
JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

Fakultät für Biologie

Diplomarbeit

Thema:

Die Spinnengemeinschaften in Baumkronen
von Urwäldern und Wirtschaftswäldern
unterschiedlichen Alters in Ostpolen (Bialowieza)

vorgelegt von:

Stefan Otto

am: 5. März 2004

Betreuer der Arbeit: Prof. Dr. K.E. Linsenmair

Zweitgutachter: PD Dr. A. Floren

JULIUS-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT WÜRZBURG

Fakultät für Biologie

Diplomarbeit

Thema:

Die Spinnengemeinschaften in Baumkronen
von Urwäldern und Wirtschaftswäldern
unterschiedlichen Alters in Ostpolen (Bialowieza)

vorgelegt von:

Stefan Otto

am: 5. März 2004

Betreuer der Arbeit: Prof. Dr. K.E. Linsenmair

Zweitgutachter: PD Dr. A. Floren

Danksagung

Zuerst möchte ich meinen Betreuern Prof. Dr. K. E. Linsenmair und PD Dr. Andreas Floren für die Möglichkeit danken, in meiner Diplomarbeit ein arachnologisches Thema in einem der interessantesten und natürlichsten Lebensräume Europas zu bearbeiten.

Eltern

Zu großem Dank verpflichtet bin ich Dr. D. Tolke, Chemnitz und H. Stumpf, Würzburg, die sich die Zeit nahmen, meine Bestimmungsarbeit zu überprüfen und mir einige wesentliche Tricks und Kniffe der Spinnenbestimmung beibrachten.

Für Unterstützung bei der Feldarbeit sei ...

Für Unterstützung in der Literaturbeschaffung danke ich G. Erdmann, Würzburg, Prof. Dr. K. Horstmann, Würzburg, Dr. P. Jäger vom Senckenberg-Museum, G. Popp, Würzburg und Dr. P. Sacher,

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	1
1.1 Europäische Primärwälder.....	1
1.2 Faktoren, die die Struktur von Spinnengemeinschaften bestimmen.....	4
2. Material und Methoden	12
2.1 Das Waldgebiet von Bialowieza.....	12
2.2 Die Untersuchungswälder.....	16
2.3 Die Insektizidbenebelung.....	18
2.4 Auswertung der Proben und Bestimmung der Arten.....	18
2.5 Statistische Methoden.....	19
2.5.1 Deskriptive und Schließende Statistik.....	19
2.5.2 Alpha-Diversität.....	21
2.5.3 Beta-Diversität.....	24
2.5.4 Assoziationsmodelle.....	27
3. Ergebnisse.....	30
3.1 Spinnendichte.....	30
3.2 Relative Anteile der Spinnen an den Arthropodengemeinschaften.....	33
3.3 Regionale Gilden- und Familienzusammensetzung.....	34
3.4 Neunachweise für die Region Bialowieza.....	40
3.5 Einfluss des Störungsgrades auf die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaften. .	41
3.5.1 Gilden.....	41
3.5.2 Familien	47
3.6 Assoziation der Arten.....	51
3.7 Alpha-Diversität.....	52
3.7.1 Waldtypenvergleich.....	52
3.7.2 Erfassungsgüte und Baumartenvergleich.....	64
3.8 Beta-Diversität.....	65
3.8.1 Kronengemeinschaften innerhalb der Wälder.....	65
3.8.2 Waldtypenvergleich.....	68
3.9 Ursachen der beobachteten Muster von Dichte und Diversität.....	71
3.9.1 Feuchtigkeit.....	71
3.9.2 Beuteverfügbarkeit.....	72
3.9.3 Räuberdruck.....	75
4. Diskussion.....	78
4.1 Spinnendichte.....	78
4.2 Relative Anteile der Spinnen an den Arthropodengemeinschaften.....	79
4.3 Regionale Gilden- und Familienzusammensetzung.....	80
4.4 Neunachweise für die Region Bialowieza.....	82

<u>4.5 Einfluss des Störungsgrades auf die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaften...</u>	<u>82</u>
<u>4.5.1 Gilden.....</u>	<u>82</u>
<u>4.5.2 Familien.....</u>	<u>83</u>
<u>4.6 Assoziation der Arten.....</u>	<u>83</u>
<u>4.7 Alpha-Diversität.....</u>	<u>84</u>
<u>4.7.1 Waldtypenvergleich.....</u>	<u>84</u>
<u>4.7.2 Erfassungsgüte und Baumartenvergleich.....</u>	<u>85</u>
<u>4.8 Beta-Diversität.....</u>	<u>86</u>
<u>4.8.1 Kronengemeinschaften innerhalb der Wälder.....</u>	<u>86</u>
<u>4.8.2 Waldtypenvergleich.....</u>	<u>87</u>
<u>4.9 Ursachen der beobachteten Muster.....</u>	<u>87</u>
<u>4.9.1 Feuchtigkeit.....</u>	<u>87</u>
<u>4.9.2 Beuteverfügbarkeit.....</u>	<u>88</u>
<u>4.9.3 Räuberdruck.....</u>	<u>89</u>
<u>5. Zusammenfassung.....</u>	<u>90</u>
<u>6. Literaturverzeichnis.....</u>	<u>91</u>
<u>7. Anhang.....</u>	<u>99</u>
<u>Erklärung:.....</u>	<u>110</u>

1. Einleitung

1.1 Europäische Primärwälder

Die vorherrschende Vegetationsform Europas war im Naturzustand der Wald. Durch anthropogenen Einfluss wurde die Waldfläche über viele Jahrhunderte verkleinert und die Artenzusammensetzung und Vegetationsstruktur der verbleibenden Wälder stark verändert (Larsson 2001). So kam es, dass in Europa heute praktisch keine größeren natürlichen Wälder existieren und nur insgesamt 1,6 Prozent der gesamten europäischen Waldfläche als Naturwälder bezeichnet werden können (Definition s.u.) (Larsson 2001). Die noch vorhandenen europäischen Primärwälder verdanken ihren Naturzustand entweder schlechter Zugänglichkeit (z.B. der Rothwald in Österreich; Zukrigl 1978), landwirtschaftlich schlecht nutzbaren Böden (Larsson 2001) oder jahrhundertlangem Schutz gegenüber größeren menschlichen Einflüssen, z.B. durch den Status herrschaftlicher Jagdgebiete (Zukrigl 1978; Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998). Die europäischen Ökosysteme unterliegen seit Jahrtausenden einer Beeinflussung durch den Menschen (Siedlungsbau, Landwirtschaft), welche oft einherging mit der totalen Zerstörung natürlicher Lebensräume (Brandrodung, Kahlschlag). Eine indirekte Folge war, dass nahezu die gesamte Tradition ökologischer Forschung in Europa auf Daten basiert, die in anthropogen stark veränderten oder künstlichen Systemen erhoben worden sind.

Da aber die ökologische Forschung den Anspruch erhebt, natürliche Muster, Zusammenhänge und deren Ursachen zu beschreiben und zu verstehen, ist es von großer Bedeutung, die wenigen noch vorhandenen naturbelassenen Ökosysteme zu untersuchen und mit anthropogenen und anthropogen veränderten Ökosystemen zu vergleichen. Insbesondere stellen sich dabei die Fragen, ob die natürlichen Wälder hinsichtlich des Aufbaues, der Dynamik, der Diversität und der Stoff- und Energieflüsse ihrer Gemeinschaften von den anthropogenen Wäldern verschieden sind.

Im Bereich der Baumkronenforschung zeigten Forschungsarbeiten z.T. erhebliche Unterschiede in der Zusammensetzung der Arthropodengemeinschaften zwischen Primär und Sekundärwäldern in den Tropen (Floren und Linsenmair 1999; Floren et al. 2001) und in Nordamerika (Schowalter 1988, 1995). Dass die Erforschung der Baumkronen temperater Primärwälder oft für Überraschungen gut sein kann, zeigte Winchester (1997, 1998), der für die Kronen der Sitka-Fichte in pazifischen Regenwäldern Nordamerikas fünf Prozent aller

gefundenen Arthropodenarten als neu für die Wissenschaft angab. Keine von 500 (!) neuen Arten konnte in benachbarten Wirtschaftswäldern nachgewiesen werden, wahrscheinlich, weil dort ihr spezifisches Mikrohabitat (Moospolster) in den Baumkronen fehlte. Für Käfer in Süddeutschland wurde ein positiver Einfluss der Naturnähe auf die Diversität nachgewiesen, der auf einen höheren Totholzanteil im Naturwald zurückzuführen war (Schubert 1998). Väisänen et al. (1993) beschrieben dagegen ein gegensätzliches Muster aus finnischen Primärwäldern, wo nahegelegene Wirtschaftswälder insgesamt mehr Käferarten und -individuen beherbergten als der Primärwald. Als Hauptgrund führten die Autoren dort Unterschiede im Mikroklima an, welches im lichterem Wirtschaftswald vielen schatten- und feuchtigkeitsliebenden Arten des Urwaldes keine günstigen Bedingungen geboten hatte. Dagegen fanden wahrscheinlich im Wirtschaftswald überproportional mehr trockenheitstoleranten Arten (z.B. Borkenkäfer) akzeptable Bedingungen. Auch Schimitschek (1952) fand, dass Schädlinge im Urwald (Rothwald in Österreich) weniger häufig waren und dort eine weniger „destruktive“ Wirkung auf den Wald ausübten als in Wirtschaftswäldern. Nur wenige Arbeiten beschäftigten sich bisher mit der Bedeutung von Naturnähe und Habitatalter für die Struktur von Spinnengemeinschaften in Baumkronen. Schubert (1998) findet in Kronen-Gemeinschaften einzelner Wälder im Altmühltal keinen Einfluss der Naturnähe auf den Artenreichtum von Gemeinschaften. Schowalter (1995) dagegen wies ein solches Muster nach für Arthropodengemeinschaften von Douglasien-Kronen des westlichen Nordamerika, konnte aber keine Unterschiede in den Abundanzen der Spinnen zwischen Altbeständen und Plantagen feststellen. Die Gemeinschaften 150 Jahre alter Naturwälder in dieser Untersuchung waren allerdings nicht mehr von denen der Primärwälder zu unterscheiden. Stanska et al. (2002) fanden in Erlen-Bruchwäldern des Bialowieza-Waldgebietes mehr epigäische Arten im Primärwald des Nationalparks als im nahegelegenen Wirtschaftswald.

Will man Baumkronen-Gemeinschaften von Primärwäldern mit solchen der Kulturlandschaften vergleichen, so müssen natürliche Wälder als Untersuchungs- und Vergleichsflächen gefunden werden. In der Klassifizierung von Wäldern hinsichtlich ihrer Naturnähe werden eine Reihe von unterschiedlichen Waldtypen differenziert. Die naturfernsten Waldtypen sind sicherlich die „Monokulturen“, welche angepflanzt worden sind und unter rein wirtschaftlichen Gesichtspunkten „gepflegt“ werden. Etwas weniger naturfern sind da schon die „Altholzbestände“, die allein nach dem Durchschnittsalter der in ihnen stehenden Bäume benannt werden und etwas differenziertere Habitatstrukturen sowie

insgesamt etwas heterogenere Mikrohabitatverhältnisse besitzen als die jüngeren Wirtschaftswälder. Wälder mit mehrhundertjährigem durchgängigem Waldbestand (Bestockungskontinuität) werden i.A. als „historisch-alte-Wälder“ (=Altwald) bezeichnet (Wulf 1994), wobei damit über die Naturnähe hinsichtlich Vegetationszusammensetzung oder -dynamik keine Aussage gemacht wird. Nicht natürlichen Ursprunges sind entgegen der Namensimplikation die „Naturwälder“. Diese sind zumeist sekundären Ursprunges, wurden aber aus der Nutzung genommen, um als „Urwälder von morgen“ langfristig im anthropogen überprägten Europa wieder mehr natürliche Waldökosysteme zu schaffen. Verschiedene Definitionen erfuhren der Begriff „Urwald“. So werden Wälder oft als „Urwälder“ bezeichnet, wenn entweder in ihnen viele alte Bäume stehen und ihr Totholzanteil vergleichsweise hoch war oder als unmögliche Forderung der Wald keinen direkten oder indirekten menschlichen Einflüssen unterlegen war (Wulf 1994, Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998). Den ursprünglichen Wäldern vorhistorischer Zeit am nächsten kommen die „Primärwälder“, die nach Jedrzejewska und Jedrzejewska (1998) weitgehend ungestört sind, nie Holzeinschlag oder Brandrodung erfahren hatten und deren Entwicklung unter natürlichen Prozessen stattgefunden hatte (Eigendynamik). Spuren menschlicher Aktivitäten können demnach auch in Primärwäldern vorhanden sein.

Für den Vergleich primärer und anthropogen veränderter Wälder bieten sich einige Wälder des Bialowieza-Waldgebietes in Ostpolen an. Obwohl nur die 47 km² große Kernzone des Nationalparks Bialowieza als Primärwald bezeichnet werden darf, befinden sich in dessen näherer Umgebung geschützte Flächen mit Primärwaldcharakter, die im Folgenden als „Urwälder“ bezeichnet werden. Diese Wälder teilen folgende Eigenschaften: (1) einen natürlichen Ursprung, (2) mehrhundertjährige Bestockungskontinuität, (3) hohes durchschnittliches Baumalter, (4) weitgehend natürliche Baumartenzusammensetzung, (5) hohen Totholzanteil und (6) geringen anthropogenen Einfluss durch Unterschutzstellung. Da eine Genehmigung zur Arbeit in der Kernzone des Bialowieza-Nationalparks nicht erteilt wurde, wurden zwei dieser Schutzgebiete im Waldgebiet von Bialowieza als Vertreter der natürlichen Wälder gewählt und ihre arborikolen Spinnengemeinschaften mit den von Wirtschaftswäldern verglichen.

Vor diesem Hintergrund sollen in der vorliegenden Arbeit folgende Fragestellungen bearbeitet werden:

1. Wie sind die Spinnengemeinschaften der Baumkronen von Ur- und Wirtschaftswäldern im Waldgebiet Bialowieza aufgebaut?
2. Gibt es Unterschiede in der Größe der Gemeinschaften, ihrer Diversität und ihrer Gilden- und Artenzusammensetzung zwischen Primärwäldern und gestörten Wäldern?
3. Können einzelne biotische und abiotische Faktoren, wie z.B. Feuchtigkeit, Beuteverfügbarkeit und Parasitierungsrate Hinweise geben auf die Ursachen der beobachteten Muster?

1.2 Faktoren, die die Struktur von Spinnengemeinschaften bestimmen

Im Vergleich der arborikolen Spinnengemeinschaften primärer und gestörter Wälder sind nicht nur die beobachteten Muster von Interesse, sondern auch die Ursachen eventuell beobachteter Unterschiede der Größe, Diversität und Zusammensetzung dieser Gemeinschaften. Zahlreiche Parameter, die auf die Abundanzen und Verteilungsmuster einzelner Spinnenarten Einfluss nehmen können, wurden in der Vergangenheit bearbeitet und werden im Folgenden vorgestellt, um hervorzuheben, warum die Naturnähe eines Waldes für die Spinnengemeinschaften von Bedeutung sein sollte und naturferne und naturnahe Wälder verschiedene Spinnengemeinschaften beherbergen sollten.

1. Habitatstruktur

Die Habitatstruktur gilt als Hauptfaktor für die Strukturierung von Spinnengemeinschaften. So wies Rypstra (1983) mit einfachen Manipulationsexperimenten (Erhöhung der Anzahl von Obstkisten als Netzbaustellen) nach, dass die Erhöhung der Strukturvielfalt die Umweltkapazität von netzbauenden Spinnen erhöhen kann. Sie führte dies darauf zurück, dass bei erhöhter Strukturvielfalt in einem Habitat mehr Spinnen einen geeigneten

Netzstandort finden und dadurch in die Lage versetzt werden, überhaupt Beute machen zu können und kleinere, vom Kannibalismus bedrohte Individuen, ein größeres Angebot an Verstecken vorfinden.

Viele netzbauende Spinnenarten nutzen artspezifisch verschiedene Straten der Vegetation als Netzstandorte. So wurden signifikante Korrelationen aufgedeckt zwischen Vegetationshöhe und -struktur der Krautschicht und dem Artenreichtum und der Artendiversität (Greenstone 1984; Borges und Brown 2001). Dort hatte außerdem die Habitatstruktur (Vegetationshöhe) auf Ruderalstandorten einen stärkeren Einfluss auf die Artenvielfalt der Spinnen als die Beuteverfügbarkeit. Weitere Hinweise auf die große Bedeutung der Habitatstruktur fanden Halaj et al. (1998) in Baumkronen von Nadelbäumen im Nordwesten Nordamerikas. Dort waren die Abundanzen und der Artenreichtum der Spinnen signifikant positiv korreliert mit den Biomassen und Verzweigungsgraden (Anzahl der Verzweigungen) von Ästen und Blättern. In anderen Studien wurde gezeigt, dass Artenvielfalt und Abundanzen der Spinnen experimentell verändert werden können, wenn Äste von Stauden oder Fichten zusammengebunden oder die Anzahl der Zweige oder Nadeln verringert wurde (Hatley und McMahon 1980; Halaj et al. 2000).

2. Klimatische Bedingungen

Viele Spinnenarten haben hinsichtlich klimatischer Bedingungen (Feuchtigkeit, Licht) enge Toleranzbereiche, die in Mitteleuropa infolge der jahrzehntelangen Erhebung faunistischer Daten sehr gut bekannt sind (vgl. z.B. Platen et al. 1991). Da das herrschende Klima in den einzelnen Wäldern demzufolge einen starken Einfluss auf die Artenzusammensetzung gehabt haben sollte, wurde in der vorliegenden Untersuchung auch versucht, aufgrund der bekannten Habitatansprüche (Feuchtigkeit) Rückschlüsse zu ziehen auf das in diesem Wald herrschende Feuchtigkeitsregime. Dies ermöglichte weiterhin, neben der Naturnähe auch andere Faktoren für Veränderungen in der Zusammensetzung der Spinnengemeinschaften zu diskutieren.

3. Beuteverfügbarkeit

Aufgrund ihrer Häufigkeit, hohen Artenvielfalt und vorwiegend insektivoren Lebensweise wird angenommen, dass Spinnen einen großen Einfluss auf Insektengemeinschaften ausüben. Eine neuere Literaturarbeit (*review-article*) zur Nahrungsökologie von Spinnen zeigte z.B., dass Spinnen zwischen 1 und 250 kg Beute pro Hektar und Jahr verzehren, wobei die Werte für Wälder im oberen Bereich dieses Spektrums liegen (Nyffeler 2000). Sind Beuteorganismen in beschriebener Menge nicht vorhanden, so sollte dies im Umkehrschluss

Auswirkungen haben auf die Gemeinschaft der Spinnen. Rypstra (1983) zeigte, dass neben Habitatstruktur auch die Beuteverfügbarkeit die Koexistenz von Spinnen maßgeblich beeinflussen kann. So konnte die Umweltkapazität für Radnetz-, Kugel- und Baldachinspinnen deutlich erhöht werden durch Erhöhung der Dichte der Beutetiere (*Drosophila sp.*). Die Autorin führte diese Abundanzenerhöhung auf erhöhte Toleranz der Spinnen untereinander zurück, da zusätzliche Beute den Hunger von Spinnen senkt, der als Hauptgrund für Kannibalismus unter Spinnen bekannt ist. Ein weiterer Grund für die erhöhte Umweltkapazität war wahrscheinlich auch die Senkung der Mortalität durch Verhungern.

Die Analyse der Beuteverfügbarkeit ist Teil der vorliegenden Arbeit. In diesem Zusammenhang soll geklärt werden, ob die Spinnendichte mit der Dichte der Insekten (Beute) korreliert ist, d.h. ob in Wäldern mit erhöhter Beutedichte auch die Dichte der Spinnen erhöht ist. Dies wäre ein Hinweis darauf, dass Beutedichte auch im untersuchten System eine Rolle in der Strukturierung von Spinnengemeinschaften spielt.

4. Räuberdruck

Räuberdruck durch Vertebraten (insb. Singvögel) ist ebenfalls ein Faktor, der die Dichte von Spinnen, die Zusammensetzung ihrer Gemeinschaften und einzelne Populationsparameter deutlich beeinflussen kann. Gunnarsson (1996) wies eine Abnahme der mittleren Körpergröße in Spinnengemeinschaften nach, die dem Räuberdruck durch Singvögel (Meisen und Goldhähnchen) auf Fichtenzweigen ausgesetzt waren und Jansson und van Brömssen (1981) zeigten in Ausschlussexperimenten, dass vorwiegend große Spinnen (> 2,5 mm) über den Winter eine signifikante Dichteabnahme erfahren können, die ihre Ursache in der Prädation durch Singvögel hatte.

Von einem funktionellen Blickwinkel aus können auch Parasitoide zu den Räubern gerechnet werden (Thompson 1982). Parasitoide sind Tiere, die nach larvaler parasitischer Lebensweise (nicht-letale Ernährung von einem Wirt) ihren Wirt abtöten und in ihrer adulten Phase freilebend, also vom Wirt unabhängig sind (Jacobs et al. 1998). Eine an Spinnen parasitierende Gruppe der Parasitoiden sind Schlupfwespen (Ichneumonidae) aus dem Tribus der Polysphinctini innerhalb der Unterfamilie der Pimplinae. Die Biologie dieser Wespen ist von Nielsen (1923-1937) eingehend beschrieben worden und soll hier kurz dargestellt werden, weil in dieser Untersuchung auch der Einfluss dieser Parasitoiden auf die Spinnengemeinschaften untersucht wurde.

Die Weibchen paralisieren eine Spinne und legen auf ihr ein Ei ab (normalerweise am Opisthosoma). Die geschlüpfte Larve heftet sich mit abdominalen Fortsätzen an der Cuticula

fest und nach Perforation der Cuticula ernährt sie sich von der Hämolymphe der Spinne. Die Larve häutet sich im Laufe ihrer Larvalentwicklung mehrfach und ist auch dann in der Lage auf der Spinne zu verbleiben, wenn diese sich häutet. In diesem Fall kann die Wespenlarve mittels dorsaler (!) Fortsätze im Netz der Spinne umherklettern und die frisch gehäutete, noch wehrlose Spinne, erneut befallen. Nach erfolgter letzter Häutung wird die Spinne abgetötet und vollständig ausgesaugt. Die Larve verpuppt sich danach noch im Netz und die Imago schlüpft wenige Tage später. Eine tropische Schlupfwespenart ist sogar in der Lage am Ende ihrer Larvalentwicklung in der Spinne ein verändertes Netzbauverhalten auszulösen (Eberhard 2001). Die Streckerspinne baut dann anstelle des üblichen Radnetzes ein stark verändertes Raumnetz, in welchem die Larve nach Tötung der Spinne ihren Kokon anfertigt und aufhängt.

Über die Bedeutung dieser Parasitoide für Spinnenpopulationen und -gemeinschaften ist fast nichts bekannt. Lediglich Rollard (1987), Gunnarsson (1996) und Finch (2000) ermittelten Parasitierungsraten für einzelne Populationen oder Arten. Die von ihnen angegebenen Parasitierungsraten waren sehr gering (0,2-4,0 Prozent einer Population). In diesem Zusammenhang soll im Rahmen der vorliegenden Untersuchung auch nach Hinweisen dafür gesucht werden, ob diese Parasitoide ein Faktor sind, der die Struktur der Spinnengemeinschaften beeinflussen kann. Im Einzelnen wurde untersucht, ob hohe Parasitierungsraten bei einzelnen Arten korreliert waren mit der Abundanz dieser Art. Wenn Schlupfwespen einen bedeutenden Einfluss auf die Populationen von Spinnen ausüben, dann sollte die Dichte einzelner Spinnenarten in Gebieten hoher Parasitierungsrate gering sein.

5. Konkurrenz

Wenn Radnetzspinnen im gleichen Habitat ein überlappendes Beutespektrum haben, so treten sie potentiell in indirekte Konkurrenz zueinander um Beutetiere. Dieser Umstand könnte die ultimative (evolutive) Ursache für eine räumliche Separierung von Spinnenarten innerhalb ihres Habitats gewesen sein. Hinweise darauf gaben Untersuchungen an Radnetzspinnen (Araneidae), die zeigten, dass Arten mit gleichem Beutespektrum oft verschiedene Mikrohabitate eines Lebensraumes nutzten (Uetz et al. 1978, Brown 1981). Andere koexistierende Spinnenarten nutzten dagegen verschiedene Straten der Vegetation, wobei ihr Beutespektrum deutliche Unterschiede aufwies. Ein europäisches Beispiel sind die beiden auf Wiesen koexistierenden Radnetzspinnenarten *Araneus quadratus* (Vierpunkt-Kreuzspinne) und *Argiope bruennichi* (Wespenspinne). Während *A. quadratus* in den oberen Straten der

Vegetation vorwiegend Bienen fängt, sind Feldheuschrecken die Hauptnahrung der in Bodennähe ihr Netz bauenden *A. bruennichi* (Nyffeler und Benz 1978).

Die alleinige räumliche Separation zweier Arten ist allerdings kein Beweis von aktuell wirkender Konkurrenz, da die unterschiedliche Standortwahl auch aufgrund verschiedener ökologischer Ansprüche der beiden Arten erfolgt sein könnte. So wird die Rolle der interspezifischen Konkurrenz in der Strukturierung der Spinnengemeinschaften zunehmend angezweifelt, da die Theorie im kritischen Experiment selten bestand (Schäfer 1972, Wise 1993).

6. Nachbarschaftseffekte

Die Artenzusammensetzung von Spinnengemeinschaften wird, wie bei allen Tier- und Pflanzengemeinschaften, auch von der Immigration beeinflusst. Als Quelle kommen dafür natürlich eher nahe gelegene Populationen in Frage als weiter entfernte. Gehören benachbarte Habitate dem gleichen Ökosystem (z.B. Wald) an, so können immigrierende Arten auch im neuen Habitat ähnliche Bedingungen finden wie im Habitat ihrer Herkunft. Dies trifft besonders auf den Randbereich der Habitate zu, die einen Übergangsbereich zwischen beiden Lebensräumen darstellen. Dort können Arten aus beiden aneinandergrenzenden Habitaten einen günstigen Lebensraum finden neben Arten, die speziell an solche Habitatränder angepasst sind. Für Spinnen wurde ein solcher Einfluss auf den Aufbau der Gemeinschaften nachgewiesen, wobei er in den meisten Fällen nur wenige Meter in das benachbarte Habitat hineinreicht (Samu et al. 1999, Sunderland und Samu 2000). Isoliert stehende Bäume wurden im Aufbau ihrer Gemeinschaften ganz wesentlich von der im benachbarten Offenland typischen Spinnenfauna geprägt und typische Waldarten fehlten gänzlich (Ozanne et al. 2000).

8. Naturnähe

Dieser Faktor beinhaltet eine Reihe von Parametern, die für sich allein und synergetisch Einfluss nehmen auf die Artenzusammensetzung von Spinnengemeinschaften.

Eine dieser Eigenschaften ist die Menge und der Zersetzungsgrad toten Holzes im Wald, die prinzipiell im Naturwald höher ist als im Wirtschaftswald (Väisänen et al. 1993), sowohl am Boden durch herabgefallene Äste und Zweige als auch in der Kronenschicht durch stehende, tote Bäume und abgestorbene Äste, die besonders für Eichen charakteristisch sind. Im Primärwald des Bialowieza-Nationalparks konnten pro Hektar 52-93 m³ Totholz nachgewiesen werden, im Gegensatz zu nur 2-10 m³ in den benachbarten Wirtschaftswäldern

(Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998). Angaben für deutsche Wälder ergeben vergleichbare Werte von 50-200 m³/ha in Naturwäldern und 1-5 m³/ha in Wirtschaftswäldern (Albrecht 1991). Totholz ist auch für Spinnen ein wichtiger Lebensraum. Hinweise auf die Wirkung abiotischer Faktoren fand Muster (1998) an absterbenden Stieleichen. Dort hatten Borkenzustand und Lichtintensität einen Einfluss auf die Abundanzen einzelner häufiger Spinnenarten. So könnte der höhere Totholzanteil in natürlichen und naturnahen Wäldern den Aufbau der Spinnengemeinschaften der Baumkronen wesentlich beeinflussen, weil Arten mit bestimmten Habitatansprüchen (Feuchte, Licht, Struktur) nur dort akzeptable Lebensbedingungen finden. Totholz im fortgeschrittenen Abbaustadium könnte aufgrund bodenähnlicher Eigenschaften auch typischen Bodenarten Lebensraum bieten und ihnen die Besiedlung der Baumkronen ermöglichen.

Obwohl die meisten Spinnenarten Generalisten sind könnte auch ein verändertes Beutespektrum im Totholz die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaft beeinflussen. Spinnenarten mit spezialisiertem Nahrungserwerb könnten die für ihre Ernährung notwendigen Beutetiere bevorzugt in den Primärwäldern vorfinden. Zum Beispiel umfasst das Nahrungsspektrum einiger Kugelspinnen (Theridiidae) einen z.T. hohen Anteil an Käfern (Nyffeler 1994, 1999), die häufig an Totholz gebunden sind und deshalb im Primärwald in größeren Abundanzen vorkommen können. Andere Kugelspinnen, wie *Diplocephalus* *tristis* und *Achaeearanea riparia*, sind spezialisiert auf Waldameisen (*Formica* spp.) und erbeuten diese bevorzugt in Fichtenkronen, wo die Ameisen Blattläuse betreuen (Vité 1953, Nentwig 1986). Nentwig (1986) nennt eine ganze Reihe von Beispielen nahrungsspezialisierter Spinnen. So sind manche Plattbauchspinnen (Gnaphosidae), Krabbenspinnen (Thomisidae) und Ameisenjäger (Zodariidae) ebenfalls auf Ameisen spezialisiert und viele Arten der Krabbenspinnen zeigen eine deutliche Präferenz für soziale Hautflügler (Bienen, Hummeln, Faltenwespen und Ameisen). Europäische Vertreter der Mimetidae (Spinnenfresser) ernähren sich strikt monophag nur von netzbauenden Spinnen (Nentwig 1986). Auf diese Weise könnte ein hoher Totholzanteil die Zusammensetzung von Spinnengemeinschaften beeinflussen, weil Beutegruppen für Spinnen mit spezialisiertem Nahrungserwerb im Totholz gute Neststandorte finden (z.B. Ameisen, Bienen, Faltenwespen). Der hohe Totholzanteil in Primärwäldern könnte außerdem einen positiven Einfluss auf die Abundanz der Spinnen ausüben, indem sie von der hohen Biomasseproduktion detritivorer und fungivoror Beutetiere (z.B. Collembola, Psocoptera, Käferlarven) profitieren könnten (Chen und Wise 1999).

Ein weiterer möglicher Faktor, der die Zusammensetzung von Spinnengemeinschaften im Zusammenhang mit Naturnähe beeinflussen könnte, sind strukturelle Eigenschaften des

Baumes. So wird die Borke vieler Baumarten mit zunehmendem Alter strukturierter, Risse werden tiefer, etc. Dies hat einen großen Einfluss auf die Arthropodenfauna im Allgemeinen und die Spinnengemeinschaften im Speziellen, da manche Arten bevorzugt auf reich strukturierter Borke leben und sich hier fortpflanzen (Nicolai 1986). Viele Spinnenarten nutzen auch Flechtenrasen und Moospolster als Lebensraum. Diese in Urwäldern reichlich vorhandenen Kleinhabitate sind in Wirtschaftswäldern durch ihr langsames Wachstum, fehlende Standortbedingungen und regelmäßige Durchforstung nur in geringer Anzahl und in qualitativ schlechterer Ausprägung vorhanden. Aufgrund ihrer großen Bedeutung als Mikrohabitate für die Spinnen, z.B. als Überwinterungsquartier, sollten Primärwälder sowohl höhere Abundanzen als auch eine größere Diversität der Spinnen besitzen. Pettersson et al. (1995) wiesen nach, dass Flechten eine wichtige Ursache für höhere Abundanzen von Spinnen in Primärwäldern sein können. Ebenso fand Nährig (1991) im Vergleich verschieden alter Hecken verschiedene Dominanzspektren und eine höhere Artenzahl in den älteren Hecken. Er führte diese Unterschiede auf eine höhere Strukturvielfalt der alten Hecken zurück. Dass z.B. Flechten nicht nur durch besonderes Mikroklima und strukturelle Eigenschaften für Spinnen bedeutsam sind, legte André (1985) nahe, der für jedes Stadium der Sukzessionsreihe Krustenflechte – Blattflechte – Strauchflechte spezifische Mikroarthropodenzönosen differenzieren konnte. Da diese Sukzessionsreihe nur im Primärwald ungestört aufgebaut werden kann und die einzelnen Stadien dort im heterogenen Habitatgefüge nebeneinander zu existieren vermögen, könnten sie auch die Artenvielfalt der Spinnen positiv beeinflussen.

Ein weiterer, direkt mit Naturnähe korrelierter Faktor, ist die Habitatheterogenität. Diese ist in der Kulturlandschaft (z.B. Äcker, Forsten) und anthropogen beeinflussten Ökosystemen wesentlich geringer als im Primärwald, wo, schon allein bedingt durch kleinräumiges Nebeneinander von jungen, alten, gesunden und kranken Bäumen verschiedener Arten, eine Vielzahl von unterschiedlichen Habitatbedingungen auf kleinstem Raum vorhanden ist. So sollte ein Primärwald geprägt sein von einer höheren Artenvielfalt der Spinnen als ein Wirtschaftswald gleicher Baumartenzusammensetzung, weil Spinnenarten mit verschiedenen Ansprüchen an ihr Mikrohabitat ein geeignetes Habitat finden. Durch das Vorhandensein von feuchten, trockenen, dunklen und hellen Netzstandorten, Höhlen, Spalten, etc. könnten hier Arten koexistieren, die hinsichtlich dieser Faktoren stenök sind, also sehr eng definierte Anforderungen an ein Habitat stellen. Dieser Zusammenhang ist bekannt als „Ressourcen-Diversitäts-Hypothese“ (Lawton 1983). Weiterhin sollten hier keine oder nur wenige Arten in der Lage sein durch Konkurrenzüberlegenheit die Gemeinschaft zahlenmäßig zu dominieren,

weil keine Art omnipotent ist in ihren Habitatansprüchen und großflächig homogene Habitate im Primärwald nicht vorkommen. Ein positiver Einfluss der Habitatheterogenität ist für Spinnen nachgewiesen sowohl auf deren Diversität als auch auf ihre Abundanzen (Biström und Väisänen 1988, Samu 1999).

