

# Einfluss des Beschattungsgrades, des liegenden Totholzes und der Jahreszeit auf das Verteilungsmuster bodenlebender Makroarthropoden in naturnahen Wirtschaftswäldern

## Influence of Crown Closure, Coarse Woody Debris and Season on the Distribution Pattern of Soil Macroarthropods in Naturally Managed Forests

MARC JABIN & WERNER TOPP

**Zusammenfassung:** In zwei naturnahen Wirtschaftswäldern, die sich im Beschattungsgrad voneinander unterschieden, wurde der Einfluss des liegenden Totholzes und der Jahreszeit auf die bodenlebenden Makroarthropoden (Araneida, Opilionida, Pseudoscorpionida, Isopoda, Diplopoda, Chilopoda, Coleoptera) untersucht. Nach den Ergebnissen einer dreifaktoriellen Varianzanalyse erreichten alle Tiergruppen in der totholznahen Streuschicht höhere Besiedlungsdichten. Der Beschattungsgrad hatte auf die Chilopoda und Coleoptera einen signifikanten Einfluss (höhere Besiedlung bei größerer Beschattung), während die Jahreszeit sich nur auf Chilopoda und Coleoptera-Larven auswirkte (höhere Besiedlungsdichte der Chilopoda im Sommer, der Coleoptera-Larven im Winter).

**Schlüsselwörter:** Totholz, Makroarthropoden, Auflichtungsgrad, Jahreszeit

**Summary:** In two forests where forestry management is nature oriented we investigated the influence of crown closure, coarse woody debris (CWD), and season on the distribution pattern of macroarthropods living on the forest floor (Araneida, Opilionida, Pseudoscorpionida, Isopoda, Diplopoda, Chilopoda, Coleoptera). Using a three-way ANOVA, it was shown that all taxa were influenced by CWD (sites close to CWD revealed higher densities). Chilopoda and Coleoptera additionally were found in higher density in stands with high crown closure. Moreover the season influenced the abundance of Coleoptera larvae and Chilopoda (higher density of Coleoptera larvae in winter; higher density of Chilopoda in summer).

**Keywords:** Coarse woody debris (CWD), macroarthropods, crown closure, season

### 1. Einleitung

In Waldökosystemen stellen liegendes und stehendes Totholz bedeutende Strukturelemente dar, die zu einer erhöhten Biodiversität führen können (McGEE et al. 1999; SIPPOLA et al. 2002), da Totholz nicht nur eine wichtige Rolle im Nährstoffkreislauf spielt (HARMON et al. 1986), sondern auch Lebensraum für eine Vielzahl von Organismen bietet. Dazu gehören Pilze (HEILMANN-CLAUSSEN &

CHRISTENSEN 2003), Arthropoden (MARRA & EDMONDS 1998; BUDDLE 2001) und Vertebraten (BOWMAN et al. 2000; BUTTS & McCOMB 2000). Diesen vielfältigen Funktionen des Totholzes sollte auch in einer nachhaltigen, naturnahen Forstwirtschaft Rechnung getragen werden. Tatsächlich findet man aber in der Mehrzahl herkömmlich bewirtschafteter Wirtschaftswälder einen Totholzanteil von lediglich 1-3 fm/ha (AMMER 1991). Ursprüngliche Wälder weisen hingegen einen durch-

schnittlichen Totholzanteil von 50-200 fm/ha auf und können sogar über 400 fm/ha enthalten (KORPEL 1995). Mit der Anhebung eines Totholzanteils in Wirtschaftswäldern auf nur 5-10 fm/ha konnte eine deutliche Erhöhung der Besiedlungsdichte für xylobionte Insekten und auf Totholz angewiesene Vogelarten festgestellt werden (AMMER 1991). In der vorliegenden Untersuchung wird der Einfluss von liegendem Totholz ( $\emptyset > 20$  cm), das auf 8-11 fm/ha angereichert wurde, auf die Makroarthropoden der Bodenoberfläche untersucht. Folgende Hypothesen stehen im Vordergrund:

- Die Populationsdichten in der Streuschicht sind in der Nähe des Totholzes höher als entfernt von Totholz.
- Stärker aufgelichtete Bestände weisen niedrigere Besiedlungsdichten auf als weniger stark aufgelichtete Bestände.
- Die Besiedlungsdichten sind im Winter in der Nähe des Totholzes höher, entsprechend entfernt vom Totholz niedriger.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Standortcharakterisierung

Es wurden zwei verschieden stark aufgelichtete Wirtschaftswälder als Untersuchungsstandorte ausgewählt. Bei beiden Standorten handelt es sich um autochthone Buchenwälder; sie gehören zum Forstamt Montabaur und liegen in den Forstrevieren Arzbach und Elbert.

