höchste Werte: sie liegen sowohl im ersten als auch im zweiten Saisonabschnitt deutlich über den Werten der jungen sf- und jungen ff-Weibchen. Bei den jungen Männchen sind die Bestimmtheitsmaße der s-Tiere in beiden Saisonabschnitten (89,4% bzw. 85,5%) höher als die der f-Tiere (69,6% bzw. 79,4%; Tab.88).

Die Regressionskoeffizienten der jungen ss- und sf-Weibchen unterscheiden sich im ersten Saisonabschnitt kaum ($m_{ss} = 2,86$ und $m_{sf} = 2,41$; Tab.88) und liegen deutlich unter dem Wert der jungen ff-Weibchen ($m_{ff} = 5,19$). Im zweiten Saisonabschnitt unterscheiden sich die Werte von jungen ss- und ff-Weibchen geringfügig ($m_{ss} = 2,1$ und $m_{ff} = 3,05$); die Regression

der jungen sf-Weibchen ist nicht signifikant. Der statistische Vergleich bestätigt die Ergebnisse und zeigt für den ersten Saisonabschnitt signifikante Unterschiede zwischen den Regressionskoeffizienten von jungen sf- und ff-Weibchen an ($t = 2,249$; $p = 0,036$; Tab.89). Zwischen jungen ss- und ff-Weibchen ist im ersten Saisonabschnitt mit $t = 1,982$ und $p = 0,061$ ein tendenzieller Unterschied nachweisbar (Tab.89). Bei den jungen Männchen unterscheiden sich die Regressionskoeffizienten nicht (Tab.88).

Die Schnittpunkte mit der x-Temperaturachse ($y = 0$; Tab.88) werden als Schwellenwert der Aktivität interpretiert. Hockmann (1997) beobachtete einen Anstieg dieses Wertes in der zweiten Saisonhälfte. Im Frühjahr 1998 ist dieses Phänomen für die Genotypen der jungen Weibchen nicht nachweisbar: bei keinem Genotyp der jungen Weibchen unterscheiden sich die Werte im ersten Saisonabschnitt von denen im zweiten Saisonabschnitt. Bei den Männchen wird dagegen sowohl bei den s- als auch bei den f-Tieren eine Erhöhung der Schwellentemperatur der Aktivität beobachtet: bei den s-Tieren von $1,4^{\circ}\text{C}$ im ersten Saisonabschnitt auf $5,9^{\circ}\text{C}$ im zweiten Saisonabschnitt und bei den f-Männchen von $2,9^{\circ}\text{C}$ auf $5,0^{\circ}\text{C}$.

Insgesamt sind die Schnittpunkte der Regressionsgeraden mit der x-Achse relativ niedrig: Hockmann maß für den Saisonabschnitt der Aktivitätssaisons 1991 – 1993 für die Weibchen Werte von $4,1^{\circ}\text{C}$ (1991), $3,3^{\circ}\text{C}$ (1992) und $0,14^{\circ}\text{C}$ (1993), für die Männchen von $4,7^{\circ}\text{C}$ (1991), $3,3^{\circ}\text{C}$ (1992) und $1,7^{\circ}\text{C}$ (1993) (Hockmann 1997). Der (visuelle) Vergleich der x-Achsen Schnittpunkte mittels der mittleren 95%-Vertrauensbereiche offenbart keine signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen (einen exemplarischen Vergleich zeigt Abb.9). Zwar liegt im ersten Saisonabschnitt des Jahres 1998 der x-Achsen Schnittpunkt der ff-Weibchen außerhalb des mittleren 95%-Vertrauensbereiches der ss-Weibchen, der x-Achsen Schnittpunkt der ss-Weibchen liegt aber innerhalb des Vertrauensbereiches der ff-Weibchen. Entsprechendes offenbart der Vergleich von sf- und ff-Weibchen. Auch bezüglich der Genotypen der Männchen sind keine signifikanten Unterschiede vorhanden.

Im Frühjahr 1999 werden für die Regressionsanalyse die Fangtage vom 26.03 – 04.06.1999 (FT 5-14; ohne Fangtag 11, an dem die Fallen tagsüber geöffnet waren; Tab.88) berücksichtigt. Die frühen Fangtermine 1 – 4 (Tab.87) bleiben unberücksichtigt, da in diesem Abschnitt vermutlich noch nicht alle Tiere aktiv waren. Niedrige Temperaturen sind durch den Fangtag 6 abgedeckt. Eine Eliminierung von Fangtagen am Ende der Saison erscheint nicht sinnvoll, da keine drastische Abnahme der Fangzahlen beobachtet wurde. Mit einer Ausnahme (ss-Weibchen) wird im Gesamtbestand des Frühjahrs 1999 – weder bei Weibchen noch bei Männchen - eine signifikante Abhängigkeit der Fangrate von der Temperatur festgestellt (Tab.88). Die Regressionsparameter besitzen daher eine nur begrenzte Aussagekraft und Vergleiche sind nur unter Vorbehalt möglich. Wie im Frühjahr 1998 bei den Jungtieren ist auch im Frühjahr 1999 das Bestimmtheitsmaß der ss-Weibchen des Gesamtbestandes ($51,3\%$) größer als das der sf-Weibchen ($12,4\%$) und ff-Weibchen ($20,4\%$; Tab.88). Bei den Männchen bestehen keine Unterschiede. Eine Deutung des Schnittpunktes mit der x-Achse als Schwellentemperatur der Aktivität ist für die Tiere des Gesamtbestandes 1999 – weder bei Weibchen noch bei Männchen - auf Grund der nicht signifikant von Null abweichenden Regressionskoeffizienten fraglich; die Werte liegen fast durchgängig im negativen Bereich (Tab.88). Die statistischen Vergleiche der Regressionskoeffizienten zeigen für den Bestand 1999 keine signifikanten Unterschiede zwischen den Genotypen an (Tab.89). Auf einen Vergleich der x-Achsen Schnittpunkte durch Vergleich der 95%-Vertrauensbereiche wird verzichtet, da die Vertrauensbereiche bei nicht signifikanter Regression so groß werden, dass ein Vergleich nicht sinnvoll ist.

Zusammenfassung der Befunde: Im Vergleich der Genotypen finden sich Hinweise auf gleichgerichtete Tendenzen in den Jahren 1998 (Jungtiere) und 1999 (Gesamtbestand): (1.) In beiden Jahren (1998 in beiden unterscheidbaren Saisonabschnitten) weisen die Bestimmtheitsmaße der sf-Weibchen die jeweils niedrigsten, die ss-Weibchen die höchsten Werte auf (Tab.88). Im Jahr 1998 sind jedoch die Regressionskoeffizienten der sf-Weibchen im ersten Saisonabschnitt und im Jahr 1999 die Regressionskoeffizienten der sf- und ff-Weibchen nicht signifikant von Null verschieden. (2.) In beiden Jahren (1998 in beiden

Saisonabschnitten) weisen die Steigungen der Ausgleichsgeraden bei den sf-Weibchen die jeweils geringsten Werte auf, es folgen ss- und dann ff-Weibchen (Tab.88). Nur in einem Fall sind jedoch die Regressionskoeffizienten signifikant verschieden: beim Vergleich der sf- und ff-Tiere in der ersten Saisonhälfte im Frühjahr 1998 (Tab.89). (3.) In beiden Jahren (1998 in beiden Saisonabschnitten) sind die x-Achsenschnittpunkte der sf-Weibchen am Kleinsten, es folgen ss- und dann ff-Weibchen (Tab.88). Im ersten Saisonabschnitt des Jahres 1998 liegt der x-Achsenschnittpunkt der ff-Weibchen außerhalb der mittleren 95%-Vertrauensbereiche von ss- und sf-Weibchen. - Bei den Männchen ist die Temperaturabhängigkeit der Fangrate der Genotypen nicht gleichgerichtet unterschiedlich (Tab.88).

Hinweise auf Unterschiede im Aktivitätsverhalten der (weiblichen) Genotypen ergeben auch die Vergleiche der Erst- und Letzfangkurven: sowohl die sf-Weibchen des Jungtierbestandes 1998 als auch des Gesamtbestandes 1999 werden im Mittel früher aktiv und auch früher wieder inaktiv als die ss-Weibchen, d.h. die Aktivitätssaison der sf-Weibchen ist im Vergleich zu der der ss-Weibchen ins frühere Frühjahr verschoben (im Jahr 1998 ist der Unterschied deutlicher als im Jahr 1999; Kap.3.3.4.1.; Abb.51 bis Abb.54). Dieser Unterschied deutet auf eine relativ geringe Temperaturabhängigkeit der Aktivität der sf-Weibchen. Relativ kleine Regressionskoeffizienten, relativ kleine Bestimmtheitsmaße sowie relativ kleine x-Achsenschnittpunkte bei sf-Weibchen bestätigen diese Vermutung (Tab.88).

Tab.86: Temperaturen und Fangzahlen nach Genotypen getrennt an den einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1998 (Jungtiere)

Die Temperaturdaten beziehen sich auf die Temperatur um 22.00 Uhr MESZ am Abend der Fangnacht. N gibt die absolute Anzahl der gefangenen Tiere, „rel. Anteil“ gibt den Anteil der gefangenen Tiere am Gesamtindividuenbestand dieses Genotyps. Die relativen Anteile wurden arc-sinus-transformiert und sind in Altgrad angegeben (Sachs 1992, S. 354).

a) junge Weibchen			b) junge Männchen														
FT	Fangdatum	Temp. in °C	Genotyp: ss (74 Ind.)			sf (30 Ind.)			ff (5 Ind.)			Genotyp: s (87 Ind.)			f (18 Ind.)		
			N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad
1	17.03.1998	9,5	6	0,08	16,54	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	10	0,11	19,82	3	0,17	24,09
2	20.03.1998	4,1	1	0,01	6,68	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
3	24.03.1998	0,0	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
4	27.03.1998	9,4	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	10	0,11	19,82	0	0,00	0,00
5	31.03.1998	13,5	24	0,32	34,72	11	0,37	37,27	3	0,60	50,77	39	0,45	42,03	11	0,61	51,42
6	03.04.1998	9,5	11	0,15	22,68	10	0,33	35,26	1	0,20	26,57	24	0,28	31,68	4	0,22	28,13
7	07.04.1998	7,0	7	0,09	17,91	6	0,20	26,57	1	0,20	26,57	7	0,08	16,48	0	0,00	0,00
8	10.04.1998	7,0	4	0,05	13,44	2	0,07	14,96	0	0,00	0,00	5	0,06	13,87	0	0,00	0,00
9	14.04.1998	2,5	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
10	17.04.1998	3,5	2	0,03	9,46	1	0,03	10,52	0	0,00	0,00	5	0,06	13,87	1	0,06	13,63
11	20.04.1998	8,0	16	0,22	27,71	3	0,10	18,43	2	0,40	39,23	26	0,30	33,14	5	0,28	31,81
12	24.04.1998	14,3	32	0,43	41,12	6	0,20	26,57	4	0,80	63,43	48	0,55	47,97	7	0,39	38,58
13	27.04.1998	9,3	13	0,18	24,78	2	0,07	14,96	0	0,00	0,00	17	0,20	26,23	8	0,44	41,81
14	01.05.1998	13,0	25	0,34	35,54	10	0,33	35,26	3	0,60	50,77	37	0,43	40,70	12	0,67	54,74
15	04.05.1998	10,4	5	0,07	15,07	3	0,10	18,43	3	0,60	50,77	19	0,22	27,86	4	0,22	28,13
16	08.05.1998	12,3	16	0,22	27,71	7	0,23	28,88	2	0,40	39,23	32	0,37	37,34	10	0,56	48,19
17	11.05.1998	20,3	29	0,39	38,76	10	0,33	35,26	3	0,60	50,77	53	0,61	51,31	10	0,56	48,19
18	15.05.1998	17,1	27	0,36	37,16	6	0,20	26,57	4	0,80	63,43	41	0,47	43,35	9	0,50	45,00
19	18.05.1998	16,0	21	0,28	32,19	8	0,27	31,09	2	0,40	39,23	26	0,30	33,14	8	0,44	41,81
20	22.05.1998	10,7	10	0,14	21,57	1	0,03	10,52	1	0,20	26,57	11	0,13	20,83	2	0,11	19,47
21	25.05.1998	11,0	7	0,09	17,91	5	0,17	24,09	1	0,20	26,57	7	0,08	16,48	2	0,11	19,47
22	29.05.1998	16,5	16	0,22	27,71	1	0,03	10,52	2	0,40	39,23	19	0,22	27,86	4	0,22	28,13
23	03.06.1998	14,2	15	0,20	26,76	6	0,20	26,57	2	0,40	39,23	15	0,17	24,53	3	0,17	24,09
24	05.06.1998	13,2	8	0,11	19,20	1	0,03	10,52	0	0,00	0,00	14	0,16	23,65	1	0,06	13,63
25	08.06.1998	15,5	2	0,03	9,46	1	0,03	10,52	0	0,00	0,00	3	0,03	10,70	2	0,11	19,47
26	12.06.1998	13,0	2	0,03	9,46	1	0,03	10,52	0	0,00	0,00	3	0,03	10,70	1	0,06	13,63
27	15.06.1998	12,7	2	0,03	9,46	1	0,03	10,52	1	0,20	26,57	2	0,02	8,72	1	0,06	13,63
28	19.06.1998	12,9	0	0,00	0,00	1	0,03	10,52	0	0,00	0,00	1	0,01	6,15	0	0,00	0,00
29	22.06.1998	18,0	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	1	0,01	6,15	0	0,00	0,00

M. Kuhlmann untersuchte die Temperaturabhängigkeit der Fangrate, indem er die Temperaturabhängigkeit der Allelfrequenzen in den Fängen untersuchte. Die Frequenz der Allele war in den Fängen der Männchen (Gesamtbestand) - wie im Gesamtbestand 1999 (Tab.88) - nicht signifikant von der Temperatur abhängig ($r^2 = 6,2\%$). Im Jahr 1998 wurde hingegen bei s- und f- Männchen in beiden Saisonabschnitten ein signifikanter Zusammenhang festgestellt. Bei den Weibchen (Gesamtbestand) war die Häufigkeit des f-Allels signifikant negativ von der Temperatur abhängig ($r^2 = 20,8\%$; $p < 0,05$). Ein negativer Zusammenhang wurde von mir nicht festgestellt (Tab.88).

Tab.87: Temperaturen und Fangzahlen nach Genotypen getrennt an den einzelnen Fangtagen im Frühjahr 1999 (Gesamtbestand)

N bezeichnet die absolute Anzahl der gefangenen Individuen (Jung- und Alttiere berücksichtigt). Fänge an Fangtag 11 (Fallen tagsüber geöffnet) werden nicht berücksichtigt. Weitere Erläuterungen s. Tab.86.

a) Weibchen (Gesamtbestand)				b) Männchen (Gesamtbestand)													
FT	Fang-datum	Temp. in °C	Genotyp: ss (83 Ind.)			sf (33 Ind.)			ff (6 Ind.)			Genotyp: s (106 Ind.)			f (24 Ind.)		
			N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad	N	rel. Anteil	Altgrad
1	12.03.1999	5,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
2	16.03.1999	4,50	1	0,01	6,30	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
3	19.03.1999	11,50	9	0,11	19,23	3	0,09	17,55	0	0,00	0,00	6	0,06	13,76	0	0,00	0,00
4	23.03.1999	3,30	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00	0	0,00	0,00
5	26.03.1999	10,80	27	0,33	34,77	9	0,27	31,48	3	0,50	45,00	29	0,27	31,54	7	0,29	32,69
6	30.03.1999	6,20	2	0,02	8,93	1	0,03	10,02	0	0,00	0,00	6	0,06	13,76	1	0,04	11,78
7	02.04.1999	10,80	14	0,17	24,25	8	0,24	29,50	1	0,17	24,09	29	0,27	31,54	8	0,33	35,26
8	06.04.1999	11,00	28	0,34	35,51	10	0,30	33,40	0	0,00	0,00	50	0,47	43,38	9	0,38	37,76
9	23.04.1999	8,80	18	0,22	27,75	5	0,15	22,91	0	0,00	0,00	47	0,44	41,75	11	0,46	42,61
10	05.05.1999	12,90	21	0,25	30,20	8	0,24	29,50	2	0,33	35,26	82	0,77	61,59	20	0,83	65,91
12	14.05.1999	10,90	22	0,27	30,99	3	0,09	17,55	1	0,17	24,09	44	0,42	40,11	10	0,42	40,20
13	28.05.1999	17,40	32	0,39	38,38	5	0,15	22,91	2	0,33	35,26	43	0,41	39,56	14	0,58	49,80
14	04.06.1999	13,90	17	0,20	26,91	5	0,15	22,91	0	0,00	0,00	14	0,13	21,31	1	0,04	11,78

Tab.88: Temperaturabhängigkeit der Fangrate in den Jahren 1998 und 1999: Ergebnisse der Regressionsanalysen

Die Ergebnisse der Regressionsanalysen sind differenziert nach Jahr, Geschlecht und Genotyp. „Fangtag“ nennt die Nummern der Fangtage, die der Regressionsanalyse zu Grunde liegen. Das Datum der Fangtage ist Tab.86 und Tab.87 zu entnehmen. Im Frühjahr 1999 werden die FT 5 -14 berücksichtigt (ohne FT 11: Fallen waren tagsüber geöffnet). m nennt die Steigung der Regressionsgeraden ± Standardfehler; b gibt den y-Achsenabschnitt ± den Standardfehler; r^2 das Bestimmtheitsmaß (Determinationskoeffizient); $y = 0$ gibt den Schnittpunkt der Regressionsgeraden mit der x-Achse; FG nennt die Anzahl der Freiheitsgrade und p die Irrtumswahrscheinlichkeit. Getestet wird, ob der Regressionskoeffizient signifikant von Null abweicht, d.h. ob die Temperatur die Fangraten signifikant bestimmt (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Weicht der Regressionskoeffizient nicht signifikant von Null ab, sind die Parameter der Regressionen in Klammern gesetzt.

Jahr	Geschl.	Genotyp	Fangtag	m ± SD	b ± SD	r^2	y = 0	FG	p
1998: Jungtiere	♀♀	ss	5-16	2,859 ± 0,408	- 3,765 ± 4,031	0,831	1,32	10	< 0,001 ***
		sf	5-16	2,410 ± 0,557	0,106 ± 5,506	0,652	-0,04	10	0,002 **
		ff	5-16	5,187 ± 1,102	- 18,734 ± 10,89	0,689	3,61	10	< 0,001 ***
		ss	17-23	2,095 ± 0,360	- 2,801 ± 5,565	0,871	1,34	5	0,002 **
		sf	17-23	(1,524 ± 1,047)	(0,484 ± 16,166)	(0,298)	(-0,318)	5	0,205 n.s.
		ff	17-23	3,050 ± 1,017	- 5,383 ± 15,70	0,643	1,77	5	0,030 *

Jahr	Geschl.	Genotyp	Fangtag	m ± SD	b ± SD	r ²	y = 0	FG	p	
1999: Ges.- bestand	♂♂	s	5-16	3,522 ± 0,385	- 4,773 ± 3,800	0,894	1,36	10	< 0,001	***
		f	5-16	4,468 ± 0,933	- 13,031 ± 9,223	0,696	2,92	10	< 0,001	***
		s	17-23	3,361 ± 0,619	- 19,731 ± 9,565	0,855	5,87	5	0,003	**
		f	17-23	3,209 ± 0,731	- 16,196 ± 11,289	0,794	5,05	5	0,007	**
	♀♀	ss	5-14	1,968 ± 0,724	6,179 ± 8,540	0,513	-3,14	7	0,030	*
		sf	5-14	(0,8322 ± 0,8357)	(14,967 ± 9,854)	(0,124)	(-14,14)	7	0,353	n.s.
		ff	5-14	(2,6333 ± 1,964)	(- 11,858 ± 23,156)	(0,204)	(4,504)	7	0,222	n.s.
		s	5-14	(1,5618 ± 1,5455)	(18,238 ± 18,224)	(0,127)	(-11,68)	7	0,346	n.s.
		f	5-14	(2,2087 ± 1,870)	(11,217 ± 22,054)	(0,166)	(-5,079)	7	0,276	n.s.

Tab.89: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Statistische Überprüfung der Regressionskoeffizienten auf Unterschiede zwischen den Genotypen

Es wird überprüft, ob sich die für die Genotypen berechneten Werte der Regressionskoeffizienten m unterscheiden. Mittels t-Test werden dabei jeweils zwei Genotypen verglichen (Sachs, 1992: S. 555 ff.). Die Werte der Regressionskoeffizienten gibt Tab.88. Der t-Test erfolgt bei zweiseitiger Fragestellung mit der Nullhypothese $m_1 \neq m_2$. Die Anzahl der Freiheitsgrade (FG) ergibt sich aus der Anzahl der Fangtage minus zwei. Für weitere Angaben zur Durchführung des Tests vgl. Kap.2.4.

Jahr	Fangtage	Geschl.	getestete Kohorte	FG	Regression	
					t-Wert	p
1998 (Jungtiere)	FT 5 - 16	♀♀	ss - sf	10	0,650	0,523 n.s.
			ss - ff	10	1,982	0,061 Tendenz
			sf - ff	10	2,249	0,036 *
	FT 17 - 23	♀♀	ss - sf	5	0,516	0,612 n.s.
			ss - ff	5	0,529	0,602 n.s.
			sf - ff	5	1,046	0,308 n.s.
	FT 5 - 16	♂♂	s - f	10	0,937	0,359 n.s.
			FT 17 - 23	♂♂	s - f	5
	1999 (Gesamt- bestand)	FT 5-14	♀♀	ss - sf	8	1,028
ss - ff				8	0,318	0,754 n.s.
sf - ff				8	0,844	0,409 n.s.
FT 5-14		♂♂	s - f	8	0,267	0,792 n.s.

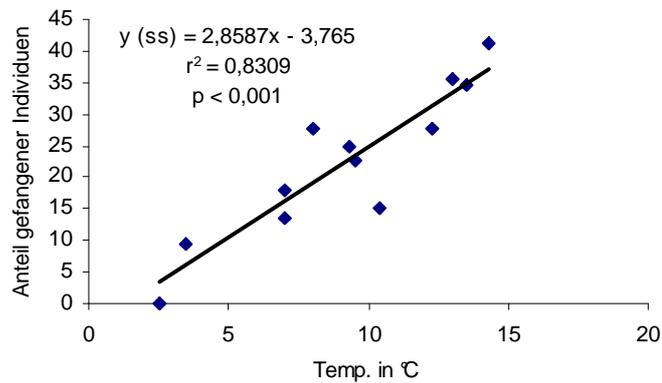


Abb.59: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ss-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 - 16

Die Angabe „Anteil gefangener Individuen“ erfolgt in Altgrad nach arc-sinus-Transformation (vgl. Tab.86 und Erläuterungen in Kap.2.4.). Die Analysen im Frühjahr 1998 beziehen sich ausschließlich auf die Jungtiere (Generation H 97), da die Anzahl der gefangenen Alttiere für eine separate Analyse zu gering war.

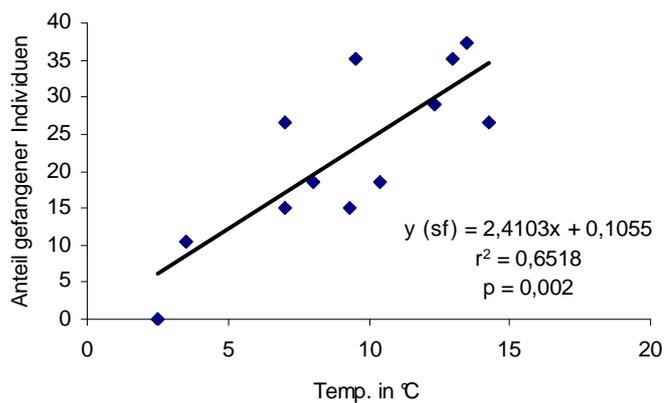


Abb.60: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen sf-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 - 16; Erläuterungen vgl. Abb.59

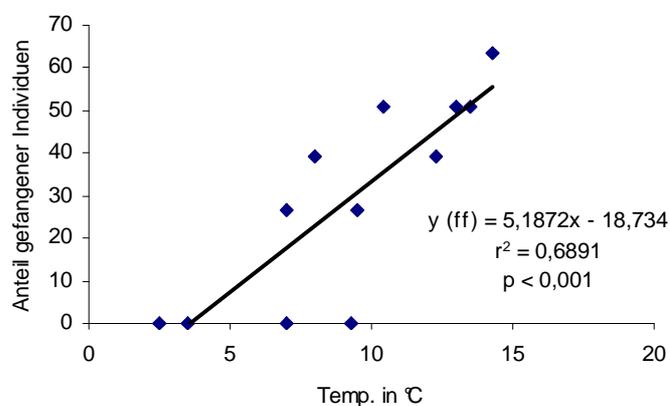


Abb.61: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ff-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5 - 16; Erläuterungen vgl. Abb.59

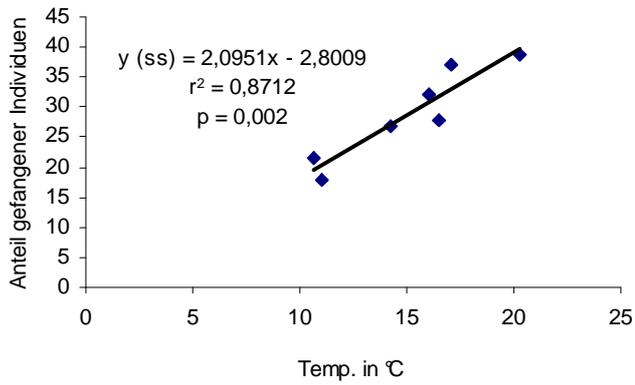


Abb.62: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ss-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17-23; Erläuterungen vgl. Abb.59

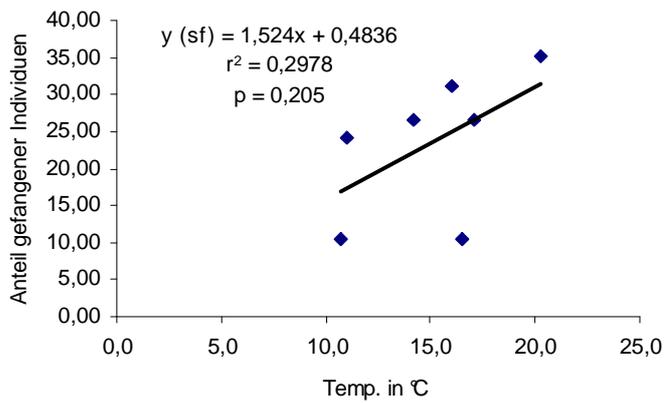


Abb.63: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen sf-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17-23; Erläuterungen vgl. Abb.59

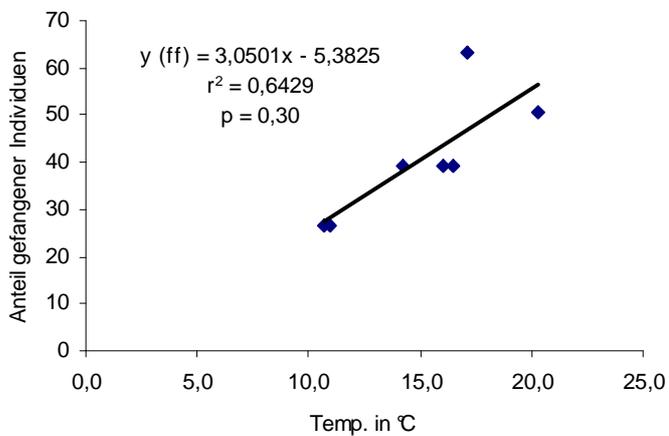


Abb.64: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen ff-Weibchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17-23; Erläuterungen vgl. Abb.59

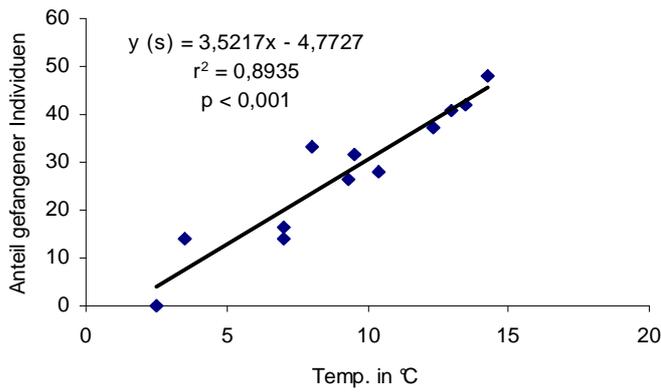


Abb.65: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen s Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5-16; Erläuterungen vgl. Abb.59

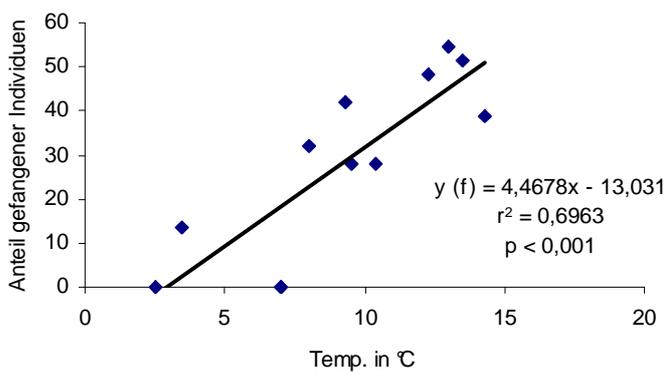


Abb.66: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen f-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 5-16; Erläuterungen vgl. Abb.59

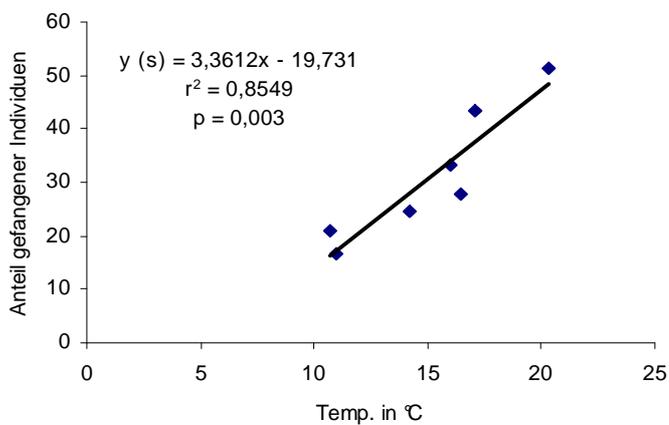


Abb.67: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen s-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17-23; Erläuterungen vgl. Abb.59

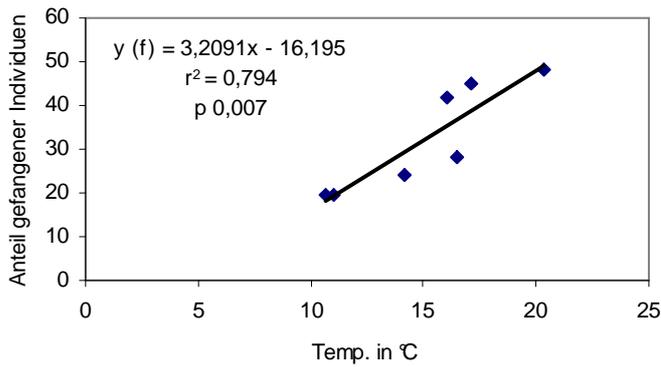


Abb.68: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der jungen f-Männchen im Frühjahr 1998, Fangtage 17-23; Erläuterungen vgl. Abb.59.

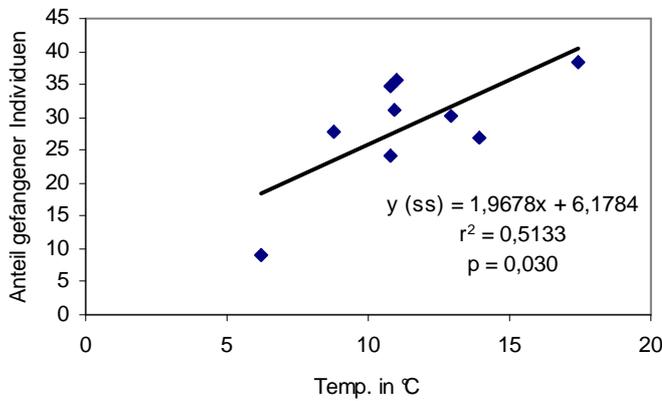


Abb.69: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der ss-Weibchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5-14 (ohne FT 11)

Die Angabe „Anteil gefangener Individuen“ erfolgt in Altgrad nach arcus-sinus-Transformation (vgl. Tab.86 und Erläuterungen in Kap.2.4.). Der Fangtag 11 wird nicht berücksichtigt, da die Fallen tagsüber geöffnet waren. Es werden Alt- und Jungtiere berücksichtigt.

