

Hans-Peter Reike

Untersuchungen zum Raum-Zeit-Muster
epigäischer Carabidae
an der Wald-Offenland-Grenze

Heft **21**
September 2004

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /
Contributions to Forest Sciences

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	1
II. Material und Methoden	3
II.1 Untersuchungsgebiet	3
II.1.1 Geologie und Oberflächengestalt	3
II.1.2 Böden	3
II.1.3 Klimadaten	4
II.1.4 Klimatische Charakterisierung	5
II.1.5 Nutzungsgeschichte	8
II.1.6 Charakterisierung der Versuchsfläche	9
II.1.7 Vegetationsaufnahme	11
II.2 Versuchsdesign zur Erfassung ökologischer Kenngrößen der epigäischen Raubarthropodenzönose	11
II.2.1 Lebendbodenfallen für Capture-recapture-Experimente	12
II.2.1.1 Markierungsdesign	15
II.2.1.2 Durchführung der Capture-recapture-Experimente	16
II.2.2 Telemetrie und Harmonic Radar	17
II.2.2.1 Telemetrie	17
II.2.2.2 Harmonic Radar	18
II.2.3 Erfassung des Prädatoren- und Beutetierbesatzes des Oberbodens zur Nahrungskonkurrenzanalyse	22
II.3 Determination und Rote-Liste-Status	22
II.4 Statistische Methodik und ökologische Indices	23
II.4.1 Dominanz	24
II.4.2 Diversität	24
II.4.3 Vergleich von Artengemeinschaften	26
II.4.3.1 Sørensen-Quotient und Ähnlichkeitsindex nach Wainstein	26
II.4.3.2 Hurlbert-Rarefaction	27
II.4.4 Turnoverrate	27
II.4.5 Clusteranalyse	28
II.4.6 Populationsgrößenberechnung	28
II.4.7 Homerange	30
II.4.8 Korrelationsanalysen	30
II.4.9 Aktivitätsbiomasse	30
III. Ergebnisse	33
III.1 Mikroklimatische und vegetationskundliche Charakterisierung der Versuchsfläche	33
III.1.1 Temperatur	33

III.1.2	Relative Beleuchtungsstärke	35
III.1.3	Vegetation	37
III.1.3.1	Vegetationsdichte und -höhe	37
III.1.3.2	Artenverteilung	39
III.1.3.3	Zeigerwert	42
III.2	Carabidae	45
III.2.1	Ökologische Kenngrößen der Carabidenzönose	45
III.2.1.1	Artenstruktur	45
III.2.1.1.1	Artenspektrum	45
III.2.1.1.2	Artenzahlerwartungswerte	54
III.2.1.1.3	Artenturnover	56
III.2.1.1.4	Artenidentität	57
III.2.1.2	Aktivitätsdichten	59
III.2.1.2.1	Übersicht zur Dominanzstruktur	61
III.2.1.2.2	Saisonale Aspekte der Dominanzstruktur	62
III.2.1.3	Aktivitätsbiomasse	67
III.2.1.4	Geschlechtsspezifische Aktivitätsmuster	70
III.2.1.5	Diversität	72
III.2.1.6	Phänologie	74
III.2.1.7	Diurnale Aktivität	85
III.2.1.8	Größenklassen	87
III.2.2	Abiotische Steuergrößen der Carabidenzönose	88
III.2.2.1	Licht	88
III.2.2.1.1	Relative Beleuchtungsstärke	88
III.2.2.1.2	Sonnenscheindauer	90
III.2.2.1.3	Mondphasen	91
III.2.2.2	Temperatur	92
III.2.2.3	Feuchte	96
III.2.3	Biotische Steuergrößen der Carabidenzönose	96
III.2.3.1	Nahrungskonkurrenz	96
III.2.3.1.1	Struktur der epigäischen Prädatorenzönose	96
III.2.3.1.2	Räumliche und zeitliche Einnischung der Prädatorentaxa	102
III.2.3.2	Nahrungsressourcenverfügbarkeit	112
III.2.4	Raum-Zeit-Muster ausgewählter Carabidenarten	115
III.2.4.1	Wiederfangraten	115
III.2.4.2	Abschätzung der Populationsgrößen	118
III.2.4.3	Raum-Zeit-Muster	119
III.2.5	Telemetrie und Harmonic Radar	132
III.2.5.1	Telemetrie	132
III.2.5.2	Harmonic Radar	133
IV.	Diskussion	137
IV.1	Kritische Betrachtung der Methodik	137

