

## Inhaltsverzeichnis

|                                                                                                                                     |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Inhaltsverzeichnis                                                                                                                  | I         |
| Abbildungsverzeichnis                                                                                                               | VII       |
| Tabellenverzeichnis                                                                                                                 | XIII      |
| <br>                                                                                                                                |           |
| <b>1 Einleitung</b>                                                                                                                 | <b>1</b>  |
| <b>2 <i>Carabus auronitens</i> – Modellart für die Untersuchung der Bedeutung von Habitatkorridoren</b>                             | <b>5</b>  |
| <b>3 Landschaftsanalyse</b>                                                                                                         | <b>9</b>  |
| <b>3.1 Vegetations- und Waldgeschichte der NW-deutschen Tiefebene und des Münsterlandes</b>                                         | <b>9</b>  |
| 3.1.1 Vegetationsgeschichte Mitteleuropas von der Eiszeit bis heute                                                                 | 9         |
| 3.1.2 Landschafts- und Waldgeschichte des Untersuchungsgebietes im Münsterland                                                      | 11        |
| 3.1.2.1 Geschichte der Wälder                                                                                                       | 12        |
| 3.1.2.2 Landwehren und Wallhecken                                                                                                   | 15        |
| <b>3.2 Lage und Charakteristik der Untersuchungsflächen</b>                                                                         | <b>18</b> |
| <b>4 Verhaltensbiologie</b>                                                                                                         | <b>21</b> |
| <b>4.1 Fragen und Hypothese</b>                                                                                                     | <b>21</b> |
| <b>4.2 Orientierung von <i>Carabus auronitens</i> an künstlichen Hecken</b>                                                         | <b>22</b> |
| 4.2.1 Material und Methoden                                                                                                         | 22        |
| 4.2.1.1 Telemetrie                                                                                                                  | 22        |
| 4.2.1.2 Aufbau der künstlichen Hecke                                                                                                | 23        |
| 4.2.1.3 Vorbereitung und Durchführung des Experimentes                                                                              | 24        |
| 4.2.1.4 Statistische Auswertungsmethoden                                                                                            | 27        |
| 4.2.2 Ergebnisse                                                                                                                    | 28        |
| 4.2.2.1 Saisonvergleich: Einfluss der unterschiedlichen Reflektoren                                                                 | 28        |
| 4.2.2.2 Bewegungsmuster und zurückgelegte Distanzen                                                                                 | 29        |
| 4.2.2.3 Richtungswahl                                                                                                               | 31        |
| <b>4.3 Diskussion</b>                                                                                                               | <b>33</b> |
| 4.3.1 Methodenkritik                                                                                                                | 33        |
| 4.3.2 Die Versuchsergebnisse                                                                                                        | 36        |
| 4.3.2.1 Laufrichtungen innerhalb der „Hecke“: Erkennt <i>Carabus auronitens</i> die künstliche Hecke als relativ günstiges Habitat? | 36        |

|            |                                                                                                                     |           |
|------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 4.3.2.2    | Laufrichtungen außerhalb der „Hecke“: Orientierung auf die dunkle Silhouette?                                       | 37        |
| 4.3.2.3    | Laufstrecken im Kontrollintervall: Wird die „Hecke“ als günstiges Habitat angesehen?                                | 38        |
| 4.3.3      | Bedeutung der Ergebnisse für die Ausbreitung                                                                        | 39        |
| <b>4.4</b> | <b>Zusammenfassung</b>                                                                                              | <b>39</b> |
| <b>5</b>   | <b>Populationsbiologie</b>                                                                                          | <b>41</b> |
| <b>5.1</b> | <b>Fragen und Hypothese</b>                                                                                         | <b>41</b> |
| <b>5.2</b> | <b>Untersuchungsflächen für Fang-Wiederfang-Experimente</b>                                                         | <b>42</b> |
| 5.2.1      | Die ausgewählten Wälder                                                                                             | 42        |
| 5.2.2      | Die ausgewählten Hecken                                                                                             | 43        |
| <b>5.3</b> | <b>Methoden</b>                                                                                                     | <b>48</b> |
| 5.3.1      | Fang – Markierung – Wiederfang von <i>Carabus auronitens</i>                                                        | 48        |
| 5.3.1.1    | Bodenfallen                                                                                                         | 48        |