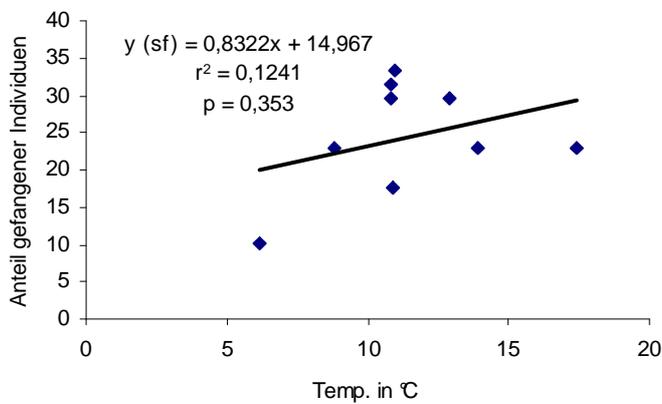


Abb.70: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der sf Weibchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5-14 (ohne FT 11); Erläuterungen vgl. Abb.69

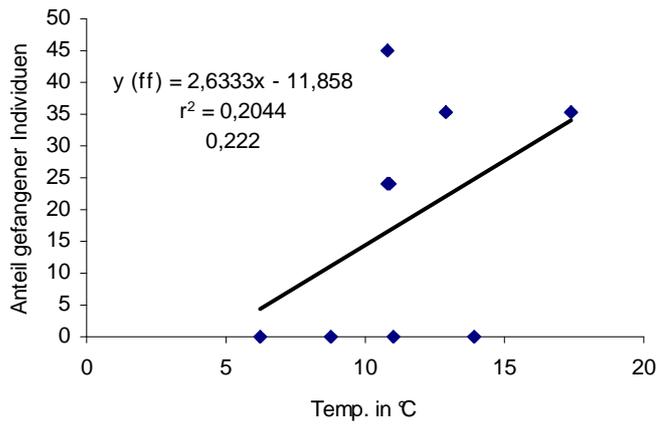


Abb.71: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der ff-Weibchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5-14 (ohne FT 11); Erläuterungen vgl. Abb.69

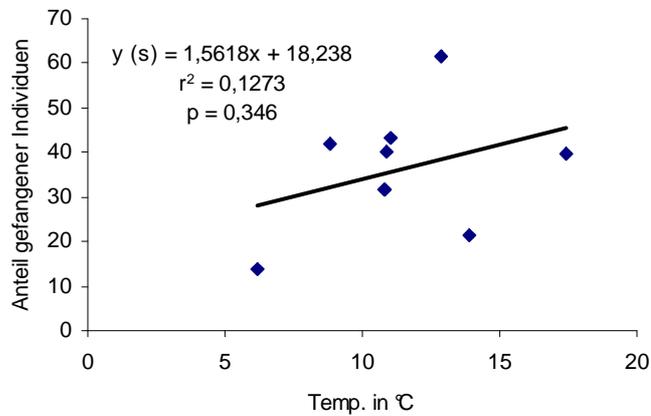


Abb.72: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der s-Männchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5-14 (ohne FT 11); Erläuterungen vgl. Abb.69.

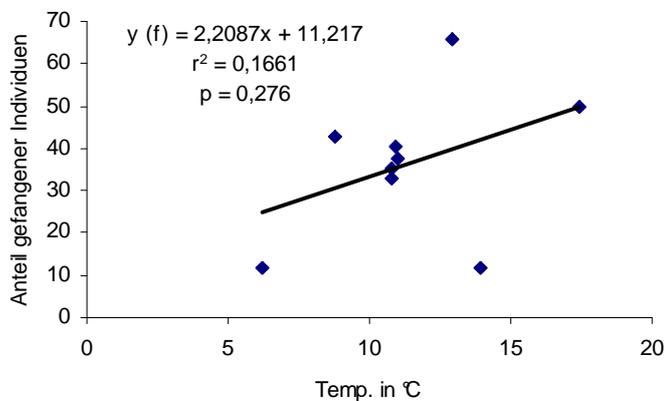


Abb.73: Temperaturabhängigkeit der Fangrate: Regressionsanalyse der Fangzahlen der f-Männchen (Gesamtbestand) im Frühjahr 1999, Fangtage 5-14 (ohne FT 11); Erläuterungen vgl. Abb.69

3.3.5. Zusammenfassung der Ergebnisse zum Esterase-Polymorphismus bei *Carabus auronitens* im Forst Tinnen

In allen untersuchten Aktivitätssaisons vom Frühjahr 1995 bis Frühjahr 1999 ist das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht sowohl in den Frühjahrs- als auch in den Herbstbeständen erfüllt (Tab.56) und die Allelfrequenzen von Weibchen und Männchen (jeweils Gesamtbestände) unterschieden sich nicht (Tab.58). Im Vergleich der Frühjahrsbestände (jeweils Gesamtbestand) werden nur relativ geringe Veränderungen der relativen Genotypenhäufigkeiten beobachtet: bei Weibchen und Männchen um maximal ca. 8%. Größere Unterschiede werden zwischen den Herbstbeständen der Weibchen beobachtet: um bis zu 21% bei den heterozygoten Tiere (Abb.42). Zwischen den Herbstbeständen 1995 und 1997 unterscheiden sich die Genotypenfrequenzen der frisch geschlüpften Weibchen signifikant (Tab.55). - Im Frühjahrsbestand 1995 unterscheiden sich die Allelfrequenzen von Jung- und Alttieren (Weibchen und Männchen zusammengefasst; Tab.60). Weiterhin konnte gezeigt werden, dass sich die Frequenz des Genotyps ss der Weibchen (bzw. des s-Allels der Weibchen) mit dem Alter des Bestandes signifikant erhöht (Abb.46 bis Abb.48).

Vereinzelt werden Unterschiede zwischen den Genotypen der Weibchen bzw. der Männchen hinsichtlich Parametern der Aktivität, der Saisonalität und von Körpermerkmalen beobachtet:

- Bei den im Herbst 1997 geschlüpften Männchen unterscheiden sich die Genotypenfrequenzen der erstmals im Herbst gefangenen Jungtieren signifikant von den erstmals im folgenden Frühjahr gefangenen Jungtieren ($p = 0,041$; Tab.59).
- Die mittleren Körperlängen der ss- und sf-Weibchen sowie der s-Männchen können sich von Schlupfsaison zu Schlupfsaison signifikant unterscheiden (z.B. sf-Weibchen im Herbst 94 zu 95: $p_{\text{corr}} = 0,006$; Tab.65). Bei den f-Männchen finden sich keine Unterschiede hinsichtlich der mittleren Körperlängen zwischen den Schlupfsaisons. Die Anzahl der ff-Weibchen ist in mehreren Herbstsaisons zu gering für eine statistische Überprüfung.
- In den Frühjahrsbeständen 1998 (Jungtiere) und 1999 (Gesamtbestand) unterscheiden sich die mittleren Körperlängen der untersuchten Genotypen nicht (Tab.66). Nur innerhalb des Jahrgangs 1994 traten signifikante Unterschiede zwischen der mittleren Länge der Genotypen auf (ss - sf: $p = 0,046$; Tab.64).
- Bezüglich der Gewichtsentwicklung im Frühjahr werden keine Unterschiede zwischen den untersuchten Genotypen beobachtet (Tab.69).
- Kumulative Erst- und Letzfangkurven deuten auf Unterschiede zwischen ss- und sf Weibchen bzgl. des Aktiv- und Inaktivwerdens: in den Jahren 1998 und 1999 werden die heterozygoten sf-Weibchen etwas eher aktiv und auch etwas eher inaktiv als die jeweiligen homozygoten ss-Weibchen (1998: Jungtiere; 1999: Gesamtbestand). Im Gesamtbestand des Jahres 1999 ist der Unterschied deutlicher ausgeprägt als im Jungtierbestand 1998 (Abb.51 bis Abb.54). Da kumulative Kurven statistisch nicht analysiert werden können, werden für eine statistische Überprüfung die Häufigkeitsverteilungen von Erst- und Letzfangen verglichen: signifikante Unterschiede finden sich im Frühjahr 1995 zwischen den Letzfangen der ss- und sf-Weibchen ($p = 0,004$) sowie zwischen den Erstfangen der s- und f-Männchen ($p = 0,023$), im Jahr 1998 zwischen den Erstfangen der jungen ss- und sf-Weibchen ($p = 0,018$; Tab.74).
- Bezüglich der mittleren Dauer der individuellen Frühjahrssaison weisen die jungen sf-Weibchen im Frühjahr 1998 eine geringfügige (nicht signifikant) kürzere und die sf-Weibchen des Gesamtbestandes 1999 eine signifikant ($p = 0,025$) kürzere Aktivitätszeit auf, als die jeweiligen ss-Weibchen (Tab.75).
- Im Frühjahr 1998 und im Frühjahr 1999 unterscheiden sich die Genotypen der Weibchen hinsichtlich der Anzahl der beobachteten im Vergleich zu den erwarteten Fangzahlen (junge Weibchen im Frühjahr 1998; Alt- und Jungtiere im Frühjahr 1999): ss-Weibchen

werden signifikant häufiger als erwartet, sf-Weibchen signifikant seltener gefangen als erwartet (1998: $p < 0,001$; 1999: $p = 0,012$; Tab.76).

- Bezüglich der Temperaturabhängigkeit der Fangrate werden signifikante Unterschiede zwischen den Regressionskoeffizienten junger sf -und ff-Weibchen im Jahr 1998 festgestellt; bei den Männchen finden sich keine Unterschiede (Tab.89). Die x-Achsen Schnittpunkte der Genotypen unterscheiden sich weder bei Weibchen noch bei Männchen (Tab.88; Tab.89).

4. Diskussion

4.1. Methodenkritik

4.1.1. Entnahme von Tieren aus dem Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss auf die nachfolgend gemessenen Allelfrequenzen

Von den im Winter 1996/97 im Untersuchungsgebiet Koepe gesammelten 149 *Carabus granulatus*-Individuen wurden 84 im Frühjahr 1997 in den Gehegen A und B auf der Versuchsfäche in den Riesefeldern ausgesetzt (Kap.2.1.3.3.; Tab.4.). Es fragt sich, ob die Entnahme der Tiere einen Einfluss auf die im Jahr 97/98 gemessenen Allelfrequenzen hatte und die beobachteten Allelhäufigkeitsunterschiede beeinflusste (Abb.10; Abb.11). Unterschiede könnten hervorgerufen, verstärkt oder nivelliert worden sein. Durch die Beantwortung der folgenden Fragen (1 - 3) wird versucht, einen möglichen Einfluss zu erkennen:

(1.) Unterschieden sich die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen von denen der wieder ausgesetzten Gruppen?

Die Allelhäufigkeiten in den Aufsammlungen 96/97, aus denen die Tierentnahmen erfolgten, der 1997 wieder ausgesetzten Gruppe sowie der im Winter 97/98 folgenden Aufsammlungen gibt Tab.90. (Die absoluten Allelhäufigkeiten der Gruppe der 1997 nicht wieder ausgesetzten Tiere ergeben sich aus der Differenz der Allelhäufigkeiten in den Spalten „Aufsammlung 96/97“ und „wieder ausgesetzt“.) In keinem Fall finden sich signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen der Originalaufsammlung und der wieder ausgesetzten Gruppe (Brandt & Snedecor Tests; zum Verfahren vgl. Kap.2.4.):

Aufsammlung Wald Koepe Nord-Ost 96/97 zur Gruppe „wieder ausgesetzt“: $\chi^2 = 7,605$; $p = 0,574$

Aufsammlung Wald Koepe Süd 96/97 zur Gruppe „wieder ausgesetzt“: nicht testbar

Aufsammlung Landwehr 96/97 zur Gruppe „wieder ausgesetzt“: $\chi^2 = 2,325$; $p = 0,985$

Aufsammlung Wiemers 96/97 zur Gruppe „wieder ausgesetzt“: $\chi^2 = 8,619$; $p = 0,281$

Bezüglich der Aufsammlung Wald Koepe Süd kann der Vergleich nicht durchgeführt werden, da die Stichprobe der wieder ausgesetzten Tiere zu klein war (5 Individuen). Um auch diesen Fall in die Betrachtungen einschließen zu können, wurden alle vier Aufsammlungen sowie die vier Gruppen der wieder ausgesetzten Tiere zusammengefasst und deren Allelhäufigkeiten verglichen: der Brandt & Snedecor Test zeigt keine Unterschiede: $\chi^2 = 14,546$; $p = 0,410$.

Auch bezüglich der Homo- und Heterozygotenanteile entstanden durch die Tierentnahmen keine Veränderungen: in drei Fällen waren die Aufsammlungen und die Gruppe der wieder ausgesetzten Tiere im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, in einem Fall (Wiemers; vgl. Abb.11) wichen sowohl die Originalaufsammlung als auch die Gruppe der wieder ausgesetzten Tiere in gleicher Weise (zugunsten der Homozygoten) vom Gleichgewicht ab.

Es ist auf Grund dieser Vergleiche unwahrscheinlich, dass durch die Tierentnahme die Allelhäufigkeiten an den Fundstellen verändert wurden.

Tab.90: Allelhäufigkeiten der Aufsammlungen mit Tierentnahmen im Untersuchungsgebiet Koepe

Die Tabelle gibt unter „Allelhäufigkeiten 96/97“ und „Allelhäufigkeiten 97/98“ die absoluten und relativen Allelhäufigkeiten in Winteraufsammlungen. Ein Teil der Tiere der Aufsammlungen 96/97 wurde für die Versuche in den Rieselfeldern verwendet, die anderen Tiere wurden an ihrer Fundstelle „wieder ausgesetzt“. Lesebeispiel: In der Winteraufsammlung Wald Koepe Nord-Ost 96/97 wurde das Allel 1,00 20mal nachgewiesen (18 hetero- und ein homozygoten Tier; vgl. Anhang 13 -15). 14 heterozygote und ein homozygoten Tier (d.h. 16 Allele) wurden für die Versuche in den Rieselfeldern verwendet, 4 heterozygote Tiere (d.h. 4 Allele) wurden an der Fundstelle wieder ausgesetzt. In der darauf folgenden Winteraufsammlung wurde an der gleichen Fundstelle das Allel 1,00 neunmal nachgewiesen (fünf heterozygote und 2 homozygote Individuen; vgl. Anhang 22).

a) Fundstelle Wald Koepe Nord-Ost: 42 Tiere = 84 Allele entnommen

Allel	Allelhäufigkeiten 96/97	wieder ausgesetzt	Allelhäufigkeiten 97/98
0,68	0	0	0
0,76	4 (0,030)	0 (0,000)	1 (0,021)
0,79	1 (0,008)	0 (0,000)	0
0,84	0	0	4 (0,083)
0,86	34 (0,258)	11 (0,229)	11 (0,229)
0,88	1 (0,008)	0 (0,000)	0
0,91	2 (0,015)	1 (0,021)	1 (0,021)
0,93	15 (0,114)	8 (0,167)	3 (0,063)
0,94	14 (0,106)	4 (0,083)	1 (0,021)
0,98	1 (0,008)	1 (0,021)	2 (0,042)
1,00	20 (0,152)	4 (0,083)	9 (0,188)
1,02	4 (0,030)	2 (0,042)	0
1,05	4 (0,030)	0 (0,000)	2 (0,042)
1,07	16 (0,121)	9 (0,188)	8 (0,167)
1,09	2 (0,015)	0 (0,000)	2 (0,042)
1,13	14 (0,106)	8 (0,167)	4 (0,083)
1,18	0	0	0
1,19	0	0	0
Summe	132	48	48

b) Fundstelle Wald Koepe Süd: 15 Tiere = 30 Allele entnommen

Allel	Allelhäufigkeiten 96/97	wieder ausgesetzt	Allelhäufigkeiten 97/98
0,68	0	0	0
0,76	3 (0,075)	1 (0,100)	4 (0,050)
0,79	0	0	1 (0,013)
0,84	0	0	2 (0,025)
0,86	12 (0,300)	3 (0,300)	20 (0,250)
0,88	0	0	0
0,91	0	0	2 (0,025)
0,93	4 (0,100)	1 (0,100)	6 (0,075)
0,94	3 (0,075)	2 (0,200)	4 (0,050)
0,98	1 (0,025)	0 (0,000)	0
1,00	7 (0,175)	1 (0,100)	16 (0,200)
1,02	2 (0,050)	0 (0,000)	3 (0,038)
1,05	1 (0,025)	0 (0,000)	2 (0,025)
1,07	2 (0,050)	1 (0,100)	17 (0,213)
1,09	0	0	0
1,13	5 (0,125)	1 (0,100)	3 (0,038)
1,18	0	0	0
1,19	0	0	0
Summe	40	10	80

c) Fundstelle Landwehr: 6 Tiere = 12 Allele entnommen

Allel	Allelhäufigkeiten 96/97	wieder ausgesetzt	Allelhäufigkeiten 97/98
0,68	0	0	0
0,76	5 (0,083)	5 (0,104)	6 (0,064)
0,79	0	0	0
0,84	2 (0,033)	1 (0,021)	6 (0,064)
0,86	14 (0,233)	9 (0,188)	15 (0,160)
0,88	1 (0,017)	1 (0,021)	0
0,91	0	0	2 (0,021)
0,93	8 (0,133)	7 (0,146)	8 (0,085)
0,94	10 (0,167)	10 (0,208)	8 (0,085)
0,98	1 (0,017)	0 (0,000)	3 (0,032)
1,00	3 (0,050)	1 (0,021)	19 (0,202)
1,02	1 (0,017)	1 (0,021)	4 (0,043)
1,05	3 (0,050)	2 (0,042)	3 (0,032)
1,07	8 (0,133)	8 (0,167)	13 (0,138)
1,09	1 (0,017)	0 (0,000)	1 (0,011)
1,13	3 (0,050)	3 (0,063)	6 (0,064)
1,18	0	0	0
1,19	0	0	0
Summe	60	48	94

d) Fundstelle Wiemers: 21 Tiere = 42 Allele entnommen

Allel	Allelhäufigkeiten 96/97	wieder ausgesetzt	Allelhäufigkeiten 97/98
0,68	0	0	1 (0,016)
0,76	6 (0,091)	1 (0,042)	1 (0,016)
0,79	0	0	0
0,84	0	0	1 (0,016)
0,86	16 (0,242)	3 (0,125)	13 (0,203)
0,88	0	0	0
0,91	1 (0,015)	1 (0,042)	1 (0,016)
0,93	11 (0,167)	8 (0,333)	11 (0,172)
0,94	4 (0,061)	0 (0,000)	4 (0,063)
0,98	1 (0,015)	0 (0,000)	1 (0,016)
1,00	13 (0,197)	3 (0,125)	10 (0,156)
1,02	2 (0,030)	0 (0,000)	2 (0,031)
1,05	1 (0,015)	0 (0,000)	0
1,07	3 (0,045)	2 (0,083)	16 (0,250)
1,09	0	0	1 (0,016)
1,13	8 (0,121)	6 (0,250)	2 (0,031)
1,18	0	0	0
1,19	0	0	0
Summe	66	24	64

(2.) Verändert sich die Häufigkeit räumlicher Allelhäufigkeitsunterschiede durch die Tierentnahme?

Signifikante kleinräumige Unterschiede innerhalb des Waldes Koepe traten ausschließlich in den Winteraufsammlungen 94/95 (drei signifikante Unterschiede; Abb.10) sowie 97/98 (zwei signifikante Unterschiede; Abb.10) auf. Zusätzlich besteht in den Winteraufsammlungen 95/96 und 97/98 je ein signifikanter Unterschied zu den etwas weiter entfernten Aufsammlungen Landwehr bzw. Wiemers im Untersuchungsgebiet Koepe (Abb.11). Eine Übersicht aller räumlichen Unterschiede im Untersuchungsgebiet Koepe gibt Tab.91: vier der insgesamt sieben festgestellten räumlichen Unterschiede wurden bereits 94/95 vor der Tierentnahme beobachtet. In drei Fällen, die nach der Tierentnahme 96/97 beobachtet wurden, kann eine artifizielle Veränderung der Allelhäufigkeiten nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden: die Unterschiede traten im nachfolgenden Jahr auf und betrafen Aufsammlungen, aus denen Tiere entnommen wurden. Gegen wirksame Veränderung der Allelhäufigkeiten durch die Tierentnahme spricht allerdings, dass die räumlichen Unterschiede des Jahres 97/98 auf Unterschieden zur Aufsammlung Wald Koepe West beruhen, die 96/97 nicht besammelt wurde. Es ist daher zu vermuten, dass eine lokale Differenzierung der an der Fundstelle West lebenden Gruppe für die 97/98 beobachteten Unterschiede verantwortlich war (bereits 94/95 hatte sich die Aufsammlung Wald Koepe Nord-Ost von der Aufsammlung Wald Koepe West unterschieden; vgl. Abb.10). Ein artifizielles Entstehen von Allelhäufigkeitsunterschieden ist damit unwahrscheinlich.

Tab.91: Räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede im Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss durch Tierentnahmen

Räumliche Unterschiede (vgl. Abb.10/11)	Möglicher Einfluss durch die Tierentnahmen	Gründe
94/95: Wald Koepe Nord-Ost zu Nord	auszuschließen	vor der Tierentnahme
94/95: Wald Koepe Nord zu Süd	auszuschließen	vor der Tierentnahme
94/95: Wald Koepe Nord-Ost zu West	auszuschließen	vor der Tierentnahme
95/96: Wald Koepe Nord-Ost zu Landwehr	auszuschließen	vor der Tierentnahme
97/98: Wald Koepe Nord-Ost zu West	möglich	nach der Tierentnahme: 42 Tiere der FS Nord-Ost sowie keine Tiere der FS West entnommen
97/98: Wald Koepe West zu Süd	möglich	nach der Tierentnahme: 15 Tiere der FS Süd sowie keine Tiere der FS West entnommen
97/98: Wald Koepe West zu Wiemers	möglich	nach der Tierentnahme: 21 Tiere der FS Wiemers sowie keine Tiere der FS West entnommen

(3.) Sind zeitliche Veränderungen der Allelfrequenzen durch die Tierentnahme bedingt?

Signifikante zeitliche Veränderungen der Allelfrequenzen traten im Untersuchungsgebiet Koepe an vier Fundstellen auf (Tab.92; Abb.10/11). In einem dieser Fälle (an der Fundstelle Wald Koepe West) waren 96/97 keine Tiere entnommen worden. In einem weiteren Fall (Wald Koepe Süd) trat der Unterschied nicht im Jahr nach der Tierentnahme auf, sondern ein Jahr später auf (Abb.10). Gravierender sind die restlichen zwei Fälle (Wald Koepe Nord-Ost und Wiemers), in denen der Unterschied im Jahr nach der Tierentnahme im Vergleich zum Jahr der Tierentnahme beobachtet wurde. Durch die Analyse der Allele, die diese

Unterschiede bedingten, kann jedoch die Annahme eines Einflusses der Tierentnahme entkräftet werden. An der Fundstelle Nord-Ost ist das Allel 0,84; an der Fundstelle Wiemers das Allel 1,07 maßgeblich an der Entstehung des zeitlichen Unterschiedes beteiligt (Tab.9). Die Frequenzen beider Allele wurden durch die Tierentnahmen nicht (FS Nord-Ost) bzw. nur geringfügig (FS Wiemers) verändert (vgl. Tab.90). Ein Einfluss der Tierentnahme auf die Entstehung der zeitlichen Unterschiede ist damit auch in diesen Fällen nicht wahrscheinlich.

Tab.92: Zeitliche Allelhäufigkeitsunterschiede im Untersuchungsgebiet Koepe und ein möglicher Einfluss durch Tierentnahmen

Zeitliche Unterschiede (vgl. Abb.10/11)	Möglicher Einfluss durch Tierentnahmen	Gründe
94/95 zu 97/98 und 98/99 an FS Wald Koepe West	unwahrscheinlich	keine Tierentnahme an der FS Wald Koepe West
94/95 zu 98/99 an FS Wald Koepe Süd	unwahrscheinlich	Tierentnahme im Jahr 96/97
96/97 zu 97/98 an FS Wald Koepe Nord-Ost	möglich	Unterschied tritt im Jahr nach der Tierentnahme auf (96/97: 42 Tiere entnommen)
96/97 zu 97/98 an FS Wiemers	möglich	Unterschied tritt im Jahr nach der Tierentnahme auf (96/97: 21 Tiere entnommen)

4.1.2. Geringe Überlebensraten der Gehegepopulationen im Untersuchungsgebiet Rieselfelder

Die Reproduktions- und Überlebensraten der in die beiden Rundgehege eingesetzten *Carabus granulatus*-Individuen waren überraschend niedrig: Im Jahr 1997 wurden in beiden Gehegen keine Jungtiere gefangen; im Jahr 1998 betrug die Reproduktionsrate in Gehege A $r = 0,533$ (8 Jungtiere), in Gehege B $r = 0,867$ (13 Jungtiere; zur Berechnung vgl. Kap.2.4.) Auch die Analyse der Körpergewichte zeigte, dass eine im Vergleich zu den Männchen überproportional starke Gewichtsentwicklung der Weibchen, die mit der Eiproduktion korrelieren könnte, im Jahr 1998 nicht auftrat (1997 wurden die Körpergewichte nicht gemessen; vgl. Kap.3.2.3.6). Die geringen Reproduktionsraten könnten auf einer geringen Eiproduktion, aber auch auf einer hohen Mortalität der Eier, Larven oder der frisch geschlüpften Käfer beruhen. In der autochthonen Population entwickelte sich 1998 ebenfalls keine Gewichtschere zwischen Weibchen und Männchen (Tab.48), dennoch wurden 1998 in den Außenfallen (möglicherweise zugewanderte) Jungkäfer gefangen.

Die Wiederfangraten zeigen hohe Mortalitätsraten bei Alt- und Jungtieren an. Von den 1997 jeweils 50 eingesetzten Tieren überlebten nur zwei Individuen in Gehege A und ein Individuum in Gehege B; von den im Jahr 1998 jeweils 30 eingesetzten Tieren überlebten keine Individuen in Gehege A (auch keins der 1998 geschlüpften acht Jungtiere wurde 1999 wieder gefangen); in Gehege B überlebten fünf der 1998 eingesetzten Tiere und vier der 13 geschlüpften Jungtiere (vgl. Kap.3.2.4.).

Für die von mir festgestellten, geringen Reproduktions- und Überlebensraten könnten die folgenden Gründe (1 – 5) maßgeblich gewesen sein:

- (1) Das Habitat war für die Art *Carabus granulatus* ungeeignet. *Carabus granulatus* gilt als typische Grünlandart mit einer Bevorzugung feuchter Mähwiesen (Thiele, 1977; Blumenthal, 1981; Koch, 1989; Rode, 1993; vgl. Kap.2.1.). Arndt (1989) zählt *Carabus*

granulatus zu den ökologisch anpassungsfähigsten Carabus-Arten. Er kennzeichnet *Carabus granulatus* als eurytope Art, die feuchte Biotope bevorzugt und geschlossene Wälder meidet. Fuellhaas (2000¹) beobachtete eine große Toleranz gegenüber Schwankungen der Bodenfeuchte: neben drei Pterostichus-Arten war *Carabus granulatus* die einzige Carabidenart, die in allen untersuchten Feuchtigkeitsstufen („nicht vernässt“, „feucht“, „nass“) nachgewiesen wurde.

Die für meine Untersuchungen ausgewählte Versuchsfläche ist eine mit jungen Obstbäumen bestandene, relativ feuchte Mähwiese und entspricht damit dem für *Carabus granulatus* beschriebenen, bevorzugten Habitattyp. Fuellhaas (2000¹) sowie Huk (1997) beobachteten hohe Reproduktionsraten und erfolgreiche Überwinterung von *Carabus granulatus* in Rundgehegen auf ähnlich strukturiertem Feuchtgrünland am Dümmer bzw. im Drömling. Auch Drees (1997) hat mehrjähriges Überleben in Rundgehegen auf Feuchtgrünland festgestellt. Für eine Eignung der Fläche in den Rieselfeldern, auf der die Gehege errichtet worden waren, spricht vor allem, dass im Jahr 1998 in den Außenfallen zahlreiche unmarkierte Individuen der autochthonen Population gefangen wurden (129 Individuen). Diese waren in fast allen Saisonabschnitten signifikant leichter als die eingesetzten Gehegetiere (Tab.49). Dies deutet auf eine relativ gute Ernährungssituation für die Tiere innerhalb der Gehege und spricht gegen die Vermutung relativ schlechter Habitatbedingungen. Möglicherweise waren die hohen Mortalitätsraten durch Predatoren bedingt. Spitzmäuse, die effektivsten Carabus-Predatoren, wurden in den Becherfallen auf der Untersuchungsfläche allerdings nicht gefangen.

- (2.) Waren die eingesetzten Individuen nicht an die speziellen lokalen Bedingungen angepasst? Lokale Anpassungen sind von Carabidenarten bekannt. Sie können die Saisonalität, insbesondere die Reproduktionsphase, den Schlupfzeitpunkt und die Überwinterungsdauer sowie das Überwinterungsquartier betreffen (Den Boer, 1985; Lövei & Sunderland, 1996). Nach Sota (1986) nimmt bei *Carabus kumagaii* mit zunehmender geografischer Höhe die Körpergröße ab. Ob lokale Anpassungen bei Carabus-Arten jedoch so ausgeprägt sind, dass kein plastisches Reagieren auf abweichende Umweltbedingungen mehr möglich ist, ist fraglich. Schwöppe untersuchte in einem Translokationsexperiment lokale Anpassungen und plastisches Reagieren bei *Carabus auronitens*, indem er Individuen aus einer Hoch- und einer Tieflandpopulation in Rundgehegen in einem von dieser Art unbesiedelten Tieflandwald aussetzte (Schwöppe et al., 1998). Es traten Unterschiede in der Saisonalität, den Überlebens- und Reproduktionsraten auf, die auf adaptive Unterschiede zwischen der Hoch- und Tieflandpopulation hinwiesen. Die eingesetzten Tiere der Hochlandpopulation reagierten jedoch so plastisch, dass die transferierte Gruppe im Untersuchungszeitraum überlebte.

Die von mir eingesetzten Tiere entstammten Winteraufsammlungen aus verschiedenen Waldgebieten, deren Entfernungen zur Versuchsfläche max. 20 km betragen (Tab.2). 1997 wurden 100 Individuen eingesetzt, von denen 84 Tiere im Untersuchungsgebiet „Koepe“ und 16 Tiere an der Fundstelle „Billermann“ gesammelt wurden (vgl. Kap.4.1.1.; Tab.4). Die Tiere aus dem Untersuchungsgebiet Koepe wurden im Winterlager am Waldrand bzw. in der Landwehr gesammelt (Abb.1). Es handelt sich wahrscheinlich um Tiere, die den Waldrand (bzw. die Landwehr) zur Überwinterung aufgesucht, sich aber auf benachbarten freien Flächen (Kulturfelder, Weiden) entwickelt hatten. Am Waldrand überwinternde Tiere sind vermutlich nach der Winterruhe auf umliegenden Feldern und Weiden aktiv und reproduzieren hier (Weber, mündlich; vgl. dazu das Populationsmodell in Kap.4.3.). Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass sich auch im Wald Koepe Tiere der Art *Carabus granulatus* entwickeln. Da jedoch der Genaustausch mit auf den benachbarten Freiflächen reproduzierenden Tieren relativ intensiv sein dürfte, ist es unwahrscheinlich, dass in diesem kleinflächigen Waldgebiet eine Population mit speziellen Anpassungsmerkmalen evolvieren konnte. Dasselbe dürfte für die Tiere gelten, die an der Fundstelle Billermann aufgesammelt worden waren, auch dieser Wald ist relativ kleinflächig (vgl. Reimann,

1993) und allseitig von Freiflächen umgeben. Die 1997 eingesetzten Tiere wiesen also vermutlich keine lokalen Anpassungen an Standortfaktoren des Waldes auf.

Die 1998 in die Gehege eingesetzten Tiere stammten aus Winterquartieren der Fundstelle Wolbecker Tiergarten. Da dieses Waldgebiet relativ groß ist (Abb.4) und zudem nicht nur am Waldrand gesammelt worden war (vgl. Kap.2.1.4.) kann nicht sicher ausgeschlossen werden, dass es sich bei den eingesetzten Individuen z.T. um an den Standort Wald angepasste Genotypen handelte. Die 1998 eingesetzten 60 Tiere stammten aus Winterquartieren der Fundstelle Wolbecker Tiergarten. Es wird daher das aus dem Jahr 1998 vorliegende Datenmaterial des Experimentes „Rieselfelder“ auf Hinweise auf lokale Anpassungen geprüft. Leider können wichtige Parameter, wie die Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität sowie die Reproduktions- und Mortalitätsraten der Gehegepopulationen nicht mit denen der autochthonen Population verglichen werden, da die Außentiere nicht individuell markiert worden waren. Bezüglich der gemessenen Daten waren keine konsistenten Unterschiede zwischen den eingesetzten Tieren und denen der autochthonen Population erkennbar: (a) Hinsichtlich der Frühjahrssaison 1998 besteht ein größerer Unterschied zwischen den Gehegebeständen als zur autochthonen Population: in Gehege A ist die Mehrzahl der Weibchen kürzer, in Gehege B länger aktiv als die der autochthonen Population (Abb.23/24/29); bezüglich der Männchen entwickelte sich in der autochthonen Population keine Plateauphase der Aktivität, da laufend unmarkierte Tiere zuwanderten. (b) Es besteht im Frühjahr 1998 ein Unterschied zwischen den Gehegetiere und denen der autochthonen Population bezüglich der Gewichtsentwicklung: von April bis Mitte Mai waren die Gehegetiere signifikant schwerer als die Tiere der autochthonen Population (Kap.3.2.3.6.). (c) Es besteht 1998 kein Unterschied zwischen Gehegetieren und autochthoner Population hinsichtlich der diurnalen Aktivitätsverteilung: Gehege- und Außentiere zeigten eine ausgeprägte Tagaktivität (Kap.3.2.3.4.).

Die wechselnden Unterschiede sprechen gegen unterschiedliche lokale Anpassungen bei den Tieren der autochthonen Population im Vergleich zu den Gehegetieren.

