

Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

0712 20, 42. 1985

carolinea 42

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 29. 3. 1985

31/ 3. 04. 85

Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

carolinea 42

Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe 29. 3. 1985

carolina, 42	148 S.	67 Abb.	24 Tab.	2 Taf.	Karlsruhe, 29. 3. 1985
--------------	--------	---------	---------	--------	------------------------

9

OZB 20, 42. 1985



ISSN 0176-3997

Herausgeber: Prof. Dr. S. RIETSCHEL, Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Dipl.-Ing. Günther MÜLLER, Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Karlsruhe

Priv.-Doz. Dr. G. PHILIPPI, Naturwissenschaftlicher Verein Karlsruhe

Redaktion: Prof. Dr. L. BECK, Priv.-Doz. Dr. G. PHILIPPI, Dipl.-Ing. G. MÜLLER, Prof. Dr. S. RIETSCHEL

Schriftleitung des Bandes: L. BECK, G. PHILIPPI

Layout: C. LANG, J. SCHREIBER, J. WIRTH

Gesamtherstellung: Badenia Verlag und Druckerei GmbH, Karlsruhe

© Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

Postfach 40 45. D-7500 Karlsruhe 1

Gedruckt mit Unterstützung der Aktionsgemeinschaft Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg e. V.

SIEGFRIED RIETSCHEL: Arten-, Natur- und Umweltschutz als Problemkreis für das Naturkundemuseum	5
WOLFGANG R. MÜLLER-STOLL: Pollenanalytische Untersuchung des altpleistozänen Tonlagers von Jockgrim (Rheinpfalz)	9
WERNER KRAUSE: Über die Standortsansprüche und das Ausbreitungsverhalten der Stern-Armleuchteralge <i>Nitellopsis obtusa</i> (DESVAUX) J. GROVES	31
HERBERT SCHINDLER: Erstfund der Flechte <i>Parmelia glabra</i> (SCHAER.) NYL. im Schwarzwald und ihre Verbreitung in Deutschland und angrenzenden Gebieten	43
ARNO BOGENRIEDER & ANDREAS VON STIETENCRON: Morphologische und cytologische Untersuchungen an <i>Anthoxanthum alpinum</i> A. & D. LÖVE und <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. vom Feldberg im Schwarzwald .	51
HERBERT ZELL: Nematoden eines Buchenwaldbodens 3. <i>Prionchulus muscorum</i> (Nematoda, Mononchida)	57
KLAUS DUMPERT & RALPH PLATEN: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 4. Die Spinnenfauna	75
ULRICH FRANKE: Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 5. Die Weberknechte	107
PAUL WESTRICH & KONRAD SCHMIDT: Für Baden-Württemberg neue und seltene Bienen und Wespen (Hymenoptera Aculeata)	115
RICHARD MOGEL, NORBERT RIEDER & BERNHARD STATZNER: Ein Gerät zur Freilandbeobachtung des nächtlichen Verhaltens von benthischen Bachtieren, mit Befunden aus der Gattung <i>Hydropsyche</i> (Trichoptera, Insecta)	121

RALF ANGST: Beitrag zur Kenntnis des Elefantenschädels (Mammalia: Proboscidea) – Stoßzahnlose afrikanische Elefanten in den Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe 129

RALF ANGST: HERMANN POHLE † 138

Wissenschaftliche Mitteilungen

GEORG PHILIPPI: *Potamogeton x zizii* KOCH ex ROTH, das Schmalblättrige Laichkraut im badischen Oberrheingebiet . . . 139

SIEGFRIED RIETSCHEL: Naucoriden im Mittelmeer als Modellfall für das Vorkommen von Wasserwanzen in den Solnhofener Plattenkalken 143

WIGHART VON KOENIGSWALD: Der dritte Lemurenrest aus dem mitteleozänen Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt 145

SIEGFRIED RIETSCHEL

Arten-, Natur- und Umweltschutz als Problemkreis für das Naturkundemuseum

In den letzten Jahren hat das Museum am Friedrichsplatz häufig Sonderausstellungen gezeigt, die mit ihren Themen den Arten-, Natur- und Umweltschutz ansprechen oder behandelten. Alleine 1984 waren, zeitweise nebeneinander, folgende Ausstellungen aus diesem Themenkreis zu sehen: „Waldsterben – Ursachen und Folgen des Sterbens von Bäumen und Wäldern“ (1. 12. 1983–25. 2. 1985), „Der Storch, Vogel des Jahres 1984“ (2. 5.–4. 11. 1984), „Die Tatsachen sehen und nicht verzweifeln – Grafiken zum Umweltschutz von A. PAUL WEBER und naive Landschaftsgemälde von BETA“ (19. 6.–15. 9. 1984) und „Unser Wald am Anfang vom Ende – ein Bilderzyklus von ANGELIKA KHAN-LEONHARD“ (5. 12. 1984–25. 2. 1985). Die Ausstellungen sind im Museum erarbeitet und zusammengestellt worden, die Ausstellung über den Weißstorch gemeinsam mit der – den Landessammlungen für Naturkunde früher eng verbundenen – Bezirksstelle für Naturschutz und Landschaftspflege in Karlsruhe; die A.-PAUL-WEBER-Grafiken stammten aus einer vom Deutschen Bund für Vogelschutz zusammengestellten Wanderausstellung. Die in der Ausstellungsarbeit des Museums am Friedrichsplatz seit 1977 verstärkte Hinwendung zu problemorientierten Sonderausstellungen geschieht nicht unbeabsichtigt. Rückt es uns doch immer mehr ins Bewußtsein, daß die naturkundliche Ausstellungsarbeit eines Museums nicht losgelöst von aktuellen wissenschaftlichen Fragen und Tagesthemen geleistet werden kann.

Für die Lösung von Problemen des Arten-, Natur- und Umweltschutzes genügt wissenschaftliche Forschung alleine nicht mehr. Das erforderliche Handeln kann auch nicht auf den Gesetzgeber beschränkt bleiben, sondern verlangt Einsicht bei Industrie, Landwirtschaft, Handwerk und jedem „Verbraucher“. Sachliche und anhaltende Information für breite Kreise der Bevölkerung ist hierfür eine wichtige Grundlage. Sie wird im wissenschaftlichen Bereich von den Medien leider häufig dem politischen Tagesgeschehen nachgeordnet, je nach Sensationswert ausgeschlachtet, verniedlicht oder mitunter gar unseriös verwertet. Zudem fehlt der oftmals flüchtigen Darstellung in den Medien das greifbare Anschauungsmaterial. Hier bieten die spezifischen Vermittlungsweisen des Museums und seine Kontinuität oft bessere Ansatzmöglichkeiten.

In seinem Ausstellungsprogramm darf das „moderne“ Naturkundemuseum nur in Einklang mit seiner verantwortungsvollen Stellung in der Bildungsarbeit tätig werden. Schon immer hat das Naturkundemuseum Wissen über die Natur, ihre Gesetze und Gegenstände vermittelt, indem es Pflanzen, Tiere, Fossilien, Minerale und Gesteine präsentiert. Schon immer gab es didaktische Zielvorstellungen, die durch das Was und Wie in der Präsentation verfolgt wurden. Im Lauf der Zeit, und der zeitgebundenen Museumsentwicklungen, hat sich im Grunde die Didaktik nicht gewandelt; es entwickelten sich jedoch andere Beziehungen zu den Objekten, und



Abbildung 1. Ausschnitt aus der umfangreichen Sonderausstellung „Waldsterben“, mit der auf die akute Gefährdung der Wälder, ihre Ursachen und möglichen Folgen aufmerksam gemacht wurde. – Foto H. HECKEL.



Abbildung 2. Blick in die Sonderausstellung „Der Storch, Vogel des Jahres 1984“. – Foto H. HECKEL.

es wurden neue Ausstellungsziele gesetzt. War es früher ein wichtiges Ausstellungsziel, die Natur möglichst enzyklopädisch vor dem Betrachter auszubreiten, um so die Zusammenhänge in einem vermeintlich „natürlichen“ System des unbelebten und belebten Formenschatzes begreifbar zu machen, so erscheint eine solche, Vollständigkeit erstrebende, Gesamtschau heute kaum noch möglich oder wünschenswert. Die zeitgemäße, publikumsorientierte Ausstellung trachtet eher danach, die Vielfalt innerhalb der Natur durch lehrreiche Beispiele zu erklären und die Beziehungen zwischen dem Menschen und seiner natürlichen Umwelt aufzuzeigen, um einer völligen Entfremdung von der Natur entgegenzuwirken.

Auch in der althergebrachten Ausstellungspraktik werden – freilich meist ungewollt – Natur- und Umweltschutzprobleme aufgeworfen. Mancher Besucher zieht nämlich aus der klassischen, systematischen Ausstellung Lehren, die der Ausstellungsmacher sicher nicht im Sinne hatte: Er fragt zum Beispiel nach dem Warum des Tötens so vieler Schmetterlinge und Käfer, hat Vorbehalte gegen das „Ausstopfen“ von Tieren, wendet falsch verstandene Tierschutzgesetze auf Ausstellungsgut an. Morphologie und System der ausgestellten Objekte – sie sollten in vielen Fällen ursprünglich mit der Ausstellung vermittelt werden – erkennt der heutige, naturentfremdete Besucher oftmals nicht mehr. Er fragt eher nach Funktion, Nutzen und, ganz materialistisch,

nach der Echtheit und dem Wert der Objekte. Er zeigt auf der anderen Seite aber, angesichts des wissenschaftlichen Sammlungsgutes, unerwartete Gefühle: Mitleid mit der Kreatur, Ekel, Begehrlichkeit, abergläubischen Grusel – und er macht so zugleich einen Mangel an Verständnis für Fragen und Probleme von Wissenschaft und Forschung deutlich.

Besucherbücher, wie sie in manchen Ausstellungen ausgelegt werden, damit die Besucher darin ihre Meinung über die Ausstellung und Anregungen zu ihr mitteilen können, werden oft zu Dokumentationen über die Hilflosigkeit und Verständnislosigkeit ihrer Benutzer. In diesen Büchern sammeln sich neben konstruktiver Kritik und freundlichem Lob in skurriler Häufung auch Bemerkungen, die erkennen lassen, wie wenig manche Besucher begriffen haben, was ein Museum ist. Zum Beispiel: Das Museum möge doch lebende Tiere ausstellen, bevorzugt Pferde; man möchte blühende Blumen, besonders Orchideen, im Museum sehen; Insekten, die keine Verwendung finden, sollten zum Verkauf angeboten werden; der Wert der Exponate sollte angegeben werden; man wünscht sich, einen ausgestopften Tierpräparator sehen zu können!

Allgemein muß der Inhalt dieser Bücher den Ausstellungsmacher insofern nachdenklich stimmen, als sich zeigt, daß die Ausstellungen und Exponate unter höchst persönlichen Aspekten betrachtet und beurteilt werden. Vielfach entsteht der Eindruck, daß der Museumsbesu-

cher am Ausstellungsobjekt vorwiegend sein eigenes Verhältnis zu diesem Objekt überprüft und insgesamt die betrachteten Objekte – und wohl auch die besuchte Ausstellung – nach ganz privaten Gesichtspunkten und Emotionen auswählt und weniger den Ideen des Ausstellungsmachers folgt.

Damit ist aber ein positiver Ansatzpunkt für die Wirksamkeit einer Ausstellung gegeben: das Interesse für den Ausstellungsinhalt kann im Besucher dann geweckt und gefördert werden, wenn er sich in der Ausstellung durch Dinge oder Dargelegtes betroffen fühlt. Zum vielgeschmähten „verstaubten Museum“ (das schon immer mehr Karikatur als Wirklichkeit war) kann der durch Saubermann-Werbung geprägte Zeitgenosse wohl höchstens eine nostalgische Gefühlsbeziehung finden. In der wissenschaftlich aufgebauten und gefällig gestalteten naturkundlichen Ausstellung scheint ein naturfremder Zeitgenosse noch weniger emotionale Beziehungen zwischen sich und dem Ausstellungsgut herstellen zu können. Erst dann, wenn ihm vertraute Gegenstände oder ihn bewegende Fragen auftauchen, vermag er den Einstieg in die Ausstellung und dann auch in größerem Umfang Zugang zu ihrem Inhalt zu finden.

Es sollte daher im Sinne erfolgreicher Ausstellungsarbeit im naturkundlichen Museum sein, aktuelle Probleme, die jedermann angehen und beschäftigen, in Aus-

stellungen einzubringen oder gar zum Thema eigener Ausstellungen zu machen. Beispielgebend dafür, wie akute Fragen des Umweltschutzes in einer naturkundlichen Ausstellung verarbeitet und dargestellt werden können, war die Sonderausstellung „Umwelt 2000“, die das Senckenberg-Museum in Frankfurt am Main bereits 1970 eröffnete. Sie zählte – über 12 Jahre hinweg – insgesamt annähernd 3 Millionen Besucher.

Die Beschäftigung des Museums mit aktuellen Themen birgt allerdings auch einige Schwierigkeiten. Gerade in Fragen des Umweltschutzes, aber auch in solchen des Natur- und Artenschutzes, werden vitale Interessen zahlreicher Gruppen und Einzelpersonen berührt. Dementsprechend fällt es den Ausstellungsmachern gelegentlich schwer, mit sachlichen Gesichtspunkten unangefochten einen Weg zwischen diesen Einzel- und Gruppeninteressen zu finden. Das wurde insbesondere bei der Sonderausstellung „Waldsterben“ spürbar. Bei dieser war es schon für die in der Sache engagierten Mitarbeiter nicht immer einfach, die notwendige Distanz zu wahren, um nicht der Parteinahme bezichtigt zu werden. Mißtrauen und Vorurteile wurden dann besonders deutlich, als für die Ausstellung erbetene Leihgaben (ein Faß Rohöl, ein Pkw-Katalysator) verweigert wurden, und wie das geschah.

Ausstellungen mit Themen aus dem Problemkreis Arten-, Natur- und Umweltschutz sind mithin aus mehre-



Abbildung 3. Der baden-württembergische Wissenschaftsminister Prof. Dr. H. ENGLER eröffnet die Sonderausstellung „Unser Wald – am Anfang vom Ende“ (Gemäldezyklus von ANGELIKA KHAN-LEONHARD, 5. 12. 1984). – Foto V. GRIENER.



Abbildung 4. Teilsicht der Sonderausstellung „Die Tatsachen sehen und nicht zweifeln“. Den Grafiken von A. PAUL WEBER an den Wänden, die in visionärer Sicht des Künstlers die Selbstzerstörung des Menschen durch Umweltvergiftung und Landschaftszerstörung heraufbeschwören, waren in Vitrinen (!) naive Gemälde von BETA mit lieblichen Landschaften und nostalgischen Szenarien aus Schwarzwald und Riesengebirge gegenübergestellt. – Foto H. HECKEL.

ren Gründen für ein Naturkundemuseum von Bedeutung: Zum ersten sollte es selbstverständliche Aufgabe eines durch öffentliche Mittel getragenen Museums sein, im Rahmen der gegebenen Möglichkeiten die Öffentlichkeit über jene Probleme zu informieren, die aktuell und zukünftig für die Mitmenschen von Belang sind. Zum zweiten vermag, im Sinne des oben ausgeführten, eine Ausstellung mit aktuellen Bezügen auch eine engere Beziehung zum Besucher herzustellen als eine Ausstellung mit wissenschaftsbezogenem Konzept. Erstere bietet trotzdem beste Gelegenheit, spröderen, allgemeinen Wissensstoff anschaulich zu vermitteln und die Arbeit des Museums tiefer im Interesse und Bewußtsein der Bevölkerung zu verankern. Ausstellungen sollten ja weder Selbstzweck sein, noch der Selbstdarstellung dienen, sondern von einer symbiotischen Beziehung zwischen Ausstellendem, Ausgestelltem und Besucher leben. Daß es dabei schwer ist, Besucher zu gewinnen und leicht, sie zu verlieren, weiß jeder Museumspraktiker.

Zum dritten muß in diesem Zusammenhang festgehalten werden, daß die Probleme des Arten-, Natur- und Umweltschutzes unmittelbar die Substanz des Naturkundemuseums sowohl in seinen Forschungsaufgaben als auch im Sammlungsbereich betreffen. Werden diese Probleme nicht weltweit einer Lösung nähergebracht, so steht zu befürchten, daß die Forschungs- und Sammelmöglichkeiten auch für Museumswissenschaftler im Freiland immer stärker eingeschränkt werden. Dadurch würde die Arbeitsgrundlage für die morphologisch-taxonomische Grundlagenforschung eingefroren, was schwere Auswirkungen auf alle darauf aufbauenden Disziplinen, wie Ökologie, Entwicklungsgeschichte, Biogeographie etc. hätte. Es kann daher eigentlich nur dem Selbsterhaltungstrieb der Museen ent-

sprechen, die Schutzproblematik stärker in die öffentliche Diskussion einzubringen und für sinnvolle Schutzmaßnahmen zu werben.

Die Naturkunde ist für eine weitgehend verstädterte und „verkehrte“ Bevölkerung eines Industrielandes nicht mehr das, was sie zu GOETHEs, DARWINs und ALFRED BREHMs Zeiten einmal war. Sie ist nicht mehr unerschöpfliche Quelle von Wundern, Abenteuern und Rohstoffen. Sie ist auch nicht mehr der Feind des Menschen. Nein, es ist umgekehrt der Mensch zum Feind der Natur geworden. Zwar steht er dem Wirken der Elemente immer wieder machtlos gegenüber, jedoch unterliegt der belebte Teil der Natur heute fast überall den Eingriffen durch den Menschen. Weil diese Eingriffe überwiegend als ungeplante Einflußnahme, als oft unbeachtete, allgemeine Begleiterscheinung menschlichen Lebens und Fortschrittes geschehen, bergen sie große Gefahren. Sie sind in ihrem Ausmaß und in ihren Folgen häufig unabsehbar – auch in ihren Auswirkungen auf den Menschen selbst.

Das Museum am Friedrichsplatz sieht in den – offenbar entgegen allgemeinen Trends – 1984 deutlich gestiegenen Besuchszahlen (1983: 117 119; 1984: 125 859 Besuche) eine Bestätigung seiner Ausstellungspolitik. Dabei wird nicht verkannt, daß im Museum die Besuchsbilanz genauso wenig unmittelbar als Erfolgsbilanz genommen werden kann, als in der Wirtschaft der Umsatz dem Gewinn gleichzusetzen ist. Doch geschieht es weniger des Erfolges wegen, sondern mehr aus der Überzeugung heraus, einen guten, dem öffentlichen Auftrag des Museums gemäßen Weg eingeschlagen zu haben, wenn das Museum am Friedrichsplatz in Karlsruhe den Themen des Arten-, Natur- und Umweltschutzes längerfristig einen wichtigen Platz in seiner Ausstellungsplanung einräumt.

WOLFGANG R. MÜLLER-STOLL

Pollenanalytische Untersuchung des altpleistozänen Tonlagers von Jockgrim (Rheinpfalz)¹

Kurzfassung

Das durch die altpleistozäne Säugetierfauna bekannte Tonlager von Jockgrim in der Pfalz wird pollenanalytisch untersucht. Die nachgewiesene Waldentwicklung ist folgende: A = Kiefernzeit, B = Fichtenzeit, es folgt eine pollenfreie Zone, C = Tannenzeit, D = Birkenzeit, E = Kiefernzeit, F = Erlenzeit, G = zwei oder drei Lagen von Braunkohlen. Die den Hauptkomplex der Ablagerungen umfassende Tannenzeit entspricht dem Klimaoptimum mit einer durch mediterran-atlantische Züge ausgezeichneten Vegetation. In diese Zeit fällt auch die Hauptmasse der tierischen Fossilfunde. Tertiäre Pollentypen treten in Jockgrim auf; über 5 % sind vertreten durch *Haploxylon*-Typ, *Taxaceae-Cupressaceae*, *Ilex*-Typ; unter 5 % sind vorhanden *Sciadopitys*, *Tsuga*, *Pterocarya*, *Cedrus*, *Ostrya* und *Rhus*-Typ. Das Vorkommen von *Azolla filiculoides* LAM. verweist zunächst auf das Mindel-Riß-Interglazial, indessen fehlen hier tertiäre Relikte. Aus dem gleichen Grund ist auch ein Vergleich mit dem hinsichtlich der Fauna mit Jockgrim ähnlichen Günz-Mindel-(Cromer)-Interglazial unmöglich. Im Gegensatz zu den faunistischen Ergebnissen verweisen die Pollendiagramme auf ein dem Tegelen-Interglazial (Prägünz) entsprechendes Alter. Das Auftreten einiger bisher als ausgesprochene Reuwer-Elemente (Oberpliozän) angesehene Pollen kann wegen der klimatisch begünstigten Lage des Standort es nicht unbedingt als ein Beweis für tertiäres Alter gelten; die Rolle der Wasserfarnarten *A. filiculoides* LAM. und *A. tegeliensis* FLORSCH. als Leitfossilien wird eingeschränkt.

Abstract

Pollenanalytical study of the Early Pleistocene clay bed of Jockgrim (SW-Germany)

The pollen of the clay bed of Jockgrim (Palatinate, SW-Germany), well known by its Early Pleistocene mammalian fauna, have been studied. Following development of woods has been found: A = pine-time, B = spruce-time, pollen-free zone, C = fir-time, D = birch-time, E = pine-time, F = earl-time, two or three layers of brown coal. The fir-time represents the main part of the deposit and corresponds to the optimum of the climate. It has a mediterranean-atlantic touch. In this time one can also find the majority of animal fossils. Tertiary pollen types appear at Jockgrim. More than 5 % are represented by the *Haploxylon*-type, *Taxaceae-Cupressaceae*, *Tsuga*, *Pterocarya*, *Cedrus*, *Ostrya* and the *Rhus*-type. The occurrence of *Azolla filiculoides* LAM. refers to the Mindel-Riß-interglacial, tertiary relics are absent. Because of the same reason a comparison with the Günz-Mindel-(Cromer)interglacial is impossible which has a similar fauna like Jockgrim. On the contrary the faunistic results of the pollen diagrams refer to the Tegelen-interglacial (Prägünz). The occurrence of some pollen hitherto regarded as distinct Reuwer-elements (Upper Pleistocene) cannot be considered absolutely as a proof of tertiary age because of the climatically favoured situation of the site. The significance of the water ferns *A. filiculoides* LAM. and *A. tegeliensis* FLORSCH. as leading fossils is limited.

Autor

Prof. emerit. Dr. phil. habil. WOLFGANG R. MÜLLER-STOLL, Am Drachenberg 1, DDR-1500 Potsdam.

1. Einleitung

Während über interglaziale Ablagerungen des Jungpleistozän aus fast allen Teilen Europas ein reichliches Material zur Verfügung steht (WOLDSTEDT 1954, 1958 u. a.), sind unsere Kenntnisse über das Mittel- und besonders das Altpleistozän noch ziemlich spärlich. Eine Vertiefung unserer Einsichten auf diesem Gebiet hat nicht nur paläobiologisches Interesse, sondern berührt auch wichtige stratigraphische Probleme. Vor allem können solche Untersuchungen zur Klärung schwieriger Fragen über die Tertiär-Pleistozän-Grenze beitragen (ZEUNER 1937). Aufschlüsse im Altpleistozän sind selten, und das durch die Ziegeleiwerte LUDOWICI abgebaute Tonlager von Jockgrim lockte schon vor Jahren zur Inangriffnahme einer pollenanalytischen Untersuchung. Durch den Zweiten Weltkrieg war es zunächst nicht möglich, die Arbeiten zu Ende zu führen, so daß erst jetzt ein Abschluß erreicht wurde.

Das Tonlager von Jockgrim ist etwa seit dem 19. Jahrhundert durch seine reichhaltige Säugetierfauna bekannt (FREUDENBERG 1909). Die Einstufung dieser Fauna in der Zeitfolge des Pleistozän wurde von den einzelnen Bearbeitern zwar unterschiedlich interpretiert (vgl. S. 22); in jedem Fall wird aber frühpleistozänes Alter angenommen. Eine Pollenuntersuchung im Jockgrimer Ton hat schon SCHWEGLER (1935) vorgenommen. Er veröffentlichte jedoch keine Diagramme und machte auch keine genaueren Mengenangaben, da er der Meinung war, der größte Teil der Pollen sei zerstört.

Eine genauere pollenanalytische Bearbeitung erfolgte später von PETERS (1965). Interessante Ergebnisse waren zu erwarten, denn SCHWEGLER beobachtete auch einige tertiäre Pollentypen wie *Tsuga* und *Pterocarya*. (Die späteren Arbeiten von PETERS (1965), KOLUMBE (1960) und SCHEDLER (1981) konnten hier nicht mehr eingehend berücksichtigt werden.) Da wir hinsichtlich des Altpleistozän Mitteleuropas bisher nur über genauere Unterlagen aus dem niederländischen und deutschen Niederrheingebiet verfügen, verdient das Jockgrimer Tonvorkommen gerade wegen seiner Tertiärrelikte ein besonderes Interesse. Die vorliegende Arbeit zeigt, daß eine quantitative Auswertung der Pollenfunde möglich ist und das durch die Fauna gegebene Bild auch von seiten der Flora abgerundet werden konnte.

Der Betriebsleitung der Ziegeleiwerke LUDOWICI haben wir für die Erlaubnis zur mehrfachen Begehung des Grubengeländes und zur Entnahme des Untersuchungsmaterials zu danken. Für die Hilfeleistungen im Grubengebiet und für Auskünfte sind wir besonders dem damaligen Grubenmeister AUGUST BODE dankbar. Der Verfasser dankt ferner Herrn Dr. F. THIERGART in Berlin-Frohnau (W) und Herrn Dr. G. V. D. BRELIE für die Unterstützung bei der Bestimmung kritischer Pollenformen. Bei den Pollenanalysen haben sowohl Frau Dr. ERIKA SCHROEDER, D-2300 Kronshagen über Kiel, wie auch Frau Dr. ERIKA MÄDEL-ANGELIEWA, Boul. Georgi-Dimitroff 151, 4000 Plowdiw, Bulgarien, tatkräftig mitgeholfen.

2. Pleistozän

2.1 Bisherige Untersuchungen

Jockgrim liegt im nördlichen Teil der Oberrheinischen Tiefebene auf der linken Seite des Rheinuferes gegenüber Karlsruhe, unweit des rheinpfälzischen Städtchens Wörth a. Rh. Das Dorf Jockgrim befindet sich auf einem halbinselartigen Vorsprung der Niederterrasse gegen das Alluvium des Rheins. Westlich davon, gegen den Gebirgsrand, beginnt die von Löß überlagerte links-oberrheinische Hochterrasse, die schließlich von tertiären, zum Hartgebirge überleitenden Hügelwellen abgelöst wird.

THÜRACH (1912) sowie HOOK & GÖTTING (1937) sprechen der Niederterrasse des Rheins, dem sog. Hochgestade, würemeiszeitliches Alter zu. Die Niederterrasse erhebt sich etwa sechs bis zehn Meter über das Rheinalluvium; an ihrem Rand tritt das ältere oberrheinische Diluvium, das in den Jockgrimer Tongruben aufgeschlossen ist, zutage. Im Gegensatz zu den genannten Autoren hält SCHWEGLER (1935) die Jockgrimer Terrasse für rißeiszeitlich; er sieht in den weiter nördlich bei Schifferstadt (südlich von Mannheim-Ludwigshafen) über der Niederterrasse auftretenden Lößablagerungen die Würmeiszeit (Würm I). SCHWEGLER stellte folgendes „Normalprofil“ für die Jockgrimer Tongruben auf:

- Graugelbe Sande, nach oben geröllführend; Hardschotter.
- b: Feine hellgraue Rheinsande mit Kaolinanreicherungen und einer Verrostungszone, nach oben geröllführend; an der Basis Diskordanz (?).
Hardschotter, z. T. fehlend. An der Basis ausgeprägte Diskordanz. Gesamtmächtigkeit des Deckschotters über der Kohle zwei bis drei Meter.
- 7 (G): Null bis fünfzig Zentimeter „Braunkohle“ Lockere Blätterkohle mit Moosen und Ligniten. Diese tritt in drei Horizonten auf.
- 6 (F): Bis vierzig Zentimeter „schwarze fette Erde“, schwarzgrauer, bituminöser Ton, feinkörnig, kalkfrei, kann z. T. fehlen.
- 5 (E): Eins bis fünf m „graue leichte Erde“, hellgrauer, feiner Ton, oft gelblich marmoriert, kalkhaltig.
- 4 (D): Vierzig Zentimeter „schwarze fette Erde“, fast kalkfrei. Diskordanz (?).
- 3 (C): Fünfundzwanzig Zentimeter „blaue fette Erde“, an der Basis mit Kalkkonkretionen.
- 2 (B): Null bis ein Meter „blaue leichte Erde“, kalkhaltig, z. T. an

der Basis Rostkrusten.

- 1 (A): „Grüne oder gelbe Erde“, graugrüner oder rostgelber feinsandiger Ton bis toniger Feinsand; die beiden Ausbildungen lösen einander ab.

SCHWEGLER (1935) erwähnt, daß bei einer ihm mündlich bekanntgewordenen Bohrung, die von der Sohle einer Grube bis in zehn Meter Tiefe vorgetrieben wurde, unter den Tonen etwa ein Meter braune Schotter und Sande angetroffen wurden; darunter folgten sehr helle Schotter und Sande, die an die Oberpliozänsschotter des Unterelsasses (Gebiet von Hagenau) erinnerten. Einwandfreies Tertiär ist jedoch im Liegenden des Jockgrimer Tonen bisher nicht nachgewiesen worden.

Nach KUSS (1955) bedeutet das von SCHWEGLER aufgestellte Profil keine Norm; nicht nur die Mächtigkeit der einzelnen Schichten kann starken Schwankungen unterworfen sein, sondern auch die Schichtfolge innerhalb der Tone ist an den einzelnen Abbaustellen des Grubengeländes verschieden. KUSS führt als Beispiel folgendes Profil aus der Grube Ziegelberg von 1954 mit folgenden Horizonten an:

- Hängende Schotter (dreigliedrig)
V. „Braunkohle“
IV. Obere graue leichte Erde
III. Schwarze fette Erde (kalkfrei)
II. Untere graue leichte Erde (mit Feinkalk)
I. Grüne sandige Erde (kalkfrei).

Wir möchten annehmen, daß V. den Horizonten F + G entspricht, IV. dem Horizont E, III. den Schichten D + C, II. dem Bereich B und I. dem Jockgrimer Horizont A. Nicht ganz klar sind die Profile, die FREUDENBERG (1909) und THÜRACH (1912) für die Jockgrimer Tongruben angaben. Danach sind die Deckschotter, welche Reste von *Elephas primigenius* enthalten, in zwei Schichten gegliedert; unterhalb einer Diskordanz folgt grauer, kalkreicher Rheinsand mit *Elephas antiquus* und darunter die „Braunkohle“ SCHWEGLER (1935) vermutet, daß in den damals untersuchten Aufschlüssen die Diskordanz höher lag als in den späteren Gruben, wo unter einer Erosionsfläche unmittelbar die „Braunkohle“ folgte. Andererseits gibt KUSS (1955) Funde von *Elephas antiquus* nur aus den hängenden Schottern an. Wahrscheinlich entspricht der „rotbraune Rheinkies und Rheinsand“ bei THÜRACH der Verrostungszone in SCHWEGLERS (1935) Schicht b, der „graue kalkreiche Rheinsand“ THÜRACHS dagegen den unter der Verrostungszone liegenden feinen hellgrauen Rheinsanden in Schicht b. Die Schicht a kann nach dem von SCHWEGLER aufgestellten schematischen Profil stellenweise fehlen. Unklar bleibt dann allerdings die Lage der von THÜRACH erwähnten Diskordanzflächen. Dieser Autor teilt ferner die Ergebnisse einer Bohrung mit, die unter der Tonbank bis in vierzig Meter Gesamttiefe vorgetrieben wurde; danach ergab sich bis in 20–25 m ein Wechsel von Ton und Sand, unter denen wieder Kiesschichten liegen. Hiernach können also die Tonschichten im Gegensatz zu der von SCHWEGLER mitgeteilten Bohrung erheblich weiter in die Tiefe gehen.

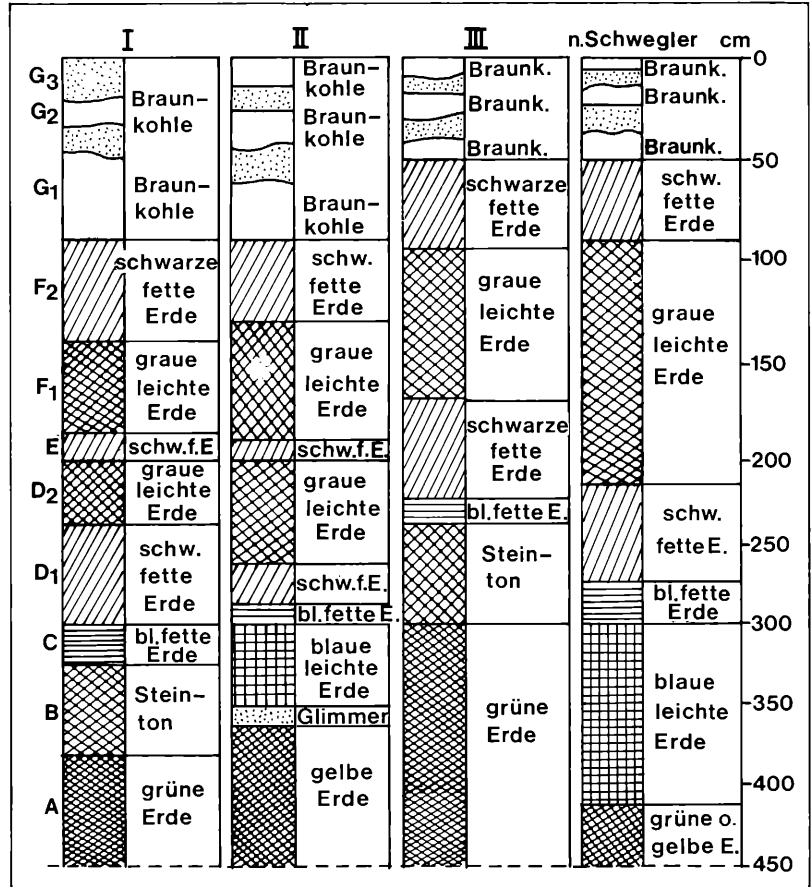


Abbildung 1. Die untersuchten Profile von Jockgrim im Vergleich mit dem von SCHWEGLER (1935) aufgestellten Profil.

2.2 Stratigraphie der pollenanalytisch untersuchten Profile

Für die vorliegenden Untersuchungen wurden in früherer Zeit zusammen drei Profile aus verschiedenen Gruben entnommen. Bei der Profilbeschreibung folgen wir nicht SCHWEGLER (1935); es wird vielmehr die eigene Profiligliederung benutzt. Die Bezeichnung als „Erden“ hat bereits SCHWEGLER verwendet.

Profil I wurde in der ersten Periode entnommen (1935–1938):

Deckschotter
– Diskordanz –

G. 0–90 Schieferkohle mit tonigen Zwischenschichten; die Kohle bildete hier zwei Horizonte. Die Diskordanz verläuft durch die zweite (obere) Tonbank.

F. 90–140 Dunkler Ton mit Schneckenschalen, sonst kalkfrei. Diese Schicht entspricht der sog. schwarzen fetten Erde.

E. 2. 140–185 Hellgrauer Ton, der eigentliche Ziegeleiton, etwas kalkhaltig; entspricht der sog. leichten grauen Erde.

E. 1. 185–200 Dunkler, bituminöser Ton; diese Schicht entspricht der sog. schwarzen fetten Erde.

D. 2. 200–230 Hellgrauer Ton wie bei E.2, sog. leichte graue Erde.

D. 1. 230–280 Dunkler, bituminöser Ton, ähnlich wie E.1, sog. schwarze fetter Erde.

C. 280–300 Dunkler, blaugrauer Ton, kalkfrei, sog. blaue fetter Erde.

B. 300–345 Heller, eisenfleckiger, sandiger Ton, kalkhaltig mit Kalkkonkretionen, sog. Steinton des Grubenpersonals.

A. unterhalb 345 Stark sandiger, hell-grünlich-schwarzer Ton, sog. grüne Erde.

Profil II, entnommen in der ersten Periode aus einer Grube in der Nähe des Bahnhofs Jockgrim (1935–1938):

Deckschotter
– Diskordanz –

G. 0–90 Schieferkohle mit zwei tonigen Zwischenlagen; die Kohle bildet hier drei Horizonte; die Diskordanz schneidet die dritte, obere Kohlschicht an.

- F. 90–130 Dunkler, bituminöser Ton mit Schaleneinschlüssen, kalkfrei, sog. schwarze fette Erde.
- E. 2. 130–190 Hellgrauer, etwas kalkhaltiger Ton, sog. graue leichte Erde.
- E. 1. 190–200 Zweite dunkle Tonschicht, sog. schwarze fette Erde.
- D. 2. 200–250 Hellgraue Tonschicht, ähnlich E.2, sog. graue leichte Erde, nach unten eisenfleckig.
- D. 1. 250–270 Dunkle, bituminöse Tonbank, sog. schwarze fette Erde.
- C. 270–280 Dunkel-blaugrauer, kalkfreier Ton, sog. blaue fette Erde.
- B. 280–320 Hell-bläulichgrauer, sandiger Ton, kalkhaltig, sog. blaue leichte Erde.
- Gli. 320–330 Grauer, toniger Sand, sog. Glimmerschicht.
- A. unterhalb 330 Hell-gelblichgrauer, eisenschüssiger, sandiger Ton, kalkhaltig, sog. gelbe Erde.

Profil III, entnommen in späterer Zeit in der zu jener Zeit im Abbau gestandenen Grube südlich neben der Fahrstraße durch das Grubengelände (1953):

Deckschotter

– Diskordanz –

- G. 0–50 Schieferkohle mit tonigen Zwischenlagen; die Kohle bildete drei Bänke von geringer Mächtigkeit.
- F. 50–95 Dunkler, bituminöser Ton mit Molluskenschalen, sog. schwarze fette Erde.
- E. 95–175 Hellgrauer, feiner Ziegeleiton, sog. graue leichte Erde.
- D. 175–225 Dunkler, bituminöser Ton, sog. schwarze fette Erde.
- C. 225–235 Dunkler, blaugrauer, kalkfreier Ton, sog. blaue fette Erde.
- B. 235–285 Heller, eisenschüssiger, sandiger Ton, mit Kalkkonkretionen, sog. Stein-ton.
- A. unterhalb 285 Stark sandiger, grünlich-grauer Ton, sog. grüne Erde.

Aus dem Vergleich der von uns untersuchten Profile mit dem von SCHWEGLER (1935) aufgestellten Standardprofil des Jockgrimer Tonlagers ergibt sich folgende erweiterte Fassung der Schichtenfolge von SCHWEGLER, wobei seine Numerierung und Bezeichnungswiese beibehalten wird (Abb. 1):

Deckschotter

– Diskordanz –

- G. Schicht der Schieferkohle; sie wird in verschiedene Niveaus durch die Diskordanz angeschnitten. Bei vollständiger Erhaltung sind drei Kohlenflöze und zwei tonige Zwischenschichten vorhanden (siehe Profil II und III).
- G. 3. Oberes Flöz, an seiner Oberfläche oft reich an Moosresten, teilweise fehlt die obere Tonbank mit reichlich kohligen Beimengungen.
- G. 2. Mittleres Flöz. Untere Tonbank mit Kohlen- und Holzzeinschlüssen.
- G. 1. Unteres Flöz, oft nach unten hin tonig werdend.
- F. Schicht der oberen „schwarzen fetten Erde“ aus dunklem, bituminösem Ton mit Resten von Molluskenschalen.
- E. Schicht der „grauen leichten Erde“, dem eigentlichen Ziegeleiton, hellgrau, fein, kalkhaltig. Ist stellenweise weiter untergliedert in:

- E. 2. Die eigentliche „graue leichte Erde“ und

- E. 1. eine schwache Bank aus dunklem, bituminösem Ton an der Basis der mittleren „schwarzen fetten Erde“
- D. Schicht der unteren „schwarzen fetten Erde“ aus dunklem, bituminösem Ton ohne Schalenreste. Ist stellenweise weiter zu gliedern in:
- D. 2. Eine untere „graue leichte Erde“ aus hellgrauem, oft etwas eisenschüssigem Ton.
- D. 1. Die eigentliche untere „schwarze fette Erde“
- C. Schicht der „blauen fetten Erde“ aus dunkel-blaugrauem, etwas sandigem Ton, kalkfrei.
- B. Schicht der „blauen leichten Erde“ und des „Steintons“, teilweise als hell-bläulichgrauer, sandiger, kalkhaltiger Ton, teilweise als heller, eisenschüssiger, sandiger Ton mit Kalkkonkretionen (Steinton) ausgebildet.
- A. Schicht der „grünen oder gelben Erde“. Sie bildet einen hellen, grünlich-grauen, stark sandigen Ton oder einen gelblich-grauen, eisenschüssigen, sandigen Ton.

Der sog. „Glimmer“ wurde von SCHWEGLER (1935) in seiner Schicht 4 (untere „schwarze fette Erde“) gefunden. Es handelt sich um langgestreckte, schmale Bänke, deren Längsachsen diejenigen der Gruben in spitze Winkel schnitten. Die Glimmersandbänke können in verschiedenem Niveau des unteren Profiltails auftreten. Wir fanden eine solche Bank im Profil III zwischen Schicht A und B.

Die von uns vorgenommene Modifizierung der Gliederung von SCHWEGLER im mittleren Profiltail bedarf noch einer näheren Begründung. Wir legen die Grenze zwischen Schicht D und E nur dann an die Basis der „leichten grauen Erde“, wenn wie im Standardprofil von SCHWEGLER und in unserem Profil III diese und die darunter folgende Schicht der „schwarzen fetten Erde“ nicht weiter differenziert ist. Teilweise tritt jedoch mitten im grauen Ton eine dunkle Tonbank auf, von uns mittlere „schwarze fette Erde“ genannt, welche dann die Basis der Schicht E bildet. Der im Profil I und II darunter folgende graue Ton, die untere „graue leichte Erde“ nach unserer Bezeichnungswiese, vereinigen wir mit der erst in größerer Tiefe folgenden unteren „schwarzen fetten Erde“ zu Schicht D. Dieses Vorgehen gründet sich auf die pollenstratigraphische Parallelsierung der Schichten. Die Grenze zwischen D und E fällt nämlich mit einem gut charakterisierten Wechsel im Pollenbild aller Profile zusammen. Es befindet sich hier der Übergang der walddgeschichtlichen Periode von C nach D.

Die von SCHWEGLER an der Grenze von Schicht 3 und 4 angenommene Diskordanz konnten wir in unseren Profilen nicht beobachten; sie läßt sich auch pollenanalytisch nicht belegen. Zwar setzen die Pollenprofile alle in Schicht B aus, die wir immer pollenfrei fanden, aber von Schicht C an verlaufen sie ohne Störung.

3. Mikropaläontologie des Jockgrimer Pleistozän

3.1 Untersuchungsmethode

Zur Aufarbeitung der Proben für die Pollenanalyse wurden zwei verschiedene Verfahren angewandt. Die Proben aus der Blät-

terkohle wurden nach dem üblichen Verfahren einige Minuten in 10%iger Kallilauge gekocht und in Glycerin aufbewahrt. Die Tonproben wurden mit Flußsäure aufgeschlossen, anschließend etwa 24 Stunden mit 15%iger Salpetersäure behandelt und ebenfalls in Glycerin aufbewahrt.

Die nach der ersten Methode behandelte Blätterkohle enthielt die meisten Pollen, die von dunkelgelber Farbe und gut erhalten waren. Die nach der zweiten Methode aufgeschlossenen Tonproben waren z. T. sehr arm an Pollen. Durch die Salpetersäure-Behandlung erhielten sie eine goldgelbe Färbung und waren ebenfalls gut zu erkennen. In allen Proben war der Anteil der zerstörten, nicht mehr bestimmbareren Pollen relativ groß (etwa 15 % im Durchschnitt). Es wurden jeweils mindestens hundert Baumpollen ausgezählt, nur in den sehr pollenarmen Tonproben z. T. weniger, jedoch mindestens fünfzig. Die nur gelegentlich auftretenden Haselpollen wurden nicht in die Baumpollen-Summe einbezogen.

3.2 Beschreibung der Diagramme

Diagramm I (Abb. 2): In diesem, der Orientierung dienenden Diagramm, sind nur die hauptsächlich auftretenden Baumpollen berücksichtigt. An der Basis (grüne Erde und Steinton) liegen einige pollenfreie Proben. Das Diagramm beginnt mit einer Tannenzeit, zu deren Beginn *Abies*-Werte bis zu 33 % erreicht werden. Die Kiefern-Werte liegen bei etwa 10 %; Birke und Fichte steigen nur wenig über 5 % an. Die Erle dominiert mit 57 %, sinkt aber rasch ab. Die Tannenkurve steigt danach stark an und erreicht ihre Kulmination mit 65 %. Auch die Kiefern-Kurve steigt etwas an und bewegt sich um 20 %. Erle und Birke bleiben weiter bei 5 %. Die Fichte tritt nur sporadisch auf. Mit dem Rückgang der Tanne setzt zunächst eine starke Ausbreitung der Birke ein. In der folgenden Birken-Zeit kulminiert ihre Kurve mit 61 % und die Tanne sinkt auf 5 % ab, erreicht aber in der Mitte des von der Birke beherrschenden Abschnitts nochmals einen Gipfel von 16 %. Gleichzeitig erreicht die Kiefer, die am Beginn der Birken-Phase auf 10 % abgesunken war, ebenfalls einen Gipfel mit 20 %, sinkt aber dann wieder rasch auf 5 % ab. Die Fichte überschreitet nur einmal, z. Z. des Tannen- und Kiefern-Gipfels 5 %, während die Erle zum Beginn der Birken-Zeit erneut ansteigt und in der zweiten Hälfte einen Kulminationspunkt mit 66 % erreicht. Erle und Birke sinken dann rasch auf 5 % und darunter; es folgt eine Kiefern-Zeit mit einem steilen Anstieg der Kiefern-Kurve auf 82 %. Die Fichte steigt auf 28 %; Birke, Erle und Tanne liegen unter 10 %.

Diagramm II (Taf. 1): Es beginnt an der Basis der erfaßbaren Schichtenfolge mit einer Kiefern-Zeit, in der *Pinus (sylvestris*-Typ) 59 % erreicht; die Fichte ist mit 19 % vertreten, sinkt aber rasch auf 5 % ab. Die Birke nimmt von 9 auf 3 % ab, während die Erle von 6 auf 10 % ansteigt. *Abies*, *Taxaceae-Cupressaceae* und *Larix* liegen unter 3 %. An Nichtbaumpollen sind perisporlose Farnsporen, Laubmoossporen und Gramineen vertreten. In der folgenden Fichten-Zeit kulminiert ihre Kurve mit 51 %; die Kiefer sinkt auf 26 % ab. Hier bricht das Diagramm ab, und es folgt eine pollenfreie Zone („Glim-

mer-Sand“ und „leichte blaue Erde“ der Schicht B). Das Diagramm setzt dann in der „blauen fetten Erde“ der Schicht C mit der Tannen-Zeit wieder ein. Zu deren Beginn dominiert die Erle und erreicht hier ihre Kulmination mit 53 %. Die Tannen-Kurve liegt zunächst etwas über 20 %; die Kiefer ist mit 10 % vertreten. Die *Taxaceae-Cupressaceae* erreichen ein erstes Maximum mit 16 %; Birke, Fichte und Lärche liegen unter 5 %. Unter den Nichtbaumpollen erreicht die Gramineen-Kurve hier ihre Kulmination mit 16 %; perisporlose Farnsporen sind reichlich vertreten.

Bemerkenswert ist hier das Auftreten von Mikrosporenmassulae von *Azolla filiculoides*; häufig sind auch Pollen vom *Ilex*-Typ. Am Ende der ersten Tannenzeit erfährt die Tannen-Kurve ein Absinken auf 10 %; ebenso nimmt die Kiefer auf 5 % ab. Gleichzeitig steigt die Fichten-Kurve an und erreicht ein zweites Maximum mit 9 %; die Erle steigt erneut auf 53 % an. Die Kurve der Nichtbaumpollen hat anschließend ihr Minimum mit 16 %. Die Tannen-Kurve steigt wieder an und erreicht ihre Kulmination mit 41 %. Die Kiefer steigt ebenfalls an und bewegt sich während des gesamten letzten Abschnittes der Tannenzeit um 15 %. Fichte, Birke, Lärche und *Taxaceae-Cupressaceae* bleiben bei etwa 5 %; die Erle, die während der Tannen-Kulmination stark abgesunken war, steigt wieder auf etwa 40 % und überlagert die Tannen-Kurve, sinkt aber gegen Ende der Tannen-Zeit ab. Unter den Nichtbaumpollen überwiegen weitgehend die perisporlosen Farnsporen; neben Laubmoossporen, Gramineen und *Typha* treten *Sphagnum*-Sporen in geschlossener Kurve auf. Nun beginnt die Birke zuzunehmen und erreicht in der folgenden Birken-Zeit ihre Kulmination mit 47 %. Erle- und Tannen-Kurve sinken weiter ab, während die Fichten-, Kiefern- und *Taxaceae-Cupressaceae*-Kurven zu steigen beginnen. Das Diagramm endet mit einer Kiefern-Zeit; die Kiefern-Kurve kulminiert hier mit 64 %; die Fichte erreicht ein drittes Maximum mit 22 %. Die Birke nimmt zunächst auf 3 % ab, steigt aber gegen das Ende des Diagramms nochmals über 10 % an; Erle und Tanne bewegen sich unter 10 %.

Diagramm III (Taf. 2). An der Basis liegen einige pollenfreie Proben der grünen Erde und dem Steinton. Das Diagramm setzt in der blauen, fetten Erde mit der ersten Tannen-Zeit ein. Die Erle-Kurve beginnt hier mit 64 %, sinkt aber rasch auf 30 % ab. Die Tanne ist mit etwa 20 % vertreten; die *Taxaceae-Cupressaceae* erreichen ihr erstes Maximum mit 17 %. Die Kiefern-Werte liegen bei 10 %; Birke, Fichte und Lärche sind nur mit wenigen Prozenten vertreten. Unter den Nichtbaumpollen sind die Gramineen und perisporlose Farnsporen vorherrschend; häufig sind auch Pollen vom *Ilex*-Typ, die hier ihr Maximum mit 13 % erreichen, und Mikrosporenmassulae von *Azolla filiculoides*. Am Ende der ersten Tannen-Zeit erleidet die Tanne einen Rückgang auf 12 %; ebenso sinken Kiefer und *Taxaceae-Cupressaceae* auf 8 bzw. 6 %. Gleichzeitig steigt die Erle-Kurve erneut auf 52 %, und die Fichte zeigt ein erstes Maximum mit

9 %. Die Tannen-Werte steigen dann rasch an und kulminieren mit 40 %; die Kiefer steigt auf 20 % und die Erle-Kurve sinkt auf 20 % ab. Fichte, Birke, Lärche und die Taxaceae-Cupressaceae bewegen sich um 5 %. Die Nichtbaumpollen zeigen in dieser Periode ein Minimum mit 12 %. Neben den häufigen Pollen vom *Ilex*-Typ ist das Auftreten von *Rhus* bemerkenswert. Gegen Ende der Tannen-Zeit steigt die Birke stark an und kulminiert in der anschließenden Birken-Zeit mit 28 %. Die Erle steigt ebenfalls wieder an und überlagert mit 34 % alle übrigen Baumpollen. Die Kiefern-Kurve sinkt zunächst ab, steigt aber rasch wieder auf 22 % und bewegt sich mit der sinkenden Birken-Kurve ein Stück auf gleicher Höhe. Die Tannen-Werte nehmen allmählich auf wenige Prozente ab; auch *Larix* und *Picea* liegen ebenfalls unter 5 %, wohingegen die Taxaceae-Cupressaceae allmählich wieder zunehmen. Unter den Nichtbaumpollen erreichen die perisporlosen Farnsporen ihre Kulmination mit 42 %; auch Gramineen sind stark vertreten. *Sphagnum*-Sporen treten in geschlossener Kurve auf. Das Diagramm endet mit einer Kiefern-Zeit; ihre Kurve kulminiert mit 44 %. Erle und Birke sinken unter 10 % ab, steigen aber allmählich wieder an. Die Taxaceae-Cupressaceae erreichen ein zweites Maximum mit 18 %; ebenso zeigt die Fichte einen Anstieg auf 13 %. Tanne und Lärche erreichen nur wenige Prozente; auch nimmt die Kurve der Nichtbaumpollen stark ab.

4. Paläobiologische Gliederung und Deutung des Jockgrimer Pleistozän

4.1 Die Vegetationsentwicklung

Auf Grund der Pollendiagramme läßt sich die Vegetationsentwicklung des Jockgrimer Pleistozän in sieben Zeitabschnitte gliedern, die im Unterschied zur stratigraphischen Schichtenfolge von SCHWEGLER (1935) mit den Buchstaben A bis G gekennzeichnet werden. Der mittlere Zeitabschnitt C läßt sich wieder in zwei Stufen unterteilen, nämlich in C 1. und C 2., der oberste Abschnitt G dagegen in drei Stufen G 1. bis G 3.

A. Ältere Kiefern-Zeit. Dieser Abschnitt sowie der folgende werden nur in dem am weitesten in die Tiefe reichenden Diagramm II erfaßt. Die Kiefer spielt eine überragende Rolle. Auch der Pollen vom *Pinus haploxylon*-Typ ist relativ hoch. Neben der Kiefer tritt bereits die Fichte häufiger auf. An Laubbäumen spielen nur Birke und Erle eine nennenswerte Rolle. Tannen- und Taxaceae-Cupressaceae-Pollen sind nur mit wenigen Prozenten vertreten. Grenze: Kiefer x Fichte.

B. Fichten-Zeit. *Picea* herrscht im Pollengehalt vor, jedoch spielt *Pinus* noch eine wichtige Rolle. Die Erle nimmt langsam zu. Birke, Tanne, Lärche und Taxaceae-Cupressaceae treten vereinzelt auf. Es folgt eine pollenfreie Zone.

C. Cupressaceen-Tannen-Zeit. Die Tanne beherrscht durchweg das Pollenbild, wird jedoch stellenweise von

der reichlich vertretenen Erle überlagert. Unter den Nichtbaumpollen sind außer den stark vertretenen Gramineen und perisporlosen Farnsporen besonders die Pollen vom *Ilex*-Typ, *Rhus* sowie die am Beginn der Tannen-Zeit reichlich auftretenden Mikrosporenen-Massulae von *Azolla filiculoides* wichtig. Der Abschnitt C läßt sich in folgender Weise untergliedern:

C. 1. Tannenzeit. Der untere Abschnitt ist durch eine starke Verbreitung der Taxaceae-Cupressaceae, neben denen die Kiefer etwas zurücktritt. Fichte, Birke und Lärche kommen nur in geringer Menge vor; die Erle ist die herrschende Baumart und überlagert hier die Tanne. Grenze: Tanne x Erle.

C. 2. Tannen-Fichten-Kiefern-Zeit. In diesem kurzen Abschnitt sind Tanne, Fichte und Kiefer etwa gleichmäßig stark vertreten mit jeweils etwa 10 % im Pollendiagramm. Die Erle nimmt stark zu; die Taxaceae-Cupressaceae verlieren an Bedeutung.

D. Kiefern-Tannen-Zeit. Nun erreicht die Tanne ihre höchste Verbreitung; nach ihr sind Erle und Kiefer die herrschenden Baumarten. Birke, Fichte, Lärche und Taxaceae-Cupressaceae spielen nur eine untergeordnete Rolle. Gegen Ende dieses Abschnittes erreichen die perisporlosen Farnsporen ihre größte Verbreitung; es treten auch regelmäßig *Sphagnum*-Sporen auf.

E. Kiefern-Birken-Zeit. Die Birke wird nun zum herrschenden Baum, wird jedoch stellenweise noch von der stark verbreiteten Erle überlagert. Die Kiefer beginnt zuzunehmen; ebenso steigt der Anteil der Taxaceae-Cupressaceae langsam an. Die Tanne verliert rasch an Bedeutung; Fichte und Lärche sind mit einigen Prozenten vertreten.

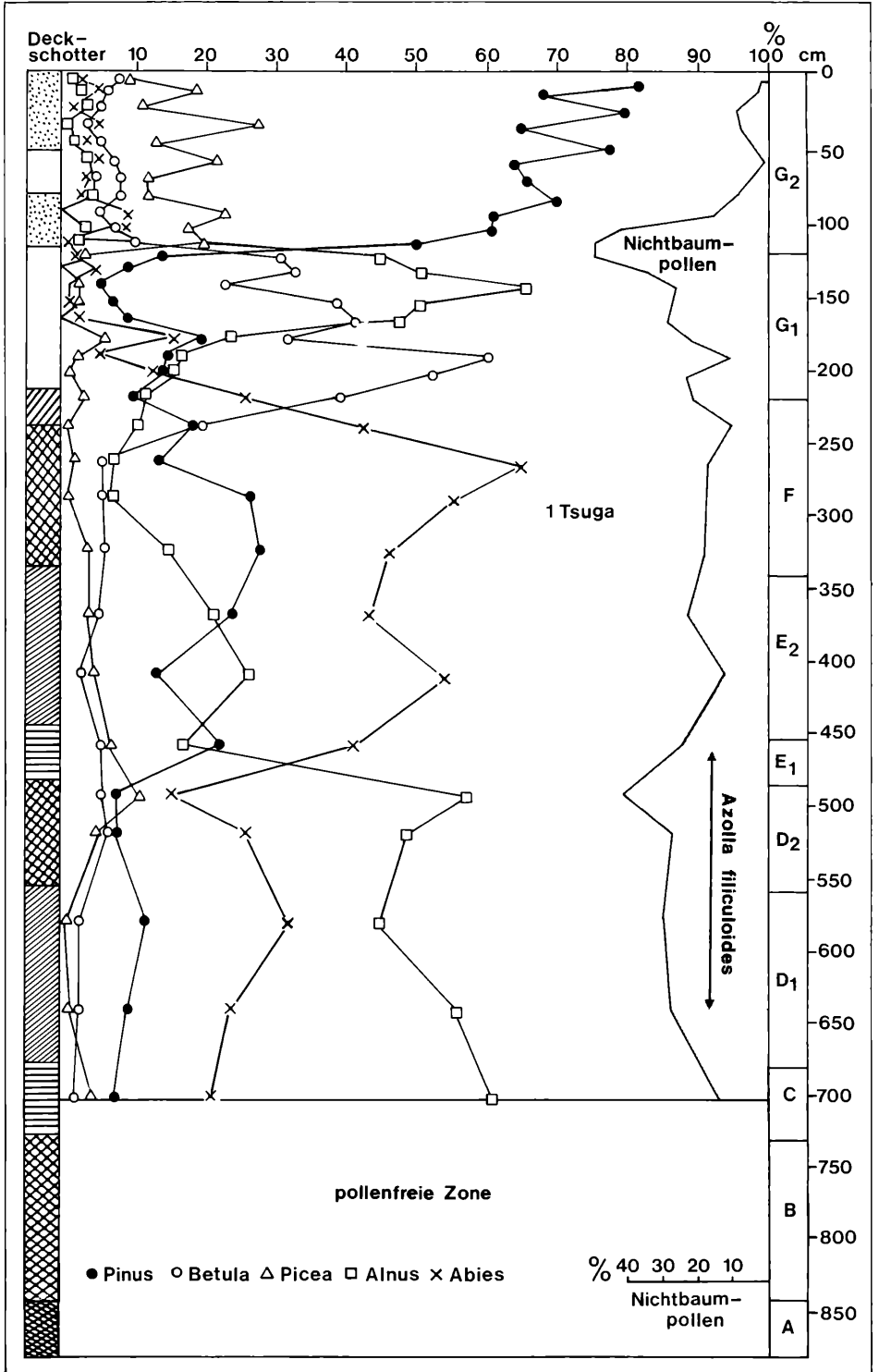
F. Fichten-Kiefern-Zeit. Dieser Abschnitt ist gekennzeichnet durch ein starkes Vorherrschen der Kiefer; der Anteil an *Pinus haploxylon*-Pollen nimmt ebenfalls zu. Außerdem beginnt ein erneuter Anstieg der Fichte; auch die Taxaceae-Cupressaceae nehmen weiter zu. Die Erle verliert endgültig ihre herrschende Rolle; die Birke nimmt ebenfalls ab, ist jedoch noch maßgeblich am Diagramm beteiligt. Tanne und Lärche treten nur vereinzelt auf. Unter den Nichtbaumpollen treten diejenigen vom *Ilex*-Typ stark zurück; Gramineen und perisporlose Farnsporen verlieren allmählich ihre starke Verbreitung. *Sphagnum*-Sporen kommen in geschlossener Kurve bis zu 5 % vor.

G. Junge Kiefern-Birken-Zeit. Es ist die Zeit der oberen Kohlenflöze. Die drei Flöze sind stellenweise durch zwei Tonlinsen getrennt.

G. 1. In dieser untersten Kohlenschicht erfährt die Birke einen kräftigen Vorstoß, teilweise bis über 60 %; ihr folgt die Erle mit einem Anstieg bis über 65 % nach.

G. 2. In dieser Schicht erfährt die Kiefer eine Zunahme bis fast 65 % und auch die Fichte steigt teilweise bis über 20 % an.

G. 3. In der obersten Kohlenschicht hält sich die Kiefer teilweise bei 50 % und auch die Fichte hält sich zum Teil



bei 15 %. Wichtig ist für die Kohlenflöze, daß darin *Sciadopitys*, *Rhus*, *Cedrus* u. a. in nennenswerter Menge auftreten.

4.2 Übersicht über die nachgewiesenen pflanzlichen Fossilien (Abb. 3–6)

Sphagnum-Sporen (Abb. 3, Fig. 1 a, b). In A–C stets nur vereinzelt gefunden, ab D jedoch in geschlossener Kurve auftretend und allmählich bis 5 % ansteigend. Die Exine ist etwas rau, und Tetraden gehen meist bis zur Peripherie mit etwas wulstigen Rändern.

Laubmoos-Sporen wurden regelmäßig in allen Abschnitten gefunden; sie sind durchschnittlich mit 5 % vertreten.

Drepanocladus sendtneri SCHIMP., cf. *wilsonii* MÖNKEM. Zum Teil den überwiegenden Bestandteil der Blätterkohle in Abschnitt G bildend (bestimmt von Herrn BURCK, Frankfurt a. M.).

Perisporlose Farnsporen (Abb. 3, Fig. 2). Treten fast stets sehr reichlich auf. Sie bilden am Ende von D mit über 40 % die Hauptmasse der Nichtbaumpollen. Sie sind von bräunlichgelber Farbe, glatt, bohnenförmig, stark lichtbrechend.

Lycopodium-Sporen (Abb. 3, Fig. 3 a, b). Wurden in den Abschnitten C und D regelmäßig gefunden, sonst treten sie nur vereinzelt auf. Die Tetradenmarken nur schwer sichtbar; Oberfläche mit dicken netzartigen Leisten.

Azolla filiculoides LAM. (Abb. 3, Fig. 4 a, b). Mikrosporen-Massulae häufig in Abschnitt C und D, Maximum in C mit 7 %. Die Massulae besitzen Glochidien, die unseptiert sind oder unter der Spitze eine Querwand aufweisen. Makrosporen konnten bei der Ausschlämmung der Proben nicht gefunden werden. Die beiden zur Sekt. *Eu-Azolla* gehörigen Arten *Azolla filiculoides* LAM. und *A. caroliniana* WILLD. unterscheiden sich durch die Glochidien, die bei *A. caroliniana* septiert sind, während sie bei *A. filiculoides* höchstens eine Scheidewand an der Spitze besitzen. Die Sekt. *Eu-Azolla* ist durch den dreiteiligen Schwimmpapparat der Makrospore von der Sekt. *Rhizosperma* zu trennen; hier haben die Makrosporen einen neunteiligen Schwimmpapparat und die Mikrosporen-Massulae keine Glochidien. Von der zu dieser Sektion gehörigen *Azolla tegeliensis* FLORSCH. wurden Massulae bisher noch nicht gefunden; da jedoch der Bau der Makrosporen der Sekt. *Rhizosperma* entspricht, ist anzunehmen, daß die Massulae keine Glochidien besitzen.

Nach Untersuchungen von FLORSCHÜTZ (1938) kommt den beiden Wasserfarnarten *Azolla tegeliensis* FLORSCH. und *A. filiculoides* LAM. eine große Bedeutung als Leitfossilien zu. Während in den unteren praerißpleistozänen Schichten der Niederlande nur *A. tegeliensis* gefunden wurde, die als Leitfossil für die Tegelenstufe (vor Günz?) gelten kann, tritt in den oberen praerißpleistozänen Schichten nur *A. filiculoides* auf und gilt als typisch für das Mindel-Riß-Interglazial. In den mittleren praerißpleistozänen Schichten kommt die eine oder andere Art vor; einmal wurden auch beide zusammen gefunden. *A. filiculoides* wurden seitdem in den Niederlanden, in England, Deutschland, Polen und an der unteren Wolga in pleistozänen Ablagerungen nachgewiesen. Die heutige Verbreitung von *A. filiculoides* umfaßt auch Kalifornien und Südamerika; die var. *rubra* kommt in Australien, Neuseeland und Tasmanien vor.

Taxaceae-Cupressaceae (Abb. 3, Fig. 5). *Inaperturopollinites* R. POT. sind im ganzen Profil vorhanden. Maxima fallen in die Zeit C (17 %) und in E–F (18 %). Es sind stets sekundär gefaltete Pollen mit feinkörniger Oberfläche.

Larix spec. (Abb. 5, Fig. 1). *Inaperturopollinites magnus* R. POT.

Der Pollen tritt in allen Abschnitten auf, jedoch meist nur mit 1–2 %; ein Maximum findet sich in F mit 5 %.

Sciadopitys spec. (Abb. 4, Fig. 1 a, b). Der Pollen wurde vereinzelt in einer Anzahl der Proben gefunden (1 bis 2 %); eine geschlossene Kurve wurde nicht erreicht. Gegenüber *Tsuga* sind die Pollenkörner klein (Durchmesser bis 50 µm) und meist sekundär gefaltet; die Oberfläche zeigt eine bläschenförmige Skulptur.

Tsuga diversifolia-Typ (Abb. 4, Fig. 2). Ein Pollenkorn in Diagramm III, Abschnitt F. Der Durchmesser beträgt 65 µm; die Oberfläche ist von grobwarziger Struktur. Die Breite der Randkrause betrug 5–6 µm. SCHWEGLER (1935) erwähnt massenhaftes Vorkommen von *Tsuga*-Pollen in Jockgrim, was wir bei keinem unserer Profile bestätigen konnten.

Pinus haploxyton-Typ (Abb. 4, Fig. 3). Der Pollen ist fast durchweg mit etwa 2 % vertreten. Ein Maximum fällt in A mit 11 %, in F mit 6 %. Vielleicht gehören die Pollen zu *Pinus cembra* L.

Pinus sylvestris-Typ (Abb. 4, Fig. 4). Der Pollen erreicht in A über 60 %; ist dann abfallend und steigt in B wieder auf 27 %, in C/D liegt er um 15 %, in E abfallend, in F starker Anstieg auf über 40 %. Es wurden Pollentypen verschiedener Größe gefunden, so daß mit dem Auftreten mehrerer *Pinus*-Arten zu rechnen ist. Abb. 4, Fig. 4 zeigt einen kleinen Pollen.

Pinus cembra L. Über den Fund eines Kiefernholzes mit glattwandigen Querracheiden von Jockgrim berichtet A. FIETZ (1953). Das Holz gehört mit großer Wahrscheinlichkeit zu *P. cembra*; es wird nicht angegeben, aus welcher Schicht es stammt. SCHWEGLER gibt Holzfund nur aus der „Braunkohle“ an. Wahrscheinlich wurde auch dieses Stück im Abschnitt G gefunden.

Abies spec. Der Pollen ist in allen Abschnitten vertreten, in A und B nur in wenigen Prozenten; ein Maximum wird in D mit über 40 % erreicht. In E folgt ein allmähliches Absinken. In F ist der Pollen nur noch gering vertreten.

Picea spec. (Abb. 5, Fig. 3). Der Pollen ist in allen Abschnitten mit durchschnittlich 5 % vertreten. Ein Maximum findet sich in B mit 51 %. Am Ende von C wird nur 9 % erreicht. In F erreicht der Pollen 22 %. Kleine *Picea*-Pollen, die zu *P. omoricoides* gehören könnten, treten nicht auf.

Cedrus spec. (Abb. 5, Fig. 4 a, b). Der Pollen tritt in fast allen Abschnitten mit 1–2 % auf. Er entspricht in der Größe den kleinsten *Pinus*-Typen. Die Wand des Pollenkornes ist außerhalb der Luftsäcke stark verdickt und gekörnt.

Salix spec. (Abb. 3, Fig. 6). Die Pollenkörner wurden vereinzelt gefunden, stets unter 5 %. A. FIETZ (1953) erwähnt den Fund von 6 Stück Pappel- oder Weidenholz ohne Angabe der Fundsicht.

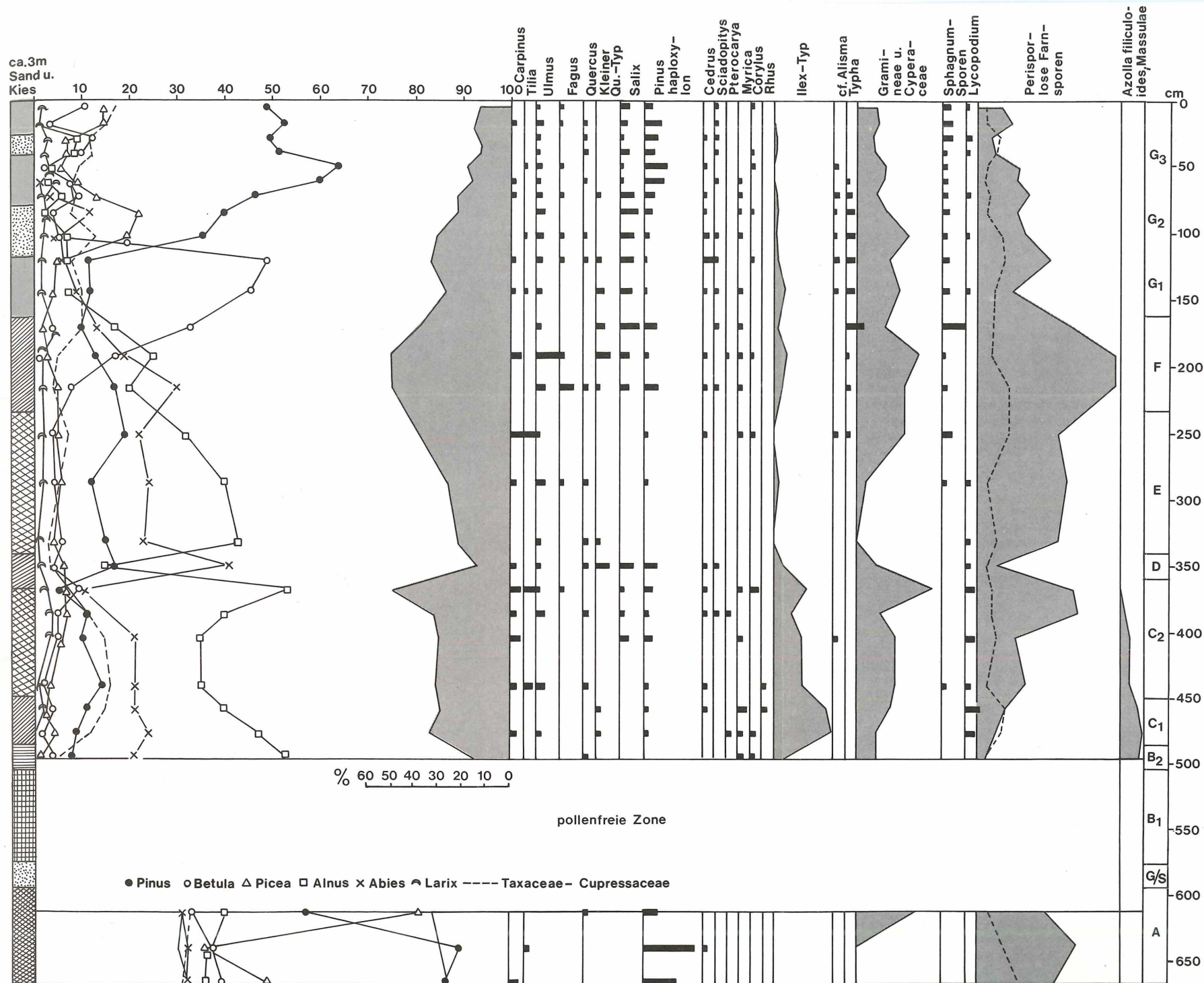
Myrica spec. (Abb. 4, Fig. 6). Der Pollen wurde sehr vereinzelt gefunden und zwar in den Abschnitten C bis F. Die Exine ist gegen die Poren zunehmend verdickt (stärker als bei *Corylus*, wo die Poren etwas vorspringen).

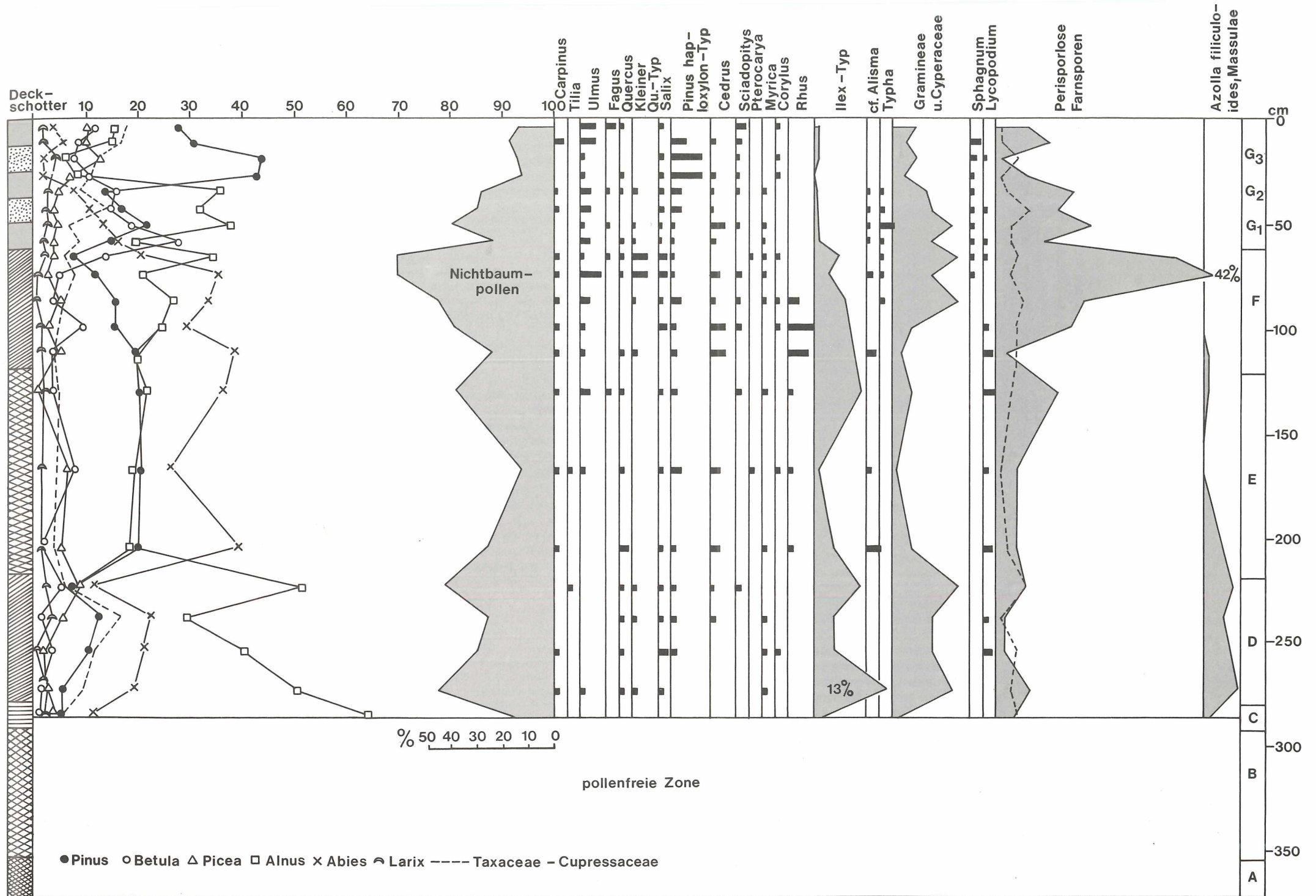
Pterocarya spec. Der Pollen wurde nur selten beobachtet in den Abschnitten C bis D. Die Exine ist glatt sowie mit 5–6 Poren ohne vorgezogene Ränder.

Betula spec. (Abb. 3, Fig. 7). In Abschnitt A mit vertreten, in B abnehmend, in C bis D um 5 %. Ein Maximum liegt in E mit über 50 %. A. FIETZ (1953) fand in Jockgrim 34 Stück Birken-Hölzer.

Alnus spec. (Abb. 3, Fig. 8). Der Pollen kommt in A mit 6 % vor; in B steigt er allmählich an, in C bis D erfolgt ein starker Anstieg auf über 60 %. Hier ist es der vorherrschende Pollen; ein endgültiges Absinken der Kurve geschieht in F. 20 Stück Erlen-Holz erwähnt A. FIETZ für Jockgrim ohne Angabe der Fundsicht.

Carpinus spec. (Abb. 5, Fig. 2 a, b). In fast allen Proben mit





1–2 % vertreten. Neben der normalen vierporigen Form treten auch große dreiporige Pollen vom *Carpinus*-Typ auf. *Carpinus caroliniana* WALT. besitzt z. B. nur dreiporige Pollen.

Corylus spec. (Abb. 4, Fig. 5 a, b). Der Pollen tritt sporadisch in den Abschnitten C–F auf, nie über 2 % ansteigend. Die Gestalt ist rundlicher als bei *Myrica*; die Exine ist an manchen Poren schwach verdickt und wenig vorspringend.

Ostrya spec. (Abb. 6, Fig. 4). Ein Pollenkorn fand sich in Diagramm III, Abschnitt C 3. Der fast kugelförmige Umriss ist charakteristisch; die Exine ist sehr dünn, der Porenrand kaum vorspringend.

Fagus spec. (Abb. 6, Fig. 5). Der Pollen wurde vereinzelt in C bis F gefunden; in Diagramm II, Abschnitt D, bis 5 %. Der Pollen gehört mit großer Wahrscheinlichkeit zu *Fagus sylvatica* L.

Quercus spec. (Abb. 6, Fig. 2 a, b). Der Pollen ist fast während der ganzen Ablagerungszeit mit 1–2 % vertreten. Die gefundenen Eichenpollen entsprechen keinem einheitlichen Typ. Nach mündl. Mitt. von Herrn FRANZ, Berlin, macht ein Pollen den Eindruck von *Qu. pyrenaica* WILLD. (= *Qu. toza* BAST.).

cf. *Aesculus* (Abb. 6, Fig. 3). Ein kleiner, porfaltiger Pollen mit schwach gekörnter Oberfläche wurde vereinzelt in Abschnitt C bis F gefunden; sein Maximum liegt bei D mit 5 %. Er zeigt Ähnlichkeit mit dem rauhen, vielleicht zu *Castanea* gehörigen Formen von *Tricolporopollenites cingulum* (R. POT.) PFL. & THOMS. Hier ist jedoch die Stäbchenschicht der Exine breiter als an den Seiten; eine größere Übereinstimmung besteht mit *Aesculus*.

Ulmus spec. (Abb. 6, Fig. 8). Dieser Pollen tritt während der ganzen Ablagerungszeit vereinzelt auf, von C bis F in geschlossener Kurve bis 5 %.

Rhus spec. (Abb. 6, Fig. 1 und 9 a, b). In Diagramm II wurde der Pollen nur spärlich nachgewiesen und zwar in C. In Diagramm III fand sich eine geschlossene Kurve von G mit einem Maximum in D mit 5 %. Der Pollen ist längsoval und von dunkelgelber Farbe. Die Exine ist fein gekörnt und die Falten von Längswülsten begleitend; die Poren sind gut sichtbar.

Ilex spec. (Abb. 6, Fig. 6 a, b). Ein Pollenkorn in Diagramm II, Abschnitt D. Die dreifaltige Exine ist mit etwa zwei µm langen keulenförmigen Warzen besetzt. Aquifoliaceae (*Ilex*-Typ) = *Tricolporopollenites marginatus* (R. POT.) PFL. & THOMS.; dieser Pollen ist von C–F regelmäßig auftretend. Seine Maxima hat er in C mit 13 % und D mit 9 %. Die Oberflächenskulpturierung ist feiner als beim normalen *Ilex*-Pollen. Auch in Buchenau (Krs. Hünfeld) wurde der Pollen in sehr geringer Menge gefunden (LESCHIK 1951).

Tilia spec. (Abb. 6, Fig. 7). Der Pollen tritt vereinzelt im ganzen Ablagerungsprofil auf, jedoch nie über 2 %.

Acer spec. Ein Stück vom Ahornholz gibt A. FIETZ (1953) für Jockgrim an; als Fundschicht ist die Braunkohle anzunehmen.

Gramineae = Poaceae (Abb. 6, Fig. 12). Die Pollen treten in Abschnitt B mit 12 % auf; sie nehmen aber dann etwas ab und erreichen eine Zunahme in G mit 16 %; hier erfolgt dann eine allmähliche Abnahme.

Typha spec. (Abb. 6, Fig. 11). Die Pollentetraden treten am Ende von D vereinzelt auf; in E und F kommen sie bis zu 4 % vor.

Cyperaceae. Der Pollen wurde nur ganz vereinzelt gefunden. *Carex*-Radicellen sind jedoch in E und F regelmäßig vertreten.

cf. *Alisma* (Abb. 6, Fig. 10). Ein kleiner, vielporiger Pollen, der wahrscheinlich hierher gehört, wurde vereinzelt gefunden.

Nymphaeaceae. Die Pollen dieser Formengruppe wurden in Abschnitt D gefunden.

Caryophyllaceae. Ein Pollenkorn tritt in Abschnitt D auf.

cf. *Stellaria* (Abb. 6, Fig. 13 a, b). Der Pollen tritt nur sporadisch

in einigen Proben auf. Es handelt sich um eine vielporige Form; die Exine ist verdickt, durch Stäbchen gestreift, außen gekörnt.

cf. *Galium*. Ein Pollenkorn fand sich in Diagramm III, Abschnitt F. Ericaceae. Eine Pollentetrade fand sich in Diagramm III, Abschnitt F.

Compositae = Asteraceae (Abb. 6, Fig. 14). Die Pollenkörner fanden sich vereinzelt in Abschnitt D.

4.3 Der pflanzengeographische Charakter der Jockgrimer Pleistozän-Vegetation

Die Vegetationsentwicklung des Jockgrimer Tons spiegelt eine deutliche symmetrische Klimafolge wider und besitzt somit die Kennzeichen eines echten Interglazials. An der Basis der Profile herrschende Kiefern- und Fichtenwälder (Abschnitt A und B) deuten auf ein kaltemperiertes (boreales) Klima mit feuchtkalten Wintern hin. Vielleicht handelte es sich um eine parkartige Steppen- und Waldsteppen-Formation. Das Temperaturoptimum des Interglazials fällt in die Tannen-Zeit (Abschnitt C). Die umliegenden Höhen der Hardt, der Vogesen, des Schwarzwaldes und des Odenwaldes trugen offenbar vorherrschend immergrüne Nadelwälder, meist wohl einen lichten Tannenwald mit beigemischten Kiefern des *sylvestris* und *haploxylon*-Typs. *Juniperus*, *Ilex*- und *Rhus*-Arten spielten als Unterholz eine Rolle. Vereinzelt waren *Picea*, *Larix*, *Cedrus* und *Sciadopitys* vertreten. Sommergrüne Laubgehölze, z. B. wie *Quercus pyrenaica* (*Qu. toza*), kamen vor; auch *Fagus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Pterocarya* und *Corylus* traten nur verstreut auf und mögen ihre Standorte vorwiegend in der Ebene des Rheintales gehabt haben. In den hier stockenden Auenwäldern hatte die Erle die Vorherrschaft, während Birke, Weide, Eiche, Ulme und *Myrica* nur wenig vertreten waren. Gräser, Farne und Laubmoose bedeckten den Boden. Besonders wichtig ist das Auftreten des wärmeliebenden Wasserfarns *Azolla filiculoides* in den Gewässern der Stromaue.

Der Charakter der Vegetation erinnert stark an die heutigen Wälder in der montanen Region der Mittelmeerländer. Die Gattung *Abies* spielt dort eine wichtige Rolle; sie ist außer der Hauptart *A. alba* in 10 weiteren endemischen Formen vertreten. In den Pyrenäen bildet (bzw. bildete) *A. alba*, in der Sierra Nevada *A. pinsapo* ausgedehnte Wälder und tritt oft zusammen mit *Pinus*-Arten auf. In den Bergwäldern der Balkanhalbinsel sind *Abies alba* und ihre nahestehenden Arten wie *A. borisii-regis* und *A. cephalonica* weit verbreitet; hier sind die Arten z. T. mit Fichte oder Buche, *Pinus nigra*, *P. peuce*, *P. heldreichii* und *Picea omorica* vergesellschaftet. Kiefern sind im gesamten Gebiet in zahlreichen Arten weit verbreitet. Baumförmige Wacholder (*Juniperus excelsa*, *J. oxycedrus*, *J. phoenicea* und *J. thysiflora*) treten ebenfalls z. T. waldbildend in den Berglagen der Mittelerrane auf. *Cedrus libani* bildet z. B. im Taurus zusammen mit *Abies cilicica* und *Juniperus foetidissima* ausgedehnte Wälder. Im hohen Atlas ist es *Cedrus atlantica*

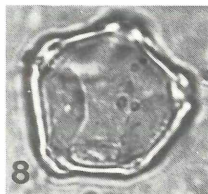
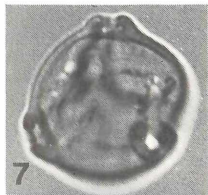
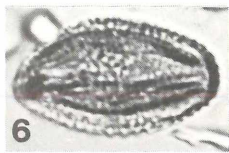
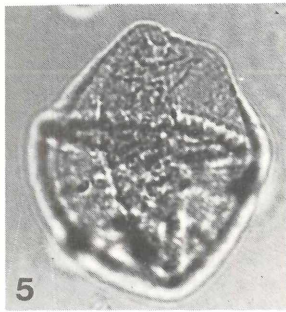
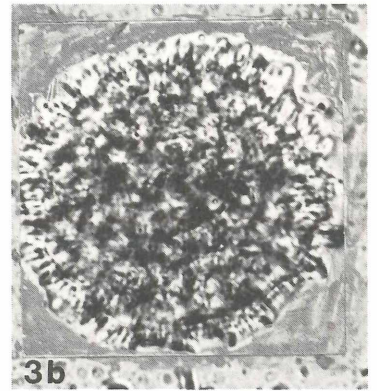
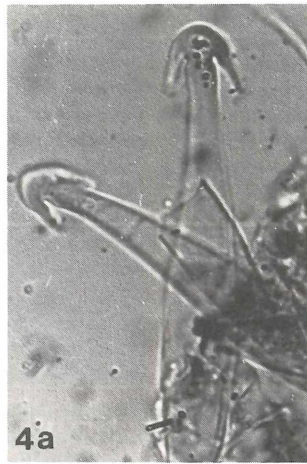
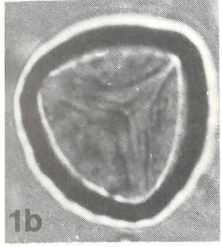
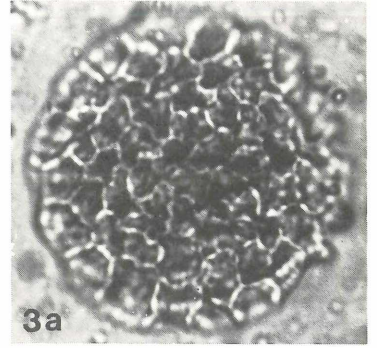
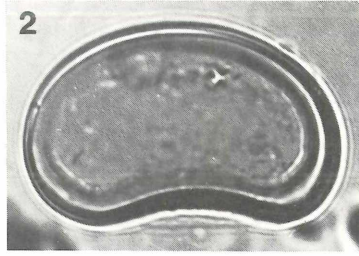
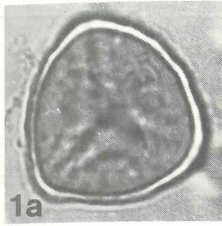


Tabelle 1. Vergleich der tierischen Fossilien von Jockgrim mit anderen Vorkommen

	Jockgrim	Mosbach	Mauer	Süßenborn	Cromer	Tegelen
<i>Hippopothamus amphibius</i>	+	+	+	–	+	–
<i>Elephas meridionalis</i>	<i>meridionalis/ trogontheri</i>	+	–	–	+	+
<i>E. trogontheri</i>	+	+	+	+	+	–
<i>Dicerorhinus etruscus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Alces latifrons</i>	+	+	+	+	+	–
<i>Megaceros verticornis</i>	+	+	–	+	+	–
<i>Cervus elaphus</i>	+	+	+	+	+	–
<i>Caprolus capreolus</i>	+	+	+	+	+	–
<i>Bison priscus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Equus</i>	<i>E. robustus</i>	<i>E. mosbachensis</i>		<i>E. germanicus</i>	<i>E. mosbachensis</i>	<i>E. stenonis</i>
<i>Trogontherium cuvieri</i>	+	+	+	–	+	+
<i>Castor fiber</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Ursus</i>	<i>U. denigeri</i>	<i>U. denigeri</i>		<i>U. süßenbornensis</i>	<i>U. savini</i>	<i>U. etruscus</i>
<i>Canis</i>	<i>C. nescherensis</i>	<i>Canis mosbachensis</i>		<i>C. mosbachensis</i>	<i>C. spec.</i>	–
<i>Desmana</i>	<i>D. thermalis-jockgrimensis</i>	<i>D. moschata-mosbachensis</i>	–	–	<i>D. magna</i>	<i>D. spec.</i>
<i>Emys spec.</i>	+	–	–	–	–	–

gehören noch in die diskordant überragenden Deckschotter über der kohlenführenden Schicht. In jüngerer Zeit sind solche Reste weder dort noch in den Kohlen geborgen worden. Außer den bereits genannten Arten sind auch *Equus robustus*, *Bison priscus*, *Capreolus capreolus* und *Castor fiber* vertreten; alle Arten, die entschieden für pleistozänes Alter des Jockgrimer Tonlagers sprechen.

Nach dem Faunenbestand (Tabelle 1) handelt es sich in Jockgrim um frühes Pleistozän; die Fauna ist jedenfalls jünger als Pliozän und älter als Mindelglazial. Innerhalb dieser Zeitspanne wurden von den einzelnen Untersuchern verschiedene Einstufungen vorgenommen:

SÖRGE (1925) = Mindel I-Glazial

SCHWEGLER (1935) = Präglazial (Prägünz)

HELLER (1954) = Günz I-Glazial

ADAM (1952) = Altpleistozän zwischen Antiquus-Fauna von Mauer und Meridionalis-Stufe von Mosbach.

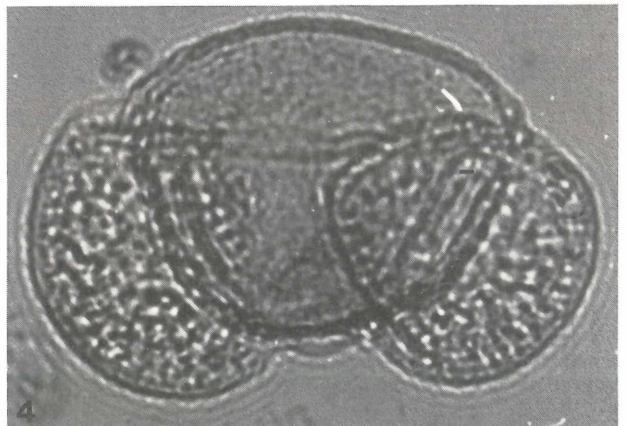
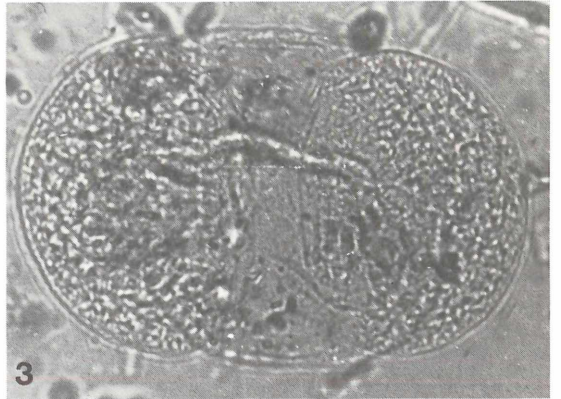
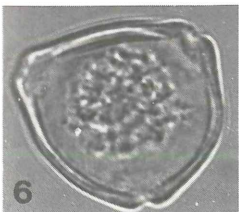
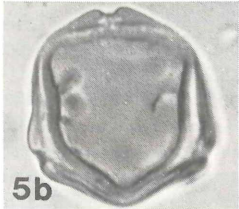
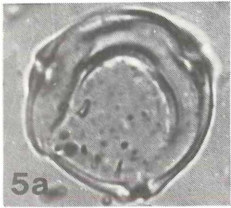
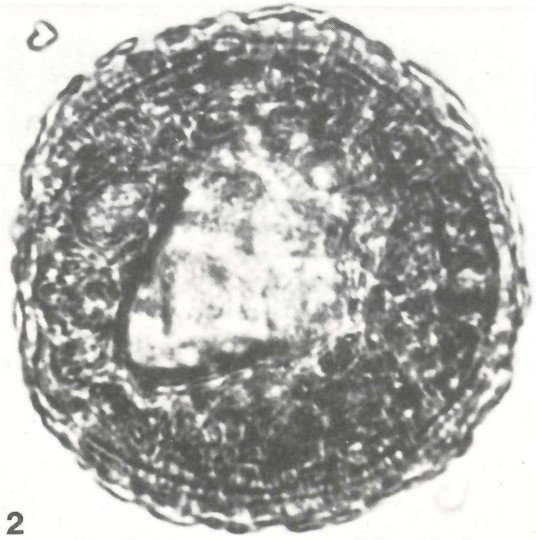
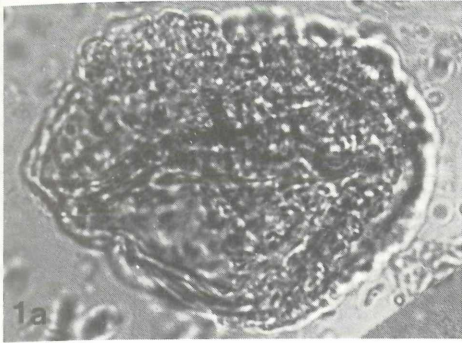
Es soll hier nicht weiter erörtert werden, welche Gründe die Autoren jeweils für die vorgenommene Einstufung angeführt haben.

5.2 Verteilung der Fauna im Jockgrimer Tonlager

Über die stratigraphische Verteilung der tierischen Reste im Jockgrimer Ton liegt eine Untersuchung von KUSS (1955) vor. Diese Arbeit gründet sich auf Vergleiche der Angaben von Sammeletiketten aus dem Jahre 1935. Fossilfunde aus drei verschiedenen Tonlagern werden

nach diesen Angaben in das von SCHWEGLER (1935) aufgestellte stratigraphische Schema eingeordnet. Wegen der wechselhaften Schichtenfolge in den einzelnen Tongruben ist eine Parallelisierung jedoch nicht in jedem Fall sicher durchführbar. Die Horizontbezeichnung des Grubenpersonals („Erden“) ist wohl kaum als verlässlich anzusehen, wie auch KUSS (l. c.) annimmt. Sie wird nach rein praktischen Gesichtspunkten durchgeführt; so heißt z. B. ein dunkler, bituminöser Ton „schwarze, fette Erde“, ohne Rücksicht auf seine Lage im Profil. Eine schwarze, fette Erde tritt aber nach unserer Ansicht in Schicht 6 und 4 sowie z. T. auch in Schicht 5 (E.1) auf. Unsere Untersuchungen haben gezeigt, daß eine sichere Parallelisierung der Schichten nur auf Grund der Pollenanalyse möglich wird. So ist Schicht 1, wenn sie als sandige, grüne Erde auftritt, pollenfrei; als stark tonhaltige, gelbe Erde entspricht sie der Kiefern- und Fichten-Zeit (Abschnitt A–B). Schicht 2 (als blaue, leichte Erde oder als Steinton ausgebildet) wurde immer pollenfrei gefunden; Schicht 3 bis 6 (blaue, fette Erde, schwarze, fette Erde, graue, leichte Erde, schwarze, fette Erde) entspricht der Tannen-Zeit (Abschnitt C–F), Schicht 7 (Braunkohle) der Birken- und Kiefern-Zeit (Abschnitt G).

Abbildung 4. 1 a, b: *Sciadopitys spec.* – 2: *Tsuga diversifolia*-Typ. – 3: *Pinus haploxylon*-Typ. – 4: *Pinus sylvestris*-Typ. – 5 a, b: *Corylus spec.* – 6: *Myrica spec.*



Unter diesen Gesichtspunkten ist die von Kuss (l. c.) vorgenommene Horizontierung der tierischen Fossilien mit Vorbehalt aufzunehmen. Sicher ist, daß die Hauptmenge der Fossilien aus den Schichten 3 bis 6 entstammt, die sich um das Temperaturoptimum (Tannenzeit D) gruppieren. Die „Braunkohle“ (Schicht 7) lieferte keine tierischen Fossilien, Schicht 2 (blaue, leichte Erde, Steinton) wahrscheinlich ebenfalls nicht. Für *Dicerorhinus etruscus* wird als Fundschicht „blaue Erde“ (?) angegeben; es kann sich aber ebensogut um Schicht 3 handeln. Die Angabe von SCHWEGLER (1935), daß das Jockgrimer Flußpferd „mit großer Wahrscheinlichkeit“ der Schicht 2 entstammt, ist durch nichts bewiesen. In Schicht 1 (grüne oder gelbe Erde) kommen nach Kuss (1955) *Dicerorhinus etruscus*, *Cervus*, *Capreolus capreolus* und *Elephas (meridionalis ?)* vor. Für die Elefanten wird als Fundschicht in der Grube „Waldäcker“ eine gelbe Erde in 4,10 m Tiefe angegeben, die Kuss für Schicht 1 hält. In der gleichen Grube wurden in einer 7 m tief liegenden schwarzen fetten Erde, die nach Kuss Schicht 4 entsprechen soll, *Cervus* und *Equus germanicus* gefunden. Es ist unmöglich, daß unter der liegenden Schicht 1 noch einmal eine schwarze fette Erde auftritt; die Horizontierung von *Elephas* in Schicht 1 ist auf jeden Fall unsicher. Möglicherweise handelt es sich bei dieser „gelben Erde“ um eine eisenschüssige Schicht in der grauen leichten Erde, wie sie z. B. als E.1 in unserem Profil II auftritt; sie weist in der Färbung große Ähnlichkeit mit der gelben Erde in A auf. Das gleiche gilt auch für den Fund von *Cervus* in einer „gelben fetten Erde“ in 3,50 m Tiefe in der Grube Waldäcker.

Capreolus capreolus und *Dicerorhinus etruscus* wurden in der Grube Ohlfahrt in 9 bis 12 m Tiefe in einer grünen Erde, die wohl zweifellos der Schicht 1 entspricht, gefunden; nur für die beiden Formen ist also die Lokalisierung in Schicht 1 wahrscheinlich richtig. Kuss (1955) gelangt zu dem Ergebnis, daß dem Jockgrimer Tonlager weder faunistische Grenzen noch klimatische Schnitte nachzuweisen sind. Die Einheitlichkeit der Fauna im Hauptkomplex der Tone entspricht jedoch der den Höhepunkt der Florenentwicklung darstellenden Tannenzeit. Eine Abkühlung des Klimas beginnt erst in der Braunkohle mit der Birken- und Kiefernzeit. Ein klimatischer Schnitt in der Fauna wäre in dieser Schicht zu erwarten; hier fehlen jedoch die tierischen Fossilfunde. In der ebenfalls einem kühleren Klima entsprechenden Schicht 1 sind die tierischen Funde zu spärlich und problematisch bezüglich der autochthonen Natur, so daß Schlußfolgerungen auf das Klima nicht möglich sind.

