

Die Blockhalden-Stachelwolfspinne *Acantholycosa norvegica sudetica* (L. Koch) (Araneae: Lycosidae) im Nordschwarzwald

LAURA KASTNER, FRANZISKA MEYER, UTE GEBHARDT, MATTHIAS AHRENS, JÖRN BUSE & HUBERT HÖFER

Kurzfassung

Blockhalden zählen zu den letzten Urhabitaten Mitteleuropas. Im Rahmen einer Masterarbeit wurden sieben Blockhalden im Nationalpark Schwarzwald und sechs nahe gelegene Halden außerhalb der Schutzzone hinsichtlich ihrer Eignung als Habitat für die Blockhalden-Stachelwolfspinne *Acantholycosa norvegica sudetica* (L. Koch, 1875) untersucht. Die untersuchten Halden wurden aufgrund unterschiedlicher Lage, Exposition und Geologie ausgewählt und werden ausführlich beschrieben. In jeder Untersuchungsfläche wurden 10 Bodenfallen oberflächlich zum Fang der laufaktiven Spinnen in verschiedenen Haldenbereichen ausgebracht. An den Fallenstandorten wurden Umweltvariablen wie Beschattung, höhere Vegetation, Moos- und Flechtenbedeckung der Blöcke sowie Totholz- und Feinmaterialvorkommen aufgenommen. *A. norvegica sudetica* konnte entgegen der Erwartung in allen Halden nachgewiesen werden und war die am häufigsten gefangene Spinnenart in allen Blockhalden. Von Juni bis September 2017 wurden 969 Blockhalden-Wolfsinnen, davon 323 Männchen, 299 Weibchen und 347 Jungtiere gefangen. An allen adulten Tieren wurde die Körperlänge gemessen und daraus über Regressionen ihre Biomasse berechnet. Die Ergebnisse zeigen, dass die als Eiszeitrelikt aufgefasste Laufspinnenart mobil genug ist, alle luftdurchzogenen Blockhalden in der Region zu besiedeln, auch in der Waldmatrix isoliert gelegene und sogar rezent entstandene, durch Sturmwurf freigelegte Blockhalden. Die umfangreichen Daten zum Vorkommen der markanten Blockhalden-Wolfsinne im Nordschwarzwald stellen einen wichtigen Beitrag zur Kenntnis der Ökologie und Verbreitung der Art sowie zur Beurteilung der peri- und postglazialen Entstehung der Blockhalden und ihrer Dynamik in jüngerer Zeit dar.

Schlüsselwörter: Blockhalden, Bodenfallen, Glazialrelikt, Nationalpark Schwarzwald, Spinnen

Abstract

The spiny scree wolf spider *Acantholycosa norvegica sudetica* (L. Koch) (Araneae: Lycosidae) in the northern Black Forest

Screes belong to the last pristine habitats in Central Europe. Several of those are located in the new National Park in the northern Black Forest, but were still not explored scientifically. Seven screes in the Black Forest National Park and six neighbouring screes out-

side the Park were studied with the aim to assess their habitat suitability for *Acantholycosa norvegica sudetica* (L. Koch, 1875) – the spiny scree wolf spider. The studied sites were selected to represent different geology, size, altitude and exposition of the screes and were described accordingly. Spiders were sampled with 10 pitfall traps installed in different sections of each scree site. For every trap-surrounding area environmental variables, i.e. shading, cover of higher plants, moss, lichen, dead wood and fine debris were recorded. Contrary to the expectation, *A. norvegica sudetica* was found in all studied screes and represented the dominant spider species in this particular habitat. In total, 969 specimens (323 males, 299 females, 347 juveniles) were caught in traps between June and September 2017. The body length of all adults was measured and used for biomass estimation. Results show that the supposed ice age relict species is mobile enough to populate all naturally air-conditioned screes in the region, including isolated sites in the forest matrix and recently eroded block congregations in windthrow areas. The comprehensive data on the presence and activity of this conspicuous spider species not only enhance the knowledge of the ecology and distribution of the species but also contribute to the comprehension of the peri- and post glacial history and recent dynamics of the screes in the northern Black Forest.

Keywords: Black Forest National Park, glacial relict, pitfall traps, scree slopes, spiders

Autoren

LAURA KASTNER, FRANZISKA MEYER, UTE GEBHARDT, MATTHIAS AHRENS, HUBERT HÖFER, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstraße 13, D-76133 Karlsruhe; E-Mail: laura.kastner@smnk.de
JÖRN BUSE, Nationalpark Schwarzwald, Fachbereich 2: Ökologisches Monitoring, Forschung und Artenschutz, Kniebisstraße 67, D-72250 Freudenstadt; E-Mail: joern.buse@nfp.bwl.de

Einleitung

Blockhalden – Relikte der eiszeitlichen Vergangenheit

Europas Landschaften des 21. Jahrhunderts sind durch die Jahrtausende lange Besiedlung und Nutzung durch Menschen geprägt. Ackerbau und

Viehzucht haben gravierende Spuren hinterlassen, so dass von den Wäldern, die Europa einst überzogen, nur wenig übrig geblieben ist. Diese Veränderungen sind auch in den europäischen Mittelgebirgen wie Schwarzwald, Odenwald, Fichtelgebirge und Riesengebirge sichtbar. Auch Biotope, die heute unter Naturschutz stehen, wie z.B. die Grinden im Nordschwarzwald, sind einst durch menschliche Nutzung (Abholzung zur Beweidung) entstanden. In dieser fast völlig vom Mensch veränderten Landschaft gibt es nur noch an wenigen Stellen Reste einer „Urlandschaft“ und Lebensräume, die seit dem Rückzug der Gletscher am Ende der letzten Kaltzeit nahezu unverändert überdauern konnten. Dazu gehören Blockhalden – steile, schwer zugängliche und weitgehend vegetationslose Anhäufungen von groben Gesteinsblöcken unterschiedlicher Größe, an denen bis heute nur ein geringes Nutzungsinteresse besteht (LÜTH 1993). Blockhalden im engeren Sinn sind charakterisiert durch ein tiefreichendes luftdurchströmtes Lückensystem und das Fehlen von Feinmaterial bzw. Boden substrat in den Gesteinszwischenräumen (GUDE & MÄUSBACHER 1999; MOLEND 1999). Blockhalden bilden sich vor allem aus schwer verwitternden Gesteinen wie Granit, Gneis oder auch Buntsandstein. Im Schwarzwald geht die Entstehung solcher Gesteine auf die variszische Gebirgsbildung vor ca. 280 bis 305 Millionen Jahren – im Jungpaläozoikum zurück. Durch die Kollision der Urkontinente Gondwana und Laurussia hob sich damals das Variszische Gebirge, dessen Reste die heutigen Mittelgebirge wie z.B. das Rheinische Schiefergebirge, der Taunus, der Odenwald und eben auch der Schwarzwald darstellen. Während der Orogenese wurden vorhandene Gesteine in Gneis umgewandelt, gleichzeitig bildeten sich Granite aus glutflüssigen Schmelzen, die in der Erdkruste erkalteten und später an die Erdoberfläche gelangten. Die Abkühlung des Magmas führte zu Schrumpfrissen, was im Zusammenhang mit tektonischen Vorgängen die Ausbildung eines mehr oder weniger rechtwinkligen Kluftsystems zur Folge hatte. Dieses Kluftsystem war entscheidend für die Blockbildung, da entlang der Kanten und Risse Wasser eindrang und in den Kaltzeiten durch Frostsprengung durch wechselndes Gefrieren und Tauen Blöcke vom Nährfels lösen konnte. Außerdem löste Wasser vor allem in den Warmzeiten Minerale aus dem Gestein. So wurden im Verlauf der allmählichen Verwitterung aus eckigen Felsen abgerundete Blöcke (Wollsackverwitterung),

die an steilen Hängen nach unten eine Halde großer abgerundeter Felsblöcke bildeten. Tauwasser und Niederschläge sowie starkes Gefälle am Hang führten zur Auswaschung des feineren Verwitterungsschuttes und verhinderten dauerhaft die Anhäufung von organischem Material (Pflanzenreste) und damit eine Bodenbildung (GUDE & MÄUSBACHER 1999). Solche klassischen Blockhalden entstanden vor allem aus Graniten, Anatexiten und Orthogneisen (MOLEND 1996). Dagegen stellen die Buntsandsteinhalden im Nordschwarzwald eine Besonderheit dar, über deren Entstehung in der Literatur allerdings wenig zu finden ist (TRUNKO 2000; GENSER 2004). Häufige Frostwechsel bei gleichzeitiger Sonnenbestrahlung führten auch hier zur Sprengung des Gesteins, Wind und reißende Flüsse trugen zur Gestaltung der Blockhalden bei. Solche Klimaverhältnisse waren in Mitteleuropa bis zum Ende der letzten Kaltzeit vor 11.700 Jahren weiträumig zu finden (BENDA 1995, KLOSTERMANN 2009). Zu dieser Zeit bedeckten Gletscher große Teile von Nordeuropa und die Alpen. Auch der Südschwarzwald und die südlichen Vogesen waren von lokalen Gletschern bedeckt. In den Höhen des Nordschwarzwaldes bildeten sich Firnkappen – für die Ausbildung von echten Gletschern gibt es keine Belege (GEYER, NITSCH & SIMON 2011). Ob auch heute unter rezenten Klimaverhältnissen durch Erosion von Nährfelsen in Mittelgebirgslagen Blockhalden in situ entstehen, scheint nicht ganz sicher, zumindest verlief eine Genese deutlich langsamer als zu den Klimabedingungen der Kaltzeiten (LÜTH 1993; MOLEND 1996). Rezente Verwitterung führt eher zur Anreicherung von Schutt, der wiederum die Vegetationsdecke fördert. Schutthalden unterscheiden sich durch die Größe der Gesteinsfraktion von Blockhalden (kleinstückiger, scherbiger Schutt überwiegt). Außerdem findet sich in den Lücken mehr feinkörniges Material, sodass die Luftdurchströmung stark behindert ist. Zu beobachten ist jedoch die rezente Freilegung von Gesteinsblöcken durch Erosion der Bodendecke nach Sturmwurf in Bereichen, die bisher von Wald bedeckt waren.

Heute sind offene Blockhalden außeralpin nur noch an einzelnen Stellen der Mittelgebirge, meist mehr oder weniger isoliert in einer Waldmatrix erhalten und stellen damit disjunkte Lebensräume (Relikte) dar. Sie unterscheiden sich trotz der charakteristischen Gemeinsamkeiten (ULLMANN 1960, LÜTH 1993) durch ihre Genese, das Gestein, die Exposition, Inklination (Hang-

neigung) und Ausdehnung, Faktoren, die wiederum das Haldenklima bestimmen. Jede Halde ist in ihrer durch die Blockgröße und Hangneigung bestimmten Gestalt sowie in ihrer Flora und Fauna nahezu einzigartig. Darum ist es besonders interessant, welche Arten in Blockhalden vorkommen, welche auf Blockhalden im engeren Sinn beschränkt sind und wie solche Arten rezent verbreitet sind.

Die besondere Morphologie der Blockhalden führt zu speziellen klimatischen Bedingungen in der Halde und zu stark zonierten Kleinstlebensräumen mit unterschiedlichem Mikroklima (LÜTH 1993). Auf den sonnenexponierten Gesteinsoberflächen heizt sich die Halde stark auf, während in den luftdurchströmten Lücken auch im Hochsommer kühlere Temperaturen vorherrschen. In der Tiefe kann es zu einem höhlenartigen Klima kommen (MÖSELER & WUNDER 1999). Neben großen Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht gibt es auch Unterschiede zwischen Winter und Sommer. Besonders wenn sich durch den lückigen Aufbau ein Windröhrensystem bildet, weisen die Halden ein ganz spezielles saisonales Mikroklima auf. Kaltluftflüsse im Inneren der Halde treten am Haldenfuß an die Oberfläche und führen zu einem Kaltluftaustritt in den Sommermonaten. Im Winter tritt dagegen vermehrt warme Luft aus den Lücken aus und kann zu permanent schneefreien Stellen führen (MOLENDÁ 1996). Die Luftströmung wird von Exposition, Größe und Höhenausdehnung der Blockhalde beeinflusst. Auch die Ausdehnung nach innen, also die Größe und Tiefe der Hohlräume sowie die innere Oberfläche des Haldenkörpers in der Form eines kommunizierenden Spaltensystems spielt dabei eine große Rolle. Wichtig ist auch die Wärmekapazität des Gesteins.

Flora und Fauna

Höhere Vegetation, insbesondere Baumbewuchs kann sich meist gar nicht auf Blockhalden entwickeln, weil sich Feinmaterial und besonders Humus zwischen großen Blöcken nicht bilden und halten kann und mit ihm auch Keimlinge vom Regen immer wieder weggespült werden. Ein weiterer Grund für die Limitation der Flora sind die besonderen Klimabedingungen auf den Blockhalden. Nur wenige höhere Pflanzen können unter den extremen Temperaturschwankungen und zeitweiser Trockenheit überleben. Wo sich Humus ansammeln kann, bilden sich kleinere Vegetationsinseln mit z.B. Heidelbeere, Eberesche oder (Karpaten-) Birken. Algen,

Moose und Flechten können sich dagegen in ungestörten Blockhalden etablieren, ihr Deckungsgrad variiert aber je nach Standort stark. Hohe Deckungsgrade (auf kalkfreiem Gestein) erreicht z.B. das auffällige Zottige Zackenmützenmoos *Racomitrium lanuginosum* (HEDW.) BRID. An stärker beschatteten Stellen in Halden und im Übergang zum Wald findet sich aber auch das Schöne Frauenhaarmoos *Polytrichum formosum* HEDW. (LÜTH 1993).

