



BIOHFIB

Hovedfagsoppgave i biologi

Livssyklus hos løpebiller (Coleoptera, Carabidae) i en
temperaturgradient i Nord-Norge

Vibeke Kristin Gellein Hanssen

Juni 2007

Det matematisk–naturvitenskapelige fakultet
Institutt for Biologi

Universitetet i Tromsø

I samarbeid med

Norsk Institutt for naturforskning

Avdeling for arktisk økologi

BIOHFIB

Hovedfagsoppgave i Biologi

Livssyklus hos løpebiller (Coleoptera, Carabidae) i en
temperaturgradient i Nord-Norge

Vibeke Kristin Gellein Hanssen

Juni 2007

Abstract

Endringer i livssyklus hos løpebiller (Coleoptera, Carabidae) ble undersøkt langs en høydegradient i en subarktisk bjørkeskog i Nord-Norge, og funnene ble sammenlignet med studier som har blitt gjort av de samme artene på sørligere breddegrader.

Av de 6 artene vi undersøkte var det kun en art som endret tidspunkt for reproduksjon med økende høyde. *Patrobus assimilis* hadde en interaksjon mellom høyde og tidspunkt for aktivitetstettheten, mens for *Amara brunnea*, *Calathus micropterus* og *Notiophilus biguttatus* var det en effekt av høyde uten at vi kan si mer spesifikt hva denne effekten går ut på.

N. biguttatus viste en todelt strategi i livssyklusen. Mens en del av populasjonen overvintret som imago og reproduserte tidlig i sesongen, overvintret de andre som imago og startet reproduksjonen senere i sesongen.

Tidspunktet for reproduksjon avvek fra studier gjort på sørlige breddegrader for alle artene.

Arter som i sentrale Europa reproduserer på høsten, reproduserte på våren i Nord-Norge.

Artene som på sørligere breddegrader har reproduksjonsperiode på våren hadde en forsinkelse i denne på omtrentlig en måned i forhold til sentrale Europa.

Vi antar at endringen i livssyklus er en effekt av lavere temperatur, og at løpebiller for å kunne fullføre syklusen startet tidligere på nordlige breddegrader.

Innledning

Organismer vil oppleve sesongmessige variasjoner av biotiske og abiotiske faktorer, og for å kunne overleve må viktige livshistorietrekk som reproduksjon og utvikling tilpasses disse miljømessige variasjonene (Cardenas og Hildalgo 2000).

Insekter er sterkt påvirket av temperatur for vekst og reproduksjon, og som en følge av det vil lengden av vekstperioden være avgjørende for utbredelsen av mange arter (Andersen 1984).

Det er store forskjeller i miljømessig variasjon langs breddegrad- og høydegradienter. Langs breddegradsgradient skjer det gradvise endringer over lengre distanser (100 km), mens langs en høydegradient skjer det raske miljøendringer over korte horisontale distanser (km).

Insekter som lever langs slike gradienter har derfor tilpasset sin livshistorie for å kompensere for miljømessige faktorer som lav temperatur, som påvirker reproduksjon (Hodkinson 2005).

Sen snøsmelting påvirker også lengden på vekstsesongen som blir sterkt avtagende ved økende høyde (Hodkinson 2005). Jordsmonn og nedbør er også knyttet til økende høyde, og siden utbredelsen til løpebiller er påvirket av mikrohabitatets fuktighet, vil endring av nedbør eller jordstruktur også kunne påvirke deres livssyklus. Det er også observert endring i habitatpreferanser hos arter med økende høyde (Butterfield 1996).

Løpebiller ble valgt som studiearter siden de er viktige bakkelevende invertebrater i den tempererte regionen. De finnes i de fleste typer habitat og i alpine områder er løpebiller en av de mest dominerende insektsgruppene (Thiele 1977, Andersen 1984). De er relativt store og lever lenge sammenlignet med andre insekter, og de har en livssyklus som kan deles i to hovedgrupper (Lindroth 1945):

1. Arter som kun overvintrer som imago, reproduserer på våren og har larvestadiet på sommeren. Nyklekket imago kommer i løpet av høsten.

2. Arter som overvintrer som larve, klekker om våren for så å reprodusere om sommeren eller høsten.

Aktiviteten for disse to mest typiske gruppene har topp enten vår eller høst. Denne toppen faller vanligvis sammen med reproduksjon (Lövei og Sunderland 1996).

Antall arter avtar med økende nordlig breddegrad som følge av manglende fleksibilitet i livshistorie trekk (Andersen 1984). I følge Coope (1978) har fossiler vist at løpebiller har liten evne til å tilpasse seg endringer i miljøkrav, og i de fleste tilfeller har temperaturkravene også forblitt de samme. På den andre siden er det også kjent at livssyklus kan endres raskt hos noen insektarter, og noen løpebiller har mulighet til å endre livssyklus fra 1-årig i lavlandet til 2-årig syklus ved økende høyde. Denne strategien representerer en tilpasning til forskjellige temperatur regimer (Andersen 1984, Butterfield 1996). Raskere utvikling ved visse temperaturer er også en kjent tilpasning for å mestre et kjølig klima blant løpebiller til og med på intraspesifikk nivå (Andersen 1984).

Det er rimelig å anta at arter med larveovervintring og som har en 2-årig eller fleksibel livssyklus er bedre tilpasset kjørlige og kalde somre enn arter som kun overvintrer som imago, siden to- eller flerårig syklus vanligvis finnes hos arter som lever i sub-arktiske og høyereliggende områder (Lövei og Sunderland 1996, Thiele 1977).

Muligheten til å forlenge eller redusere utviklingsperioden tillater invertebrater å eksistere over store temperaturgradienter, og følgelig vil krav om diapause bestemme den nordlige grensen for utbredelsen (Butterfield 1996).

I den subalpine sonen er arter som reproduserer på våren begrenset til små arter, mens det i på laveliggende områder forekommer arter av alle størrelser som reproduserer på våren. Tidlig start på reproduksjon og liten størrelsen på imago kan være en tilpasning til lave temperaturer ved økende høyde over havet (Sota 1996).

Målsetningen med denne oppgaven er å studere aktivitetsmønstre til arter i 3 områder i den sub-arktiske bjørkeskogen i Nord-Norge, vi har spesielt studert endringene i utbredelsen og aktivitetsmønstrene ved økende høyde, fra 65 m.o.h. til 495 m.o.h. Ved å sammenligne med undersøkelser som har blitt utført på sørligere breddegrader kan vi se om artene har endret livssyklusene ved lavere temperaturer. Det er noe som kan gi nyttig informasjon om artene har mulighet til å endre livssyklus og dermed utbredelse ved en fremtidig temperaturøkning.

Materiale og metode

Studieområde og design

Feltarbeidet ble gjort i løpet av sommeren og høsten 1999. De første fallfellene ble satt ut i midten av mai og ble hentet inn ved siste innsamling av materiale 6. og 7. oktober. Det ble satt ut feller i 3 høydegradier i områder dominert av bjørkeskog for å undersøke aktivitetsmønsteret hos artene som ble funnet. To av områdene var på den sørvendte hellingen av Skjomentind, Skjomen, Nordland (68° 20'N, 17° 15'Ø). Det tredje var på Rundhaug, Målselv, Troms, 150 km nord for Skjomen. Det var på den sørvendte hellingen av Mauken (69° 00'N, 19° 20'Ø). Alle områdene er i den mellomboreale vegetasjonssone (Moen 1998). Høydegradienten gikk fra bunnen av dalen og opp til tregrensen, og på et område lå det en stasjon over tregrensen. Det var glissen bjørkeskog gjennom hele høydegradienten helt opp til tregrensa. Grunnvegetasjonen i Skjomen er en blanding av lave stauder og lyng, mens vegetasjonen på Rundhaug er dominert av lave og høye stauder (Tabell 1)

Vegetasjonsdata ble bestemt ved å måle den dominante vegetasjonen for hver meter i 3 linjer 50 meter fra hverandre i en 100 * 100 meter kvadrat med stasjonen i sentrum.