Der Standort im Forstrevier Arzbach ist durch folgende Eigenschaften charakterisiert: Die Bestockung mit *Fagus sylvatica* beträgt 80 %; die verbleibenden 20 % bilden *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Picea abies* und *Abies alba*; das Alter des Bestandes liegt bei 120-125 Jahren; der Beschattungsgrad beträgt 80-90 %; die Höhenlage reicht von 310 m bis 330 m üNN; die Gesamtfläche beträgt 23 ha; der Anteil des liegenden Totholzes liegt bei ca. 8 fm/ha.

Der Standort in der Gemeinde Elbert ist durch folgende Eigenschaften charakterisiert: Die Bestockung mit *Fagus sylvatica* beträgt 80 %; die verbleibenden 20 % bilden *Quercus petraea* und *Picea abies*; das Alter des Bestandes liegt bei 157 Jahren; der Beschattungsgrad beträgt 50-70 %; die Höhenlage beträgt 415 m üNN; die Gesamtfläche beträgt 11 ha; der Anteil des liegenden Totholzes liegt bei ca. 11 fm/ha.

Da unserer Meinung nach (s. Arbeitshypothesen) der Grad der Auflichtung für das Verteilungsmuster der Bodenarthropoden entscheidend ist, werden beide Standorte im Folgenden als „Auflichtung“ (Arzbach) und „Geschlossener Bestand“ (Elbert) bezeichnet. In beiden Wirtschaftswäldern wurde eine flächenbezogene Erfassung der bodenlebenden Makroarthropoden durchgeführt. Hierbei wurde zwischen Flächen in unmittelbarer Nähe des liegenden Totholzes und Flächen in Entfernung (mindestens 5 m) vom Totholz unterschieden. Als Totholz wurden in der Untersuchung ausschließlich Stämme mit einer Mindestlänge von 1,5 m und einem Durchmesser von 20-65 cm (Starkholz, AMMER 1991) einbezogen. Die Zersetzungsstufen der Stämme reichten von Z1-Z3, wobei der überwiegende Anteil die Zersetzungsstufe Z2 aufwies (ALBRECHT 1991).

### 2.2. Probennahme und Determination

Probennahmen wurden im Jahre 2002 in den Monaten Mai, Juni, Juli, Oktober, November, Dezember durchgeführt und erfolgten mit einem Stechrahmen (300 cm<sup>2</sup>), so dass die Streuauflage mit den enthaltenen Arthropoden auf einer definierten Fläche bis zum A<sub>n</sub>-Horizont entnommen werden konnte. Je Termin und Fläche wurden acht Parallelproben genommen. Der Arthropodenaustrieb aus der Laubstreu erfolgte im Labor nach TULLGREN (1918).

Es wurden die häufigsten Arthropodengruppen der gemäßigten Breiten erfasst.

Hierzu gehören Vertreter der Spinnentiere, Tausendfüßer, Asseln und Käfer. Um eine Vergleichbarkeit der Besiedlungsdichten zwischen den taxonomischen Gruppen zu erhalten wurden zusätzlich zu den adulten Käfern auch die Juvenilen ausgewertet. Die Bestimmung der Käfer erfolgte nach FREUDE et al. (1964). Für die Bestimmung der Erdläufer (Geophilomorpha) wurde der Bestimmungsschlüssel von ROSENBERG (1989) verwendet. Die Bestimmung der Steinläufer (Lithobiomorpha) erfolgte nach EASON (1982).