Auch für die Fauna stellen Blockhalden einen extremen, aber vielgestaltigen Lebensraum dar. Die Bandbreite reicht von heißen, trockenen Bereichen auf der Haldenoberfläche bis zu dunklen, feuchten und kühlen Bereichen im Haldeninneren. Dort leben typische Höhlenarten wie die Höhlenradnetzspinne *Meta menardi* (LATREILLE, 1804). Typische und ausschließliche Blockhaldenbewohner unter den Insekten sind z.B. die Spinnenförmige Schneemücke *Chionea araneoides* DALMAN, 1816, der Winterhaft *Boreus* spp. (Mecoptera) sowie mehrere Käferarten wie der Blockhalden-Nestkäfer *Choleva lederiana lederiana* REITTER, 1902, der Schlanke Bartläufer *Leistus piceus* (FROELICH, 1799) (FRITZE & BLICK 2010) oder der Berg-Bartläufer *Leistus montanus* STEPHENS, 1827 (FRITZE & HANNIG 2010). Auffallende Bewohner der Blockhalden sind auch die Felsenspringer (*Machilis* sp., Archaeognatha). Auch unter den Webspinnen (Araneae) gibt es Arten, die ausschließlich in Blockhalden oder Felscheiden vorkommen, z.B. die Baldachinspinnen (Linyphiidae) *Bathyphantes eumenis buchari* RŮŽIČKA, 1988 und *Lepthyphantes notabilis* KULCZYŃSKI, 1887, und die Blockhalden-Stachelwolfspinne *Acantholycosa norvegica sudetica* (L. KOCH, 1875) (FRITZE & BLICK 2010).

Viele Pflanzen und Tierarten der Blockhalden werden als Glazialrelikte bezeichnet. Beispiele für Periglazialrelikte – Spinnenarten, die während der Kaltzeiten in nicht vom Gletschereis bedeckten Gebieten verbreitet waren und rezent nur an klimatisch ähnlichen Standorten noch vorkommen, sind die Alpen-Sackspinne *Clubiona alpicola* KULCZYŃSKI, 1882 und die Felsen-Springspinne *Sittisax saxicola* (C. L. KOCH, 1846) (FRITZE & BLICK 2010). Beide Arten sind im Nationalpark Schwarzwald bereits nachgewiesen worden. Häufig handelt es sich bei Periglazialrelikten um ausbreitungsschwache Arten, die auf Reliktstandorte beschränkt bleiben und nur schwer neue Areale besiedeln können. Postglazialrelikte sind boreomontan verbreitete Arten, die unter heutigen Klimabedingungen in

unseren Breiten nur noch in Relikthabitaten vorkommen, die sie zumindest teilweise postglazial besiedelt haben. Beispiele unter den Spinnen sind die auch im Nordschwarzwald (in Grinden und Blockhalden) nachgewiesenen Arten *Clubiona kulczynskii* LESSERT, 1905, *Rugathodes bellicosus* (SIMON, 1873), *Anguliphantes tripartitus* (MILLER & SVATON, 1978) und die bereits erwähnte *Lepthyphantes notabilis* KULCZYŃSKI, 1887 (FRITZE & BLICK 2010). Wenn ausbreitungsfähige Arten, wie die meisten Baldachin- und Zwergspinnen, die sich am Fadenfloß verdriften lassen, oder auch mobile Laufspinnen, wie z.B. die Wolfspinnen, auf Reliktstandorte wie Blockhalden beschränkt sind, deutet das auf ökologische Ursachen für die Limitierung des Vorkommens hin.

Die Blockhalden-Stachelwolfspinne *Acantholycosa norvegica sudetica* (L. KOCH, 1875)

Die Gattung *Acantholycosa* gehört zur artenreichen Familie der Wolfspinnen (Lycosidae: 124 Gattungen, 2419 Arten, World Spider Catalog 2018), die mit der Ausbreitung von Gräsern und der Dominanz von Grasland seit dem Miozän eine Radiation erfahren haben und heute als typische Offenland-/Graslandspinnen gelten (JOCQUÉ & ALDERWEIRELDT 2005). Von den 29 Arten der Gattung sind bis auf eine nordamerikanische alle im nördlichen Eurasien (paläarktisch) verbreitet. Ihre Vertreter sind mittelgroße (7-10 mm Körperlänge), langbeinige Tiere. Das Verbreitungsgebiet der Nominatart *A. norvegica* (THORELL, 1872) erstreckt sich über die gesamte Paläarktis, *A. norvegica sudetica* kommt ausschließlich in Mitteleuropa in Blockhalden vor (KROPF 1999; NENTWIG et al. 2018). Die Unterart ist leicht von allen anderen einheimischen Wolfspinnenarten durch ihre Größe, charakteristische Zeichnung und besonders die Bestachelung der Vordertibien (5 ventrale Stachelpaare, s. Abb. 1) zu unterscheiden. In Deutschland wurde sie bisher am Hohen Meißner, im Harz, im Hunsrück, in der Rhön, im Fichtelgebirge, im Bayerischen Wald und im Südschwarzwald in Höhen von 350 m bis 1050 m ü. NN, vermeintlich an ehemaligen Gletscherrändern, nachgewiesen (HOMANN 1951, MOLENDÁ 1996, KROPF 1999, LOCH 2002, FRITZE & BLICK 2010, SCHIKORA 2015). Diese Vorkommen weisen auf Periglazialrelikte (MOLENDÁ 1996) und nachkaltzeitlich von der Hauptart isolierte Populationen (KROPF 1999, FRITZE & BLICK 2010) hin. Vorkommen in ehemals devastierten Gebieten im Harz (MOLENDÁ 1996) weisen bereits auf die

Fähigkeit zur postglazialen Neubesiedlung geeigneter Habitate hin (KROPF 1999).

Die Blockhalden-Wolfspinnen exponieren sich an sonnigen Tagen auf der Oberfläche der Blöcke der Sonne, hier fallen besonders die Weibchen mit ihrem türkis-blauen Eikokon (Abb. 2) auf. Sonst sind die Spinnen durch ihre kontrastreiche



Abbildung 1. Weibchen von *Acantholycosa norvegica sudetica* mit gut sichtbarer Bestachelung. – Foto: H. HÖFER.



Abbildung 2. Weibchen mit Eikokon. – Foto: L. KASTNER.



Abbildung 3. Männchen der Blockhalden-Stachelwolfspinne. – Foto: H. HÖFER.

Zeichnung auf den Steinen sehr gut getarnt. Bei Störung verschwinden sie blitzschnell im Lückensystem (SCHIKORA 2015). Die Männchen sind etwas kleiner, aber langbeiniger (Abb. 3). Am besten untersucht ist die Art im Fichtelgebirge, wo sie auf der Haldenoberfläche und in angrenzenden Felsheiden häufig und besonders aktiv war, dagegen an Felsstandorten, in Blockwald und in beschatteten Blockhalden fehlte und auch in rezent durch Absterben von Bäumen bzw. Wald freigestellten und künstlichen Halden nicht nachgewiesen werden konnte (FRITZE & BLICK 2010).

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet, Lage und Naturraum

Die untersuchten Blockhalden liegen alle im nördlichen Schwarzwald, im Naturraum Grindenschwarzwald, der ungeachtet der namengebenden waldfreien Hochflächen der walddreichste Teil des Nordschwarzwalds ist (SCHENKEL 2000). Der Schwarzwald erstreckt sich im Südwesten Deutschlands von Karlsruhe und Pforzheim im Norden bis Lörrach-Waldshut im Süden. Mit einer Größe von ca. 6.000 km² und einer Höhe von bis zu 1.490 m über NN ist er das größte zusammenhängende Mittelgebirge Deutschlands. Der Nordschwarzwald umfasst ein Höhenspektrum von 150 m in den Tälern bis 1.164 m am Gipfel der Hornisgrinde. Die Niederschläge reichen von ca. 1.000 mm (Randgebiete) bis 2.000 mm (Hornisgrinde, Kniebis). Das Grundgebirge des Schwarzwalds besteht aus Granit und Gneis, wird aber vor allem im Nordschwarzwald von Buntsandstein überdeckt (HOLZ & PHILIPPI 2000, TRUNKO 2010).

Von den 13 untersuchten Halden (Tab. 1) liegen sieben innerhalb des 2014 eingerichteten Nationalparks Schwarzwald, sechs entlang des zentralen Kamms im südlichen Teil des Parks (Ruhestein), eine Halde im nördlichen Teil (Ochsenkopf). Knapp außerhalb des Nationalparks liegen die Halde am Seibelseckle und die Halde im Gebiet der Hornisgrinde. Vier Halden liegen unterhalb der westlichen Nationalparkgrenze bei Seebach bzw. Ottenhöfen (Abb. 4). Die Halden befinden sich in Höhen von 640 m bis 1.070 m ü. NN und innerhalb eines Gebiets von ca. 40 km². Mit zwei Ausnahmen (OK, SB2) liegen alle Halden auf der spätglazial ausgeräumten Westabdachung des Schwarzwalds, teilweise im Bereich, in dem Granite und Gneise des kristallinen Grundgebirges an die Oberfläche treten (SE), teilweise im Bereich des Deckgebirges mit Gesteinen des Rotliegend und Buntsandsteins.

Die Auswahl der untersuchten Halden wurde mit Unterstützung der Wissenschaftler des Nationalparks unter den folgenden Kriterien vorgenommen: unterschiedliche Geologie (Rhyolith, Granit, Sandstein), Halden- und Blockgröße, Höhenlage und Exposition. Bereits bekannte Vorkommen der untersuchten Art, z.B. am Melkerekopf, am Altsteigerskopf, in einer Halde bei Seebach und am Karlsruher Grat sollten mit systematisch erhobenen Daten belegt werden, ebenso wie das erwartete Fehlen der Art, z.B. in der isolierten Halde am Ochsenkopf, an jüngeren Halden am Seibelseckle oder stärker beschatteten Halden bei Seebach.

Zur Charakterisierung der Halden in Hinblick auf ihre Eignung als Habitat für die Blockhaldenwolfspinne wurden verschiedene Lage- und Standortvariablen aufgenommen. Höhenlage, Hangneigung, Blockgrößen und Beweglichkeit der Steine wurden durch Messungen (Kompass, GPS, Maßband) und Beobachtungen im Feld erfasst. Angaben zur Geologie beruhen auf Gesteinsproben. Größe der Halde, Isolation und Exposition sowie Deckungsgrad der höheren Vegetation und größere Totholzstücke wurden aus Luftbildern unter Verwendung von Google Earth Pro erfasst und vor Ort mit eigenen Beobachtungen oder Messungen (z.B. Größe, Vegetation, Totholz) abgeglichen. Temperaturmessungen (stündlich) wurden an den Haldenoberflächen und teilweise im Lückensystem mit Loggern (LogTag Trix-16) über den gesamten Fangzeitraum vorgenommen (Abb. 5, 9, 10).

SIMONE LANG und MATTHIAS AHRENS (SMNK) haben während einer eintägigen Exkursion Moose und Flechten in den drei Seebach-Halden, am Ochsenkopf und in den Halden am Seibelseckle aufgenommen.

Erfassung der Spinnen

Um Vorkommen von *A. norvegica sudetica* in den Halden zu erfassen, wurden in jeder Untersuchungsfläche 10 Bodenfallen installiert. Dabei wurde darauf geachtet, dass die unterschiedlichen Bereiche Haldenkopf, Haldenfuß, eigentliche Halde sowie die stärker (häufiger) beschatteten Ränder mit Fallen bestückt waren. Die Abstände zwischen einzelnen Fallen variierten entsprechend der unterschiedlichen Größe und Form der einzelnen Halden, lagen aber immer zwischen 10 und 20 m. Um den Geländebedingungen gerecht zu werden und die Blockhalden-Wolfspinne möglichst sicher nachzuweisen, wurden drei verschiedene Bodenfal-



Abbildung 4. Lage der 13 untersuchten Blockhalden im Nordschwarzwald (rote Linien = Außengrenzen des Nationalparks).

Tabelle 1. Lage und Ausprägung der untersuchten Blockhalden im Nordschwarzwald; NP – Lage in der Schutzzone des Nationalparks, Breiten- und Längenkoordinaten in dezimalen Grad (WGS 84), Höhe in m ü. NN, Exp. – Exposition (aus Google), Neigung in Grad, Fläche – Haldengröße in m².