Das Habitatalter ist für die eben genannten Eigenschaften eines Primärwaldes natürlich auch von großer Bedeutung, ist aber noch in anderer Hinsicht für Spinnengemeinschaften wichtig. So können durch kontinuierlichen Bestand eines Waldes dort Arten vorkommen, die diesen schon in historischer Zeit besiedelten. Jüngere Habitate, z.B. Forsten können ihre Spinnengemeinschaften in den Kronen nur durch Immigration aufbauen, da ihre natürliche Fauna mit der Veränderung des Primärwaldes verloren gegangen war (Väisänen et al. 1993). Zwar gelten Spinnen als schnelle Besiedler, weil sie mit der Verbreitung am Fadenfloß (Ballooning) über einen Verbreitungsmodus verfügen, der die Besiedlung ferner und isolierter Habitate ermöglicht, aber nicht alle Arten nutzen diese Form der Ausbreitung. So können alte Populationen einzelner Spinnenarten zum Artenreichtum von Primärwäldern beitragen, während Wirtschaftswälder auf die Immigration und Neubildung von Populationen angewiesen sind. Nachgewiesen ist die Bedeutung des Habitatalters für einzelne Reliktarten für Moose, Flechten, höhere Pflanzen, Laufkäfer, Landschnecken und Chilopoden (Wulf 1994; Aßmann 1994).

Zwischen all diesen Faktoren, die Einfluss nehmen können auf die Zusammensetzung einer Spinnengemeinschaft, bestehen natürlich auch Wechselwirkungen, die erst in ihrer Gesamtheit die Nischen bilden, die von einzelnen Arten besetzt werden können. Zum Beispiel wirken sich Habitatstruktur und Habitatvielfalt auf Mikroklima und Beutedruck aus. Räumlich sehr komplex strukturierte Lebensräume bieten verschiedene Mikroklimata und senken den Räuberdruck durch ein hohes Angebot an Versteckmöglichkeiten und größere Oberfläche, so dass die Begegnung von Räuber und Beute statistisch seltener erfolgt (Gunnarsson 1996). Aus dieser großen Anzahl von Faktoren wurden in der vorliegenden Untersuchung als abiotischer Faktor die Feuchtigkeit und als biotische Faktoren die Beuteverfügbarkeit und der Räuberdruck als mögliche Verursacher der beobachteten Muster näher untersucht.

2. Material und Methoden

2.1 Das Waldgebiet von Bialowieza

Lage, Geologie und Klima

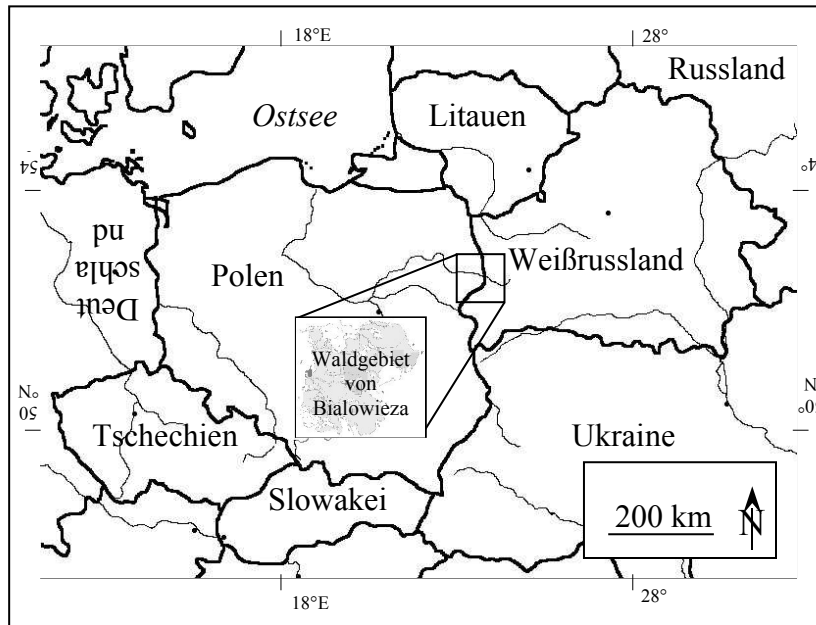


Abb. 2.1: Lage des Waldgebietes von Bialowieza. Gebietsgröße nicht maßstabsgerecht.

Das Waldgebiet von Bialowieza befindet sich im Osten Polens an der Grenze zu Weißrussland (Koordinaten: 52°N 30' – 53° N; 23°30' – 24°15' E) und besitzt eine räumliche Ausdehnung von etwa 1500 Quadratkilometern. Das Relief ist ausgesprochen flach mit nur wenigen Erhebungen (135-202 m N.N.). Der geologische Untergrund wird bestimmt von Flussauensedimenten (Sande, Tone), seltener auch Moränenmaterial. Das Waldgebiet von Bialowieza ist ausgesprochen feucht und geprägt von vielen Zuflüssen zu den Flüssen Narew und Bug, die über die Vistula in die Ostsee entwässern. Für den Wasserhaushalt bedeutend sind die Moore und Sumpfwälder, die in der Vergangenheit zum Teil, insbesondere auf weißrussischem Gebiet, durch Kanäle entwässert worden sind (Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998).

Die Region befindet sich in der Übergangszone von gemäßigtem zu kalt-gemäßigtem Klima. Dieser Übergang ist charakterisiert durch eine starke Verkürzung der Vegetationsperiode und Zunahme der durchschnittlichen Zeit der Schneebedeckung. In der Region des Bialowieza-Waldgebietes beträgt die Vegetationsperiode noch 205 Tage (Anzahl Tage mit mind. +5°C

Lufttemperatur), Schnee liegt durchschnittlich 92 Tage im Jahr (Falinski 1986). Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 6,8°C, es fallen ca. 640 mm Niederschlag (Falinski 1986). Das Klima dieser Region ist demnach vergleichbar mit dem eines zentraleuropäischen Gebirges bei 1200-1400 m N.N. (Falinski 1986).

Vegetation

Das Waldgebiet von Bialowieza befindet sich in der osteuropäischen Laub-Nadelwald-Region im Übergang von atlantischen Waldformationen zu mehr kontinentalen. Die typische Vegetationsform in diesem Gebiet ist der Linden-Eichen-Hainbuchen-Wald. Es befindet sich außerhalb des Areals der Buche (Mayer 1986), das nur bis zur Mitte Polens reicht. Von typisch osteuropäischen Wäldern verschieden sind die Wälder dieser Region durch einen sehr hohen Anteil an Eichen und Hainbuchen, da die Fichte erst weiter östlich des Bialowieza-Waldgebietes beginnt, die Wälder zu dominieren (Falinski 1986). Trotzdem gehört die Fichte auch im Bialowieza-Gebiet zur natürlichen Vegetation. Linden-Eichen-Hainbuchenwälder stehen auf etwa 10 Prozent der Gesamtfläche des Bialowieza-Waldgebietes, zumeist auf Braunerde- und Podsolböden (Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998). Nadelholzdominierte Wälder machen 62 Prozent der Waldfläche aus. Es handelt sich dabei vorwiegend um Fichten-Eichen-Kiefern-Mischwälder und mehr oder weniger reine, anthropogene Fichten- und Kiefernwälder auf sehr nährstoffarmen Podsol- und Schwemmsandböden (Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998). Flussbegleitende Wälder sind vorwiegende Erlenbruchwälder und Erlen-Eschenwälder. Diese sind auf 18 Prozent der Fläche zu finden. Laubholzdominierte Wälder finden sich hauptsächlich in der unberührten Kernzone des Nationalparks, während die mehr oder weniger anthropogen beeinflussten Wälder von den forstlich geförderten Fichten und Kiefern dominiert werden, die seit etwa 1921 anstelle der geschlagenen Laubhölzer, oft als Monokultur, angebaut wurden (Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998). Die Bewirtschaftung der Forstwälder erfolgt vergleichsweise kleinräumig durch die Entnahme einzelner Stämme oder Kahlhieb auf kleinen Flächen die anschließend der Sukzession überlassen werden (Femelwirtschaft). Großflächige Kahlschläge werden in der Regel nicht durchgeführt.

Einzigartig im Bialowieza-Waldgebiet ist der hohe Anteil historisch alter Wälder (~ 44% aller Wälder), die zudem in ihrem Ursprung natürlich sind, da sie bei der nacheiszeitlichen Wiedereinwanderung der Baumarten von Süden entstanden (Jedrzejewska und Jedrzejewska 1998).

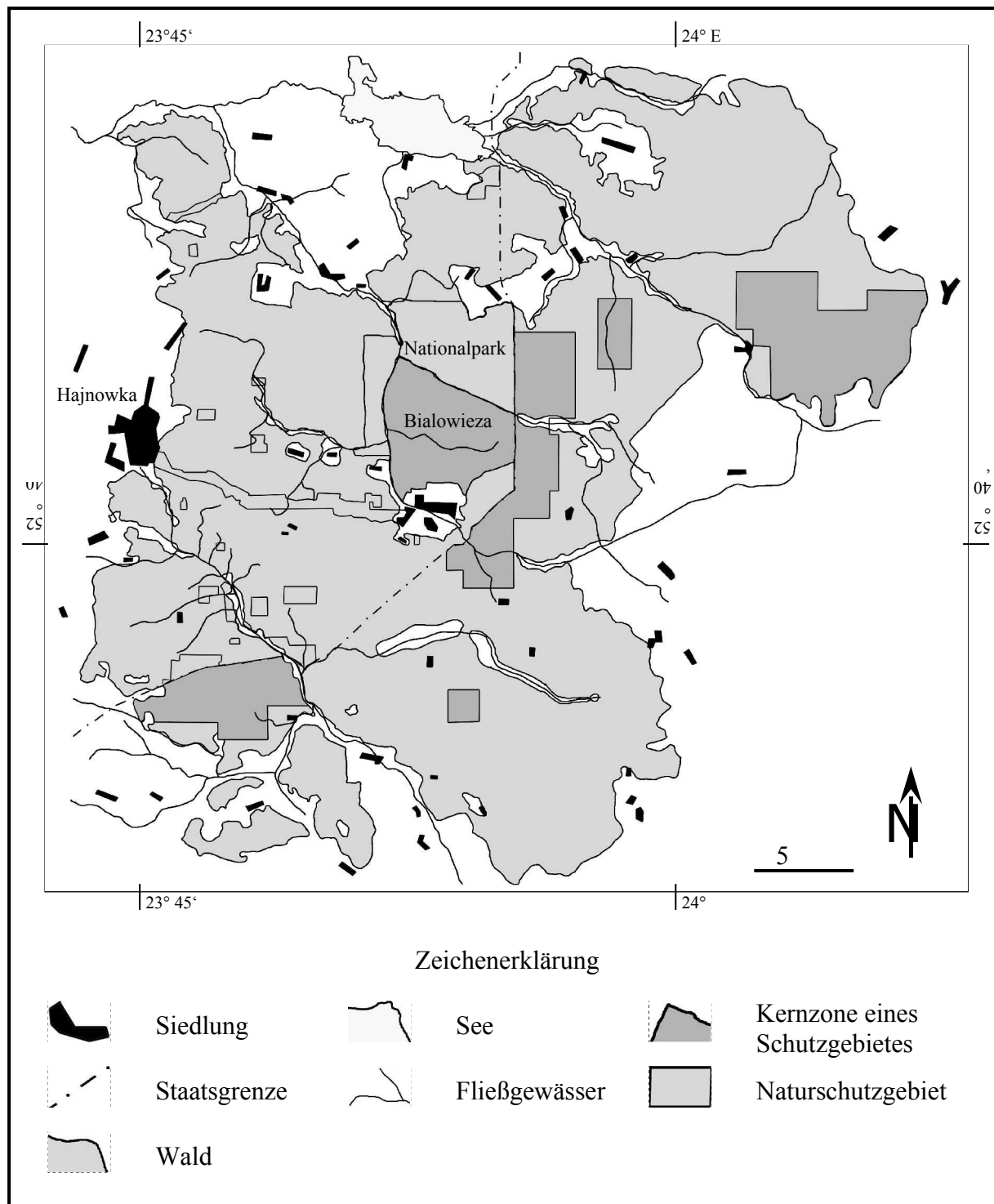


Abb. 2.2: Übersichtskarte des Waldgebietes von Białowieża (verändert nach Gutowski und Jaroszewicz 2001))

Der Nationalpark Bialowieza

Obwohl im Nationalpark Bialowieza keine Untersuchungen zu der vorliegenden Arbeit stattfanden, soll er an dieser Stelle aufgrund seiner großen Bedeutung für das Waldgebiet von Bialowieza kurz vorgestellt werden.

Der 47 Quadratkilometer große Bialowieza-Nationalpark ist Teil des Waldgebietes von Bialowieza. Er wurde 1921 gegründet, erlangte 1977 den Status eines UNESCO MAB-Biosphärenreservates (*Man And Biosphere*) und wurde 1979 zum UNESCO Weltnaturerbe erklärt. Im Jahre 1991 bekam auch der weißrussische Teil Nationalparkstatus mit mehreren Kernzonen und 1992 wurde der Status des UNESCO-Weltnaturerbes auch auf diesen Teil des Waldgebietes ausgeweitet. Im Jahre 1996 wurde der polnische Nationalpark im Norden um 58 km² nur z. T. naturnahen Waldes auf dann insgesamt 105 km² erweitert. Diese neue Teilfläche dient neben der eigentlichen Schutzfunktion auch als Vergleichsfläche der Erforschung von Sukzessionsprozessen natürlicher und naturnaher Waldökosysteme.

Der Nationalpark verdankt seine weitgehende Unberührtheit dem Umstand, dass er über Jahrhunderte königliches Jagdgebiet der polnischen und russischen Königshäuser war. Unter deren Herrschaft war die Nutzungsform des Waldes fast ausschließlich die Jagd (durch Fürsten und Günstlinge). Das Betreten des Waldes war nur mit Erlaubnis der Könige gestattet und die Umsetzung entsprechender Dekrete wurde von eigens dafür eingesetzten „Wildhütern“ gewährleistet. Negative Einflüsse dieser Zeit (15.-19.Jh) waren u.a. Holzeinschlag im östlichen Teil des Waldgebietes nach Vergabe von Waldflächen an Günstlinge der russischen Zaren (Katharina d. Gr., Paul I.), ein Großfeuer 1811, Verwüstung des Landes beim Durchzug der napoleonischen Truppen 1812 und Holzeinschlag und Wilderei im Zuge zweier Bürgerkriege 1831 und 1863 (Falinski 1986).

Bekannt ist der Bialowieza-Nationalpark neben seiner einzigartigen Vegetation und Vogelwelt auch als Lebensraum des Europäischen Wisents (*Bison bison bonasus*). Die Flachlandrasse dieser Tierart war noch vor 2000 Jahren über ganz Europa verbreitet, wurde aber auch in der Region des Bialowieza-Waldgebietes 1919 ausgerottet (Wilderei im Zusammenhang mit dem Ersten Weltkrieg). Das Jahr 1929 war der Beginn eines Zuchtprogramms zur Wiederansiedlung des Europäischen Wisents aus Herden, die aus europäischen Zoos (u.a. Frankfurter Zoo) in die Zuchtstation nahe der Stadt Bialowieza transportiert wurden. Die Auswilderung erfolgte schließlich im Jahre 1952, die gegenwärtige Population wird auf etwa 250 Tiere geschätzt.

2.2 Die Untersuchungswälder

Tab. 2.1: Daten der Wälder und der benebelten Bäume

	Starzyna- Urwald	Lesna- Urwald	W80	W30	W5
Baumalter [Jahre]	200	200-300	80	30	5
Baumarten- zusammensetzung	<i>Q. robur</i> , <i>C. betulus</i> , <i>Picea abies</i> , <i>P. sylvestris</i>	<i>Q. robur</i> , <i>C. betulus</i> , <i>P. abies</i> , <i>A. platanoides</i>	<i>Q. robur</i> , <i>C. betulus</i> , <i>P. abies</i> ,	<i>Q. robur</i>	<i>P. abies</i>
Anzahl beprobter					
Bäume					
<i>Quercus robur</i>	7	9	9	10	-
<i>Picea abies</i>	2	7	9	-	10
<i>Carpinus betulus</i>	2	7	6	-	-
Forstquadranten	730A	669E, 703A	302D, 303C	330B	333A
Datum der Probennahme	28.6. 01	29.6.- 4.7.01	5./6. 7.01	8.7.01	8.7.01
<i>Eiche</i>					
DBH (cm)	56 - 77	59 – 182	25 - 83	26 - 27	-
Höhe (m)	30 - 40	30 - 40	10 - 20	8 - 10	-
<i>Fichte</i>					
DBH (cm)	38; k.A.	34 - 56	25-51	-	~13
Höhe (m)	30	20 - 40	20 - 25	-	4 - 5
<i>Hainbuche</i>					
DBH (cm)	45; 43	36 - 52	24 - 39	-	-
Höhe (m)	15; k.A.	15 - 25	10 - 15	-	-

Alle Wirtschaftswälder waren Altersklassenwälder in Altersklassen von 5, 30 und 80 Jahren. Diese Wälder werden im Folgenden bezeichnet als W5, W30 und W80. Die

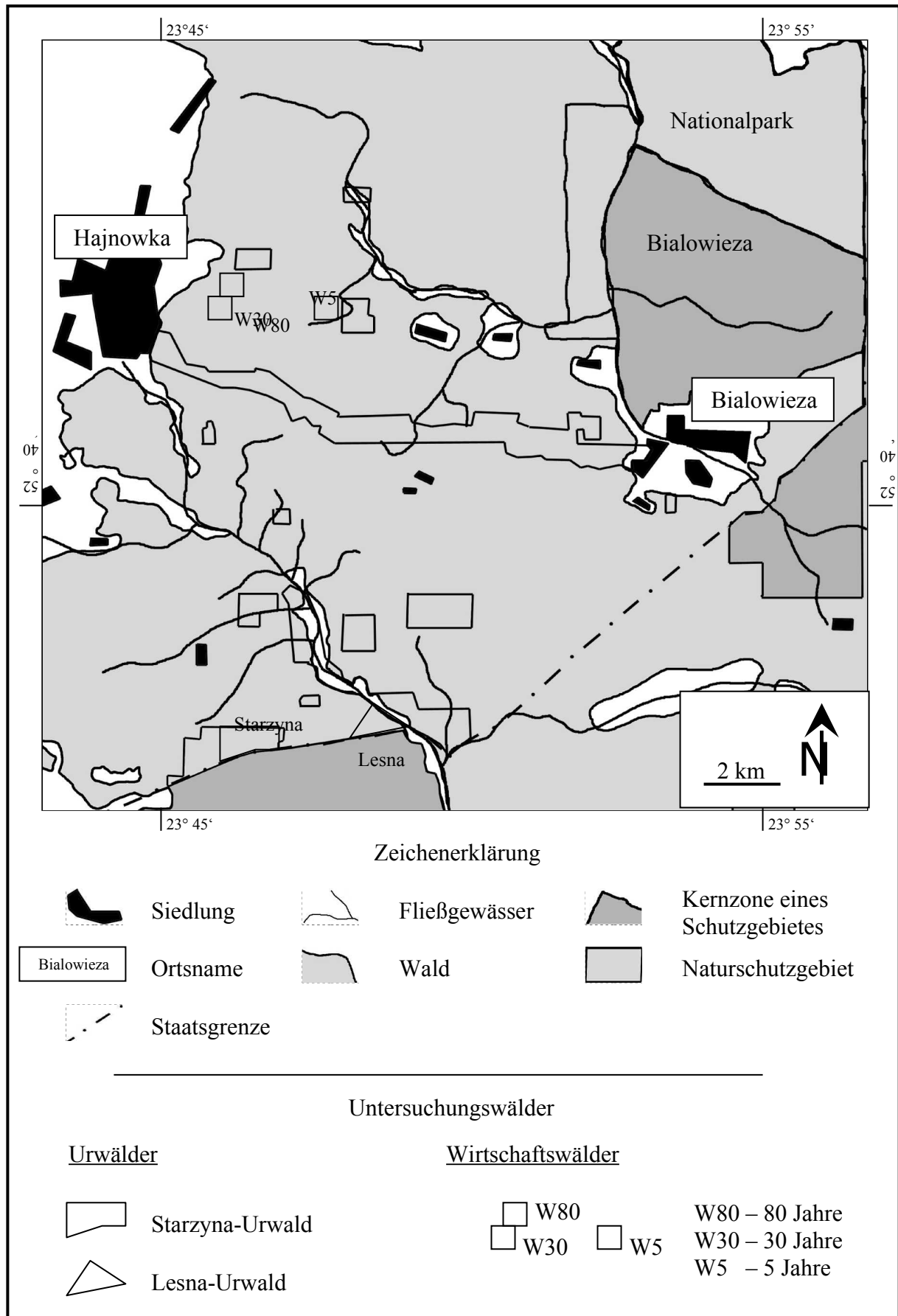


Abb. 2.3: Lage der Untersuchungswälder (verändert nach Gutowski und Jaroszewicz 2001)

2.3 Die Insektizidbenebelung

Die Probennahme erfolgte durch das Benebeln der Baumkronen mit einem Insektizid (natürliches Pyrethrum). Diese Methode erlaubte die quantitative und unselektive Erfassung freilebender Arthropodengemeinschaften unabhängig von der Aktivität der Tiere (Stork und Hammond 1997). Die Baumkronenbenebelung erlaubt eine standardisierte, baumspezifische Erfassung der arborikolen Arthropodengemeinschaften, ist in kleinem zeitlichem Rahmen durchführbar und der Eingriff in die benachbarten Lebensräume ist gering (Floren und Schmidl 2003).

Hierfür wurden an windstillen und nicht regennassen Tagen in den Morgenstunden unterhalb der zu beprobenden Baumkrone 13- bis 100 Quadratmeter große Planen aus Fallschirmseide derart verspannt, dass später hineinfliegende Invertebraten möglichst nicht von den Planen fallen konnten oder vom Boden und umstehender Vegetation in die Planen gelangen konnten. Die Größe der Fangplanen wurde so gewählt, dass etwa 80-90 Prozent der Kronenfläche von Fangplane unterstanden waren. In die Planen eingeklebt befanden sich mit einer Öffnung versehene Deckel von PE-Weithalsflaschen, in welche PE-Weithalsflaschen eingeschraubt wurden. Auf diese Weise wurden die Planen mittig etwas abgesenkt, was die später in die Planen fallenden Tiere sehr gut in den Planen zurückhielt. Danach wurde das in einer Trägersubstanz (Weißöl, Fa. ESSO) gelöste Pyrethrum mit einem Vernebelungsgerät (Fa. Swing-Fog; Modell SN 50) in der Baumkrone vernebelt. Der dabei entstandene Nebel ist nicht-benetzend, da die Tröpfchengröße etwa 10 μm beträgt. Nach der zehnminütigen Benebelung einer Baumkrone wurden nach zwei Stunden die zwischenzeitlich auf die Planen gefallenen toten und betäubten Invertebraten in PE-Weithalsflaschen gekehrt und in 70%igem Ethanol konserviert.

2.4 Auswertung der Proben und Bestimmung der Arten

Die Proben der 78 Bäume wurden in Warschau an der Universität und in Würzburg auf Ordnungsniveau sortiert und die Spinnen für eine genauere Bearbeitung separiert. Die Spinnen wurden zunächst nach juvenilen und adulten Tieren sortiert, die Juvenilen später bis zur Familie (wenn möglich bis zur Art) und die Adulten bis zur Art bestimmt. Die Determination geschah mit Hilfe der gängigen Bestimmungswerke (Wiehle 1931-1960; Heimer und Nentwig 1991, Roberts 1993, Bellmann 1997). Von jeder Art wurde ein Exemplar beider Geschlechter in einer Vergleichssammlung hinterlegt und die Determination

später durch Spezialisten nachgeprüft und ggf. korrigiert (Helmut Stumpf, Würzburg und Detlef Tolke, Chemnitz). Die Exemplare dieser Vergleichssammlung sind in der Sammlung von Stefan Otto einsehbar. Weiterhin wurden Exemplare mit Ichneumonidenlarven am *Opisthosoma* separat notiert.

2.5 Statistische Methoden

2.5.1 Deskriptive und Schließende Statistik

Die Daten wurden in der Mehrheit der Fälle mit nichtparametrischen Verfahren ausgewertet und dargestellt, da parametrische Statistik (arithmetisches Mittel, Standardabweichung, t-Test einfaktorielle Varianzanalyse, ...) in der Regel neben gegebener Normalverteilung der Daten auch homogene Varianzen der Stichproben voraussetzen und die Daten keine Ausreißer aufweisen sollten (Zöfel 2001, Engel 1997). Bei den meisten Daten dieser Arbeit wurde wenigstens eine dieser Voraussetzungen verletzt, so dass in diesen Fällen nichtparametrische Verfahren benutzt wurden.

Die Darstellung in Diagrammen erfolgte in der Regel mit Hilfe von Boxplots. Der Balken innerhalb der Box ist der Median (zweites Quartil, Q2), die Box umfasst alle Datenpunkte innerhalb des ersten und dritten Quartils (Q1 und Q3, = „Quartilsabstand, Innerquartilbereich“), also genau die Hälfte aller Datenpunkte. Die Linien umfassen alle Werte, die sich maximal 1,5 Quartilsabstände (Q3 - Q1) von der Box entfernt befinden. Extremwerte wurden als Kreise dargestellt, wenn ihr Abstand zur Box das 1,5- bis 3-fache des Quartilsabstandes betrug, als Sterne, wenn ihr Abstand zur Box größer war als das 3-fache des Quartilsabstandes. Bei Darstellung in Tabellenform wurden die Daten als Median \pm halber Quartilsabstand dargestellt (Formel 2.1). Im Falle, dass der Median genau in der Mitte lag zwischen erstem und zweitem Quartil wird durch den halben Quartilsabstand genau der Abstand der Quartile vom Median beschrieben. Lag der Median nicht mittig zwischen Q1 und Q3, so repräsentierte der halbe Quartilsabstand nicht mehr den Innerquartilbereich, gab aber auch dann noch hinreichend Information über die Streuung der Werte. Somit war der halbe Quartilsabstand ein geeignetes Maß für die Streuung von Daten (Zöfel 2001). Werden parametrische Daten mit dem Median dargestellt, so liegt dieser genau auf dem Wert des arithmetischen Mittels, ist also auch in diesen Fällen ein geeigneter Mittelwert.

Halber Quartilsabstand:

$$Q_{1/2} = (Q_3 - Q_1) / 2 \quad \text{Formel (2.1)}$$

$Q_{1/2}$ = halber Quartilsabstand (Streuungsmaß), Q_3 = drittes Quartil, Q_1 = erstes Quartil

Für Vergleiche nichtverbundener Stichproben wurden U-Test (nach Mann und Whitney, bei zwei Stichproben) und H-Test (nach Kruskal-Wallis, bei mehr als zwei Stichproben) als nichtparametrische Testverfahren auf signifikante Unterschiede verwandt. Bei signifikantem Testergebnis des H-Tests (Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,05$) wurde ggf. im multiplen Mehrfachvergleich von Stichprobenpaaren im U-Test auf signifikante Unterschiede zwischen je zwei Stichproben (z.B. Waldtypen) getestet. Das Signifikanzniveau wurde in diesen Fällen mit der *Bonferroni-Korrektur* nach Formel (2.2) gesenkt, um die Gefahr falsch positiver (= signifikanter) Ergebnisse zu minimieren („Fehler erster Art“). Werden eine große Anzahl von Stichproben zufällig gezogener Werte auf einem Signifikanzniveau von fünf Prozent geprüft, so wird erwartet, dass auch etwa fünf Prozent aller Tests ein signifikantes Ergebnis liefern (Fehler erster Art). Die Bonferroni-Korrektur ist ein geeignetes Verfahren, diese Fehlerquelle zu minimieren.

Bonferroni-Korrektur:

$$p_{\text{Bonf}} = p / k \quad \text{Formel (2.2)}$$

p_{Bonf} = neues Signifikanzniveau; p = normales Signifikanzniveau (normalerweise fünf Prozent ($p = 0,05$)); k = Anzahl der Paarvergleiche.

Beispiel: Im Vergleich der Abundanzen der Spinnen wurden vier Waldtypen verglichen. Der H-Test ergab signifikante Unterschiede, so dass im paarweisen Vergleich mit U-Tests je zwei dieser Waldtypen auf einen signifikanten Unterschied überprüft wurden. Vier Waldtypen im paarweisen Vergleich ergeben sechs Einzelvergleiche $[(k(k-1))/2]$. Das neue Signifikanzniveau ($p_{\text{Bonf}} = 0,05/6$) liegt dann nach der Bonferroni-Korrektur bei 0,00833.

In den Fällen, in denen die Voraussetzungen parametrischer Verfahren erfüllt waren, kamen parametrische Verfahren in der Datenanalyse zur Anwendung. Auf Normalverteilung wurde

getestet mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung. Varianzhomogenität wurde mit dem Levene-Test auf Varianzhomogenität überprüft. Auf Ausreißer wurde optisch im Boxplot geprüft. Für Tests auf signifikante Unterschiede zweier unabhängiger Stichproben wurde der t-Test nach Student verwendet. Beim Vergleich von mehr als zwei Stichproben wurde die einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) herangezogen und bei gegebener Signifikanz mit dem Scheffé-post-hoc-Test auf Unterschiede zwischen Stichprobenpaaren getestet.

2.5.2 Alpha-Diversität

Arten-Akkumulationskurven

Arten-Akkumulationskurven dienen der Abschätzung der Gesamterfassung aller Arten des lokalen Artenpools. In ihnen wurden die mit jeder Probennahme neu hinzukommenden Arten gegen die Anzahl der Probennahmen aufgetragen. Bei Erreichen der Sättigung konnte dies als starker Hinweis auf die vollständige Erfassung aller Arten angesehen werden. Wird die Kurve nur einmal berechnet, dann ist ihr Verlauf abhängig von der Reihenfolge, in der die Proben ausgewertet werden, je nachdem, ob zuerst sehr artenreiche oder artenarme Proben ausgewertet werden. Um diesen Effekt zu minimieren, bot es sich an, die Reihenfolge mehrfach zu randomisieren und jedes Mal die Kurve zu berechnen. Die resultierende Kurve war dann der Mittelwert aller durch die Randomisierung erhaltenen Kurven (Henderson 2003). Das Ergebnis war ein sehr viel glatterer Kurvenverlauf. Die Arten-Akkumulationskurven dieser Arbeit wurden erstellt mit dem Programm *Species, Diversity & Richness V 2.3* (Henderson und Seaby 1998). Alle Kurven wurden 100 Mal randomisiert und die aus diesen 100 Kurven gemittelte Kurve abgebildet.

Rang-Abundanz-Kurven

Rang-Abundanz-Kurven dienen der Darstellung der Abundanzdaten von Artengemeinschaften. Aus ihnen ließ sich die Struktur einer Gemeinschaft ablesen, z.B. ob die einzelnen Arten ähnliche Abundanzen aufwiesen (hohe Evenness) oder ob einzelne Arten

mehr oder weniger dominant vertreten waren und wie groß der Anteil seltener Arten war (z.B. Einzeltiere).

Zur Berechnung der Artenvielfalt der Spinnen wurden verschiedene Indizes berechnet.

1. Artenzahl S

Dieses einfache Maß für die Artenvielfalt beinhaltet lediglich die Anzahl der in einer Probe vorkommenden Arten. Sie kann synonym verwendet werden für „Artenreichtum“. Artenzahlen verschiedener Stichproben können nur bei gleichen Stichprobengrößen sinnvoll miteinander verglichen werden.

2. Shannon-Evenness J

Die Shannon-Evenness wird aus dem Shannon-Index berechnet und ist ein Maß für den Grad der Gleichverteilung der Individuenzahlen auf die Artenzahl (Formel 2.3).

$$E = H' / \ln S \quad \text{Formel (2.3)}$$

H' = Shannon Wiener Index; S = Artenzahl

3. Shannon-Wiener-Index H'

Dieser Index (Formel 2.4) beschreibt den mittleren Grad der Ungewissheit bei zufälliger Probennahme eine bestimmte von i Arten anzutreffen (Mühlenberg 1993). Je größer diese Ungewissheit ist, desto größer ist die Artenvielfalt dieser Probe. Wichtige Voraussetzungen für die Anwendung des Shannon-Wiener-Indexes sind die zufällige Probennahme aus großen Gemeinschaften bekannter Größe (Krebs 1999) und vergleichbar große Stichprobengrößen.

$$H' = - \sum p_i \log_{10} (p_i) \quad \text{Formel (2.4)}$$

H' = Informationsgehalt der Probe [bits / Individuum]; p_i = relativer Anteil der Art i in der Probe

4. Berger-Parker-Index $1/d$

Der Berger-Parker-Index beschreibt den relativen Anteil der häufigsten Art an der Gesamtgröße der Probe (Formel 2.5, Henderson 2003). Dieser einfache Index ist in seiner reziproken Variante ($1/d$) direkt proportional zur Diversität einer Probe.

$$1/d = \left(\frac{n_{\max}}{N} \right)^{-1} \quad \text{Formel(2.5)}$$

$1/d$ = relativer Anteil der häufigsten Art; n_{\max} = Abundanz der in der Probe häufigsten Art;
 N = Gesamtzahl aller Individuen in der Probe

5. Simpson-Index $1/D$

Der reziproke Simpson-Index $1/D$ ist die Anzahl gleichhäufiger Tiere, die benötigt wird um die Heterogenität (Diversität) dieser Probe zu generieren (Krebs 1999), ist also ein (inverses) Maß für den Anteil dominanter Arten in einer Probe (Formel 2.6). Die Spannweite des Wertes geht von 1 bis S , der Artenzahl der Probe, wobei hohe Werte aufgrund hoher Evenness, für eine hohe Diversität stehen.

$$1/D = \left(\sum p_i^2 \right)^{-1} \quad \text{Formel (2.6)}$$

6. Rarefaction-Methode

Die Rarefaction-Methode dient dem Vergleich der Diversität (Artenzahl) verschieden großer Proben, da sie keine Annahmen über die Verteilung der Daten macht und den Vergleich der Artenzahlen bei standardisierter Probengröße ermöglicht (Sanders 1968, Simberloff 1972, beide in Krebs 1999). In einem statistischen Verfahren wird die erwartete Artenzahl berechnet, die man erhält, wenn zufällig eine bestimmte Anzahl von Individuen aus einer Probe gezogen und deren Artenzahl bestimmt würde (Formel 2.7). Diese erwarteten Artenzahlen werden für alle beobachteten Individuenzahlen errechnet und als Kurve aufgetragen, so erhält man eine Artensättigungskurve. Verglichen werden dann die erwarteten Artenzahlen bei einer Individuenzahl, die der Gesamtindividuenzahl der kleinsten Probe

entspricht. Der Verlauf der Kurve lässt außerdem Rückschlüsse zu auf den Grad der Gleichverteilung der Individuen auf die Arten (Evenness). Wenn die Rarefaction-Kurve schon bei geringen Individuenzahlen steil ansteigt, dann sind die Abundanzen der Arten nur wenig ungleich verteilt, die Evenness also hoch. Liegt hingegen eine hohe Ungleichverteilung der Abundanzen vor (geringe Evenness), dann werden erst bei sehr großen Teilstichproben auch die seltenen Arten gezogen, was zur Folge hat, dass die Kurve der erwarteten Artenzahl nur langsam ansteigt und spät eine Sättigung erlangt.