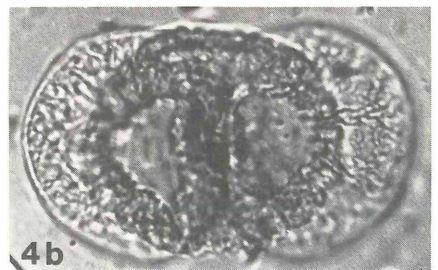
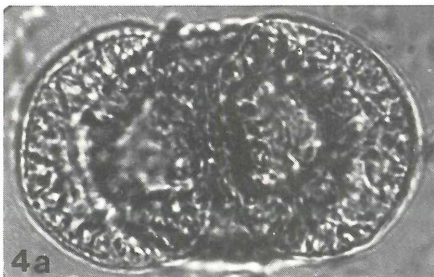
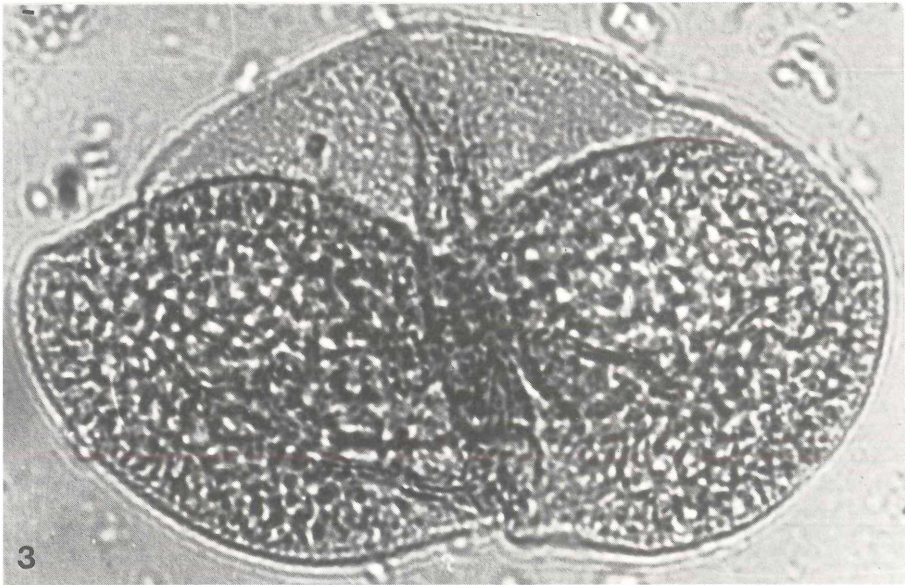
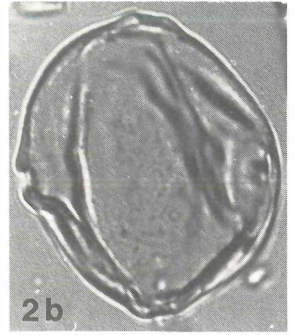
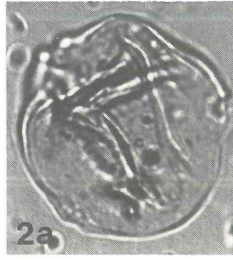
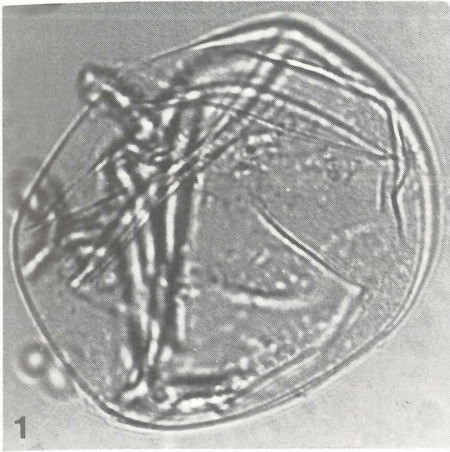
6. Pollenstratigraphische Einstufung des Jockgrimer Interglazials

Die der Mindel-Eiszeit (= Elsterglazial) vorausgegangene Warmzeit (Cromer-Interglazial) ist bisher nur von wenigen Fundorten bekannt; hierher gehören das Cromer-Forest-Bed im östlichen Anglien, das Interglazial von Bilshausen (Unter-Eichsfeld), das Interglazial von

Westerhoven (Niederlande) und wahrscheinlich auch die von STARK & OVERBECK (1932) untersuchten Ablagerungen von Johnsbach in Schlesien (heute zu Polen gehörig). Am letztgenannten Ort entspricht das Diagramm offenbar dem Ausgang einer Interglazialzeit und ist gekennzeichnet durch die Vorherrschaft von Nadelbäumen (*Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Juniperus*, *Larix* und *Pinus cembra* treten ebenfalls auf). Das vollständige Diagramm für die Interglazialzeit lieferte bisher Bilshausen (LÜTTIG & REIN 1954, REIN 1955). Hier treten Pollen vom *Pinus haploxylon*-Typ mit 5 % auf; *Tsuga*, *Taxodium* und Cupressaceae erreichen etwa 2 % (sind vielleicht nur umgelagert). Ein von THOMSON (bei WOLDSTEDT 1954) leider nur an acht Proben untersuchtes Diagramm des Cromer-Forest-Bed beginnt mit einer Birken-Kiefernzeit; es folgt eine Eichenmischwaldzeit, in welcher gegen Ende 1–2 % *Carpinus*-Pollen auftreten, und schließt im Hangenden mit einer Fichten-Kiefernzeit. Nach THOMSON fehlen hier Tertiärformen, doch verweisen LÜTTIG & REIN (1954) auf eine Diskussionsbemerkung von R. G. WEST auf der Tagung der Deutschen Quartärvereinigung 1954 in Segeberg, wo nach unveröffentlichter Untersuchung (soweit wir wissen) verschiedener Ablagerungen des Cromer-Interglazials in Großbritannien auch Pollen von *Abies* und Spuren tertiärer Relikte (*Tsuga*, *Carya*, *Juglans*) festgestellt wurden (vgl. WEST & GODWIN 1958). Danach können die von LÜTTIG & REIN (l. c.) in Bilshausen beobachteten Pollen von Tertiärformen vielleicht doch autochthoner Herkunft sein. Das Diagramm von Bilshausen umfaßt eine basale Birken-Kiefernzeit, eine langandauernde Eichenmischwaldzeit, eine Hainbuchenzeit, eine Fichten-Tannenzeit und schließt wiederum mit einer Kiefern-Birkenzeit ab. Sehr ähnliche Verhältnisse fanden ZAGWIJN & ZONNEVELD (1956) in dem ebenfalls dem Cromer-Interglazial zugeordneten Tonlager von Westerhoven in Nord-Brabant (Niederlande). Auch dort treten nur sehr spärlich Tertiärelemente auf (*Carya*, *Pterocarya* und vereinzelt *Tsuga*). Das Diagramm ist nur unvollständig erfaßt worden; an der Basis liegt eine subarktische Kiefern-Birkenzone; darüber folgt eine Kiefern-Fichtenzeit und schließlich eine Eichenmischwaldzeit, welche dem Klimaoptimum entspricht.

Die wichtigsten Kennzeichen der Cromer-Warmzeit sind die Dominanz des Eichenmischwaldes im Klimaoptimum, die vorwiegend aus Eiche und Ulme gebildet werden. *Carpinus*, *Corylus* und *Fagus* spielen nur eine sehr untergeordnete Rolle; nur sehr spärlich kommen Tertiärelemente vor, deren autochthone Natur z. T. noch problematisch ist. Charakteristisch ist das Vorkommen von *Azolla filiculoides*. Der dem Günz-Mindel-Interglazial (= Cromer) zugeordnete Diagrammschnitt des Profils von Leffe in Oberitalien (VENZO 1950, LONA 1950, LONA & FOLLIERI 1959) zeigt eine absolute Vorherrschaft des Eichenmischwaldes und daneben

Abbildung 5. 1: *Larix spec.* – 2 a, b: *Carpinus spec.* – 3: *Picea spec.* – 4 a, b: *Cedrus spec.*



nur noch sehr wenig Tertiärformen, darunter kein *Tsuga* mehr. *Tsuga*-Pollen sind indessen in Lefte in allen älteren Abschnitten regelmäßig vertreten.

Aus einer interglazialen Flußablagerung bei Vogelheim (Ruhrgebiet) beschreibt KRAUSEL (1937) neben zahlreichen Makroresten, darunter wärmeliebende Elemente wie *Buxus*, *Staphylea* und *Vitis*, auch Pollenspektren mit einem hohen Anteil an Tertiärformen. Die offenbar dem Klimaoptimum entsprechenden Proben enthielten neben Eichenmischwald-Komponenten viel *Tsuga*-Pollen (bis 25 %) und in ziemlicher Menge auch *Pterocarya* (bis 5 %); daneben war *Abies* mit 12 % vertreten, jedoch keine Buche. Der ganze Schichtkomplex, der die Interglazialflora enthält, ruht auf Kreide und Mergel und wird diskordant von saaleiszeitlichen Bildungen überlagert. Das Interglazial wurde deshalb von geologischer Seite als Elster-Saale-Interglazial eingestuft; in dieser Einstufung wird das Vorkommen auch von WOLDSTEDT (1958) angeführt. Die sehr beträchtlichen Anteile an Tertiärformen sprechen jedoch gegen ein mittelpleistozänes Alter. Sehr ähnlich wie in Vogelheim liegen die Verhältnisse in dem in späterer Zeit von BRELIE, KLIPPER & TEICHMÜLLER (1959) untersuchten Interglazial von Frimmersdorf an der Erft. Auch hier sprechen die Lagerungsverhältnisse für Mindel-Riß-Interglazial. Bemerkenswert ist das Vorkommen von *Juglans*, *Pterocarya* und *Keteleeria*-ähnlichen Pollen, die bisher in Mitteleuropa in solchen als relativ jung geltenden Ablagerungen nicht beobachtet wurden. In Vogelheim wurden auch *Pterocarya*-Nüsse gefunden, die sich einwandfrei als autochthon erwiesen haben.

Durch eine Kaltzeit (Günz) getrennt, folgt unter dem Cromer-Interglazial eine in den Niederlanden als Waal-Interglazial ausgeschiedene Warmperiode, die nach Auffassung von ZAGWIJN (1957) der im Diagramm von Lefte zwischen Günz I und Günz III eingeschalteten Warmzeit entsprechen soll; in Lefte wird diese Warmzeit durch einen kurzen Kaltvorstoß (als Günz II gedeutet) in zwei Abschnitte geteilt. Hier sind Pollen von *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans* und *Tsuga* stark vertreten (bis 50 %); daneben besteht schwächer ausgeprägt der Eichenmischwald mit maximal 15–25 %. Im niederländischen Waal-Interglazial sind Tertiärformen (*Carya*, *Pterocarya*, *Tsuga*) weniger häufig (bis 10 %); dafür ist die Kiefer vorherrschend; aber auch der Eichenmischwald ist mit ziemlichem Anteil vertreten. Zugleich wurde *Azolla filiculoides* in großem Anteil gefunden. Die Mengenunterschiede zwischen den Gehölzpollen in der niederländischen Waal-Warmzeit und dem damit korrelierten Abschnitt des Diagramms von Lefte lassen sich unschwer durch die verschiedene geographische Lage der Fundpunkte erklären.

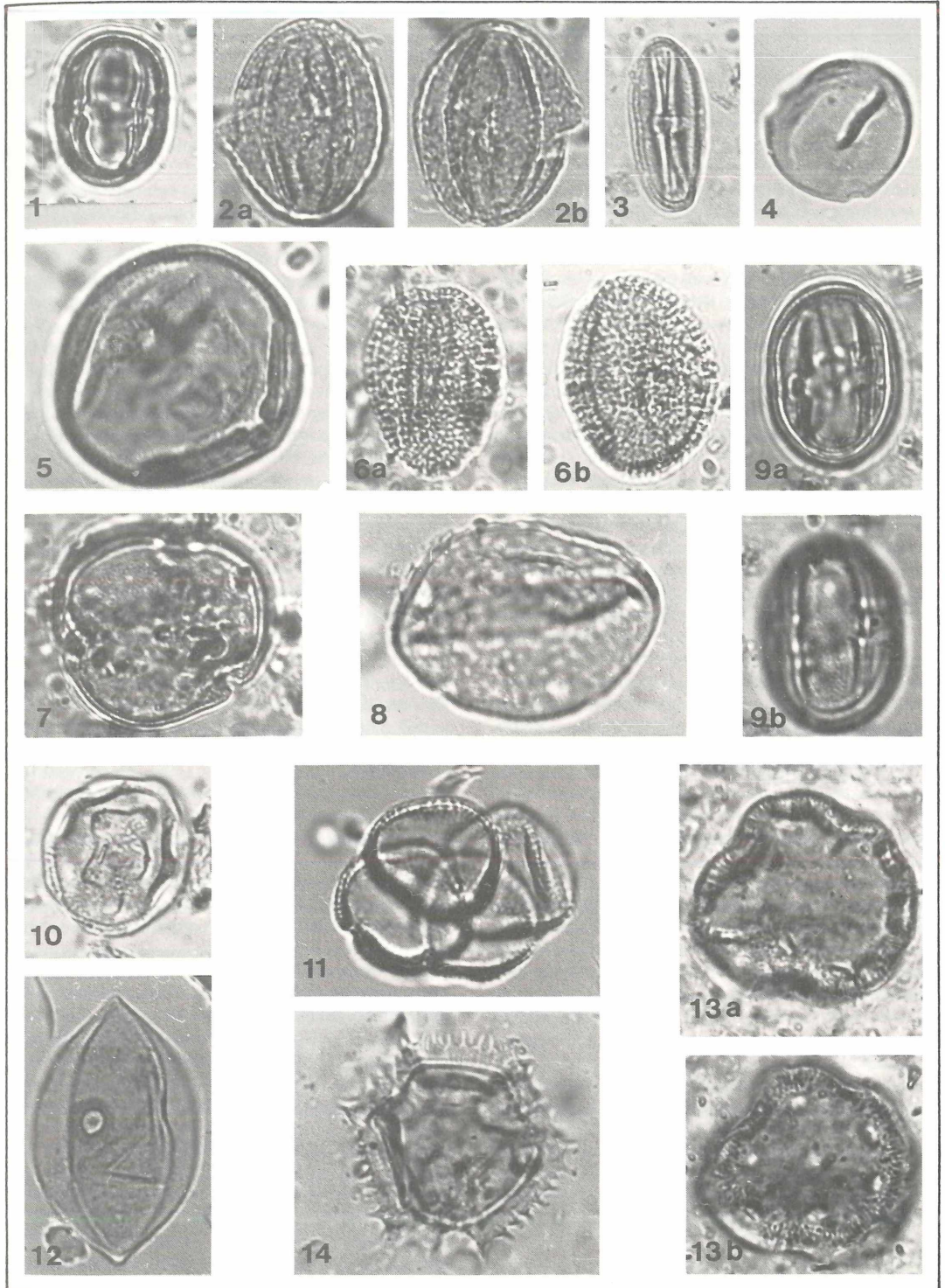
Unter dem Waal-Interglazial folgt, getrennt durch die Menap-Kaltzeit (Günz I), der Tegelenenton. Diese durch eine reichhaltige Makroflora bekannten Schichten bilden den oberen Teil einer aus Sanden und Tonen bestehenden, jetzt mit Sicherheit als interglaziale Bildungen erkannte Schichtenfolge, die als älteste pleistozäne

Warmzeit Europas gilt und durch die Prätegelen-Kaltzeit (ZAGWIJN 1957, 1959) vom Oberpliozän geschieden ist. Während früher der Tegelenenton noch in das Tertiär gestellt wurde, hat man heute erkannt, daß er von einwandfreien Glazialsedimenten unterlagert wird und vor allem seine Flora gegenüber der pliozänen Reuwerstufe eindeutige Merkmale der Verarmung aufweist (VLERK & FLORSCHÜTZ 1953, REIN 1955). Immerhin ist die Tegelenflora noch durch eine bemerkenswerte Anzahl von Tertiärformen ausgezeichnet; neben *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans* und *Tsuga* kommen z. B. *Eucommia*, *Phellodendron*, *Magnolia*, vielleicht auch sporadisch *Sciadopitys*, *Castanea* und *Nyssa* vor. Im Pollenbild überwiegen die Nadelhölzer, vertreten durch *Pinus* (*sylvestris* und *haploxylon*-Typ) neben *Picea* und *Cupressaceae* (vermutlich *Juniperus*), während die Laubgehölze zurücktreten und auch im Optimum des Interglazials immer noch etwa 30 % *Pinus* vorkommen. BRELIE & REIN (1952) unterschieden eine obere Stufe als eigentliches Tegelen und eine untere Stufe als Prätegelen im Sinne von VLERK & FLORSCHÜTZ (1953). Die untere Stufe der Tegelen-Warmzeit weist noch etwas mehr Tertiärelemente auf und ist durch das Vorkommen von *Fagus* gekennzeichnet (Buchen-Eichen-Zeit), während die obere Stufe keine Buche enthält, dafür mehr *Quercus* und *Corylus*. ZAGWIJN (1957) teilt später ein Diagramm von Meinweg in den Niederlanden mit, das von Reuwer bis zum Tegelen reicht; in seinem dem Reuwer zugehörigen Abschnitt sind die Tertiärformen insgesamt mit über 40 % vertreten, im Tegelen sind es dagegen kaum 10 %.

Ein wichtiges Kennzeichen für die Tegelen-Flora ist das Vorkommen der ausgestorbenen *Azolla tegeliensis* (FLORSCHÜTZ 1938), die in den folgenden Warmzeiten nicht mehr auftritt und dort von *A. filiculoides* vertreten wird. Es ist allerdings noch unklar, ob *A. tegeliensis* auf das niederrheinische Vorkommen beschränkt ist oder in gleichaltrigen Sedimenten eine weitere Verbreitung besaß; in den als Tegelen eingestufteten Interglazialbildungen anderer Gebiete wurde die Art jedenfalls nicht beobachtet.

In den von ZAGWIJN (1957) als gleichaltrig mit dem Tegelen betrachteten Abschnitten zwischen Donau II und Günz I – nach der Einteilung von VENZIO – sind analog zu den Verhältnissen im Waal-Interglazial wesentlich höhere Anteile an Tertiärformen vorhanden (30–50 %) als am Niederrhein. In Lefte wird diese Schichtenfolge durch einen Kaltvorstoß, als Donau III-Glazial gedeutet, in zwei Abschnitte gegliedert. Möglicherweise ist auch im niederrheinisch-niederländischen Gebiet eine solche kalte Zwischenperiode innerhalb des Tegelen vorhanden, die jedoch offenbar pollenanalytisch nicht erfaßt werden konnte; denn aus diesem Gebiet fehlen

Abbildung 6. 1: *Rhus* spec. – 2 a, b: *Quercus* spec. – 3: cf. *Aesculus*. – 4: *Ostrya* spec. – 5: *Fagus* spec. – 6 a, b: *Ilex* spec. – 7: *Tilia* spec. – 8: *Ulmus* spec. – 9 a, b: *Rhus* spec. – 10: cf. *Alisma*. – 11: *Typha* spec. – 12: Gramineae (Poaceae). – 13 a, b: cf. *Stellaria*. – 14: Compositae (Asteraceae).



wahrscheinlich solche Diagramme.

Mit dem Tegelen-Interglazial vergleichbare Abschnitte finden sich auch in der von SZAFER (1953) untersuchten mächtigen Schichtenfolge von Mizerna am Nordfuß der Hohen Tatra in Südpolen. Der als Mizerna III bezeichnete Diagramm-Teil weist einen ähnlichen Florencharakter wie das Tegelen auf. An Tertiärformen fanden sich hier außer den auch im niederrheinischen Gebiet vertretenen Gattungen *Tsuga*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Magnolia* und *Castanea*, auch solche von *Sciadopitys*, *Keteleeria*, *Zelkova*, *Nyssa* u. a. SZAFER vergleicht Mizerna III zwar mit dem Tegelen, ordnet jedoch diesen Abschnitt in das Günz-Mindel-Interglazial ein und deutet die zwischen Mizerna III und den tieferen tertiären Schichten mit Reuwer-Flora eingeschaltete Kaltzeit als Günz-Glazial. Daß diese Auffassung jedoch unrichtig ist, haben bereits ZAGWIJN (1957) und WOLDSTEDT (1958, S. 251) hervorgehoben; der in Frage kommende Glazialhorizont muß eher mit der Prägiazialen-Kaltzeit bei ZAGWIJN (= Brüggen-Kaltzeit bei WOLDSTEDT) verglichen werden.

Hinzuweisen ist ferner auf die von LESCHIK (1951) untersuchten Tonsedimente mit eingeschalteten Kohleflözen von Hünfeld bei Fulda (Hessen). Die Pollenanalyse ergab von unten nach oben einen Übergang von Eichenmischwald mit *Fagus* und *Carpinus* in einen borealen Wald mit Kiefer, Birke und Fichte. Die Entwicklungsfolge wird von wärmeren und kühleren Zwischenperioden unterbrochen. In der mittleren, wärmeren Phase treten *Tsuga*, *Pterocarya* und *Castanea* mit beträchtlichen Anteilen auf. LESCHIK (1951, 1952) betrachtet das Buchenauer Vorkommen durchweg als tertiär und erklärt die Vegetationsentwicklung durch vorpleistozäne Klima-Oscillationen. WOLDSTEDT (1958, S. 221) möchte hingegen wenigstens die höheren Horizonte von Buchenau als Pleistozän einstufen und das klimatische Optimum mit *Tsuga*, *Pterocarya* und *Castanea* dem Tegelen gleichsetzen, während die vorausgehende Kiefern-Fichten-Phase als Äquivalent der Brüggen-Kaltzeit (Prätogelen) betrachtet wird. Die von BAAS (1931–1932) untersuchte Flora von Schwanheim unweit Frankfurt am Main hat ebenfalls verschiedene Einstufungen erfahren, die sich zwischen Günz-Mindel-Interglazial und Oberpliozän bewegen. Da der Florencharakter von Schwanheim der Tegelen-Flora ziemlich nahekommt, sieht WOLDSTEDT (1958, S. 221) auch in diesen Vorkommen eine Ablagerung der altpleistozänen Tegelen-Warmzeit.

DUPHORN, GRUBE, MEYER & STREIF (1973) bestimmten das Gebiet der Skandinavischen Vereisung. Auch ERD (1978) hat die pollenstratigraphischen Verhältnisse der Skandinavischen Vereisungen beschrieben. Während JESSEN, ANDERSEN & FARINGTON (1959) über die interglazialen Ablagerungen bei Gort, Co. Galway in Irland berichteten, haben sich LONA & MARIA FOLLIERI (1968) mit der Aufeinanderfolge der pleistozänen Schichten bei Lefte befaßt. LONA (1971) beschäftigte sich mit den kontinentalen und marinen Ablagerungen von Italien im

Vergleich mit dem übrigen Europa. MITCHELL et al. (1973) befaßte sich u. a. mit dem Pleistozän von Großbritannien und Irland. WEST & GODWIN (1968) behandelten in einem eigenen Band die pleistozäne Geologie und Biologie mit besonderer Berücksichtigung der Britischen Inseln. ZAGWIJN (1956 b, c) verglich das Pollenmaterial von Plioizän und des Prätogelen. Ebenfalls ZAGWIJN (1974 a) hat die Plioizän-Pleistozän-Grenze im westlichen und südlichen Europa beschrieben. ZAGWIJN (1956 d) hat sich mit dem Stand der pollenanalytischen Untersuchungen des Pleistozäns in den Niederlanden beschäftigt. Ebenso hat ZAGWIJN (1974 b) sich mit Bemerkungen zur stratigraphischen Gliederung der Schichten des niederländisch-deutschen Grenzgebietes zwischen Venlo und Brüggen befaßt.

ZAGWIJN (1957) beschäftigte sich mit der Vegetation, dem Klima und der Zeitbeziehungen im frühen Pleistozän Europas. Auch ZAGWIJN (1959) hat die stratigraphischen und pollenanalytischen Beziehungen der Ablagerungen im Roertal-Graben und dem Venloer Graben der Niederlande beschrieben. Ebenso hat ZAGWIJN (1975) sich mit den Veränderungen des Klimas durch Pollenanalyse, besonders im Unteren Pleistozän von Europa befaßt. Auch ZAGWIJN & ZONNEFELD (1956) beschäftigten sich mit dem Interglazial von Westerhoven. LONA, BERTOLDI & RICCARDI (1971) befaßten sich mit der Synchronisation des italienischen Oberpliozäns und dem unteren Pleistozän mittels pollenanalytischer Bearbeitung. LONA & BERTOLDI (1973) bezogen sich auf die Geschichte des italienischen Plio-Pleistozäns in Verlauf der Vegetation der Seen und des Meeres.

KOLUMBE (1960) berichtet über Steinbach, Herxheim und Rheinzabern hinsichtlich pollenanalytischer Untersuchungen; er stellt fest, daß eine solche Bearbeitung noch nicht vorläge. ILSE PETERS (1965) fand in den Tongruben von Herxheim, Jockgrim und Rheinzabern interessante Ergebnisse. Bezüglich Jockgrim hat sie erste palynologische Befunde aufgestellt; sie werden in einem einzigen, kleinen Diagramm dargestellt. Schließlich rückt SCHEDLER (1981) die vegetationskundlichen Untersuchungen an altpleistozänen Ablagerungen in Südwestdeutschland in den Vordergrund des Interesses.

Wir schwanken in unseren Vorstellungen der beteiligten warmzeitlichen Florenelemente in der alten Interglazialzeit, und es ergibt sich aus der Erfahrung, daß sie die Reste von Juglandaceen ergeben haben. Während KIRCHHEIMER (1958) das Vorkommen von *Juglans* und *Pterocarya* in Ablagerungen, die jünger als Tegelen sind, ganz entschieden in Abrede stellt, haben neuere Daten das Gegenteil ergeben. Die Befunde zeigen, daß offenbar viele bisherige als feststehend geltende Ansichten hinsichtlich der stratigraphischen Bedeutung gewisser Interglazial-Reste einer Revision bedürfen. Das Interglazial von Jockgrim hat mit den floristisch analysierten altpleistozänen (vorgünzischen) Warmzeit-Vorkommen gemeinsam, daß die Nadelbäume durchgehend das Diagramm beherrschen. Abgesehen

von dem durch die Standortsverhältnisse bedingten zeitweise stärkeren Auftreten der Erle und der in den kühleren Abschnitten häufiger werdenden Birke sind andere Laubhölzer nur mit geringen Anteilen vertreten. Die Besonderheit der Jockgrimer Flora, die bisher bei keinem anderen altpleistozänen Profil beobachtet wurde, ist das starke Auftreten der Tanne im Bereich des Klimaoptimums.

In Jockgrim kommt *Azolla filiculoides* vor, was ein wichtiger Unterschied gegenüber dem niederrheinischen Tegelen bedeutet. Wenn man nicht annehmen will, daß *A. tegeliensis* ein vikariierender Endemit des Niederrheingebietes ist und in gleichhaltigen Schichten anderer Gebiete *A. filiculoides* vorkommen kann, muß man im Hinblick auf das *Azolla*-Vorkommen eine Zuordnung von Jockgrim zum Tegelen ausschließen. Gegen eine solche Gleichstellung spricht bis zu einem gewissen Grade auch das etwas spärlichere Vorkommen von Tertiärformen; von diesen fehlen z. B. in Jockgrim die für das Tegelen bezeichnenden Gattungen *Carya*, *Juglans* und (?) *Castanea*.

Überraschend und vorläufig nicht zu erklären ist das Auftreten von *Sciadopitys*-Pollen in ziemlich erheblicher Menge in Jockgrim. Bisher galt diese Gattung als ausgesprochenes Element des Rewuer, das in Mitteleuropa beim Übergang zum Pleistozän verschwindet. Allerdings fand SZAFFER (1953) auch in Mizerna III *Sciadopitys*, so daß die Ansichten über die stratigraphische Bedeutung dieser Form wohl revidiert werden müssen. Ähnliches gilt auch für *Cedrus*, deren Pollen in Jockgrim ziemlich regelmäßig in geringer Menge gefunden wurde. Es ist nicht auszuschließen, daß diese Holzarten die ersten Kaltzeiten, die wahrscheinlich weniger extreme Temperaturbedingungen besaßen als die späteren (WOLDSTEDT 1954 a, S. 245), an lokalklimatisch besonders begünstigten Reliktstandorten im Gebiet überdauern konnten und vielleicht erst im Günz- oder Mindelglazial endgültig aus Europa verschwunden sind. Durch die geographische Lage des Oberrheingebietes kann auch mit günstigen Möglichkeiten für die Rückwanderung wärmeliebender Arten aus Refugien im Mittelmeer-Gebiet gerechnet werden. Hierfür spricht in Jockgrim auch die ziemlich starke Vertretung submediterraner Gehölzarten (*Rhus*, *Ostrya* und *Ilex*). Auch bei den Cupressaceae-Pollen dürfte es sich vermutlich teilweise um *Juniperus*-Pollen submediterraner Verbreitung gehandelt haben. Es ist wahrscheinlich, daß z. B. *Cedrus* während der ersten Kaltzeiten Refugien in der Nordmediterraneis behauptet hat und erst später nach Nordafrika und Vorderasien abgedrängt wurde. Das Profil von Lefte enthält im oberen Teil des dem Tegelen gleichgesetzten Abschnitt ebenfalls Pollen von *Cedrus* (vgl. Donau III-Günz I-Interglazial nach der Einteilung von VENZO).

Wenn man das Vorkommen von *Azolla filiculoides* als entscheidenden Beweis ansieht, muß Jockgrim jünger sein als Tegelen. Die Tatsache, daß Tertiärelemente auch in den nachfolgenden Warmzeiten bis zum Cro-

mer-Interglazial vorkommen, läßt auch eine spätere Einstufung als möglich erscheinen. Beim Vergleich der Jockgrimer Fauna mit der Tegelen-Fauna kam SCHWEGLER (1935) ebenfalls zu dem Ergebnis, daß Jockgrim später als Tegelen einzustufen sei; allerdings sind die faunistischen Unterschiede nicht erheblich und darum von geringer Beweiskraft.

Das Cromer-Interglazial ist an allen untersuchten Vorkommen durch eine deutliche Dominierung des Eichenmischwaldes im mittleren Diagrammteil gekennzeichnet. Will man das starke Auftreten von *Abies* neben sehr wenig Eiche und Buche nicht als südmitteleuropäisch-montanes Äquivalent dieser Waldformation ansehen, was an sich kaum möglich ist, kann Jockgrim nicht mit dem Cromer-Interglazial parallelisiert werden. Auch sind in Jockgrim die Tertiärformen deutlich häufiger als im Cromer-Interglazial, wo ihre autochthone Natur fragwürdig ist. Jockgrim müßte danach älter sein; immerhin wäre dabei an die verhältnismäßig südliche Lage des Fundortes zu denken, die eine stärkere Beeinflussung der Flora durch wärmeliebende Arten aus dem Mittelmeerraum zuläßt. Abgesehen von Lefte liegen alle bekannten Cromer-Vorkommen wesentlich weiter im Norden; doch auch das Diagramm von Lefte zeigt in seinem dem Cromer-Interglazial gleichgesetzten Abschnitt eine Vorherrschaft des Eichenmischwaldes.

Somit bleibt noch das zwischen Cromer und Tegelen liegende Waal-Interglazial. Soweit darüber Angaben vorliegen, stimmt Jockgrim insofern damit überein, als dort die Nadelbäume in ähnlicher Weise wie im Tegelen dominierend bleiben und relativ zahlreich Tertiärformen vorkommen; im Unterschied von Tegelen und in Übereinstimmung mit Jockgrim ist dieses Interglazial durch *Azolla filiculoides* gekennzeichnet. Allerdings sind die Vegetationsverhältnisse der Waal-Warmzeit noch so ungenügend bekannt, daß eine Parallelisierung nur mit großem Vorbehalt vorgenommen werden kann.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß es sich in Jockgrim um die Ablagerung einer altpleistozänen Warmzeit handelt, die nach ihrem Polleninhalte älter als Cromer-Interglazial sein muß und vielleicht gleichaltrig oder etwas jünger als Tegelen einzustufen ist. Das Vegetationsbild erhält durch die starke Vorherrschaft der Tanne im Mittelteil der Diagramme deutliche montane Züge. Diese werden durch das regelmäßige Vorkommen von *Sciadopitys* und *Cedrus* noch unterstrichen. *Tsuga*- und *Juglandaceae*-Pollen sind dagegen nur in geringer Menge vertreten. Indessen besteht ein deutlicher Einschlag an submediterranen Formen (besonders *Rhus* und *Ilex*). Der montan-submediterrane Charakter des Jockgrimer Interglazials ist eine Besonderheit, die bisher noch in keinem anderen Fall beobachtet wurde und wahrscheinlich auf die lokalklimatisch günstige Tallage im südwestdeutschen Bergland zurückzuführen ist.

7. Literatur

- ADAM, K. D. (1952): Die altpleistozänen Säugetierfaunen Südwestdeutschlands. – Neues Jb. Geol. Paläont., Jg. 1952: 229–236; Stuttgart.
- BAAS, J. (1931–32): Eine frühdiluviale Flora im Mainzer Becken. – Z. Bot., **25**: 289–371; Jena.
- BRELIE, G. v. d., KLIPPER, K. & TEICHMÜLLER, R. (1959): Das Pleistozän-Profil von Frimmersdorf an der Erft. – Fortschr. Geol. Rheinlande u. Westfalen, **4**: 179–196; Krefeld.
- BRELIE, G. v. d. & REIN, U. (1952): Die Interglazialbildungen im niederrheinischen Diluvium. – Der Niederrhein, **19**: 63–68; Krefeld.
- DUPHORN, K., GRUBE, F., MEYER, K. D. & STREIT, H.-J. (1973): Pleistocene and Holocene. – Eiszeitalter u. Gegenwart, **22/23**: 222–250; Öhringen.
- ERD, K. (1978): Pollenstratigraphie im Gebiet der skandinavischen Vereisungen. – Schr.r. geol. Wiss., **9**: 99–119; Berlin.
- FIETZ, A. (1953): *Pinus cembra* (Zirbelkiefer, Arve) aus dem Diluvium des Oberrheingebietes. – Eiszeitalter u. Gegenwart, **3**: 47–49; Öhringen.
- FLORSCHÜTZ, F. (1938): Die beiden *Azolla*-Arten des nieder-rheinischen Pleistozäns. – Rec. Trav. bot. néerl., **35**: 932–945; Amsterdam.
- FREUDENBERG, W. (1909): Das Diluvialprofil von Jockgrim in der Pfalz. – Ber. Versamml. Oberrhein. geol. Ver., **42**. Versamml., 65–68; Karlsruhe.
- FREUDENBERG, W. (1911): Beiträge zur Gliederung des Quartärs von Weinheim a. d. B., Mauer b. Heidelberg, Jockgrim i. d. Pfalz usw. – Notizbl. Ver. f. Erdk. u. Großh. Hess. Landesanst. **4**. Folge, H. 32; Darmstadt.
- HELLER, F. (1954): Neue Fundstellen altdiluvialer *Desmana*-Reste in Südwestdeutschland. – Neues Jb. Geol. Paläont., Jg. 1954: 465–475; Stuttgart.
- HOOK, A. & GOETTING, A. (1937): Erklärungsheft zur geologischen Übersichtskarte der Pfalz. – **40** S.; Stuttgart.
- JESSEN, K., ANDERSEN, S. TH. & FARRINGTON, A. (1959): The interglacial deposits near Gort, Co. Galway, Ireland. – Proc. R. Ir. Acad., **60**, B (1): 1–77; Dublin.
- KIRCHHEIMER, F. (1949): Zur Kenntnis der Pliozänflora von Soufflenheim im Elsaß. – Ber. oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde, N. F. naturwiss. Abt., **24**: 206–230; Gießen.
- KOLUMBE, E. (1960): Pollenanalytische Untersuchungen an Interglazialen im Raum von Karlsruhe. – Eiszeitalter u. Gegenwart, **11**: 227–228; Öhringen.
- KRAUSEL, R. (1937): Pflanzenreste aus den diluvialen Ablagerungen im Ruhr-Emscher-Lippe Gebiete. – Decheniana, **95** A: 207–240; Bonn.
- KUSS, S. E. (1955): Die stratigraphische Verteilung der altpleistozänen Fauna aus dem Tonlager von Jockgrim in der Pfalz. – Beitr. naturk. Forsch. Südw Dtl., **14**: 93–100; Karlsruhe.
- LESCHIK, G. (1951): Mikrobotanisch-stratigraphische Untersuchungen der jungpliozänen Braunkohle von Buchenau (Krs. Hünfeld). – Palaeontographica, **92** B: 1–51; Stuttgart.
- LESCHIK, G. (1952): Zur Frage der Pliozän-Pleistozän-Grenze (unter Berücksichtigung des Buchenauer Braunkohlenvorkommens). – Z. dtsh. geol. Ges., **103**: 68–74; Hannover.
- LESCHIK, G. (1954): Die oberpliozäne Flora von Hünfeld (Hessen). – Senck. Lethaea, **35**: 247–262; Frankfurt am Main.
- LONA, F. (1950): Contributi alla storia della vegetazione e del clima nella Val Padana. Analisi pollinica del giacimento villafranchiano di Lefte (Bergamo). – Atti Soc. ital., **89**: 123–178 (1950); Milano.
- LONA, F. (1971): Correlazioni tra alcune sequenze mikropaleobotaniche plio-pleistoceniche continentali e marine dell'Italia centro-settentrionale ed Europa centro-occidentale con riferimento al limite Tiberiano. – L'Ateneo Parmense, acta natur., **7** (2): 145–157; Parma.
- LONA, F. & BERTOLDI, R. (1973): La storia del plio-pleistocene italiano in alcune sequenze vegetazionali lacustri e marine. – Atti della dei Lincei, Ser. 8, **11**: 1–41; Roma.
- LONA, F., BERTOLDI, R. & RICARDINI, E. (1971): Synchronisation of outstanding stages of some Italian upper Pliocene and lower Pleistocene, especially by means of palynological researches. – 5. Congr. du Neogene médit., Sect. Paléobot; 1–9; Lyon.
- LONA, F. & FOLLIERI, MARIA (1958): Successione polinica della serie superiore (Günz – Mindel) di Lefte (Bergamo). – Veröff. geobot. Inst. RÜBEL Zürich, **34**: 86–98; Zürich.
- LÜTTIG, G. & REIN, U. (1954): Das Cromer- (Günz – Mindel) Interglazial von Bilshausen (Unter-Eichsfeld). – Geol. Jahrb., **70**: 159–166; Hannover.
- MICHELL, G. F., PENNY, L. F., SHOOTON, F. W. & WEST, R. G. (1973): A correlation of quaternary deposits in the British Isles. – Quaternary. Geol. Soc., spec. Rep., **4**: 7–18.
- PETERS, ILSE (1965): Zur Altersstellung der Torfe und Gyttnen von Herxheim, Jockgrim und Rheinzabern in der Vorderpfalz. – Eiszeitalter u. Gegenwart, **16**: 121–131; Öhringen.
- REIN, U. (1955): Die pollenanalytische Gliederung des Pleistozäns in Nordwestdeutschland. 1. Die Pollenstratigraphie im älteren Pleistozän. – Eiszeitalter und Gegenwart, **6**: 16–24; Öhringen.
- RICKLI, M. (1946): Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bd. 2, 1093 S.; Bern.
- SCHEDLER, J. (1981): Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen an altpleistozänen Ablagerungen in Südwestdeutschland. – Diss. Bot., **58**: 164 S.; Vaduz.
- SCHIMPER, A. F. W. (1935): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. – 3. Aufl., hrsg. von F. C. VON FABER, Bd. 2, 1612 S.; Jena.
- SCHWEGLER, E. (1935): Das Diluvium von Jockgrim in der Rheinpfalz und seine Stellung innerhalb des oberrheinischen Diluviums. – Schr. geol.-paläont. Inst. Univ. Kiel, **3**: 1–101; Kiel.
- SOERGEL, W. (1925): Die Säugetierfauna des altdiluvialen Tonlagers von Jockgrim in der Pfalz. – Z. dtsh. geolog. Ges., **77**: 405; Berlin.
- STARK, P. & OVERBECK, F. (1932): Eine diluviale Flora von Johnsbach bei Wartha (Schlesien). – Planta, **17**: 437–452; Berlin.
- SZAFER, W. (1953): Pleistocene stratigraphy of Poland from the floristical point of view. – Rocznik polsk. Tow. Geol., **22**: 1–99; Krakau.
- THÜRACH, H. (1912): Erläuterungen zu den Blättern Karlsruhe und Daxlanden der geologischen Spezialkarte von Baden. – **104** S.; Heidelberg.
- VENZO, P. (1950): Ritrovamento di *Anancus avernensis* nel Villafranchiano dell'Adda di Paderna, dic *Archidiscodon meridionalis* e *Cervus* a Lefte. Stratigraphia e clima del Villafranchiano bergamasco. – Atti Soc. ital. natur., **89**: 43–1922 (1950); Milano.
- VENZO, P. (1952): Geomorphologische Aufnahme des Pleistozäns (Villafranchiano-Würm) im Bergamasker Gebiet usw. – Geol. Rdsch., **40**: 109–125; Stuttgart.
- VLERK, I. M. VAN DER & FLORSCHÜTZ, F. (1953): The paleontological base on the subdivision of the Pleistocene in the Netherlands. – Verh. kon. nederl. Akad. Wetensch., R. 1, **20** (2): 2–58; Amsterdam.
- VLERK, I. M. (1959): Nederland in het Ijstijdvak. – Utrecht.
- WEST, R. G. & FLORSCHÜTZ (1968): Pleistocene geologie and

- biology with special reference to the British Isles. – *Pleistocene Geol. and Biol.*: 1–379.
- WEST, R. G. & GODWIN, H. (1958): The Cromerian interglacial. – *Nature*, **181**: 1554; London.
- WOLDSTEDT, P. (1949): Das Vereisungsgebiet der Britischen Inseln. – *Geol. Jb.*, **65**: 621–640; Hannover.
- WOLDSTEDT, P. (1954a): Die Klimakurve des Tertiärs und Quartärs in Mitteleuropa. – *Eiszeitalter und Gegenwart*, **4/5**: 5–9; Öhringen.
- WOLDSTEDT, P. (1954b): Das Eiszeitalter. Grundlinien einer Geologie des Quartärs. – Bd. 1, 374 S.; Stuttgart.
- WOLDSTEDT, P. (1958): Das Eiszeitalter. – Bd. 2, 2. Aufl., 438 S.; Stuttgart.
- ZAGWIJN, G. H. (1956a): Zum heutigen Stand der pollenanalytischen Untersuchungen des Pleistozäns in den Niederlanden. – *Geologie Mijnb. N. Ser.*, **8**: 226–227; Den Haag.
- ZAGWIJN, G. H. (1956b): Pliocene. Continental deposits. – *Geological History Netherlands*: 67–69; The Hague.
- ZAGWIJN, G. H. (1956c): Continental Praetiglien. – *Geological History Netherlands*: 74–78; The Hague.
- ZAGWIJN, G. H. (1956d): Zum heutigen Stand der pollenanalytischen Untersuchungen des Pleistozäns in den Niederlanden. – *Geologie Mijnb., N. Ser.*, **18**: 426–427; Den Haag.
- ZAGWIJN, G. H. (1957): Vegetation, climate and time-correlations in the Early Pleistocene of Europe. – *Geologie Mijnb., N. Ser.*, **19**: 233–244; Den Haag.
- ZAGWIJN, G. H. (1959): Zur stratigraphischen und pollenanalytischen Gliederung der pliozänen Ablagerungen im Roertal-Graben und Venloer-Graben der Niederlande. – *Fortschr. Geol. Rheinlande u. Westfalen*, **4**: 5–26; Krefeld.
- ZAGWIJN, G. H. (1974a): The pliocene-pleistocene boundary in western and southern Europe. – *Boreas*, **3**: 75–97; Oslo.
- ZAGWIJN, G. H. (1974b): Bemerkungen zur stratigraphischen Gliederung der plio-pleistozänen Schichten des niederländisch-deutschen Grenzgebietes zwischen Venlo und Brüggen. – *Z. dtsch., geol. Ges.*, **125**: 11–16; Hannover.
- ZAGWIJN, G. H. (1975): Variations in climate as shown by pollen analysis, especially in the Lower Pleistocene of Europe. – In: *Ages, ancient and modern*, hrsg. von A. E. WRIGT & F. MOSELY. – *Geol. J., spec. Issue*, **6**: 137–152; Liverpool.
- ZAGWIJN, G. H. & ZONNEFELD, J. I. S. (1956): The Interglacial of Westerhoven. – *Geol. en Mijnbou, N. Ser.*, **18**: 37–46 (1956).
- ZEUNER, F. E. (1929): Eine altdiluviale Flora von Johnsbach bei Wartha. – *Cbl. Mineral. etc.*; Stuttgart.
- ZEUNER, F. E. (1937): A comparison of the Pleistocene of East Anglia with that of Germany. – *Proceed. prehist. Soc., N. Ser.*, **3** (8): 136–157; London.
- ZEUNER, F. E. (1959): The Pleistocene period. – 2. Aufl.; London.



Abbildung 7. Blick vom südlichen Ende der Buchstraße bei Jockgrim nach Südosten in die ehemaligen Gruben. März 1985. – Foto A. HÖLZER.



Abbildung 8. Südliches Ende von Jockgrim, westlich der Buchstraße mit Blick nach Norden. März 1985. – Foto A. HÖLZER.

Die Tongruben von Jockgrim heute

Die Tongewinnung in Jockgrim wurde 1972 aufgegeben, da die Tonschicht auskeilte und der Abbau sich nicht mehr lohnte. Die meisten ausgebeuteten Flächen wurden mit Abraum frischer Gruben zugeschüttet. Heute wechseln im früheren Tongrubengelände Äcker mit Streuobstwiesen und Schilfbrachen in feuchten Mulden. Reste der Gruben treten nur an wenigen Stellen deutlich zutage.

Die Entnahmestellen der Proben für die vorliegende Untersuchung sind heute wahrscheinlich bebaut. Da die Tonschicht weitgehend abgebaut wurde und nur noch in nicht abbauwürdigen Randbereichen erhalten sein dürfte, sind pollenanalytische Untersuchungen heute kaum noch möglich.

A. HÖLZER

WERNER KRAUSE

Über die Standortsansprüche und das Ausbreitungsverhalten der Stern-Armlauchteralge *Nitellopsis obtusa* (DESVAUX) J. GROVES¹

Kurzfassung

Die Characee *Nitellopsis obtusa* dringt neuerdings vom Tiefwasser β -mesosaprobier Seen, aus dem sie seit langem bekannt ist, in eutrophierte Flachgewässer vor. Hier tritt sie in artenreiche Phanerogamengesellschaften ein, während sie am ursprünglichen Standort Einartbestände bildete. Mit dem neu gewonnenen Ausbreitungsvermögen gekoppelt ist reichliche Ausbildung von Oogonien, die früher neben der vegetativen Verjüngung keine Rolle spielten. An Beispielen werden diese Befunde vorgeführt. Sie erweisen, daß *Nitellopsis* durch begrenzte Eutrophierung ihres Wohngewässers zusätzliche Wuchskraft gewinnt. Damit weicht sie wesentlich von der Mehrzahl der Characeen ab, die gegen erhöhte Nährstoffzufuhr in hohem Grade empfindlich sind. Zugleich erweist der Überblick über die Einzelbefunde, daß *Nitellopsis* im Prinzip familienspezifisch reagiert, und nur graduell von den meisten Characeen abweicht. Die Grundlage für das Sonderverhalten besteht in der relativ hohen Unempfindlichkeit gegen Eutrophierung. Im Sachgehalt bringen die vorliegenden Mitteilungen Neues über die wenig bekannten Oogonien der *Nitellopsis obtusa*.

Abstract

Recently, the Charophyte *Nitellopsis obtusa* is subjected to a change in behaviour. Formerly it was known as an inhabitant of unpolluted lakes, where it lived in five to ten meters of depth. To day it is often met with in shallow and weakly eutrophic waters. Likewise the plant changed in its propagation. Earlier it nearly exclusively formed asexual star-shaped bulbils. Actually it frequently proceeds to production of oogonia. These changes are caused by a specific reaction of the plant against the first stages of eutrophication. Differing from nearly all other Charophytes, *Nitellopsis* profits of this influence as far as it is not too strong. So, the plant enlarges in vigour. Simultaneously the old unpolluted habitats are totally troubled in their structure, when pollution begins. Therefore *Nitellopsis* loses many of their old stations. The paper describes a lot of examples to confirm these points of view.

Autor

Dr. WERNER KRAUSE, Amselweg 5, D-7960 Aulendorf.

Einleitung

Die Fortpflanzungsweise der stattlichen Characee *Nitellopsis obtusa* erregt seit langem Aufmerksamkeit. Ihre Oogonien (Gyrogonite) finden sich im Quartär, diejenigen nahe verwandter Sippen im Tertiär als häufigste Characeenreste (GRAMBAST & SOULIÉ-MÄRSCHÉ 1971). Heutzutage treten fertile weibliche Exemplare sehr sel-

ten auf. Eine Zeitlang bestand die Meinung, *Nitellopsis* sei auf die Verjüngung durch ihre Bulbillen angewiesen, deren sternförmige Gestalt Anlaß gab, ihr den Namen *Chara stelligera* beizulegen. Ihr Bau ergibt sich zwar familienspezifisch aus der Quirlverzweigung der Characeen, er hat sich aber nur bei *Nitellopsis* herausgebildet. Oosporen wurden von MIGULA (1897) durch Zufall in einem Herbar entdeckt. Seither sind nicht wenige Funde hinzugekommen. Doch lassen sich reife Exemplare noch immer schwer beschaffen (NÖTZOLD 1977). Angaben über ihr spärliches Vorkommen machen FOERSTER (1890), MIGULA (1897), GROVES & BULLOCK-WEBSTER (1924), OLSEN (1944), CORILLION (1957), WILLÉN (1960), DEN HELD, DEN HELD & MAIER (1970). Das Zurücktreten der generativen Vermehrung tut der Pflanze keinen Abbruch. Wo sie überhaupt vorkommt, wächst sie meist in ausgedehnten Rasen. In einem ihrer Hauptwohngebiete in Ostpreußen war sie „fast in allen Seen verbreitet“ (MIGULA 1897, vgl. auch HOLTZ 1903). Einen Überblick über ihr Areal, der allerdings die Verbreitungslücken außer acht läßt, gibt SONDER (1890). Beispielsweise fehlen Standorte zwischen Schleswig-Holstein und dem südwestdeutschen Siedlungsgebiet, wo man sie seit langem in einem Altrhein in der Pfalz (FOERSTER 1889), neuerdings auch an anderen Plätzen kennt (BAUMANN 1911, KRAUSE 1980, MELZER 1981).

Das zerstückelte Areal und die Unterdrückung der generativen Fortpflanzung führten zu der Annahme, bei den heutigen Siedlungen müsse es sich um Restbestände einer ehemals weiter verbreiteten Pflanze handeln, die nicht mehr in der Lage sei, neue Kolonien zu gründen. Sie ist sogar in den Ruf eines „Lebenden Fossils“ geraten (NÖTZOLD 1977). Unter dem Einfluß dieser Vorstellung führte KRAUSE (1980) alle *Nitellopsis*-Bestände der Oberrheinaue auf wenige Restsiedlungen zurück, deren Pflanzen durch das alljährlich eintretende Hochwasser in Baggerseen der nächsten Umgebung eingebracht worden seien, ohne daß ein bisher unbekanntes Verhalten vorläge. Diese Deutung gilt weiterhin, muß aber erweitert werden. Den Anstoß gaben neue Beobachtungen aus der Rheinaue.

Überdies war *Nitellopsis* lange Zeit stillschweigend der Vorstellung unterworfen, nahezu alle Characeen seien durch die überhandnehmende Gewässereutrophierung in der Existenz bedroht. Sie trifft im ganzen gesehen zu, bedarf aber der Differenzierung. *Nitellopsis obtusa* und *Chara tomentosa* z. B., die häufig im gleichen Gewässer vorkommen, weichen in dieser Beziehung weit voneinander ab.

Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. E. OBERDORFER zum 80. Geburtstag gewidmet.

Herr ALFRED ROSS (Leutesheim) beschaffte mir Unterwasserboden der *Nitellopsis*-Fundstelle bei Leutesheim. Wertvolle Angaben zur Vorgeschichte des Baggersees „Uhleloch“ bei Altenheim bekam ich von Herrn Dr. ADOLF KAPPUS (Altenheim), über holländische Vorkommen von Characeen von Herrn Dr. E. X. MAIER (Castricum). Herr HEINRICH KUHBIER (Bremen) ermöglichte mir die Einsicht in das Herbarium des Überseemuseums Bremen. Herr Prof. Dr. HEINRICH ZOLLER und Frau Dr. ST. JACOMET (Basel) überließen mir subfossile Sporen aus Seekreideablagerungen der Limmat zur Bestimmung. Allen Beteiligten sei an dieser Stelle nochmals für ihre Hilfe gedankt.

Das ungestörte *Nitellopsidetum obtusae* (SAUER 1937) DAMBSKA 1961.

Als erster beschreibt SAUER (1937) den dichten Wald aus *Nitellopsis obtusa*, der in den ostholsteinischen Seen in 6–11 m Tiefe große Flächen bedeckt. Außer der Dominanten und spärlich eingestreuter *Nitella flexilis* enthält er keine für die Gesellschaftsdiagnose bedeutungsvollen Arten. Hervorgehoben wird seine Beschränkung auf windgeschützte Flächen in Buchten oder hinter Inseln. Die *Nitellopsis*-Gesellschaft steht in Kontakt mit anderen Characeensiedlungen aus der Ordnung Charetales hispidae und einer grundbewohnenden *Cladophora*-Gesellschaft. Alle sind in gleicher oder vergleichbarer Ausbildung und räumlicher Ordnung in den schwach mesotrophen Klarwasserseen der kalkführenden Moränen rings um die Ostsee verbreitet. Als festgefügtter Komplex ergeben sie eine deutlichere floristisch-soziologische Charakterisierung als die Eintagesgesellschaft der *Nitellopsis*. Dieser Komplex wurde von KRAUSE (1981 a) zu einer Sigma-Assoziation zusammengefaßt und soll auch im folgenden unter dem provisorischen Namen Charetales hispidae-Sigmetum beachtet werden. Ihm gehören in den ostholsteinischen Seen folgende Gesellschaften an:

Charetales vulgaris im flachsten Uferbereich ab 5 cm Wassertiefe,

Charetales asperae zwischen 50 und 150 cm Wassertiefe,

Charetales ceratophyllae (tomentosae), oft mit hohen Anteilen an *Chara contraria* in 2–5 m Tiefe,

Nitellopsidetum obtusae in 5–11 m Tiefe,

Aegagropiletum holsaticae mit *Hildenbrandia rivularis* in 6–15 m Tiefe. „Rotbunte Tiefenbiozönose“ (SAUER).

Den Kern der Gruppierung bilden Charetales asperae, Ch. contrariae, Ch. tomentosae und Nitellopsidetum. Im weiträumigen Areal des Nitellopsidetum treten örtliche Abweichungen auf, die das Gesamtbild nicht wesentlich verändern. So kann das Charetales tomentosae gebietsweise durch das physiognomisch gleiche, in den Standortsansprüchen ähnliche Charetales hispidae ersetzt sein. Die Tiefenbiozönose wechselt in der Zusammensetzung, ist aber durch *Cladophora*-Arten und oft durch langgestreckte Tiefwasserformen von *Fontinalis antipyretica* gekennzeichnet. Obwohl sie nicht in allen *Nitel-*

opsis-Seen nachgewiesen ist, erfordert sie Aufmerksamkeit, weil sie über die Untergrenze des Lebensraumes grüner Pflanzen, somit über die Transparenz ihrer Wohngewässer Auskunft gibt. Örtlich kann unterhalb des Nitellopsidetums eine *Nitella*-Zone eingeschaltet sein, die dem Sigmetum ebenfalls angehört. Dagegen bildet das von SAUER angeführte Charetales vulgaris eine lokale Ausnahmerecheinung. *Chara vulgaris* bevorzugt Flachgewässer. SAUER fand sie im Uferbereich, wo amphibische Verhältnisse zu erwarten sind. – Zuletzt sei das Vorkommen der Salmonidengattung *Coregonus* (Maräne) zur Kennzeichnung der Wassergüte angeführt. Phanerogamengesellschaften wie Potamogetonum lucentis und Myriophyllo-Nupharetum kommen in den *Nitellopsis*-Seen ebenfalls vor. Sie halten sich von den Characeengesellschaften fern und gewinnen ihre Hauptverbreitung in stärker eutrophierten Gewässern.

Den holsteinischen Seen vergleichbar ist der Stechlinsee in einem Grund- und Endmoränengebiet der Mark Brandenburg (KRAUSCH 1964). Reines Nitellopsidetum mit *Chara fragilis* var. *hedwigii* als einziger Begleitpflanze bewohnt dort die Tiefenzone zwischen 4 und 9 m. Nahe ihrer Obergrenze treten *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Stratiotes aloides* und *Helodea canadensis* hinzu. Diese Bestände trennt KRAUSCH als *Ceratophyllum*-Subassoziation vom reinen Nitellopsidetum ab. Die Sichttiefe war zur Zeit der Aufnahme mit 9–15 m die gleiche wie in den holsteinischen Seen, wo SAUER das Nitellopsidetum noch bei 11 m sehen konnte. Das örtliche Charetales-Sigmetum umfaßt Charetales asperae, Ch. filiformis, Ch. tomentosae, Nitellopsidetum, eine *Nitella flexilis*-*Vaucheria dichotoma*-Gesellschaft und eine Tiefenbiozönose mit *Cladophora* spec. und *Fontinalis antipyretica*. Die Untergrenze des Bewuchses liegt bei 12 m. *Chara filiformis* ist eine auf das baltische Gebiet beschränkte nahe Verwandte der *Ch. contraria*. Sie bildet eine geographische Vikariante des Charetales contrariae. – Der Stechlin ist ein Coregonensee.

Ähnliche Zustände fand DOLL (1979 a, b) in mecklenburgischen Seen. Hier bildet Charetales asperae einen ufernahen Saum, Charetales tomentosae in 1–5 m Tiefe einen breiten Gürtel, Nitellopsidetum den unteren Abschluß des Bewuchses in 8, stellenweise 9 m Tiefe. Die Seen bezeugen einen naturnahen Zustand, der durch die allgemeine Eutrophierung gefährdet ist.

Einen aus dem Grundwasser gespeisten „hard water lake“ aus dem schwedischen Uppland, der von Charetales asperae, Ch. tomentosae und Nitellopsidetum beherrscht wird, beschreiben C. & B. FORSBERG (1969). Die Arbeit behandelt ausführlich die physikalisch-chemischen Zustände des Wassers und das Phytoplankton. – Zur Ökologie anderer *Nitellopsis*-Gewässer gibt KRAUSE (1981 b) eine Zusammenfassung schwer zugänglicher Literatur. In β -mesosaprobien klaren Dolinenseen bei Łęczna unweit Lublin in Südpolen gewinnt das Nitellopsidetum in 3–10 m Tiefe große Ausdehnung (KARCZ-

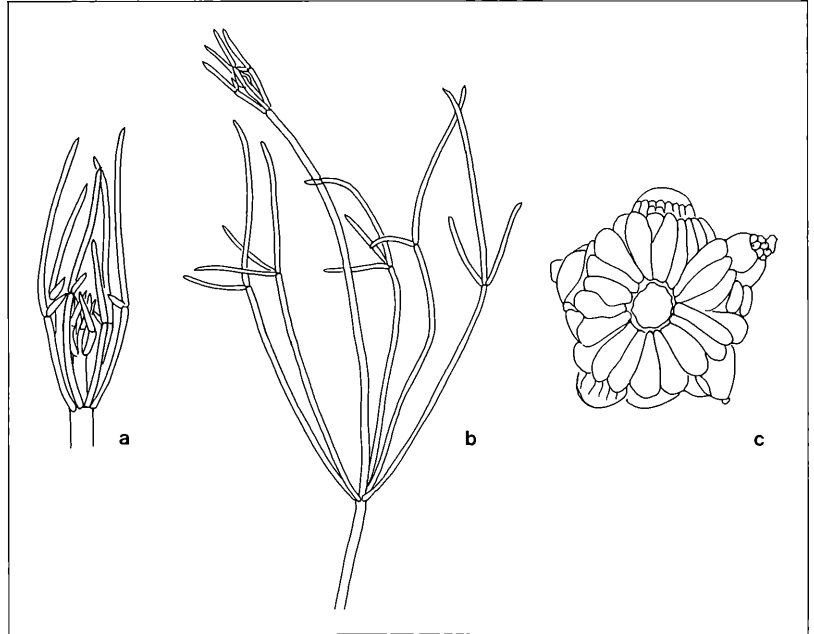


Abbildung 1. *Nitellopsis obtusa*, Erkennungsmerkmale steriler Pflanzen. – a, b, Blattquirle der Sproßspitze, c, sternförmiger Reservestoffbehälter.

MARZ 1980). Die Sigma-Gesellschaft wird ebenso wie in Norddeutschland von Characeen beherrscht. Daß *Lychnothamnus barbatus* und *Chara intermedia* hinzutreten, das Charetum *tomentosae* fehlt, tut ihrem Indikatorwert für die Wasserqualität dieser Coregonenseen keinen Abbruch.

Den norddeutschen Gewässern nahe kommt ein 10 m tiefer Baggersee in Gemarkung Freistett in der Oberheinaue, der bis zu seiner vom Rheinausbau bewirkten Verödung reichen Characeenbewuchs beherbergte (KRAUSE 1969, S. 242). Seinen Ufersaum besiedelte das Nitelletum *syncarpo-tenuissimae* KRAUSE 1969, das als Vikariante des Charetum *asperae* gelten kann. Am Randgehänge folgte Charetum *hispidae*, das in der Rheinaue das Charetum *tomentosae* vertritt, darunter in 4–8 m Tiefe Nitellopsidetum. Auf dem ebenen Seeboden stand eine *Nitella opaca*-*Nitella mucronata*-Gesellschaft mit *Vaucheria* aff. *dichotoma*. Die Annäherung an das Sigmatum der norddeutschen Seen ist deswegen bemerkenswert, weil sie an einem erst 20 Jahre alten Kunstgewässer zustande gekommen war. Der See gehört in die Salmonidenregion der Oberheinaue, in der *Thymallus vulgaris* (Äsche) an die Stelle der Coregonen tritt.

Die Characeenfreundlichkeit folgte aus der Lage des Sees dicht am Rheinbett. Die Hoch- und Tiefstände des Stroms, die sich in das ufernahe Geröll fortsetzten, ließen seinen Spiegel alljährlich um rd. 3 m schwanken. Was der See im Winter an Wasser verlor, gewann er im Sommer aus dem Grundwasser zurück. Aus Schwankung und Beckentiefe war zu ermitteln, daß er seine Füllung innerhalb dreier Jahre voll erneuerte. Er blieb ein

klarer Characeensee, obwohl er Badegäste in überquellenden Massen an sich lockte.

Störungs- und Abbauzustände des Nitellopsidetums

Neben den Gewässern, die zur Zeit der Beobachtung den Characeen beste Wuchsbedingungen boten, sind Beispiele herabgesetzten Gedeihens in ehemals reichen *Nitellopsis*-Gewässern bekannt. Im Parsteiner See in der Uckermark wurde durch intensive Fischereireinigung und Freizeitbetrieb die Eutrophierung neuerdings in Gang gebracht (SUCCOW & REINHOLD 1978). Sie setzte in einer engen, durch Ufervorsprünge abgesonderten Bucht ein, während das Hauptbecken seine Wassergüte annähernd bewahrte und ein Coregonensee blieb. Ihn beherrschte zur Beobachtungszeit das Nitellopsidetum in der Tiefenzone 2–7 m. Windexponierte Flachuferstrecken wurden vom Charetum *asperae*, Buchten vom Charetum *tomentosae* eingenommen. Auch *Chara filiformis* bildete Reinbestände. Potamogetonum *lucentis* und Myriophylleto-Nupharetum beschränkten sich auf Säume vor dem Röhricht. Unterhalb 7 m fehlte Bewuchs. Makroreste machten wahrscheinlich, daß das Nitellopsidetum früher bis 10 m hinabgereicht hatte. Das Fehlen des Tiefwasserbewuchses muß als erste Folge der Eutrophierung angesehen werden.

In der eutrophierten Bucht haben überwuchernde fädige Grünalgen die Characeen dezimiert. Bei den wenigen erhaltenen Resten handelt es sich „generell um *Nitel-*

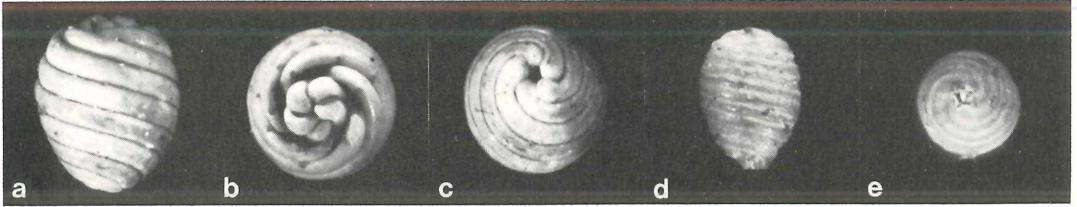


Abbildung 2. *Nitellopsis obtusa*, Oogonien aus dem Baggersee „Uhleloch“. Gem. Altenheim, Oberrheinaue. – a, Seitenansicht, b, Gipfelregion, c, Basisregion. Vgl. dazu die Abbildung von Funden aus dem Mindel-Riß – Interglazial bei NÖTZOLD (1962, Taf. 1). d, e, typische Oospore der Gattung *Chara* (*Ch. baltica*) zur Veranschaulichung der morphologischen Sonderstellung der *Nitellopsis*. Vergr. ca. 20 x. – Foto H. HECKEL.

lopsis, die von allen Arten offenbar die relativ größte Nährstoffanreicherung erträgt. Sie besiedelt hier entsprechend der geringen Sichttiefe nur Flachwasserbereiche oberhalb 2 m“ (SUCCOW & REINHOLD 1967, S. 368). Die Autoren bezeichnen dieses Verhalten als „Hochwandern“ im Gefolge des herabgesetzten Lichtgenusses. Seine Anfänge liegen wahrscheinlich schon weit zurück. SONDER (1890), der die holsteinischen Seen im Zustand geringster Verunreinigung untersuchte, fand *Nitellopsis* noch in 30 m Tiefe, SAUER (1937) bis höchstens 11 m.

Gleichzeitig mit SUCCOW & REINHOLD kommen JESCHKE & MÜTHER (1978) zu einer noch schärferen Formulierung. In den Rheinsberger Seen in Brandenburg beherrschte das *Nitellopsid* einen Vegetationsgürtel in 1,5–2 m Tiefe, der dem Röhricht und dem *Charetum tomentosae* vorgelagert war. Die Autoren fügen hinzu, daß *Nitellopsis* in diesem eutrophierten See unter suboptimalen Bedingungen lebt, diese aber besser erträgt als andere Characeen. Da sie überdies beobachteten, daß das *Nitellopsid* vor kurzem in einem anderen, bereits eutrophierten See vorgekommen war, aber verschwand, als die Fischereinzucht intensiviert wurde, folgern sie, daß dieser Gesellschaft die einsetzende Eutrophierung zunächst nicht schadet, sie aber bei weiterem Vorschreiten zum Aussterben verurteilt. Die lokale *Sigma*-Gesellschaft bestätigt diese Vorstellung. Sie ist mit *Charetum tomentosae*, *Nitellopsid* und einer *Cladophora-Fontinalis*-Gesellschaft angedeutet, aber in allen Richtungen eingeeignet. Die größte Bewuchstiefe beträgt 2,3 m und in der Breite sind die Characeen durch Phanerogamen bedrängt. Besonders das eutraphente *Ceratophylletum demersi* dringt in das *Nitellopsid* ein und bestätigt wiederum dessen relativ geringe Empfindlichkeit gegen Verschmutzung.

Weiter von optimalen *Nitellopsis*-Gewässern entfernen sich die Seen bei Siereaków und Międzychód (Birnbäum) im Wartheland (DAMBSKA 1961). Hier wurde die Pflanze in neun von 52 Seen gefunden. Die acht Aufnahmen, die als *Nitellopsid* gelten können (a. a. O. Tab. VIII, rechts), stammen aus 0,8–3 m Tiefe. Die Gesellschaft, die in der *Ceratophyllum*-Subassoziaton auftritt, besiedelt die gleiche Tiefe wie in der eutrophierten Bucht des Parsteiner Sees. Links in der Tabelle er-

scheint *Nitellopsis* mit den Mengenwerten r, +, 1, *Ceratophyllum* mit 3, 4, meistens 5. Die Tiefen liegen zwischen 3 und 6 m. Offensichtlich handelt es sich hier um verkümmerte Tiefwasserbestände, aus denen sich *Nitellopsis* in das Flachwasser gerettet hat.

Weitere Characeengesellschaften werden nicht behandelt. Da in Anmerkungen aber *Chara aspera*, *Ch. filiformis*, *Ch. contraria*, *Ch. tomentosa* und *Lychnothamnus barbatus* als selten vorkommend erwähnt werden, ist anzunehmen, daß die Autorin von ihnen Notiz genommen hätte, wenn sie in eigenen Gesellschaften vertreten gewesen wären. Große Flächen bedecken *Myriophyllo-Nupharetum*, *Potamogetonnetum lucentis*, *Hydrocharo-Stratiotetum*, *Parvopotameto-Zannichellietum* und *Röhricht*, darunter das eutraphente *Acoretum calami*. Das *Charetalia hispidae*-Sigmatum ist nicht erkennbar. Demnach lebt im Seengebiet Birnbäum *Nitellopsis* unter einengenden Bedingungen, die kein typisches *Nitellopsid* zustandekommen lassen.

Neuerdings beobachtetes expansives Verhalten Südwestdeutschland und Alpen

Oberrheinaue

In den letzten 20 Jahren zeigte sich *Nitellopsis* keineswegs immer als empfindliche, auf dem Rückgang befindliche Pflanze. Ein Beispiel bot der Altrhein im Salmenkopf der Gemarkung Freistett, den der Verfasser im Juli 1970 vom Boot aus kartiert hat. Damals war er breitflächig mit *Myriophyllo-Nupharetum* und *Potamogetonnetum lucentis* und eingestreuten *Chara hispida*-Herden besiedelt. Außerdem beherbergte er einen kleinen *Nitellopsis*-Bestand. Zwischen 1970 und 1978 wurde ein Viertel seiner Fläche mit Bauschutt zugekippt. Das neue Stellufer bietet seither das Bild des Einbruchs der Zivilisation in ein naturnahes Gewässer. Vor der Kippe wuchs im August 1978 *Nitellopsis* in einer ausgedehnten dichten Herde, die keine Verbindung zum früheren Bestand hatte. Sie hat sich seither erhalten und auf einen längeren Uferstreifen ausgedehnt. Die Pflanze besiedelt Wassertiefen zwischen 1,5 und 0,5 m. In Ufernähe bildet sie 20 cm hohe Pflänzchen, von denen viele mit Antheridien oder Oogonien besetzt sind. Zugleich war

der vorher üppige Bestand der Seerosen, Laichkräuter und der *Chara hispida* auf kümmernde, mit braunem Aufwuchs bedeckte Reste zurückgegangen. In der Mitte des Altrheins bedeckte *Utricularia vulgaris* eintönig den Grund. Demnach hatte sich *Nitellopsis* in einer vom Menschen gestörten, floristisch verarmten Umgebung auf breiter Fläche entfalten können. Das Charetalia hispidae-Sigmatum war nicht erkennbar.

Ein zweiter, dem vorigen ähnlicher Altrhein liegt auf der landfest gewordenen Rheininsel Roßwörth auf Gemarkung Leutesheim. Die Bestandsaufnahme eines großen Teilstücks ergab im August 1963:

- 1.3 *Nuphar luteum*
- 2.3 *Potamogeton lucens*
- 1.2 *P. pectinatus*
- + 2 *P. crispus*
- 3.4 *Myriophyllum verticillatum*
- 2.3 *Nitella syncarpa*
- + 3 *Utricularia vulgaris*
- + 2 *Ceratophyllum demersum*
- + 2 *Helodea canadensis*
- + 2 *Sagittaria sagittifolia*

An Fischen kommen hauptsächlich Schleie (*Tinca vulgaris*) und Aal (*Anguilla vulgaris*) vor.

Im August 1978 war die Fläche von dichtgestellter *Nitellopsis* eingenommen, die andere Pflanzen zurückgedrängt hatte. Dem Fischereipächter, der seinen Altrhein laufend im Auge behält, war die Zunahme erst in den letzten Jahren aufgefallen. Der Bestand hat sich bis 1983 erhalten. Er trug reichlich Gametangien, von denen die Antheridien an den Pflanzen gefunden, die Oogonien aus dem Boden durch Ausspülen gewonnen wurden. Auch hier darf angenommen werden, daß *Nitellopsis* schon vor der großen Zunahme vorhanden war. Äußere Anlässe für die Umwandlung der artenreichen Ausgangsgesellschaft in einen *Nitellopsis*-Reinbestand sind nicht erkennbar. Nicht ausgeschlossen werden kann die Einwirkung der flächendeckenden allgemeinen Eutrophierung. Die Sigma-Gesellschaft war ebenso wenig ausgebildet wie beim vorigen Beispiel.

Auf Gemarkung Altenheim liegt der 5 m tiefe, 1940 angelegte Baggersee „Uhleloch“, der zu den reichsten Characeengewässern der Rheinaue gehört. Er nimmt dauernd Grundwasser auf und konnte damit die Transparenz und die auf geringe Eutrophierung deutende Blaufärbung seines Wassers bis heute bewahren. Vor dem Stromausbau in den sechziger Jahren lag er im Bereich des Rheinhochwassers, das breitflächig über die angrenzenden Äcker lief und Boden vom Typ des Verbraunten Grauen Auenbodens einschwemmte. Sein Grund ist mit einer bewuchsfreundlichen Feinerde bedeckt, die benachbarten steril gebliebenen Baggerseen außerhalb des alten Überflutungsgebietes fehlt. Das Hochwasser, das die reich mit Characeen besiedelte Rheinaue überfließen mußte, darf als wirksames Agens der Diasporenverbreitung angesehen werden (KRAUSE 1980).

Der Baggersee ist bis heute den Characeen vorbehalten

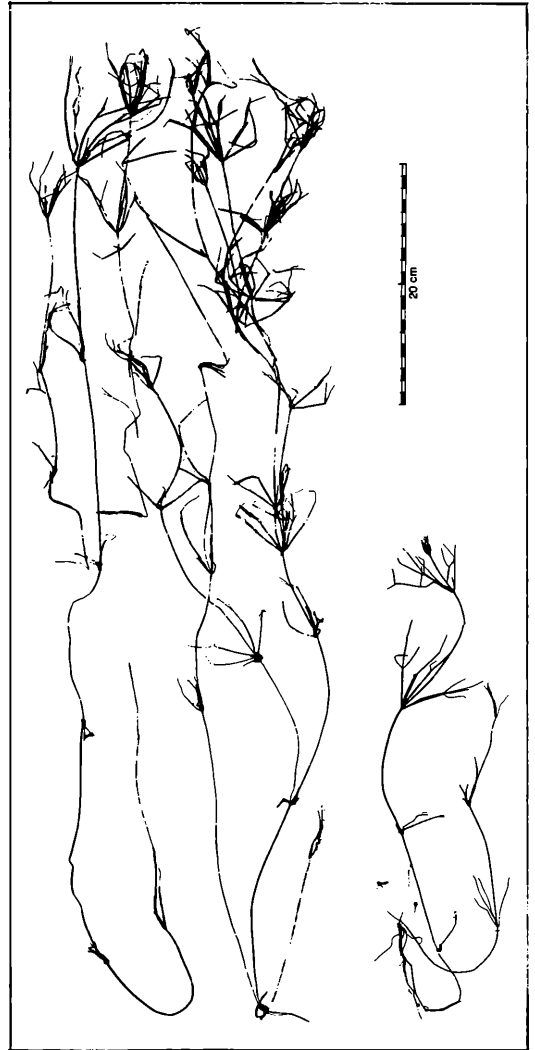


Abbildung 3. *Nitellopsis obtusa*. – links, Herbarpflanzen aus dem Uhleloch, rechts, normal entwickelte Pflanze aus dem Klarwasserssee Barrinha de Mira, Prov. Beira, Portugal.

ten geblieben, *Potamogeton lucens* bleibt auf kleine Flächen beschränkt. In Ufernähe wurden *Nitella syncarpa*, *N. opaca*, *N. gracilis*, *N. tenuissima*, *Tolypella glomerata*, *Chara hispida* einschließlich der f. *equisetina*, *Ch. contraria*, *Ch. fragilis* und *Ch. aspera* gefunden. Das tiefe Hauptbecken füllt ein meterhoher Wald aus *Nitellopsis*, der es einem Taucher schwermacht, den Grund zu erreichen. Die Sigmagesellschaft war abgesehen vom fehlenden Tiefwasser-Nitellum die gleiche wie im Freistetter Baggersee. *Nitellopsis* wurde kurz vor 1960 zum ersten Mal registriert. Der Verfasser kennt sie seit 1961. Sie bildet alljährlich reife Oogonien

im Überfluß. Aus einer Bodenprobe ließen sie sich dutzendweise auswaschen.

1982 und 1983 hatte sich *Nitellopsis* vom Zentrum des Sees zum Ufer ausgebreitet und die anderen Characeen verdrängt. Im 2 m tiefen Wasser reichte sie bis zur Oberfläche. Der erste Zug mit dem Wurfhaken brachte meterlange fruchtende Exemplare. Der See durchläuft gegenwärtig eine *Nitellopsis*-Explosion, die sich auch an der Größe der Pflanzen ausdrückt. Exemplare aus dem Tiefwasser anderer Seen erreichen mit ihrem grünen Oberteil 40–50 cm Länge und bilden drei bis vier lockere Quirle. Sie tragen höchstens einen Seitentrieb mit einem bis zwei schwächtigen Quirlen. Im Altenheimer Baggersee beträgt ihre Oberlänge 60–70 cm über dem meterlangen blattlosen Unterteil. Die größte Pflanze übertraf 2 m Länge. Abb.: Foto der Herbarpflanzen. Die Quirle bleiben zwar klein, sind aber mit dichtgestellten Ästen und langen Blättchen kompakter als an den sterilen Pflanzen. Die fruchtbaren Exemplare verzweigen sich mehrfach und bilden bis zu 15 Quirle. Die Oogonien entstehen überwiegend an den unteren, stets kräftigen Seitenzweigen, die auffällig gelb verblichen sind. Abb.: Zeichnung der fruchtbaren Pflanze. Ob die Verfärbung allein von der Stellung am schwach beleuchteten Unterteil verursacht wird oder ob Erschöpfung durch die Oogonienbildung beteiligt ist, muß offenbleiben. Die geringe Zahl der Zellen im Quirl läßt selten mehr als ein Oogon je Ast zustandekommen. Auch die kräftigsten Exemplare bleiben mit ihrer generativen Vermehrung hinter *Chara fragilis* oder *Ch. vulgaris* zurück. Pflanzen aus dem Altenheimer Baggersee befinden sich in der Sammlung „Exsikkate Europäischer Characeen“, herausgegeben von W. & H. KRAUSE, die in Baden an den Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, und am Geobotanischen Institut der Universität Freiburg vorliegt.

Das Beispiel läßt annehmen, daß die reichliche Oosporenbildung an einen Zustand geförderter Wüchsigkeit gebunden ist, der bisher von keinem anderen Standort bekannt ist. Wie lange er im Altenheimer Baggersee anhalten wird, bleibt abzuwarten. Der Verfasser konnte das Zusammenbrechen luxurrierender Characeen-Bestände mehrmals beobachten. In einem klaren Druckwassertümpel waren frische Brauereiabfälle gekippt worden, die normalerweise die Characeen vertreiben. Doch schien die üppig entwickelte *Nitella syncarpa* durch die Düngung eher gefördert als geschädigt zu sein. Im folgenden Jahr hatte sich das Wasser getrübt, *Nitella* war verschwunden. Die Zunahme der wenig empfindlichen *Nitella mucronata* in den eutrophierten Altrheinen (KRAUSE 1980) war nicht von Dauer. Die Pflanze ist wieder auf schwach verschmutzte Strecken mit Grundwasserzufluß zurückgegangen.

Bodensee

Nitellopsis konnte als einzige Characee im Bodensee ihre Siedlungen zwischen 1967 und 1978 annähernd verdoppeln, während die vorher häufigen Arten *Chara*

aspera, *Ch. contraria*, *Ch. tomentosa* zurückgingen oder unauffindbar wurden (LANG 1967, 1968, 1978). Ihr Rückgang läuft parallel mit der Eutrophierung des Sees und einer Umbildung seiner Sigma-Gesellschaft. Diese war durch *Charetum asperae-contrariae* und *Ch. tomentosae* vertreten, die auf „ausgedehnten Strecken ± zusammenhängende unterseeische Wiesen bildeten“ (BAUMANN 1911). Eine Tiefwasser-*Nitella*-Gesellschaft und eine „Tiefenbiozönose“ mit *Nitella flexilis*, *N. syncarpa*, *Fontinalis antipyretica* und *Cladophora spec.* waren nach BAUMANN ebenfalls angedeutet. Schon 1967 kamen die Eutrophiezeiger *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia palustris*, *Ceratophyllum demersum* vor Flußmündungen, Häfen, ufernahen Siedlungen häufig vor. Neuerdings haben sie zusammen mit aufschwimmenden fädigen Grünalgen Massenfaltung erreicht. Nahezu alle Characeen, nicht aber *Nitellopsis*, wurden durch diese Veränderung der Wasserqualität geschädigt.

Starnberger See (Würmsee)

Den Vergleich über einen langen Zeitraum ermöglichen BRAND (1896) und MELZER (1981) für den Starnberger See im Alpenvorland. Um die Jahrhundertwende war sein Leeufer von *Charetum asperae* im Flachwasser, *Charetum hispidae (rudis)* in 2–4 m, *Charetum tomentosae* in 2–7 m, *Nitellatum syncarpae* in 7–12 m Tiefe besiedelt. Eine *Cladophora profunda*-*Fontinalis antipyretica*-Gesellschaft erreichte 20 m. Der See erhielt sein Wasser ausschließlich aus Bächen, Wildwassern und vielen Quellen. In diesem oligotrophen Gewässer kamen Eutrophiezeiger wie *Ceratophyllum demersum* und an der Oberfläche treibende Grünalgen sehr spärlich vor. *Nitellopsis* wurde nicht angetroffen. Selbst wenn sie vorhanden gewesen wäre, muß sie eine geringe Rolle gespielt haben, da sie einem aufmerksamen Beobachter sonst aufgefallen wäre.

Die 1974 bis 1978 laufende Taucherkartierung ergab *Chara tomentosa* in einem einzigen treibenden Sproß, der aus einem Zufluß eingeschwemmt sein konnte. *Chara hispida (rudis)* und *Nitella syncarpa* ließen sich nicht nachweisen. *Chara aspera* kam „recht selten“ vor und hatte sich aus dem Freiwasser in die Lücken des Schilfgürtels zurückgezogen. Als Neuankommlinge hatten sich *Chara fragilis*, *Ch. contraria*, *Ch. vulgaris* und *Nitellopsis* eingefunden. *Chara fragilis* war am weitesten verbreitet. *Chara vulgaris* und *Nitellopsis* wuchsen miteinander vergesellschaftet, was nach den Siedlungsgewohnheiten der *Ch. vulgaris* auf geringe Wassertiefe schließen läßt.

Gegenüber dem Bodensee ergeben sich Übereinstimmung und Abweichung. In beiden sind *Chara aspera*, *Ch. tomentosa*, *Nitella syncarpa* verschwunden oder dezimiert. Anders als der Bodensee hat der Starnberger See mit *Chara fragilis* und *Ch. vulgaris* zwei ausbreitungskräftige Einwanderer aufgenommen. Eine Erklärung kann aus den Standortansprüchen der beteiligten Arten und aus dem unterschiedlichen Ablauf der Eutro-

phierung abgeleitet werden. Diese ging im Bodensee geradlinig voran bis zu einem Zustand, der nahezu alle Characeen ausschloß. Im Starnberger See wurde sie durch einen in den siebziger Jahren fertiggestellten Ringkanal auf einen mittleren Stand abgebremst, der weniger empfindlichen Arten die Existenz noch ermöglichte, die empfindlichen ausschloß (MELZER 1981). In diesem ökologischen System bestätigte *Nitellopsis* ihre Fähigkeit, sich eine begrenzte Eutrophierung nutzbar zu machen.

Weitere Alpen- und Voralpenseen

Im Langbürgener See bei Rosenheim standen im Juni 1981 *Nitellopsis*-Jungpflanzen an vielen Stellen. Sie waren in 1–2 m Tiefe über große Flächen verteilt, ohne eine eigene Gesellschaft zu bilden. Ihre Höhe betrug rd. 20 cm. Die meisten trugen am unteren Ende noch den „Stern“, aus dem sie gekeimt waren. Der See ist ein Characeengewässer mit *Chara asperae* und *Ch. tomentosae*. Sein Allgemeinzustand ließ auf beginnende, aber nicht weit vorgeschrittene Eutrophierung schließen. Wie sich die Jungpflanzen weiter verhalten haben, ist nicht bekannt. Immerhin erweisen auch sie die Fähigkeit der *Nitellopsis*, neue Siedlungen zu gründen.

Eine Parallele zum Bodensee und Starnberger See skizzieren LACHAVANNE & WATTENHOFER (1975) für den Genfer See. Auch dort haben die übrigen Characeen an Menge und Artenzahl abgenommen, ist *Nitellopsis* in jüngster Vergangenheit neu gefunden worden, hat *Potamogeton pectinatus* „l'explosion la plus spectaculaire depuis le siècle dernier“ erlebt. Der Vorgang wird gekennzeichnet als Verringerung der Artenzahl, starke Ausbreitung einiger an die zunehmende Wasserverschmutzung angepaßter Taxa, sowie das Verschwinden nicht angepaßter Arten und rasch wachsende Besiedlungsdichte. Einzelheiten zur Gesellschaftsbildung der Characeen liegen weder aus der Vergangenheit (FOREL 1892–1904) noch aus der Gegenwart vor.

Beobachtungen in entfernten Gebieten

Balaton

Am Nordufer des Balaton hat der Verfasser beiderseits der Halbinsel Tihany längere Strecken mit dem Ruderboot befahren. Im freien Wasser wuchsen in 2–3 m Tiefe große Bestände des Najadetum marinae. Flachstrecken waren mit Inseln aus *Potamogeton perfoliatus* bedeckt. Characeen waren mit *Chara aspera* und *Ch. conivens* spärlich vertreten. Große *Nitellopsis*-Bestände fanden sich einmal dicht vor dem Schilfgürtel in ca. 1,5 m Tiefe und dreimal in den vom Röhricht freigehaltenen Gassen, die zu den Bootshäfen führen. Der Unterwasserbewuchs war in allen Fällen üppig und artenreich. In der Bucht Szerdahelyi öböl bei Alsoörs wurden notiert:

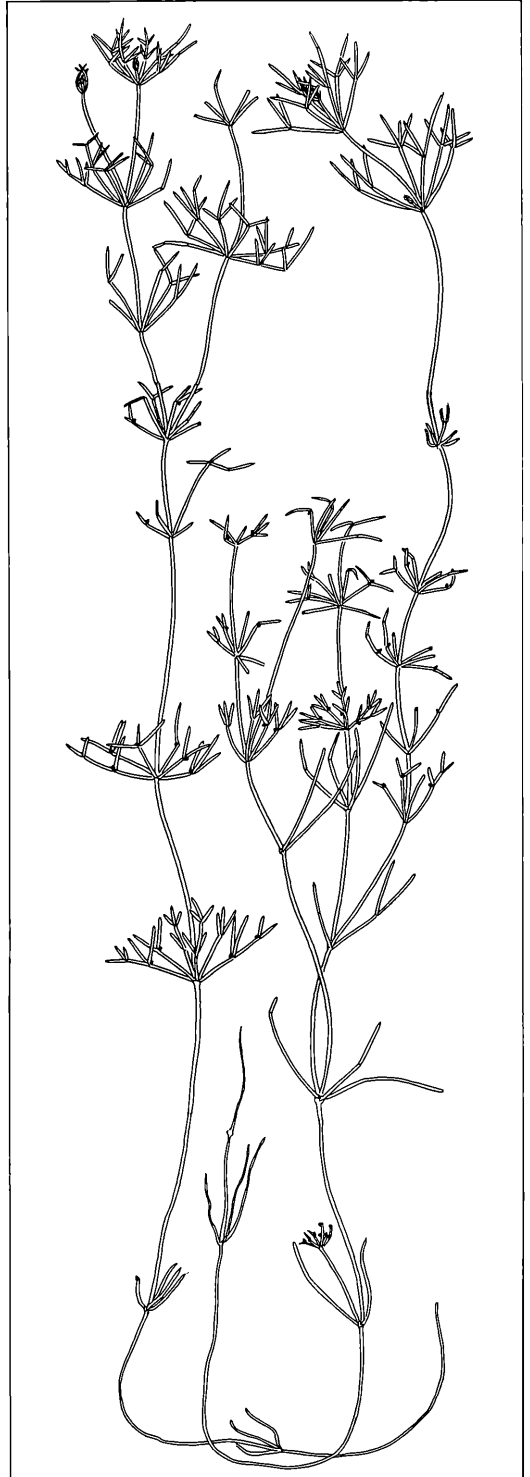


Abbildung 4. Pflanze aus dem Uhleloch mit Oogonien, letztere der Deutlichkeit halber überproportional groß gezeichnet.

3.3 *Nitellopsis obtusa*

2.1 *Stratiotes aloides* f. *submersa*

2.2 *Utricularia vulgaris*

1.2 *Myriophyllum spicatum*

1.1 *Ceratophyllum demersum*

2.2 *Chara connivens*

An anderen Fundorten kamen *Ceratophyllum submersum* und *Potamogeton perfoliatus* hinzu. *Nitellopsis* hatte Antheridien gebildet. Oogonien wurden nicht gesehen. Im freien Wasser lichtete sich der Bestand bereits nahe am Röhricht. Das bunte Bild der Bootshäfen, die zu stark bevölkerten Campingplätzen gehören, widersprach der geläufigen Vorstellung von „menschenscheuen“ Characeen. Der Verfasser hat sich allerdings belehren lassen, daß Bootshäfen ohne Motorbetrieb von Characeen nicht nur nicht gemieden, sondern geradezu gesucht werden. Ihre Zugänge werden gereinigt und gelegentlich vertieft, so daß die Pflanzen ihre Pionierfähigkeiten ausspielen können, die ihnen im altbesiedelten See weniger von Nutzen sind. Der an den Schilfgürtel des freien Wassers grenzende *Nitellopsis*-Bestand glich in Zusammensetzung und Pflanzengröße den Siedlungen in den Bootshäfen, obwohl er nur auf einer Seite vor Wellengang sichtbar geschützt war. Doch ergab sich der Eindruck einer lokalen Stillwasserzone zwischen den meterlangen *Stratiotes*-Blättern.

Das Wasser war an allen Beobachtungsstellen getrübt. Seine geringe Transparenz kann als eine der Ursachen für die Beschränkung der *Nitellopsis*-Bestände auf Flachwasser angesehen werden. Erdrückender Epiphytenbewuchs, wie ihn SUCCOW & REINHOLD (1978) als Folge der Eutrophierung beschreiben, wurde nicht beobachtet.

Der See galt früher als arm an Characeen. FILARSKY (1931) fand in der Nähe der Halbinsel Tihany *Chara contraria*, *Ch. tomentosa* und *Ch. vulgaris*. Es erscheint ausgeschlossen, daß dieser Kenner *Nitellopsis* nicht bemerkt hätte, wenn diese schon damals in der Menge aufgetreten wäre, die sie heute innehat. Für die Annahme, daß die Pflanze sich erst in neuer Zeit ausgebreitet hat, spricht auch der Anlaß für die Reise des Verfassers an den See. Sie erfolgte auf Einladung von Herrn Professor I. KARPATI, Keszthely, der Aufschluß über eine neuerdings beobachtete Invasion einer Characee erbat, die sich dann als *Nitellopsis* herausstellte.

Tåkern

Der als Vogelsee berühmte Tåkern im schwedischen Östergötland war jahrzehntelang auf einer Fläche von rd. 5 x 10 km von Characeen beherrscht. Nach einer Spiegelsenkung vor 140 Jahren blieb er ein Flachsee, dessen Füllung entscheidend von der Niederschlagsverteilung abhing und dessen Wasserpflanzen von Eischäden bedroht waren. Sein Bewuchs hat dementsprechend eine bewegte Geschichte zwischen Gedeihen, Vernichtung und Wiedererscheinen hinter sich (DU RIETZ & al. 1939, FORSBERG 1964). Ursprünglich vertreten waren *Chara aspera*, *Ch. hispida*, *Ch. fragilis*, *Ch.*

contraria und *Ch. vulgaris*. Diese Arten kennzeichnen ein Flachgewässer in kalkreicher Umgebung. Von 1932 bis 1934 war der See ausgetrocknet. Nur das Röhricht überlebte. Nachdem er sich wieder gefüllt hatte, kam *Myriophyllum spicatum* zur Vorherrschaft, verschwand wieder und hinterließ weithin leeren Grund. *Nitellopsis* wurde zum erstenmal im Jahre 1962 in flachem Wasser neben einem Bootshafen beobachtet. 1968 und 1969 hatte sie sich ausgebreitet und bildete mit der ebenfalls neu angesiedelten *Chara tomentosa* üppige und ausgedehnte Bestände (LOHAMMAR 1970). Im Herbst 1983 fand Frau IRMGARD BLINDOW, Lund, lt. brieflicher Mitteilung *Nitellopsis*-Oogonien. Sie vermittelte mir überdies den Inhalt der unveröffentlichten Studie LOHAMMARS, wofür ihr auch an dieser Stelle gedankt sei.

Nitellopsis ist sonst aus der Südpfrovinz Schonen und aus dem Uppland nördlich Stockholm bekannt (WILLÉN 1957). Die Fundorte liegen 250 bis 300 km vom Tåkern entfernt. Außerdem berichtet LUNDH (1951), daß die Pflanze sich in Schonen zwischen 1887 und 1951 mindestens ausgebreitet, wenn nicht neu angesiedelt hat, obwohl der betreffende See erheblichem Abwasserzufluß ausgesetzt war.

Nitellopsis an den Grenzen ihres Verbreitungsgebietes

Niederlande

In den Niederlanden, wo tiefe Klarwasserseen fehlen, bewohnt *Nitellopsis* ausschließlich Flachgewässer, darunter auch Torfstiche (DEN HELD, DEN HELD & MAIER 1970). Die Spontanstandorte sind in den flachen Binnengewässern zu suchen, die an der Nordseeküste „Meere“ genannt werden (MAIER 1972). Ausführlich beschrieben ist das repräsentative Vorkommen in dem seeartig großen, durch Torfstich beeinflussten Gewässer Botshol (WESTHOFF 1949), das seit mehreren hundert Jahren urkundlich nachgewiesen ist. *Nitellopsis* kommt in Menge vor und vergesellschaftet sich regelmäßig mit *Najas marina*. Die ebenfalls verbreitete *Chara hispida* und die seltenere *Chara aspera* bringen Annäherung an das *Charetales hispidae*-Sigmatum zustande. Phanerogamen sind durch das Hydrochareto-Stratiotetum mit hohem Anteil an *Nuphar luteum* und eine *Enteromorpha-Lemna*-Gesellschaft vertreten. Letztere ist durch den Salzgehalt des oligohalinen Wassers gefördert.

Im Botshol und in den von DEN HELD & al. beschriebenen, ebenfalls relativ alten Torfstichen bildet *Nitellopsis* Oogonien. Da sie ausschließlich in 0,8–1,1 m Wassertiefe gefunden wurden, während sterile Pflanzen bis 2 m hinabsteigen, folgern die Autoren übereinstimmend mit OLSEN (1944), daß die Oogonienbildung durch erhöhten Lichtgenuß gefördert wird. Gesteigerte Fruchtbarkeit im Herbst 1968 bringen sie überdies mit dem vorausgegangen warmen Wetter in Beziehung. Im ganzen erscheint das klare, kalkreiche, wenig eutrophierte Wasser characeenfreundlich. Zugleich machen aber Morphologie und Bewuchs dieser an der westlichen Areal-

grenze der *Nitellopsis* gelegenen Standorte auf erhebliche Unterschiede gegenüber den Seen im norddeutschen und polnischen Hauptverbreitungsgebiet aufmerksam. Die erhebliche Zahl älterer Funde, z. B. im Naardermeer, sowie der Rückgang der Pflanze in den letzten Jahrzehnten machen wahrscheinlich, daß *Nitellopsis* in den niederländischen Flachgewässern alteingebürgert ist. Ihr aktuelles Verhalten kann nicht dem „Hochwandern“ der jungen Pioniersiedlungen in anderen Gebieten gleichgesetzt werden.

Für altansässiges Vorkommen spricht ein Nachweis aus dem Groote Meer bei Emden, einem Flachsee in einem Niedermoorgebiet (JANSSEN 1967), der den niederländischen Meeren ähnelt. Die 1845 gesammelten, sehr kleinen Pflanzen fanden sich im Herbar des Überseemuseums Bremen unter der Bezeichnung *Nitella translucens*. Umpräparierte Exemplare enthält die Exsikkatensammlung von W. & H. KRAUSE. Dagegen kann ein Fund in einem Baggersee im Stadtbereich Bremen nicht anders als durch aktuellen Diasporen-Ferntransport erklärt werden. *Nitellopsis* wurde 1980 in jungen einzelnstehenden Exemplaren von Herrn H. KUHBIER entdeckt. Das bisher kaum eutrophierte Gewässer „Kuhgraben-see“ liegt in einer Moormarsch zwischen Niedermoor und Talsand (Umweltatlas o. J.). Der See, der für Badebetrieb gesperrt ist, war in der kurzen Zeit seines Bestehens einem tiefgreifenden Wechsel des Bewuchses unterworfen, dem sich *Nitellopsis* nicht entziehen konnte. 1981 wurde sie nicht wiedergefunden. Dem Sanduntergrund entsprechend wuchsen im Kuhgrabensee keine basiphilen Characeen, wohl aber in großer Menge die euryözischen Arten *Chara vulgaris* und *Ch. fragilis*. Der Standort ist nicht optimal für *Nitellopsis*, so daß ihr Verschwinden nicht überrascht.

Frankreich

Nach den knappen Angaben bei GADECEAU (1909) und CORILLION (1957, 1975) wächst *Nitellopsis* in Frankreich überwiegend in 1–2 m Wassertiefe. Eine Ursache für diese Beschränkung dürfte in der großen Verbreitung braungefärbten Wassers in den französischen „Lacs-Étang“ liegen, die ichthyologisch durch Schleie (*Tinca vulgaris*), Hecht (*Esox lucius*) und Brachsen (*Abramis brama*) charakterisiert sind. GADECEAU (1909) gibt für das *Nitellopsis*-Gewässer Lac du Grand-Lieu Sichttiefen von rd. 1,5 m an. Vergesellschaftet findet sich die Pflanze teils als untergeordneter Begleiter im *Charetum hispidae*, teils in Menge im *Nitelletum translucens* (CORILLION 1957). Im fremden Milieu der atlantischen Ordnung *Nitelletalia flexilis* bildet sie äußerst selten Game-tangien. Über Ausbreitungsvermögen in naturnahen Gewässern liegen keine Beobachtungen vor. Doch sind geschlossene Bestände in Kanälen bekannt. Vermerkt sei schließlich die rd. 400 km breite Lücke zwischen dem südwestdeutschen und dem westfranzösischen Teilareal (CORILLION 1957, Karte 55). Zwischen dem letzteren und den portugiesischen Siedlungen liegen nochmals 600 km, in denen ein einziger Fundort aus Spanien

bekannt ist.

Portugal

Aus Portugal kennt der Verfasser typisches *Nitellopsidetum* aus dem Klarwassersee Barrinha de Mira südlich Aveiro, wo die Gesellschaft in 3–5 m Tiefe steht. Die größte Ausdehnung erreicht *Charetum hispidae* (*polycan-thae*) in 2–3 m Tiefe. Im ufernahen Flachwasser siedelt *Charetum asperae*. Phanerogamen sind spärlich vertreten. *Nitellopsis* wächst außerdem zerstreut in einer geschlossenen Potamogetonetalia-Gesellschaft im eutrophierten Flachsee Lagoa de Salgoio nördlich Figueira da Foz. Wenige hundert Meter vom See entfernt fand sie sich auch in drei rd. 4 m tiefen Brunnen, die der Feldbewässerung dienen. Sie liegen in lockerem Sand mit hochstehendem Grundwasser. Die Pflanzen erreichen 2 m Höhe, bilden bis zu 7 Quirle an einem Sproß und sind kräftig entwickelt. Daß die Brunnen vom See her besiedelt wurden, ist anzunehmen. Ob die Diasporen durch das Grundwasser oder durch Tiere eingebracht wurden, erscheint bedeutungslos gegenüber der Tatsache, daß *Nitellopsis* einen anthropogenen Standort in Besitz nehmen konnte.

Finnland

Ein Beispiel aus dem nördlichen Grenzgebiet des *Nitellopsis*-Areal beschreibt LUTHER (1951). In einer tief einschneidenden Bucht des Finnischen Meerbusens wurde die Pflanze im Jahre 1871 zum ersten Mal bemerkt. Sie ist bis heute erhalten geblieben. Hinweise auf störende Einflüsse bestehen nicht. *Nitellopsis* erreicht ihre untere Tiefengrenze bei 2,5–3 m, wofür Lichtmangel als Ursache angenommen wird. Andererseits meidet sie die Phanerogamenbestände des Flachwassers. Meist wächst sie „fleckweise“ oder in kleinen Gruppen. Oogonien wurden nicht gefunden. Der Beschreibung zufolge handelt es sich um eine alte Ansiedlung, die unter suboptimalen Bedingungen nicht die größtmögliche Wuchskraft erreicht.