- (3.) Der Fang der Tiere (aus den Winterquartieren), die etwa dreimonatige Haltung im Labor (vgl. Kap.2.3.2.) sowie die individuelle Schleifmarken-Markierung (Kap.2.3.1.) könnten zu einer nachhaltigen Schwächung der Tiere geführt haben. Die Möglichkeit einer Schädigung durch Fang und Laborhaltung ist unwahrscheinlich, weil auch die auf der Fläche geschlüpften Jungtiere relativ hohe Mortalitätsraten aufwiesen (vgl. Kap.3.2.4.). Eine Schädigung der *Carabus granulatus*-Individuen durch die Markierung ist unwahrscheinlich: In der Arbeitsgruppe Weber liegen umfangreiche Ergebnisse über die Auswirkungen einer Markierung durch Anschleifen von Marken auf den Elytren bei *Carabus auronitens* vor. Werden Tiere mit ausgehärtetem Exoskelett markiert, was im Experiment „Rieselfelder“ zumindest bei den eingesetzten Tieren der Fall war, wurde keine Schädigung beobachtet. Fuellhaas (1997, 2000¹) markierte *Carabus granulatus*-Individuen nach derselben Methode und beobachtete ebenfalls keine Schädigung der Tiere. Allerdings beobachtete auch Fuellhaas in einem der vier Untersuchungsjahre hohe Mortalitätsraten, deren Grund unerklärt blieb.
- (4.) Die eingestellte Dichte (1997: 0,16 Ind./m²; 1998: 0,10 Ind./m²) ermöglichte kein dauerhaftes Überleben. Möglich wäre, dass (1.) die Dichte zu gering war, so dass sich die Sexualpartner nicht fanden und es deshalb zu keiner Reproduktion kam, oder dass (2.) die Dichte zu hoch war, so dass die carrying capacity für *Carabus granulatus* auf dieser Fläche überschritten wurde. Beide Möglichkeiten erscheinen unwahrscheinlich: Drees & Huk (2000) maßen Dichten bei autochthonen *Carabus granulatus*-Populationen von 0,27 Ind./m² bis 0,94 Ind./m²; Fuellhaas (2000¹) zwischen 0,09 Ind./m² bis 0,78 Ind./m². Die in den Rundgehegen eingestellten Dichten liegen im (unteren) Bereich der von Fuellhaas untersuchten natürlichen Populationen.

- (5.) Es wurden überalterte oder aus einem anderen Grund nicht vitale Tiere eingesetzt. Der Vitalitätszustand der eingesetzten Tiere ist unbekannt, ein relativ hohes Alter kann nicht ausgeschlossen werden. Es ist jedoch zu vermuten, dass es sich bei den im Winterlager gesammelten Individuen um eine Mischung von im vorangegangenen Herbst geschlüpften Jungtieren und überwinterten Alttieren handelte. Gegen die Vermutung einer reduzierten Vitalität der eingesetzten Tiere spricht vor allem, dass hohe Mortalitätsraten auch bei den auf der Fläche geschlüpften Jungtieren beobachtet wurden: von den in Gehege A (B) 8 (13) geschlüpften Jungtieren wurden 0 (4) im Jahr 1999 wieder gefangen (vgl. Kap.3.2.4).

Am wahrscheinlichsten erscheint mir, dass (unbekannte) Predatoren für die relativ hohen Mortalitätsraten verantwortlich waren. Eventuell waren Predatoren auch an einer Dezimierung der Eier und Larven beteiligt. Nach dieser Vermutung wurde die autochthone Population im Jahr 1997 ebenfalls durch Predatoren dezimiert, im Jahr 1998 wurde der Verlust durch zugewanderte Tiere ausgeglichen.

Möglicherweise sind relativ starke lokale Populationsschwankungen bei *Carabus granulatus* nicht selten. Fuellhaas (2000¹) beobachtete ausgeprägte Abundanzschwankungen der Individuenzahlen in Gehegeuntersuchungen (die Individuenzahlen schwankten zwischen 43 und 393 Individuen) sowie in Bodenfallen: auf der Parzelle 5 (Untersuchungsgebiet Dümmer) variierte die Anzahl der gefangenen *Carabus granulatus*-Individuen wie folgt: 1,79 Ind./100 Fallen (1994); 132,13 Ind./100 Fallen (1996); 35,72 Ind./100 Fallen (1997); 55,37 Ind./100 Fallen (1998). Die Populationsdynamik von *Carabus granulatus* wird im Zusammenhang mit einem zu entwickelnden Populationsmodell diskutiert (Kap.4.3.).

4.1.3. Auswertung und Analyse von Allozymdaten

Die vorliegenden Analysen wurden mit Hilfe der Methode der Gel-Elektrophorese durchgeführt. Im Folgenden werden die Vor- und Nachteile der Methode vorgestellt und die in dieser Arbeit aufgetauchten Probleme diskutiert:

Als Vorteile der Methode der Elektrophorese gelten:

- (1.) „Allozymes are the most widely used and understood of the marker systems currently applied in ecological genetic studies“ (Butlin & Tregenza, 1998). Mitton (1998) argumentiert ähnlich. Die Methode eignet sich nach Lowe et al. (2004) besonders für die Analyse der genetischen Variabilität innerhalb von Populationen. Schwartz et al. (2006) betonen die Bedeutung der Messung von Allelhäufigkeitsunterschieden in der Zeit als Instrument des Naturschutzes („genetisches Monitoring“).
- (2.) Es kann auf eine große Datenfülle zur Funktion, sowie zur Struktur der Proteine und zu Allozymuntersuchungen an zahlreichen Arten zurückgegriffen werden (Hartl et al., 1994). Enzymvarianten und damit ihre kodierenden Allele können in einem direkten ökophysiologischen Kontext stehen (Avisé, 2004). Nicht zuletzt durch diesen Aspekt ist die Analyse der Häufigkeit und Verteilung von Allozymen in und zwischen Populationen auch weiterhin aktuell (vgl. die Ergebniskapitel 3.1; 3.2 und 3.3 sowie die Diskussionskapitel 4.2.1 und 4.2.2.).

Als Nachteile der Methode der Gelelektrophorese gelten:

- (1.) Nur ein Teil der Gesamtvariabilität ist elektrophoretisch detektierbar. Nach Lewontin (1991) ist nur ein Viertel der Variabilität der DNA mit Änderungen der Ladung der kodierenden Proteine verknüpft. Synonyme Basensubstitutionen werden mittels Elektrophorese nicht erkannt. Zwar können außer Ladungsunterschieden auch Änderungen der Raumstruktur unterschiedliche Laufweiten der Allozyme bedingen, dennoch bleiben relativ viele Enzymvarianten mit der Methode der Gelelektrophorese

unentdeckt (Johnson, 1974). Allerdings können mittels Änderungen der Acrylamid-Konzentration im Gel, des pH-Wertes des Puffers sowie mit Hilfe der isoelektrischen Fokussierung doch relativ viele Varianten nachgewiesen werden. Ramshaw et al. (1979) berichten, dass durch Veränderungen der Elektrophoresebedingungen 85-90% der Gesamtvariabilität des menschlichen Hämoglobins detektierbar waren. Für eine ausführliche Analyse versteckter Polymorphismen ("hidden allelic variants") vgl. Lewontin (1985) sowie Selander & Whittam (1983). Wie hoch der Anteil versteckter Variabilität bei den hier untersuchten Allozymen GPI und Hämolymphesterase ist, kann nur geschätzt werden: Reimann (1999) konnte mittels Standardelektrophorese acht Gpi-Allele bei *Carabus auronitens* nachweisen, mittels isoelektrischer Fokussierung (IEF) konnte die Gesamtzahl der Allele auf 15 erhöht werden. Ob sich IEF-Varianten auch bei *Carabus granulatus* finden, wurde nicht untersucht. Unterschiede zwischen den Anfärbeintensitäten lassen es allerdings möglich erscheinen, dass „Effizienzvarianten“ auftreten, deren Häufigkeiten von mir nicht systematisch erfasst wurden. Die Anzahl der festgestellten Allele (18 Varianten, Abb.6) erscheint ausreichend, um räumliche und zeitliche Muster der Differenzierung zu untersuchen. „However, we already knew that standard techniques of single-condition gel electrophoresis did not reveal all variation, but it revealed enough to present theoretical population genetics with some serious problems. ... Ordinary gel electrophoresis already supplied sufficient numbers of polymorphic markers for many purposes, and subdividing these markers was not worth the effort.“ (Powell, 1994).

- (2.) Die Variabilität von Enzymloci erwies sich in vielen Fällen als geringer als die der DNA-Marker (Pinho et al., 2003; Lowe et al., 2004). Die Variabilität am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* ist allerdings ungewöhnlich groß. Ich konnte 18 Allozymvarianten unterscheiden, Carius (1993) fand 17 Varianten. (Untersuchungen an DNA-Markern sind bei dieser Art nicht bekannt.) Für *Carabus auronitens* wurden am untersuchten Esterase-Locus zwei Allele (s- und f) festgestellt. Trotz der geringen Variabilität konnte Drees (2003) zeigen, dass lokale Populationen an diesem Enzymlocus stärkere Differenzierungen aufwiesen, als an Mikrosatelliten-Loci.
- (3.) Es können Probleme bei der Interpretation der Allozym-Bandenmuster auftreten. In der vorliegenden Arbeit fanden sich (a) Unterschiede in der Anfärbeintensität zwischen den beiden homodimeren Banden, (b) eine asymmetrische Lage der heterodimeren Bande und (c) Allele mit geringen Laufweitenunterschiede. (Null-Allele, die die Interpretation des Bandenmusters erschweren können, wurden nicht gefunden) Zu (a) + (b): Unterschiede in der Anfärbeintensität der beiden homodimeren Banden sowie die asymmetrische Lage der heterodimeren Bande werden in Kap.2.3.3.5 an Hand der Abbildung eines Elektrophoresegels erläutert (Abb.6). Beide Phänomene könnten auf Effizienzvarianten beruhen und damit auf eine versteckte Variabilität deuten, die allerdings nicht näher untersucht wurde (vgl. oben). Zu (c) Die Allozyme 0,93 und 0,94 unterschieden sich in ihren Laufweiten nur sehr geringfügig (Abb.6). Ihre Varianten konnten nur in side-by-side-Läufen unterschieden werden. Die für die Allozyme 0,93 und 0,94 heterozygoten Individuen konnten nicht sicher von den bezüglich dieser Allozyme homozygoten Tieren unterschieden werden. Daher wurden alle räumlichen und zeitlichen Vergleiche (Kap.3.1) auch mit den zusammengefassten Frequenzen der Allele 0,93 und 0,94 durchgeführt.

Trotz dieser Probleme erscheint die Analyse des GPI- und Esterase-Polymorphismus eine geeignete Methode zur Beantwortung der dieser Arbeit zu Grunde liegenden Fragestellungen nach dem adaptiven Potential dieser Allozyme. Allerdings wäre es vorteilhaft gewesen, bei *Carabus granulatus* einzelne Gpi-Genotypen (vor allem die relativ häufigen) zu vergleichen (vgl. die Untersuchungen von Watt 1977, 1979, 1983, 2003 an *Colias*-Arten). Dies war wegen der Vielzahl der in den einzelnen Populationen nachgewiesenen Allelen nicht möglich. Bei den Verhaltensanalysen im Experiment „Rieselfelder“ wurden deshalb homo- und heterozygote Tiere verglichen sowie Vergleiche auf Grundlage der Häufigkeit der Allele sowie der Laufweite der Allozyme durchgeführt (vgl. Kap.3.2.3.1.).

4.2. Allozympolymorphismen: genetische Differenzierungen durch Drift oder Selektion?

Bezüglich ihres adaptiven Potentials können für Allozym-Polymorphismen keine a priori-Annahmen gemacht werden (Lowe, Harris & Ashton, 2004). Daher habe ich in Ergänzung zur Analyse von zeitlichen und räumlichen Differenzierungsmustern am Gpi- und Esterase-Locus untersucht, ob Parameter der lokalen Populationsdynamik und des individuellen Verhaltens mit der Frequenz der GPI- und Esterase-Varianten korrelieren. Im folgenden wird anhand dieser Befunde diskutiert, ob Selektion einen Einfluss auf raum-zeitliche Differenzierungsmuster am Gpi- und Esterase-Locus haben könnte.

4.2.1. Der GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* im Kontext von Drift und Selektion

Der Gpi-Locus ist bei vielen Tierarten auffällig allelreich, bei einigen Arten erwies sich Gpi sogar als der allelreichste der untersuchten Loci, außer bei *Carabus granulatus* z.B. bei den Carabidenarten *Pogonus chalceus* unter 7 untersuchten Loci (Dhuyvetter et al., 2004: 7 Allele) und *Poecilus lepidus* unter 6 untersuchten Loci (de Vries, 1996; Persigehl, 1999; 8 bzw. 14 Allele); bei drei Arten von Süßwasserkrabben unter je 10 untersuchten Loci (Gouws et al., 2002: je 7 Allele); bei der Muschelart *Mytilus edulis* unter 7 untersuchten Loci (Myrand et al., 2002: 6 Allele); bei der Tsetse-Fliege *Glossina pallidipes* unter 8 untersuchten Loci (Krafsur et al., 2002: 6 Allele). Innerhalb der Gattung *Carabus* wurden auch in Populationen von *C. lineatus*, *C. lateralis*, *C. problematicus*, *C. punctatoauratus* und *C. purpurascens* ≥ 10 Allele am Gpi-Locus nachgewiesen (Tab.94).

Es sind jedoch auch Arten bzw. Populationen bekannt, bei denen der Gpi-Locus monomorph oder wenig variabel ist. Veith et al. (1996) untersuchten zwei Grasshüpfer-, zwei Schmetterlingsarten und die Zikadenart *Adarrus multinotatus*; nur bei der Zikade ist Gpi mit 6 Allelen relativ hoch-polymorph, bei dem Grasshüpfer *Oedipoda germanica* monomorph und bei den anderen vier Arten durchschnittlich polymorph. Ebenfalls monomorph ist Gpi bei dem Blattkäfer *Phyllotreta nemorum* (de Jong, de Vos & Nielsen, 2001); ein geringer Polymorphismus liegt bei der Maulwurfgrille *Gryllotalpa gryllotalpa* (Nevo et al., 2000), bei der Mücke *Aedes rusticus* (David et al., 2003) und bei der Fischart *Zosterisessor ophiocephalus* (Bisol et al., 2007) vor. Innerhalb der Carabiden ist der Gpi-Locus bei einer Reihe von Arten relativ wenig variabel, in einigen der untersuchten Populationen sogar monomorph, z.B. bei *Carabus auronitens* aus Westfalen (Tab.94).

GPI gilt als eines der wenigen polymorphen Enzyme, für die empirische Nachweise von Selektionswirkungen vorliegen. Die umfangreiche Literatur wird von Nevo (1988); Powers et al. (1991); Riddoch (1993); Skibinski (1993); Gauldie (1996), Mitton (1998); Eanes (1999), Ford (2002) sowie Avise (2004) referiert. Für folgende Arten liegen Hinweise auf Selektion am Gpi-Locus vor:

- Der GPI-Polymorphismus der Schmetterlingsart *Colias eurytherme* ist der am besten untersuchte Allozym-Polymorphismus überhaupt. Die Varianten unterscheiden sich hinsichtlich der Kinetik und Thermostabilität, die mit Unterschieden in der individuellen Flugintensität, und dadurch bedingte Unterschiede in den individuellen Überlebens- und Reproduktionsraten korreliert sind (Watt 1977, 1983, 1992, 1994; 1995); Watt, Cassin & Swan, 1983; Watt, Carter & Blowe, 1985; Watt, Donohue & Carter, 1996; Watt, Wheat, Meyer & Martin 2003; Wheat, Watt, Pollock & Schulte, 2006). Die Stoffwechselraten bestimmter GPI-Heterozygoter sind größer als die Raten homozygoter Varianten; andererseits ist das Enzym einiger homozygoter Varianten thermisch relativ stabiler (Watt, 1983; Watt, Donohue & Carter, 1996).
- Korrelationen zwischen dem Auftreten bestimmter GPI-Allozyme und den Temperaturbedingungen der Umgebung wurden auch bei dem Blattkäfer *Chrysomela aeneicollis* (Dahlhoff & Rank, 2000; Rank & Dahlhoff, 2002); dem Fisch *Carassius*

- auratus* (Takase et al., 1998); bei Assel-Arten (McCluskey et al., 1993); bei der Seeanemone *Metridium senile* (Zamer & Hoffmann, 1989, Hoffmann, 1983); bei der Maus (vermutlich der Hausmaus) (West et al., 1987); bei der Miesmuschel *Mytilus edulis* (Hall, 1985¹; Hall, 1985²) sowie bei verschiedenen Fischarten (Gauldi & Johnston, 1980) nachgewiesen.
- Haag et al. (2005) untersuchten den GPI-Polymorphismus in neu gegründeten und älteren Populationen der Schmetterlingsart *Melitaea cinxia* (insgesamt wurden 7 Allele nachgewiesen). Die Frequenzen zweier Gpi-Allele veränderten sich signifikant mit dem Alter und dem Isolierungsgrad einer Population: ein bestimmtes Allel (das „f-Allel“) wurde vor allem in jungen, ein anderes Allel in älteren Populationen nachgewiesen. Zusätzlich wurden die Gpi-Genotypen hinsichtlich der CO₂-Umsatzraten während des Fluges untersucht. Die Autoren fanden hohe Umsatzraten bei f-Allel-Genotypen. Sie vermuten, dass f-Allel-Träger besonders ausdauernde Flieger sind und dass aus diesem Grund das f-Allel vor allem in neu gegründeten Populationen vorkommt. Die Autoren vermuten im Gpi-Locus „*a candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation*“.
 - Riginos & Cunningham (2005) untersuchten den GPI- und Phosphoglucomutase-Polymorphismus bei zwei Muschelarten der Gattung *Mytilus*. Sie kommen zu dem Schluss, dass bezüglich beider Enzyme Adaptationen an unterschiedliche Salinitätsgrade vorliegen.
 - Veliz et al. (2004) sowie Veliz et al. (2006) untersuchten die zeitliche und räumliche Variation der polymorphen Enzyme Mannose-Phosphat-Isomerase (MPI) und GPI bei der Seepocke *Semibalanus balanoides* (Crustacea): „*MPI and GPI are under the effect of strong directional selection south of the Miramichi, whereas neutrality cannot be ruled out at sampling sites located north of the estuary.*“
 - Gouws et al. (2002) untersuchten den Polymorphismus der Enzyme GPI, Phosphoglucomutase, L-Lactat-Dehydrogenase und einer Peptidase bei drei Süßwasserkrabben der Gattung *Potamonautes*. Die Autoren fanden regional genetische Differenzierungen, die keinem klinealen Muster, aber auch nicht den Regeln der isolation-by-distance folgen. Sie folgern, dass diese Differenzierungen nicht allein das Ergebnis von Mutation und Drift, sondern auch von balancierender Selektion sind.
 - Krafur (2002) untersuchte die Differenzierungen an Enzym- und Microsatelliten-Loci sowie mtDNA-Markern bei der Tsetse-Fliege *Glossina pallidipes*. Die Allozymdiversität (acht untersuchte Loci, darunter Gpi) war mit der Microsatelliten- und mtDNA-Diversität nicht korreliert. Die Autoren werten dies als Hinweis auf balancierende Selektion an den untersuchten Enzymloci.
 - Myrand et al. (2002) untersuchten unter Laborbedingungen die Lebensdauer der Muschelarten *Mytilus trossulus* und *M. edulis*. Am Gpi-Locus homozygote Tiere wiesen eine kürzere individuelle Lebensdauer als heterozygote Tiere auf.
 - Rand et al. (2002) fanden an einem bestimmten Standort Hinweise auf habitat-spezifische Selektion am Gpi-Locus bei der Seepocke *Semibalanus balanoides*. An einem anderen Standort verhielt sich der Polymorphismus selektionsneutral: „*The Gpi data show how an apparently neutral locus can exhibit non-neutral variation under different environmental conditions. We argue that both Mpi and Gpi provide important genetic variation for adaptation to environmental heterogeneity that is recruited under distinct conditions of stress and carbohydrate substrate availability*“ (MPI = Mannose-Phosphat-Isomerase).
 - Pavlicek & Nevo (1996) untersuchten den Polymorphismus von 22 Enzymen bei Populationen des Laufkäfers *Carabus hemprichi* im „Evolution-Canyon“ am Mount Carmel, Israel. Die den nach Süden exponierten Hang besiedelnden Tiere sind sehr viel

stärkeren Temperaturschwankungen ausgesetzt als die Tiere des nach Norden exponierten Hanges. Da die den süd-exponierten Hang besiedelnden Tiere den Bedingungen einer in Raum und Zeit breiteren ökologischen Nische ausgesetzt sind, dürften sie auf eine größere genetische Diversität hin selektiert werden. Erwartungsgemäß war die genetische Diversität bei den Individuen des süd-exponierten Hanges größer; die Unterschiede waren jedoch nicht signifikant. An drei Loci, darunter am Gpi-Locus, fanden die Autoren Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung, die sie mit möglichem Heterozygotenvorteil erklären: „*On the background of an overall deficiency of heterozygotes, the excess of heterozygotes in the Pgm locus in all samples and in Pgi and Ak loci on south-facing-slope and bottom-station might indicate heterozygote advantage*“ (Pgi = Glucose-6-Phosphat-Isomerase; Pgm = Phospho-Glucose-Mutase, Ak = Adenylat-Kinase).

Weitere ältere Arbeiten mit Hinweisen auf Selektionswirkungen am Gpi-Locus liegen vor von:

- Corbin (1977) für die Sandkrabbe *Emerita talpoida*;
- Hoffmann (1983) für die Seeanemone *Metridium senile*;
- Shihab & Heath (1987) für die Assel *Asellus aquaticus*;
- Zera (1987²) für die Wanzenart *Limnopus canaliculatus*;
- Hughes et al. (1991) für den Mosquitofisch *Gambusia affinis*;
- Patarnello & Battaglia (1992) für den Bachflohkrebs *Gammarus insensibilis*;
- Hughes & Zalucki (1993) für den Monarchfalter *Danaus plexippus*;
- Katz & Harrison (1997) für die Grillenarten *Gryllus veletis* & *G. pennsylvanicus*.

Bei anderen Arten war Selektion am Gpi-Locus nicht nachweisbar:

- Johannesson et al. (1995) beobachteten bei der marinen Schnecke *Littorina saxatilis* Unterschiede zwischen Populationen aus Strandzonen, die sich im Salzgehalt unterscheiden, hinsichtlich der Allelfrequenzen am Aspartat-Aminotransferase-Locus. Bei anderen polymorphen Enzymloci, darunter auch GPI, wurden entsprechende Unterschiede nicht gefunden.
- Lemaire et al. (2000) schließen auf Grund von Vergleichen zwischen Enzym- und DNA-Polymorphismen, dass der GPI-Polymorphismus bei der Barschart *Dicentrarchus labrax* selektionsneutral ist.
- Volis et al. (2003) setzten Gpi-Genotypen der Pflanzenart *Hordeum spontaneum* unterschiedlichen Wachstumsbedingungen aus; die Autoren fanden keinen Hinweis auf Selektion.
- Dhuyvetter et al. (2004) verglichen Allozym-, mtDNA- und Mikrosatellitenpolymorphismen bei der Carabiden-Art *Pogonus chalceus*. Sie kommen zu dem Schluss, dass sich die untersuchten Allozyme (darunter GPI) mit der Ausnahme von Isocitratdehydrogenase 1 selektionsneutral verhalten.

Der untersuchte GPI-Polymorphismus der Art *Carabus granulatus* zeichnete sich durch mehrere Besonderheiten aus:

- (1) Der Locus ist bemerkenswert allelreich. In westfälischen Populationen wurden 18 Allele nachgewiesen (Abb.6, Tab.5). Die große Anzahl von GPI-Varianten ist keine Besonderheit westfälischer Populationen. Reimann (1993) wies in einer lokalen Aufsammlung von 16 Individuen aus den Vogesen 10 verschiedene Allozyme nach, die auch in westfälischen Populationen auftreten (vgl. Tab.6 in Reimann, 1993). Carius (1993) ermittelte 17 GPI-Allozyme in Aufsammlungen aus Norddeutschland

(ob es sich um Varianten handelt, die auch in Westfalen vorkommen, ist nicht bekannt).

- (2) Es wurden zeitliche und räumliche Allelhäufigkeitsunterschiede, auch zwischen nah benachbarten Fundstellen und zwischen aufeinander folgenden Jahren an derselben Fundstelle, beobachtet (Abb.10/11).
- (3) In einigen lokalen sowie punktuellen Aufsammlungen traten Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung zugunsten der homozygoten Genotypen auf (Tab.11).
- (4) In Gehegeexperimenten wurden gelegentlich (zeitlich inkonstante) Unterschiede zwischen genetisch differierenden Kohorten hinsichtlich phänotypischer Parameter beobachtet (Kap.3.2.).

Im folgenden wird diskutiert, ob diese Phänomene (1 – 4) auf Selektion hinweisen:

Zu (1.) Es stellt sich die Frage, ob ein allelreicher Gpi-Locus unter der Kontrolle balancierender Selektionsprozesse stehen kann, durch die der Polymorphismus aufrechterhalten wird. Balancierte Polymorphismen können auf verschiedenen Mechanismen beruhen: Heterozygotenvorteil, frequenzabhängige Selektion, zeitlich sowie räumlich variierende Selektion (Dobzhansky, 1955; 1970; Sperlich, 1988; Katz & Harrison, 1997; Hedrick, 2006).

Hedrick (2006) vermutet, dass viele Polymorphismen phylogenetisch relativ jung sind, da sie nur bei einzelnen Arten und an bestimmten Loci auftreten. Würden die Wirkmechanismen, die den Polymorphismus erhalten, seit einer langen Zeitspanne einwirken, müsste der betreffende Polymorphismus bei nah verwandten Arten in ähnlicher Weise an denselben Loci auftreten, wie z.B. beim MHC-Polymorphismus der Säugetiere: *„If balancing selection maintains variation for a long period, then the same polymorphism may be present in different related species.“* (Hedrick, 2006). Ich vermute, dass der GPI-Polymorphismus bei Carabus-Arten phylogenetisch relativ jung ist, da die Anzahl der Allele von Art zu Art erheblich zu variieren scheint (Tab.94). Im Vergleich mit anderen Carabiden-Arten, insbesondere mit anderen in Norddeutschland verbreiteten Arten, ist die Anzahl der Gpi-Allele bei *Carabus granulatus* außergewöhnlich hoch. Möglicherweise sind in der Biologie, Ökologie und/oder in der Ausbreitungsgeschichte der Art spezifische Ursachen verborgen, die die Herausbildung und den Erhalt eines Polymorphismus mit einer sehr großen Anzahl von Allelen begünstigte. Mögliche artspezifische Faktoren werden in Kap.4.3. im Zusammenhang mit einem Populationsmodell diskutiert.

Lewontin (1985) gibt bezüglich des Typs eines Allel-Polymorphismus die in Tab.93 dargestellte Einteilung: Die meisten Loci sind monomorph (Feld a); daneben finden sich Polymorphismen mit einem häufigen und mehreren seltenen Allelen (Feld c), Polymorphismen mit mehreren häufigen Allelen (Feld b) sowie hoch-polymorphe Loci mit mehreren häufigen und mehreren seltenen Allelen (Feld d). Bezogen auf diese Einteilung unterscheidet Lewontin zwei Polymorphismus-Achsen (vgl. Tab.93): *„These can be represented by two axes of polymorphism, major and minor. The major axis is that of classical polymorphism with two or three alleles; the minor axis represents the rare alleles that appear in large numbers within populations.“* Einen *“minor axis polymorphism“* hält Lewontin für selektionsneutral. Als Hinweis darauf wertet er die Tatsache, dass sich hier vor allem Enzyme mit hohen Molekulargewichten finden (60 – 130 kDa), bei denen mit größerer Wahrscheinlichkeit Aminosäuresubstitutionen auftreten können, die keine Auswirkung auf die Enzymaktivität haben (*„This suggests the hypothesis that loci varying along the minor axis tolerate amino acid substitutions, which are then essentially neutral to selection.“*). Dagegen betont Lewontin die Bedeutung der Selektion für die Balancierung von *„major axis polymorphisms“*, bei denen pro Locus mehrere häufige Allele auftreten: *„In contrast, the major axis variation may very well be selectively balanced.“*

Allgemein gültige Kriterien zur Unterscheidung häufiger und seltener Allele liegen nicht vor (Lewontin, 1985; Sperlich, 1988). Tab.95 zeigt die Allelhäufigkeiten am Gpi-Locus in den untersuchten *Carabus granulatus* Aufsammlungen aus dem Münsterland. Auf Grund der

gradueller Abstufung der Häufigkeiten ist eine scharfe Abgrenzung seltener und häufiger Allele nicht möglich. (Für die Untersuchungen im Experiment Rieselfelder wurden die Allozyme 0,86; 1,00; 1,07; 1,13 als relativ häufig klassifiziert und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege A eingesetzt; andererseits wurden die Allozyme 0,69; 0,76; 0,88; 0,94; 0,98; 1,02 sowie 1,05 als relativ selten klassifiziert, und Träger dieser Allozyme bevorzugt in Gehege B eingesetzt; vgl. Kap. 2.3.3.1.1. sowie Tab.18).

Der GPI-Polymorphismus bei *Carabus granulatus* scheint die Kombination eines „minor“ und „major axis“-Polymorphismus zu sein. Ein Merkmal des „minor axis“-Polymorphismus ist das Molekulargewicht: Die Enzymdatenbank Brenda liefert für Drosophila-Arten GPI-Molekulargewichte von 62 kDa, für Homo sapiens von 63 kDa sowie für *Zea mays* von 62 kDa. Die geringen Schwankungen zwischen weit entfernt verwandten Arten lassen es wahrscheinlich erscheinen, dass auch bei *Carabus granulatus* GPI ein (relativ hohes) Molekulargewicht um 62 kDa aufweist. Dieses Molekulargewicht liegt im unteren Bereich, den Lewontin für überwiegend selektionsneutral variierende Enzyme angibt. Ein Merkmal für „major polymorphism“ (und damit ein Hinweis auf Selektionskontrolle) ist andererseits die relativ hohe Frequenz mehrerer Allele: Gpi ist ein hoch-polymorpher Locus, der neben mehreren seltenen auch mehrere häufige Allele aufweist (Tab.95).

Alloenzym polymorphismen können durch verschiedene Formen der natürlichen Selektion balanciert werden, u.a. durch Heterozygotenvorteil (s. oben): haben Heterozygote eine höhere Fitness als die beiden jeweiligen Homozygoten, bleiben beide Allele in der Population erhalten (Futuyma, 1990). Nach Lewontin (1985) kann Heterozygotenvorteil allein jedoch einen Polymorphismus mit mehr als 6 bis 7 Allelen nicht balancieren: Die Heterozygotenfrequenz wird (auch bei identischen Allelhäufigkeiten) in Abhängigkeit von der Allelzahl schnell so groß, dass sie durch weitere hinzukommende Allele in einem zunehmend geringerem Ausmaß ansteigt. *“Even when all heterozygous are more fit than all homozygotes, the proportion of fitness arrays that will lead to a stable, feasible equilibrium of more than 6 or 7 alleles is vanishingly small.”* (Lewontin et al., 1978). Lewontin vermutet, dass bei Loci mit mehr als 6 bis 7 Allelen weitere Faktoren, z.B. frequenzabhängige und räumlich variierende Selektion diesen Polymorphismus balancieren. Als Hinweis wertet er u.a. die Tatsache, dass an extrem polymorphen Loci die Allelhäufigkeiten nicht gleichmäßig verteilt sind, sondern stets häufigere und seltenere Allele auftreten.

In Kongruenz mit Lewontins Modell betonen auch andere Autoren, dass eine Voraussetzung großer genetischer Variabilität mit mehreren seltenen Allelen ist, dass diese Allele für ihre Träger nicht nachteilig sind (z.B. Wright, 1948; Lehberg, 1992). Im anderen Fall müsste es durch Selektion schnell zum Verlust gerade der seltenen Allele kommen. - Dass die relativ seltenen Allele auch bei *Carabus granulatus* keinen Selektionsnachteil bedingen, kann aus den vorliegenden Daten indirekt gefolgert werden: Im Gehegeexperiment wurde das Verhalten von Trägern seltener (Gehegebestand B) und häufiger (Gehegebestand A) Allele verglichen. Konsistente Verhaltensunterschiede zwischen den beiden Gehegebeständen wurden nicht beobachtet (vgl. Kap. 3.2.3.2. bis 3.2.3.6.).

Es ist auf Grund meiner Feldbeobachtungen nicht auszuschließen, dass bei *Carabus granulatus* schwache räumlich und/oder zeitlich variierende Selektion den GPI-Polymorphismus balanciert: d. h. dass räumlich und zeitlich instabile lokale Differenzierungsmuster mit umweltabhängigen Fitnessunterschieden zwischen den individuellen Genotypen korrelieren. Beide Phänomene – sowohl räumlich und zeitlich instabile Differenzierungsmuster als auch veränderliche Fitnessunterschiede – sind beobachtet worden (vgl. Kap.3.1. sowie 3.2.). Eine Zusammenstellung der Ergebnisse, die die These eines derart balancierten Polymorphismus stützen, findet sich am Ende dieses Kapitels.

Arbeiten, in denen die Anzahl der Allele pro Locus in Zusammenhang mit möglichen Selektionswirkungen diskutiert wird, sind selten. Ewens (1972); Li (1978) und Watterson (1978) führten mathematischen Analysen über den Zusammenhang zwischen Heterozygotiegrad und Selektionskoeffizienten für unterschiedliche Allelzahlen (und Populationsgrößen) durch, die später als Ewens-Watterson-Test auf Neutralität bezeichnet wurden. Der Test

wurde u.a. angewendet von Keith et al. (1985), Potts & Wakeland (1990), Hedrick (2006) sowie Dhuyvetter et al. (2007). Der Ewens-Watterson-Test erfordert umfangreiche Simulationen; eine einfache Übertragung auf meine Daten ist nicht möglich. Auch wird die Aussagekraft des Ewens-Watterson-Test in Frage gestellt (Sperlich, 1988). - Nach Lehberg (1992) und Richman (2000) geben Frequenzunterschiede zwischen lokalen Populationen relevante Hinweise auf den Einfluss von Selektion: während die Frequenz seltener Allele mit größerer Wahrscheinlichkeit durch Drift-Ereignisse verändert wird, kann Selektion sowohl auf häufige als auch auf seltene Allele einwirken. In großräumigen und individuenreichen Metapopulationen, die aus zahlreichen relativ instabilen lokalen Populationen bestehen, sollten seltene Allele auf Dauer durch Drift verloren gehen, es sei denn sie verschaffen ihren Trägern – zumindest gelegentlich – einen Vorteil. „*Selection capable of maintaining many alleles in populations necessarily involves some type of rare allele advantage*“ (Richmann, 2000).