Krebs (1999) gibt folgende Hinweise für die Benutzung der Rarefaction-Methode: Wichtige Annahmen der Rarefaction-Methode sind die taxonomische Einheitlichkeit der verglichenen Gruppen (alle Proben müssen die gleichen Taxa enthalten) und alle Proben müssen mit gleichen Fangmethoden erfasst worden sein. Weiterhin dürfen die Kurven nicht extrapoliert werden und es sollten möglichst große Proben (= viele Individuen) gesammelt werden um eine Überschätzung der Artenzahl durch geklumpfte Verteilungsmuster zu verhindern.

$$E(S) = \sum \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \quad \text{Formel (2.7)}$$

$E(S)$ = Erwartete Artenzahl bei der Probengröße n ; N = Gesamtindividuenzahl in der Probe;
 N_i = Anzahl der Individuen der Art i ; n = Probengröße

2.5.3 Beta-Diversität

Sørensen-Index C_s

Der Sørensen-Index ist ein Maß für die qualitative Ähnlichkeit zweier Proben gemessen am Anteil in beiden Proben gemeinsam vorkommender Arten (Formel 2.8). Er ist etwas anfällig gegenüber verschieden großen Proben (Krebs 1999).

$$C_s = \frac{2a}{(b + c)} \quad \text{Formel (2.8)}$$

a = Art, die in beiden Proben vorkommt; b = Art, die nur in Probe i vorkommt; c = Art, die nur in Probe j vorkommt

NESS-Index (Normalized Expected Species Similarity)

Abgeleitet von der Rarefaction-Methode (s.o.) berechnet der NESS-Index unter Einbeziehung der Artabundanzen die Ähnlichkeit zweier Proben bei standardisierten Stichprobengrößen (Formel (2.9), (Grassle und Smith 1976). Bei der Standardisierung auf kleine Stichprobengrößen gehen dominante Arten stärker in die Berechnung ein, bei großen Proben eher seltene (Horstmann 1999).

$$ESS_{(N1, N2, m)} = \sum \left(1 - \frac{\frac{N_1 - n_{1i}}{m}}{N_1} \right) \left(1 - \frac{\frac{N_2 - n_{2i}}{m}}{N_2} \right) \quad \text{Formel (2.9)}$$

$ESS_{(N1, N2, m)}$ = Erwartete Anzahl gemeinsamer Arten im Vergleich der Proben 1 und 2 bei einer Probengröße von m Individuen; $N_{1,2}$ = Anzahl der Individuen in Probe 1 bzw. 2, m = Größe der Teilstichprobe

Shinozaki-Kurven

Die Shinozaki-Kurve dient der Darstellung von zwei Dingen. Zum einen ist sie ein Maß für die Sammlungsgüte, zum anderen lässt ihr Verlauf Rückschlüsse zu auf die Ähnlichkeit von Gemeinschaften zwischen den Proben. Ein steiler Anstieg deutet auf eine hohe Übereinstimmung der Gemeinschaften der Proben, eine geringe Steigung ist ein starker Hinweis auf eine geringe Übereinstimmung der Gemeinschaften verschiedener Proben (Achtziger et al. 1992 und Meßner 1995). In einem statistischen Verfahren werden für verschiedene Anzahlen diskreter Teilstichprobengrößen (z.B. Probeflächen, Baumkronen) die erwarteten Artenzahlen berechnet und als Kurve aufgetragen (Shinozaki (1963) Formel 2.10).

$$E(S)_a = S \cdot \sum \left[\frac{K - k_i}{a} \right] / \binom{K}{q} \quad \text{Formel (2.10)}$$

$E(S)_q$ = Erwartete Artenzahl bei q Proben; q = Anzahl der Proben; K = Gesamtanzahl der Proben; Abundanz der i -ten Art; S = Artenzahl

Ordinierung

Der Teilbereich multivariater Methoden, der sich mit der Anordnung von Probestellen anhand der Ähnlichkeit ihrer Gemeinschaften befasst, wird als Ordinierung bezeichnet (Jongman et al. 1995). Hierbei werden die Probestellen in einem zwei- oder dreidimensionalen Diagramm als Punktwolken aufgetragen, wobei die einzelnen Punkte umso näher beieinander liegen, je ähnlicher sich die Gemeinschaften dieser Probestellen sind. Werden neben den Daten zur Artenzusammensetzung zusätzlich Daten zu Umweltvariablen (Feuchtigkeit, Störungshäufigkeiten, etc.) erhoben und in die Auswertung einbezogen, so spricht man von direkter Gradientenanalyse. Bei alleiniger Betrachtung der Artenzusammensetzung handelt es sich dagegen um eine indirekte Gradientenanalyse (Jongman et al. 1995). In letzterer Ordinierungsmethode wird anstelle einer bekannten Umweltvariablen eine unbekannte sogenannte „latente Variable“ eingeführt, die die Unterschiede in der Artenzusammensetzung möglichst gut zu erklären vermag.

Es gibt mehrere Techniken der Ordinierung. Diese unterscheiden sich hauptsächlich in ihren Annahmen hinsichtlich der Reaktion von Arten auf Änderungen der Variablen. So geht die Hauptkomponentenanalyse davon aus, dass die Abundanz einer Art linear von einer Variablen abhängt (lineare Abhängigkeit). Die Korrespondenzanalyse dagegen unterstellt, dass eine Art innerhalb der möglichen Ausprägung eines Umweltfaktors einen Toleranzbereich hat, innerhalb dessen sie existieren kann (unimodale Abhängigkeit) (Jongman et al. 1995) und innerhalb des Toleranzbereiches eine Gauß'sche Verteilung zeigt. Für jede Achse der Ordinierung wird ein Eigenwert (*eigenvalue*) berechnet, der ein Maß ist für den Erklärungsgehalt dieser Dimension für die Variation von Abundanzen innerhalb der Gemeinschaften. Der Wert liegt zwischen 0 und 1, wobei im Falle von Eigenwert = 1 einhundert Prozent der Variation durch diese Dimension erklärt werden.

Für die Ordinierung von Gemeinschaften, in denen die Abundanzen der Arten oft Null ist, wie in dieser Arbeit, wird die Anwendung des unimodalen Modells empfohlen (Braak und Smilauer 2002). In dieser Arbeit wird für eine indirekte Gradientenanalyse deshalb die Korrespondenzanalyse (Detrended Correspondence Analysis, DCA) verwendet und mit dem Programm Canoco 4.5 berechnet (Braak und Smilauer 2002).

2.5.4 Assoziationsmodelle

Assoziationsmodelle überprüfen eine Datenmatrix auf nicht-stochastische Muster (Gotelli und Entsminger 2001) im gemeinsamen Vorkommen von Arten in Gemeinschaften. Die zugrundegelegte Einheit ist die „Schachbrett-Einheit“ (*checkerboard-unit*), bestehend aus einem Probenpaar, in dem Art i und j nicht gemeinsam vorkommen. Diamond (1975) spricht von einer „Schachbrett-Verteilung“ (*checkerboard-distribution*), wenn Arten sich regelmäßig in ihrem Vorkommen ausschließen, also an einem Standort entweder die eine oder die andere Art vorkommt. Ob diesem Verteilungsmuster durch deterministische Mechanismen, wie z.B. Konkurrenz, verursacht werden ist seit Einführung des Konzeptes umstritten (Gotelli und Entsminger 2001).

Die Assoziationen wurden mit dem Programm *EcoSim* Version 7.58 berechnet (Gotelli und Entsminger 2001). Die Datensätze wurden 5000 Mal randomisiert, wobei die Reihen und Spaltensummen konstant gehalten wurden, d.h. pro Baum wurde die Anzahl der Arten konstant gehalten und pro Art die Anzahl der Bäume auf der sie nachgewiesen wurde. Nach Gotelli und Entsminger (2001) sind die Ergebnisse unter diese Bedingungen zum einen sehr robust gegenüber dem Fehler erster Art (falscher Ablehnung der Nullhypothese) und besitzt eine gute Schärfe im Finden nicht-stochastischer Muster auch in sehr „verrauschten“ Datensätzen. Das gewählte Maß für den Grad der Schachbrett-Verteilung ist der C-Wert (*Checkerboard-Score*), der berechnet wird aus der mittleren Anzahl Schachbrett-Einheiten. Eine Schachbrett-Einheit ist eine Probe, in der Art i und j sich gegenseitig ausschließen (Formel 2.11).

$$n_{SE} = (r_i - a)(r_j - a) \quad \text{Formel (2.11)}$$

n_{SE} = Anzahl der Schachbrett-Einheiten; $r_{i,j}$ = Anzahl der Proben, in denen Art i und j jeweils vorkommen; a = Anzahl der Proben, in denen beide Arten gemeinsam vorkommen

Der C-Wert ist die durchschnittliche Anzahl an Schachbrett-Einheiten aller Arten, die in den Proben nachgewiesen wurden. Dieser sollte in deterministisch strukturierten Gemeinschaften signifikant höher sein als in stochastisch geprägten.

2.5.5 Indikatorartenanalyse

Indikatorarten für einzelne Waldtypen wurden in einer Indikatorarten-Analyse (*Indicator-Species – Analysis*, IAA) nach Dufrene und Legendre (1997). Mit der IAA lassen sich Arten identifizieren, die in ihren Abundanzen auf einen bestimmten Habitattyp (charakterisiert durch abiotische Faktoren, Störungsgrad, etc.) konzentriert sind und gleichzeitig sehr zuverlässig in vielen Proben dieses Habitattyps vorkommen, dort also eine hohe relative Frequenz haben (McCune und Mefford 1999).

Die IAA verläuft in fünf Schritten:

i = eine bestimmte Probe (z.B. B19 im Lesna-Urwald)

j = bestimmte Art (z.B. *Hypomma cornutum*)

k = bestimmter Habitattyp (z.B. Lesna-Urwald)

1. Berechnung des relativen Anteils der Individuen der Art j , die im Habitattyp k vorkommen, an der Gesamtabundanz der Art in allen Habitattypen (Formel 2.12), z.B.: „Wie viel Prozent aller Individuen von *Hypomma cornutum* kommen im Lesna-Urwald vor?“

$$RA_{jk} = \frac{n_{jk}}{N_{jK}} \quad \text{Formel (2.12)}$$

RA_{jk} = relativer Anteil der Art j in Habitattyp k an der Gesamtindividuenzahl der Art j ; n_{jk} = Abundanz der Art j in Habitattyp k ; N_{jK} = Gesamtabundanz der Art j über alle Habitattypen K

2. Berechnung des relativen Anteils der Proben i innerhalb von Habitattyp k , die Art j enthalten (Formel 2.13), z.B.: „Wie viel Prozent meiner Proben im Lesna-Urwald enthalten Individuen von *Hypomma cornutum*?“

$$RF_{ijk} = \frac{n_{ijk}}{N_k} \quad \text{Formel (2.13)}$$

RF_{ijk} = relative Frequenz (= Frequenzprozent) der Art j im Habitattyp k ; n_{ijk} = Anzahl der Proben im Habitattyp k , die die Art j enthalten; N_k = Gesamtzahl der Proben im Habitattyp k

3. Berechnung des Indikatorwertes IW der Art j für den Habitattyp k durch Multiplikation von RA_{jk} und RF_{jk} und Angabe als Prozent (Formel 2.14). Hiermit wird z.B. angegeben, welchen Indikatorwert die Art *Hypomma cornutum* hat für den Lesna-Urwald.

$$IW_{jk} = RA_{jk} * RF_{jk} * 100 \quad \text{Formel (2.14)}$$

IW_{jk} = Indikatorwert der Art j für den Habitattyp k

4. Der höchste Indikatorwert jeder Art wird für die Weiterverarbeitung gespeichert. Für *Hypomma cornutum* z.B. $IW_{max} = 74.4$ für den Lesna-Urwald

5. Test des IW auf Signifikanz mit einer Monte-Carlo-Methode. Hierbei werden die Proben mehrfach (z.B. 1000 Mal) zufällig auf die Habitattypen verteilt und jedes Mal der IW_{max} jeder Art für diesen Habitattyp berechnet und mit dem tatsächlich beobachteten IW_{max} verglichen. Die Irrtumswahrscheinlichkeit p wird dann berechnet aus dem relativen Anteil der Simulationen, die für den beobachteten IW_{max} einen höheren Wert ergaben als für den IW_{max} der Randomisierung. Liegt der beobachtete IW_{max} sehr oft höher als der der Randomisierung, dann ist es sehr unwahrscheinlich, dass der aus den Proben bestimmte IW_{max} nur aufgrund einer zufälligen Häufung der Individuen einer Art in einem bestimmten Habitattyp zustande kam, mit dem Resultat, dass die Art als guter Indikator für den betreffenden Habitattyp interpretiert werden kann.

Nach der Bestimmung der Arten mit signifikanten Indikatorwerten wurden autökologische Daten dieser Indikatorarten aus der Literatur zusammengesucht und versucht daraus Rückschlüsse zu ziehen auf die Bedeutung von abiotischen Faktoren als Ursachen für die beobachteten Muster innerhalb der Spinnengemeinschaften. Die Angaben zu den Arten entstammen Platen et al. (1991), Schubert (1998), Heimer und Nentwig (1991) und Blick et al. (2000). Weiterhin wurde mit denselben Quellen geprüft, welche der Indikatorarten der Urwälder dieser Untersuchung als typische Arten von Urwäldern und naturnahen Altbeständen bekannt sind. Zusätzlich wurden dazu folgende Quellen ausgewertet: Finch (1999) und Dziabaszewski (1974).

3. Ergebnisse

3.1 Spinnendichte

Die Baumkronenbenebelung ergab für die Gesamtheit aller untersuchten Bäume ($n = 78$) eine Spinnenanzahl von 14.522 Individuen aus 16 Familien. Von diesen Tieren waren 3936 (27,1%) adult und 10.586 (72,9%) juvenil. Im Folgenden werden die Ergebnisse nach Baumarten getrennt vorgestellt. Die Spinnendichte wurde angegeben in Anzahl der Individuen pro Quadratmeter Fangfläche und 100 Prozent Kronendeckung.

Adulte

Quercus

Die waldspezifischen Unterschiede der Individuendichte waren hoch signifikant (H-Test, $p < 0,001$, Abb.). Die höchsten Dichten hatten der Lesna-Urwald und der W30, während die niedrigeren Dichten im Starzyna-Urwald und im W80 miteinander vergleichbar hoch waren (Abb. 3.1). Die Unterschiede vom Lesna-Urwald zu den beiden Wäldern Starzyna-Urwald und W80 waren hoch signifikant (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, $p < 0,00833$). Ebenfalls hoch signifikant verschieden waren die Spinnendichten zwischen Starzyna-Urwald und 30jährigem Wirtschaftswald (U-Test, $p < 0,00833$).

Picea

Auch auf Fichten unterschieden sich die standardisierten Abundanzen der adulten Spinnen hoch signifikant (ANOVA, $p < 0,01$). Der Lesna-Urwald hatte die höchsten Individuendichten und war von beiden Wirtschaftswäldern (W80, W5) signifikant verschieden (jeweils Scheffé-post-hoc-Test, $p < 0,01$). Die Fichten des Lesna-Urwaldes wiesen hier, wie bei den Eichen, die höchsten Spinnendichten auf. Die Wirtschaftswälder und der Starzyna-Urwald ($n = 2$) beherbergten vergleichbar viele Spinnen in ihren Fichtenkronen.

Carpinus

Auf den Hainbuchen gab es keinen signifikanten Unterschied in den Spinnendichten der adulten Spinnen der beiden statistisch vergleichbaren Wälder Lesna-Urwald und W80 (t-Test, $p = 0,34$).

Im Baumartenvergleich zeigte sich, dass Eichen die meisten Spinnen beherbergten, gefolgt von den Fichten. Hainbuchen wiesen die geringsten Spinnendichten auf.

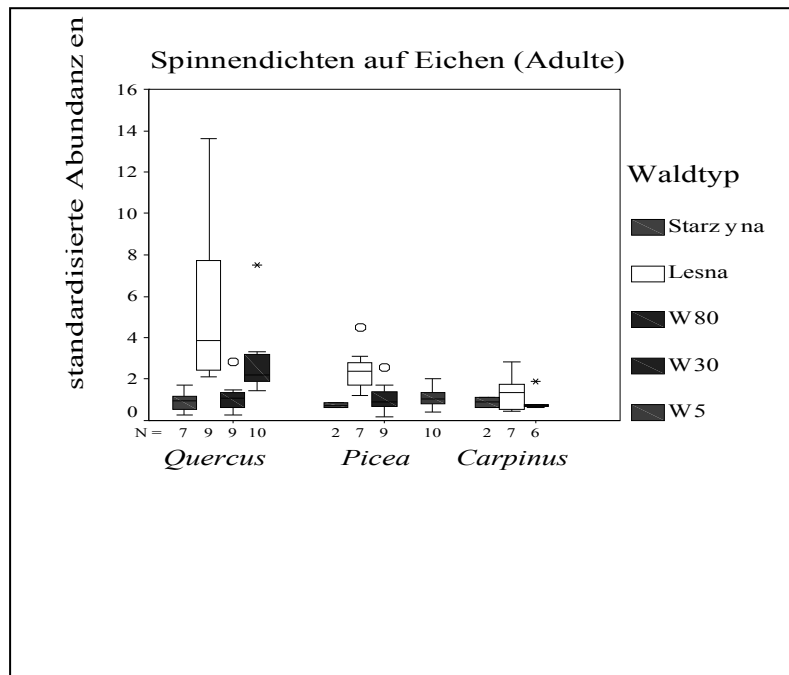


Abb. 3.1: Vergleich der standardisierten Abundanzen adulter Spinnen (pro 1m² und 100% Kronendeckung)

Adulte und Juvenile

Quercus

Wurden in die Berechnung der Spinnendichte nicht nur die adulten Exemplare, sondern auch die juvenilen einbezogen, so ergaben sich auf Eichen auch hier signifikante Unterschiede zwischen den Waldtypen (H-Test, $p=0,001$). Wie auch bei den Adulten hatten Lesna-Urwald und W30 die höchsten Spinnendichten und die Individuendichten in den beiden Wäldern Starzyna-Urwald und W80 waren vergleichbar hoch (Abb. 3.2). Hoch signifikant waren die Unterschiede zwischen Lesna-Urwald und den beiden Wäldern Starzyna-Urwald und W80 (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, $p < 0,00833$). Eine ebenfalls große Ähnlichkeit zum Ergebnis der Adulten zeigte der Vergleich von Starzyna-Urwald und 30jährigem Wirtschaftswald, denn auch dieser Unterschied war hoch signifikant (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, $p < 0,00833$).

Picea

Die Spinnendichten der Fichtenkronen waren zwischen den Waldtypen signifikant voneinander verschieden (H-Test, $p < 0,05$), der multiple Paarvergleich im U-Test mit Bonferroni-Korrektur ($p_{\text{Bonf}} = 0,0166$) ließ allerdings keine signifikanten Unterschiede erkennen. Der deutlichste, wenn auch nicht signifikante, Unterschied bestand in den Spinnendichten zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, $p = 0,023$). Die höchsten Dichten wurden im Lesna-Urwald und W5 nachgewiesen. Die Dichten der Spinnen im Starzyna-Urwald waren von allen Wäldern die geringsten, allerdings konnte aufgrund des kleinen Stichprobenumfanges keine statistische Absicherung erfolgen.

Carpinus

Der Unterschied zwischen den statistisch vergleichbaren Wäldern Lesna-Urwald und W80 war nicht signifikant (U-Test, $p = 0,89$)

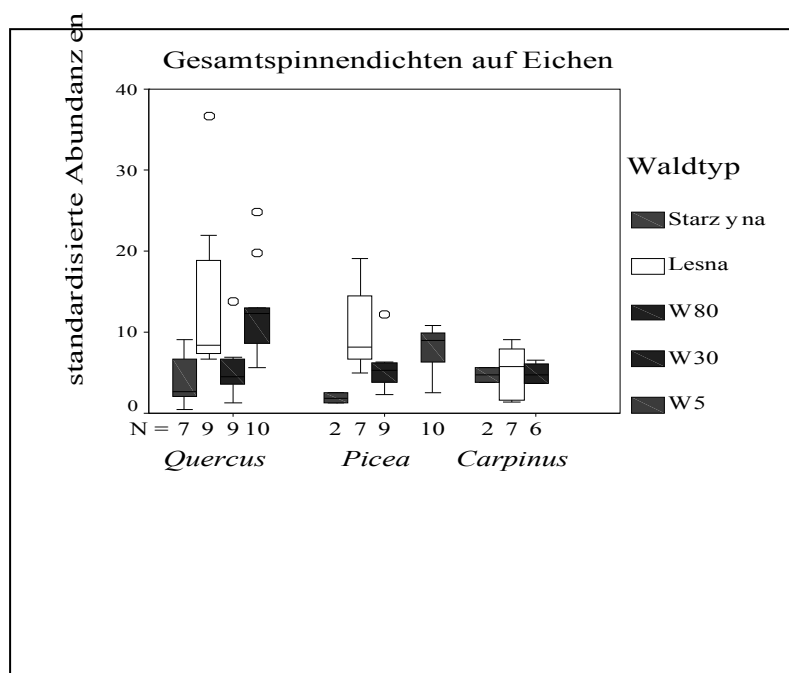


Abb. 3.2: Vergleich der standardisierten Abundanzen aller Spinnen (pro 1m^2 und 100% Kronendeckung)

3.2 Relative Anteile der Spinnen an den Arthropodengemeinschaften

Die relativen Anteile der einzelnen Arthropodentaxa an den Gemeinschaften sind in Abb. 3.3 dargestellt (siehe auch Tab. 7.2 im Anhang). Die wichtigsten Muster der Insektengemeinschaften werden im folgenden Abschnitt kurz dargestellt.

Die Arthropodengemeinschaften der Baumkronen im Untersuchungsgebiet wurden dominiert von Dipteren, die fast ein Fünftel aller Arthropoden stellten. Im Lesna-Urwald waren die Zweiflügler so häufig, dass sie auf allen Baumarten im Mittel (Median) mehr als 20 Prozent aller Individuen ausmachten, auf Eiche und Hainbuche sogar fast 30 Prozent. Zweithäufigstes Taxon waren die Psocoptera (Staubläuse). Diese hatten generell hohe Dichten, besonders auf Fichte, wo ihr mittlerer Anteil fast 20 Prozent aller Individuen ausmachte. Andere Insektengruppen stellten generell etwa 10 Prozent der Individuen (z.B. Coleoptera, Hymenoptera) oder waren weniger stark am Aufbau dieser Gemeinschaften beteiligt (z.B. Heteroptera, Collembola, Lepidoptera, Neuroptera).

Der relative Anteil der Spinnen an den Gemeinschaften betrug im Mittel (Median) 6,4 Prozent. Es gab nur auf Eichen zwischen den Waldtypen signifikante Unterschiede im relativen Anteil der Spinnen an den Arthropodengemeinschaften (H-Test, $p < 0,001$). Im paarweisen Vergleich der Wälder (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, sechs Vergleiche, $p_{\text{Bonf}} = 0,00833$) waren die relativen Anteile der Spinnen im Lesna-Urwald signifikant verschieden von denen der Wirtschaftswälder (U-Tests, $p < 0,001$). Im Lesna-Urwald war der Anteil der Spinnen an der Arthropodengemeinschaft niedriger als in den Wirtschaftswäldern (Abb. 3.3). Auf Fichten gab es keine signifikanten Unterschiede in den relativen Anteilen der Spinnen (ANOVA, $p = 0,21$). Auch auf Hainbuchen waren die Unterschiede im relativen Anteil zwischen Lesna-Urwald und W80 nicht signifikant (U-Test, $p = 0,89$). Zwischen den Baumarten gab es keinen signifikanten Unterschied in den Anteilen der Spinnen an der Arthropodengemeinschaft (H-Test, $p = 0,21$).

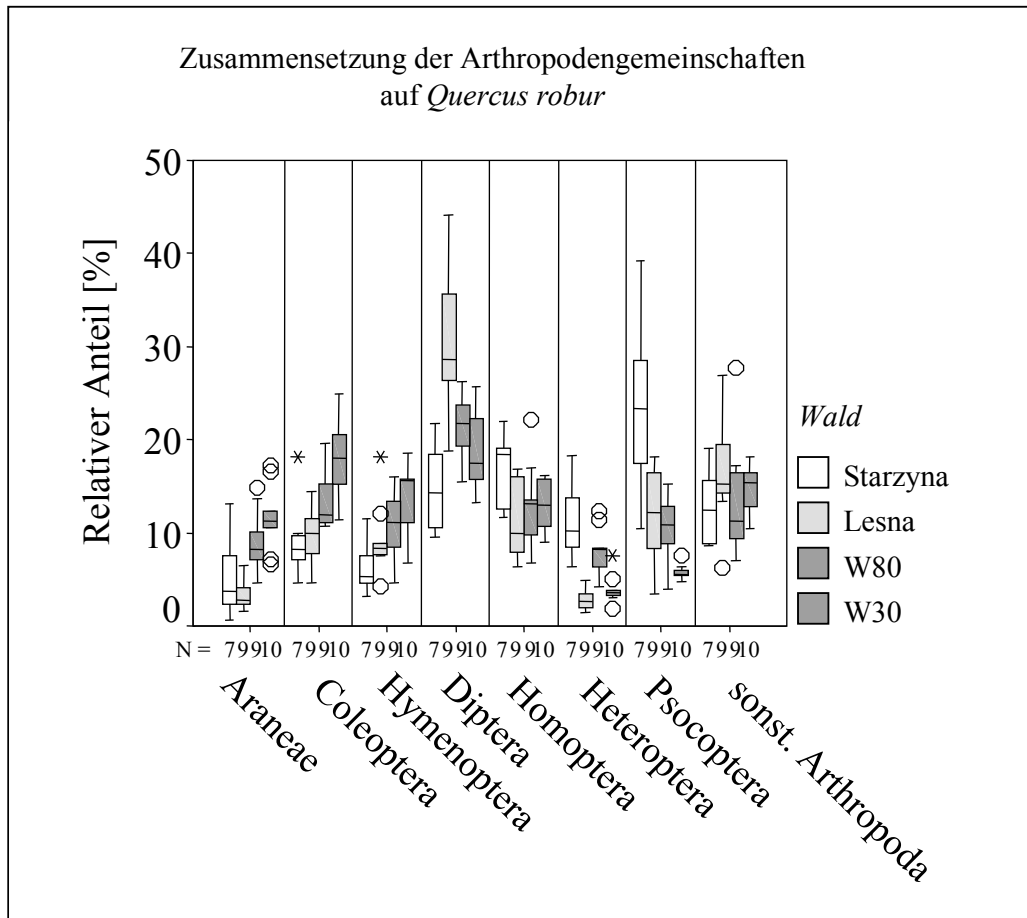


Abb. 3.3: Relative Anteile der Spinnen und der Insektenordnungen an den Gemeinschaften der einzelnen Bäume

3.3 Regionale Gilden- und Familienzusammensetzung

Die funktionellen Gruppen (=Gilden) der Spinnen wurden nach ihrer Beuteerwerbsstrategie gebildet. Bei den netzbauenden Spinnen wurden Arten unterschieden, die ihre Beute mit einem Radnetz fangen (Radnetzbauer) und solche, die ein Netz in dreidimensionaler Orientierung besitzen (Raumnetzbauer). Raumnetze sind z.B. die unregelmäßigen Netze der Kugelspinnen (Theridiidae) und die in horizontalen vieler Baldachinspinnenarten (Linyphiidae). Bei den Vertretern der Unterfamilie Linyphiinae ist über der horizontalen Netzebene ein dichtes Netzwerk von unregelmäßigen Fäden angebracht, die eine wesentliche Rolle beim Fang der Beute spielen. Deshalb sind auch diese Netze Raumnetze.

Die Arten der anderen Unterfamilie der Baldachinspinnen, den Erigoninae, bauen unregelmäßige, kleine Netze in Substratvertiefungen, also auch dreidimensionale Raumnetze. Bei den Jagdspinnen mit Beuteerwerb ohne Fangnetz wurden aktive und passive Jagdspinnen unterschieden. Aktive Jagdspinnen bewegen sich frei im Habitat und suchen ihre Beute aktiv entweder taktil (z.B. Clubionidae, Anyphaenidae) oder optisch (z.B. Salticidae). Passive Jagdspinnen warten an geeigneten Stellen (z.B. in Blütenköpfen) auf Beute, ohne diese selbst aufzusuchen. In der vorliegenden Arbeit handelte es sich dabei ausschließlich um Vertreter der Thomisidae (Krabbenspinnen)

Die im nächsten Abschnitt angegebenen relativen Anteile (%) beziehen sich bei den Familien auf den Anteil dieser Familie an der regionalen Gemeinschaft (alle 78 Bäume), bei den häufigsten Arten auf den Anteil dieser Art an der Familie. Einen Überblick über die Gilden- und Familienzusammensetzung dieser Untersuchung gibt Abb. 3.4.

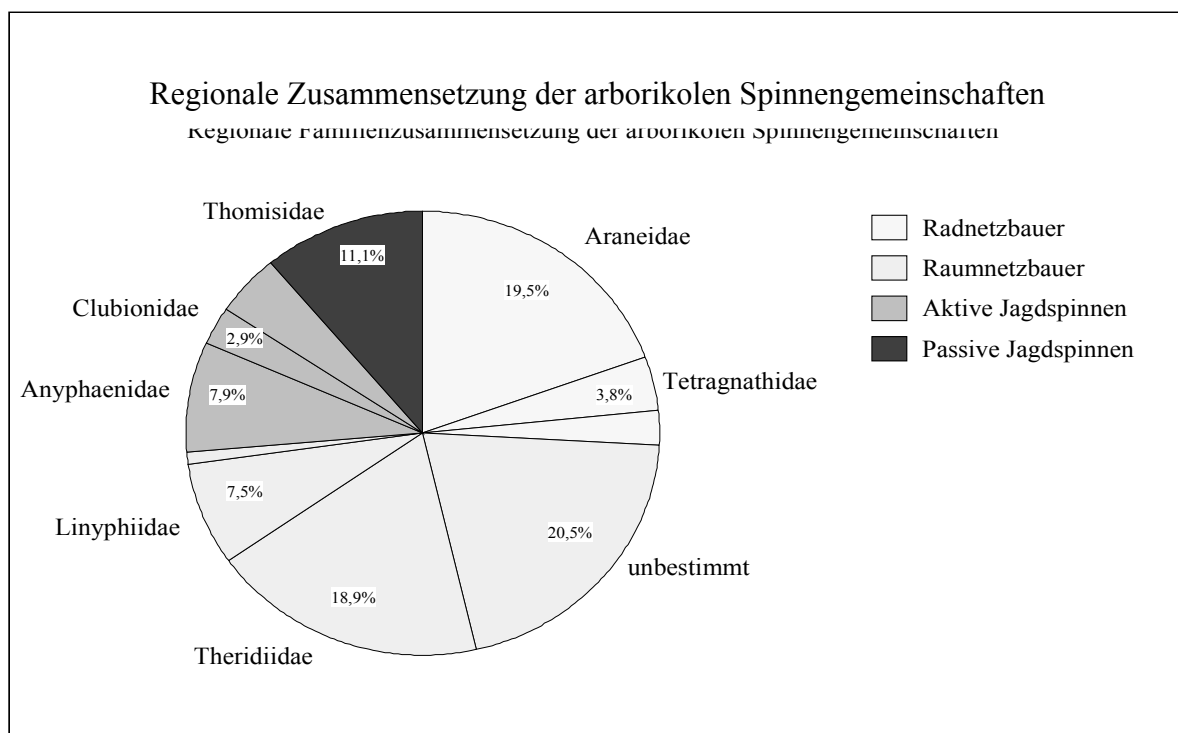


Abb. 3.4: Zusammensetzung der Gemeinschaft über alle 78 untersuchten Bäume (Adulte und Juvenile); unbeschriftete Segmente beinhalten weitere Familien in der entsprechenden Gilde, unbestimmte Individuen werden hier zu den Raumnetzbauern gestellt, da juvenile Tiere der anderen Gilden sehr gut den einzelnen Familien zuzuordnen sind. Siehe auch Tab. 7.1 im Anhang.

Radnetzbauer

Die Spinnen dieser Gilde machten bei den Juvenilen fast zwölf Prozent aller Individuen aus, bei der Betrachtung aller Stadien stellten sie über ein Viertel aller Spinnen (Tab. 3.1). In der

Gilde der Radnetze bauenden Spinnen wurden Vertreter aus fünf Familien nachgewiesen (siehe auch Tab. 7.1). Die Familie der Tetragnathidae stellte 334 adulte Individuen (8,5% der Gemeinschaft). Die häufigere der beiden Arten war *Tetragnatha obtusa* mit 237 Exemplaren (71,0%). 107 Vertreter der Araneidae stellten 2,7 Prozent der Adulten-Gemeinschaft. Häufigste der acht Arten war die Kürbisspinne *Araniella cucurbitina* mit 53 Individuen (49,5%). Vertreter anderer radnetzbauender Familien (Uloboridae und Metidae), wurden als Adulte nur mit insgesamt 16 Individuen nachgewiesen. Ihr Anteil an der Adultengemeinschaft lag bei 0,3 Prozent.