### 2.3. Statistische Auswertung

Der überwiegende Teil der Daten war nicht normalverteilt, so dass bei paarweisem Vergleich für Standort und Totholz (MANN-WHITHNEY-U-TEST) der Median + Medianabweichung (MAD) angegeben wurde. Um den Einfluss der Jahreszeit zu überprüfen, wurden die Aufsammlungen in der Vegetationszeit (Mai, Juni, Juli) denen des Winterhalbjahres (Oktober, November, Dezember) gegenübergestellt. Der gleichzeitige Einfluss von Standort, Totholz und Jahreszeit sowie deren Interaktionen wurden mit einer dreifaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA = Analysis of Variance) überprüft. Die Gesamtstreuung im Verteilungsmuster der Tiergruppen durch die Einflussgrößen (Hauptfaktoren) wird durch die Modellerklärung ( $R^2$ ) angegeben. Der Test auf Varianzhomogenität erfolgte nach LEVENE. Die Voraussetzungen für die ANOVA konnten aufgrund der Varianzheterogenität, auch mit einer Transformation [ $\log(x+1)$ ] der Daten, nicht immer erfüllt werden. Aus diesem Grund wurde das Signifikanzniveau der Tests grundsätzlich auf  $p < 0,001$  angehoben (SACHS 1992). Die Prüfung der Messergebnisse aller erfassten Parameter auf Normalverteilung erfolgte mit Hilfe des KOLMOGOROFF-SMIRNOFF-Tests nach LILLEFORS. Die statistische Auswertung erfolgte unter Verwendung von „SPSS 10.0. für Windows“.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Individuenverteilung

Die Besiedlungsdichten der Makroarthropoden reichten von 18 Ind./m<sup>2</sup> (Opilionida) in der „Auflichtung“ bis zu 907 Ind./m<sup>2</sup> (Coleoptera-Larven) im „Geschlossenen Bestand“. Araneida und Isopoda waren in der „Auflichtung“ etwa doppelt so häufig (190 Ind./m<sup>2</sup> bzw. 609 Ind./m<sup>2</sup>) wie im „Geschlossenen Bestand“ (108 Ind./m<sup>2</sup> bzw. 356 Ind./m<sup>2</sup>). Im Gegensatz dazu konnten Chilopoda und Coleoptera mit Individuendichten von 210 Ind./m<sup>2</sup> und 139 Ind./m<sup>2</sup> im „Geschlossenen Bestand“ häufiger festgestellt werden als in der „Auflichtung“ (143 Ind./m<sup>2</sup> und 76 Ind./m<sup>2</sup>). Ein großer Anteil der Coleoptera gehörte zu den Staphylinidae. Dominante Arten waren *Geostiba circumcellaris* (Grav.), *Oxygona annularis* (Mannh.) und *Othius myrmecophilus* (Grav.). Auch einzelne Arten der Ptiliidae (*Acrotichis intermedia* (Gillm.)) und Pselapidae (*Biploporus bicolor* (Denny)) waren häufig. Zu den dominanten Chilopoda der Streuschicht zählten *Strigamia accuminata* (Leach), *Necrophleophagus longicornis* (Leach) (Geophilomorpha), *Lithobius curtipipes* (C.L. Koch), *L. mutabilis* (L. Koch) und *L. aeruginosus* (L. Koch) (Lithobiomorpha).

### 3.2. Einfluss von Beschattungsgrad und liegendem Totholz

In beiden Standorten („Auflichtung“, „Geschlossener Bestand“) konnten überwiegend signifikant höhere ( $p < 0,05$ ) Besiedlungsdichten in Totholznähe als in Flächen, die vom Totholz entfernt liegen (Tab. 1), nachgewiesen werden. Nur für die Opilionida war aufgrund der geringen Besiedlungsdichte kein statistischer Nachweis möglich. In der entfernt vom Totholz liegenden Freifläche der „Auflichtung“ traten ausnahmslos die geringsten Abundanzen auf. Im „Geschlossenen Bestand“ erwiesen sich die Besiedlungsdichten der Coleoptera am Totholz als signi-

fikant höher ( $p < 0,05$ ) gegenüber denen der „Auflichtung“. Die Araneida hingegen waren signifikant häufiger ( $p < 0,05$ ) am Totholz der „Auflichtung“ als am Totholz des „Geschlossenen Bestandes“ anzutreffen. Bei den restlichen Tiergruppen gab es bei dem Vergleich der Standorte keine signifikanten Besiedlungsunterschiede in Totholznähe oder auf den Freiflächen in Entfernung vom Totholz.