IV.1.1 Bodenfallenfang	137
IV.1.2 Fang-Wiederfang-Versuche	139
IV.1.3 Markierungsmethode	140
IV.1.4 Betäubungsmethode	142
IV.2 Carabidae	142
IV.2.1 Charakterisierung der untersuchten <i>Carabus</i> -Arten	142
IV.2.2 Ökologische Kenngrößen der Carabidenzönose	146
IV.2.2.1 Artenvielfalt und Dominanz	146
IV.2.2.1.1 Artenzahlen beim Vergleich von Wald und Offenland	147
IV.2.2.1.2 Aktivitätsdichten in Wald und Offenland	149
IV.2.2.2 Aktivitätsbiomasse	153
IV.2.2.3 Phänologie	155
IV.2.2.4 Diurnale Aktivität	158
IV.2.2.5 Größenklassen	160
IV.2.3 Abiotische Steuergrößen der Carabidenzönose	161
IV.2.3.1 Licht	162
IV.2.3.2 Temperatur	164
IV.2.3.3 Feuchte	166
IV.2.4 Biotische Steuergrößen der Carabidenzönose	167
IV.2.5 Raum-Zeit-Muster	173
IV.2.5.1 Laufgeschwindigkeit	175
IV.2.5.1.1 <i>Carabus</i> -Arten	176
IV.2.5.1.2 Übrige Carabidae	177
IV.2.5.1.3 Geschlechtsunterschiede und Dispersionsverhalten	178
IV.2.5.2 Laufrichtung	179
IV.2.5.3 Raumnutzung	180
IV.2.5.3.1 Raumwiderstand	180
IV.2.5.3.2 Immigration von Offenlandarten in Wälder	181
IV.2.5.3.3 Immigration von Waldarten ins Offenland	182
IV.2.5.4 Wiederfangraten	185
IV.2.5.5 Populationsgrößen	186
IV.2.5.6 Homerange	188
IV.2.5.7 Telemetrie und Harmonic Radar	189
IV.2.5.7.1 Telemetrie	189
IV.2.5.7.2 Harmonic Radar	190
V. Zusammenfassung	193
V.1 Untersuchungsgebiet und Versuchsdesign	193
V.2 Charakterisierung der Carabidenzönose	193
V.3 Konkurrenz und Nahrungsangebot	195
V.4 Markierungsmethode	195
V.5 Raumnutzung	196

V.6 Telemetrie und harmonic radar	197
VI. Summary	199
VI.1 Study site and design of the investigations	199
VI.2 Characterization of the carabid beetle coenosis	199
VI.3 Interspecific competition and food supply	201
VI.4 Marking method	202
VI.5 Habitat requirements	202
VI.6 Radio telemetry and harmonic radar	203
VII. Literaturverzeichnis	205
Anhang	227

V. Zusammenfassung

V.1 Untersuchungsgebiet und Versuchsdesign

1998–2000 wurden im Forstamt Moritzburg nordöstlich von Dresden (Sachsen) Fang-Wiederfang-Untersuchungen mit 231 Lebendbodenfallen in einem Laubmischbestand mit angrenzendem Grünland zur Raumnutzung von wald- und offenlandbewohnenden Großlaufkäfern der Gattung *Carabus* durchgeführt. Die Fallen wurden auf einer Fläche von 0,5 ha (0,25 ha Wald, 0,25 ha Wiese) eingesetzt. Das Versuchsdesign bestand aus 21 Fallenreihen (10 Fallenreihen auf der Wiese, 10 im Wald und eine Fallenreihe im Ökotonbereich) mit je 11 Fallen. Der Abstand zu benachbarten Fallen betrug stets 5 m. Alle drei Tage erfolgte eine Leerung.

Für Untersuchungen unter Anwendung von Telemetrie und Transpondertechnik wurden die am zahlreichsten gefangenen Laufkäfer der Gattung *Carabus*, *Carabus auratus* L. 1761 und *Carabus hortensis* L. 1758 verwendet. Es kamen Sender der Firma HOLOHIL Systems (Modell LB-2) und HSMS-2850-BLK-Schottky-Dioden der Firma HEWLETT PACKARD zum Einsatz. Die Ortung der Tiere erfolgte mit einem Telemetrieempfänger AR-3000A der Firma BOGER-FUNK sowie mit einem Radarsystem der Firma RECCO AB. Es wurde eine im Design modifizierte Antenne für Schottky-Dioden entwickelt und getestet, die die Bewegungsabläufe von Carabiden weniger als bisher eingesetzte Modelle behindert.