Bei der Gesamtbetrachtung der Adulten und Juvenilen hatten die Araneiden mit 2827 Individuen einen deutlich höheren Anteil an der Gemeinschaft (19,5%). Juvenil häufige Radnetzspinnen waren *Araniella sp.* (1588 Ind.), *Atea sp.* (674 Ind.), *Gibbaranea sp.* (184 Ind.) und *Cyclosa conica* (129 Ind.). Die Gartenkreuzspinne *Araneus diadematus* wurde mit 31 juvenilen Individuen nachgewiesen. Juvenile und adulte Streckerspinnen waren mit insgesamt 552 Individuen vertreten, der Anteil juveniler Tiere lag bei 39,5 Prozent (218 Ind.). Streckerspinnen stellten insgesamt 3,8 Prozent der regionalen Spinnengemeinschaft. Von den Herbstspinnen (Metidae) konnten neben den 11 Adulten 341 juvenile Tiere (vorwiegend *Metellina sp.*) nachgewiesen werden, die in der Gemeinschaft dann insgesamt 2,4 Prozent aller Tiere stellten.

Einzige Art der Uloboridae (Kräuselradnetzspinnen) war *Hyptiotes paradoxus*, sie wurde fast ausschließlich auf Fichten nachgewiesen (31 Individuen). Weiterhin wurde *Theridiosoma gemmosum* (Theridiosomatidae – Zwerg-Radnetzspinnen) mit einem adulten Weibchen nachgewiesen.

Raumnetzbauer

Die Raumnetze bauenden Spinnen stellten den Großteil der adulten Spinnen und etwa die Hälfte aller Individuen (Tab. 3.1). Es konnten drei Familien radnetzbauender Spinnen nachgewiesen werden, von denen zwei in großen Abundanzen vorkamen. Diese zwei Familien dominierten die Gemeinschaft der Adulten. Die Theridiidae (Kugelspinnen) waren mit 2190 Individuen (55,6%) vertreten, die Linyphiidae (Baldachinspinnen) mit 833 Exemplaren (21,2%). Beide Familien waren mit Abstand die artenreichsten (Linyphiidae: 36 Arten; Theridiidae: 13 Arten). Häufigste Linyphiide war *Hypomma cornutum* mit 292 Individuen (35,1%). Die abundanzstärkste Theridiide war *Paidiscura pallens* (= *Theridion p.*) mit 698 Individuen (31,9%), dicht gefolgt von *Enoplognatha ovata* mit 670 Exemplaren

(30,6%). Einzige Art der Dictynidae (Kräuselspinnen) war *Dictyna pusilla* mit 111 Individuen (2,8%).

Insgesamt wurden 2749 adulte und juvenile Kugelspinnen nachgewiesen, deren Anteil an der Gemeinschaft demnach insgesamt 18,9 Prozent betrug. Die als Adulte häufige Kugelspinne *Enoplognatha ovata* war auch als Juvenile häufig vertreten (293 Tiere). Die Gesamtzahl gefangener Baldachinspinnen lag bei 1094 Individuen (7,5 Prozent). Ihre Zahl dürfte allerdings unterschätzt worden sein, da ein Großteil der unbestimmten Juvenilen (2918 Ind., 20,1%) zu den Baldachinspinnen gehören dürfte. *Linyphia triangularis* wurde in den Proben nur juvenil mit 8 Exemplaren nachgewiesen. Die Anzahl der Kräuselspinnen erhöhte sich bei zusätzlicher Auswertung der Juvenilen auf 183 Individuen, ihr Gesamtanteil an der Spinnengemeinschaft lag demnach bei 1,3 Prozent.

Tab. 3.1: Gesamtzahlen und relative Anteile der Spinnen in den Gilden (alle 78 Probenbäume)

Gilde	Adulte		Juvenile		Adulte + Juvenile	
	Gesamt	%	Gesamt	%	Gesamt	%
Radnetzbauer	457	11,61	3306	31,23	3763	25,91
Raumnetzbauer	3134	79,62	3810	35,99	6944	47,82
Aktive Jagdspinnen	281	7,14	1917	18,11	2198	15,14
Passive Jagdspinnen	64	1,63	1553	14,67	1617	11,13
Summe	3936	100,00	10586	100,00	14522	100,00

Aktive Jagdspinnen

Die Spinnen dieser Gilde waren an der Adulten-Gemeinschaft in einem geringen Anteil beteiligt (7%) und ihr Anteil an der Gesamtspinnenzahl war etwas mehr als doppelt so hoch (Tab. 3.1). Es wurden 7 Familien aktiver Jagdspinnen nachgewiesen. Die mit fünf Arten vertretenen Philodromidae (Laufspinnen) hatten als Adulte eine Abundanz von 168 Individuen (4,3%). Häufigste Art war *Philodromus collinus* mit 128 Individuen (76,3%). Insgesamt wurden 67 adulte Salticiden (Springspinnen) nachgewiesen, deren Anteil an der Adultengemeinschaft bei 1,7 Prozent lag. Häufigste Arten waren *Ballus chalybeius* und *Dendryphantès rudis*. Vertreter der Anpyhaenidae (Zartspinnen) und Clubionidae (Sackspinnen) konnten adult nur in geringer Anzahl nachgewiesen werden (21 und 17

Individuen). Es wurden vier adulte Gnaphosiden (Plattbauchspinnen, *Haplodrassus soerenseni* und *Micaria subopaca*) und zwei Vertreter der Zoridae (Wanderspinnen, eine Art: *Zora spinimana*) in den Kronen nachgewiesen. Zwei adulte Exemplare der araneophagen Mimetidae (Spinnenfresser, eine Art: *Ero furcata*) wurden ebenfalls nachgewiesen.

Wurden adulte und juvenile Tiere ausgewertet, so änderten sich die Dominanzverhältnisse deutlich. Zu den 21 adulten Zartspinnen (nur *Anyphaena accentuata*) kamen 1126 juvenile Tiere (ins. 1147 Exemplare), die dann einen deutlich größeren Anteil an der Spinnengemeinschaft hatten (7,9 Prozent). Insgesamt konnten 424 Vertreter der Clubionidae nachgewiesen werden (2,9 Prozent, nur *Clubiona sp.*). Bei den Philodromidae waren die Anteile adulter und juveniler Tiere etwa ausgeglichen (ins. 377 Tiere), ihr Gesamtanteil an der Gemeinschaft betrug 2,6 Prozent. Der relative Anteil der Salticiden blieb fast unverändert, wenn auch die Juvenilen betrachtet wurden (239 Tiere, 1,6 Prozent). Es konnten nur eine Gnaphoside und 2 Mimetide juvenil nachgewiesen werden, der Anteil dieser Familien blieb demnach unbedeutend. Wanderspinnen wurden juvenil nicht nachgewiesen.

Passive Jagdspinnen

Einzigste Jagdspinnenfamilie passiven Beuteerwerbs waren die Thomisidae (Krabbenspinnen), die in der Adulten-Gemeinschaft nur gering vertreten waren (2%), aber durch die große Anzahl juveniler Vertreter von *Diaea dorsata* insgesamt über ein Zehntel aller Spinnen stellten (Tab. 3.1). Es konnten in dieser Gilde vier Arten mit 64 adulten Exemplaren (1,6%) nachgewiesen werden.

Artenspektrum

Die 19 häufigsten Arten stellten zusammen etwa 50 Prozent aller Individuen (Tab. 3.2). Alle diese Arten sind arborikol und/oder Waldarten. Die individuenreichsten Spinnenarten dieser Untersuchung waren *Diaea dorsata* (10,7 % aller Spinnen), *Anyphaena accentuata* (7,9%), *Enoplognatha ovata* (6,6%) und *Paidiscura pallens* (4,9%).

Tab. 3.2: Die häufigsten Arten; Lebensraum nach Platen et al. (1991). Diese Arten stellen etwa 50 Prozent aller Individuen. Lebensraum nach Heimer und Nentwig (1991) und Platen et al. (1991)

Art	Familie	Anzahl	%	Lebensraum
<i>Diaea dorsata</i>	Thomisidae	1548	10,7	arborikol, Wälder
<i>Anyphaena accentuata</i>	Anyphaenidae	1147	7,9	arborikol
<i>Enoplognatha ovata</i>	Theridiidae	963	6,6	meist in Wäldern
<i>Paidiscura pallens</i>	Theridiidae	708	4,9	arborikol, Wälder
<i>Theridion tinctum</i>	Theridiidae	428	2,9	arborikol, Wälder
<i>Theridion varians</i>	Theridiidae	406	2,8	arborikol, Wälder
<i>Metellina mengei</i>	Metidae	351	2,4	Wälder
<i>Hypomma cornutum</i>	Linyphiidae	292	2,0	arborikol
<i>Tetragnatha obtusa</i>	Tetragnathidae	237	1,6	arborikol, Wälder
<i>Gibbaranea gibbosa</i>	Araneidae	185	1,3	arborikol
<i>Cyclosa conica</i>	Araneidae	157	1,1	arborikol
<i>Neriere emphana</i>	Linyphiidae	151	1,0	Wälder
<i>Ballus chalybeius</i>	Salticidae	145	1,0	arborikol
<i>Philodromus collinus</i>	Philodromidae	128	0,9	arborikol
<i>Dictyna pusilla</i>	Dictynidae	111	0,8	arborikol
<i>Neriere peltata</i>	Linyphiidae	104	0,7	Wälder
<i>Tetragnatha montana</i>	Tetragnathidae	97	0,7	Wälder
<i>Achaearanea lunata</i>	Theridiidae	75	0,5	arborikol, Wälder
<i>Moebelia penicillata</i>	Linyphiidae	69	0,5	arborikol

3.4 Neunachweise für die Region Bialowieza

14 der nachgewiesenen Spinnenarten sind Neunachweise für das Gebiet Bialowieza (nach Starega und Kupryjanowicz 2001 und Stanska 2002). Die meisten dieser Arten sind in Europa häufige Spinnen der Baumkronen und Wälder. Drei Arten sind Spinnen, die nur selten nachgewiesen werden: *Dipoena nigroreticulata*, *D. torva* (beide Theridiidae) und *Philodromus praedatus* (Philodromidae).

Tab. 3.3: Neunachweise für das Gebiet Bialowieza, Anzahl bezieht sich auf Adulte und Juvenile; Ara = Araneidae, Ulo = Uloboridae, The = Theridiidae, Lin = Linyphiidae, Clu = Clubionidae, Phi = Philodromidae, Tho = Thomisidae; Habitat und Status nach Heimer und Nentwig (1991)

Art	Familie	Anzahl	Habitat	Status
<i>Gibbaranea gibbosa</i>	Ara	185	Bäume, Sträucher	k.A.
<i>Hyptiotes paradoxus</i>	Ulo	31	Nadelbäume	k.A.
<i>Anelosimus vittatus</i>	The	1	Bäume, Sträucher	häufig
<i>Dipoena nigroreticulata</i>	The	4	Baumkronen	sehr selten
<i>Dipoena torva</i>	The	3	Baumkronen	sehr selten
<i>Theridion melanurum</i>	The	4	Gebäude, Mauern	sehr häufig
<i>Diplocephalus cristatus</i>	Lin	5	Offenland	sehr häufig
<i>Entelecara erythropus</i>	Lin	2	Bäume, Sträucher	k.A.
<i>Meioneta mollis</i>	Lin	1	Wiesen, Waldränder	k.A.
<i>Clubiona marmorata</i>	Clu	8	Bäume (Eichen!)	k.A.
<i>Philodromus albidus</i>	Phi	5	Bäume, Sträucher	k.A.
<i>Philodromus praedatus</i>	Phi	2	Bäume	selten
<i>Philodromus rufus</i>	Phi	4	Bäume, Sträucher	nicht häufig
<i>Pistius truncatus</i>	Tho	8	Bäume, Sträucher	nicht häufig

3.5 Einfluss des Störungsgrades auf die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaften

Im folgenden Abschnitt werden Veränderungen der Gilden- und Familienzusammensetzung in Abhängigkeit vom Störungsgrad der Wälder dargestellt. Dabei wurden Adulte und Juvenile zusammen ausgewertet, da auf diese Weise etwa 80 Prozent aller Individuen einer Familie zugeordnet werden konnten. Dargestellt werden die relativen Anteile der einzelnen Gilden im Balkendiagramm (Abb. 3.5). Um zu klären, ob Veränderungen der relativen Anteile der Gilden durch eine Änderung der Dichte verursacht wurden, wurden die Individuendichten der Gilden auf signifikante Veränderungen zwischen den Wäldern geprüft.

3.5.1 Gilden

Quercus

Es gab zwischen Ur- und Wirtschaftswäldern bei den Radnetze bauenden Spinnen keine Unterschiede im relativen Anteil an der Gemeinschaft. Ihr Anteil lag zwischen vier und acht Prozent (Abb. 3.5). Die Unterschiede in der Dichte waren nicht signifikant (H-Test, $p = 0,05$). Raumnetzbauende Spinnen hatten in den beiden Urwäldern relative Anteile von 63 und 68 Prozent an der Gemeinschaft, in den Wirtschaftswäldern dagegen nur 28 und 35 Prozent. Dieser deutliche Unterschied zwischen Ur- und Wirtschaftswäldern war bei Betrachtung der Dichte dieser Spinnen nicht zu erkennen. Es gab hier einen signifikanten Unterschied zwischen den Waldtypen (H-Test, $p = 2,69 \times 10^{-5}$). Der multiple Paarvergleich im U-Test mit Bonferroni-Korrektur (sechs Vergleiche; $p_{\text{Bonf}} = 0,00833$) zeigte signifikante Unterschiede in der Dichte der Raumnetzbauer zwischen Lesna- und Starzyna-Urwald sowie W80 und zwischen den beiden Wirtschaftswäldern W80 und W30 (U-Test, $p < 0,00833$). Im Gegensatz zu den relativen Anteilen waren die Dichten der Raumnetze bauenden Spinnen im Starzyna-Urwald und W80 vergleichbar und deutlich niedriger als im Lesna-Urwald und W30 (Tab 3.4).

Aktive Jagdspinnen stellten in den Urwäldern 9 und 14 Prozent aller Spinnen, in den Wirtschaftswäldern 32 und 39 Prozent (Abb. 3.5). Auf diesen Bäumen gab es zwischen den Waldtypen signifikante Unterschiede in der Dichte dieser Spinnen (H-Test, $p < 0,001$). Der multiple Paarvergleich (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p_{\text{Bonf}} = 0,00833$) zeigte signifikante Unterschiede auf zwischen Starzyna-Urwald mit geringer Dichte und Lesna-Urwald sowie zum W30 (U-Tests, $p < 0,00833$). Der deutliche Unterschied in den relativen Anteilen dieser

Spinnengilde zwischen Ur- und Wirtschaftswäldern resultierte nicht aus unterschiedlich großen Individuendichten der aktiven Jagdspinnen, weil der Lesna-Urwald trotz geringen relativen Anteils dieser Spinnen mit den Wirtschaftswäldern vergleichbare Individuendichten dieser Spinnen aufwies (Tab. 3.4).

Im Lesna-Urwald hatten die passiven Jagdspinnen (Thomisidae) einen deutlich geringeren relativen Anteil (9 Prozent) an der Spinnengemeinschaft als in den anderen Wäldern (21-29 Prozent). Die Individuendichte dieser Spinnen war im W30 größer als in den anderen Wäldern (H-Test, $p < 0,01$; U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p < 0,00833$), deren Individuendichten vergleichbar waren (Abb. 3.5).

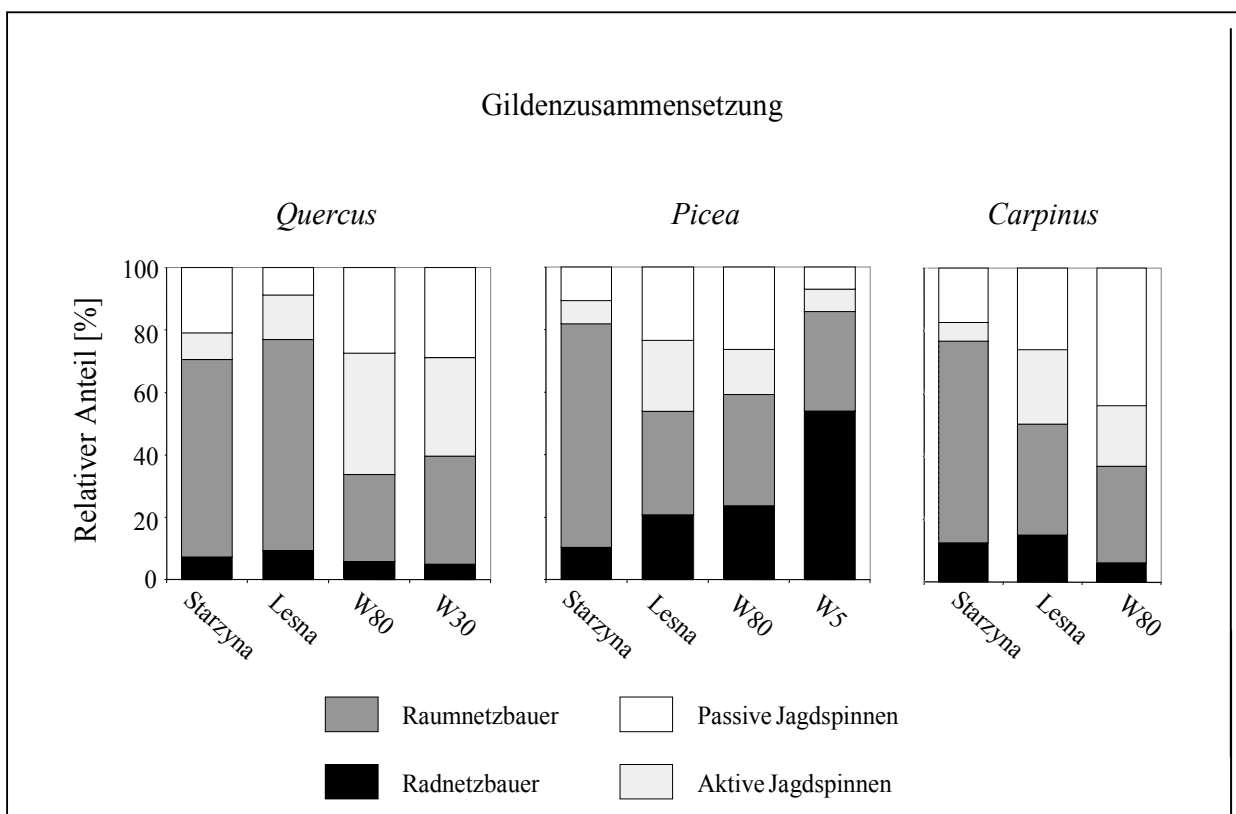


Abb. 3.5 Gildenzusammensetzung der drei Baumarten in den einzelnen Waldtypen

Picea

Die radnetzbauenden Spinnen hatten an der Gemeinschaft im Starzyna-Urwald einen relativen Anteil von 10 Prozent und im Lesna-Urwald sowie W80 Anteile von 21 und 24 Prozent. Der Anteil dieser Spinnen war im W5 am höchsten mit 54 Prozent aller Spinnen dieses Waldes (vorwiegend Herbstspinnen - Metidae). Ein signifikanter Unterschied in der Individuendichte bestand nur zwischen W5 und W80 (ANOVA, $p < 0,01$; Scheffé-Test, $p < 0,01$) (Tab. 3.4).

Der Anteil raumnetzbauender Spinnen war im Starzyna-Urwald mit 72 Prozent am höchsten und vergleichbar zwischen den anderen Wäldern (32-36 Prozent). Es gab signifikante Unterschiede in den Dichten raumnetzbauender Spinnen in Abhängigkeit vom Waldtyp (H-Test, $p < 0,018$). Signifikante Unterschiede ließen sich im multiplen Paarvergleich (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, drei Vergleiche; $p_{\text{Bonf}} = 0,0166$) allerdings nicht nachweisen. Nahe an der Signifikanzgrenze lag der Unterschied zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,0172$).

Den höchsten Anteil an aktiven Jagdspinnen gab es im Lesna-Urwald, wo diese Spinnen 23 Prozent der Individuen stellten. Etwas niedriger (15 Prozent) war der Anteil im W80 und Starzyna-Urwald und W5 hatten die geringsten Anteile dieser Spinnen mit sieben und acht Prozent. Es gab signifikante Unterschiede zwischen den Waldtypen in der Dichte dieser Gilde (H-Test, $p < 0,01$). Signifikante Unterschiede zeigte der Paarvergleich (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p_{\text{Bonf}} = 0,0166$) zwischen Lesna-Urwald und W80 sowie zum W5 (U-Tests, $p < 0,005$) (Tab. 3.4).

Die relativen Anteile der passiven Jagdspinnen waren im Lesna-Urwald und W80 vergleichbar hoch bei 23 und 26 Prozent. Starzyna-Urwald und W5 hatten geringere Anteile dieser Spinnen von 10 und 7 Prozent. Es gab signifikante Unterschiede in der Dichte der passiven Jagdspinnen zwischen den Waldtypen (H-Test, $p < 0,01$). Signifikant war nur der Unterschied zwischen Lesna-Urwald und W5 (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur; drei Vergleiche, $p_{\text{Bonf}} = 0,0166$; $p < 0,01$), mit höheren Dichten im Lesna-Urwald.

Carpinus

Starzyna- und Lesna-Urwald hatten vergleichbar hohe Anteile der Radnetzbauer (13 und 15 Prozent). Der Anteil im W80 war mit 6 Prozent niedriger als in den Urwäldern. Es gab keinen signifikanten Unterschied in der Dichte radnetzbauender Spinnen zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,48$) (Tab. 3.4).

Der Anteil raumnetzbauender Spinnen war im Starzyna-Urwald mit 64 Prozent am höchsten und im Lesna-Urwald und W80 vergleichbar (31 und 35 Prozent). Es gab keinen signifikanten

Unterschied in der Dichte raumnetzbauender Spinnen zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,78$).

Den niedrigsten Anteil aktiver Jagdspinnen hatten die Hainbuchen im Starzyna-Urwald (6 Prozent) und lag im Lesna-Urwald und W80 bei 24 und 19 Prozent. Es gab keine signifikanten Unterschiede in der Dichte der Pirschjäger zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,25$) (Tab. 3.4).

Der höchste Anteil passiver Jagdspinnen konnte im W80 nachgewiesen werden. Dort lag ihr Anteil bei 44 Prozent aller Spinnen. Starzyna- und Lesna-Urwald hatten niedrigere Anteile von 17 und 26 Prozent. Es gab keine signifikanten Unterschiede in der Dichte der passiven Jagdspinnen zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,39$).

Tab. 3.4: Standardisierte Abundanzen* (Adulte und Juvenile), * Anzahl Spinnen auf 100 m² bei 100% Kronendeckung

	n	Radnetzbauer	Raumnetzbauer	JagdspinnenAktive	JagdspinnenPassive	Araneidae	Metidae	Tetragnathidae
Eiche								
Starzyna	7	55,0 ± 112,5	143,8 ± 126,7	25,0 ± 25,5	25,0 ± 30,2	55,0 ± 107,3	0,0 ± 3,1	0,0 ± 4,7
Lesna	9	177,8 ± 51,9	578,8 ± 443,6	87,5 ± 121,2	57,8 ± 58,4	101,6 ± 58,8	5,0 ± 6,1	48,8 ± 17,5
W80	9	208,3 ± 82,4	79,2 ± 55,0	111,1 ± 93,0	62,5 ± 32,8	200,0 ± 81,0	0,0 ± 0,0	7,1 ± 3,6
W30	10	307,4 ± 147,5	363,0 ± 130,7	260,9 ± 114,9	194,4 ± 82,2	281,5 ± 152,5	0,0 ± 12,5	0,0 ± 2,3
alle Wälder	35	197,1 ± 91,5	311,1 ± 198,8	111,1 ± 101,7	71,4 ± 73,6	170,8 ± 98,5	0,0 ± 3,4	8,3 ± 11,5
Fichte								
Starzyna	2	47,5; 21,9	150,0; 96,9	6,3; 25,0	25,0; 3,1	45,0; 15,6	0,0; 3,1	2,5; 3,1
Lesna	7	250,0 ± 95,1	353,3 ± 168,8	122,2 ± 103,8	93,3 ± 58,2	103,3 ± 78,5	28,1 ± 14,1	87,5 ± 20,2
W80	9	168,8 ± 77,6	191,7 ± 39,9	50,0 ± 32,3	56,3 ± 57,4	143,8 ± 55,0	0,0 ± 1,4	12,5 ± 21,8
W5	10	337,5 ± 59,4	416,7 ± 125,0	54,2 ± 21,9	25,0 ± 14,6	154,2 ± 57,3	170,8 ± 59,4	25,0 ± 8,3
alle Wälder	28	266,7 ± 102,9	250,0 ± 153,7	60,4 ± 36,4	45,8 ± 43,1	138,5 ± 66,3	24,2 ± 49,0	25,0 ± 25,5
eHainbuch								
Starzyna	2	217,5; 200,0	142,5; 264,3	5,0; 32,1	20,0; 64,3	197,5; 178,6	17,5; 21,4	0,0; 2,5
Lesna	7	113,3 ± 93,9	197,8 ± 148,6	95,6 ± 49,2	11,1 ± 97,4	71,1 ± 69,5	5,6 ± 13,8	14,6 ± 10,0
W80	6	135,2 ± 47,7	127,3 ± 102,7	58,3 ± 26,4	104,2 ± 50,35	129,6 ± 48,6	0,0 ± 0,5	7,9 ± 4,5
alle Wälder	15	133,3 ± 80,6	142,5 ± 89,9	48,2 ± 33,0	64,3 ± 71,0	107,4 ± 61,2	3,7 ± 8,8	9,3 ± 6,1
Gesamt								
Starzyna	11	55,0 ± 93,1	143,8 ± 67,2	25,0 ± 20,6	25,0 ± 25,6	55,0 ± 85,8	3,1 ± 3,6	2,5 ± 4,2
Lesna	23	177,8 ± 68,4	393,8 ± 168,8	120,0 ± 81,7	80,6 ± 52,7	100 ± 58,2	9,4 ± 12,2	55,6 ± 21,4
W80	24	158,6 ± 70,3	146,9 ± 63,7	61,8 ± 40,7	67,0 ± 37,6	147,8 ± 62,1	0,0 ± 0,0	7,9 ± 4,8

Tab. 3.4: Forts.

	n	Dictynidae	Theridiidae	Linyphiidae	Anyphaenidae	Clubionidae	Philodromidae	Salticidae	Thomisidae
Eiche									
Starzyna	7	0,0 ± 0,0	125,0 ± 91,3	18,8 ± 4,9	17,5 ± 17,7	0,0 ± 6,3	0,0 ± 1,8	0,0 ± 0,0	25,0 ± 30,2
Lesna	9	4,7 ± 13,1	275,0 ± 170,5	137,1 ± 54,1	31,3 ± 61,8	20,3 ± 24,7	14,3 ± 8,9	8,2 ± 5,4	57,8 ± 29,2
W80	9	0,0 ± 0,0	62,5 ± 31,9	16,7 ± 19,1	75,0 ± 33,0	12,5 ± 6,4	12,5 ± 34,4	5,6 ± 8,6	62,5 ± 32,8
W30	10	9,3 ± 0,9	147,2 ± 71,3	75,0 ± 27,4	143,5 ± 57,9	23,6 ± 14,9	35,9 ± 14,3	45,4 ± 42,1	194,4 ± 82,2
alle Wälder	35	0,0 ± 4,5	138,9 ± 90,5	47,6 ± 40,6	60,0 ± 59,8	12,5 ± 11,0	14,3 ± 14,3	8,3 ± 12,7	71,4 ± 73,6
Fichte									
Starzyna	2	0,0; 0,0	84,4; 115,0	0,0; 10,0	10,5; 3,1	0,0; 2,5	3,1; 5,0	0,0; 0,0	3,1; 25,0
Lesna	7	16,7 ± 12,2	93,8 ± 58,3	43,3 ± 37,1	81,3 ± 24,8	16,9 ± 46,7	58,3 ± 19,5	3,4 ± 12,5	93,3 ± 58,2
W80	9	18,8 ± 12,7	56,3 ± 46,9	16,7 ± 12,1	21,4 ± 18,1	0,0 ± 3,7	8,3 ± 9,4	4,2 ± 3,4	56,3 ± 57,4
W5	10	50,0 ± 26,1	79,2 ± 27,1	45,8 ± 23,0	25,0 ± 9,4	16,7 ± 14,6	0,0 ± 4,2	0,0 ± 5,2	25,0 ± 14,6
alle Wälder	28	20,1 ± 16,7	83,3 ± 31,4	25,5 ± 26,5	25,0 ± 19,3	8,3 ± 12,1	8,3 ± 13,7	3,2 ± 4,2	45,8 ± 43,1
Hainbuche									
Starzyna	2	0,0; 0,0	102,5; 178,6	7,5; 14,3	2,5; 25,0	0,0; 0,0	2,5; 3,6	0,0; 3,6	20,0; 64,3
Lesna	7	0,0 ± 1,1	91,1 ± 42,3	25,0 ± 17,8	44,4 ± 42,6	13,0 ± 17,4	2,2 ± 6,3	6,7 ± 4,4	11,1 ± 97,4
W80	6	0,0 ± 0,8	52,3 ± 20,8	6,5 ± 16,0	33,3 ± 12,4	3,1 ± 8,0	7,4 ± 5,4	4,2 ± 4,9	104,2 ± 50,4
alle Wälder	15	0,0 ± 0,0	85,2 ± 35,7	14,3 ± 17,4	33,3 ± 17,9	7,4 ± 13,0	5,6 ± 5,2	5,6 ± 5,6	64,3 ± 71,0
Gesamt									
Starzyna	11	0,0 ± 0,0	119,8 ± 41,6	14,3 ± 5,7	17,5 ± 18,1	0,0 ± 1,3	3,1 ± 1,8	0,0 ± 0,0	25,0 ± 24,6
Lesna	23	5,0 ± 9,8	121,4 ± 72,6	53,6 ± 48,0	66,7 ± 37,9	16,9 ± 24,9	17,5 ± 13,6	6,7 ± 4,8	80,6 ± 52,7
W80	24	0,0 ± 3,2	54,5 ± 32,3	12,1 ± 14,3	31,9 ± 25,5	5,6 ± 6,3	7,9 ± 5,9	5,2 ± 4,6	67,0 ± 37,6

3.5.2 Familien

Radnetzbauer

Quercus

Wurden die einzelnen Familien auf signifikante Unterschiede in der Individuendichte zwischen den Waldtypen untersucht, so fanden sich solche bei den Araneidae (Radnetzspinnen) (H-Test, $p < 0,05$), den Tetragnathidae (Streckerspinnen) (H-Test, $p < 0,001$) und den Metidae (Herbstspinnen) (H-Test, $p < 0,01$). Der paarweise Vergleich der Wälder ergab signifikante Unterschiede nur für die Tetragnathidae und Metidae, deren Dichten im Lesna-Urwald die höchsten Werte erreichten (Tab. Gilden, U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p < 0,001$) (Tab. 3.4).

Nur ein einziges Exemplar von *Theridiosoma gemmosum* (Theridiosomatidae - Zwergradnetzspinnen) wurde auf einer Eiche (B28) im Lesna-Urwald nachgewiesen. Insgesamt fünf juvenile Individuen von *Hyptiotes paradoxus* (Uloboridae - Kräuselradnetzspinnen) konnten auf Eichen aller Waldtypen nachgewiesen werden.

Picea

Es gab zwischen den Waldtypen keine signifikanten Unterschiede in der Dichte der Araneidae (H-Test, $p = 0,96$). Die beiden Fichten im Starzyna-Urwald wiesen deutlich geringere Dichten auf als die anderen Waldtypen (Tab. Gilden). Wie auf Eichen, haben die Tetragnathidae und Metidae auch auf den Fichten hohe Individuendichten im Lesna-Urwald, jedoch sind diese Spinnen im W5 (Fichtenmonokultur) in besonders hoher Dichte nachgewiesen worden (Tab. 3.4). Diese Dichteunterschiede sind signifikant (H-Test, Tetragnathidae: $p < 0,01$; Metidae: $p < 0,001$).

Die Uloboridae (*Hyptiotes paradoxus*) sind mit 31 Individuen nachgewiesen worden. Die vorwiegend juvenilen Tiere stammten bis auf fünf Tiere (auf Eichen) ausschließlich von Fichten der Wirtschaftswälder (W80 und W5).

Carpinus

Es gab keinen signifikanten Unterschied in der Dichte der Araneidae zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,20$). Ein signifikanter Unterschied bestand in den Dichten der Tetragnathidae und Metidae zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, Tetragnathidae: $p = 0,01$; Metidae: $p < 0,01$), mit höheren Dichten im Lesna-Urwald. Im Starzyna-Urwald wiesen

die Kronen die geringsten Streckerspinnendichten auf und die höchsten Herbstspinnendichten dieser Baumart (Tab. 3.4).

Zusammenfassend ist zu sagen, dass die Araneidae keine Dichteveränderungen in Abhängigkeit vom Waldtyp zeigen und die Tetragnathidae im Lesna-Urwald häufiger waren. Der Starzyna-Urwald hatte durchgängig die geringsten Individuendichten dieser Radnetze bauenden Spinnen.

Raumnetzbauer

Quercus

Die drei Familien Theridiidae, Linyphiidae und Dictynidae waren im Lesna-Urwald zumeist in größerer Dichte vorhanden als in den anderen Wäldern (H-Test, Theridiidae: $p < 0,01$; Linyphiidae: $p < 0,001$). Lediglich bei den Dictynidae hatte auch der W30 eine vergleichbar hohe Dichte dieser Kräuselspinnen (Tab. 3.4). Die niedrigsten Dichten aller drei Familien wurden in den beiden Wäldern Starzyna-Urwald und W80 nachgewiesen.

Picea

Es gab keine signifikanten Unterschiede in den Dichten der Theridiidae zwischen den Waldtypen (ANOVA, $p = 0,34$). Die Individuendichte der Linyphiidae war im Lesna-Urwald und im W5 signifikant höher als in den anderen Wäldern (H-Test, $p < 0,01$). Die Dictynidae hatten ihre höchsten Dichten im W5 (Tab. 3.4) und waren signifikant verschieden von denen im W80 (U-Test, $p < 0,0166$).

