

**Ökologie und Struktur der Collembolengemeinschaft der
Laubwälder des Nestos-Deltas (Nordost-Griechenland)**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat.

des Fachbereichs Bio- und Geowissenschaften

an der Universität GH Essen

vorgelegt von

Vasileios Detsis

aus Athen

Juni 1995

Die der hier vorliegenden Arbeit zugrundeliegenden Experimente wurden in der Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität Essen durchgeführt.

1. Gutachter Prof. Dr. J. Szijj

2. Gutachter Prof. Dr. G. Zachariae

Vorsitzender des Prüfungsausschusses Prof. Dr. H.E. Hagenmeier

Tag der mündlichen Prüfung 21.08.1995

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	1
2. Beschreibung des Gebietes	5
2.1 Geographische Lage	5
2.2 Geologie	5
2.3 Klima	7
2.4 Standortbeschreibung	10
3. Material und Methoden	13
3.1 Fauna	13
3.2 Umweltparameter	16
3.3 Statistik	17
4. Ergebnisse	22
4.1 Fangdaten	22
4.2 Abundanz	24
4.3 Beziehungen von Gemeinschaftsparametern zu Umweltparametern	28
4.4 Vertikalverteilung	34
4.5 Struktur der Gemeinschaft	36
4.6 Konstanz und Beziehungen zwischen Populationsgröße und Verbreitung	39
4.7 Standorte	42
4.7.1 Pappelforst	42
4.7.2 Hartholzauenwald	49
4.7.3 „Dünenwald“	53
4.7.4 Weichholzauenwald	57
4.7.5 Vergleich der Standorte	60
4.8 Autökologie ausgewählter Arten	64
4.8.1 <i>Isotoma notabilis</i>	65
4.8.2 <i>Folsomia manolachei</i>	69
4.8.3 <i>Cryptopygus thermophilus</i>	72
4.8.4 <i>Ceratophysella engadinensis</i>	75
4.8.5 <i>Proisotoma minuta</i>	78
4.8.6 <i>Protaphorura</i> sp.	81

5.	Diskussion	85
5.1	Abundanz und Klima	85
5.2	Familienzusammensetzung	85
5.3	Artenzahlen	86
5.4	Diversität und Klima	86
5.5	Dispersionsfähigkeit	87
5.6	Beziehung der räumlichen Verteilung zu den Umweltfaktoren	88
5.7	Beziehung zwischen Umweltfaktoren und Diversität	92
5.8	Vertikalverteilung	92
5.9	Struktur der Gemeinschaft	94
5.10	Beziehung zwischen Abundanz und Konstanz	98
5.11	Konstanzverhältnisse	99
5.12	Standorte	102
5.12.1	Abundanz	102
5.12.2	Familienzusammensetzung	103
5.12.3	Artenzahlen	103
5.12.4	Diversität	104
5.12.5	Vertikalverteilung	106
5.12.6	Beziehungen zwischen den Collembolengemeinschaften	107
5.12.7	Bedeutung für die naturschützerische Fragestellung	109
5.13	Autökologie	110
5.13.1	Beziehung zu Umweltfaktoren	110
5.13.2	Jahreszeitliche Variabilität	112
5.13.3	Lebenszyklen	113
5.13.4	Vertikalverteilung	115
5.13.5	Aggregationsverhalten	116
5.13.6	Arteninteraktionen	117
6.	Zusammenfassung	119
7.	Anhang	122
8.	Literaturverzeichnis	127

1. Einleitung

Ansatz für diese Arbeit war ein Projekt der Arbeitsgruppe der Allgemeinen Zoologie der Universität-GHS Essen. Im Rahmen dieses Projektes wurden griechische Flußmündungen mit dem Ziel untersucht, den Grad der „Natürlichkeit“ und den Bedarf an Schutz für die verschiedenen Formationen zu erfassen (Szijj 1982, 1983). Diese Formationen wurden zunächst nach botanischen Kriterien ermittelt und anschließend pflanzensoziologisch und pedologisch untersucht. Auf dieser Basis wurden dann einige Tiergruppen untersucht. Das Projekt lief bereits im Nestos Delta, als mit dieser Arbeit begonnen wurde. Für das Projekt war es von Interesse eine Bodenfaunagruppe zu untersuchen, denn diese Tiere sind mit der abiotischen Umwelt, sprich mit dem Boden, eng verbunden und sehr immobil. Als Zielgruppe wurden die Collembolen ausgewählt.

Die oben erwähnten Eigenschaften machen die Collembolen für naturschützerische Fragestellungen interessant. Um eine Tiergruppe aber für so eine Fragestellung effektiv nutzen zu können, müssen grundlegende Informationen über die Ökologie der Gruppe vorhanden sein, damit die gesammelten Daten ausgewertet werden können (Szijj 1992). Diese Informationen über Collembolen sind noch sehr lückenhaft. Besonders im mediterranen Raum ist wenig bekannt und speziell in Griechenland wurden erst in den letzten Jahren die ersten ökologischen und nicht rein faunistisch orientierten Arbeiten darüber veröffentlicht (z.B. Stamou et al. 1993). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird die Ökologie dieser Tiergruppe untersucht und die Möglichkeiten, sie in naturschützerischen Fragestellungen zu benutzen, erörtert.

Die Collembolen spielen im Zersetzungsprozeß eine regulierende Rolle, obwohl ihr Beitrag zum Bodenmetabolismus gering ist (die gesamte Bodenfauna macht 0,8-10% der gesamten Bodenrespiration aus, Anderson et al. 1979). Sie tragen zur Zerkleinerung des Pflanzenmaterials bei und spielen eine regulierende Rolle in der mikrobiellen Gemeinschaft (Anderson et al. 1979, Visser 1985). Sie sind in der Nahrungsaufnahme sehr flexibel und ein und dieselbe Art kann sich je nach jahreszeitlichem Angebot von verschiedenen Ressourcen ernähren. Es ist bewiesen worden, daß das Fehlen von Collembolen und anderen Mikroarthropoden in der Laubstreu die Zersetzungsrate verlangsamt (Anderson 1975a).

Als geeignete Formation für diese Untersuchung wurden die Laubwälder ausgewählt. Der Grund dafür ist einerseits, daß diese Wälder eine reiche und differenzierte Collembolenfauna besitzen und andererseits sind sie in Mittel- und Nordeuropa relativ gut untersucht sind (Petersen & Luxton 1982). So existieren eine Reihe von Daten, die man mit den neugewonnenen vergleichen kann.

Die räumliche Verteilung der Collembolen hängt mit den Eigenschaften des Bodens zusammen (z.B. Joosse 1981, Usher et al. 1982, Vegter 1983). Die Beziehung zwischen Abundanz und organischem Material und Bodenfeuchtigkeit ist gut untersucht (z.B. Verhoef & Van Selm 1983, Takeda 1987), andere Faktoren hingegen nicht. Der pH-Wert und die Salinität wurden meistens in experimentellen Systemen untersucht und nicht unter natürlichen Bedingungen (z.B. Heungens & Van Daele 1984, Rösgen et al. 1993). Einige Untersuchungen haben sogar zu sich widersprechenden Ergebnissen geführt (Heungens & Van Daele 1984, Hagvar & Abrahamsen 1984). Die potentielle Rolle der mikrobiellen Aktivität ist kaum erforscht worden. Auch ist die vertikale Verteilung der Tiere von Interesse. So ist die Flucht der Tiere in die Tiefe ein bekannter Schutzmechanismus. Die jahreszeitlichen Unterschiede in der Vertikalverteilung können mit den jahreszeitlichen Wetterschwankungen in Zusammenhang gebracht werden und Hinweise auf mögliche Streßfaktoren geben (Usher 1970, Takeda 1970).

Es wird vermutet, daß die Biomasse die Vorgänge im Ökosystem besser widerspiegelt als die Individuenzahlen (Tokeshi 1993). Diese beiden Maßstäbe der Abundanz sind eng miteinander verbunden, aber ihre Beziehung zueinander ist weit davon entfernt konstant und beständig zu sein (Blackburn et al. 1993, Tokeshi 1993). Dies macht es notwendig, daß die Biomasse und die Individuenzahlen parallel untersucht werden. Die Änderungen in der Collembolenbiomasse entlang von Umweltgradienten wurde bis jetzt nicht untersucht. Es wurden bis jetzt bezüglich der Biomasse nur Vergleiche zwischen homogenen Standorten durchgeführt (Teuben & Smidt 1992, Gerdsmeyer & Greven 1992).

Die Frage der Diversität von Bodenfaunagemeinschaften wurde kontrovers diskutiert. Sie wurde zum einen als hoch (Anderson 1975b, 1977) und zum anderen als niedrig bezeichnet (Usher et al. 1979, Usher et al. 1982). Im Rahmen dieser Arbeit wurde die Änderung der Diversität entlang von Umweltgradienten untersucht (Kopeszki 1991).

Die relativen-Abundanz-Muster beschreiben die Struktur einer Gemeinschaft am vollständigsten (Tokeshi 1993). Es wird versucht, die beobachteten Muster zu interpretieren und ihre Beziehung zu theoretischen Modellen zu erläutern. Die theoretischen Modelle sind eine vereinfachte Widerspiegelung der Wirklichkeit und dienen dazu Fragen zu stellen und Diskussionen konkreter zu führen (May 1979). Hinweise über die zugrundeliegenden Mechanismen, die die Gemeinschaftsstruktur regulieren, werden weiterhin im autökologischen Teil untersucht.

Die Konstanzverhältnisse in Organismengemeinschaften und die Beziehung zwischen Abundanz und Konstanz wurden kontrovers diskutiert (Hanski 1982, Brown 1984, Gotelli & Simberloff 1987, Gaston & Lawton 1989, Maurer 1990, Hanski et al. 1993, Gotelli & Kelley 1993). Die Ergebnisse dieser Arbeit werden mit den kontroversen Standpunkten verglichen und erörtert.

Die verschiedenen Waldstandorte des untersuchten Gebietes besitzen eine unterschiedliche Vegetation und unterschiedliche Bodeneigenschaften. Die Auswirkung der verschiedenen Werte der Bodenfaktoren und deren Variationsgrad auf die Collembolenfauna wird diskutiert. Die Frage der Diversität wird auch im Zusammenhang mit den Umweltbedingungen erläutert. Weiterhin ist auch die geschichtliche Dimension der Standorte von Interesse. Die Collembolengemeinschaften gelten als konservativ (Dunger 1983). Die Entwicklung der Collembolenfauna in umgewandelten Standorten und die Unterschiede zwischen ökologisch jüngeren und älteren Standorten haben also eine besondere Bedeutung. So werden die faunistische Liste und die strukturellen Eigenschaften der Collembolengemeinschaften der verschiedenen Standorte diskutiert. Anschließend wird der Frage nachgegangen, welche Einsatzmöglichkeiten die gewonnenen Erkenntnisse für den Naturschutz haben.

Als letztes wird die Autökologie von einigen häufigen Arten untersucht. Erst werden die Beziehungen der einzelnen Arten zu den verschiedenen Bodenfaktoren untersucht. Die Collembolen treten im Freiland immer aggregiert auf (z.B. Usher et al. 1979). Die Bodenfaktoren spielen dabei sicherlich eine Rolle, aber es sind auch artspezifische Verhaltensmechanismen im Spiel (Verhoef et al. 1977, Verhoef & Nagelkerke 1977). Die verschiedenen Aggregationsstrategien und die Reaktionen der Tiere auf die jahreszeitlichen Wetterschwankungen und die Variabilität der Populationen über die Zeit werden

diskutiert. Insgesamt wird der Frage nach einer zeitlichen oder räumlichen Spezialisierung bzw. Ausgrenzung und den damit verbundenen Auswirkungen für die Gemeinschaftsstruktur nachgegangen.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. J. Szijj für die Überlassung des Themas und für seine Betreuung danken. Herrn Prof. Dr. H. Burda danke ich für anregende Diskussionen zum Thema. Herrn P. Wüst und Herrn H.J. Wagner danke ich für Ihre Zusammenarbeit bei unseren gemeinsamen Griechenlandexkursionen und ihre wertvollen Anregungen. Frau C. Scholl danke ich für die Überlassung einer topographischen Karte des Deltas. Herrn G. Hamann danke ich für seine technische Hilfe bei der Modifizierung des Berlese-Tullgren-Apparates. Den Mitarbeitern der örtlichen Forstbehörde danke ich für ihre stete Hilfsbereitschaft. Herr G. Euthymiou von der Universität Thessaloniki danke ich für die Überlassung der botanischen Daten des „Dünenwaldes“ und des Weichholzauenwaldes.

Herr Dr. Hühner hat mich in die Kunst der Collembolenbestimmung eingeführt und hat mich ständig mit Bestimmungshilfen und Literaturhinweisen unterstützt. Weitere Spezialisten haben schwierige Exemplare nachbestimmt: Herr Dr. W. Dunger, Herr Dr. H.J. Schulz, Herr Dr. G. Bretfeld und Frau Dr. M.M. Da Gama, ihnen gilt mein Dank. Herrn P. Wüst, Frau J. Berger und Frau A. Afsari danke ich für sprachliche Verbesserungen.

Dem DAAD danke ich für die Bereitstellung meines Promotionsstipendiums.

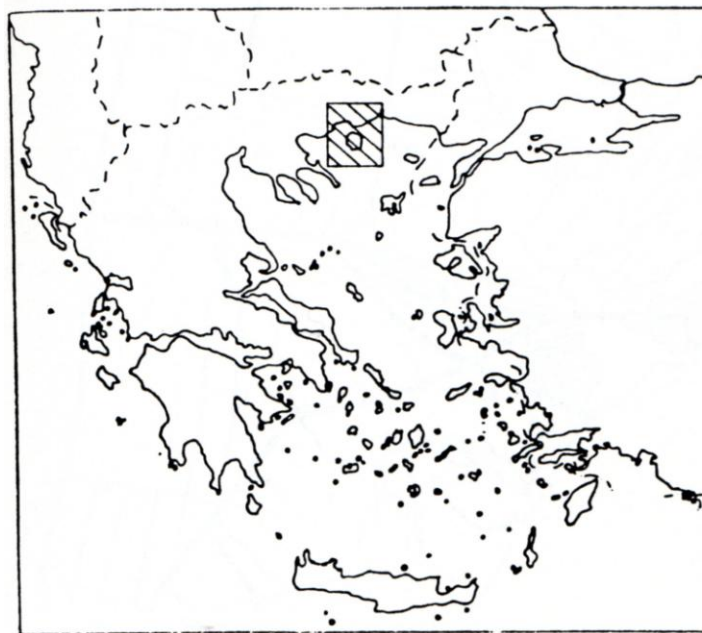
2. Beschreibung des Gebietes

2.1. Geographische Lage

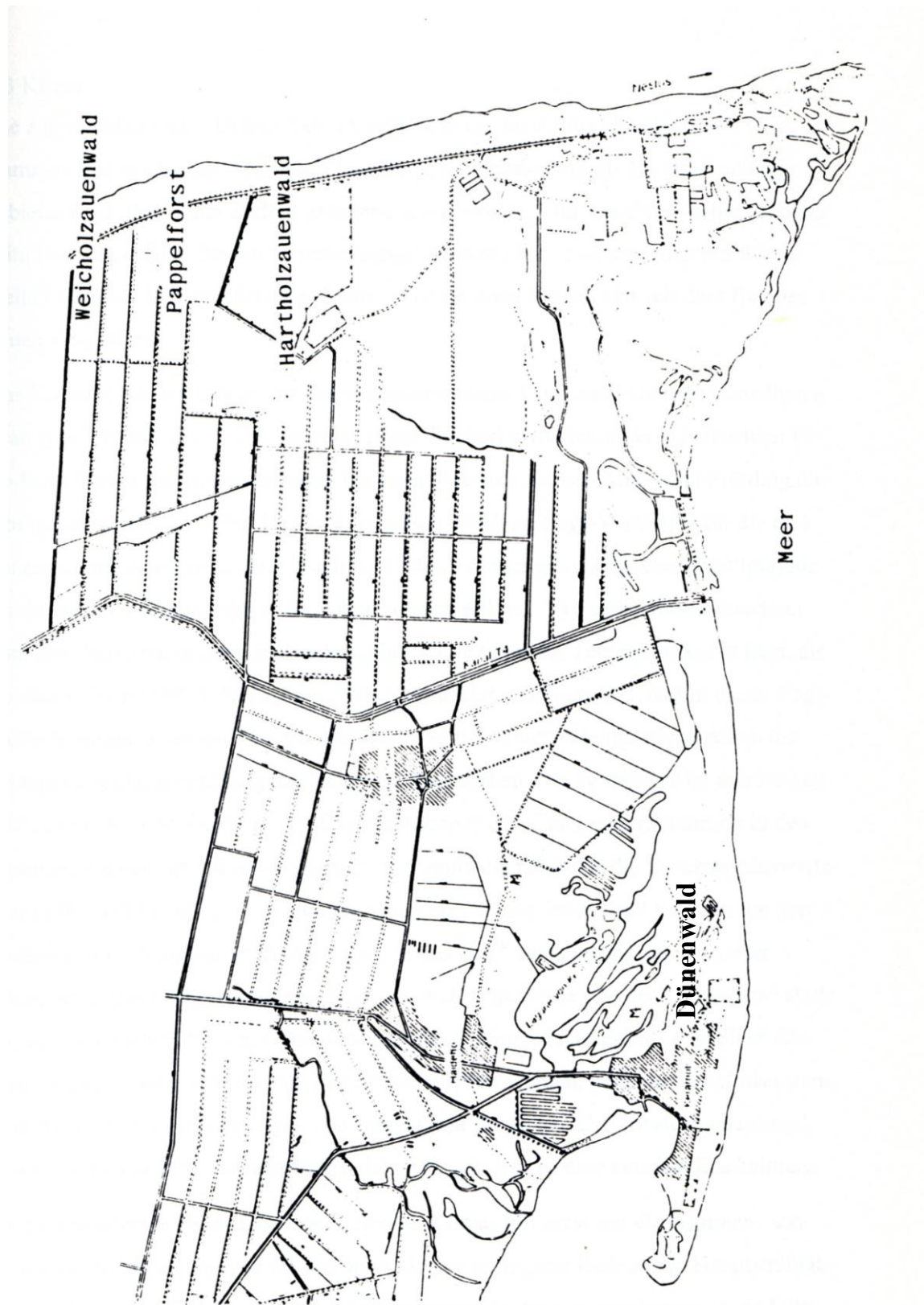
Das Untersuchungsgebiet liegt im Nordosten Griechenlands bei $24^{\circ} 43'$ westlicher Breite und $40^{\circ} 53'$ nördlicher Länge (Karte 1). Untersucht wurden die Laubwälder des westlichen Teils vom Delta des Flusses Nestos (Karte 2). Der Fluß selbst stellt die Grenze zwischen den Regionen Makedonien und Thrakien dar. Bis in die Fünfziger Jahre existierte ein zusammenhängender undurchdringlicher Laubwald in diesem Gebiet. Nach dem Bau von Dämmen fließt der Fluß direkt ins Meer, ohne die für ein Delta typische Aufteilung in kleinere Nebenarme. Der Wald außerhalb der Dämme wurde, mit Ausnahme von kleinen Resten, zu landwirtschaftlichen Flächen und Pappelmonokulturen umgewandelt. Zwischen den Dämmen existieren heute natürliche Wälder, Pappelmonokulturen und Felder nebeneinander.

2.2. Geologie

Es handelt sich hier um ein alluviales (Quartär) Flußdelta. Die Böden der untersuchten Wälder werden aus fluviatiller Sedimenten gebildet (Wagner 1986).



Karte 1. Übersichtskarte von Griechenland  Lage des Untersuchungsgebietes.



Karte 2. Topographische Karte der westlichen Seite des Nestos-Deltas. Die Untersuchungsstandorte sind fett gedruckt.

2.3 Klima

Die zugrundeliegenden Daten (Tab. 1), anhand derer das Klima charakterisiert wird, stammen von der Station des alten Flughafens, der etwas nördlich des Untersuchungsgebietes liegt. Die Daten dürften trotzdem charakteristisch für das Untersuchungsgebiet sein. Die Klimadaten für den Untersuchungszeitraum (Tab. 2-4) stammen aus der im Delta liegenden Klimameßstation. Leider existiert diese Station erst seit dem Bau des neuen Flughafens.

Das Klima in diesem Gebiet ist vom kühl-subfeuchten mediterranen Typ (Nahal 1981). Das bedeutet einen Wechsel zwischen einer kalt-feuchten Periode im Winter und einer warm-trockenen im Sommer, wobei Herbst und Frühling die Übergänge darstellen (Abb. 1). Das Temperatur-Niederschlags-Verhältnis für die drei Untersuchungsjahre zeigt die Abbildung 1. Der Sommer gilt als die Hauptstreßperiode für die meisten Organismen in Regionen solchen Klimas. Typischerweise bezeichnet man den Zeitraum, in dem die Niederschlagskurve unter der Temperaturkurve liegt, als Streßzeit. Wenn man Abb. 1 betrachtet stellt man fest, daß in dieser Region die Sommer-Streßzeit vier Monate dauert. In den Untersuchungsjahren waren die Sommer allerdings eindeutig trockener, die Trockenheit fing zwischen Mai und Juni an und dauerte bis Oktober (Abb. 1). Das durchschnittliche Temperaturmaximum in den Sommermonaten der Untersuchungsjahre ist eindeutig höher als die Durchschnittswerte von 1956 - 1984 (Tab. 1-4). Weiterhin waren die Monate Januar und Februar, die normalerweise reich an Niederschlägen sind, in den drei Untersuchungsjahren niederschlagsarm. Die Niederschlagsverhältnisse weichen nicht nur von den „typischen“ stark ab, auch schwanken sie von Untersuchungsjahr zu Untersuchungsjahr. Alle diese Abweichungen sollten nicht als „untypisch“ interpretiert werden, denn im Mittelmeerraum sind starke Wetterschwankungen von Jahr zu Jahr die Regel. Die Tatsache allerdings, daß es im Januar 1992 fast überhaupt nicht geregnet hat, ist eine extreme Erscheinung.

Im kalten-feuchten Bereich des mediterranen Klimas gilt nicht nur die Sommer-, sondern auch die Winterperiode als Streßperiode von geringerer Bedeutung. Hauptstreßfaktor sind in diesem Fall die niedrigen Temperaturen. In der Untersuchungszeit sind die Temperaturen bis auf $-7,7^{\circ}\text{C}$ zurückgegangen.

Tab. 1. Mittelwerte der Klimadaten der Jahre 1956-1984.

	Durchschn. Temperatur (°C)	Durchschn. max. Temp. (°C)	Durchschn. min. Temp. (°C)	Durchschn. Luftfeucht. (%)	Niederschläge (mm)
Januar	3,90	7,90	-0,50	78,30	59,00
Februar	5,80	10,00	0,70	75,80	52,90
März	8,50	12,70	2,80	72,30	51,10
April	13,10	17,40	6,20	70,70	38,70
Mai	18,30	22,50	10,70	68,30	41,00
Juni	22,40	26,70	14,20	62,90	41,20
Juli	24,70	29,10	16,30	59,80	38,50
August	24,40	29,20	15,70	58,90	18,20
September	20,50	25,80	12,30	64,00	25,40
Oktober	15,10	20,60	8,00	70,80	48,60
November	10,10	14,90	4,60	77,50	71,20
Dezember	5,60	9,80	1,00	80,90	90,00

Tab. 2. Klimadaten des Untersuchungsjahres 1991.

	Durchschn. Temperatur (°C)	Durchschn. max. Temp. (°C)	Durchschn. min. Temp. (°C)	Durchschn. Luftfeucht. (%)	Niederschläge (mm)
Januar	9,30	14,40	0,40	-5,00	71,30
Februar	9,10	17,00	2,20	-8,20	75,60
März	11,70	16,40	5,50	-3,20	76,00
April	15,90	20,00	8,30	3,60	73,40
Mai	20,50	23,00	11,40	8,00	68,50
Juni	27,30	32,60	17,00	11,20	66,60
Juli	29,20	33,00	18,60	13,60	63,20
August	29,50	34,20	18,50	14,00	58,50
September	25,80	29,00	13,70	9,20	62,50
Oktober	20,20	30,20	11,70	3,00	70,30
November	15,40	19,60	7,40	-4,00	76,20
Dezember	7,70	12,00	0,00	-6,00	65,80

Tab. 3. Klimadaten des Untersuchungsjahres 1992.

	Durchschn. Temperatur (°C)	Durchschn. max. Temp. (°C)	Durchschn. min. Temp. (°C)	Durchschn. Luftfeucht. (%)	Niederschläge (mm)
Januar	9,20	15,00	-0,80	-7,00	70,30
Februar	9,70	16,00	-1,10	-6,00	65,80
März	12,90	19,20	2,80	-2,00	68,40
April	17,30	24,60	8,10	3,40	72,30
Mai	22,10	27,20	11,60	8,00	58,40
Juni	26,70	32,00	16,60	13,50	63,00
Juli	28,70	32,60	17,00	13,40	58,90
August	31,70	35,40	19,20	15,00	57,80
September	25,40	30,40	13,60	8,20	60,40
Oktober	22,10	28,00	12,30	5,00	74,80
November	15,50	21,40	7,00	1,40	72,20
Dezember	8,80	17,40	0,00	-7,20	71,10

Tab. 4. Klimadaten des Untersuchungsjahres 1993.

	Durchschn. Temperatur (°C)	Durchschn. max. Temp. (°C)	Durchschn. min. Temp. (°C)	Durchschn. Luftfeucht. (%)	Niederschläge (mm)
Januar	9,00	15,00	-0,60	-6,00	74,00
Februar	7,60	14,40	-1,80	-7,70	66,00
März	11,10	18,00	3,80	-1,60	75,00
April	16,50	21,40	7,60	2,10	73,00
Mai	21,10	27,00	12,80	8,00	79,00
Juni	26,60	31,80	16,40	13,00	68,00
Juli	27,80	32,90	17,00	13,80	63,00
August	29,40	32,40	18,30	16,20	65,00
September	25,50	30,30	14,80	9,80	66,00
Oktober	22,00	28,20	12,20	3,70	75,00
November	11,30	22,30	5,00	-4,00	75,00
Dezember	12,70	16,70	4,20	-0,50	79,00

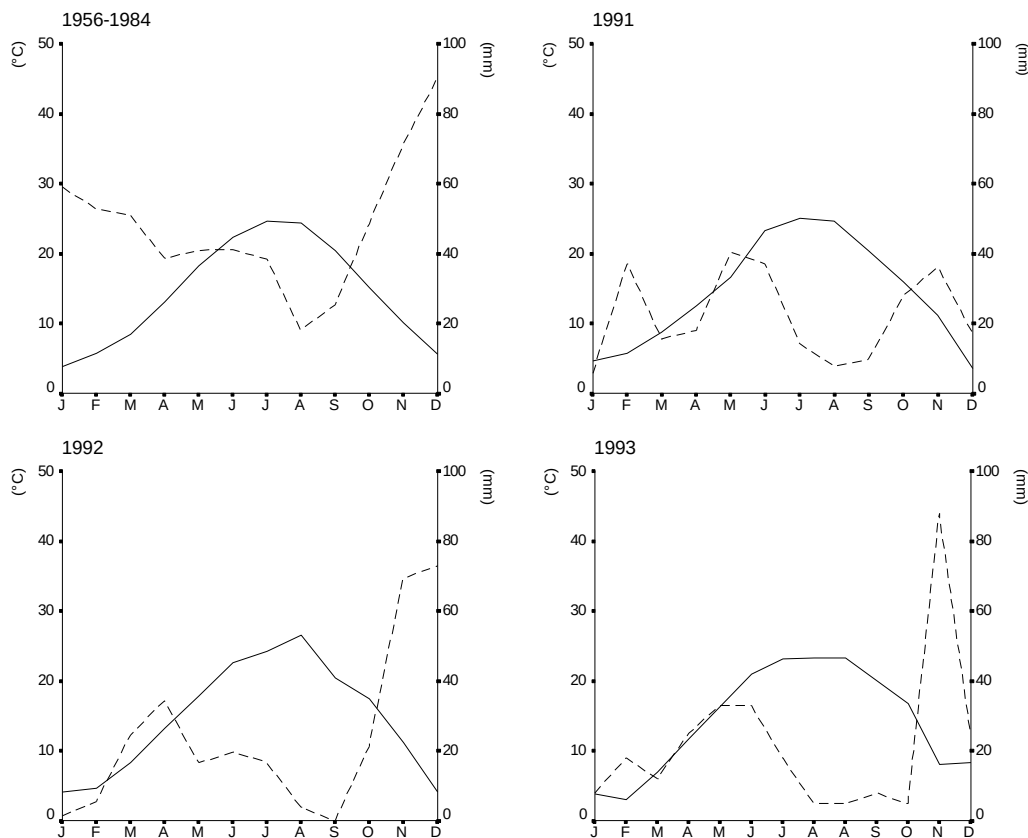


Abb. 1. Klimadiagramme der Jahre 1956-1984 und der drei Untersuchungsjahre.

----- : Niederschlag (mm)
 ————— : durchschnittliche Monatstemperatur (°C)

2.4 Standortbeschreibung

Pappelforst

Die natürlichen fließbegleitenden Wälder sind in den Fünfzigern Jahren größtenteils durch Pappelforste ersetzt worden. Die Pappelforste sind heute der am weitesten verbreitete Waldtyp im Delta Gebiet. Sie bestehen aus Hybridpappeln (*Populus canadensis*). Der untersuchte Pappelforst wächst an einer Stelle, an der bis vor 40 Jahren noch Hartholzauenwald stand (Karte 2). Der Boden ist lehmig.

Die meisten Bestände, auch der untersuchte, sind frei von Unterwuchs. Die Pappeln werden alle fünfzehn Jahren abgeholzt. Nach der Abholzung werden für ein bis zwei Jahren *Leguminosae* angebaut, zur Stickstoffanreicherung im Boden, anschließend werden wieder Pappeln gepflanzt. In den ersten Jahren wird zum Zweck der Unkrautregulierung ein bis zwei Mal im Jahr gemulcht. Da z.Z. aber schon die dritte Pappelgenera-

tion wächst, ist es zu einer starker Bodenverarmung gekommen. Die jungen Aufforstungen leiden auch noch darunter, daß der Grundwasserspiegel in diesen Gebiet in den letzten Jahren stark gesunken ist, mit der Folge, daß viele Bäume keine Vitalität mehr zeigen.

Beweidung findet solange statt, wie die Baumkrone offen ist und eine Krautschicht wachsen kann. In späteren Jahren, wenn das Licht die Baumkrone nicht mehr durchdringen und keine Krautschicht mehr wachsen kann, ziehen die Schafherden nur durch.

Der Boden besteht aus Ton. Die Humusform ist Mull, sie ist arm an organischer Substanz. Die Laubstreuschicht ist sehr dünn. In jüngeren Aufforstungen bleibt sie nur paar Monate nach dem Laubfall bestehen. Das Mulchen hat zu einer Zerstörung der Bodenschichtung geführt und zusammen mit den durchziehenden Schafherden zu einer Verdichtung des Bodens (Wagner 1986).

Hartholzauenwald

Bis vor vierzig bis fünfundvierzig Jahren war dieser der vorherrschende Waldtyp in diesem Gebiet. Seitdem sind die Flächen entweder in Felder oder in Pappelmonokulturen umgewandelt worden. Im gesamten Delta existieren noch einige spärliche Reste und eine größere zusammenhängende Fläche, die unter Schutz steht. Innerhalb dieses Gebietes ist die Untersuchung durchgeführt werden (Karte 2). Die Böden sind sandig oder lehmig. Es handelt sich um einen Laubmischwald mit ausgeprägtem Unterwuchs, der besonders reich an Lianen ist. Die vorherrschenden Baumarten sind *Quercus pedunculiflora*, *Populus alba*, *Fraxinus angustifolia*, *Fraxinus oxycarpa* und *Ulmus minor*. Der Wald läßt sich pflanzensoziologisch dem Querco-Ulmetum Bulgaricum zuordnen (Lösing, Arbeitsgruppe-interner Bericht). Einige Teile von diesem Wald wurden in der Vergangenheit abgeholzt und danach der natürlichen Sukzession überlassen. Das Boden ist lehmig-sandig. Der Humus-Typ variiert von Mull bis zu Moder.

„Dünenwald“

In der Nähe des Dorfes Keramoti existieren drei Waldstreifen hinter den Küstendünen (Karte 2). Sie sind durch sandige Flächen mit Dünenvegetation voneinander getrennt. Der Boden im Wald selbst ist auch sandig. Da der Ursprung dieses Waldes unklar ist,

wird der Name „Dünenwald“ benutzt, welcher sich auf die Lage dieses Waldes bezieht. Es handelt sich nicht um eine vegetationskundliche Bezeichnung.

Er zeigt eine Ähnlichkeit mit dem Hartholzauenwald, es ist aber fraglich, ob er früher in Verbindung mit dem flußbegleitenden Wald stand. Dagegen spricht die Lage, denn zwischen den anderen Wäldern und diesem liegen Lagunen. Solange das kollektive Gedächtnis der Dorfbewohner zurückreicht, bestand mit Sicherheit keine Verbindung zwischen diesem Wald und dem flußbegleitenden Wald. Die vorherrschenden Arten, die gemischt in der Ober- und Unterschicht auftreten, sind: *Populus alba*, *Quercus pedunculiflora*, *Alnus glutinosa*, wobei in der Unterschicht einige *Rubus*-Arten, *Ruscus aculeatus*, *Crataegus* sp. und viel Jungwuchs von *Populus alba*, *Ulmus minor*, *Quercus pedunculiflora*, *Pyrus amygdaliformis* vorherrschen.

Dieser kleine Waldteil existiert hartnäckig und zeigt trotz des Drucks durch die Erweiterung des Dorfes, sowie durch die Überweidung, die in den letzten Jahren stark nachgelassen hat, und der illegalen Abholzung viel Jungwuchs.

Weichholzauenwald

Zwischen den Dämmen, die den Unterlauf des Flusses reguliert haben, existieren Weichholzauenwaldbestände. Sie sind teilweise durch landwirtschaftliche Flächen voneinander getrennt. Die Untersuchung fand in einer großen zusammenhängenden Fläche in der Nähe eines Nebenarmes statt (Karte 2). Der Boden in diesem Standort ist lehmig. Die Vegetation besteht aus *Salix alba* und *Alnus glutinosa* in der oberen Kronsicht und *Alnus glutinosa* in der unteren Kronsicht mit im Durchschnitt 106 Individuen pro 1000 m².

Eine Bedrohung für diesen Wald ist die illegale Abholzung. Diese wird hauptsächlich von Hirten betrieben, die die Stämme des jungen *Alnus* benutzen, um Ställe zu bauen. Ein weiteres Problem ist die Beweidung, die dazu führt, daß an mehreren Stellen des Waldes die Jungwuchs gänzlich fehlt oder durch Verbiß von Ziegen und Schafen geschädigt ist.

3. Material und Methoden

3.1 Fauna

Es wurden insgesamt sieben Probenserien durchgeführt: Im Juli 1991, April 1992, Januar 1993, April 1993, August 1993, September 1993 und November 1993. Es wurde dabei angestrebt, ein Bild von allen Jahreszeiten zu bekommen. Diese Termine sind ein Kompromiß zwischen der Notwendigkeit, alle Jahreszeiten zu erfassen, da viele Arten unterschiedliche Jahreszyklen besitzen, und dem zeitlichem Aufwand für die Bearbeitung jeder Probenserie. Da der Schwerpunkt der Arbeit auf der Erfassung der Tierpopulationen in unterschiedlichen Standorten liegt, mußten die Proben auf mehrere Standorte ausgedehnt werden, auf Kosten von zeitlich unterschiedlichen Probenserien. Die erste Probenserie im Juli 1991 diente der Orientierung, es wurden nur faunistische Proben genommen. Bei den folgenden Terminen wurden auch mehrere Bodenparameter erfaßt (s. 3.2.). Im Weichholzaunenwald wurden nur zweimal Proben entnommen: im April und November 1993.

Bei jedem Termin wurden pro Untersuchungsstandort sieben Proben genommen, im Weichholzaunenwald nur sechs. Die Proben wurden mit einem Stahlbodenbohrer entnommen. Das Gerät war zylindrisch mit einem Durchmesser von 5 cm. Erst wurde die Laubstreuenschicht mit einem scharfem Messer abgestochen und in Plastiktüten verpackt. Dann wurde mit dem Bohrer 5 cm in die Tiefe gebohrt und anschließend der Inhalt des Zylinders in zwei Schichten - eine untere und eine obere - aufgeteilt und in getrennten Tüten aufbewahrt. So sind pro Untersuchungsstelle jeweils drei Proben aus verschiedenen Schichten genommen worden. Dies wurde aus zwei Gründen gemacht: zum einen, um die vertikale Verteilung der Tiere erfassen zu können, und zum anderen, weil die Extraktion von kleineren Proben effizienter ist.

Die Extraktion begann noch am Tag der Probenahme. Es wurde eine Trichter-Apparatur benutzt, die nach dem Berlese-Tullgren Prinzip arbeitete (Southwood 1987). Die Proben wurden in Plastikbecher überführt, deren Boden aus Gase mit 3 mm Maschenweite bestanden. Darunter standen Plastiktrichter mit Rollrandgläschen mit 70% Ethanol. Über den Bodenproben hingen 25 W Glühbirnen, ca. eine Glühbirne für 4 Becher. Das Prinzip der Extraktion ist, daß durch die von der Glühbirnen erzeugte Wärme die Ober-

fläche der Proben allmählich wärmer und trockener wird. Dadurch kommt es zu einem Fluchtverhalten der Tiere hin zu tieferen Schichten (Lasebikan 1971, 1975). Am Ende fallen sie durch das Sieb in die Trichter und weiter in die mit Ethanol gefüllten Gläserchen. Die Proben wurden umgedreht in die Becher gesetzt, um den Tieren die Flucht auf ihren normalen Wegen zu erleichtern (Edwards & Fletcher 1971). Die Proben, die zu kompakt waren, wurden aufgelockert, um die Flucht der Tiere zu erleichtern.

Der Apparat war von allen Seiten geschlossen, um eine einheitliche Temperatur für alle Proben zu sichern. An der vorderen Seite gab es zwei Türen, die nach dem Platzieren der Proben geschlossen wurden. Die Temperatur wurde durch Dimmer und Temperaturregler gesteuert. Von den beiden in Frage kommenden Faktoren, Wärme und Lichtstörung, spielt nur der Erste bei der Extraktion eine Rolle (Edwards & Fletcher 1971). Es wurde trotzdem durch die Dimmer-Regelung versucht, die Lichtintensität an die gewünschte Temperatur anzupassen, um ein ständiges Ein- und Ausschalten der Glühlampen zu vermeiden. Um am Beginn der Extraktion einen Hitzeschock der Tiere zu vermeiden und eine „Anpassung“ in den Bechern zu ermöglichen, wurde immer mit 5°C über der gemessenen Feldtemperatur begonnen (Lasebikan 1971). Dadurch werden die Verluste möglichst niedrig gehalten und die Extraktions-Effizienz gesteigert. Eine Ausnahme war die Probenserie vom Januar 1993, wo die Feldtemperatur tagsüber ungefähr 3°C betrug. In diesem Fall wurde mit 15°C begonnen. Die Temperatur wurde in allen Fällen allmählich bis auf 30°C am zweiten Tag, 35°C am dritten und vierten Tag und auf 40°C am fünften Tag erhöht. Insgesamt wurden die Proben 5 Tage im Apparat belassen. Da Ethanol stärker verdunstet als Wasser, wurden die Gläserchen anschließend mit 99% Ethanol aufgefüllt und verschlossen. Die weitere Bearbeitung fand an der Universität Essen statt.

Die Proben wurden zunächst in Petri-Schalen umgefüllt. Die Tiere wurden unter einem Wild-Heerbrug Stereomikroskop nach Familien sortiert und in Gläserchen (4mm Durchmesser, 40 mm hoch) mit Fixierflüssigkeit überführt, die mit Watte verstopft wurden. Diese verschlossenen Gläserchen wurden in Rollrandgläser mit der identischen Fixierflüssigkeit gegeben. Diese Flüssigkeit ist eine leichte Modifizierung von Gisin's (1960) Fixierflüssigkeit. Sie besteht aus Ethylalkohol 95%, Diäthyläther und Formol 38% im Verhältnis 75:25:0,3 (Hüther 1993). Nach 3 Wochen wurden die Gläserchen in 70%

Ethanol umgesetzt. Nach der Fixierung wurden die Tiere in Gisin's (1960) Aufhellmedium überführt. Die Zusammensetzung des Mediums ist Milchsäure, Glycerin und Formol 38% in Verhältnis 10:2:0,4. Die Tiere wurden zunächst in Fixierschälchen mit 50% Medium überführt, da bei direkter Überführung in 100% Medium die Gefahr besteht, daß die Tiere stark schrumpfen. Je nach Größe und Färbung blieben sie zwischen einer halben Stunde bis hin zum nächsten Tag in diesem Medium. Zur Herstellung der Frischpräparate wurde ein Tropfen des 100% Medium auf einen Objektträger gebracht. Die Deckgläser wurden an einer Ecke mit einem Füßchen aus Knete gestützt, damit die Tiere nicht zerquetscht wurden. Die Bestimmung erfolgte unter einem Zeiss Orthoplan Mikroskop mit normaler Beleuchtung und Phasenkontrast, meistens mit 400facher Vergrößerung. Manchmal war 1000fache Vergrößerung notwendig. Die Länge der Tiere wurde mit einem im Okular untergebrachtem Mikrometer bei 100facher Vergrößerung gemessen.

In einigen Fällen wurde auch Marc André Mischung zum Aufhellen benutzt. Dieses Medium besteht aus Chloralhydrat, Essigsäure und Aqua dest. im Verhältnis 4:3:3 (Hüther 1993).

Es wurden weiterhin Dauerpräparate von jeder Art angefertigt. Zur Herstellung der Dauerpräparate wurden die Tiere zum Neutralisieren in Choralphenol gegeben und danach in ein modifiziertes Swann-Gemisch (Rusek 1975) eingebettet. Die Zusammensetzung dieses Gemisches ist: Gummi Arabicum, Chloralhydrat, Glycerin, Essigsäure und Aqua dest. im Verhältnis 3:10:1:1:4.

Die Bestimmung der Tiere erfolgte größtenteils nach Gisin (1960 und 1959-1967). Die *Tullbergia krausbaueri* Gruppe wurde nach Rusek (1971, 1982) bestimmt. Für andere Gruppen wurden die folgenden Arbeiten verwendet: Hüther (1962) für *Willemia*, Cassagnau & Deharveng (1974) für *Triacanthella*, Deharveng (1982a) für die *Neanurinae*, Da Gama (1987) für *Xenylla*, Rusek (1974) für *Doutnacia*, Dunger & Zivadinovic (1989) und Wetton (1987) für *Folsomia*, Christiansen et al. (1983) für *Pseudosinella*. Die detaillierten Beschreibungen von Ellis (1974, 1976) wurden für viele Arten als Referenz benutzt.

Die Biomasse wurde individuell für jedes Tier berechnet (Petersen & Luxton 1982). Die Berechnungen erfolgten nach den Gleichungen von Tanaka (1970), Petersen (1975) und

Teuben & Smidt (1992), die die Körperlänge mit dem Trockengewicht verbinden. Wenn keine Gleichung für eine Art angegeben wurde, wurde diejenige für die nächstverwandte Art benutzt (Wolters 1983). Die Ergebnisse werden als μg Trockengewicht angegeben.

3.2 Umweltparameter

Direkt nach der Probenahme wurde die Temperatur in 5 cm Tiefe gemessen. Als Index für die Pufferungskapazität des Bodens wurden die absoluten Werte der Differenz zwischen der gemessenen Temperatur und der durchschnittlichen Monatstemperatur berechnet. Je größer die Differenz, desto schwächer kann der Boden die Temperaturschwankungen auspuffern. Unmittelbar neben den Bodenproben, die für die faunistische Bearbeitung entnommen wurden, wurden weitere Proben entnommen, um eine Reihe von abiotischen und biotischen Faktoren zu untersuchen.