In den meisten der untersuchten *Carabus granulatus*-Aufsammlungen aus Westfalen fehlten einzelne Allele (Tab. 96). Dies könnte eine Folge zu kleiner Stichproben gewesen sein (die Anzahl der in einer Aufsammlung nicht nachgewiesenen Allele regressiert signifikant negativ gegen die Größe einer Aufsammlung; $p = 0,0122$), kann aber auch auf Driftereignissen in den einzelnen „breeding units“ beruhen. In größeren Stichproben (z.B. im „Untersuchungsgebiet Koepe“) wurden alle 18 überhaupt nachgewiesenen Allele gefunden. Den Ansätzen Lehbergs (1992) und Richmanns (2000) folgend kann damit Selektion für die seltenen Gpi-Allele nicht a priori ausgeschlossen werden. In einem Populationsmodell (Kap.4.3.) werde ich jedoch zeigen, dass auch der Erhalt relativ vieler und relativ seltener GPI-Varianten die Folge einer ausgeprägten Metapopulations- und Migrationsdynamik sein könnte.

Tab.93: Klassifikation von Allozypolymorphismen (nach Lewontin, 1985).

		← „major axis polymorphism“ →	
↑ ← „minor axis polymorphism“	a) Monomorphismus: ca. 70% aller Loci	b) klassischer Polymorphismus mit 2 – 3 relativ häufigen Allelen, z.B. Alkohol-dehydrogenase (ADH) bei <i>Drosophila</i> -Arten	
	c) polymorphe Loci mit einem häufigen und mehreren seltenen Allelen, z.B. Xanthine- dehydrogenase (XDH) bei <i>Drosophila pseudoobscura</i>	d) polymorphe Loci mit häufigen und seltenen Allelen, z.B. Esterase-6 und Xanthine- dehydrogenase (XDH) bei <i>D.</i> <i>melanogaster</i>	

Tab.94: Allozymanzahlen am Gpi-Locus bei Carabidenarten

Art	Anzahl Gpi-Allozyme ¹	Anzahl untersuchter Loci	Gpi allelreichster Locus	Fundort	Quelle
<i>Carabus arcensis</i>	4	2	ja	Westfalen (Deutschland)	Bodenberger, 1999
<i>Carabus auratus</i>	1	16	nein	Norddeutschland	Mossakowski et al., 1995
<i>Carabus auronitens</i>	a) 8 b) 3 c) 1	a) 5 b) 5 b) 2	a) ja b) ja c) nein	a) Frankreich b) Belgien c) Westfalen (Deutschland)	a) Reimann, 1999 b) Desender et al., 2002 c) Drees, 2003
<i>Carabus cancellatus</i>	2	16	nein	München, Bremen (Deutschl.)	Carius, 1993
<i>Carabus clathratus</i>	8	16	ja	Norddeutschland	Carius, 1993
<i>Carabus coriaceus</i>	2	1		Westfalen (Deutschland)	Hansen, 2002
<i>Carabus deyrollei</i>	6	1		Galizien (Spanien)	Bodenberger, 1999
<i>Carabus glabratus</i>	4	3	nein	Nord-West-Deutschland	Assmann & Günther, 2000
<i>Carabus granulatus</i>	18	1		Westfalen (Deutschland)	Reimann, 1993 u. diese Arbeit
<i>Carabus hemprichi</i>	2	20	nein	Mount Carmel, Israel	Pavlicek & Nevo, 1996
<i>Carabus hispanus</i>	5	1		Südfrankreich	Hansen, 2002
<i>Carabus intricatus</i>	2	8	ja	Südfrankreich	Braun, 1988
<i>Carabus irregularis</i>	4	2	ja	Teutoburger Wald (Deutschl.)	Sendker, 1999
<i>Carabus lateralis</i>	23	1		Galizien, Spanien	Bodenberger, 1999; Lütke Hündfeld, 2001
<i>Carabus lineatus</i>	20	1		Galizien, Spanien	Lütke Hündfeld, 2001
<i>Carabus monilis</i>	5	16	ja	Deutschland	Carius, 1993
<i>Carabus nemoralis</i>	3	11	nein	Süddeutschland	Butterweck, 1998
<i>Carabus nitens</i>	2	3	nein	Lüneburger Heide (Deutschl.)	Assmann & Janssen, 1999
<i>Carabus olympiae</i>	1	8	nein	Südfrankreich	Braun, 1988
<i>Carabus problematicus</i>	a) 1 b) 10	a) 16 b) 1	nein	Norddeutschland Südfrankreich	a) Carius, 1993 b) Hansen, 2002
<i>Carabus punctatoauratus</i>	13	18	nein	Pyrenäen, Frankreich	Assmann & Weber, 1997
<i>Carabus purpurascens</i>	a) 5 b) 10	a) 1 b) 1		a) Westfalen (Deutschland) b) Südfrankreich	a) Hansen, 2002 b) Hansen, 2002
<i>Carabus rutilans</i>	a) 2 b) 9	a) 8 b) 1	a) ja	a) Südfrankreich b) Südfrankreich	a) Braun, 1988 b) Hansen, 2002
<i>Carabus solieri</i>	2	8	nein	Südfrankreich	Braun, 1988
<i>Carabus splendens</i>	a) 3 b) 4	a) 8 b) 1	a) nein	a) Südfrankreich b) Südfrankreich	a) Braun, 1988 b) Hansen, 2002
<i>Abax ater</i>	1	7	nein	Brüssel (Belgien) & Birmingham (UK)	Desender et al., 2005
<i>Abax parallelepipedus</i>	2	10	nein	Süddeutschland	Butterweck, 1998
<i>Agonum decorum</i>	5	12	nein	Nord-Amerika	Liebherr, 1983
<i>Agonum ericeti</i>	5	10	nein	Niederlande	de Vries, 1996
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	3	13	nein	Süddeutschland	Butterweck, 1998; Liepold, 2003
<i>Poecilus lepidus</i>	a) 14 b) 8	a) 6 b) 6	a) ja b) ja	a) Norddeutschland b) Niederlande	a) Persigehl, 1999 b) de Vries, 1996
<i>Pogonus chalceus</i>	7	7	ja	England, Frankreich, Spanien	Dhuyvetter et al., 2004
<i>Pogonus littoralis</i>	5	9	nein	Frankreich	Dhuyvetter et al., 2005 ²

¹ Nachweis mit der Standardgel-Elektrophorese

Tab.95: Allelhäufigkeiten am Gpi-Locus in westfälischen Aufsammlungen von *Carabus granulatus*

Allel	Untersuchungs- gebiet Koepe 91/92 - 98/99		Urenberg 96/97		Wolbecker Tiergarten 97/98		Rieselfelder 97 98		Haus Göttendorf 91/92 ¹		Haus Lindhövel 91/92 ¹		Große Uphoff 91/92 ¹		Berenbrocks Busch 91/92 ¹		Schenkings- kotten 91/92 ¹	
	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.	abs.	rel.
0,69	6 (0,003)		0		0		0		0		0		1 (0,007)		0		3 (0,041)	
0,76	89 (0,049)		1 (0,012)		7 (0,028)		9 (0,040)		4 (0,048)		3 (0,029)		4 (0,030)		5 (0,066)		1 (0,013)	
0,79	12 (0,007)		0		5 (0,020)		1 (0,004)		2 (0,024)		0		1 (0,007)		0		0	
0,84	54 (0,030)		1 (0,012)		3 (0,012)		2 (0,008)		2 (0,024)		3 (0,029)		4 (0,030)		0		2 (0,027)	
0,86	400 (0,224)		18 (0,230)		46 (0,184)		59 (0,263)		18 (0,219)		13 (0,128)		35 (0,265)		11 (0,146)		15 (0,208)	
0,88	6 (0,003)		0		0		0		0		0		1 (0,007)		0		0	
0,91	31 (0,017)		3 (0,038)		11 (0,044)		0		2 (0,024)		1 (0,009)		3 (0,022)		0		4 (0,055)	
0,93	210 (0,117)		7 (0,089)		25 (0,100)		9 (0,040)		10 (0,121)		17 (0,168)		13 (0,098)		14 (0,186)		4 (0,055)	
0,94	144 (0,080)		3 (0,038)		21 (0,084)		13 (0,058)		7 (0,085)		15 (0,148)		7 (0,053)		2 (0,026)		11 (0,152)	
0,98	29 (0,016)		4 (0,051)		7 (0,028)		5 (0,022)		1 (0,012)		0		2 (0,015)		2 (0,026)		0	
1,00	302 (0,169)		17 (0,217)		48 (0,192)		57 (0,254)		15 (0,182)		28 (0,277)		31 (0,234)		16 (0,213)		15 (0,208)	
1,02	64 (0,035)		1 (0,012)		10 (0,040)		5 (0,022)		3 (0,036)		3 (0,029)		4 (0,030)		3 (0,040)		1 (0,013)	
1,05	47 (0,026)		0		6 (0,024)		2 (0,008)		4 (0,048)		1 (0,009)		4 (0,030)		5 (0,066)		2 (0,027)	
1,07	222 (0,124)		12 (0,153)		38 (0,152)		29 (0,129)		8 (0,097)		9 (0,089)		10 (0,075)		11 (0,146)		10 (0,138)	
1,09	32 (0,017)		0		3 (0,012)		2 (0,008)		1 (0,009)		0		0		0		1 (0,013)	
1,13	132 (0,073)		9 (0,115)		20 (0,080)		31 (0,138)		5 (0,060)		7 (0,069)		12 (0,090)		6 (0,080)		3 (0,041)	
1,18	1 (0,001)		1 (0,012)		0		0		1 (0,012)		0		0		0		0	
1,19	3 (0,002)		1 (0,012)		0		0		0		0		0		0		0	
N_a	1784		78		250		224		82		101		132		75		72	

N_a gibt die Anzahl der Allele; abs.: absolute Allelhäufigkeit, rel.: relative Allelhäufigkeit

¹ Daten nach Reimann (1993): Das von Reimann (insgesamt nur) zweimal nachgewiesene Allel 0,92 wurde nicht berücksichtigt, da ich es in meinen Untersuchungen nicht nachweisen konnte.

Zu (2.) Bei den Aufsammlungen im Untersuchungsgebiet Koepe wurden mehrere signifikante kleinräumige und zeitliche (instabile) Differenzierungen am Gpi-Locus gefunden (Kap.3.1.; Abb.10/11). Kleinräumige genetische Differenzierungen wurden bei Carabidenarten mehrfach beobachtet, z.B. bei fünf Arten der Gattung *Cicindela* (Sandlaufkäfer) von Foster & Knowles (1990); bei *Carabus auronitens* von Terlutter (1991), Wenzlokot (1994), Niehues (1995), Niehues et al. (1996); Reimann et al. (2002), Drees (2003), bei *Carabus punctatoauratus* von Assmann & Weber (1997); bei *Carabus arcensis* von Bodenberger (1999); bei *Poecilus lepidus* von Persigehl (1999); bei *Carabus irregularis* von Sendker (1999); bei *Carabus lineatus* von Lütke Hündfeld (2001); bei *Carabus nemoralis* und *Carabus problematicus* von Brouat et al. (2003); bei *Pterostichus oblongopunctatus* von Liepold (2003); bei *Abax parallelepipedus* von Keller & Largiader (2003). Für Blattkäfer wurden kleinräumige Differenzierungen von De Jong et al. (2001) bei *Phyllotreta nemorum* sowie von Rank (1992) bei *Chrysomela aeneicollis* nachgewiesen. Die zitierten Autoren können Selektion als Ursache der Differenzierung nicht sicher ausschließen, halten sie aber für unwahrscheinlich.

Sind die zeitlichen und kleinräumigen Allelhäufigkeitsunterschiede, die im Untersuchungsgebiet Koepe nachgewiesen wurden (Kap.3.1), allein eine Folge des Vorkommens bzw. Fehlens seltener Allozyme in den einzelnen Aufsammlungen bedingt? Diese Möglichkeit kann ausgeschlossen werden (a - c). – (a) Nach Chi-Quadrat-Zerlegungstests waren 11 der insgesamt 18 nachgewiesenen Allozyme an der Entstehung der Unterschiede beteiligt, nämlich die Allozyme 0,79; 0,84; 0,88; 0,91; 0,93; 0,94; 0,98; 1,00; 1,07; 1,09; 1,19 (Tab.9). Es finden sich in dieser Gruppe Allozyme, die in Westfalen stetig mit relativ großer Häufigkeit nachgewiesen wurden, darunter die Allozyme 1,00 und 1,07 (Tab.95): Das Allozym 1,00 ist in einem Fall, das Allozym 1,07 in sieben Fällen mit einem hohen Anteil am Gesamt-Chi-Quadrat maßgeblich an der Entstehung der Allelhäufigkeitsunterschiede beteiligt. – (b) Einige der relativ seltenen Allozyme waren in keinem Fall an der Entstehung signifikanter Allelhäufigkeitsunterschiede beteiligt, z.B. die Allozyme 0,69 und 1,18 (Tab.9). – (c) Der angewendete statistische Test (Chi-Quadrat-Test nach Brandt & Snedecor) zeigt signifikante Testergebnisse nur dann an, wenn die Stichproben unterschiedlichen Grundgesamtheiten

angehören (um die Testvoraussetzungen zu erfüllen, wurden Allozyme mit Erwartungshäufigkeiten kleiner eins zu einer gesonderten Klasse zusammengefasst; Kap. 2.4).

Als Ursache für selektionsunabhängige kleinräumige Differenzierungen wird vor allem Drift nach Unterbrechung des Genflusses als Folge von Habitatfragmentierung vermutet, wie sie insbesondere bei stenöken Arten mit eingeschränkter Migrationskapazität wirksam wird. Vor allem wenn die relikitären Habitatflächen und damit die Populationen relativ klein sind, kann schnell und effektiv Drift wirksam werden. Dies haben für Carabiden-Arten z.B. Rasplus et al. (2000), Assmann & Günther (2000) und Assmann & Janssen (1999) dokumentiert.

Bei euryöken Arten, wie z.B. *Carabus granulatus*, bzw. bei Arten mit großem Migrationspotential erfordern kleinräumige Differenzierungen differenziertere Erklärungen (Veliz et al., 2006; Waples, 1998). Eanes (1978) vermutet, dass dann Selektion an einzelnen Loci eine entscheidende Rolle spielt. Andererseits machen Premoli et al. (2001) darauf aufmerksam, dass auch weit verbreitete Arten in distinkte lokale Gruppen zerfallen können, in denen es durch Drift zu Differenzierungen kommen kann. In Kap. 4.3. wird diskutiert, dass auch bei der untersuchten Art *Carabus granulatus* (zeitlich befristete) Fragmentierungen der relativ großen, individuenreichen Metapopulationen in kleine lokale Reproduktionseinheiten wirksam werden könnten. Hier soll zunächst die Verwendung von F_{ST} -Werten als ein quantitatives Maß für Differenzierungen diskutiert werden (zur Aussagekraft von F_{ST} -Werten vgl. Whitlock 1992, 2004; Beaumont, 2005).

Die für die *Carabus granulatus*-Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe ermittelten F_{ST} -Werte gibt Tab.12. Die Werte waren in drei Jahren (94/95; 95/96 sowie 97/98) signifikant von Null verschieden, aber - wie für eine euryöke, weit verbreitete Art zu erwarten - relativ klein: sie variierten zwischen 0,0041 und 0,0203. Ähnlich niedrige F_{ST} -Werte wurden von Desender et al. (2005) bei *Abax ater*-Populationen im Stadtgebiet von Brüssel gemessen ($F_{ST} = 0,0119^{**}$; Tab.96). Nach Ward (1992) beträgt der durchschnittliche F_{ST} -Wert bei Insekten $0,097 \pm 0,015$; Hsiao (1989) errechnete einen durchschnittlichen F_{ST} -Wert für 30 Käferarten von 0,103 (Tab.96). Brouat et al. (2003, 2004) verglichen die genetische Differenzierung der als euryök eingestuft Art *Carabus nemoralis* und des waldgebundenen Spezialisten *Carabus punctatoauratus* in Aufsammlungen von denselben Untersuchungsflächen an Hand von Mikrosatelliten-Polymorphismen. Die F_{ST} -Werte sind erwartungsgemäß bei der euryöken Art deutlich kleiner als bei der stenöken Art (Tab.96). Hohe F_{ST} -Werte sind insbesondere bei stenöken Arten mit diskontinuierlicher Verbreitung zu erwarten, z. B. bei Höhlentieren (Kane et al., 1992) und Wattbewohnern (Dhuyvetter et al., 2005; weitere Beispiele s. bei Whitlock 2004).

Räumliche Differenzierungen können auf das isolation-by-distance-Modell nach Wright (1932) zurückgeführt werden. Das Modell beschreibt den Zusammenhang zwischen der Differenzierung von Populationen und ihrer geografischen Distanz. Es wurde entwickelt, um genetische Differenzierungen in kontinuierlich besiedelten Habitaten deuten zu können und geht von selektionsneutralem Verhalten der genetischen Marker aus. Genetische Differenzierung ist nach diesem Modell das Resultat eines limitierten Genflusses: die F_{ST} -Werte werden umso größer, je größer die geografische Distanz ist. Innerhalb Westfalens zeigen die für *Carabus granulatus* ermittelten F_{ST} -Werte jedoch keinen Zusammenhang zwischen genetischer Differenzierung und geografischer Distanz an (Abb.12). Auch in Clusteranalysen werden die Aufsammlungen unabhängig von ihrer geografischen Lage gruppiert (Abb.13).

Die von mir gemessenen F_{ST} -Werte können nicht zur Abschätzung einer möglichen Selektionswirkung herangezogen werden: um den Lewontin-Krakauer-Test durchzuführen, hätten mehrere polymorphe Loci untersucht werden müssen (Lewontin & Krakauer, 1973; Beaumont & Balding, 2004; Dhuyvetter et al., 2004; Beaumont, 2005).

Carabus granulatus zeichnet sich durch ein relativ großes Ausbreitungspotential aus: (Reimann, 1993). Die Imagines sind in der Regel flugunfähig, gelegentlich treten aber

makroptere Individuen auf (Oertel, 1924; Matalin, 2003). Zalewski (2004) stellte bei Untersuchungen in Polen einen Anteil makropterer Individuen zwischen 0 – 29% fest (Mittelwert 8,9%). Nach Turin (2000) war *Carabus granulatus* die erste Carabus-Art, die neu eingedeichte Polder am IJsselmeer besiedelte. Nach ihrer Einschleppung in Nord-Amerika (Lindroth, 1961) wurde *Carabus granulatus* in Neuschottland (Kanada) rasch häufig (Larson & Langor, 1982). Penev & Turin (1994) untersuchten das Vorkommen von Carabus-Arten in Europa. Während die meisten Arten nur in ein oder zwei geografischen Zonen vorkommen, ist *Carabus granulatus* als eine von vier der insgesamt 41 untersuchten Carabus-Arten, in fast allen Zonen verbreitet. Möglicherweise bedingen die große Ausbreitungsfähigkeit der Art und die stetige Verfügbarkeit geeigneter Habitate, dass keine großräumigen genetischen Differenzierungen evolvierten. Für einen starken Genfluss spricht auch die geringe Unterartendifferenzierung: Breuning (1932) unterscheidet nur vier Unterarten - eine im Vergleich zur Größe des natürlichen Verbreitungsgebietes der Art (von Europa bis Japan) auffällig geringe Anzahl.

Welche Faktoren aber könnten instabile kleinräumige Differenzierungen verursachen, wie ich sie im Untersuchungsgebiet Koepe beobachtet habe? Diese Differenzierungen folgen keinem erkennbaren Muster in Raum und Zeit (Abb.10/11). Die Wirksamkeit strenger und/oder gerichteter Selektion erscheint unwahrscheinlich: in diesem Fall sollten die Differenzierungsmuster zeitlich stabiler sein. Der Einfluss von schwachen Selektionskräften wechselnder Richtung kann auf Grund meiner Daten allerdings nicht ausgeschlossen werden.

Hinsch & Assmann (2001) zeigten in einem individuenbasierten Computermodell, dass auch bei (relativ schwachem) Genfluss genetische Differenzierungsmuster über geringe geographische Distanzen ohne Einwirken von Selektion entstehen können. Für *Carabus granulatus* sind Prozesse, die zu einer Abschwächung des Genflusses führen könnten, bisher unbekannt. Es ist allerdings möglich, dass trotz der breiten ökologischen Nische der Art und des gelegentlichen Auftretens geflügelter Individuen die Ausbreitungsfähigkeit in bestimmten Entwicklungsstadien, z.B. während der präimaginalen Entwicklung, stark eingeschränkt ist. Zuchtversuche haben enge Ansprüche an die Nahrungsqualität während der Larvalentwicklung von *Carabus granulatus* angezeigt (Kühne, 1998). Auch Art und Dauer der landwirtschaftlichen Nutzung des Habitates könnten kurzfristige Fragmentierungen in lokale Klein-Gruppen („breeding units“) hervorrufen (vgl. dazu mein Populationsmodell in Kap.4.3.)

Der Einfluss von Habitatfragmentierungen auch bei euryöken Arten, wird von mehreren Autoren betont: Schmuki et al. (2006) zeigten, dass durch Habitatfragmentierung auch bei "common und robust insects" nach 10 - 15 Generationen genetische Differenzierungen auftreten können. Desender et al. (2005) untersuchten die genetische Differenzierung der Arten *Abax ater* und *Pterostichus madidus* im Stadtgebiet von Brüssel und Birmingham. Sie fanden signifikante kleinräumige Differenzierungen innerhalb der Stadtgebiete, die sie im wesentlichen auf Habitatfragmentierung zurückführen. In der Regel sollten sich stenöke und euryöke Arten allerdings in der Stabilität selektionsneutraler genetischer Differenzierungen unterscheiden. Bei euryöken Arten sollten sie zeitlich instabiler sein, weil sie durch relativ hohe Migrationsraten relativ schnell wieder ausgeglichen werden können. Verhältnisse, die denen bei *Carabus granulatus* entsprechen, beobachteten Wood & Pullin (2002) bei den Schmetterlingsarten *Pyronia tithonus* und *Coenonympha pamphilus*: es besteht kein Zusammenhang zwischen genetischer Differenzierung und geografischer Entfernung, dennoch sind einzelne Aufsammlungen signifikant differenziert. Die Autoren betonen die Bedeutung von Ausbreitungshindernissen und eingeschränkter Habitatverfügbarkeit in der anthropogen geprägten Landschaft.

Tab.96: F_{ST}-Werte verschiedener Arten unter besonderer Berücksichtigung von Carabiden, von GPI als untersuchtem Marker sowie von kleinräumigen Differenzierungen (siehe Hinweise unter der Tabelle)

Art	F _{ST} -Wert und Signifikanz	genetischer Marker	Entfernung zwischen den Fundstellen ¹	Quelle
<i>Carabus granulatus</i>	0,0041 bis 0,0203	GPI	< 250 m (Tab.2)	Untersuchungen im Wald Koepe in dieser Arbeit (Kap.3.1)
<i>Carabus auronitens</i> (Frankreich)	1.) 0,001 2.) 0,067	GPI	1.) 53 km (Cevennen) 2.) 4 km (Loire)	Reimann, 1999 Reimann et al., 2002
<i>Carabus auronitens</i> (Münsterland)	0,0414 sig.	Esterase	390 m	Drees, 2003
<i>Carabus punctatoauratus</i>	0,015 *	GPI	ca. 10 km	Assmann & Weber, 1997
<i>Carabus punctatoauratus</i>	0,017 **	Mikrosatelliten	450 m – 13,6 km	Brouat et al., 2003
<i>Carabus glabratus</i>	0,130 ***	GPI	ca. 150- 200 km	Assmann & Günther, 2000
<i>Carabus solieri</i>	0,110 sig	Microsatelliten	ca. 5 km	Rasplus et al., 2000
<i>Carabus nemoralis</i>	0,033 sig.	11 Enzyme, darunter GPI	ca. 4 km	Butterweck, 1998
<i>Carabus nemoralis</i>	0,008 **	Mikrosatelliten	450 m – 13,6 km	Brouat et al., 2003
<i>Carabus nitens</i>	0,101	mehrere Enzyme, darunter GPI	1 km – 16 km	Assmann & Janssen, 1999
<i>Carabus hemprichi</i>	0,043	22 Enzyme, darunter GPI	200 m	Pavlicek & Nevo, 1996
<i>Abax parallelepipedus</i>	0,028 n.s.	10 Enzyme darunter GPI	ca. 4 km	Butterweck, 1998
<i>Abax ater</i>	1) 0,0119 ** 2) 0,0322 **	4 Enzyme, GPI monomorph	1) Brüssel 2) Birmingham	Desender et al., 2005
<i>Poecilus lepidus</i>	0,034	GPI	ca. 30 km	Persigehl, 1999
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,031 sig.	13 Enzyme, darunter GPI	ca. 4 km	Butterweck, 1998
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	0,001 n.s.	GPI	ca. 6 km	Liebold, 2003
<i>Pterostichus madidus</i>	1) 0,0056 * 2) 0,0106 *	4 Enzyme, darunter GPI	1) Brüssel 2) Birmingham	Desender et al., 2005
<i>Pogonus chalceus</i>	0,021*	GPI	ca. 600 km	Dhuyvetter et al., 2004
<i>Agonum ericeti</i>	0,041***	GPI	ca. 50 km	de Vries, 1996
<i>Pterostichus lepidus</i>	0,108***	GPI	ca. 50 km	de Vries, 1996
<i>Bolitophagus reticulatus</i>	1.) 0,055 2.) 0,013	GPI	1.) max. 4,4 km 2.) max. 1,84 km	Knutsen et al., 2000
<i>Agonum elongatum</i>	0,003	17 Enzyme, darunter GPI	400 km	Liebherr, 1988
<i>Agonum decorum</i>	0,08	17 Enzyme, darunter GPI	4100 km	Liebherr, 1988
<i>Agonum extensicolle</i>	0,16	17 Enzyme, darunter GPI	3600 km	Liebherr, 1988
<i>Platynus tenuicollis</i>	0,26	24 Enzyme, darunter GPI	1000 km	Liebherr, 1988
<i>Platynus angustatus</i>	0,27	17 Enzyme, darunter GPI	450 km	Liebherr, 1988
<i>Phyllotreta nemorum</i> (Chrysomelidae)	a) 0,009 * b) 0,015 n.s.	a) + b) 7 Enzyme, GPI monomorph	a) ca. 1 km b) ca. 600 m	De Jong et al., 2001

¹ Die Angaben zu Entfernungen zwischen den Fundstellen erfolgen nach Angaben der Autoren oder wurden von mir aus Karten geschätzt. Letztere sind als „ca. Angaben“ gekennzeichnet. Sofern mehrere Aufsammlungen berücksichtigt wurden, wird die maximale Entfernung angegeben.

Zu (3.) Signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurden für vier Aufsammlungen aus dem Untersuchungsgebiet Koepe (Wald Koepe ges. 91/92; Nord 95/96, Süd 95/96 und Wiemers 96/97; Abb.10/11) sowie in der weiter entfernten Aufsammlung Wolbecker Tiergarten 97/98 (Kap.3.1.6.) errechnet. In allen Fällen lag ein Heterozygoten-defizit vor (Tab.11), dessen Entstehung durch Selektion (3 A) oder den Wahlund-Effekt (3 B) bedingt sein könnte (Futuyma, 1990).

Zu (3 A): Selektion verursacht ein Heterozygotendefizit, wenn die Heterozygoten einem Selektionsnachteil ausgesetzt sind. Ein Heterozygotennachteil am Gpi-Locus erscheint bei *Carabus granulatus* wegen der Vielzahl der Allele und der damit verbundenen relativen Seltenheit homozygoter Tiere unwahrscheinlich. Auch bei anderen Arten wurde ein Heterozygotennachteil an diesem Locus nicht beobachtet, während andererseits Heterozygotenvorteil z.B. bei *Colias* (Watt et al., 1983) belegt ist (vgl. oben).

Zu (3 B): Nei definiert den Wahlund-Effekt wie folgt: „*If a population is subdivided into many breeding units, the frequency of homozygotes tends to be higher than the Hardy-Weinberg proportion. This property was first noted by Wahlund and is called Wahlund's principle.*“ (Nei & Kumar, 2000; S. 237, s. auch Sperlich, 1988; S. 87 ff.). Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung als Folge eines Wahlund-Effektes diskutieren u.a. die folgenden Autoren: Watt et al. (1983) und Carter & Watt (1988) bei Schmetterlingen der Gattung *Colias*; Fernandez Iriarte et al. (2002) und Mateus & Sene (2003) bei (natürlichen) *Drosophila*-Populationen sowie Plutchak et al. (2006) bei der Schneckenart *Crepidula onyx*.

Es ist anzunehmen, dass im Falle der Koepe-Aufsammlungen Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Verteilung eine Folge des Zusammenfassens der Nachkommen verschiedener „breeding units“ war (vgl. Kap.4.3.). Während der jährlichen Reproduktionsphase (im Frühjahr) könnten sich nah benachbarte, aber relativ isolierte Fortpflanzungsgemeinschaften bilden, in denen Drift zu genetischen Differenzierungen führt. Vereinigen sich mehrere differenzierte Gruppen in demselben Winterquartier, kann eine Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung resultieren (vgl. dazu das Populationsmodell in Kap.4.3.). Dieser Fall entspricht der Zusammenfassung mehrerer „breeding units“ in einer Aufsammlung. „*This phenomenon occurs when an area is sampled as a single population but is actually composed of two or more distinct populations, which are differentiated and have little or no gene flow between them.*“ (Lowe, Harris & Ashton, 2004).

Zu (4.) Im Gehege-Experiment wurde die mögliche adaptive Relevanz des GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* untersucht (Kap.3.2.), indem der Zusammenhang zwischen dem Gpi-Genotyp und phänotypischen Parametern analysiert wurde: der Fanghäufigkeit (Kap.3.2.3.2.), der Saisonalität (Kap.3.2.3.3.), der diurnalen Aktivitätsverteilung (Kap.3.2.3.4.), der Temperaturabhängigkeit der Fangrate (Kap.3.2.3.5) sowie des individuellen Körpergewichtes (Kap.3.2.3.6.). Es wurden:

- (A) Träger relativ seltener (Gehegebestand B) und relativ häufiger Allele (Gehegebestand A) sowie
- (B) homo- und heterozygote Tiere (Gehegebestand A) miteinander verglichen;
- (C) außerdem wurden in sogenannten „allelbasierten“ Analysen die Allelhäufigkeiten in Kohorten, die sich hinsichtlich der untersuchten phänotypischen Parameter (vgl. oben) unterschieden, mit Hilfe von Brandt-Snedecor-Tests bzw. für die Analyse der Gewichtsdaten mittels ANOVA-Statistik verglichen (die Gehegebestände A und B wurden getrennt analysiert);
- (D) in sogenannten „laufweitenbasierten“ Analysen wurde die kontinuierliche Veränderung individueller Parameter in Abhängigkeit von der Laufweite der GPI-Varianten mit Hilfe von Regressionsanalysen analysiert (die Gehegebestände A und B wurden getrennt analysiert).

Zu (4A): Es wurden gelegentliche, zeitlich instabile Unterschiede zwischen den Trägern relativ seltener (Gehegebestand B) und den Trägern relativ häufiger Allele (Gehegebestand A) gefunden (Kap. 3.2.5.). Allerdings waren Unterschiede jeweils nur bei einem Geschlecht bzw. nur in einem Jahr ausgebildet. Ein regelhaft unterschiedliches Verhalten, das zum Beispiel auf eine unterschiedliche Umwelttoleranz der beiden Tierkohorten deuten würde, wurde nicht beobachtet.

Zu (4B): Es wurden Hinweise auf mögliche Unterschiede zwischen den am Gpi-Locus homo- und heterozygoten Tiere im Gehegebestand A gefunden (Kap.3.2.5.): Nach Tab.41 hatten 1997 und 1998 Homo- und Heterozygote ein unterschiedliches Aktivitätsniveau (Chi-Quadrat-Anpassungstests): 1997 waren die Homozygoten an Tagen mit durchschnittlicher Temperatur etwas stärker aktiv; 1998 waren dagegen die Heterozygoten stärker aktiv, und zwar während des Tages unter allen untersuchten Temperaturbedingungen und in der Nacht bei durchschnittlicher Temperatur (vgl. Kap.3.2.5.). Die Unterschiede scheinen durch variierende Unterschiede im Aktivitätsniveau der Homo- und Heterozygoten bedingt gewesen zu sein, wie auch Vergleiche der relativen Fangraten (Kap.3.2.3.2.) und Vergleiche der Länge der individuellen Saison (Kap.3.2.3.3.) ergaben. Welche Bedingungen dazu führen, dass diese Unterschiede auftraten, blieb unklar. Ein gelegentlich auftretender Heterozygotenvorteil kann nicht ausgeschlossen werden.

Zu (4C) Bei Zusammenfassung der Gehegebestände A und B wurden Unterschiede zwischen Tierkohorten mit unterschiedlicher allelischer Ausstattung hinsichtlich phänotypischer Parameter gefunden (Zusammenfassung in Kap.3.2.5.). Es wurden jedoch keine Allele detektiert, die das Verhalten der Tiere vorhersagbar bestimmten.

