

Zur Zönologie von Spinnen auf dem Gletschervorfeld des Hornkees in den Zillertaler Alpen in Tirol (Österreich)

(Arachnida, Araneac)

von

Urte PAULUS & Hannes F. PAULUS *)

Coenology of Spiders of the "Hornkees" Glacier Retreat Zone in the Zillertal Alps in Tyrol (Austria)

(Arachnida, Araneae)

Synopsis: Spider communities in a high altitude (2100 m) region, the „Hornkees“ glacier retreat zone in the Zillertal Alps in Tyrol (Austria) have been described. The material was collected during two years (1987/88) using 109 pitfall traps along three parallel lines within 9 different ecotopes. 46 species out of 8 families could be found. The only eudominant species was *Paradose ooreophila* (32.1 %). There have been 8 subdominant species (*Drassodes lapidosus*, *Diplocephalus helleri*, *Erigone cristatipalpus*, *Gnaphosa badia*, *Pardosa saturatior*, *Xysticus desidiosus*, *Araeoncus angineus* and *Scotinotylus antennatus*). There results have been compared with similar coenotic studies in the same region 40 years ago by JANETSCHEK (1949). We only found 34 % (Sørensen Quotient) of those species mentioned in JANETSCHEK. A cluster analysis resultes in 6 different spider coenoses along the age gradient from the glacier border to the moraine ridge of the year 1920. These fit well with the originally defined schemes of „main-successive stages“ according to JANETSCHEK (1949, 1958). The differences are possibly a result of the progressive change in successive stages during the last 40 years depending on the glacier retreat.

Inhalt:

1.	Einleitung	228
2.	Untersuchungsgebiet	230
2.1.	Lage und Geologie	230
2.2.	Lebensraumbeschreibung	230
3.	Material und Methoden	236
3.1.	Bodenfallenfang und Fallenanordnung	236
3.2.	Determination der Spinnen	236
3.3.	Auswertmethoden, Datenverarbeitung und Statistik	236
4.	Ergebnisse	237
4.1.	Gesamtfangergebnis	237
4.2.	Absolute und relative Häufigkeit der Spinnenarten	239
4.3.	Dominanzverhältnisse innerhalb der Familien	239
4.4.	Phänologien der häufigsten Arten	240
4.4.1.	Phänologien der Geschlechter und Sexualindex	240
4.4.2.	Phänologievergleich häufiger Arten innerhalb der Familien	243
4.5.	Verteilung der Spinnen auf die Ökotope des Gletschervorfeldes	243
4.5.1.	Dominanzstruktur der Familien pro Ökotop	245
4.5.2.	Individuenhäufigkeit pro Familie innerhalb der Ökotope	245

*) Anschrift der Verfasser: Dipl.biol. U. Paulus und Prof. Dr. H.F. Paulus, Institut für Zoologie, Abteilung Evolutionsbiologie, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.

4.5.3. Dominanzstruktur der Spinnenarten in den Ökotopen	246
4.6. Ergebnisse der Clusteranalyse	246
4.6.1. Gruppierung der Fallen	246
4.6.2. Dominanzstruktur der Spinnen-Familien pro Zönose	249
4.6.3. Individuenhäufigkeit pro Familie innerhalb der Zönen	250
4.6.4. Dominanzstruktur der Spinnenarten in den Zönen	252
4.7. Ergebnisse der Fallengruppen	252
4.8. Angaben zur Biologie der gefundenen Spinnenarten	254
5. Diskussion	257
5.1. Besonderheiten der Gletschervorfelder unter besonderer Berücksichtigung der Sukzessionsvorgänge auf dem Hornkeesvorfeld	257
5.2. Vergleich der Spinnenfauna des Hornkeesvorfeldes der Jahre 1946/49 und 1987/88 .	262
6. Zusammenfassung	263
Dank	265
7. Literatur	265

1. Einleitung:

Bereiche der Hochgebirge, die ständigen natürlichen Veränderungen unterliegen, stellen die jüngst vom Gletscher freigegebenen "Gletschervorfelder" (KINZL 1949) dar. Sie bilden in der alpinen Stufe der Alpen eine eigenständige Landschaftseinheit. Durch Zu- und Abnahme des Gletschers verändern sie sich von Jahr zu Jahr in ihrer Struktur und Größe. Aufgrund der Möglichkeit einer genauen Altersdatierung der verschiedenen Bereiche der Vorfelder lassen sich Abläufe pflanzlicher und tierischer Sukzessionen untersuchen (COAZ 1887; FRIEDEL 1938; JANETSCHEK 1949, 1958; 1974; LÜDI 1958; FRANZ 1969, 1979; JOCHIMSEN 1963, 1970; CHAPIN et al. 1994). Unter Sukzession wird an einer bestimmten Lokalität die chronologische Abfolge von Lebensgemeinschaften (RÜBEL 1934) oder das nicht saisonale, gerichtete und kontinuierliche Muster von Besiedelung und Aussterben von Populationen verstanden (BEGON et al. 1991). Dies entspricht dem Begriff der "Ökosystem-Genese" (ODUM 1969) oder der "autogenen Primärsukzession" (z.B. HORN 1981, CONNELL & SLATYER 1977), die sich auf neu exponierten Landflächen abspielt.

Es war besonders JANETSCHEK (1949, 1958), der sich mit der tierischen Wiederbesiedlung von Gletschervorfeldern beschäftigt hat und einen klaren chronologischen Ablauf der Sukzession aufzeigen konnte. Im Anschluß an eine Untersuchung der Vegetationsentwicklung durch FRIEDEL (1938) beschrieb JANETSCHEK im Gletschervorfeld eine Reihe von Tiergemeinschafts-Zonen, die er als Zönen bezeichnete. Er wählte zu ihrer Benennung oder Kennzeichnung diejenigen Organismen, die zahlenmäßig dominant aufraten (meist Spinnen, Collembolen und Käfer).

Eine weitere Untersuchung von JANETSCHEK (1958) befaßte sich in den Zillertaler Alpen (Tirol) mit den Zönen auf dem auch in dieser Untersuchung betrachteten Gletschervorfeld des Hornkees. Seine Daten sammelte er in den Jahren 1946 und 1949. Auch hier fand er ähnliche Verhältnisse. Die Initialzönose im Bereich der Breimoräne in etwa 2030 m, umfaßte dort neben *Pardosa saturator*, *Nebria jokischii* und *germari*, *Fleutiauxellus maritimus*, die Collembolen *Icostomurus alticolus*, *Orchesella diversicincta*, *Lepidocyrtus instratus*, *Bourletiella diffusa*, die Weberknecthe *Dicranopalpus gasteinensis*, *Mitopus glacialis* und diverse Dipteren, darunter Chironomiden. Die Sukzession entwickelte sich sehr ähnlich wie die in den Ötztaler Alpen, die der schweizerischen Nivalfauna (HANDSCHIN 1919) oder der Pasterze am Großglockner (FRANZ 1969).

In der Beschreibung der meisten Sukzessionsstadien spielten Spinnen und Laufkäfern stets eine wichtige Rolle. Neben weiteren umfangreichen Untersuchungen durch JANETSCHEK wurden aber bislang keine Bearbeitungen der Zönen und ihrer Sukzessionen in Gletschervorfeldern vorgenommen. So gibt es zahlreiche Bearbeitungen der Fauna der Alpen, auch unter ökologischen Aspekten (z. B. BÄBLER 1910, KÜHNELT 1932, 1969; CHRISTANDL-PESKOLLER &

JANETSCHEK 1976, DE ZORDO 1979, FRANZ 1969, 1974; LANG 1975, JUNG 1980, MEYER 1980, 1985; STOCKNER 1982, DETHIER 1983). Doch sind quantitative Beschreibungen von Tiergemeinschaften und ihre Veränderungen in den Hochalpen bislang noch selten (z.B. PUNTSCHER 1980, CZERMAK 1981, GEREBEN 1991). In dem neuen Kompendium zur ökologischen Charakterisierung von Spinnen und ihren Lebensräumen von HÄNGGI et al. (1995) wird für alpine Spinnen im wesentlichen auf die einzige bisherige Arbeit von PUNTSCHER (1980) Bezug genommen. Darüber hinaus befassen sich die Mehrzahl der zitierten Autoren vor allem mit Laufkäfern. Noch geringer sind Untersuchungen solcher Hochgebirgsparameter, die für Nischendifferenzierungen oder die Art der Zönosenzusammensetzungen verantwortlich sind. Hier liegen bislang lediglich Arbeiten über Carabidae vor (TOPP 1975, DE ZORDO 1979, GEREBEN 1994, 1995). Sukzessionsuntersuchungen an Spinnengemeinschaften liegen bislang nur aus dem Tiefland vor. Vorbildlich sind hier Bearbeitungen über längere Zeiträume (z.B. HEYDEMANN 1961, MADER 1985, GACK & KOBEL-LAMPARSKI 1986, KOBEL-LAMPARSKI 1987, 1989; KOBEL-LAMPARSKI et al. 1990). Die alpinen Spinnengemeinschaften sind noch immer sehr vernachlässigt (MEYER & THALER 1995). In diesem Zusammenhang und vor allem mit dem der Betrachtung von Sukzessionen soll die Spinnenfauna des Hornkees-Gletschervorfeldes bearbeitet werden. Es ergeben sich folgende Ziele der Untersuchung:

Beschreibung der Spinnengemeinschaften im gesamten Gletschervorfeld anhand der durch Bodenfallen über zwei Vegetationsperioden gewonnenen Daten.

Betrachtung und Auswertung der Spinnenzönosen entlang des Altersgradienten im Gletschervorfeld. Hierbei soll die Hypothese geprüft werden, ob die Ökotope bzw. Zönosen vom Gletscherrand bis zur ältesten Moräne 1890 sich in der Weise verändern, daß diese als Sukzessionstadien interpretierbar sind. Nach den Vorhersage-Modellen von MARGALEFF (1963) sollte die Arten- und Individuenhäufigkeit mit dem Alter der Ökotope bzw. Zönose steigen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß in der Primärphase oft mehr Arten auftreten als sich in der Sekundärphase etablieren konnten. Das liegt daran, daß zunächst viele Pioniere versuchen Fuß zu fassen, der späteren Konkurrenz von Neuzuwanderern aber nicht gewachsen sind. Natürlich sind solche Vorhersagen nur möglich, wenn mit der Zeit ablaufende Veränderungen in Biotopen nach ungestörten Gesetzmäßigkeiten ablaufen können.

Ein besonderer Reiz der Untersuchung liegt darin, daß die so gewonnenen Daten zu Spinnengemeinschaften mit den Angaben bei JANETSCHEK (1949) (Untersuchungen in demselben Gebiet vor 35 - 40 Jahren!) verglichen werden können. Hier können, soweit die Datenlage von nur zwei Jahren es zuläßt, weitere Aspekte der Sukzessionen überprüft werden: Wie haben sich die Zönosen in dieser Zeit verändert und entspricht dies wiederum der Vorhersage von MARGALEFF? Wenn Veränderungen seit JANETSCHEK aufgetreten sind, woran liegen sie und woher stammen die neu aufgetretenen Arten? Ist die Zönosenabfolge innerhalb des Gletschervorfeldes (also bei Betrachtung des Jetzt-Zustandes) vergleichbar mit der Veränderung in der Zeit? Dabei muß aber beachtet werden, daß die Gleitscherstandsänderungen nicht nur periodische Rückgänge, sondern auch oft genug Vorstöße sind. Dies bedeutet sicherlich eine gänzlich andere Dynamik der Faunenveränderungen. Natürlich kann durch die Untersuchung einer Biozönose allein keine vollständige Rekonstruktion von Sukzessionsphänomenen erwartet werden. Zu viele weitere, gleichzeitig wirkende Faktoren, wie Bodenbildungsprozesse, unvorgesehene Störungen etc. können solche Prozesse entscheidend beeinflussen und zu völligen Überformungen einer Zönose führen.

2. Untersuchungsgebiet:

2.1. Lage und Geologie:

Die zu untersuchende Fläche, das Hornkees-Gletschervorfeld, liegt im Bereich der Zentralgneise am Nordabfall des Zillertaler Alpenhauptkammes (Tirol, Österreich, geograph. Breite 47° und geograph. Länge $11^{\circ} 50'$) und ist bei schwacher Neigung nach Nordwesten exponiert (JANETSCHEK 1958; GEREBEN 1991) (Lageskizze siehe in JANETSCHEK 1993, Abb. 2). Es liegt in einer Höhe von rund 1875 - 2150 m (entspricht dem Stand von 1988), und gehört dadurch zu den am tiefsten gelegenen Gletschervorfeldern des gesamten Alpenraumes. Zusammen mit den Gletschertälern des Schwarzenstein- und Waxeckkees mündet das Hornkees in den oberen Zemmgrund, wo ihre Gletschervorfelder bis in die Migmatitzone reichen. Detaillierte Beschreibungen der komplizierten geologischen Gegebenheiten finden sich in den Arbeiten von CHRISTA (1931), LAMMERER et al. (1976) und vor allem WYSS (1993).

2.2. Lebensraumbeschreibung:

Das Hornkeessvorfeld ist begrenzt von einer Wallserie, die den Moränenwällen von den Jahren 1850 bis 1600 entspricht. Gletscherwärts folgen in rund 150 m Entfernung ein gut erkennbarer Wall – genannt der "1890er-Wall" – der einem Vorstoß des Jahres 1896 (bzw 1901) entspricht, sowie nach weiteren rund 40 - 60 m der deutliche Wall des kleineren Vorstoßes der Jahre von 1915 bis 1921 (bzw. 1923), der den Namen "1920er-Wall" trägt (JANETSCHEK 1958; HOINKES et al. 1975; HEUBERGER 1977). Die unterschiedlichen Jahreszahlen beruhen auf der Datierung verschiedener Autoren. Die ältere der beiden zuletzt genannten Endmoränen stellt die untere Grenze der Untersuchungsfläche dar, die obere Grenze die Gletscherzung (vgl. Abb. 1). Von den 20er Jahren bis 1968 machte der Gletscher einen Rückgang von rund 970 m. Erst 1969 begab er sich wieder auf einen Vorstoß, der bis 1988 reichte und ca. 175 m betrug. Von da an befindet sich der Gletscher bis heute wieder auf dem Rückzug von ungefähr 2 m pro Jahr (Tab. 1).



Abb. 1: Blick in das Gletschervorfeld des Hornkees. Man sieht rechts den Steinmann (2635 m) sowie die Endmoränen von 1920 und 1890 (Foto: August 1992).

Tab. 1: Rückgang (–) bzw. Vorstoß (+) der Gletscherzung des Hornkees zwischen 1948 und 1991. Die Messung erfolgte jeweils im August/September des betreffenden Jahres. Die Daten stammen aus der Zeitschrift "Österreichischer Alpenverein, Mitteilungen", Jahrgänge 3 - 47.

Jahr	Veränderung in Meter	Jahr	Veränderung in Meter
1948 - 49	–49/-79	1970 - 71	+5/+22
1949 - 50	–40,6	1971 - 72	+7,0
1950 - 51	–12,3	1972 - 73	+5,5
1951 - 52	–50,5	1973 - 74	+3,0
1952 - 53	–36,0	1974 - 75	+11,5
1953 - 54	–39,0	1975 - 76	+16,5
1954 - 55	–30,2	1976 - 77	+7,5
1955 - 56	–23,7	1977 - 78	+9,0
1956 - 57	–29,3	1978 - 79	+15,0
1957 - 58	–32,0	1979 - 80	+16,0
1958 - 59	–43,5	1980 - 81	+10,0
1959 - 60	–21,5	1981 - 82	+10,5
1960 - 61	–27,0	1982 - 83	+12,0
1961 - 62	–16,0	1983 - 84	+12,5
1962 - 63	–	1984 - 85	+7,0
1963 - 64	–31,8	1985 - 86	+6,5
1964 - 65	–9,7	1986 - 87	–
1965 - 66	–34,5	1987 - 88	+2,0
1966 - 67	–50/-29	1988 - 89	+2,0
1967 - 68	–48/-3	1989 - 90	–2,0
1968 - 69	+15,0	1990 - 91	–2,7
1969 - 70	±0,0		

Aufgrund unterschiedlicher geomorphologischer Merkmale, der Gestaltung der Bodenoberfläche und der Zusammensetzung der Vegetation ist das Hornkeesvorfeld sehr differenziert, so daß sich neun verschiedene "Ökotope" (Abb. 3) herausbilden lassen. Die Definitionen bzw. die Beschreibungen der einzelnen Ökotope wurden der Arbeit von GEREBEN (1991, 1995) entnommen und leicht verändert. Detailaufnahmen des Gletschervorfeldes finden sich in Abb. 2. In der publizierten Version der Arbeit von GEREBEN (1995) sind die Ökotope nicht mehr mit I - IX, sondern mit A - I bezeichnet. Wir bleiben in dieser Arbeit bei der ursprünglichen Benennung. Die Angaben der Charakterarten unter den Laufkäfern wurden aus der Arbeit von GEREBEN (1995) entnommen.

Ökotop I (Abb. 2a)

Der jüngste vom Eis freigegebene Bereich der Seitenmoräne von 1850 ist vor allem durch die Bodenunruhe des Hanges charakterisiert. Typische geomorphologische Elemente dieses Ökotopes sind murenartige Rinnen, Ansammlungen von größeren Felsblöcken und Rücken mit kiesigen bis sandigen Ablagerungen, denen Steine von 2 - 15 cm Durchmesser aufliegen. Für die Besiedelung stellen hier die Hangbewegungen einen wesentlichen Faktor dar. Die Vegetation ist sehr spärlich und findet sich nur im Schutz von größeren Felsblöcken. Folgende Pflanzenarten sind für diesen Raum charakteristisch: *Solorina crocea*, *Pohlia* sp., *Luzula alpino-pilosa*, *Poa alpina*, *Cerastium uniflorum* und *Oxyria digyna*. Charakterart unter den Laufkäfern: *Nebria germari*.



Abb. 2: Detailaufnahmen im Gletschervorfeld des Hornkees (Fotos: August 1992).

Abb. 2a: Randbereich von Ökotop I mit vielen großen Feldblöcken und nur spärlicher Primärvegetation.



Abb. 2b: Sicht auf das Gletschervorfeld hangabwärts auf die Ökotope III - IX. Rechts oben im Bild ist die Berliner Hütte zu sehen.



Abb. 2c: Ausschnitt aus Ökotop VIII mit beginnendem Weidenbewuchs (*Salix retusa*, *S. helvetica*, *S. serpylifolia*) und *Epilobium anagallidifolium*. Im Hintergrund fließt der Gletscherbach.

Ökotop II

Ökotop II erstreckt sich im Talgrund vom Gletscherende etwa 120 m abwärts. Hier fließen über den ganzen Sommer hin Schmelzwasserbäche, die während der Schneeschmelze und nach starken Regenfällen den Talboden teilweise überfluten. Der durchschnittliche Deckungsgrad der Vegetation beträgt 18 %. Es dominieren dieselben Arten wie in Ökotop I. An stark durchnässten Ufern der Rinnen wachsen *Saxifraga stellaris* und *Epilobium anagallidifolium*. Die Ökotope I und II apern als letzte im Frühsommer aus.

Ökotop III (Abb. 2b)

Dieser Lebensraum, der dem Ufer des derzeitigen Gletscherbaches entspricht, hebt sich optisch als hellere Zone vom übrigen Gletschervorfeld ab. Große Gesteinsblöcke bis zu Steinen mit einem Durchmesser von 2 - 15 cm bilden die typische Uferzone dieses Gletscherbaches. Zwischen Rücken aus größeren Sortierungen befinden sich ebene Flächen von Kiesen und Sanden. An wenigen Stellen siedeln Pionierpflanzen wie *Cerastium uniflorum*, *Oxyria digyna* und *Doronicum clusii*. Charakterart unter den Laufkäfern ist *Nebria jockischii*, unter den Byrrhidae: *Morychus aeaneus* (eigener Befund).

