©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen
Band 20/21, S. 225–273, 1995

Zur Populationsgeschichte der Laufkäfer *Carabus punctatoauratus* Germar und *Carabus auronitens* Fabricius (Coleoptera, Carabidae): Über Endemismus in eiszeitlichen Refugialräumen und postglaziale Arealausweitung

Thorsten Aßmann

Kurzfassung: Die Bedeutung der Pyrenäen und anderer südfranzösischer Gebirge als eiszeitliche Refugialräume (*massifs de refuge*) wird anhand von Verbreitungsanalysen dargestellt. Endogäische und hypogäische, anophthalme Käferarten zeigen eine Verbreitungslücke in den während der letzten Eiszeit stark vergletscherten Zentralpyrenäen. Diese Region wird von einer alpinen Fauna besiedelt, die sich durch eine reduzierte Artenzahl endemischer, flugunfähiger Carabiden auszeichnet, während in den nicht vergletscherten Regionen die Zahl solcher Arten hoch ist.

Carabus punctatoauratus ist auf bestimmte Regionen in den östlichen und nördlichen Randpyrenäen beschränkt. Bis auf ein kleines Gebiet in den Zentralpyrenäen verhält sich die Art endemisch und lebt noch heute nahezu ausschließlich in den ehemaligen eiszeitlichen Refugialräumen. Die Bedeutung der nördlichen Pyrenäen als ein altes Refugialgebiet für *C. punctatoauratus* wird durch den Nachweis einer hohen genetischen Variabilität an einigen Enzym-kodierenden Genen bestätigt. Die morphologische Differenzierung der Subspezies erfolgte wahrscheinlich während der Eiszeiten, als die Populationen durch Gletscher und ihre Vorfelder lange voneinander getrennt waren. In montanen Lagen scheinen die Käfer auf Wälder begrenzt zu sein, während sie in der subalpinen Zone auch in baumfreien Bereichen leben. Die Art ist hygrophil und kommt ausschließlich auf wasserzügigen Böden mit hoher Feuchtigkeit vor. *C. punctatoauratus* ist demnach eine petrophile Art nach den Definitionen von Holdhaus (1954) und Brandmayr (1983).

Carabus auronitens ist die Schwesterart von *Carabus punctatoauratus*. Für eine lang andauernde, bereits vor der letzten Eiszeit begonnene Separation der beiden Arten spricht das Ausmaß an genetischer Differenzierung auf dem Allozym- und mtDNA-Niveau.

Carabus auronitens bewohnt in Südfrankreich drei glaziale Refugialgebiete: die Montagne Noire (inkl. die Monts de Lacaune), die Umgebung von Rodez (Dep. Aveyron) und die Cevennen. Nördlich und westlich der Cevennen ist die Art weit und relativ kontinuierlich verbreitet. Auch in den Ostalpen und Karpaten werden von *C. auronitens* eiszeitliche Refugialgebiete bewohnt. Nördlich der potentiellen Refugialgebiete besiedelt *C. auronitens* ein großes Verbreitungsgebiet von Westfrankreich bis Polen. Da die Art nicht in der alpinen Zone und auf Permafrostboden lebt, scheint eine Überdauerung von *C. auronitens* während der Eiszeiten nördlich der *Holdhaus-Linie* nicht möglich gewesen zu sein.
Verbreitung und genetische Differenzierungen zeigen ein unterschiedliches Ausbreitungspotential der Populationen von *C. auronitens* in den drei südfranzösischen Arealen: Wenigstens in einem Refugium (Montagne Noire) verhielten sich die Populationen endemisch, während zumindest die Populationen aus den Cevennen West-, Nordfrankreich und möglicherweise auch Westdeutschland besiedelt haben. Diese Populationen verhielten sich als *Rückwanderer über weite Distanz* (Holdhaus 1954). Conspezifische Populationen anderer Arten zeigen ebenfalls Unterschiede hinsichtlich ihres postglazialen Ausbreitungsverhaltens. Da ökologische oder geographische Ausbreitungsschranken in einigen Fällen nicht erkennbar sind, kann die postglaziale Rückwanderung durch besonderes Lokomotions- und Orientierungsverhalten bedingt sein.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Abstract: Population history of the ground beetles *Carabus punctatoauratus* Germar and *Carabus auronitens* Fabricius (Coleoptera, Carabidae): on endemism in glacial refugial ranges and postglacial expansion.

The importance of the Pyrenees and other mountains in southern France as glacial refugia (*massifs de refuge*) is revealed by analyses of distribution ranges. Endogean and hypogean anophthalmic beetle species are absent in the part of the central Pyrenees which was heavily glaciated during the last glacial period. This region is inhabited by an alpine fauna showing a reduced number of endemic carabids, whereas in the regions which have never been glaciated the number of endemic species is high.

Carabus punctatoauratus is restricted to distinct regions in the eastern and northern periphery of the Pyrenees. Except for a small range in the central Pyrenees, *C. punctatoauratus* behaved as an endemic species still living nearly exclusively in previous glacial refugia. The role of the northern Pyrenees as an ancient relic range for *C. punctatoauratus* is supported by the proof of excessive variability at some enzyme coding genes. Several, morphological subspecies differentiated probably during glacial periods, when populations were isolated for long periods by glaciers and gravel fields in front of them. In montane zones the beetles seem to prefer woodlands; whereas in subalpine zones they also live in open places. The beetles are hygrophilous and found exclusively on well-drained grounds with high humidity. Thus, *C. punctatoauratus* seems to be a petrophilous species according to the definitions given by Holdhaus (1954) and Brandmayr (1983).

Carabus auronitens is the sibling species of *C. punctatoauratus*. Genetic differentiations at the level of the allozymes and the sequences of mtDNA genes indicate a separation of *C. punctatoauratus* and *C. auronitens* from their common ancestor earlier than the beginning of the last glacial period.

Carabus auronitens lives in three glacial refugial ranges in South France: in the Montagne Noire and in adjacent mountains (including the Monts de Lacaune), in the surroundings of Rodez (Dep. Aveyron) and in the Cevennes. North and west of the Cevennes, the species is widely and relatively continuously distributed. Glacial refuges in the East Alps and in the Carpathians are occupied by *C. auronitens* populations, too. North of the presumed refugia *C. auronitens* is present in a wide range extending from West France to Poland. The species does either live in the alpine zone or on permafrost ground, thus it seems that survival during glacial period north of the *Holdhaus borderline* was not possible.

Distribution and genetic differentiation point to different powers of dispersal in the *C. auronitens* populations from the mentioned ranges in South France: At least the populations from the Montagne Noire show an endemic distribution, whereas the populations from the Cevennes have obviously colonized a large range up to West France, Central France and possibly West Germany. These populations behaved as *remigrants over large distances* (*Rückwanderer über weite Distanz*, Holdhaus 1954). Some other Carabid species show an intraspecific differentiation of endemic and widely distributed populations, too. In several cases geographical or ecological barriers responsible for isolation of the endemic populations are not recognizable. Postglacial remigration could be due to a special type of locomotory and orientation behaviour.

Key words: *Carabus*, Pyrenees, glacial refugia, distribution of two sibling species, allozyme, genetic differentiation, power of dispersal, résumé

Autor:
Dr. Th. Aßmann, Arbeitsgruppe: Prof. Dr. F. Weber, Institut für Allgemeine Zoologie und Genetik, Schloßplatz 5, D-48149 Münster; aktuelle Adresse: Fachgebiet Ökologie, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück, Barbarastraße 11, D-49069 Osnabrück, Deutschland.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Inhalt

1	Einleitung.	227
2	Die Pyrenäen und südfranzösischen Mittelgebirge als eiszeitliche Refugialgebiete	228
2.1	Klimatische Verhältnisse während der letzten Eiszeit in Südfrankreich	228
2.2	Eiszeitliche Refugialgebiete für Carabiden in den Pyrenäen	229
2.3	Die Mittelgebirge Südfrankreichs als Refugialgebiete für Carabiden	232
3	*Carabus punctatoauratus*	236
3.1	Verbreitung.	236
3.2	Morphologische und subspezifische Differenzierung.	240
3.3	Habitatbindung	242
4	*Carabus auronitens*	244
4.1	Verbreitung.	244
4.2	Morphologische und subspezifische Differenzierung.	246
4.3	Habitatbindung	246
5	Diskussion	250
5.1	*Carabus punctatoauratus* als Endemit und postglazialer Rückwanderer über kurze Distanz.	250
5.2	Habitatbindung von *Carabus punctatoauratus*	252
5.3	Habitatbindung von *Carabus auronitens*.	253
5.4	*Carabus auronitens* als Endemit und postglazialer Rückwanderer über weite Distanz.	254
5.5	Differenzierung zwischen *Carabus punctatoauratus* und *Carabus auronitens*	260
6	Résumé.	265
	Dank	267
	Literatur.	267

1 Einleitung

Die Laufkäfer-Gattung *Carabus* ist in Europa mit mehr als 130 Arten vertreten (Breuning 1932–1937, Turin 1981, Turin et al. 1993). Bemerkenswert hoch ist dabei der Anteil von vikariierenden, nächstverwandten Formen, die z.T. als Arten angesehen werden. Einige dieser Arten zeigen beträchtliche Unterschiede in der Ausdehnung ihrer Verbreitungsgebiete. Während eine Art ein großes, oft zusammenhängendes Verbreitungsgebiet besiedelt, besetzt die andere Art ein kleines Areal meist in Südeuropa. Als Beispiele seien hier genannt[1]: *Carabus hortensis* Linné aus Mittel-, Nord- und Osteuropa und *Carabus preslii* Dejean aus Albanien, Westgriechenland und Süditalien; *Carabus arvensis* Herbst, der von West- über Mittel- und Nordeuropa bis nach Sibirien verbreitet ist, und *Carabus deyrollei* Gory, der endemisch in Galizien und Asturien vorkommt; *Carabus cancellatus* Illiger, der von Nordwestspanien bis Schweden und Finnland, Rußland und Bulgarien vorkommt, und *Carabus vagans* Olivier, der endemisch für die

[1] Die Verbreitungsangaben der *Carabus*-Arten richten sich nach Apfelbeck 1904, Breuning 1932–1937, Horion 1941, Lindroth 1945, Bonadona 1971, Casale et al. 1982, Jeanne & Zaballos 1986 und Turin et al. 1993.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Provence und die angrenzenden See-Alpen ist. Bei manchen Artengruppen kommen im südlichen Europa auch mehrere Arten vor. Zu ihnen gehören die vikariierenden Arten des Subgenus *Chaetocarabus* Thomson: Der in West-, Mittel-, Ost- und Südosteuropa weit verbreitete *Carabus intricatus* Linné wird in Süditalien und Sizilien durch *Carabus lefebvrei* Dejean und in Griechenland durch *Carabus krueperi* Reitter und *Carabus merlini* Schaum ersetzt. *Carabus nemoralis* Müller besiedelt große Teile Europas von Nordwestspanien bis Skandinavien und Rußland. Die nächstverwandten Arten *Carabus pseudomonticola* Lapouge und *Carabus monticola* Dejean vikariieren mit *C. nemoralis* in den Ostpyrenäen und südlichen Westalpen.

Auch *Carabus auronitens* Fabricius und *Carabus punctatoauratus* Germar stellen nächstverwandte vikariierende Arten dar, die sich auffällig hinsichtlich der Größe ihrer Verbreitungsareale unterscheiden: *C. punctatoauratus* ist für die Pyrenäen endemisch, während *C. auronitens* in West- und Mitteleuropa (einschließlich Polen und Rumänien) weit verbreitet ist. Unterschiedliche Verbreitungsbilder, wie sie dieses Artenpaar und die oben angeführten Arten aufweisen, berühren eine Problematik, die erstmals von Holdhaus (1911, 1932, 1954) für die tiergeographische Forschung aufgegriffen wurde: die postglaziale Geschichte von Populationen, die während der Eiszeit in relativ kleinflächigen Refugien isoliert waren. Obwohl diese Problematik in der Biogeographie nur sporadisch wieder aufgegriffen wurde (z. B. Reinig 1938, Besuchet 1968, Nadig 1968, Franz 1970, Franz & Beier 1970), fand sie inzwischen doch Eingang in biologische Lehrbücher (de Lattin 1967, Müller 1981, Franz 1979).

Bis heute wurde aber noch nicht untersucht, warum Arten, die in glazialen Refugien die letzte Eiszeit überdauerten, sich heute hinsichtlich ihrer Verbreitungsareale z. T. so stark unterscheiden; d. h. warum einige Endemiten geblieben sind, andere als postglaziale Rückwanderer dagegen große Gebiete besiedelt haben. Insbesondere fehlt eine vergleichende populationsbiologische Betrachtung von nächstverwandten Arten, die sich hinsichtlich ihrer postglazialen Verbreitung unterscheiden. Diesem Themenkomplex widmet sich die vorliegende Arbeit. Wichtig für einen Zugang zu dieser Thematik ist die Kenntnis der klimatischen Bedingungen in den ehemaligen Refugialgebieten, sowie der Verbreitung, Habitatbindung und genetischen Differenzierung der Arten. – Für eine entsprechende Betrachtung eignen sich *C. punctatoauratus* und *C. auronitens* besonders, da über beide Arten aufgrund von Untersuchungen zur Ökologie, Ethologie und Verbreitung sowie zur morphologischen und genetischen Differenzierung mehr Informationen vorliegen als über andere europäische *Carabus*-Artenpaare (z. B. Weber 1965, 1966, 1967, 1968, Colas 1969, Mossakowski & Weber 1972, Gries et al. 1973, Weber & Klenner 1987, Meyer-Peters 1988, Klenner 1989, Hockmann et al. 1989, Althoff et al. 1992, Terlutter 1990, 1991, Aßmann 1990, Aßmann et al. 1994, Aßmann & Weber in Vorber.).

2 Die Pyrenäen und südfranzösischen Mittelgebirge als eiszeitliche Refugialgebiete

2.1 Klimatische Verhältnisse während der letzten Eiszeit in Südfrankreich

Während der letzten Eiszeit hatten sich auch in Südfrankreich die klimatischen Verhältnisse grundlegend verändert: Die höheren Lagen der Pyrenäen waren mit einem Eisschild bedeckt, und in einigen Tälern reich-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ten die Gletscher bis in die Vorberge (z. B. Taillefer 1977, Herail & Jalut 1986, Andrieu et al. 1988). Das französische Zentralmassiv war demgegenüber nur in geringem Umfang vergletschert (Washburn 1979). Die Karten von Huntley & Birks (1983) geben für das Maximum der Vereisung (18 000 bp) für das Zentralmassiv und die Pyrenäen Tundrenvegetation an. Pollenanalytische Analysen an Torfprofilen und Sedimenten aus den Pyrenäen zeichnen für diese Phase (20 000 bis 14 000 bp) ein ähnliches Bild: Eine *Artemisia*- und Chenopodiaceae-reiche Steppe war die vorherrschende Formation in einem kalten, sehr trockenen Klima (Jalut 1974, Mardones & Jalut 1983, Jalut et al. 1982). Regelmäßig treten in den überwiegend aus montanen und subalpinen Lagen stammenden Ablagerungen aber auch Baumpollen (besonders von *Pinus*, wahrscheinlich *Pinus uncinata*) auf, die in manchen Gebieten (z. B. im Pays de Sault) so hohe Frequenzen erreichen, daß man von einer Überdauerung dieses Baumes – zumindest in den östlichen Pyrenäen – ausgehen muß („*Les pourcentages relativement élevés du pin traduisent sans doute la présence de cet arbre dans le voisinage,...*", Jalut & Vernet 1989: 24). Auf lokale Unterschiede in der Vegetationsdekke deuten auch die Pollennachweise hygrophiler Taxa wie *Caltha*, *Selaginella selaginoides* und *Sphagnum* aus dem Pays de Sault hin (Jalut & Vernet 1989). In der Montagne Noire waren nach anthracologischen Untersuchungen bereits im Magdalenien (15 000 bp) *Betula*-, *Abies*- und *Pinus*-Bestände etabliert. Diese Gattungen haben mit großer Wahrscheinlichkeit das Maximum der Würm-Eiszeit in diesem Gebiet überdauert (Vernet 1980). Vermutlich waren Waldrefugien als kleine, voneinander isolierte Inseln auf die mittleren Höhenbereiche der Gebirge zwischen zwei anderen Vegetationsgürteln beschränkt (van der Hammen et al. 1971, Birks & Line 1993, Lang 1994). Die *Artemisia*-Steppen dominierten unterhalb dieser Stufe. Oberhalb der Waldrelikte prägten vermutlich alpin-aride Gesellschaften die Höhenlagen. Auch die schnelle Ausbreitung vieler Baumarten zum Ende des Glazials und während des Postglazials in den Pyrenäen spricht für die Existenz von eng benachbarten eiszeitlichen Waldrefugien („*Refuges of vegetation give the best explanation for late glacial phytogeography*", Vernet 1980: 33; vgl. auch Jalut 1988).

2.2 Eiszeitliche Refugialgebiete für Carabiden in den Pyrenäen

Für die Pyrenäen sind zahlreiche endemische Arten charakteristisch, die z. T. nur auf ein oder wenige Gebirgsmassive beschränkt sind. Die geographische Verteilung dieser Arten in den Pyrenäen ist jedoch unterschiedlich. Dies soll an folgenden drei Phänomenen verdeutlicht werden:

(1) Die oberhalb der Waldgrenze lebende Carabidenfauna zeigt in den Zentralpyrenäen im Vergleich zu den Randpyrenäen eine auffällige Artenverarmung. Diese Inhomogenität im Auftreten der Arten wird deutlich, wenn Massive, die nur kleine Vergletscherungen während der letzten Eiszeit aufwiesen, mit solchen verglichen werden, die ehemals großflächig von einem Eisschild bedeckt waren. Als Beispiele für weitgehend unvergletscherte Massive wurden die Gebirgsstöcke des Pic du Midi de Bigorre (Departement Hautes Pyrénées) und des Mont Valier (Departement Ariège) gewählt. Vergletschert waren dagegen die benachbarten Gebirgsmassive des Pic Mechant (Departement Hautes Pyrénées), Monte Perdido (Provinz Huesca) und Maladetta (Provinzen Huesca und Llérida). In Tab. 1 sind die Carabiden aufgelistet, die in diesen fünf

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 1: Die oberhalb der Waldgrenze vorkommenden, in den Pyrenäen endemischen Carabiden in den Bergmassiven Massif du Midi de Bigorre, Mont Valier, Pic Mechant, Monte Perdido und Maladetta. Die geographische Lage der Massive ist Abb. 3 zu entnehmen. Die Artenlisten wurden auf mehreren eigenen Exkursionen erstellt. Zusätzlich wurde die faunistische Literatur (z.B. Bonadona 1971, Jeanne & Zaballos 1986) ausgewertet.

Massif du Midi de Bigorre	Mont Valier	Pic Mechant	Monte Perdido	Maladetta
Carabus pyrenaeus Serville 1821	*Carabus pyrenaeus* Serville 1821	*Carabus pyrenaeus* Serville 1821	*Carabus pyrenaeus* Serville 1821	*Carabus pyrenaeus* Serville 1821
Carabus cristofori Spence 1823	*Carabus cristofori* Spence 1823			
Carabus punctatoauratus Germar 1824	*Carabus punctatoauratus* Germar 1824			
Nebria lafresnayei Serville 1821	*Nebria lafresnayei* Serville 1821	*Nebria lafresnayei* Serville 1821	*Nebria lafresnayei* Serville 1821	*Nebria lafresnayei* Serville 1821
Nebria lariollei Germiny 1864				
Trechus bonvouloiri Pandelle 1867				
	Trechus grenieri Pandelle 1867			
	Trechus abeillei Pandelle 1872			
Trechus distinctus Fairmaire 1856		*Trechus distinctus* Fairmaire 1856		
Trechus angusticollis Kiesenwetter 1850			*Trechus angusticollis* Kiesenwetter 1850	*Trechus angusticollis* Kiesenwetter 1850
			Licinoderus chobauti Deville 1905	
Haptoderus abacoides Dejean 1828	*Haptoderus abacoides* Dejean 1828	*Haptoderus abacoides* Dejean 1828	*Haptoderus abacoides* Dejean 1828	*Haptoderus abacoides* Dejean 1828
Haptoderus parvulus Chaudoir 1868				*Haptoderus parvulus* Chaudoir 1868
	Haptoderus infimus Chaudoir 1868			*Haptoderus infimus* Chaudoir 1868
Haptoderus amoenus Dejean 1828	*Haptoderus amoenus* Dejean 1828	*Haptoderus amoenus* Dejean 1828	*Haptoderus amoenus* Dejean 1828	

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Massif du Midi de Bigorre	Mont Valier	Pic Mechant	Monte Perdido	Maladetta
	Haptoderus champenoisi Croissandeau 1893			*Haptoderus champenoisi* Croissandeau 1893
Haptoderus colasi Jeannel 1937				
	Haptoderus pusillus Dejean 1828	*Haptoderus pusillus* Dejean 1828	*Haptoderus pusillus* Dejean 1828	*Haptoderus pusillus* Dejean 1828
Pterostichus boisgiraudi Dufour 1843 *	*Pterostichus dufouri* Dejean 1828	*Pterostichus dufouri* Dejean 1828	*Pterostichus dufouri* Dejean 1828	*Pterostichus dufouri* Dejean 1828
Pterostichus xatarti Dejean 1828	*Pterostichus xatarti* Dejean 1828	*Pterostichus xatarti* Dejean 1828	*Pterostichus xatarti* Dejean 1828	*Pterostichus xatarti* Dejean 1828
Pterostichus roussellei Colas 1963				
	Pterostichus sudrei Deville 1922			
Zabrus obesus Serville 1821	*Zabrus obesus* Serville 1821	*Zabrus obesus* Serville 1821	*Zabrus obesus* Serville 1821	*Zabrus obesus* Serville 1821
$\Sigma = 16$	$\Sigma = 15$	$\Sigma = 9$	$\Sigma = 10$	$\Sigma = 11$

Pterostichus boisgiraudi wird von Jeannel (1941) als Unterart von *Pterostichus dufouri* angesehen.

Massiven vorkommen und für die Pyrenäen endemisch sowie gleichzeitig konstant brachypter sind.