Gebiet/Halde	Kürzel	NP	Geogr. Breite	Geogr. Länge	Höhe m ü. NN	Exp.	Neigung	Gestein	Fläche
Karlsruher Grat	KG	nein	48,56	8,19	630	S	35°	Rhyolith	730
Seebach 1	SE1	nein	48,59	8,18	680	S	30°	Granit	15.000
Seebach 2	SE2	nein	48,59	8,18	710	N	40°	Granit	560
Seebach 3	SE3	nein	48,59	8,18	710	SSW	30°	Granit	1.000
Altsteigerskopf 1	AS1	ja	48,57	8,22	860	S	30°	Sandstein, Granit	1.550
Altsteigerskopf 2	AS2	ja	48,58	8,22	930	W	30°	Sandstein, Granit	4.500
Altsteigerskopf 3	AS3	ja	48,57	8,23	930	S	40°	Sandstein, Granit	1.070
Ochsenkopf 1	OK	ja	48,64	8,30	930	S	45°	Sandstein	3.000
Melkerekopf 1	ME1	ja	48,56	8,20	972	S	30°	Sandstein	1.600
Melkerekopf 2	ME2	ja	48,55	8,20	946	S	25°	Sandstein	1.200
Seibelseckle 1	SB1	nein	48,59	8,22	1.048	S	15°	Sandstein	730
Seibelseckle 2	SB2	ja	48,59	8,22	1.035	O	30°	Sandstein	600
Hornisgrinde	HG	nein	48,61	8,20	1.070	S	45°	Sandstein	1.400

lentyphen verwendet. Typ 1 waren handelsübliche Joghurtbecher von 250 ml Fassungsvermögen (6 cm Öffnungsdurchmesser), die entweder bis zum Rand in vorhandenes Substrat eingegraben (Abb. 6, 7) oder in Spalten zwischen Blöcken (Abb. 13) verkeilt wurden. Dieser klassische Fallentyp konnte am Rand oder in Bereichen mit kleineren Blöcken eingesetzt werden. In Bereichen mit großen Blöcken und größeren und tieferen Spalten wurden Becher derselben Größe in Edelstahlrohre eingebracht, die zwischen Steinen oder Totholz verkeilt wurden (Abb. 8, 9). Um auf der Blockoberfläche aktive Spinnen zu erfassen, kamen als dritter Fallentyp Stegfallen nach SCHIKORA (2015) aus Sperrholzbrettern zum Einsatz. Die ca. 30 cm langen Bretchen hatten in der Mitte ein Loch für die Joghurtbecher und wurden über Spalten zwischen Blöcke gelegt und wenn nötig mit kleineren Steinen fixiert (Abb. 10, 11). Als Fangflüssigkeit wurde in allen Fällen unverdünntes Propylenglykol eingesetzt, um die DNA der Tiere für weitere Untersuchungen zu konservieren (HÖFER et al. 2015). Alle Fallen wurden zum Schutz gegen Regen mit Dächern aus durchsichtigem Plexiglas (20 x 20 cm) versehen (Abb. 6-10, 13).

Die Bodenfallen wurden zwischen dem 27.5. und 1.6.2017 ausgebracht und bis Ende September fängig gehalten. Sie wurden in Abständen von drei Wochen an aufeinanderfolgenden Tagen entsprechend der Installationsreihenfolge geleert. Leerungstermine waren: 20.-23.6.2017 (1. Leerung), 11.-14.7.2017 (2. Leerung), 31.7.-4.8.2017 (3. Leerung), 21.8.-24.8.2017 (4. Leerung) und 19.-22.9.2017 (5. Leerung).



Abbildung 5. LAURA KASTNER beim Auslesen von Temperaturlogger-Daten in der Blockhalde Seibelseckle 2. – Foto: H. HÖFER.



Abbildungen 6-11. – 6. Falle vom Typ 1 (Joghurtbecher) in der Blockhalde Seibelseckle 2. – 7. Falle vom Typ 1 (Joghurtbecher) im Randbereich der Blockhalde Altsteigerskopf 2. – 8. Falle vom Typ 2 (Edelstahl) in der Blockhalde Seibelseckle 1. – 9. Falle vom Typ 2 (Edelstahl) und oberflächlich ausgelegter Temperaturlogger in der Blockhalde Altsteigerskopf 2. – 10. Falle vom Typ 3 (Stegfalle) und Temperaturlogger in der Blockhalde Melkerekopf 2. – 11. Blick in die Stegfalle in der Blockhalde Melkerekopf 2 (11.7.2017). – Fotos: L. KASTNER (8, 10), H. HÖFER (6, 7, 9, 11).

In den meisten Halden wurden zwei Fallen über den Winter belassen und zwischen dem 17. und 19.4.2018 geleert, in einigen Halden wurden zwei Fallen noch bis Ende Mai (23.-24.5.2018) betrieben, um Winter- und Frühjahrsaktivität zu erfassen und so die Phänologie der Aktivitätsdichte zu beschreiben.

Behandlung und Bestimmung

Der Inhalt der Bodenfallen wurde im Labor in 70 %iges Äthanol überführt. Die Bestimmung von *A. norvegica sudetica* erfolgte unter Verwendung von BUCHAR (1963, 1966), KROPF (1996) und MARUSIK et al. (2004). Die Begleitfauna wurde mit dem Internetschlüssel NENTWIG et al. (2018), Ro-

BERTS (1985, 1987) und WIEHLE (1956, 1960) bestimmt. Alle Spinnen sind in der Belegsammlung des Naturkundemuseums Karlsruhe hinterlegt, die Daten sind in der Studiensammlung im Datenbanksystem DiversityWorkbench (TRIEBEL et al. 1999) erfasst.

Zur Bestimmung der Körpergröße (und Biomasse) wurden alle adulten Blockhalden-Wolfspinnen vermessen: Die Prosoma- (PL) und Opisthosoma-Längen wurden mit Hilfe eines Messokulars am Binokular (Zeiss Stemi) auf 0,1 mm Genauigkeit erfasst und zur Körperlänge (KL) addiert. Aus der Körperlänge wurde mit der Formel $BM = EXP(-1,72389 + 2,69638 \times \ln KL)$ (PENELL et al., im Druck) die Biomasse (BM, Frischgewicht) berechnet.

Ergebnisse

Habitatvariablen und Aktivitätsdichten der Blockhalden-Stachelwolfspinne in den einzelnen Halden

Karlsruher Grat (KG) (Abb. 12, 13)

Die kleine Halde am Fuße des Karlsruher Grats (außerhalb des Nationalparks) weicht in vielen Merkmalen von den anderen Halden ab (Tab. 1). Die Halde beginnt wohl unterhalb des Grats (Nährfels), ist aber weiter oben weitgehend überwachsen. Untersucht wurde der von unten zugängliche vegetationsfreie Teil der Halde etwa 200 m unterhalb des Grats. Das Gestein ist Rhyolith, an der Oberfläche erkaltete Lava, also vulkanischen Ursprungs. Dieses Gestein zeigt keine Blockbildung durch Wollsackverwitterung. Außerdem sind Tuffe zu finden, ehemalige vulkanische Aschen, die bei hohen Temperaturen bei der Ablagerung zu hartem Gestein verschweiß wurden. Entsprechend besteht die Halde aus sehr kleinen bis kleinen (Kantenlänge < 10 cm), relativ scharf-

kantigen Steinen und wäre nach ULLMANN (1960) eher als Schutthalde zu bezeichnen (Abb. 12, 13). Die Steine sind sehr beweglich, v.a. im zentralen Bereich und an den seitlichen Rändern. Im unteren Bereich zieht ein ehemaliger (geebneter) Weg schräg über die Halde bis auf den von unten her begrenzenden Wald. Dort im Schatten der Fichten sind die Steine fast vollständig von Moos überwachsen. Im oberen Bereich dringen Farne in die Halde vor. Die Haldenoberfläche ist durch die regelmäßige und geringe Gesteinsgröße relativ eben (wenig rau), aufgrund der Steilheit und Beweglichkeit des Gesteins ist sie im mittleren Bereich fast vegetationsfrei. Die Lücken sind aber frei von Feinmaterial und reichen auch am unteren Rand tief in den Untergrund. Dies und eigene Temperaturmessungen weisen auf für Halden charakteristische Luftströme hin.

Die Logger zeigen einen deutlichen Unterschied zwischen dem Temperaturverlauf an der Haldenoberfläche und am Haldenfuß. Am stark beschatteten Haldenfuß stiegen die Temperaturen nie über 15 °C, während auf der Haldenoberfläche Spitzenwerte von über 50 °C erreicht wurden (Abb. 14). Die Durchschnittstemperatur an der Haldenoberfläche lag bei 21 °C, die durchschnittliche tägliche Temperaturdifferenz bei 21,7 °C.

Die Aktivitätsdichten der Blockhalden-Wolfspinne in der Halde KG waren insgesamt und sowohl in Fallen am Haldenfuß (bis 32 Individuen pro Falle) als auch in der Haldenmitte (bis 15 Individuen pro Falle) hoch. Lediglich in der von hohen Fichten besonders stark beschatteten Falle am Fuß wurden keine gefangen.

Haldenkomplex Seebach

Die Halden oberhalb von Seebach liegen außerhalb des Nationalparks auf 650-710 m ü. NN. Die



Abbildung 12. Blockhalde Karlsruher Grat im unteren Bereich.



Abbildung 13. Typische Blockgröße in der Halde Karlsruher Grat (Ø 5-30 cm). – Foto: H. HÖFER.

drei untersuchten Haldenflächen liegen mitten in einem forstlich genutzten, in großen Teilen auf Blöcken stockenden Wald. Die mehr oder weniger stark angewitterten Granite werden vorwiegend aus Quarz, Plagioklas, Hell- und Dunkelglimmer gebildet. Dieses Gestein unterliegt der typischen Wollsackverwitterung, die zu klassischen Blockhalden führt. Alle drei Seebach-Halden weisen nach eigenen Beobachtungen und Messungen tiefgehende Lückensysteme und sommerliche Kaltluftströme auf.

Seebach 1 (SE1) (Abb. 15, 16)

Seebach 1 ist eine sehr große, südexponierte mittelsteile Halde mit einer Höhendifferenz von fast 100 m, von 740 m am Haldenkopf (Nährfels erkennbar) bis auf 650 m am Haldenfuß (Weg).

Die gesamte Halde erstreckt sich, teilweise von (größeren) Vegetationsinseln unterbrochen, über eine Breite von ca. 150 m. Sie ist insgesamt durch einen Wechsel von völlig vegetationsfreien Bereichen und solchen mit Sträuchern (Eberesche, Heidelbeere) und Bäumen (Birken, Eichen, Fichten) charakterisiert. Über die Halde verteilt sind außerdem kleinere bis große Totholzinseln (einzelne Äste bis zu Stämmen) zu finden. Im unteren mittleren Bereich überwiegen mittelgroße (größte Länge GL 15-50 cm) Blöcke, in Richtung Haldenkopf sind z.T. große (GL 50-100 cm) bis (vereinzelt) sehr große (GL > 100 cm) Blöcke zu finden. Der obere östliche Bereich weist dagegen kleinstückigen Schutt (GL < 10 cm) auf. Große Teile der Halde, besonders die ebenen und schwach geneigten Blockoberflächen, sind

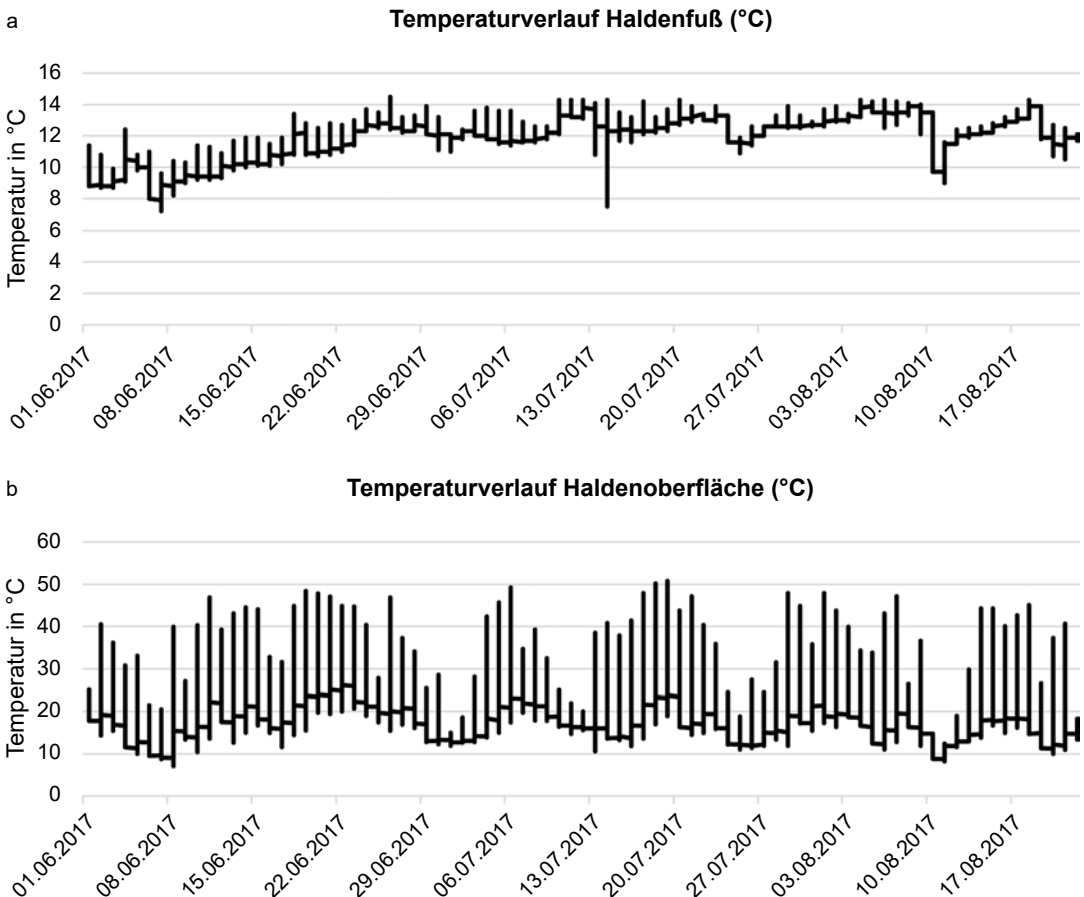


Abbildung 14. Temperaturverlauf (°C) mit Tag-Nacht-Schwankungen in der Halde Karlsruher Grat zwischen Juni und August 2017: a – zwischen Steinen am Haldenfuß, b – an der Oberfläche in der Haldenmitte.

von Moosen bedeckt, hauptsächlich von *Racomitrium lanuginosum*, einem charakteristischen Blockhalden-Moos (NEBEL 2000). Die Art ist lichtliebend und widerstandsfähig gegen Kälte und Hitze sowie Austrocknung. Daneben wurden noch *Racomitrium affine* (F. WEBER & D. MOHR) LINDB. und *R. heterostichum* (HEDW.) BRID. gefunden, außerdem *Polytrichum pallidisetum* FUNCK und zahlreiche weitere Blockhaldenarten in geringerer Deckung (z.B. *Grimmia affinis* HORNSCH., *Hypnum andoi* A. J. E. SM.). Auch die Flechtenflora erscheint artenreich (acht *Cladonia*-Arten u.a.).