Ökotop IV

Dieser Ökotop beginnt etwa 120 m unterhalb des Gletschers und erstreckt sich talabwärts über eine Länge von 380 m. Die Staukanten verschiedener Gletscherhalte bilden mehrere übereinanderliegende Terrassen. Aus dem Aufbau der einzelnen Stufen ergeben sich kleinflächige Verschiedenheiten. Die Kanten werden aus Reihen von größeren Blöcken gebildet. Dadurch entstehen Hohlräume unterschiedlichster Größe, die im Vergleich zur Umgebung ein ausgeglichenes Kleinklima besitzen. Wesentlich erscheint, daß diese Winkel zwischen den Blöcken bei heißer und trockenerer Witterung länger feucht und kühl bleiben. Die Bodenoberfläche der Terrassen

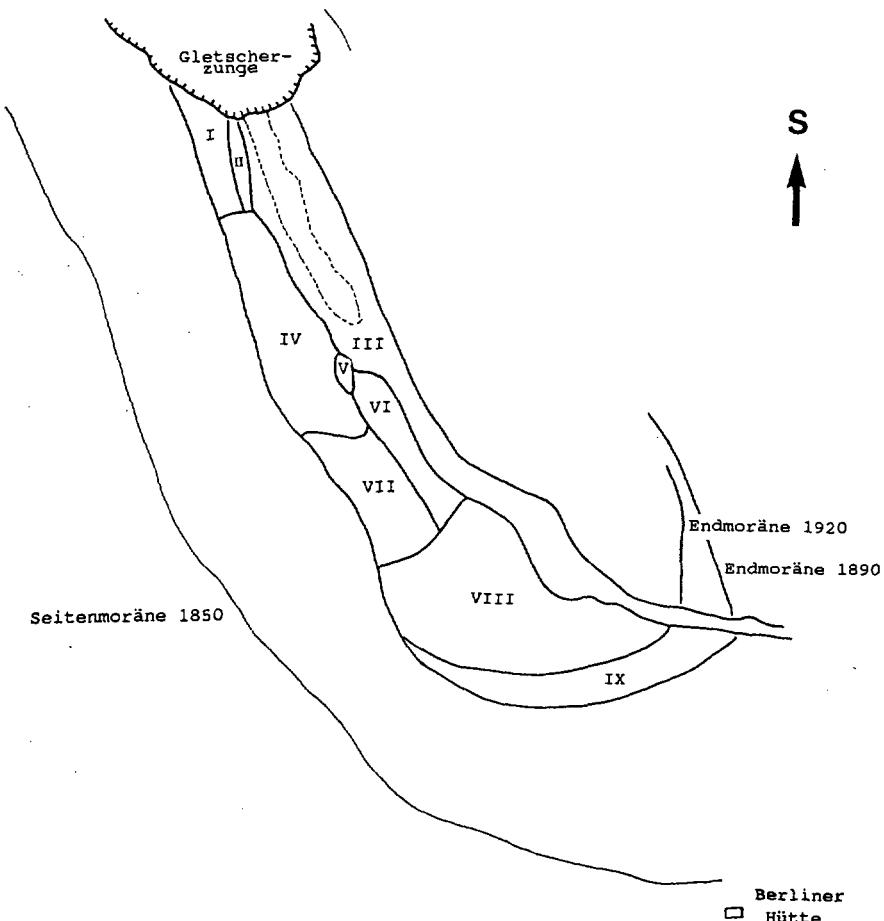


Abb. 3: Lageskizze und Begrenzungen der von GEREBEN (1991) definierten Ökotope I - IX.
In Ökotop III verläuft der Gletscherbach.

bilden eine flache Senke. Hier wechseln oft anstehende Felsen mit sehr trockenen Kiesflächen oder mit Stellen beginnender Bodenbildung. Artenzahl und Mächtigkeit der Pflanzen steigen in diesem Ökotop stark an. Der Deckungsgrad der Vegetation beträgt zwischen 10 und 80 %. Charakterarten unter den Laufkäfern sind: *Nebria castanea*, *N. austriaca*, *N. hellwigi*, *Pterostichus jurinei*.

Ökotop V

Etwa 350 m unterhalb des Gletscherendes hebt sich am Talboden noch ein kleiner Ausschnitt von den benachbarten Ökotopen ab. Quer zur Achse des Gletschervorfeldes bilden stark gerundete bis kopfgroße Blöcke subglazialer Herkunft eine erhöhte Fläche. Diese geht in parallel zur ehemaligen Gletscherfließrichtung verlaufende Rücken über. Die Blöcke und die durch sie gebildeten großen Lückensysteme können kaum Feuchtigkeit halten. Flächen von kleineren Korngrößenfraktionen fehlen. Beide Faktoren verhindern nahezu ganz eine pflanzliche Besiede-

lung. Nur einzelne kleine Polster von *Linaria alpina*, *Saxifraga bryoides* und *Oxyria digyna* finden sich in den Spalten zwischen den Blöcken. Diese Rücken laufen im anschließenden Lebensraum aus. Keine Charakterarten.

Ökotop VI

Dieser Lebensraum ist ein flacher Bereich im Talboden des Gletschervorfeldes. Er lässt drei auf verschiedenen Niveaus liegende Einheiten unterscheiden. Mehrere Schmelzwasserrinnen bilden das erste Niveau. Sie fallen im Laufe des Sommers trocken und führen nur mehr nach starken Regenfällen Wasser. Diese Gerinne sind zwischen 15 - 40 cm breit und 5 - 20 cm tief. In den Rinnen liegen die Steine einer schluffigen, oft mit Grünalgen überzogenen Matrix größtenteils locker auf. An diese Bächlein schließt eine flache Ebene an, die sich aus stark durchmischten Korngroßfraktionen zusammensetzt. Aus dieser Ebene ragen als drittes Stockwerk trockene Schuttrücken heraus. Ihre durchschnittliche Höhe beträgt 50 m. Die Seitenteile werden durch mittelgroße Steine gebildet. Auf den Rücken befinden sich oft kiesige Flächen mit der dafür charakteristischen Assoziation. Die Vegetation ist auch hier teilweise sehr dicht (40 - 95 %). Die Artenzusammensetzung unterscheidet sich kaum von der des Ökotops IV, jedoch kommt es zu Dominanzverschiebungen. Charakterarten: *Nebria rufescens*, *Amara quenseli* und *A. erratica*.

Ökotop VII

Ökotop VII wird gletscherwärts von dem markanten Moränenwall am Ende des Ökotops IV begrenzt und liegt im Hang der Seitenmoräne von 1850. Dieser Biotop mit Quellenaustritten und Stellen mit Staunässen ist der konstant feuchteste Bereich des Gletschervorfeldes. Verursacht wird diese Situation durch das Aufliegen von wasser durchlässigem Seitenmoränenmaterial auf der wesentlich dichteren Grundmoräne. Die Vegetation erreicht hier teilweise großflächig einen sehr hohen Deckungsgrad (30 - 95 %). Stark dominierend sind die Seggen und *Deschampsia caespitosa*. Auf den wenigen Felsschuttresten befinden sich kleine Flächen mit der Assoziation *Racomitrium canescens* - *Stereocaulon alpinum*. In der dichten Vegetationsdecke ist der Großteil der Steine (67 %) fest in der Bodenoberfläche eingebettet. Charakterart: *Pterostichus subsinuatus*.

Ökotop VIII (Abb. 2c)

Dieser Ökotop beginnt etwa 600 m nach dem Gletscherende und reicht bis zum Moränenwall von 1920. Auffallend sind die vielen kleinen "Wällchen", die parallel zu den Moränenwällen von 1890 und 1920 verlaufen. Sie markieren die Stillstände des Gletschers bei seinem Rückzug. An den wenigen stärker ausgeprägten Wällen verlaufen außen ehemalige Umfließungsrinnen, die heute teilweise dicht bewachsen sind. Charakteristisch für den Boden dieses Lebensraumes ist der geringe Anteil der Sand- und Feinkiesfraktionen. Die größeren Steine liegen meist entweder fest eingebettet in der Matrix oder locker übereinander. Diese Korngroßenzusammensetzung bedingt recht trockene Bodenverhältnisse. Pflanzenarten, die für trockene bis mäßig feuchte und feinerdarme Steinböden charakteristisch sind, wie *Sempervivum arachnoides* und *Saxifraga paniculata*, kommen hier vor. Die Stellen mit etwas mehr Feinfaktionsanteilen sind mit der Assoziation *Racomitrium canescens* - *Stereocaulon alpinum* bewachsen. Der durchschnittliche Deckungsgrad der Vegetation beträgt 35 %. Charakterarten: *Amara praetermissa*, *Carabus depressus*, *C. fabricii*, *Cymindis vaporarium*.

Ökotop IX

Zwischen den Endmoränenwällen von 1890 und 1920 hat sich ein alpiner Rasen (Deckungsgrad 40 - 90 %) mit Zwergrüppchen gebildet. Im dichten Rasen sind die Steine meist fest eingebettet. Auch in diesem Vorfeld-Abschnitt finden sich noch Reste von Moränenwällen. Keine eigenen Charakterarten. Häufig finden sich aber auch *Carabus depressus*, *C. fabricii* und *Pterostichus jurinei*.

3. Material und Methoden:

3.1. Bodenfallenfang und Fallenanordnung:

Das vorliegende und bearbeitete Material stammt aus den Fallenfängen von GEREBEN (1991). Sie hatte für ihre Untersuchungen Formalinfallen aufgestellt. Es handelte sich hierbei um zwei gleich große, ineinander gesteckte Kunststoffbecher mit einem Durchmesser von 6,5 cm und einer Tiefe von 9,5 cm. Diese wurden in den Boden versenkt, so daß der obere Rand des Innenbechers genau mit der Erdoberfläche abschloß. Der innere Becher wurde zur Hälfte mit einer 4 % Formalinlösung und einigen Tropfen eines geruchlosen Spülmittels (Teepol) zur Herabsetzung der Oberflächenspannung angefüllt. Über der Falle wurde ein rundes Blechstück (Durchmesser 10 cm) mit Draht angebracht, welches dazu diente, das Wasser bei Regenfällen abzuhalten.

Die Fallen wurden in drei parallel verlaufenden Reihen auf dem Gletschervorfeld, vom Gletscherrand talabwärts bis zur Moräne 1890, eingegraben (Abb. 3). In der äußersten Reihe (Reihe A) wurden 50, in der mittleren Reihe (Reihe B) 49 und in der kurzen, am Gletscherbachufer verlaufenden Reihe (Reihe C) 10 Fallen aufgestellt. Der Abstand zwischen zwei benachbarten Fallen einer Reihe betrug 20 m, während die Reihen selbst 15 - 80 m (Reihe A zu Reihe B) bzw. 15 - 20 m (Reihe B zu Reihe C) auseinander lagen.

In der schneefreien Zeit, Juli - September 1987, Juni -September 1988, wurden die Fallen pro Monat zwischen 10 und 12 Tagen exponiert. Eine Ausnahme davon war der Juli des Jahres 1987, in der die Fallen der Reihe B und C nur 8 bzw. 7 Tage draußen standen. Es wurden dazu immer dieselben Löcher wiederverwendet. Die Fallen selbst sind lediglich abgedeckt worden.

Zur Leerung der Fallen wurden nur die Innenbecher entnommen, das gefangene Material in Kunststoffflaschen mit Schraubverschluß umgefüllt und das Formalin durch 70 %-igen Alkohol ersetzt.

3.2. Determination der Spinnen:

Alle Spinnen wurden von dem übrigen Fallenmaterial (Käfer, Dipteren, Hymenopteren, Collembolen u.a.) getrennt und nach Familien sortiert. Anschließend wurden die Bulben bzw. Epigynen mit Hilfe eines Binokulars und eines Zeichenspiegels gezeichnet bzw. mit Hilfe von Bestimmungsliteratur sofort auf die Art determiniert. Alle Determinationen wurden dankenswerter Weise von Herrn Prof. Dr. O. von Helversen (Erlangen) (einige Lycosidae) und vor allem von Herrn Doz. Dr. K. Thaler (Innsbruck) (alle restlichen Spinnenfamilien) überprüft. Jede gefundene Spinnenart pro Falle und Leerung wurde getrennt in ein Glasrörchen mit Schnappdeckel und 70 %-igem Alkohol gegeben und ist damit auch später einer Nachbestimmung zugänglich.

3.3. Auswertungsmethoden, Datenverarbeitung und Statistik:

Es wurden verschiedene Methoden zur zönologischen Charakterisierung, wie sie einerseits zur Beschreibung von Populationen (Konstanz, Abundanz, Dispersion, Biomasse, Bioenergie), andererseits zur Kennzeichnung von Zönosen (Dominanz, Artendichte, Renkonsche Zahl u.a.) üblich sind, eingesetzt. Zur Beschreibung der Struktur der Spinnenzönosen wurden vor allem quantitative Methoden (Aktivitätsdominanz, Dominantenidentität, Clusteranalysen: Renken-Zahl etc.) verwendet (genaueres zu den Methoden, siehe MÜHLENBERG 1989). Alle Berechnungen wurden an einem IBM-kompatiblen Personal Computer gemacht. An Programmen wurde Lotus 1-2-3 zur Tabellenkalkulation und Harvard Graphics zum Erstellen der Graphiken verwendet. Zur Durchführung der Clusteranalyse diente das Programm SPSS / PC+.

4. Ergebnisse:

4.1. Gesamtfangergebnis:

Die Tabelle 2 gibt sämtliche Arten an, die in den 1987 und 1988 aufgestellten Formalinfallen auf dem Gletschervorfeld gefangen wurden. Die Arten sind nach Familien bzw. innerhalb der Familie alphabetisch geordnet. Die Zahlen in Klammer hinter dem Familiennamen geben deren Gesamtindividuenzahlen mit dem %-Anteil am Gesamtfang sowie die Zahlen für sa = subadult und jv = juvenil wieder; rel.H. und (DKl) geben die Dominanzklasse im Gesamtfang und die Einstufung als eudom = eudominant, subdo = subdominant, rez = rezident, subrez = subrezident und spo = sporadisch wieder; Rel.HF = relative Häufigkeit innerhalb der Unterfamilie (nur Linyphiidae) bzw. Familien.

Tab. 2: Systematische Liste der Arten.

Arten	Individuenzahlen				
	Rel.H F	adult	M	W	rel.H. (DKl)
Linyphiidae (852: 38,3%; sa: 11, jv: 68)		773			
Linyphiinae		200			
1. <i>Agyneta conigera</i> (O.P. CAMBRIDGE)	10,5	21	17	4	1,0 (rez)
2. <i>Bathyphantes similis</i> KULCZYNSKI	1,0	2	1	1	0,1 (spo)
3. <i>Centromerus pabulator</i> (CAMBRIDGE)	11,5	23	15	8	1,1 (rez)
4. <i>Centromerus subalpinus</i> DE LESSERT	5,5	11	7	4	0,5 (subrez)
5. <i>Hilaira montigena</i> (L. KOCH)	1,5	3	2	1	0,1 (Spo)
6. <i>Lepthyphantes fragilis</i> (THORELL)	8,0	16	11	5	0,8 (subrez)
7. <i>Lepthyphantes kotulai</i> KULCZYNSKI	0,5	1	1	0	0,05 (spo)
8. <i>Lepthyphantes montanus</i> KULCZYNSKI	8,5	17	14	3	0,8 (subrez)
9. <i>Lepthyphantes monticola</i> KULCZYNSKI	12,0	24	24	0	1,2 (rez)
10. <i>Lepthyphantes variabilis</i> KULCZYNSKI	10,0	20	7	13	1,0 (subrez)
11. <i>Leptorhopiium robustum</i> (WESTRING)	1,0	2	2	0	0,2 (spo)
12. <i>Meioneta gulosa</i> (L. KOCH)	19,0	38	35	3	1,9 (rez)
13. <i>Meioneta ressli</i> WUNDERLICH	0,5	1	1	0	0,05 (spo)
14. <i>Meioneta rurestris</i> (C.L. KOCH)	2,0	4	2	2	0,2 (spo)
15. <i>Oreonetides vaginalis</i> (THORELL)	0,5	1	1	0	0,05 (spo)
16. <i>Porrhomma campbelli</i> CAMBRIDGE	0,5	1	1	0	0,05 (spo)
17. <i>Porrhomma convexum</i> (WESTRING)	7,5	15	6	9	0,7 (subrez)
Erigoninae		573			
18. <i>Araeoncus anguineus</i> (L. KOCH)	13,8	79	56	23	3,9 (subdo)
19. <i>Diplocephalus helleri</i> (L. KOCH)	32,6	187	116	71	9,2 (subdo)
20. <i>Entelecara media</i> KULCZYNSKI	1,7	10	5	5	0,5 (subrez)
21. <i>Erigone atra</i> BLACKWALL	1,4	8	8	0	0,4 (subrez)
22. <i>Erigone cristatipalpus</i> SIMON	24,2	139	99	40	6,9 (subdo)
23. <i>Erigone dentipalpis</i> (WIDER)	1,2	7	7	0	0,3 (subrez)
24. <i>Erigone tirolensis</i> L. KOCH	1,2	7	7	0	0,3 (subrez)
25. <i>Oedothorax fuscus</i> (BLACKWALL)	0,2	1	0	1	0,05 (spo)
26. <i>Scotinotylus antennatus</i> (CAMBRIDGE)	11,8	68	39	29	3,4 (subdo)
27. <i>Tiso vagans</i> (BLACKWALL)	9,9	57	38	19	2,8 (rez)
28. <i>Walckenaeria capito</i> (WESTRING)	1,7	10	4	6	0,5 (subrez)

Arten	Individuenzahlen					rel.H. (DKI)
	Rel.H	F	adult	M	W	
Lycosidae (843: 37,8%; sa: 21, jv: 59)	763					
29. <i>Acantholycosa sudetica</i> KOCH	1,3		10	9	1	0,5 (subrez)
30. <i>Pardosa amentata</i> (CLERCK)	0,1		1	1	0	0,05 (spo)
31. <i>Pardosa blanda</i> (C.L. KOCH)	0,1		1	1	0	0,05 (spo)
32. <i>Pardosa giebeli</i> (PAVESI)	1,7		13	12	1	0,6 (subrez)
33. <i>Pardosa oreophila</i> SIMON	84,9		648	570	78	32,1 (eudom)
34. <i>Pardosa saturatior</i> SIMON	11,8		90	66	24	4,4 (subdo)
Gnaphosidae (498: 16,5%; sa: 22, Jv: 143)	333					
35. <i>Drassodes lapidosus</i> (WALCKENAER)	59,2		197	153	44	9,7 (subdo)
36. <i>Gnaphosa badia</i> (L. KOCH)	29,7		99	81	17	4,9 (subdo)
37. <i>Gnaphosa leporina</i> (L. KOCH)	1,2		4	4	0	0,2 (spo)
38. <i>Haplodrassus signifer</i> (C.L. KOCH)	7,5		25	21	4	1,2 (rez)
39. <i>Micaria alpina</i> (L. KOCH)	2,4		8	3	5	0,4 (subrez)
Agelenidae (15: 0,7%)	15					
40. <i>Cybaeus tetricus</i> (C.L. KOCH)	9,8		14	14	0	0,7 (subrez)
41. <i>Tegenaria silvestris</i> L. KOCH	0,6		1	1	0	0,05 (spo)
Theridiidae (41: 1,8%; jv: 4)	37					
42. <i>Robertus arundineti</i> (CAMBRIDGE)	23,5		36	31	5	1,8 (rez)
43. <i>Theridion petraeum</i> L. KOCH	0,6		1	1	0	0,05 (spo)
Thomisidae (94: 4,3%; sa: 2, jv: 5)						
44. <i>Xysticus desidiosus</i> L. KOCH	57,6		87	77	10	3,3 (subdo)
Salticidae (7: 0,3%; sa: 2)						
45. <i>Euophrys petrensis</i> (C.L. KOCH)	3,3		5	3	2	0,2 (spo)
Clubionidae (7: 0,3%)						
46. <i>Clubiona alpicola</i> KULCZYNSKI	4,6		7	4	3	0,3 (subrez)
Summe Arten 40 - 46:	151					
Summe total: 46 Arten, 2357 Individuen	2020		1578	442	100 %	

In den 9 Aufsammlungsperioden wurden insgesamt 2357 Spinnen gefangen, von denen 2020 Individuen adult, 58 subadult und 279 juvenil waren. Nicht mitgerechnet wurden die Lycosiden- "Babys" (Körperlänge von ungefähr 1 mm), von denen nochmals 130 Tiere dazu kommen würden. Bei den adulten Tieren handelte es sich um 46 Arten aus 8 verschiedenen Familien. Die Verteilung des Gesamtfangs auf die Familien gibt Tabelle 5 (absolute Häufigkeiten und %-Anteil der Familien) wieder. Hier zeigt sich, daß die Familie der Linyphiiden sowohl am individuen- als auch am artenreichsten vertreten ist. Die Lycosiden erreichen fast die gleiche Individuenanzahl, obwohl sie ungefähr nur 1/5 der Artenzahl der Linyphiiden aufweisen. Als dritt häufigste Familie sind die Gnaphosiden zu nennen, die immerhin noch mit 5 Arten vertreten sind. Die Familien der Theridiiden und Thomisiden sind wenigstens jeweils mit einer Art häufiger vertreten ($N > 50$), während die drei restlichen Gruppen (Agelenidae, Salticidae und Clubionidae) in ihrem Auftreten fast zu vernachlässigen sind.

