

# Synökologische und produktionsbiologische Untersuchungen an Collembolen aus Buchenwä- ldern des Eggegebirges (Westfalen). Ein Beitrag zur Immissionsbelastung von Wäldern

Joachim Gerdsmeyer und Hartmut Greven, Düsseldorf

## Inhaltsverzeichnis

Summary .....	4
Zusammenfassung .....	5
1. Einleitung .....	6
2. Material und Methoden .....	6
2.1. Die Versuchsflächen .....	6
2.2. Probenahme, Extraktion und Bestimmung der Tiere .....	8
2.3. Auswertung der Daten .....	9
2.4. Statistik .....	9
3. Ergebnisse .....	10
3.1. Artenlisten .....	10
3.2. Abundanz .....	12
3.3. Vertikalverteilung .....	14
3.4. Strukturparameter .....	16
3.4.1 Artenzahlen .....	16
3.4.2 Dominanz .....	17
3.4.3 Konstanz .....	23
3.4.4 Diversität .....	23
3.5. Produktionsbiologie .....	30
3.5.1 Biomasse .....	30
3.5.2 Respiration .....	33
3.5.3 Produktion .....	35
3.5.4 Assimilation .....	36
3.6. Vergleich der Probeflächen .....	37
3.6.1 Abundanzentwicklung ausgewählter Arten .....	37
3.6.2 Dominanten- und Konstantenidentität .....	51
4. Diskussion .....	57
4.1. Artenzahlen und Abundanzen .....	57
4.2. Ökologische Faktoren .....	58
4.3. Vertikalverteilung .....	60
4.4. Diversität .....	61
4.5. Produktionsbiologie .....	62
4.6. Arteninventar .....	63
4.7. Abundanzunterschiede .....	64

4.8. Artenkombination .....	64
4.9. Humusform .....	68
4.10 Collembolen als Indikatoren für „Störungen“ .....	69
Danksagungen .....	71
Literatur .....	71

## Summary

1. From September 1984 until August 1987 Collembola were collected bimonthly in four beech forests (II, III Melico-Fagetum; I Luzulo-Fagetum, IV limed Luzulo-Fagetum) in the Egge Mountains at soil depths of 0-4 and 4-8 cm, partly also in litter and in a depth of 8-16 cm. The following parameters were determined: number of species, abundance, dominance, constancy, diversity, evenness, biomass, respiration, production, assimilation and net production efficiency.

2. 36.153 individuals belonging to 80 species were extracted with BERLESE-TULLGREN funnels. Most species were recorded in the Melico-Fageta (II: 58; III: 62), smaller numbers in the Luzulo-Fageta (I: 52; IV: 42).

3. The number of individuals was 46.252 (I), 36.600 (II), 45.262 (III) and 57.453 (IV) per m<sup>2</sup> on average. Most individuals occur at a depth of 0-4 cm. Abundances in I and IV differ significantly ( $p < 0,05$ ). *Folsomia nana* and *F. quadrioculata* reached very high population densities.

4. In each forest more than 60% belong to four species: *Folsomia nana*, *F. quadrioculata*, *Isotomiella minor* and *Isotoma notabilis*. The values for *F. quadrioculata* at 0-8 cm depth amounted to 29% (I), 20% (II), 26% (III) and 19% (IV), and for *F. nana* to 12% (I) and 34% (IV).

5. Regarding abundance, dominance and constancy the forests show characteristic species combinations. Some species are characteristic for the given forest association, e.g. *Onychiurus furcifer* and *Frisea mirabilis* for the Luzulo-Fageta and *Isotomurus palustris*, *Sminthurides parvulus* and *Tullbergia denisi* for the Melico-Fageta.

6. The biomass of Collembola was 939 (I), 830 (II), 1.231 (III) and 1.265 (IV) mg fresh weight per m<sup>2</sup> on average or 300 (I), 266 (II), 394 (III) and 404 (IV) mg dry weight per m<sup>2</sup>.

7. Annual respiration amounts to 18 (I), 17,2 (II), 22,6 (III) and 27,6 (IV) kcal per m<sup>2</sup> on average. This is equivalent to 75,2 (I), 71,8 (II), 94,8 (III) and 115,7 (IV) kJ per m<sup>2</sup>.

8. Species- (SÖRENSEN-Index) and dominance-identity (RENKONEN's coefficient) between coenoses of the four areas investigated (SÖRENSEN: 70%-76%; RENKONEN: 58,5%-78,2%) and coenoses of comparable forests (SÖRENSEN: 44%-64%; Renkonen: 41%-77%) are high.

9. The Luzulo-Fagetum I showed only 80% of the abundance, 74% of the biomass and 65% of the respiration compared to the limed Luzulo-Fagetum (IV).

10. Results do not allow the recognition of negative influences on Collembola caused by pollution. This may be due to the high mobility of the animals, a remarkable habitat diversity in the areas investigated and/or still tolerable concentrations of immissions. In addition, r-strategy of at least the dominant species is regarded as being the best adaptation to all kinds of disturbances including the measured immissions in the Egge mountains.

## Zusammenfassung

1. Von September 1984 bis August 1987 wurden die Collembolenzönosen in zwei Kalkbuchenwäldern (Fläche II und III) und je einem gekalkten (IV) und einem ungekalkten Sauerhumusbuchenwald (I) des Eggegebirges in Bodentiefen von 0-4 cm und 4-8 cm, z.T. auch in der Streu und in 8-16 cm Bodentiefe, untersucht. Für die Collembolenzönosen der vier Probestflächen wurden die Parameter Artenzahl, Abundanz, Dominanz, Konstanz, Diversität, Evenness, Biomasse, Respiration, Produktion, Assimilation und Nettoproduktionseffizienz ermittelt.
2. Insgesamt konnten 36.153 (80 Arten) Collembolen mit Hilfe der BERLESE-TULLGREN-Methode extrahiert werden. Die beiden Kalkbuchenwälder stellen mit 58 (II) und 62 (III) Collembolenarten die artenreichsten Flächen dar. In den beiden Sauerhumusbuchenwäldern wurden 52 (I) und 42 (IV) Arten nachgewiesen.
3. Die mittlere Siedlungsdichte der Collembolen (Individuenabundanz) betrug 46.252 (I), 36.600 (II), 45.262 (III) und 57.453 (IV) Ind./m<sup>2</sup>. Die höchsten Abundanzen wurden in allen Flächen in den obersten vier Zentimetern des Bodens ermittelt. Die Abundanzen in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern unterschieden sich signifikant ( $p < 0,05$ ). Besonders hohe Abundanzen erzielten die Arten *Folsomia nana* und *F. quadrioculata*.
4. In jeder der Flächen erreichten die vier Arten *Folsomia nana*, *F. quadrioculata*, *Isotomiella minor* und *Isotoma notabilis* zusammen meist einen Dominanzanteil von über 60%. Die Dominanzanteile (0-8 cm) von *F. quadrioculata* betrugen in Fläche I 29%, II 20%, III 26% und IV 19%, diejenigen von *F. nana* in I 12% und in IV 34%.
5. Mit Hilfe der Parameter Abundanz, Dominanz und Konstanz waren in allen vier Wäldern charakteristische Artenkombinationen festzustellen. Auch die beiden Waldgesellschaften konnten durch einige Arten charakterisiert werden, die beiden Sauerhumusbuchenwälder durch die Arten *Onychiurus furcifer* und *Frisea mirabilis* und die beiden Kalkbuchenwälder durch *Isotomurus palustris*, *Sminthurides parvulus* und *Tullbergia denisi*.
6. Die mittlere Biomasse der Collembolen betrug im Untersuchungszeitraum in den Flächen I 939, II 830, III 1.231 und IV 1.265 mg FG/m<sup>2</sup>. Das entspricht den Trockengewichten von 300 (I), 266 (II), 394 (III) und 404 mg TG/m<sup>2</sup> (IV).
7. Die mittlere jährliche Respiration der Collembolengemeinschaften betrug in den Probestflächen I 18, II 17,2, III 22,6 und IV 27,6 kcal/m<sup>2</sup>. Das entspricht 75,2 (I), 71,8 (II), 94,8 (III) und 115,7 kJ/m<sup>2</sup> (IV).
8. Es bestehen hohe Arten- und Dominantenidentitäten zwischen den Zönosen der vier Flächen (Artenidentität: 70,0% bis 76,6%; Dominantenidentität: 58,5% bis 78,2%) und anderen vergleichbaren Biotopen (Artenidentität: 44% bis 64%; Dominantenidentität: 41% bis 77%).
9. Im ungekalkten Sauerhumusbuchenwald (I) wurden im Untersuchungszeitraum durchschnittlich nur 80% der Abundanz, 74% der Biomasse und 65% der Respiration des gekalkten Sauerhumusbuchenwaldes (IV) erreicht.
10. Die Ergebnisse lassen bisher keine negativen Wirkungen der im Untersuchungsgebiet nachweislich vorhandenen Immissionseinflüsse auf Collembolenzönosen erkennen. Das liegt wahrscheinlich an der relativ hohen Mobilität der Tiere in Verbindung mit hoher Habitatdiversität und/oder an (noch) tolerierbaren Immissionskonzentrationen. Die zumindest von den dominanten Collembolenarten verfolgte r-Strategie ist offenbar die beste Anpassung an Störungen einschließlich Immissionseinflüsse.

# 1. Einleitung

Die vorliegende Untersuchung ist Teil eines zoologischen Projektes, das zwischen 1983 und 1987 im immissionsbelasteten Eggegebirge in vier Buchenwäldern entlang eines Höhen- und Niederschlagsgradienten durchgeführt wurde. Neben zeitlich begrenzten Bestandsaufnahmen verschiedener Bodentiere haben wir auch über mehrere Jahre Gemeinschaften von Vertretern der Bodenmesofauna analysiert, denen Bioindikatoreigenschaften zugesprochen werden (vgl. dazu BALLACH et al. 1985, 1986; GERDSMEIER und GREVEN 1987, 1991 a,b; SCHOCH-BÖSKEN und GREVEN 1988, 1989). Zu diesen gehören auch die überwiegend saprophagen Collembolen, die direkt, in weitaus größerem Maße jedoch indirekt, über Wechselwirkungen mit der Mikroflora am Dekompositionsgeschehen im Subsystem „Boden“ beteiligt sind (u.a RUSEK 1975, BECK 1983).

Untersuchungen zur Funktion und Leistung von Collembolengemeinschaften aus Waldbiotopen liegen vor allem für Nadelwälder vor (Zusammenfassung bei PETERSEN und LUXTON 1982), weniger häufig jedoch für Buchenwälder (PETERSEN 1980; WOLTERS 1983, 1985; SCHLEUTER 1984, KOLBE et al. 1984; WEIDEMANN und SCHAUERMANN 1986; GERDSMEIER und GREVEN 1987), die im westlichen Mitteleuropa ursprünglich dominierten und in der ehemaligen Bundesrepublik noch 23% der gesamten Waldfläche stellen.

Wir berichten im folgenden über dreijährige vergleichende qualitative, quantitative und produktionsbiologische Untersuchungen an Collembolen aus zwei Kalkbuchenwäldern und zwei Sauerhumusbuchenwäldern am Westhang der Egge („Transekt Schwaney“ s. WITTIG 1989).

Unsere Ergebnisse erweitern zum einen die Kenntnis über die Artenzusammensetzung und die Leistung dieser Tiergruppe in mitteleuropäischen Wäldern, zum anderen bietet sich die Möglichkeit, die Befunde im Zusammenhang mit der aus Untersuchungen anderer Institutionen (LIS 1983ff, BLOCK und BARTELS 1985) bekannten Immissions-situation des Untersuchungsgebietes zu diskutieren. Die Gesamtsituation und eine höhenbedingte Belastung spiegeln sich vor allem in der Zusammensetzung, der Besiedlung und dem Wachstum der Flechten wider (MASUCH 1984, 1985, 1988; MASUCH und GREVEN 1990), bisher jedoch nicht in den Abundanzen und Dominanzen verschiedener Bodentiere, die nicht bis zur Art bestimmt wurden („Kleinarthropoden“ einschließlich der Collembolen; GERDSMEIER und GREVEN 1991a).

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Die Versuchsflächen

Ausführliche Angaben zur Geographie, Geologie, zum Klima, zur Immissionssituation (Luftqualität, Deposition, bisher bekannte Auswirkungen auf Flora und Fauna) des Untersuchungsgebietes sowie zur Charakterisierung der vier Versuchsflächen (Kalkbuchenwälder II, III; Sauerhumusbuchenwälder I, IV) finden sich bei GERDSMEIER und GREVEN (1991a). Die wichtigsten Informationen sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Tab. 1: Lage und Bestandsdaten der Versuchsflächen I-IV.

	Fläche I	Fläche II	Fläche III	Fläche IV
Assoziation	Luzulo-Fagetum	Melico-Fagetum	Melico-Fagetum	Luzulo-Fagetum
Subassoziation	Sauerhumusbuchenwald	Kalkbuchenwald	Melico-Fagetum (Asperulo-Fagetum) Kalkbuchenwald	Sauerhumusbuchenwald
Rechts- und Hochwert	34.97.75/ 57.2943	34.98.75/ 57.29.88	34.99.18/ 57.31.57	34.99.05/ 57.31.53
Höhe NN.	320 m	360 m	410 m	410 m
Hangneigung	6o	2o	5o	6o
Exposition	NO	NO	W	NW
Forstabteilung	175	181	200	201
Buchenalter	115 Jahre	108 Jahre	160 Jahre	100 Jahre
Ertragsklasse	I 5	I 5	II 5	I 5
Bestockungs- grad	1,0	1,0	0,9	0,9
Bodentyp	Podsol- Braunerde	Braunerde	Podsol- Braunerde	Podsol- Braunerde
Bodenart	lehmiger Sand	schluffiger Lehm	steiniger Sand	steiniger Sand
Ausgangsge- stein	Sandstein oder Fließerde, z.T.Kalkmergel- stein	Kalkstein, Mergelstein	Sandstein, Kalkstein	Sandstein
Humusform	Moder, stellen- weise rohhumus- artiger Moder	Mull	Mull, stellen- weise Moder	Moder
organische Auflage	2-6 cm	ca. 1 cm	ca. 1-2 cm	2-4 cm
organische Substanz (OH)	9 %	16 %	12 %	17 %
Porenvolumen				
0-4 cm	51 %	55 %	66 %	65 %
4-8 cm	50 %	47 %	50 %	57 %
%-Anteile				
0-4 cm/ 4-8 cm				
Sand	41 %/ 42 %	28 %/ 34 %	34 %/ 29 %	43 %/ 20 %
Schluff	35 %/ 22 %	30 %/ 32 %	41 %/ 29 %	25 %/ 36 %
Ton	24 %/ 36 %	42 %/ 34 %	25 %/ 42 %	32 %/ 44 %
pH-Wert				
OL-Schicht	5,1	5,2	5,5	5,6
OF-Schicht	4,9	4,9	5,2	6,0
OH/AH-Schicht	4,3	4,4	4,7	4,5
tieferen Schichten	4,4	4,4	4,7	4,2

## 2.2. Probenahme, Extraktion und Bestimmung der Tiere

Mit Hilfe eines Bodenstechers wurden von September 1984 bis August 1987 Bodenproben aus den vier Versuchsflächen entnommen (Termine der Probenahmen, Informationen zur Art und Weise der Probenahme, des Transports der Proben und der Extraktion der Tiere s. Tab. 2). Mittels einer modifizierten BERLESE-TULLGREN-Methode (BALOGH 1958) wurden insgesamt 82.818 Tiere extrahiert. Davon entfielen auf die Collembolen 36.153 und auf die übrige Mesofauna 46.665 Exemplare (vgl. GERDSMEIER und GREVEN 1991a). Die Collembolen wurden mit Hilfe der Bestimmungsschlüssel von GISIN (1960), PALISSA (1964) und FJELLBERG (1980) determiniert. Die Nomenklatur folgt den Arbeiten von GISIN (1960) und FJELLBERG (1980).

Tab. 2: Termine der Probenahmen in 0-4 cm (incl. Laub) und 4-8 cm Bodentiefe sowie nähere Angaben zur Methode. (Unterstrichen = zusätzliche Proben in der Streu und in 8-16 cm Tiefe).

1985		1986		1987
29.09.1984 9/84		18.09.1985 9/85		<u>23.10.1986 10/86</u>
26.11.1984 11/84		29.11.1985 11/85		<u>15.12.1986 12/86</u>
08.01.1985 1/85		25.02.1986 2/86		26.02.1987 2/87
28.03.1985 3/85		<u>23.04.1986 4/86</u>		24.04.1987 4/87
16.05.1985 5/85		<u>24.06.1986 6/86</u>		25.06.1987 6/87
18.07.1985 7/85		01.09.1986 8/86		12.08.1987 8/87
Zeitraum		Hilfsmittel/ Methoden	Durchführung	Bemerkungen
Probenahme		Bodenstecher	Pro Fläche u.	Proben entlang
0-4 cm	2-monatlich	r = 1,9 cm	Termin	einer Zufalls-
4-8 cm	2-monatlich	10,75 cm <sup>2</sup>	10 Proben (0-4 cm)	linie
			5 Proben (4-8 cm)	
Transport	ca. 3 Std.	in Plastikgefäßen		
Extraktion	unmittelbar nach	Berlese-	Fangflüssigkeit	EDWARDS und
0-4 cm	Probenahme,	Tullgren-	Alkohol (70%), und	FLETCHER
4-8 cm	Extraktionsdauer	Apparatur	Überschichten des	(1971)
8-16 cm	10 Tage		Fanges mit	KOEHLER (1984)
Streu			Alkohol (100%)	
Bestimmung der Tiere		Lichtmikroskop, Phasenkontrast nach Nomarsky	Aufhellen der Tiere in Milchsäure	nach GISIN (1960), PALISSA (1964), FJELLBERG (1980)

### 2.3. Auswertung der Daten

Das Datenmaterial wurde anhand folgender Parameter charakterisiert: Abundanz (Ind./m<sup>2</sup>), Dominanz (Dominanzklassen: eudominant > 30%, dominant 10-30%, subdominant 5-10%, rezedent 1-5%, subrezedent <1%), Konstanz (Konstanzklassen: eukonstant > 75%, konstant 50-75%, akzessorisch 25-50%, akzidentell <25%), Diversität (H<sub>s</sub>, nach SHANNON) und Evenness (E).

Die Collembolengemeinschaften der vier Untersuchungsflächen wurden zudem mit Hilfe der Dominantenidentität (RENKONEN-Zahl, Re), der Konstantenidentität (KULCZYNSKI-Zahl, Ku) und der Artenidentität (SÖRENSEN-Index, Sö) miteinander verglichen (BALOGH 1958, SOUTHWOOD 1978, SCHAEFER und TISCHLER 1983, MÜHLENBERG 1989).

Biomasse und Atmungsrate der Collembolen wurden nach Angaben von DUNGER (1968b) ermittelt. Dazu wurden die Vertreter jeder aufgefundenen Collembolenfamilie in fünf Größenklassen eingeteilt, denen unter Berücksichtigung der EDWARDSSchen Formel (EDWARDS 1967) korrigierte Klassenwerte der beiden o.g. Parameter zugeordnet werden (Tabelle bei DUNGER 1968a,b). Der Sauerstoffverbrauch wurde nach der empirisch ermittelten „Normalkurve der Atmung“ bestimmt (DUNGER 1968a). Die von DUNGER (1968a,b) angegebenen Werte wurden auf den Stoffwechsel bei 18 °C bezogen. Zur Umrechnung auf die jeweilige Standorttemperatur wurden die Bodentemperaturen (Monatsmittel) der Wetterstation Bad Lippspringe (157 m NN) in 2 cm (für Proben aus 0-4 cm Bodentiefe) und 5 cm Tiefe (für Proben aus 4-8 cm Bodentiefe) benutzt (vgl. GERDSMEIER und GREVEN 1991a). An Energieäquivalenten wurden benutzt: 4,8 kcal pro Liter O<sub>2</sub>, 1 cal = 4,186 Joule (PETRUSEWICZ und MACFADYEN 1970, PERSSON und LOHM 1977).

Produktion (P) und Assimilation (A) wurden nach MC NEILL und LAWTON (1970) ermittelt. Beide Parameter können zueinander in Beziehung gesetzt werden und als Prozentzahl die Nettoproduktionseffizienz (P/A) ausdrücken. Je größer dieses Verhältnis ist, umso besser kann die absorbierte Nahrung für Körperwachstum (P<sub>g</sub>) und Fortpflanzung (P<sub>r</sub>) genutzt werden.

### 2.4. Statistik

Der Rangkorrelationskoeffizient nach SPEARMAN (WERNER 1984) wurde berechnet zur Abschätzung der Abhängigkeit der Abundanz der Collembolengemeinschaften in einer Bodentiefe von 0-4 cm von der Niederschlagsmenge des Vormonates der Probenahme, der Bodentemperatur, der Bodenfeuchtigkeit sowie von dem pH-Wert des Bodens (Daten s. GERDSMEIER und GREVEN 1991a).

Zur Überprüfung von Abundanzunterschieden zwischen den einzelnen Probenahmen wurden die statistischen Verfahren der zweifaktoriellen Varianzanalyse für Meßwiederholungen (war die Voraussetzung der Normalverteilung nicht gegeben, so wurden die Werte logarithmisch transformiert) und der WILCOXON-Test für abhängige Meßpaare (NORUSIS 1986) benutzt. Dazu wurden die Abundanzwerte aus 0-4 cm Tiefe berücksichtigt und die Irrtumswahrscheinlichkeiten berechnet ( $p < 0,05$ ). Auf die Werte der tieferen Bodenschicht (4-8 cm) wurden keine statistischen Verfahren angewendet, da aus dieser Bodentiefe jeweils nur eine Mischprobe pro Probemonat und Fläche vorlag.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Artenlisten

Tab. 3 gibt eine Übersicht über die Collembolenarten, die während des Untersuchungszeitraumes in den vier Probeflächen nachgewiesen wurden. Sie umfaßt auch die Funde, die aus den ergänzenden Probenahmen (Streu, 8-16 cm Bodentiefe) stammen. Die Proben aus der tieferen Bodenschicht enthielten in keiner der Flächen neue Arten. Durch die Streuproben vergrößerte sich das Arteninventar in den Flächen I und II um drei, in der Fläche III um fünf erwartungsgemäß epedaphische oder corticole Arten. Insgesamt wurden 80 Arten bestimmt, davon waren fünf nur bis zur Gattung determinierbar (Tab. 3). Aus allen zur Verfügung stehenden Proben wurden für Fläche I 52, für Fläche II 58, für Fläche III 62 und für Fläche IV 42 Arten nachgewiesen. Beide Kalkbuchenwälder übertreffen hinsichtlich der Artenzahl die Sauerhumusbuchenwälder. Die in den Kalkbuchenwäldern zusätzlich gefundenen Arten leben meist epedaphisch oder corticol (z.B. *Isotoma viridis*, *Isotoma violacea*, *Vertagopus arboreus*, *Pseudisotoma sensibilis*, *Orchesella flavescens*). Das ist besonders in Fläche III auf die gut ausgebildete und artenreiche Krautschicht zurückzuführen.

Tab. 3 gibt zugleich einen Überblick über eine mögliche ökologische Gruppierung einiger der nachgewiesenen Arten (GISIN 1943, 1960, DUNGER 1975, HAGVAR 1982, HÜTHER 1982, SCHLEUTER 1984). Da über die Lebensansprüche vieler Arten jedoch sehr wenig bekannt ist, ist die Zuordnung allerdings nicht immer eindeutig.

Tab. 3: Präsenz der Arten in den Versuchsflächen I-IV. Ö: ökologische Charakterisierung. E: eurytope und weit verbreitete Art; W: Boden-, Streu- und Holzbewohner des Waldes; A: acidophile oder beginnende Bodenversauerung anzeigende Art; F: Arten der Feuchtf Flächen; C: corticole Art.

	I	II	III	IV	Ö
<b>Poduridae</b>					
<i>Hypogastrura denticulata</i> (Bagnall, 1941)	x	x	x	x	E
<i>Hypogastrura succinea</i> Gisin, 1949	x		x	x	
<i>Schaefferia willemi</i> (Bonet, 1930)		x			
<i>Xenylla corticalis</i> Börner, 1901	x	x	x	x	W
<i>Xenylla tullbergi</i> Börner, 1903	x				
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	x	x	x	x	EA
<i>Willemia aspinata</i> Stach, 1949	x	x	x	x	W
<i>Frisea mirabilis</i> var. <i>reducta</i> Stach, 1949	x	x	x	x	EWA
<i>Odontella armata</i> Axelson, 1903		x			
<i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871			x		W
<i>Anurida forsslundi</i> (Gisin, 1949)	x	x	x	x	WA
<i>Anurida granulata</i> Agrell, 1943	x	x	x	x	W
<i>Anurida pygmaea</i> (Börner, 1901)		x	x		EA
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	x	x	x	x	EW
<b>Onychiuridae</b>					
<i>Onychiurus absoloni</i> (Börner, 1901)	x	x	x	x	WA
<i>Onychiurus furcifer</i> (Börner, 1901)	x	x	x	x	W



	I	II	III	IV	Ö
<i>Onychiurus armatus</i> (Tullberg, 1869)	x	x	x	x	E
<i>Onychiurus glebatus</i> Gisin, 1952	x		x		W
<i>Onychiurus quadriocellatus</i> Gisin, 1947	x	x	x	x	WA
<i>Onychiurus vanderdrifti</i> Gisin, 1952	x	x	x	x	WA
<i>Onychiurus sibiricus</i> (Tullberg, 1876)	x	x	x	x	WA
<i>Onychiurus</i> spec. (Untergattung <i>Onychiurus</i> )		x			
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1956		x	x	x	W
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> (Rusek, 1976)	x	x	x	x	W
<i>Mesaphorura sensibilis</i> Rusek, 1973	x	x			W
<i>Mesaphorura sylvatica</i> Rusek, 1971	x				W
<i>Mesaphorura tenuisensillata</i> (Rusek, 1974)	x	x	x	x	W
<i>Tullbergia callipygos</i> Börner, 1902	x	x	x	x	WA
<i>Tullbergia denisi</i> (Bagnall, 1935)		x	x		
<i>Tullbergia parisi</i> Denis, 1943		x			
<i>Tullbergia quadrispina</i> (Börner, 1901)		x	x		
<b>Isotomidae</b>					
<i>Anurophorus binoculatus</i> (Kseneman, 1934)	x				WA
<i>Folsomia nana</i> Gisin, 1957	x	x	x	x	E
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	x	x	x	x	E
<i>Folsomia listeri</i> Bagnall, 1939	x				
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	x	x	x	x	E
<i>Proisotoma minima</i> (Absolon, 1901)	x				
<i>Isotomurus palustris</i> (Müller, 1776)	x	x	x	x	EF
<i>Isotoma</i> (Juveniles)		x	x		
<i>Isotoma</i> spec.			x		
<i>Isotoma notabilis</i> Schäffer, 1896	x	x	x	x	E
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839		x	x		EF
<i>Isotoma olivacea</i> Tullberg, 1871	x	x	x		F
<i>Isotoma tigrina</i> (Nicolet, 1842)			x		E
<i>Isotoma violacea</i> Tullberg, 1876		x	x		
<i>Vertagopus arboreus</i> (Linne, 1758)		x	x		C
<i>Pseudisotoma sensibilis</i> (Tullberg, 1876)		x	x		C
<b>Entomobryidae</b>					
<i>Entomobrya</i> (Juveniles)		x	x		
<i>Entomobrya</i> spec.	x	x			
<i>Entomobrya albocincta</i> (Templeton, 1835)	x				
<i>Entomobrya corticalis</i> (Nicolet, 1841)	x	x		x	C
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linne, 1758)	x	x	x		C
<i>Orchesella cincta</i> (Linne, 1758)	x		x		E
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)			x		F
<i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)	x	x	x	x	
<i>Willowsia buski</i> (Lubbock, 1869)			x		
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)	x		x	x	W

	I	II	III	IV	Ö
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	x	x			
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1781)	x	x	x	x	E
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)		x			W
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)		x	x		W
<i>Pseudosinella ksenemani</i> Gisin, 1944	x		x	x	W
<i>Pseudosinella wahlgreni</i> (Börner, 1907)				x	
<i>Tomocerus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	x	x	x	x	EC
<i>Tomocerus longicornis</i> (Müller, 1776)		x		x	
<i>Tomocerus minor</i> (Lubbock, 1862)				x	F
<b>Sminthuridae</b>					
<i>Neelus minimus</i> (Willem, 1900)	x	x	x	x	E
<i>Neelus murinus</i> Folsom, 1896	x	x	x		E
<i>Sminthurides pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	x	x	x	x	E
<i>Sminthurides aquaticus</i> (Bourlet, 1843)	x		x		F
<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	x		x	x	F
<i>Sminthurides parvulus</i> (Krausbauer, 1898)	x	x	x	x	F
<i>Arrhopalites sericus</i> Gisin, 1947			x	x	
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	x	x	x	x	E
<i>Sminthurinus flammeolus</i> Gisin, 1957	x	x	x		
<i>Bourletiella bicincta</i> (Koch, 1840)			x		
<i>Sphyrotheca lubbocki</i> (Tullberg, 1872)		x		x	W
<i>Sminthurus fuscus</i> (Linne, 1758)	x	x	x	x	W
<i>Sminthurus viridis</i> (Linne, 1758)				x	
<i>Dicyrtoma minuta</i> (O.Fabricius, 1783)	x	x	x	x	W
<i>Dicyrtoma ornata</i> (Nicolet, 1841)	x	x	x		W

### 3.2. Abundanz

Wegen der geringen Abundanz in 4-8 cm Bodentiefe wird, wenn nicht anders angegeben, auf die getrennte Darstellung der einzelnen Schichten (0-4 cm und 4-8 cm) verzichtet (Abb. 1).

Jahreswerte: Fläche IV auf dem Gebirgskamm hat im gesamten Untersuchungszeitraum stets die höchste durchschnittliche Individuendichte (Abb. 1). Danach folgen in von Jahr zu Jahr wechselnder Reihenfolge die übrigen Flächen. Die höchste mittlere Jahresabundanz wurde im Jahre 1986 in Fläche IV mit 60.762 Ind./m<sup>2</sup>, die geringste im Jahre 1985 in Fläche II mit 24.752 Ind./m<sup>2</sup> ermittelt (Abb. 1). Die mittleren Jahresabundanzen (Ind./m<sup>2</sup>) der Flächen I und IV zeigen nur geringe Schwankungen: I: 44.578 (1985), 51.027 (1986), 43.152 (1987); IV: 60.647 (1985), 60.762 (1986), 50.949 (1987).

Deutliche Schwankungen sind in Fläche III, besonders aber in Fläche II zu erkennen, in der im Jahre 1985 sogar ein Abundanzeinbruch zu beobachten war (Abb. 1): II: 24.752 (1985), 45.384 (1986), 39.665 (1987); III: 48.174 (1985), 48.738 (1986), 38.874 (1987).

Im Vergleich zu den übrigen Jahren ist im Jahre 1986 in allen Flächen die Individuendichte der Collembolen besonders hoch. Die mittlere Individuendichte aus allen drei Untersuchungsjahren betrug in Fläche I 46.252, II 36.600, III 45.262 und in Fläche IV 57.453 Ind./m<sup>2</sup>.

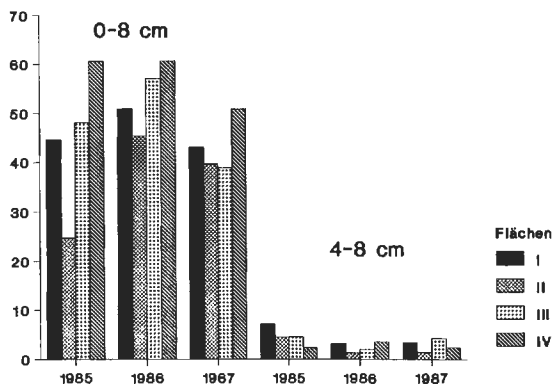


Abb. 1: Mittlere Abundanz der Collembolen der Versuchsflächen I-IV in den Untersuchungsjahren 1985-1987. Bodentiefen: 0-8 cm, 4-8 cm. Abszisse: Jahre; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>

Monatswerte: Betrachtet man die monatlichen Abundanzen (Abb. 2a-d) lassen sich mit Ausnahme von Fläche IV keine jahresperiodischen Schwankungen nachweisen. Die Abundanzmaxima und -minima (Ind./m<sup>2</sup>) der einzelnen Untersuchungsflächen fallen zeitlich nicht zusammen. I: 8.556 Sept.85 / 91.756 Nov. 84 (Abb. 2a); II: 8.064 Jan. 85 / 80.817 Jun. 86 (Abb. 2b); III: 22.041 Nov. 85 / 91.884 Apr. 86 (Abb. 2c); IV: 20.181 Okt. 86 / 100.812 Jun. 86 (Abb. 2d).

Die klimatischen Einflüsse während des Untersuchungszeitraumes lassen sich nicht immer in Beziehung zu den Minimal- oder Maximalwerten der Besiedlung in den einzelnen Flächen setzen (vgl. die Klimakurven bei GERDSMEIER und GREVEN 1991a); z.B. werden im stark verregneten September 1984 in den Flächen III und IV hohe, in den Flächen I und II jedoch nur mittlere bis geringe Individuendichten festgestellt. Im darauffolgenden Untersuchungsmonat November (ungewöhnlich mild, 13 Tage Regen) erreicht die Fläche I – bezogen auf alle drei Jahre – den maximalen Abundanzwert; die anderen erlangen nur niedrige bis mittlere Individuendichten. Im sehr kalten Januar 1985 waren in Fläche II kaum Collembolen nachzuweisen; in den übrigen Flächen erreichten sie allerdings hohe Individuenzahlen.

Alle für die Abundanzen in den einzelnen Bodenschichten (0-4 cm, 4-8 cm) und der gesamten Bodensäule (0-8 cm) mit der Bodenfeuchtigkeit, der Bodentemperatur und der Niederschlagsmenge des Probemonates und des jeweiligen Vormonates errechneten Korrelationskoeffizienten bewegen sich um Null, d.h. es konnte weder eine positive noch eine negative Abhängigkeit zwischen Abundanz und Klimawerten nachgewiesen werden.