Tabell 1. Dominant vegetasjon langs transektene i Skjomen og Rundhaug,, Nord-Norge. Vegetasjonsdata ble hentet inn sommeren 2000.

Høydenivå	Brua, Skjomen		Åker, Skjomen		Rundhaug	
	Høyde		Høyde		Høyde	
1	65m	Lyng	65m	Lave flerårige planter	100m	Høye flerårige planter ²
2	110m	Lyng ¹	100m	Høye flerårige planter ²	120m	Lyng
3	130m	Lave flerårige planter	145m	Lave flerårige planter ¹	180m	Høye flerårige planter
4	175m	Lyng	180m	Lave flerårige planter	225m	Lyng
5	230m	Lave flerårige planter	260m	Småbregne fjellskog	290m	Høye flerårige planter
6	310m	Lyng	320m	Lave flerårige planter	435m	Høye flerårige planter ²
7	415m	Lyng	390m	Lyng		
8	495m	Lyng	475m	Lave flerårige planter		
9	550m	Lyng				

¹ Maurtue nær stasjonen

² Veldig vått habitat med tidvis overflatevann

Det ble brukt ti fallfeller på hver stasjon. Disse bestod av plastikk kopper med en diameter på 70 mm, som ble plassert plant med grunnen og fylt med ca 30 mm 4 % formalin. Fellene ble plassert i et kryss med 5 m intervall. Fallfellene ble tømt annenhver uke og var i bruk gjennom hovedperioden av billenes aktivitetssesong, fra 28. mai til 7. oktober. Innholdet fra fellene ble vasket og sortert på laboratoriet, her ble billene tatt ut og lagret på 70 % etanol før artsbestemmelse. Billene ble artsbestemt ved hjelp av Hansen (1968).

Vi valgte å bruke fallfeller for å hente inn materiale til oppgaven. Problemet med bruk av disse er at de forutsetter at løpebillene aktivt går i dem. Dette vil gi en overrepresentasjon av store og aktive løpebiller i forhold til mindre arter, samt mindre aktive arter (Thiele 1977, Niemelä et al. 1993, Andersen 1995, Luff 1996, Butterfield 1997, Cole et al. 2002, Arneberg og Andersen 2003). Antallet av løpebiller som ble fanget er derfor en funksjon av tetthet og aktivitet, og vi valgte derfor å bruke betegnelsen aktivitetstetthet.

Siden vi har sett på endringene i artenes aktivitetsmønster hos de enkelte artene hver for seg, og ikke på samfunn, er det uproblematisk å velge fallfeller.

Resultatene ble supplert med upublisert materiale av larver og nyklekket imago innfanget ved bruk av håndplukk av Johan Andersen i indre Troms.

Klima

De to områdene avvok litt fra hverandre i klima, med Skjomen som det området med høyest temperatur og mest nedbør gjennom året (Førland 1993). Tabell 2 gir en oversikt over temperatur og nedbør i de to regionene fra mai til oktober.

Det er en markant sesongvariasjon på temperaturfall langs høydegradienten. Temperaturen er mindre påvirket av høyde i vintermånedene (Tveito et al. 2000). I mai - juli faller

temperaturen med omtrentlig 0.60 °C pr 100 m. På høsten blir forskjellen mindre, fra 0.57 °C pr 100 m i august til 0.46 °C pr 100 m i oktober.

Tabell 2. Klima data ble innhentet fra nærmeste meteorologiske stasjon til studie områdene. For Skjomen var dette Narvik, ca 10 km unna, mens det for Rundhaug var Bardufoss som er 15 km unna. Temperatur (°C) og nedbør (mm) er månedlig gjennomsnitt basert på klimatisk standard normal for perioden 1981 – 2001, og gjennomsnittet fra året 1999 for månedene mai til oktober (kilde: Det Norske Meteorologiske Institutt)

Måned	<u>Narvik</u>		<u>Bardufoss</u>	
	°C 1981 – 2001 (99)	mm 1981 – 2001 (99)	°C 1981 – 2001 (99)	mm 1981 – 2001 (99)
Mai	6.9 (7.2)	6.9 (38.6)	5.6 (5.8)	32.0 (21.4)
Juni	11.1 (12.4)	52.5 (101.1)	10.6 (12.2)	34.2 (50.9)
Juli	13.5 (12.4)	82.1 (138.3)	13.2 (12.3)	58.5 (139.1)
August	12.8 (10.6)	90.1 (119.2)	11.8 (9.8)	69.6 (73.9)
September	8.9 (11.2)	86.1 (125.0)	6.8 (9.3)	61.0 (80.6)
Oktober	4.5 (5.6)	108.7 (90.9)	1.3 (3.3)	78.0 (61.7)

Arter

Det ble fanget 14 arter fra Skjomen og Rundhaug av familien Carabidae. Det er den største adephage familien og en av de mest artsrike billefamiliene. Taksonomien for gruppen er velkjent (Lövei and Sunderland 1996, Raino and Niemelä 2003) og artene er relativt enkle å artsbestemme. De er distribuert over hele spektret av terrestriske habitat (Lindroth 1945, 1985, 1986, Thiele 1977)

Artene som ble funnet på de tre transektene var: *Agonum fuliginosum* (12),

Amara alpina (30), *Amara brunnea* (599), *Calathus micropterus* (2150),

Carabus glabratus (94), *Leistus ferrugineus* (44), *Leistus terminatus* (6),

Loricera pilicornis (58), *Notiophilus biguttatus* (310), *Notiophilus germinyi* (19),

Patrobus assimilis (63), *Pterostichus oblongopunctatus* (43), *Pterostichus strenuus* (3) og

Trichocellus placidus (10).

Antall totalt individer fanget i parentes.

Statistisk analyse

Responsvariabelen, som var antall fanget individer av artene, ble logtransformert siden vi var interessert i den relative endringen av biomassen. Vi brukte lineære modeller, slik som variansanalyse, covariansanalyse og lineær regresjon, og antok konstant varians og lineær effekt for prediktorvariablene (høyde og fangstperiode). Fangstperiode ble kun brukt som kategorisk variabel, mens høyde ble brukt både som kategorisk og kontinuerlig variabel. I det siste tilfellet var vi interessert i lineære trender.

Alle analyser ble utført med statistikkpakken R.

For å velge ut den beste modellen og for å bestemme om vi skulle bruke høyde som kategorisk eller kontinuerlig variabel ble Akaike's Information Criterion, AIC (Anderson et al.) brukt.

Modellen med lavest AIC-verdi ble konsekvent valgt, også når forskjellen var liten (<1)

Resultat

Av de 14 arter som ble innfanget var det få av artene som opptrådte i ett relativt stort antall. For flere arter var det kun få individer som ble fanget, mens noen hadde flere, men fremdeles for få til å utføre analyse på (Appendix 1-3). For å få stort nok datagrunnlag for analysene ble resultatene fra de 3 transektene slått sammen. Dette gav oss seks arter med tilstrekkelig materiale til å utføre analyse.

Amara brunnea, *Calathus micropterus* og *Notiophilus biguttatus* ble alle funnet gjennom hele fangstperioden, fra slutten av mai til begynnelsen av oktober (Appendix 1-3). Disse artene hadde topp i aktivitetstettheten i samme periode, 10/6-30/6, og disse toppene i aktivitetstetthet var statistisk signifikant for alle artene. I motsetning til de to andre artene har *N. biguttatus* en sekundær topp i aktivitetstettheten 4 uker senere som var nesten like stor som den første, og denne var også signifikant. Videre var aktivitetsmønsteret uklart, med svingninger gjennom hele sesongen (Figur 3).

A. brunnea hadde en sterk nedgang etter toppen i aktivitetstetthet, og nedgangen var signifikant. Etter siste halvdel av juni ble det fanget svært få individer av arten (Figur 1).

