



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Die Flugfähigkeit des Feld-Sandlaufkäfers *Cicindela campestris*
LINNAEUS, 1758 (Coleoptera: Cicindelidae) im alpinen Lebensraum

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasser: Günther Wöss

Studienrichtung /Studienzweig A 439 Zoologie
(lt. Studienblatt):

Betreuer: Ao. Univ.-Prof. Mag. Dr. Harald W. Krenn

Wien, am

14.06.2010

Danksagung

Mein aufrichtigster Dank gilt meinen beiden Betreuern Harald W. Krenn und Barbara-Amina Gereben-Krenn. Sie haben mich besser, als jeder andere es könnte, in die biologische Denkweise eingeführt, mich bei meiner Arbeit tatkräftig unterstützt und ein großes Maß an Engelsgeduld an den Tag gelegt.

Vielen meiner Freunde bin ich unter anderem für diverse anregende Gespräche sehr zu Dank verpflichtet. Im Speziellen hervorheben möchte ich Florian Karolyi, meinen besten Freund und Studienkollegen. Unsere Begegnung im zweiten Semester war für die gesamte Studienzeit prägend und durch nichts zu ersetzen.

Dem Department für Neurobiologie und Kognitionsforschung danke ich für die Möglichkeit der Benutzung des Lucia-Systems, ebenso den MitarbeiterInnen des Departments für Evolutionsbiologie für die verschiedensten Hilfestellungen sowie die äußerst angenehme Arbeitsatmosphäre.

Ferner möchte ich mich bei Katharina Turic, Claudia Hickel und Hannes Penninger für die gute Zusammenarbeit in der Zeit unserer Freilandhebungen in Tirol bedanken, sowie bei den Betreibern der Berliner Hütte für vielerlei Erleichterungen während unseres einmonatigen Aufenthaltes.

Bea Maas bin ich für ihre oftmalige Assistenz im Freiland sehr verbunden, ebenso Christian H. Schulze vom Department für Populationsökologie für statistische Denkanstöße. Benjamin Seaman hat dankenswerter Weise den englischen Abstract gegengelesen.

Meine Schwester, Martina Wöss, war während der gesamten Studienzeit schlichtweg unersetzbar. Ebenso danke ich meiner Mutter, Gertrud Wöss, unter vielem anderen für die geduldige finanzielle Unterstützung über weite Strecken meines Studiums.

Und nicht zuletzt gilt mein besonderer Dank meinem Vater, Werner Wöss, der in mir schon in frühester Kindheit die Begeisterung für die Natur geweckt, und mich dadurch auf den absolut richtigen Weg geführt hat.

Inhaltsverzeichnis

Danksagung	2
Inhaltsverzeichnis	3
1. Einleitung	4
2. Material & Methoden.....	9
2.1 Morphometrische Messungen	9
2.2 Abiotische Messungen	11
2.3 Flugverhaltensexperimente	13
2.4 Statistische Analyse	13
3. Ergebnisse	15
3.1 Morphometrische Messungen	15
3.1.1 Geschlechter- und Populationsvergleiche	15
3.1.2 Vergleiche innerhalb der Gebirgspopulation	19
3.2 Abiotische Messungen	20
3.3 Flugverhaltensexperimente	24
4. Diskussion	25
4.1 Morphometrische Messungen	25
4.2 Abiotische Messungen	27
4.3 Flugverhaltensexperimente	29
Literatur	30
Zusammenfassung	35
Abstract	37
Lebenslauf.....	39

1. Einleitung

Das Hochgebirge stellt mit seinen oftmals extremen Bedingungen wie niedrigen Temperaturen, starker Sonneneinstrahlung und Rückstrahlung vom Untergrund oder hohen Windgeschwindigkeiten, besondere Anforderungen an Insekten und andere Arthropoden. Viele Autoren haben sich in der Vergangenheit mit den verschiedensten Adaptationen von Arthropoden im Hochgebirge und in anderen kühlen Klimaten befasst. Sie trugen die vielen bereits untersuchten Teilaspekte dieses Themenkreises zusammen bzw. zogen bisherige Ergebnisse zu weiteren Überlegungen und Untersuchungen heran (z.B. FRAZIER *et al.* 2006, HODKINSON 2005, SINCLAIR *et al.* 2003, BALE 2002, HUEY & KINGSOLVER 1989, SØMME 1989).

Der abiotische Parameter, welcher in den meisten dieser Studien Gegenstand der Untersuchungen war und immer noch ist, ist die Temperatur. Kein anderer Faktor ist für die Performance, also die Verhaltensleistungen und den physiologischen Output von ektothermen Tieren, von solch großer Bedeutung (ANGILLETTA *et al.* 2001). Dies wird alleine schon dadurch deutlich, dass die Geschwindigkeit von biochemischen Reaktionen von der Körpertemperatur bestimmt wird, die ihrerseits bei ektothermen Tieren von der Außentemperatur abhängt. Diese Reaktionen sind in weiterer Folge wiederum Grundlage für die Verhaltensleistungen der Ektothermen (wie beispielsweise für die Befähigung zur Lokomotion, zur Nahrungssuche oder zu sozialen Verhaltensweisen) und somit letztlich für deren Fitness (LYNCH & GABRIEL 1987, HUEY & STEVENSON 1979). Zu hohe Temperaturen wirken letal, da bei solchen die Enzyme denaturieren und diese ihre Funktion als Katalysatoren von biochemischen Prozessen nicht mehr erfüllen können. Generell werden jedoch dennoch moderate bis relativ hohe Temperaturen bevorzugt, da hier das Temperaturoptimum liegt, bei dem die Performance der Tiere am höchsten ist (HUEY & KINGSOLVER 1989).

All dies verdeutlicht, dass das Aufrechterhalten der Temperatur im Körperinneren für hochalpine Arthropoden lebensnotwendig ist. Der Insektenflug beispielsweise ist ein energetisch hoch aufwendiger Prozess (VERDÚ *et al.* 2006). Ohne ein gewisses Maß an Wärme ist diese Art der Lokomotion nicht möglich. Dies ist ein Grund dafür, weshalb in Gebieten mit niedrigen Temperaturen viele Insekten ihre Flugfähigkeit z.B. in Form von Flügelreduktionen eingebüßt haben. Oft tritt dies in Lebensräumen auf, in

denen die energetischen Kosten des Fliegens sehr hoch sind, wie in Habitaten mit niedrigen Temperaturen und/oder hohen Windgeschwindigkeiten (WAGNER & LIEBHERR 1992). Tundrengebiete, Hochgebirge oder subarktische Inseln stellen beispielsweise solche Gebiete dar. Hier wird tatsächlich ein hoher Anteil an brachypteren oder apteren Insekten gefunden (HODKINSON 2005, ROFF 1990). In ihrem Review über den Verlust der Flugfähigkeit bei Insekten, trugen WAGNER & LIEBHERR (1992) Hypothesen zusammen, in welchen Habitaten und unter welchen Bedingungen es zu Flugunfähigkeit kommen kann. Hochalpine Lebensräume zeigen nahezu alle der von ihnen genannten Eigenschaften und die daraus resultierenden Zwänge, aus denen sich oftmals eine Reduktion der Flügel ergibt. Diese beinhalten abiotisch und biotisch stabile Habitate, Isolationseffekte sowie hohe energetische Kosten (WAGNER & LIEBHERR 1992).

Auch Sandlaufkäfer (Cicindelidae) gelten als ektotherm (PEARSON & VOGLER 2001, MORGAN 1985), wie es bei den meisten Insekten der Fall ist (HEINRICH 1996). Endotherme Mechanismen innerhalb der Arthropoden sind zwar bekannt (z.B. VERDÚ *et al.* 2006, SANBORN 2004, STABENTHEINER *et al.* 2003, CHAPPELL 1984, MORGAN & BARTHOLOMEW 1982), stellen jedoch die Ausnahme dar. Die starke Temperaturabhängigkeit der Gruppe wurde in mehreren Arbeiten bezüglich Prädationsrate (DREISIG 1981), Tagesaktivität (DREISIG 1980) und Laufgeschwindigkeit (MORGAN 1985) beschrieben, wie auch bezüglich der Fähigkeit, Prädatoren zu entkommen (PEARSON 1985) und der Ausbreitungsfähigkeit (PEARSON & LEDERHOUSE 1987). Viele unterschiedliche Strategien der verhaltensgesteuerten Thermoregulation haben sich in dieser Käferfamilie entwickelt, um damit zurechtzukommen. Eine solche Verhaltensweise zur Reduzierung der Körpertemperatur ist beispielsweise das sogenannte „Stilting“, bei dem sich die Tiere mit Hilfe ihrer langen Beine weiter von der Bodenoberfläche abheben, um so den Abstand zum heißen Substrat zu vergrößern (DREISIG 1980). Das möglichst schnelle Erhöhen der Körpertemperatur bei niedrigen Umgebungstemperaturen hat eine große Bedeutung für die Performance der Käfer. Hier kommt beispielsweise das „Sun-Basking“ zur Anwendung, bei dem sie ihre Körperoberseite im rechten Winkel zur Sonne hin ausrichten, um möglichst viel Wärme aufnehmen zu können und so mit größtmöglicher Effizienz Energie daraus zu beziehen (DREISIG 1980). Andere Insekten, wie zum Beispiel Schmetterlinge, machen sich diese Taktik ebenfalls zunutze, um ihre Körpertemperatur schnell zu erhöhen (CLENCH 1966). Das sogenannte „Shuttling“, also das Hin- und Herlaufen

zwischen beschatteten und unbeschatteten Arealen, wird ebenso beobachtet (DREISIG 1984, 1985). Auch das Fliegen dient in Regionen, in denen hohe Temperaturen herrschen, der verhaltensgesteuerten Thermoregulation. Dies geschieht, wenn die Temperaturen zu sehr ansteigen und für die Tiere letal zu wirken drohen. Die diesbezüglichen Grenzwerte der Körpertemperatur wurden in Studien ermittelt und betragen je nach untersuchter Art zwischen 47 °C und 49 °C (PEARSON & LEDERHOUSE 1987). Der Flug erlaubt es den Käfern in zweierlei Hinsicht, sich diesen hohen Temperaturen zu entziehen: einerseits wird die Wärmebelastung durch Konvektion reduziert (MORGAN 1985), andererseits hilft er ihnen, möglichst rasch kühlere Mikrohabitate aufzusuchen (PEARSON 1988). Diese Art der Thermoregulation wirkt jedoch nur innerhalb gewisser Grenzen. Wie die erwähnten Verhaltensweisen verdeutlichen, spielt das Aufrechterhalten der Temperatur im Körperinneren für Sandlaufkäfer eine bedeutende Rolle. Untersuchungen ergaben, dass manche Arten bis zu 56 % ihrer gesamten Tagesaktivität in thermoregulatorisches Verhalten investieren (PEARSON & LEDERHOUSE 1987).

Neben der oben erwähnten Rolle des Fluges für die Thermoregulation zeigen Sandlaufkäfer Flug auch aus anderen Gründen. Zum einen erfolgt dieses Verhalten zum Zwecke der Besiedelung neuer Habitate und somit der Ausbreitung der Population (PEARSON & LEDERHOUSE 1987). Zum anderen bietet es ein gutes Instrument zur Feindvermeidung (PEARSON 1985). Werden die Käfer gestört, so fliegen sie in der Regel mehrere Meter weit, um sich vor dem potenziellen Prädator in Sicherheit zu bringen.

Jedoch entwickelte sich auch bei Sandlaufkäfern Flugunfähigkeit. Dies fand mehrmals unabhängig voneinander statt (KAMOUN & HOGENHOUT 1996). Bei den betreffenden Arten kam es oft unter den entsprechenden Bedingungen zu einer teilweise starken Reduktion der Alae, was zu Brachypterie, oder im äußersten Falle zu Apterie führte. Ein Extrembeispiel hierfür ist die australische Art *Cicindela (Rivacindela) hudsoni*. Sie gilt als schnellste landlebende Insektenart der Welt und erreicht eine Laufgeschwindigkeit von 2,49 m/s (ca. 9 km/h) (KAMOUN & HOGENHOUT 1996). Eine Flügelreduktion von Cicindeliden im Hochgebirge wurde bisher noch nicht beschrieben.

Ende der 1990er Jahre wurde aus den Zillertaler Alpen, Tirol, von einer Heterogenität des Flugverhaltens innerhalb der dort lebenden Population von *Cicindela campestris* berichtet (PERNSTICH *et al.*, unpubl.) (Abb. 1). Teils wurden Individuen angetroffen,

die den für die Art typischen und vor allem der Feindvermeidung dienenden Flug von mehreren Metern Weite ausübten, teils allerdings solche, die keine Flugaktivität zeigten sowie Exemplare, die sämtliche, zwischen diesen beiden Extrema liegenden Übergänge an den Tag legten. Voruntersuchungen ergaben, dass der relative Anteil der fliegenden Individuen mit steigender Seehöhe ab-, jener der nicht fliegenden jedoch zunimmt (BÖCKLE *et al.* 2003, unpubl.).