| 5.3.1.2    | Fanggebiete und Teilbereiche der Fanggebiete                                                                        | 48        |
| 5.3.1.3    | Fallenordnung                                                                                                       | 48        |
| 5.3.1.4    | Errichtung der Fallen                                                                                               | 50        |
| 5.3.1.5    | Fangzeitraum und Leerungsintervalle                                                                                 | 51        |
| 5.3.1.6    | Fang und Markierung                                                                                                 | 52        |
| 5.3.1.7    | Erfassung der Erst- und Wiederfangdaten                                                                             | 54        |
| 5.3.1.8    | Larvenfänge                                                                                                         | 54        |
| 5.3.1.9    | Richtungsfallen                                                                                                     | 54        |
| 5.3.1.10   | Ruhelager                                                                                                           | 55        |
| 5.3.1.11   | Statistische Auswertungen                                                                                           | 56        |
| 5.3.1.12   | Schätzung der Abundanzen nach JOLLY und SEBER                                                                       | 57        |
| 5.3.1.13   | Schätzung der Anzahl der Einwanderer in Hecken                                                                      | 60        |
| 5.3.2      | Erfassung ausgewählter Laufkäferarten im Untersuchungsgebiet                                                        | 66        |
| 5.3.2.1    | Auswahl der Arten                                                                                                   | 66        |
| 5.3.2.2    | Clusteranalyse                                                                                                      | 67        |
| <b>5.4</b> | <b>Ergebnisse I: Erfassung ausgewählter Laufkäferarten zur Beschreibung des Waldcharakters der Habitatkorridore</b> | <b>68</b> |
| 5.4.1      | Fangergebnisse                                                                                                      | 68        |
| 5.4.2      | Clusteranalyse                                                                                                      | 68        |
| <b>5.5</b> | <b>Ergebnisse II: Fang-Markierungs-Wiederfang-Experimente</b>                                                       | <b>70</b> |
| 5.5.1      | Datenbasis                                                                                                          | 70        |
| 5.5.2      | Phänologie                                                                                                          | 71        |
| 5.5.3      | Verteilung von <i>Carabus auronitens</i> in Wäldern und Hecken                                                      | 72        |
| 5.5.3.1    | Verteilung von <i>Carabus auronitens</i> in Wäldern und Hecken im Frühjahr                                          | 72        |
| 5.5.3.2    | Habitatbindung von <i>Carabus auronitens</i> : Relative Habitatpräferenz-Indices                                    | 76        |
| 5.5.3.3    | Verteilung von <i>Carabus auronitens</i> in Wäldern und Hecken im Herbst                                            | 77        |
| 5.5.3.4    | Vergleich von Frühjahrs- und Herbstsaison                                                                           | 80        |
| 5.5.4      | Wiederfänge markierter Tiere                                                                                        | 81        |
| 5.5.4.1    | Übersicht                                                                                                           | 81        |
| 5.5.4.2    | Individuelle Wiederfanghäufigkeiten                                                                                 | 83        |
| 5.5.4.3    | Wiederfanghäufigkeiten und Habitattyp                                                                               | 84        |
| 5.5.4.4    | Individuelle Mindestlaufstrecken                                                                                    | 85        |
| 5.5.4.5    | Minimale individuelle Laufgeschwindigkeit                                                                           | 88        |

|            |                                                                                                                     |            |
|------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 5.5.4.6    | Mindestlaufstrecken und Habitattyp                                                                                  | 89         |
| 5.5.4.7    | Wechsel des Habitats: Einwanderung in Hecke oder Wald                                                               | 90         |
| 5.5.4.8    | Exemplarische Darstellung der Laufwege einiger Individuen                                                           | 94         |
| 5.5.5      | Populationsgrößenschätzungen und Einwanderungsraten                                                                 | 97         |
| 5.5.5.1    | Schätzwerte der Individuenzahlen                                                                                    | 97         |
| 5.5.5.2    | Schätzung der Anzahl der Auswanderer                                                                                | 100        |
| 5.5.5.3    | Vergleich der Schätzverfahren und Schätzung der Anteile der Auswanderer an der jeweiligen Quell- und Zielpopulation | 114        |
| 5.5.6      | <i>Carabus auronitens</i> : Fortpflanzung in Hecken                                                                 | 117        |
| 5.5.6.1    | Larvenfunde                                                                                                         | 118        |
| 5.5.6.2    | Verteilung der Jungtiere während der Herbstsaison                                                                   | 118        |
| 5.5.7      | Überwinterung in den Hecken                                                                                         | 121        |