V.2 Charakterisierung der Carabidenzönose

Es konnten insgesamt 11.180 Carabidae aus 27 Gattungen und 64 Arten während der Jahre 1998–2000 festgestellt werden. Darunter befanden sich 12 Rote-Liste-Arten.

In den Untersuchungsjahren 1998 und 1999 wies die einschürige Mähwiese eine artenreichere Carabidenzönose auf als der benachbarte Laubmischwald. Während im Ökotonbereich eine dem Wiesenökosystem vergleichbar hohe Mannigfaltigkeit an Carabidenarten existierte, sank die Artenzahl bereits 5 m hinter der Wald-Feldgrenze im Laubmischwald abrupt ab (1998: von 19 auf 12 Arten, 1999: von 25 auf 14 Arten). Die höchsten Artenzahl-erwartungswerte besaß die Fallenreihe am Ökoton. Die Diversität war 1998 und 1999 am Ökoton (Fallenreihe 10 auf dem Grünland) am höchsten. Patches der Untersuchungsfläche mit hoher Vegetation zeigen eine andere Carabidengesellschaft als solche mit niedrigerer.

Im Wald dominierten die Arten *Abax parallelepipedus*, *Amara communis*, *Carabus hortensis* und *Pterostichus oblongopunctatus*. Auf dem Grünland konnten hingegen vor allem *Amara lunicollis*, *Carabus auratus* und *Poecilus versicolor* gefangen werden. Die Artenrelation zwischen Wald und Offenland betrug durchschnittlich 1:1,6.

Auf dem Grünland siedelten mit 8.635 Individuen wesentlich mehr Carabidae als im Wald (2.545 Ind.). Im Gegensatz zur Artenzahl lag bei den Individuenzahlen ein allmählicher Übergang zwischen den Biotoptypen vor. So sanken bereits ab Fallenreihe 6 (25 m Abstand zum Waldrand) die Individuenzahlen des Habitattyps „Wiese“ nahezu kontinuierlich auf das Niveau des Habitattyps „Wald“. Der Ökotonbereich (Fallenreihe 11) wies nur im zweiten und dritten Untersuchungsjahr nach den Fängen der Bodenfallen eine individuenreichere Carabidenfauna auf als die benachbarten Fallenreihen im Wald (12) bzw. in der Wiese (10). Die Individuenrelation zwischen Wald und Offenland lag bei 1:4,1.

Insgesamt waren anhand der Fangergebnisse drei Arten dominant: *Poecilus versicolor*, *Carabus auratus* und *Amara lunicollis*; zwei subdominant: *Pterostichus oblongopunctatus* und *Amara communis*; neun rezedent: *Carabus hortensis*, *Amara convexior*, *Abax parallelepipedus*, *Pseudoophonus rufipes*, *Harpalus latus*, *Dyschirius globosus*, *Notiophilus palustris*, *Carabus nemoralis* und *Pterostichus melanarius* sowie 12 subrezedent und 38 sporadisch auf der Untersuchungsfläche vorhanden. Bei Waldarten dominierten klar die Männchen, während bei Freilandarten fast ausgeglichene Verhältnisse zwischen den Arten mit höherem Männchenanteil und denen mit erhöhter Dichte der Weibchen herrschten.

Auf dem Grünland konnte eine wesentlich höhere Aktivitätsbiomasse als im Wald festgestellt werden, obwohl auf der Wiese und am Ökoton Individuen der Größenklasse 3 (6,0-9,9 mm) überwogen, während im Wald Tiere der Größenklasse 4 (10-18,9 mm) dominierten. Am Ökoton (Fallenreihe 11) waren meist höhere Aktivitätsbiomassen als in der angrenzenden Fallenreihe des Grünlandes (Fallenreihe 10) und des Waldes (Fallenreihe 12) zu verzeichnen.