Abb. 1: Weibchen von *Cicindela campestris* im Oberen Zemmgrund, Zillertaler Alpen, Tirol

Durch bisherige Studien über die starke Temperaturabhängigkeit von Sandlaufkäfern (z.B. MORGAN 1985, DREISIG 1980, 1981) lag die Vermutung nahe, dass auch deren Flugfähigkeit von der Ausprägung der momentan herrschenden abiotischen Faktoren bestimmt wird. Andererseits bestünde aus genannten Gründen auch die Möglichkeit einer Flügelreduktion in der Gebirgspopulation. Es ist keine unbekannte Tatsache, dass Flügelpolymorphismus in ein und derselben Population auftritt (HODKINSON 2005), wie es beispielsweise von dem nearktisch verbreiteten Laufkäfer *Agonum retractum* beschrieben wurde (CARTER 1976). Hinzu kamen eigene Beobachtungen an *C. campestris*, *C. silvicola* und *C. hybrida* im Tiefland, bei denen nahezu alle gefundenen Individuen gut ausgeprägten Flug zeigten. Aus diesen Tatsachen wurden die für diese Arbeit relevanten Fragestellungen formuliert:

- i) Gibt es morphometrische Unterschiede zwischen der Gebirgs- und einer Tieflandpopulation, sowohl, was die Körpergröße als auch die Flügelfläche betrifft?

- ii) Gibt es morphometrische Unterschiede zwischen den unterschiedlich weit fliegenden Individuen innerhalb der Gebirgspopulation, sowohl, was die Körpergröße als auch die Flügelfläche betrifft?
- iii) Gibt es morphometrische Unterschiede zwischen den Geschlechtern innerhalb einer Population?
- iv) Ist die Flugfähigkeit der Käfer von den momentanen Wetterbedingungen und somit von den abiotischen Faktoren abhängig?

Es wurden hiermit erstmals Daten zum Aktivitätsmuster alpiner Sandlaufkäfer experimentell erhoben, wobei die Auswirkung morphologischer und abiotischer Parameter auf die Flugaktivität der Tiere gegenüber gestellt wurden.

2. Material & Methoden

2.1 Morphometrische Messungen

Die untersuchten Tiere der Art *C. campestris* entstammten zwei österreichischen Populationen, die in unterschiedlichen Lebensräumen auf verschiedenen Höhengniveaus vorkamen. Die herangezogene Tiefland-Population befand sich am Bisamberg zwischen 200 und 350 m ü. NN (Niederösterreich; Rasterfeldkoordinaten: E 16°21', N 48°18', Abb. 2). Von diesem Standort wurden 22 Individuen zu morphometrischen Vermessungen herangezogen.



Abb. 2: Lebensraum von *C. campestris* am Bisamberg, Niederösterreich

Die Gebirgspopulation, aus der 40 Käfer entnommen wurden, war im Oberen Zemmgrund im Naturpark Zillertaler Alpen (Tirol, Rasterfeldkoordinaten: E 11°49', N 47°01') beheimatet, wobei die Tiere auf einem Höhengradienten von 500 m zwischen 2000 und 2500 m ü. NN gefangen wurden (Abb. 3).



Abb. 3: Lebensraum von *C. campestris* im Oberen Zemmgrund, Zillertaler Alpen, Tirol

Zunächst erfolgte die Präparation der Hinterflügel, die in Glyzerin eingebettet wurden. Von diesen wurde sodann die Fläche sowie zusätzlich Länge und Breite erfasst. Dies erfolgte mit Hilfe der Software LUCIA Image 5.1 (Abb. 4). Um die Messungen zu standardisieren, wurden folgende Definitionen für Flügelänge und -breite festgelegt (Tab. 1, Abb. 4):

Tab. 1: Standardisierte Definitionen von Länge und Breite der Hinterflügel

Hinterflügelänge	Hinterflügelbreite
Abstand zwischen proximalstem und distalstem Punkt des Flügels	Abstand zwischen der Verbindung der beiden am stärksten nach außen gewölbten Punkte der Costa und der parallel dazu verlaufenden Tangente am unteren Flügelrand

Anschließend wurden die Körperlängen der Käfer mit einer Schublehre bis auf eine Genauigkeit von 0,1 mm erhoben, um allometrische Beziehungen zwischen Körperlängen und Flügelmaßen herstellen zu können.

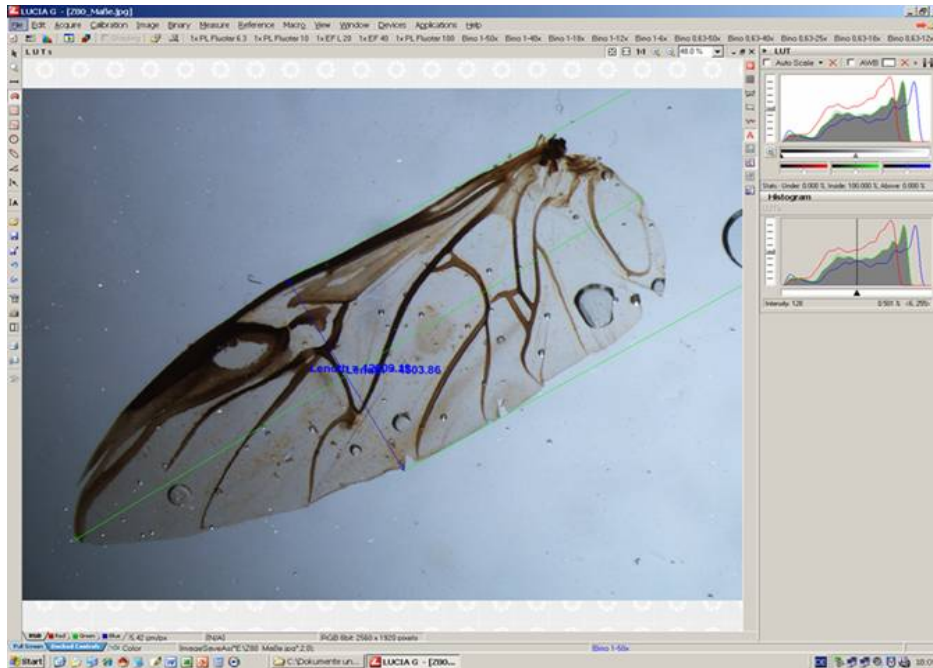


Abb. 4: Benutzeroberfläche von LUCIA Image 5.1 mit einem vermessenen Hinterflügel von *C. campestris* sowie den Messstrecken von Flügellänge und -breite.

2.2 Abiotische Messungen

Die Erhebung der Freilanddaten erfolgte im bereits erwähnten Gebiet in Tirol zwischen 2. und 26. Juli 2007. In dieser Zeit wurde das Gelände untertags bei zumindest akzeptablen Außenbedingungen begangen und bei 119 Individuen von *C. campestris* am jeweiligen Fundort die Messung der abiotischen Faktoren durchgeführt. Um die Flugweite der Käfer quantifizieren und ohne direkte Messungen abschätzen zu können, wurden die aufgescheuchten Tiere entsprechend ihrer Flugdistanz in vier Flugweiten-Kategorien eingeteilt (Tab. 2). Nach Zuordnung des jeweiligen Käfers in eine der vier Kategorien, wurde er mit einem Schmetterlingsnetz gefangen.

Tab. 2: Definitionen der Flugweiten-Kategorien

Kategorie	Flugweite [cm]
1	0
2	1-10
3	11-100
4	> 100

Die anschließenden abiotischen Messungen enthielten folgende Parameter:

Temperatur der Bodenoberfläche (T_S) in °C:

Messgerät: testo Quicktemp 860-T3. Dieses Infrarot-Thermometer ermöglicht die berührungslose Temperaturmessung einer Oberfläche. Hierbei wird die vom Untergrund emittierte Infrarotstrahlung vom Gerät abgegriffen und diese in die Einheit °C umgerechnet. Zum Anvisieren der gewünschten Messfläche dienen drei rote Leuchtpunkte, deren Abstände zueinander sich mit wechselnder Entfernung zur Oberfläche verändern.

Temperatur der Körperoberfläche (T_{SB}) in °C:

Messgerät: testo Quicktemp 860-T3 (siehe oben).

Temperatur der Luft (etwa 0,5 cm über der Bodenoberfläche) (T_A) in °C:

Messgerät: Qtemp 500. Digitales Temperaturmessgerät mit Messfühler.

Beleuchtungsstärke (E) in lux:

Messgerät: Mini-Lux. Der Sensor dieses Gerätes wurde, um einen standardisierten Messprozess zu erlangen, unabhängig von der Exposition des Fundortes immer horizontal positioniert.

Zusätzlich wurden die Parameter Seehöhe, Witterung, Datum, Uhrzeit sowie das Geschlecht des Individuums notiert.

Um die Temperatur der Körperoberfläche messen zu können, wurden die Tiere in einem modifizierten Sammelröhrchen fixiert. Zu diesem Zweck wurde der Boden des Röhrchens entfernt, darüber ein grobmaschiges Drahtgeflecht gespannt und dieses mit einem Gummiring befestigt. Die Käfer konnten so mit dem Schaumgummistopfen des Röhrchens leicht gegen das Drahtgeflecht gedrückt werden und waren dadurch in ihrer Beweglichkeit eingeschränkt. Es wurde bewusst auf das Messen der tatsächlichen Körpertemperatur durch Einstechen eines Messfühlers in den Thorax und somit auf eine direkte Einflussnahme auf die Tiere verzichtet, um ihnen keine längerfristigen Schäden zuzufügen. Nach den Messungen wurden bis auf 26 Individuen alle Käfer wieder in die Freiheit entlassen.

2.3 Flugverhaltensexperimente

26 Individuen, die im Feld kein oder nur schlechtes Flugvermögen zeigten (Flugweiten-Kategorien 1 und 2), wurden unter anderen Bedingungen, wie sie am Fundort herrschten, nochmals auf dieses Vermögen getestet. Darunter sind solche zu verstehen, bei denen hohe Beleuchtungsstärken herrschten sowie daraus resultierende hohe Temperaturen. Die Experimente fanden um die Mittagszeit statt. Dabei wurden alle zu testenden Tiere einzeln auf ein und demselben Felsen ausgelassen und deren Flugverhalten beobachtet. Anschließend erfolgte jeweils die Messung von T_A , T_S und E an diesem Standort. T_{SB} konnte nach dem Versuch nicht aufgenommen werden, da die Tiere ins Gelände flogen und kaum mehr aufzufinden bzw. wieder einzufangen waren.

Die aus diesen Experimenten resultierenden Ergebnisse, die das Verhalten der Käfer nach dem Auslassen beschreiben, sind rein empirischer Natur. Sie werden lediglich deskriptiv behandelt und wurden keinen weiteren statistischen Tests unterzogen.

2.4 Statistische Analyse

Alle angewandten statistischen Verfahren wurden mit der Software STATISTICA 7.1 durchgeführt. Um die Daten auf Normalverteilung zu prüfen, kam der Kolmogorov-Smirnov Test zur Anwendung, in einigen wenigen Fällen aufgrund der niedrigen Stichprobenanzahl der Kruskal-Wallis Test.

Morphometrische Vergleiche zwischen beiden Populationen, zwischen den Geschlechtern und zwischen „Nicht-Fliegern“ und „Fliegern“ wurden mit dem t -Test respektive Mann-Whitney U-Test angestellt. Hierbei ist zu erwähnen, dass aus Gründen der Stichprobenerhöhung unter „Nicht-Flieger“ Individuen der Flugweiten-Kategorien 1 und 2 zusammengefasst wurden, unter „Flieger“ Individuen der Kategorien 3 und 4. Die allometrischen Zusammenhänge zwischen den Flügelmaßen und der Körperlänge der Tiere wurden durch einfache lineare Regressionen dargestellt.

Bei der Auswertung der abiotischen Faktoren wurde jeder von diesen einzeln getrennt für sich behandelt. Die Vergleiche der gemessenen Werte zwischen den Flugweiten-Kategorien erfolgten durch eine Varianzanalyse (one-way ANOVA). Um die

dabei beobachteten Unterschiede zwischen den Kategorien zu lokalisieren, kam der Scheffé Test zur Anwendung.