C. micropterus (Figur 2) og *N. biguttatus* (Figur 3) hadde derimot en gradvis nedgang utover fangstperioden. Alle artene ble funnet i lite antall på høydenivå 2 (100-120 m.o.h) og 3 (130-180 m.o.h). Forskjellen var statistisk signifikant for høyde 2(100-120 m.o.h) for alle artene. For høyde 3(130-180 m.o.h) var forskjellen statistisk signifikant for *C. micropterus* og *N. biguttatus*, i motsetning til for *A. brunnea*.

For å undersøke endringene i antall individer fanget bestod den beste modellen for disse tre artene av både dato og høyde, men uten interaksjon mellom prediktorvariablene, og med høyde som kategorisk variabel (Tabell 3). Når høyde her er en kategorisk variabel vil det si at aktivitetstettheten til løpebillene blir påvirket av høyde, men det er ikke mulig å si på hvilken måte.

Tabell 3. Modell valg for analysen av artene. Vi brukte høydegradient både som en kategorisk og kontinuerlig variabel. Modellen som ble valgt er uthevet.

Modell	Art	Kategorisk			Kontinuerlig		
		Df	R ²	AIC	Df	R ²	AIC
Antall~høyde+dato+(interaksjon)	<i>A. brunnea</i>	-	-	-	63	0.574	- 16.3
Antall~høyde+dato	<i>A. brunnea</i>	64	0.668	- 37.3	71	0.602	- 28.2
Antall~høyde	<i>A. brunnea</i>	72	- 0.010	46.3	79	- 0.009	39.8
Antall~dato	<i>A. brunnea</i>	72	0.604	- 29.4	72	0.604	- 29.4
Antall~høyde+dato+(interaksjon)	<i>C. micropterus</i>	-	-	-	63	0.267	50.3
Antall~høyde+dato	<i>C. micropterus</i>	64	0.771	- 44.8	71	0.301	40.2
Antall~høyde	<i>C. micropterus</i>	72	0.587	- 3.4	79	0.180	45.7
Antall~dato	<i>C. micropterus</i>	72	0.098	59.9	72	0.098	59.9
Antall~høyde+dato+(interaksjon)	<i>N. biguttatus</i>	-	-	-	63	0.178	- 15.2
Antall~høyde+dato	<i>N. biguttatus</i>	64	0.637	- 82.0	71	0.240	- 27.7
Antall~høyde	<i>N. biguttatus</i>	72	0.489	- 60.8	79	0.146	- 25.6
Antall~dato	<i>N. biguttatus</i>	72	0.077	- 12.9	72	0.077	- 12.9
Antall~høyde+dato+(interaksjon)	<i>P. assimilis</i>	-	-	-	63	0.460	- 120.4
Antall~høyde+dato	<i>P. assimilis</i>	64	0.341	- 105.1	71	0.322	- 108.3
Antall~høyde	<i>P. assimilis</i>	72	0.199	- 95.7	79	0.194	- 101.7
Antall~dato	<i>P. assimilis</i>	72	0.104	- 86.6	72	0.104	- 86.6
Antall~dato	<i>L. pilicornis</i>	72	- 0.044	- 93.2	72	- 0.044	- 93.2
Antall~dato	<i>P. oblongopunctatus</i>	72	0.008	- 104.8	72	0.008	- 104.8

Høydenivå hvor det ble fanget størst antall individer varierte mellom artene.

A. brunnea ble fanget i størst antall på de øverste høydene under tregrensa (Figur 1).

Det var en tydelig stigning i antall fangete individer fra høyde 5 (230-290 m.o.h.) og opp til

en topp på høyde 8 (475-495 m.o.h.), men denne endringen var ikke statistisk signifikant. En signifikant nedgang i antall individer ble funnet på høydenivå 9 (550 m.o.h.).

Modellen som inneholdt høyde og fangstperiode forklarte 67 % av variasjonen for *A.*

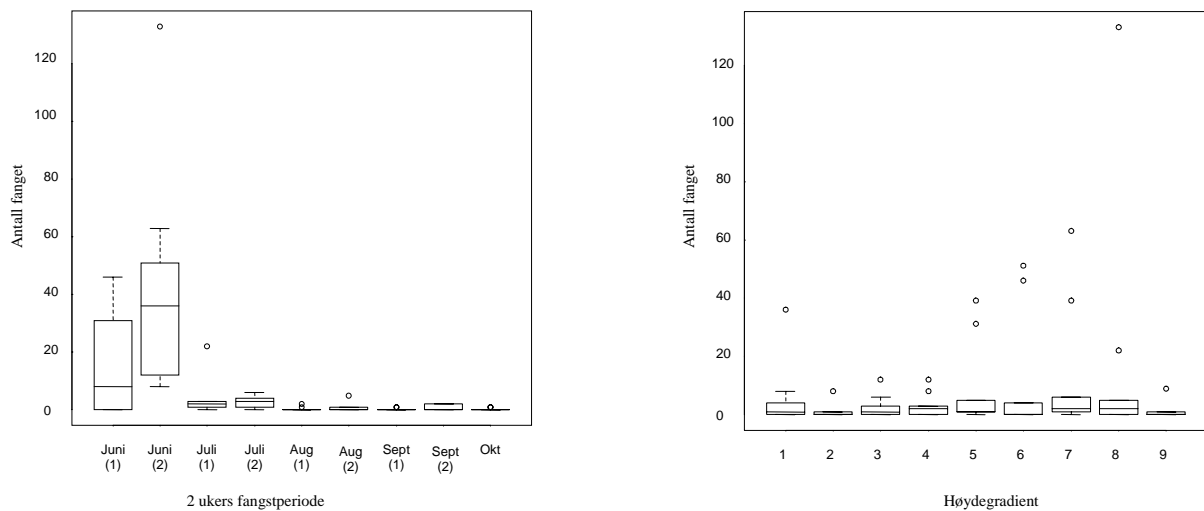
brunnea, mens den for *C. micropterus* forklarte modellen 77 % av variasjonen (Tabell 3).

C. micropterus ble fanget i størst antall på nederst høyde (65-100 m.o.h.), og denne

forskjellen var statistisk signifikant. En signifikant og varig nedgang i antall individer ble

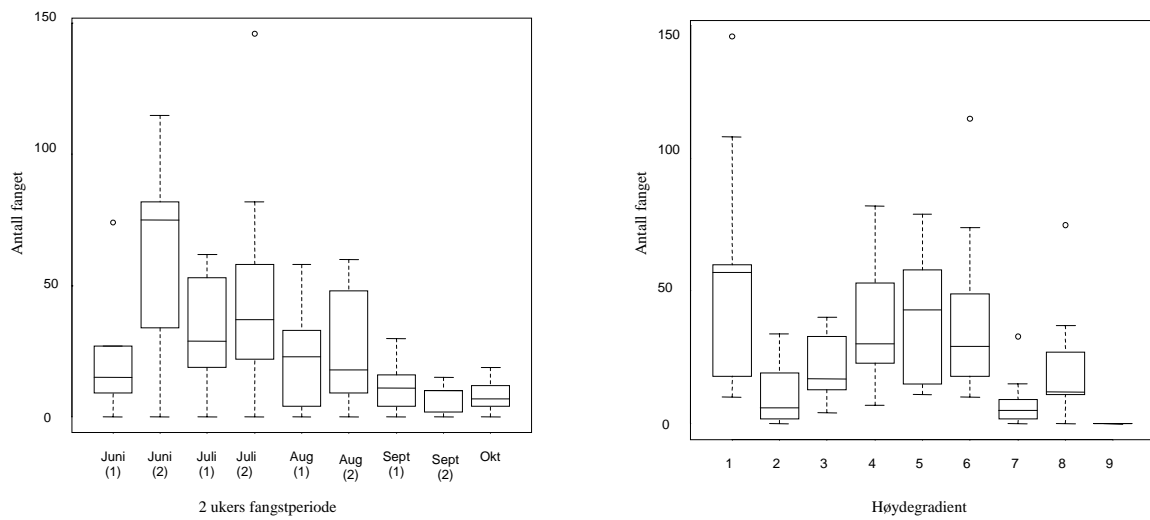
funnet fra og med høydenivå 7 (390-415 m.o.h.) (Figur 2).