Zu (4D.) Riddoch (1993) formulierte die Hypothese, dass im Elektrophoresegel relativ weit zur Anode laufenden GPI-Varianten vor allem in Populationen auftreten, die unter relativ extremen Umweltbedingungen leben (Kap.3.2.). Da das Enzym eine zentrale Stellung im Energiestoffwechsel einnimmt (Watt, 1983), sollte insbesondere die Temperaturabhängigkeit der Laufaktivität den vermuteten Zusammenhang zeigen. Meine Analysen lieferten jedoch keine überzeugenden Hinweise auf einen Zusammenhang im Sinne der Hypothese Riddochs. Lediglich ein phänotypischer Parameter, die Länge der individuellen Saison der Weibchen im Frühjahr 1997, regressierte signifikant positiv auf die GPI-Laufweite (Abb.28). Auch Brendonck et al. (2000) schließen nach Untersuchungen an der Krebsart *Branchipodopsis wolffi* Selektion am Gpi-Locus aus: „*It is very unlikely that the measured correlation between average pool temperature and allele frequency at three loci (GPI, PGM, AAT) at the same time is the result of selection, as this association is usually only manifested at the Gpi locus (Riddoch, 1993). ... Our data suggest that persistent stochastic events and limited effective longrange dispersal appear to dominate genetic differentiation among populations.*“ Ich fand in der Literatur nur eine weitere Bestätigung für den von Riddoch postulierten Zusammenhang zwischen GPI-Laufweite und Umweltparametern: nach Szarowska et al. (1998) sind bei einer Schneckenart der Gattung *Bythinella* Individuen mit relativ weit laufenden GPI-Varianten in Habitaten mit vergleichsweise ungünstigen Umweltbedingungen relativ häufig.

Die Ergebnisse (A – D) geben keine eindeutigen Hinweise auf die Wirksamkeit von Selektion: Es wurden weder bestimmte Allele noch bestimmte Genotypen detektiert, deren Verhalten sich regelhaft unterschied. Vielmehr offenbarten die Gehegeexperimente ein Spektrum verschiedener Allele, die die für gelegentliche Unterschiede individueller Parameter verantwortlich sein könnten. Möglicherweise ist die allelische Vielfalt am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* zu groß, als dass in den durchgeführten Gehegeexperimenten statistisch konsistente Unterschiede hätten ermittelt werden können. Die gefundenen, sporadisch auftretenden Unterschiede zwischen genetisch differierenden Kohorten geben am ehesten Hinweise auf einen balancierten Polymorphismus, bei dem die begünstigten Genotypen in Abhängigkeit von den aktuellen Umweltbedingungen wechseln.

Schlussfolgerungen

Gerichtete Selektion am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* war in den Untersuchungsjahren im Untersuchungsgebiet Koepe nicht erkennbar: die Allelhäufigkeiten variierten in Zeit und Raum ungerichtet. Auch im Gehegeexperiment Rieselfelder wurden keine Hinweise auf ein konsistent unterschiedliches Verhalten einzelner Genotypen gefunden. Ich halte es für unwahrscheinlich, dass am Gpi-Locus der untersuchten Art überhaupt gerichtete Selektion wirksam wird, da die Allelzahl in allen Populationen groß ist und Hinweise auf langfristige Veränderungen der Allelhäufigkeiten nicht vorliegen. Saccheri & Hanski (2006) vermuten, dass schwache Selektion in lokalen Gruppen einer strukturierten Metapopulation auftritt, starke Selektion dagegen die gesamte größere Einheit betrifft. Auch meine Befunde können allenfalls als Hinweise auf schwache (balancierende, quasi-neutrale Selektion im Sinne Kimuras; Sperlich, 1988) Selektion interpretiert werden, die sich in gelegentlichen räumlichen und zeitlichen Veränderungen der Allelfrequenzen in lokalen Gruppen manifestiert. Darauf weisen folgende Befunde:

- (A.) Nach der Balance-Hypothese kann die genetische Variabilität in lokalen Populationen hoch sein. Dies ist bei *Carabus granulatus* der Fall: sein Polymorphismus zeigt graduelle Abstufungen der Häufigkeit zahlreicher Allozyme.
- (B.) Balancierende Selektion ist vor allem bei Enzymen zu erwarten, die – wie GPI - eine wichtige Rolle im Stoffwechsel spielen (Wheat et al., 2006).
- (C.) Die beobachteten zeitlichen und räumlichen Veränderungen der Allelhäufigkeiten betreffen verschiedene Allele.
- (D.) Die zeitlichen und räumlichen Differenzierungen am Gpi-Locus sind instabil (nach Untersuchungen an Aufsammlungen aus dem Winterquartier im Untersuchungsgebiet Koepe).
- (E.) Sowohl nah benachbarte Aufsammlungen als auch Aufsammlungen aus einem größeren Gebiet clustern zufällig.
- (F.) Die beobachteten Unterschiede im Verhalten zwischen Tierkohorten mit unterschiedlicher genetischer Ausstattung am Gpi-Locus waren zeitlich instabil (nach den Gehegeexperimenten im Untersuchungsgebiet Rieselfelder).

Balancierende Selektion zeigt die Merkmale schwacher Selektion. Schwache Selektion nachzuweisen, ist schwierig. Bereits Wright (1931, 1948) und Kimura (1954, 1989) wiesen darauf hin, dass balancierende Selektion die gleichen Differenzierungsmuster wie Drift erzeugen kann. Lewontin (1974) kommt zu dem Schluß: „*Fluctuating selection intensities on very large populations can generate gene frequency distributions that are indistinguishable from those expected for a neutral locus exposed to random drift resulting from finite population size*“. Es ist nicht möglich, statistisch zu prüfen, ob Veränderungen von Allelhäufigkeiten durch Zufallsereignisse oder adaptive Prozesse bedingt sind (Lewontin, 1985). Auch bezüglich der von mir gefundenen zeitlichen und räumlichen Differenzierungsmuster sowie der sporadisch auftretenden Verhaltensunterschiede kann nicht sicher auf das Wirksamwerden balancierender Selektion geschlossen werden. Aus diesem Grunde versuche ich, bei der Entwicklung eines Populationsmodells im folgenden Kapitel ausschließlich von Drift-Ereignissen auszugehen.

4.2.2. Der Esterase-Polymorphismus von *Carabus auronitens* im Kontext von Drift und Selektion

Esterasen waren die ersten Enzyme, deren Polymorphismus elektrophoretisch untersucht wurde, z.B. von Koehn (1969), Selander (1970) und Strobel & Wöhrmann (1975). Esterasen sind wegen ihrer leichten Nachweisbarkeit und ihres im allgemeinen hohen Polymorphiegrades für populationsgenetische Untersuchungen besonders geeignet (Selander, 1970). Nach Literaturrecherchen von Skibinski et al. (1993) stehen (unspezifische) Esterasen bei Invertebraten mit 85 Nennungen an sechster Stelle der am häufigsten untersuchten Allozyme (das häufigste Enzym ist Malatdehydrogenase, Mdh, mit 105 Nennungen, gefolgt von Gpi mit 102 Nennungen). Aktuelle Allozymuntersuchungen an Esterasen liegen für Invertebraten vor von Hershler et al. (2005) sowie Zaslavskaya & Pudovkin (2005) für verschiedene Schneckenarten, von Barcia et al. (2005) für die Garnelenart *Farfantepenaeus notialia*, von Ross & Shoemaker (2005) für Ameisenarten der Gattung *Solenopsis*, von Mateus & Sene (2007) für *Drosophila antonietae* sowie für *Carabus*-Arten von Assmann et al. (2001); Reimann et al. (2002) und Drees (2003).

Bereits früh wurden bei Esterasen Hinweise auf Selektionswirkungen beobachtet, z.B. von Koehn (1969) für die Fischart *Catostomus clarkii*. Oakeshott et al. (1981, 1995) untersuchten die geografische Verteilung der Allelhäufigkeiten an zwei Esterase-Loci (Est6 und EstP) bei verschiedenen *Drosophila*-Arten. Est6 kann, wie auch die untersuchte Esterase bei *Carabus auronitens*, in der Hämolymphe nachgewiesen werden. Für *Drosophila melanogaster* wurde gezeigt, dass das Enzym mit dem Ejakulat der Männchen auf die Weibchen übertragen wird und die Eireifung stimuliert (der genaue Wirkmechanismus ist unbekannt). Die Autoren detektierten am Est6-Locus mehr als 20 Varianten. Das Enzym ist damit, nach Aussage der Autoren, der Allozymlocus mit der höchsten Allelanzahl. Die Autoren zeigten weiterhin, dass sich bestimmte Varianten nicht selektionsneutral verhalten. So fanden sie (weltweit) einen Gradienten in Abhängigkeit von der Entfernung zum Äquator. Allerdings konnten im Labor keine Selektionswirkungen simuliert werden, die dem beobachteten Gradienten zu Grunde liegen könnten (Oakeshott et al., 1995). Neuere Arbeiten zum Esterase-Polymorphismus bei *Drosophila*-Arten liegen vor von Fernandez Iriarte et al. (2002) sowie von Mateus & Sene (2003, 2007); eine Zusammenstellung der Befunde liefert Hedrick (2006).

Von einigen Esterasen bei Stechmücken der Gattung *Culex* (Karunaratne et al., 1993; Whyard et al., 1994; Bourguet et al., 2004), der Blattlaus *Myzus persicae* (Field et al., 1993) und der Schabe *Blattella germanica* (Prabhakaran & Kamble, 1993) ist bekannt, dass sie für Insektizidresistenzen bedeutungsvoll sind. Nach Vontas et al. (2007) ist in insektizid-resistenten Stämmen von Anopheles-Mücken die Expression bestimmter Esterasen erhöht. Nolte (1992) diskutiert eine Bedeutung bei der Entgiftung und der Abwehr von Pathogenen bei *Carabus auronitens*.

Ende der 80er Jahre wurde in der Arbeitsgruppe Weber begonnen, den Polymorphismus einer in der Hämolymphe von *Carabus auronitens* nachweisbaren Esterase zu untersuchen. In westfälischen Aufsammlungen wurden zwei Allele, s- und f-Allel, nachgewiesen. In dem Gebiet südwestlich von Münster wurde eine gradientenhafte Verteilung dieser Allele gefunden. Der „Esterase-Gradient“ (Terlutter, 1989; 1990; 1991) wurde in den Jahren 1991 – 1994 von Niehues (1995) detailliert untersucht. Im Kerngebiet des Gradienten fanden sich auch kleinräumig relativ große und z.T. signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede. Drees (2003) und Hufner (2005) haben die lokalen Populationen hinsichtlich des Allozympolymorphismus nachuntersucht. Drees (2003) hat die lokalen Populationen zusätzlich hinsichtlich Mikrosatelliten-Polymorphismen charakterisiert. Für die Entstehung des Gradienten werden zwei mögliche Szenarien diskutiert: (1.) Es handelt sich um eine sekundäre Kontaktzone zweier ehemals isolierter, genetisch differenzierter Populationen. (2.) Selektion entlang eines Umweltgradienten bedingt die Allelhäufigkeitsunterschiede.

Zu (1.) Untersuchungen von Drees (2003) bestätigten das Vorhandensein und die Lage des Gradienten auch hinsichtlich polymorpher Mikrosatelliten-Loci. Dies kann als Hinweis auf eine selektionsneutrale Entstehung des Esterase-Gradienten gewertet werden: der Gradient

scheint die Folge der Wiederbesiedlung des Gebietes südwestlich von Münster aus zwei refugialen Waldgebieten zu sein, d.h. er ist durch Genfluss entstanden (s. aber die Simulation von Hinsch & Assmann, 2002, nach der auch Drift wirksam gewesen sein könnte).

Zu (2.) Innerhalb des Gradienten ist das f-Allel an relativ feuchten, das s-Allel an relativ trockenen Standorten häufig (Nolte, 1992). Während Wenzlokot (1994) und Kuhlmann (1995) in Aufsammlungen aus dem Westmünsterland eine Abhängigkeit der Allelhäufigkeiten von der Bodenfeuchte nicht bestätigen konnten, ist nach Sendker (1999) bei *Carabus auronitens* aus dem relativ feuchten Eggegebirge (1000 mm Niederschlag pro Jahr) der Anteil des f-Allels mit bis zu 50% relativ hoch. Nolte (1992), Assmann (1993) und Reimann (1999) untersuchten *Carabus auronitens*-Individuen von zahlreichen Fundstellen aus Südfrankreich bis Westfalen. Sie konnten keine gerichteten Veränderungen der Allelfrequenzen der Hämolymphesterase in Abhängigkeit von den Habitatbedingungen feststellen und schließen Selektionswirkungen aus. Einen weiteren indirekten Hinweis auf selektionsneutrales Verhalten der Hämolymphesterase von *Carabus auronitens* lieferten Untersuchungen zu möglichen Korrelationen zwischen der genetischen Variabilität (der Allozymanzahl sowie des mittleren Heterozygotiegrades) und morphologischen Merkmalen (Assmann, 1993). Der Autor fand keine signifikanten Korrelationen und schlussfolgerte: „Die Ursache für die fehlende Kongruenz dürfte sein, dass morphometrische Differenzierungen vermutlich in größerem Ausmaß von Umweltbedingungen kontrolliert werden, während Allozymdifferenzierungen auf stochastische Prozesse zurückgehen (Selektionsneutralität der Enzymvarianten).“

Die bisher durchgeführten Analysen ergaben also keine Hinweise auf Selektionswirkungen am Esterase-Locus von *Carabus auronitens*. Allerdings zeigten die Untersuchungen am Esterase-Gradienten (Drees, 2003; Hübner, 2005), dass sich der Allelgradient entgegen der Erwartung im Verlauf der Jahre 1991 bis 2002 kaum verändert hatte: Drees schlussfolgert: „Damit kann der Esterase-Gradient zehn Jahre nach der ersten Untersuchung durch Terlutter & Niehues als stabil bezeichnet werden.“ Wenn der Gradient durch sekundären Kontakt entstanden ist, sollte er jedoch in der Zeit nicht stabil sein, sondern durch Genfluss abgeschwächt werden. Terlutter (1991) untersuchte in Simulationsversuchen, unter welchen Bedingungen der beobachtete Allelhäufigkeitsgradient entstanden sein könnte. Er zeigte, dass bei einer relativ niedrigen Migrationsrate zwischen benachbarten, besiedelten Wäldern ($m = 0,05$) und einer relativ hohen jährlichen Fluktuationsrate der Abundanz (1,7) im Verlaufe von 100 Generationen ein Allelhäufigkeitsgradient entsteht, der dem beobachteten Gradienten ähnlich ist. Die Simulationsversuche zeigten auch, dass der Allelhäufigkeitsgradient unter Annahme dieser Parametergrößen über eine große Anzahl von Generationen erhalten bleibt. Demnach kann die relative Stabilität des Gradienten auch ohne Selektionseinwirkung erklärt werden. Drees (2003) vermutet, dass die Landschaftsstruktur einen schnellen Ausgleich der Allelfrequenzen durch Genfluss verhindert.

Ziel der hier vorliegenden Arbeit ist es, die Möglichkeit einer Selektionseinwirkung auf die Genetik einer lokalen Population im natürlichen Habitat zu prüfen (Kap.3.3.). Dazu wurde die Ausprägung phänotypischer Merkmale mit dem individuellen Esterase-Genotyp korreliert.

Es wurden gelegentliche Unterschiede hinsichtlich des Aktivitätsverhalten der Genotypen gefunden: Die heterozygoten sf-Weibchen wurden im Frühjahr 1998 und 1999 etwas früher aktiv und auch etwas früher inaktiv als die homozygoten ss-Weibchen (Abb.51 bis Abb.54). Im Jahr 1999 führte diese Tendenz zu einer signifikant kürzeren Aktivitätszeit der heterozygoten Weibchen (Tab.75; die Anzahl der ff-Tiere war für eine individuenbasierte Analyse zu gering). Entsprechend wurden ss-Weibchen signifikant häufiger, sf-Weibchen signifikant seltener als erwartet gefangen (Tab.76). - Bezüglich der Temperaturabhängigkeit der Fangrate wurden im Jahr 1998 signifikante Unterschiede hinsichtlich der Regressionskoeffizienten gemessen: ff-Weibchen waren stärker temperaturabhängig aktiv als sf-Weibchen (Abb.63/64); bei den Männchen wurden keine Unterschiede beobachtet (Tab.89). - Bei den Männchen unterschieden sich im Jahr 1997 die Genotypenfrequenzen der im Herbst erstmals gefangenen Jungkäfer von denen, die erstmals im folgenden Frühjahr

gefangen wurden. Dieser nur einmal beobachtete Unterschied wurde von mir als zufallsbedingt interpretiert (vgl. Kap.3.3.1.2; Tab.59). - Vereinzelt traten signifikante Unterschiede in der mittleren Körperlängen auf: Die im Herbst 1994 geschlüpften ss-Weibchen waren signifikant größer als die sf-Weibchen diesen Jahrgangs (die Genotypen der Herbstbestände 1995, 1997 und 1998 unterschieden sich nicht; Tab.64). Der Vergleich der Körperlängen der Genotypen verschiedener Jahrgänge bestätigt die Sonderstellung der im Herbst 1994 geschlüpften Jungtiere: die Jungtiere dieser Schlupfsaison unterschieden sich von den Tieren mehrerer nachfolgender Jahrgänge (Tab.65).

Überraschenderweise konnte außerdem in den Jahren 1995 – 1999 eine signifikante Zunahme des relativen Anteils der ss-Weibchen sowie des s-Allels bei den Weibchen mit dem Alter der Tiere festgestellt werden: die relative Häufigkeit der ss-Weibchen sowie die relative Häufigkeit des s-Allels bei den Weibchen regressierten signifikant positiv auf die Altersklassen (Abb.46/47; kein signifikanter Zusammenhang bei den Männchen: Abb.48).

Untersuchungen zu genetischen Unterschieden zwischen verschiedenen Altersklassen innerhalb einer Population sind selten. Tinkle & Selander (1973) untersuchten den altersabhängigen Allozym polymorphismus in natürlichen Populationen der Eidechsenart *Sceloporus graciosus* in Aufsammlungen aus Nordamerika (Utah). Berücksichtigt wurden 17 Loci, darunter eine Esterase, die das variabelste Enzym war. Die Autoren beobachteten, dass die Frequenz des häufigsten Esterase-Genotyps (MM) mit dem Alter der Tiere abnahm: von einer Frequenz von 0,74 zum Zeitpunkt des Schlüpfens bis zu einer Frequenz von 0,58 im Alter von 4 Jahren. Die Autoren vermuten, dass Selektion die Frequenzunterschiede bedingt. - Schmeller et al. (2007) untersuchten den Anteil heterozygoter Individuen in unterschiedlichen Altersklassen bei der Froschart *Rana perezi* (13 Enzyme wurden berücksichtigt, allerdings keine Esterase). Die Autoren fanden, dass der Anteil heterozygoter Individuen bei einjährigen Tieren signifikant kleiner war als bei älteren Tieren (für die Analysen wurden alle Allozyme zusammengefasst). Der Unterschied trat besonders deutlich in einer Population auf, von der die Autoren vermuten, dass die Tiere hohem Umweltstress ausgesetzt waren.

In meinen Untersuchungen war - entgegen dem Befund von Schmeller et al. (2007) - die Lebenserwartung eines homozygoten Genotyps (der ss-Weibchen) größer als die heterozygoter Tiere. Überraschenderweise führte die längere Lebensdauer der ss-Weibchen von *Carabus auronitens* in den untersuchten Jahren nicht zu einer signifikanten Zunahme der Frequenz des s-Allels im Genpool der eingehetzten Gruppe (Tab.55). Es ist deshalb zu vermuten, dass ein Kompensationsmechanismus existiert, der die höhere Überlebenswahrscheinlichkeit der ss-Weibchen ausgleicht, so dass es im Untersuchungszeitraum nicht zu einer Zunahme des s-Allels kam, z.B. könnten ss-Weibchen zwar eine größere Überlebensfitness aufweisen, die das f-Allel tragenden Tiere aber eine größere reproduktive Fitness besitzen. In einem solchen Fall könnten sich die Genotypen während der Frühjahrssaison in Verhaltensmerkmalen und hinsichtlich der Gewichtsentwicklung unterscheiden. Signifikante Unterschiede hinsichtlich der Dauer der individuellen Saison fanden sich jedoch nur bei den Weibchen im Frühjahr 1999: die Aktivitätssaison der sf-Weibchen war – entgegen der Erwartung - signifikant kürzer als die der ss-Weibchen (vgl. Tab.75). Die wenigen ff-Tiere zeichneten sich weder hinsichtlich der Aktivitätsintensität noch der Länge der Saison durch ein extremes Verhalten aus (Tab.74/75). Hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit der Aktivität war der Regressionskoeffizient m in einem Zeitintervall bei den ff-Weibchen signifikant größer als bei den sf-Weibchen (die x-Achsen Schnittpunkte unterschieden sich nicht; Tab.88/89). Die Gewichtsentwicklung differierte zwischen den Genotypen nicht (Tab.69). Insgesamt geben die gelegentlich beobachteten Unterschiede zwischen den Genotypen keine Hinweise auf eine höhere reproduktive Aktivität der f-Allel tragenden Tiere.

Die Frage nach möglichen Selektionswirkungen am Esterase-Locus bei *Carabus auronitens* kann durch meine Untersuchungen nicht abschließend beantwortet werden. Es erscheint zwar unwahrscheinlich, dass die gefundenen räumlichen Differenzierungsmuster durch Selektion entstanden sind oder aufrechterhalten werden. Es kann jedoch nicht

ausgeschlossen werden, dass ein Kompensationsmechanismus existiert, der die höhere Lebenserwartung der ss-Weibchen ausgleicht, so dass Quasi-Neutralität resultiert. Für die Verifizierung dieser Hypothese sind Zuchtversuche unter Freilandbedingungen erforderlich, die eine Messung der Reproduktions- und Mortalitätsraten der Genotypen erlauben.

4.3. Ein Populationsmodell für *Carabus granulatus*: „chaotic genetic patchiness“ ?

Es wird für *Carabus granulatus* ein Populationsmodell entwickelt (Abb.74), das im folgenden vorgestellt und diskutiert wird. Mit Hilfe des Modells kann allein durch Driftereignisse die Entstehung kleinräumiger und zeitlich instabiler Allelhäufigkeitsunterschiede sowie die Entstehung von Abweichungen der Genotypenfrequenzen von einer Gleichgewichts-Verteilung erklärt werden. Es wird also postuliert, dass sich der Gpi-Locus quasi-selektionsneutral verhält (vgl. Kap.4.2.1.). Das Populationsmodell gliedert sich in die Punkte I bis VII:

- I. Das Modell geht von einer mehr oder weniger homogenen Verteilung der *Carabus granulatus*-Individuen auf landwirtschaftlich genutzten Flächen im Frühjahr x aus.
- II. Die Reproduktion auf diesen Flächen ist nur punktuell erfolgreich: es bilden sich isolierte, punktuell verteilte Fortpflanzungsgemeinschaften (breeding units), die aus relativ wenigen erfolgreich reproduzierenden Individuen bestehen, im Extremfall nur aus einem Pärchen. Bei der Formierung individuenarmer Fortpflanzungsgemeinschaften wird genetische Drift wirksam: die breeding units können sich hinsichtlich der Allelfrequenzen an polymorphen Loci unterscheiden.
- III. Im Spätsommer schlüpfen die Nachkommen der punktuell verteilten breeding units. Die Anzahl der von den einzelnen lokalen Gruppen produzierten Jungtiere kann relativ groß sein.
- IV. Die Aktionsradien der Larven und frisch geschlüpften (noch nicht ausgereiften) Jungtiere sind relativ klein: die Jungtiere benachbarter breeding units durchmischen sich nur zum Teil, im Extremfall bleiben auch die Jungtiere punktuell verteilter Fortpflanzungsgemeinschaften isoliert.
- V. Im Herbst orientieren sich die (ausgereiften) Jungtiere in Richtung des nächst gelegenen Waldes (oder einer Hecke) und suchen dort Winterquartiere auf. Die Überwinterungsgemeinschaften bestehen aus den Nachkommen einzelner oder einiger weniger breeding units.
- VI. Im Frühjahr des Jahres X + 1 verlassen die Tiere ihre Winterquartiere und migrieren auf benachbarte Kulturflächen. Dabei kommt es wieder zu einer mehr oder weniger homogenen Durchmischung der Überwinterungsgemeinschaften.
- VII. Erneut ist die Reproduktion nur punktuell erfolgreich. Die Verteilung der Stellen, an denen die Tiere erfolgreich reproduzieren, weicht von denen im vorausgehenden Frühjahr mehr oder weniger stark ab.

Das Populationsmodell geht davon aus, dass sich innerhalb einer Metapopulation individuenarme reproduktive Gruppen bilden, in denen genetische Drift wirksam wird. Die entstehenden genetischen Abweichungen sind z.T. noch in den Überwinterungsgemeinschaften nachweisbar. Offenbar durchmischen sich jedoch die adulten Individuen in jedem Frühjahr so stark, dass die Differenzierungen zwischen Nachkommen verschiedener breeding units zeitlich instabil sind: selbst in unmittelbar aufeinander folgenden Jahren wurden konstante Differenzierungen nicht beobachtet. Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Aufsammlungen sind nach dem Modell eine Folge davon, dass die genetisch differenzierten Nachkommen verschiedener breeding units dasselbe Überwinterungsquartier aufgesucht haben.

Das Populationsmodell geht von mehreren (1 – 5) Voraussetzungen aus, die im folgenden genannt und diskutiert werden:

- (1.) Adulte *Carabus granulatus*-Individuen reproduzieren in der Regel nur einmal; ihre Überlebenschance ist relativ gering.
- (2.) Der Reproduktionserfolg variiert in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen punktuell sehr stark.
- (3.) Die Zahl der sich entwickelnden Nachkommen pro Weibchen kann relativ groß sein.
- (4.) Die überwiegende Anzahl der Käfer verlässt im Frühjahr den Wald. Die im Frühjahr auswandernden, fortpflanzungsreifen Tiere sind ausbreitungsaktiver als die im Spätsommer schlüpfenden Jungtiere.
- (5.) Die Jungtiere orientieren sich nach Beendigung ihrer postecdysialen Reifungsphase gerichtet auf den nächst gelegenen Wald oder die nächst gelegenen Hecke, um dort Überwinterungslager aufzusuchen. Dabei konzentrieren sich die Tiere an geeigneten Stellen (z.B. in verrotteten Bäumen oder Baumstümpfen).

Zu (1.) Es wird angenommen, dass die Mehrzahl der *Carabus granulatus*-Individuen nur an einer Reproduktionsphase teilnehmen. Mehrere Befunde geben Hinweise auf eine relativ kurze (einjährige) Lebensdauer dieser Art: Im Gehegeexperiment „Rieselfelder“ wurde nur vereinzelt das Überleben adulter Tiere beobachtet: Von den 1997 eingesetzten 100 Tieren überlebten drei bis in das folgende Frühjahr; von den 1998 eingesetzten 60 Tiere überlebten 5 (8,3%; vgl. Kap.3.2.4). Fuellhaas maß in Gehegen am Dümmer durchschnittliche Überlebensraten für *Carabus granulatus* von 18,8% (Gehege I); 7,2% (Gehege II); 0,0% (Gehege III) sowie 1,6% (Gehege IV; jeweils Mittelwerte über drei Untersuchungsjahre). Auch die Beobachtung, dass *Carabus granulatus*-Populationen relativ große Abundanzschwankungen aufweisen, kann als Hinweis für das Fehlen eines Puffersystems, d.h. als Hinweis auf eine relativ kurze Lebensdauer gewertet werden, z. B. schwankten die Werte in einem der von Fuellhaas errichteten Gehegen (in Gehege I) wie folgt: 1993 139 Ind.; 1994 618 Ind.; 1995 488 Ind. (Fuellhaas, 2000¹). Auch zwischen nah benachbarten Gehegen stellte der Autor relativ große Abundanzunterschiede im Frühjahr fest, beispielsweise schätzte er die Abundanz in Gehege III im Jahr 1995 auf 282 Individuen und in dem unmittelbar angrenzenden, gleich großen Gehege IV auf 767 Individuen (es wurde die autochthone Population eingeehgt). – Grüm (1967, 1986) untersuchte die Dichte von Carabiden in den Jahren 1956 – 1965 in zwei Waldhabitaten, die sich innerhalb eines mosaikartig strukturierten, größeren Waldgebietes (Kampinos Forest) in der Nähe von Warschau befanden. An Hand der durchschnittlichen Fangzahlen pro Jahr berechnete er die jährlichen Schwankungen der Populationsdichte. Die Schwankungen waren für *Pterostichus niger* und *Carabus arcensis* am höchsten. *Carabus granulatus* folgte an dritter Stelle. Grüm stellte für *Carabus granulatus* variierende Unterschiede sowohl zwischen nah benachbarten (wenige m voneinander entfernten) Flächen als auch im Vergleich unmittelbar aufeinander folgender Untersuchungsjahre fest. – Schütte (1995) untersuchte die Aktivitätsdichte verschiedener Laufkäferarten in den Jahren 1983 – 1987 auf landwirtschaftlich genutzten Flächen in der „Harzrandmulde“ und maß für *Carabus granulatus* Schwankungen der relativen Anzahl gefangener Tiere um bis zu 60% von Jahr zu Jahr fest.

Zu (2.) Die Untersuchungen in den Rieselfeldern geben Hinweise auf Unterschiede im individuellen Reproduktionserfolg, die zu kleinräumigen Unterschieden der Reproduktionsrate führen können (2a – 2d): (2a) Im Gehegebestand B kann aus dem Auftreten eines bestimmten Allels bei zwei Jungtieren (Allel 0,94) geschlossen werden, dass Männchen Nr. 73 (Genotyp 0,91 – 0,94) Nachkommen mit mindestens zwei Weibchen hatte (Tab.22; Tab.23). Damit hatte dieses Männchen einen Reproduktionserfolg von mindestens $r = 2,0$;

der Reproduktionserfolg der übrigen Männchen betrug im Mittel $r = 0,78$. – (2b) Durch einen Vergleich des Allelbestandes zwischen Jung- und Alttieren kann im Gehegebestand B der Allelbestand der Jungtiere durch die Reproduktion von nur 5 Weibchen und 6 Männchen erklärt werden. Diese fünf Weibchen reproduzierten mit einer durchschnittlichen Rate von $r = 2,6$ (die übrigen 10 Weibchen reproduzierten nicht). – (2c) Das Populationsmodell geht davon aus, dass in punktuell verteilten, individuenarmen breeding units genetische Drift wirksam wird. Auch diese Annahme stimmt mit Beobachtungen an den Gehegepopulationen überein. In Gehege A wurden Jungtiere nur in zwei Fangintervallen gefangen. Bis auf ein Tier wiesen diese Jungtiere den Aushärtungszustand weich oder sehr weich auf (zur Definition der Aushärtungsklassen vgl. Kap.2.3.1.) Die Synchronie der Entwicklung in Gehege A könnte dadurch bedingt sein, dass die Jungtiere nur von ein oder zwei Eiablagen abstammten (vgl. Kap.3.2.4). – Im Gehegebestand B wird die Wirksamkeit von Drift durch einen Vergleich der Allelhäufigkeiten bei Jung- und Alttieren im Untersuchungsjahr 1998 bestätigt: das Allel 1,00 ist im Jungtierbestand nicht mehr vorhanden (im Alttierbestand war das Allel bei den Männchen mit einer Frequenz von 0,08; bei den Weibchen nicht vertreten); die Frequenz des Allel 1,07 ist bei den Weibchen von 0,31 auf 0,10; bei den Männchen von 0,12 auf 0,00 reduziert. Eine Frequenzveränderung zugunsten der in natürlichen Populationen häufigen Allele 1,00; 0,86 und 1,07 - wie man es bei einem Selektionsvorteil dieser Allele erwarten könnte - wurde nicht beobachtet (Tab.51). (2d) Unterschiede in der Bewirtschaftung bedingen vermutlich eine erhebliche kleinräumige, zeitlich instabile Umweltheterogenität. Es ist deshalb zu erwarten, dass die Reproduktionsraten punktuell räumlich und zeitlich sehr stark variieren. Der Einfluss der Bewirtschaftungsintensität auf die Carabidenfauna wurde untersucht von Basedow et al. (1976); König et al. (1989); Büchs (1993); Kaiser & Schulte (1998); Boivin & Hance (2003) sowie von Döring & Kromp (2003). Die Angaben in diesen Publikationen ermöglichen leider keine Aussagen über den kleinräumigen Einfluss der Bewirtschaftungsintensität auf *Carabus granulatus*-Populationen. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, dass insbesondere *Carabus granulatus*-Larven empfindlich auf die Dauer und die Intensität der landwirtschaftlichen Nutzung reagieren, da sie relativ hohe Ansprüche an die Habitatqualität stellen (vgl. Punkt 3 in diesem Kapitel). Untersuchungen, die die Bedeutung von Umweltheterogenität für den Erhalt genetischer Polymorphismen betonen, liegen zahlreich vor, z.B. von Felsenstein (1976); Hedrick et al. (1976); Smith & Hoekstra (1980); Karlin (1982); Hedrick (1986); Knutsen et al. (2000); Brouat et al. (2003); Keller & Largiader (2003); Williams et al. (2003); Dhuyvetter et al. (2005¹); Saccheri & Hanski (2006).

Zu (3.) Nach Kühne (1998) legen *Carabus granulatus*-Weibchen unter Laborbedingungen im Mittel 25 Eier ab. Die Aufzucht der geschlüpften Larven war schwierig, da die Larven hohe Ansprüche an Nahrungs- und Habitatqualität stellten. Im natürlichen Habitat könnte dieses Phänomen dazu führen, dass die Mortalitätsraten der Larven unter relativ ungünstigen Umweltbedingungen relativ hoch sind, während unter günstigen Bedingungen überproportional viele Jungkäfer schlüpfen. Relativ große punktuelle Unterschiede in der Anzahl der schlüpfenden Käfer wären – wie im Populationsmodell postuliert - die Folge. Auf landwirtschaftlichen Nutzflächen könnten die für den Reproduktionserfolg essentiellen Umweltbedingungen in Abständen von einigen Metern variieren (z.B. die durch Befahrung bedingte Verdichtung des Bodens).