4.2. Absolute und relative Häufigkeit der Spinnenarten:

Nach einer Einteilung der Aktivitätsdominanz in die Dominanzklassen gibt es beim Betrachten des Gesamtfanges nur eine eudominante, keine dominante und acht subdominante Arten. Die restlichen 80,4 % Prozent der Arten sind sogenannte Begleitarten, also rezident, subrezident oder nur sporadisch (siehe Tab. 2 und 3).

Tab. 3: Dominanzklassifizierung, absolute und relative Häufigkeiten am Gesamtfang aller Spinnenarten. aH = absolute Häufigkeit, rH = relative Häufigkeit.

Arten	aH	rH	Dominanzklasse
<i>Pardosa oreophila</i> (Lyco)	648	32,1	eudominant
<i>Drassodes lapidosus</i> (Gnap)	197	9,7	subdominant
<i>Diplocephalus helleri</i> (Liny)	187	9,2	"
<i>Erigone cristatipalpus</i> (Liny)	139	6,9	"
<i>Gnaphosa badia</i> (Gnap)	99	4,9	"
<i>Pardosa saturatior</i> (Lyco)	90	4,4	"
<i>Xysticus desidiosus</i> (Thom)	87	4,3	"
<i>Araeoncus anguinoides</i> (Liny)	79	3,9	"
<i>Scotinotylus antennatus</i> (Liny)	68	3,4	"
<i>Tiso vagans</i> (Liny)	57	2,8	rezident
<i>Meioneta gulosa</i> (Liny)	38	1,9	"
<i>Robertus arundineti</i> (Theri)	36	1,8	"
<i>Haplodrassus signifer</i> (Gnap)	25	1,2	"
<i>Lepthyphantes monticola</i> (Liny)	24	1,2	"
<i>Centromerus pubulatus</i> (Liny)	23	1,1	"
<i>Agyneta conigera</i> (Liny)	21	1,0	"

alle übrigen Arten sind subrezident und sporadisch (siehe Tab. 2)

4.3. Dominanzverhältnisse innerhalb der Familien:

Die Familie der Linyphiidae wurde zur besseren Übersicht in die zwei Unterfamilien Linyphiinae und Erigoninae unterteilt. Die Gruppe der Linyphiinae war artenreicher (Linyphiinae: 17 Arten; Erigoninae: 11 Arten), die Gruppe der Erigoninae, mit mehr als doppelt so vielen Tieren (Ergoninae: 573 Ind.; Linyphiinae: 200 Ind.), individuenreicher vertreten.

Innerhalb der Linyphiinae überwiegte die Gattung *Lepthyphantes* mit 5 Arten und 78 Individuen (Tab. 2). An zweiter Stelle trat die Gattung *Meioneta*, die auch die individuenreichste Art – *Meioneta gulosa* – beinhaltete.

Die Gruppe der Erigoninae enthielt 4 von den insgesamt 8 subdominanten Arten. *Diplocephalus helleri* wurde am häufigsten in den Fallen gefunden. Die Gattung *Erigone* war mit 4 Arten am artenreichsten vertreten.

Bei den Lycosiden überwog eindeutig, mit 5 von 6 gefundenen Arten, die Gattung *Pardosa*. *Pardosa oreophila*, die einzige eudominante Art bezogen auf den Gesamtfang, war nicht nur innerhalb der Familie (85 %), sondern überhaupt die am meisten gefangene Art auf dem Gletschervorfeld. Die zweithäufigste Art in der Familie war *Pardosa saturatior*. Alle weiteren Arten waren nur noch sehr wenig vertreten.

In der Familie der Gnaphosiden herrschte die Art *Drassodes lapidosus*, mit 59 % vor, gefolgt von *Gnaphosa badia* mit 30 %. *Haplodrassus signifer* war noch mit 7 % vertreten, während die letzten zwei Arten nur bei zwei und einem Prozent lagen.

Die restlichen Familien waren jeweils nur mit einer oder zwei Arten vertreten und wurden deshalb hier nicht graphisch dargestellt.

4.4. Phänologien der häufigsten Arten:

Unter Phänologie wurde hier das Auftreten bzw. das Verändern im Auftreten der Arten pro Zeiteinheit (in diesem Fall pro Fangmonat) verstanden. Zum einen wurden die Phänologien der Geschlechter einer Art, zum anderen der Vergleich der Phänologien verschiedener Arten innerhalb einer Familie untersucht.

4.4.1. Phänologien der Geschlechter und Sexualindex:

Durch die strengen klimatischen Bedingungen, die über 2000 m auf dem Hornkees-Gletschervorfeld herrschen, haben die Spinnen wie andere Organismen nur eine begrenzte Aktivitätszeit von nur 3 - 4 schneefreien Monaten zur Verfügung (KÜHNELT 1932, 1969). Der Gesamtfang in den schneefreien Monaten in den Jahren 1987 und 1988 beinhaltete nur 442 Weibchen und 1578 Männchen. Berücksichtigt wurden nur Arten, die im Gesamtfang mit mehr als 20 adulten Individuen vertreten waren. Das beinhaltete sämtliche eudominanten, subdominanten und rezedenten Arten. Die einzelnen Arten werden unter ihren Familien abgehandelt.

Linyphiidae: Linyphiinae (17 Arten, 3 häufige)

Die Unterfamilie Linyphiinae war zwar mit 17 Arten vertreten, aber nur 3 von ihnen waren häufig. Bei der ersten Art, *Lepthyphantes monticola* (Abb. 4a), ließ sich leider nur über die Männchen etwas sagen, da keine Weibchen gefangen worden waren. Nach den vorliegenden Daten traten die Männchen im Frühsommer auf und nahmen im weiteren Verlauf des Jahres wieder stetig ab.

Ähnlich war es bei den anderen beiden Arten, *Meioneta gulosa* (Abb. 4b) und *Agynta conigera* (Abb. 4c). Bei *Meioneta gulosa* traten allerdings die Weibchen direkt nach der Schneeschmelze, bei *Agynta conigera* erst einen Monat später auf.

Linyphiidae: Erigoninae (11 Arten, 5 häufige)

Für *Diplocephalus helleri* (Abb. 4d) konnte man aus den Funden folgendes entnehmen: Während die Weibchen ihren Individuen-Höhepunkt im Juli hatten, trat er bei den Männchen erst gegen Ende des alpinen Sommers auf, nämlich im September, als die Anzahl der Weibchen schon längst zurück gegangen war.

Ganz im Gegensatz dazu standen zwei weitere Arten aus dieser Gruppe: *Scotinotylus antennatus* (Abb. 4e) und *Araeoncus angineus* (Abb. 4f). Hier tauchten die Männchen gleich nach der Schneeschmelze in höherer Anzahl auf, während die Weibchen erst einen Monat später ihr Maximum erreichten.

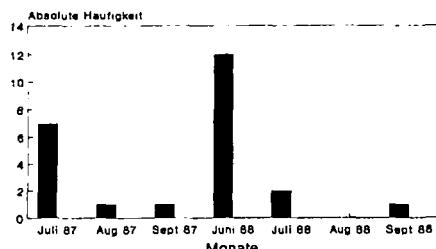
Bei der Art *Tiso vagans* (Abb. 4g) hatten die Männchen wie die Weibchen ihr häufigstes Auftreten im Juli. Man kann sagen, daß sie im Verlauf des Jahres stets ein paralleles Vorkommen hatten.

Die letzte Art aus dieser Gruppe, *Erigone cristatipalpus* (Abb. 4h), hatte im Grunde eine ebenso parallele Entwicklung der Individuendichte von Männchen und Weibchen, nur daß beide schon zu Beginn des alpinen Sommers auftraten.

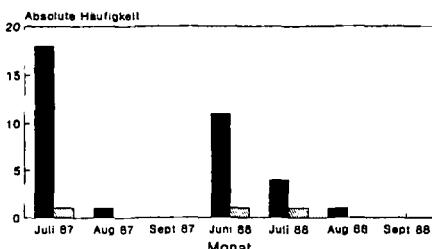
Lycosidae:

Für die zwei häufigsten Lycosidenarten, *Pardosa oreophila* (Abb. 4i) und *Pardosa saturator* (Abb. 4j), kann man im Prinzip die gleiche Aussage machen. Die Männchen kamen am individuenreichsten im Juli vor, während die Weibchen in allen Monaten ungefähr die gleiche Aktivitätsdichte hatten.

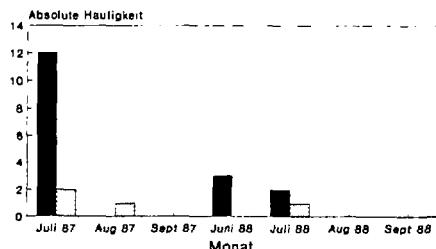
Lepthyphantes monticola
(N=24)



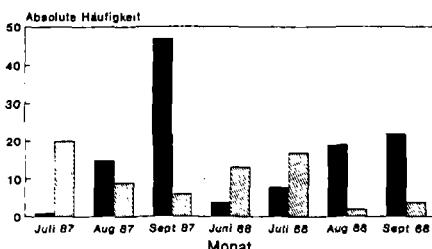
Meioneta gulosa
(N=38)



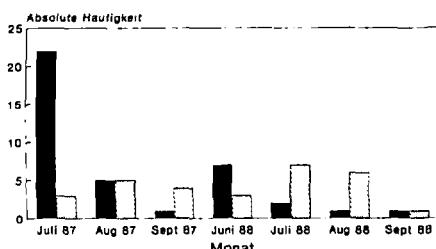
Agyneta conigera
(N=21)



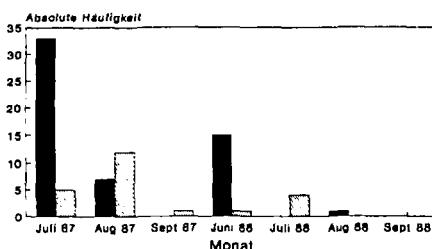
Diplocephalus helleri
(N=187)



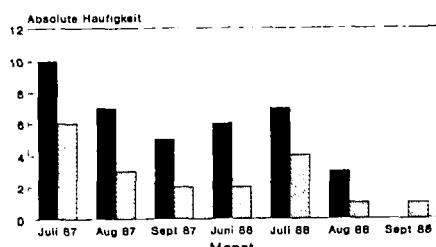
Scotinotylus antennatus
(N=68)



Araeoncus anguineus
(N=79)



Tiso vagans
(N=57)



Erigone cristatipalpus
(N=139)

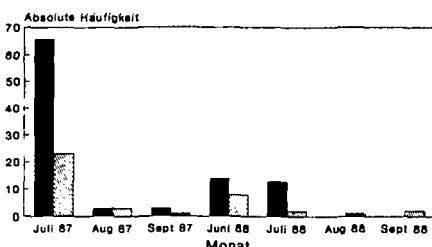


Abb. 4a-o: Jahreszeitliches Auftreten der Geschlechter häufiger Arten in den beiden Untersuchungsjahren. 1988 traten die Tiere wegen zeitiger Schneeschmelze bereits früher im Jahr auf; 1987 scheint es wegen geringerer Niederschlagshäufigkeiten mehr Individuen in den Fällen gegeben zu haben.

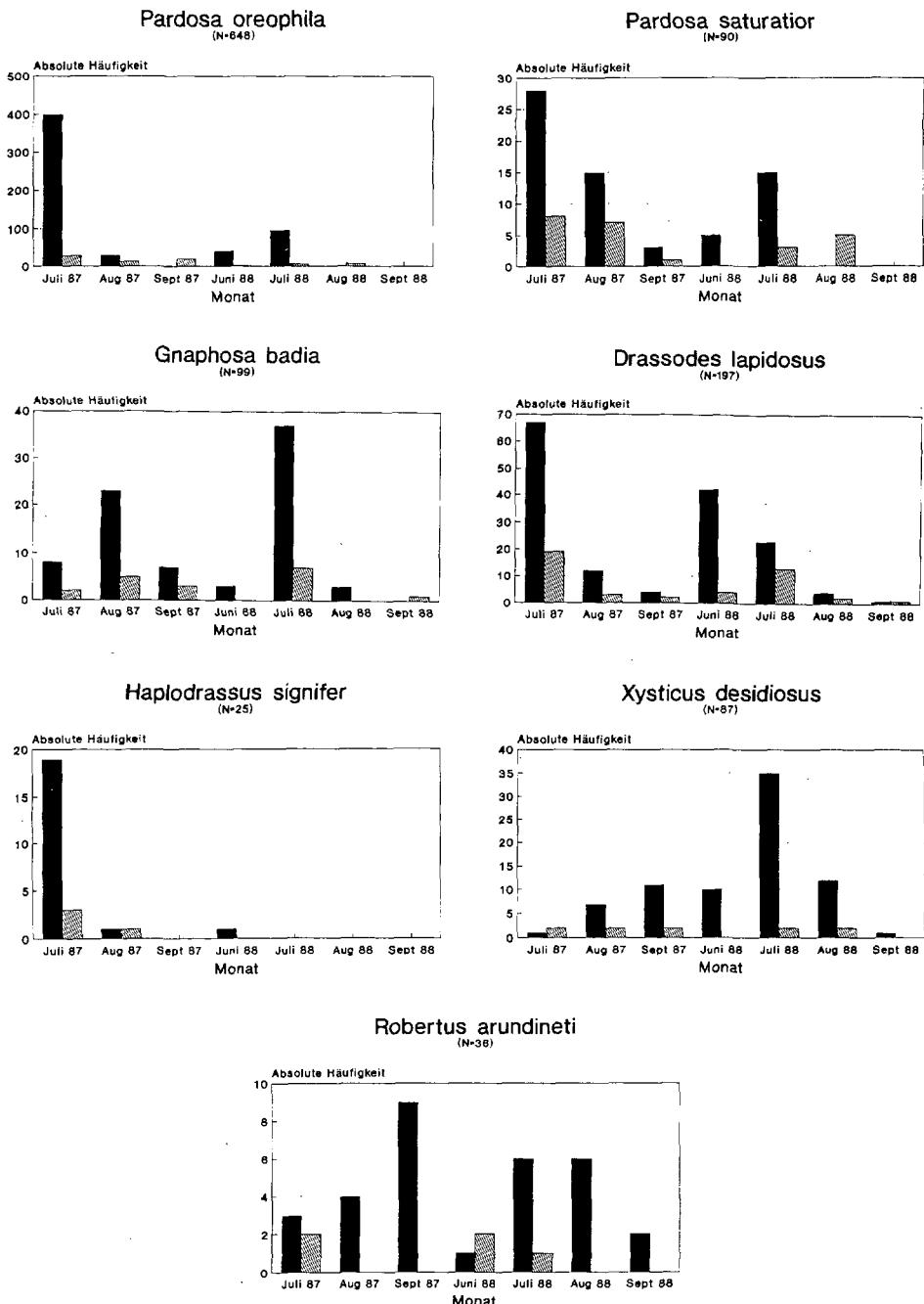


Abb. 4 (i-o) Fortsetzung

Gnaphosidae

Einen Monat nach der Schneeschmelze hatten bei der Art *Gnaphosa badia* (Abb. 4k) die Männchen wie Weibchen ihr Individuen-Maximum. Vorher und nachher tauchten sie im Verhältnis nur wenig in den Fallen auf. Anders war dies bei den restlichen zwei häufigen Gnaphosidenarten. Die Männchen von *Drassodes lapidosus* (Abb. 4l) und *Haplodrassus signifer* (Abb. 4m) waren sofort nach der Schneeschmelze in höchster Individuendichte anzutreffen. Mangels genügender Fangdaten kann man für die Weibchen nur schwer eine Aussage machen. Die Zahlen deuten auf ein im Frühsommer häufigeres Vorkommen hin als im Spätsommer.

Thomisidae

Die Fangdaten von *Xysticus desidiosus* (Abb. 4n) zeigen ein recht unterschiedliches Bild der Phänologie der Männchen in den zwei Untersuchungsjahren. Während sich 1987 die Individuenhäufigkeit der Männchen im Verlauf des Jahres steigerte, hatte sie 1988 ihren Höhepunkt schon im Juli und fiel dann stetig ab. Die Weibchen dagegen waren in den beiden Jahren auf die Monate gleich verteilt.

Theridiidae

Die letzte häufige Art, *Robertus arundineti* (Abb. 4o), zeigt in den zwei Untersuchungsjahren bei den Männchen ein ähnliches phänologisches Verhalten wie *Xysticus desidiosus* (Abb. 4n). Wieder stieg die Individuendichte der Männchen 1987 bis zum Jahresende stetig an. Dagegen nahm sie 1988 nach einem Höhepunkt im Juli und August wieder ab. Die Weibchen tauchten im Frühsommer in den Fallen auf.

4.4.2. Phänologievergleich häufiger Arten innerhalb der Familien:

Häufige Arten der Linyphiidae, Lycosidae und Gnaphosidae wurden innerhalb der jeweiligen Familien auf ihr Vorkommen im Jahresverlauf verglichen. Adulte Männchen und Weibchen wurden zusammen genommen.

Alle 3 Arten aus der Gruppe der Linyphiinae (Linyphiidae) (Abb. 5a) haben ihr höchstes Individuenaufkommen direkt nach der Schneeschmelze und nimmt dann in den nächsten Monaten schnell ab. Es ist keine zeitliche Sonderung der verschiedenen Arten erkennbar.

Bei den 5 Arten der Unterfamilie Erigoninae (Linyphiidae) (Abb. 5b) sieht es etwas differenzierter aus. Zwei Arten (*Tiso vagans* und *Scotiotoxus antennatus*) haben ihr Individuenmaximum im Juli, zwei andere Arten (*Erigone cristatipalpus* und *Araeoncus anguineus*) sofort nach der Schneeschmelze. Die letzte Art, *Diplocephalus helleri*, geht vielleicht der Konkurrenz aus dem Weg, indem sie ihre höchste Individuendichte im September hat.

Bei den Lycosiden zeigt sich für beide Arten wieder kein Unterschied in einer zeitlichen Trennung ihres Auftretens. Beide kommen am häufigsten im Juli vor (Abb. 5c).

In der Familie der Gnaphosidae liegt *Gnaphosa badia* mit ihrer höchsten Individuendichte einen Monat hinter der der Arten *Drassodes lapidosus* und *Haplodrassus signifer*, scheint ihnen also zeitlich aus dem Weg zugehen (Abb. 5d).