Carpinus

Es war in der Dichte der Theridiidae und Linyphiidae kein signifikanter Unterschied zwischen Lesna-Urwald und W80 nachweisbar (U-Test, $p \geq 0,13$). Vertreter der Dictynidae sind nur in geringen Abundanzen in den Gemeinschaften der Hainbuchen nachgewiesen worden.

Insgesamt ist das Muster dieser drei Familien sehr uneinheitlich. Lediglich die Linyphiidae zeigten eine gewisse Präferenz zum Lesna-Urwald, waren aber auch im W5 in hohen Dichten vorhanden. Theridiidae und Dictynidae waren auf den einzelnen Baumarten in verschiedenen Wäldern in hohen Dichten vorhanden.

Aktive Jagdspinnen

Quercus

Bei den einzelnen Familien gab es signifikante Unterschiede zwischen den Waldtypen bei den Anyphaenidae (Zartspinnen), Clubionidae (Sackspinnen), Philodromidae (Laufspinnen) und Salticidae (Springspinnen) (H-Test, Anyphaenidae: $p < 0,01$; Clubionidae: $p < 0,05$; Philodromidae: $p < 0,001$; Salticidae: $p < 0,001$). Die Anyphaenidae, Philodromidae, Salticidae und Clubionidae erreichen hohe Dichten im Lesna-Urwald und W30 (Eichen-Wirtschaftswald), während sie im Starzyna-Urwald generell niedrig sind (Tab. 3.4).

Aus der Familie der Mimetidae (Spinnenfresser), monotypisch vertreten durch *Ero furcata*, wurden zwei juvenile Exemplare nachgewiesen auf Fichten im Lesna-Urwald und W5 sowie zwei adulte Individuen auf Eichen im Starzyna- und Lesna-Urwald. Die Familie der Gnaphosidae (Plattbauchspinnen) war mit nur zwei Arten (*Haplodrassus soerenseni* und *Micaria subopaca*) an den Kronengemeinschaften beteiligt. Die insgesamt fünf Individuen dieser Familie kamen aus Eichen- und Hainbuchenkronen des Lesna-Urwaldes und des W80. Die Familie der Zoridae (Wanderspinnen, eine Art: *Zora spinimana*) war nur mit zwei Individuen von Eichen im Lesna-Urwald und W30 vertreten.

Picea

Signifikante Unterschiede zwischen den Waldtypen gab es bei den Anyphaenidae, Clubionidae und Philodromidae (H-Test, Anyphaenidae: $p < 0,01$; Clubionidae: $p < 0,05$; Philodromidae: $p < 0,001$), nicht aber bei den Salticidae (H-Test, $p = 0,43$). Die Dichtemaxima der drei erstgenannten Familien liegen im Lesna-Urwald und die Clubionidae hatten zusätzlich hohe Dichten im W30 (Tab. 3.4). Geringe Dichten hatten diese drei Familien im Starzyna-Urwald, im Falle der Philodromidae auch im W5.

Aus der Familie der Mimetidae (Spinnenfresser), monotypisch vertreten durch *Ero furcata*, wurden zwei juvenile Exemplare nachgewiesen auf Fichten im Lesna-Urwald und W5 sowie zwei adulte Individuen auf Eichen im Starzyna- und Lesna-Urwald. Vertreter der Zoridae oder Gnaphosidae wurden auf Fichten nicht nachgewiesen.

Carpinus

Signifikante Unterschiede zwischen den Waldtypen gibt es nur bei den Clubionidae (U-Test, $p < 0,05$), wo die Dichten im Lesna-Urwald sehr hoch sind (Tab. 3.4). Die Unterschiede bei den Anyphaenidae, Philodromidae und Salticidae sind nicht signifikant (U-Test,

Anyphaenidae: $p = 0,67$; Philodromidae und Salticidae: $p = 0,20$). Das einzige Individuum von *Haplodrassus soerenseni* wurde auf einer Hainbuche im Lesna-Urwald nachgewiesen. Es wurden auf dieser Baumart keine Vertreter der Mimetidae oder Zoridae nachgewiesen.

Die Anyphaenidae, Philodromidae und Clubionidae hatten demnach in den beiden Wäldern Lesna-Urwald und W30 insgesamt höhere Dichten als in den anderen Wäldern. Besonders im Starzyna-Urwald war die Dichte dieser Spinnen sehr gering. Die Salticidae zeigen dieses Muster nur auf den Eichen.

Passive Jagdspinnen

Die passiven Jagdspinnen waren nur durch die Familie der Thomisidae (Krabbenspinnen) vertreten. Die Ergebnisse zum Einfluss des Störungsgrades werden im Ergebnisteil der Gilden beschrieben.

3.6 Assoziation der Arten

In diesem Teil der Arbeit sollte untersucht werden, ob die Arten-Zusammensetzung der Gemeinschaften eine Schachbrett-Verteilung aufwies, d. h. ob die Arten sich in ihrem Vorkommen ausschlossen, wie es in konkurrenzstrukturierten Gemeinschaften zu erwarten wäre.

Nur im Lesna-Urwald und W80 gab es signifikante Unterschiede zwischen den beobachteten C-Werten und den stochastisch erwarteten (Tab. 3.5). Die beobachteten C-Werte waren höher als die erwarteten, eine negative Assoziation der Arten dieser Gemeinschaften wurde demnach nahe gelegt. In der alleinigen Betrachtung der dominanten Arten (unter *b*), so war dieses Muster nicht mehr nachzuweisen. In den anderen Wäldern war das Muster der Assoziationen nicht von einem zufälligen zu unterscheiden.

Tab. 3.5: Assoziationen der Arten in den Spinnengemeinschaften; a) = alle Arten; b) = Arten, die zusammen mind. 80 Prozent der Individuen stellen (= dominante Arten); S = Artenzahl; $I_{\text{beob.}}$ = beobachteter Index (C-Wert), $I_{\text{sim.}}$ = simulierter Index (C-Wert)

Waldtyp		S	$I_{\text{beob.}}$	$I_{\text{sim.}} \pm \text{Varianz}$	$p_{(\text{beob.} \leq \text{sim.})}$	$p_{(\text{beob.} \geq \text{sim.})}$
Starzyna-Urwald	a)	32	2,4738	$2,4605 \pm 0,0023$	0,66	0,36
	b)	5	0,6000	$0,4388 \pm 0,0063$	1,00	0,19
Lesna-Urwald		78	5,7329	$5,2947 \pm 0,0044$	1,00	< 0,01
		11	2,4000	$2,4573 \pm 0,0132$	0,39	0,69
W80		46	10,1401	$9,6563 \pm 0,0063$	1,00	< 0,01
		9	11,6389	$11,7714 \pm 0,0417$	0,30	0,76
W30		38	1,6871	$1,7232 \pm 0,0009$	0,096	0,91
		7	0,0476	$0,0476 \pm 0,0000$	1,00	1,00
W5		27	1,9088	$1,9106 \pm 0,0021$	0,55	0,47
		7	0,5714	$0,6450 \pm 0,0046$	0,39	1,00

3.7 Alpha-Diversität

3.7.1 Waldtypenvergleich

Die Artenakkumulationskurven aller drei Baumarten zeigen ein ähnliches Muster (Abb. 3.6). Im Lesna-Urwald war die Artenzahl immer größer als in den anderen Waldtypen. Die Wirtschaftswälder hatten geringere Artenzahlen, die allerdings höher waren als jene im Starzyna-Urwald. Die Kurven zeigen eine asymptotische Abflachung der Steigung und erreichen bei neun Bäumen schon Anzeichen einer Sättigung.

Auf allen drei Baumarten hatte der Lesna-Urwald immer die meisten Arten und der Starzyna-Urwald die wenigsten. Die Wirtschaftswälder waren in ihren Artenzahlen einander sehr ähnlich und lagen zwischen denen der beiden Urwälder.

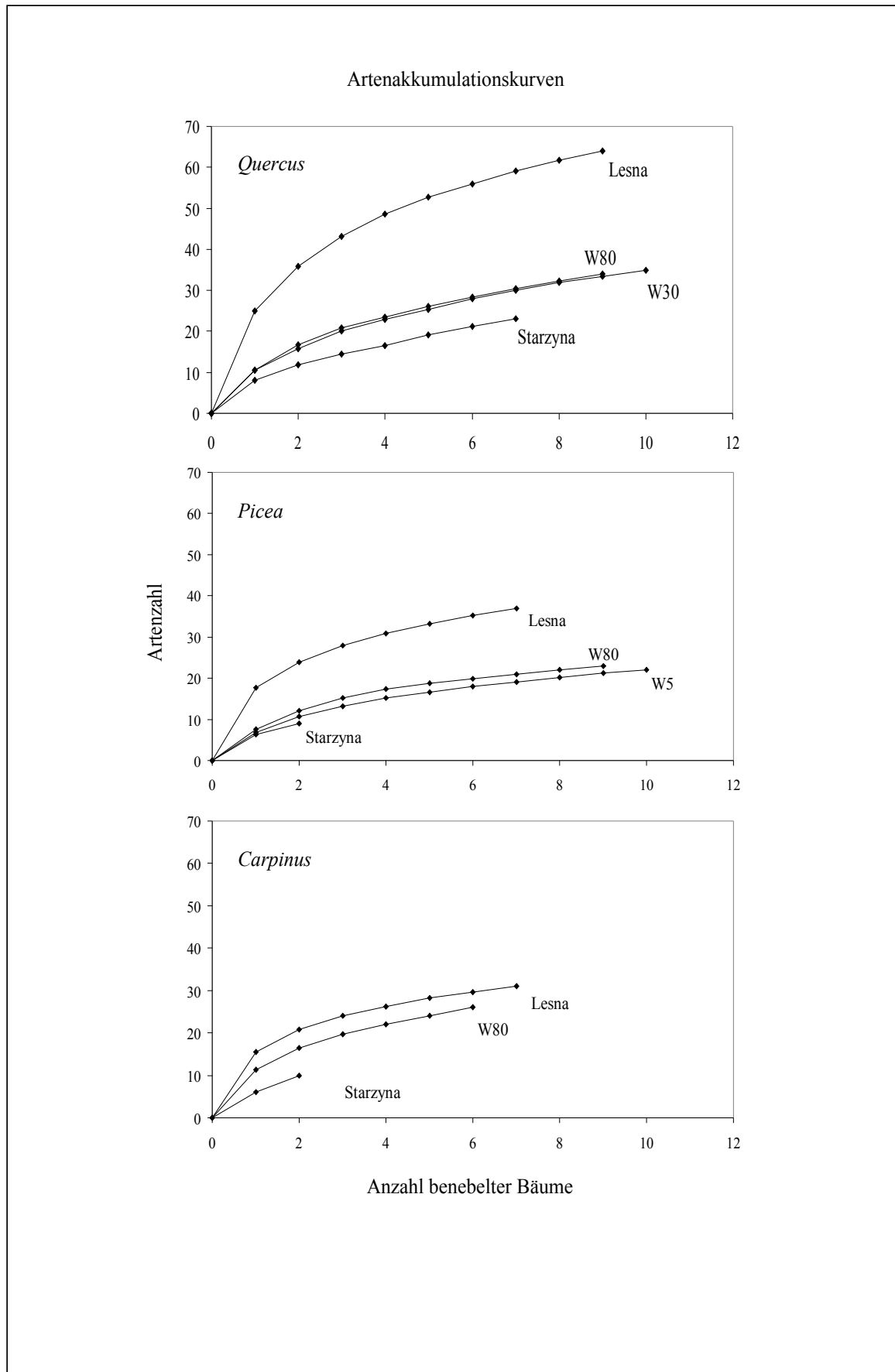


Abb. 3.6: Arten-Akkumulationskurven der Gemeinschaften aller drei Baumarten, die Reihenfolge wurde 100-fach randomisiert um Reihenfolgeeffekte zu minimieren

Rang-Abundanz-Kurven

Die Rang-Abundanz-Kurven zeigten im Vergleich der einzelnen Wälder verschiedene Verläufe (Abb. 3.7). Die Kurve der Eichen im Lesna-Urwald verlief flacher als die der anderen Wälder und pro Abundanzklasse wurden mehr Arten nachgewiesen als in den anderen Gemeinschaften. Die Kurven der Wirtschaftswälder waren einander sehr ähnlich. Die Gemeinschaften im Starzyna-Urwald zeigten einen starken Einfluss weniger sehr abundanter Arten.

Auf Fichten und Hainbuchen waren diese Unterschiede weniger deutlich als bei den Eichen, aber auch hier verlief die Kurve des Lesna-Urwaldes flacher als die der anderen Wälder. Die Gemeinschaften im Starzyna-Urwald wurden stärker von wenigen dominanten Arten geprägt.

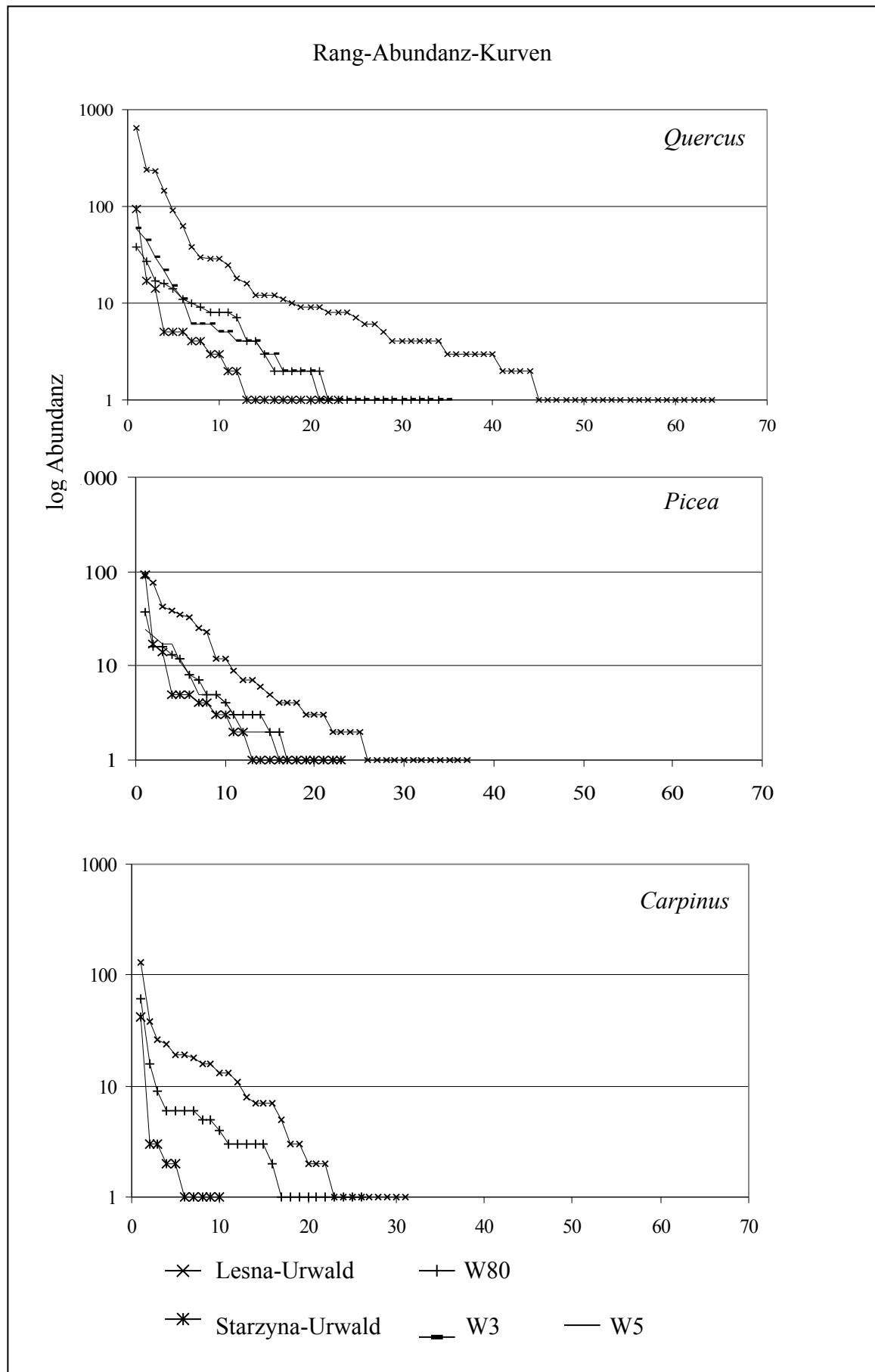


Abb. 3.7: Rang-Abundanzkurven der Gemeinschaften (nur Adulte)

Diversitäts-Indizes

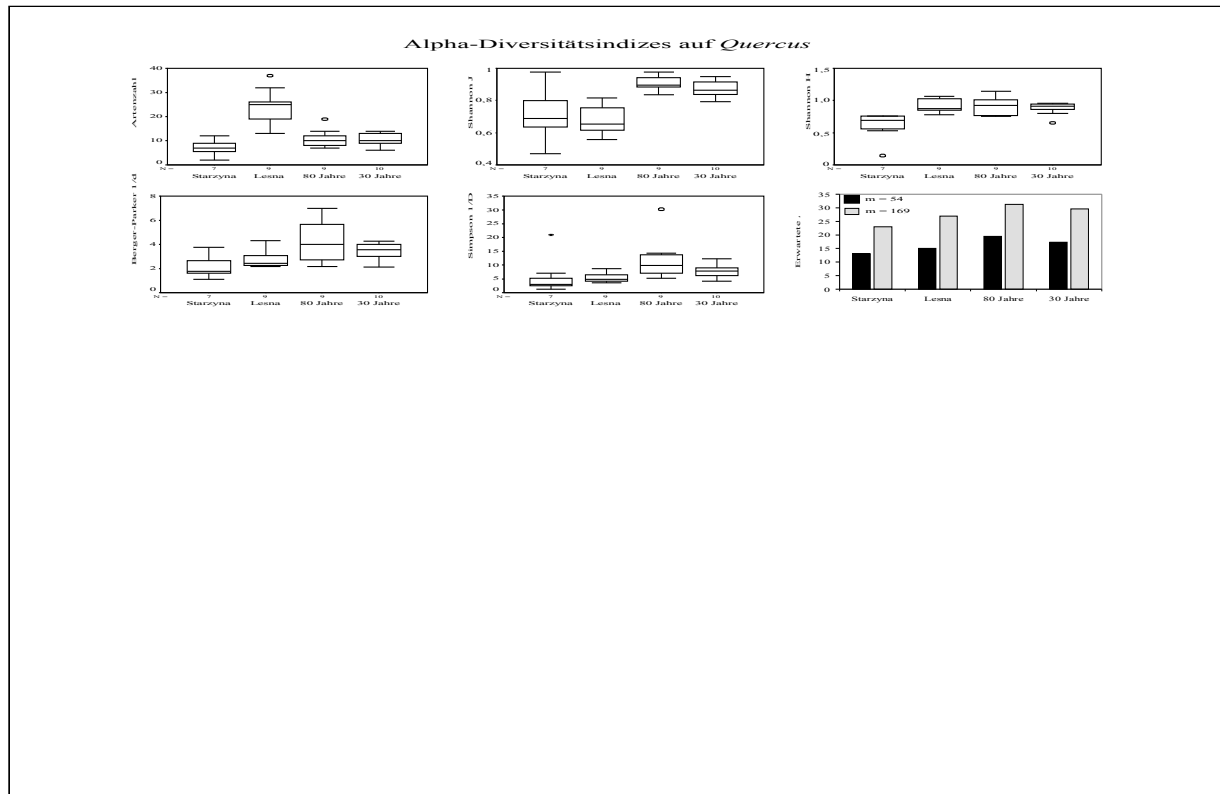
Diversität der Gemeinschaften auf *Quercus*

Abb. 3.8: Alpha-Diversitäts-Indizes der untersuchten Eichen (Adulte); Starzyna = Starzyna-Urwald; Lesna = Lesna-Urwald; 80 Jahre = 80-jähriger Wirtschaftswald (W80); W30 = 30-jähriger Wirtschaftswald (W30), m = Anzahl Individuen, nach der die erwartete Artenzahl berechnet wird (Rarefaction-Methode), die Werte für $m = 54$ dienen dem Vergleich zu den anderen Baumarten. Für Erläuterung der Boxplot-Darstellung siehe Abschnitt 2.5.1

Hinsichtlich der Verteilung der Artabundanzen (Shannon J) bestanden auf Eichen hoch signifikante Unterschiede zwischen mindestens zwei Waldtypen (H-Test, $p = 0,00064$). Dabei waren die Artabundanzen in beiden Urwäldern weniger gleichverteilt als in den Wirtschaftswäldern, ein Unterschied, der nur zwischen Lesna-Urwald und W80 sowie W30 signifikant war (multiple U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p \leq 0,00034$). Diese Ergebnisse standen für die Gemeinschaften im Lesna-Urwald im Gegensatz zu den Rang-Abundanzkurven, die eine hohe Evenness anzeigten (Abb. 3.7).

Hinsichtlich des Shannon-Wiener-Indexes waren sich die Wälder sehr ähnlich, lediglich der Starzyna-Urwald war mit einer geringeren Diversität in seinen Eichenkronen mindestens hoch signifikant von allen anderen Wäldern verschieden (multiple U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p < 0,00833$).

Die Spinnengemeinschaften auf Eichen zeigten im Einzelvergleich (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, $p_{\text{Bonf}} = 0,00833$) keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich ihrer Diversität, gemessen am Berger-Parker-Index, obwohl diese durch einen signifikanten H-Test nach Kruskal-Wallace nahegelegt wurden ($p < 0,05$).

Der Vergleich der Spinnengemeinschaften der Waldtypen auf Eichen mithilfe des Simpson-Indexes ergab hoch signifikante Unterschiede (H-Test, $p < 0,01$). Die niedrigsten Werte fanden sich in den Gemeinschaften der Eichen des Starzyna-Urwaldes, die von den Gemeinschaften im W30 signifikant verschieden waren (U-Tests, $p < 0,00833$). Zwischen allen anderen Waldtypen gab es keine signifikanten Unterschiede (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p \geq 0,0095$).

Die Rarefaction-Werte zeigten keine deutlichen Unterschiede zwischen den Waldtypen.

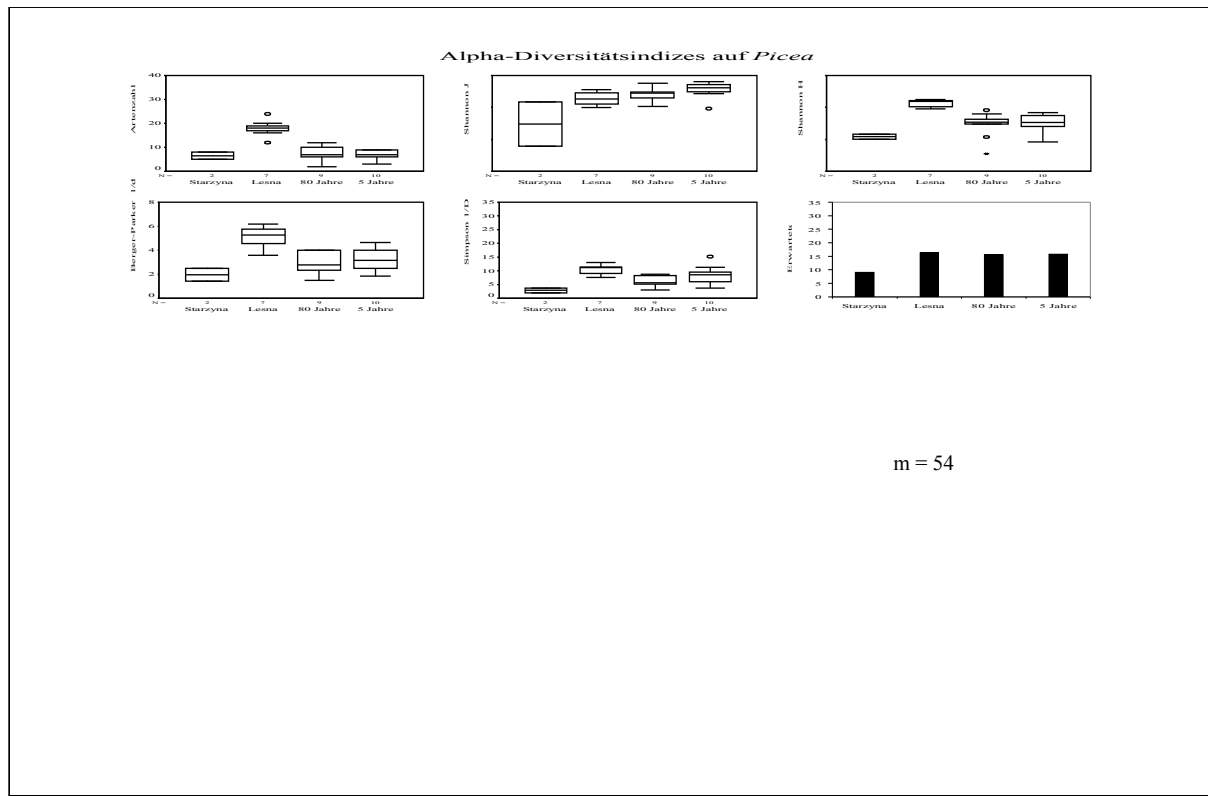
Diversität der Gemeinschaften auf *Picea*

Abb. 3.9: Alpha-Diversitäts-Indizes der untersuchten Fichten (Adulte); Starzyna = Starzyna-Urwald; Lesna = Lesna-Urwald; 80 Jahre = 80-jähriger Wirtschaftswald (W80); W5 = 5-jähriger Wirtschaftswald (W5), m = Anzahl Individuen, nach der die erwartete Artenzahl berechnet wird (Rarefaction-Methode). Für Erläuterung der Boxplot-Darstellung siehe Abschnitt 2.5.1

Auch auf Fichten waren die Artenzahlen im Lesna-Urwald hoch signifikant von denen der anderen Waldtypen verschieden (ANOVA mit Scheffe-Test, $p < 0,001$), während Starzyna, W80 und W5 keine Unterschiede in den Artenzahlen zeigten (Abb. 3.9).

Auf Fichte bestanden nur geringe Unterschiede in der Evenness. Diese waren zwischen den Bäumen des Lesna-Urwaldes und dem W5 knapp signifikant (U-Test mit Bonferroni-Korrektur, $p = 0,0165$).

Bei den Spinnen auf Fichten zeigte der Shannon-Wiener-Index die höchsten Diversitäten im Lesna-Urwald. Diese waren hoch signifikant verschieden von den Fichtenkronen der Wirtschaftswälder (ANOVA, $p < 0,001$, Scheffe-post-hoc-Test, $p < 0,01$). Auf den beiden Fichten im Starzyna-Urwald waren die Shannon-Wiener-Werte niedriger als in den anderen Wäldern.

Nach dem Berger-Parker-Index waren die Artendiversitäten der Fichtenkronen zwischen den Waldtypen hoch signifikant voneinander verschieden (ANOVA, $p < 0,001$). Hier waren die

Gemeinschaften im Lesna-Urwald hoch signifikant von beiden Wirtschaftswäldern verschieden (Scheffe-post-hoc-Test, $p < 0,01$) und hatten dabei die höhere Artendiversität. Die Berger-Parker-Indizes der Gemeinschaften auf den Fichten im Starzyna-Urwald waren geringer als die der anderen Waldtypen.

Auch für die Fichtenkronen ergaben sich signifikante Unterschiede in den Simpson-Indizes (ANOVA, $p < 0,001$). Signifikante Unterschiede bestanden jeweils zwischen den Gemeinschaften des Lesna-Urwaldes und den beiden Wirtschaftswäldern (W80 und W5) (Scheffé-Test, $p < 0,001$).

Die erwarteten Artenzahlen waren nach der Rarefaction-Methode im Starzyna-Urwald niedriger als in den anderen Wäldern. Lesna-Urwald, W80 und W5 wiesen ähnliche erwartete Artenzahlen auf.

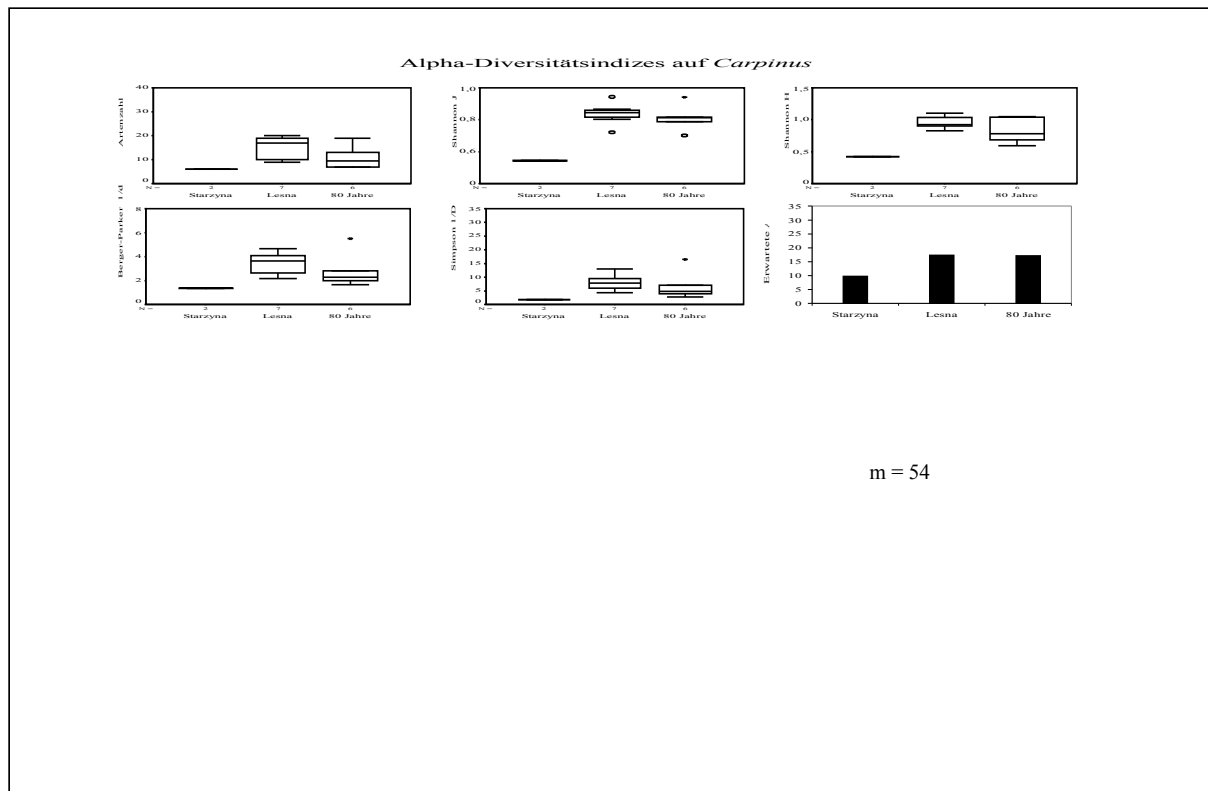
Diversität der Gemeinschaften auf *Carpinus*

Abb. 3.10: Alpha-Diversitäts-Indizes der untersuchten Fichten (Adulte); Starzyna = Starzyna-Urwald; Lesna = Lesna-Urwald; 80 Jahre = 80-jähriger Wirtschaftswald (W80); m = Anzahl Individuen, nach der die erwartete Artenzahl berechnet wird (Rarefaction-Methode); Für Erläuterung der Boxplot-Darstellung siehe Abschnitt 2.5.1

Auf den Hainbuchen gab es keinen signifikanten Unterschied der Artenzahlen zwischen Lesna-Urwald und W80 (t-Test, $p = 0,16$) (Abb. 3.10).

Auf Hainbuchen bestand kein signifikanter Unterschied in der Shannon-Evenness zwischen den statistisch vergleichbaren Bäumen des Lesna-Urwaldes und dem W80 (t-Test, $p = 0,56$). Die Fichten und Hainbuchen des Starzyna-Urwaldes (je $n = 2$) besaßen eine deutlich geringere Evenness als die Spinnengemeinschaften der anderen Wälder.

Im Vergleich der Hainbuchenkronen des Lesna-Urwaldes mit jenen des W80 ließen sich keine signifikanten Unterschiede der Shannon-Wiener-Indizes nachweisen (t-Test, $p = 0,12$). Auch auf den Hainbuchen waren die Werte des Shannon-Wiener-Indexes im Starzyna-Urwald geringer als auf den Bäumen der anderen Waldtypen.

Es gab keinen signifikanten Unterschied zwischen den Berger-Parker-Indizes der Spinnengemeinschaften zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,15$). Die Werte für die beiden Hainbuchen des Starzyna-Urwaldes waren geringer als die der Gemeinschaften in den anderen Waldtypen.

Die Spinnengemeinschaften auf Hainbuche unterschieden sich nicht signifikant zwischen Lesna-Urwald und W80 (U-Test, $p = 0,153$). Die Fichten und Hainbuchen (je $n = 2$) des Starzyna-Urwaldes hatten, gemessen am Simpson-Index, eine wesentlich geringere Diversität als die anderen Waldtypen.

Die erwarteten Artenzahlen nach der Rarefaction-Methode waren zwischen Lesna-Urwald und W80 vergleichbar. Der Starzyna-Urwald hatte geringere erwartete Artenzahlen als diese beiden Wälder.

Rarefaction-Kurven

Die Interpretation der Rarefaction-Kurven ist schwierig, da außer den Kurven der Eichen-Gemeinschaften des Lesna-Urwaldes die Kurven keine Anzeichen einer Sättigung aufwiesen (Abb. 3.11). Ein sinnvoller Vergleich von Rarefaction-Kurven kann erst dann sinnvoll erfolgen, wenn bei der Erhöhung der Individuenzahl keine neuen Arten in den Gemeinschaften erwartet werden.

Die Kurven aller drei Baumarten hatten ähnliche Verläufe. Im Waldtypenvergleich zeigte sich, dass auf allen Baumarten die Kurven der Gemeinschaften des Starzyna-Urwaldes schneller an Steigung verlieren als die der anderen Wälder. Dies sprach für eine geringere Evenness der Gemeinschaften (siehe Abschnitt 2.5.2), wie sie auch von den Rang-Abundanz-Kurven und der Shannon-Evenness J nahe gelegt wurden.

