

Faunistische und ökologische Untersuchungen
an moosbewohnenden Tardigraden

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades der
Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Heinrich - Heine - Universität Düsseldorf

vorgelegt von

Rolf Schuster

aus: Freiburg

Hinterzarten/Schwarzwald

2003

Referent: Prof. Dr. Hartmut Greven

Korreferent: Prof. Dr. Rainer Lösch

Tage der mündlichen Prüfung: 15./16.5.2003

Gewidmet dem Andenken meines Vaters Dr. Helmut Schuster

„Man fürchte sich indessen nicht,
auch diese Raubthiere der
unsichtbaren Welt zu
betrachten!“

JOH. AUG. EPHRAIM GOEZE (1773)

Inhalt

1. Einleitung	S. 1
2. Untersuchungsgebiet	S. 6
2.1. Klima	S. 6
2.2. Vegetation	S. 6
2.3. Landschaftsbild und Bodentypen	S. 8
3. Material und Methoden	S. 11
3.1. Probeentnahme, Extraktion und Bestimmung der Tiere	S. 11
3.2. Faunistik und Ökologie	S. 15
3.3. Populationsdynamik	S. 18
3.4. Mikroklima	S. 21
3.5. Auswertung	S. 23
3.5.1. Zoogeographischer Aspekt, Art des Untergrundes und Höhen	S. 23
3.5.2. Ökologische Parameter	S. 24
3.5.3. Statistische Auswertung	S. 28
4. Ergebnisse	S. 30
4.1. Faunistik und Ökologie	S. 30
4.1.1. Artenspektrum	S. 30
4.1.2. Anmerkungen zu einzelnen Arten	S. 33
4.1.3. Untersuchte Moose und pH-Wert	S. 44
4.1.3.1. Moose	S. 44
4.1.3.2. pH-Wert	S. 45
4.1.4. Beschreibung der Tardigradengemeinschaft (Gesamtzönose)	S. 46
4.1.4.1. Abundanzen	S. 46
4.1.4.2. Dominanzen und Frequenzen	S. 48
4.1.5. Beschreibung der Tardigradengemeinschaften (Habitattypen)	S. 49
4.1.5.1. Abundanz, Frequenz und Dominanz	S. 50
4.1.5.2. Vergleich der Artengemeinschaften anhand verschiedener ökologischer Parameter	S. 55

4.2. Populationsdynamiken in <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	S. 60
4.2.1. Klima	S. 62
4.2.2. Entwicklung der Gesamtzönose	S. 64
4.2.3. Populationsentwicklung einzelner Arten	S. 67
4.2.4. Populationsentwicklung und Klima	S. 74
4.2.5. Geschlechterverhältnis und Fortpflanzungszyklus	S. 78
4.2.6. Vertikale Verteilung der Tardigraden	S. 97
4.2.7. SHANNON-Index und Eveness	S. 105
4.2.8. Pilzbefall von <i>Macrobiotus hufelandi</i>	S. 107
4.3. Mikroklima und Vertikalverteilung von Tardigraden	S. 109
4.3.1. Temperatur, CO ₂ , O ₂ , Lichtintensität und Photosynthese	S. 109
4.3.2. Vertikale Verteilung der Tardigraden in <i>Rhytidiadelphus loreus</i>	S. 114
5. Diskussion	S. 121
5.1. Artenzahlen	S. 121
5.2. Höhenverbreitung	S. 122
5.3. Zoogeographie	S. 125
5.4. Abundanzen	S. 126
5.5. Dominanz und Frequenz	S. 127
5.6. SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl und WAINSTEIN-Index	S. 129
5.7. SHANNON-Index und Eveness	S. 131
5.8. Vertikale Verteilung und vertikale Wanderung der Tardigraden im Moos	S. 132
5.9. Populationsentwicklung und Klima	S. 137
5.10. Geschlechterverhältnis und Fortpflanzungszyklus	S. 142
5.11. Mikroklima	S. 148
5.12. Pilzbefall von <i>Macrobiotus hufelandi</i>	S. 150
6. Zusammenfassung	S. 151
7. Literaturverzeichnis	S. 155
8. Danksagung	S. 163

1. Einleitung

Tardigraden sind kleine, bis ca. 1 mm lange Metazoen, welche wassergefüllte Lückensysteme u.a. im Psammon von Meeresstränden und Süßwasserseen, im Boden, in der Laubstreu, in Flechten und Moosen sowie in verschiedenen Phanerogamen besiedeln (Zusammenfassung z.B. bei MARCUS 1928, 1936; GREVEN 1980; RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983; KINCHIN 1994).

Seit ihrer Entdeckung durch den Quedlinburger Pfarrer GOEZE, der diese Tiere als kleine Wasserbären beschrieb (GOEZE 1773), war stets die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Tiere von besonderem Interesse. Neuere molekularbiologische Untersuchungen bestätigen im wesentlichen die Auffassung älterer Autoren (Zusammenfassung bei MARCUS 1928), nach denen Tardigraden nähere Beziehungen zu den Arthropoden haben (Übersicht bei GAREY et al. 1999; GAREY 2001). Auch die Frage, wie „terrestrische“ Tardigraden die Anhydrobiose (= Trockenstarre) überstehen, in die sie in Anpassung an das periodische Austrocknen ihrer Lebensräume verfallen, ist bis heute nicht ganz geklärt (Übersicht bei WRIGHT 2001).

Faunistische und ökologische Untersuchungen sind, unter anderem wegen der schweren Bestimmbarkeit der Tiere, immer nur von wenigen Spezialisten durchgeführt worden. Flächendeckende Aufsammlungen gibt es auch in Ländern, deren Tardigradenfauna als relativ gut erforscht gelten kann (z.B. Deutschland, Italien, Russland, England, Japan) jeweils nur für bestimmte, mehr oder weniger geographische abgrenzbare Gebiete, z.B. sind dies in Italien die Regionen Umbrien, Marche und Emilia (BERTOLANI et al. 1994; BERTOLANI & REBECCHI 1996; GUIDETTI & BERTOLANI 2001), Lucania (BINDA 1980), das Trentino (MANICARDI & BERTOLANI 1987), die äolischen Inseln (BINDA & PILATO 1971), Sizilien (BINDA & PILATO 1969) und Sardinien (BINDA & GUGLIELMINO 1982; BERTOLANI et al. 1996). Lediglich für Polen wurde der Versuch unternommen, die Tardigradenfauna möglichst flächendeckend zu erfassen (DASTYCH 1988).

Tardigradenarten unterscheiden sich hinsichtlich ihres Verbreitungsgebiets. Während es Arten gibt, die als Kosmopoliten gelten (z.B. *Macrobiotus hufelandi*, *Diphascon scoticum*), sind viele Arten bisher nur an einer Stelle in einem einzigen Exemplar (z.B. *Pseudechiniscus occultus* Dastych, 1980) oder wenigen Exemplaren gefunden worden (z.B. *Diphascon montigenum* Pilato & Dastych, 1974, *Hypsibius motivagus* Dastych, 1983). Viele dieser seltenen Arten weisen wahrscheinlich nur deshalb ein kleines Verbreitungsgebiet auf, weil bisher an zu wenigen Orten nach Tardigraden gesucht wurde. Bei den als kosmopolitischen eingestuften Arten hingegen stellt sich die Frage, inwieweit sich hinter einer Art nicht

Artenkomplexe verbergen (z.B. *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Minibiotus intermedius*). So enthält der *Macrobiotus hufelandi*-Komplex mindestens vier Arten, die von vielen Tardigradologen bisher meist nur als *Macrobiotus hufelandi* determiniert worden sind (BERTOLANI & REBECCHI 1993; siehe auch Zusammenfassung bei DASTYCH 2002). CLAXTON (1998), die die Gattung *Minibiotus* einer Revision unterzog, beschrieb *Minibiotus intermedius* als eine Art ohne Vertiefungen in der Kutikula und grenzte sie damit von anderen ähnlichen Arten ab, die diese Vertiefungen besitzen. Während die von ARGUE (1971) in New Brunswick als *Minibiotus intermedius* determinierten Individuen diese Vertiefungen hatten und damit sehr wahrscheinlich nicht zu diesem Taxon gehörten, sind die von DASTYCH (1988) in Polen gefundene Individuen tatsächlich *Minibiotus intermedius*. Die z.T. immer präziseren und umfangreicheren taxonomischen Beschreibungen werden in Zukunft noch zu einer weiteren Aufsplitterung zahlreicher Arten führen. Erst mit dieser Differenzierung wird sich auch die Zoogeographie der Tardigraden deutlicher darstellen lassen.

Die Erforschung der Tardigradenfauna Deutschlands reicht bis in das vorletzte Jahrhundert zurück, als C. A. S. SCHULTZE 1834 die wohl bekannteste Tardigradenart *Macrobiotus hufelandi* aus der Umgebung von Freiburg beschrieb. Später wurden Süßwassertardigraden im Altrhein bei Heidelberg (VON ERLANGER 1895) und bei Breisach (VON WENCK 1914) gefunden und zur Erforschung der Embryonalentwicklung dieser Tiere verwendet. RICHTERS (1905) bestimmte moosbewohnende Tardigraden an der mecklenburgischen Küste, marine Tardigraden vor Helgoland und Kiel (RICHTERS 1908, 1909 a, 1909 b) und Süßwassertardigraden aus dem Taunus und aus Marburg (RICHTERS 1909 b). HEINIS (1910) bearbeitete die Tardigradenfauna im südlichen Schwarzwald, RAHM (1925) im preußischen Rheinland. ENGLISCH (1936) bestimmte Tardigraden in Berlin und seiner Umgebung, Hessen-Nassau sowie im Harz. Eine Zusammenfassung aller bis 1936 für Deutschland (und der übrigen Welt) nachgewiesenen Tardigradenarten sowie der erste Bestimmungsschlüssel für diese Tiergruppe finden sich bei MARCUS (1928, 1936). In den folgenden Jahrzehnten wurden in Deutschland nur noch vereinzelt marine Tardigraden untersucht (GRELL 1937; SCHULTZ 1951, 1953).

Mit den Arbeiten von SCHMIDT (1969) und GREVEN (1972) rückten dann ökologische Fragestellungen in den Vordergrund. SCHMIDT (l.c.) untersuchte die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt, GREVEN (l.c.) fand 17 moosbewohnende Tardigradenarten im nördlichen Sauerland und charakterisierte sie nach den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts ihrer „Wohnpflanzen“ als eurytop, xero-, hygro- und hydrophil (s.u.). Später untersuchten HOFMANN &

EICHELBERG (1986) die Habitatpräferenzen moosbewohnender Tardigradenarten in der Lahnau bei Gießen und belegten solche für bestimmte Tardigradenarten in Moosen gleicher Feuchtigkeitskategorien. ADLER (1987) fand in anthropogenen Habitaten auf dem Gelände der Universität von Stuttgart-Hohenheim 13 moosbewohnende Tardigradenarten. RUSSEL et al. (1994), die die Sandhauser Dünen (Sandhausen bei Heidelberg) u.a. auf Tardigraden untersuchten, setzten die Taxocoenosen in Bezug zur biologischen Entwicklung des Bodens entlang einer pflanzensoziologischen Sukzessionsreihe. GRABOWSKI (1995) fand in den Lahnbergen bei Marburg 29 Arten und erkannte Unterschiede zwischen den Habitatansprüchen verschiedener Tardigradenarten, die sich hauptsächlich auf mikroklimatische Bedingungen in einem Moospolster zurückführen ließen.

Quantitative Analysen der Tardigradenfauna sind relativ spärlich und erst in den letzten Jahrzehnten durchgeführt worden, z.B. in Deutschland: HOFMANN & EICHELBERG 1986, RUSSEL et al. 1994 und GRABOWSKI 1995; in Dänemark: HALLAS & YEATES 1972; in Finnland: HALLAS 1977; auf Spitzbergen: DASTYCH 1985; in Polen DASTYCH 1988; in Japan: ITO 1999. Die quantitative Erfassung der Tardigradenfauna ermöglichte weitergehende Aussagen hinsichtlich der ökologischen Ansprüche verschiedener Arten. DASTYCH (1985) konnte dadurch die Tardigradenzönosen von Spitzbergen aufgrund der Frequenz und Dominanz der verschiedenen Arten genauer charakterisieren. In Polen wies er die Abhängigkeit des Vorkommens bestimmter Tardigradenarten von der Meereshöhe und von dem jeweiligen Untergrund nach (DASTYCH 1988). HOFMANN & EICHELBERG (1986) gelang es, Habitatpräferenzen von Tardigraden hinsichtlich der Feuchtigkeitsverhältnisse ihrer „Wohnpflanzen“ zu erfassen. RUSSEL et al. (1994) stellten einen Zusammenhang zwischen den Tardigradenzönosen und verschiedenen Bodensukzessionsstadien mit zunehmendem Eutrophierungsgrad fest. GRABOWSKI (1995) erhielt durch die quantitative Erfassung Gruppen von Tardigradenarten, die sich hinsichtlich ihrer ökologischen Habitatsansprüche (Art des Untergrunds, Sonnenscheindauer am Standort, Wasserspeicherkapazität der Moose) deutlich unterschieden. ITO (1999) stellte Präferenzen einzelner Tardigradenarten für bestimmte Habitattypen fest, d.h. manche Arten bevorzugten die Moose auf Baumrinde, andere lebten bevorzugt in der Erde, wieder andere hielten sich vor allem in Moosen auf Totholz oder Felsen auf.

Tardigraden zeigen offenbar eine unterschiedlich starke Plastizität gegenüber Umweltfaktoren wie Meereshöhe, Art des Untergrund, auf dem ihre „Wohnpflanzen“ (Moose, Flechten) wachsen, und Habitattyp. Häufig sind Arten mit sehr großem Verbreitungsgebiet auch diejenigen, die keine bestimmte Präferenz für einen oder mehrere dieser Faktoren zeigen. Andere Arten scheinen jedoch mehr oder weniger stark an eine bestimmte

Meereshöhe, an einen bestimmten Untergrund (DASTYCH 1988) oder einen bestimmten Habitattyp (ITO 1999) gebunden zu sein. Aufgrund der wenigen zu diesem Problemkreis vorliegenden Arbeiten und der damit vergleichsweise geringen Datenbasis sind weitere Untersuchungen notwendig.

Moose, die von Tardigraden bewohnt werden, sind bisher grob nach ihren Standortbedingungen charakterisiert worden. Sie wurden z.B. unter Berücksichtigung der Feuchtigkeit und der Besonnung ihrer Standorte klassifiziert (vgl. RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983; GREVEN 1972, 1980; HOFMANN & EICHELBERG 1986). Die Tardigraden wurden in xerophile (Bewohner trockener Moose), hygrophile (Bewohner feuchter Moose), hydrophile (Bewohner nasser Moose) und eurytope (ohne besondere Präferenz) Arten eingeteilt. Diese Klassifizierung versuchten WRIGHT (1991) und GRABOWSKI (1995) weiter zu differenzieren, indem sie im Labor das Wasserrückhaltevermögen und die Austrocknungsgeschwindigkeit verschiedener Moose untersuchten. Sie hielten sich jedoch weiterhin an die oben ausgeführte Einteilung.

Innerhalb eines Moospolsters scheinen Tardigraden verschiedene Horizonte zu besiedeln. Allerdings ergaben Arbeiten, die sich mit dieser Einnischung befassten, z.T. widersprüchliche Ergebnisse. HALLAS (1978) postulierte z.B. anhand seiner in Finnland gewonnenen Daten (HALLAS 1977) ein Modell der artspezifischen vertikalen Einnischung verschiedener Tardigradenarten innerhalb eines Moospolsters. Die obere a-Schicht eines Moospolsters wird z.B. von *Macrobotus hufelandi* bewohnt, die mittlere b-Schicht von *Isohypsibius prosostomus* und die untere c-Schicht von *Diphascon scoticum*. Dies konnte von JENNINGS (1979; Antarktis) und von JOOS (2002; Düsseldorf) im Prinzip bestätigt werden. NELSON & ADKINS (2001) fanden aber, daß von fünf Arten in einem Polster von *Grimmia alpicola* nur eine Art eine signifikante Ungleichverteilung zwischen den Mooschichten aufwies. Auch die Frage nach einer möglichen vertikalen Wanderung von Tardigraden in Abhängigkeit von den wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen innerhalb eines Moospolsters sind widersprüchlich beantwortet worden. Während WRIGHT (1991) eine solche vertikale Wanderung für *Macrobotus richtersi* nachwies, konnten NELSON & ADKINS (2001) dies für fünf andere Arten nicht zeigen.

Auch in Hinblick auf die Populationsdynamik moosbewohnender Tardigraden, die bisher nur an ganz wenigen und häufigen Arten untersucht wurde (z.B. *Macrobotus hufelandi*: MORGAN 1977; FRANCHESI et al. 1962/63; *Echiniscus testudo*: MORGAN 1977; *Milnesium tardigradum*: SCHUETZ 1987) sind insbesondere für *Macrobotus hufelandi* die Ergebnisse widersprüchlich. Während FRANCHESI et al. (1962/63) signifikant positive Korrelationen zwischen der Populationsentwicklung von *Macrobotus hufelandi* und der

Luftfeuchte und der Niederschlagsmenge fanden, stellte MORGAN (1977) in der von ihm untersuchten Population signifikant negative Korrelationen für diese Parameter fest. GRABOWSKI (1995) wiederum konnte nur für *Diphascon pingue* signifikant positive Korrelationen mit der Niederschlagsmenge nachweisen, andere Arten (*Isohypsibius prosostomus*, *Macrobiotus richtersi* und *Hypsibius dujardini*) zeigten keine Korrelationen zwischen ihrer Populationsdynamik und der Niederschlagsmenge. Einem Teil der bisherigen Untersuchungen zur Dynamik einzelner Tardigradenarten mangelt es zudem aufgrund von einem Untersuchungszeitraum von weniger als einem Jahr an Aussagekraft (FRANCHESI et al. 1962/63; GRABOWSKI 1995).

In der vorliegenden Freilanduntersuchung wird versucht, einige der hier kurz skizzierten offenen Fragen über einen längeren Zeitraum zu bearbeiten. Die Untersuchung gliedert sich in drei Teile.

Im 1. Teil werden die faunistischen Studien in Deutschland wieder aufgenommen. Dazu bot sich der als tardigradenreich bekannte Südschwarzwald (s. HEINIS 1910) an, der zudem ein geographisch einheitliches Bild mit einem Höhengradienten von über 1000 m aufweist. Die während dieser Studie ermittelten quantitativen Daten erlaubten es, die Gesamtzönose anhand der ökologischen Parameter Abundanz, Frequenz, Dominanz und Artendiversität zu charakterisieren sowie Unterschiede und Gemeinsamkeiten zwischen Tardigradengemeinschaften verschiedener Habitattypen herauszuarbeiten und ökologische Präferenzen einzelner Arten näher zu bestimmen. Hierzu diente die Berechnung etablierter, jedoch noch niemals auf Tardigradenzönosen angewandte ökologische Parameter wie SÖRENSEN-Quotient, RENKONEN-Zahl und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN.