Seebach 1 ist eine „klassische“ Blockhalde aus kristallinem Gestein und durch Sturzprozesse ausgehend vom Nährfelsen entstanden und wahrscheinlich seit der letzten Kaltzeit als offene Halde erhalten. Sie ist Teil eines wesentlich größeren Haldenkomplexes, der eine starke Dynamik der Vegetationsentwicklung zeigt. Am unteren Rand ist sie von einem unbefestigten Forstweg begrenzt.

Die beiden Temperaturlogger zeigen Maximalwerte von bis zu 65 °C tagsüber im August und Minimalwerte von knapp 5 °C morgens im Juni. Die Durchschnittstemperatur an der Haldenoberfläche lag bei 21 °C, die durchschnittliche tägliche Temperaturdifferenz bei 28,1 °C.

Blockhalden-Wolfspinnen wurden in allen Fallen gefangen, die meisten Tiere (15 Individuen) in einer Falle am Haldenkopf, jeweils nur 1 Individuum in Fallen in der Mitte, am Rand und im Kopfbereich.

Seebach 2 (SE2) (Abb. 17, 18)

Seebach 2 ist die einzige nordexponierte Halde in dieser Untersuchung, da sonst keine Halden dieser Exposition zu finden waren. Die kleine steile Halde ist ca. 30 m breit und ca. 20 m lang, grenzt links und rechts an von Fichten dominierten Wald und wird oben und unten von unbefestigten Waldwegen begrenzt, weist also keinen natürlichen Haldenfuß bzw. -kopf mehr auf. Innerhalb der Halde wachsen einige kleine Fichten und junge Birken, viele Blöcke sind von Moos bedeckt (Abb. 17). Neben *Racomitrium lanuginosum* wurden das häufige Waldbodenmoos *Polytrichum formosum* HEDW. sowie die Torfmoose *Sphagnum nemoreum* SCOP. und *S. quinquefarium* (LINDB. ex BRAITHW.) WARNST. gefunden. Dies weist u.a. darauf hin, dass die Halde aufgrund der Exposition auch im Sommer deutlich stärker beschattet und feuchter ist als die anderen Halden. Das zeigen auch die Loggerdaten: So-

wohl die Maximaltemperaturen (46 °C) als auch die Durchschnittstemperatur im Meßzeitraum (18,6 °C) waren niedriger als auf den anderen Seebach-Halden. Die Blöcke sind recht einheitlich mittelgroß bis groß, aber unregelmäßig verteilt (Abb. 18). Die Beweglichkeit der meisten Blöcke ist gering. An einigen Stellen war Totholz zu finden. Die Halde liegt inmitten von auf blockigem Untergrund stockendem Wald (Blockwald). Es ist zu vermuten, dass die Halde durch rezentes Sturmwurf vegetationsfrei wurde und bis dahin ebenfalls von Wald überwachsen war.

In vier der 10 Fallen wurden keine Blockhalden-Wolfspinnen gefangen. Diese Fallen befanden sich am Fuß, in der Mitte, am Kopf und am Rand. Die größte Aktivitätsdichte (9 Individuen pro Falle) wurde in der Haldenmitte gemessen.

Seebach 3 (SE3) (Abb. 19, 20)

Seebach 3 ist eine südsüdwest exponierte, mäßig steile Halde. Sie ist mit ca. 25 x 40 m mittelgroß und von allen Seiten von hohen Fichten (Blockwald) umgeben. Sie weist deshalb am Rand sehr schattige und dicht bemooste Bereiche (v.a. *Polytrichum formosum*) auf. Auch die zentralen Bereiche weisen auf den recht einheitlich mittelgroßen bis großen und wenig beweglichen Blöcken mit häufig waagrechter Oberfläche eine hohe Moosdeckung durch *Racomitrium lanuginosum* (HEDW.) BRID. auf (Abb. 20). Insgesamt erscheint die Moosflora artenreich, Totholz und höhere Vegetation finden sich dagegen kaum. Auch diese Halde ist unten und oben von unbefestigten Waldwegen begrenzt. Insgesamt erweckt die Halde den Eindruck, seit langer Zeit baumfrei zu sein. Angesichts des umgebenden Blockwalds ist aber nicht sicher, ob sie seit der periglazialen Entstehung unverändert als offene Halde existiert. Ein am Fuß der Halde im Blockwald ausgebrachter Logger zeigt eine Durchschnittstemperatur von nur 16,1 °C. Ein zweiter in der Mitte der Halde oberflächlich ausgelegter Logger zeigt eine Maximaltemperatur von 54 °C, eine Durchschnittstemperatur von 20,6 °C sowie eine durchschnittliche tägliche Temperaturdifferenz von 15,9 °C.

In vier der ausgebrachten Fallen in der Mitte und am Haldenfuß wurden keine Blockhalden-Wolfspinnen gefangen, in einer Falle am Haldenkopf 11 Tiere.

Haldenkomplex Altsteigerskopf

Die drei Untersuchungsflächen am Altsteigerskopf liegen etwas höher als die Seebach-Halden



Abbildungen 15-20. – 15 Westlicher Teil der Blockhalde Seebach 1 von unten. – 16. Typische Blockgröße und Moosbedeckung im mittleren Bereich von Seebach 1. – 17. Die am Rand stark beschattete Halde Seebach 2. – 18. Unregelmäßig verteilte Blöcke (raue Oberfläche) in Seebach 2. – 19. Blockhalde Seebach 3 von unten gesehen. – 20. Typische dichte Moosbedeckung (*Racomitrium lanuginosum*) der Blöcke in Seebach 3. – alle Fotos: H. HÖFER.

zwischen 850 und 930 m ü. NN am Westhang des zentralen Kamms des Grindenschwarzwalds, knapp oberhalb der Grenze zwischen dem offenliegenden Kristallin und dem überdeckenden Buntsandstein. Deshalb findet sich in allen drei Halden, besonders aber in AS1, zwischen Sandsteinblöcken immer wieder Granit. Dieser ist charakterisiert als Granit aus Kali- (Orthoklas) und Alkali-Feldspat (Plagioklas) und zwei Glimmern

(Hellglimmer: Muskovit und Dunkelglimmer: Biotit). Es handelt sich um saures, massiges magmatisches Gestein, das im tiefen Erdinneren erkaltet ist und zur Wollsackverwitterung und Blockbildung neigt. Bei Verwitterung entstand am Ende ein quarzreicher Sand, der wieder das Ausgangsmaterial für Buntsandstein bildet. Der Sandstein ist überwiegend feinkiesführender Grobsandstein, schlecht sortiert, schlecht ge-

rundet, in einer tonigen Matrix aus verwittertem Feldspat. Das Gestein ist sehr unreif bzw. eine Mischung aus umgelagertem reiferem Material und Verwitterungsschutt eines Granites (nahe am Liefergebiet). Es handelt sich um ehemaligen Hangschutt, der fluviatil umgelagert wurde und nur schwach kieselig zementiert ist. Der größte Teil des Altsteigerskopf-West-/Südwesthangs ist von Blockwald bedeckt. Nur an einigen Stellen stehen offene Blockhalden an.

Altsteigerskopf 1 (AS1) (Abb. 21, 22)

Die untere der drei Halden ist eine kleine aber steile, südausgerichtete Blockhalde, ungefähr 45 m breit und 40 m lang. Die Halde ist direkt oben und unten und an einer Seite relativ nah von befestigten, viel befahrenen Straßen (B 500, L 87) begrenzt und weist entsprechend viel Müll auf. Sie ist fast völlig vegetationsfrei, nur wenige Blöcke sind mit Moos (*Racomitrium* sp.) bedeckt. Die Blöcke sind (einheitlich) groß, nicht beweglich, und die Lücken sind groß und tief, Feinmaterial-Ansammlungen sind kaum vorhanden (Abb. 22). Totholz ist nur an wenigen Stellen auf der Halde zu finden. Auf dieser Blockhalde dominieren noch große Granitblöcke, im oberen Bereich liegen aber bereits große Sandsteinblöcke auf. Da aber oberhalb der oben angrenzenden Straße der Granit als Nährfels ansteht, könnten diese im Zuge des Straßenbaus dort abgelegt worden sein. Der Gesamteindruck lässt vermuten, dass die Halde seit ihrer kaltzeitlichen Entstehung nicht bewaldet war. Sie ist aber sicher die am stärksten anthropogen gestörte Fläche.

Zwei oberflächlich ausgelegte Temperaturlogger zeigen eine Durchschnittstemperatur von 19,5 °C, eine Maximaltemperatur von 53,1 °C und eine durchschnittliche Tag-Nacht-Temperaturdifferenz von 20,4 °C.

In allen ausgebrachten Fallen wurden Blockhalden-Wolfspinnen gefunden. Die Falle mit der geringsten (1 Individuum) sowie die Falle mit der höchsten (11 Individuen) Aktivitätsdichte befanden sich in der Haldenmitte.

Altsteigerskopf 2 (AS2) (Abb. 23, 24)

Die große, mindestens 60 m breite und 70 m lange Halde ist westsüdwest exponiert und sehr steil. Allerdings ist der Haldenkopf durch einen unbefestigten Waldweg vom Hauptteil getrennt und der Haldenfuß von der geteerten Bundesstraße begrenzt. Auf beiden Seiten ist die Halde von Blockwald umgeben, und in der Halde befinden sich einige Inseln mit Birken, Ebereschen

und hohen Fichten. Außerhalb dieser Inseln sind sowohl die kleinen bis mittelgroßen als auch die wenigen großen, aber beweglichen Blöcke weitgehend vegetationsfrei (Abb. 23), bis auf die häufige rot-orange Grünalge *Trentepohlia iolithus* (L.) WALLROTH (Abb. 23, 24). Moos- (*Racomitrium* sp.) und Flechtenaufwuchs ist nur in einzelnen, meist beschatteten Bereichen zu finden. In der Halde liegen mehrere große Stämme. Zwischen den Blöcken findet sich nur selten Feinmaterial. Die Spalten sind teilweise sehr tief, an einigen Stellen, v.a. im Kopfbereich, überwiegt kleinstückiger, sehr beweglicher Schutt. Andere Bereiche sind dagegen trittfest. Die Blöcke bestehen aus Buntsandstein. Auf der gesamten Halde sind aber auch (kleinere) Granitblöcke, evtl. vom Wegebau, zu finden. Der Gesamteindruck legt nahe, dass zumindest Teile von AS2 nach der Entstehung ebenso wie die umgebenden Bereiche (zeitweise) von Blockwald bedeckt waren.

Die Logger zeigen eine Durchschnittstemperatur von 17,7 °C und eine durchschnittliche Temperaturschwankung von 16,5 °C im Tagesverlauf sowie eine Maximaltemperatur von 49,6 °C.

Auch auf dieser Halde wurden in allen Fallen Blockhalden-Wolfspinnen nachgewiesen. Die meisten Tiere (36 Individuen) wurden am Rand gefangen. Geringe Fangzahlen (5 bzw. 6 Individuen) wiesen einzelne Fallen am Haldenfuß und am Haldenkopf auf.

Altsteigerskopf 3 (AS3) (Abb. 25, 26)

Die mittelgroße Halde ist südexponiert und sehr steil. Sie hat eine Ausdehnung von 25 x 40 m. Auch diese Halde wird nach unten von einem Wanderweg abgeschnitten und endet oben in vereinzelt kleineren offenen Blockbereichen (Abb. 25). Die Blöcke sind unterschiedlich groß (Abb. 26), in den meisten Bereichen klein bis mittelgroß, mit wenigen großen, dennoch sehr beweglichen Blöcken und tiefen Spalten. In der gesamten Halde sind Blöcke von *Trentepohlia iolithus* überzogen, nur wenige von Moos. In Lücken waren dagegen häufiger Moose und Flechten zu finden. Der untere Haldenteil weist mehr Feinmaterial und höhere Vegetation in Form von Heidelbeersträuchern, jungen Fichten und Ebereschen auf als der obere Bereich. Am Rand stehen einzelne hohe Fichten. In der Blockhalde ist insgesamt viel Totholz, drei querliegende Stämme weisen darauf hin, dass die Halde in der Vergangenheit von Wald bestockt war und erst vor wenigen Jahren von Stürmen freigelegt wurde.

Die oberflächlich ausgelegten Logger zeigen



Abbildungen 21-26. – 21. Blick von oben in die Blockhalde Altsteigerskopf 1. – 22. Große Blöcke in Altsteigerskopf 1. – 23. Blockhalde Altsteigerskopf 2 von unten gesehen. – 24. Im mittleren Bereich von Altsteigerskopf 2. – 25. Blockhalde Altsteigerskopf 3 von der B500 aus gesehen. – 26. Unterschiedlichste Blockgrößen in der sehr beweglichen Halde Altsteigerskopf 3. – alle Fotos: H. HÖFER.

eine durchschnittliche Temperatur von 18,3 °C und eine Maximaltemperatur von 51,1 °C. Die durchschnittliche tägliche Temperaturdifferenz betrug 18,8 °C.

A. norvegica sudetica wurde an allen Fallenstandorten nachgewiesen. Bis zu 27 Tiere in einer Falle wurden am Haldenrand gefangen, im mittleren Bereich wurden geringere Aktivitätsdichten (8 Ind./Falle) gemessen.