Die höchsten Artenzahlen weisen das Massif du Midi de Bigorre und der Mont Valier mit 16 bzw. 15 Arten auf. Die ehemals vergletscherten Bereiche sind mit neun bis elf Arten dagegen deutlich artenärmer. Auffällig ist zudem, daß die für eiszeitliche Refugialräume charakteristischen Laufkäfer der Gattung *Trechus* (Holdhaus 1954) nur in einer Art die drei ehemals vergletscherten Bereiche besiedeln. Mit einer Ausnahme treten alle nachgewiesenen *Trechus*-Arten auch in den beiden unvergletscherten Bereichen auf. Allerdings ist *Licinoderus chobauti* Deville unter den fünf Fangstellen nur am Monte Perdido nachgewiesen worden. Diese Art tritt jedoch auch südwestlich dieses Gebirgsstocks auf und ist deshalb wahrscheinlich als postglazialer Rückwanderer im Sinne von Holdhaus (1954) anzusehen. Entsprechend muß auch für die übrige Fauna angenommen werden, daß aus Refugialgebieten nacheiszeitlich die ehemals vergletscherten Massive besiedelt wurden.

(2) Die Ausbreitung zahlreicher epigäischer Arten in der Nacheiszeit ist durch die oben dargelegten Befunde belegt. Besonders gering ist das Ausbreitungspotential von blinden, im Spalten- und Lückensystem der Böden und Gesteine lebenden Arten, die aufgrund morphologischer und physiologischer Anpassungen außerhalb dieser Lebensräume, d. h. epigäisch, nicht überlebensfähig sind. Für die Pyrenäen sind über

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

70 solcher Arten aus den Carabiden-Gattungen *Geotrechus*, *Aphaenops*, *Hydraphaenops*, *Microtyphlus*, *Hypotyphlus*, *Anillus* und *Reicheia* bekannt (Bonadona 1971, Casale & Laneyrie 1982, Jeanne & Zaballos 1986). Hinzu kommen noch sieben mikrophthalme Arten aus der Unterfamilie Pterostichinae, die eine vergleichbare Habitatbindung aufweisen.

Aus den zentralen Pyrenäen, die während der letzten Eiszeit stark vergletschert waren, sind diese Arten unbekannt. Dies zeigt exemplarisch die Verbreitungskarte der *Geotrechus*-Arten (Abb. 1). In den nördlichen Randpyrenäen kommen zahlreiche Arten, im spanischen Randbereich nur einige Arten dieser Gattung vor. In den Zentralpyrenäen fehlen *Geotrechus*-Arten völlig. Entsprechendes gilt auch für die anderen beiden artenreichen Höhlenlaufkäfer-Gattungen *Aphaenops* und *Hydraphaenops* (vgl. Jeannel 1941, Bonadona 1971, Lagar 1976, Español & Comas 1985, Jeanne & Zaballos 1986). Damit ergibt sich auch bei den Höhlenlaufkäfern ein ähnlich inhomogenes Verbreitungsbild wie bei den alpin auftretenden Endemiten.

(3) Hinweise auf potentielle Refugialgebiete für an Wälder gebundene Arten geben besonders die Vorkommen endogäischer, blinder Käfer, die in tiefen Schichten wasserzügiger Waldböden leben. Da auch diese Formen – wie die *echten* (d. h. hypogäischen) Höhlentiere – eine sehr eingeschränkte Dispersionsfähigkeit aufweisen, zeigt ihr rezentes Vorkommen verläßlich Waldstandorte oder zumindest waldähnliche Lebensräume (z. B. Gebüsche) während der Eiszeit an (Holdhaus 1954). In Abb. 2 ist die Verbreitung der endogäischen, anophthalmen Carabiden-Arten dargestellt, die für die Pyrenäen endemisch sind. Auffällig ist das artenreiche Vorkommen im Osten und im spanischen Randbereich der Pyrenäen (acht Arten). Am Nordrand der Pyrenäen kommen zwei Arten vor, von denen *Hypotyphlus pandellei* Saulcy auch Bereiche besiedelt, die während der letzten Eiszeit in Gletschernähe lagen (Randberge des Val d´Aran, Umgebung von Bagnères-de-Luchon). In den zentralen Pyrenäen, im Monte Perdido- und Maladetta-Gebiet, fehlen die Arten.

Die Pyrenäen weisen damit wie die Alpen eiszeitliche Refugialräume (*massifs de refuge*), die in kleinen Bereichen sogar bewaldet waren bzw. eine waldähnliche Vegetation aufwiesen, und – wenn auch in abgeschwächter Form – *eiszeitlich devastierte Bereiche* auf. Im Gegensatz zu den Alpen, insbesondere den Ostalpen, sind die eiszeitlichen Refugialgebiete in den Pyrenäen jedoch sehr groß, während die artenarmen Gebiete auf einen Teil der zentralen Pyrenäen beschränkt sind (Abb. 3).

2.3 Die Mittelgebirge Südfrankreichs als Refugialgebiete für Carabiden

Nach Washburn (1979) und Frenzel (1980) war während der letzten Eiszeit in West- und Mitteleuropa mit Ausnahme des südlichen Frankreichs Permafrostboden ausgebildet. Eine bemerkenswerte Kongruenz zwischen der Südgrenze des Auftretens von kontinuierlichem glazialem Permafrostboden und der Nordgrenze des Auftretens von endogäischen Arten konnte bereits Holdhaus (1954) aufzeigen. Durch nachfolgende faunistische und tiergeographische Untersuchungen konnte die sogenannte *Holdhaus-Linie* bestätigt werden und mußte nur in kleinen Details korrigiert werden (vgl. Franz 1970, Franz & Beier 1970, Abb. 4). Die Nordgrenze endogäischer, blinder Käfer, die in wasserzügigen Waldböden vorkommen, fällt z. T. mit der Nordgrenze der Verbreitung hypogäischer Arten zusammen, z. T. ist sie aber

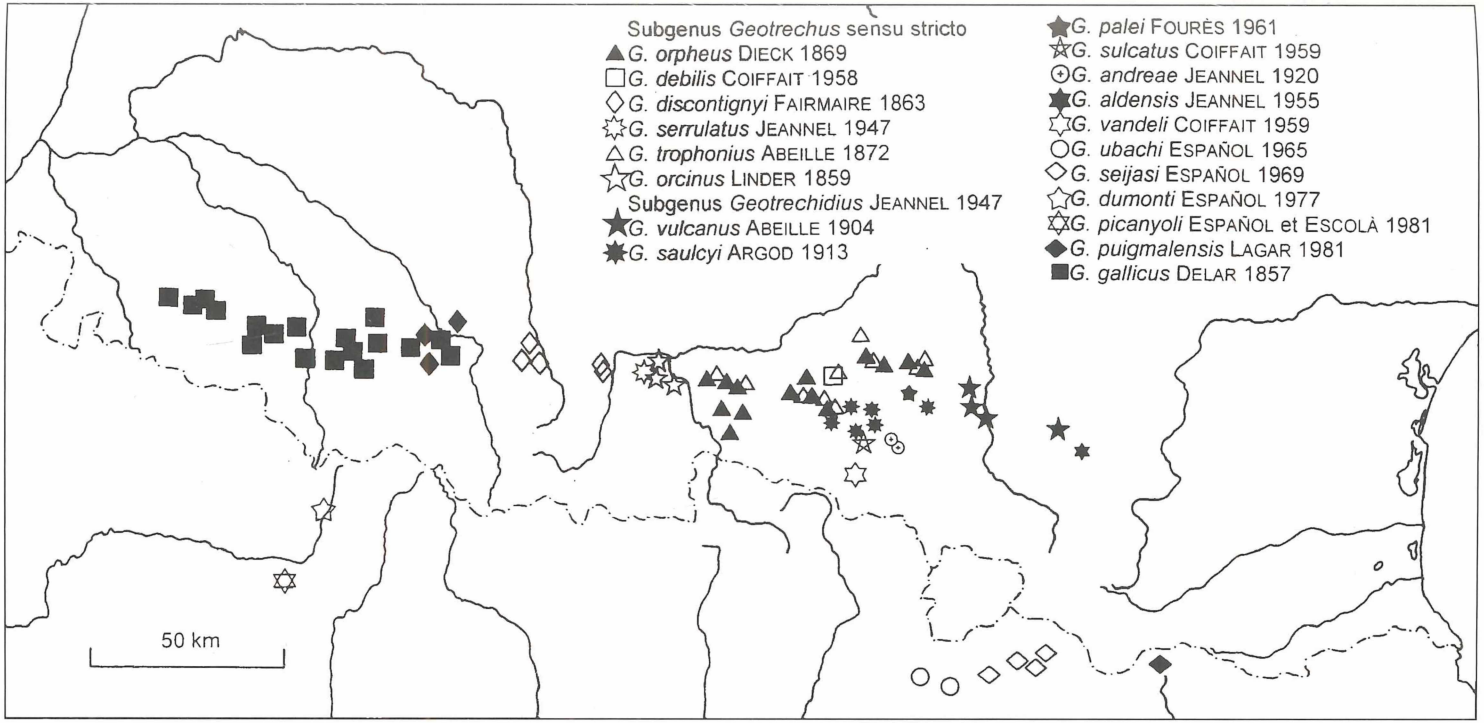


Abb. 1 Fundpunkte der *Geotrechus*-Arten in den Pyrenäen (nach faunistischen Angaben von Jeannel 1926–28, Jeannel 1941, Bonadona 1971, Casale & Laneyrie 1982, Jeanne & Zaballos 1986 und eigenen Beobachtungen).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

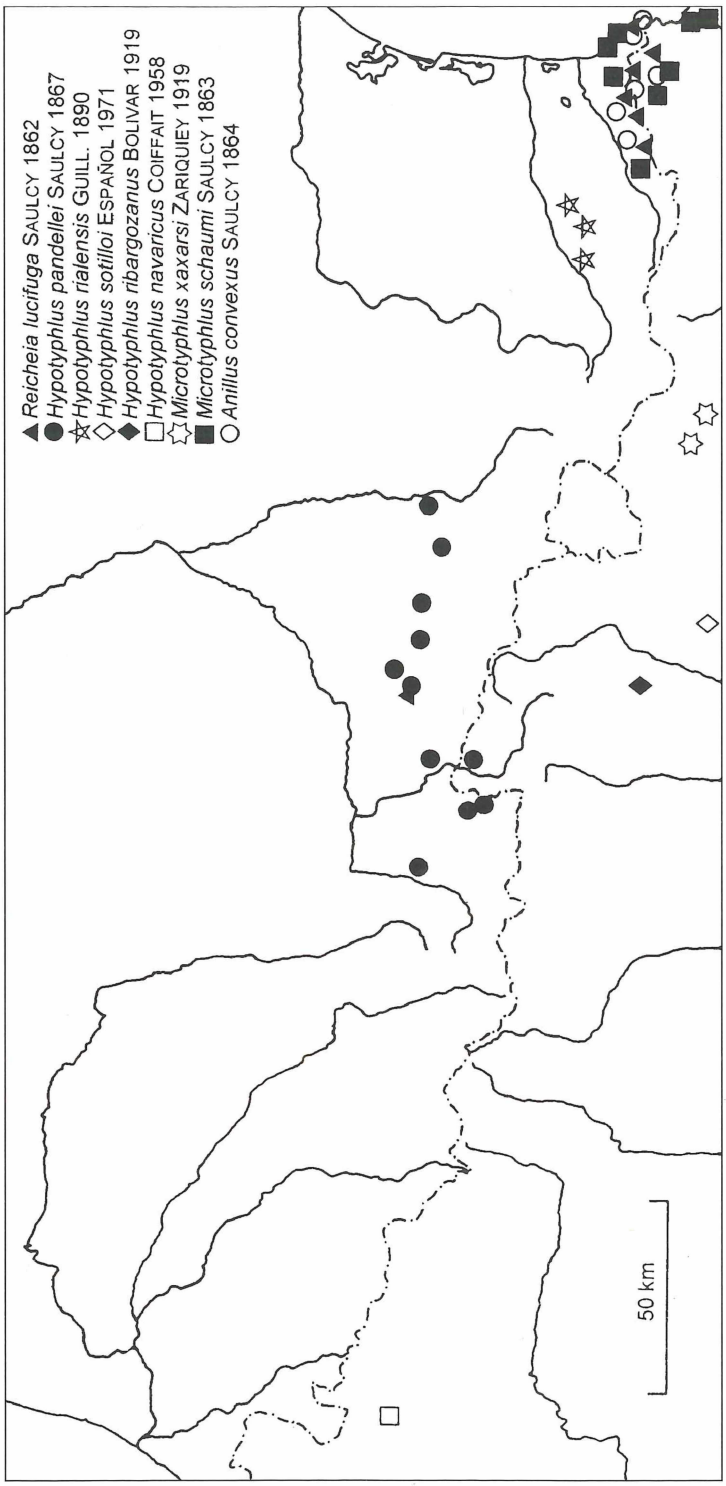


Abb. 2 Verbreitung endogäischer, anophthalmer Carabiden aus den Unterfamilien Scaritinae (Reicheiini) und Bembidiinae (Anillini), die endemisch in den Pyrenäen auftreten (nach faunistischen Angaben von Jeannel 1941, 1963, Bonadona 1971, Jeanne & Zaballos 1986 und eigenen Beobachtungen). Am nördlichen Rand der Pyrenäen und im angrenzenden Hügelland sind außerdem *Anillus caecus* J.-Duval und *Anillus sulcatellus* Coiffait verbreitet.

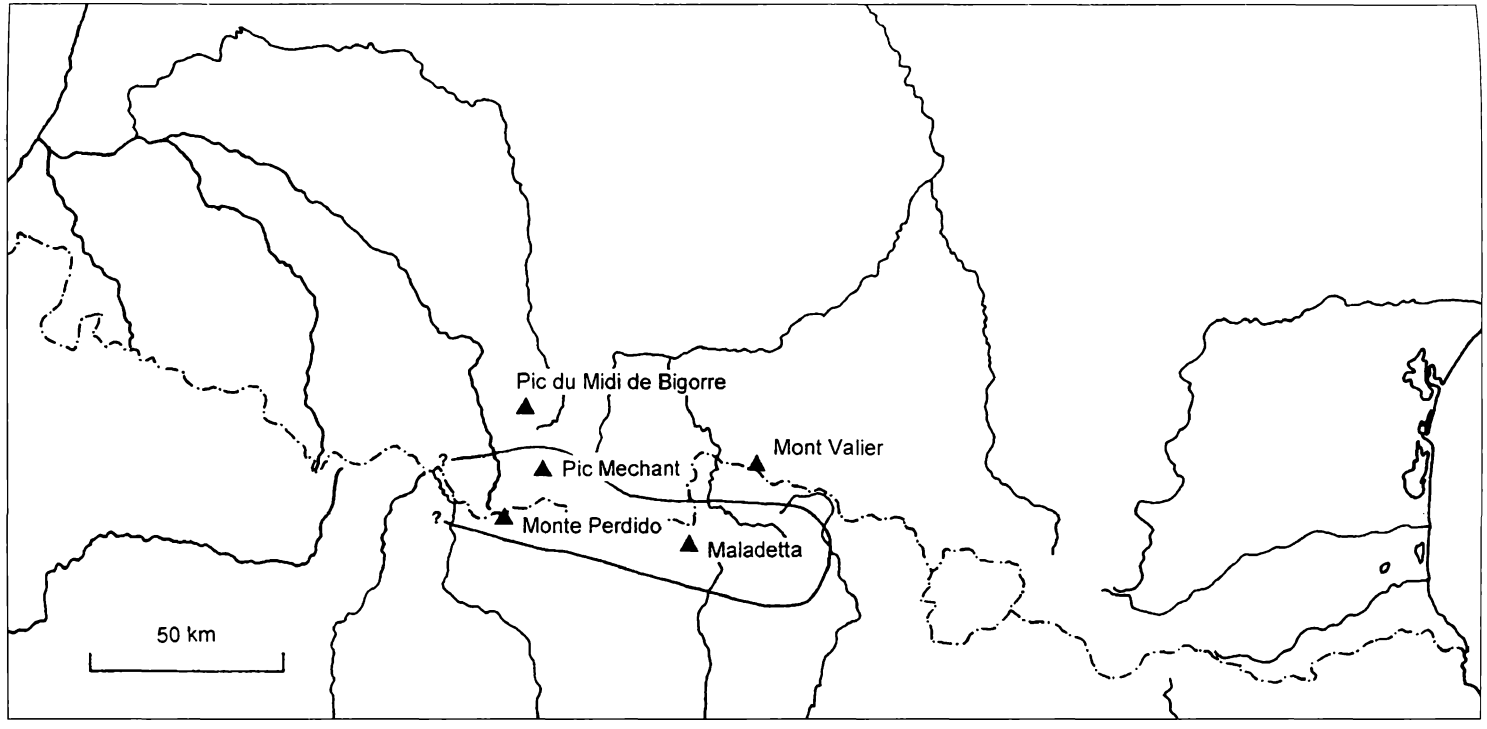


Abb. 3 Das eiszeitlich *devastierte* Areal in den Pyrenäen, begrenzt durch eine kontinuierliche Linie. Der aktuelle Kenntnisstand läßt nur im Osten eine Abgrenzung des artenarmen Areals zu. Für eine genaue Abgrenzung im Westen sind weitere, faunistische Aufnahmen erforderlich. Die Bereiche außerhalb des devastierten Areals sind überwiegend als eiszeitliche Refugialgebiete (auch für Waldarten) anzusehen.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

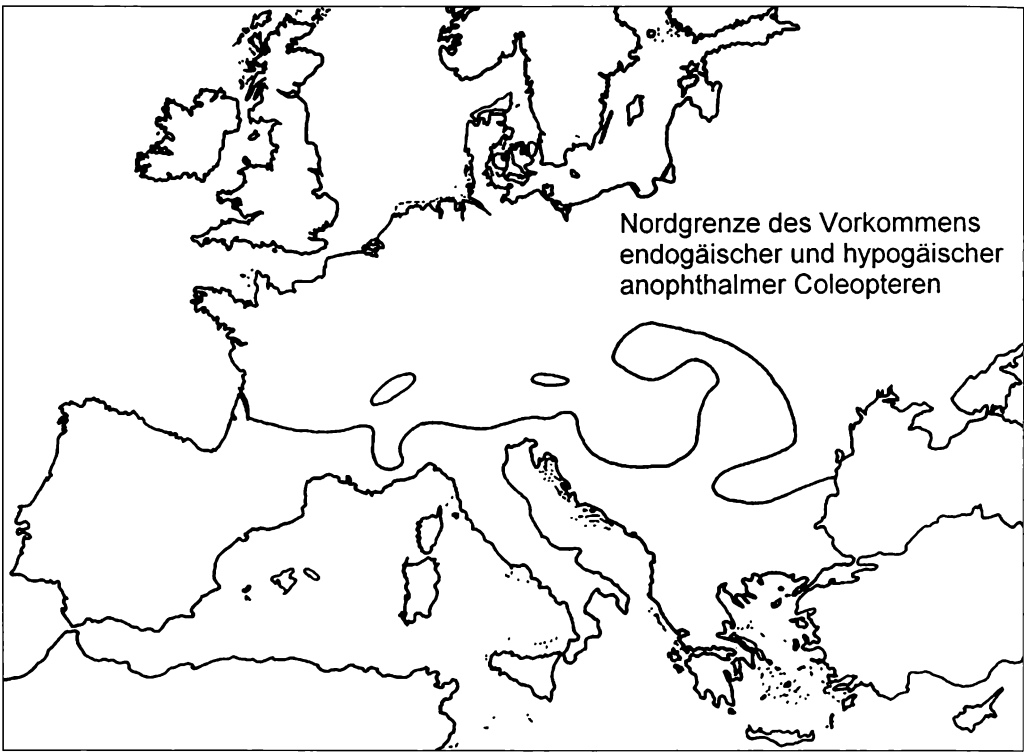


Abb. 4 Nordgrenze der Verbreitung endo- und hypogäischer, anophthalmer Coleopteren in Europa (*Holdhaus-Linie*). Isolierte Areale nördlich der kontinuierlichen Linie sind ebenfalls dargestellt (Holdhaus 1954, verändert nach Verbreitungsangaben von Bonadona 1971, Casale & Laneyrie 1982 und Franz & Beier 1970). Wahrscheinlich auf Verschleppung zurückgehende Meldungen nördlich dieser Linie (von Anillinen) sind nicht berücksichtigt.

auch nach Norden verschoben (vor allem auf dem Balkan, Holdhaus 1954). Die partielle Nichtkongruenz könnte eine Folge davon sein, daß endogäische Arten nicht an Kalkmassive gebunden sind.

Die *Holdhaus-Linie* verläuft durch die südliche Hälfte der zentralfranzösischen Mittelgebirge. Von den Cevennen bis ungefähr in die Umgebung von Rodez (Dept. Aveyron) scheinen sich damit ehemalige eiszeitliche Refugialgebiete zu erstrecken. Südlich dieser Linie konnten an Wälder gebundene Carabiden wahrscheinlich die letzte Eiszeit überdauern.

3 *Carabus punctatoauratus*

3.1 Verbreitung

C. punctatoauratus besiedelt die Pyrenäen nicht kontinuierlich (Abb. 5, Tab. 2). Vielmehr setzt sich das Verbreitungsgebiet aus mehreren Regionen zusammen, von denen einige von nur je einer Metapopulation besiedelt zu sein scheinen.