Diskussion der Befunde

Der Blick über das europäische Gesamtareal der *Nitellopsis obtusa* macht ein differenziertes Verhalten sichtbar. In ihrem Verbreitungszentrum, das in den großen β -mesosaprobien Seen Norddeutschlands und Polens liegt, zieht sich die Pflanze ins Tiefwasser zurück, wo sie eine exklusive Einartgesellschaft bildet. Sie entfaltet hohe Wüchsigkeit, beschränkt sich aber auf vegetative Vermehrung. In einem küstennahen Arealraum, der sich von Finnland über die Niederlande, Frankreich bis Portugal erstreckt, kommt sie vorwiegend im Flachwasser vor. Hier fügt sie sich in artenreiche Phanerogamengesellschaften ein. In den niederländischen Gewässern wurden wiederholt Oogonien gefunden. Eine dritte geographisch umgrenzte Verhaltensweise zeigt *Nitellopsis* in der Oberrheinebene, wo sie mäßig tiefe Altwasser

und Baggerseen bewohnt. Hier vergrößerte sie in den letzten Jahrzehnten in erstaunlichem Ausmaß ihre Wuchskraft, bildete Oogonien in großer Menge und entwickelte erdrückende Dominanzbestände.

Der Gewinn an Vitalität ist von zahlreichen neueren Autoren registriert worden. Als seine Ursache wird die Förderung der Pflanze durch die zunehmende Eutrophierung der Gewässer vermutet. Die vorliegende Mitteilung bemüht sich um eine ordnende Übersicht über die bekanntgewordenen Einzelheiten. Sie orientiert sich an der Gegenüberstellung älterer und neuerer Beobachtungen sowie an der Frage nach der Empfindlichkeit der Pflanze gegen Eutrophierung. *Nitellopsis* war bisher stillschweigend der Vorstellung unterworfen, daß „die“ Characeen durch vermehrte Nährstoffzufuhr beeinträchtigt, oft sogar vertrieben werden, ohne daß der Versuch einer Differenzierung gemacht wurde. Die Erörterungen sollen vom Nitellopsidetum der β -mesosaprobien Characeen-Coregonenseen der norddeutschen Jungmoräne ausgehen, die den Prototyp der Gesellschaft hervorgebracht haben.

Diese Seen werden von Einartgesellschaften weniger Characeen beherrscht, von denen das Nitellopsidetum die größte, für Makrophyten zugängliche Tiefe erreicht. Phanerogamen bleiben auf sehr geringe Anteile beschränkt. Die Exklusivität der Characeen ist deswegen bemerkenswert, weil sie von zerbrechlich-hinfälligen Pflanzen ausgeht. Sie beruht mit hoher Wahrscheinlichkeit auf einem anderen Mechanismus als bei den Einartgesellschaften robuster, fest verwurzelter Pflanzen, z. B. beim *Caricetum gracilis*. Eher drängt sich die Vorstellung auf, die Characeen müßten über ein allelopathisches Abwehrvermögen verfügen, das von ihren spezifischen schwefelhaltigen Inhaltsstoffen ausgehen könnte. Einem solchen System muß trotz aller Wirksamkeit größere Empfindlichkeit zugeschrieben werden als einer auf mechanische Festigkeit gegründeten Exklusivität. Dem entspricht das mehrfach beobachtete Zusammenbrechen frohwüchsiger Characeenbestände, das ohne grob wahrnehmbare Störung eintritt.

Die *Nitellopsis*-Seen haben noch kein vorgeschrittenes Reifestadium im Sinne THIENEMANN'S (1925) erreicht und bewahren einen frühen Zustand nacheiszeitlicher Vegetationsentwicklung. Vor allem war ihr Tiefwasser keinen schnell eingreifenden Veränderungen unterworfen. Dementsprechend liegt es nahe, auch ihren Characeensiedlungen hohes Alter zuzuschreiben. Der Verfasser kennt keinen Altersnachweis für das Nitellopsidetum, wohl aber für das *Charetum tomentosae*, das zu den hochsteten Kontaktgesellschaften des Nitellopsidetum gehört. Neolithische Seekreideablagerungen vom Ausfluß der Limmat aus dem Zürichsee (zur Lokalisierung vgl. JACOMET-ENGEL 1980) enthielten nahezu ausschließlich die Oosporen von *Chara tomentosa* in großer Menge, dazu vereinzelt Diasporen von *Chara hispida* und *Najas marina*. Damit wird ein rd. 5000 Jahre altes *Charetum tomentosae* erkennbar. Es stand an einem Platz, an dem BRAUN (1846) noch in der Neuzeit

„*Chara tomentosa* in ungeheuren Mengen den Seeböden bedeckend“ fand.

Demnach dürfen die Characeensiedlungen der tiefen Klarwasserseen als eine seit altersher beständige, weil ungestörte, zugleich aber empfindliche Biozönose angesehen werden. Die neuerdings allgemein einsetzende Eutrophierung löst ihr Gefüge auf und vertreibt die Characeen (JAAG 1949). Die Tiefwassersiedlungen des Nitellopsidetum verlieren bereits durch die von der Eutrophierung bewirkte Trübung ihre Existenzmöglichkeit. Auf den ersten Blick muß es überraschen, daß eine Pflanze aus einer hochspezialisierten, altersstarken, am Rande der pflanzlichen Ökumene dahinvegetierenden Gesellschaft, die überdies auf geschlechtliche Propagation verzichtet hatte, sich neuerdings robust in abweichende Lebensräume eindringt. Ebenso sehr überrascht das gehäufte Auftreten ihrer Oogonien, die früher äußerst selten beobachtet wurden. Doch besteht der Gegensatz zwischen dem Verharren in altgefestigter Einartgesellschaft und geschmeidigem Eindringen in abweichende Standorte nicht bei *Nitellopsis* allein. Zusammenfassend zur ganzen Characeenfamilie sagt KRAUSE (1969, S. 223): „Mit ihrer Fähigkeit, unter geeigneten Bedingungen hochaktiv als Pionierpflanzen aufzutreten, andererseits ihren Stoffumsatz auf ein Minimum zu beschränken und lange Zeit nahezu unverändert zu verharren, verkörpern die Characeen einen Reaktionstyp, der im Pflanzenreich nicht alltäglich ist.“ *Nitellopsis* verhält sich also neuerdings nicht abnorm, sondern höchstens überraschend, weil früher wenig Gelegenheit bestanden hatte, auf die weitgespannten Möglichkeiten ihres Verhaltens zu achten.

Den Schlüssel zum Verständnis bietet mit hoher Wahrscheinlichkeit ihr besonderes Verhältnis zur Eutrophierung. Da letztere erst seit wenigen Jahrzehnten zu ausgebreiteter Wirkung gekommen ist, kann sie als Auslöser eines neuen Verhaltens in Betracht gezogen werden. Diese prinzipiell einleuchtende Erklärung muß noch große, in das Gebiet der Physiologie reichende Fragen offenlassen. Sie betreffen die inneren Zusammenhänge der Eutrophierungsfestigkeit, die dem Verhalten der meisten Characeen zuwiderläuft. Hier bedarf wohl auch die genetische Isolierung der stammesgeschichtlich alten monotypischen Gattung *Nitellopsis* der Beachtung. Ebenso gibt die plötzliche Belebung der Oogonienbildung Rätsel auf. Seitens der Vegetationskunde müßte noch mehr Material zum Zeitablauf und zu den örtlichen Besonderheiten der neuen Siedlungen gesammelt werden. Aufschlußreich wird vor allem sein, ob sie sich auf Dauer halten können.

Hier gewinnt der im Text beschriebene Baggersee in Gemarkung Altenheim Interesse, weil er einerseits eine Neuansiedlung beherbergt, andererseits seine Wasserqualität 40 Jahre lang stabil gehalten hat. Er läßt Einsichten erwarten, die mehr sind als Augenblicksbilder. Die Konstellation, die ihn zum einzigen sicheren Großfundplatz Europas für reife *Nitellopsis*-Oogonien gemacht hat, darf im Zusammentreffen eingeschwemm-

ten Ackerbodens mit dauerndem Grundwasserzutritt erblickt werden. Sie hält eine gebremste Eutrophierung aufrecht, die von *Nitellopsis* zur Bildung überdurchschnittlich kräftiger und fruchtbarer Pflanzen ausgenutzt werden kann. Vom warmen Klima der Oberrheinebene dürfte eine zusätzlich fördernde Wirkung auf die Oogonienbildung ausgehen.

Das abweichende Verhalten der Pflanze in den westeuropäischen Flachgewässern bedarf einer besonderen Betrachtung, die hier nicht versucht werden soll.

Literatur

- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). – 554 S., 11 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).
- BRAND, F. (1896): Über die Vegetationsverhältnisse des Würmsee und seine Grundalgen. – Bot. Cbl. 1896, **1**: 2–13; Dresden.
- BRAUN, A. (1847): Übersicht der Schweizerischen Characeen. – Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturwiss., **10** (3): 1–23; Zürich.
- DAMBSKA, I. (1961): Plant Communities of Lakes in the Region of Sieraków and Miedzichód (poln. m. engl. Zus.). – Poznańskie Tow. Przyjaciół Nauk, Math.-Przyrod. Biolog., **23**, 4: 3–120, 14 Tab.; Poznań.
- DEN HELD, A. J., DEN HELD, J. J. & MAIER E. X. (1970). – Waterpflanzen en waterplanten-vegetaties in de plassen van de Haak bij Slikkendam (Z.-H.). – Gorteria, **5**: 21–35; Amsterdam.
- DOLL, R. (1979 a): Der Waschsee bei Mechow (Kreis Neustrelitz). – Natur und Naturschutz in Mecklenburg, **15**: 81–89; Greifswald-Waren.
- DOLL, R. (1979 b): Die Vegetation des Langhäger Sees (Kreis Neustrelitz). – Gleditschia, **7**: 259–271; Berlin.
- DU RIETZ, G. E. et al. (1939): Zur Kenntnis der Vegetation des Sees Tåkern. – Acta Phytogeogr. Suecica, **12**, 65 S., 7 Taf.; Uppsala.
- FOERSTER, F. (1889): Übersicht der badischen Characeen. – Mitt. Bad. Bot. Verein, **67/68**: 133–142; Freiburg i. Br.
- FOREL, F.-A. (1892–1904): Le Léman. Monographie Limnologique. – 3 Bände, Lausanne (Rouge).
- FORSBERG, C. (1964): The vegetation changes in Lake Tåkern. – Svensk. Bot. Tidskr., **58** (1): 1–44; Uppsala.
- FORSBERG, C. & FORSBERG, B. (1969): Some limnological features of Lake Langsjön, Björklinge. – Sv. Bot. Tidskr., **63** (1): 49–71; Uppsala.
- GADECEAU, E. (1909): Le Lac de Grand-Lieu. Monographie Phytogéographique. – 155 S., 1 Karte; Nantes (Dugas).
- GRAMBAST, L. & SOULIÉ-MARSCHÉ, I. (1972): Sur l'anciennité et la diversation des *Nitellopsis* (Charophytes). – Paléobiologie continentale, **3** (3): 1–14; Montpellier.
- GROVES, J. & BULLOCK-WEBSTER, G. R. (1924): British Charophyta, Vol. II. – 129 S., 15 Taf.; London (Ray Society).
- HOLTZ, L. (1903): Characeen. – In: Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, **4** (1): 1–136; Leipzig (Borntäger).
- JAAG, O. (1949): Die neuere Entwicklung und der heutige Zustand der Schweizer Seen. – Verh. Int. Verein. theor. u. angewandte Limnologie, **10**: 192–209; Stuttgart.
- JACOMET-ENGEL, ST. (1980): Botanische Makroreste aus den neolithischen Seeufersiedlungen des Areals „Pressehaus Ringier“ in Zürich (Schweiz). – Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich, **102** (2): 73–163.
- JANSSEN, TH. & al. (1967): Gewässerkunde Ostfrieslands. – 317 S.; Aurich.
- JESCHKE, L. & MÜTHER, K. (1978): Die Pflanzengesellschaften der Rheinsberger Seen. – Limnologica, **11** (2): 307–353; Berlin.
- KARCZMARZ, K. (1980): Zone Distribution of Stoneworts in Deep Carst Lakes of the Łęczna and Włodawa Lake District (poln. m. engl. Zus.). – Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, **35**, C: 43–53; Lublin.
- KOPECKÝ, K. (1984): Der Apophytisierungsprozeß und die Apophytengesellschaften des Galio-Urticetum mit einigen Beispielen aus der südwestlichen Umgebung von Praha. – Folia Geobot. Phytotax. **19** (2): 113–138; Praha.
- KRAUSCH, H.-D. (1964): Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. I. Die Gesellschaften des offenen Wassers. – Limnologica **2** (2): 145–203; Berlin.
- KRAUSE, W. (1969): Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. – Arch. Hydrobiol./Suppl., **35**: 202–253; Stuttgart.
- KRAUSE, W. (1980): Zur Gesellschaftsbildung der Characeen in der Oberrheinebene. – Phytocoenologia, **7**: 305–317; Stuttgart.
- KRAUSE, W. (1981 a): Die Sigma-Assoziation als Kriterium der Abgrenzung von Characeengesellschaften. – Ber. Sympos. Internat. Verein. Vegetationskde. Rinteln 1980: 149–167; Vaduz.
- KRAUSE, W. (1981 b): Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. – Limnologica, **13**: 399–418; Berlin.
- LACHAVANNE, J.-B. & WATTENHOFER, R. (1975): Contribution à l'étude des Macrophytes du Léman. – Commiss. Internat. Protection des Eaux du Léman contre la Pollution. 147 S., 1 farb. Luftbild; Genf.
- LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. – Arch. Hydrobiol./Suppl., **23** (4): 437–574; Stuttgart.
- LANG, G. (1968): Vegetationsänderungen am Bodenseeufer in den letzten hundert Jahren. – Schr. Ver. Gesch. Bodensee u. Umgebung, **85**: 295–319; Konstanz.
- LANG, G. (1981): Die submersen Makrophyten des Bodensees – 1978 im Vergleich mit 1967 – Internat. Gewässerschutzkommission für den Bodensee. Ber. Nr. **26**, 64 S.
- LOHAMMAR, G. (1970): Redogörelse för Täkernundersökningar, stencilrat, Uppsala. – Ms. für die Königlich Schwedische Landwirtschaftsverwaltung.
- LUNDH, A. (1951): Some aspects of the higher aquatic vegetation in the lake Ringsjön in Scania. – Bot. Not., **1**: 22–31; Lund.
- LUTHER, H. (1951): Verbreitung und Ökologie der Höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I. Spezieller Teil. – Acta Bot. Fenn., **50**: 1–370; Helsingfors.
- MAIER, E. X. (1972): De Kranswierien (Charophyta) van Nederland. – Wetensch. Mededel. Koninkl. Ned., Natuurhist. Ver., **93**, 32 S., 12 Taf.; Hoorn.
- MELZER, A. (1981): Veränderungen der Makrophytenvegetation des Starnberger Sees und ihre indikatorische Bedeutung. – Limnologica, **13** (21): 449–458; Berlin.
- MIGULA, W. (1897): Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. In: Rabenhorsts Kryptogamenflora, **5**: 765 S.; Leipzig (Kummer).
- NÖTZOLD, TH. (1962): Die Bestimmungsmöglichkeiten der Tectochara-Oogonien aus dem Pleistozän. – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **52**: 173–183; Freiburg i. Br.
- NÖTZOLD, TH. (1977): *Nitellopsis obtusa* (Desvaux) J. GROVES und *Lychnothamnus barbatus* (MEYEN) v. LEONHARDI – Lebende Fossilien? – Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **67**: 217–234.
- OLSEN, S. (1944): Danish Charophyta. – Kongl. Danske Vi-

- densk. Selsk. Biol. Skrifter, **3** (1): 240 S.; Kopenhagen.
- SAUER, F. (1937): Die Makrophytenvegetation ostholsteinischer Seen und Teiche. – Arch. Hydrobiol./Ergänzungsband, **6**: 431–592; Stuttgart.
- SUCCOW, M. & REINHOLD, A. (1978): Das Vegetationsgefüge eines jungpleistozänen Klarwassersees und seine Belastbarkeit. – Limnologica, **11** (2): 355–377, 1 Karte, 9 Tafeln, 3 Farbluftbilder; Berlin.
- THIENEMANN, A. (1924): Die Gewässer Mitteleuropas. – In: Handbuch der Binnenfischerei. Herausg. v. DEMOLL, R. und MAIER, H. N., **1**: 3–84; Stuttgart (Schweizerbart).
- Umweltatlas (o. J.): Bremer Umweltatlas. – Herausg. v. Bremer Senator für Gesundheit und Umweltschutz: 22 S., 9 Ktn.; Bremer Bürger-Service.
- WESTHOFF, V. (1949): Landschap, Flora en Vegetatie van de Botshol nabij Abcoude. – Uitg. Stichting „Comm. voor de Vecht en het O. en W. Plassengebied“ 102 S.; Baambrugge.
- WILLÉN, T. (1957): On the distribution of *Nitellopsis obtusa* around the Baltic. – Bot. Not., **110** (3): 313–320; Lund.

Nachtrag während des Druckes

In letzter Zeit sind dem Verfasser Nachrichten über Neufunde von *Nitellopsis obtusa* aus dem Laacher See und dem Chiemsee zugegangen (Dr. A. MELZER, München). Im holländischen Botshol hat sich *Nitellopsis* stark ausgebreitet und bildet reichlich Oosporen (Dr. E. X. MAIER, Castricum).

Ähnlichkeit des Verhaltens verbindet *Nitellopsis* mit der von K. KOPECKÝ (1984) im Zusammenhang mit Ruderalpflanzen diskutierten „Apophytisierung“. Sie besteht im Zerfall der Gesellschaftstreu zu autochthonen und dem Eindringen in anthropogene Gesellschaften.

HERBERT SCHINDLER

Erstfund der Flechte *Parmelia glabra* (SCHAER.) NYL. im Schwarzwald und ihre Verbreitung in Deutschland und angrenzenden Gebieten

Kurzfassung

Parmelia glabra (SCHAER.) NYL. wurde erstmals im Nord-schwarzwald in Kniebis bei Freudenstadt aufgefunden. Dieser Fundort ist bisher der nordwestlichste Punkt ihrer Verbreitung in Deutschland (BRD). *Parmelia glabra* ist ein mitteleuropäisch-praealpin-mediterran-montanes Element und tritt in Europa in Höhen bis 1200–1400 m auf. Wesentlicher Inhaltsstoff der Flechte ist Lecanorsäure, die mittels Mikrotest und DC nachgewiesen wurde. Ihr Vorkommen in Deutschland sowie in angrenzenden Teilen der Schweiz und Österreichs wird auf einer Verbreitungskarte dargestellt.

Abstract

The lichen *Parmelia glabra* was found the first time in the northern Black Forest in Kniebis near Freudenstadt. The locality is the most northwestern point of the area of this lichen in Germany. *Parmelia glabra* is a centraleuropean-praealpine-mediterranean-mountain element, it occurs in altitudes as far as 1200 to 1400 m.

Important lichen product is lecanoric acid (identified by microcrystal tests and TLC). A map point out the distribution in Germany and the bordering areas in Switzerland and Austria.

Autor

Dr. HERBERT SCHINDLER, Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Einleitung

Die braunen rindenbewohnenden Arten der Gattung *Parmelia* (Subgenus *Melanoparmelia*) sind in Mitteleuropa weit verbreitet; Ausnahmen sind *P. olivacea* (L.) ACH. und *P. septentrionalis* (LYNGE) AHTI. Während die beiden zuletzt genannten Parmelien nordische Arten sind (im borealen Waldgebiet und in Mooren) mit Ausstrahlungen nach Mitteleuropa, wo sie als Reliktvorkommen gedeutet werden müssen, hat *P. glabra* eine ausgesprochen südliche Verbreitung. Die beiden nordischen Flechten unterscheiden sich außerdem hinsichtlich ihrer Markreaktion mit Chlor: *P. olivacea* und *P. septentrionalis* zeigen eine negative, *P. glabra* aber eine positive Reaktion (Mark C + rot!).

In Bayern ist *P. glabra* ziemlich häufig, in Baden-Württemberg dagegen eine Seltenheit. Das erstmalige Auffinden in Baden-Württemberg durch WIRTH 1977 auf der Schwäbischen Alb und das von mir 1978 entdeckte Vorkommen im Schwarzwald veranlaßte mich, ihre Gesamtverbreitung in Deutschland zu untersuchen und eine Verbreitungskarte zu entwerfen.

AHTI hat bereits 1966 bei der Bearbeitung von *Parmelia olivacea* unter Einbeziehung der nichtsidiosen und nichtsorediösen braunen Parmelien der nördlichen He-

mispäre u. a. *P. glabra* behandelt und dabei ihre Verbreitung in Europa und anderen Teilen der Welt beschrieben. Einzelne Fundorte von *P. glabra* wurden zu meist nicht genannt, handelte es sich doch wohl zunächst darum, das ungefähre Areal dieser braunen Parmelie abzustecken (Abb. 3). Da *Parmelia glabra* (Abb. 4 u. 5) für Deutschland von pflanzengeographischem Interesse ist, sollen in folgenden Zeilen ihre Fundorte in Deutschland und den grenznahen Gebieten der Nachbarländer aufgeführt werden, soweit sie auf eigenen Beobachtungen und den in den staatlichen Sammlungen und Privatherbarien aufbewahrt Material beruhen. Gleichzeitig sollen aber auch die Lichenologen hingewiesen werden, besonders im badisch-württembergischen Raum ihre Aufmerksamkeit auf diese Flechte zu richten, die vielleicht im Gebiet nur übersehen wurde, obwohl ihre ansehnliche Größe und ihre leichte Erkennung das Auffinden erleichtern sollte.

Eingehende Beschreibungen der Flechte finden sich vor allem bei HILLMANN, AHTI und ESSLINGER.

Früher wurde *P. glabra* vielfach als *P. olivacea* bezeichnet (so in zahlreichen alten Sammlungen), ehe ihre spezifischen Bestandteile näher bekannt waren und zur Trennung der beiden Arten führte (vgl. bei CULBERSON 1969 und CULBERSON et al. 1977).

Parmelia glabra (SCHAER.) NYL.

Synonyma

Parmelia olivacea a. *glabra* SCHAER., Lich. Helv. Spicileg. 10 (1840 466; Typus: Schweiz, in SCHAER, Lich. Helv. exs. (W!)). – *Imbricaria olivacea nuda* f. *amplissima* FLOTOW 1850. – *Parmelia olivacea* β *imbricata* MASSAL. 1853. – *Parmelia glabra* (SCHAER.) NYL. 1872. – *Imbricaria glabra* ARN. 1874. – *Parmelia olivacea* var. *intermedia* HARM. 1909. – *Parmelia glabra* var. *epilosa* STEIN. 1919. – *Parmelia glabra* f. *imbricata* (MASSAL.) ZAHLBR. 1926. – *Parmelia epilosa* (STEIN.) GYELN. 1932. – *Melanelia glabra* (SCHAER.) ESSL. 1978.

Abbildungen

ANDERS (1928) Taf. XXIV, Fig. 1
AHTI (1966) Taf. 3 B
HALE (1979) Fig. 257
OZENDA & CLAUZADE (1970) Abb. 1720 (sehr gute Aufnahme!)
SCHINDLER, diese Arbeit Abb. 4 und 5

Exsiccati

Ich habe gesehen

ARNOLD, Lich exs. 741, ist *Parmelia subargentifera* (Bl), wie auch schon früher von HILLMANN (1936, 123 Fußnote) festgestellt wurde.

ANZI, Lich sel. Ital. super. 113 (FRI!)

BRITZELMAYR, Lich. Allgäuer Alpen 312, (als *Imbricaria olivacea* (Bl), ex Hb. LETTAU, vgl. auch LETTAU, Fl. v. Mitteleuropa

XII, 216!

Crypt. exs. Mus. Palat. Vindob. 875 und 4224 (W!)
 FOLLMANN, Lich. sel. Mus. Hist. Nat. Cassel (KASSEL!)
 POELT, Lichenes alpinum 95 (B! M! W!)
 PISUT, Lich. Slov. exs. 71 (BONN! W!) und 293 (KASSEL! W!)
 RABENHORST, Lich. europ. exs. 447 (FR! M!) als *Parmelia olivacea*.
 SCHAEERER, Lich. Helv. exs. 370 (W!), als *Parmelia olivacea corticola* a. *glabra* (W!)
 SUZA, Lich. Bohemoslov. 144 (M! STU! W! Hb. ULLRICH!)
 TOBOLEWSKI, Lichenoth. Polon. 119 (BONN! M! W!) und 221 (W!)
 VÉZDA, Lich. sel. exs. 170 (BONN! M! W!) und 1092 (W!)
 v. ZWACKH-HOLZHAUSEN, Lich. exs. 1041 (B! W!)
 Über weitere Exsikkatenwerke vgl. AHTI 1966!

Herbarien

Ich konnte folgende Sammlungen einsehen
 BERN Botanisches Institut der Universität Bern
 B Botanisches Museum Berlin-Dahlem
 BONN Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität Bonn
 FR Forschungsinstitut Senckenberg, Bot. Abt., Frankfurt
 KASSEL Naturkundemuseum der Stadt Kassel
 M Botanische Staatssammlung München
 KR Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe
 STU Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart
 W Naturhistorisches Museum Wien, Bot. Abt.
 und danke für die liebenswürdige leihweise Überlassung der Belege den Herren Dr. AMMANN (Bern), Dr. CONERT (Frankfurt), Prof. Dr. FOLLMANN (Kassel), Prof. Dr. HERTEL (München), Frau Dr. MATHEY (Berlin), Herrn Univ.-Doz. Dr. RIEDL (Wien), Prof. Dr. STEINER (Bonn) und Herrn Dr. WIRTH (Stuttgart); Material aus Privatherbarien stellten mir die Herren Dr. KALB (Neumarkt, Opf.), Prof. Dr. POELT (Graz), Dr. TÜRK (Salzburg), Architekt H. ULLRICH (Goslar) und Dr. WIRTH freundlicherweise zur Verfügung.

Abkürzungen:

! bedeutet, daß ich den Beleg gesehen habe.
 Hb Herbarium
 C Chlorreagens „Klorix“ bzw. „Domestos“ des Handels, 1:1 bzw. 1:2 mit Wasser verdünnt (vgl. Fußnote S. 45)
 K Kaliumhydroxid 10 % in Wasser
 P p-Phenylendiamin 1 % in Äthanol nach ASAHINA 1934
 GWPy Glycerin-Wasser-Pyridin 1:3:1 nach ASAHINA 1937
 GAQ Glycerin-Äthanol-Chinolin 2:2:1 nach ASAHINA 1937
 GAW Glycerin-Äthanol-Wasser 1:1:1 nach ASAHINA 1936
 Diazotiertes Benzidin zur Chromatographie wurde nach der Vorschrift von SHERMA und HOOD (1965) bereitet, die bei STAHL (S. 818) angegeben ist.

In manchen Sammlungen findet man stark beschädigte Thalli, da die Flechte im trocknen Zustand sehr zerbrechlich ist! Daher sollten alle Rindenstücke auf Pappe aufgeklebt und wie üblich mit Zellstoffpapier geschützt werden! An den Endloben (meist etwas glänzend und mehr olivfarben) finden sich feine, hyaline, leicht abbrechende Härchen, die ROSENDAHL entdeckt hat (auch bei *Parmelia subargentifera*); sie kommen bei *Parmelia glabra* noch am Rande der Apothezien vor und sind nur mit einer starken Lupe zu erkennen. Man muß manchmal lange danach suchen, bei älterem Herbariummaterial sind sie meistens abgebrochen, daher der obige Hinweis auf sorgfältige Aufbewahrung!

Die Härchenbildung erfolgt nach ROSENDAHL an Zellen der äußersten Lage der noch lebenskräftigen Rindenschicht, welche zu Trichomen auswachsen. Sie sind 2–3zellig, 28–45 µ lang und im Durchschnitt im mittleren Teil etwa 4 µ dick (vgl. Abb. 19 bei ROSENDAHL). Im allgemeinen findet man bei *Parmelia glabra* zahlreiche Früchte, unsere Schwarzwaldflechte zeigt nur einige junge Apothezien, vielleicht bedingt durch nicht mehr optimales Wachstum an der Grenze ihrer Verbreitung.

Chemie

Das chemische Verhalten von *Parmelia glabra* wird durch die Reaktionen K –, HNO₃ – der Thallusrinde und durch P –, K –, C + rosa bis rot (Lecanorsäure) des Markes gekennzeichnet.

HNO₃ – bedeutet, daß sich die Rinde mit Salpetersäure rotbraun färbt infolge des Gehaltes an sog. „Parmelienbraun“, das chemisch noch nicht definiert ist, während das sog. „Glomelliferabraun“ (z. B. in *P. verruculifera* NYL. und *P. pulla* ACH.) mit diesem Reagens eine Blaufärbung gibt, die langsam in Violett und schließlich in Grau übergeht (BACHMANN). Auf Rinde kommen bei uns von den Arten des Subgenus *Melanoparmelia* mit positiver C-Reaktion des Markes vor:

Parmelia glabra (SCHAEER.) NYL.

Parmelia glabratula (LAMY) NYL.

Parmelia subargentifera NYL.

Parmelia subaurifera NYL.

Unter Einschluß der sehr ähnlichen Arten *P. olivacea* (L.) ACH. und *P. septentrionalis* (LYNGE) AHTI ergeben sich Unterschiede, wie in Tabelle 1 angegeben. Lecanorsäure kommt nur in Arten des Subgenus *Melanoparmelia* der Nordhemisphäre, Gyrophorsäure dagegen (auch C + rot) in Arten des Subgenus *Neofusca* der

Tabelle 1. Unterschiede von *Parmelia glabra* und nahe verwandter Arten

	Isidien	Sorale	Härchen	Mark P	Mark C	Mark K	
<i>Parmelia glabra</i>	–	–	+	–	+	–	Lecanorsäure
<i>P. glabratula</i>	+	–	–	–	+	–	Lecanorsäure
<i>P. subargentifera</i>	–	+	+	–	+	–	Lecanorsäure
<i>P. subaurifera</i>	+	+	–	–	+	–	Lecanorsäure
<i>P. olivacea</i>	–	–	–	+ ^{a)}	–	+ ^{b)}	Fumarprotocetrarsäure
<i>P. septentrionalis</i>	–	–	–	+ ^{a)}	–	+ ^{b)}	Fumarprotocetrarsäure

a) P + gelborange bis rotorange!

b) K – bis schwach gelb oder K + gelborange!

Südhemisphäre vor (ESSLINGER).

Lecanorsäure

Die Lecanorsäure ist offenbar nicht gleichmäßig im Thallus verteilt; man muß deshalb die Reaktionen an verschiedenen Stellen des Lagers oder am Apothezienrand durchführen. Dabei darf man nur mit sehr geringen Mengen an Chlorreagenz arbeiten, weil sonst durch einen Überschuß an freiem Chlor die entstehende rote Verbindung sofort wieder zerstört wird und der Eindruck einer negativen Reaktion entsteht.

Zur Chlorreaktion benutzt man seit NYLANDER im wesentlichen Chlorkalk, der auch in kleinen Mengen zu kaufen war, was heute nicht mehr möglich ist (zentnerweise kann man ihn haben!). Er ist aber kein besonders sicheres Reagenz, weil das Chlor sich schnell verflüchtigt und der Chlorkalk außerdem schlecht aufbewahrt werden kann, wie jeder weiß. Mit großem Erfolg benutze ich die verdünnten, chlorhaltigen Reinigungsmittel „Klorix“ bzw. „Domestos“, die neben Natriumhypochlorit Seife und nicht ionisierte Tenside enthalten¹⁾. Diese Lösungen werden mit Wasser 1:1 oder 1:2 verdünnt und können monatelang gebraucht werden. Ein einfacher Weg, das Reagenz auf seine Haltbarkeit zu testen, besteht darin, mit dieser Lösung leicht zu beschaffende Rindenstücke mit der Flechte *Hypocenomyce scalaris* (ACH.) CHOISY (= *Lecidea scalaris* ACH., = *Psora ostreata* HOFFM.), die meist am Grunde von Kiefern vorkommt, zu betupfen: die Flechte färbt sich sofort intensiv rot (Lecanorsäure), wenn das Reagenz noch genügend freies Chlor enthält.

Lecanorsäure, C₁₆H₁₄O₇ (= Glabratsäure von ZOPF)²⁾ ist ein Depsid der Orcinolgruppe; F 175–176 °C. Nach ZOPF ist sie zu 1,25 % in der Flechte *Parmelia glabra* enthalten. Sie kann durch folgende Reaktionen erkannt werden:

- Erhitzt man Lecanorsäure mit verd. Kalilauge und fügt 1 Tropfen Chloroform zu, so färbt sich die Lösung rötlich und fluoresziert grün (Abspaltung von Orcin oder eines Orcin-ähnlichen Körpers [ZOPF]).
- Löst man Lecanorsäure aus GAW-Lösung um (unter dem Deckglas), so entstehen strahlige oder federartige zusammenstretende, mehr oder weniger bogig gekrümmte feine Nadeln (ASAHINA 1936, Fig. 3, S. 521).
- Kristallisiert man Lecanorsäure aus GWPY-Lösung um, so entstehen derbe Prismen des Pyridinsalzes (ASAHINA 1937, Taf. II, Fig. 1).

¹⁾ „Klorix“, Hersteller Dan Chemie, Alleinvertrieb in der BRD: Barnangen GmbH, 5020 Frechen; „Domestos“, Hersteller Fa. Lever Sunlicht, Hamburg. Ich benutzte das frühere Produkt, eine klare, gelbe, nach Chlor riechende Flüssigkeit. Dazu ist zu bemerken, daß seit 1984 ein neues Produkt dieser Firma auf dem Markt ist: zähflüssig und wasserhell. Die Fa. Lever Sunlicht stellte mir liebenswürdigerweise eine ausreichende Menge des früheren Produktes zur Verfügung. An Interessenten kann ich Flaschen zu 10 ml der unverdünnten Lösung abgeben.

²⁾ KOLLER und PFEIFFER haben die Glabratsäure mit Lecanorsäure identifiziert.

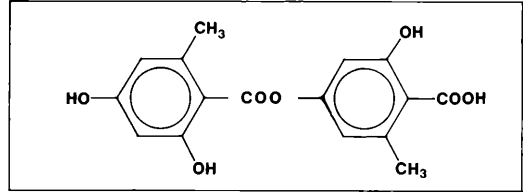


Abbildung 1. Lecanorsäure.

d) Mit GAQ-Lösung umkristallisiert, bilden sich, wenn man über Nacht stehen läßt, flache, parallelogrammartige Tafeln von lecanorsaurem Chinolin (ASAHINA 1937, Taf. II, Fig. 2).

Diese Reaktionen lassen sich auch mit dem Aceton-Extrakt der Flechte durchführen.

Chromatographie

13,3 g getrocknete Flechte wurden in einer Zerkleinerungsmühle pulverisiert. Die Substanz wurde mit 130 ml Aceton übergossen und am Rotationsverdampfer im

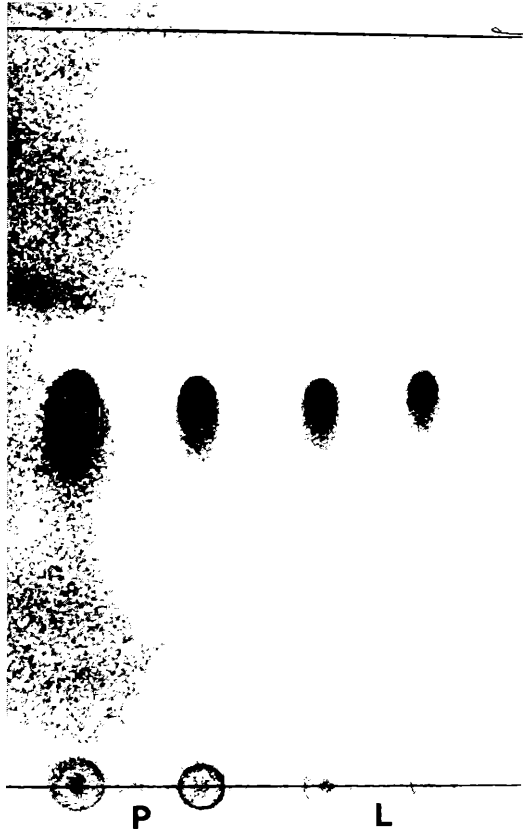


Abbildung 2. Dünnschicht-Chromatogramm von *Parmelia glabra*. – Azetonextrakt (P) und Lecanorsäure (L), entwickelt mit diazoziertem Benzidin. Techn. Daten vgl. Text, der Strich kennzeichnet die Lösungsmittelfront.

Wasserbad bei 35–38 °C behandelt und anschließend über eine G-3-Fritte abgesaugt. Der Rückstand wurde noch zweimal wie oben beschrieben extrahiert. Die vereinigten Filtrate = 362 g wurden im Rotationsverdampfer im Vakuum eingedampft. Ausbeute: 0,33 g = 2,48 % bez. auf die getr. Flechte.

Acetonextrakt von *Parmelia glabra* sowie in Aceton gelöste Lecanorsäure als Vergleichssubstanz wurden auf Kieselgelplatten MERCK 60 F₂₅₄ aufgetragen; Fließmittel: Gemisch von Äther, Cyclohexan und Eisessig 68:30:2; Laufhöhe 11 cm.

Auch das mir von Herrn Dr. HUNECK (Halle) angegebene Gemisch Äther – Eisessig 100:2 ist verwendbar, nur liegt hier der R_F-Wert für Lecanorsäure polarer bei 0,87.

Analyse:

- UV-Licht bei 254 nm: *Parmelia*-Extrakt bei R_F 0,52 Fluoreszenzlöschung, ebenso bei Lecanorsäure. Ebenfalls bei R_F 0,52 zeigte
- Diazotiertes Benzidin eine kräftige Englischrot-Färbung (Abb. 4).
- p-Phenylendiamin 1 % Gelbfärbung und
- Schwefelsäure 10 % und anschließendes Erhitzen auf 100 °C (10 Min.) ebenfalls Gelbfärbung.

Als Detektionsmittel für Lecanorsäure zeigte diazotiertes Benzidin das beste Resultat.

Damit ist das Vorkommen der Lecanorsäure als Bestandteil der Flechte in Ergänzung zu den Mikrotesten nach ASAHINA einwandfrei erwiesen.

Verbreitung

Deutschland

Baden-Württemberg: Schwarzwald. Freudenstadt: an *Aesculus* in Kniebis 900 m, leg. SCHINDLER 1978 (mit wenigen kleinen Apothezien, ansonsten steril). Neu für den Schwarzwald! (KR! STU!). Schwäbische Alb: Lochen bei Balingen, am Lochenpaß an *Fraxinus* 875 m, leg. WIRTH 1977!. Die frühere Angabe von AHTI über das Vorkommen im Schwarzwald beruhte offenbar auf einem Irrtum (nach freundl. briefl. Mitt.).

Bayern: Allgäu: Leutkirch, im Föhren-Eichenwald bei Haselburg, leg. VARESCHI 1932 (M!). Kempten: Kreuzthal, im Eisenbacher Tobel, ca. 900 m, leg. KLEMENT (zit. nach BERTSCH 1954, S. 246). Immenstadt: bei Kranzegg, 1000 m, leg. WIRTH 1963!. Sonthofen: Hindelang, an *Acer*, *Alnus incana* und *Fraxinus* 1050–1100 m, leg.

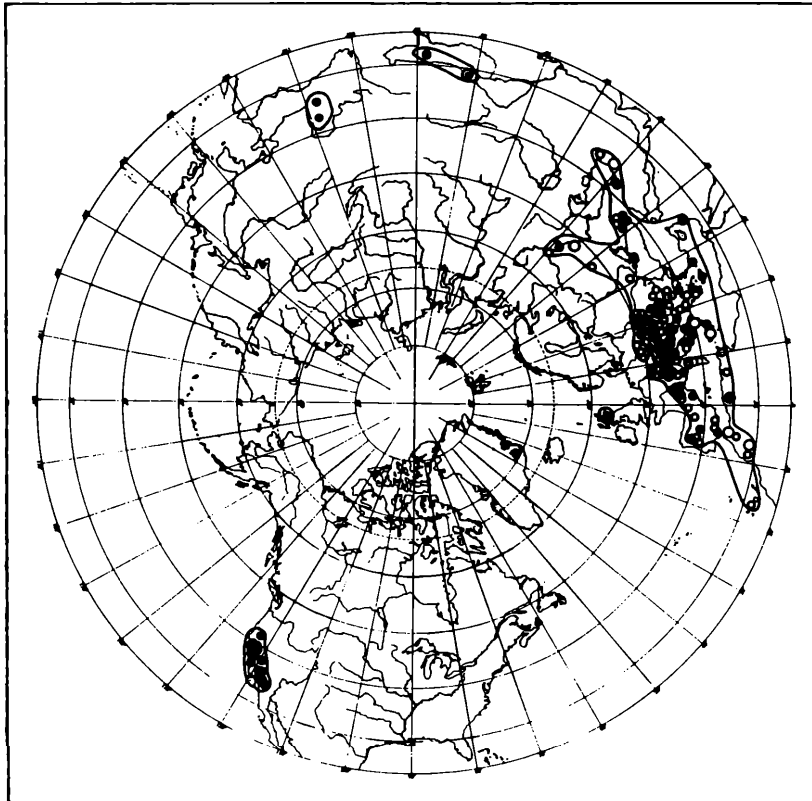


Abbildung 3. Verbreitung von *Parmelia glabra* (SCHAER.) NYL. in der Welt (nach AHTI).



Abbildung 4. *Parmelia glabra* (SCHAER.) NYL. aus dem Nord-schwarzwald (Kniebis), leg. H. SCHINDLER 1978 (KR 7774). – Foto: H. HECKEL.

KALB 1965! Ebenda in Oberjoch, 1140 m, leg. WIRTH 1963!. Ostrachtal, am Wege nach Gailenberg an *Sorbus* 900 m, leg. GRUMMANN 1951 (B!) ebenda bei der Schwarzenberghütte 1320 m, leg. SCHAUER 1962 (BONNI!). Oberstdorf: im Oytal an *Acer* 1400 m, leg. PUTZLER 1950 (KR! BONNI!); ebenda bei Haus Berkold, leg. ABELEIN 1950 m (M!); ebenda im Jauchenmoor an *Betula* und *Fraxinus*, leg. BRITZELMAYR (B!) als *Imbricaria olivacea* (= BRITZELMAYR, Lich. d. Allgäuer Alpen 312), vergl. LETTAU, Flechten v. Mitteleuropa XII, 216; an Straßenbäumen in Oberstdorf, leg. LAVEN 1937 (BONNI!). Füssen: Pfronten, an *Fraxinus* bei Meilingen 860 m, leg. SCHRÖPPEL 1950 (BONNI!); Pfronten-Ried, an *Fraxinus*, leg. SCHRÖPPEL 1952 (M!). Zwischen Kühbachtal und Vilseralm, an *Acer* 1380 m, leg. SCHAUER 1961 (M!); Steinach, Allee nach Vils nahe der Grenze, leg. POELT 1951 (M!); Rosshaupten, an der Allee nach

Dietringen 800 m, leg. KLEMENT 1952 (BONNI!); Bei Ostereinen am Förggensee, an *Tilia* 770 m, leg. DOPPELBAUR 1952 (M!); an *Fraxinus* bei Rosshaupten, leg. POELT 1963 (M!).

Schongau: Steingaden, an *Acer* in Engen bei Ilgen 760 m, leg. SCHRÖPPEL 1917 (BONNI!).

Garmisch-Partenkirchen: an *Aesculus* und *Fraxinus*, leg. ZOPF 1904³⁾ (B! KASSEL! M!); Kreuzeck, an *Acer* 500 m, leg. SCHAUER 1961 (M!); Krün, im Finzbachtal an *Acer* 1100 m, leg. SCHAUER 1961 (M!), zus. mit *Parmelia taylorensis* und *Sticta silvatica*.

Oberammergau: an *Sorbus*, leg. SCHNABL 1893 (M!).

Mittenwald: an *Populus tremula*, leg. KREMPELHUBER, det. POELT 1950 (M!).

Ammergauer Alpen: Farchant, zwischen Notkarspitze und Brünstelskopf im oberen Bergwald, leg. POELT 1950 (B! M!).

Bad Tölz: an *Ulmus* bei Arzbach, leg. POELT 1949 (M!). Tegernsee: leg. BAUSCH o. J. als *Imbricaria olivacea* (STU!). Schliersee, leg. HARZ, ohne nähere Angabe (M!); Schlierseer Berge, Krottental, leg. POELT 1951

³⁾ Dieses Material benutzte ROSENDAHL für seine Untersuchungen.

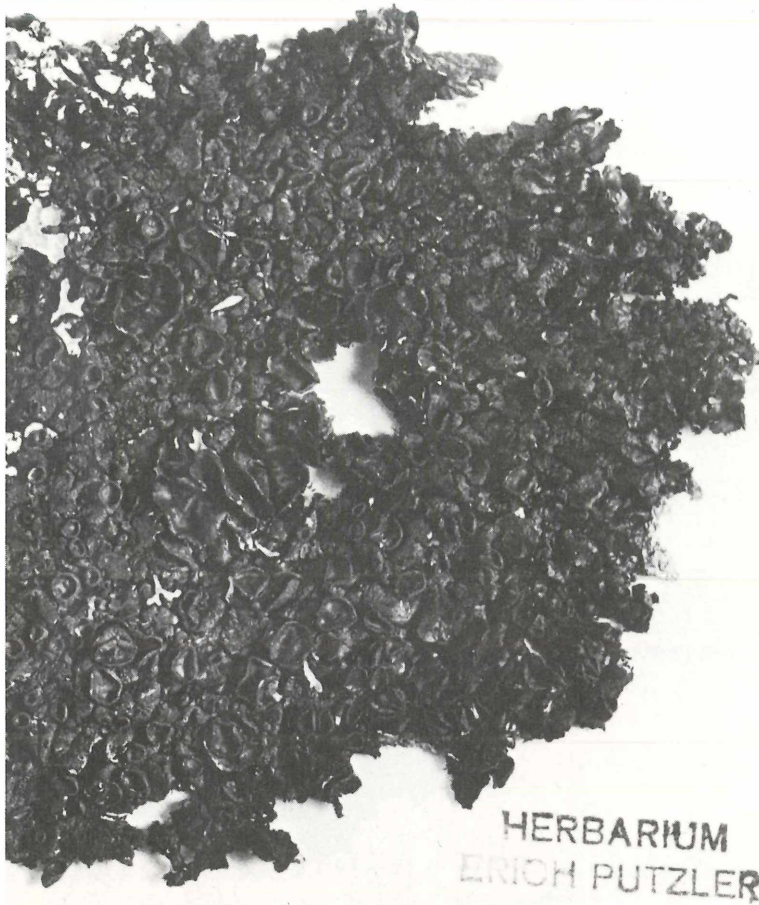


Abbildung 5. *Parmelia glabra* (SCHAER.) NYL. mit Apothezien, leg. E. PUTZLER 1951 bei Oberstdorf, Allgäu (KR). Etwa nat. Größe. – Foto: H. HECKEL.

(M!). Bayrisch-Zell, am Fuße der Krottenalm 1400 m, leg. DOPPEBAUR o. J., als *Parm. olivacea* (M!). Rosenheim: Chiemgauer Berge, Rechenbergalm bei Unterwössen, an *Acer* 1200 m, leg. STEINER 1950 (BONN!). Niereraschau, an *Acer*, leg. ARNOLD 1873, det. AHTI 1965 (M!). Ruhpolding, leg. KREMPELHUBER, det. POELT 1950 (M!). Bad Reichenhall: Höhe am Thumsee, leg. VON SCHÖNAU 1938 (M!). Berchtesgaden: an *Acer* beim Ettlerehen oberhalb Ramsau, leg. POELT 1947 (B! M!). München: „An *Quercus*“, leg.? det. POELT, ohne nähere Angabe; Wolfratshausen, an *Populus*, leg. ARNOLD 1895 (teste HILLMANN); Starnberger See: Pöcking, an *Juglans*, leg. POELT 1949; Weilheim: an *Acer* an der Olympiastraße, leg. POELT 1951 (sämtl. M!).

Anmerkung: Die von BOLL 1878 an *Tilia* bei Eichstätt (=ARNOLD exs. 741) als *Imbricaria glabra* gesammelte Flechte (B!) gehört zu *Parmelia subargentifera* NYL. (Mark C + rot! Sorale!). Das hat bereits HILLMANN (1936, 123 Fußnote) festgestellt. Auch das von BRITZELMAYR als *Imbricaria olivacea* f. *glabra* gesammelte Exemplar „Allgäu“ (M!) ohne nähere Ortsangabe ist *Parmelia subargentifera*!

Österreich

Vorarlberg: Bregenz: auf dem Pfänder, leg. VARESCHI 1932 (M!) auffallend helle Form. Bludenz: oberhalb Partenen, an *Acer* 1100 m; ebenda bei Gaschurn an *Acer* 900 m; ebenda unterhalb Silberthal, an *Fraxinus* 700 m, hier zusammen mit *Lecanora rugosella* und *Buellia disciformis*, sämtl. leg. LETTAU 1907 (B!).

Tirol: Nassereit: an der Straße zum Fernpaß, leg. PUTZLER 1951, zus. mit *Physcia aipolia* (KR!). Karwendelgebirge: Großer Ahornboden, an *Acer* in der Eng 1200 m, leg. POELT 1955 (M!). Schwaaz: Pertisau am Achensee, an *Acer*, leg. GRUMMANN 1939 (B!). Seefeld: Fichtenwald zum Scharnitzbach, an *Abies*, steril auf dünnen Zweigen, ferner an Brettern in S. (nach ARNOLD 1875, 472–73). Beleg nicht gesehen. Das Vorkommen an dünnen *Abies*-Zweigen ist untypisch, daher wohl fraglich.

Innsbruck: mehrfach in und um Steinach an *Fraxinus*, einmal an *Prunus avium*, 1050–1200 m, leg. STEINER 1939–1958 (= POELT, Lich. alpium 95 [B! BONN!]) und Crypt. Mus. Hist. Natur. Vindob. 4224 [W!]; ebenda an

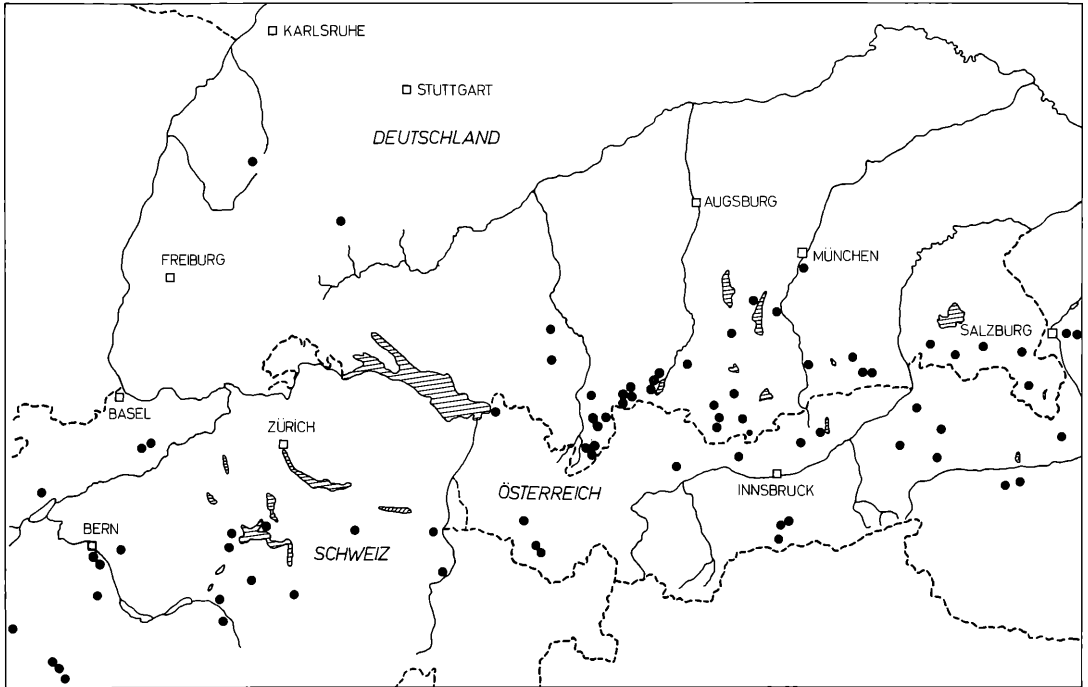


Abbildung 6. Verbreitung von *Parmelia glabra* in Süddeutschland und angrenzenden Gebieten.

Fraxinus 1150 m, STEINER und SCHINDLER 1977 (KR!); ebenda südl. St. im Oberberger Tal zwischen St. Jakob und Vinaders, an *Fraxinus* 1300 m, leg. STEINER 1955 (BONNI!); Stubai Alpen (ohne nähere Angabe) an *Fraxinus* 1800 m, leg. KLEMENT 1964 (BONNI!). Kitzbühl: an *Fraxinus* am Wege zur Einsiedelei 900 m, leg. SCHINDLER 1969 (BONNI! KR!). Paß Thurn: Kleiner Rettenstein, an *Sorbus*, leg. ARNOLD (nach ARNOLD 1875, 485). Kufstein: Hintersteiner See bei Scheffau, an *Acer* 800 m, leg. TÜRK 1976! Wörgl: Kelchsau, Wegscheider Hütte, an *Acer* 1150 m, leg. TÜRK!
 Salzburg: Salzburg: Gaisberg, Zistelalm, an *Acer* 1000 m, leg. TÜRK 1975! Ploetz: bei Ebenau, an *Fraxinus* 750 m, leg. TÜRK 1975! Zell am See: Bad Fusch „4000 Fuß“, leg. METZLER o. J., zusammen mit *Parmelia subaurifera* (FR!). Tauern: am Kesselfallhaus südl. Kaprun, an *Fraxinus* 1000 m, leg. WIRTH 1973! Bischofshofen: Mühlbachtal, im Riedingkar am Hochkönig 1500 m, leg. SCHAUER 1964 (KR! M!).
 Radstadt: an *Acer* an der Straße nach Untertauern „3000 Fuß“, leg. METZLER 1862 (FR!). Lungau: Mauterndorf, an *Acer* 1150 m, leg. TÜRK 1981!; Tamsweg: Seetaler See, an *Sorbus* 1100 m, leg. TÜRK 1975!
 Steiermark: Schladming: Ramsau, Südhang des Dachsteinmassivs an *Betula*, leg. RUPPRECHT o. J., det. KLEMENT, teste AHTI 1957 (BONNI!)
 Kärnten: Spittal: Radenthein, im Roßbachtal an *Fraxinus*, leg. PUTZLER 1952 (KR!). – Oberösterreich: Gmunden: an *Tilia* 440 m, leg. TÜRK 1974!

Es sind noch weitere zahlreiche Fundorte aus Österreich bekannt, wie aus den Belegen der Herbarien von POELT, TÜRK und W hervorgeht, auf deren Aufzählung hier verzichtet wird.

Schweiz

Alle Belege, soweit nicht anders angegeben, befinden sich im Herbar des Botanischen Institutes der Universität Bern.

Ohne nähere Angabe ist das Exsikkat von SCHAEERER: *Ad arboreo locis apertis* (= SCHAEERER, Lich. Helv. 370 als *Parmelia olivacea a corticola a glabra* SCHAEER., Spicileg. p. 466), von AHTI als *P. glabra* bestätigt (W!).

Kanton Waadt: Jura, bei Henri (Granges de St. Croix) 1100 m, leg. MEYLAN 1918 (f. *imbricata*). Le Crochet sur Ste. Croix, 1300 m, leg. MEYLAN 1927.

Kt. Neuenburg: Neuchâtel: Colombier, zwischen Schloß und Seeufer, an *Acer* und *Ulmus* 450 m, leg. FREY 1959; Le Loche, 1100 m, leg. FREY 1946. – Kt. Freiburg: Bulle: Vaulruz, an *Fraxinus* 855 m, leg. AMMANN 1969.

Kt. Bern: Biel: Bei Magglingen an *Prunus avium*, leg. v. ZWACKH 1877 (ex Hb. LETTAU; = v. ZWACKH, Lich. exs. 1041 (B!)). Gurnigelbad: an *Acer* 1230 m, leg. TÜRK 1982!. Gurnigel: an *Acer* 1140 m, leg. WELTEN 1958. Berner Oberland: Hasliberg, Benthelfluh, an *Acer* 1150 m, leg. FREY 1919 und Wasserwendi, desgl. 1200 m, leg. FREY 1928. Haslital: Rufenen-Mettlen ob Rosenlauri, an *Acer* 1460 m, leg. FREY 1949. Aletschreservat, im Tiefwald 1750 m, leg. FREY 1959.

Bern: Ulmizberg, an *Juglans* 900 m, leg. FREY 1926. Gurtenulm, an *Ulmus glabra* 840 m, leg. AMMANN 1981. Saanen: Aussenwalden an *Alnus*, *Fraxinus* und *Acer*, leg. FREY 1962; Gstaad: Vordereggli, an *Sorbus* 1600 m, leg. FREY 1961; an *Acer* am SW-Ufer des Lausensees 1385 m, leg. FREY 1961 (eine auffallend helle Form!). Simmental: Schwarzenmatt bei Boltigen an *Fraxinus* 960 m, leg. FREY 1926. In Aspieg zwischen Biglen und Lützelflüh an *Tilia* 920 m, leg. FREY 1945. Kt. Solothurn: Olten: Ifental-Eptingen, an *Populus* 800 m; Witwald bei Eptingen, an *Juglans* 650 m und Allerheiligen-Langenbruck, an *Fraxinus* 900 m, zus. mit *Physcia aipolia* und *Physconia pulverulenta*, sämtl. leg. LETTAU (B!). Kt. Luzern: Weggis, Kaltbad, an *Acer* in First 1450 m, leg. SCHINDLER 1979 (KR!). Eigenthal, an *Acer* und *Fagus* beim Heim Fuchsbüel 1020 m, leg. FREY 1956. Alp-nach, Mueterschwanderberg und Zingel an *Juglans* 815 m, leg. AMMAN 1949. Kt. Unterwalden: Bei Engelberg an *Acer* „3180 Fuß“, leg. METZLER 1864 (FR!). Kt. Uri: Amsteg: Frenchenberg, am Wege nach Bristen, an *Juglans* 800 m, leg. FREY 1944. – Kt. Glarus: Glarus: Klöntal, an *Acer*, leg. v. ZWACKH 1895 (B!). Kt. St. Gallen: Im Oberland im Weißtannental, sw Sargans, Alp Gletti, an *Acer*, leg. FREY 1963. Kt. Graubünden: Haldenstein bei Chur, leg. THEOBALD ca. 1860, als *Imbricaria olivacea* (STU!).

Gesamtverbreitung

Parmelia glabra ist nicht nur auf Europa beschränkt, auch in Vorderasien, China und Nordamerika ist diese Flechte gefunden worden (vgl. Abb. 1). Eine neue Punktkarte dieser Art im westlichen Nordamerika hat ESSLINGER (1977, Taf. III, Fig. 22) mitgeteilt. OZENDA & CLAUZADE schreiben über ihre Verbreitung: Europa, Nordafrika und häufig im niederen Bergland in Frankreich, vor allem in der Provence. Nach AHTI soll sie auch in den Vogesen vorkommen; Belege von dort habe ich nicht gesehen.

Hinsichtlich ihrer Verbreitung in Europa muß *Parmelia glabra* als mitteleuropäisch-praealpin-mediterranmontanes Element bezeichnet werden, das sich ostwärts bis in das pannonische Florenggebiet erstreckt und in Europa bis in Höhen von 1200–1400 m (je einmal bei 1750 m und 1800 m gefunden) an Standorten auftritt, die WIRTH als niederschlagsreich, mild bis kühl, ozeanisch und lichtreich bezeichnet; ozeanisch muß hier nur im klimaökologischen, nicht pflanzengeographischen Sinne verstanden werden.

Am häufigsten findet sich die Flechte an Laubbölgern, besonders werden *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudo-platanus* und *Aesculus hippocastanum* von ihr besiedelt, aber auch an *Sorbus*, *Alnus*, *Betula*, *Tilia*, *Populus*, *Ulmus* und *Juglans* kommt sie vor, selten an *Fagus*. An Nadelbäumen tritt sie in Mitteleuropa nur ganz vereinzelt auf, häufiger im mediterranen Bereich (neben *Quercus*). Darin ähnelt sie z. B. der *Parmelia contorta* BORY,

die bei uns fast ausschließlich an Laubbölgern, im Mittelmeergebiet öfters an *Pinus*-Arten gefunden wurde. *Parmelia glabra* dürfte bei uns zu den nitrophilen Flechten zählen (Alleeebäume in Dörfern!).

In Deutschland erreicht sie im Schwarzwald die Nordwestgrenze ihrer Verbreitung, und daher ist das Auffinden in diesem Gebiet von erheblicher pflanzengeographischer Bedeutung.

Literatur

- AHTI, T. (1966): *Parmelia glabra* and the allied non-isidiolate and non-sorediate corticolous lichens in the Northern Hemisphere. – Acta Bot. Fenn., **70**: 1–68; Helsinki.
- ANDERS, J. (1928): Die Strauch- und Laubflechten Mitteleuropas. – 217 S. + 30 Taf.; Jena (G. Fischer).
- ARNOLD, F. (1875): Lichenologische Ausflüge in Tirol. XIV. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **25**: 433–496; Wien.
- ARNOLD, F. (1889) Desgl. XXIV. – Ebenda, **39**: 249–266; Wien.
- ASAHINA, I. (1934): Über die Reaktion von Flechtenthallus. – Acta Phytocchim., **8**: 47–64; Tokyo.
- ASAHINA, I. (1936): Mikrochemischer Nachweis der Flechtensubstanzen. I. Mitt. – J. Jap. Botany, **12**: 516–525; Tokyo.
- ASAHINA, I. (1937): Dgl. III. Mitt. – Ebenda, **13**: 59–66; Tokyo.
- BACHMANN, E. (1890): Über nichtkristallisierende Flechtenfarbstoffe, ein Beitrag zur Chemie und Anatomie der Flechten. – Pringsh. Jahrb. wiss. Bot., **21**: 1–61.
- BERTSCH, K. (1954): Flechtenflora von Südwestdeutschland. – 256 S.; Stuttgart (Eugen Ulmer), (S. 246).
- CULBERSON, CH. F. (1969): Chemical and Botanical Guide to lichen Products. – 628 S.; North Carolina (Chapel Hill).
- CULBERSON, CH. F., CULBERSON, W. L. & JOHNSON, A. (1977): Second Supplement to Chemical and Botanical Guide to Lichen Products. – 400 S.; Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- ESSLINGER, TH. L. (1977): A chemosystematic revision of the brown Parmeliaceae. – J. Hattori Bot. Lab., **42**: 1–211; Nichinan.
- ESSLINGER, TH. L. (1978): A new status for the brown Parmeliaceae. – Mycotaxon, **7**: 45–54; Ithaca, N. Y.
- HALE, M. E. (1979): How to know the lichens. – 2. ed. 246 S.; Dubuque, Iowa (Wm. Brown Publishers), (S. 135).
- HILLMANN, J. (1936): Parmeliaceae. – In: L. RABENHORST, Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, **IX**, 5. Abt., 3. Teil, 309 S.; Leipzig (Akadem. Verlagsges.).
- KOLLER, G. & PFEIFFER G. (1933): Über die Glabratsäure. – Monatsh. Chem., **62**: 169–171; Wien.
- LETTAU, G. (1957): Flechten aus Mitteleuropa XII. – Feddes Report., **59**: 192–260; Berlin. (S. 216).
- NYLANDER, W. (1866): Circa novum in studio lichenum criterium chemicum. – Flora, N. F. **49**: 198–201; Jena.
- OZENDA, P. & CLAUZADE, C. (1970): Les Lichens, étude biologique et flore illustrée. – 801 S.; Paris (Masson et Cie), (S. 629).
- ROSENDAHL, F. (1907): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien. – Nova Acta Acad. Leop. – Carol., **87**: 405–459; Leipzig (= Diss. Münster 1907, 1–36).
- STAHL, E. (1967): Dünnschicht-Chromatographie. – 2. Aufl., 979 S.; Berlin-Heidelberg-New York (Springer).
- WIRTH, V. (1980): Flechtenflora. – 552 S.; Stuttgart (Eugen Ulmer).
- ZOPF, W. (1907): Die Flechtensubstanzen in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Hinsicht. – 449 S.; Jena (G. Fischer).

ARNO BOGENRIEDER & ANDREAS VON STIETENCRON

Morphologische und cytologische Untersuchungen an *Anthoxanthum alpinum* A. & D. LÖVE und *Anthoxanthum odoratum* L. vom Feldberg im Schwarzwald

Kurzfassung

Der cytologische Befund bestätigt das Vorkommen von *Anthoxanthum alpinum* am Feldberg (Schwarzwald). 28 Entnahmestellen zwischen 1270 m und 1450 m erbrachten nur in zwei Fällen Exemplare von *A. odoratum* ($2n = 20$), alle anderen ergaben *A. alpinum* ($2n = 10$). Die Überprüfung der äußeren Unterscheidungsmerkmale ergab, daß zumindest für die Feldbergpopulation die Behaarung der Deckspelze bei *A. alpinum* ein zuverlässiges Kriterium zur Unterscheidung der beiden Arten darstellt.

Abstract

The cytological findings confirm the existence of *Anthoxanthum alpinum* on the Feldberg (Black Forest). At only two of 28 collecting stations was *A. odoratum* ($2n = 20$) found, at all others *A. alpinum* ($2n = 10$). Investigation of external distinguishing characters showed that, for the Feldberg population, the hairiness of the lemma was a reliable criterion in distinguishing the two species.

Autoren

Prof. Dr. ARNO BOGENRIEDER, ANDREAS VON STIETENCRON, Biologisches Institut II, Lehrstuhl für Geobotanik, Schänzlestr. 1, D-7800 Freiburg i. Brsg.

1. Einleitung

Anlaß für die vorliegende Untersuchung war eine Mitteilung von SMETTAN (1981), in der vom Vorkommen von *Anthoxanthum alpinum* am Feldberg berichtet wird. Dieser bemerkenswerte Fund ergänzt nicht nur die lange Liste der floristischen Besonderheiten des Feldbergs um eine weitere Art, er stellt gleichzeitig einen Erstfund für das floristisch gut durchforschte Baden-Württemberg dar. Über das Vorkommen von *A. alpinum* in den Vogesen hat bereits DERSCH (1974) berichtet.

SMETTAN stützte sich bei seinen Angaben allerdings ausschließlich auf morphologische Merkmale, die jedoch nach Auffassung vieler Autoren (z. B. BÖCHER 1961, HEDBERG 1961, HESS, LANDOLT, HIRZEL 1980) keine sicheren Kriterien zur Unterscheidung von *Anthoxanthum alpinum* und *Anthoxanthum odoratum* liefern. „Die Unterscheidung von *Anthoxanthum alpinum* und *Anthoxanthum odoratum* ist nicht gerade leicht, zumal die Angaben verschiedener Autoren sich keineswegs decken“ (BUTTLER & LIPPERT 1976). Häufig wird sogar die Ansicht vertreten, daß eine sichere Entscheidung über die Zugehörigkeit eines Individuums zu *Anthoxanthum alpinum* ($2n = 10$) oder *A. odoratum* ($2n = 20$) nur aufgrund von Chromosomenzählungen möglich sei.

Umfangreiche Erhebungen an Material aus Schweden (HEDBERG 1961, 1964, 1967) und aus verschiedenen Gebieten der Alpen (BÖCHER 1961, TEPPNER 1969) haben gezeigt, daß kein Unterscheidungsmerkmal wirklich strikt auf eine der beiden Arten beschränkt bleibt. Nach TEPPNER ist ein Großteil der im Schrifttum genannten Merkmale nicht brauchbar, „ein anderer Teil ist nur statistisch verwendbar, da sich zwar die Mittelwerte gut unterscheiden, die Einzelwerte aber zu stark überschneiden“.

Angesichts dieser Unsicherheit einerseits und der Bedeutung des Neufundes andererseits – möglicherweise handelt es sich ja um ein weiteres Glazialrelik des Feldbergs, wie es auch SMETTAN vermutet – schien uns eine Überprüfung der Chromosomenverhältnisse unerlässlich. Die gleichzeitige Erfassung der morphologischen Merkmale sollte zeigen, ob sich wenigstens für die Population am Feldberg äußerliche Kriterien zur Unterscheidung der beiden Arten herausarbeiten lassen, die später als wichtiges Hilfsmittel zur Erfassung des gesamten Schwarzwälder Teilareals, der pflanzensoziologischen Einordnung und der ökologischen Charakterisierung dienen könnten.

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes danken wir Herrn Dr. H. CONERT (Frankfurt).

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Als Ausgangsmaterial für die Untersuchung der Chromosomenverhältnisse dienten Karyopsen die im weiteren Umkreis des von SMETTAN angegebenen Gebietes des „obersten Zastler Lochs“ gesammelt wurden, wobei jeweils die relevanten morphologischen Merkmale der Mutterpflanzen und ihre pflanzensoziologische Bindung erfaßt wurden. 20 Entnahmestellen lagen im Zastler Loch, zwischen ca. 1270 m und 1450 m, 8 weitere auf dem Nord- bzw. Westabfall des Höchsten und auf der Todnauer Weide zwischen 1395 und 1470 m. Die Karyopsen lassen sich nach einigen Monaten der Nachreife ohne Vorbehandlung zu einem hohen Prozentsatz zur Keimung bringen und liefern dann eine ausreichende Zahl von Wurzeln, deren Spitzen sich nach Fixierung und Färbung mit Karminessigsäure (HANSON & OLDEMEYER 1951) gut zur Untersuchung der Chromosomen eignen.

Ein wichtiges morphologisches Kriterium ist die Größe und die Lage der Spaltöffnungen. Zur Feststellung der Stoma-Verhältnisse dienten dünne Kunststoffabdrucke der Blattoberflächen, die mit einem kalt aushärtenden



Abbildung 1. Blick auf die schneegeprägten Flächen des Osterrain unterhalb des Feldberg-Gipfels im oberen Zastler Loch. Probeentnahmen in diesem Bereich ergaben durchweg *Anthoxanthum alpinum*. – Foto: RASBACH.

Zweikomponenten-Silikonkautschuk (Wacker-Chemie, München) angefertigt wurden. Bei diesem Verfahren sind die Spaltöffnungen unter dem Mikroskop leicht zu erkennen und auszumessen.

3. Ergebnisse

Die Auswertung der Präparate erbrachte fast durchweg Chromosomenzahlen von $2n = 10$ (Abb. 2). Gegen unse-

re Erwartungen handelt es sich also im gesamten untersuchten Gebiet um *Anthoxanthum alpinum* und nicht um *Anthoxanthum odoratum*, selbst auf dem Westabfall der Feldbergkuppe, außerhalb des subalpinen Kernbereichs. *Anthoxanthum odoratum* fand sich lediglich in zwei frischeren Gesellschaftsausbildungen (*Caricetum frigidae* bzw. *Caricetum fuscae*) in 1270 m und 1425 m Höhe (Abb. 3). *Anthoxanthum alpinum* ist also keineswegs auf die schneegeprägten Standorte des obersten Zastler Lochs beschränkt; vielmehr besitzt die Pflanze eine wesentlich

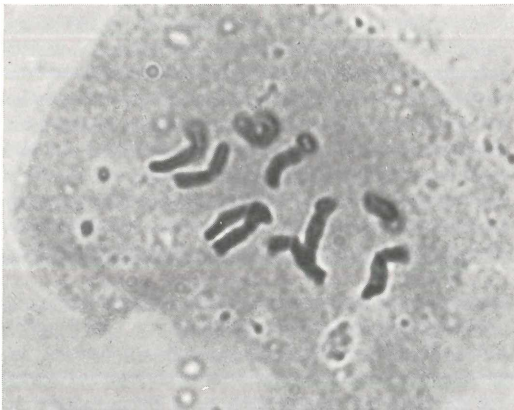


Abbildung 2. *Anthoxanthum alpinum* $2n = 10$, Zastler Loch, 1350 m. Ca. 1700 x.

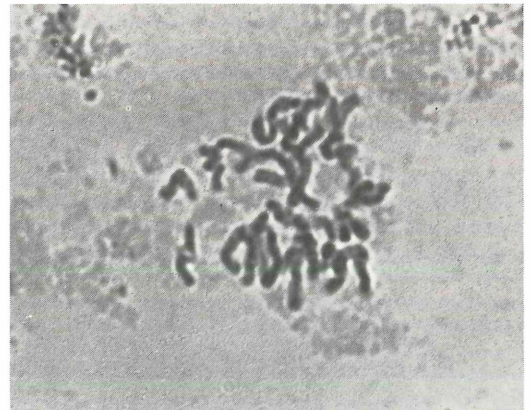


Abbildung 3. *Anthoxanthum odoratum* $2n = 20$, Zastler Loch, 1270 m. Ca. 1700 x.

Tabelle 1: Unterschiede von *Anthoxanthum alpinum* A. & D. LÖVE und *Anthoxanthum odoratum* L., aus Literatur zusammengestellt; dazu eigene am Feldbergmaterial gemachte Beobachtungen. Merkmale, die ganz oder teilweise mit den eigenen Beobachtungen übereinstimmen, sind mit +), nicht zutreffende Merkmale mit -) gekennzeichnet. M = Mittelwert.

Literaturangaben		Beobachtungen an Feldbergpflanzen	
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>
1. Pflanze gelblich-grün	Pflanze grün	+) aber subjektiv, dazu mit Übergängen; deshalb wenig brauchbar	
2. Pflanze niedriger, 11–30 cm	Pflanze höher, 23–46 (–50) cm	+) jedoch andere Werte und große Überschneidungen 20–70 cm, M = 36,2 cm	50–80 cm, M = 67,5 cm
3. Blattspreiten schmal ROZMUS 1961: 3–5 mm TUTIN 1950: 1–3 mm JONES 1964: 2–4 mm	Blattspreiten breiter 4–7 mm 3–5 mm 4–8 mm	+) aber wenig brauchbar, da Überschneidungen 2–6 mm, M = 3,8 mm 4–6 mm, M = 5 mm	
4. Blatt kahl	Blattrand bewimpert, Blattspreite ± behaart	+) allerdings mit Ausnahmen	
5. Blätter meist aufrecht	Blätter meist spreizend	+) doch zu unsicher	
6. Vollentwickelte Blätter, bes. bei Trockenheit, nach oben einrollend (wird erst etwa mit dem Abblühen deutlich). Abgeschnittene, frei ge- trocknete Blätter rollen nach wenigen Minuten völlig ein.	Blätter bleiben flach Blätter bleiben ± flach	+) Trifft im Allgemeinen zu, allerdings sind nicht immer klare Unterschiede festzustellen +) Einrolltendenz nach Abschneiden auch bei jüngeren Gewäch- spflanzen sehr deutlich	
7. Obere Blattepidermis mit Gelenkzellen	Obere Blattepidermis ohne Gelenkzellen	–) Gelenkzellen („bulliforme cells“) kommen bei beiden Arten vor	
8. Blätter der sterilen Triebe in Knospenlage gerollt	Blätter der sterilen Triebe in der Knospenlage gefaltet	–) kein deutlicher Unterschied	
9. Blattober- und Unterseite verschiedenfarbig: Ober- seite graugrün matt, Unter- seite gelbgrün glänzend	Blätter auf beiden Seiten gleichfarbig, graugrün und matt oder nur ganz schwach ver- schiebenfarbig und glänzend	+) Unterscheidung wegen Variabilität bei <i>A. odoratum</i> in manchen Fällen schwer	
10. Länge der Schließzellen an den Spaltöffnungen der Blätter TUTIN 1950 37–42 µm ROZMUS 1961 30–47 µm JONES 1964 ca. 40 µm HEGI 1965 30–50 µm HEDBERG 1967 26–41 µm	48–54 µm 50–70 µm ca. 50 µm 70–100 µm (34) 40–50 µm	+) Beim Vergleich mehrerer Blätter ist eine Unterscheidung gut möglich, leichte Überschneidungen 24,7–41,2 µm, M = 34,0 µm 37,1–57,7 µm, M = 46,2 µm	
11. Reife Infloreszenzen gold- gelb bis bronze	Reife Infloreszenzen blasser gelb oder grünlich gelb bis dunkelbraun oder purpurn	+) aber subjektiv und mit Übergängen	
12. Infloreszenzen kürzer 1,5–3 cm	Infloreszenzen länger (3–) 4–6 (–7) cm	+) aber große Überschneidungen der Werte 2–5 cm, M = 3,09 cm	3–6 cm, M = 4,5 cm
13. Ährchenstiel kahl oder mit einigen kurzen Haaren	Ährchenstiel mit langen Haaren	+) Für untersuchte Exemplare gutes Unterscheidungsmerkmal; sehr wenige Ausnahmen	
14. Ährchen kleiner TUTIN 1950 5–6,5 mm lang	Ährchen größer 7–9 mm lang	+) Eigene Werte stimmen mit diesen überein	
15. Ährchen bzw. die Hüllspelzen kahl, glatt	Ährchen bzw. die Hüllspelzen mit einigen ziemlich langen Haaren (oder auch verkahlend)	+) wenig brauchbar, da Behaarung bei <i>A. odor.</i> sehr verschieden stark ausgeprägt; oft nur wenige Haare auf den mittleren Nerven	
16. Die zwei unteren Deck- spelzen im oberen Teil nicht lang behaart, nur rau	Die zwei oberen Hüllspelzen bis zum Vorderrand lang behaart	–) kein deutlicher Unterschied	
17. Granne der mittleren Deckspelze das Ährchen bedeutend überragend	Granne der mittleren Deck- spelze das Ährchen nicht oder nur wenig überragend	–) kein deutlicher Unterschied	

- | | | |
|---|---|--|
| 18. Granne der mittleren Deckspelze 3mal länger als die der untersten | Granne der mittleren Deckspelze 2mal länger als die der untersten | +) aber andere Werte: |
| | | 2mal länger 1½mal länger |
| 19. Oberste Deckspelze zumindest im oberen Teil an den Seitenflächen von ganz kurzen Härchen (Borsten) rau, die auch gelegentlich als Warzen ausgebildet sind. (20–30fache Vergrößerung ist notwendig!) | Oberste Deckspelze kahl und glatt | +) Sehr gutes Merkmal, wenn auch die Borstenhaare auf den Deckspelzen von <i>A. alp.</i> sehr unterschiedlich ausgeprägt sind; sie können den größten Teil der Spelze bedecken oder nur recht spärlich vorhanden sein. Im letzten Fall finden sie sich im obersten Teil zur Spitze hin an den Seiten der Deckspelze gegen die Hautränder zu; genaues Betrachten ist nötig! |
| 20. Karyopse kleiner 1,5–1,75 mm | Karyopse größer 1,75–2,2 mm | Es wurden dieselben Werte gemessen, sehr oft im Überschneidungsbereich 1,7–1,8 mm |

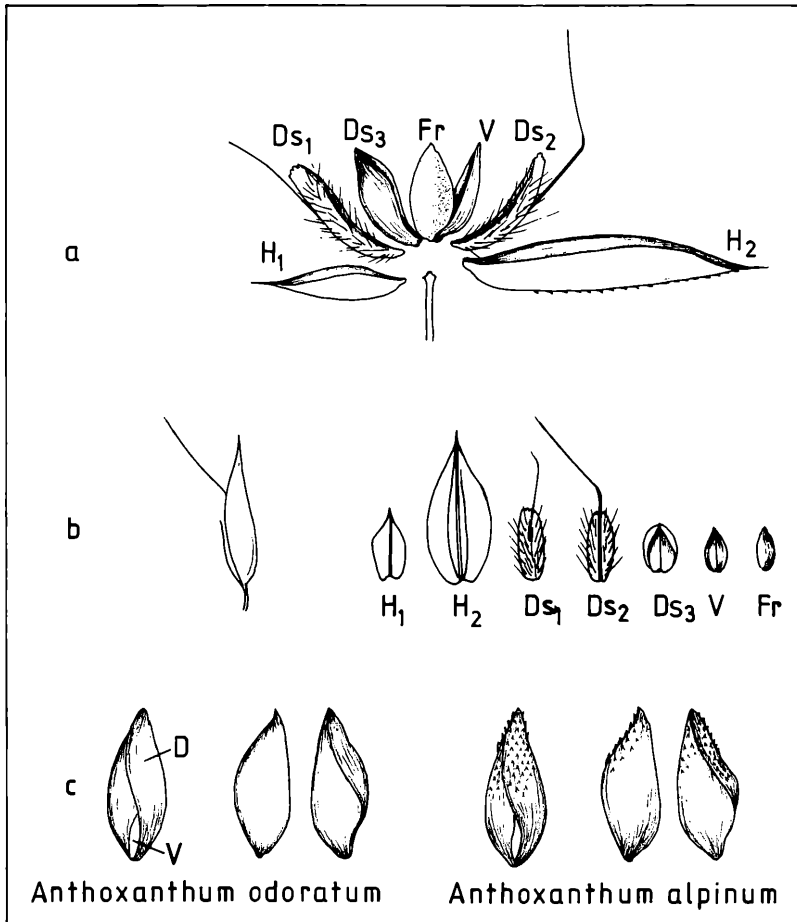


Abbildung 4. Ährchen, Spelzen und Frucht von *Anthoxanthum odoratum* und *A. alpinum*.

a.) Ährchen ausgebreitet. b.) Ährchen geschlossen, Spelzen und Frucht. c.) Frucht mit umhüllender Deck- und Vorspelze, bei *A. alpinum* beborstet, vor allem im Überlappungsbereich der Deckspelze. H = Hüllspelze, D = Deckspelze, Ds₁ und Ds₂ Spelzen steriler Rudimentärblüten, V = Vorspelze, Fr = Frucht.

weitere Verbreitung. Wo die Verbreitungsgrenze der Art tatsächlich liegt, muß in späteren Erhebungen festgestellt werden. Vorläufig spricht jedenfalls nichts dagegen, daß es sich um ein Glazialrelikt handelt, das sich (ähnlich wie *Campanula scheuchzeri* oder *Leontodon helveticus*) als sog. „progressives Glazialrelikt“ aus seinen ursprünglichen Refugien heraus in anthropogene Weidfeldgesellschaften ausgebreitet hat.

Überprüfung und Vergleich der makroskopischen Bestimmungsmerkmale mit dem cytologischen Befund ergaben, daß im Falle der Feldbergpopulation eine eindeutige Ansprache auch ohne Chromosomenzählung in jedem Falle möglich ist. Entscheidendes Kriterium für die Beurteilung ist die Behaarung der obersten Deckspelze, ein Kennzeichen, das übereinstimmend auch von vielen anderen Autoren als zuverlässigstes Merkmal herausgestellt wird (Abb. 3). Alle weiteren Unterscheidungsmerkmale sind dagegen weniger eindeutig, doch lassen auch sie zusammengekommen praktisch in jedem Einzelfall eine eindeutige Ansprache zu. Eine Zusammenstellung aus der Literatur entnommener Unterscheidungsmerkmale (BUSCHMANN, OBERDORFER, ROTHMALER, ROZMUS, TEPPNER u. a.) und die am Feldbergmaterial gemachten Beobachtungen bringt die nachstehende Tabelle.

Zwei weitere, möglicherweise wichtige Unterscheidungsmerkmale, die an nachgezogenen Topfpflanzen zu beobachten waren, bedürfen noch der Überprüfung an möglichst umfangreichem Freilandmaterial: Die unteren Blattscheiden sind bei voll entwickelten Pflanzen von *Anthoxanthum alpinum* hart und rot, bei *A. odoratum* dagegen weich und gelbgrün. Auffallend verschieden war auch die Anzahl der in Reihen angeordneten Stomata auf der Blattunterseite (die allerdings durch Torsionsvorgänge meist die physiologische Oberseite darstellt). Hier fanden sich bei kontrollierter Anzucht im Gewächshaus bei *Anthoxanthum odoratum* durchschnittlich 11–12 Einzelreihen von Spaltöffnungen, während bei *A. alpinum* zwar vereinzelt Spaltöffnungen, nie aber regelrechte Spaltöffnungsreihen zu finden waren. Allerdings ist dieser Ausfall gelegentlich auch bei *A. odoratum* zu beobachten, doch ist hier die Tendenz zur Einrollung und Torsion der Blätter (und damit die Verschiebung der Spaltöffnungsverteilung zugunsten der physiologischen Innen- bzw. Unterseite) weit weniger deutlich als bei *Anthoxanthum alpinum*. Die Werte für die ebenfalls recht unterschiedliche Länge der Schließzellen sind Tab. 1 zu entnehmen.

4. Zusammenfassung und Ausblick

Das von SMETTAN angegebene Vorkommen von *Anthoxanthum odoratum* am Feldberg wird durch den cytologischen Befund bestätigt. Allerdings ist die Pflanze offenbar viel weiter verbreitet, als bisher anzunehmen war. Damit ergibt sich eine Reihe von Fragen, deren Beantwortung mit Hilfe des bisher durchweg zuverlässigen Deckspelzenmerkmals eher möglich erscheint als bei ausschließlicher Beschränkung auf das Kriterium der Chromosomen-

zahl: Wie groß ist das Areal von *Anthoxanthum alpinum* im Schwarzwald wirklich? Welches sind die standörtlichen bzw. synökologischen Unterschiede der beiden Arten? Daß solche Unterschiede tatsächlich bestehen könnten, wird durch die Tatsache angedeutet, daß die beiden Fundstellen von *Anthoxanthum odoratum* im Gegensatz zu allen übrigen Probestellen in frischen bis feuchten Gesellschaftsausbildungen gelegen hatten. Es bleibt abzuwarten, ob eine umfassende vegetationskundliche Bearbeitung diesen Verdacht bestätigen wird. Bisher ist es aufgrund fehlender Freiland-Daten jedenfalls noch zu früh, über pflanzensoziologische, chorologische oder florengehistorische Aspekte dieses interessanten Vorkommens zu spekulieren. Zunächst einmal müssen die aktuelle Verbreitung der Pflanze im Schwarzwald und ihr pflanzensoziologischer Anschluß möglichst genau erfaßt werden, wobei die Stichhaltigkeit der für die Feldbergpopulation zutreffenden morphologischen Kriterien immer wieder anhand des karyologischen Befundes überprüft werden sollte.

5. Literatur

- BÖCHER, T. W. (1961): Experimental and cytological studies on plant species VI. *Dactylis glomerata* and *Anthoxanthum odoratum*. – Bot. Tidskr., **56**: 314–335; København.
- BORRILL, M. (1962): The experimental taxonomy of *Anthoxanthum* species. – Proc. Linn. Soc., **173**: 106–109; London.
- BORRILL, M. (1963): Experimental studies of evolution in *Anthoxanthum* (Gramineae). – Genetica, **34**: 183–210; The Hague.
- BUSCHMANN, A. (1967): Zur Unterscheidung von *Anthoxanthum alpinum* A. et D. LÖVE und *Anthoxanthum odoratum* LINNÉ s. str. – Naturwiss. Ver. Steiermark, Mitt. flor. Arbeitsgem., **10**: 1–4; Graz.
- BUTTLER, K. P. & LIPPERT W. (1976): Hinweise zur Kartierung kritischer Sippen in Bayern. – Mitt. Arbeitsgem. florist. Kartierung Bayerns, **6**: 22–24; München.
- DERSCHE, G. (1974): Über einige Chromosomenzählungen an mitteleuropäischen Blütenpflanzen II. – Philippia, **2** (2): 72–82; Kassel.
- HANSON, A. A. & OLDEMEYER D. L. (1951) – Staining root tip smear with aceto carmin. – Stain Technol. **26**: 241; Baltimore.
- HEDBERG, I. (1961): Cytotaxonomic studies in *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. 1. Morphologic Analysis of Herbarium Specimens. – Svensks Bot. Tidskr., **55**: 118–128; Stockholm.
- HEDBERG, I. (1964): Pubescens – A Spurious Taxonomic Character in *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. – Svensks Bot. Tidskr., **58**: 237–240; Stockholm.
- HEDBERG, I. (1967): Cytotaxonomic Studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. – 11. Investigations of some Swedish and of a few Swiss population samples. – Symb. Bot. Upsal., **XVI**, II, 5; Uppsala.
- HEGG, O. (1965): Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hohgant (Berner Voralpen). – Beitr. Geobot. Landesaufnahme Schweiz, **46**: 1–188; Bern.
- HEGG, G. (1935): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. – Bd. I, 2. Aufl., 528 S.; München (Hanser).
- HESS, H., LANDOLT, E. & HIRZEL R. (1980): Flora der Schweiz. – Bd. I, 2. Aufl., 858 S.; Basel.
- JONES, G. M. G. (1963): *Anthoxanthum alpinum* A. and D. LÖVE. New to the British Isles. – Nature, **198**: 610; London.

- JONES, G. M. G. & MELDERIS, A. (1964): *Anthoxanthum odoratum* L. and *A. alpinum* A. & D. LÖVE. – Proc. Bot. Soc. Brit. Isl., **5**: 375–377; London.
- JONES, K. (1962): The cytology of *Anthoxanthum*. – Proc. Linn. Soc., **173**: 109–110; London.
- JONES, K. (1964): Chromosomes and the nature and origin of *Anthoxanthum odoratum* L. – Chromosoma, **15**: 248–274; Berlin.
- LÖVE, A. (1945): Islenzkar jurtir. – 291 S.; Kaupmannahöfn.
- LÖVE, A. & LOVE D. (1948): Chromosome numbers of Northern plant species. – Univ. Inst. Appl. Sci. Dep. Agric. Rep., Ser. B., **3**: 1–131.
- OBERDORFER, E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora, 5. überarb. u. erg. Aufl. – 1051 S.; Stuttgart (Ulmer).
- ÖSTERGREN, G. (1942): Chromosome numbers in *Anthoxanthum*. – Hereditas, **28**: 242–243; Lund.
- POLATSCHEK, A. (1966): Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer. II. – Österr. Botan. Z., **113**: 101–147; Wien.
- ROTHMALER, W. (1976): Exkursionsflora. Kritischer Band. – 811 S.; Berlin (Volk und Wissen).
- ROZMUS, M. (1959): Cytological investigations on *Anthoxanthum alpinum* L. et L. a new species of the flora of Poland. – Acta Biol. Crac., Sér. Bot., **1** (1958): 171–184; Krakau.
- ROZMUS, M. (1961): The taxonomical rank of *Anthoxanthum alpinum* L. et L. in the light of anatomical studies. – Acta Biol. Crac., Sér. Bot., **3**: 81–90; Krakau.
- SCHUR, J. F. (1866): Enumeratio plantarum Transsilvanie. – Vindobonae.
- SMETTAN, H. (1981): *Anthoxanthum alpinum* (LÖVE & LÖVE) am Feldberg/Schwarzwald. – Mitt. bad. Landesverb. Naturkunde u. Naturschutz, N. F. **12** (3/4): 267–268; Freiburg i. Br.
- TATEOKA, T. (1966): Notes on *Anthoxanthum nipponicum* HONDA. – J. Jap. Bot., **41**: 85–88; Tokyo.
- TEPPNER, H. (1969): *Anthoxanthum alpinum* und seine Verbreitung in der Steiermark. – Phytion (Austria), **13**: 305–312; Horn.
- TUTIN, T. G. (1950): A note on species pairs in the Gramineae. – Watsonia, **1**: 224–227; Arbroath.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGESS, N. A., MOORE, D. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. (Hrsg.) (1980): Flora Europaea – Bd. 5: Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones). – Cambridge.
- TZVELEV, N. et al. (1964): Flora arctica URSS. – Leningrad.

HERBERT ZELL

Nematoden eines Buchenwaldbodens

3. *Prionchulus muscorum* (Nematoda, Mononchida)

Kurzfassung

Untersuchungen der Populationsdynamik von Nematoden eines Buchenwaldbodens zeigen, daß *Prionchulus muscorum* eine Artengruppe darstellt. Damit wird eine Auftrennung der Gruppe nötig. Die folgenden Arten werden beschrieben: *Prionchulus muscorum*, *P. minus*, *P. altherri*, *P. paucidentatus*, *P. oxycercus*, *P. bastiani*, *P. fagi*. Vor allem in anderen Biotopen muß mit der Existenz weiterer Arten gerechnet werden.

Nomenklatorische Änderungen werden vorgenommen, da nachgewiesen werden kann, daß sich die Beschreibung DUJARDIN's von *Oncholaimus muscorum* auf *Mylonchulus brachyuris* bezieht und die Beschreibung BASTIAN's von *Mononchus papillatus* auf eine *Prionchulus*-Art.

Summary

Nematodes of a beech wood soil 3. *Prionchulus muscorum* (Nematoda, Mononchida)

Studies on population dynamics of nematodes in a beech wood soil in the northern piedmont of the Black Forest 15 km south of Karlsruhe show, that *Prionchulus muscorum* represents a group of sibling-species. This leads to a subdivision of this species-group into the following species: *Prionchulus muscorum*, *P. minus*, *P. altherri*, *P. paucidentatus*, *P. oxycercus*, *P. bastiani*, *P. fagi*. Further species are to be expected, especially in different biotopes.

Nomenclatorial changes are necessary, for the original description of *Oncholaimus muscorum* by DUJARDIN is based on a *Mylonchulus brachyuris*-specimen, and *Mononchus papillatus*, described by BASTIAN, is a species of the genus *Prionchulus*.

Résumé

Nematodes du sol d'une forêt de hêtre 3. *Prionchulus muscorum* (Nematoda, Mononchida)

On trouve, par investigations sur la nématofaune d'un sol forestier, que *Prionchulus muscorum* comprend un groupe de plusieurs espèces semblables. Pour cela, il faut distinguer les espèces suivantes: *Prionchulus muscorum*, *P. minus*, *P. altherri*, *P. paucidentatus*, *P. oxycercus*, *P. bastiani*, *P. fagi*. On s'attend à plus d'espèces dans des biotopes différents.

Changements de la nomenclature sont nécessaires parce que la description originale de *Oncholaimus muscorum* par DUJARDIN se rapporte à *Mylonchulus brachyuris* et *Mononchus papillatus*, qui a été décrit par BASTIAN, est une espèce du genre *Prionchulus*.

Autor

HERBERT ZELL, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 40 45, Erbprinzenstr. 13, D-7500 Karlsruhe 1.

1. Einleitung

Die Mononchiden bilden eine Ordnung ausschließlich räuberisch lebender, relativ großer Nematoden, die eine Körperlänge von mehreren Millimetern erreichen können. Die zu den Mononchiden gehörende Gattung *Prionchulus* ANDRASSY, 1958 ist charakterisiert durch die Ausbildung ihrer Mundhöhle. Ein starker Dorsalzahn befindet sich im vorderen Stomadrittel, ihm gegenüber liegen ventral zwei mehr oder weniger stark strukturierte Leisten, die mindestens in der vorderen Mundhöhlenhälfte deutlich ausgebildet sind. Subventrale Zähnnchen und Basalzähne fehlen.

Mit diesen Merkmalen steht die Gattung *Prionchulus* der Gattung *Clarkus* JAIRAJPURI, 1970 sehr nahe. Der einzige Unterschied zwischen den beiden Gattungen besteht darin, daß die Ventralleisten der Mundhöhle bei *Clarkus* absolut glatt sind, bei *Prionchulus* dagegen zumindest schwach strukturiert.

Da sowohl die Arten der Gattung *Clarkus* wie auch von *Prionchulus* vor 1958 (ANDRASSY, 1958 c) mit anderen Arten zusammen in der Gattung *Mononchus* BASTIAN, 1865 geführt wurden, kam es immer wieder zu Verwechslungen, besonders zwischen den Arten *Clarkus papillatus* und *Prionchulus muscorum*, da Tiere mit sehr schwach ausgeprägter Zähnelung der Ventralleiste oft als *Mononchus papillatus* (= *Clarkus papillatus*) angesprochen wurden.

Auf Grund dieser nie auszuschließenden Verwechslungsmöglichkeit ist es sehr schwierig, ältere Fundangaben der einen oder anderen Art zuzuordnen, besonders, da ausführliche Beschreibungen bzw. Abbildungen nur selten vorliegen. Die Erstellung einer Synonymieliste ist daher immer mit einem gewissen Unsicherheitsfaktor verbunden.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit *Prionchulus muscorum*, berücksichtigt aber *Clarkus papillatus* und *Mylonchulus brachyuris* mit. Auch die letztgenannte Art wurde, wie noch gezeigt werden wird, mit *Prionchulus muscorum* verwechselt.

Das Material entstammt in der Hauptsache einer über dreijährigen kontinuierlichen Aufsammlung im Untersuchungsgebiet im Stadtwald Ettlingen bei Schluttenbach, ca. 15 km südlich von Karlsruhe im nördlichen Schwarzwaldvorland (vgl. BECK & MITTMANN, 1982), ergänzt durch eine dreimalige Probenahme (9. 4., 3. 8. und 22. 10. 1983) „dans les touffes de mousses (*Bryum*) des allées du Jardin des Plantes“, Paris (Locus typicus für *Oncholaimus muscorum*), sowie je einer Laubstreuprobe aus Mischwäldern bei Salzgitter/Osterlinde (14. 11. 1983) und Ronshausen bei Bebra (1. 12. 1983).

2. *Prionchulus muscorum* – eine Artengruppe

Von den fünf zur Zeit gültigen Arten der Gattung *Prionchulus* sind vier nur selten und in bestimmten Biotopen aufgefunden worden: Diese vier Arten – *Prionchulus spectabilis* (DITLEVSEN, 1911), *Prionchulus punctatus* (COBB, 1917), *Prionchulus longus* (THORNE, 1929, nec *P. longus* sensu MULVEY, 1978:1867 sowie sensu ANDRASSY, 1978:9) und *Prionchulus thiocrenobius* (PAX & SOOS, 1943) – zeichnen sich außerdem durch eine hohe biometrische Konstanz aus.

Ihnen steht als fünfte Art *Prionchulus muscorum* gegenüber mit kosmopolitischer Verbreitung und einer hohen morphologischen und biometrischen Variabilität.

Ein solcher Unterschied in den Ausprägungen der einzelnen Arten ist jedoch unwahrscheinlich. Innerhalb so enger Verwandtschaftsgruppen wie der Gattung *Prionchulus* ist eine ähnliche Variabilität aller Arten zu erwarten, d. h. hohe oder geringe Variabilität aller Arten.

Nimmt man zunächst für alle Arten eine hohe Variabilität an, so sind die einzelnen Arten nicht mehr zu trennen, mit anderen Worten, die fünf Arten sind höchstens ökologisch oder genetisch bedingte Morphen einer Art. Dem steht gegenüber die über weite Strecken hohe Konstanz dieser Morphen, die es zumindest rechtfertigen, sie als verschiedene Morphospezies zu betrachten.

Damit ist eine geringe Variabilität der Arten der Gattung *Prionchulus* wahrscheinlicher. Dies bedeutet, daß die bisher unter *Prionchulus muscorum* geführten Formen aufgetrennt werden müssen. Die Auftrennung führt zunächst zu konstanten Morphospezies. Bei ihnen muß zuerst geklärt werden, ob es sich um diskrete Arten, eine Zyklomorphose oder um Wachstumsstadien handelt.

Letzteres erscheint unwahrscheinlich. Gerade die kleinsten Formen besitzen in ihrer Mundhöhle ventrale Zahnleisten mit unvollständiger Denticulation, während bei größeren Formen die Denticulation vollständig ausgebildet ist. Da sich adulte Nematoden nicht mehr häuten, die Mundhöhlenbewaffnung jedoch nur bei der Häutung erneuert wird, wäre es nicht erklärbar, wie im Verlauf des angenommenen Größenwachstums des Adultus die Denticulation verändert werden könnte. Auch eine Abnutzung der Zähne kann nicht stattfinden, da ausgerechnet die größten Formen die ausgeprägteste Denticulation aufweisen. Altersbedingte Morphen sind demnach auszuschließen.

Einige Formen von *Prionchulus muscorum* zeigen ein deutliches jahreszeitlich gebundenes Auftreten, was zunächst auch auf eine Zyklomorphose schließen ließe. Dem steht jedoch gegenüber, daß es ebenso konstante Formen gibt, die ganzjährig parallel zu diesen im gleichen Biotop nachzuweisen sind. Solche perennierenden Formen dürften im Laufe einer Zyklomorphose nicht auftreten.

Prionchulus muscorum muß daher als Artengruppe aufgefaßt werden, die mehrere äußerst ähnliche Arten um-

faßt. Mehrere dieser Arten können zusammen im Biotop vorkommen, die einzelnen Arten weisen jedoch charakteristische Abundanzschwankungen im Jahresverlauf auf. Die Populationszyklen überlagern sich teilweise oder ganz, so daß mehrere Arten in einer Probe auftreten können. Diese Fluktuationsüberlagerungen können den Eindruck erwecken, man habe eine einzige Population mit hoher Variabilität vorliegen.

Im folgenden Abschnitt werden die aus Schluttenbach bisher bekannten Arten der *muscorum*-Gruppe beschrieben, ergänzt durch die Beschreibung von *Clarkus papillatus* und *Mylonchulus brachyuris*. Um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, werden die *muscorum*-artigen zunächst allgemein charakterisiert, so daß bei der Beschreibung der einzelnen Arten nur noch kurz auf die speziellen Charakteristika eingegangen werden muß. Eine Begründung für die hierbei durchgeführten nomenklatorischen Änderungen wird im Anschluß an die Besprechung der Arten gegeben.