Im 2. Teil wurde die Populationsdynamik mehrerer Tardigradenarten in einem *Rhytidiadelphus squarrosus*-Moospolster über einen Zeitraum von 25 Monaten erfaßt und mit verschiedenen abiotischen Faktoren (Temperatur, Luftfeuchte, Sonnenscheindauer, Niederschlag, trockene Tage) in Beziehung gesetzt. Ziel war es, die Bedeutung dieser abiotischen Faktoren für die Entwicklung der verschiedenen Tardigradenarten zu erfassen und ihre Bedeutung für die Fortpflanzungsaktivität der drei häufigsten Arten (*Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Diphascon pingue*) zu bestimmen. Da die Abundanz der Tardigradenpopulationen zudem in drei vertikalen Moosschichten untersucht wurde, ließen sich Aussagen über den Aufenthaltsort der Arten sowie über mögliche vertikale Wanderungen zumindestens der drei häufigsten Arten innerhalb des Moospolsters machen.

Im 3. Teil wurden die mikroklimatischen Bedingungen (Temperatur, Kohlenstoffdioxid, Sauerstoff, Photosyntheseaktivität und Lichtintensität) innerhalb eines *Rhytidiadelphus*

loreus-Moospolsters ermittelt und mit der vertikalen Verteilung der Tardigraden in Beziehung gesetzt.

2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden auf den Gemarkungen der Gemeinden Hinterzarten, Breitnau, Kirchzarten und Feldberg durchgeführt. Das ungefähr 80 km² große Untersuchungsgebiet liegt 15 bis 30 km südöstlich von Freiburg. Es wird im Süden vom Feldberg (1493 m.ü.M.), im Nordwesten vom Giersberg (463 m) bei Kirchzarten begrenzt. Die nördliche Begrenzung liegt auf der Linie Kirchzarten-Breitnau. Die östliche Begrenzung zieht von Breitnau über das Hinterzartener Hochmoor zum Seebachtal. Die südliche Begrenzung sind das Seebach- und das Bärenental, welches am Feldsee entspringt (Abb.1)

Das Untersuchungsgebiet ist durch das steil nach Nordwesten abfallende Zastlertal (Höhendifferenz vom Feldberg nach Kirchzarten auf zehn Kilometer Luftlinie: 1030 m, Abb. 2) und das von Hinterzarten (893 m) nach Kirchzarten (388 m) abfallende Höllental gekennzeichnet. Ursprüngliche Vegetation findet man vor allem noch an den steilen Hängen des Zastler- und des Höllentals, sowie der Ravennaschlucht bei Hinterzarten. Gut erhalten sind zudem die nach der letzten Eiszeit entstandenen Moore, u.a. das Hinterzartener Hochmoor (890 m) und das Mathislemoor (1000 m). Aufgrund der starken Höhendifferenzierung gibt es große Unterschiede in Klima, Vegetation, Landschaftsbild und Bodenbeschaffenheit.

2.1. Klima

Das von 463 auf 1493 m.ü.M. ansteigende Gebiet zeigt in Abhängigkeit von der Meereshöhe eine Zunahme der jährlichen Niederschlagsmenge (von ca. 850 mm in Freiburg bis auf 2000 mm am Feldberg), eine Abnahme der Jahresmitteltemperatur (von über 10 °C in Freiburg auf 3,2 °C auf dem Feldberg) und daraus folgend eine Verkürzung der Vegetationsperiode und eine Verlängerung der Schneebedeckung (von sechs Tagen auf 121 Tage im Zeitraum Dezember bis März) (TRENKLE 1980). Das Klima schwankt zwischen feucht-warm in den unteren Bereichen und feucht-kühl im Feldberggebiet (HÄDRICH et al. 1980).

2.2. Vegetation

Das Untersuchungsgebiet ist größtenteils bewaldet. Ausnahmen sind die Ortschaften Hinterzarten, Breitnau und Alpirsbach. Die waldfreien Flächen rund um die Ortschaften sowie um einzeln stehende Höfe werden überwiegend als Wiesen- und Weideflächen für die

Landwirtschaft genutzt. Ebenfalls waldfrei sind teilweise die Flußauen des Zastlerbachs und des Rotbachs im Höllental sowie die Gipfel von Feldberg und Hinterwaldkopf (1198 m) und das sich nach Kirchzarten ziehende Gebiete bis zum Häusleberg (1001 m).

An den unteren Berghängen wachsen noch Eichen-Hainbuchenwälder (beherrscht von *Quercus petraea*, *Quercus robur* und *Carpinus betulus*), die aber in der montanen Lage zwischen 600 und 900 m bald von Buchen-Tannen-Wäldern (mit *Fagus sylvatica*, *Abies alba*) abgelöst werden. Ab 1200 m bilden zunehmend Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Fichte (*Picea abies*), die in den höheren Lagen die Tanne verdrängt, das Aceri-Fagetum, den Bergahorn-Buchenmischwald. Dieser zieht sich an den schattigen Nordosthängen von Zastler- und Höllental auch in tiefere Lagen. Es überwiegen jedoch die in Nadelforste umgewandelte Waldgesellschaften mit der Fichte. Mit zunehmender Höhe nimmt der Anteil der Nadelbäume zu, der der Laubbäume ab. Schließlich zeigt der zunehmende Krüppelwuchs der Bäume am Feldberg die Waldgrenze an, die bei etwa 1300-1400 m beginnt. In den Schluchten (besonders Ravennaschlucht) wächst das Carici (remotae)-Fraxinetum, der Bach-Eschenwald mit Esche (*Fraxinus excelsior*), Erlen und Bergahorn (WILMANN 1993).

Die Mooschicht ist üppig ausgebildet und bedeckt Teile des Waldbodens und aus ihm herausragende Felsen. Im Aceri-Fagetum sind aufgrund der hohen Luftfeuchte und der oft krummen Stämme auf der gut wasserspeichernden Ahornborke ein dicker Besatz von Moosen und Flechten zu beobachten; andere Kleinststandorte an Bäumen, Totholz, Felsbrocken, Wurzeltellern treten hinzu und sorgen für eine große Vielfalt an Kryptogamen-Synusien (WILMANN 1993). Häufige und verbreitete Moose des Waldbodens und Wiesen sind *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Polytrichum commune*, *Hyloconium splendens*, *Hypnum cupressiforme*. In den Mooren sind *Sphagnum*-Arten bestandsbildend.

In der Krautschicht wachsen Pflanzen, die Bodenversauerung anzeigen, wie die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) und verschiedene Wurm- und Schildfarne (*Dryopteris*, *Polystichum*), in höheren Lagen wachsen üppige Hochstauden wie Alpendost (*Adenostyles alliariae*), Alpenmilchlattich (*Cicerbita alpina*) und an feuchten Stellen, insbesondere an Bachläufen, der Gebirgs-Hahnenfuß (*Ranunculus platanifolius*).

Zu der wenig vom Menschen beeinflussten Vegetation gehören die auf den Steilhängen des Zastlertals, Höllentals und der Ravennaschlucht wachsenden Mischwälder, die waldfreien Geröllhalden an den südlichen Steilhängen von Zastler- und Höllental sowie die Moore um Hinterzarten und am Feldberg (Hinterzartener Moor, Mathiesleemoor, Urseemoor). Diese Moore stehen unter Naturschutz, sind noch nicht entwässert (das Hinterzartener Moor nur im östlichen Teil) und zeigen aufgrund der hohen Niederschlagsmengen noch steigende Torfmächtigkeit an.

Ein Charakteristikum der Vegetation des Feldbergs sind die vielfältigen Glazialrelikte, die meist arktisch-alpisch verbreitet sind. Neben vielen Flechten und Moosen sei hier der Stern-Steinbrech (*Saxifraga stellaris*) der Quellfluren, der Alpenbärlapp (*Diphasium alpinum*) der Gipfelrasen, der Alpenhelm (*Bartsia alpina*) und der Dornige Moosfarn (*Selaginella selaginoides*) der Quellmoore erwähnt (HOFFRICHTER et al. 1980).

Das Untersuchungsgebiet von HEINIS (1910) liegt südlich von diesem Gebiet und zieht sich vom Feldberg nach Süden zum Hochrhein (Abb. 1).

2.3. Landschaftsbild und Bodentypen

Die Landschaft wird von den steil nach Nordwesten und Westen abfallenden Tälern und der Hochfläche rund um Hinterzarten und Breitnau geprägt. Einzelne Berggipfel wie die Weißtannenhöhe (1190 m), der Hinterwaldkopf (1198 m), die Windeck (1209 m) und insbesondere der Feldberg (1493 m) prägen die Landschaft im oberen Teil des Untersuchungsgebiets (Abb. 3 und 4).

Über 800 m wurde das Gebiet stark von der Vergletscherung des Feldbergs während der letzten Würmeiszeit vor 30000 Jahren geformt. Der Feldberggletscher reichte während seiner größten Ausdehnung bis nördlich von Breitnau. Folgen dieser Vergletscherung war die Aufschüttung von Moränen. Hinter Endmoränen entstanden Seen, die durch Verlandung zu Mooren wurden.

Das Gebiet wurde zu diesem Zeitpunkt überwiegend nach Osten in Richtung Donau entwässert. Da die Rheinebene im Westen jedoch zum Schwarzwald hin eine größere Höhendifferenz hatte (als das Donaugebiet im Osten), „fraßen“ sich die nach Westen entwässernden Flußläufe immer stärker nach Osten hin ein und zapften schließlich die nach Osten führenden Wasserläufe an. Folge sind die so stark nach Westen abfallenden Täler, das Höllental und das Zastlertal. Beide Flüsse und ihre Nebenbäche haben auch heute noch eine starke erosive Wirkung (LIEHL 1980). Der westliche Teil des Hinterzartener Moors entwässert nach Westen über den Rotbach in das Höllental, der östliche Teil aber nach Osten (über die Wutach).

Der Untergrund des Untersuchungsgebiets besteht aus metamorphem Gestein, vor allem Gneise verschiedener Ausprägung und Genese. An den Hängen der montanen Stufe (ca. 500-900 m) liegt eine lockere, ca. 1 m mächtige steinig-lehmige Schuttdecke über einer dichten sandig-steinigen Basisfolge. Die Eigenschaften der Schuttdecken und die Bodenentwicklung sind durch Eigenschaften der anstehenden Gneise geprägt. Die bodenbildenden Prozesse der Verbräunung, Verlehmung und mäßigen Versauerung führten zur Bildung typischer

Braunerden. Die Versauerung kann schon pH-Werte von unter 4 erreichen. An manchen Stellen des Höllen- und Zastlertals sind Geröllhalden zu finden.

In dem ehemaligen Glazialgebiet der hochmontanen Zone zwischen Breitnau, Hinterzarten und Feldberg, welches zur zentralen Schwarzwälder Gneismasse gehört, stellen an den Hängen die Moder-Braunerden den am weitesten verbreiteten Bodentyp dar. Auf den basenarmen, sandigen Endmoränen kommen vollentwickelte Podsole vor (HÄDRICH et al. 1980). Podsole und Braunerden zeigen nach KUNTZE et al. (1994) eine sehr saure bis schwach saure Bodenreaktion (pH-Werte zwischen 4,0 und 6,0) an.

Durch Klima und Vegetation begünstigt gibt es eine Vielzahl von Moosarten, die u.a. Lebensräume der terrestrischen Tardigraden sind. Die Hochmoore mit verschiedenen *Sphagnum*-Arten sind die größten Flächen zusammenhängend wachsender Moose. Auf Waldböden finden sich üppige, über viele Quadratmeter hinziehende Moosteppiche aus *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus loreus* und *Hyloconium splendens*. Fast alle Bäume

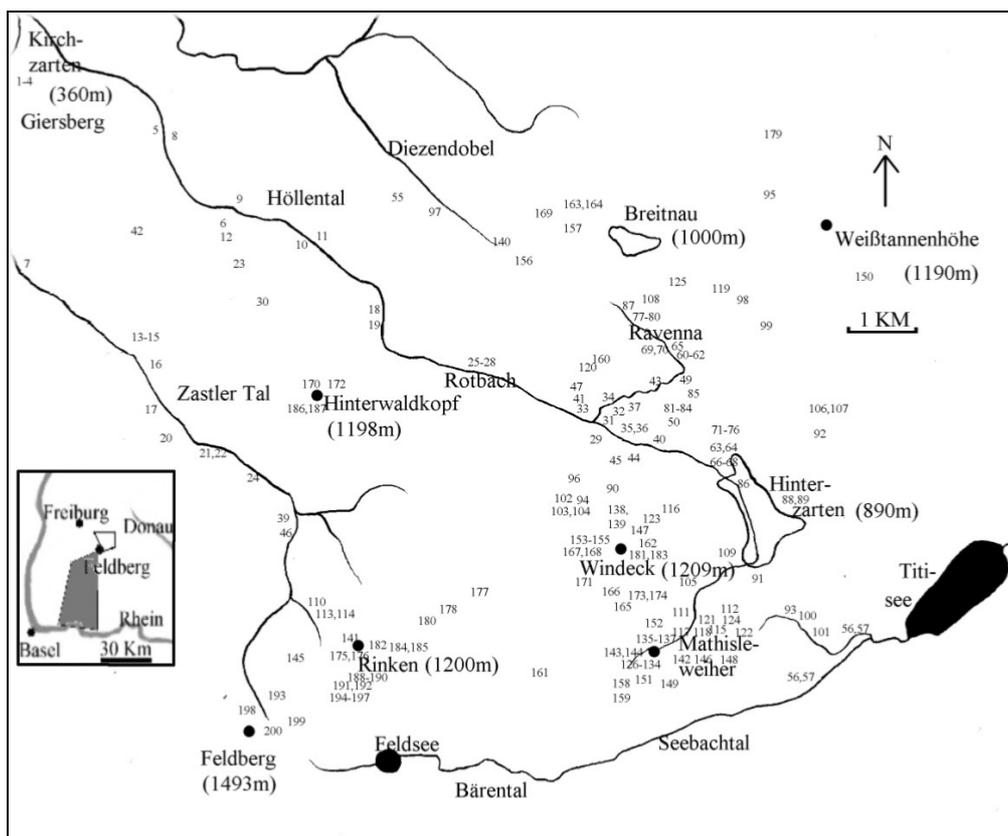


Abb. 1: Die Probeentnahmestellen im Untersuchungsgebiet. Je höher die Nummer der Probestelle, desto höher ihre Lage. Die Probstellen Nr. 1-4 (440 m.ü.M.) liegen bei Kirchzarten, Nr. 200 (1450 m.ü.M.) liegt auf dem Feldberg. Die Übersichtskarte links unten gibt die Lage des Untersuchungsgebietes von HEINIS (1910) (dunkles Viereck) und des eigenen Untersuchungsgebietes (helles Viereck) an.

sind zumindestens im unteren Stammbereich und auf der Nordseite, an feuchten und schattigen Stellen, aber auch bis in die Krone mit Moosen und Flechten bewachsen. Es findet sich kaum ein Fels oder Totholz, welches nicht von Moospolstern überzogen ist.

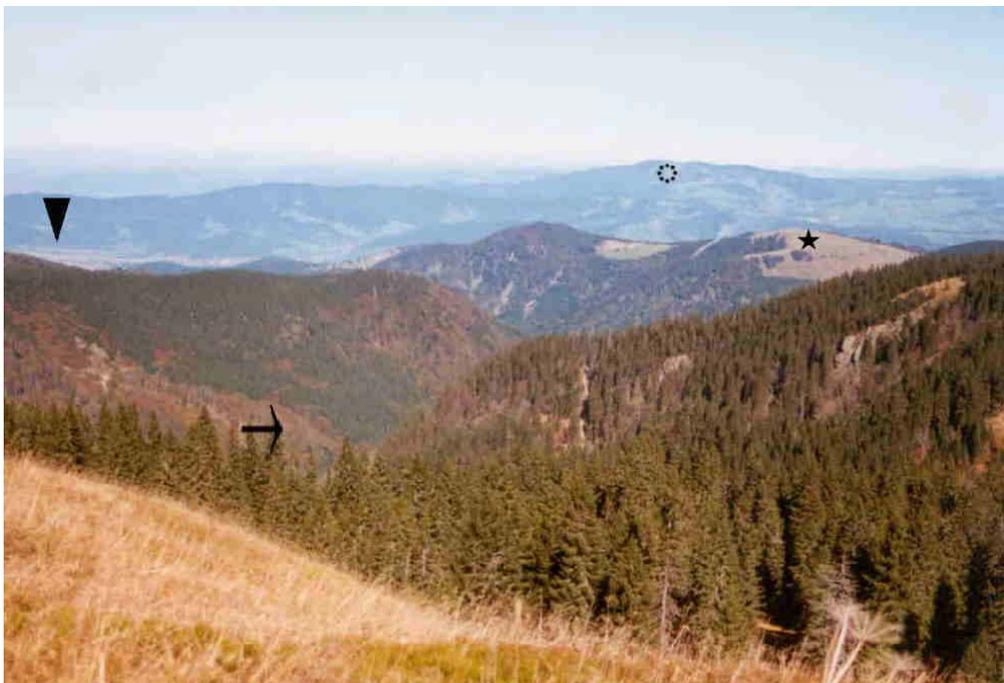


Abb. 2: Blick vom Feldberg nach Nordwesten in das Untersuchungsgebiet. Im Vordergrund das steil abfallende Zastlertal (Pfeil), rechts der Hinterwaldkopf (1198 m.ü.M., Stern). Im Hintergrund (außerhalb des Untersuchungsgebiets) der Kandel (Kreis) und das Dreisamtal (Dreieck).



Abb. 3: Blick vom Feldberg nach Nordosten in das Untersuchungsgebiet. In der Bildmitte der Rinken (1200 m.ü. M., Stern) und rechts hinten die Windeck (1209 m.ü.M., Kreis).



Abb. 4: Blick von Breitnau-Schanzenhäusle nach Südwesten in das Untersuchungsgebiet. Im Vordergrund verstreut liegende Gehöfte der Gemeinde Breitnau, im Hintergrund links die Windeck (1209 m.ü.M., Kreis) und im Hintergrund rechts die höchste Erhebung des Schwarzwalds, der Feldberg (1493 m.ü.M., Stern). Zwischen Breitnau und dem dahinter liegenden Höhenzug das tief eingeschnittene Höllental (Pfeil).

3. Material und Methoden

3.1. Probeentnahme, Extraktion und Bestimmung der Tiere

Das Untersuchungsmaterial wurde unmittelbar nach dem Sammeln in eine Papiertüte gesteckt und dort bis zur Verarbeitung aufbewahrt. Die Proben für die Untersuchung zur Entwicklung der Populationen wurden unmittelbar nach dem Sammeln untersucht.

Die Proben wurden in eine Petrischale gelegt und mit Leitungswasser bedeckt. Nach drei bis zehn Stunden wurden das Moos oder Laub kräftig ausgedrückt und der Boden der Petrischale nach Tardigraden durchsucht und diese bei 20facher Vergrößerung unter einem Binokular aus der Petrischale auf einen Objektträger pipettiert. Das Herumschwenken des Moores und Laubes im Wasser sowie das Suchen und Herauspipettieren der Tardigraden wurde solange wiederholt, bis keine Tardigraden mehr zu finden waren.