Feuchtigkeit wurde durch Wiegen vor und nach der Trocknung der Bodenproben bestimmt. Die Trocknung erfolgte über Nacht in einem Heraus Trockenschrank bei 103°C . Die Ergebnisse werden für die Feuchtigkeit in Prozent pro Frischgewicht angegeben. Die getrockneten Proben wurden anschließend in einem Heraus Muffelofen bei 600°C verbrannt bis das Gewicht konstant war. Organisches Material wird in Prozent pro Trockengewicht angegeben. Für die Bestimmung des pH-Wertes wurden 10 g luftgetrocknenen Bodens durch ein Prüfsieb mit 2 mm Maschenweite gerieben. Dieser Boden wurde anschließend in 25 ml Pufferlösung ($0,01 \text{ mol/l CaCl}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$) suspendiert (Hoffmann 1991). Nach einer Stunde wurde der pH-Wert mit einem pH-Meter WTW pH 91 gemessen. Zum Zweck der Leitfähigkeitsbestimmung wurden ebenfalls 20 g luftgetrocknenen Bodens durch ein Prüfsieb mit 2 mm Maschenweite gerieben. Er wurde dann in Schüttelflaschen mit 200 ml VE Wasser gegeben und eine Stunde lang auf der Schüttelmaschine geschüttelt. Die Suspension wurde filtriert und die Leitfähigkeit des Filtrats mit einem WTW Lf 91 Gerät mit $\Omega=1$ gemessen (Hoffmann 1991).

Als Index der mikrobiellen Aktivität des Bodens wurde die Dehydrogenaseaktivität bestimmt. Die Eigenschaften dieses Enzymes machen es sehr unwahrscheinlich, daß es im Boden in freier Form vorkommt, d.h. es kommt nur in Zellen vor. Die Dehydrogenaseaktivität des Bodens wurde nach Lehnhard (1956) bestimmt. 10 g luft-

trockener Boden wurde durch das obengenannte Prüfsieb gesiebt und mit 5 ml VE Wasser im Glaskolben vermischt. Die Methode sieht vor, daß der Boden 80 - 85% der maximalen Wasserkapazität erreichen muß. Durch frühere Arbeiten wurde festgestellt, daß für 10 g Boden von diesen Standorten 5 ml Wasser benötigt werden (Wagner mdl. Mit.). Die Kolben wurden mit Parafilm luftdicht verschlossen und für 24 Stunden bei 29°C bebrütet. Danach wurden 10 ml 3%iges Triphenyltetrazoliumchlorid hinzugegossen und für weitere 24 Stunden bebrütet. Durch die erste Bebrütung werden alle im Boden vorhandenen Mikroorganismen aktiv. Während der zweiten Bebrütung kommen sie mit den Tetrazolium Salzen in Kontakt, wodurch rot gefärbtes Formazan entsteht. Nach der zweiten Bebrütung werden zur Extraktion 50 ml Methanol hinzugegeben und für mindestens zwei Stunden dunkel gestellt. Nach der Filtration werden die Extinktionswerte in Küvetten von 10 mm Schichtdicke mit einem Philipps Photometer bei 546 nm gemessen. Dieser Wert ist der Meßwert für die Dehydrogenaseaktivität des Bodens.

Wegen der großen Entfernung zwischen dem Untersuchungsgebiet und der Essener Universität war es nicht immer möglich alle Analysen, für die frische Proben notwendig sind, durchzuführen. So wurden die pH-Werte im April 1992 und die Dehydrogenaseaktivität im April 1992 und August 1993 nicht untersucht.

3.3 Statistik

Als statistische Zusammenfassung der faunistischen Ergebnisse werden der Mittelwert und die Standardabweichung pro Probe benutzt. Die Ergebnisse werden nicht pro Flächen- oder Volumeneinheit präsentiert, da durch das Übertragen auf größere Einheiten das Verhältnis von Artenzahlen zu Individuenzahlen verfälscht wird, was zu einem großen Informationsverlust führt (Magurran 1988). Es sind einige Methoden vorgeschlagen worden („rarefaction“), womit man die Artenzahlen größerer Einheiten anhand von Probeergebnissen berechnen kann. Es besteht aber immer noch die Gefahr, die Zahl der Arten stark zu unter- oder überschätzen. Für die Fragestellung dieser Arbeit ist dieser Aspekt zu vernachlässigen. Zum Zweck des Vergleichs der absoluten Werte der Populationsdichte mit anderen Studien kann man diese Werte leicht umrechnen. Der Variationskoeffizient (Standardabweichung / Mittelwert) wurde als Index für die zeitliche Variabilität der Population benutzt. Dieser Index wurde vor anderen bevorzugt, da er weit-

gehend vom Mittelwert unabhängig ist (McArdle et al. 1990). Die Beziehung zwischen Individuenzahlen und Biomasse und Individuenzahlen und Artenzahlen wurde graphisch in Form eines „scatterplot“ dargestellt. Die entsprechenden Kurven wurden nach der „LOWESS“ Regression Methode angepaßt (Trexler & Travis 1993).

Als Diversitäts-Index wurde der Shannon's Index benutzt und die dazugehörige Evenness. Der Shannon's Index ist unabhängig von der Arten-Abundanz-Verteilung und wurde für Stichproben (und nicht für in ihrer Gesamtheit erfaßte Populationen) entwickelt. Mit diesem Index wird der Grad der „Unsicherheit“ gemessen, zu welcher Art ein Tier gehört, wenn man es zufällig aus einer Stichprobe auswählt. Es spielen also zwei Parameter eine Rolle, die Zahl der Arten in einer Probe und wie gleichmäßig die Individuen über die Arten verteilt sind, ausgedrückt durch den Evennesswert (Magurran 1988, Tokeshi 1993). Diese Indizes wurden nicht nur für den gesamten Fang einer Probenreihe, sondern auch für jeden Standort und für jede Probe berechnet. Anschließend wurden noch die Mittelwerte für jede Probenreihe und für jeden Standort berechnet. Ziel dieser Berechnungen war es, den Einfluß der Umweltfaktoren auf den Diversitätswert jeder Parzelle zu untersuchen. Dies ist bei inhomogenen Standorten wichtig, da bei der Berechnung der Gesamtdiversität solcher Standorte sehr viel Information verloren geht, beziehungsweise das Endergebnis täuschen kann (Da Fonseca 1991). Shannon's Index wird zunehmend kritisiert (Tokeshi 1993), ist aber immer noch weit verbreitet. Da es letztendlich keinen Index ohne Nachteile gibt, wird die Benutzung von Shannon's Index weiterhin empfohlen (Mühlenberg 1993). Die ermittelten Artenzahlen, welche einen Diversitäts-Index darstellen, werden auch diskutiert.

Für die statistische Analyse wurden nicht parametrische Methoden benutzt, da Freilanddaten oft stark von der Normalverteilung abweichen. Der Einfluß der untersuchten abiotischen und biotischen Bodenfaktoren, sowie des Klimas wurden durch die Berechnung von Kendall's τ untersucht (Kendall 1975). Kendall's τ wird dem Pearson's r_s vorgezogen, weil die Kalkulation von partiellen Korrelationskoeffizienten möglich ist (Daniel 1978). Das war im Fall der Untersuchung von potentiellen Einflüssen auf die Werte von verschiedenen Diversitäts-Indizes notwendig, um den Effekt der Individuenabundanz auszuschalten. Die Stabilität der Ergebnisse wurde auf zwei Wegen geprüft. Das τ wurde für alle Probenreihen und für jede einzelne Probenreihe kalkuliert. Für die Daten vom

April und November 1993 wurde das τ zweimal kalkuliert, einmal ohne die Daten des Weichholzauenwaldes und einmal mit. Ziel dieses Verfahrens war es herauszufinden, welche Eigenschaften stabil sind und sich immer wieder bestätigen und welche nicht. Die stabilen Eigenschaften haben dann wahrscheinlich einen biologischen Grund, wobei die anderen wahrscheinlich durch Zufall entstanden sind und mit Vorsicht interpretiert werden müssen oder ganz aus der Diskussion gelassen werden sollten. Die Signifikanz der Unterschiede der τ -Werte wurden in zwei Fällen mit dem U-Test von Mann & Whitney geprüft (Sachs 1972). Mit diesem nicht parametrischen Test werden die Mittelwerte zweier Verteilungen verglichen. Im ersten Fall diente der U-Test dazu, die τ -Werte für die Individuenzahlen und für die Biomasse zu vergleichen. Im zweiten Fall wurden die τ -Werte für die Datenreihen von April und November 1993 mit und ohne die Weichholzauenwalddata verglichen. Weiterhin wurden die τ -Werte graphisch dargestellt, um unabhängig vom Signifikanzniveau festzustellen, ob sie konstant unterschiedlich sind.

Die Beständigkeit der Gemeinschaft zu den verschiedenen Probenahmezeiten wurde durch die Kalkulation von Kendall's „Coefficient of Concordance“ W geschätzt (Daniel 1978). Um die Möglichkeit auszuschalten, daß die Abundanzen von seltenen Arten zufällig durch die Probenahme über- oder unterschätzt werden, und daß dadurch der W -Wert beeinflußt wird, wurden nur die häufigen Arten in die Berechnung von W einbezogen (Takeda 1987).

Die Unterschiede in der Besiedlung der verschiedenen Tiefenschichten wurden mit dem Rank-Vorzeichen-Test von Wilcoxon für zwei verbundene Stichproben untersucht, da die Abundanzen in den verschiedenen Schichten voneinander nicht unabhängig sind (Sachs 1972).

Die Berechnung von Signifikanzniveaus von Werten, die durch die Analyse von Daten ökologischer Gemeinschaften entstanden sind, wird wegen der mathematischen Eigenschaften der Daten (Jumars 1980) und ebenso wegen der Schwierigkeit, eine Population genau zu definieren, von der eine Stichprobe entnommen wird (James & McCulloch 1990), kritisiert. Es ist aber wichtiger, daß sich eine Tendenz immer wieder in mehreren Probereihen bestätigt, als daß ein einmaliges Signifikanzniveau über 0,05 erreicht wird. Dazu kommt noch, daß es für die Analyse interessanter ist, einen Vergleich der τ Werte

von verschiedenen Faktoren zu erstellen, als die Signifikanz der einzelnen Werte. Trotzdem werden zur Information alle Signifikanzniveaus angegeben und diskutiert (n.s. im Text bedeutet „nicht signifikant“ auf dem 0,05 Niveau).

Für jede Probenserie wird die Struktur der Gemeinschaft im Form von $\log(\text{Abundanz})$ -Rang-Kurven präsentiert. Dies ist eine gebräuchliche Art der graphischen Präsentation, die den Vergleich mit anderen Studien ermöglicht (Tokeshi 1993). Weiterhin ergibt sich so die Gelegenheit, die Daten mit den Voraussagen von theoretischen gemeinschaftsökologischen Modellen zu vergleichen, um eventuell Rückschlüsse über die Art der Arteninteraktionen zu ziehen (May 1979, Tokeshi 1993). Auf einen formellen mathematischen Test über die Güte der Anpassung wurde im Rahmen dieser Arbeit, wegen des großen rechnerischen Aufwandes, verzichtet. Die Kurven wurden für jede Probenserie und für die gesamten Daten geplottet, denn einige deterministische Modelle sind mit einem einmaligem Fang vergleichbar, wogegen andere stochastische Modelle nur durch wiederholte Proben zu testen sind.

Die Dominanz- und Abundanzwerte wurden auch für jede Probenserie und für die gesamte Datenreihe berechnet und werden als Histogramme präsentiert. Das Verhältnis zwischen Individuendichte und Verbreitung für die einzelnen Arten wurde graphisch dargestellt. Diese Graphiken ermöglichen im Zusammenhang mit den Konstanz-Kurven den Vergleich mit den Voraussagen von Metapopulations-Modellen (Hanski 1982).

Für die verschiedenen Standorte werden die gleichen deskriptiven Statistiken wie für die Gesamtheit angegeben. Für die Umweltparameter wurde für jeden Standort der Variationskoeffizient pro Probenreihe berechnet. Die Werte der Umweltparameter selbst und deren Variationskoeffizienten wurden für jeden Standort mit dem U-Test von Mann & Whitney verglichen (Sachs 1972). Dieser nicht parametrische Test wurde bevorzugt, weil eine Kontrolle mit dem Kolgomorov-Smirnoff Test ergeben hat, daß die Werte der untersuchten Parameter stark von der Normalverteilung abweichen. Mehrere Gemeinschaftsparameter wurden aus dem gleichen Grund miteinander mittels des U-Tests verglichen. Weiterhin wurden die gleichen Analysen der Gemeinschaftsstruktur durchgeführt, die für die gesamten Daten durchgeführt worden sind. Weiter wurde der Sorensen Quotient, die Renkonensche Zahl und die Kulczynskische Zahl zwischen den verschiedenen Standorten berechnet (Balogh 1958, Mühlenberg 1993). Erstere berücksichtigt

nur die vorhandenen Arten und dient einem einfachen faustischen Vergleich, er zeigt nur an, welcher Anteil der Arten gemeinsam in beiden Standorten vorkommt. Die Renkonensche Zahl vergleicht die Dominanzverhältnisse zweier Artengemeinschaften. Die Kulczynskische Zahl gibt den Übereinstimmungsgrad der Verbreitung der verschiedenen Arten innerhalb von zwei Standorten an. Im Gegensatz zum ersten Index spiegeln die zwei anderen Indizes strukturelle Charakteristika der untersuchten Gemeinschaften wider. In allen Fällen wurden alle Daten von allen Probenreihen für die Berechnung herangezogen. Streng genommen sind die Werte, die mit dem Weichholzauenwald berechnet worden sind, nur miteinander vergleichbar, denn diese wurden mit geringeren Probenzahlen als die anderen Standorte berechnet (das gilt auch für die U-Test Ergebnisse). Die Autökologie von sechs häufigen Arten wurde näher untersucht. Die Beziehung zwischen Populationsgröße und Umweltparametern wurde wieder durch die Berechnung von Kendall's τ und die Tiefenpräferenz mit dem Rank Vorzeichen Test von Wilcoxon untersucht. Als Index des Alters der Tiere wurde die Körperlänge benutzt (van Straalen 1983). Die Altersstruktur wird als Körperlängen-Häufigkeits-Histogramm präsentiert. Der Median für die Körperlänge wurde für jede Probenreihe berechnet. Die Variabilität der räumlichen und zeitlichen Verteilung wurde durch die Berechnung des Variationskoeffizienten für jede Probenreihe untersucht. Die Zusammenhänge zwischen der Variabilität der räumlichen Verteilung und der Populationsgröße wurden durch die Berechnung von Kendall' τ untersucht. Dies ist möglich, denn der Variationskoeffizient ist vom Mittelwert annähernd unabhängig (s. oben).

4. Ergebnisse

4.1 Fangdaten

Insgesamt wurden im Rahmen dieser Arbeit 55 Collembolen Arten festgestellt (Tab. 5). Sie wurden natürlich nicht alle zu jeder Jahreszeit und in jedem Standort gefunden. Die genauen Funde für die verschiedenen Standorte kann man in den Tabellen 16, 21, 26 und 31 entnehmen, wo die jeweiligen Abundanzen angegeben sind. Wegen der Übersichtlichkeit werden im Text und in den Tabellen nur Gattungs- und Artnamen benutzt. Die vollständigen Artnamen und Bemerkungen zur Taxonomie einiger Arten sind im Anhang zu finden.

Tab. 5. Abundanz aller gefangenen Collembolenarten.

	Jul.91	Apr.92	Jan.93	Apr.93	Aug.93	Sep.93	Nov.93
<i>Allacma fusca</i>	0	2	0	0	0	1	0
<i>Anurida pygmaea</i>	37	56	26	34	8	2	28
<i>Arrhopalites caecus</i>	0	2	0	0	0	0	2
<i>Ceratophysella engadinen.</i>	46	27	74	466	10	17	87
<i>Cryptopygus bipunctatus</i>	0	80	0	0	4	10	0
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	331	7	56	219	336	218	178
<i>Cyphoderus gallicus</i>	0	2	0	1	0	2	0
<i>Deutonura phlegraea</i>	0	0	0	2	0	0	1
<i>Dicyrtoma saundersi</i>	0	2	0	7	0	0	7
<i>Doutnacia xerophila</i>	13	24	27	61	10	16	43
<i>Entomobrya atrocincta</i>	4	1	0	0	14	3	6
<i>Entomobrya handschini</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>Entomobrya multifasciata</i>	1	4	0	0	20	1	3
<i>Entomobrya nevadensis</i>	0	0	0	0	7	1	3
<i>Folsomia candida</i>	0	0	7	0	0	0	0
<i>Folsomia manolachei</i>	688	426	75	110	26	219	127
<i>Friezea afurcata</i>	6	2	0	0	0	3	14
<i>Friezea mirabilis</i>	2	0	0	0	0	1	0
<i>Heteromurus major</i>	7	9	2	3	2	6	7
<i>Heteromurus nitidus</i>	1	2	0	1	0	0	13
<i>Isotoma notabilis</i>	181	488	349	588	153	484	540
<i>Isotomiella minor</i>	55	616	3	62	1	7	22

Tab. 5. Fortsetzung.

	Jul.91	Apr.92	Jan.93	Apr.93	Aug.93	Sep.93	Nov.93
<i>Isotomodes sexsetosus</i>	0	1	4	0	0	0	1
<i>Isotomurus palustris</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Lathriopyga s.str. sp.</i>	7	0	1	1	2	9	0
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	1	3	10	2	8	11	14
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	17	44	12	23	8	59	42
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>	0	0	0	1	0	0	5
<i>Megalothorax minimus</i>	0	16	1	10	0	7	39
<i>Mesaphorura critica</i>	22	48	38	33	13	13	64
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	147	156	147	237	113	30	151
<i>Neanura muscorum</i>	0	0	2	0	1	0	1
<i>Oncopodura crassicornis</i>	0	5	5	0	0	0	0
<i>Onychiurus s.str. sp.</i>	0	0	0	0	0	0	7
<i>Orchesella balcanica</i>	2	0	0	0	0	0	0
<i>Proisotoma minima</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Proisotoma minuta</i>	10	126	382	196	84	113	117
<i>Protaphorura sp.</i>	61	75	187	177	20	167	144
<i>Protaphorura fimata</i>	4	12	1	13	1	59	17
<i>Protaphorura franzi</i>	0	0	0	0	0	0	7
<i>Pseudachorutes subcras-</i>	1	1	0	0	79	20	5
<i>Pseudosinella sexoculata</i>	24	14	10	1	11	2	1
<i>Schoetella ununguiculata</i>	3	2	1	3	55	6	1
<i>Sminthurinus aureus</i>	3	0	5	2	0	0	2
<i>Sminthurinus elegans</i>	3	5	1	0	0	0	2
<i>Sminthurinus niger</i>	0	5	0	21	0	0	0
<i>Sminthurus echinatus</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Sminthurus viridis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sphaeridia pumilis</i>	11	26	1	63	0	84	114
<i>Tomocerus lamelligerus</i>	0	8	0	7	6	2	19
<i>Triacanthella travei</i>	0	1	27	0	0	0	34
<i>Troglopodetes sp.</i>	0	0	0	0	0	7	0
<i>Willemia scandinavica</i>	3	17	14	12	2	0	5
<i>Xenylla maritima</i>	76	3	13	5	22	25	9
<i>Xenyllodes populosus</i>	1	18	22	13	1	1	3

4.2 Abundanz

Individuen- und Biomassedichte

Es wurden insgesamt 12911 Tiere gefangen. Die zusammengefaßten faunistischen Ergebnisse der einzelnen Probereihen sind in den Tabellen 6, 7 dargestellt. Bei den Fängen von April und November 1993 sind die Weichholzaunenwalddaten in die Berechnung nicht miteingeflossen, damit alle Ergebnisse miteinander vergleichbar bleiben. Man kann sehen, daß die Abundanzwerte zwischen den Jahreszeiten mit einem Faktor größer als 2 variieren. Die Abundanzen sind im Sommer und Winter niedriger, wobei der Juli 1991 eine Ausnahme ist. Die Biomassewerte sind allerdings im Vergleich dazu etwas stabiler (Variationskoeffizient für Individuenzahlen - die Juli Daten nicht miteinbezogen - betrug 0,32 und für die Biomasse 0,28). Im August 1993 ist ein eindeutig niedrigerer Wert für die Biomasse beobachtet worden.

Tab. 6. Gemeinschaftsparameter aller Standorte (ohne Weichholzaunenwald) für jede Probereihe. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Individuen	Biomasse (μg)	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	$\bar{x}$	89	-	8	1,21	0,61
	s	119	-	3	0,61	0,26
April 92	$\bar{x}$	103	122,8	8	1,10	0,51
	s	140	141,7	5	0,71	0,29
Januar 93	$\bar{x}$	64	140,5	6	1,14	0,58
	s	87	174,3	4	0,56	0,24
April 93	$\bar{x}$	121	175,5	7	1,29	0,64
	s	67	201,0	5	0,40	0,13
August 93	$\bar{x}$	53	67,6	7	1,16	0,60
	s	70	79,2	3	0,48	0,23
September 93	$\bar{x}$	100	159,3	7	1,01	0,53
	s	78	183,2	3	0,40	0,17
November 93	$\bar{x}$	67	163,2	9	1,46	0,69
	s	48	171,2	3	0,39	0,15

Tab. 7. Gemeinschaftsparameter aller Standorte (ohne Weichholzaunenwald) für jede Probereihe. Die Werte sind für den gesamten Fang berechnet.

	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	31	2,08	0,61
April 92	39	2,30	0,63
Januar 93	30	2,29	0,67
April 93	30	2,36	0,69
August 93	29	2,32	0,69
September 93	34	2,34	0,66
November 93	38	2,68	0,74

Wettereinfluß

Der Einfluß des Wetters auf die Populationsdichte im Monat der Probenahme wird auf den Abb. 2a, 2b gezeigt. Die niedrigste Populationsdichte ist bei extremen Temperaturen beobachtet worden, die höchsten Abundanzen bei den mittleren (Abb. 2a). Diese Beziehung ist auf die Niederschlagsverhältnisse übertragbar, allerdings nicht so eindeutig (Abb. 2b). Wenn die gleiche Analyse mit den Werten des Vormonats gemacht wird, erscheint kein eindeutiges Muster. Da es sich hier um Monatsdurchschnittswerte handelt und diese Tiere einen Generationszyklus von nur wenigen Wochen haben, können solche Korrelationen nur grobe Tendenzen zeigen.

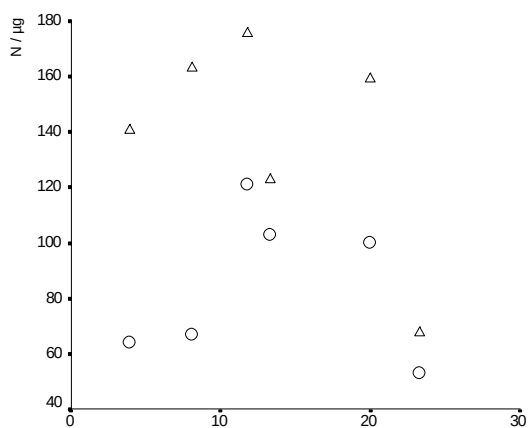


Abb. 2a.

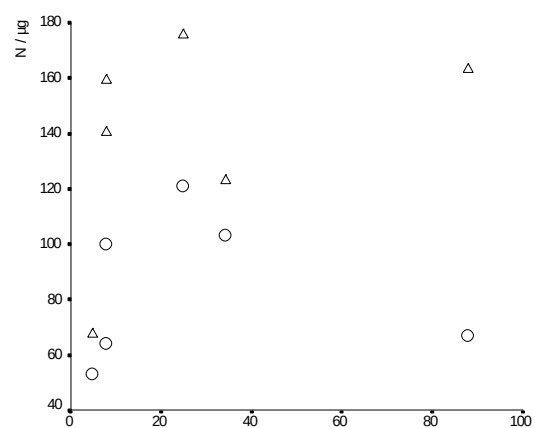


Abb. 2b.

Abb. 2. Beziehung zwischen Wetter und Abundanz.

Abb. 2a. Ordinate: Individuenzahlen (Kreise) und Biomasse (in μg , Dreiecke). Abszisse: durchschnittliche Monatstemperatur ($^{\circ}\text{C}$).

Abb. 2b. Ordinate: Individuenzahlen (Kreise) und Biomasse (in μg , Dreiecke). Abszisse: Monatsniederschlag (mm).

Artenzahlen und Diversität

Die Artenzahlen sind durch alle Probereihen relativ stabil geblieben. Der Variationskoeffizient betrug für die durchschnittlich pro Probe gefangenen Arten 0,13 und für die Gesamtzahl der gefangenen Arten 0,14. 14 von den 55 festgestellten Arten hatten Dominanzwerte über 1% und machten zusammen 88,34% der gefangenen Tieren aus. Diese Arten wurden für die Berechnung von Kendall's W benutzt; er betrug für alle Probereihen 0,25 ($p < 0,002$). Es war anzunehmen, daß dieser Wert dadurch beeinflusst wird, daß zwei April Probereihen miteinbezogen worden sind. Dieses ist aber nicht der Fall. Wenn man die Berechnung ohne die Werte vom April 1992 durchführt, wird $W = 0,28$ ($p < 0,02$) und wenn man es ohne April 1993 durchführt, wird $W = 0,25$ ($p < 0,004$). Mit Ausnahme von *Sphairidia pumilis* im August 1993 wurden alle 14 Arten in allen Probereihen gefunden.

Die Diversitäts- und Evennesswerte variieren auch zwischen den Jahreszeiten. Die gesamten Diversitätswerte sind mit den Wetterverhältnissen korreliert: $\tau = -0,33$ (n.s.) für die Temperatur und $\tau = 0,29$ (n.s.) für die Niederschlagsmenge. Die Evennesswerte sind weniger stark korreliert: $\tau = -0,25$ (n.s.) für die Temperatur und $\tau = -0,12$ (n.s.) für die Niederschlagsmenge. Die durchschnittlichen Diversitäts- und Evennesswerte zeigen kaum einen Zusammenhang mit dem Wetter: $\tau = -0,05$ (n.s.) und $\tau = 0,03$ (n.s.) jeweils für die Temperatur und $\tau = 0,15$ (n.s.) und $\tau = 0,05$ (n.s.) für die Niederschlagsmenge.

Familienzusammensetzung

Der Anteil jeder Familie an der Gemeinschaftszusammensetzung ist in Abb. 3 zu finden. Die dominante Familie waren eindeutig die *Isotomidae*. Im Herbst und Frühling nahm der Anteil der *Sminthuridae* zu, im August wurde allerdings kein einziges Individuum gefunden. Die *Poduridae* erreichten ihre maximalen Werte im April und August 1993, wegen der starken Zunahme von *Ceratophysella engadinensis* und *Pseudachorutes subcrassus* (Tab. 5). Die *Onychiuridae* waren häufiger in den kalten und feuchten Monaten zu finden.

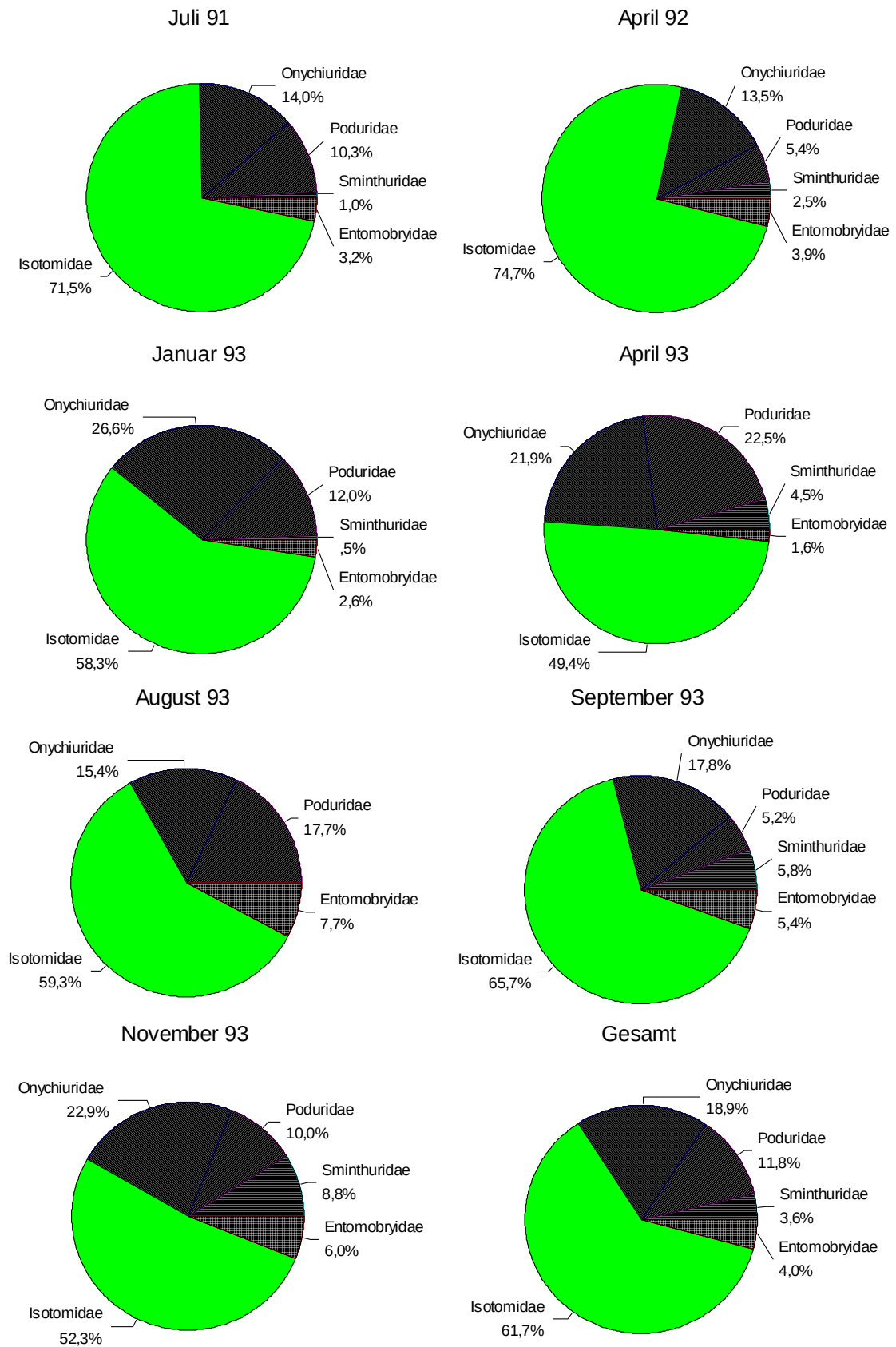


Abb. 3. Anteil jeder Familie an den gefangenen Individuen bei den jeweiligen Probereihen.

Beziehungen zwischen Gemeinschaftsparametern

Das Verhältnis zwischen Artenzahlen und Individuenzahlen je Probe und zwischen Biomasse und Individuenzahlen je Probe wird in Abb. 4a, 4b dargestellt. Im ersten Fall ist ein schneller Anstieg der Artenzahlen zusammen mit den Individuenzahlen zu beobachten, was aber ungefähr ab 10 Arten und 100 Individuen pro Probe abflacht ($\tau = 0,64$, $p < 0,001$). Im zweiten Fall steigt die Biomasse ständig zusammen mit den Individuenzahlen ($\tau = 0,75$, $p < 0,001$). In beiden Fällen ist eine große Variabilität zu beobachten, so daß man die oben beschriebenen Verhältnisse nur als allgemeine Tendenz beschreiben kann, wovon aber einzelne Proben stark abweichen können. Die durchschnittlichen Diversitäts- und Evennesswerte zeigen keine enge Beziehung zur Populationsdichte ($\tau = 0,15$, $p < 0,01$ für die Diversität und $\tau = -0,16$, $p < 0,01$ für die Evenness).

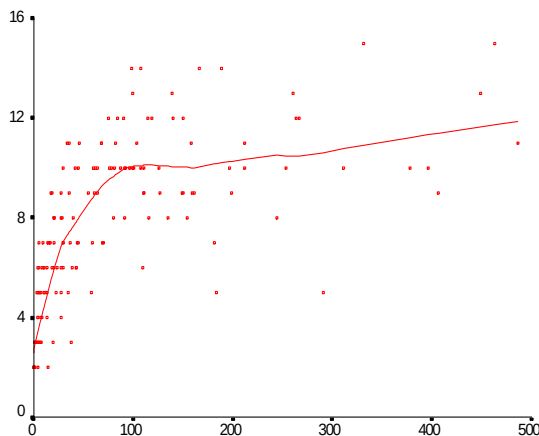


Abb. 4a.

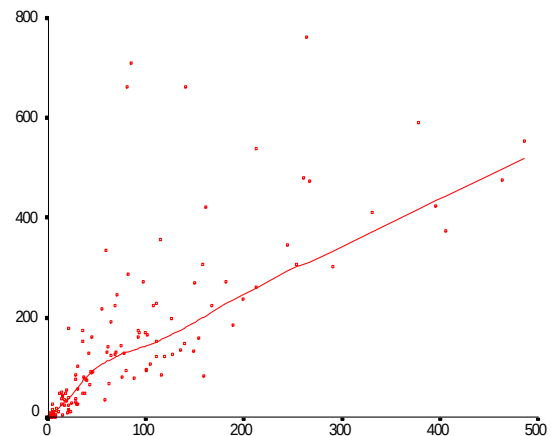


Abb. 4b.

Abb. 4a. Beziehung zwischen Artenzahlen und Individuenzahlen. Ordinate: Artenzahlen pro Probe. Abszisse: Individuen pro Probe.

Abb. 4b. Beziehung zwischen Biomasse und Individuenzahlen. Ordinate: Biomasse (μg) pro Probe. Abszisse: Individuen pro Probe.

4.3 Beziehungen von Gemeinschaftsparametern zu Umweltparametern

Die erfaßten Umweltparameter und deren zeitliche Variationskoeffizienten sind in Tabelle 8 dargestellt. Auch in diesem Fall wurden die Weichholzauenwalddaten nicht berücksichtigt. Die Werte für organische Substanz und pH bleiben praktisch in allen Jahreszeiten konstant. Die Dehydrogenaseaktivität ist wesentlich weniger konstant. Die Werte für Feuchtigkeit, Leitfähigkeit und am stärksten für Temperatur variieren stark

zwischen den Jahreszeiten. Wie die faunistischen Daten sind auch diese Parameter durch große Standardabweichungen gekennzeichnet, was die große Variabilität des untersuchten Lebensraums widerspiegelt.

Tab. 8. Jahreszeitliche Veränderung der erfaßten Bodenparameter aller Standorte (ohne Weichholzaunenwald). $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Org. Mat. (%)	Feuchtig. (%)	Dehydr. Aktivität	pH	Leitfähig. (μ S/cm)	Boden- temp.(°C)
April 92	$\bar{x}$	22,7	32,3	-	-	285,2	15,5
	s	15,0	12,5	-	-	266,9	3,6
Januar 93	$\bar{x}$	26,9	33,3	0,29	6,6	598,2	2,4
	s	20,3	16,6	0,18	0,8	563,1	1,6
April 93	$\bar{x}$	23,8	32,1	0,30	6,5	211,1	10,6
	s	18,2	12,0	0,21	0,9	91,0	3,4
August 93	$\bar{x}$	26,0	7,3	-	6,3	884,2	24,8
	s	24,8	6,6	-	1,2	1340,1	5,7
Septemb. 93	$\bar{x}$	23,6	21,1	0,15	6,5	289,0	19,0
	s	20,5	20,0	0,12	1,2	345,8	1,2
Novemb. 93	$\bar{x}$	23,7	28,1	0,21	6,6	508,7	5,8
	s	19,7	15,8	0,14	0,9	647,6	2,9
Var. Koeff.		0,07	0,39	0,29	0,02	0,55	0,64

Tabelle 9 beinhaltet die berechneten τ Werte für die Beziehung zwischen den Individuenzahlen, der Biomasse und den untersuchten Umweltparametern. Die beiden Indizes der Abundanz zeigen ein ähnliches, aber nicht identisches Verhältnis zu den Umweltparametern. Die Art der Differenzen ist allerdings nicht konstant. Der U-Test zeigte keinen signifikanten Unterschied zwischen den Korrelationen für die beide Indizes (s. auch Abb. 5a). Die Menge der akkumulierten organischen Substanz ist ständig positiv mit der Abundanz korreliert. Feuchtigkeit und Temperatur zeigen ein jahreszeitlich spezifisches Verhalten. Die Feuchtigkeit ist mit der Abundanz stark positiv korreliert, außer in der kältesten Jahreszeit und in September 1993. Die Temperatur dagegen

Tab. 9. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen, Biomassewerten und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzauewald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	Org. Mat. (%)	Feuchtigk. (%)	Dehydrog. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- temp.(°C)
Gesamt						
Individuenzahl	0,46***	0,26***	0,20**	-0,14	0,27***	0,02
Biomasse	0,39***	0,29***	0,13	-0,11	0,27***	-0,08
April 92						
Individuenzahl	0,65***	0,46**	-	-	0,54**	-0,54***
Biomasse	0,54***	0,36*	-	-	0,46**	-0,56***
Januar 93						
Individuenzahl	0,49**	0,21	0,22	-0,31	0,17	0,76***
Biomasse	0,41**	0,17	0,06	-0,34*	0,10	0,72***
April 93						
Individuenzahl	0,57***	0,61***	0,34	0,24	0,51**	-0,19
Biomasse	0,57***	0,61***	0,46*	0,32	0,55***	-0,20
August 93						
Individuenzahl	0,49**	0,46**	-	-0,36	0,38*	-0,30
Biomasse	0,45**	0,64***	-	-0,34	0,49**	-0,34*
September 93						
Individuenzahl	0,39*	0,33	0,15	-0,22	0,28	0,32
Biomasse	0,43*	0,26	0,12	-0,24	0,28	0,38
November 93						
Individuenzahl	0,19	0,35*	0,29	-0,12	0,33*	0,52***
Biomasse	0,33*	0,32*	0,03	-0,30	0,43**	0,47***

ist in den kälteren Monaten positiv mit der Abundanz korreliert. Der Korrelationswert für den gesamten Datensatz zeigt allerdings überhaupt keine Beziehung zwischen Abundanz und Temperatur. Der Wert des τ für die Pufferungskapazität des Bodens ist allerdings mit $\tau = -0,29$ ($p < 0,001$) hoch. Die mikrobielle Aktivität im Boden ist mit der Abundanz schwach positiv korreliert, die Leitfähigkeit zeigt auch ein positives Verhältnis und der pH-Wert ein schwaches negatives Verhältnis.

Die berechneten Werte für April und November 1993, unter Einbeziehung der Weichholzaunenwalddaten (Tab. 10), stimmen mit den obengenannten Ergebnissen überein. Der U-Test hat keine signifikanten Unterschiede gezeigt, obwohl die τ Werte ohne die Daten des Weichholzaunenwaldes etwas höher waren (Abb. 5b). Die genauen Werte sind im November 1993 in beiden Fällen vergleichbar. Die Werte von April 1993 weichen voneinander ab.

Wichtig sind aber nicht die absoluten Werte, sondern die Tendenz, die dadurch gezeigt wird. Diese ist in beiden Fällen gleich. Also können die berechneten Werte insgesamt als mathematisch stabil bezeichnet werden. Die Wahrscheinlichkeit, daß sie zufällig entstanden sind, ist durch die mehrmalige Berechnung des gleichen Koeffizienten so gut wie ausgeschlossen.

Tab. 10. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen, Biomassewerten und den untersuchten Bodenparametern (mit dem Weichholzaunenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	Org. Mat. (%)	Feuchtigk. (%)	Dehydrog. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- temp.($^{\circ}\text{C}$)
April 93						
Individuenzahl	0,67***	0,31*	0,33*	0,16	0,49**	-0,18
Biomasse	0,66***	0,30	0,36*	0,17	0,50**	-0,24
November 93						
Individuenzahl	0,34*	0,14	0,32*	-0,12	0,35**	0,53***
Biomasse	0,28*	0,31	0,05	-0,21	0,38**	0,46***

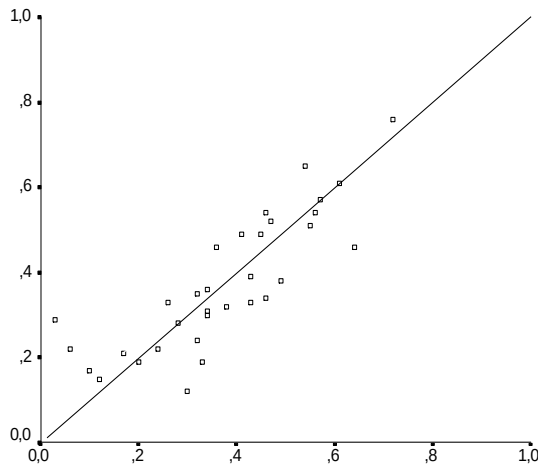


Abb. 5a.

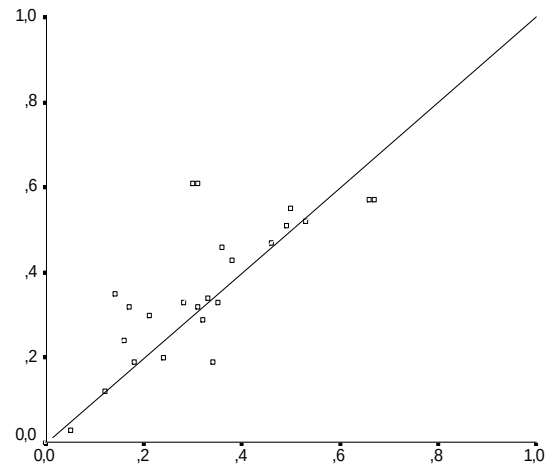


Abb. 5b.

Abb. 5a. τ Werte für Abundanz und Bodenfaktoren für alle Probereihen. Ordinate: τ Werte für Individuenzahlen. Abszisse: τ Werte für Biomasse.

Abb. 5b. τ Werte für Abundanz und Bodenfaktoren für die Monate, in denen auch für den Weichholzaunenwald Daten erhoben wurden (April und November 1993). Ordinate: τ Werte ohne Weichholzaunenwalddata. Abszisse: τ Werte einschließlich Weichholzaunenwalddata.

Die Korrelation zwischen den Umweltparametern und den Diversitäts-Indizes ist allgemein sehr schwach (Tab. 11, 12). Wenn die partiellen Korrelations-Koeffizienten ohne den Effekt der Individuendichte berechnet werden (Tab. 13), stellt man fest, daß die Korrelationen zwischen Artenzahlen und den untersuchten Umweltparametern keine wahren Beziehungen widerspiegeln. Die Werte für das partielle τ für Diversität und Evenness sind allerdings kaum niedriger als die ursprünglichen τ Werte. Das heißt, daß die Beziehungen zwischen den Umweltfaktoren und diesen Indizes von der Populationsgröße unabhängig sind. Interessant ist weiterhin, daß die Art der Beziehung anders ist als bei der Abundanz. Es ist die mikrobielle Aktivität, die am stärksten mit der Diversität verbunden ist. Die Bodentemperatur zeigt auch ein schwächeres negatives Verhältnis.

Tab. 11. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Artenzahlen, Diversität und Evenness und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzaunenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	Org. Mat. (%)	Feuchtigk. (%)	Dehydrog. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- temp.(°C)
Gesamt						
Artenzahl	0,35***	0,27***	0,15*	-0,10	0,20**	-0,09
Diversität (H_s)	0,11	0,11	0,23**	0,01	0,10	-0,13*
Evenness (E_s)	-0,07	-0,13*	0,11	0,06	-0,02	-0,15*
April 92						
Artenzahl	0,49**	0,47**	-	-	0,43*	-0,46**
Diversität (H_s)	0,28	0,23	-	-	0,29	-0,33*
Evenness (E_s)	0,19	0,13	-	-	0,20	-0,24
Januar 93						
Artenzahl	0,40*	0,12	0,13	-0,29	0,10	0,63**
Diversität (H_s)	0,05	-0,23	0,25	-0,02	-0,01	0,31
Evenness (E_s)	-0,15	-0,41	0,20	0,11	-0,18	0,03
April 93						
Artenzahl	0,50**	0,48**	0,44*	0,35	0,47**	-0,14
Diversität (H_s)	0,08	-0,05	0,54**	0,58**	0,36	0,09
Evenness (E_s)	-0,49**	-0,56**	0,03	0,30	-0,21	-0,11
August 93						
Artenzahl	0,28	0,25	-	-0,07	0,18	-0,38*
Diversität (H_s)	0,25	0,04	-	0,18	0,29	-0,28
Evenness (E_s)	0,15	-0,04	-	0,18	0,22	-0,14
September 93						
Artenzahl	0,56**	0,33	0,06	-0,29	0,22	0,24
Diversität (H_s)	0,09	-0,09	0,08	-0,02	0,28	-0,01
Evenness (E_s)	-0,20	-0,26	-0,06	0,00	0,15	-0,11
November 93						
Artenzahl	0,41**	0,41**	0,15	-0,17	0,39*	0,41**
Diversität (H_s)	0,01	0,04	0,28	0,06	-0,11	0,04
Evenness (E_s)	-0,13	-0,01	0,13	0,22	-0,21	-0,23

Tab. 12. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Artenzahlen, Diversität und Evenness und den untersuchten Bodenparametern (mit dem Weichholzauenwald).