Die zweifaktorielle Varianzanalyse zeigt, daß sich die monatlichen Abundanzen pro Fläche (0-4 cm) unterscheiden ( $p < 0,001$ ) und daß die Abundanzen zwischen den einzelnen Flächen im Zeitverlauf voneinander verschieden ( $p < 0,001$ ) sind. Mit Hilfe dieses Testverfahrens kann jedoch noch keine Aussage darüber gemacht werden, welche der Probeflächen sich voneinander unterscheiden. Nach dem WILCOXON-Test ergeben sich jedoch zwischen den Abundanzen der einzelnen Flächen die folgenden

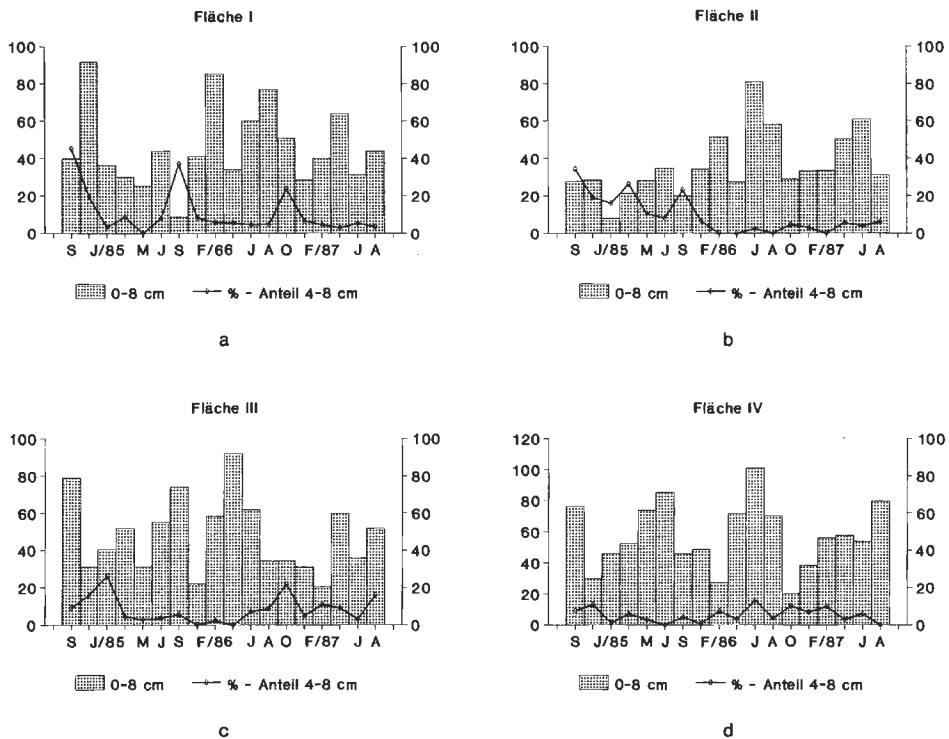


Abb. 2 a-d: Mittlere Abundanz (0-8 cm) der Collembolen der Versuchsflächen I-IV im Zeitverlauf und prozentualer Individuenanteil der Collembolen in der Bodenschicht von 4-8 cm Tiefe (0-8 cm = 100%). Abszisse: Monate; linke Ordinate: Ind. x 1000/m², rechte Ordinate: Anteil der Collembolen (%) in 4-8 cm Bodentiefe.

Irrtumswahrscheinlichkeiten:  $p = 0,0063$  (I zu IV);  $p = 0,1118$  (II zu IV);  $p = 0,0690$  (III zu IV). Für alle übrigen Flächenpaare wurden Irrtumswahrscheinlichkeiten  $p > 0,8$  errechnet (Signifikanzgrenze  $p < 0,05$ ). Die Abundanzunterschiede zwischen den Flächen I und IV sind also mit hoher Wahrscheinlichkeit ( $p = 0,0063$ ) auf reale Standortunterschiede zurückzuführen. Der Fläche IV muß eine Sonderstellung eingeräumt werden. Auch wenn zwischen den anderen Flächen keine signifikanten Unterschiede der Abundanzen ermittelt werden konnten, so sind doch die „geringen“ Irrtumswahrscheinlichkeiten, die jeweils beim Vergleich mit der Fläche IV errechnet wurden, auffallend.

### 3.3. Vertikalverteilung

Abb. 1 zeigt für die einzelnen Flächen und Jahre auch die Jahresmittelwerte der Abundanzen aus der tieferen Bodenschicht (4-8 cm), die deutlich hinter jene aus 0-4 cm Tiefe zurücktreten.

Die prozentualen Anteile der Abundanz der Gemeinschaften der unteren Bodenschicht (4-8 cm), gemessen an der Abundanz der gesamten untersuchten Bodensäule (0-8 cm), sind in Tab. 4 aufgeführt. Bezogen auf die mittlere Abundanz aller drei Untersuchungsjahre in 0-8 cm Bodentiefe beträgt der Abundanzanteil in 4-8 cm Bodentiefe nur 5 (IV) bis 10,0% (I). Der geringe Anteil der Abundanz in der tieferen Bodenschicht (4-8 cm)

an der Gesamtabundanz (0-8 cm) kommt auch nach Betrachtung der Monatswerte zum Ausdruck (Abb. 2a-d).

Punktuell können jedoch auch tiefere Bodenschichten als Lebensraum für Collembolen Bedeutung erlangen. In allen Flächen (Ausnahme: Fläche IV) erreichen die Tiere hier zumindest an einem Untersuchungstermin einen prozentualen Abundanzanteil von über 20% (0-8 cm = 100%) (Abb. 2a-d). Im Sauerhumusbuchenwald (I) ist sogar eine zyklische Vertikalwanderung zu belegen (Abb. 2a). In Fläche II fällt auf, daß in der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraumes der Anteil der Individuen in der tieferen Schicht relativ hoch (z.T. >30%), in der zweiten Hälfte jedoch sehr gering ist (Abb. 2b).

Typische Vertreter, die zumindest in einem der Untersuchungsjahre ausschließlich in der tieferen Bodenschicht von 4-8 cm Tiefe gefunden wurden, sind *Willemia aspinata*, *Anurida forsslundi*, *Anurida granulata*, *Odontella armata*, *Onychiurus sibiricus*, *Onychiurus glebatus*, *Mesaphorura sensibilis*, *Tullbergia denisi*, *Tullbergia parisi*, *Tullbergia quadrispina*, *Tullbergia callipygos* und *Folsomia litsteri*.

Tab. 4: Durchschnittliche Abundanzen (Ind./m<sup>2</sup>) in den vier Versuchsflächen in 4-8 cm und in 0-4 cm Bodentiefe. Für die tiefere Bodenschicht ist der Prozentanteil am gesamten Profil (0-8 cm) angegeben.

	1985	1986	1987
<b>4-8 cm</b>			
I	7.222 (16,2%)	3.266 (6,4%)	3.452 ( 8,0%)
II	4.604 (18,6%)	1.452 (3,2%)	1.547 ( 3,9%)
III	4.721 ( 9,8%)	1.803 (3,7%)	4.354 (11,2%)
IV	2.426 ( 4,0%)	3.706 (6,1%)	2.497 ( 4,9%)
<b>0-4 cm</b>			
I	37.356	47.761	39.700
II	20.148	43.932	38.118
III	43.453	46.935	34.520
IV	58.221	57.056	48.452

Die in 4-8 cm Tiefe nachgewiesenen Collembolenarten können in vier Gruppen eingeteilt werden: 1. Arten, die nicht in allen Untersuchungsjahren in dieser Schicht nachgewiesen werden konnten und deren Individuenzahl nur einen geringen Anteil an der durchschnittlichen Abundanz in 0-8 cm Tiefe ausmacht (z.B. *Hypogastrura denticulata*). 2. Arten, die, sofern sie überhaupt auftreten, mit mittlerem bis hohem Abundanzanteil an der durchschnittlichen Gesamtindividuenzahl pro Art und Jahr nachgewiesen werden (z.B. *Willemia anophthalma*, *Willemia aspinata*, *Mesaphorura tenuisensillata*, *Onychiurus quadriocellatus*, *Onychiurus vanderdrifti*). 3. Arten, die fast immer nachgewiesen werden, deren Individuenanteil aber an der durchschnittlichen Gesamtindividuenzahl der Art eines Jahres als niedrig bis mittel einzustufen ist (z.B. *Onychiurus furcifer*, *Onychiurus armatus*, *Folsomia nana*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor*, *Isotoma notabilis*). 4. Arten, die fast immer mit hohem Individuenanteil nachgewiesen werden (z.B. *Mesaphorura macrochaeta*, *Tullbergia callipygos*).

*Onychiurus sibiricus* ist in allen Untersuchungsjahren nur in Fläche II mit hohem Abundanzanteil in 4-8 cm Tiefe vorhanden. *Onychiurus absoloni* wurde, obgleich in den Flächen III und IV präsent, nie in dieser Bodenschicht nachgewiesen, wohl aber in

den beiden anderen Flächen (I, II). Weitere flächenspezifische Bindungen einzelner Arten an die verschiedenen Bodenschichten konnten nicht belegt werden.

Die ergänzenden Probenahmen aus der Streuschicht und aus 8-16 cm Tiefe ergaben in den Flächen I bis IV folgende mittlere Abundanzen (Ind./m<sup>2</sup>): Streuschicht (O<sub>L</sub>-Schicht): 2.871 (I), 941 (II), 1.161 (III), 752 (IV). Bodenschicht (8-16 cm): 1.046 (I), 1.860 (II), 1.085 (III), 3.720 (IV).

Vergleicht man diese Werte mit den Abundanzdaten aus Abb. 1, so wird auch hier deutlich, daß der wichtigste Lebensraum für Collembolen in Buchenwäldern in 0-4 cm Bodentiefe (umfaßt die O<sub>L</sub>-, O<sub>F</sub>-, O<sub>H</sub>/A<sub>H</sub>-Schicht) zu suchen ist. Vor allem die O<sub>F</sub>- und die O<sub>H</sub>/A<sub>H</sub>-Schichten sind dicht besiedelt, während die O<sub>L</sub>-Schicht offenbar nur in sehr geringem Maße zur hohen Abundanz beiträgt. Auch hemiedaphische Arten, d.h. solche, die vorwiegend die obersten Bodenschichten und die Streu bewohnen, können in einer Tiefe von 8-16 cm relativ hohe Abundanz- und Dominanzanteile haben. Dies wird z.B. für *Frisea mirabilis* in Fläche I, *Hypogastrura denticulata* in Fläche II, *Folsomia nana* in den Flächen I und II und für *Isotomiella minor* in den Flächen I bis III deutlich. Der euedaphische *Onychiurus sibiricus* kommt nur in Fläche II, die ebenfalls euedaphische Art *Tullbergia denisi* nur in den Flächen II und III dominant vor. Alle übrigen Arten gehören erwartungsgemäß dem euedaphischen Lebensformtyp an.

In der Streuschicht kommt *Folsomia nana* eudominant (>30%) nur in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern (I, IV) vor; in den beiden Kalkbuchenwäldern (II, III) hat sie nur untergeordnete Bedeutung. Demgegenüber ist die nahe verwandte Art *F. quadrioculata* in der Streu aller vier Flächen subdominant (7,8%, IV) bis dominant (12,9%, I), bleibt also im Dominanzwert weit hinter *F. nana* zurück.

### 3.4. Strukturparameter

#### 3.4.1. Artenzahlen

Gesamtartenzahl und Artenzahl der einzelnen Versuchsflächen sind Kap. 3.1 und Tab. 3 zu entnehmen. In den obersten 8 cm des Bodens wurden in Fläche I 49, in Fläche II 55, in Fläche III 57 und in Fläche IV insgesamt 42 Arten nachgewiesen (Abb. 3). In 0-4 cm Tiefe wurden erwartungsgemäß mehr Arten gefunden als in 4-8 cm Tiefe.

Verglichen mit dem Individuenanteil (Abb. 1) ist die Anzahl der Arten in 4-8 cm Tiefe erstaunlich hoch (vgl. Abb. 10). Die meisten Arten werden hier für die Flächen I (19) und II (19) im Jahr 1985, für die Flächen III (17) und IV (16) in den Jahren 1987 und 1986 gefunden, die wenigsten in der Probefläche IV in den Jahren 1985 (11) und 1987 (9); 1986 erreicht diese jedoch mit 16 die höchste in diesem Jahr in allen Probeflächen festgestellte Artenzahl. Auch durch die Beprobung der tieferen Bodenschicht (4-8 cm) werden kaum Arten hinzugewonnen, die nicht schon aus der obersten Schicht (0-4 cm) bekannt wären. Sehr hohe Artenzahlen werden in den Untersuchungsjahren 1986 und 1987 in den Flächen II und III mit 40 bis 42 Arten erreicht. Nur 28 Arten wurden im Jahre 1985 in Fläche IV festgestellt (Abb. 3).

Bei der Entwicklung der Artenzahlen (0-8 cm) im Zeitverlauf ist für die beiden Kalkbuchenwälder (II, III) und die beiden Sauerhumusbuchenwälder (I, IV) ein ähnlicher Kurvenverlauf zu beobachten (Abb. 4a,b). Im Januar 1985 waren in allen Flächen nur wenige Arten zu finden, besonders in Fläche I, in der zu diesem Zeitpunkt nur sechs Arten nachzuweisen waren (*Onychiurus armatus*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotoma notabilis*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Entomobrya nivalis*, *Sminthurinus flammeolus*), die bis auf die beiden letzten bestandsbildend sind (s. Kap. 3.4.2).

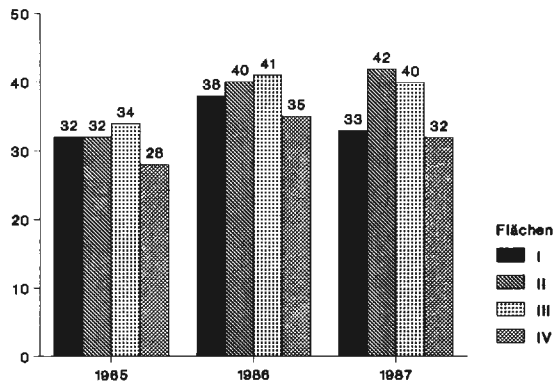


Abb. 3: Artenzahlen der Collembolen der Versuchsflächen I-IV in den Untersuchungsjahren 1985-1987 (0-8 cm). Abszisse: Jahre; Ordinate: Artenzahl.

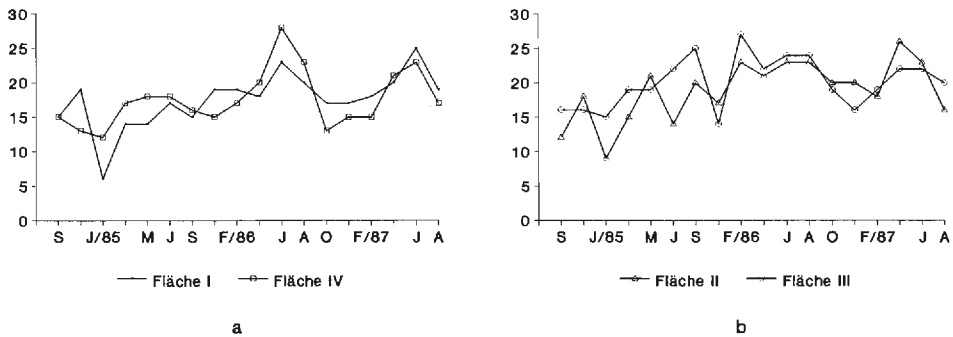


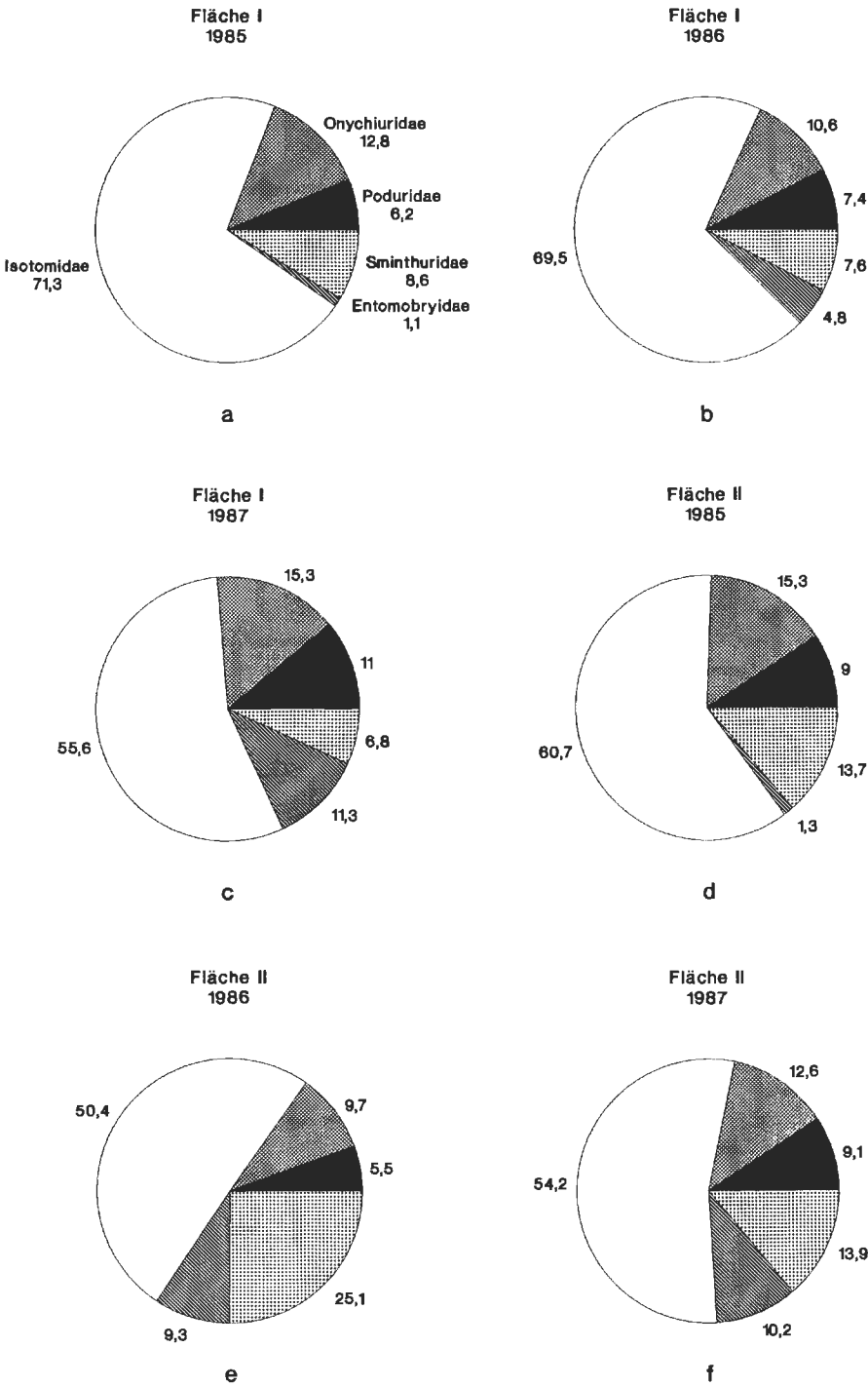
Abb. 4 a,b: Entwicklung der Artenzahlen in den Versuchsflächen I-IV im Zeitverlauf (0-8 cm). Abszisse: Monate; Ordinate: Artenzahl.

Monate mit hohen Artenzahlen waren der Juni 1986 und 1987 (Flächen I und IV; Abb. 4a), der September 1985, der Februar 1986 sowie der April 1987 (Flächen II und III; Abb. 4b). In der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraumes sind die Artenzahlen im Vergleich zur ersten Hälfte in allen Flächen leicht erhöht.

### 3.4.2. Dominanz

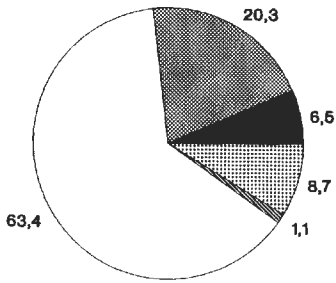
Eine Übersicht über die Dominanzanteile der Collembolenfamilien auf Grundlage der Jahresabundanzen gibt Abb. 5. In allen Flächen und Jahren dominieren die Isotomiden. Ihr Dominanzanteil ist stets größer als 50%; er nimmt jedoch im Gegensatz zu den Dominanzanteilen der anderen Familien während des Untersuchungszeitraumes in allen Flächen ab. Zweimal erreichen die Onychiuriden (1985, III; 1987, IV) und einmal die Sminthuriden (1986, II) Dominanzen von > 20%. Die Dominanz der Entomobryiden nimmt im Laufe des Untersuchungszeitraumes leicht zu; auch die Onychiuriden zeigen in Fläche IV steigende Dominanzen (Abb. 5). Der Dominanzanteil der Poduriden nimmt nur in den Sauerhumusbuchenwäldern leicht zu, in den Kalkbuchenwäldern bleibt er nahezu konstant. Die Dominanz der Sminthuriden ist in allen Flächen im Jahre 1986 am größten (besonders in den Kalkbuchenwäldern); für die Vertreter dieser Familie scheinen in diesem Jahr besonders günstige Bedingungen geherrscht zu haben.

Abb. 5 a-l: Dominanzen (%) der Collembolenfamilien (0-8 cm) von 1985-1987.



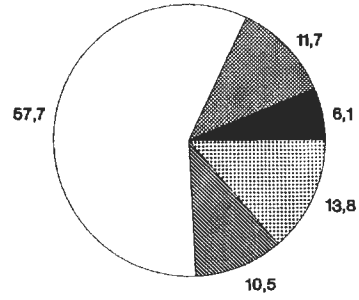


**Fläche III  
1985**



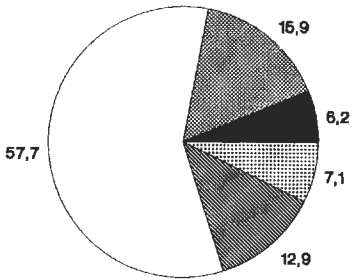
**g**

**Fläche III  
1986**



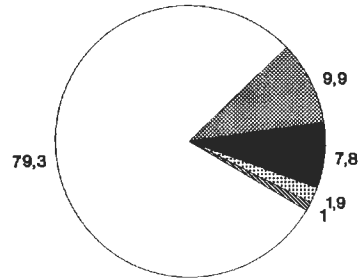
**h**

**Fläche III  
1987**



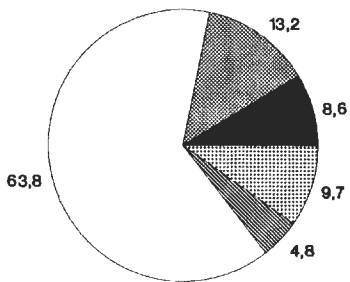
**i**

**Fläche IV  
1985**



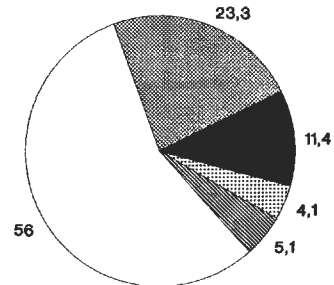
**j**

**Fläche IV  
1986**



**k**

**Fläche IV  
1987**



**l**

In 0-8 cm Tiefe heben sich folgende Arten von den übrigen durch ihre hohen Abundanz- und Konstanzwerte (s. unten) ab und werden daher als „bestandsbildend“ bezeichnet: *Hypogastrura denticulata*, *Frisea mirabilis*, *Onychiurus furcifer*, *O. armatus*, *Folsomia nana*, *F. quadrioculata*, *Isotomiella minor*, *Isotoma notabilis*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurinus aureus*. Die Betrachtung der Dominanzspektren auf Artniveau erklärt den hohen Familiendominanzanteil der Isotomiden. Von den zehn bestandsbildenden Arten stellen sie vier: *Folsomia nana*, *F. quadrioculata*, *Isotomiella minor* und *Isotoma notabilis*. Diese vier Arten sind in mindestens einer der Flächen dominant (Dominanz 10-30%) oder eudominant (Dominanz > 30%). Ihre Dominanzanteile unterscheiden sich in den vier Flächen deutlich voneinander. In Fläche I treten, unter Berücksichtigung aller drei Untersuchungsjahre, drei kodominante (SCHAEFER und TISCHLER 1983) Arten auf, nämlich *F. nana*, *F. quadrioculata* und *I. minor* (alle dominant).

Im Jahre 1985 wurden für diese Fläche die beiden *Folsomia*-Arten noch unter *F. quadrioculata* zusammengefaßt, da einige Autoren beide lediglich als Ökotypen betrachten (DUNGER 1972, WOLTERS 1985). Mittlerweile gibt es jedoch eine Reihe morphologischer Hinweise, daß es sich tatsächlich um zwei gute Arten handelt (DEHARVENG 1982). Durch die Zusammenfassung ist der hohe Dominanzanteil dieser „Art“ im Jahre 1985 auf Fläche I bedingt.

*I. notabilis* ist in der Fläche I nur subdominant. In Fläche II sind *F. quadrioculata* und *I. minor* dominant, *F. nana* und *I. notabilis* jedoch nur subdominant. In Fläche III sind *F. quadrioculata* und *I. notabilis* als dominant und *I. minor* sowie *F. nana* als subdominant zu bezeichnen. *F. nana* erreicht in allen Untersuchungsjahren in Fläche IV Dominanzen > 30% und übertrifft damit bei weitem alle anderen Arten. Eudominant tritt neben ihr nur noch *F. quadrioculata* im Jahre 1985 auf, die aber später nur noch dominant ist. *I. minor* ist in dieser Fläche als subdominante, *I. notabilis* sogar nur als rezedente Art einzustufen.

Alle Probeflächen unterscheiden sich also deutlich in den Dominanzmustern ihrer Collembolenarten. Dennoch ist es möglich, mit Hilfe der Dominanzen auch „Gemeinsamkeiten“ zwischen den Flächen zu erkennen. So ist z.B. auffällig, daß *F. nana* in den beiden Kalkbuchenwäldern (II, III) niemals die hohen Dominanzanteile besitzt wie in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern. Das gleiche gilt für *F. mirabilis*; bei *H. denticulata* sind diese Verhältnisse umgekehrt. *S. aureus* und *L. lignorum* scheinen, wie *H. denticulata*, ebenfalls in den Kalkbuchenwäldern in höheren Anteilen vertreten zu sein. Auffallend ist der hohe Dominanzanteil von *S. aureus* im Jahre 1986 in Fläche II (20,4%), der jedoch im folgenden Jahr nicht gehalten werden kann (7%). *F. quadrioculata* ist im Gegensatz zu *F. nana* in allen Flächen dominant; eine Präferenz für eine der beiden untersuchten Waldgesellschaften ist nicht feststellbar. *O. furcifer* kam während des gesamten Untersuchungszeitraumes in den Flächen I bis III rezedent und in Fläche IV subdominant vor; er ist jedoch auch in Fläche I im letzten Untersuchungsjahr subdominant, in Fläche IV im selben Zeitraum mit 13,3% sogar dominant. Von den oben aufgeführten zehn Arten zeigen – neben *F. quadrioculata* – *O. armatus* und *I. minor* keine ausgesprochene Vorliebe für eine der beiden Waldgesellschaften.

In 4-8 cm Tiefe traten folgende Arten in mindestens einem der drei Untersuchungsjahre mit einer Dominanz von > 10% auf. Fläche I: *F. mirabilis*, *O. armatus*, *Mesaphorura macrochaeta*, *F. nana*, *F. quadrioculata*, *I. minor*. Fläche II: *O. furcifer*, *O. armatus*, *Onychiurus sibiricus*, *M. macrochaeta*, *F. nana*, *I. minor*, *I. notabilis*, *S. aureus*. Fläche III: *O. armatus*, *M. macrochaeta*, *Mesaphorura tenuisensillata*, *F. quadrioculata*, *I. minor*, *I. notabilis*. Fläche IV: *F. mirabilis*, *O. armatus*, *Onychiurus quadriocellatus*, *M. macrochaeta*, *F. nana*, *F. quadrioculata*, *I. minor*.

Die Dominanzwerte dieser Arten oszillieren im Zeitverlauf mehr oder weniger stark. Dabei wiederholen sich innerhalb eines Jahres und/oder von Jahr zu Jahr ähnlich ausgeprägte Dominanzmuster, so z.B. für *S. aureus* (Abb. 6a-d), *L. lignorum* (Abb. 7d),

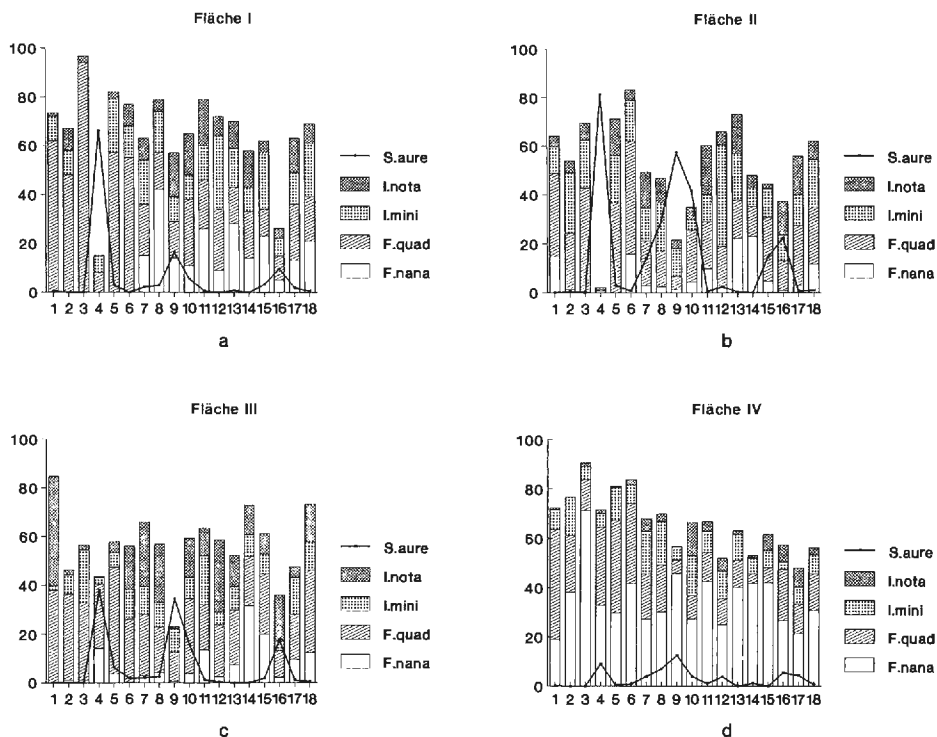


Abb. 6 a-d: Dominanzen ausgewählter Collembolenarten (0-8 cm) in den Versuchsflächen I-IV im Zeitverlauf. Abszisse: Probemonate; Ordinate: Dominanz in %.

*O. furcifer* und *O. armatus* (Abb. 7e). Besonders deutliche Schwankungen der Dominanz zeigt *S. aureus*. In allen vier Untersuchungsflächen erreicht diese Art nur einmal im Jahr jeweils im Februar bis April ein Dominanzmaximum (Abb. 6a-d). Das Maximum fällt mit dem Auftreten der Jugendstadien zusammen. Für andere Arten, z.B. für *F. nana*, *F. quadrioculata*, *I. minor*, *I. notabilis* (Abb. 6a-d) und für *F. mirabilis* sind solche saisonalen Dominanzschwankungen nicht deutlich zu erkennen.

Vergleicht man die Dominanzanteile miteinander, so lassen sich Arten unterscheiden, deren Dominanzveränderungen alternieren und solche, deren Dominanzen sich parallel verändern (z.B. die zu den Isotomidae gehörenden Artenpaare *F. nana* und *F. quadrioculata* (Abb. 7a), *F. nana* und *I. notabilis* (Abb. 7b) und das Artenpaar *F. quadrioculata* und *I. minor* (Abb. 7c)). Alternierende Dominanzveränderungen sind auch zwischen den Arten verschiedener Familien feststellbar. In den Monaten, in denen die Dominanzanteile der vier bestandsbildenden Isotomidenarten zurückgehen, überwiegen die Sminthuriden, vor allem *S. aureus*, und die Entomobryiden, vorwiegend repräsentiert durch *L. lignorum* (Abb. 6a-d). Das kann als Hinweis auf die Verwirklichung von „zeitlicher Nachbarschaftsstabilität“ in Collembolengemeinschaften gedeutet werden, bei der eine Art zeitweilig die Dominanz einer anderen übernimmt (vgl. GRAY 1984).

Die quantitative Bedeutung der vier Isotomidenarten (*F. nana*, *F. quadrioculata*, *I. minor*, *I. notabilis*) für die Collembolengemeinschaften geht aus den Abb. 6a-d hervor. In den beiden Sauerhumusbuchenwäldern ist ihre Dominanz meist größer als 60%, in einigen Monaten sogar über 80% (Abb. 6a,d). In den beiden Kalkbuchenwäldern dominieren diese vier Arten meist mit einem Dominanzanteil von über 40%, seltener

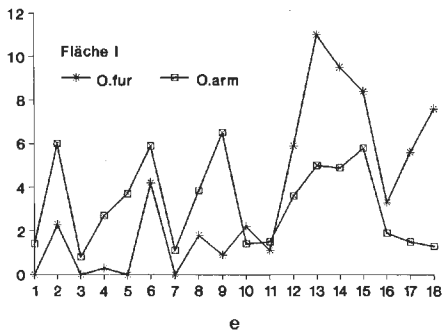
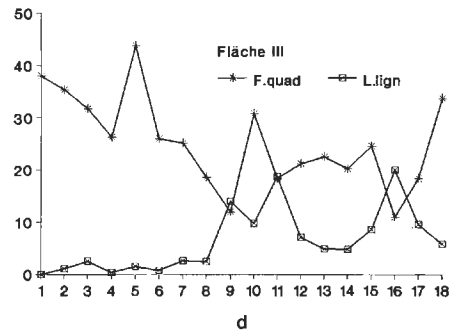
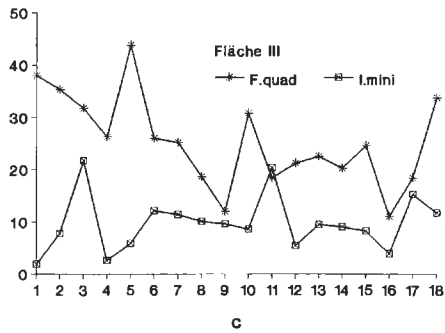
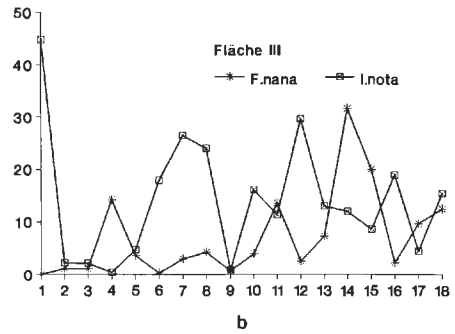
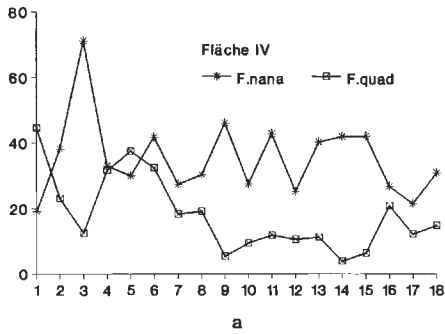


Abb. 7 a-e: Gegenüberstellung der Dominanzanteile (0-8 cm) ausgewählter Collembolenarten im Zeitverlauf. Abszisse: Probemonate; Ordinate: Dominanz in %.

über 60% (Abb. 6b,c). In den Monaten März 1985, Februar 1986 und April 1987 (Juni 1987 in Fläche IV) erreichten Vertreter anderer Familien, *S. aureus* und *L. lignorum*, besonders hohe Dominanzwerte (Abb. 6a-d, 7d).