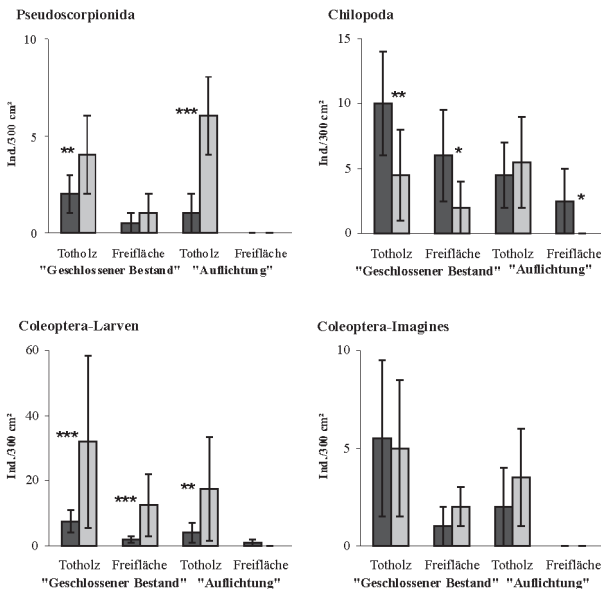
### 3.3. Einfluss der Jahreszeit

Die Jahreszeit hatte lediglich auf die Pseudoscorpionida, die Chilopoda sowie auf die Coleoptera einen Einfluss (Abb. 1). Die Pseudoscorpionida waren in beiden Standorten in der Nähe des Totholzes im Winterhalbjahr signifikant häufiger ( $p < 0,01$ ) als in der Vegetationsperiode. In den Freiflächen war aufgrund der geringen Besiedlungsdichten

kein jahreszeitlicher Einfluss nachweisbar. Die Chilopoda waren im Sommerhalbjahr signifikant häufiger ( $p < 0,05$ ). Die einzige Ausnahme hierzu ergaben die Proben in der „Auflichtung“ in Totholznähe ( $p < 0,05$ ). Die Coleoptera-Larven überwogen im Winterhalbjahr. Im „Geschlossenen Bestand“ waren die Unterschiede hochsignifikant ( $p < 0,001$ ) und unabhängig vom Einfluss des Totholzes. In der „Auflichtung“ war ein jahreszeitlicher Unterschied nur in der Nähe des Totholzes nachweisbar ( $p < 0,01$ ). Bei den Coleoptera-Imagines waren keine jahreszeitlich bedingten Unterschiede ( $p < 0,05$ ) zu erkennen.

### 3.4. Gemeinsamer Einfluss der Hauptfaktoren

Totholz beeinflusste das Verteilungsmuster sämtlicher Tiergruppen ( $p < 0,001$ ) (Tab.



**Abb. 1:** Individuendichten (Median + MAD pro 600 cm<sup>2</sup>, n = 24) häufiger Makroarthropoden der Streuschicht (O-Horizont) der durchgeführten Mann-Whitney-U-Tests sind wie folgt gekennzeichnet: \*\*\* =  $p < 0,001$ , \*\* =  $p < 0,01$ , \* =  $p < 0,5$ .

**Fig. 1:** Number of individuals (Median + MAD per 600 cm<sup>2</sup>, n = 24) of different groups of macroarthropods living on the forest floor. Two

different locations [“Geschlossener Bestand” (crown closure 80-90%) and “Auflichtung” (crown closure 50-70 %)] with two different sites each at CWD (Totholz) and distant from CWD (Freifläche) were compared. Significant differences between seasons (summer = black columns; winter = grey columns) are marked: \*\*\* =  $p < 0.001$ , \*\* =  $p < 0.01$ , \* =  $p < 0.5$ .

**Tab. 1:** Individuendichten (Median + MAD pro 300 cm<sup>2</sup>, n = 48) häufiger Makroarthropoden der Streuschicht (O-Horizont). Zwei verschiedene Standorte („Geschlossener Bestand“, „Auflichtung“) mit jeweils zwei unterschiedlichen Flächen (Totholz, Freifläche) wurden verglichen. Unterschiedliche Buchstaben innerhalb einer Tiergruppe kennzeichnen signifikante Unterschiede der Mann-Whitney-U-Tests; p < 0,05.