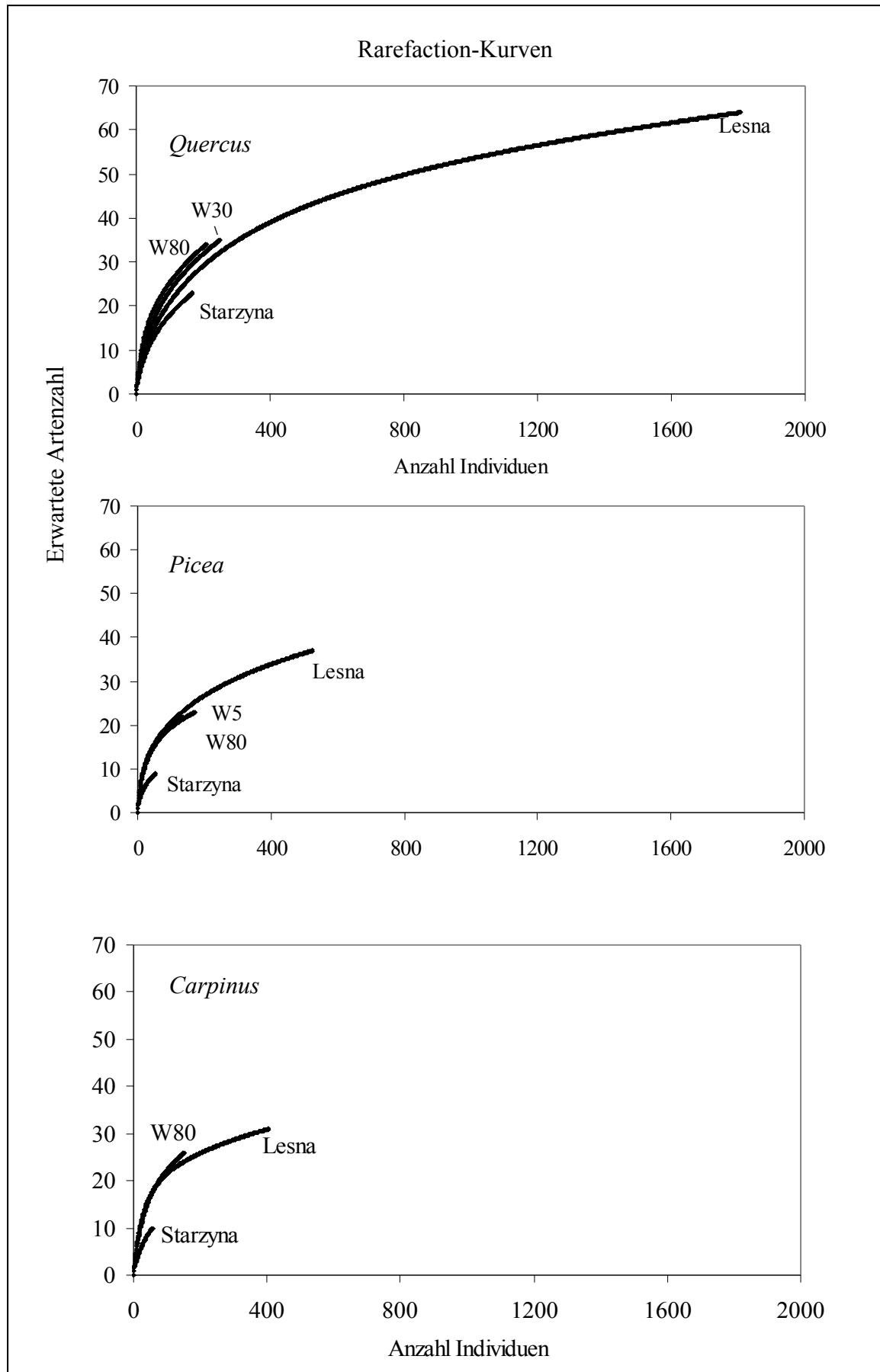


Abb. 3.11 Rarefaction-Kurven

3.7.2 Erfassungsgüte und Baumartenvergleich

Die Arten-Akkumulationskurve aller Bäume (Abb. 3.12) deutet darauf hin, dass die regionale Spinnenfauna fast komplett erfasst wurde. Die Kurve zeigt eine deutliche Abnahme der Steigung ab einer Probengröße von 20 Bäumen. Wurde die Anzahl von 70 Bäumen auf 78 erhöht, so wurden lediglich drei weitere Arten nachgewiesen. Vergleicht man die drei Baumarten bei einer Stichprobengröße von 15 benebelten Bäumen, so konnten auf Eichen 63 Arten, auf Fichte 42 und auf Hainbuche 43 Arten nachgewiesen werden. Die Gemeinschaften der Eichenkronen beherbergten demnach deutlich mehr Arten als jene auf Fichte und Hainbuche.

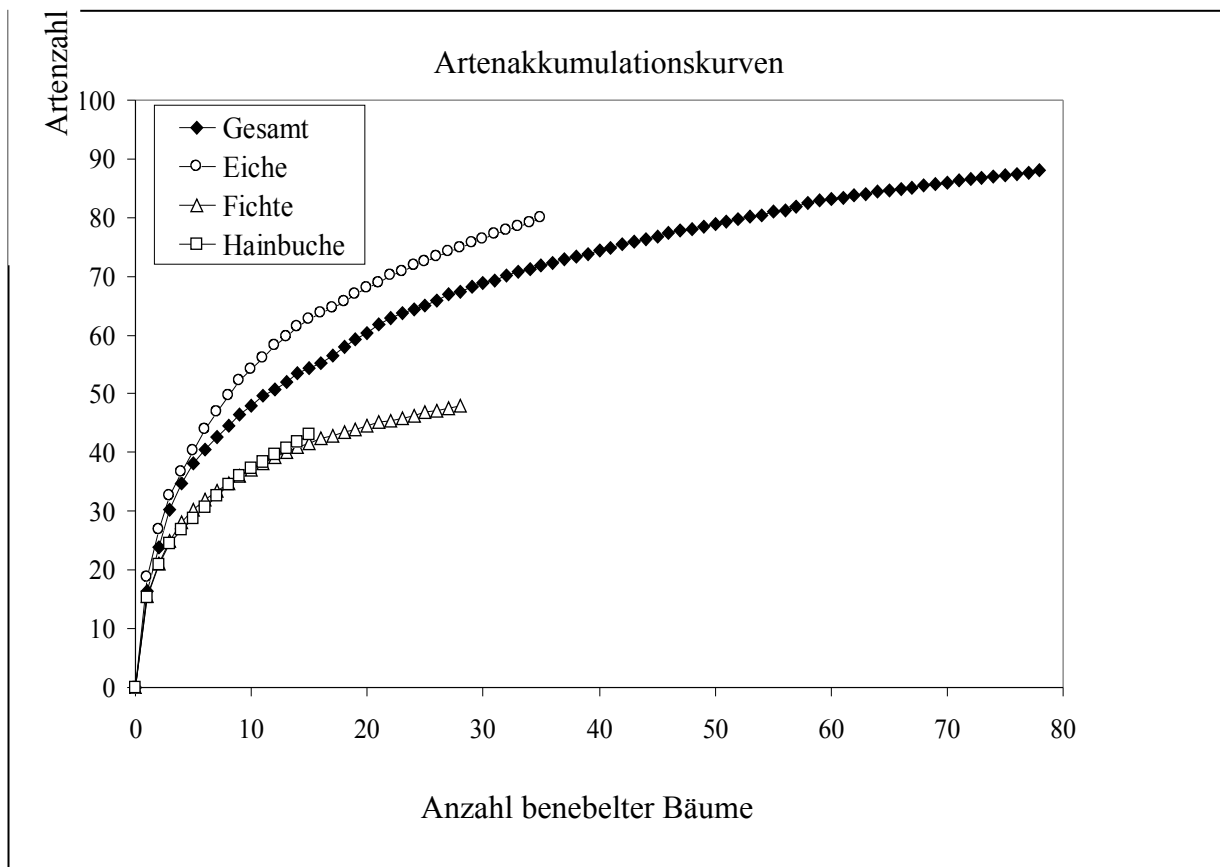


Abb. 3.12: Artenakkumulationskurven der drei untersuchten Baumarten und die Gesamtkurve aller 78 untersuchten Bäume

3.8 Beta-Diversität

3.8.1 Kronengemeinschaften innerhalb der Wälder

Die Shinozaki-Kurven der Gemeinschaften zeigen für alle drei Baumarten ein ähnliches Muster (Abb. 3.13). Die Kurven des Starzyna-Urwaldes, W80, W30 und W5 ähneln sich sehr stark und in allen Proben werden im Lesna-Urwald stets mehr Arten erwartet. Der steile Anstieg vor dem Übergang zur Sättigung der Kurven im Lesna-Urwald deutet außerdem darauf hin, dass sich die Gemeinschaften der einzelnen Bäume in diesem Wald ähnlicher sind als jene der anderen Wälder.

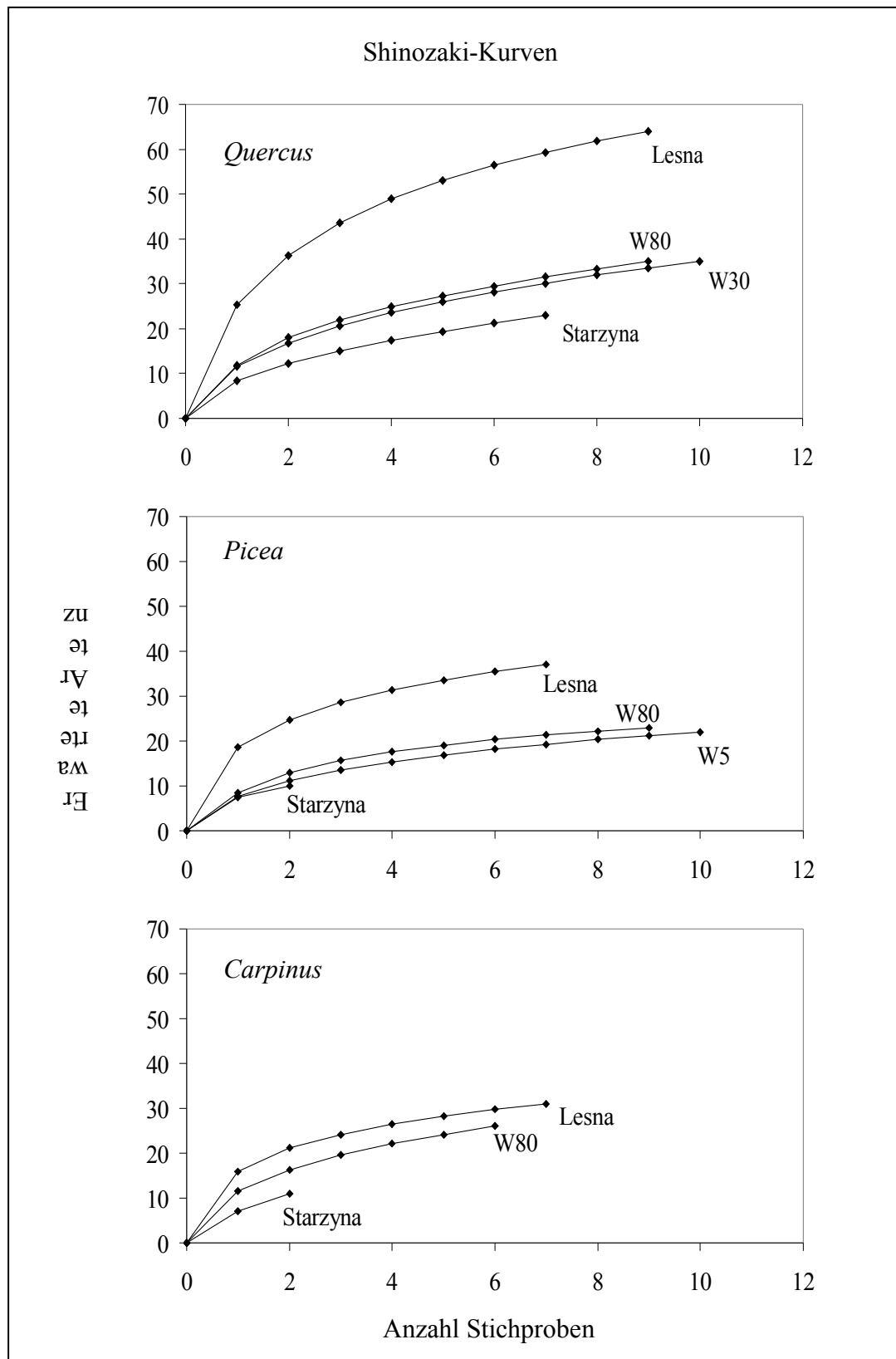


Abb. 3.13: Shinozaki-Kurven der Gemeinschaften

Ähnlichkeitsindizes

Auf Eichen gab es keine deutlichen Unterschiede zwischen den Wäldern in der Ähnlichkeit der Gemeinschaften der einzelnen Bäume innerhalb der Wälder (Abb. 3.14). Auf Fichte waren sich die Gemeinschaften in den Urwäldern ähnlicher als die Gemeinschaften der Wirtschaftswälder. Auf Hainbuche waren sich die Gemeinschaften der beiden Bäume im Starzyna-Urwald sehr unähnlich im Vergleich mit denen der anderen Wälder. Die Gemeinschaften der Bäume im Lesna-Urwald und W80 hatten, gemessen am Sörensen-Index, vergleichbare Ähnlichkeiten ihrer Gemeinschaften.

Der NESS-Index wurde nicht berechnet, da die sehr geringen Abundanzen einiger Bäume nur einen Vergleich bei geringer Individuenzahl ($m = 9$) erlaubt hätten.

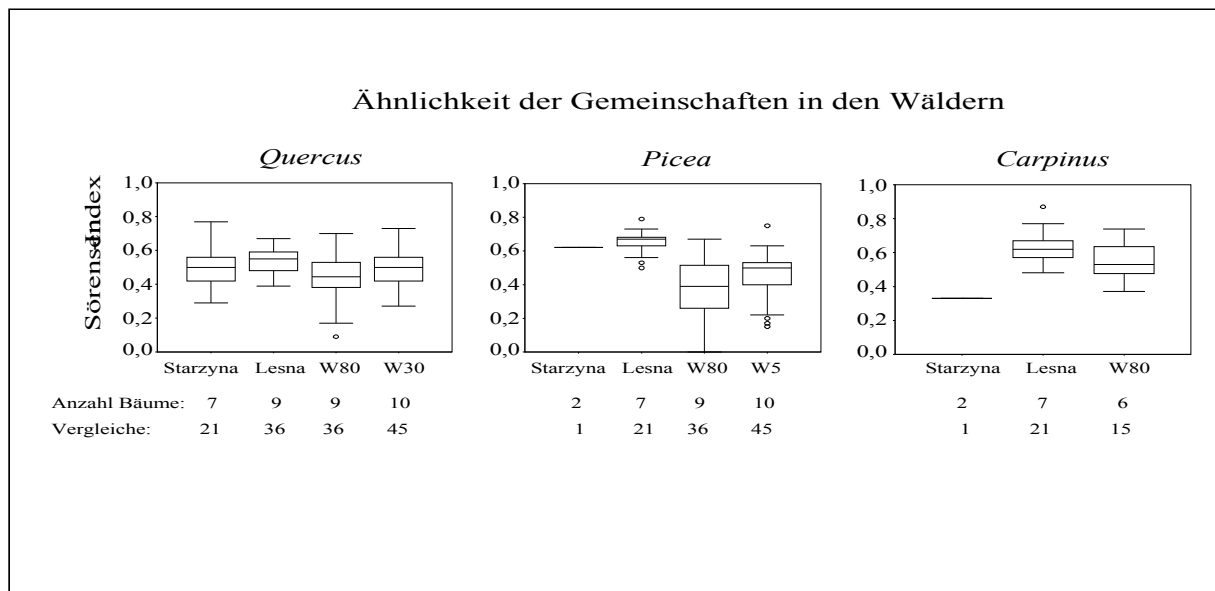


Abb. 3.14: Ähnlichkeit der Spinnengemeinschaften in den einzelnen Wäldern

3.8.2 Waldtypenvergleich

Die Gemeinschaften der untersuchten Wälder zeigten in den meisten Fällen eine mittlere Übereinstimmung in ihren Artenidentitäten (Sörensen-Indizes: 0,41-0,60) (Tab. 3.6). Geringere Ähnlichkeiten hatten die Gemeinschaften Eichen des Lesna-Urwaldes zu den Fichten, die nicht im Lesna-Urwald standen. Ebenfalls geringe Ähnlichkeiten hatten die Gemeinschaften der Fichten und Hainbuchen des Starzyna-Urwaldes zu den Gemeinschaften der anderen Wälder.

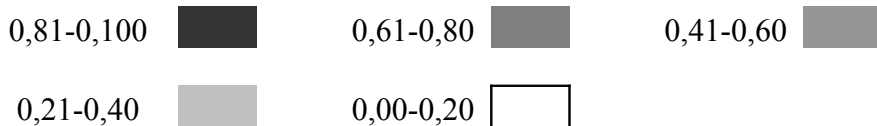
Ein ganz ähnliches Bild zeigte der Vergleich der NESS-Indizes der Gemeinschaften, wobei die Ähnlichkeiten im Mittel höhere waren als bei Verwendung des Sörensen-Indexes (Tab. 3.7).

Tab. 3.6: Qualitative Ähnlichkeiten der Waldtypen zueinander (Artenidentität nach Sörensen); Q = *Quercus*, P = *Picea*, C = *Carpinus*

	StarQ	LesQ	80Q	30Q	StarP	LesP	80P	5P	StarC	LesC	80C
StarQ		0,48	0,60	0,48	0,50	0,50	0,57	0,44	0,42	0,48	0,61
LesQ			0,55	0,61	0,22	0,63	0,39	0,35	0,22	0,53	0,53
80Q				0,58	0,42	0,68	0,60	0,43	0,36	0,62	0,73
30Q					0,27	0,67	0,48	0,42	0,31	0,58	0,66
StarP						0,30	0,38	0,32	0,53	0,20	0,34
LesP							0,63	0,61	0,34	0,62	0,63
80P								0,67	0,30	0,44	0,53
5P									0,25	0,42	0,50
StarC										0,25	0,42
LesC											0,50
80C											

Tab. 3.7: Quantitative Ähnlichkeit der Waldtypen (NESS, m = 27); Q = *Quercus*, P = *Picea*, C = *Carpinus*

	StarQ	LesQ	W80Q	W30Q	StarP	LesP	W80P	W5P	StarC	LesC	W80C
StarQ		0,61	0,79	0,71	0,89	0,65	0,75	0,52	0,82	0,72	0,81
LesQ			0,72	0,70	0,39	0,76	0,57	0,47	0,36	0,79	0,78
W80Q				0,68	0,20	0,65	0,66	0,42	0,64	0,79	0,86
W30Q					0,48	0,70	0,62	0,51	0,54	0,75	0,91
StarP						0,54	0,54	0,40	0,84	0,50	0,55
LesP							0,77	0,69	0,41	0,78	0,80
W80P								0,79	0,53	0,58	0,77
W5P									0,42	0,43	0,56
StarC										0,52	0,63
LesC											0,89
W80C											



Ordinierung

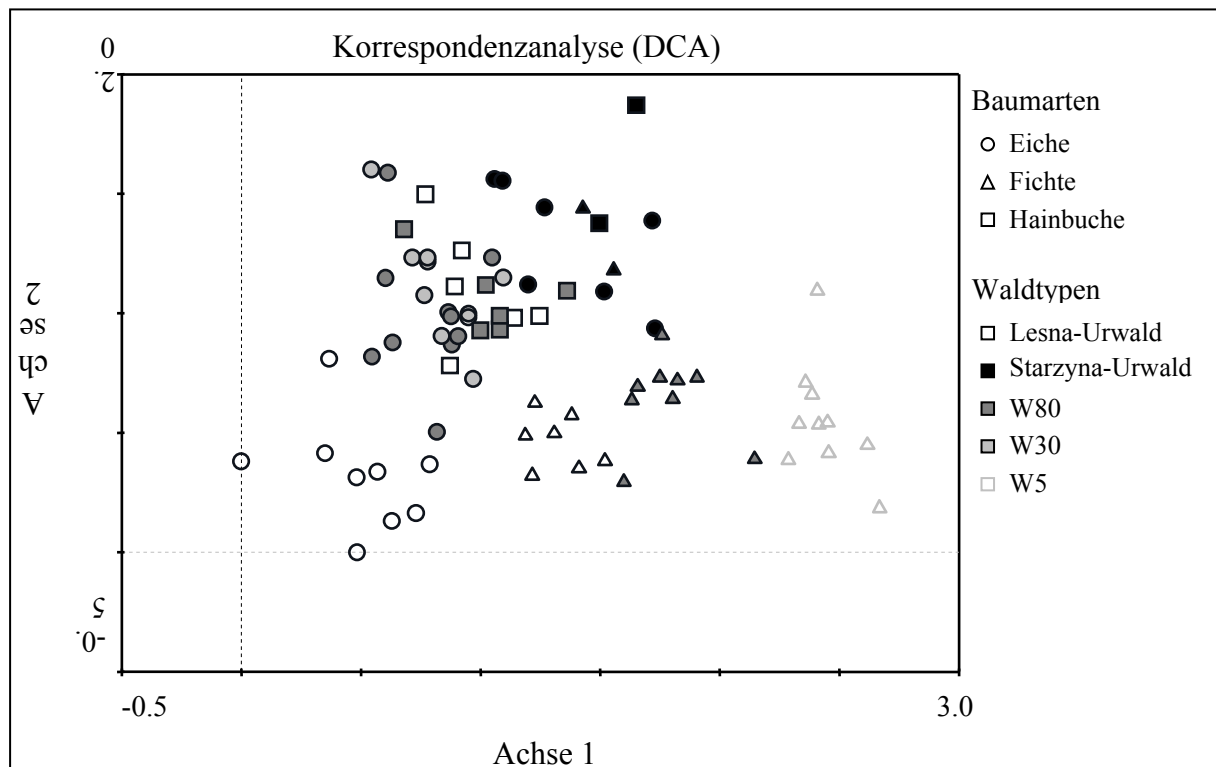


Abb. 3.15: Ergebnis der Korrespondenzanalyse; Eigenwerte: Achse 1 = 0,29; Achse 2 = 0,14

Aus den Gruppierungen der Gemeinschaften in der DCA lassen sich einige allgemeine Muster ableiten. Zum einen erfolgte eine gute Trennung der Gemeinschaften von Nadel- und Laubbäumen (Abb. 3.15). Bis auf die Gemeinschaften der Fichten im Starzyna-Urwald bildeten alle Fichten eine separate Gruppe mit eigener Spinnenfauna. Innerhalb der Fichten gab es eine gute Auftrennung der Gemeinschaften nach Waldalter. So bilden die Fichtengemeinschaften drei Wolken (Cluster), die analog dem Waldalter angeordnet sind. Eiche und Hainbuche ließen sich nur im Lesna-Urwald nach ihren Spinnengemeinschaften gut trennen, im W80 überlappen beide Wolken etwas und die Gemeinschaften aller Baumarten des Starzyna-Urwaldes bilden eine gut separierte Wolke. Hinsichtlich der Naturnähe bilden die beiden Urwälder zwei Pole, zwischen denen sich die Wirtschaftswälder anordnen.

3.9 Ursachen der beobachteten Muster von Dichte und Diversität

3.9.1 Feuchtigkeit

In diesem Teil wird versucht, über die Autökologie der Indikatorarten Rückschlüsse zu ziehen auf die im Lesna-Urwald, dem 30-jährigen Eichenwald und im 5-jährigen Fichtenforst besonderen Bedingungen, die zu den hohen Individuendichten der Spinnen dieser Wälder geführt haben könnten.

Insgesamt konnten 34 Arten identifiziert werden, die Indikatorarten sind für einen Waldtyp. (Tab 3.8, Tab. 7.3). Der relative Anteil der Indikatorarten an der Gesamtartenzahl eines Waldtyps war am höchsten im Lesna-Urwald (Tab. 3.8), dicht gefolgt vom fünfjährigen Fichtenforst. Die anderen Waldtypen hatten relative Anteile der Indikatorarten von deutlich unter zehn Prozent. Bei Betrachtung der Individuenzahlen war das Ergebnis ähnlich. Auch hier hatte der Lesna-Urwald den höchsten Anteil an Individuen mit Indikatorwert (fast 80 Prozent). In Starzyna-Urwald und in W5 stellten die Individuen der Indikatorarten etwa die Hälfte aller Spinnen während im W80 und W30 die relativen Anteile unter zehn Prozent der Gesamtspinnenzahl dieser Waldtypen lagen.

Die Feuchtepräferenzen der Indikatorarten im Lesna-Urwald zeigten eine regelmäßige Verteilung mit einem leichten Schwerpunkt bei den hygrophilen Arten (unterer Teil der Tab. 3.8). Auch im W5 sind bildeten Feuchte liebende Arten den Kern der Indikatorarten. Im fünfjährigen Fichtenforst waren fünf der sieben Indikatorarten meso-hygrophil. Für die anderen Waldtypen ließen sich keine deutlichen Muster ableiten, da die Artenzahlen nur gering sind. Sie zeigen allerdings keine Tendenz hin zu steno-hygro- oder -xerophilen Arten. Die meisten Arten haben eine arborikole Lebensweise der oberen Stamm- und Kronenregion und sind typische Waldarten (nach Platen et al. 1991).

Tab. 3.8 Indikatorarten (Arten- und Individuenzahlen, Feuchtepräferenzen)

	Starzyna - Urwald	Lesna - Urwald	W80	W30	W5
Anzahl Bäume	11	23	24	10	10
Gesamtzahl Arten	32	78	46	38	27
Gesamtzahl Individuen	809	4488	1451	680	520
Anzahl Indikatorarten (% an Gesamtzahl Arten)	2 (6,3%)	24 (30,8%)	0	1 (2,6 %)	7 (25,9 %)
Individuenzahl Indikatorarten (% an Gesamtzahl Individuen)	411 (50,8%)	3559 (79,3%)	0	46 (6,8%)	293 (56,3%)
steno-hygrophile Arten		2			
meso-hygrophile Arten	1	6		1	5
euryöke Arten		6			1
meso-xerophile Arten	1	3			
steno-xerophile Arten		2			
ohne Angaben		5			1

3.9.2 Beuteverfügbarkeit

In diesem Abschnitt wird untersucht, ob die Beuteverfügbarkeit eine Ursache der beobachteten Abundanzunterschiede gewesen sein könnte.

Es gab signifikante Unterschiede in der Dichte der Beutetiere zwischen den Waldtypen (H-Test, $p < 0,01$). Die höchsten Beutedichten wurden auf den Bäumen im Lesna-Urwald nachgewiesen, die niedrigsten im Starzyna-Urwald, W80 und W30 (Abb. 3.16). Die Beutedichten im W5 befanden sich auf einem mittleren Niveau. Im multiplen Einzelvergleich der Wälder (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, zehn Einzelvergleiche, $p = 0,005$) ließen sich signifikante Unterschiede nur zwischen Lesna-Urwald und W80 identifizieren (U-Test, $p < 0,005$). Unterhalb einer fünfprozentigen Irrtumswahrscheinlichkeit lagen die Unterschiede zwischen Starzyna- und Lesna-Urwald, Starzyna-Urwald und W5 und zwischen W80 und W5.

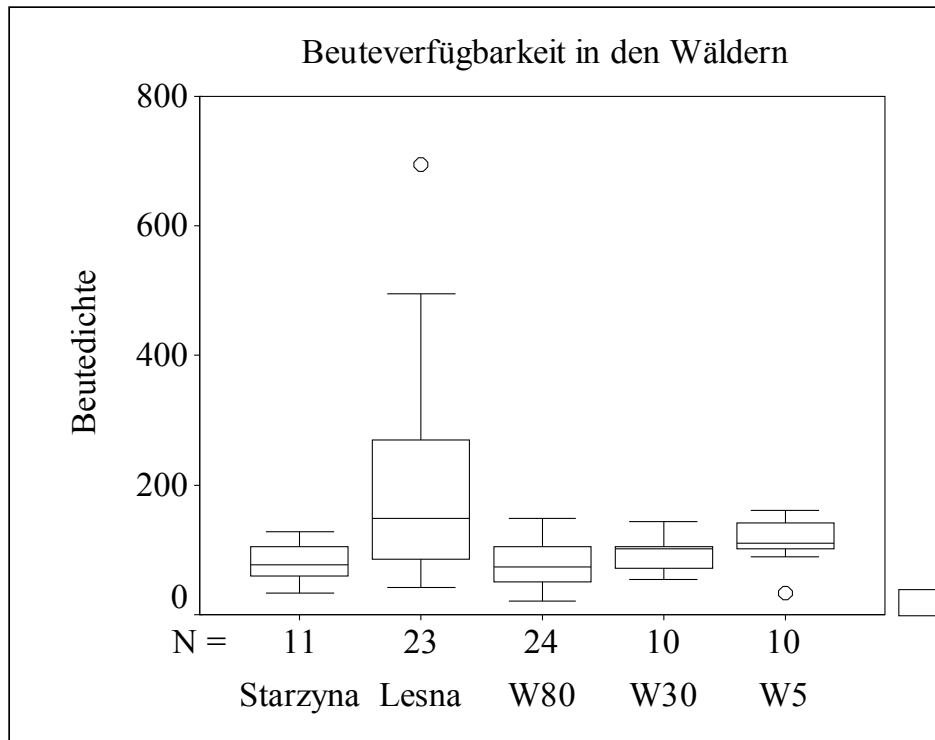


Abb. 3.16: Beuteverfügbarkeit* in den verschiedenen Wäldern, * Anzahl der Individuen pro 1 m² Fangfläche bei 100 Prozent Kronendeckung

Es gab eine positive Korrelation der Individuendichte der Spinnen und der Dichte der potentiellen Beutetiere, den Insekten (Abb. 3.17). Sehr verschieden von den anderen Wäldern waren die Werte des Lesna-Urwaldes, die sowohl die höchsten Spinnendichten also auch die höchsten Insektdichten aufwiesen (siehe auch Abb. 3.2 und 3.16). Nur die Bäume des 30-jährigen Eichenwaldes hatten vergleichbar hohe Spinnendichten wie im Lesna-Urwald.

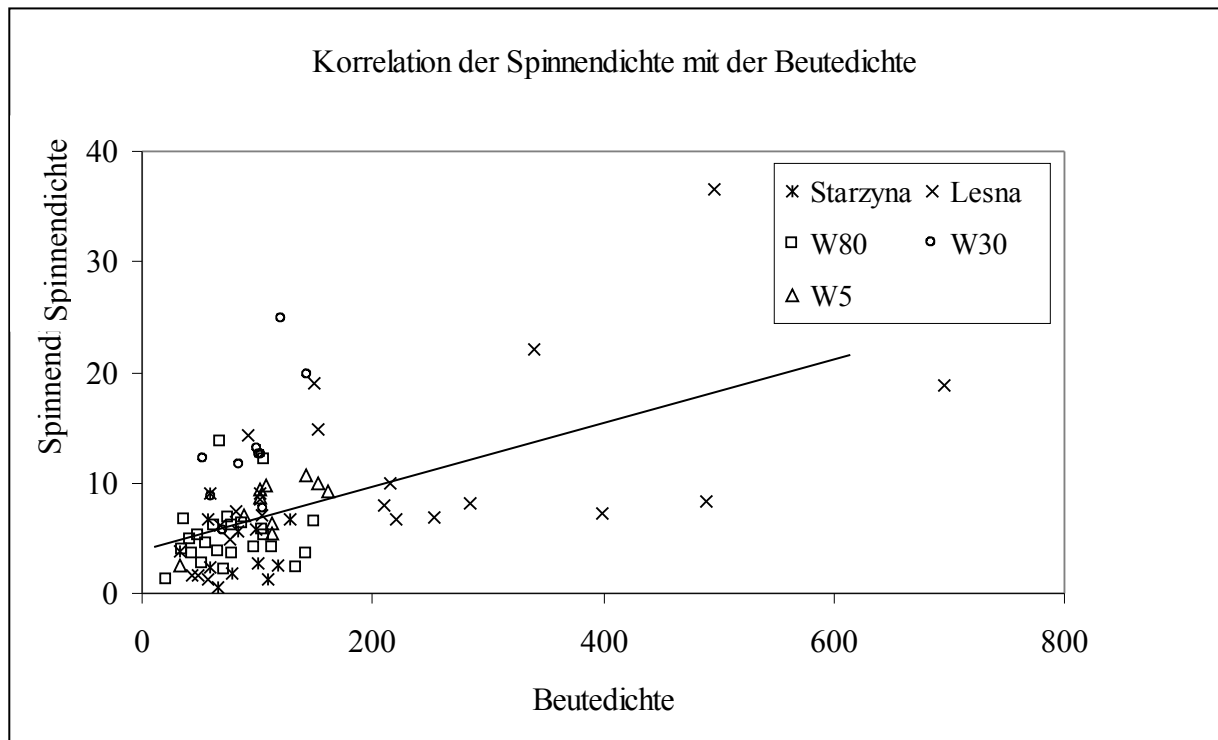


Abb. 3.17: Zusammenhang von Spinnendichte und Beuteverfügbarkeit, Dichte = Anzahl Individuen pro 1 m² Fangfläche bei 100 Prozent Kronendeckung; Spearman-Rankkorrelationskoeffizient: $r^2 = 0,27$, $p < 0,001$

3.9.3 Räuberdruck

In diesem Teil soll untersucht werden, ob ein erhöhter Räuberdruck durch Schlupfwespen einen Einfluss ausüben konnte auf die Dichten einzelner Spinnenarten. In diesem Fall müssten in der Untersuchung von Spinnengemeinschaften auch die Parasitoide verstärkt beachtet werden.