Blockhalde Ochsenkopf (OK) (Abb. 27, 28)

Die mittelgroße Blockhalde ist die einzige im nördlichen Teil des Nationalparks und am weitesten (ca. 10-12 km Luftlinie) von den anderen Halden entfernt und von hohem Wald umgeben (Abb. 27). Sie scheint völlig ungestört und ist nicht von Wegen zerschnitten. Die untersuchte Fläche misst ca. 60 x 30 m und ist durch Steilheit und sehr große unbewegliche Sandsteinblöcke

und tiefe, teilweise breite Spalten gekennzeichnet (Abb. 28). Sie ist bis auf zwei „Inseln“ mit Birken fast vegetationsfrei, nur im unteren Bereich sind Blöcke mit annähernd waagrechtlicher Oberfläche von Zackenmützen-Moos (*R. lanuginosum*) bedeckt. Weiter unten wird die Halde flacher, dort sind die Blöcke von Heidelbeere und Heidekraut überwachsen. Dazwischen liegt viel Totholz, so dass der Zugang zur offenen Halde über diesen Bereich schwierig ist. Auch nach oben wird die Halde flacher und ist teilweise mit Bäumen bestanden, noch weiter oben sind weitere kleinere Blockbereiche zu sehen und ein Nährfels zu erahnen. Nach Osten sind die Blöcke ebenfalls von Bäumen überwachsen (Blockwald). Die Moosflora der Haldenränder erscheint insgesamt artenreich (*Polytrichum formosum*, *Sphagnum girgensohnii* RUSSOW, *S. papillosum* LINDB., *S. russowii* WARNST. u.a.), ebenso wie die Flechtenflora (5 *Cladonia*-Arten). Steilheit und Blockgröße legen nahe, dass die Halde seit der Entstehung vegetationsfrei überdauert hat. Das Gestein ist Feinsandstein, fast reiner Quarzsandstein mit wenigen verwitterten Feldspäten. Es erscheint weniger reif als die Sandsteine vom Melkerekopf (s.u.). Der Sand ist gut sortiert, eckig bis gut gerundet, stark kieselig zementiert und kann deshalb große Blöcke liefern.

Die Logger zeigen eine mittlere Temperatur von 17,3 °C, Maximaltemperaturen von knapp über 50 °C bei einer durchschnittlichen Temperaturdifferenz von 13,6 °C.

Die meisten Blockhalden-Wolfspinnen (25 Individuen) wurden in einer Falle in der Haldenmitte gefangen, in den beiden Fallen im unteren, beschatteten Bereich wurde nur 1 Tier gefangen.

Blockhaldenkomplex am Melkerekopf

Am Melkerekopf liegt eine der größten zusammenhängenden vegetationsfreien Blockhalden im nördlichen Schwarzwald. Die Blöcke bestehen aus mittelmäßigführendem Fein- bis Mittelsandstein und fast reinem, gut sortiertem Quarzsandstein (sehr reif, d.h. weit weg vom Liefergebiet oder mehrfach umgelagert), der insgesamt eher schwach kieselig zementiert ist und absandet. Der Blockhaldenkomplex erstreckt sich über den gesamten Südhang des Melkerekopfs über 300 m Höhe talwärts, ist aber zweimal von unbefestigten Holzabfuhrwegen unterbrochen. Die zwei untersuchten Bereiche lagen im oberen Teil des Komplexes. Der erste umfasst den Haldenkopf, der zweite ein relativ schmales, von Wald begrenztes Band zwischen zwei breiten Block-

waldbereichen an den Seiten und den Wegen oben und unten. Der Gesamteindruck (Lage, Größe, Blockgröße) legt nahe, dass die Halden am Melkerekopf seit ihrer kaltezeitlichen Entstehung nicht bewaldet waren.

Melkerekopf 1 (ME1) (Abb. 29, 30)

Melkerekopf 1 bezeichnet den oberhalb des oberen Weges liegenden kleinen Teil der großen Halde. Die untersuchte Fläche ist ca. 40 x 40 m groß. Die Blöcke sind wie auf der gesamten Halde am Melkerekopf mittelgroß bis groß und haben abgerundete Kanten (Abb. 30). Im steilen, mittleren Haldenteil sind die Blöcke gut verkantet und wenig beweglich. Am Rand finden sich flachere Bereiche mit kleineren, beweglicheren Blöcken. Die Neigung ist wellenförmig, es wechseln sich fast ebene Abschnitte mit sehr steilen ab. Die Halde weist große und tiefe Lücken auf und ist luftdurchströmt. Nach starken Regenfällen war während der Feldarbeiten das Gluckern fließenden Wassers in der Tiefe der Halde zu hören. Die Halde weist einen starken Flechtenbewuchs auf vielen Steinen auf. Moos war dagegen nur in Spalten, Nischen und wenigen beschatteten Bereichen vorhanden. Von dieser Halde wurde 2015 die Blockhalden-Wolfspinne erstmals gemeldet.

Die Logger zeigen eine mittlere Temperatur von 17,2 °C und eine Maximaltemperatur von 57,1 °C bei einer durchschnittlichen Temperaturdifferenz im Tagesverlauf von 19,6 °C.

Blockhalden-Wolfspinnen wurden in allen Fällen gefunden. Die Aktivitätsdichte war mit 23 Individuen pro Falle in der Haldenmitte am höchsten und am Haldenkopf wesentlich niedriger.

Melkerekopf 2 (ME2) (Abb. 31, 32)

Der mittlere, schmale Bereich der großen Halde am Melkerekopf ist oben und unten von Wegen beschnitten. Der vegetationsfreie Bereich ist maximal 15 m breit und 75 m lang (Abb. 31). Dadurch ist der Haldenteil von den Seiten her beschattet. Auf der Halde finden sich Jungwuchs (Fichten) und Heidelbeere auch im inneren Bereich (Abb. 32). Moose sind jedoch fast nur in den Lücken und am Rand zu finden. Die Blöcke sind mittelgroß bis groß und wenig beweglich, fast alle zeigen Flechtenüberzug. Es fand sich nur wenig Totholz. Im Gegensatz zu Melkerekopf 1 und auch zum Rest der großen Halde ist ME 2 relativ flach.

Die Temperaturlogger zeigen eine mittlere Temperatur von 16,3 °C, eine Maximaltemperatur von 49,3 °C und eine mittlere tägliche Temperaturspanne von 18,7 °C. Nur jeweils 1 oder 2 Tiere



Abbildungen 27-32. – 27. Blockhalde vom westlichen Rand der Blockhalde Ochsenkopf. – 28. Große unregelmäßige Blöcke machen die Oberfläche der Halde Ochsenkopf besonders rau. – 29. Blockhalde Melkerekopf 1 vom Weg aus gesehen. – 30. Mittelgroße gerundete Blöcke in Melkerekopf 1. – 31. Blockhalde Melkerekopf 2 von oben. – 32. Typische Blockverteilung in der schmalen Halde Melkerekopf 2. – alle Fotos: H. HÖFER.

wurden in Fallen am Haldenkopf und in der Haldenmitte gefangen, 24 Individuen in einer Falle am Haldenfuß.

Die zwei Blockhalden am Seibelseckle

Die untersuchten Blockhalden westlich und östlich des Grats am Seibelseckle (nördliche Fortsetzung des Altsteigerskopf) unterscheiden sich prägnant voneinander und von allen anderen

Halden. Seibelseckle 1 weist nur eine geringe Neigung auf, das Gestein besteht aus Sandsteinplatten, die aber eine tieferreichende Halde bilden. In der nach Osten geneigten Fläche Seibelseckle 2 ragen verstreut Felsblöcke aus dem Boden.

Seibelseckle 1 (SB1) (Abb. 33, 34)

Die kleine, ca. 45 m breite und 15 m lange Halde liegt knapp unterhalb des Grats und einer Fläche

mit stehendem Totholz (Abb. 33). Sie weist nur eine geringe Neigung auf. Nach unten ist sie von Wald begrenzt. Das Gestein ist Fein- bis Mittelsandstein, mäßig bis schlecht sortiert, eckig bis gut gerundet, überwiegend aus Quarz, Feldspat und Dunkelglimmer sowie vereinzelt Milchquarz aus der Verwitterung des Grundgebirges. Es ist fluviatilen Ursprungs, kieselig zementiert und neigt eher dazu, plattig zu zerfallen. Tatsächlich sind die Blöcke am Seibelseckle 1 häufig flach, aber in Länge und Breite mittelgroß bis groß (Abb. 33, 34). Die Halde ist relativ trittfest, da die flachen Buntsandsteinplatten gut ineinander verkeilt sind. Zwischen den Platten sind tiefe Lücken. Die Platten sind großflächig von der Alge *Trentepohlia iolithus* überzogen (Abb. 34). Die Moosflora erscheint artenreich, neben *Racomitrium lanuginosum* und *R. sudeticum* (FUNCK) BRUCH & SCHIMP. wurden weitere 13 Arten gefunden. Dabei weisen *Atrichum undulatum* (HEDW.) P. BEAUV., *Brachythecium velutinum* (HEDW.) SCHIMP., *Bryum argenteum* HEDW., *B. capillare* HEDW., *Plagiomnium affine* (BLANDOW) T. J. KOP. und *Plagiothecium denticulatum* (HEDW.) SCHIMP. auf eine zurückliegende Kalkung des Gebiets hin. Die Halde ist allseitig von Heidelbeere und aufkommenden Sträuchern (Himbeere) und Bäumen (Eberesche, Fichte) begrenzt. Die gemessene mittlere Temperatur betrug 16,8 °C, die Maximaltemperatur 57,3 °C und die mittlere Tag-Nacht-Temperaturdifferenz 20,5 °C. Blockhalden-Wolfspinnen wurden in allen Fällen gefangen, die meisten (23 Ind.) in einer Falle am Haldenrand, die wenigsten (2 Ind.) in Fallen am Kopf und am Fuß.

Seibelseckle 2 (SB2) (Abb. 35, 36)

Die nach Osten geneigte, etwa 30 x 20 m große, untersuchte Fläche erscheint nicht als Blockhalde im engeren Sinn. Vielmehr ragen einzelne Blöcke und Blockgruppen aus einer von Heidelbeere dominierten Heide (Abb. 35). Mittelgroße bis große Blöcke kommen in unterschiedlich großen Ansammlungen durch rezente Erosion (Auswaschung) an die Oberfläche (Abb. 36). Viele Blöcke und Blockzwischenräume sind mit einer dicken Humus-Schicht überzogen (Abb. 6), die großflächig von den Krustenflechten *Trapeliopsis granulosa* (HOFFM.) LUMBSCH und *Placynthiella uliginosa* (SCHRAD.) COPPINS & P. JAMES besiedelt wird. Dabei handelt es sich um typische Pionierarten, die vor allem auf Rohhumus und sauren Rohböden vorkommen. Wo diese Schicht fehlt, erkennt man aber, dass die Lücken tief ins Hal-

deninnere reichen und vermutlich luftdurchströmt sind. Es ist offensichtlich, dass die Fläche durch einen Sturmwurf baumfrei wurde und einer Dynamik der Auswaschung von Boden um die Blöcke und Zuwachsen durch Heidevegetation unterliegt. An Moosen wurden neben *Polytrichum formosum* noch *Dicranodontium denudatum* (BRID.) E. BRITTON, *Dicranum scoparium* HEDW. und *Rhytidiadelphus loreus* (HEDW.) WARNST. und die Lebermoose *Barbilophozia hatcheri* (EVANS) LOESKE und *Bazzania trilobata* (L.) GRAY gefunden, außerdem 6 *Cladonia*-Arten.

Die Logger zeigen eine mittlere Temperatur von 17,9 °C, eine Maximaltemperatur von 58,9 °C und eine mittlere tägliche Temperaturdifferenz von 24,1 °C.

Blockhalden-Wolfspinnen wurden in allen Fällen gefangen, die meisten (10 Ind.) in einer Falle am Haldenrand, in einer Falle am Fuß wurde nur ein Tier erfasst.

Blockhalde an der Hornisgrinde (HG)

(Abb. 37, 38)

Die mittelgroße (ca. 35 x 40 m) und steile, südexponierte Halde ist oben von einem unbefestigten Wanderweg begrenzt. Links und rechts schließt sich Blockwald an, und nach unten verflacht der Hang zu einem natürlichen, überwachsenen Haldenfuß. Der zentrale Teil ist von sehr großen, wenig beweglichen Blöcken aus Fein- und Mittelsandstein geprägt (Abb. 38), zwischen denen große Lücken klaffen. An den Rändern ist Heidelbeere eingewachsen. Große Mengen an Totholz weisen auf eine Sturmwurf- oder vom Borkenkäfer geschädigte Fläche hin. Kleinere Spalten sind von Feinmaterial bedeckt, und auf den Blöcken wachsen viele Flechten und die rote Alge *Trentepohlia iolithus* (Abb. 37, 38). Moos ist nur im unteren Bereich und in Lücken zu finden. Einzelne große Fichten rahmen die Blockhalde ein. Die mittlere Temperatur betrug 15,9 °C, die Maximaltemperatur 58,1 °C, die mittlere Temperaturdifferenz 16,4 °C.

In fünf Fallen wurden keine Blockhalden-Wolfspinnen gefangen, in einer Falle in der Haldenmitte 11 Individuen.