Die Dominanzverhältnisse in der Streuschicht und in 8-16 cm Bodentiefe spiegeln im wesentlichen die Verhältnisse in 0-8 cm Tiefe wider. Erwartungsgemäß stellen in 8-16 cm Tiefe Individuen der Gattungen *Onychiurus*, *Tullbergia* und *Mesaphorura*, in der Streuschicht Vertreter der Gattungen *Sminthurus*, *Sminthurinus*, *Dicyrtoma* und *Lepidocyrtus* die dominanten Arten. *I. notabilis* kommt allerdings nie in 8-16 cm Bodentiefe vor. Die in 0-4 cm Bodentiefe dominante *I. minor* taucht nicht oder nur subrezent

(I) in den Streuproben auf. In 8-16 cm Tiefe ist sie in allen Flächen, mit Ausnahme von Fläche IV – hier ist die Art rezedent -, dominant. Neben diesen Unterschieden in der Schichtbindung lassen sich auch Unterschiede in der Bevorzugung bestimmter Flächen erkennen. *F. nana* ist in den Streuproben der beiden Sauerhumusbuchenwälder dominant, in der Streu der beiden Kalkbuchenwälder nur rezedent. *F. quadrioculata* kommt in den Streuproben stets dominant bis subdominant vor. Auffällig ist die in der Streuschicht der Kalkbuchenwälder größere Dominanz (dominant bis rezedent) einiger Sminthuridenarten (*Sminthurinus aureus*, *S. flammeolus*, *Sminthurus fuscus*, *Dicyrtoma minuta* und *Dicyrtoma ornata*). In den Sauerhumusbuchenwäldern sind diese Arten nur rezedent bis subrezedent.

### 3.4.3. Konstanz

Alle subdominanten bis eudominanten Arten sind, mit Ausnahme von *Frisea mirabilis*, zumindest in einem der Untersuchungsjahre in den jeweiligen Flächen eukonstant (Konstanz: > 75%). *F. mirabilis* ist nur in den Flächen I und IV eukonstant, in den Flächen II und III dagegen konstant oder akzessorisch. Stets treten auch weitere Arten auf, die nur rezedent bis subrezedent sind, jedoch zumindest in einem Jahr hohe Konstanzwerte (> 50 %) besitzen. Sie sind demnach ebenfalls als konstante oder eukonstante Arten, also Arten mit starker Biotopbindung, zu bezeichnen. Zu diesen Arten zählen *Willemia anophthalma* (nicht in II), *Onychiurus quadriocellatus*, *O. absoloni* (nicht in III), *Mesaphorura macrochaeta*, *M. tenuisensillata* (nicht in II), *Tomocerus flavescens*, *Neelus minimus*, *Dicyrtoma minuta*, *Sminthurides pumilis*, *S. parvulus* (nicht in I) und *Sminthurus fuscus* (nicht in I, III). Von diesen sind *O. quadriocellatus* und *M. macrochaeta* sogar in allen Flächen eukonstant. Eukonstant ist auch *Tullbergia callipygos*, allerdings nur in den beiden Kalkbuchenwäldern. Neben dieser Art treten weitere, ebenfalls zur Flächencharakterisierung geeignete Arten auf, die konstant nur in den Kalk- oder in den Sauerhumusbuchenwäldern vorkommen. Nur in den Kalkbuchenwäldern konstant sind *Onychiurus vanderdrifti*, *Tullbergia denisi* und *Isotoma viridis*. *Willemia aspinata* ist nur in den Sauerhumusbuchenwäldern konstant. Folgende Arten sind nur in einer der vier Probeflächen konstant: *Hypogastrura succinea* (I), *Schaefferia willemi*, *Onychiurus sibiricus* und *Isotomurus palustris* (II), *Onychiurus glebatus* und *Heteromurus nitidus* (III) und *Anurida forsslundi* (IV).

### 3.4.4. Diversität

Jahreswerte: Alle auf Grundlage der Jahresabundanzen ermittelten Diversitätswerte ( $H_s$ ) aus 0-4 cm und aus 4-8 cm Bodentiefe liegen mit 1,7 bis 2,7 relativ hoch. Das geht auch aus den relativ hohen Evenness-Werten ( $E_{\max} = 1$ ) hervor, die das Verhältnis von erreichter zu maximal möglicher Diversität darstellen (Tab. 5).

Da im ersten Untersuchungsjahr in Fläche I nicht zwischen den beiden Arten *Folsomia nana* und *Folsomia quadrioculata* unterschieden wurde, sind hier die Werte im Jahr 1985 niedriger als in den anderen Flächen.

In Fläche IV wurden im Vergleich zu den anderen Flächen insgesamt niedrigere Diversitätswerte ermittelt (Tab. 5). Die geringe Diversität im Jahre 1987 ist hier (4-8 cm) auf das mit 37% eudominante Auftreten von *Frisea mirabilis* zurückzuführen; 1986 erreichte diese Art nur eine Dominanz von 5,8%. Die Diversitätswerte (0-8 cm, 0-4 cm) der übrigen Flächen ähneln sich in den Jahren 1986 und 1987 weitgehend. In 4-8 cm Tiefe sind dagegen die Diversitätswerte in den beiden Kalkbuchenwäldern höher als in den Sauerhumusbuchenwäldern (Ausnahme: Fläche IV, 1986). In der tieferen Bodenschicht (4-8 cm) ist kein kontinuierlicher Anstieg der Diversität von Jahr zu Jahr wie in 0-8 cm Tiefe zu beobachten (Tab. 5).

Tab. 5: Diversität ( $H_s$ ) und Evenness (E) in den Versuchsflächen (I-IV) auf Grundlage der Jahresabundanzen in 0-4 cm, 4-8 cm und 0-8 cm Bodentiefe.

	0-4 cm		4-8 cm		0-8 cm	
	Hs	E	Hs	E	Hs	E
<b>Fläche I</b>						
1985	1,7053	0,5118	2,0482	0,7086	1,8267	0,5319
1986	2,3643	0,6548	2,1916	0,8544	2,3864	0,6560
1987	2,5719	0,7356	2,1419	0,7909	2,5735	0,7360
85-87	2,4255	0,6232				
<b>Fläche II</b>						
1985	2,2139	0,6575	2,5265	0,8581	2,3450	0,6766
1986	2,4202	0,6653	2,1844	0,8794	2,4541	0,6653
1987	2,6224	0,7062	2,4371	0,8999	2,6810	0,7173
85-87	2,6003	0,6493				
<b>Fläche III</b>						
1985	2,1382	0,6170	2,1881	0,8080	2,2126	0,6274
1986	2,4133	0,6542	2,3636	0,9215	2,4606	0,6626
1987	2,5552	0,6927	2,3000	0,8118	2,6062	0,7065
85-87	2,5241	0,6244				
<b>Fläche IV</b>						
1985	1,7311	0,5195	2,0158	0,8407	1,7861	0,5360
1986	2,2744	0,6450	2,4015	0,8662	2,3553	0,6625
1987	2,2679	0,6544	1,7845	0,8122	2,2793	0,6577
85-87	2,2230	0,5958				

In den Flächen I bis III sind während des gesamten Untersuchungszeitraumes in der obersten Bodenschicht (0-4 cm) von Jahr zu Jahr leicht steigende  $H_s$ -Werte festzustellen (Tab. 5). Dagegen ist in der Fläche IV nur ein Anstieg der Diversität von 1985 nach 1986 zu bemerken; danach stagniert der  $H_s$ -Wert auf nunmehr höherem Niveau (Tab. 5). Dieser Anstieg ist bemerkenswert, da im ersten Untersuchungsjahr noch die beiden Arten *Folsomia nana* und *F. quadrioculata* eudominant waren; im darauffolgenden Jahr verschob sich die Dominanzstruktur zugunsten von *F. nana* und zweier weiterer dominanter Arten, *Isotomiella minor* und *F. quadrioculata*. Das wirkte sich positiv auf die Evenness (E) und damit auch auf die Diversität ( $H_s$ ) aus.

Auf Grundlage der mittleren Abundanzen (0-8 cm) aller drei Untersuchungsjahre werden in den beiden Kalkbuchenwäldern (II, III) mit  $H_s = 2,6003$  (II) und  $H_s = 2,5241$  (III) höhere Diversitätswerte ermittelt als in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern (I, IV) mit  $H_s = 2,4255$  und  $H_s = 2,2230$  (Tab. 5).

Diversität und Evenness im Zeitverlauf: In den Probeflächen besteht ein positiver Zusammenhang zwischen Evenness und Diversität (z.B. Fläche I,  $r = 0,96$ ). Daher sind auch die Kurvenverläufe dieser beiden Parameter innerhalb der Flächen für 0-4 cm und 4-8 cm Bodentiefe nahezu identisch (Abb. 8,9). In 4-8 cm Tiefe kam es jedoch punktuell zu einer größeren Beeinflussung der Diversität durch die Zu- oder Abnahme

der Artenzahl und nicht durch die Evenness (z.B. Januar 1985, II und IV; März und Mai 1985, III) (vgl. Abb. 8; 9). Die größten monatlichen  $H_s$ -Unterschiede gab es in Fläche I, gefolgt von den Flächen II und IV (Abb. 8). Dagegen war die Diversitätsentwicklung in Fläche III sehr gleichmäßig.

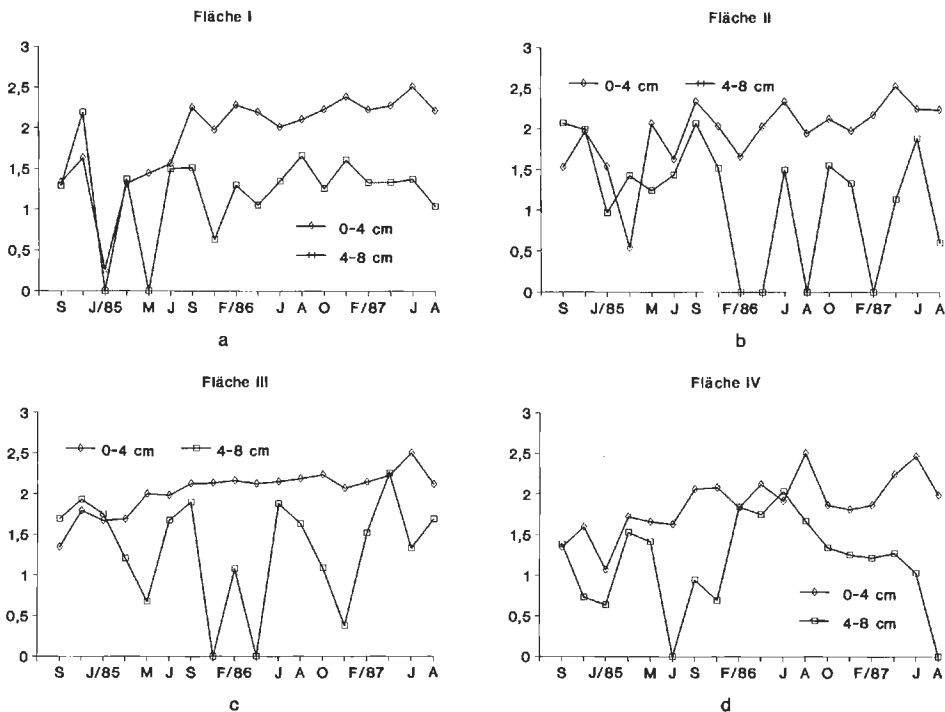


Abb. 8 a-d: Diversitätswerte in unterschiedlichen Bodentiefen (0-4 cm, 4-8 cm) der Versuchsf lächen I-IV im Zeitverlauf. Abszisse: Monate; Ordinate: Diversität ( $H_s$ ).

In den Monaten Januar oder März 1985 ist in den Flächen I, II und IV jeweils ein starker Diversitätseinbruch (0-4 cm, 0-8 cm) zu verzeichnen (Abb. 8). Eine fehlerhafte Extraktion oder klimatische Faktoren scheiden als mögliche Gründe für die niedrigen  $H_s$ -Werte aus, da diese Einbrüche in Fläche III nicht zu beobachten waren. Die sehr niedrigen  $H_s$ -Werte sind durch hohe Dominanzen einzelner Arten zu erklären. In Fläche I besteht im Januar 1985 die Collembolengemeinschaft zu über 95% aus *F. quadrioculata* (incl. *F. nana*, s. oben). In den Flächen II und IV erreichen *Sminthurinus aureus* (II: März 1985, 81%; Februar 1986, 57%) und *F. nana* (IV: Januar 1985, 71%) sehr hohe Dominanzwerte.

Zönosen können im Koordinatensystem Evenness (E) (Abszisse) und Artenzahl (S) (Ordinate) als charakteristisches E/S-Feld dargestellt werden (HAEUPLER 1982, SCHUBERT 1985). Dieses wird beschrieben durch die monatlichen Wertepaare (E/S) und durch die Mittelwerte E und S. Mit Hilfe solcher „Vielfältigkeitsdiagramme“ war es z.B. NEITE (1987) möglich, immissionsbedingte Störungen an Phytozönosen des Stammfußbereichs von Altbuchen nachzuweisen. Hier soll diese Vorgehensweise dazu dienen, Strukturunterschiede zwischen Collembolenzönosen unterschiedlicher Bodenschichten aufzuzeigen. Dabei wird die Evenness als Vergleichskriterium der Diversität herangezogen, da die Evenness (im Gegensatz zu  $H_s$ ) unabhängig von der Anzahl der Arten ist (HAEUPLER 1982). Per Definition stellt die Evenness ein Diversitätsmaß dar, da sie die errechnete Diversität ( $H_s$ ) zur maximal möglichen Diversität ( $H_{smax}$ ) ins Verhältnis setzt.

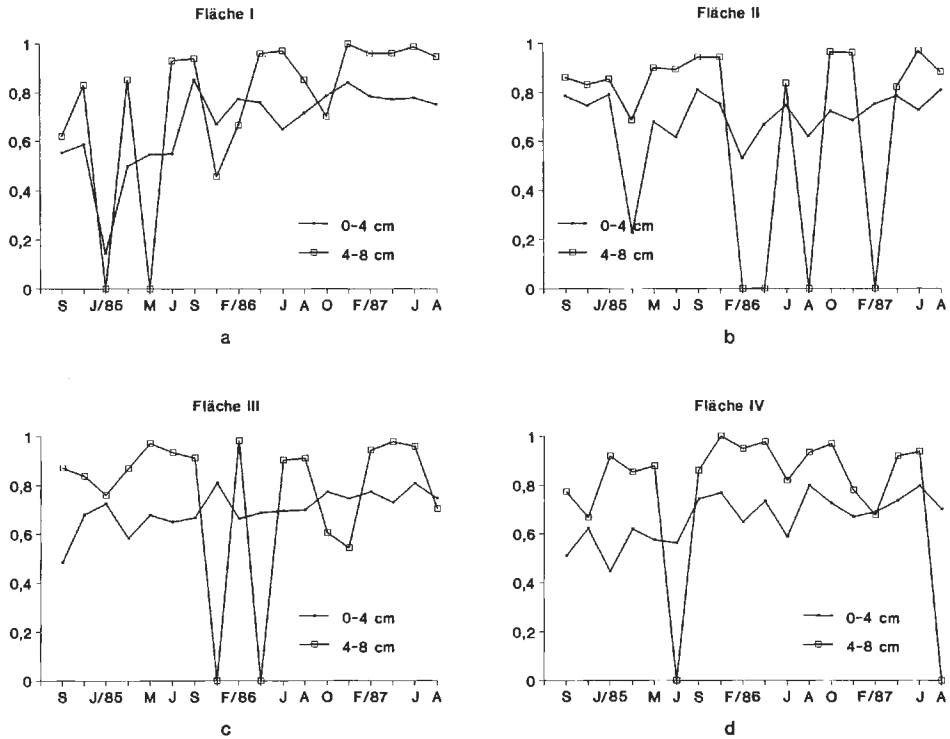


Abb. 9 a-d: Evennesswerte in unterschiedlichen Bodentiefen (0-4 cm, 4-8 cm) der Versuchsflächen I-IV im Zeitverlauf. Abszisse: Monate; Ordinate: Evenness (E).

In den vier Versuchsflächen zeigten sich typische E/S-Felder für die oberste (0-4 cm) und für die tiefere Bodenschicht (4-8 cm) (Abb. 10a-d). In der tieferen Bodenschicht ist die mittlere Artenzahl (S) auf etwa ein Drittel der mittleren Artenzahl der oberen Bodenschicht reduziert. Diese beträgt in den Flächen I bis IV in der oberen Bodenschicht 17,2 (I), 17,5 (II), 18,8 (III) und 17,1 (IV), in der tiefen Bodenschicht 5,9 (I), 6,0 (II), 6,4 (III), 5,0 (IV).

Neben der Reduktion der mittleren Artenzahl ist in der tieferen Bodenschicht gegenüber der obersten ein Anstieg der Evennesswerte um ca. 15% zu beobachten. Die mittleren Evennesswerte (%) in den Flächen und den beiden Bodenschichten (0-4 cm / 4-8 cm) sind 66,3% / 83,8% (I), 69,1% / 88,3% (II), 70% / 85,5% (III) und 66,8% / 86,9% (IV) (Abb. 10a-d).

Die in 4-8 cm Tiefe im Mittel sechs vorhandenen Arten (unterschiedliche Arten in den einzelnen Flächen) treten in den Versuchsflächen meist dominant bis eudominant auf. Diese hohe Gleichverteilung der Individuen auf die Arten bedingt die hohen Evennesswerte. In der oberen Bodenschicht kommen dagegen meist nur eine oder zwei dominante oder eudominante Arten und viele Arten, die den anderen Dominanzklassen zuzuordnen sind, vor. Die Individuen sind hier nicht so gleichmäßig auf die Arten verteilt wie in der tieferen Bodenschicht; das kommt in niedrigeren Evennesswerten zum Ausdruck (Abb. 10a-d).

In den Vielfältigkeitsdiagrammen sind die Collembolen der oberen Bodenschicht (0-4 cm) in allen vier Flächen durch eine mittlere Evenness von ca. 68% und eine mittlere Artenzahl von ca. 17,6 gekennzeichnet. Auch in 4-8 cm Bodentiefe können in allen



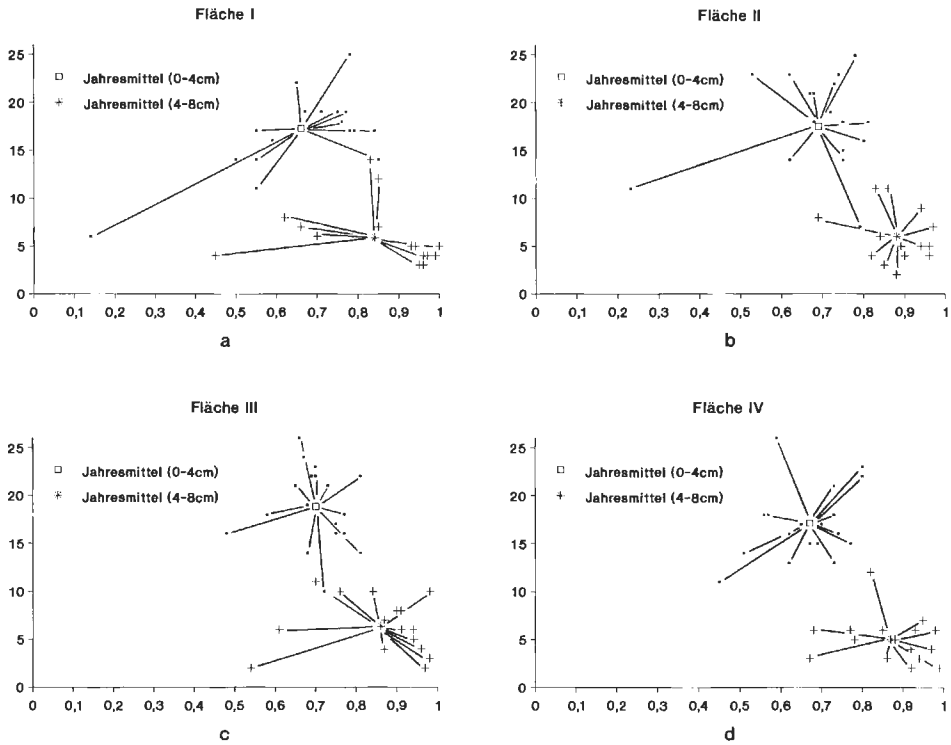


Abb. 10 a-d: Vielfältigkeitsdiagramme aus unterschiedlichen Bodentiefen (0-4 cm, 4-8 cm) der Versuchsflächen I-IV auf Grundlage der monatlichen Evennesswerte (E) und Artenzahlen (S). Die einzelnen Werte sind durch Linien mit den Mittelwerten (E, S) aus allen drei Untersuchungsjahren verbunden. Abszisse: Evenness (E); Ordinate: Artenzahl (S).

Flächen die Collembolengemeinschaften durch eine mittlere Evenness von ca. 86% und eine mittlere Artenzahl von ca. 5,8 charakterisiert werden. Die beiden untersuchten Lebensräume zeigen also ungeachtet ihrer Zugehörigkeit zu den Waldgesellschaften deutlich voneinander verschiedene E/S-Felder.

**Dominanzstruktur:** Die einzelnen Arten innerhalb einer Biozönose besitzen den partiellen Informationsgehalt  $h_i$ , der gemäß der SHANNON-Formel in seinem Ausmaß berechnet werden kann. Darüberhinaus ist vermittels  $h_i$  die Dominanzstruktur ( $h_i$  = „transformierter“ Dominanzwert) in Form einer Kurve darstellbar, in dem alle  $h_i$ -Werte summiert werden und einzeln nach fallendem  $h_i$  gegen die Artenzahl S aufgetragen werden, d.h. am Anfang der Kurve stehen die sehr dominanten Arten mit großem  $h_i$  usw. Der Endpunkt einer solchen Dominanzstruktur-Kurve wird durch die Parameter  $H_s$  (die kumulierten  $h_i$  ergeben  $H_s$ ) und S bestimmt. In artenreichen Gemeinschaften mit vielen subdominanten bis subrezedenten Arten wird die Kurve lang ausgezogen sein und sich asymptotisch dem ermittelten  $H_s$ -Wert nähern. Artenarme Gesellschaften mit gleicher Verteilung der Individuen auf die Arten werden sich in einer Kurve widerspiegeln, die kurz und steil verläuft. Dominanzstruktur-Kurven machen u.U. auf Faktoren aufmerksam, die die Entwicklung von Lebensgemeinschaften ungünstig beeinflussen; z.B. würde bei langer Trockenheit eine solche Kurve steil und kurz verlaufen. Den gleichen Kurvenverlauf erhielte man auch für frühe Sukzessionsstadien.

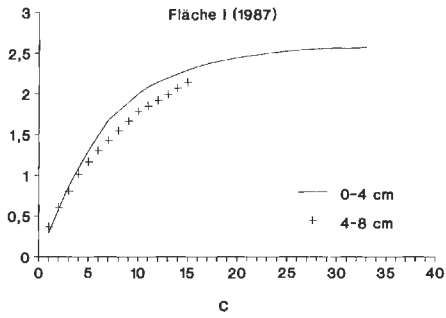
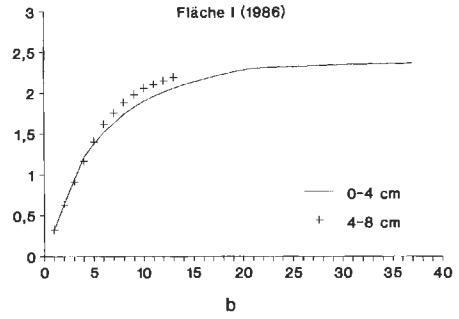
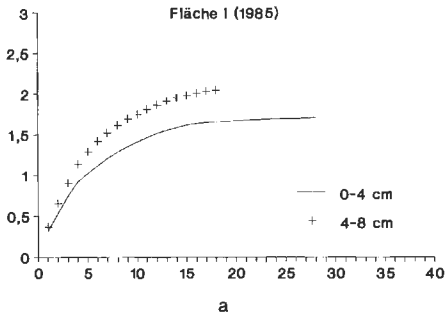


Abb. 11 a-c: Dominanzstruktur der Collembolengemeinschaft der Versuchsfläche I (0-4 cm, 4-8 cm) in den Untersuchungsjahren 1985-1987. Abszisse: Artenzahl (S); Ordinate: kumulierte  $h_i'$ .

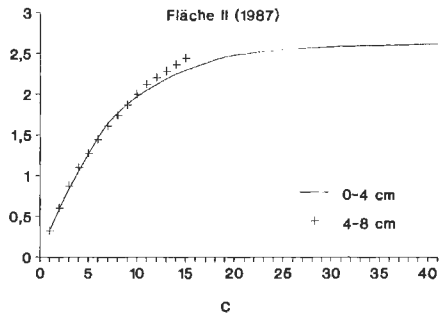
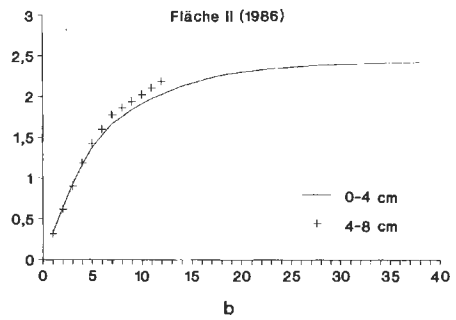
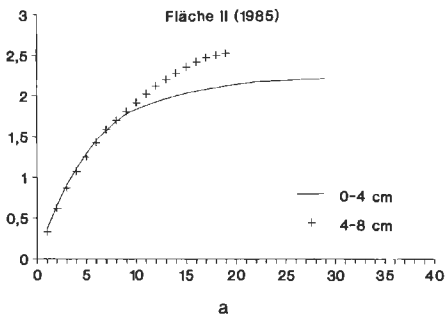


Abb. 12 a-c: Dominanzstruktur der Collembolengemeinschaft der Versuchsfläche II (0-4 cm, 4-8 cm) in den Untersuchungsjahren 1985-1987. Abszisse: Artenzahl (S); Ordinate: kumulierte  $h_i'$ .

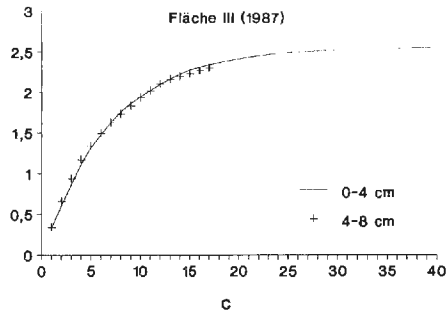
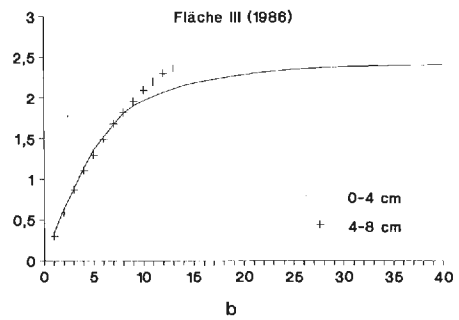
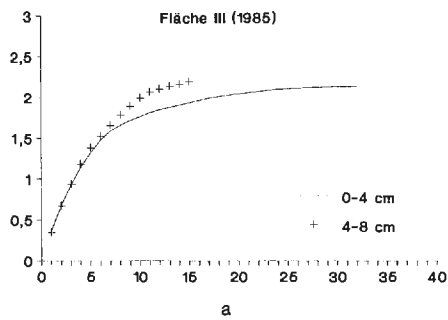


Abb. 13 a-c: Dominanzstruktur der Collembolengemeinschaft der Versuchsfläche III (0-4 cm, 4-8 cm) in den Untersuchungsjahren 1985-1987. Abszisse: Artenzahl (S); Ordinate: kumulierte  $h_p$ .

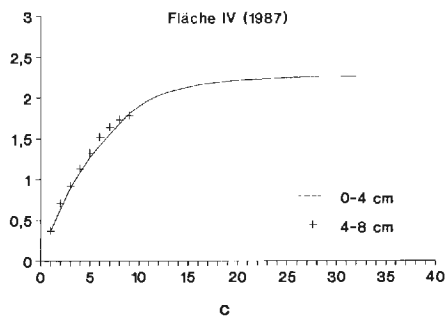
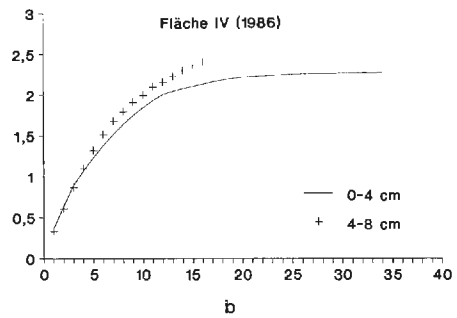
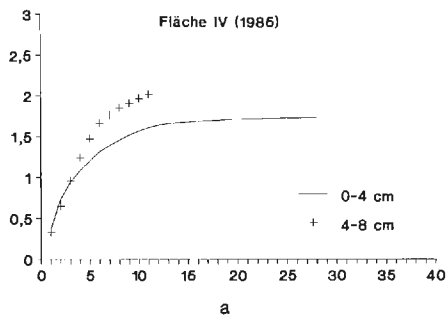


Abb. 14 a-c: Dominanzstruktur der Collembolengemeinschaft der Versuchsfläche IV (0-4 cm, 4-8 cm) in den Untersuchungsjahren 1985-1987. Abszisse: Artenzahl (S); Ordinate: kumulierte  $h_p$ .

In Abb. 11 bis 14 wurden die Dominanzstruktur-Kurven auf Grundlage der Jahresabundanz der Collembolen aus 0-4 cm und 4-8 cm Bodentiefe dargestellt. Sehr deutlich ist die vollkommen unterschiedliche Dominanzstruktur zu erkennen. In 4-8 cm Tiefe ist der Kurvenverlauf reduziert und meist steil; die Evenness ist stets höher. In 0-4 cm Tiefe wird meist eine höhere Diversität ( $H_s$ ) wegen größerer Artenzahlen trotz niedrigerer Gleichverteilung (E) erreicht. In den Jahren, in denen der  $H_s$ -Wert der tieferen den der oberen Schicht übertrifft, wurden zusätzlich zu hoher Evenness hohe Artenzahlen gefunden (z.B. II, 1985; IV, 1986). Die im Untersuchungszeitraum in allen Flächen zunehmende Diversität in 0-4 cm Tiefe ist auf die wachsende Evenness zurückzuführen.

Die Dominanzstruktur der Fläche I (0-4 cm) aus dem Jahre 1985 kann nur unter Vorbehalt betrachtet werden. Wegen der bereits erwähnten Zusammenfassung der Arten *F. nana* und *F. quadrioculata* zu *F. quadrioculata* wurden für diesen Biotop zu niedrige  $H_s$ - und Evennesswerte errechnet (Abb. 11a). In den anderen drei Flächen (II-IV) fallen aber die Kurven (0-4 cm) des ersten Jahres im Vergleich zu den jeweiligen Folgejahren ebenfalls aus dem Rahmen. Dies ist jedoch nicht auf methodische Fehler zurückzuführen. Im Jahre 1985 müssen biotische oder abiotische Faktoren die Lebensgemeinschaften der Collembolen in allen Flächen derart beeinflusst haben, daß sie, gemessen an den Folgejahren, nicht ihre „optimale“ Diversität erreichen konnten. Aufgrund des Verlaufs der Dominanzstrukturkurven sind keine Anzeichen für eine Störung der Collembolengemeinschaften vorhanden.

### 3.5. Produktionsbiologische Daten

Die produktionsbiologischen Daten sollen dazu dienen, den Anteil der Umsatzleistungen einzelner Arten an der Gesamtleistung der Zönose näher zu bestimmen, und die Zönosen der Probeflächen miteinander zu vergleichen.

Auf Grundlage von Körperlängenmessungen der extrahierten Collembolen können die wichtigsten Daten zur Produktionsbiologie (Biomasse, Respiration, Assimilation, Nettoproduktionseffizienz) ermittelt werden. Aus ökonomischen Gründen werden im folgenden nur die Jahreswerte 0-8 cm Bodentiefe zur Beschreibung der Gemeinschaften und Populationen herangezogen; Monatswerte werden nur für die Gemeinschaften angegeben.

#### 3.5.1. Biomasse

Jahreswerte: In Abb. 15 sind die Biomassen der Collembolengemeinschaften der Flächen I bis IV für 0-8 cm Bodentiefe und getrennt für die tiefere Bodenschicht (4-8 cm) dargestellt. Die Biomasse ( $\text{mg FG/m}^2$ ) betrug für die beiden Bodenschichten zusammen: I: 650 (1985), 948 (1986), 1.220 (1987); II: 434 (1985), 922 (1986), 1.134 (1987); III: 1.079 (1985), 1.422 (1986), 1.193 (1987); IV: 1.205 (1985), 1.147 (1986), 1.442 (1987).

Bezogen auf den gesamten Untersuchungszeitraum beträgt die durchschnittliche Biomasse der Zönosen in den vier Flächen bis 8 cm Bodentiefe 939,3 (I), 830 (II), 1.231,3 (III) und 1.264,7 (IV)  $\text{mg FG/m}^2$  oder 300 (I), 266 (II), 394 (III) und 404  $\text{mg TG/m}^2$  (IV). In 4-8 cm Tiefe ist die Biomasse sehr gering (Abb. 15); nur im ersten Untersuchungsjahr konnten in den Flächen I-III Gewichtsanteile von mehr als 10% an der Biomasse, die in den beiden oberen Bodenschichten zusammen ermittelt wurde, festgestellt werden. In Fläche I betrug der Anteil in diesem Jahr 15,4%, in Fläche II 17,8% und in Fläche III 13%; in allen anderen Untersuchungsjahren lag er unter 10%.

In 0-8 cm Bodentiefe wurde im Jahre 1985 mit 434 mg FG/m<sup>2</sup> eine auffallend niedrige Biomasse in Fläche II ermittelt; die höchste wurde im Jahre 1986 in Fläche III (1.422 mg FG/m<sup>2</sup>) und im Jahre 1987 in Fläche IV (1.442 mg FG/m<sup>2</sup>) erreicht. Auffällig sind die niedrigen Werte im Jahre 1985 in den Flächen I und II. Im zweiten Untersuchungsjahr sind sie deutlich höher; im dritten Jahr erreichen sie das Niveau, das Fläche III bereits im ersten Jahr hatte. Nur Fläche IV hebt sich im letzten Untersuchungsjahr mit noch höheren Biomassewerten deutlich von den übrigen Flächen ab (Abb. 15).

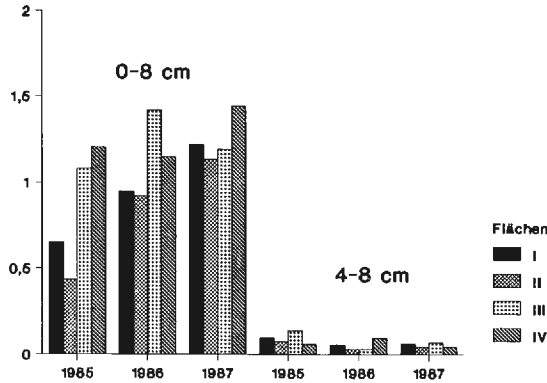


Abb. 15: Mittlere Biomasse der Collembolen der Versuchsflächen I-IV in den Untersuchungsjahren 1985-1987. Bodentiefen: 0-8 cm, 4-8 cm. Abszisse: Jahre; Ordinate: mg FG x 1000/m<sup>2</sup>. FG=Frischgewicht.