*: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	Org. Mat. (%)	Feuchtigk. (%)	Dehydrog. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- temp.(°C)
April 93						
Artenzahl	0,57***	0,25	0,35*	0,23	0,46**	-0,18
Diversität (H_s)	0,18	-0,20	0,37*	0,24	0,28	0,01
Evenness (E_s)	-0,31*	-0,42*	0,12	0,16	0,00	-0,10
November 93						
Artenzahl	0,35*	0,29*	0,14	-0,16	0,34*	0,38**
Diversität (H_s)	0,03	-0,05	0,22	-0,01	-0,07	-0,01
Evenness (E_s)	-0,10	-0,13	0,12	0,10	-0,17	-0,25*

Tab. 13. Partielle Korrelation (Kendall's partielle τ Werte) zwischen Artenzahlen, Diversität und Evenness und den untersuchten Bodenparametern. Der Effekt von Individuenzahlen wurde ausgeschaltet.

	Org. Mat. (%)	Feuchtigk. (%)	Dehydrog. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- temp.(°C)
Gesamt						
Artenzahl	0,08	0,14	0,03	-0,01	0,04	-0,10
Diversität	0,05	0,07	0,21	0,03	0,06	-0,13
Evenness (E_s)	0,00	-0,09	0,15	0,04	0,02	-0,15

4.4 Vertikalverteilung

Die meisten Tiere und die größte Biomasse wurden in der oberen Bodenschicht und in der Laubstreu gefunden (Tab. 14). Die Unterschiede zwischen der tieferen Schicht und den beiden darüber liegenden Schichten sind meist statistisch signifikant. Zwischen der oberen Bodenschicht und der Laubstreichschicht wurden auch Unterschiede gefunden, meistens war die Population im Laubstreu größer. Sie waren allerdings statistisch nicht signifikant und auf jeden Fall geringer als die Unterschiede zu der untersten Schicht. Eine Ausnahme bildet der August 1993. Hier wurden die meisten Tiere in der tieferen Schicht gefunden. Der Anteil der Individuen, die in der tiefsten Schicht gefunden wurden, ist geringer als der Anteil der Biomasse, ein Zeichen dafür, daß sich hauptsächlich größere Tiere in der oberen Bodenschicht und im Laubstreu befinden.

Tab. 14. Unterschiede der Abundanz zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

		Individuen			Biomasse (μg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	$\bar{x}$	20**	27	42	-	-	-
	s	31	37	85	-	-	-
April 92	$\bar{x}$	19***	56	32*	23,4**	50,7	54,2*
	s	32	82	41	48,2	64,9	66,7
Januar 93	$\bar{x}$	14**	27	32**	27,9*	55,1	77,5***
	s	23	29	44	43,8	66,1	84,6
April 93	$\bar{x}$	15***	56	46***	16,6**	68,0	86,8***
	s	27	76	57	23,7	90,0	110,0
August 93	$\bar{x}$	40	10**	2***	41,2	21,1**	6,3*
	s	68	10	3	70,0	22,7	10,7
Septemb. 93	$\bar{x}$	17	29	49*	16,0	43,1	91,3**
	s	22	27	53	17,8	50,5	137,8
Novemb. 93	$\bar{x}$	8***	27	29***	16,7**	50,8	112,1***
	s	13	26	27	35,0	46,1	170,4

4.5 Struktur der Gemeinschaft

Die Struktur der Gemeinschaft wird in den Abb. 6a-6h' dargestellt. Die $\log(\text{Abundanz})$ -Rang-Kurven zeigen fast gerade Linien ($p < 0,001$, Abb. 6a-6h). Die dominierenden Arten liegen immer oberhalb der berechneten Gerade, was ein Zeichen für starke Dominanzverhältnisse ist. Das gleiche kann man bei den Dominanz-Histogrammen (Abb. 6a'-6h') beobachten: Es gibt wenige Arten, die stark dominant sind, danach gibt es eine Lücke und die Mehrheit der Arten folgt dann mit geringeren Unterschieden in der Dominanz.

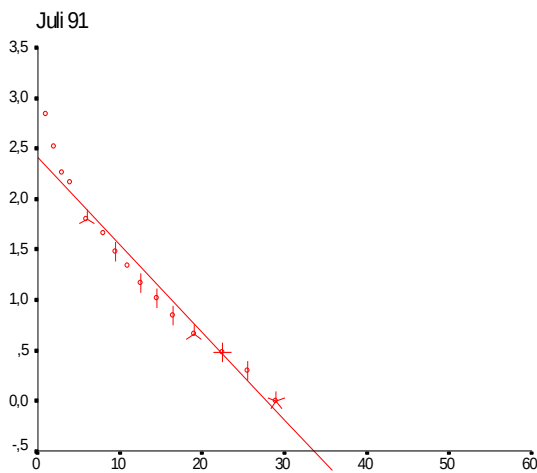


Abb. 6a

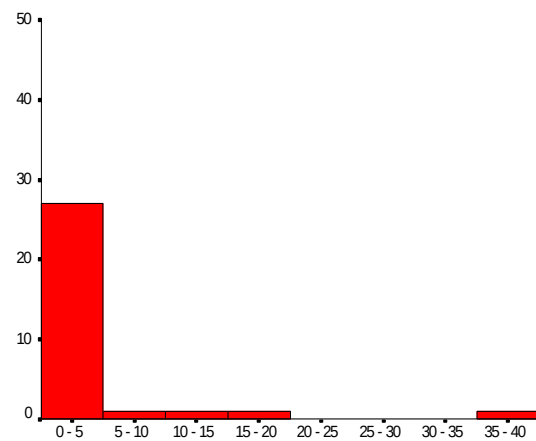


Abb. 6a'

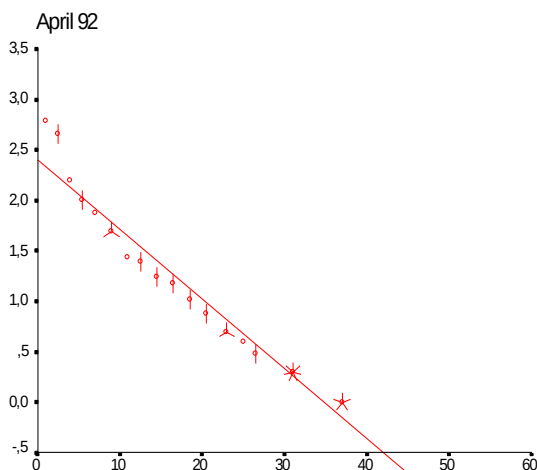


Abb. 6b

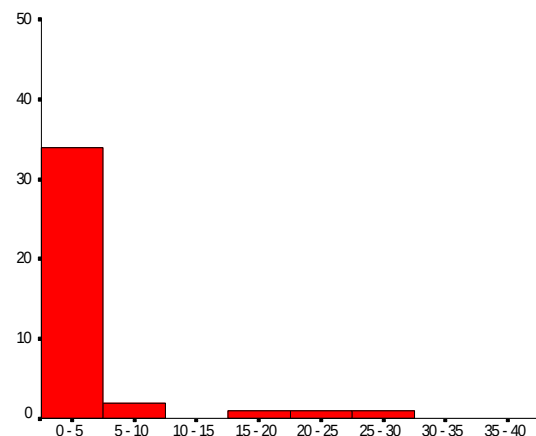


Abb. 6b'

Abb. 6 a-h. Relative-Abundanz-Muster für die einzelnen bzw. alle Probestreihen.

Abb. 6 a'-h'. Dominanz-Häufigkeitshistogramme für die einzelnen bzw. alle Probestreihen.

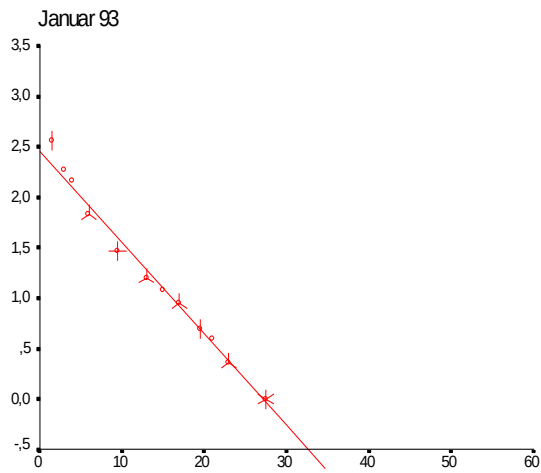


Abb. 6c

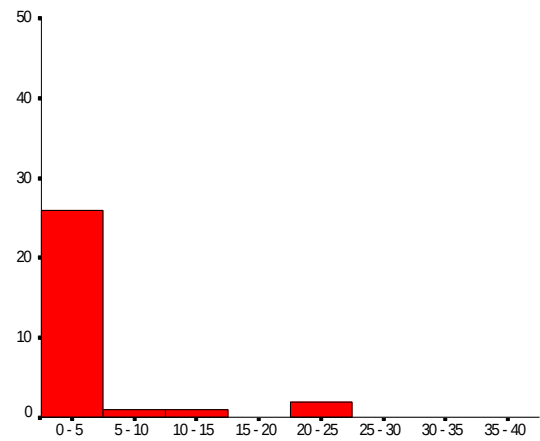


Abb. 6c'

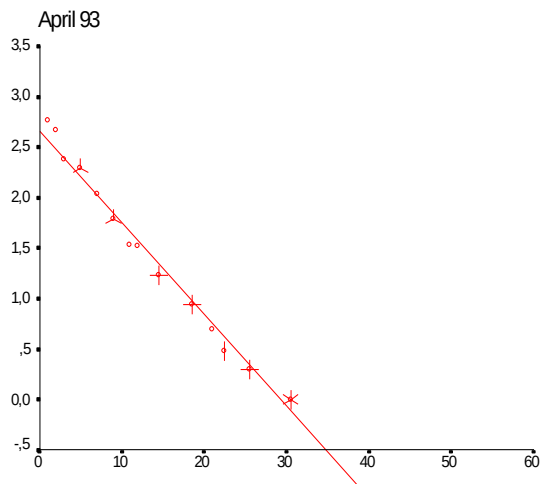


Abb. 6d

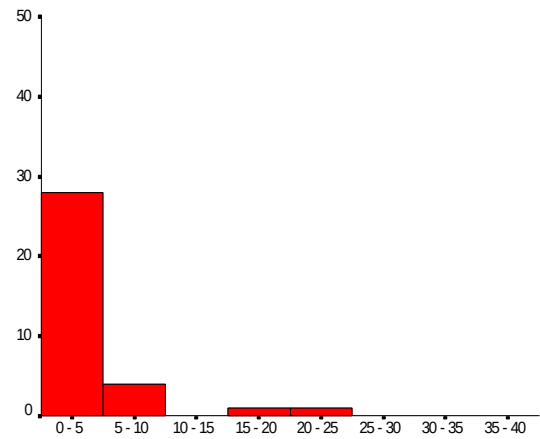


Abb. 6d'

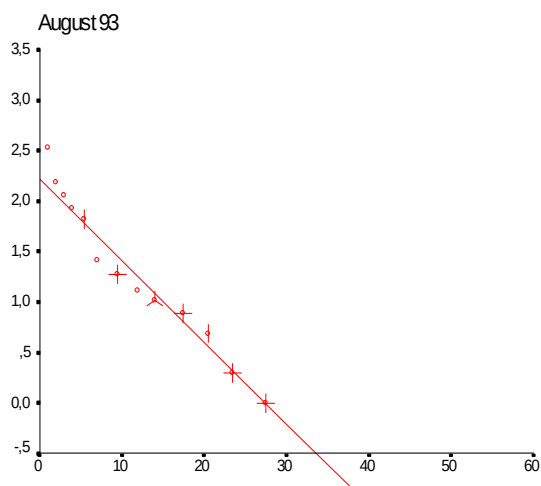


Abb. 6e

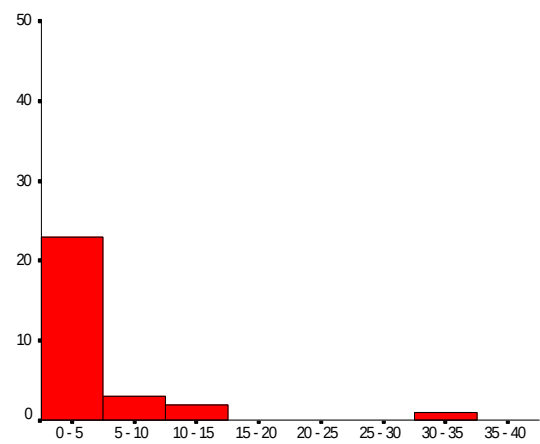


Abb. 6e'

Abb. 6 a-h. Relative-Abundanz-Muster für die einzelnen bzw. alle Probereihen.
 Abb. 6 a'-h'. Dominanz-Häufigkeitshistogramme für die einzelnen bzw. alle Probereihen.

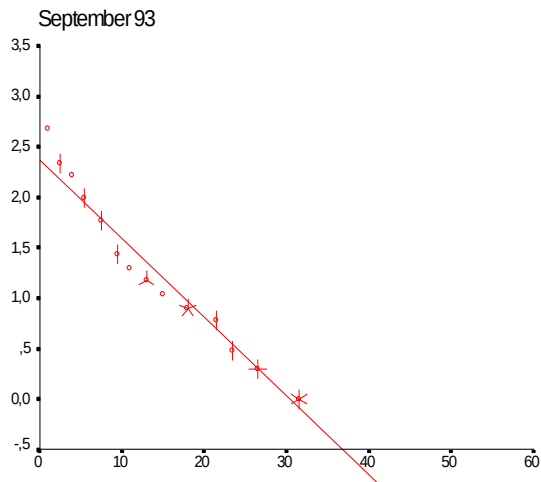


Abb. 6f

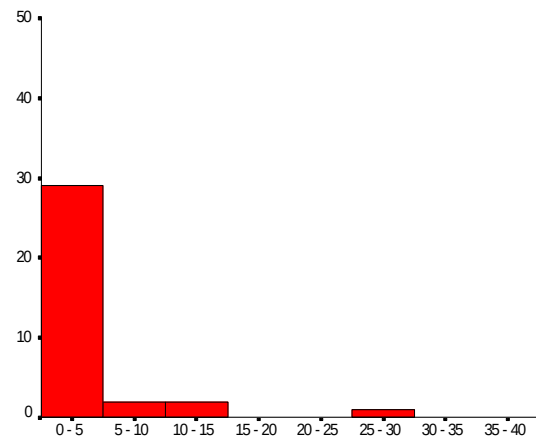


Abb. 6f'

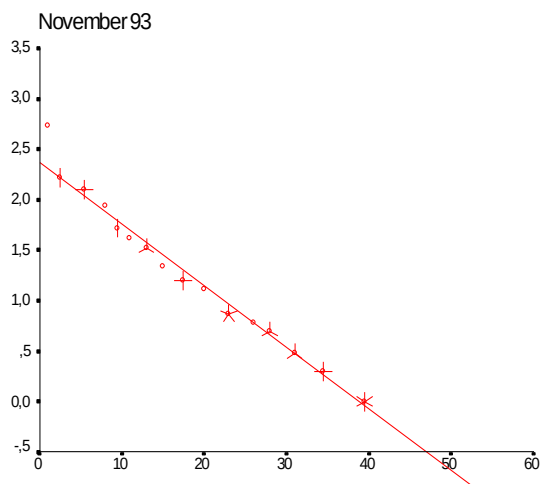


Abb. 6g

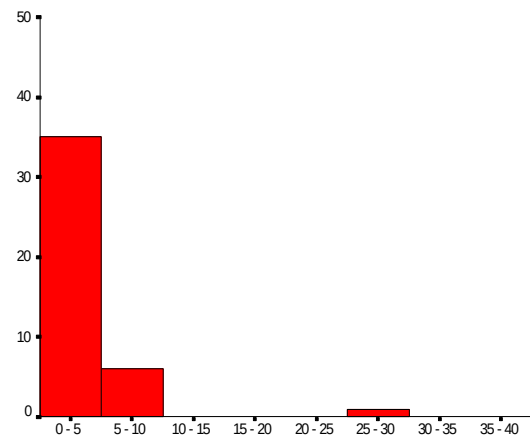


Abb. 6g'

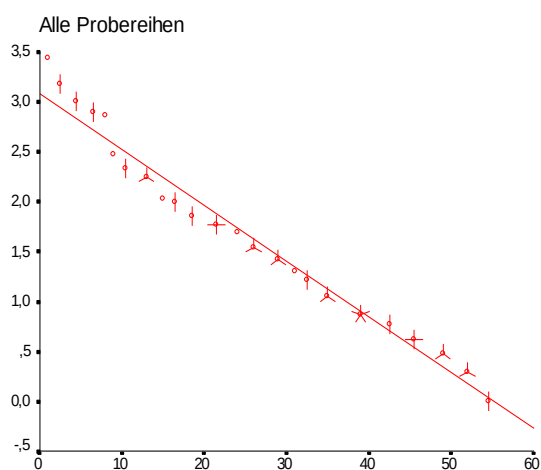


Abb. 6h

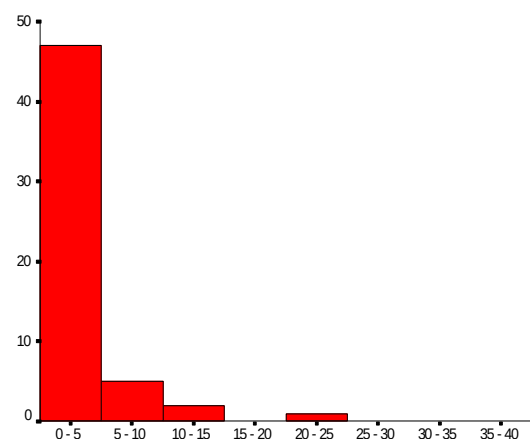


Abb. 6h'

Abb. 6 a-h. Relative-Abundanz-Muster für die einzelnen bzw. alle Probereihen. Ordinate: $\log(\text{Individuenzahlen})$ jeder Art. Abszisse: Ränge. Bei den verwendeten Symbolen steht jeder Strich für eine Art.

Abb. 6 a'-h'. Dominanz-Häufigkeitshistogramme für die einzelnen bzw. alle Probereihen. Ordinate: Artenzahlen. Abszisse: Dominanzbereich (in %).

4.6 Konstanz und Beziehung zwischen Populationsgröße und Verbreitung

Die Konstanzkurven werden in Abb. 7a-7h präsentiert. Sie haben eindeutig nur ein Maximum bei den seltenen Arten. Bei der Beziehung zwischen Abundanz und Konstanz ist die Tendenz klar zu erkennen, daß eine positive Beziehung zwischen Individuendichte und Verbreitung ($p < 0,001$, Abb. 7a-7h) besteht. Dieses Ergebnis ist für alle Probereihen stabil. In diesem Fall ist bemerkenswert, daß die $\log(\text{Abundanz})$ -Konstanz-Kurven eine bessere Anpassung zur exponentiellen Formen zeigen.

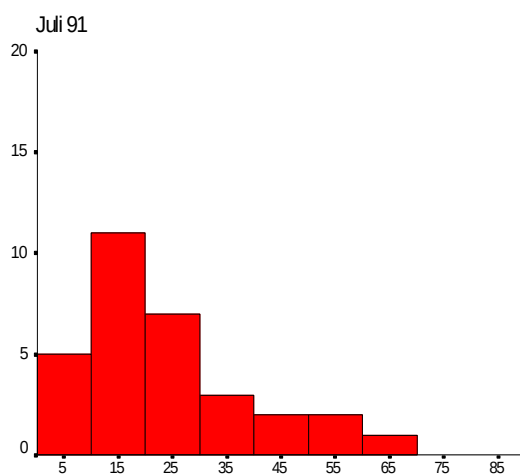


Abb. 7a

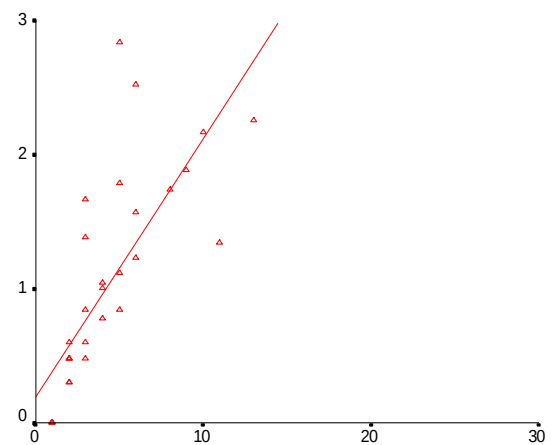


Abb. 7a'

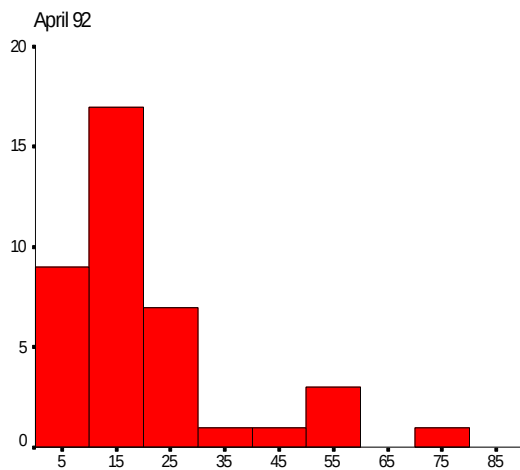


Abb. 7b

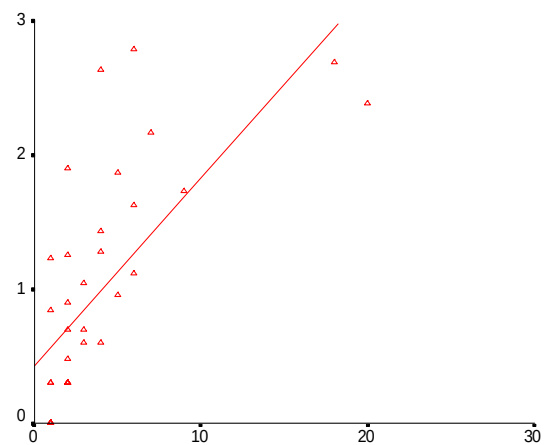


Abb. 7b'

Abb. 7 a-h. Konstanz Häufigkeitshistogramme für die einzelnen bzw. alle Probereihen.
Abb. 7 a'-h'. Abundanz-Verbreitungs-Kurven für die einzelnen bzw. alle Probereihen.

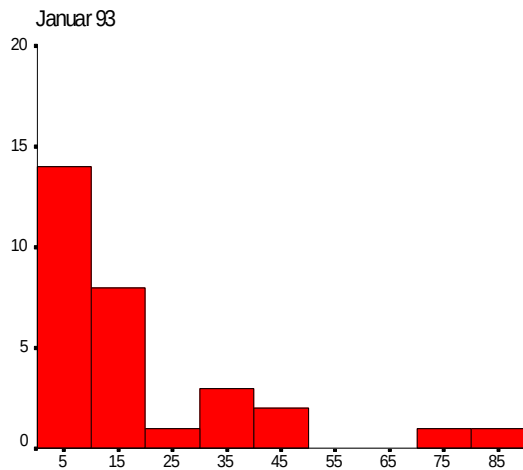


Abb. 7c

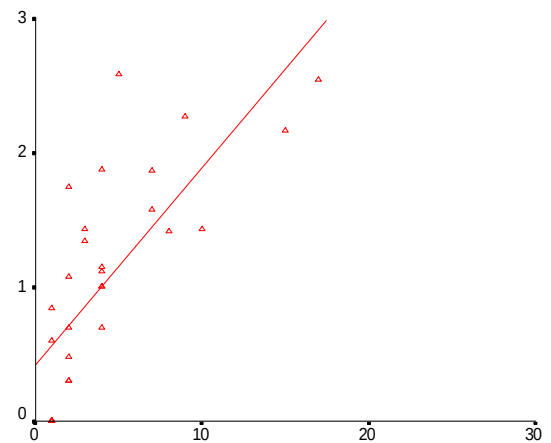


Abb. 7c'

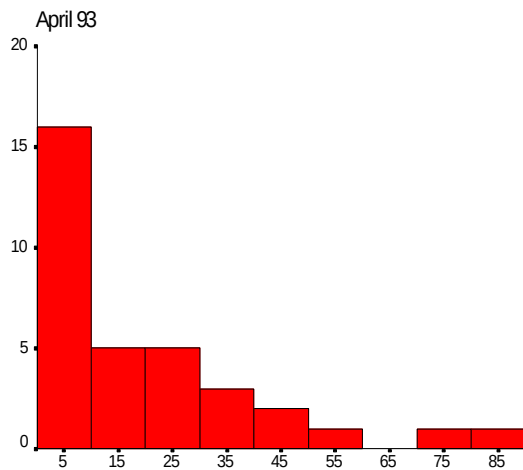


Abb. 7d

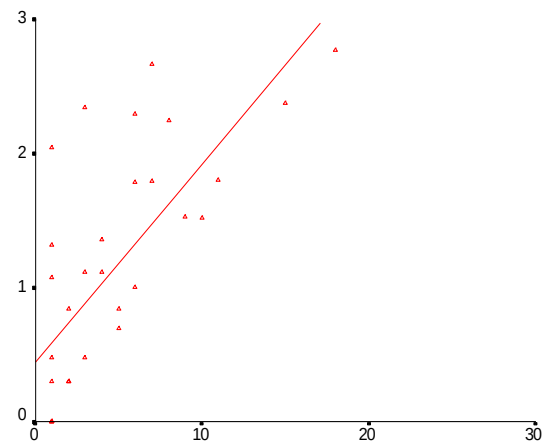


Abb. 7d'

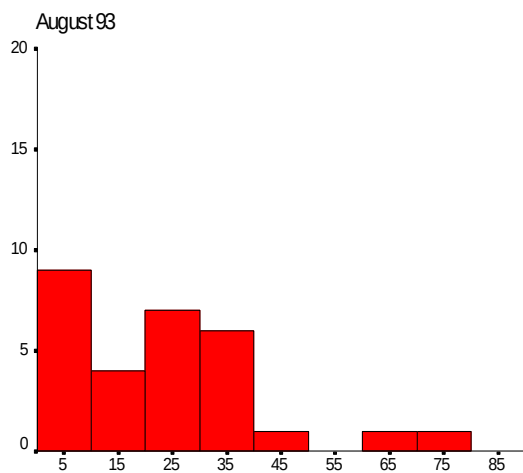


Abb. 7e

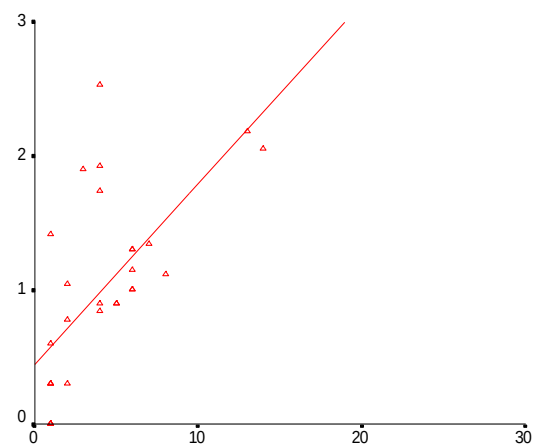


Abb. 7e'

Abb. 7 a-h. Konstanz Häufigkeitshistogramme für die einzelnen bzw. alle Probereihen.
 Abb. 7 a'-h'. Abundanz-Verbreitungs-Kurven für die einzelnen bzw. alle Probereihen.

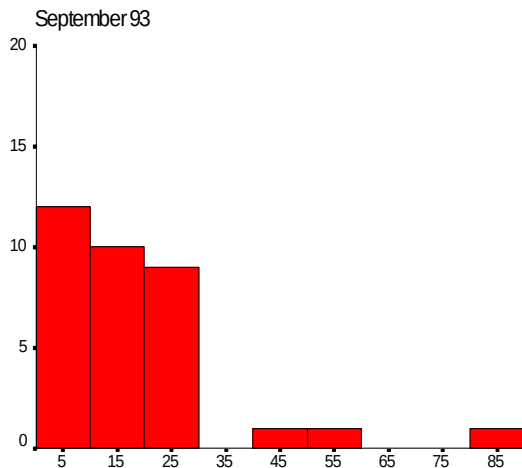


Abb. 7f

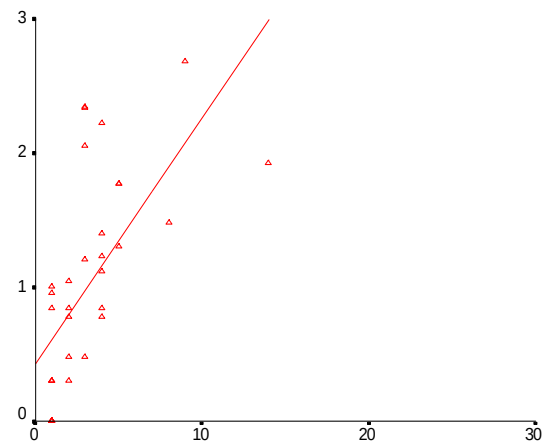


Abb. 7f'

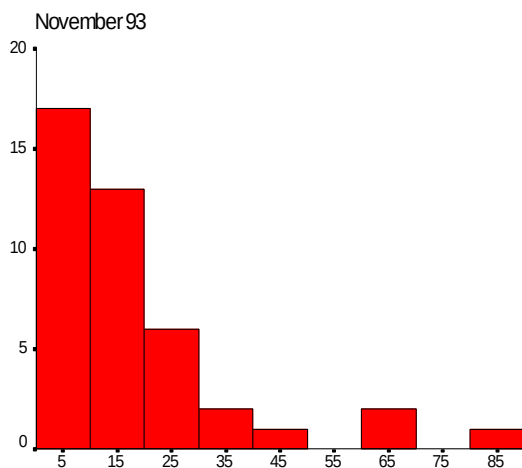


Abb. 7g

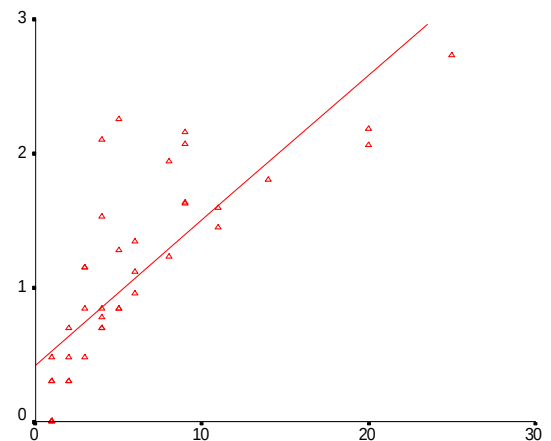


Abb. 7g'

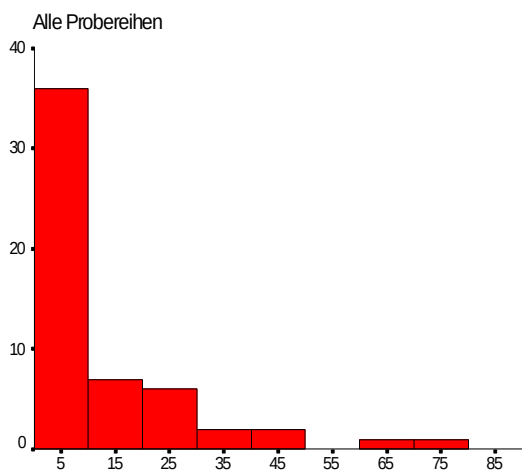


Abb. 7h

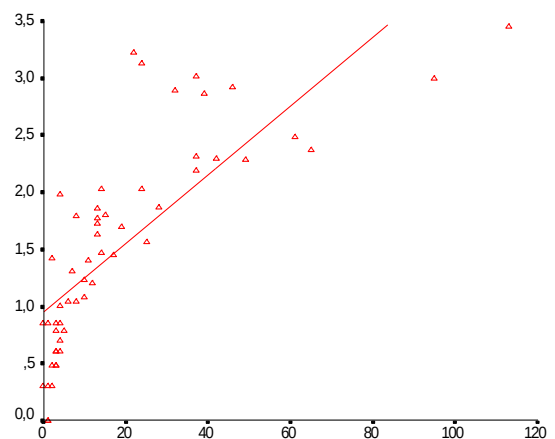


Abb. 7h'

Abb. 7 a-h. Konstanz Häufigkeitshistogramme für die einzelnen bzw. alle Probereihen. Ordinate: Artenzahlen. Abszisse: Konstanzbereich (in %).

Abb. 7a'-h'. Abundanz-Verbreitungskurven für die einzelnen bzw. alle Probereihen. Ordinate: $\log(\text{Individuenzahlen})$. Abszisse: Zahl der Proben, in denen eine Art gefunden wurde.

4.7 Standorte

Dieser Teil soll zwei Zwecke erfüllen. Zum einen werden die speziellen Eigenschaften jedes Standortes präsentiert. Diese Aufgabe wird dadurch begrenzt, daß die naturnahen Standorte ziemlich inhomogen sind. Die Analyse für die Beziehung zwischen der Abundanz und der Diversität der einzelnen Proben mit den Umweltparametern wird hier nicht berücksichtigt. Die Berechnungen sind auch für jeden Standort durchgeführt worden, die Ergebnisse hatten aber keine Aussagekraft. Die vorhandene Variabilität innerhalb jeden Standortes und die Zahl der Proben war fast immer zu klein, um statistisch sinnvolle Ergebnisse zu erzielen.

Zum anderen werden Analysen dargestellt, die für die gesamte Population durchgeführt worden sind. Zur Überprüfung dieser Analysen muß das Verfahren für kleinere Einheiten wiederholt werden, namentlich die Analyse für die Dominanz- (Tokeshi 1993) und Konstanzverhältnisse (Gotelli & Simberloff 1987).

4.7.1 Pappelforst

Der Pappelforst wird vor allem von der geringen Akkumulation von organischem Material im Boden gekennzeichnet (Tab. 15). Die Collembolenfauna des Pappelforstes zeichnet sich durch die geringste Populationsdichte und Biomasse aller Standorte aus (Tab. 16, 17). Der durchschnittliche Diversitätswert je Probe ist im Vergleich mit den anderen Standorten niedriger (Tab. 17). Allerdings ergibt sich bei einem Vergleich der Gesamtdiversität dieses Standortes mit den anderen Standorten oftmals ein höherer Wert (Tab. 18). Es wurden 30 Arten nachgewiesen. Auffällig sind die hohen Abundanzen bei *Sminthuridae* und *Poduridae* im Spätsommer (Tab. 16, Abb. 8). Der W-Wert war mit 0,17 ($p < 0,02$) der niedrigste von allen Standorten. 16 Arten wiesen einen Dominanz Wert größer als 1 auf und wurden in der Berechnung vom W-Wert berücksichtigt. Sie machten 92,8% der gefangenen Tieren aus.

Die Dominanz- und Konstanzverhältnisse, wie in Abb. 9a, a' und 10a, a' gezeigt, wiederholen das Muster, welches schon für alle Standorte zusammen beschrieben wurde.

Die Bodenverdichtung hat größtenteils den Lebensraum für Collembolen auf die Bodenoberfläche beschränkt. Selbst in den Sommermonaten, in denen die höheren Abundanzen in den natürlichen Wäldern in tieferen Bodenschichten gefunden wurden,

wurde die Mehrheit der Tiere im Pappelforst immer noch auf der oberen Bodenschicht gefunden (Tab. 19).

Tab. 15. Jahreszeitliche Veränderung der erfaßten Bodenparameter im Pappelforst.

$\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Org. Mat. (%)	Feuchtig. (%)	Dehydr. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- tem.(°C)
April 92	$\bar{x}$	5,43	20,87	-	-	121	18,5
	s	1,26	5,44	-	-	23	3,1
Januar 93	$\bar{x}$	7,12	20,54	0,144	7,27	162	1,2
	s	1,11	2,13	0,048	0,26	50	0,7
April 93	$\bar{x}$	7,77	20,15	0,122	6,55	108	11,1
	s	0,82	3,39	0,037	0,17	20	4,8
August 93	$\bar{x}$	8,41	3,14	-	6,90	154	29,3
	s	0,77	1,64	-	0,13	29	8,2
Septemb. 93	$\bar{x}$	9,62	11,47	0,088	7,52	127	18,1
	s	1,03	3,35	0,032	0,20	47	0,21
Novemb. 93	$\bar{x}$	7,94	20,66	0,117	7,11	96	3,1
	s	0,46	1,00	0,035	0,16	29	2,1

Tab. 16 Abundanz aller im Pappelforst gefangenen Collembolenarten.

	Jul.91	Apr.92	Jan.93	Apr.93	Aug.93	Sep.93	Nov.93
<i>Anurida pygmaea</i>	0	1	1	0	4	0	11
<i>Arrhopalites caecus</i>	0	1	0	0	0	0	2
<i>Ceratophysella engadinen.</i>	0	0	1	0	5	0	1
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	3	0	0	0	5	1	3
<i>Cyphoderus gallicus</i>	0	1	0	1	0	0	0
<i>Doutnacia xerophila</i>	1	0	3	0	3	0	0
<i>Entomobrya atrocincta</i>	1	0	0	0	0	1	5
<i>Entomobrya multifasciata</i>	1	0	0	0	1	1	1
<i>Friesea afurcata</i>	5	1	0	0	0	3	14
<i>Heteromurus major</i>	4	5	0	1	2	5	7
<i>Isotoma notabilis</i>	13	71	19	37	7	4	29
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	0	0	0	0	4	1	0
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	2	2	0	0	0	0	1
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Megalothorax minimus</i>	0	1	1	2	0	0	1
<i>Mesaphorura critica</i>	7	10	2	4	7	1	20
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	1	2	8	2	8	11	5
<i>Orchesella balcanica</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Proisotoma minuta</i>	0	0	0	2	0	0	1
<i>Protaphorura sp.</i>	0	0	1	3	0	11	2
<i>Protaphorura fimata</i>	0	0	0	0	0	19	1
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>	0	0	0	0	1	2	1
<i>Schoetella ununguiculata</i>	0	0	0	0	46	1	1
<i>Sminthurinus aureus</i>	3	0	2	0	0	0	2
<i>Sminthurinus elegans</i>	3	3	1	0	0	0	2
<i>Sminthurus viridis</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sphaeridia pumilis</i>	1	3	0	7	0	19	8
<i>Willemia scandinavica</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Xenylla maritima</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Xenyllodes populosus</i>	0	0	0	1	0	0	1

Tab. 17. Parameter der Pappelforstgemeinschaft für jede Probereihe. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Individuen	Biomasse (μg)	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	$\bar{x}$	6	-	5	1,10	0,66
	s	4	-	2	0,64	0,30
April 92	$\bar{x}$	10	14,5	4	0,56	0,36
	s	12	20,5	2	0,55	0,33
Januar 93	$\bar{x}$	5	9,7	3	0,97	0,67
	s	5	12,5	2	0,34	0,17
April 93	$\bar{x}$	8	10,8	3	1,01	0,68
	s	12	25,3	3	0,32	0,14
August 93	$\bar{x}$	14	22,1	5	0,94	0,55
	s	13	27,8	2	0,54	0,28
September 93	$\bar{x}$	24	35,4	4	0,88	0,58
	s	17	26,2	1	0,39	0,20
November 93	$\bar{x}$	20	45,8	7	1,45	0,78
	s	13	38,5	2	0,45	0,14

Tab. 18 Gemeinschaftsparameter des Pappelforstes für jede Probereihe. Die Werte sind für den gesamte Fang berechnet.

Pappelforst	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	15	2,32	0,86
April 92	12	1,22	0,49
Januar 93	10	1,65	0,72
April 93	11	1,48	0,62
August 93	12	1,82	0,73
September 93	14	2,10	0,79
November 93	24	2,53	0,80

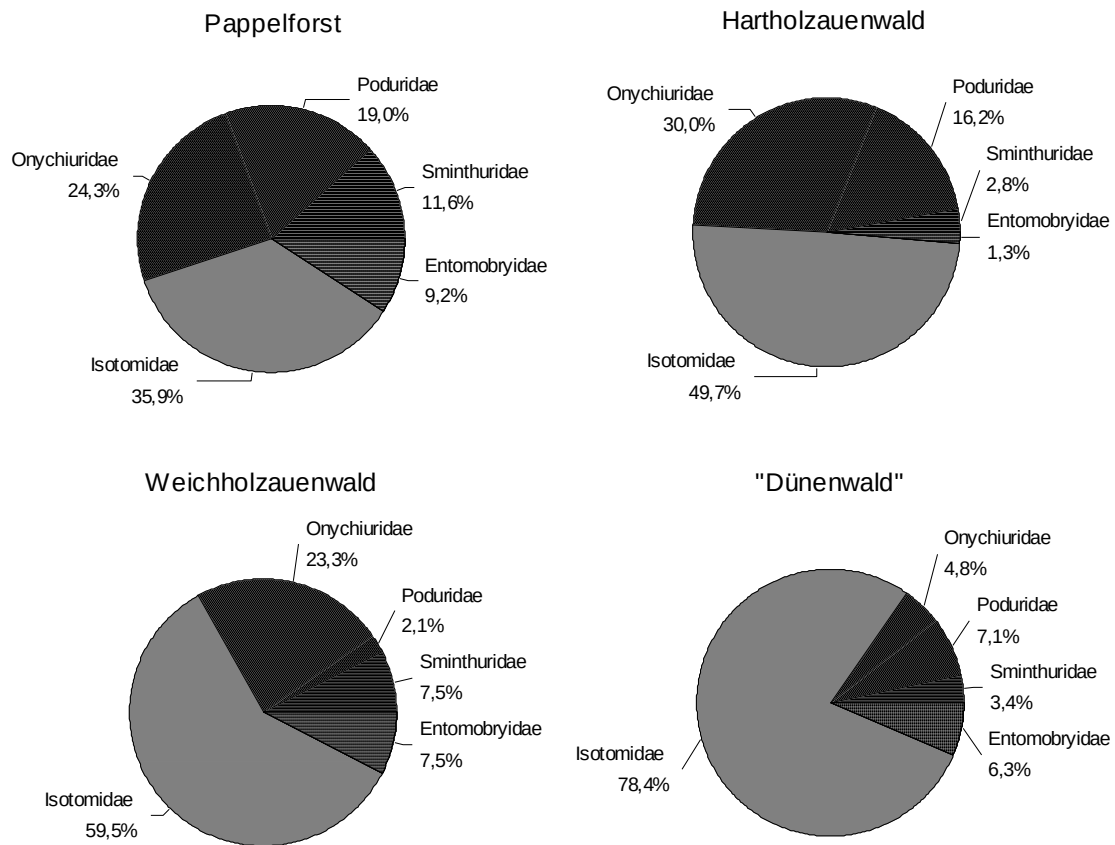


Abb. 8. Anteil jeder Familie an den gefangenen Individuen an den jeweiligen Standorten.

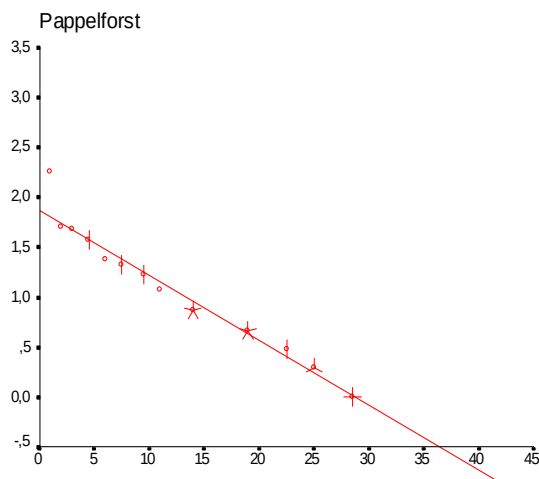


Abb. 9a

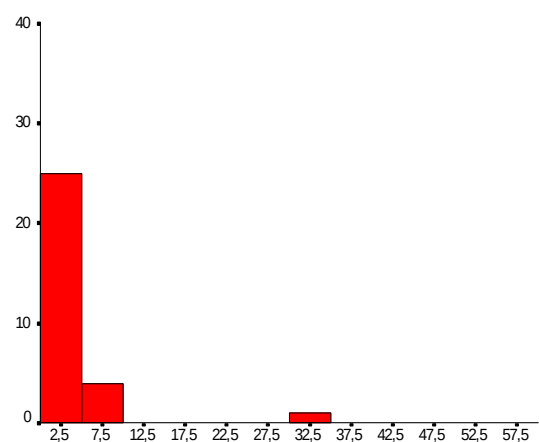


Abb. 9a'

Abb. 9 a-d. Relative-Abundanz-Muster für die einzelnen Standorte.

Abb. 9 a'-d'. Dominanz-Häufigkeitshistogramme für die einzelnen Standorte.