Amara brunnea



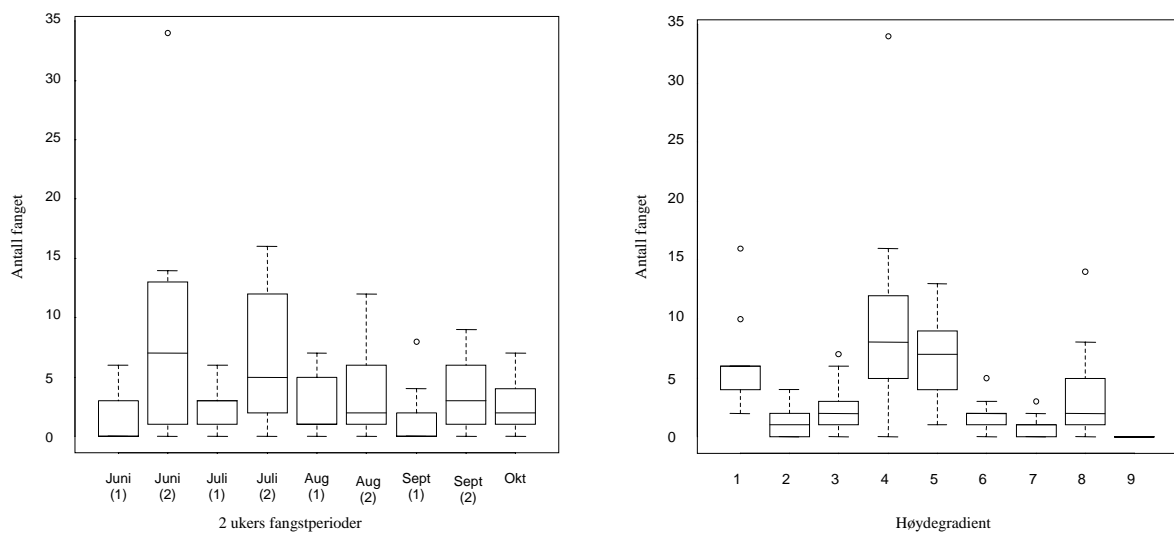
Figur 1. Aktivitetsmønsteret til *Amara brunnea* fordelt på sesong og høyde, fanget i fallfeller i Skjomen og Rundhaug, Nord-Norge.

Calathus micropterus



Figur 2. Aktivitetsmønsteret til *Calathus micropterus* fordelt på sesong og høyde, fanget i fallfeller i Skjomen og Rundhaug, Nord-Norge.

Notiophilus biguttatus



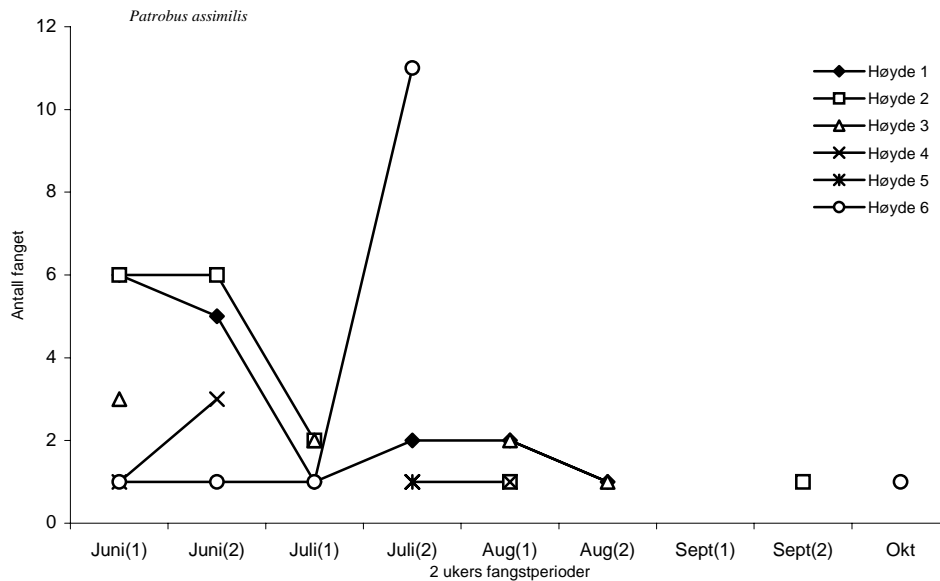
Figur 3. Aktivitetsmønsteret til *Notiophilus biguttatus* fordelt på sesong og høyde, fanget i fallfeller i Skjomen og Rundhaug, Nord-Norge.

N. biguttatus ble funnet i størst antall på høydenivåene 4 (175-225 m.o.h.) og 5 (230-290 m.o.h.), men disse toppene i aktivitetstetthet var ikke statistisk signifikante. Nedgang i antall individer ble observert fra og med høydenivå 6 (310-435 m.o.h.) og ut høydegradienten, denne reduksjonen var statistisk signifikant (Figur 3). For *N. biguttatus* ble 64 % av variasjonen forklart av modellen (Tabell 3).

Patrobus assimilis ble med unntak av perioden 28/8 – 9/9 funnet gjennom hele fangstperioden, men arten ble aldri funnet over høydenivå 6 (435 m.o.h.). I motsetning til de andre artene hadde *P. assimilis* topp i aktivitetstetthet i første fangstperiode (28/5 – 10/6), og denne toppen var statistisk signifikant. Etter toppen i aktivitetstetthet hadde *P. assimilis* en relativt jevn nedgang i antall fangete individer utover fangstperioden.

I motsetning til alle andre arter hadde ikke *P. assimilis* en nedgang på høydenivå 2 (100-120 m.o.h.) (Figur 4). Som de andre artene besto den beste modellen til *P. assimilis* av dato og høyde, men mens de andre artene hadde høyde som kategorisk variabel, hadde *P. assimilis* høyde som en kontinuerlig variable, samt en interaksjon mellom prediktorvariablene høyde og fangstperiode (Tabell 3).

Interaksjonen mellom dato og høyde indikerte at antall fanget individer responderte forskjellig på forskjellige høyder til forskjellig tid, dvs at toppen for aktivitetstettheten varierer i tid med økende høyde. For *P. assimilis* viste interaksjonen at arten hadde en tidlig topp i aktivitetstetthet på lavere høyde etterfulgt av en nedgang, mens på høydenivå 6 (435 m.o.h.) kom det en topp i aktivitetstettheten i slutten av juli (Figur 4).

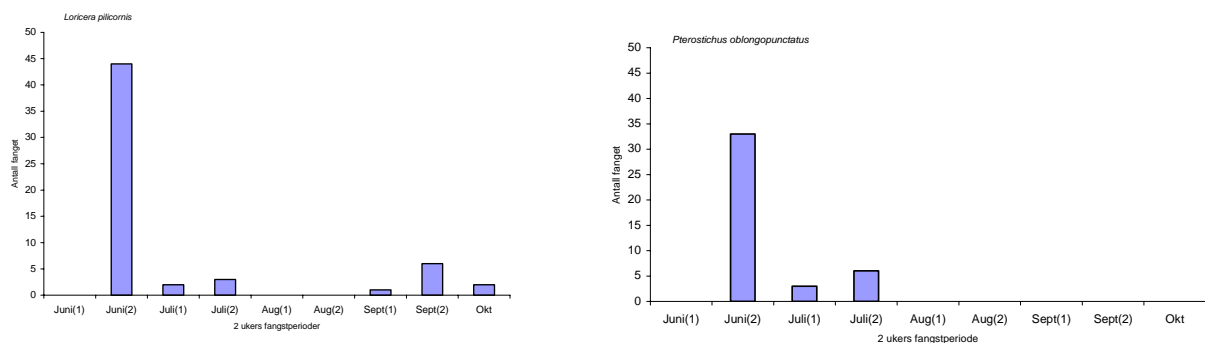


Figur 4. Aktivitetsmønsteret til *Patrobus assimilis* utover sesongen i en høydegradient, fanget i fallfeller i Skjomen og Rundhaug, Nord-Norge.