Die Jahreswerte der Biomasse (0-8 cm) sind nicht mit den jährlichen Abundanz (0-8 cm) zu korrelieren (vgl. Abb. 1). Das ist mit den unterschiedlichen Gewichten und mit den wechselnden Individuen- und Biomassedominanzen einzelner Arten zu erklären. So ist z.B. *Folsomia quadrioculata* im Jahre 1985 in Fläche I dominant und hoch abundant; wegen ihres relativ geringen Gewichtes ist jedoch die Biomasse dieses Jahres niedrig. So ist zu verstehen, warum die Maximalwerte, je nachdem ob man die Biomasse oder die Abundanz betrachtet, in unterschiedlichen Jahren liegen können. Die größte Biomasse wird z.B in Fläche IV im Jahre 1987 erreicht (Abb. 15), die höchsten Abundanzen aber in den Jahren 1985 und 1986 (Abb. 1).

Die im folgenden mit (+/-) gekennzeichneten Arten übertreffen (+) oder unterschreiten (-) mit ihrer Biomassedomianz deutlich die Dominanzwerte, die auf Abundanzbasis berechnet wurden. Herausragende Arten sind (mindestens in einem Jahr Biomassedomianz > 5%):

Fläche I: *Onychiurus furcifer* (+), *Onychiurus armatus* (+), *Folsomia nana* (-), *Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor* (-), *Lepidocyrtus lignorum* (+), *Tomocerus flavescens* (+), *Sminthurinus aureus*, *Sminthurus fuscus* (+). Die auf Grundlage der Abundanzen subdominante bis dominante Art *Isotoma notabilis* kommt in keinem der Untersuchungsjahre über 5% Biomassedomianz hinaus.

Fläche II: *Hypogastrura denticulata*, *O. furcifer* (+), *O. armatus* (+), *Onychiurus quadriocellatus* (+), *F. quadrioculata*, *I. minor* (-), *L. lignorum*, *T. flavescens* (+), *S. aureus*, *S. fuscus* (+), *Dicyrtoma minuta* (+). Die auf Abundanzbasis subdominanten und dominanten Arten *F. nana* und *I. notabilis* erreichen in keinem Jahr mehr als je 4% Biomassedomianz.

Fläche III: *O. armatus* (+), *O. quadriocellatus* (+), *F. quadrioculata*, *I. notabilis* (-), *L. lignorum*, *T. flavescens* (+), *S. aureus*, *S. fuscus* (+). Die in dieser Fläche subdominan-

ten bis dominanten Arten *H. denticulata*, *F. nana* und *I. minor* erreichen in keinem Jahr mehr als 4% Biomassedominanz.

Fläche IV: *O. furcifer* (+), *O. armatus* (+), *O. quadriocellatus* (+), *F. nana* (-), *F. quadrioculata*, *I. minor* (-), *L. lignorum*, *S. fuscus* (+). Die auf Abundanzbasis subdominanten Arten *Frisea mirabilis* und *I. notabilis* weisen in dieser Fläche nur je < 2% Biomassedominanz auf.

Die Biomasse der Gemeinschaften im Zeitverlauf: In Abb. 16a-d ist die Entwicklung der Biomasse in den vier Flächen in 0-8 cm und 4-8 cm Tiefe dargestellt. Eine Abhängigkeit von der Jahreszeit ist in den Flächen I, III und IV (hier besonders deutlich), kaum jedoch in Fläche II zu erkennen. In Fläche II, aber auch in Fläche I sind die Biomassen (0-8 cm) besonders niedrig. Die niedrigen Jahreswerte (I und II, 1985, s. Abb. 15a) sind also nicht auf starke Oszillationen, sondern auf gleichbleibend niedrige Monatswerte zurückzuführen (Abb. 16a,b).

Die hohen relativen Biomasseanteile (> 40%) der Monate September 1984 und März 1985 (Fläche II) in der tieferen Bodenschicht sind eher mit niedrigen Biomassewerten in der obersten Bodenschicht (0-4 cm) zu diesen Zeitpunkten zu erklären als mit außergewöhnlich hohen Biomassewerten (Abb. 16b). In den Monaten mit den niedrigsten Abundanzen (0-8 cm) (Abb. 2a-d) sind auch die niedrigsten Biomassewerte (0-8 cm) festzustellen. Die Monate mit den höchsten Abundanzen und den höchsten Biomassen sind jedoch, wegen unterschiedlicher Artenzusammensetzungen, nicht immer

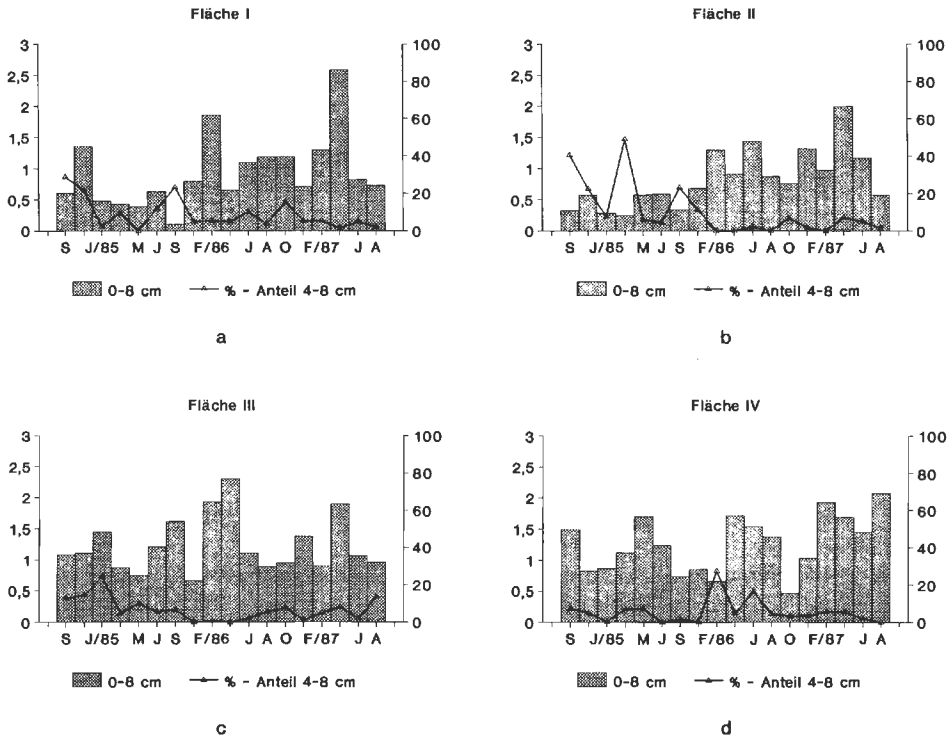


Abb. 16 a-d: Mittlere Biomasse (0-8 cm) der Collembolen der Versuchsflächen I-IV im Zeitverlauf und prozentualer Biomasseanteil der Collembolen in 4-8 cm Bodentiefe (0-8 cm = 100%). Abszisse: Monate; linke Ordinate: mg FG x 1000/m², rechte Ordinate: Biomasseanteil der Collembolen (%).

deckungsgleich (s. oben). Alle vier Flächen unterscheiden sich hinsichtlich der Monate, in denen erhöhte Biomassewerte nachgewiesen werden konnten (Abb. 16a-d).

### 3.5.2. Respiration

Jahreskenngrößen: Die jährliche Respiration ( $\text{kcal/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) der Collembolengemeinschaften in den vier Flächen (I-IV) ist in Abb. 17 wiedergegeben. Wie bereits für Abundanz und Biomasse festgestellt, ist auch der  $\text{O}_2$ -Verbrauch in 4-8 cm Tiefe vernachlässigbar gering. Die jährliche Respiration ( $\text{kcal/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) der Collembolengemeinschaften in 0-8 cm Tiefe betrug in I 13,6 (1985), 21,3 (1986), 18,9 (1987), in II 10,9 (1985), 22,2 (1986), 18,3 (1987), in III 21,6 (1985), 26,6 (1986), 19,7 (1987) und in IV 28,6 (1985), 28,0 (1986), 26,3 (1987) (Abb. 17). Bezogen auf den gesamten Untersuchungszeitraum beträgt die durchschnittliche, jährliche Respiration der Zönosen 17,9 (I), 17,1 (II), 22,6 (III) und 27,6 (IV)  $\text{kcal/m}^2 \times \text{Jahr}$ . Das entspricht 75,2 (I), 71,8 (II), 94,8 (III) und 115,7 (IV)  $\text{kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ .

Im ersten Untersuchungsjahr weisen in 0-8 cm Tiefe die Flächen I und II sehr niedrige, die Flächen III und IV dagegen hohe bis sehr hohe (IV) Respirationswerte auf (s. oben und Abb. 17). Dieser Unterschied ist im Jahre 1986 nicht mehr so deutlich; im dritten Untersuchungsjahr erreichen die Zönosen der Flächen I und II Respirationswerte, die denen der Fläche III entsprechen. In allen drei Jahren wird der deutlich höchste  $\text{O}_2$ -Verbrauch in Fläche IV ermittelt.

Die jährlichen Respirationsraten (0-8 cm) liegen zwischen 10,9  $\text{kcal/m}^2 \times \text{Jahr}$  (= 45,8  $\text{kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) – dieser Wert wird im Jahre 1985 in Fläche II erreicht – und 28,6  $\text{kcal/m}^2 \times \text{Jahr}$  (= 119,8  $\text{kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) im Jahre 1985 in Fläche IV (Abb. 17).

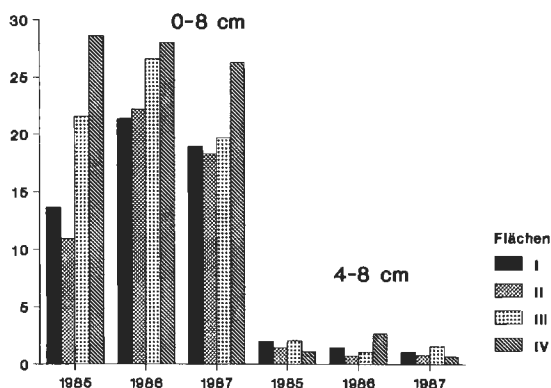


Abb. 17: Respiration der Collembolen (Jahressummen) in den Probestflächen I-IV der Untersuchungsjahre 1985-1987. Bodentiefen: 0-8 cm, 4-8 cm. Abszisse: Jahre; Ordinate:  $\text{kcal/m}^2 \times \text{Jahr}$  (1  $\text{kcal}$  = 4,186  $\text{kJ}$ ).

Bezüglich ihrer Respirationsdominanz bedeutsam waren die folgenden Arten (mindestens in einem Jahr Respirationsdominanz > 5%). Die mit (+/-) gekennzeichneten Arten übertreffen (+) oder unterschreiten (-) hinsichtlich der Respirationsdominanz deutlich die Werte, die auf Abundanzbasis ermittelt wurden.

Fläche I: *Onychiurus furcifer* (+), *Onychiurus armatus* (+), *Folsomia nana* (-), *Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor* (-), *Isotoma notabilis* (-), *Lepidocyrtus lignorum*, *Tomocerus flavescens* (+), *Sminthurus fuscus* (+). Die auf Abundanzbasis subdominanten Arten *Frisea mirabilis* und *Sminthurinus aureus* erreichten in keinem der drei Jahre eine Respirationsdominanz von 5%.

Fläche II: *Hypogastrura denticulata* (-), *O. furcifer* (+), *O. armatus* (+), *Onychiurus quadriocellatus* (+), *F. quadrioculata*, *I. minor* (-), *I. notabilis* (-), *L. lignorum* (+), *S. aureus* (-). Die auf Abundanzbasis subdominante Art *F. nana* erreichte in keinem der Untersuchungsjahre eine Respirationsdominanz von 5%.

Fläche III: *O. furcifer* (+), *O. armatus* (+), *O. quadriocellatus* (+), *F. quadrioculata*, *I. minor* (-), *I. notabilis* (-), *Isotoma viridis* (+), *L. lignorum* (+), *T. flavescens* (+), *S. aureus* (-). Die auf Abundanzbasis subdominanten bis dominanten Arten *H. denticulata* und *F. nana* erreichten in keinem der drei Untersuchungsjahre Respirationsdominanzen von 5%.

Fläche IV: *O. furcifer* (+), *O. armatus* (+), *O. quadriocellatus* (+), *F. nana* (-), *F. quadrioculata*, *I. minor* (-), *L. lignorum* (+). Die auf Abundanzbasis subdominanten Arten *F. mirabilis* und *I. notabilis* konnten in keinem Jahr eine Respirationsdominanz von 5% erreichen.

Respiration der Gemeinschaften im Zeitverlauf: In Abb. 18a-d ist die monatliche Gesamtatmung ( $\text{kcal/m}^2 \times \text{Monat}$ ) der Collembolengemeinschaften dargestellt, und zwar der Absolutwert für den Bereich von 0-8 cm Bodentiefe und der Relativwert (%) für den Bereich von 4-8 cm Bodentiefe. Die höchste monatliche Atmungsrate wurde im Juni 1986 (Fläche IV) mit  $5,3 \text{ kcal/m}^2$ , die geringste in Fläche II im Monat Januar 1985 mit  $0,185 \text{ kcal/m}^2$  errechnet. In allen Flächen werden stark fluktuierende Atmungsraten festgestellt; eine ausgeprägte Jahresdynamik mit deutlicherer Trennschärfe als dies auf Grundlage der Abundanz- oder Biomassewerte möglich war, ist zu erkennen (vgl. Abb.

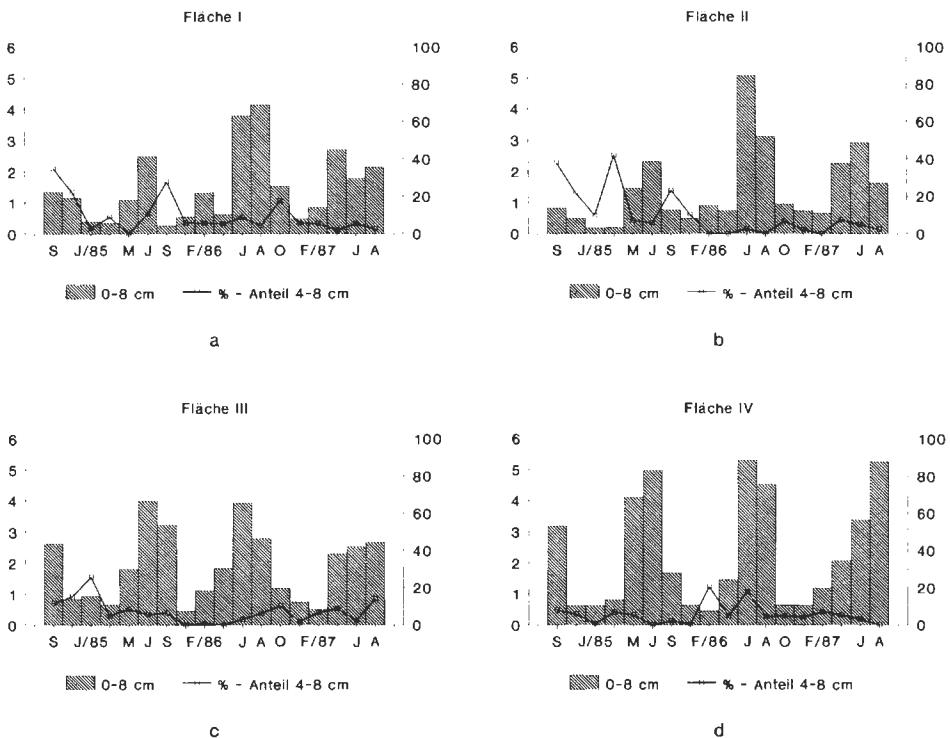


Abb. 18 a-d: Respiration der Collembolen in den Versuchsflächen I-IV im Zeitverlauf und prozentualer Anteil in der Bodenschicht von 4-8 cm Tiefe (0-8 cm = 100%). Abszisse: Monate; Ordinate:  $\text{kcal/m}^2 \times \text{Monat}$  (1  $\text{kcal} = 4,186 \text{ kJ}$ ).



2a-d, 16a-d, 18a-d). Nach Abb. 18a-d werden die größten Umsatzleistungen von den Collembolengemeinschaften im Sommer bis Herbst erbracht.

### 3.5.3. Produktion

Mit Hilfe der Angabe der Produktion einzelner Collembolenarten oder -gemeinschaften kann abgeschätzt werden, welche Menge an potentiell verfügbarer Energie der nächsten Nahrungsebene (z.B. bodenlebende Räuber oder Detritusfresser) in Form von Collembolen zufließt.

Die Produktion der Collembolengemeinschaften lag zwischen 24,3 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr (II, 1985) und 53,7 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr (IV, 1985). Am produktivsten war die Probefläche IV mit durchschnittlich 52,2 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr. Danach folgen der Kalkbuchenwald III mit 44,2 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr, und, mit einigem Abstand, die Flächen I mit 36,5 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr und II mit 35,0 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr (Tab. 6).

Auffällig sind in Fläche IV die in allen drei Jahren gleichbleibend hohen Produktionswerte (1985: 53,7; 1986: 52,9; 1987: 50,1 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr). In den drei übrigen Flächen unterlagen sie großen Schwankungen. Die höchsten jährlichen Produktionswerte sind in den Flächen I bis III im Jahre 1986, in Fläche IV im Jahre 1985 zu verzeichnen.

Tab. 6: Umsatzleistungen und ökologische Effizienzen (%) von Collembolengemeinschaften (kJ/m<sup>2</sup> x Jahr). <1> Daten aus PETERSEN und LUXTON (1982), <2> GRIMM und FUNKE (1986), <3> PERSSON und LOHM (1977); Daten der vorliegenden Untersuchung beziehen sich auf 0-8 cm Bodentiefe.

Habitat	Land	A	P	R	R/A	P/A	P/R	Quelle
Laubmischwald	GB	15.7	3.8	11.9	76	24	32	<1>
Koniferen, subalpin	J	64.1	6.7	57.4	90	10	12	<1>
Luzulo-Fagetum	D	201	117.2	83.7	42	58	140	<2>
Luzulo-Fag.I, 1985	D	86.1	29.1	57	66.2	33.8	51	
Luzulo-Fag.I, 1986	D	131.5	42.2	89.3	67.9	32.1	47	
Luzulo-Fag.I, 1987	D	117.7	38.3	79.4	67.5	32.5	48	
Luzulo-Fag.I, 85-87	D	111.8	36.5	75.2	67.4	32.6	49	
Luzulo-Fag.IV, 1985	D	173.5	53.7	119.8	69	31	45	
Luzulo-Fag.IV, 1986	D	170.2	52.9	117.4	68.9	31.1	45	
Luzulo-Fag.IV, 1987	D	160.2	50.1	110	68.7	31.3	46	
Luzulo-Fag.IV, 85-87	D	168	52.2	115.7	68.9	31.1	45	
Melico-Fag.II, 1985	D	70	24.3	45.8	65.3	34.7	53	
Melico-Fag.II, 1986	D	136.6	43.6	93	68.1	31.9	47	
Melico-Fag.II, 1987	D	113.8	37.2	76.6	67.3	32.7	49	
Melico-Fag.II, 85-87	D	106.8	35	71.8	67.2	32.8	49	
Melico-Fag.III,1985	D	132.9	42.6	90.3	68	32	47	
Melico-Fag.III,1986	D	162	50.6	111.4	68.7	31.3	45	
Melico-Fag.III,1987	D	122.1	39.5	82.6	67.6	32.4	48	
Melico-Fag.III,85-87	D	139	44.2	94.8	68.2	31.8	47	
Kalkstein Grasland	GB	14.6	6.7	7.9	54	46	85	<1>
Alluvial Grasland	GB	16.3	7.5	8.8	54	46	85	<1>
Schafweide	AUS	1037	479	558	54	46	86	<1>
Grasland	J	334.9	125.6	209.3	62	38	60	<1>
Grasland	S			25.5				<3>

Sehr hohe jährliche Produktionsraten erreichten die Arten *Onychiurus furcifer* (16,8 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr, IV, 1987), *Onychiurus armatus* (17,3 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr, III, 1985), *Folsomia nana* (13,0 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr, IV, 1985), *Folsomia quadrioculata* (26,0 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr, IV, 1985) und *Lepidocyrtus lignorum* (10,4 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr, II, 1986). Die geringste Monatsproduktion wurde in Fläche II im Januar 1985 (0,83 kJ/m<sup>2</sup>) bestimmt, die höchste in Fläche IV im April 1986 (13,4 kJ/m<sup>2</sup>). Der in allen Flächen produktivste Zeitraum lag zwischen den Monaten Mai bis Oktober. Im November bis April werden deutlich niedrigere Werte erzielt.

#### 3.5.4. Assimilation

Von der Collembolengemeinschaft aus Fläche IV wird im Untersuchungszeitraum durchschnittlich der größte Energiebetrag umgesetzt (168 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr) (Tab. 6). In Fläche III wurden 139 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr assimiliert, in den Flächen I 111,8 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr und II 106,8 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr (Tab. 6). In der im Jahre 1984 gekalkten Probefläche IV ist die relativ gleichbleibende Assimilation während der drei Untersuchungsjahre auffällig (160,2 bis 173,5 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr). In den anderen Flächen sind die Schwankungen zwischen den einzelnen Jahreswerten wesentlich größer (z.B. II: 70 bis 136,6 kJ/m<sup>2</sup> x Jahr) (Tab. 6).

Die schon mehrfach hervorgehobenen dominanten Arten sind auch in entscheidender Weise am „energy flow“ der Collembolenzönosen beteiligt. So assimilieren z.B. in Fläche IV im Jahre 1986 die Arten *Onychiurus furcifer*, *Onychiurus armatus*, *Folsomia nana*, *Folsomia quadrioculata* und *Isotomiella minor* 63% der Energie, die von der gesamten Collembolengemeinschaft aufgenommen wird.

Nettoproduktionseffizienz: Die Nettoproduktionseffizienz (NPE), d.h. das Verhältnis von Produktion und Assimilation (P/A), drückt den Nutzungsgrad der Assimilation für die Produktion aus. Je größer diese Maßzahl ist, um so besser kann die absorbierte Nahrung für Wachstum, Sekretion, Speicherung und Fortpflanzung genutzt werden. Das Komplement zur NPE, die Relation von Respiration und Assimilation (R/A), drückt den Grad der Nutzung der Assimilation für die Stoffwechselaktivität aus. Die NPE ist abhängig von Temperatur (Jahreszeit) (WOLTERS 1985), Wachstums- und Ruhephasen (Entwicklungsstadien, Zeiten ohne Nahrungsaufnahme), Natalität und Mortalität (GRIMM und FUNKE 1986). Auch die Nahrungsqualität ist entscheidend für den Nutzungsgrad; Zoophage besitzen im allgemeinen eine höhere NPE (56%) als Saprophage (47%) oder Phytophage (39%) (SCHAEFER und TISCHLER 1983).

Für Collembolengemeinschaften (Jahreswerte) aus verschiedenen Biotopen wurden bisher P/A-Verhältnisse zwischen 10% und 58% ermittelt (vgl. Tab. 6); beim zuerst genannten Wert ist allerdings die geographische Lage des Biotops zu berücksichtigen (Japan, subalpiner Koniferenbestand). Die hier vorgelegten Berechnungen zur NPE auf Basis der Jahreswerte der Gemeinschaften in 0-8 cm Bodentiefe fügen sich mit ca. 30% gut in die Kalkulationen anderer Autoren ein (vgl. Tab. 6).

Für einzelne Arten sind folgende NPE-Werte bekannt: *Tomocerus flavescens* 27%, nicht reproduktive Stadien (TURNER 1983, nach WOLTERS 1985), *Folsomia candida* 53% (WOLTERS 1985), *Onychiurus spec.* 44% (TANAKA 1970), *Isotoma trispinata* 39% (TANAKA 1970), *Onychiurus procampatus* 37% (HALE 1980), *O. procampatus* 46% (HEALEY 1967), *Onychiurus tricampatus* 52% (HALE 1980).

Für die in den Probeflächen abundanten Arten *Onychiurus furcifer*, *Onychiurus armatus*, *Folsomia nana*, *Isotomiella minor*, *Isotoma notabilis*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurinus aureus* liegen die im Jahresgang schwankenden Werte der NPE meist zwischen 40% und 50%, für *Folsomia quadrioculata* zwischen 34% und 40%. Die NPE erreicht hohe Werte im Herbst/Winter, die zum Sommer hin fallen. Die abundanten

Arten erreichen ihre maximale Produktion in den Sommermonaten, obwohl die NPE in dieser Zeit am kleinsten ist. Im Sommer wird also ein höherer Betrag der assimilierten Energie für den Erhaltungsstoffwechsel (R) als für die Produktion ausgegeben.

### 3.6. Vergleich der Probeflächen

#### 3.6.1. Abundanzentwicklung ausgesuchter Arten

Individuendichten einzelner Arten im Zeitverlauf lassen erkennen, ob eine Art besonders günstige oder weniger günstige Bedingungen zur Entwicklung antrifft. Gleichzeitig können damit u.U. Flächen näher charakterisiert werden. In den Abb. 19 bis 39 und Tab. 7 werden Abundanzen ausgesuchter Arten aus jeder der in den Versuchsflächen vorkommenden Collembolenfamilien in 0-8 cm Tiefe miteinander verglichen.

Tab. 7: Jahresabundanzen und durchschnittliche Jahresabundanz (1985-1987) ausgewählter Arten in den Versuchsflächen I-IV (Angaben in Ind./m<sup>2</sup>).

		I	II	III	IV
<i>Frisea mirabilis</i>	1985:	1.137	431	0	420
	1986:	1.550	47	16	3.534
	1987:	3.007	264	202	4.434
	85-87:	1.898	247	72	3.462
<i>Hypogastrura denticulata</i>	1985:	592	1.536	2.451	2.060
	1986:	1.659	2.310	3.100	1.333
	1987:	1.209	3.069	1.457	992
	85-87:	1.153	2.305	2.336	1.462
<i>Folsomia quadrioculata</i>	1985:	24.210	7.676	15.925	19.731
	1986:	10.168	7.146	12.772	7.487
	1987:	6.433	7.626	8.277	6.247
	85-87:	13.603	7.483	12.325	11.155
<i>Folsomia nana</i>	1985:	-	1.685	1.562	22.260
	1986:	9.471	2.031	2.697	20.013
	1987:	7.301	3.581	4.588	16.523
	85-87:	5.590	2.432	2.949	19.599
<i>Isotomiella minor</i>	1985:	4.448	3.860	3.769	5.405
	1986:	8.572	8.262	6.433	7.704
	1987:	6.433	5.193	3.596	3.333
	85-87:	6.484	5.771	4.599	5.480
<i>Isotoma notabilis</i>	1985:	2.478	1.506	8.071	712
	1986:	6.898	4.867	9.533	3.519
	1987:	3.720	4.325	5.146	2.449
	85-87:	4.365	3.566	7.583	2.226

		I	II	III	IV
<i>Onychiurus armatus</i>	1985:	1.793	919	6.413	2.814
	1986:	1.907	1.240	3.023	2.961
	1987:	1.411	1.271	2.062	2.201
	85-87:	1.703	1.143	3.832	2.659
<i>Onychiurus furcifer</i>	1985:	673	349	634	640
	1986:	1.240	1.054	729	1.984
	1987:	3.147	1.519	822	6.758
	85-87:	1.687	974	728	3.127
<i>Onychiurus quadriocellatus</i>	1985:	0	108	135	1.041
	1986:	62	512	512	1.597
	1987:	310	775	651	1.922
	85-87:	124	465	432	1.520
<i>Onychiurus sibiricus</i>	1985:	39	105	132	19
	1986:	0	217	0	0
	1987:	0	341	0	0
	85-87:	13	221	44	6
<i>Onychiurus absoloni</i>	1985:	1.249	600	0	108
	1986:	620	264	0	372
	1987:	605	109	31	31
	85-87:	824	324	10	170
<i>Onychiurus vanderdrifti</i>	1985:	0	108	529	0
	1986:	0	93	822	0
	1987:	16	155	419	31
	85-87:	5	119	590	10
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	1985:	1.191	1.055	1.337	1.233
	1986:	605	589	233	822
	1987:	496	341	310	481
	85-87:	764	662	626	845
<i>Mesaphorura tenuisensillata</i>	1985:	527	0	0	62
	1986:	512	78	574	140
	1987:	496	78	1.457	403
	85-87:	512	52	677	202
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	1985:	274	174	411	390
	1986:	2.124	3.488	5.611	2.666
	1987:	3.891	3.410	3.906	2.077
	85-87:	2.096	2.357	3.309	1.711

		I	II	III	IV
<i>Tomocerus</i>	1985:	35	16	16	43
<i>flavescens</i>	1986:	264	310	217	109
	1987:	822	465	992	341
	85-87:	373	264	408	164
<i>Sminthurinus</i>	1985:	3.470	3.100	3.781	1.028
<i>aureus</i>	1986:	2.914	9.259	6.231	2.573
	1987:	1.426	2.790	1.907	1.070
	85-87:	2.603	5.048	3.973	1.557
<i>Sminthurides</i>	1985:	262	163	46	31
<i>pumilis</i>	1986:	403	620	589	1.519
	1987:	574	667	186	636
	85-87:	413	483	274	729
<i>Neelus minimus</i>	1985:	0	0	0	0
	1986:	31	31	16	682
	1987:	279	357	264	233
	85-87:	103	129	93	305

Poduridae: *Frisea mirabilis* (Abb. 19) hat ihren Verbreitungsschwerpunkt eindeutig in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern. In den beiden Kalkbuchenwäldern kommt sie nur spärlich vor.

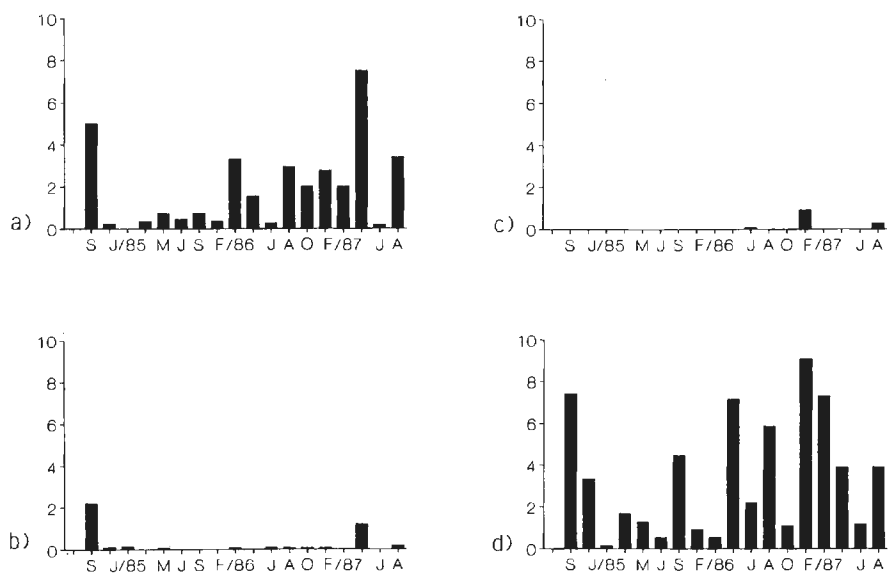


Abb. 19 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Frisea mirabilis* in den vier Versuchsfeldern. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

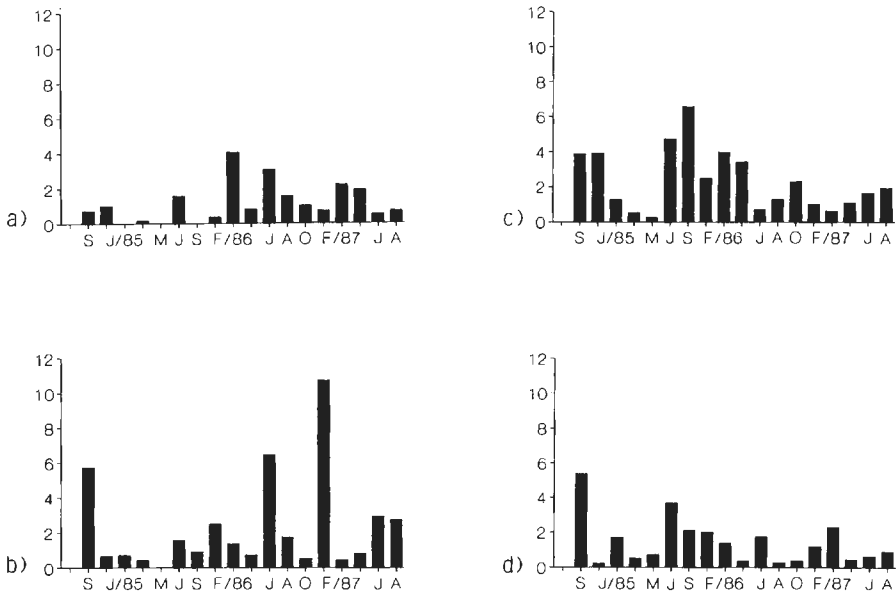


Abb. 20 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Hypogastrura denticulata* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

*Hypogastrura denticulata* (Abb. 20) scheint sich dagegen stark in den Kalkbuchenwäldern zu vermehren; zwar tritt sie auch in den Sauerhumusbuchenwäldern auf, jedoch mit verringerter Abundanz.

Isotomidae: *Anurophorus binoculatus* (Abb. 21) konnte nur im Sauerhumusbuchenwald (I) nachgewiesen werden konnte. Aufgrund seines saisonalen Auftretens kann er als Winterart gelten (vgl. NOSEK 1981). Die Art bevorzugt nach GISIN (1960) saure Waldböden. Wahrscheinlich fehlte sie aus diesem Grund im gekalkten Sauerhumusbuchenwald IV, obwohl sie auch hier wegen des ursprünglichen sauren Charakters des Bodens und der Humusform zu erwarten gewesen wäre. In einem dieser Fläche vergleichbaren Sauerhumusbuchenwald des Sauerlandes wurde *A. binoculatus* in mittlerer Abundanz (bis 350 Ind./kg TS) gefunden (GERDSMEIER und GREVEN 1991b). *A. binoculatus* erreicht in Fläche I in den einzelnen Untersuchungs Jahren und im gesamten Untersuchungszeitraum die folgenden mittleren Abundanzen (Ind./m²): 496 (1985), 341 (1986), 93 (1987), 310 (85-87)

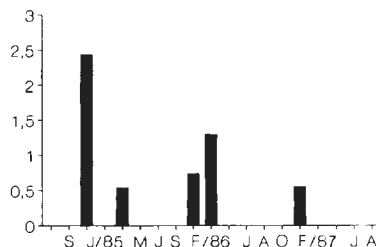


Abb. 21: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Anurophorus binoculatus* in Versuchsfläche I. Die Art wurde nur in dieser Fläche nachgewiesen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

*Folsomia quadrioculata*, *Folsomia nana*, *Isotomiella minor* und *Isotoma notabilis* stellen das „Hauptgerüst“ (vgl. SCHLEUTER 1984) der Collembolengemeinschaften der vier Probestellen; ihre Abundanzen und Dominanzen sind in den vier Flächen unterschiedlich. *F. quadrioculata*, obwohl in allen Flächen dominant, eukonstant und mit einem sehr hohen Anteil an der Gesamtatmung der Zönosen beteiligt (Tab. 7), konnte sich im Kalkbuchenwald II nicht so stark vermehren wie in den übrigen Flächen. Sieht man einmal von Fläche I ab (hier wurden im ersten Untersuchungsjahr *F. quadrioculata* und *F. nana* als eine Art angesehen), kann man erkennen, daß in Fläche II gegenüber III und IV vergleichbare Massenvermehrungen ausblieben (Abb. 22). Die *F. quadrioculata* nahe verwandte *F. nana* (Abb. 23) scheint als Charakterart (Kennart) weitaus interessanter zu sein; in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern ist die Abundanz deutlich höher. Im gekalkten Sauerhumusbuchenwald (IV) übertrifft sie die Abundanzen, die sie im ungekalkten Sauerhumusbuchenwald erreicht (Abb. 23), um ein Mehrfaches. *F. quadrioculata* kann sich zwar im Gegensatz zu *F. nana* in allen untersuchten Biotopen 'durchsetzen', wird allerdings in der gekalkten Fläche von *F. nana* übertroffen. *F. nana* kann sich besser im Moder (I, IV) als im Mull (II, III) (vgl. GERDSMEIER und GREVEN 1991b) entwickeln. Diese hohe Abundanz muß aber nicht notwendigerweise von der Bodenazidität abhängig sein. Als steuernder Faktor kann ein erhöhter pH-Wert für *F. nana* schon deshalb nicht in Betracht kommen, da anderenfalls auch eine stärkere Entwicklung in den Kalkbuchenwäldern zu beobachten sein müßte. Mögliche andere Ursachen, die die hohe Abundanz in der Fläche IV bedingen, stellen u.a. Nahrung, Konkurrenz, Feinde und/oder Raumwiderstand dar. *F. nana* ist aber in jedem Falle als kalktolerant zu bezeichnen (vielleicht im Gegensatz zu *F. quadrioculata*, deren Abundanz im Verlauf des Untersuchungszeitraumes in Fläche IV abnahm) (Abb. 22, 23).