Gesamtfang an Spinnen

Insgesamt wurden in den 130 Bodenfallen von Juni bis Oktober 2017 4.050 Spinnen (1.662 Adulte) von 123 Arten in 25 Familien gefangen. *Acantholycosa norvegica sudetica* konnte entgegen der Erwartung in allen Blockhalden regelmäßig und zahlreich nachgewiesen wer-



Abbildungen 33-38. – 33. Blockhalde Seibelseckle 1 von unten. Zu sehen sind die abgestorbenen Bäume am oberen Rand und plattenartige Blöcke. – 34. In der flachen Halde Seibelseckle 1 machen große unregelmäßige Blöcke die Oberfläche besonders rau. – 35. In Seibelseckle 2 ragen große Blöcke aus der Heidevegetation. – 36. Inmitten der Blockansammlungen in Seibelseckle 2 finden sich dicke Humus- und Flechtenschichten. – 37. Blockhalde Hornisgrinde von unten. – 38. In der steilen Halde Hornisgrinde liegt viel Totholz zwischen den großen Blöcken. – Fotos: L. KASTNER (33), H. HÖFER (34-38).

den. Die Art war die dominante Art in allen Halden mit 8 bis 40 % Anteil am Gesamtfang der Spinnen pro Halde und 23 % über alle Halden. Außer *A. norvegica sudetica* sind nur wenige Arten in allen Blockhalden gesammelt worden: *Histopona torpida* (C. L. KOCH, 1837) – eine in Mittelgebirgsregionen Deutschlands häufige Art

feuchter, schattiger Wälder; *Xerolycosa nemoralis* (WESTRING, 1861) – eine Wolfspinne offener, besonderer Lebensräume (Waldränder, Grinden); *Callobius claustrarius* (HAHN, 1833) – eine häufige Art in Laubwäldern der Mittelgebirge, auf feuchtem Boden unter Steinen und in Blockhalden; *Coelotes terrestris* (WIDER, 1834) – eine in

Deutschland sehr häufige Art in der Streu, unter Totholz und Steinen feuchter Wälder (Angaben zu Verbreitung und Habitat aus Arachnologische Gesellschaft 2018). Weitere häufige bzw. steti-ge (> 50 %) Begleitarten waren *Apostenus fuscus* WESTRING, 1851, *Ceratinella brevis* (WIDER, 1834), *Drassodes lapidosus* (WALCKENAER, 1802), *Harpactea lepida* (C. L. KOCH, 1838), *Inermocoelotes inermis* (L. KOCH, 1855), *Lepthyphantes notabilis* (KULCZYŃSKI, 1887), *Minyriolus pusillus* (WIDER, 1834), *Pardosa lugubris* (WALCKENAER, 1802), *Segestria senoculata* (LINNAEUS, 1758), *Tegenaria silvestris* L. KOCH, 1872, *Tenuiphantes zimmermanni* (BERTKAU, 1890), *Trochosa terricola* THORELL, 1856, *Walckenaeria dysderoides* (WIDER, 1834), *Zelotes apricorum* (L. KOCH, 1876), *Zelotes subterraneus* (C. L. KOCH, 1833), *Zora spinimana* (SUNDEVALL, 1833).

Typische Blockhaldenarten wurden nur in einzelnen Halden gefangen: *Clubiona alpicola* (1 in SB1), *Sittisax saxicola* (1 in ME1), *Lepthyphantes notabilis* (23: AS2, KG, OK, SE1, SE2), *Rugathodes bellicosus* (Handfang in ME1), *Theridion betteni* (3: AS1, ME1, SB2).

Aktivitätsdichten der Blockhalden-Wolfspinne

Insgesamt wurden 929 Individuen von *A. norvegica sudetica* gesammelt: 283 Männchen, 299 Weibchen und 347 Jungtiere. Die meisten Tiere und besonders Männchen wurden während des ersten Fangzeitraums (Juni) gesammelt. Von

Ende Juni bis Ende September wurden nur noch einzelne Männchen gefangen. Im September traten in fast jeder Halde wieder Männchen auf. Weibchen waren in den ersten zwei Fangperioden häufiger, aber im ganzen Fangzeitraum präsent. In allen Fangzeiträumen wurden Weibchen mit Eikokon (insgesamt 74) gefangen. Gegen Ende der Fangperiode nahm die Zahl der Juvenilen deutlich zu. In den über den eigentlichen Untersuchungszeitraum hinaus im Winter aufgestellten Fallen wurden sehr wenige Blockhalden-Wolfspinnen gefangen (Oktober-April-Leerung in Abb. 39), im Mai 2018 waren dann die adulten Männchen bereits sehr aktiv.

Der Gesamtfang in 10 Fallen über den Hauptuntersuchungszeitraum lag zwischen 26 und 149 Individuen pro Untersuchungsfläche. Die meisten Blockhalden-Wolfspinnen wurden in den Buntsandstein-Halden AS3 und AS2 am Altsteigerskopf und in der Rhyolith-Halde Karlsruher Grat gefangen. Verhältnismäßig wenige Individuen wurden in den Granit-Halden bei Seebach, in den rezent freigelegten Halden Hornisgrinde und Seibelseckle 2 und in der stark gestörten Halde am Altsteigerskopf 1 gefangen (Tab. 2). Die Variabilität der Aktivitätsdichte zwischen den einzelnen Fallen war am höchsten in KG, OK und am Melkerekopf (Abb. 40).

Der Anteil der Adulten am Gesamtfang lag im Mittel bei 0,63; er war deutlich höher in KG und OK (0,81) und besonders niedrig in HG (0,4). Die Anteile der Männchen an den Adulten lagen zwi-

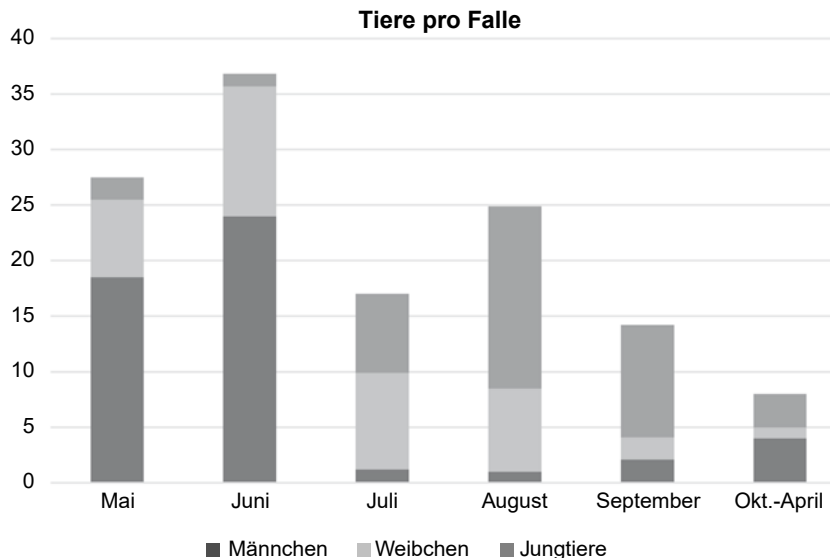


Abbildung 39: Phänologie von *A. norvegica sudetica* im Nordschwarzwald mit Fangdaten von Juni bis September 2017, Oktober 2017 bis April 2018 und Mai 2018 (vorangestellt).

schen 0,14 (SB1) und 0,66 (AS3) (Tab. 2). Frischgeschlüpfte Jungspinnen traten ab Juli und bis in den September auf.

Die Blockhalden-Wolfspinne wurde in allen Bereichen der Blockhalden in ähnlichen Zahlen gefangen (Abb. 41).

Körperlänge und Biomasse

Die mittlere Körperlänge (KL) der Weibchen betrug 8,04 mm (Prosomalänge PL 3,84 mm), während die Männchen eine KL von 6,55 mm erreichten (PL 3,46 mm). Mit 8,1 mm KL waren die Weibchen von Seebach 3, Melkerekopf 1 und Karlsruher Grat größer als der Durchschnitt. Kleiner als der Durchschnitt waren die Weibchen von Seebach 2 und Seibelseckle 2 (KL = 7,7 mm). Die Unterschiede sind allerdings nicht signifikant. Bei den Männchen ergaben sich dagegen signifikante Unterschiede (Anova $F=2,17$; $p=0,024$): die Männchen vom Melkerekopf 2 und 1 waren größer (KL 7,38 bzw. 6,88 mm) als der Durchschnitt und besonders als die Männchen von Altsteigerskopf 3, Seebach 1 und 3 und Seibelseckle 2 ($< 6,5$). Über die Fänge aller Halden hinweg waren die Weibchen mit Eikokon (N=67) signifikant kleiner (KL 7,89) als die Weibchen ohne Eikokon (N=133; KL 8,11) (t-Test $p=0,04$). Die mit der Regressionsformel aus PENELL et al. (im Druck) berechnete Biomasse aller adul-

ten Individuen wurde für Männchen (Mittelwert 29,1 mg), Weibchen (MW 48,2 mg) und alle Adulten pro Halde aufsummiert (Tab. 2). Die niedrigste Gesamt-Biomasse wurde in Seebach 2 gefangen (496 mg), die höchste in der Halde am Karlsruher Grat (3057 mg).

Aus den unterschiedlichen Gesamtaktivitätsdichten, dem Anteil der Adulten, dem Anteil der Männchen an den Adulten und den Unterschieden in der Biomasse von Männchen und Weibchen ergeben sich erhebliche Unterschiede in der Gesamtbio-masse der gefangenen Blockhalden-Wolfspinnen pro Halde, von nur 496 und 599 mg in SE2 und SE3 (niedriger Gesamtfang), über 733 mg in HG (niedriger Gesamtfang, geringer Anteil der Adulten, hoher Anteil der Männchen) bis zu 3.057 mg in KG (hoher Gesamtfang, hoher Anteil der Adulten, hoher Anteil der Weibchen).

Diskussion

Die Ergebnisse belegen zunächst die gute Fängigkeit von *A. norvegica sudetica* in allen Bodentypen. Da alle Fallen an der Haldenoberfläche installiert waren, zeigt der hohe Gesamtfang auch, wie stark die Blockhalden-Wolfspinne in diesem extreme Temperaturschwankungen (Maximaltemperaturen bis über 60 °C, mittlere Tag-Nacht-Differenz zwischen 13,6 und 28 °C) aufweisenden Bereich aktiv ist. Die Fänge zei-

Tabelle 2. Gesamtfang, Zahl der adulten Individuen, Anteil der Männchen an den Adulten und Biomasse der Blockhalden-Stachelwolfspinne in den einzelnen Halden (Summen über alle Fallen und den gesamten Hauptuntersuchungszeitraum, Reihenfolge aufsteigend nach Höhe ü. NN, Halden mit höchster Aktivitätsdichte bzw. Biomasse grau unterlegt).

Halde	Ind. gesamt	Adulte Ind.	Anteil Ad.	Anteil ♂	Biomasse (mg)
KG	113	73	0,81	0,37	3.056,6
SE1	34	16	0,47	0,14	986,1
SE2	26	64	0,59	0,56	496,2
SE3	30	19	0,64	0,50	598,6
AS1	47	38	0,65	0,61	1.262,4
AS2	125	59	0,62	0,54	1.685,9
AS3	149	88	0,66	0,66	2.772,6
OK	86	70	0,81	0,59	2.339,1
ME1	69	43	0,65	0,49	1.830,9
ME2	80	53	0,62	0,28	1.736,7
SB1	90	22	0,53	0,38	2.452,9
SB2	47	16	0,71	0,47	706,5
HG	33	21	0,40	0,62	733,0
Summe/MW	929	582	0,63	0,48	1.589,0

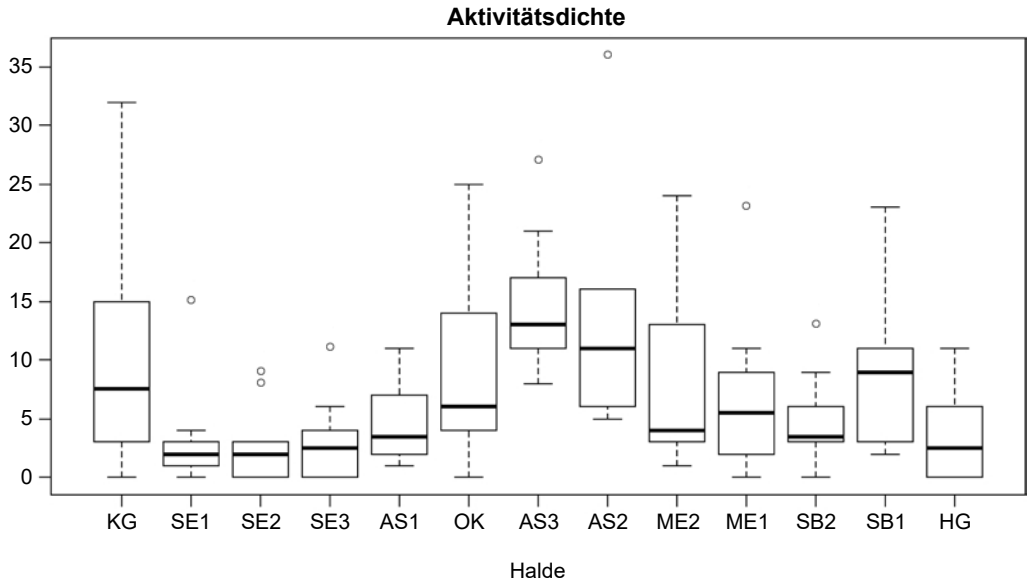


Abbildung 40. Schwankungsbreite der Aktivitätsdichten in den einzelnen Blockhalden (Reihenfolge aufsteigend nach Höhe; Box-Plots mit Medianlinie, 25 % und 75 % Perzentilen, 10 % und 90 % Whisker und Ausreißer).