Die Tiere wurden meist lebend beobachtet und fotografiert. Von manchen Tieren wurde ein Dauerpräparat in Fauré-Lösung angefertigt. Diese wurden im Phasenkontrast und im differenziellen Interferenzkontrast nach Nomarski fotografiert. Für die Phasenkontrast- und Durchlichtphotos wurde eine Nikon (FM 2) verwendet; die Photos im differenziellen

	I. Faunistik und Ökologie	II. Entwicklung der Populationen	III. Mikroklima
Zeitraum	1999 - 2001	November 1999 – November 2001 Keine Probenahmen im August 2000 und 2001	24.9. bis 28.10. 2000 und 27.6. bis 18.7.2001
Zeitpunkt	zu verschiedenen Zeitpunkten über die beiden Jahre verteilt	Zweimal im Monat im Abstand von 12 bis 20 Tagen	etwa alle drei Tage
Untersucht wurden	200 Proben: verschiedene Moose (180), Laub (15), verrottendes pflanzliches Material (5)	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	<i>Rhytidiadelphus loreus</i>
Untersuchungsfläche pro Probennahme	jeweils eine kreisförmige Fläche von ca. 3,2 cm Durchmesser	sechs kreisförmige Proben, ca. 1,5 cm Durchmesser (= Gesamtprobe)	vier Moosstengel
Gesamtfläche pro Probe	ca. 8 cm ²	ca. 10,6 cm ²	
Habitattypen	Wiese, Waldboden, Laub besonnte und beschattete Rinde, besonnte und beschattete Felsen, Stubben, anthropogene Habitate	Wiese	Waldboden
Untersucht auf	Dominanz, Frequenz, Abundanz, Diversität und Faunenähnlichkeit im Untersuchungsgebiet und in den Habitattypen	Dominanz, Frequenz und Abundanz in drei Mooschichten	Abundanz in fünf Mooschichten
Vorgehen	Proben wurden als Ganzes untersucht	jede Probe wurde unmittelbar nach der Entnahme in eine a, b- und c-Schicht geteilt (Abb. 8) und jede Schicht getrennt untersucht	jeder Stengel wurde unmittelbar nach der Entnahme in etwa fünf gleichlange Abschnitte geteilt: Die a-Schicht wurde in drei Abschnitte geteilt, sowie die b- und die c-Schicht

Tab. 1: Überblick über Zeitraum, Zeitpunkt und Größe der Untersuchungsfläche pro Probenentnahme, Art des untersuchten Materials, untersuchte Habitattypen und Vorgehen.

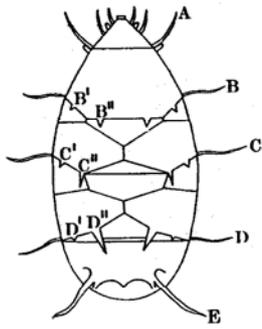
Interferenzkontrast nach Nomarski wurde mit einer in einem Olympus Vanox-T Mikroskop integrierten Kamera aufgenommen.

Von jeder Art wurde ein Dauerpräparat in Faure-Lösung angefertigt. Die Präparate sind im Zoologischen Museum und Zoologischen Institut der Universität Hamburg aufbewahrt.

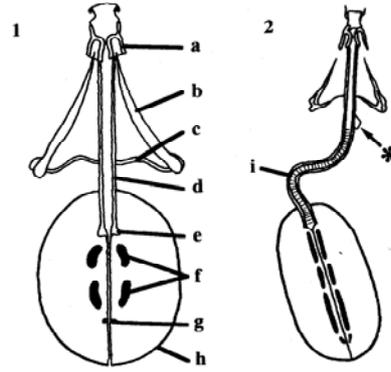
Die Determination erfolgte mit Hilfe eines Olympus CH-2 Mikroskops bei 400facher, zum Teil auch bei 1000facher Vergrößerung nach den Angaben von RAMAZZOTTI & MAUCCI (1983) und DASTYCH (1988). In einigen Fällen wurden die Originalbeschreibungen der Art hinzugezogen (vgl. Anmerkungen zu den einzelnen Arten).

Eine Übersicht über die einzelnen Proben und ihre Verwendung gibt Tabelle 1.

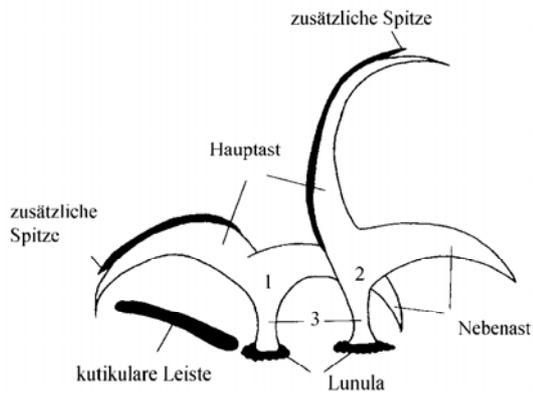
Die für die Bestimmung und Vermessung wichtigen morphologischen Merkmale der Tardi-graden sind in Abbildung 5 a - h dargestellt.



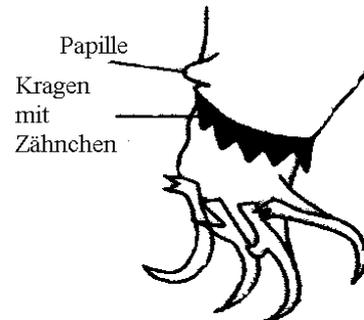
a)



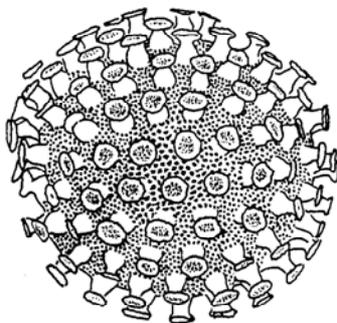
b)



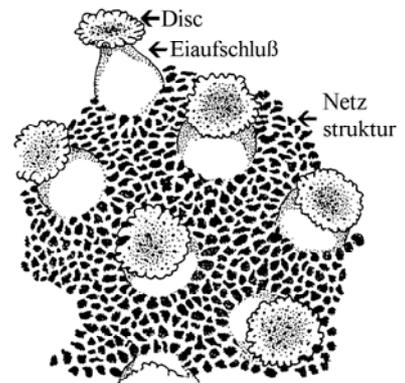
c)



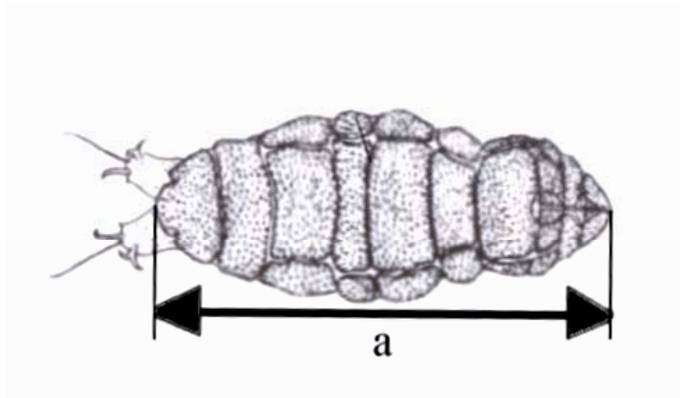
d)



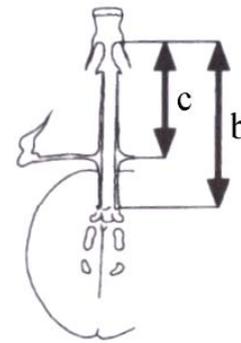
e)



f)



g)



h)

Abb. 5: Verschiedene für die Bestimmung und Vermessung der Tardigraden wichtige Strukturen. a) Anhänge von *Echiniscus*-Arten. A Cirrus lateralis. Körperanhänge: Haare bei B, C, D, E, dorsolaterale Dornen bei B', C', D', dorsomediane Dornen bei B'', C'', D'' (verändert nach GREVEN 1980); b) Buccalapparat von Eutardigraden: *Macrobiotus/Hypsibius*-Typ (1) und *Diphascoen/Pseudodiphascoen*-Typ (2) a = Stiletscheiden, b = Stilet, c = Stiletthalter, d = Mundröhre, e = Apophysen, f = Makroplakoide, g = Mikroplakoid, h = Schlundkopf, i = flexibler Teil der Mundröhre * = Tröpfchenstruktur (aus KINCHIN 1994); c) Krallen der Eutardigraden 1 = innere Kralle, 2 = äußere Kralle, 3 = Basis der Krallen. Am IV. Beinpaar werden die inneren Krallen anteriore, die äußeren Krallen posteriore Krallen genannt (aus KINCHIN 1994); d) Krallen von *Echiniscus*-Arten (aus KINCHIN 1994); e) Ei von *Macrobiotus hufelandi* (aus BERTOLANI & REBECCHI 1993); f) Details der Ornamentation der Eischale von *Macrobiotus hufelandi* (verändert nach BERTOLANI & REBECCHI 1993); g) Meßpunkte für die Gesamtlänge (a) (verändert nach KINCHIN (1994); h) Meßpunkte für die Mundröhrenlänge (b) und die Ansatzstelle der Stiletthalter (c) (aus KINCHIN (1994).

Die Länge der Individuen wurde von der Mundöffnung bis zur Einbuchtung zwischen dem IV. Beinpaar gemessen (Abb. 5 g). Die Individuen wurden für die faunistisch-ökologischen Untersuchung im Dauerpräparat, für die Untersuchung zur Populationsentwicklung lebend vermessen. Hierzu wurden die Individuen zwischen Objektträger und Deckgläschen festgeklemmt.

Die Mundröhre wurde vom anterioren bis zum posterioren Ende der Mundröhre ohne Apophysen (Abb. 5 h), die Ansatzstelle der Stiletthalter vom anterioren Ende der Mundröhre bis zum Ansatz der Stiletthalter an der Mundröhre gemessen (Abb. 5 h). Der Durchmesser der Mundröhre wurde auf Höhe der Stiletthalter bestimmt und entweder als äußerer Durchmesser, d.h. einschließlich der Wände der Mundröhre, oder als innerer Durchmesser, d.h. ohne die Wände der Mundröhre angegeben.

Die Mundröhre der *Diphascoen*-Arten besteht aus einem rigiden und einem flexiblen Teil. An dem Übergang zwischen beiden Teilen gibt es bei manchen Arten eine artspezifisch unterschiedlich starke Ausbuchtung (= Tröpfchenstruktur) (Abb. 5 b).

Der Schlundkopf wurde in Länge x Breite angegeben. Die Makroplakoide wurden vom anterioren Ende des Schlundkopfs gezählt und vermessen (Abb. 5 b). Das Mikroplakoid kann

auch fehlen. Bei manchen Tardigradenarten kann caudal hinter dem Mikroplakoid eine zusätzliche Verdickung, das Septulum, liegen.

Jedes der acht Beine hat bei Eutardigraden eine innere und äußere Kralle (Abb. 5 c). Jede Kralle besitzt einen Haupt- und einen Nebenast, die bei manchen Arten auch vollkommen getrennt sein können. *Echiniscus*- und *Pseudechiniscus*-Arten haben vier einzelne Krallen an jedem Bein, die sich nur wenig unterscheiden (Abb. 5 d). Bei den Eutardigraden wurden die inneren Krallen am IV. Beinpaar als anteriore, die äußeren Krallen als posteriore Krallen bezeichnet. Transversale kutikuläre Leisten gab es bei manchen Arten sowohl zwischen äußerer und innerer Kralle als auch posteriorer und anteriorer Kralle. Oberhalb der Krallen des IV. Beinpaars endet bei *Echiniscus*-Arten der Panzer in einem Kragen mit Zähnchen (= Dornfalten).

Die in Abbildung 5 c schwarz eingetragenen kutikulären Verdickungen (zusätzliche Spitzen an den Hauptästen, kutikuläre Leiste und Lunula an der Basis von innerer und äußerer Kralle) sind artspezifische Bestimmungsmerkmale, die vorhanden sein, aber auch fehlen können.

Die Ornamentierung der Eier ist bei einigen Gattungen (u.a. *Macrobotus*, *Minibiotus*) artspezifisch und dient als Bestimmungsmerkmal (Abb. 5 e). Für die Bestimmung wichtig sind Höhe, Breite und Form der Eiausschüße, Form der apikalen Verbreiterung (Discs) und die Netzstruktur der Eischale zwischen den Eiausschüßen (Abb. 5 f).

Die Kutikula von *Echiniscus*-Arten hat artspezifische Vertiefungen, die mancher Eutardigraden artspezifische Tuberkeln, Vertiefungen, Linien, Plättchen oder Granulationen.

3.2. Faunistik und Ökologie

Die Proben der terrestrischen Standorte wurden vorsichtig vom Untergrund gelöst und eine kreisförmige Fläche ausgeschnitten. Bei hoch wachsenden Moosen wie *Hyloconium splendens*, *Rhytidiadelphus loreus* und *Polytrichum commune* wurde einer der Fläche von 8 cm² entsprechende Anzahl von Moosstengeln aus dem Moospolster entnommen. In zehn aquatischen Standorten (sechs Bäche und vier Tümpel) wurden ebenfalls Moospolster (5 Proben) und verrottendes pflanzliches Material (5 Proben) nach Tardigraden untersucht (Untersuchungsstellen 49, 58, 68, 85, 90, 121, 140, 148, 150, 156 in Abb. 1).

Die Proben verteilten sich auf unterschiedliche Meereshöhen (zwischen 460 und 1450 m.ü.M., siehe Abb. 1). Um zu untersuchen, ob sich die Tardigradenzönosen verschiedener Habitattypen unterscheiden, wurden 130 der 200 Proben einem bestimmten Habitat zugeordnet. Es wurden folgende Habitattypen unterschieden (in Klammer jeweils die Anzahl der Proben)(Abb. 6):

- a) Laub (15): ein bis zwei Jahre altes Falllaub von *Fagus sylvatica*, *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur*, *Betula pendula* und *Salix caprea*, gesammelt im Waldinnern und unter Hecken.
- b) Wiese (14): Moose gedüngter Bergwiesen und Weiden.
- c) Waldboden (14): Moose, die unmittelbar auf dem schattigen Waldboden wuchsen.
- d) Stubben (14): Moose, die auf den Resten von (beschatteten) Baumstümpfen wuchsen.
- e) Sonnenexponierter Fels (14): Moose, die auf Felsen wuchsen, die nach Süden geneigt sind und nicht/kaum beschattet waren. Abkürzung im weiteren Text und in den Tabellen: Fels (Son).
- f) Beschatteter Fels (15): schattige Felsen in geschlossenem Waldbestand. Abkürzung im weiteren Text und in den Tabellen: Fels (Sat).
- g) Sonnenexponierte Rinde (14): Es handelte sich um Moose auf der Rinde allein stehender Laubbäume (*Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*). Die untersuchten Moose wurden jeweils von der Rinde von der Südseite der Bäume genommen. Abkürzung im weiteren Text und in den Tabellen: Rinde (Son).
- h) Beschattete Rinde (15): Die Moose wuchsen auf der Rinde von in geschlossenem Wald stehenden Bäumen (*Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Abies alba*, *Picea abies*). Abkürzung im weiteren Text und in den Tabellen: Rinde (Sat).
- i) Anthropogene Habitate (15): Moose von Mauern, Dächern und Terrassen.

Die Determination der Moose erfolgte nach FRAHM & FREY (1992). Zur Standortbeschreibung wurden außerdem Angaben bei JAHNS (1980) und AICHELE & SCHWEGLER (1993) herangezogen.

Zur pH-Messung in Moospolstern der verschiedenen Habitate wurde eine Flachmembranelektrode (SenTix Sur pH-Einstabmeßkette für Oberflächenmessungen der Firma WTW, Weilheim) verwendet. Hierzu wurde die Flachmembran der Elektrode unter leichtem Druck in möglichst engen Flächenkontakt mit dem feuchten Moos oder Laub gebracht und anschließend der pH-Wert abgelesen. In jedem Habitattyp wurden zehn Messungen durchgeführt. Es wurde die Schwankungsbreite und der Mittelwert der pH-Werte für jeden einzelnen Habitattyp ermittelt. Zur Berechnung der Mittelwerte wurde aus den pH-Werten die H^+ -Konzentrationen ermittelt und aus diesen dann die Mittelwerte der H^+ -Konzentrationen berechnet. Diese wurden dann auf die entsprechenden pH-Mittelwerte für die einzelnen Habitattypen umgerechnet.



a



b



c



d



e



f



g



h

Abb. 6 a - h: Verschiedene Habitattypen a) „Rinde (Son)“ b) „Rinde (Sat)“ c) „Waldboden“ d) „Fels (Sat)“ e) „Fels (Son)“ f) „Anthropogen“ g) „Stubben“ h) „Laub“. Abkürzungen siehe Text.

3.3. Populationsdynamik

Das Untersuchungsgebiet war ein ca. 14 m² großes, mehr oder weniger gleichmäßig von *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst bedecktes Wiesenstück auf dem Gelände der Schule Birklehof, Hinterzarten, das nach Norden und Westen durch eine *Carpinus betulus*-Hecke und nach Osten durch eine Hauswand begrenzt wird. Dadurch ist die Untersuchungsstelle relativ windgeschützt. Südlich des Areal beginnt der Moosrasen auszudünnen. In der Mitte der südlichen Begrenzung steht eine ca. 30 Jahre Lärche (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.) (Abb. 7). Durch umgebende Gebäude bedingt, scheint die Sonne das ganze Jahr über von ca. 11⁰⁰ bis 16⁰⁰ direkt auf die Untersuchungsstelle. Die am südlichen Rand des Gebietes stehende Lärche bewirkt eine zeitweilige Beschattung im Tagesverlauf; zudem wird das Moos zeitweise durch die Nadeln, Zweige und Äste der Lärche bedeckt. Diese wurden in den Untersuchungsjahren jeweils einmal im Frühjahr entfernt. Die Nadeln können jedoch nicht vollständig entfernt werden, so daß in den Moosproben auch immer \pm weit verrottete Nadeln zu finden waren. Der Rasen wurde in den Monaten Mai bis September jedes Jahres fünf Mal gemäht.

Von Mai bis Oktober wuchsen zwischen dem Moos folgende Pflanzenarten (in Klammer die jeweilige Artmächtigkeit nach Braun-Blanquet (MÜHLENBERG 1993)): *Taraxacum officinale* Web. (1), *Veronica chamaedrys* L. (3), *Ajuga reptans* L. (+), *Plantago lanceolata* L. (+), *Stellaria graminea* L. (+), *Ranunculus repens* L. (1), *Bellis perennis* L. (1), *Alchemilla monticola* Opiz (1), *Dactylis glomerata* L. (2), *Trifolium pratense* L. (+), *Hypochoeris radicata* L. (r), *Leontodon autumnalis* L. (1), sowie in den Monaten September bis November der Gold-Röhrling *Suillus grevillei* (Klotzsch: Fr.) Singer.

Die Untersuchung dauerte vom 1. November 1999 bis zum 15. November 2001. Im Abstand von 12 - 20 Tagen wurden zu Beginn und in der Mitte von jedem Monat Proben genommen. Insgesamt wurden 46 mal Proben genommen. Im Monat August wurden in beiden Untersuchungsjahren keine Proben gezogen. Da jede Gesamtprobe aus sechs Proben bestand, wurden insgesamt 276 Proben entnommen und untersucht.