| 5.5.8      | Fangergebnisse der Richtungsfallen                                                                                  | 122        |
| <b>5.6</b> | <b>Diskussion</b>                                                                                                   | <b>123</b> |
| 5.6.1      | Fang-Markierungs-Wiederfang-Studie: Methodenkritik                                                                  | 123        |
| 5.6.2      | Hecken als Lebensraum für Waldcarabiden                                                                             | 126        |
| 5.6.3      | Verteilung von <i>Carabus auronitens</i> im Raum: Hecken als Volllebensraum?                                        | 128        |
| 5.6.4      | Hecken als Habitatkorridore für <i>Carabus auronitens</i>                                                           | 132        |
| 5.6.4.1    | Ein- und Auswanderung: Individuenaustausch zwischen Wald und Hecke                                                  | 132        |
| 5.6.4.2    | Einwanderung: Einfluss von Habitatlücken                                                                            | 135        |
| 5.6.4.3    | Wanderung entlang von Hecken: Habitatkorridore als Leitlinien? Steigern Korridore die Wanderungsgeschwindigkeit?    | 136        |
| 5.6.4.4    | Wanderung entlang von Hecken: Erhöhen Korridore die Wanderungsgeschwindigkeit?                                      | 137        |
| 5.6.5      | Weitere Strategien einer effektiven Ausbreitung: Überwinterung und Fortpflanzung in Hecken                          | 140        |
| 5.6.5.1    | Wann findet der Habitatwechsel statt? – Hinweise zur Überwinterung von <i>Carabus auronitens</i> in Hecken          | 141        |
| 5.6.5.2    | Fortpflanzung von <i>Carabus auronitens</i> in Hecken                                                               | 141        |
| 5.6.5.3    | Gibt es eine stehende Population von <i>Carabus auronitens</i> in Hecken?                                           | 142        |
| 5.6.6      | Ausbreitung auch über Freiflächen?                                                                                  | 143        |
| <b>5.7</b> | <b>Zusammenfassung</b>                                                                                              | <b>146</b> |
| <b>6</b>   | <b>Populationsgenetik</b>                                                                                           | <b>149</b> |
| <b>6.1</b> | <b>Einleitung und Hypothesen</b>                                                                                    | <b>149</b> |
| 6.1.1      | Hypothesen und Fragen I: Landschaftsstrukturen und Dispersionsverhalten                                             | 149        |
| 6.1.2      | Hypothesen und Fragen II: der Allelhäufigkeitsgradient                                                              | 150        |
| <b>6.2</b> | <b>Genetische Marker in der Populationsgenetik</b>                                                                  | <b>151</b> |
| <b>6.3</b> | <b>Material und Methoden</b>                                                                                        | <b>154</b> |
| 6.3.1      | Untersuchungsgebiete: Auswahl und Lage der Probeflächen                                                             | 154        |
| 6.3.2      | Gewinnung des Probenmaterials: Sammeln der Tiere                                                                    | 158        |
| 6.3.3      | Elektrophoretische Trennung von Allozymen                                                                           | 159        |
| 6.3.3.1    | Entnahme der Hämolymphe                                                                                             | 159        |
| 6.3.3.2    | Elektrophorese der Hämolymphe-Esterase                                                                              | 160        |
| 6.3.3.3    | Elektrophorese der Glucose-Phosphat-Isomerase (GPI)                                                                 | 161        |
| 6.3.4      | Mikrosatelliten                                                                                                     | 163        |
| 6.3.4.1    | Mikrosatellitenanalyse: Übersicht                                                                                   | 164        |

|            |                                                                                                                             |            |
|------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 6.3.4.2    | Gewinnung der Proben und DNA-Extraktion                                                                                     | 164        |
| 6.3.4.3    | Screening: Identifizierung von Mikrosatelliten                                                                              | 165        |
| 6.3.4.4    | Cross-Priming                                                                                                               | 166        |
| 6.3.4.5    | Amplifikation und Identifikation der Allele (Genotyping)                                                                    | 169        |
| 6.3.5      | Datenanalyse                                                                                                                | 174        |
| 6.3.5.1    | Aufsammlungszeitpunkte                                                                                                      | 174        |
| 6.3.5.2    | Geografische Distanzen zwischen den Probestellen                                                                            | 174        |
| 6.3.5.3    | Statistische Auswertung der Allozymdaten                                                                                    | 174        |
| 6.3.5.4    | Statistische Auswertung der Mikrosatelliten: Beschreibende Parameter                                                        | 175        |
| 6.3.5.5    | Tests auf Eignung der Mikrosatelliten-Loci                                                                                  | 176        |
| 6.3.5.6    | Nachweissicherheit: Allelhäufigkeit und Aufsammlungsgrößen                                                                  | 176        |
| 6.3.5.7    | Populationsdifferenzierung                                                                                                  | 177        |