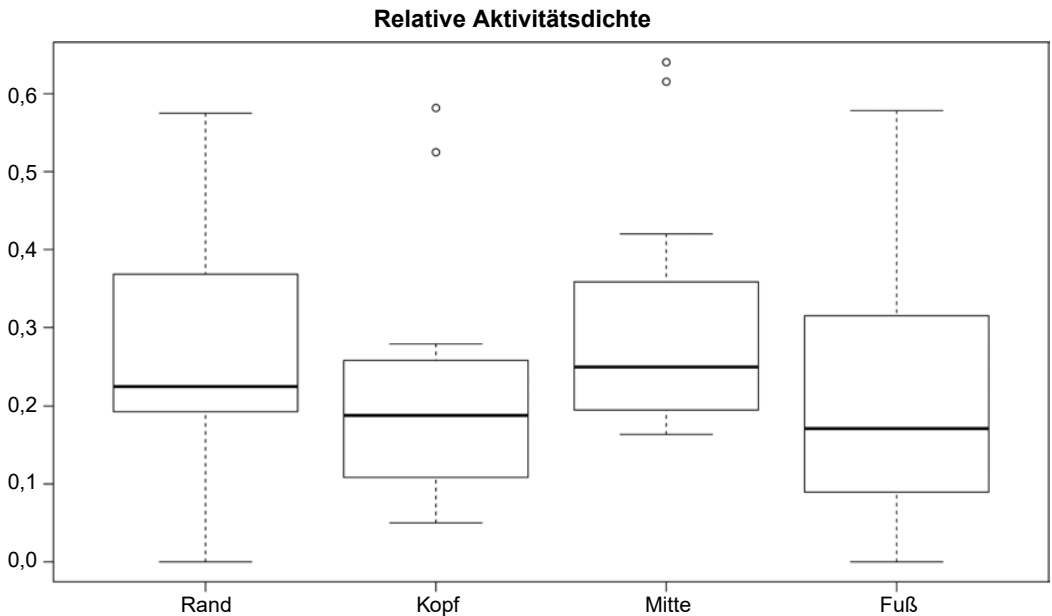


Abbildung 41. Relative Aktivitätsdichten (Summen über den gesamten Zeitraum) der verschiedenen Bereiche der Blockhalden (Box-Whisker-Plots mit Median 25 % und 75 % Perzentil, 10 % und 90 % Whisker und Ausreißer).

gen auch, dass die Blockhalden-Wolfspinnen in den reich strukturierten Blockhalden überall – in allen Haldenteilen, auf allen Substraten und allen Blockgrößen – aktiv unterwegs sind. Wolfspinnen werden im Allgemeinen mit Bodenfallen aufgrund der hohen Laufaktivität (besonders der Männchen) gut erfasst (HÖFER et al. 2010). Die Blockhalden-Wolfspinne dominiert den Fang der Oberflächenfallen aufgrund ihrer Größe und Biologie (Jagdspinnen, Aufsuchen von exponierten Sonnenplätzen und Flucht vor Fressfeinden). Andere Blockhaldenspezialisten unter den Spinnen leben weniger exponiert und halten sich eher im Lückensystem auf. Sie wurden deshalb in den Bodenfallen an der Oberfläche nur vereinzelt gefangen. Bemerkenswert ist die hohe Aktivitätsdichte der Weibchen über den gesamten Fangzeitraum. Die kokontragenden Weibchen halten sich tagsüber bei Sonnenschein auf den exponierten aufgeheizten Blockoberflächen auf. Bei Störung verschwinden sie blitzschnell in den Blockzwischenräumen, kommen aber bald wieder zurück (SCHIKORA 2015, eigene Beobachtungen). Diese regelmäßige Aktivität der Weibchen (und Juvenilen) könnte zu den mit Männchen vergleichbar hohen Aktivitätsdichten führen. Auch wenn die Aktivität der Spinnen den Fang stark beeinflusst, geben die resultierenden Aktivitätsdichten durchaus ein Bild zur Abundanz der Art (Abb. 42). Der Fang von Weibchen mit Kokon an vielen Stellen in den Halden zeigt auch, dass alle untersuchten Blockhalden von *A. norvegica sudetica* dauerhaft gut besiedelt sind. Männchen dominierten die Fänge während der ersten Fangperiode von Ende Mai bis Mitte Juni 2017. Die Fänge aus 2018 zeigen, dass die



Abbildung 42. Besonders während der Fortpflanzungszeit im Frühjahr wird die Abundanz der Blockhalden-Wolfspinne auch im Feld sichtbar, hier eine Aufnahme vom 19.4.2018 in der Blockhalde Ochsenkopf. – Foto: H. HÖFER

Fortpflanzungsperiode spätestens Anfang Mai beginnt. Adulte Weibchen treten etwas später und bis Ende der Vegetationsperiode in hohen Zahlen auf, wenn die Fangzahlen der Männchen bereits wieder zurückgehen. Ab dann werden bereits Juvenile gefangen, die während der restlichen Vegetationsperiode dominieren. Im Herbst treten wieder vermehrt subadulte (und adulte) Männchen auf (vgl. FRITZE & BLICK 2010). *A. norvegica sudetica* zeigt eine Hauptfortpflanzungszeit im Frühjahr bis Sommer, es überwintern überwiegend Jungtiere und Subadulte, eventuell auch wenige Männchen, die sich dann vermutlich erst im nächsten Jahr fortpflanzen. Die durch die Luftströme im Inneren der Blockhalden ausgeglichenen Temperaturen ermöglichen die Überwinterung von juvenilen und subadulten Tieren (FRITZE & BLICK 2010) und die von der Sonne aufgeheizten Blockoberflächen frühe Aktivität im Jahr auch unter relativ niedrigen Lufttemperaturen im montanen Bereich.

Durch die Vermessung aller adulten Tiere (N = 525) können erstmals statistisch gesicherte Angaben über die Größe (Körperlänge) der Art gemacht werden. Die Männchen sind deutlich kleiner (KL 6,5 mm) als die Weibchen (KL 8,0 mm), wirken aber durch ihre längeren Beine häufig größer (Abb. 3). Der Geschlechtsdimorphismus ermöglicht die Unterscheidung von Weibchen und Männchen im Feld (Abb. 2, 3), auch wenn die Weibchen keinen Kokon tragen. Der Größenunterschied manifestiert sich auch deutlich in der Biomasse der Tiere (Männchen 29 mg, Weibchen 48 mg).

Wovon sich die Blockhalden-Wolfspinnen ernähren, ist nicht bekannt. In einem extremen Lebensraum wie den Blockhalden könnte ein ausreichendes Nahrungsangebot durch eine stetig und abundant auftretende Beutetiergruppe limitierend für die Bildung einer stabilen Population der Prädatoren sein. Beobachtungen und die Beifänge weisen auf die häufigen und relativ großen Felsenspringer (Machilidae) als potentielle Nahrungsquellen von *A. norvegica sudetica* hin, aber auch Kannibalismus ist nicht auszuschließen. Eine signifikante Korrelation der Fangzahlen von *Acantholycosa* mit Machiliden pro Falle ließ sich allerdings nicht feststellen.

Im Vergleich der Aktivitätsdichten in den einzelnen Halden fällt zunächst auf, dass auch die vermutlich erst vor wenigen Jahren freigelegten Blockhalden am Seibelseckle (v.a. SB2) und der Hornisgrinde gut besiedelt sind. Überrascht haben die hohen Aktivitätsdichten (bei allerdings

hoher Varianz) in der feinscherbigen „Schutthalde“ Karlsruher Grat. Hierzu könnte auch ein *sampling effect* beitragen. Auf der von einheitlich kleinen Steinen gebildeten weniger rauen Oberfläche ist die „Umgebungsfläche“ der Fallen größer als bei den riesigen, weit herausragenden und dadurch eine raue Oberfläche schaffenden Blöcken der Halden OK, HG und AS1, wo auch geringere Aktivitätsdichten festgestellt wurden. Die Erhebung reiner Abundanzen mit Flächenbezug (z.B. durch Quadratproben) in zahlreichen Untersuchungsflächen ist aber für die Blockhalden-Wolfspinne in dem extrem stark räumlich strukturierten Lebensraum gar nicht möglich. Deshalb erscheint die Verwendung verschiedener Bodenfallentypen noch als die beste Möglichkeit, vergleichbare Daten in unterschiedlichen Blockhalden zu ermitteln. Zum Fang der Spinnen auf der Oberfläche der Blöcke haben FRITZE & BLICK (2010) Bodenfallen an Gesteinsblöcke zementiert. Aber auch die hier verwendeten Stegfallen sind dafür geeignet und einfacher zu installieren.

Auch wenn Unterschiede in der Größe und Biomasse der Blockhalden-Wolfspinnen zwischen den Populationen der einzelnen Blockhalden nur in wenigen Fällen signifikant waren, ergeben sich doch beim Aufsummieren der Biomassen über die Anzahl, das Geschlechterverhältnis und unterschiedliche Größen erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Blockhalden. Am besten besiedelt erscheint die „Schutthalde“ Karlsruher Grat, die auch am niedrigsten (630 m) liegt. Gut besiedelt sind die Halden am Altsteigerskopf (mit Ausnahme der stark gestörten AS1), die Halden am Melkereikopf, Seibelseckle 1, aber auch die isoliert gelegene Halde Ochsenkopf. Die doch deutlich geringeren Biomassen in den Halden Seibelseckle 2 und Hornisgrinde könnten ein Hinweis auf das „geringe Alter“ und die geringe Biomasse in der schattigen Halde Seebach 2 ein Hinweis auf relativ ungünstige Bedingungen sein. Der auffallend geringe Anteil der Männchen, respektive der hohe Anteil der Weibchen in der Halde Seibelseckle 1 könnte dagegen ein höheres Alter und gute Bedingungen anzeigen. Überraschend sind die niedrigen Aktivitätsdichten und entsprechenden Biomassen aller drei „klassischen Granit-Blockhalden“ bei Seebach, die angesichts der hohen Aktivitätsdichten der ähnlich niedrig gelegenen Halde Karlsruher Grat nicht auf die niedrige Höhe zurückzuführen sind. Eventuell spielen doch Störungen durch forstlichen Betrieb oder Begehung eine Rolle. Die meisten besser besie-

delten Halden erscheinen in Bezug auf Lage und Zugänglichkeit isolierter und weniger Störungen ausgesetzt. Auch die unterschiedliche Wasserhaltefähigkeit von Granit im Vergleich mit Buntsandstein könnte eine Rolle spielen.

Granit ist ein magmatisches Gestein, in dem die einzelnen Mineralkörner dicht an dicht sitzen und zum Teil sogar miteinander verzahnt sind. Dadurch gibt es keine Porenräume, die Wasser aufnehmen könnten. Buntsandstein dagegen ist ein Sedimentgestein, das aus einzelnen Körnern besteht, mit Porenräumen, die Wasser aufnehmen können. Dadurch könnte auch die Luftfeuchtigkeit in den Spalten beeinflusst werden (mdl. Mitt. SCHREIBER).

Die Auswahl der Blockhalden folgte der Erwartung, dass *A. norvegica sudetica* nicht in allen Halden vorkommt. Sie basierte auf den Ergebnissen der Studien von MOLEND (1996), FRITZE & BLICK (2010) und SCHIKORA (2015) und auf Beobachtungen und Bodenfallenfängen (mit anderem Ziel) in einzelnen Halden im Nationalpark (JÖRN BUSE, INGMAR HARRY unpubl.). Es wurden aber in allen 13 untersuchten Halden Blockhalden-Wolfspinnen in den meisten der 10 Fallen gefangen. Zumindest innerhalb des Reliktareals Nordschwarzwald hat die Art Halden unterschiedlicher Geologie (Granit, Rhyolith, Buntsandstein), Morphologie (großblockig, mäßig steil bis sehr steil, große flache Blöcke, kleinscherbiges Material), Höhenlage (630-1.070 m ü. NN) und Exposition (N, O, S, W) besiedelt. Dies könnte bereits postglazial erfolgt sein, das Vorkommen in der Blockhalde am Seibelseckle 2 zeigt aber auch, dass neu freigelegte Blöcke im Verlauf weniger Jahre besiedelt werden können. Als einzige für alle untersuchten Halden gültige Anforderung an das Habitat kommt nach diesen Ergebnissen das Vorhandensein von Luftströmungen im Haldeninneren in Frage. Hier sind vermutlich besonders die Warmluftströmungen im Winter wichtig, denn auch eine (im Sommer) nicht (Kaltluft-) durchströmte Halde dürfte genügend schattige und kühlere Bereiche für die sonnenhungrigen Spinnen bieten.

MOLEND (1996) berichtet *Acantholycosa norvegica sudetica* aus 3 (von 7 Halden), von den Vogesen, dem Südschwarzwald und dem Harz. Diese Halden reichten von 590 bis 700 m ü. NN und waren NO-, SO- oder West-exponiert. Die außeralpinen Funde der Art liegen tatsächlich oft in relativ geringer Meereshöhe (ab 330 m; s. KROPF 1996, 1999). Im Fichtelgebirge sammelten FRITZE & BLICK (2010) eine vergleichbare Zahl an

Blockhalden-Wolfspinnen (928 Ind.) in 5 von 16 untersuchten Halden. Die Spinnen waren dort häufig an der Haldenoberfläche und in offenen Bereichen am Haldenfuß, auch in offenen Felsheiden, nicht aber in beschatteten Halden und an Felsstandorten zu finden. Im Gegensatz zur vorliegenden Untersuchung hatte die Art im Fichtelgebirge durch Waldsterben freigestellte Blockhalden noch nicht besiedelt. Das könnte daran liegen, dass das Klima im Fichtelgebirge (Monatsmittel auf Haldenoberflächen und in offenen Felsheiden im Juni zwischen 10 °C und 13,5 °C) deutlich kühler ist als im Schwarzwald (über 20 °C). Die Autoren schließen auf den Bedarf der Art an warmen Blockoberflächen in Kombination mit dem kühlen Lückensystem.