3. Ergebnisse

3.1 Morphometrische Messungen

Da die drei Parameter Flügelfläche, Flügellänge und Flügelbreite stark miteinander korrelierten (Fläche-Länge: $R^2 = 0,95$; Fläche-Breite: $R^2 = 0,92$; Länge-Breite: $R^2 = 0,83$), wird im Folgenden nur die Flügelfläche als das die Flügelmorphometrie repräsentierende Merkmal herangezogen.

3.1.1 Geschlechter- und Populationsvergleiche

Die Vergleiche zwischen Männchen und Weibchen von *C. campestris* zeigten signifikante Unterschiede in der Flügelfläche, sowohl in der Gebirgspopulation (t -Test: $p < 0,05$; Abb. 5) als auch in der Tiefland-Population (t -Test: $p = 0,012$; Abb. 6). Die Männchen wiesen kleinere Hinterflügel auf. Ebenso verhielt es sich mit der Körperlänge (jeweils t -Test: Gebirgspopulation: $p < 0,05$; Tiefland-Population: $p = 0,001$; Abb. 7 und 8). Auch bei den Vergleichen der beiden Populationen miteinander bezüglich Flügelfläche und Körperlänge ergaben sich überzufällige Unterschiede. Diese manifestierten sich in kleineren Hinterflügeln (t -Test: $p = 0,029$; Abb. 9) wie auch kleineren Körperlängen (t -Test: $p = 0,012$; Abb. 10) in der Gebirgspopulation. Dieser Trend lässt den Schluss zu, dass es zwischen diesen beiden morphologischen Merkmalen einen positiven linearen Zusammenhang geben muss. Das Modell einer einfachen linearen Regression bestätigt diese Vermutung ($y = 8,3103x - 58,53$; $R^2 = 0,74$; Abb. 11).

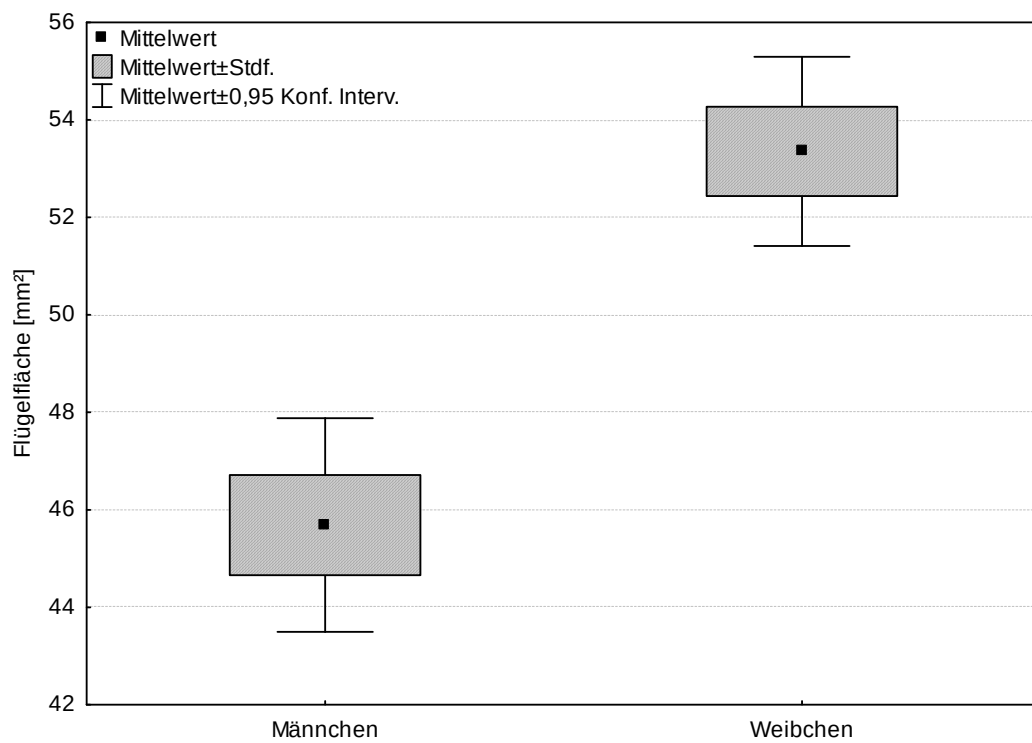


Abb. 5: Gebirgspopulation: Unterschied in der Flügelfläche zwischen Männchen (n_1) und Weibchen (n_2) (t -Test, $p < 0,05$; $n_1 = 16$, $n_2 = 17$; Stdf. = Standardfehler)

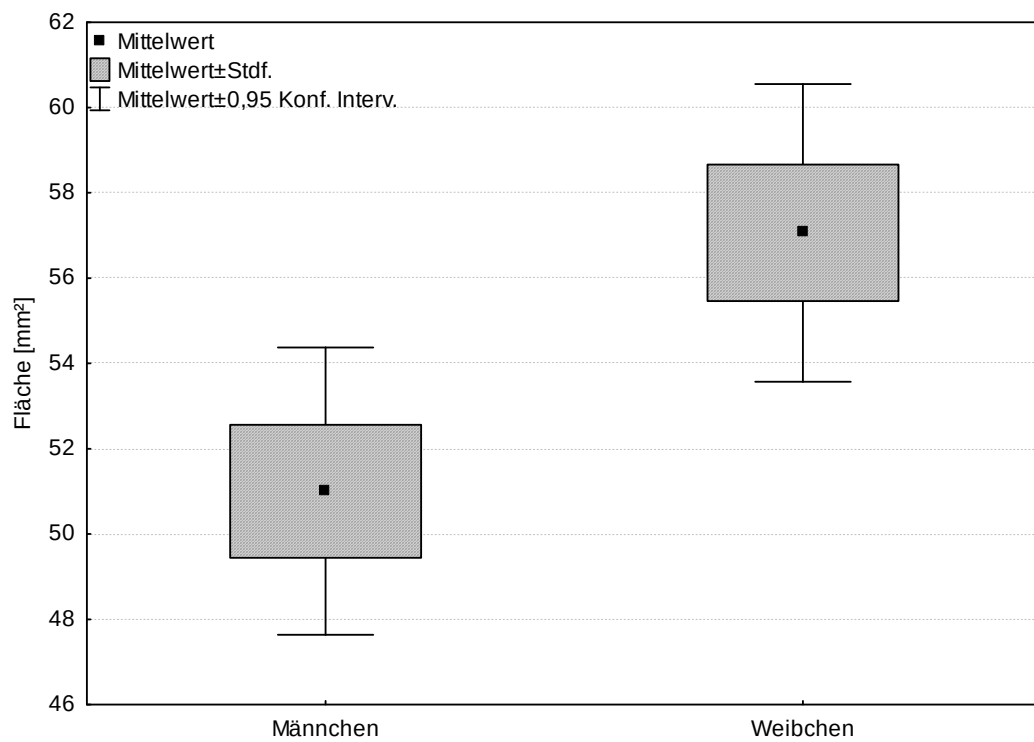


Abb. 6: Tiefland-Population: Unterschied in der Flügelfläche zwischen Männchen (n_1) und Weibchen (n_2) (t -Test, $p = 0,012$; $n_1 = 14$, $n_2 = 13$; Stdf. = Standardfehler)

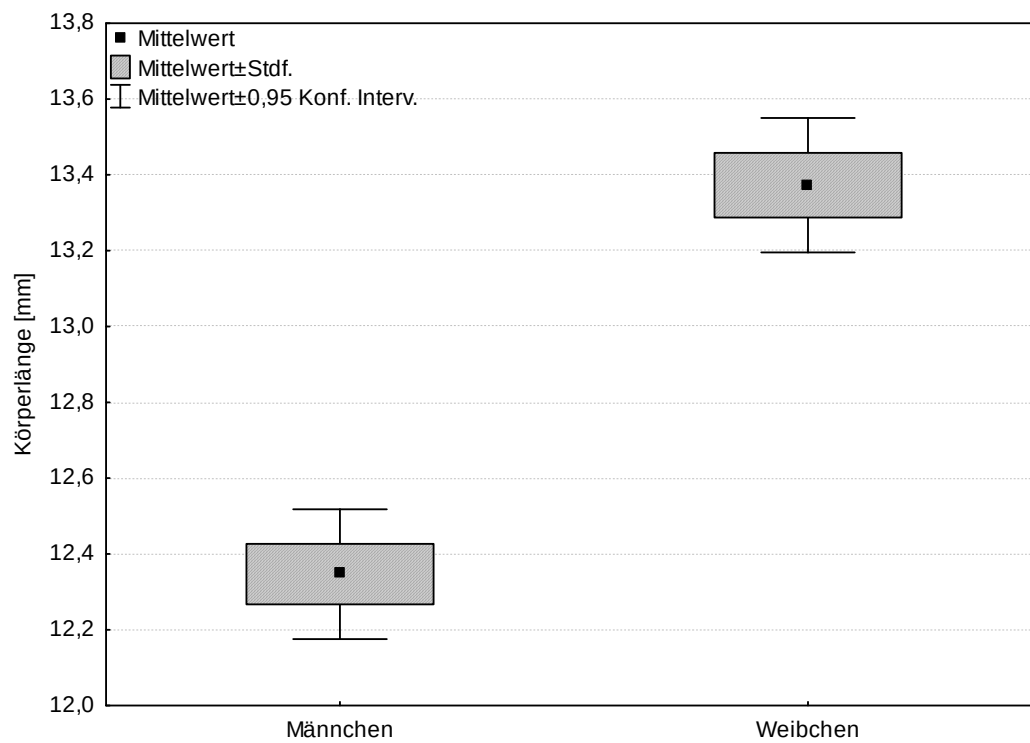


Abb. 7: Gebirgspopulation: Unterschied in der Körperlänge zwischen Männchen (n_1) und Weibchen (n_2) (t-Test, $p < 0,05$; $n_1 = 15$, $n_2 = 22$; Std. = Standardfehler)

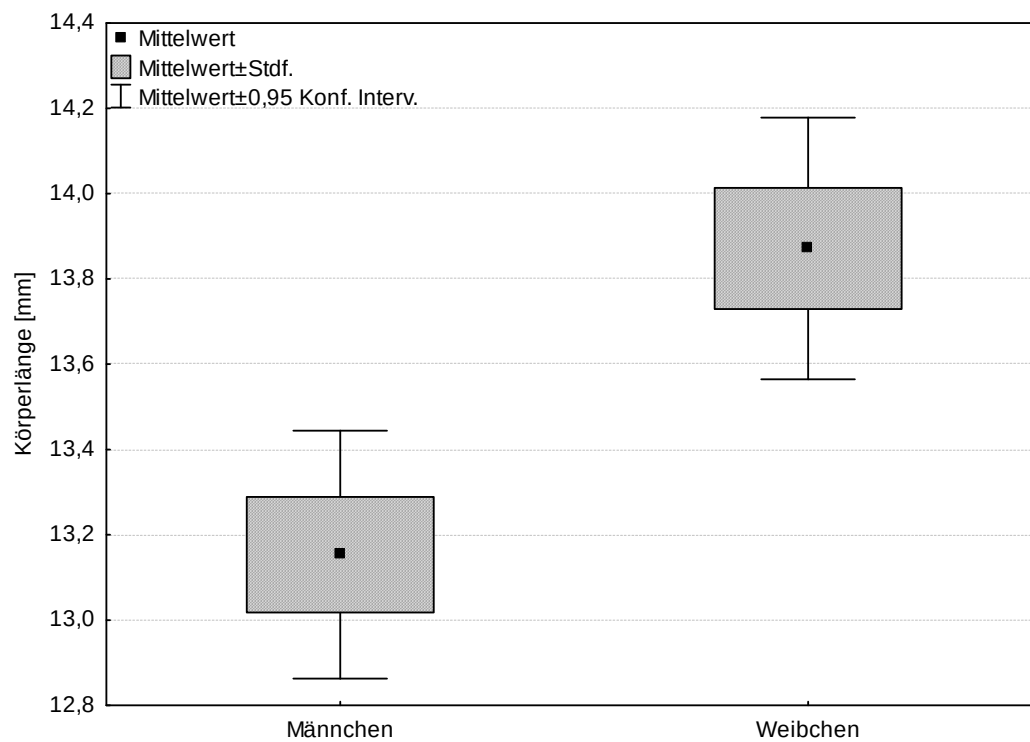


Abb. 8: Tiefland-Population: Unterschied in der Körperlänge zwischen Männchen (n_1) und Weibchen (n_2) (t-Test, $p = 0,001$; $n_1 = 15$, $n_2 = 14$; Std. = Standardfehler)