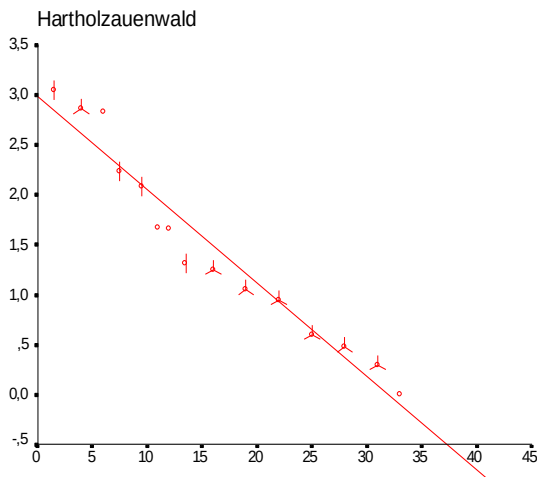


Abb. 9b

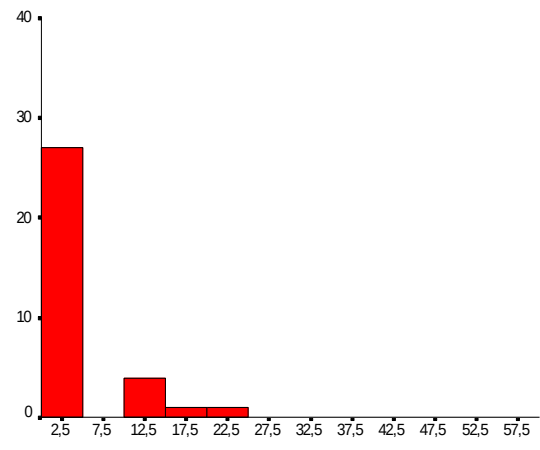


Abb. 9b'

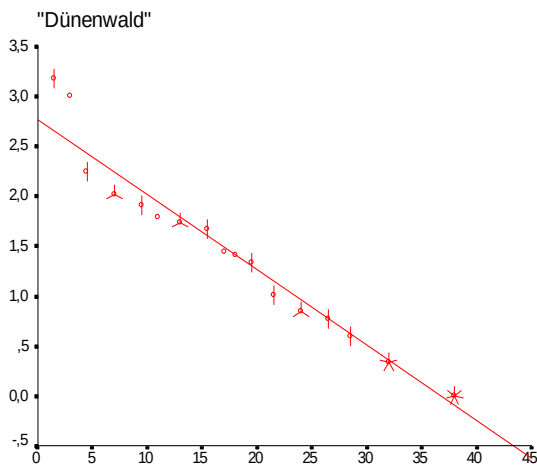


Abb. 9c

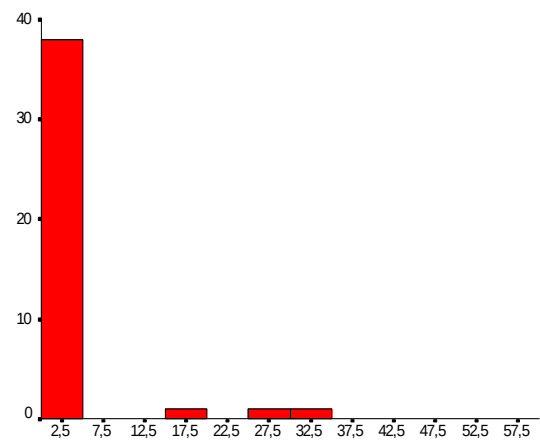


Abb. 9c'

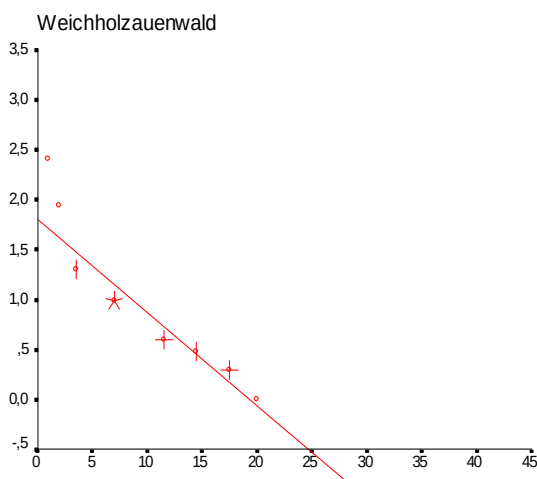


Abb. 9d

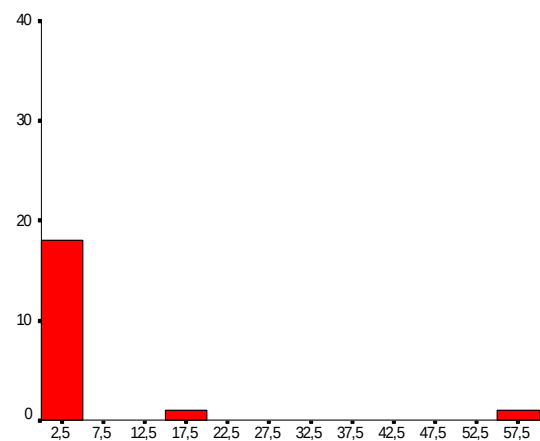


Abb. 9d'

Abb. 9 a-d. Relative-Abundanz-Muster für die einzelnen Standorte. Ordinate: $\log(\text{Individuenzahlen})$ jeder Art. Abszisse: Ränge. Bei den verwendeten Symbolen steht jeder Strich für eine Art.

Abb. 9 a'-d'. Dominanz-Häufigkeitshistogramme für die einzelnen Standorte. Ordinate: Artenzahlen. Abszisse: Dominanzbereich (in %).

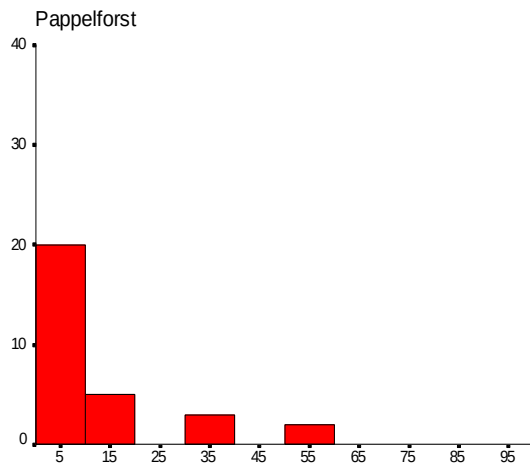


Abb. 10a

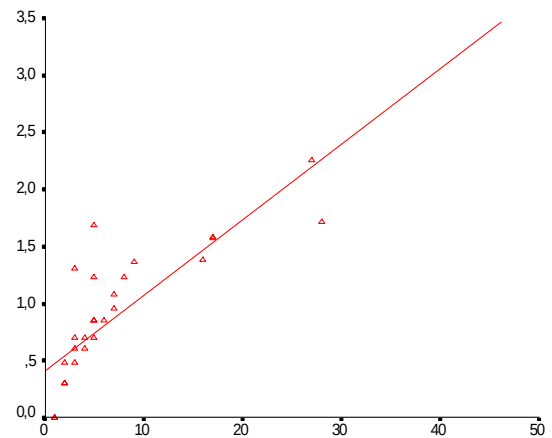


Abb. 10a'

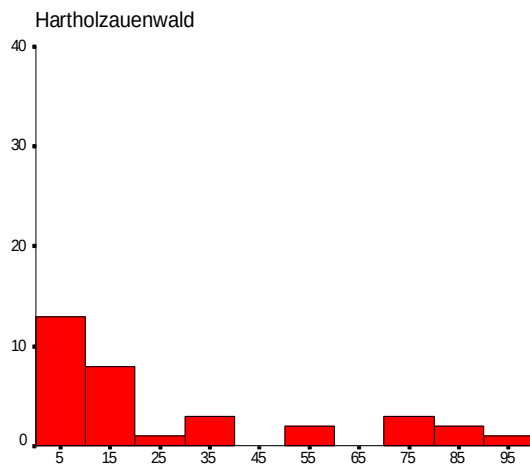


Abb. 10b

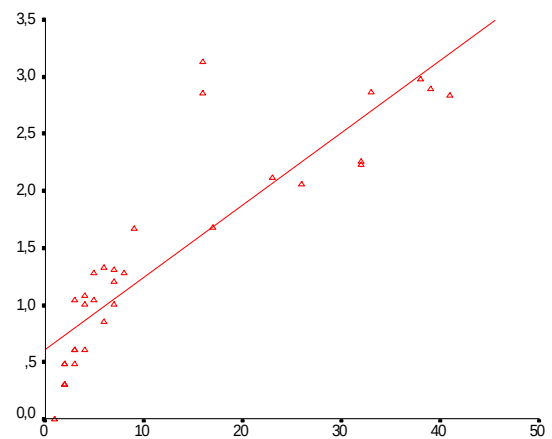


Abb. 10b'

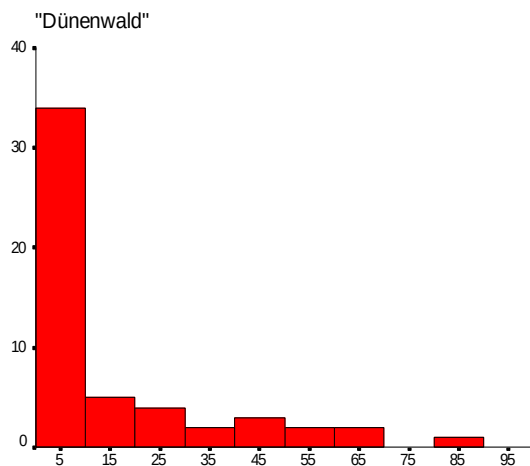


Abb. 10c

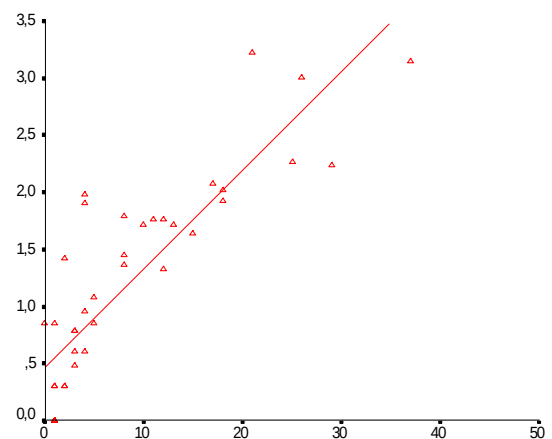


Abb. 10c'

Abb. 10 a-d. Konstanz Häufigkeitshistogramme für die einzelnen Standorte.
 Abb. 10 a'-d'. Abundanz-Verbreitungs-Kurven für die einzelnen Standorte.

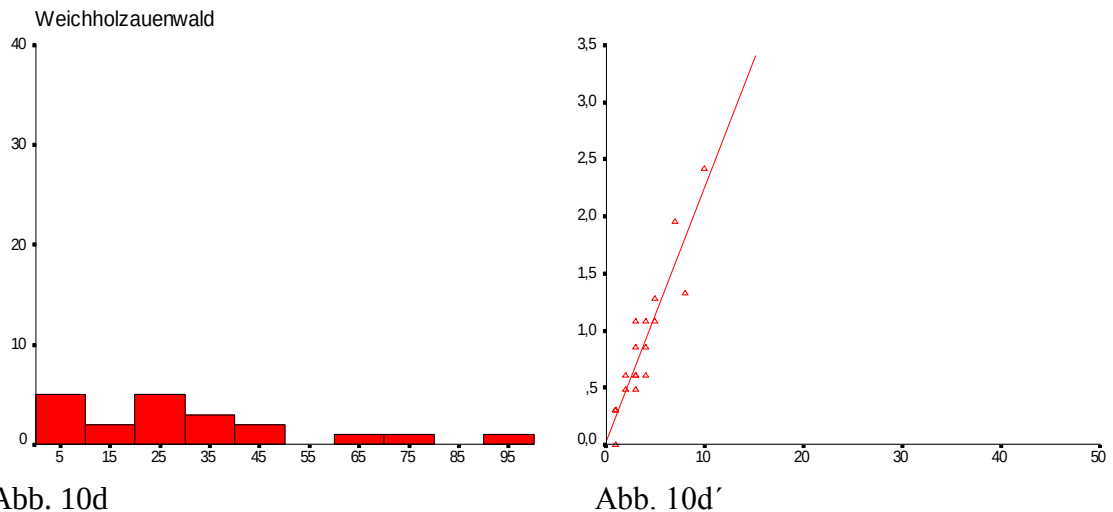


Abb. 10d

Abb. 10d'

Abb. 10 a-d. Konstanz Häufigkeitshistogramme für die einzelnen Standorte. Ordinate: Artenzahlen. Abszisse: Konstanzbereich (in %).

Abb. 10 a'-d'. Abundanz-Verbreitungs-Kurven für die einzelnen Standorte. Ordinate: $\log(\text{Individuenzahlen})$. Abszisse: Zahl der Proben, in denen eine Art gefunden wurde.

Tab. 19. Unterschiede der Abundanz zwischen den verschiedenen Tiefeschichten im Pappelforst (Mittelwert pro Probe). Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test): *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den Unterschied zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den Unterschied zwischen dritter und erster Spalte.

	Individuen			Biomasse (μg)		
	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	1*	6*	0	-	-	-
April 92	1*	6	3	0,6*	12,8	7,2
Januar 93	2	4	2	1,4	9,2	3,9
April 93	0*	6	5*	0,0*	5,0	11,3*
August 93	2*	11*	1	1,2*	20,7	0,2
Septemb. 93	3	13	5	3,3	15,9	11,8
Novemb. 93	4	7	9	5,8	9,3	30,7

4.7.2 Hartholzaunenwald

Der Boden im Hartholzaunenwald wird durch die Akkumulation von organischem Material und hohe mikrobielle Aktivität charakterisiert. (Tab. 20). Der Hartholzaunenwald weist eine reiche und differenzierte Collembolenfauna auf (Tab. 21). Die Artenzusammensetzung ist räumlich verschieden. Alte, reife Bestände unterscheiden sich eindeutig

von Beständen, die abgeholzt worden sind. So wird zum Beispiel *Cryptopygus thermophilus*, der in warmen Monaten in den alten Beständen dominiert, selten in abgeholzten Beständen gefunden. An diesem Standort ist der kleinste Anteil von *Sminthuridae* und *Entomobryidae* registriert worden (Abb. 8). Insgesamt wurden an diesem Standort 34 Arten und eine hohe durchschnittliche Diversität gefunden (Tab. 22). Es wird wieder die Diskrepanz deutlich, die zwischen der durchschnittlichen Diversität und der gesamt Diversität liegt (Tab. 23). Der W-Wert war mit 0,35 ($p < 0,002$) der höchste von allen Standorten. Es wurden 10 Arten mit Dominanzwerten größer als 1 berücksichtigt, die 95,4% aller gefangenen Tieren ausmachten.

Auch hier werden die allgemeinen Tendenzen, was die Dominanz- und Abundanzverhältnisse betrifft, bestätigt (Abb. 9b, 9b', 10b, 10b').

Der lockere Boden bietet für die Collembolen auch in tieferen Schichten einen Lebensraum. Im August 1993 wurde eine deutliche Wanderung in tiefere Schichten beobachtet (Tab. 24).

Tab. 20. Jahreszeitliche Veränderung der erfaßten Bodenparameter im Hartholzauwald. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Org. Mat. (%)	Feuchtig. (%)	Dehydr. Aktivität	pH	Leitfähig. ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	Boden- tem.(°C)
April 92	$\bar{x}$	27,52	37,68	-	-	424	12,2
	s	13,10	14,27	-	-	349	0,4
Januar 93	$\bar{x}$	22,72	24,03	0,481	7,02	465	3,4
	s	7,73	6,16	0,118	0,24	159	2,1
April 93	$\bar{x}$	26,59	34,01	0,491	7,05	278	10,3
	s	10,56	8,08	0,151	0,16	41	1,9
August 93	$\bar{x}$	21,33	5,04	-	6,98	367	23,5
	s	8,07	2,24	-	0,21	140	0,4
Septemb. 93	$\bar{x}$	21,88	13,31	0,252	6,97	239	18,4
	s	11,53	5,86	0,148	1,00	195	0,8
Novemb. 93	$\bar{x}$	23,81	23,45	0,338	7,12	225	6,2
	s	17,68	9,91	0,120	0,30	162	1,0

Tab. 21. Abundanz aller im Hartholzauenwald gefangenen Collembolenarten.

	Jul.91	Apr.92	Jan.93	Apr.93	Aug.93	Sep.93	Nov.93
<i>Allacma fusca</i>	0	2	0	0	0	1	0
<i>Anurida pygmaea</i>	23	31	20	22	3	2	12
<i>Ceratophysella engadinen.</i>	46	27	73	464	5	17	86
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	328	7	56	219	331	217	173
<i>Cyphoderus gallicus</i>	0	1	0	0	0	2	0
<i>Dicyrtoma saundersi</i>	0	2	0	2	0	0	3
<i>Doutnacia xerophila</i>	12	24	22	61	7	16	38
<i>Entomobrya multifasciata</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Entomobrya nevadensis</i>	0	0	0	0	2	0	0
<i>Friezea afurcata</i>	1	1	0	0	0	0	0
<i>Heteromurus major</i>	3	4	1	1	0	1	0
<i>Heteromurus nitidus</i>	1	2	0	0	0	0	0
<i>Isotoma notabilis</i>	148	159	117	250	117	91	65
<i>Isotomiella minor</i>	50	588	3	47	1	0	14
<i>Lathriopyga s.str. sp.</i>	7	0	1	1	2	9	0
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	0	1	5	5	1	0	4
<i>Megalothorax minimus</i>	0	11	0	2	0	3	3
<i>Mesaphorura critica</i>	15	37	28	28	6	12	42
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	117	96	100	193	86	15	78
<i>Oncopodura crassicornis</i>	0	5	5	0	0	0	0
<i>Proisotoma minuta</i>	1	2	0	0	1	0	8
<i>Protaphorura sp.</i>	61	75	145	173	20	156	142
<i>Protaphorura fimata</i>	0	0	0	3	0	0	1
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>	1	0	0	0	1	17	2
<i>Pseudosinella sexoculata</i>	1	0	7	0	0	2	1
<i>Schoetella ununguiculata</i>	0	1	1	0	9	0	0
<i>Sminthurinus aureus</i>	0	0	2	2	0	0	0
<i>Sminthurus echinatus</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Sphaeridia pumilis</i>	10	18	0	53	0	19	30
<i>Tomocerus lamelligerus</i>	0	6	0	6	5	1	1
<i>Willemia scandinavica</i>	2	17	13	12	1	0	1
<i>Xenylla maritima</i>	25	1	2	5	13	0	1

Tab. 22. Parameter der Hartholzauenwaldgemeinschaft für jede Probereihe. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Individuen	Biomasse (μg)	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	$\bar{x}$	144	-	11	1,70	0,71
	s	156	-	1	0,22	0,11
April 92	$\bar{x}$	189	235,0	11	1,70	0,69
	s	167	128,8	2	0,53	0,19
Januar 93	$\bar{x}$	88	198,2	9	1,61	0,73
	s	45	141,5	1	0,17	0,07
April 93	$\bar{x}$	229	348,1	12	1,61	0,66
	s	154	192,7	3	0,28	0,07
August 93	$\bar{x}$	90	89,6	8	1,21	0,53
	s	105	106,4	2	0,53	0,25
September 93	$\bar{x}$	147	278,3	10	1,11	0,48
	s	86	323,9	2	0,46	0,18
November 93	$\bar{x}$	91	155,54	10	1,56	0,68
	s	13	83,7	2	0,44	0,15

Tab. 23. Gemeinschaftsparameter des Hartholzauenwaldes für jede Probereihe. Die Werte sind für den gesamte Fang berechnet.

	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	19	1,95	0,66
April 92	24	1,75	0,55
Januar 93	18	2,13	0,74
April 93	21	2,07	0,68
August 93	20	1,49	0,50
September 93	18	1,80	0,62
November 93	22	2,20	0,71

Tab. 24. Unterschiede der Abundanz zwischen den verschiedenen Tiefeschichten im Hartholzauenwald (Mittelwerte pro Probe). Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

	Individuen			Biomasse (μg)		
	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	13	26	105*	-	-	-
April 92	43*	108	38	69,7	102,7	62,4
Januar 93	11	35	41*	36,6	63,4	98,2*
April 93	34	98	97*	32,6	125,9	189,7*
August 93	78	9	3*	68,3	15,7	7,0
September	35	33	79	29,3	69,0	180,0
November	7*	49	35*	15,3	67,0	73,2*

4.7.3 „Dünenwald“

Dieser Standort wird von der großen Variabilität der Bodenverhältnisse gekennzeichnet (Tab. 25); weiterhin ist für ihn ein relativ niedriger pH-Wert und starke Akkumulation von organischem Material charakteristisch. Hier wurden die meisten Arten gefunden (Tab. 26). Dieser Standort weist auch hohe Diversitäts- und Abundanzwerte auf (Tab. 27, 28). Auffällig sind die extrem niedrigen Abundanzen von *Onychiuridae*, deren Platz die *Isotomidae* eingenommen haben (Abb. 8). Der W-Wert war mit $W = 0,19$ ($p < 0,05$) niedrig. 13 Arten mit Dominanzwerten größer als 1 wurden für diese Berechnung berücksichtigt. Sie machten 94,0% der gefangenen Tieren aus. Die Artenzusammensetzung zeigt eine starke räumliche Variabilität, was mit den Bodenverhältnissen zusammenhängt. Die Stellen mit neutralem pH-Wert und hoher mikrobieller Aktivität werden von *Folsomia manolachei* dominiert. Andere Stellen, die eine Zwischenstufe darstellen, werden je nach Probenahmepunkt entweder von *Folsomia manolachei* oder von *Proisotoma minuta* dominiert. Diejenige mit niedrigem pH-Wert, hoher Salinität und niedriger mikrobieller Aktivität werden von *Proisotoma minuta* und *Isotoma notabilis* - die in den anderen Waldstreifen subdominant ist - dominiert. *Folsomia manolachei* ist hier kaum zu finden. Diese Stellen weisen die größten Abundanzen auf.

Auch hier werden die allgemeinen Dominanz- und Konstanzverhältnisse bestätigt (Abb. 9c, 9c', 10c, 10c').

Auch hier werden die oberen Schichten von den Tieren bevorzugt, mit Ausnahme von August 1993 (Tab. 29).

Tab. 25. Jahreszeitliche Veränderung der erfaßten Bodenparameter im „Dünenwald“.
 $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Org. Mat. (%)	Feuchtig. (%)	Dehydr. Aktivität	pH	Leitfähig. (μ S/cm)	Boden- Tem.(°C)
April 92	$\bar{x}$	35,08	36,51	-	-	311	13,2
	s	4,86	9,21	-	-	252	0,5
Januar 93	$\bar{x}$	50,24	54,45	0,217	5,91	1043	3,5
	s	15,09	8,98	0,122	0,87	717	0,6
April 93	$\bar{x}$	44,03	47,51	0,167	5,10	234	10,00
	s	26,42	8,02	0,067	1,13	105	0,9
August 93	$\bar{x}$	49,06	14,18	-	5,05	1802	21,7
	s	32,99	8,01	-	1,26	1820	1,4
Septemb. 93	$\bar{x}$	36,97	36,99	0,113	5,53	542	20,5
	s	28,20	27,66	0,096	1,11	552	0,5
Novemb. 93	$\bar{x}$	37,02	39,90	0,159	5,49	1187	8,5
	s	21,77	21,79	0,119	0,67	743	2,3

Tab. 26. Abundanz aller im „Dünenwald“ gefangenen Collembolenarten.

	Jul.91	Apr.92	Jan.93	Apr.93	Aug.93	Sep.93	Nov.93
Anurida pygmaea	14	24	5	11	1	0	2
Arrhopalites caecus	0	1	0	0	0	0	0
Cryptopygus bipunctatus	0	80	0	0	4	10	0
Dicyrtoma saundersi	0	0	0	3	0	0	4
Doutnacia xerophila	0	0	0	0	0	0	1
Entomobrya atrocincta	3	1	0	0	14	2	1
Entomobrya handschini	0	0	0	0	2	0	0
Entomobrya multifasciata	0	4	0	0	18	0	1
Entomobrya nevadensis	0	0	0	0	5	1	3

Tab. 26. Fortsetzung.

	Jul.91	Apr.92	Jan.93	Apr.93	Aug.93	Sep.93	Nov.93
<i>Folsomia candida</i>	0	0	7	0	0	0	0
<i>Folsomia manolachei</i>	688	426	74	110	26	219	127
<i>Friesea mirabilis</i>	2	0	0	0	0	1	0
<i>Heteromurus major</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Heteromurus nitidus</i>	0	0	0	0	0	0	2
<i>Isotoma notabilis</i>	20	258	212	229	29	389	260
<i>Isotomiella minor</i>	5	28	0	6	0	7	5
<i>Isotomodes sexsetosus</i>	0	1	4	0	0	0	1
<i>Isotomurus palustris</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	1	3	10	2	3	10	14
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	15	41	7	18	7	59	37
<i>Megalothorax minimus</i>	0	4	0	0	0	4	20
<i>Mesaphorura critica</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	29	58	38	5	19	4	17
<i>Neanura muscorum</i>	0	0	2	0	1	0	1
<i>Orchesella balcanica</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Proisotoma minuta</i>	9	124	382	192	83	113	106
<i>Protaphorura</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0
<i>Protaphorura fimata</i>	4	12	1	10	1	40	15
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>	0	1	0	0	77	1	1
<i>Pseudosinella sexoculata</i>	23	14	3	1	11	0	0
<i>Schoetella ununguiculata</i>	3	1	0	3	0	5	0
<i>Sminthurinus aureus</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Sminthurinus elegans</i>	0	2	0	0	0	0	0
<i>Sminthurinus niger</i>	0	5	0	21	0	0	0
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0	5	1	1	0	46	66
<i>Tomocerus lamelligerus</i>	0	2	0	0	1	1	0
<i>Triacanthella travei</i>	0	1	27	0	0	0	34
<i>Troglopodetes</i> sp.	0	0	0	0	0	7	0
<i>Willemia scandinavica</i>	0	0	1	0	1	0	4
<i>Xenylla maritima</i>	51	2	10	0	9	25	7
<i>Xenyllodes populosus</i>	1	18	22	12	1	1	2

Tab. 27. Parameter der Dünenwaldgemeinschaft für jede Probereihe. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Individuen	Biomasse (μg)	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	$\bar{x}$	146	-	7	0,88	0,43
	s	107	-	2	0,58	0,27
April 92	$\bar{x}$	190	209,1	11	1,40	0,59
	s	144	145,0	3	0,44	0,19
Januar 93	$\bar{x}$	117	239,7	7	0,83	0,38
	s	132	232,7	4	0,71	0,29
April 93	$\bar{x}$	212	266,8	10	1,12	0,48
	s	63	104,3	3	0,32	0,09
August 93	$\bar{x}$	54	95,0	9	1,35	0,65
	s	34	69,5	3	0,29	0,17
September 93	$\bar{x}$	159	224,4	9	1,09	0,50
	s	28	75,4	1	0,39	0,16
November 93	$\bar{x}$	95	303,0	11	1,38	0,59
	s	29	227,2	1	0,26	0,12

Tab. 28. Gemeinschaftsparameter des „Dünenwaldes“ für jede Probereihe. Die Werte sind für die gesamte Fang berechnet.

	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
Juli 91	16	0,96	0,35
April 92	27	1,95	0,59
Januar 93	19	1,61	0,55
April 93	17	1,66	0,59
August 93	20	2,21	0,74
September 93	20	1,80	0,60
November 93	24	2,06	0,65

Tab. 29. Unterschiede der Abundanz zwischen den verschiedenen Tiefeschichten im „Dünenwald“ (Mittelwerte pro Probe). Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

	Individuen			Biomasse (μg)		
	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	51	58	37	-	-	-
April 92	26*	88	74*	15,1*	69,8	124*
Januar 93	29	40	48	39,4*	93,7	106,7*
April 93	25	130	65	27,9	151,6	87,3
August 93	41*	10*	3*	56,2	25,9*	12,8
Septemb. 93	24	48*	86*	24,0	62,0	138,2*
Novemb. 93	16	23*	56	36,4	42,8*	223,8*

4.7.4 Weichholzaunenwald

Die Ergebnisse des Weichholzaunenwaldes sind mit den anderen nicht ohne weiteres vergleichbar, denn sie stammen aus nur zwei Probereihen (Tab. 30, 31). Die Bodenverhältnisse zeigen hohe Feuchtigkeit und im Vergleich zu den anderen naturnahen Standorten einen niedrigen Anteil an organischem Material. Es wurden insgesamt 20 Arten festgestellt (Zu den gleichen Probenahmeterminen wurden im Pappelforst 26, im Hartholzaunenwald 25 und im „Dünenwald“ 29 Arten festgestellt). Die Familienzusammensetzung entspricht im großen und ganzen der durchschnittlichen Zusammensetzung mit Ausnahme des niedrigen *Poduridae* Anteils (Abb. 8). Der W-Wert betrug 0,60 ($p < 0,05$). Es wurden 9 Arten mit Dominanzwerten größer als 1 berücksichtigt, sie machten 93,4% aller gefangenen Tieren aus. Dieser Standort besitzt eine arme Collembolenfauna, die Abundanz- und Diversitätswerte sind niedrig (Tab. 32, 33). Die Biomasse war im November hoch, was mit dem Auftreten von einigen großen Arten, wie *Tomocerus lamelligerus* und *Lepidocyrtus paradoxus* zu erklären ist.

Wie überall haben sich die von der ganzen Gemeinschaft beschriebenen Dominanz- und Konstanz-Verhältnisse bestätigt (Abb. 9d, 9d', 10d, 10d').

Die Tiere, mit Ausnahme von einigen kleinen Formen, sind nur an der Bodenoberfläche zu finden (Tab. 34).

Tab. 30. Jahreszeitliche Veränderung der erfaßten Bodenparameter im Weichholzaunenwald. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

		Org. Mat. (%)	Feuchtig. (%)	Dehydr. Aktivität	pH	Leitfähig. (μ S/cm)	Boden- tem.(°C)
April 93	$\bar{x}$	16,95	45,84	0,230	7,14	230	10,9
	s	3,86	7,08	0,126	0,11	67	1,1
Novemb. 93	$\bar{x}$	13,88	34,12	0,168	7,33	185	6,4
	s	4,71	10,30	0,053	0,27	95	0,6

Tab. 31. Abundanz aller im Weichholzaunenwald gefangenen Collembolenarten.

	April 93	Nov. 93
Anurida pygmaea	1	3
Ceratophysella engadinensis	2	0
Cryptopygus thermophilus	0	2
Deutonura phlegraea	2	1
Dicyrtoma saundersi	2	0
Doutnacia xerophila	0	4
Heteromurus nitidus	1	11
Isotoma notabilis	72	186
Isotomiella minor	9	3
Lepidocyrtus paradoxus	1	3
Megalothorax minimus	6	15
Mesaphorura critica	1	2
Mesaphorura krausbaueri	37	51
Onychiurus s.str. sp.	0	7
Proisotoma minima	0	2
Proisotoma minuta	2	2
Protaphorura franzi	0	7
Pseudachorutes subcrassus	0	1
Sphaeridia pumilis	2	10
Tomocerus lamelligerus	1	18

Tab. 32. Parameter der Weichholzaunenwaldgemeinschaft für jede Probereihe. $\bar{x}$: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung.

	April 93		November 93	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
Individuen	28	21	56	23
Biomasse (μg)	52,7	37,5	251,0	226,1
Arten	6	3	9	2
Diversität (H_s)	0,91	0,39	1,23	0,39
Evenness (E_s)	0,68	0,14	0,57	0,15

Tab. 33. Gemeinschaftsparameter des Weichholzaunenwaldes für jede Probereihe. Die Werte sind für den gesamte Fang berechnet.

	Arten	Diversität (H_s)	Evenness (E_s)
April 93	14	1,49	0,56
November 93	18	1,64	0,57

Tab. 34. Unterschiede der Abundanz zwischen den verschiedenen Tiefeschichten im Weichholzaunenwald (Mittelwerte pro Probe). Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

	Individuen			Biomasse (μg)		
	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
April 93	3*	13	13*	7,1	12,6	33,2*
November 93	7*	32*	17	8,4*	102,2	137,3*

4.7.5 Vergleich der Standorte

Die vier Standorte unterscheiden sich in den absoluten Werten der untersuchten Bodenparameter, aber auch in deren Variationsgrad (Tab. 35, 36). So ist der Pappelforst der Standort, der am ärmsten an organischer Substanz ist und er weist die niedrigste Dehydrogenaseaktivität und die niedrigste Salinität auf.

Der „Dünenwald“ ist der an organischer Substanz reichste Standort und dessen Feuchtigkeit ist nur mit dem Weichholzaunenwald vergleichbar. Die höchste Dehydrogenaseaktivität wurde im Hartholzaunenwald registriert. Der „Dünenwald“ hatte die niedrigsten pH-Werte und der Weichholzaunenwald und der Pappelforst die höchsten, umgekehrt verhalten sich die Salinitätswerte (Tab. 35). Am eintönigsten ist der Pappelforst und im Gegensatz dazu zeigt der „Dünenwald“ die stärkste Variation der Umweltparameter, besonders bei der Dehydrogenaseaktivität und dem pH-Wert (Tab. 36).

Die Unterschiede der Gemeinschaften der verschiedenen Standorte zeigt Abb. 11a-d zusammengefaßt. Der Pappelforst ist an Arten, Biomasse und Individuen der ärmste Standort (Tab. 37). Von den natürlichen, besser naturnahen, Wäldern wurden die geringsten Abundanzwerte im Weichholzaunenwald ermittelt. Im „Dünenwald“ sind dagegen die meisten Arten gefunden worden. Der Hartholzaunenwald hat die höchste durchschnittliche Diversität und Evenness pro Probe, allerdings wenn die Gesamtdiversität berechnet wird, hat der Pappelforst vergleichbar hohe Werte. Der Weichholzaunenwald und der Pappelforst hatten vergleichbare durchschnittliche Diversitätswerte. Die Unterschiede zwischen den Gesamtdiversitäts- und Gesamtevennesswerten der verschiedenen Standorten waren allerdings nie signifikant. Die Faunen des Pappelforstes und des Hartholzaunenwaldes waren am ähnlichsten. Die Fauna des „Dünenwaldes“ zeigt eine gleich große Ähnlichkeit mit der des Hartholzaunenwaldes und der des Pappelforstes und zeigt die größten Unterschiede zu der Fauna des Weichholzaunenwaldes (Tab. 38). Die Dominanzverhältnisse sehen anders aus (Tab. 38), da der Pappelforst dem Weichholzaunenwald am ähnlichsten ist. Im Gegensatz dazu haben die beiden naturnahen Wälder die geringste Ähnlichkeit miteinander. Die größte Ähnlichkeit dagegen zeigte sich bei der Untersuchung der Konstanzverhältnisse (Tab. 38). In diesem Fall zeigte der Pappelforst die geringste Ähnlichkeit mit allen anderen Standorten.

Tab. 35a, b, c. Signifikanzniveaus der Unterschiede der Bodenparameter (U-Test). n.s.: nicht signifikant auf dem 0,10 Niveau.

Tab. 35a. Feuchtigkeit und organisches Material.

	Feuchtigkeit (%)			Organisches Material (%)		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünenw.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	0,10			0,01		
Pappelforst	0,05	n.s.		0,01	0,01	
Weichholz.	n.s.	0,10	0,05	0,05	0,05	0,05

Tab. 35b. Dehydrogenase Aktivität und pH-Wert.

	Dehydrogenase Aktivität			pH		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	0,05			0,01		
Pappelforst	n.s.	0,05		0,01	n.s.	
Weichholz.	n.s.	0,10	0,10	0,05	0,05	n.s.

Tab. 35c. Leitfähigkeit und Bodentemperatur.

	Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)			Bodentemperatur ($^{\circ}\text{C}$)		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	n.s.			n.s.		
Pappelforst	0,01	0,01		n.s.	n.s.	
Weichholz.	0,05	0,10	0,05	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. 36a, b, c. Signifikanzniveaus der Unterschiede der Variationsgraden der Bodenparameter (U-Test). n.s.: nicht signifikant auf dem 0,10 Niveau.

Tab. 36a. Feuchtigkeit und organisches Material.

	Var.-Koeff. Feuchtigkeit			Var.-Koeff. organisches Material		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	n.s.			n.s.		
Pappelforst	n.s.	n.s.		0,05	0,01	
Weichholz.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,10	n.s.

Tab. 36b. Dehydrogenase Aktivität und pH.

	Var.-Koeff. Dehydrogenase Akt.			Var.-Koeff. pH		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	0,05			0,05		
Pappelforst	0,05	n.s.		0,01	n.s.	
Weichholz.	n.s.	n.s.	n.s.	0,05	n.s.	n.s.

Tab. 36c. Leitfähigkeit und Bodentemperatur.

	Var.-Koeff. Leitfähigkeit			Var.-Koeff. Bodentemperatur		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	n.s.			n.s.		
Pappelforst	0,01	0,10		0,10	n.s.	
Weichholz.	0,10	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

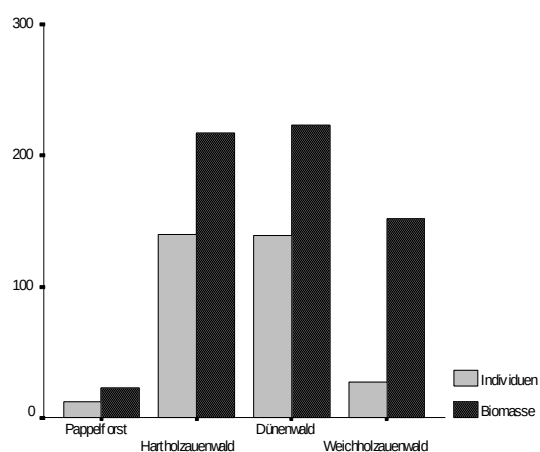


Abb. 11a.

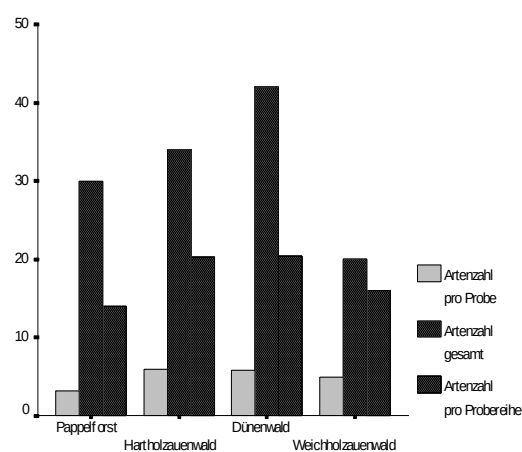


Abb. 11b.

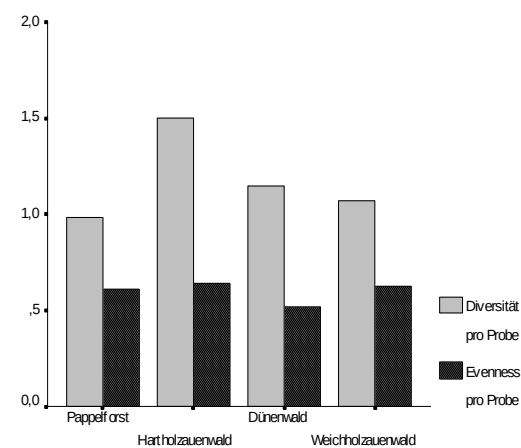


Abb. 11c.

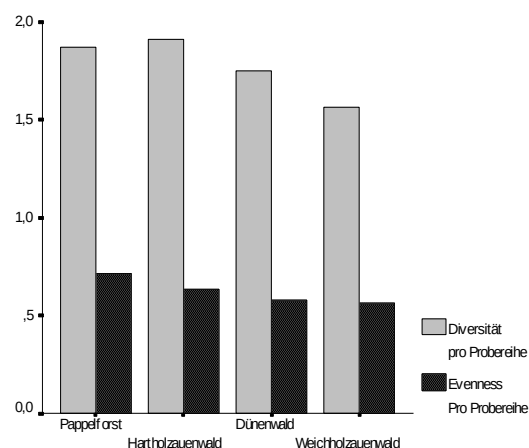


Abb. 11d.

Abb. 11a. Durchschnittliche Individuenzahlen und Biomasse (µg) pro Probe für jeden Standort.

Abb. 11b. Durchschnittliche Artenzahlen pro Probe und pro Probereihe und gesamte Artenzahlen für jeden Standort.

Abb. 11c. Durchschnittliche Diversitäts- und Evennesswerte pro Probe für jeden Standort.

Abb. 11d. Durchschnittliche Diversitäts- und Evennesswerte pro Probereihe für jeden Standort.

Tab. 37. Signifikanzniveaus der Unterschiede der Gemeinschaftsparametern (U-Test).
n.s.: nicht signifikant auf dem 0,10 Niveau.

Tab. 37a. Artenzahlen.

	Arten pro Probe			gesamte Arten		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	n.s.			n.s.		
Pappelforst	0,01	0,01		0,05	0,05	
Weichholz..	n.s.	0,10	0,10	n.s.	0,10	n.s.

Tab. 37b. Abundanz.

	Biomasse pro Probe			Individuen pro Probe		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	n.s.			n.s.		
Pappelforst	0,01	0,01		0,01	0,01	
Weichholz.	n.s.	n.s.	0,05	0,10	0,05	0,05

Tab. 37c. Diversität und Evenness.

	durchschnittliche Diversität (H_s)			durchschnittliche Evenness (E_s)		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	0,05			0,05		
Pappelforst	n.s.	0,01		n.s.	n.s.	
Weichholz.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Tab. 38 Ähnlichkeiten zwischen den verschiedenen Gemeinschaften.

	Renkonen Zahlen (%)			Kulczynski Zahlen		
	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.	„Dünen.“	Hartholz.	Pappel.
Hartholz.	25,9			0,49		
Pappelforst	39,16	39,4		0,30	0,41	
Weichholz.	34,85	36,26	47,8	0,42	0,42	0,32

	Fauna Identität		
	Hartholzauenwald	Pappelforst	„Dünenwald“
Pappelforst	0,73		
„Dünenwald“	0,68	0,68	
Weichholzauenwald	0,57	0,48	0,43

4.8 Autökologie ausgewählter Arten

In diesem Teil wird die Autökologie der häufigsten Arten mit der Ausnahme von *Mesaphorura krausbaueri* und *Isotomiella minor* besprochen. Die erste Art bereitet große Schwierigkeiten bei der Bestimmung. Bis vor kurzem (teilweise immer noch) wurden die Arten, die zu dieser Gruppe gehören als *Tullbergia krausbaueri* (s.l.) aufgeführt. Es ist unmöglich die juvenilen Tiere von der nahe verwandten *Mesaphorura critica* zu unterscheiden und so wurden viele Tiere von mir nicht berücksichtigt. Die Ergebnisse über die Autökologie dieser Art wären deshalb in Frage zu stellen.

Isotomiella minor war normalerweise nicht häufig, mit Ausnahme von April 1992. Die Daten, die in den anderen Jahren und Jahreszeiten gewonnen wurden, reichen nicht aus, um die Autökologie dieser Art zu erforschen.

Um das Bild der häufigen Arten zu vervollständigen, werden die Dominanz- und Konstanzwerte der acht Arten, die einen Dominanzwert über 1 erreicht haben und deren Autökologie nicht ausführlich besprochen wird, in Tab. 39, 40 präsentiert.

Tab. 39. Dominanzwerte der häufigen Arten mit Ausnahme der sechs ausführlich Bearbeiteten (s. Tab. 53-58).

	Juli 91	April 92	Januar 93	April 93	August 93	Sept. 93	Nov. 93	gesamt
A. pygmaea	2,1	2,4	1,7	1,4	0,8	0,1	1,4	1,5
D. xerophil.	0,7	1,0	1,8	2,5	1,0	0,9	2,1	1,6
I. minor	3,1	25,9	0,2	2,5	0,1	0,4	1,1	6,1
L. lanugin.	1,0	1,9	0,8	0,9	0,8	3,5	2,1	1,6
M. critica	1,2	2,0	2,5	1,4	1,2	0,8	3,2	1,9
M. krausb.	8,2	6,6	9,6	9,7	10,8	1,8	7,5	7,9
S. pumilis	0,6	1,1	0,1	2,6	-	4,9	5,7	2,4
X. maritima	4,3	0,1	0,9	0,2	2,1	1,5	0,5	1,2

Tab. 40. Konstanzwerte der häufigen Arten mit Ausnahme der sechs ausführlich Bearbeiteten (s. Tab. 53-58).