**Table 1:** Number of individuals (Median + MAD per 300 cm<sup>2</sup>, n = 48) of different groups of macroarthropods living on the forest floor. Two different locations [“Geschlossener Bestand” (crown closure 80-90 %) and “Auflichtung” (crown closure 50-70 %)] with two different sites each at CWD (Totholz) and distant from CWD (Freifläche) were compared. Different letters within a taxa show significant difference between sites (Mann-Whitney-U-Test; p < 0.05).

	„Geschlossener Bestand“		„Auflichtung“	
	Totholz	Freifläche	Totholz	Freifläche
Araneida	4 - 2 <sup>a</sup>	2 - 1,5 <sup>b</sup>	7 - 4 <sup>d</sup>	1 - 1 <sup>a</sup>
Opilioniida	0 - 0 <sup>a</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>
Pseudoscorpionida	2 - 1 <sup>c</sup>	1 - 1 <sup>b</sup>	2 - 1,5 <sup>c</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>
Isopoda	11 - 7 <sup>c</sup>	0 - 0 <sup>b</sup>	20 - 15 <sup>c</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>
Diplopoda	2 - 2 <sup>c</sup>	1 - 1 <sup>b</sup>	2,5 - 2,5 <sup>c</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>
Chilopoda	7,5 - 4,5 <sup>c</sup>	4 - 3 <sup>b</sup>	5 - 3 <sup>c,b</sup>	1 - 1 <sup>a</sup>
Coleoptera-Larven	11 - 7,5 <sup>c</sup>	4,5 - 3,5 <sup>b</sup>	5,5 - 5,5 <sup>b</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>
Coleoptera-Imagines	5 - 4 <sup>c</sup>	1,5 - 1,5 <sup>b</sup>	3 - 2 <sup>b</sup>	0 - 0 <sup>a</sup>

2, dreifaktorielle ANOVA). Den stärksten Einfluss hatte das Totholz auf die Isopoda (F = 286,1). Ein niedrigerer Einfluss wirkte sich auf die Chilopoda (F = 52,0) und die Coleoptera-Larven (F = 52,3) aus. Dennoch ergab sich für die Chilopoda eine hohe Modellerklärung. Dies ist auf den zusätzlichen signifikanten Einfluss von Beschattung und Jahreszeit zurückzuführen. Bei beiden Gruppen war die Erklärung durch das Totholz jedoch höher als durch die anderen Faktoren. Neben den bereits genannten Gruppen wurden die Coleoptera-Imagines ebenfalls signifikant durch den Beschattungsgrad beeinflusst. Bei allen anderen Makroarthropoden erwies sich der Beschattungsgrad von untergeordneter Bedeutung. Da bei den Araneida und Pseudoscorpionida keine einheitlichen Besiedlungstendenzen für die Flächen vorlagen, ergab die Varianzanalyse signifikante Interaktionen. Bei Interaktionen ist eine plausible Erklärung der Einflußfaktoren nicht möglich.

**4. Diskussion**

Sowohl in der „Auflichtung“ als auch in dem „Geschlossenen Bestand“ zeigten sich deutlich höhere Besiedlungsdichten in Totholz-nähe. Wir vermuten, dass sich das Totholz nicht nur direkt – als Nahrungsquelle und Feuchtigkeitsspeicher – auf das Verteilungsmuster der epigäischen Bodentiere auswirkte, sondern dass es auch einen indirekten Effekt hatte. Hierzu gehört u.a. eine Akkumulation von Laubstreu in Totholznähe. Die Asseln beschränkten ihr Vorkommen fast ausschließlich auf die Streu in Totholznähe. Bereiche in der Freifläche wurden nur in geringen Abundanzen besiedelt, auch wenn diese hohe Streumengen aufwiesen. Die Isopoda benötigen feuchte Habitate, um ihren Wasserverlust zu minimieren (LINDQUIST 1972; MAYES & HOLDICH 1975; HADLEY & QUINLAN 1984). Auch die Reproduktion und die daran anschließenden Lebensbedingungen (höhere Luftfeuchtigkeit und Nahrungs-

**Tab. 2:** Dreifaktorielle Varianzanalyse (n = 192) mit dem Einfluss der drei Hauptfaktoren (Beschattungsgrad, Totholz, Jahreszeit) auf die Anzahl der Makroarthropoden der Streuschicht (O-Horizont) beider Standorte („Geschlossener Bestand“, „Auflichtung“); F = F-Wert, p = Signifikanz, R<sup>2</sup> = Modellerklärung. P-Werte der Modelle sind signifikant, wenn p < 0,001. Die Interaktionen zwischen den Hauptfaktoren sind bei den aufgeführten Gruppen nicht signifikant.