Die beschriebenen Arten stellen mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht das gesamte Artenspektrum der *muscorum*-artigen dar. Jeder weitere Fund, besonders aus anderen ökologischen Bereichen, sollte deshalb ausführlich beschrieben und auf Artidentität überprüft werden.

2.1 Charakterisierung der *muscorum*-artigen (Weibchen)

Kutikula scheinbar glatt, bei stärkerer Vergrößerung deutliche Ringelung erkennbar. Kutikulares Seitenfeld nicht ausgebildet. Laterale Epidermisleiste und Längsmuskeln durchscheinend. Kutikularpapillen am gesamten Körper, in regelmäßigem Abstand auf jeder Seite in einer lateroventralen und einer laterodorsalen Reihe stehend. Innere Lippenpapillen auf je einem zipfelförmigen Vorsprung um die Mundöffnung gelegen, äußere Lippenpapillen auf mehr oder weniger stark ausgeprägten „Außenlippen“ mündend.

Stoma stark kutikularisiert, tonnenförmig mit fast parallelen Seiten. Dorsal ein großer Zahn im vorderen Mundhöhlendrittel ausgebildet. Ventral zwei Längsleisten, die entweder nur in der vorderen Mundhöhlenhälfte gerieft bis schwach gezähnt (unvollständige Denticulation) oder über die gesamte Länge deutlich gezähnt sind (vollständige Denticulation). Stomawände vor dem Dorsalzahn und den Längsleisten nach innen geneigt. Basale Elemente der Mundhöhlenverstärkung mehr oder weniger deutlich abgesetzt, aufeinander zulaufend. Mundhöhlenbasis daher dreieckig erscheinend. Diese Elemente mindestens so breit wie die davor liegende Stomawand, zum Ösophaguslumen hin dünner werdend. Ösophagus umfaßt die Mundhöhlenbasis. Amphid schlitzförmig, vor der Spitze des Dorsalzahns liegend.

Ösophagus in der vorderen Hälfte gleichbreit bleibend, hintere Hälfte geringfügig sich allmählich verbreiternd. Ösophaguslumen kutikularisiert, Kutikularisierung kurz vor dem Ösophagusende schwächer werdend. Ösophagusende mit Sphincter, von Ringmuskeln umgeben.

Cardia in das Darmlumen ragend.

Nervenring etwa zwei Stomalängen hinter der Mundhöhlenbasis, umgeben von einigen Nervenzellen. Exkretionsporus hinter dem Nervenring mündend. Hinter der Mündung des Exkretionsporus mindestens eine Drüsenzelle deutlich erkennbar. Der Darm ist einfach, polyzyt, mit deutlichem Mikrovillisaum und weitem Lumen. Ein Präectum fehlt. Rectum meist kürzer als die anale Körperbreite, deutlich kutikularisiert.

Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, beide mit Umschlag. Umgeschlagener Teil etwa halb so lang wie die Strecke Vulva – Umschlag. Vorderer Gonadenast rechts, hinterer links vom Darm liegend, oder vorderer links, dann hinterer rechts. Oozyten, mit Ausnahme der Keimzone, einzeilig stehend. Meist nur ein reifes Ei in jedem Uterusast. Ein kurzer Abschnitt des Uterus kurz vor der Mündung in die Vagina aus kleinen Zellen gebildet. Vulva stark kutikularisiert.

Schwanz mehr oder weniger stark nach ventral gebogen. In der hinteren Schwanzhälfte lateral eine prominente Papille, zusätzlich finden sich noch dorsale und ventrale innervierte Kutikularporen. Von diesen Poren sind bis zu vier dorsale und zwei (drei?) ventral nachzuweisen.

2.2 *Prionchulus muscorum* CLARK, 1960 nec

DUJARDIN, 1845

? 1956 *Mononchus (Prionchulus) muscorum* DUJARDIN 1845 – KISCHKE, Arch. f. Hydrobiol. **52**: 267

1960 *Prionchulus muscorum* (DUJARDIN, 1845) CHITW. & CHITW., 1937 – CLARK, Nematologica **5**: 194

1969 *Prionchulus muscorum* (DUJ. 1845) WU & HOEPLI, 1929 – ALTHERR, Bull. Soc. vaud. Sci. nat. **70**: 266

♀♀: n = 21, L = 1,91–2,32 mm, a = 26–33, b = 3,3–4,4, c = 13–17, V = 61,3–66,7 % (nach CLARK, 1960 a)

Locus typicus: Broadmoor

Diese Art kommt im Untersuchungsgebiet von Schluttenbach nicht vor. Ausführliche Beschreibung siehe CLARK 1960 a.

Prionchulus muscorum gehört zu den *muscorum*-artigen mit vollständiger Denticulation. Die Art unterscheidet sich von den übrigen Arten mit vollständiger Denticulation durch die Kleinheit der Mundhöhle (45 µm) und den breit gerundeten, massigen Schwanz.

2.3 *Prionchulus minus* n. sp. (Abb. 1)

1930 *Mononchus muscorum* DUJ. – FUCHS, Zool. Jahrb. (Syst.) **59**: 521

Typus ♀: L = 1,407 mm, a = 23,1, b = 3,7, c = 12,0, V = 64,0 %

♀♀: n = 18, L = 1,387–1,575 mm, a = 16,1–30,7, b = 3,6–4,4, c = 11,6–15,4, V = 59,0–65,8 % (Schluttenbach)

Prionchulus minus ist der kleinste Vertreter der *muscorum*-artigen. Innerer Lippenpapillenkranz deutlich, Außenlippen nur sehr schwach ausgebildet. Mundhöhle

35–40 µm. Ventrale Zahnleisten unvollständig denticuliert, vorderer Teil der Leisten schwach gezähnt oder unscheinbar gerieft. Dorsalzahn weit vorn stehend, Abstand der Zahnspitze zum Vorderrand der eigentlichen Mundhöhle 15 % der gesamten Mundhöhlenlänge. – Laterale Epidermisleisten $\frac{1}{3}$ der korrespondierenden Körperbreite. – Ösophagus 338–437 µm lang. – Im umgeschlagenen Teil der Gonade höchstens 4–5 Oozyten einzeilig stehend. – Schwanz 94–131 µm lang, zunächst schwach, hintere Hälfte stärker ventral eingebogen. Schwanzspitze gerundet.

Prionchulus minus unterscheidet sich von den übrigen *muscorum*-artigen mit unvollständiger Denticulation durch seine Größe, die fast nicht ausgebildeten Außenlippen und die Breite der lateralen Epidermisleisten.

Typus: Nr. G 202,8-10-81, 8 (36,1/100,9), Landes-sammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (*Fagus sylvatica*), Laubstreu

Jahresrhythmik: Adulte Weibchen von Mai bis November, Männchen wurden nicht gefunden.

2.4 *Prionchulus altherri* n. sp. (Abb. 2)

? 1927 *Mononchus papillatus* BAST – DITLEVSEN, Medd. om Gronland **23** (Suppl.): Fig. 6

1929 *Mononchus (Prionchulus) muscorum* DUJARDIN 1845 – HNATEWYTSCH, Zool. Jahrb. (Syst.) **56**: 204

1938 *Mononchus papillatus* BAST – ALTHERR, Rev. Suisse Zool. **45**: 646 (partim: Abb. 19,5; non Abb. 19, 3–4, 6–8)

Typus ♀: L = 1,635 mm, a = 23,6, b = 3,9, c = 14,5, V = 64,7 %

♀♀: n = 18, L = 1,575–1,875 mm, a = 20,1–30,1, b = 3,9–4,8, c = 12,0–15,4, V = 58,4–66,2 % (Schluttenbach)

♀♀: n = 3, L = 1,644–1,793 mm, a = 22,8–27,2, b = 3,9–4,1, c = 13,0–13,5, V = 62,7–64,5 % (Salzgitter)

Innerer und äußerer Lippenpapillenkranz deutlich, Außenlippen stark ausgeprägt. Mundhöhle 35–40 µm. Ventrale Zahnleisten unvollständig denticuliert, vorderer Teil der Leisten gerieft bis schwach gezähnt. Dorsalzahn weit vorn stehend, Abstand der Zahnspitze zum Vorderrand der eigentlichen Mundhöhle 10 % der gesamten Mundhöhlenlänge oder noch weniger. – Laterale Epidermisleisten 30 % der korrespondierenden Körperbreite. – Ösophagus 381–456 µm lang. – Im umgeschlagenen Teil der Gonade höchstens 4–5 Oozyten einzeilig stehend. – Schwanz 109–144 µm lang, zunächst schwach, hintere Hälfte stärker ventral eingebogen. Schwanzspitze gerundet.

Prionchulus altherri unterscheidet sich von *P. minus* durch die stark ausgeprägten Außenlippen, die Breite der lateralen Epidermisleisten und er ist etwas größer als dieser.

Von *P. paucidentatus* unterscheidet sich *P. altherri* durch geringere Oozytenzahl im umgeschlagenen Teil der Gonade, den nicht gleichmäßig gerundeten Schwanz, die Breite der lateralen Epidermisleisten und

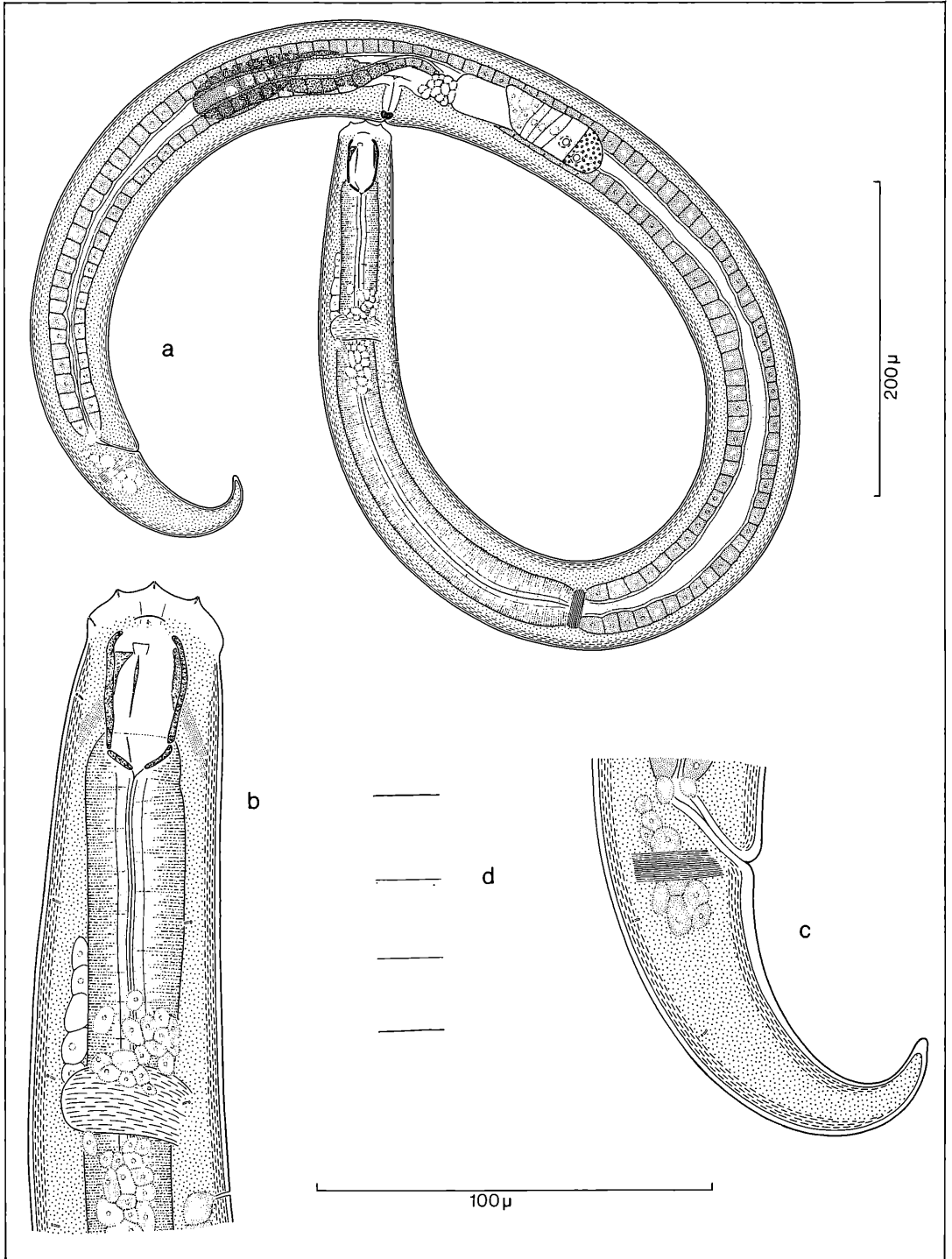


Abbildung 1. *Prionchulus minus* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

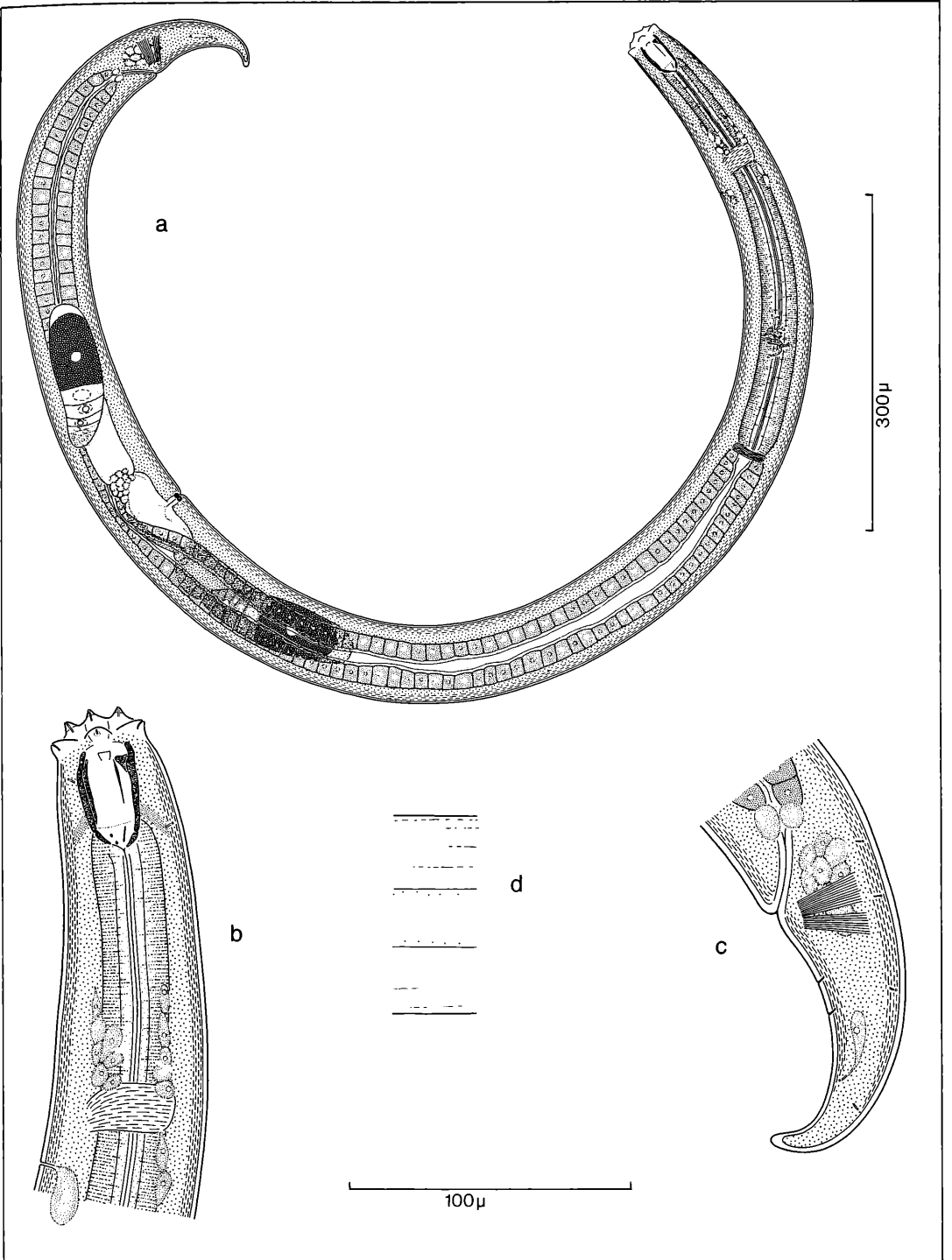


Abbildung 2. *Prionchulus altherri* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

seine Größe.

Typus: Nr. M 217,8-10-81, 1 (30,4/101,6), Landes-
sammungen für Naturkunde, Karlsruhe

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchen-
wald (*Fagus sylvatica*), Laubstreu

Jahresrhythmik: Adulte Weibchen von Mai bis Novem-
ber, Männchen wurden nicht gefunden.

2.5 *Prionchulus paucidentatus* n. sp. (Abb. 3 und 4)

1938 *Mononchus papillatus* BAST – ALTHERR, Rev. Suisse
Zool. 45: 646 (partim: Abb. 19, 3–4, 6–8; non 19,5)

1961 *Prionchulus muscorum* DUJARDIN, 1845) CHITWOOD &
CHITWOOD, 1937 – LOOF, Beaufortia 8: 211 (partim: Fig. 16 b)

Typus ♀: L = 2,147 mm, a = 23,6, b = 4,2, c = 14,0,
V = 63,0 %

♀ ♀: n = 17, L = 1,919–2,175 mm, a = 22,1–29,7,
b = 4,0–4,5, c = 11,9–15,1, V = 60,2–64,9 %
(Schluttenbach)

Diese Art ist die größte mit unvollständiger Denticula-
tion. Innerer und äußerer Lippenpapillenkranz deutlich,
Außenlippen deutlich. Mundhöhle 35–40 µm. Vorderer
Teil der ventralen Leisten schwach gerieft bis schwach
gezähnt. Sehr oft läßt sich folgende Merkmalskorrela-
tion feststellen: Ventralleiste nur in der vorderen Mund-
höhlenhälfte deutlich, gezähnt, vordere Gonade rechts,
hintere links (Abb. 3), bzw. Ventralleiste über die ges-
amte Mundhöhlenlänge, vordere Hälfte gerieft, vordere
Gonade links, hintere rechts (Abb. 4). Dorsalzahn
weit vorne stehend, Abstand der Zahnschneidfläche zum Vor-
derrand der eigentlichen Mundhöhle 15 % der gesam-

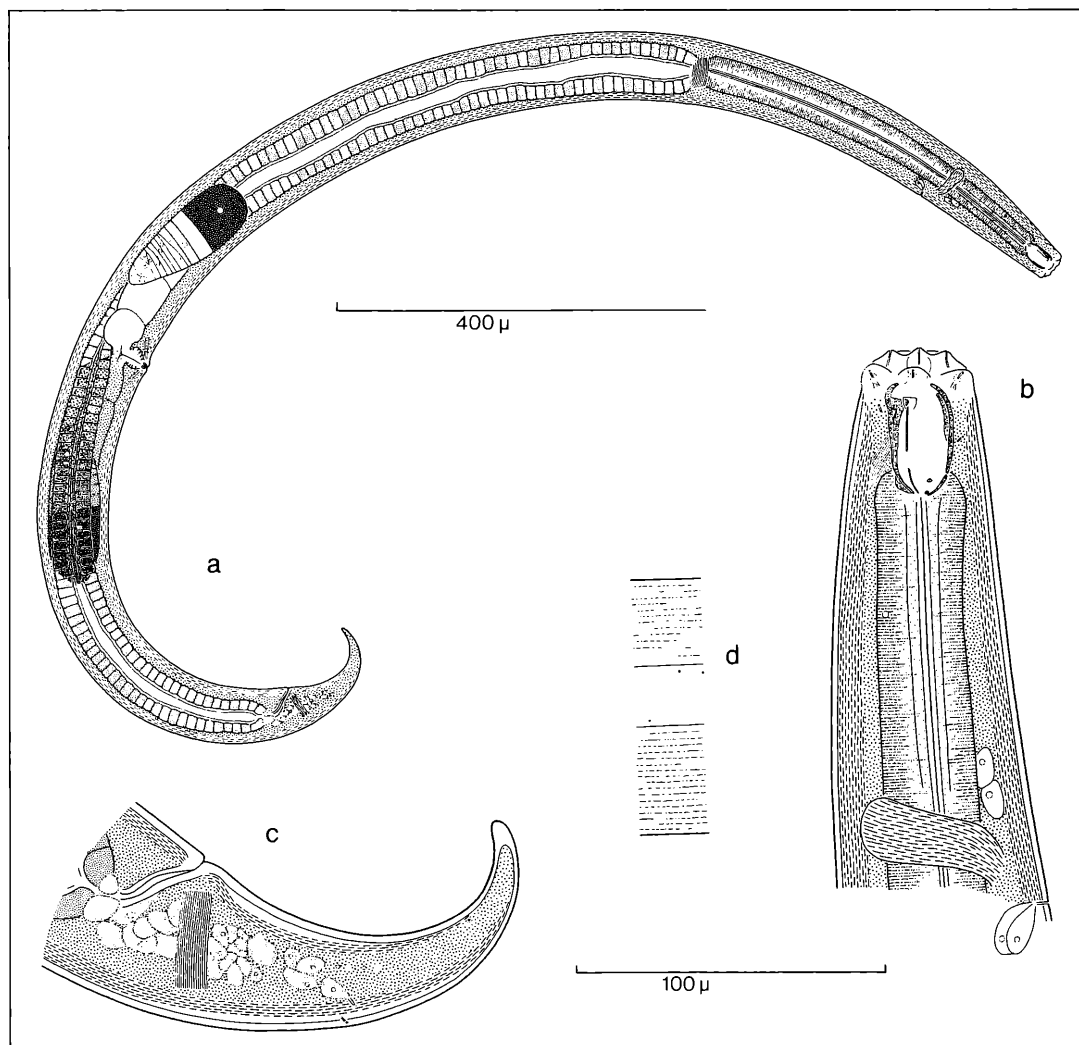


Abbildung 3. *Prionchulus paucidentatus* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleisten und Muskeln.

ten Mundhöhlenlänge. – Laterale Epidermisleisten 23 % der korrespondierenden Körperbreite. – Ösophagus 456–531 μm lang. – Im umgeschlagenen Teil des Ovars ca. 10 Oozyten einzeilig stehend. – Schwanz 131–169 μm lang, über die gesamte Länge fast gleichmäßig eingebogen. Schwanzspitze gerundet.

Prionchulus paucidentatus unterscheidet sich von *P. minus* und *P. altherri* durch seine Größe, seine relativ schmale laterale Epidermisleiste und durch die hohe Oozytenzahl.

Typus: Nr. QHA-L 579,3 (38,3/98,8), Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (*Fagus sylvatica*), Laubstreu

Jahresrhythmik: Adulte Weibchen vereinzelt das ganze

Jahr über, Männchen wurden nicht gefunden.

2.6 *Prionchulus oxycercus* n. sp. (Abb. 5)

Typus ♀: L = 2,080 mm, a = 20,4, b = 3,5, c = 10,9, V = 61,8 %

♀♀: n = 3, L = 1,706–2,088 mm, a = 19,1–22,4, b = 3,5–3,7, c = 8,9–11,9, V = 60,8–61,9 % (Schluttenbach)

♀♀: n = 2, L = 2,019–2,144 mm, a = 24,4–25,9, b = 3,9–4,2, c = 11,5–12,3, V = 62,1–63,5 % (Ronshausen)

Lippenpapillen und Außenlippen deutlich. Mundhöhle 50–55 μm . Ventrale Längsleisten über die gesamte Länge deutlich gezähnt. Spitze des Dorsalzahns etwa 25 % der gesamten Mundhöhlenlänge von deren Vor-

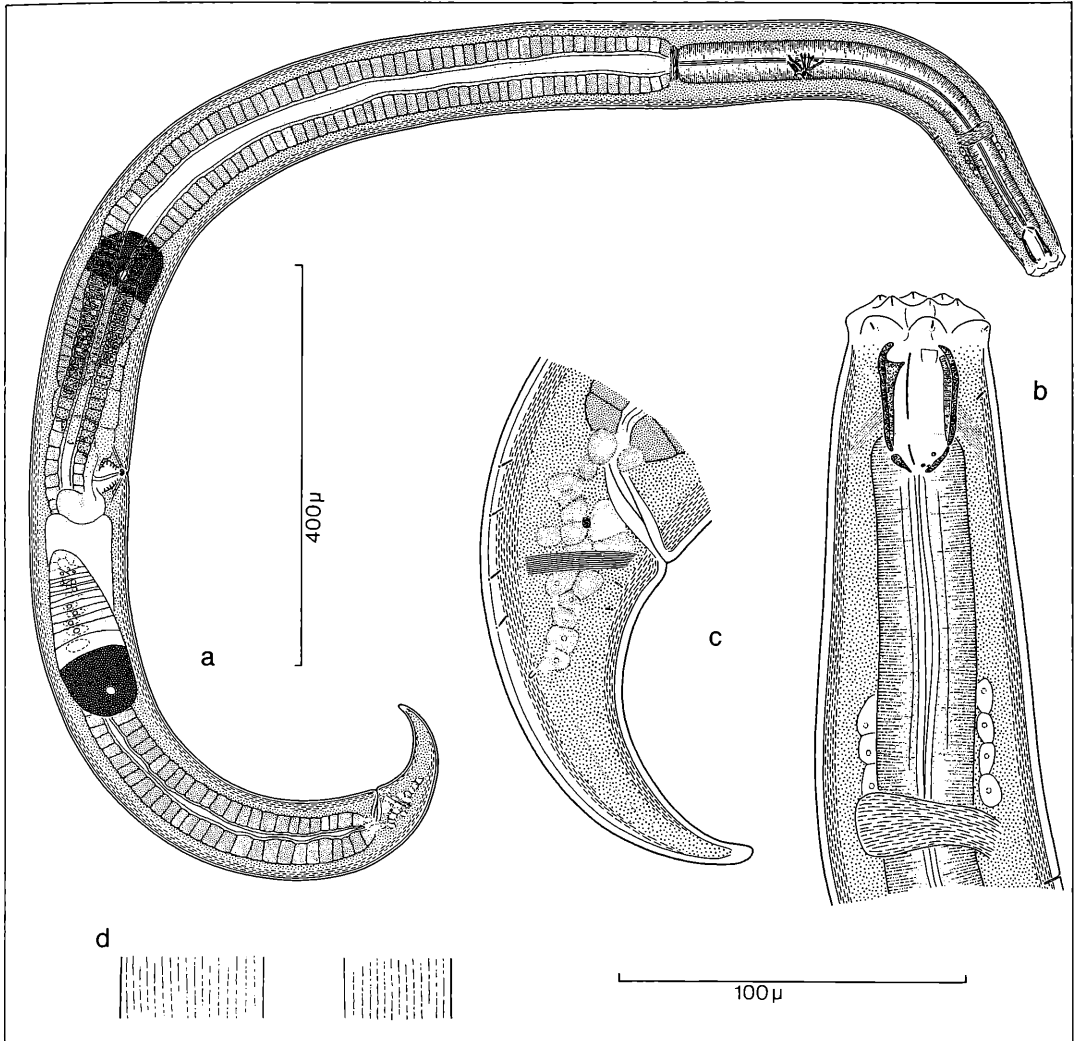


Abbildung 4. *Prionchulus paucidentatus* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleisten und Muskeln.

derrand entfernt. – Laterale Epidermisleisten 24 % der korrespondierenden Körperbreite. – Ösophagus 462–568 μm lang. – Im umgeschlagenen Teil der Gonade weniger als 10 Oozyten einzeilig stehend. – Schwanz 151–200 μm , zunächst schwach, hintere Hälfte etwas stärker ventral eingebogen, gleichmäßig sich verschmälernd und spitz zulaufend.

P. oxycercus unterscheidet sich von den übrigen Arten mit vollständiger Denticulation durch seinen relativ langen Schwanz. Von *P. muscorum* ist diese Art durch die Schwanzform und die Größe der Mundhöhle zu unterscheiden, von *P. bastiani* durch die Schwanzform und die schmalere Epidermisleiste und von *P. fagi* durch seine Größe, die Breite der lateralen Epidermisleisten und durch den nur in der hinteren Hälfte stärker gebogenen

Schwanz.

Typus: Nr. QHA-H 180, 3 (31,5/102,1), Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Locus typicus: Schluttenbach, Sauerhumus-Buchenwald (*Fagus sylvatica*), Laubstreu

Jahresrhythmik: Adulte Weibchen von September bis Januar, Männchen wurden nicht gefunden.

2.7 *Prionchulus bastiani* n. sp. (Abb. 6)

1865 *Mononchus papillatus* – BASTIAN, Trans. L. Soc. 25: 101 nec

1876 *Mononchus bastiani* – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. 2: 107

Typus ♀: L = 2,320 mm, a = 21,3, b = 4,1, c = 14,2, V = 62,4 %

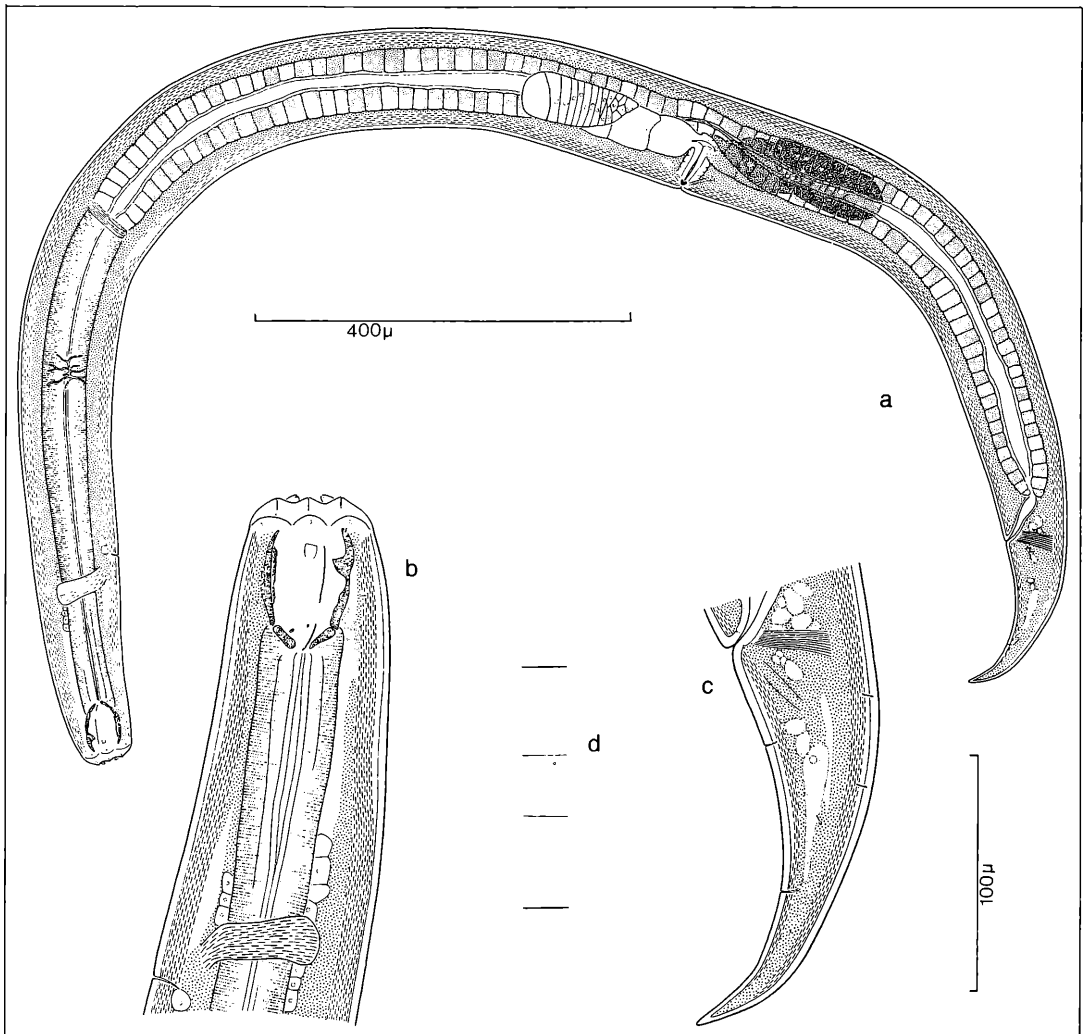


Abbildung 5. *Prionchulus oxycercus* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleisten und Muskeln.

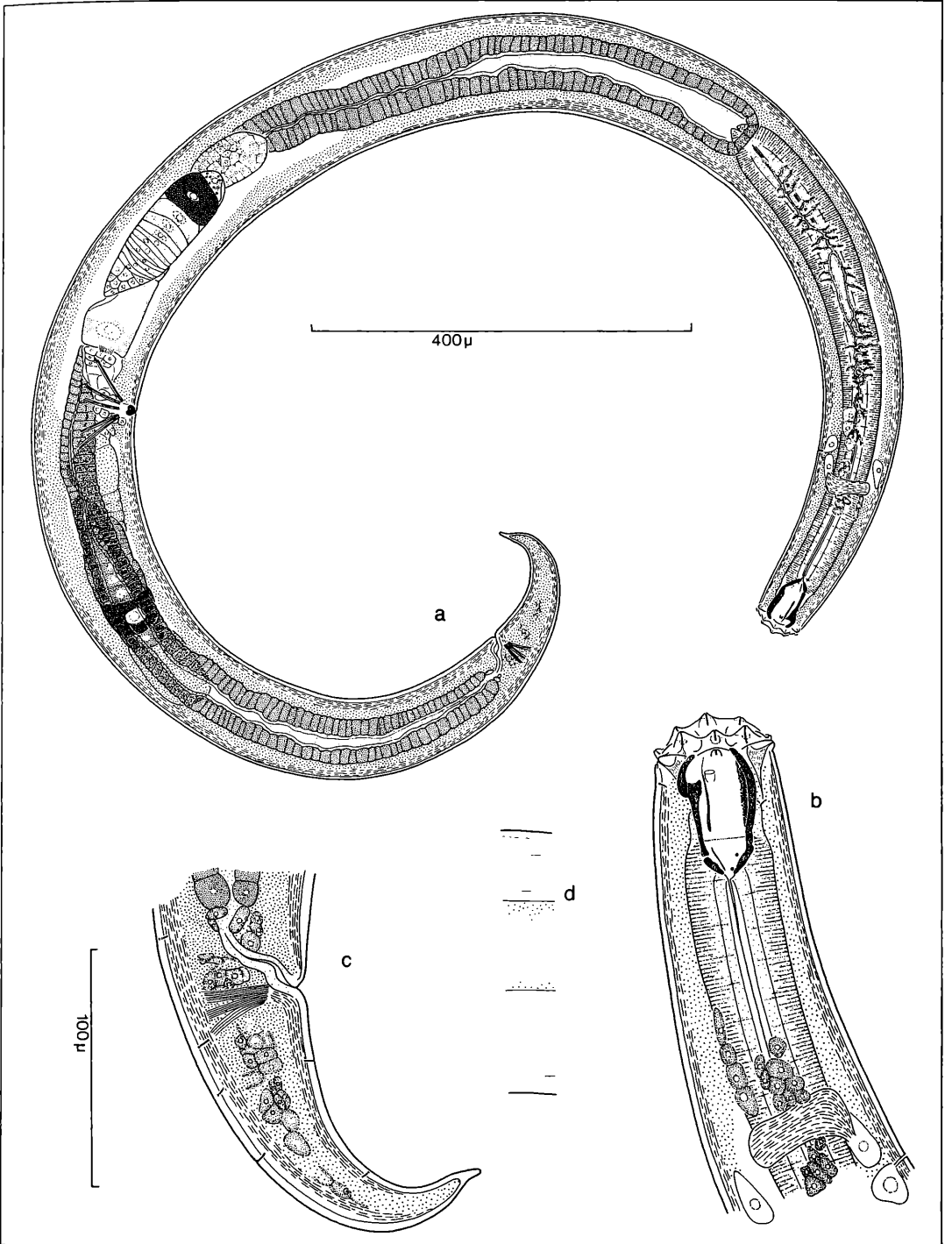


Abbildung 6. *Prionchulus bastiani* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleisten und Muskeln.

♀ ♀: n = 14, L = 2,106–2,588 mm, a = 21,3–31,6, b = 3,9–4,5, c = 11,7–15,0, V = 59,1–64,3 % (Schlutenbach)

♀: n = 1, L = 2,306 mm, a = 28,5, b = 4,0, c = 12,3, V = 65,8 % (Salzgitter)

Lippenpapillen und Außenlippen deutlich. Mundhöhle 50–55 µm. Ventrale Längsleisten über die gesamte Länge deutlich gezähnt. Spitze des Dorsalzahns etwa 20 % der gesamten Mundhöhlenlänge von deren Vorderrand entfernt. – Laterale Epidermisleisten $\frac{1}{3}$ der korrespondierenden Körperbreite. – Ösophagus 487–600 µm. – Im umgeschlagenen Teil der Gonade mehr als 10 Oozyten einzellig stehend. – Schwanz 150–206 µm, zunächst schwach, hintere Hälfte stärker ventral eingebogen, gleichmäßig sich verschmälernd. Spitze mehr oder weniger deutlich abgesetzt, einen schwachen Fortsatz bildend.

P. bastiani unterscheidet sich von den übrigen Arten mit vollständiger Denticulation durch die Ausbildung der Schwanzspitze. Von *P. muscorum* unterscheidet er sich zusätzlich durch die größere Mundhöhle, von *P. oxycercus* durch die breitere Epidermisleiste und von *P. fagi* durch seine Größe.

Typus: Nr. QHA-L 979,3 (33,5/100,6), Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Locus typicus: Schlutenbach, Sauerhumus-Buchenwald (*Fagus sylvatica*), Laubstreu

Jahresrhythmik: Adulte Weibchen von September bis Januar, Männchen wurden nicht gefunden.

2.8 *Prionchulus fagi* n. sp. (Abb. 7 und 8)

? 1893 *M. muscorum* DUJARDIN – COBB, MacLeay Mem. Vol. NSW: 260

? 1924 *M. muscorum* – THORNE, Trans. Americ. Micr. Soc. 43: 161

Typus ♀: L = 3,000 mm, a = 23,1, b = 4,3, c = 14,2, V = 63,1 %

♀ ♀: n = 6, L = 2,706–3,063 mm, a = 23,1–32,3, b = 4,3–4,5, c = 12,7–14,8, V = 60,0–64,1 % (Schlutenbach)

♀ ♀: n = 2, L = 2,887–2,912 mm, a = 25,8–26,0, b = 4,6, c = 13,7–14,4, V = 61,8–62,6 % (Ronshausen)

Lippenpapillen und Außenlippen deutlich. Mundhöhle 50–55 µm. Ventrale Längsleisten über die gesamte Länge gezähnt. Oft nur eine der Leisten mit deutlichen Zähnen, die andere nur gerieft. Spitze des Dorsalzahns etwa 23 % der gesamten Mundhöhlenlänge von deren Vorderrand entfernt. – Laterale Epidermisleisten $\frac{1}{3}$ der korrespondierenden Körperbreite. – Ösophagus 619–694 µm. – Im umgeschlagenen Teil der Gonade weniger als 10 Oozyten einzellig stehend. – Schwanz 194–225 µm, gleichmäßig gebogen, spitz zulaufend. Kutikula der Schwanzspitze bei frisch fixierten Tieren dunkel erscheinend.

♂: n = 1, L = 2,724 mm, a = 30,3, b = 4,0, c = 16,4 (Schlutenbach)

Lippen, Mundhöhle und Schwanzform wie Weibchen,

Schwanz jedoch etwas kürzer (166 µm). Laterale Epidermisleisten etwas schmaler (27 %). – Testis diorchisch, beide Äste relativ kurz (6 % der Gesamtkörperlänge). Gabelung in die beiden Äste auf 59,8 % der Gesamtkörperlänge. Beim vorliegenden Tier vorderer Ast rechts, hinterer links (im mikroskopischen Bild) vom Darm liegend. – 16 Präanalpapillen, im Bereich der Spicula beginnend. Im Spiculabereich eine Dreiergruppe, Papillenabstand etwa eine Papillenbreite. Davon abgesetzt nach vorn eine Gruppe von 7 Papillen, Papillenabstand ebenfalls eine Papillenbreite. Die vordersten 6 Papillen in größerem Abstand stehend. – Spicula 114 µm, etwas V-förmig gebogen. Manubrium- und Calomusrand schwach, Laminarand stärker. Velum nicht ausgebildet. Gubernaculum schwach gebogen, 29 µm. Laterale accessorische Stücke 29 µm lang, zweispitzig endend.

P. fagi ist der größte Vertreter der *muscorum*-artigen mit vollständiger Denticulation. Außer durch seine Größe unterscheidet er sich von *P. muscorum* durch die größere Mundhöhle, von *P. bastiani* durch die Schwanzform sowie eine geringere Oozytenzahl im umgeschlagenen Teil der Gonade und von *P. oxycercus* durch den relativ kürzeren Schwanz sowie die Breite der lateralen Epidermisleiste.

Typus: Nr. QHA-F, 1178,1 (34,0/103,0), Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Locus typicus: Schlutenbach, Sauerhumus-Buchenwald (*Fagus sylvatica*), Laubstreu

Jahresrhythmik: Adulte Tiere von November bis Januar, nicht in jedem Jahr nachzuweisen.

2.9 *Clarkus papillatus* (BÜTSCHLI, 1873) JAIRAJPURI, 1970 (Abb. 9)

1873 *Mononchus papillatus* BASTIAN – BÜTSCHLI, Nova Acta Leop. 36: 76

1916 *Mononchus papillatus* BAST. – COBB, J. Parasitol. 2: 195
1917 *Mononchus papillatus* BASTIAN – COBB, Soil Science 3: 458

1922 *Mononchus papillatus* BASTIAN 1865 – MICOLETZKY, Arch. f. Naturgesch. 87 (A): 357 (partim)

? 1926 *Mononchus papillatus* BASTIAN – ALLGEN, Arkiv f. Zoologie 18 A: 13

1942 *Mononchus papillatus* (BAST) – GOODEY, J. Helminth. 20: 23

? 1943 *Mononchus papillatus* BAST. – PAX & SOOS, Arch. Hydrobiol. 40: 159

? 1952 *Mononchus (Mononchus) papillatus* (BASTIAN, 1865) COBB 1916 – HIRSCHMANN, Zool. Jb. (Syst.) 81: 370

? 1954 *Mononchus (Mononchus) papillatus* (BASTIAN, 1865) COBB 1916 – KÖRNER, Zool. Jb. (Syst.) 82: 347

? 1955 *Mononchus papillatus* COBB – DITTMAR, Arch. f. Hydrobiol. 50: 351

? 1956 *Mononchus papillatus* – KISCHKE, Arch. f. Hydrobiol. 52: 239

? 1956 *Mononchus (Mononchus) papillatus* (BASTIAN 1865) COBB 1916 – RÜHM, Parasitol. Schr.reihe 6: 414

1958 *Mononchus papillatus* BASTIAN – ANDRASSY, Fauna Hung. 36: 264 (partim)

? 1958 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – ANDRASSY, Acta Zool. Hung. 4: 55

- 1958 *Mononchus papillatus* – ANDRASSY, Ann. Hist.-Nat. Mus. Hungar. n. s. 9: 166
 1959 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – ANDRASSY, Opusc. Zool. 3: 4
 ? 1960 *Mononchus papillatus* (BASTIAN) – BASSUS, Nematologica 5: 88
 1960 *Mononchus papillatus* BASTIAN – CLARK, Nematologica 5: 189
 1961 *Mononchus papillatus* – LOOF, Beaufortia 8: 212
 ? 1962 *Mononchus papillatus* – BASSUS, Wiss. Z. Humboldt-

- Univ. Math.-Nat. R. 11: 152
 ? 1962 *Mononchus papillatus* (BASTIAN) – BASSUS, Nematologica 7: 283
 ? 1962 *Mononchus (M.) papillatus* (BAST) COBB – PICARD, Vie et Milieu 13: 482
 ? 1963 *Mononchus papillatus* BAST, 1865 – ALTHERR, Bull. Soc. Vaud. Sci. nat. 68: 335
 1963 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – BRZESKI, Fragm. faun. 10: 451
 ? 1964 *Mononchus papillatus* COBB – BASSUS, Pedobiologia 3:

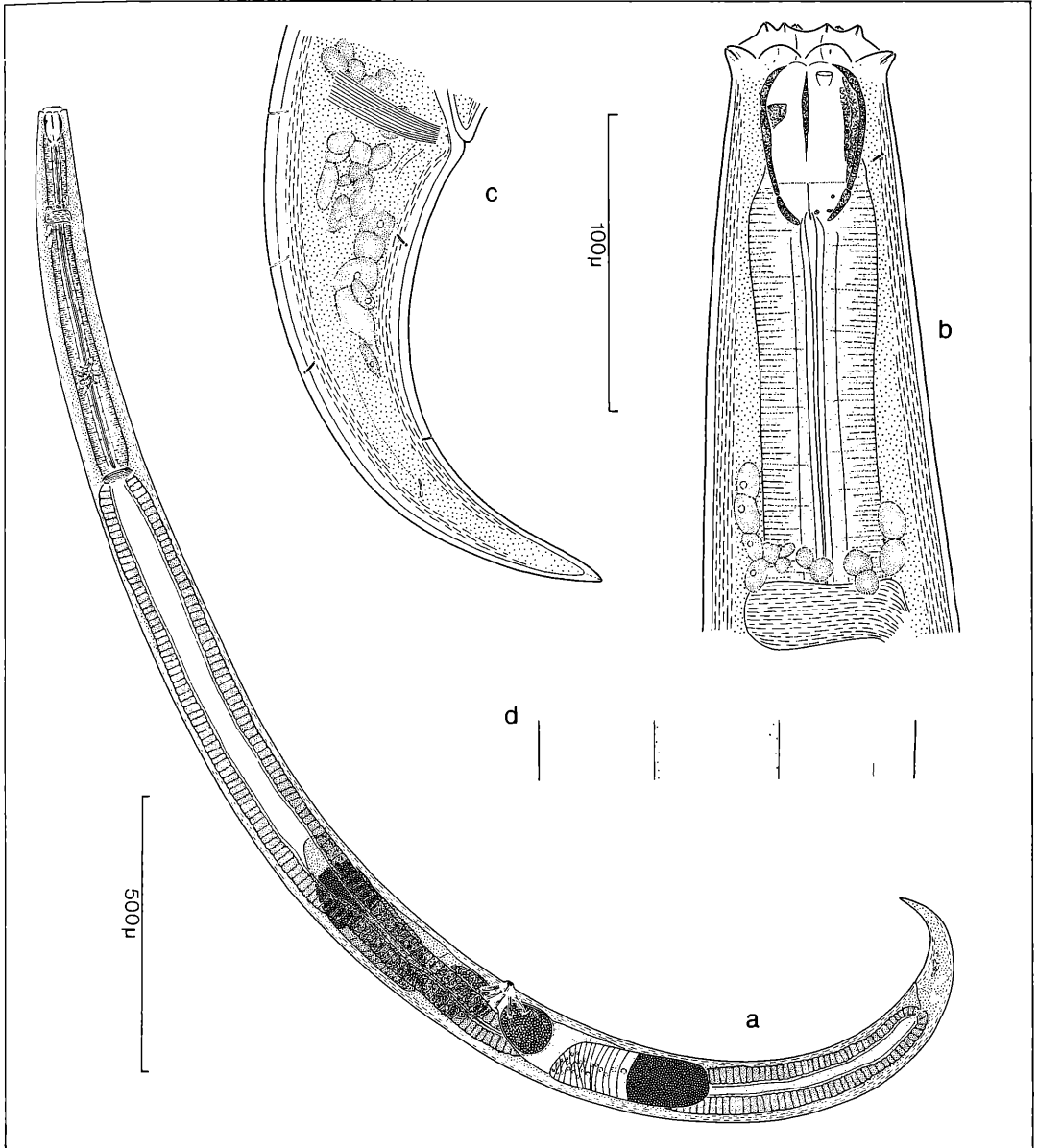


Abbildung 7. *Prionchulus fagi* n. sp., Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

247

- ? 1964 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – LOOF, Nematologica 10: 246
 1965 *Mononchus papillatus* – GOODEY, Tech. Bull. Minist. Agric. Fish Fd. No 7, 2nd Edit.: 165
 1965 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – ANDRASSY, Opusc. Zool. 5: 131
 1966 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – SZCZYGIEL, Ekol. Polska 14: 660
 1967 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – MULVEY, Canad.

- J. Zool. 45: 925
 1967 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – ANDRASSY, Opusc. Zool. 7: 4
 1968 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – COETZEE, Nematologica 14: 74
 1968 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – ANDRASSY, Opusc. Zool. 8: 276
 1970 *Clarkus papillatus* (BASTIAN, 1865) – JAIRAJPURI, Nematologica 16: 217
 1970 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – WASILEWSKA,

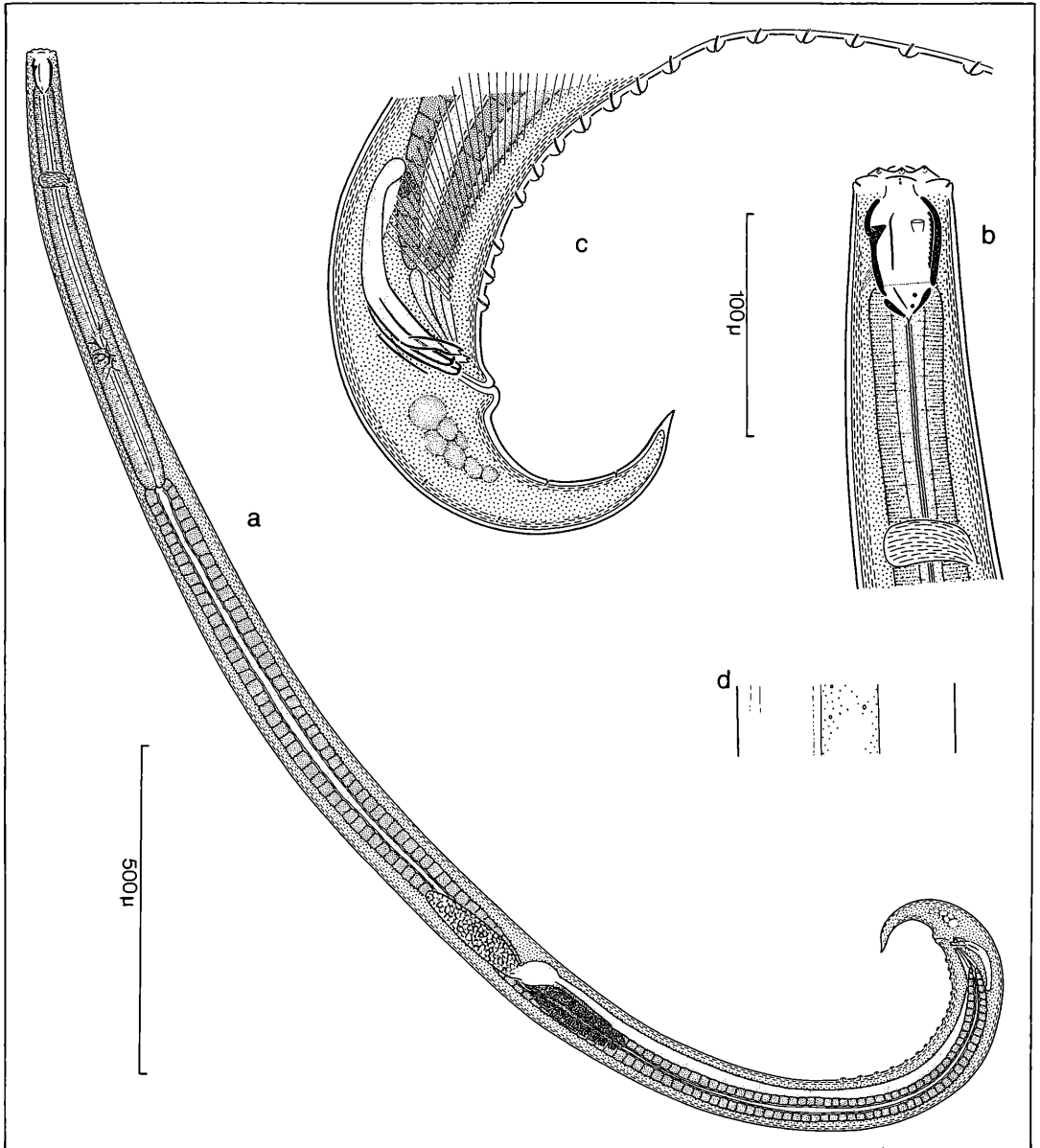


Abbildung 8. *Prionchulus fagi* n. sp., Männchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

- Ecol. Polska **18**: 436
 1972 *Mononchus papillatus* BASTIAN – YEATES, Oikos **23**: 181
 1973 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – MULVEY, Canad. J. Zool. **51**: 240
 1973 *Mononchus papillatus* BASTIAN – SPANGENBERG, Int. Rev. ges. Hydrobiol. **58**: 514
 1977 *Clarkus papillatus* (BASTIAN, 1865) JAIRAJPURI, 1970 – JAIRAJPURI & KHAN, Nematologica **23**: 89
 1978 *Clarkus papillatus* (BASTIAN, 1865) JAIRAJPURI, 1970 – MULVEY, Canad. J. Zool. **56**: 1849
 1980 *Clarkus papillatus* JAIRAJPURI, 1970 – ŠÁLY & BERÁNKOVÁ, Věst. čs. Společ. zool. **44**: 281
 1981 *Mononchus papillatus* CLARK, 1960 – MUCHINA, Svobod. fitopat. Nem. Fauny Vostoka: 52
 1982 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1865 – MONREAL & CAMPOY, Publ. Inst. Univ. Navarra, S. Zool. **8**: 18
- nec**
 1865 *Mononchus papillatus* – BASTIAN, Trans. Linn. Soc. **25**: 101
 1880 *Mononchus papillatus* BAST. – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen **5**: 23
 1884 *Mononchus papillatus* BAST. – DE MAN, Nematoden niederl. Fauna: 64
 1893 *M. papillatus*, BASTIAN – COBB, MacLeay Mem. Vol. Linn. Soc. NSW: 259
 1911 *Mononchus papillatus* BASTIAN – DITLEVSEN, Vidensk. Medd. Naturh. Foren. **63**: 224
 1914 *Mononchus papillatus* BASTIAN – MENZEL, Arch. f. Naturgesch. **1914**: 51
 1914 *Mononchus papillatus* BASTIAN – BRAKENHOFF, Abhandl. naturw. Ver. Bremen **22**: 276
 1915 *Mononchus papillatus* BASTIAN – HOFMÄNNER & MENZEL, Rev. Suisse Zool. **23**: 143
 1924 *Mononchus papillatus* – THORNE, Trans. Americ. Micr. Soc. **43**: 160
 1924 *Mononchus papillatus* BAST – KREIS, Jahrber. Naturf. Ges. Graubünden **63**: 31
 1925 *Mononchus papillatus* BASTIAN – MICOLETZKY, D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. **8** Ser. 10: 158
 1927 *Mononchus papillatus* BAST. – DITLEVSEN, Medd. om Gronland **23**: (Suppl.): 171
 1930 *Mononchus papillatus* BAST. forma macrodon – FUCHS, Zool. Jb. (Syst.) **59**: 523
 1930 *Mononchus papillatus* BASTIAN – DE CONINCK, Natuurwet. Tijdschr. **12**: 110
 1938 *Mononchus papillatus* BAST. – ALTHERR, Rev. Suisse Zool. **45**: 645
 1938 *Mononchus papillatus* BASTIAN – SCHUURMANS-STEKHOVEN & TEUNISSEN, Expl. Parc Nat. Albert **22**: 92
 1950 *Prionchulus papillatus* (BAST. 1865) – ALTHERR, Res. Rech. Parc Nat. Suisse **22**: 31
 1952 *Mononchus papillatus* BASTIAN 1865 – ANDRASSY, Ann. Hist.-Nat. Mus. Hungar. **2**: 31
 1958 *Mononchus papillatus* BASTIAN, 1866 – WILLIAMS, Maurit. Sugar Ind. Res. Inst. Occ. Pap. **1**: 5
 1971 *mononchus papillatus* BASTIAN – DITLEVSEN, Zool. Faeroes **1** Part 2 (13): 3

♀ ♀: n = 20, L = 1,069–1,172 mm, a = 16,3–21,3, b = 3,5–3,9, c = 12,3–15,5, V = 58,9–62,6 % (Jardin des Plantes)

Kutikula scheinbar glatt. Kutikulares Seitenfeld nicht ausgebildet. Laterale Epidermisleisten und Längsmuskeln durchscheinend. Breite der Epidermisleiste 30 %

der korrespondierenden Körperbreite. Kutikularpapillen am gesamten Körper, in regelmäßigem Abstand auf jeder Seite in einer lateroventralen und einer laterodorsalen Reihe stehend. Innere Lippenpapillen auf je einem zipfelförmigen Vorsprung um die Mundöffnung gelegen, äußere Lippenpapillen auf schwach ausgebildeten Außenlippen mündend. Stoma stark kutikularisiert, längs-oval. Dorsal ein großer Zahn ausgebildet, Abstand der Zahnspitze zum Vorderrand der Mundhöhle 20 % der gesamten Mundhöhlenlänge. Gesamtlänge des Stoma 26 µm. Ventral zwei glatte Längsleisten. Stomawände vor dem Dorsalzahn und den Längsleisten nach innen geneigt. Basale Elemente aufeinander zulaufend, gebogen, zum Ösophaguslumen hin dünner werdend. Ösophagus umfaßt die Mundhöhlenbasis. Amphid schlitzförmig, vor der Spitze des Dorsalzahns mündend. – Ösophagus in der vorderen Hälfte gleichbreit bleibend, hintere Hälfte etwas verbreitert. Ösophaguslumen kutikularisiert, Kutikularisierung kurz vor dem Ösophagusende schwächer werdend. Ösophagusende mit Sphincter von Ringmuskeln umgeben. Cardia in das Darmlumen ragend. – Nervenring etwa zwei Stomalängen hinter der Mundhöhlenbasis, umgeben von Nervenzellen. Exkretionsporus kurz hinter dem Nervenring mündend. Hinter der Mündung des Exkretionsporus mindestens eine Drüsenzelle deutlich erkennbar. – Der Darm ist einfach, polyzyt, mit deutlichem Mikrovillisaum und weitem Lumen. Ein Prärectum fehlt. Rectum etwa so lang wie die anale Körperbreite, kutikularisiert. – Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, mit Umschlag. Vorderer Gonadenast rechts, hinter links vom Darm liegend oder vorderer links, dann hinterer rechts. Oozyten, mit Ausnahme der Keimzone, einzellig stehend (4–5 Oocyten). Ein kurzer Abschnitt des Uterus vor der Mündung in die Vagina aus kleinen Zellen gebildet. Vulva kutikularisiert. – Schwanz 71–94 µm lang, gleichmäßig ventral eingebogen, relativ spitz endend. Laterale Schwanzpapille ausgebildet, daneben noch je ein ventraler und ein dorsaler Kutikularporus.

2.10 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1958 (Abb. 10)

- 1845 *Oncholaimus muscorum* – DUJARDIN, Hist. nat. Helminthes: 237
 1873 *Mononchus brachyuris* – BÜTSCHLI, Nova Acta Leop. **36**: 77
 1880 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – DE MAN, Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen **5**: 24
 1884 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – DE MAN, Nematoden niederl. Fauna: 66
 1893 *M. brachyuris* BÜTSCHLI – COBB, MacLeay Mem. Vol. Linn. Soc. NSW: 258
 1911 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – DITLEVSEN, Vidensk. Medd. Naturh. Foren **63**: 227
 1914 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – BRAKENHOFF, Abh. naturw. Ver. Bremen **22**: 277
 1915 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – HOFMÄNNER & MENZEL, Rev. Suisse Zool. **23**: 145
 1916 *Mononchus brachyuris* BÜTSCH. – COBB, J. Parasitol. **2**:

195

- 1917 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI 1873 – CILLIS, Monit. Zool. Ital. **28**: 18
 1917 *M. brachyuris* BÜTSCHLI – COBB, Soil Science **3**: 467
 1922 *Mononchus (Myonchulus) brachyuris* BÜTSCHLI 1873 – MICOLETZKY, Arch. f. Naturgesch. **87 (A)**: 363
 1924 *Mononchus brachyurus* – THORNE, Trans. Americ. Micr. Soc. **43**: 163
 1925 *Mononchus (Myonchulus) brachyuris* BÜTSCHLI – MICOLETZKY, D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. **8** Ser. 10: 159
 1926 *Mononchus (Myonchulus) brachyuris* BÜTSCHLI – ALLGÉN, Ark. f. Zool. **18 A**: 13
 1927 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – DITLEVSEN, Medd. om Gronland **23** (Suppl.): 173
 1930 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI – DE CONINCK, Natuurwet. Tijdschr. **12**: 123

- ? 1942 *Mononchus brachyuris* BÜTSCHLI, 1873 – GOODEY, J. Helminth. **20**: 18
 1943 *Mononchus brachyurus* BÜTSCHLI – PAX & SOOS, Arch. Hydrobiol. **40**: 159
 1952 *Mononchus (Myonchulus) brachyuris* (BÜTSCHLI 1873) COBB 1917 – HIRSCHMANN, Zool. Jahrb. (Syst.) **81**: 370
 1958 *Mononchus brachyurus* BÜTSCHLI, 1873 – WILLIAMS, Maurit. Sugar Ind. Res. Inst. Occ. Pap. **1**: 10
 1958 *Myonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) – ANDRASSY, Ann. Hist. Nat. Mus. Hungar. n. s. **9**: 163
 1958 *Myonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1958 – ANDRASSY, Acta Zool. Hung. **4**: 55
 1959 *Myonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1958 – ANDRASSY, Opusc. Zool. **3**: 9
 1961 *Myonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI) – CHODOROWSKA, Polsk. Arch. Hydrobiol. **9**: 277

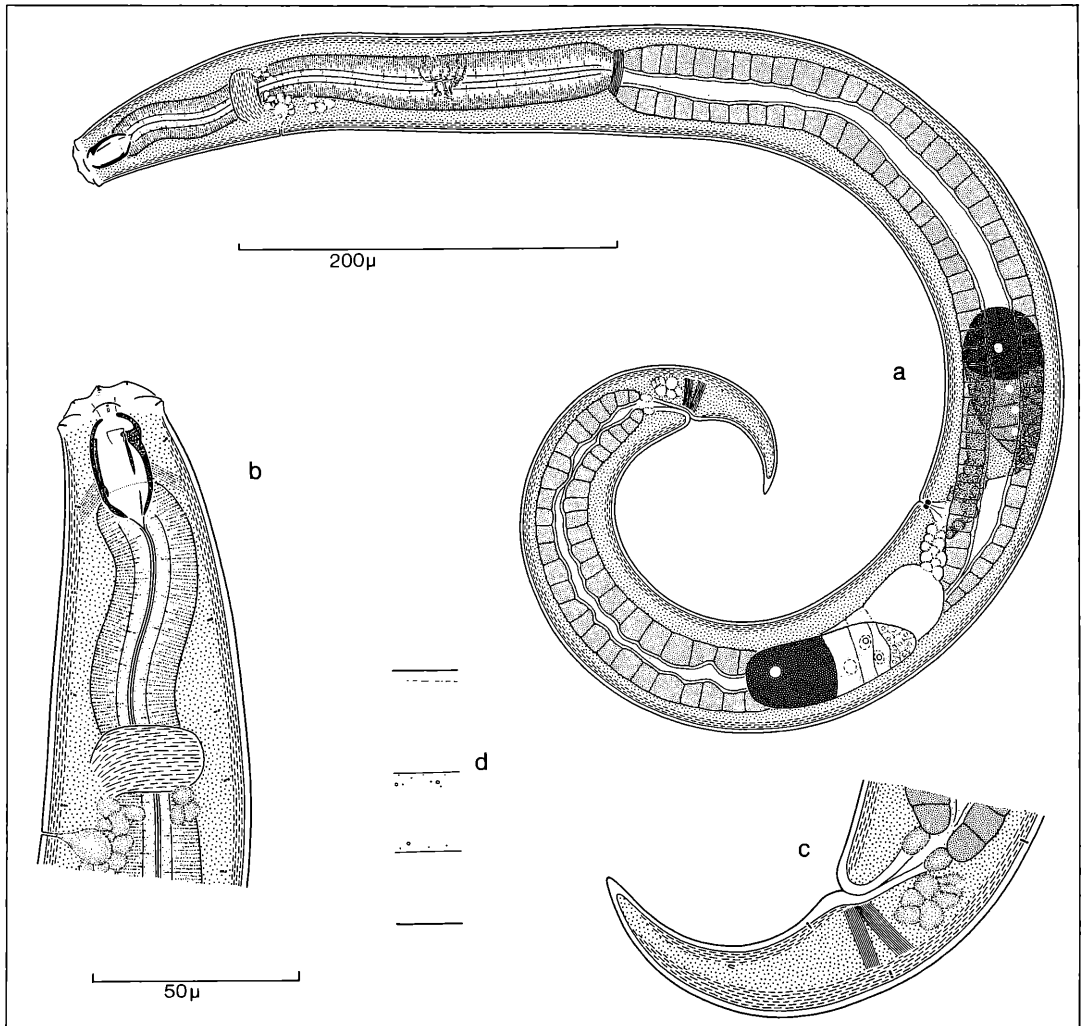


Abbildung 9. *Clarkus papillatus* (BÜTSCHLI, 1873) JAIRAJPURI, 1970 Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

- 1961 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ALTHERR, 1953 – MULVEY, *Canad. J. Zool.* **39**: 670
 1963 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ALTHERR, 1953 – BRZESKI, *Fragm. faun.* **10**: 451
 1964 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ALTHERR, 1954 – STRADOWSKI, *Fragm. faun.* **11**: 277
 1965 *Mylonchulus brachyuris* – GOODEY, *Tech. Bull. Minist. Agric. Fish. Fd. No. 7*, 2nd Edit.: 165
 1966 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ALTHERR, 1954 – SZCZYGIEL, *Ecol. Polska* **14**: 160
 1970 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1958 – JAIRAJPURI, *Nematologica* **16**: 439
 1971 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ALTHERR – ŠÁLY, *Biologia Bratisl.* **26**: 831
 1972 *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1958 – MOHANDAS, *Curr. Sci.* **41**: 819

1980 *Mylonchulus brachyuris* ALTHERR, 1954 – ŠÁLY & BERÁNKOVÁ, *Věst. čs. Spolec. zool.* **44**: 281

nec

1954 *Mylonchulus brachyuris* s. lat. (BAST. 1865) – ALTHERR, *Bull. Soc. Vaud. Sci. nat.* **66**: 34

♀ ♀: n = 2, L = 1,099–1,125 mm, a = 23,0–23,4, b = 4,2–4,3, c = 26,8–27,4, V = 56,9–57,4 % (Jardin des Plantes)

Kutikula scheinbar glatt. Kutikulares Seitenfeld nicht ausgebildet. Laterale Epidermisleisten und Längsmuskeln durchscheinend. Breite der Epidermisleiste 34 % der korrespondierenden Körperbreite. Kutikularpapillen am gesamten Körper, in regelmäßigem Abstand auf jeder Seite in einer lateroventralen und laterodorsalen

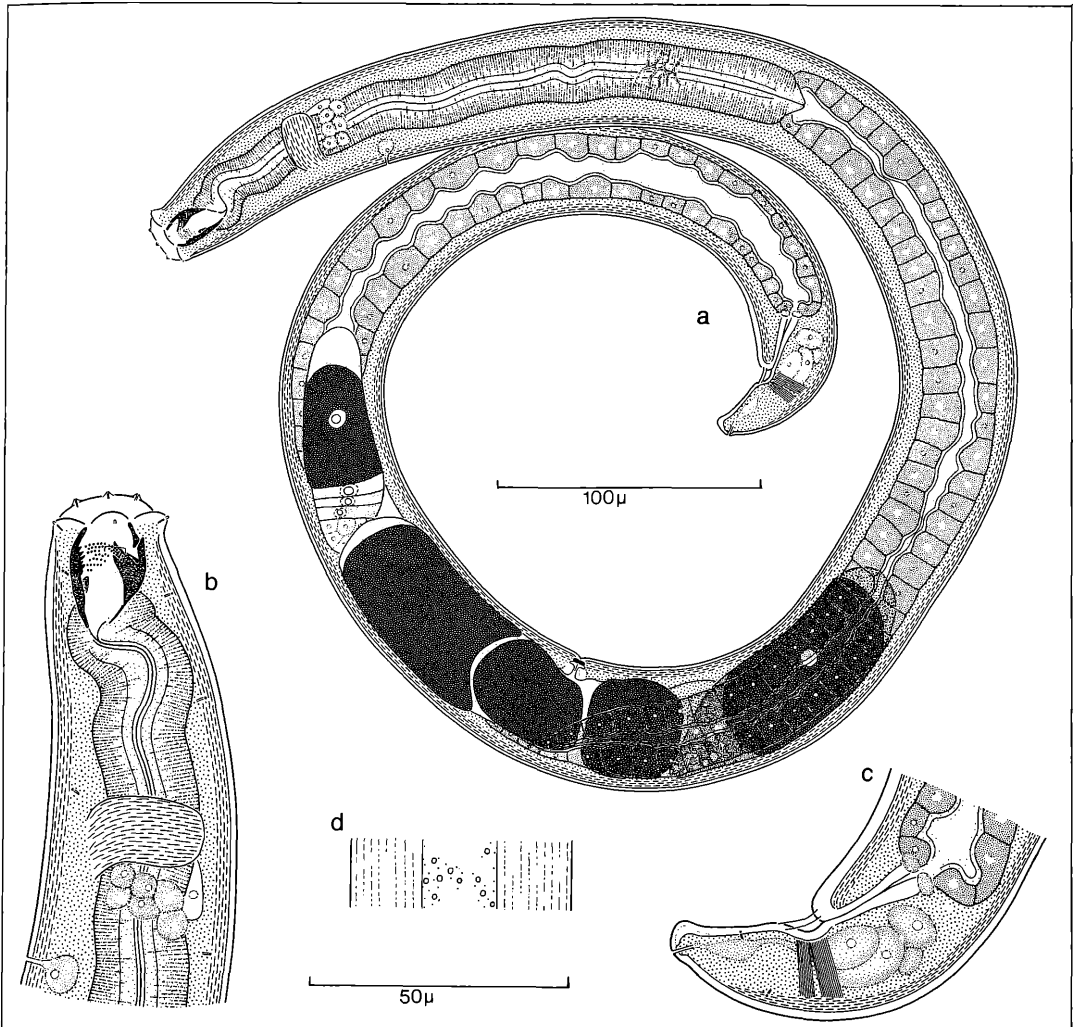


Abbildung 10. *Mylonchulus brachyuris* (BÜTSCHLI, 1873) ANDRASSY, 1958 Weibchen: a) Habitus, b) Kopf, c) Schwanz, d) Epidermisleiste und Muskeln.

Reihe stehend. Innere Lippenpapillen auf je einem zipfelförmigen Vorsprung um die Mundöffnung gelegen, äußere Lippenpapillen auf deutlichen Außenlippen mündend. Stoma eiförmig, nach hinten schmaler werdend. Ein massiger Dorsalzahn bis in die Mundhöhlenmitte ragend, nach vorn gerichtet. Subventralzähnen an der Mundhöhlenwand in mehreren, teils unregelmäßigen Reihen stehend, zudem 2 größere Subventralzähne hinter den Zähnenreihen. Amphid schlitzförmig, etwa auf Höhe der Spitze des Dorsalzahns mündend. Ösophagus im hinteren Teil nur unbedeutend verbreitert. Lumen kutikularisiert, Kutikularisierung kurz vor dem Ösophagusende schwächer werdend. Cardia in das Darmlumen ragend. – Nervenring etwa zwei Stomalängen hinter der Mundhöhlenbasis, umgeben von Nervenzellen. Exkretionporus hinter dem Nervenring mündend. Hinter der Mündung mindestens eine Drüsenzelle deutlich erkennbar. Darm einfach, polyzyt, mit deutlichem Mikrovillisaum und weitem Lumen. Ein Prärectum fehlt. Rectum etwa so lang wie die anale Körperbreite, kutikularisiert. – Vorderer und hinterer Gonadenast ausgebildet, mit Umschlag. Im umgeschlagenen Teil der Gonade nur wenige Oozyten einzellig stehend. Bis zu zwei reife Eier im Uterus. Vulva kutikularisiert. – Schwanz kurz 41 µm lang. Schwanz ventral gebogen, Schwanzende abgestutzt. Subterminal mündet dorsal ein Drüsenausführgang. Drei große Drüsenzellen in Dreieckstellung dorsal vom Rectum liegend. Im Schwanzbereich je ein ventraler und ein dorsaler Kutikularporus mündend.

3. Nomenklatur

3.1 DUJARDIN 1845 (*Oncholaimus muscorum*)

Allgemein wird angenommen, die von DUJARDIN beschriebene Art *Oncholaimus muscorum* sei die Originalbeschreibung von *Prionchulus muscorum*. Hierzu die folgenden Anmerkungen:

1. Der Locus typicus für *Oncholaimus muscorum* ist der Jardin des Plantes, Paris. CLARK sammelte 1960 für seine Neubeschreibung von *Prionchulus muscorum* am Locus typicus. Das Resultat war negativ, es wurde kein *Prionchulus* gefunden. Ich selbst nahm zu drei verschiedenen Zeitpunkten ebenfalls am Locus typicus Proben. Die Probenentnahme waren so gewählt, daß selbst bei einem jahreszeitlich bedingten Auftreten die Art hätte erfaßt werden müssen. Die Proben, die am 3. 8. und 22. 10. genommen wurden, enthielten keine Mononchiden, die Probe vom 9. 4. 1983 *Mylonchulus brachyuris* und *Clarkus papillatus*, nicht aber *Prionchulus muscorum*. *Prionchulus muscorum* ist daher am Locus typicus von *Oncholaimus muscorum* nicht nachzuweisen.

2. DUJARDIN gibt für *Oncholaimus muscorum* bei einer Gesamtlänge von 2,56 mm eine Schwanzlänge von 0,11 mm an. Dies ergibt einen c-Wert von 23,3. Ein solch kurzer Schwanz ist für *Prionchulus muscorum* äu-

ßerst ungewöhnlich, da der c-Wert bei den *muscorum*-artigen höchstens 19 erreicht.

3. DUJARDIN macht auf S. 236 eine interessante Bemerkung über den Schwanz: „queue paraissant terminée par une ventouse“. Hiermit ist mit Sicherheit ein Drüsenausführröhrchen gemeint. Ein solches besitzt *Prionchulus* aber nicht, wohl aber *Mylonchulus brachyuris*. Faßt man diese Punkte zusammen, so erscheint es unwahrscheinlich, daß *Oncholaimus muscorum* mit *Prionchulus muscorum* identisch ist. Eher ist zu vermuten, daß sich die Beschreibung auf *Mylonchulus brachyuris* bezieht.

Wie sind aber dann die absoluten Größenangaben zu werten, die nicht mit diesem übereinstimmen? Denkbar wäre, daß eine Fehlmessung erfolgte. Dann stimmen zwar noch die relativen Werte (DE MANSCHEN Werte), nicht aber die absoluten. Der einfachste Fall, der zu einer Fehlmessung führt, ist die Verwechslung der Objektive. Wurde z. B. mit dem Objektiv 25x gemessen, die Umrechnung jedoch für das Objektiv 10x durchgeführt, so ergibt sich ein Fehler, der um den Faktor 2,5 zu hoch liegt. Nimmt man diesen Fehler einmal für *Oncholaimus* an, so ergibt sich ein erstaunliches Resultat. Die korrigierten, d. h. durch 2,5 dividierten absoluten Werte lauten dann: L = 1,024 mm, Ösophagus 0,220 mm, Schwanz 44 µm, Mundhöhle 21 µm. Dies sind exakt die Werte für *Mylonchulus brachyuris*.

Für die Identität von *Oncholaimus muscorum* und *Mylonchulus brachyuris* spricht daher folgendes:

- Mylonchulus brachyuris* ist am Locus typicus von *Oncholaimus muscorum* nachzuweisen, nicht aber *Prionchulus muscorum*.
- Mylonchulus brachyuris* besitzt das von DUJARDIN erwähnte Drüsenausführröhrchen.
- Die relativen Maße von *Oncholaimus muscorum* und *Mylonchulus brachyuris* stimmen annähernd überein.
- Nach Korrektur um den Faktor 2,5 stimmen auch die absoluten Maße überein.
- Ein Dorsalzahn ist bei beiden ausgebildet, der Ausdruck „en peigne“ für die Ventralseite der Mundhöhle trifft eher für *Mylonchulus brachyuris* als für *Prionchulus muscorum* zu.

Oncholaimus muscorum ist daher als nomen oblitum für *Mylonchulus brachyuris* anzusehen.

3.2 BASTIAN 1865 (*Mononchus papillatus*)

BASTIAN bildet auf Taf. 9, Fig. 27, 28 den von ihm neu beschriebenen *Mononchus papillatus* ab. Auffällig ist an dieser Abbildung zunächst die Form der Mundhöhle, mit parallelen Seiten. Eine solche tonnenförmige Mundhöhle ist typisch für die Arten der Gattung *Prionchulus*. *Clarkus papillatus* dagegen besitzt eine mehr ovale Mundhöhle. Der Unterschied, ob die Ventralleisten gezähnt sind oder nicht, ist auf der Abbildung nicht zu erkennen. Auch in der Beschreibung ist nichts erwähnt.

Die Abbildung des Schwanzes zeigt ebenfalls eine Besonderheit. Deutlich ist eine schwach aufgesetzte Spit-

ze zu erkennen. Eine solche Schwanzspitze findet sich ansonsten nur bei einer Art: *Prionchulus bastiani*.

Mit *P. bastiani* stimmt das von BASTIAN beschriebene Tier in folgenden Merkmalen überein:

- Form und Größe der Mundhöhle;
- in der Schwanzform, besonders der Schwanzspitze;
- annähernde Übereinstimmung in der Größe: L = 2,309 mm, Schwanz 153 µm, Ösophagus 577 µm, Mundhöhle (nach der Abbildung) ca. 50 µm.

Mononchus papillatus, BASTIAN, 1865, ist daher nicht identisch mit *Clarkus papillatus*, sondern ein Synonym zu *Prionchulus bastiani*. Die Wiederbeschreibung von *Clarkus papillatus* (CLARK, 1960 a) beruht auf Tieren, die zwar in der Nähe des Locus typicus gesammelt wurden, jedoch in einem anderen Biotop. CLARK gibt an „from turf“, BASTIAN dagegen „between the sheaths of leaves, at the lower part of culm of *Festuca eliator*“

3.3 BÜTSCHLI 1873 (*Mononchus papillatus*)

Dieser Autor beschreibt als erster die Art, die heute als *Clarkus papillatus* geführt wird. Die Größenangaben BÜTSCHLI'S könnten zunächst zu Mißverständnissen führen, denn „BASTIAN schreibt unserer Art eine Gesamtlänge von 2,3 mm zu, die sie wohl auch hier erreichen dürfte“. Dies ist für *Clarkus papillatus* eindeutig zu groß. BÜTSCHLI räumt jedoch ein: „Allerdings habe ich es versäumt, von dieser Art ausgebildete, geschlechtsreife Tiere einer genauen Messung zu unterwerfen.“

Bei der Beschreibung von *Mononchus brachyuris* bemerkt er, daß diese Art „der vorhergehenden (d. i. *papillatus*) an Größe gleichkommt“ und außerdem beide Arten oft vergesellschaftet sind. Damit ist die Größe von *Clarkus papillatus* eindeutig zu bestimmen. Die Art, die BÜTSCHLI vorlag, dürfte etwas größer als 1 mm gewesen sein. Die korrekte Benennung der Art lautet daher: *Clarkus papillatus* (BÜTSCHLI, 1873) JAIRAJPURI, 1970 nec BASTIAN 1865.

3.4 CLARK 1960 (*Prionchulus muscorum*)

Da *Oncholaimus muscorum* ein nomen oblitum für *Mylonchulus brachyuris* ist, die nachfolgenden Beschreibungen von „*Prionchulus muscorum*“ meist unzureichend sind, ist die Neubeschreibung von CLARK als erste Revision und damit als erste eindeutige Definition von *Prionchulus muscorum* zu werten. Die Art muß daher folgendermaßen benannt werden: *Prionchulus muscorum*, CLARK, 1960 nec DUJARDIN, 1845.

4. Bestimmungsschlüssel für die Arten der Gattung *Prionchulus*

- Ventrale Zahnleiste glatt Genus *Clarkus*
– Ventrale Zahnleiste zumindest schwach gerieft Genus *Prionchulus* 2
- Eier bestachelt *P. punctatus*
– Eier unbestachelt 3
- Größe um 4 mm, c = 22–31 *P. spectabilis*

- Tier kleiner, Schwanz länger 4
- 4. Ventrale Zahnleisten mit vollständiger Denticulation 8
– Ventrale Zahnleisten mit unvollständiger Denticulation 5
- 5. Schwanz sehr lang, c = 5–6 *P. thiocrenobius*
– Schwanz kürzer 6
- 6. Im umgeschlagenen Teil der Gonade ca. 10 Oozyten einzeilig stehend *P. paucidentatus*
– Im umgeschlagenen Teil der Gonade 4–5 Oozyten einzeilig stehend 7
- 7. Außenlippen deutlich, Epidermisleiste 30 % der Körperbreite *P. altherri*
– Außenlippen undeutlich, Epidermisleiste 33 % der Körperbreite *P. minus*
- 8. Schwanz kurz, c = 19–20 *P. longus*
– Schwanz länger, c = 8–18 9
- 9. Mundhöhle unter 50 µm *P. muscorum*
– Mundhöhle über 50 µm 10
- 10. Schwanz spitz 11
– Schwanz mit ± abgesetzter Spitze *P. bastiani*
- 11. Um 2 mm, Schwanz relativ lang, c = 9–12 *P. oxycercus*
– Um 3 mm, Schwanz kürzer, gleichmäßig gerundet *P. fagi*

5. Literatur

- (Literatur bis einschließlich 1959 siehe MEYL, A. H. 1960: 150 ff.)
- ALTHERR, E. (1963): Nématodes des sols forestiers subalpins du Val Dischma (Grisons). – Bull. Soc. vaud. Sci. nat. **68**: 333–349; Lausanne.
- ALTHERR, E. (1969): Contribution à la connaissance des Nématodes des grottes des eaux interstitielles de Suisse. – Bull. Soc. vaud. Sci. nat. **70**: 255–267; Lausanne.
- ANDRASSY, I. (1965): Erd- und Süßwassernematoden aus Ghana, Klasse Adenophorea (Aphasmidia). – Opusc. Zool. Bpest. **5**: 127–151; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1967): Nematoden aus Chile, Argentinien und Brasilien, gesammelt von Prof. Dr. H. Franz. – Opusc. Zool. Bpest. **7**: 3–34; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1968): Fauna Paraguayensis; 2. Nematoden aus den Galeriewäldern des Acaray-Flusses. – Opusc. Zool. Bpest. **8**: 167–315; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1977): Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei; 356. Süßwasser- und Bodennematoden aus den Jahren 1967 und 1968. – Opusc. Zool. Bpest. **13**: 3–24; Budapest.
- ANDRASSY, I. (1978): Fresh-water Nematodes from the Himalayas (Nepal). – Opusc. Zool. Bpest. **15**: 3–21; Budapest.
- BANAGE, W. B. (1962): Some nematodes from the Moor House National Nature Reserve, Westmorland. – Nematologica **7**: 32–36; Leiden.
- BASSUS, W. (1960): Die Nematodenfauna des Fichtenrothhumus unter dem Einfluß der Kalkdüngung. – Nematologica **5**: 86–91; Leiden.
- BASSUS, W. (1962 a): Untersuchungen über die Nematodenfauna mitteldeutscher Waldböden. – Wiss. Z. Humboldt-Univ. Math.-Nat. R. **11**: 145–177; Berlin.
- BASSUS, W. (1962 b): Über die Vertikalverteilung und den Mas-

- senwechsel der Nematoden in Waldböden Mitteldeutschlands. – *Nematologica* 7: 281–293; Leiden.
- BASSUS, W. (1964): Zur Bodenfauna degradierter Kiefernbestände. – *Pedobiologia* 3: 245–255; Jena.
- BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. – *Carolinea*, 40: 65–90; Karlsruhe.
- BELLO, A., ALVARADO, R. & JIMENEZ-MILLAN, F. (1965): Estudio de los Nematodos de cultivos de platanera de las Canarias occidentales. – *Boln. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)* 63: 33–46; Madrid.
- BELLO, A. (1970): Nematodos encontrados en los suelos de Canarias. – *An. Edafol. Agrobiol.* 29: 575–600; Madrid.
- BRZESKI, M. (1961): Nicienie (Nematoda) torfowców Puszczy Kampinoskiej. – *Fragm. faun.* 8: 539–553; Warschau.
- BRZESKI, M. (1963 a): Dalsze badania nad nicieniami (Nematoda) torfowców Tatr. – *Fragm. faun.* 10: 309–315; Warschau.
- BRZESKI, M. (1963 b): Nicienie (Nematoda) Parku Miejskiego w Skierniewicach. I. Nicienie glebowe. – *Fragm. faun.* 10: 441–461; Warschau.
- CHODOROWSKA, W. (1961): Free-living nematoda fauna in small pools of the Kampinos Forest. – *Polsk. Arch. Hydrobiol.* 9: 265–285; Warschau.
- CLARK, W. C. (1960 a): Redescription of *Mononchus truncatus* BASTIAN, *M. papillatus* BASTIAN and *Prionchulus muscorum* (DUJARDIN) (Enoplida, Nematoda). *Nematologica* 5: 184–198; Leiden.
- CLARK, W. C. (1960 b): New Zealand Mononchidae (Enoplida, Nematoda). I. The genera *Mononchus* BASTIAN and *Prionchulus* COBB. – *Nematologica* 5: 199–214; Leiden.
- CLARK, W. C. (1963): Notes on the Mononchidae (Nematoda) of New Zealand region with descriptions of new species. – *N. Zeal. J. Sci.* 6: 612–632; Wellington.
- COETZEE, V. (1968): Southern African species of the genera *Mononchus* and *Prionchulus* (Mononchidae). – *Nematologica* 14: 63–76; Leiden.
- DITLEVSEN, H. (1971): Land- and freshwater nematodes. – [In:] SPARCK, R., TUXEN, S. L. (Hrsg.): *The Zoology of the Faroes*, Vol. 1, Part 2, No. 13: 1–28; Kopenhagen.
- GADEA, E. (1962): Nematodos briedáficos de la isla de Menorca. – *Publ. Inst. Biol. Apl.* 33: 71–111; Barcelona.
- GADEA, E. (1965): Nematodos muscícolas de los Andes del Perú. – *Misc. zool.* 2: 3–12; Barcelona.
- GADEA, E. (1972 a): Peuplement et nématofaune muscicole de Minorque. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 21: 93–95; Paris.
- GADEA, E. (1972 b): Peuplement nématodique muscicole et lichenicole des îlots voisins de la cote méditerranéenne ibérique. – *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 20: 549–551; Paris.
- GOODEY, J. B. (1965): Plant nematology, Chapt. 10, Some free-living nematodes commonly found in plant material and soil samples. – *Tech. Bull. Minist. Agric. Fish. Fd.* No 7, 2nd Edit.: 158–167; London.
- JAIRAJPURI, M. S. (1970 a): Studies on Mononchida of India, II. The genera *Mononchus*, *Clarkus* n. gen. and *Prionchulus* (Family Mononchidae CHITWOOD, 1937). – *Nematologica* 16: 213–221; Leiden.
- JAIRAJPURI, M. S. (1970 b): Studies on Mononchida of India, III. The genus *Mylonchulus* (Family Mylonchulidae, JAIRAJPURI, 1969). – *Nematologica* 16: 434–456; Leiden.
- JAIRAJPURI, M. S. & KHAN, W. U. (1977): Studies on Mononchida of India, IX. Further division of the genus *Clarkus*, JAIRAJPURI, 1970 with proposal of *Coomansus* n. gen. (Family Mononchidae CHITWOOD, 1937) and descriptions of two new species. – *Nematologica* 23: 89–96; Leiden.
- KHAN, W. U. & JAIRAJPURI, M. S. (1979): Studies on Mononchida of India, XII. Genus *Mylonchulus* (COBB, 1916) ALTHERR, 1953 with descriptions of three new species. – *Nematologica* 25: 406–418; Leiden.
- LOOF, P. A. A. (1961): The nematode collection of Dr. J. G. DE MAN. – *Beaufortia* 8: 169–254; Amsterdam.
- LOOF P. A. A. (1964): Free-living and plant-parasitic nematodes from Venezuela. – *Nematologica* 10: 201–300; Leiden.
- MEYL, A. H. (1960): Die freilebenden Erd- und Süßwasser-nematoden. – [In:] BROHMER, P., EHRMANN, P., ULMER, G. (Hrsg.): *Die Tierwelt Mitteleuropas*, 1, Lief. 5 a: 1–164; Leipzig (Quelle & Meyer).
- MOHANDAS, C. (1972): Notes on Mononchida (Nematoda) from soils of Kerala. – *Curr. Sci.* 41: 818–819; Bangalore.
- MONREAL, J. I. & CAMPOY, A. (1982): Estudio faunístico del mazo de Quinto Real, VI. Nematodos. – *Publ. Biol. Univ. Navarra, S. Zool.* 8: 1–92; Pamplona.
- MUCHINA, T. I. (1981): Fauna nematod zamanichi primorskogo kraja. – *Svobod. fitopat. Nem. Fauny Vostoka*: 41–62; Vladivostok.
- MULVEY, R. H. (1961): The Mononchidae: a family of predaceous nematodes, I. Genus *Mylonchulus* (Enoplida: Mononchidae). – *Canad. J. Zool.* 39: 665–696; Ottawa.
- MULVEY, R. H. (1963): Abnormalities in the reproductive organs of a predaceous nematode, *Prionchulus muscorum*. – *Canad. J. Zool.* 41: 793–795; Ottawa.
- MULVEY, R. H. (1967 a): The Mononchidae: a family of predaceous nematodes, VI. Genus *Mononchus* (Nematoda: Mononchidae). – *Canad. J. Zool.* 45: 915–940; Ottawa.
- MULVEY, R. H. (1967 b): The Mononchidae: a family of predaceous nematodes, VII. Genus *Prionchulus* (Nematoda: Mononchidae). – *Canad. J. Zool.* 45: 941–953; Ottawa.
- MULVEY, R. H. (1973): Nematodes of the family Mononchidae (Dorylaimida: Mononchoidea) from Sable Island, Canada. – *Canad. J. Zool.* 51: 237–242; Ottawa.
- MULVEY, R. H. (1978): Predaceous nematodes of the family Mononchidae. – *Canad. J. Zool.* 56: 1847–1868; Ottawa.
- PICARD, J. Y. (1962): Contribution à la connaissance de la faune psammique de Lorraine. – *Vie et Milieu* 13: 471–505; Paris.
- ŠÁLY, A. (1971): Nematodofauna xerofilných území v oblasti zemplinsky širavy. – *Biologia* 26: 827–834; Bratislava.
- ŠÁLY, A. & BERÁNKOVÁ, J. (1980): Freilebende Nematoden im Kulturboden der Umgebung von Prag. – *Věst. čs. Společ. zool.* 44: 279–285; Bratislava.
- SPANGENBERG, H.-J. (1973): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Gewässern von Gipshöhlen und im Grundwasser des Südhazres und Kyffhäusers. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 58: 501–542; Berlin.
- STRADOWSKI, M. (1964): Rozmieszczenie wolnożyjących nicieni (Nematoda) w wynurzonej części psammolitoralu jezior Mamry i Śniardwy. – *Fragm. faun.* 11: 273–285; Warschau.
- SZCZYGIEL, A. (1966): Studies on the fauna and population dynamics of nematodes occurring on strawberry plantations. – *Ekol. pol.* 14: 651–709; Warschau.
- WASILEWSKA, L. (1970): Nematodes of the sand dunes in the Kampinos forest, I. Species structure. *Ekol. pol.* 18: 429–443; Warschau.
- WILLIAMS, J. R. (1958): Studies on the nematode soil fauna of sugar cane fields in Mauritius, 1. The genus *Mononchus* (Trilobinae, Enoplida). – *Occ. Pap. Maurit. Sug. Ind. Res. Inst.* 1: 1–13; Port Louis.
- YEATES, G. W. (1972): Nematoda of a Danish beech forest, I. Methods and general analysis. – *Oikos* 23: 178–189; Kopenhagen.

KLAUS DUMPERT & RALPH PLATEN

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens

4. Die Spinnenfauna

Kurzfassung

Im Rahmen eines Forschungsprogramms „Zur Biologie eines Buchenwaldbodens“ wurde die Spinnenfauna untersucht, die mit drei verschiedenen Methoden in der Zeit von 1977–1982 gefangen worden war. Insgesamt wurden 95 Spinnenarten (Araneae) nachgewiesen. Von diesen konnten 7 nur bis zur Gattung determiniert werden, da sie nur als Jungtiere vorlagen. Die Arten der Araneae gehören 19 Familien und 61 Gattungen an, wobei die Linyphiidae allein 54 Arten stellen. Alle übrigen Familien sind durch maximal 5 Arten aus 4 Gattungen (Agelenidae) vertreten.

Von den 16 719 bearbeiteten Spinnen wurden 3940 (64 Arten) in Barberfallen, 9176 (36 Arten) in Quadratproben und 3603 (72 Arten) in Fotoeektoren, die seit 1978 eingesetzt wurden, gefangen. Die am häufigsten gefangene Spinnenart ist *Hahnna montana* (29,4 %). Den größten Beitrag zur Biomasse der Spinnen leistet *Coelotes terrestris* (50,1 %). Der Entwicklungsstand der Spinnenzönose wird durch die Bestimmung der Artensättigung, der Stetigkeit, der Dominanz und der Diversität charakterisiert. Die zoogeografische und ökologische Charakterisierung, faunistische Besonderheiten, Phaenologie und stratigrafische Gliederung der nachgewiesenen Spinnen werden dargestellt.

Abstract

Studies on the biology of a beech wood soil 4. Araneae

As part of a research program entitled „Studies on the biology of a beech wood soil“ the spider fauna was dealt with which was collected by three different sampling methods over 6 years (1977–1982). A total of 95 species of spiders (Araneae) were found. Seven of the 95 spider species could only be determined up to the generic level, because they were gathered only as immature animals. The species of the Araneae belong to 19 families and 61 genera, the Linyphiidae alone supplying 54 species. All other families are represented by a maximum of 5 species out of 4 genera (Agelenidae).

Of the 16 719 spiders determined, 3940 (64 species) were collected in pitfall traps, 9176 (36 species) by square sampling, and 3603 (72 species) by ground photo-electors which have been used since 1978. The species which was found most often is *Hahnna montana* (29,4 %). *Coelotes terrestris* comprises the largest biomass (50,1 %). The developmental stage of the spider coenosis was characterised by determining the species saturation of the biotope, the continuity, the dominance, and the diversity. The zoogeographical and ecological characterisation, faunistic peculiarities, and the phaenological and the stratigraphical organisation of the identified spiders were elaborated.

Autoren

Dr. KLAUS DUMPERT, Battelle-Institut e. V., Postfach 9001 60, Am Römerhof 35, D-6000 Frankfurt/Main 90.

Wiss. Ass. RALPH PLATEN, Institut für Biologie, Technische Universität Berlin, Franklinstr. 28/29, D-1000 Berlin 10.

Die Untersuchungen wurden durch Mittel des Bundesministeriums für Forschung und Technologie finanziert.

Inhalt

1. Einleitung	76
2. Untersuchungsgebiet und Methoden	76
2.1 Untersuchungsgebiet	76
2.2 Methoden	76
3. Arteninventar	77
4. Charakterisierung der Spinnenzönose	77
4.1 Artensättigung	77
4.2 Stetigkeit	82
4.3 Dominanz	83
4.4 Diversität	86
5. Siedlungsdichte der Spinnen	88
6. Ökologie der nachgewiesenen Arten	89
6.1 Erläuterungen der ökologischen Definitionen und der verwendeten Abkürzungen	89
6.2 Charakteristische Spinnenarten des Untersuchungsgebietes	90
6.3 Quellen für die ökologische Einschätzung der Arten	92
6.4 Kennzeichnung der Arten, die mit den verwendeten Fangmethoden unzureichend erfaßt wurden	92
7. Faunistische Besonderheiten	93
8. Phaenologie, stratigrafische Verteilung und Lebenszyklen	95
9. Zoogeografische Beziehungen	99
10. Diskussion	99
10.1 Beziehung der Spinnen zu anderen Tiergruppen des untersuchten Ökosystems	99
10.2 Biotopbindung von Spinnen	100
10.3 Siedlungsdichte der Spinnen	101
11. Zusammenfassung	102
12. Summary	103
13. Literatur	104

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 3.: *Carolinea*, 41: 45–80 (1983).

1. Einleitung

Die Untersuchungen wurden in einem Buchenwald des nördlichen Schwarzwald-Vorlandes, ca. 15 km südlich von Karlsruhe, durchgeführt. Die Bodenfauna dieses Buchenwaldes im Stadtwald Ettlingen wird seit 1976 von der bodenzologischen Arbeitsgruppe der Landessammlungen für Naturkunde bearbeitet. Ziel dieser Arbeiten ist ein Beitrag zum Spektrum und zur Populationsdynamik der dort lebenden Arten und zum Einfluß dieser Bodentiere auf den Streuabbau (BECK 1978). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen dienen als Basis für die systemanalytische Erfassung der wesentlichen Wechselbeziehungen in dem untersuchten Bodenökosystem und für die Identifizierung von Indikatoren, die eine prospektive Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen erlauben. Zu diesem Zweck wurden auf gesonderten Versuchsflächen im Untersuchungsgebiet Belastungsversuche mit Pestiziden durchgeführt.

Grundlage für die genannten ökologischen, ökotoxikologischen und systemanalytischen Untersuchungen ist eine möglichst umfassende Kenntnis des Arteninventars der wichtigsten Tiergruppen und ihrer Populationsentwicklung über mehrere Jahre. Nur dadurch können genaue Daten über jahreszeitliche und jährliche Schwankungen der Populationsdichten im untersuchten Ökosystem erkannt und berücksichtigt werden.

In der vorliegenden Arbeit werden die bisher erhobenen Daten zur Spinnenfauna dargestellt, die – neben den Käfern (FRIEBE 1983) – zu einer der artenreichsten Tiergruppen im Untersuchungsgebiet zählt. In die Untersuchungen wurden alle Spinnenproben einbezogen, die seit Beginn des bodenzologischen Programms im Jahre 1976 erhoben wurden. Diese Proben sind bis einschließlich 1982 ausgewertet, so daß die bisherigen Untersuchungen einen Zeitraum von mehr als 6 Jahren umfassen. Die Arbeit bleibt auf die Darstellung und Diskussion der bisher nachgewiesenen Spinnenarten und ihrer Populationsentwicklung und damit im wesentlichen auf die taxonomische und zeitliche Struktur (WEIDEMANN 1977) beschränkt, während die räumliche und trophische Struktur (ibid.) der Spinnen nur anhand von Literaturdaten diskutiert werden kann. Die Auswirkungen der Testsubstanzen sowie die Wechselwirkungen im untersuchten Ökosystem werden in späteren Publikationen dargestellt.

Quantitative Untersuchungen über jahreszeitliche und jährliche Entwicklungen von Spinnenpopulationen wurden bisher selten durchgeführt. Für den Buchenwald – einer für weite Teile Mitteleuropas naturnahen Vegetation – liegen solche Untersuchungen aus Dänemark (TOFT 1976, 1978) und – innerhalb Deutschlands – aus dem Solling (ALBERT 1976, 1977, 1982), dem „Tegeler Forst“ bzw. dem „Volkspark Glienicke“ in Berlin (PLATEN unveröffentlicht) vor. Darüber hinaus gibt es erste Ergebnisse aus dem Staatswald „Burgholz“ in Wuppertal (ALBERT & KOLBE 1978, THIELE 1956, PLATEN unveröffentlicht). Außer in Buchenwäldern wurden mehrjährige

Freilanduntersuchungen an Spinnen von TRETZEL (1952), HEYDEMANN (1953, 1960), VON BRÖN & MORITZ (1963), DONDALE (1961, 1977), BRAUN (1969), LEVY (1970), EDGAR (1971, 1972), SCHAEFER (1976) und TOFT (1979) durchgeführt.

Für die Mithilfe bei den Freilandarbeiten und insbesondere für die Durchführung der sehr zeitaufwendigen Handauslesen möchten wir den Mitarbeitern der bodenzologischen Arbeitsgruppe der Landessammlungen für Naturkunde sehr herzlich danken. Ihnen und insbesondere Herrn Prof. Dr. L. BECK danken wir auch für anregende Diskussionen, Herrn J. WUNDERLICH für die Überprüfung einiger Determinationen, Herrn F. SAUER für die freundliche Überlassung einiger Spinnenfotos, Herrn Dr. K. BEUTER für die Berechnung der Diversitätswerte und Herrn Dr. K. THALER für die Überlassung von Literatur und für briefliche Auskünfte zur Ökologie einiger Spinnenarten.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Versuchsfläche liegt in einem Buchenwald – der Teil eines größeren Waldgebietes ist – in 310–340 m ü. N.N. auf einem Nordwesthang, der im Mittel eine Neigung von 10–15° aufweist. Der Buchenwald ist als Hallenwald ausgebildet, der nahezu ausschließlich aus etwa hundertjährigen, weitgehend gleichaltrigen Rotbuchen (*Fagus sylvatica*) mit geschlossener Kronenschicht besteht. Pflanzensociologisch wird dieser Wald, der keine nennenswerte Kraut- und Strauchschicht enthält, als Luzulofagetum gekennzeichnet.