| 6.3.5.8    | F-Statistik                                                                                                                 | 177        |
| 6.3.5.9    | Isolation by distance                                                                                                       | 179        |
| 6.3.5.10   | Abschätzung von Genfluss                                                                                                    | 180        |
| 6.3.5.11   | Admixture rate                                                                                                              | 181        |
| 6.3.5.12   | Bestimmung von Gradienten im engeren Untersuchungsgebiet                                                                    | 181        |
| 6.3.5.13   | Clusteranalyse                                                                                                              | 185        |
| 6.3.5.14   | Trennungszeiten                                                                                                             | 185        |
| 6.3.5.15   | Mantel-Test                                                                                                                 | 185        |
| 6.3.5.16   | Verwendete Auswertungssoftware                                                                                              | 186        |
| <b>6.4</b> | <b>Ergebnisse</b>                                                                                                           | <b>186</b> |
| 6.4.1      | Genetische Differenzierung am Hämolymphe-Esterase-Locus: Datengrundlage                                                     | 186        |
| 6.4.2      | Genetische Differenzierung am GPI-Locus: Datengrundlage                                                                     | 190        |
| 6.4.3      | Genetische Differenzierung an Mikrosatelliten-Loci: Datengrundlage                                                          | 190        |
| 6.4.3.1    | Variabilität und Allelfrequenzen                                                                                            | 190        |
| 6.4.3.2    | Aufsammlungsgröße und seltene Allele                                                                                        | 202        |
| 6.4.3.3    | HARDY-WEINBERG- und Kopplungsungleichgewichte                                                                               | 203        |
| 6.4.3.4    | Populationsdifferenzierung                                                                                                  | 205        |
| 6.4.3.5    | Populationsstruktur                                                                                                         | 207        |
| 6.4.4      | Allelhäufigkeitsgradienten                                                                                                  | 210        |
| 6.4.4.1    | Allelhäufigkeitsgradient der Esterase: Lage des Gradienten                                                                  | 210        |
| 6.4.4.2    | Allelhäufigkeitsgradient der Esterase: Stabilität des Gradienten                                                            | 214        |
| 6.4.4.3    | Allelhäufigkeitsgradienten an Mikrosatelliten-Loci                                                                          | 219        |
| 6.4.4.4    | Lage der „Allelgradienten“ im engeren Untersuchungsgebiet und Allelfrequenzen in den Populationen der potenziellen Refugien | 220        |
| 6.4.5      | Zur Besiedlungsgeschichte des engeren Untersuchungsgebietes                                                                 | 223        |
| 6.4.5.1    | Durchmischungsrate ( <i>admixture rate</i> )                                                                                | 224        |
| 6.4.5.2    | Bimodale Verteilungen der Allellängen                                                                                       | 232        |
| 6.4.6      | Zur Besiedlungsgeschichte des Münsterlandes                                                                                 | 234        |
| 6.4.6.1    | Populationsdifferenzierung zwischen den Aufsammlungen der potenziellen Refugialgebiete                                      | 234        |
| 6.4.6.2    | Isolation by distance                                                                                                       | 236        |
| 6.4.6.3    | Allellängenverteilungen                                                                                                     | 238        |
| 6.4.6.4    | Clusteranalyse                                                                                                              | 238        |
| 6.4.7      | Genetische Vielfalt und Habitatfragmentierung                                                                               | 239        |
| 6.4.7.1    | Flächengröße und genetische Vielfalt                                                                                        | 240        |
| 6.4.7.2    | Distanzen, Landschaftsstrukturen und genetische Differenzierungen                                                           | 241        |
| 6.4.7.3    | Einfluss einer Waldverbindung auf die genetische Differenzierung                                                            | 246        |

|                               |                                                                                                                                                                     |            |
|-------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 6.4.7.4                       | Einfluss von Habitatkorridoren auf die genetische Differenzierung von Populationen                                                                                  | 248        |
| 6.4.7.5                       | Einfluss von habitatzerschneidenden Strukturen auf die genetische Differenzierung von Populationen                                                                  | 249        |
| 6.4.7.6                       | Abschätzung von Genfluss                                                                                                                                            | 250        |
| <b>6.5</b>                    | <b>Diskussion</b>                                                                                                                                                   | <b>253</b> |