Die Untersuchungsfläche wurde in sechs Sektoren eingeteilt (Abb. 7). Entnommen wurde pro Termin jeweils eine Probe aus einem der sechs Sektoren. Die Probe wurde mit einem Henkellocheisen (Durchmesser 15 mm) aus dem Moospolster ausgestanzt; unmittelbar danach wurde das Moos in eine a-, b- und c-Schicht unterteilt (Abb. 8). Die a-Schicht besteht aus dem grünen, photosynthetisch aktiven Bereich des Moooses, die gelbbraune b-Schicht besteht aus abgestorbenen Moosblättchen und die c-Schicht sind die braunen Rhizoide des Moooses. Diese drei Abschnitte wurden dann befeuchtet und innerhalb von 24 - 36 Stunden wie unter 3.1. beschrieben nach Tardigraden durchmustert. Die Moosproben wurden nach der Entnahme der Tiere, getrennt nach den drei Schichten, für 15 Tage bei 30 °C getrocknet; anschließend wurde das Trockengewicht der jeweiligen Schicht mit einer Waage (BL 610, Skalierung 0,01 g) der Firma Sartorius, Göttingen, Deutschland, bestimmt.

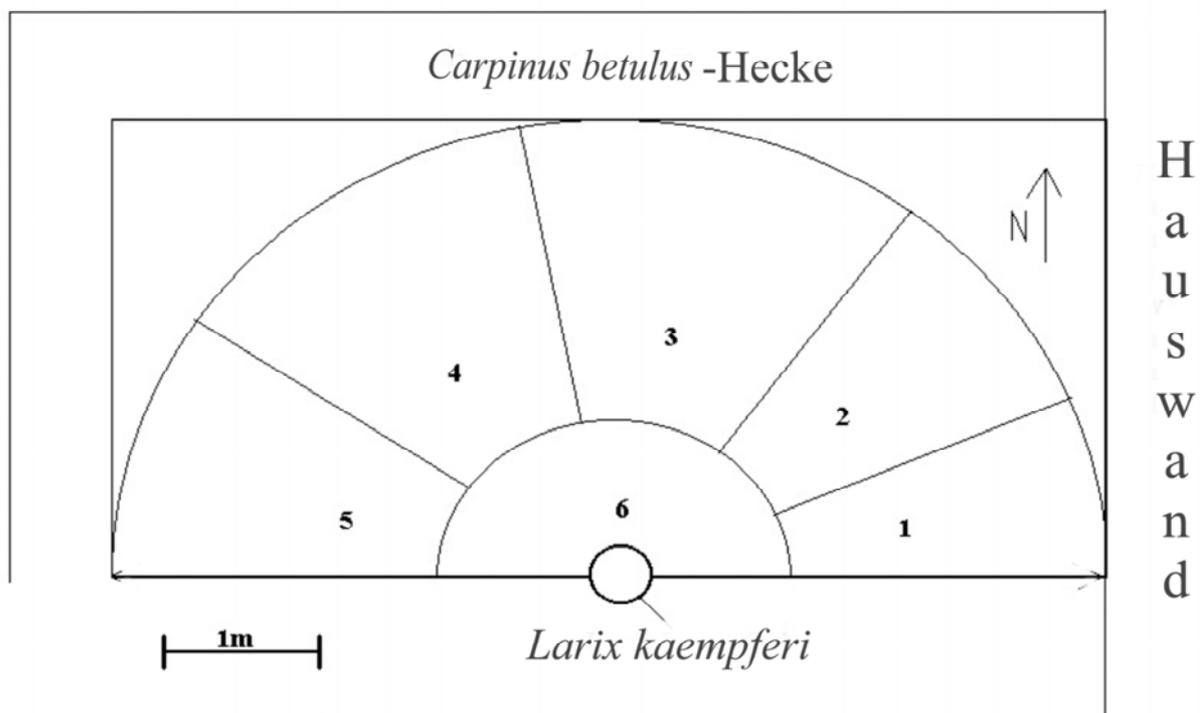


Abb. 7: Areal für die Untersuchungen zur Populationsentwicklung einzelner Tardigradenarten. Die Zahlen 1 - 6 zeigen die Sektoren, aus denen bei jeder Probenerhebung jeweils eine der Proben entnommen wurde.

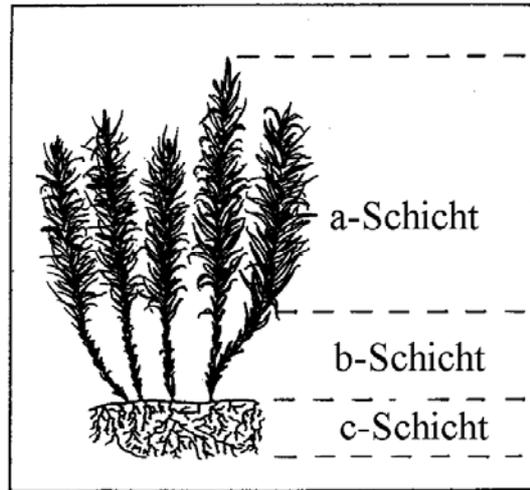


Abb. 8: Vertikale Höhenzonierung eines Mooses in eine a-, b- und c-Schicht (verändert aus KINCHIN 1989).

In die Ermittlung der Korrelationen zwischen Klima- und Populationsparametern gingen die Werte jeder einzelnen Gesamtprobenerhebung (untersuchte Fläche ca. 10,6 cm²) ein. Um Trends in der Entwicklung der Populationen zu verdeutlichen, wurden für die übrigen Ergebnisse die beiden Werte eines Monats (untersuchte Fläche ca. 21,2 cm²) zu einem Monatswert zusammengefasst.

Bestimmt wurden:

- a) die Anzahl der lebenden Individuen einer Art.
- b) die Anzahl der Weibchen mit Eiern. Ab März 2000 wurden zusätzlich die Längen dieser Weibchen gemessen. Unterschieden wurden Weibchen mit unreifen Oocyten und fast vollständig entwickelten Oocyten. Letztere nehmen einen großen Teil des mittleren und hinteren Körpers ein und verdrängen den Darm. Bei den *Macrobiotus*-Arten sind die Fortsätze des Chorions sichtbar.
- c) die Anzahl der Männchen, die anhand ihres mit Spermien gefüllten Hoden oder (bei *Milnesium tardigradum*) anhand der auffälligen Krallen des 1. Beinpaars identifiziert wurden (Abb. 26).
- d) die Anzahl der toten Individuen. Kriterien für ein totes Tier waren gebrochene Stilette, Bewegungslosigkeit und/oder Zerfall der inneren Organe.
- e) die Anzahl der juvenilen Tiere bei den drei häufigsten Arten (*Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascon pingue*). Als juvenil wurden Tiere eingestuft, die kleiner als 260 µm (*Macrobiotus hufelandi*), kleiner als 350 µm (*Macrobiotus richtersi*) und kleiner als 180 µm (*Diphascon pingue*) waren.
- f) die Anzahl der Eier und der Exuvien mit Eiern. Die Eier von *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Macrobiotus harmsworthi* werden frei abgelegt, die der

übrigen Arten in die abgestreifte Exuvie (vgl. RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983; DASTYCH 1988).

- g) die Anzahl der von Pilzen befallenen *Macrobiotus hufelandi* (ab April 2000). Es wurden zwei verschiedene Pilze beobachtet.

Die Hyphen von Pilz I n.d. (nicht determiniert) wuchsen aus der Kutikula der Tardigraden heraus (Abb. 25 a, S. 43). Neben der Zahl der befallenen Tiere wurde ab Juli 2000 die Stärke des Pilzbefalls festgestellt und in vier Klassen eingeteilt:

- Klasse 0: kein sichtbarer Befall.
- Klasse 1: Ein oder zwei Hyphen sind sichtbar (meist am IV. Beinpaar).
- Klasse 2: mehrere Hyphen, nicht nur am IV. Beinpaar.
- Klasse 4: Die überwiegende Anzahl der Beine und des Körpers sind mit vielen Hyphen überzogen; diese sind oft sehr lang.

Der Grad der Befallsintensität der Population wurde wie folgt geschätzt: Die Zahl der Tiere in Klasse 1 wurde mit dem Faktor 1 multipliziert, die Zahl der Tiere in der Klasse 2 mit 2, die Zahl der Tiere in Klasse 3 mit 3. Die Summe dieser 3 Zahlen wurde anschließend durch die Gesamtanzahl aller Individuen geteilt. Die Werte liegen somit theoretisch zwischen 0 (= keine sichtbare Parasitierung) und dem Wert 3 (= alle Individuen sind stark parasitiert).

Pilz II n.d. lebte im Innern der Tardigraden (Abb. 25 b, S. 43) und führte letztendlich zum Tod der befallenen Tiere.

Die Wetterdaten (Niederschlag, Luftfeuchte, Temperatur und Sonnenscheindauer) stammen von der ca. 2 km entfernten Klimastation „Hinterzarten“ des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES.

3.4. Mikroklima

Die Erfassung der mikroklimatischen Parameter Temperatur, CO₂, O₂, Lichtintensität sowie der Photosyntheseaktivität wurde von Frau I. Spiertz (SPIERTZ 2002) von der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf (Institut für Pflanzenphysiologie und Geobotanik (Prof. Lösch)) im September/Oktober 2000 und im Juni/Juli 2001 im Rahmen ihrer Diplomarbeit durchgeführt.

Die mikroklimatischen Untersuchungen (Sammelstelle 111 in Abb. 1) wurden zwischen Hinterzarten und dem Mathisleweiher durchgeführt. Die Untersuchungsstelle (960 m.ü.M.) lag an einem Hang, der von einem Tannen-Buchenwald mit einem geringen Anteil von Fichten bedeckt war. In der Krautschicht wuchsen Rippenfarn (*Blechnum spicant*, L.),

Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*, L.) und Wald-Hainsimse (*Luzula sylvatica*, Huds.). Der Boden war größtenteils mit dem Schönen Kranzmoos *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst. bedeckt; daneben fand sich noch das Besen-Gabelzahnmoos (*Dicranum scoparium*, Hedw.), das Gewellte Schiefbüchsenmoos (*Plagiothecium undulatum*, Hedw.), das Dreilappige Peitschenmoos (*Bazzania trilobata*, L.), das Zypressen-Schlafmoos (*Hypnum cupressiforme*, Hedw.) und das Rauhe Kurzbüchsenmoos (*Brachythecium rutabulum*, Hedw.). Am Waldrand am unteren Hangende siedelten das Torfmoos (*Sphagnum capillifolium*, Ehrh.) und das Goldene Frauenhaarmoos (*Polytrichum commune*, Hedw.).

Das Mikroklima wurde mit den Parametern Licht, Temperatur, CO₂ und O₂ in *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst. erfaßt. Zusätzlich wurde die Photosyntheseaktivität des Moores erfaßt. Licht und Temperatur wurden an einer Stelle, CO₂ und Photosyntheseaktivität an einer anderen Stelle des *Rhytidiadelphus loreus*-Polsters gemessen. Da das Moospolster an beiden Stellen nicht gleich hoch war, wurden die Sensoren unterschiedlich tief in dem Moospolster plaziert (Tab. 2).

	Temperatur- und Lichtsensoren	CO ₂ -Meßschläuche
Oberhalb des Moores [cm]	2	2
a-Schicht [cm]	2	2
b-Schicht [cm]	4	3,5
c-Schicht [cm]	6	4,5

Tab. 2: Lokalisierung der Licht- und Temperatursensoren und der CO₂-Meßschläuche über und im Tiefenprofil von *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst. Da die Messungen an verschiedenen Moospolstern vorgenommen wurden, unterscheidet sich die Dicke von b- und c-Schicht.

Die Parameter wurden unmittelbar über dem Moospolster und in der a-, b- und c-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst. gemessen.

- a) Licht: Verwendet wurden Hamamatsu-Lichtsensoren der Firma Hamamatsu, Japan und ein PAR-Sensor der Firma Skye Instruments, England. Beide Sensoren decken die Wellenlängen zwischen 400 und 700 nm ab. Gemessen wurde vom 24.9. bis zum 9.10.2000, vom 12. bis zum 28.10.2000 und vom 27.6. bis zum 18.7.2001. Verwendet wurde die Messung vom 5.7.2001.
- b) Temperatur: Verwendet wurde die Kombinationssonde HMP 35 der Firma Drieren & Kern, Deutschland (Bad Bramstedt), mit paralleler Pt-100-Temperatur- und Feuchteerfassung. Gemessen wurde vom 24.9. bis zum 28.10.2000 mit Ausnahme vom 28.9., 10.10, 11.10. und 15.10. sowie vom 27.6 bis zum 18.7.2001 mit Ausnahme vom 1.,7.

und 13.7.2001. Für die Arbeit verwendet wurden die Messungen vom 5.10. bis zum 8.10.2000 und vom 26.6. bis zum 30.6.2001.

- c) Sauerstoff: Verwendet wurde das faseroptische Sauerstoffmessgerät MICROX TX der Firma Precision Sensing GMBH, Deutschland. Zur Messung wurde ein ca. 50x50 cm² großes, gleichmäßig mit *Rhytidiadelphus loreus* bewachsenes Stück Waldboden ca. 15 cm tief ausgegraben und auf das Gelände der Schule Birklehof verpflanzt. Am 4.7.2001 wurde dann über mehrere Stunden der Sauerstoffgehalt gemessen.
- d) Kohlendioxid: Verwendet wurde ein Multiplexer der Firma Monicon Technology, Irland, der dem LCA 4 vorgeschaltet wurde. Die Messungen erfolgten am 15. und 16/17.6.2001. Verwendet wurden die Messung vom 16/17.6.2001 von 9³⁰ bis 1³⁰.
- e) Photosynthese: Verwendet wurde ein Leaf Chamber Analyser (LCA 4) der Firma Analytical Development Company, Hoddesdon, Großbritannien. Die Photosyntheseaktivität wurde für das Moospolster insgesamt gemessen. Die Messungen erfolgten am 23.10. und 27.10.2000 und am 3.7 und 9.7.2001. Verwendet wurden die Messungen vom 27.10.2000 und vom 3.7.2001.

Die Daten für Temperatur und Licht wurden von dem Datalogger Squirrel der Firma Grant Instruments, Großbritannien, jeweils in einem Zeitabstand von 15 min aufgezeichnet und über mehrere Tage gespeichert.

Die auf Tardigraden zu untersuchenden Moosstengel (vier pro Probe) von *Rhytidiadelphus loreus* wurden als Ganzes aus dem Moospolster herausgezogen, unmittelbar anschließend wurde jeder Stengel in fünf etwa gleich lange Abschnitte (die a-Schicht in drei Abschnitte sowie die b- und die c-Schicht) geteilt, in verschiedene Papiertüten verpackt und nach ca. 20 min wie unter 3.1. beschrieben untersucht. Die vier Moosstengel wurden aus einem 25 m² großen Kreis um die Meßstelle für das Mikroklima entnommen.

3.5. Auswertung

3.5.1. Zoogeographischer Aspekt, Art des Untergrundes und Höhen

Anhand der Angaben bei DASTYCH (1988) und bei MCINNES (1994) wird die zoogeographische Verbreitung der im Schwarzwald vorkommenden Tardigradenarten ermittelt.

Weiterhin wird der von DASTYCH (l.c.) beobachtete Zusammenhang zwischen Art des Untergrundes (von karbonathaltig bis nicht-karbonathaltig) und dem Antreffen bestimmter Tardigradenarten (von calciphil (= karbonatliebend) bis acalciphil (=karbonatmeidend)) überprüft.

Die Tardigradenfauna des Untersuchungsgebiet wurde außerdem auf der Höhenstufe des Vorgebirges (500 - 1000 m) und der unteren Gebirgsstufe (1000 - 1500 m) untersucht und mit den Angaben bei DASTYCH (l.c.) verglichen.

3.5.2. Ökologische Parameter

Dominanzstruktur

„Die Dominanz beschreibt die relative Häufigkeit einer Art im Vergleich zu den übrigen Arten, bezogen auf eine bestimmte Lebensraumgröße“ (MÜHLENBERG 1993, S.344).

Die Dominanz D wird wie folgt berechnet:

$$D_i = \frac{\text{Individuenzahl der Art } i \times 100}{\text{Gesamtindividuenzahl in der Artengemeinschaft}}$$

Die Einteilung der Dominanzklassen kann linear oder logarithmisch erfolgen. In dieser Arbeit wurde eine logarithmische Einteilung für die Klassenbildung nach ENGELMANN (1978) vorgenommen. Durch diese Einteilung fallen ca. 85 % der erfaßten Individuen unter die Hauptarten.

Eudominant	32,0 - 100 %		
Dominant	10,0 - 31,9 %	}	„Hauptarten“
Subdominant	3,2 - 9,9 %		
Rezedent	1,0 - 3,1 %		
Subrezedent	0,32 - 0,99 %	}	„Nebenarten“
Sporadisch	unter 0,32 %		

Anschließend wurden die Dominanzstruktur der Tardigradenzoozönose bestimmt, indem die Arten ihrer relativen Häufigkeit nach geordnet wurden.

Frequenz

Bei der Frequenz (= F) wird die Anzahl, mit der eine Art in den Fundorten angetroffen wird, in Relation zur Gesamtsumme der Fundorte berechnet. Sie ist ein Maß für die Verbreitung einer Art innerhalb eines bestimmten Untersuchungsgebietes.

$$\text{Frequenz} = \frac{\text{Anzahl der Fundorte der Art } i \times 100}{\text{Gesamtzahl aller Fundorte}}$$

Sie wird als Frequenzprozent angegeben (MÜHLENBERG 1993).

Abundanz

Im faunistisch-ökologischen Teil ist die Abundanz als Individuenzahl/cm² angegeben. Zusätzlich wurde die Tardigradenartenabundanz in den Moospolstern ermittelt. Bei den Untersuchungen zur Populationsentwicklung ist die Abundanz sowohl als Individuenzahl/cm² als auch Individuenzahl/g Moostrockengewicht erfaßt und untereinander verglichen worden. In der mikroklimatischen Untersuchung wurden die Abundanz als Individuenzahl/vier Moosstengel *Rhytidiadelphus loreus* erfaßt.

Faunenähnlichkeit

Um Übereinstimmung im Arteninventar zweier Zoozönosen festzustellen, wurden folgende ökologische Indices berechnet.

SÖRENSEN-Quotient

Der SÖRENSEN-Quotient (QS) dient dem einfachen Vergleich von Artengemeinschaften und berücksichtigt die Anzahl der gemeinsam in zwei Habitaten vorkommenden Arten und die jeweilige Anzahl der Arten in den zu vergleichenden Habitaten. Er wird wie folgt berechnet:

$$QS (\%) = \frac{2 G \times 100}{S_A + S_B}$$

G = Zahl der in beiden Habitaten gemeinsam vorkommenden Arten

S_A, S_B = Zahl der Arten in Habitat A bzw. B

Der SÖRENSEN-Quotient nimmt Werte zwischen 0 % und 100 % ein, je höher der Wert desto größer die Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung (MÜHLENBERG 1993).