*I. minor* (Abb. 24) hat ihren Verbreitungsschwerpunkt sowohl in einem Moder- (I) als auch in einem Mullboden (II). *I. notabilis* (Abb. 25) findet in der Fläche III die

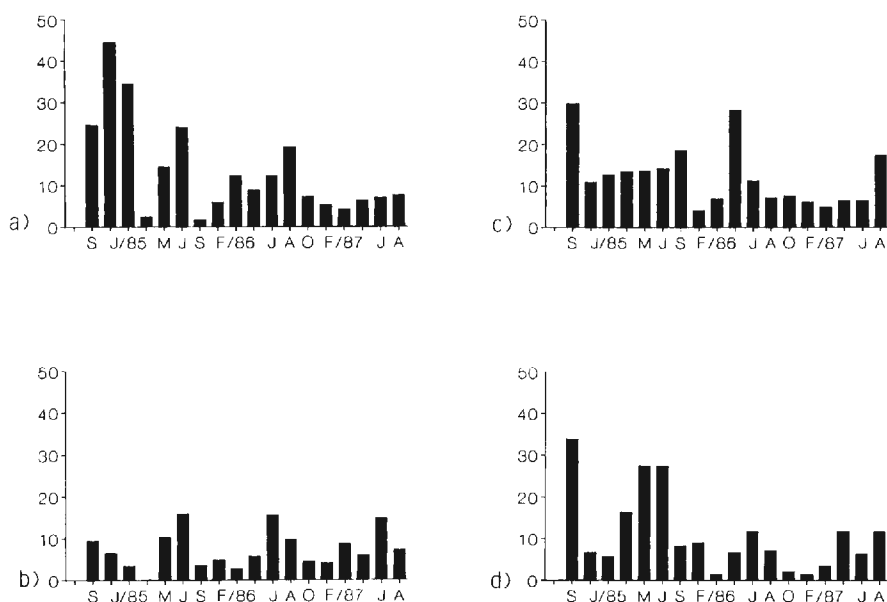


Abb. 22 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Folsomia quadrioculata* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

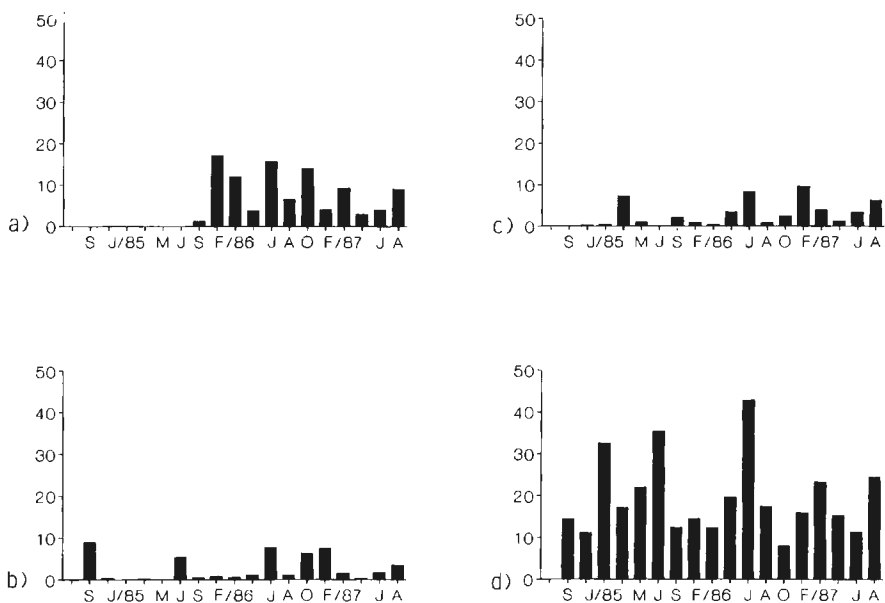


Abb. 23 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Folsomia nana* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>.

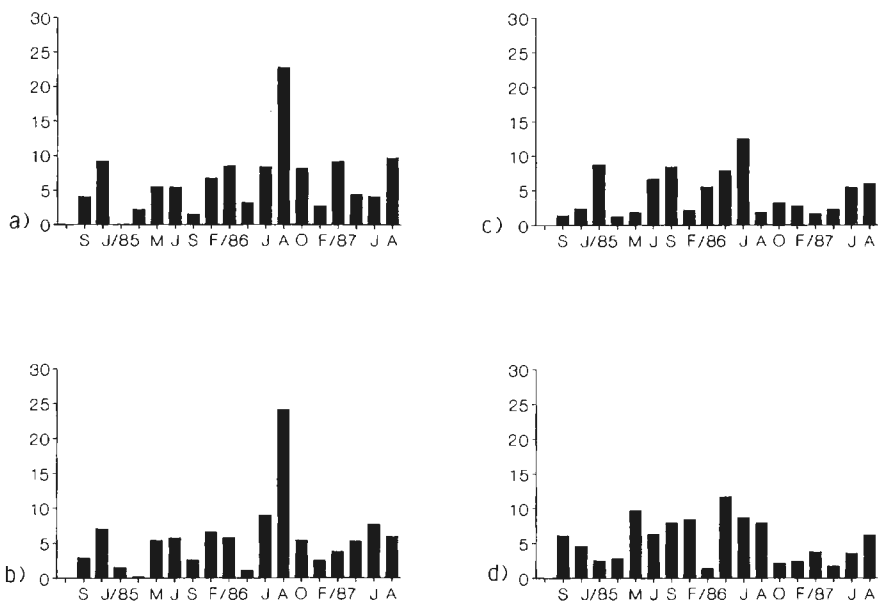


Abb. 24 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Isotomiella minor* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>.



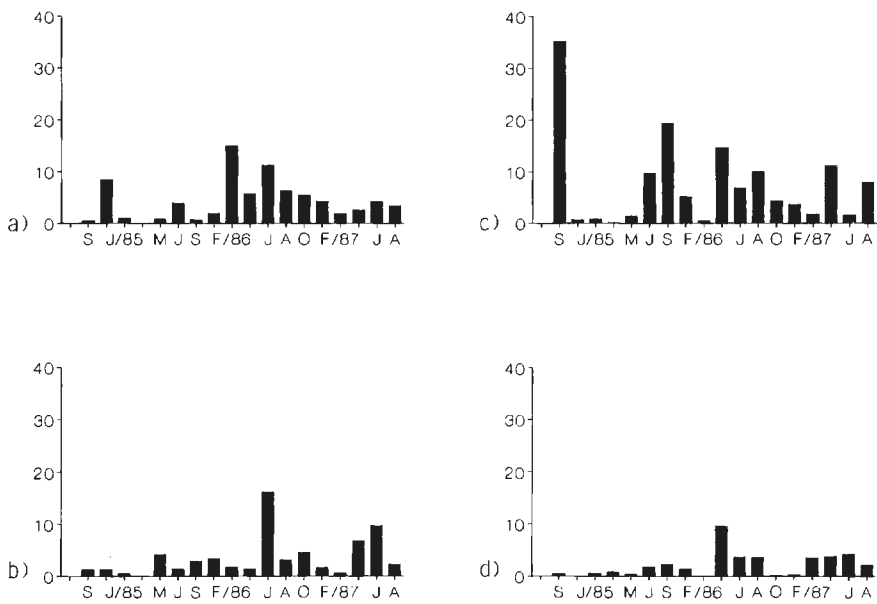


Abb. 25 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Isotoma notabilis* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind.  $\times 1000/\text{m}^2$ .

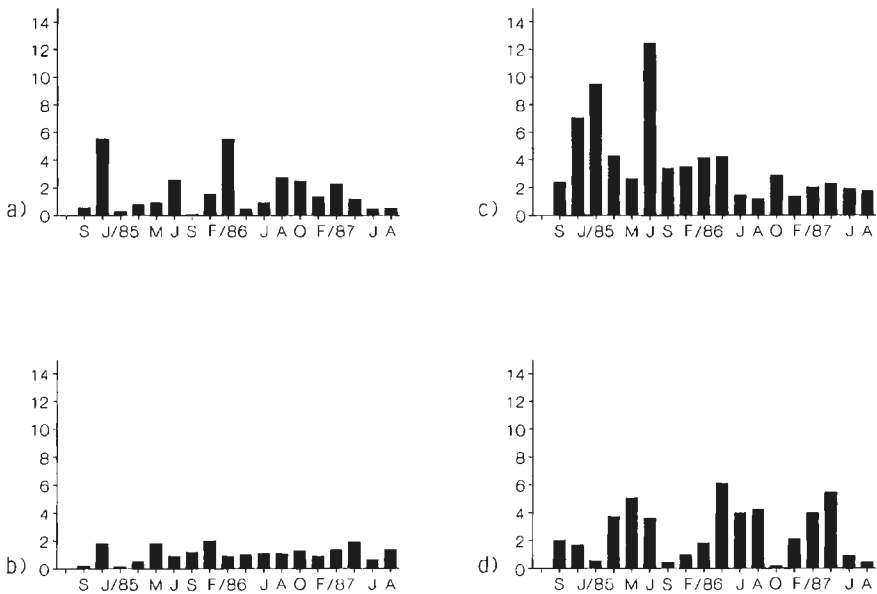


Abb. 26 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Onychiurus armatus* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind.  $\times 1000/\text{m}^2$ .

günstigsten Bedingungen; sie kann sich in der gekalkten Fläche IV nur schwach entwickeln. Im Sauerland wurden die beiden zuletzt genannten Arten von uns (GERDSMEIER und GREVEN 1991b) vorwiegend im Moder eines Sauerhumusbuchenwaldes gefunden.

Onychiuridae: Die in den Untersuchungsflächen zahlenmäßig bedeutendsten Vertreter der Onychiuriden sind *Onychiurus armatus* und *Onychiurus furcifer*. *O. armatus* (Abb. 26) erreicht im Mullboden der Fläche II die geringste, im Mullboden der Fläche III jedoch die höchste Abundanz. Eine Bindung an eine bestimmte Humusform ist nicht zu erkennen. Da nach AHRENS (1986) diese Art eher trockene Standorte bevorzugt, sind wahrscheinlich die extremen Bedingungen in Fläche II (Staunässe, wenig Schutz der Bodenoberfläche) der Grund dafür, daß sich *O. armatus* hier nicht so gut wie in den Flächen I, III und IV vermehrt.

*O. furcifer* (Abb. 27) tritt in allen Flächen in den ersten eineinhalb Jahren kaum in Erscheinung. Auch in den Jahren 1983 und 1984 war diese Art in Fläche II nur in geringer Anzahl anzutreffen (GERDSMEIER und GREVEN 1987). Die Gründe für das plötzliche, starke Wachstum der Population, besonders im gekalkten Buchenwald IV (ab Nov. 1986), sind nicht bekannt. *O. furcifer* bevorzugt eindeutig die sauren Buchenwälder mit modriger Auflage (I, IV) (vgl. auch GERDSMEIER und GREVEN 1991b).

*Onychiurus quadriocellatus* (Abb. 28) lebt vorwiegend in der Laubstreu und in der darunterliegenden Schicht (SCHLEUTER 1984) und ist daher in den Flächen II und III mit nur schwach ausgebildeter Streu nicht so häufig anzutreffen. Erwartungsgemäß hohe Abundanzen erreicht die Art im Sauerhumusbuchenwald IV, erstaunlicherweise jedoch nicht in der im Hinblick auf die Streuschicht ähnlichen Fläche I. Die Kalkung der Fläche IV scheint einen positiven Einfluß auf die Entwicklung gehabt zu haben; das ist ein unerwartetes Ergebnis, da *O. quadriocellatus* von GISIN (1952) als charakteristisch für schwere, kalkfreie Waldböden beschrieben wird.

*Onychiurus sibiricus* (Abb. 29) wird nur in Fläche II in nennenswerter Anzahl angetroffen und ist im Untersuchungszeitraum hier noch häufiger und konstanter als in den Jahren 1983 und 1984 (GERDSMEIER und GREVEN 1987). Wenn man berücksichtigt, daß die pH-Werte der Fläche II unter denen der anderen Flächen liegen, obwohl es sich um

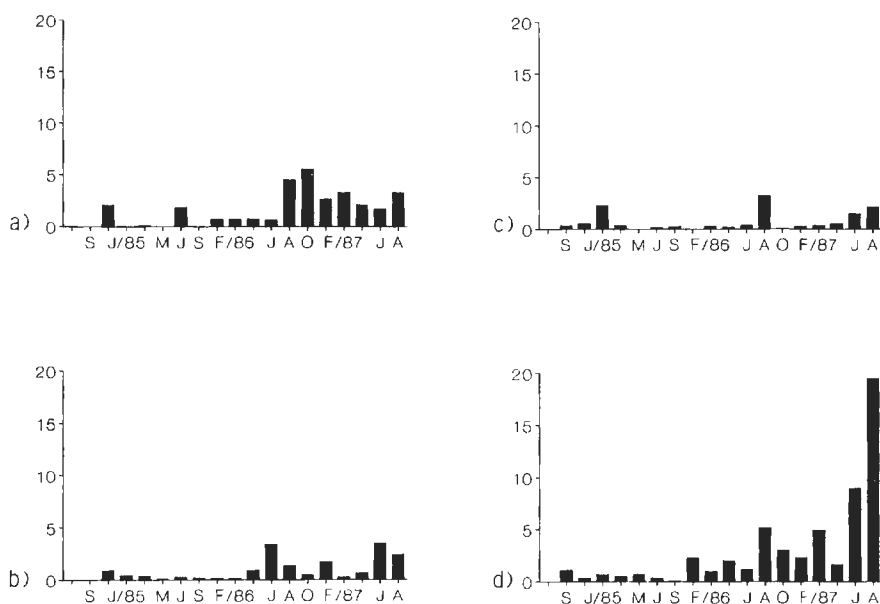


Abb. 27 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Onychiurus furcifer* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

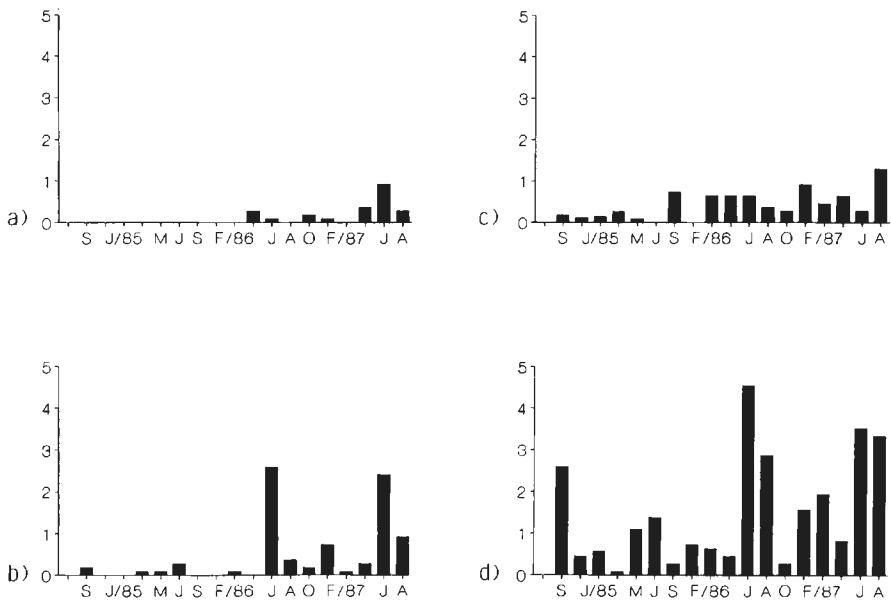


Abb. 28 a-d: Monatliche Siedlungsdichten von *Onychiurus quadricellatus* (0-8 cm) in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>.

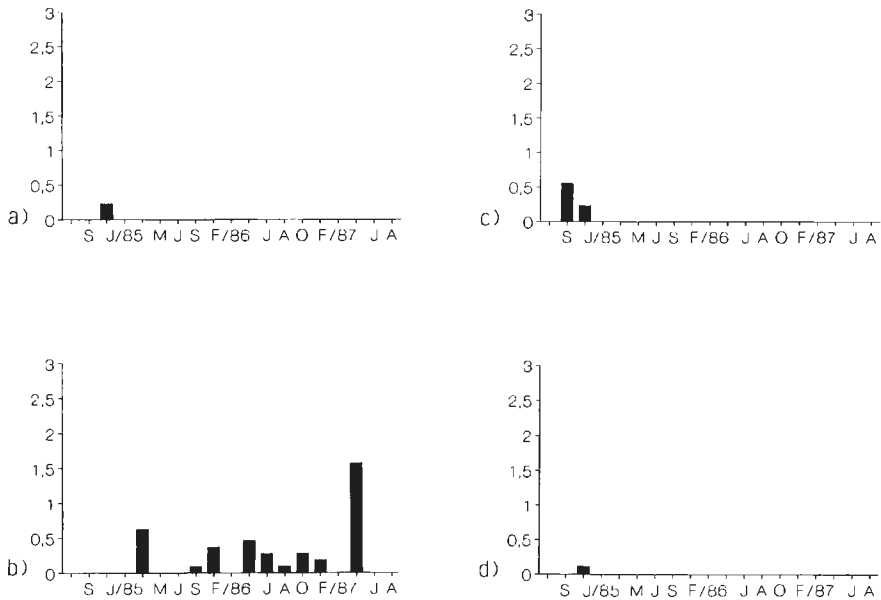


Abb. 29 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Onychiurus sibiricus* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>.

einen Kalkbuchenwald handelt, ist das Auftreten dieser säureliebenden Art (GISIN 1960) verständlich.

*Onychiurus absoloni* (Abb. 30), die ebenfalls als säureliebende Art gilt (GISIN 1960), hat ihren Verbreitungsschwerpunkt eindeutig im Moderboden des Sauerhumusbuchenwaldes I; im gekalkten Sauerhumusbuchenwald IV und in den übrigen Flächen ist diese Art nur spärlich vertreten.

*Onychiurus vanderdrifti* (Abb. 31) ist im Eggegebirge als Kennart der beiden Buchenwaldgesellschaften anzusehen. Er kann sich nur in den Kalkbuchenwäldern optimal vermehren; in den Sauerhumusbuchenwäldern wird er nur vereinzelt nachgewiesen.

*Mesaphorura macrochaeta* (Abb. 32) findet ihre größte Verbreitung in Fläche IV, ist jedoch in den anderen Flächen ebenfalls in beträchtlichen Mengen vorhanden.

*Mesaphorura tenuisensillata* (Abb. 33) ist nur in Fläche III zahlreich, allerdings mit relativ geringer Konstanz. In Fläche I ist die Art zwar konstanter aber weniger abundant (Abb. 33). Beide *Mesaphorura*-Arten lassen sich weder einer Waldgesellschaft noch einer Humusform zuordnen.

Entomobryidae: *Lepidocyrtus lignorum* (Abb. 34), ein Bewohner der Laubschicht, gehört in allen Flächen ebenfalls zum „Hauptgerüst“ der Collembolengemeinschaften. Er ist univoltin mit ausgeprägtem Frühjahrsmaximum (Ausnahme 1985).

*Tomocerus flavescens* (Abb. 35) zeigt die gleichen saisonalen Schwankungen wie *L. lignorum*; auch für diese Art konnte im Jahre 1985 kein Frühjahrsmaximum beobachtet werden; die Gründe dafür sind unbekannt.

Sminthuridae: Auch *Sminthurinus aureus* (Abb. 36) ist von der Jahreszeit abhängig und zeigt ein ausgeprägtes Abundanzmaximum im Frühjahr. Im Vergleich zu den übrigen Flächen lebt in der gekalkten Fläche IV nur eine individuenarme Population. *Sminthurides pumilis* (Abb. 37) vermehrt sich dagegen in Fläche IV besser als in den übrigen

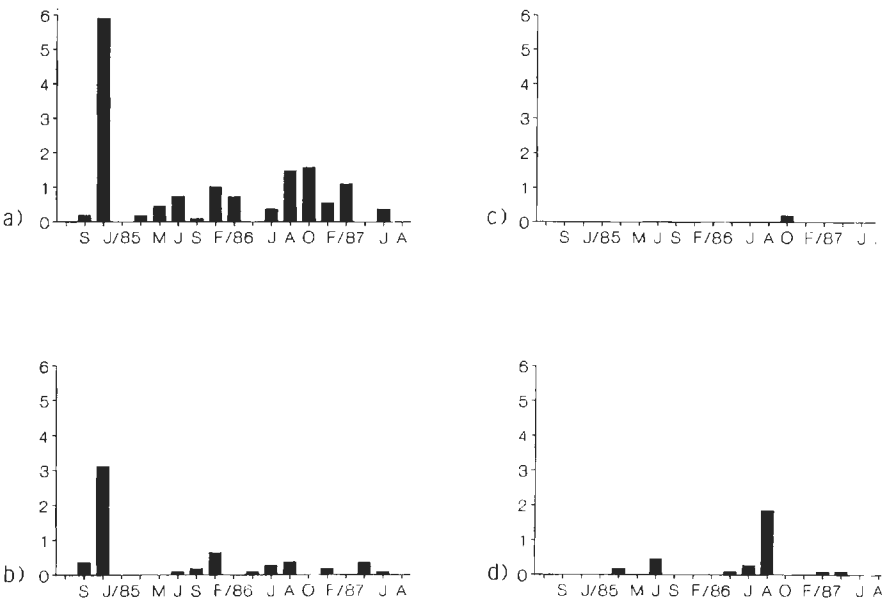


Abb. 30 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Onychiurus absoloni* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

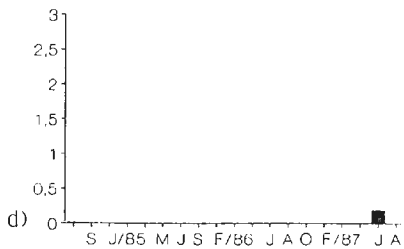
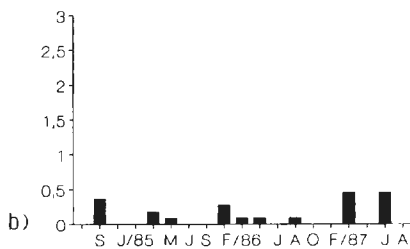
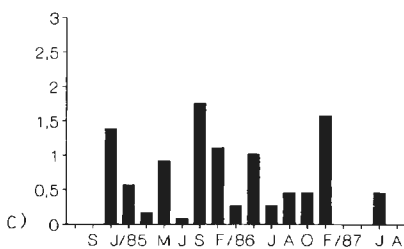
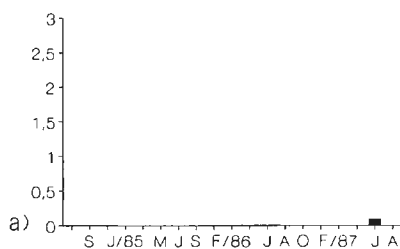


Abb. 31 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Onychiurus vanderdrifti* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

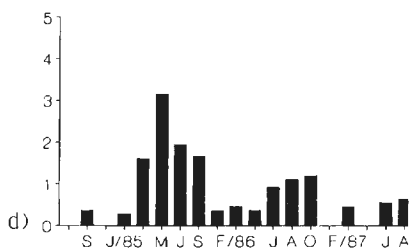
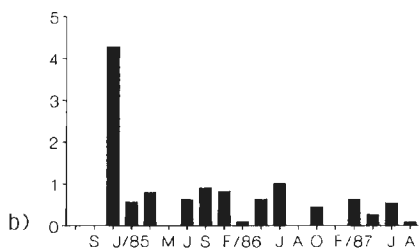
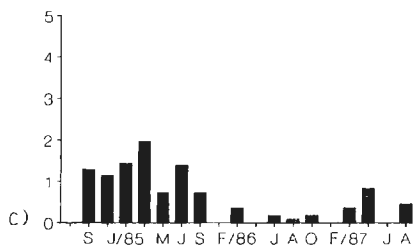
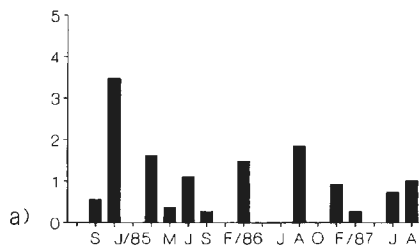


Abb. 32 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Mesaphorura macrochaeta* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

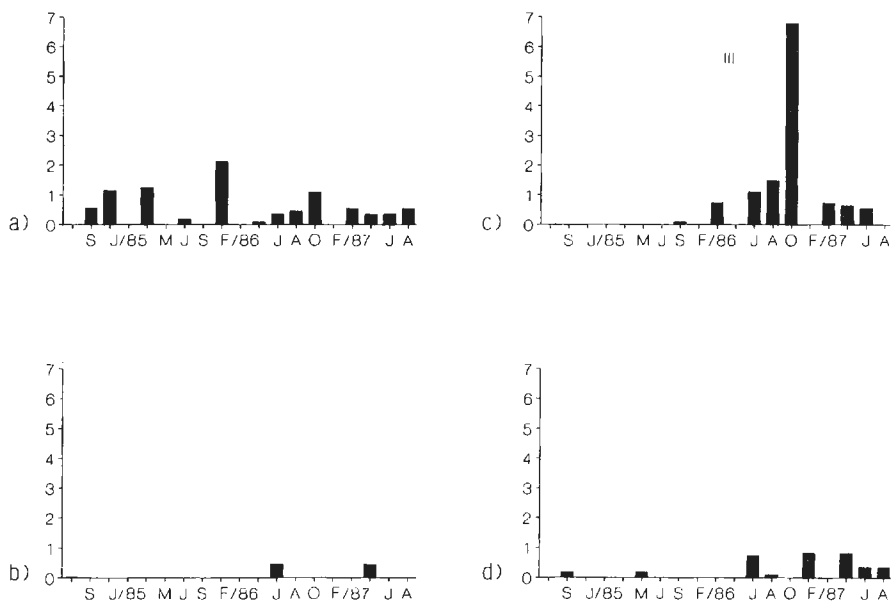


Abb. 33 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Mesaphorura tenuisensillata* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>.

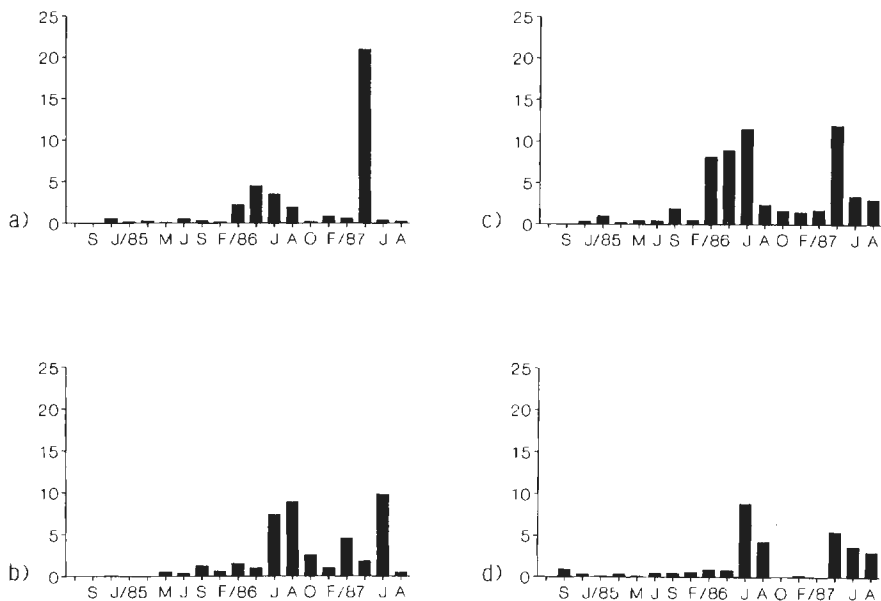


Abb. 34 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Lepidocyrtus lignorum* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>.

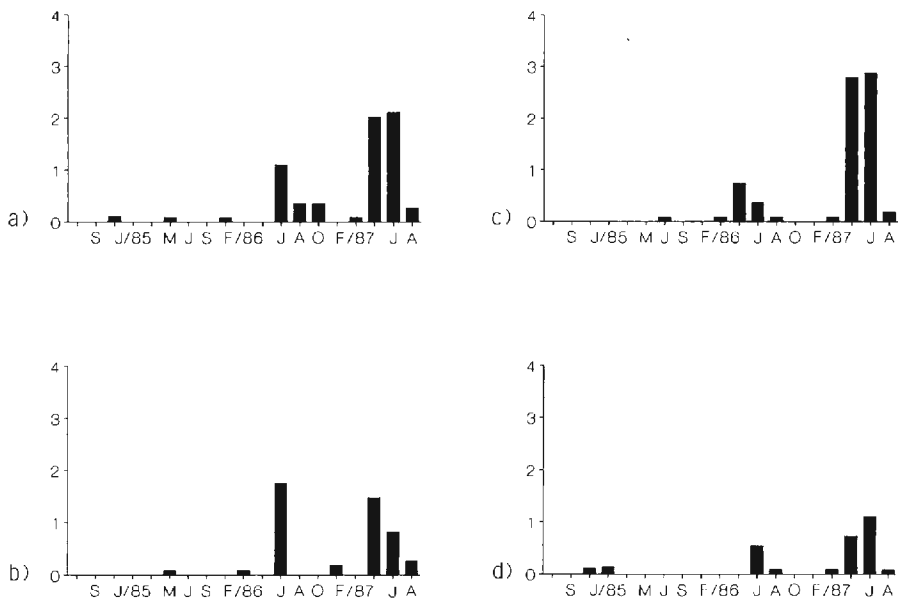


Abb. 35 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Tomocerus flavescens* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

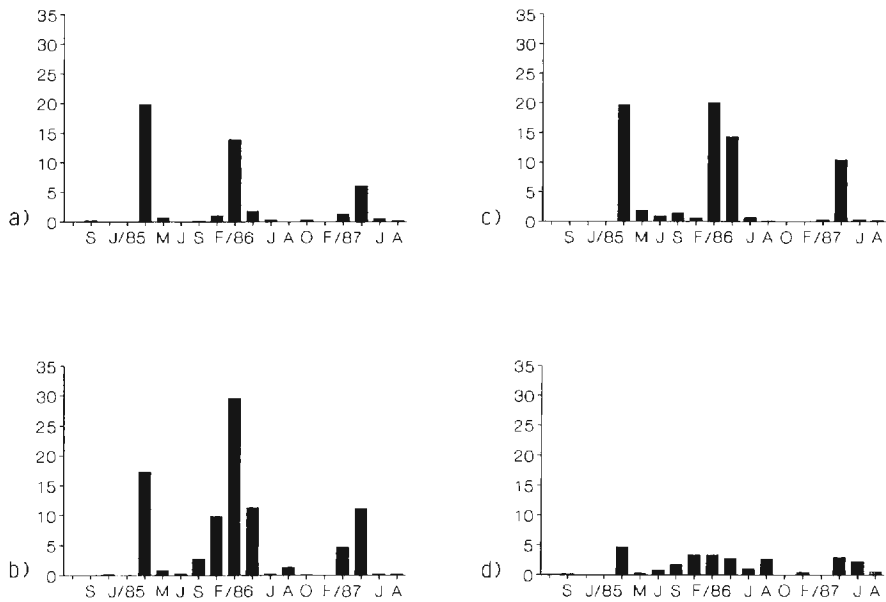


Abb. 36 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Sminthurinus aureus* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

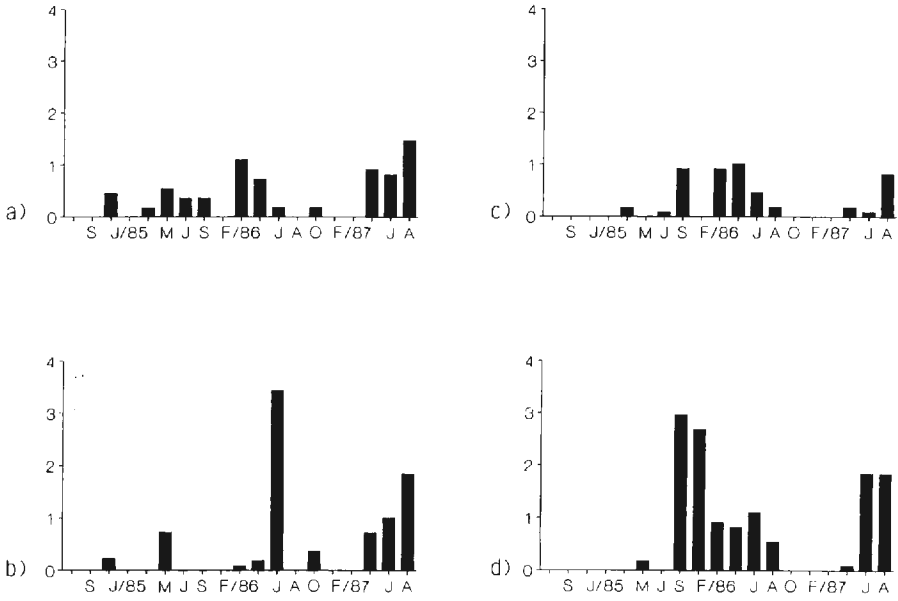


Abb. 37 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Sminthurides pumilis* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².