Metapopulationen sind als räumlich strukturierte Populationen definiert, die aus lokalen Populationen zusammengesetzt sind (Hanski & Gilpin 1991). Benachbarte lokale

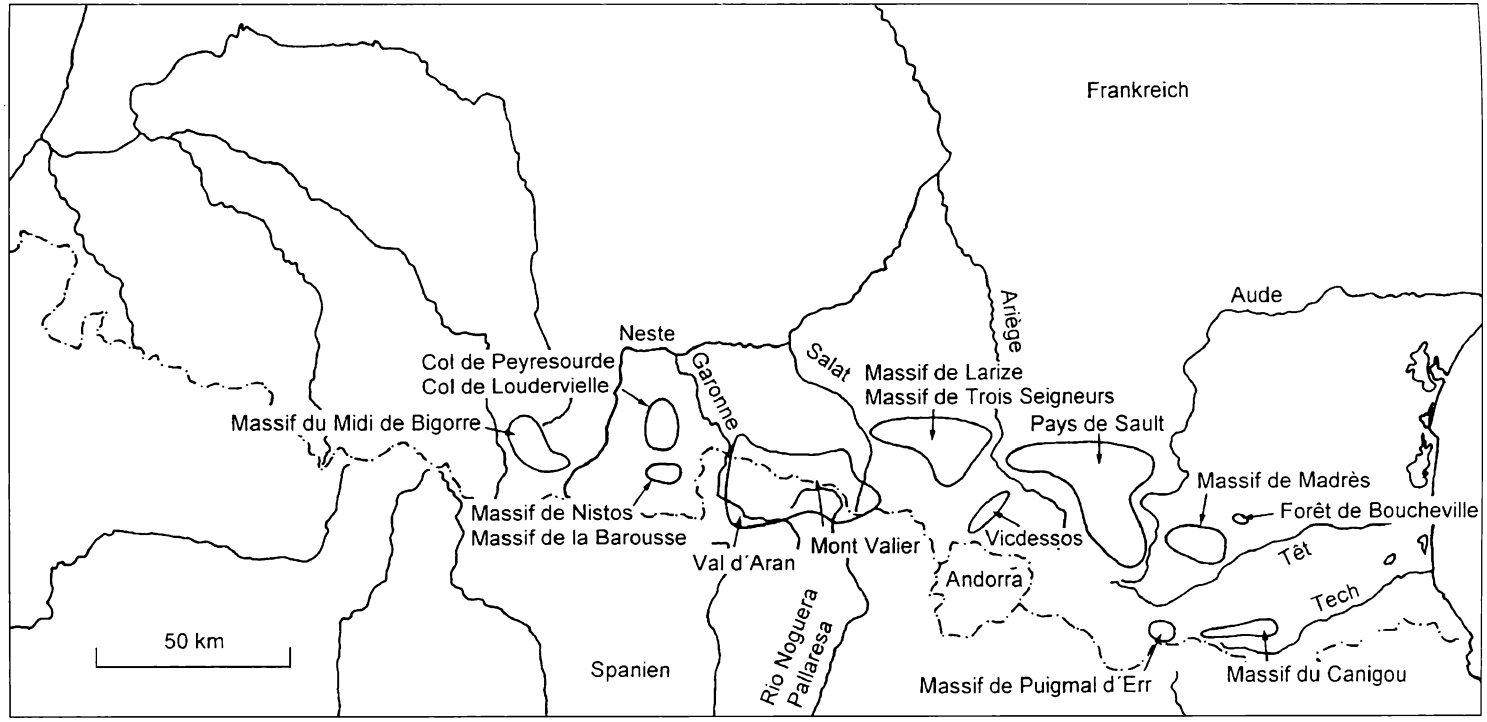


Abb. 5 Verbreitung von *Carabus punctatoauratus* in den Pyrenäen (nach den Verbreitungsangaben von Jeannel 1941, Colas 1969, Raynaud 1971, Bonadona 1971, Jeanne & Zaballos 1986, Forel & Leplat 1995, eigenen Beobachtungen).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 2: Lage und Charakterisierung der Fundstellen von 29 *Carabus punctatoauratus*-Populationen.

Name der Populati	Lage	Höhe über N.N. in m	Fangzeiten	Charakterisierung der Fangstelle
1 Soum Arrouy (Massif du Midi de Bigorre)	20 km südöstlich von Lourdes, Dep. H^{tes}-Pyr.	1800–2000	VII. 1988	subalpine, baumfrei Matten
2 Hourquette d´Ouscouaou (Massif du Midi de Bigorre)	18 km südöstlich von Lourdes, Dep. H^{tes}-Pyr.	1900-2200	VII. 1990	subalpine, baumfreie Matten
3 Col de Menté (Montagne de la Seube)	22 km südlich von St. Gaudens, Dep. H^{te} Garonne	1450	III. 1989, X. 1989	*Fagus*-, *Abies*-Bestand
4 Bois de Mont Caubech (Garonne-Tal)	29 km südlich von St. Gaudens, Dep. H^{te} Garonne	1500-1600	VI. 1990	*Abies*-, *Betula*-Bestand
5 Estañet (Garonne-Tal)	8 km südöstlich von Vielha, Prov. Llerida	1800	VI. 1990	*Abies*-, *Betula*-, *Acer*-Bestand
6 Bosque Bonabé (Macizo de Beret)	24 km nordöstlich von Vielha, Prov. Llerida	1500	VI. 1990	*Abies*-, *Betula*-, *Acer*-Bestand
7 Port d´Aula (Mont Valier)	24 km südlich von St. Girons, Dep. Ariège	1900-2300	VI. 1988	baumfreie subalpine Matten
8 Leziou (Mont Rouch)	28 km südlich von St. Girons, Dep. Ariège	1150-1350	X. 1989	*Fagus*-, *Abies*-Bestand
9 Pas de la Core (Mont Valier)	14 km südlich von St. Girons, Dep. Ariège	1450	III. 1989	*Fagus*-Bestand
10 Forêt de Moulis (Mont Valier)	10 km südlich von St. Girons, Dep. Ariège	1200-1400	IV. 1988	*Fagus*-, *Betula*-Bestand
11 Forêt de Rivèrenert (Massif de Larize)	24 km südöstlich von St. Girons, Dep. Ariège	600	IV. 1988, X. 1989	*Tilia*-, *Quercus*-, *Fagus*-, *Alnus*-, *Castenea*-Bestand
12 Col de la Crouzette (Massif de Larize)	16 km südöstlich von St. Girons, Dep. Ariège	1200-1250	IV. 1988	*Fagus*-Bestand
13 Col de Marrous (Massif de Larize)	15 km westlich von Foix, Dep. Ariège	1200	IV. 1988	*Fagus*-, *Abies*-Bestand
14 Forêt d´Andronne (Massif de Larize)	13 km südwestlich von Foix, Dep. Ariège	900	X. 1989	*Abies*-Bestand
15 Forêt de Brassac (Massif de Larize)	10 km südwestlich von Foix, Dep. Ariège	1050	X. 1989	*Fagus*-, *Abies*-, *Pinus*-Bestand
16 Forêt de Ganac (Massif de Larize)	4 km südwestlich von Foix, Dep. Ariège	750	IV. 1988	*Castanea*-, *Pinus*-, *Betula*-Bestand
17 Sapinrère (Montagne de la Tabe)	21 km südöstlich von Foix, Dep. Ariège	1150-1200	IV. 1988	*Abies*-Bestand
18 Forêt de Belesta (Pays de Sault)	17 km westlich von Quillan, Dep. Ariège/Aude	900	III. 1989	*Abies*-Bestand

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Name der Population	Lage	Höhe über N.N. in m	Fangzeiten	Charakterisierung der Fangstelle
19 Forêt de Comefroide (Pays de Sault)	14 km westlich von Quillan, Dep. Aude	1000	III. 1989, X. 1989	*Abies*-Bestand
20 Forêt de Picaussel (Pays de Sault)	13 km westlich von Quillan, Dep. Aude	1000	VIII. 1987, III. 1988, III., X. 1989	*Abies*-Bestand
21 bei Caillens (Massif de Serembarre)	12 km südwestlich von Quillan, Dep. Aude	750	IV. 1988, XI. 1989	*Abies*-, *Fagus*-Bestand
22 Forêt de Niave (Massif de Serembarre)	14 km südwestlich von Quillan, Dep. Aude	1350	VIII. 1987, X. 1990	*Abies*-Bestand
23 Col de Teil (Massif de Serembarre)	17 km südwestlich von Quillan, Dep. Aude	1400	III. 1988, X. 1990	*Abies*-Bestand
24 Port de Pailhères (Massif de Tarbezou)	25 km nördlich von Font-Romeu, Dep. Aude/Ariège	1900-2100	V. 1988, VI. 1988	subalpine, baumfreie Matten
25 Forêt des Hares (Massif de Tarbezou)	21 km nördlich von Font-Romeu, Dep. Ariège	1600	XI. 1989	*Abies*-Bestand
26 Forêt de Gravas (Massif de Madres)	26 km nordöstlich von Font-Romeu, Dep. Aude	1600	III. 1989, X. 1990	*Abies*-, *Fagus*-Bestand
27 Col de Jau (Massif de Madres)	16 km nordwestlich von Prades, Dep. Aude	1400	III. 1989	*Abies*-Bestand
28 Foret de Salvanère (Massif de Madres)	14 km nordwestlich von Prades, Dep. Aude	1300-1600	III. 1989	*Abies*-Bestand
29 Pla Guillem (Massif du Canigou)	16 km südlich von Prades, Dep. Pyr. Or.	2200-2300	VI. 1990	subalpine, z. T. mit *Pinus* bewachsene Matten

Populationen einer Metapopulation sind durch Interaktionsbarrieren getrennt, die den Austausch von Individuen einschränken, aber nicht völlig unterbinden. Nach neuerer populationsbiologischer Auffassung ist eine Metapopulationsstruktur essentiell für das Überleben vieler Arten (vgl. Hanski 1991, Hanski & Gilpin 1991). Stirbt eine lokale Population aus, kann sie durch Auswanderer aus benachbarten lokalen Populationen neu gegründet werden. Das Überleben einer Metapopulation ist gesichert, solange sich Extinktion und Neugründung lokaler Populationen die Waage halten. In Übereinstimmung mit dem Metapopulationskonzept wurde bei einigen Carabiden eine intensive Extinktions-Rekolonisations-Dynamik beobachtet (den Boer 1990).

In Abb. 5 ist die Verbreitung von *C. punctatoauratus* dargestellt. Sowohl im Westen als auch im Osten sind isolierte Vorkommen zu erkennen (vgl. auch Jeannel 1941, Colas 1969, Raynaud 1971, Jeanne & Zaballos 1986, Forel & Leplat 1995). Das westlichste Vorkommen liegt zwischen Gave de Pau und Neste. Hier wird das Massif du Midi de Bigorre von der Umgebung des Lac de Peyrelade im Nordwesten bis zum Col d´Aspin

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

im Südosten (inkl. Soum de Nère) bewohnt. Zwischen Neste und Garonne werden zwei Areale besiedelt: Im Norden in der Umgebung der Pässe Col de Peyresourde und Col de Loudervielle und südlich davon das Massif de Nistos und das Massif de la Barousse. Die Region westlich des Salat umfaßt das Gebiet um den Mont Valier (inkl. der nördlich vorgelagerten Berge im Couserans, z. B. im Vallée de Bethmal, am Pas de la Core, im Forêt de Moulis), den Oberlauf des Rio Noguera Pallaresa, das Val d´Aran und die nördlich angrenzenden Massive bis zum Col de Menté. Das Massif de Larize, ein Gebirgsstock gelegen zwischen den Tälern der Ariège und des Salat, und die südlich angrenzenden Massive bis zum Massif de Trois Seigneurs sind ebenfalls besiedelt. Nördlich von Andorra liegt im Vicdessos-Tal ein kleines Areal, das sich vom Forêt de Fontanal im Norden bis zu den Forêts du Plateau de Beille erstreckt. Östlich schließt sich ein großes besiedeltes Areal an, das im Westen durch das Ariège-Tal und im Osten durch das Aude-Tal begrenzt wird (Pays de Sault). Die Vorkommen im Massif du Canigou und im Massif de Puigmal d´Err (Cambras d`Azé, Gorges de la Ségre, Val d´Eyne, Pic de Llouzes) sind durch große, unbesiedelte Verbreitungslücken vom Hauptareal getrennt. Eine relativ kleine Distanz weist die Population aus dem Forêt de Boucheville am Sarrat Naou zum nächstgelegenen Vorkommen der Art am Massif de Madrès auf.

Bemerkenswert ist, daß fast das gesamte Verbreitungsareal von *C. punctatoauratus* in eiszeitlichen Refugialgebieten liegt. Diese Kongruenz wird besonders deutlich bei dem Vorkommen in den Bigorre- und Nére-Massiven, die während der letzten Eiszeit im Westen (Gave de Pau), im Süden (Massif de Néouville) und im Osten (Neste) von Gletschern umgeben war (Taillefer 1967, Mardones & Jalut 1983, Andrieu et al. 1988; zum Vorkommen von Endemiten siehe Tab. 1). In den ehemals vergletscherten Gebieten im Néouville, am Vignemale und am Monte Perdido fehlt *C. punctatoauratus*. Auch die beiden östlich angrenzenden, von *C. punctatoauratus* besidelten Areale waren während der Eiszeit im Westen, Süden und Osten von Gletschern eingeschlossen. Nur im Val d´Aran und am Oberlauf des Rio Noguera Pallaresa ist die Art in ehemals vergletscherte Bereiche eingewandert.

3.2 Morphologische und subspezifische Differenzierung

C. punctatoauratus ist eine polytypische Art, die in mehreren voneinander abgrenzbaren Subspezies in den Pyrenäen vorkommt (vgl. Kap. 3). Schon auf den ersten Blick unterscheiden sich Formen z. T. erheblich in der Körpergröße, der Oberflächenskulptur der Elytren, der Extremitäten- und Oberseitenfärbung sowie in den Körperproportionen. Bedauerlicherweise werden in der Taxonomie und Systematik der Gattung *Carabus* auch Taxa unterhalb des Subspeziesniveaus, ja sogar Varianten aus einer Population, abgetrennt und benannt. So können dann Namen enstehen, die aus bis zu fünf Elementen bestehen können (Genus, Spezies, Subspezies, Natio, Morpha bzw. Forma). Dieses Vorgehen deutet zugleich aber auf die beachtliche morphologische Differenzierung innerhalb der Gattung *Carabus* und innerhalb der Art *C. punctatoauratus* im besonderen hin.

Die in Tab. 2 angeführten lokalen Populationen und die in Abb. 5 abgegrenzten, besiedelten Regionen sind nach den Verbreitungsangaben den Subspezies zugeordnet worden, wie sie Colas (1969), Raynaud (1971), Bonadona (1971), Jeanne & Zaballos (1986) und Forel & Leplat (1995) unterscheiden (Tab. 3). Auffällig sind einige unter-

Tab. 3: Zuordnung der 29 untersuchten *Carabus punctatoauratus*-Populationen (vgl. Tab. 2) zu den beschriebenen Unterarten. „?": keine Zuordnung in der betreffenden Literaturstelle.

Population	Colas (1969)	Raynaud (1971)	Bonadona (1971)	Jeanne & Zaballos (1986)	Forel & Leplat (1995)
1 Soum Arrouy	*montanus*	*montanus*	*montanus*	?	*montanus*
2 Ouscouaou	*montanus*	*montanus*	*montanus*	?	*montanus*
3 Col de Menté	*bouisseti*	*pandellei*	*bouisseti*	?	*couseranensis*
4 Bois de Mont Caubech		*bouisseti*	*pandellei*	*bouisseti*	*pandellei*
5 Estañet	?	*pandellei*	?	*pandellei*	?
6 Bosque Bonabé	?	?	?	*vallierensis*	?
7 Port d´Aula	*aubryi*	*boscensis*	*aubryi*	?	*aubryi*
8 Leziou	*aubryi*	*boscensis*	*aubryi*	?	*aubryi*
9 Pas de la Core	?	*boscensis*	?	?	*couseranensis*
10 Forêt de Moulis	?	*boscensis*	?	?	*couseranensis*
11 Forêt de Rivèrenert	*boscensis*	*boscensis*	*boscensis*	?	*pseudofestivus*
12 Col de la Crouzette	*boscensis*	*boscensis*	*boscensis*	?	*pseudofestivus*
13 Col de Marrous	*boscensis/ pseudofestivus*	*boscensis*	*boscensis*	?	*pseudofestivus*
14 Forêt d´Andronne	*boscensis*	*boscensis*	*boscensis*	?	*pseudofestivus*
15 Forêt de Brassac	*boscensis*	*boscensis*	*boscensis*	?	*boscensis*
16 Forêt de Ganac	*boscensis*	*boscensis*	*boscensis*	?	*boscensis*
17 Sapinrère	*barthei*	*barthei*	*barthei*	?	*barthei*
18 Forêt de Belesta	*barthei*	*barthei*	*barthei*	?	*barthei*
19 Forêt de Comefroide	*farinesi*	*barthei*	*farinesi*	?	*barthei*
20 Forêt de Picaussel	*farinesi*	*barthei*	*farinesi*	?	*barthei*
21 bei Caillens	?	*barthei*	*farinesi*	?	*barthei*
22 Forêt de Niave	?	?	?	?	*barthei*
23 Col de Teil	?	?	?	?	*barthei*
24 Port de Pailhères	*carlittensis*	?	*carlittensis*	?	*pailherensis*
25 Forêt des Hares	*carlittensis*	*punctatoauratus*	*carlittensis*	?	*carlittensis*
26 Forêt de Gravas	*carlittensis*	*punctatoauratus*	*punctatoauratus*	?	*farinesi*
27 Col de Jau	*carlittensis*	*punctatoauratus*	*carlittensis*	?	*farinesi*
28 Forêt de Salvanère	*carlittensis*	*punctatoauratus*	*carlittensis*	?	*farinesi*
29 Pla Guillem	*canigouensis*	*punctatoauratus*	*canigouensis*	?	*punctatoauratus*

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

schiedliche Zuordnungen dieser Autoren: So werden z. B. die Vorkommen am Canigou und Puigmal d´Err von Colas und Bonadona als selbstständige Unterarten aufgefaßt, von Raynaud dagegen zusammengefaßt. Hinzu kommt noch das Problem, daß lokale Populationen, die durch keine Ausbreitungsbarrieren in einem wahrscheinlich kontinuierlich besiedelten Gebiet verbreitet sind, verschiedenen Unterarten zugeteilt werden: Die lokalen Populationen 18 Forêt de Belesta einerseits und 19 Forêt de Comefroide und 20 Forêt de Picaussel andererseits, die am Nordrand des Pays de Sault in einem geschlossenen Waldgebiet leben, werden von Colas und Bonadona in je zwei verschiedene Unterarten gestellt. Für einzelne Wälder im Massif de Larize gibt Colas sogar zwei Unterarten an.[2]

Objektiver als eine Zuordnung nach dem *Habituseindruck*, wie er bei der *Carabus-Taxonomie* die Regel ist, sind morphometrische Analysen, wie sie Terlutter (1991) durchführte. Dabei zeigten bereits divariate Vergleiche, daß sich zahlreiche lokale Populationen so stark unterscheiden können, daß sich 95%-Ellipsoide nicht oder nur geringfügig überschneiden. Trotz der bisher nicht befriedigend gelösten subspezifischen Einteilung ist von einer erheblichen morphologischen Differenzierung innerhalb der Art *C. punctatoauratus* auszugehen.

Damit verstößt er gegen die Definition von Unterarten nach Mayr (1975: 45): „Eine Subspezies ist die Zusammenfassung phänotypisch ähnlicher Populationen einer Art, die *ein geographisches Teilgebiet* des Areals der Art bewohnen und sich taxonomisch von anderen Populationen der Art unterscheiden." *Kursiv* von mir.

3.3 Habitatbindung

Die meisten *C. punctatoauratus*-Populationen sind aus Wäldern bekannt, deren Baumschicht aus unterschiedlichen Arten bestehen kann. Bevorzugt werden feuchte Bergwälder mit *Fagus silvatica* und *Abies alba*. Xerophile Kiefernwälder (z. B. Deschampsio-Pinetum) werden dagegen gemieden. In der subalpinen Stufe werden die Kiefernbestände mit *Pinus uncinata* und *Rhododendron*-Arten bewohnt. In hochmontanen und subalpinen Lagen werden neben Wäldern auch Hochheiden und baumfreie Matten (z. B. im Massif du Midi de Bigorre und am Mont Valier) besiedelt.

Besonders auffällig ist, daß *C. punctatoauratus* trotz seiner Hygrophilie, die sich in der Bevorzugung feuchter Lebensräume äußert, anmoorige oder torfige Böden nicht besiedelt. Vielmehr werden staunasse Bereiche stets gemieden, und die Art lebt ausschließlich auf wasserzügigen Verwitterungsböden. – Die Gesteinsart scheint nur von untergeordneter Bedeutung zu sein, da sowohl Bereiche mit saurer als auch neutraler bzw. schwach basischer Bodenreaktion bewohnt werden.

Bemerkenswert ist zudem, daß *C. punctatoauratus* in den verschiedenen Regionen nicht in allen oben skizzierten Lebensräumen anzutreffen ist, obwohl diese oft zur Verfügung stehen (vgl. auch Colas 1969). In Tab. 4 ist zusammengestellt, welche Höhenstufen in den Regionen besiedelt werden. Eine Zuordnung zu den Höhenstufen erscheint für einen Vergleich sinnvoller als die Angabe der Höhen über dem Meeresspiegel, da diese über die klimatischen Verhältnisse in einem so vielgestaltigen Gebirge nur wenig aussagen. In der Unterscheidung der Höhenstufen folge ich Ozenda (1988). In Tab. 2 sind außerdem Fundumstände von 29 von mir besammelten lokalen Populationen angegeben.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 4: Höhenzonierung des Vorkommens von *Carabus punctatoauratus* in seinen Verbreitungsarealen (nach Colas 1969, Forel & Lepat 1995 und eigenen Beobachtungen). Die Abtrennung der Höhenstufen erfolgte nach Ozenda (1988).
„?": Vorkommen in der betreffenden Höhenstufe nicht bekannt.