2.2 Methoden

Freiland

Zur möglichst vollständigen Erfassung der bodenbewohnenden Spinnenfauna wurden insgesamt drei verschiedene Methoden eingesetzt: Handauslese aus Bodenmaterial definierter Flächen (Quadratproben), Barberfallen und Fotoelektoren. Während die Handauslesen Aussagen über die Siedlungsdichte der Spinnen zulassen, erfassen die Barberfallen nur solche Tiere, die auf der Bodenoberfläche aktiv sind, und liefern daher keine flächen-, sondern aktivitätsbezogene Abundanzwerte („Aktivitätsabundanz“, HEYDEMANN 1956 oder „Aktivitätsdichte“). Die Ergebnisse der Fotoelektoren sind zwar – im Unterschied zu denen der Barberfallen – flächenbezogen, erfassen aber – anders als die Handauslesen – keine Siedlungs-, sondern Aktivitätsdichten bzw. Schlüpfabundanzen.

Quadratproben wurden seit Januar 1977 in monatlichen Abständen – in der letzten vollständigen Woche eines jeden Monats – erhoben. Dazu wurde ein Stechrahmen von 33 cm Kantenlänge verwendet, mit dem 3 Proben aus der organischen Bodenaufgabe ausgestochen wurden. Dieses Material aus insgesamt $\frac{1}{3}$ m² wurde – getrennt nach L-, F- und H-Schicht – ins Labor gebracht und dort von Hand ausgelesen (weitere Angaben zur Abgrenzung der Schichten: BECK & MITTMANN 1982).

Als Barberfallen wurden Plastikbecher mit einem möglichst schmalen oberen Rand verwendet, deren Öffnungsdurchmesser 7 cm und deren Höhe 9 cm betrug. Diese Becher wurden so tief in den Boden eingegraben, daß ihr oberer Rand in der Höhe der F-Schicht lag und mit dem umgebenden Bodenmaterial unmittelbaren Kontakt hatte. Sie wurden zu etwa $\frac{1}{3}$ mit 4%igem Formol gefüllt, dem ein Entspannungsmittel beigegeben worden war. 8–10 cm über den Fallenöffnungen wurden Blechdächer von 30 cm Kantenlänge zur Abschirmung von Regenwasser und Fallaub angebracht. Seit April 1976 wurden 10–12 die-

ser Fallen in monatlichem Abstand an jeweils den gleichen Stellen im Untersuchungsgebiet für die Dauer von jeweils einer Woche exponiert und gemeinsam mit den Quadratproben ins Labor geholt.

Die Fotoeektoren wurden seit Oktober 1978 auf der Versuchsfläche aufgestellt. Jeder der 12 verwendeten Fotoeektoren bedeckte eine Fläche von $\frac{1}{5}$ m². Die Innenseite der undurchsichtigen Eektoren ist mit Sand beschichtet und erleichtert dadurch das Emporlaufen der Tiere. Auf der Spitze der Fotoeektoren wurde ein rundes Fanggefäß aus durchsichtigem Kunststoff aufgesetzt, in dessen Fangrinne gesättigte Pikrinsäure gefüllt wurde. Zur besseren Konservierung der gefangenen Tiere wurde die Pikrinsäure mit etwas Salpetersäure versetzt. – Die Fanggefäße der Fotoeektoren wurden zu Beginn eines jeden Monats geleert und am folgenden Tag wieder neu ausgebracht, wobei der Standort der Eektoren verändert wurde, um ein Leerfangen der Flächen zu verhindern. Weitere Angaben zu den Fangmethoden und zu Ergebnissen methodenkritischer Untersuchungen finden sich bei FRIEBE (1983), FRANKE & FRIEBE (1983) und FRANKE, FRIEBE & BECK (in Vorb.).

Aufarbeitung des Spinnenmaterials

Die Spinnen, die mit den verschiedenen Methoden gesammelt worden waren, wurden im Labor aussortiert, in 70%igen Alkohol überführt und determiniert. Das determinierte Material wird zum überwiegenden Teil in den Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe aufbewahrt.

Die Bestimmung der Spinnen erfolgte nach DAHL (1931), WIEHLE (1937, 1953, 1956, 1960), LOCKET & MILLIDGE (1951, 1953), LOCKET, MILLIDGE & MERRETT (1974), HARM (1966), TULLGREN (1970), DANIEL & ČERNÝ (1971) und WUNDERLICH (1980). Die Nomenklatur entspricht der von WUNDERLICH (1973 a, b) und DANIEL & ČERNÝ (1971), im übrigen aber der von LOCKET & MILLIDGE (1951, 1953) und von LOCKET, MILLIDGE & MERRETT (1974).

Zur Bestimmung der Biomasse wurden insgesamt 40 lebende Spinnen aus 8 Arten verschiedener Größenklassen gewogen. Die Tiere wurden dann ebenso behandelt wie die Spinnen in den untersuchten Proben, indem sie in 70%igen Alkohol gegeben wurden. Nach 4 Wochen wurden sie im Wärmeschrank bei 90° C getrocknet und erneut gewogen. Aus der Differenz zwischen Lebend- und dem Trockengewicht wurde ein Faktor ermittelt, mit dem das Gewicht von jeweils 50 getrockneten Proben einer Art multipliziert wurde. Die Division durch $n = 50$ ergab den Wert für das mittlere Lebendgewicht für die betreffende Art (vgl. NOWAK 1971, DUNGER 1968, 1978). Für Spinnenarten, von denen weniger als 50 Tiere zur Verfügung standen, wurde das Lebendgewicht einer jeweils häufigeren Art übernommen, deren Größe am besten der fraglichen Art entsprach.

3. Arteninventar

Im Untersuchungsgebiet wurden in der Zeit von April 1976 bis Dezember 1982 insgesamt 95 Spinnenarten (Araneae) nachgewiesen. Von diesen konnten 7 nur bis zur Gattung determiniert werden, da sie nur als Jungtiere gefangen wurden. Die Arten der Araneae gehören insgesamt 19 Familien und 61 Gattungen an, wobei die Linyphiidae allein 54 Arten aus 30 Gattungen stellen. Alle übrigen Familien sind durch maximal 5 Arten aus 4 Gattungen vertreten.

In der Tabelle 1 sind alle nachgewiesenen Arten mit den

entsprechenden Fangzahlen – differenziert nach Geschlechtern und den verschiedenen Fangmethoden – aufgelistet. In den Barberfallen wurden insgesamt 64 Arten gefangen, insbesondere die großen oberflächenaktiven Ageleniden, die Dysderide *Segestria senoculata* und unter den Linyphiiden *Lepthyphantes zimmermanni*, *Lepthyphantes flavipes* und *Jacksonella falconeri*. Die Gesamtzahl der Spinnen, die in Barberfallen gefangen wurden, beträgt 3930, davon 939 (23,8 %) unbestimmte Jungtiere. In Quadratproben wurden insgesamt 36 Arten erfaßt, bevorzugt die kleine *Hahnna montana* und einige Linyphiiden, wie *Walckenaeria monoceros* und *Ceratinella brevis*. Insgesamt wurden in Quadratproben 9176 Spinnen gefangen, 5472 (59,6 %) waren unbestimmte Jungtiere. Die Fotoeektoren, die seit 1978 zusätzlich eingesetzt wurden, erbrachten insgesamt 72 Arten, darunter 30 „neue Arten“, gegenüber 23 Arten, die nur in Barberfallen und 1 Art, die nur in Quadratproben nachgewiesen wurden. Die Gesamtzahl der Spinnen aus den Fotoeektoren beträgt 3603, von denen 1434 (39,8 %) unbestimmte Jungtiere waren. Acht Spinnenarten wurden nicht auf der Standard-Versuchsfläche, sondern im Rahmen der Untersuchungen zur Auswirkung zweier Testchemikalien auf einer benachbarten Versuchsfläche gefangen, die im untersuchten Buchenwald ca. 50 m von der Standard-Versuchsfläche entfernt liegt. Diese Arten sind in Tabelle 1 in der Spalte „Ch“ eingetragen.

Während auf der Standard-Versuchsfläche seit 1976 insgesamt 16 719 Spinnen gefangen wurden, sind es 3950 Spinnen, die im Verlauf des Jahres 1982 mit den gleichen Fangmethoden, auf allerdings 4 Parallelflächen mit bis zu drei Probenahmen pro Monat auf den mit den Testchemikalien behandelten Flächen gefangen wurden. Von diesen 3950 Spinnen sind in Tabelle 1 unter „Ch“ nur die Fangzahlen der Arten vermerkt, die auf der Standard-Versuchsfläche nicht gefangen wurden.

4. Charakterisierung der Spinnenzönose

Der Entwicklungszustand der Käferzönose wurde von FRIEBE (1983) durch Ermittlung der Artensättigung, der Stetigkeit, der Dominanz und der Diversität charakterisiert. Nachdem die Untersuchungen von FRIEBE im selben Untersuchungsgebiet, mit identischen Fangmethoden und zur gleichen Zeit (1977–1980) durchgeführt wurden, ist es – im Hinblick auf eine ökosystemare Analyse der Biologie des untersuchten Buchenwaldes – erforderlich, die gleichen ökologischen Parameter zu erfassen und diese einheitlich zu definieren.

4.1 Artensättigung

Für die Ermittlung der Artensättigung stehen die Abundanzwerte von 6 vollständig erfaßten Jahren (Barberfallen und Quadratproben) bzw. die kompletten Proben von vier Jahren (Fotoeektoren) zur Verfügung. Die Abbildung 2 zeigt die jährliche Zunahme der nachgewiese-

Tabelle 1. Liste der im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Spinnenarten mit Fangzahlen, ökologischem Typ, Reifezeit und Stratum. BF: Barberfallen; FE: Fotoelekktoren; QH: Quadratproben (Handauslesen); CH: Chemikalienprogramm; ST: Stetigkeit; ÖK: ökologischer Typ; REIF: Reifezeit; STRAT: Stratum. Die Schlüssel zu den Angaben über ÖK, REIF und STRAT sind im Kapitel 6.1 zusammengestellt.

Familie, Art	Fangzahlen			BF	FE	QH	CH	ST	ÖK	REIF	STRAT
	♂	♀	juv.								
Amaurobiidae – Finsterspinnen											
<i>Amaurobius fenestralis</i> (BLACKWALL, 1841)	79	33	–	57	6	45	–	6	(h)w, arb,R	IV	0–1
Dysderidae – Sechsaugenspinnen											
<i>Dysdera erythrina</i> (WALCKENAER, 1802)		2	–	–	2	–	–	1	(x)w,th	?	0–1
<i>Harpactea hombergi</i> (SCOPOLI, 1763)		1	–	–	1	–	–	1	arb, R	I	3–4
<i>Segestria senoculata</i> (LINNÉ, 1758)	9	–	–	9	–	–	–	3	arb, R	I	1–4
Gnaphosidae – Plattbauchspinnen											
<i>Haplodrassus silvestris</i> (BLACKWALL, 1833)	–	1	–	1	–	–	–	1	(x)w	VII	1
<i>Haplodrassus spec.</i>		–	1	–	–	–	1	1	–	–	–
<i>Zelotes subterraneus</i> (C. L. KOCH, 1833)	1	–	–	1	–	–	–	1	(x)(w)	IV	0–1
Liocranidae – Feldspinnen											
<i>Apostenus fuscus</i> (WESTRING, 1851)	2	–	–	1	1	–	–	1	(h)w	?VII	0–1
Clubionidae – Sackspinnen											
<i>Clubiona comta</i> (C. L. KOCH, 1839)	1	1	–	1	1	–	–	2	(x)w	VIIa	1–3
<i>Clubiona terrestris</i> (WESTRING, 1851)	2	9	–	4	1	6	–	4	(x)w	VII	1
Ctenidae – Kammspinnen											
<i>Zora spinimana</i> (SUNDEVALL, 1833)	2	–	–	2	–	–	–	1	–	II	1–(5)
Anyphaenidae – Zartspinnen											
<i>Anyphaena accentuata</i> (WALCKENAER, 1802)	–	1	1	1	1	–	–	2	(h)w,arb	VII	1–4
Thomisidae – Krabbenspinnen											
<i>Diaea dorsata</i> (FABRICIUS, 1777)	–	–	5	–	5	–	–	2	(x)w,arb	VII	1–3
<i>Xysticus spec.</i>	–	–	13	1	7	6	–	5	–	–	–
Philodromidae – Laufspinnen											
<i>Philodromus cespitum</i> (WALCKENAER, 1802)	1	–	–	–	–	–	1	–	x,(arb)	VII	2–4
<i>Philodromus collinus</i> C. L. KOCH, 1835)	1	–	–	1	–	–	–	1	arb, R	VII	1–4
<i>Philodromus margaritatus</i> (CLERCK, 1757)	–	–	4	–	4	–	–	1	arb,R,th	VIIa	1–4
<i>Philodromus spec.</i>	–	–	3	–	3	–	–	2	–	–	–
Salticidae – Springspinnen											
<i>Neon reticulatus</i> (BLACKWALL, 1853)	27	41	60	11	24	93	–	6	(h)w	VI	1–5
Lycosidae – Wolfspinnen											
<i>Pardosa spec.</i>	–	–	26	8	–	18	–	6	–	–	–
<i>Pirata hygrophilus</i> (THORELL, 1872)	1	–	–	1	–	–	–	1	(h)w	VI	1
Pisauridae – Raubspinnen											
<i>Pisaura mirabilis</i> (CLERCK, 1757)	2	–	–	2	–	–	–	1	–	VI	1–2

Familie, Art	Fangzahlen			BF	FE	QH	CH	ST	ÖK	REIF	STRAT	
	♂	♀	juv.									
Agelenidae – Trichterspinnen												
<i>Cicurina cicur</i> (FABRICIUS, 1793)	39	25		38	20	6	–	6	(x)(w)	VIII	0–1	
<i>Coelotes inermis</i> (C. L. KOCH, 1855)	767	151	–	625	239	54	–	6	(h)w	IV	1	
<i>Coelotes terrestris</i> (WIDER, 1834)	608	94		522	144	36	–	6	(h)w	VIIb	1	
<i>Histoipona torpida</i> (C. L. KOCH, 1834)	399	107		468	32	6	–	6	(h)w	VII	1	
<i>Tegenaria silvestris</i> (L. KOCH, 1872)	1	–		1	–	–	–	1	arb,R		0–4	
Hahniidae – Bodenspinnen												
<i>Antistea elegans</i> (BLACKWALL, 1841)	3	16	–	1	3	15	–	3	h	II	1	
<i>Hahnna montana</i> (BLACKWALL, 1841)	984	1625	–	61	599	1949	–	6	(h)w	II	1	
<i>Hahnna pusilla</i> (C. L. KOCH, 1841)	–	3	–	–	–	3	–	1	(h)w	II	1	
Theridiidae – Kugelspinnen												
<i>Pholcomma gibbum</i> (WESTRING, 1851)	1	1		2	–	–	–	1	(x)w	?IV	1–?	
<i>Robertus lividus</i> (BLACKWALL, 1836)	46	68	–	7	8	99		5	(x)w	IV	1	
<i>Theridion melanurum</i> (HAHN, 1831)	–	1	–	–	–	1	–		syn,th			
<i>Theridion pallens</i> (BLACKWALL, 1834)	2	1	1		4		–	2	(x)w,arb	?VI	3–4	
<i>Theridion spec.</i>		–	1	–	1		–	1	–	–	–	
Tetragnathidae – Streckerspinnen												
<i>Pachygnatha degeeri</i> (SUNDEVALL, 1830)	–	4		2	2	–	–	2		II	1	
<i>Tetragnatha spec.</i>	–	–	3	–	3	–	–	3	–	–	–	
Araneidae – Radnetzspinnen												
<i>Araneus diadematus</i> (CLERCK, 1757)	–	1	–	–	1	–	–	1	(h)(w)	VII	2–3	
<i>Araneus spec.</i>	–	–	3		3	–	–	3			–	
<i>Araniella cucurbitana</i> (CLERCK, 1757)	1	–		–	–	–	1	–		VII	2–4	
Theridiosomatidae – Zwergradnetzspinnen												
<i>Theridiosoma gemmosum</i> (L. KOCH, 1877)	–	7	–	–	1	6	–	2	h	VII	1–3	
Linyphiidae												
Erigoninae – Zwergspinnen												
<i>Araeoncus humilis</i> (BLACKWALL, 1841)	3	–	–	–	3	–	–	1	x	V	1–3	
<i>Asthenargus paganus</i> (SIMON, 1884)	–	1	–	–	–	–	1	–	(h)w	?V	1	
<i>Ceratinella brevis</i> (WIDER, 1834)	1	9	1		2	9	–	3	(h)w	IV	1	
<i>Cnephalocotes obscurus</i> (BLACKWALL, 1834)	–	1	–		1		–	1	eu	VII	1–2	
<i>Diplocephalus hiemalis</i> (BLACKWALL, 1841)	1	1	–	–	2	–	–	1	(x)(w)	VI	1	
<i>Diplocephalus latifrons</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1863)	4	5	–	7	2	–	–	4	(h)w	IV	1	
<i>Diplocephalus picinus</i> (BLACKWALL, 1841)	4	3	–	2	5	–	–	3	(x)w	VII	1	
<i>Eperigone trilobata</i> (EMERTON, 1882)	1	–	–	–	1	–	–	1				
<i>Erigone atra</i> (BLACKWALL, 1833)	19	7	–	17	9	–	–	5	(h)	II	1–2	
<i>Erigone dentipalpis</i> (WIDER, 1834)	3	–	–	–	3	–	–	2	(x)	II	1–2	
<i>Gonatium isabellinum</i> (C. L. KOCH, 1841)	–	1	–	1	–	–	–	1	hw,arb	II	1–5	
<i>Gongylidiellum latebricola</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1871)	2	–	–	–	–	–	2	–	(h)w	II	1	

Familie, Art	Fangzahlen			BF	FE	QH	CH	ST	ÖK	REIF	STRAT
	♂	♀	juv.								
<i>Gongyliidellum murcidum</i> (SIMON, 1884)	1	–	–		1	–		1	h	VII	1
<i>Jacksonella falconeri</i> (JACKSON, 1908)	21	1	–	15	4	3	–	1	(h)w	IV	1
<i>Micrargus herbigradus</i> (BLACKWALL, 1854)	7	12	–	3	13	3	–	3	(x)w	V	1
<i>Monocephalus castaneipes</i> (SIMON, 1884)	1	–	–	1	–	–	–	1	sko	?	0
<i>Pocadicnemis pumila</i> (BLACKWALL, 1833)	4	2	–	5	1		–	3	eu	VII	1
<i>Saloca dicerus</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1875)	25	23	–	11	19	18	–	6	(h)w	VIIa	1
<i>Silometopus reussi</i> (THORELL, 1870)	–	1	–	–	–	–	1	–	(x)	VII	1–2
<i>Tapinocyba insecta</i> (L. KOCH, 1869)	10	2	–	6	6	–	–	4	(h)w	VI	1
<i>Walckenaeria corniculans</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1875)	36	60	–	13	56	27	–	5	(h)w	V	1–5
<i>Walckenaeria cucullata</i> (C. L. KOCH, 1836)	138	78	–	72	72	72	–	6	(x)w	IV	1–5
<i>Walckenaeria dysderoides</i> (WIDER, 1834)	–	1	–	1	–	–	–	1	(x)w	V	1–2
<i>Walckenaeria incisa</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1871)	–	1	–	1	–	–	–	1	(h)w	VIIa	1
<i>Walckenaeria mitrata</i> (MENGE, 1868)	1	–	–	1	–	–	–	1	(h)w	VIIa	1
<i>Walckenaeria monoceros</i> (WIDER, 1834)	–	8	–	1	1	6	–	3	(x)w	VI	1
<i>Walckenaeria nudipalpis</i> (WESTRING, 1851)	6	16	–	2	8	12	–	3	h	III	1
<i>Walckenaeria obtusa</i> (BLACKWALL, 1836)	3	3	–		3	3	–	3	(x)w	III	1
<i>Walckenaeria unicornis</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1871)	3	–	–	2	1	–	–	3	h	III	1
Linyphiinae – Baldachinspinnen											
<i>Agyneta mollis</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1871)	2	1	–	2	1	–	–	2	h	IV	1
<i>Agyneta rurestris</i> (C. L. KOCH, 1836)	1	–	–	–	1	–	–	1	(x)	II	1–2
<i>Bathypantes gracilis</i> (BLACKWALL, 1841)	2	1	–	2	1		–	2	eu	V	1–2
<i>Centromerus aequalis</i> (WESTRING, 1862)	55	26	–	25	5	51	–	4	(h)w	VIII	1
<i>Centromerus expertus</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1871)	1	–	–	–	1	–	–	1	h	VIII	1
<i>Centromerus prudens</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1873)	1	–	–	1	–	–	–	1	(x)w	V	1
<i>Centromerus serratus</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1875)	2	–	–	2	–	–		1	(h)w	VIII	1
<i>Centromerus sylvaticus</i> (BLACKWALL, 1841)	2	1		–	3	–	–	1	(h)w	VIII	1
<i>Diplostyla concolor</i> (WIDER, 1834)	1	–	–	–	1		–	1	(h)	II	1–2
<i>Drapetisca socialis</i> (SUNDEVALL, 1832)	1	4	2	5	1	1	–	5	arb,R	VIIb	1–4
<i>Lepthyphantes alacris</i> (BLACKWALL, 1853)	2	–	–	–	–	–	2	–	(h)w	VIIb	1
<i>Lepthyphantes flavipes</i> (BLACKWALL, 1854)	84	121	–	137	17	51	–	6	(h)w	II	1
<i>Lepthyphantes leptyphantiiformis</i> (STRAND, 1907)	2	–	–	2	–	–	–	1	sko	?	H,0–1
<i>Lepthyphantes pallidus</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1882)	32	18		17	–	33		5	(h)(w)	V	1
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i> (BERTKAU, 1890)	61	136	–	147	14	36		6	(h)w	V	1–2
<i>Linyphia frutetorum</i> (C. L. KOCH, 1834)	1	8	–		6	3	–	2	?,th	VIIa	1–3
<i>Macrargus excavatus</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1882)	7	24	–	12	1	18	–	5	(x)w	VIII	1–3

Familie, Art	Fangzahlen			BF	FE	QH	CH	ST	ÖK	REIF	STRAT
	♂	♀	juv.								
<i>Macrargus rufus</i> (WIDER, 1834)	716	895	—	581	478	552	—	6	(h)w	VIII	1–(5)
<i>Microneta viaria</i> (BLACKWALL, 1833)	46	44	—	20	52	18	—	5	(h)w	V	1
<i>Oreonetides abnormis</i> (BLACKWALL, 1841)	—	5	—	2	—	3	—	3	(h)w	IV	1
<i>Porrhomma egeria</i> (SIMON, 1884)	—	1	—	—	1	—	—	1	sko	I	H,0–1
<i>Porrhomma microphthalmum</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1871)	1	—	—	1	—	—	—	1	(h)w	VII	0–1
<i>Porrhomma oblitum</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1870)	1	4	—	1	1	3	—	1	?	?	1–3
<i>Pseudocarorita thaleri</i> (SAARISTO, 1971)	135	62	—	9	140	48	—	5	(h)w	VIII	1
<i>Rhabdoria diluta</i> (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1875)	153	217	—	28	138	204	—	6	(h)w	V	1

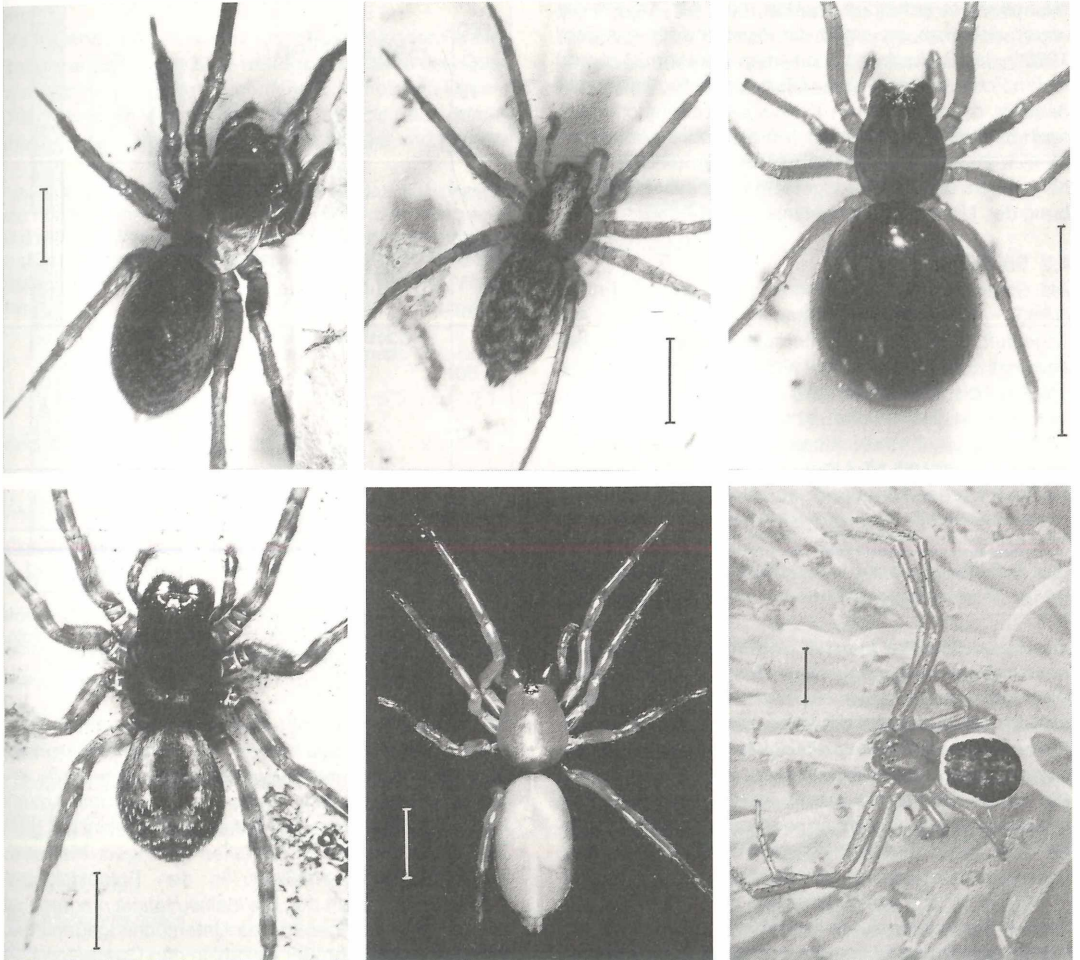


Abbildung 1. Obere Reihe von links nach rechts: *Coelotes inermis* ♀, *Histopona torpida* ♀ (Agelenidae); *Macrargus rufus* ♀ (Linyphiidae). Untere Reihe von links nach rechts: *Amaurobius fenestralis* ♀ (Amaurobiidae); *Dysdera erythrina* ♀ (Dyderidae); *Diaea dorsata* ♀ (Thomisidae). Maßstab 3 mm. Foto: Dr. K. DUMPERT (obere Reihe), Dr. F. SAUER (untere Reihe).

nen Arten in Barberfallen, Quadratproben und Fotoeektoren. Sie zeigt für alle Fangmethoden einen angenähert linearen Anstieg, wobei nur bei den Quadratproben eine Sättigungstendenz zu erkennen ist. Die Zunahme neuer Arten betrug für die Quadratproben im 6. Jahr der Untersuchungen (1982) nur noch 1 Art (2,8 %). In den Fotoeektoren wurden im 4. Jahr der Erhebungen mit dieser Methode noch 15 neue Arten (27 %) nachgewiesen und in den Barberfallen im 6. Jahr der Erhebungen noch 19 neue Arten (36 %). Dabei muß man allerdings berücksichtigen, daß ein Teil der Arten, die im Jahre 1982 neu hinzugekommen sind, auf den Flächen gefangen wurden, auf denen die Wirkung der Testchemikalien untersucht werden, und daß der Probenumfang im Durchschnitt verfünffacht wurde. Zieht man diese Arten, die nicht auf der Untersuchungsfläche, sondern wenige Meter davon entfernt, im selben Untersuchungsgebiet gefunden wurden, von der Anzahl der neuen Arten ab, so ergibt die Zunahme für das Jahr 1982 in den Barberfallen noch einen Wert von 23 % und in den Fotoeektoren einen Wert von 18 %. Das macht deutlich, daß im weiteren Verlauf der Untersuchungen noch mit weiteren Spinnenarten zu rechnen ist, wobei es sich zunehmend um seltene und um solche Arten handelt, die aus den Randgebieten und aus der Umgebung des Untersuchungsgebietes einwandern.

4.2 Stetigkeit

Als Stetigkeit wird – in Übereinstimmung mit FRIEBE (1983) – die zeitliche Konstanz im Auftreten einer Art, abgestuft in Jahren des Untersuchungszeitraums, bezeichnet. Stetig ist eine Art, wenn sie in den 6 Jahren von 1977 bis 1982 regelmäßig entweder in Quadratproben oder in Barberfallen bzw. in den 4 Jahren von 1979–1982 in Fotoeektoren erfaßt wurde. Danach sind es insgesamt 18 Arten (18 %), die als stetig bezeichnet werden können; diese Arten sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Von diesen Arten wurde nur eine, *Macrargus rufus* (Abb. 3), in allen 6 Untersuchungsjahren mit Barberfallen und in den Quadratproben und in allen 4 Untersuchungsjahren durch Fotoeektoren erfaßt.

Vier Arten, *Coelotes inermis*, *Coelotes terrestris*, *Histopona torpida* und *Lepthyphantes flavipes*, traten in allen Untersuchungsjahren in Barberfallen Fotoeektoren auf, drei Arten, *Hahnna montana*, *Rhabdoria diluta* und *Walckenaeria cucullata* in allen Untersuchungsjahren in Quadratproben Fotoeektoren.

Die großen oberflächenaktiven Ageleniden, von denen *Coelotes inermis*, *C. terrestris* und *Histopona torpida* jedes Jahr bevorzugt in Barberfallen gefangen wurden, übernehmen im untersuchten Buchenwald die Rolle, die in stärker strukturierten Biotopen den Lycosiden zukommt. Sie wurden durch Fotoeektoren in geringerer Anzahl gefangen und treten in den Quadratproben noch seltener und zudem unregelmäßig auf. *Cicurina cicur* erreicht bei weitem nicht die Abundanzwerte der oben genannten Ageleniden, trat aber dennoch regelmäßig in

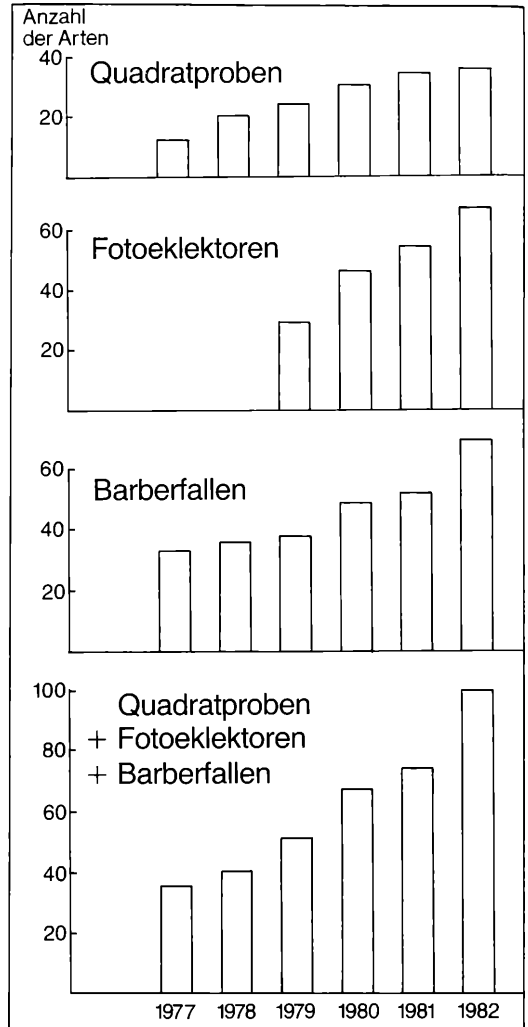


Abbildung 2. Summe der Spinnenarten, die bis zum Ende des jeweiligen Jahres insgesamt in Quadratproben (QH), Fotoeektoren (PE) und Barberfallen (BF) gefangen wurden.

Barberfallen auf. In den Quadratproben wurde sie – ebenso wie *Histopona torpida* – nur gelegentlich gefunden. Die relativ ortstreuere *Amaurobius fenestralis* erschien zwar regelmäßig – wenn auch in geringer Anzahl – in der Quadratprobe und wurde auch in etwa der gleichen Anzahl in den Barberfallen gefangen, hier aber wesentlich unregelmäßiger. In den Fotoeektoren taucht sie nur selten auf. Die kleine *Hahnna montana* ist die häufigste Spinnenart des Untersuchungsgebietes, die regelmäßig in großer Anzahl in den Quadratproben gefunden wurde, deren Abundanz in Barberfallen um den Faktor 30 geringer war und die dort in einem Jahr gar nicht auftrat. Durch Fotoeektoren wird sie regel-

mäßig und weit häufiger als in Barberfallen gefangen. *Lepthyphantes flavipes* und *Lepthyphantes zimmermanni* traten regelmäßig in Barberfallen auf und in geringerer Anzahl und unregelmäßiger in der Quadratprobe. Durch Fotoeklektoren werden sie in geringerer Anzahl, aber regelmäßiger als in den Quadratproben gefangen. Von den übrigen stetigen Linyphiiden traten *Rhabdoria diluta* und *Walckenaeria cucullata* regelmäßig in den Quadratproben und in Fotoeklektoren, *Saloca diceros* dagegen stetig in den Barberfallen auf, wobei die Abundanz der zuletzt genannten Art sehr gering ist. *Walckenaeria cucullata* wurde zwar in genau der gleichen Anzahl in Barberfallen und in Quadratproben gefunden, trat aber in den Barberfallen nicht in jedem Jahr auf. Das gleiche gilt auch für *Rhabdoria diluta*, wobei hier allerdings die Handauslesewerte um fast den Faktor 10 über den Abundanzwerten der Barberfallen lagen.

Die folgenden Arten waren nur in Fotoeklektoren stetig. *Robertus lividus* trat zwar weitaus häufiger in den Quadratproben auf, aber regelmäßiger in Fotoeklektoren. Das gleiche gilt auch für die kleine Salticide *Neon reticulatus*. *Erigone atra* kommt als Fadenflieger und Primär-

Tabelle 2. Die stetigen Spinnenarten aus der Untersuchungsfläche des Buchenwaldes in den Jahren 1977–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mit Barberfallen und/oder in Quadratproben in allen 6 Jahren (ST = 6) und/oder in Fotoeklektoren in allen 4 Jahren (ST = 4) gefangen wurden. ST: Stetigkeit; Abd: Abundanz.

	Barberf.		Quadratpr.		Fotoeklek.	
	Abd	ST	Abd	ST	Abd	ST
<i>Coelotes inermis</i>	625	6	54	5	239	4
<i>Coelotes terrestris</i>	522	6	36	4	144	4
<i>Histoipona torpida</i>	468	6	6	2	32	4
<i>Cicurina cicur</i>	38	6	6	1	20	3
<i>Robertus lividus</i>	7	4	99	5	8	4
<i>Amaurobius fenestralis</i>	56	5	45	6	6	2
<i>Neon reticulatus</i>	11	4	93	5	24	4
<i>Hahnna montana</i>	61	5	1949	6	599	4
<i>Erigone atra</i>	17	2	0	0	9	4
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	137	6	51	4	17	4
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	147	6	36	2	14	3
<i>Macrargus rufus</i>	581	6	552	6	478	4
<i>Microneta viaria</i>	20	4	18	3	52	4
<i>Rhabdoria diluta</i>	28	5	204	6	138	4
<i>Pseudocarorita thaleri</i>	9	3	48	4	140	4
<i>Saloca diceros</i>	11	6	18	2	19	3
<i>Walckenaeria cucullata</i>	72	4	72	6	72	4
<i>Walckenaeria corniculans</i>	13	3	27	4	56	4

besiedler regelmäßig in das Untersuchungsgebiet; sie wurde in den Quadratproben bisher nicht gefunden, wohl aber in geringer Anzahl in Barberfallen und in noch geringerer Anzahl, aber regelmäßig in Fotoeklektoren. Auch *Microneta viaria* wurde nur in geringer Anzahl, aber um den Faktor 3,5 häufiger als *Erigone atra* gefangen; am häufigsten und stetig trat sie in den Fotoeklektoren auf. Das gleiche gilt auch für *Pseudocarorita thaleri* und für *Walckenaeria corniculans*.

4.3 Dominanz

Die Dominanz ist ein relativer Wert und bezeichnet den Anteil der Individuen einer Art an der Gesamtheit der Individuen bzw. an der Gesamtheit der Biomasse aller nachgewiesenen Arten. Dementsprechend wird zwischen der Individuen- und der Biomassedominanz unterschieden. Außerdem hängen die Dominanzwerte von der Fangmethode ab, wobei sich aus den Werten der Quadratproben die relative Siedlungsdichte oder Siedlungsdichtedominanz und aus Barberfallen und Fotoeklektoren „Aktivitätsdominanz“ ergeben.

Die Dominanzklassen werden (nach TISCHLER 1949) wie folgt definiert, wobei die Kategorie „eudominant“ nach FRIEBE (1983) hinzugenommen wurde:

- > 10 %: eudominant
- 5 – 10 %: dominant
- 2 – 5 %: subdominant
- 1 – 2 %: rezedent
- < 1 %: subrezedent

Individuendominanz

Eudominant sind die Arten *Hahnna montana*, *Macrargus rufus*, *Coelotes inermis*, *Coelotes terrestris* und *Histoipona torpida*. Von allen übrigen Arten erreichten nur *Lepthyphantes zimmermanni*, *Walckenaeria corniculans* und *Robertus lividus* in jeweils einem Jahr und mit einer Fangmethode einen Anteil von über 10 % an der gesamten Individuenzahl. Dieses Beispiel der drei zuletzt genannten Arten weist schon darauf hin, daß sich die Dominanzverhältnisse in Abhängigkeit von den Fangmethoden und den verschiedenen Untersuchungsjahren sehr unterschiedlich darstellen.

In den Quadratproben (Tab. 3) ist *Hahnna montana* die mit Abstand am häufigsten gefangene Art, deren Anteil im Jahre 1981 über 70 % lag. Im folgenden Jahr (1982) sank ihr Anteil auf 44,6 %; die Werte der übrigen Untersuchungsjahre lagen zwischen diesen beiden Extremen. *Macrargus rufus* erreichte 1977 ihren Spitzenwert von über 30 %, sank in den folgenden Jahren, bis 1980, auf 6 % ab und stieg bis 1982 auf 7,5 % an. *Robertus lividus* war im Jahre 1982 mit einem Anteil von 11,2 % eudominant, in den Jahren davor mit einem Anteil von knapp über 2 % subdominant, 1977 nur rezedent und wurde in den Quadratproben des Jahres 1979 überhaupt nicht nachgewiesen. Alle übrigen der in Tabelle 3 aufgeführten Arten sind dominant bis rezedent, wobei auffällt, daß – bis auf *Walckenaeria cucullata* und *Amaurobius fenestralis* – alle diese Arten in einigen

Jahren in den Quadratproben nicht nachgewiesen wurden, in anderen aber einen Individuenanteil bis zu 5,8 % erreichen können, wie beispielsweise *Lepthyphantes zimmermanni*.

In den Barberfallen (Tab. 4) wurden von keiner Art so hohe Dominanzanteile wie in den Quadratproben erreicht. Der Maximalwert liegt bei 39 %, der von der Linyphiide *Macrargus rufus* im Jahre 1978 erreicht wurde. Im Jahre 1977 erreichte diese Art einen Dominanzanteil von 11,5 % und im Jahre 1982 einen Anteil von nur 9,5 %. Weitere zumindest in einigen Jahren eudominante Arten sind, nach den Ergebnissen der Barberfallenfänge, die großen Ageleniden *Coelotes terrestris*, *Coelotes inermis* und *Histopona torpida*, die Linyphiide *Lepthyphantes zimmermanni* und die Amaurobiide *Amaurobius fenestralis*. Diese Amaurobiide erreichte nur in einem Jahr (1977) einen Dominanzanteil von 11,3 %, in den folgenden Jahren einen Anteil von 3,5 %, 0,5 % und 0,2 %. Im Jahre 1981 wurde diese Art

Tabelle 3. Die dominanten Spinnenarten (Individuendominanz) in den Quadratproben der Untersuchungsfläche für die Jahre 1977–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mindestens in einem Jahr mehr als 1 % ausmachten.

	1977	1978	1979	1980	1981	1982
<i>Hahnia montana</i>	51,7	58,0	49,7	60,5	71,5	44,6
<i>Macrargus rufus</i>	30,5	13,3	22,8	6,0	6,8	7,5
<i>Robertus lividus</i>	1,4	2,8	–	2,0	2,2	11,2
<i>Rhabdoria diluta</i>	5,3	7,8	4,2	6,0	4,5	5,7
<i>Pseudocarorita thaleri</i>		4,8	0,5	–	0,8	0,6
<i>Neon reticulatus</i>	3,8	1,8	–	1,8	4,5	5,0
<i>Centromerus aequalis</i>	–	0,4	–	3,3	2,2	4,0
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	–	–	5,8	0,4	–	–
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	3,8	–	1,1	2,5	0,7	
<i>Coelotes inermis</i>		0,7	3,2	1,6	3,6	0,8
<i>Coelotes terrestris</i>		2,8	1,1	0,8	–	–
<i>Walckenaeria cucullata</i>	0,4	2,6	4,8	0,9	2,3	1,3
<i>Walckenaeria corniculans</i>	–	0,4	2,6	0,9	2,3	1,3
<i>Amaurobius fenestralis</i>	1,9	1,1	1,1	1,2	2,2	0,8
<i>Pardosa spec.</i>	0,5	0,4	–	1,6	–	
<i>Macrargus excavatus</i>	0,9	–	–	0,4	2,2	–
<i>Saloca diceros</i>	–	–	–	0,9	–	1,9
<i>Walckenaeria monoceros</i>	–	–	–	–	–	1,3
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	–	–	1,0	–	–	1,3
<i>Microneta viaria</i>	–	1,5	–	0,9	0,8	
<i>Cicurina cicur</i>	–	–	1,1	–	–	

Tabelle 4. Die dominanten Spinnenarten (Individuendominanz) in den Barberfallen der Untersuchungsfläche für die Jahre 1977–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mindestens in einem Jahr mehr als 1 % ausmachten.

	1977	1978	1979	1980	1981	1982
<i>Macrargus rufus</i>	11,5	39,3	23,1	17,4	18,4	9,5
<i>Coelotes terrestris</i>	12,0	12,6	19,8	22,0	21,3	27,3
<i>Coelotes inermis</i>	21,0	14,1	16,5	17,1	21,5	18,3
<i>Histopona torpida</i>	15,0	10,7	27,4	14,2	15,4	19,7
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	5,8	5,0	0,3	6,6	10,4	5,8
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	5,5	4,6	4,3	8,5	4,5	1,2
<i>Amaurobius fenestralis</i>	11,3	0,5	3,5	0,2	–	0,2
<i>Hahnia montana</i>	5,0	0,6	–	2,3	0,8	3,5
<i>Walckenaeria cucullata</i>	4,0	4,4		2,7	–	0,8
<i>Walckenaeria corniculans</i>	0,6	1,8	0,5	0,8	–	2,4
<i>Centromerus aequalis</i>	–	0,4		0,8	0,8	4,8
<i>Erigone atra</i>	–			0,2	–	3,9
<i>Tapinocyba insecta</i>	0,2	–	–	–	1,8	
<i>Cicurina cicur</i>	1,3	1,5	1,9	1,9	1,8	1,3
<i>Microneta viaria</i>	2,0	0,9	–	1,4	0,3	–

Tabelle 5. Die dominanten Spinnenarten (Individuendominanz) in den Fotoelektoren der Versuchsfläche für die Jahre 1979–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mindestens in einem Jahr mehr als 1 % ausmachten.

	1979	1980	1981	1982
<i>Hahnia montana</i>	29,3	28,6	24,6	30,1
<i>Macrargus rufus</i>	26,7	22,5	19,1	9,6
<i>Coelotes inermis</i>	8,8	10,8	13,4	12,5
<i>Coelotes terrestris</i>	7,0	3,0	8,8	6,1
<i>Walckenaeria corniculans</i>	0,1	1,2	2,6	10,9
<i>Rhabdoria diluta</i>	4,4	9,7	5,5	7,7
<i>Pseudocarorita thaleri</i>	8,9	6,4	6,5	1,0
<i>Microneta viaria</i>	1,1	2,2	4,6	1,3
<i>Walckenaeria cucullata</i>	3,6	4,9	2,1	2,6
<i>Neon reticulatus</i>	0,8	1,6	0,5	2,2
<i>Histopona torpida</i>	1,8	0,6	1,3	2,2
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	0,1	2,0	0,3	0,3
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>			–	2,6
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	1,2	0,8	0,2	0,6
<i>Cicurina cicur</i>	0,7	–	0,5	1,6
<i>Saloca diceros</i>	1,1	0,8	1,1	–
<i>Micrargus herbigradus</i>	–	1,0	1,1	0,3

nicht in Barberfallen gefangen. *Lepthyphantes zimmermanni* war 1981 eudominant, in den übrigen Jahren war ihr Dominanzanteil deutlich geringer, wengleich die Extreme nicht so stark ausgeprägt waren wie bei *Amaurobius fenestralis*. Die charakteristischen Spinnen der Barberfallen sind insgesamt die oberflächenaktiven Ageleniden. Alle vier im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Agelenidenarten wurden in allen sechs Untersuchungsjahren mit Barberfallen gefangen. Drei dieser Arten, *Coelotes terrestris*, *Coelotes inermis* und *Histoipona torpida* waren in allen sechs Jahren eudominant, *Cicurina cicur* erreichte in diesen Jahren nur einen Dominanzanteil zwischen 1 und 2 %.

Die häufigste Spinnenart der Fotoelektorfänge (Tab. 5) ist ebenso – wie nach den Ergebnissen der Handauslesen – *Hahnna montana*, die in den Fotoelektoren in allen vier Untersuchungsjahren als einzige Spinnenart einen Dominanzanteil von über 10 % erreichte. *Macrargus rufus* und *Coelotes inermis* waren nur in drei der vier Untersuchungsjahre eudominant. *Walckenaeria corniculans* steigerte ihren Dominanzanteil von 0,1 % im Jahre 1979 auf 10,9 % im Jahre 1982. Alle übrigen Spinnenarten der Tabelle 5 waren in den Fotoelektoren dominant bis rezedent oder kamen in einzelnen Jahren nicht vor.

Dominanzidentität

Zur Ermittlung des Übereinstimmungsgrades der Spinnenfauna der verschiedenen Untersuchungsjahre und der verwendeten Fangmethoden wurde die Dominanzidentität (RENKONEN-Zahl) bestimmt (STREIT 1980). Die RENKONEN-Zahl berücksichtigt die Dominanzanteile der verschiedenen nachgewiesenen Arten und gibt den Grad der Übereinstimmung zwischen den Proben aus verschiedenen Gebieten, verschiedenen Jahren oder für verschiedene Fangmethoden in Prozentwerten an. Die RENKONEN-Zahl wird dadurch ermittelt, daß zunächst die Dominanzanteile für jede Art aus den zu vergleichenden Proben bestimmt wird, wobei die jeweils niedrigeren Werte den Anteil darstellen, der beiden Gebieten, Jahren oder Fangmethoden gemeinsam ist. Diese niedrigen Dominanzwerte werden addiert und ergeben die RENKONEN-Zahl als Ausdruck der Dominanzidentität.

Die RENKONEN-Zahl liegt für die aufeinanderfolgenden Jahre von 1977 bis 1982 der Spinnenfänge in den Quadratproben zwischen 66,2 % und 82,7 % (Mittelwert: 73,3 %), bei den Barberfallenfängen zwischen 65,8 % und 84,8 % (Mittelwert: 73,5 %) und für die aufeinanderfolgenden Jahre der Fotoelektorfänge (1979–1982) zwischen 68,2 % und 81,6 % (Mittelwert: 76,0 %). Der Vergleich zwischen den Spinnenfängen aus den Barberfallen und den Fotoelektoren ergab einen RENKONEN-Wert von 44 %, der Vergleich zwischen Barberfallen und Quadratproben einen Wert von 25 % und der Vergleich zwischen Fotoelektoren und den Quadratproben einen Wert von 62,2 %. Das zeigt, daß der Übereinstimmungsgrad der Spinnenfauna aus den Quadratproben und den Fotoelektoren nahe an den sehr einheitlichen Übereinstimmungsgrad der Spinnenfauna heranreicht, die jeweils mit derselben Methode in ver-

schiedenen Jahren gefangen wurde. Den geringsten Grad der Übereinstimmung zeigen die Dominanzanteile der Spinnen aus Barberfallen und Quadratproben. Deutlich ähnlicher ist die Spinnenfauna aus Fotoelektoren und Barberfallen.

Vergleicht man die Stetigkeit der Spinnen mit ihren Dominanzanteilen für die verschiedenen Fangmethoden, so zeigt sich, daß die stetigen Arten (Tab. 2) einen Dominanzanteil an der Individuenzahl der Spinnen von 72,5 % (Quadratproben), 89,4 % (Barberfallen) und 71,6 % (Fotoelektoren) haben. In bezug auf die Biomasse liegen die Dominanzanteile der stetigen Spinnen noch höher: 90,3 % für Quadratproben, 96,9 % für Barberfallen und 95,5 % für Fotoelektoren.

Biomassedomiananz

Zur Biomasse der Spinnen aus den Quadratproben tragen 18 Arten mit einem Anteil von wenigstens 1 % in mindestens einem der sechs Untersuchungsjahre bei (Tab. 7). Diese – im Vergleich zu den Barberfallen (Tab. 8) – relativ große Zahl dominanter Arten beruht im wesentlichen darauf, daß die Zahl der großen Ageleniden in den Quadratproben geringer ist. In den Jahren, in denen *Coelotes inermis* und *Coelotes terrestris* nicht in den Quadratproben gefunden wurden, konnte die winzige *Hahnna montana* einen Anteil von über 16 % und die größere *Macrargus rufus* einen Anteil von über 50 % an der Biomasse erreichen.

Tabelle 6. Mittleres Lebendgewicht der häufigsten Spinnenarten, die auf der Versuchsfläche des Buchenwaldes gefunden wurden.

	Lebendgewicht (mg)
<i>Coelotes inermis</i>	41,8
<i>Coelotes terrestris</i>	78,0
<i>Histoipona torpida</i>	13,8
<i>Cicurina cicur</i>	11,2
<i>Amaurobius fenestralis</i>	22,0
<i>Robertus lividus</i>	3,5
<i>Neon reticulatus</i>	2,5
<i>Hahnna montana</i>	0,6
<i>Centromerus aequalis</i>	0,6
<i>Microneta viaria</i>	1,5
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	2,5
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	2,5
<i>Macrargus rufus</i>	3,5
<i>Pseudocarrista thaleri</i>	0,5
<i>Rhabdoria diluta</i>	0,5
<i>Walckenaeria cucullata</i>	2,3
<i>Walckenaeria corniculans</i>	2,3
Jungtiere	5,5

Tabelle 7. Prozentuale Anteile der dominanten Spinnenarten an der Biomasse der Spinnen in den Quadratproben der Versuchsfläche für die Jahre 1977–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mindestens in einem Jahr mehr als 1 % ausmachten.

	1977	1978	1979	1980	1981	1982
<i>Coelotes terrestris</i>		54,1	20,2	35,0		
<i>Coelotes inermis</i>	–	8,3	33,1	25,0	50,3	16,2
<i>Macrargus rufus</i>	51,5	12,4	19,7	6,7	7,6	16,3
<i>Robertus lividus</i>	2,2	2,4	–	2,0	2,5	24,3
<i>Amaurobius fenestralis</i>	18,6	6,4	5,6	9,7	16,0	8,4
<i>Neon reticulatus</i>	4,2	1,2	–	1,4	3,4	7,6
<i>Hahnna montana</i>	14,8	9,3	7,4	11,5	12,8	16,3
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	4,2	–	0,6	1,8	0,6	
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	–	–	3,5	0,3		
<i>Macrargus excavatus</i>	1,3	–		0,4	2,5	–
<i>Walckenaeria cucullata</i>	0,4	1,6	2,7	0,6	1,6	1,6
<i>Walckenaeria corniculans</i>	–	0,2	1,5	0,6	–	0,8
<i>Walckenaeria monoceros</i>	–	–	–			1,6
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	–	–	0,6			1,6
<i>Cicurina cicur</i>	–	–	2,8		–	–
<i>Pardosa spec.</i>	0,5	0,2	–	1,3	–	
<i>Centromerus aequalis</i>	–	0,1		0,6	0,4	1,2
<i>Rhabdoria diluta</i>	1,2	1,0	0,5	0,8	0,7	1,6

Tabelle 8. Prozentuale Anteile der dominanten Spinnenarten an der Biomasse der Spinnen aus den Barberfallen für die Jahre 1977–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mindestens in einem Jahr mehr als 1 % ausmachten.

	1977	1978	1979	1980	1981	1982
<i>Coelotes terrestris</i>	38,4	51,0	57,1	61,8	57,3	65,3
<i>Coelotes inermis</i>	39,0	30,4	25,4	25,6	31,1	23,5
<i>Histoipona torpida</i>	8,1	7,4	8,9	7,0	7,2	8,5
<i>Amaurobius fenestralis</i>	10,0	0,5	2,7	0,1	–	0,2
<i>Macrargus rufus</i>	1,6	7,0	3,0	1,9	1,0	0,4

Zur Biomasse der Spinnen aus den Barberfallen (Tab. 8) tragen im wesentlichen die großen Ageleniden – insbesondere *Coelotes terrestris* (vgl. Tab. 6) – aber auch *Amaurobius fenestralis* und *Macrargus rufus* bei. Alle übrigen Spinnenarten, die in bezug auf die Individuenzahl dominant sind (Tab. 4), sind – bezogen auf ihre Biomasse – nur subrezent.

Für die Biomassedominanz der Spinnen aus den Fotoelektoren spielen – wie in den Barberfallenproben –

Tabelle 9. Prozentuale Anteile der dominanten Spinnenarten an der Biomasse der Spinnen aus den Fotoelektoren für die Jahre 1979–1982. Aufgeführt sind alle Arten, die mindestens in einem Jahr mehr als 1 % ausmachten.

	1979	1980	1981	1982
<i>Coelotes inermis</i>	34,0	54,0	40,1	44,5
<i>Coelotes terrestris</i>	50,1	28,3	49,4	40,3
<i>Macrargus rufus</i>	8,4	9,3	4,8	2,8
<i>Histoipona torpida</i>	2,1	1,0	1,3	2,6
<i>Hahnna montana</i>	1,5	2,0	1,0	1,5
<i>Cicurina cicur</i>	0,7	–	0,3	1,5
<i>Walckenaeria cucullata</i>	0,7	1,3	0,3	0,5
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>			–	2,4
<i>Walckenaeria corniculans</i>	0,1	0,3	0,4	2,1

die Ageleniden die wesentliche Rolle (Tab. 9). *Coelotes inermis* und *Coelotes terrestris* stellen zusammen weit über 80 % der gesamten Biomasse aus diesen Proben. Der Anteil von *Macrargus rufus* liegt zwischen 2,8 % und 9,3 %, der von *Histoipona torpida* zwischen 1,0 % und 2,6 % und der von *Hahnna montana* zwischen 1,0 % und 2,0 %. *Cicurina cicur*, *Walckenaeria cucullata*, *Walckenaeria nudipalpis* und *Walckenaeria corniculans* leisten nur in einzelnen Jahren einen nennenswerten Beitrag zur Biomasse.

4.4 Diversität

Die Artenmannigfaltigkeit wird durch Verhältniszahlen zwischen der Anzahl der gefundenen Arten und der Anzahl der gefundenen Individuen gekennzeichnet. Am gebräuchlichsten ist der sog. Diversitätsindex (H_s) nach SHANNON & WEAVER (1949), mit dem die relative Häufigkeit einer jeden Art aus einer bestimmten Gruppe berechnet wird.

$$H_s = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

H_s : Diversitätsindex der s-Arten
 p_i : relative Häufigkeit der Art i

Je geringer der Wert von H_s ist, desto stärker ist das Vorherrschen einer oder weniger Arten. Wenn nur eine Art vorkommt, ist der Wert von $H_s = 0$. Im Maximum kann H_s gleich dem \ln der Artenzahl werden; in dem Fall ist die Anzahl der Individuen für alle Arten gleich.

Zum Vergleich verschiedener Fangmethoden, Jahre und Standorte, ist die Evenness (Äquität) geeignet, die die Auswirkungen unterschiedlicher Artenzahlen eliminiert und die nach

$$E = \frac{H_s}{H_{\max}}$$

berechnet wird. Bei geringer Diversität strebt der Wert von E nach 0, bei hoher nach 1.

In Tabelle 10 sind die Werte für die Diversität (H_s), maximale Diversität (H_{\max}) und Evenness (E) für die verschiedenen Fangmethoden und Jahre – bezogen auf die Individuenzahlen – zusammengestellt; Tabelle 11

faßt die Werte für H_s , H_{max} und E in bezug auf die Biomasse zusammen. Beide Tabellen machen deutlich, daß die Werte für die Evenness mit meist weit über 0,5 außerordentlich hoch liegen, und daß die Unterschiede zwischen den verschiedenen Jahren relativ gering sind. Die geringsten E -Werte wurden für die Biomassewerte der Barberfallen- und der Fotoelektorfänge ermittelt, in denen die großen Ageleniden gegenüber allen übrigen Spinnenarten stark dominieren. Insgesamt sprechen die geringen jährlichen Unter-

Tabelle 10. Diversitäts-Kennwerte der Spinnenfauna für verschiedene Fangmethoden und Jahre, bezogen auf Individuen. FE: Fotoelektoren; BF: Barberfallen; QHL: Quadratproben, L-Schicht; QHF: Quadratproben, F-Schicht; QHH: Quadratproben, H-Schicht.

Fangmethode	Jahr	Diversität H_s	Maxim. Div. H_{max}	Evenness E
FE	79	3,038	4,807	0,632
FE	80	3,497	5,248	0,666
FE	81	3,482	4,954	0,703
FE	82	3,490	5,285	0,660
BF	77	3,427	4,954	0,692
BF	78	2,911	4,459	0,653
BF	79	2,616	3,807	0,687
BF	80	3,219	4,585	0,702
BF	81	3,139	4,459	0,704
BF	82	3,482	5,000	0,691
QHL	77	2,503	2,807	0,892
QHL	78	2,484	3,170	0,748
QHL	79	1,717	2,322	0,739
QHL	80	3,178	3,459	0,867
QHL	81	2,275	3,000	0,707
QHL	82	1,883	2,322	0,809
QHF	77	1,701	3,170	0,537
QHF	78	2,063	3,700	0,557
QHF	79	2,125	3,322	0,640
QHF	80	2,339	4,087	0,572
QHF	81	1,939	3,700	0,524
QHF	82	2,360	3,906	0,604
QHH	77	1,166	2,000	0,583
QHH	78	1,609	2,585	0,622
QHH	79	2,242	3,000	0,747
QHH	80	1,451	2,585	0,561
QHH	81	1,315	2,000	0,657
QHH	82	2,620	3,451	0,762

schiede, die relativ hohe Evenness und auch die hohe Biomassedominanz der stetigen Arten dafür, daß es sich in dem untersuchten Buchenwaldboden um eine ausgewogene Klimaxbiozönose handelt (vgl. auch FRIEBE 1983), obwohl die Stetigkeit und zum Teil auch die Artensättigung relativ gering sind. Dabei wird die geringe Artensättigung aber teilweise dadurch vorgetäuscht, daß im Jahre 1982 durch das „Chemikalienprogramm“ die Versuchsflächen ausgeweitet und der Probenumfang verfünffacht wurden.

Tabelle 11. Diversitäts-Kennwerte der Spinnenfauna für verschiedene Fangmethoden und Jahre, bezogen auf Biomasse. FE: Fotoelektoren; BF: Barberfallen; QHL: Quadratproben, L-Schicht; QHF: Quadratproben, F-Schicht; QHH: Quadratproben, H-Schicht.

Fangmethode	Jahr	Diversität H_s	Maxim. Div. H_{max}	Evenness E
FE	79	1,857	4,087	0,454
FE	80	1,862	3,907	0,447
FE	81	1,769	3,907	0,453
FE	82	1,843	4,018	0,458
BF	77	1,848	3,907	0,473
BF	78	1,834	3,907	0,469
BF	79	1,725	3,170	0,544
BF	80	1,527	3,907	0,391
BF	81	1,474	3,700	0,398
BF	82	1,802	3,943	0,457
QHL	77	2,137	2,585	0,827
QHL	78	1,720	3,000	0,573
QHL	79	1,673	2,000	0,836
QHL	80	2,213	3,000	0,738
QHL	81	1,457	2,322	0,627
QHL	82	1,539	2,345	0,653
QHF	77	1,669	2,807	0,595
QHF	78	2,242	3,322	0,675
QHF	79	2,420	3,322	0,728
QHF	80	2,823	3,907	0,723
QHF	81	2,302	3,170	0,726
QHF	82	2,869	3,907	0,734
QHH	77	1,503	1,585	0,948
QHH	78	2,046	2,585	0,792
QHH	79	1,793	2,807	0,639
QHH	80	1,755	2,000	0,878
QHH	81	1,708	2,000	0,854
QHH	82	2,421	3,230	0,749

5. Siedlungsdichte der Spinnen

Über die Siedlungsdichte der Spinnen im untersuchten Buchenwaldboden geben die Ergebnisse der Quadratproben Auskunft. Die Mittelwerte aller Spinnenfänge aus den Quadratproben (1977–1982) sind in Abbildung 3 differenziert nach Bodenschichten und Monaten dargestellt. Die Abbildung zeigt, daß in der F-Schicht die meisten Spinnen leben, weitaus mehr als in der L- und in der H-Schicht. Gemittelt über alle Monate und Untersuchungsjahre beträgt die Siedlungsdichte der Spinnen in der L-Schicht 26 Indiv./m², in der F-Schicht 81 Indiv./m² und in der H-Schicht 21 Indiv./m². Insgesamt leben im Mittel 128 Spinnen auf 1 m² der Untersuchungsfläche. Als Minimalwert wurden im Monat 60 Spinnen pro m² und als Maximalwert 246 Spinnen pro m² ermittelt. Adiert man noch die Zahl der Spinnen, die in Berleseproben aus dem handverlesenen Material gewonnen wurden, so ergibt das eine mittlere Siedlungsdichte von 139 ± 84 Spinnen pro m².

Über die Populationsentwicklung der Spinnen im Jahresverlauf gibt die Abbildung 4 Auskunft, in der die gleitenden Mittel aller Spinnenfänge aus den Quadratproben der Jahre 1977–1982, getrennt nach Monaten und Bodenschichten aufgetragen sind. Es zeigt sich hier in der L-Schicht ein ausgeprägtes Sommermaximum, das seinen Gipfel im Frühsommer (Juni) hat. Die Unterschiede in den Fangzahlen aus Winter- und Sommer-

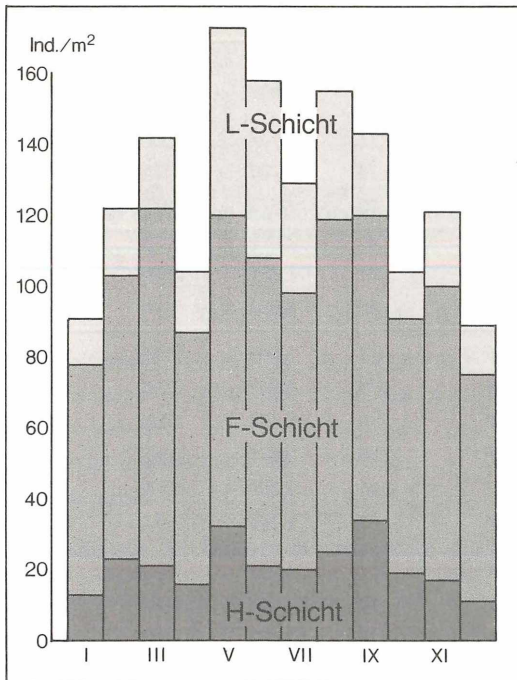


Abbildung 3. Durchschnittliche monatliche Siedlungsdichte der Spinnen in den drei Schichten der Bodenstreu, ermittelt aus den Quadratproben der Jahre 1977–1982.

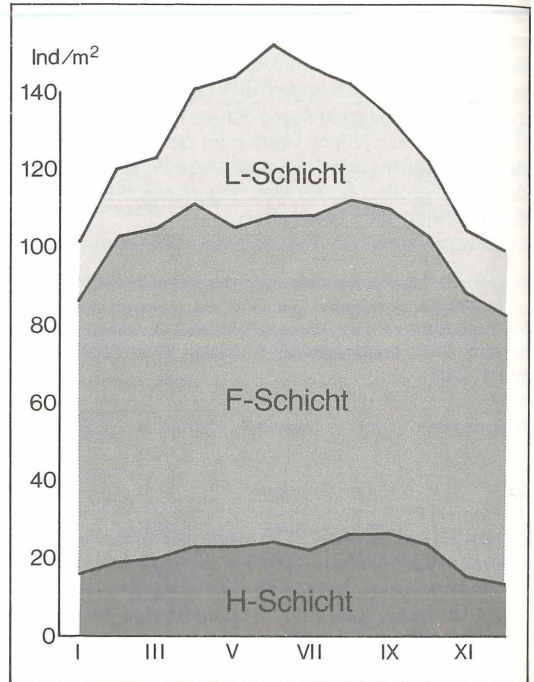


Abbildung 4. Durchschnittliche monatliche Siedlungsdichte der Spinnen in den drei Schichten der Bodenstreu, ermittelt aus den Quadratproben der Jahre 1977–1982 (gleitendes Mittel).

monaten verringern sich mit zunehmender Tiefe der Bodenschicht. Neben einer generellen Zunahme der Spinnenfänge im Frühjahr bzw. schon im späten Winter und einer entsprechenden Abnahme im Herbst läßt die Häufigkeitskurve einen schwachen Frühjahrgipfel in der F-Schicht und einen schwachen Spätsommertypus in der H-Schicht erkennen.

Die Abbildung 5 zeigt das gleitende Mittel der Biomassewerte aller Spinnen aus den Quadratproben der Jahre 1977–1982, getrennt nach Monaten und Bodenschichten. Sie bringt den Jahresrhythmus stärker zum Ausdruck, da hier auch das Wachstum der Tiere mit eingeht. Es zeigt sich, daß die Biomasseproduktion der L-Schicht größer ist, als es dem Individuenanteil der dort gefundenen Spinnen entspricht. Das beruht im wesentlichen auf dem in der L-Schicht relativ höheren Anteil an großen Ageleniden *Coelotes inermis* und *Coelotes terrestis* und von *Amaurobius fenestralis*.

Gegenüber der entsprechenden Häufigkeitskurve der Individuen (Abb. 4) zeigt die Biomassekurve der F-Schicht eine Zweigipfeligkeit mit Maxima im Februar und im Juli. In der H-Schicht zeigt sich vor allem, daß das Sommermaximum gegenüber der F-Schicht auf den Frühsommer vorverlegt wird. Der in allen Biomassekurven erkennbare Anstieg von Januar zu Februar beruht zum wesentlichen Teil auf einer Zunahme der Jungtiere, die sich auch in den Kurvenverläufen der Ab-

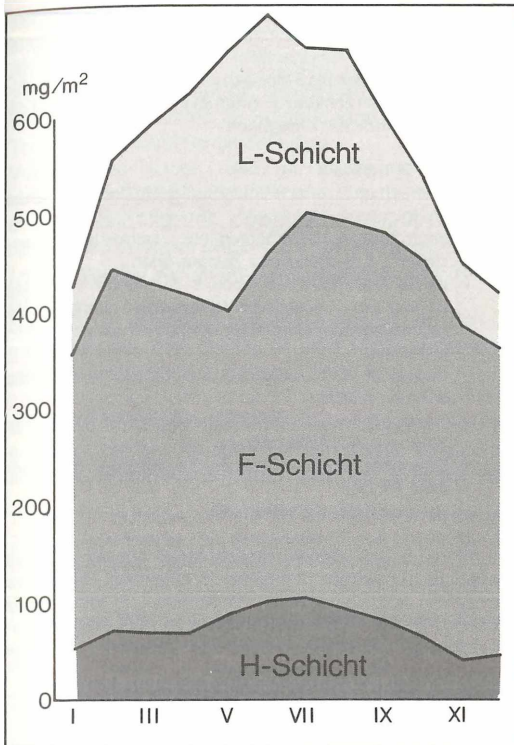


Abbildung 5. Durchschnittliche monatliche Biomasse der Spinnen in den drei Schichten der Bodenstreu, ermittelt aus den Quadratproben der Jahre 1977–1982 (gleitendes Mittel).

bildung 4 niederschlägt. Bei der Biomasseberechnung wird die Masse der Jungtiere in tieferen Bodenschichten überbewertet. Das liegt daran, daß für die Jungtiere ein mittleres Gewicht aus allen im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Jungtieren ermittelt wurde (Tab. 6), das auch die Biomasse relativ großer, nicht geschlechtsreifer Ageleniden, Thomisiden und Lycosiden einschließt, deren Anteil in tieferen Bodenschichten gering ist. Die Tatsache, daß in allen Bodenschichten, gemittelt über 6 Jahre, im Februar mehr Jungtiere in der Handauslese gefunden wurden als im Januar, läßt sich nur dadurch erklären, daß gegen Ende des Winters Jungspinnen schlüpfen.

Der Abfall der Biomassekurve, der in der F-Schicht von Februar bis Mai zu erkennen ist, beruht im wesentlichen auf Wanderungen von Jungtieren und adulten Spinnen, die sich im Winter in tiefere Bodenschichten zurückgezogen hatten und mit Beginn der wärmeren Jahreszeit verstärkt in die Laubschicht zurückkehren. Das zeigt sich am Verlauf der L-Schicht-Kurve, die den Abfall der F-Schicht-Kurve vollständig kompensiert und darüber hinaus noch eine Steigung erkennen läßt. Diese Steigung beruht darauf, daß neue Jungtiere hinzukommen und Jungtiere sich zu Adulten entwickeln.

6. Ökologie der nachgewiesenen Arten

Die Angaben zur Ökologie der Spinnenarten, wie sie TRETZEL (1952) und HEYDEMANN (1960) verwenden, bergen aufgrund ihrer sehr feinen Rasterung die Gefahr, daß sie eine Genauigkeit vortäuschen, die mit den Methoden der Feldarachnologen nicht erreicht werden kann. Tatsächlich wissen wir bisher noch zu wenig über die Ansprüche der Spinnen an Feuchtigkeit, Wärme und Belichtung und berücksichtigen außerdem nur ungenügend die ungleichmäßige Verteilung der Arten im Habitat (Clustering; vgl. ALBERT 1982) sowie die mögliche Erweiterung der ökologischen Potenz unter Konkurrenzdruck. Weitere wenig untersuchte Faktoren sind die Bedingungen für die Besiedelung von Kleinhabitaten. Hinzu kommt noch, daß aufgrund der teilweise hohen Vagilität mancher Spinnenarten der Fundort einer Art nicht immer mit dem tatsächlich bevorzugten Lebensraum übereinstimmen muß. Um einer zu rasch gefällten Entscheidung zu entgehen, ist es wichtig, daß die Anzahl der gesammelten Individuen einer Art sowie die Erfassungsmethode bei der ökologischen Einschätzung im Freiland berücksichtigt werden.

Wir schließen uns der Forderung von DUFFEY (1978) an, der zum einen eine vermehrte Erforschung der ökologischen Ansprüche im Labor fordert, wie sie u. a. von SCHAEFER (1976), TRETZEL (1961) und BUCHE (1966) durchgeführt wurde, sowie der Forderung nach detaillierteren und vergleichbareren Angaben zu den Fundorten im Freiland, wie sie z. B. pflanzensoziologische Aufnahmen, Angaben zur Vegetationsentwicklung und -höhe, bodenkundliche Daten sowie mikroklimatische Messungen darstellen.

Da wir nicht in der Lage waren, alle diese Forderungen zu erfüllen, waren wir zu einer größeren Rasterung der ökologischen Angaben gezwungen. Wir verwenden dabei die Kategorien, die von BARNDT (1982) für die Carabiden von Berlin (West) entwickelt wurden. Diese wurden entsprechend den Erfordernissen für die Spinnenfauna modifiziert.

6.1 Erläuterung der ökologischen Definitionen und der verwendeten Abkürzungen

Spalte ÖK in den Tabellen 1, 12, 13 und 14

Belichtete Lebensräume:

- h = hygrobiont/-phil (z. B. Moore, Sumpfwiesen)
- (h) = überwiegend hygrophil (auch in trockeneren Lebensräumen [Frischwiesen])
- x = xerobiont/-phil (z. B. Trockenrasen, Ruderalflächen)
- (x) = überwiegend xerophil (auch auf Äckern)
- eu = euryhygr (keine Bevorzugung der Feuchtigkeitsverhältnisse erkennbar)

Waldstandorte:

- hw = Naßwälder (Alneten, Pruno-Fraxineten)
- (h)w = mäßig feuchte Wälder (Fageten, Quercu-Carpineten)
- (x)w = mäßig trockene Wälder (Pino-Querceten, Fago-Querceten)
- euw = eurytop in Wäldern (nassen bis trockenen)
- (w) = überwiegend/auch in Wäldern

Spezielle Standorte und Anpassungen:

- syn = synanthrop im engeren Sinne (in und an Gebäuden, in Kellern, Ställen, etc.)
 sko = skotobiont/-phil (unter Steinen, in Kellern, Kleintierbauten, Höhlen etc.)
 th = thermobiont (Bevorzugung höherer Temperaturen erkennbar, Südexposition von Steinen, Bäumen, Hauswänden etc.)
 arb = arboricol (an/auf Bäumen/Sträuchern lebend)
 R = an/unter Rinde (in Zusammenhang mit arb)

Spalte Reif in Tabelle 1

Bei der Zuordnung der Arten zu bestimmten Fortpflanzungstypen wurden die Begriffe zugrunde gelegt, wie sie von TRETZEL (1954) entwickelt wurden. Die Abkürzungen bedeuten im einzelnen:

Eurychrone Reifezeiten:

- I = *Porrhomma egeria*-Typ; keine Jahreszeit scheint Hauptreifezeit zu sein, es werden das ganze Jahr über adulte Tiere neben verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden (bei Arten, die in Höhlen und unter Rinde leben, verbreitet)
 II = eurychron mit Hauptfortpflanzungszeit im Sommer (*Pachygnatha clercki*-Typ)
 III = eurychron mit Hauptfortpflanzungszeit im Winter (*Lepthyphantes cristatus*-Typ)

Stenochrone Reifezeiten:

- IV = diplochron mit einer Aktivitätsperiode im Frühjahr und einer zweiten im Herbst, (*Coelotes inermis*-Typ), scheint keine Allgemeingültigkeit zu haben, da in bestimmten Klimaten, z. B. im maritimen Klima, entweder eine der beiden Aktivitätsphasen unterbleibt oder eine durchgängige Aktivitätsphase vom Herbst bis zum Frühjahr durchlaufen wird, s. HEYDEMANN (1960) und VON BROEN & MORITZ (1963). Wichtiger erscheint uns die Frage, ob eine Art bi- oder multivoltin ist, d. h. zwei oder mehrere Generationen pro Jahr hervorbringt, was im Freiland infolge der Schwierigkeit bei der Bestimmung der Jugendstadien schwer zu entscheiden ist.
 V = diplochron mit einer Hauptaktivitätszeit im Sommer, einer zweiten im Winter (*Micrargus herbigradus*-Typ)
 VI = Bei diesem als *Pirata latitans*-Typ bezeichneten Aktivitätsmodus sind die Männchen (meist sommer-)stenochron, während die Weibchen eine weitgehend eurychrone Erscheinung aufweisen. Dabei ist es manchmal schwierig, Spinnen diesem Reifetyp zuzuordnen, da vielfach nicht geklärt ist, ob Männchen oder Weibchen das gleiche Stratum besiedeln. So kann das Männchen nach einer kurzen Aktivitätsphase am Boden in ein höheres Stratum wechseln, das Weibchen am Boden bleiben oder aufgrund von klimatischen Faktoren die Lebenszeit der Weibchen verlängert werden. Als Beispiel konnten während des warmen und trockenen Sommers in Berlin noch bis zum Oktober reife Weibchen von *Pirata hygrophilus* und *Pardosa lugubris* angetroffen werden (PLATEN unveröffentl.)
 VII = stenochron sommerreif (auf die „eigentlichen“ Sommermonate Mitte Juni – Mitte September beschränkt), z. B. *Histopona torpida* (C. L. KOCH)
 VII a = stenochron frühlingsreif (März – Mitte Juni), z. B. *Philodromus margaritatus* (CLERCK)
 VII b = stenochron herbstreif (September – Ende November), z. B. *Drapetisca socialis* (SUNDEVALL)
 VIII = stenochron winterreif (*Centromerus sylvaticus*-Typ).

Die Fortpflanzungstypen VII a und VII b wurden zusätzlich eingeführt, da stenochron-sommerreif eine größere Zeitspanne umfassen würde, als die eigentliche Definition des Begriffes stenochron (Aktivitätszeit bis 3 Monate) zuläßt. Zum anderen rechtfertigt das Auftreten zahlreicher Arten im Frühjahr und Herbst die Einführung zusätzlicher Kategorien.

Spalte Strat in Tabelle 1

Auch hier richten wir uns nach TRETZEL (1952). Danach sind die Straten wie folgt definiert:

- 0 = unter Steinen, in Tierbauten, etc., „terrestrische Assoziation“, z. B. zahlreiche *Zelotes*-Arten
 1 = auf der Bodenoberfläche oder in den oberen 10 cm des Bodens aktiv, „epigäische Assoziation“; dies gilt für die gefundenen *Coelotes*-Arten ebenso wie für die meisten Lycosidae.
 2 = Bewohner der Krautschicht, z. B. zahlreiche Salticidae und Linyphiidae
 3 = Bewohner der Strauchschicht und der unteren Äste der Bäume, z. B. *Diaea dorsata*
 4 = Bewohner der Bäume und der Baumrinde, z. B. *Drapetisca socialis*
 5 = Bewohner der Kronenschicht

Die Straten 3 + 5 können möglicherweise zusammengefaßt werden, da hier vielfach Übergänge im Aufenthalt der Arten zu beobachten sind. So wurde die den Kronenraum bewohnende Art *Dendryphantus rudis* von WUNDERLICH (mdl. Mitt.) auf niederen Zweigen angetroffen und von PLATEN (unveröff.) in einer Barberfalle im Raum Berlin gefangen.

Der Zusatz des Buchstaben H vor der Angabe des Stratum bedeutet, daß diese Art in Höhlen bzw. Kleintierbauten lebt.

6.2 Charakteristische Spinnenarten des Untersuchungsgebietes

Dominante Arten

Bei der Ausweisung von charakteristischen Arten wurde davon ausgegangen, welche Arten in mindestens einer der Fangmethoden und in mindestens einem Fangjahr wenigstens subdominant in Erscheinung traten. Zum anderen wurde aus dem ökologischen Typ geschlossen, ob diese Art den „Waldarten“ oder anderen Biotopen zuzurechnen ist. Tabelle 12 zeigt die Zuordnung der gefangenen Arten zu den ökologischen Typen, wobei die Summe größer als 100 % ist, da Mehrfachangaben möglich waren: 34 Arten (38,6 %) gehören demnach zum ökologischen Typ der Bewohner mäßig feuchter Wälder (h/w). Bei den Dominanten und Subdominanten (s. Tab. 13) gehören 14 Arten (73,7 %) diesem ökologischen Typ an.

Stetige Arten

Weiterhin gehören zu diesen für das Untersuchungsgebiet typischen Arten auch solche, die zwar mit einer geringen Dominanz auftreten, die jedoch eine hohe Stetigkeit aufweisen und mindestens in 4 der 6 Untersuchungsjahre gefangen wurden.

Nach Ausschluß der Arten *Erigone atra*, die nach DUFREY (1958) als Primärbesiedler und aktiver Fadenflieger zunächst in jedem Lebensraum auftreten kann und

auch nur in einem Jahr (1982) mit 3,9 % subdominant erschien, und *Walckenaeria nudipalpis*, die als typische Art von Mooren und Bruchwäldern auch nur 1982 mit 2,6 % subdominant auftrat, lassen sich als Charakterarten des Fanggebietes 20 Spinnenarten nennen, die in Tabelle 14 zusammengestellt sind.

Von den von THALER (1982) genannten montanen und subalpinen Gebirgswaldarten finden sich im Untersuchungsgebiet folgende: *Coelotes inermis*, *Coelotes terrestris*, *Asthenargus paganus*, *Diplocephalus latifrons*, *Lepthyphantes alacris* und *Lepthyphantes leptyphan-tiformis*.

Nach den Ergebnissen unserer Untersuchung, den Ergebnissen aus dem Solling (ALBERT 1982) und den ersten Auswertungen aus dem Forst Burgholz (ALBERT 1978, KOLBE & PLATEN, unveröff.) müssen als Charakterarten der Mittelgebirgswälder noch folgende Spinnenarten genannt werden: *Amaurobius fenestralis*, *Cryphoea silvicola*, *Histoipona torpida*, *Robertus scoticus*, *Wal-*

Tabelle 12. Verteilung der auf der Versuchsfläche ermittelten Zahl der Spinnenarten auf ökologische Typen (mehrfache Zuordnung möglich, daher Prozentsumme > 100).

Ökologischer Typ	Anzahl der Arten	Prozent
Anzahl der Arten	88	
Offene Biotope	21	23,9
h und (h) (Naßstandorte)	9	10,2
x und (x) (Trockenstandorte)	5	5,7
eu (ohne Bevorzugung der Feuchte)	7	8,0
Waldstandorte	63	71,6
(x)w und (x)(w) (mäßig trockene Wälder)	19	21,6
(h)w und (h)(w) (mäßig feuchte Wälder)	34	38,6
hw und h(w) (Naßwälder)	1	1,1
Spezielle Anpassungen	9	10,2
syn (synanthrope Standorte)	1	1,1
sko (unter Steinen, in Kellern)	3	3,4
th (thermophil)	4	4,6
Ohne Einschätzung	2	2,3

Tabelle 13. Verteilung der auf der Versuchsfläche ermittelten Zahl an dominanten und subdominanten Spinnenarten auf ökologische Typen.

Ökologischer Typ	Anzahl der Arten	Prozent
Anzahl der Arten	19	100,0
h und (h) (Naßstandorte)	2	10,5
(h)w (mäßig feuchte Wälder)	14	73,7
(x)w (mäßig trockene Wälder)	3	15,8

ckenaeria corniculans, *Jacksonella falconeri*, *Porrhoma palladium* (auch bei THALER 1982 genannt), *Pseudocarorita thaleri*, *Rhabdoria diluta*, *Lepthyphantes zimmermanni*, sowie allerdings auch *Labulla thoracica* und *Pityohyphantes phrygianus*, obwohl letztere auffälligerweise häufiger in Fichtenwäldern der Mittelgebirge in Erscheinung treten. Es ist allerdings bis heute ungeklärt, welche Faktoren diese Bevorzugung der Nadelwaldstandorte verursachen, jedoch ist sie bei ALBERT (1982) und aus dem Forst Burgholz (KOLBE & PLATEN, unveröff.) ablesbar.

Diese Liste der charakteristischen Gebirgswaldarten ist sicher noch lückenhaft, da aus vielen mitteleuropäischen Mittelgebirgen noch keine vergleichbaren Untersuchungen vorliegen. Bei den oben genannten Charakterarten der Mittelgebirgswälder handelt es sich wahrscheinlich nicht um Arten, die an eine bestimmte Höhenstufe, sondern eher um solche, die an bestimmte Feuchtigkeitsverhältnisse gebunden sind, da die meisten der aufgeführten Arten auch in luft- und bodenfeuchten Wäldern des Flachlandes vorkommen.

Tabelle 14. Charakteristische Spinnenarten des Untersuchungsgebietes mit Angaben zum ökologischen Typ (Erklärungen der Abkürzungen in Kapitel 6.1), zur Stetigkeit und zur Dominanz. Die Stetigkeit gibt die Anzahl der Jahre an, in denen eine Art mit wenigstens einer der verwendeten Methoden von 1977–1982 auf der Versuchsfläche gefangen wurde. +++: mindestens 1 Jahr eudominant; ++: mindestens in 1 Jahr mit einer Dominanz von 1–10 %.

	Ökolog. Typ	Stetigk.	Dominanz
<i>Amaurobius fenestralis</i>	(h)w,arb,R	6	+++
<i>Neon reticulatus</i>	(h)w	6	++
<i>Cicurina cicur</i>	(x)(w)	6	++
<i>Coelotes inermis</i>	(h)w	6	+++
<i>Coelotes terrestris</i>	(h)w	6	+++
<i>Histoipona torpida</i>	(h)w	6	+++
<i>Hahnina montana</i>	(h)w	6	+++
<i>Robertus lividus</i>	(x)w	5	++
<i>Saloca diceros</i>	(h)w	6	++
<i>Walckenaeria corniculans</i>	(h)w	5	++
<i>Walckenaeria cucullata</i>	(x)w	5	++
<i>Centromerus aequalis</i>	(h)w	4	++
<i>Tapinocyba insecta</i>	(h)w	4	++
<i>Lepthyphantes flavipes</i>	(h)w	6	++
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	(h)w	6	++
<i>Macrargus excavatus</i>	(x)w	5	++
<i>Macrargus rufus</i>	(h)w	6	+++
<i>Microneta viaria</i>	(h)w	5	++
<i>Pseudocarorita thaleri</i>	(h)w	5	++
<i>Rhabdoria diluta</i>	(h)w	6	++

6.3 Quellen für die ökologische Einschätzung der Arten

Die ökologische Einschätzung der meisten Arten wurde nach folgenden Autoren vorgenommen: ALBERT (1978, 1982), BRAUN (1959, 1960, 1961, 1969 a, b), VON BROEN & MORITZ (1962, 1963, 1964), CASEMIR (1954/55 c, 1962, 1976), DAHL (1908), HEYDEMANN (1960), KNÜLLE (1953), LOCKET & MILLIDGE (1951, 1953), LOCKET, MILLIDGE & MERRETT (1974), RABELER (1931), REIMOSER (1937), THALER (1982, 1983), THIELE (1965), TRETZEL (1952), WIEHLE (1931, 1937, 1953, 1956, 1960, 1963, 1965), WUNDERLICH (1968, 1971, 1972 a, 1973 b, 1975, 1982).

Für die Arten *Apostenus fuscus* (WESTRING), *Asthenargus paganus* (SIMON), *Jacksonella falconeri* (JACKSON), *Monocephalus castaneipes* (SIMON), *Saloca dicerus* (O. P. CAMBRIDGE), *Agyneta mollis* (O. P. CAMBRIDGE), *Centromerus aequalis* (WESTRING), *Centromerus serratus* (O. P. CAMBRIDGE), *Lepthyphantes alacris* (BLACKWALL), *Lepthyphantes leptyphantiiformis* (STRAND), *Linyphia frutetorum* (C. L. KOCH), *Porrhomma microphthalum* (O. P. CAMBRIDGE), *Pseudocarorita thaleri* (SAARISTO) und *Rhabdoria diluta* (O. P. CAMBRIDGE) wurde nach den spärlichen Angaben in der obengenannten Literatur sowie vor allem nach unseren Ergebnissen aus dem Stadtwald Ettlingen und nach denen von ALBERT (1982), KOLBE & PLATEN (unveröff.) und PLATEN (unveröff.) eine ökologische Einschätzung vorgenommen (s. Tab. 1). Die Arten *Eperigone trilobata* (EMERTON) und *Porrhomma oblitum* (O. P. CAMBRIDGE) konnten aufgrund der spärlichen Funde nicht eingeordnet werden.

6.4 Kennzeichnung der Arten die mit den verwendeten Fangmethoden unzureichend erfaßt wurden

In Tabelle 15 finden sich die 68 Arten, die mit Ausnahme von *Erigone atra* und *Walckenaeria nudipalpis* mit keiner Fangmethode und in keinem Jahr mit höherer Dominanz als subzedent in den Proben auftraten und daher nicht zum zentralen Bestandteil der Spinnenzönose des Fanggebietes gehören oder aufgrund unzureichender Fangmethoden für das Gebiet nicht häufig genug nachgewiesen wurden; dazu gehören vor allem die Arten, die höhere Straten, insbesondere die Baumschicht bewohnen. 16 Arten (23,5 %) gehören zu dieser Kategorie. Als Fadenflieger (Primärbesiedler) wurden 11 Arten (16,2 %) gekennzeichnet, 11 Arten (16,2 %) sind den nassen Lebensräumen, 10 Arten (14,7 %) den trockenen Lebensräumen zuzurechnen. 6 Arten (8,8 %) sind als ausgesprochen thermophil zu bezeichnen, 9 Arten (13,2 %) sind auch im übrigen Gebiet von Deutschland selten gefangen worden, während 16 Arten (23,5 %) nicht zu den Waldarten zu rechnen sind und offene Lebensräume bewohnen. Bei *Centromerus sylvaticus* und *Diplostyla concolor* kann noch hinzukommen, daß sie zwar Wälder bewohnen, aber auf eine ausgeprägte Krautschicht angewiesen sind, die auf der Versuchsfäche im Stadtwald Ettlingen fehlt. Von 27 Arten (39,7 %) sind uns die Gründe, warum diese im Untersuchungsgebiet nur in geringer Anzahl vorkommen, nicht be-

Tabelle 15. Zusammenstellung der Arten, die nicht zur typischen Spinnenfauna des Untersuchungsgebietes gezählt wurden, mit Angaben von Gründen für ihr spärliches Auftreten in der Versuchsfäche. F: Fadenflieger, Primärbesiedler; S/B: Bewohner der Strauch-/Baumschicht; H: aus nasserem Lebensräumen eingewandert; TH: thermophil; R: Rarität; O: aus offeneren Biotopen (z. B. Wiesen) eingewandert; ?: Gründe für geringe Fangzahlen unbekannt.

	F	S/B	H	X	TH	R	O	?
<i>Dysdera erythrina</i>							+	
<i>Harpactea hombergi</i>		+						
<i>Segestria senoculta</i>		+						
<i>Zelotes subterraneus</i>				+	+		+	
<i>Clubiona comta</i>		+		+				
<i>Clubiona terrestris</i>		+						
<i>Anyphaena accentuata</i>		+						
<i>Diaea dorsata</i>		+						
<i>Philodromus cespitum</i>		+		+				
<i>Philodromus collinus</i>		+						
<i>Philodromus margaritatus</i>		+		+	+			
<i>Pirata hygrophilus</i>			+					
<i>Pisaura mirabilis</i>								+
<i>Tegenaria silvestris</i>		?+						
<i>Antistea elegans</i>			+					+
<i>Hahnia pusilla</i>			+					
<i>Pholcomma gibbum</i>				+		+		
<i>Theridion melanurum</i>					+			+
<i>Theridion pallens</i>	+	+						
<i>Pachygnatha degeeri</i>	+		+	+			+	
<i>Araneus diadematus</i>		+						
<i>Araniella cucurbitana</i>		+						
<i>Theridiosoma gemmosum</i>			+				+	
<i>Areoncus humilis</i>	+		+				+	
<i>Ceratinella brevis</i>								+
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	+						+	
<i>Diplocephalus hiemalis</i>								+
<i>Diplocephalus latifrons</i>								+
<i>Diplocephalus picinus</i>				+				
<i>Drapetisca socialis</i>		+						
<i>Eperigone trilobata</i>								+
<i>Erigone atra</i>	+						+	
<i>Erigone dentipalpis</i>	+						+	
<i>Gonatium isabellinum</i>	+	+						
<i>Gongyliidium latebricola</i>						+		+
<i>Gongyliidium murcidum</i>			+			+	+	
<i>Monocephalus castaneipes</i>						+		+

	F	S/B	H	X	TH	R	O			
<i>Pocadicnemis pumila</i>					?+		+		<i>Hahnia montana</i> (BLACKWALL, 1841)	
<i>Silometopus reussi</i>				+			+	Abundanz		Dominanz
<i>Walckenaeria incisa</i>						+	?+	Quadratproben	1949	21,2 %
<i>Walckenaeria mitrata</i>							+	Fotoelektoren	599	15,2 %
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>			+					Barberfallen	61	1,7 %
<i>Walckenaeria unicornis</i>			+					Ökologie: Die Art ist eine typische Bewohnerin der Streu von mesophilen Mittelgebirgswäldern. Ihre ökologischen Ansprüche wurden als ombrobiont, hemihygrophil – hygrophil nach TRETZEL (1952) gekennzeichnet.		
<i>Agyneta mollis</i>	+		?+				+	Reifezeit: Eurychron mit Hauptkopulationszeit in den Sommermonaten (Typ II) nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit.		
<i>Agyneta rurestris</i>	+			+			+	Stratum: Auf der Bodenoberfläche oder in den oberen 10 cm des Bodens (TRETZEL 1952).		
<i>Bathypantes gracilis</i>	+						+	Verbreitung: Mittel- und Westeuropa (D, NL, GB, CH, F, A).		
<i>Centromerus expertus</i>			+				+	<i>Hahnia montana</i> ist im Untersuchungsgebiet mit 2609 gefangenen adulten Individuen die bei weitem häufigste Spinne. Mit 1949 Individuen wurde sie in den Handauslesen am häufigsten, mit insgesamt 61 Individuen in den Barberfallen am seltensten gefangen (1977–1982). Damit ist sie eine typische Streubewohnerin mit geringer Aktivitätsabundanz an der Bodenoberfläche.		
<i>Diplostyla concolor</i>							+	CASEMIR (1955) bezeichnet sie als die häufigste <i>Hahnia</i> -Art seines Sammelgebietes am Niederrhein, HARM (1966) bezeichnet sie ebenfalls als Laubstreubewohnerin der montanen Stufe, HARMS (1969) fing sie auf dem Spitzberg bei Tübingen. Im Solling wird von ALBERT (1982) keine <i>Hahnia</i> -Art genannt, während im Forst Burgholz <i>Hahnia onodium</i> (SIMON) und <i>Hahnia nava</i> (BLACKWALL) von THIELE (1956) genannt werden. Die Verbreitung der Spezies in Deutschland scheint somit inselartig zu sein.		
<i>Linyphia frutetorum</i>		+			+			<i>Eperigone trilobata</i> (EMERTON, 1882)		
<i>Apostenus fuscus</i>							+	Abundanz: 1 Männchen im November 1981 (Fotoelektor)		
<i>Asthenargus paganus</i>							+	Reifezeit: für Europa unbekannt		
<i>Jacksonella falconeri</i>						+	+	Stratum: für Europa unbekannt		
<i>Haplodrassus silvestris</i>							+	Verbreitung: USA und Mitteleuropa (D)		
<i>Zora spinimana</i>							+	<i>Eperigone trilobata</i> wurde in unserem Sammelgebiet erstmals für Europa nachgewiesen. Sie muß daher erst in jüngster Zeit aus Nordamerika eingeschleppt worden sein. VON HELSDINGEN (1982) gibt in seiner Arbeit die Verbreitung der Art für das gesamte Gebiet von Nordamerika an, wobei er morphologische Unterschiede zwischen Populationen aus den verschiedenen Bundesstaaten findet, die jedoch keinen Artrang besitzen. Im Bundesstaat Oregon lebt <i>Eperigone trilobata</i> in den Schlauchblättern der Kannenpflanze <i>Darlingtonia californica</i> , in denen sie ihre Netze baut und die hineingeratenen Arthropoden fängt.		
<i>Micrargus herbigradus</i>	+						+	FASHING, der die Art in Oregon sammelte, fand in 39 von 41 untersuchten Exemplaren der Kannenpflanze Spinnen dieser Art, außerhalb der Pflanze jedoch niemals. Über die ökologischen Ansprüche der Art in Europa läßt		
<i>Walckenaeria dysderoides</i>							+			
<i>Walckenaeria monoceros</i>							+			
<i>Walckenaeria obtusa</i>							+			
<i>Centromerus prudens</i>							+			
<i>Centromerus serratus</i>							+			
<i>Centromerus sylvaticus</i>	+						+			
<i>Lepthyphantes pallidus</i>							+			
<i>Lepthyphantes alacris</i>							+			
<i>Lepthyphantes leptyphantif.</i>						+	+			
<i>Oreonetides abnormis</i>							+			
<i>Porrhomma egeria</i>						+				
<i>Porrhomma microphthalmum</i>							+			
<i>Porrhomma oblitum</i>						+				

kannt. Auch diese Prozentzahlen ergeben zusammen gerechnet mehr als 100 %, da für die Vorzugsbiotope bzw. Gründe für die geringen Fangzahlen Mehrfachnennungen möglich waren.

7. Faunistische Besonderheiten

Als faunistische Besonderheiten werden im folgenden solche Arten aufgeführt, die bisher in Deutschland nur selten oder in geringer Anzahl gefunden wurden, soweit unsere Untersuchungen die Kenntnis ihrer Ökologie und Verbreitung erweitern können.

sich anhand des Einzelfundes keine Aussage machen. Falls sich diese Art in Europa ausbreiten sollte, wäre es interessant, die hiesigen ökologischen Ansprüche zu untersuchen.

Jacksonella falconeri (JACKSON 1908)

	Abundanz	Dominanz
Quadratproben	3	0,03 %
Barberfallen	15	0,4 %
Fotoelektoren	4	0,1 %

Ökologie: Obwohl THALER (1973) und WUNDERLICH (1973 a) die Art in xerothermen Standorten fingen, möchten wir aufgrund der größeren Häufigkeit der Fänge im Solling (ALBERT 1982), im Forst Burgholz (KOLBE & PLATEN unveröff.) und in unserem Sammelgebiet die Art als ombrobiont/hemihygrophil kennzeichnen.

Stratum: Auf der Bodenoberfläche oder in den oberen 10 cm des Bodens.

Verbreitung: Mittel- und Westeuropa (NL, GB, D, A, B, CH).

Jacksonella falconeri wurde von WUNDERLICH (1973 a) und von MORITZ (1973) neu für die deutsche Fauna sowie von THALER (1973) erstmals für Österreich gemeldet. Die Fundorte sind teils xerotherme Trockenhänge bei Zimmern, Baden-Württemberg (WUNDERLICH), Innsbruck, Ötztal und Graubünden (THALER), meist jedoch feuchtere Standorte: Solling (ALBERT 1982), ein Moor in Schleswig-Holstein, wo DAHL die Art bereits 1902 fing, sie aber nicht als die genannte erkannte, Burgholz (KOLBE & PLATEN unveröff.) und unser Sammelgebiet.

Die Art ist sicher in Mitteleuropa weit verbreitet, jedoch wegen ihrer geringen Körpergröße von nur knapp 1 mm oft übersehen oder mit anderen Arten verwechselt worden.

Monocephalus castaneipes (SIMON, 1884)

Abundanz: 1 Männchen im Juni 1982 (Barberfalle)

Ökologie: unbekannt

Reifezeit: unbekannt

Stratum: unter Steinen und in Tierbauten (WIEHLE 1960, LOCKET & MILLIDGE 1953)

Verbreitung: West- und Mitteleuropa (GB, F, CH, E, S, H, D)

LOCKET & MILLIDGE (1953, p. 277) schreiben über Vorkommen und Lebensweise der Art: „On high ground (above 1,000 feet) under stones, etc.; frequent in these localities“; aber auch: „Has been recorded at sea level from the south of England.“ WIEHLE (1960) charakterisiert diese Spinne als eine Hochgebirgsart und nennt einige Weibchenfunde aus dem Zugspitzgebiet aus ca. 2000 m Höhe. Derselbe (1965) führt jedoch zwei weitere nicht alpine Funde von VON BROEN auf Rügen und HARMS von der Schwäbischen Alb an. MORITZ (1973) fing 1967 ein Männchen in Schierke/Harz. Von den neueren Funden sind Fänge von ALBERT (1982) aus Baumektoren im Hochsolling bekannt, was evtl. darauf hindeu-

ten könnte, daß die Art auch höhere Straten bewohnt bzw. zu den Fadenfliegern gehört. Die bisherigen Funde zeigen eine weite Verbreitung auch in nicht alpinen Gegenden und im Flachland an.