Auch im Nationalpark Harz (SCHIKORA 2015) wurde *Acantholycosa* zahlreich (198 Männchen, 185 Weibchen), aber nicht in allen untersuchten Blockhalden nachgewiesen.

Acantholycosa norvegica sudetica weist im Untersuchungsgebiet im Nordschwarzwald einen hohen Bestand auf, vermutlich eine große Population, die sich auf die insulären Lebensraumrelikte verteilt. Die Spinnen scheinen in der Lage zu sein, alle geeigneten Stellen (sonnenbeschienene Blockflächen, luftdurchströmtes Lückensystem) zu besiedeln, auch über Distanzen von mehreren Kilometern und in kurzen Zeiträumen nach der Offenlegung durch Sturmwurf oder Baumsterben.

Gefährdung und Entwicklung der Populationen

Blockhalden sind in ihrer Einzigartigkeit als weitgehend ungestörte Habitate in einer sonst stark genutzten Kulturlandschaft und durch ihre spezifische Flora und Fauna mit vielen Reliktarten bereits als schützenswert erkannt. Mögliche Gefährdungen von Blockhalden und insbesondere ihrer charakteristischen Luftströme entstehen durch Nutzung durch Steinbrüche, Straßen- oder Forstwegbau (Nutzung des Gesteins, Isolierung von Halden, Eintrag von Feinmaterial), Forstwirtschaft (Bewegen von Baumstämmen über den Haldenkörper) oder Tourismus, aber auch durch Sukzessionsprozesse und Veränderungen im Zuge einer langfristigen Erwärmung (MOLEND 1996). Die leichter erodierenden Sandsteine liefern dabei wahrscheinlich mehr Feinmaterial als harter Granit und ermöglichen je nach Lage und Wetterbedingungen die vermehrte Etablierung von Sträuchern und Bäumen und letztlich die Bildung von Blockwald.

Auch wenn die meisten Blockhalden im Gebiet aktuell nicht unter zunehmendem Nutzungsdruck stehen und sich zumindest die klassischen Blockhalden innerhalb des geschützten Areals im Nationalpark nicht in absehbarer Zeit stark verändern dürften, erscheint es wichtig, die ökologischen Ansprüche von Arten, die ausschließlich in diesem Lebensraum vorkommen, besser zu kennen, um ihren Status und eventuelle Gefährdungsfaktoren zu beurteilen (MOLEND 1996). Sicher ist es für das Überleben der Blockhalden-Wolfspinne wichtig, ihr Habitat gezielt zu schützen. Gerade im Hinblick auf die Seltenheit der Blockhalden und ihre inselartige Verbreitung sollte ihnen ein besonderer Schutz zukommen. Im Fichtelgebirge hat sich gezeigt, dass gerade die Zönosen der Blockhalden sehr empfindlich auf anthropogene Störungen reagieren und deshalb besonders geschützt werden sollten (FRITZE & BLICK 2010). Die geringen Aktivitätsdichten in den Halden bei Seebach und in AS1 deuten ebenfalls in diese Richtung.

Dagegen scheint eine natürliche Dynamik, durch einerseits Ausbreitung von Heide oder Wald und dadurch stärkere Beschattung oder Isolierung und andererseits Offenlegung von Blöcken durch Absterben von Bäumen und Erosion der Bodenfläche, keine negativen Auswirkungen auf die Population(en) der Blockhalden-Wolfspinne zu haben. Gerade der lange Südwestabhang am Altsteigerskopf (AS2, AS3) scheint einer starken Dynamik zu unterliegen. So wurden in den letzten Jahren durch starke Stürme immer wieder größere Teile des Blockwaldes geworfen und dadurch Blöcke offengelegt. So entstehen immer wieder potentielle Lebensräume, die offensichtlich schnell besiedelt werden können.

Besonders wichtig, aber noch ungeklärt, ist die genetische Struktur der außeralpinen Populationen von *Acantholycosa norvegica sudetica*. Das in der vorliegenden Untersuchung gesammelte Material wird derzeit in Zusammenarbeit mit dem Centrum für Naturkunde (CeNak) der Universität Hamburg im Rahmen von Untersuchungen zur Artabgrenzung, Populations- und Naturschutzgenetik ausgesuchter Blockhaldenbewohner genetisch analysiert. Für eine endgültige Beurteilung des Art-/Unterartstatus, der Klassifikation der Art als Glazialrelikt sowie eine solide, datenbasierte Vorhersage zu Vorkommen und Entwicklung von Populationen der Blockhalden-Wolfspinne sind weitere gezielte Aufsammlungen geplant. An den Standorten Melkerekopf und Altsteigerskopf wurden auch 2018 Bodenfallen verwendet, um

die Populationen über einen längeren Zeitraum zu beobachten (Monitoring) und außerdem Transekte und Flugfallen eingesetzt, um die Ausbreitung von *A. norvegica sudetica* zu beobachten.

Danksagung

Wir danken der Nationalparkverwaltung für die Sammel- und Fahrgenehmigung und die Unterstützung der Forschungsarbeiten. Besonders dankbar sind wir dem Nationalpark-Ranger WOLFRAM HESSNER für seinen Hinweis auf die Blockhalden-Wolfspinne. SVEN DRÖSSLER (NLP) danken wir für die Erstellung der Karte. Für Diskussionen und Hilfe im Feld und Labor danken wir TOBIAS BAUER und STEFFEN BAYER, für ständige Unterstützung bei der Arbeit mit der Datenbank FLORIAN RAUB. Die Erstautorin bedankt sich bei Prof. Dr. JOHANNES STEIDLE (Universität Hohenheim) für die Betreuung der Masterarbeit. Für die kritische Durchsicht des Manuskripts danken wir THEO BLICK und JOACHIM HOLSTEIN.

Literatur

- Arachnologische Gesellschaft (2018): Atlas der Spinnentiere Europas. – <https://atlas.arages.de> (abgerufen im Juli 2018)
- BENDA, L. (Hrsg.) (1995): Das Quartär Deutschlands. – Deutsche Quartärvereinigung (14. Kongress der Internationalen Quartärvereinigung (INQUA) Berlin 1995); Bornträger, Stuttgart.
- BUCHAR, J. (1963): Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Arten *Acantholycosa norvegica* (THORELL) und *Acantholycosa sudetica* (L. KOCH) (Araneae: Lycosidae). – Acta Universitatis Carolinae Biologica **1963**: 191–201.
- BUCHAR, J. (1966): Bemerkungen zu den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den mitteleuropäischen Populationen der Art *Acantholycosa norvegica* (THORELL). (Araneae: Lycosidae). – Acta Universitatis Carolinae Biologica **1**: 1–82.
- FRITZE, M.-A. & BLICK, T. (2010): Blockhalden im Fichtelgebirge. Fauna und Flora der letzten Urhabitats Oberfrankens. – Unveröffentlichter Abschlussbericht an den Naturpark Fichtelgebirge e.V., 125 S. plus Anhang.
- FRITZE, M.-A. & HANNIG, K. (2010): Verbreitung und Ökologie von *Leistus montanus* STEPHENS, 1827 in Deutschland (Carabidae). – Angewandte Carabidologie **9**: 39–50.
- GENSER, H. (2004): Geologische Entwicklungsgeschichte. – In: Naturschutzgebiete im Regierungsbezirk Freiburg: 13–46.
- GEYER, M., NITSCH, E. & SIMON, T. (Hrsg.) (2011): Geologie von Baden-Württemberg. – 5. völlig neu bearbeitete Auflage; Stuttgart (Schweizerbart).
- GUDE, M. & MAUSBACHER, R. (1999): Zur Genese von Blockhalden. – In: MÖSELER, B. M. & MOLEND, R. (Hrsg.): Lebensraum Blockhalde. Zur Ökologie periglazialer Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa. – Decheniana-Beihefte **37**: 5–11.
- HÖFER, H., ASTRIN, J., HOLSTEIN, J., SPELDA, J., MEYER, F. & ZARTE, N. (2015): Propylene glycol – a useful capture preservative for spiders for DNA barcoding. – Arachnologische Mitteilungen **50**: 30–36.
- HÖFER, H., BLICK, T., MUSTER, C. & PAULSCH, D. (2010): Artenvielfalt und Diversität der Spinnen (Araneae) auf einem beweideten Allgäuer Grasberg (Alpe Einödsberg) und unbeweideten Vergleichsstandorten im Naturschutzgebiet Allgäuer Hochalpen. – Andrias **18**: 53–78.
- HOLZ, I. & PHILIPPI, G. (Hrsg.) (2000): 5.3 Schwarzwald. – In: NEBEL, M. & PHILIPPI, G. (Hrsg.): Die Moose Baden-Württembergs, Band 1: 38–40; Stuttgart Verlag (Eugen Ulmer)
- HOMANN, H. (1951): Eine Spinne als Glazialrelikt. – Die Naturwissenschaften **4**: 101–102.
- JOCQUÉ, R. & ALDERWEIRELDT, M. (2005): Lycosidae: the grassland spiders. – European Arachnology **1**: 125–130.
- KLOSTERMANN, J. (2009): Das Klima im Eiszeitalter. – 2. Auflage, 260 S; Stuttgart (Schweizerbart).
- KROPF, C. (1996): Erstnachweis von *Acantholycosa norvegica* (THORELL, 1872) für die Schweiz und weitere bemerkenswerte Spinnenfunde (Arachnida, Araneae). – Jahrbuch des Naturhistorischen Museums Bern **12**: 101–112.
- KROPF, C. (1999): Zoogeographie der blockhaldenbewohnenden Wolfspinne *Acantholycosa norvegica* (THORELL, 1872) (Arachnida, Araneae, Lycosidae) in Mitteleuropa. – In: MÖSELER, B. M. & MOLEND, R. (Hrsg.): Lebensraum Blockhalde. Zur Ökologie periglazialer Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa. – Decheniana-Beihefte **37**: 153–159.
- LOCH, R. (2002): Statistisch-ökologischer Vergleich der epigäischen Spinnentierfauna von Bann- und Wirtschaftswäldern. – Berichte Freiburger Forstliche Forschung **38**: 1–249.
- LÜTH, M. (1993): Felsen und Blockhalden. – Biotope in Baden-Württemberg **6**: 1–36, LfU, Karlsruhe.
- MARUSIK, Y. M., AZARKINA, G. N. & KOPONEN, S. (2004): A survey of East Palaearctic Lycosidae (Aranei). II. Genus *Acantholycosa* F. DAHL, 1908 and related new genera. – Arthropoda Selecta **12**: 101–148.
- MOLEND, R. (1996): Zoogeographische Bedeutung Kaltluft erzeugender Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa: Untersuchungen an Arthropoda, insbesondere Coeloptera. – Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF) **35**: 5–93.
- MOLEND, R. (1999): Die Rolle von Blockhalden bei der Entstehung disjunkter Areale: zoogeographische Aspekte. – In: MÖSELER, B. M. & MOLEND, R. (Hrsg.): Lebensraum Blockhalde. Zur Ökologie periglazialer Blockhalden im außeralpinen Mitteleuropa. – Decheniana-Beihefte **37**: 163–170.
- MÖSELER, B. M. & WUNDER, J. (1999): Kaltluftströme auf Blockhalden und ihre Auswirkungen auf Flora und Vegetation. – Decheniana-Beihefte **37**: 43–48.
- NEBEL, M. (2000): Grimmiaceae: 5. *Racomitrium* BRID. – In: NEBEL, M. & PHILIPPI, G. (Hrsg.): Die Moose Baden-

- Württembergs, Band 1: 437-457; Stuttgart (Eugen Ulmer).
- NENTWIG, W., BLICK, T., GLOOR, D., HÄNGGI, A. & KROPF, C. (2018): Araneae – Spinnen Europas (Versionen 08.2017 - 08.2018). – <https://www.araneae.nmbe.ch>.
- PENELL, A., RAUB, F. & HÖFER, H. (in press): Estimating biomass from body size based on regression models from European spiders. – *Journal of Arachnology* **46**.
- ROBERTS, M. J. (1985): The Spiders of Great Britain and Ireland. – Vol. 1: 229 S., Colchester, (Harley Book).
- ROBERTS, M. J. (1987): The spiders of Great Britain and Ireland. – Vol. 2: 204 S., Colchester, (Harley Book).
- SCHENKEL, G. (2000): Naturräume. – In: Naturschutzgebiete im Regierungsbezirk Karlsruhe: 51-64.
- SCHIKORA, H.-B. (2015): Die Webspinnen des Nationalparks Harz. – Schriftenreihe aus dem Nationalpark Harz **13**: 1-370.
- TRIEBEL, D., HAGEDORN, G., JABLONSKI, S. & RAMBOLD, G. (eds) (1999 onwards): Diversity Workbench – A virtual research environment for building and accessing biodiversity and environmental data. – <http://www.diversityworkbench.net>.
- TRUNKO, L. (2000): Erdgeschichtliche Vergangenheit. – In: Die Naturschutzgebiete im Regierungsbezirk Karlsruhe: 21-30.
- ULLMANN, R. (1960): Verwitterungsdecken im südlichen Schwarzwald. – *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg* **50**: 197-246.
- WIEHLE, H. (1956): Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). 28. Familie Linyphiidae-Baldachinspinnen. – *Die Tierwelt Deutschlands* **44**: 1-337.
- WIEHLE, H. (1960): Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae). XI. Micryphantidae-Zwergspinnen. – *Die Tierwelt Deutschlands* **47**: 1-620.
- World Spider Catalog (2018): World Spider Catalog. Version 19.5. Natural History Museum Bern, – <http://wsc.nmbe.ch> (besucht am 21.9.2018), doi: 10.24436/2.