**Table 2:** Three-way ANOVA (n = 192) with influence of the main factors (crown closure (Beschattungsgrad), coarse woody debris (Totholz), season (Jahreszeit)) on the number of macroarthropods living on the forest floor in two locations [“Geschlossener Bestand” (crown closure 80-90 %) and “Auflichtung” (crown closure 50-70 %)]; p-values of models are regarded as significant when p < 0,001. Interactions between main factors were not significant.

		Hauptfaktoren		
		Beschattungsgrad	Totholz	Jahreszeit
Isopoda	F	0,6	286,1	0,0
Modell: R <sup>2</sup> = 0,61	p	0,804	0,000	0,991
Diplopoda	F	0,6	74,0	3,5
Modell: R <sup>2</sup> = 0,34	p	0,430	0,000	0,062
Chilopoda	F	17,6	52,0	13,5
Modell: R <sup>2</sup> = 0,35	p	0,000	0,000	0,000
Coleoptera-Larven	F	48,2	52,3	33,1
Modell: R <sup>2</sup> = 0,45	p	0,000	0,000	0,000
Coleoptera-Imagines	F	24,0	84,3	0,1
Modell: R <sup>2</sup> = 0,38	p	0,000	0,000	0,844

angebot) für die juvenilen Tiere sind direkt am und unter dem Totholz günstig (WARBURG et al. 1984). Bei konstant hoher Luftfeuchtigkeit ist das Wachstum von Pilzen am Totholz begünstigt (HEILMANN-CLAUSEN & CHRISTENSEN 2003). Dies verbessert die Nahrungssituation der mycetophagen Käfer, die an allen untersuchten Standorten auftraten, und erklärt teilweise die hohen Individuendichten am Totholz. Viele Larvenstadien der bodenlebenden Käfer sind sehr empfindlich gegen Austrocknung und zeigen bei gesättigter Luftfeuchtigkeit die höchsten Überlebensraten (TOPP 1994). Unabhängig von der Ernährungsweise erklären sich demzufolge die hohen Individuendichten der Coleoptera-Larven am Totholz. Auch zoophage Makroarthropoden, wie einige Spinnenarten

(BAEHR & EISENBEIS 1985), viele Käferarten und die meisten Chilopoden (FRÜND 1987), sind empfindlich gegen Austrocknung. Für die Prädatoren unter den Makroarthropoden bietet das Totholz, neben günstigeren mikroklimatischen Bedingungen, ein höheres Beutespektrum, welches zu den hohen Abundanz in Totholznähe beigetragen haben dürfte.

### Danksagung

Herrn JÖRG ROSENBERG danken wir für Literaturhinweise und Angaben zur Taxonomie von Geophilomorpha. ANNA HERZOG, DIRK MOHR und ANKE STRUEBIG halfen uns freundlicherweise bei der Literaturrecherche, der Statistik sowie den Probenahmen.