Lepthyphantes leptyphantiformis (STRAND, 1907)

(= *L. pisai* MILLER)

Abundanz: 2 Männchen im November 1978 (Barberfalle)

Ökologie: troglobiont und mikrocavernicol in Kleintierbauten in Wäldern der Mittelgebirge

Reifezeit: unbekannt

Stratum: bevorzugt unter Steinen und in Tierbauten

Verbreitung: Mitteleuropa (D, CH, CS, A)

Die Art wurde erstmals von WIEHLE (1965) als *L. pisai* MILLER für die deutsche Spinnenfauna genannt. Er zitiert Funde von DOBAT aus der Schillerhöhle bei Urach/Württemberg und von MILLER aus tiefen Wühlmausgängen sehr schattiger und feuchter Gebirgsmuldenwälder. In letzter Zeit wurde die Art von einigen Autoren genannt, die in geeigneten Lebensräumen untersuchten:

WUNDERLICH (1973 a) fand in Barberfallen bei Zimmern/Baden-Württemberg ein Männchen der Art. Die Fallen standen in einem Steppenheide-Biotop nahe einem Wald und waren von September bis März fängig. ALBERT (1978) meldet 2 Männchen und 1 Weibchen aus dem Forst Burgholz im Landkreis Solingen, die er im Sept./Okt. 1974 in einem nicht näher gekennzeichneten Biotop fing. Schließlich wurde die Art von THALER (1982) aus einem Luzulo-Fagetum des Weghaus- und Wiesenmahdköchels und aus einem Schlucht-Buchenwald nahe dem Murnauer Moos/Bayern gemeldet.

Die spärlichen, aber zerstreuten Funde lassen eine Verbreitung in Mittelgebirgswäldern Europas vermuten.

Porrhomma oblitum (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1870)

Abundanz: 3 Weibchen im Juli 1982 (Quadratproben),

1 Weibchen im April 1982 (Barberfallen),

1 Männchen im Februar 1982 (Fotoelektoren)

Ökologie: unbekannt

Reifezeit: unbekannt

Stratum: Bodenoberfläche, Kraut- und Strauchschicht (LOCKET & MILLIDGE 1953)

Verbreitung: West- und Mitteleuropa (GB, NL, D, A, CH, B, F, SF)

Diese seltene *Porrhomma*-Art wurde erstmals von CASEMIR (1962) für die deutsche Fauna aus einem Sammelgebiet bei Xanten/Niederrhein bekannt. THALER (1968) fand die Art bei Inzing (Nordtirol) und gibt ältere Funde von MÜLLER & SCHENKEL bei Basel und von KAVISTOJO in Finnland an. THALER (briefl. Mitt.) teilte uns freundlicherweise noch weitere neuere Zitate mit: NYFFELER & BENZ bei Zürich, HIPPA & MANNILA in Finnland, VON HELSDINGEN in Holland nennen ebenfalls Funde der Art. WUNDERLICH (mündl. Mitt.) meldete uns ein Exemplar aus einer Barberfalle, die er im Juni aus einem Wald nahe Neuenbürg (bei Pforzheim/Baden-Württemberg) barg, und ein Tier aus Münster ohne nähere Fundanga-

ben. Auch hieraus ist eine weite Verbreitung in Europa abzulesen.

Rhabdoria diluta (O. PICKARD-CAMBRIDGE, 1875)
(= *Centromerus dilutus* [O. P. CAMBRIDGE])

	Abundanz	Dominanz
Quadratproben	204	2,4 %
Barberfallen	28	0,7 %
Fotoeektoren	138	3,8 %

Ökologie: Als Bewohnerin der Bodenstreu wurden ihre Ansprüche an das Licht als ombrophil, diejenigen an die Feuchtigkeit als hygrophil charakterisiert, da auch Funde aus Mooren (PEUS 1928) bekannt sind.

Reifezeit: diplochron, Sommer-Winter-Diplochronie.

Stratum: Auf der Bodenoberfläche oder in den oberen 10 cm des Bodens.

Verbreitung: West-, Mittel- und Osteuropa (GB, F, CH, A, H, SU).

Rhabdoria diluta ist zwar für die deutsche Fauna schon lange bekannt, jedoch nennt WIEHLE (1956) nur wenige Fundorte und Autoren: SCHENKEL (1925), PEUS (1928) und CASEMIR (briefl. Mitt.). Erst der Einsatz von Barberfallen und anderer automatischer Fanggeräte sowie die Verbesserung von Extraktionsmethoden konnte eine nennenswerte Anzahl dieser kleinen Art (um 2 mm Körperlänge) erfassen, so daß die Festlegung der ökologischen Ansprüche und die der Reifezeit erfolgen konnte. Von neueren Autoren wird die Art aus dem Solling gemeldet (ALBERT, 1982), wo sie nur in Barberfallen gefangen wurde, aus dem Forst Burgholz (KOLBE & PLATEN unveröff.) und aus einem Wald bei Pforzheim und vom Hohlohsee bei Kaltenbronn im Schwarzwald (WUNDERLICH pers. Mitt.).

Pseudocarorita thaleri (SAARISTO, 1971)

	Abundanz	Dominanz
Quadratproben	48	0,5 %
Barberfallen	9	0,2 %
Fotoeektoren	140	3,8 %

Ökologie: ombrobiont, hemihygrophil-hygrophil

Reifezeit: stenochron, winterreif

Stratum: Auf der Bodenoberfläche oder in den oberen 10 cm des Bodens

Verbreitung: West- und Mitteleuropa (GB, CH, D, A)

Pseudocarorita thaleri wurde von WUNDERLICH (1972 a) zum erstenmal für Deutschland nachgewiesen, allerdings irrtümlich als *Carorita limnea* bezeichnet. Der Fundort war eine moosreiche Steppenheide bei Zimmern/Baden-Württemberg nahe einem Wald. ALBERT (1978, 1982) nennt die Art aus dem Hochsolling, und WUNDERLICH (1980) gibt einen Fund aus der DDR (Tharandter Wald, BELLMANN leg.) an. Weitere Funde sind von THALER aus dem Raum Göttingen, Höttinger Graben bei Innsbruck und der Schweiz bekannt (nach WUNDERLICH 1980). Auch bei dieser sehr kleinen Art läßt sich eine weitere Verbreitung in Mitteleuropa annehmen, da *P.*

thaleri in der Vergangenheit sicher oft übersehen oder verwechselt wurde.

8. Phänologie, stratigrafische Verteilung und Lebenszyklen

Die Abbildungen 6–10 zeigen die Phänologie der häufigsten Spinnen unseres Sammelgebietes. Die Häufigkeit der pro Monat gefangenen Individuen einer Art ist für die Fangjahre 1977–1982 sowie nach den unterschiedlichen Fangmethoden getrennt aufgetragen. Dabei ist zu beachten, daß die Fotoeektoren erst ab Oktober 1978 eingesetzt wurden.

Aus den Kurven läßt sich allgemein erkennen, daß für eine vollständige Erfassung einer Spinnenzönose der kombinierte Einsatz von Methoden, die die Siedlungsdichte (Quadratproben) und solcher, die die Aktivitätsdichte messen (Barberfallen und Fotoeektoren), unabdingbar ist. In den Quadratproben werden die meist weniger aktiven Weibchen häufiger gefangen als in den Barberfallen und Fotoeektoren, die als aktivitätsbezogene Methoden die lauffaktiven Männchen überrepräsentiert erscheinen lassen. Baumeektoren wurden nicht eingesetzt, so daß die Erfassung vor allem der baumbewohnenden Arten qualitativ und quantitativ lückenhaft blieb.

Spinnen, die überwiegend mit Barberfallen gefangen worden sind: *Cicurina cicur*, *Coelotes inermis*, *Coelotes terrestris*, *Histoipona torpida*, *Centromerus aequalis* (von dieser Art wurden relativ wenige Exemplare gefangen), *Lepthyphantes flavipes*, *Lepthyphantes zimmermanni* und *Macrargus rufus*.

Überwiegend in den Fotoeektoren wurden *Walckenaeria cucullata* und *Pseudocarorita thaleri* gefangen. Die Arten, die am häufigsten in den Quadratproben auftraten, waren *Neon reticulatus* und *Hahnina montana*.

Walckenaeria corniculans und *Rhabdoria diluta* traten etwa gleich häufig in den Quadratproben und den Fotoeektoren auf.

Auch bei *Macrargus rufus*, *Neon reticulatus* und *Hahnina montana* korrelierte das Auftreten in den Quadratproben mit dem in den Fotoeektoren. Die Arten *Coelotes terrestris* und *Coelotes inermis* traten außer in den Barberfallen noch mit hoher Abundanz in den Fotoeektoren auf.

Arten, die mit hoher Abundanz nicht nur in Quadratproben oder Barberfallen, sondern auch in Fotoeektoren gefangen werden, zeigen damit an, daß sie auch höhere Straten besiedeln. Das gilt nach unseren Untersuchungen für *Walckenaeria corniculans*, *Rhabdoria diluta*, *Macrargus rufus*, *Neon reticulatus*, *Hahnina montana*, *Coelotes terrestris* und *Coelotes inermis*, die z. B. von LOCKET & MILLIDGE 1951/1953 als rein epigäische Arten genannt werden. Andererseits gibt es auch Hinweise in der Literatur, die für die Gültigkeit unserer Ergebnisse sprechen: *Neon reticulatus* wurde von BRAUN (1969) und *Macrargus rufus* von TRETZEL (1961) als Bewohner

von Fichtenwipfeln genannt. *Coelotes terrestris* und *Coelotes inermis* wurden von KOLBE & PLATEN (unveröff.) im Staatswald Burgholz weitaus am zahlreichsten in Baumelektoren nachgewiesen. *Hahnia montana* wurde von MERRETT (1983) nur in der Krautschicht gefangen. *Walckenaeria corniculans* schließlich wurde von ALBERT (1982) als Art des Kronenraumes genannt. Außer zur Stratigraphie lassen sich aus den phänologischen Kurven auch Erkenntnisse über Reife- und Fortpflanzungszeiten der Spinnen gewinnen (TRETZEL 1954). So zeigt die Abbildung 8 für *Hahnia montana* einen eurychronen Reifetyp (*Pachygnatha clercki*-Typ) bei TRETZEL (1954) an, bei dem das ganze Jahr über adulte Individuen auftreten, jedoch in den Sommermonaten an einer deutlichen Erhöhung der Laufaktivität der Männchen die Hauptkopulationszeit abzulesen ist. Dem gleichen Reifetyp gehört *Lepthyphantes flavipes* an, von der wir zu allen Jahreszeiten und in allen Untersuchungsjahren ausgewachsene Männchen und Weibchen gefangen haben.

Neon reticulatus gehört dem *Pirata latitans*-Typ TRETZELS an, bei dem die Männchen stenochron auftreten, während die Weibchen noch eurychrones Verhalten zeigen. Nach Untersuchungen von PLATEN (unveröff.) zeigt sich dieses Verhalten in klimatisch günstigen Jahren auch bei Arten, die normalerweise dem stenochro-

nen Reifetyp zugeordnet werden.

Stenochron sommerreif ist *Histopona torpida* (Abb. 10), stenochron winterreif die Arten *Cicurina cicur*, *Centromerus aequalis*, *Macrargus rufus* (Abb. 9) und *Pseudocororita thaleri*. Eine Frühlings-Herbst-Diplochronie zeigen *Coelotes inermis* (Abb. 11), *Coelotes terrestris* (Abb. 12) und *Walckenaeria cucullata*, wobei die zweite Aktivitätsspitze von *Coelotes terrestris* im Frühling, die auch nach TRETZEL (1961) nur schwach ausgeprägt ist, fehlt. *Lepthyphantes zimmermanni* und *Walckenaeria corniculans* sowie *Rhabdoria diluta* zeigen eine Sommer-Winter-Diplochronie.

Zur Festlegung des Lebenszyklus einer Art ist die Bestimmung der Jugendstadien notwendig; das ergibt sich aus den Arbeiten von SCHAEFER (1976), TOFT (1976) und ALBERT (1982). Die bei uns anders geartete Fragestellung ließ uns den großen Aufwand der Bestimmung von Jungtieren bzw. von Zuchten im Labor nicht gerechtfertigt erscheinen, so daß hier auf Ergänzungen zu den bereits bekannten Lebenszyklen verzichtet werden muß. Von den Spinnen, die in unserem Untersuchungsgebiet gefunden wurden, sind die folgenden Arten nach ALBERT (1982) zweijährig: *Coelotes terrestris*, *Histopona torpida*, *Robertus lividus*, *Asthenargus paganus*, *Diplocephalus latifrons*, *Saloca diceros*, *Lepthyphantes alacris*, *Macrargus rufus*, *Microneta viaria*, *Philodromus*

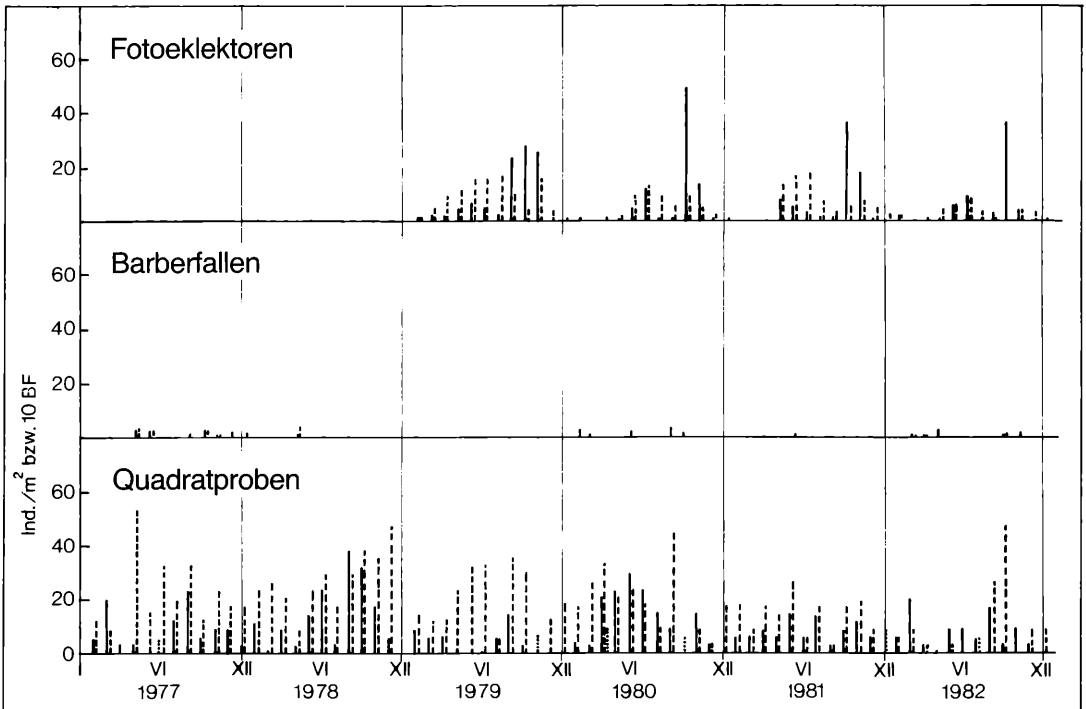


Abbildung 6. Phänologie von *Hahnia montana* (BLACKWALL); — = ♂, - - - = ♀, = juv. Die Anzahl der Individuen bezieht sich bei Quadratproben und Fotoelektoren auf 1 m², bei den Barberfallen auf 10 Fallen.

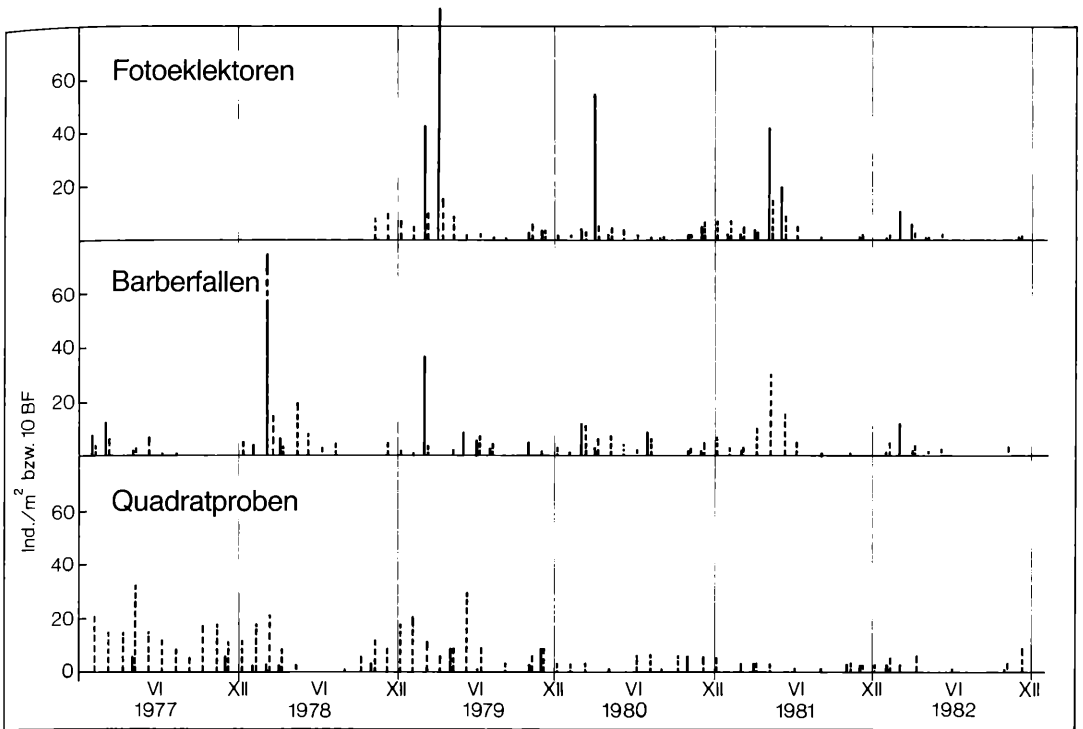


Abbildung 7. Phaenologie von *Macrargus rufus* (WIDER). Weitere Erklärung siehe Abb. 6.

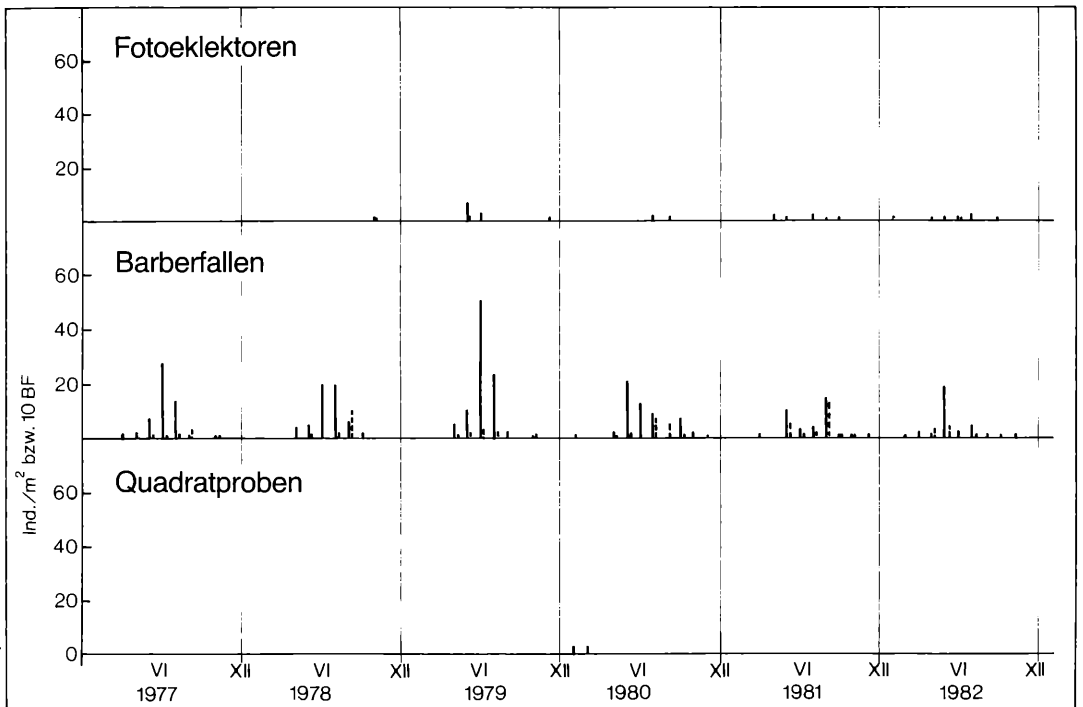


Abbildung 8. Phaenologie von *Histopona torpida* (C. L. KOCH). Weitere Erklärung siehe Abb. 6.

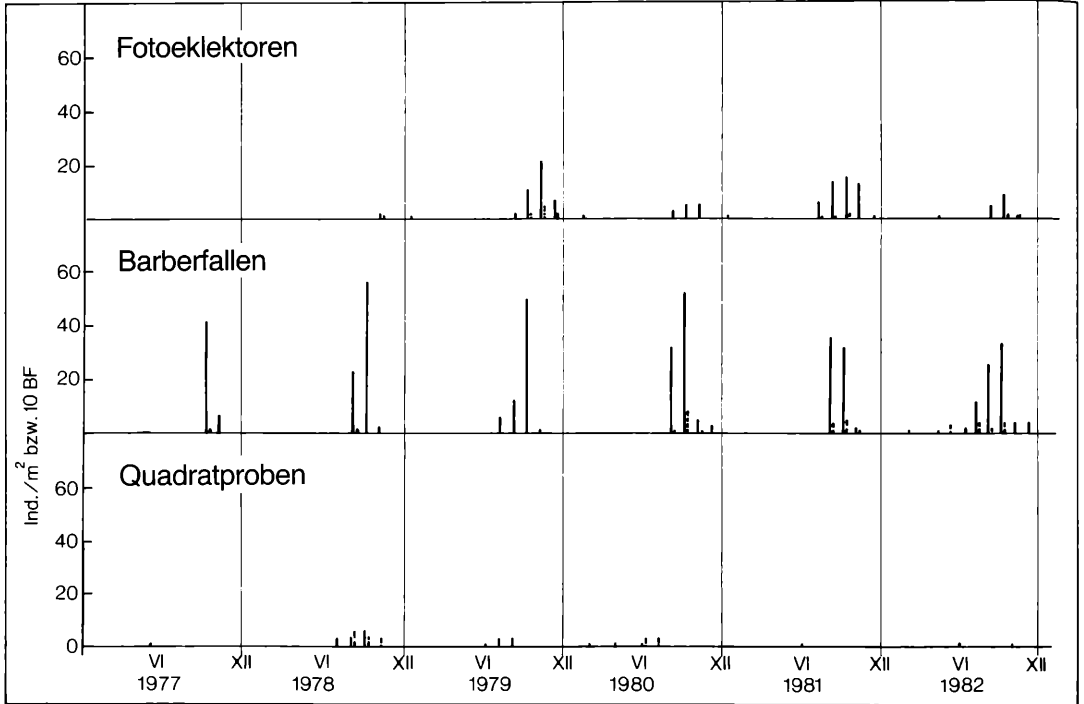


Abbildung 9. Phaenologie von *Coelotes terrestris* (WIDER). Weitere Erklärung siehe Abb. 6.

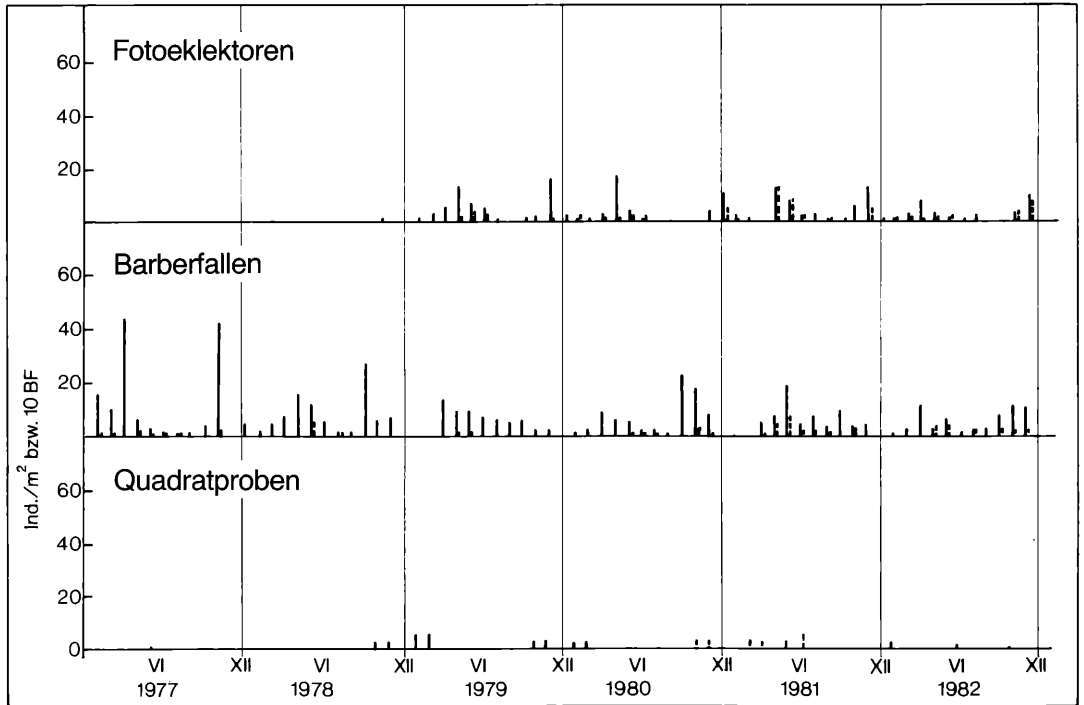


Abbildung 10. Phaenologie von *Coelotes inermis* (C. L. KOCH). Weitere Erklärung siehe Abb. 6.

collinus, *Gonatium isabellinum* und *Walckenaeria corniculans*.

Die bei ALBERT (1982) häufig auf Wiesen gefangene *Diplocephalus hiemalis* hat, ebenso wie *Amaurobius fenestralis* einen mehr als zweijährigen Lebenszyklus. Für *Macrargus excavatus* und *Centromerus sylvaticus* hat BUCHE (1966) einen zweijährigen Lebenszyklus nachgewiesen.

9. Zoogeographische Beziehungen

Die weite Verbreitung, die vor allem viele Linyphiiden durch ihren Fadenflug erreichen, führt vielfach zu einem mosaikartigen Verbreitungsbild und zu jährlichen Schwankungen der Arealgrenzen von Arten. Das kann zu Fehlinterpretationen über das Verbreitungsbild von Spinnen führen, da es nicht nur darauf ankommt, wo eine Art gesammelt wurde und wie weit der nächste Nachweis davon entfernt liegt, sondern auch darauf, in welchen Jahren der Nachweis erbracht wurde.

Nach den bisherigen Kenntnissen sind von den 88 Arten, die auf unserer Versuchsfläche gesammelt wurden, nach BRAUN (1969), BONNET (1945–1961), REIMOSER (1937), DAHL (1927), ROEWER (1942, 1954 a, b), MAURER (1980), VON HELSDINGEN (1980) und WIEHLE (1937, 1953, 1956, 1960, 1963) die folgenden 67 Arten (= 86,4 %) in Mitteleuropa und meist auch in England und den nordischen Ländern verbreitet:

<i>Amaurobius fenestralis</i>	<i>Diplocephalus latifrons</i>
<i>Dysdera erythrina</i>	<i>Diplocephalus picinus</i>
<i>Segestria senoculata</i>	<i>Erigone atra</i>
<i>Haplodrassus silvestris</i>	<i>Erigone dentipalpis</i>
<i>Zelotes subterraneus</i>	<i>Gonatium isabellinum</i>
<i>Clubiona comta</i>	<i>Gongyliidellum latebricola</i>
<i>Clubiona terrestris</i>	<i>Gongyliidellum murcidum</i>
<i>Zora spinimana</i>	<i>Micrargus herbigradus</i>
<i>Anyphaena accentuata</i>	<i>Pocadicnemis pumila</i>
<i>Diaea dorsata</i>	<i>Silometopus reussi</i>
<i>Philodromus cespitum</i>	<i>Tapinocyba insecta</i>
<i>Philodromus collinus</i>	<i>Walckenaeria corniculans</i>
<i>Philodromus margaritatus</i>	<i>Walckenaeria cucullata</i>
<i>Neon reticulatus</i>	<i>Walckenaeria dysderoides</i>
<i>Pirata hygrophilus</i>	<i>Walckenaeria monoceros</i>
<i>Pisaura mirabilis</i>	<i>Walckenaeria nudipalpis</i>
<i>Cicurina cicur</i>	<i>Walckenaeria obtusa</i>
<i>Antistea elegans</i>	<i>Walckenaeria unicornis</i>
<i>Hahnina pusilla</i>	<i>Agyneta mollis</i>
<i>Pholcomma gibbum</i>	<i>Agyneta rurestris</i>
<i>Robertus lividus</i>	<i>Bathyphantes gracilis</i>
<i>Theridion melanurum</i>	<i>Centromerus aequalis</i>
<i>Theridion pallens</i>	<i>Centromerus expertus</i>
<i>Pachygnatha degeeri</i>	<i>Centromerus prudens</i>
<i>Araneus diadematus</i>	<i>Centromerus serratus</i>
<i>Araoncus humilis</i>	<i>Centromerus sylvaticus</i>
<i>Ceratinella brevis</i>	<i>Diplostyla concolor</i>
<i>Cnephalocotes obscurus</i>	<i>Drapetisca socialis</i>
<i>Diplocephalus hiemalis</i>	<i>Lepthyphantes flavipes</i>

<i>Lepthyphantes pallidus</i>	<i>Microneta viaria</i>
<i>Lepthyphantes zimmermanni</i>	<i>Oreonetides abnormis</i>
<i>Macrargus excavatus</i>	<i>Porrhomma egeria</i>
<i>Macrargus rufus</i>	<i>Porrhomma microphthalmum</i>
	<i>Rhabdioria diluta</i>

Dreizehn im Untersuchungsgebiet nachgewiesene Spinnenarten leben überwiegend im Bereich der Mittelgebirge:

<i>Amaurobius fenestralis</i>	<i>Asthenargus paganus</i>
<i>Harpactea hombergi</i>	<i>Jacksonella falconeri</i>
<i>Coelotes inermis</i>	<i>Saloca diceros</i>
<i>Coelotes terrestris</i>	<i>Lepthyphantes alacris</i>
<i>Histopona torpida</i>	<i>Lepthyphantes</i>
<i>Tegenaria silvestris</i>	<i>leptyphantiformis</i>
<i>Hahnina montana</i>	<i>Pseudocarorita thaleri</i>

Dabei kommen die beiden *Coelotes*-Arten vom Mittelgebirge bis in höhere Lagen vor, während *Histopona torpida* bis in die Ebene hinein gefunden wird.

Eine nordeuropäische Art ist *Apostenus fuscus*. *Linyphia frutetorum* ist eine südeuropäische Art, die in Mitteleuropa nur in Wärmeinseln vorkommt. Auch *Theridiosoma gemmosum* soll in Südeuropa häufiger sein, wobei sie allerdings – im Gegensatz zu *Linyphia frutetorum* – auch in England nicht fehlt.

Als Arten, die den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in den westlichen Teilen Europas haben, gelten *Asthenargus paganus*, *Saloca diceros* und *Araniella cucurbitana*. Die zuletzt genannte Art wird in Osteuropa durch *Araniella opisthographa* ersetzt. Für *Monocephalus castaneipes*, *Walckenaeria incisa*, *Walckenaeria mitrata*, *Porrhomma microphthalmum* und *Porrhomma oblitum* läßt sich eine gleichmäßige Verbreitung in Mitteleuropa annehmen, was aber erst durch wenige Funde belegt ist. *Eperigone trilobata* wurde durch unsere Untersuchungen zum erstenmal für Europa nachgewiesen.

10. Diskussion

10.1 Beziehungen der Spinnen zu anderen Tiergruppen des untersuchten Ökosystems

Spinnen sind Räuber, die sich vorwiegend von Insekten ernähren, die sie im Lauf oder Sprung überfallen (Jagdspinnen) oder im Netz fangen (Netzspinnen). Im Untersuchungsgebiet stellen die Spinnen neben den Käfern, unter denen die räuberischen Formen in bezug auf die Biomasse überwiegen (FRIEBE 1983), die größte und artenreichste Carnivorengruppe.

Das Spektrum der Beutetiere wird für Räuber generell durch das örtliche und zeitliche Angebot der in Frage kommenden Beutetiere und durch die jeweilige Nahrungsspezialisierung der Räuber begrenzt. Abgesehen von wenigen Ausnahmen wie *Zodarion* und *Callilepis*, die ausschließlich Ameisen nachstellen, und dem „Spinnenfresser“ *Ero*, der sich fast ausschließlich von anderen Spinnen ernährt, gelten Spinnen als ausge-

sprochen polyphag, die fast jedes Tier ergreifen, das sie überwältigen können (SAVORY 1928, VITÉ 1947). In Laborversuchen hat z. B. die Baldachinspinne *Linyphia triangularis* von 153 Arten von Beutetieren 150 angenommen (TURNBULL 1960 a). Genaue Untersuchungen über das Beutespektrum von Spinnen – insbesondere unter Freilandbedingungen – liegen allerdings nur für relativ wenige Arten vor. Dabei bringen Untersuchungen an Netzspinnen (z. B. NENTWIG 1981) und an Lycosiden (UHLENHAUT 1983) wenig Informationen über die Nahrungsbeziehungen im untersuchten Buchenwald-Ökosystem, da diese Spinnengruppen hier nur sehr vereinzelt vorkommen. Über die Nahrungsgewohnheiten von Spinnenarten, die in unserem Buchenwald dominant sind, gibt es Daten von BUCHE (1966) über *Macrargus rufus* und von TRETZEL (1961) über *Coelotes terrestris*.

In den Versuchen von BUCHE (1966) nahm *Macrargus rufus* in Gefangenschaft mehrere Arten von Lithobien, Campodeen, Juliden, außerdem Fluginsekten (Cicadinen, Drosophilen) und Raupen von Geometriden und anderen Lepidopteren sowie Käferlarven als Beute an. Moosmilben (Oribatiden) konnten wegen der harten Kutikula nicht überwältigt werden. Auch Coccinelliden, Halticiden, Staphyliniden, Ulopsiden, Pseudoskorpione und Reduviiden werden nicht erbeutet. Unter natürlichen Bedingungen sind Collembolen die wichtigsten Beutetiere für *Macrargus rufus*, insbesondere im Spätherbst und im ausgehenden Winter (BUCHE 1966). Das gilt wahrscheinlich für die meisten Linyphiiden der Bodenstreu (BRISTOWE 1941, SCHAUERMANN 1977).

Die Hauptnahrung von *Coelotes terrestris* bilden nach TRETZEL (1961) Käfer, die als adulte Tiere und als Larven angegriffen werden. In Stammnähe von Kiefern wurden – nach den Beobachtungen von TRETZEL – vorwiegend Tenebrioniden (z. B. *Helops quisquillis*) erbeutet, in Moospolstern und in der Streuschicht hauptsächlich Carabiden bis hinauf zur Größe von *Pterostichus oblongopunctatus* und *Pterostichus melanarius* (= *Pt. vulgaris*). Auch Coccinelliden, Staphyliniden und Canthariden werden gefressen, seltener Curculioniden. Durch Analyse der Beutereste in den Abfallräumen der Netze und durch Fütterungsversuche fand TRETZEL, daß auch Dermapteren, Formiciden, Lepidopteren, Dipteren, Apiden und Ichneumoniden gefangen werden. Abgelehnt werden nur Diplopoden, kleine Wirbeltiere und meist auch Nacktschnecken. Einige Käferarten, wie *Hylobius abietis*, der im Untersuchungsgebiet – im Unterschied zu den genannten Carabiden – nur vereinzelt gefangen wurde (FRIEBE 1983), wurde in Laborversuchen von *Coelotes* zwar angegriffen, aber nicht überwältigt (TRETZEL 1961).

Über die Nahrungsmenge von Spinnen gibt es Untersuchungen von EDGAR (1970), die zeigen, daß die Lycoside *Pardosa amentata* täglich ca. 3,5 mg Insekten verzehrt, was etwa 12 % ihres Körpergewichts entspricht. Für *Linyphia triangularis* ermittelte TURNBULL (1962), daß sie täglich 12–25 % ihres Körpergewichts an Beute

verzehrt, und für die relativ große Lycoside *Trochosa* kommt BREYMEYER (1967) auf Werte von 3–12 %. Die mittlere Biomasse der Spinnen schwankt in unserem Untersuchungsgebiet zwischen 450 und 750 mg/m² (Abb. 5). Nimmt man an, daß alle Spinnen im Durchschnitt täglich etwa 10 % ihres Körpergewichts an Beute verzehren, dann ergibt das im Mittel eine Biomasse von 45–75 mg/m². Auf ein Jahr berechnet sind das 16–27 g/m² Biomasse, die von den Spinnen verzehrt werden. Berücksichtigt man den Unterschied zwischen „Beutemenge“ und „Nahrungsmenge“ (VITÉ 1947), die Differenz also zwischen der Menge der getöteten und der verzehrten Beutetiere, so können diese Biomassewerte der Beutetiere noch wesentlich höher liegen, die den Spinnen zum Opfer fallen. Betroffen davon sind – nach den bisherigen Kenntnissen – besonders Collembolen, Coleopteren und Dipteren (ALTMÜLLER 1979).

Als Feinde der Spinnen kommen grundsätzlich andere Spinnen, Pompiliden, Spheciden, andere Spinnentiere, wie Milben, Pseudoskorpione und Weberknechte und schließlich Kleinsäuger, insbesondere Spitzmäuse in Frage (FOELIX 1979). Im untersuchten Buchenwald kommt der sonst relativ häufige „Spinnenfresser“ *Ero* nicht vor, so daß die Erbeutung von Spinnen durch andere Spinnen eingeschränkt ist. Dennoch kontrolliert sich die Spinnenpopulation zu einem Teil auch selber, da viele Laufspinnen sich gegenseitig angreifen. Pompiliden und Spheciden spielen im Untersuchungsgebiet praktisch keine Rolle, und auch Milben, Pseudoskorpione und Weberknechte dürften eine weitaus geringere Rolle spielen als die Spinnen selber. Von größerer Bedeutung könnten noch die Spitzmäuse (Soricidae) sein, bei denen Spinnen 1–2 % der aufgenommenen Nahrung ausmachen sollen (BRISTOWE 1941).

10.2 Biotopbindung von Spinnen

Nach der Beschreibung der Spinnenzönose des Buchenwaldes im Stadtwald Ettlingen und deren räumlicher und zeitlicher Verteilung stellt sich die Frage, ob die Spinnen eine engere Bindung an bestimmte Waldtypen, wie z. B. an den Buchen- oder den Fichtenwald zeigen. Diese Frage stellt auch ALBERT (1982). Er fing in seinem Untersuchungsgebiet 19 Arten nur im Buchenbestand und 11 Arten nur im Fichtenbestand, macht aber keine Aussagen darüber, ob es sich bei diesen Arten um typische Buchen- und Fichtenwaldspinnen handelt, da vergleichbare Untersuchungen fehlten. Bislang waren mit von ihm und uns angewendeten Methoden nur Untersuchungen von TOFT (1976) bekannt.

Inzwischen aber ist es möglich, die Spinnenarten miteinander zu vergleichen, die im Solling, im Staatswald Burgholz und im Stadtwald Ettlingen mit gleichen Methoden gefangen wurden. Die Untersuchungen von PLATEN (unveröffentl.) aus Berlin werden in diesen Vergleich nur bedingt einbezogen, da in Berlin die Buche an der Ostgrenze ihrer Verbreitung lebt und die Bestände somit sehr klein sind. Auch handelt es sich hier um keine Mittelgebirgswälder. Das Berliner Klima weicht erheb-

lich von dem des Solling oder dem des Stadtwaldes Ettligen ab. Die Niederschlagsmenge z. B. liegt dort im Mittel bei etwa 585 mm pro Jahr.

Im Hochsolling wurden von ALBERT (1982) insgesamt 106 Spinnenarten nachgewiesen, von denen 45 Arten (42,5 %) auch im Stadtwald Ettligen gefunden wurden. 19 der 106 Arten wurden im Solling nur im Buchenbestand gefunden (18 %), 11 Arten nur im Fichtenwald (10,4 %). Von den 19 Buchenwaldarten des Solling wurden in unserem Untersuchungsgebiet 6 Arten (31,6 %) nachgewiesen, von den 11 Fichtenarten des Solling nur 2 Arten (18,2 %). Im Forst Buchholz fanden THIELE (1956), ALBERT & KOLBE (1978) und PLATEN (unveröffentl.) 83 Arten, von denen 40 Arten (48,2 %) auch im Stadtwald Ettligen gefangen wurden. 28 der 83 Arten (33,7 %) wurden nur im Buchenwald gefunden, 13 Arten (15,7 %) nur im Fichtenwald. Von 84 in Berliner Buchenwäldern nachgewiesenen Spinnenarten (PLATEN unveröffentl.) wurden 30 Arten (35,7 %) auch im Stadtwald Ettligen gefangen. Das zeigt, daß die Hälfte der im Solling und im Forst Burgholz gefangenen Spinnenarten auch im nördlichen Schwarzwald-Vorland zu finden sind. Nur in Berlin beträgt der Anteil der gemeinsamen Arten ca. ein Drittel. Das läßt sich auf den andersartigen geografischen Raum zurückführen.

Von den im Solling nur im Buchenbestand gefundenen Arten kommen *Neon reticulatus*, *Araniella cucurbitana*, *Jacksonella falconeri*, *Pseudocarorita thaleri*, *Gonatum isabellinum*, *Anyphaena accentuata* auch im Stadtwald Ettligen vor, und von den 28 nur in den Buchenbeständen des Burgholz nachgewiesenen Arten finden sich *Oreonetides abnormis*, *Macrargus excavatus*, *Centromerus sylvaticus*, *Centromerus aequalis*, *Agyneta rurestris*, *Agyneta mollis*, *Walckenaeria obtusa*, *Walckenaeria corniculans*, *Jacksonella falconeri*, *Diplocephalus picinus*, *Histoipona torpida*, *Neon reticulatus*, *Diaea dorsata* und *Clubiona terrestris* auch im Stadtwald Ettligen. Nimmt man die Arten, die nicht zur Waldzönose gehören, heraus, so bleiben an möglichen ausschließlich in Buchenbeständen lebenden Spinnen: *Neon reticulatus*, *Jacksonella falconeri*, *Pseudocarorita thaleri*, *Gonatum isabellinum*, *Anyphaena accentuata*, *Oreonetides abnormis*, *Macrargus excavatus*, *Centromerus sylvaticus*, *Centromerus aequalis*, *Walckenaeria obtusa*, *Walckenaeria corniculans*, *Diplocephalus picinus*, *Histoipona torpida* und *Diaea dorsata*; dabei kommen *Neon reticulatus* und *Jacksonella falconeri* außer in Berlin in allen drei verglichenen Beständen vor.

Von diesen Arten kommen *Gonatum isabellinum*, *Anyphaena accentuata*, *Oreonetides abnormis*, *Centromerus sylvaticus*, *Walckenaeria obtusa*, *Walckenaeria corniculans*, *Diplocephalus picinus* und *Diaea dorsata* in Berlin auch – zum Teil auch vorwiegend – in anderen Waldtypen vor. *Macrargus excavatus* findet sich hier in trockeneren Wäldern, *Histoipona torpida* lebt in Ostpreußen auch in Kiefernwäldern, *Jacksonella falconeri* wurde von THALER und *Pseudocarorita thaleri*

von WUNDERLICH auch in Steppenheiden gefunden, *Centromerus aequalis* findet sich in verschiedenen Waldtypen und *Neon reticulatus* in Berlin in Waldmooren. Das zeigt, daß die bisherigen Untersuchungen keinen zwingenden Hinweis auf reine Buchenwaldspinnen erbrachten.

Pityophantes phrygianus und *Labulla thoracica* kommen in den Vergleichsgebieten nur in den Fichtenbeständen vor und leben dort in der Kronenregion. Hier scheint die räumliche Verteilung der Fichtennadeln bessere Angriffspunkte für den Netzbau zu bieten. Andererseits ist *Drapetisca socialis* häufiger an Buchen- als an Fichtenstämmen zu finden. Der glatte Stamm stellt wahrscheinlich für diese Art eine günstigere Jagdregion dar. Auch *Coelotes*-Arten sind in Buchenwäldern häufiger als in Fichtenwäldern, was möglicherweise an der unterschiedlichen Struktur oder differierenden Feuchtigkeitsbedingungen liegt. Das zeigt, daß sich graduelle Unterschiede im Vorkommen von Spinnenarten in Fichten- und Buchenbeständen finden lassen, wobei die Zusammensetzung der Spinnenzönose weniger von der Art des Pflanzenbestandes abhängt als vom geografischen Gebiet, von der Belichtung (Waldzönose oder stärker belichtete Zönose), von der Feuchtigkeit (Bruchwälder, mittelfeuchte und trockene Wälder) und von der Struktur des Lebensraums.

10.3 Siedlungsdichte der Spinnen

Über die Siedlungsdichte von Spinnen gibt es Angaben von VAN DER DRIFT (1951), GABBUTT (1956), TURNBULL (1960 b), DUFFEY (1962), HUHTA (1971), HUHTA & KOSKENNIEMI (1975), KOPONEN (1976) und ALBERT (1982). Die höchsten Abundanzwerte ermittelten DUFFEY (1962) mit bis zu 842 Indiv./m² für einen *Festuca rubra*-Rasen, HUHTA & KOSKENNIEMI (1975) mit einem Mittelwert von 431 Indiv./m² für die Streuschicht eines Kiefernwaldes und ALBERT (1982) mit 716 ± 318 Indiv./m² für eine Wiese, 329 ± 89 Indiv./m² für einen Fichtenwald und 721 ± 150 bzw. 409 ± 92 Indiv./m² für einen Buchenwald im Solling. Die Angaben der übrigen Autoren liegen mit 50 bis etwa 400 Indiv./m² z. T. deutlich darunter.

Die Siedlungsdichte der Spinnen im Stadtwald Ettligen liegt mit 139 ± 84 Indiv./m² um etwa den Faktor 4 unter den Angaben von ALBERT (1982) für einen mit unserem Untersuchungsgebiet vergleichbaren Buchenwald.

Der Grund für diesen deutlichen Unterschied in der Siedlungsdichte der Spinnen in den untersuchten Buchenwäldern kann sowohl in methodischen als auch in tatsächlichen Unterschieden der verschiedenen Untersuchungsgebiete liegen. Methodische Unterschiede bestehen insofern, als ALBERT mit Infratextextraktionsanlagen, wir dagegen mit Handauslesen gearbeitet haben. Nach den Untersuchungen von HUHTA & KOSKENNIEMI (1975) wurden durch Infratextextraktion zwei- bis viermal so viele Spinnen erfaßt wie durch Handauslese. Die Effektivitätskontrolle unserer Handauslesen ergab allerdings den außerordentlich hohen Wert von 95 % (FRANKE & FRIEBE 1983).

Für tatsächliche Unterschiede in der Siedlungsdichte der Spinnen im Solling und im Stadtwald Ettligen sprechen Unterschiede im Pflanzenbestand der untersuchten Biotope und unterschiedliche Ergebnisse, die ALBERT an verschiedenen Stellen des von ihm untersuchten Buchenwaldes gewonnen hat. Das Untersuchungsgebiet von ALBERT und uns unterscheidet sich insofern, als auf der untersuchten Fläche des Stadtwalds Ettligen weder eine Strauch- noch eine Krautschicht vorhanden ist, während im Buchenwald des Solling eine – wenn auch spärlich entwickelte – Krautschicht vorlag, die sich nach einem starken Windbruch der Jahre 1972 und 1973 noch weiter ausweitete. Solche Vegetationsunterschiede können die Siedlungsdichte der Spinnen in erheblichem Maße beeinflussen, wie ALBERT gezeigt hat. Außer der Vegetation können Unterschiede an verschiedenen Stellen eines Untersuchungsgebietes von Bedeutung sein. Das zeigen die Ergebnisse von ALBERT (1982), der auf Teilflächen im Norden und Osten seines Untersuchungsgebietes 721 ± 150 Indiv./m² fand, auf Teilflächen im Osten und Süden desselben Gebietes dagegen nur 409 ± 92 Indiv./m². Und schließlich kann die Untersuchungszeit in die Ergebnisse eingehen, was auch bei ALBERT nicht auszuschließen ist, der seine Ergebnisse auf den verschiedenen Teilflächen in verschiedenen Jahren gewonnen hat.

Die Vorliebe einiger Spinnenarten für bestimmte Strukturelemente des Buchenwaldes, die ALBERT (1977, 1982) fand, wirken sich weniger auf die Siedlungsdichte der Spinnen als auf die Zusammensetzung der Arten aus. Eine engere Bindung an Baumstubben konnte ALBERT für *Histopona torpida*, *Walckenaeria corniculans* und *Micrargus herbigradus* zeigen. Andere Arten, wie *Clubonia terrestris*, *Neon reticulatus*, *Asthenargus paganus* und *Microneta viaria* ließen sich an Stubben nicht finden, und *Coelotes terrestris*, *Diplocephalus latifrons* u. a. zeigten eine gleichmäßige Verteilung über alle untersuchten Strukturteile. Für *Saloca diceros* konnte ALBERT eine inselartige Verbreitung innerhalb des untersuchten Buchenwaldes im Solling nachweisen, ohne daß die Gründe dafür geklärt wurden.

Die kleinräumige Verteilung räuberischer Bodenarthropoden in einem Buchenwald des Solling wurde von REISE & WEIDEMANN (1975) untersucht. Sie fanden für 15 Predatoren drei verschiedene Verteilungsmuster: (1) Zufallsverteilung bei allen Quadratgrößen, (2) regelmäßig bis zufällig verteilte kleine Aggregationen und (3) Aggregationen von 300–600 cm² Fläche, in denen die Individuen regelmäßig verteilt sind und die ihrerseits ebenfalls regelmäßig bis zufällig verteilt sind. Die Zugehörigkeit der Spinnen zu diesen Verteilungsmustern hängt von den jeweiligen Arten und z. T. auch von der räumlichen Struktur des Lebensraums ab. In der freien Bodenstreu des Buchenwaldes entspricht die Verteilung von *Diplocephalus latifrons* dem Typ 2, in einem *Deschampsia*-Rasen im Fichtenwald dem Typ 3 (ALBERT 1982). Generell aber fanden REISE & WEIDEMANN (1975), daß für die Abundanzbestimmung der Spinnen-

fauna – unabhängig von den festgestellten Verteilungsmustern – 12 Quadratproben von je 625 cm² ausreichend sind. Unsere Untersuchungen zur Siedlungsdichte basieren auf Bodenproben von 3×1100 cm² und damit auf der Hälfte der Probengrößen von REISE & WEIDEMANN. Nach den Repräsentanzbestimmungen von FRANKE & FRIEBE (1983) beträgt die Streuung der drei Proben ± 15 %. Das spricht dafür, daß diese Probengröße ausreichend ist für eine repräsentative Erfassung der Spinnenfauna unseres Versuchsgebietes.

11. Zusammenfassung

Im Rahmen eines Forschungsprogramms „Zur Biologie eines Buchenwaldbodens“ wurden 6 Jahre lang, von 1977 bis 1982, in einem Buchenwald des nördlichen Schwarzwald-Vorlandes, ca. 15 km südlich von Karlsruhe, Aufnahmen der Spinnenfauna durchgeführt. Jeden Monat wurden für eine Woche 10–12 Barberfallen exponiert und am Tage des Wiedereinbringens wurde eine Quadratprobe von $\frac{1}{3}$ m² der Auflagehorizonte, getrennt nach L-, F- und H-Schicht, in das Labor gebracht und von Hand nach Tieren ausgelesen. Ergänzend wurden ab Oktober 1978 12 Bodenfotoelektoren mit einer Grundfläche von je $\frac{1}{5}$ m² im Versuchsgebiet ausgestellt und mit Fangbehältern bestückt. Bei der monatlichen Leerung der Behälter wurden die Eklektoren umgesetzt. Insgesamt wurden im Untersuchungsgebiet 95 Spinnenarten (Araneae) nachgewiesen. Von diesen konnten 7 nur bis zur Gattung determiniert werden, da sie nur als Jungtiere gefangen wurden. Die Arten der Araneae gehören 19 Familien an, wobei die Linyphiidae allein 54 Arten aus 30 Gattungen stellen. Alle übrigen Familien sind durch maximal 5 Arten aus 4 Gattungen (Agelenidae) vertreten. Mit Hilfe der Barberfallen wurden insgesamt 64 Arten gefangen. Die Arten, die überwiegend in Barberfallen nachgewiesen wurden, sind *Cicurina cicur*, *Coelotes inermis*, *Coelotes terrestris*, *Histopona torpida*, *Centromerus aequalis*, *Lepthyphantes flavipes*, *Lepthyphantes zimmermanni* und *Macrargus rufus*. Durch Handauslese wurden insgesamt 36 Arten gefangen, besonders häufig die kleine *Hahnina montana* und die Salticidae *Neon reticulatus*. Die Fotoelektoren, die seit 1978 zusätzlich eingesetzt wurden, erbrachten insgesamt 72 Arten, darunter 30 „neue Arten“ gegenüber 23 Arten, die nur in Barberfallen und einer Art, die nur durch Handauslese nachgewiesen wurden. Überwiegend in den Fotoelektoren wurden *Walckenaeria cucullata* und *Pseudocaronita thaleri*, ein typischer Stratenwechsler, der saisonal zwischen dem Epigaion und dem Stammbereich der Bäume wandert, gefangen. Neben den Individuenzahlen wurde auch die Biomasse der Spinnen aus den Barberfallen, den Fotoelektoren und den Handauslesen ermittelt. In den Barberfallen sind es die Arten *Coelotes terrestris* (55,1 %), *Coelotes inermis* (29,2 %) und *Histopona torpida* (7,9 %), die den größten Beitrag zur Biomasse der Spinnen leisten, in

den Fotoektoren die Arten *Coelotes inermis* (43,2 %), *Coelotes terrestris* (42,0 %) und *Macrargus rufus* (6,3 %) und in der Handauslese die Arten *Coelotes inermis* (22,2 %), *Macrargus rufus* (19,0 %), *Coelotes terrestris* (18,2 %) und *Amaurobius fenestralis* (10,8 %).

Der Entwicklungszustand der Spinnenzönose wurde durch Ermittlung der Artensättigung, der Stetigkeit, der Dominanz und der Diversität charakterisiert. Die konstant hohen Werte der Evenness, die geringen jährlichen Unterschiede und die hohe Biomassedominanz der stetigen Arten sprechen dafür, daß es sich in dem untersuchten Buchenwaldboden um eine ausgewogene Klimaxbiozönose handelt.

Für alle Spinnenarten, die im Untersuchungsgebiet nachgewiesen wurden, wurden Angaben zur ökologischen Charakterisierung, zur Reifezeit und zum bevorzugten Stratum gemacht. Diese Angaben wurden zum größten Teil aus der Literatur entnommen, z. T. gingen sie aus unseren Untersuchungen hervor. Bei der Ausweisung von charakteristischen Arten des Untersuchungsgebiets wurde davon ausgegangen, welche Arten in mindestens einer der Fangmethoden und in mindestens einem Fangjahr dominant oder subdominant in Erscheinung traten. Zum anderen wurde aus dem ökologischen Typ geschlossen, ob diese Art den „Waldarten“ oder anderen Biotopen zuzurechnen ist. Es zeigte sich, daß 34 Arten (38,6 %) dem ökologischen Typ der mäßig feuchten Wälder angehören. Bei den dominanten und subdominanten Arten gehören 14 Arten (73,7 %) diesem ökologischen Typ an. Demnach bilden diese Arten einen Teil der für den Stadtwald Ettlingen typischen Spinnenarten. Weiterhin gehören zu diesen für das Sammelgebiet typischen Arten auch solche, die zwar mit einer geringen Dominanz auftraten, die jedoch eine hohe Stetigkeit aufweisen und mindestens in 4 Jahren mit wenigstens einer der verwendeten Fangmethoden erfaßt wurden. Nach Ausschluß der Arten *Erigone atra*, die als Primärbesiedler und aktiver Fadenflieger zunächst in jedem Lebensraum auftreten kann und auch nur in einem Jahre (1982) mit 3,9 % subdominant war, und *Walckenaeria nudipalpis*, die als typische Art von Mooren und Bruchwäldern auch nur 1982 mit 2,6 % subdominant auftrat, ließen sich als Charakterarten des Fanggebietes 20 Arten nennen, die mit den Angaben anderer Autoren zur Spinnenfauna montaner und subalpiner Gebirgswaldarten verglichen wurden.

Diskutiert werden die Beziehungen der Spinnen zu anderen Tiergruppen des untersuchten Bodenökosystems, die Habitatbindung der Spinnen und die Siedlungsdichte.

12. Summary

As part of a research program entitled „Studies on the biology of a beech wood soil“ the spider fauna was examined over a period of six years, from 1977 to 1982, in

the northern foreland of the Black Forest, about 15 km south of Karlsruhe. Each month, 10–12 pitfall traps were exposed for one week, and on the day of their collection square samples of $1/3 \text{ m}^2$ of the individual soil layers, i. e. L, F and H layers, were manually examined for animals in the laboratory. In addition, 12 ground photo-electors with a base area of $1/5 \text{ m}^2$ each were installed in the investigated area and provided with collecting containers. The electors were moved to different places after emptying of the containers once a month.

A total of 95 species of spiders (Araneae) were found in the region under investigation. Seven of the 95 spider species could only be determined up to the generic level, because they were gathered only as immature animals. The species of Araneae belong to 19 families, the Linyphiidae alone consisting of 54 species out of 30 genera. All the other families are represented by a maximum of 5 species from 4 genera (Agelenidae). A total of 64 species were collected in the pitfall traps. The species found most frequently in pitfall traps are *Cicurina cicur*, *Coelotes inermis*, *Coelotes terrestris*, *Histoipona torpida*, *Centromerus aequalis*, *Lepthyphantes flavipes*, *Lepthyphantes zimmermanni* and *Macrargus rufus*. A total of 36 species were collected by square sampling. Particularly frequent were the small *Hahnina montana* and the Salticid spider *Neon reticulatus*. The photo-electors, which were additionally used since 1978, yielded a total of 72 species including 30 „new species“, compared with 23 species which were determined only in pitfall traps and one species which was only found by square sampling. The species that were predominantly collected in the photo-electors were *Walckenaeria cucullata* and *Pseudocarorita thaleri*. The latter species is a typical representative of spiders who migrate seasonally between the soil surface and the trunk area of the trees.

In addition to the numbers of individuals, the biomass of the spiders from the pitfall traps, from the photo-electors and from square sampling were determined. In the pitfall traps it is the species *Coelotes terrestris* (55.1 %), *Coelotes inermis* (29.2 %) and *Histoipona torpida* (7.9 %) which contribute most to the biomass of spiders, in the photo-electors it is the species *Coelotes inermis* (43.2 %), *Coelotes terrestris* (42.0 %) and *Macrargus rufus* (6.3 %), and in square sampling it is the species *Coelotes inermis* (22.2 %), *Macrargus rufus* (19.0 %), *Coelotes terrestris* (18.2 %) and *Amaurobius fenestralis* (10.8 %).

The developmental stage of the spider coenosis was characterised by determining the species saturation of the biotope, the continuity, the dominance and the diversity. The constant high E values (evenness), the slight annual differences and the high biomass dominance of the continual species indicate that the beech forest soil represents a well-balanced climax biocoenosis.

All the spider species which were found in the area under investigation were characterised with respect to ecological requirements, time of maturity (propagation)

and preferred stratum. Most of these data were taken from the literature, and some were determined in our investigations. Those species were designated as characteristic of the area under investigation which were dominant or subdominant in at least one of the collecting methods and in at least one collecting year. In addition, it was concluded from the ecological type whether the species concerned belongs to the „forest species“ or to other biotopes. It was found that 34 species (38.6 %) belong to the ecological type of moderately moist forests. 14 of the dominant and subdominant species (73.7 %) belong to this ecological type.

Consequently, these species represent part of the spider species that are typical of the forest of Ettlingen. Species that are typical of the collecting area also include such species which occurred with low dominance but which show a high continuity and were determined in all six, but at least in four years, by at least one of the collecting methods applied. After exclusion of the species *Erigone atra*, which may occur in every biotope as primary settler and common aeronaut and was found to be subdominant (3.9 %) only in one year (1982), and of the species *Walckenaeria nudipalpis*, which – as a typical settler of moorland and possibly fenwoods – also was subdominant (2.6 %) only in 1982, 20 species were found to be characteristic of the collecting area. These species were compared with the data by other authors concerning the spider fauna of montane and subalpine mountain forest types.

The relations of the spiders to other animal groups of the soil ecosystem under investigation, the reasons why spiders live in their special habitat, and the density of settlement are discussed.

13. Literatur

- ALBERT, R. (1976): Zusammensetzung und Vertikalverteilung der Spinnenfauna des Solling. – Faun.-ökol. Mitt., **5**: 65–80; Kiel.
- ALBERT, R. (1977): Struktur und Dynamik der Spinnenpopulation in Buchenwäldern des Solling. – Verh. Ges. Ökol., Göttingen 1976: 83–91; Den Haag.
- ALBERT, R. (1982): Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Spinnengesellschaften verschiedener Vegetationstypen im Hoch-Solling. – Hochschulslg. Naturwiss. Biol., **16**: 147 S., Diss. Freiburg i. Br.
- ALBERT, R. & KOLBE, W. (1978): Araneae und Opiliones in Bodenfallen des Staatswaldes Burgholz in Wuppertal. – Jahrb. Naturwiss. Ver. Wuppertal, **31**: 131–139; Wuppertal.
- ALTMÜLLER, R. (1979): Untersuchungen über den Energieumsatz von Dipterenpopulationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). – Pedobiologia, **19**: 245–278; Jena.
- BARNDT, D. (1982): Die Laufkäferfauna von Berlin (West), mit Kennzeichnung und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste) (2. Fassung). – Landesentw. & Umweltforsch., **11**: 233–266; Berlin.
- BECK, L. (1978): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. – Beitr. naturk. Forsch. Süwdtl., **37**: 93–101; Karlsruhe.
- BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. – Carlinea, **40**: 65–90; Karlsruhe.
- BERLAND, L. (1933): Contribution à l'étude de la biologie des arachnoïdes. – Arch. Zool., Notes et Revue, **76**: 34–102; Paris.
- BONNET, P. (1945–1959): Bibliographia Araneorum, **1 + 2**. 832, 5508 S.; Toulouse.
- BRAUN, R. (1959): Spinnen von einem Hamburger Müllplatz. – Entom. Mitt. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus. Hamburg, **2** (14): 93–99; Hamburg.
- BRAUN, R. (1960): Neues zur Spinnenfauna des Rhein-Main-Gebietes und der Rheinpfalz. – Jahrb. Nassau. Ver. Naturkde., **95**: 28–89; Wiesbaden.
- BRAUN, R. (1961): Zur Kenntnis der Spinnenfauna in Fichtenwäldern höherer Lagen des Harzes. – Senckenb. biol., **42** (4): 375–395; Frankfurt am Main.
- BRAUN, R. (1969): Zur Autökologie und Phänologie der Spinnen (Araneida) des Naturschutzgebietes „Mainzer Sand“ Mainz. naturwiss. Arch., **8**: 193–288; Mainz.
- BRAUN, R. & RABELER, W. (1969): Zur Autökologie und Phänologie der Spinnenfauna des nordwestdeutschen Altarmoränengebietes. – Abh. senckenb. naturforsch. Ges., **522**: 1–89; Frankfurt am Main.
- BREYMEYER, A. J. & JOZWIK, J. (1975): Consumption of wandering spiders (Lycosidae, Araneae) estimated in laboratory conditions. – Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol., **23** (2): 93–99; Warschau.
- BRIGNOLI, P. (1983): A catalogue of the Araneae described between 1940 and 1981. 755 S.; London (Manchester Univ. Press).
- BRISTOWE, W. S. (1939/1941): The comity of spiders, **1 + 2**, 1–128, 229–560; London (Ray Soc.).
- BROEN, B. v. & MORITZ, M. (1962): Beitrag zur Kenntnis der norddeutschen Spinnenfauna. – Zool. Anz., **169**: 401–408; Leipzig.
- BROEN, B. v. & MORITZ, M. (1963): Beiträge zur Kenntnis der Spinnen-Fauna Norddeutschlands. 1. Über Reife- und Fortpflanzungszeit der Spinnen (Araneae). – Dt. entom. Z., (n. F.), **10** (3/4): 379–413; Berlin.
- BROEN, B. v. & MORITZ, M. (1964): Beiträge zur Kenntnis der Spinnenfauna Norddeutschlands. 2. Zur Ökologie der terrestrischen Spinnen im Kiefern-mischwald des Greifswalder Gebietes. – Dt. entom. Z., (n. F.), **11** (4/5): 353–373; Berlin.
- BROEN, B. v. & MORITZ, M. (1965): Die Spinnen (Araneae) und Weberknechte (Opiliones) aus Barberfallen von einer tertiären Rohbodenkippe im Braunkohlenrevier Böhlen. – Abh. Ber. Naturkde.-Mus. Görlitz, **40**: 1–15; Leipzig.
- BUCHÉ, W. (1966): Beiträge zur Ökologie und Biologie winterreifer Kleinspinnen mit besonderer Berücksichtigung der Linyphiiden *Macrargus rufus* (WIDER), *Macrargus rufus carpenteri* (CAMBRIDGE) und *Centromerus silvaticus* (BLACKWALL). – Z. Morph. Ökol. Tiere, **57**: 329–448; Berlin.
- CASEMIR, H. (1955): Die Spinnenfauna des Hülsenerbruchs bei Krefeld. – Gewässer u. Abw., **8**: 24–51; Düsseldorf.
- CASEMIR, H. (1958): Die Spinnenfauna am „Schwarzen Wasser“ bei Wesel. – Gewässer u. Abw., **20**: 68–85; Düsseldorf.
- CASEMIR, H. (1962): Spinnen vom Ufer des Altrheins bei Xanten/Niederrhein. – Gewässer u. Abw., **30/31**: 7–35; Düsseldorf.
- CASEMIR, H. (1976): Beitrag zur Hochmoor-Spinnenfauna des Hohen Venns (Hautes Fagnes) zwischen Nordeifel und Ardennen. – Decheniana, **129**: 38–72; Bonn.
- DAHL, F. (1908): Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. – Nova Acta Leopoldina, **88**: 176–678; Halle.

- DAHL, F. (1921/23): Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie, 1 + 2; Jena (G. Fischer).
- DAHL, M. (1931): Agelenidae. – In: Dahl, F., Die Tierwelt Deutschlands, **23**: 1–46; Jena.
- DANIEL, M. & CERNÝ, V. (Hrsg.) (1971): Klic Zvireny CSSR, **4**: 51–306; Prag (Academia).
- DONDALE, C. D. (1961): Life histories of some common spiders from trees and shrubs in Nova Scotia. – *Canad. J. Zool.*, **39**: 777–787; Vancouver.
- DONDALE, C. D. (1977): Life histories and distribution pattern of hunting spiders (Araneida) in an Ontario meadow. – *J. Arachnol.*, **4**: 73–93; South El Monte.
- DRIFT, J. v. d. (1951): Analysis of the animal community in a beech forest floor. – *Tijdschr. Entom.*, **94**: 1–168; Lund.
- DUFFEY, E. (1956): Aerial dispersal in a known spider population. – *J. Anim. Ecol.*, **25**: 85–111; Oxford.
- DUFFEY, E. (1962): A population study of spiders in limestone grassland. – *J. Anim. Ecol.*, **31**: 571–599; Oxford.
- DUFFEY, E. (1978): Ecological strategies in spiders including some characteristics of species in pioneer and mature habitats. – *Symp. zool. Soc. London*, **42**: 109–123; London.
- DUNGER, W. (1968): Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaus. – *Abh. Ber. Naturkde.-Mus. Görliitz*, **43**: 256 S.; Leipzig.
- DUNGER, W. (1978): Parameter der Bodenfauna in einer Catena von Rasen-Ökosystemen. – *Pedobiologia*, **18**: 310–340; Jena.
- EDGAR, W. D. (1970): Prey feeding behaviour of adult females of the wolf spider *Pardosa amentata* (CLERCK). – *Netherl. J. Zool.*, **20**: 487–491; Leiden.
- EDGAR, W. D. (1971): Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa lugubris* (WALCKENAER). – *Oecologia*, **7**: 136–154; Berlin.
- EDGAR, W. D. (1972): The life cycles of the wolf spider *Pardosa lugubris* in Holland. – *J. Zool.*, **168**: 1–7; London.
- FOELIX, R. F. (1979): Biologie der Spinnen. – Stuttgart (Thieme).
- FRANKE, R., FRIEBE, B. & BECK, L.: Ermittlung der Siedlungsdichte von Bodentieren aus Quadratproben und Barberfallenfängen. (In Vorb.)
- FRIEBE, B. (1982): Die Makroarthropodenfauna eines Buchenwaldbodens unter besonderer Berücksichtigung der Coleoptera. – Unveröff. Diss., 195 S.; Karlsruhe.
- FRIEBE, B. (1983): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 3. Die Käferfauna. – *Carolinea*, **41**: 45–80; Karlsruhe.
- GABBUTT, P. D. (1956): The spiders of an oak wood in South-East Devon. – *Entom. mon. Mag.*, **92**: 351–358; London.
- HARM M. (1966): Die deutschen Hahniidae. – *Senckenb. biol.*, **47**: 345–370; Frankfurt am Main.
- HELSDINGEN, P. J. von (1982): *Eperigone trilobata* revealed as a trans-american species. – *Bull. brit. arachnol. Soc.*, **5** (9): 393–396; Manchester.
- HEYDEMANN, B. (1953): Agrarökologische Problematik, dargelegt an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder. Unveröff. Diss., 433 S.; Kiel.
- HEYDEMANN, B. (1956): Die Bedeutung der Formalinfallen für die zoologische Landesforschung. – *Faun. Mitt. Norddtl.*, **6**: 19–24; Kiel.
- HEYDEMANN, B. (1960): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. 1. Spinnen (Araneae). – *Abh. Akad. Wiss. Lit., math.-naturwiss. Kl.*, **11**: 1–169; Mainz.
- HEYDEMANN, B. (1961): Verlauf und Abhängigkeit von Spinnen-sukzessionen im Neuland der Nordseeküste. – *Verh. dt. Zool. Ges.*, **1960**: 431–457; Bonn.
- HEYDEMANN, B. (1964): Die Spinnenfauna des Naturschutzgebietes „Bottsand“, der Kolberger Heide und des Schönberger Strandes (Araneae). – *Faun. Mitt. Norddtl.*, **2**: 133–141; Kiel.
- HUHTA, V. (1971): Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. – *Ann. Zool. Fenn.*, **8**: 483–542; Helsinki.
- HUHTA, V. & KOSKENNIEMI, A. (1975): Numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates in spruce forests at two latitudes in Finland. – *Ann. Zool. Fenn.*, **12**: 164–182; Helsinki.
- KNÜLLE, W. (1953): Zur Ökologie der Spinnen an Ufern und Küsten. – *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **42**: 117–158; Berlin.
- KOLBE, W. & PLATEN, R.: Die Spinnenzönose eines Buchen- und Fichtenbestandes im Staatswald Burgholz in Wuppertal. (In Vorb.)
- KOPONEN, S. (1976): Spider fauna (Araneae) of Kevo area, northern-most Finland. – *Rep. Kev. Subarctic Res. Stat.*, **13**: 48–62; Helsinki.
- LEVY, G. (1970): The life cycles of *Thomisius onustus* (Thomisidae, Araneae) and outlines for the classification of the life histories of spiders. – *J. Zool.*, **160**: 523–553; London.
- LOCKET, G. H. & MILLIDGE, A. F. (1951/53): British spiders. **1 + 2**, 310, 449 S.; London (Ray Soc.).
- LOCKET, G. H., MILLIDGE, A. F. & MERRETT, P. (1974): British spiders, **3**, 314 S.; London (Ray Soc.).
- LÖSER, S., MEYER, E. & THALER, K. (1982): Laufkäfer, Kurzflügler, Asseln, Webspinnen, Weberknechte und Tausendfüßler des Naturschutzgebietes „Murnauer Moos“ und der angrenzenden westlichen Talhänge. (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae; Crustacea: Isopoda; Aranei; Opiliones; Diplopoda). – *Entomofauna, Suppl.* **1**: 369–446; Linz.
- MERRETT, P. (1983): Spiders collected by pitfall trapping and vacuum sampling in four stands of Dorset heathland representing different growth phases of heather. – *Bull. brit. arachnol. Soc.*, **6** (1): 14–22; Manchester.
- MORITZ, M. (1973): Neue und seltene Spinnen (Araneae) und Weberknechte (Opiliones) aus der DDR. – *Dt. entom. Z.*, (n. F.), **20** (1–3): 173–220; Berlin.
- NENTWIG, W. (1981): Insekten, Spinnennetze und Netzspinnen. – Marburg. Entom. Publ., **1** (5): 1–139; Marburg.
- NOWAK, C. O. (1971): Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula valley. 4. Soil macrofauna. – *Ecol. Polon.*, **19**: 129–137; Warschau.
- NYFFELER, M. & BENZ, G. (1981): Einige Beobachtungen zur Nahrungsökologie der Wolfspinne *Pardosa lugubris* (WALCK.). – *Dt. entom. Z.*, (n. F.), **28** (4/5): 297–300; Berlin.
- NYFFELER, M. & BENZ, G. (1982): Eine Notiz zum Beutefangverhalten der Radnetzspinne *Argiope bruennichi* (SCOPOLI) (Araneae, Araneidae). – *Rev. suisse Zool.*, **89**: 23–25; Genf.
- NYFFELER, M. (1982): Die ökologische Bedeutung der Spinnen in Forst-Ökosystemen, eine Literaturzusammenstellung. *Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz*, **55**: 134–137; Berlin.
- PEUS, F. (1928): Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore. – *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **12**: 533–683; Berlin.
- PLATEN, R. (1977): Faunistik und Ökologie der Spinnen (Araneae) ausgewählter Untersuchungsflächen im LSG Grunewald/Berlin. Unveröff. Staatsexamensarb., 179 S.; Berlin.
- RABELER, W. (1931): Die Fauna des Göldeitzer Hochmoores in Mecklenburg. – *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **21**: 173–315; Berlin.
- REIMOSER, E. (1937): Clubionidae oder Röhrenspinnen. – In: DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands, **33**: 45–99; Jena.
- REISE, K. & WEIDEMANN, G. (1975): Dispersion of predatory forest floor arthropods. – *Pedobiologia*, **15**: 106–128; Jena.
- SAVORY, T. (1928): The biology of spiders. – London.
- SCHAEFER, M. (1976): Experimentelle Untersuchungen zum

- Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida). – Zool. Jb. Syst., **103**: 127–289; Jena.
- SHANNON, C. E. & WEAVER, W. (1949): The mathematical theory of communication. – 117 S.; Urbana.
- SCHAUERMANN, J. (1977): Untersuchungen an Tierpopulationen in den Buchenwäldern des Solling. Die Tiere der Bodenoberfläche und des Bodens. – J. Naturwiss., **30**: 104–107; Wuppertal.
- STREIT, B. (1980): Ökologie. – 235 S.; Stuttgart (Thieme).
- THALER, K. (1968): Zum Vorkommen von *Porrhomma*-Arten in Tirol und anderen Alpenländern (Arach., Araneae, Linyphiidae). – Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck, **56**: 361–388; Innsbruck.
- THALER, K. (1973): Über wenig bekannte Zwergspinnen aus den Alpen (Arachnida: Aranei, Erigonidae). – Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck, **60**: 41–60; Innsbruck.
- THALER, K. & PLACHTER, H. (1982): Spinnen aus Höhlen der Fränkischen Alb, Deutschland (Arachnida: Araneae: Erigonidae, Linyphiidae). – Senckenb. biol., **63** (3/4): 249–263; Frankfurt am Main.
- THIELE, H. U. (1956): Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. – Z. angew. Entom., **39**: 316–367; Hamburg.
- TISCHLER, W. (1949): Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig (Vieweg).
- TOFT, S. (1976): Life histories of spiders in a Danish Beech wood. – Natura Jutlandica, **19**: 5–40; Aarhus.
- TOFT, S. (1978): Phenology of some Danish Beech wood spiders. – Natura Jutlandica, **20**: 285–304; Aarhus.
- TOFT, S. (1979): Life histories of eight Danish wetland spiders. – Entom. Medd., **47**: 22–32; Kopenhagen.
- TRETZEL, E. (1952): Zur Ökologie der Spinnen (Araneae). – Sitzber. physik. med. Soz. Erlangen, **75**: 36–129; Erlangen.
- TRETZEL, E. (1954): Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **42**: 637–691; Berlin.
- TRETZEL, E. (1961): Biologie, Ökologie und Brutpflege von *Coelotes terrestris* (WIDER) (Araneae, Agelenidae), 1: Biologie und Ökologie. – Z. Morph. Ökol. Tiere, **49**: 658–745; Berlin.
- TULLGREN, A. (1944): Salticidae, Thomisidae, Philodromidae och Eusparassidae. – Svensk Spindelfauna, **3**: 1–138; Stockholm.
- TURNBULL, A. L. (1960 a): The prey of the spider *Linyphia triangularis* (CLERCK) (Araneae, Linyphiidae). – Canad. J. Zool., **38**: 859–873; Vancouver.
- TURNBULL, A. L. (1960 b): The spider population of a stand of oak (*Quercus robur* L.) in Wytham Wood, Berks., England. – Canad. Entom., **92**: 110–124; Ottawa.
- TURNBULL, A. L. (1962): Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* (CLERCK) (Araneae: Linyphiidae). – Canad. Entom. **94**: 1233; Ottawa.
- UHLENHAUT, H. (1983): Biotopbindung und Nahrungswahlverhalten bei epigäischen Spinnen. – Unveröff. Diplomarb., 68 S.; Bayreuth.
- VITÉ, J.-P. (1947): Untersuchungen über die ökologische und forstliche Bedeutung der Spinnen im Walde. – Z. angew. Entom., **34**: 313–324; Hamburg.
- WEIDEMANN, G. (1977): Struktur der Zoozönose im Buchenwald-Ökosystem des Solling. – Verh. Ges. Ökol., 1976: 59–74; Göttingen.
- WIEHLE, H. (1923): Araneidae. – In: DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands, **23**: 1–136; Jena.
- WIEHLE, H. (1937): Theridiidae oder Haubennetzspinnen (Kugelspinnen). – In: DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands, **33**: 119–222; Jena.
- WIEHLE, H. (1953): Orthognatha – Cribellatae – Haplogynae – Entelegynae (Pholcidae, Zodariidae, Oxyopidae, Mimetidae, Nesticidae). – In: DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands, **42**: 1–150; Jena.
- WIEHLE, H. (1956): Linyphiidae – Baldachinspinnen. – In: DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands, **44**: 1–337; Jena.
- WIEHLE, H. (1960 a): Micryphantidae – Zwergspinnen. – In: DAHL, F., **47**: 1–620; Jena.
- WIEHLE, H. (1960 b): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Spinnenfauna. – Zool. Jb. Syst., **88**: 5–64; Jena.
- WIEHLE, H. (1961): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Spinnenfauna, 2. – Mitt. zool. Mus. Berlin, **37**: 171–188; Berlin.
- WIEHLE, H. (1963): Tetragnathidae – Streckerspinnen und Dickkiefen. – In: DAHL, F., Die Tierwelt Deutschlands, **49**: 1–76; Jena.
- WIEHLE, H. (1965 a): Beiträge zur Kenntnis der deutschen Spinnenfauna, 4. – Mitt. zool. Mus. Berlin, **41** (1): 11–57; Berlin.
- WIEHLE, H. (1965 b): Die *Clubiona*-Arten Deutschlands. – Senckenb. biol., **46** (6): 471–505; Frankfurt am Main.
- WUNDERLICH, J. (1968): Die Zwergspinnen (Micryphantidae) der Pfaueninsel Berlin. – Unveröff. Staatsexamensarb., 96 S.; Berlin.
- WUNDERLICH, J. (1971): Bemerkenswerte Spinnenarten (Araneae) aus Berlin. – Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, (n. F.), **11** (1/2): 140–147; Berlin.
- WUNDERLICH, J. (1972 a): Neue und seltene Arten der Linyphiidae und einige Bemerkungen zur Synonymie (Arachnida: Araneae). – Senckenb. biol., **53** (3/4): 291–306; Frankfurt am Main.
- WUNDERLICH, J. (1972 b): Zur Kenntnis der Gattung *Walckenaeria* BLACKWALL 1833. – Zool. Beitr., (n. F.), **18** (3): 371–427; Berlin.
- WUNDERLICH, J. (1972 c): Einige weitere bemerkenswerte Spinnenarten (Araneae) aus Berlin. – Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, (n. F.), **12** (1/2): 146–149; Berlin.
- WUNDERLICH, J. (1973 a): Ein Beitrag zur Synonymie einheimischer Spinnen. – Zool. Beitr., (n. F.), **20**: 161–177; Berlin.
- WUNDERLICH, J. (1973 b): Weitere seltene und unbekanntere Arten sowie Anmerkungen zur Taxonomie und Synonymie (Arachnida: Araneae). – Senckenb. biol., **54** (4/6): 405–428; Frankfurt am Main.
- WUNDERLICH, J. (1975): Dritter Beitrag zur Spinnenfauna Berlins. – Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, (n. F.), **15**: 39–57; Berlin.
- WUNDERLICH, J. (1980): Drei neue Linyphiidae-Genera aus Europa (Arachnida: Araneae). – Senckenb. biol., **61** (1/2): 119–125; Frankfurt am Main.
- WUNDERLICH, J. (1982): Mitteleuropäische Spinnen (Araneae) der Baumrinde. – Z. angew. Entom., **94** (1): 9–21; Hamburg.

ULRICH FRANKE

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens

5. Die Weberknechte

Kurzfassung

Im Rahmen des Forschungsprogramms „Zur Biologie eines Buchenwaldbodens“ wurde in einem Moderbuchenwald im Nordschwarzwald von 1977 bis 1983 auch die Weberknechtfauna untersucht. Seit 1982 läuft im gleichen Biotop parallel dazu ein Begleitprogramm, welches die Erforschung der Auswirkungen von Umweltchemikalien als Streßfaktor auf das Ökosystem zum Ziel hat.

92 % aller 728 erbeuteten Tiere wurden mit Barberfallen gefangen, 7 % mit Boden-Fotoelekktoren und nur 1 % durch Handauslese von Quadratproben. Insgesamt konnten 8 Weberknechtarten aus vier Familien nachgewiesen werden. Am häufigsten waren die beiden Phalangidae *Lophopilio palpinalis* mit 50 % und *Mitopus morio* mit 38 % aller Individuen. Beide Arten werden durch Anwendung sowohl von PCP als auch von 2,4,5-T stark dezimiert. Als Seltenheit wurde der Schneckenkanker *Ischyropsalis h. hellwigi* in 6 Exemplaren gefangen. Verbreitung, ökologische Ansprüche und Phänologie der Arten werden beschrieben und in Zusammenhang mit unseren Funden diskutiert.

Abstract

Studies on the biology of a beech wood soil.

5. Opiliones

As part of a research program entitled „Studies on the biology of a beech wood soil“, the opilionid fauna was investigated between 1977 and 1983. Since 1982 we also examined the reaction of an ecosystem to stress due to environmental chemicals.

92 % of the total 728 harvestmen were caught by pitfall traps, the rest by ground-photoelectrodes and by square-samples. All captured specimens belong to 8 species of 4 families. Two Phalangidae were eudominant: *Lophopilio palpinalis* and *Mitopus morio*. Six *Ischyropsalis h. hellwigi* were found, although this species is rarely reported for Southwest-Germany. Captures of *L. palpinalis* and *M. morio* were significantly reduced by PCP and 2,4,5-T.

Distribution, ecology and life-history of all species found, are described and discussed.

Autor

DR. ULRICH FRANKE, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 4045, Erbprinzenstr. 13, D-7500 Karlsruhe 1.

1. Einleitung

Der Abbau der Bodenstreu ist das Ergebnis vielfältiger bodenbiologischer Prozesse, an denen die Bodenfauna einen erheblichen Anteil hat. Wir können die Bodenfauna drei Trophiestufen zuordnen: Die erste Stufe bilden die saprophagen Primärzersetzer, die den pflanzlichen Bestandesabfall wie Blätter, Zweige und Früchte direkt angreifen. Saprophag im weiteren Sinne sind auch die Sekundärzersetzer, die entweder als Koprophage von den Faeces der Primärzersetzer leben, oder als Mikrophytophage die Mikroflora fressen, die auf dem Blatt- und Holzmaterial gedeiht; mikrophytophag bedeutet in einem Sauerhumus-Buchenwald überwiegend mykophag, da hier die Pilze als Primärzersetzer dominieren. Beide Gruppen von Saprophagen bilden die Nahrungsgrundlage der Zoophagen oder Räuber, die durch die Nekrophagen oder Aasfresser mit den Saprophagen verbunden sind (Beck 1983). Jede dieser drei großen Funktionsgruppen umfaßt in einem mitteleuropäischen Laubwald 200 bis 400 Tierarten, und allein diese große Anzahl spricht dafür, daß die Bodentiere nicht nur eine wichtige, sondern auch sehr differenzierte Rolle im Boden spielen.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind die Weberknechte, mit 8 Arten im Untersuchungsgebiet eine der kleinen Gruppen der Bodenmakrofauna. Das Untersuchungsgebiet ist ein Sauerhumus-Buchenwald im Stadtwald Ettlingen, ca. 15 km südlich von Karlsruhe. Die Weberknechte sind sämtlich als Räuber einzustufen; jede ihrer Arten ist damit sowohl auf andere Tierarten als Nahrungsgrundlage angewiesen als auch der Konkurrenz durch andere Arten ausgesetzt. Daraus sollten sich entsprechende Anpassungen oder ökologische Nischen ergeben, und gerade eine so überschaubare Gruppe wie die Weberknechte eignet sich gut, die Differenzierung der ökologischen Nischen zu untersuchen. Dies ist neben der Bestandsaufnahme der Weberknechtarten und ihrer ökologischen Charakterisierung das Ziel der vorliegenden Arbeit.

2. Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Stadtwald Ettlingen auf den nordwestlichen Ausläufern des Schwarzwaldes und liegt 310 bis 340 m ü. NN. Der Untergrund besteht aus mittleren Buntsandstein. Der etwa 100jährige Rotbuchenwald wird pflanzensoziologisch als Luzulo-Fagetum charakterisiert, dem eine Kraut- und Strauchschicht fast vollständig fehlt. Die mittlere Jahres-Lufttemperatur in 50 cm über dem Boden beträgt 8,3 °C und der mittlere Jahresniederschlag ergab für die Jahre 1979

Gefördert mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Bundesministeriums für Forschung und Technologie.

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 4.: Carolinea, 42: 75–106 (1985).

bis 1983 rund 1050 mm. Der Boden ist mit pH-Werten zwischen 3,2 und 4,7 als Sauerhumus anzusprechen. Weitere Angaben zum Untersuchungsgebiet siehe BECK & MITTMANN (1982). Den seit 1977 laufenden Standard-Untersuchungen (BECK 1978) ist seit 1981/82 ein „Chemikalienprogramm“ angeschlossen, welches die Reaktion von Ökosystemen auf Umweltbelastungen erfassen soll. Im Chemikalienprogramm wurden das Fungizid Pentachlorphenol (PCP) und das Herbizid Trichlorphenoxyessigsäure (2,4,5-T) eingesetzt, welche beide zwei Jahre lang alle zwei Monate in den Konzentrationen von 5 g/m² und 1 g/m² ausgebracht wurden. Die fünf Flächen des Begleitprogramms werden mit PCP_s, PCP₁, 2,4,5-T_s, 2,4,5-T₁ und Kontrolle bezeichnet. Ihre Biotopstruktur ist weitgehend identisch mit derjenigen der Standardfläche.

Die Makrofauna, also auch die Weberknechte, wurde mit drei verschiedenen Methoden erfaßt: Quadratproben-Handauslese (QH), Barberfallen (BF) und Boden-Fotoeklektoren (FE), wobei die erste Methode nur im Standardprogramm eingesetzt wurde. Eine Beschreibung der Sammelmethode gibt FRIEBE (1983). Für die Quadratproben wurden monatlich an drei Stellen der Versuchsfläche je 1/9 m² der organischen Bodenaufgabe entnommen, getrennt nach L-, F- und H-Schicht. Diese drei Schichtproben von dann je 1/3 m² wurden im Labor von Hand ausgelesen. Mit dieser Methode werden Weberknechte zwar nur selten, dann aber quantitativ erfaßt (FRANKE & FRIEBE, 1983).

Mit Barberfallen werden oberflächenaktive Tiere gefangen. Die Fangbecher hatten einen Öffnungsdurchmesser von 7 cm und waren mit etwa 4% igem Formalin beschickt und überdacht. Auf der Standardfläche wurden monatlich 12 Barberfallen eine Woche lang und auf den Flächen des Chemikalienprogramms je 10 Barberfallen zwei Wochen lang exponiert. Untersuchungen, bei denen auf vier Flächen von jeweils 9 m² nebeneinander 5, 9, 25 bzw. 41 Barberfallen exponiert wurden, zeigten z. B. für größere Spinnen und Käfer in den beiden dicht mit Barberfallen besetzten Flächen Leerfangeffekte. Aus den Wertepaaren Barberfallendichte und der Zahl gefangener Tiere entsprechender Fläche konnten wir für die größeren Käfer und Spinnen die Fläche berechnen, welche von einer Barberfalle leergefangen wird. Unter der Annahme, daß Weberknechte eine ähnliche Aktivität aufweisen wie größere Spinnen, läßt sich damit die Fangfläche einer Barberfalle für Weberknechte auf 0,75 m² schätzen (FRANKE, FRIEBE & BECK in Vorb.).

Zur Erfassung der Schlüpfdichte der Stratenwechsler und der Aktivitätsdichte anderer oberflächenaktiver, kletternder und flugfähiger Formen wurden Boden-Fotoeklektoren verwendet. Ihre auswechselbaren Fanggefäße enthielten gesättigte Pikrinsäure. Zwei Typen von Eklektoren, deren Effektivitätsvergleich noch aussteht, wurden aufgestellt: Umgekehrte, innen mit Sand aufgerauhte, kreisrunde große Plastiktrichter mit 0,2 m² Grundfläche und quadratische Fotoeklektoren mit 1,0 m² Grundfläche; beide Typen entsprechen den von FUNKE, Ulm und Mitarbeitern angewandten Fotoeklektoren. Die Eklektoren fingen kontinuierlich und wurden in monatlichem Abstand geleert. Die Weberknechte wurden im Labor in 70%igen Alkohol überführt und nach Methode und Fangdatum getrennt bearbeitet und aufbewahrt. Das Material befindet sich in den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe. Die Determination erfolgte nach MARTENS (1978).

Herrn Prof. L. BECK danke ich für Anregungen und Diskussion, Herrn Prof. J. MARTENS für die freundliche Nachbestimmung kritischer Exemplare sowie allen Mitarbeitern der bodenzoologischen Arbeitsgruppe an den Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe für die unermüdete Mithilfe bei den Freiland- und Laborarbeiten.

3. Fangergebnisse

Die Anzahl der gefangenen Individuen und ihre Dominanz sind nach Arten und Methoden getrennt in Tab. 1 aufgeführt. Auch wenn sie unterschiedlich lange eingesetzt wurden – 1977/78 keine FE, im Chemikalienprogramm keine QH –, läßt sich feststellen, daß die Barberfallen die weitaus meisten Weberknechte erbrachten. Im Gegensatz zu den Ergebnissen bei Käfern (FRIEBE 1983) und Spinnen (DUMPERT 1984), wo sich das Artenspektrum der einzelnen Methoden deutlich unterscheidet, tragen Handauslese und Boden-Fotoeklektoren nicht nur quantitativ wenig zum Gesamtergebnis bei, sondern geben auch ähnliche Dominanzverhältnisse wie die Barberfallenfänge wieder. So läßt sich hier tatsächlich eine methodenunabhängige Dominanzstruktur der Opilionidenfauna des Buchenwaldbodens im Stadtwald Ettlingen angeben. Sie ist gekennzeichnet durch zwei hochdominante Arten, *Lophopilio palpinalis* und *Mitopus morio*, die zusammen fast 90 % ausmachen; nimmt man die beiden nächst häufigen, die dominant-subdominanten Arten *Platybunus pinetorum* und *Amilenus aurantiacus* hinzu, dann stellen die vier Arten der Echten Weberknechte oder Phalangiidae rund 97 % der Opilionidenfauna. Die ebenfalls vier Arten der Faden-, Brett- und Schneckenkanker erreichen nur einen rezedent-subrezedenten Anteil, der sicher nicht nur ihre verstecktere Lebensweise, sondern eine tatsächlich weit geringere Siedlungsdichte widerspiegeln dürfte.

4. Ökologie und Verbreitung

4.1 Die einzelnen Arten

In der folgenden Beschreibung der einzelnen Arten beziehe ich mich bei den Angaben über allgemeine Verbreitung, ökologische Ansprüche und teils auch der Aktivitätsmaxima auf VON HELVERSEN & MARTENS (1971), MARTENS (1978) und PFEIFER (1956).

Nemastomatidae – Fadenkanker

Nemastoma lugubre (MÜLLER, 1776)

Dieser nur 2 mm Körperlänge messende mitteleuropäische Fadenkanker ist ein euryöker, mehr oder weniger hygrophiler Bewohner der Bodenstreu vorzugsweise schattiger Laubwälder. Seine Verbreitung reicht bis in höhere Lagen der Mittelgebirge (1300 m). Auf der Versuchsfläche wurden nur 4 Exemplare gefangen, zwei davon mit Boden-Fotoeklektoren.

Paranemastoma quadripunctatum (PETRY, 1833)

P. quadripunctatum ist ein mitteleuropäisch-montaner Weberknecht, welcher in der Bodendecke von Wäldern lebt. Sein Areal reicht vom Flachland bis ins höhere Mittelgebirge. Sein Entwicklungszyklus ist einjährig mit einem Haupttreifemaximum im Frühjahr. Im untersuchten Buchenwald wurde er mit Barberfallen in 8 Exemplaren

gefangen, womit er gerade noch als rezedent eingestuft werden kann.

Trogulidae – Brettkanker

Anelasmacephalus cambridgei (WESTWOOD, 1874)

Dieser atlantisch-submediterrane Brettkanker lebt in der obersten Bodenstreu von Laub- und Mischwäldern. Er toleriert geringere Luftfeuchtigkeit als die vorige Art und bewohnt auch warmexponierte Biotope. Brettkanker sind Nahrungsspezialisten für Mollusken und deshalb auf Kalkböden in höherer Dichte anzutreffen als in unserem Moderbuchenwald. Die Fortpflanzung findet wahrscheinlich nur im Sommerhalbjahr statt. Gefangen wurden nur 4 Exemplare, alle im Rahmen des Chemikalienprogrammes.

Ischyropsalididae – Schneckenkanker

Ischyropsalis hellwigi hellwigi (PANZER, 1794)

Der Schneckenkanker ist mitteleuropäisch-montan verbreitet und lebt in geschlossenen Laub- und Nadelwäldern der Mittelgebirge bis in die subalpine Stufe der Alpen. Der Boden muß ständig durchfeuchtet und reich strukturiert sein; letzteres wird meist schon durch eine dickere Streuschicht gewährleistet. Seine Fortpflanzungszeit fällt in den Sommer/Herbst. Die Eier überwintern, manchmal offensichtlich auch Jungtiere, wofür der Fund eines juvenilen Exemplares in den Barberfallen vom 27. 12. 1982 bis 10. 1. 1983 spricht.

Wie der Name sagt, ist der Schneckenkanker mit seinen über körperlangen Cheliceren Nahrungsspezialist für Schnecken, insbesondere für Gehäuseschnecken. In

Tabelle 1. Anzahl aller im Untersuchungsgebiet von 1977–83 im Standard- und Chemikalienprogramm gefangenen Weberknechte. QH = Quadratprobe-Handauslese, BF = Barberfalle, FE = Boden-Fotoelektor.

	Anzahl der gefangenen Individuen			
	QH	BF	FE	gesamt
<i>Nemastoma lugubre</i>	1	1	2	4
<i>Paranemastoma quadripunctatum</i>		8		8
<i>Anelasmacephalus cambridgei</i>		4		4
<i>Ischyropsalis h. hellwigi</i>		6		6
<i>Platybunus pinetorum</i>		36	4	40
<i>Lophopilio palpinalis</i>	2	342	22	366
<i>Mitopus morio</i>	4	256	18	278
<i>Amilenus aurantiacus</i>		18	4	22
	7	671	50	728
	1 %	92 %	7 %	100 %

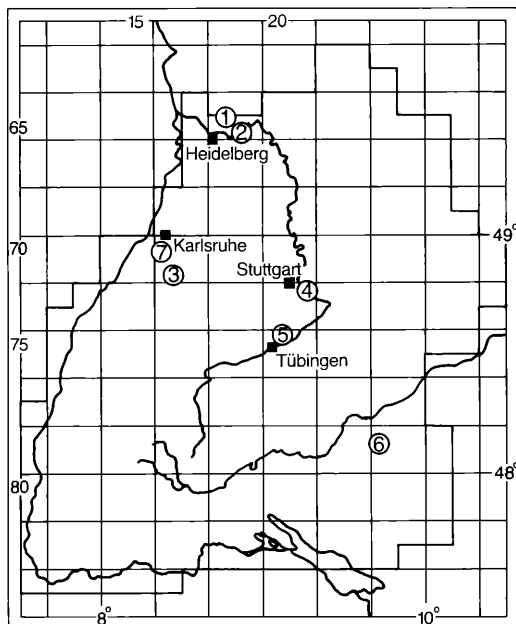


Abbildung 1. Bisherige Fundorte von *Ischyropsalis hellwigi hellwigi* in Baden-Württemberg. 1 = HEINZ leg. in: MARTENS (1965); 2 = WIDER leg. in: MARTENS (1965); 3 = VON HAGEN (1973); 4 = WEHRMAKER (1977); 5 = BAEHR (1979); 6 = SCHWERDTLE & SCHNEIDER (im Druck); 7 = FRIEBE (1978) und vorliegende Arbeit.

unserem Sauerhumus-Buchenwald muß er sich wahrscheinlich mit Nacktschnecken bescheiden, da Gehäuseschnecken äußerst spärlich sind. Wegen der allgemeinen Seltenheit dieses Kankers, besonders jedoch in Südwestdeutschland (Erstnachweis für Baden-Württemberg 1958!) werden die bisherigen Funde für Baden-Württemberg in Abb. 1 zusammengefaßt. Für den Südwesten Deutschlands sind das bescheidene 12 Individuen, allein 6 davon entstammen unserer Versuchsfläche (3♂, 1♀, 2 juv.). Aus der Tatsache, daß 6 der 7 Fundorte in der Nähe von Universitätsstädten liegen, die Funde also eher die Sammelaktivität als die wirkliche Verbreitung widerspiegeln, läßt sich schließen, daß das Areal geschlossener ist, als es die wenigen zerstreuten Fundpunkte vermuten lassen. Das Auffinden des Schneckenkankers ist wegen seiner geringen Populationsdichte und seiner versteckten Lebensweise selbst in geeigneten Biotopen offenbar sehr vom Zufall abhängig.

Phalangiidae – Echte Weberknechte, Schneider

Platybunus pinetorum (C. L. KOCH, 1839)

Der europäisch-montane *P. pinetorum* lebt hauptsächlich in Laub- und Mischwäldern unserer Mittelgebirge sowie in den Alpen bis ca. 1800 m. Er liebt das schattige,

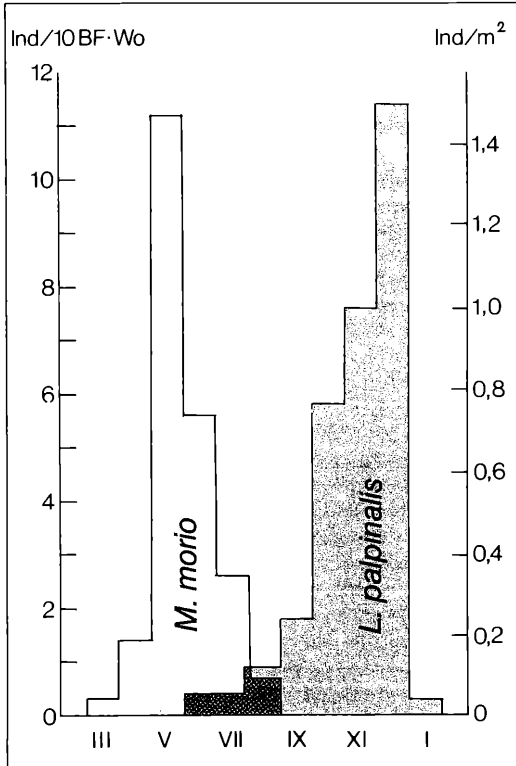


Abbildung 2. Aktivitätsdichte in Barberfallen und daraus berechnete Siedlungsdichte von *Mitopus morio* und *Lophopilio palpinalis* im Jahreslauf; angegeben sind die Monatsmittel der Jahre 1977–1983.

feuchtkühle Waldesinnere. Jungtiere leben am Boden in der Laubstreu, subadulte und adulte Tiere in der Kraut- und Strauchschicht (wenn vorhanden) und an Baumstämmen. Die Fortpflanzung vollzieht sich im Sommer. Jungtiere schlüpfen im Spätsommer/Herbst und überwintern. In unserem Untersuchungsgebiet ist *P. pinetorum* insgesamt als dominant einzustufen, wenn auch die sehr unterschiedlichen Fangergebnisse im Standard- und Chemikalienprogramm für eine sehr ungleichmäßige räumliche und/oder zeitliche Verteilung sprechen.