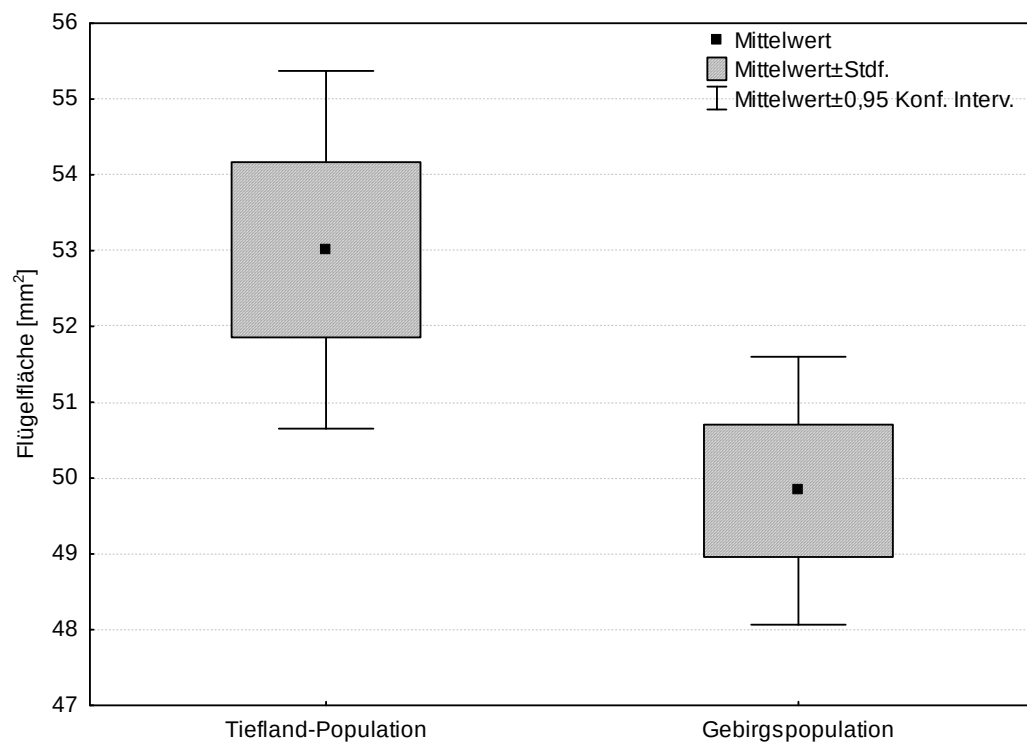


Abb. 9: Unterschied in der Flügelfläche zwischen der Tiefland-Population (n_1) und der Gebirgspopulation (n_2) (t-Test, $p = 0,029$; $n_1 = 32$, $n_2 = 40$; Std. = Standardfehler)

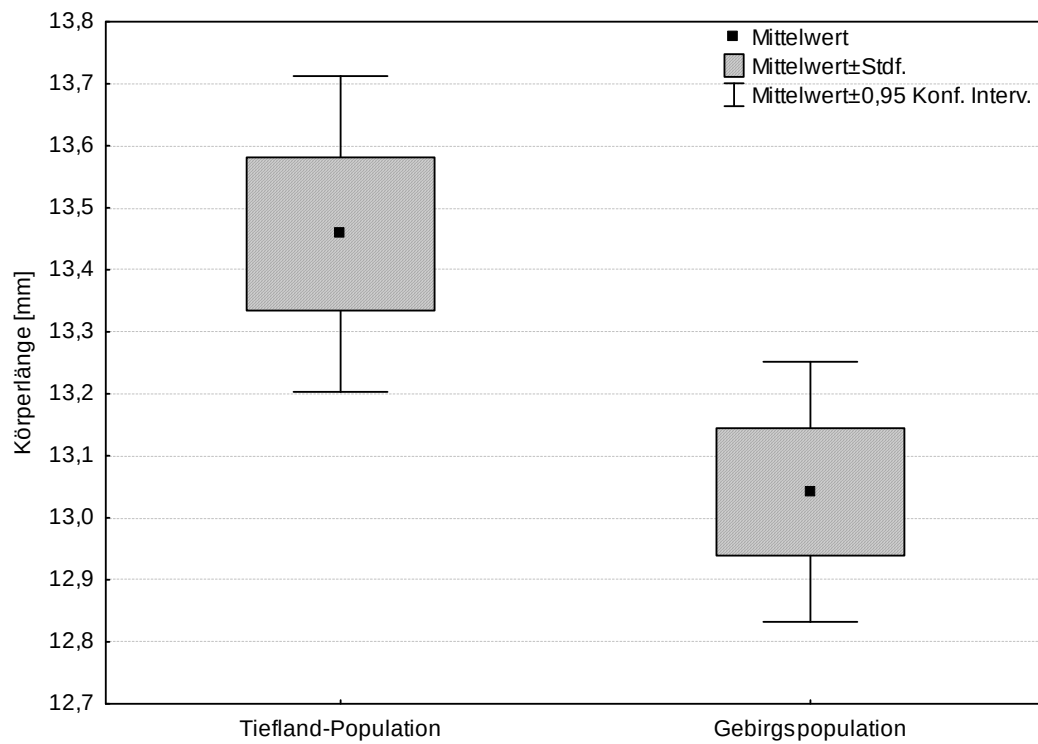


Abb. 10: Unterschied in der Körperlänge zwischen der Tiefland-Population (n_1) und der Gebirgspopulation (n_2) (t-Test, $p = 0,012$; $n_1 = 26$, $n_2 = 32$; Std. = Standardfehler)

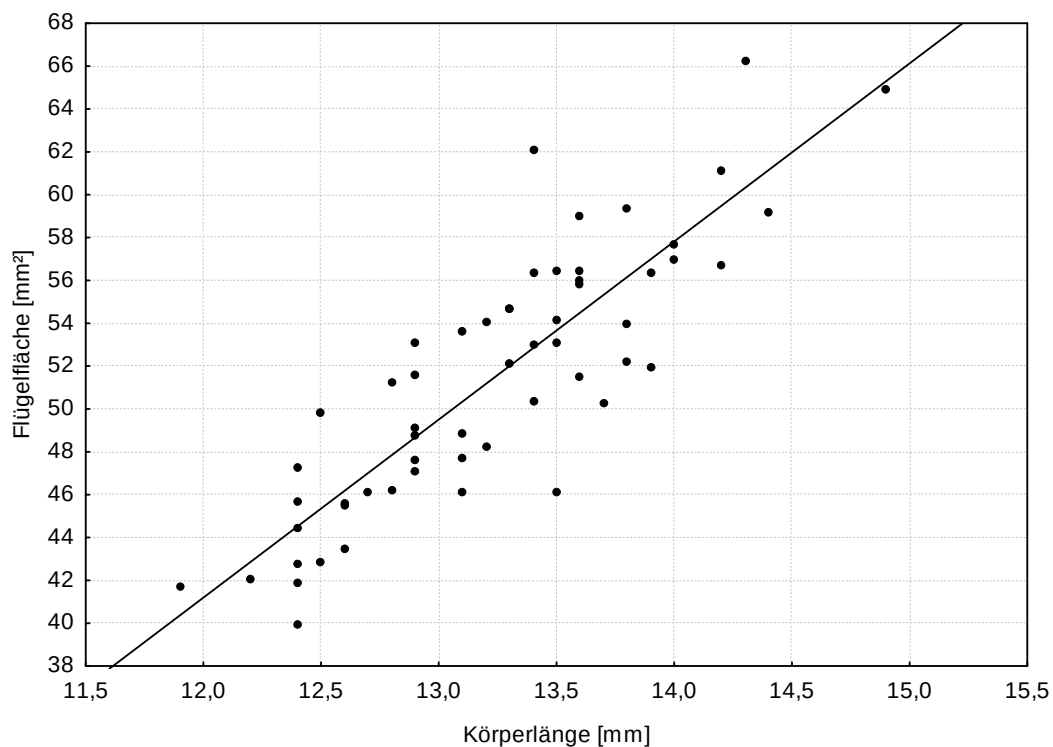


Abb. 11: Linearer Zusammenhang zwischen Flügelfläche und Körperlänge bei allen vermessenen Individuen (einfache lineare Regression, $y = 8,3103x - 58,53$; $R^2 = 0,74$; $n = 57$)

3.1.2 Vergleiche innerhalb der Gebirgspopulation

Für die Klärung der Frage, ob das unterschiedliche Flugverhalten der Käfer innerhalb der Gebirgspopulation auf morphometrischen Unterschieden zwischen den Käfern der verschiedenen Flugweiten-Kategorien beruht, wurden die morphometrischen Parameter wiederum hinsichtlich Flügelfläche und Körperlänge zwischen „Nicht-Fliegern“ und „Fliegern“ miteinander verglichen. Die Hinterflügel der ersteren ($n = 16$, mittlere Flügelfläche = $49,2 \text{ mm}^2$) zeigten keinen signifikanten Unterschied zu jenen der „Flieger“ ($n = 24$, mittlere Flügelfläche = $50,2 \text{ mm}^2$) (t -Test: $p = 0,585$) und wies eine Differenz von durchschnittlich 1 mm^2 auf. Die Körperlängen zeigten ein vergleichbares Ergebnis („Nicht-Flieger“: $n = 12$, mittlere Körperlänge = $13,0 \text{ mm}$; „Flieger“: $n = 19$, mittlere Körperlänge = $13,1$; t -Test: $p = 0,527$), die Differenz betrug hierbei $0,1 \text{ mm}$.

3.2 Abiotische Messungen

Käfer, die am Aufsammlungsort keinen Flug zeigten (Flugweiten-Kategorie 1), wiesen eine durchschnittliche T_{SB} von 20,5 °C auf. Deutlich höher lag die durchschnittliche T_{SB} der gut fliegenden Individuen (Flugweiten-Kategorie 4), nämlich bei 27,6 °C. Somit ist ein Trend zu einer positiven Korrelation zwischen T_{SB} und dem Flugvermögen bei *C. campestris* zu erkennen (ANOVA: $p < 0,05$; Abb. 12). Ähnliche signifikante Ergebnisse bezüglich T_A , T_S und E zeigen ebenfalls diese Tendenz (ANOVA: jeweils $p < 0,05$; Tab. 3, Abb. 13-15). Lediglich bei T_{SB} und T_A gibt es, zwischen den Kategorien 2 und 3, einen leichten Abfall der gemittelten Temperatur. Dieser zeigt jedoch keine statistische Signifikanz (Abb. 12 und 13). Die Temperatur der Körperoberfläche liegt in den ersten drei Kategorien deutlich über jener der Luft und der Bodenoberfläche (Tab. 3).

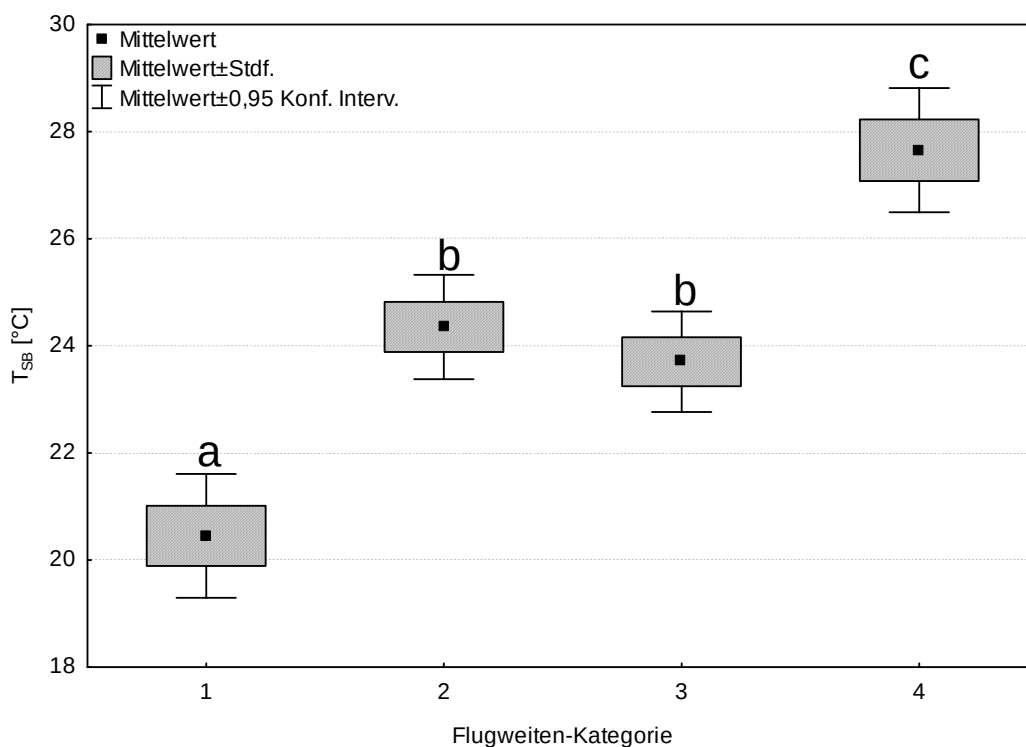


Abb. 12: Körperoberflächentemperaturen, welche die Käfer der Gebirgspopulation in den vier Flugweiten-Kategorien zeigten (ANOVA, $p < 0,05$; $n_1 = 27$, $n_2 = 23$, $n_3 = 27$, $n_4 = 42$). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen zueinander signifikante Unterschiede (Scheffé-Test, bei den Differenzen jeweils $p < 0,05$). Kategorie 1: kein Flug, Kategorie 2: 1-10 cm; Kategorie 3: 11-100 cm, Kategorie 4: > 100 cm;