Es konnten insgesamt 182 von Schlupfwespen parasitierte Spinnen nachgewiesen werden. Die Parasitierungsrate der Individuen über alle Arten betrug insgesamt 1,25 Prozent. 161 juvenile Spinnen trugen eine Schlupfwespenlarve (1,52 Prozent) und 21 adulte Spinnen (0,53 Prozent). Insgesamt waren mindestens 11 Arten aus vier Familien von der Parasitierung durch Schlupfwespen betroffen (Tab. 3.9). Für die beiden Spinnenarten mit sowohl hoher Parasitierungsrate und hoher Anzahl parasitierter Tiere wurde auf Unterschiede in der Parasitierungsrate zwischen Waldtypen getestet (*Theridion tinctum*; *Araniella sp.*). Für *T. tinctum* (Theridiidae) ließen sich keine signifikanten Unterschiede in der Parasitierungsrate feststellen (H-Test, $p = 0,37$). Es gab hoch signifikante Unterschiede in der Parasitierungsrate der Kürbisspinnen (Araneidae: *Araniella sp.*) in Abhängigkeit vom Waldtyp (H-Test, $p < 0,01$).

Die höchsten Parasitierungsraten an Spinnen dieser Gattung wurden auf den Eichen des Lesna-Urwaldes festgestellt. Die Unterschiede waren signifikant zwischen Lesna-Urwald und Starzyna-Urwald sowie W30 (U-Tests mit Bonferroni-Korrektur, $p \leq 0,01$). Die Parasitierungsrate der Kürbisspinnen war schwach negativ korreliert mit der Individuendichte (Abb. 3.18, Spearman-Rangkorrelation, $R^2 = 0,11$, $p < 0,01$). Der Lesna-Urwald mit einer geringen Dichte an Kürbisspinnen wies die höchsten Parasitierungsraten auf, während im W5 mit ebenfalls niedrigen Dichten dieser Spinnen keine Schlupfwespenlarven nachgewiesen werden konnten. Der 80jährige Wirtschaftswald hatte sowohl mittlere Individuendichten von *Araniella sp.* als auch mittlere Parasitierungsraten. Im 30jährigen Wirtschaftswald wurden die höchsten Dichten der Kürbisspinnen gemessen und die geringsten Parasitierungsraten.

Tab. 3.9: Von Schlupfwespen parasitierte Arten und Gattungen

	Anzahl Individuen (Adulte + Juvenile)	Anzahl von Schlupfwespen parasitierter Individuen	relativer Anteil parasitierter Spinnen [%]
Theridiidae			
<i>Theridion tinctum</i>	428	39	9,11
<i>Theridion mystaceum</i>	35	2	5,71
<i>Achaearanea lunata</i>	117	4	3,42
<i>Theridion pinastri</i>	36	1	2,78
<i>Theridion varians</i>	406	9	2,22
<i>Paidiscura pallens</i>	698	1	0,14
Araneidae			
<i>Araniella sp.</i>	1654	91	5,50
<i>Cyclosa conica</i>	157	2	1,27
<i>Atea sp.</i>	683	5	0,73
Tetragnathidae			
<i>Tetragnatha obtusa</i>	239	4	1,67
Metidae			
<i>Metellina mengei</i>	351	1	0,28

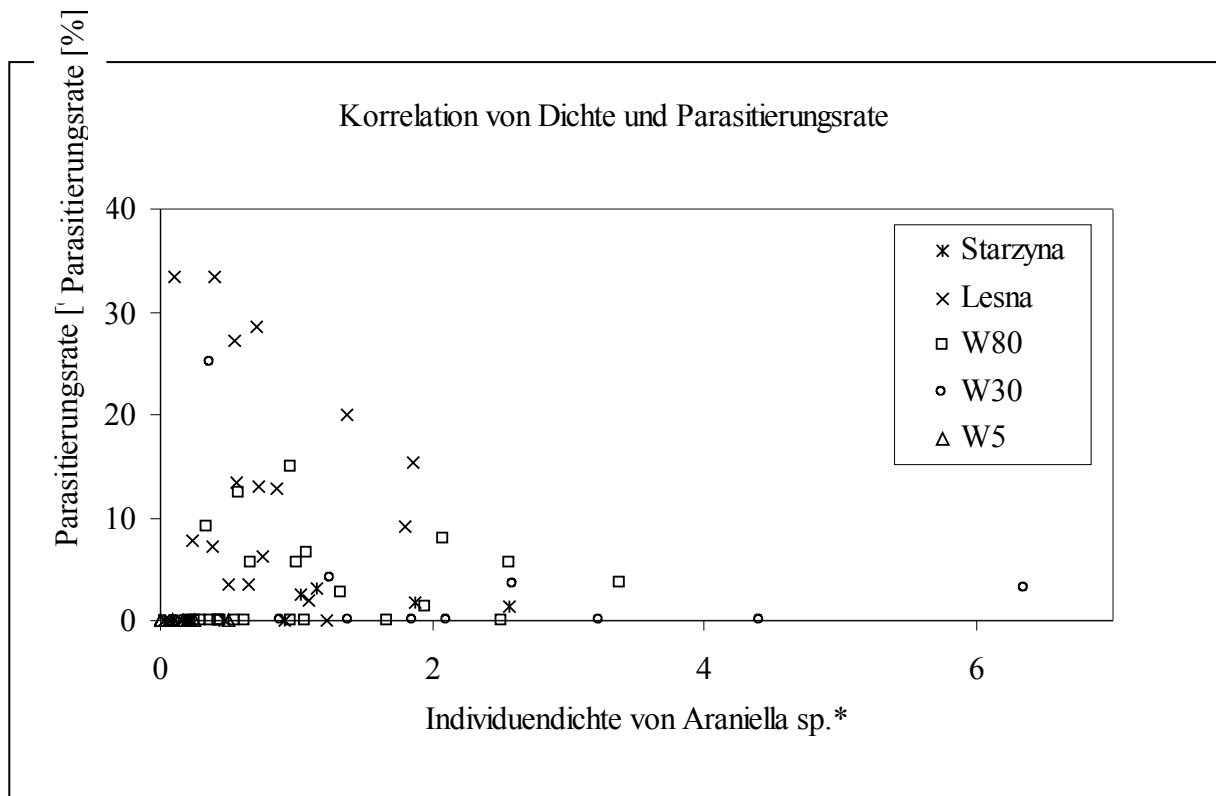


Abb. 3.18: Zusammenhang zwischen Individuendichte der Kürbisspinnen (*Araniella* sp.) und Parasitierungsrate durch Schlupfwespen (Ichneumonidae); Spearman-Rangkorrelation: $R^2 = 0,11$, $p < 0,01$; * = Anzahl Individuen pro 1m^2 Fangfläche und 100 Prozent Kronendeckung

4. Diskussion

4.1 Spinnendichte

In diesem Teil sollte untersucht werden, ob die Naturnähe einen Einfluss hatte auf die Dichte der Spinnen. Es wurde erwartet, dass in den beiden untersuchten Urwäldern höhere Spinnendichten herrschen, da viele Urwaldcharakteristika, wie z.B. größere Habitatstruktur, Habitatheterogenität und geringerer Räuberdruck, in Untersuchungen eine Abundanzerrhöhung von Spinnen verursacht hatten (Rypstra 1983; Halaj et al. 2000; Sunderland und Samu 2000; Borges & Brown 2001; Gunnarsson 1996, 1998).

Es konnten in der vorliegenden Untersuchung zwischen den Waldtypen deutliche Unterschiede in der Dichte der Spinnen nachgewiesen werden, die sich allerdings nur z.T. auf Unterschiede im Störungsgrad zurückführen ließen. Einer der beiden Urwälder (Lesna-Urwald) hatte auf Eiche und Fichte signifikant höhere Dichten als der W80 und der Starzyna-Urwald, aber auch Wirtschaftswälder (W30 und W5) konnten vergleichbar hohe Dichten aufweisen (Abb. 3.2). Die Ursachen für die verschiedenen Spinnendichten waren demnach nicht in der Naturnähe oder damit korrelierten Faktoren zu suchen, sondern in davon unabhängigen wie z.B. abiotischen Faktoren (Feuchtigkeit). Insbesondere die hohen Dichten der Wirtschaftswälder W30 und W5 waren im Vergleich mit dem Lesna-Urwald bemerkenswert, da sie vergleichbar hohe Dichten erreichten, ihre Bäume jedoch Höhen hatten von nur 4-5 (W5) und 8-10 Metern (W30) verglichen mit den 20-40 Meter hohen Eichen und Fichten im Lesna-Urwald.

Die hier nachgewiesenen Spinnendichten des W80 und des Starzyna-Urwaldes lagen im Bereich der Dichten, die Horstmann (1999) und Keßler (1998) in 100- und 160-jährigen Eichenwäldern in Unterfranken und im Steigerwald gefunden hatten (Mediane: 7,5 und 4,4 Individuen pro Quadratmeter Fangfläche), während die Dichten im Lesna-Urwald, W30 und W5 deutlich darüber hinaus gingen. Im Gegensatz zu Ozanne (1996, 1999) konnte kein genereller Unterschied in der Spinnendichte zwischen Fichte und Eiche nachgewiesen werden. Diese lagen in der vorliegenden Arbeit zwischen fünf und zehn Spinnen pro Quadratmeter Fangfläche, während Ozanne (1999) auf Eichen etwa drei Spinnen und auf Fichten 33 Spinnen für diese Fläche nachweisen konnte.

Es gibt nur wenige Untersuchungen, die explizit nach Unterschieden in der Spinnendichte im Störungsgradienten suchten. Sterzynska und Slepowronski (1994) fanden kaum

Abundanzunterschiede in verschiedenen alten Kiefernkrönen, Pettersson et al. (1995) konnten mehr Spinnen in Naturwäldern nachweisen und führten dieses Muster auf höheren Flechtenbewuchs in den Naturwäldern zurück. Simandl (1993) schließlich, fand in Benebelungsuntersuchungen weniger Spinnen in den Krönen mehr als 80-jähriger Kiefernkrönen als in 50-jährigen Krönen. Verschiedene andere Parameter sind weitere Kandidaten als Ursachen dieser Unterschiede: Habitatheterogenität (Rypstra 1983; Sunderland und Samu 2000; Borges und Brown 2001), Habitatstruktur (Gunnarsson 1990; Halaj et al. 1998, 2000), Habitatgröße (Ozanne et al. 2000; Borges und Brown 2001) und Räuberdruck (Gunnarsson 1996, 1998).

Für die hohen Individuendichten im Lesna-Urwald könnten eine höhere Beuteverfügbarkeit und, durch die Flussnähe, ein insgesamt feuchteres Klimaregime verantwortlich gewesen sein. Die Spinnendichte war hier positiv korreliert mit der Dichte der Insekten und war im Lesna-Urwald signifikant verschieden von den anderen Wäldern (Abb. 3.16, 3.17). Diese Interpretation wird auch durch korrelative und experimentelle Arbeiten zu diesem Problem gestützt, z.B. von Brown (1981), Rypstra (1983); Jennings et al. (1990), Halaj et al. (1998) und Harwood (2003) (siehe auch Abschnitt 4.9.2). Die in diesem Wald besonders häufigen Spinnenarten sind z.T. hygrophile Arten (z.B. *Hypomma cornutum*, *Tetragnatha montana*), die in dem feuchteren Klima des flussnahen Waldes akzeptable Bedingungen gefunden haben mögen (siehe auch Abschnitt 4.9.1).

4.2 Relative Anteile der Spinnen an den Arthropodengemeinschaften

Arbeiten zur Gemeinschaftsstruktur von arborikolen Arthropodengemeinschaften wiesen nach, dass temperate Primärwälder einen größeren relativen Anteil an Prädatoren besitzen als Wirtschaftswälder (Winchester 1997; 1998). Da Spinnen regelmäßig einen Großteil der Individuen innerhalb der Prädatorengilde stellen, wurde erwartet, dass sie in der vorliegenden Untersuchung im Urwald größere relative Anteile an den Arthropodengemeinschaften dieser Wälder haben als in den untersuchten Wirtschaftswäldern.

Der relative Anteil der Spinnen an den Arthropodengemeinschaften variierte zwischen den Wäldern nur wenig. Nur auf Eiche konnten signifikante Unterschiede in der Spinnendichte nachgewiesen werden, wobei hier der Anteil im Lesna-Urwald signifikant geringer war als in den Wirtschaftswäldern. Da die Baumkrönen dieser Wald die höchsten absoluten Dichten aller Wälder hatten, müssen die Ursachen woanders gesucht werden. So hatten die Dipteren

überproportional hohe Dichten im Lesna-Urwald, die dort auf vielen Bäumen zu relativen Anteilen von einem Viertel bis einem Drittel aller Arthropoden führten (vgl. Abb. 3.3 und Tab. 7.1 im Anhang) und dadurch den relativen Anteil der Spinnen signifikant senken konnten.

Keßler (1998) Horstmann (1999) fanden mit zwei bis vier Prozent in Eichenwäldern in Unterfranken und im Steigerwald etwas niedrigere relative Anteile der Spinnen an den arborikolen Arthropodengemeinschaften als in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen wurde. Andere Literaturangaben zum relativen Anteil der Spinnen schwanken erheblich (3 - 97 Prozent), wobei Untersuchungen, in denen Äste abgeschnitten oder die Proben durch Klopfen gewonnen wurden zumeist Werte am oberen Ende des Spektrums ergaben (vgl. Palmgren 1932; Höregott 1960; Jansson und van Brömssen 1981; Laine 1990; Gunnarsson 1996; Halaj et al. 2000; Salingre und Heliövaara 2001; Simon 2001). Vermutlich resultierten die sehr hohen Angaben aus einem Probennahmeartefakt, da beim Klopfen und Absägen der Äste viele Fluginsekten entkommen konnten und deshalb der relative Anteil der Spinnen anstieg. Ein weiterer Hinweis auf die Abhängigkeit des Ergebnisses von der Methode sind die vergleichbaren Werte der Untersuchungen, die mithilfe der Baumkronenbenebelung durchgeführt worden sind (Keßler 1998; Horstmann 1999; vorliegende Arbeit). Da das Insektizid auf alle Arthropodentaxa sehr gut und schnell wirkte, konnte damit die Gemeinschaft fast vollständig erfasst werden (exkl. xylobionte Individuen und einige sehr schnelle Fluginsekten), was der wahrscheinlichste Grund war für die ähnlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen.

4.3 Regionale Gilden- und Familienzusammensetzung

Die regionale Gildenzusammensetzung (alle 78 Bäume) unterschied sich, je nachdem, ob nur adulte oder juvenile und adulte Individuen gemeinsam ausgewertet wurden. Der Grund für die unterschiedlich großen Anteile juveniler und adulter Spinnen in den einzelnen Gilden lag vermutlich in der Phänologie der einzelnen Arten (s.u.). Bis auf die Gilde der Raumnetze bauenden Spinnen überwogen in allen Gilden die Juvenilen, die zwischen 8- und 25-mal so häufig waren wie ihre adulten Vertreter. Bei den Raumnetzspinnen dagegen waren Juvenile und Adulte in vergleichbaren Abundanzen vorhanden, mit dem Resultat, dass diese Spinnen in der Adulten-Gemeinschaft einen deutlich größeren Anteil (80 Prozent) hatten als in der Gesamtbetrachtung aller Stadien (48 Prozent).

Die Ursachen für diese verschiedenen hohen Anteile adulter und juveniler Tiere lagen in der Phänologie der einzelnen Arten, die anhand dreier Beispiel im Folgenden kurz dargestellt werden soll (nach Platen et al. 1991; Toft 1978):

(1) Vertreter einer Familie (Metidae) sind bivoltin, mit Reifeperioden im Frühjahr und Herbst, so dass sich zum Sammelzeitpunkt Ende Juni viele Juvenile in den Proben befanden.

(2) Arten anderer Familien (z.B. Anyphaenidae, Clubionidae) werden erst im Laufe des Sommers reif, so dass aus diesem Grund juvenile und subadulte Individuen in den Proben dominierten.

(3) Eine weitere Variante ist eine zweijährige Entwicklung (z.B. *Achaearanea lunata*, *Theridion varians*; beide Theridiidae), so dass sich zum Untersuchungszeitpunkt Ende Juni - Anfang Juli in den Proben sowohl Adulte als auch Nymphen des dritten Juvenilstadiums befanden, die erst im nächsten Jahr reif werden.

Etwa 80 Prozent aller Individuen konnten einer Familie zugeordnet werden, weshalb in die Auswertung der Familien die Individuen beider Stadien eingegangen sind. Gegenüber der alleinigen Auswertung der Adulten wird dadurch die Aussagekraft erhöht, da diese nur 27 Prozent aller Individuen ausmachten.

In der Gesamtbetrachtung adulter und juveniler Individuen stellten Raumnetze bauende Spinnen fast die Hälfte aller Individuen, Radnetze bauende Spinnen und Jagdspinnen je etwa ein Viertel der Gemeinschaft (Tab. 3.1). Abundanzstarke Familien waren die Araneidae, Theridiidae, Thomisidae, Anyphaenidae und Linyphiidae sowie die Clubionidae (relative Anteile in Abb. 3.4). Die Abundanzen der Linyphiidae und Theridiidae dürften unterschätzt worden sein, da ein Fünftel aller Juvenilen nicht bis zur Familie determiniert werden konnte. Dieser Rest bestand wahrscheinlich zum großen Teil aus Individuen dieser beiden Familien, da juvenile Spinnen der anderen Familien sehr gut ihrer Familie zugeordnet werden können. Die hier vorgefundene Familien- und Artenzusammensetzung ist typisch für Baumkronen, wenn auch die relativen Anteile der einzelnen Familien und Arten stark schwanken können (vgl. Engel 1941; Albert 1982; Simon 1995; Halaj et al. 1998; Schubert 1998; Winchester 1999; Floren und Otto 2001).

4.4 Neunachweise für die Region Bialowieza

In der von Starega und Kupryjanowicz (2001) publizierten Liste sind 14 Arten der vorliegenden Untersuchung nicht verzeichnet und die dort fehlende *Meioneta innotabilis* (Linyphiidae) wurde inzwischen von Stanska (2002) nachgewiesen. Neben drei seltenen Arten (siehe Tab. 3.3) wurden eine Reihe von Arten hier erstmals nachgewiesen, die in im Allgemeinen in Mitteleuropa nicht selten gefunden werden und zumeist ausgesprochene Wald- und/oder Baumkronenarten sind. Da Baumkronen nur selten untersucht werden, mag der bisherige „Nicht-Nachweis“ einiger dieser Arten nicht verwundern (*Clubiona marmorata*, *Dipoena torva*). So wurde die selten gefundene *Dipoena torva* auch in den Untersuchungen von Kiefernkronen durch Simon (1995) in größeren Stückzahlen und vorwiegend im oberen Stamm- und Kronenbereich nachgewiesen.

Andere Arten, die sehr selten nachgewiesen werden, sind möglicherweise „wirklich“ selten und konnten erst durch die Verwendung der Baumkronenbennebelung bei einer großen Anzahl von Bäumen nachgewiesen werden (*Philodromus praedatus*, *Dipoena nigroreticulata*). Dies trifft insbesondere auf *Dipoena nigroreticulata* (Theridiidae) zu, die in ihrem Vorkommen auf die Baumkronen alter Eichen beschränkt zu sein scheint und in Polen 1974 und in Deutschland erst 1999 nachgewiesen worden ist (Dziabaszewski 1974; Finch 1999).

4.5 Einfluss des Störungsgrades auf die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaften

4.5.1 Gilden

Nur auf Eichen konnten Unterschiede in der Gildenzusammensetzung zwischen Ur- und Wirtschaftswäldern nachgewiesen werden. Auf diesen Bäumen waren die relativen Anteile der Jagdspinnen in den beiden Urwäldern geringer als in den Wirtschaftswäldern und die der Netzspinnen entsprechend größer. Der hohe relative Anteil der Raumnetzbauer im Starzyna-Urwald hatte seine Ursachen in den dort, verglichen mit den anderen Wäldern, geringen Dichten der anderen Gilden (vgl. Tab. 3.4) während der hohe relative Anteil im Lesna-Urwald von dort hohen Dichten der Raumnetzbauer verursacht wurde.

Ein Vergleich der Gildenzusammensetzung in Ur- und Wirtschaftswäldern mit Literaturdaten fällt schwer, da die wenigen Arbeiten zu Spinnengemeinschaften in natürlichen und naturfernen Arbeiten die Gildenzusammensetzung nicht analysierten (Schowalter 1988, 1995; Sterzynska & Slepowronski 1994; Schubert 1998). Lediglich Simon (1991) bemerkte, dass

sich Spinnengemeinschaften an den Stämmen von 40- und 100-120-jährigen Kiefern unterscheiden, ohne allerdings eine Auswertung auf Gildenniveau vorzunehmen.

4.5.2 Familien

Einige Familien waren im Lesna-Urwald besonders individuenreich vertreten (Tab. 3.4). Die Individuendichten, die sie dort erreichten, sind in den meisten Fällen signifikant verschieden von denen in anderen Wäldern (vgl. Tetragnathidae, Theridiidae, Linyphiidae). Verantwortlich für diese hohen Abundanzen waren immer einzelne Arten, die in diesem Wald bevorzugt und in großen Abundanzen vorkamen, z.B. *Tetragnatha montana* (Tetragnathidae), *Paidiscura pallens*, *Theridion varians* (beide Theridiidae) und *Hypomma cornutum* (Linyphiidae). Bis auf *T. varians* sind diese Arten meso- oder steno-hygrophil, so dass das feuchtere Klima im flussnahen Lesna-Urwald eine wahrscheinliche Ursache für die Bevorzugung dieses Waldes war. Ein Beweis könnte allerdings erst durch experimentelle Untersuchungen erbracht werden.

Andere Familien sind neben dem Lesna-Urwald auch in anderen Wäldern in hohen Dichten nachgewiesen worden (z.B. Metidae, Dictynidae, Thomisidae) und weitere Familien zeigten keine besondere Bevorzugung von bestimmten Wäldern und hatten in den meisten Fällen vergleichbar hohe Individuendichten in allen Wäldern (z.B. Araneidae, Anyphaenidae, Clubionidae).

Insgesamt wird das bei den Gesamtabundanzen beobachtete Muster auch für die Gilden und viele Familien gestützt, indem die Vertreter besonders im Lesna-Urwald, aber auch im W30 und W5 in größeren Dichten vorkommen als in den anderen Wäldern (Starzyna-Urwald, W80).

4.6 Assoziation der Arten

Hinsichtlich des Assoziationsmusters der Arten ließen sich keine Unterschiede zwischen Ur- und Wirtschaftswäldern feststellen. Nur im Lesna-Urwald und im W80 waren die Arten signifikant schachbrettartig verteilt, d.h. einzelne Arten schlossen sich regelmäßig in ihrem Vorkommen aus. Wurden nur die dominanten Arten berücksichtigt, also jene, die zusammen 80 Prozent der Individuen stellten, so war auch in diesen beiden Wäldern kein Assoziationsmuster nachweisbar (Tab. 3.5). Dass die Arten der vorliegenden Untersuchung nur geringe Anzeichen des „Sich-Gegenseitig-Ausschließens“ zeigten, war ein Hinweis

darauf, dass interspezifische Konkurrenz nicht wesentlich den Aufbau der Spinnengemeinschaften dieser Untersuchung bestimmte. Interspezifische Konkurrenz wurde in der Vergangenheit oft als wesentlicher strukturierender Faktor von Spinnengemeinschaften diskutiert, da Habitatwahl und Netzarchitekturparameter in vielen Untersuchungen eine Vermeidung von Konkurrenz nahe legten, z.B. durch räumliche Separation oder Spezialisierung auf bestimmte Beutegrößen, Taxa, etc. (Uetz et al. 1978; Brown 1981; Pasquet 1984; de Keer & Maelfait 1988, vgl. auch Abschnitt 1.1). Der vorliegende Befund steht im Einklang mit experimentellen Untersuchungen, die nachgewiesen hatten, dass interspezifische Konkurrenz keine große Rolle spielen muss in der Strukturierung von Spinnengemeinschaften (Schäfer 1972, Wise und Barata 1983; Wise 1993).

4.7 Alpha-Diversität

4.7.1 Waldtypenvergleich

Die Analyse der Alpha-Diversität ergab deutliche Unterschiede zwischen den Waldtypen. Der Lesna-Urwald wurde charakterisiert durch eine hohe Artenzahl, die signifikant über der der anderen Wälder lag. Der Starzyna-Urwald dagegen hatte geringere Artenzahlen als die Wirtschaftswälder. Die Diversitätsindizes (Shannon-Index, Berger-Parker-Index, Simpson-Index) zeigten deutliche Unterschiede zwischen den Waldtypen nur für den Starzyna-Urwald, mit sehr geringen Werten gegenüber den anderen Wäldern. Dass sich die hohen Artenzahlen auf den Eichen im Lesna-Urwald nicht generell in höhere Artenvielfalt, gemessen an den drei Indizes, übersetzten, lag vermutlich daran, dass die Evenness dort sehr gering war (Shannon *J*, Abb. 3.8). Da diese in die Berechnung der Indizes mit einging, ergaben sich wahrscheinlich diese geringen Werte. Auf Fichten war die Shannon-Evenness *J* im Lesna-Urwald vergleichbar mit der Evenness beider Wirtschaftswälder, so dass, zusammen mit der höheren Artenzahl, auch die Diversitätsindizes höhere Werte ergaben als in den Wirtschaftswäldern und dem Starzyna-Urwald.

Der Lesna-Urwald hatte nicht nur deutlich höhere Artenzahlen in seinen Baumkronen, sondern auch insgesamt höhere Individuenzahlen. Da in individuenreichen Gemeinschaften statistisch mehr Arten erwartet werden als in individuenärmeren, mussten die Artenzahlen mit der Rarefaction-Methode für diesen Effekt korrigiert werden. Für gleiche Stichprobengrößen (Individuendichte) wurden demnach, bis auf den Starzyna-Urwald, in allen Waldtypen ähnliche Artenzahlen erwartet (Abb. 3.8-10), d.h. auch der Lesna-Urwald war nun

hinsichtlich seiner Artenzahl mit den anderen Wäldern vergleichbar. Dies würde nahe legen, dass die hohen Artenzahlen im Lesna-Urwald ihre Ursache in der dort hohen Individuenzahl hatten. So könnten u.a. die hohe Insektendichte und das günstige Mikroklima (siehe Abschnitt 4.9) im Lesna-Urwald die Artenzahl der Spinnen indirekt positiv beeinflusst haben, indem die naturgemäß vielen immigrierenden Spinnen – und damit Arten – statistisch länger in diesem Wald verblieben und überlebten als in den anderen untersuchten Wäldern, wo die Bedingungen weniger günstig waren. Eine wichtige Einschränkung dieser Interpretation sind jedoch die noch stark ansteigenden Rarefaction-Kurven der anderen Wälder (Abb. 3.11), die auf den Vergleichsniveaus von 54 und 169 Individuen noch immer stark ansteigen. Das heißt, nur im Lesna-Urwald hatte der Probenumfang von neun Bäumen ausgereicht, die Rarefaction-Kurve annähernd Sättigung erreichen zu lassen und für einen aussagekräftigen Vergleich hätten in den anderen Wäldern mehr Bäume untersucht werden müssen.

Das gleiche gilt für die Beurteilung der, auch durch die Rarefaction-Analyse bestätigten, geringen Artenzahlen im Starzyna-Urwald, die nicht nur unterhalb derer im Lesna-Urwald lagen, sondern auch die Artenzahlen der Wirtschaftswälder unterboten. Auch hier sind die Rarefaction-Kurven noch sehr steil, eine schlüssige Interpretation ist deshalb nicht möglich. Würde die Artenarmut dieses Waldes auch bei abflachender Rarefaction-Kurve reproduziert, so bestätigte dies die Ergebnisse der Arbeit von Salingre und Heliövaara (2001), die in fichtenreichen Wäldern (Starzyna: 60%) weniger Arten nachweisen konnten als in fichtenärmeren. Wälder mit einem hohen Anteil an Fichte (über 40 Prozent) hatten dort neben einer um 40 Prozent geringeren Abundanz auch 40 Prozent weniger Arthropodenarten. Als Mechanismus schlugen die Autoren eine geringere Nadeldichte aufgrund stärkerer Beschattung vor. Das sollte im vorliegenden Fall allerdings nicht die Ursache der geringeren Spinnenabundanzen und –artenzahlen gewesen sein, da die Fichten im Starzyna-Urwald keine geringere Kronendeckung aufwiesen als die Fichten der anderen Wälder.

4.7.2 Erfassungsgüte und Baumartenvergleich

Die Gesamt-Artenakkumulationskurve (Abb. 3.12) diente dazu, abzuschätzen, ob die regionale Spinnenfauna der Baumkronen repräsentativ erfasst worden ist oder ob bei Erhöhung des Probenumfangs noch viele neue Arten zu erwarten gewesen wären. Die Abflachung der Kurve spricht für eine fast vollständige Erfassung der Arten, die im Waldgebiet von Bialowieza zum Untersuchungszeitpunkt in den Baumkronen vorkamen.

Die Arten-Akkumulationskurven zeigen Unterschiede zwischen den Baumarten, wobei die Eichen mehr Arten beherbergten als die Fichten und Hainbuchen. Auch Ozanne (1999) fand

auf Eichen mehr Arten als auf Fichte. Die dort für 15 m² Fangfläche angegebenen Artenzahlen (Eiche: 25; Fichte: 19) entsprachen näherungsweise den etwa 20 Arten, die hier pro Baum nachgewiesen wurden. In der vorliegenden Untersuchung wurden die Unterschiede zwischen Eiche und Fichte erst ab etwa vier benebelten Bäumen deutlich (Abb. 3.12).

Eine mögliche Ursache für die höheren Artenzahlen auf Eichen war die stark strukturierte Borke dieser Baumart, die zum einen vielen Kleinspinnen einen Platz zum Netzbau bieten konnte, wie es die hohe Anzahl der Baldachinspinnen auf den Eichen nahe legte (vgl. Tab. 7.1). Weiterhin konnte die Eichenborke, mit ihrer tiefen, rissigen Borke ein breites Spektrum an mikroklimatischen Bedingungen bieten, was den speziellen Ansprüchen vieler Arten entgegen gekommen sein könnte, wie es Nicolai (1986) in einer Studie zum Mikroklima und der Besiedlung von Borke nachweisen konnte.

Eine weitere Ursache für Unterschiede in der Artenzahl zwischen Eiche und Fichte war die Biologie einzelner Arten. Die Kürbisspinnenarten der Gattung *Araniella* (Araneidae) bauen ihre kleinen horizontalen Radnetze bevorzugt auf der Oberseite von Laubblättern (Wiehle 1931; Bellmann 1997). Da diese Habitatstruktur in den Fichtenkronen nicht vorhanden war (Nadelblätter, hängende Zweige), besiedelten die Kürbisspinnen wahrscheinlich fast ausschließlich die Eichen und Hainbuchen (Tab. 7.1).

4.8 Beta-Diversität

4.8.1 Kronengemeinschaften innerhalb der Wälder

Die Gemeinschaften der einzelnen Baumkronen waren im Lesna-Urwald homogener aufgebaut als in den anderen Wäldern. Diese Aussagen der Shinozaki-Kurven wurden mithilfe des Sørensen-Indexes nur für die Fichtenkronen bestätigt (Abb. 3.13-14). Die Ordinierung ließ dagegen keine Anzeichen einer größeren Ähnlichkeit der Urwaldgemeinschaften erkennen, wie es durch eine engere Gruppierung der einzelnen Bäume nahe gelegt würde (Abb. 3.15). Schowalter (1995) konnte zeigen, dass die arborikolen Gemeinschaften in nordamerikanischen Küstenregenwäldern in Primärwäldern einander ähnlicher sind als in benachbarten gestörten Habitaten, während für tropische Arthropodengemeinschaften nachwiesen wurde, dass die Gemeinschaften von Primärwäldern, wahrscheinlich aufgrund stochastischer Effekte, einander weniger ähnlich waren als die von Sekundärwäldern (Floren und Linsenmair 2001).

4.8.2 Waldtypenvergleich

Die Spinnengemeinschaften der einzelnen Wälder hatten zueinander mittlere Ähnlichkeiten (Sörensen-Indizes zumeist 0,61-0,80), ohne dass ein genereller Unterschied zwischen Ur- und Wirtschaftswäldern erkennbar gewesen war. Nur die Eichen des Lesna-Urwaldes und die Fichten und Hainbuchen des Starzyna-Urwaldes zeigten nur geringe Ähnlichkeiten zu den anderen Wäldern (Tab. 3.6).

Auffällig war, dass die Fichten Gemeinschaften trugen, die von denen der Laubbäume sehr verschieden waren (Abb. 3.15). Dieses Ergebnis steht im Einklang mit Schubert (1998), der ebenfalls deutlich verschiedene Spinnengemeinschaften auf Nadel- und Laubbäumen gefunden hatte.

Die hohe Ähnlichkeit der untersuchten Wälder könnte ihre Ursache gehabt haben in der naturnahen Bewirtschaftung der Wirtschaftswälder im Waldgebiet von Bialowieza. Dort haben Kahlschläge keine Tradition, während der kleinflächige Femelhieb die Regel ist (Forstamt Hajnowka). Bei dieser Bewirtschaftungsmethode werden pro Einschlag nur wenige hundert Quadratmeter Wald geerntet und die entstehende Freifläche der Naturverjüngung überlassen. Nach einigen Jahren wird direkt angrenzend and diesen Jungwuchs wieder ein kleines Waldstück eingeschlagen, ebenfalls der Sukzession überlassen, und so weiter. Das Resultat war ein kleinräumiges Mosaik aus Waldstücken aller Sukzessionsstadien – von Freiflächen über Schonungen und Altholzbeständen bis hin zu den Urwaldrelikten. Diese regionale Besonderheit in der Forstwirtschaftstradition könnte mögliche Unterschiede verwischt haben, die bei großräumig homogenen Wäldern unterschiedlicher Naturnähe zu erwarten wären. Dazu trug sicherlich auch die extrem schnelle Besiedlung bei, zu der Spinnen mithilfe der Verbreitung am Fadenfloß in der Lage sind (Decae 1987; Foelix 1996).

4.9 Ursachen der beobachteten Muster

4.9.1 Feuchtigkeit

In Kenntnis der oft sehr genauen Ansprüche der Spinnenarten hinsichtlich abiotischer Faktoren (z.B. Feuchtigkeit, Licht) war zu erwarten, dass die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaften der einzelnen Wälder u. a. von den dort herrschenden abiotischen Bedingungen beeinflusst wurde. Diese wurden in der vorliegenden Arbeit nicht explizit untersucht, jedoch konnten mithilfe der bekannten Präferenzen der nachgewiesenen

Indikatorarten Rückschlüsse gezogen werden auf möglicherweise verschiedene Feuchtigkeitsregime in den einzelnen Wäldern.