Lophopilio palpinalis (HERBST, 1799)

Der europäisch-atlantische *L. palpinalis* lebt in der feuchten, organischen Bodenauflage verschiedener Waldtypen, auch in Buchenwäldern. Unter den Weberknechten unseres Moderbuchenwaldes ist *L. palpinalis* mit 366 Exemplaren (50,3 %) die häufigste Art und eudominant. Seine Häufigkeitsverteilung, dargestellt als Monatsmittel der Jahre 1977–1983, zeigt Abb. 2. Die ersten Jungtiere treten im Juni auf. Das Maximum der Aktivitätsdichte fällt in den Dezember, wo hauptsächlich Imagines gefangen wurden. In dieser Zeit werden auch die Eier in den Boden abgelegt. Im Januar bricht die Po-

pulation durch Tod der Imagines zusammen. Erst im Sommer wird aus den Eiern eine neue Population aufgebaut. Die höchste Aktivitätsdichte dieser Art wurde im Dezember 1978 mit 40 juvenilen Exemplaren in 10 Barberfallen festgestellt; das ergibt einen Schätzwert für die maximale Siedlungsdichte von 5 Ind./m². Das durchschnittliche Dezember-Maximum in den Jahren 1977 bis 1983 betrug etwa 1,5 Ind./m² und liegt damit noch deutlich unter der mittleren Jahrespopulationsdichte, welche BACHMANN & SCHAEFER (1983) für *L. palpinalis* in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen festgestellt haben.

Mitopus morio (FABRICIUS, 1799)

Der euryöke *M. morio* ist holarktisch verbreitet. In Mitteleuropa besiedelt er bevorzugt schattige Wälder mit ausgeglichener Luftfeuchtigkeit. Seine vertikale Verteilung reicht von der Küste bis in die Polsterpflanzenstufe der Alpen (max. 3000 m). Die Juvenilen leben am Boden, die Subadulti und Adulti in der Strauch- und Baumschicht. Die Reifezeit fällt in den Sommer bis Herbst. Mit 278 Exemplaren (38,2 %) ist *M. morio* in unserem Buchenwald die zweithäufigste Art und ebenfalls eudominant. Im Gegensatz zu anderen Weberknechten, die ihre Eier in den Boden legen, legen die Weibchen von *M. morio* ihre Eier in Hohlräume von Pflanzen, wo sie überwintern (TISCHLER 1967). Das jahreszeitliche Auftreten ist in Abb. 2 ersichtlich. Erste Jungtiere erscheinen im März; die höchste Aktivitätsdichte wird im Juni erreicht. Das Abwandern der Subadulti und Adulti in die Baumschicht ist indirekt aus der Abnahme der Aktivitätsdichte in den Barberfallen im Sommer zu ersehen, aber auch daraus, daß insgesamt sehr wenige Imagines dieser Art gefangen wurden.

Amilenus aurantiacus (SIMON, 1881)

Der langbeinige, europäisch-montane *Amilenus* lebt in Wäldern aller Art, in den Alpen hauptsächlich in den montanen Buchenwäldern. Unser Untersuchungsgebiet dürfte an der untersten Verbreitungsgrenze liegen. Die Reifezeit von *A. aurantiacus* reicht vom Winter bis in den Frühsommer. Dieser Schneider überwintert also als Imago in Spaltensystemen und Höhlen bei Temperaturen um 0° C (DOBAT 1975). Mit 33 erbeuteten Exemplaren (3 %) ist diese auf Sträuchern und Bäumen lebende Art im Buchenwald unseres Untersuchungsgebietes subdominant.

4.2 Ökologische Differenzierung der Weberknechtfauna

Die ökologischen Ansprüche der einzelnen Arten sind in Abb. 3 zusammenfassend dargestellt; sie zeigt, daß sich die Arten in ihren Ansprüchen an Stratum, Nahrung und Feuchtigkeit mehr oder weniger deutlich unterscheiden.

Hinsichtlich des Stratums, in dem die Tiere leben, lassen sich 5 Arten als Bodenbewohner von einem Bewohner der Baumschicht unterscheiden; die beiden übrigen Ar-

weniger hygrophil	hygrophil	extrem hygrophil	
<i>Amilenus aurantiacus</i>			Baumschicht
	subadult adult		
	<div style="border: 1px solid black; padding: 2px; display: inline-block;"> <i>M. morio</i> <i>P. pinetorum</i> </div> juvenil		Bodenstreu
	<i>L. palpinalis</i>		
	<i>A. cambridgei</i>	<i>I. h. hellwigi</i>	
<i>Nemastoma lugubre</i>		<i>P. quadripunctatum</i>	

Abbildung 3. Ökologische Ansprüche der Weberknechte bezüglich Stratum, Bodenfeuchte und Nahrung. Hell gerastert: Kleinarthropodenfresser, dunkel gerastert: Schneckenfresser. Ökologische Differenzierung der Arten im eingerahmten Feld siehe Abb. 5.

ten nehmen insofern eine Mittelstellung ein, als sie im Verlaufe ihrer Individualentwicklung das Stratum wechseln. Die 5 bodenlebenden Arten sind die 4 gefundenen Faden-, Brett- und Schneckenkanker sowie der Phalangiide *Lophopilio palpinalis*. Vergleicht man die Länge der Beine mit der Körperlänge (Abb. 4), dann ergibt sich ein eindeutiger Unterschied zwischen diesen kurzbeinigen Bodenbewohnern und der langbeinigen Bewohner höherer Strata, die alle zur Familie der Phalangiidae gehören. Der bodenbewohnende Phalangiide *L. palpinalis* dagegen hat nicht die relative Beinlänge der übrigen Phalangiiden, sondern die der Bodenbewohner, woraus man schließen kann, daß die relative Länge der Extremitäten auch bei den Weberknechten einen hohen Anpassungswert an die räumliche Gegebenheit des Milieus hat.

Den Nahrungsansprüchen nach lassen sich der Brett- und der Schneckenkanker von allen anderen Weberknechten trennen; sie sind beide ausgesprochene Nahrungsspezialisten und ernähren sich von Schnecken, wohingegen die Fadenkanker und die Echten Weberknechte hauptsächlich Kleinarthropoden wie Collembolen, Homopteren, Dipteren, Psocopteren und deren Larven fressen (ADAMS 1984 und PHILLIPSON 1960). Mit ähnlichen Nahrungsansprüchen im gleichen Stratum leben damit *A. cambridgei* und *I. hellwigi* einerseits und *N. lugubre*, *P. quadripunctatum* und *L. palpinalis* sowie die Jugendstadien von *P. pinetorum* und *M. morio* andererseits.

Der Feuchtigkeitsanspruch der Arten erlaubt eine weitere ökologische Differenzierung. Von den beiden Nahrungsspezialisten braucht *I. hellwigi* ein ständig kühles und gut durchfeuchtetes Milieu, während *A. cambridgei* auch wärmere Biotope mit geringerer Luftfeuchtigkeit

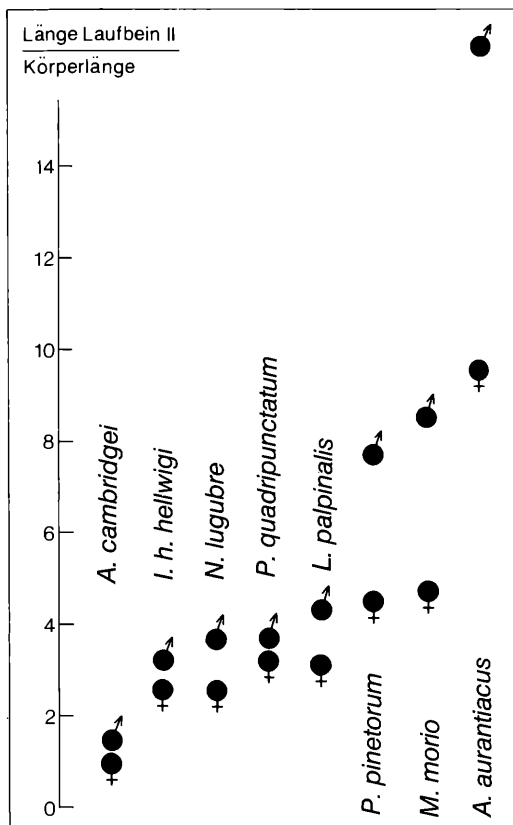


Abbildung 4. Verhältnis der Länge von Laufbein II zu Körperlänge der 8 gefundenen Weberknechtarten (Mittelwerte).

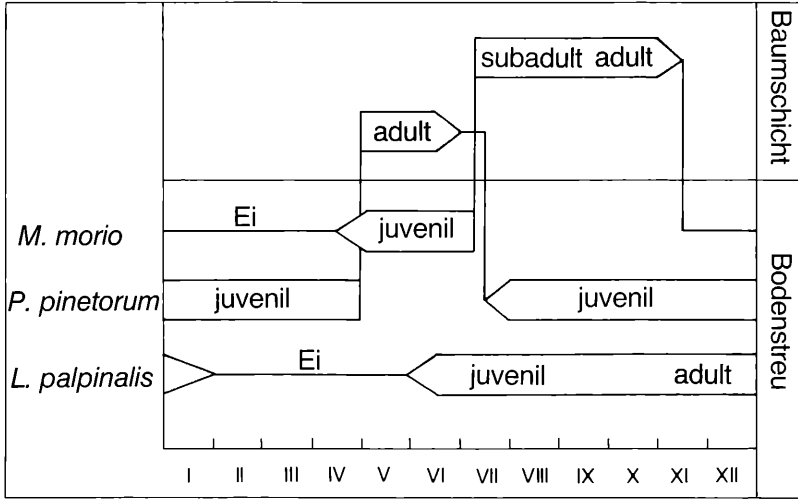


Abbildung 5. Entwicklungszyklus und Stratenwechsel von *Lophopilio palpinalis*, *Platybunus pinetorum* und *Mitopus morio*.

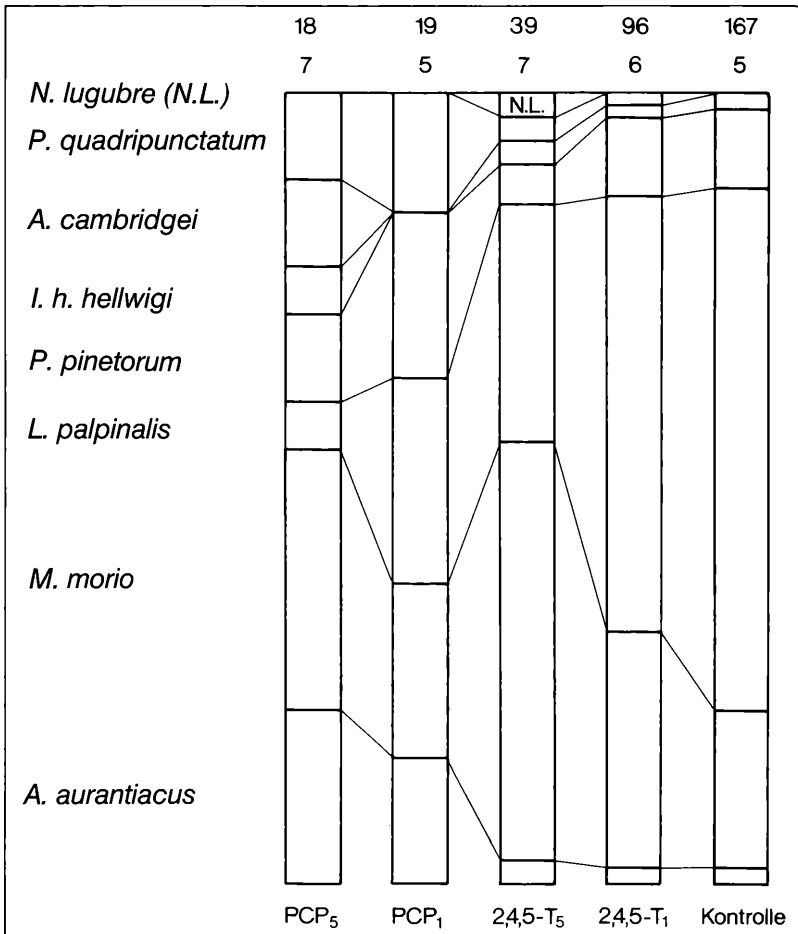


Abbildung 6. Dominanz der Weberknechtarten auf den 4 behandelten Flächen und der unbehandelten Kontrollfläche des Chemikalienprogramms. Über jeder Säule steht die Gesamtzahl der gefundenen Individuen und Arten.

bewohnt. Die übrigen bodenlebenden Weberknechte stellen nur teilweise unterschiedliche Anforderungen an die Luftfeuchtigkeit. Die beiden Fadenkanker heben sich von den bodenlebenden Phalangiden dadurch ab, daß *P. quadripunctatum* extrem hygrophil ist, *N. lugubre* dagegen auch in trockenere Biotope vordringt.

Die mehr oder weniger hygrophilen Echten Weberknechte *L. palpinalis* und die Jugendformen von *P. pinetorum* und *M. morio* unterscheiden sich nicht in ihren Feuchtigkeitsansprüchen, wohl aber durch Stratenwechsel und unterschiedliches jahreszeitliches Auftreten (Abb. 5). Während im Frühjahr die Eier von *L. palpinalis* und *M. morio* im Boden ruhen, wachsen bereits die Jungstadien von *P. pinetorum* heran, deren Imagines im April/Mai den Boden verlassen, welcher dann von den jungen *M. morio* eingenommen wird. Wenn deren Subadulti und Adulti im Sommer das Stratum wechseln, legt *P. pinetorum* bereits wieder seine Eier in den Boden, aus denen bald die ersten Larven schlüpfen. Die alte Generation geht zugrunde. Im Frühsommer erscheinen die Jungtiere von *L. palpinalis*, so daß diese und im Herbst/Winter auch ihre Imagines zusammen mit den Jungtieren von *P. pinetorum* den Boden bewohnen und miteinander konkurrieren. Aus den Individuenzahlen zu schließen, ist *L. palpinalis* der erfolgreichere Weberknecht.

Mit Hilfe der aufgeführten Kriterien – Ansprüche an Stratum, Feuchtigkeit, Nahrung sowie Entwicklungszyklen und Phänologie – lassen sich die ökologischen Nischen

der Weberknechte unseres Buchenwaldes abgrenzen. Ihre Nischen überlappen sich zwar in weiten Bereichen, d. h. meist in mehreren Faktoren, unterscheiden sich aber mit Ausnahme der juvenilen *P. pinetorum* und der juvenilen bis adulten *L. palpinalis* in wenigstens einem Faktor; dadurch wird der Konkurrenzdruck gemildert und die Koexistenz von Arten ermöglicht, die in Bau und ökologischen Ansprüchen sehr ähnlich sind.

5. Die Wirkung von Umweltchemikalien auf die Weberknecht-Populationen

Der Einsatz der beiden Substanzen PCP und 2,4,5-T in jeweils zwei Konzentrationen diente nicht dazu, die Toxizität dieser Substanzen auf einzelne Arten zu testen; vielmehr sollten die Reaktionen der Bodentierpopulationen in ihren Beziehungen zueinander geprüft werden, um Aufschluß über Reaktion und Regulationsfähigkeit und damit Belastbarkeit des Ökosystems zu erhalten. Die ausgewertete Laufzeit des Chemikalienprogramms beträgt zwei Jahre. Von insgesamt 728 Weberknechten wurden rund die Hälfte, nämlich 365, in diesem Programm gefangen. Auch hier war die Ergiebigkeit der Boden-Fotoelektoren mit 26 Individuen (7 %) so gering, daß nur die Barberfallenfänge mit 339 Individuen (93 %) der Gesamtfänge berücksichtigt werden. Quadratproben-Handauslese, die schon im Standardprogramm nur 7 Tiere in 7 Jahren erbrachte, wurde nicht vorgenom-

Tabelle 2. Barberfallenfänge der Weberknechte im Chemikalienprogramm (1982–83) und im Standardprogramm (1977–83).

	Chemikalienprogramm (1982–1983)						Standardprogramm					
	PCP ₅		PCP ₁		2,4,5-T ₅		2,4,5-T ₁		Kontrolle		(1977–1983)	
	Ind.	%	Ind.	%	Ind.	%	Ind.	%	Ind.	%	Ind.	%
<i>Nemastoma lugubre</i>					1	3						
<i>Paranemastoma quadripunctatum</i>	2	11	3	16	1	3	1	1			1	0,3
<i>Anelasmaocephalus cambridgei</i>	2	11			1	3	1	1				
<i>Ischyropsalis h. hellwigi</i>	1	6							3	2	2	0,6
<i>Platybunus pinetorum</i>	2	11	4	21	2	5	10	10	16	10	2	0,6
<i>Lophopilio palpinalis</i>	1	6	5	26	12	30	53	55	111	66	160	48,2
<i>Mitopus morio</i>	6	33	4	22	21	53	29	30	34	20	162	48,8
<i>Amilenus aurantiacus</i>	4	22	3	16	1	3	2	2	3	2	5	1,5
Summe Ind. und Dominanz	18	100	19	100	39	100	96	100	167	100	332	100
Anzahl der Arten	7		5		7		6		5		6	
Anzahl BF-d	3900		3900		3900		3900		3900		7056	
Summe Ind./Anzahl BF-d	0,005		0,005		0,010		0,025		0,043		0,047	
Ind./BF-d in %	11		11		22		55		100		100	
Diversität	1,75		1,59		1,22		1,10		0,96		0,84	
Evenness	0,90		0,99		0,63		0,61		0,60		0,40	

men. Daß bei der kurzen Laufzeit von nur zwei Jahren mit Barberfallen etwa gleichviele Weberknechte wie in den 7 Jahren Standardprogramm gefangen wurden, erklärt sich aus der Anzahl der ausgebrachten Barberfallen und ihrer Expositionszeiten. Berechnet man für jede Fläche die Anzahl der Barberfallentage (BF-d) und mit diesen die Anzahl der Individuen, die pro Tag und Barberfalle gefangen wurden (Tab. 2 unten), so zeigt sich, daß die einzelnen Barberfallen der unbehandelten Kontrollfläche und der Standardfläche pro Tag durchschnittlich gleichviele Tiere fingen, unabhängig davon, ob sie wie im Standardprogramm eine Woche oder wie im Chemikalienprogramm zwei Wochen im Gelände standen.

Die Werte in Tab. 2 und die Abb. 6 lassen deutliche Reaktionen der Weberknechtfauuna auf die Umweltchemikalien erkennen. Die Individuenzahlen nehmen von der Kontrolle über 2,4,5-T₁, 2,4,5-T₅, PCP₁ nach PCP₅ drastisch ab. Diese Abnahme betrifft besonders die dominanten Phalangiden *L. palpinalis* und *M. morio*. Die Artenzahlen bleiben jedoch gleich, so daß sich die Dominanzen verschieben.

Ähnlich wie bei den Collembolen im selben Untersuchungsgebiet läßt sich dies mit einem Antagonismus von Konkurrenzstärke und Resistenz erklären (BECK 1983 und KOGLIN & BECK 1983): Die beiden Phalangiden *L. palpinalis* und *M. morio* sind unter Normalbedingungen offenbar sehr konkurrenzstark aber wenig resistent gegenüber den ausgebrachten Substanzen, wobei die Resistenzschwäche bei *L. palpinalis* größer scheint als bei *M. morio*. Dagegen sind die in der Kontrollfläche konkurrenzschwachen Faden- und Brettkanker offensichtlich ausreichend resistent, so daß sie ihre Aktivitätsdichte auch in den belasteten Flächen aufrechterhalten oder sogar erhöhen, sofern hier die geringen Zahlen eine solche Aussage zulassen. Durch den Rückgang der Dominanz der konkurrenzstarken Arten steigt die Dominanz der resistenzstarken Weberknechte. Die Dominanzen gleichen sich an. Dies spiegelt sich in den Werten der Diversität und Evenness (Tab. 2) wider. Die Diversität steigt in der gleichen Reihenfolge, wie die Individuenzahlen abnehmen, von 0,96 (Kontrolle) bis 1,75 (PCP₅). Damit wird deutlich, daß die Diversität allein kein sicheres Maß für die Bewertung und den Vergleich intakter und belasteter Ökosysteme ist.

6. Literatur

- ADAMS, J. (1984): The habitat and feeding ecology of woodland harvestmen (Opiliones) in England. – *Oikos*, **42**: 361–370; Copenhagen.
- BACHMANN, E. & SCHAEFER, M. (1983): The Opilionid Fauna of a Beech Wood and Dry Grassland on Limestone (Arachnida: Opiliones). – *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, NF, **26**: 141–149; Hamburg.
- BAEHR, M. (1979): Ein Fund des Schneckenkankers *Ischyropsalis hellwigi* PANZER bei Tübingen (Opiliones, Ischyropsalidae). – *Jh. Ges. Naturkde. Württ.*, **134**: 244–246; Stuttgart.
- BECK, L. (1978): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 1. Einleitender Überblick und Forschungsprogramm. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **37**: 93–101; Karlsruhe.
- BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. – *Carolinea*, **40**: 65–90; Karlsruhe.
- BECK, L. (1983): Zur Bodenbiologie des Laubwaldes. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1983: 37–54; Stuttgart.
- DOBAT, K. (1975): Die Höhlenfauna der Schwäbischen Alb. – *Jh. Ges. Naturkde. Württ.*, **130**: 260–381; Stuttgart.
- DUMPERT, K. & PLATEN, R. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 4. Die Spinnenfauna. – *Carolinea*, **42**: 75–106; Karlsruhe.
- FRANKE, U. & FRIEBE, B. (1983): Erfassung der Makrofauna eines Buchenwaldbodens mittels Handauslese und Barberfallen. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1983: 216; Stuttgart.
- FRIEBE, B. (1978): Ein weiterer Fund des Schneckenkankers *Ischyropsalis hellwigi* PANZER 1794 (Opiliones) im Nordschwarzwald. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **37**: 109–111; Karlsruhe.
- FRIEBE, B. (1983): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 3. Die Käferfauna. – *Carolinea*, **41**: 45–80; Karlsruhe.
- HAGEN, H.-O. VON (1973): Ein Fund des Schneckenkankers *Ischyropsalis hellwigi* (Opiliones) aus dem nördlichen Schwarzwald. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **32**: 159–160; Karlsruhe.
- HELVERSEN, O. VON & MARTENS, J. (1971): Pseudoskorpione und Weberknechte. – In: Die Wutach. Naturkundliche Monographie einer Flußlandschaft. – *Natur- u. Landschaftsschutzgeb. Bad.-Württ.*, **6**: 377–385; Freiburg.
- KOGLIN, J. & BECK, L. (1983): Wirkung von Umweltänderungen auf die Collembolenfauna (Insecta, Apterygota) eines Buchenwaldbodens. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1983: 218; Stuttgart.
- MARTENS, J. (1965): Verbreitung und Biologie des Schneckenkankers *Ischyropsalis hellwigi*. – *Natur und Museum*, **95**: 143–149; Frankfurt/M.
- MARTENS, J. (1978): Spinnentiere, Arachnida – Weberknechte, Opiliones. – *Die Tierwelt Deutschlands* 64. Tl.: 464 S.; VEB Gustav Fischer/Jena.
- PFEIFER, H. (1956): Zur Ökologie und Larvalsystematik der Weberknechte. – *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **32**: 59–104; Berlin.
- PHILLIPSON, J. (1960): The food consumption of different instars of *Mitopus morio* (F.) (Phalangida) under natural conditions. – *J. anim. Ecol.*, **29**: 299–307; Oxford.
- SCHWERDTLE, C. & SCHNEIDER, M. (im Druck): Erstfund des Schneckenkankers *Ischyropsalis hellwigi* PANZER (Opiliones, Ischyropsalidae) im Landkreis Biberach/Riß (Ober-schwaben). – *Jh. Ges. Naturkde. Württ.*, **140**; Stuttgart.
- TISCHLER, W. (1967): Zur Biologie und Ökologie des Opilioni-den *Mitopus morio* F. – *Biol. Zbl.*, **86**: 473–484; Leipzig.
- WEHRMAKER, A. (1977): Erstfund des Schneckenkankers, *Ischyropsalis hellwigi* PANZER (Opiliones: Ischyropsalidae), im Gebiet von Stuttgart. – *Jh. Ges. Naturkde. Württ.*, **132**: 183–187; Stuttgart.

PAUL WESTRICH & KONRAD SCHMIDT

Für Baden-Württemberg neue und seltene Bienen und Wespen (Hymenoptera Aculeata)

Kurzfassung

Die in den vergangenen Jahren im Freiland oder in bisher un bearbeiteten Sammlungen für Baden-Württemberg nachgewiesenen und besonders bemerkenswerten Stechimmen-Arten werden mitgeteilt und kommentiert. 2 Arten (*Hylaeus moricei*, *Lasioglossum bluethgeni*) sind neu für das Gebiet der Bundesrepublik Deutschland, 6 Arten waren bisher aus Baden-Württemberg nicht bekannt.

Abstract

Data are given for 57 important finds of species of bees and wasps resulting from field collections in Baden-Württemberg and a survey of museum collections. 2 species (*Hylaeus moricei*, *Lasioglossum bluethgeni*) are new for the fauna of the Federal Republic of Germany, 6 species were hitherto unknown from Baden-Württemberg.

Autoren

Dr. PAUL WESTRICH, Eduard-Spranger-Str. 41, D-7400 Tübingen
Prof. Dr. KONRAD SCHMIDT, Zool. Institut d. Universität, Kornblumenstr. 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Einleitung

Die Stechimmen-Faunistik wird in Baden-Württemberg bereits seit mehr als 60 Jahren besonders intensiv gepflegt. Das letzte zusammenfassende Verzeichnis der badischen aculeaten Hymenopteren hat GAUSS (1967) zusammengestellt und später ergänzt (GAUSS & PERRAUDIN 1970, GAUSS 1974). Ausführliche Bearbeitungen mit Verbreitungskarten für ganz Baden-Württemberg gibt es bisher lediglich für die Grabwespen (Sphecidae) (SCHMIDT 1979, 1980, 1981, 1984) und die Bauchsammlerbienen (Apoidea, Megachilidae) (WESTRICH 1983a). Eine Gesamtbearbeitung der Bienen Baden-Württembergs ist derzeit Gegenstand einer von der baden-württembergischen Landesregierung in Auftrag gegebenen Untersuchung (WESTRICH in Vorber.*). Trotz der vergleichsweise guten faunistischen Durchforschung des Landes tauchen immer wieder überraschende Neu- und erfreuliche Wiederfunde verschollener Arten auf. Dies darf jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Verarmung auch der Stechimmenfauna seit mindestens 20 Jahren rasch voranschreitet. Die Mehrzahl der hier aufgeführten Arten entstammt drei Lebensräumen, die be-

sonders nachhaltig negativ beeinträchtigt wurden. So waren einige dieser Arten in früheren Jahrzehnten häufig, sind aber heute in Baden-Württemberg als unmittelbar vom Aussterben bedroht anzusehen (vgl. WESTRICH & SCHMIDT im Druck). Dies gilt insbesondere für die Bewohner der nordbadischen Flugsandgebiete, deren Lebensräume seit 1900 durch Aufforstungen und anderweitige Nutzungen weitgehend zerstört worden sind. Ebenfalls fast völlig verschwunden sind zahlreiche „typische“ Arten des Kaiserstuhls und weiterer Lößgebiete in Weinbauklimaten infolge von Flurbereinigungen und der sich daraus ergebenden Intensivierung des Anbaus. Die Zerstörung der Rheinauenlandschaft, über deren spezifische Stechimmenfauna noch vergleichsweise wenig bekannt ist, geht so rasch voran, daß die faunistische Erforschung kaum Schritt halten kann.

Artenliste

Nomenklatur: Eumenidae nach VECHT & FISCHER (1972), Pompilidae nach WOLF (1972), Sphecidae nach BOHART & MENKE (1976) und Apoidea nach WESTRICH (1984). Vor den Funden ist jeweils das 10 x 10 km-Rasterquadrat des UTM-Netzgitters angegeben. Abkürzungen: BRD = Bundesrepublik Deutschland; BW = Baden-Württemberg; LNK = Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe; NSG = Naturschutzgebiet; S = K. SCHMIDT; W = P. WESTRICH.

Den Herren Dr. BELLMANN (Ulm), JANSEN (Kusterdingen), KUNZ (Ubstadt) und Dr. MARTINI (Heidelberg) danken wir für faunistische Hinweise und die Möglichkeit, ihre Sammlungen zu bearbeiten, Herrn WOLF (Plettenberg) für die Bestätigung von *Evagetes alamannicus*.

Eumenidae (Solitäre Faltenwespen)

Alastor astropos LEPELETIER: MU02 Oberbergen, Badberg 1 ♂ 25. 5. 1971 (leg. et coll. S).

Allodynerus delphinalis (GIRAUD): MV52 Karlsruhe 1 ♂ 11. 5. 1946 (leg. STRITT, coll. LNK); MV42 Forchheim 1 ♀ 27. 7. 1964 (leg. STRITT, coll. LNK); MU02 Oberbergen, Badberg 1 ♀ 7. 9. 1965 (leg. WACHMANN, coll. S). – Die jüngsten Funde aus BW melden GAUSS & PERRAUDIN (1970) aus Kappel/Rhein und Griefßheim aus dem Jahre 1968.

Allodynerus rossii LEPELETIER: MV53 Eggenstein, Hochwasserdamm 1 ♀ 6. 8. 1977 (leg. et coll. S). – Der bisher einzige, aber nicht belegbare Fund liegt fast 100 Jahre

* Teile der vorliegenden Arbeit wurden vom Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg aus Mitteln des Zweiten Untersuchungs- und Forschungsprogramms gefördert.

zurück: „Baden-Baden v. SCHULTHESS 1887“ (zit. n. LEININGER 1951).

Discoelius zonalis (PANZER): MV42 Karlsruhe-Rappenwört, Hochwasserdamm, 1 ♀ 22. 7. 1979 (leg. et coll. MARTINI); MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀ 22. 9. 1983 an *Solidago* (leg. et coll. W); MV55 Rheinsheim, Hochwasserdamm 1 ♂ 24. 8. 1984 an *Angelica sylvestris* (leg. et coll. W). – Nach 1950 wurden nur 2 weitere ♀♀ aus BW bekannt (GAUSS 1966, GAUSS & PERRAUDIN 1970).

Discoelius dufourii LEPELETIER: MV62 Berghausen 1 ♀ 11. 8. 1951 (leg. STRITT, coll. LNK); MU14 Ettenheim 1 ♂ 30. 8. 1968 (leg. STRITT, coll. LNK); MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀ 24. 9. 1983 an *Solidago* (leg. et coll. S). – Auch von dieser Art sind seit 1950 nur 2 weitere Funde aus BW bekanntgeworden (GAUSS 1966, SCHMIDT 1966).

Eumenes sareptanus insolatus MÜLLER: MV42 Knielingen, Hochwasserdamm 1 ♀, 2 ♂♂ 17. 6.–1. 7. 1984 (leg. et coll. S). – Der letzte Fund in BW gelang SENF 1971 am Mindelsee-Ried/Bodanrück (GAUSS 1974).

Eumenes subpomiformis BLÜTHGEN: NU07 Tübingen 1 ♂ 25. 7. 1979 (leg. et coll. W); MU76 Horb, Muschelkalk-Schutthang 1 ♀ 30. 6. 1982 (leg. et coll. W). – Seltenere Trockenhang-Bewohner. Das jüngste Stück aus

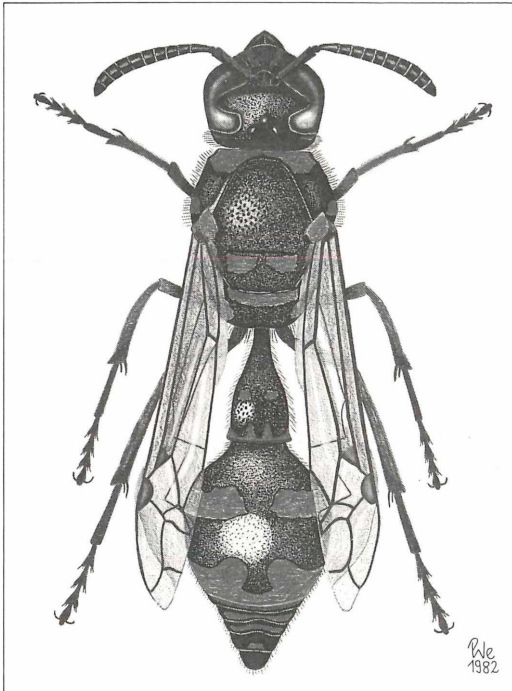


Abbildung 1. *Eumenes subpomiformis*, ♀. Bad Münster a. St. – Zeichnen. P. WESTRICH.

BW, das uns vorlag, war 1 ♀, das STRITT am 29. 8. 1966 bei Ettenheim fing (coll. LNK).

Euodynerus dantici (ROSSI): MV52 Karlsruhe, Botan Garten 1 ♂ 16. 6. 1947 (leg. BITTEL?, coll. S); MV63 Stutensee 1 ♀ 29. 7. 1980 an *Heracleum* (leg. et coll. W) MV54 Hochstetten 1 ♀ 7. 1982 an Baumstumpf (leg. et coll. MARTINI). – Außerdem sind aus BW nur einige Exemplare aus Sandhausen und Karlsruhe bekannt, die alle zwischen 1929 und 1942 gefangen wurden (LEININGER 1951).

Masaridae (Honigwespen)

Celonites abbreviatus (VILLERS): Aus dem badischer Landesteil wird die Art zuletzt von GAUSS (1966) vom Kaiserstuhl aus dem Jahre 1963 gemeldet. In Württemberg ist *Celonites* eine Charakterart trockenwarmer Schutt- und Geröllhalden (z. B. *Teucrium montanum* – Halden). Dort ist sie im Taubertal bei Werbach (1 ♀ 6. 7. 1983, leg. et coll. W) und im Ulmer Raum (BELLMANN mündl. Mitt.) auch heute noch regelmäßig anzutreffen.

Pompilidae (Wegwespen)

Agenioideus usurarius TOURNIER: MV63 Untergrombach, Michaelsberg 1 ♂ 12. 8. 1976 (leg. et coll. S). – Bisher gibt es nur drei weitere Fundorte in BW (STRITT 1963, WESTRICH 1980).

Anoplius caviventris AURIVILLIUS: MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀, 1 ♂ 18. 8. 1984 an *Phragmites* (leg. et coll. S). – Das Nest wird bevorzugt in dürren Schilfhalden angelegt (WOLF 1971). Das jüngste Stück aus der BRD, das WOLF vorlag, stammt vom Jahr 1969 (WOLF briefl.).

Arachnospila wesmaeli THOMSON: MV53 Karlsruhe, NW-Stadt, sandiges Ödland 1 ♀ 29. 7. 1978; 1 ♀ 28. 7. 1980 (leg. et coll. S); Karlsruhe, Flugplatz 1 ♀ 6. 7. 1979 (leg. et coll. S). MV65 Wiesental, Sandgrube 1 ♂ 5. 7. 1981 (leg. et coll. KUNZ). – Bisher sind nur 2 weitere Fundorte der seltenen Flugsandart aus BW bekannt (STRITT 1963).

Epsyron arrogans (SMITH): MV53 Leopoldshafen, Kernforschungszentrum 1 ♀ 15. 8. 1978 (leg. et coll. S). – Eine Sandart, von der der jüngste Fund in der BRD aus dem Jahre 1966 stammt (WOLF briefl.). In früheren Jahrzehnten war die Art in den nordbadischen Sandgebieten offenbar nicht allzu selten (STRITT 1963, GAUSS 1967).

Evagetes alamannicus BLÜTHGEN: MT47 Küssaberg-Dangstetten, Waldrand 1 ♀ 23. 8. 1980 (leg. et coll. S, WOLF test.). – Bisher ist aus der BRD lediglich 1 ♀ aus Künaberg/Südschwarzwald, der Holotypus, bekannt (BLÜTHGEN 1944). Wie WOLF (mündl.) mitteilte, sind die beiden Fundangaben bei WOLF (1958: 72) zu streichen.

Priocnemis coriacea DAHLBOM: NT09 Sipplingen 1 ♀ 7. 4. 1981 (leg. et coll. W, WOLF det.); MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀ 16. 6. 1984 (leg. et coll. S). – STRITT

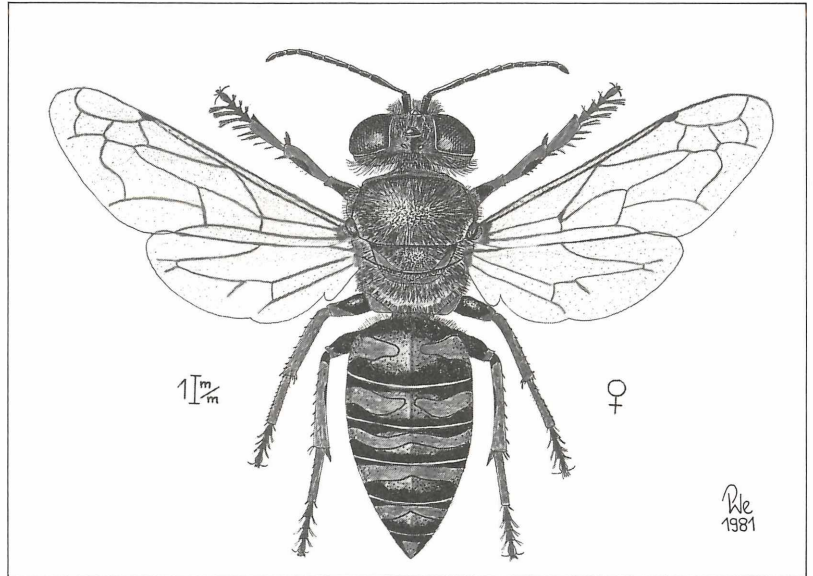


Abbildung 2. *Bembix rostrata*, ♀. Sandhausen bei Heidelberg. – Zeichn. P. WESTRICH.

(1963) nennt 8 Fundorte in Baden. Die Art wird in den letzten Jahren nur noch sehr selten festgestellt.

Sphecidae (Grabwespen)

Bembecinus tridens (FABRICIUS): MV65 Wiesental, Sandgrube 2 ♀♀ 1. 7. 1981; 1 ♀, 1 ♂ 10. 7. 1982; 4 ♂♂ 1. 7. 1984 (leg. et coll. KUNZ). – Seit 1964 lagen aus BW nur noch Funde aus Sandhausen, NSG Pflege Schönau vor. Das Vorkommen bei Wiesental ist hochgradig gefährdet (siehe *Bembix rostrata*).

Bembix rostrata (LINNAEUS): MV43 Knielingen, Langengrund, sandiges Ödland 2 ♀♀, 6 ♂♂ gesehen am 22. 7. 1984 (S u. W); MV65 Wiesental, Sandgrube, im Sommer 1981 mehrere Exemplare beobachtet von KUNZ und HASSLER. – Eine Flugsandart, deren letzte bekannte Vorkommen in BW in Sandhausen und Karlsruhe, Flugplatz liegen (vgl. SCHMIDT 1979). Das Vorkommen bei Wiesental ist durch den Bau der Bundesbahnschnelltrasse sehr gefährdet.

Crossocerus denticoxa BISCHOFF: MV53 Weingarten 1 ♀ 8. 9. 1979 auf *Pastinaca* (leg. et coll. ZMUDZINSKI). – Dies ist das 6. badische und 8. deutsche Stück dieser sehr seltenen, erst 1932 beschriebenen Art. Sie war in BW bisher nur aus dem Kaiserstuhl und von Wittental bei Freiburg bekannt.

Crossocerus styrius KOHL: NU16 Pfullingen 1 ♂ 3. 7. 1981 (leg. et coll. JANSEN); NU42 Federsee, Wildes Ried 1 ♂ 16. 5. 1981 (leg. JANSEN, coll. S). – Von dieser seltenen Waldart sind aus BW bisher nur 6 ♀♀ bekannt.

Dienoplus laevis (LATREILLE): MV53 Karlsruhe, Sanddüne am Durlacher Weg 1 ♂ 24. 3. 1983 (leg. et coll. S); MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀ 15. 8. 1984 (leg. et

coll. S). – Außerhalb des Kaiserstuhls war seit 1933 nur 1 Einzelfund vom Karlsruher Flugplatz bekannt.

Gorytes planifrons (WESMAEL): MU02 Oberbergen, Badberg 1 ♀ 19. 6. 1984 (leg. et coll. W). – Das 6. Exemplar der sehr seltenen Art aus dem Gebiet der BRD. In BW zuletzt 1969 bei Wittental und im Kaiserstuhl zuletzt 1963 bei Vogtsburg nachgewiesen.

Mimumesa beaumonti (LITH): NT69 Argensee 1 ♀ 28. 7. 1981 (leg. JÄGER, coll. JANSEN). – Außer einigen Funden in Norddeutschland bekannt aus Finnland, Schweden, Dänemark, DDR, Niederlande, Belgien, Polen, europ. UdSSR. Neu für Baden-Württemberg!

Nysson tridens (GERSTAECKER): MV41 Elchesheim, Hochwasserdamm 1 ♀, 1 ♂ 25. 7. 1983 (leg. et coll. W); MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♂ 3. 8. 1984, 1 ♂ 15. 8. 1984 (leg. et coll. S). – Seltene Art, von der nach 1950 nur noch 3 Funde aus BW vorlagen.

Passaloecus clypealis FAESTER: MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀ 18. 8. 1984 an *Phragmites* (leg. et coll. S). – Das 2. Exemplar aus BW. Ein Schilfbewohner, der im Küstenbereich von Nord- und Ostsee nicht selten ist.

Pemphredon podagrica CHEVRIER: NU16 Pfullingen 1 ♂ 11. 6. 1983 (leg. et coll. JANSEN). – Das 12. Exemplar der seltenen, in der BRD nur aus BW bekannten Art.

Tachysphex fulvitaris A. COSTA: MV76 Sandhausen 1 ♀ 11. 7. 1982 (leg. et coll. W); MV65 Wiesental 1 ♂ 1. 7. 1981 (leg. et coll. KUNZ). – Das letzte baden-württembergische Exemplar des seltenen Flugsandbewohners wurde 1968 bei Ketsch festgestellt, bei Sandhausen zuletzt 1965.

Apoidea (Bienen):

Ammobates punctatus (FABRICIUS): MV65 Wiesental, Sandgrube 1 ♂ 24. 7. 1981 (leg. et coll. KUNZ); MV54 Hochstetten, Sandgrube 1 ♀ 14. 7. 1982 (leg. et coll. W). Die bei *Anthophora bimaculata* parasitierende Art war früher in den nordbadischen Flugsandgebieten verbreitet und nicht selten, lokal sogar häufig. Seit 1964 nur noch die genannten 2 Einzelfunde.

Andrena carbonaria auct.: MV53 Karlsruhe, Flugplatz 1 ♂ 2. 8. 1980 (leg. et coll. S). – Die auffällige Art war bis 1960 noch häufig, ist seither aber extrem rückläufig in ihrem Bestand.

Andrena chrysopeus PEREZ: K. SCHMIDT konnte am 13. 6. 1984 bei MV43 Knielingen, Langengrund die Art in 1 ♂ zum ersten Mal für BW nachweisen. Am 17. 6. 1984 fanden die Verfasser gemeinsam ein weiteres Vorkommen auf dem Hochwasserdamm bei Knielingen. Bei gezielter Nachsuche in den Spargelanbaugebieten fand WESTRICH am 18. 6. 1984 10 ♀♀, 3 ♂♂ im NSG Pferdetriebsdüne bei MV76 Sandhausen. Am 8. 7. 1984 konnten die Verfasser ein weiteres ♀ an einem Bahndamm bei MV53 Knielingen beobachten. Als Futterpflanze kommt nur wildwachsender Spargel in Betracht, da der Kulturspargel aufgrund des frühjährlichen Stechens erst viel später im Jahr blüht, wenn die Flugzeit von *A. chrysopeus* bereits vorbei ist. Neu für Baden-Württemberg!

Andrena florivaga EVERSMAAN: MV83 Bauerbach, Streuobstwiese 2 ♂♂ 22. 5. 1984, 2 ♀♀ 1. 6. 1984 auf *Ranunculus*; MV93 Häfnerhaslach 1 ♀ 1. 6. 1984 auf *Ranunculus* (leg. et coll. W). Siehe die Anmerkung bei WESTRICH (1984: 17). Neu für Baden-Württemberg!

Andrena fulvida SCHENCK: MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♀ 3. 6. 1984 (leg. et coll. S). – Diese in BW seltene Art wurde zuletzt 1941 nachgewiesen.

Andrena fuscipes (KIRBY): MV67 Mannheim-Rheinau 1 ♂ 29. 8. 1984 (leg. et coll. W). – Von dieser, ausschließlich an Heidekraut (*Calluna vulgaris*) fliegenden und in Norddeutschland häufigen Art lag aus BW seit 1949 kein Nachweis mehr vor. Das neue Vorkommen liegt auf einer Sanddüne, die zunehmend aufgefördert wird, obwohl die Offenhaltung aus floristischen wie faunistischen Artenschutzgründen unverzichtbar ist.

Andrena lagopus LATREILLE: MV66 Altiußheim, Hochwasserdamm 1 ♂ 25. 4. 1983 (leg. et coll. W). – Diese für die BRD nur aus BW bekannte, sehr seltene Art war seit 1952 nicht mehr gefunden worden.

Andrena schencki MORAWITZ: MV54 Rußheim 1 ♀ 28. 5. 1965 (leg. et coll. S). – Dies ist der letzte Nachweis der vor 1960 in BW nicht seltenen Art.

Anthophora bimaculata (PANZER): MV53 Karlsruhe, Flugplatz, Sanddüne 1 ♂ 6. 7. 1979 (leg. et coll. S); MV65 Wiesental, Sandgrube 1 ♂ 1. 7. 1981 (leg. et coll. KUNZ); M54 Hochstetten, Sandgrube 1 ♂ 7. 7. 1982 (leg.

et coll. W). – Die drei einzigen bekannten aktuellen Vorkommen der Flugsandart in BW sind höchst bedroht, so daß nicht auszuschließen ist, daß die Art in BW in den nächsten Jahren ausstirbt. (Siehe bei *Ammobates*!)

Biastes emarginatus (SCHENCK): MU02 Oberbergen, Badberg 1 ♀ 3. 7. 1970 (leg. et coll. S). Der Wirt ist im Gebiet höchstwahrscheinlich *Rophites trispinosus*, der an dem Fundort selten, aber noch regelmäßig anzutreffen ist. Neu für Baden-Württemberg!

Ceratina chalybea CHEVRIER: MU02 Vogtsburg, Haselschacherbuck 1 ♀ 17. 7. 1978 (leg. et coll. W); LU93 Sasbach, Limburg 1 ♀ 5. 9. 1978 (leg. et coll. S). Letzter Nachweis dieser wärmeliebenden Art in BW im Jahr 1946 bei Lahr!

Colletes marginatus SMITH: MV53 Karlsruhe, Flugplatz 1 ♂ 14. 7. 1979 (leg. et coll. S); MV54 Hochstetten, Sandgrube 1 ♀ 11. 8. 1982 (leg. et coll. S). – Die Art lebt in den gleichen Biotopen wie *Anthophora bimaculata* und ist in gleicher Weise in BW im Bestand rückläufig, während sie in den Küstendünen der BRD noch häufig ist.

Colletes succinctus (LINNAEUS): MV67 Mannheim-Rheinau, Sanddüne 2 ♂♂ 29. 8. 1984 (leg. et coll. W). – Dieser Heidekraut-Spezialist ist wie *Andrena fuscipes* in Norddeutschland häufig, in BW dagegen kommt er nur vereinzelt vor. Letzter Nachweis 1951 bei Sandhausen.

Epeolus cruciger (PANZER): MV43 Knielingen, Langengrund 1 ♂ 3. 8. 1984; 1 ♀ 28. 8. 1984 (leg. et coll. S). In BW seltener als *Epeolus variegatus* (L.), von dem in den vergangenen Jahren mehrere Funde vorliegen, während *E. cruciger* seit 1955 nicht mehr nachgewiesen werden konnte (vgl. WESTRICH 1983 c). Im Norden der Bundesrepublik in den Sandgebieten auf dem Festland und den Inseln dagegen wesentlich häufiger.

Halictus quadricinctus (FABRICIUS): MU02 Vogtsburg 3 ♂♂ 21. 8. 1984 (leg. et coll. W). – Die größte unserer einheimischen *Halictus*-Arten war bis 1965 noch regelmäßig in den Lößgebieten anzutreffen, ging aber dann vor allem durch die Zerstörung ihrer Nisthabitate (Löß- und Lehmwände) rapide zurück. Uns ist derzeit nur noch 1 Vorkommen an einer Lößwand im Kaiserstuhl bekannt, deren typische Fauna durch die Einflüsse aus den direkt benachbarten Weinbergen von Jahr zu Jahr mehr verarmt.

Halictus smaragdulus VACHAL: MV53 Karlsruhe, Flugplatz 1 ♂ 28. 9. 1982 (leg. et coll. S). – Letzter Nachweis in BW im Jahre 1937 bei Müllheim.

Hylaeus duckei (ALFKEN): MT47 Küssaberg 1 ♀ 10. 8. 1980 (leg. et coll. S). – Die sehr seltene und in der BRD nur aus BW bekannte Art war seit 1954 nicht mehr nachgewiesen worden.

Hylaeus moricei (FRIESE): MV53 Eggenstein, Sandgrube mit Röhricht 1 ♀ 28. 7. 1976 (leg. et coll. S, DATHE

test.); MV43 Knielingen, Hochwasserdamm neben Röhrich 2 ♂♂ 15. 8. 1985 (leg. S, coll. S, W). – Neu für die Bundesrepublik Deutschland!

Lasioglossum albocinctum (LUCAS): MU02 Oberbergen, Badberg 1 ♀ 19. 6. 1984 (leg. et coll. W). – Die Art kommt in der BRD nur im Kaiserstuhlgebiet vor, wird dort aber nur vereinzelt nachgewiesen.

Lasioglossum austriacum EBMER: MU20 Feldberg 2 ♂♂ 6. 8. 1952 (leg. STRITT, coll. LNK); MU69 Enzklösterle 1 ♂ 20. 7. 1973 (leg. S, coll. W). – Siehe die Anmerkung zu dieser Art bei WESTRICH (1984: 43). Neu für Baden-Württemberg!

Lasioglossum bluethgeni EBMER: MU02 Schelingen 1 ♂ 29. 8. 1979 (leg. et coll. KRATOCHWIL). Bereits von KRATOCHWIL (1983) gemeldet. Neu für die Bundesrepublik Deutschland!

Lasioglossum pallens (BRULLE): LU92 Burkheim, Hochwasserdamm 2 ♂♂ 23. 4. 1983 (leg. et coll. W). – Einzige einheimische *Lasioglossum*-Art, von der beide Geschlechter im Frühjahr fliegen. In BW zuletzt 1951 nachgewiesen.

Lasioglossum prasinum (SMITH): MV76 Sandhausen, NSG Pflege Schönau 1 ♂ 14. 7. 1982 (leg. et coll. W). – Dies ist der erste eindeutige Beleg für die in Süddeutschland nur in Flugsandgebieten vorkommende Art, da das von BALLE (1925) von Achern gemeldete ♂ nicht mehr auffindbar ist.

Megachile parietina (FOURCROY): Am 27. 6. 1984 konnte WESTRICH durch einen Hinweis von Herrn BELLMANN (Ulm) in dem baden-württembergischen NSG Goldberg bei PV01 Nördlingen 2 ♀♀ beobachten und an den Sprudelkalkfelsen ein Nest finden. Dies dürfte derzeit das einzige Vorkommen in BW sein, da die Art trotz mehrfacher Kontrollen am Badberg (Kaiserstuhl), wo sie bis 1965 noch flog, nicht mehr bestätigt werden konnte.

Nomada errans LEPELETIER: MT89 Singen, Hohentwiel 1 ♀ 25. 8. 1972 (leg. SENF, coll. W). Dies ist nach dem Fund bei Sipplingen (WESTRICH 1983 d) im Jahre 1981 erst der 3. Nachweis in BW.

Nomioides minutissimus (ROSS): Gegenwärtig kommt diese winzige Flugsandart noch in 2 Populationen auf den 2 Sanddünen bei Sandhausen vor. Während sie im NSG Pferdetrübsdüne nur ganz vereinzelt zu beobachten ist, konnte WESTRICH im NSG Pflege Schönau am 3. 8. 1984 einen Massenflug von mindestens 200 ♂♂ beobachten, die überwiegend über der Hauptfutterpflanze, dem Sand-Thymian (*Thymus serpyllum*) schwärmten. Offensichtlich hatte der letztjährige, langanhaltende Sommer einen außerordentlich positiven Effekt auf die Populationsentwicklung dieser sehr seltenen Art. Da der Sand-Thymian in diesem Gebiet aber weiterhin durch allzu häufigen Betritt zurückgedrängt wird und die Nistbereiche stark in Mitleidenschaft gezogen werden, halten wir ein Einzäunen des Kernbereichs

der Düne für dringend erforderlich, um das größte Vorkommen dieser in der BRD nur noch bei Sandhausen vorkommenden Art zu sichern. Obwohl PHILIPPI bereits 1971 aus floristischen Gründen eine solche Maßnahme vorgeschlagen hatte, ist bisher von seiten der zuständigen Behörden nichts unternommen worden. Eine Einzäunung käme auch den dort ebenfalls nistenden, hochgradig gefährdeten Grabwespenarten zugute.

Osmia mustelina GERSTAECKER: PV01 NSG Goldberg bei Nördlingen 1 ♀ 27. 6. 1984 (leg. et coll. W). – An den Sprudelkalkfelsen im Nördlinger Ries konnte WESTRICH noch weitere ♀♀ beim Nestbau und beim Pollensammeln an *Hippocrepis comosa* beobachten. Neu für Baden-Württemberg!

Rophites quinquespinosus PEREZ: MU02 Schelingen, NSG Ohrberg 1 ♀ 17. 8. 1984 an *Centaurea scabiosa* (leg. et coll. S). – Zuletzt 1935 bei Markgröningen nachgewiesen (WESTRICH 1983 b).

Rophites trispinosus PEREZ: MV63 Weingarten 1 ♀ 5. 7. 1983 (leg. NUSSE, coll. S). – Dies ist seit Jahrzehnten der einzige Nachweis dieser sehr seltenen Art außerhalb des Kaiserstuhls, wo sie auf mehreren Trockenhängen noch jedes Jahr anzutreffen ist.

Sphecodes cristatus HAGENS: MV55 Rheinsheim, Hochwasserdamm 1 ♂ 25. 7. 1983, 2 ♀♀, 2 ♂♂ 13. 8. 1983 (leg. W, coll. EBMER, W); MV43 Knielingen, Hochwasserdamm 1 ♂ 30. 7. 1984 (leg. et coll. S). – Zuletzt von STRITT im Jahre 1962 bei Forchheim festgestellt. Bei Rheinsheim war zweifelsfrei *Halictus subauratus* (ROSS) der Wirt.

Tetralonia macroglossa (ILLIGER): MU02 Wasenweiler 4 ♂♂ 16.–17. 8. 1984 (leg. et coll. S, W) auf *Malva moschata*. – Letzter Nachweis dieser in der BRD höchst seltenen Art 1962 im Kaiserstuhl (leg. JAHN, coll. Zool. Inst. FU Berlin).

Literatur

- BALLE, L. (1925): Beiträge zur Kenntnis der Hymenopterenfauna Badens I. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz, N. F. 1: 437–461; Freiburg i. Br.
- BLÜTHGEN, P. (1944): Beiträge zur Kenntnis der mitteleuropäischen Wegwespen (Hym. Pompilidae). – Stettin. Ent. Ztg., 105: 52–62; Freiburg i. Br.
- BOHART, R. M. & MENKE, A. S. (1976): Sphecids wasps of the world. A generic revision. – 695 S., Berkeley (University of California Press).
- GAUSS, R. (1966): Bemerkenswerte badische Funde aculeater Hymenopteren. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz, N. F. 9: 65–71; Freiburg i. Br.
- GAUSS, R. (1967): Verzeichnis der im badischen Gebiet bekanntgewordenen aculeaten Hautflügler und Goldwespen (Hymenoptera sowie von stylipisierenden Arten). – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz, N. F. 9: 529–587; Freiburg i. Br.
- GAUSS, R. (1974): Im Taubergießengebiet ermittelte Hautflügler (Hymenoptera ohne Symphyta) und Netzflügler (Neurop-

- tera). – In: Das Taubergießengebiet. – Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., 7: 570–579; Ludwigsburg.
- GAUSS, R. & PERRAUDIN W. (1970): Neufunde, Nachträge und Berichtigungen zur Hautflüglerfauna im badischen Gebiet. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde und Naturschutz, N. F. **10**: 355–363; Freiburg i. Br.
- KRATOCHWIL, A. (1983): Zur Phänologie von Pflanzen und blütenbesuchenden Insekten (Hymenoptera, Lepidoptera, Diptera, Coleoptera) eines versauerten Halbtrockenrasens im Kaiserstuhl – ein Beitrag zur Erhaltung brachliegender Wiesen als Lizenz-Biotope gefährdeter Tierarten. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **34**: 57–108; Karlsruhe.
- LEININGER, H. (1951): Über Bienen, Grab-, Weg-, Faltenwespen und Ameisen aus dem badischen Oberrheingebiet (Hym. Aculeata). – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **10**: 113–136; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1971): Sandfluren, Steppenrasen und Saumgesellschaften der Schwetzingen Hardt (nordbadische Rheinebene) unter besonderer Berücksichtigung der Naturschutzgebiete bei Sandhausen. – Veröff. Landesstelle Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **39**: 66–130; Ludwigsburg.
- SCHMIDT, K. (1966): Einige Hymenopteren vom Spitzberg und aus der näheren Umgebung von Tübingen. – In: Der Spitzberg bei Tübingen. – Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., **3**: 931–945; Ludwigsburg.
- SCHMIDT, K. (1979): Materialien zur Aufstellung einer Roten Liste der Sphecidae (Grabwespen) Baden-Württembergs. I. Philanthinae und Nyssoninae. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **49/50**: 271–369; Karlsruhe.
- SCHMIDT, K. (1980): Idem II. Crabronini. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **51/52**: 309–398; Karlsruhe.
- SCHMIDT, K. (1981): Idem III. Oxybelini, Larrinae (außer Trypoxylon), Astatinae, Sphecinae und Ampulicinae. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **53/54**: 155–234; Karlsruhe.
- SCHMIDT, K. (1984): Idem IV. – Pemphredoninae und Trypoxylonini. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **57/58**: 219–304; Karlsruhe.
- STRIIT, W. (1963): Die Wegwespen des badischen Oberrheingebietes (Hym., Pompilidae). Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **22**: 97–106; Karlsruhe.
- VECHT, J. VAN DER & FISCHER, F. C. J. (1972): Hymenopterorum Catalogus. Teil 8. Palearctic Eumenidae. – 199 S.; 's-Gravenhage (Junk).
- WESTRICH, P. (1980): Die Stechimmen (Hymenoptera Aculeata) des Tübinger Gebiets mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergs. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **51/52**: 601–680; Karlsruhe.
- WESTRICH, P. (1983 a): Die Bienen Baden-Württembergs. I. Megachilidae (Hymenoptera, Apoidea). – Stuttgarter Beitr. Naturkunde, Ser. A, Nr. **363**; 50 S.; Stuttgart.
- WESTRICH, P. (1983 b): Die Bienenfauna des Leudelsbachtals bei Markgröningen und ihre Veränderungen im Verlauf von 50 Jahren (Hymenoptera, Apoidea). – Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, **138**: 271–285; Stuttgart.
- WESTRICH, P. (1983 c): Neufunde, Ergänzungen und Berichtigungen zur Stechimmenfauna (Hymenoptera Aculeata) im Raum Tübingen. – Mitt. Ent. Ver. Stuttgart, **18**: 77–86; Stuttgart.
- WESTRICH, P. (1983 d): Zur Kenntnis der Bienenfauna der Molassehänge bei Sipplingen/Bodensee (Hym., Apoidea). – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N. F. **13**: 237–244; Freiburg i. Br.
- WESTRICH, P. (1984): Kritisches Verzeichnis der Bienen der Bundesrepublik Deutschland (Hymenoptera, Apoidea). Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **66**: 86 S.; Frankfurt a. M.
- WESTRICH, P. & SCHMIDT, K. (im Druck): Rote Liste der Stechimmen Baden-Württembergs (Hymenoptera Aculeata außer Chrysididae). – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., (im Druck); Karlsruhe.
- WOLF, H. (1958): Bemerkungen zu einigen Wegwespenarten (Hym. Pompilidae). – Mitt. Dtsch. Ent. Ges., **17**: 68–72; Berlin.
- WOLF, H. (1971): Prodrromus Insectorum Bohemoslovakiae. Hymenoptera Pompilidae. – Acta Faun. Ent. Mus. Nation. Prag., **14**: 1–76.
- WOLF, H. (1972): Hymenoptera: Pompilidae. – Insecta Helvetica, Fauna, **5**: 176 S.; Zürich.

RICHARD MOGEL, NORBERT RIEDER & BERNHARD STATZNER

Ein Gerät zur Freilandbeobachtung des nächtlichen Verhaltens von benthischen Bachtieren, mit Befunden aus der Gattung *Hydropsyche* (Trichoptera, Insecta)

Kurzfassung

In einem Bach des Nordschwarzwaldes wurde im Sommer 1981 an *Hydropsyche* (im wesentlichen *H. instabilis*) das Larvalverhalten am Bachgrund und die Drift parallel untersucht. Zur direkten Beobachtung des nächtlichen Verhaltens am Bachgrund wurde ein verhältnismäßig preisgünstiger, in Eigenarbeit aus verschiedenen Komponenten erstellter Restlichtverstärker benutzt. Das Verhalten der Larven beim Bau des Puppengehäuses, bei Wanderungen und bei aggressiven Kontakten untereinander wird beschrieben und zur Interpretation des tageszeitlichen Driftmusters herangezogen.

Abstract

A device for field observations of the nocturnal behaviour of benthic stream animals, with results on the genus *Hydropsyche* (Trichoptera, Insecta).

In summer 1981, the larval ground behaviour and drift of *Hydropsyche*, mainly *H. instabilis*, was studied in a northern Black Forest stream. The direct observation of nocturnal ground behaviour was made possible with a relatively unexpensive self-constructed light intensifier. The larval behaviour during construction of pupal cases, migrations, and mutual aggressive encounters is described and used for a possible interpretation of the diurnal drift pattern.

Autoren

RICHARD MOGEL, Prof. Dr. NORBERT RIEDER & Dr. BERNHARD STATZNER, Zoologisches Institut I der Universität, Kornblumenstr. 13, Postfach 63 80, D-7500 Karlsruhe (Sonderdruckanforderungen an B. S.).

1. Einleitung

Das nächtliche Verhalten von Tieren ohne Störungen durch Licht studieren zu können, ist seit langem Wunsch der Zoologen. Auch in der Fließwasserökologie gibt es eine Reihe von Problemen, die wahrscheinlich nicht ohne direkte Beobachtungen der Tiere bei Nacht geklärt werden können. Hierzu zählt die Frage, ob und wie lange die benthischen Wirbellosen, die sich tagsüber ins Lückensystem des Substrates verkriechen, nachts aus diesem herauswandern, sich also an die Substratoberfläche begeben. Zu diesem Thema sind Freiland- und Laborbeobachtungen mit dem bloßen Auge (bei verhältnismäßig starkem Licht) sowie indirekt gemessene Befunde aus dem Labor verschiedentlich publiziert (vgl. STATZNER & BITTNER 1983). Untersuchungen des nächtlichen Freilandverhaltens ohne Benutzung verhältnismäßig starker Lichtquellen fehlen jedoch bis heute, obwohl sie für eine Reihe von fließwasserökologischen Fragen wichtig sind: Wenn die Tiere im Freiland nachts an die Substratoberfläche wandern, müssen sie in die-

sen Phasen komplizierten Strömungen widerstehen (STATZNER & HOLM 1982). Diese Strömungen können, in Verbindung mit der Körpergröße der Tiere, innerhalb eines Bachabschnittes die Verteilung der Individuen einer Population beeinflussen (STATZNER 1981). Es ist anzunehmen, daß diese Verteilung im wesentlichen durch Verdriften der Tiere erfolgt: Denn es ist eine weit verbreitete Vorstellung, daß die Tiere vorwiegend bei ihrem Aufenthalt an der Substratoberfläche von der Strömung mitgerissen werden und in die Drift gelangen (z. B. SCHWOERBEL 1980). Dann müssen im 24-Stunden-Zyklus schwankende Dichten der Tiere an der Substratoberfläche eine Tagesperiodik der Drift bewirken. Wie zahlreiche Arbeiten zeigen, weist die Drift in der Tat eine Tagesperiodik auf.

Daher lag es nahe, die vorwiegend für militärische Zwecke entwickelten Nachtsichttechniken wie Infrarotsysteme, Radar und Restlichtverstärker, alle seit kurzem auch dem Entomologen zugänglich (BOOGHER & SLUSHER 1978, LINDGREN et al. 1978, HOWELL & GRANOVSKY 1982), auch für fließwasserökologische Fragen einzusetzen. Am geeignetsten erschien in diesem Fall die Technik der „Restlichtverstärkung“, bei der das vorhandene Restlicht elektronenoptisch so weit verstärkt wird, daß es mit dem menschlichen Auge wahrgenommen werden kann.

Es ist ein Ziel dieser Arbeit, einen verhältnismäßig preisgünstigen, im Selbstbau zu erstellenden Restlichtverstärker und seine Möglichkeiten sowie Grenzen zu beschreiben. Als zweites soll an einem Beispiel dargestellt werden, wie Aktivitäten der benthischen Fließwasserwirbellosen an der Substratoberfläche im Freiland ablaufen und wie sie in Beziehung zur Drift stehen. Hierfür werden in der vorliegenden Arbeit Köcherfliegen der Gattung *Hydropsyche* dienen, vorwiegend die Art *H. instabilis*, deren ältere Larven im Sommer Fangnetze bauen (SCHRÖDER 1976a). Sie wurden im Jahre 1981 im Holzbach (Schwarzwald) untersucht. Vergleichbare Studien an anderen Arten und zum Teil anderen Fließgewässern sind oder werden demnächst an verschiedenen Stellen publiziert (STATZNER & BITTNER 1983; STATZNER & MOGEL 1984, im Druck).

2. Aufbau und Leistung des Restlichtverstärkers

Das von uns eingesetzte Gerät verband in einem im Eigenbau erstellten Metallgehäuse drei Elemente: Objektiv, Bildverstärkerröhre und Lupe (Abb. 1). Die Lei-

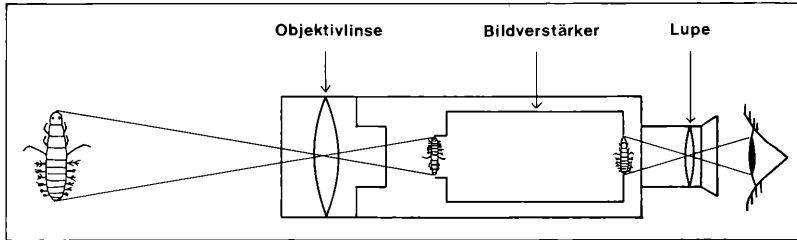


Abbildung 1. Schematischer Aufbau des Restlichtverstärkers.

stungsfähigkeit des Gesamtsystems, aber auch dessen Kosten, sind abhängig von der Wahl der Einzelelemente. Das hier beschriebene System kostet etwa 5000,- DM. Das Kernstück ist eine Bildverstärkerröhre vom Typ XX 1063 Valvo Mullard (VALVO 1978). Diese Röhre enthält einen dreistufigen Kaskadenbildverstärker der 1. Entwicklungsgeneration, der das einfallende Licht bis 50 000fach verstärkt. Die technischen Unterschiede zwischen Verstärkern der 1. und 2. Generation waren für unsere Zwecke unerheblich, um so mehr, als die später entwickelten Geräte wesentlich teurer sind.

Die XX 1063 besitzt einen eingebauten Oszillator, der aus der externen Spannungsversorgung mit 6,5 Volt die für den Verstärker notwendige Hochspannung von 45 kV erzeugt. Dieser Oszillator ist so angelegt, daß er gleichzeitig für eine definierte automatische Helligkeitsregelung des Bildschirms mit schnellem Ansprechen bei Beleuchtungsänderungen sorgt. Die beim Betrieb aus der Röhre emittierten Röntgenstrahlen bleiben unter der maximal zulässigen Dosisleistung. Die Bildverstärkerröhre ist gegen Erschütterungen derart geschützt, daß Fahrzeugvibrationen und Gewehrrückstöße (!) keinen Schaden am Gerät hervorrufen. Weitere technische Details sind Tabelle 1 zu entnehmen.

Um das Gerät den verschiedenen Anforderungen in Institut (Freilandbeobachtungen von Wirbellosen, Vögeln und Säugern) anzupassen, sind die Objektive auswechselbar. Des günstigen Preises halber wurde auf die weit verbreiteten Wechselobjektive mit M-42-Gewinde zurückgegriffen, wie sie für viele Spiegelreflexkameras üblich sind. Der Abstand von der Objektivfassung am Nachtsichtgerät zum Eingangsfenster der Verstärkerröhre muß dabei dem Anschlagsmaß des gewählten Objektivs entsprechen. Die Lichtstärke des Objektivs entscheidet dabei wesentlich mit über die Leistungsfähigkeit des Gesamtsystems. Vernachlässigbar ist die optische Leistung des Objektivs (Auflösung und Verzeichnung), da auch schlechte Fotooptik die Werte der Verstärkerröhre übertrifft.

Das Ausgangsfenster der Verstärkerröhre wird durch eine Lupe betrachtet. In unserem Fall wurde eine Lupe aus einem Infrarotnachtsichtgerät gewählt, die gegen einen Kameraadapter ausgetauscht werden kann. Das Gesamtgewicht unseres Systems einschließlich externer Stromversorgung (Alkali-Mangan-Stabbatterien) beträgt etwa 2,2 kg.

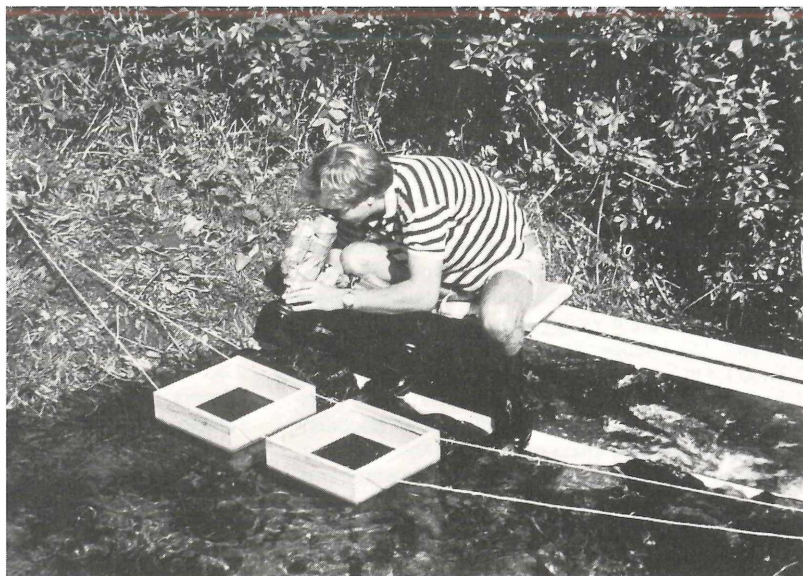
Die Verwendung eines preiswerten und daher von der

Lichtstärke her nicht optimalen Objektivs erforderte in finsterner Nacht das Einschalten einer kleinen, mit Rot- und Grünfilter versehenen Taschenlampe. In Luft gemessen entsandte diese Lampe über den Arbeitsabstand maximal (frische Batterien) 0,6 Lux. Durch die Reflexion an der Wasseroberfläche und die Extinktion in der zu durchdringenden Wasserschicht wird wesentlich weniger Licht an das Bachsubstrat gelangen. Bei den Beobachtungen genügte es zudem, die Beobachtungsfläche nur mit dem Rand des Lichtkegels auszuleuchten. Somit erreichte nur ein Bruchteil von 0,6 Lux die Substratoberfläche, ein Wert, der nach unseren Beobachtungen sowie beim Übertragen indirekter Labormessungen (BISHOP 1969, CHASTON 1969) auf Freilandverhältnisse das Dunkelverhalten benthischer Wirbelloser nicht beeinträchtigt. Kissenverzeichnung und Auflösung des Systems bieten dem Betrachter ein ungewohntes Bild. Am einfachsten ist das Erkennen eines von der Form und der Bewegung typischen Objektes vor einem optisch ruhigen Hintergrund, sofern das Wasser nicht zu tief und zu trübe ist. Bei schwierigem optischem Hintergrund und schlecht zu erkennenden Tieren ist es unter Umständen erst nach einer gewissen Einarbei-

Tabelle 1. Technische Daten der Bildverstärkerröhre XX 1063 von VALVO MULLARD.

Nutzbarer Durchmesser der Fotokathode (Eingangsfenster)	23 mm
Nutzbarer Durchmesser des Schirmes (Ausgangsfenster)	25 mm
Schirmfluoreszenz	grün
Lichtverstärkung	50 000
Verzeichnung	25 %
Auflösung in Bildmitte	28 Lp/mm
Auflösung am Bildrand	28 Lp/mm
Äquivalente Beleuchtungsstärke des Hintergrundes (Maß für Hintergrundrauschen)	0,2 μ lx
Betriebsspannung (Gleichspannung)	6,5 V
Leistungsverbrauch	120 mW
Maximale Beleuchtungsstärke auf Fotokathode	10 lx
Umgebungstemperatur für Dauerbetrieb: max.	35 °C
	min.

Abbildung 2. Beobachtungsbrücke am Holzbach. Die nur eben ins Wasser eintauchenden Guckkästen beruhigten die bewegte Wasseroberfläche und machten so die Beobachtungen überhaupt erst möglich. Der Restlichtverstärker wird bei quantitativen Erhebungen auch tagsüber benutzt, damit über 24 Stunden unter den gleichen Bedingungen beobachtet wird. Tagsüber ist das Gerät mit einer entsprechenden Zahl von Graufiltern gegen zu hohe Einstrahlung zu schützen.



tung möglich, die Tiere anzusprechen. Treten mehrere ähnliche Arten zusammen auf, ist deren Unterscheidung nicht möglich. Je besser man die Tiere vorher kennt, um so leichter fällt das Wiedererkennen mit dem Restlichtverstärker. Bei einer Demonstration des Gerätes auf dem letzten Limnologentag in Langenargen konnten die Kollegen vier Benthos-Arten (in einem dunklen Kasten) durch das Gerät betrachten. Gesunde Augen und Vorkenntnisse des Benthos vorausgesetzt, wurden Amphipoden der Gattung *Gammarus* fast immer richtig angesprochen. Larven von *Ephemera* (Ephemeroptera) wurden von fast allen als Plecopteren angesehen. Nur P. Z. – zweifelsohne der beste Plecopterenkenner der Runde – erkannte sie als Ephemeropterenlarven. Das Gehäuse einer *Silo* (Trichoptera) und eine *Ancylus* (Gastropoda) waren gegen den dunklen Hintergrund am schwersten zu erkennen und wurden meist nur mit Hilfen erraten.

Alle Nachteile des von uns benutzten Gerätes lassen sich bei entsprechendem finanziellem Aufwand mindern oder beheben. Wie unten gezeigt wird, sind aber schon mit dem Einsatz von etwa 5000,- DM brauchbare Beobachtungen bei Nacht durchführbar.

3. Freiland- und Labormethoden

Von einem Beobachtungsgestell konnte die ganze Breite des Baches ohne Betreten des Wassers eingesehen werden (Abb. 2). Um durch die an der Beobachtungsstelle sehr unruhige Wasseroberfläche hindurchsehen zu können, wurden zwei leichte Guckkästen benutzt, die nicht tief ins Wasser eintauchten. Am Morgen des 1. Juli

1981 bzw. des 7. Juli 1981 beginnend wurde, jeweils über 24 Stunden, für 15–20 Minuten pro Beobachtungsperiode die gesamte Bachbreite im Blickfeld durchgemustert und dabei das Verhalten der Tiere protokolliert. Parallel zur direkten Beobachtung der Tiere wurden etwa 150 m bachabwärts Driftproben genommen, wobei das Driftnetz immer an derselben Position stand. Da eine Driftprobe, je nach Tageszeit, 25 Min. oder 55 Min. dauerte, werden die Driftwerte für ein konstantes Zeitintervall berechnet. Das Driftnetz war identisch mit dem von STATZNER & BITTNER (1983) benutzten, nur betrug die Maschenweite der Netze in unserem Fall 0,4 mm. Damit wurden die untersuchten Tiere, die zum Zeitpunkt der Studie groß waren, vollständig zurückgehalten.

Die Registrierung der Beleuchtungsstärke, der Wassertemperatur, des Sauerstoffgehaltes und des Wasserstandes erfolgte mehr oder minder regelmäßig parallel zu den biologischen Erhebungen nach den bei STATZNER & BITTNER (1983) beschriebenen Methoden. Am Ende jeder 24-Stunden-Periode wurde die quantitative Besiedlung durch *Hydropsyche* mit der Methode von SCHRÄDER (1932) abgeschätzt (Maschenweite des Netzes zur Filtration der Proben: 0,4 mm).

Alle Tierproben wurden im Feld mit 70%igem Alkohol konserviert und im Labor aussortiert. Die Bestimmung des Materials erfolgte nach TOBIAS (1972 a, b), STATZNER (1976), MALICKY (1977) und BOON (1978). Die Larvenbestimmung wurde über die larvale Exuvie aus den Kokons von Puppen mit ausgereiften Genitalien anhand von Imaginalschlüsseln kontrolliert. Nach der Bestimmung wurden die Tiere gezählt und, nachdem sie vorsichtig gestreckt worden waren, auf den mm genau vermessen.

4. Die Beobachtungsstelle am Holzbach

Die Beobachtungsstation lag etwa 15 km südlich von Karlsruhe, am Rande des Nordschwarzwaldes. Sie befand sich kurz oberhalb der Maisenmühle, die an der Straße Marxzell-Langenalb liegt. An der Maisenmühle vereinigt sich der Holzbach mit dem Dorfbach zum Maisenbach, der bei Marxzell in die Alb mündet. Die Alb fließt bei Karlsruhe in den Rhein. An der Untersuchungsstelle ist der Holzbach von lockerem Busch- und Baumwerk gesäumt. Die Fläche, die mit dem Restlichtverstärker beobachtet wurde, wies ein steinig-kiesiges Substrat auf. Darauf waren zum Teil Moosinseln gewachsen. Die Fließgeschwindigkeit lag hier zwischen 0,3 und 1,4 m/sec, im Durchschnitt bei 1,0 m/sec (1. Juli) bzw. 0,7 m/sec (7. Juli). Die durchschnittliche Wassertiefe betrug etwa 15 cm. Über die beiden Beobachtungsperioden traten keine merklichen Abflußschwankungen auf, auch die Sauerstoffverhältnisse waren konstant, die Meßwerte lagen nahe den physikalischen Sättigungswerten. Die Wassertemperatur schwankte ebenfalls nur wenig, am 1. Juli zwischen 10° und 12° C, am 7. Juli zwischen 10,5° und 12,5° C. Somit war das Licht der abiotische Faktor, der die deutlichsten Veränderungen zeigte. In beiden Untersuchungsperioden war das Wetter gut, es wurden tagsüber maximal 75 000 Lux gemessen. Ab 15.00 Uhr lag die Beobachtungsstelle im Schatten.

5. Ergebnisse über *Hydropsyche*

Die Besiedlungsdichte von *Hydropsyche* auf Steinsubstraten betrug etwa 613 Ind./qm (2. 7. 1981) bzw. 853 Ind./qm (8. 7. 1981). An der Untersuchungsstelle waren zwei Arten dieser Gattung vertreten: *Hydropsyche instabilis* CURT. und *H. pellucidula* CURT. Von den 316 Individuen der quantitativen Benthosproben gehörten 91 %, von den 513 Individuen der Driftproben sogar 95 % zu *H. instabilis*. Deshalb werden wir unsere Aussagen auf diese viel häufigere *Hydropsyche*-Art beschränken. Bei den direkten Beobachtungen konnten die beiden Arten nicht unterschieden werden. Wegen der hohen Dominanz von *H. instabilis* über *H. pellucidula* gehen wir davon aus, daß die Befunde der direkten Beobachtungen ebenfalls im wesentlichen für *H. instabilis* zutreffen.

5.1 Verhalten am Bachgrund

Der Beobachtungszeitraum lag zu Beginn der Flugzeit von *H. instabilis*. Deshalb waren am 1. Juli in der Beobachtungsfläche neben etwa 70 von Larven gebauten Wohnröhren mit davor gesponnenen Netzen auch etwa 20 verschlossene Puppengehäuse zu erkennen. Tagsüber saßen die Larven in ihren Wohnröhren. Von Zeit zu Zeit kamen sie mit dem Vorderkörper in den Netzbereich heraus, um das Netz abzuweiden oder um kleine Steinchen, die ins Netz hineingedriftet waren, aus dem-

selben herauszubefördern. Dabei schoben sie den Stein mit dem Kopf über den Netzrand heraus, bis er weggeschwemmt wurde. In manchen Fällen mußten die Tiere zwei- bis dreimal neu ansetzen, da die Steinchen wieder ins Netz zurückrollten.

Ab 11.00 Uhr konnte eine Larve beobachtet werden, die mit dem Bau des Puppengehäuses begann. Die Larve kroch frei auf dem Substrat herum, um kleine Steinchen für den Bau zu sammeln. Sie schaffte das Material zur Baustelle, indem sie es zwischen den Kiefern trug oder vor sich herschob. Am Bauplatz angekommen, legte sie die Steinchen mit dem Kopf zurecht und klebte sie fest. Dies geschah bis 23.00 Uhr, dann war das Puppenhaus bis auf eine Öffnung verschlossen. Zwischen 23.00 und 2.00 Uhr kam die Larve nur noch etwa bis zur Hälfte des Körpers aus dem Gehäuse. Was das Tier in dieser Zeitspanne im Puppenhaus tat, war nicht zu erkennen. Gegen 2.30 Uhr verschloß die Larve das Gehäuse ganz mit einem Stein, den sie am Ende der Sammelzeit neben dem Gehäuse abgelegt hatte. Danach wurde das Tier nicht mehr gesehen.

Gegen 24.00 Uhr war eine Larve zu beobachten, die quer zur Strömungsrichtung über größere Kiesel lief. Als sich das Tier von einem Kiesel spannerrauenartig zu einem anderen hinüberstreckte, wurde es von der Strömung erfaßt und weggedriftet. Zwischen 2.00 und 2.30 Uhr lief eine weitere Larve frei auf den Steinen herum, eine Hauptrichtung der Wanderung war nicht festzustellen. Nach etwa 5 Minuten verschwand sie wieder unter den Steinen und konnte nicht weiter beobachtet werden.

Am zweiten Beobachtungstag (7. Juli) waren nur noch 40 larvale Netze zu erkennen, dagegen war die Zahl der Puppengehäuse auf 50 angestiegen.

An diesem Tag konnte vom Beobachtungsbeginn der Bau zweier Puppengehäuse verfolgt werden. Die Larven bauten ihre Gehäuse dicht beieinander, in einer Entfernung von etwa 5 cm. Da direkt am Bauplatz wenige Steinchen lagen, holten die Tiere das Material aus größerer Entfernung heran. Bis 14.30 Uhr war das Gehäuse des einen Tieres zu etwa 50 %, das des anderen Tieres zu etwa 60 % fertig gebaut. Von 14.30 bis 18.00 Uhr sammelten die Larven kaum Material, sie hielten sich vorwiegend in ihren Bauten auf. Ab 18.00 Uhr begannen sie wieder mit ihren Sammelaktivitäten. Um 2.30 Uhr hatten die Tiere ihre Gehäuse verschlossen und konnten nicht mehr beobachtet werden. Während der Sammelphasen kamen die Larven häufiger an oder in das Nachbargehäuse und versuchten, davon Steine wegzuholen. Dies führte in jedem Fall zu einem Angriff des „Bauherrn“. Das gehäusebewohnende Tier kam etwa bis zur Hälfte aus dem Gehäuse heraus und griff kopfvoran an. Die andere Larve floh dann sofort. Eine Verfolgung der Flüchtenden konnte nie beobachtet werden. Diese Zusammenstöße zwischen den Larven in den Sammelphasen waren nachts etwa doppelt so häufig wie tags.

Zwischen 23.30 und 24.00 Uhr wurden in einem kiesi-

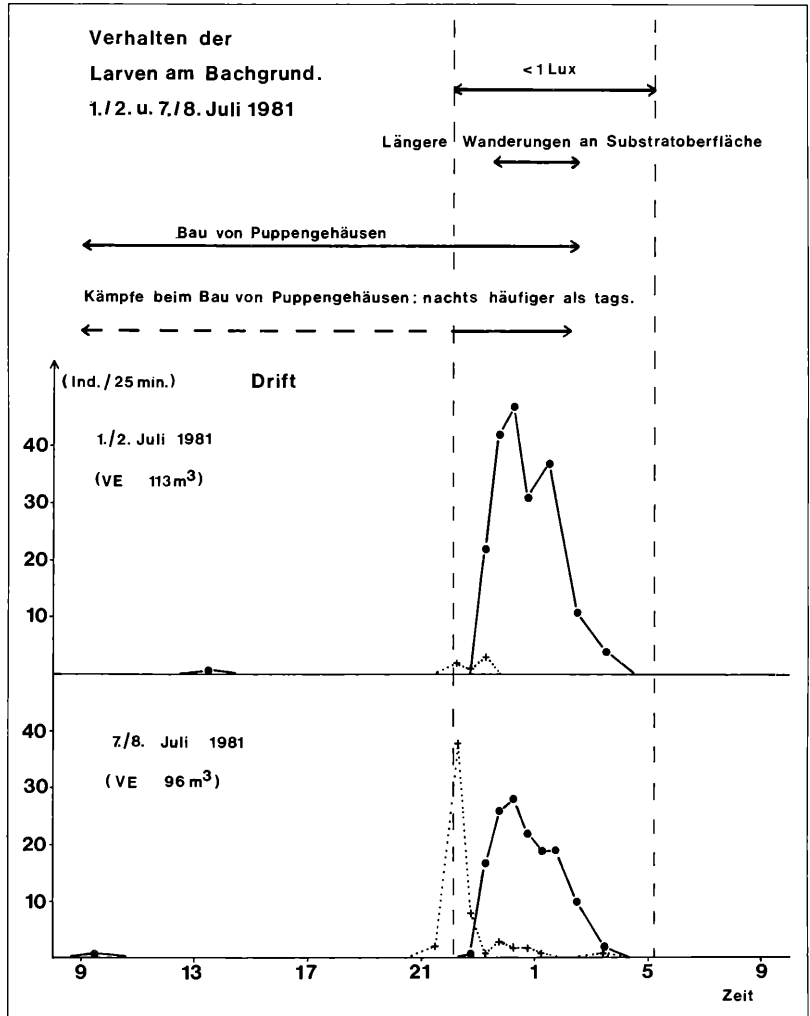


Abbildung 3. Aktivitäten der Larven am Bachgrund (oben) und Driftmuster (unten). ● ●: Larven, + +: pharate Imagines und gerade geschlüpfte Imagines; (VE ist die in 25 Minuten durch das Driftnetz filtrierte Wassermenge).

gen Bereich zwei umherkriechende Larven ausge-macht. Sie bewegten sich zwar nicht geradlinig bach-aufwärts, doch war dies ihre Hauptwander-richtung. Nach 5 Minuten verschwanden sie oberhalb der Kies-bank unter Steinen. In der Zeit von 0.30 bis 1.00 Uhr war eine Larve zu sehen, die auf einem moosbewachsenen Stein umherkroch. Als sie auf ein bewohntes *Hydropsy-che*-Netz stieß, versuchte sie, in die Wohnröhre einzu-zudringen. Sie wurde jedoch von der darin befindlichen Larve vertrieben und verschwand unter den Steinen. Aus diesen Einzelbeobachtungen läßt sich zusammen-fassen, daß frei umherkriechende Larven, sofern sie nicht an einem Puppengehäuse bauten, nachts (hier zwischen 23.30 und 2.30 Uhr) an der Substratober-fläche auftauchten. Bauten die Larven am Puppengehäu-

se, bewegten sie sich auch tagsüber frei an der Sub-stratoberfläche. Wenn Larven frei umherkrochen, kam es unter Umständen zu Auseinandersetzungen mit an-deren Larven. Diese Auseinandersetzungen waren nachts häufiger als am Tage. Wandernde Larven be-wegten sich nicht in jedem Fall gegen die Strömung. In einem Fall wurde beobachtet, wie eine an der Substratoberfläche wandernde Larve von der Strömung erfaßt wurde und verdriftete.

5.2 Drift

Tagsüber traten in der Drift nur vereinzelte Individuen von *H. instabilis* auf. Erst in der Abenddämmerung stieg die Driftdichte deutlich (Abb. 3). Dabei lag das Maximum der schlüpfenden Tiere, und zwar der Weibchen eben-so

Tabelle 2. Größenverteilung (Individuenzahl) der Larven von *H. instabilis* in den Benthos- und Driftproben (von beiden Untersuchungsperioden zusammen). Bei einem $\chi^2 = 13,2$ wird mit hoher Signifikanz ($P < 0,01$; CAVALLI-SFORZA 1972) die Überrepräsentation der mittelgroßen Larven in der Drift angezeigt.

Körperlänge (mm)	9,5–11,5	11,5–13,5	13,5–15,5	15,5–17,5
Benthos	2	4	82	156
Drift	1	15	192	215

wie der Männchen, deutlich vor dem Maximum der Larvendrift (23.00 bis 3.00 Uhr). Die Driftdichte der schlüpfenden Individuen war in der zweiten Untersuchungsperiode höher als in der ersten. Im Vergleich zur Benthospopulation waren in der Drift mittelgroße Larven über- und die großen Larven unterrepräsentiert (Tab. 2).

6. Diskussion

Wegen der hohen Dominanz von *H. instabilis* sollte die Mehrzahl der direkten Verhaltensbeobachtungen an dieser Art erfolgt sein, doch ist eine Verwechslung mit der viel selteneren *H. pellucidula* in Einzelfällen nicht auszuschließen. Diese Möglichkeit der Verwechslung ist nicht auf die verzerrte Abbildung durch den Restlichtverstärker, sondern auf die große Ähnlichkeit dieser beiden Arten zurückzuführen. Zur eindeutigen Unterscheidung ist zumindest ein Stereomikroskop notwendig. Da brauchbare Merkmale zur Artdiagnose der Larven erst seit kurzem verfügbar sind, war älteren Studien sogar diese Möglichkeit häufig verschlossen. Insofern sind Vergleiche unserer Freilandbefunde mit den bislang im Labor durchgeführten Verhaltensstudien anderer Autoren nur mit Einschränkungen möglich. Dies wird durch die Tatsache unterstrichen, daß z. B. das Netzbauverhalten von verschiedenen *Hydropsyche*-Arten zu unterschiedlichen Tageszeiten ablaufen kann (KAISER 1965).

Das von uns beschriebene Bauverhalten bei der Verpuppung stimmt, soweit mitgeteilt, mit dem von SATTLER (1958) beschriebenen Laborverhalten überein. Anders als bei den Laborstudien von HALLER (1948) holten die Larven bei unseren Freilandbeobachtungen Material für das Puppengehäuse auch aus größerer Entfernung herbei. Eine andere, im Zusammenhang mit der Verpuppung von *Hydropsyche* immer wieder diskutierte Frage (WESENBERG-LUND 1943, SATTLER 1958, SCHUHMACHER 1970) ist die Bildung von Puppengesellschaften. Nach unseren Beobachtungen dürften solche Anhäufungen von Puppenghäusern wegen der Aggressivität der bauenden Larven weniger die Folge eines zeitgleichen Parallelbaus, sondern vielmehr das Resultat von nacheinander hinzugebauten Puppenghäusern sein. Die Beobachtungen deuten an, daß z. B. die Menge des vorhandenen Baumaterials für die Puppengehäuse in der Nähe eines Bauplatzes Einfluß auf die Zahl der aggressiven Zusammenstöße zwischen den bauen-

den Larven haben kann. Möglicherweise beeinflußt dies auch die Bauzeit insgesamt sowie die Aktivitäts- und Ruhephasen in dieser Periode. Hierauf kommen wir bei den unten diskutierten Ursachen von Driftmustern wieder zurück.

Auch das aus dem Labor bekannte Territorialverhalten der Larven (SCHUHMACHER 1970, JANSSON & VUORISTO 1979) konnten unsere Freilandbeobachtungen bestätigen. Dabei wurde von uns kein Stridulationsverhalten erkannt, das allerdings sowieso nicht bei jedem Kampf gezeigt wird (JOHNSTONE 1964, JANSSON & VUORISTO 1979). Es ist aber auch durchaus möglich, daß dieses Verhalten mit unserem Restlichtverstärker gar nicht zu erkennen war.

Die auf der Substratoberfläche wandernden Larven bewegten sich bei unseren Beobachtungen nicht so eindeutig bachaufwärts, wie man sich das bisher vorstellte (SCHUHMACHER 1970).

Da die von uns durchgeführte Studie am Ende der Entwicklungsperiode von *H. instabilis* lag (vgl. SCHRODER 1976 b), tauchten in der Drift schlüpfende Individuen auf. Die tageszeitliche Synchronisation des Schlüpfens sollte im wesentlichen durch den Hell-Dunkel-Wechsel erfolgt sein (TOBIAS 1967).

Die Driftdichte der Larven hatte gerade in dem Zeitraum ihr Maximum, in dem Larven, die nicht an einem Puppengehäuse bauten, frei an der Substratoberfläche herumkrochen. Wie im Labor (SCHUHMACHER 1970, JANSSON & VUORISTO 1979) kam es in dieser Phase zu gehäuften aggressiven Zusammenstößen, die eine wesentliche Ursache der Verdriftungen gewesen sein dürften. Dies wird auch durch die Überrepräsentation von mittelgroßen Larven in der Drift unterstrichen. Denn die mittelgroßen Larven sollen in Kämpfen den größeren Larven eher unterlegen sein (JANSSON & VUORISTO 1979). Natürlich bedeutet schon das Umherkriechen auf der Substratoberfläche an sich eine erhöhte Strömungsexposition für die Larven. In der Tat wurde ja auch eine Larve bei einer solchen Wanderung verdriftet.

Unsere Befunde an Larven von *Hydropsyche* stützen also die einleitend erläuterte Vorstellung über die Ursachen der Drift im Sinne von SCHWOERBEL (1980). Es ist allerdings zu betonen, daß mit der hier vorgestellten Methodik für andere Arten ganz andere Befunde erarbeitet wurden (STATZNER & BITTNER 1983, STATZNER & MOGEL 1984, im Druck). Daraus ist zu schließen, daß Drift ein sehr komplexes Phänomen ist, das sich nicht generalisierend auf einfache Ursachen zurückführen läßt. Welchen Einfluß mag z. B. die Dichte der an Puppenghäusern bauenden Larven an einem Ort zusammen mit dem vorhandenen Baumaterial auf die Häufigkeit und Periodizität der aggressiven Zusammenstöße zwischen jenen Larven haben? Können dadurch nicht ganz andere Driftmuster entstehen? Hinzu kommt, neben der Beeinflussung des Driftgeschehens durch abiotische Faktoren, noch der Einfluß durch andere Arten, z. B. durch Räuber (vgl. CORKUM & CLIFFORD 1980, WILEY & KOHLER 1981, WILLIAMS & MOORE 1982).

Verhaltensstudien, die über das Messen der Drift hinausgingen, haben in letzter Zeit neue Diskussionsansätze geliefert. Sie können neue, oftmals überraschende Einblicke in das Funktionieren von Fließwasserökosystemen geben. Dabei zeichnet sich ab, daß Räuber-Beute-Kontakte vielleicht nur einen geringen Teil der direkten Interaktionen zwischen Bewohnern des Bachgrundes ausmachen. Viel häufiger scheinen Ortsverluste benthischer Wirbelloser eine Folge aggressiver Kontakte zwischen Individuen zu sein, die bislang eher zu den „friedfertigen“ Arten gerechnet wurden. In welchem Umfang solche Verhaltensweisen die Verteilungsdynamiken von Fließwassertieren beeinflussen, ist noch offen. Denn die Kenntnisse auf diesem Gebiet sind zur Zeit gering (vgl. PECKARSKY 1983, HART 1983, WILEY & KOHLER 1984). Für diese und andere Fragen steht mit dem Restlichtverstärker nun ein Gerät zur Verfügung, das das Studium des nächtlichen Verhaltens im Freiland ermöglicht.

7. Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit hat zwei Anliegen: (1) Ein verhältnismäßig preisgünstiges Gerät zur Beobachtung des nächtlichen Freilandverhaltens von benthischen Bachwirbellosen vorzustellen. (2) An einem Beispiel dieses Verhalten zu beschreiben und in Beziehung zur Drift der Tiere zu setzen.

Als Beispiel dienten uns zwei Arten der Gattung *Hydropsyche*, nämlich die stark dominierende *H. instabilis* und die viel seltenere *H. pellucidula*. Sie wurden im Juli 1981 im Holzbach (Nordschwarzwald) nahe Karlsruhe über zwei 24-Stunden-Perioden untersucht. Zur direkten Beobachtung des nächtlichen Verhaltens der Tiere diente ein Restlichtverstärker, der für etwa 5000,- DM im Eigenbau aus folgenden (wesentlichen) Komponenten zusammengesetzt wurde: Bildverstärkerröhre (verstärkt in unserem Fall Licht um den Faktor 50 000), Objektiv und Beobachtungslupe. Das Gerät ist leicht zu handhaben, seine Möglichkeiten und Grenzen werden durch die Verhaltensbeobachtungen an *Hydropsyche* dokumentiert. Das Verhalten der Larven beim Bau des Puppengehäuses, bei Wanderungen und bei Zusammenstößen untereinander wird beschrieben. Parallel zu den direkten Beobachtungen der Tiere wurden Driftproben gesammelt. Im Vergleich zur Benthospopulation waren in der Drift mittelgroße Larven von *H. instabilis* überrepräsentiert. Die Larven drifteten fast ausschließlich in der Nacht, genau in der Zeit, in der die Tiere an der Substratoberfläche längere Wanderungen unternahmen und aggressive Zusammenstöße zwischen Larven am häufigsten waren. In diesem Fall werden beide Verhaltensweisen als Ursachen der Drift angesehen.

8. Summary

This study has two goals: (1) to describe a relatively un-

expensive tool for the observation of the nocturnal behaviour of stream invertebrates in the field. (2) to give one example of this behaviour, and how it is related to the drift of stream animals.

For this purpose two species of the genus *Hydropsyche* were investigated: the very abundant *H. instabilis* and the much rarer *H. pellucidula*. These species were studied in the Holzbach (northern Black Forest) near Karlsruhe in July 1981 for two 24-hour-periods. For direct observations of the nocturnal behaviour of specimens we used a self-constructed light intensifier. Its costs are estimated at about 5000,- DM, its main components being an image intensifier (intensifying the light by the factor 50,000), a photolens, and a magnifier. This system can easily be handled, its capabilities and limits are best documented by our observations on the behaviour of *Hydropsyche*. The larval behaviour during construction of pupal cases, migrations, and mutual aggressive encounters is described. Parallel to these direct observations drift samples were taken. In comparison to the benthic population medium sized larvae of *H. instabilis* were overrepresented in the drift. Larval drift almost exclusively occurred at night, in a time period, when specimens showed long distance migrations at the substrate surface and when mutual aggressive encounters occurred most frequently. In this case both types of behaviour are assumed to be the cause of the drift.

Dank an BEATE KNÖFEL (Schlitz), die diese Untersuchung durch die Demonstration des von ihr benutzten Infrarotsystems anregte, und an Dipl.-Biol. ROLF HOFFMANN (Karlsruhe), der linguistische Tips für Abstract und Summary gab.