Siden det ble fanget så få individer av *Loricera pilicornis* (58) og *Pterostichus oblongopunctatus* (43) testet vi kun for effekten av dato for disse artene.

L. pilicornis og *P. oblongopunctatus* hadde begge en meget tydelig topp i aktivitetstettheten i perioden 10/6 til 30/6 for så å få en kraftig nedgang etterpå (Figur 5).

Mens *P. oblongopunctatus* ikke ble funnet etter 31/7, ble *L. pilicornis* funnet igjen i et mindre antall i begynnelsen av september og ut fangstperioden.



Figur 5. Aktivitetsmønsteret til *Loricera pilicornis* og *Pterostichus oblongopunctatus* utover sesongen, fanget i fallfeller i Skjomen og Rundhaug, Nord-Norge

Diskusjon

Livssyklus til løpebiller er delt i to hovedgrupper, de som reproducerer på våren og de som reproducerer på høsten. De fleste løpebiller som reproducerer på våren overvintrer som imago, og er dagaktive arter. Disse artene har i liten utstrekning evnen til å utvide livssyklusen fra 1-årig til 2-årig syklus (bl.a Thiele 1977), og på grunn av denne mangelen på fleksibilitet i livshistorietrekk vil artene bli begrenset i utbredelsen nordover og også i høyde over havet (Andersen 1984).

De fleste artene som reproducerer på høsten er nattaktive og har larveovervintring, men mange har også muligheten for å overvintre som imago. Dette gjør dem mer fleksible når det gjelder livssyklusen, og de har dermed også en mulighet til å utvide utbredelsen både mot nord og i høydegradient (Butterfield 1996). Tilpasning til økende høyde gir utslag i to forskjellige strategier. Enten ved å fremskynde utviklingen eller ved å forlenge utviklingen til 2 år. Den siste tilnærmingen gjelder hovedsakelig store biller som *Carabus* arter (Khobrakova and Sharova 2005).

Hovedmålsetningen med oppgaven var å studere aktivitetsmønstre til arter i 3 områder i den sub-arktiske bjørkeskogen i Nord-Norge, og se om vi kunne se en endring i aktivitetsmønster og livssyklus fra sørligere strøk, og om denne eventuelle effekten ble forsterket med økende høyde over havet.

Faktorer som kan være med på å styre tidspunkt for reproduksjon er bl.a. fotoperioden, temperatur, nedbør og microhabitat.

Artene tilpasser seg den kortere sommeren som de erfarer på nordligere breddegrad.

Vi fant et gradvis skifte mot en tidligere reproduksjon hos *A. brunnea* og *C. micropterus*, og dermed en tidligere topp i aktivitetstetthet for begge artene når de beveger seg nordover.

Toppen i aktivitetstetthet i Nord-Norge var omtrentlig to uker tidligere for begge artene sammenlignet med sørlige Finland (Tabell 4). I motsetning til dette fant vi at *N. biguttatus*,

L. pilicornis og *P. oblongopunctatus* hadde en forsinket aktivitetstopp på omtrentlig en måned i forhold til sørlige Finland (Tabell 4).

N. biguttatus hadde i tillegg en sekundær topp i aktivitetstetthet, også denne forsinket i forhold til studier i sørlige Finland (Tabell 4)

P. assimilis hadde også en forsinket aktivitetstopp, og hadde dessuten en effekt av høyde i forhold til tidspunktet for toppen i aktivitetstetthet.

A. brunnea, *C. micropterus* og *N. biguttatus* hadde alle en aktivitetstopp i perioden 10/6 – 30/6. Mens *A. brunnea* hadde en kraftig nedgang i antall fangete individer etter toppen i aktivitetstetthet (Figur 1), hadde *C. micropterus* (Figur 2) og *N. biguttatus* (Figur 3) en gradvis nedgang av antall fangete individer utover fangstperioden.

Hos Lindroth (1986) blir *C. micropterus* klassifisert som en art som formerer seg på høsten, men også med reproduksjon ”i et mindre omfang” på våren. Som en følge av det ville vi forventet å finne en aktivitetstopp i perioden juli-august, men dette var ikke tilfelle. Hos oss var mønsteret omvendt, her var aktivitetstoppen tidlig i sesongen, mens aktiviteten ble holdt relativt høy utover sesongen (Figur 2). Følgelig er det mulig å anta at *C. micropterus* reproduserer på våren og i et mindre omfang utover sesongen. Vi ser at tiden for reproduksjon ble skjøvet frem i tid i en nordlig gradient (Tabell 4). På sørligere breddegrader overvintrer *C. micropterus* som larve (Butterfield et al. 1995). I kontrast til dette ble det funnet nyklekket imago i sørlige Finland i august/september (Tabell 4). Dette kan tyde på at *C. micropterus* i hvert fall til en viss grad endrer også overvintringsstrategi fra larveovervintring til å overvintre som imago. Siden vi manglet materiale av larver er det umulig å si det sikkert.

A. brunnea reproduserer også på høsten på sørlige breddegrader (Thiele 1977). Når den reproduserer ved nordligere breddegrader, fremskyndes reproduksjon også for *A. brunnea* for å tilpasse seg den kortere vekstsesongen (Tabell 4).

Tabell 4. Oversikt over tidspunkt for reproduksjon og larveforekomst i en nord-sør gradient. Dataene fra sørlige Finland er hentet fra Niemelä et al (1989), og sørlige Sverige fra Lindroth (1945, 1985-86). Data om larver og nyklekket imago fra Nord-Norge er upublisert materiale hentet inn av Johan Andersen.

	Nord-Norge			Sørlige Finland			Sørlige Sverige		
	Reproduksjon	Larver	Nyklekket imago	Reproduksjon	Larver	Nyklekket imago	Reproduksjon	Larver	Nyklekket imago
<i>A. brunnea</i>	Vår Juni	Juli-sept	Juli-sept	Sommer-høst Juli	Ingen data	Ingen data	Høst	Ingen data	Ingen data
<i>C. micropterus</i>	Vår Juni	Ingen data	Ingen data	Sommer-høst Juni-aug	Ingen data	Ingen data	Høst	Ingen data	Ingen data
<i>N. biguttatus</i>	Vår Juni + juli	Juni- sept	Juli-sept	Vår Mai + juni	Ingen data	Ingen data	Vår Mai-juni	Juni- sept	Ingen data
<i>P. assimilis</i>	Vår Juni	Ingen data	Juli-aug	Ingen data	Ingen data	Ingen data	Høst	Ingen data	Ingen data
<i>L. pilicornis</i>	Vår Juni	juli	aug	Vår	Ingen data	Ingen data	Vår Mai	Juni- sept	Ingen data
<i>P. oblongopunctatus</i>	Vår Juni	juli	Ingen data	Vår Mai-juli	Ingen data	Ingen data	Vår	Juni- sept	Ingen data

A. brunnea er granivor, og derfor aktiv over mindre områder etter reproduksjon (Thiele 1977), og følgelig går aktivitetstettheten ned etter reproduksjon. Det er funnet både larver og nyklekket imago fra juli og til midten av september (Tabell 4). Dette kan tyde på at *A. brunnea* i hvert fall til en viss grad overvintrer som larve.