	Juli 91	April 92	Januar 93	April 93	August 93	Sept. 93	Nov. 93	gesamt
A. pygmaea	30,0	41,7	38,1	42,9	25,0	5,9	35,5	32,2
D. xerophil.	25,0	16,7	47,6	28,6	30,0	17,7	29,0	27,6
I. minor	40,0	29,2	9,5	33,3	5,0	11,8	19,4	21,1
L. lanugin.	30,0	33,3	9,5	19,1	20,0	29,4	29,0	24,3
M. critica	55,0	50,0	33,3	47,6	40,0	23,5	45,2	42,8
M. krausb.	50,0	58,3	71,4	71,4	70,0	47,1	64,5	62,5
S. pumilis	20,0	50,0	4,8	52,4	-	82,4	64,5	40,1
X.	45,0	12,5	19,1	23,8	35,0	23,5	19,4	24,3

4.8.1 *Isotoma notabilis*

Sie ist die häufigste und am weitesten verbreitete Art (Tab. 41). Ihre horizontale Verteilung ist weniger von Aggregationen geprägt als bei den anderen Arten. Die τ Werte für die Korrelation zwischen Variationskoeffizient und Populationsgröße betrugen - 0,59 (n.s.) für die Individuendichte und 0,33 (n.s.) für die Biomasse. Die zeitliche Variabilität war die niedrigste von allen Arten (Variationskoeffizient = 0,48). Es bestand kaum ein Verhältnis zwischen Individuendichte und dem Wetter ($\tau = - 0,14$, n.s. für Temperatur und $\tau = 0,10$, n.s. für Niederschlagsmenge). Dieses Tier zeigt ein starkes positives Verhältnis zur Feuchtigkeit und akkumulierte organische Substanz. Eine schwächere Beziehung zeigt es zu hohen Salinitäts- und niedrigen pH-Werten (Tab. 42, 43, 44). Die maximale Individuendichte wird im Frühling und im Herbst erreicht (Tab. 44). Wie aus den Körpergrößen-Diagrammen ersichtlich, reproduziert sich dieses Tier das ganze Jahr über (Abb. 12). In den kalten Monaten verlangsamt sich allerdings der Rhythmus der Reproduktion und der Anteil der älteren Tiere steigt. Die meisten Tieren halten sich in der oberen Bodenschicht oder im Laubstreu auf (Tab. 45). Eine Ausnahme war der August 1993, als die meisten Tieren sich in den tieferen Schichten befanden.

Tab. 41. Populationsparameter für *Isotoma notabilis* (ohne Weichholzauenwald). Individuenzahlen und Biomassewerte sind pro Probe berechnet.

	Konstanz	Dominanz (Individ.)	Individuen	Var.-Koef. (Individ.)	Biomasse (μg)	Var.-Koef. (Biomasse)
Juli 91	65,00	10,13	9	2,26	-	-
April 92	79,17	20,51	20	1,11	28,1	1,19
Januar 93	80,95	22,78	17	1,46	26,4	1,23
April 93	85,71	24,00	28	1,19	29,1	1,20
August 93	65,00	14,56	8	2,53	6,8	2,43
September 93	52,94	28,37	28	1,61	26,1	1,56
November 93	80,65	26,91	17	1,38	32,7	1,65

Tab. 42. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten von *Isotoma notabilis* und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzauenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	gesamt	Apr. 92	Jan. 93	Apr.93	Aug. 93	Sep. 93	Nov. 93
Feuchtigkeit (%)	0,37*** 0,39***	0,31 0,39*	0,24 0,21	0,48* 0,46*	0,18 0,22	0,49* 0,51*	0,44** 0,47**
Organisches Material (%)	0,35*** 0,36***	0,62** 0,64**	0,41* 0,42**	0,56** 0,66***	0,18 0,23	0,41* 0,43*	0,39* 0,41*
Dehydrogen. Aktivität	-0,02 0,01	- -	-0,10 -0,08	0,21 0,23	- -	-0,11 -0,14	-0,01 0,02
pH	-0,18* -0,19**	- -	-0,20 -0,28*	0,06 0,08	-0,29 -0,32	-0,36 -0,34	-0,40* -0,48*
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,20** 0,22**	0,46* 0,34*	0,19 0,11	0,44* 0,49*	0,06 0,12	0,10 0,07	0,34* 0,39*
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	-0,01 -0,06	-0,39* -0,40*	0,51* 0,60*	-0,05 -0,09	-0,33* -0,34*	0,51* 0,49*	0,32* 0,33*

Tab. 43. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten der bearbeiteten Arten und den untersuchten Bodenparametern (mit Weichholzaunenwald) im April 1993. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	<i>Isotoma notabilis</i>	<i>Proisot. minuta</i>	<i>Cryptop. thermoph.</i>	<i>Protaph. sp.</i>	<i>Folsomia manolach.</i>	<i>Ceratoph. engadin.</i>
Feuchtigkeit (%)	0,29 0,21	0,31 0,30	-0,18 -0,18	-0,12 -0,11	0,05 0,05	-0,15 -0,14
Organisches Material (%)	0,58*** 0,63***	0,05 0,04	0,32 0,32	0,36* 0,41*	0,12 0,12	0,23 0,22
Dehydrogen. Aktivität	0,12 0,17	-0,16 -0,15	0,44* 0,44*	0,42* 0,44*	-0,02 -0,03	0,62*** 0,63***
pH	0,03 0,02	-0,23 -0,23	0,23 0,23	0,22 0,25	-0,25 -0,25	0,42* 0,43*
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,29 0,33	-0,21 -0,21	0,31 0,31	0,52** 0,47**	0,22 0,22	0,50** 0,52**
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	-0,10 -0,15	-0,05 -0,02	-0,06 -0,06	-0,17 -0,13	0,04 0,04	0,04 0,03

Tab. 44. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten der bearbeiteten Arten und den untersuchten Bodenparametern (mit Weichholzaunenwald) im November 1993. *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	<i>Isotoma notabilis</i>	<i>Proisot. minuta</i>	<i>Cryptop. thermoph.</i>	<i>Protaph. sp.</i>	<i>Folsomia manolach.</i>	<i>Ceratoph. engadin.</i>
Feuchtigkeit (%)	0,41** 0,44***	0,13 0,12	-0,15 -0,15	-0,21 -0,21	0,25 0,23	-0,09 -0,09
Organisches Material (%)	0,28* 0,30*	0,15 0,14	0,02 0,02	0,02 0,01	0,27 0,25	0,19 0,18
Dehydrogen. Aktivität	-0,08 -0,07	-0,09 -0,08	0,27 0,27	0,45** 0,43**	0,18 0,18	0,57*** 0,58***
pH	-0,18 -0,21	-0,37* -0,36*	0,29 0,31	0,23 0,23	-0,40* -0,38*	0,28 0,26
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,28* 0,31*	0,12 0,11	-0,02 -0,02	-0,08 -0,09	0,41** 0,41**	0,06 0,05
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	0,30* 0,31*	0,25* 0,27*	0,13 0,13	-0,01 -0,02	0,47** 0,47**	0,07 0,08

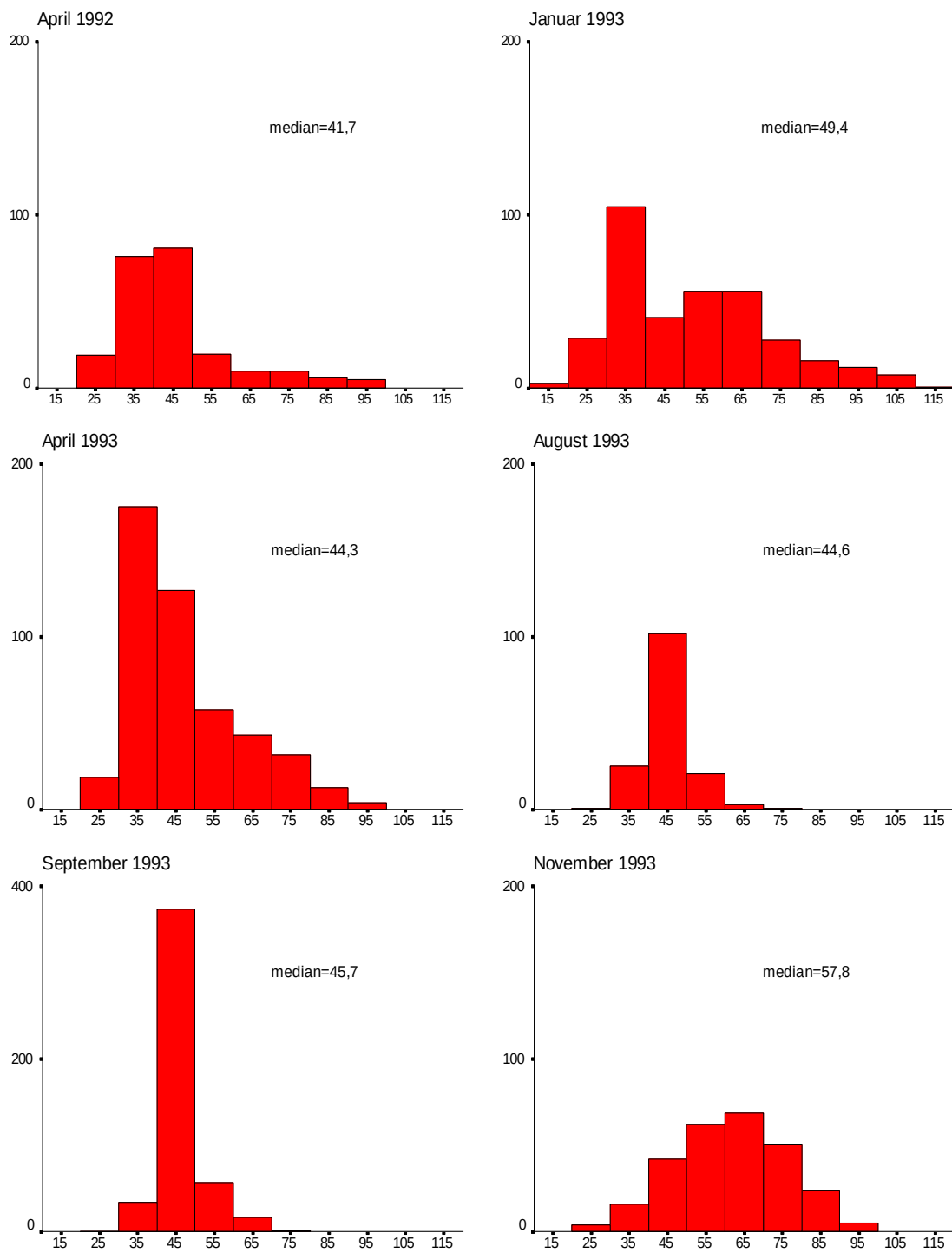


Abb. 12. Körperlängen-Verteilung und -Medianwerte (x0,01 mm) von *Isotoma notabilis*. Ordinate: Häufigkeit, Abszisse: Körperlängenbereich (x0,01 mm).

Tab. 45. Unterschiede der Abundanz von *Isotoma notabilis* zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. m: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

		Individuen			Biomasse (μg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	m	0*	3	11**	-	-	-
	s	1	3	22	-	-	-
April 92	m	3**	13	11*	4,2**	13,6	16,6*
	s	5	12	16	9,6	12,9	27,7
Januar 93	m	4**	9	8	4,9*	14,9	17,4*
	s	8	13	12	10,5	15,4	19,8
April 93	m	5**	16	12**	3,8**	15,9	19,1***
	s	10	22	11	8,3	20,8	17,5
August 93	m	9*	2	0*	8,2**	2,1	0,2**
	s	17	7	1	14,3	5,9	0,7
Septemb. 93	m	6	16*	32	5,6	14,2*	29,4
	s	8	24	32	7,2	20,8	28,6
Novemb. 93	m	4**	8	9*	7,5**	13,3	19,7**
	s	11	10	18	26,4	16,8	47,3

4.8.2 *Folsomia manolachei*

Im Untersuchungsgebiet zeigt das Tier eine Vorliebe für niedrige pH-Werte, für hohe Salinität und weiterhin für hohe Feuchtigkeit, organische Substanz und Leitfähigkeit. Trotz dieser allgemeinen Tendenz wurde sie in ganz sauren und salinen Proben nur selten gefunden (Tab. 46, 42, 43). Die Beziehung zwischen Populationsgröße und Variationskoeffizienten war negativ: $\tau = -0,59$ (n.s) für die Individuendichte und $\tau = -0,20$ (n.s) für die Biomasse. Sowohl die Monatstemperatur war mit der Populationsdichte positiv verbunden ($\tau = 0,43$, n.s.) als auch die Niederschlagsmenge ($\tau = 0,29$, n.s.). Die Population ist trotzdem im Spätsommer sehr klein (Tab. 47). Die zeitliche Variabilität der Population ist hoch (Variationskoeffizient = 1,01). In den kalten Monaten steigt der Anteil der geschlechtsreifen Tiere. *Folsomia manolachei* scheint sich hauptsächlich im

Frühling und Herbst zu reproduzieren (Abb. 13). Sie lebt meistens in der oberen Bodenschicht und im Laubstreu (Tab. 48). Im Juli 1991 und noch stärker im August 1993 zeigte sie eine Präferenz für die tiefere Schicht.

Tab. 46. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten von *Folsomia manolachei* und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzauewald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	gesamt	Apr. 92	Jan. 93	Apr.93	Aug. 93	Sep. 93	Nov. 93
Feuchtigkeit (%)	0,16* 0,16*	0,35 0,33	0,37* 0,37*	0,16 0,16	0,34 0,34	-0,14 -0,14	0,34 0,30
Organisches Material (%)	0,15* 0,15*	0,32 0,30	0,18 0,18	0,05 0,05	0,14 0,14	-0,17 -0,17	0,24 0,21
Dehydrogen. Aktivität	0,05 0,06	-	-0,08 -0,08	0,00 0,00	- -	0,27 0,27	0,15 0,15
pH	-0,24** -0,23**	-	-0,18 -0,18	-0,26 -0,26	-0,16 -0,16	-0,21 -0,21	-0,40* -0,37*
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,21** 0,22**	-0,08 -0,06	0,23 0,23	0,26 0,26	0,26 0,26	0,49* 0,49*	0,42* 0,42*
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	0,01 -0,01	-0,05 -0,05	0,37 0,37	0,07 0,07	-0,32 -0,32	0,43 0,43	0,51** 0,51**

Tab. 47. Populationsparameter für *Folsomia manolachei* (ohne Weichholzauewald). Individuenzahlen und Biomassewerte sind pro Probe berechnet.

	Konstanz	Dominanz (Individ.)	Individuen	Var.-Koef. (Individ.)	Biomasse (μg)	Var.-Koef. (Biomasse)
Juli 91	25,00	38,52	34	2,28	-	-
April 92	20,83	17,91	18	4,42	17,0	4,42
Januar 93	19,05	4,90	4	3,26	9,1	3,92
April 93	4,76	4,49	5	4,58	4,7	4,85
August 93	5,00	2,47	1	4,47	1,1	4,36
September 93	17,65	12,84	13	2,48	11,5	2,52
November 93	12,90	6,33	4	2,76	8,4	2,77

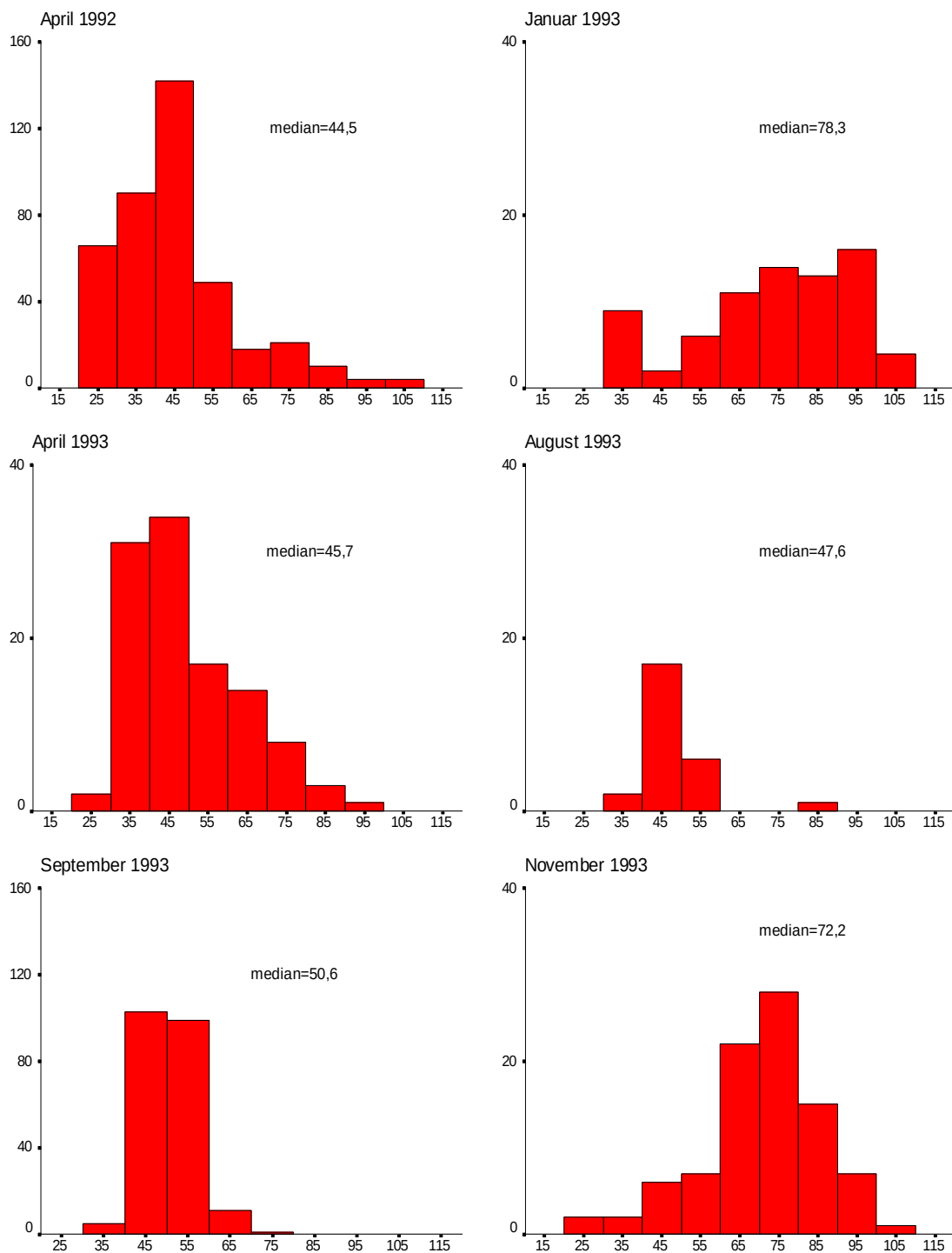


Abb. 13. Körperlängen-Verteilung und -Medianwerte (x0,01 mm)von *Folsomia manolachei*. Ordinate: Häufigkeit, Abszisse: Körperlängenbereich (x0,01 mm).

Tab. 48. Unterschiede der Abundanz von *Folsomia manolachei* zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. m: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Die Unterschiede sind auf dem 0,05 Niveau nicht signifikant (Wilcoxon-Test).

		Individuen			Biomasse (µg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	m	56	57	25	-	-	-
	s	42	63	29	-	-	-
April 92	m	17	58	31	9,7	46,3	31,7
	s	31	108	59	16,8	84,2	71,9
Januar 93	m	2	9	9	1,8	28,4	24,6
	s	2	12	10	2,6	46,4	32,3
April 93	m	15	64	56	22,5	58,8	30,3
	s	0	0	0	0,0	0,0	0,0
August 93	m	16	10	0	11,9	9,6	0,0
	s	0	0	-	0,0	0,0	-
Septemb. 93	m	9	22	42	7,4	18,2	39,6
	s	8	21	13	6,5	17,6	17,2
Novemb. 93	m	0	8	24	0,5	10,1	50,8
	s	1	7	12	1,1	10,0	11,8

4.8.3 *Cryptopygus thermophilus*

Diese Art erreicht ihre größte Populationsdichte im Sommer, ist aber das ganze Jahr über nachgewiesen und reproduziert sich auch das ganze Jahr über (Tab. 49, Abb. 14). Die Reproduktionsrate ist allerdings in den kalten Monaten bis hin zum Sommeranfang niedrig, da die Körpergrößenverteilung durch eine große Anzahl von ausgewachsenen Tieren geprägt ist. Die durchschnittliche Individuendichte ist mit der durchschnittlichen Monatstemperatur positiv ($\tau = 0,62$, $p < 0,05$) und mit der Niederschlagsmenge negativ ($\tau = -0,49$, n.s.) korreliert, die zeitliche Variabilität war trotzdem niedrig (Variationskoeffizient = 0,48, n.s.). Die horizontale Verteilung ist mit hoher mikrobieller Aktivität und neutralem pH-Wert verbunden. Eine schwächere negative Beziehung besteht mit der Feuchtigkeit (Tab. 50). Die horizontale Verteilung ist von Aggregationen geprägt (Tab. 49), die meisten Tiere wurden an den günstigen Standorten gefunden, an weniger günstigen Standorten waren es nur sehr wenige Individuen. Die Korrelation (τ -Wert)

zwischen Populationsgröße und Variationskoeffizient betrug - 0,24 (n.s.) für die Individuendichte und 0,20 (n.s.) für die Biomasse. Diese Art lebt hauptsächlich in den oberen Bodenschichten. Im August 1993 wurden fast alle Tiere tief im Boden gefunden (Tab. 51).

Tab. 49. Populationsparameter für *Cryptopygus thermophilus* (ohne Weichholzaunenwald). Individuenzahlen und Biomassewerte sind pro Probe berechnet.

	Konstanz	Dominanz (Individ.)	Individuen	Var.-Koef. (Individ.)	Biomasse (µg)	Var.-Koef. (Biomasse)
Juli 91	30,00	18,53	17	3,33	-	-
April 92	-	0,29	0	4,69	0,1	3,00
Januar 93	9,52	3,66	2	3,42	3,8	3,61
April 93	14,29	8,94	3	3,29	20,4	3,43
August 93	20,00	31,97	17	3,74	15,6	3,83
September 93	17,65	12,78	13	2,84	10,7	2,80
November 93	16,13	8,87	6	3,58	8,4	3,74

Tab. 50. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten von *Cryptopygus thermophilus* und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzaunenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	gesamt	Apr. 92	Jan. 93	Apr.93	Aug. 93	Sep. 93	Nov. 93
Feuchtigkeit (%)	-0,13 -0,13	0,34 0,34	-0,33 -0,33	-0,08 -0,08	0,06 0,06	-0,23 -0,23	-0,15 -0,15
Organisches Material (%)	0,08 0,04	0,33 0,33	0,02 0,02	0,30 0,27	-0,02 -0,02	0,05 0,05	-0,02 -0,02
Dehydrogen. Aktivität	0,27** 0,22*	- -	0,34 0,34	0,47* 0,47*	- -	0,38 0,38	0,27 0,27
pH	0,22** 0,20*	- -	0,10 0,10	0,41 0,41	0,06 0,06	0,23 0,23	0,29 0,31
Leitfähigkeit (µS/cm)	0,08 0,07	0,33 0,33	0,09 0,09	0,35 0,35	0,06 0,06	0,02 0,02	-0,02 -0,02
Temperatur (°C)	0,00 0,00	-0,25 -0,25	-0,01 -0,03	-0,01 -0,01	0,39* 0,39*	-0,11 -0,11	0,13 0,13

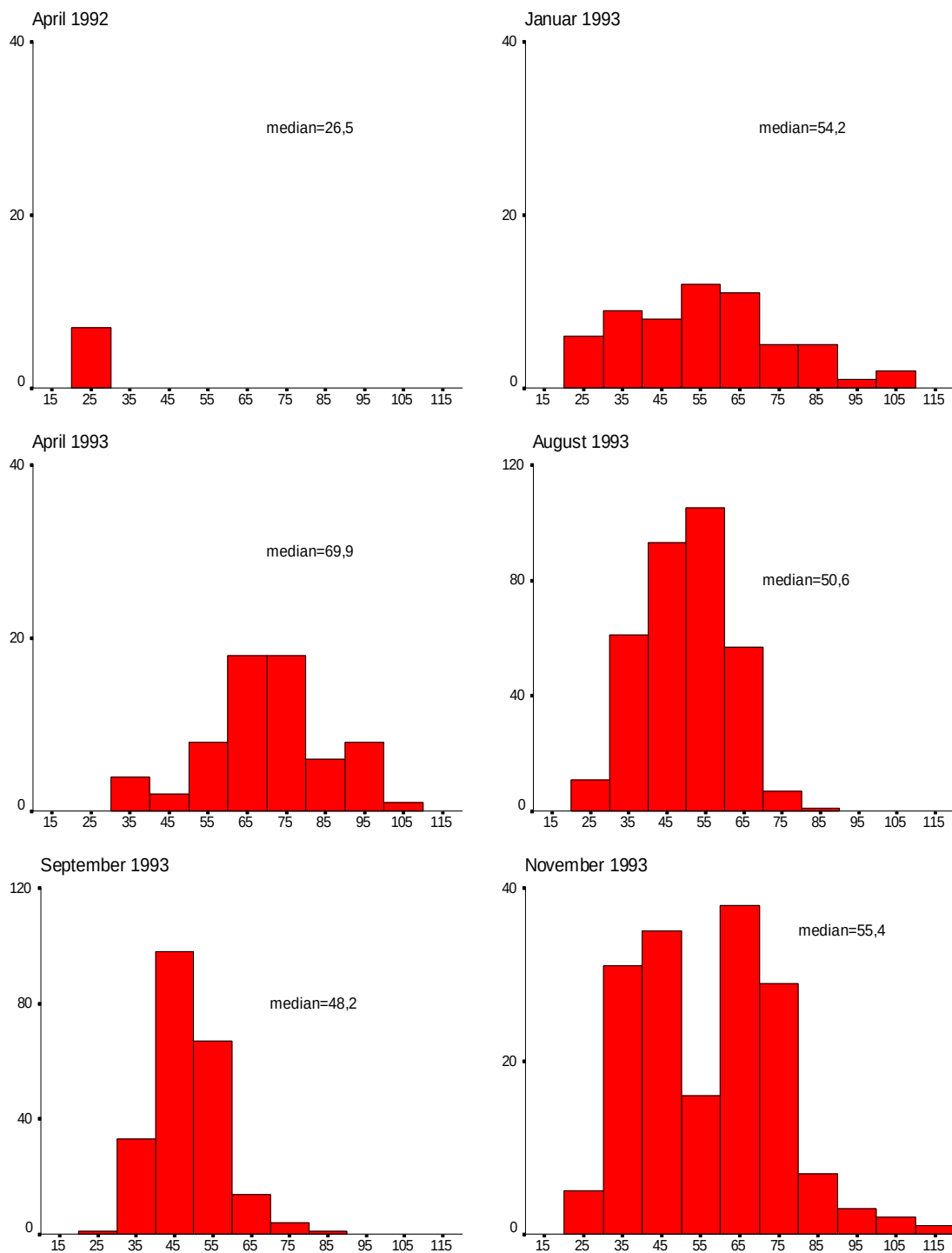


Abb. 14. Körperlängen-Verteilung und -Medianwerte (x0,01 mm) von *Cryptopygus thermophilus*. Ordinate: Häufigkeit, Abszisse: Körperlängenbereich (x0,01 mm).

Tab. 51. Unterschiede der Abundanz von *Cryptopygus thermophilus* zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. m: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Die Unterschiede sind auf dem 0,05 Niveau nicht signifikant (Wilcoxon-Test).

		Individuen			Biomasse (μg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	m	0	6	49	-	-	-
	s	1	9	87	-	-	-
April 92	m	0	7	0	0	1,2	0,0
	s	-	0	-	-	0,0	-
Januar 93	m	3	18	8	1,5	28,6	15,3
	s	1	8	7	0,9	7,8	17,1
April 93	m	7	21	44	12,0	46,0	105,0
	s	9	13	48	14,9	22,8	109,7
August 93	m	83	1	0	77,3	0,8	0,0
	s	133	2	-	127,3	1,7	-
Septemb. 93	m	28	8	36	23,5	6,7	30,3
	s	28	7	44	19,3	5,9	34,3
Novemb. 93	m	2	27	7	2,1	40,0	10
	s	3	35	10	4,6	55,1	15,3

4.8.4 *Ceratophysella engadinensis*

Diese Art zeigt sehr ähnliche Präferenzen wie *Cryptopygus thermophilus*, mit der sie ökologisch eng verbunden ist. Sie ist noch stärker an die mikrobielle Aktivität und einen neutralen pH-Wert gebunden (Tab. 52, 42, 43) und aggregiert in den günstigen Standorten stark (Tab. 53). Die Wetterpräferenzen sind aber verschieden von *Cryptopygus thermophilus*, für die Monatstemperatur betrug $\tau = -0,33$ (n.s.) und für die Niederschlagsmenge $\tau = 0,39$ (n.s.). In den Sommermonaten ist die Populationsdichte sehr niedrig, die zeitliche Variabilität war dann am höchsten (Variationskoeffizient = 1,35). Die Beziehung zwischen Populationsgröße und räumlichem Variationskoeffizienten war positiv: $\tau = 0,43$ (n.s.) für die Individuendichte und $\tau = 0,47$ (n.s.) für die Biomasse. *Ceratophysella engadinensis* reproduziert sich das ganze Jahr über, wobei im Winter wie bei fast allen Arten der Anteil der ausgewachsenen Tiere höher ist (Abb. 15). Das Populationsmaximum ist im Frühling beobachtet worden (Tab. 53). Die meis-

ten Tiere wurden in den oberen Schichten gefunden. Dieses Phänomen war allerdings nicht so ausgeprägt wie bei den anderen Arten. Weiterhin wurde die Mehrheit der Tiere in der tiefsten Schicht nicht nur im August 1993 sondern auch im Juli 1991 gefunden (Tab. 54).

Tab. 52. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten von *Ceratophysella engadinensis* und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzauenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	gesamt	Apr. 92	Jan. 93	Apr.93	Aug. 93	Sep. 93	Nov. 93
Feuchtigkeit (%)	-0,03 -0,04	0,10 0,05	-0,37* -0,37*	-0,06 -0,06	0,02 0,00	-0,01 0,00	0,03 0,02
Organisches Material (%)	0,12 0,09	0,02 -0,02	-0,07 -0,04	0,25 0,25	-0,12 -0,15	0,24 0,25	0,24 0,22
Dehydrogen. Aktivität	0,52*** 0,43**	-	0,46* 0,46*	0,64** 0,64**	-	0,27 0,28	0,63*** 0,63***
pH	0,26*** 0,22**	-	0,22 0,19	0,64*** 0,61**	0,35 0,33	0,24 0,25	0,47** 0,44**
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,10 0,07	0,16 0,11	-0,06 -0,06	0,61** 0,57*	-0,26 -0,30	0,09 0,10	0,08 0,08
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	-0,04 -0,03	-0,37* -0,39*	0,51* 0,51*	0,02 0,02	0,33 0,34	-0,21 -0,22	0,12 0,14

Tab. 53. Populationsparameter für *Ceratophysella engadinensis* (ohne Weichholzauenwald). Individuenzahlen und Biomassewerte sind pro Probe berechnet.

	Konstanz	Dominanz (Individ.)	Individuen	Var.-Koef. (Individ.)	Biomasse (μg)	Var.-Koef. (Biomasse)
Juli 91	15,00	2,58	2	3,48	-	-
April 92	20,83	1,13	1	2,34	1,7	2,41
Januar 93	33,33	4,83	4	2,07	8,9	2,34
April 93	20,83	19,02	22	2,72	23,1	2,62
August 93	30,00	0,95	1	1,89	0,3	2,33
September 93	23,53	12,78	1	2,09	1,3	2,46
November 93	33,33	8,87	3	2,44	3,0	2,57

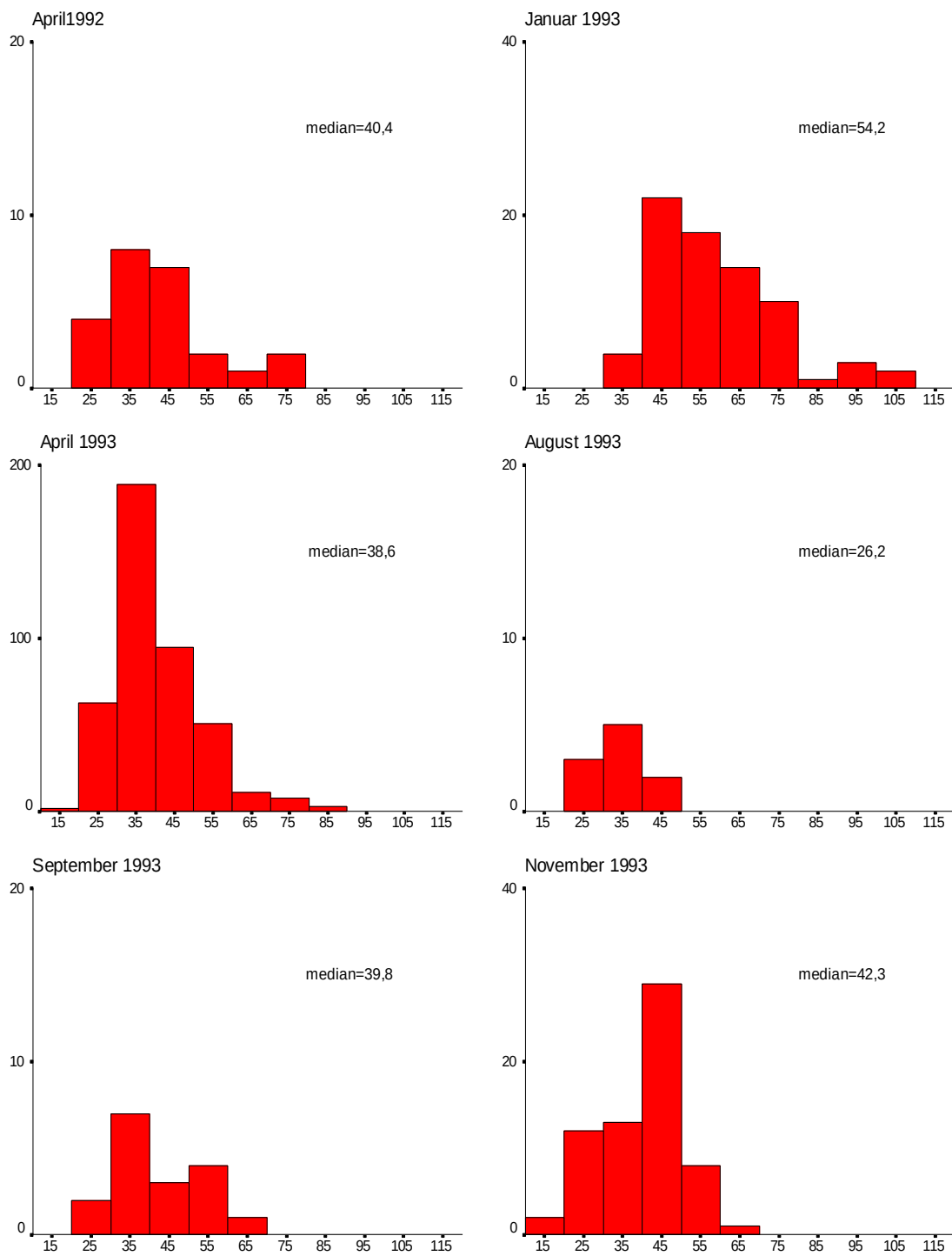


Abb. 15. Körperlängen-Verteilung und -Medianwerte (x0,01 mm) von *Ceratophysella engadinensis*. Ordinate: Häufigkeit, Abszisse: Körperlängenbereich (x0,01 mm).

Tab. 54. Unterschiede der Abundanz von *Ceratophysella engadinensis* zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. m: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

		Individuen			Biomasse (μg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	m	8	5	2	-	-	-
	s	10	6	2	-	-	-
April 92	m	1	2	4	1,4	2,0	5,7
	s	2	1	4	1,9	1,4	5,8
Januar 93	m	1	3	6	3,5	6,7	20,2
	s	2	3	8	5,9	8,4	27,0
April 93	m	8	34	17	8,8*	38,5	22,0
	s	14	56	51	16,9	51,1	34,0
August 93	m	1	1	0	0,8	0,4	0
	s	1	1	-	1,1	0,4	-
Septemb. 93	m	2	1	2	1,0	1,3	3,1
	s	2	3	3	1,3	2,6	6,3
Novemb. 93	m	0*	2*	9*	0,2*	1,0*	10,6*
	s	1	1	9	0,4	1,0	11,1

4.8.5 *Proisotoma minuta*

Die Populationsdichte dieser Art ist mit der Feuchtigkeit und der organischen Substanz positiv korreliert. Sie bevorzugt Böden mit niedrigem pH-Wert und niedriger mikrobieller Aktivität (Tab. 55, 42, 43). An den günstigen Stellen wurde diese Art in großen Zahlen gefunden, was den hohen Wert des Aggregations-Indizes erklärt (Tab. 56). Die Korrelationswerte zwischen Populationsgröße und Variationskoeffizient waren 0,62 ($p < 0,05$) für die Individuendichte und 0,73 ($p < 0,05$) für die Biomasse, die zeitliche Variabilität war nicht so groß (Variationskoeffizient = 0,73). Die höchste Individuendichte wird im Winter erreicht und die Population bricht im Sommer zusammen (Tab. 56). Die durchschnittliche Abundanz ist mit der durchschnittlichen Temperatur des jeweiligen Monats negativ korreliert ($\tau = -0,62$, $p < 0,05$). Dagegen ist die Beziehung zur Nieder-

schlagsmenge schwach ($\tau = -0,10$, n.s.). Es scheint aber, daß sich diese Art trotzdem das ganze Jahr über reproduziert (Abb. 16). Sie wurde hauptsächlich in der obersten Bodenschicht und im Laubstreu gefunden, außer im August 1993, da wurden nur wenige Tiere in den tieferen Schicht gefunden (Tab. 57).

Tab. 55. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten von *Proisotoma minuta* und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzauenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	gesamt	Apr. 92	Jan. 93	Apr.93	Aug. 93	Sep. 93	Nov. 93
Feuchtigkeit (%)	0,25*** 0,24***	-0,07 -0,07	0,45* 0,43*	0,24 0,22	0,23 0,23	0,55* 0,55*	0,22 0,22
Organisches Material (%)	0,35*** 0,34***	0,34 0,34	0,55** 0,54*	0,10 0,08	0,46* 0,46*	0,55* 0,55*	0,21 0,21
Dehydrogen. Aktivität	-0,24** -0,23**	- -	-0,32* -0,30*	-0,16 -0,15	- -	-0,51* -0,51*	-0,12 -0,12
pH	-0,43*** -0,42***	- -	-0,64** -0,62**	-0,55** -0,55**	-0,41 -0,41	-0,53* -0,53*	-0,45* -0,45*
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,12 0,12	0,21 0,21	0,15 0,13	-0,44* -0,45*	0,54* 0,54*	-0,39 -0,39	0,14 0,14
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	0,01 0,02	-0,22 -0,21	0,26 0,26	-0,09 -0,06	-0,32* -0,33*	0,33 0,33	0,27 0,28

Tab. 56. Populationsparameter für *Proisotoma minuta* (ohne Weichholzauenwald). Individuenzahlen und Biomassewerte sind pro Probe berechnet.

	Konstanz	Dominanz (Individ.)	Individuen	Var.-Koef. (Individ.)	Biomasse (μg)	Var.-Koef. (Biomasse)
Juli 91	20,00	0,56	1	2,47	-	-
April 92	29,17	5,30	5	3,00	5,3	3,38
Januar 93	23,81	24,93	18	3,88	21,2	4,25
April 93	28,57	8,00	9	4,32	10,4	4,75
August 93	20,00	7,99	4	3,09	3,1	3,19
September 93	17,65	6,62	7	3,82	6,0	3,65
November 93	29,03	5,83	4	3,14	4,2	2,95

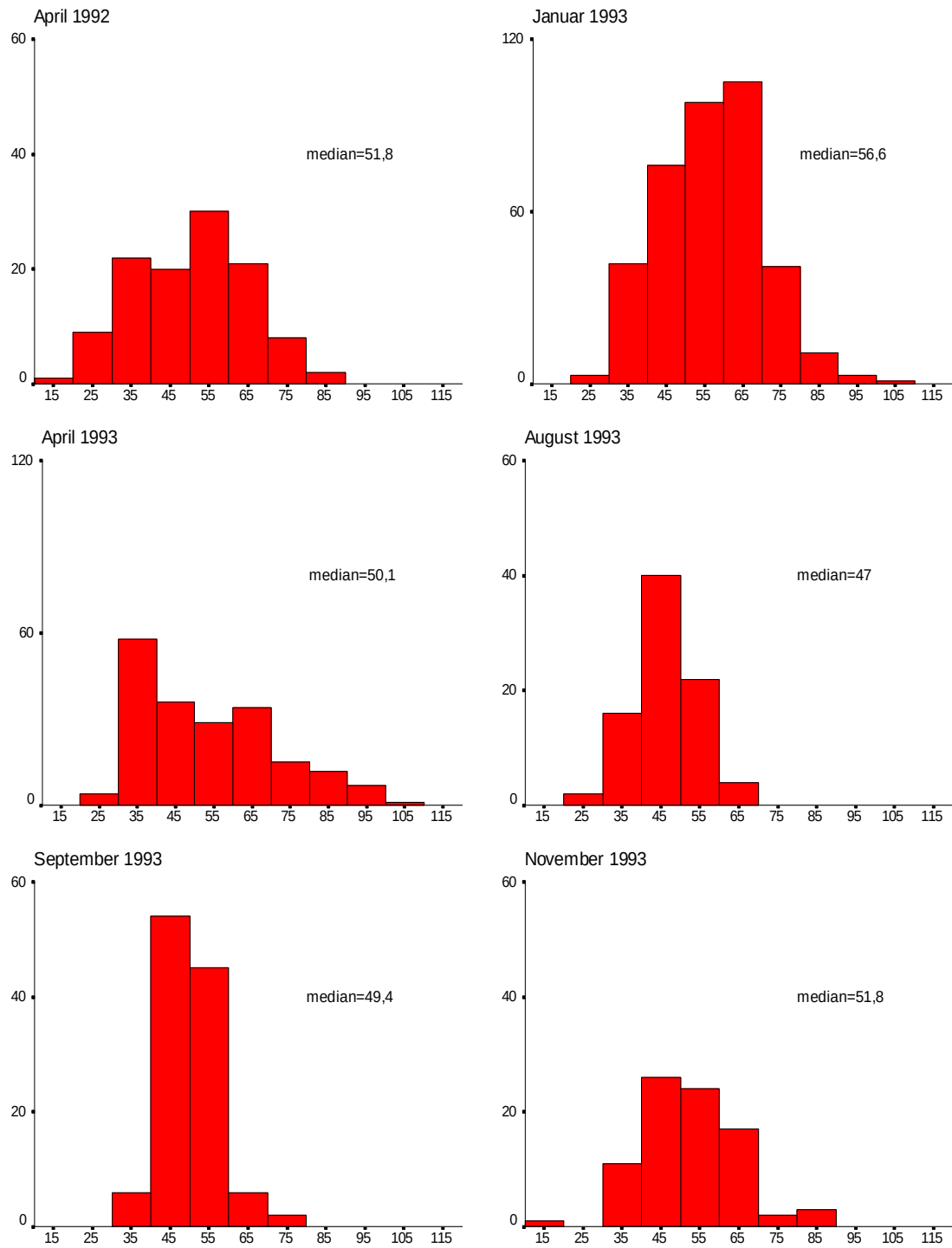


Abb. 16. Körperlängen-Verteilung und -Medianwerte (x0,01 mm) von *Proisotoma minuta*. Ordinate: Häufigkeit, Abszisse: Körperlängenbereich (x0,01 mm).

Tab. 57. Unterschiede der Abundanz von *Proisotoma minuta* zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. m: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

		Individuen			Biomasse (μg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	m	1	1	1	-	-	-
	s	1	2	1	-	-	-
April 92	m	1	4	16*	0,6	4,0	14,9*
	s	2	6	22	1,2	5,1	26,8
Januar 93	m	16	18	41	19,5	26,4	56,0
	s	30	35	74	35,7	50,4	104,7
April 93	m	2	24	6	1,8	30,9	8,74
	s	3	58	4	3,6	74,3	20,7
August 93	m	21	0	0	15,7	0,0	0,0
	s	24	-	-	18,9	-	-
Septemb. 93	m	22	11	4	20,7	10,0	3,12
	s	34	17	8	29,9	14,2	5,4
Novemb. 93	m	1*	3*	9*	0,8*	3,0*	10,8*
	s	1	5	14	1,4	4,6	14,9

4.8.6 *Protaphorura* sp.