Zu (4.) Das Migrationsverhalten von *Carabus granulatus* wurde in dieser Arbeit nicht direkt untersucht. Es liegen jedoch indirekte Hinweise auf ein ausgeprägtes Migrationsverhalten adulter Tiere (4a/b) sowie auf ein wenig ausgeprägtes Migrationsverhalten der frisch geschlüpften Käfer (vor der Abwanderung in ein Winterquartier) (4c) vor: (4a) Während im Jahr 1997 in den Außenfallen auf der Versuchsfläche Rieselfelder nur wenige Individuen gefangen wurden, wurden im Jahr 1998 überraschend viele unmarkierte Tiere gefangen (Kap.3.2). Bei den Weibchen wurden unmarkierte Tiere bis Mitte Mai gefangen, danach erreicht die kumulative Erstfangkurve eine Plateauphase. Erst nach Ende Juni stieg die Fangrate unmarkierter Tiere – vermutlich handelte es sich um am Ort geschlüpfte Jungtiere - wieder an. Bei den Männchen wurde im Frühjahr keine Plateauphase der Erstfänge erreicht, es wanderten offenbar während der gesamten Frühjahrssaison unmarkierte Männchen auf die Untersuchungsfläche ein (Kap.3.2.3.2; Abb.29). - (4b) Es ist zu vermuten, dass das

relativ große Ausbreitungsvermögen von *Carabus granulatus* (vgl. Kap.4.2.1 sowie Oertel, 1924; Breuning, 1932; Lindroth, 1961; Larson & Langor, 1982; Penev & Turin, 1994; Reimann, 1993; Turin, 2000; Matalin, 2003; Zalewski, 2004) durch ein ausgeprägtes Migrationsverhalten der ausgereiften Imagines bedingt ist. - (4c) Auch das Lokomotionsverhalten der Jungtiere wurde bislang nicht detailliert untersucht. Lindroth (1985) beschreibt *Carabus granulatus* als einen Frühjahrsbrüter mit Sommerlarven und Herbstbestand und verweist auf die relativ kurze Aktivitätsphase der Jungtiere im Herbst. Dies könnte die angenommene geringe radiale Ausbreitung der Jungtiere auf den Flächen, auf denen sie geschlüpft sind, erklären. Auch von anderen Carabiden ist eine relativ geringe Aktivität der noch nicht ausgereiften Jungtiere bekannt, z.B. bei *Carabus auronitens* (Baumgartner, 2002).

Zu (5.) Der postulierte Wechsel zwischen Winter- und Sommerhabitat, wurde nicht direkt untersucht. An dieser Stelle können nur indirekte Hinweise genannt werden: Thiele (1964) verweist ausdrücklich auf das Phänomen des jahreszeitlichen Habitatwechsels bei Carabiden, den er bei *Agonum dorsale* experimentell nachwies. *Carabus granulatus* bezeichnet Thiele (1964) als Feldtier, erwähnt ihn aber auch ausdrücklich als Art, die innerhalb von Hecken überwintert. Breidbach (1982) beobachtete bei *Carabus granulatus* die Fähigkeit der „Randkontrastorientierung“, eine Voraussetzung für die Orientierung in Richtung auf Waldsilhouetten. Für *Carabus auronitens* konnte Niehues (1995) eine Orientierung auf Waldsilhouetten experimentell nachweisen.

Die unter den Punkten 1 – 5 dargestellten Voraussetzungen des Populationsmodells stellen extreme Zustände dar, die für den postulierten Wirkmechanismus nicht stets und vollständig erfüllt sein müssen. So wurde eine geringe Überlebensrate der Käfer bis zur nächsten Reproduktionsphase nachgewiesen. Eine gewisse (nicht zu hohe) Überlebensrate der adulten Tiere würde die Gültigkeit des Modells aber wohl nicht in Frage stellen. Vereinfacht ist auch die Annahme, dass *Carabus granulatus* auf landwirtschaftlichen Nutzflächen nur punktuell erfolgreich reproduziert. Möglichweise würden die postulierten punktuellen Drift-Ereignisse aber auch resultieren, wenn der Reproduktionserfolg auf einer Nutzfläche kleinräumig graduell variiert. Über die Mindestbedingungen, die erfüllt sein müssen, damit das Modell gültig ist, könnten Simulationen Auskunft geben.

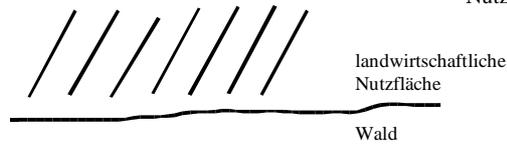
Das hier postulierte Populationsmodell könnte durch Freilanduntersuchungen an einer lokalen Gruppe von *Carabus granulatus*-Individuen verifiziert werden: durch Fang und Wiederfang individuell markierter Individuen auf einer Fläche, die sowohl geeignete Reproduktions- als auch geeignete Überwinterungshabitate aufweist. In den Reproduktionshabitaten würde mit Hilfe von Fallenfängen die Vermutung der Existenz kleinräumlich verteilter breeding units überprüft: treten punktuell verteilte Schwankungen in der Anzahl von Jungtieren auf und wie groß sind diese Schwankungen? Wiederfänge würden über das Dispersionsverhalten der Jungtiere Auskunft geben: wie weit breiten sich die Jungtiere der einzelnen punktuellen breeding units über das Reproduktionshabitat aus; orientieren sie sich nach Abschluss der postecdysialen Reifungsphase gerichtet auf die nächst gelegene Wald- bzw. Heckensilhouette; bleiben sie auch in den aufgesuchten Winterquartieren mehr oder weniger isoliert? Schließlich wäre zu klären, ob sich – wie das Modell postuliert – die aus den Winterquartieren im Frühjahr auswandernden Individuen mehr oder weniger homogen über das Reproduktionshabitat verteilen. – Wenn auch die individuellen Gpi-Genotypen ermittelt werden, könnte überprüft werden, inwieweit die Allelhäufigkeiten in den breeding units denen in den nächst gelegenen Überwinterungsquartieren entsprechen.

Lokale (bzw. punktuelle) genetische Differenzierungen sind bei euryöken Arten überraschend, da sie durch eine weite ökologische Nische gekennzeichnet sind und ihr Verbreitungsgebiet in großen Metapopulationen besiedeln (Lawton, 1993). Bisher liegen nur wenige populationsgenetische Analysen für Arten mit individuenreichen, großräumigen Metapopulationen vor, darunter sind Untersuchungen zu genetischen Differenzierungen bei Süß- und Salzwasserorganismen. Es werden z.T. ähnliche Differenzierungsprozesse vermutet, wie ich sie hier für *Carabus granulatus* geschildert habe. Johnson & Black (1982)

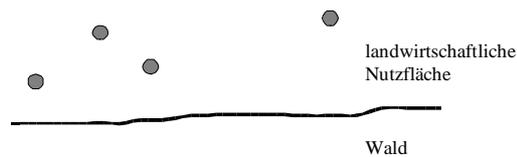
untersuchten das zeitliche und räumliche Auftreten von Allozymvarianten an vier polymorphen Loci (darunter eine Esterase und GPI) bei einer Muschelart der Gattung *Siphonaria* vor Australien. Die Autoren fanden signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen Fundstellen, die nur 50m voneinander entfernt lagen als auch zwischen denselben Fundstellen in unterschiedlichen Jahren (untersucht wurden die Jahre 1978 und 1979). Die Autoren schlussfolgern: „*This genetic heterogeneity does not follow a simple, consistent pattern, but forms a shifting, ephemeral genetic patchiness best described as chaotic.*“ Die Autoren führen den Begriff „*chaotic genetic patchiness*“ zur Beschreibung kleinräumig und zeitlich variierender Allelhäufigkeitsunterschiede bei euryöken Arten ein. In der Literatur wird der Begriff für Allozym- und Mikrosatellitenanalysen benutzt, allerdings konnte ich ihn nur im Kontext mariner Untersuchungen finden, z.B. in genetischen Analysen von Watts et al. (1990) an der Seegurke *Echinometra mathaei*; von David et al. (1997) an der Trogmuschel *Spisula ovalis* und von Selkoe et al. (2006) an der Barschart *Paralabrax clathratus*. Der Begriff beschreibt jedoch auch die von mir im Untersuchungsgebiet Koepe beobachteten Differenzierungsmuster am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* anschaulich. - Laurent & Planes (2007) stellten in Untersuchungen zu genetischen Differenzierungen bei der Sardine ein ähnliches genetisches Differenzierungsmuster wie bei *Carabus granulatus* fest, nämlich schwache, aber signifikante Differenzierungen zwischen einzelnen Aufsammlungen. Die Autoren gehen davon aus, dass sich die Art durch relative große Unterschiede des individuellen Reproduktionserfolges auszeichnet, die durch heterogene ozeanografische Umweltbedingungen verstärkt werden. Nach der Hypothese der Autoren sind Sardinien-Populationen durch starke Driftereignisse gekennzeichnet, da nur wenige Individuen (aber stets unterschiedliche) einen relativ großen reproduktiven Beitrag zur Gesamtpopulation beisteuern. - Barcia et al. (2005) untersuchten die Veränderungen der Allelfrequenzen sechs polymorpher Enzyme, darunter einer Esterase, bei der Shrimpsart *Farfantepenaeus notialis* vor Cuba. Sie fanden signifikante zeitliche Unterschiede hinsichtlich der Allelfrequenzen zwischen Aufsammlungen aus dem Jahr 1995 im Vergleich zu Aufsammlungen aus dem Jahr 2003. Die Autoren halten Selektionswirkungen für unwahrscheinlich. Sie vermuten vielmehr, dass Hurrikane und starke Befischung zur Fragmentierungen der Metapopulation führten. - Bei der Bachforelle fanden Jorde & Ryman (1996) sowie Ostergaard et al. (2003), bei der Regenbogenforelle Heath et al. (2002) räumliche und zeitliche Unterschiede der Allelhäufigkeiten, die die Autoren mit genetischer Drift unter instabilen Umweltbedingungen erklären.

Abb.74: Populationsmodell für *Carabus granulatus*

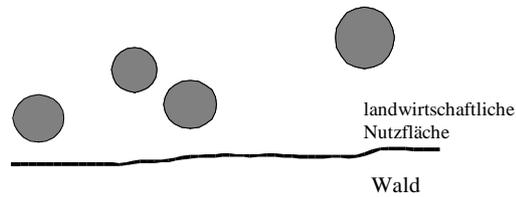
I. Frühjahr X: homogene Verteilung auf einer landwirtschaftlichen Nutzfläche



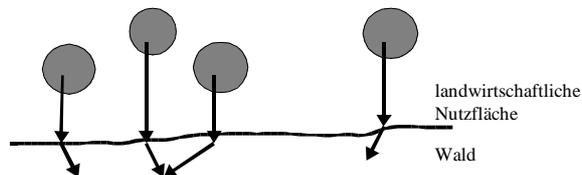
II. Erfolgreiche Reproduktion individuenarmer „breeding units“ an isolierten Stellen im Frühjahr X



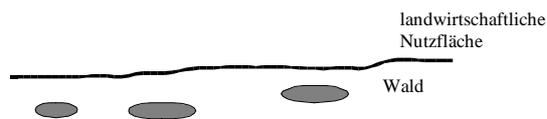
III. Geringfügige, radiäre Ausbreitung während der Larvalentwicklung und nach dem Schlüpfen im Spätsommer X



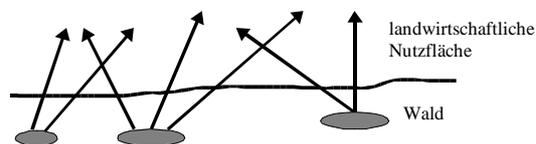
IV. Aufsuchen der Winterquartiere im Herbst X



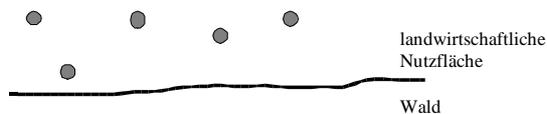
V. Winter X/X + 1: Überwinterung an günstigen Stellen am Waldrand



VI. Frühjahr X + 1: annähernd homogene Verteilung auf der benachbarten landwirtschaftlichen Nutzfläche



VII. Erfolgreiche Reproduktion individuenarmer „breeding units“ an isolierten Stellen im Frühjahr X + 1



5. Zusammenfassung

1. Untersucht wurde der Polymorphismus der Glucose-6-Phosphat-Isomerase (GPI) bei *Carabus granulatus* und einer Hämolymphesterase bei *Carabus auronitens*. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, in autochthonen bzw. translozierten Populationen räumliche und zeitliche Veränderungen der Allelfrequenzen zu analysieren und diejenigen Prozesse zu ermitteln, die diese Veränderungen hervorrufen.
2. Am Gpi-Locus von *Carabus granulatus* tritt in westfälischen Populationen ein ausgeprägter Polymorphismus auf. In Hämolympheproben sind mittels nativer Polyacrylamid-Elektrophorese bis zu 18 GPI-Varianten unterscheidbar. – Für die Analyse kleinräumiger Differenzierungen wurden in vier aufeinander folgenden Wintern (1995/96 bis 1998/99) aus punktuell verteilten Aufsammlungen je 20 bis 61 Individuen gesammelt und hinsichtlich der auftretenden GPI-Varianten untersucht. Zusätzlich konnten Daten weiterer Aufsammlungen von dieser Fläche aus früheren Jahren berücksichtigt werden. Die Tiere wurden in ihren Winterquartieren in einem eng begrenzten Gebiet in der Nähe der Stadt Münster gesammelt (Flächengröße ca. 500m x 500m; Entfernung zwischen den Aufsammlungen 125 m bis 500 m). Das Untersuchungsgebiet besteht aus einem Mosaik kleiner Wälder, einer Landwehr und landwirtschaftlich genutzter Flächen. Alle in westfälischen Populationen auftretenden GPI-Varianten waren im Untersuchungsgebiet nachweisbar; in einer punktuellen Aufsammlung maximal 16. Es wurden signifikante Allelhäufigkeitsunterschiede zwischen z.T. sehr eng benachbarten (nur 125 m voneinander entfernten) Aufsammlungen in demselben Jahr sowie zwischen Aufsammlungen von derselben Fundstelle in verschiedenen Jahren mittels des Chi-Quadrat-Tests nach Brandt & Snedecor festgestellt. Die räumlichen Unterschiede ließen kein Muster erkennen und waren zeitlich nicht konstant: Unterschiede konnten nach nur einem Jahr nivelliert sein bzw. von einem bis zum nächsten Jahr neu entstehen. Es waren variierende Allelkombinationen für die Unterschiede verantwortlich. Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht traten in drei punktuellen Aufsammlungen auf (es wurde der Inzuchtkoeffizient nach Weir berechnet sowie der Chi-Quadrat-Anpassungstest durchgeführt). Die F_{ST} -Werte (0,0041 bis 0,0203) zeigten nur relativ geringe, z.T. aber signifikante räumliche Differenzierungen an. - Für die Analyse großräumiger Differenzierungen wurden 276 Individuen von drei weiteren, 10 bis 80 km entfernten westfälischen Fundstellen untersucht. Auch die weiter entfernten Aufsammlungen waren signifikant differenziert, der Grad der Differenzierung nahm nicht mit der geografischen Distanz zu. Clusteranalysen offenbarten keine Regelmäßigkeiten: räumlich weiter entfernte Aufsammlungen clusterten nicht häufiger auf getrennten Ästen als die räumlich eng benachbarten Aufsammlungen des Untersuchungsgebietes nahe Münster.
3. Um ein mögliches Einwirken der Selektion auf die Allelfrequenzen am Gpi-Locus zu prüfen, wurden *Carabus granulatus*-Individuen mit bekanntem GPI-Phänotyp in zwei Rundgehegen (Durchmesser 20m) ausgesetzt. Das Untersuchungsgebiet, eine mäßig feuchte Mähwiese, entsprach erfahrungsgemäß den Habitatansprüchen von *Carabus granulatus*. Es wurden im Frühjahr 1997 je 50 und im folgenden Frühjahr je 30 individuell markierte Individuen (jeweils gleich viele Weibchen und Männchen) in die Gehege eingesetzt. In beiden Jahren wurden in ein Gehege Träger von in Westfalen relativ häufigen Gpi-Allelen, in das andere Gehege Träger von in Westfalen relativ seltenen Gpi-Allelen eingesetzt. Mittels regelmäßiger Fallenfänge wurden die folgenden individuellen Parameter der imaginalen Entwicklung und des imaginalen Verhaltens gemessen: Intensität, diurnale Verteilung und Temperaturabhängigkeit der lokomotorischen Aktivität, saisonaler Erst- und Letztfang, Gewichtsentwicklung und Überlebensrate. Zusätzlich erfolgte eine Abschätzung der Reproduktionsrate. Es wurden zwischen den beiden Gehegebeständen, zwischen homo- und heterozygoten Tieren bzw. zwischen Individuengruppen mit unterschiedlicher Allelausstattung gelegentliche Unterschiede bezüglich der untersuchten Parameter gemessen. Regelmäßige Unterschiede in Abhängigkeit vom Genotyp wurden jedoch nicht beobachtet. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der eingesetzten adulten Tiere war relativ gering. In

beiden Untersuchungsjahren war bei sehr kleiner mittlerer Reproduktionsrate der Unterschied zwischen den geschätzten individuellen Reproduktionsraten auffällig groß. Auch in der am Ort der Gehegeuntersuchung lebenden autochthonen Population wurden relativ große jährliche Schwankungen der Individuenanzahl festgestellt.

4. Bei *Carabus auronitens* wurde der Polymorphismus einer in der Hämolymphe nachweisbaren Esterase untersucht. In Westfalen treten am Esterase-Locus die Allele slow (s) und fast (f) auf. Nach vorausgegangenen Untersuchungen verändert sich südwestlich von Münster die Frequenz dieser Varianten gradientenhaft über eine Entfernung von ca. 20 km. Die Esterase-Genotypen wurden ebenfalls auf mögliche Unterschiede im imaginalen Aktivitätsverhalten und in der imaginalen Entwicklung untersucht. Dazu wurde in einem Waldgebiet die autochthone Individuengruppe einer Fläche von ca. 2500 qm mit einem käferdichten Zaun eingehegt. Der Esterase-Genotyp wurde vom Frühjahr 1996 bis zum Frühjahr 1999 von mir bestimmt. Während dieser Zeit schwankte die Anzahl adulter (individuell markierter) Individuen während der Frühjahrssaisons zwischen 278 (154 Weibchen und 124 Männchen) und 163 (89 Weibchen und 74 Männchen). Der Jungtierbestand im Frühjahr 1998 sowie der Gesamtbestand im Frühjahr 1999 wurde hinsichtlich der unter Punkt 3 genannten individuellen Parameter analysiert. Bezüglich einiger dieser Parameter konnten Erhebungen aus vorangegangenen Jahren berücksichtigt werden. Es wurden gelegentliche, zeitlich nicht konstante Unterschiede zwischen den Genotypen beobachtet. Das Hardy-Weinberg-Gleichgewicht war stets erfüllt; die Allelhäufigkeiten von Weibchen und Männchen unterschieden sich nicht. Es traten deutliche Schwankungen der relativen Genotypenhäufigkeiten in den weiblichen Jungtierbeständen auf (der Anteil der sf-Weibchen variierte zwischen 27% und 48%). Die Lebenserwartung der ss-Weibchen war signifikant höher als die der heterozygoten Weibchen (*Carabus auronitens* ist mehrjährig). Überraschenderweise führte die höhere Lebenserwartung der ss-Weibchen jedoch nicht zu einer signifikanten Zunahme der Frequenz des s-Allels im Verlauf der Untersuchung. Es wird ein Kompensationsmechanismus diskutiert: die größere Überlebenswahrscheinlichkeit der ss-Weibchen könnte durch einen größeren jährlichen Reproduktionserfolg der das f-Allel tragenden Tiere ausgeglichen werden.
5. Die Befunde zum GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* und zum Esterase-Polymorphismus von *Carabus auronitens* werden bezüglich möglicher Selektionswirkungen diskutiert. Bei beiden Arten liegen keine eindeutigen Hinweise auf Adaptationen vor, die untersuchten Polymorphismen scheinen selektionsneutral bzw. quasi-neutral zu sein. Im Falle des Esterase-Polymorphismus von *Carabus auronitens* sprechen die Befunde damit nicht gegen die Hypothese der Entstehung eines Allelhäufigkeitsgradienten durch sekundären Kontakt zwischen zwei ehemals isolierten Populationen, in denen Zufallsdrift zu entgegengesetzten Verschiebungen der Allelhäufigkeiten geführt hatte. Bezüglich des GPI-Polymorphismus von *Carabus granulatus* wird ein Populationsmodell entwickelt, das kleinräumige, zeitlich instabile Differenzierungen allein durch wiederholte Driftereignisse erklärt. Nach diesem Modell bilden sich innerhalb einer lokalen Population während der Reproduktionsphase punktuell verteilte reproduktive Gruppen (breeding units), die nur einen Ausschnitt der genetischen Variabilität der lokalen Gruppe aufweisen. Die Nachkommen der einzelnen breeding units bleiben während der larvalen Entwicklung, der postecdysialen Reifungsphase und im Winterquartier mehr oder weniger isoliert. Zu Beginn der nächsten Reproduktionsphase durchmischen sich jedoch zunächst die Nachkommen verschiedener breeding units des Vorjahres, bevor neue erfolgreich reproduzierende punktuell verteilte Kleingruppen entstehen. Es resultiert ein mit dem aus der Literatur übernommenen Begriff „chaotic genetic patchiness“ anschaulich beschriebenes Muster extrem instabiler genetischer Differenzierungen.

6. Summary

1. This study examines the polymorphism at the gene locus encoding glucose-6-phosphate-isomerase (GPI) for *Carabus granulatus* and an X-linked gene encoding a hemolymph esterase (Est-1) for *Carabus auronitens*. Its aim is to analyse spatial and temporal changes of allele frequencies in autochthonous and translocated populations and to determine the processes which cause these changes.
2. There is a distinct polymorphism at the Gpi-locus of *Carabus granulatus* in Westphalian populations. In hemolymph extracts up to 18 variants can be distinguished after segregation by native polyacrylamid-electrophoresis. - In order to analyse the differences in a highly restricted area between 20 and 61 individuals were collected in four consecutive winter seasons (1995/96 to 1998/99) and examined concerning the GPI-variants present. Data from earlier collections could be taken into account as well. Specimens were collected in their winter habitats located on the periphery of the city of Münster (area-size about 500m x 500m; distance between two samples from 125m to 500m). The investigation area consists of a mosaic of small woods, a 'landwehr' (former line of fortification) and farmland. All GPI-variants known from other Westphalian populations were detected in the investigation area – up to a maximum of 16 in one sample. Significant differences in allele frequencies were found between neighbouring sites (only 125m apart) dating from the same year as well as between samples from the same location in different years applying the chi-squared test according to Brandt & Snedecor. Spatial differences revealed no pattern and were temporally unstable: in some cases differences evened out after one year, in other cases new differences appeared from one year to the next. Differences were caused by varying alleles. Deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium were found in three cases in spot-samples (inbreeding coefficient according to Weir and the chi-squared test of goodness of fit). F_{ST} -values varied between 0,0041 and 0,0203; they indicated small but in some cases significant spatial differences. - To assess larger-scale differences 276 individuals from remoter sites (at a distance between 10 and 80 km) were analysed. These samples were significantly differentiated, too, but the degree of differentiation did not increase with geographical distance. The clusters of similarity revealed no pattern: samples from far-away sites did not cluster more often on different branches than samples from neighbouring sites within the Münster area.
3. To clarify whether the allele frequencies of the Gpi-locus are subject to selection pressure, *Carabus granulatus* individuals with known Gpi-phenotype were translocated into two enclosures (20m in diameter). The investigation area, a moderately wet meadow, was known to fit the habitat requirements of *Carabus granulatus*. In the spring season of 1997 50 individuals and in the following spring season once again 30 individuals were introduced into each enclosure (balancing the number of males and females). In both years one enclosure received individuals carrying Gpi-alleles relatively frequent in Westphalian populations, the other enclosure was set aside for relatively rare Gpi-alleles. By means of regular catches the following parameters of imaginal development and imaginal behaviour were measured individually: intensity, diurnal distribution and temperature-dependence of locomotion activity, first und last seasonal catch, body weight, and survival rate. Additionally, the reproduction rate was assessed. Results show occasional differences between the two enclosure populations, between homo- and heterozygous individuals as well as between groups differentiated by Gpi-allele variants concerning all parameters examined. Constant differences dependent on the Gpi-genotype were not found, however. The survival probability of the newly introduced adults was relatively low. During the entire research period the average reproduction rates were very low, although the differences between the estimated individual reproduction rates were strikingly high. In addition, the autochthonous population living in the investigation area showed relatively large fluctuations in the number of individuals from year to year.

4. Concerning *Carabus auronitens* the polymorphism at the gene encoding a hemolymph esterase is analysed. In Westphalian populations the alleles slow (s) and fast (f) occur at this Esterase-locus. Southwest of Münster the allele frequencies change over a distance of about 20km in a gradient, as found in previous studies. Esterase genotypes were analysed concerning possible differences in imaginal development and imaginal behaviour. For this purpose a group of autochthonous individuals, living inside an area of roughly 2500 square meters was enclosed by a beetle-proof fence. The esterase genotype was determined between the spring seasons of 1996 and that of 1999. During this period the number of (individually marked) adults varied between 278 (154 females and 124 males) and 163 (89 females and 74 males) in the four spring seasons under scrutiny. By means of regular catches the individual parameters already mentioned above were measured. Some of these parameters linked up with previous data. Incidental differences between esterase genotypes were observed, but results lacked constancy, when seasons were compared. The Hardy-Weinberg equilibrium was always given, allele frequencies did not differ between males and females. During the research period fluctuations of the genotype frequencies were observed concerning young females (the number of sf-females varied between 27% and 48%). Life expectancy of ss-females was significantly higher than of heterozygote females (*Carabus auronitens* has a life expectancy of several years). Surprisingly, the longer life-span of ss-females did not result in a significant increase in s-allele frequency during the research period. A mechanism of compensation is discussed: the higher survival-propability of ss-females might be balanced by a higher reproduction success of individuals carrying f-alleles.
5. Findings concerning the Gpi-polymorphism for *Carabus granulatus* and the esterase-polymorphism for *Carabus auronitens* are discussed from the viewpoint of possible selection effects. For both species no evidence of adaptations was found, the two examined polymorphisms seem to be neutral or quasi-neutral. In the case of esterase-polymorphism for *Carabus auronitens* the findings do not conflict with the hypothesis that the allele frequency gradient is the result of a secondary contact zone between two formerly isolated populations, in which drift has caused contrary shifts in allele frequencies. For the Gpi-polymorphism of *Carabus granulatus* a population model is developed which explains locally and temporally unstable differences by recurrent instances of genetic drift only. This model assumes that during reproduction periods local and short-term breeding units come into being which carry only a fraction of the total genetic variability. The offsprings of single breeding units remain more or less isolated during their larval and postecdysial stages and during hibernation. At the beginning of the following reproduction period the offsprings of different breeding units mix, before new local breedings units will originate. The result is a pattern of extremely unstable genetic differentiation graphically described as „chaotic genetic patchiness“ in recent research.

7. Literaturverzeichnis

- Aldrich, B.; Krafur, E. & Kambhampati, S. (2004): Species-specific allozyme markers for Appalachian wood-feeding cockroaches (Dictyoptera: Cryptocercidae). *Biochemical Genetics* 42 (5/6): 149 - 164.
- Althoff, G.; Ewig, M.; Hemmer, J.; Hockmann, P.; Klenner, M.; Niehues, F.; Schulte, R. & Weber, F. (1992): Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland (Westf.). *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 54 (4): 3 - 64.
- Althoff, G.; Hockmann, P.; Klenner, M.; Niehues, F. & Weber, F. (1994): Dependence of running activity and net reproduction in *Carabus auronitens* on temperature. In: Desender, K. (Hrsg.): *Carabid beetles: ecology and evolution*. Kluwer Academic Publisher, London: 95 - 100.
- Andolfatto, P. (2005): Adaptive evolution of non-coding DNA in *Drosophila*. *Nature* 437: 1149 - 1152.
- Arndt, E. (1989): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Gattung *Carabus* L. (Coleoptera: Carabidae). *Beiträge zur Entomologie* 39 (1): 63 - 103.
- Assmann, T. (1987): Untersuchungen zur Differenzierung von Populationen bei dem Laufkäfer *Carabus punctatoauratus*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Assmann, T. (1993): Genetischer Polymorphismus und Differenzierung endemischer und postglazial gegründeter Populationen der Laufkäfer *Carabus punctatoauratus* Germar und *Carabus auronitens* F. Dissertation, Universität Münster.
- Assmann, T. & Weber, F. (1997): On the allozyme differentiation of *Carabus punctatoauratus* Germar (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 35: 33 - 43.
- Assmann, T. & Janssen, J. (1999): The effects of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus nitens* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Insect Conservation* 3: 107 - 116.
- Assmann, T. & Günther, J. (2000): Relict populations in ancient woodlands: genetic differentiation, variability, and power of dispersal of *Carabus glabratus* (Coleoptera, Carabidae) in north-western Germany. In: Brandmayer, P.; Lövei, G.; Brandmayer, T.; Casala, A. & Taglianti, V. (Hrsg.): *Natural history and applied ecology of Carabid beetles: Proceedings of the IX th European Carabidologists' Meeting*. Pensoft, Sofia: 197 - 206.
- Assmann, T.; Günther, J.; Bresemann, J.; Kopp, A.; Persigehl, M. & Rosenkranz, B. (2001): Waldlaufkäfer im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide: von der Verbreitung zur populationsbiologischen Analyse (Coleoptera, Carabidae). *Berichte der Norddeutschen Naturschutzakademie* 14 (2): 119 - 126.
- Avice, J. (2004): *Molecular markers, natural history and evolution*. Sinauer, Sunderland.
- Ayala, F. (1976): *Molecular evolution*. Sinauer, Sunderland.
- Barcia, A.; Lopez, G.; Hernandez, D. & Garcia-Machado, E. (2005): Temporal variation of the population structure and genetic diversity of *Farfantepenaeus notialis* assessed by allozyme loci. *Molecular Ecology* 14 (10): 2933 - 2942.
- Basedow, T.; Borg, A. & Scherney, F. (1976): Auswirkungen von Insektizidbehandlungen auf die epigäischen Raubarthropoden in Getreidefeldern, insbesondere die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata* 19 (1): 37 - 51.
- Baumgartner, R.; Bechtel, A.; van den Boom, A.; Hockmann, P.; Horstmann, B.; Kliewe, V.; Landwehr, M. & Weber, F. (1997): Age pyramid of a local population and viability fitness of phenotypical fractions in *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae). *Italian Journal of Zoology* 64: 319 - 340.
- Baumgartner, R. (2002): Die Abhängigkeit der individuellen Überlebensfitness von der Ausprägung phänotypischer Merkmale in einer lokalen Population von *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae) (mit einer Abschätzung des Adaptationspotentials der Population). Dissertation, Universität Münster. Schöling, Münster.
- Beaumont, M. & Balding, D. (2004): Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans. *Molecular Ecology* 13 (4): 969 - 980.
- Beaumont, M. (2005): Adaptation and speciation: what can F_{ST} tell us? *Trends in Ecology and Evolution* 20 (8): 435 - 440.
- Biologische Station Rieselfelder Münster (1997 -): *Jahresberichte*. Münster.
- Bisol, P.; Gallini, A.; Prevedello, S.; Rianna, E.; Bernardinelli, E.; Franco, A. & Zane, L. (2007): Low variation at allozyme loci and differences between age classes at microsatellites in grass goby (*Zosterisessor ophiocephalus*) populations. *Hydrobiologia* 577 (1): 151 - 159.

- Black, W.; Baer, C.; Antolin, M. & DuTeau, N. (2001): Population genomics: genome-wide sampling of insect populations. *Annual Review of Entomology* 46: 441 - 169.
- Blumenthal, C. (1981): Einheimische Carabus-Arten als Bioindikatoren. *Jahrbuch des naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal* 34: 70 - 77.
- Bodenberger, M. (1999): Ein Vergleich von Allozymvarianten in conspezifischen Populationen, bei zwei Arten derselben Untergattung und bei Arten, die zwei verschiedenen Untergattungen angehören (Gattung *Carabus* s.l., Coleoptera). Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Boivin, G. & Hance, T. (2003): Ground beetle assemblages in cultivated organic soil and adjacent habitats: temporal dynamics of microspatial changes. *Pedobiologia* 47 (2): 193 - 202.
- Bourguet, D.; Guillemaud, T.; Chevillon, C. & Raymond, M. (2004): Fitness costs of insecticide resistance in natural breeding sites of the mosquito *Culex pipiens*. *Evolution* 58 (1): 128 - 135.
- Brakefield, P. & Willmer, P. (1985): The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata*: differences in reflectance and thermal properties between the morphs. *Heredity* 54: 9 - 14.
- Braun, S. (1988): Verwandtschaftsanalyse bei nahverwandten Carabus-Arten (Coleoptera, Carabidae) mittels elektrophoretischer Untersuchungen. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 6: 548 - 559.
- Breidbach, O. (1982): Zur Nahorientierung von *Carabus granulatus* L. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 29 (1 - 3): 89 - 97.
- Brendonck, L.; Meester, L. & Riddoch, B. (2000): Regional structuring of genetic variation in short-lived rock pool populations of *Branchipodopsis wolffi* (Crustacea: Anostraca). *Oecologia* 123: 506 - 515.
- Breuning, S. (1932): Monographie der Gattung *Carabus* L.: Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren. Reitter, Troppau.
- Brose, U. (2003): Island biogeography of temporary wetland carabid beetle communities. *Journal of Biogeography* 30 (6): 879 - 888.
- Brouat, C.; Sennedot, F.; Audiot, P.; Leblois, R. & Rasplus, J.-Y. (2003) : Fine-scale genetic structure of two carabid species with contrasted levels of habitat speciation. *Molecular Ecology* 12: 1731 - 1745.
- Brouat, C.; Chevillier, H.; Meusnier, S.; Noblecourt, T. & Rasplus, J.-Y. (2004): Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Molecular Ecology* 13: 1815 - 1826.
- Butlin, R. & Tregenza, T. (1998): Levels of genetic polymorphism: marker loci versus quantitative traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353: 187 - 198.
- Büchs, W. (1993): Förderung von Großcarabiden durch Dauerbrache und Extensivierungsmaßnahmen? *Nachrichten der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 7: 31 - 33.
- Butterweck, M. (1998): Metapopulationsstudien an Waldlaufkäfern (Coleoptera: Carabidae) Einfluß von Korridoren und Trittsteinbiotopen. Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin.
- Cain, A. & Sheppard, P. (1954): Natural selection in *Cepea*. *Genetics* 39: 89 - 116.
- Carius, W. (1993): Zur Verwendbarkeit biochemischer Daten in der Verwandtschaftsanalyse von Insekten: elektrophoretische Untersuchungen an *Archeocarabus* (Bengtsson 1927) (*Carabus*, Carabidae, Coleoptera) und der Gattung *Aeshna* Fabricius 1775 (Aeshnidae, Odonata). Dissertation, Universität Bremen.
- Carter, P. & Watt, W. (1988): Adaptation at specific loci: V. Metabolically adjacent enzyme loci may have very distinct experiences of selective pressures. *Genetics* 119 (4): 913 - 924.
- Charles, D. & Lee, C. (1980): Biochemical and immunological characterization of genetic variants of phosphoglucose-isomerase from mouse. *Biochemical Genetics* 18 (1/2): 153 - 169.
- Cimmaruta, R.; Bondanelli, P. & Nascetti, G. (2005): Genetic structure and environmental heterogeneity in the European hake (*Merluccius merluccius*). *Molecular Ecology* 14 (8): 2577 - 2591.
- Cockburn, A. (1995): Evolutionsökologie. Fischer, Stuttgart.
- Coppes de Achaval, Z.; Schwante, M.; Schwante, A.; De Luca, P. & Val, A. (1982): Adaptive features of ectothermic enzymes. III - Studies on phosphoglucose-isomerase (PGI) from five species of tropical fishes of the superorder Ostariophysi. *Comparative Biochemistry and Physiology B*: 72 (2): 201 - 214.