Region	kollin	montan	subalpin	alpin
Massif du Midi de Bigorre			X	
Col de Peyresourde und Col de Loudervielle, Massif de Nistos, Massif de la Barouse		X	?	
Oberlauf der Garonne und angrenzender Gebirgszüge, Oberlauf des Rio Noguera Pallaresa, Mont Valier-Massiv		X	X	
Massif de Larize, Massif des Trois Seigneurs	X	X	?	
Pays de Sault und westlich angrenzende Höhenzüge		X	X	
Foret de Boucheville (Sarrat Naou)		X		
Massif de Madres		X	X	
Vicdessos-Tal		X	?	
Massif de Puigmal d´Err			X	
Massif du Canigou			X	

Im Hauptverbreitungsgebiet und im Westen leben die Käfer sowohl in der montanen als auch subalpinen Stufe. Das Massif de Larize erreicht nur in einem sehr kleinen Bereich die subalpine Stufe (Rocher de Batail, 1715 m). Ob die Art hier vorkommt, ist mir ebenfalls unbekannt. Das Massif de Trois Seigneurs reicht mit einer maximalen Höhe von 2199 m bis in die subalpine Stufe empor. Ob hier die subalpinen Matten oder Wälder besiedelt werden, ist mir unbekannt. Im Massif de Larize steigt die Art ungewöhnlich tief hinab, und zwar deutlich bis unter die montane Stufe. Ein Beispiel für ein solches Vorkommen stellt Population 11 aus dem Forêt de Rivèrenert dar, die in ca. 600 m Höhe an einem feuchten Nordhang lebt, der mit *Tilia*, *Quercus*, *Fagus*, *Alnus* und *Castanea* bewachsen ist (Tab. 2). Diese Fangstelle ist der kollinen Stufe zuzurechnen. Das Vorkommen im Forêt de Boucheville ist aufgrund geringer Höhe des Sarrat Naou (1310 m) auf die montane Sufe begrenzt. – Ausschließlich in der subalpinen Stufe kommt *C. punctatoauratus* dagegen im Massif du Canigou und im Massif de Puigmal d´Err vor (vgl. auch die Angaben von Breuning 1932–37, Colas 1969). Hier werden die beweideten und deshalb waldfreien Matten und Hochheiden sowie die mit *Pinus* (überwiegend *Pinus uncinata*) bestandenen Hänge bewohnt. Die besiedelten Flächen

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

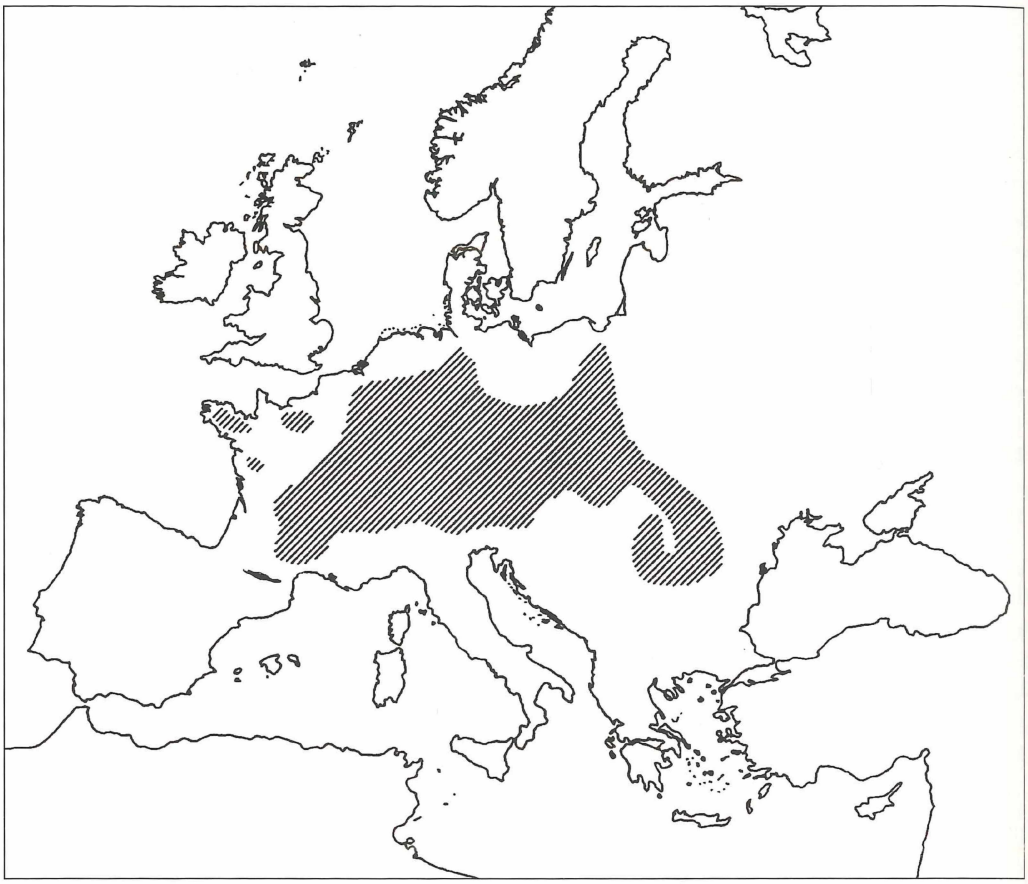


Abb. 6 Gesamtverbreitungsgebiet von *Carabus auronitens* (schraffiert dargestellt; nach den faunistischen Angaben von Horion 1941, Puisségur 1964, Allemand & Malausa 1984 und Turin et al. 1993); Verbreitungslükken in Südfrankreich sind nicht dargestellt. Zum Vergleich das Verbreitungsgebiet von *Carabus punctatoauratus* (zusammenhängend) schwarz.

zeichnen sich durch kühl-feuchte Böden aus: Im Massif de Puigmal d´Err werden der Nordwesthang des Cambras d´Aze und des Pic de Llouz sowie zwei feucht-kühle, nach Norden geöffnete Täler (Val d´Eyne, Gorges du Sègre) besiedelt, am Canigou kleine Taleinschnitte, in die hinein die auf der Hochfläche des Pla Guillem ausgebildeten Moore entwässern, sowie der feuchte Nordwesthang des Pic de Sept Hommes. Hier bleibt der Boden auch im Sommer relativ feucht.

4 *Carabus auronitens*

4.1 Verbreitung

C. auronitens besitzt ein großes Verbreitungsareal, das sich von Südfrankreich über Mitteleuropa bis nach Polen und in die Karpaten erstreckt (Abb. 6). Zumindest in Südwest- und Westeuropa ist die Verbreitung dieser Art diskontinuierlich (Abb. 7): Ein geographisch isoliertes Areal liegt am Südrand

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

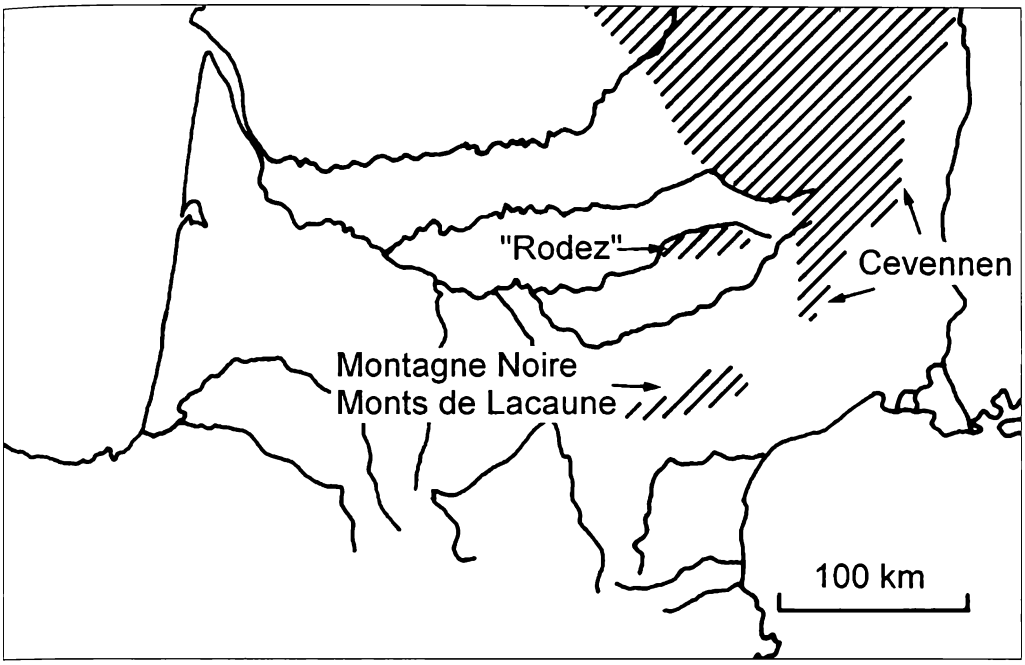


Abb. 7 Verbreitung von *Carabus auronitens* in Südfrankreich (nach Puisségur 1964, eigenen Beobachtungen).

des Zentralmassivs; es umfaßt montane Lagen der Montagne Noire und der Monts de Lacaune. Etwas weiter nördlich, am Oberlauf der Aveyron bei Rodez, befindet sich ein weiteres kleines, allseitig isoliertes Areal (Puisségur 1964). Aus der Umgebung von Nantes, der Bretagne und der Normandie sind ebenfalls vom zusammenhängenden Verbreitungsgebiet isolierte Populationen bekannt (Allemand & Malausa 1984). An die Vorkommen aus dem Höhenzug der Cevennen vom Mont Aigoual bis zum Mont Pilat sowie die nord- und nordwestlich angrenzenden Teile des französischen Zentralmassivs schließt das kontinuierliche Verbreitungsgebiet an, das sich vom westlichen bis zum östlichen Mitteleuropa erstreckt. Im Nordwesten reicht die Verbreitung bis in die Umgebung von Oldenzaal (Niederlande, ten Haken mdl. Mitt.) und bis zum Wiehengebirge (Gries et al. 1973). Das niedersächsische Tiefland wird westlich der Weser nicht bewohnt. Die Geest zwischen Weser und Elbe ist jedoch bis in die nördliche Lüneburger Heide besiedelt (Lohse 1954). Im ostdeutschen Tiefland fehlt die Art (Arndt 1989), während sie in Polen (Masurische Seenplatte; Turin et al. 1993) fast die Ostseeküste erreicht. Südlich dieser Vorkommen werden die Mittelgebirge Mitteleuropas, die Sudeten, Beskiden und der Karpatenbogen besiedelt (Horion 1941). In den Ostalpen ist *C. auronitens* zwar weit verbreitet, fehlt jedoch weitgehend in den von Holdhaus (1954) beschriebenen eiszeitlichen Refugialgebieten. Nur in den Karawanken und den östlichen Höhenzügen der Ostalpen bis zum Wiener Wald lebt die Art südlich der „Holdhaus-Linie“ (s. Kap. 2.3). In den artenreichen Refugialgebieten am Südrand der Ostalpen

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

fehlt *C. auronitens* (z. B. Monte Baldo, Monte Cavallo, vgl. Casale et al. 1982). Ähnlich liegen die Verhältnisse in den Westalpen: Aus den an Endemiten reichsten Teilen der Alpen, den Piemontesischen, Provencalen und See-Alpen, ist die Art nicht bekannt (vgl. Magistretti 1965, Bonadona 1971). Die südlichsten Fundpunkte in den französichen Westalpen liegen in der Umgebung von Grenoble, in den italienischen Alpen am Kleinen St. Bernhard-Paß.

4.2 Morphologische und subspezifische Differenzierung

Wie bei *C. punctatoauratus* ist auch die subspezifische Gliederung von *C. auronitens* noch nicht eindeutig geklärt. Insgesamt sind die Übereinstimmungen der Autoren jedoch sehr viel größer, als dies bei *C. punctatoauratus* der Fall ist. Dies mag auch daran liegen, daß *C. auronitens* eine geringere morphologische Variabilität aufweist als *C. punctatoauratus* (Terlutter 1991). Die auffälligsten Unterschiede zu allen anderen Unterarten weist *C. a. festivus* (s. unten) auf (Rensch 1958). Die intrapopulare Variabilität ist enorm, und die Streifen auf der Elytrenoberseite sind variabel, insgesamt allerdings nicht so stark ausgebildet wie bei den anderen Unterarten. Die übrigen Subspezies unterscheiden sich in der Färbung der Femora und Tibiae, in der Form der Elytren und des Pronotums sowie in den Körperproportionen.

Die Populationen aus der Montagne Noire, den Monts de Lacaune und aus der Umgebung von Rodez werden als Subspezies *C. a. festivus* bezeichnet (z. B. Jeannel 1941, Raynaud 1971). Die anderen Vorkommen in den südfranzösischen Mittelgebirgen (Zentralmassiv inkl. Cevennen) werden entweder bereits zur Nominatform gestellt (Breuning 1932–37) oder als *C. a. costellatus* (Bonadona 1971) bezeichnet. Von manchen französischen Autoren werden auch die bretonischen Populationen als selbstständige Unterart angesehen (*C. a. pseudofestivus*: z. B. Bonadona 1971, Raynaud 1971). – In den südlichen und östlichen Alpen leben Populationen, deren Vertreter sich durch außergewöhnliche Körpergröße auszeichnen. Von den meisten Autoren werden diese Tiere in die Unterart *C. a. krausi* gestellt (Raynaud 1971). Die Karpaten besitzen ebenfalls eine eigene Unterart (*C. a. escheri*) (Breuning 1932–37, Raynaud 1971). Das übrige Verbreitungsgebiet wird von *C. a. auronitens* bewohnt (Bonadona 1971, Raynaud 1971).

4.3 Habitatbindung

Am Südrand der französischen Mittelgebirge in Südfrankreich werden montane und subalpine Lagen bewohnt. In der Montagne Noire und in den Monts de Lacaune kann die Art häufig im Luzulo- und Scillo-Fagetum gefunden werden. In den Cevennen werden die Buchen- und Tannenbestände oberhalb der Eichen- und Eßkastanienzone besiedelt. Während in der Montagne Noire nur die montane Stufe mit ihren Buchenwäldern bewohnt wird, lebt *C. auronitens* in der Umgebung von Rodez mit höheren und gleichmäßig verteilten Niederschlägen in den von *Quercus petraea*, *Quercus pubescens* und *Castanea sativa* dominierten kollinen Wäldern (eigene Beobachtungen).

Der typische Lebensraum von *C. auronitens* in Mitteleuropa sind Wälder des Hügel- und Berglandes sowie des Hochgebirges (Barner 1937, Mandl 1956–58, Koth 1974, Gries et al. 1973, Marggi 1992, vgl. auch Tab. 5). Biotische und abiotische Parameter der kollinen, montanen und subalpinen Wälder können sehr unterschiedlich sein. Die

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Baumschicht kann aus unterschiedlichen Arten bestehen: aus *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea alba*, *Acer pseudoplatanus*, *Larix europaea*, *Fraxinus excelsior* usw. (vgl. auch Fundangaben in Tab. 5). Die forstliche Nutzungsart der Lebensräume hat keinen oder nur einen geringen Einfluß auf das Vorkommen, da sowohl Nieder-, Mittel- als auch Hochwälder besiedelt werden. Auch die Bodenart scheint keine wesentliche Rolle zu spielen, da die Art auf unterschiedlichsten Gesteinen angetroffen wird (z. B. auf Kalk, Granit, Schiefer). Sehr trocken-warme Waldgesellschaften (z. B. Carici-Fagetum, Seslerio-Fagetum) werden i. d. R. jedoch nicht besiedelt (eigene Beobachtungen). Häufig kann die Art in Wäldern mittlerer Feuchtigkeitsstufe (z. B. Luzulo-, Galio odorati- und Hordelymo-Fagetum) nachgewiesen werden. Auf der Plänerkalkkette des Teutoburger Waldes bevorzugt *C. auronitens* den kühl-feuchten Nordhang vor dem trocken-warmen Südwesthang (Giers 1973).

C. auronitens besiedelt am Nordwestrand seines Verbreitungsgebietes auch Wälder der Tiefebene. So nennen Gries et al. (1973) zahlreiche Fundstellen aus dem Stellario-Carpinetum in der Umgebung Münsters. Die Zahl der Funde aus den trockeneren Wäldern des potentiellen Eichen-Birkenwald-Gebietes ist geringer (z. B. Klatenberge bei Telgte, Niehues mdl. Mitt.). In der niederschlagsreichen Senne findet sich die Art häufig auch in Wäldern auf Sandböden (Heitjohann 1974). – Auf den Geestflächen der Lüneburger Heide (potentielle natürliche Vegetation: Avenello-Fagetum) bewohnt *C. auronitens* Wälder jeden Typs: alte, mindestens seit mehreren Jahrhunderten mit Buchen und anderen Laubholzarten bestandene Bereiche bis hin zu jungen Kiefern- und Fichtenaufforstungen aus dem 19. Jahrhundert und der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts (vgl. Kretschmer & Schauermann 1991, Lohse 1981, eigene Beobachtungen). Diese Beobachtungen sprechen für eine Differenzierung in der Habitatbindung am Nordrand des Verbreitungsgebietes.

Im Gegensatz zu *C. punctatoauratus* findet sich *C. auronitens* auch auf staunassen, ja sogar moorigen Böden: Die Eichen-Hainbuchen-Wälder der Westfälischen Tieflandsbucht stellen Waldgesellschaften mit hoch anstehendem Grundwasser dar und sind z. T. überflutungsgefährdet (z. B. Vorkommen in der Heubach-Aue westlich von Dülmen und in der Davert südlich von Münster, Gries et al. 1973, Weber mdl. Mitt.). Auch im Bergland werden Waldgesellschaften besiedelt, deren Boden nicht wasserzügig ist: So lebt *C. auronitens* im Hochharz nicht nur im Fichtenwald (Piceetum hercynicum), sondern auch in den Reisermoorgesellschaften (Piceo-Vaccinietum), die sich durch zahlreiche Torfmoose auszeichnen (eigene Beobachtungen). Im Arnsberger Wald scheint die Art nasse, *Sphagnum*-haltige Gebiete zu meiden (Koth 1974). In der Umgebung von Göttingen werden auch an Quellen reiche Waldgesellschaften wie das Stellario nemorum-Alnetum glutinosae besiedelt.

C. auronitens kommt – ähnlich wie *C. punctatoauratus* – oberhalb der aktuellen Waldgrenze auch in hochmontanen und subalpinen Lagen auf Hochheiden und in anderen baumfreien Lebensräumen vor. Dieses Phänomen wurde bereits ausführlich aus dem Sauerland beschrieben (Balkenohl 1981, Grosseschallau 1981, Balkenohl & Grosseschallau 1985, Hemmer & Terlutter 1987). Aber auch in anderen Mittelgebirgen (z. B. Harz, Vogesen) kann die Art in baumfreien Lebensräumen leben (eigene Beobachtungen). Ob diese Verhältnisse auch für den submediterranen Raum zutreffen, ist noch ungeklärt. In einer großflächigen, anthropo-zoogen entstandenen Hochheide

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 5: Lage und Charakterisierung der Fundstellen von 32 *Carabus auronitens*-Populationen.

Name der Populati	Lage	Höhe über N.N. in m	Fangzeiten	Charakterisierung der Fangstelle
30 Forêt de Ramondens (Montagne Noire)	23 km nördlich von Carcassone, Dep. Tarn	700	X. 1989	*Fagus*-Bestand
31 Bois de Gramontès (Montagne Noire)	23 km nördlich von Carcassone, Dep. Aude	800	III. 1989	*Fagus*-, *Quercus*-, *Pinus*-Bestand
32 Forêt les Martys (Montagne Noire)	21 km nördlich von Carcassone, Dep. Aude	700-800	III. 1989	*Fagus*-Bestand
33 Forêt de Nore (Montagne Noire)	23 km nordöstlich von Carcassone, Dep. Tarn	1100	X. 1989	*Fagus*-Bestand
34 Forêt du Somail (Monts de Lacaune)	8 km südwestlich von Lacaune, Dep. Tarn	850	III., X. 1989	*Fagus*-Bestand
35 Prèvinquières (Rodez)	23 km westlich von Rodez, Dep. Aveyron	500	X. 1989	*Castanea*-Bestand
36 Forêt de Palanges (Rodez)	16 km östlich von Rodez, Dep. Aveyron	650	X. 1990	*Quercus*-, *Castanea*-, *Corylus*-Bestand
37 Le Suquet (Mont Aigoual, Cevennen)	25 km östlich von Millau, Dep. Gard	1100	X. 1989, X. 1990	*Fagus*-Bestand
38 Genolhac (Mont Lozère, Cevennen)	25 km nordwestlich von Alès, Dep.Gard	1300	III. 1989, X. 1989	*Fagus*-, *Abies*-Bestand
39 Suc de Bauzon (Mont Mezenc, Cevennen)	25 km norwestlich von Aubenas, Dep. Ardèche	1250	X. 1989	*Fagus*-Bestand
40 Col du Grand Bois (Mont Pilat)	14 km südöstlich von St. Etienne, Dep. Loire	1150	X. 1989	*Abies*-Bestand
41 Bois d´Ajous (Beaujolais)	56 km nordwestlich von Lyon, Dep. Loire	800	X. 1990	*Abies*-Bestand
42 Doulaincourt (Plateau d. Langres)	23 km nördlich von Chaumont, Dep. H^{te} Marne	400	IX. 1990	*Quercus*-, *Carpinus*-, *Fagus*-Bestand
43 Forêt de la Montagne de Reims (Champagne)	16 km südlich von Reims, Dep. Marne	350	IX. 1990	*Quercus*-, *Carpinus*-, *Fagus*-Bestand
44 Forêt d´Ecouves (Normandie)	61 km nördlich von Le Mans, Dep. Sarthe	400	XI. 1988	*Quercus*-, *Betula*-, *Fagus*-Bestand
45 Baume-les-Dames (Franche Comte)	28 km nordöstlich von Besancon, Dep. Doubs	450	X. 1990	*Quercus*-, *Carpinus*-, *Fagus*-Bestand
46 Glaserberg 1 (Jura)	23 km südwestlich von Basel, Dep. Haut-Rhin	700	X. 1991	*Fagus*-, *Picea*-Bestand
47 Glaserberg 2	24 km südwestlich von Basel, Dep. Haut-Rhin	700	X. 1991	*Picea*-Bestand

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Name der Population	Lage	Höhe über N.N. in m	Fangzeiten	Charakterisierung der Fangstelle
48 Baraque de Fraiture (Ardennen)	45 km südlich von Liège, Belgien	400	X. 1988	*Picea*-Bestand
49 Munster (Vogesen)	20 km westlich von Colmar, Dep. Haut-Rhin	400	X. 1991	*Picea*-, *Alnus*-Bestand
50 Riquewhir (Vogesen)	13 km nordwestlich von Colmar,Dep. Haut-Rhin	350	X. 1991	*Fagus*-Bestand
51 Barr (Vogesen)	30 km nordwestlich von Strasbourg, Dep. Bas-Rhin	500	X. 1991	*Picea*-Bestand
52 Kandern (Schwarzwald)	9 km nördlich von Lörrach, Baden-Württemberg	650	X. 1991	*Fagus*-Bestand
53 Todtnau (Schwarzwald)	22 km südöstlich von Freiburg, Baden-Württemberg	700	X. 1990	*Abies*-, *Fagus*-Bestand
54 Todtnau (Schwarzwald)	22 km südöstlich von Freiburg, Baden-Württemberg	700	X. 1991	*Abies*-Bestand
55 Drehkopf (Schwarzwald)	6 km südöstlich vom Feldberg, Baden-Württemberg	1150	X. 1991	*Picea*-Bestand
56 Glottertal (Schwarzwald)	7 km nordöstlich von Freiburg, Baden-Württemberg	600	X. 1991	*Abies*-, *Fagus*-Bestand
57 Schönbuch (Tübingen)	30 km südöstlich von Stuttgart, Baden-Württemberg	450	X. 1991	*Quercus*-, *Fagus*-Bestand
58 Herrenberg (Tübingen)	24 km südlich von Stuttgart, Baden-Württemberg	450	X. 1991	*Quercus*-, *Fagus*-Bestand
59 Davensberg (Westfälische Tieflandsbucht)	15 km südlich von Münster, Nordrhein-Westfalen	50	IV. 1990	*Quercus*-, *Fagus*-Bestand
60 Forst Tinnen (Westfälische Tieflandsbucht)	12 km südwestlich von Münster, Nordrhein-Westfalen	60	X. 1988	*Quercus*-, *Fagus*-, *Carpinus*-Bestand
61 Kleiner Freeden (Teutoburger Wald)	15 km südlich von Osnabrück, Niedersachsen	200	X. 1988	*Fagus*-Bestand

am Mont Lozère (Cevennen) oberhalb von 1500 m konnte im September 1985 kein *C. auronitens* in Köderfallen nachgewiesen werden, obwohl die Art zur gleichen Zeit in den angrenzenden Buchenwäldern häufig gefangen wurde (eigene Beobachtungen).