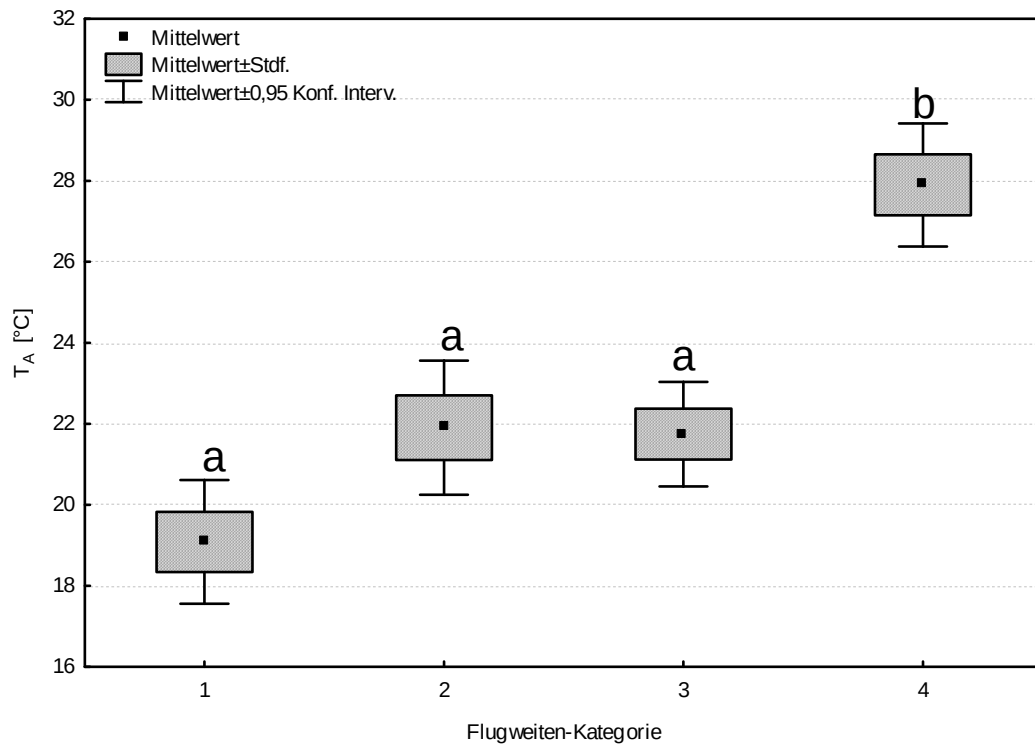


Abb. 13: Lufttemperaturen, die zu den Zeitpunkten der Funde im Gebirge herrschten (ANOVA, $p < 0,05$). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen zueinander signifikante Unterschiede (Scheffé-Test, bei der Differenz $p < 0,05$). Kategorie 1: kein Flug, Kategorie 2: 1-10 cm, Kategorie 3: 11-100 cm, Kategorie 4: > 100 cm;

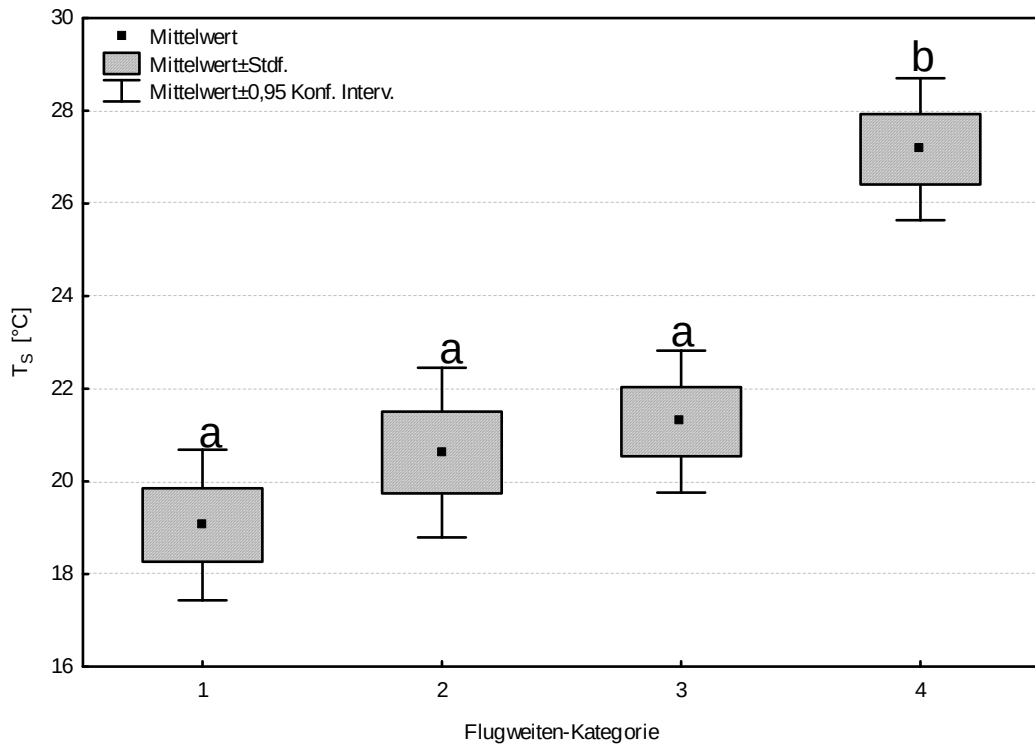


Abb. 14: Temperaturen, welche die Bodenoberfläche zu den Zeitpunkten der Funde im Gebirge aufwies (ANOVA, $p < 0,05$). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen zueinander signifikante Unterschiede (Scheffé-Test, bei der Differenz $p < 0,05$). Kategorie 1: kein Flug, Kategorie 2: 1-10 cm, Kategorie 3: 11-100 cm, Kategorie 4: > 100 cm;

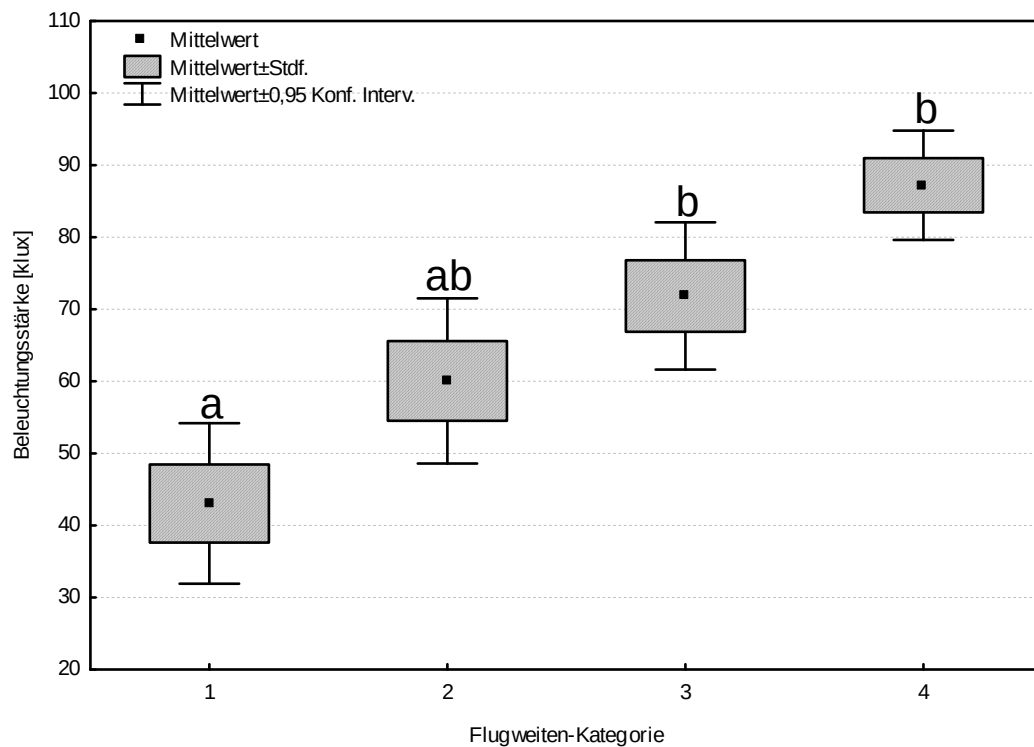


Abb. 15: Beleuchtungsstärken, die zu den Zeitpunkten der Funde im Gebirge herrschten (ANOVA, $p < 0,05$). Unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen zueinander signifikante Unterschiede (Scheffé-Test, bei den Differenzen $p < 0,05$). Kategorie 1: kein Flug, Kategorie 2: 1-10 cm, Kategorie 3: 11-100 cm, Kategorie 4: > 100 cm;

Tab. 3: Mittelwerte, Standardfehler sowie Minimal- und Maximalwerte der erhobenen abiotischen Parameter in den vier Flugweiten-Kategorien. MW=Mittelwert, Std.f.=Standardfehler, T_{SB} =Temperatur der Körperoberfläche, T_A =Lufttemperatur, T_S =Temperatur der Bodenoberfläche, E=Beleuchtungsstärke;

	Kategorie 1 (n=27)		Kategorie 2 (n=23)		Kategorie 3 (n=27)		Kategorie 4 (n=42)	
	MW $\pm$ Std.f.	Min-Max	MW $\pm$ Std.f.	Min-Max	MW $\pm$ Std.f.	Min-Max	MW $\pm$ Std.f.	Min-Max
T_{SB} [°C]	20,5 $\pm$ 0,56	15,1-27,5	24,4 $\pm$ 0,47	20,7-29,5	23,7 $\pm$ 0,46	20,4-28,1	27,7 $\pm$ 0,57	15,4-33,4
T_A [°C]	19,1 $\pm$ 0,74	11,7-26,3	21,9 $\pm$ 0,80	15,7-31,2	21,7 $\pm$ 0,63	17,4-27,9	27,9 $\pm$ 0,75	17,8-36,5
T_S [°C]	19,1 $\pm$ 0,79	11,9-31,7	20,6 $\pm$ 0,88	12,0-27,3	21,3 $\pm$ 0,75	15,6-28,1	27,2 $\pm$ 0,76	17,5-37,5
E [klux]	43,1 $\pm$ 5,42	5,4-106,8	60,1 $\pm$ 5,53	14,6-104,6	71,9 $\pm$ 4,97	20,8-123,7	87,2 $\pm$ 3,76	21,3-127,5

Der Trend, dass höhere Temperaturen zu einer gesteigerten Flugfähigkeit führen, wird auch bei Verwendung einer anderen Darstellungsweise der Ergebnisse deutlich, wie am Beispiel von T_{SB} erläutert werden soll: Die Käfer wurden bei Körperoberflächentemperaturen zwischen 15,1 °C und 33,4 °C außerhalb ihrer Verstecke gefunden. Unterteilt man nun diese Spanne in Schritte von 5 °C und stellt in jedem dieser Intervalle der Gesamtzahl der darin gefundenen Individuen die Zahl der jeweils fliegenden Individuen gegenüber, so erhöht sich der prozentuelle Anteil der „Flieger“ von Intervall zu Intervall (Abb. 16). Auch bzgl. Lufttemperatur und Bodenoberflächen-

temperatur spiegelt sich bei dieser Darstellungsweise die beschriebene Tendenz wider, bei letzterer jedoch etwas unregelmäßiger. Erst bei Temperaturen über 15 °C traten die ersten gut ausgeprägten Flüge bei den Käfern auf (Abb. 17 und 18).