Literatur

- BISHOP, J. E. (1969): Light control of aquatic insect activity and drift. — *Ecology* **50**: 371–380; Brooklyn (usw.).
- BOOGHER, B. & SLUSHER, J. A. (1978): Successful photographic techniques through night vision devices. — *Bull. Ent. Soc. Amer.*, **24**: 203–206; College Park, M. D.
- BOON, P. J. (1978): The use of ventral sclerites in the taxonomy of larval hydropterygids. — *Proc. 2nd Int. Symp. Trichoptera*, 1977: 165–173; The Hague (Junk.).
- CHASTON, I. (1969): The light threshold controlling the periodicity of invertebrate drift. — *J. Anim. Ecol.*, **38**: 171–180; Oxford usw.
- CAVALLI-SFORZA, L. (1972): *Biometrie*. 3. Aufl., 212 S.; Stuttgart (Fischer).
- CORKUM, L. D. & CLIFFORD, H. F. (1980): The importance of species association and substrate types to behavioural drift. — *Proc. 3rd Int. Conference Ephemeroptera*, Winnipeg, 1979: 331–341; New York (Plenum Press).
- HALLER, P. H. (1948): Morphologische, biologische und histologische Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose der Trichopteren (*Hydropsyche*). — *Mitt. schweiz. entomol. Ges.*, **21**: 301–360; Bern.
- HART, D. D. (1983): The importance of competitive interactions within stream populations and communities. — In: BARNES, J. R. & MINSHALL, G. W. (Edit.): *Stream ecology – application and testing of general ecological theory*: 99–136; New York &

- London (Plenum Press).
- HOWELL, H. N. & GRANOVSKY, T. A. (1982): An infrared viewing system for studying nocturnal insect behaviour. – Southwest Entomol., 7: 36–38; Kerrville, Texas.
- JANSSON, A. & VUORISTO, T. (1979): Significance of stridulation in larval Hydropsychidae (Trichoptera). – Behaviour, 71: 167–186; Leiden.
- JOHNSTONE, G. W. (1964): Stridulation by larval Hydropsychidae (Trichoptera). – Proc. R. ent. Soc. Lond. (A), 39: 146–150; London.
- KAISER, P. (1965): Über Netzbau und Strömungssinn bei den Larven der Gattung *Hydropsyche* Pict. (Ins., Trichoptera). – Int. Revue ges. Hydrobiol., 50: 169–224; Berlin.
- LINDGREN, P. D., SPARKS, A. N. RAULSTONE, J. R. & WOLF, W. W. (1978): Applications for nocturnal studies of insects. – Bull. Ent. Soc. Amer., 24: 206–212; College Park, M. D.
- MALICKY, H. (1977): Ein Beitrag zur Kenntnis der *Hydropsyche guttata*-Gruppe (Trichoptera, Hydropsychidae) – Z. AG Österr. Entomol., 29: 1–28; Wien.
- PECKARSKY, B. L. (1983): Use of behavioral experiments to test ecological theory in streams. – In: BARNES, J. R. & MINSHALL, G. W. (Edit.): Stream ecology – application and testing of general ecological theory: 79–97; New York & London (Plenum Press).
- SATTLER, W. (1958): Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von *Hydropsyche* Pict. (Trichoptera) mit besonderer Berücksichtigung des Netzbaus. – Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 47: 115–192; Berlin.
- SCHRADER, T. (1932): Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Uferfernwelt fließender Gewässer. – Z. Fisch., 30: 105–125; Berlin.
- SCHRÖDER, P. (1976 a): Zur Nahrung der Larvenstadien der Köcherfliege *Hydropsyche instabilis* (Trichoptera Hydropsychidae). – Ent. Germ., 3: 260–264; Stuttgart.
- SCHRÖDER, P. (1976 b): Zur Phänologie von *Hydropsyche instabilis* CURTIS (Trichoptera, Köcherfliegen) im Föhrenbach/Schwarzwald, unter besonderer Berücksichtigung der Larvenstadien. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., 35: 137–148; Karlsruhe.
- SCHUHMACHER, H. (1970): Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gattung *Hydropsyche* Pict. (Insecta, Trichoptera). Int. Revue ges. Hydrobiol., 55: 511–557; Berlin.
- SCHWOERBEL, J. (1980): Einführung in die Limnologie – 4. Aufl., 196 S.; Stuttgart, New York (Fischer).
- STATZNER, B. (1976): Zur Unterscheidung der Larven und Puppen der Köcherfliegen-Arten *Hydropsyche angustipennis* und *pellucidula* (Trichoptera Hydropsychidae). – Ent. Germ. 3: 265–268; Stuttgart.
- STATZNER, B. (1981): The relation between „hydraulic stress“ and microdistribution of benthic macroinvertebrates in a lowland running water system, the Schierenseebrooks (North Germany). – Arch. Hydrobiol., 91: 192–218; Stuttgart.
- STATZNER, B. & HOLM, T. F. (1982): Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow – An old question studied by means of a new technique (Laser Doppler Anemometry). – Oecologia, 53: 290–292; Berlin.
- STATZNER, B. & BITTNER, A. (1983): Nature and causes of migrations of *Gammarus fossarum* Koch (Amphipoda) – A field study using a light intensifier for the detection of nocturnal activities. – Crustaceana, 44: 271–291; Leiden.
- STATZNER, B. & MOGEL, R. (1984): No relationship between the substrate surface densities and drift of the stream caddisfly *Micrasema longulum* (Brachycentridae, Trichoptera). – Proc. 4th Int. Symp. Trichoptera, 1983: 383–389; The Hague (Junk).
- STATZNER, B. & MOGEL, R. (im Druck): An example showing that drift net catches of stream mayflies (*Baetis* spp., Ephemeroptera, Insecta) do not increase during periods of higher substrate surface densities of the larvae. – Verh. Int. Ver. Limnol., 22; Stuttgart.
- TOBIAS, W. (1967): Zur Schlüpfrythmik von Köcherfliegen (Trichoptera). – Oikos, 18: 55–75; Copenhagen.
- TOBIAS, W. (1972 a): Zur Kenntnis europäischer Hydropsychidae. I. – Senckenbergiana biol., 53: 59–89; Frankfurt/Main.
- TOBIAS, W. (1972 b): Zur Kenntnis europäischer Hydropsychidae, II. – Senckenbergiana biol., 53: 245–268; Frankfurt/Main.
- VALVO (1978): Bildverstärkerröhren. Techn. Info. f. d. Industrie, 780626, 17 S.; Hamburg.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. – 682 S.; Berlin, Wien (Springer).
- WILEY, M. J. & KOHLER, S. L. (1981): An assessment of biological interactions in an epilithic stream community using time-lapse cinematography. – Hydrobiologia, 78: 183–188; The Hague.
- WILEY, M. J. & KOHLER, S. L. (1984): Behavioral adaptations of aquatic insects. – In: RESH, V. H. & ROSENBERG, D. M. (Edit.): The ecology of aquatic insects: 101–133; New York (Praeger).
- WILLIAMS, D. D. & MOORE, K. A. (1982): The effect of environmental factors on the activity of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). – Hydrobiologia, 96: 137–147; The Hague.

RALF ANGST

Beitrag zur Kenntnis des Elefantenschädels (Mammalia: Proboscidea) – Stoßzahnlose afrikanische Elefanten in den Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Kurzfassung

Sechs Schädel weiblicher afrikanischer Elefanten mit angeborenem Verlust der Stoßzähne aus der Säugetiersammlung der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe werden vorgestellt. Die Bestimmung des individuellen Alters der Tiere wird diskutiert. Maße am Schädel und das Endokranielvolumen werden bekanntgegeben. Wachstumsveränderungen des Kiefers während der postnatalen Ontogenese werden untersucht.

Abstract

Contribution to the knowledge of the skull of the elephant – Congenitally tuskless African elephants in the Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe.

Six female skulls of African elephants, congenitally without tusks, from the mammal collection of the Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, are introduced. Ageing of the animals is discussed. Measurements of the skull and the endocranial volume are published. Growth changes of the jaws during postnatal ontogenesis are investigated.

Autor

Dr. RALF ANGST, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 40 45, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

Einleitung

Von seiner Sammelreise nach Ostafrika in den Jahren 1961/63 brachte H. KNIPPER die Schädel von sechs Elefantenkühen mit. Die Tiere waren im Rahmen von Maßnahmen zur Bestandsregulierung abgeschossen worden. Die Schädel wurden von T. E. IRWIN im Frühjahr 1962 im Mahenge-District, Tanganyika, in etwa 1000 m Mh. aufgesammelt. Sie lassen sich der Unterart *Loxodonta africana africana* (BLUMENBACH, 1797) zuordnen. Bei der Auswahl wurde auf verschiedene Durchbruchstadien und unterschiedlichen Abnutzungsgrad der Molaren Wert gelegt.

Die Cranien gehörten bis auf ein Exemplar zu adulten Tieren, bei denen von Geburt keine Stoßzähne ausgebildet waren. Der kongenitale Verlust der Stoßzähne ist schon bei fossilen Rüsseltieren zu beobachten. Er wird von TOBIEN (1973) für Mastodonten, vor allem *Gomphotherium*, diskutiert.

Während beim indischen Elefanten die Stoßzähne der Kühe immer rückgebildet sind und bei der Ceylon-Unterart häufig auch den Bullen fehlen (ALTEVOGT & KURT 1972), haben beide Geschlechter der afrikanischen Gattung in der Regel gut ausgebildete Stoßzähne. Aber

auch von *Loxodonta* wird angeborener Verlust der Stoßzähne gemeldet. So fehlten sie einem hohen Prozentsatz der ursprünglich vor ihrer fast gänzlichen Vernichtung im südafrikanischen Addobusch heimischen Herde (KRUMBIEGEL 1943). FRADE (1955) weist ebenfalls auf gelegentliche Atrophie der Stoßzähne afrikanischer Elefantenkühe hin. Einen riesigen Bullen ohne Stoßzähne erwähnt bereits WARD (1899). Nach G. S. CHILD (1964) sind stoßzahnlose Elefanten in Ostafrika durchaus keine seltene Erscheinung. In einem Brief an H. KNIPPER schreibt er: „These are distributed fairly widely in Central and Southern Tanganyika. I have seen them in Kilosa, Morogoro, Mahenge, Mayoni, Dodoma, and Tabora Districts and in the Selous and Rungwa Game Reserves and have shot some in some of the places. Mr. Irwin found that almost all tuskless elephant shot during his work between Ruaha and Kilombero-Rivers were females. There are however records of male tuskless animals. It should be borne in mind that both tusked and tuskless elephant are found together in the same herd. Also tuskless cow elephant with tusked calves have been seen and the opposite has also been recorded. These animals do not represent a separate geographical race or subspecies. In all respects except the matter of tusks they are identical with tusked elephant.“ Den Oberschädel eines von Geburt stoßzahnlosen Bullen bildet KINGDON (1979) ab. Für das gehäufte Auftreten der Anomalie gibt er die Erklärung: „Like other features, the tusk-shape is genetically controlled and because the basis of elephant society is the mother-family it is not uncommon to see a group of elephants which, in spite of different ages being present, show similarly shaped tusks. Thus a single group of sixteen elephants in the Rufigi area were all tuskless and in the same region a trend towards tusklessness or small tusks was said to be associated with particularly large ears and a rather smooth skin.“

Bei allen sechs Exemplaren der Karlsruher Sammlung sind im Bereich, wo die Alveolen der fehlenden Stoßzähne zu erwarten wären, gut markierte Krater vorhanden. In ihrem Inneren sind sie mit scharfkantigen Knochenbälkchen, die in apikaler Richtung weisen, ausgekleidet (Abb. 3).

Den Kollegen des British Museum (Nat. Hist.) sei für die Ermöglichung von Messungen gedankt.

Altersbestimmung

Das individuelle Alter von Elefantenschädeln wurde bisher im wesentlichen nach Merkmalen am Gebiß bestimmt. Bei rezenten Rüsseltieren sind außer den beiden Stoßzähnen, die den oberen dritten Incisiven entsprechen, in jeder Kieferhälfte 3 Milchmolaren und 3 permanente Molaren angelegt (FRADE 1955), die successiv durchbrechen und in Occlusion treten. Die Milchzähne sind molariform. Im Gegensatz zum bei den Mammalia üblichen Schema werden sie nicht durch echte Prämolaren ersetzt (HOLLIER 1980). Aus praktischen Gründen schlug MORRISON-SCOTT (1947) vor, die sechs Zähne des Backengebisses mit römischen Ziffern von I bis VI entsprechend ihrer Eruption durchnummerieren. Da sich die Zähne der aufeinanderfolgenden Generationen aus einer unterschiedlichen Zahl an Lamellen (laminae, ridges), die auf der Kaufläche als charakteristische Schmelzfiguren in Erscheinung treten (WEBER 1928), zusammensetzen, versuchte man dieses Merkmal zur Identifikation der einzelnen Zähne afrikanischer Elefanten heranzuziehen („ridge-formula“). Es zeigte sich jedoch, daß erhebliche Fehlerquellen, die sowohl methodisch als auch in einer scheinbaren individuellen Variation der Lamellenzahl zu suchen waren, in Kauf genommen werden mußten. MORRISON-SCOTT (1947), der die Methode dieser auf der Zahl der Lamellen beruhenden Altersbestimmung untersuchte, kam zum Ergebnis: „The number of laminae in a tooth is not a good character for determining the position of a tooth in the series. It is not possible to construct a useful ridge formula and even if it were it is seldom that the complete number of laminae can be observed. The best that can be said is that a tooth with 13–14 laminae is probably a VI.“ Der Autor betont weiter, daß eine befriedigende Diagnose der in den Alveolen der Kiefer verankerten Zähne nur bei Berücksichtigung von zusätzlichen Merkmalen wie der Größe und dem Entwicklungsgrad der Zähne, dem Zustand der Schädelnähte und Schädelmaßen gegeben ist. Über die Möglichkeiten der Identifikation der Zähne faßt er zusammen: „The conclusion is arrived at that teeth numbers I and II may always be identified with certainty, number III with fair certainty, and number VI with much less certainty. Numbers IV and V are not at all easily to be distinguished.“ Inzwischen unterzog SIKES (1966) die Lamellen der einzelnen Zähne einer eingehenden Analyse, wobei das Untersuchungsmaterial nicht mehr aus Museumsammlungen kam. An einer Serie von 40 im Rahmen eines weitreichenden Forschungsprogramms in Kenya und Uganda erlegten Elefanten unterschiedlicher Altersgruppierung konnte die Autorin zeigen, daß die Ursache für die in fossilem Material wurzelnde Verwirrung über die tatsächliche Zahl der Zahnlamellen in Fehldeutungen zu suchen war. Die Untersuchungen ergaben, daß die ersten mesial und distal am Zahn gelegenen Lamellen („Talon“) in vielen Fällen nur schwach entwickelt und nicht immer leicht ansprechbar sind oder gar

durch Friktion mit dem nachfolgenden Zahn undeutlich werden. Bevor der Zahn aus seiner alveolaren Tasche in die Kauebene geschoben wird, sind die Lamellen jedoch vorhanden. Da jede Lamelle eine eigene Pulpaöhle besitzt, muß sie auch als solche gewertet werden. So ermittelte SIKES, daß sich jeder der sechs Zähne aus einer jeweils konstanten Lamellenzahl zusammensetzt: I besteht aus 5, II aus 7, III und IV aus 10, V aus 12 und VI aus 13 potentiellen Lamellen.

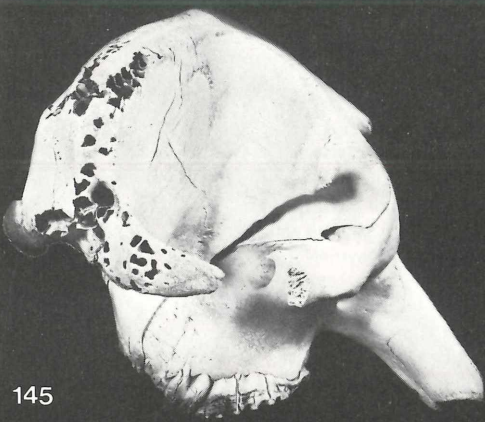
Es muß aber angemerkt werden, daß LAWS (1966) den „Talon“ als „not a true tubercle“ betrachtet. Außerdem fand inzwischen HANKS (1972) an Untersuchungsmaterial aus Zambia, daß Molar II aus 8, in einem Fall aus 9 Lamellen bestand. Da auch LAWS (1966) wie SIKES diesen Zahn bei ostafrikanischen Elefanten aus nur 7 Lamellen aufgebaut fand, schließt HANKS „that the Zambian elephants are significantly different with respect to that tooth“

Neben instruktiven Abbildungen gibt SIKES die maximalen Abmessungen der Kaufläche und Gewichte der von ihr untersuchten Molaren bekannt. Zur Identifikation der einzelnen Zähne eröffnete sie die Alveolen der rechten Unterkieferhälfte. Nach der gleichen Methode arbeiteten JOHNSON & BUSS (1965) sowie KUMREY & BUSS (1968). JOHNSON & BUSS wiesen auf die in manchen Fällen schwierige Identifikation selbst bei aus dem Kiefer isolierten IV und V hin.

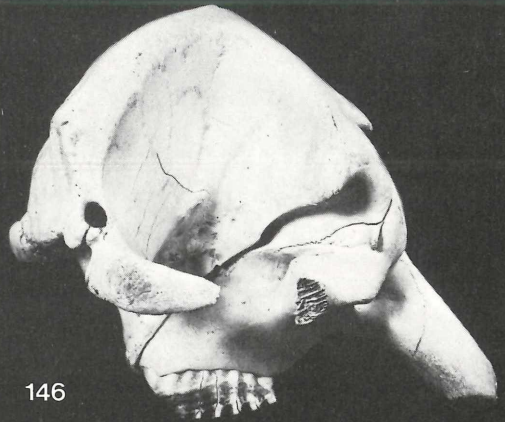
Auch LAWS (1966) benützte Zähne der rechten Mandibulahälfte, die er zum Teil freilegte. An 385 aufgesammelten Unterkiefern aus dem Queen Elizabeth National Park sowie dem Murchison Falls National Park, beide in Uganda, teilte er die Durchbruchfolge der sechs Molaren in 30 Altersgruppen, die er eingehend beschrieb und illustrierte. In einer anschaulichen Graphik demonstrierte er, wie sich die einzelnen Zähne durch Längen- und Breitenmaße unterscheiden. Seine Methoden und Ergebnisse konnten der Bearbeitung einer Fülle an Material aus der Luangwa Reserve in Zambia zugrunde gelegt und durch die geographisch entfernte Population bestätigt und erweitert werden (ELDER & RODGERS 1968, HANKS 1972). So stellte sich heraus, daß die Backenzahnmaße von Tieren, deren Geschlecht bekannt war, keine sexuell bedingten Unterschiede aufwiesen. Neuerdings zeigte sich, daß absolute Altersangaben von LAWS, besonders bei älteren Tieren Korrekturen verlangen (FATTI et al. 1980), da er das Höchstalter zu hoch ansetzte.

Eine Möglichkeit zur Festlegung des relativen Alters schlug SIKES (1966, 1967) vor, indem sie feststellte, welcher Molar des Unterkiefers gerade am Foramen mentale vorbeigeschoben wurde und welche seiner Lamellen dann genau über dem Foramen mentale lag. Sie entwickelte außerdem eine weitere Methode zur Schätzung des absoluten Alters. Auch in ihrer Tabelle ist die

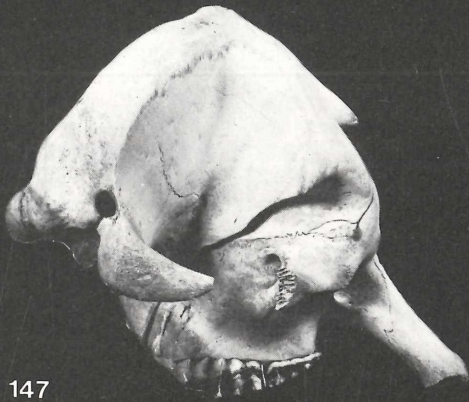
Abbildung 1. Die sechs Oberschädel von *Loxodonta*; Lateralansicht. Die Sammlungsnummern sind eingezeichnet. – Foto: H. HECKEL.



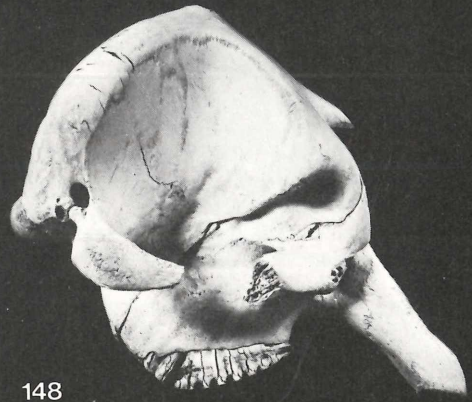
145



146



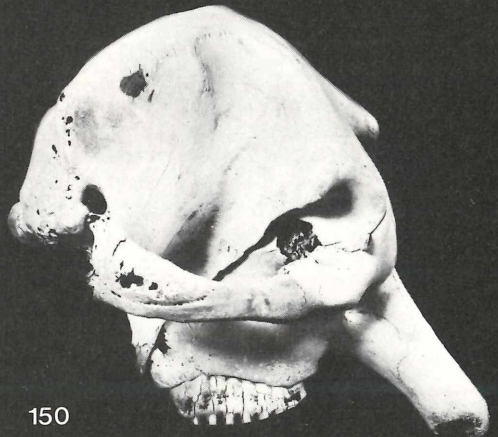
147



148



149



150

genaue Festlegung des Alters über 25 bis 30 Jahren problematisch, da entsprechende Angaben über individuell bekannte Tiere fehlen. Pionierarbeit leistete LANG (1965), als er den Zahndurchbruch von fünf im Baseler Zoo aufwachsenden afrikanischen Elefanten über mehrere Jahre intensiv verfolgte. Die Altershöchstgrenze von *Elephas maximus* untersuchte SEITZ (1967, 1975, 1976) im Anschluß an Erhebungen FLOWERS (1931, 1947/48), indem er die Lebensdaten von Individuen aus Gefangenschaft eruierte. Er stellte fest, daß Berichte über ein Alter von 70 bis 80 Jahren in keinem Fall bestätigt sind und nicht einmal ein Altersfall über 60 Jahren eindeutig nachgewiesen werden konnte. Die Grenze von 50 Jahren dürften indische Elefanten nur gelegentlich überschreiten. Schon mit 40, manchmal bereits wenig über 30 Jahren, kann ein indischer Elefant vergreisen. Kein afrikanischer Elefant hatte bis zum Zeitpunkt der Recherchen (1967) in Gefangenschaft das 40. Lebensjahr vollendet.

Bei der Altersbestimmung der Zähne der Karlsruher *Loxodonta*-Schädel erwiesen sich die von SIKES und LAWS herausgestellten Merkmale als äußerst nützlich. In Fällen, wo zwei Molaren in der Kieferhälfte vorhanden waren, wurde in Anlehnung an englische Autoren der dem Kinn genäherte als anterior und der proximale als posterior bezeichnet. Die Beurteilung der Molaren der rechten Mandibulahlälfte ergibt folgendes Bild:

Beim Schädel Nr. 145 ist Zahn V voll in Occlusion. Auf der Kaufläche sind 8 Laminae deutlich, von denen die erste mesial gelegene etwas abgebrochen ist. Die Wurzel ragt auf der Mesialseite zum Teil aus dem Kiefer. Die Wurzelteilung unter der 4. Lamelle, auf die SIKES hinweist, ist erkennbar, so daß die potentielle Lamellenzahl ermittelt werden kann. Der Unterkiefer läßt sich in LAWS' Altersgruppe XVIII einreihen.

Nr. 146 besitzt zwei Zähne im Gebrauch. Von Molar IV sind nur noch 3 Lamellen vorhanden (im Oberkiefer fehlt er ganz), während auf dem V. Zahn 9 Laminae zu erkennen sind. Proximal vom V. Molaren ist der sich entwickelnde VI. im Kiefer erkennbar. Die Mandibula entspricht LAWS' group XVI. Das Cranium ist massig, was besonders im Vergleich mit Nr. 147 deutlich wird (Abb. 1).

Auch bei Nr. 147 sind zwei Zähne in Occlusion, von denen der anteriore 6 und der posteriore 5 „ridges“ erkennen läßt. Der anteriore überragt den Unterkiefer mesial plattenartig („shelf like“). Eine Bestimmung der Zähne ist schwierig, da einerseits die Wurzelteilung unter dem 4. Querjoch nicht feststellbar ist und andererseits auch ein Vergleich mit den Längenmaßen bei LAWS unmöglich ist. Die Breite des anterioren Zahns liegt im Übergangsbereich zwischen Molar IV und V. Beim posterioren ist sie noch nicht ausreichend entwickelt. SIKES ermittelte an ihrem Material als „maximal grinding width“ für Zahn IV 5,5 mm und für V 7,7 mm. Beim anterioren fraglichen Molaren beträgt die „grinding width“ 6,4 mm. Demnach kann man ihn als Molar V bestimmen. Der posteriore Zahn wäre dann Molar VI. Hierfür spricht, daß

nach Eröffnung des proximal der Zähne gelegenen Alveolenbereichs der linke Mandibulaast keinen weiteren Zahnkeim enthielt. Die Zähne können dann etwas älter als LAWS' Gruppe XXI eingestuft werden. Auf geringeres Alter könnte dagegen der auffallend grazile Bau des Schädels, vor allem des Rostrums, deuten (Abb. 1).

An der Mandibula von Nr. 148 läßt sich am anterioren Zahn die Wurzelteilung unter der 4. Lamelle ermitteln. Er ist auch in Einklang mit den Maßen LAWS' als Zahn V ansprechbar. Mesial sind Teile abgebrochen. 8 Lamellen können gezählt werden. Der VI. eruptierende Molar liegt fast 1 cm unter der Kaufläche, ist aber schon abgeschliffen. Der Unterkiefer reiht sich in LAWS' group XIX. Nr. 149 ist das jüngste Individuum. Der anteriore Zahn in Occlusion zeigt 7–8 Laminae auf der Kaufläche und wird als Molar IV bestimmt. Der posteriore, Zahn V, durchbricht mit seinen Spitzen gerade die Alveolenebene. Der Kiefer paßt ungefähr in LAWS' Gruppe XII. Das Rostrum des Schädels ist noch leicht gebaut. Die Schädelnähte sind während der Mazeration in der Savanne teilweise weit aufgerissen.

Beim ältesten Tier, Nr. 150, ist nur ein Zahn mit mesial Abnützungerscheinungen in Funktion. Etwa 10 Laminae sind erkennbar. Nach LAWS' Maßen fällt der Zahn in die Variation von Molar V; er nähert sich jedoch deutlich dem Bereich von VI in der Stichprobe von ELDER & RODGERS. Nach LAWS' Bemerkungen, die für diesen Zahn zutreffen, handelt es sich aber eindeutig um Molar VI: „The last tooth (M_6) can easily be distinguished after it has come into wear (group XX) because the long ‚capsule‘ enclosing the tooth becomes flattened and solid. An axe was used to chop away the bone to check that no further tooth ‚capsule‘ was present, but in no case was the initial judgement based on superficial appearance altered by this practice and it was discontinued.“ Auch die Ermittlung der potentiellen Lamellenzahl mit Hilfe der Wurzelteilung unter der 4. Lamelle bestätigt den Zahn als Molar VI. Er kann in LAWS' group XXVII eingereiht werden.

Maße und Wachstumsveränderungen des Schädels

Während zur Zeit der Geburt die Schädeltopographie weitgehend durch die Raumannsprüche der Kopforgane bestimmt wird (BIEGERT 1957), fällt bei der Gestaltung des Schädels während der postnatalen Ontogenese neben anderen Faktoren eine wesentliche Bedeutung der Entwicklung des Gehirns zu. Auch bei der Beurteilung der Evolutionshöhe spielt die Hirnmasse einer Tierform eine Rolle (STARCK 1982). So gilt das Volumen des Cavum cranii als wichtigstes Schädelmaß. Ein umfangreiches anthropologisches Schrifttum behandelt die Problematik der durch vielseitige methodische und subjektive Umstände beeinflussbaren Ermittlung dieses Ma-

Abbildung 2. Die sechs Mandibulae von *Loxodonta*: Dorsalan-sicht. – Foto: H. HECKEL.

Bes. Ein Vergleich ausgefeilter Meßmethoden, die alle das Ziel verfolgen, das Hirnschädelvolumen von *Homo* mit möglichst geringem Fehler festzustellen (vgl. BREITINGER 1936, SCHAEFER 1963) verdeutlicht die Schwierigkeiten, mit denen bei der Mensuration des drei- bis viermal so großen Volumen von *Loxodonta* gerechnet werden muß. Im vorliegenden Fall wurde der Endocranialraum – nach Verstopfen der kleineren Löcher – durch das Foramen occipitale magnum mit Milokorn (*Sorgum bicolor*, etwa 2,5 bis 3 mm Durchmesser) gefüllt, das durch Perkussion mit einem Gummihammer verdichtet wurde. Die Füllmenge ließ sich in einem Meßzylinder nach gleichartiger Verdichtung ermitteln. Aus jeweils mehreren Messungen errechnen sich die Mittelwerte für die 6 Schädel:

Nr. 145: 5270 cm³, Nr. 146: 5150 cm³, Nr. 147: 5170 cm³, Nr. 148: 5010 cm³, Nr. 149: 4950 cm³, Nr. 150: 5520 cm³.

Im Durchschnitt beträgt die Schädelkapazität der 6 Elefantenkühe 5178 cm³. Am jüngsten Schädel (Nr. 149) wurde der niedrigste, am ältesten (Nr. 150) der höchste Wert gemessen.

Auch die Erfassung von Streckenmaßen am Elefantenschädel erfordert einen anderen Aufwand als die Vermessung kleinerer Säugetiere üblicher Dimensionen. „The skulls, however, have extraordinary dimensions and it is rather difficult to locate the exact position of the landmarks when examining complete skulls“ (BADOUX, 1961). MORRISON-SCOTT beschränkt sich beim Größenvergleich seiner Schädelserien für Oberschädel wie Unterkiefer auf die beiden Maße „zygomatic width“ und „condylo-mental length“. Es ist aber möglich, eine Reihe brauchbarer Maße mit entsprechend dimensionierten Tasterzirkeln am Schädel abzugreifen. Auch wenn die einzelnen Meßpunkte – etwa durch frühzeitige Obliteration der Schädelnähte – schwer lokalisierbar sind, dürfte bei der beträchtlichen Länge der Strecken kleineren Meßgenauigkeiten geringes Gewicht zufallen. Meßpunkte wurden entsprechend der anthropologischen Technik festgelegt (siehe MARTIN & SALLER 1957). Dabei mußte das Prosthion konstruiert werden, indem

die Kontur der am weitesten rostral reichenden Bereiche der Incisiva in die Medianebene projiziert wurde. Der Parietal Vertex (PV) als höchster Punkt in der Medianen, den der dorsalste Ursprung der Nackenmuskeln bildet, wurde von BADOUX übernommen. Zur Demonstration der Dimensionen der Karlsruher Schädel sind in Tabelle I zehn ausgewählte Schädelmaße aufgeführt. Aus der Zusammenstellung ist zu sehen, daß Nr. 149 als jüngstes Individuum in mehreren Maßen unter den Vergleichstieren liegt, während das älteste Tier, Nr. 150, dieselben mit Ausnahme von Breitenmaßen überschreitet.

Bei der Betrachtung linearer Maße ist die Wahl einer möglichst konservativen Ausgangsstruktur eine wichtige Voraussetzung. Am Neurocranium betont SCHULTZ (1955) bei Untersuchungen an Primaten die Wichtigkeit der Basion-Nasion-Strecke als Bezugsgröße. Die Bedeutung der Strecke wird jedoch von HOFER & SPATZ (1963) für manche Primatenschädel eingeschränkt, „da sie nicht immer die Richtung der allgemeinen Schädelbasis angibt, sondern über diese hinwegziehen kann“. Das ist in extremer Weise beim Elefantenschädel der Fall. Hinzu kommt, daß eine unterschiedliche Ausprägung der Pneumatisation im Frontale/Nasalebereich zu erhöhter Längenvariation der Basion-Nasion-Strecke beitragen kann; ganz abgesehen davon, daß die Lage des Nasion an adulten Schädeln nur vage lokalisierbar ist. Als günstig zum Formvergleich erwies sich dagegen am Elefantencranium eine Verbindungslinie des Basion mit dem Nasospinale. Wenn von einer gewissen Schwierigkeit bei der Festlegung des rostralen Punktes abgesehen wird, erhält man eine Linie, die in unterschiedlichen Altersstadien ziemlich genau den Verlauf der cerebralen Schädelbasis nachvollzieht.

Während des postnatalen ontogenetischen Gestaltwandels des Säugetierschädels sind neben der relativen Größenabnahme des Gehirns Änderungen am Kiefer auffällig. Im Kieferbereich gehorchen der maxillare und der prämaxillare Schädelabschnitt bei den Rodentia und Lagomorpha unabhängig voneinander weitgehend unterschiedlichen Entwicklungstendenzen (FREYE

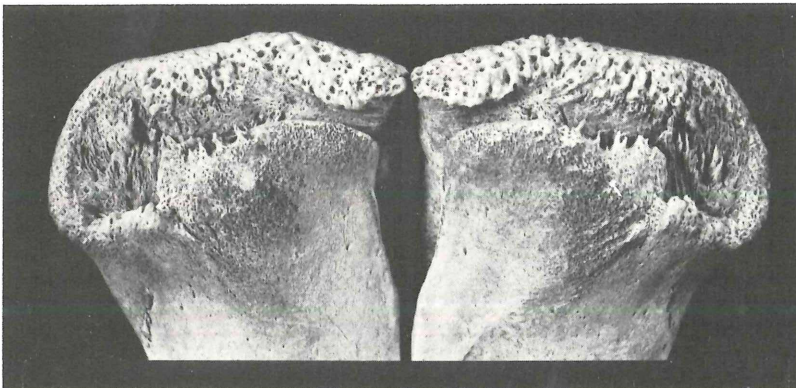


Abbildung 3. Apikaler Teil des Rostrum (Nr. 146) mit den durch Spongiosa ausgekleideten Gruben; Ventralansicht. – Foto: H. HECKEL.

Tabelle 1. Maße der sechs Schädel aus dem Mahenge-Distrikt in Millimetern.

Sammlungs-Nummer	Zahngenerationen	Basion – Prosthion	Basion – Parietal Vertex	Basion – Nasospinale	Parietal Vertex – Prosthion	Staphylion – Nasospinale	Nasospinale – Prosthion	Staphylion – Prosthion	Jochbogenbreite	Interorbitalbreite	Größte Hirnschädelbreite
145	V	627	390	475	669	365	310	414	570	339	492
146	IV–V	645	413	477	687	346	326	418	620	362	549
147	V–VI?	630	405	475	647	336	292	389	554	315	486
148	V–VI	610	377	444	680	347	327	398	563	314	506
149	IV	616	402	459	608	320	267	380	510	287	460
150	VI	669	425	491	720	381	341	436	585	378	530

1961). Für den Elefantenschädel gilt ähnliches. Unter dem Einfluß der Herausbildung von Stoßzähnen ist der Rostralteil vom Gaumenbereich funktionell getrennt. Das Wachstum des Rostrums der verschiedenen Individuen läßt sich durch den Vergleich eines Dreiecks mit den Endpunkten Basion (ba), Nasospinale (ns), Prosthion (pr) darstellen. Die Strecke Basion-Nasospinale bietet sich als Bezugsbasis an. In Abb. 4 wurden die Strecken Nasospinale-Prosthion und Basion-Prosthion in Prozent dieser Strecke ausgedrückt. Es zeigt sich, daß die Rostrumlänge von Schädel Nr. 149 als jüngstem Individuum noch unterhalb der älteren Elefanten liegt. Zusätzlich wurden zur Erläuterung der Wachstums-tendenz die Werte eines Elefanten mit Molar III in Funktion

(LNK Nr. 11 716), eines Jugendlichen mit Zahn II in Occlusion und eruptierendem Molar III (Brit. Mus. N. H. Nr. 72.1072) sowie eines Neonaten (Brit. Mus. N. H. Nr. 68.9.25.2) eingezeichnet. Während der postnatalen Ontogenese unterliegt also das Rostrum einer beträchtlichen Längenzunahme in apikaler Richtung, die bei der Schädelserie aus dem Mahenge-Distrikt lange, bis ins Alter wo Molar IV bereits in Gebrauch ist, zu verfolgen ist.

Die Lagebeziehung des Kieferschädels zum Neurocranium läßt sich nach der von Hofer (1952) vorgeschlagenen Terminologie kennzeichnen. Bei rezenten Proboscidierschädeln ist der Gaumenbereich gegenüber der Schädelbasis lordotisch erhoben. Sie gehören somit

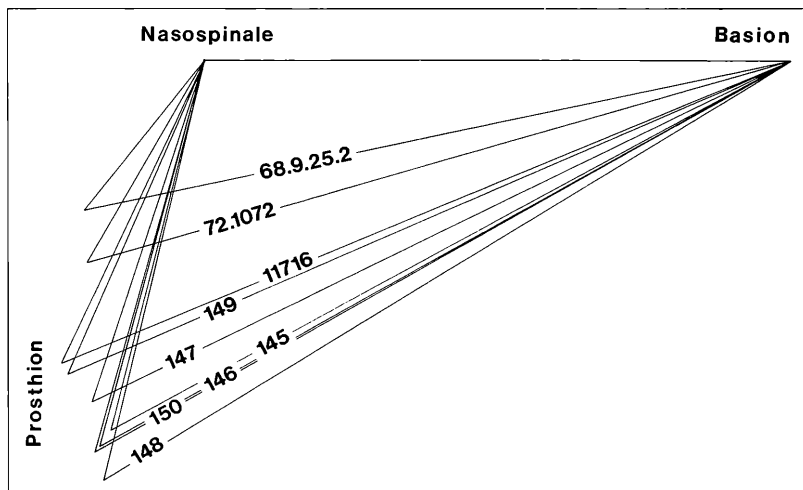


Abbildung 4. Postnatales Kieferwachstum bei *Loxodonta*. Die Sammlungsnummern der Individuen sind eingezeichnet. Nr. 149 folgt den Jungtieren, Nr. 147 schließt sich an. Weitere Erklärung im Text. Zeichnung: M. TAKÁCS.

zum aiorhynchen Typ (THENIUS 1970). Wirkungsvoll mahlend-reibende Kieferbewegungen werden durch eine hohe Lage des Kiefergelenks und einen hohen Ramus ascendens mandibulae ermöglicht.

Der Verlauf der Schädelbasis läßt sich durch median an das Basioccipitale und Basisphenoid von pharyngeal oder von cerebral angelegte Geraden wiedergeben, die aber beim Elefantenschädel in ihrer Richtung erheblich voneinander abweichen. Wie KUMMER (1957) jedoch im Rahmen von Untersuchungen der Ontogenese des menschlichen Schädels erfuhr, bestehen bei der Wahl des medianen cerebralen Umrisses des Clivus als Bezugsstruktur die gleichen Bedenken wie bei der Bevorzugung der pharyngealen Basisseite, „da beide Ebenen in Ontogenese und Phylogenese keine in bezug auf ihre unmittelbare Umgebung konstante Lage und Stellung besitzen“ (FRICK 1960). So kann man am nicht eröffneten Elefantenschädel den Verlauf der äußeren Schädelbasis in der Medianen durch die pharyngeale Kontur von Basioccipitale und Basisphenoid bestimmen. Am Cranium viscerale hat sich als Konstruktionsgerade zur Festlegung des Verlaufs des Oberkiefers bei Säugern verschiedener Ordnungen die Ebene des Nasenbodens als Verbindungslinie der Spina nasalis anterior und der Spina nasalis posterior bewährt (vgl. KUMMER 1953, MUÑOZ 1959, STARCK 1953). Am Elefantenschädel weicht aber die Ebene des Nasenbodens infolge ausgedehnter Pneumatisation von Incisivum, Maxillare und Palatinum beträchtlich von der pharyngealen Gaumenkontur ab. Zur Bestimmung der Richtung des Oberkiefers bietet sich die mediane Kontur des Palatum durum zwischen der Fissura palatina (sensu BOAS & PAULLI; entspricht etwa dem Canal naso-palatin bei ANTHONY & COUPIN) und dem Choanenrand an. Da wegen der übermäßigen Größe der intakten Cranium ein herkömmlicher Perigraph nicht einsetzbar ist, läßt sich die präbasiale Lordose durch einen der Knochenoberfläche angepaßten biegsamen Draht mit hinlänglicher Sicherheit bestimmen. Der Verlauf der bei den Karlsruher Schädeln von der Pharyngealseite gesehen im Basisbereich weitgehend konkaven und im Oberkieferbereich weitgehend konvexen Konturen kann mit Vorbehalt durch zwei Gerade wiedergegeben werden. Diese schneiden sich bei den sechs Schädeln in rostrorodorsal offenen Winkeln zwischen 130 und 138 Grad.

Während des postnatalen Wachstums erfährt die Aiorhynchie offenbar eine Steigerung. Ein Vergleichsschädel der Karlsruher Sammlung (LNK Nr. 11 716), bei dem Zahn III im Gebrauch ist, und der von BOAS & PAULLI (1925) veröffentlichte Medianschnitt eines Individuums vergleichbaren Alters zeigen noch etwas weniger elevierte Kiefer als die sechs Kühe aus dem Mahenge-Distrikt. Auch für *Elephas maximus* kann eine Änderung der präbasialen Lordose aufgezeichnet werden. Beim von BOAS & PAULLI publizierten adulten Bullen „Chang“ aus dem Kopenhagener Zoo und der erwachsenen „Molli“ des Karlsruher Stadtgarten-Tierparks (LNK Nr. 759) wie auch dem adoleszenten „Albert“ vom Frank-

furter Zoo (LNK Nr. 11 717) mißt der nach rostrorodorsal offene Schnittwinkel zwischen Kiefer- und Basisgeraden ungefähr 135°. Die Winkelwerte von vier median eröffneten Schädeln junger Tiere von neonat bis hin zum Gebrauch von Molar IV, die BOAS & PAULLI darstellten, liegen um einige Grad darüber. Gleiches gilt für einen Schädel mit Zahn II und III in Occlusion, den ANTHONY & COUPIN (1925) abbildeten.

Neben dem Kiefer wird während des postnatalen Wachstums auch das Gehirn zunehmend eleviert, was THENIUS mit der durch die Stoßzähne verursachten veränderten Schädelhaltung des lebenden Tieres in Zusammenhang bringt. Hierbei weichen auch pharyngeale und cerebrale Schädelbasis immer weiter voneinander ab, so daß sich die Keilform des Os tribasillare (VIRCHOW 1857) erheblich verstärkt.

Summary

From a collecting expedition to East Africa 1961/63 the late H. KNIPPER imported the skulls of six cow elephants, obtained in the Mahenge-District, Tanganyika, which were all without tusks congenitally. Tuskless elephants are not extremely rare in East Africa. After discussing methods of ageing the skulls the molars of the right half of the mandible are defined according to the conclusions mentioned in the papers of LAWS and SIKES. The capacity of the braincase covers a range from 4950 to 5520 cm³. In the six skulls it averages 5178 cm³. Measurements of the skulls are given. Structures of the skull relatively constant to serve as a reference basis are discussed. The growth of the rostrum is considered. In the youngest animal with molar IV in occlusion it has not yet been finished. The degree of elevation of the upper jaw with reference to the neurocranial base increases during the postnatal growth in *Loxodonta* as well as in *Elephas*.

Literatur

- ALTEVOGT, R. & KURT, F. (1972): Die Rüsseltiere; Familie Elefanten. – (In:) GRZIMEK, B. (Edit.) Grziméks Tierleben. Vol. XII: 489–514; Zürich.
- ANTHONY, R. & COUPIN, F. (1925): Nouvelles recherches sur les cavités nasales de l'Éléphant d'Asie (*Elephas indicus* L.). – Archives d'Anat. d'Hist. et Embryol., 4: 107–147.
- BADOUX, D. M. (1961): A mechanical interpretation of the shape and cyrtoccephaly in the skull of the Indian elephant, *Elephas maximus*. – Säugetierk. Mitt., 9: 97–105; München.
- BIEGERT, J. (1957): Der Formwandel des Primatenschädels und seine Beziehungen zur ontogenetischen Entwicklung und den phylogenetischen Spezialisierungen der Kopforgane. – Gegenbaurs Morph. Jb., 98: 77–199; Jena.
- BOAS, J. E. V. & PAULLI, S. (1925): The elephant's head. Studies in the comparative anatomy of the organs of the head of the Indian elephant and other animals. Second part. – 80–127, 31 plates; Kopenhagen und Jena.
- BREITINGER, E. (1936): Zur Messung der Schädelkapazität mit Senfkörnern. – Anthropol. Anz., 13: 140–148.

- ELDER, W. H. & RODGERS, D. H. (1968): Age and growth of elephants. A study in the Luangwa Valley, 1965–1967 – *African Wildlife*, **22**: 281–293; Johannesburg.
- FATTI, L. P., SMUTS, G. L., STARFIELD, A. M. & SPURDLE, A. A. (1980): Age determination in African elephants. – *J. Mamm.*, **61**: 547–551; Lawrence.
- FLOWER, S. S. (1931): Contributions to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals. – *V. Mammals*. – *Proc. zool. Soc.* (part 1): 145–2134; London.
- FLOWER, S. S. †, edited by MATTHEWS, L. H. (1947/48): Further notes on the duration of life in mammals. – *V. The alleged and actual ages to which elephants live*. – *Proc. zool. Soc.*, **117**: 680–688; London.
- FRADE, F. (1955): Ordre des proboscidiens. – (In:) GRASSÉ, P.-P. (Edit.) *Traité de Zoologie*. Tome XVII Mammifères: 715–783; Paris.
- FREYE, H. A. (1961): Beiträge zum Problem des Gestaltwandels bei Säugetierschädeln unter besonderer Berücksichtigung der Nager (Lagomorpha et Rodentia). I, Allgemeine Bemerkungen zur Methodik. – *Gegenbaurs Morph. Jahrb.*, **102**: 137–149; Jena.
- FRICK, H. (1960): Über die Variabilität der präbasalen Kyphose bei Pavianschädeln. – *Z. Anat. Entw. Gesch.*, **121**: 446–454; Berlin.
- HANKS, J. (1972): Aspects of dentition of the African elephant, *Loxodonta africana*. – *Arnoldia*, **5**, (36): 1–8; Bulawayo.
- HOFER, H. (1952): Der Gestaltswandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. – *Verh. anat. Ges.*, **50**: 102–113; Marburg.
- HOFER, H. & SPATZ, W. (1963): Studien zum Problem des Gestaltwandels des Schädels der Säugetiere, insbesondere der Primaten. II. Über die Kyphosen fetaler und neonater Primatenschädel. – *Z. Morph. Anthropol.*, **53**: 29–52; Stuttgart.
- HOOIJER, D. (1980): Remarks upon dentition and tooth replacement in elephants. – *Neth. J. Zool.*, **30**: 510–515; Leiden.
- JOHNSON, O. W. & BUSS, I. O. (1965): Molariform teeth of male African elephants in relation to age, body dimensions and growth. – *J. Mammal.*, **46**: 373–348; Lawrence.
- JÖRG, E. (1976): Helmut Knipper †. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **35**: 5–6; Karlsruhe.
- KINGDON, J. (1979): East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. III, Part B, (Large Mammals), 436 S.; London/New York/San Francisco.
- KNIPPER, H. (1963): Zoologische Reise 1961/63 nach Ostafrika der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe. Ein Reisebericht. I. Teil. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **22**: 73–87; Karlsruhe.
- KNIPPER, H. (1964): Zoologische Reise 1961/63 nach Ostafrika der Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe. Ein Reisebericht. II. Teil. – *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, **23**: 7–30; Karlsruhe.
- KRUMBIEGEL, I. (1943): Der afrikanische Elefant. – (In:) MÜLLER-Using, D. (Edit.) *Monographien der Wildsäugetiere*, Bd. IX, 152 S.; Leipzig.
- KUMMER, B. (1953): Untersuchungen über die Entwicklung der Schädelform des Menschen und einiger Anthropoiden. – *Abh. exakt. Biol.*, H. 3: 1–44; Berlin.
- KUMMER, B. (1957): Zur Frage der Orientierung von Primatenschädeln zum morphologischen Formvergleich. – *Anthrop. Anz.*, **20**: 283–290; Stuttgart.
- KUMREY, W. A. & BUSS, I. O. (1968): Age estimation, growth, and relationships between body dimensions of the female African elephant. – *J. Mammal.*, **49**: 22–31; Lawrence.
- LANG, E. M. (1965): Zahnbeobachtungen an Elefanten. – *Z. Säugetierk.*, **30**: 287–297; Berlin/Hamburg.
- LAWS, R. M. (1966): Age criteria for the African elephant, *Loxodonta africana*. – *E. Afr. Wildl. J.*, **4**: 1–37; Nairobi.
- MARTIN, R. & SALLER, K. (1957): Lehrbuch der Anthropologie. – Bd. I, 661 S.; Stuttgart.
- MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1947): A revision of our knowledge of African elephant's teeth, with notes on forest and „pygmy“ elephants. – *Proc. zool. Soc.*, **117**: 505–527; London.
- MUÑOZ, A. P. (1959/60): Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und zur craniocerebralen Topographie von Giraffe und Okapi (Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea). – *Gegenbaurs morph. Jb.*, **100**: 213–264; Jena.
- SCHAEFER, U. (1963): Die Größe der Hirnschädelkapazität und ihre Bestimmung bei rezenten und vorgeschichtlichen Menschen. – *Z. Morph. Anthropol.*, **53**: 165–170; Stuttgart.
- SCHULTZ, A. H. (1955): The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in Primates. – *Amer. J. phys. Anthropol. n. s.*, **13**: 97–210.
- SEITZ, A. (1967): Einige Feststellungen zur Lebensdauer der Elefanten in Zoologischen Gärten. – *Der zool. Garten (N. F.)*, **34**: 31–55; Leipzig.
- SEITZ, A. (1975): Weitere Erhebungen zur Lebensdauer Asiatischer Elefanten in Zoologischen Gärten. – *Der zool. Garten (N. F.)*, **45**: 318–324; Leipzig.
- SEITZ, A. (1976): Weitere Erhebungen zur Lebensdauer Asiatischer Elefanten, *Elephas maximus*, in Zoologischen Gärten. Teil II. – *Der zool. Garten (N. F.)*, **46**: 198–208; Leipzig.
- SIKES, S. (1966): The African elephant, *Loxodonta africana*: a field method for the estimation of age. – *J. Zool.*, **150**: 279–295; London.
- SIKES, S. (1967): The African elephant, *Loxodonta africana*: A field method for the estimation of age. – *J. Zool.*, **154**: 235–248; London.
- STARCK, D. (1953): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels. – *Z. wiss. Zool.*, **157**: 169–219; Leipzig.
- STARCK, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. – Vol. 3, 1110 S.; Berlin/Heidelberg/ New York.
- THENIUS, E. (1970): Zum Problem der Airorhynchie des Säugetierschädels. Ein Deutungsversuch. *Zool. Anz.*, **185**: 159–172; Leipzig.
- TOBIEN, H. (1973): On the evolution of mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1: The bunodont trilophodont group. – *Notizbl. Hess. Landesamt Bodenforsch.*, **101**: 202–276; Wiesbaden.
- VIRCHOW, R. (1857): Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes in gesundem und krankhaftem Zustande und über den Einfluß derselben auf Schädelform, Gesichtsbildung und Gehirnbau. – 128 S., 6 Taf.; Berlin.
- WARD, R. (1899): Records of big game with their distribution, characteristics, dimensions, weights, and measurements of horns, antlers, tusks and skins. – 3rd. edit., 504 S.; London.
- WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Band 2. – 2. Aufl., 898 S.; Jena.

RALF ANGST

HERMANN POHLE †

Durch den Tod von HERMANN POHLE am 6. 5. 1982 verlor die Säugetierkunde in Deutschland einen ihrer profiliertesten Mitarbeiter und Förderer. HERMANN POHLE verdient unseren Dank und unsere Anerkennung, denn durch seine Initiative wurde im März 1926 die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde in Berlin gegründet. Dabei unterstützten ihn MAX HILZHEIMER und KURT OHNE-SORGE. Nachdem die Ornithologen Deutschlands schon lange eine ähnliche Vereinigung besessen hatten, fanden durch ihn auch die Mammalogen den Zusammenschluß, der sich in der Folgezeit als äußerst nutzbringend und befruchtend für die Säugetierkunde auswirkte. Als langjähriger Schriftführer der Gesellschaft redigierte HERMANN POHLE 20 Bände der Zeitschrift für Säugetierkunde, die sich dank seines Einsatzes mit großem Erfolg entwickelte und bald auch im Ausland bekannt und geschätzt wurde. Außerdem gab er als Schriftführer der Internationalen Gesellschaft zur Erhaltung des Wissens deren Berichte heraus.

HERMANN POHLE wurde am 28. 9. 1892 in Berlin geboren. Bereits während seines Studiums der Biologie, Chemie und Physik widmete er sich als freiwilliger Hilfsarbeiter am berühmten Berliner Zoologischen Museum der Mammalogie. Nachdem er während des Ersten Weltkrieges an verschiedenen Berliner Schulen als Kriegshilfslehrer gewirkt hatte, wurde er 1920 mit einer heute noch maßgebenden Dissertation über das System und die Stammesgeschichte der Otter, einer Unterfamilie der Marder, promoviert. Bald darauf erhielt seine langjährige freiwillige Mitarbeit im Museum ihren Lohn durch eine Anstellung als Technischer Hilfsarbeiter und schließlich als Wissenschaftlicher Assistent. Als PAUL MATSCHIE starb, trat HERMANN POHLE 1926 dessen Nachfolge als Kustos am Zoologischen Museum und Leiter der Säugetierabteilung an. Er übernahm damit eine mühevollen Aufgabe. In jahrzehntelangem, unschätzbarem organisatorischem Einsatz ordnete er die reichhaltigen Ausbeuten, die aus den deutschen Kolonien und der ganzen Welt in die Abteilung gekommen waren. Er verschaffte der Materialfülle den wissenschaftlichen Wert. Der Ernennung zum Professor im Jahre 1932 folgten bald Erniedrigungen, als man ihn während der Herrschaft des Nationalsozialismus ohne Pension in den Ruhestand versetzte. Unerschüttert jedoch nahm HERMANN POHLE den Kampf gegen das Unrecht auf, der zwar bald zur vorläufigen Weiterbeschäftigung, aber erst nach über 3 Jahren zur Wiedereinsetzung in seine alte Stellung führte.

Das Jahr 1951 veränderte das Leben HERMANN POHLES nachhaltig. Er wurde verhaftet, weil er Akten, Bücherei und Restanten der Zeitschrift aus dem Besitz der Gesellschaft für Säugetierkunde nach und nach aus Ost-Berlin in die Westsektoren der Stadt getragen hatte.



Nach seiner Entlassung ließ er sich im Westen Berlins nieder. Der Verzicht auf seine Stellung am Berliner Zoologischen Museum bescherte ihm wieder Ungewißheit. Nach mehreren Monaten ohne Beschäftigung fand er schließlich Arbeit als Lehrer und alsbald eine Anstellung als Studienrat in Berlin-Charlottenburg.

HERMANN POHLE fühlte sich stets auch anderen Fachrichtungen, besonders der Anthropologie und der Jagdkunde verbunden. Entschieden vertrat er die Auffassung, daß die Zoologie nicht in eine Wissenschaft der rezenten Tiere und in die Paläontologie geteilt werden dürfe. So fand er 1958 einen neuen Wirkungskreis als Osteologe beim Berliner Museum für Vor- und Frühgeschichte und beim „Staatlichen Vertrauensmann für die kulturgeschichtlichen Bodenaltertümer des Landes Berlin“. Hier beschrieb er als Paläontologe wichtiges ur- und frühgeschichtliches Fundmaterial. 1965 wählte ihn die Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte zu ihrem Vorsitzenden. Mit der Verleihung des Bundesverdienstkreuzes I. Klasse wurde ihm 1972 eine hohe Ehrung zuteil.

Altersgründe veranlaßten 1981 HERMANN POHLE, seine Heimatstadt Berlin, in der er so fest verwurzelt war, zu verlassen. Im süddeutschen Mering fand er bei einem seiner Söhne einen Alterssitz. Die Auflösung des Haushaltes nach dem Tode seiner Ehefrau bedingte unter anderem die Trennung von seiner umfangreichen Bibliothek, die er an die Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe gegen Gebot abgab. Dort steht sie seinem Wunsch entsprechend weiterhin der Forschung zur Verfügung.

Ausführliche Würdigungen des Schaffens von HERMANN POHLE finden sich anläßlich seines 60. Geburtstages in den Säugetierkundlichen Mitteilungen, Band 1, 1953, p. 33 und zur Feier seines 75. Geburtstages in den Mitteilungen der Berliner Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte Band 1, 1967, pp. 159–165.

Wissenschaftliche Mitteilungen

GEORG PHILIPPI

Potamogeton x zizii KOCH ex ROTH, das Schmalblättrige Laichkraut im badischen Oberrheingebiet¹

Potamogeton x zizii KOCH ex ROTH (*P. x angustifolius* PRESL), das Schmalblättrige Laichkraut, wird als erbster Bastard von *Potamogeton lucens* (Spiegel-Laichkraut) und *P. gramineus* (Gras-Laichkraut) angesehen. In der Gestalt erinnern die Pflanzen zumeist an *P. lucens*, unterscheiden sich jedoch durch schmalere und deutlich gestielte Blätter; Schwimmblätter, wie sie für *P. gramineus* kennzeichnend sind, konnten bei Pflanzen aus dem Gebiet nur ausnahmsweise beobachtet werden.

Aus dem badischen Oberrheingebiet lagen bisher kaum Angaben von *Potamogeton x zizii* vor, obwohl die Pflanze bereits im vergangenen Jahrhundert am Oberrhein beobachtet wurde. Erste Hinweise finden sich bei DOELL (1843: Friesenheim bei Mannheim, Beobachtung auf KARL SCHIMPER zurückgehend, vgl. SCHULTZ 1846). Aus dieser Zeit sind zahlreiche Belege aus dem Mannheimer Raum bekannt, der älteste von GRIESELICH (1823: Mannheim) (Herb. Karlsruhe). Fundortsangaben fehlen jedoch den Floren von SEUBERT & KLEIN. W. KRAUSE beobachtete *P. x zizii* im Taubergießengebiet bei Kappel um 1971. In den letzten Jahren konnte die Pflanze auch an anderen Stellen im badischen Oberrheingebiet nachgewiesen werden. Diese Funde sollen zusammen mit neueren Beobachtungen aus dem Elsaß zusammengestellt werden.

Für floristische Hinweise sei Herrn Dr. K. H. HARMS (Karlsruhe) und Herrn P. WOLFF (Saarbrücken) herzlich gedankt.

Fundorte

(7811 SW) Burkheim, Gießen-artiger, langsam durchströmter Altrhein NE des Stauwehres mit klarem und kühlem, doch recht nährstoffreichem Wasser, spärlich (1983).

(7712 NW) Kappel, Taubergießen-Gebiet, W. KRAUSE (um 1971), det. W. LUDWIG, vgl. MÜLLER & GÖRS 1974 (S. 214).

(7213 NE, 7214 NW, NE, 7114 SE) Rhein im Bereich der Stauhaltung Iffezheim z. T. häufig, so bei Greffern S der Fähre (spärlich), bei Stollhofen–Söllingen, SW Hügels-

heim, spärlich auch W Hügelsheim. Die Pflanzen bilden hier auf 6–10 m² Fläche dichte Herden, diese jeweils im Abstand von 80 bis 100 m. Alle Pflanzen steril. Seit 1982 beobachtet (auf der elsässischen Rheinseite sicher auch vorhanden, wenn auch bisher nicht nachgewiesen).

(7114 NE) Altrhein W Wintersdorf am Schmiedseppengrund, spärlich (K. H. HARMS 1976).

(7114 NE) Altrhein W Plittersdorf bei Rastatt, N der Straße zum Rhein, mehrfach, doch nur spärlich (1976, 1977).

(7015 NW) Au a. Rh., Altwassermündung, spärlich (1984).

(7015 NE) Rappenwört bei Karlsruhe, Altrhein S des Bades (W des Hochwasserdammes und am Damm-durchlaß), reichlich, weiter (ca. 500 m weiter rheinabwärts) (6915 SE) in einem Altwasser N des Bades. Seit 1978 beobachtet.

Aus dem Gebiet um Mannheim liegen zahlreiche Beobachtungen (meist von der linksrheinischen Seite) aus der Zeit um und vor 1850 vor: Frankenthal, Friesenheim, Oggersheim, Oppau, Mannheim, Belege im Herb. Karlsruhe, meist nach Funden von DÖLL. Neuere Bestätigungen dieser Vorkommen fehlen. – Eine weitere Beobachtung stammt von der Viernheimer Lache (BRAUNSTEFFER 1942, zit. nach LUDWIG 1966).

Aus dem badischen Hochrheingebiet ist folgende Beobachtung zu nennen: (8317 SE) Hochrhein SE Lotstetten (nahe der Grenze), ca. 345 m, eine kleine Population auf kiesigem Grund im fließenden Wasser, ohne Begleitpflanzen, B. QUINGER 1984.

Elsaß: Hier ist *Potamogeton x zizii* v. a. aus dem Gebiet um Straßburg bekannt: Plobsheim, Straßburg, Port de Petroles, Ill in La Wantzenau, Beobachtungen von E. KAPP (nach 1950), weiter Illkirch-Graffenstaden, KAPP 1951, Waldrhein bei La Wantzenau, KAPP, JAEGER (vgl. KAPP 1962, ENGEL & al. 1974). Ältere, auf ISSLER zurückgehende Funde werden von Seltz und S Rhinau gemeldet (ISSLER, LOYSON, WALTER 1965). Weitere Beobachtungen liegen von folgenden Stellen vor: (7313 NW) SE Gambsheim, Wasserloch einer Kiesfläche, P. WOLFF 1976 (teste JERMY), (7114 SE) Moder bei Neuhäusel nahe der Mündung (1977), (7014 SE) Sauer bei Münchhausen nahe der Mündung sowie im benachbarten Fischwasser, P. WOLFF 1977, G. PH. 1983. – Aus dem Grenzgebiet gegen die Pfalz liegt ein Beleg von Weisenburg (leg. A. KNEUCKER 1907) vor.

Pfalz: Bei den oben aufgeführten Vorkommen im Raum Mannheim–Ludwigshafen ist eine Beobachtung bei Speyer (Herb. Karlsruhe, ohne Angabe von Jahr und Sammler, wohl vor 1900) nachzutragen.

Nach den Vorkommen in Altwassern allein läßt sich *Potamogeton x zizii* am Oberrhein als „potentiell gefährdet“ einstufen, da es sich an allen Fundstellen um

Herrn Konservator E. KAPP, dem Spezialisten der elsässischen *Potamogeton*-Arten, zum 85. Geburtstag.

kleine Populationen handelt; ein Rückgang ist nur im Mannheimer Raum nachzuweisen. Wahrscheinlich war die Pflanze im Gebiet schon immer selten. Berücksichtigt man die Vorkommen in der Stauhaltung Iffezheim, so ist eine Gefährdung am Oberrhein z. Z. nicht erkennbar. (Die Einstufung als „Gefährdet“ in der Roten Liste Baden-Württembergs bezieht sich in erster Linie auf die Bestände am Bodensee; das Vorkommen in der Iffezheimer Stauhaltung war damals noch nicht bekannt.) Die Vorkommen auf der badischen Rheinseite liegen alle in unmittelbarer Rheinnähe. Verschwemmung von Samen oder Winterknospen können gut zum Entstehen dieser Siedlungen beigetragen haben. Hier ist besonders das Auftreten von *Potamogeton x zizii* in der Stauhaltung Iffezheim zu erwähnen, wo die Pflanze sich erst nach dem Aufstau des Rheines (1976) einstellen und ausbreiten konnte. Die geringe Strömung und das Feh-

len größerer Wasserstandsschwankungen haben diese Vorkommen wohl erst ermöglicht. Vermutlich wurden Diasporen durch die hier mündende Ill eingeschwemmt. (In anderen, flußaufwärts gelegenen Stauhaltungen des Rheines wurde *Potamogeton x zizii* bisher nicht beobachtet; eine Ausbreitung (von der Iffezheimer Stauhaltung ausgehend) über Verschleppung durch Wasservögel ist nicht auszuschließen.

Soziologie

Am Oberrhein ist *Potamogeton x zizii* fast immer mit *P. pectinatus* vergesellschaftet. Weitere Arten dieser Bestände sind *Potamogeton nodosus* (auch diese Art hat sich in den Stauhaltungen ausbreiten können) oder *Myriophyllum spicatum*. Regelmäßig durchsetzen kleine Gruppen von *Sparganium emersum* oder *Sagittaria sagittifolia* (fo. *vallisneriifolia*) die Bestände; diese Arten



Abbildung 1. *Potamogeton x zizii*, La Wantzenau bei Straßburg, im fließenden Wasser der Ill. 1983. Ca. 0,3 x natürliche Größe. Rechts blühende Pflanze, links sterile Pflanze aus flacherem Wasser. – Foto H. HECKEL.

zeigen dabei keineswegs flachere Stellen an. Die Wassertiefe liegt um 1 m; das Wasser ist langsam fließend bis fast stehend. Im fließenden Wasser ist *P. xizii* besser entwickelt und kommt auch immer wieder (wenn auch nicht übermäßig) zur Blüte. Das Wasser ist trüb und sehr nährstoffreich, der Boden sandig-kiesig bis schlammig. Bei Greffern–Hügelsheim sind die Wuchsorte (auf Schlamm) zwischen den Steinpackungen der Ufer.

Während in der unteren Ill und in den Altrheinen die Bestände homogen sind und relativ dicht schließen, lösen sie sich im gestauten Rhein oberhalb Iffezheim in isolierte Siedlungen der einzelnen Arten auf. Die Vegetationsbedeckung liegt hier oft bei nur 20 %; *Potamogeton pectinatus* ist an diesen Stellen die häufigste Art. *Potamogeton xizii* ist als Pflanze des tieferen Wassers nur ganz ausnahmsweise im Najadetum marinae zu finden, das flache Gewässer bevorzugt. Verzahnungen der *Potamogeton xizii*-Bestände mit dem Najadetum sind dann zu beobachten, wenn in warmen Sommern der Wasserstand sinkt. *Najas*-Arten können sich als Therophyten rasch an diesen Flachwasserstellen einfinden. Folgende Aufnahme gibt hierfür ein Beispiel: (7114 NE) Plittersdorf, Altrhein W des Ortes, N der Straßenbrücke. 6. 9. 1976. Wassertiefe 0,5 m. Fläche 20 m², Vegetationsbedeckung 90 %.

- 3 *Najas marina*
- + *Najas minor*
- (+) *Potamogeton xizii*
- 2 *Myriophyllum spicatum*
- 1 *Potamogeton pectinatus*
- 2 *Potamogeton panormitanus*
- + *Potamogeton lucens*
- 1 *Ceratophyllum demersum*
- 1 *Ranunculus trichophylos*
- (+) *Elodea nuttallii*
- + *Spirodela polyrrhiza*
- + *Lemna minor*
- + *Azolla filiculoides*

Die meisten Bestände von *Potamogeton xizii* lassen sich der *Potamogeton pectinatus*-Gesellschaft zuordnen, die dadurch im Gebiet einen besonderen Charakter erhält. KAPP & SELL (1965) nennen die Pflanze aus dem Potamogetonnetum lucentis und aus der *Ranunculus fluitans*-Gesellschaft, in beiden Gesellschaften allerdings in geringer Menge und Stetigkeit. Am Bodensee ist *Potamogeton xizii* v. a. aus dem Najadetum intermediae bekannt, seltener aus dem Potamogetonnetum graminei (LANG 1967).

Einen ganz ähnlichen Bestand von *Potamogeton xizii* beschreibt ZAHLHEIMER (1979, S. 89) aus dem Donauebiet bei Regensburg. Auch hier wächst die Pflanze im langsam fließenden Wasser und ist mit *P. pectinatus* vergesellschaftet.

Bemerkenswert im Gebiet ist das Auftreten von *Potamogeton xizii* in recht nährstoffreichen, oft auch etwas verschmutzten Gewässern. Die beiden Eltern der Pflanze bevorzugen weniger eutrophes und verschmutztes

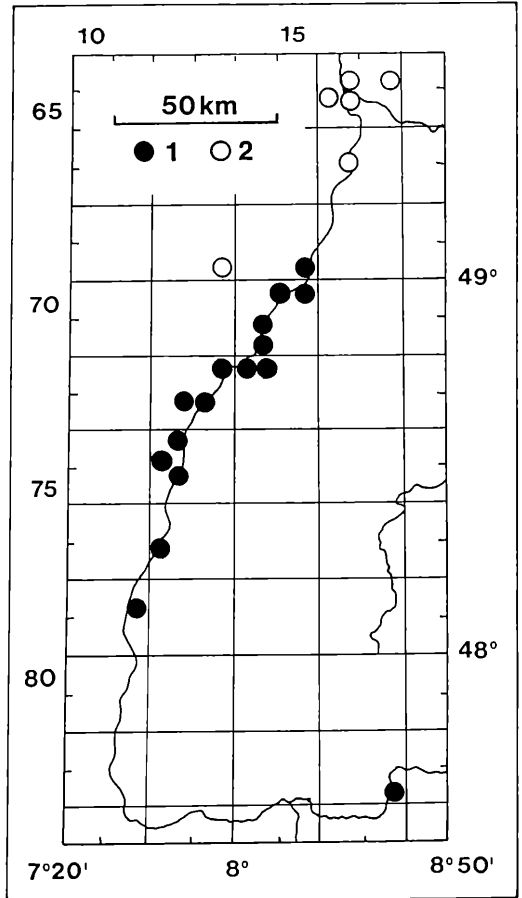


Abbildung 2. Rasterkarte der Vorkommen von *Potamogeton xizii* im Ober- und Hochrheingebiet. 1 Vorkommen nach 1950 bestätigt, 2 Vorkommen nach 1950 nicht mehr bestätigt (meist Beobachtungen vor 1900).

Wasser, so besonders *P. gramineus*, das infolge der Gewässerverschmutzung am Oberrhein praktisch verschwunden ist. Aber auch *P. lucens* geht im Gebiet in natürlichen Gewässern deutlich zurück.

Literatur

- DÖLL, J. C. (1843): Rheinische Flora. – 832 S.; Frankfurt/M.
 ENGEL, R., JAEGER, P., KAPP, E., OCHSENBEIN, G. & RASTETER, V. (1974): Contributions à la connaissance de la Flore d'Alsace et des Vosges. 3^e série. – Bull. Ass. Philom. Als. Lorr., 15: 61–83; Strasbourg.
 GORS, S. & MÜLLER, TH. (1974): Flora der Farn- und Blütenpflanzen des Taubergießengebietes. In: Das Taubergießengebiet. – Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., 8: 209–283; Ludwigsburg.

Tabelle 1. Vergesellschaftung von *Potamogeton x zizii*

Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Fläche (m ²)	10	50	100	60	50	20	20	50	60	50	200	10
Vegetationsbedeckung (%)	70	10	20	60	15	60	90	70	100	80	50	80
Artenzahl	2	5	7	6	4	5	7	6	3	5	3	6
Potamogetonetea-Arten:												
<i>Potamogeton x zizii</i> *Pfl. blühend	3*	2	2	2	2	2	4	4*	5	3	3*	2
<i>Potamogeton pectinatus</i>	3	1	1	2	1	3	2	2			1	
<i>Potamogeton nodosus</i>		(+)	2	3								
<i>Sparganium emersum</i>		2		1	2							
<i>Sagittaria sagittifolia</i>		1	+									
<i>Myriophyllum spicatum</i>						1						2
<i>Potamogeton panormitanus</i>						1						2
<i>Elodea canadensis</i>							(+)					2
<i>Potamogeton lucens</i>										3	1	
Sonstige:												
<i>Butomus umbellatus</i>			1	1		1	+	1		+		
<i>Lemna minor</i>			1	1	1		1	+	1	1		
<i>Polygonum amphibium</i>							1				2	

Außerdem: In 3: *Myriophyllum verticillatum* +. In 7: *Ceratophyllum demersum* (+). In 8: *Potamogeton perfoliatus* 2, *Nuphar lutea* 1. In 12: *Ceratophyllum demersum* 3, *Callitriche obtusangula* (submers) 3.

1. La Wantzenau, III oberhalb der Brücke, langsam fließend, Untergrund sandig-kiesig, Wassertiefe ca. 1 m.

2–6. Rhein, Stauhaltung Iffezheim, durch Blöcke und Steinpakungen gesicherte, 5 steile Ufer, Wasser sehr trüb, fast stehend.

2. Hügelsheim gegen Söllingen, ca. 1–2 m tiefes Wasser.

3. Zwischen Söllingen und Stollhofen.

4. Stollhofen.

5. Zwischen Hügelsheim und Söllingen, 1 m tiefes Wasser.

6. Greffern, S der Fähre, Wassertiefe 0,3 m.

7–11. Rappenwört bei Karlsruhe, Altrhein. Aufn. 7, 9 und 10 kleines Stillwasser N des Bades, Aufn. 8 und 11 langsam durchflossener Altrhein S des Bades. 7. Wassertiefe 0,3 m (Wasserstand zuvor stark gesunken); *Potamogeton lucens* steht etwas tiefer. 8. Wassertiefe 1 m, Übergangsbestand zum *Myriophyllum-Nupharetum*. 9. Wassertiefe 0,3–0,5 m (Wasserstand zuvor stark gesunken), rund 5 % der Pflanzen von *Potamogeton x zizii* mit Schwimmblättern. In benachbarter etwas offener Fläche *Zannichellia palustris*. 11. Wassertiefe 1,5–2,2 m, Wasser ganz langsam fließend.

12. Burkheim, langsam durchströmter Altrhein E des Stauwehres, Wassertiefe 1 m. Wo Wasser stehend, dominiert *Callitriche obtusangula*; *Potamogeton x zizii* fehlt dort.

HARMS, K. H., PHILIPPI, G. & SEYBOLD, S. (1983): Verschollene und gefährdete Pflanzen in Baden-Württemberg. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **32**: 1–157; Karlsruhe.

ISSLER, E., LOYSON, E. & WALTER, E. (1965): Flore d'Alsace. – 637 S.; Strasbourg.

KAPP, E. (1962): Espèces et stations nouvelles de la Flore de l'Alsace et des Vosges. – Bull. Ass. Philom. Als. Lorr., **9**: 179–212; Strasbourg.

KAPP, E. & SELL, Y. (1965): Les associations aquatiques d'Alsace. – Bull. Ass. Philom. Als. Lorr., **12** (1): 66–78; Strasbourg.

LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. – Arch. Hydrobiol. / Suppl. **32** (4): 437–574; Stuttgart.

LUDWIG, W. (1966): Neues Fundorts-Verzeichnis zur Flora von Hessen. Jb. nass. Ver. Naturkde, **98**: 64–95; Wiesbaden.

PHILIPPI, G. (1978): Veränderungen der Wasser- und Uferflora im badischen Oberrheingebiet. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **11**: 99–134; Karlsruhe.

SCHULTZ, F. (1846): Flora der Pfalz. – 575 S., Speyer.

ZAHLEHEIMER, W. (1979): Vegetationsstudien in den Donauauen zwischen Regensburg und Straubing als Grundlage für den Naturschutz. – Hoppea, Denkschr. regensb. bot. Ges., **38**: 3–398; Regensburg.

Autor

Dr. GEORG PHILIPPI, Landessammlungen für Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe.

SIEGFRIED RIETSCHEL

Naucoriden im Mittelmeer als Modellfall für das Vorkommen von Wasserwanzen in den Solnhofener Plattenkalken.

Wanzen (Heteroptera) gehören zu den wenigen Insektengruppen, bei denen eine gewisse Toleranz gegenüber dem Seewasser vorkommt. Eine einzige Unterfamilie der Wasserläufer, die Halobatinae, hat sich gar an ein Hochseeleben angepaßt, andere Wasserwanzen sind gelegentlich auf oder in Brackwasser zu finden. Um so bemerkenswerter ist ein Fall, den wir im Herbst 1981 bei einem Aufenthalt auf der Ile des Embiez, Dép. Var, an der südfranzösischen Mittelmeerküste beobachten konnten.

Nachdem am 14. und 15. 9. 1981 an der Küste W Toulon sehr starker Mistral herrschte, der zeitweise Sturmstärken erreichte, legte sich der Wind am 16. 9. bei warmem, sonnigem Herbstwetter fast völlig. Am Nachmittag dieses Tages war der Leiter unseres Vivariums, Herr EDUARD MAYER, an der NW-Ecke der Insel Ile des Embiez, nahe der Fondation Océanographique Ricard, auf einem Tauchgang. Während ich am Strand Gerät und Fänge versorgte, erhob sich erneut gegen 16 Uhr ein starker Mistral. Gegen 16.30 Uhr fiel mir bei der Durchsicht des am schmalen Sandstrand neu entstehenden Spülsaumes eine sich lebhaft bewegende Naucoride auf. Wenig später ließen sich im Verlauf einer knappen halben Stunde dort etwa 30 Exemplare dieser Naucoride – es handelte sich um *Naucoris maculatus maculatus* FABRICIUS 1798 – aufsammeln. Die Tiere wurden stets neu von den Wellen angespült; alle waren sehr lebhaft und versuchten unbeholfen wieder in die Wellen zurückzukrabbeln; gelang dies, so schwammen sie frei im Meer davon. Beim Tauchen konnte in ca. 8 m Entfernung vom Ufer in ca. 1,5 m Wassertiefe ein schwimmendes Exemplar über Seegras gefangen werden. Die gefangenen Tiere versuchten zu stechen und wurden, nicht festgehalten, schnell vom Mistral weggeweht. Alle Tiere waren offensichtlich voll flugfähig; sie hatten makroptere Flügel, die sonst bei *N. maculatus* nur sehr selten entwickelt sind.

Die gefangenen Tiere wurden anschließend sowohl in Süß- wie in Seewasser gehalten. Dabei zeigte sich, daß sie im Meerwasser nur einige Stunden lebhaft umherschwammen, dann aber schwächer wurden und nach 6–8 Stunden mit abgespreizten Beinen an der Wasseroberfläche trieben. In Süßwasser verbrachte Tiere hielten sich recht gut und zeigten auch keine Nachwirkungen eines längeren Salzwasseraufenthaltes. Die Tiere schienen hungrig und nahmen Schnakenlarven als Fut-

ter an. Trotz einwöchigen Transportes in einem kleinen Schnappdeckelglas (15 ml) hat ein lebend mitgenommenes Tier in Süßwasser gut überlebt. Es wurde dann bis Januar 1982 im Aquarium gehalten. Hingegen haben meerwasserfeuchte Tiere den Transport nur 3 Tage überstanden.

Es kann als sicher angenommen werden, daß die Naucoriden nicht längere Zeit im Meer lebten, sondern nur auf Grund der besonderen Windverhältnisse vor der Küste der Ile des Embiez angetrieben wurden. Dabei ist zu vermuten, daß sie durch die Luft kamen und erst angesichts der Küste im Wasser landeten; jedenfalls erscheint es unwahrscheinlich, daß sie durch eine Meeresströmung aus ihrem Lebensraum verfrachtet wurden. Um in so großer Dichte gefunden zu werden, muß in jedem Falle im ursprünglichen Lebensraum eine Massenvermehrung stattgefunden haben. Auf der Ile des Embiez gibt es nun keine geeigneten Süß- oder Brackwasservorkommen, die als Brutstätte der Naucoriden in Frage kämen. Lagunen im Süden der Insel erwiesen sich zwischen dem 13. und 16. 9. als praktisch steril, und ich konnte dort keine Wasserwanzen feststellen. So bleibt nur zu vermuten, daß die Tiere mit dem starken Mistral über ca. 70 km Luftlinie aus den Rhône-Niederungen westlich von Marseille (u. a. Étang de Berre) verfrachtet wurden, denn an der felsigen Festlandsküste nördlich von Cap Sicié gibt es in der weiteren Um-

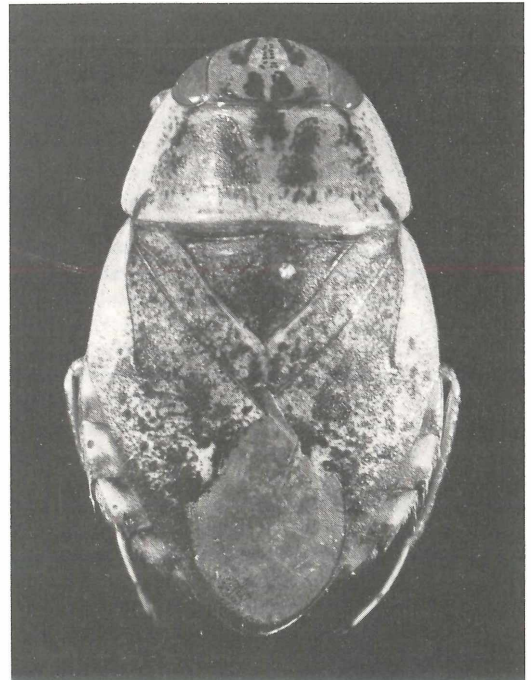


Abbildung 1: *Naucoris maculatus maculatus* FABRICIUS 1798. Macropteres Exemplar, Ile des Embiez/Var, Südfrankreich, 16. 9. 1981; x 8. – Foto Verf.

gebung der Ile des Embiez keine nennenswerten Gewässer, die den Naucoriden zur Entwicklung gedient haben können. Auffallend ist auch, daß das Massenauf-treten in die Zeit des Vollmondes fiel. Dies ist insofern interessant, als bei manchen Wasserwanzen (z. B. bei Belostomatidae, s. u. a. KOPELKE 1983: 9) besondere Aktivitätsphasen an bestimmte Phasen des Mondes (i. d. R. Vollmond) gekoppelt erscheinen.

Der Fall eines Massenvorkommens von Naucoriden in Meerwasser wäre nun wenig mehr als eine Kuriosität, könnten wir aus ihm nicht bestimmte Lehren für die Interpretation des Vorkommens fossiler Wanzen in lagunären oder marinen Ablagerungen ziehen. Hier soll das Vorkommen großer Wasserwanzen aus der Familie Belostomatidae in den Solnhofener Plattenkalken (oberer Jura, Malm zeta) des Gebietes von Eichstätt/Bayern angesprochen werden. Relativ häufig sind dort die großen, den Gattungen *Belostoma* und *Mesobelostomum* zugeordneten Belostomatiden. Neben ihnen werden als Seltenheiten auch Vertreter der Gattungen *Naucoris*, *Nepa* und *Notonecta* genannt (WALTHER 1904: 188). Die Naucoridae und Belostomatidae sind einander nahe verwandte Familien. Die rezenten *Belostoma*-Arten fliegen gut, besonders nachts, wo sie auch Lichtquellen anfliegen. Im südlichen Jugoslawien kann man sie abends an Straßenlaternen fangen, und in Südostasien nutzt man Flutlichtanlagen zum Fang der, geröstet als Speise geschätzten, großen Wanzen.

Da in den Solnhofener Plattenkalken Belostomatiden-Reste zu den häufigeren Insektenfunden gehören, hat man schon verschiedentlich gemutmaßt, daß die Solnhofener Lagunen auch der Lebensraum dieser Wanzen waren (u. a. KUHN 1971: 17). Sie müßten dann aber, verglichen mit der übrigen Fauna, eine sehr hohe Toleranz gegenüber Seewasser gehabt haben. Auch hätten die räuberischen Tiere die wohl überwiegend lebensfeindlichen Bedingungen in den Lagunen und den Mangel an lebender Nahrung überwinden müssen. Das Vorkommen der rezenten Naucoriden im marinen Milieu vor der Ile des Embiez zeigt uns nun, daß nicht marine Wanzen gelegentlich gehäuft in marine Ablagerungsräume kommen und dort dann zunächst sogar noch eine gewisse Zeitspanne überleben und herumschwimmen können. So liegt hier möglicherweise ein Modellfall für das Vorkommen von Belostomatiden im Solnhofener Plattenkalk vor, insbesondere wenn man daran denkt, daß Wasserinsekten beim Flug über reflektierenden Flächen nicht nur in Süßwasser landen. Wasserkäfer und Wasserwanzen findet man mitunter in großer Zahl auch auf frisch geteerten Dächern und Straßen oder auf ausgelegten Folien angefliegen. Es verwundert deshalb nicht, wenn sie auch, wie die beschriebenen Naucoriden, küstennah im Meer wassern; bemerkenswert ist allerdings ihre dortige Aktivität und die Zeitspanne ihres Überlebens.

dankbar, der Fondation Océanographique Ricard, Ile des Embiez/Var, danken wir für Gastfreundschaft während des Symposium d'Aquariologie 1981.

Literatur

- KOPELKE, J.-P. (1982): Brutpflegende Räuber – die Belostomatidae. – *Natur & Mus.*, **112**: 1–14; Frankfurt am Main.
 KUHN, O. (1971): Die Tierwelt des Solnhofener Schiefers. – 3. Aufl., (N. Brehm-Bücherei, 318), 119 S.; Wittenberg Lutherstadt (Ziensen).
 WALTHER, J. (1904): Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke. – *Denkschr. med. naturwiss. Ges. Jena*, **11**: 135–214; Jena.

Autor

Prof. Dr. SIEGFRIED RIETSCHEL, Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 40 45, Erbprinzenstraße 13, D-7500 Karlsruhe 1.

WIGHART V. KOENIGSWALD

Der dritte Lemurenrest aus dem mitteleozänen Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt

Kurzfassung

Aus dem mitteleozänen Ölschiefer der Grube Messel wird der dritte, unvollständige Primatenrest beschrieben. Es handelt sich um einen Streufund von Becken und linkem Hinterbein eines Adapiden, der derzeit verwandtschaftlich nicht näher eingeordnet werden kann.

Abstract

A third find of primate relics from the Middle Eocene oilshales of the Messel pit (near Darmstadt, West Germany) is described. Preserved are scattered bones of the pelvis and the left hind leg, attributed to Adapidae of actually unknown generic and specific relationships.

Die mitteleozäne Fossilagerstätte Messel bei Darmstadt, deren wissenschaftliche Bearbeitung in den letzten Jahren besonders intensiv vorangetrieben worden ist (Übersichten: KOENIGSWALD 1980, KOENIGSWALD & MICHAELIS 1984), ist besonders wegen der Überlieferung von vollständigen Wirbeltierskeletten berühmt geworden. Um so erstaunlicher ist es, daß die drei Primatenreste, die bislang bekannt geworden sind, stets unvollständig eingebettete Exemplare belegen. Der dritte Fund, der im Mai 1984 von den Landessammlungen für Naturkunde in Karlsruhe geborgen wurde, soll hier vorgestellt werden.

Den ersten Fund eines Primaten konnte 1975 das Hessische Landesmuseum, Darmstadt, machen. Es handelt sich um das Becken und die beiden Beine mit Greiffüßen eines Adapiden. Da zur Zeit keine Korrelation mit Gebißresten möglich ist, konnte der Fund nur der Familie der Adapiden, aber ohne Angabe von Gattung und Art, zugewiesen werden (KOENIGSWALD 1979).

Der zweite Fund gelang dem Senckenbergmuseum, Frankfurt, im Jahre 1982. Von diesem Individuum ist nur der vordere Körperteil mit einem Arm überliefert. Nach den Proportionen handelt es sich um ein wesentlich kleineres Tier als beim ersten Fund. Da die Zähne – wenn auch weitgehend nur im Milchgebiß – überliefert sind, wird eine bessere taxonomische Einordnung möglich sein. Die detaillierte Beschreibung steht noch aus, aber in Vorberichten weist FRANZEN (1983 a, b) den Fund der Gattung *Europolemur* zu.

Der dritte Primatenfund, der hier vorgestellt werden soll, wurde auf der Grabungsstelle KA 3 im Westen der Grube Messel zwischen der 5. und 6. Sohle aus dem Ölschiefer dicht unter der Verwitterungszone geborgen. Die stratigraphische Position wird von Herrn W. Munk, der die Grabung leitete, als etwa 1,5 m über dem Leit-horizont α (FRANZEN, WEBER & WUTTKE 1982) angegeben. Der Fund hat die Inventarnummer LNK III 1641.

Wie bei den beiden oben genannten Primatenfunden handelt es sich wieder um ein Teilskelett. Im losen Verband, jedoch um einige Zentimeter verlagert, liegen das nur leicht verdrückte Becken, das linke Femur und der distale Teil von Tibia und Fibula mit einem Teil des Fußskelettes vor. Dazu kommt ein Baculum, das dieses Individuum als männliches Tier ausweist.

Die größte Länge des Beckens beträgt etwa 64 mm. Dabei nimmt das Ilium bis zur Mitte des Aceptabulum nur etwa $\frac{2}{3}$ der Gesamtlänge ein. Bei den Lemuriden und vielen Lorisiden (McARDLE 1981) ist dieser Teil erheblich verlängert und der Ischium-Anteil erheblich verkürzt. Die Breite des oberen Astes des Pubis beträgt 7,5 mm. Auf der dorsalen ist die Spina ischiadica gut ausgebildet, auch der Muskelansatz vor dem Aceptabulum scheint als Höcker ausgebildet zu sein, ist aber nicht in voller Größe sichtbar. Bei einigen Lemuren, so *Propithecus*, ist dieser Muskelansatz erheblich vergrößert. Die Länge des Aceptabulum beträgt 10 mm.

Das achsialsymmetrische Baculum ist von dorsal sichtbar, wovon nur der Mittelteil als Knochen überliefert ist. Die proximale und distale Verbreiterung liegt aber als Ausguß des Abdruckes vor. Die Urethralrinne der Unterseite ist im Röntgenbild erkennbar. Die Länge beträgt 39 mm, die proximale, dem Becken zugewandte, Seite ist 8,3 mm breit, der Schaft an seiner dünnsten Stelle 2,9 mm und die distale blattförmige Verbreiterung dürfte etwa 7 mm breit sein. In der Morphologie stimmt das Baculum mit dem des ersten Fundes sehr gut überein, wenn es auch gegenüber einer Länge von 46 mm deutlich kleiner ist. Durch den neuen Fund wird die Zugehörigkeit des großen Baculum zum Adapiden-Skelett bestätigt, eine Frage, die zu diskutieren war, weil die rezenten Strepsirhini nur wesentlich kleinere Bacula besitzen. Offensichtlich erfolgt in der Evolution der Primaten eine fortschreitende Reduktion dieses primitiven Stützknorpels im Penis. Weichteile in Form von Schwellkörpern übernehmen dessen Funktion.

Das Femur ist etwa 89 mm lang und damit ebenfalls kürzer als das des ersten Exemplares (etwa 98 mm). Im proximalen Bereich ist deutlich, daß das Caput und der Trochanter major etwa die gleiche Höhe haben. Die Fossa trochanterica reicht etwas weiter in den Schaft hinab als bei *Adapis* und *Leptadapis*. Damit werden die Befunde am ersten Exemplar aus Messel bestätigt. Der Bereich zwischen Trochanter minor und Trochanter tertius ist leicht konkav und nicht als Fläche ausgebildet, wie es das stark verdrückte erste Exemplar vermuten ließ. Der Schaft ist etwa 6,2 mm dick und zeigt keine deutlichen Muskelansätze. Vom distalen Gelenk sind nur die beiden Condyloli sichtbar. Daher kann das Profil nicht überprüft werden. DAGOSTO (1983) hat für *Adapis* und *Leptadapis* eine charakteristische Abplattung beschrieben, und es wäre interessant, ob sich der vorliegende Fund auch in diesem Merkmal von den beiden Gattungen unterscheidet.

Im Gegensatz zum Femur sind Tibia und Fibula nur schlecht erhalten. Der proximale Teil beider Knochen



Abbildung 1. Adapidae, gen. et sp. indet., Mitteleozän, Messel LNK III 1641, Teilskelett in Fundlage auf Kunstharz eingebettet. a Pelvis, b Baculum, c linkes Femur, d Teile der linken Tibia und Fibula sowie des Fußes.

fehlt ganz. Die Fibula ist über die Tibia gedreht, so daß keine Einzelheiten des Gelenkes erkennbar sind. Von der Fußwurzel ist lediglich der Calcaneus und hier nur das Tuber überliefert. Seine Länge (Strecke b in Abb. 4, KOENIGSWALD 1979) mißt 11,2 mm gegenüber 12,2 mm bei dem ersten Exemplar. Von den Metapodien sind nur

drei sichtbar, wobei der 1. Strahl diagonal unter zwei anderen Metapodien liegt. Die proximalen Abschnitte von drei ersten Phalangen sind sichtbar, ohne daß diese den Strahlen sicher zuzuordnen wären.

Die überprüften Merkmale des neuen Primatenfundes stimmen weitgehend mit denen des ersten Exemplares

(HLMD Me 7430) überein und bestätigen die Abgrenzung gegenüber *Adapis* und *Leptadapis*. Der neue Fund ist deutlich kleiner als der erste, das Femur erreicht 91 %, das Baculum 85 % des ersten Fundes. Da es sich bei beiden Exemplaren ausgewesenermaßen um ausgewachsene Männchen handelt, kommt ein Sexualdimorphismus, der von den Adapiden zumindest im Schädelbau beschrieben ist (GINGERICH 1981) zur Erklärung des Größenunterschiedes nicht in Betracht. Das Ausmaß individueller Variabilität ist für das postcraniale Skelett noch ungenügend bekannt. Wie der Größenunterschied zu bewerten ist, bleibt daher noch offen, andererseits ist es müßig, eventuelle Artunterschiede zu diskutieren, solange nicht einmal eine Zuweisung auf Gattungsebene erfolgen kann.

Alle drei Primatenfunde aus der Grube Messel gehören zu den Strepsirhini (Halbaffen). Dabei darf man zum Vergleich mit rezenten Formen nicht nur an die madagassischen Lemuren, sondern muß auch an die afroasiatischen Lorisidae denken. Die tarsiiformen Primaten stehen wegen ihres verlängerten Tarsalgelenkes ferner.

Die eozänen Funde werden als Adapidae zusammengefaßt, von denen die Adapinae mit *Adapis parisiensis* und *Leptadapis magnus* auch durch postcraniale Skelettelemente belegt sind (DAGOSTO 1983, JOUFFROY & LESSERTISSEUR 1979). Von diesen unterscheiden sich die Messeler Funde aber deutlich. Hingegen hat das er-

ste Skelett gewisse Übereinstimmungen mit der nordamerikanischen Gattung *Notharctos* erbracht, von dem ebenfalls Skelettfunde bekannt sind (GREGORY 1922). Von den anderen Gattungen, besonders denen des europäischen Raumes (GINGERICH 1977), fehlen weitgehend vergleichbare postcraniale Skelettelemente. Daher ist bei der Beschreibung des ersten Exemplares eine Gattungszuweisung unterblieben, sie kann auch für das dritte Teilskelett nicht gegeben werden. Der neue Fund hat vor allem wichtige Details, die am ersten Exemplar beobachtet wurden, bestätigt und die Kenntnis des proximalen Femurs erweitert. Der Fund nährt vor allem die Hoffnung, daß bei weiteren Grabungsarbeiten noch vollständiger Primaten-Skelette gefunden werden können.

Ich danke Herrn Prof. S. RIETSCHEL für die Vorlage dieses interessanten Fossils und Herrn W. MUNK, der die Präparation des Stückes vorgenommen hat.

Literatur

- DAGOSTO, M. (1983): Postcranium of *Adapis parisiensis* and *Leptadapis magnus* (Adapiformes, Primates). – *Folia primatol.*, **41**: 49–101, 14 Abb., 8 Tab.; Zürich.
- FRANZEN, J. L. (1983): Senckenberg-Grabungen 1982 in der Grube Messel. – *Natur und Museum*, **113**: 148–151, 3 Abb.; Frankfurt a. M.
- FRANZEN, J. L. (1983 b): Ein neuer Primate aus dem Eozän von Messel. – *Paläont. Ges.* 53. Jahresvers., Programm und Kurzfassungen der Vorträge, S. 31; Mainz.
- FRANZEN, J. L., WEBER, J. & WUTTKE, M. (1982): Senckenberg-Grabungen in der Grube Messel bei Darmstadt. 3. Ergebnisse 1979–1981. – *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, **54**: 1–118, 101 Abb.; Frankfurt a. M.
- GREGORY, W. K. (1920): On the structure and relations of *Notharctos*, an American Eocene Primate. – *Mem. Amer. Mus. Natur. Hist.*, n. S. **3**: 49–243; New York.
- GINGERICH, P. D. (1977): New species of Eocene primates and the phylogeny of European Adapidae. – *Folia primatol.*, **28**: 60–80; Basel.
- GINGERICH, P. D. (1981): Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. I. Sexual dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*. – *Am. J. Phys. Anthropol.*, **56**: 217–234, 8 Abb.
- JOUFFROY, F. K. & LESSERTISSEUR, J. (1979): Relationships between limb morphology and locomotor adaptations among prosimians: an osteometric study. – In: MORBECK, PREUSCHOF, GOMBERG: *Environment, behavior, and morphology: dynamic interactions in primates*, -p. 143–181; New York.
- KOENIGSWALD, W. v. (1979): Ein Lemurenrest aus dem eozänen Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt. – *Paläont. Z.*, **53**: 63–76, 5 Abb.; Stuttgart.
- KOENIGSWALD, W. v. (1980): Fossilagerstätte Messel – Literaturübersicht der Forschungsergebnisse aus den Jahren 1969–1979. – *Geol. Jb. Hessen*, **108**: 23–38, 1 Abb.; Wiesbaden.
- KOENIGSWALD, W. v. & MICHAELIS, W. (1984): Fossilagerstätte Messel – Literaturübersicht der Forschungsergebnisse aus den Jahren 1980–1983. – *Geol. Jb. Hessen*, **112**: 5–26, 12 Abb., Wiesbaden.

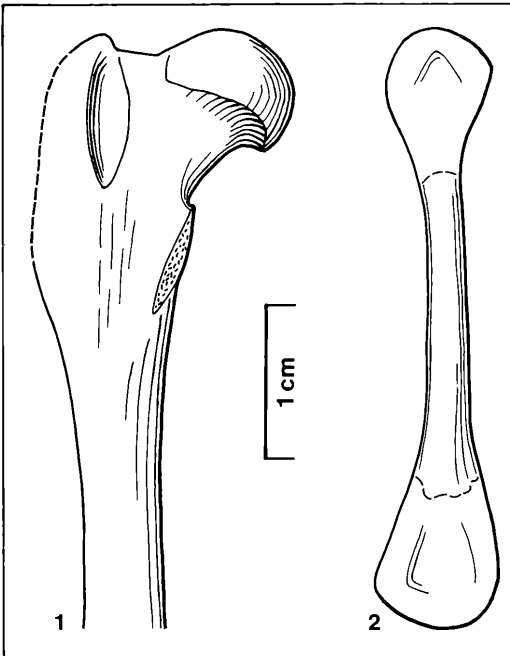


Abbildung 2. Adapidae gen. et sp. indet. Mitteleozän, Messel. 1 Proximaler Femurabschnitt (am lateralen Rand z. T. von Kunstharz überdeckt), 2 Baculum.

MCARDLE, J. E. (1981): Functional morphology of the hip and thigh of the Lorisiformes. – *Contrib. Primatol.*, **17**: 132 S., 42 Abb., 16 Tab.; Basel (S. Karger).

Autor

Dr. WIGHART V. KOENIGSWALD, Geologisch-Paläontologische und Mineralogische Abteilung des Hessischen Landesmuseums, Friedensplatz 1, D-6100 Darmstadt.

Publikationen der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe

andrias

unregelmäßig erscheinende Einzelbände zu Themen aus naturkundlichen Forschungsgebieten.

1. Taxonomie und Phylogenie von Arthropoden. – 102 S., 37 Abb., 37 Tab.; Karlsruhe 1981 DM 34,—
2. Vegetationskunde und Lichenologie. – 64 S., 17 Abb., 23 Tab.; Karlsruhe 1983 DM 28,—
3. Morphologie und Taxonomie von Insekten. – 104 S., 172 Abb., 3 Tab.; Karlsruhe 1983 DM 40,—
4. Fossilfundstelle Messel in Vorbereitung

carolinea

setzt mit Band 40 die von 1936 bis 1980 mit 39 Bänden erschienenen „Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland“ fort. Jahresbände mit naturkundlichen Arbeiten und Mitteilungen aus dem südwestdeutschen Raum und aus dem Museum am Friedrichsplatz in allgemeinverständlicher Form.

- Band 40: 128 S., 96 Abb., 38 Tab.; Karlsruhe 1982 DM 43,—
Band 41: 152 S., 96 Abb., 24 Tab., 1 Taf.; Karlsruhe 1983 DM 48,—
Band 42: 148 S., 67 Abb., 24 Tab., 2 Taf.; Karlsruhe 1985 DM 48,—

Beihefte

der Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland. Monografische Arbeiten, in unregelmäßiger Folge.

1. H. HÖLZEL: Die Neuropteren Vorderasiens, 4, Myrmeleonidae. – 103 S., 197 Abb.; Karlsruhe 1972 DM 30,—
2. G. FUCHS: Das Unterdevon am Ostrand der Eifeler Nordsüd-Zone. – 163 S., 18 Abb., 9 Taf., 2 Karten; Karlsruhe 1974 DM 51,—
3. R. U. ROESLER & P. V. KÜPPERS: Die Phycitinae (Lepidoptera: Pyralidae) von Sumatra; Taxonomie Teil A. – 249 S., 7 Abb., 36 Taf.; Karlsruhe 1979. DM 48,—
4. R. U. ROESLER & P. V. KÜPPERS: Die Phycitinae (Lepidoptera: Pyralidae) von Sumatra; Taxonomie Teil B, Ökologie und Geobiologie. – 282 S., 4 Abb., 42 Taf.; Karlsruhe 1981 DM 48,—

Führer zu Ausstellungen

1. Das Vivarium (L. BECK) – 3. Aufl., 46 S., 65 Abb., 8 Farbaufnahmen; Karlsruhe 1983 DM 3,—
2. Kriechtiere und Lurche – Sonderausstellung 40 Jahre (Vivarium vergriffen).
3. Ursprung des Menschen (R. ANGST) – 3. Aufl., 56 S., 100 Abb.; Karlsruhe 1982 DM 3,—
4. Drachen (Sonderausstellung gemeinsam mit der Badischen Landesbibliothek und der Staatlichen Kunsthalle Karlsruhe) – 143 S., 120 Abb. (davon 11 farbige); Karlsruhe 1980 DM 5,—
5. Waldsterben (L. TRUNKÓ & B. GALL) – 47 S., 47 Abb.; Karlsruhe 1984 DM 2,50

Bestellungen erbeten an die Landessammlungen für Naturkunde, Postfach 40 45, D-7500 Karlsruhe 1.
Zu den angegebenen Preisen wird bei Versand ein Betrag von DM 2,50 für Porto und Verpackung in Rechnung gestellt. Bestellungen unter DM 20,— nur gegen Vorkasse.

Mitglieder des Naturwissenschaftlichen Vereins Karlsruhe e. V. erhalten auf die Zeitschriften andrias, carolinea und die Beihefte sowie auf ältere Bände der „Beiträge“ einen Rabatt von 30 %.