In den Alpen steigt *C. auronitens* bis in die subalpine Stufe empor. Dabei werden wie in den Mittelgebirgen auch waldfreie Bereiche besiedelt (z. B. bei Obertauern, eigene Beobachtung).

In der alpinen Stufe fehlt die Art.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5 Diskusssion

5.1 Carabus punctatoauratus als Endemit und postglazialer Rückwanderer über kurze Distanz

Die Umweltbedingungen am nördlichen Rande der Pyrenäen erlaubten während der letzten Eiszeit endogäischen, an Waldböden gebundene Coleopteren ein Überleben. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch *C. punctatoauratus*-Populationen in glazialen Wäldern der Pyrenäen-Randbereiche überdauern konnten. Für eine sehr lange, kontinuierliche Besiedlung der Pyrenäen spricht die große genetische Variabilität der Art: von der Glucose-6-Phosphat-Isomerase konnten 13 und von einer unspezifischen Gewebeesterase 14 Varianten durch Elektrophorese nachgewiesen werden (Aßmann 1990, Aßmann & Weber in Vorb.). Diese Enzyme gehören zu den variabelsten Proteinen, die bei einer Insektenart entdeckt wurden.

Die eiszeitlichen Metapopulationen dürften vor allem durch Talgletscher und durch große, unterhalb der Gletscher ausgebildete Geröllflächen mit Schmelzwasser-Gerinnen isoliert gewesen sein. Gleichzeitig unterlagen sie vermutlich einer sehr intensiven Dynamik, die u. a. durch klimatische Veränderungen bedingt war. In den peripheren Arealen scheint Zufallsauslese in kleinen Gruppen zu Verschiebungen der Allelfrequenzen geführt zu haben und somit zur genetischen Differenzierung beigetragen zu haben. Dieser Schluß läßt sich aus den relativ großen genetischen Unterschieden ziehen, die die peripheren Populationen im Massif du Midi de Bigorre und im Massif du Canigou im Vergleich zu den Populationen im Hauptareal auszeichnen (Aßmann & Weber in Vorb.). Durch die Annahme langfristiger Isolationen lassen sich die morphometrischen Unterschiede zwischen den Subspezies dieser polytypischen Art erklären. Nicht nur die peripheren Populationen, sondern auch die aus dem Hauptareal sind morphologisch deutlich differenziert (Terlutter 1991, vgl. auch Kap. 4). Erstaunlicherweise spiegeln sich diese Unterschiede auf der Ebene der Allozyme im Hauptareal nicht wider: Die Allelfrequenzen benachbarter lokaler Populationen variieren zwar z. T. deutlich, es lassen sich die einzelnen Subspezies an den untersuchten allozym-kodierenden Genen jedoch nicht voneinander trennen, d. h. das Ausmaß der Differenzierung auf morphologischer Ebene und auf der Ebene der Allozyme ist nicht kongruent (Aßmann & Weber in Vorb.). Lokale Differenzierungen sind wahrscheinlich die Folge von Abundanzfluktuationen, die zu genetischer Zufallsdrift führen. Diese Unterscheide scheinen jedoch nicht lange erhalten zu bleiben, sondern durch Genfluß innerhalb der Metapopulationen relativ rasch wieder nivelliert zu werden (*drift levelling*, Aßmann & Weber in Vorb.).

Zwei bei *C. punctatoauratus* gefundene Allele (Gpi-0.95 und Est-x-1.00)[3] zeigen Häufigkeitsgradienten in West-Ost-Richtung (Aßmann & Weber in Vorb.). Da sich die Gradienten über ein sehr großes Gebiet erstrekken, ist eine Entstehung durch Genfluß unwahrscheinlich. Vermutlich ist Selektion für dieses Phänomen verantwortlich. Für die Gegenwart liegen jedoch keine Hinweise auf Selektion an den untersuchten Genloci vor,

[3] Mit Großbuchstaben (z. B. GPI, EST-X) werden Genprodukte (hier Enzyme), durch Normalschreibung (z. B. Gpi, Est-x) die Allele bzw. Gene gekennzeichnet.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

da Veränderungen der Allelfrequenzen mit der Höhe nicht festgestellt wurden. Denkbar ist, daß während der Eiszeit, als die klimatischen Bedingungen von den heutigen stark abwichen, die Allelhäufigkeitsgradienten unter Selektionsdruck entstanden.

C. punctatoauratus kam während der letzten Eiszeit vermutlich in tieferen Lagen vor als heute. Auch ein eiszeitliches Vorkommen in den Vorbergen der Pyrenäen ist wahrscheinlich. So könnte während der letzten Eiszeit die Subspezies aus dem Massif de Larize nicht nur am Fuß dieses Bergmassivs selbst überdauert haben, sondern auch in den nördlich vorgelagerten Montagnes du Plantaurel. Erst postglazial wurden die heute montanen Bereiche des Massif de Larize besiedelt. Auch für die anderen Regionen (z. B. Bigorre, Canigou) kann man solche Wanderbewegung annehmen. Im Einzugsbereich des Salat waren zwar nur kleine Gletscher am Mont Valier, Mont Rouch sowie in den Hochtälern des Garbet und Arac (Taillefer 1977, Jalut et al. 1982) ausgebildet, die Hochtäler und die hohen (heute subalpinen) Lagen der sich anschließenden Berge waren jedoch vermutlich für *C. punctatoauratus* bei einer um ca. 6 bis 7°C niedrigeren Jahresdurchschnittstemperatur (Mardones & Jalut 1983) unbewohnbar. Die heute in solchen Höhen lebenden Populationen sind also sicherlich erst postglazial gegründet worden. Da die verschiedenen *C. punctatoauratus*-Formen *in Reihe* angeordnet sind, ergibt sich damit das Bild einer *parallelen Rückwanderung über kurze Distanz* (in Anlehnung an Holdhaus 1954: *Rückwanderer auf kurze Distanz*). Besonders stark ausgeprägt dürften die Wanderbewegungen gewesen sein, die zu einer Besiedlung des Val d´Aran und des Rio Noguera Pallaresa-Tals geführt haben.

Es ist erstaunlich, daß ein so großer Laufkäfer, der morphologisch und physiologisch sicherlich in der Lage ist, große Strecken zurückzulegen, sich in den letzten 10 000–15 000 Jahren nur über kurze Distanz ausgebreitet hat.

Wie in den Pyrenäen ist auch am Südrand der Ostalpen eine Serie in West-Ost-Richtung aufeinanderfolgender eiszeitlicher (isolierter) Refugialgebiete die Ursache dafür, daß viele Carabiden-Arten heute eine West-Ost-Reihung unterschiedlich differenzierter (subspezifischer) Formen zeigen (z. B. *Duvalius baldensis* Putzeys, *Carabus creutzeri* Fabricius, *Broscosoma baldense* Putzeys, vgl. auch Angaben bei Holdhaus 1954, Magistretti 1965, Vigna Taglianti 1982). Ähnlich liegen die Verhältnisse in den Westalpen; allerdings sind hier die Refugialgebiete aufgrund der geomorphologischen Situation besonders in den westlichen, südlichen und östlichen Randalpen zu finden (vgl. Casale 1988, für die Flora: Ozenda 1988).

Die Lage der Refugien auf der Südseite der Alpen erstaunt viel weniger als die Anordnung der massifs de refuge in den Pyrenäen: Bei der Verbreitung der Endemiten in den Pyrenäen wurde bereits darauf hingewiesen, daß die meisten Arten – wie auch *C. punctatoauratus* – auf der Nordabdachung und nicht am Südrand vorkommen. Vielleicht haben wir hier die Folgen unterschiedlicher Niederschlagsverhältnisse während der Eiszeit vorliegen. Wie bereits in Kap. 2.1 dargelegt, waren die jährlichen Niederschlagsmengen während der letzten Eiszeit ausgesprochen gering (vgl. Washburn 1979, Frenzel 1980). Für die Überdauerung endo- und auch vieler epigäischer Arten ist neben einer bestimmten Temperatur auch hinreichend Bodenfeuchtigkeit notwendig gewesen. Dieser lebenswichtige Faktor war vielleicht an der Nordabdachung weniger pessimal (bedingt durch Nähe und Exposition zum Atlantik).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

5.2 Habitatbindung von Carabus punctatoauratus

Die Isolation von Teilarealen während der letzten Eiszeit hat wahrscheinlich erheblich zu einer genetischen Differenzierung bei *C. punctatoauratus* beigetragen. Sie ist vor allem morphometrisch (Terlutter 1991) nachweisbar. Vielleicht kam es unter den damaligen Selektionsbedingungen auch zu einer physiologischen Differenzierung, die sich noch heute in unterschiedlichen Habitatbindungen zu äußern scheint (vgl. Kap. 4).

Die Verbreitung der Art offenbart grundsätzlich das Adaptationspotential der Art, sich an unterschiedliche klimatische Bedingungen anzupassen: Neben den stark atlantisch beeinflußten Gebieten werden auch die kontinental geprägten inneren Pyrenäen (vom Val d´Aran bis zur Cerdagne; *Zwischen-Pyrenäen-Gebiet* nach Ozenda 1988) und die stärker mediterran beeinflußten Ostpyrenäen besiedelt.

Im atlantisch beeinflußten Klimabereich der Pyrenäen (Massif du Midi de Bigorre, Umgebung von Bagnères-du-Luchon, Mont Valier, Massif de Larize, Pays de Sault), in dem *C. punctatoauratus* vorkommt, sind die klimatischen Verhältnisse – bezogen auf die jeweiligen Höhenstufen – weitgehend ähnlich (vgl. Walter & Lieth 1965).

Der geringe Umfang der peripheren Areale in den östlichen Pyrenäen ist wahrscheinlich ebenfalls durch die Habitatbindung bedingt. Die relativ bodenfeuchten Täler und Hänge, die dort bewohnt werden, können von den Tieren vermutlich nicht verlassen werden, da ringsum das Klima mediterran geprägt ist. Auf den während des Sommers zur Trockenheit neigenden Böden können die Populationen nicht überleben. Aus ökophysiologischen Gründen scheinen hier einer Ausbreitung Grenzen gesetzt zu sein.

Für die kleinräumig abgrenzbaren Regionen im Hauptverbreitungsgebiet und im Westen gibt es dagegen keine Hinweise, daß die Habitatbindung verantwortlich für die räumliche Begrenzung sein könnte: Das Massif de Trois Seigneurs wird im Süden durch den Port de Lers (1517 m) begrenzt, der in der subalpinen Stufe liegt und damit für *C. punctatoauratus* eine potentielle Verbindung zu den angrenzenden Bergen darstellt. Die klimatischen Bedingungen zeigen südlich des Port de Lers keine auffälligen Veränderungen zu denen am Massif de le Rize (vgl. Walter & Lieth 1965). Aus diesem Bereich der Pyrenäen ist die Art jedoch nicht bekannt. – Ein ähnlicher Fall liegt beim Bigorre-Massiv vor, das im Süden an den Col de Tourmalet (2115 m) grenzt. Auch dieser Paß liegt in der von der betreffenden Metapopulation bewohnten Höhenstufe, so daß geographische Gründe auch hier für das Fehlen der Art unwahrscheinlich sind. Die südlich angrenzenden Bereiche weisen ebenfalls ein ausgeprägt atlantisch beeinflußtes Klima auf. Da subalpine Matten südlich des Pic du Midi de Bigorre weit verbreitet sind, ist es unwahrscheinlich, daß Habitatbindung, geographische Barrieren oder klimatische Gründe für die räumliche Begrenzung des isolierten Vorkommens verantwortlich sind. In Kap. 5.4 wird eine Hypothese zur Erklärung dieses Phänomens vorgeschlagen.

In Kap. 3.3 wurde bereits darauf hingewiesen, daß *C. punctatoauratus* staunasse Bereiche meidet und ausschließlich auf Böden mit oberflächennah anstehendem Gestein lebt. Damit läßt sich die Art als petrophil im Sinne von Holdhaus (1911, 1954) bezeichnen. Holdhaus wurde für sein Konzept der „Petrophilie“ von Zeitgenossen heftig kritisiert (vgl. Kühnelt 1977, zitiert nach Brandmayr 1983). Die von ihm gegebene Erklärungsmöglichkeit, daß bestimmte Nährsalze von den Tiere aus dem Boden

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

aufgenommen würden, erscheint aus heutiger Sicht tatsächlich wenig plausibel. Wie Brandmayr (1983) betont, rechtfertigt dies jedoch nicht eine Ablehnung des Phänomens der Petrophilie. Auch Lindroth (1949) akzeptierte das erstmals von Holdhaus entdeckte Phänomen. Aber erst Brandmayr (1983: 164) gab eine plausible Erklärung für dieses Phänomen: „*Especially in the upland forests on karstic and dolomite bedrocks, that are on well drained substrates, we find a maximum of both dynamic and water (moisture) stability. Thus, petrophilous faunae are the result of selection from the additive effects of those kinds of stability*." Bedauerlicherweise fehlen ökophysiologische Untersuchungen zu diesem Phänomen bis heute.

Holdhaus (1954) führt eine lange Liste von petrophilen Carabidenarten aus den Ost- und östlichen Westalpen an. Aber nicht nur in den Alpen leben zahlreiche petrophile Laufkäfer. Neben *C. punctatoauratus* leben in den Pyrenäen noch viele weitere Arten, die ausschließlich auf flachgründigen, wasserzügigen Gesteinsböden vorkommen: Unter den *Carabus*-Arten sind dies *C. pyrenaeus* Serville, *C. cristofori* Spence, *C. rutilans* Dejean, *C. pseudomonticola* Lapouge und *C. lineatus* Dejean. Die in Tab. 1 aufgeführten Carabiden gehören mit Ausnahme von *Nebria lariollei* Germiny, *Pterostichus sudrei* Deville und *Zabrus obesus* Serville ebenfalls zu dieser ökologischen Gruppe. – Alle blinden, endo- und hypogäisch lebenden Coleopteren, also auch die typischen *Höhlenkäfer*, können, wie schon von Holdhaus erkannt, als petrophil bezeichnet werden. Die Arten dieser Gruppe benötigen sehr hohe und konstante Luftfeuchtigkeit. Das Phänomen der Petrophilie ist offensichtlich – zumindest unter den Coleopteren der europäischen Gebirge – weit verbreitet.

5.3 Habitatbindung von Carabus auronitens

Die Habitatbindungen der beiden Schwesterarten ähneln sich sehr. Ein wesentlicher Unterschied liegt jedoch in der Petrophilie von *C. punctatoauratus*, während *C. auronitens* auch staunasse, ja zeitweilig überflutungsgefährdete bzw. überrieselte Bereiche zu besiedeln vermag (z. B. Stellario-Alnetum, Piceo-Vaccinietum, vgl. Kap. 4.3). Ein solches Verhalten ist von *C. punctatoauratus* unbekannt. Gründe für diesen Unterschied in der ökologischen Valenz sind nicht bekannt.

Auch hinsichtlich des Vorkommens in hochmontanen und subalpinen waldfreien Habitaten gleichen sich die beiden Arten auffällig. Vermutlich bewirken die höheren Niederschlagsmengen in den oberen Berglagen ein Mikroklima, das diesen sonst in Wäldern vorkommenden Arten ein Überleben ermöglicht. Eine vergleichbare *Habitaterweiterung* ist auch von anderen waldbewohnenden *Carabus*-Arten bekannt. So kommen *C. glabratus* Paykull und *C. problematicus* Herbst im Sauerland nicht nur in Wäldern vor, sondern auch in den baumfreien Hochheiden (Balkenohl 1981, Grosseschallau 1981, Balkenohl & Grosseschallau 1985, Hemmer & Terlutter 1987). *C. glabratus*, eine Art, die im Tiefland ausschließlich Wälder besiedelt, lebt auch auf der Koralpe (Steiermark, Kärnten) nicht nur im Wald, sondern oberhalb der Baumgrenze in den Gras- und Alpenheiden mit *Loiseleuria procumbens* (eigene Beobachtungen). *C. problematicus* entwickelt sich im niederländischen Tiefland ausschließlich im Wald (Rijnsdorp 1980). In den Hochheiden des Zentralmassivs und sogar in den alpinen Lagen des Canigou-Massivs bis in einer Höhe von über 2700 m ü. N. N. (Puig Roja, 2724 m) kommt die Art jedoch außerhalb

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

von Wäldern vor. Beide Arten leben im nördlichen Skandinavien unter ganz ähnlichen Verhältnissen in der Tundra (Fjell-Region) (Lindroth 1945).

5.4 Carabus auronitens als Endemit und postglazialer Rückwanderer über weite Distanz

Wie in Kap. 4 dargestellt, besitzt *C. auronitens* in Südfrankreich kein geschlossenes Verbreitungsgebiet. Vielmehr gibt es dort drei voneinander isolierte Areale: Die Art kommt im Süden in der Montagne Noire und den Monts de Lacaune vor, nördlich davon in der Umgebung von Rodez und östlich in den Cevennen und den angrenzenden Hochlagen des Zentralmassivs (Abb. 7). Durch elektrophoretische Untersuchungen an vier variablen Enzymen, einer Hämolymphesterase (EST-1), einer Gewebeesterase (EST-X), einer Aspartat-Aminotransferase (AAT-1) und der Glucose-6-phosphat-Isomerase (GPI), konnten Aßmann et al. (1994) zeigen, daß die Populationen dieser Areale sich genetisch stark voneinander unterscheiden. Innerhalb der Areale ähneln sich die Populationen hinsichtlich ihrer Allelfrequenzen dagegen sehr.

Aufgrund der großen genetischen Differenzierung und der Lage südlich der *Holdhaus-Linie*, ist eine Überdauerung während der letzten Eiszeit in jedem der drei Areale wahrscheinlich. Aus den drei Gebieten sind auch endemische Carabiden nachgewiesen worden (Tab. 6): In der Montagne Noire lebt der mikrophthalme Trechine *Duvalius simoni* Abeille und in der Umgebung von Rodez der vikarierende *Duvalius lespesi* Fairmaire. Syntop mit *C. auronitens* finden sich in den Wäldern bei Rodez die endemischen Carabiden *Haptoderus amaroides rutenus* Jeannel und *Pterostichus cantalicus* Chaudoir sowie in den Cevennen *Haptoderus amaroides avernus* Jeannel und *Pterostichus rufipes* Dejean. Die Cevennen zeichnen sich zudem durch das Vorkommen von zwei anophthalmen Laufkäferarten aus: *Speotrechus mayeti* Abeille und *Anillus cebennicus* Balazuc et de Mire. Im Zentralmassiv (inkl. Cevennen und der Umgebung von Rodez) lebt außerdem der endemische *Trechus cantalicus* Fauvel. Die Montagne Noire und die Umgebung von Rodez sind auch für *Carabus splendens* Olivier eiszeitliche Refugien gewesen (vgl. unten).

Auch in den Karpaten und in den östlichen Randalpen kommt *C. auronitens* in potentiellen ehemaligen Refugialgebieten vor. Der größte Teil des Verbreitungsgebietes dieser Art liegt heute jedoch in Bereichen, die während der letzten Eiszeit vergletschert waren oder Permafrostboden aufwiesen (vgl. Kap. 2.1). Da die Art von Permafrostböden nicht bekannt ist (vgl. Kap. 8), muß eine weite postglaziale Ausbreitung angenommen werden.

In den Karpaten lebt eine eigene, deutlich differenzierte Unterart (*C. auronitens escheri*). Die Abstammung der mitteleuropäischen Populationen aus diesem Gebirgszug ist deshalb unwahrscheinlich. Als potentielle Refugialgebiete, von denen aus eine Besiedlung der nördlichen Arealteile erfolgen konnte, kommen Südfrankreich und die Ostalpen in Frage. Die Populationen aus dem ostalpinen Raum sind populationsgenetisch noch nicht untersucht worden, so daß über ihre potentielle Rolle als Stammpopulationen noch nichts ausgesagt werden kann.

Die Variabilität der untersuchten Populationen aus Mittel- und Nordfrankreich ist ein Ausschnitt der genetischen Variabilität der Populationen aus den Cevennen (Aßmann et al. 1994). Eine postglaziale Ausbreitung aus den Cevennen ist damit wahrscheinlich. Weder die Populationen aus der Montagne

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Tab. 6: Vorkommen endemischer Carabiden in den südfranzösischen glazialen Refugialgebieten von *Carabus auronitens*: Region Montagne Noire/Monts de Lacaune, Umgebung von Rodez und Cevennen (nach den faunistischen Angaben von Jeannel 1941, 1942, 1963, Bonadona 1971 und eigenen Beobachtungen).

Montagne Noire/ Monts de Lacaune	Umgebung von Rodez	Cevennen
	Haptoderus amaroides rutenus Jeannel 1942	*Haptoderus amaroides avernus* Jeannel 1937
	Pterostichus cantalicus Chaudoir 1868	*Pterostichus rufipes* Dejean 1828
Duvalius simoni Abeille 1880	*Duvalius lespesi* Faimaire 1863	*Speotrechus mayeti* Abeille 1875
		Anillus cebennicus Balazuc et de Miré 1963

Noire und den Monts de Lacaune einerseits, noch die aus der Umgebung von Rodez andererseits kommen als Ursprungspopulation in Frage, da ihnen nördlich auftretende Allele fehlen. Damit haben sich nach den elektrophoretischen Ergebnissen die Populationen aus der südlichsten besiedelten Region in Südfrankreich (Montagne Noire, Monts de Lacaune) nicht oder nur unwesentlich ausgebreitet. Selbst ein Kontakt dieser Populationen mit den benachbarten Populationen aus der Umgebung von Rodez ist aufgrund der Unterschiede im Allelbestand unwahrscheinlich. Um die postglaziale Ausbreitungsdistanz der Populationen bei Rodez beurteilen zu können, sind zusätzliche populationsgenetische Untersuchungen an Populationen vom westlichen Randgebiet des Zentralmassivs wünschenswert.