4.5. Verteilung der Spinnen auf die Ökotope des Gletschervorfeldes:

Das Gletschervorfeld wurde in neun verschiedene Ökotope eingeteilt. Diese unterscheiden sich nicht nur in ihrer Struktur, sondern auch erheblich in ihrer Größe. In ihrer räumlichen Abfolge beinhalten sie eine verschieden große Anzahl an Arten und Individuen. Da pro Ökotop unabhängig von seiner jeweiligen Größe unterschiedliche Fallenzahlen aufgestellt worden waren, ist ein Vergleich der Ökotope untereinander erschwert und nur in Bezug auf die Familienzusammensetzung und Dominanzstruktur einigermaßen möglich. Tabelle 4 zeigt weiterhin, daß die Zunahme

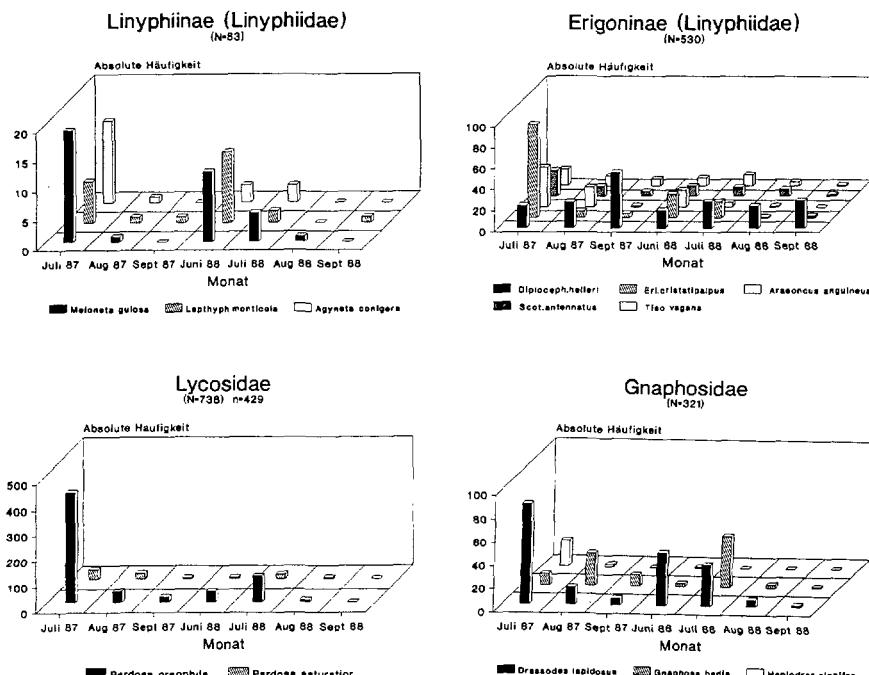


Abb. 5a-d: Phänologie-Vergleich häufiger Arten aus den Familien Linyphiidae, Lycosidae und Gnaphosidae. Dargestellt sind die absoluten Häufigkeiten aller Individuen in den Fallenreihen A (vorne), B (Mitte), C (hinten) (vgl. Abb. 10, 11).

Tab. 4: Liste der Ökotope, ihrer geschätzten Flächen, Zahl der Fallen, der maximal gefundenen Artenzahlen sowie Berechnung der durchschnittlichen Gesamtindividuenzahlen pro Falle für die Jahre 1987 und 1988.

Ökotope	geschätzte Fläche	Bodenfallen-Bezeichnung	Anzahl der Bodenfälle	maximale Artenzahl	Individuenzahl/Falle
Ö I	ca. 24.000 m ²	A 1 - A 7	7	7	8,1
Ö II	ca. 2.500 m ²	B 2 - B 7	6	8	5,3
Ö III	ca. 76.500 m ²	C 1 - C 10	10	9	6,2
Ö IV	ca. 29.750 m ²	A 8 - A 24			
		B 8 - B 17	27	27	9,7
Ö V	ca. 2.100 m ²	B 18 - B 19	2	4	10,5
Ö VI	ca. 24.500 m ²	B 20 - B 30	11	24	17,0
Ö VII	ca. 20.000 m ²	A 25 - A 32	8	16	19,4
Ö VIII	ca. 55.100 m ²	A 33 - A 46			
		B 31 - B 46	30	32	32,2
Ö IX	ca. 20.000 m ²	A 47 - A 50			
		B 47 - B 49	7	21	39,7

der Arten- bzw. Individuenzahl der einzelnen Ökotope nicht unbedingt mit deren Größe einhergeht. So sind in den weiter unten gelegenen Ökopen im Verhältnis mehr Individuen und Arten gefunden worden als in den gletscherzungennahen.

Aus Tabelle 4 geht auch hervor, daß mit dem Abstand vom Gletscherrand sowohl die Arten- als auch die Individuenzahlen pro Falle zunehmen. Nur Ökotop V fällt als Sonderstandort heraus.

4.5.1. Dominanzstruktur der Familien pro Ökotop (Tab. 5):

In den 9 Ökotopen stammen die meisten gefundenen Arten aus der Familie der Linyphiidae (vgl. Tab. 5). Ihr Artenanteil beträgt immer über 50 %. In Ökotop II macht er sogar 100 % aus. Die Lycosidae haben in Ökotop I, III, IV, V und VI einen relativ hohen Anteil von 14 % - 29 % und liegen in diesen Ökotopen damit an zweiter Stelle der Artenhäufigkeit. Die Gnaphosidae haben, abgesehen von den Ökotopen I und II, in denen sie nicht vorkommen, einen ausgewogenen Artenanteil von 8 - 19 %. Lediglich in Ökotop IV haben sie einen kleinen Anteil von nur 3 %. Die Thomisidae und Theridiidae stellen in den Ökotopen IV, V, VII und VIII einen Artenanteil von 3 % - 6 %. Die Familie der Thomisidae hat in Ökotop IX zusätzlich einen Anteil von 5 %. In allen anderen Ökotopen kommen beide Familien nicht vor. Die restlichen drei Familien, die Clubionidae, Agelenidae und Salticidae, kommen in jeweils drei Ökotopen vor und haben dort ebenfalls den geringen Artenanteil von nur 3 % - 6 %.

Tab. 5: Artenzahl (S) und Anteil (D) der Familien an der Gesamtzahl der Arten pro Ökotop.

Familie	Ö I S (D)	Ö II S (D)	Ö III S (D)	Ö IV S (D)	Ö V S (D)	Ö VI S (D)	Ö VII S (D)	Ö VIII S (D)	Ö IX S (D)
Linyphiidae	5 (71 %)	8 (100 %)	6 (67 %)	19 (73 %)	4 (66 %)	16 (67 %)	10 (63 %)	17 (55 %)	11 (52 %)
Lycosidae	2 (29 %)		2 (22 %)	3 (11 %)	1 (17 %)	4 (17 %)	1 (6 %)	2 (6 %)	2 (9 %)
Gnaphosidae			1 (11 %)	1 (4 %)	1 (17 %)	2 (8 %)	2 (13 %)	5 (17 %)	4 (19 %)
Thomisidae				1 (4 %)		1 (4 %)	1 (6 %)	1 (3 %)	1 (5 %)
Theridiidae				1 (4 %)		1 (4 %)	1 (6 %)	2 (6 %)	
Clubionidae				1 (4 %)				1 (3 %)	1 (5 %)
Agelenidae							1 (6 %)	2 (6 %)	1 (5 %)
Salticidae								1 (3 %)	1 (5 %)
S u m m e	7	8	9	26	6	24	16	31	21

4.5.2. Individuenhäufigkeit pro Familie innerhalb der Ökotope (Tab. 6):

Während in Ökotop I die Individuenzahlen der Linyphiidae mit 93 %, in Ökotop II sogar mit 100 % den Familienanteil ausmachen, treten sie im Ökotop III zugunsten der Lycosidae stark zurück, die einen Zuwachs von 7 % auf 73 % haben. In Ökotop III tritt dann auch eine dritte Familie, die Gnaphosidae mit allerdings nur 2 % auf.

Ökotop IV weist 6 von den 8 auf dem Gletschervorfeld vorkommenden Familien auf. Salticidae und Agelenidae wurden hier nicht gefunden. Den Hauptanteil beanspruchen mit 68 % wieder die Linyphiidae, gefolgt von den Lycosidae mit 17 % und den Gnaphosidae mit 10 %. Die restlichen Familien haben jeweils einen Anteil von weniger als 5 %.

Im kleinsten Ökotop, Ökotop V, behalten die Gnaphosidae ihren Anteil von 10 %. Linyphiidae, hier nur mit 19 % vertreten, und Lycosidae mit 71 % tauschen ihre Rollen im Vergleich zum vorigen Ökotop. Andere Familien kommen hier nicht vor.

In Ökotop VI treten die Linyphiidae (65 %) wieder stärker auf. Die Lycosidae haben einen Anteil von 15 %. Die verbleibenden 20 % teilen sich die Gnaphosidae, wieder mit 10 %, die Thomisidae mit 6 % und die Theridiidae mit 4 %.

In Ökotop VII taucht zum ersten Mal die Familie Agelenidae auf, kommt jedoch nur mit 1 % vor. Die meisten Spinnen, die in diesem Ökotop gefunden worden sind, gehören zu den Fa-

Tab. 6: Individuenzahlen der Familien (S) und deren Anteil (D) an der Gesamtzahl innerhalb jeden Ökotops und Anteil (G) am Gesamtfang aus allen Ökotopen. Gesamtindividuenzahl = 2020; Σn = Summe aller Individuen pro Familie.

Familie	Ö I S (D)	Ö II S (D)	Ö III S (D)	Ö IV S (D)	Ö V S (D)	Ö VI S (D)	Ö VII S (D)	Ö VIII S (D)	Ö IX S (D)	Σn
Linyphiidae	53 (93%)	32 (100%)	16 (26%)	173 (66%)	4 (19%)	122 (65%)	74 (48%)	259 (27)	41 (15%)	773
Lycosidae	4 (7%)		45 (73%)	46 (17%)	15 (71%)	28 (15%)	28 (18%)	391 (41%)	206 (74%)	763
Gnaphosidae			1 (2%)	27 (10%)	2 (10%)	19 (10%)	24 (15%)	241 (25%)	19 (7%)	333
Thomisidae				4 (2%)		11 (6%)	25 (16%)	40 (4%)	6 (2%)	87
Theridiidae				11 (4%)		7 (4%)	3 (2%)		16 (2%)	37
Clubionidae				2 (1%)				4 (0,5%)	1 (0,5%)	7
Agelenidae							1 (1%)	10 (1%)	4 (1%)	15
Salticidae								4 (0,5%)	1 (0,5%)	5
S u m m e	57	32	62	263	21	187	155	965	278	2020
Anteil (G)	2,8 %	1,6 %	3,0 %	13,0 %	1,0 %	9,3 %	7,7 %	47,8 %	13,8 %	100 %

milien Linyphiidae (48 %), Lycosidae (18 %), Thomisidae (16 %) und Gnaphosidae (15 %) und sind mit ungefähr gleichen Anteilen vertreten. Die Familie Theridiidae findet sich mit nur 2 %.

Der große Ökotop VIII mit 30 Fallenstandorten weist Vertreter aus allen 8 Familien auf. Hauptanteil machen diesmal wieder die Lycosidae mit 41 %. Die Linyphiidae (27 %) und die Gnaphosidae (25 %) sind ungefähr gleich häufig vertreten. Die restlichen 5 Familien haben nur einen sehr geringen Anteil von Thomisidae 4 %, Theridiidae 2 %, Agelenidae 1 %, Salticidae und Clubionidae jeweils 0,5 %.

Wie in Ökotop VIII machen auch in Ökotop IX den Hauptanteil mit 74 % die Lycosidae aus. Linyphiidae sind nur noch mit 15 % vertreten, die Gnaphosidae sogar nur noch mit 7 %. Thomisidae sind mit 2 %, Agelenidae mit 1 % vertreten. Salticidae und Clubionidae haben jeweils wieder einen Anteil von 0,5 %. Theridiidae wurden in diesem Ökotop keine gefunden.

4.5.3. Dominanzstruktur der Spinnenarten in den Ökotopen (Abb. 6):

In Abb. 6a-i sind für jeden Ökotop die gefundenen Spinnenarten nach ihrer Häufigkeit grafisch dargestellt (Dominanzstruktur der Ökotope).

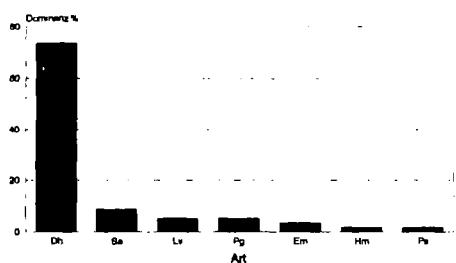
In Ökotop I (Abb. 6a), II (Abb. 6b) und IV (Abb. 6d) nimmt *Diplocephalus helleri* (Linyphiidae) eine absolut dominante Stellung ein. Sie scheint dort die am besten angepaßte Spinne zu sein. Am Ufer des Gletscherbaches (Ökotop III, Abb. 6c) dagegen scheint sie keine so optimalen Lebensbedingungen vorzufinden, denn hier tritt sie stark zugunsten von *Pardosa saturatior* (Lyc.) mit 63 % zurück. In der übrigen Artenzusammensetzung unterscheiden sich die Ökotope I und II völlig. Ähnlich unterschiedlich waren die übrigen Ökotope in ihrer jeweiligen Spinnen-Artenzusammensetzung strukturiert. Bemerkenswert ist, daß in den am niedrigsten gelegenen Ökotopen VIII (Abb. 6h) und IX (Abb. 6i) *Pardosa oreophila* mit fast 40 % bzw. 70 % jeweils die dominante Art war.

4.6. Ergebnisse der Clusteranalyse:

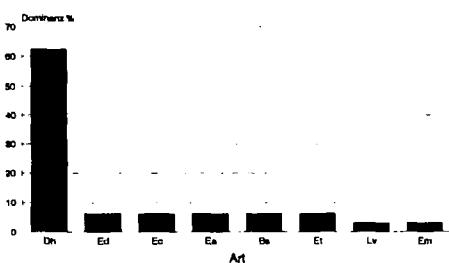
4.6.1. Gruppierung der Fallen:

Da es ein Ziel dieser Arbeit ist, eine mögliche sukzessive Änderung der Spinnengemeinschaften bzw. ihre kleinräumige Verteilung auf dem Gletschervorfeld aufzuzeigen, wurde eine

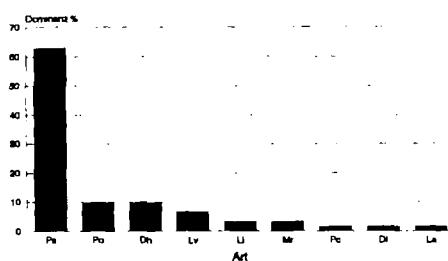
Ökotop I
(n=87)



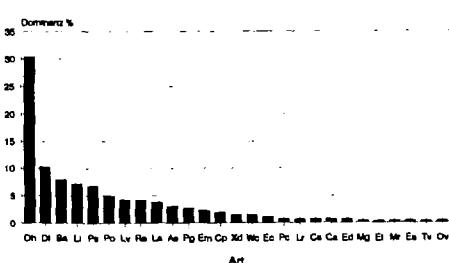
Ökotop II
(n=82)



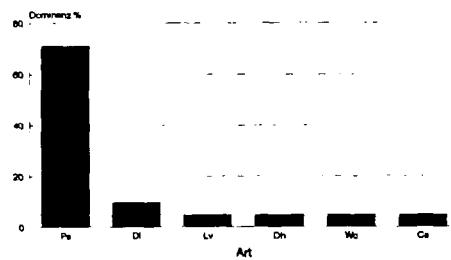
Ökotop III
(n=31)



Ökotop IV
(n=309)



Ökotop V
(n=21)



Ökotop VI
(n=167)

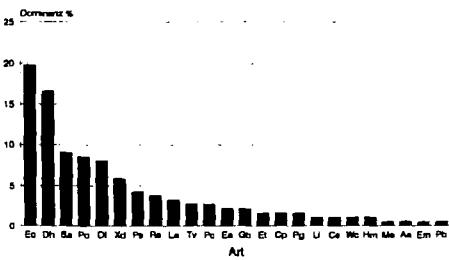
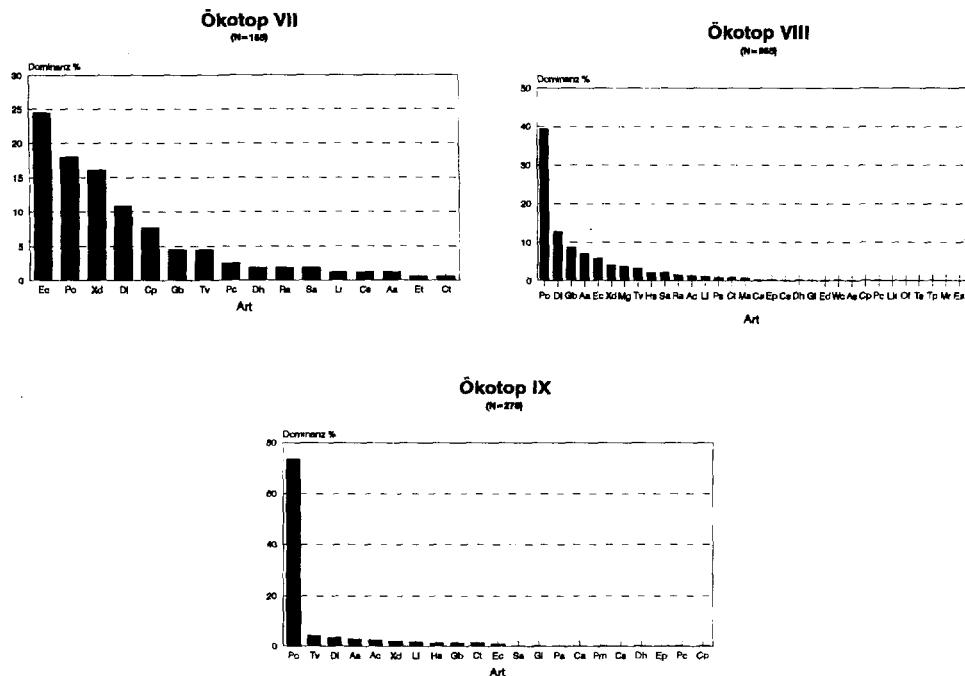


Abb. 6a-i: Dominanzstrukturen der Spinnenarten in den Ökotopen I - IX.

Abkürzungen der Spinnenarten: *Acantholycosa sudetica* (As), *Agyneta conigera* (Ac), *Araeoncus anguinatus* (Aa), *Bathyphantes similis* (Bs), *Centromerus pubulator* (Cp), *Centromerus subalpinus* (Cs), *Clubiona alpicola* (Ca), *Cybaeus tetricus* (Ct), *Diplocephalus helleri* (Dh), *Drassodes lapidosus* (Di), *Entelecara media* (Em), *Erigone atra* (Ea), *Erigone cristatipalpus* (Ec), *Erigone dentipalpis* (Ed), *Erigone tirolensis* (Et), *Euophrus petrensis* (Ep), *Gnaphosa badia* (Gb), *Gnaphosa leporina* (Gt), *Haplodrassus signifer* (Hs), *Hilaira montigena* (Hm), *Leptyphantes fragilis* (Lf), *Leptyphantes kotulai* (Lk), *Leptyphantes montanus* (La), *Leptyphantes monitcola* (Li), *Leptyphantes variabilis* (Lv), *Leptophyllum robustum* (Lr), *Meioneta gulosula* (Mg), *Meioneta reselli* (Me), *Meioneta rurestris* (Mr), *Micaria alpina* (Ma), *Oedothorax fuscus* (Of), *Oreonetides vaginatus* (Ov), *Pardosa amentata* (Pa), *Pardosa blanda* (Pb), *Pardosa giebelii* (Pg), *Pardosa oreophila* (Po), *Pardosa saturatrix* (Ps), *Porrhomma campbelli* (Pm), *Porrhomma convexum* (Pc), *Robertus arundineti* (Ra), *Scotinoiulus antennatus* (Sa), *Tegenaria silvestris* (Ts), *Theridion petraeum* (Tp), *Tiso vagans* (Tv), *Walckenaeria capito* (Wc), *Xysticus desidiosus* (Xd).



Fortsetzung Abb. 6 (g-i)

Clusteranalyse durchgeführt. Um das Raster jedoch zu verfeinern, wurde diese nicht mit den Ökotopen, sondern die insgesamt 109 Fallen in Fallengruppen von je 4 zusammengefaßt (Tab. 7). Außnahmen waren die ersten zehn Fallen der Reihe A, die in zwei fünfgruppigen und die zehn Fallen der Reihe C, die zum Teil schon beim Einsammeln zusammengefaßt wurden. So ergaben sich also insgesamt 25 Fallengruppen, jeweils 12 in Reihe A und B und eine in Reihe C. Von den 25 Fallengruppen wurde jede mit jeder verglichen und der Renkonen-Index berechnet. Mit diesen Daten wurde eine Clusteranalyse (Average Linkage between Groups) durchgeführt. Abb. 7 zeigt das Dendrogramm. Zu ersehen ist, daß das Gletschervorfeld in 6 Spinnengemeinschaften (in der Folge kurz mit Zönose und arabischer Ziffer benannt) eingeteilt werden kann. Welche Fallengruppe zu welcher Zönose gehört, zeigt Tabelle 8.