Diese Art zeigt ein starkes positives Verhältnis zu hoher mikrobieller Aktivität und neutralem pH-Wert. Ein schwächeres positives Verhältnis zu hoher Salinität ist auch beobachtet worden (Tab. 58). Populationsgröße und Variationskoeffizient sind positiv verbunden: $\tau = 0,33$ (n.s) für die Individuendichte und $\tau = 0,60$ (n.s) für die Biomasse. Sie reproduziert sich das ganze Jahr über (Abb. 17), zeigt aber eine Präferenz für niedrige Temperaturen. Der Korrelationswert zwischen Individuendichte und Temperatur war $\tau = -0,33$ (n.s), dagegen wurde kein Verhältnis zwischen Individuendichte und Niederschlagsmenge festgestellt: $\tau = 0,10$ (n.s). Die Population bricht im Sommer zusammen (Tab. 59). Die zeitliche Variabilität der Population liegt in Bezug zu allen untersuchten Arten in der Mitte (Variationskoeffizient = 0,60).

Obwohl man annimmt, daß solche Arten tief im Boden leben, zeigt *Protaphorura sp.* im Nestos-Delta kein solches Verhalten. Die meisten Tieren wurden auf der oberen Bodenschicht und im Laubstreu gefunden, mit Ausnahme von August 1993 und April 1992 (Tab. 60). Beim ersten Zeitpunkt handelt es sich um einen Effekt, der bei allen Arten beobachtet wurde. Beim zweiten handelt es sich um eine Ausnahme.

Tab. 58. Korrelation (Kendall's τ Werte) zwischen Individuenzahlen und Biomassewerten von *Protaphorura sp.* und den untersuchten Bodenparametern (ohne Weichholzaunenwald). *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$, ***: $p < 0,001$.

	gesamt	Apr. 92	Jan. 93	Apr.93	Aug. 93	Sep. 93	Nov. 93
Feuchtigkeit (%)	-0,02 -0,03	0,47* 0,40*	-0,26 -0,29	0,13 0,14	-0,11 -0,08	0,19 0,17	-0,12 -0,13
Organisches Material (%)	0,12 0,11	0,29 0,23	-0,10 -0,10	0,34 0,41*	0,12 0,15	0,06 0,03	0,02 0,00
Dehydrogen. Aktivität	0,41*** 0,41***	- -	0,42 0,42	0,48* 0,51**	- -	0,35 0,32	0,47** 0,45**
pH	0,25** 0,25**	- -	0,11 0,11	0,46* 0,51*	0,49* 0,47*	0,54* 0,58**	0,42* 0,42*
Leitfähigkeit ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,16* 0,15	0,47* 0,39*	0,02 -0,03	0,62** 0,53*	0,20 0,27	0,28 0,24	-0,08 -0,10
Temperatur ($^{\circ}\text{C}$)	-0,13 -0,11	-0,50** -0,47**	0,35 0,39	-0,18 -0,11	0,08 0,07	-0,39 -0,41	0,03 0,01

Tab. 59. Populationsparameter für *Protaphorura sp.* (ohne Weichholzaunenwald). Individuenzahlen und Biomassewerte sind pro Probe berechnet.

	Konstanz	Dominanz (Individ.)	Individuen	Var.-Koef. (Individ.)	Biomasse (μg)	Var.-Koef. (Biomasse)
Juli 91	25,00	3,42	3	2,17	-	-
April 92	25,00	3,15	3	2,15	11,5	2,10
Januar 93	42,86	12,21	9	1,79	35,3	2,08
April 93	38,10	7,22	8	2,38	31,6	2,68
August 93	30,00	1,90	1	1,89	3,5	2,06
September 93	23,53	9,79	10	3,61	42,5	3,72
November 93	29,03	7,17	5	2,64	18,1	2,66

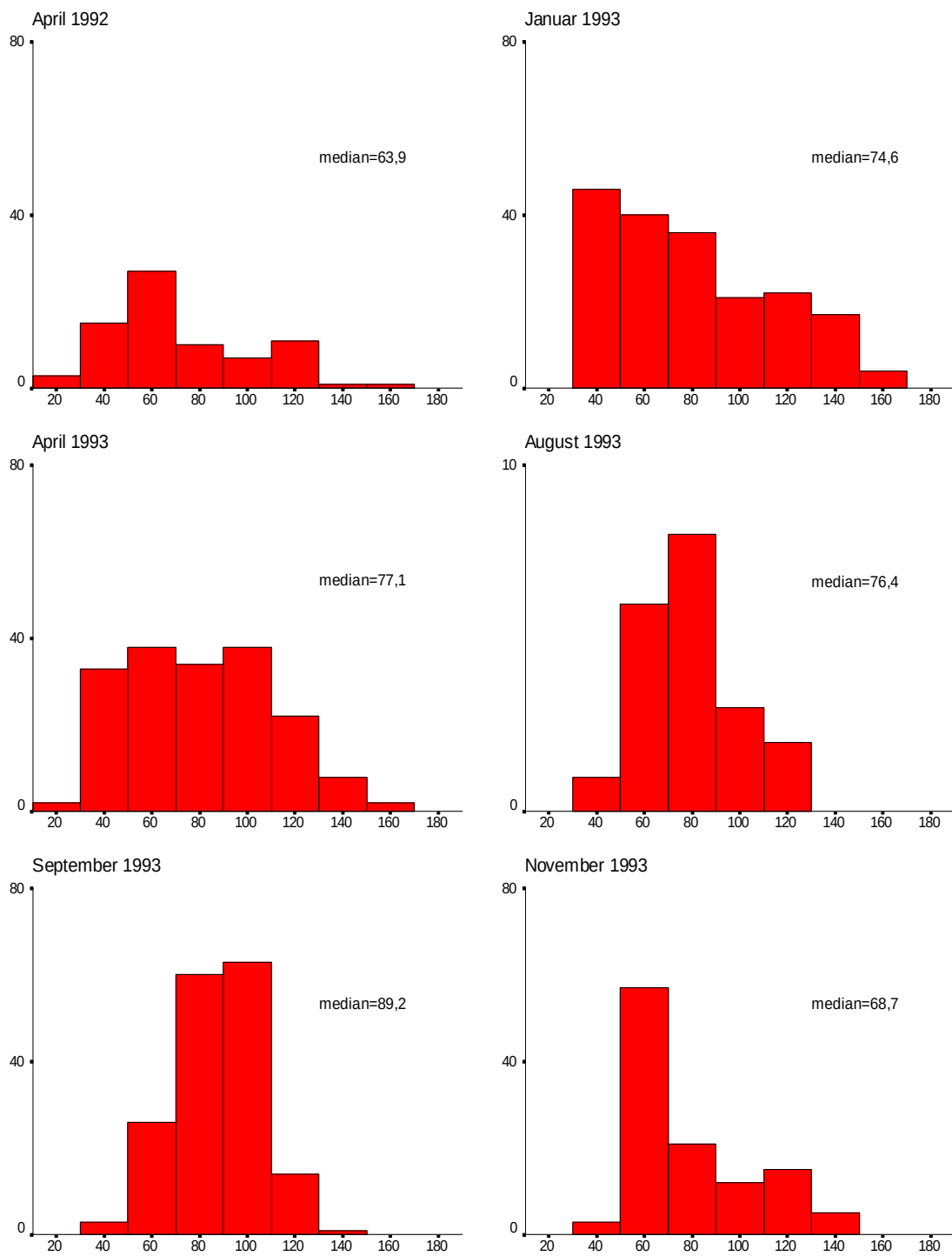


Abb. 17. Körperlängen-Verteilung und -Medianwerte (x0,01 mm)von *Protaphorura* sp.. Ordinate: Häufigkeit, Abszisse: Körperlängenbereich (x0,01 mm).

Tab. 60. Unterschiede der Abundanz von *Protaphorura* sp. zwischen den verschiedenen Tiefeschichten. m: Mittelwert pro Probe. s: Standardabweichung. Signifikanzniveau der Unterschiede (Wilcoxon-Test) *: $p < 0,05$, **: $p < 0,01$. Sternchen in der ersten Spalte beziehen sich auf den Unterschied zwischen erster und zweiter Spalte, Sternchen in der zweiten Spalte auf den zwischen zweiter und dritter Spalte, Sternchen in der dritten Spalte auf den zwischen dritter und erster Spalte.

		Individuen			Biomasse (μg)		
		2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu	2,5-5 cm	0-2,5 cm	Laubstreu
Juli 91	m	1	4	10	-	-	-
	s	1	1	7	-	-	-
April 92	m	9	5	2	32,3	13,6	4,5
	s	12	5	2	33,0	8,0	8,2
Januar 93	m	4	8	9*	25,5	27,4	41,3
	s	6	8	12	33,7	28,5	55,3
April 93	m	2	8	12	5,1	31,9	57,1
	s	5	9	24	8,5	53,9	111,3
August 93	m	2	1	1	6,3	2,4	2,8
	s	2	2	1	7,6	5,9	3,8
Septemb. 93	m	1	12	29	3,6	48,4	128,8
	s	2	20	51	4,3	87,7	231,0
Novemb. 93	m	2	7	7	11,0	25,6	25,9
	s	4	7	12	21,6	29,5	44,0

5. Diskussion

5.1 Abundanz und Klima

Die Individuendichte, die im Rahmen dieser Arbeit ermittelt wurde, liegt in dem Bereich, der von Di Castri & Di Castri (1981) für mediterrane hygrophile Laubwälder angegeben wurde. Der ermittelte Wert ist höher als der der Population trockener Hartholz-Laubwälder aus der gleichen Region. Er liegt aber immer noch innerhalb des - allerdings sehr breiten - Bereichs, der von Petersen & Luxton (1982) für gemäßigte Laubwälder angegeben worden ist. Die Biomassewerte liegen dagegen unterhalb des in dieser Arbeit angegebenen Bereichs, was auf eine kleinere durchschnittliche Körpergröße hindeutet.

Die jahreszeitlichen Populationsschwankungen bestätigen die Erwartungen, die zu diesem Klimatyp passen. Die Sommer sind die Hauptstreßperioden, die Winter stellen eine weitere Streßperiode dar (Di Castri 1973, Testerink 1983).

Die Population war im Juli 1991 noch hoch, da die Trockenheit sich noch nicht bemerkbar gemacht hatte (Abb. 1). Die Übergänge zwischen Sommer und Winter, besonders der zum Frühling hin, sind die optimale Zeit für die meisten Arten. Der Frühling ist günstiger als der Herbst, da sich im Herbst erst einmal das Ökosystem vom starken sommerlichen Streß erholen muß. Diese allgemeine Aussage trifft auf die gesamte Collembolengemeinschaft und auf die meisten Arten zu. Es gibt allerdings Arten, die sich auf Zeiten spezialisiert haben, die für die meisten anderen schlecht sind, so haben sich z.B. *Cryptopygus thermophilus* auf den Sommer und *Proisotoma minuta* auf den Winter spezialisiert.

Die etwas geringere jahreszeitliche Schwankung der Biomasse, im Vergleich zu den Individuenzahlen, ist auf die reifen Tiere der Winterpopulation zurückzuführen. So gehen im Winter die Biomassewerte nicht so stark zurück wie die Individuenzahlen. Im Sommer ist der Rückgang bei beiden Meßgrößen für die Abundanz, Individuenzahlen und Biomasse, gleich groß.

5.2 Familienzusammensetzung

Die *Isotomidae* waren zu allen Jahreszeiten die häufigste Familie. Ihre jahreszeitlichen Schwankungen zeigen kein eindeutiges Muster. Die *Onychiuridae* waren die zweithäufigste Familie. Sie erreichten in der kalten und feuchten Periode die größte Häufigkeit. Ihrer Morphologie nach, sind sie, was die Austrocknung betrifft, die empfindlichste Gruppe. Die *Poduridae* lassen wie die *Isotomidae* keine einheitliche Erklärung für ihre Populationsschwankungen erkennen. Die beiden Maxima sind nicht wie bei den *Onychiuridae* auf eine einheitliche Zunahme von allen Arten zurückzuführen, sondern nur auf die Zunahme von einzelnen Arten. Im April 1993 war es *Ceratophysella engadinensis* und im August 1993 *Pseudachorutes subcrassus* und *Schoetella ununguiculata* die die Zunahme bewirkten. Die dritthäufigste Familie, die *Entomobryidae*, zeigt eine Sommerpräferenz, wobei deren Population bis in den Spätherbst groß bleibt. Die meisten Arten, die dieser Familie angehören, leben epedaphisch. Sie können also die Trockenheit wesentlich besser als die anderen Familien tolerieren. Die *Sminthuridae* sind auf die beiden Übergangsperioden spezialisiert. Auffällig ist ihr Fehlen im August 1993. Wie bei den *Entomobryidae* leben die meisten Arten epedaphisch, sie sind aber offensichtlich nicht so gut an die Trockenheit angepaßt. Stamou et al. (1993) präsentierten ein ähnliches Phänogramm für *Sphairidia pumilis*, die auch in meinem Untersuchungsgebiet die häufigste *Sminthuridae* Art war.

5.3 Artenzahlen

Die Zahl der Arten pro Probe ist hauptsächlich von der Zahl der Individuen pro Probe abhängig (Takeda 1987). Das Abflachen der Arten-Individuen-Kurve kann wie folgt interpretiert werden. Einerseits sind die Artenzahlen an einem Ort geschichtlich gegeben, andererseits findet eine jahreszeitlich bedingte Reduzierung der Populationen der einzelnen Arten immer wieder statt. Durch diese zwei Faktoren kommt es dazu, daß es statistisch sehr unwahrscheinlich ist, daß in der Boden- und Laubstreuprobe mehr als 11 Arten anzutreffen sind.

Die Artenzahlen sind jahreszeitlich gesehen stabiler als die Abundanz und alle Arten sind meistens gleichzeitig zu finden. Dieses zeigt, daß es keine vollständige gegenseitige Ausgrenzung unter den verschiedenen Arten gibt.

5.4 Diversität und Klima

Die Struktur dieser Gemeinschaft variiert aber stark zu den verschiedenen Jahreszeiten. Die W-Werte zeigen eine ständige Änderung der Dominanzverhältnisse von Probenreihe zu Probenreihe. Die Diversitätswerte zeigen eine Beziehung zu niedrigen Temperaturen und höheren Niederschlagsmengen. Die Beziehung ist aber nicht stark genug, um als gesichert zu gelten. Weiterhin spiegeln die durchschnittlichen Monatswerte nur begrenzt die allgemeinen Klimaverhältnisse wider. Die Evenness zeigt eine noch schwächere Beziehung an, wobei die durchschnittlichen Werte pro Probe überhaupt keinen Zusammenhang zum Klima zeigen. Offensichtlich ist diese Beziehung, falls überhaupt eine existiert, so schwach, daß sie in kleineren Einheiten nicht mehr bemerkbar ist.

5.5 Dispersionsfähigkeit

Bei der Frage nach der räumlichen Verteilung, ist die Problematik, ob sich die Population aktiv bewegt oder stationär lebt, von entscheidender Bedeutung. Eine weitere Frage ist, wie finden die Tiere die für sie günstigsten Stellen. Dieses ist auch eine Frage der Dimension des Untersuchungsgebietes. Eine Tierart kann als stationär betrachtet werden, wenn das Untersuchungsgebiet groß genug gewählt ist, oder als beweglich, wenn ein kleiner Raum untersucht wird.

In Laborexperimenten hat sich herausgestellt, daß Collembolen aktiv wandern und die bevorzugten Substrate (Christiansen 1970), Feuchtigkeitsbedingungen (Christiansen 1970, Verhoef & Nagelkerke 1977) und Nahrung (Bengtsson et al. 1994) aktiv aufsuchen. Sie wanderten allerdings auch, wenn das experimentelle System homogen war (Bengtsson et al. 1994). Dieses deutet auf eine genetische Fixierung zur Dispersion hin. Die Wanderung war intensiver, wenn die Populationsdichte höher war oder das Nahrungsangebot knapp war (Bengtsson et al. 1994) oder wenn es gar keine Nahrung gab (Christiansen 1970). Es ist weiterhin nachgewiesen worden, daß Collembolen mit Hilfe des Geruchssinnes aktiv den Weg zur Nahrung finden (Bengtsson et al. 1994). Bei allen Experimenten betrug die zu überwindende Entfernung maximal 60 cm. Bengtsson et al. (1994) sind zu dem Ergebnis gekommen, daß bei den von ihnen untersuchten *Onychiurus armatus* unter homogenen Bedingungen durchschnittlich 10 cm pro Tag zurückgelegt wurden.

Es gibt keine Schätzungen über den Aktionsradius dieser Tiere im Freiland. Obwohl im Rahmen dieser Arbeit einige Probestellen nur ein paar Meter auseinander lagen, scheint es unwahrscheinlich, daß die Tiere diesen Abstand zurücklegen können. Die Tiere, die in jeder Probe gefunden wurden, müssen aus Eiern stammen, die entweder an der Probenstelle oder in unmittelbarer Nähe geschlüpft sind. Was für diese Arbeit von Bedeutung ist, ist nicht die aktive Bewegung der Tiere, sondern die Größe der an jeder Stelle vorhandenen Population und deren Eiablage. Es ist eindeutig, daß die heutige Verteilung das Resultat von aktiven oder passiven Dispersionen in der Vergangenheit ist. Bei der hier vorliegenden Größe des Untersuchungsgebietes machen sich die Effekte der Dispersion aber nur in einem größeren Zeitraum als dem in dieser Arbeit angelegten bemerkbar.

5.6 Beziehung der räumlichen Verteilung zu den Umweltfaktoren

Schon früh (z.B. Poole 1961, Hale 1966) wurde beobachtet, daß die Collembolen eine aggregierte räumliche Verteilung aufweisen. Die Ursachen dieses Phänomens wurden in Zusammenhang mit einer Reihe von Umweltparametern gebracht, sowohl in Freiland- (Poole 1961, Usher 1976) als auch in Laborversuchen (Joosse 1970, Usher & Hider 1975, Verhoef & Nagelkerke 1977), was zu positiven Ergebnissen führte. Auf solche Untersuchungen, die sich auf die Parameter Nahrung und Feuchtigkeit konzentrierten, folgten weitere, die stärker die Umweltproblematik in den Vordergrund stellten (Hagvar & Abrahamsen 1980, Heungens & Van Daele 1984, Straalen et al. 1988).

Organisches Material

Die Menge des organischen Materials im Boden ist der wichtigste Faktor der die Populationsgröße, gemessen an Individuenzahlen und Biomasse, bestimmt (Di Castri & Di Castri 1981, Usher et al. 1982, Takeda 1987). Die Korrelation zwischen der Menge des organischen Materials und der Abundanz war stark und bestand in allen Probereihen. Das organische Material bildet zusammen mit den Mikroorganismen des Bodens die Nahrungsgrundlage für die meisten Collembolenarten (Anderson & Healy 1972, Anderson 1975b). Weiterhin spielen die physikalischen Eigenschaften der Böden eine Rolle bei der Größe der Population (s. Feuchtigkeit und Temperatur) und weiterhin bietet das

angehäufte organische Material mehr Versteckmöglichkeiten vor Räubern und mehr Möglichkeiten zur Eiablage als der kahle Boden.

Bodenfeuchtigkeit

Die Bodenfeuchtigkeit ist ein wichtiger Faktor für die Abundanz, dessen Gewicht aber jahreszeitlich stark schwankt. In den wärmeren und trockeneren Monaten ist die Feuchtigkeit limitierender als in den kälteren und feuchteren Monaten (Kaczmarek 1975), dies gilt aber unabhängig von den absoluten Werten der Bodenfeuchtigkeit. So waren im Januar 1993 die beobachteten Feuchtigkeitswerte vergleichbar mit denjenigen von April 1992 und 1993. Im Januar 1993 bestand keine Korrelation, im April 1992 und 1993 bestand aber doch eine Korrelation zur Abundanz. Die überraschend niedrige Korrelation im September 1993 ist durch den Regenfall einen Tag vor der Probenahme zu erklären, welche die Feuchtigkeitswerte in den verschiedenen Stellen vereinheitlicht hat, so daß Unterschiede nicht mehr feststellbar waren.

Die Feuchtigkeit ist wichtig, denn die Mehrheit der Collembolenarten reagiert empfindlich auf Austrocknung. Selbst trockenheitstolerante Arten müssen feuchte Stellen aussuchen, wenn sie sich häuten oder reproduzieren (Joosse & Verhoef 1974, Verhoef & Nagelkerke 1977, Verhoef & Witteveen 1980).

Bodentemperatur

Die Bodentemperatur war mit der Abundanz stärker in den kalten Monaten (positiv) korreliert als in den warmen Monaten (negativ). Es bestand keine Korrelation, wenn die Werte von allen Probenreihen in die Berechnung einbezogen wurden, denn die Unterschiede zwischen den Jahreszeiten waren größer als zwischen den verschiedenen Probenahmestellen. Die Pufferungskapazität des Bodens war aber doch mit der Abundanz korreliert. Da die Tiere in den kalten Monaten nicht in die Tiefe gewandert sind, scheint es unwahrscheinlich, daß die Kälte in den beobachteten Temperaturbereich ein Streßfaktor für sie bedeutet. Es besteht also die Frage, ob eine Beziehung zwischen Abundanz und Bodentemperatur tatsächlich besteht, oder ob die Korrelation ein Nebeneffekt von anderen Faktoren ist.

Die Kapazität des Bodens, die Temperaturschwankungen auszupuffern, wächst mit der Akkumulation von organischem Material, womit die Abundanz stark korreliert ist. Wenn man aber nun bedenkt, daß die Abundanz von den jahreszeitlichen Wetterschwankungen stark beeinflußt wird, sollte man das andersherum interpretieren: die gute Pufferungskapazität der an organischem Material reichen Böden ist für die Collembolen ein zusätzlicher Faktor für dessen Attraktivität.

Da die Temperaturen im September 1993 hoch waren, würde man eine negative Korrelation mit der Abundanz erwarten. Die unerwartete positive Korrelation der Abundanz mit der Temperatur im September 1993 läßt sich, wie bei der Feuchtigkeit, durch den Regenfall am vorigen Tag erklären (s. Feuchtigkeit). An offenen Stellen, die arm an organischem Material waren, ist die Verdunstung des Regenwassers stärker, was eine Senkung der Bodentemperatur an diesen Stellen zur Folge hatte.

Dehydrogenaseaktivität

Die mikrobielle Aktivität ist nur schwach mit der Abundanz korreliert. Die Dehydrogenaseaktivität ist allerdings nur eine allgemeine Schätzung der mikrobiellen Aktivität (Parkinson & Coleman 1991). Die mikrobielle Biomasse ist Teil der Nahrung der Collembolen (Anderson 1975b). In Laborexperimenten wurde gezeigt, daß für einige Collembolenarten Nahrungspräferenzen existieren (Visser & Whittaker 1977, Hanlon & Anderson 1979, Hassal et al. 1986). Sollte das auch unter Feldbedingungen der Fall sein, dann könnten solche Präferenzen in dieser Arbeit mittels der Dehydrogenaseaktivitätsbestimmung nicht untersucht werden. Bis jetzt wurde aber keine Spezialisierung unter Feldbedingungen festgestellt (Anderson & Healy 1972, McMilan 1975). In Präferenzexperimenten von Visser & Whittaker (1977), in denen die verschiedenen Mikroorganismen den Collembolen auf Blättern angeboten wurden, war die Form der Blätter für die Präferenzen der Collembolen entscheidend und nicht die Mikroorganismenart. Die Collembolen gelten allgemein als polyphag (Anderson 1975b).

pH

Im Rahmen dieser Arbeit wurde eine sehr schwache Beziehung von Individuenzahlen zu niedrigen pH-Werten und überhaupt keine Beziehung zur Biomasse festgestellt. In

Feldexperimenten hat die Versauerung des Bodens zu einer Zunahme der Collembolenpopulation (Baath et al. 1980), bei Heungens & Van Daele (1984) zu einer Abnahme und bei Hagvar & Abrahamsen (1980) zu keinen signifikanten Unterschieden geführt. Hutson (1978) berichtete von Laborexperimenten, bei denen ein niedriger pH-Wert eine positive Wirkung auf die meisten von ihm untersuchten Arten hatte. Tatsache ist wahrscheinlich, daß der pH-Wert nur einen schwachen Einfluß auf die Collembolen hat, welcher unter Feldbedingungen von anderen schwerwiegenderen Faktoren überdeckt ist (Hagvar & Abrahamsen 1984).

Salinität

Die Interpretation der positiven Beziehung von Salinität zur Abundanz bereitet ähnliche Probleme wie bei den pH-Werten. Heungens & Van Daele (1984) und Rösgen et al. (1993) berichten von einer Populationsabnahme als Folge der experimentellen Erhöhung der Salinität im Freiland. Hutson (1978), Eisenbeis (1982) und Witteveen (1988) haben in Laborexperimenten eine negative Wirkung von höherer Salinität auf Collembolen festgestellt. Unter Feldbedingungen werden hohe Salinitätswerte in Waldstellen gefunden, wo das Wasser schlecht versickert und die Abbaurate niedrig ist (Petersen & Luxton 1982, Wagner 1986). Sie sind dort also kein Effekt von Umweltstörungen. Entweder haben die dort vorkommenden Arten keine Probleme in den beobachteten Salinitätsbereichen (eine Änderung des Artenspektrums wurde beobachtet, s. auch 4.8) oder die negativen Effekte der hohen Salinität werden von den positiven Effekten des erhöhten Anteils an organischem Material und höherer Feuchtigkeit überdeckt.

Schlußfolgerung für die Umweltfaktoren

Insgesamt ist festzustellen, daß der wichtigste Faktor das organische Material ist. Dessen positive Effekte sind aber nicht von einer Reihe anderer Faktoren zu trennen (Usher 1976). Das organische Material dient nicht nur als Nahrungsgrundlage, es kann die Feuchtigkeit effektiver speichern und das vorhandene Wasser vor der Verdunstung schützen. Es kann weiterhin die Temperaturschwankungen besser puffern. Beide Faktoren sind positiv mit der Abundanz verbunden. Der pH-Wert scheint allgemein eine unwichtige Rolle zu spielen, zumindest was die Gesamtpopulation betrifft (aber s. auch 4.8). Die Salinität ist mit der organischen Substanz eng positiv korreliert, was deren

negative Wirkungen überdecken muß. So ist der Unterschied zu den Literaturdaten zu erklären.

Diese Ergebnisse werden für die Individuenzahlen und für die Biomasse bestätigt. Die Korrelationen zeigen immer die gleichen Tendenzen, unabhängig davon, ob die Abundanz in Form von Individuenzahlen oder Biomasse gemessen wird. Die Unterschiede in den Korrelationen sind nur zufällig.

April und November 1993

Die Berechnungen der Korrelationen, die einschließlich der Daten des Weichholzauenwaldes durchgeführt wurden, bestätigen die allgemeinen Tendenzen. Somit sind die Ergebnisse für die Laubwälder dieses Gebietes repräsentativ und sind nicht durch die Auswahl der verschiedenen Standorte entstanden. Die Unterschiede zwischen den Korrelationen mit und ohne die Daten des Weichholzauenwaldes variieren allerdings nicht zufällig, wenn auch wie bei Individuenzahlen und der Biomasse die Unterschiede nicht signifikant sind. Im allgemeinen werden die Korrelationen schwächer, wenn die Daten des Weichholzauenwaldes mit einbezogen werden. Dies ist aber zu erwarten, wenn noch ein weiterer Standort einbezogen wird, da dadurch weitere Faktoren als die hier untersuchten hinzukommen und das Endergebnis beeinflussen.

5.7 Beziehung zwischen Umweltfaktoren und Diversität

Es besteht eine starke Abhängigkeit zwischen den Artenzahlen pro Probe und verschiedenen Umweltfaktoren. Diese Beziehungen verhalten sich so wie die Beziehungen der Individuenzahlen zu diesen Faktoren und sind auch darauf zurückzuführen. Wenn partielle Korrelationswerte berechnet werden, verschwindet jede Beziehung. Die Beziehungen zwischen den Diversitäts- und Evennesswerten pro Probe und den Umweltfaktoren sind im allgemeinen sehr schwach. Diese Beziehung ist allerdings von der Individuenzahlen unabhängig.

Die Akkumulation des organischen Materials spielt hier nicht die entscheidende Rolle, die es bei der Regulierung der Abundanz gespielt hat. Die hohe mikrobielle Aktivität ist der Faktor, der am stärksten mit der Diversität korreliert ist. An den Stellen, die reich an Rohhumus sind, aber niedrige Dehydrogenaseaktivitätswerte zeigen, wurden die maxi-

male Abundanz beobachtet. Die Zahl der Arten pro Probe ist allerdings nicht höher als an Standorten mit geringeren Mengen organischen Materials (s. auch 5.3 Artenzahlen) und weist deswegen weniger Individuen auf, aber auch höhere mikrobielle Aktivität. An günstigeren Standorten sind die Dominanzverhältnisse stärker ausgeprägt und so nehmen die Diversitätsindizes, wie die Artenzahl, niedrigere Werte an (Huston 1979).

5.8 Vertikalverteilung

Die Mehrheit der Collembolen hält sich auf der Bodenoberfläche und im Laubstreu auf. Dieses ist ein bekanntes Phänomen, dessen Ursachen noch unklar sind. Es wurde spekuliert, daß die maximale Dichte dort erreicht wird, wo die Abbauaktivität am höchsten ist (Wallwork 1970). Man kann die festgestellten Ergebnisse der Untersuchungen zur horizontalen Verteilung auch auf die vertikale Verteilung übertragen. Danach würden die meisten Tieren in der Schicht gefunden, die reicher an organischer Substanz ist, und das ist genau die Oberfläche. Diese Erklärung reicht allerdings allein nicht aus, denn auch in Proben, deren tiefste Schicht hauptsächlich aus organischem Material bestand, sind die meisten Tiere in den oberen Schichten gefunden worden (dort wo der Humus-Typ Mor vorlag). Takeda (1970) hat festgestellt, daß der Anteil der auf der Oberfläche gefundenen Tiere wesentlich größer war, als der Anteil den die vorhandene organische Substanz erklären konnte.

Die Präferenz zwischen der Laubstreichschicht und der oberen Humusschicht ist noch unklar. Faber & Joosse (1993) haben höhere Populationsdichten in der Laubstreichschicht registriert, wogegen Hagvar (1983) diese in der Humusschicht fand. In meiner Arbeit wurden meistens höhere Abundanzen in der Laubstreichschicht gefunden. Hassal et al. (1986) vermuteten, daß die Hyphenmasse eines Pilzthallus für die Collembolen in der Laubstreichschicht einfacher zu erreichen ist, da das Mycel auf der Oberfläche von abgefallenen Blätter wächst, wogegen es in der Humusschicht auch innerhalb der organischen Aggregate wachsen kann. Diurnalwanderungen in und aus der Laubstreichschicht sind für andere Mikroarthropoden beobachtet worden, es bestehen aber nur schwache Beweise für Collembolenwanderungen (Whitford et al. 1981). Die Möglichkeit, daß es tageszeitliche Unterschiede in der Präferenz zwischen der Laubstreu- und der Humusschicht gibt, sollte aber nicht vollkommen ausgeschlossen werden.

Eine Frage, die sich in dieser Arbeit stellt, ist die nach den Faktoren, die die Tiere dazu veranlaßt haben im August 1993 in die unterste Schicht zu wandern. Collembolen können auf Änderungen in ihrem Lebensraum schnell reagieren und dabei die vertikale Verteilung innerhalb von wenigen Stunden ändern (Whitford et al. 1981, Hassal et al. 1986). Im Juli 1991 war die Lufttemperatur vergleichbar hoch wie im August 1993, die Mehrheit der Tiere wurde damals aber trotzdem auf der Oberfläche gefunden. Es existieren leider keine Bodenfeuchtigkeitsdaten für Juli 1991. Allerdings kam es nur wenige Tage vor der Probenahme immer wieder zu Schauern. Insgesamt waren Juli und August 1993 ärmer an Niederschlägen als Juni und Juli 1991, so daß anzunehmen ist, daß die Bodenfeuchtigkeit im August 1993 niedriger war als im Juli 1991. Demnach muß also die Trockenheit und nicht die Temperatur der treibende Faktor für die Wanderung der Tiere in die Tiefe gewesen sein (Takeda 1970, Hassal et al. 1986). Faber & Joosse (1993) sind zu dem Ergebnis gekommen, daß die Feuchtigkeit kein entscheidender Faktor für die Vertikalverteilung ist, allerdings wurde ihre Arbeit in einer wesentlich feuchteren Klimaregion durchgeführt.

In den beiden kalten Monaten Januar und November 1993 waren die Tiere immer an der Oberfläche zu finden. Die Lufttemperatur war im November 1993 weit unter die durchschnittlichen Werte für diesen Monat gefallen und im Januar 1993 war der Boden teilweise sogar von Schnee bedeckt. Usher (1970) hat im Winter eine Wanderung in die Tiefe beobachtet, welche er auf die Kälte zurückgeführt hat. Die tiefsten Temperaturen, die im Rahmen meiner Arbeit beobachtet wurden, sollten aber kein besonderes Problem für die Collembolen darstellen.

5.9 Struktur der Gemeinschaft

Ziel dieser Analyse ist es, die Abundanzverhältnisse in den untersuchten Gemeinschaften so weit wie möglich zu interpretieren. Weiterhin wird die Beziehung der ermittelten Muster zu den vorhandenen theoretischen Modellen erläutert und es wird überprüft, ob die Annahmen dieser Modelle in Bezug auf die vorliegende Daten realistisch sind. Als letztes wird das beobachtete Muster mit publizierten Daten verglichen.

Obwohl viel theoretische Arbeit zu verschiedenen relativen-Abundanz-Modellen geleistet wurde (z.B. May 1975, Pielou 1975), ist der Vergleich mit realen Daten aus dem

Freiland vernachlässigt worden. Die verschiedenen Muster, die aus Freilanddaten entstehen, müssen sich nicht unbedingt mit theoretischen Modellen decken. Trotzdem ist es sinnvoll, sie zu präsentieren, um erstens die Dominanzverhältnisse damit zu interpretieren und zweitens, um im Laufe der Zeit die Regelmäßigkeiten der Natur zu verstehen, was dann wiederum der Weiterentwicklung der theoretischen Modelle von Nutzen ist (Tokeshi 1993). Wenn die im Freiland gefundenen Muster mit einem Modell übereinstimmen, ist das ein Hinweis darauf, wie das beobachtete Muster entstanden sein könnte. Das Vorhandensein eines Musters heißt längst nicht, daß das Modell richtig ist, es heißt nur, daß man überprüfen soll, ob es richtig ist.

Im Rahmen dieser Arbeit ist ein Muster festgestellt worden, was sich immer wieder bestätigte, egal ob die Mittelwerte der Fangdaten aller Probenreihen und der gesamten Gemeinschaft geplottet werden oder ob jede Probenreihe oder jeder Standort einzeln bearbeitet wurde. Man sollte also annehmen, daß dieses Muster die Grundeigenschaften jeder Collembolengemeinschaft in dieser Region widerspiegelt und daß es nicht jahreszeitlich- oder standortspezifisch ist. Die $\log(\text{Abundanz})$ -Rang-Kurven ergeben immer gerade Linien ($p < 0,001$). Weiterhin liegen die dominantesten Arten immer oberhalb der angepaßten Geraden. Im Dominanzhistogramm werden sie von den Balken repräsentiert, die mit den ersten ein oder zwei Balken nicht in Verbindung stehen. Die Dominanzverhältnisse ändern sich also mit der Abundanz. Die häufigsten Arten sind extrem dominant, danach werden die Verhältnisse ausgeglichener und die Verteilung wird gleichmäßiger.

Die gerade Linie wird von einer Reihe von Modellen vorausgesagt, obwohl sie von unterschiedlichen Mechanismen ausgehen. Im folgenden werden sie einzeln diskutiert.

„Geometric series“

Dieses Modell wurde typischerweise als passend für Pioniergemeinschaften betrachtet oder für solche Gemeinschaften, die sich in extremen Lebensräumen aufhalten. Der vorgeschlagene Mechanismus ist, daß die dominanteste Art einen Teil der limitierenden Ressourcen beansprucht, die nächste Art den gleichen Teil von den übriggebliebenen Ressourcen usw. Die „Geometric series“ kann entstehen, wenn z.B. verschiedene Arten in verschiedenen Zeitabständen einen Standort erreichen. Die Abundanz jeder Art hängt in diesem Fall von seiner Fähigkeit ab, dort anzukommen und die schwierigen Bedingun-

gen (schlechtes Wetter, erhöhter Räuberdruck) zu überleben. Man kann so etwas in diesem Fall nicht als Sukzession bezeichnen, sondern als zeitliche Abfolge des Auftretens, wobei die Populationen von mehreren Arten ständig reduziert werden und wieder wachsen (Vegter 1987). Die Tatsache allerdings, daß dieses Modell für wesentlich artenärmere Gemeinschaften entwickelt wurde (Pielou 1975), spricht gegen diese Interpretation. Weiterhin ist die Annahme, daß alle Arten den gleichen Anteil der übriggebliebenen Ressourcen beanspruchen, unrealistisch.

„log-series“

Das „log-series“ Modell sagt auch gerade Linien voraus. Es wurde als rein statistisches Modell für deskriptive Zwecke entwickelt. May (1975) hat diese Verteilung mit der geometrischen Verteilung gekoppelt, indem er im vorherigen Modell die Zeitabstände, in denen ein Anteil der Ressourcen in Anspruch genommen wird, nicht als fest, sondern als stochastisch variierend betrachtete. Er sah dieses Modell als eine statistisch realistischere Version gegenüber dem „Geometric series“ und diskutierte beide Modelle zusammen. Andere Autoren betrachten die „log-series“ als ein rein statistisches Modell (Pielou 1975, Tokeshi 1993).

Die neutralen Modelle von Caswell (1976), gehen davon aus, daß es überhaupt keine Interaktionen zwischen den verschiedenen Arten in einer Gemeinschaft gibt. Daraus resultierten auch die „log-series“, wenn die Arten-Abundanz-Verteilung berechnet wurde. Von einem dynamischen Modell wird vorausgesagt, daß deren Kurven den „log-series“ Kurven immer ähnlicher werden, wenn sich die Rolle der Konkurrenz vermindert und gleichzeitig die Rolle der umweltbedingten Mortalität als Regulativ für die Populationsgröße der einzelnen Arten steigt (Hughes 1986).

Was die erste Interpretation (May 1975) betrifft, sind die Kommentare für das vorherige Modell auch hier relevant. Was die Annahmen von Caswell (1976) und die Beobachtungen von Hughes (1986) betrifft, so konnten sie im Fall dieser Gemeinschaft zutreffen: Der wetterbedingte Streß bringt die Population immer wieder auf ein niedriges Niveau zurück, hauptsächlich im Sommer. Man kann annehmen, daß deswegen die Population nie die notwendige Dichte erreicht, so daß sich Interaktionen zwischen den Arten sich bemerkbar machen oder überhaupt stattfinden würden. In diesem Fall sind die ökophysiologischen Eigenschaften jedes Tieres und nicht die Konkurrenzfähigkeit

maßgebend dafür, ob das Tier überlebt oder nicht (Lawton & Strong 1981, Joosse 1981, 1983).

„Dominance preemption“

Das „dominance preemption“ Modell (Tokeshi 1990) ist eine allgemeine Form der „Geometric series“, indem es besagt, daß der Anteil der Ressourcen, den jede Art beansprucht, zufällig zwischen 0,5 und 1 variieren kann. Es sagt deswegen voraus, daß die Population von jeder Art größer ist, als die Populationen aller Arten mit niedrigeren Abundanz zusammen (Tokeshi 1990), was hier nicht der Fall war.

„Random assortment“

Das „random assortment“ Modell besagt, daß die Artenabundanzen voneinander unabhängig variieren (Tokeshi 1990) und ist in diesem Zusammenhang mit den Modellen von Caswell (1976) verwandt. Das kann der Fall sein in Zuständen, in denen der Nischenraum zeitlich variiert (Tokeshi 1990, 1993). Die Annahme des „random assortment“ Modells trifft in diesem Fall zu. Der Nischenraum ist zeitlich variabel. Einige wichtige Faktoren, wie Feuchtigkeit, Temperatur, Salinität und Dehydrogenaseaktivität variieren in unterschiedlichem Maße. Die Gemeinschaft selber ist zeitlich nicht stabil. Der höchste berechnete W-Wert betrug 0,35 für den Urwald, was immer noch niedrig ist. Weiteres über das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Interaktionen zwischen den Arten ist der „log-series“ Diskussion zu entnehmen.

„Composite“

Als letztes soll das „composite“ Modell erwähnt werden. Dies besagt, daß die dominantesten Arten einer Gemeinschaft die limitierende Ressource nach einer bestimmten Regel aufteilen, die Abundanzen der restlichen Arten aber zufällig variieren, wie im „random assortment“ Modell (Tokeshi 1990). In diesem Fall liegen die häufigsten Arten oberhalb der angepaßten Gerade. Wenn die Annahmen der anderen Modelle realistisch sind, sind die Annahmen des „composite“ Modells, was eine Kombination ist, auch realistisch.

Vergleich mit publizierten Daten

Es gibt einige Arbeiten, in denen die Struktur der Gemeinschaften, in Form der log(Abundanz)-Rang-Kurven präsentiert wird. Usher et al. (1979), Takeda (1987) und

Vegter et al. (1988b) haben solche Kurven veröffentlicht. Vegter et al. (1988b) präsentierten Ergebnisse aus Wäldern unterschiedlichen Alters und fanden auch den Effekt, daß die dominantesten Arten oberhalb der Gerade lagen, allerdings nur in den älteren Wäldern. Takeda (1987) präsentierte langjährige Daten aus einem sich nicht in einem Sukzessionsstadium befindenden Wald. Die Form der Kurven zeigte ein noch stärker ausgeprägtes Dominanzverhältnis. Er hatte keine Gerade angepaßt, aber die gleiche Tendenz der starken Dominanz bei den häufigsten Arten erhalten. Das gleiche gilt für die Kurven in Usher et al. (1979). Es wurden auch hier keine Kurven angepaßt, aber bei den meisten Gemeinschaften war die gleiche Tendenz zu erkennen.

Interpretation

Eine Gerade, wo die häufigsten Arten oberhalb dieser liegen, ist, wenn nicht gar die Regel, mit Sicherheit häufig in Collembolengemeinschaften zu finden. Hughes (1986) behauptet, daß eine konkave Form die häufigste Form der relativen-Abundanz-Kurven bei allen Organismengemeinschaften ist. Die Dominanzverhältnisse werden mit zunehmender Stabilität der Gemeinschaft stärker ausgeprägt, denn stabile Verhältnisse geben immer mehr konkurrenzfähigen Arten die Chance, die Gemeinschaft zu dominieren. Dies deckt sich mit den Ergebnissen von Vegter et al. (1988b). Takeda (1987) untersuchte eine Gemeinschaft, die sich im Klimaxstadium befand, und die ermittelte Kurve war tatsächlich konkav. Die Unterschiede, die in dieser Arbeit zwischen den verschiedenen Standorten gefunden wurden, sind in diesem Kontext nicht eindeutig genug, um diese Annahme zu bestätigen oder zu widerlegen. Die Indizien sprechen aber dafür. Die stabilste Gemeinschaft, die des Hartholzauenwaldes, weist die meisten Arten oberhalb der Geraden auf (s. auch 4.7).

Die in dieser Arbeit gewonnenen Daten ähneln einer Reihe von Modellen, die entweder besagen, daß die Abundanzen der verschiedenen Arten voneinander unabhängig variieren (neutrales Modell, „random assortment“), oder daß sie doch miteinander verbunden sind, aber die Struktur der Gemeinschaft von externen Faktoren kontrolliert wird („Geometric series“, „log-series“). Man muß also prüfen, welche Rolle die Interaktionen zwischen den Arten bei der Regulierung der Population spielen können (s. 5.13.6).

5.10 Beziehung zwischen Abundanz und Konstanz

Das positive Verhältnis zwischen den Individuendichte und der Verbreitung ist schon bei vielen Organismengruppen und Biotopen beobachtet worden (z.B. Vegter et al. 1988a). Es kommen drei verschiedene Mechanismen in Frage, wodurch dieses entstehen kann, die allerdings einander nicht ausschließen (Hanski et al. 1993). Zunächst einmal kann dies ein Artefakt bei der Probenahme sein. Die seltenen Tiere haben selbst in Stellen, wo sie tatsächlich vorhanden sind, nur wenig Chancen, entdeckt zu werden. In diesem Fall ist die Wahrscheinlichkeit existent, daß ein Tier in einer Probe vorhanden war und nicht in die Flüssigkeit gefallen war oder beim Sortieren übersehen wurde.

Die zweite Möglichkeit ist, daß die Arten, die ein breites Spektrum an Ressourcen nutzen können, an vielen Standorten existieren und hohe Populationen bilden. Steinköke Arten dagegen sind auf spezielle Umweltbedingungen angewiesen. Sie können weder große Populationen bilden noch sich sehr weit verbreiten, da diese Bedingungen nur begrenzt vorhanden sind (Brown 1984).