Die Schlußfolgerung, daß die mittel- und nordfranzösischen *C. auronitens*-Populationen nur aus der Cevennen-Region abgeleitet werden können, impliziert gleichzeitig eine unterschiedlich weite postglaziale Ausbreitung der südfranzösischen Refugialpopulationen. Während sich die Populationen aus den Cevennen wie postglaziale *Rückwanderer über weite geographische Distanz* (Holdhaus 1954) verhalten haben, zeigen zumindest die Populationen aus der Montagne Noire und den Monts de Lacaune, möglicherweise auch die Populationen aus der Umgebung von Rodez, das Verhalten von Endemiten.

In Populationen aus der Burgundischen Pforte, den Vogesen, dem Schwarzwald und der Umgebung von Tübingen wurden insgesamt an den vier untersuchten, variablen Enzymloci acht Allele entdeckt, die in den südfranzösischen Refugialpopulationen nicht gefunden wurden (Aßmann et al. 1994). Die Frequenz der entsprechenden Gpi-Allele beträgt in einer lokalen Population bei Todtnau zusammen 12 %. Zur Zeit kann nicht entschieden werden, ob ein eigenständiger genetischer Polymorphismus solchen Ausmaßes postglazial neu entstehen konnte oder ob die Schwarzwaldpopulationen (und Populationen aus benachbarten Bereichen) aus einem anderen eiszeitlichen Refugium stammen.

Die am Nordwestrand des Verbreitungsgebietes vorkommenden Populationen im Münsterland und Teutoburger Wald zeich-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

nen sich durch eine reduzierte genetische Variabilität aus (Terlutter 1991, Aßmann et al. 1994). Offensichtlich sind bei der postglazialen Besiedlung Flaschenhalseffekte aufgetreten, die jeweils zu einem gewissen Verlust genetischer Variabilität geführt haben. Dieses Ergebnis entspricht der Eliminations-Hypothese, die bereits Reinig (1938) aufgrund von Untersuchungen an morphologischen Merkmalen für postglaziale Besiedlungsprozesse aufgestellt hat. Da für die untersuchten Allozyme keine Hinweise auf Selektivität vorliegen, sind stochastische Prozesse als Ursache des Allelverlustes anzunehmen. – Auch die westfälischen Populationen können von den Cevennen-Populationen abgeleitet werden, jedoch ist auch eine nähere Verwandtschaft mit den Schwarzwald-Populationen nicht auszuschließen.

Die westfälischen Populationen sind jedoch genetisch nicht extrem verarmt. Dies belegen auch morphometrische Befunde. Terlutter (1991) zeigte, daß die intrapopulare morphometrische Variabilität in westfälischen Populationen geringer ist als in südfranzösischen. Bei anderen Untersuchungsobjekten konnte durch Inzuchtversuche und Flaschenhals-Experimente gezeigt werden, daß eine allelische Verarmung entwicklungssteuernder Gensysteme mit einer Zunahme morphometrischer Variabilität einhergeht (Lerner 1954, Bryant et al. 1986a, 1986b, vgl. auch Sperlich 1988, Maynard Smith 1992). Dieses Phänomen wird als Folge einer Reduktion der sogenannten Entwicklungs-Homöostase gedeutet. Unter Entwicklungs-Homöostase versteht man das Phänomen, daß während der Ontogenese der Individuen aufgrund ihrer genetischen Konstitution unterschiedliche Umwelteinflüsse so abgepuffert werden können, daß immer wieder ein relativ einheitlicher Phänotyp entsteht. Am nördlichen Rande des Verbreitungsgebietes herrschen für *C. auronitens* wahrscheinlich nicht immer optimale Lebensbedingungen, so daß eine ausgeprägte Entwicklungs-Homöostase hier bedeutungsvoll sein dürfte. Möglicherweise wirkte also Selektion einer Verarmung der genetischen Variabilität entwicklungssteuernder Polygen-Systeme entgegen (Terlutter 1991).

Die Distanz der postglazialen Ausbreitung charakterisiert offenbar Populationen und nicht Arten, wie es Holdhaus (1954) annahm (s. oben). Da keine geographischen (ökologischen) Ausbreitungsschranken, die die Isolation der Populationen der Montagne Noire/Monts de Lacaune und auch der Populationen in der Umgebung von Rodez bedingen können, erkennbar sind, liegt es nahe, Unterschiede im verhaltensbedingten Ausbreitungspotential bei den drei südfranzösischen Populationen in den ehemaligen eiszeitlichen Refugialgebieten zu postulieren.

Bereits seit langem sind durch genetischen Flügeldimorphismus und -polymorphismus bedingte Unterschiede im Ausbreitungspotential von Laufkäfer-Populationen bekannt (Lindroth 1946, Aukema 1986, den Boer et al. 1980). In stabilen, isolierten Habitaten herrscht ein Selektionsdruck in Richtung Brachypterie (Darlington 1943, Lindroth 1945, 1949, Brandmayr 1983). Im Extremfall kommt es zum völligen Verlust makropterer Individuen (den Boer 1971, Brandmayr 1983).

Das lokomotorische Ausbreitungspotential von *C. auronitens* könnte ähnlichen evolutiven Veränderungen ausgesetzt gewesen sein (Althoff et al. 1992). Käfer aus westfälischen Populationen von *C. auronitens* weisen zwei alternative Bewegungsmuster auf (Hockmann et al. 1989): Das erstmals von Baars (1979) für Carabiden beschriebene *directed movement*, bei dem ein Tier eine beliebige Laufrichtung konstant über mehrere Tage einhält, und das *random walk*, bei dem die Laufrichtung häufig geändert wird, so daß das Tier pro Zeiteinheit nur eine klei-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

ne Luftliniendistanz zurücklegt. Falls der Realisierung der beiden Fortbewegungsmuster wie der Ausbildung der Flügel ein genetischer Polymorphismus zugrundeliegt, könnte die Fähigkeit des *directed movement* in Populationen, die lange an einer Stelle isoliert sind, zurückgehen oder sogar ganz verschwinden.

Für westfälische Populationen wurde ein relativ großes Ausbreitungspotential nachgewiesen (Terlutter 1989, 1990, 1991): Erst zwischen 1880 und 1920 scheint *C. auronitens* aus zwei bis drei Reliktpopulationen in das Gebiet südwestlich von Münster eingewandert zu sein. Die im 18. Jahrhundert ihren Höhepunkt erreichende Waldvernichtung löschte die Art vermutlich großflächig aus. Sie überlebte in mindestens je 1 Population in den Baumbergen und in der Davert. Hier wurde durch genetische Drift je eine andere der beiden Varianten der Hämolymphesterase (EST-1) in der Baumberge-Population und der Davert-Population ganz bzw. weitgehend eliminiert. Nach Wiederaufforstung der Wälder wanderte die Art offenbar von beiden Refugien in das Gebiet zwischen Davert und Baumberge ein, wobei innerhalb von höchstens 40 Jahren ein ausgeprägter Allelhäufigkeitsgradient entstand. Sowohl der kurze Zeitraum, in dem die Ausbreitung erfolgte, als auch der relativ flache Gradient sprechen für ein hohes Ausbreitungsvermögen.

Ein weitgehender Verlust genetisch bedingter Ausbreitungsfähigkeit könnte während der letzten Eiszeit in den Populationen der Montagne Noire/Monts de Lacaune (und möglicherweise in den Populationen aus der Umgebung von Rodez) eingetreten sein, als die Populationen in kleinen Refugien isoliert waren. Nur solche Populationen, deren genetisch bedingte Ausbreitungsfähigkeit nicht wesentlich reduziert worden war, konnten sich postglazial ausbreiten. Dabei hat möglicherweise im Zuge der postglazialen Ausbreitung aus dem Refugialgebiet der Cevennen die Ausbreitungsfähigkeit durch Selektion wieder zugenommen: Jeweils die mobilsten Tiere mit dem besten Orientierungsvermögen hatten die größte Wahrscheinlichkeit, eine neue Population zu gründen. Es scheint deshalb möglich, daß die Ausbreitungsfähigkeit der Cevennen-Tiere im Mittel geringer ist als der Käfer neugegründeter Populationen in Mittel- und Nordfrankreich.

Nicht nur bei *C. auronitens*-Populationen liegt eine Differenzierung im Ausbreitungspotential vor. Auch für einige andere europäische Carabiden-Arten scheint dies zuzutreffen:

(1) Es wurde oben darauf hingewiesen, daß bei *C. punctatoauratus* zwar die postglaziale Ausbreitung insgesamt sehr gering war, dennoch aber Unterschiede zwischen Populationen erkennbar sind: So ist z. B. die Art im Bereich der Hochtäler von Vielha ca. 30 km in das eiszeitlich devastierte Gebiet eingewandert, während z. B. die Populationen aus dem Massif de Larize das schon während der Eiszeit eingenommene Areal vermutlich nur wenig ausgebreitet haben.

(2) *Carabus hispanus* Fabricius bewohnt ein großes zusammenhängendes Verbreitungsgebiet im südlichen Teil des Zentralmassivs. Isolierte Vorkommen existieren östlich der Rhône im Department Drôme (Forêt de Saou) und ca. 100 km nördlich von Bordeaux im Forêt de Retand bei Saintes. Vielleicht ist auch das Vorkommen in den Corbieres (südlich von Carcassone) vom Hauptverbreitungsgebiet getrennt (Abb. 8). Ökologische oder geographische Schranken, die eine Ausbreitung der isolierten Populationen verhindern, sind nicht erkennbar.

(3) *Carabus splendens* Olivier besiedelt den atlantischen und subatlantischen Klimabereich der Pyrenäen und das angrenzende

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

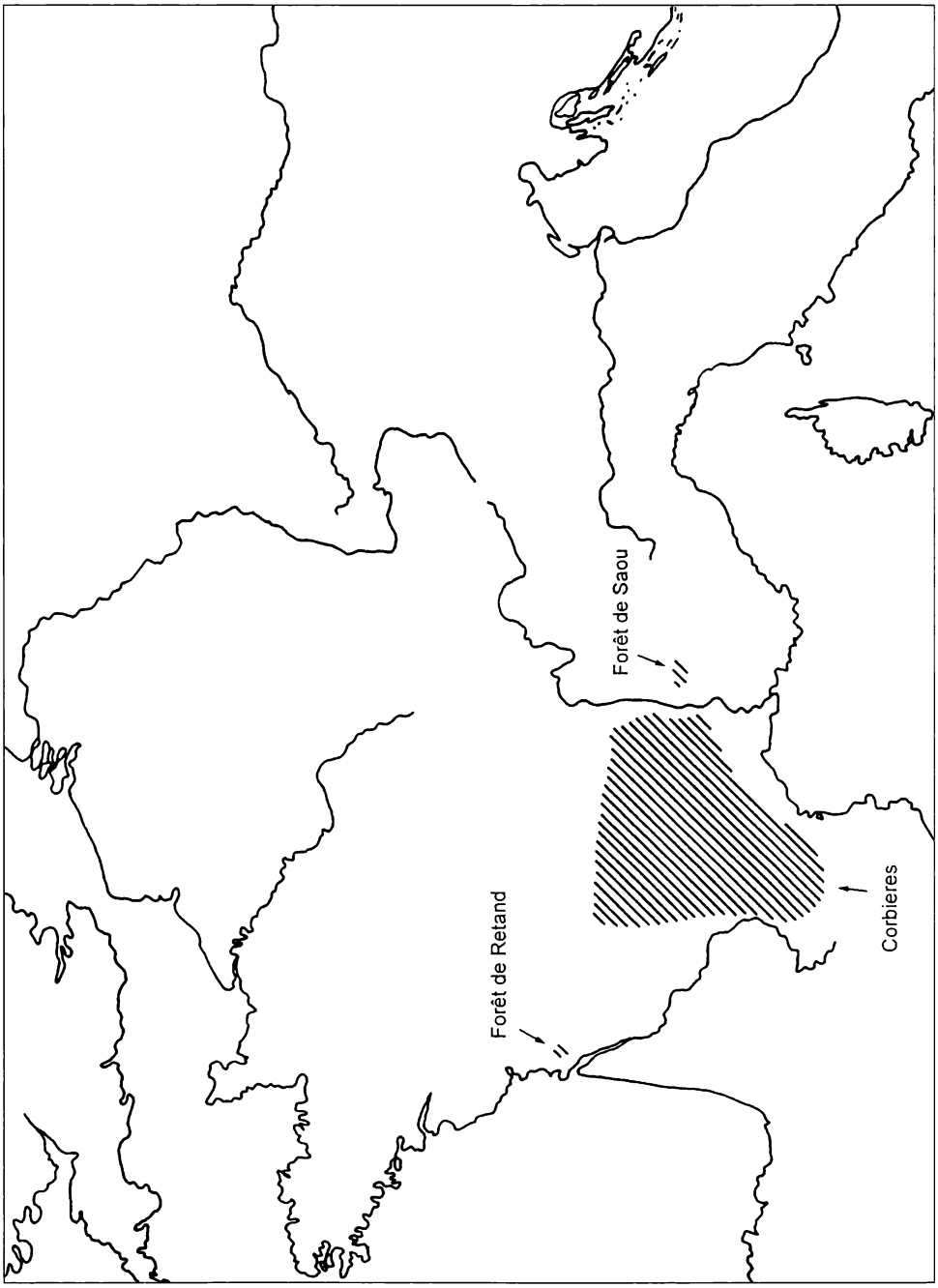


Abb. 8 Verbreitung von *Carabus hispanus* (nach Puisségur 1964, Bonadona 1971, Allemand & Malausa 1984, Forel & Leplat 1995). Vielleicht ist auch das Vorkommen in den Corbieres (südlich von Carcassone) vom Hauptverbreitungsgebiet getrennt.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

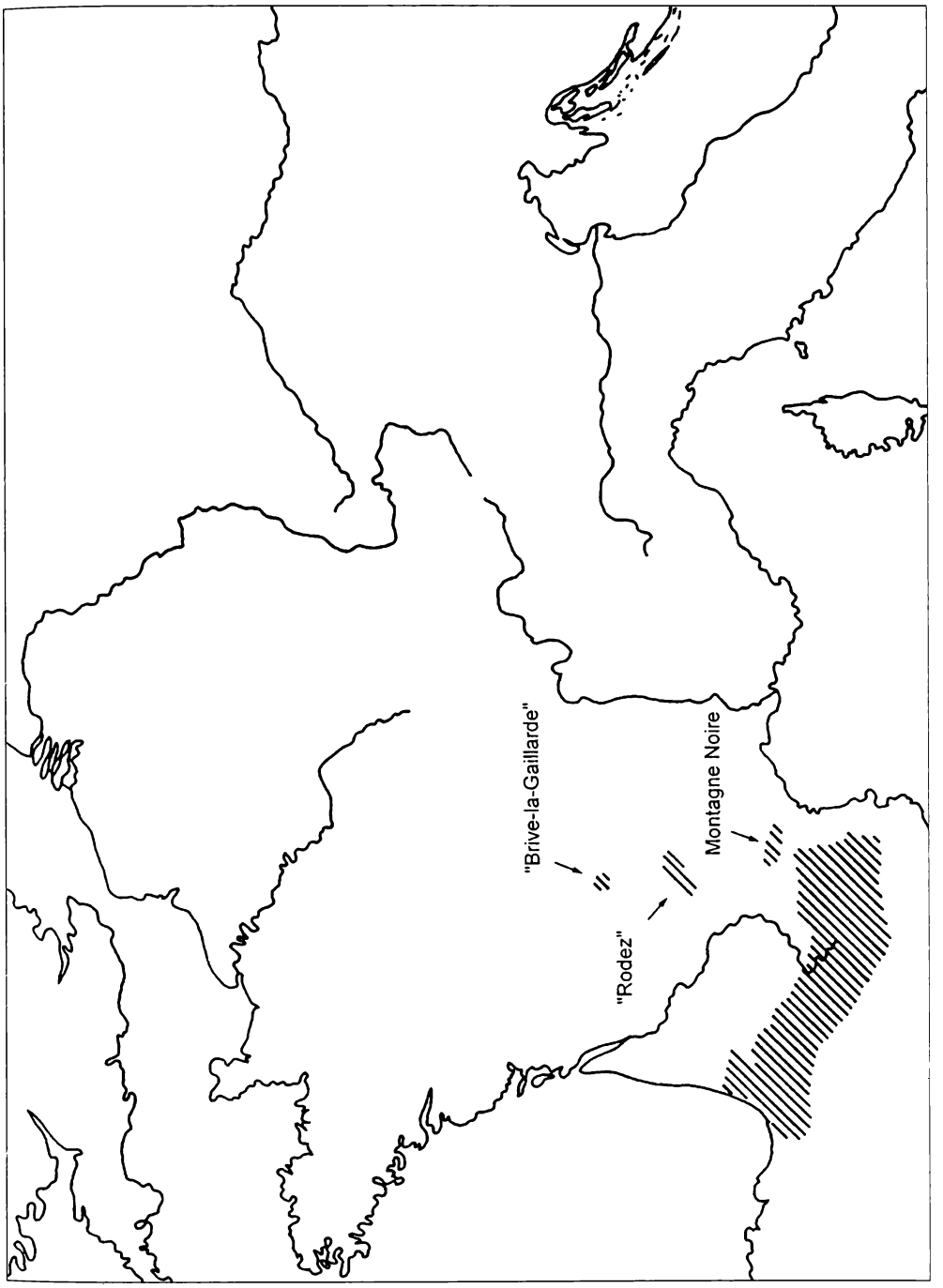


Abb. 9 Verbreitung von *Carabus splendens* (nach Puisségur 1964, Bonadona 1971, Allemand & Malausa 1984, Forel & Leplat 1995).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Vorland sowie drei kleine Isolate in der Montagne Noire, in der Umgebung von Rodez und ca. 100 km nordwestlich davon gelegen, die Umgebung von Brive-la-Gaillarde (Abb. 9). Damit ergibt sich eine gewisse Kongruenz im Vorkommen von *C. splendens* nördlich der Pyrenäen mit den isolierten Arealen von *C. auronitens* am Südrand der französischen Mittelgebirge. Da beide Arten eine ähnliche Habitatbindung aufweisen, wäre es denkbar, daß *C. splendens* und *C. auronitens* aufgrund ökologischer Faktoren dieselben oder ähnliche Verbreitungsbilder aufweisen. Bei genauer Betrachtung decken sich die Verbreitungsbilder jedoch nicht völlig: *C. splendens* besiedelt nicht wie *C. auronitens* die gesamte montane Stufe der Montagne Noire, sondern nur ein kleines Areal im Westteil dieses Gebirges (Vallée du Sor) (Bonadona 1971). In der Umgebung von Rodez überlappen die Areale von *C. splendens* und *C. auronitens* ebenfalls nur teilweise (vgl. Puisségur 1964, Bonadona 1971).

Die jeweils nördlichste Population von *C. hispanus* und *C. splendens* lebt im Bereich der *Holdhaus-Linie*. Deshalb könnte man auch eine postglaziale Besiedlung dieser Areale postulieren. Vielleicht waren diese Arten während einer für sie günstigen postglazialen Klimaphase weiter verbreitet als heute. Für diese Vorkommen ergeben sich damit zwei Erklärungsmöglichkeiten: Es handelt sich um glaziale oder postglaziale Reliktpopulationen. Im letzten Fall hatten sich beide Arten in einer postglazialen und für sie günstigen Klimaphase nach Norden ausgebreitet, und das Areal ist anschließend bei einer erneuten Abkühlung wieder geschrumpft.

(4) *Pterostichus multipunctatus* Dejean bewohnt in 5 Unterarten (Schatzmayr 1942) ein großes Verbreitungsgebiet von den nördlichen Westalpen bis in die westlichen Ostalpen. In der subalpinen und alpinen Stufe des Monte Cavallo am Südrand der venezianischen Alpen existiert jedoch eine allseitig isolierte Population auf kleinem Raum (Abb. 10).

(5) In drei Unterarten besiedelt *Carabus creutzeri* Fabricius die südlichen Ostalpen und angrenzenden Teile Sloweniens. Während die Unterart *kircheri* östlich der Etsch nicht nur in eiszeitlichen Refugialgebieten, sondern auch in ehemals vergletscherten Gebieten (Dolomiten, westliches Kärnten) weit verbreitet ist, kommt die Art westlich der Etsch in den Bergamasker und Luganer Alpen nur endemisch in kleinen isolierten Arealen vor (Abb. 11).

Mit isolierenden ökologischen (d. h. abiotischen oder biotischen) Faktoren lassen sich diese Verbreitungsbilder nicht erklären, die Populationen scheinen sich vielmehr hinsichtlich ihres Ausbreitungsvermögens (*power of dispersal*) zu unterscheiden.

5.5 Differenzierung zwischen Carabus punctatoauratus und Carabus auronitens

Die Probleme einer Trennung nächstverwandter allopatrischer Formen werden von Terlutter (1991) ausführlich unter Berücksichtigung des biologischen Artbegriffs (Mayr 1967, 1975) diskutiert. Weder morphometrische noch Allozym-Daten können bei allopatrischen Populationen eine Entscheidung über den Artstatus herbeiführen, da sie in der Regel nichts über eine potentielle Kreuzbarkeit aussagen.