Dass gerade bei Waldarten mikroklimatische Parameter zum limitierenden Faktor für die Raumnutzung werden können, belegt auch die Dominanzstruktur der Carabidenzönose. *Abax parallelepipedus* und *Carabus hortensis* traten kaum (*Abax parallelepipedus*: ein Exemplar 1998 in Fallenreihe 10; *Carabus hortensis*: je ein Exemplar 1999 in Fallenreihe 7 und 10) in Bodenfallen der Wiese auf. Für beide Arten bildet der Ökotonbereich anscheinend die Grenze des Lebensraumes, während die meisten „Offenland“-Arten auch den Habitattyp Wald nutzten. So wurde *Carabus auratus* noch in Fallenreihe 21 (50 m Abstand zur Wiese) und *Poecilus versicolor* in Fallenreihe 18 (35 m Abstand zur Wiese) erfasst.

Die Gesamtfangzahlen korrelierten signifikant mit der relativen Beleuchtungsstärke pro Fallenreihe. Dies galt unabhängig von der zeitlichen Einnischung (Tag- bzw. Nachtaktivität) auch für die Individuenzahlen eines Großteiles der häufigsten Arten. Heliophile Arten traten am zahlreichsten und mit der größten Artenzahl auf dem Grünland auf. Diese Spezies fingen sich vor allem in den Fallenreihen 4–8 (Wiese). Ombrophile Arten dominierten nach der Individuendichte im Wald. Hier konnte eine relativ gleichmäßige Verteilung der Individuen auf die einzelnen Fallenreihen festgestellt werden. Die hygrophilen Spezies überwogen nach Artenzahl auf dem Grünland und hinsichtlich der Individuendichte im Wald. Xerophile Arten dominierten sowohl in der Arten- als auch der Individuenzahl auf der Wiese.

V.3 Konkurrenz und Nahrungsangebot

12 Taxa epigäischer Raubarthropoden (1999; 21.994 Individuen) wurden mittels Bodenfallenfang erfasst. Die Araneae, Carabidae und Staphylinidae stellten den größten Anteil dar. Auf diese Gruppen folgten mit hohen Individuendichten die Staphylinidae-Larven, Chilopoda, Opiliones, Carabidae-Larven, Cantharidae-Larven, Pseudoscorpiones und Lampyridae-Larven. Die engste Korrelation zwischen der Individuendichte der Carabidae und der der übrigen Prädatoren ergab sich in den Monaten Mai und Juni. In diesen Monaten ist der gegenseitige Konkurrenzdruck der räuberischen Gruppen am höchsten, da hier die Individuendichten am stärksten räumlich und zeitlich harmonisieren. Die höchste Beutedichte trat am Ökoton (Reihe 11–12) auf. Lediglich in dem am Waldrand gelegenen Teil des Grünlandes (Reihe 9–10) ergab sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen den Individuendichten der potentiellen Beutetiere und den zu diesem Zeitpunkt auftretenden Prädatoren.

V.4 Markierungsmethode

Durch Kombination von Schleifmarken und Edding-Lackstiftpunkten konnte ein für Großcarabiden optimiertes Markierungssystem erarbeitet werden. Für frisch geschlüpfte Exemplare wird die vorläufige Kennzeichnung mittels eines Thermocauters empfohlen. Die hohen Wiederfangraten (z.B. 25,3% bei *Carabus auratus*) bewiesen die Praktikabilität des Verfahrens.

V.5 Raumnutzung

Raumnutzungsmuster wurden bei *Carabus auratus*, *C. hortensis* und *C. nemoralis* erfasst. Am häufigsten traten Wiederfänge in einer Distanz von 15 bis 25 m zum ersten Fangort auf. Der Großteil der markierten Individuen der einzelnen *Carabus*-Arten bewegte sich im für sie bekannten Vorzugshabitat. Maximal 6% der gefangenen Exemplare konnten außerhalb desselben registriert werden. Insgesamt zeigte sich bei *C. hortensis* eine stärkere Bindung an das Vorzugshabitat als bei *C. auratus*.

Individuen von *Carabus auratus* fingen sich hauptsächlich nach einem Zeitraum von bis zu 20 Fangperioden nach ihrer Markierung wieder. Während dieser Zeit legten die Tiere bis zu 60 m zurück. Nur wenige Individuen überwand weitere Distanzen bzw. traten nach einer länger als 20 Fangperioden währenden Zeitspanne wieder in den Fallen auf. Bei *C. hortensis* traten die Individuen zum Großteil bereits nach 10 Fangperioden nach ihrer Markierung wieder in den Fallen auf. Dabei überwand sie Distanzen von bis zu 40 m. Nur wenige Individuen überschritten diese Wegstrecken und Zeiten.