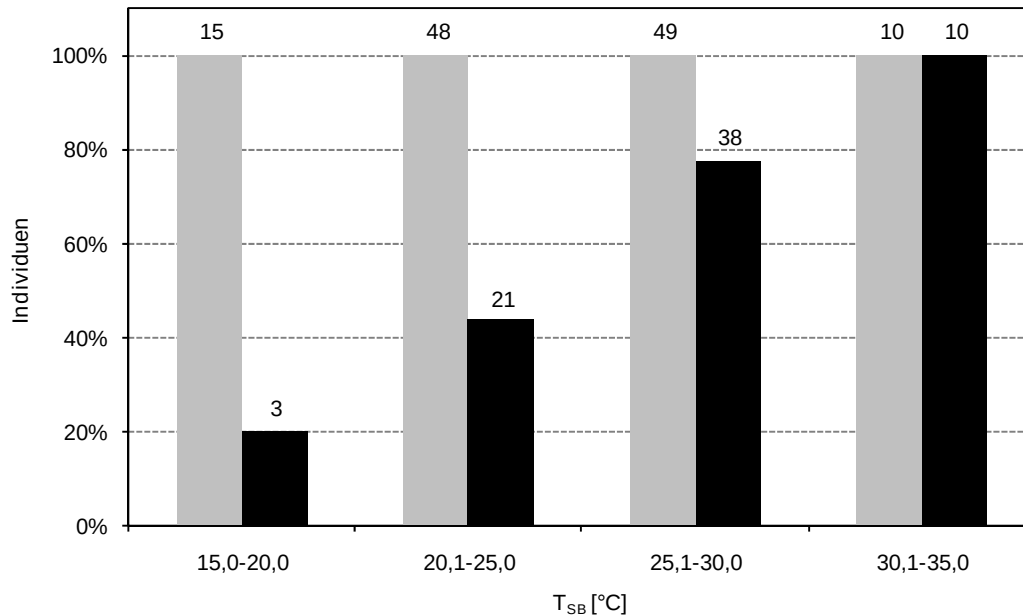


Abb. 16: Linearer Anstieg des Prozentsatzes an fliegenden Individuen mit steigender Körperoberflächen-Temperatur (T_{SB}) in der Gebirgspopulation. Graue Balken: Alle in dem jeweiligen Temperaturbereich aufgefundenen Individuen. Schwarze Balken: Prozentsatz der fliegenden Individuen. Zusätzlich eingetragen die Absolutzahlen an Individuen.

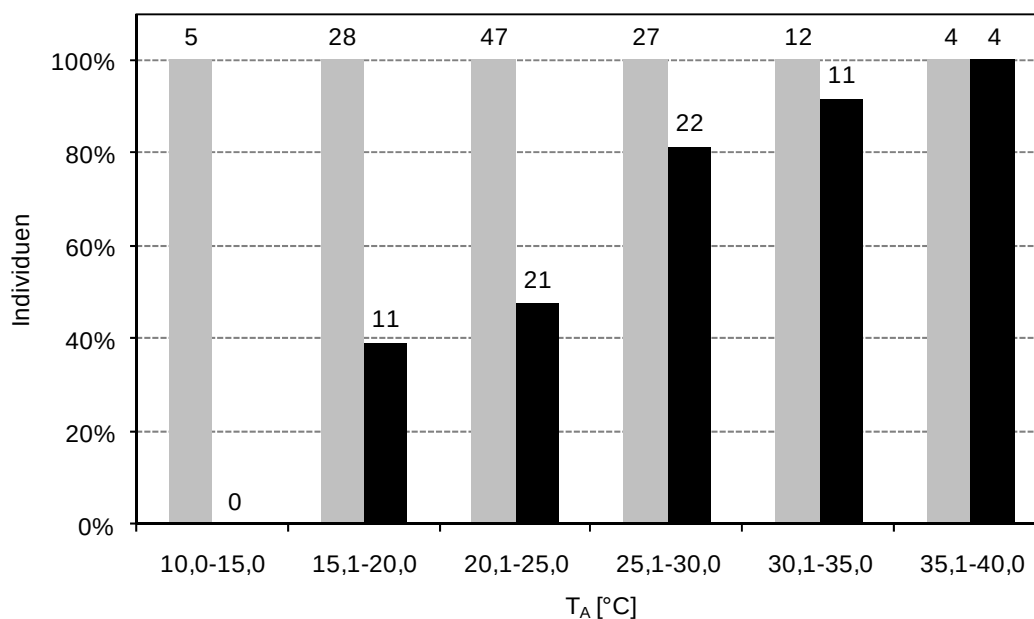


Abb. 17: Linearer Anstieg des Prozentsatzes an fliegenden Individuen mit steigender Lufttemperatur (T_A) in der Gebirgspopulation. Graue Balken: Alle in dem jeweiligen Temperaturbereich aufgefundenen Individuen. Schwarze Balken: Prozentsatz der fliegenden Individuen. Zusätzlich eingetragen die Absolutzahlen an Individuen.

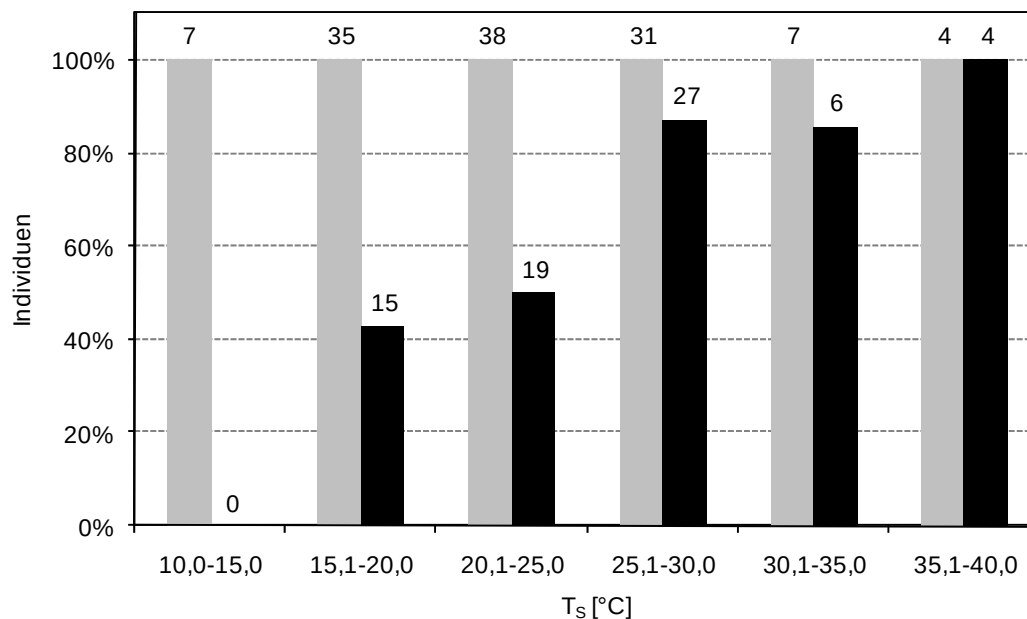


Abb. 18: Linearer Anstieg des Prozentsatzes an fliegenden Individuen mit steigender Bodenoberflächen-Temperatur (T_s) in der Gebirgspopulation. Graue Balken: Alle in dem jeweiligen Temperaturbereich aufgefundenen Individuen. Schwarze Balken: Prozentsatz der fliegenden Individuen. Zusätzlich eingetragen die Absolutzahlen an Individuen.

3.3 Flugverhaltensexperimente

Von den 26 am Aufsammlungsort schlecht oder nicht fliegenden Individuen, die unter laut Arbeitshypothese Flug begünstigenden Bedingungen (hohe Beleuchtungsstärke, hohe Temperatur, Tab. 4) auf ihr Flugverhalten hin getestet wurden, zeigten 21 gut ausgeprägte Flüge. Die Werte der abiotischen Faktoren am Sammelort lagen signifikant unter jenen, die bei den Experimenten gemessen wurden (jeweils t -Test: $p < 0,05$). Die Tiere flogen nach nur wenigen Sekunden auf. Die Oberfläche des Felsens wies bei den Versuchen eine durchschnittliche Temperatur von 39,2 °C auf (Tab. 4).

Tab. 4: Mittelwerte, Standardfehler sowie Minimal- und Maximalwerte der abiotischen Faktoren, die bei jenen nicht oder schlecht fliegenden Tieren im Freiland aufgenommen wurden, mit denen anschließend Flugexperimente durchgeführt wurden. Ebenso Mittelwerte, Standardfehler sowie Minimal- und Maximalwerte der direkt nach den Experimenten bei diesen Tieren gemessenen abiotischen Faktoren. MW=Mittelwert, Stdf.=Standardfehler, T_A =Lufttemperatur, T_s =Temperatur der Bodenoberfläche, E=Beleuchtungsstärke;

	Aufsammlungsort (n=26)		Experimente (n=26)	
	MW $\pm$ Stdf.	Min-Max	MW $\pm$ Stdf.	Min-Max
T_A [°C]	21,3 $\pm$ 0,8	14,2-31,2	30,3 $\pm$ 0,7	24,6-36,8
T_s [°C]	19,3 $\pm$ 0,9	11,9-31,7	39,2 $\pm$ 0,8	34,0-45,9
E [klux]	59,4 $\pm$ 5,0	13,9-104,6	112,0 $\pm$ 2,9	72,3-124,3

4. Diskussion

4.1 Morphometrische Messungen

Die Ergebnisse der durchgeführten morphometrischen Messungen zeigten Körpergrößenunterschiede zwischen Männchen und Weibchen (Abb. 7 und 8). Letztere wiesen signifikant größere Körperausmaße auf als die Männchen. Dies wurde für Sandlaufkäfer bereits beschrieben (PEARSON & VOGLER 2001). Selektive Zwänge, die aller Wahrscheinlichkeit nach zu diesem Unterschied geführt haben, sind einerseits die für die Weibchen anfallenden hohen energetischen Kosten beim Umhertragen des Männchens während der Paarung bzw. die dabei erforderliche Beweglichkeit sowie das Tragen der Eier (PEARSON & VOGLER 2001). Entsprechend den Unterschieden in der Körperlänge, zeigten Männchen auch kleinere Flügel als Weibchen (Abb. 5 und 6).

Vergleicht man nun die beiden Populationen bezüglich Körpergröße und Flügelfläche miteinander, so sind auch hier signifikante Unterschiede festzustellen (Abb. 9 und 10). Tiere aus der Gebirgspopulation zeigten sowohl kleinere Körper als auch kleinere Flügel. Diese direkte Proportionalität schließt ein verschlechtertes Flugvermögen der Gebirgstiere aufgrund einer Flügelreduktion aus. Dies träte nur dann ein, wenn bei gleicher Körpergröße die Flügelfläche verringert wäre. Das Verhältnis zwischen Körpergröße und Flügelfläche ist jedoch in beiden Populationen ähnlich zueinander (Abb. 11).

Auf eine gegenteilige Entwicklung könnte jedoch die Tatsache hindeuten, dass Insekten mit längeren Flügeln relativ zur Körpergröße die induzierte Geschwindigkeit erniedrigen können, die notwendig ist, um den Flug bei geringerer Luftdichte aufrecht zu erhalten. Dabei wird der Aufwand an induzierter Kraft reduziert (DUDLEY 2000). Diese Tatsache spräche wiederum dafür, dass die Tiere im Gebirge Selektion hin zu längeren Flügeln relativ zur Körpergröße erfahren haben (HODKINSON 2005). Beobachtungen an der südamerikanischen Dipterenart *Drosophila flavopilosa* zeigen beispielsweise diesen Trend (BUDNIK *et al.* 1988). Auch die Flügel von *Drosophila robusta* sind in höheren Lagen länger, die Thoraxausmaße bleiben jedoch konstant (STALKER & CARSON 1948). Ähnliches wurde bei alpinen Honigbienen beobachtet (HEPBURN *et al.* 1998). Das von DUDLEY (2000) beschriebene Phänomen ist jedoch

erst in viel größeren Seehöhen von Bedeutung als in jenen, in denen die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Käfer gesammelt wurden.