Die Habitatpräferenzen der Indikatorarten der einzelnen Wälder ließen allerdings nur in Einzelfällen zuverlässige Rückschlüsse auf das im Wald herrschende Feuchteregime zu, da in den meisten Wäldern nur eine geringe Anzahl von Indikatorarten identifiziert werden konnte (Tab. 3.8, Tab. 7.3). Für den Lesna-Urwald mit 24 Indikatorarten, die zusammen fast 80 Prozent der Individuen stellten, konnte ein sehr breites Spektrum an unterschiedlich feuchtigkeitsliebenden Spinnenarten festgestellt werden. Der Schwerpunkt lag bei meso- und eury-hygrophilen Arten. Die große Häufigkeit der feuchteliebenden Arten im Lesna-Urwald sprach für ein insgesamt feuchteres Klima in diesem Wald, welches seine Ursache wahrscheinlich in der Nähe des Flusses Lesna hatte. Das sehr breite Spektrum von steno-hygrophilen bis hin zu steno-xerophilen Indikatorarten im Lesna-Urwald war ein Hinweis auf eine hohe Habitatheterogenität dieses Urwaldes. Diese könnte den trockenheitsliebenden Arten (z.B. *Dictyna pusilla*, *Philodromus aureolus*), trotz der insgesamt höheren Feuchte im Wald, passende Mikrohabitate geboten haben, wie z.B. auf sonnenexponierten toten Ästen alter Eichen oder an lichten Stellen in Baumsturzlücken.

Auch fünf der sieben Indikatorarten des fünfjährigen Fichtenwaldes waren meso-hygrophile Arten. Das sprach ebenfalls für ein insgesamt feuchteres Klima dieses Waldes. Als Ursache kam, wie beim Lesna-Urwald, ein nahes Fließgewässer in Frage, welches diesen Wald in der Nähe passierte (siehe Abb. 2.3).

4.9.2 Beuteverfügbarkeit

Eine höhere Dichte an Beutetieren konnte als mögliche proximate Ursache für die erhöhten Spinnendichten im Lesna-Urwald identifiziert werden (Abb. 3.17). Der große Anteil an Dipteren in diesem Wald hatte seine Ursache wahrscheinlich in der Nähe des Flusses. Eine Reihe von Dipterenfamilien durchläuft ihre Larvalentwicklung im aquatischen Milieu, so dass ein hoher Ausstoß an frischgeschlüpften Adulten verantwortlich gewesen sein könnte für die hohen Dipterendichten im Lesna-Urwald, genauso, wie Tiere, die auf dem Weg zur Paarung oder Eiablage am Gewässer den Lesna-Urwald durchquerten. Als mögliche Familien kommen u. a. die Simuliidae (Kriebelmücken) und Chironomidae (Zuckmücken) in Frage, wobei gerade für die Vertreter der zweiten Gruppe bekannt ist, dass sie im Nahrungsspektrum der Spinnen eine große Rolle spielen können (Haupt und Haupt 1998). Weiterhin können auch die Mycetophilidae (Pilzmücken) zur hohen Dipterendichte beigetragen haben, da diese feuchtigkeitsliebenden Dipteren ihre Larvalentwicklung zumeist in Pilzen durchlaufen und

noch vor den totholzbewohnenden Käfern die individuenreichsten Totholzbewohner sind (Pfarr und Schrammel 1991).

Neben den eingangs erwähnten Arbeiten (Abschnitt 1.2) wurde in einer Reihe von Studien nachgewiesen, dass sich eine erhöhte Beuteverfügbarkeit positiv auf die Populationsgrößen der Spinnenarten auswirken kann. Halaj et al. (1998) z.B. fanden positive Korrelationen von Beuteverfügbarkeit und den Abundanzen sowie der Diversität von Spinnen in Baumkronen und heben die Bedeutung von Beuteverfügbarkeit und Strukturvielfalt als strukturgebende Parameter für Spinnengemeinschaften hervor. Auch Schädlingskalamitäten können sich positiv auf die Dichte arborikoler Spinnen auswirken (Jennings et al. 1990). Offenbar sind Spinnen auch in der Lage Netzstandorte nach der Verfügbarkeit von Beute auszuwählen. So zeigten Harwood et al. (2003) im paarweisen Vergleich von Mikrohabitaten vergleichbarer Struktur und Mikroklima in einem Agrarsystem, dass Vertreter der Linyphiidae (Baldachinspinnen) ihre Netze signifikant häufiger an Stellen höherer Beutedichte und -biomasse bauen.

4.9.3 Räuberdruck

Die Gesamtparasitierungsrate war mit 1,25 Prozent sehr gering und lag im Bereich publizierter Daten (Rollard 1987; Gunnarsson 1996; Finch 2000). Hohe artspezifische Parasitierungsraten von über fünf Prozent hatten nur *Theridion mystaceum* und *T. tinctum* (Theridiidae) (Tab. 3.9). Die Radnetzspinnengattung *Araniella sp.* wurde ebenfalls stark von den Schlupfwespen parasitiert, jedoch war die Dichte dieser Spinnen nur schwach mit der Parasitierungsrate korreliert und das Bild war uneinheitlich, da im individuenarmen fünfjährigen Wirtschaftswald keine Parasitoidenlarven an *Araniella sp.* nachgewiesen wurden, im ebenfalls individuenarmen Lesna-Urwald dagegen die höchsten Parasitierungsraten. Nach diesen Daten ist es sehr unwahrscheinlich, dass der Räuberdruck durch Schlupfwespen des Tribus Polysphinctini einen wesentlichen Einfluss auf Zusammensetzung und Größe der untersuchten Spinnengemeinschaften gehabt hatte.

5. Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurden die arborikolen Spinnengemeinschaften von Eichen, Hainbuchen und Fichten des Waldgebietes von Bialowieza (Ostpolen) untersucht. Im Mittelpunkt der Arbeit stand dabei der Vergleich zweier Urwälder mit nahegelegenen Wirtschaftswäldern von 5, 30 und 80 Jahren Bestandesalter.

Die Kronengemeinschaften der untersuchten Wälder zeigten die typische Familien- und Artenzusammensetzung mitteleuropäischer Baumkronen. Neben vielen häufigen Arten konnten auch einige Besonderheiten, wie die Kugelspinnen *Dipoena nigroreticulata*, *D. torva* und die Zwerg-Radnetzspinne *Theridiosoma gemmosum* nachgewiesen werden. 14 der nachgewiesenen Arten waren Ersthinweise für das Waldgebiet Bialowieza.

Die untersuchten Spinnengemeinschaften ließen sich hinsichtlich der Individuendichte, Gilden-/Familienzusammensetzung, Arteninventar, Assoziationsmuster der Arten und der Diversität nicht generell in Urwald- und Wirtschaftswald-Gemeinschaften unterteilen. Vielmehr zeichnete sich ab, dass einer der beiden Urwälder (Lesna-Urwald) in einigen der genannten Gemeinschaftsparameter, wie Individuendichte, Artenzusammensetzung und Diversität deutlich von den anderen Wäldern verschieden war. Die Gemeinschaften dieses Waldes waren sehr viel größer und artenreicher als in den anderen Wäldern. Eine Analyse der Autökologie der Indikatorarten und der Insektendichte Wäldern legte nahe, dass die im flussnahen Lesna-Urwald höhere Feuchtigkeit und größere Beuteverfügbarkeit für die hohe Individuendichte und Artenzahl der Spinnengemeinschaften verantwortlich gewesen waren. Für einen gemeinschaftsstrukturierenden Einfluss durch die Parasitierung der Spinnen durch Schlupfwespen (Polysphinctini) gab es keine Hinweise.

6. Literaturverzeichnis

- Achtziger, R., Nigmann, U. & Zwölfer, H. (1992) Rarefaction - Methoden und ihre Einsatzmöglichkeiten bei der zooökologischen Zustandsanalyse und Bewertung. *Z. Ökol. Natsch.*, **1**, 89-105.
- Albert, R. (1982) Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Spinnengesellschaften verschiedener Vegetationstypen im Hoch-Solling. Hochschulverlag, Freiburg (Breisgau) .
- Albrecht, L. (1991) Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. *Forstwiss. Centralblatt*, **110**: 106-113.
- Andre, H. M. (1985) Associations between corticolous microarthropod communities and epiphytic cover on bark. *Holarctic Ecology*, **8**: 113-119.
- Aßmann, Thorsten (1994) Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Nordwestdeutschen Tiefebene. *NNA-Berichte*, **3**: 142-151.
- Bellmann, H. *Kosmos-Atlas Spinnentiere Europas*. Kosmos Verlag, Stuttgart.
- Biström, O. and Väisänen, R. (1988) Ancient-forest invertebrates of the Pyhän-Häkki national park in Central Finland. *Acta Zool. Fenn.*, **185**: 1-69.
- Blick, T., Hänggi, A., and Thaler, K. (2000) Checkliste der Spinnentiere Deutschlands, der Schweiz und Österreichs (Arachnida: Araneae, Opiliones, Pseudoscorpiones, Palpigradi) Version 7. Juli 2000. Internet: <http://AraGes.de/checklisten.html>.
- Borges, Paulo A. V. and Brown, Valerie K. (2001) Phytophagous insects and web-building spiders in relation to pasture vegetation complexity. *Ecography*, **24**: 68-82.
- Braak, C. J. F. and Smilauer, Petr (2002) Canoco for Windows Version 4.5. Biometris - Plant Research International. Wageningen.
- Brown, Kenneth (1981) Foraging ecology and niche partitioning in orb-weaving spiders. *Oecologia* (Berl), **50**: 380-385.
- Chen, B. R. and Wise, D. H. (1999) Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology*, **80**: 761-772.
- de Keer, Ronny and Maelfait, Jean-Pierre (1988) Observations on the life cycle of *Erigone atra* (Araneae, Erigoninae) in a heavily grazed pasture. *Pedobiologia*, **32**: 201-212.
- Decae, A.E. (1987) Dispersal: Ballooning and other mechanisms. in: Nentwig, W. (Ed.) *Ecophysiology of spiders*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. in: Cody, M. L. und Diamond, J. M. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- Dufrene, M. and Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, **67**: 345-366.

- Dziabaszewski, A. (1974) Investigations on Great Poland spiders II. *Badanja Fizjograficzne Nad Polska Zachodnia*, **27**: 53-67.
- Eberhard, William G. (2001) Under the influence: webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *J. Arach.*, **29**: 354-366.
- Engel, H. (1941) Beiträge zur Faunistik der Kiefernkrone in verschiedenen Bestandstypen. *Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft*, **4**, 334-361.
- Engel, J. (1997) Signifikante Schule der schlichten Statistik. Filander Verlag, Fürth .
- Falinski, J.B. (1986) Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Finch, O. D. (1999) Erstnachweis von *Dipoena nigroreticulata* (SIMON, 1879) in Deutschland (Araneae, Theridiidae). *Arachnologische Mitteilungen*, **18**: 66-70.
- Finch, O.-D. (2000) Zöologische und parasitologische Untersuchungen an Spinnen (Arachnida, Araneae) niedersächsischer Waldstandorte. Martina Galunder-Verlag.
- Floren, A. & Linsenmair, K.E. (1997) Diversity and recolonisation dynamics of canopy arthropod communities in a lowland rain forest in Sabah, Malaysia. *Tropical biodiversity and systematics. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems* (Ulrich, H. ed.), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König, Bonn.
- Floren, A. & Linsenmair, K.E. (2001) The influence of anthropogenic disturbances on the structure of arboreal arthropod communities. *Plant Ecology*, **153**, 153-167.
- Floren, Andreas and Otto, Stefan (2002) Beeinflusst die Anwesenheit der Waldameise *Formica polyctena* FOERSTER die Artenzusammensetzung und Struktur von Spinnengemeinschaften auf Eichen? *Arachnologische Mitteilungen*, **24**: 1-18.
- Floren, Andreas and Schmidl, Jürgen (2003) Die Baumkronenbenebelung. Eine Methode zur Erfassung arborikoler Lebensgemeinschaften. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, **35**: 69-73.
- Foelix, R.F. (1996) *Biology of Spiders*. Oxford University Press, Georg Thieme Verlag, New York, Oxford.
- Gotelli, N. J. & Entsminger, G. L. 2001 EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.58. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Grassle, J. F. and Smith, W. (1976) A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. *Oecologia*, **25**: 12-22.
- Greenstone, Matthew (1984) Determinants of web spider species diversity: Vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia*, **62**: 299-304.

- Gunnarsson, B. (1990) Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 743-752.
- Gunnarsson, Bengt (1996) Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. *Jour. Anim. Ecol.*, **65**: 389-397.
- Gunnarsson, B. (1998) Bird predation as a sex- and size-selective agent of the arboreal spider *Pityohyphantes phrygianus*. *Functional Ecology*, **12**, 453-458.
- Gutowski, J.M. & Jaroszewicz, B. (2001) Catalogue of the fauna of Bialowieza Primeval Forest. Intityt Badawczy Lesnictwa, Warszawa 2001.
- Halaj, J., Ross, D.W. & Moldenke, A.R. (1998) Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in Western Oregon forest canopies. *The Journal of Arachnology*, **26**, 203-220.
- Halaj, J., Ross, D.W. & Moldenke, A.R. (2000) Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos*, **90**, 139-152.
- Harwood, James D., Sunderland, Keith D., and Symondson, William O. (2003) Web-location by linyphiid spiders: prey-specific aggregation and foraging strategies. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 745-756.
- Hatley, C.L. & MacMahon, J.A. (1980) Spider Community Organization: Seasonal Variation and the Role of Vegetation Architecture. *Environmental Entomology*, **9**: 632-639.
- Haupt, J. & Haupt, H. (1998) Fliegen und Mücken: Beobachtung, Lebensweise. Naturbuch Verlag, Augsburg.
- Heimer, S. & Nentwig, W. (1991) Spinnen Mitteleuropas. Ein Bestimmungsbuch. Verlag Paul Parey, Berlin/Hamburg.
- Henderson, P.A. (2003) Practical Methods in Ecology. Blackwell Publishing, Cornwall.
- Henderson, P. A. & Seaby, M. H. 1998 Species, Diversity & Richness V 2.3. www.irchouse.demon.co.uk
- Horstmann, J. (1999) Der Einfluß der Kleinen Waldameise (*Formica polyctena* FOERSTER) auf Zusammensetzung und Diversität arboricoler Arthropodengemeinschaften in Eichen. Diplomarbeit. Universität Würzburg, Fakultät für Biologie.
- Höregott, Heinz (1960) Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Arthropodenfauna in den Kiefernkronen. *Beiträge zur Entomologie*, **10**: 891-916.
- Jacobs, W., Renner, M. & Honomichl, K. (1998) Biologie und Ökologie der Insekten. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- Jansson, Christer and von Brömssen, Anders (1981) Winter decline of spiders and insects in spruce *Picea abies* and its relation to predation by birds. *Holarctic Ecology*, **4**: 82-93.
- Jedrzejewska, B. & Jedrzejewska, W. (1998) Chapter 1: Bialowieza Primeval Forest - Abiotic Conditions and Habitats. in: Jedrzejewska, B. and Jedrzejewska, W. Predation in

- vertebrate communities - The Bialowieza Primeval Forest, pp. 4-27. Springer-Verlag, Berlin.
- Jennings, Daniel T., Dimond, John B., and Watt, Bruce A. (1990) Population densities of spiders (Araneae) and spruce budworms (Lepidoptera, Tortricidae) on foliage of balsam fir and red spruce in east-central Maine. *Journ. Arach.*, **18**: 181-193.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F. & van Tongren, O.F.R. (1995) Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Keßler, A. (1998) Diversität und Wiederbesiedlungsdynamik arboricoler Arthropodengemeinschaften eines Quercus-Hochwaldes des Steigerwaldes. Diplomarbeit, Bayerische Julius-Maximilians-Universität. Fakultät für Biologie.
- Krebs, C.J. (1999) Ecological Methodology. Green, Jim, Benjamin/Cummings Menlo Park, CA.
- Laine, Anne, Orell, Markku, and Itämies, Juhani (1990) Invertebrate fauna on Norwegian spruce (*Picea abies*) branches in northern Finland. *Entomologica Fennica*, **1**: 193-199.
- Larsson, T. B. (2001) Biodiversity in European Forests. *Ecological Bulletins*, **50**: 19-26.
- Lawton, J. H. (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Ent.*, **28**: 23-39.
- Mayer, H. (1985) Europäische Wälder. Ein Überblick und Führer durch die gefährdeten Naturwälder. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- McCune, B. and Mefford, M. J. (1999) Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4.17. MJM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Meßner, S. (1995) Untersuchungen zur Biodiversität der Myrmecofauna (Formicidae) im Parc National de Comoé (Elfenbeinküste). Diplomarbeit: Universität Würzburg, Fakultät für Biologie.
- Mühlenberg, M. (1993) Freilandökologie. UTB Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- Muster, Cristoph (1998) Zur Bedeutung von Totholz aus arachnologischer Sicht - Auswertung von Eklektorfängen aus einem niedersächsischen Naturwald. *Arachnologische Mitteilungen*, **15**: 21-49.
- Nährig, Dietrich (1991) Systematische Untersuchung der höheren Straten von Hecken mit verschiedenen Methoden, dargestellt am Beispiel der Spinnenfauna. *Beihefte zu den Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, **2**: 97-106.
- Nentwig, Wolfgang (1986) Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists? *Oecologia*, **69**: 571-576.
- Nicolai, Volker (1986) The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia*, **69**: 148-160.
- Nielsen, E. (1923) Contributions to the life history of the Pimpline spider parasites (*Polysphincta*, *Zaglyptus*, *Tromatobia*). *Entomologiske Meddelelser*, **14**: 137-205.

- Nielsen, E. (1937) A fourth supplementary note on the life history of the Polysphinctas. *Entomologiske Meddelelser*, **20**: 25-28.
- Nielsen, E. (1929) A second supplementary note upon the life histories of the Polysphinctas (Hym. Ichneum). *Entomologiske Meddelelser*, **16**: 366-368.
- Nielsen, E. (1928) A supplementary note upon the life histories of the Polysphinctas (Hym. Ichneum). *Entomologiske Meddelelser*, **16**: 152-155.
- Nielsen, E. (1935) A third supplementary note upon the life histories of the Polysphinctas (Hym. Ichneum). *Entomologiske Meddelelser*, **19**: 191-215.
- Nyffeler, M. (1994) How spiders make a living. *Environ. Entomol.*, **23**: 1357-1367.
- Nyffeler, M. and Benz, G. (1978) Die Beutespektren der Netzspinnen *Argiope bruennichi* (Scop.), *Araneus quadratus* Cl. und *Agelena labyrinthica* (Cl.) in Ödlandwiesen bei Zürich. *Revue Suisse de Zoologie*, **85**: 747-757.
- Nyffeler, Martin (2000) Ecological impact of spider predation: a critical assessment of Bristowe's and Turnbull's estimates. *Bull. Br. arachnol. Soc.* **11**: 367-373.
- Nyffeler, Martin (1999) Prey selection of spiders in the field. *Journal of Arachnology*, **27**: 317-324.
- Ozanne, C.M.P. (1996) The arthropod communities of coniferous forest trees. *Selbyana*, **17**, 43-49.
- Ozanne, C.M.P., Speight M. R., Hambler, C. & Evans, H.F. (2000) Isolated trees and forest patches: patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris*(Scots Pine). *Forest and Ecology Management*, **137**, 53-63.
- Palmgren, P. (1932) Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys. Eine vergleichend-ökologische Untersuchung. *Acta Zool. Fenn.*, **14**: 1-113.
- Pasquet, Alain (1984) Predatory-site selection and adaptation of the trap in four species of orb-weaving spiders. *Biology of Behaviour*, **9**: 3-19.
- Pettersson, Roger B., Ball, John P., Renhorn, Karl-Erik, Esseen, Per-Anders, and Sjöberg, Kjell (1995) Invertebrate communities in boreal forest canopies as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Biological Conservation*, **74**: 57-63 .
- Pfarr, Ulrike and Schrammel, Jutta (1991) Fichten-Totholz im Spannungsfeld zwischen Naturschutz und Forstschutz. *Forstwiss. Centralblatt*, **110**: 128-134.
- Platen, R., Moritz, M. & von Broen, B. (1991) Liste der Webspinnen- und Weberknechtarten (Arach.: Araneida, Opilionida) des Berliner Raumes und ihre Auswertung für Naturschutzzwecke (Rote Liste). *Rote Listen der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Berlin* (Auhagen, A., Platen, R., and Sukopp, H.), pp. 169-205. *Landschaftsentw. Umweltf.*.
- Roberts, M.J. (1993) The spiders of Great Britain and Ireland. Compact Edition. Harley Books, Colchester.

- Rollard, C. (1987) La bioenose associee aux araneides, en landes armoricaines. Etude des relations insectes - araignees. Dissertation, Univ. Rennes.
- Rypstra, Ann L. (1983) The importance of food and space in limiting web-spider densities. *Oecologia*, **59**: 312-316.
- Salingre, Gunnar and Heliövaara, Kari (2001) Lower canopy invertebrate diversity in relation to Norway Spruce (*Picea abies*) proportion. *Norw. J. Entomol.*, **48**: 97-102.
- Samu, Ferenc, Sunderland, Keith D., and Szinetar, Csaba (1999) Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *J. Arach.*, **27**: 325-332.
- Sanders, H. L. (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, **102**: 243-282.
- Schäfer, M. (1972) Ökologische Isolation und die Bedeutung des Konkurrenzfaktors am Beispiel des Verteilungsmusters der Lycosiden einer Küstenlandschaft. *Oecologia*, **9**: 171-202.
- Schimitschek, E. (1953) Forstentomologische Studien im Urwald Rothwald. *Z. angew. Entomol.*, **34**: 178-196.
- Schowalter, T. D. (1995) Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecology and Management*, **78**: 115-125.
- Schowalter, T. D. (1988) Canopy arthropod community structure and herbivory in old-growth and regenerating forests in western Oregon. *Can. J. For. Res.*, **19**.
- Schubert, H. (1998) Untersuchungen zur Arthropodenfauna in Baumkronen - Ein Vergleich von Natur- und Wirtschaftswäldern. Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin.
- Simandl, Jiri (1993) Canopy arthropods on Scots pine: influence of season and stand age on community structure and the position of sawflies (Diprionidae) in the community. *Forest Ecology and Management*, **62**: 85-98.
- Simberloff, D. (1972) Properties of the rarefaction diversity measurement. *The American Naturalist*, **106**: 414-418.
- Simon, Hans-Reiner (2001) Gilden in kleinräumigen Habitaten: Phytophage, detritivore und zoophage Arthropoden im Kronenraum von Apfelbäumen. *Zeitschrift für Vogel- und Naturschutz in Südhessen*, **16**: 189-205.
- Simon, U. (1995) Untersuchung der Stratozönosen von Spinnen und Weberknechten (Arachn.: Araneae, Opilionida) an der Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L.). Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin.
- Stanska, Marzena, Hajdamowicz, Izabela, and Zabka, Marek. Epigeic spiders of alder swamp forests in Eastern Poland. Toft, S. and Scharff, N. *Proceedings of the 19th European Colloquium of Arachnology*. 2002. Aarhus, Aarhus University Press.
- Starega, W. & Kupryjanowicz, J. (2001) Subclassis (podgromada): Araneae - pajaki, Ordo

- (rzad): Araneomorpha. in: Gutowski, J. M. and Jaroszewicz, B. Catalogue of the fauna of Bialowieza Primeval Forest, pp. 55-63. Instytut Badawczy Lesnictwa, Warszawa 2001.
- Sterzynska, M. & Slepowronski, A. (1994) Apiders(Aranei) of tree canopies in Polish pine forests. *Fragmenta Faunistica*, **25**.
- Stork, N.E. & Hammond, P.M. (1997) Sampling arthropods from tree-crowns by fogging with knockdown insecticides: lessons from studies of oak tree beetle assemblages in Richmond Park (UK). in: Stork, N. E., Adis, J., and Didham, R. K. Canopy Arthropods, Natural History Museum, London.
- Sunderland, Keith and Samu, Ferenc (2000) Effects of agricultural diversification on the abundance, distribution, and pest control potential of spiders: *Review. Entomologia Experimentalis et Applicata*, **95**: 1-13.
- Thompson, J.N. (1982) Interaction and Coevolution. Wiley-Interscience, New York.
- Toft, Sören (1978) The life-history of *Achaearanea lunata* (Cl.) in Denmark, with a note on *Theridion varians* Hahn (Araneae: Theridiidae). *Bull. Br. arachnol. Soc.*, **4**: 197-203.
- Uetz, George W., Johnson, Allan D., and Schemske, Douglas W. (1978) Web placement, web structure, and prey capture in orb-weaving spiders. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, **4**: 141-148.
- Väisänen, Rauno, Biström, Olof, and Heliövaara, Kari (1993) Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forest? *Biodiversity and Conservation*, **2**: 95-113.
- Vité, Jean-Pierre (1953) Untersuchungen über die ökologische und forstliche Bedeutung der Spinnen im Walde. *Z. angew. Ent.*, **34**: 313-334.
- Wiehle, H. (1956) 28. Familie Linyphiidae - Baldachinspinnen. in: Dahl, F., Dahl, M., und Bischoff, H. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 44. Teil Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae), VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Wiehle, H. (1931) VI: Agelenidae - Araneidae. in: Dahl, F., Dahl, M., und Bischoff, H. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 23. Teil Spinnentiere oder Arachnoidea, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Wiehle, H. (1960) XI: Micryphantidae - Zwergspinnen. in: Dahl, F., Dahl, M., und Bischoff, H. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 47. Teil Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae), VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Winchester, N. N. (1997) The arboreal superhighway: Arthropods and landscape dynamics. *Can. Entomol.*, **129**: 595-599.
- Winchester, Neville N. (1998) Severing the web: Changing biodiversity in converted northern temperate ancient coastal rainforests. *Northwest Science*, **72**: 124-126.
- Winchester, Neville N. and Ring, Richard A. (1999) The biodiversity of arthropods from northern temperate ancient coastal rainforests: Conservations lessons from the high canopy. *Selbyana*, **20**: 268-275.

-
- Wise, D.H. (1993) *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wise, D. H. and Barata, José L. (1983) Prey of two syntopic spiders with different web structures. *J. Arach.*, **11**: 271-281.
- Wulf, Monika (1994) Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel "historisch alter Wälder". *NNA-Berichte*, **7**: 3-14.
- Zukrigl, Kurt (1978) Der Rothwald als Forschungsobjekt. *AFZ*, **24**: 700-702.
- Zöfel, P. (2001) *Statistik verstehen. Ein Begleitbuch zur computergestützten Anwendung*. Addison-Wesley Verlag, München.

<i>Dipoena nigroreticulata</i>		4									
<i>Dipoena torva</i>		3									
<i>Enoplognatha ovata</i>	256	155	39	63	49	39	40	9	82	165	66

Tab. 7.1: Forts.

Art	Eiche				Fichte				Hainbuche		
	UrwaldStarzyna-	UrwaldLesna-	W80	W30	UrwaldStarzyna-	UrwaldLesna-	W80	W5	UrwaldStarzyna-	UrwaldLesna-	W80
Theridiidae (Forts.)											
<i>Paidiscura pallens</i>	2	660	10	22		2				7	5
<i>Robertus lividus</i>		1									
<i>Theridion melanurum</i>								4			
<i>Theridion mystaceum</i>	1	12	4		3	12	1	1			1
<i>Theridion pinastris</i>	5	7	11	5	1	3	4				
<i>Theridion tinctum</i>	31	47	22	16	15	120	71	66	5	24	11
<i>Theridion varians</i>	5	242	27	44		39	5	2		26	16
Linyphiidae - Baldachinspinnen											
<i>Bathyphantes gracilis</i>		1									
<i>Ceratinella brevis</i>		3		1		1					
<i>Diplocephalus cristatus</i>		1		2						2	
<i>Diplocephalus latifrons</i>			1				1			1	
<i>Diplocephalus picinus</i>		29		1		3					
<i>Diplostyla concolor</i>		1									
<i>Dismodicus bifrons</i>				1							
<i>Entelecara acuminata</i>								1			
<i>Entelecara congenera</i>		1				1		17			
<i>Entelecara erythropus</i>		1		1							
<i>Erigone atra</i>		10	3								1
<i>Erigone dentipalpis</i>		6		1							1
<i>Gongylidiellum murcidum</i>		1									
<i>Gongylidiellum rufipes</i>		6									
<i>Hylyphantes graminicola</i>		1									
<i>Hypomma cornutum</i>		230	2			42				18	
<i>Kaestneria dorsalis</i>		5									
<i>Lepthyphantes alacris</i>									1		
<i>Lepthyphantes obscurus</i>								2			
<i>Lepthyphantes tenebricola</i>	2	3	4	1	1				1		1
<i>Linyphia triangularis</i>		7	1								
<i>Maso sundevalli</i>		4	2	1		1					
<i>Meioneta innotabilis</i>	1	4				3		11	1	1	
<i>Meioneta mollis</i>		1									
<i>Meioneta rurestris</i>	1	3	1		1		1				
<i>Microneta viaria</i>				1							
<i>Moebelia penicillata</i>		30		1		2	16	17			3
<i>Neriere emphana</i>	1	28	9	46		38		3	2	14	10
<i>Neriere montana</i>		11	1	2		4				5	1
<i>Neriere peltata</i>	4	25	2	6	2	23		1		38	3
<i>Oedothorax gibbosus</i>		1									
<i>Peponocranium orbiculatum</i>							1				
<i>Pityophantes phrygianus</i>	20	3				6	7	5			

Werte sind Mediane \pm halber Quartilsabstand ((Q3-Q1)/2) Tab. 7.2: Relative Anteile einzelner Arthropodentaxa an den Gemeinschaften der Baumkronen [in Prozent]

	n	Araneae	Coleoptera	Hymenoptera	Diptera	Homoptera	Heteroptera	Collembola	Psocoptera	Insectasonstige Arthropodasonstige	
Eiche											
Starzyna	7	3,7 \pm 4,0	8,2 \pm 2,0	5,3 \pm 2,2	14,3 \pm 5,7	18,5 \pm 3,7	10,2 \pm 4,3	0,1 \pm 0,2	23,4 \pm 7,7	12,0 \pm 3,7	0,8 \pm 0,6
Lesna	9	2,8 \pm 1,3	10,0 \pm 2,3	8,4 \pm 1,4	28,6 \pm 7,6	9,9 \pm 4,5	2,6 \pm 1,0	0,7 \pm 0,3	12,2 \pm 4,7	9,2 \pm 2,7	6,7 \pm 2,5
W80	9	8,2 \pm 2,8	12,0 \pm 2,6	11,2 \pm 3,4	21,8 \pm 2,6	13,1 \pm 3,0	8,2 \pm 1,9	0,0 \pm 0,0	10,9 \pm 2,5	7,9 \pm 2,3	3,4 \pm 1,3
W30	10	11,3 \pm 1,8	18,0 \pm 2,9	15,6 \pm 2,6	17,6 \pm 3,3	13,1 \pm 2,6	3,6 \pm 0,4	0,0 \pm 0,0	5,6 \pm 0,4	12,7 \pm 2,2	2,0 \pm 1,2
alle Walder	35	7,2 \pm 3,8	11,5 \pm 3,8	9,1 \pm 4,2	21,5 \pm 5,0	13,1 \pm 3,2	4,9 \pm 2,6	0,0 \pm 0,2	10,5 \pm 4,7	10,2 \pm 2,8	3,0 \pm 2,1
Fichte											
Starzyna	2	2,1; 1,2	7,3; 5,2	7,9; 9,9	9,8; 6,8	20,8; 9,9	11,4; 11,3	0,0; 0,0	32,2; 44,2	8,0; 11,2	0,5; 0,3
Lesna	7	8,1 \pm 2,6	13,0 \pm 2,7	8,4 \pm 1,2	23,2 \pm 6,1	4,1 \pm 1,4	7,0 \pm 1,7	0,1 \pm 0,1	18,1 \pm 7,9	15,4 \pm 3,1	2,7 \pm 1,0
W80	9	5,3 \pm 2,5	12,4 \pm 2,4	10,6 \pm 2,3	16,9 \pm 2,8	9,8 \pm 2,9	8,8 \pm 3,5	0,0 \pm 0,0	13,2 \pm 2,3	16,3 \pm 2,2	2,6 \pm 2,0
W5	10	6,7 \pm 1,3	5,8 \pm 1,3	17,7 \pm 1,7	9,5 \pm 2,0	7,6 \pm 2,9	4,3 \pm 1,0	0,0 \pm 0,0	27,8 \pm 4,6	13,9 \pm 2,3	4,1 \pm 1,4
alle Walder	28	6,4 \pm 1,8	9,3 \pm 3,6	11,1 \pm 3,9	13,0 \pm 4,9	6,9 \pm 3,2	7,2 \pm 2,3	0,0 \pm 0,0	19,5 \pm 9,1	14,7 \pm 2,8	3,2 \pm 1,5
Hainbuche											
Starzyna	2	10,1; 6,2	12,5; 20,5	5,3; 4,3	15,8; 11,5	19,7; 23,7	9,9; 9,9	0,0; 0,0	17,8; 13,4	7,6; 8,7	1,4; 1,9
Lesna	7	5,3 \pm 2,4	13,2 \pm 3,7	7,4 \pm 2,7	27,9 \pm 4,6	21,1 \pm 11,3	3,1 \pm 0,9	0,3 \pm 0,3	12,5 \pm 3,9	3,4 \pm 1,0	4,4 \pm 1,6
W80	6	4,2 \pm 1,0	12,2 \pm 2,8	8,3 \pm 3,0	18,0 \pm 3,2	31,1 \pm 10,6	5,0 \pm 2,3	0,0 \pm 0,1	9,5 \pm 2,2	5,9 \pm 2,7	2,4 \pm 1,2
alle Walder	15	4,6 \pm 2,2	13,2 \pm 2,3	6,8 \pm 2,7	21,5 \pm 6,1	22,8 \pm 6,2	3,8 \pm 2,4	0,0 \pm 0,2	10,7 \pm 3,4	5,5 \pm 2,1	2,7 \pm 1,3

Erklärung:

Ich versichere, die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und ausschließlich die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt zu haben.

Würzburg, den März, 2004

Stefan Otto