I motsetning til *A. brunnea* og *C. micropterus* formerer *N. biguttatus* seg på våren i sørligere strøk (Thiele 1977, Lindroth 1985-86). Vi vil da forvente at *N. biguttatus* starter reproduksjonen før *A. brunnea* og *C. micropterus*, men til tross for forskjellig livssyklus i sentrale Europa (Thiele 1977) fant vi at toppen i aktivitetstetthet til disse artene sammenfalt i Nord-Norge. For samtidig som *A. brunnea* og *C. micropterus* fremskyndet reproduksjonen, viste *N. biguttatus* en forsinkelse i reproduksjon i forhold til sørlige Fennoscandia (Tabell 4). I tillegg har *N. biguttatus* en sekundær aktivitetstopp, denne kom 4 uker etter den første (Figur

3). Dette resultatet ble støttet av funn av larver fra begynnelsen av juni og til midten av september, samt nyklekket imago fra begynnelsen av juli og til midten av september (Tabell

4). Dette antyder at deler av populasjonen reproduserer til forskjellige tidspunkt, der den ene delen overvintrer som imago og reproduserer i juni, mens den andre delen overvintrer som larve og reproduserer i begynnelsen av juli. At deler av populasjonen har mer enn en reprodusiv periode er funnet hos flere løpebille arter (Dawson 1965). Forekomst av en sekundær reprodusiv periode virker antakelig som en buffer mekanisme for arter i marginale områder (Andersen 1983).

På høydenivå 2 (100-120 m.o.h.) hadde artene *A. brunnea*, *C. micropterus* og *N. biguttatus* nedgang i aktivitetstettheten. Det er lite trolig at en effekt av høyde vil vises så tidlig i høydegradienten. Vi vil forvente at nedgangen i aktivitetstettheten og utbredelsen hos artene som følge av økende høyde vil bli opprettholdt eller forsterket på de etterfølgende høydenivåene. Etter høydenivå 2 (100-120 m.o.h.) erfarte vi at det motsatte skjedde, antall individer økte på de påfølgende høydenivåene for disse tre artene. Skjønt antallet individer økte ble den negative trenden opprettholdt på høydenivå 3 (130-180 m.o.h.) for *C. micropterus* og *N. biguttatus*. Det er derfor grunn til å anta at det er lokal topografi eller microhabitat som påvirket nedgangen i individer siden microklimatiske faktorer har en avgjørende påvirkning på den økologiske utbredelsen av artene (Thiele 1977). Med å produsere effekter over korte vertikale distanser som overstyrer de mer generelle trendene i høydegradienten kan lokal topografi lage signifikante variasjoner i mikroklimate som har en sterk forandrende effekt på den reprodusive suksessen og utbredelsen av insekter (Hodkinson 2005). Dette kan også forklare den markante overgangen mellom første (65-100 m.o.h.) og andre (100-120 m.o.h.) høydenivå. Den mest sannsynlige årsaken til nedgangen var at på både høydenivå 2 (100-120 m.o.h.) og 3 (130-180 m.o.h.) ble det observert maurtue på en av stasjonene på hver av disse høydene. For høydenivå 2 (100-120 m.o.h.) ble effekten forsterket

av en annen stasjon som hadde et ekstremt vått habitat (Tabell 1). Maur (*Formica rufa*) er kjent for å ha en negativ effekt på tettheten til løpebiller (Lövei og Sunderland 1996, Koivula 2002, Koivula et al. 2002, Niemelä 1993, Thiele 1977). Fra stasjonen med maurtue på høydenivå 2 (100-120 m.o.h.) ble det fanget ekstremt få individer, og kun av *C. micropterus* (App 4).

A. brunnea ble kun påvirket negativt av den økende høydegradienten på den øverste stasjonen (550 m.o.h.) som var over tregrensa. *A. brunnea* viste også en økende aktivitetstetthet med økende høyde, og skjønt denne endringen ikke var signifikant, så var trenden tydelig (Figur 1). Det kan virke som en effekt av høyde, men *A. brunnea* er ikke en art som er typisk knyttet til høyde (Lindroth 1985-86), og det er derfor mest sannsynlig en konsekvens av habitat. *A. brunnea* er en xero- til mesofil art (Lindroth 1945, 1985-86) og det er derfor trolig at den vil bli sterkt påvirket av fuktigheten på habitatene.

C. micropterus ble på den annen side fanget i størst antall på de nederste høydenivået (65-100 m.o.h.). Siden arten hadde høy aktivitetstetthet gjennom det meste av høydegradienten er det mest trolig at denne toppen er et resultat av habitat heller enn et resultat av økende høyde over havet. Den negative effekten av økende høyde ble først klart for de tre øverste høydene (390-550 m.o.h.).

Variasjonen til *N. biguttatus* med økende høyde lignet ikke på variasjonen utover sesongen der aktivitetstettheten svingte gjennom hele fangstperioden. Toppen i aktivitetstetthet lå rundt høydenivå 3 (130-180 m.o.h.) og 4 (175-225 m.o.h.), og nedgangen var klar på de etterfølgende høydene.

N. biguttatus er den arten som hadde den tidligste nedgangen i antall fanget i høydegradienten. I sentrale Europa er *N. biguttatus* en dagsaktiv art som lever på mer eller mindre tørre soleksponerte steder (Thiele 1977). Den er collembola spesialist (Ernsting and Isaaks 2000) noe som gir jevn tilgang til byttedyr. Det vil derfor være habitat og klima som

begrenser utbredelse. Det er mulig at kombinasjonen av nordlig breddegrad og økende høyde påvirker arten tidligere enn de andre artene siden den er relativt termofil (Lindroth 1985-86).

P. assimilis ble ikke fanget over høydenivå 6 (435 m.o.h.), og hadde en aktivitetstopp i første fangstperioden, 28/5 – 10/6. *P. assimilis* har en 2-årig utvikling i arktiske og høyereliggende områder (bl.a. Lindroth 1985-86). Siden arter ikke ble funnet ved maurtua, er det rimelig å anta en nedgang for høydenivå 2 (100-120 m.o.h.), men dette er ikke tilfelle for *P. assimilis* som ikke viste nedgang for høydenivå 2 (100-120 m.o.h.). Grunnen til dette var at arten opptrådte i et forholdsvis stort antall på det ekstremt våte habitatet. Dette støtter beskrivelsen av *P.assimilis* som en art som lever i fuktig til veldig fuktig habitat (Lindroth 1985-86, Koivula et al. 2002). På de andre stasjonene som var veldig våte så vi også at *P.assimilis* opptrådte i et relativt stort antall.

P. assimilis viste en sammenheng mellom høydegradient og fangstdato. Funn gjort av J. Andersen (upubl. matr.) av nyklekte i indre Troms fra slutten av juli til slutten av august (Tabell 4) tyder på at *P. assimilis* overvintrer som imago, men utelukker likevel ikke larveovervintring. I Midt-Norge har den en 2-årig syklus, til og med på lavlandet (Refseth 1986), og det er derfor rimelig å anta at den har samme livssyklus videre nordover.

L. pilicornis og *P. oblongopunctatus* hadde begge en tydelig topp i aktivitetstettheten i andre fangstperiode, 10/6 – 30/6, og hadde en markant nedgang etter denne. Dette mønsteret er i samsvar med litteraturen som beskriver dem som arter som er aktive på våren og reproduserer tidlig på sommeren (f.eks Lindroth 1945, Niemelä et al. 1989). *L. pilicornis* er kjent for å opptre i veldig lav tetthet sent på sommeren med en liten topp i aktivitetstetthet som inntreffer på høsten når den nye generasjonen kommer frem (bl.a. Lindroth 1985-86). Dette støttes av funn av fra Indre Troms med larver i siste halvdel av juli, og nyklekte imago i første halvdel av august (Tabell 4). *P. oblongopunctatus* er tilsvarende funnet som larve fra begynnelsen av juli til begynnelsen av august, og nyklekte imago fra begynnelsen av august

og ut måneden (Tabell 4). Det er derfor grunn til å si at begge artene overvintrer eksklusivt som imago. I forhold til undersøkelser fra Irland (Fadl og Purvis 1998) og sørlige Finland (Tabell 4) var toppen i aktivitetstettheten og dermed reproduksjon forskjøvet med nesten en måned.