Mit Hilfe der von Aßmann et al. (1994) und Aßmann & Weber (in Vorber.) mitgeteilten Allelfrequenzen von Enzym-kodierenden Genen[4] wurde eine Clusterung von *C. punc-*

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

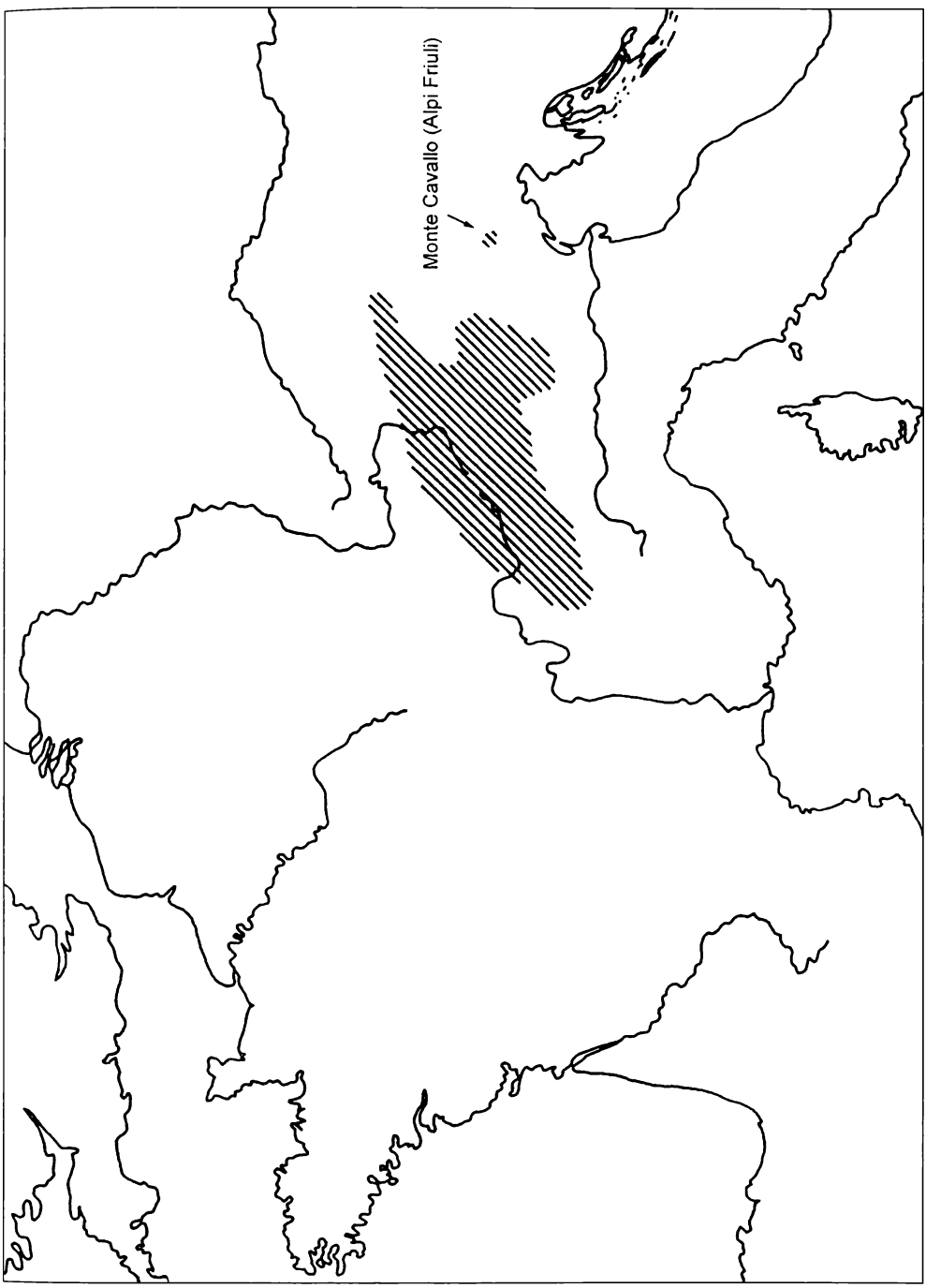


Abb. 10 Verbreitung von *Pterostichus multipunctatus* (nach Schatzmayr 1942, Magistretti 1965, Bonadona 1971, eigene Beobachtungen).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

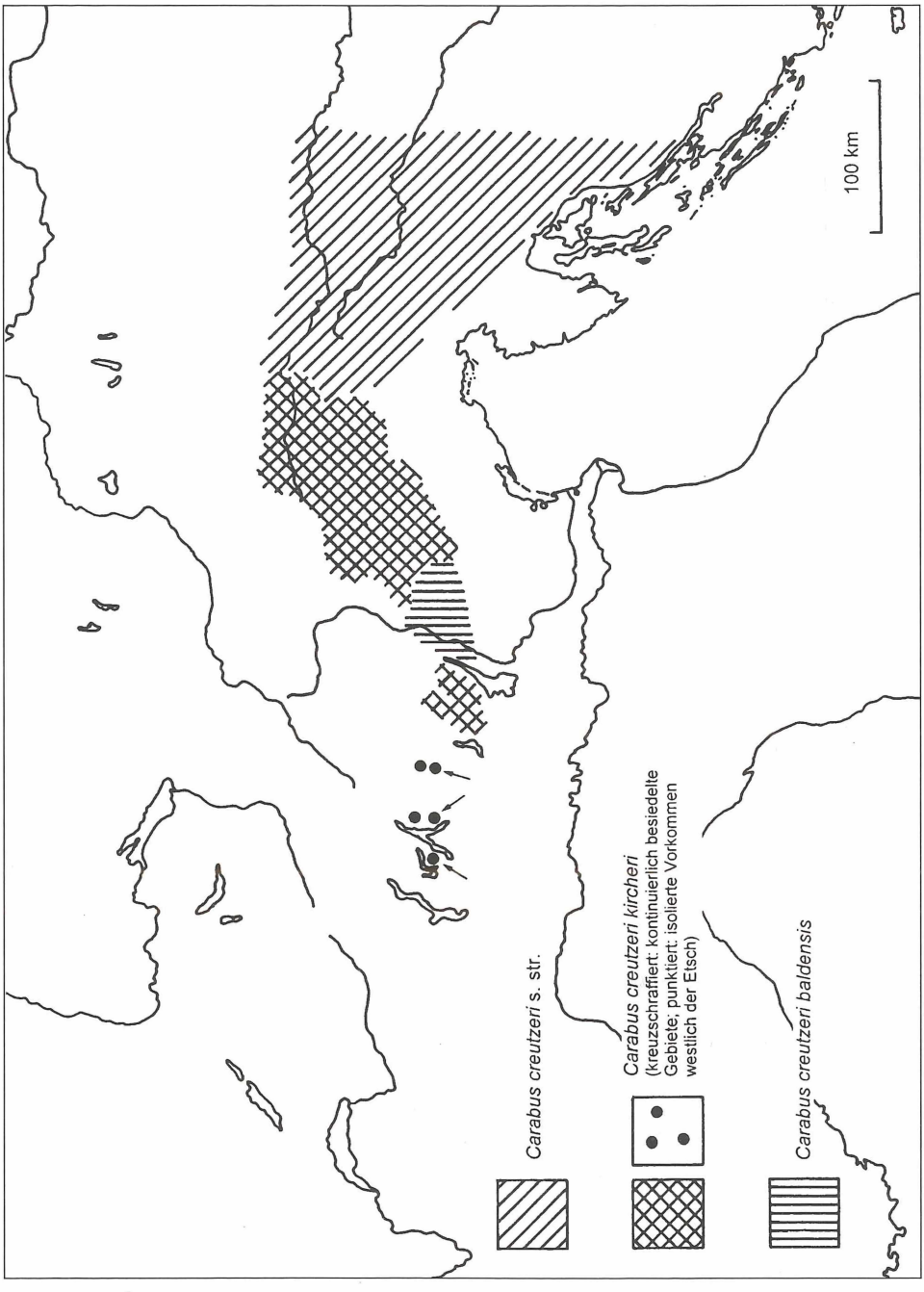


Abb. 11 Verbreitung von *Carabus creutzeri* (nach faunistischen Angaben von Breuning 1932–37, Mandl 1957–1968, Casale et al. 1982, Margi 1992 und eigenen Beobachtungen).

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

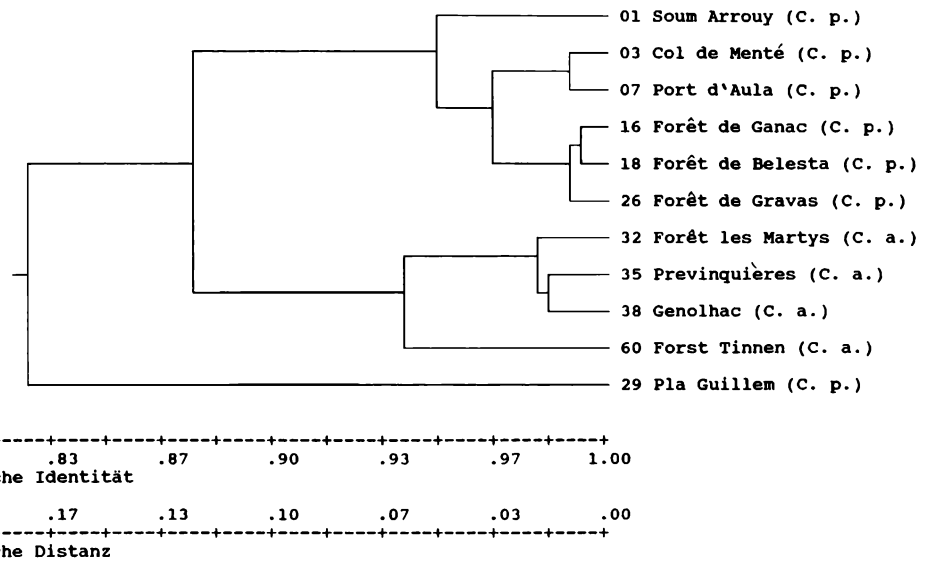


Abb. 12 Cluster-Analyse mit sieben *Carabus punctatoauratus*- und vier *Carabus auronitens*-Populationen. Für die Populationsbezeichnungen siehe Tab. 2 und 5. Für die Clusterung wurde die UPGMA-Methode (unweighted pair group method with arithmetic means) nach Sneath & Sokal (1973) angewendet.

tatoauratus- und *C. auronitens*-Populationen durchgeführt (Abb. 12). Das Cluster zeigt, daß die untersuchten Populationen vom Massif du Canigou die größte genetische Distanz zu allen anderen untersuchten *C. punctatoauratus*- und *C. auronitens*-Populationen aufweisen. Das ist überraschend, weil sich *C. punctatoauratus* und *C. auronitens* hinsichtlich der *Elektromorphe* der NADP-abhängigen Malat-Dehydrogenase (MDHP) unterscheiden (Aßmann et al. 1994). Die Divergenz anderer Loci überwiegt diesen Unterschied jedoch. Das Ergebnis gibt damit einen Hinweis darauf, daß die Abtrennung der *C. punctatoauratus*-Population vom Canigou möglicherweise älter ist als die Trennung der übrigen *Pyrenäen-Populationen* von *C. auronitens*.

Untersucht wurden folgende Enzyme: Aconitase, Aldehyd-Oxidase, Aspartat-Aminotransferase-1 und -2, Gewebeesterase, Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase-1 und -2, Glucose-6-phosphat-Isomerase, Hexokinase, D-Hydroxybutyrat-Dehydrogenase, Isocitrat-Dehydrogenase, L-Lactat-Dehydrogenase, NADP-abhängige Malat-Dehydrogenase, Mannose-6-phosphat-Isomerase, Glucose-phosphat-Mutase-1 und -2, 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase und Xanthin-Dehydrogenase.

Puisségur (1964) und Allemand & Malausa (1984) führten Kreuzungsversuche zwischen Individuen von *C. punctatoauratus* und *C. auronitens* durch. Allemand & Malausa stellten dabei fest, daß die F_1-Generation uneingeschränkte Fertilität aufweist, wenn das väterliche Tier ein *C. auronitens* ist. Stammt dagegen bei einem solchen Kreuzungsexperiment das mütterliche Tier aus einer *C. auronitens*-Population, so ist die Fertilität der Nachkommen schwach re-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

duziert. Bei Kreuzungen zwischen Arten derselben Untergattung (*Chrysocarabus*), die weniger eng miteinander verwandt sind, erweisen sich die Nachkommen oft als steril (z. B. bei der Kreuzung zwischen *C. auronitens*-Männchen und *Carabus solieri*-Weibchen). Allemand & Malausa (1984) weisen bereits darauf hin, daß bei der polytypischen Art *C. punctatoauratus* Kreuzungsversuche zwischen Tieren aus unterschiedlichen Unterarten notwendig sind, um die Bedeutung der relativen Kreuzungs-Inkompatibilität zwischen *C. punctatoauratus* und *C. auronitens* beurteilen zu können. Angesichts der großen genetischen Unterschiede, die die Tiere mancher Regionen in den Pyrenäen zueinander aufweisen, läßt sich diese Forderung nur bekräftigen. Es wäre nicht überraschend, wenn bereits auf dem Niveau von manchen *C. punctatoauratus*-Populationen eine Einschränkung der Kreuzbarkeit gegeben ist.

Unabhängig vom Artstatus-Problem stellt sich die Frage, wie lange die Trennung zwischen beiden Formen zurückliegt. Aufgrund von Allozym-Untersuchungen an 8 Genloci ermittelte Braun (1988) zwischen *C. auronitens* und *C. punctatoauratus* eine sehr geringe genetische Distanz nach Nei (1972) (D = 0.009). Unter bestimmten Annahmen wie selektive Neutralität der festgestellten Allele und Existenz einer „molekularen Uhr" (vgl. Nei & Rodchoudhoury 1982, Sperlich 1988), berechnete Braun eine Divergenzzeit von 45 000 Jahren. Der von mir gemessene Abstand zwischen beiden Arten (ohne Population 29 Pla Guillem vom Canigou) ist bedeutend größer: D = 0.12 (Abb. 12). Mit diesen Werten berechnet sich nach der Methode von Nei & Rodchoudhoury (1982) eine Divergenzzeit von ungefähr 600 000 Jahren. Die Population vom Canigou (Population 29) wurde danach schon vor ca. 900 000 Jahren von den übrigen untersuchten *Pyrenäen-Populationen* abgetrennt.

Einen weiteren Hinweis zur genetischen Divergenz von *C. punctatoauratus* und *C. auronitens* liefern DNA-Daten. Vogler (schriftl. Mitt.) sequenzierte mitochondriale (mt) DNA-Fragmente von je 3 Tieren aus den Populationen 26 Forêt de Gravas (vgl. Tab. 2) und 60 Forst Tinnen (vgl. Tab. 5). Die Sequenzierung erfolgte nach PCR-Amplifikation mit Primern, die für *Cicindela dorsalis* entwickelt wurden (Vogler et al. 1993, Vogler & DeSalle 1993, 1994). Mit diesen Primern konnten 2 Regionen amplifiziert werden: Die Region F stellt einen Ausschnitt aus dem 16 SrRNA-Gen und die Region E Teile des NADH-Oxidase-Untereinheit-1-Gens, des tRNAleu-Gens und dem 5´-Ende des 16-SrRNA-Gens dar. Ein drittes Primer-Paar, das bei *Cicindela dorsalis* für die Amplifikation eines Ausschnittes des Cytochrom-Oxidase-Untereinheit-1-Gens eingesetzt werden konnte, führte bei beiden *Carabus*-Arten nicht zu einer Amplifikation. Die beiden sequenzierten mtDNA-Regionen gelten als konservative, d. h. langsam evolvierende Sequenzen.

Für die 183 sequenzierten Basenpaare (bp) der Region F ist beim Vergleich der untersuchten *C. punctatoauratus*- und *C. auronitens*-Populationen nur eine Substitution nachweisbar. Die 285 bp umfassende Region E weist dagegen 6 Substitutionen auf. Wenn (konservative) mitochondriale DNA-Abschnitte bei den beiden *Carabus*-Arten mit einer ähnlichen Substitutionsrate evolvieren wie bei anderen Tierarten (2 bis 4 % pro 1 000 000 Jahre nach Li & Graur 1991, vgl. auch DeSalle & Hunt 1987, DeSalle & Giddings 1986), ist ebenfalls ein relativ weit zurückliegender Zeitpunkt der Trennung (370 000 bis 750 000 Jahre) anzunehmen.

An dieser Stelle sei aber betont, daß das Konzept der *molekularen Uhr* insbesondere

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

deshalb fragwürdig ist, weil es ein in der Zeit gleichförmiges populationsdynamisches Geschehen voraussetzt, d. h. eine Zeitproportionalität der Veränderung durch genetische Drift annimmt. Die Rekonstruktion der Populationsgeschichte beider *Carabus*-Arten geht jedoch von einem dynamischen Populationsmodell aus, das durch Befunde zur Schwankung der Reproduktionsrate einer westfälischen *C. auronitens*-Population gestützt wird (Althoff et al. 1992). Die Annahme langfristig konstanter Populationsgrößen ist für beide Arten damit sicherlich nicht gerechtfertigt. Wahrscheinlicher ist vielmehr, daß – ausgelöst durch Klimawechsel – Phasen mit relativ ruhigem populationsdynamischem Geschehen in unregelmäßiger Folge von Phasen mit besonders lebhaften populationsbiologischen Abläufen unterbrochen wurden: auf der Ebene lokaler Populationen verstärkte Extinktions-Rekolonisationsdynamik sowie gestörte Gleichgewichte zwischen Extinktions-Rekolonisationsraten; auf der Ebene der Metapopulationen Erlöschen, Neugründung, Trennung und Vereinigung. Da genetische Drift in starkem Maß von der Intensität populationsdynamischer Vorgänge bestimmt wird, dürfen Divergenzzeiten, die aus genetischen Distanzen berechnet werden, also nur mit größten Einschränkungen verwendet werden.

Trotz der Ungenauigkeit der zeitlichen Abschätzungen läßt sich doch ein Modell zur Populationshistorie entwerfen: Lange vor der letzten Eiszeit fand vermutlich die Trennung von *C. auronitens* und *C. punctatoauratus* statt, nachdem zumindest vorübergehend das Hügelland zwischen den Pyrenäen und der Montagne Noire von der Stammform besiedelt werden konnte. Aufgrund großer Divergenzen innerhalb der Pyrenäen-Populationen ist bereits früh auch eine Isolation einzelner *Pyrenäen-Populationen* nicht auszuschließen. Während der letzten Eiszeit überlebten wahrscheinlich beide Arten in mehreren Refugien. In dieser Zeit wurden vermutlich genetische und morphologische Differenzierungen verstärkt. Vielleicht entstanden in dieser Zeit auch Unterschiede im Ausbreitungspotential, die zu den unterschiedlichen aktuellen Verbreitungsgebieten beigetragen haben: Populationen mit relativ geringem Ausbreitungspotential haben sich nicht oder nur wenig ausgebreitet und sind heute Endemiten. Das Phänomen unterschiedlicher Ausbreitungspotentiale ist bei beiden Arten ausgeprägt. Zumindest eine südfranzösische Refugialpopulation hatte sich während der letzten eiszeitlichen Restriktion ihr Ausbreitungspotential bewahrt und konnte postglazial große Areale wiederbesiedeln.

6 Résumé

Sur l'histoire de populations des carabes *Carabus punctatoauratus* Germar et *Carabus auronitens* Fabricus (Coleoptera/Coléoptères, Carabidae): Concernant l'endémisme dans des massifs de refuge glaciaires et l'expansion d'aire post-glaciaire

L'importance des Pyrénées et d'autres montagnes de hauteur moyenne dans la France méridionale comme massifs de refuge glaciaires est démontrée par des analyses de répartition. Des carabides anophthalmes endo- et hypogéiques ne se trouvent pas dans les Pyrénées centrales qui étaient soumises à une forte glaciation pendant la dernière époque glaciaire. Cette région est colonisée par une faune alpine qui est caractérisée par un nombre d'espèces réduit de carabides endémiques brachyptères, tandis que dans les régions pas couvertes de glace le nombre de ces espèces est élévé.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

La présence de *Carabus punctatoauratus* se limite à certaines régions au bord de l'est et du nord des Pyrénées. A l'exception d'une petite aire dans les Pyrénées centrales, l'espèce se comporte d'une façon endémique et vit aujourd'hui encore presque exclusivement dans les anciens massifs de refuge glaciaires. L'importance des Pyrénées du nord comme ancien massif de refuge pour *C. punctatoauratus* est confirmée par la preuve d'une variabilité génétique excessive à quelques gènes codant des enzymes. La différenciation morphologique des sous-espèces se produisait probablement au cours des périodes glaciaires, quand les populations étaient séparées pour longtemps par des glaciers et des terrains d' éboulis situés devant eux. Dans des régions montanes, les carabes semblent être limités à des forêts, alors que dans la zone subalpine ils vivent aussi dans des aires sans arbres. L'espèce est hygrophile et habite exclusivement sur des sols drainés avec une haute humidité. *C. punctatoauratus* est donc une espèce pétrophile selon les définitions de Holdhaus (1954) et de Brandmayr (1983).

Carabus auronitens est l'espèce la plus proche en ce qui concerne la systématique. L'étendue de la différenciation génétique au niveau des allozymes et du mtDNA est un indice pour une séparation de longue durée des deux espèces qui a déjà commencée avant la dernière période glaciaire.

Carabus auronitens habite trois massifs de refuge glaciaires dans la France méridionale: la Montagne Noire et des montagnes adjacents (entre autres les Monts de Lacaune), les environs de Rodez (Dép. Aveyron) et les Cévennes. Au nord et à l'ouest des Cévennes, l'espèce est répandue largement et d'une manière assez continuelle. Des massifs de refuge glaciaires dans l'est des Alpes et dans les Carpates sont également habités par *Carabus auronitens*. Au nord des massifs de refuge potentiels, *Carabus auronitens* colonise une grande aire de répartition s'allongeant de l'ouest de la France jusqu'à la Pologne. Comme l'espèce ne vit pas dans la zone alpine et sur du sol continuellement gelé, il semble qu'li lui était impossible de survivre au nord des massifs de refuge potentiels pendant les époques glaciaires.

La répartition et la différenciations génétiques montrent un potentiel de répartition différent des populations de *C. auronitens* dans les trois aires méridionales: au moins dans un massif de refuge (à savoir dans la Montagne Noire) les populations se comportaient d'une manière endémique, tandis qu'au moins les populations des Cévennes colonisaient l'ouest et le nord de la France et peut-être aussi l'ouest de l'Allemagne. Ces populations se comportaient comme des *rémigrants ayant parcouru une longue distance* (*Rückwanderer über weite Distanz*, Holdhaus 1954). Des populations conspécifiques d'autres espèces montrent également des différences en ce qui concerne leur comportement de répartition post-glaciaire. Comm'il n'y a pas d'indice de limites de répartition écologiques ou géographiques dans quelques cas, la rémigration post-glaciaire était peut-être causée par un comportement particulier de locomotion et d'orientation.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Dank

Herrn Prof. Dr. F. Weber, Münster, danke ich für die Überlassung des Promotionsthemas und die ständige fördernde Diskussionsbereitschaft besonders.

Herrn Dr. A. Vogler, London, möchte ich an dieser Stelle meinen Dank für eine freundschaftliche Zusammenarbeit und die Sequenzierung von mtDNA-Abschnitten aussprechen.

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die mich auf den Exkursionen in Südfrankreich begleitet haben: Dipl.-Biol. S. Heine, Bonn, Dr. H. Hirschfelder, Osnabrück, Dipl.-Biol. O. Nolte, Heidelberg, P. Pellegrini, Osnabrück, Dipl.-Biol. H. Reuter, Telgte, W. Starke, Warendorf, und Dr. H. Terlutter, Billerbeck.