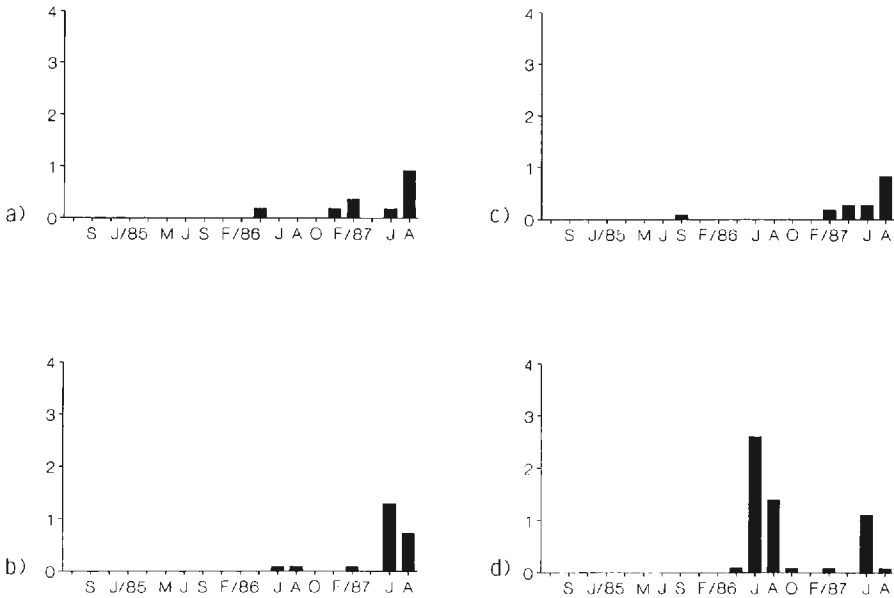


Abb. 38 a-d: Monatliche Siedlungsdichten (0-8 cm) von *Neelus minimus* in den vier Versuchsflächen. Abszisse: Monate; Ordinate: Ind. x 1000/m².



Flächen. Obwohl in Fläche II im Juni 1986 eine Massenentwicklung dieser Art festzustellen war, ist ihre Abundanz hier insgesamt geringer. *Neelus minimus* (Abb. 38) wird als typische Waldart angesehen (u.a. SCHLEUTER 1984); die Art wurde in der Egge nur in geringen Zahlen angetroffen. Außer in Fläche IV erlangt sie nur untergeordnete Bedeutung.

Für die meisten der ausgewählten Arten (z.B. *F. mirabilis*, *F. quadrioculata*, *F. nana*) verläuft die Populationsentwicklung in den einzelnen Flächen unterschiedlich. Dies betrifft die Zeitpunkte, zu denen Dichtemaxima ausgebildet werden, und die Größe der Population selbst. Weitgehend ähnlich entwickelten sich (mit Ausnahme von Fläche IV) *I. minor* und die univoltinen Arten *S. aureus*, *L. lignorum* und *T. flavescens*. Innerhalb der Flächen sind starke Fluktuationen der Abundanz zwischen den Jahren zu beobachten (z.B. *F. mirabilis*, *H. denticulata*, *F. quadrioculata*); gleichbleibend hohe Abundanzen hatte z.B. *F. quadrioculata* in Fläche II.

### 3.6.2. Dominanten- und Konstantenidentität

Ähnlichkeiten zwischen den Collembolengemeinschaften der vier Probeflächen können mit Hilfe verschiedener graphischer oder statistischer Methoden ermittelt werden (vgl. SOUTHWOOD 1978). In der vorliegenden Arbeit wurde der Berechnung der RENKONENSchen- (Re) und der KULCZYNSKischen Zahl (Ku) der Vorzug gegeben. Sie bieten die Möglichkeit der Klassifizierung von Biotopen und wurden bereits erfolgreich verwendet, um u.a. auch Belastungen von Zönosen oder Ökosystemen aufzudecken (z.B. VANEK 1967). Bei Flächenvergleichen auf der Grundlage der RENKONENSchen Zahl muß berücksichtigt werden, daß relative Bezugsgrößen von Zönosen, die Dominanzen, miteinander verglichen werden. Ein Flächenvergleich erfordert aber auch unbedingt die Angabe der absoluten Bezugsgrößen, der Abundanzen, da es notwendig ist zu wissen, ob die Dominanz einer Art sich auf eine Besiedlungsdichte von z.B. 100 oder 10.000 Ind./m<sup>2</sup> bezieht.

Flächenvergleich mit Hilfe der RENKONENSchen Zahl: Abb. 39 a-c zeigen die Ähnlichkeit der Flächen auf Grundlage der Dominanzen der nachgewiesenen Arten in den einzelnen Untersuchungsjahren. Die Diagramme drücken den für jeweils ein Flächenpaar berechneten RENKONEN-Index aus (II:III; I:IV; II, III:I; II, III:IV).

Die höchsten Dominantenidentitäten wurden zwischen den beiden Kalkbuchenwäldern (II:III) ermittelt (74%, 76%, 80%); zwischen den beiden Sauerhumusbuchenwäldern betrugen sie 57%, 74% und 72% (Abb. 40). Der Wert im Jahre 1985 (I zu IV; Abb. 39) ist verringert, da in diesem Jahr in Fläche I nicht zwischen *Folsomia nana* und *F. quadrioculata* differenziert wurde. Auf ähnlich hohem Niveau bewegen sich die Werte der Dominantenidentität zwischen je einem der beiden Kalkbuchenwälder (II, III) und dem Sauerhumusbuchenwald I (65% bis 75%; Abb. 39). Die RENKONEN-Zahlen zwischen den beiden Kalkbuchenwäldern und dem gekalkten Sauerhumusbuchenwald IV (Abb. 39) liegen mit 55% bis 63% immer unter den Werten der übrigen Flächen. Flächen gleicher Waldgesellschaften (I:IV, II:III) erreichen sehr hohe Dominantenidentitäten. Der gekalkte Sauerhumusbuchenwald (IV) unterscheidet sich deutlich von den beiden Kalkbuchenwäldern (II, III), der Sauerhumusbuchenwald I jedoch nicht.

Dendrogramme der Dominantenidentitäten machen den Grad der Übereinstimmung zwischen den betreffenden Gemeinschaften deutlich sichtbar (Abb. 40). Dabei werden jeweils die Zönosen mit größter Übereinstimmung zu Gruppen zusammengefaßt und den anderen gegenübergestellt, um zu erkennen, auf welchen Ähnlichkeitsniveaus die Flächen zueinander in Beziehung stehen. Betrachtet man die für die einzelnen Jahre festgestellten niedrigsten Vereinigungsniveaus, so ist mit 58%, 64% und 61% ein hoher Grad der Übereinstimmung zwischen den Collembolengemeinschaften der vier Buchenwälder erkennbar (Abb. 40). Die Dendrogramme unterscheiden sich in den drei Untersuchungsjahren voneinander. Unter dem Aspekt der zeitlichen Veränderlichkeit

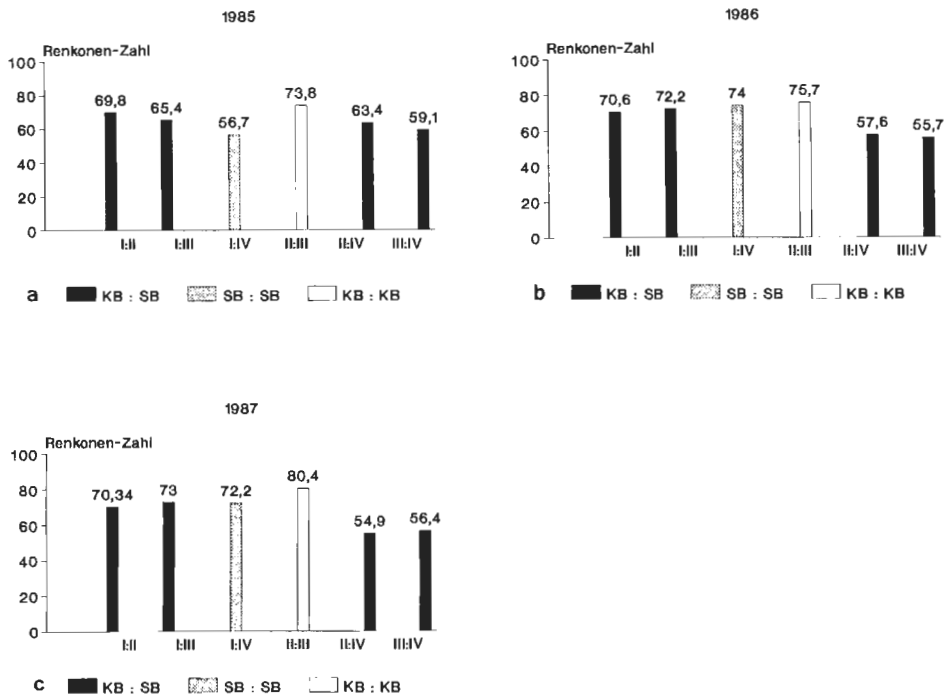


Abb. 39 a-c: Dominantenidentitäten (RENKONEN-Zahl) der Versuchsflächen I-IV in den Untersuchungsjahren 1985-1987 (0-8 cm). KB=Kalkbuchenwald; SB=Sauerhumusbuchenwald. Abszisse: Versuchsflächen; Ordinate: RENKONEN-Zahl.

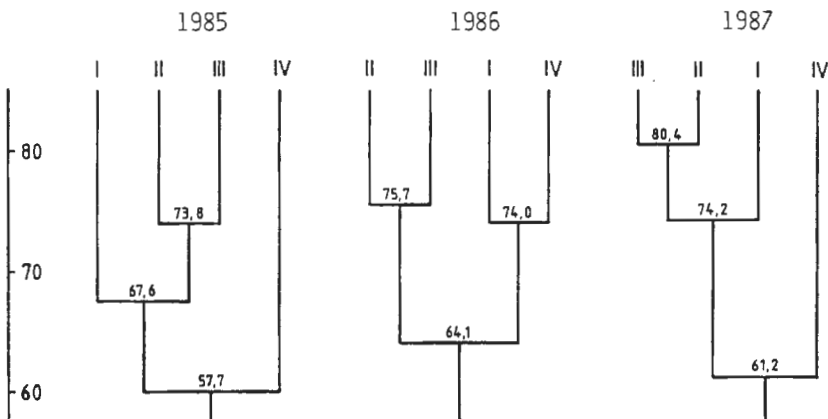


Abb. 40: Dendrogramme der Dominantenidentitäten (RENKONEN-Zahl) der vier Versuchsflächen I-IV in den Untersuchungsjahren 1985-1987 (0-8 cm).

der RENKONEN-Zahl ist auch Tab. 8 kritisch zu betrachten. In ihr werden die Werte des RENKONEN-Index wiedergegeben, die auf Grundlage der Dominanzverhältnisse aller drei Jahre ermittelt wurden.

Für den gesamten Untersuchungszeitraum wird die größte Dominantenidentität zwischen den beiden Kalkbuchenwäldern II und III errechnet (78,2%), die geringste

zwischen den Flächen III und IV (58,5%). Die Werte der Dominantenidentität zwischen der Fläche IV und allen anderen Flächen (58,5% bis 69,7%) liegen unter denen der anderen Flächenpaare (75% bis 78,2%) (Tab. 8).

Diese Unterschiede kommen nach der Berechnung des SÖRENSEN-Index, der auf Grundlage der Daten aus allen drei Untersuchungsjahren berechnet wurde, nicht zum Ausdruck (Tab. 9). Die Ähnlichkeit der Arteninventare zwischen den vier Flächen ist stets größer als 70%. Die größte Artenidentität wird zwischen den beiden Zönosen der Kalkbuchenwälder (76,6%) und zwischen den Zönosen der beiden Sauerhumusbuchenwälder (76,6%) ermittelt.

Tab. 8: Dominantenidentitäten (RENKONEN-Zahl) der Collembolengemeinschaften aus den vier Versuchsflächen (0-8 cm). Berechnungsgrundlage sind die Daten aus allen drei Untersuchungsjahren (1985-1987). \*\*\* 50%-74,99%; \*\*\*\* 75%-100%.

Fläche	I	II	III	IV
I	-	76,1%	75,0%	69,7%
II	****	-	78,2%	60,5%
III	****	****	-	58,5%
IV	***	***	***	-

Tab. 9: Artenidentitäten (SÖRENSEN-Index) der Collembolengemeinschaften aus den vier Versuchsflächen (0-8 cm). Berechnungsgrundlage sind die Daten aus allen drei Untersuchungsjahren (1985-1987). \*\*\* 50%-74,99%; \*\*\*\* 75%-100%.

Fläche	I	II	III	IV
I	-	72,7%	73,6%	76,6%
II	***	-	76,6%	70,0%
III	***	****	-	71,0%
IV	****	***	***	-

Die bisher vorgestellten RENKONEN-Zahlen wurden auf Grundlage der Jahresabundanzen berechnet. Betrachtet man die Monatswerte der RENKONEN-Zahl (Abb. 41a-f), sind besonders hohe Schwankungen zwischen den Flächen, die nicht der gleichen Waldgesellschaft angehören, zu erkennen. Der Flächenvergleich sich entsprechender Waldtypen (I:IV und II:III) zeigt nur geringe Differenzen zwischen den Monatswerten (Ausnahme I:IV, 1985). Auffallend ist, daß der geringste Grad an Übereinstimmung meist auf die Wintermonate fällt, und daß in einigen Monaten außergewöhnlich hohe Identitätswerte von ca. 80% erreicht werden.

Um zu überprüfen, inwieweit sich die Flächen im Zeitverlauf hinsichtlich der Dominanten verändern, wurden die Dominanzlisten der Probemonate des ersten Jahres denen der entsprechenden Monate der übrigen Jahre gegenübergestellt. Die auf diese Weise für den internen Vergleich der Flächen ermittelten monatlichen RENKONEN-Werte werden in Abb. 42a-d wiedergegeben. In allen Flächen, mit Ausnahme von Fläche IV, schwanken die Werte in einem großen Bereich, sowohl beim Vergleich der Monatswerte des ersten zum zweiten, als auch des ersten zum dritten Jahr. Sie stabilisieren sich aber immer wieder auf einem hohen Ähnlichkeitsniveau, das bei ca. 50%, in Fläche IV sogar bei ca. 60% liegt. Fläche I weist aus dem bereits erwähnten Grund – *Folsomia nana* und *F. quadrioculata* wurden als eine Art betrachtet – stärkere Abweichungen auf (Abb. 42a), da bei der Berechnung des RENKONEN-Index immer nur der jeweils kleinste Dominanzwert einer Art berücksichtigt wird und daher die Kurven (Abb. 42a-d) von den Ergebnissen des ersten Jahres stark überlagert werden. Auch

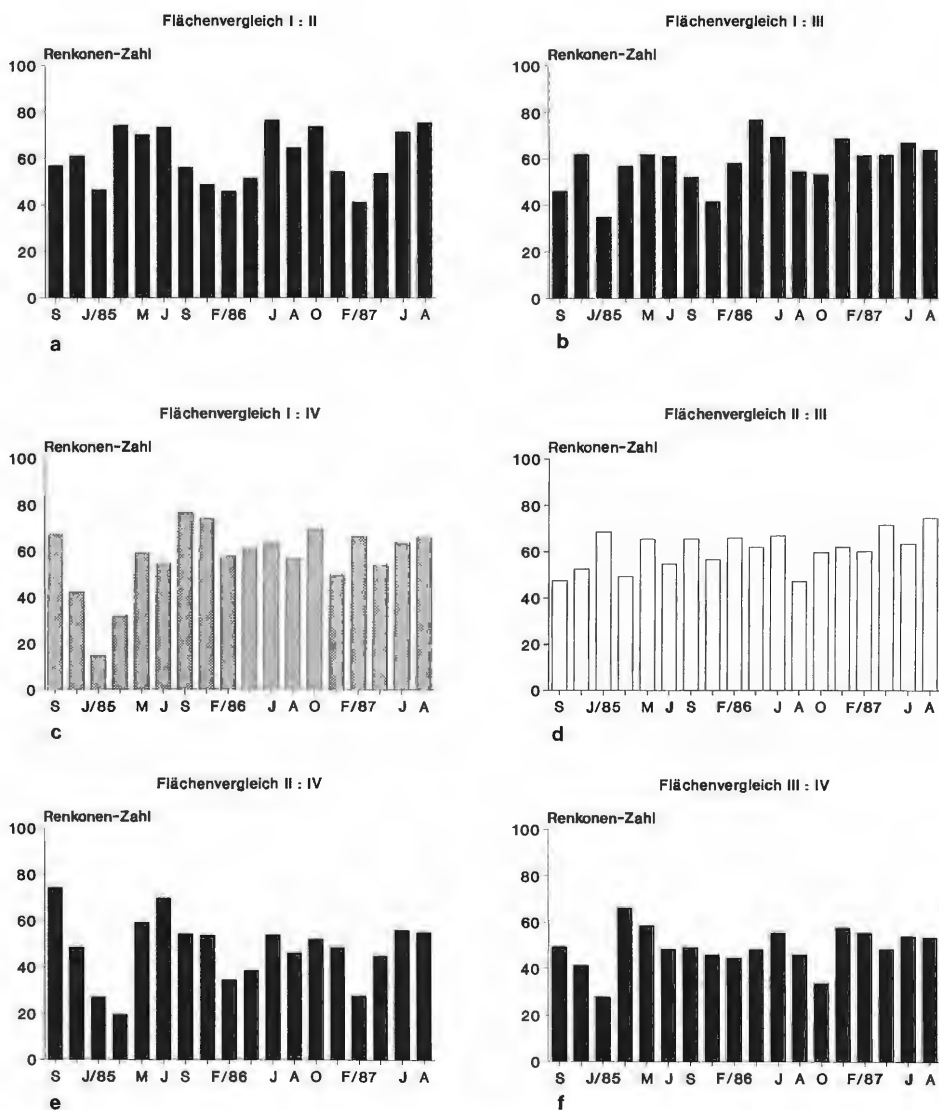


Abb. 41 a-f: Dominantenidentitäten (RENKONEN-Zahl) zwischen den einzelnen Versuchsflächen im Zeitverlauf. Abszisse: Monate; Ordinate: RENKONEN-Zahl (ohne Schraffur und Kreuzschraffur: gleichartige Waldgesellschaften).

beim internen Vergleich der Flächen sind die Wintermonate die Zeiträume, in denen der Grad der Übereinstimmung abnimmt. Der Grad der Übereinstimmung des ersten zum zweiten und zum dritten Jahr ist relativ hoch; es ist jedoch auch ein beträchtlicher Grad der Unähnlichkeit zwischen den Zönosen in den jeweiligen Untersuchungsjahren festzustellen. Zwischen dem zweiten und dritten Jahr ist allerdings die Identität in allen Flächen (Ausnahme IV) wesentlich höher. Es ist wahrscheinlich, daß vor allem durch das Jahr 1985 (wegen geringer Dominanzwerte) die RENKONEN-Werte auf ein niedrigeres Niveau reduziert wurden und deshalb dieses als das „untypischere“ der drei Jahre anzusehen ist. Diese Aussage könnte nach alleiniger Analyse der Dominanzlisten nicht

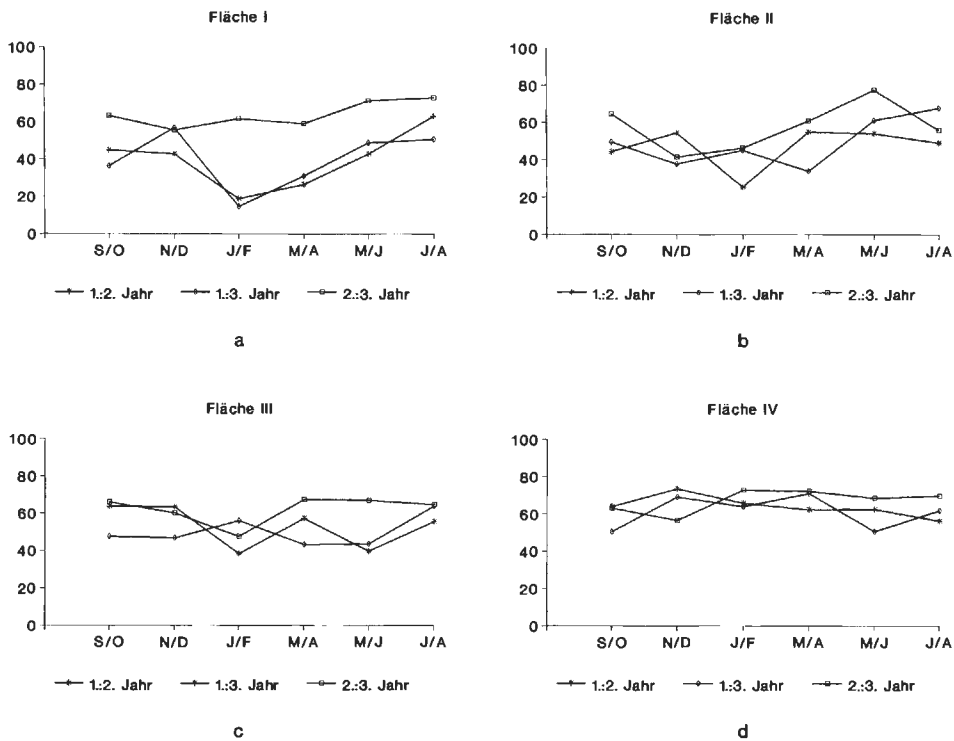


Abb. 42 a-d: Entwicklung der Dominantenidentität innerhalb einer Fläche im Zeitverlauf (0-8 cm). Gegenübergestellt sind die Dominanzwerte der Monate der gleichen Saison aus unterschiedlichen Jahren. Abszisse: Monate der Probenahme; Ordinate: RENKONEN-Zahl.

getroffen werden. Das höchste Identitätsniveau mit nur geringen Schwankungen von Jahr zu Jahr und von Monat zu Monat konnte für die gekalkte Fläche IV festgestellt werden. Verantwortlich dafür waren die hohen Abundanzen und Dominanzen sowie die Konstanz von *F. nana*.

Flächenvergleich mit Hilfe der KULCZYNSKISchen Zahl: Der Berechnung der KULCZYNSKISchen Zahl liegt die Konstanz, ein Maß der Gebietstreue oder Biotopbindung zugrunde, die ihrerseits den Übereinstimmungsgrad der bestandsbildenden und bestandstypischen Arten zweier Biotope ausdrückt (BALOGH 1958). Analog zur Dominantenidentität sind in Abb. 43a-c und Abb. 44a-d die Ergebnisse der Flächenvergleiche und der internen Vergleiche der Flächen im Zeitverlauf dargestellt. Die größte Übereinstimmung hinsichtlich der konstanten Arten wurde zwischen den beiden Sauerhumusbuchenwäldern I und IV (Ausnahme 1985) festgestellt (1985:  $Ku = 1,09$ ; 1986:  $Ku = 1,78$ ; 1987:  $Ku = 3,43$ ). Die Werte der übrigen Flächenpaare liegen in den entsprechenden Jahren weit darunter; untereinander sind sie in ihrer Höhe vergleichbar (1985:  $Ku = 0,67$  bis  $1,63$ ; 1986:  $Ku = 1,2$  bis  $1,48$ ; 1987:  $Ku = 1,91$  bis  $2,28$ ). Demnach läßt sich mit Hilfe der KULCZYNSKISchen Zahl ein weniger differenziertes Bild zeichnen als mit dem RENKONEN-Index. Der interne Vergleich der Flächen auf Grundlage der KULCZYNSKISchen Zahl entspricht dagegen den Ergebnissen, die mit Hilfe des RENKONEN-Index gewonnen wurden (Abb. 44a-d).

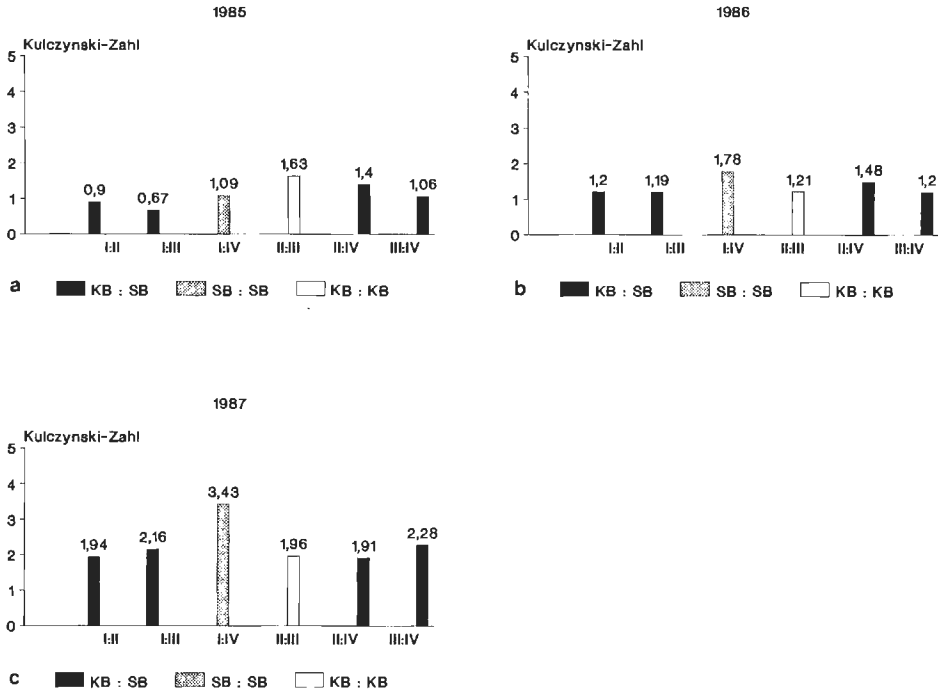


Abb. 43 a-c: Konstantenidentitäten (KULCZYNSKI-Zahl) der Versuchsflächen I-IV in den Untersuchungsjahren 1985-1987 (0-8 cm). KB=Kalkbuchenwald; SB=Sauerhumusbuchenwald. Abszisse: Probeblächen; Ordinate: KULCZYNSKI-Zahl.

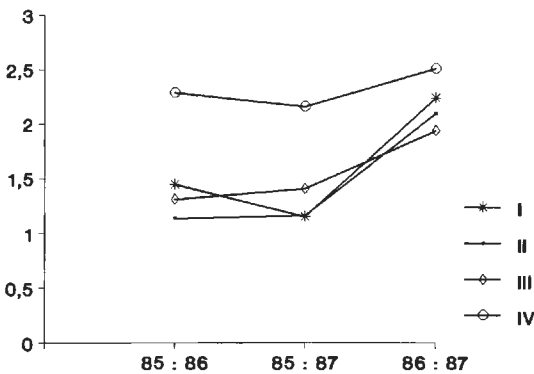


Abb. 44: Entwicklung der Konstantenidentität innerhalb einer Fläche (0-8 cm). Abszisse: Jahre; Ordinate: KULCZYNSKI-Zahl.

Konstanzkurven: In homogenen Beständen gibt es nach der Konstantenregel (BALOGH 1958) viele Arten mit niedriger und viele Arten mit hoher Konstanz; dazwischen liegen Arten mit mittlerer Konstanz. Dadurch kommen bei einer graphischen Auswertung, bei der die Konstanzklasse gegen die Artenzahl aufgetragen wird, U- oder J-förmige Kurven zustande (Abb. 45a-d). Nach dem Verlauf dieser Kurven (Abb. 45a-d) kann für alle vier Areale in allen drei Untersuchungsjahren eine hohe Homogenität der Collembolenzönosen festgestellt werden.

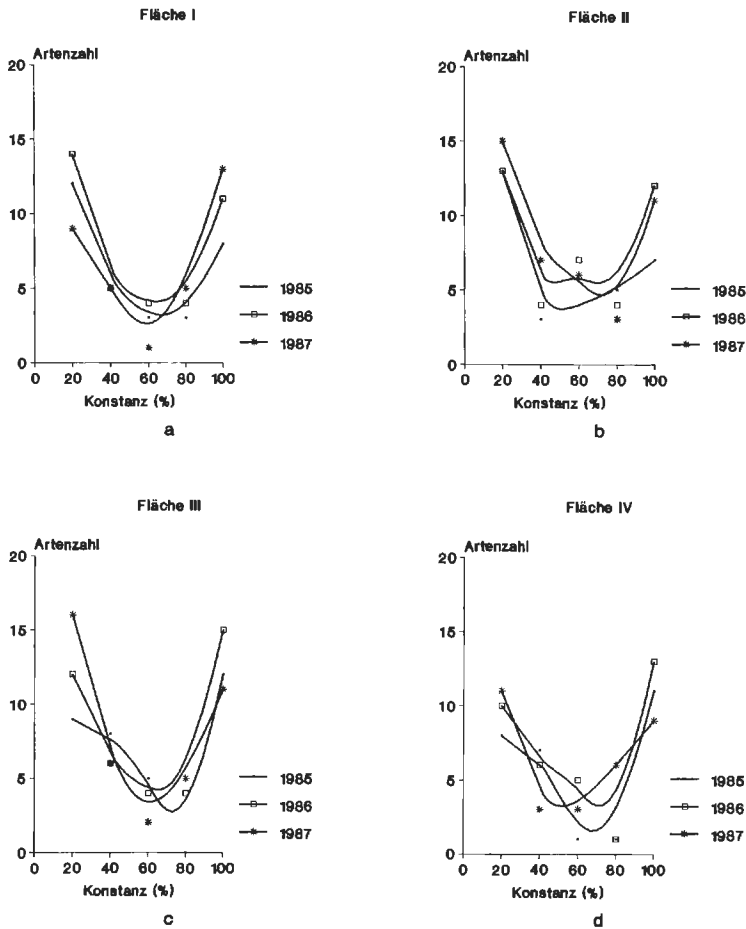


Abb. 45 a-d: Konstanzkurven (1985-1987) aus den Versuchsflächen I-IV (0-8 cm). Abszisse: Konstanzklassen (%) (obere Klassengrenzen eingezeichnet); Ordinate: Artenzahl.

## 4. Diskussion

### 4.1. Artenzahlen und Abundanzen

Collembolengemeinschaften aus Laubwäldern der gemäßigten Breiten sind mit meist ca. 30 Arten relativ artenreich und erreichen mittlere Dichten zwischen 40.000 und 70.000 Ind./m<sup>2</sup> (PETERSEN und LUXTON 1982). Im Eggegebirge konnten während des Untersuchungszeitraumes sogar insgesamt 80 Arten nachgewiesen werden, und zwar je nach Versuchsfläche zwischen 42 und 62.

Die mittlere Abundanz betrug in den oberen acht Zentimetern des Bodens 46.252 (I), 36.600 (II), 45.262 (III) und 57.453 (IV) Ind./m<sup>2</sup>. Artenzahlen und Abundanzen unterlagen monatlichen Schwankungen, wobei die Abundanzwerte stärker oszillierten als die Artenzahlen. Die höchsten und niedrigsten Individuenzahlen (0-8 cm) lagen wäh-

rend des gesamten Untersuchungszeitraums zwischen 8.600 und 91.800 (I), 8.100 und 80.800 (II), 22.000 und 91.900 (III) sowie 20.200 und 100.800 (IV) Ind./m<sup>2</sup>. Diese Artenzahlen sowie die durchschnittlichen Abundanzen liegen jedoch nicht immer in den von anderen Autoren in entsprechenden Biotopen ermittelten Größenordnungen (Tab. 10). Gute Übereinstimmungen zeigen die Abundanzen der beiden Kalkbuchenwälder II und III. Die Besiedlungsdichten der beiden Sauerhumusbuchenwälder I und IV übertreffen, mit Ausnahme eines Sauerhumusbuchenwaldes im Solling, die Werte entsprechender Wälder. Auch die in den vier Flächen nachgewiesenen Artenzahlen sind, mit Ausnahme in einem dänischen Buchenwald, höher als die Vergleichswerte aus der Literatur. In allen vier Flächen herrschen offenbar Bedingungen, die die Vermehrung von Collembolengemeinschaften günstig beeinflussen.

Tab. 10: Mittlere Abundanzen (Ind./m<sup>2</sup>) (Ausnahme PETERSEN 1980) und Artenzahlen (S) von Collembolengemeinschaften aus verschiedenen Buchenwäldern.

Ind./m <sup>2</sup>	S	Untersuchungsgebiet / Autor
<b>Sauerhumusbuchenwälder</b>		
63.000		Solling / WEIDEMANN und SCHAUERMANN 1986
28.644	32	Sauerland / GERDSMEIER und GREVEN, 1991b
19.000	35	Naturpark Kottenforst-Ville / SCHLEUTER 1984
46.252	52	Eggegebirge Fläche I
57.453	42	Eggegebirge Fläche IV
<b>Kalkbuchenwälder</b>		
19.000 bis		
67.000	59	Dänemark / PETERSEN 1980
32.750	48	Göttinger Wald / WOLTERS 1985
36.600	58	Eggegebirge Fläche II
45.262	62	Eggegebirge Fläche III

## 4.2. Ökologische Faktoren

Die Entwicklung der Bodenmesofauna und damit auch der Collembolen wird durch zahlreiche ökologische und historische Faktoren bestimmt (WALLWORK 1970, DUNGER 1983). Ökologische Faktoren, die die Dichteentwicklung beeinflussen, sind Bodenfeuchte, Bodentemperatur, Nahrungsangebot, Konkurrenz, Vegetation sowie Humusform und Bodenatmung (KACZMAREK 1975, SCHAEFER 1982, PONGE 1983, WOLTERS 1985). Konkurrenz und Feinddruck sind besonders in den Biotopen, die eine hohe Habitatdiversität und ein mildes ausgeglichenes Mikroklima besitzen, für die Lebensgemeinschaften bedeutender als die abiotischen Faktoren (ANDERSON 1977). Für die abiotischen Faktoren stellt VON TÖRNE (1961) in Übereinstimmung mit GISIN (1952) fest, daß „innerhalb des Verträglichkeitsbereiches ... die indirekten (biogenen) Wirkungen abiotischer Umweltfaktoren einen größeren Einfluß auf die Existenz und den Massenwechsel von Bodentieren als die direkten“ haben (VON TÖRNE 1961, S.149). Die Beantwortung der Frage, welcher der zahlreichen abiotischen oder biotischen Faktoren für die Abundanzentwicklung verantwortlich war, wird allerdings dadurch kompliziert, daß alle diese Faktoren durch Wechselwirkungen miteinander in Beziehung stehen.



Eine Rolle spielen sicher auch forstliche Maßnahmen. In der Zeit von Oktober bis November 1984 wurden in den Flächen I und II Bäume geschlagen und mit Forstfahrzeugen geräumt, so daß der Boden teilweise verdichtet, teilweise jedoch auch aufgerissen wurde. Im selben Zeitraum wurde die Fläche III zum Schutz der Buchenkeimlinge vor Wildverbiß eingezäunt, mit der Folge, daß sich die Krautschicht besonders gut entwickelte. Auf die Fläche IV wurden drei Tonnen kohlensaurer Kalk/ha aufgebracht, was eine Veränderung der Bodenazidität verursachte und sich besonders in einem Anstieg des pH-Wertes der O<sub>F</sub>-Schicht niederschlug (vgl. SCHOCH-BÖSKEN und GREVEN 1989). Eine Reihe abiotischer Faktoren, die im Untersuchungszeitraum wirksam waren, wird ausführlich bei GERDSMEIER und GREVEN (1991a) dargestellt.

Die Bodenfeuchte, ein wesentlicher steuernder ökologischer Faktor für Collembolen (MAIS 1970, ASHRAF 1971, KACZMAREK 1975, VERHOEF 1977, BAUER 1979, DUNGER 1983), liegt in den Probeflächen mit Werten um ca. 40% in einem für diese Tiere förderlichen Bereich (GERDSMEIER und GREVEN 1991a). Eine sehr hohe Bodenfeuchtigkeit in den ersten beiden Probemonaten des Jahres 1984 könnte in Fläche II zu der verminderten Abundanz im gesamten ersten Untersuchungsjahr geführt haben. Nach heftigen Regenfällen versickerte hier das Wasser nicht im Boden, sondern staute sich an der Oberfläche. Staunässe über einen längeren Zeitraum hinweg wirkt sich negativ auf Collembolenpopulationen aus (ANDERSON 1975, PETERSEN und LUXTON 1982, DUNGER 1983). Auch WOLTERS (1985) begründet den Zusammenbruch einer Population von *Folsomia quadrioculata* in einem Kalkbuchenwald mit zu großer Nässe, die sich besonders auf die Entwicklung der juvenilen Tiere negativ ausgewirkt haben soll. In Fläche III, in der ebenfalls häufig Staunässe beobachtet wurde, wirkten sich starke Regenfälle im September 1984 offenbar nicht negativ auf die Abundanz aus.