- Corbin, K. (1977): Phosphoglucose-isomerase polymorphism and natural selection in the Sand Crab, *Emerita talpoida*. *Evolution* 31: 331 - 340.
- Dahlhoff, E. & Rank, N. (2000): Functional and physiological consequences of genetic variation at phosphoglucose-isomerase: heat shock protein expression is related to enzyme genotype in a montane beetle. *Proceedings of the National Akademie of Science USA* 97 (18): 10056 - 10061.
- David, J.; Huber, K.; Failloux, A.; Rey, D. & Meyran, J. (2003): The role of environment in shaping the genetic diversity of the subalpine mosquito, *Aedes rusticus* (Diptera, Culicidae). *Molecular Ecology* 12 (7): 1951 – 1961.
- David, P.; Perdieu, M.; Pernot, A. & Jarne, P. (1997): Fine-grained spatial and temporal population genetic structure in the marine bivalve *Spisula ovalis*. *Evolution* 51 (4): 1318 - 1322.
- De Block, M.; Geenen, S.; Jordaens, K.; Backeljau, T. & Stoks, R. (2005): Spatiotemporal allozyme variation in the damselfly, *Lestes viridis* (Odonata: Zygoptera): gene flow among permanent and temporary ponds. *Genetica* 124 (1): 137 - 144.
- de Jong, P.; de Vos, H. & Nielsen, J. K. (2001): Demic structure and its relation with the distribution of an adaptive trait in Danish leaf beetles. *Molecular Ecology* 10 (5): 1323 - 1332.
- de Vries, H. (1996): Viability of ground beetles populations in fragmented heathlands. Agricultural University, Wageningen.
- den Boer, P. (1985): Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia* 67: 322 – 330.
- Desender, K.; Verdyck, P.; Glaublomme, E.; Dhuyvetter, H. & Rasplus, J. (2002): Extreme genetic differentiation and isolation by non-distance in *Carabus auronitens* in relation to forest historical ecology in Flandern (Belgium). In: Szysko, J. (Hrsg.): How to protect or what we know about Carabid beetles. Agricultural University Press, Wageningen: 227 - 235.
- Desender, K.; Gaublomme, E. & Verdyck, P. (2005): Rural-urban gradients and the population genetic structure of woodland ground beetles. *Conservation Genetics* 6 (1): 51 - 62.
- Dhuyvetter, H.; Gaublomme, E. & Desender, K. (2004): Genetic differentiation and local adaptation in the salt-marsh beetle *Pogonus chalceus*: a comparison between allozyme and microsatellite loci. *Molecular Ecology* 13: 1065 - 1074.
- Dhuyvetter, H.; Gaublomme, E. & Desender, K. (2005¹): Bottlenecks, drift and differentiation: a fragmented population structure of the saltmarsh beetle *Pogonus chalceus*. *Genetica* 124: 167 – 177.
- Dhuyvetter, H.; Gaublomme, E.; Verdyck, P. & Desender, K. (2005²): Genetic differentiation among populations of the salt marsh beetle *Pogonus littoralis* (Coleoptera: Carabidae): a comparison between atlantic and mediterranean populations. *Journal of Heredity* 96 (4): 381 - 387.
- Dhuyvetter, H.; Hendrick, F.; Gaublomme, E. & Desender, K. (2007): Differentiation between two saltmarsh beetles ecotypes: evidence for ongoing speciation. *Evolution* 61 (1): 184 - 193.
- Dobzhansky, T. (1955): A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. Cold Spring Harbor Group Symposium on Quantitative Biology 20: 1 – 15.
- Dobzhansky, T. (1970): Genetics and the evolutionary process. Columbia University Press, New York.
- Drees, C. (1997): Untersuchungen zur Verhaltensökologie von *Carabus granulatus*: Laufaktivität und Bewegungsmuster. Diplomarbeit an der Universität Braunschweig.
- Drees, C. & Huk, T. (2000): Sexual differences in locomotory activity of the ground beetle *Carabus granulatus* L. In:). In: Brandmayr, P. (Hrsg): Natural history and applied ecology of Carabid beetles. Sofia, Pensoft. S. 133 - 138.
- Drees, C. (2003): Ausbreitung flugunfähiger Arthropoden über Habitatkorridore: Untersuchungen an einer Metapopulation von *Carabus auronitens* (Col., Carabidae) im Münsterland. Dissertation, Universität Münster. Schöling, Münster.
- Eanes, W. & Koehn, R. (1978): An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. *Evolution* 32 (4): 784 - 797.
- Eanes, W. (1999): Analysis of selection on enzyme polymorphisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 301 - 326.
- Endler, J. (2000): Adaptive genetic variation in the wild. In: Mousseau, T.; Sinervo, B. & Endler, J. (Hrsg.): Adaptive genetic variation in the wild. Oxford University Press, New York: 251 - 261.

- Enninga, O. (2000): Die mikrolokale Verteilung frisch geschlüpfter Individuen des Laufkäfers *Carabus auronitens* auf dem Boden des Waldes. Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Epperson, B. (2003): Geographical genetics. Univ. Press, Princeton.
- Ewens, W. (1972): The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoretical Population Biology* 3: 87 - 112.
- Eyre, M.; Luff, M.; Staley, J. & Telfer, M. (2003): The relationship between British ground beetles (Coleoptera, Carabidae) and land cover. *Journal of Biogeography* 30 (5): 719 – 730.
- Fahrmeir, L.; Künstler, R.; Pigeot, I. & Tutz, G. (2001): Statistik: der Weg zur Datenanalyse. Springer, Berlin.
- Fennemann, U. (1998): Risikostreuung durch Langlebigkeit bei dem Laufkäfer *Carabus auronitens*: Das Überleben einer Population nach Jahren ohne Reproduktion. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Fernandez Iriarte, P.; Rodriguez, C. & Hasson, E. (2002): Inversion and allozyme polymorphism show contrasting patterns of microgeographical population structure in a natural population of *Drosophila buzzatii* Argentina. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 226 - 234.
- Field, L.; Williamson, M.; Moores, G. & Devonshire, A. (1993): Cloning and analysis of the esterase genes conferring insecticide resistance in the peach-potato aphid *Myzus persicae* (Sulzer). *Biochemical Journal* 294 (2): 569–574.
- Ford, M. (2002): Applications of selective neutrality tests to molecular ecology. *Molecular Ecology* 11(8): 1245 - 1262.
- Foster, R. & Knowles, A. (1990): Genetic variation in five species and 12 populations of *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae) in Northwestern Ontario. *Annals of the Entomological Society of America* 83 (4): 838 - 845.
- Fox, C. ; Roff, D. & Fairbairn, D. (Hrsg., 2001): Evolutionary ecology: concepts and case studies. Oxford, University Press.
- Freiburg, M. & Freiburg, M. (1990): Auftrennung und Bestimmung der relativen molaren Massen von Proteinen. *Praxis der Naturwissenschaften – Chemie* 39 (3): 25 – 31.
- Fuellhaas, U. (1998): Restitution von Feuchtgrünland auf Niedermoor - Der Einfluss mehrjähriger Überstau- und Vernässungsmaßnahmen auf Laufkäferzönosen. *Angewandte Carabidologie* 1: 3 – 12.
- Fuellhaas, U. (2000¹): Restitution von Feuchtgrünland auf ehemaligem Niedermoor - Der Einfluss mehrjähriger Überstauungs- und Vernässungsmaßnahmen auf die Laufkäferfauna (Coleoptera, Carabidae). Dissertation, Universität Osnabrück.
- Fuellhaas, U. (2000²): Restoration of degraded fen grassland - effects of long-term inundation and water logging on ground beetle populations (Coleoptera, Carabidae). In: Brandmayr, P. (Hrsg.): Natural history and applied ecology of carabid beetles. Pensoft, Sofia: 251 - 263.
- Futuyma, D. (1990): Evolutionsbiologie. Birkhäuser, Berlin.
- Gauldie, R. & Johnston, A. (1980): The geographical distribution of phosphogluco-mutase and glucosephosphate-isomerase alleles of some new zealand fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 66: 171 – 183.
- Gauldie, R. (1996): Testing neutral theories: revisiting heterozygoties at the phosphogluco-mutase locus and glucosephosphate-isomerase locus. *Comparative Biochemistry and Physiology B* 115 (1): 47 - 59.
- Gillespie, J. (1979): Molecular evolution and polymorphism in a random environment. *Genetics* 93: 737 - 754.
- Gouws, G.; Daniels, S. & Stewart, B. (2002): Allozyme electrophoresis demonstrates the presence of a species boundary in freshwater crabs (Decapoda: Potamonautidae). *Journal of Natural History* 36 (10): 1199 - 1224.
- Gries, B.; Mossakowski, D. & Weber, F. (1973): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae; Genera *Cychrus*, *Carabus* und *Calosoma*. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 35 (4): 3 - 80.
- Grüm, L. (1967): Remarks on fluctuations in density of carabidae populations. *Ekologia Polska A* 14: 336 - 345.
- Grüm, L. (1986): Density fluctuations in a carabid guild. In: Den Boer et al. (Hrsg.): Carabid beetles. Fischer, Stuttgart: 343 – 359.
- Haag, C.; Saastamoinen, M.; Marden, J. & Hanski, I. (2005): A candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation. *Proceedings of the National Academy of Science USA B* 272: 2449 - 2456.

- Hall, J. (1985¹): The adaptive of enzymes to temperature: catalytic characterization of glucosephosphate-isomerase homologues isolated from *Mytilus edulis* and *Isognomon alatus*, bivalve molluscs inhabiting different thermal environment. *Molecular Biology and Evolution* 2 (3): 251 – 269.
- Hall, J. (1985²): Temperature-related kinetic differentiation of glucosephosphate-isomerase alleloenzymes isolated from the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Biochemical Genetics* 23 (9/10): 705 - 728.
- Hansen, A. (2002): Der GPI-Polymorphismus südwest- und mitteleuropäischer Populationen der Gattung *Carabus*. Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster.
- Hansen, T.; Wendorff, D. & Schönheit, P. (2004): Bifunctional phosphoglucose/ phosphomannose-isomerase from the archaea *Aeropyrum pernix* and *Thermoplasma acidophilum* constitute a novel enzyme family within the phosphoglucose-isomerase superfamily. *The Journal of Biological Chemistry* 279 (3): 2263 – 2272.
- Harris, H. (1966): Enzyme polymorphism in man. *Proceedings of the National Academy of Science USA B* 164: 298 - 310.
- Hartl, D. & Clark, A. (1989): *Principles of population genetics*. Sinauer, Sunderland.
- Hartl, G.; Willing, R. & Nadlinger, K. (1994): Allozymes in mammalian population genetics and systematics: indicative function of a marker system reconsidered. In: Schierwater, B.; Wagner, G. & DeSalle, R. (Hrsg.): *Molecular ecology and evolution: approaches and applications*. Birkhäuser, Basel: 299 - 310.
- Heath, D.; Busch, C.; Kelly, J. & Atagi, D. (2002): Temporal change in genetic structure and effective population size in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Molecular Ecology* 11 (2): 197 - 214.
- Hedrick, P.; Ginevan, M. & Ewing, E. (1976): Genetic polymorphism in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 1 - 32.
- Hedrick, P. (1986): Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 535 - 566.
- Hedrick, P. (2006): Genetic polymorphism in heterogenous environments: the age of genomics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 37: 67 – 93.
- Hemmer, J. (1984): Struktur und Dynamik einer westfälischen Population des Laufkäfers *Carabus auronitens*. Ein Beitrag zum Problem der Dichte-Determination bei Insekten. Dissertation, Universität Münster.
- Hershler, R.; Mulvey, M. & Liu, H. (2005): Genetic variation in the desert springsnail (*Tryonia porrecta*): implications for reproductive mode and dispersal. *Molecular Ecology* 14 (6): 1755 –1765.
- Hinsch, M. & Assmann, T. (2002): Bottom-up creation of allele frequency differentiation in *Carabus auronitens*. In: Hölker, F. (Hrsg.): *Scales, hierarchies and emergent properties in ecological models*. Langer, Frankfurt: 71 - 82.
- Hoare, K. & Beaumont, A. (1995): Effects of an Odh null allele and a GPI low-activity allozyme on shell length in laboratory-reared *Mytilus edulis*. *Marine Biology* 123 (4): 775-780.
- Hockmann, P. (1997): Zur Problematik der exakten Messung populationsdynamischer Parameter: Analyse der Daten aus Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und Simulationsversuche auf der Grundlage dieser Daten. Dissertation, Universität Münster.
- Hockmann, P.; Horstmann, B.; van den Boom, A.; Landwehr, M.; Bechtel, A.; Kliewe, V.; Baumgartner, R.; Mond, S.; Fennemann, U.; Kurz, D. & Weber, F. (1998): The age structure in a local population of *Carabus auronitens* under the influence of an abiotic key factor for reproduction. In: Baumgärtner, J.; Brandmayr, P. & Manly, B. (Hrsg.): *Population and community ecology for insect management and conservation*. Balkema, Rotterdam: 145 - 156.
- Hoffmann, R. (1983): Temperature modulation of the kinetics of phosphoglucose-isomerase genetic variants from the sea anemone *Metridium senile*. *The Journal of Experimental Zoology* 227: 361 - 370.
- Horstmann, B. (1995): Die Abhängigkeit der Reproduktion und Mortalität von abiotischen und biotischen Faktoren: Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Hsiao, T. (1989): Estimation of genetic variability amongst Coleoptera. In: Loxdale, H. & den Hollander, J. (Hrsg.): *Electrophoretic studies on agricultural pests*. Clarendon, Oxford: 143 - 180.
- Hubby, J. & Lewontin, R. (1966): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 577 - 594.

- Hüfner, S. (2005): A dynamic cline? A reevaluation of an allozyme gradient of a ground beetle after two decades. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Hughes, J.; Harrison, D. & Arthur, J. (1991): Genetic variation at the Pgi locus in the mosquito fish *Gambusia affinis* (Poeciliidae) and a possible effect on susceptibility to an insecticide. *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 153 - 167.
- Hughes, J. & Zalucki, M. (1993): The relationship between the Pgi Locus and the ability to fly at low temperatures in the Monarch butterfly *Danaus plexippus*. *Biochemical Genetics* 31 (11/12): 521 - 532.
- Huk, T. (1997): Auswirkungen eines langfristigen Überstaus auf die Laufkäferfauna einer extensiv genutzten Niedermoorwiese. *Arbeitsberichte Landschaftsökologie* 18: 147 - 160.
- Huk, T. & Kühne, B. (2000): Egg laying strategy and aspects of larval biology of two Carabus species (Coleoptera, Carabidae). In: Brandmayr, P. (Hrsg.): Natural history and applied ecology of Carabid beetles. Pensoft, Sofia: 161 - 168.
- Hurwood, D.; Hughes, J.; Bunn, S. & Cleary, C. (2003): Population structure in the freshwater shrimp (*Paratya australiensis*) inferred from allozymes and mitochondrial DNA. *Heredity* 90 (1): 64 - 70.
- Irmeler, U.; Schrautzer, J.; Grabo, J.; Hanssen, U.; Hingst, R. & Pichinot, V. (1998): Der Einfluss von Nutzung und Bodenparametern auf die Biozönosen des Feuchtgrünlandes. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 7: 15-28.
- Johannesson, K.; Johannesson, B. & Lundgren, U. (1995): Strong natural selection causes microscale allozyme variation in a marine snail. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 92: 2602 - 2606.
- Johnson, G. (1974): On the estimation of effective number of alleles from electrophoretic data. *Genetics* 78: 771 - 776.
- Johnson, M. & Black, R. (1982): Chaotic genetic patchiness in an intertidal limpet, *Siphonaria* sp. *Marine Biology* 70 (2): 157 - 164.
- Jorde, P. & Ryman, N. (1996): Demographic genetics of brown trout (*Salmo trutta*) and estimation of effective population size from temporal change in allele frequencies. *Genetics* 143: 1369-1381.
- Kaiser, M. & Schulte, G. (1998): Vergleich der Laufkäferfauna (Coleoptera, Carabidae) alternativ und konventionell bewirtschafteter Äcker in Nordrhein-Westfalen. In Ebermann, E. (Hrsg.): *Arthropod biology: contributions to morphology, ecology and systematics*. Biosystematics and ecology series 14: 365 – 384.
- Kane, T.; Barr, T. & Badaracca, W. (1992): Cave beetles genetics: geology and gene flow. *Heredity* 68: 277 - 286.
- Karunaratne, S.; Jayawardena, K. & Hemingway, J. (1993): Characterization of a B-type esterase involved in insecticide resistance from the mosquito *Culex*. *Biochemical Journal* 294: 575 – 579.
- Katz, L. & Harrison, R. (1997): Balancing selection on electrophoretic variation of phosphoglucose-isomerase in two species of field cricket: *Gryllus veletis* and *Gryllus pennsylvanicus*. *Genetics* 147: 609 - 621.
- Keith, T. ; Brooks, L. ; Lewontin, R. ; Martinez-Cruzado, J. & Rigby, D. (1985): Nearly identical allelic distributions of xanthine-dehydrogenase in two populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Molecular Biology and Evolution* 2 (3): 206 - 216.
- Keller, I. & Largiader, C. (2003): Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proceedings of the National Academy of Science USA* B 270: 417 - 423.
- Kimura, M. (1954): Process leading to quasi-fixation of genes in natural populations due to random fluctuations of selection intensities. *Genetics* 39: 280 - 295.
- Kimura, M. (1968): Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.
- Kimura, M. & Ohta, T. (1971): Protein polymorphism as a phase of molecular evolution. *Nature* 229: 467 - 469.
- Kimura, M. (1986): DNA and the neutral theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 312: 343 - 354.
- Kimura, M. (1989): The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists. *Genome* 31: 24 - 31.
- Kläning, H. (2000): Experimentelle Untersuchungen zur Überflutungstoleranz des Laufkäfers *Carabus auronitens*. Staatsexamenarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.

- Klenner, M. (1990): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Populationsdynamik von *Carabus auronitens* in einem westfälischen Hainbuchenwald. Dissertation, Universität Münster.
- Kliewe, V. (1996): Untersuchungen zum Verlauf der postecdysialen Reifung bei *Carabus auronitens*. Mit eigenen Untersuchungen aus dem Jahr 1995. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Knutsen, H.; Rukke, B.; Jorde, P. & Ims, R. (2000): Genetic differentiation among populations of the beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in a fragmented and a continuous landscape. *Heredity* 84: 667 - 676.
- Koch, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas. Goecke & Evers, Krefeld.
- Koehn, R. (1969): Esterase heterogeneity: dynamics of a polymorphism. *Science* 163: 943 - 944.
- Köhl, I. (2001): Die Körpergröße adulter *Carabus auronitens* als Parameter der präimaginalen Entwicklungsbedingungen. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Köhl, S. (2001): Untersuchungen zur Dichteabhängigkeit des Aktivitätsverhaltens bei einer Gehege-Population von *Carabus auronitens*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- König, W.; Sunkel, R.; Necker, U.; Wolff-Straub, R.; Ingrisch, S.; Wasner, U. & Glück, E. (1989): Alternativer und konventioneller Landbau: Vergleichsuntersuchungen von Ackerflächen auf Lößstandorten im Rheinland. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung 11.
- Krafsur, E. (2002): Population structure of the tsetse fly *Glossina pallidipes* estimated by allozyme, microsatellite and mitochondrial gene diversities. *Insect Molecular Biology* 11: 37 - 45.
- Kuhlmann, M. (1995): Anpassung oder Zufallsauslese: Untersuchungen zur lokalen Differenzierung von *Carabus auronitens* im Münsterland. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Kühne, B. (1998): Untersuchungen zur Eiablage und Larvalentwicklung von *Carabus clatratus* L. und *Carabus granulatus* L. (Coleoptera: Carabidae). Diplomarbeit an der Universität Braunschweig.
- Kurz, D. (1998): Struktur-Elemente einer Population des Laufkäfers *Carabus nemoralis*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Larson, D. & Langor, D. (1982): The carabid beetles of insular Newfoundland (Coleoptera: Carabidae, Cicindellidae) - 30 years after Lindroth. *Canadian Entomologist* 114: 591 - 597.
- Laurent, V. & Planes, S. (2007): Effective population size estimation on *Sardina pilchardus* in the Bay of Biscay using a temporal genetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 90 (4): 591-602.
- Lawton, J. (1993): Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (11): 409 - 413.
- Leberg, P. (1992): Effects of population bottlenecks on genetic diversity as measured by allozyme electrophoresis. *Evolution* 46 (2): 477- 494.
- Lemaire, C.; Allegrucci, G.; Naciri, M.; Bahri-Sfar, L.; Kara, H.; & Bonhomme, F. (2000): Do discrepancies between microsatellite and allozyme variation reveal differential selection between sea and lagoon in the sea bass *Dicentrarchus labrax*? *Molecular Ecology* 9: 457 - 467.
- Lewontin, R. & Hubby, J. (1966): A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 175 - 195.
- Lewontin, R. & Krakauer, J. (1973): Distribution of gene frequency as a test of the theory of the selective neutrality of polymorphisms. *Genetics* 74: 175 - 195.
- Lewontin, R. (1974): The genetic basis of evolutionary change. Columbia University Press, New York.
- Lewontin, R.; Ginzburg, L. & Tuljapurkar, S. (1978): Heterosis as an explanation for large amounts of genic polymorphism. *Genetics* 88: 149 - 169.
- Lewontin, R. (1985): Population genetics. *Annual Review of Genetics* 19: 81 - 102.
- Lewontin, R. (1991): Twenty-five years ago in genetics: electrophoresis in the development of evolutionary genetics: milestone or millstone? *Genetics* 128: 657 - 662.

- Li, W. (1978): Maintenance of genetic variability under the joint effect of mutation, selection and random drift. *Genetics* 90: 349 - 382.
- Liebherr, J. (1983): Genetic basis for polymorphism in the ground beetle *Agonum decorum* (Say) (Coleoptera, Carabidae). *Annales of the Entomology Society of America* 76: 349 - 358.
- Liebherr, J. (1988): Gene flow in ground beetles (Coleoptera; Carabidae) of different habitat preferences and flight-wing development. *Evolution* 42 (1): 129 - 137.
- Liepold, K. (2003): Vergleichende Untersuchungen zur faunistischen und genetischen Diversität von Käferzönosen in genutzten und ungenutzten Bergmischwäldern des Bayerischen Waldes. Dissertation, Technische Universität München.
- Limburg, P. (2000): Molekularbiologische Untersuchungen einer Daphnia-Population im Belauer See: Entstehung, Einfluß und Entwicklung einer Dauereibank. Dissertation, Universität Kiel.
- Lindroth, C. (1945 - 49): Die fennoskandinavischen Carabiden: eine tiergeografische Studie. Bd. 1: Spezieller Teil. Wettergren u. Kerbers, Göteborg. Bd. 2: Die Karten. Elanders, Stockholm. Bd. 3: Allgemeiner Teil. Lagerström, Stockholm.
- Lindroth, C. (1961): The ground beetles of Canada and Alaska, part 2. *Opusc. ent. Suppl.* 20.
- Lövei, G. & Sunderland, K. (1996): Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 231 - 256.
- Lowe, A.; Harris, S. & Ashton, P. (2004): *Ecological genetics: design, analysis, and application*. Blackwell, Oxford.
- Lukasiewicz, J. (1996): Predation by the beetle *Carabus granulatus* L. on soil macrofauna in grassland on drained peats. *Pedobiologica* 40: 364 - 376.
- Lütke Hündfeld, A. (2001): Untersuchungen zum Polymorphismus der Glucosephosphat-Isomerase (GPI) beim Artenkomplex *Carabus lineatus* - *Carabus lateralis* (Coleoptera, Carabidae). Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Marchand, M.; Koostra, U.; Wierenga, R.; Lambeir, A.; van Beeumen, J.; Opperdoes, F. & Micheld, P. (1989): glucosephosphate-isomerase from *Trypanosoma brucei*. Cloning and characterization of the gene and analysis of the enzyme. *European Journal of Biochemistry* 184 (2): 455 - 464.
- Matalin, A. (2003): Variation in flight ability with sex and age in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of south-western Moldova. *Pedobiologica* 47 (4): 1 - 9.
- Mateus, R. & Sene, F. (2003) : Temporal and spatial allozyme variation in the South American cactophilic *Drosophila antonietae* (Diptera; Drosophilidae). *Biochemical Genetics* 41 (7/8): 219 - 233.
- Mateus, R. & Sene, F. (2007): Population genetic study of allozyme variation in natural populations of *Drosophila antonietae* (Insecta, Diptera). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 45 (2): 136-143.
- McCluskey, S.; Mather, P. & Hughes, J. (1993): The relationship between behavioural responses to temperature and genotype at a PGI Locus in the terrestrial Isopod *Porcellio laevis*. *Biochemical Systematics and Ecology* 21 (2): 171 - 179.
- Michow, B. (1995): *Elektrophorese: Theorie und Praxis*. De Gruyter, Berlin.
- Mitton, J. (1998): *Selection in natural populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Morton, R.; Choudhary, M.; Cariou, M. & Singh, R. (2004): A reanalysis of protein polymorphism in *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, *D. sechellia* and *D. mauritiana*: effects of population size and selection. *Genetica* 120 (1 - 3): 101 - 114.
- Mossakowski, D.; Schnauder, C.; Carius, W. & Klein, B. (1995): Differenzierungen in der Enzym-Variabilität von Carabus-Arten nahe des frühen Eisrandes. *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 9 (4 - 6): 787 - 792.
- Mousseau, T. (2000): Intra- and interpopulation genetic variation: explaining the past and predicting the future. In: Mousseau, T.; Sinervo, B. & Endler, J. (Hrsg.): *Adaptive genetic variation in the wild*. Oxford University Press, New York: 219 - 250.
- Murphy, R.; Sites, J.; Buth, D. & Haufler, C. (1990): Proteins I: isozyme elektrophoresis. In: Hillis, D. & Moritz, C. (Hrsg.): *Molecular systematics*. Sinauer, Sunderland: 45 - 126.
- Myrand, B.; Tremblay, R. & Sevigny, J. (2002): Selection against blue mussels (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions. *Journal of Heredity* 93 (4): 238 - 248.

- Nei, M. (1975): Molecular population genetics and evolution. Elsevier, New York.
- Nei, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583 - 590.
- Nei, M. & Kumar, S. (2000): Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, New York.
- Nevo, E. (1988): Genetic diversity in nature: patterns and theory. *Evolutionary Biology* 23: 217 – 247.
- Nevo, E. (1998): Molecular evolution and ecological stress at global, regional and local scales: the Israeli perspective. *Journal of Experimental Zoology A* 282: 95 - 119.
- Nevo, E.; Beiles, A.; Korol, A.; Ronin, Y.; Pavlicek, T. & Hamilton, W. (2000): Extraordinary multilocus genetic organization in mole crickets, Gryllotalpidae. *Evolution* 54 (2): 586 - 605.
- Niehues, F. (1991): Fluktuationen der Parameter einer *Carabus auronitens*-Population seit 1982 (mit eigenen Untersuchungen aus dem Jahr 1990). Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Niehues, F. (1995): Die Geschichte einer Carabidenpopulation im Spiegel ihrer Genetik und Dynamik: Untersuchungen an *Carabus auronitens* im Münsterland. Dissertation, Universität Münster.
- Niehues, F.; Hockmann, P. & Weber, F. (1996): Genetics and dynamics of a *Carabus auronitens* metapopulation in the Westphalian Lowlands (Coleoptera, Carabidae). *Annales Zoologici Fennici* 33: 85 – 96.
- Nolte, O. (1992): Elektrophoretische Untersuchungen zur klein- und großräumigen genetischen Differenzierung innerhalb der Laufkäferart *Carabus auronitens*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Oakeshott, J.; Chambers, G.; Gibson, J. & Willcocks, D. (1981): Latitudinal relationships of esterase-6 and phosphoglucumutase gene frequencies in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 47: 385 – 396.
- Oakeshott, J.; Boyce, T.; Russell, R. & Healy, M. (1995): Molecular insight into the evolution of an enzyme; esterase-6 in *Drosophila*. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (3): 103 - 110.
- Oertel, R. (1924): Biologische Studien über *Carabus granulatus*. *Zoologische Jahrbücher* 48: 299 – 366.
- Ostergaard, S.; Hansen, M.; Loeschcke, V. & Nielsen, E. (2003): Long-term temporal changes of genetic composition in brown trout (*Salmo trutta* L.) populations inhabiting an unstable environment. *Molecular Ecology* 12 (11): 3123 - 3135.
- Paland, S. & Lynch, M. (2006): Transitions to asexuality result in excess amino acid substitutions. *Science* 311: 990 - 992.
- Patarnello, T.; Bisol, P. & Battaglia, B. (1989): Studies on differential fitness of Pgi genotypes with regard to temperature in *Gammarus insensibilis* (Crustacea: Amphipoda). *Marine Biology* 102: 355 – 359.
- Patarnello, T. & Battaglia, B. (1992): Glucosephosphate-isomerase and fitness: effects of temperature on genotype dependent mortality and enzyme activity in two species of the genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda). *Evolution* 56 (5): 1568 - 1573.
- Pavlicek, T. & Nevo, E. (1996): Genetic divergence in populations of the beetle *Carabus hemprichi* from microclimatically opposing slopes of "Evolution canyon": a mediterranean microsite, Mount Carmel, Israel. *Israel Journal of Zoology* 42: 403 - 409.
- Penev, L. & Turin, H. (1994): Patterns of distribution of the genus *Carabus* L. in Europe: approaches and preliminary results. In: Desender, K. (Hrsg.): *Carabid beetles: Ecology and evolution*. Kluwer, London: 37 - 43.
- Persigehl, M. (1999): Populationsgenetische Untersuchungen an *Poecilus lepidus* (Leske 1785) in unterschiedlich fragmentierten Habitaten. Diplomarbeit an der Universität Osnabrück.
- Pigliucci, M. (2005): Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20 (9): 481 - 486.
- Pinho, C.; Harris, D. & Ferrand, N. (2003): Genetic polymorphism of 11 allozyme loci in population of wall lizards (*Podarcis* sp.) from the Iberian Peninsula and North Africa. *Biochemical Genetics* 41 (9/10): 343 - 359.
- Place, A. & Powers, D. (1979): Genetic variation and relative catalytic efficiencies: lactate dehydrogenase allozyme of *Fundulus heteroclitus*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 76 (5): 2354 – 2358.