Temperaturen er naturligvis en begrensende faktor, men i arktiske strøk er det også senere snøsmelting som forhindrer aktivitet og reproduksjon (Hodkinson 2005). Reproduksjonen startet relativt raskt etter snøen var smeltet, ettersom artene hadde topp i aktivitetstetthet ved første tømning for dette transektet (Appendix 3).

Aktivitetsmønstre kan endres dramatisk i en nordlig gradient fra Sentral Europa og til Skandinavia (Andersen 1984, Butterfield 1996).

Mens *A. brunnea* og *C. micropterus* reproduserte tidligere i en nordlig gradient, så var reproduksjonen til *N. biguttatus*, *L. pilicornis* og *P. oblongopunctatus* forsinket. Til tross for ulik livssyklus på en sørligere breddegrad hadde alle artene tilsynelatende sammenfallende reproduksjonsperiode i Nord-Norge, og det virker derfor trolig at det er temperaturen som bestemmer tidspunktet for reproduksjonen. Tiden for reproduksjon for løpebiller er primært tilpasset sesongmessige variasjoner i klimaet for å sikre at vekst og utvikling for larvene skjer under optimale forhold (Refseth 1984). Tidsrom for larveaktivitet er spesielt viktig i områder med kjørlig klima og kort vekstsesong siden lengden av larvenes utvikling øker med avtagende temperatur (Refseth 1984). Arter som reproduserer på våren vil på nordlige breddegrader og høyereliggende områder oppleve temperatur som en begrensende faktor siden aktivitet og påfølgende reproduksjon ikke kan ta sted før temperaturen er høy nok. Dette skjer senere ved nordlige breddegrader og høyere høydenivå, og følgelig blir reproduksjonen tilsvarende forsinket.

Arter som reproduserer på høsten overvintrer som larve og er stort sett nattaktive. En endring fra nattaktivitet til dagaktivitet er funnet hos arter nord for polarsirkelen (Erikstad 1989). Det er

flere alternative forklaringer på dette fenomenet. Nord for polarsirkelen blir dyrene møtt med 24 timers sollys, men temperaturen er allikevel relativt lav på natten. Det er funnet positiv korrelasjon mellom temperatursvingninger og aktiviteten til løpebiller (Niemiälä et al. 1989), og det kan bety at natten er ugunstig for aktivitet, og at billene derfor foretrekker den varmere dagen til reproduksjon og søk etter mat. En annen forklaring er at skogarter har høye krav til fuktighet (Thiele 1977), eller de er mer følsomme for høye temperaturer (J. Andersen unpubl. matr.). Det kan forklare at de er nattaktive på sørligere breddegrader, og deres lave aktivitet på midtsommeren. Uttørking er et mindre problem på nordlige breddegrader, dette blir støttet av observasjoner av skogarter som trekker ut på åpne områder på nordlig breddegrad (J. Andersen pers. anm). Så langt nord er utviklingstiden den begrensende faktoren, og det kan være årsaken til at *A. brunnea* og *C. micropterus* endrer livssyklus slik at de reproduserer på våren på nordlig breddegrad i motsetning til på høsten i sentrale Europa (Thiele 1977). For å oppnå nok temperaturdøgn kan det være en fordel å starte reproduksjonen så tidlig som mulig for å ikke bli overrasket av ugunstig variasjon i været i løpet av vekstsesongen, eller en tidlig høst. Dette blir støttet av funn av *Carabus glabratus* og *Carabus violaceus* som til tross for 2-årig syklus, fremskynder reproduksjon fra høst på sørligere breddegrader til vår i nordlige og alpine deler av Skandinavia Refseth (1984).

Skillet mellom arter som reproduserer henholdsvis på vår eller høst synes å være utydlig. Den kortere aktivitetssesongen i nord kan tvinge artene til å konsentrere sin aktivitet og reproduksjon til midten av sommeren, og dette fører til stort overlapp i reproduksjon hos de ulike artene (Refseth 1984, Niemiälä et al. 1989). Vi ser intet klart skille mellom arter som reproduserer på vår eller høst. For å konkludere om det er et skille trengs det flere studier hvor en bestemmer tidspunkt for reproduksjon ved hjelp av f.eks eggutvikling og hyppigere fangstperioder.

Den globale oppvarmingen forventes å gi nye mønster i artenes utbredelse, med økende utbredelse mot nord og også en spredning til høyereliggende områder (Parmesan 1996). Kunnskap om artenes nåværende utbredelse, samt hvordan de responderer til endringene langs temperaturgradienter, kan brukes til å forutsi endringer i den utbredelsen som en respons på en fremtidig global oppvarming.

Litteraturliste

- Andersen, J. 1983. The life cycle of the riparian species of Bembidion (Coleoptera, Carabidae) in northern Norway. *Notulae Entomologicae* 63: 195-202.
- Andersen, J. 1984. A re-analysis of the relationships between life cycle patterns and the geographical distribution of Fennoscandian carabid beetles. *Journal of Biogeography* Vol 11(6): 479-489.
- Andersen, J. 1995. A comparison of pitfall trapping and quadrat sampling of Carabidae (Coleoptera) on river banks. *Entomologica Fennica* Vol 6: 65-77.
- Anderson, D. R., W.A. Link, D. H. Johnson and K. P. Burnham. 2001. Suggestion for presenting the result of data analyses. *Journal of Wildlife Management* 65: 373-378.
- Arneberg, P. and J. Andersen. 2003. The energetic equivalence rule rejected because of a potentially common sampling error: evidence from carabid beetles. *Oikos* 101: 367-375.
- Butterfield, J., M. L. Luff, M. Baines and M. D. Eyre. 1995. Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79: 63-77.
- Butterfield, J. 1996. Carabid life-cycle strategies and climate change: a study on an altitude transect. *Ecological Entomology* 21: 9-16.
- Butterfield, J. 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20: 614-625.
- Cardenas, A. M. and J. M. Hidalgo. 2000. Seasonal activity and reproductive biology of the ground beetle *Carabus dufouri* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology* 97: 329-338.

- Cole, L. J., D. I. McCracken, P. Dennis, I. S. Downie, A. L. Griffin, G. N. Foster, K. J. Murphy and T. Waterhouse. 2002. Relationship between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Scottish farmland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93: 323-336.
- Dawson, N. 1965. A comparative study of the ecology of eight species of fenland Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology* 34: 299-314.
- Erikstad, K. E. 1989. The diel activity of carabid beetles (Coleoptera) north of the arctic circle, with particular reference to *Patrobus assimilis* chaud. and *Notiophilus aquaticus* l. *Polar Biology* 9: 319-323.
- Ernsting, G. and A. Isaaks. 2000. Ectotherms, temperature, and trade-offs: Size and number of eggs in a carabid beetle. *The American Naturalist* Vol 155: 804-813.
- Fadl, A. and G. Purvis. 1998. Field observations on the lifecycles and seasonal activity patterns of temperate carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting arable land. *Pedobiologica* 42, 171-183.
- Førland, E. J. 1993. Nedbørnormaler. *Klima*. Det Norske Meteorologiske Institutt, Oslo.
- Hansen, V. 1968. Danske sandspringere og løpebiller (Cicindelidae og Carabidae). *Biller* 24. *Danmarks Fauna* 76: 1-451.
- Hodkinson, I. D. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. 2005. *Biological reviews*, 80(3): 489-513.
- Khobrakova, L. Ts. and I. Kh. Sharova. 2005. Life cycles of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) from the mountain taiga and mountain forest-steppe in the eastern Sayan. *Biology Bulletin* Vol 32(6): 571-575.
- Koivula, M. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce stands. *Annales Zoologici Fennici*. Vol 39: 131-149.