Die größte Distanz zwischen Fang- und Wiederfangort betrug 96,5 m (Luftlinie), welche ein *C. auratus*-Weibchen 1998 innerhalb eines Zeitraumes von 12 Tagen zurücklegte. Die längste Wegstrecke zwischen mehreren Fangorten (141,5 m) legte ein *C. auratus*-Weibchen 1999 innerhalb von 45 Fangperioden zurück. Dieses 1999 fünfmal und 2000 zum sechsten Mal wiedergefangene Tier bewältigte insgesamt 149 m (Luftlinie). Die größte Distanz zwischen Fang- und Wiederfangort betrug dagegen bei *C. hortensis* 65 m (Luftlinie). Diesen Weg bewältigte 1998 ein *C. hortensis*-Männchen in 10 Fangperioden. Die längste Wegstrecke zwischen mehreren Fangorten (50 m) überwand 1999 ein *C. hortensis*-Weibchen in 25 Fangperioden. *C. hortensis* legte im Durchschnitt ebenso weite Distanzen pro Fangperiode zurück wie *C. auratus*.

C. auratus-Individuen orientierten sich zahlreicher in Richtung Wiesenmitte, während sich bei *C. hortensis* etwas mehr Individuen in Richtung Waldmitte bewegten.

Im Mittel fingen sich ca. 0,15 *C. auratus* pro m² bzw. ca. 1500 Individuen pro ha. *C. hortensis* besaß dagegen im Durchschnitt lediglich eine Populationsgröße von ca. 0,02 Individuen pro m² bzw. ca. 200 Individuen pro ha. Diese Art erreichte demnach im Wald nur den achten Teil der Populationsdichte von *C. auratus* im Offenland.

Die Wiederfangraten von *C. auratus*-Männchen waren höher als die der Weibchen. Dagegen wiesen die Fänge von *C. hortensis* eine umgekehrte Tendenz auf.

Männchen fingen sich bei *C. auratus* im Durchschnitt innerhalb kürzerer Distanzen wieder als Weibchen. Die Fänge von *C. hortensis* zeigten im Gegensatz dazu die umgekehrte Tendenz.

Nach Fang-Wiederfang-Untersuchungen besaßen *C. auratus*-Männchen mit 307 m² durchschnittlich größere homeranges als die Weibchen mit 189 m². Insgesamt zeigte sich, dass bei *C. auratus*-Männchen mit zunehmender Körpergröße die homerangegröße zunahm, während bei den Weibchen eine entgegengesetzte Tendenz festzustellen war. Bei *C. hortensis* ergab sich nach Fang-Wiederfang-Untersuchungen lediglich bei einem Weibchen eine homerangegröße von 236 m².

V.6 Telemetrie und harmonic radar

Telemetrierte *C. auratus*-Individuen legten zwischen 3 cm und 41 cm pro Tag (Mittelwert: 17 cm, Median: 7 cm) zurück. *C. hortensis* bewältigte Wegstrecken, die zwischen 0 cm und 179 cm pro Tag (Mittelwert: 47 cm, Median: 4 cm) variierten. Die eingesetzten Sender erwiesen sich als viel zu schwer für die Arten *Carabus auratus* und *C. hortensis*. Der Einsatz von Sendern zur Erfassung der Aktionsräume kann demnach für diese zwei Arten nicht befürwortet werden.

Mittels harmonic radar observierte *C. auratus*-Individuen überwandern zwischen 3,02 m und 5,95 m pro Tag (Mittelwert: 4,40 m, Median: 4,24 m). *C. hortensis* bewältigte Wegstrecken, die zwischen 4,74 m und 11,30 m pro Tag (Mittelwert: 8,02 m, Median: 8,02 m) variierten. Die Tiere legten innerhalb eines Tages durchschnittlich die 111fache Wegstrecke dessen zurück, was die mit Sendern versehenen Carabiden an einem Tag überwandern. *C. hortensis* bewältigte pro Tag größere Distanzen als *C. auratus*. Allerdings muss hier die Vegetationsdichte mit berücksichtigt werden, die im Wald wesentlich lichter als auf dem Grünland war.

Die höchsten Aktivitäten waren bei *C. auratus* zwischen 24 Uhr und 18 Uhr mit einem Maximum zwischen 6 Uhr und 12 Uhr zu verzeichnen. *C. hortensis* hingegen wurde vor allem zwischen 18 Uhr und 6 Uhr mit einem Maximum zwischen 24 und 6 Uhr aktiv.