Der Temperatur wird in gemäßigten Breiten eine nur untergeordnete Bedeutung für Collembolen zugemessen (DUNGER 1983, JOOSSE 1983). Nur in Fläche II konnte nach einer extremen, über zwanzig Tage anhaltenden Frostperiode (bis minus 21 °C) im Januar 1985 ein starker Rückgang der Abundanz festgestellt werden, wahrscheinlich wegen der spärlichen Ausprägung der Krautschicht und der nur dünnen organischen Auflage.

Die Klimafaktoren – berücksichtigt wurden die Bodentemperatur, die Bodenfeuchtigkeit, die Niederschlagsmenge und zusätzlich die entsprechenden Werte des Vormonates der Probenahme (GERDSMEIER und GREVEN 1991a) – waren nicht mit den monatlichen Abundanzwerten von Collembolen korreliert ( $r = -0,15$  bis  $r = +0,2$ ). Auch KOEHLER (1984) sowie WEIDEMANN und SCHAUERMANN (1986) konnten keine Korrelation zwischen den Abundanzen von Gamasina oder verschiedener Insektenarten und Klimafaktoren feststellen (vgl. auch LUXTON 1967, HUHTA et al. 1979).

Zum Einfluß der Vegetation auf die Zusammensetzung und Abundanz der Collembolengemeinschaften liegen kontroverse Befunde vor. Deutliche Abhängigkeiten zwischen der Abundanz der Collembolen oder der Zusammensetzung ihrer Gemeinschaft und krautigen Pflanzen werden u.a. von GISIN (1943), DUNGER (1968a), BLACKITH (1974) und WOLTERS (1985) festgestellt, nicht jedoch von SCHIMITSCHEK (1938), FRANZ (1963) und CURRY (1978). Auf jeden Fall wirkt sich eine Bodenbedeckung indirekt aus, da sie das Mikroklima (Feuchte, Temperatur) beeinflusst, das seinerseits das Wachstum der Mikroflora als Nahrungsgrundlage für Collembolen fördert (PARR 1978, VANNIER 1980, KOEHLER 1984). Die in Fläche III (Kalkbuchenwald) – wegen der vorhandenen Krautschicht – besseren mikroklimatischen Bedingungen kommen in der Abundanz der Collembolen und anderer „Kleinarthropoden“ (Acariformes und Parasitiformes) zum Ausdruck (vgl. GERDSMEIER und GREVEN 1991a); die Abundanz ist hier höher als im krautarmen Kalkbuchenwald II.

SCHIMITSCHEK (1938) und FRANZ (1963) messen der Humusmenge, Humusform und Luftkapazität im Boden größere Bedeutung für Bodentiere zu als der Vegetation; auch DUNGER (1968a) und TAKEDA (1987) sehen die Qualität und Quantität der gebildeten organischen Substanz als wesentlichen Faktor für die Abundanz von Collembolen an. PONGE (1983) belegt einen Zusammenhang zwischen der Humusform und der Zusammensetzung von Collembolengemeinschaften. Keinen Zusammenhang zwischen Humusgehalt und der Zusammensetzung und Abundanz der Collembolenfauna fanden jedoch BOLTE (1982, 1984 zit. nach KOEHLER 1984) und KOEHLER (1983). CHERNOVA et al. (1971) konnten einen Anstieg der Siedlungsdichten von Bodenmikroarthropoden mit einer Zunahme der organischen Substanz in Beziehung bringen. WOLTERS (1983) sieht dagegen eine stärkere Abhängigkeit zwischen Abundanz und Zersetzungsgeschwindigkeit des organischen Materials. Individuendichte von Collembolen und Zersetzungsgeschwindigkeit scheinen umgekehrt proportional miteinander in Beziehung zu stehen.

Zur groben Abschätzung der Zersetzungsrate kann die Dicke der organischen Auflage dienen. Die mittleren Abundanzen der beiden Sauerhumusbuchenwälder I und IV (Moder, geringe Zersetzungsrate) sind deutlich höher (Kap. 3.2) als die mittlere Abundanz des Kalkbuchenwaldes II (Mull, hohe Zersetzungsrate). Nicht so deutlich ist der Unterschied zum Kalkbuchenwald III. Die mittlere Siedlungsdichte der Collembolen liegt hier zwar immer noch weit unter der der Fläche IV, jedoch nur geringfügig unter der mittleren Abundanz, die in Fläche I erreicht wird.

In den vier Versuchsflächen ist also ein Zusammenhang zwischen der Abundanz der Collembolen und der Menge der organischen Substanz, der Zersetzungsrate sowie der Humusform nicht eindeutig zu erkennen. Von den bisher aufgeführten Faktoren wirkt sich offenbar vor allem eine isolierende Bodenbedeckung (die in Fläche III stark ausgebildete Krautschicht, die in den Flächen I und IV vorhandene organische Auflage) positiv auf die Abundanz der Collembolengemeinschaften aus.

Eine Bodenverdichtung verändert das Porenvolumen und hat somit Einfluß auf die Durchlüftung, der eine fördernde Wirkung auf die Entwicklung der Bodenmesofauna zugeschrieben wird (u.a. SCHIMITSCHEK 1938, HAARLÖV 1960, NAGLITSCH 1963). Eine Bodenverdichtung hat also insgesamt negative Folgen für die Bodenmesofauna (ARITAJAT et al. 1977, HERMOSILLA et al. 1978). Das Befahren der Flächen I und II während der Forstarbeiten und der damit verbundenen Bodenverdichtungen war offenbar nicht gravierend genug, um sich abundanzmindernd auf die Collembolengemeinschaften auszuwirken.

Zwischen der Individuendichte von Bodenmikroarthropoden und der Gesamtatmungsrate ( $\text{mg CO}_2/\text{m}^2 \times \text{h}$ ) der Streu (*Shorea robusta*) konnte SINGH (1977) eine hohe positive Korrelation feststellen. Die Bodenatmung wurde in den vier Flächen nur zur Gebietskennzeichnung und deswegen nur zu einem Zeitpunkt gemessen. Trotzdem ist auffällig, daß in der Fläche IV sowohl die höchste Abundanz als auch die weitaus höchste Atmungsrate (s. unten) im Boden nachgewiesen werden konnte. Für die anderen drei Flächen ließen sich solche Übereinstimmungen zwischen der Abundanz der Collembolen und der Gesamtatmungsrate nicht ermitteln (I: 11, II: 45, III: 42, IV: 62  $\text{mg CO}_2/100 \text{ g TG} \times \text{d}$ ).

#### 4.3. Vertikalverteilung

Die weitaus meisten Collembolen (meist mehr als 90%) wurden aus den obersten vier Zentimetern des Bodens der vier Flächen extrahiert. Ausnahmen waren die Flächen I und II im Jahre 1985 und die Fläche III im Jahre 1987, in denen der Anteil der in

tieferen Bodenschichten gefundenen Individuen etwas höher lag. Das ermittelte Verteilungsmuster der Collembolen steht in Einklang mit Untersuchungen aus anderen Buchenwäldern (SCHLEUTER 1984, WOLTERS 1985, WEIDEMANN und SCHAUERMANN 1986).

Die mittlere Siedlungsdichte in der Streuschicht betrug 752 bis 2.871 Ind./m<sup>2</sup> und stellt daher einen geringen Anteil an der Gesamtabundanz dar. SCHLEUTER (1984) ermittelte in einem Rotbuchenbestand in der gleichen Schicht eine durchschnittliche Abundanz von 3.320 Ind./m<sup>2</sup>.

In zwei von GERDSMEIER und GREVEN (1987, 1991b) untersuchten Buchenwäldern (Luzulo-Fagetum, Sauerland; Melico-Fagetum, Egge = Fläche II) zeigte sich ein deutlicher Besiedlungsschwerpunkt der Collembolen in der O<sub>F</sub>-Schicht. Aufgrund dieses Ergebnisses und der ermittelten Abundanzen in der Streu der Flächen I bis IV wird deutlich, daß auch in diesen Flächen eine größere Bindung der Collembolengemeinschaften an die O<sub>F</sub>-Schicht vorliegt (vgl. auch TAKEDA 1987). Die tieferen Bodenschichten (8-16 cm) sind wegen des verringerten Porenvolumens, der verminderten Durchlüftung und des reduzierten Nahrungsangebots nur gering besiedelt. Die mittleren Abundanzen betrugen 1.046 bis 3.720 Ind./m<sup>2</sup>.

Die Abundanzen der Arten und der Gemeinschaften aus der Bodenschicht von 4-8 cm Tiefe lassen in keiner Fläche eine Abhängigkeit zu den jeweiligen Waldgesellschaften erkennen.

#### 4.4. Diversität

Im folgenden sollen nur die Diversitäts- und Evennesswerte diskutiert werden, die auf Grundlage der mittleren Abundanzen des gesamten Untersuchungszeitraumes für den Bereich von 0-8 cm Bodentiefe errechnet wurden. Ein Vergleich von Diversität und Evenness mit Literaturdaten ist wegen der Abhängigkeit dieser Werte von der jeweils verwendeten Sammel- und Extraktionsmethode nur selten möglich (REMMERT 1978). Aus diesem Grunde können hier nur die Probestellen und die beiden verschiedenen Waldgesellschaften untereinander verglichen werden.

In beiden Kalkbuchenwäldern sind die Diversitätswerte (II:  $H_s = 2,6003$ ; III:  $H_s = 2,5241$ ) höher als in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern (I:  $H_s = 2,4255$ ; IV:  $H_s = 2,2230$ ). Die geringste Diversität wird für die gekalkte Fläche IV festgestellt. Die Evennesswerte können, da sie das Verhältnis von ermittelter zu maximal möglicher Diversität angeben, zur Abschätzung der Höhe der berechneten Diversitäten herangezogen werden, d.h. in allen vier Flächen werden ca. 60% der maximal erreichbaren Diversität erzielt. Die höheren Diversitätswerte der Collembolengemeinschaften der beiden Kalkbuchenwälder sind ein Hinweis darauf, daß in den Böden dieser Wälder die Mikrohabitatdiversität größer ist als in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern. Untersuchungen von ANDERSON und HALL (1977) an cryptostigmaten Milben und von TAKEDA (1987) an Collembolen zeigen, daß höhere Diversitätswerte der Tiergemeinschaften meist mit einer höheren Mikrohabitatdiversität einhergehen. In Zusammenhang mit der Höhe der Diversität könnte auch – zumindest in Buchenwäldern – die Humusform stehen. Der von GERDSMEIER und GREVEN (1991b) errechnete Diversitätswert für eine Collembolengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Moderboden (Sauerland) lag ebenfalls, wie der der Flächen I und IV (Moderböden), unter den für die beiden Buchenwälder auf Mull (II, III) errechneten Werten. Es wäre noch zu prüfen, ob Mullböden auch stets eine größere Mikrohabitatdiversität besitzen als Moderböden.

## 4.5. Produktionsbiologie

Im Durchschnitt aller drei Untersuchungsjahre betrug die Biomasse aus 0-8 cm Bodentiefe in den Probestellen 830 bis 1.265 mg FG/m<sup>2</sup> (Abb. 46); das entspricht Trockengewichten von 266 mg TG/m<sup>2</sup> bis 404 mg TG/m<sup>2</sup>. Biomassewerte von Collembolengemeinschaften unterschiedlicher Biotope sind bei PETERSEN und LUXTON (1982) zu finden. In den meisten der von diesen Autoren referierten Arbeiten wird das Gewicht von Collembolen zwischen 80 und 200 mg TG/m<sup>2</sup> (das entspricht 250 und 625 mg FG/m<sup>2</sup>) angegeben. Für einen Hainsimsen-Buchenwald im Solling (GRIMM und FUNKE 1986) und für einen Kalkbuchenwald bei Göttingen (WOLTERS 1983) werden mittlere Biomassen von 246 mg TG/m<sup>2</sup> und 150 mg TG/m<sup>2</sup> angegeben (das entspricht 769 und 469 mg FG/m<sup>2</sup>). KACZMAREK (1977) ermittelte in einem Laubwald (Tilio-Carpinetum) Biomassen von 538 mg FG/m<sup>2</sup> (= 172 mg TG/m<sup>2</sup>) in Proben niedriger Bodenfeuchte und 441 mg FG/m<sup>2</sup> (= 141 mg TG/m<sup>2</sup>) in Proben höherer Bodenfeuchte. In einem Auwald-Restgehölz bestimmte DUNGER (1968a) die Biomasse der Collembolengemeinschaft mit 360 mg FG/m<sup>2</sup> (= 115 mg TG/m<sup>2</sup>).

Die für die beiden Flächen I und II errechneten Biomassen entsprechen in ihrer Größenordnung dem von GRIMM und FUNKE (1986) angegebenen Wert von 246 mg TG/m<sup>2</sup> (vgl. Abb. 46). Die Gewichte der Collembolengemeinschaften der beiden Flächen auf dem Kamm des Eggebirges (III und IV) übertreffen nicht nur deutlich die Werte der tiefer gelegenen (I und II), sondern auch entsprechende Daten aus der Literatur.

Die Differenzen zwischen den vier Flächen sind durch große Abundanzunterschiede (s. oben), aber auch durch unterschiedliche Artenzusammensetzungen der Gemeinschaften zu erklären. So ist z.B. die hohe Biomasse der Fläche IV vorwiegend auf die hohe Abundanz (57.453 Ind./m<sup>2</sup>) zurückzuführen, während der hohe Wert in Fläche III, bei weitaus niedrigerer mittlerer Abundanz (45.262 Ind./m<sup>2</sup>), auf die hohen Individualgewichte besonders der Onychiuriden zurückzuführen ist. Die im Vergleich zu den Flächen III und IV relativ geringen mittleren Biomassewerte der Flächen I und II lassen sich mit den in diesen Flächen sehr niedrigen Biomassen des Jahres 1985 erklären.

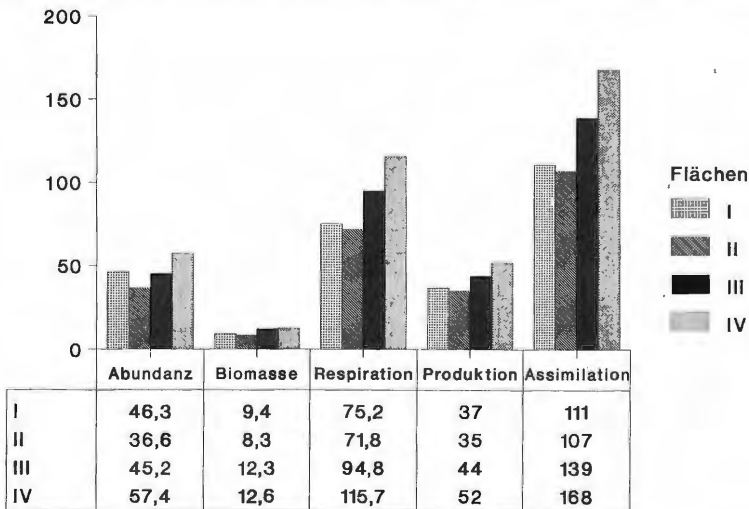


Abb. 46: Abundanz, Biomasse, Respiration, Produktion und Assimilation (0-8 cm) der Collembolen im Untersuchungszeitraum (9/84-8/87) in den Versuchsflächen I-IV (Mittelwerte). Abundanz: Ind. x 1000/m<sup>2</sup>; Biomasse: mg FG x 100/m<sup>2</sup>; übrige: kJ/m<sup>2</sup> x Jahr.

Tab. 6 gibt einen Überblick über produktionsbiologische Daten der Collembolengemeinschaften der Flächen I bis IV und Vergleichswerte aus anderen Arbeiten. Nur eine dieser Studien (GRIMM und FUNKE 1986) liefert Daten aus einem Buchenwald, mit einer Respiration von  $83,7 \text{ kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ , ein Wert, der in der Größenordnung der vier Versuchsflächen liegt. Die Angaben von GRIMM und FUNKE (1986) zur Produktion ( $117,2 \text{ kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) und Assimilation ( $201 \text{ kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) übersteigen die im Eggegebirge berechneten Werte. Nur die in Fläche IV ermittelte Assimilation ( $168 \text{ kJ/m}^2 \times \text{Jahr}$ ) liegt ungefähr in der Größenordnung wie sie von den o.g. Autoren angegeben wird.

Die Unterschiede zwischen Assimilation und Produktion der Collembolengemeinschaften aus dem Eggegebirge und den entsprechenden Werten aus dem von GRIMM und FUNKE (1986) untersuchten Buchenwald bedingen Unterschiede in der ökologischen Effizienz. GRIMM und FUNKE (1986) geben die Nettoproduktionseffizienz (P/A) mit 58% an; in der Egge beträgt sie ca. 30%. Da sich die beiden Werte der ökologischen Effizienzen P/A und R/A zu 100% ergänzen, müssen demzufolge die in der vorliegenden Untersuchung errechneten Verhältnisse R/A (ca. 70%) über den diesbezüglichen Angaben der genannten Autoren liegen. Das von GRIMM und FUNKE (1986) errechnete Verhältnis von Produktion und Respiration (P/R) liegt mit 140% ebenfalls über den in der Egge festgestellten Werten (in allen vier Flächen ca. 50%).

Ein Vergleich der vier Probestflächen mit Hilfe der Parameter Respiration, Produktion und Assimilation unterstreicht wiederum die herausragende Stellung der Fläche IV (u.a. höchste Abundanzen und Biomassen, niedrigste Artenzahlen, geringste Diversitäts- und Evennesswerte). In Abb. 46 werden die wichtigsten der bisher besprochenen Kenngrößen (Individuendichte, Biomasse, Respiration) zur Beschreibung der Collembolenzönosen zusammengefaßt. Aus ihr wird deutlich, daß keine der Kenngrößen in Beziehung zu den beiden Waldgesellschaften gebracht werden kann.

#### 4.6. Arteninventar

Die Bedeutung, die einer Collembolenart innerhalb einer Zönose zukommt, kann mit Hilfe der Dominanz ausgedrückt werden. Ein Vergleich zwischen mehreren Zönosen allein auf Grundlage der Dominanz kann problematisch sein, da die Abundanzen von Zönosen sich stark unterscheiden können. Grundlage für die Berechnung der Dominanz kann sowohl die Individuendichte, die Biomasse als auch die Respiration der Tiere sein.

In den obersten acht Zentimetern des Bodens der vier untersuchten Flächen wurden die folgenden Arten häufig und in hoher Individuendichte angetroffen: *Hypogastrura denticulata*, *Frisea mirabilis*, *Onychiurus furcifer*, *Onychiurus armatus*, *Folsomia nana*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor*, *Isotoma notabilis*, *Lepidocyrtus lignorum* und *Sminthurinus aureus*. Im Hinblick auf Abundanz und der Dominanz bilden sie oft das „Grundgerüst“ (vgl. SCHLEUTER 1984) von Collembolengemeinschaften. Die genannten Arten stellten im gesamten Untersuchungszeitraum in den vier Flächen ca. 90% des Individuenbestandes. *F. nana*, *F. quadrioculata*, *I. minor* und *I. notabilis* nehmen aufgrund ihrer sehr hohen Abundanzen und Dominanzen wiederum eine Sonderstellung ein; zusammen betrug der Dominanzanteil dieser vier Arten während des gesamten Untersuchungszeitraumes in allen Probestflächen 53% bis 67%.

Häufige Arten in 4-8 cm Bodentiefe waren *F. mirabilis*, *O. furcifer*, *O. armatus*, *Onychiurus quadriocellatus*, *Onychiurus sibiricus*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Mesaphorura tenuisensillata*, *F. nana*, *F. quadrioculata*, *I. minor* und *I. notabilis*. Da der Individuenanteil in 4-8 cm Bodentiefe nur einen relativ kleinen Teil ausmacht, hat die

Abundanz der hier vorkommenden Arten nur einen geringfügigen Einfluß auf den Dominanzanteil der Arten aus 0-8 cm Bodentiefe. Je nach Berechnungsgrundlage unterscheiden sich die Dominanzen der Arten wesentlich voneinander. Besonders große Arten, wie z.B. *O. furcifer* oder *O. armatus*, nach der Individuendichte rezedent bis subdominant, besitzen bezüglich der Biomasse- oder der Respirationsdominanz weitaus höhere Dominanzanteile. So hat z.B. *O. armatus* im Jahr 1985 in Fläche III eine Individuendominanz von 13,3%; an Biomasse- und Respirationsdominanz erreicht sie jedoch 36,1% und 33,5%. Die Verhältnisse sind bei relativ kleinen Arten wie z.B. *F. nana*, *I. notabilis*, *F. mirabilis* oder *Mesaphorura macrochaeta* umgekehrt. Für *F. quadrioculata* bleibt jedoch der prozentuale Anteil der verschiedenen Dominanzen relativ konstant. Die alleinige Angabe der Individuendominanz kann also dazu führen, daß die Bedeutung einzelner Arten innerhalb der Zönose über- oder unterschätzt wird (vgl. DUNGER 1968b). Besonders aufschlußreich ist die Angabe der Respirationsdominanz, da sie einen Rückschluß auf die Leistung der Arten am Dekompositionsprozeß zuläßt. Unter diesem Aspekt muß z.B. in Fläche IV die Bedeutung der bezüglich der Individuendichte eudominanten *F. nana* relativiert werden. Die Respirationsdominanz dieser Art liegt mit ca. 15% weit unter der Individuendominanz von 34%.

Der Anteil der seltenen, subrezedenten Arten mit einer Dominanz < 1% (Abundanzbasis) macht am jeweiligen gesamten Artenbestand (0-8 cm) 74% (I), 73% (II), 77% (III) und 69% (IV) aus. Diese Arten, deren Vertreter oft nur in wenigen Exemplaren gefunden wurden, können aber das Potential bilden, das im Falle einer Veränderung des Biotops zur Vermehrung kommt (HAGVAR 1982, SCHLEUTER 1984). SCHLEUTER (1984) gibt für einen Rotbuchenwald den Anteil der seltenen Arten am gesamten Artenbestand mit 56% an.

#### 4.7. Abundanzunterschiede

Die Populationsentwicklung der meisten der 20 ausgewählten Collembolenarten (s. Abb.19-39) verläuft in den einzelnen Flächen unterschiedlich. Neben Dichtefluktuationskurven konnten in allen Flächen auch starke Oszillationen der Abundanzen von Probemonat zu Probemonat nahezu für alle Arten belegt werden. Eine Ausnahme stellt z.B. *Onychiurus armatus* in Fläche II mit fast stets gleichbleibender monatlicher Abundanz dar. Starke Oszillationen und Fluktuationen der Abundanz von Collembolen sind möglicherweise charakteristisch für Buchenwälder oder allgemein für Laubwälder (vgl. z.B. HAGVAR und KJÖNDAL 1981a, SCHLEUTER 1984, GERDSMEIER und GREVEN 1991b); auch WOLTERS (1985) betont die starken Dichteschwankungen von Collembolen in einem von ihm untersuchten Kalkbuchenwald.

#### 4.8. Artenkombination

Die in den vier Flächen deutlich unterschiedlich ausgeprägten Abundanzen einzelner Arten weisen darauf hin, daß sich die ähnlichen und auch räumlich sehr nahen Waldgesellschaften hinsichtlich der Umweltbedingungen voneinander unterscheiden. Die Arten *Anurida pygmaea*, *Tullbergia denisi*, *Tullbergia quadrispina*, *Isotoma violacea*, *Vertagopus arboreus*, *Pseudisotoma sensibilis* und *Pseudosinella alba* konnten bisher nur in den beiden Kalkbuchenwäldern, die Arten *Mesaphorura sylvatica*, *Folsomia litsteri*, *Proisotoma minima*, *Pseudosinella wahlgreni* und *Tomocerus minor* nur in einem oder in beiden Sauerhumusbuchenwäldern nachgewiesen werden.

Abundanz und Konstanz der meisten dieser Arten sind jedoch zu gering, um sie als Differentialarten – stenovalente, meist „nur“ subdominante oder rezedente Arten, die

der Trennung oder Differenzierung von Lebensgemeinschaften dienen (SCHWERTFEGGER 1975) – zu nutzen, zumal eine solche Zuordnung auch bei häufigen Arten mit Unsicherheit behaftet sein kann (Stichprobenumfang, Zeitpunkte der Probenahmen). Mit Hilfe der Abundanz, der Dominanz und der Konstanz, auch euryöker, abundanter Arten, ist es möglich zu zeigen, daß sich die Collembolengemeinschaften der vier Probeflächen durch charakteristische Artenkombinationen, d.h. Gruppen von Arten, die in einer Vielzahl der Proben vorkommen (vgl. SCHAEFER und TISCHLER 1983) und aus der Summe aller Proben ermittelt wurden, unterscheiden lassen (Tab. 11: senkrechte Lesart der eingerahmten Arten). So ist z.B. die Fläche IV durch folgende Arten charakterisiert: *Hypogastrura denticulata*, *Onychiurus armatus*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Tomocerus flavescens*, *Dicyrtoma minuta*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor*, *Neelus minimus*, *Onychiurus furcifer*, *Frisea mirabilis*, *Folsomia nana*, *Onychiurus quadriocellatus*, *Sminthurides pumilis* (für die Artenkombinationen der anderen Flächen s. Tab. 11).

Besonders interessant sind die eukonstanten und abundanten Arten *Onychiurus furcifer* und *F. mirabilis*, die in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern (I, IV) besser zur Entwicklung kommen, und die Arten *Isotomurus palustris*, *Sminthurides parvulus* und *Tullbergia denisi*, die, obwohl nicht so abundant und konstant wie die beiden erstgenannten Arten, ihren Besiedlungsschwerpunkt deutlich in den beiden Kalkbuchenwäldern zeigen. Die unterschiedlichen Abundanzen und Konstanz dieser fünf Arten scheinen typisch für die beiden Waldgesellschaften zu sein. Offenbar sind Collembolenzönoson eher quantitativ durch Unterschiede in der Abundanz und der Konstanz der Arten voneinander abgrenzbar. Dies kommt auch in den hohen Werten der Arten- und Dominantenidentität zwischen den Collembolengemeinschaften der vier Flächen zum Ausdruck. Die Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung (SÖRENSEN-Index) der Flächen liegt auf einem sehr hohen Niveau zwischen 70% und 77%. Dagegen liegen die Werte der Dominantenidentität (RENKONEN-Index) mit Prozentanteilen von ca. 60% bis 80% nicht so dicht beieinander.

Ein Vergleich der Artenzusammensetzung der vier Flächen mit anderen Gebieten ergibt sowohl auf Grundlage der Arten- als auch der Dominantenidentitäten einen sehr hohen Grad an Übereinstimmung (Tab. 12). Besonders interessant ist dabei der Vergleich mit dem Auwaldrestgehölz, weil es sich dabei um eine Aufnahme aus den Jahren 1962 bis 1965 handelt, als die Immissionssituation vermutlich eine ganz andere war als heute. Eine wesentliche Veränderung in der Zusammensetzung der Arten (zumindest der dominanten, und damit ein Immissionseinfluß auf diese) ist nicht zu erkennen.

*Folsomia nana* / *Folsomia quadrioculata*: Als besonders interessant bei der Auswertung der Freilanddaten und der Experimente erwies sich die getrennte Betrachtung der Arten *Folsomia quadrioculata* und *Folsomia nana*, die von einigen Autoren lediglich als Ökotypen einer Art zusammengefaßt (DUNGER 1972, WOLTERS 1985), von DEHARVENG (1982) und GISIN (1960) aufgrund morphologischer Unterschiede jedoch als gute Arten bezeichnet werden. Über die ökologischen Ansprüche der Art *F. nana* ist bisher nur wenig bekannt. Im Eggegebirge unterscheiden sich die Verbreitungsschwerpunkte der beiden Arten deutlich voneinander. *F. quadrioculata* ist in allen vier Flächen dominant, eukonstant und hoch abundant, *F. nana* jedoch nur in den Flächen I und IV, also den beiden Sauerhumusbuchenwäldern mit Moder, hier z.T. sogar eudominant. Durch die hohe Abundanz in der gekalkten Fläche IV erreicht diese Art dort auch eine hohe Respirationsdominanz. In den anderen Flächen liegt diese Dominanz weit unter der von *F. quadrioculata*, die aufgrund ihrer hohen Respirationsrate in allen Flächen als bedeutende Art bezeichnet werden muß (vgl. WOLTERS 1985). *F. quadrioculata* gilt als euryöke Art, bevorzugt aber Standorte mit relativ hoher Bodenfeuchtigkeit (> 50%; KACZMAREK 1975, FJELLBERG 1980), durch zu große Nässe wird sie jedoch erheblich

Tab. 11: Abundanz- und Konstanzklassen (1985-1987) ausgewählter Collembolenarten.

Abundanzklassen (Ind./m <sup>2</sup> )	Konstanzklassen	Dominanzklassen (Individuendominanz)
1 = < 100	eu = eukonstant	(1) = subrezedent
2 = 100 – 500	k = konstant	(2) = rezedent
3 = 500 – 1000	ak = akzessorisch	(3) = subdominant
4 = 1000 – 5000	az = akzidentell	(4) = dominant
5 = 5000 – 10000		(5) = eudominant
6 = > 10000		

Die Bedeutung einzelner Arten wird durch die Angabe der Respirationsdominanz hervorgehoben: ++ = > 20%, + = > 10%.

	Sauerhumusbuchenwald				Kalkbuchenwald			
	Moder		Mull		Mull		Mull	
	IV	I	II	III	II	III	II	III
H.dent	4/eu (2)	4/eu (2)	4/eu (3)	4/eu (2)				
O.arma	4/eu + (2)	4/eu + (2)	4/eu (2)	4/eu + (3)				
L.lign	4/eu (2)	4/eu + (2)	4/eu + (3)	4/eu + (3)				
M.macr	3/eu (2)	3/k (2)	3/k (2)	3/k (1)				
T.flav	2/ak (1)	2/k (1)	2/k (1)	2/k (1)				
D.minu	2/k (1)	2/k (1)	2/k (2)	2/ak (1)				
F.quad	6/eu + (4)	6/eu ++ (4)	5/eu ++ (4)	6/eu ++ (4)				
L.mino	5/eu (3)	5/eu + (4)	5/eu + (4)	4/eu (3)				
N.mini	2/k (1)	2/az (1)	2/ak (1)	1/ak (1)				
T.call	1/az (1)	2/ak (1)	2/k (1)	2/eu (1)				
M.tenu	2/ak (1)	3/k (2)	1/az (1)	3/k (2)				
W.anop	1/ak (1)	2/k (1)	1/ak (1)	2/k (1)				
O.gleb	--	2/az (1)	--	1/az (1)				
O.furc	4/eu ++ (3)	4/eu + (2)	3/eu (2)	3/eu (2)				
F.mira	4/eu (3)	4/eu (2)	2/k (1)	1/ak (1)				
I.palu	1/az (1)	1/az (1)	2/ak (2)	2/az (1)				
S.parv	1/ak (1)	1/az (1)	2/ak (2)	2/ak (1)				
T.deni	--	--	2/ak (1)	2/k (1)				
F.nana	6/eu + (5)	5/eu (4)	4/eu (3)	4/eu (3)				
O.quad	4/eu + (2)	2/k (1)	2/k (2)	2/eu (2)				
S.pumi	3/k (2)	2/k (1)	2/k (2)	2/k (1)				
O.abso	2/ak (1)	3/eu (2)	2/k (1)	1/az (1)				
W.aspi	1/ak (1)	2/k (1)	1/az (1)	1/az (1)				
A.bino	--	2/ak (1)	--	--				
S.aure	4/k (2)	3/eu (3)	5/eu (4)	4/k (3)				
O.sibi	1/az (1)	1/az (1)	2/k (1)	1/az (1)				
I.nota	4/eu (2)	4/eu (3)	4/eu (3)	5/eu + (4)				
O.vand	1/az (1)	1/ak (1)	2/k (1)	3/eu (2)				
I.viri	--	--	1/ak (1)	3/eu (2)				



Tab. 12: Arten- und Dominantenidentitäten (SÖRENSEN-Index, RENKONEN-Zahl) der vier Versuchsflächen mit anderen vergleichbaren Lebensräumen.

- 1) Naturwald, Kottenforst (SCHLEUTER 1984)
- 2) Kalkbuchenwald, Göttingen (WOLTERS 1985)
- 3) Sauerhumusbuchenwald, Kottenforst (SCHLEUTER 1984)
- 4) Sauerhumusbuchenwald, Sauerland (GERDSMEIER und GREVEN 1991b)
- 5) Auwaldrestgehölz, Tauchritz DDR (DUNGER 1968a)

	Artenidentität	Dominantenidentität
	1) 2) 3) 4) 5)	1) 2) 3) 4) 5)
I	61 44 55 59 45	60 57 53 53 50
II	55 52 47 60 48	60 55 57 43 45
III	55 53 49 57 48	57 59 50 40 50
IV	56 51 54 64 45	52 41 46 77 59

in ihrer Vermehrung gestört (WOLTERS 1985). *F. nana* scheint dagegen eher „trockenere“ Standorte zu bevorzugen (FJELLBERG 1980). Die höchsten mittleren Abundanzen erreicht *F. nana* in der Egge in den Proben mit einer Feuchtigkeit von 25% bis 45%.

Durch die Kalkung ist in Fläche IV der pH-Wert der O<sub>F</sub>-Schicht um durchschnittlich eine Einheit gestiegen (vgl. auch SCHOCH-BÖSKEN und GREVEN 1989). Diese Erhöhung könnte sich positiv, zumindest auf die Entwicklung von *Folsomia nana* ausgewirkt haben, die in Fläche I niedrigere Abundanzen und Dominanzen erreichte. Gegen einen Einfluß der Kalkung sprechen jedoch Befunde von ARPIN et al. (1984), die *F. nana* abundant und dominant nur an Standorten mit einem pH-Wert von 3,9 bis 4,5 nachweisen, die nahe verwandte Art *F. quadrioculata* dagegen nur an einem Standort mit einem pH-Wert von 7,3. Wäre der pH-Wert der steuernde Faktor, so sollte durch die Kalkung *F. quadrioculata* begünstigt werden. Das war in Fläche IV aber nicht der Fall.