Die Zönosen liegen, wenn man von der Gletscherzungre zur Endmoräne ausgeht, hintereinander, wobei diejenige Zönose, die direkt an der Gletscherzungre beginnt, die Ziffer 1 trägt. Über die Größe der Zönosen läßt sich sagen, daß sie ungefähr gleich viele Fallen beinhalten. Ausnahmen sind die Zönose 3, zu der die Fallen der Reihe C hinzukommen und Zönose 6, die ungefähr nur die Hälfte der Größe der restlichen Zönosen besitzt. Über die tatsächlichen Ausmaße der Zönosen lassen sich keine Schlüsse ziehen, da die Fallenreihen sehr eng aneinander liegen und nur einen geringfügigen Teil des Gletschervorfeldes abdeckten.

Die Artenzahlen der verschiedenen Zönosen unterscheiden sich nur wenig und liegen zwischen 21 und 26. Zönose 1 und Zönose 6 haben die geringsten Artenzahlen (Tab. 9). Ganz im Gegensatz dazu schwanken jedoch die Individuenzahlen (Tab. 9). In der an der Gletscherzungre gelegenen Zönose 1 sind deutlich weniger Individuen gefangen worden als in den restlichen, was ihre Ursache wohl an der in dieser Zönose zum Teil Wochen späteren Schneeschmelze hat. Hangabwärts nimmt die Individuenzahl dann zu, erreicht ihren Höhepunkt in Zönose 4 mit fast 3-Mal so vielen Individuen wie in Zönose 1 und nimmt gegen Ende des Gletschervorfeldes wieder ab.

Tab. 7: Angaben, welche Fallen zu welcher Fallengruppe zusammengefaßt wurden.

Fallengruppe	Reihe A Fallen-Nr.	Reihe B Fallen-Nr.	Reihe C Fallen-Nr.
FG 1	A 1 - A 5	B 2 - B 5	
FG 2	A 6 - A 10	B 6 - B 9	
FG 3	A 11 - A 14	B 10 - B 13	C 1 - C 10
FG 4	A 15 - A 18	B 14 - B 17	
FG 5	A 19 - A 22	B 18 - B 21	
FG 6	A 23 - A 26	B 22 - B 25	
FG 7	A 27 - A 30	B 26 - B 29	
FG 8	A 31 - A 34	B 30 - B 33	
FG 9	A 35 - A 38	B 34 - B 37	
FG 10	A 39 - A 42	B 38 - B 41	
FG 11	A 43 - A 46	B 42 - B 45	
FG 12	A 47 - A 50	B 46 - B 49	

Tab. 8: Die zu den Zönosen gehörenden Fallengruppen.

Zönose	Reihe/Fallengruppe
Z 1	A/FG 1; A/FG 2; B/FG 1; B/FG 2; B/FG 3
Z 2	A/FG 3; A/FG 4; A/FG 5; B/FG 4; B/FG 5; B/FG 6; C/FG
Z 3	A/FG 6; A/FG 7; B/FG 7; B/FG 8
Z 4	A/FG 8; A/FG 9; B/FG 9
Z 5	A/FG 10; A/FG 11; B/FG 10; B/FG 11
Z 6	A/FG 12; B/FG 12

Tab. 9: Artenzahl (S) und Anteil (D) der Spinnen-Familien an der Gesamtartenzahl in den Zönosen Z 1 - Z 6.

Familie	Z 1 S (D)	Z 2 S (D)	Z 3 S (D)	Z 4 S (D)	Z 5 S (D)	Z 6 S (D)
Linyphiidae	16 (76 %)	17 (68 %)	16 (64 %)	14 (54 %)	12 (45 %)	11 (52 %)
Lycosidae	2 (9 %)	4 (16 %)	5 (20 %)	3 (11 %)	2 (8 %)	2 (9 %)
Gnaphosidae	1 (5 %)	1 (4 %)	2 (8 %)	4 (15 %)	5 (19 %)	4 (19 %)
Thomisidae		1 (4 %)	1 (4 %)	1 (4 %)	1 (4 %)	1 (5 %)
Theridiidae	1 (5 %)	1 (4 %)	1 (4 %)	1 (4 %)	2 (8 %)	
Clubionidae	1 (5 %)	1 (4 %)		1 (4 %)	1 (4 %)	1 (5 %)
Agelenidae				1 (4 %)	2 (8 %)	1 (5 %)
Salticidae				1 (4 %)	1 (4 %)	1 (5 %)
Summe: Arten	21	25	25	26	26	21
Individuen	182	299	386	446	420	287

4.6.2. Dominanzstruktur der Spinnen-Familien pro Zönose:

In allen 6 Zönosen haben, wie bei allen 9 Ökotopen, die Linyphiidae den größten Artanteil von 45 - 76 % (Tab. 9). Die Lycosidae haben in den Zönosen 1, 2 und 3 den zweit höchsten An-

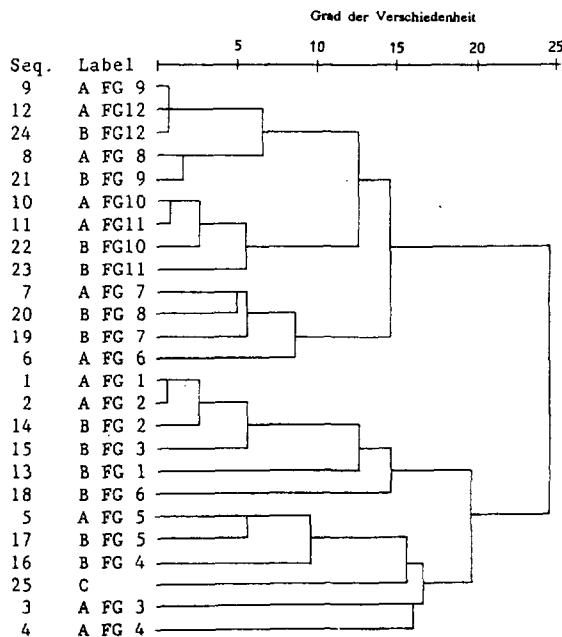


Abb. 7: Ähnlichkeitsdendrogramm aufgrund der Clusteranalyse (Renkonen-Index) über alle 25 Fallengruppen. Aus diesem Dendrogramm wurden Fallengruppen zu 6 Zönosen zusammengefaßt (siehe Tab. 11).

teil von 9, 16 und 20 %. In den Zönosen 4, 5 und 6 treten sie diese Stellung an die Gnaphosidae ab, die hier einen Anteil von 15 - 19 % haben, während die Lycosidae nur einen Anteil von 8 - 11 % besitzen. In den Zönosen 1, 2 und 3 haben die Gnaphosidae einen Anteil zwischen 4 und 8 %. Die Familie der Thomisidae hat in den 5 Zönosen, in denen sie vorkommt, einen ausgeglichenen Artanteil von 4 - 5 %. Ebenso verhält es sich bei den Theridiidae, nur in Zönose 5 steigt der Anteil auf 8 % an. Auch die Familie der Clubionidae kommt wie die zwei zuletzt genannten Familien in 5 Zönosen vor und besitzt dort ebenfalls einen Artanteil von 4 - 5 %. Die restlichen zwei Familien, die Agelenidae und Salticidae, kommen in den Zönosen 4, 5 und 6 vor und haben hier einen Anteil von auch 4 - 5 %. Eine Ausnahme sind die Agelenidae in Zönose 5, wo sie einen Artanteil von 8 % aufweisen.

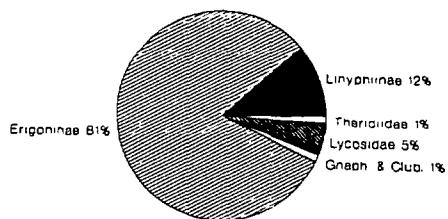
4.6.3. Individuenhäufigkeit pro Familie innerhalb der Zönosen (Abb. 8):

Zönose 1 (Abb. 8a) wird ganz von der Familie der Linyphiidae bzw. von deren Unterfamilie Erigoninae mit 82 % Individuenanteil dominiert. Die zweite Unterfamilie der Linyphiidae, die Linyphiinae, hat immerhin noch einen Anteil von 12 %, während die nächst häufige Familie, die Lycosidae, gerade 5 %, die Theridiidae 1 % haben. Gnaphosidae und Clubionidae kommen nur zusammengekommen auf 1 %.

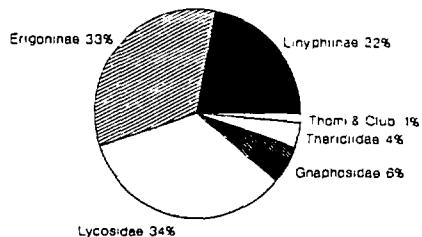
Auch in Zönose 2 (Abb. 8b) dominieren die Linyphiidae, jedoch nur noch mit etwas über 50 %. Die Lycosidae mit über 30 % liegen auch hier an zweiter Stelle, die Gnaphosidae mit 6 % an dritter. Die Theridiidae haben einen Anteil unter 5 %, die Clubionidae und die neu hinzugekommene Familie der Thomisidae unter 1 %.

In Zönose 3 (Abb. 8c) machen die Linyphiidae genau die Hälfte aus. Die andere Hälfte teilen sich die Lycosidae mit 22 %, die Gnaphosidae mit 16 %, die Thomisidae mit 10 % und die

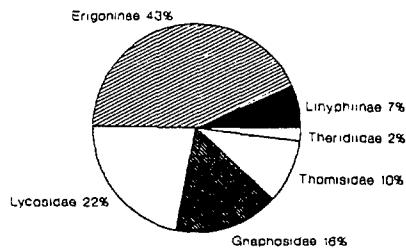
Zönose 1
(N=182)



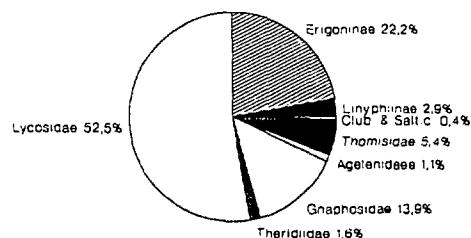
Zönose 2
(N=299)



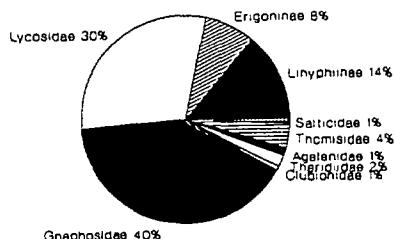
Zönose 3
(N=386)



Zönose 4
(N=446)



Zönose 5
(N=420)



Zönose 6
(N=287)

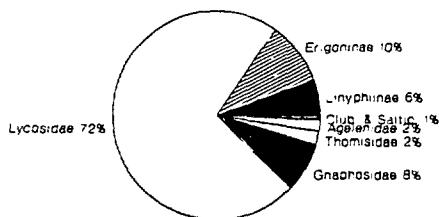


Abb. 8a-f: Individuenhäufigkeit der Familien innerhalb der Zönosen 1 - 6.

Theridiidae mit 2 %. Gnaphosidae und Thomisidae haben also beide einen Zuwachs von 10 % erfahren, während sich bei den anderen Familien der Anteil verringert hat.

In Zönose 4 treten alle acht auf dem Gletschervorfeld gefundenen Spinnenfamilien auf (Abb. 8d). Dominiert wird die Zönose von den Lycosidae mit knapp 50 %. Ein Viertel machen die Linyphiidae aus. Die Gnaphosidae haben einen Anteil von über 10 %, die Thomisidae über 5 %. Alle anderen Familie liegen unter 2 %.

Auch in Zönose 5 (Abb. 8e) kommen alle Familien vor. Hier haben die Gnaphosidae den größten Anteil mit 40 %. Der Lycosidaeanteil beträgt 30 %, der der Linyphiidae etwas über 20 %. Die verbleibenden Familien kommen jeweils nur auf einen Anteil der zum Teil erheblich unter 5 % liegt.

In der zuletzt zu beschreibenden Zönose 6 (Abb. 8f) haben die Lycosidae einen stark dominierenden Anteil von 72 %, die Linyphiidae 16 % und die Gnaphosidae 8 %. Thomisidae, Ageleidae, Clubionidae und Salticidae liegen mit ihrem Dominanzwert zwischen 0,5 und 2 %. Theridiidae kommen in dieser Zönose keine vor.

4.6.4. Dominanzstruktur der Spinnenarten in den Zönosen (Abb. 9):

Zönose 1 (Abb. 9a) wird mit 66 % von *Diplocephalus helleri* (Linyph.) dominiert. Die nächst häufige Art liegt schon weit unter 10 % und heißt *Scotinotylus antennatus* (Linyph.). Alle weiteren 19 Arten, die in dieser Zönose gefunden worden sind, haben jeweils einen Anteil von unter 5 %.

In Zönose 2 (Abb. 9b) kommen zwei Arten häufiger vor: *Pardosa saturatior* (Lyco.) mit 26 % und *Diplocephalus helleri*, die einen etwa 10 % kleineren Dominanzwert besitzt. Über 5 % liegen noch *Scotinotylus antennatus*, *Leptophantes monticola* (Linyph.) und *Drassodes lapidosus* (Gnaph.).

In Zönose 3 (Abb. 9c) hat sich das Bild der Dominanzstruktur ziemlich verändert. Die Arten, die in der vorigen Zönose die höchsten Werte hatten, liegen nun bei Werten von 4 % bzw. sogar nur bei 1,5 %. Mit 24 % hat *Erigone cristatipalpus* (Linyph.) die höchste Dominanz. Ansonsten haben nur noch drei Arten aus drei verschiedenen Familien einen Wert von über 5 %. *Pardosa oreophila* (Lyco.) hat 19 %, *Drassodes lapidosus* (Gnaph.) 13 % und *Xysticus desidiosus* (Thomi.) 10 %.

Zönose 4 (Abb. 9 d) wird nur von einer Art deutlich dominiert. Es ist die Lycosidae *Pardosa oreophila* mit etwas über 50 %. 6 weitere Arten sind ungefähr gleich verteilt mit einem Dominanzwert zwischen 5 und 9 %. Es handelt sich um die Arten *Araeoncus anguineus* (Linyph.), *Gnaphosa badia* (Gnaph.), *Tiso vagans* (Linyph.), *Drassodes lapidosus* (Gnaph.), *Erigone cristatipalpus* und *Xysticus desidiosus*. Die restlichen 19 vorkommenden Arten haben Werte unter 2 %.

In Zönose 5 (Abb. 9e) dominieren große am Boden lebende und jagende Spinnen. Es sind dies *Pardosa oreophila* (29 %), *Drassodes lapidosus* (22 %) und *Gnaphosa badia* (12 %). Über 5 % liegt noch *Meioneta gulosa* (Linyph.). Alle weiteren Arten haben wieder einen zum Teil deutlich unter 4 % liegenden Anteil.

Zönose 6 (Abb. 9f) wird wie Zönose 4 eindeutig von *Pardosa oreophila* dominiert, nur daß sie jetzt sogar einen Anteil von über 70 % hat. Zweit und dritt häufigste Arten sind *Tiso vagans* und *Drassodes lapidosus*, die gerade noch einen Wert über 5 % erreichen.

4.7. Ergebnisse der Fallengruppen:

In diesem Kapitel wird das kleinräumige Auftreten der häufigsten Arten (dieselben wie in Kapitel 4.5.) auf dem Hornkees-Gletschervorfeld behandelt. Hierzu wurde die kleinste Einteil-

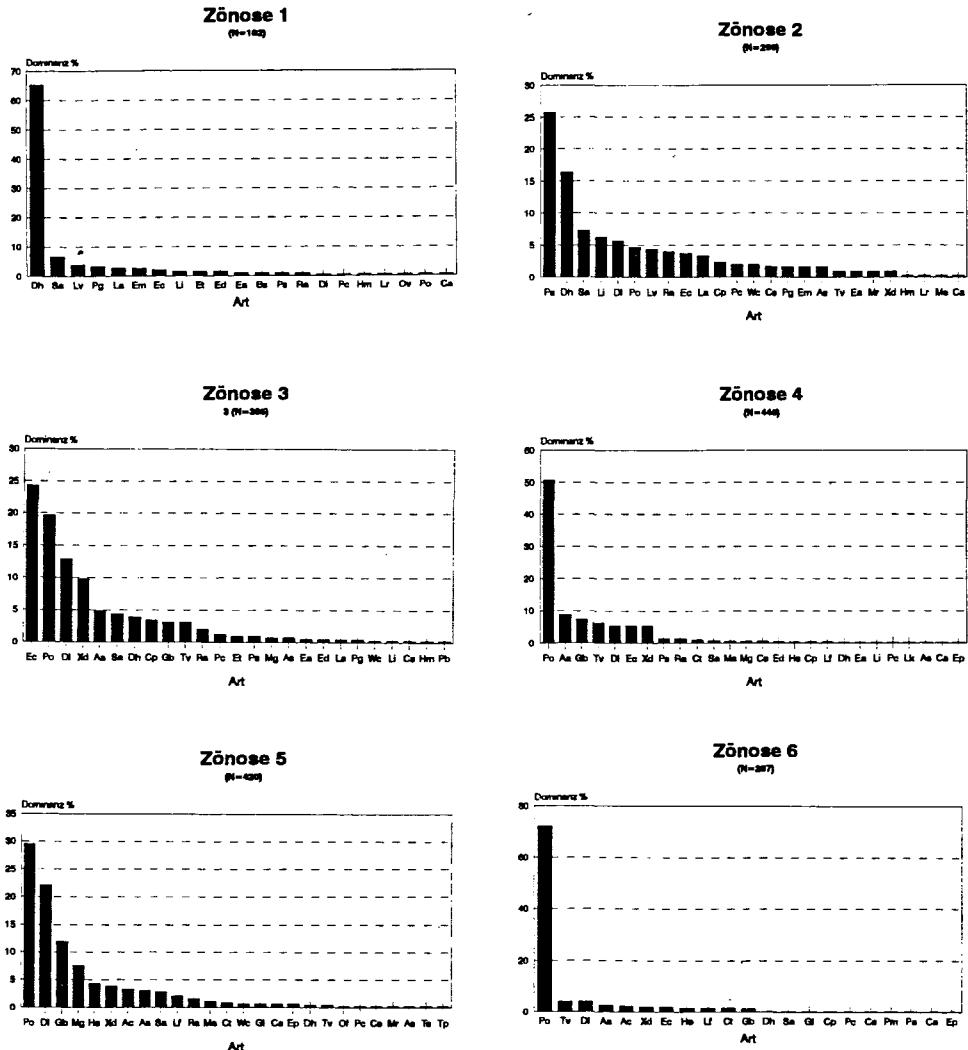


Abb. 9a-f: Dominanzstrukturen der Spinnenarten in den Zönosen 1 - 6. Abkürzungen: siehe Abb. 6.

lung des Vorfeldes gewählt, d.h. die Einteilung in die Fallengruppen, weil diese die Verteilung der jeweiligen Arten am genauesten wiedergibt.

Abb. 10 gibt die Anzahl Individuen pro Fallengruppe wieder. Es zeigt sich, daß in der oberen Hälfte des Gletschervorfeldes viel weniger Individuen als in der unteren gefangen worden sind. Dagegen ist der Unterschied in der Artenzahl der Fallengruppen nicht groß (Abb. 11).

Die Häufigkeitsverteilung (Dominanzen) der häufigsten Arten in den Fallengruppen sind in Abb. 12 dargestellt. Sie geben einen guten Einblick darüber, wie diese Arten kleinräumig im Bereich des Gletschervorfeldes verbreitet sind.

Individuen/Fallengruppe (N=2020)

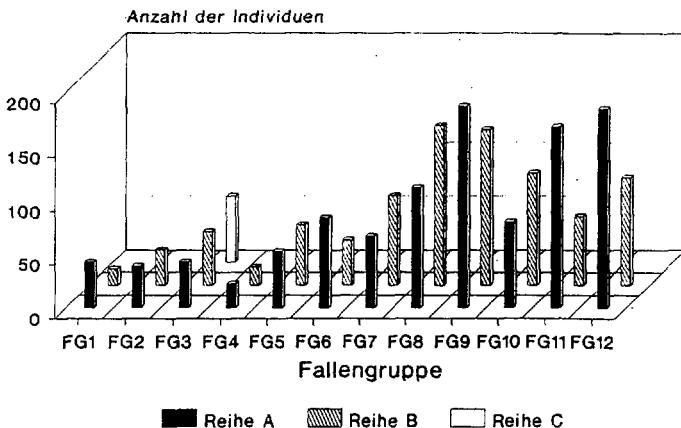


Abb. 10: Summen aller Individuen pro Fallengruppe der drei Fallenreihen.