C. auratus-Individuen bewegten sich während des Untersuchungszeitraumes in Räumen, die zwischen 6,25 m² (dichte Wiesenvegetation) und 15,38 m² (mäßig dichte Wiesenvegetation) pro Tag lagen (Mittelwert: 11,97 m²; Median: 14,29 m²). Diese Werte sind mit

denen der Fang-Wiederfang-Untersuchungen vergleichbar. Es konnte festgestellt werden, dass die Tiere in dichteren Vegetationsstrukturen geringere homeranges aufwiesen.

Im Wald, in mäßig dichter bis lückiger Vegetation, benötigten die *C. hortensis*-Individuen 22,73 m² bis 37,5 m² pro Tag (Mittelwert: 30,11 m²; Median: 30,11 m²). Dieser Wert liegt über dem mittels Fang-Wiederfang-Untersuchungen ermittelten.

Schottky-Dioden sind demnach zur Abschätzung der Bewegungsmuster von Carabiden unter Verwendung der eingesetzten Technik besser geeignet. Die Methode muss jedoch weiterentwickelt werden, da „Antenne“ und Diodendesign sowie Reichweite des Ortungsgerätes die natürlichen Bewegungsabläufe der Untersuchungsobjekte beeinflussen.

VI. Summary

Investigations on the spatiotemporal behaviour of epigaeic carabids at the edge between forest and open land

VI.1 Study site and design of the investigations

From 1998 to 2000, capture-recapture-investigations were carried out on *Carabus* living in open-land biomes and forest biomes. These studies were performed in the Forest Department of Moritzburg near Dresden (Saxony). 231 pitfall traps were set up on a 5,000 square meter area (2,500 square meters forest and 2,500 square meters meadow). The experimental design consisted of 21 rows of pitfall traps (10 rows in the meadow: trap rows 1 to 10; 10 rows in the forest: trap rows 12 to 21; one row at the forest edge: trap row 11). Each row contained 11 pitfall traps. Traps were always laid 5 m apart. Carabidae were collected from the traps every three days.

The meadow was mowed only once per year. The meadow included a moist patch (trap rows 1 to 3: 50–40 m from the forest edge) as well as a dry patch (trap rows 4 to 10: 35–5 m from the forest edge) of the meadow. The adjacent mixed hardwood forest consisted mainly of oak (*Quercus robur*), pine (*Pinus sylvestris*) and birch (*Betula pendula*).

Carabus auratus L. 1761 and *Carabus hortensis* L. 1758 beetles were found to be the two most prevalent species. Therefore movements of these two species were followed by radio telemetry and harmonic radar. Radio transmitters were from HOLOHIL Systems in Canada (model LB-2) and Schottky diodes were from Hewlett Packard (model HSMS-2850-BLK). Beetle movements were traced with a multi-purpose transceiver AR-3000A from Boger-Funk (Germany) and by a harmonic radar system from RECCO AB (Sweden). The antenna design of the Schottky-diodes was modified within the present study in order to allow the beetles freer movement.

VI.2 Characterization of the carabid beetle coenosis

A total of 11,180 carabids were captured during the study (1998–2000). There were altogether 64 carabid species of 27 genera. 12 were endangered species.

Between 1998-1999, the meadow and the ecotone had more different carabid species than did the adjacent mixed hardwood forest. The number of different species found in the ecotone was nearly the same number as that found in the meadow. In 1998, 19 different species were found at the ecotone compared with only 12 different species found in the forest. In 1999, 25 different species were found at the ecotone compared to 14 different species in the forest. A difference in carabid coenosis was noted between those patches of the research area having much vegetation versus those patches having lesser vegetation. There was also a difference in carabid coenosis of the moist and the dry patches of the meadow. In the forest *Abax parallelepipedus*, *Amara communis*, *Carabus hortensis* and *Pterostichus oblongopunctatus* were dominant. In contrast, in the meadow the highest number of specimens belonged to *Amara lunicollis*, *Carabus auratus* and *Poecilus versicolor*. The ratio of the number of different species found in the forest to those found in the open land was on average 1:1.6.

A much higher number of total specimens was caught in the meadow biome (8,635) than in the forest biome (2,545). Beginning with the meadow trap row 6 (25 m from the forest edge), the number of beetles caught decreased continually to the forest edge down to the level found within the forest. The number of carabids captured at the ecotone (trap row 11) was only in 1999 and 2000 higher than that of the adjoining trap rows within the forest (trap row 12) and within the meadow (trap row 10). The average ratio of the number of carabids captured in the forest versus those captured in the meadow biome was 1:4.1.