Ein unmittelbarer Einfluß der Kalkung auf die Collembolenfauna in der Probestfläche IV ist daher nicht nachzuweisen. Dabei spielt aber u.a. auch eine Rolle, daß keine Vergleichswerte zum Zeitpunkt vor der Kalkung vorliegen. Bemerkenswert ist jedoch,

- daß sich die monatlichen Abundanzschwankungen in den Flächen I (ungekalkter Sauerhumusbuchenwald) und IV (gekalkter Sauerhumusbuchenwald) deutlich voneinander unterscheiden.
- daß in Fläche I die Collembolenfauna im Durchschnitt aller drei Untersuchungsjahre nur 75% der Biomasse der gekalkten Fläche IV erreicht.
- daß die mittlere jährliche Atmungsrate der Zönose der Fläche I um 35% gegenüber der der Fläche IV reduziert ist. DUNGER et al. (1972, S.37) weisen „auf die hohe Produktionssteigerung in der Bodenfauna von Kiefernforsten, die im Immissionsbereich kalkreicher Flugasche stehen“ hin. Kalkungen von Waldböden führen zu einer Zunahme der Zersetzungsrate, wobei besonders die bakterielle Dekompositionsleistung entscheidend gefördert wird (BAATH et al. 1980).
- daß die allerdings nur zu einem Termin bestimmte Atmungsrate (CO<sub>2</sub>/100g TG x Tag) des Bodens der Fläche IV um den Faktor 5,5 höher ist als in Fläche I. Die Dekompositionsleistung kann aufgrund der „Bodenatmung“ eingeschätzt werden (STEBING 1965); sie ist ein Hinweis dafür, daß auch in der Fläche IV die Zersetzungsrate durch die Kalkung zugenommen hat. WOLTERS (1985) betont, daß gerade

der Rate der Zersetzung eine entscheidende Bedeutung für die Höhe der Abundanz von Collembolengemeinschaften zukommt, wobei eine hohe Abbaurrate mit hoher Siedlungsdichte verknüpft ist.

- daß in der gekalkten Fläche IV Artenzahl, Diversität und Evenness geringer sind als in Fläche I.

Daß die Kalkung in Fläche IV zu einer Verschiebung des Artenspektrums geführt hat, kann zumindest für die dominanten und konstanten Arten ausgeschlossen werden. Sowohl die berechneten Werte der Dominanten- als auch der Konstantenidentität befinden sich in dieser Fläche im Zeitverlauf auf einem gleichbleibenden und hohen Niveau. Die Kalkung hat demnach während der drei nachfolgenden Jahre keine wesentlichen Verschiebungen im Artenspektrum, der Dominanzen und Konstanzen der Collembolen bewirkt.

#### 4.9. Humusform

Ausschlaggebender als der pH-Wert allein sind für die Entwicklung von Collembolen und für die Artenzusammensetzung ihrer Gemeinschaften die Bedingungen, die von der Humusform vorgegeben werden (HAGVAR 1982, PONGE 1983, ARPIN et al. 1984). Zu diesen gehören neben dem pH-Wert, der in Moderböden meist niedriger ist als in Mullböden (PONGE 1983), u.a. eine verstärkte Nahrungskonkurrenz zwischen Makro- und Mesofauna in Mullböden, ein verändertes Nahrungsangebot, die Zersetzungsrate und dadurch bedingt eine unterschiedliche Dicke der organischen Auflage sowie andere noch weitgehend unbekannte Faktoren (z.B. Enzyme). PONGE (1983) ordnet sogar verschiedene Collembolenarten bestimmten Humusformen zu. Diese Zuordnungen können im wesentlichen durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt werden; so kommen z.B. die Arten *Tullbergia denisi*, *Pseudosinella alba*, *Sminthurides parvulus*, *Isotomurus palustris* und *Sminthurinus aureus* bevorzugt in Mullböden, *Proisotoma minima*, *Sminthurides pumilis*, *Vertagopus arboreus* und *Xenylla tullbergi* in Moderböden vor. In einigen Fällen sind aber Befunde auch widersprüchlich, so z.B. für die Arten *Frisea mirabilis* var. *truncata*, *Lepidocyrtus lignorum*, *Anurida pygmaea*, *Isotoma notabilis* und *Willemia anophthalma*, die von PONGE (1983) in Mullböden, von uns aber abundant vorwiegend in Moderböden oder in Mull- und in Moderböden gefunden wurden.

Eng an die Humusform gebunden ist das Verhältnis von Makro- zur Mesofauna. So lassen sich Mullböden allgemein durch eine geringere Abundanz der Mesofauna und eine höhere der Makrofauna kennzeichnen. Umgekehrte Verhältnisse findet man in Moderböden (WALLWORK 1970, PETERSEN 1980, SCHAEFER 1985, GERDSMEIER und GREVEN 1987). Erwartungsgemäß weisen die Flächen I und IV (Moder) eine höhere mittlere Besiedlungsdichte der Collembolen auf als die Flächen II und III (Mull). Auch Nahrungskonkurrenz kann Einfluß auf die Abundanz von Collembolen haben. Im Gegensatz zu CURRY (1978) belegen DUNGER (1968a) und WOLTERS (1985) Nahrungskonkurrenz zwischen Vertretern der Makrofauna und Collembolen. KOEHLER (1984) nimmt Nahrungskonkurrenz zwischen Collembolen und nicht räuberischen Milben an. In den Mullböden der Flächen II und III kann ebenfalls Nahrungskonkurrenz als eine Ursache für die geringeren Abundanzen und wahrscheinlich auch für die Artenzusammensetzung vermutet werden (vgl. WOLTERS 1985). Darauf weisen auch die für die vier Probeflächen ermittelten Individuenanteile von Acariformes und Collembolen hin; in den Flächen II und III übertrifft die mittlere Abundanz der Acariformes die der Collembolen, in den Flächen I und IV ist es umgekehrt (GERDSMEIER und GREVEN 1991b).

Einen weiteren Hinweis auf Nahrungskonkurrenz zwischen den beiden genannten Taxa liefert *Isotoma notabilis*. In künstlich versauerten Proben werden die meisten Individuen dieser Art in den Proben nachgewiesen, in der die wenigsten Acariformes gefunden werden (unpubl.).

Die Humusform beeinflußt auch das Verhältnis der Bakterien und Pilze im Boden; in Mullböden werden weniger Pilze, dafür mehr Bakterien nachgewiesen. In Moderböden verhält es sich umgekehrt (SCHAEFER 1985). Da Pilze die bevorzugte Nahrung für viele Collembolenarten darstellen (WOLTERS 1985), kann im Moder ein größeres Nahrungsangebot für Collembolen als im Mull angenommen werden. Moderböden stellen also durch ein größeres Nahrungsangebot bei gleichzeitig verminderter Konkurrenz einen für Collembolen günstigeren Lebensraum dar als Mullböden.

#### 4.10. Collembolen als Indikatoren für „Störungen“

Unter einer Störung ist „allgemein jeder nicht zur normalen Umwelt von Organismen, Populationen oder zum normalen Haushalt von Ökosystemen gehörende Faktor, der reversibel oder irreversibel Veränderungen in den Eigenschaften dieser Systeme bewirkt“, zu verstehen (SCHAEFER und TISCHLER 1983, S. 259). Eine andere Definition bezeichnet Störung „as a cause, a physical force, agent or process, either abiotic or biotic, causing perturbation in an ecological component or system“ (RYKIEL 1985 zit. nach SOUTHWOOD 1988, S. 11).

Störungen sind aber keinesfalls nur gewaltsame oder katastrophenähnliche Ereignisse, sondern „on a smaller scale the fall of a tree, of a fruit, of a dead animal or animal dung may be viewed as a disturbance which leads to a series of successional changes“ (SOUTHWOOD 1988, S. 11).

Auch die obersten Zentimeter der Böden der Versuchsflächen werden durch biotische und abiotische Faktoren (Laubfall, Tritt, forstliche Maßnahmen, Herabfallen von Früchten und Ästen, Wind, Regen, Schnee, Stauwasser, Tau usw.) gestört. Auch im Hinblick auf solche Störungen kann man mit WOLTERS (1985) Kalkbuchenwälder als Extrembiotope für Collembolen ansehen. Der Autor weist hier enge Verflechtungen der Collembolenfauna mit der Bodenmakrofauna nach, z.B. einen dichteverringenden Einfluß als Folge von Nahrungskonkurrenz, sowie eine meist negative Beeinflussung durch die Wühl- und Fraßaktivität der Makrofauna, wodurch die Anzahl günstiger Eiablageplätze für Collembolen verringert wird. Darüberhinaus haben Kalkbuchenwälder eine gering ausgebildete und sich schnell zersetzende Streuschicht; die dünne organische Auflage bietet nur wenig Schutz vor Klimaeinflüssen, und an der Bodenoberfläche treten stärkere Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen auf als in Biotopen, die durch eine dicke organische Auflage besser geschützt sind.

Nachhaltige „Störungen“ sind mit den meisten Strukturparametern nicht immer deutlich sichtbar zu machen. Am ehesten gelingt dies mit den Parametern Diversität, Evenness, Dominanz, Dominanzstruktur und Ähnlichkeitsberechnungen. Deutlicher werden diese Störungen aufgedeckt durch die log-Normalteilungen der Individuendichten auf die Arten, die möglicherweise zur Unterscheidung „biotopbedingter“ Störungen von immissionsbedingten dienen können. Auf Grundlage der Jahreswerte konnten keine Störungen festgestellt werden, wohl aber für einzelne Probenahmetermine. Anders als bei Gemeinschaften, die durch Umweltbelastungen beeinträchtigt werden, konnten sich die Bedingungen in den Flächen I-IV aber jedesmal wieder stabilisieren (GERDSMEIER und GREVEN in Vorb.). Für die untersuchten Probestellen ist also festzuhalten, daß deren Collembolengemeinschaften zwar punktuell gestört wurden, tiefgreifende Störungen durch Immissionen aber nicht nachweisbar waren. Demzufolge spiegeln die Collembolengemeinschaften auch nicht den immissionsbedingten Gradienten wider, den MASUCH (1984, 1985, 1988) und MASUCH und GREVEN (1990) für die

Flechtenflora der vier Probeflächen nachgewiesen haben. Diese Interpretation wird weiterhin dadurch gestützt,

- daß in allen vier Flächen Artenzahl, Abundanz, Biomasse und Respiration in derselben Größenordnung wie entsprechende Werte aus gleichen oder ähnlichen Biotopen liegen. Assimilations- und Produktionswerte weichen zwar stärker von den Werten aus der Literatur ab, dies kann jedoch an unterschiedlich verwendeten Berechnungsmethoden liegen oder an der an sich problematischen Ermittlung dieser Werte (GRIMM und FUNKE 1986, z.B. möglicherweise Doppelberechnungen wegen sich überlappenden Generationen).
- daß die Dominanzstruktur in allen Flächen ausgeglichen ist; das kommt zusammen mit den hohen Artenzahlen auch in den relativ hohen Diversitätswerten zum Ausdruck.
- daß die Konstanzkurven U-förmig verlaufen und somit in allen Flächen auf eine homogene Zusammensetzung der Collembolengemeinschaften hinweisen (vgl. BALOGH 1958).

Das gilt für das stark belastete Eggegebirge, wahrscheinlich aber auch für andere Regionen (für anderslautende Interpretationen s. KILHAM und WAINWRIGHT 1981, VAN STRAALEN et al. 1988). Collembolengemeinschaften sind z. Zt. offenbar nicht geeignet, Immissionsbelastungen nachzuweisen. Neben regionalen Gegebenheiten kann das verschiedene Gründe haben:

1. Die Menge der in die Flächen eingetragenen Schadstoffe ist für Collembolen (noch?) unschädlich. Die Toleranzgrenze, die möglicherweise für die meisten Collembolenarten sehr hoch ist (vgl. DUNGER et al. 1972), wird nicht überschritten. Eine hohe Toleranz gegenüber hoher Bodenazidität, zumindest für die abundanten Arten, ist wahrscheinlich, da diese in den unterschiedlichsten Habitaten vorkommen. Wenig wahrscheinlich ist eine neue, in der Artenzusammensetzung völlig veränderte und an die Verhältnisse im Laufe der Zeit angepasste Collembolenfauna, da z.B. die RENKONEN-Zahlen der vier Flächen in der Egge und eines Auwaldes, der von DUNGER (1968a) in den Jahren 1962 bis 1965 untersucht wurde, mit 45% bis 59% relativ nahe beieinander liegen, die Flächen also durch eine große Ähnlichkeit der dominanten Arten ausgezeichnet sind.

2. Die eingetragene Menge (z.B. der Säureeintrag) wäre für sich allein schon wirksam, aber die Pufferkapazität in den Böden ist zumindest partiell noch so hoch, daß ausreichend viele Mikrohabitate als Lebensraum zur Verfügung stehen, die von den Tieren aufgesucht werden können.

3. Die zeitliche Einwirkung der Schadstoffe auf die Probeflächen ist zu kurz. Aus der Sollingstudie geht hervor, daß seit 1967 für keinen der eingetragenen Schadstoffe, auch nicht für Säure und Stickstoff, „ein zu- oder abnehmender Trend“ zu erkennen war. Auch bei der zeitlichen Entwicklung des pH-Wertes im Oberboden war kein eindeutiger Trend zu beobachten. Für die untersuchten Tiergruppen, darunter auch die Collembolen, konnten ebenfalls keine „gerichteten Veränderungen“ festgestellt werden (ELLENBERG 1986). Es besteht kein Grund zur Annahme, daß die zeitliche Einwirkung von Schadstoffen im Eggegebirge, das nur ca. 40 km vom Solling entfernt ist, eine völlig andere ist.

4. Ebenso bedeutsam wie die hohe Toleranz der Tiere gegenüber anthropogenen Umwelttoxinen, ihre Mobilität und der Inselcharakter des Bodens mit einer Vielfalt von Mikrohabitaten scheint uns die in diesem Zusammenhang bisher nicht diskutierte generelle Anpassungsfähigkeit von Collembolen an Störungen zu sein. Die Störungshäufigkeit und wahrscheinlich auch die Intensität der Störungen ist in den beiden Kalkbuchenwäldern höher als in den beiden Sauerhumusbuchenwäldern. Die

beste Anpassung daran ist die r-Strategie (vgl. GRAY 1984, SOUTHWOOD 1988), die zumindest von den dominanten der hier nachgewiesenen Collembolenarten verfolgt wird. Ihr hohes Reproduktionspotential versetzt die Populationen in die Lage, sich nach einer Störung schnell wieder zu etablieren. Auch die durch das Dekompositionsgeschehen verursachten Veränderungen in Böden können als Störungen aufgefaßt werden. Eng an die Dekompositionsvorgänge gebunden sind die kontinuierlich im Boden ablaufenden Sukzessionen. Besonders in den frühen Sukzessionsstadien werden bei primären oder sekundären Sukzessionen überwiegend r-selektierte Collembolenarten nachgewiesen (DUNGER 1968a, HAGVAR und KJÖNDAL 1981a, USHER et al. 1982, TAMM 1986). Die in der Egge nachgewiesenen dominanten Arten sind zwar keine Pioniere im Sinne einer primären oder sekundären Sukzession, verschaffen sich aber sicherlich durch die r-Strategie Vorteile bei der Besiedlung von Substrat in den verschiedensten Rottestadien. Sie sind daher optimal an die permanent auftretenden biotopbedingten Störungen in den obersten Zentimetern der untersuchten Waldböden angepaßt.

### Danksagungen

Wir danken dem Gesamtverband des Deutschen Steinkohlenbergbaus, Essen, für die Finanzierung des Projekts und dem Forstamt Paderborn für die Bereitstellung der Versuchsflächen. Die Durchführung des WILCOXON-Tests und der zweifaktoriellen Varianzanalyse übernahm freundlicherweise Herr Dr. Klaus Grossmann, Institut für Bodenbiologie und Pflanzenbau, Dautmergen.

### Literatur

- AHRENS, B. (1986): Ökologische Untersuchung an Collembolen aus landwirtschaftlichen Nutzflächen. – Diplomarbeit, Bonn.
- ANDERSON, J.M. & H. HALL (1977): Cryptostigmata species diversity and soil habitat structure. In: LOHM, U. & T. PERSSON (eds.): Soil organisms as components of ecosystems. – Proceedings of the VI. International Soil Zoology Colloquium of the International Society of Soil Science. Upsala, 21.6.-25.6.1976. Ecol. Bull. **25**: 473-475.
- ANDERSON, J.M. (1975): Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. – J. Anim. ecol. **44**: 475-495.
- ANDERSON, J.M. (1977): The organization of soil animal communities. In: LOHM, U. & T. PERSSON (eds.): Soil organisms as components of ecosystems. – Proceedings of the VI. International Soil Zoology Colloquium of the International Society of Soil Science. Upsala, 21.6.-25.6.1976. Ecol. Bull. **25**: 15-23.
- ARITAJAT, U., MADGE, D.S. & P.T. GOODERHAM (1977): The effects of compaction of agricultural soils on soil fauna. – Pedobiologia **17**: 262-291.
- ARPIN, P., PONGE, J.F., DABIN, B. & A. MORI (1984): Utilisation des nematodes Mononchida et des collemboles pour caracteriser des phenomenes pedobiologiques. – Rev. Ecol. Biol. Sol **21**, 2: 243-268.
- ASHRAF, M. (1971): Influence of environmental factors on Collembola. Rev. Ecol. Biol. Sol **8**: 243-252.
- BALLACH, H.J., GREVEN, H. & R. WITTIG (1985): Biomonitoring in Waldgebieten Nordrhein-Westfalens. – Staub-Reinhalt. Luft **45**, 12: 567-573.
- BALLACH, H.J., ELLING, W., GREVEN, H. & R. WITTIG (1986): Studies on biocenoses, individual organisms and deposition rates in the Egge mountains, an area heavily affected by forest decline. In: GEORGI, H.W. (ed.): Atmospheric pollutants in forest areas. – Reidel, 235-246.

- BALOGH, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. – Akademie-Verlag, Berlin.
- BAUER, T. (1979): Die Feuchtigkeit als steuernder Faktor für das Kletterverhalten von Collembolen. – *Pedobiologia* **19**: 165-175.
- BECK, L. (1983): Zur Bodenbiologie des Laubwaldes. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **76**: 37-54.
- BLACKITH, R.E. (1974): The ecology of Collembola in Irish blanket bog. – *Proc. R. Ir. Acad. (B)* **74**: 203-206.
- BLOCK, J. & U. BARTELS (1985): Ergebnisse der Schadstoffdepositionsmessungen in Wald-ökosystemen in den Meßjahren 1981/82 und 1982/83. Forschung und Beratung, Reihe C, 39. – Landesausschuß für landwirtschaftliche Forschung, Erziehung und Wissenschaftsberatung; Düsseldorf.
- CHERNOVA, N.M., BYZOVA, J.B. & A.I. CHERNOVA (1971): Relationship of number, biomass and gaseous exchange rate indices in microarthropods in substrates with various organic matter contents. – *Pedobiologia* **11**: 306-314.
- CURRY, J.P. (1978): Relationships between microarthropod communities and soil and vegetational types. – *Royal Dublin Society, Scient. Proc. (A)* **6**: 131-141.
- DEHARVENG, L. (1982): A propos des *Folsomia* du groupe *quadrioculata* Tullberg, 1871. – *Rev. Ecol. Biol. Sol* **19**, 4: 613-627.
- DUNGER, W. (1968a): Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. – *Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz* **43**, 2: 1-256.
- DUNGER, W. (1968b): Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collembolen-Fauna gestörter Böden. – *Pedobiologia* **8**: 16-22.
- DUNGER, W. (1972): Systematische und ökologische Studien an der Apterygotenfauna des Neißetales bei Ostritz/Oberlausitz. – *Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz* **47**, 4: 1-42.
- DUNGER, W. (1975): Collembolen aus dem Börzsöny-Gebirge. – *Fol. Hist. nat. Mus. Matr.* **3**: 11-33.
- DUNGER, W. (1983): Tiere im Boden. 3. neubearb. Aufl. – Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- DUNGER, W., DUNGER, I., ENGELMANN, H.D. & R. SCHNEIDER (1972): Untersuchungen zur Langzeitwirkung von Industrie-Emissionen auf Böden, Vegetation und Bodenfauna des Neißetales bei Ostritz/Oberlausitz. – *Abh. Ber. Naturk. Mus. Görlitz* **47**, 3: 1-40.
- EDWARDS, C.A. (1967): Relationship between weights, volumes and numbers of soil animals. In: GRAFF, O. & J.E. SATCHELL (eds.): *Progress in soil biology. – Proceedings of the Colloquium on Dynamics of Soil Communities. Braunschweig-Völkenrode, 5.9.-10.9., 1966. F. Vieweg, Braunschweig.* 585-594.
- EDWARDS, C.A. & K.E. FLETCHER (1971): A comparison of extraction methods for terrestrial arthropods. In: PHILLIPSON, J.: *Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. – Blackwell, Oxford, Edinburgh.* 150-185.
- ELLENBERG, H. (1986): Ergebnisse des Sollingprojekts in verschiedener Sicht. In: ELLENBERG, H., MAYER, R., & J. SCHAUERMANN (eds.): *Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. – Ulmer, Stuttgart.* 418-440.
- FJELLBERG, A. (1980): Identification keys to Norwegian Collembola. – *Norsk Entomologisk Forening*.
- FRANZ, H. (1963): Biozönotische und synökologische Untersuchungen über die Bodenfauna und ihre Beziehungen zur Mikro- und Makroflora. In: DOEKSEN, J. & J. VAN DER DRIFT (eds.): *Soil organisms. Proceedings of the Colloquium on Soil Fauna, Soil Microflora and their Relationships. Oosterbeek, 10.9.- 16.9.1962. – North-Holland Publishing Company, Amsterdam.* 345-367.
- GERDSMEIER, J. & H. GREVEN (1987): Zur Kenntnis der Collembolenfauna des Eggegebirges. – *Abh. Landesmus. Naturk.* **49**, 4: 1-49.
- GERDSMEIER, J. & H. GREVEN (1991a): Abundanzen und Dominanzen einiger Kleinarthropoden in Buchenwäldern des Eggegebirges, Nordrhein-Westfalen. – *Acta Biol. Benrodis* **3**: 1-26.
- GERDSMEIER, J. & H. GREVEN (1991b): Collembolengemeinschaften eines Fichten- und eines

- Buchenwaldes im Sauerland (NRW). – Decheniana **144**: 129-140.
- GISIN, G. (1952): Ökologische Studien über die Collembolen des Blattkomposts. – Rev. Suisse Zool. **59**: 543-578.
- GISIN, H. (1943): Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. – Rev. Suisse Zool. **50**: 131-224.
- GISIN, H. (1960): Collembolenfauna Europas. – Genf.
- GRAY, J.S. (1984): Ökologie mariner Sedimente. – Springer, Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo.
- GRIMM, R. & W. FUNKE (1986): Energieflüsse durch die Populationen der Tiere. In: ELLENBERG, H., MAYER, R., & J. SCHAUERMANN (eds.): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. – Ulmer, Stuttgart. 337-354.
- HAARLÖV, N. (1960): Microarthropods from danish soils. – Oikos Suppl. **3**: 176 S.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. – Dissertationes Botanicae **65**: 1-268.
- HAGVAR, S. & B.R. KJÖNDAL (1981): Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. – Pedobiologia **22**: 385-408.
- HAGVAR, S. (1982): Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. Relations to plant communities and soil fertility. – Pedobiologia **24**: 255-296.
- HALE, W.G. (1980): Production and energy flow in two species of *Onychiurus* (Collembola, Insecta Apterygota). – Pedobiologia **20**: 274-287.
- HEALEY, I.N. (1967): The population metabolism of *Onychiurus procampatus*, Gisin (Collembola). In: GRAFF, O. & J.E. SATCHELL (eds.): Progress in soil biology. Proceedings of the Colloquium on Dynamics of Soil Communities. Braunschweig-Völkenrode, 5.9.-10.9.1966. – F. Vieweg, Braunschweig. 127-137.
- HERMOSILLA, W., RUBIO, J., PUJALTE, J.C. & A.R. RECA (1978): Die Wirkung der Bodenverdichtung auf die hypogäischen Zoozöosen. – Landwirtschaftl. Forschung **31**: 208-217.
- HUHTA, V., IKONEN, E. & P. VILKAMAA (1979): Succession of invertebrate populations in artificial soil made of sewage sludge and crushed bark. – Ann. Zool. Fennici **16**: 223-270.
- HÜTHNER, W. (1982): Übersicht über die Collembolen des Bausenbergs. – Decheniana Beihefte **27**: 87-99.
- JOOSSE, E.N.G. (1983): New developments in the ecology of Apterygota. – Pedobiologia **25**: 217-234.
- KACZMAREK, M. (1975): Influence of humidity and specific interactions on Collembolan populations in a pine forest. In: VANEK, J. (ed.): Progress in soil zoology. Proceedings of the V. International Colloquium on Soil Zoology. Prague, 17.9.-22.9.1973. – Junk, The Hague. 333-340.
- KACZMAREK, M. (1977): Comparison of the role of Collembola in different habitats. In: LOHM, U. & T. PERSSON (eds.): Soil organisms as components of ecosystems. Proceedings of the VI. International Soil Zoology Colloquium of the International Society of Soil Science. Upsala, 21.6.-25.6.1976. – Ecol. Bull. **25**: 64-74.
- KILLHAM, K. & M. WAINWRIGHT (1981): Deciduous leaf litter and cellulose decomposition in soil exposed to heavy atmospheric pollution. – Environmental Poll., Ser. A, **26**: 79-85.
- KOEHLER, H. (1983): The development of soil mesofauna in a rubble dump cover. In: LEBRUN, P., ANDRE, H.M., DE MEDTS, A., GREGOIRE-WIBO, C. & G. WAUTHY (eds.): New trends in soil biology. Proceedings of the VIII. International Colloquium of Soil Zoology. Louvain-la Neuve, 30.8.-2.9.1982. – Dieu-Brichart, Ottignies-Louvain-la Neuve. 561-567.
- KOEHLER, H. (1984): Methodische, ökologische und experimentelle Untersuchungen zur Sukzession der Mesofauna der Abdeckschicht einer Bauschuttdeponie unter besonderer Berücksichtigung der Gamasina (Acari, Parasitiformes). – Dissertation, Bremen.
- KOLBE, W., KAMPMANN, T.H. & M. SCHLEUTER (1984): Zur Collembolenfauna der Wälder im Staatswald Burgholz. Vergleich der Resultate zweier Fangjahre. – Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal **37**: 69-75.

- LIS (Landesanstalt für Immissionsschutz des Landes Nordrhein-Westfalen): Berichte über die Luftqualität in Nordrhein-Westfalen. – TEMES Jahresberichte 1983/84 bis 1987.
- LUXTON, M. (1967): The zonation of saltmarsh Acarina. – *Pedobiologia* 7: 55-66:
- MAIS, K. (1970): Beitrag zum Wasserhaushalt oberflächenbewohnender, hemiedaphischer und euedaphischer Collembolen. – *Pedobiologia* 10: 81-103.
- MASUCH, G. (1984): Besiedlungssukzessionen der Flechte *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. entlang eines Höhengradienten im Eggegebirge. – Staub-Reinhalt. Luft 44: 492-496.
- MASUCH, G. (1985): Flechtenkartierung entlang eines Niederschlagsgradienten im Eggegebirge. – Staub- Reinhalt. Luft 45: 573-578.
- MASUCH, G. (1988): Veränderungen der epiphytischen Flechtenflora im Eggegebirge seit 1900. – *Acta Biol. Benrodis* 1: 7-17.
- MASUCH, G. & H. GREVEN (1990): Morphometrische Untersuchungen an der Blattflechte *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. entlang eines Höhengradienten im Eggegebirge. – *Decheniana* 143: 209-215.
- MC NEILL, S. & J.H. LAWTON (1970): Annual production and respiration in animal populations. – *Nature* 225: 472-474.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. 2. Aufl. – Quelle und Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- NAGLITSCH, F. (1963): Untersuchungen über Individuen- und Artenzahl der Collembolen auf leichten und schweren Böden. In: DOEKSEN, J. & J. VAN DER DRIFT (eds.): Soil organisms. Proceedings of the Colloquium on Soil Fauna, Soil Microflora and their Relationships. Oosterbeek, 10.9.-16.9.1962. – North-Holland Publishing Company, Amsterdam. 396-405.
- NEITE, H. (1987): Untersuchungen über Veränderungen in den Buchenschürzen der Kalk-Buchenwälder des Teutoburger Waldes. – *Dissertationes Botanicae* 108: 1-85.
- NORUSIS, M.J. (1986): Advanced statistics SPSS/PC+. – SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- NOSEK, J. (1981): Ecological niche of Collembola in biogeocoenoses. – *Pedobiologia* 21: 166-171.
- PALISSA, A. (1964): Apterygota. In: BROHMER, P., EHRMANN, P. & G. ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas. Insekten I. Teil. – Quelle und Meyer, Leipzig.
- PARR, T.W. (1978): An analysis of soil microarthropod succession. – *Sci. Rep. Roy. Dublin Soc., Ser.A*, 6: 185-196.
- PERSSON, T. & U. LOHM (1977): Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. – *Ecol. Bull.* 23: 1-211.
- PETERSEN, H. (1980): Population dynamic and metabolic characterization of Collembola species in a beech forest ecosystem. In: DINDAL, D.L. (ed.): Soil biology as related to land use practices. Proc. VII Int. Soil Zool. Colloq. of the I.S.S.S., Syracuse, N.Y., U.S.A. July 29 -Aug.3., 1979. EPA 560/13-80-038, Washington D.C., 806-833.
- PETERSEN, H. & M. LUXTON (1982): A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. In: PETERSEN, H. (ed.): Quantitative ecology of microfungi and animals in soil and litter. – *Oikos* 39: 287-388.
- PETRUSEWICZ, K. & A. MAC FADYEN (1970): Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. IBP Handbook No. 13. – Blackwell Oxford and Edinburgh.
- PONGE, J.F. (1983): Les collembolés, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Resultats obtenus au Sud de Paris. – *Acta Oecologica Gener.* 4, 4: 359-374.
- REMMERT, H. (1978): Ökologie. – Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- RUSEK, J. (1975): Die bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. – *Pedobiologia* 15: 299-308.
- SCHAEFER, M. (1982): Zur Funktion der saprophagen Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein langfristiges Untersuchungsprogramm im Göttinger Wald. – *Drosera* 82: 75-84.
- SCHAEFER, M. (1985): Waldschäden und die Tierwelt des Bodens. – *AFZ* 27: 676-679.



- SCHAEFER, M. & W. TISCHLER (1983): Ökologie. Wörterbücher der Biologie. 2. Aufl. – G. Fischer, Stuttgart.
- SCHIMITSCHEK, E. (1938): Einfluß der Umwelt auf die Wohndichte der Milben und Collembolen im Boden. – Z. angew. Ent. **24**: 216-247.
- SCHLEUTER, M. (1984): Untersuchung der Collembolenfauna verschiedener Waldstandorte des Naturparks Kottenforst-Ville. – Dissertation, Bonn.
- SCHOCH-BÖSKEN, J. & H. GREVEN (1988): Artenspektrum und Dominanzstruktur von Enchytraeiden einiger Buchen- und Fichtenwälder Nordrhein-Westfalens. – Verh. Ges. Ökol. **16**: 79-84
- SCHOCH-BÖSKEN, J. & H. GREVEN (1989): Veränderungen der Enchytraeidenfauna in einem Sauerhumus-Buchenwald nach Bestandeskalkung. – Verh. Ges. Ökol. **17**: 605-609.
- SCHUBERT, R. (ed.) (1985): Bioindikation in terrestrischen Ökosystemen. – G. Fischer, Stuttgart.
- SCHWERTFEGER, F. (1975): Ökologie der Tiere. Synökologie. Bd. 3. – Parey, Hamburg, Berlin.
- SINGH, U.R. (1977): Relationship between the population density of soil microarthropods and mycoflora associated with litter and the total litter respiration on the floor of a sal forest in Varanasi, India. In: LOHM, U. & T. PERSSON (eds.): Soil organisms as components of ecosystems. Proceedings of the VI. International Soil Zoology Colloquium of the International Society of Soil Science. Upsala, 21.6.-25.6.1976. – Ecol. Bull. **25**: 463-470.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1978): Ecological methods. 2. Aufl. – Chapman and Hall, London, New-York.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1988): Tactics, strategies and templets. – Oikos **52**: 3-18.
- STEBING, L. (1965): Pflanzenökologisches Praktikum. – Parey, Berlin, Hamburg. 264 S.
- TAKEDA, H. (1987): Dynamics and maintainance of collembolan community structure in a forest soil system. – Res. Popul. Ecol. **29**: 291-346.
- TAMM, J.C. (1986): Fünfjährige Collembolensukzession auf einem verbrannten Kiefernwaldboden in Niedersachsen (BRD). – Pedobiologia **29**: 113-127.
- TANAKA, M. (1970): The bio-economics on the population of *Isotoma* (Desoria) *trispinata* MacGillivray (Collembola; Isotomidae) and *Onychiurus* (Protaphorura) sp. (Collembola; Onychiuridae) in a grassfield. – Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. **2**, 2: 51-120.
- USHER, M.B., BOOTH, R.G. & K.E. SPARKES (1982): A review of progress in understanding the organization of communities of soil arthropods. – Pedobiologia **23**: 126-144.
- VAN STRAALEN, N.M., KRAAK, M.H.S. & C.A.J. DENNEMAN (1988): Soil microarthropods as indicators of soil acidification and forest decline in the Veluwe area, the Netherlands. – Pedobiologia **32**: 47-55.
- VANEK, J. (ed.) (1975): Progress in soil zoology. Proceedings of the V. International Colloquium on Soil Zoology. Prague, 17.9.-22.9.1973. – Junk, The Hague.
- VANNIER, G. (1980): Use of microarthropods (mites and springtails) as valuable indicators of soil metabolic activity. In: DINDAL, D.L. (ed.): Soil biology as related to land use practices. Proc. VII Int. Soil Zool. Colloq. of the I.S.S.S., Syracuse, N.Y., U.S.A. July 29 -Aug.3., 1979. EPA 560/13-80-038, Washington D.C., 592-603.
- VERHOEF, H.A. (1977): Soil moisture and the population dynamics of coexisting Collembola. In: LOHM, U. & T. PERSSON (eds.): Soil organisms as components of ecosystems. Proceedings of the VI. International Soil Zoology Colloquium of the International Society of Soil Science. Upsala, 21.6.-25.6.1976. – Ecol. Bull. **25**: 480-482.
- VON TÖRNE, E. (1961): Ökologische Experimente mit *Folsomia candida* (Collembola). – Pedobiologia **1**: 146-149.
- WALLWORK, J.A. (1970): Ecology of soil animals. – Mc Graw-Hill, London.
- WEIDEMANN, G. & J. SCHAUERMANN (1986): Die Tierwelt, ihre Nahrungsbeziehungen und ihre Rolle. In: ELLENBERG, H., MAYER, R., & J. SCHAUERMANN (eds.): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. – Ulmer, Stuttgart. 179-265.

- WERNER, J. (1984): Medizinische Statistik. – Urban und Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore.
- WITTIG, R., (1989): Nordrhein-Westfälische Schwerpunkte der Forschung zur Wirkung von Immissionen in Buchenwäldern. – Bielefelder Ökol. Beitr. 5: 22-36.
- WOLTERS, V. (1983): Ökologische Untersuchungen an Collembolen eines Buchenwaldes auf Kalk. – *Pedobiologia* 25: 73-85.
- WOLTERS, V. (1985): Untersuchung zur Habitatbindung und Nahrungsbiologie der Springschwänze (Collembola) eines Laubwaldes unter besonderer Berücksichtigung ihrer Funktion in der Zersetzerkette. – Dissertation, Göttingen.

Anschriften der Verfasser: Dr. Joachim Gerdsmeyer und Prof. Dr. Hartmut Greven  
Institut für Zoologie (Morphologie und Zellbiologie) der  
Heinrich-Heine-Universität  
Universitätsstraße 1, 4000 Düsseldorf 1