| 6.5.1                         | Populationsgenetische Untersuchungen: Methodenkritik                                                                                                                | 254        |
| 6.5.2                         | Übersicht: Phasen der Ausbreitung von <i>Carabus auronitens</i>                                                                                                     | 257        |
| 6.5.3                         | Postglaziale Ausbreitung und Drift in mittelalterlichen Waldrefugien: Quelle der genetischen Vielfalt der Populationen von <i>Carabus auronitens</i> im Münsterland | 259        |
| 6.5.3.1                       | Trennungszeiten und Schlussfolgerungen                                                                                                                              | 260        |
| 6.5.3.2                       | Modell zur postglazialen Ausbreitung                                                                                                                                | 261        |
| 6.5.4                         | Die spätneuzeitliche Ausbreitung im Münsterland: der Allelhäufigkeitsgradient südwestlich von Münster                                                               | 268        |
| 6.5.4.1                       | Der Allelhäufigkeitsgradient südwestlich von Münster: Das Phänomen                                                                                                  | 268        |
| 6.5.4.2                       | Hypothesen und Indizien zur Entstehung des Gradienten                                                                                                               | 268        |
| 6.5.4.3                       | Fazit                                                                                                                                                               | 278        |
| 6.5.5                         | Genetische Differenzierung, Habitatfragmentierung und Konnektivität                                                                                                 | 280        |
| 6.5.5.1                       | Übersicht und Zusammenhänge                                                                                                                                         | 280        |
| 6.5.5.2                       | Ausmaß und Ursachen genetischer Populationsdifferenzierungen                                                                                                        | 281        |
| 6.5.5.3                       | Habitatfragmentierung und Habitatkonnektivität                                                                                                                      | 282        |
| 6.5.5.4                       | Genetische Drift fördert genetische Differenzierung                                                                                                                 | 287        |
| 6.5.5.5                       | Dispersion und Genfluss vermindern genetische Differenzierung                                                                                                       | 288        |
| 6.5.5.6                       | Kleinräumige Unterschiede in den Allelfrequenzen: Folge von Genfluss oder Folge punktueller unterschiedlicher Entwicklungsbedingungen?                              | 291        |
| 6.5.5.7                       | Vergleich der genetischen Differenzierung im Untersuchungsgebiet mit publizierten Werten                                                                            | 293        |
| <b>6.6</b>                    | <b>Zusammenfassung</b>                                                                                                                                              | <b>300</b> |
| <b>7</b>                      | <b>Fazit</b>                                                                                                                                                        | <b>305</b> |
| 7.1                           | Konnektivität der Landschaft für <i>Carabus auronitens</i>                                                                                                          | 305        |
| 7.2                           | Wirksamkeit ökologischer Korridore                                                                                                                                  | 308        |
| 7.3                           | Schlussfolgerungen für den Naturschutz                                                                                                                              | 310        |
| <b>8</b>                      | <b>Zusammenfassung</b>                                                                                                                                              | <b>313</b> |
| <b>9</b>                      | <b>Literaturverzeichnis</b>                                                                                                                                         | <b>315</b> |
| <b>10</b>                     | <b>Anhang</b>                                                                                                                                                       | <b>A 1</b> |
| 10.1                          | Übersicht über die Tabellen im Anhang                                                                                                                               | A 1        |
| 10.2                          | Ergänzende Tabellen zu Kap. 4                                                                                                                                       | A 3        |
| 10.3                          | Ergänzende Tabellen zu Kap. 5                                                                                                                                       | A 5        |
| 10.4                          | Ergänzende Tabellen zu Kap. 6                                                                                                                                       | A 21       |
| Abkürzungen und Bezeichnungen |                                                                                                                                                                     | A 29       |