Arten/Fallengruppe

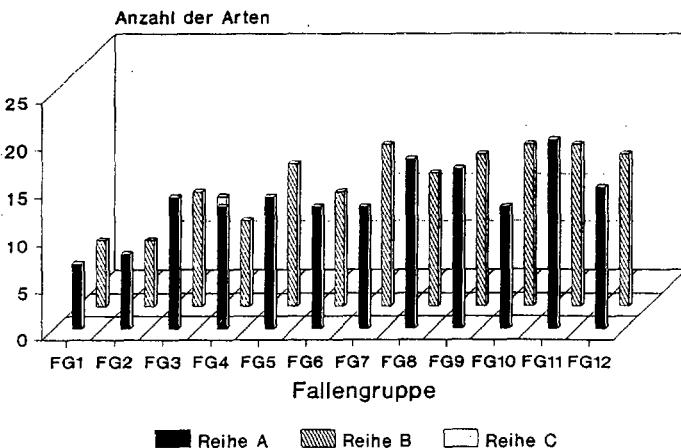


Abb. 11: Summen aller Arten pro Fallengruppe der drei Fallenreihen. Man sieht, daß die Artenzahlen vom Gletscherrand talabwärts kontinuierlich zunehmen.

4.8. Angaben zur Biologie der gefundenen Spinnenarten:

Die Dominanzstrukturen von Tierzönosen, wie sie für die Spinnenzönosen des Gletschervorfeldes am Hornkees in Kapitel 4.5. beschrieben wurden, hängen von den ökologischen Ansprüchen ihrer Mitglieder ab. Um etwas über den Lebensraum einer Zönose aussagen zu können, muß man also die Biologie ihrer Mitglieder berücksichtigen. Den Literaturangaben zufolge (HEIMER & NENTWIG 1991 und HÄNGGI et al. 1995) können 21 Arten des Hornkees-Vorfeldes als spezielle Gebirgsarten mit einem Verbreitungsschwerpunkt > 1000 m gelten. Viele davon sind so-

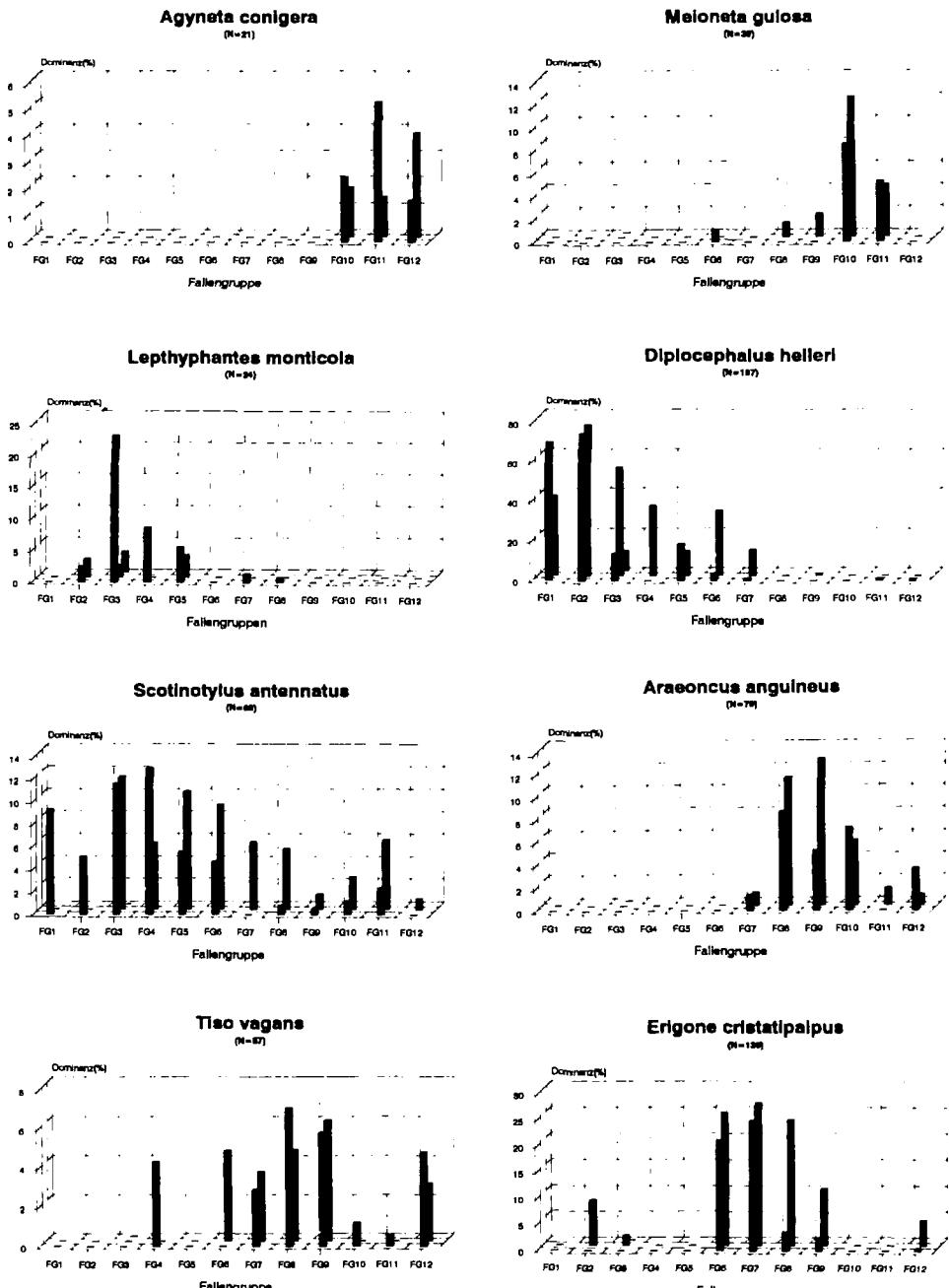
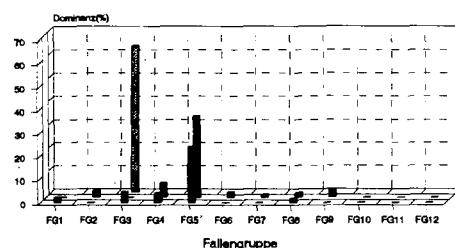


Abb. 12a-o: Häufigkeitsverteilung (Dominanzwerte) häufiger Arten in den jeweiligen Fallengruppen aus den drei Fallenreihen. Auch hier zeigt sich, daß die meisten Arten sich in ihrer kleinräumigen Verteilung auf bestimmte Bereiche des Gletschervorfeldes beschränken.

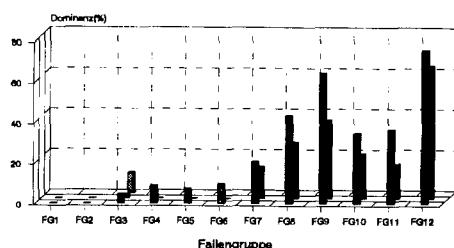
Pardosa saturator

(N=20)



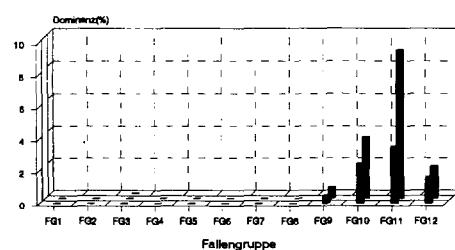
Pardosa oreophila

(N=646)



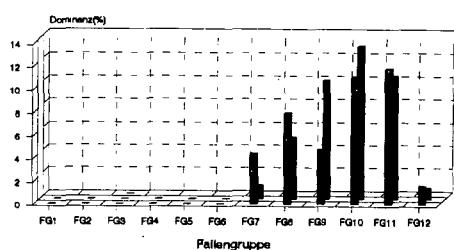
Haplodrassus signifer

(N=20)



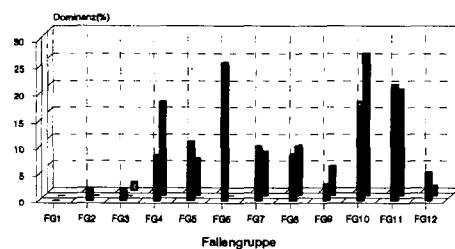
Gnaphosa badia

(N=20)



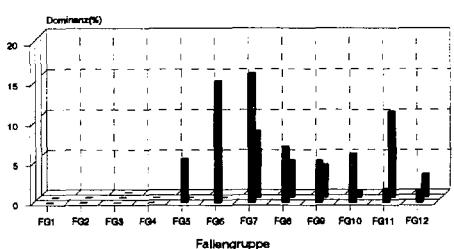
Drassodes lapidosus

(N=197)



Xysticus desidiosus

(N=87)



Robertus arundineti

(N=38)

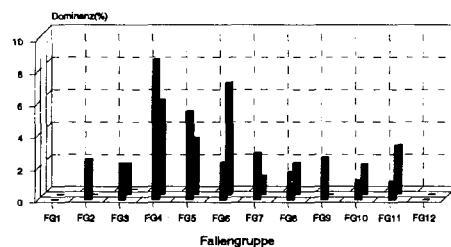


Abb. 12 (i-o) Fortsetzung

Tab. 10: Verhältnis "Spezialisten" zu "Generalisten" in den einzelnen Zönosen.

Zönose	"Spezialisten"	:	"Generalisten"
Z 1	1,00	:	1,33
Z 2	1,00	:	1,08
Z 3	1,50	:	1,00
Z 4	1,00	:	1,00
Z 5	1,00	:	1,17
Z 6	1,00	:	1,62

gar nur auf die Alpen beschränkt (alpisch-alpin). Die restlichen 25 Arten kommen jeweils in recht unterschiedlichen Lebensräumen vor und sind nicht nur auf die alpine Region beschränkt. In Tabelle 10 sind die Verhältnisse zwischen "Spezialisten" und "Generalisten" in den jeweiligen Zönosen angegeben.

Es zeigt sich, daß nur in Zönose 3 im Verhältnis mehr "Spezialisten" vorkommen, ansonsten überwiegen die "Generalisten" mit Ausnahme der Zönosen 2 und 4, wo sich beide die Waage halten.

5. Diskussion:

5.1. Besonderheiten der Gletschervorfelder unter besonderer Berücksichtigung der Sukzessionsvorgänge auf dem Hornkeesvorfeld:

KINZL konnte anhand von Beobachtungen und Kartierungen an Hunderten von Gletschern Gesetzmäßigkeiten und typische Züge des Gletschervorfeldes aufdecken, so z.B. die Größenordnung der verschiedenen Gletscherhochstände, die Größenverhältnisse der Wälle, das Verhältnis der Korn- und Blockgrößen des Schuttes und die Reife der Vegetationsbedeckung (HEUBERGER 1977).

Die in solchen Höhen charakteristische kurze Vegetationsperiode bedeutet, daß die Tiere innerhalb kürzester Zeit ihr Paarungs- und Fortpflanzungsgeschäft erledigen müssen. Ist der Frühling und Sommer warm und trocken, so geschieht dies ohne Probleme. Sind sie aber extrem kalt und verregnet, so können einige Arten Schwierigkeiten bekommen, noch vor dem ersten dauerhaften Schnee ihren Zyklus beendet zu haben. Das Mikroklima auf dem Vorfeld ist besonders kontrastreich, wobei der Temperaturgang, der auch ein sichtbarer Ausdruck des Strahlungs- und Wärmeflusses ist, an erster Stelle steht (FRANZ 1979). Während des Tages sind Schwankungen von 15°C auf dem Vorfeld des Hornkees keine Seltenheit.

JANETSCHKEK (1949) teilt die Tierwelt der Gletschervorfelder nach ihrer horizontalen Verbreitung in drei Kategorien ein:

1. in kosmopolitische Formen,
2. in Formen mit Vorkommen in den Alpen und verschiedensten anderen ökologisch ähnlicher Gebieten (großer Prozentsatz boreoalpiner oder sogar arkoalpiner Arten), und
3. in alpisch-endemische Arten.

Sie ist also eine Mischfauna, deren Herkunft vielseitig ist. Besonders interessant sind dabei die alpisch endemischen Arten, deren Verbreitung sich auf die alpinen oder sogar nivalen Stufen oberhalb der Waldgrenze beschränkt. Nach Literaturangaben gehören folgende von uns gefundene Spinnenarten dazu: *Centromerus subalpinus*, *Lepthyphantes fragilis*, *Lepthyphantes kotulai* (ungeklärt), *Lepthyphantes variabilis*, *Meioneta ressli*, *Araeoncus anguinatus*, *Scotinotylus antennatus*, *Pardosa giebeli*, *Pardosa saturatior* und *Theridion petraeum*.

Es erhebt sich die Frage, ob für einige dieser Arten ein autochthones Vorkommen, d.h. ein Überdauern der Eiszeit nur innerhalb der Alpen, in Betracht kommt, ohne daß sie im Vorland der Diluvialvergletscherung vertreten waren. Gemeint ist also ein Überdauern der Eiszeit auf sogenannten Firninseln (Nunatakker), d.h. lokalklimatische günstige, südgelegene und schneefreie Örtlichkeiten der Alpen mit einer pflanzlichen Besiedelung (STEINBÖCK 1938, HOLDHAUS 1954, JANETSCHEK 1956, SCHMÖLZER 1962, LINDROTH 1970, THALER 1976, 1980, 1988). Die gute Verbreitungsmöglichkeit jeder dieser genannten Spinnenarten, die sich ja mittels eines Flugfadens über weite Strecken, von Gipfel zu Gipfel, aber auch vom Tal in die höchsten Bergregionen durch die Luft tragen lassen können, erschweren einen Nachweis einer inneralpinen Eiszeitüberdauerung für Spinnen sehr. Außerdem hat keine der genannten Arten im zentralalpinen Bereich eine so enge Verbreitung, daß dort ihr heutiges Vorkommen bereits präglazial mindestens bezogen auf die letzte Eiszeit zwingend angenommen werden muß.

Eine entscheidende Besonderheit des Gletschervorfeldes ist nun seine ständige Größenveränderung durch Zu- bzw. Abnahme des Gletschers (PATZEIT 1975). Gerade in diesen jüngst von Gletschern freigegebenen Arealen findet sich eine sehr gut charakterisierte Sukzession von Zönosen (JANETSCHEK 1949, FRANZ 1979, BALLANTYNE & BENN 1994).

Im vorliegenden Falle beginnt die Sukzession mit der Besiedlung des vegetationslosen, unter dem Gletscher hervortretenden Schuttens und endet mit einer (in den Vorfeldern nicht oder selten erreichten) Klimax, die je nach Höhenlage und Exposition verschieden sein wird und im Untersuchungsgebiet zur Ausbildung von Tiergemeinschaften der hochalpinen Grasheide oder von Wald führt. In einer seiner Arbeiten hebt JANETSCHEK (1949) vor allem zwei wichtige Charakteristika der tierischen Wiederbesiedlung heraus:

1. Die spezifische Besiedlung eines Standortes mit zuwandernden Formen ist von den bereits vorhandenen Zönosen des reicher besiedelten Gebietes, von dem aus auch die Einwanderung erfolgt, abhängig, d.h. wenn also eine weit vorgeschrittene Stadialzönose die Besiedelung einer jüngeren unmittelbar benachbarten zu stellen hat, so erfolgt die Besiedelung mit den zur Verfügung stehenden Tierformen, obwohl bei normalem Sukzessionsablauf diese Formen erst später an die Reihe kämen.
2. Die Pflanzensoziationsmosaike, die durch z.T. geringfügige ökologische Ursachen hervorgerufen sein können, stellen ihrerseits örtlich bedeutende ökologische Voraussetzungen für Unterschiede in der Tierbesiedlung dar.

Im weiteren sollen nun die ermittelten Daten mit denen aus der 1958 erschienenen Arbeit von JANETSCHEK verglichen werden. Der Autor hatte ebenfalls eine Untersuchung des Hornkeesvorfeldes, allerdings der Jahre 1946/49, vorgenommen. Es soll versucht werden, die neu gewonnenen Daten zu den Spinnenzönosen in sein damals erarbeitetes Schema der Hauptsukzessionsserien einzuordnen.

JANETSCHEK (1958) hat beim Aufstellen seines Sukzessionsschemas mit der Einteilung des Gletschervorfeldes in Pflanzenzonen begonnen, da von der vorhandenen Vegetation die tierische Besiedlung abhängig ist. Bei JANETSCHEK (1958) begann die pflanzliche Sukzession 1946/49 am Gletscherrand mit einer makrophytenleeren Zone, in der es nur im gletschernahen Feuchtbereich Bodenalgen gab. Dieser Zone, die er Pflanzenzone 0 nennt, schloß sich ein Bereich an, in dem sich der Schutt bereits leicht gesetzt hatte, was eine Lebensmöglichkeit für eine Initialflora gab (Pflanzenzone J). Diese beiden ersten Pflanzenzonen hatte das Hornkeesvorfeld in unseren Untersuchungsjahren 1987/88 nicht aufzuweisen. Vielmehr begann es am Gletscherrand mit einem Pionierverein auf Locker- und Ruhschutt-Rohboden, welches eine *Pholia* spec. - *Cerastium uniflorum*-Soziation darstellt und der Pflanzenzone I nach JANETSCHEK (1958) entspricht. Diese Zone verlief 1987/88 über die Ökotope I, II, III und IV. 1946/49 reichte sie bis an die Endmoräne von 1920. Die Ökotope V, VI, VII und VIII entsprechen in unseren Untersuchungsjahren der Pflanzenzone II nach JANETSCHEK (1958) und beinhalten eine Mosaikvegetation auf einem

Ruhschutt-Übergangsboden mit der für sie charakteristischen *Trifolium pallescens-Rhacomitrium canescens*-Soziation. Dieser Bereich hatte in den Jahren 1946/49 eine Ausdehnung, die weit über die Endmoräne von 1890 hinausreichte (JANETSCHEK 1958). Im Zuge der Schuttsetzungs-, Kornscheidungs- und Humifizierungsprozesse unter Zunahme von Deckung und Artenzahl geht die Zone II in die nach JANETSCHEK (1958) beschriebenen Pflanzenzone III über und stellt den Übergang zur Schlußvegetation auf Übergangsböden dar. Sie beginnt 1987/88 bereits bei der Endmoräne von 1920 und beinhaltet die für diese Zone charakteristischen unreife *Rhododendron*-Weide-Komplexe. Für die pflanzliche Hauptsukzession ergibt sich folgende, für beide Untersuchungen gültige, schematische Übersicht (JANETSCHEK 1958):

- (Zone 0) Mikrophytenvereine der Breimoräne
- (Zone J) Initialflora auf Lockerschutt-Rohboden
- Zone I *Pholia spec.-Cerastium uniflorum*-Soziation (Pionierverein auf Locker- bis Ruhschutt-Rohboden)
- Zone II *Rhacomitrium canescens-Trifolium pallescens*-Soziation (Mosaikvegetation auf Ruhschutt-Übergangsböden)
- Zone II Unreife *Rhododendron*-Weide-Komplexe (Übergang zur Schlußvegetation, auf Übergangsböden)

Wie kommt es nun aber, daß in unseren Untersuchungsjahren keine Zone 0 und J zu finden ist?