Das unterschiedliche Dispersionsverhalten der verschiedenen Arten kann zu dem gleichen Ergebnis führen. Arten mit einer großen Dispersionsfähigkeit werden bei ihrer Wanderung mehrere Stellen erreichen, wobei einige davon für sie gut geeignet sind. So sind diese Arten weit verbreitet und können auch große Populationen bilden. Andere Arten mit geringeren Dispersionsfähigkeiten können mehrere günstige Stellen nicht erreichen.

Wenn man die Beziehungen der verschiedenen Arten zu den Umweltfaktoren untersucht, sind keine auffälligen Unterschiede zum Grad der Spezialisierung feststellbar, man könnte sogar sagen, daß die häufigste Art (*Isotoma notabilis*) stärker an bestimmte Faktoren gebunden ist, als andere (s. 5.13.1). Das ist ein Indiz für die zweite Vermutung, nämlich daß die geringfügige Spezialisierung für eine positive Beziehung zwischen Abundanz und Konstanz keine große Rolle spielt.

Die Collembolen sind räumlich nicht zufällig verteilt, sondern bilden Aggregationen. Die Gründe dafür liegen sowohl in den Umweltbeziehungen als auch in artenspezifischen Strategien (s. auch 5.13). Usher (1976) fand heraus, daß die Zahl der

Aggregationen und nicht die Populationsdichte mit der zunehmenden Populationsgröße korreliert ist. So sind die Arten mit den größeren Populationen auch weiter verbreitet.

Maurer (1990) war der Ansicht, daß die Abundanz-Verbreitungs-Kurven an produktiven Standorten steiler sind, als in weniger produktiven, denn wenn gleich viele Stellen in produktiven wie in unproduktiven Standorten neu besiedelt werden, werden die Populationen in den produktiveren Standorten stärker wachsen als an den unproduktiveren. An produktiven Standorten bedeutet der Zugang auf mehrere Stellen Zugang auf größere Ressourcen als an unproduktiven. Dies wird von den Ergebnissen dieser Arbeit nur schwach unterstützt. Zwar ist die Kurve im „Dünenwald“ am steilsten, aber die Kurven für den Hartholzauenwald und den Pappelforst sind voneinander kaum zu unterscheiden, beziehungsweise die Kurve für den Pappelforst ist leicht steiler.

5.11 Konstanzverhältnisse

Basierend auf einer Reihe von Arbeiten hat Balogh (1958) die oft beobachteten zwei Maxima der Konstanzkurven bei Collembolengemeinschaften zu einer empirischen Regel erklärt und zu einem Kriterium für die Homogenität eines Standortes gemacht, allerdings ohne dafür eine ökologische Interpretation zu geben. Erst später hat Hanski (1982) anhand von Daten aus anderen Organismengruppen ein Modell entwickelt, welche diese Beobachtungen zu erklären versuchte („core and satellite species hypothesis“). Konstanzkurven mit zwei Maxima wurden bei Collembolengemeinschaften in Mitteleuropa öfters beobachtet (z.B. Gerdsmeyer & Greven 1992).

In dieser Beziehung müßte man sich eigentlich als erstes mit der Frage beschäftigen, wie homogen ist denn eigentlich „homogen“? Soll man die Laubwälder innerhalb eines Deltas als homogen bezeichnen? Im Vergleich mit den umliegenden Formationen sind sie es. Würde man den Humus-Typ als Kriterium heranziehen, sind sie es nicht. Wenn ein Standort inhomogen ist und die Daten in kleinere, homogenere Einheiten aufgeteilt werden, ändert sich die Form der Konstanzkurven (Gotelli & Simberloff 1987). Die Form der Konstanzkurven ist in diesem Fall aber für die ge-

samten Daten und für die einzelnen Standorte stabil geblieben. Eine Ausnahme bildet der Weichholzaunenwald, der ein gleichmäßiges Konstanzverhältnis aufweist. Dieses muß auf den geringen Datenumfang zurückzuführen sein. Deswegen ist die Frage der Homogenität hier irrelevant.

Die Ergebnisse dieser Arbeit stimmen mit den Ansichten von Balogh (1958) und Hanski (1982) nicht überein. Die Konstanzkurven zeigen ein einziges Maximum. Weitere Arbeiten im griechischen Raum zeigen unterschiedliche Muster. Die Daten von Argyropoulou & Stamou (1994), die 11 Arten analysiert haben, zeigen in einigen Fällen ein Maximum und in anderen zwei. Dieses Ergebnis kann aber auch durch die geringe Artenzahl entstanden sein.

Die Ergebnisse meiner Arbeit stimmen auch nicht mit Brown's (1984) Ansicht überein, daß in inhomogenen Gebieten nur ein Maximum bei den seltenen Arten zu erwarten ist, dagegen bei homogenen Gebieten die häufigen Arten überall anzutreffen sind, wodurch zwei Maxima entstehen. Die Analyse für jeden Standort zeigte das gleiche Muster wie die Analyse für die ganze Datenreihe. Die Konstanzkurve hatte selbst für die Pappelforstdaten ein einziges Maximum, obwohl es kaum einen noch homogenen Standort geben kann.

Gotelli & Kelley (1993) präsentierten ein allgemeines Modell, das frühere Modelle, auch das von Hanski, als Extremfälle beinhaltet. Sollte dieses Modell richtig sein, kann man die beobachteten Unterschiede zwischen Süd- und Mitteleuropa folgendermaßen interpretieren:

Eine Konstanzkurve mit zwei Maxima kann entstehen, wenn sich die Wahrscheinlichkeit der Kolonisation einer Stelle eines untersuchten Standortes durch eine Population von außerhalb Null annähert (kein „propagule rain“), d.h. eine leere Stelle kann nur von Tieren, die aus dem gleichen Standort kommen, kolonisiert werden. Gleichzeitig muß die Wahrscheinlichkeit der Extinktion einer Art von einer Stelle gegen Null gehen, mit zunehmender regionalen Verbreitung („rescue effect“). Das heißt wiederum, wenn alle Stellen von einer Art besiedelt sind, wird diese Art nicht mehr aus irgendeiner Stelle des Standortes verschwinden, denn Tiere aus benachbarten Stellen wandern ständig nach. Wenn man die zweite Voraussetzung beibehält, aber eine signifikante Kolonisierung von Populationen von außerhalb zuläßt, kommt

man zu Kurven mit einem einzigen Maximum. Das Konzept „einer Population von außerhalb“ kann auch die Eierbank im Boden bedeuten. Die Eier sind zu einem früheren Zeitpunkt gelegt worden und deren Überleben hängt von den vorherrschenden populationsunabhängigen Faktoren (Oophagie, Parasitismus, Austrocknen, Joosse 1983) ab. Da die Populationsschwankungen in Mitteleuropa nicht so ausgeprägt sind wie im Mittelmeerraum (Sgardelis et al. 1993), könnte man erwarten, daß der Effekt des Eierschlüpfens an leeren Stellen in Mitteleuropa keinen so bedeutenden Einfluß hat wie im Mittelmeerraum, wo jede Population stärker schwankt. So wird der Effekt des „propagule rain“ signifikant.

Man muß folgendes berücksichtigen. Allgemein halten sich die Collembolendaten nicht an einer Annahme dieser Modelle. Streng genommen müßten die Kolonisations- und Extinktionswahrscheinlichkeiten einer Stelle bei allen Arten gleich sein. Das würde bedeuten, daß die Konstanzwerte der einzelnen Probenreihen miteinander nicht oder nur zufällig korreliert sind. Sie sind aber konstant positiv miteinander korreliert, was bedeutet, daß die oben erwähnte Annahme nicht stimmt. Sie ist aber sowieso für alle Organismen unrealistisch. Die Frage ist, wie robust die Modelle gegen Abweichungen von deren Voraussetzungen sind.

5.12 Standorte

2.1 Abundanz

Der Pappelforst hat die geringste Abundanz, die wiederum von der Akkumulation von organischem Material im Boden abhängt (s. auch 5.6). Und da der Pappelforst den geringsten Anteil an organischem Material im Boden aufweist, ist eine niedrige Abundanz zu erwarten. Unerwartet waren allerdings die relativ großen Populationen im August 1993. Die Population ist im Sommer nicht, wie in den naturnahen Wäldern, zusammengebrochen. Eine genaue Untersuchung der Fangzahlen zeigte aber, daß dieses Phänomen auf eine einzige Art, *Schoetella ununguiculata*, zurückzuführen ist. Die Individuenzahlen aller anderen Arten sind jedoch zurückgegangen. In instabilen Gemeinschaften kommt es vor, daß ein Aspekt von einem extremen Ausbruch einer Art geprägt ist.

Der Hartholzauenwald und der „Dünenwald“ weisen praktisch identische Individuenzahlen auf, bei der Biomasse aber liegt der „Dünenwald“ an erster Stelle. Selbst bei der Biomasse ist allerdings der Unterschied zwischen beiden Habitaten nicht signifikant. Da der Hartholzauenwald ärmer an organischem Material und trockener als der „Dünenwald“ ist, würde man deutliche Unterschiede in der Abundanz erwarten. Eine nähere Untersuchung der Daten zeigt aber, daß die insgesamt geringen Unterschiede auf eine einzige Probenreihe, nämlich die von August 1993, und eine Art, *Cryptopygus thermophilus*, zurückzuführen sind. Wird diese Probenreihe nicht berücksichtigt, ist die Population des „Dünenwaldes“ eindeutig größer.

Der Weichholzauenwald lag, was die Abundanz betrifft, zwischen dem Hartholzauenwald und dem Pappelforst. Dies entspricht wiederum dem Stand der Anreicherung des Bodens mit organischem Material. Dieser Boden ist allerdings feuchter als der des Hartholzauenwaldes. Die Biomasseunterschiede zu den beiden anderen naturnahen Standorten sind nicht so groß wie die Unterschiede der Individuenzahlen. Diese Erscheinung ist auf das Auftreten einiger großer Arten im November 1993 zurückzuführen. Wie weit diese Unterschiede zwischen Biomasse und Individuendichte konstant sind oder nur durch Zufall in eine der beiden Probenreihen aufgetreten sind, kann anhand der vorliegenden Daten nicht festgestellt werden.

5.12.2 Familienzusammensetzung

Die Unterschiede in der Familienzusammensetzung müssen mit Vorsicht interpretiert werden, denn die Familien beinhalten Arten mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen. Vor allem der niedrige Anteil der *Onychiuridae* im „Dünenwald“, wo sie sogar die dritte Stelle einnehmen, ist schwer zu verstehen. Von den drei hier vorkommenden Gattungen, *Protaphorura*, *Mesaphorura* und *Doutnacia*, ist besonders die zweite mit sehr geringen Zahlen vertreten, im Vergleich zu den anderen Standorten. Es gibt Beispiele dafür, daß Arten dieser Gattung (allerdings nicht diejenigen, die im Rahmen dieser Arbeit gefunden wurden) von niedrigen pH-Werten profitieren (Baath et al. 1980) und die pH-Werte des „Dünenwaldes“ sind niedriger als an allen anderen Standorten.

Die *Sminthuridae* waren im Pappelforst und in geringerem Maße im Weichholzaunenwald häufig. Die Entfernung von Laubstreu (Ponge et al. 1993) und das Festtreten des Bodens (Garay et al. 1980) führen zur Erhöhung der Abundanz der *Sminthuridae*. Im Pappelforst liegen beide Effekte vor, das Festtreten durch die durchziehenden Herden und eine ganz dünne Laubstreichschicht durch die ständigen Abholzungen und Unkrautregulierungen. Im Weichholzaunenwald kommt das Festtreten auch vor, wobei die Laubstreichschicht wegen des frühen Entwicklungsstadiums des Waldes auch dünn ist. Die auch oberflächlich lebenden *Entomobryidae* zeigen das gleiche Muster der Abundanzerrhöhung. Beide Familien sind im Hartholzaunenwald am seltensten. Eventuell hier übt die am stärksten geschlossene Vegetation eine negative Wirkung auf die oberflächlich lebenden Formen aus.

5.12.3 Artenzahlen

Man muß vorsichtig mit den faunistischen Listen umgehen. Man weiß zwar, wie viele Arten gefunden wurden, man weiß aber eigentlich nie, wieviele es tatsächlich vorkommen. Damit eine Art gefunden wird, muß sie erst einmal in eine Probe gelangen. Dabei haben Arten mit geringer Populationsgröße und Verbreitung nur geringe Chancen entdeckt zu werden. Das heißt auch, daß die Zahl der registrierten Arten in Standorten, wo mehrere Arten große Populationen bilden, wahrscheinlich größer ist, als in Standorten mit kleinen Populationen, obwohl beide Standorte gleich viele Arten besitzen. Durch mehrmalige Probenahme kann dieser Effekt ausgeschaltet werden und es kann ein Stand erreicht werden, wo neue Proben nur noch sehr wenige oder gar keine neuen Arten mehr beinhalten. Dieser Stand ist für den Weichholzaunenwald mit Sicherheit noch nicht erreicht, wohl aber für die anderen drei Standorte.

Der Artenreichtum jedes Standortes ist auf der Basis der herrschenden Umweltbedingungen und seiner Geschichte zu interpretieren. Der „Dünenwald“ zeigt die größte Heterogenität. Es war also zu erwarten, daß dort die größten Artenzahlen gefunden werden (Krebs 1994). Stärker differenzierte Strukturen geben mehr Arten mit unterschiedlichen Lebensansprüchen die Möglichkeit, dort zu existieren. Weiterhin führen günstige Bedingungen allgemein zur Bildung großer Populationen, so daß Vertreter vieler Arten gefangen werden können.

Der eintönige und stark degradierte Pappelforst zeigt einen unerwarteten Artenreichtum. Der Pappelforst steht auf einem Boden auf dem vor ungefähr 40 Jahren ein Hartholzauenwald gestanden hat. Die Collembolenfauna hat die Umwandlung überlebt (Dunger 1983, Pozo 1986). Dafür spricht auch die große faunistische Ähnlichkeit mit dem Hartholzauenwald.

Der Weichholzauenwald ist der artenärmste Standort, obwohl dieser Standort individuenreicher als der Pappelforst ist. Da der Weichholzauenwald ökologisch gesehen jünger ist, haben offensichtlich einige Arten wegen ihrer geringen Mobilität den Weg bis dahin noch nicht geschafft, oder sie verbreiten sich innerhalb des Weichholzauenwaldes so langsam, daß sie noch selten sind.

Die Geschichte eines Standortes ist also wichtiger, was den Artenreichtum betrifft, als die heutigen Zustände. Die Frage, wie lang eine alte Fauna in einem umgewandelten Standort überleben kann, ist noch offen. Da die Tiere eine sehr kurze Generationszeit haben, im Vergleich mit der seit der Umwandlung vergangenen Zeit, scheint es, daß die Überlebensdauer der Population einer Art sehr lang ist (Dunger 1983).

5.12.4 Diversität

Die Unterschiede zwischen den Werten, die der Shannon's-Index in den verschiedenen Standorten annimmt, lassen sich mit den Eigenschaften dieses Indexes erklären. Die Werte werden von zwei Faktoren beeinflusst: von der Zahl der Arten und von der Evenness, d.h. wie gleichmäßig die Individuen über die Arten verteilt sind. Der Einfluß des zweiten Faktors ist stärker als der des ersten (Magurran 1988, Tokeshi 1993).

Da die Anzahl der Arten pro Probe stark von der Zahl der Individuen abhängig ist und im Pappelforst die Zahl der Individuen niedrig ist, wurden an diesem Standort auch nur sehr wenige Arten pro Probe gefunden (s. 5.3). Wenn man aber den Pappelforst als Ganzes betrachtet, wurden nur unwesentlich weniger Arten als im Hartholzauenwald gefunden. Die Zahl der Arten spielt beim Diversitätswert eine geringere Rolle als die Evenness (Magurran 1988). In den naturnahen Standorten erreichen einige Arten hohe Individuenzahlen, weswegen die Evenness niedriger wird.

Ebenso ist die Beständigkeit der Gemeinschaft im Pappelforst niedriger (s. W-Werte). Die Diversität in ungünstigen Standorten, die weiterhin instabil sind, erreicht öfters höhere Werte als in stabilen und günstigen Standorten. Dort haben einige Arten die Chance, hohe Populationsdichten zu erreichen und stark dominant zu werden (Huston 1979, Hughes 1986).

Der Hartholzauenwald weist die größte Diversität pro Probe auf. Im Vergleich mit dem Pappelforst und dem Weichholzauenwald wurden mehrere Arten pro Probe gefunden bei ungefähr gleicher Evenness, wobei im „Dünenwald“ gleich viele Arten pro Probe gefunden wurden, aber die Evenness niedriger war. Wenn die gesamten Probenreihen in die Berechnung der Diversität miteinbezogen wurden, war im Vergleich mit dem Weichholzauenwald die Artenzahl höher und im Vergleich mit dem „Dünenwald“ die Evenness höher. Dies hat wieder zu größeren Diversitätswerten für den Hartholzauenwald geführt.

Die Dünenwaldgemeinschaft zeigt die niedrigste Evenness, die allgemein niedrige Diversitätswerte zur Folge hat. Die insgesamt große Artenzahl bestätigte sich nicht, wenn die Artenzahl pro Probe und pro Probenreihe ermittelt wurde. Da waren die Zahlen praktisch identisch mit denjenigen, die im Hartholzauenwald gefunden wurden. Der „Dünenwald“ ist für die Collembolen der günstigste Standort, hauptsächlich wegen des wesentlich größeren Anteils an organischem Material im Boden (s. 5.12.1). Wie oben schon erwähnt, sind in günstigeren Standorten die Dominanzverhältnisse stärker ausgeprägt als in weniger günstigen, was zu einer niedrigeren Evenness führt.

Die Collembolen Gemeinschaft im „Dünenwald“ ist nicht so stabil wie im Hartholzauenwald (s. W-Werte). Es wäre also zu erwarten, daß deswegen die Evenness, wie im Pappelforst, größer wäre. Es stellt sich aber die Frage, ob dies ein reales Phänomen ist und nicht auf die unterschiedlichen Eigenschaften jedes Standortes zurückzuführen ist. Der „Dünenwald“ ist wesentlich inhomogener als der Hartholzauenwald und deswegen ist es schwieriger wirklich „reproduzierbare“ Proben zu nehmen. Die Inhomogenität ist innerhalb kleinster Räume so groß, daß es nicht garantiert ist, daß man tatsächlich jedesmal die Proben aus dem ökologisch gleichen Punkt entnimmt.

Der Weichholzaunenwald ist durch geringere Artenzahlen, im Vergleich mit den anderen naturnahen Standorten gekennzeichnet. Die durchschnittliche Evenness pro Probe liegt zwischen die an anderen Standorten beobachtete. Die Evenness pro Probenreihe ist etwas niedriger als an allen anderen Standorten. Die Kombination dieser beiden Faktoren hat zu einer allgemein niedrigeren Diversität geführt. Obwohl der Unterschied bei den Artenzahlen eindeutig ist, kann der Unterschied bei der Evenness bei nur zwei Probenreihen nicht als gesichert betrachtet werden.

5.12.5 Vertikalverteilung

Was die Tiefenpräferenz betrifft, spiegeln der Hartholzaunenwald und der „Dünenwald“ die allgemeinen Zustände wider. Die meisten Tiere wurden an der Oberfläche gefunden mit Ausnahme von August 1993 (s. 5.8 Vertikal Verteilung). Das gleiche gilt für die beiden Probenreihen des Weichholzaunewaldes.

Normalerweise waren die meisten Tiere im Pappelforst in der Laubstreuschicht zu finden. Im August 1993 wurden die meisten in der oberen Bodenschicht gefunden. Offensichtlich hat die Bodenverdichtung dazu geführt, daß die Tiere nicht in der Tiefe Schutz vor der Trockenheit suchen konnten. So hielten sie sich möglichst weit unten auf, d.h. unter der Laubstreuschicht. In diesem Fall waren sehr wenig Tiere im Laubstreu zu finden. Dieses Verhalten war schon im Juli 1991 zu beobachten, als in den beiden naturnahen Wäldern noch keine ausgeprägte Wanderung in die tieferen Schichten vorhanden war. Dies kann mit der geringeren Bodenfeuchtigkeit an diesem Standort erklärt werden. Ein weiterer Faktor, der diesen Effekt verstärken könnte, ist, daß die Laubstreuschicht im Sommer viel dünner ist als sonst. Eine Bodenverdichtung kann zu einer Änderung der vertikalen Verteilung führen, denn besonders größere Arten finden dann keine Poren mehr, die groß genug für ihre Lebensbedürfnisse sind (Didden 1987).

5.12.6 Beziehungen zwischen den Collembolengemeinschaften

Faunistische Ähnlichkeit

Der „Dünenwald“ ist faunistisch der am stärksten isolierte Standort. Seine Fauna zeigt gleichermaßen wenig Ähnlichkeit mit dem Hartholzaunenwald und dem Pappelforst und den größten Unterschied zum Weichholzaunenwald. Letzterer zeigt die

größte Ähnlichkeit mit der ihm nächst verwandten Form, dem Hartholzauenwald und danach zu dem auf seinem ursprünglichem Standort entstandenen Pappelforst. Die größte Ähnlichkeit haben der Hartholzauenwald und der Pappelforst. Die Fauna des Pappelforstes ist offensichtlich die alte Hartholzauenwaldfauna, die die Umwandlung überlebt hat (s. auch 5.3 Artenzahlen).

Dominanzverhältnisse

Die Dominanzähnlichkeiten verhalten sich anders. Dort ist der größte Unterschied zwischen dem Hartholzauenwald und dem „Dünenwald“ zu beobachten und die größte Ähnlichkeit zwischen dem Pappelforst und dem Weichholzauenwald. Die Collembolengemeinschaften in den beiden ersten Standorten haben eine differenzierte Struktur, die Unterschiede in den Umweltbedingungen und die verhältnismäßig größere Stabilität der Gemeinschaft haben zu Unterschieden in der Dominanzstruktur geführt (s. auch 5.13 Autökologie). An den zwei anderen Standorten spielen die ubiquistischen Arten, die aber an den beiden anderen Standorten auch vorhanden sind, eine größere Rolle. So sind der Pappelforst und der Weichholzauenwald miteinander am ähnlichsten und gleich weit entfernt von den differenzierten Gemeinschaften der beiden ersten Standorte. Die Struktur der Collembolengemeinschaft wurde also von der Umwandlung des Hartholzauenwaldes hin zum Pappelforst stark beeinflusst. Sie ähnelt am stärksten der Struktur einer viel jüngeren Gemeinschaft, man könnte sagen, daß die menschlichen Aktivitäten die natürliche Sukzession zurückgeworfen haben. Die Pappelforst- und die Weichholzauenwaldgemeinschaften werden stärker als die beiden anderen von katastrophalen Ereignissen beeinflusst, was die Dominanz von Ubiquisten fördert. Der Pappelforst wird regelmäßig abgeholzt und gemulcht und ist von der Sommertrockenheit stärker als alle anderen Standorte betroffen. Der Weichholzauenwald dagegen wird regelmäßig überflutet. Diese „Katastrophen“ verhindern die Ausprägung einer differenzierten Gemeinschaftsstruktur.

Konstanzverhältnisse

Die Konstanzähnlichkeiten zeigen einen weiteren Aspekt. Zum ersten Mal sind sich der Hartholzauenwald und der „Dünenwald“ am ähnlichsten. Es scheint, daß die räumlichen Eigenschaften jedes Standortes für die Ähnlichkeit der räumlichen Ver-

teilung am wichtigsten sind. So sind sich die beiden stärker heterogenen Standorte am ähnlichsten. Der dritte Standort in der Reihe der Heterogenität, der Weichholzauenwald, zeigt eine größere Ähnlichkeit mit den beiden ersten als mit dem homogenen Pappelforst. Der wiederum zeigt die größte Ähnlichkeit mit dem Hartholzauenwald und ist weiter entfernt vom Weichholzauenwald und dem „Dünenwald“.

5.12.7 Bedeutung für die naturschützerische Fragestellung

Diese Ergebnisse haben eine konkrete Bedeutung für die Collembolen in naturschützerischer Hinsicht. Die Artenlisten sind kein Hilfsmittel, um die heutigen Zustände zu interpretieren. Sie liefern aber sehr wichtige Informationen über die Vergangenheit eines Systems. Voraussetzung ist allerdings, daß die entsprechenden faunistischen Informationen von natürlichen oder naturnahen Systemen vorliegen, um als Vergleichsmaterial zu dienen. Wenn eine Artenliste auf ein Biotop hindeutet, dessen Artenzusammensetzung bisher nicht bekannt ist, kann sie nicht für Vergleiche herangezogen werden.

Die Dominanzverhältnisse und die Abundanz können die heutigen Zustände charakterisieren. Niedrige Populationsdichte und gleichmäßige Arten-Abundanz-Verteilung deuten auf ein unproduktives, von Katastrophen geprägtes System. Große Populationen und ausgeprägte Dominanzverhältnisse weisen dagegen auf produktive Systeme hin.

Die Konstanzverhältnisse zeigen die räumliche Struktur des entsprechenden Systems, sie können helfen inhomogene von homogenen Standorten unterscheiden.

Man muß allerdings folgende Einschränkung machen: Diese Interpretation gilt zunächst nur für solche Systeme, die mit denen vergleichbar sind, die in dieser Arbeit untersucht wurden. Es ist denkbar, daß sie auf andere Ökosysteme übertragbar sind, was allerdings erst überprüft werden muß. Weiterhin braucht man Grundinformationen von Referenzsystemen, die zur Zeit fehlen.

5.13 Autökologie

5.13.1 Beziehung zu den Umweltfaktoren

Allgemein

Man kann eine Abstufung der Präferenzen der sechs untersuchten Arten in dem untersuchten Gebiet feststellen. Auf der einen Seite stehen *Ceratophysella engadinensis*, *Cryptopygus thermophilus* und *Protaphorura sp.*, deren Vorkommen mit neutralem pH-Wert und hoher Dehydrogenaseaktivität verbunden ist. Auf der anderen Seite steht *Proisotoma minuta*, die mit hoher Feuchtigkeit, mit einem hohen Anteil an organischem Material und Feuchtigkeit, niedrigen pH-Wert und hoher Dehydrogenaseaktivität verbunden ist. Dazwischen stehen *Isotoma notabilis* und *Folsomia manolachei*, die ähnliche Präferenzen wie *Proisotoma minuta* zeigen, aber eine wesentlich lockerere Bindung an niedrigen pH-Wert und keine Bindung zur Dehydrogenaseaktivität zeigen. In diesem Gradient gibt es Abweichungen. So ist *Protaphorura sp.* mit der Salinität schwach verbunden und *Proisotoma minuta* ist damit schwächer verbunden als *Isotoma notabilis* und *Folsomia manolachei*. Es ist eine Art von Spezialisierung festzustellen; trotzdem steht fest, daß mehrere dominante Arten ähnliche Lebensbedürfnisse haben.

Es existieren leider nur wenig publizierte Daten über die Autökologie der untersuchten Arten. Im folgenden werden sie ausgewertet.

Isotoma notabilis

Poole (1961 & 1963) hat ein positives Verhältnis von *Isotoma notabilis* zur Bodenfeuchtigkeit, zur Tiefe und dem Trockengewicht des organischen Horizonts festgestellt, was sich mit den hier präsentierten Ergebnisse deckt. Huhta et al. (1983), und Hagvar & Abrahamsen (1980) haben in Feldexperimenten eine Präferenz für hohe pH-Werte festgestellt. Das gleiche haben Hagvar & Abrahamsen (1984) im Freiland festgestellt. Bei Hagvar & Abrahamsen (1980) waren die pH-Werte wesentlich niedriger als in meiner Arbeit, die Ergebnisse sind deswegen nicht direkt vergleichbar. In den beiden anderen Arbeiten waren die pH-Werte etwas saurer, aber vergleichbar mit den von mir beobachteten Werten. Hutson (1978) hat in Laborexperimenten eine

bessere Reproduktion bei pH 7,2 als bei pH 5,2 festgestellt. Rösgen et al. (1993) haben in einem Feldexperiment ein salzmeidendes Verhalten beobachtet.

Die oben erwähnten Ergebnisse zeigen eine Diskrepanz zu meinen Befunden. In meiner Arbeit wurde eine schwache positive Beziehung zu niedrigem pH-Wert und hoher Salinität gefunden. Wie bei der gesamten Population müssen die Reaktionen auf diese beiden Faktoren von mehreren anderen Parametern abhängen. Es ist möglich, daß die positiven Effekte des akkumulierten organischen Materials und die höhere Bodenfeuchtigkeit die negativen Einflüsse von niedrigem pH-Wert und hoher Salinität überdecken (s. auch 5.6).

Cryptopygus thermophilus

Hazra & Choudhuri (1983) berichteten von einer positiven Beziehung von *Cryptopygus thermophilus* zu organischer Substanz und Bodenfeuchtigkeit. Dies deckt sich wiederum nicht mit den hier präsentierten Daten. Die von ihnen beobachtete Bodenfeuchtigkeit war allerdings niedriger als bei meiner Untersuchung, was die unterschiedlichen Ergebnisse erklärt. Die Diskrepanz bei der organischen Substanz kann eventuell mit dem Humus-Typ erklärt werden. Auch in meiner Arbeit wäre eine positive Beziehung zu beobachten, wenn man einige Proben, bei denen roher Humus vorkam, nicht berücksichtigen würde.

Proisotoma minuta

Hutson (1978) berichtete von einer Gleichgültigkeit von *Proisotoma minuta* gegenüber pH-Werten bis hin zu leichten Vorteilen bei neutralen pH-Werten. Heungens & Van Daele (1984) berichteten auch von einer Zunahme von *Proisotoma minuta* bei experimenteller Erhöhung des pH-Wertes. Dies war allerdings nicht allein auf den pH-Wert zurückzuführen, denn in einem weiteren Experiment zeigten die Proben mit vergleichbar hohen pH-Werten keine solche Zunahme. Hier zeigt sich wieder die Diskrepanz zu den hier vorliegenden Ergebnissen.

Schlußfolgerung

Allgemein kann gesagt werden, daß die Autökologie von den hier untersuchten Arten noch weitgehend unbekannt ist. Die Ergebnisse von Experimenten können nicht ohne weiteres auf natürliche Populationen übertragen werden. Die Bedingungen im

Labor sind von den Feldbedingungen völlig verschieden. In Feldexperimenten ist die Manipulation von pH- und Salinitätswerten immer mit der Eintragung von verschiedenen fremden Stoffen verbunden, die weitreichendere Änderungen im Bodenchemismus verursachen, als nur den pH- und Salinitätswert zu ändern. So sind z.B. die unterschiedlichen Ergebnisse bei *Proisotoma minuta* in parallelen Experimenten zu erklären (Heungens & Van Daele 1984). Die Reaktionen der Tiere unter Feldbedingungen werden von mehreren Faktoren gleichzeitig bestimmt und sind deswegen schwierig auseinander zu halten (s. auch 5.6). Die hier präsentierten Ergebnisse sollten erstmals als charakteristisch für das untersuchte Gebiet betrachtet werden.

5.13.2 Jahreszeitliche Variabilität

Die sechs untersuchten Arten können in drei Kategorien aufgeteilt werden.

Cryptopygus thermophilus ist eine Sommerart, *Proisotoma minuta* eine Winterart und die anderen erreichen ihre Maxima in den Übergangszeiten, hauptsächlich im Frühling. Für diesen Klimabereich ist zu erwarten, daß für die meisten Arten der Frühling und der Herbst die optimalen Jahreszeiten sind (s. 5.1 Abundanz und Klima).

Die zeitliche Variabilität der Populationen der verschiedenen Arten schwankten stark. *Isotoma notabilis*, die die häufigste Art war, zeigte auch die geringste Variabilität. *Ceratophysella engadinensis* und *Folsomia manolachei*, die beide ähnliche jahreszeitliche Maxima mit der vorherigen Art aufweisen, zeigen aber starke Schwankungen in ihren Populationen und sind zeitlich die variableren. Der auf den Sommer spezialisierte *Cryptopygus thermophilus* zeigte eine ständige Präsenz und war zeitlich nur so variabel wie die wenig spezialisierte *Isotoma notabilis*.

Proisotoma minuta und *Protaphorura* sp. nahmen mittlere Werte ein. Der Grad der jahreszeitlichen Variabilität ist also stärker von artspezifischen Strategien abhängig, als von den Wetterereignissen, welche bei der Populationsregulation eine Rolle spielen.

Von den hier untersuchten Arten haben Stamou et al. (1993) *Ceratophysella engadinensis*, *Isotoma notabilis* und *Folsomia manolachei* (allerdings als *Folsomia quadrioculata* erwähnt, s. 7. Anhang) untersucht. Bei allen Arten wurde ein einziges

Maximum im Winter festgestellt, anstatt zwei im Herbst und Frühling wie in meiner Arbeit. Dies muß am trockeneren und wärmeren Aspekt des von ihnen untersuchten Gebietes liegen. Eine Art kann unterschiedliche Phänologien zeigen - selbst in benachbarten Standorten -, wenn einige Faktoren variieren (Huhta & Mikkonen 1982).

Bei den untersuchten Arten sind keine strengen zeitlichen Spezialisierungen festzustellen, ähnlich wie bei den Umweltfaktoren. Die zeitlichen Schwankungen sind nicht so extrem, als daß die Arten auseinanderzuhalten sind. So wird z.B. mit Ausnahme von *Cryptopygus thermophilus* bei allen Arten die niedrigste Populationsgröße gleichzeitig im Hochsommer erreicht. Usher et al. (1979) haben auch eine starke Synchronisation zwischen mehreren hemiedaphischen Arten festgestellt. Vegter (1987) beobachtete zwar Unterschiede in den jahreszeitlichen Rhythmen bei epedaphischen Arten, ist aber zu dem Ergebnis gekommen, daß der wichtigste Faktor die Synchronisation mit den Wetterereignissen ist.

5.13.3 Lebenszyklen

Die Altersstrukturen der jeweiligen Populationen sind bei allen Arten durch eine ständige Reproduktion charakterisiert. In allen untersuchten Probenreihen wurden juvenile Tiere gefunden. Die Reproduktion war im Frühling und Herbst bei den meisten Arten am höchsten. Eine Ausnahme waren *Protaphorura* sp., die eine gleichmäßige Altersverteilung bei allen Probereihen zeigte, und *Cryptopygus thermophilus*, der erst im Sommer die höchste Reproduktionsrate erreichte. Bei den anderen Arten war dieses Frühlings- und Herbstmaximum bei *Isotoma notabilis* und *Folsomia manolachei* eindeutig zu erkennen, bei *Ceratophysella engadinensis* und *Proisotoma minuta* jedoch weniger eindeutig. Im Winter stieg bei allen Arten die Anzahl der reifen Tiere, was auf eine verlangsamte Reproduktionsrate hindeutet.

Es wäre zu erwarten, daß in der Streßzeit im Hochsommer nur reife Tiere überleben und die Reproduktion aufhörte (dies gilt natürlich nicht für *Cryptopygus thermophilus*). Aber das Gegenteil war der Fall, denn es wurden hauptsächlich junge Tiere gefunden. Es sieht so aus, als ob die reifen Tiere schon gestorben wären und die Population aus mehr oder weniger frisch geschlüpften Tieren bestünde, die dann aber nur geringe Überlebenschancen hätten. Ohne direkt übertragbar zu sein, wur-

de dieses Phänomen an aussterbenden Kulturen beobachtet: Alle reife Tiere sind gestorben, und bis die Kulturen endgültig abgestorben waren, gab es nur ausschüpfende junge Tiere, die wenig später starben. Sollte dies wirklich der Fall sein, würde es einen großen Energieverlust für die Population bedeuten. Es würde sich weiterhin nicht mit den Beobachtungen aus Nordeuropa decken. Dort haben die Tiere in der Streßperiode, in diesem Fall im Winter, aufgehört sich zu reproduzieren (Huhta & Mikkonen 1982, Leinaas & Bleken 1983).

Eine mögliche Erklärung für dieses Phänomen ist die folgende. Das mediterrane Klima ist wechselhafter als das nordeuropäische. Selbst im Hochsommer kann es zu kurzen Regenschauern kommen. In diesem Fall haben die wenigen geschlüpfen Tiere die Möglichkeit, sich zu reproduzieren. Es ist anzunehmen, daß ein Regelmechanismus das Schlüpfen während der Streßzeit verhindert (Vegter 1987), nur dieser ist nicht so rigide, daß er keine Ausnahmen zuläßt, die dann mögliche unvorhersehbare Wetterereignisse nutzen können.

Stamou et al. (1993) haben dieses Phänomen nicht beobachtet. Sie stellten fest, daß die Collembolen als Eier oder als Adulte in Anhydrobiose die Trockenheit überlebten. Eine mögliche Erklärung für diesen Unterschied ist entweder, daß die geschlüpfen Tiere in ihrem Untersuchungsgebiet schneller absterben und so nicht registriert werden konnten, oder daß unter einer stärker ausgeprägten Trockenheit ein rigiderer Mechanismus der Schlupf-Verhinderung besteht, beziehungsweise der gleiche Mechanismus effektiver wird. Weitere Unterschiede in den Phänologien der gleichen Arten zwischen den Ergebnissen von Stamou et al. (1993) und meinen Befunden sind auf die trockeneren Aspekte von ihrem Untersuchungsgebiet zurückzuführen (z.B. die jahreszeitlichen Maxima, s. 5.13.2 jahreszeitliche Variabilität).

Die Zahlen der Tiere werden am Anfang der Trockenheit stark reduziert und erholen sich langsam, wenn die feuchtere Periode beginnt (Stamou et al. 1993). Das Phänomen der Anhydrobiose könnte für *Protaphorura sp.* und *Ceratophysella engadinensis* in Frage kommen, denn die Altersstruktur der Populationen zeigte zwischen August und September 1993 (nach dem Regen) starke Unterschiede. Bei den anderen Arten sind keine auffälligen Änderungen festgestellt worden.

5.13.4 Vertikalverteilung

Von allen hier diskutierten Arten existieren Literaturdaten nur für *Isotoma notabilis*. Poole (1963) und Faber & Joosse (1993) haben eine Präferenz von *Isotoma notabilis* für die Laubstreuerschicht registriert, was mit den hier präsentierten Ergebnissen übereinstimmt. Im Gegensatz dazu fand Hagvar (1983) die meisten Tiere dieser Art im Humus unterhalb der Laubstreu, aber immerhin in der oberen Schicht des Humus. (s. 5.8 Vertikalverteilung).

Die sechs untersuchten Arten zeigen das gleiche Muster der Vertikalverteilung wie die ganze Population. Es besteht keine vertikale Spezialisierung. Wenn überhaupt, dann zeigen *Ceratophysella engadinensis*, *Folsomia manolachei* und *Protaphorura* sp. eine Neigung dazu, etwas tiefer zu leben als die anderen drei Arten. Dieser Unterschied reicht aber nicht aus, um die Arten auseinander halten zu können. Die Stellen, in denen *Folsomia manolachei* gefunden wurde, hatten einen tieferen als den durchschnittlichen organischen Horizont. Das gleiche gilt noch verstärkt für *Proisotoma minuta*, die trotzdem konstant (bis auf August 1993) in der oberen Bodenschicht und in der Laubstreuerschicht gefunden wurde. Eine Reihe von Arbeiten haben Unterschiede in der „mittleren Tiefe“ (Usher 1970, Faber & Joosse 1993) gefunden. Sie waren aber so klein, daß eindeutig eine große Überlappung besteht.

Die traditionelle Klassifizierung nach den Erscheinungsformen würde *Protaphorura* sp. als euedaphisch einstufen. Es sind aber bei der vertikalen Verteilung nur minimale Differenzen mit den anderen Arten gefunden worden. Dieses Phänomen, daß die Lebensweise von morphologisch euedaphischen Arten nicht als euedaphisch bezeichnet werden kann, ist schon in anderen Arbeiten beobachtet worden (Hagvar 1983).

Eine frühere Analyse (Detsis 1994) hat gezeigt, daß sich von einer Art die kleineren Tiere in den tieferen Schichten aufhalten. Es gibt dafür zwei mögliche Erklärungen. Die erste hängt mit der Körpergröße zusammen. Die größeren Tiere können nicht genug Platz in den tieferen Schichten finden und bleiben auf der Oberfläche. Hinzu kann kommen, daß die kleineren Tiere empfindlicher sind und den Schutz der Tiefe suchen. Die zweite Erklärung wäre, daß die Eier in tieferen Schichten abgelegt werden und so der Anteil der frisch geschlüpften Individuen größer ist (Dunger 1983).

5.13.5 Aggregationsverhalten

Das Aggregationsverhalten der verschiedenen Arten zeigt eindeutige Unterschiede. Nicht nur die zeitlichen und räumlichen Aggregationsgrade sind verschieden, sondern auch die Beziehung von räumlichem Aggregationsgrad zur Populationsgröße divergiert. *Isotoma notabilis*, gefolgt von *Protaphorura sp.*, zeigt die gleichmäßigste Populationsverteilung, sowohl räumlich als auch zeitlich. *Cryptopygus thermophilus* und *Proisotoma minuta* zeigen eine gleichmäßige zeitliche Verteilung, jedoch eine stark aggregierte räumliche. *Folsomia manolachei* ist sowohl zeitlich als auch räumlich ungleichmäßig verteilt. *Ceratophysella engadinensis* ist räumlich gleichmäßiger verteilt als die drei vorherigen Arten, aber zeitlich ist sie am ungleichmäßigsten verteilt.

Es besteht keine direkte Beziehung des Aggregationsgrades zur Bindung an die verschiedenen Umweltfaktoren. *Ceratophysella engadinensis* ist z.B. stärker mit den gleichen Faktoren verbunden als *Cryptopygus thermophilus*, sie ist aber trotzdem gleichmäßiger verteilt. Das gleiche gilt für *Isotoma notabilis* und *Folsomia manolachei*. Das bedeutet, daß das Ausmaß der Aggregationsbildung in unterschiedlichem Maß ein artspezifisches Verhalten ist (Verhoef et al. 1977). Eine starke Bindung an Umweltfaktoren, aber ein niedriger Aggregationsgrad deuten darauf hin, daß Verhaltensmechanismen nur eine geringfügige Rolle spielen. Das Gegenteil deutet auf eine wichtige Rolle von solchen Mechanismen hin. Eine starke Bindung an Umweltfaktoren und eine stark aggregierte Verteilung lassen nicht erkennen, welche Rolle die Verhaltensmechanismen spielen. Eine schwache Bindung und eine gleichmäßige Verteilung deuten wiederum auf eine niedrige Rolle von Verhaltensmechanismen hin.

Die Beziehung zwischen einer räumlich ungleichmäßigen Verteilung und der Populationsgröße spaltet die sechs Arten. Die Spaltung verläuft aber anders als bei der Beziehung zu den verschiedenen Umweltfaktoren. *Ceratophysella engadinensis*, *Proisotoma minuta* und *Protaphorura sp.* treten mit zunehmender Populationsgröße stärker aggregiert auf. Im Gegensatz dazu verteilen sich *Folsomia manolachei* und *Isotoma notabilis* mit zunehmender Populationsgröße gleichmäßiger. Dies deutet auf zwei unterschiedliche Strategien hin. Bei der ersten Gruppe wächst die Population

in günstigen Zeiten an günstigen Stellen schneller als an ungünstigen Stellen und entsprechend wird in ungünstigen Zeiten an günstigen Stellen stärker reduziert. Ein negatives Verhältnis bedeutet, daß die Verteilung gleichmäßiger ist, je kleiner die Population ist. Dies heißt, daß in günstigen Zeiten die Population an ungünstigen Stellen stärker wächst, als an günstigen Stellen und weiter, daß die Population in ungünstigen Zeiten an den ungünstigen Stellen stärker reduziert wird (McArdle et al. 1990).

5.13.6 Arteninteraktionen

Die Frage nach der Rolle der Arteninteraktionen, besonders der Konkurrenz, in einer Collembolengemeinschaft wurde oft diskutiert. Laborexperimente haben kaum geholfen, diese Frage zu klären. Es wurden Ergebnisse präsentiert, die eindeutig auf negative Effekte von einer Art zu anderen zurückzuführen sind. Der Mechanismus ist allerdings völlig unklar (Culver 1974). Die Bedingungen, unter denen ein Experiment mit den gleichen Arten durchgeführt wurde, können das Endergebnis ändern (Longstaff 1976). Das stellt natürlich die Bedeutung solcher Experimente in Frage: Im Freiland sind die Umweltbedingungen nie stabil. Weiterhin hat die Anzahl der Tiere von jeder Art am Anfang eines Experimentes das Ergebnis beeinflußt (Longstaff 1976). Im Freiland variiert aber das Verhältnis zwischen den Artenabundanz.