## Literatur

- ALBRECHT, L. (1991): Die Bedeutung des toten Holzes im Wald. Forstwissenschaftliches Centralblatt 110: 106-113.
- AMMER, U. (1991): Konsequenzen aus den Ergebnissen der Tothholzforschung für die forstliche Praxis. Forstwissenschaftliches Centralblatt 110: 149-157.
- BAEHR, B., & EISENBEIS, G. (1985): Comparative investigations on the resistance to desiccation in Lycosidae, Hahnidae, Linyphiidae and Micryphantidae (Arachnida, Araneae). Zoologische Jahrbücher für Systematik und Ökologie 112, 225-234.
- BOWMAN, J.C., SLEEP, D., FORBES, G.J., & EDWARDS, M. (2000): The association of small mammals with coarse woody debris and log and stand scales. Forest Ecology and Management 129: 119-124.
- BUDDLE, C.M. (2001): Spiders (Araneae) associated with downed woody material in a deciduous forest in central Alberta, Canada. Agricultural and Forest Entomology 3: 241-251.
- BUTTS, S.R., & MCCOMB, W.C. (2000): Association of forest floor vertebrates with coarse woody debris in managed forests of western Oregon. Journal of Wildlife Management 64: 95-104.
- EASON, E.H. (1982): A review of the north-west European species of Lithobiomorpha with a revised key to their identification. Zoological Journal of the Linnean Society 74: 7-33.
- FREUDE, H., HARDE, K.W., & LOHSE, G.A. (1964): Die Käfer Mitteleuropas. Goecke & Evers; Krefeld.
- FRÜND, H.-C. (1987): Räumliche Verteilung und Koexistenz der Chilopoden in einem Buchen-Altbestand. Pedobiologia 30: 19-29.
- HADLEY, N.F., & QUINLAN, M. C. (1984): Cuticular transpiration in the isopod *Porcellio laevis*: chemical and morphological factors involved in its control. Symposium of the zoological Society of London 53: 97-107.
- HARMON, M.E., FRANKLIN, J.F., SWANSON, F.J., SOLLINS, P., GREGORY, S.V., LATTIN, J.D., ANDERSON, N.H., CLINE, S.P., AUMEN, N.G., SEDELL, J.R., LIENKAEMPER, G.W., CROMACK, K., & CUMMINS, K.W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate forests. Advances in Ecological Research 15: 133-302.
- HEILMANN-CLAUSEN, J., & CHRISTENSEN, M. (2003): Fungal diversity on decaying beech logs – implications for sustainable forestry. Biodiversity and Conservation 12: 953-973.
- KORPEL, S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer; Stuttgart.
- LINDQUIST, O.V. (1972): Components of water loss in terrestrial isopods. Physiological Zoology 45: 316-324.
- MARRA, J.L., & EDMONDS, R.L. (1998): Effects of coarse woody debris and soil depth on the density and soil invertebrates on clearcut and forested sites on the Olympic Peninsula, Washington. Environmental Entomology 27: 1111-1124.
- MAYES, K.R., & HOLDICH, D.M. (1975): Water exchange between woodlice and moist environments, with particular reference to *Oniscus asellus*. Comparative Biochemistry and Physiology 51A: 295-300.
- MC GEE, G.G., LEOPOLD, D.J., & NYLAND, R.D. (1999): Structural characteristics of old-growth, maturing and partially cut northern hardwood forests. Ecological Applications 9: 1316-1329.
- ROSENBERG, J. (1989): Bestimmungsschlüssel für mitteleuropäische Erdläufer (Geophilomorpha) anhand der Coxalporen. Acta Biologica Benrodis 1: 133-141.
- SACHS, L. (1997): Angewandte Statistik. 8. Auflage. Springer Verlag; Berlin.
- SIPPOLA, A.-L., SIITONEN, J., & PUNTTILLA, P. (2002): Beetle diversity in timberline forests, A comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. Annales Zoologica Fennici 39: 69-86.
- TOPP, W. (1994): Seasonal time partitioning and polymorphism in the developmental cycles of sympatric Staphylinoida (Col.) living in an unstable environment. S. 277-312 in: DANKS, H.V. (Hrsg.): Insect life cycle polymorphisms. Kluwer; Amsterdam.
- TULLGREN, A. (1918): Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierfaunen. Zeitschrift für angewandte Entomologie 4: 149-150.
- WARBURG, M.R., LINSENMAYER, K.E., & BERCOVITZ, K. (1984): The effect of climate on the distribution and abundance of isopods. Symposium of the Zoological Society of London 53: 339-367.

Dipl. Biol. Marc Jabin  
Prof. Dr. Werner Topp  
Terrestrische Ökologie  
Zoologisches Institut der Universität zu Köln  
Weyertal 119  
D 50923 Köln  
E-Mail: [marc.jabin@uni-koeln.de](mailto:marc.jabin@uni-koeln.de)



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Jabin Marc, Topp Werner

Artikel/Article: [Einfluss des Beschattungsgrades, des liegenden Totholzes und der Jahreszeit auf das Verteilungsmuster bodenlebender Makroarthropoden in naturnahen Wirtschaftswäldern. Influence of Crown Closure, Coarse Woody Debris and Season on the Distribution Pattern of Soil Macroarthropods in Naturally Managed 149-156](#)