- Koivula, M., J. Kukkonen and J. Niemelä. 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11:1269-1288.
- Lindroth, C. H. 1945. Ground beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A zoogeographic study.
- Lindroth, C. H. 1985-86. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* Vol 15(1-2).
- Luff, M. L. 1996. Use of Carabids as environmental indicators in grassland and cereals. *Annales Zoologici Fennici* 33: 185-195.
- Lövei, G. L. and K. D. Sunderland. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) *Annual Review of Entomology*. 41: 231-256.
- Niemelä, J., Y. Haila, E. Halme, T. Pajunen, P. Punttila. 1989. The annual activity cycle of carabid beetles in southern Finnish taiga. *Annales Zoologici Fennici* 26: 35-41.
- Niemelä, J. 1993. Interspecific competition in ground beetle assemblages (Carabidae): What have we learned? *Oikos* 66: 325-335.
- Niemelä, J., D. Langor, J. R. Spence. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) in Western Canada. *Conservation Biology* 3: 551-561.
- Parmesan, C. 1996. Climate and species' range. *Nature* 382: 765-766.
- Rainio, J. and J. Niemelä. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- Refseth, D. 1984. The life cycles and growth of *Carabus glabratus* and *C. violaceus* in Budalen, central Norway. *Ecological Entomology* 9: 449-455.
- Refseth, D. 1986. Phenological adaptations in *Patrobus atrorufus* and *P. assimilis* (Coleoptera, Carabidae). *Fauna norvegica. Serie B*, 33: 57-63.

Sota, T. 1996. Altitudinal variation in life cycles of carabid beetles: life-cycle strategy and colonization in alpine zones. *Arctic and alpine research* 28(4): 441-447.

Thiele, H. U. 1977. Carabid beetles in their environment. Springer-Verlag, Berlin.

Tveito, O. E., E. Førland, R. Heino, I. Hanssen-Bauer, H. Alexandersson, B. Dahlström, A. Drebs, C. Kern-Hansen, T. Jónsson, E. Vaarby Laursen and Y. Westman. 2000. Nordic temperature maps. *Klima*. Det Norske Meterologiske Institutt, Oslo.

Appendix

Appendix 1. Totalt antall individer og arter etter dato, fanget på Brua, Skjomen, Nordland.

Arter	Dato									Totalt
	28/5-10/6	10/6-30/6	30/6-13/7	13/7-31/7	31/7-15/8	15/8-28/8	28/8-9/9	9/9-24/9	24/9-7/10	
<i>Amara brunnea</i>	32	111	8	10	-	1	-	3	1	166
<i>Calathus micropterus</i>	44	97	58	47	16	41	23	24	18	368
<i>Notiophilus biguttatus</i>	6	15	7	16	1	5	5	9	8	72
<i>Patrobus assimilis</i>	2	1	1	1	1	-	-	-	-	6
<i>Amara alpina</i>	-	20	6	-	-	-	-	-	-	30
<i>Notiophilus germiny</i>	2	3	3	1	-	-	-	-	-	9
Antall arter	5	6	6	5	3	3	3	4	4	
Antall individer	86	247	83	75	18	47	30	37	28	

Appendix 2. Totalt antall individer og arter etter dato, fanget på Åker, Skjomen, Nordland.

Arter	Dato									Totalt
	28/5-10/6	10/6-30/6	30/6-13/7	13/7-31/7	31/7-15/8	15/8-28/8	28/8-9/9	9/9-24/9	24/9-7/10	
<i>Amara brunnea</i>	106	191	23	29	3	5	-	-	-	257
<i>Calathus micropterus</i>	139	342	158	264	168	117	55	32	46	1321
<i>Notiophilus biguttatus</i>	8	28	9	24	14	12	3	11	9	118
<i>Patrobus assimilis</i>	15	9	3	2	5	2	-	1	-	37
<i>Agonum fuliginosum</i>	9	2	-	1	-	-	-	-	-	12
<i>Leistus ferrugineus</i>	7	10	2	6	3	2	1	9	4	44
<i>Leistus terminatus</i>	-	-	2	3	-	-	-	-	-	6
<i>Pterostichus strenuus</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	3
<i>Trichocellus placidus</i>	3	-	2	-	1	-	-	-	-	9
Antall arter	8	6	7	7	5	4	3	4	4	
Antall individer	290	582	199	329	194	138	59	53	62	

Appendix 3. Totalt antall individer og arter etter dato, Rundhaug, Troms.

Arter	Dato									Totalt
	28/5-10/6	10/6-30/6	30/6-13/7	13/7-31/7	31/7-15/8	15/8-28/8	28/8-9/9	9/9-24/9	24/9-7/10	
<i>Amara brunnea</i>	-	58	4	5	1	2	1	4	1	76
<i>Calathus micropterus</i>	-	126	69	127	17	76	33	7	6	461
<i>Notiophilus biguttatus</i>	-	39	5	23	8	17	8	13	7	120
<i>Patrobus assimilis</i>	-	5	2	12	-	-	-	-	1	20
<i>Carabus glabratus</i>	-	55	6	13	5	13	1	-	1	94
<i>Notiophilus germiny</i>	-	4	-	4	-	2	-	-	-	10
<i>Lorocera pilicornis</i>	-	44	2	3	-	-	1	6	2	58
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-	34	3	6	-	-	-	-	-	43
<i>Trichocellus placidus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Antall arter	-	9	7	8	4	4	5	4	6	
Antall individer	-	434	91	193	31	110	44	30	18	

Appendix 4. Totalt antall individer og arter etter høyde, fanget på Brua, Skjomen, Nordland.

Arter	Høyde									Totalt
	65	110	130	175	230	31	415	495	550	
<i>Amara brunnea</i>	8	-	7	8	17	45	39	31	11	166
<i>Calathus micropterus</i>	34	18	27	96	87	64	18	24	-	368
<i>Notiophilus biguttatus</i>	16	-	6	13	28	5	4	-	-	72
<i>Patrobus assimilis</i>	1	-	1	4	-	-	-	-	-	6
<i>Amara alpina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	30	30
<i>Notiophilus germiny</i>	-	-	-	5	2	-	1	1	-	9
Antall arter	4	1	4	5	4	3	4	4	2	
Antall individer	59	18	41	126	134	114	62	56	41	

Appendix 5. Totalt antall individer og arter etter høyde, fanget på Åker, Skjomen, Nordland.

Arter	Høyde								Totalt
	65	100	145	180	260	320	390	475	
<i>Amara brunnea</i>	22	1	6	16	37	48	76	151	257
<i>Calathus micropterus</i>	295	37	123	152	222	255	57	180	1321
<i>Notiophilus biguttatus</i>	9	12	15	12	24	7	4	35	118
<i>Patrobus assimilis</i>	12	16	7	-	1	1	-	-	37
<i>Agonum fuliginosum</i>	1	10	-	-	-	-	1	-	12
<i>Leistus ferrugineus</i>	11	3	-	3	8	5	-	14	44
<i>Leistus terminatus</i>	6	-	-	-	-	-	-	-	6
<i>Pterostichus strenuus</i>	-	2	1	-	-	-	-	-	3
<i>Trichocellus placidus</i>	4	2	2	1	-	-	-	-	9
Antall arter	8	8	6	5	5	6	4	4	
Antall individer	360	83	154	184	292	316	138	380	

Appendix 6. Totalt antall individer og arter etter høyde, Rundhaug, Troms.

Arter	Høyde						Totalt
	100	120	180	225	290	435	
<i>Amara brunnea</i>	21	7	9	4	26	9	76
<i>Calathus micropterus</i>	161	39	46	118	47	50	461
<i>Notiophilus biguttatus</i>	34	1	3	68	11	3	120
<i>Patrobus assimilis</i>	4	-	-	2	-	14	20
<i>Carabus glabratus</i>	80	3	1	-	8	2	94
<i>Notiophilus germiny</i>	-	4	1	3	2	-	10
<i>Lorocera pilicornis</i>	-	-	-	-	-	58	58
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	42	-	-	-	1	-	43
<i>Trichocellus placidus</i>	-	-	1	-	-	-	1
Antall arter	6	5	6	5	6	6	
Antall individer	342	54	61	195	95	136	