Meist, jedoch nicht immer (DILLON *et al.* 2006), verringert sich die Körpergröße mit zunehmender Seehöhe, und damit nicht selten auch die Fläche der Flügel. Da die Körpergröße in Relation zur Flügelfläche für die Flugfähigkeit von großer Bedeutung ist, sollen im Folgenden mögliche Gründe für dieses Phänomen kurz erörtert werden.

a) *Nahrung*: Sie ist ein limitierender Faktor für die Körpergröße. Bei Sandlaufkäfern ist dies eine abgesicherte Tatsache (PEARSON & KNISLEY 1985). Nicht nur die Körpergröße der adulten Tiere wird durch die Nahrungsverfügbarkeit beeinträchtigt, sondern auch die Anzahl an pro Weibchen produzierten Eiern und Larven, die Entwicklungszeit der Larven sowie die Körpergröße der Puppen (PEARSON & KNISLEY 1985, HORI 1982). Viele Insekten, die den räuberischen Sandlaufkäfern als Nahrung dienen können, nehmen in ihrer Populationsdichte mit zunehmender Seehöhe ab (HODKINSON *et al.* 1999, SAMSON *et al.* 1997). Somit steht den Larven weniger Futter zur Verfügung und die Imagines zeigen eine daraus resultierende geringere Körpergröße. Andererseits: Je weniger Nahrung den Larven zur Verfügung steht, desto länger ist deren Entwicklungszeit. Diese könnte zwar die geringe Beutedichte kompensieren, doch steigt mit einer langen Larvalzeit auch die Wahrscheinlichkeit einer erhöhten Sterblichkeit, etwa durch Parasitoide oder Prädatoren (PEARSON & KNISLEY 1985). Es gibt jedoch auch durchaus Arthropoden, die mit steigender Seehöhe beträchtliche Individuendichten aufrechterhalten oder diese sogar vergrößern (SCHEIDEL *et al.* 2003, NIEMELÄ *et al.* 1987). Diese Arten sind dazu aufgrund von bestimmten Modifizierungen in ihrer Biologie imstande. Im Allgemeinen stellt dieser Fall jedoch die Ausnahme dar (HODKINSON *et al.* 1999).

b) *Aktivität*: Die Aktivitätsperiode ist in höheren Lagen kürzer, weshalb die Tiere weniger Nahrung zu sich nehmen können. Dies wird durch die Tatsache deutlich, dass in Gebieten, in denen die Aktivitätsperiode so lange dauert, dass sich zwei Generationen pro Saison entwickeln können (Bivoltinismus), die Tiere sehr klein sind (HODKINSON 2005).

c) *Oberflächen-Volumen-Verhältnis*: Das günstigere Oberflächen-Volumen-Verhältnis ermöglicht es kleineren Tieren schneller als größeren, sich abzukühlen bzw.

aufzuheizen (PEARSON & VOGLER 2001). Aus diesem Grund ist im Hochgebirge eine Selektion hin zur Körpergrößenreduktion naheliegend. Prädation und Konkurrenz selektieren hingegen hin zu größeren Tieren (PEARSON & VOGLER 2001). Der Umstand, dass die Tiere in höheren Lagen tendenziell kleiner sind, spricht für den physiologischen Aspekt als stärksten selektiven Zwang. Die kurze Aktivitätsperiode und die geringere Nahrungsverfügbarkeit unterstützen zudem diese Tatsache. Um hier jedoch Klarheit zu erhalten, sind Untersuchungen notwendig, die mehrere selektive Zwänge zur gleichen Zeit betrachten, denn diese beeinflussen sich gegenseitig (PEARSON 1985). Welche von ihnen unter welchen Gegebenheiten und aus welchen Gründen stärker wirken als die anderen, hängt von unterschiedlichsten abiotischen Faktoren ebenso ab wie von biotischen.

4.2 Abiotische Messungen

Wie die Ergebnisse zeigen, ist das Flugvermögen von *C. campestris* von den momentan herrschenden Wetterbedingungen abhängig (Abb. 12-15). Dies steht in Einklang mit der Annahme, dass Insekten in großen Höhenlagen reduzierte Flugfähigkeit aufgrund der niedrigeren Lufttemperaturen und der wechselnden physikalischen Eigenschaften der Luft aufweisen (DILLON *et al.* 2006). Der Flug wird dabei durch Ändern des Stoffwechsels und der Muskelphysiologie stark beeinträchtigt (HOSLER *et al.* 2000, SCARAFFIA & DE BURGOS 2000, JOSEPHSON 1981).

OERTLI (1989) konnte zeigen, dass die Flügelschlagfrequenz mit zunehmender Körpermasse sinkt. Hier kommt ein weiterer, zumindest theoretisch möglicher selektiver Zwang hinzu: Die geringere Körpergröße im Hochgebirge könnte auch daraus resultieren, dass die durch die Temperaturen bedingte niedrigere Flügelschlagfrequenz ausgeglichen wird. In der vorliegenden Arbeit konnte allerdings gezeigt werden, dass dies – zumindest bei den Untersuchungsobjekten – nicht der Fall ist, da sie bei entsprechend hohen Temperaturen gut ausgebildeten Flug zeigten. Somit erscheinen letztgenannte Überlegungen zum gegenwärtigen Zeitpunkt in der Gebirgspopulation der hier untersuchten Sandlaufkäfer nicht von Bedeutung zu sein. Ein solcher evolutionärer Prozess wäre jedoch zumindest theoretisch denkbar.

FADAMIRO & WYATT (1995) beschrieben eine Temperaturabhängigkeit der Fluginitiierung bei dem in Afrika lebenden Großen Kornbohrer *Prostephanus truncatus* (Co-

leoptera: Bostrichidae). Auch die relative Luftfeuchtigkeit wurde in dieser Studie berücksichtigt. Je höher diese war, desto öfter zeigten die Tiere Flug. Da die relative Luftfeuchtigkeit mit steigender Seehöhe abnimmt (SØMME 1989), spielt wohl auch dieser abiotische Faktor eine Rolle.

Wie aus den vorangegangenen Ausführungen deutlich wird, fließen viele verschiedene abiotische Faktoren in die Ausprägung der Flugfähigkeit von Insekten mit ein. Untersuchungen, in denen ein Großteil davon oder sogar alle berücksichtigt wurden, fehlen bis dato.

Für die nordamerikanischen Sandlaufkäfer der Art *C. tranquebarica* wurde nachgewiesen, dass sie bei Körpertemperaturen zwischen 22,2 °C und 39,9 °C aktiv sind (MORGAN 1985). Die Studien wurden in der Nähe der Stadt Weld im US-Bundesstaat Maine auf einer Seehöhe von etwa 200 m ü. NN durchgeführt. Im Untersuchungsgebiet in den Alpen (2000-2500 m ü. NN) lagen diese Temperaturen jedoch darunter, nämlich zwischen 15,1 °C und 33,4 °C (Tab. 3). Dies zeigt, dass die Käfer auf die Gegebenheiten im Hochgebirge reagiert, und ihren Aktivitätsbereich auf der Temperaturskala nach unten verschoben haben. Hierzu ist jedoch kritisch anzumerken, dass MORGAN die Temperatur im Körperinneren maß und nicht die Oberflächentemperatur des Körpers. Jedoch lagen zumeist auch die Temperaturwerte des Bodens unter jenen der bei *C. tranquebarica* festgestellten. Anders verhält es sich mit der Lufttemperatur, die bei MORGAN zwischen 14,4 °C und 31,8 °C lag, in der vorliegenden Untersuchung jedoch zwischen 11,7 °C und 36,5 °C (Tab. 3). Nicht bzw. nur bedingt konnte beobachtet werden, dass erstens die Temperatur der Bodenoberfläche immer höher als die korrespondierende Körpertemperatur, und zweitens die Körpertemperatur immer höher als die Lufttemperatur war (MORGAN 1985). Letztgenannter Effekt trat lediglich in sehr hohen Temperaturbereichen auf.

Die niedrigste Umgebungstemperatur, bei denen ein Käfer gut fliegend aufgefunden wurde, betrug in den Zillertaler Alpen 17,8 °C (Tab. 3). Außer diesem Wert wurde lediglich bei zwei anderen fliegenden Käfern am Fundort eine Lufttemperatur von unter 20 °C beobachtet. Derartig niedrige Temperaturen bei gut ausgeprägter Flugfähigkeit scheinen demnach eine Ausnahme darzustellen. Der gegenteilige Fall konnte bei einem Individuum beobachtet werden, das trotz der hohen Temperatur von 31,2 °C lediglich der Flugweiten-Kategorie 2 zugeordnet werden konnte und somit über eine Flugdistanz von 10 cm nicht hinaus kam (Tab. 3). Bei diesen „Ausreißern“ konnten keine unmittelbaren und belegten Gründe für dieses jeweils den herr-

schenden Temperaturen widersprechende Verhalten festgestellt werden. Sicherlich spielen jedoch auch andere Faktoren als nur die abiotischen für den Flug eine gewisse Rolle. Beispielsweise konnte beobachtet werden, dass Tiere, die viele Flugmanöver innerhalb kurzer Zeit ausführten, mit der Zeit „schwächer“ wurden und sich die Distanz von Flug zu Flug verkürzt hat. Etwa die energieaufwendige Flucht vor einem Prädator, könnte, trotz hoher Temperaturen, ein vermindertes Flugvermögen direkt nach dem Angriff bewirken. Sieht man von diesen Ausnahmen ab, so waren ab einer Lufttemperatur von 28,0 °C alle Käfer voll flugfähig.

Bei Luft-, Körper- und Bodenoberflächentemperatur sind zwischen den Flugweiten-Kategorien 2 und 3 nur sehr geringe Unterschiede erkennbar (Abb. 12-14). Dies wird in erster Linie daran liegen, dass die Einteilung der vier Kategorien vor der Datenaufnahme mehr oder weniger willkürlich gewählt wurde. In wie weit die Temperatur für die der diesen beiden Kategorien zugeordneten Flugweiten relevant ist, war vor Beginn der Freilandarbeiten unklar. Eine Einteilung in nur drei Kategorien (z.B. Kat. 1: 0 cm, Kat. 2: 1-100 cm, Kat. 3 = >100 cm) würde einen linearen Zusammenhang zwischen Temperatur und Flugweite ohne ein scheinbares Zwischenplateau darstellen.

4.3 Flugverhaltensexperimente

Die empirischen Flugexperimente zeigten, dass die Sandlaufkäfer bei entsprechenden Wetterbedingungen in nahezu jedem Fall zu gut ausgeprägtem Flugverhalten imstande waren. Lediglich fünf der 26 getesteten Individuen wiesen eine schlechte Flugfähigkeit auf, in jedem dieser Fälle war jedoch zumindest ein Flugversuch festzustellen, der mehr oder weniger erfolgreich ausfiel. Bestimmte Verhaltensweisen bei diesen Tieren, wie Putzen mit den Fühlern oder unkoordinierte Bewegungen, deuten auf einen allgemein schlechten physiologischen Zustand hin.

Literatur

- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P. H. & C. A. Navas (2001): The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27(4): 249-268.
- Bale, J. S. (2002): Insects and low temperatures: from molecular biology to distribution and abundance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 357: 849-862.
- Böckle, M., Fürtbauer, I. & I. Schmotzer (2003): Abnahme der Flugfähigkeit von Sandlaufkäfern (*Cicindela campestris*) mit zunehmender Seehöhe. Unpubl. Seminararbeit
- Budnik, M., Brncic, D. & M. Acuna (1988): Geographical and sexual variation of wing size in the monophagous flower-breeding species *Drosophila flavopilosa*. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 26: 211-216.
- Carter, A. (1976): Wing polymorphism in the insect species *Agonum retractum* Leconte (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia* 54: 1775-1382.
- Chappell, M. A. (1984): Thermoregulation and energetics of the Green Fig Beetle (*Cotinus texana*) during flight and foraging behavior. *Physiological Zoology* 57(6): 581-589.
- Clench, H. K. (1966): Behavioral thermoregulation in butterflies. *Ecology* 47: 1021-1045.
- Dillon, M. E., Frazier, M. R. & R. Dudley (2006): Into thin air: Physiology and evolution of alpine insects. *Integrative and Comparative Biology* 46(1): 49-61.
- Dreisig, H (1985): A time budget model of thermoregulation in shuttling ectotherms. *Journal of Arid Environment* 8: 191-205.

- Dreisig, H. (1984): Control of body temperature in shuttling ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 9: 229-233.
- Dreisig, H. (1981): The rate of predation and its temperature dependence in a tiger beetle, *Cicindela hybrida*. *OIKOS* 36: 196-202.
- Dreisig, H. (1980): Daily Activity, Thermoregulation and Water Loss in the Tiger Beetle *Cicindela hybrida*. *Oecologia* 44: 376-389.
- Dudley, R. (2000): The biomechanics of insect flight: Form, function, and evolution. Princeton University Press, Princeton.
- Fadamiro, H. Y. & T. D. Wyatt (1995): Flight initiation by *Prostephanus truncatus* in relation to time of day, temperature, relative humidity and starvation. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75: 273-277.
- Frazier, M. R., Huey, R. B. & D. Berrigan (2006): Thermodynamics Constrains the Evolution of Insect Population Growth Rates: „Warmer Is Better“. *The American Naturalist* 168(4): 512-520.
- Heinrich, B. (1996). *The Thermal Warriors: Strategies of Insect Survival*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hepburn, H. R., Youthed, C. & P. Illgner (1998): Production of aerodynamic power in mountain honeybees (*Apis mellifera*). *Naturwissenschaften* 85: 389-390.
- Hodkinson, I. D. (2005): Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* 80: 489-513.
- Hodkinson, I. D., Bird, J., Miles, J., Bale, J. S. & J. J. Lennon (1999): Climatic signals in the life histories of insects: the distribution and abundance of heather psyllids (*Strophingia* spp.) in the UK. *Functional Ecology* 13: 83-95.