Within the experimental site, three species were found to be dominant: *Poecilus versicolor*, *Carabus auratus* and *Amara lunicollis*. Two species were found to be subdominant: *Pterostichus oblongopunctatus* and *Amara communis*. Nine species were found to be recedent: *Carabus hortensis*, *Amara convexior*, *Abax parallelepipedus*, *Pseudoophonus rufipes*, *Harpalus latus*, *Dyschirius globosus*, *Notiophilus palustris*, *Carabus nemoralis* and *Pterostichus melanarius*. 12 species were found to be subrecedent and 38 sporadic. Males dominated the forest biome species; whereas, approximately equal numbers of males and females were found in the species captured throughout the open land biome.

A much higher active biomass was found in the meadow biome than in the forest biome. Beetles of size class 3 (6 to 9.9 mm) dominated in the meadow as well as the forest edge. However, in the forest, specimens of size class 4 (10 to 18.9 mm) predominated. The ecotone row (trap row 11) showed a higher biomass of carabids than that of the adjoining forest (trap row 12) and also of that in the meadow (trap row 10).

The dominance of the carabid coenosis can be used as an indicator of the strong influence that the forest microclimate had on the distribution of species living there. For example, *Abax parallelepipedus* and *Carabus hortensis* were seldom caught in pitfall traps in the meadow (*Abax parallelepipedus*: only one specimen in 1998 in trap row 10; *Carabus hortensis*: two specimens in 1999 in trap rows 7 and 10). For both these species, the ecotone seemed to be a very strongly defining border for their habitat; while specimens of most of the open-land-inhabiting species were often caught in the forest biome. For instance, *Carabus auratus* was caught in trap row 21 in the forest (50 m from the forest edge) and *Poecilus versicolor* was caught in trap row 18 (35 m from the forest edge).

A significant correlation was demonstrated between the total numbers of beetles caught and the natural illumination intensity per trap row. This correlation was valid for most of the most-frequently-caught species and was independent of their diurnal activity rhythm. Heliophilous carabids were most frequently caught in the meadow (the highest numbers of specimens were found within trap rows 4 to 8). Ombrophilous carabids dominated in the forest (the number of beetles caught was approximately equal for each trap row). Hygrophilous carabids predominated in some parts of the meadow (trap rows 1 to 3 and 9 to 10), at the ecotone and in the forest. Xerophilous carabids dominated in the other part of the meadow (trap rows 4 to 8).

VI.3 Interspecific competition and food supply

Twelve taxa of epigeal predatory arthropods (1999; 21,994 specimens) were caught. Most of these arthropods were Araneae (50%), Carabids (22%) and Staphylinids (12%). Many Staphylinidae larvae, Chilopoda, Opiliones, Carabidae larvae, Cantharidae larvae, Pseudoscorpiones and Lampyridae larvae were also caught. In the meadow, diurnal ground beetle species were found to be dominant. Due to the day time activity of these beetles, it is possible that they might have to compete for food with the Staphylinids and Araneae (most are also diurnal).

A significant correlation between activity abundance of Carabidae and the remaining epigeal predators was found during the months of April thru July when the maximum mutual competition pressure was reached due to the spatial and temporal presence of large numbers of the different predators.

Maximum density of prey was found to be at the forest edge. A significant correlation between numbers of predators and numbers of their potential prey was only found in the meadow (trap row 9 to 10) near the forest edge.

VI.4 Marking method

To prolong the life of markings on large ground beetles, a combination of etching and then lacquer painting of the etched spots (Edding lacquer pencil) was performed. For newly-hatched, soft beetles, a thermocauter was used. The resulting high rates of recaptured beetles proved the practicability of this modified technique.

VI.5 Habitat requirements

Habitat requirements for *Carabus auratus*, *C. hortensis* and *C. nemoralis* were examined. Most recaptures were made at 15–25 m from the point of release. The majority of the marked *Carabus* specimens were found in their favorite habitat and a maximum of 6% were caught outside their favorite living site. *C. hortensis* showed a more-defined habitat preference in contrast to *C. auratus*.