Herr Dr. G. Jalut, Toulouse, nahm sich freundlicherweise die Zeit für lange Gespräche über Klima und Vegetation während der letzten Eiszeit in Südfrankreich.

Frau M. Lemme, Osnabrück, und Frau A. Sebeke, Münster, möchte ich für die Übersetzung der Kurzfassung ins Französische danken.

Literatur

Alleman, R. & Malausa, J.-C. (1984): Compatibilité génétique et distances phylétiques entre les espèces du genre *Chrysocarabus* Thomson (Col., Carabidae). – Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.) 20 (4): 347–363.

Althoff, G.-H., Ewig, M., Hemmer, J., Hockmann, P., Klenner, M., Niehues, F.-J., Schulte, R. & Weber, F. (1992): Ergebnisse eines Zehn-Jahres-Zensus an einer *Carabus auronitens*-Subpopulation im Münsterland. – Abh. Westf. Mus. Naturkde. 54 (4): 3–64.

Andrieu, V., Hubschmann, J., Jalut, G. & Hérail, G. (1988): Chronologie de la déglaciation des Pyrénées Françaises. – Bull. Assoc. franc. Quater. 1988–2/3: 55–67.

Apfelbeck, V. (1904): Die Käferfauna der Balkanhalbinsel I, Caraboidea. 358 S. – Friedländer: Berlin.

Arndt, E. (1989): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Gattung *Carabus* Linné (Coleoptera, Carabidae). – Beitr. Ent. 39: 63–103.

Aßmann, T. (1990): Multiallelic genes in the Carabid Beetle *Carabus punctatoauratus* Germar from the Pyrenees. – In: Storck, N. E. (ed.): The role of Ground Beetles in ecological and environmental studies. Intercept, Hampshire: 319–324.

Aßmann, T., Nolte, O. & Reuter, H. (1994): Postglacial colonization of middle Europe by *Carabus auronitens* as revealed by population genetics (Coleoptera, Carabidae). – In: Desender, K., Dufrêne, M., Loreau, M., Luff, M. L. & Maelfait, J.-P. (eds.): Carabid beetles, ecology and evolution. Kluwer Academic Press: Dordrecht, Boston, London: 3–9.

Aßmann, T. & Weber, F. (in Vorb.): On the allozyme differentiation of *Carabus punctatoauratus* Germar (Coleoptera, Carabidae). (submitted)

Aukema, B. (1986): Winglength determination in relation to dispersal by flight in two dimorphic species of *Calathus* Bonelli (Coleoptera: Carabidae). – In: den Boer, P. J., Luff, M. L., Mossakowski, D. & Weber, F. (eds.): Carabid beetles, their adaptation and dynamics. Fischer: Stuttgart: 91–99.

Baars, M. A. (1979): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. – Oecologia (Berlin) 44: 125–140.

Balkenohl, M. (1981): Die Carabidenfauna einer Hoch- und einer Wacholderheide des Sauerlandes. – Natur und Heimat (Münster) 41 (2): 51–55.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Balkenohl, M. & Grosseschallau, H. (1985): Höhenbedingte Veränderung der Habitatbindung bei Carabiden. – Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 4: 219–222.

Barner, K. (1937): Die Cicindeliden und Carabiden der Umgebung von Minden und Bielefeld I. – Abh. westf. Prov. Mus. Naturk. Münster 8 (3): 1–34.

Besuchet, C. (1968): Répartition des insects en Suisse: Influences des glaciations. – Mitt. Schweizer. Entomol. Ges. 41 (1–4): 337–340.

Birks, H. J. B. & Line, J. M. (1993): Glacial refugia of European trees – a matter of chance? – In: Brombacher, C., Jacomet, S. & Haas, N. (eds.): Festschrift Zoller. – Diss. Bot. 196: 283–291.

den Boer, P. J. (1971): On the dispersal power of carabid beetles and its possible significance. – Misc. Papers Landbouwhogesch. Wageningen 8: 119–138.

den Boer, P. J., van Huizen, T. H. P., den Boer-Daanje, W., Aukema, B. & den Bieman, C. F. M. (1980): Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in an evolutionary process (Coleoptera: Carabidae). – Entom. Gen. 6 (2/4): 107–134.

den Boer, P. J. (1990): Density limits and survival of local populations in 64 carabid species. – J. evol. Biol. 3: 19–48.

Bonadona, P. (1971): Catalogue des Coléoptères Carabiques de France. – Nouv. Rev. Ent., Suppl: 1–177.

Brandmayr, P. (1983): The main axis of the coenoclinal continuum from macroptery to brachyptery in carabid communities of the temperate zone. – In: Brandmayr, P., den Boer, P. J. & Weber, F. (eds.): Report of the fourth meeting of European Carabidologists: The synthesis of field study and laboratory experiment. Drukcopudoc, Wageningen: 147–170.

Braun, S. (1988): Verwandtschaftsanalyse bei nahverwandten *Carabus*-Arten (Coleoptera, Carabidae) mittels elektrophoretischer Untersuchungen. – Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 6: 548–559.

Breuning, S. (1932–37): Monographie der Gattung *Carabus* L. – Best. Tab. europ. Col.: 1–1610. Reitter Edit.: Troppau.

Bryant, E. H., McCommas, S. A. & Combs, L. M. (1986a): The effect of an experimental bottleneck upon quantitative genetic variation in the housefly. – Genetics 114: 1191–1211.

Bryant, E. H., Combs, L. M. & McCommas, S. A. (1986b): Morphometric differentiation among experimental lines of house fly in relation to a bottleneck. – Genetics 114: 1213–1223.

Casale, A. (1988): Revisione degli Sphodrina (Coleoptera, Carabidae, Sphodrina). – Regionale di Scienze Naturali, Monografie V, Torino: 1–1024.

Casale, A. & Laneyrie, R. (1982): Trechodinae et Trechinae du Monde. – Mém. Biospeol. 9: 1–229.

Casale, A., Sturani, M. & Vigna Taglianti, A. (1982): Coleoptera, Carabidae. I. Introduzione, Paussinae, Carabinae. – Fauna d´Italia 18: 1–499.

Colas, G. (1969): Le *Carabus (Chrysocarabus) punctatoauratus* Germ. et ses races. – Bull. Soc. Entomol. Mulhouse 34: 21–32.

Darlington, P. J. (1943): Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings. – Ecol. Monographs 13: 37–61.

DeSalle, R. & Giddings, L. V. (1986): Distance of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies in Hawaiian *Drosophila*. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 83: 6902–6906.

DeSalle, R. & Hunt, J. A. (1987): Molecular evolution in Hawaiian *Drosophila*. – Trends Ecol. Evol. 2 (7): 212–216.

Desender, K. (1986): Distribution and ecolo-

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

gy of carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae) Part 1 species 1–80. – Inst. Royal des Sciences Naturelles de Belgigue, Documents de travail 26: 1–30.

Español, F. & Comas, J. (1985): Un nuevo *Aphaenops* Bonv. de la vertiente espanola de los Pirineos (Col. Carabidae Trechinae). – Misc. zool., 9: 219–221.

Forel, J. & Leplat, J. (1995): Les Carabes de France. 320 S. – Sciences Nat. Venette.

Franz, H. (1970): Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. III. Band: Coleoptera 1. Teil, umfassend die Familien Cicindelidae bis Staphylinidae. 704 S. – Universitätsverlag Wagner: Innsbruck, München.

Franz, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. 495 S. – Ulmer: Stuttgart.

Franz, H. & Beier, M. (1970): Die geographische Verbreitung der Insekten. – Handb. Zool. 4 (2): 1–139.

Frenzel, B. (1967): Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. 296 S. – Vieweg: Braunschweig.

Frenzel, B. (1968): Grundzüge der Pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. 326 S. – Steiner: Wiesbaden.

Frenzel, B. (1980): Das Klima der letzten Eiszeit in Europa. – In: Oeschger, H., Messerli, B. & Svilar, M. (eds.): Das Klima. Springer: Berlin: 45–63.

Giers, E. (1973): Die Habitatgrenzen der Carabiden (Coeloptera, Insecta) im Melico-Fagetum des Teutoburger Waldes. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westf. 35 (3): 1–36.

Gries, B., Mossakowski, D. & Weber, F. (1973): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera *Cychrus*, *Carabus* und *Calosoma*. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster 35 (2): 1–79.

Grosseschallau, H. (1981): Ökologische Valenzen der Carabiden (Ins., Coleoptera) in hochmontanen, naturnahen Habitaten des Sauerlandes (Westfalen). – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westf. 43 (3): 3–33.

van der Hammen, T., Wijmstra, T.A. & Zagwijn, W. H. (1971): The floral records of the late cenozoic of Europe. – In: Turekian, K. K. (ed.): The late senozoic glacial ages. Yale University Press, New Haven: 391–424.

Hanski, I. (1991): Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. – Biol. J. Linn. Soc. 42: 17–38.

Hanski, I. & Gilpin, M. (1991): Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domains. – Biol. J. Linn. Soc. 42: 3–16.

Heitjohann, H. (1974): Faunistische und ökologische Untersuchungen zur Sukzession der Carabidenfauna (Coleoptera, Insecta) in den Sandgebieten der Senne. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster Westf. 36 (4): 3–27

Hemmer, J. & Terlutter, H. (1987): Die Carabidenfauna der hochmontanen Lagen des Rothaargebirges: Untersuchungen zur Habitatbindung und Jahresperiodizität. – Decheniana (Bonn) 140: 87–93.

Hérail, G., Hubschmann, J. & Jalut, G. (1986): Quaternary glaciation in the French Pyrenees. – In:Šibrava, V., Bowen, D. Q. & Richmond, G. M. (eds.): Quaternary glaciation in the northern hemisphere. Pergamon Press, Oxford: 397–402.

Hérail, G. & Jalut, G. (1986): L´obturation de Sost (Haute Garonne): données nouvelles sur le paléoenvironment de la phase de progression du glacier würmien dans le Pyrénées centrales. – C. R. Acad. Sc. Paris, t. 303, II, n° 8: 743–748.

Hockmann, P., Schlomberg, P., Wallin, H. & Weber, F. (1989): Bewegungsmuster und Orientierung des Laufkäfers *Carabus auronitens* in einem westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wald. – Abh. Landesmus. Naturk. Münster 51 (1): 3–17.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Holdhaus, K. (1911): Über die Abhängigkeit der Fauna vom Gestein. – Verh. VIII. Int. Zool. Kongr. Graz: 728–745.

Holdhaus, K. (1932): Das Phänomen der Massifs de refuge in der Koleopterenfauna der Alpen. – C.R. Ve Congr. Int. Entomol. Paris: 397–406.

Holdhaus, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. 493 S. – Universitätsverlag: Innsbruck.

Horion, A. (1941): Faunistik der deutschen Käfer, Bd. 1 Adephaga. 463 S. – Goecke & Evers: Krefeld.

Huntley, B. & Birks, H. J. B. (1983). An atlas of past and present pollen maps for Europe. 667 S. – Cambridge University Press: Cambridge.

Jalut, G. (1974): Evolution de la végétation et variations climatiques, durant les quinze derniers millénaires dans l´extrémité orientale des Pyrénées. Thèse Doct. Sci. Univ. Toulouse.

Jalut, G. (1988): Le principales etapes de l´histoire de la forêt Pyrenéenne Française depuis 15.000 ans. – Monografias del Instituto Pirenaico de Ecologia (Homage a Pedro Montserrat), Jaca 4: 609–615.

Jalut, G., Delibrias, G., Dagnac, J., Mardones, M. & Bouhours, M. (1982): A palaeoecological approach to the last 21 000 years in the Pyrenees: the peat bog of Freychinède (alt. 1350 m, Ariège, South France). – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 40: 321–359.

Jalut, G., & Vernet, J.-L. (1989): La végétation du Pays de Sault et de ses marges depuis 15000 ans: reinterpretation des données palynologiques et apports de l´anthracologie. – In: CNRS (ed.): Pays de Sault: Espaces, Peuplement, Populations (Paris): 23–41.

Jeanne, C. & Zaballos, J. P. (1986): Catalogue des Coléoptères carabiques de la Peninsula Iberique. – Bull. Soc. Linn. Bordeaux, Suppl.: 1–186.

Jeannel, R. (1926–1928): Monographie des Trechinae I, II, III + Suppl. – Abeille 32: 221–550, 33: 2–592, 35: 1–808, 34: 59–122.

Jeannel, R. (1941, 1942, 1949): Coléoptères Carabiques I., II., Suppl. – Faune de France, 39: 1–571, 40: 573–1173, 51: 1–51.

Jeannel, R. (1963): Monographie des „Anillini", Bembidiides endoges (Coleoptera, Trechidae). – Mus. natu. Hist. nat. Zool. 28: 33–204.

Klenner, M. (1989): Überlebensstrategien einer stenotopen Waldart: Untersuchungen zur Dynamik einer westfälischen Carabus auronitens-Population (Coleoptera: Carabidae). – Verh. ges. Ökol. 17: 781–791.

Koth, W. (1974): Vergesellschaftung von Carabiden (Coleoptera, Insecta) bodennasser Habitate des Arnsberger Waldes verglichen mit Hilfe der Renkonen-Zahl. – Abh. Landesmus. Naturkde Münster Westf. 36 (3): 1- 43.

Kretschmer, K. & J. Schauermann (1991): Zur Arthropodengemeinschaft zweier Naturwälder im Forstamt Sellhorn. – NNA-Berichte 4 (2): 150–156.

Lagar, A. (1976): Un *Aphaenops* nou al Pirineu aragonés. – Excursionisme (Barcelona) 21: 26–27.

Lang, G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. 462 S. – Gustav Fischer: Jena.

de Lattin, G. (1967): Grundriss der Zoogeographie. 602 S. – Gustav Fischer: Jena.

Lerner, I. M. (1954): Genetic homeostasis. 134 S. – Oliver & Boyd: Edinbourg.

Li, W.-H. & Graur, D. (1991): Fundamentals of molecular evolution. 284 S. – Sinauer: Sunderland.

Lindroth, K. (1945): Die fennoskandischen Carabidae. I. Spezieller Teil. – Göteborgs

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Kungl. Vet. Vitterh. Samh. Handl., Ser. B. 1: 1–709.

Lindroth, K. (1946): Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. – Hereditas, 32: 27–40.

Lindroth, K. (1949): Die Fennoskandischen Carabidae. III. Allgemeiner Teil. – Göteborgs Kungl. Vet. Vitterh. Samh. Handl., Ser. B. 4: 1–902.

Lohse, G.-A. (1954): Die Laufkäfer des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. – Verh. Ver. naturwiss. Heimatforsch. Hamburg 31: 1–39.

Lohse, G.-A. (1981): Bodenfallenfänge im Naturpark Wilseder Berg mit einer kritischen Beurteilung ihrer Aussagekraft. – Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 34: 43–47.

Magistretti, M. (1965): Coleoptera: Cicindelidae, Carabidae. 512 S. – Edizioni Calderini: Bologna.

Mandl, K. (1956–58): Die Käferfauna Österreichs, III Die Carabiden Österreichs, Tribus Carabini, Genus *Carabus* Linne. – Koleopt. Rundschau 34: 1–41, 50–107, 36: 1–13.

Mandl, K. (1967): Der Rassenkreis *Carabus creutzeri* Fabricius, ein taxonomisches und tiergeographisches Problem. – Entomol. Abh. Mus. Tierk. Dresden 34: 201–247

Mandl, K. (1968): Die Käferfauna Österreichs. VI. Die Carabiden Österreichs, Tribus Carabini, Genus *Carabus* Linne, Nachtrag. – Koleopt. Rundschau 46/47: 17–53.

Mardones, M. & Jalut, G. (1983): La Tourbière de Biscaye (alt. 409 m, Hautes Pyrénées): Approche paléoécologique des 45.000 dernières années. – Pollen et Spores 25: 163–212.

Marggi, W. A. (1992): Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae), Teil 1 (Text) und Teil 2 (Verbreitungskarten). – Documenta Faunistica Helvetiae, 13 (1): 1–477, 13 (2): 1–243.

Maynard Smith, J. (1992): Evolutionsgenetik. 288 S. – Thieme: Stuttgart.

Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. 617 S. – Parey: Hamburg, Berlin.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. 370 S. – Parey: Hamburg, Berlin.

Meyer-Peters, H. (1988): Die Dynamik wichtiger Parameter der tagesperiodischen Laufaktivität bei *Carabus auronitens* (Coleoptera, Carabidae). – Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. 6: 560–567.

Mossakowski, D. & Weber, F. (1972): Korrelationen zwischen Heterochromatingehalt und morphologischen Merkmalen bei *Carabus auronitens* (Coleoptera). – Z. zool. Systematik Evolutionsforschung 10 (4): 291–300.

Müller, P. (1981): Arealsysteme und Biogeographie. – Ulmer: Stuttgart.

Nadig, A. (1968): Über die Bedeutung der Massifs de Refuge am südlichen Alpenrand (dargelegt am Beispiel einiger Orthopterenarten). – Mitt. Schweizer. Entomol. Ges. 41 (1–4): 341–358.

Nei, M. (1972): Genetic distance between populations. – Am. Nat. 106: 283–292.

Nei, M. & Roudchoudhury, A. K. (1982): Genetic relationship and evolution of human races. – Evolutionary Biology 14: 1–59.

Ozenda, P. (1988): Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. 353 S. – Fischer: Stuttgart.

Puisségur, C. (1964): Recherches sur la génétique des Carabes (*Chrysocarabus* et *Chrysotribax*). – Vie et Milieu 18 (Suppl.): 1–288.

Raynaud, P. (1971): Tableaux synoptiques des larves et des imagos des espèces du genre *Carabus*. – Entomops 17: 2–16.

Reinig, W. F. (1938): Elimination und Selektion. 148 S. – Gustav Fischer: Jena.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Rensch, B. (1958): Die ideale Artbeschreibung. – Uppsala Universitets Arsskrift 6: 91–103.

Rijnsdorp, A. D: (1980): Patterns of movement in and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). – Oecologia (Berl.) 45: 274–281.

Schatzmayr, A. (1942): Bestimmungstabellen der europäischen und nordafrikanischen *Pterostichus*- und *Tapinopterus*-Arten. Koleopterologische Rundschau, Best.-Tab. europ. – Käfer 8: 1–144.

Sneath, P. H. A. & Sokal, R. R. (1973): Numerical taxonomy. 573 S. – Freeman: San Francisco.

Sperlich, D. (1988): Populationsgenetik. 240 S. – Fischer: Stuttgart.

Taillefer, F. (1967): Extend of pleistocene glaciation in the Pyrenees. – In: Wright, H. F. & Osborne, W. D. (eds.): Arctic and alpine environments. University Press, Indiana: 255–256.

Taillefer, F. (1977): Le glacier de l´Ariège dans le bassin de Tarascon. – Rev. Geogr. Pyr. Sud-Quest 48 (3): 269–286.

Terlutter, H. (1989): Entstehung eines Allelgradienten bei *Carabus auronitens* (Coleoptera Carabidae) durch Fragmentierung von Landschaftselementen. – Verh. Ges. Ökol. (Essen 1988) 18: 747–754.

Terlutter, H. (1990): An allele gradient of an esterase gene locus as a result of recent gene flow – Electrophoretic investigations on *Carabus auronitens* F. (Col. Carabidae). – In: Storck, N. E. (ed.): 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. – Abh. Westf. Mus. Naturkde. 53 (3): 1–111.

Turin, H. (1981): Provisional checklist of the European Ground Beetles (Coleoptera, Cicindelidae & Carabidae). – Monograf. Nederlandse Entomol. Ver. 9: 1–249.

Turin, H., Casale, A., Kryzhanovskij, O. L., Makarov, K. V. & Penev, L. D. (1993): Checklist and atlas of the genus *Carabus* Linnaeus in Europe (Coleoptera, Carabidae). 79 S. – Backhuys: Leiden.

Vernet, J.-L. (1980): La végétation du bassin de l´Aude, entre Pyrénées et Massif Central, au Tardiglaciaire et au Postglaciere d´après l´analyse anthracologique. – Rev. Palaeobot. Palynol. 30: 33–55.

Vogler, A., DeSalle, R., Aßmann, T. Knisley, C. B. & Schultz, T. D. (1993): Molecular population genetics of the endangered tiger beetle *Cicindela dorsalis* (Coleoptera: Cicindelidae). – Ann. Entomol. Soc. Am. 86 (2): 142–152.

Vogler, A. & DeSalle, R. (1993): Phylogenetic patterns in coastal North American tiger beetle, *Cicindela dorsalis* inferred from mitochondrial DNA sequences. – Evolution 47: 1192–1202.

Vogler, A. & DeSalle, R. (1994): Diagnosing units of conservation. – Conservation Biol. 8 (2): 1–10.

Vigna Taglianti, A. (1982): Le attuali conoscenze sui Coleotteri Carabi cavernicolo italiani. – Lav. Soc. Ital. Biogeografia 7: 339–430.

Walter, H. & Lieth, H. (1965): Klimadiagramm Weltatlas. 115 S. – VEB Gustav Fischer: Jena.

Washburn, A. L. (1979): Geocryology. A survey of periglacial processes and environments. – Edward Arnold: Norwich.

Weber, F. (1965): Vergleichende Untersuchungen über das Verhalten von *Carabus*-Arten in Luftfeuchtigkeitsgefällen. – Z. Morph. Ökol. Tiere 55: 233–249.

©Naturwissenschaftlicher Verein Osnabrück e.V.

Weber, F. (1966): Beitrag zur Karyotypanalyse der Laufkäfergattung *Carabus* L. (Coleoptera). – Chromosoma (Berl.) 18: 467–476.

Weber, F. (1967): Zur Polymorphie eines Chromosoms innerhalb von Populationen des Laufkäfers *Carabus auronitens* Fabr. – Experientia 23: 257–260.

Weber, F. (1968): Die intraspezifische Variabilität des heterochromatischen Armes eines Chromosoms bei der Gattung *Carabus* L. (Coleoptera). – Chromosoma (Berl.) 23: 288–308.

Weber, F. & Klenner, M. (1987): Life history phenomena and risk of extinction in a subpopulation of *Carabus auronitens.* – Acta Phytopath. Entom. Hung. 22: 321–328.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 20-21

Autor(en)/Author(s): Aßmann [Assmann] Thorsten

Artikel/Article: Zur Populationsgeschichte der Laufkäfer Carabus punctatoauratus Germar und Carabus auronitens Fabricius (Coleóptera, Carabidae): Über Endemismus in eiszeitlichen Refugialräumen und postglaziale Arealausweitung 225-273