Betrachtet man die jüngste Vorgeschichte des Hornkeesvorfeldes in beiden Untersuchungen, so wird man feststellen, daß sie recht unterschiedlich verlaufen ist. Während sich der Gletscher bei JANETSCHEK seit 1920 bis zum Zeitpunkt seiner Untersuchung immer mehr zurück gezogen hatte (1920 - 1949 ca. 430 m), befand er sich die letzten 20 Jahre vor unserer Untersuchung auf einem Vorstoß (1949 - 1968 Gletscherrückgang von ca. 530 m, 1968 - 1987 Vorstoß von ca. 175 m). Daraus folgt, daß das Gletschervorfeld während des Untersuchungszeitraumes um etwa 350 m länger war als bei JANETSCHEK im Jahre 1949 und die Ökotope I - VIII schon 30 - 70 Jahre (Ökotop IX noch länger) vom Gletschereis frei sind. Dies erklärt, warum es zum Zeitpunkt unserer Untersuchung keine makrophytenfreie Pflanzenzone und keine Zone mit einer Initialflora gab, da diese durch den 20 Jahre lang andauernde Vorstoß des Gletschers unter der Eisdecke begraben worden sind. Aus diesem Grund beginnt unsere Sukzessionsserie auch erst im Bereich der Pflanzenzone I. In Anbetracht dessen, daß das Gletschervorfeld "vor kurzem" noch ungefähr 175 m länger war, kann man annehmen, daß ein erheblicher Teil dieser Zone I durch den Gletscher zugedeckt wurde. Die Zone II hat sich seit 1946 ebenfalls gletscherwärts verschoben und liegt nun weit innerhalb der Endmoräne von 1920. Dies läßt sich erklären, wenn man bedenkt, daß diese Zone bereits seit grobgeschätzten 70 Jahren vom Eis befreit ist. Insofern war genügend Zeit, um für ihre typische Pflanzensoziation einen geeigneten Lebensraum entstehen lassen zu können. Das gleiche gilt auch für die Pflanzenzone III, die zu unserer Untersuchungszeit ja schon bei der Endmoräne von 1920 beginnt. Es ist sicher interessant zu vermerken, daß 1989 - 1992 wieder ein Rückgang des Gletschers zu verzeichnen war und daß der Gletscher um ca 15 - 20 m zurückgewichen ist. Damit wurde eine Fläche wieder frei gegeben, die also mindestens 8 - 10 Jahre von Eis bedeckt war. Auf diese Weise ist eine Zone 0 und J im Sinne von JANETSCHEK wieder neu entstanden.

Wie sieht nun die tierische Hauptsukzession auf dem Hornkeesvorfeld 1987/88 im Vergleich zu 1946/49 aus? Die durchgeführte Clusteranalyse ergab eine Einteilung des Gletschervorfeldes bis zur Endmoräne von 1890 in 6 verschiedene Spinnen-Zönosen. Da viele Tierarten mehr oder weniger polytop sind, ist für den ökologischen Charakter des betreffenden Standortes, also auch für die Charakterisierung der zugehörigen Tiergemeinschaft, nicht so sehr sein Artenbild, sondern das quantitative Verhältnis der Arten maßgebend (JANETSCHEK 1949). Deshalb wird zur weiteren Betrachtung die Dominanzstruktur der von uns gefundenen Spinnenarten in den einzelnen Zönosen herangezogen.

Die Zönose 1 wird eindeutig von der Linyphiidae *Diplocephalus helleri* (bei JANETSCHEK (1958) noch mit *Plaeiocraerus helleri* benannt) dominiert. Es handelt sich hierbei um die cha-

rakteristische, terriole Spinne der jüngsten Tiergemeinschaft der Lockerschutt-Rohböden (JANETSCHKEK 1949). Ihre erste Ansiedlung erfolgt in jenem Altersstreif, in dem zwischen Steinwälzen in lehmig verbackenen Blockwinkeln die ersten reichereren Moosanflüge und Graskeimlinge zu finden sind. Im vegetationslosen Bereich völlig fehlend ist sie also mit dem gleichzeitigen Auftreten der ersten Pflänzchen überall anzutreffen. Auffällig an dieser Zönose ist, daß es fast nur Kleinspinnen (94 % der gefangenen Individuen) gibt. Der häufigste größere Räuber, der auch typisch für die höchste alpine Region ist, ist die Wolfspinne *Pardosa giebeli*. So erscheint es sinnvoll, diese Zönose 1 *Diplocephalus helleri-Pardosa giebeli*-Zönose zu nennen. Da durch den in diesem Teil des Vorfeldes bereits fortgeschrittenen Aufbau der Vegetation ein genügend großes Beutespektrum, auch für größere Räuber, angenommen werden kann, so stellt sich die Frage, ob nicht der Konkurrenzdruck, vor allem von Carabiden, Grund für das mangelnde Auftreten an größeren Spinnen sein könnte.

Die Zönose 2, die ebenfalls noch auf Lockerschutt-Rohboden zu Hause ist, wird durch die zwei Arten *Pardosa saturatior* (entspricht *Pardosa wagleri atra* bei JANETSCHKEK 1958) und, wie in der Zönose zuvor, *Diplocephalus helleri* charakterisiert. *Pardosa saturatior* ist eine für die innersten, gletschernächsten Moränenzonen typische Form. Ihre Vorliebe gilt dem groben, vegetationslosen bis -armen Schutt, hält sich aber besonders gerne im groben Geröll an den Gletscherbächen auf. Wie *Diplocephalus helleri* ernährt sie sich in diesem extremen Lebensraum von Collembolen und Dipteren (JANETSCHKEK 1949). Aufgrund ihrer Leitformen benennen wir diese Zönose 2 als *Pardosa saturatior-Diplocephalus helleri*-Zönose.

Von Zönose 2 zu Zönose 3 besteht nun ein gewaltiger Sprung in der Spinnenfauna, weil sich die Dominanzverteilung aber auch das Artenspektrum selbst sehr stark verändern. Zu erklären ist dieser Umstand mit dem gleichzeitigen Wechsel von Pflanzenzone I zu Pflanzenzone II. Das heißt der Lockerschutt-Rohboden wird hier vom Ruhschutt-Rohboden abgelöst. Eine Leitform in dieser Zönose ist eine Art, die für JANETSCHKEK bei seiner Untersuchung 1946/49 noch unbekannt war. Es ist dies die Linyphiidae *Erigone cristatipalpus*. Die zweite Leitform stellt die Lycosidae *Pardosa oreophila* dar. Ebenfalls häufig kommen noch die Gnaphosidae *Drassodes lapidosus* und die Thomisidae *Xysticus desidiosus* vor. Besonders das, von dieser Zönose an, talaus häufige Auftreten von *Xysticus desidiosus* zeigt die Fortgeschrittenheit von Pflanzenzone II und III, da diese Art streng an geschlossene Vegetation mit konstanter Feuchtigkeit gebunden ist (JANETSCHKEK 1949). Betrachtet man nun Zönose 3, 4, 5 und 6 vergleichend, so stellt man fest, daß sich im Artenspektrum wie in der Dominanzverteilung Zönose 3 und 5 sowie Zönose 4 und 6 sehr ähneln. Zönose 3 und 5 haben einen eher "normalen", d.h. stufenförmigen Verlauf der Dominanzstruktur, während Zönose 4 und 6 eine hochdominierende Art, in beiden Fällen *Pardosa oreophila*, haben, die auch in den Zönosen 3 und 5 an der Spitze steht. Alle weiteren in diesen vier Zönosen häufiger auftretenden Arten sind solche, die entweder keinen bestimmten Gesellschaftsanschluß zeigen, wie *Gnaphosa badia* oder solche, die auf Standorte mit hoher Pflanzendeckung angewiesen sind, wie *Drassodes lapidosus*, *Xysticus desidiosus* und *Araeoncus anguineus* (JANETSCHKEK 1949). *Meioneta gulosa*, welche besonders häufig in Zönose 5 auftritt, ist nach HELLER & DALLA TORRE (1882) eine Leitform der Zönosen des Ruhschutt-Rohbodens und zeigt eine Vorliebe für Schutt mit bereits reicherer Pflanzendeckung aus Gräsern und Kräutern.

Durch die Ähnlichkeit der vier zuletzt besprochenen Zönosen sehen wir uns veranlaßt, sie in einer einzigen großen Zönose zusammenzufassen. Nach ihrer Besiedlung benennen wir sie *Pardosa oreophila-Xysticus desidiosus-Araeoncus anguineus*-Zönose.

In Abb. 13 werden nun die gewonnenen Ergebnisse denen von JANETSCHKEK (1958) gegenübergestellt. Da JANETSCHKEK die gesamte Fauna 1946/49 untersucht hatte, traten in seinen Zönosen auch Leitformen aus anderen Tiergruppen auf, was unter anderem auch die feinere Gliederung des Tiersukzessionsschemas erklärt. Denn viele von ihm aufgeführte Tierarten sind viel mehr vom Untergrund und der bestehenden Vegetation abhängig als die räuberischen Spinnen

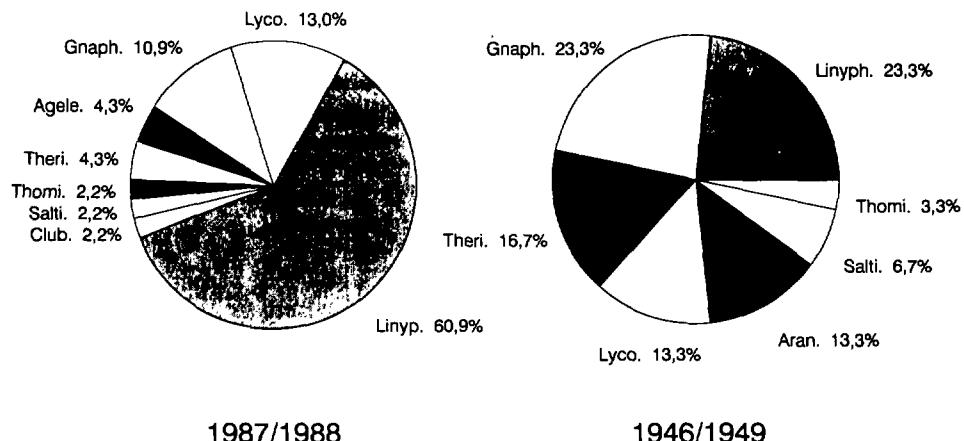


Abb. 13: Vergleich der Artenanteile der Spinnenfamilien auf dem Hornkees-Vorfeld der Jahre 1987/1988 (eigene Untersuchung) und 1946/1949 (JANETSCHKEK 1958).

und daher auf einen mehr oder weniger definierten Lebensraum beschränkt. Für das Auftreten der Spinnen ist vor allem das Beutespektrum verantwortlich, welches den deutlichen "Faunensprung" zwischen Zönose 2 und Zönose 3 erklären könnte. Denn mit dem Übergang vom pflanzenarmen Lockerschutt-Rohboden zum pflanzenreichen Ruheschutt-Rohboden steigt das übrige Artenspektrum und damit das Beuteangebot erheblich an. Zusätzlich spielt bei den Spinnen das Mikroklima eine wichtige Rolle (JANETSCHKEK 1949), auf das aber in dieser Untersuchung nicht näher eingegangen werden konnte. Auf das 1987/88 vorgefundene Artenspektrum der Spinnen im Vergleich zu dem von JANETSCHKEK 1946/49 vorgefundene wird später gesondert eingegangen.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß sich der allgemeine Faunenwechsel von Zönose zu Zönose durchaus als sukzessive Änderung im vorher definierten Sinn interpretieren läßt. Von diesem Komplex sind besonders die Bodenbeschaffenheit, der Humusgehalt, die Art und der Deckungsgrad des Bewuchses sowie das daraus resultierende Mikroklima hervorzuheben. Dabei wirken alle Faktoren mit zunehmender Gletscherentfernung und zunehmendem Bodenalter, und mit ihm Vegetationsdichte und -höhe, im Sinne einer Ausbildung hochalpiner Wiesengemeinschaften als Klimaxformation. Zum Zeitpunkt der Untersuchung fanden sich ripikole Initial- und Pionierspinnengemeinschaften auf Lockerschutt-Rohboden sowie eine ausgeprägte Übergangsspinnengesellschaft, welche die Pioniergesellschaft des Lockerschutt-Rohbodens ablöst. Während für viele Tierformen eine enge Bindung an Bodenbeschaffenheit und Mindestmaße an Humusgehalt sowie Bindung an Pflanzendecken bestimmter Art und Minimaltemperaturen (JANETSCHKEK 1949) nötig sind, ist für räuberische Formen offenbar eine weitgehende Nahrungspezialisierung neben klimatischen Faktoren für ihr Auftreten wesentlich. Darüber hinaus ist für frühe Sukzessionsstadien bei Spinnen typisch, daß die zunächst zahlenmäßig bedeutenden Arten gleichsam ausgewechselt werden (HEYDEMANN 1961, MADER 1985, KOBEL-LAMPARSKI 1989). Durch dieses Auswechseln kommt es dazu, daß 2 Sukzessionsstadien eine Zeitlang nebeneinander existieren, wodurch die Anzahl der Arten mit mittlerer Häufigkeit zunimmt. Dies entspricht im übrigen den Vorhersagen von Sukzessionen im Sinn von MARGALEF (1963). Die ermittelten Abfolgen der pflanzlichen und tierischen Sukzession auf dem Hornkeeswvorfeld 1987/88 stimmen weitgehend mit denen von JANETSCHKEK (1958) überein und lassen sich gut in seine Hauptsukzessionsschemata einordnen. Die geringfügigen Unterschiede beruhen auf der zeitli-

Tab. 11: Schema der tierischen Hauptsukzession auf dem Hornkeesvorfeld der Jahre 1946/49 (JANETSCHKEK 1958) und 1987/88 (nur Spinnen). Die wissenschaftlichen Namen bei JANETSCHKEK (1958) wurden der aktuellen Nomenklatur angepaßt.

(* = Curculionidae, ** = Staphylinidae, *** = Lumbricidae, + = Elateridae, ++ = Acrididae). Abkürzungen: Bostad = Bodenstadium, Pflzone = Pflanzenzone, Tierzo46 = Tierzone 1946/1949, Tierzo88 = Tierzone 1987/1988, LR = Lockerschutt-Rohboden, RR = Ruhschutt-Rohboden.

Bostad	Pflzone	Tierzo46	Zoozönosen des Hornkeesvorfeldes in den Jahren 1946/1949	Tierzo88 in den Jahren 1987/1988
LR	0	Ia	<i>Pardosa saturator-</i> <i>Nebria jockischii</i> -Zönose	
LR	J	Ib	<i>Pardosa saturator-</i> <i>Fleutiauxellus maritimus</i> + Zönose	<i>Diplophalus helleri-</i> <i>Pardosa giebeli</i> -Zönose
LR	I	IIa	<i>Robertus truncorum-</i> <i>Dichotrichelus vulpinus</i> *- Zönose	<i>Pardosa saturator-</i> <i>Diplophalus helleri</i> -Zönose
RR	II	IIb	<i>Robertus truncorum-</i> <i>Amischa analis</i> **-Zönose	
RR	II	IIIa	<i>Pardosa oreophila-</i> <i>Dendrobaena octaedra</i> ***- Zönose	<i>Pardosa oreophila-</i> <i>Xysticus desidiosus</i> - <i>Araeoncus angulosus</i> - Zönose
RR	III	IIIb	<i>Formica fusca-</i> <i>Gomphocerus sibiricus</i> ++- Zönose	

chen Veränderung des Gletschers und der Tatsache, daß JANETSCHKEK (1958) zur Aufstellung seines Schemas zur tierischen Wiederbesiedlung die gesamte Fauna herangezogen hat.

5.2. Vergleich der Spinnenfauna des Hornkeesvorfeldes der Jahre 1946/49 und 1987/88

JANETSCHKEK (1958) sammelte seine Daten in den Jahren 1946 und 1949, während die neu vorliegenden Daten aus den Jahren 1987 und 1988 stammen. Dazwischen liegt ein Zeitraum von gut 40 Jahren, in dem, wie sich zeigen wird, das Hornkeesvorfeld nicht nur in Größe – es ist durch Vorstoß und Rückzug des Gletschers um insgesamt 350 m länger geworden – und Bewuchs, sondern auch in der Spinnenfauna sehr verändert hat.

Die Verteilung der Arten auf die Familien war in den Jahren 1946/49 deutlich homogener als in der jetzigen Untersuchungsperiode (Abb. 13). Von den 7 bei JANETSCHKEK auftretenden Familien (wir konnten 8 nachweisen) konnte eine Familie, nämlich die Araneidae, überhaupt nicht gefangen werden. Das mag allerdings an der im Allgemeinen völlig stationären Lebensweise der Familie liegen, die daher wenig Chancen hat, in die Fallen zu gehen. Die Linyphiidae machten 1946/49 einen deutlich geringeren Artanteil aus zugunsten der Gnaphosidae und Theridiidae, deren Anteil sogar über dem der Lycosidae stand. Agelenidae und Clubionidae wurden von JANETSCHKEK 1946/49 keine gefunden.

Vergleicht man das Artenspektrum der gefundenen Spinnentiere, so findet man unter den von JANETSCHKEK gesammelten 30 Arten nur 14 Arten, die auch wir in den Fallen gehabt haben. Es handelt sich dabei um folgende Arten (in Klammer die Namen bei JANETSCHKEK):

<i>Meioneta gulosus</i>	<i>Euophrys petrensis</i>
<i>Diplocephalus (Plaeiocraerus) helleri</i>	<i>Pardosa saturatior (wagleri atra)</i>
<i>Lepthyphantes variabilis</i>	<i>Pardosa oreophila (saltuaria)</i>
<i>Centromerus pabulator</i>	<i>Drassodes lapidosus</i>
<i>Robertus (Ctenium) arundineti</i>	<i>Micaria alpina</i>
<i>Theridion petraeum</i>	<i>Haplodrassus signifer</i>
<i>Xysticus desidiosus</i>	<i>Gnaphosa leporina</i>

Dies ergibt beim Vergleich der Artengemeinschaft von damals und heute einen Sörensenquotient (QS) von 37 %. Dieser Quotient berücksichtigt nur die Anzahl der gemeinsamen Arten. Zum Vergleich mit drei weiteren von JANETSCHEK (1949) untersuchten Gletschervorfeldern der Ötztaler Alpen sind in Tabelle 12 die berechneten Sörensenquotienten angegeben. Wie kommt es nun, daß die Artenspektren des Hornkeesvorfeldes aus den Jahren 1946/49 und den Jahren 1987/88 jeweils ähnlicher mit anderen Gletschervorfeldern sind, als untereinander. Die Antwort liegt, abgesehen vom Ein- und Auswandern verschiedener Arten, in der unterschiedlichen Methodik der beiden Untersuchungen. JANETSCHEK untersuchte das Gelände im Juli und August und hatte damals nur Zeitfänge, Kätscherfänge und Automatgesiebe einiger Bodenproben durchgeführt, aber nie, wie in dieser Untersuchung über einen längeren Zeitraum Bodenfallen aufgestellt. Dies erklärt das bei ihm hohe Auftreten von Theridiiden und vor allem das ungewöhnliche Vorkommen von Araneiden, da diese ihre Netze, mit Ausnahme dem Grobschuttbewohner *Theridion petraeum*, bevorzugt in der Vegetation, aber zumindest außerhalb des Bodens anlegen. Diese Tiere bewegen sich also sehr wenig am Boden und sind daher durch die Bodenfallen nicht erfaßt worden. Wie die Funde von JANETSCHEK belegen, kommen sie aber dennoch vor.

Tab. 12: Sörensenquotient der Gletschervorfelder des Niederjoch-, Hintereis- und Gepatschgebietes (Ötztaler Alpen) im Vergleich zu den gefundenen Spinnenarten des Hornkeesvorfeldes einmal der Jahre 1946/49 und der Jahre 1987/88.

	Hornkees 1946/49	Niederjoch	Hintereis	Gepatsch
Hornkees 1946/49	100 %	53 %	44 %	41 %
Hornkees 1987/88	37 %	46 %	45 %	40 %

Da JANETSCHEK seine Untersuchung nicht nur wie in der vorliegenden Untersuchung auf das Gebiet bis zur Endmoräne von 1890, beschränkt hatte, sondern bis zum "Stirnmoränenwall" von 1850 ausgedehnt hatte, bekam er auch solche Arten, die nur in Grasheiden- bzw. Zwergstrauchgemeinschaften auftreten, wie *Aculepeira ceropegia* und *Zelotes cliviculus*. Daß JANETSCHEK nur 7 Linyphiidenarten (bei uns 28 Arten) gefunden hat, liegt wohl an ihrer Kleinheit und daran, daß viele ihre Netze vor allem auf dem Vorfeld in Kleinhöhlen bauen. So hat man kaum eine Chance, ihnen zu begegnen bzw. sie ausfindig zu machen. Anders verhält es sich mit den Lycosiden. Da sie groß sind und tagaktiv herumlaufen, hätte JANETSCHEK neben seinen auch unbedingt unsere Arten finden müssen. So ist es erstaunlich, daß nur zwei Arten, *Pardosa saturatior (wagleri atra)* und *Pardosa oreophila (saltuaria)* in beiden Aufsammlungen vertreten waren.