In weiteren Experimenten wurden nicht nur die direkten, sondern auch indirekten Interaktionen getestet, nämlich Substratkonditionierung und Luftkontakt zwischen den Kulturen. In mehreren Fällen war das Ergebnis der Interaktionen zwischen gleichen Arten unterschiedlich, je nach Art der Interaktion (Christiansen et al. 1992). Insgesamt waren die Autoren nicht in der Lage, die Interaktionen den bekannten Gruppen (z.B. Konkurrenz, Amensalismus) zuzuordnen. Es ist also gut möglich, daß Interaktionen zwischen Arten stattfinden, aber der Beweis hierfür fehlt und die möglichen zugrundeliegenden Mechanismen sind noch völlig unklar.

Wenn man als Maße des Erfolges einer Art die Abundanz heranzieht, ist festzustellen, daß *Isotoma notabilis* die erfolgreichste Art ist. Diese Art zeigt aber eine gleichmäßige jahreszeitliche und räumliche Verteilung, d.h. potentiell auch die

größte Überlappung mit den Nischen anderer Arten. Die Ausgrenzung, räumlich oder zeitlich, ist also keine besonders effektive Strategie im Fall dieser Gemeinschaft. Diese Art war auf die verschiedenen Umweltfaktoren genauso stark spezialisiert wie die anderen Arten. Die Reihenfolge der Abundanzen der anderen Arten zeigt auch keine Beziehung zur zeitlichen, räumlichen oder ressourcenbedingten Spezialisierung. Das Alter der Standorte ist sehr groß im Vergleich zur Dauer einer Collembolengeneration. Es ist aber immer noch keine eindeutige Nischenausgrenzung zwischen den Arten entstanden. Weiterhin ist die am wenigsten räumlich und zeitlich ausgegrenzte Art die erfolgreichste. All das ist ein klares Zeichen dafür, daß Konkurrenz nur eine geringere Rolle in dieser Gemeinschaft spielt. Vegter (1987) hat auch festgestellt, daß die Arten, die zeitlich am stärksten von den anderen ausgegrenzt waren, nicht die erfolgreichsten waren.

Ein Vergleich der Artenzahlen jedes Standortes deutet auch darauf hin. Wichtig ist nicht, wie günstig ein Standort ist, sondern wieviele überlebensfähige Arten ihn erreicht haben. So zeigt der Weichholzaunenwald, der günstiger ist als der Pappelforst, eine ärmere Fauna als dieser, der wiederum genauso viele Arten wie der viel günstigere Hartholzaunenwald aufweist. Nach der Konkurrenztheorie würden in produktiveren und stabileren Standorten mehr Arten erwartet. Dieses Muster zeigt, daß der Artenreichtum nicht davon begrenzt wird, wieviel freien Nischen-Raum es gibt, sondern wie viele Arten, die diesen Lebensraum erreichen, dort überleben können (Lawton & Strong 1981).

6. Zusammenfassung

Im Rahmen dieser Arbeit wurde die Collembolengemeinschaft in Laubwäldern Nordostgriechenlands untersucht. Das Untersuchungsgebiet war ein Flußdelta. Deltagebiete sind von Natur aus inhomogen, und in diesem Fall haben menschliche Eingriffe die natürliche Heterogenität noch verstärkt. Das Spektrum der Laubwälder reicht von Pappelmonokulturen, flußbegleitenden Weichholz- und Hartholzauenwäldern unterschiedlichen Alters bis zu gemischten Beständen ohne Kontakt zum Fluß. Das Klima des Gebietes ist von submediterranean Typ.

Ziel der Arbeit war es, die räumliche Verteilung der Collembolen und die Struktur der Gemeinschaft zu erfassen. Die Heterogenität des Gebietes machte es möglich, die Auswirkungen verschiedener Bodenparameter zu untersuchen, wobei andere Faktoren, wie z.B. das Klima, konstant blieben. Die Auswirkungen, die von Interesse waren, waren der Einfluß auf die Abundanz der gesamten Gemeinschaft und auf die Abundanz ausgewählter Arten; weiterhin die Auswirkungen auf die Diversität der Gemeinschaft. Auch die Struktur der Gemeinschaft in Form der Dominanz- und Konstanzverhältnisse wurde untersucht.

Die Collembolen wurden aus Boden- und Laubstreuprobe nach dem Berlese-Tullgren-Prinzip extrahiert. Sie wurden bestimmt und ihre Körperlänge wurde gemessen. Anhand der Körperlänge wurde das Trockengewicht berechnet. Die Bodentemperatur wurde bei der Probenahme gemessen. Der Anteil an organischem Material und an Feuchtigkeit sowie die pH-, Leitfähigkeits- und Dehydrogenaseaktivitätswerte wurden im Labor ermittelt.

Die Korrelationen wurden mittels der Kendall's τ - bzw. der partiellen τ -Werte untersucht. Die Variationen von Abundanzen oder verschiedener Umweltparameter wurden mit dem Variationskoeffizient beschrieben. Der U-Test wurde benutzt, um Unterschiede zwischen verschiedenen Standorten zu untersuchen. Der Wilcoxon-Test diente dazu, die Unterschiede in der Besiedlung verschiedener Tiefenschichten zu erfassen. Die Abundanzverhältnisse wurden in den $\log(\text{Abundanz})$ -Rang-Kurven und den Dominanzhistogrammen präsentiert sowie die Konstanzverhältnisse in den Konstanzhistogrammen. Die Abundanz der gesamten Gemeinschaft ist am stärksten mit der Akkumulation von organischem Material verbunden. Die Feuchtigkeit spielt nur in den trockeneren und

wärmeren Monaten eine Rolle und kann im Winter vernachlässigt werden. Die sommerliche Trockenheit löst ein Fluchtverhalten der Tiere hin in tiefere Schichten aus. Die Temperatur ist in den kalten Jahreszeiten positiv, in den warmen negativ mit der Abundanz korreliert. Der pH-Wert spielt keine Rolle und die Salinität ist mit der Abundanz positiv korreliert. Da erhöhte Salinität eine negative Wirkung auf Collembolen hat, muß letzteres auf die positive Beziehung zwischen Salinität und der Akkumulation von organischem Material in diesem Gebiet zurückzuführen sein. Auch die Dehydrogenaseaktivität ist mit der Abundanz positiv korreliert, allerdings nicht so stark wie organisches Material und Feuchtigkeit. Diese Ergebnisse gelten für beide Maßstäbe der Abundanz, nämlich für die Individuenzahlen und für die Biomasse.

Die Diversität hängt kaum mit den untersuchten Bodenparametern zusammen. Am stärksten ist sie mit hoher mikrobieller Aktivität verbunden. Die Dominanzverhältnisse zeigen ein stabiles Muster. Die häufigsten Arten sind stark dominant; mit abnehmender Abundanz werden die Dominanzverhältnisse gleichmäßiger. Die Form der $\log(\text{Abundanz})$ -Rang-Kurven ist eine Gerade, was auf eine Gemeinschaftsstruktur hindeutet, die von externen Faktoren reguliert wird. Die starken jahreszeitlichen Schwankungen der Abundanz und der Dominanzverhältnisse zeigen, daß die Wetterereignisse der Schlüsselfaktor sein können, der die Gemeinschaftsstruktur kontrolliert.

Die Abundanz ist mit der Konstanz positiv korreliert. Da die häufigsten Arten keinen niedrigeren Spezialisierungsgrad als die übrigen zeigen, muß man annehmen, daß die Dispersionsfähigkeit maßgebend für die Unterschiede in der Verbreitung ist. Die Konstanzhistogramme zeigen ein einziges Maximum. Die starken jahreszeitlichen Populationsschwankungen, die die Wichtigkeit der Eierbank im Boden erhöhen, könnten angesichts der Diskussion um die Effekte der Kolonisierung außerhalb der Population und um die Vermeidung des Aussterbens durch die Nachwanderung aus benachbarten Stellen die unterschiedlichen Ergebnisse erklären.

Die Abundanzen in den verschiedenen Standorten folgen dem oben beschriebenen Muster. Dort, wo die Bodenfaktoren günstiger sind, ist auch die Abundanz größer. Heterogene Standorte weisen mehr Arten auf. Aber auch umgewandelte Standorte weisen viele Arten auf, denn die Fauna kann die Umwandlung überleben. Jüngere Standorte dagegen weisen wenig Arten auf, weil die geringe Dispersionsfähigkeit der Collembolen es für neue Arten

schwierig macht, einen Standort zu erreichen und sich innerhalb dieses Standortes zu verbreiten. Die instabilen Standorte weisen ähnliche Dominanzverhältnisse auf, denn sie sind von Ubiquisten geprägt, während stabilere Standorte differenzierte Dominanzverhältnisse zeigen, die von anderen abweichen. Die Konstanzverhältnisse werden von der Heterogenität der Standorte geprägt, und dementsprechend verlaufen die Ähnlichkeiten zwischen den Standorten.

Es wurden unterschiedliche Strategien bei den verschiedenen Arten festgestellt. Einige sind mit neutralen pH-Werten und hoher mikrobieller Aktivität verbunden und andere mit niedrigen pH-Werten und mikrobieller Aktivität und hohem Anteil an organischem Material und Feuchtigkeit. Die meisten Arten zeigen im Herbst und Frühling Populationsmaxima, aber einige sind auch auf Winter oder Sommer spezialisiert. Die häufigen Arten sind das ganze Jahr über zu finden und reproduzieren sich ständig. Der Anteil der ausgewachsenen Tiere steigt im Winter. Die räumliche und zeitliche Variabilität der Populationen zeigt keine Beziehung zum Grad der Spezialisierung auf Umweltfaktoren, was auf genetisch programmiertes Verhalten hindeutet. Allgemein wurden unterschiedliche Strategien festgestellt, aber keine effektive zeitliche oder räumliche Ausgrenzung. Das spricht für eine verminderte Rolle der Konkurrenz, was die Ergebnisse der Untersuchung der Gemeinschaftsstruktur unterstützt.

Diese Arbeit läßt eine Reihe von Fragen offen. Die Frage nach der Rolle der pH-Werte und der Salinität müssen in Einheiten untersucht werden, in denen die anderen wichtigeren Faktoren, wie organisches Material und Feuchtigkeit, konstant sind. Die Struktur der Gemeinschaft muß auch in kleineren Einheiten untersucht werden, und zwar mittels mehrerer Probereihen pro Jahr, um so einen genauen Überblick über die jahreszeitlichen Schwankungen zu bekommen. Dadurch könnte auch die Frage geklärt werden, welche Mechanismen die Kolonisierung oder das Verschwinden einer Art an einer Stelle regulieren.

Den Fragen angewandter Ökologie muß andererseits in größeren Landschaftseinheiten nachgegangen werden. Die interessante Eigenschaft, daß die Artenzusammensetzung einer Collembolengemeinschaft die Geschichte eines Standortes widerspiegelt, wobei die Struktur der Gemeinschaft die heutigen Zustände charakterisiert, muß auch für andere Ökosysteme überprüft werden.

7. Anhang

In der Artenliste werden die gefundenen Arten aufgeführt. Es werden die vollständigen wissenschaftlichen Namen angegeben. In einigen Fällen wurden die Arten in späteren Jahren revidiert; in diesen Fällen werden auch die Namen der Autoren, die die Revision durchgeführt haben, und das entsprechende Jahr angegeben.

Die Familiennamen folgen dem Standardwerk von Gisin (1960). Obwohl weitere Aufteilungen inzwischen stattgefunden haben, ist es sinnvoll, im Rahmen einer ökologischen und nicht systematischen Arbeit bei der alt bekannten Aufteilung zu bleiben. Nach der Auflistung werden einige Kommentare zur Taxonomie einiger Arten gemacht. Das ist zum einen nötig geworden, weil es bei einigen Tieren wahrscheinlich um unbeschriebene Arten geht, und zum anderen, weil einige Tiere, die bekannten Arten zugeordnet werden konnten, morphologische oder ökologische Merkmale zeigen, die von den Originalbeschreibungen abweichen. Die Frage, ob es sich vielleicht wieder um neue Arten oder Subspezies handelt, konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht werden.

Da die Collembolenfauna Griechenlands und allgemein die des Balkans noch ziemlich unbekannt ist, wurde nach den Artnamen ein Fundortindex eingeführt, wobei GR für Griechenland, BUL für Bulgarien, B.-H für Bosnien Herzegovina und AL für Albanien steht. Die Zahlen entsprechen dem Erscheinungsjahr des jeweiligen Aufsatzes. Die Aufsätze, in denen die Arteninventare zu finden sind, sind folgende: Cassagnau (1979), Cassagnau & Deharveng (1974), Dunger & Zivadinovic (1989), Ellis (1974, 1976), Kosarov & Zonev (1966), Rusek (1965), Stach (1923) und Stamou et al. (1993). Die vollständigen Zitate findet man in der Literaturliste.

Artenliste**Poduridae**

	GR	B.-H.	BUL	AL
Anurida pygmaea BÖRNER 1901				
Ceratophysella engadinensis GISIN 1949	92			
Deutonura phlegraea CAROLI 1912			65	
Friesea afurcata DENIS 1926	76		66	
Friesea mirabilis TULLBERG 1871			65	
Lathriopyga (s. str.) sp.				
Neanura muscorum TEMPLETON 1835	79			
Pseudachorutes subcrassus TULLBERG 1871	74			
Schoetella ununguiculata TULLBERG 1869				
Triacanthella travei CASSAGNAU & DEHARVENG 1974	74			
Willemia scandinavica STACH 1949 sensu HÜHTER 1962				
Xenylla maritima TULLBERG 1869	76		66,65	
Xenyllodes populosus SELGA 1963				

Onychiuridae

Doutnacia cf. xerophila RUSEK 1973				
Mesaphorura critica ELLIS 1976	76			
Mesaphorura krausbaueri BÖRNER 1901 sensu RUSEK 1971	76			
Onychiurus (s. str.) armatus group				
Protaphorura fimata GISIN 1952			66	
Protaphorura franzi STACH 1946				
Protaphorura sp.				

Isotomidae

Cryptopygus bipunctatus AXELSON 1903	92			
Cryptopygus thermophilus AXELSON 1900	76		66,65	
Folsomia candida WILLEM 1902		89		
Folsomia manolachei BAGNALL 1939 sensu DEHARVENG 1982	92	89		
Isotoma notabilis SCHÄFFER 1896	76,92		65	
Isotomiella minor SCHÄFFER 1898	74,76		66,65	23
Isotomodes sexsetosus DA GAMA 1963	74			

	GR	B.-H.	BUL	AL
<i>Isotomurus palustris</i> MÜLLER 1776	74		66,65	23
<i>Proisotoma minima</i> ABSOLON 1901				
<i>Proisotoma minuta</i> TULLBERG 1871	76		66	

Entomobryidae

<i>Cyphoderus gallicus</i> DELAMARE 1948				
<i>Entomobrya atrocincta</i> SCHÖTT 1869			65	
<i>Entomobrya handschini</i> STACH 1922	76		66,65	
<i>Entomobrya multifasciata</i> TULLBERG 1871	74,76		65	23
<i>Entomobrya nevadensis</i> STEINER 1959				
<i>Heteromurus nitidus</i> TEMPLETON 1835	76		65,66	
<i>Heteromurus major</i> MONIEZ 1889	74,76		66,65	
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> TULLBERG 1871	74		65	
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> GMELIN 1788			65,66	
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> UZEL 1890				
<i>Oncopodura crassicornis</i> SCHOEBOTHAM 1911	74,76		66,65	
<i>Orchesella balcanica</i> STACH 1960			65	
<i>Pseudosinella sexoculata</i> SCHÖTT 1902			65,66	
<i>Tomocerus lamelligerus</i> BÖRNER 1903	76		65	

Sminthuridae

<i>Allacma fusca</i> LINNE 1758				
<i>Arrhopalites</i> cf. <i>caecus</i> TULLBERG 1871				
<i>Dicyrtoma saundersi</i> LUBBOCK 1862				
<i>Megalothorax</i> cf. <i>minimus</i> WILLEM 1900				
<i>Sminthurinus aureus</i> var. <i>ochropus</i> LUBBOCK 1862	76			
<i>Sminthurinus elegans</i> FITCH 1863			65,66	
<i>Sminthurinus niger</i> LUBBOCK 1867				23
<i>Sminthurus echinatus</i> STACH 1930	74,76			
<i>Sminthurus viridis</i> LINNE 1758	74			
<i>Sphaeridia pumilis</i> KRAUSBAUER 1898	74,76,92		66,65	

Taxonomische Bemerkungen

Triacantella travei CASSAGNAU & DEHARVENG 1974

Diese Art wurde auf dem zentral-griechischen Berg Othrys gefunden. Da es um eine primitive Gattung geht, deren Vertreter immer auf Bergen gefunden werden (Pyrenäen, Appeninen), schließen die Autoren daraus, daß es sich jeweils um Relikte eines früher größeren Verbreitungsgebietes handelt (Cassagnau & Deharveng 1974). Die Gattung soll auf Bergmassiven überlebt haben. Meine Funde in einem geologisch jungen Standort auf Meereshöhe widersprechen dieser Ansicht, ohne ein Beweis für das Gegenteil zu sein.

Protaphorura sp.

Die Tiere, die hierunter fallen, werden von der folgenden dorsalen Verteilung der Pseudocellen gekennzeichnet: 33/022/33233. Von den Hunderten der gefundenen Tiere weichen nur wenige von diesem Muster ab. Dieses Muster stimmt mit keiner bekannten Art überein (mit dem Vorbehalt, daß die taxonomische Literatur über Collembolen so stark zerstreut ist und vor allem in überregional unbekannten Zeitschriften erscheint, daß man anhand der vorhandenen Informationen nicht völlig ausschließen kann, daß es sich um eine schon früher beschriebene Art handelt). Vor allem die Tatsache, daß das Abdominal-Segment III weniger Pseudocellen hat als das IV und V, deutet auf eine neue Art hin, da dieses bei den bekannten Arten noch nie gefunden worden ist.

Folsomia manolachei BAGNALL 1939 sensu Deharveng 1982

Diese Art wurde 1939 beschrieben. Es gab früher noch zwei verwandte Arten, nämlich *Folsomia nana* und *Folsomia quadrioculata*. *Folsomia nana* galt als morphologische Zwischenstufe zwischen den beiden anderen. Deharveng (1982) hat diese Gruppe revidiert und festgestellt, daß die Variabilität zwischen *Folsomia nana* und *Folsomia manolachei* den Artenstatus von *Folsomia nana* nicht rechtfertigt, was von Wetton (1987) bestätigt wurde. In Mitteleuropa gibt es einen immer wieder festgestellten Übergang zwischen den beiden nun gültigen Arten: *Folsomia manolachei* nimmt den Platz von *Folsomia quadrioculata* an kälteren Standorten ein (Hühner mdl. Mit.). Dunger & Zivadinovic (1989) haben allerdings *Folsomia manolachei* in Hartlaub-Formationen in Bosnien-Herzegovina gefunden. Die Mehrheit der gefundenen Tiere sind aber doch an kälteren Standorten gefunden worden. Es ist merkwürdig, daß ausgerechnet *Folsomia manolachei* im Untersuchungsgebiet gefunden worden ist. Weitere Exemplare aus 1500

m Höhe aus dem benachbarten Rodopi-Gebirge und aus der Umgebung von Thessaloniki, welche mir von Frau Argyropoulou von der Universität von Thessaloniki zur Verfügung gestellt wurden (Ergebnisse des Projektes, aus dem die Tiere stammen, sind schon veröffentlicht: Stamou et al. 1993, die Tiere sind als *Folsomia quadrioculata* aufgeführt), zeigen auch morphologische Merkmale, die nach dem heutigen Stand *Folsomia manolachei* zugeordnet werden müssen (meine Untersuchungen und Dunger mdl. Mit.). Wegen der eindeutigen Unterschiede in der Ökologie mit den aus Mitteleuropa beschriebenen *Folsomia manolachei* sollte man die Möglichkeit nicht ausschließen, daß es sich doch um eine andere Art handelt.

Lepidocyrtus cyaneus TULLBERG 1871

Die Exemplare, die dieser Art zugeordnet worden sind, gehören wahrscheinlich zu einer neuen Art (Hühner mdl. Mit.). Solange aber keine Beschreibung publiziert ist, sollten sie nach dem heutigen Stand als *Lepidocyrtus cyaneus* aufgeführt werden.

Lepidocyrtus lanuginosus GMELIN 1788

Die gefundenen Tiere gehören mit großer Wahrscheinlichkeit zu zwei Arten, einige zur schon bekannten *Lepidocyrtus lanuginosus* und andere zu einer unbeschriebenen Art (Hühner mdl. Mit.). Nach dem heutigen Stand müssen allerdings alle Tiere *Lepidocyrtus lanuginosus* zugeordnet werden, solange es noch keine formelle Beschreibung der anderen Arten gibt.

Heteromurus nitidus TEMPLETON 1835

In der Originalbeschreibung wird es als Ausnahme bezeichnet, daß einige Tiere auf jeder Seite jeweils zwei Augen statt einem haben. Im untersuchten Material war dies aber die Regel, wie schon aus Bulgarien (Kosarov & Zonev 1966) berichtet wurde. Weiterhin sind die Tibiotarsalhaare spatenförmig und nicht spitz. Sonst stimmt das Material mit der Beschreibung von *Heteromurus nitidus* überein, weswegen die Tiere dieser Art zugeordnet werden.

8. Literaturverzeichnis

- Anderson, J.M., 1975a. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.* 44:475-495.
- Anderson, J.M., 1975b. The enigma of soil animal species diversity. In: Vanek, J. (ed.). *Progress in soil zoology. Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil Zoology*. Dr. W. Junk, B. V. Publishers, The Hague & Academia, Prague. S. 51-58.
- Anderson, J. M., 1977. The organization of soil animal communities. In: Lohm, U. & Persson, T. (eds.). *Soil organisms as components of the ecosystems. Proceedings of the VI International Soil Zoology Colloquium*. S. 15-23.
- Anderson, J.M. & Healy, I.N., 1972. Seasonal and inter-specific variation variation in major components of the gut contents of some woodland Collembola. *J. Anim. Ecol.* 41:359-367.
- Argyropoulou, M.D. & Stamou, G.P., 1994. Temporal and spatial patterns of a collembolan community in a maquis formation (Hortatis, Macedonia, Greece). *Bios (Macedonia, Greece)* 2:211-215.
- Baath, E., Berg, B., Lohm, U., Lundgren, B., Lundkvist, H., Rosswall, T., Soderstrom, B. & Wiren, A., 1980. Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia* 20:85-100.
- Balogh, J. 1958. *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Akademie-Verlag, Berlin.
- Bengtsson, G., Hedlund, K. & Rundgren, S., 1994. Food- and density-dependent dispersal: evidence from a soil Collembolan. *J. Anim. Ecol.* 63:513-520.
- Bengtsson, J., 1994. Temporal predictability in forest soil communities. *J. Anim. Ecol.* 63:653-665.
- Blackburn, T.M., Brown, V.K., Doube, B.M., Greenwood, J.J.D., Lawton, J.H. & Stork, N.E., 1993. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *J. Anim. Ecol.* 62:519-528.

- Brown, J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124:255-279.
- Cancela da Fonseca, J.P., 1991. Ecological diversity and ecological systems complexity: local or global approach? *Rev. Ecol. Biol. Sol* 28:51-66.
- Cassagnau, P., 1979. Les Collemboles Neanuridae des pays dinaro-balkaniques: leur interet phylogenetique et biogeographique. *Biol. Gallo-Hellen.* 8:185-203.
- Cassagnau, P. & Deharveng, L., 1974. Les especes europeennes du genre *Triacanthella* (Collemboles). *Nouv. Rev. Ent.* 4(3):165-180.
- Caswell, H., 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46:327-354.
- Christiansen, K., 1970. Experimental studies on the aggregation and dispersion of *Collembola*. *Pedobiologia* 10:180-198.
- Christiansen, K., Doyle, M., Kahlert, M. & Gobaleza, D., 1992. Interspecific interactions between collembolan populations in culture. *Pedobiologia* 36:274-286.
- Christiansen, K., Gama, M.M. da & Bellinger, P., 1983. A catalogue of the species of the genus *Pseudosinella*. *Cienc. Biol. Syst. Ecol. (Portugal)* 5:13-31.
- Culver, D., 1974. Competition between *Collembola* in a patchy environment. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 11:533-540.
- Daniel, W.W. 1978. Applied nonparametric statistics. Houghton Mifflin Company. Boston.
- Deharveng, L., 1982a. Cle de determination des genres de Neanurinae (Collemboles) d' Europe et de la region mediterraneenne, avec description de deux nouveaux genres. *Trav. Lab. Ecobiol. des Arthropodes Edaphiques* 3:7-13.
- Deharveng, L., 1982b. A propos du *Folsomia* du groupe *quadrioculata* Tullberg, 1871. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 19:613-627.
- Detsis, V., 1994. Notes on the ecology of some Isotomidae species (Insecta, *Collembola*) of the Nestos Delta. *Bios (Macedonia, Greece)* 2:225-232.

- Di Castri, F., 1973. Soil animals in latitudinal and topographical gradients of mediterranean ecosystems. 1973. In: Di Castri, F. & Mooney, H.A. (eds.). Mediterranean type ecosystems. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. S. 171-190.
- Di Castri, F. & Vitali-Di Castri, V., 1981. Soil fauna of mediterranean-climate regions. In: Di Castri, F., Goodal, D.W. & Specht, R.L. (eds.). Mediterranean-type shrublands. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York. S. 445-478.
- Didden, W.A.M., 1987. Reactions of *Onychiurus fimatus* (Collembola) to loose and compact soil. *Methods and first results*. *Pedobiologia* 30:93-100.
- Dunger, W., 1983. *Tiere im Boden*. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt.
- Dunger, W. & Zivadinovic, J., 1989. Taxonomie und Verbreitung der Gattung *Folsomia* Willem, 1902 (Hexapoda, Insecta) in Bosnien und Hercegovina (Jugoslavien). *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz* 63 (4):1-12.
- Edwards, C.A. & Fletcher, K.E., 1971. A comparison of extraction methods for terrestrial arthropod populations. In: Phillipson, J. (ed.). *Methods for the study of productivity and energy flow in soil ecosystems*. Blackwell, Oxford, Edinburgh, S. 150-185.
- Eisenbeis, G., 1982. Physiological absorption of liquid water by Collembola: absorption by the ventral tube at different salinities. *J. Insect Physiol.* 28:11-20.
- Ellis, W.N., 1974. The spring fauna of Collembola (Insecta) from Rhodos, with descriptions of some new taxa. *Beaufortia*. Series of miscellaneous publications 22:105-152.
- Ellis, W.N., 1976. Autumn fauna of Collembola from central Crete. *Tijdschrift voor Entomologie afl. 8 Deel* 119:221-326.
- Faber, J.H. & Joosse, E.N.G., 1993. Vertical distribution of Collembola in a *Pinus nigra* organic soil. *Pedobiologia* 37:336-350.
- Gama, M.M. da, 1987. Clef pour la determination des especes et sous-especes de *Xenylla* a l'echelle mondiale (Insecta, Collembola). *Cienc. Biol. Ecol. Syst. (Portugal)* 7 (1/2):45-55.

- Garay, I., Cancela Da Fonseca, J. & Blandin, P., 1980. The effects of trampling on the fauna of a forest floor. I. Microarthropods. In: Dindal, D. (ed.). Soil biology as related to land use practices. Proceedings of the VII Intl. Soil Zoology Colloquium. EPA, Washington D.C.
- Gaston, K.J. & Lawton, J.H., 1989. Insect herbivores on bracken do not support the core satellite hypothesis. *Am. Nat.* 134:761-777.
- Gerdsmeier, J. & Greven, H., 1992. Synökologische und produktionsbiologische Untersuchungen an Collembolen aus Buchenwäldern des Eggegebirges (Westfalen). *Abh. Landesmus. Naturk.* 54:3-76.
- Gisin, H., 1960. Collembolenfauna Europas, Museum d'Histoire Naturelle, Geneve.
- Gisin, H., 1959-1967. Summarische Nachträge zur Collembolenfauna Europas.
- Gotelli, N.J., 1991. Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *Am. Nat.* 138:768-776.
- Gotelli, N.J. & Kelley, W.G., 1993. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos* 68:36-44.
- Gotelli, N.J. & Simberloff, D., 1987. The distribution and abundance of tallgrass prairie plants: a test of the core-satellite hypothesis. *Am. Nat.* 130:18-35.
- Hagvar, S., 1983. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. II. Vertical distribution. *Pedobiologia* 25:383-401.
- Hagvar, S. & Abrahamsen, G., 1980. Colonisation by Enchytraeidae, Collembola and Acari in sterile soil samples with adjusted pH levels. *Oikos* 34:245-258.
- Hagvar, S. & Abrahamsen, G., 1984. Collembola in Norwegian coniferous forests soils. III. Relations to soil chemistry. *Pedobiologia* 27:331-339.
- Hale, W. G., 1966. A population study of moorland Collembola. *Pedobiologia* 6:65-99.
- Hanlon, R.D.G., Anderson, J.M., 1979. The effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oec.* 38:93-99.
- Hanski, I., 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38:210-221.

- Hanski, I., 1991. Core and satellite species - theory and artifacts - Reply. *Oikos* 62:88-89.
- Hanski, I., Kouki, J. & Halkka, A., 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Ricklefs, R. & Schluter, D. (eds.). *Historical and Geographical Determinants of Community Diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Hassall, M., Visser, S. & Parkinson, D., 1986. Vertical migration of *Onychiurus subte-nuis* (Collembola) in relation to rainfall and microbial activity. *Pedobiologia* 29:175-182.
- Hazra, A.K. & Choudhuri, D.K., 1983. A study of Collembola communities in cultivated and uncultivated sites of West Bengal in relation to three major soil factors. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 20:385-401.
- Heungens, A. & van Daele, E., 1984. The influence of some acids, bases and salts on the mite and Collembola population of a pine litter substrate. *Pedobiologia* 27:299-311.
- Hoffmann, G. 1991., *Die Untersuchung von Böden*. VDLUFA-Verlag, Darmstadt.
- Hühter, W., 1962. Beitrag zur Gattung *Willemia* Börner. *Beiträge zur Entomologie* 12:511-526.
- Hühter, W., 1993. Sammel und präparationsmethoden für Bodenarthropoden. *Abh. Ber. Naturkundemus. Goerlitz* 66:1-11.
- Hughes, R.G., 1986. Theories and models of species abundance. *Am. Nat.* 128:879-899.
- Huhta, V., Hyvönen, R., Koskeniemi, A. & Vilkamaa, P., 1983. Role of pH in the effect of fertilization on Nematoda, Oligochaeta and microarthropods. In: Lebrun, P. Andre, H. M., de Medts, A., Gregoire-Wibo, C. & Wanthly, G. *New trends in soil biology. Proceedings of the VIII Intl. Colloquium of soil Zoology*. Diew-Brichart, Ottignies-Lonvain-la-Neuve.

- Huhta, V. & Mikkonen, M., 1982. Population structure of Entomobryidae (Collembola) in a mature spruce stand and in clear-cut reforested areas in Finland. *Pedobiologia* 24:231-240.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113:81-101.
- Hutson, B., 1978. Influence of pH, temperature and salinity on the fecundity and longevity of four species of Collembola. *Pedobiologia* 18:163-179.
- James, C.J. & McCulloch, C.E., 1990. Multivariate analysis in ecology: panacea or pandora's box? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:129-166.
- Joosse, E.N.G., 1970. The formation and biological significance of aggregations in the distribution of Collembola. *Neth. J. Zool.* 20:299-314.
- Joosse, E.N.G., 1971. Ecological aspects of aggregation in Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 8:91-97.
- Joosse, E.N.G., 1981. Ecological strategies and population regulation of Collembola in heterogeneous environments. *Pedobiologia* 21:346-356.
- Joosse, E.N.G., 1983. New developments in the ecology of apterygota. *Pedobiologia* 25:217-234.
- Joosse, E.N.G., Verhoef, H.A., 1974. On the aggregational habits of surface dwelling Collembola. *Pedobiologia* 14:245 - 249.
- Jumars, P.A., 1980. Rank correlation and concordance tests in community analysis: an inappropriate null hypothesis. *Ecology* 61:1553-1554.
- Kaczmarek, M. 1975. Influence of humidity and specific interactions on collembolan populations in a pine forest. In: Vanek, J. (ed.). *Progress in soil zoology. Proceedings of the 5th International Colloquium on Soil Zoology*. Dr. W. Junk, B. V. Publishers, The Hague & Academia, Prague. S. 333-340.
- Kendall, M., 1975. *Rank correlation methods*. Charles Griffin & Company, London and High Wycombe.

- Kopeszki, H., 1991. Abundanz und Abbauleistung der Mesofauna (Collembolen) als Kriterien für die Bodenzustandsdiagnose im Wiener Buchenwald. *Zool. Anz.* 227:136-159.
- Kosarov, G. & Zonev, I., 1966. Collembola aus den Kulturfäche Thrakiens. *Fauna Thrakia* 3:5-36.
- Krebs, C.J., 1994. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance.* 4 ed. Harper Collins College Publishers.
- Lasebikan, B.A., 1971. The relationship between temperature and humidity and the efficient extraction of Collembola by a dynamic-type method. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 8:287-293.
- Lasebikan, B.A., 1975. Characteristics and efficiencies of four dynamic type extractors. *Pedobiologia* 15:29-39.
- Lawton, J.H. & Strong, D.R. Jr, 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118:317-338.
- Leinaas, H.P. & Bleken, E., 1983. Egg diapause and demographic strategy in *Lepidocyrtus lignorum* Fabricius (Collembola;Entomobryidae). *Oec.* 58:194-199.
- Lenhard, G., 1956. Die Dehydrogenaseaktivität des Bodens als Maß für Mikroorganismen-tätigkeit im Boden. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 73:1-11.
- Lösing, J. & Wagner, H.J., 1987. The natural factors conditioning greek Delta ecosystems. *Biol. Gallo-Hellen.* 13:53-62.
- Lösing, J. Die Vegetation des Nestos-Deltas. Unveröffentlichtes Manuskript.
- Longstaff, B.C., 1976. The dynamics of collembolan populations: competitive relationships in an experimental system. *Can. J. Zool.* 54:948-962.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurment.* Groon Helm, London.
- Maurer, B.A., 1990. The relationship between distribution and abundance in a patchy environment. *Oikos* 58:181-189.

- May, R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds.) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- May, R.M., 1979. The structure and dynamics of ecological communities. In: Anderson, R.M., Turner, B.D. & Taylor, L.R. (eds.). *Population dynamics*. The 20th Symposium of the British Ecological Society. S. 385-407.
- McArdle, B.H., Gaston, K.J. & Lawton, J.H., 1990. Variation in the size of animal populations: patterns, problems and artefacts. *J. Anim. Ecol.* 59:439-454.
- McMillan, J.H., 1975. Interspecific and seasonal analyses of the gut contents of three Collembola (Family Onychiuridae). *Rev. Ecol. Biol. Sol* 12:449-457.
- Mühlenberg, M., 1993. *Freilandökologie*. 3 Aufl. Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- Nahal, I., 1981. The mediterranean climate from a biological viewpoint. In: Di Castri, F., Goodal, D.W. & Specht, R.L. (eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York. S. 63-86.
- Nee, S., Gregory, R.D. & May, R.M., 1991. Core and satellite species: theory and artifacts. *Oikos* 62:83-87.
- Parkinson, D. & Coleman, D.C., 1991. Microbial communities, activity and biomass. In: Crossley, D.A. Jr., Coleman, D.C., Hendrix, P.F., Cheng, W., Wright, D.H., Beare, M.H. & Edwards, C.A. (eds.). *Modern techniques in soil ecology*. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.
- Petersen, H., 1975. The estimation of dry weight, fresh weight and calorific content of various Collembolan species. *Pedobiologia* 15:222-243.
- Petersen, H. & Luxton, M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39:287-338.
- Pielou, E.C., 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York.
- Ponge, J.F., Arpin, P. & Vannier, G., 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. *Eur. J. Soil Biol.* 29:141-153.

- Poole, T.B., 1961. An ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil. *Pedobiologia* 1:113-137.
- Poole, T.B., 1963. The effect of some environmental factors on the pattern of distribution of soil Collembola in a coniferous woodland. *Pedobiologia* 2:169-182.
- Pozo, J., 1986. Ecological factors affecting Collembola populations. Ordination of communities. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 23:299-311.
- Prairie, Y.T. & Bird, D.F., 1989. Some misconceptions about the spurious correlation problem in the ecological literature. *Oec.* 81:285-288.
- Rösgen, C. Gerdsmeyer, J. & Greven, H., 1993. Die Wirkung zweier Streusalze auf Collembolengemeinschaften eines Wiesenbodens. *Pedobiologia* 37:107-121.
- Rusek, J., 1965. Beitrag zur Collembolen-fauna Bulgariens. *Acta Universitatis Carolinae-Biologica* (2) :179-191.
- Rusek, J., 1971. Zur Taxonomie der Tullbergia (Mesaphorura) krausbaueri (Börner) und ihrer verwandten (Collembola). *Acta ent. bohemoslov.* 68:188-206.
- Rusek, J., 1974. Zur Taxonomie der Tullbergiinae (Apterygota: Collembola). *Vest. Cs. Spol. Zool.* 38:61-70.
- Rusek, J., 1975. Eine Präparationstechnik für Springschwänze und ähnliche Gliederfüßer. *Mikrokosmos* 12:378 - 381.
- Rusek, J., 1979. Ecological specialisation in some Mesaphorura species (Collembola, Tullbergiinae). *Acta ent. bohemoslov.* 76:1-9.
- Rusek, J., 1982. European Mesaphorura species of the sylvatica-group (Collembola, Onychiouridae, Tullbergiinae). *Acta ent. bohemoslov.* 79:14-30.
- Sachs, Lothar. 1972. Statistische Auswertungsmethoden. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Sgardelis, S.P., Sarkar, S., Asikidis, M.D., Cancela da Fonseca, J. P. & Stamou, G.P., 1993. Phenological patterns of soil microarthropods from three climate regions. *Eur. J. Soil Biol.* 29:49-57.

- Southwood, T.R.E., 1987. Ecological methods - with particular reference to the study of animal populations. 2 ed., Chapman & Hall, London, New York.
- Stach, J. 1923. Collembola. In: A Magyar Tudományos Akadémia. Balkan-Kutatasainak Tudományos Eredményei. I. Kötet, Budapest. S. 109-138.
- Stamou, G.P. Asikidis, M.D., Argyropoulou, M.D. & Sgardelis, S.P., 1993. Ecological time versus standard clock time: the assymetry of phenologies and the life history strategies of some soil arthropods from Mediterranean ecosystems. *Oikos* 66:27-35.
- Straalen, N.M. van, 1983. Demographic analysis of soil arthropod populations. *Pedobiologia* 25:19-26.
- Straalen, N.M. van, Kraak M.H.S. & Deneman, C.A.J., 1988. Soil microarthropods as indicators of soil acidification and forest decline in the Veluwe area, the Netherlands. *Pedobiologia* 32:47-55.
- Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Szijj, J., 1982. Ökologische Wertanalyse der Mündungsgebiete der Flüsse Louros und Arachthos am Amvrakischen Golf. Vervielfältigtes Manuskript.
- Szijj, J., 1983. Ökologische Wertanalyse des Acheloos-Deltas (Westgriechenland). Vervielfältigtes Manuskript.
- Szijj, J., 1992. Ökologie der Heuschrecken in den Flußmündungen Griechenlands im Zusammenhang mit der landschaftsökologischen Entwicklung. *Dtsch. ent. Z.* 39:1-53.
- Takeda, H., 1970. Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. II. Vertical distribution of Collembola. *Pedobiologia* 18:22 - 30.
- Takeda, H., 1987. Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. *Res. Popul. Ecol.* 29:291-346.
- Tanaka, M., 1970. Ecological studies on communities of soil Collembola in mt. Sobo, southwest Japan. *Jap.J. Ecol.* 20:102-111.

- Testerink, G.J., 1983. Metabolic adaptations to seasonal changes in humidity and temperature in litter-inhabiting Collembola. *Oikos* 40:234-240.
- Teuben, A. & Smidt, G.R.B., 1992. Soil arthropod numbers and biomass in two pine forests on different soils, related to functional groups. *Pedobiologia* 36:79-89.
- Tokeshi, M., 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.* 59:1129-1146.
- Tokeshi, M., 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in ecological research* 24:111-186.
- Trexler, J.C. & Travis, J., 1993. Nontraditional regression analyses. *Ecology* 74:1629-1637.
- Usher, M.B., 1970. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola. *Pedobiologia* 10:224-236.
- Usher, M.B., 1976. Aggregation responses of soil arthropods in relation to the soil environment. In: Anderson, J.M. & Macfadyen, A. (eds.). *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. 17th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Usher, M.B., Booth, R.G. & Sparkes, K.E., 1982. A review of progress in understanding the organization of communities of soil arthropods. *Pedobiologia* 23:126-144.
- Usher, M.B., Davis, P.R., Harris, J.R.W. & Longstaff, B.C., 1979. A profusion of species? Approaches towards understanding the dynamics of the populations of the micro-arthropods in decomposer communities. In: Anderson, R.M., Turner, B.D. & Taylor, L.R. (eds.). *Population dynamics*. The 20th Symposium of the British Ecological Society. S. 359-384.
- Usher, M.B. & Hider, M., 1975. Studies on populations of *Folsomia candida* (Insecta: Collembola): causes of aggregations. *Pedobiologia* 15:276-283.
- Vandermeer, J., 1990. Indirect and diffuse interactions: complicated cycles in a population embedded in a large community. *J. theor. Biol.* 142:429-442.

- Vegter, J.J., 1983. Food and habitat specialization in coexisting springtails (Collembola, Entomobryidae). *Pedobiologia* 25:253-262.
- Vegter, J.J., 1987. Phenology and seasonal resource partitioning in forest floor Collembola. *Oikos* 48:175-185.
- Vegter, J.J., De Bie, P. & Dop, H, 1988a. Distribuional ecology of fores floor Collembola (Entomobryidae) in the Netherlands. *Pedobiologia* 31:65-73.
- Vegter, J.J., Joosse, E.N.G. & Ernsting, G., 1988b. Community structure, distribution and population dynamics of Entomobryidae (Collembola). *J. Anim. Ecol.* 57:971-981.
- Verhoef, H.A. & Nagelkerke, C.J., 1977. Formation and ecological significance of aggregations in Collembola. An experimental study. *Oec.* 31:215 - 226.
- Verhoef, H.A., Nagelkerke, C.J. & Joosse, E.N.G., 1977. Aggregation pheomones in Collembola (Apterygota); a biotic cause of aggregation. *Rev. Ecol. Biol. Sol* 14:21-25.
- Verhoef, H.A. & van Selm, A.J., 1983. Distribution and population dynamics of Collembola in relation to soil moisture. *Holarct. Ecol.* 6:387-394.
- Verhoef, H.A. & Witteveen, J., 1980. Water balance in Collembola and its relation to habitat selection; cuticular water loss and water uptake. *J. Insect Physiol.* 26:201-208.
- Visser, S., 1985. Role of the invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In: Fitter, A.H., Atkinson, D., Read, D.J. & Usher, M.B. (eds.). *Ecological interactions in the soil - plants, microbes and animals*. Blackwell Scientific Publications. S. 297-317.
- Visser, S. & Whittaker, J.B., 1977. Feeding preferences for certain litter fungi by *Onychiurus subtenuis* (Collembola). *Oikos* 29:320-325.
- Wagner, H.J., 1986. Bodenuntersuchungen in griechischen Delten zur Unterstützung ökologischer und pflanzensoziologischer Erhebungen. Examensarbeit. Universität Essen.
- Wallwork, J.A., 1970. *Ecology of soil animals*. McGraw-Hill, London.

- Wetton, M.N., 1987. Morphological variation in British *Folsomia quadrioculata* Tullberg (Collembola: Isotomidae). Syst. Ent. 12:257-270.
- Whitford, W.G., Freckman, D.W., Elkins, N.Z., Parker, L.W., Parmalee, R, Phillips, J. & Tucker, S., 1981. Diurnal migration and responses to simulated rainfall in desert soil microarthropods and nematodes. Soil Biol. Biochem. 13:417-425.
- Witteveen, J., 1988. The impact of the salinity of soil-water and food on the physiology, behaviour and ecology of salt-marsh Collembola. Functional Ecology 2:49-55.
- Wolters, V., 1983. Oekologische Untersuchungen an Collembolen eines Buchenwaldes auf Kalk. Pedobiologia 25:73-85.
- Zimdars, B. & Dunger, W., (im Druck). Tullbergiinae. In: Dunger, W. (hrsg.) Synopses on Palearctic Collembola, Vol.1, Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 68.