RENKONENSche Zahl

Die Übereinstimmung in den Dominanzverhältnissen zwischen zwei Artengemeinschaften läßt sich mit der RENKONENSchen Zahl (Re) berechnen (MÜHLENBERG 1993).

$$\text{Re (\%)} = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B}$$

$$D = \frac{n_A}{N_A} \text{ bzw. } \frac{n_B}{N_B}$$

$\min D_{A,B}$ = Summe der jeweils kleineren Dominanzwerte (D) der gemeinsamen Arten von zwei Standorten A und B

i = Art i

G = Zahl der gemeinsamen Arten

$n_{A,B}$ = Individuenzahl der Art i in Gebiet A bzw. B

$N_{A,B}$ = Gesamtindividuenzahl aus Gebiet A bzw. B

Mit der RENKONENSchen Zahl werden somit nicht nur die gemeinsamen Arten zweier Zoozönosen, sondern auch noch die Dominanzwerte der einzelnen Arten berücksichtigt.

Die RENKONENSche Zahl wird als Prozentzahl angegeben, höhere Werte belegen größere Ähnlichkeit (MÜHLENBERG 1993).

Ähnlichkeitsindex K_w nach WAINSTEIN

In dem Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN (K_w) werden nicht nur die gemeinsamen Arten berücksichtigt, sondern auch ihre relative Häufigkeiten.

$$K_w = \text{Re} \times J_Z$$

Re = RENKONENSche Zahl (s.o.)

J_Z = Jaccardsche Zahl (Artenidentität)

$$J_Z = \frac{G \times 100}{S_A + S_B - G}$$

G = Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten

S_A, S_B = Zahl der im Gebiet A bzw. im Gebiet B vorkommenden Arten

In Erweiterung der RENKONENSchen Zahl werden hierbei noch zusätzlich die Anzahl der Arten berücksichtigt, die jeweils spezifisch für die zu vergleichenden Zoozönosen sind.

Der WAINSTEINindex nimmt Werte zwischen 0 und 100 an, höhere Werte belegen größere Ähnlichkeit (MÜHLENBERG 1993).

Diversität

Der Diversitätsindex einer Artengemeinschaft beschreibt die Relation der Artenzahl zu „Bedeutungswerten“ der Individuen. Mit Bedeutungswerten sind Zahlen, Biomasse, Produktivität u.a. gemeint (ODUM 1983).

Zur Charakterisierung der Diversität werden häufig der SHANNON-Index und die Eveness verwendet.

SHANNON-Index

Die Artendiversität eines Habitats läßt sich mit dem SHANNON-Index beschreiben. Voraussetzung für die Anwendung dieses Index ist eine zufallsmäßig genommene Probe.

Der SHANNON-Index wird wie folgt berechnet:

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

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

H_s = Diversität bezogen auf Artenzahlen

S = Gesamtzahl der Arten

p_i = Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Art i , d. i. die relative Häufigkeit der i -ten Art von der Gesamtindividuenzahl, gemessen von 0,0 bis 1,0.

N = Gesamtindividuenzahl

n_i = Individuenzahl der Art i

Der SHANNON-Index zeigt theoretisch Werte zwischen 0 und maximal 6,91. Für reale Biozönosen gibt er höchstens Werte bis 4,5 an, die meisten Werte fallen in den Bereich zwischen 1,5 und 3,5 (MÜHLENBERG 1993).

Eveness

„Da bei einem Vergleich verschiedener Ökosysteme der Diversitätsindex allein nicht erkennen läßt, ob sein Wert aufgrund einer hohen Artenzahl mit jeweils unterschiedlicher Individuenzahl oder durch gleichmäßige Verteilung der Individuen auf wenige Arten entstanden ist, benutzt man als Vergleichsmaß die berechnete Eveness. Man setzt den Diversitätswert in Relation zu dem maximal möglichen Diversitätswert, der sich bei gleicher Artenzahl, aber unter größtmöglicher Gleichverteilung der Individuen auf die bestehenden

Arten ergeben würde. Die Eveness (E) wird manchmal auch als „Ausbildungsgrad der Diversität“ angesehen.“ (MÜHLENBERG 1993, S. 358)

$$E = \frac{\text{berechneter Diversitätswert}}{\text{maximaler Diversitätswert}}$$

Für den SHANNON-Index gilt:

$$E_s = \frac{H_s}{H_{\max.}} = \frac{H_s}{\ln S}$$

Der Wert von E_s liegt zwischen 0 und +1.

3.5.3. Statistische Auswertung

Korrelationsberechnungen

Die Rangkorrelation nach SPEARMAN wird dann gewählt, wenn der Zusammenhang von Daten zu untersuchen ist, für die es keine Maßeinheiten gibt. Der Korrelationskoeffizient dient als Maß für den linearen Zusammenhang zwischen zwei Wertereihen. Hat er den Wert 0, sind die Daten unkorreliert, hat er den Wert 1 oder -1, besteht Übereinstimmung.

Zunächst wurde anhand von KESEL et al. (1999) die Voraussetzungen für eine Korrelationsanalyse überprüft. Anschließend wurde der Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN mit dem Programm WINSTAT der Firma R. Fitch Software, Staufien, Deutschland, berechnet.

Die Rangkorrelation wurde verwendet zur Bestimmung der Korrelationen zwischen Klimaparametern und verschiedenen Populationsparametern (Abundanz (alle Arten), Aufenthaltsort im Moos, Länge der graviden Weibchen, prozentualer Anteil gravider Weibchen an der Gesamtpopulation, Anzahl der Oocyten (bei *Macrobotus hufelandi*, *Macrobotus richtersi* und *Diphasccon pingue*) und juveniler Tiere an der Gesamtpopulation (bei *Macrobotus hufelandi*)).

Die Klimaparameter Temperatur, Luftfeuchte, Niederschlag und Sonnenstunden wurden von die Wetterstation „Hinterzarten“ des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES aufgezeichnet. Die Niederschlagswerte und die Summe der Sonnenstunden wurden einmal am Tag von der Station festgestellt (= Tageswert); Temperatur und Luftfeuchte wurden dreimal am Tag gemessen. Der Mittelwert bildet den jeweiligen Tageswert. Als trockener Tag galt ein Tag mit einer Niederschlagsmenge von ≤ 2 mm Niederschlag.

Für die Korrelationsberechnung wurden die Tageswerte der letzten fünf Tage, der letzten zehn Tage, der letzten 15 Tage, der letzten 20 Tage, der letzten 25 Tage und der letzten 30 Tage vor dem Sammeldatum zusammengerechnet und durch die entsprechende Anzahl der Tage vor dem Sammeldatum geteilt. Entsprechend wurde für folgende Zeiträume vorgegangen: 10 - 20 Tage, 5 - 15 Tage, 15 - 25 Tage, 5 - 20 Tage und 10 - 25 Tage vor dem Sammeldatum. Aus den ermittelten Durchschnittswerten wurden mit den Individuenanzahlen der verschiedenen Populationen und der Gesamtzönose der Rangkorrelationskoeffizient berechnet.

Clusteranalyse

Bei allen Problemstellungen, die mit Hilfe der Clusteranalyse bearbeitet werden können, geht es immer um die Analyse einer heterogenen Gesamtheit von Objekten (in der vorliegenden Untersuchung sind dies die Habitattypen: „Rinde (Son)“, „Rinde (Sat)“, „Waldboden“, „Fels (Sat)“, „Fels (Son)“, „Wiese“, „Anthropogen“, „Stubben“, „Laub“) mit dem Ziel, homogene Teilmengen von Objekten aus der Objektgesamtheit zu identifizieren (BACKHAUS et al. 1996).

Die Clusteranalyse ordnet die registrierten Fälle zu Gruppen. Kriterium für eine solche Gruppenzugehörigkeit innerhalb eines Datensatzes ist eine möglichst große „Ähnlichkeit“. Da die Mitglieder einer Gruppe einander möglichst „nah“ sein sollten, lassen sich zur Bestimmung ihrer „Ähnlichkeit“ sogenannte Distanzmaße verwenden. Dabei rechtfertigt eine geringe Distanz zwischen Merkmalen bestimmter Fälle ihre Zusammenfassung in Cluster. Am gebräuchlichsten ist der Einsatz der quadrierten euklidischen Distanz. Dazu werden für zwei Fälle einer Variablen die Differenzen gebildet und der erhaltene Abstand anschließend quadriert. Um mehrere Variablen bezüglich ihrer Distanz zusammenfassen und zu addieren, sind die Werte aller betrachteten Variablen zunächst zu standardisieren. Sie werden so transformiert, daß ihr Mittelwert 0 und ihre Varianz 1 beträgt. Die Entfernung zweier Gruppen entspricht der Distanz der beiden am weitesten voneinander entfernten Mitglieder.

Es wurde eine Clusteranalyse mit der Agglomerationsmethoden „Komplette Verbindung“ mit dem Programm WINSTAT der Firma R. Fitch Software, Staufen, Deutschland durchgeführt. Sie wurde zur Erfassung der Ähnlichkeit der Tardigradenzönosen in den verschiedenen Habitattypen eingesetzt.

t-Test und Welch-Test

t-Test und Welch-Test sind Mittelwerttests. Mit ihrer Hilfe läßt sich feststellen, ob zwei Stichproben nicht aus der gleichen Grundgesamtheit stammen beziehungsweise ob die Grundgesamtheit, aus denen die beiden Stichproben stammen, sich signifikant unterscheiden (KESEL et al. 1999).

Voraussetzung hierfür sind unverbundene Stichproben, ein großer Stichprobenumfang ($n > 20$) und Normalverteilung der Werte (wurde mittels dem Kolmogoroff-Smirnow-Test überprüft). Der Test wurde dann mittels des EXCEL-Programms WINSTAT (s.o.) durchgeführt (dort t-Test unabhängig genannt), der dabei automatisch den notwendigen F-Test durchführt, um das Datenmaterial auf Homogenität der Varianzen zu überprüfen (KESEL et al. 1999). Sind die Varianzen homogen, so wird der Wert für den homogenen Fall abgelesen (= t-Test), sind die Varianzen heterogen, so wird der Wert für den heterogenen Fall abgelesen (= Welch-Test).

Um zu überprüfen, ob sich der Aufenthaltsort der Tardigraden in den drei Schichten des Moospolsters signifikant unterscheidet, wurde der t-Test und der Welch-Test eingesetzt. Der t-Test wurde außerdem eingesetzt, um zu überprüfen, ob sich die Längen gravider Weibchen in aufeinander folgenden Monaten signifikant unterscheiden.

4. Ergebnisse

4.1. Faunistik und Ökologie

4.1.1. Artenspektrum

Insgesamt konnten während der drei Teiluntersuchungen 21881 Tardigraden gesammelt und bestimmt werden (Faunistik und Ökologie: 9588 Tardigraden, Populationsentwicklung: 9295 Tardigraden, Untersuchung zum Mikroklima: 2998 Tardigraden). *Macrobiotus* cfr *hufelandi* war mit 9253 Tieren (= 42,3 %) die häufigste Art. Zusammen mit *Macrobiotus richtersi* (2179 Tiere = 10 %), *Diphascon pingue* (1721 Tiere = 7,9 %), *Macrobiotus* cfr *sandrae* (1449 = 6,6 %) und *Minibiotus* cfr *poricinctus* (1186 Tiere = 5,4 %) gehörten 72 % aller bestimmten Tardigraden zu einer dieser fünf Arten.

Im Untersuchungsgebiet wurden 57 Tardigradenarten nachgewiesen, davon sind 20 Arten neu für die Fauna Deutschlands. Dies sind *Macrobiotus spectabilis*, *Macrobiotus hibernicus*, *Amphibolus weglarskae*, *Thulinia ruffoi*, *Microhypsibius truncatus*, *Diphascon modestum*,

HETEROTARDIGRADA		A	B	C	D
Echiniscidae					
	<i>Pseudechiniscus suillus</i> (Ehrenberg, 1853)*	P	0-2480	K	G
	<i>Echiniscus blumi</i> Richters, 1903 *	A	0-2000	SK	G
	<i>Echiniscus granulatus</i> (Doyère, 1840)	E	200-2480	SK	N
	<i>Echiniscus quadrispinosus</i> Richters, 1902			K	
	<i>Echiniscus merokensis</i> Richters, 1904	O	200-2480?	SK	N
	(<i>Echiniscus merokensis</i> ssp. <i>suecica</i> (Thulin, 1911))			H+	
	<i>Echiniscus testudo</i> Doyère, 1840	E	0-1000	SK	G
	<i>Echiniscus wendti</i> Richters, 1903 **	A	1000-2480	K	N
	<i>Cornechiniscus cornutus</i> Richters, 1904 **	E?	500-1000	H	SP
EUTARDIGRADA					
Eohypsibiidae					
	<i>Amphibolus weglarskae</i> Dastych, 1972	A	500-2480	H	N
Calohypsibiidae					
	<i>Calohypsibius ornatus</i> (Richters, 1900) *	O	1000-2480	SK	N
	<i>Calohypsibius verrucosus</i> Richters, 1900 **			H+	
Hypsibiidae					
Hypsibiinae					
	<i>Hypsibius convergens</i> Urbanowicz, 1925 *	M	0-2480	K	G
	<i>Hypsibius</i> cfr <i>convergens</i>				
	<i>Hypsibius dujardini</i> (Doyère, 1840) *	M	0-2480	K	G
	<i>Hypsibius pallidus</i> (Thulin, 1911)	M	0-2480	K	G
	<i>Hypsibius pradellii</i> Bertolani & Rebecchi, 1996				
	<i>Hypsibius scabropygus</i> Cuénot, 1929			H+	
	<i>Hypsibius microps</i> (Thulin 1911)		500-1000	SK	G
	<i>Isohypsibius granulifer</i> Thulin, 1928		0-500	SK	G
	<i>Isohypsibius pappi</i> (Iharos, 1966)	E?	0-1000	H	S
	<i>Isohypsibius prosostomus</i> (Thulin, 1928)	M	0-2480	SK	G
	<i>Isohypsibius sattleri</i> (Richters, 1902)	M	0-2480	K	G
	<i>Isohypsibius</i> cfr <i>annulatus</i>				
	<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i> (Doyère, 1840) *	P	0-2480	K	G
	<i>Ramazzottius</i> cfr <i>cataphractus</i> Maucci, 1974			H	
	<i>Thulinia ruffoi</i> (Bertolani, 1981)			H	H
	<i>Microhypsibius truncatus</i> Thulin, 1928			H+	
	<i>Microhypsibius bertolani</i> Kristensen, 1982			H	
Diphasconinae					
	<i>Diphascon</i> (<i>Diphascon</i>) <i>birklehofti</i> Schuster, 1999				
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>bullatum</i> Murray, 1905	M	0-2480	SK	G
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>higginsii</i> Binda, 1971		(0-200) ?	H+	P
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) cfr <i>humicus</i> Bertolani et al., 1994				
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>nobilei</i> Binda, 1969		0-200	SK	?
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>oculatum</i> Murray, 1906	O	1000-2480	H	N
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>pingue</i> (Marcus, 1936)	M	0-2480	K	G
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>rugosum</i> Bartos, 1935	M	0-2000	H	H
	<i>Diphascon</i> (<i>D.</i>) <i>recamieri</i> Richters, 1911	A	200-2480	H+	N
	<i>Diphascon</i> (<i>Adropion</i>) <i>belgicae</i> Richters, 1911	A	0-2000	H	N
	<i>Diphascon</i> (<i>A.</i>) <i>prosirostre</i> Thulin, 1928	M	0-2480	SK	G
	<i>Diphascon</i> (<i>A.</i>) <i>modestum</i> Binda, Pilato & Dastych, 1984				
	<i>Diphascon</i> (<i>A.</i>) <i>scoticum</i> Murray, 1905 *	O	0-2480	K	G
	<i>Hebesuncus conjungens</i> (Thulin, 1911)	A	1000-2480	SK	N
Itaquasconinae					
	<i>Mesocrista spitzbergense</i> (Richters, 1903)	A	0-2000	H	N
	<i>Astatumen trinacriae</i> (Arcidiacono, 1962)	M	0-2000	SK	G
	<i>Itaquascon pawlowski</i> Weglarska, 1973	A	1000-2000	H+	N
	<i>Platicrista angustata</i> (Murray, 1905)	A	500-2480	H+	N
Macrobiotidae					
	<i>Macrobiotus</i> cfr <i>hufelandi</i> Schultze, 1843 *	M	0-2480	K	G
	<i>Macrobiotus richtersi</i> Murray, 1911	P	0-2000	K	G
	<i>Macrobiotus harmsworthi</i> Murray, 1907 *	M	0-2480	K	G
	<i>Macrobiotus hibernicus</i> Murray, 1911	O	1000-2480	H	N
	<i>Macrobiotus spectabilis</i> Thulin, 1928	A	500-2480	H	N
	<i>Macrobiotus crenulatus</i> (Richters, 1904) *	O	0-2480	K	N
	<i>Macrobiotus</i> cfr <i>sandrae</i> Bertolani 1993				
	<i>Minibiotus intermedius</i> (Plate, 1888) *	M	0-2480	K	G
	<i>Minibiotus furcatus</i> (Ehrenberg, 1859)		(1500-2000) ?	SK	G
	<i>Minibiotus</i> cfr <i>poricinctus</i> Claxton 1998				
	<i>Minibiotus</i> cfr <i>scopulus</i> Claxton 1998				
	<i>Murrayon hastatus</i> (Murray, 1907) **			H+	
	<i>Macrobiotus pullari</i> Murray, 1907			K	G
	<i>Dactylobiotus dispar</i> (Murray, 1907)		(1500-200) ?	K	G
Milnesiidae					
	<i>Milnesium tardigradum</i> Doyère, 1840 *	M	0-2480	K	G

Tab. 3: Im Untersuchungsgebiet nachgewiesene Arten und deren ökologische Charakterisierung (nach DASTYCH 1988) und zoogeographische Verbreitung (nach DASTYCH 1988 und MCINNES 1994). Die von HEINIS (1910) im Schwarzwald gefundenen Arten sind mit einem Stern und Arten, die von HEINIS (l.c.) aufgelistet, aber von mir nicht nachgewiesen werden konnten, sind mit zwei Sternen gekennzeichnet.

Spalte A: A = acalciphil, O = oligocalciphil, M = mesocalciphil, P = polycalciphil, E = eucalciphil (nach DASTYCH 1988)

acalciphil: Arten, die ausschließlich auf nichtkarbonathaltigem Gestein gefunden werden.

oligocalciphil: Arten, die zum überwiegenden Teil (> 75 %) auf nicht-karbonathaltigem Gestein gefunden werden.

mesocalciphil: Arten, die sowohl auf karbonathaltigem wie nichtkarbonathaltigem Gestein gefunden werden.

polycalciphil: Arten, die zum überwiegenden Teil (> 75 %) auf karbonathaltigem Gestein gefunden werden.

eucalciphil: Arten, die ausschließlich auf karbonathaltigem Gestein gefunden werden.

Spalte B: Höhenverbreitung (nach DASTYCH 1988).

Tychoalpin: auf (fast) allen Höhenstufen

Tieflandarten: < 200 m; Hochlandarten: 201 m – 500 m; Vorgebirgsarten: 501 m – 1000 m; Gebirgsarten: > 1000 m.