- Hori, M. (1982): The biology and population dynamics of the tiger beetle, *Cicindela japonica* (Thunberg). *Physiology and Ecology Japan* 19: 77-212.
- Hosler, J. S., Burns, J. E. & H. E. Esch (2000): Flight muscle resting potential and species-specific differences in chillcoma. *Journal of Insect Physiology* 46: 621-627.
- Huey, R. B. & J. G. Kingsolver (1989): Evolution of Thermal Sensitivity of Ectotherm Performance. *TREE* 4(5): 131-135.
- Huey, R. B., and R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *Amer. Zool*, 19:357-366.
- Josephson, R. K. (1981): Temperature and the mechanical performance of insect muscle. In: Heinrich, B. (ed.): *Insect thermoregulation*. pp. 20-44. Wiley & Sons, New York.
- Kamoun, S. & S. A. Hogenhout (1996): Flightlessness and rapid terrestrial locomotion in tiger beetles of the *Cicindela* L. subgenus *Rivacindela* van Nidek from saline habitats of Australia (Coleoptera: Cicindelidae). *Coleopterists Bulletin* 50: 221-230.
- Lynch M. & W. Gabriel (1987): Evolution of the breadth of biochemical adaptation. In: Calow, P. (ed.): *Evolutionary Physiological Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Morgan K. R. (1985): Body temperature regulation and terrestrial activity in the ectothermic tiger beetle *Cicindela tranquebarica*. *Physiological Zoology* 58: 29-37.
- Morgan, K. R. & G. A. Bartholomew (1982): Homeothermic Response to Reduced Ambient Temperature in a Scarab Beetle. *Science* 216(4553): 1409-1410.

- Niemelä, P., Rousi, M. & H. Saarenmaa (1987): Topographical delimitation *Neodiprion sertifer* (Hym., Diprionidae) outbreaks on Scots pine in relation to needle quality. *Journal of Applied Entomology* 103: 84-91.
- Oertli, J. J. (1989): Relationship of wing beat frequency and temperature during take-off flight in temperate-zone beetles. *Journal of Experimental Biology* 145: 321-338.
- Pearson, D. L. & A. P. Vogler (2001): *Tiger Beetles. The Evolution, Ecology, and Diversity of the Cicindelids*. Cornell University Press, Ithaca and London
- Pearson, D. L. & R. C. Lederhouse (1987): Thermal ecology and the structure of an assemblage of adult tiger beetle species (Cicindelidae). *OIKOS* 50: 247-255.
- Pearson, D. L. (1985): The function of multiple anti-predator mechanisms in adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Ecological Entomology* 10: 65-72.
- Pearson, D. L. (1988): Biology of tiger beetles. *Annual Review of Entomology* 33: 123-147.
- Pernstich, A. & T. Messner (2002): Different flying-behaviour in a high-mountainous population of *Cicindela campestris* L., 1758 (Coleoptera: Cicindelidae). Unpubl.
- Roff, D. A. (1990): The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs* 60(4): 389-421.
- Samson, D. A., Rickart, E. A. & P. C. Gonzales (1997): Ant Diversity and Abundance along Elevational Gradient in the Philippines. *Biotropica* 29(3): 349-363.
- Sanborn, A. F. (2004): Thermoregulation and endothermy in the large western cicada *Tibicen cultriformis* (Hemiptera: Cicadidae). *Journal of Thermal Biology* 29 (2): 97-101.

- Scaraffia, P. Y. & N. M. G. De Burgos (2000): Effects of temperature and pH on hexokinase from the flight muscles of *Dipetalogaster maximus* (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Medical Entomology* 37: 689-694.
- Scheidel, U., Rohl, S. & H. Bruelheide (2003): Altitudinal gradients of generalist and specialist herbivory on three montane Asteraceae. *Acta Oecologica* 24: 275-283.
- Sinclair, B. J., Vernon, P., Klok, C. J. & S. L. Chown (2003): Insects at low temperatures: an ecological perspective. *TREE* 18(5): 257-262.
- Sømme, L. (1989): Adaptations of terrestrial arthropods to the alpine environment. *Biological Reviews* 64: 367-407.
- Stabentheiner, A., Pressl, H., Papst, Th., Hrassnigg, N. & K. Crailsheim (2003): Endothermic heat production in honeybee winter clusters. *Journal of Experimental Biology* 206: 353-358.
- Stalker, H. D. & H. L. Carson (1948): An altitudinal transect of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* 2: 295-305.
- Verdú, J. R., Arellano, L. & C. Numa (2006): Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology* 52(8): 854-860.
- Wagner, D. L. & J. K. Liebherr (1992): Flightlessness in Insects. *TREE* 7(7): 216-220.

Zusammenfassung

Viele Vertreter der Sandlaufkäfer (Familie Cicindelidae) gelten als flugfreudig. Dies zeigt sich vor allem bei Fluchtreaktionen, die sich zumeist in einem mehrere Meter weiten Flug äußern. Die vor allem bei Sonnenschein aktiven Tiere sind bezüglich ihres Verhaltens stark temperaturabhängig, was in dieser Käfergruppe für Tagesaktivität, Laufgeschwindigkeit und Prädationsrate beschrieben wurde. In einer Population des Feld-Sandlaufkäfers (*Cicindela campestris*) in den Zillertaler Alpen (Tirol) wurde beobachtet, dass die Tiere von Individuum zu Individuum unterschiedliche Flugweiten zeigten. Dies reichte von scheinbarer Flugunfähigkeit bis hin zu gutem Flugvermögen.

Die vorliegende Arbeit geht der Frage nach, ob dieses heterogene Flugverhalten eine Konsequenz aus den niedrigen Temperaturen im Hochgebirge, oder jedoch die Folge einer Reduktion der Flugfähigkeit in dieser Population ist.

Ort der Freiland-Datenaufnahme war der Obere Zemmgrund in den Zillertaler Alpen (2000-2500 m ü. NN), Tirol. Für die Flügelvermessungen wurden aus der dort heimischen Population 40 Individuen entnommen. Um diese mit Tieren aus dem Tiefland zu vergleichen, wurden vom Bisamberg, Niederösterreich, 22 Individuen gefangen und deren Flügel ebenfalls vermessen. Dies erfolgte jeweils mit der Software Lucia Image 5.1. Zusätzlich wurden die Körperlängen der Tiere erhoben.

Um die Flugfähigkeit bei unterschiedlichen abiotischen Verhältnissen zu beobachten, wurden die am Aufsammlungsort gezeigten Flugweiten von 119 Tieren beobachtet und quantifiziert sowie die Körperoberflächen-, Bodenoberflächen-, Lufttemperaturen sowie die Beleuchtungsstärken am jeweiligen Fundort aufgenommen. Mit 26 schlecht und nicht fliegend aufgefundenen Käfern wurden unter Flug begünstigenden Bedingungen (hohe Temperaturen, starke Sonneneinstrahlung) Flugexperimente durchgeführt.

Der Vergleich von beiden Populationen bezüglich Flügelfläche und Körperlänge zeigte durchwegs größere Ausmaße bei den Sandlaufkäfern des Tieflandes. Gleiches trifft auf die Weibchen gegenüber den Männchen zu. Da sich bei diesen Unterschieden jedoch beide Körpermaße direkt proportional zueinander verhalten, kann Brachypterie als Grund für das schlechtere Flugvermögen mancher Individuen im Hochgebirge ausgeschlossen werden.

Die Korrelation der Messergebnisse von abiotischen Faktoren mit den Flugweiten ergab, dass die Flugfähigkeit der Sandlaufkäfer stark von den Temperaturbedingungen abhängig ist. 28 °C konnte als jene Lufttemperatur ermittelt werden, bei der alle Käfer voll flugfähig waren. Die empirischen Flugexperimente ergaben zudem, dass die meisten am Aufsammlungsort schlecht oder nicht fliegend gefundenen Individuen unter Flug begünstigenden Bedingungen (hohe Temperaturen, starke Sonneneinstrahlung) eine ebenfalls gut entwickelte Flugfähigkeit besaßen.

Abstract

Many species of Tiger Beetle (Cicindelidae) are known to take flight easily. This is especially evident in escape reactions - typically flights of several meters in distance. In general, their behaviour is strongly temperature-dependent. This fact has been described for daily activity, speed of movement and predation rate in this group of beetles. A distinct difference in flight distance between individuals has been observed in the past for a population of the Green Tiger Beetle (*Cicindela campestris*) in the Zillertal Alps (Tyrol, Austria). Flight performance ranges from apparent flight inability to good flight ability.

The present study addresses the question of whether this heterogeneous flying behaviour is a consequence of the low temperatures at those high altitudes, or due to a reduction of flight wings in this population.

Field data was acquired at the Upper Zemmgrund in the Zillertal Alps, Tyrol. For measurements of the flight wings, 40 individuals were taken from this population. In order to compare them with animals from the lowlands, 22 individuals were also taken from a population located at the Bisamberg, Lower Austria. Measurements were taken with the software Lucia Image 5.1. Body lengths of the animals were measured as well.

In order to obtain information about flight ability under different abiotic conditions, the flight distances of 119 individuals were quantified on location, along an elevational gradient between 2000 and 2500 m AMSL. The following set of parameters was also recorded: temperature of body surface, temperature of ground surface, ambient temperature and illumination. Flight experiments under conditions suggesting good flight ability (high temperatures, strong sunlight) were conducted with 26 beetles, which had shown poor flight ability or no flight at all at their capture location.

The comparisons between both investigated populations concerning flight wing size and body length showed, that lowland beetles were consistently larger. The same applies to a difference between females and males. Due to the directly proportional correlation between both morphometric parameters, brachyptery can be excluded as a reason for reduced flight ability of respective individuals in the high montane population.

Correlating the measured abiotic factors with the observed flight distances showed, that flight ability of the beetles is strongly dependent on temperature. All beetles were able to fly at an air temperature of 28 °C. The empirical flight experiments also revealed, that most of the individuals, which had shown poor flight ability or no flight on location, were able to fly normally under conditions suggesting good flight ability (high temperatures, strong sunlight).

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Günther Gerald Wöss

Geburt: 8.12.1981 in Coburg, Deutschland

Schulbildung: 1992-2000: Akademisches Gymnasium Linz

Studium: 2000-2010: Diplomstudium der Biologie/Zoologie an der Universität Wien. Diplomarbeit am Department für Evolutionsbiologie

Projekte

2010: Ornithologische Ist-Zustandserhebungen an zwei niederösterreichischen Standorten (Büro LACON)

Frühling 2010: Mitarbeit beim Brutvogel-Monitoring des Wiedehopfes im Seewinkel (BirdLife Österreich)

Mai 2009: Feldassistenz bei einer Studie im Südburgenland über das Guttationsauftreten an jungen Maispflanzen und dessen Auswirkungen auf Honigbienen (*Apis mellifera*) (RifCon GmbH, Heidelberg)

Seit 2008: Erhebung der Vorkommen allochthoner Wasserschildkröten in Österreich

Seit 2008: Freie Mitarbeit in der Herpetologischen Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien

Juni 2008: Brutvogelkartierung vogel.schau.plätze Hohenau – Ringelsdorf (Verein Auring)

2007-2010: Mitarbeit bei dem Projekt „Bluetongue-Überwachung in Österreich“ in der Dipteren-Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien, in Kooperation mit der Agentur für Gesundheit und Ernährungssicherheit (AGES) und dem Bundesministerium für Gesundheit, Familie und Jugend (BMG)

Sommer 2006: Kartierung der Herpetofauna im Bereich Friesach, Nordkärnten (Arge NATURSCHUTZ, Klagenfurt)

2005-2008: Mitarbeit bei einem Amphibienschutzprojekt der Stadt Wien

Publikationen

- KLEWEIN, A. & G. WÖSS (2010): Niedliche Tierchen als ökologischer Zündstoff: Über faunenfremde Schildkröten in Österreich. In: RABITSCH, W & F. ESSL (2010): ALIENS. Neobiota und Klimawandel – Eine verhängnisvolle Affäre? Bibliothek der Provinz, Weitra, pp 104-111.
- KLEWEIN, A. & G. WÖSS (2009): Das Vorkommen von allochthonen Wasserschildkröten in Wien. ÖGH-Aktuell 22: 4-8.
- ANDERLE, F., SEHNAL, P., SCHNEEMANN, Y., SCHINDLER, M., WÖSS, G. & M. MARSCHLER (2008): *Culicoides* surveillance in Austria (Diptera: Ceratopogonidae) – a snapshot. Beiträge zur Entomofaunistik 9: 67-79.
- Wöss, G. (2006): Reptilienkartierung Friesach - Dürnstein. Unveröffentlichter Abschlussbericht, Archiv der Arge NATURSCHUTZ, Klagenfurt.