- Plutchak, L.; Simmons, R. & Woodruff, D. (2006): Multilocus allozyme heterozygote deficiencies in *Crepidula onyx*: geographic and temporal patterns among adult snails in Mission Bay, California. *Journal of Molluscan Studies* 72 (4): 337 - 348.
- Potts, W. & Wakeland, E. (1990): Evolution of diversity at the major histocompatibility complex. *Trends in Ecology and Evolution* 5 (6): 181 - 187.
- Powell, J. (1994): Molecular techniques in population genetics: a brief history. In: Schierwater, B.; Streit, B.; Wagner, G. & DeSalle, R. (Hrsg.): *Molecular ecology and evolution: approaches and applications*. Birkhäuser, Basel: 131 - 156.
- Powers, D.; Lauerer, T.; Crawford, D. & DiMichele, L. (1991): Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. *Annual Review of Genetics* 25: 629-660.
- Prabhakaran, S. & Kamble, S. (1993): Activity and electrophoretic characterization of esterases in insecticide-resistant and susceptible strains of German cockroach (Dictyoptera: Blattellidae). *Journal of Economic Entomology* 86 (4): 1009 - 1013.
- Premoli, A.; Souto, C.; Allnutt, T. & Newton, A. (2001): Effects of population disjunction on isozyme variation in the widespread *Pilgerodendron uviferum*. *Heredity* 87: 337 - 343.
- Qiu, J. (2006): Unfinished symphony. *Nature* 441: 143 – 144.
- Ramshaw, J.; Coyne, J. & Lewontin, R. (1979): The sensitivity of gel electrophoresis as a detector of genetic variation. *Genetics* 93: 1019 - 1037.
- Rand, D.; Spaeth, P.; Sackton, T. & Schmidt, P. (2002): Ecological genetics of Mpi and Gpi polymorphisms in the acorn barnacle and the spatial scale of neutral and non-neutral variation. *Integrative and Comparative Biology* 42 (4): 825 - 836.
- Rank, N. (1992): A hierarchical analysis of genetic differentiation in a montane leaf beetle *Chrysomela aeneicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Evolution* 46 (4): 1097 – 1111.
- Rank, N. & Dahlhoff, E. (2002): Allele frequency shifts in response to climate change and physiological consequences of allozyme variation in a montane insect. *Evolution* 56 (11): 2278 - 2289.
- Rasplus, J.-Y.; Meusnier, S.; Mondor, G.; Piry, S. & Cornuet, J.-M. (2000) : Microsatellite analysis of genetic population structure in the endangered beetle: *Carabus solieri* (Carabidae). In: Brandmayer, P.; Lövei, G.; Brandmayer, T.; Casala, A. & Taglianti, V. (Hrsg.): *Natural history and applied ecology of Carabid beetles: Proceedings of the IX th European Carabidologists' Meeting*. Pensoft, Sofia: 11 - 24.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995): An exact test for population differentiation. *Evolution* 49 (6): 1280 - 1283.
- Reimann, T. (1993): Untersuchungen zum Alloenzym polymorphismus bei *Carabus granulatus* (Coleoptera, Carabidae). Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Reimann, T. (1999): Zur Paläoökologie von *Carabus auronitens* F.: Lokalisation glazialer Refugialpopulationen in Südfrankreich und Rekonstruktion ihrer postglazialen Expansion an Hand von Allozym polymorphismen. Dissertation, Universität Münster.
- Reimann, T.; Assmann, T.; Nolte, O.; Reuter, H.; Huber, C. & Weber, F. (2002): Palaeogeography and palaeoecology of *Carabus auronitens* (Coleoptera): characterization and localization of glacial refugia in southern France and reconstruction of postglacial expansion routes by means of allozyme polymorphisms. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)* 35: 1 – 151.
- Reuter, H. (1990): Untersuchungen zum Auftreten und zur Unterscheidung von Esterasen und ihren Allozymen bei *Carabus auronitens*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Richman, A. (2000): Evolution of balanced genetic polymorphism. *Molecular Ecology* 9 (12): 1953 - 1963.
- Riddoch, B. (1993): The adaptive significance of electrophoretic mobility in phosphoglucose-isomerase (Pgi). *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 1 - 17.
- Riginos, C. & Cunningham, C. (2005): Local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis* x *Mytilus trossulus*) hybrid zones. *Molecular Ecology* 14 (2): 381 - 400.
- Rode, M. (1993): Habitatpräferenzen häufiger Carabiden-Arten des nordwestdeutschen Feuchtgrünlandes. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 8: 417 – 425.
- Rodríguez-Trelles, F. (2003): Seasonal cycles of allozyme-by-chromosomal-inversion gametic disequilibrium in *Drosophila subobscura*. *Evolution* 57 (4): 839 - 848.

Ross, K. & Shoemaker, D. (2005): Species delimitation in native South American fire ants. *Molecular Ecology* 14 (11): 3419–3438.

Saccheri, I. & Hanski, I. (2006): Natural selection and population dynamics. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (6): 341 - 347.

Sachs, L. (1992): *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin.

Schmeller, D. (1995): Genetische Untersuchungen der Populationsstruktur der Heuschrecke *Platycleis albopunctatus* (GOEZE 1778) unter Berücksichtigung verschiedener Umweltparameter. Dissertation, Universität Mainz.

Schmeller, D.; Schregel, J. & Veith, M. (2007): The importance of heterozygosity in a frog's life. *Naturwissenschaften* 94 (5): 360 – 366.

Schmidt, P.; & Rand, D. (2001): Adaptive maintenance of genetic polymorphism in an intertidal barnacle habitat: habitat- and life-stage-specific survivorship of MPI genotypes. *Evolution* 55 (7): 1336 - 1344.

Schmuki, C.; Vorburger, C.; Runciman, D.; MacEachern, S. & Sunnucks, P. (2006): When log-dwellers meet loggers: impacts of forest fragmentation on two endemic log-dwelling beetles in southeastern Australia. *Molecular Ecology* 15 (6): 1481 - 1492.

Schüle, P. & Terlutter, H. (1999): Rote Liste der gefährdeten Sandlaufkäfer und Laufkäfer (Coleoptera: Cicindelidae, Carabidae) in Nordrhein-Westfalen. *LÖBF-Schriftenreihe* 17: 541 – 561.

Schütte, F. (1995): Zu mehrjährigen Auswirkungen von Insektizid-Anwendungen auf die Aktivitätsdichte von Laufkäfern (Carabidae). *Deutsche Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 9: 845 – 849.

Schwartz, M.; Luikart, G. & Waples, R. S. (2006): Genetic monitoring as a promising tool for conservation and management. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (1): 25 - 33.

Schwöppe, P.; 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. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 60 (1): 3 - 77.

Selander, R.; Yang, S.; Lewontin, R. & Johnson, W. (1970): Genetic variation in the horseshoe Crab (*Limulus polyphemus*), a phylogenetic "relic". *Evolution* 24: 402 - 414.

Selander, R. (1970): Behavior and genetic variation in natural populations. *American Zoologist* 10: 53 - 66.

Selander, R. & Whittam, T. (1983): Protein polymorphism and the genetic structure of populations. In: Nei, M. & Koehn, R. (Hrsg): *Evolution of genes and proteins*. Sinauer, Sunderland. S. 89 – 114.

Selkoe, K.; Gaines, S.; Caselle, J. & Warner, R. (2006): Current shifts and kin aggregation explain genetic patchiness in fish recruits. *Ecology* 87 (12): 3082 – 3094.

Sendker, A. (1999): Genetische Enzymvarianten (Allozyme) in isolierten Populationen des Laufkäfers *Carabus irregularis* am nördlichen Rand des Artareals (Ein Vergleich mit coexistierenden Populationen der Arten *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*). Staatsexamensarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.

Shihab, A. & Heath, D. (1987): Components of fitness and Gpi-Polymorphism in the freshwater isopod *Asellus aquaticus*: 1. Fecundity selection. *Heredity* 58: 69 - 74.

Skibinski, D.; Woodwark, M. & Ward, R. (1993): A quantitative test of the neutral theory using pooled allozyme data. *Genetics* 135: 233 - 248.

Sneath, P. & Sokal, R. (1973): *Numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco.

Sota, T. (1986): Carabid populations along an altitudinal gradient: life history variation of *Leptocarabus kumagaii* (Coleoptera, Carabidae). In: Den Boer, P.; Luff, M.; Mossakowski, D. & Weber, F. (Hrsg.): *Carabid beetles: their adaptations and dynamics*. Stuttgart, Fischer: 429 - 438.

Sperlich, D. (1988): *Populationsgenetik*. Fischer, Stuttgart.

Starkmann, T. (1998): Pflanzengesellschaften der Rieselfelder: Grünland. *Biologische Station Rieselfelder, Jahresberichte*: 124 – 131.

Strobel, R. & Wöhrmann, K. (1975): Populationsgenetische Untersuchungen an *Saccharomyces cerevisiae*. II. Der Einfluß von Esterase-Loci auf genfrequenzverändernde Faktoren. *Genetica* 45 (4): 509 - 518.

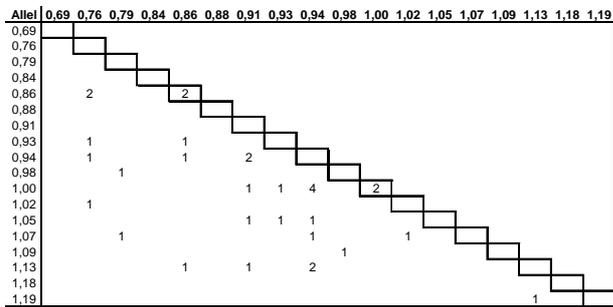
- Stryer, L. (1990): Biochemie. Spektrum der Wissenschaften, Heidelberg.
- Szarowska, M.; Falniowski, A.; Mazan, K. & Fialkowski, W. (1998): Adaptive significance of glucosephosphate-isomerase (GPI) allozymes in the spring snail *Bythinella*. *Journal of Molluscan Studies* 64: 257 - 261.
- Takase, T.; Kijima, A. & Fujio, Y. (1998): Detection of heat stability variants in GPI Isozymes of Goldfish and Crucian carp. *Fisheries Science* 64 (1): 31 - 34.
- Terlutter, H. (1989): Entstehung eines Allelgradienten bei *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae) durch Fragmentierung von Landschaftselementen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 18: 747 – 754.
- Terlutter, H. (1990): An allele gradient of an esterase gene locus as a result of recent gene flow: electrophoretic investigations of *Carabus auronitens* F. (Col. Carabidae). In: Stork, N. (Hrsg.): *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*. Intercept, Andover: 359 – 364.
- 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. *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* 53 (3): 1 - 111.
- Thiele, H. & Weber, F. (1968): Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. *Oecologia* 1: 315 -355.
- Thiele, H. (1977): *Carabid beetles in their environment*. Springer, New York.
- Timofeeff-Ressovsky, N. W. (1940): Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. *Biologisches Zentralblatt* 60: 130 - 137.
- Tinkle, D. & Selander, R. (1973): Age-dependent allozymic variation in a natural population of lizards. *Biochemical Genetics* 8 (3): 231 - 237.
- Turin, H. (2000): *De Nederlandse loopkevers, verspreiding en oecologie* (Coleoptera: Carabidae). Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Leiden.
- Uecker, A. (1999): Heterogenität im Verhalten und in der Abundanzentwicklung in zwei benachbarten Gehegepopulationen des Laufkäfers *Carabus auronitens* - Hinweise auf räumliche Risikoverteilung in einer feinskalierten Umwelt oder experimentelle Artefakte? Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Van den Boom, A. (1995): Die Bedeutung der Generationsstruktur für die Stabilität von Carabidenpopulationen: Freilanduntersuchungen an *Carabus auronitens* und *Carabus nemoralis*. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Van Oosterhout, C.; Van Heuven, M. & Brakefield, P. (2004): On the neutrality of molecular genetic markers: pedigree analysis of genetic variation in fragmented populations. *Molecular Ecology* 13 (5): 1025 - 1034.
- Veith, M.; Johannesen, B.; Nicklas-Görgen, B.; Schmeller, D.; Schwing, U. & Seitz, A. (1996): Genetics of insect populations in fragmented landscapes - a comparison of species and habitat. In: Settele, J.; Margules, C.; Poschlod, P. & Henle, K. (Hrsg.): *Species survival in fragmented landscapes*. Kluwer, Amsterdam: 344-355.
- Veliz, D.; Bourget, E. & Bernatchez, L. (2004): Regional variation in the spatial scale of selection at MPI and GPI in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Crustacea). *Journal of Evolutionary Biology* 17 (5): 953-966.
- Veliz, D.; Duchesne, P.; Bourget, E. & Bernatchez, L. (2006): Stable genetic polymorphism in heterogeneous environments: balance between asymmetrical dispersal and selection in the acorn barnacle. *Journal of Evolutionary Biology* 19 (2): 589 – 599.
- Verspoor, E. (1982): Description and genetics of glucosephosphate-isomerase (GPI) and phosphoglucomutase (PGM) polymorphisms in *Asellus aquaticus* (L.). *Biochemical Genetics* 20 (9/10): 891 - 904.
- Volis, S.; Shulgina, I.; Ward, D. & Mendlinger, S. (2003): Regional subdivision in wild barley allozyme variation: adaptive or neutral? *Journal of Heredity* 94 (4): 341 - 351.
- Vontas, J.; David, J.; Nikou, D.; Hemingway, J.; Christophides, G.; Louis, C. & Ranson, H. (2007): Transcriptional analysis of insecticide resistance in *Anopheles stephensi* using cross-species microarray hybridization. *Insect Molecular Biology* 16 (3): 315 – 324.
- Wahlund, S. (1928): Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen vom Standpunkt der Vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* 11: 65 - 106.
- Waples, R. (1998): Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity* 89 (5): 438 - 450.

- Ward, R.; Skibinski, D. & Woodwark, M. (1992): Protein heterozygosity, protein structure and taxonomic differentiation. In: Hecht, M.; Wallace, B. & MacIntyre, R. (Hrsg.): *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York: 73 - 159.
- Watt, W. (1977): Adaptation at specific loci. I. Natural selection on phosphoglucose-isomerase of *Colias* butterflies: biochemical and population aspects. *Genetics* 87: 177 - 194.
- Watt, W.; Han, D. & Tabashnik, B. (1979): Population structure of Pierid butterflies: II. A "native" population of *Colias philodice eriphyle* in Colorado. *Oecologia* 44: 44 -52.
- Watt, W. (1983): Adaptation at specific loci. II. Demographic and biochemical elements in the maintenance of the *Colias* PGI polymorphism. *Genetics* 103: 691- 724.
- Watt, W.; Cassin, R. & Swan, M. S. (1983): Adaptations at specific loci III: Behavior and survivorship differences among *Colias* Pgi Genotyp are predictable from in vitro biochemistry. *Genetics* 103: 725 - 739.
- Watt, W.; Carter, P. & Blower, S. (1985): Adaptation at specific loci IV. Differential mating success among glycolytic allozyme genotypes of *Colias* butterflies. *Genetics* 109: 157-175.
- Watt, W. (1992): Eggs, enzymes, and evolution: Natural genetic variants change insect fecundity. *Evolution* 89: 10608 - 10612.
- Watt, W. (1994): Allozymes in evolutionary genetics: self-imposed burden or extraordinary tool? *Genetics* 136: 11 - 16.
- Watt, W. (1995): Allozymes in evolutionary genetics: beyond the twin pitfalls of "Neutralism" and "Selectionism". *Revue Suisse de Zoologie* 102 (4): 869 - 882.
- Watt, W.; Donohue, K. & Carter, P. (1996): Adaptation at specific loci VI. Divergence vs. parallelism of polymorphic allozymes in molecular function and fitness-component effects among *Colias* species (Lepidoptera, Pieridae). *Molecular Biology and Evolution* 13: 699 - 709.
- Watt, W.; Wheat, C.; Meyer, E. & Martin, J. (2003): Adaptation at specific loci. VII. Natural selection, dispersal and the diversity of molecular-functional variation patterns among butterfly species complexes (*Colias*: Lepidoptera, Pieridae). *Molecular Ecology* 12 (5): 1265 - 1275.
- Watterson, G. (1978): The homozygosity test of neutrality. *Genetics* 88: 405 – 417.
- Watts, R.; Johnson, M. & Black, R. (1990): Effects of recruitment on genetic patchiness in the urchin *Echinometra mathaei*. *Marine Biology* 105: 145 - 151.
- Weber, F. (1966): Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung der *Carabus*-Arten. *Zoologisches Jahrbuch Physiologie* 72: 136 - 156.
- Weber, F. & Heimbach, U. (2001): Behavioural, reproductive and developmental seasonality in *Carabus auronitens* and *Carabus nemoralis* (Col., Carabidae): a demographic comparison between two co-existing spring breeding populations and tests for intra- and interspecific competition and for synchronizing weather events. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft* 382: 1 - 192.
- Weir, B. (1990): Intraspecific differentiation. In: Hillis, D. & Moritz, C. (Hrsg.): *Molecular systematics*. Sinauer, Sunderland.
- Weir, B. (1996): *Genetic data analysis II*. Sinauer, Sunderland.
- Wenzlok, C. (1994): Elektrophoretische Untersuchungen zur kleinräumigen genetischen Differenzierung der Laufkäferart *Carabus auronitens* im West-Münsterland. Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- West, J.; Leask, R.; Flockhart, J. & Fisher, G. (1987): High activity of an unstable form of glucosephosphate-isomerase in the mouse. *Biochemical Genetics* 25 (7/8): 543 – 561.
- Wheat, C.; Watt, W.; Pollock, D. & Schulte, P. (2006): From DNA to fitness differences: sequences and structures of adaptive variants of *Colias* phosphoglucose-isomerase (PGI). *Molecular Biology and Evolution* 23 (3): 499 - 512.
- Whitlock, M. (1992): Temporal fluctuations in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution* 46: 608 - 615.
- Whitlock, M. (2004): Selection and drift in Metapopulations. In: Hanski, I. & Gaggiotti, O. (Hrsg.): *Ecology, genetics, and Evolution in Metapopulations*. Elsevier, Amsterdam: 153 - 174.

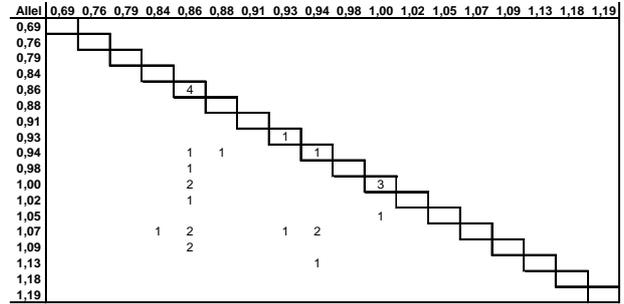
- Whyard, S.; Downe, A. & Walker, V. (1994): Isolation of an esterase conferring insecticide resistance in the mosquito *Culex tarsalis*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 24 (8): 819 – 827.
- Williamson, S.; Hernandez, R.; Fledel-Alon, A.; Zhu, L.; Nielsen, R. & Bustamante, C. (2005): Simultaneous inference of selection and population growth from patterns of variation in the human genome. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102 (22): 7877-7881.
- Wood, B. & Pullin, A. (2002): Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation* 11: 1451 - 1468.
- Workman, P. & Niswander, J. (1970): Population studies on south-western Indian tribes. II Local genetic differentiation in the Papago. *American Journal of Human Genetics* 22: 24 – 49.
- Wright, S. (1931): Evolution of Mendelian populations. *Genetics* 16: 97 - 159.
- Wright, S. (1932): Isolation by distance. *Genetics* 28: 139 - 156.
- Wright, S. (1948): On the role of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. *Evolution* 2 (4): 279 - 295.
- Wright, S. (1969): *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 2: The theory of gene frequencies. University Press, Chicago.
- Wright, S. (1978): *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4: Variability in and among natural populations. University Press, Chicago.
- Yeh, F.; Yang, R. & Boyle, T. (1999): Popgene: Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Edmonton, University Alberta: <http://www.ualberta.ca/~fyeh>.
- Zalewski, M. (2004): Do smaller islands host younger populations? A case study on metapopulations of three carabid species. *Journal of Biogeography* 31 (7): 1139 - 1148.
- Zamer, W. & Hoffmann, R. (1989): Allozymes of Glucose-6-phosphate-isomerase differentially modulate pentose-shunt metabolism in the sea anemone *Metridium senile*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 86 (8): 2737 – 2741.
- Zaslavskaya, N. & Pudovkin, A. (2005): Macrogeographic genetic variability in the Gastropod Mollusk *Littorina sitkana* from the Northwest Pacific. *Russian Journal of Genetics* 41 (3): 291 -300.
- Zeidler, M. (2002): Die langjährige Natalitäts-Mortalitäts-Bilanz zweier eingezogener *Carabus auronitens*-Populationen (mit eigenen Untersuchungen aus dem Jahr 2001). Diplomarbeit am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Universität Münster.
- Zera, A.¹ (1987): Temperature-dependent kinetic variation among phosphoglucose-isomerase allozymes from the wing-polymorphic water strider, *Limnopus canaliculatus*. *Molecular Biology and Evolution* 4 (3): 266 - 285.
- Zera, A.² (1987): Inhibition of phosphoglucose-isomerase allozymes from the wing polymorphic waterstrider, *Limnopus canaliculatus*, by pentose shunt metabolites. *Biochemical Genetics* 25 (3/4): 205 - 223.

Anhang

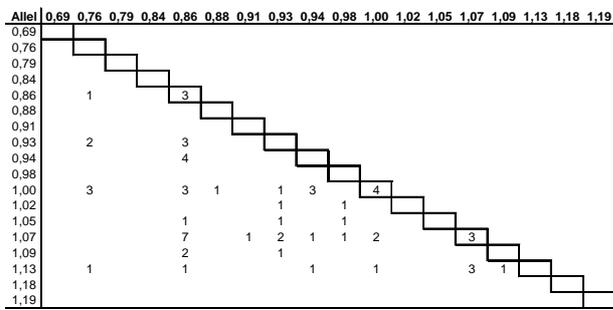
Anhang 7
Koepe Nord 94/95 (N = 32): 4 homozygote und 32 heterozygote Tiere



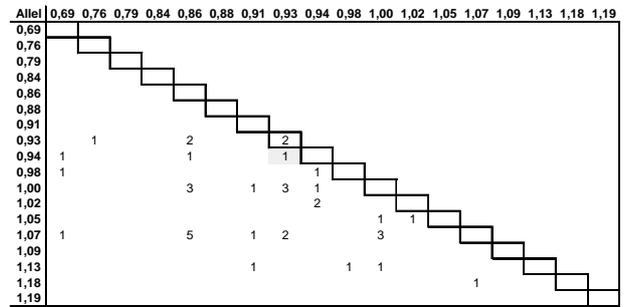
Anhang 11
Koepe Süd 95/96 (N = 25): 9 homozygote und 16 heterozygote Tiere



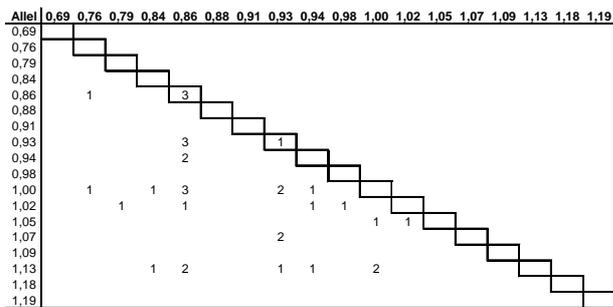
Anhang 8
Koepe Süd 94/95 (N = 61): 10 homozygote und 51 heterozygote Tiere



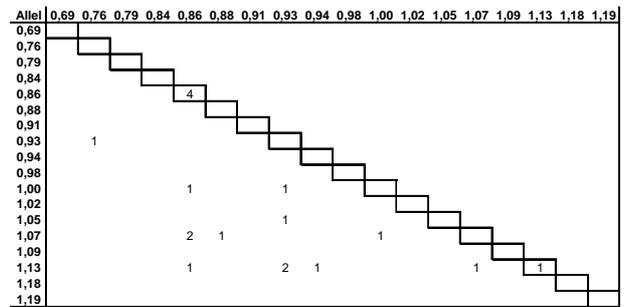
Anhang 12
Landwehr 95/96 (N = 38): 4 homozygote und 33 + 1 heterozygote Tiere



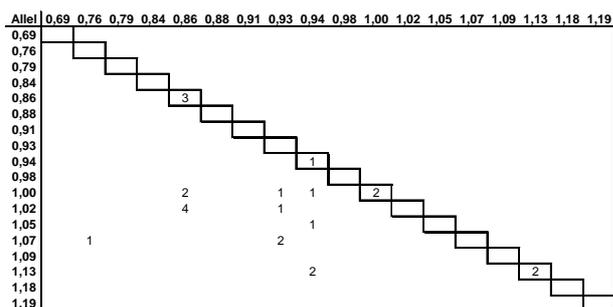
Anhang 9
Koepe Nord-Ost 95/96 (N = 33): 4 homozygote und 29 heterozygote Tiere



Anhang 13
Koepe Nord-Ost 1 96/97 (N = 18): 5 homozygote und 13 heterozygote Tiere



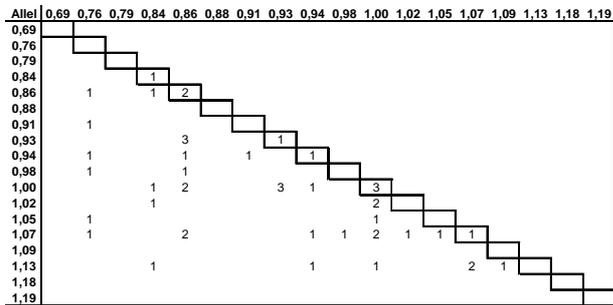
Anhang 10
Koepe Nord 95/96 (N = 23): 8 homozygote und 15 heterozygote Tiere



Anhang

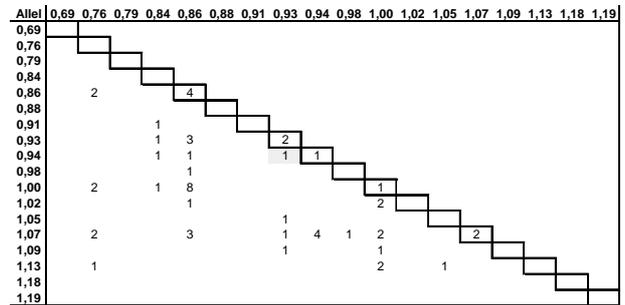
Anhang 23

Landwehr 97/98 (N = 47): 9 homozygote und 38 heterozygote Tiere



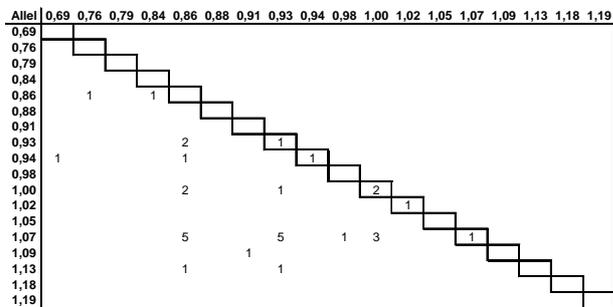
Anhang 27

Koepe Süd neu 98/99 (N = 55): 10 homozygote und 45 heterozygote Tiere



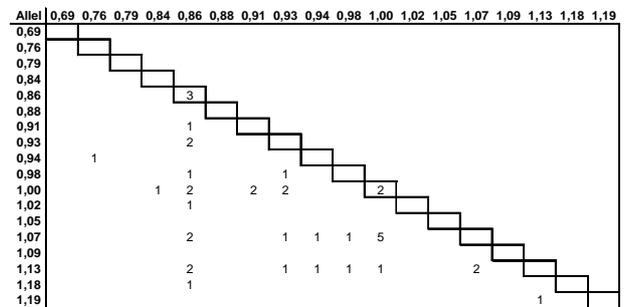
Anhang 24

Wiemers 97/98 (N = 32): 6 homozygote und 26 heterozygote Tiere



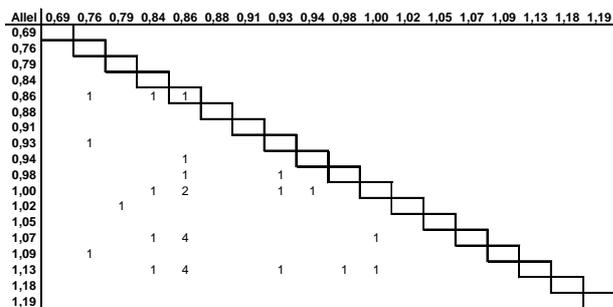
Anhang 28

Urenberg 96/97 (N = 39): 5 homozygote und 34 heterozygote Tiere



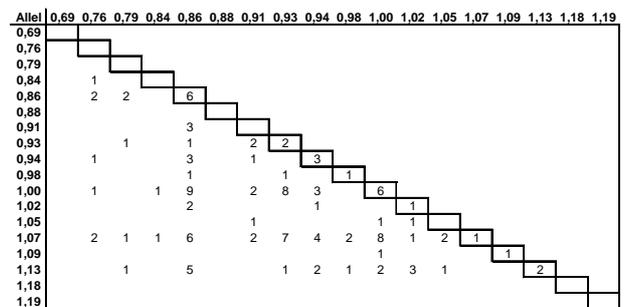
Anhang 25

Koepe Süd alt 98/99 (N = 28): 1 homozygotes und 27 heterozygote Tiere



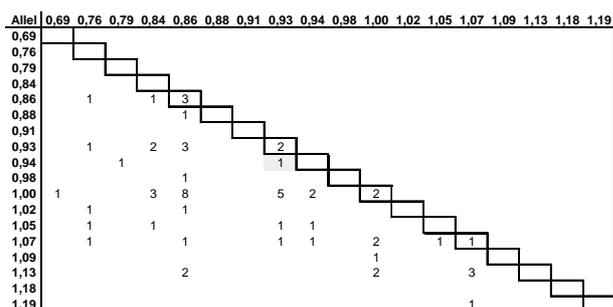
Anhang 29

Wolbecker Tiergarten 97/98 (N = 125): 23 homozygote und 102 heterozygote Tiere



Anhang 26

Koepe West 98/99 (N = 61): 8 homozygote und 53 heterozygote Tiere



Anhang 31: Zusammensetzung der verwendeten Lösungen und Puffer

Probenpuffer: 2,5 g Saccharose
 1 ml Tris¹-Citrat-Puffer
 9 ml Aqua dest.

Tris¹-Citrat-Puffer (pH 9,0): 36,3 g Tris¹
 28 ml Zitronensäure (21,04 g Citrat auf 100 ml Aqua dest.)
 mit Aqua dest. auf 200 ml auffüllen

Laufpuffer (Tris¹-Borat-Puffer): 21,07 g Tris¹
 2,15 g Borsäure
 mit Aqua dest. auf 200 ml auffüllen

APS-Lösung: 42 mg Ammoniumpersulfat (APS) in 40 ml Aqua dest. lösen
 (für GPI: + 100 mg MgCl₂)

Acrylamid-Lösung: 30 g Acrylamid
 0,8 g Bisacrylamid
 in 100 ml Aqua dest. lösen

Tris¹-HCL-Puffer (pH 7,8): 6,05 g Tris¹
 in 1 l Aqua dest. lösen und pH mit 5 N HCl auf pH 7,8 einstellen

Phosphat-Puffer (pH 7,0): 9,1 g NaH₂PO₄
 47,3 g Na₂HPO₄
 mit Aqua dest. auf 200 ml auffüllen

Färbelösung GPI: 16 mg Fructose-6-Phosphat
 8 mg NADP
 10 mg NBT (Nitroblue-Tetrazolium-Salz)
 100 mg MgCl₂
 in 40 ml Tris¹-HCl-Puffer lösen

Färbelösung Hämolymp-Esterase:
 10 mg Naphtylacetat
 25 mg „Fast Red“
 in 2 ml Aceton lösen und in 50 ml Phosphat-Puffer (pH 7,0) aufnehmen

Fixierlösung: 10% Essigsäure, 10% Glycerin; 30% Ethanol und 50% Aqua dest.

¹ Tris- (Hydroxymethyl)aminomethan

Tabellarischer Lebenslauf

Name: Britta Horstmann
Geboren: 30.11.1968 in Bünde (Westf.)
Familienstand: verheiratet; 2 Kinder
Name des Vaters: Prof. Dr. Ulrich Horstmann,
Name der Mutter: Annegret Horstmann; geb. Kettler

Schulbildung

Grundschule 1975 bis 1979 in Burgsteinfurt (Westf.)
Gymnasium 1979 bis 1989 in Burgsteinfurt (Westf.)

Abitur 17.Mai 1989 am Gymnasium Arnoldinum in Burgsteinfurt

Studium Diplom-Biologie an der WWU Münster WS 1989 bis SS 1995

Promotionsstudiengang 1996 - 2001

Prüfungen Diplom im Fach Biologie am 26.Juli 1995, WWU

Tätigkeiten

- 4/1989–9/1989 Tätigkeit als Vogelwartin im Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer auf Wangerooge im Auftrag des Mellumrates e.V.
- 10/1992-9/1995 Beschäftigung als studentische Hilfskraft am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der WWU Münster: Betreuung der „Zoologischen Bestimmungsübungen“
- 6/1996–9/1996 Stipendium der Carl-Duisberg-Gesellschaft, Teilnahme am Projekt „Trade in endangered species“ auf Java und Bali, Indonesien
- 10/1995–11/1998 Beschäftigung als wissenschaftliche Hilfskraft am Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik der WWU Münster: Betreuung der Kurse „Biologie und Ökologie von Insektenpopulationen“ und „Entwicklungsphysiologie der Insekten“ sowie Betreuung der Zoologischen Bibliothek
- 12/1998–11/2001 Beschäftigung als wissenschaftliche Mitarbeiterin, zuvor wissenschaftliche Volontärin am Westfälischen Museum für Naturkunde, Münster

Beginn der Dissertation

- 1996 – 1999 Praktische Arbeiten zur Promotion im Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Abteilung Prof. Dr. F. Weber
- seit 1999 Anfertigung der Dissertation, Geburt zweier Kinder (*09.08.2001; *03.11.2005), Umzug nach Berlin

.....
(Unterschrift)

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. F. Weber für seine Ausdauer, seine intensive Diskussionsbereitschaft und seine stetige Ansprechbarkeit, mit der er auch über die Entfernung Münster – Berlin diese Dissertation betreut hat.

Ich danke allen Mitarbeitern der Arbeitsgruppe und des Instituts für Hilfestellungen bei der praktischen Arbeit, für nette Mensa-Gänge und ein freundliches Arbeitsklima, besonders Robert Baumgartner, Claudia Drees, Franjo Niehues, Thomas Reimann und Manfred Freiburg.

Ich danke der Biologischen Station Rieselfelder Münster für die Bereitstellung der Versuchsflächen und der Temperaturdaten.

Ich danke Manfred Freiburg für Tipps zur Durchführung der Elektrophoresen; Sascha Rieken für Hilfen beim Einscannen der Abbildungen; Claudia Drees, Andrea Sendker, Ulrich Horstmann und Thomas Reimann für Korrekturen am Text; Ulrich Horstmann zudem für Hilfen beim Verfassen der Summary.

Ich danke allen Freunden für ihre Unterstützung und Eröffnung anderer Sichtweisen, insbesondere Anke und Catrin für kritische, aufmunternde und mahnende Worte.

Ich danke den Erzieherinnen meiner beiden Kindern, ohne deren Wärme und Geborgenheit ich nicht an dieser Dissertation hätte arbeiten können.

Besonderer Dank gilt Thomas, Tristan und Laurin, meinen Eltern, Helene und meinen Großeltern, ohne die diese Arbeit nicht entstanden wäre.