Spalte C: K = kosmopolitische Verbreitung, SK = subkosmopolitische Verbreitung, H = holarktische Verbreitung, H+ = holarktische Verbreitung und noch ein oder zwei Fundorte außerhalb der Holarktis (nach MCINNES (1994)).

Spalte D: G = Geopolitisches Element, H = Holarktisches Element, P = Palearktisches Element, N = Nördliches Gebirgs-element, S = Submediterranes Element, SP = Subponton-mediterranes Element (nach DASTYCH 1988).

Diphascon recamieri, *Diphascon* cfr *humicus*, *Diphascon higginsii*, *Hebesuncus conjungens*, *Minibiotus furcatus*, *Platicrista angustata*, *Hypsibius pradellii*, *Hypsibius microps*, *Isohypsibius* cfr *annulatus*, *Ramazottius* cfr *cataphractus*, *Minibiotus* cfr *poricinctus*, *Minibiotus* cfr *scopulus*, *Minibiotus furcatus* und *Itaquascon pawlowski*.

Die Art *Diphascon birklehofi* Schuster, 1999 ist ein neues Taxon (vgl. SCHUSTER 1999).

Vier Arten wurden nur im Wasser gefunden, d.h. in Teichen (*Thulinia ruffoi*, *Dactylobiotus dispar*) oder in Bächen (*Isohypsibius granulifer*, *Macrobiotus pullari*). Diese vier Arten werden bei der weiteren Beschreibung der Tardigradenzönose nicht weiter berücksichtigt, da sie nicht quantitativ erfaßt wurden.

Eine Übersicht über die nachgewiesenen Tardigradenarten mit einer ökologischen Charakterisierung gibt Tab. 3. Vier Arten (*Cornechiniscus cornutus*, *Calohypsibius verrucosus*, *Murrayon hastatus* und *Echiniscus wendti*), die HEINIS (1910) aus einem Gebiet südlich des Untersuchungsgebiets dieser Arbeit gemeldet hat (s. Abb. 1), konnten von mir allerdings nicht gefunden werden. Die von HEINIS (l.c.) bestimmte Art *Macrobiotus macronyx* Dujardini, 1851 wird heute als *species dubia et inquirenda* angesehen (DASTYCH 1988), dies gilt auch für *Echiniscus muscicola* Plate, 1888 (RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983).

Insgesamt sind damit zusammen mit der Untersuchung von HEINIS (1910) 61 Arten für das Gebiet des südlichen Schwarzwalds bestimmt. In der vorliegenden faunistisch-ökologischen Untersuchung sind 56 Arten gesammelt worden. *Diphascon nobilei* konnte nur in der Untersuchung zur Populationsentwicklung nachgewiesen werden.

Von den 61 Arten sind 53 den Eutardigraden und 8 den Heterotardigraden zuzuordnen. Die Gattungen *Diphascoen* (13 Arten), *Macrobiotus* (7 Arten) und *Hypsibius* (7 Arten) tragen zu einem beträchtlichen Teil zur Gesamtartenzahl bei.

31 % der im Schwarzwald bestimmten Tardigradenarten sind als kosmopolitisch einzuordnen, 21 % als subkosmopolitisch und weitere 36 % haben eine holarktische Verbreitung. Von diesen 36 % sind 16 % der Arten gelegentlich auch außerhalb der Holarktis gefunden worden (MCINNES 1994). *Hypsibius pradellii*, *Diphascoen birklehofti* und *Diphascoen* cfr *humicus* sind bisher nur südlich (Apenninen) und nördlich (Schwarzwald) der Alpen nachgewiesen. *Diphascoen modestum* kann aufgrund der Funde in Kanada (KATHMAN 1990), in Polen (BINDA et al. 1984) und im Schwarzwald als holarktisch eingestuft werden. *Hypsibius* cfr *convergens*, *Macrobiotus* cfr *sandrae*, *Isohypsibius* cfr *annulatus*, *Minibiotus* cfr *scopulus* und *Minibiotus* cfr *poricinctus* können aufgrund ihrer unklaren Determination nicht zugeordnet werden.

Von den 45 Arten, die sowohl im Schwarzwald als auch in Polen (DASTYCH 1988) vorkommen, sind 53 % dem geopolitischen Element (= kosmo- und subkosmopolitisches Element) zuzuordnen und 33 % gehören zu dem Northern-Mountain Element, welches die Arten umfaßt, die in Tundra und Taiga oberhalb des 55. Breitengrads und südlich davon in den Gebirgen anzutreffen sind. Sie sind somit durch eine deutliche Flachlanddisjunktion in Europa charakterisiert (DASTYCH l.c.).

4.1.2. Anmerkungen zu einzelnen Arten

Soweit im folgenden nichts zu einer Art gesagt wird, stimmen meine Beobachtungen mit den Angaben bei DASTYCH (1988) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (1983) überein. In den Fällen, in denen in der Literatur widersprüchliche Aussagen vorliegen, ist angegeben, welchem Autor bei den Bestimmungsmerkmalen der Vorzug gegeben wurde. Zudem sind z.T. Merkmale und Besonderheiten angegeben, die von DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.) nicht genannt werden. Angemerkt ist weiterhin, wenn sich die Gattungs- und Artnamen verändert haben. Wurde die Art anhand der Originalbeschreibung bestimmt, ist diese zitiert. Arten, die nicht eindeutig einer Art zugeordnet werden können (cfr-Arten), sind mit ihren abweichenden Merkmalen aufgeführt; außerdem werden z.T. Meßwerte angegeben.

Pseudechiniscus suillus: Die Granulation der Kutikula war gleichmäßig, die Größe der kutikularen Vertiefungen war jedoch sehr variabel (Abb. 9). Auf der Schulter- und auf der Terminalplatte hatten die Vertiefungen einen Durchmesser bis zu 1 µm.

Echiniscus blumi: Die Zahl der Dornfalten am IV. Beinpaar entsprach mit 7 - 10 der Angabe bei RAMAZZOTTI & MAUCCI (1983). Es wurden auch Exemplare beobachtet, denen das laterale Haar B fehlte und deren Fortsätzen bei D'' als kurze Haare ausgebildet waren.

Echiniscus merokensis: Die im Schwarzwald gefundenen Exemplare haben kein laterales Haar bei B (= forma *suecica*); die dorsomedianen Dornen D'' sind gut entwickelt.

Echiniscus testudo: Es kam sowohl die Form *quadrifilis* als auch die Form *trifilis* vor. Die untersuchten Exemplare wiesen (ebenso wie *Echiniscus quadrispinosus*) auf der Kutikula große, ungleichmäßig verteilte Granula, sowie dazwischen liegende feine und gleichmäßige verteilte Granula auf (Abb. 10).

Calohypsibius ornatus: Im Schwarzwald wurde ausschließlich die Rasse α_2 (die 7. Reihe mit Stacheln ist nicht ausgebildet) gefunden (RAMAZZOTTI & MAUCCI l.c.).

Hypsibius cfr *convergens*: Diese Exemplare unterscheiden sich von *Hypsibius convergens* in zwei Merkmalen: 1) Die posteriore Krallen des IV. Beinpaars zeigt eine deutliche kutikuläre Leiste. 2) Die Kutikula zwischen dem III. und IV. Beinpaar ist dorsal und lateral von Linien durchzogen (Abb. 11). Die Ornamentation kann im Lichtmikroskop an den Unebenheiten der caudal-lateralen Kutikula beobachtet werden.

Hypsibius microps: Der Körper ist in Höhe des III. Beinpaars auffällig breit und hoch (Abb. 12).

Hypsibius pradellii: Das Kennzeichen dieser Art waren kleine Tuberkel auf der dorso-caudalen Kutikula zwischen dem III. und IV. Beinpaar (s. BERTOLANI & REBECCHI 1996)(Abb. 13).

Hypsibius scabropygus: Diese Art hat häufig Pigmente in ihre Kutikula eingelagert. Die charakteristischen Plättchen auf der dorso-caudalen Kutikula zwischen dem III. und IV. Beinpaar waren individuell unterschiedlich ausgeprägt (Abb. 14 a, b).

Isohypsibius cfr *annulatus*: Es wurden nur zwei Exemplare mit einer Länge von 205 μm (1. Exemplar) und 163 μm (2. Exemplar) in einem Moos von einem sonnenexponierten Fels auf 1300 m.ü.M. gefunden. Die Mundröhre der Tiere war 26 μm und 23 μm lang, der Schlundkopf maß 23 x 19 μm und 20 x 20 μm , das 1. Makroplakoid war 3,5 μm und 3 μm , das 2. Makroplakoid war bei beiden Exemplaren 2 μm lang, ein Mikroplakoid war nicht vorhanden. Die innere Krallen am III. Beinpaar konnte am 1. Exemplar vermessen werden.

Ihre Basis war 4,5 μm , der Hauptast 7 μm lang. Alle Hauptäste hatten zusätzlichen Spitzen. Der größte Unterschied zur Beschreibung bei DASTYCH (l.c.) bestand darin, daß beide Exemplare an der Basis der inneren Krallen des I. bis III. Beinpaares kutikuläre Leisten haben (Abb. 15). Die Erhöhungen auf der dorsalen Kutikula hatten eine Breite von bis zu 2 μm und eine Höhe bis zu 1 μm . Möglicherweise handelt es sich um eine neue Art.

Isohypsibius sattleri: synonym zu *Isohypsibius bakonyiensis* bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.). Die Netzstruktur der Kutikula ist individuell unterschiedlich ausgeprägt. Es gibt Exemplare mit einer feineren Netzstruktur als bei DASTYCH (l.c.) abgebildet.

Ramazottius oberhaeuseri: synonym *Hypsibius oberhaeuseri* bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.)

Ramazottius cfr *cataphractus*: bestimmt nach MAUCCI (1974). Die Exemplare waren bis zu 402 μm lang. Es war weder eine deutliche Dreiteilung der Platten des 3. - 9. Segments, noch die Fissuren in der Terminalplatte zu erkennen.

In der Nähe der Basis der inneren und äußeren Krallen der Beinpaare I bis III fanden sich breite kutikuläre Leisten (Abb. 16 a). Der Hauptast der Kralle war nicht mit dem Nebenast verbunden (Abb. 16 b). Die Basis der inneren Krallen zeigten ausgeprägte Lunulae. Die Krallenenden waren ohne zusätzliche Spitzen. Die Kutikula war deutlich granuliert.

Meßwerte für ein Exemplar: Die Länge war 298 μm , der innere Durchmesser der Mundröhre war 1,2 μm , die Mundröhre 31 μm lang. Das 1. Makroplakoid war 5 μm , das 2. Makroplakoid 4 μm lang und ein Mikroplakoid fehlte. Der Schlundkopf war 33 x 28 μm groß. Der Hauptast der äußeren Kralle des IV. Beinpaares war 30 μm , der Nebenast der äußeren Kralle des IV. Beinpaares 17 μm lang. Es handelt sich möglicherweise um eine neue Art.

Die Exemplare wurden auf 1200 m.ü.M. in einem Moos auf einer zementierten Mauer gefunden.

Thulinia ruffoi: Die Art wurde nach BERTOLANI et al. (1999) bestimmt. Die für die Unterscheidung von *Thulinia stephaniae* so wichtigen Lunulae waren bei dieser Art deutlich sichtbar (Abb. 17 b). Das gilt auch für die kutikulären Leisten an der Basis der inneren Krallen von Beinpaar I bis III (Abb. 17 a).

Microhypsibius bertolani: Die Art unterscheidet sich von *Microhypsibius truncatus* (Abb. 18 b) durch das hier vorhandene Mikroplakoid. Außerdem ist der Schlundkopf nicht länglich-oval, sondern mehr rund-oval (Abb. 18 a).

Diphascon cfr *humicus*: Die von mir gefundenen Exemplare waren mit 152 bis 304 μm kleiner als *Diphascon humicus* (BERTOLANI et al. 1994). Das gilt auch für die Krallen. Die posteriore Kralle des IV. Beinpaares ist z. Bsp. bei *Diphascon humicus* (Gesamtlänge 232,9 μm) 16,8 μm , bei *Diphascon* cfr *humicus* (Gesamtlänge 228 μm) 10 μm lang. Die bei *Diphascon humicus* schwach ausgeprägte Tröpfchenstruktur zwischen dem rigiden und flexiblen Teil der Mundröhre konnte in keinem Exemplar beobachtet werden. Der Durchmesser der Mundröhre (zwischen 1 und 2 μm) war größer als bei *Diphascon humicus*. Möglicherweise handelt es sich um eine neue Art.

Diphascon pingue: Die Exemplare sind bis 280 μm lang. In den Exuvien befanden sich bis zu drei Eier, in sehr seltenen Fällen auch vier Eier.

Diphascon recamieri: Einzelne Exemplare sind mit bis zu 500 μm deutlich länger als bei DASTYCH (l.c.) und bei RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.) angegeben. Die Werte eines Tieres von 502 μm Gesamtlänge: Die Mundröhre war 65 μm lang und der innere Durchmesser betrug 2 μm . Das 1. Makroplakoid war 11 μm lang und in der Mitte so tief eingeschnitten, daß der Eindruck von zwei getrennten Plakoiden entstehen konnte. Das 2. Makroplakoid war 8 μm , das Septulum 2 μm lang. Der Schlundkopf war 39 x 28 μm groß. Die Basis der posterioren Kralle des IV. Beinpaares war 8,5 μm , der Hauptast 15 μm lang.

Diphascon rugosum: Die Exemplare zeigten die bei DASTYCH (l.c.) beschriebenen transversalen kutikularen Leisten zwischen der posterioren und anterioren Kralle am IV. Beinpaar. Manche Exemplare (bis 417 μm) waren größer als bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.) angegeben. Die dorsale und laterale Granulation war ausgeprägt (bis 1 μm hoch).

Diphascon belgicae: Im Gegensatz zu DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.) wiesen die Exemplare zwischen der Basis der äußeren und der inneren Krallen transversale kutikuläre Leisten auf. Manchmal war das 2. Makroplakoid gebrochen, so daß der Eindruck von drei Makroplakoiden entsteht. Dann kann *Diphascon belgicae* leicht mit *Diphascon scoticum* verwechselt werden (Abb. 19) (GUIDETTI & BERTOLANI 2001). Ein Exemplar (470 μm) war deutlich größer als bei DASTYCH (l.c.) angegeben (zwischen 255 und 410 μm).

Diphascon prorsirostre: Die gefundenen Exemplare waren deutlich kleiner (167 - 214 µm) als bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.) angegeben. Die Apophysen waren deutlicher ausgeprägt, als bei DASTYCH (l.c.) beschrieben.

Diphascon modestum: Die Art wurde nach BINDA et al. (1984) bestimmt. Die Originalbeschreibung beruht auf der Vermessung von vier Exemplaren aus der Hohen Tatra, deren Länge mit 138 - 154 µm angegeben wird. Die Länge der im Schwarzwald gefundenen Exemplare lag zwischen 125 und 212 µm. Auch von mir vermessene Exemplare aus Alaska (Coll. R. Kathman, Sammlung Zoologisches Museum der Universität Hamburg) waren länger als die in der Hohen Tatra gefundenen Holo- und Paratypen dieser Art.

Meßwerte für ein Exemplar von 208 µm Gesamtlänge: Das 1. und 2. Makroplakoid war jeweils 5 µm, das 3. Makroplakoid 9 µm lang. Der Schlundkopf war 32 x 14 µm groß, der starre Teil der Mundröhre war 15 µm, der rigide Teil 33 µm lang. Die äußere Kralle des III. Beinpaars war 6 µm, der Hauptast 5 µm lang.

Die Länge der Plakoidreihe relativ zur Pharynxlänge war mit 56 - 65 % kleiner als in der Originalbeschreibung (73 - 74 %) angegeben. Am Übergang vom rigiden zum flexiblen Teil der Schlundröhre war die Wand der Schlundröhre verstärkt, ohne daß jedoch eine Tröpfchenstruktur sichtbar war.

Mesocrista spitzbergense: synonym zu *Diphascon spitzbergense* bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.). Die bei DASTYCH (l.c.) erwähnten transversalen Leisten zwischen innerer und äußerer Klaue waren deutlich sichtbar (Abb. 20), die kutikularen Leisten an der Basis der inneren Krallen hingegen waren, wie von KATHMAN (1990) beschrieben, nicht immer vorhanden.

Astatumen trinacriae: synonym *Itaquascon trinacriae* bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.), vgl. auch PILATO (1997). Bei allen Exemplaren waren die kutikularen Leisten an den inneren Krallen des II. und III. Beinpaars deutlich sichtbar (Abb. 21).

Platicrista angustata: synonym zu *Diphascon angustatum* bei DASTYCH (l.c.) und RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.).

Macrobiotus cfr *hufelandi*: Der *Macrobiotus hufelandi*-Komplex ist seit der Revision durch BERTOLANI & REBECCHI (1993) in mehrere Arten unterteilt. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal ist die Ornamentation der Eier. Diese konnte ich vielfach nicht finden, so daß eine eindeutige Bestimmung nicht möglich war. In den Moosen, die für die Untersuchung

der Populationsdynamik und für die mikroklimatischen Messungen verwendet wurden, handelte es sich eindeutig um *Macrobotus hufelandi*, in der faunistisch-ökologischen Untersuchung hingegen waren einige Populationen nicht eindeutig *Macrobotus hufelandi* zuzuordnen, so daß sie als *Macrobotus* cfr *hufelandi* bezeichnet werden.

Macrobotus cfr *sandrae*: Diese Art wurde bestimmt nach BERTOLANI & REBECCHI (1993). Die Plakoidreihe war relativ kurz, die Lunulae des IV. Beinpaars waren groß, hatten jedoch nicht die für *Macrobotus sandrae* charakteristischen kleinen Zähnen. Die Ränder der Discs der Eier waren teilweise kaum sichtbar gelappt, oft aber glatt. Um die Basis der Ausschübe war ein regelmäßiges Netzwerk (wie in *Macrobotus sandrae*), jedoch war dieses Netzwerk anders strukturiert als das von *Macrobotus sandrae*. Auch unter dieser Artbezeichnung ist möglicherweise mehr als eine Art verborgen.

Kommt in Moosen auf sonnenexponierten Felsen, Rinden und Dächern vor.

Macrobotus crenulatus: Die Art wurde nach BINDA (1988) bestimmt (Abb. 22).

Minibiotus intermedius: CLAXTON (1998) hat die *Minibiotus*-Gruppe einer Revision unterzogen. Danach besitzt *Minibiotus intermedius* keine Vertiefungen in der Kutikula (Abb. 23 a). Diese Art kam im Schwarzwald selten vor. Eier wurden nicht gefunden.

Minibiotus furcatus: Diese Art wurde nach BINDA & PILATO (1992) bestimmt. Die kutikularen Vertiefungen werden caudal immer größer und können zwischen den Beinen des IV. Beinpaars einen Durchmesser von 7 µm erreichen.