6. Zusammenfassung:

Es wurden die Spinnengemeinschaften des Vorfeldes des Hornkees-Gletschers in den Zillertaler Hochalpen (Tirol) qualitativ und quantitativ-ökologisch erfaßt und beschrieben. Das untersuchte Gletschervorfeld selbst liegt im Bereich der Zentralgneise am Nordabfall des Zillertaler Alpenhauptkammes in einer Meereshöhe von ca 2000 - 2100 m und ist bei schwacher Neigung nach NW exponiert. Das Untersuchungsgebiet wird von Seitenmoränenwällen aus den Jahren

1850 bis 1600 begrenzt und durch die Gletscherzunge oben bzw. die Wälle aus den Jahren 1890 und 1920 unten abgeschlossen. Aufgrund der Höhenlage und der Gletschereisnähe finden sich im Untersuchungsgebiet extreme Lebensbedingungen, die durch kurze Vegetationsperioden (nur 3 - 4 Monate/Jahr) und tageszeitliche Temperaturschwankungen von 10 - 15°C gekennzeichnet sind. Wesentliche Ziele der Untersuchung der Spinnengemeinschaften waren:

- Beschreibung der Spinnengemeinschaften im gesamten Gletschervorfeld anhand der durch Bodenfallen über zwei Vegetationsperioden gewonnenen Daten.
- Betrachtung und Auswertung der Spinnenzönosen entlang des Altersgradienten im Gletschervorfeld. Hierbei sollte geprüft werden, ob die Zönosen vom Gletscherrand bis zur ältesten Moräne 1890 sich in der Weise verändern, daß sich dies als Sukzession interpretieren läßt.
- Die so gewonnenen Daten zu Spinnengemeinschaften sollten mit Angaben bei JANETSCHEK (1949) (Untersuchungen im selben Gebiet vor 35 - 40 Jahren) verglichen werden.
- Im Vergleich mit den ebenfalls dominierenden räuberischen Carabiden soll im Anschluß an die Bearbeitung durch GEREBEN (1991) der Frage nachgegangen werden, in wieweit sich Carabiden und Spinnen aus dem Weg gehen oder über andere Mechanismen einer ökologischen Sonderung dennoch syntop verbreitet sein können.

Das etwa 1000 m lange Gletschervorfeld wurde anhand geomorphologischer und pflanzlicher Kriterien in 9 Ökotope unterteilt. In drei zum Gletscherbach parallel und durch alle neun Ökotope verlaufenden Reihen waren 109 Fallen, 10 - 12 Tage pro Monat exponiert. Der Abstand der Fallen betrug ca. 20 m. Ziel dieser Reihen war es aufzuzeigen, ob es im Längsverlauf des Vorfeldes vom Gletscherrand bis zum Moränenwall 1920 bzw. 1890 eine Abfolge von Spinnengemeinschaften gibt, die einer dem Alter der Ökotope entsprechende Sukzessionsgenese entspricht. Die insgesamt 749 Bodenfallen-Fänge der Jahre 1987 und 1988 stammen aus einer entsprechenden Untersuchung der Laufkäfer durch GEREBEN (1991).

Als wesentliches Allgemeinergebnis konnte die Annahme von MARGALEFF (1963) bestätigt werden, daß in einer Zönose mit zunehmendem Alter der Ökotope die Arten- und Individuenzahlen zunehmen. Weitere Ergebnisse im einzelnen sind:

1. Auf den Gesamtfang bezogen gab es eine eudominante Art – die Lycosidae *Pardosa oreophila* – mit einer relativen Häufigkeit von 32,1 % und 8 subdominante Arten : *Drassodes lapidosus* (Gnaph.) (9,7 %), *Diplocephalus helleri* (Linyph.) (9,2 %), *Erigone cristatipalpus* (Linyph.) (6,9 %), *Gnaphosa badia* (Gnaph.) (4,9 %), *Pardosa saturatior* (Lyco.) (4,4 %), *Xysticus desidiosus* (Thom.) (4,3 %), *Araeoncus anguineus* (Linyph.) (3,9 %) und *Scotinotylus antennatus* (Linyph.) (3,4 %).
2. Um sukzessive Vorgänge auf dem Hornkeesvorfeld, bezogen auf die Spinnenfauna, aufzeigen zu können, wurde neben der Ökotopbetrachtung auch eine Clusteranalyse mit Gruppen von je 4 bzw. 5 Fallen durchgeführt. Sie sollte darüberhinaus klären, ob die Spinnen-Gemeinschaften der Fallengruppen sich mit denen der abgegrenzten Ökotope decken. Als Ergebnis konnten 6 talaus aufeinanderfolgende Spinnenzönosen beschrieben werden. Diese deckten sich nicht mit den Ökotopen. Dies zeigte, daß die Ökotope in sich nicht einheitlich besiedelt sind.
3. Diese Zönosen wurden mit den von JANETSCHEK in den Jahren 1946/49 gefundenen Zönosen der sukzessiven Besiedelung des Hornkeesvorfeldes verglichen. Die von uns ermittelte Abfolge der pflanzlichen und tierischen Sukzession auf dem Hornkeesvorfeld stimmt weitgehend mit der von JANETSCHEK überein und lassen sich gut in seine Hauptsukzessionsschemata einordnen. Die geringfügigen Unterschiede beruhen auf der zeitlichen Veränderung des Gletschers und der Tatsache, daß JANETSCHEK zur Aufstellung seines Schemas zur tierischen Wiederbesiedlung die gesamte Fauna herangezogen hatte.
4. Ein Spinnenfaunavergleich zwischen unseren und denen von JANETSCHEK 1946/49 gewonnenen Daten zeigt eine Übereinstimmung der Arten von nur 34 % (Sörensenquotient). Ursache dafür dürften neben dem zu erwartenden Ein- und Auswandern einiger Arten die ver-

schieden angewandten Methoden zur Erfassung der Fauna sein, was einen quantitativen wie qualitativen Vergleich sehr schwierig macht.

5. Wie aus dem Vergleich der Janetschek-Daten mit den heutigen hervorgeht, repräsentiert die jetzige Spinnenzönosen-Abfolge in Grenzen den Zustand zu Janetschek's Zeiten, lediglich dem Gletscherstand entsprechend parallel verschoben.
6. Insgesamt konnten für das Hornkeesvorfeld 32 neue Spinnen-Arten nachgewiesen werden.

Dank: Wesentliche Voraussetzung zur Durchführung dieser Arbeit war die Untersuchung von Frau Dr. Barbara Gereben-Krenn im Hornkees-Gletschervorfeld. Sie stellte uns das gesamte Fallenmaterial zur Verfügung. Hierfür und für zahlreiche Diskussionen sowie Anregungen haben wir ihr sehr zu danken. Die Determinationen aller Spinnen wurden von Herrn Doz. Dr. Konrad Thaler (Universität Innsbruck) und teilweise (vor allem Lycosidae) auch von Frau Dr. Dagmar und Herrn Prof. Dr. Otto von Helversen (Universität Erlangen) überprüft. Auch ihnen sind wir zu Dank verpflichtet.

7. Literatur:

- BÄBLER, E. (1910): Die wirbellose, terrestrische Fauna der nivalen Region. — Rev. Suisse Zool. **18**: 761 - 915.
- BALLANTYNE, C.K. & D.I. BENN (1994): Paraglacial slope adjustment and resedimentation following recent glacier retreat, Fåbergstolsdalen, Norway. — Arctic and Alpine Res. **26**: 255 - 269.
- BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND (1991): Ökologie – Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. — Birkhäuser Verl. Basel.
- CHAPIN, F.S., L.R. WALKER, C.L. FASTIE & L.C. SHARMAN (1994): Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. — Ecological Monographs **64**: 149 - 175.
- CHRISTA, E. (1931): Das Gebiet des oberen Zemmgrundes in den Zillertaler Alpen. — Jb. Geol. B.A. Wien **81**(3/4).
- CHRISTANDL-PESKOLLER, H. & H. JANETSCHEK (1976): Zur Faunistik und Zoozönose der südlichen Zillertaler Hochalpen. — In: Alpin-biologische Studien 7 (Janetschek, H., ed.), Innsbruck.
- COAZ, J. (1887): Erste Ansiedlung phanerogamer Pflanzen auf von Gletschern verlassene Böden. — Mitt. d. Naturf. Ges. Bern: 3 - 12.
- CONNELL, J.H. & R.O. SLATYER (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. — American Naturalist **111**: 1119 - 1144.
- CZERMAK, B. (1981): Autökologie und Populationsdynamik hochalpiner Araneen unter besonderer Berücksichtigung von Verteilung, Individuendichte und Biomasse in Grasheidebiotopen. — Veröff. Österr. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern **4**: 101 - 151.
- DETHIER, M. (1983): Araignée et opilions d'une pelouse alpine au parc national Suisse (Arachnoidea: Opiliones, Aranei). — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **70**: 67 - 91.
- DE ZORDO, I. (1979): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgel, Tirol). — In: Alpin-Biologische Studien **11** (Janetschek, H., ed), Innsbruck.
- FRANZ, H. (1969): Besiedelung der jüngst vom Eise freigegebenen Gletschervorfelder und ihrer Böden durch wirbellose Tiere. — Wiss. Alpenvereinshefte **21**: 291 - 298.
- (1974): Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. — Univ. Verlag Wagner, Innsbruck.
- (1979): Ökologie der Hochgebirge. — Ulmer Verlag, Stuttgart.
- FREITAG, U. (1992): Spinnen auf dem Gletschervorfeld des Hornkees in den Zillertaler Alpen in Tirol (Österreich) (Arachnida, Araneae). — Diplomarbeit Univ. Freiburg i. Br., 148 + 30 p.
- FRIEDEL, H. (1938): Die Pflanzenbesiedlung im Vorfeld des Hintereisferners. — Zeitschrift für Gletscherkunde **26**: 215 - 239.
- GACK, C. & A. KOBEL-LAMPARSKI (1986): Wiederbesiedlung und Sukzession auf neuen Rebböschungen im Kaiserstuhl am Beispiel epigäischer Spinnen. — Verh. Ges. f. Ökologie (Hohenheim 1984) **14**: 111 - 114.
- GEREBEN, B. (1991): Habitatbindung und Koexistenz von Carabiden auf einem Gletschervorfeld der Zillertaler Alpen. — Dissertation an der Formal- und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Wien, 1 - 131.
- GEREBEN, B.A. (1994): Habitat-binding and coexistence of carabid beetles in a glacier retreat zone in the Zillertal Alps (p. 139 - 144). — In: DESENDER, K., M. DUFRENE, M. LOREAU, M.L. LUFF & J.-P. MAELFAIT (eds.): Carabid beetles: Ecology and Evolution. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ.

- GEREBEN, B.A. (1995): Co-occurrence and microhabitat distribution of six *Nebria* species (Coleoptera, Carabidae) in an alpine glacier retreat zone in the Alps, Austria. — *Arctic and Alpine Research* **27**(4): 371 - 379.
- HANDSCHIN, E. (1919): Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen terrestrischen Nivalfauna der schweizerischen Hochgebirge. — Lüdin & Co., Liestal.
- HÄNGGI, A., E. STÖCKLI & W. NENTWIG (1995): Lebensräume mitteleuropäischer Spinnen. Charakterisierung der Lebensräume der häufigsten Spinnenarten Mitteleuropas und der mit diesen vergesellschafteten Arten. — *Miscellanea Faunistica Helvetiae* (Neuchâtel) 4, 459 pp.
- HEIMER, S. & W. NENTWIG (1991): Spinnen Mitteleuropas: Ein Bestimmungsbuch. — Parey, Berlin-Hamburg, 543 p.
- HELLER, C. & K.W.v. DALLA TORRE (1881/1882): Über die Verbreitung der Thierwelt im Tiroler Hochgebirge. — *Sitz.Ber. Akad. Wiss. Wien* **83**: 1 - 73 und **86**: 1 - 46.
- HEUBERGER, H. (1977): Gletscher- und klimageschichtliche Untersuchungen im Zemmgrund. — *Alpenvereinsjahrbuch*: 39 - 50.
- HEYDEMANN, B. (1961): Verlauf und Abhängigkeit von Spinnensukzessionen im Neuland der Nordseeküste. — *Verh. der zool. Ges.* **24**: 431 - 457.
- HOINKES, H., A. LÄSSER & G. PATZELT (1975): Die Vergletscherung der Zillertaler Alpen, ihre Veränderungen und ihr Einfluß auf die Hydrologie. — *Hochwasser- und Lawinenschutz in Tirol*: 321 - 333.
- HOLDHAUS, K. (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. — *Abh. Zool. Bot. Ges. Wien* **18**: 1 - 493, 51 Tafeln.
- HORN, H.S. (1981): Succession. — In: MAY, R.M. (ed.): *Theoretical ecology: Principles and applications*: 253 - 271. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- JANETSCHKEK, H. (1949): Tierische Succession auf hochalpinen Neuland. — *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck* **48-49**: 1 - 215.
- (1956): Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere. — *Österr. zool. Ztschr.* **6**(3/5): 421 - 506.
- (1958): Über die tierische Wiederbesiedelung im Hornkees-Vorfeld (Zillertaler Alpen). — *De Natura Tirolensi (Schlern-Schr.)* **188**, Prenn-Festschr. Innsbruck: 209 - 246.
- (1974): Aktuelle Probleme der Hochgebirgsentomologie. — In: *Alpin-biologische Studien* **6** (Janetschek, H. ed.), Innsbruck.
- (1993): Über Wirbellosen-Faunationen in Hochlagen der Zillertaler Alpen. — *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck* **80**: 121 - 165.
- JOCHIMSEN, M. (1963): Vegetationsentwicklung im hochalpinen Neuland. Beobachtungen an Dauerflächen vom Gletschervorfeld 1958 - 1962. — *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck* **53**: 109 - 123.
- (1970): Die Vegetationsentwicklung auf Moränenböden in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren. — In: *Alpin-biologische Studien* **2**: (Janetschek, H. ed.), Innsbruck.
- JUNG, G. (1980): Zur Faunistik, Ökologie und Biologie einiger Carabidenarten im Bereich der Hohen Tauern. — Dissertation der Univ. Wien.
- KINZL, H. (1949): Formenkundliche Beobachtungen im Vorfeld der Alpengletscher. — *Veröff. des Museum Ferdinandea Innsbruck* **26/29**: 61 - 82.
- KOBEL-LAMPARSKI, A. (1987): Die Neubesiedlung von flurbereinigtem Rebgebäude im Kaiserstuhl und die weitere frühe Sukzession am Beispiel ausgewählter Tiergruppen aus verschiedenen Trophieebenen. — *Diss. Univ. Freiburg i. Br.*
- (1989): Wiederbesiedlung und frühe Sukzession von flurbereinigtem Rebgebäude im Kaiserstuhl am Beispiel der Spinnen, der Asseln und Tausendfüßler. — *Mitt. bad. Landesver. Naturkd. und Naturschutz N.F.* **14**, H. **4**: 895 - 913.
- KOBEL-LAMPARSKI, A., C. GACK & F. LAMPARSKI (1990): Die Sukzession im flurbereinigten Rebgebäude des Kaiserstuhls bei Spinnen — Ihre Entwicklung über einen Zeitraum von 10 Jahren. — *Verh. Ges. f. Ökologie (Osnabrück 1989)* **19**(II): 316 - 323.
- KÜHNELT, W. (1932): Beiträge zur Kenntnis der Lebensbedingungen am hochalpinen Schneerand. — *Anz. Akad. Wiss. Wien* **18**: 1 - 3.
- (1944): Die litorale Landtierwelt ostalpiner Gewässer. — *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrograph.* **43**: 430 - 457.
- (1969): Zur Ökologie der Schneerandauna. — *Zool. Anz. Suppl.* **32**: 707 - 721.
- LAMMERER, B. et al. (1976): Geologische und geochemische Untersuchungen im Zentralgneis und in der Greiner Schiefer-Serie (Zillertaler Alpen, Tirol). — *Geol. Rdsch.* **65**: 436 - 459.
- LANG, A. (1975): Koleopterenfauna und Faunation in der alpinen Stufe der Stuibaier Alpen (Kühtai). — *Al-*

- pin-biol. Studien 1, Innsbruck (H. Janetschek ed.): 1 - 80.
- LINDROTH, C.H. (1970): Das Überleben von Tieren und Pflanzen in eisfreien Refugien während der pleistozänen Vereisung. — Endeavour **29**(108): 129 - 134.
- LÜDI, W. (1958): Beobachtungen über die Besiedlung von Gletschervorfeldern in den Schweizer Alpen. — Flora **146**: 386 - 407.
- MADER, H.-J. (1985): Die Sukzession der Laufkäfer- und Spinnengemeinschaften auf Rohböden des Braunkohlereviers. — Schriftenreihe f. Vegetationskunde **16**: 167 - 194.
- MARGALEFF, R. (1963): Successions of populations. — Adv. Frontiers of Plant Sci. **2**: 137 - 186.
- MEYER, E. (1980): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol). IV. Aktivitätsdichte, Abundanz und Biomasse der Makrofauna. — Alpin.-biol. Studien 13 (Veröff. Univ. Innsbruck **125**): 1 - 54.
- MEYER, E. & K. THALER (1995): Animal diversity at high altitudes in the Austrian central alps. — In: CHAPIN/KÖRNER (eds.): Arctic and alpine biodiversity 7, Ecol. Studies **113**: 97 - 108.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. 2. Auflage. — UTB **595**, Quelle & Meyer, Heidelberg-Wiesbaden: 1 - 430.
- ODUM, H.T. (1969): The strategy of ecosystem development. — Science **164**: 262 - 270.
- PATZELT, G. (1975): Unterintal - Zillertal - Pinzgau - Kitzbühel. Spät- und postglaziale Landschaftsentwicklung. Tirol. Ein geographischer Exkursionsführer. — Innsbrucker Geograph. Studien **2**: 309 - 329.
- PUNTSCHER, S. (1980): Verteilung und Jahresrhythmus von Spinnen. — In: JANETSCHEK, H. ed.: Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol) V. — Veröff. Univ. Innsbruck **129**: 106 p.
- RÜBEL, E. (1934): Pflanzensoziologie. — Handwörterbuch d. Naturwiss. 2. A., Bd. **4**. Fischer Verlag, Jena.
- SCHMÖLZER, K. (1962): Die Kleintierwelt der Nunataker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung. — Mitt. Zool. Museum Berlin **38**: 171 - 400.
- STEINBOCK, O. (1938): Die Nunatakfauna der Venter Berge. — In: "Das Venter Tal". — Festschr. Zweig Mark Brandenburg des Dt. Alpenver.: 64 - 73.
- STOCKNER, J. (1982): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpinen Hochgebirges (Obergurgl, Tirol) VII. Flugaktivität und Flugrhythmus von Insekten oberhalb der Waldgrenze. — Veröff. Univ. Innsbruck **134**, Alpin-Biol. Stud. XVI, 102 p.
- THALER, K. (1976): Endemiten und arktoalpine Arten in der Spinnenfauna der Ostalpen (Arachnida, Araneae). — Entomol. Germ. **28**(1): 183 - 200.
- (1980): Die Spinnenfauna der Alpen: Ein zoogeographischer Versuch. — Ver. 8. Int. Arachnolog. Kongress Wien 1980: 389 - 404.
- (1988): Arealformen in der nivalen Spinnenfauna der Ostalpen (Arachnida, Aranei). — Zool. Anz. **220**: 233 - 244.
- TOPP, W. (1975): Biozönotische Untersuchungen in einem Kar der östlichen Hohen Tauern. — Carinthia **165**: 275 - 284.
- WYSS, M. (1993): Der Migmatitgürtel am Nordrand des Zillertalkerns der Tauern-Zentralegneise: eine typische intrusive Randzone. — Schweiz. mineralog.-petrograph. Mittl. **73**: 435 - 454.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Paulus Hannes F., Paulus Urte

Artikel/Article: [Zur Zönologie von Spinnen auf dem Gletschervorfeld des Hornkees in den Zillertaler Alpen in Tirol \(Österreich\). 227-267](#)