Most of the released and marked *Carabus auratus* were recaptured within 20 trapping periods (TP; 1 TP = 3 days). Most of the *C. hortensis* specimens were recaptured within 10 TP. Only a few specimens of both species were recaptured after more TP. *C. auratus* specimens covered within one TP a distance of up to 56 m (mean value = 18 m and median = 15 m) and *C. hortensis* specimens covered a distance of up to 44 m (mean value = 18 m and median = 15 m).

The longest distance covered between points of capture and recapture (bee-line) was 96.5 m. This range was traveled in 12 days by a *C. auratus* female. The longest distance between several points of recapture (141.5 m) was covered by a *C. auratus* female within 45 TP in 1999. This female specimen was recaptured five times in 1999 and a sixth time in 2000. It had covered a total of 149 m (bee-line). The longest distance between point of release and recapture was 65 m for *C. hortensis* (bee-line). This specimen was a *C. hortensis* male that traveled this distance in 1998 within 10 TP. The longest distance between several points of recapture (50 m) was covered within 25 TP by a *C. hortensis* female in 1999. The average of *C. hortensis*-traveled distances per TP was similar to those covered by *C. auratus*.

Most specimens of *C. auratus* had an orientation response toward the center of the meadow. Most of the *C. hortensis* had an orientation response toward the center of the forest.

An average of 0.15 *C. auratus* specimens per m² (1,500 specimens per 10,000 m²) was captured. The population size of *C. hortensis* only reached a calculated value of 0.02 specimens per m² (200 specimens per 10,000 m²). The activity abundance of specimens of *C. hortensis* in the forest was one-eighth that of the *C. auratus* in the meadow.

Recapture rates of males of *C. auratus* were much higher than those of females. Recapture rates of *C. hortensis* males versus those of females of the same species were in the inverse ratio to that for the sexes of the *C. auratus*.

Males of *C. auratus* were recaptured after shorter distance of travel than that of the females. Recaptures of *C. hortensis* were in the inverse ratio; i.e. females were recaptured within shorter distances of travel than were males.

With capture-recapture investigations, *C. auratus* males were found to inhabit larger homeranges (averaging 307 m²) than females (averaging 189 m²). Also noted was the fact that the longer the body length of the male, the larger the homerange. The homerange area for the females of this species was found to be inversely related to their length. For *C. hortensis* only one homerange was calculated for a female (236 m²).

VI.6 Radio telemetry and harmonic radar

Carabus auratus specimens monitored by radio telemetry covered distances between 3 cm and 41 cm per day (mean value = 17 cm and median = 7 cm). The *C. hortensis* beetle walked distances between 0 cm and 179 cm per day (mean value = 47 cm and median = 4 cm). The main disadvantage of this method of monitoring beetle movement was the weight of the radio transmitter and antenna. Movement of the *Carabus auratus* and *C. hortensis* was greatly inhibited by this weight and, therefore, this method is not recommended for studying homeranges of these two species.

C. auratus, when monitored by harmonic radar, were found to cover distances per day of 3.02 to 5.95 m (mean value = 4.40 m and median = 4.24 m) and *C. hortensis* walked 4.74 m to 11.30 m per day (mean and median = 8.02 m). These carabids covered an average distance that was 111 times greater per day than did those beetles tagged with radio transmitters. *C. hortensis* covered longer distances per day than *C. auratus*. For this

comparison, vegetation density should also be considered because in the forest, there was only sparse ground vegetation whereas, in the meadow the vegetation was more dense.

Most activities of *C. auratus* were found to occur between 12:00 midnight and 6:00 in the evening with a maximum activity between 6:00 a.m. and 12:00 at noon. *C. hortensis*, however, showed more activity between 6:00 p.m. and 6:00 a.m. with a maximum activity between midnight and 6:00 a.m.

In sparse vegetation the homeranges of *C. auratus* were larger (15.38 m² per day) than in dense vegetation (6.25 m² per day) (mean value = 11.97 m² and median = 14.29 m²). These values are comparable with those of the capture-recapture investigations. In summary, it can be said that the sparser the vegetation, the larger the homeranges.

C. hortensis used an area of between 22.73 m² and 37.5 m² per day in the forest (sparse ground vegetation) (mean value and median = 30.11 m²). These values are higher than those of the capture-recapture investigations.

Schottky diodes are very useful in the investigation of carabid mobility. However, these investigations are still limited due to antenna design and low range of harmonic radar. The development of a much smaller and lighter diode with a shorter antenna (the antenna should be put into a hollow fibre) is essential for applying this method to the monitoring of movement of carabids.