Minibiotus cfr *poricinctus*: Diese Art wurde nach CLAXTON (1998) bestimmt. *Minibiotus* cfr *poricinctus* hatte im Gegensatz zu *Minibiotus intermedius* Vertiefungen (Durchmesser 1 - 2 µm) in der Kutikula, die in mehreren Bändern über die Kutikula ziehen (Abb. 23 b). Es handelt sich um eine im Schwarzwald sehr häufige und in großer Individuenzahl anzutreffende Art. Die Eier glichen den Eiern von *Minibiotus poricinctus*.

Minibiotus cfr *poricinctus* ähnelte in Länge, Buccalapparat sowie Krallenform und -größe sehr *Minibiotus intermedius*. Mit großer Wahrscheinlichkeit wurde diese Art in früheren Untersuchungen vielfach mit *Minibiotus intermedius sensu* CLAXTON verwechselt.

Minibiotus cfr *scopulus*: Die Art wurde nach CLAXTON (1998) bestimmt. Die Gesamtlänge der dunkelgelben Tiere betrug 150 - 414 µm. Die Vertiefungen waren mehr oder weniger gleichmäßig über den Körper verteilt. Ein Mikroplakoid war deutlich sichtbar. Die Stiletthalter inserierten bei 70,3 % der Mundröhrenlänge (66,1 % in der Originalbeschreibung

(CLAXTON 1998), die posteriore Krallen des IV. Beinpaars hatte 43,1 % der Mundröhrenlänge (39,6 % in der Originalbeschreibung). Die Werte sind der Durchschnittswert von sechs gemessenen Exemplaren.

Meßwerte für ein Exemplar: Die Länge war 414 μm , das 1. Makroplakoid war 9 μm , das 2. Makroplakoid war 6 μm , die Mundröhre war 33 μm lang. Der äußere Durchmesser der Mundröhre war 3 μm , die Ansatzstelle der Stiletthalter lag bei 22 μm . Die posteriore Krallen des IV. Beinpaars war 15 μm lang.

Milnesium tardigradum: Unter den inneren Klauen des I. bis III. Beinpaars verliefen breite kutikuläre Leisten (Abb. 24). Männchen waren deutlich an dem zu einem Greifhaken umgebildeten Nebenast der inneren Klaue des I. Beinpaars zu erkennen (Abb. 24).

Abbildungen 9 - 26

DL: Durchlicht

PK: Phasenkontrast (alle von Dauerpräparaten)

DIK: Differenzieller Interferenzkontrast nach Nomarski (alle von Dauerpräparaten)

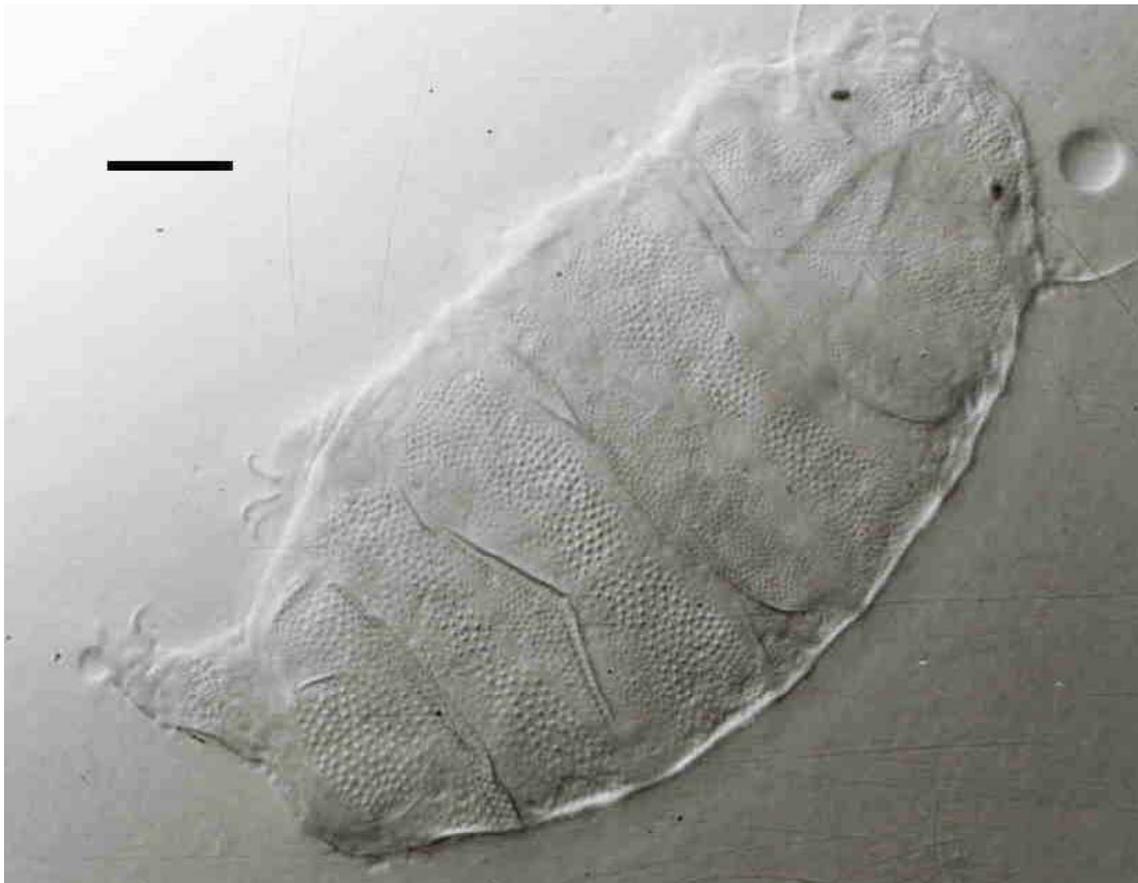


Abb. 9: *Pseudechiniscus suillus*, verschieden große Vertiefungen auf der dorsalen Kutikula (DIK). Maßstab = 20 μm .

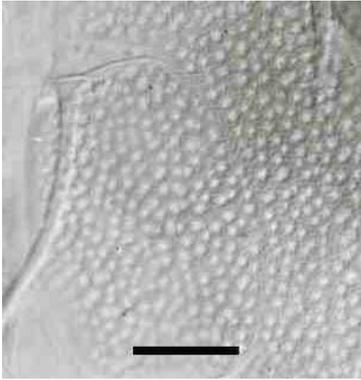


Abb. 10: *Echiniscus testudo*, Kutikula mit unregelmäßig verteilter großer und dazwischen liegender kleineren und regelmäßig verteilter Granula (DIK). Maßstab = 10 μm .

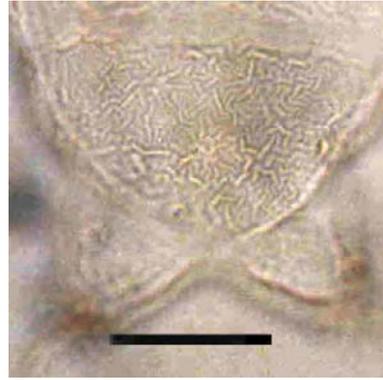


Abb. 11: *Hypsibius* cfr. *convergens*, durch Linien geprägte Struktur auf der dorso-caudalen Kutikula (DL). Maßstab = 30 μm .

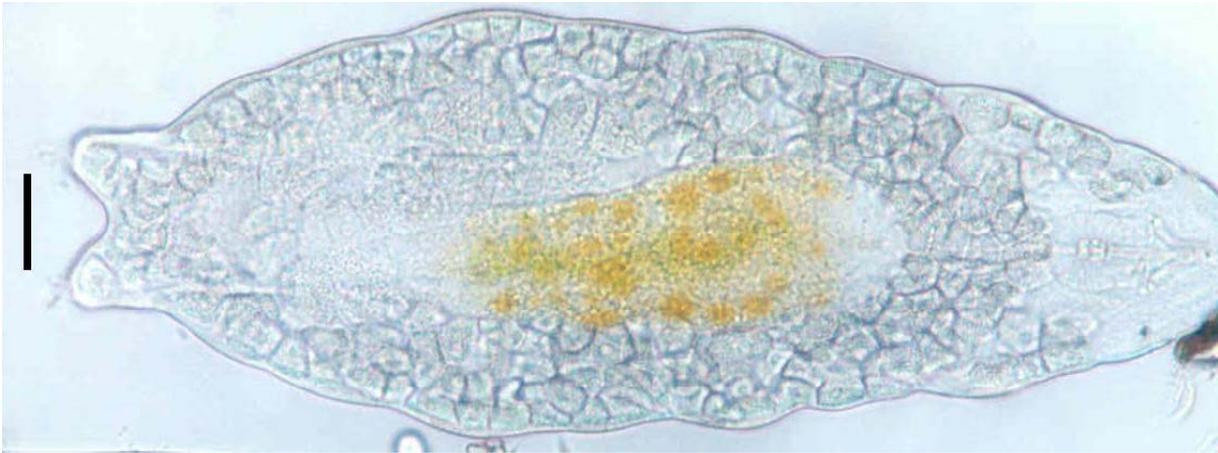


Abb. 12: *Hypsibius microps*, die breiteste Stelle befindet sich auf Höhe des III. Beinpaares (DL). Maßstab = 25 μm .



Abb. 13: *Hypsibius pradellii*, mit Tuberkeln auf der dorsalen Kutikula (DL). Maßstab = 8 μm

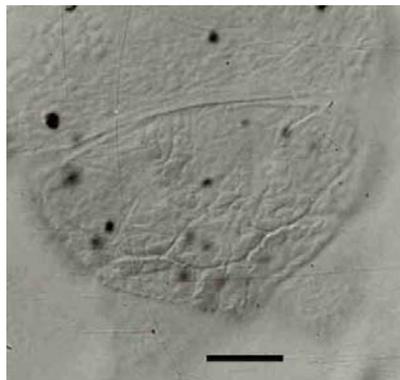


Abb. 14 a und b: *Hypsibius scabropygus*, individuelle Ausprägung der Plättchen auf der dorso-caudalen Kutikula. Die dunklen Punkte sind wahrscheinlich eingelagerte Pigmente (DIK). Maßstab = 15 μm .

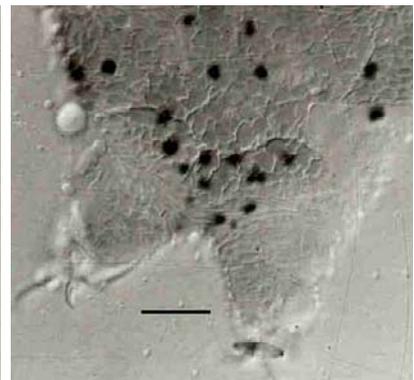




Abb. 15: *Isohypsibius* cfr *annulatus*, kutikuläre Leiste an den inneren Krallen der ersten drei Beinpaare (DIK). Maßstab = 15 µm.



Abb. 16 a: *Ramazzottius* cfr *cataphractus*, kutikuläre Leiste unterhalb der Krallen (PK). Maßstab = 10 µm.



Abb. 16 b: *Ramazzottius* cfr *cataphractus*, vom Hauptast getrennter Nebenast (DIK). Maßstab = 16 µm.



Abb. 17 a: *Thulinia ruffoi*, kutikuläre Leiste unterhalb der Krallen (PK). Maßstab = 8 µm.

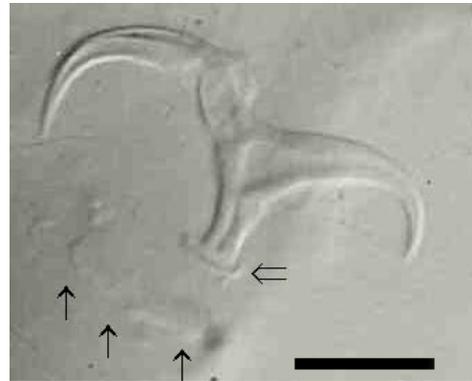


Abb. 17 b: *Thulinia ruffoi*, Lunula an der inneren Kralle des I. Beinpaars (Doppelpfeil), die kutikuläre Leiste ist nur schwach zu erkennen (Pfeile) (DIK). Maßstab = 10 µm.

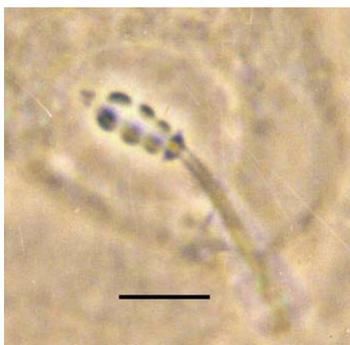


Abb. 18 a: *Microhypsibius bertolani*, Schlundkopf mit drei Makroplakoiden und einem Mikroplakoid (PK). Maßstab = 10 µm.

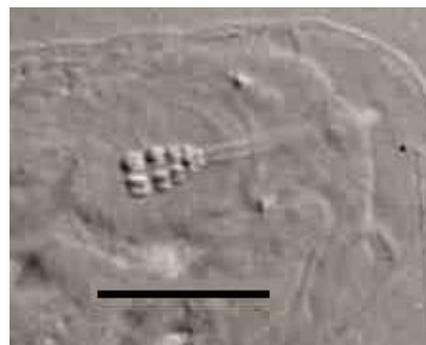


Abb. 18 b: *Microhypsibius truncatus*, Schlundkopf mit drei Makroplakoiden (DIK). Maßstab = 15 µm.

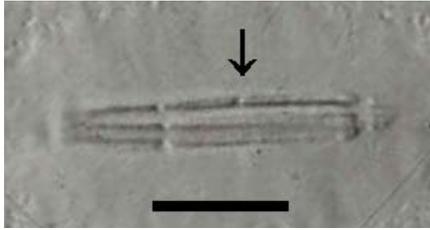


Abb. 19: *Diphascion belgicæ*, Schlundkopf mit gebrochenem 2. Makroplakoid (Pfeil) (DIK). Maßstab = 15 µm.



Abb. 20: *Mesocrista spitzbergense*, transversale kutikuläre Leiste an der Basis der äußeren Krallen (DIK). Maßstab = 15 µm.

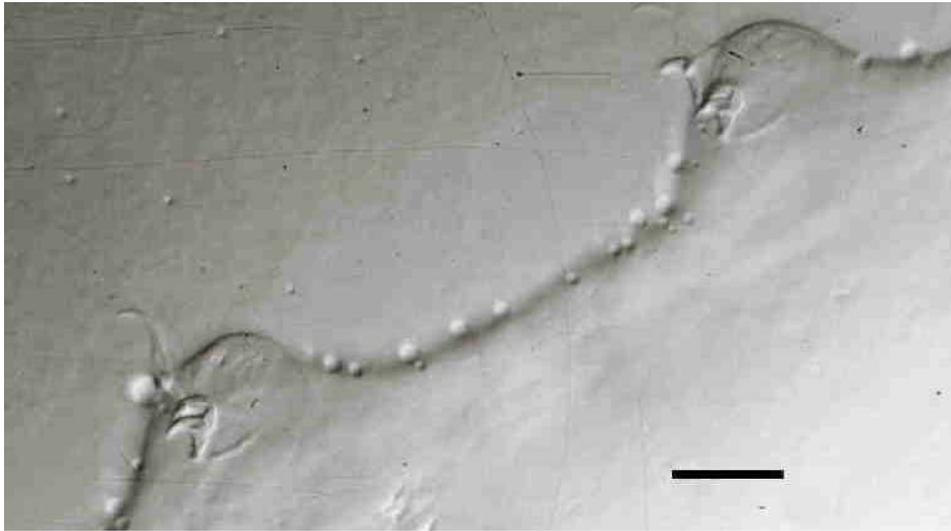


Abb. 21: *Astatumen trinacriae* mit gut sichtbaren kutikulären Leisten am II. und III. Beinpaar (DIK). Maßstab = 15 µm.



Abb. 22: *Macrobiotus crenulatus*, Krallen des IV. Beinpaares mit charakteristischer Lunula (DL). Maßstab = 5 µm.

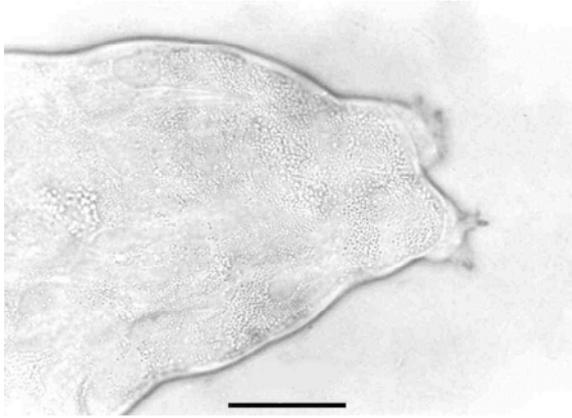


Abb. 23 a: *Minibiotus intermedius*, Kutikula ohne Vertiefungen (DL). Maßstab = 20 μ m.

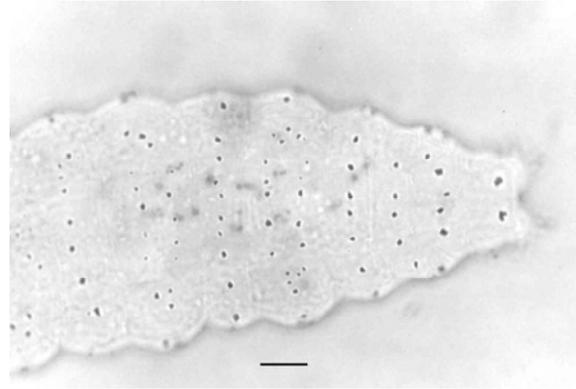


Abb. 23 b: *Minibiotus* cfr *poricinctus*, Kutikula mit ringförmig angeordneten pigmentierten Vertiefungen (DL). Maßstab = 12 μ m.

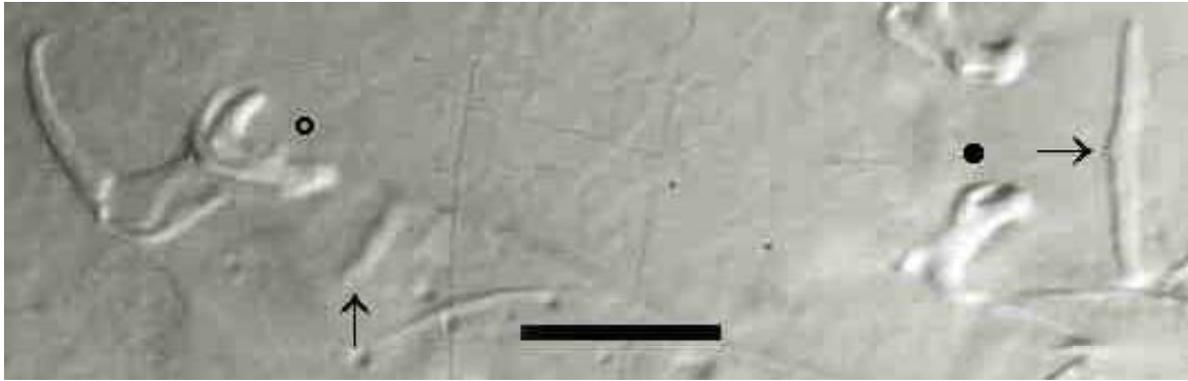


Abb. 24: *Milnesium tardigradum* (Männchen), I. und II. Beinpaar mit langen kutikularen Leisten unterhalb der Krallen (Pfeile); innere Krallen (schwarzer Kreis) und der zu einem Greiforgan umgebildete Nebenast der inneren Kralle des I. Beinpaars (heller Kreis) (DIK). Maßstab = 22 μ m.

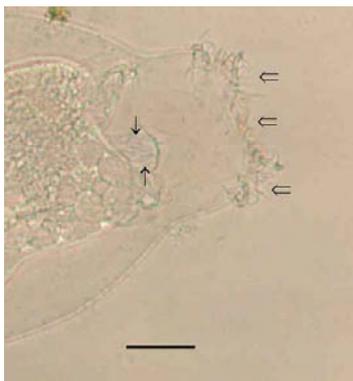


Abb. 25 a: Kaudaler Bereich eines sich gerade in der Häutung befindenden *Macrobiotus hufelandi*. Die abgestreifte Kutikula enthält Hyphen des Pilzes I n.d. (Doppelpfeile); ein Teil der Pilzhyphe nimmt das häutende Tier mit sich (Pfeile) (DL). Maßstab = 25 μ m.

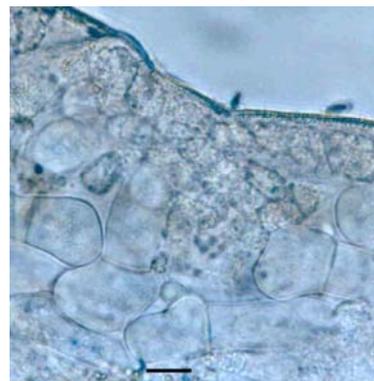


Abb. 25 b: Pilz II n.d. in der Leibeshöhle von *Macrobiotus hufelandi* (DL). Maßstab = 10 μ m.

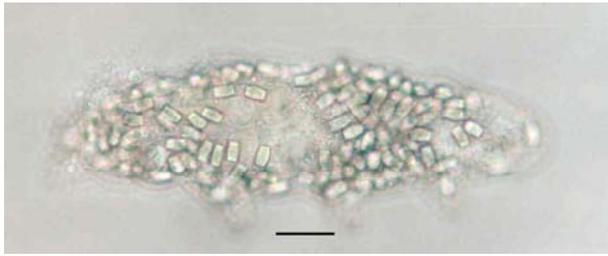


Abb. 26 a: Unbekannter Parasit, (x-bodies nach HAL-LAS 1977), in der Leibeshöhle von *Diphasccon pingue* (DL).
Maßstab = 25 µm.

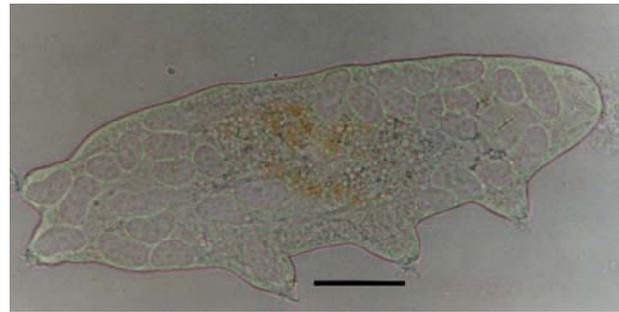


Abb. 26 b: Pilz II n.d. in der Leibeshöhle von *Diphasccon pingue* (DL).
Maßstab = 35 µm.

4.1.3. Untersuchte Moose und pH-Wert

4.1.3.1. Moose

Tabelle 4 gibt eine Übersicht über die auf Tardigraden untersuchte Moosarten und Moosstandorte.

Habitattyp	Moosname	Standort
„Rinde (Son)“	<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	Rinde von Laubbäumen, vereinzelt auf kalkarmen Felsen.
	<i>Hypnum mamillatum</i> (Brid.) Loeske	Auf Rinde, umgefallenen Bäumen, Felsen, seltener Erde, vor allem auf senkrechter Unterlage.
	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) B.S.G.	Auf Holz und Gestein, Wald- und Wiesenböden.
	<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. & Mohr) B.S.G.	Auf Holz und kalkarmen Gestein, starke Beschattung meidend.
	<i>Ulota crispa</i> (Hedw.) Brid.	Rindenmoos, vorwiegend an Standorten mit hoher Luftfeuchtigkeit.
	<i>Tortula ruralis</i> (Hedw.) Gärtner, Meyer & Scherb	Auf Felsen, staubigen Mauern und Dächern, auf trockenem, kalkreichem, lockerem Sand.
„Rinde (Sat)“	<i>Orthotrichum affine</i> Brid.	Rindenmoos, selten auf kalkfreiem Gestein.
	<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	Rinde von Laubbäumen, vereinzelt auf kalkarmen Felsen.
	<i>Hypnum mamillatum</i> (Brid.) Loeske	Auf Rinde, umgefallenen Bäumen, Felsen, seltener Erde, vor allem auf senkrechter Unterlage.
	<i>Brachythecium salebrosum</i> (Web. & Mohr) B.S.G.	Auf Holz und kalkarmen Gestein, starke Beschattung meidend.
	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) Kop.	Schatten und Feuchtigkeit bevorzugendes Waldbodenmoos.
„Stubben“	<i>Hypnum mamillatum</i> (Brid.) Loeske	Auf Rinde, umgefallenen Bäumen, Felsen, seltener Erde, vor allem auf senkrechter Unterlage.
	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	Auf feuchtem, saurem Humus in Bergwäldern, auch auf Felsen, tw. epiphytisch.
	<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	Auf feuchtem, saurem Waldboden in Bergwäldern.
	<i>Dicranodontium denudatum</i> (Brid.) Britt.	Kalkmeidendes Moos auf Torf und Humus, auf morschem Holz und an schattigen, feuchten Silikatfelsen.
	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) Kop.	Schatten und Feuchtigkeit bevorzugendes Waldbodenmoos.
	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G.	Benötigt schwach bis stark sauren Boden, Wald und Moore.
	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) B.S.G.	Auf Holz und Gestein, Wald- und Wiesenböden.
„Waldboden“	<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	Schattige, trockene bis mäßig feuchte Waldböden, auf schwach saurem Untergrund.
	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	Auf feuchtem, saurem Humus in Bergwäldern, auch auf Felsen, tw. epiphytisch.
	<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	Benötigt kalkfreien Untergrund in luftfeuchtem Klima, in feuchten Wäldern.
	<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	Auf feuchtem, saurem Waldboden in Bergwäldern.
	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	In sauren, feuchten Wäldern, Bruchwäldern und Sümpfen.
	<i>Plagiothecium undulatum</i> (Hedw.) B.S.G.	Auf sauren, beschatteten Böden, auf saurem Humus.
	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	Auf sauren, trockenen bis feuchten Wald, Heide- und Moorböden.
	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	Auf trockenen bis frischen, schwach basischen bis schwach sauren, lehmigen Waldböden.
	<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	Auf feuchtem, saurem Waldboden in Bergwäldern.
	<i>Hypnum mamillatum</i> (Brid.) Loeske	Auf Rinde, umgefallenen Bäumen, Felsen, seltener Erde, vor allem auf senkrechter Unterlage.
	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) B.S.G.	Benötigt schwach bis stark sauren Boden, Waldboden und Moore.

	<i>Scapania undulata</i> (L.) Dum.	An nassem und überspülten kalkfreien Gestein in und an Bächen; an feuchten, kalkfreien Felsen.
	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	Auf feuchtem, saurem Humus in Bergwäldern, auch auf Felsen, tw. epiphytisch.
	<i>Bartramia pomiformis</i> Hedw.	Kalkmeidendes Moos, auf schattigen Blöcken, Felsen, Mauern und Waldboden.
	<i>Plagiothecium undulatum</i> (Hedw.) B.S.G.	Gedeiht nur auf sauren, beschatteten Böden.
	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	In sauren, feuchten Wäldern, Bruchwäldern und Sümpfen.
	<i>Polytrichum formosum</i> Hedw.	Schattige, trockene bis mäßig feuchte Waldböden, auf schwach saurem Untergrund.
„Moor“	<i>Sphagnum cuspidatum</i> Hoffm. em Warnst.	Schlenkenmoos von stark sauren Mooren.
	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	Feuchte bis nasse Stellen auf sauren Böden, schattige Stellen bevorzugend.
	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	In sauren, feuchten Wäldern, Bruchwäldern und Sümpfen.
	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	Nasse, quellige Stellen in Nadelwäldern mit schwach saurem Untergrund, Moorrandzone.
„Anthropogen“	<i>Tortula ruralis</i> (Hedw.) Gärtn., Meyer & Scherb	Auf Felsen, staubigen Mauern und Dächern, auf trockenem, kalkreichem, lockerem Sand.
	<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	Rinde von Laubbäumen, vereinzelt auf kalkarmen Felsen.
	<i>Tortula muralis</i> Hedw.	Mauern, Felsen und Dächer, vielleicht kalkhaltigen Untergrund bevorzugend.
	<i>Encalypta streptocarpa</i> Hedw.	Bevorzugt kalkhaltigen oder kalkreichen Untergrund, Felsen, Mauern.
	<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) B.S.G.	Auf Kalkfelsen, Mauern und alten Laubbäumen.
„Wiese“	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	Mäßig gedüngte Wiesen, mäßig trocken bis feucht.
„Fels (Son)“	<i>Racomitrium heterostichum</i> (Hedw. ex Hedw.)	Auf kalkfreien Felsen, trockene, oft der vollen Sonneneinstrahlung ausgesetzte Stellen.
	<i>Racomitrium sudeticum</i> (Funck) B.S.G.	Auf kalkfreien Felsen, trockene, oft der vollen Sonneneinstrahlung ausgesetzte Stellen.
Bäche	<i>Scapania undulata</i> (L.) Dum.	An nassem und überspülten kalkfreien Gestein in und an Bächen; an feuchten, kalkfreien Felsen.

Tab. 4: Untersuchte Moose und Standortbedingungen. Die Nomenklatur orientiert sich an FRAHM & FREY (1992), zur Standortbeschreibung wurden außerdem Angaben bei JAHNS (1980) und AICHELE & SCHWEGLER (1993) herangezogen.

4.1.3.2. pH-Wert

Die Messungen der pH-Werte wurde nur an einigen wenigen, für den jeweiligen Habitattyp charakteristischen Moosarten durchgeführt. In Tabelle 5 ist der jeweils kleinste und größte pH-Wert, sowie der Mittelwert der pH-Wertmessungen für den jeweiligen Habitattyp angegeben. Die Messungen wurden alle im Juli 2001 durchgeführt.

Habitattyp	Mittelwert	niedrigster/höchster pH-Wert
„Rinde (Son)“	5,5	4,9 - 6,7
„Rinde (Sat)“	5,2	4,4 - 6,6
„Stubben“	3,9	3,6 - 5,2
„Waldboden“	3,8	3,4 - 5,0
„Fels (Sat)“	4,3	3,8 - 5,8
„Anthropogen“	6,0	4,9 - 7,0
„Wiese“	4,1	3,9 - 4,5
„Laub“	4,7	4,2 - 6,8

Tab. 5: Mittelwert, höchster und niedrigster pH-Wert in den verschiedenen Habitattypen.

Die geringsten pH-Mittelwerte zwischen 3,8 und 4,6 wurden in den Habitattypen gemessen, die unmittelbar auf dem Boden oder Felsen wuchsen (Habitattypen Fels, Wiese, Stubben, Boden). Rindenhabitats haben einen deutlich höheren pH-Mittelwert (5,2 und 5,5). Der höchste pH-Mittelwert von 6,0 wurde in den anthropogenen Habitats gemessen. In allen

Habitattypen zeigte sich eine große Schwankungsbreite zwischen höchstem und niedrigstem pH-Wert.

4.1.4. Beschreibung der Tardigradengemeinschaft (Gesamtzönose)

Im gesamten Untersuchungsgebiet wurden 56 Arten festgestellt. Vier davon sind limnische Arten (siehe S. 32), die im folgenden nicht berücksichtigt werden. Somit wurden bei der Berechnung der verschiedenen Parameter (Abundanz, Dominanz und Frequenz) 52 Arten berücksichtigt.

4.1.4.1. Abundanzen

Aus den untersuchten ca. 8 cm² großen Moosprobe wurde die Abundanz einzelner Arten, aber auch der Tardigradenzönose des gesamten Moospolsters für 1 cm² berechnet.

Maximal wurden 28 Ind./cm² festgestellt (Tab. 6). *Macrobotus* cfr *sandrae* zeigte mit 25 Ind./cm² die höchste Abundanz. Hohe Abundanzen wiesen außerdem *Minibiotus* cfr *poricinctus* (21 Ind./cm²), *Echiniscus testudo* (19 Ind./cm²), *Ramazzottius oberhaeuseri* (18 Ind./cm²) und *Macrobotus* cfr *hufelandi* (17 Ind./cm²) auf. Mehr als 10 Ind./cm² waren auch von *Macrobotus hibernicus* und *Pseudechiniscus suillus* zu finden. 25 Arten hatten maximale Abundanzen zwischen 1 Ind./cm² und 10 Ind./cm²; bei den übrigen 25 Arten wurde eine Abundanz von weniger als 1 Ind./cm² Moos festgestellt.

Art	Maximale Abundanz
Insgesamt	28
<i>Macrobotus</i> cfr <i>sandrae</i> (32)	25
<i>Minibiotus</i> cfr <i>poricinctus</i> (40)	21
<i>Echiniscus testudo</i> (13)	19
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i> (16)	18
<i>Macrobotus</i> cfr <i>hufelandi</i> (95)	17
<i>Macrobotus hibernicus</i> (20), <i>Pseudechiniscus suillus</i> (6)	15
<i>Macrobotus richtersi</i> (17)	9
<i>Echiniscus quadrispinosus</i> (5), <i>Macrobotus harmsworthi</i> (61), <i>Hypsibius convergens</i> (52)	7
<i>Diphascon pingue</i> (64), <i>Hebesuncus conjungens</i> (4), <i>Isohypsibius prosostomus</i> (26)	6
<i>Milnesium tardigradum</i> (31)	5
<i>Minibiotus intermedius</i> (6), <i>Echiniscus merokensis</i> (10), <i>Hypsibius microps</i> (1)	4
<i>Macrobotus crenulatus</i> (10), <i>Hypsibius scabropygus</i> (48)	3
<i>Echiniscus blumi</i> (5), <i>Diphascon rugosum</i> (12), <i>Diphascon</i> cfr <i>humicus</i> (11), <i>Diphascon scoticum</i> (30), <i>Ramazzottius</i> cfr <i>cataphractus</i> (1), <i>Diphascon oculatum</i> (26), <i>Hypsibius dujardini</i> (10), <i>Diphascon belgicae</i> (5)	2
<i>Hypsibius pallidus</i> (17), <i>Isohypsibius sattleri</i> (18), <i>Diphascon prorsirostre</i> (32)	1

Tab. 6: Maximale Abundanz (Ind./cm²) verschiedener Tardigradenarten (auf ganze Zahlen gerundet). Es sind nur Arten mit einer Abundanz von ≥ 1 Ind./cm² aufgeführt. In Klammern jeweils die Anzahl der mit der jeweiligen Tardigradenart besetzten Proben.

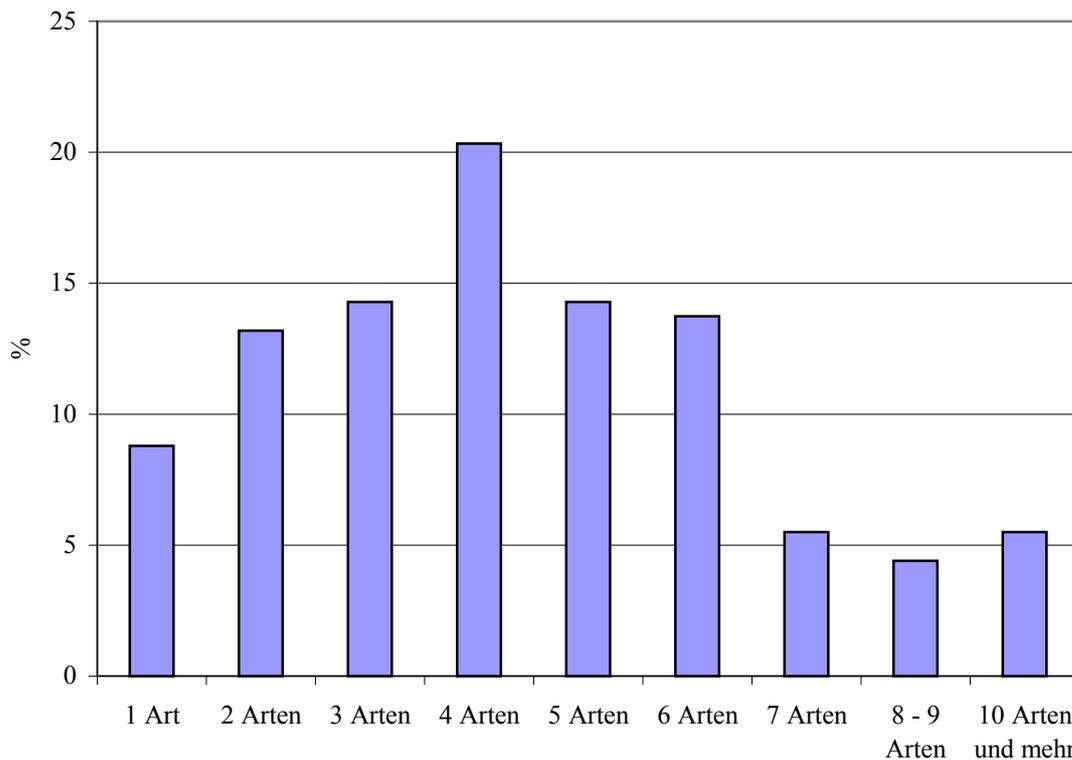


Abb. 27: Prozentualer Anteil der Moos- und Laubproben (n = 180) mit unterschiedlicher Anzahl von Tardigradenarten. Moosproben ohne Tardigraden (10) und die Proben aus Teichen (4) und Bächen (6) sind nicht berücksichtigt.

Die Proben wurden das gesamte Jahr über gesammelt. Da die Populationsdichte der einzelnen Arten im Jahresverlauf schwankten (siehe Kap. 4.2.), sind die Abundanzen der einzelnen Arten u.a. durch das jeweiligen Sammeldatum bedingt.

Der Mittelwert der Anzahl der Tardigradenarten pro Moospolster lag bei $4,5 \pm 2,5$. Bei der Berechnung des Mittelwerts wurden nur die mit Tardigraden besetzten Moos- und Laubproben (n = 180) berücksichtigt.

Die Artenzahl pro Moospolster schwankte ebenfalls stark. Es gab insgesamt 10 Moosproben ohne Tardigraden und 10 Moosproben, die mit zehn und mehr Tardigradenarten besetzt waren. Mit 14 Tardigradenarten hatte ein *Rhytidiadelphus loreus*-Polster den höchsten Wert. Die sehr häufig untersuchten Moose *Polytrichum formosum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Sphagnum capillifolium*, *Racomitrium heterostichum* und *Orthotrichum striatum* zeigten große Schwankungen in der Anzahl der Tardigradenarten. Es konnte keine Beziehung zwischen Moosart und Anzahl der Tardigradenarten festgestellt werden.

In Abbildung 27 ist der prozentuale Anteil der Moosarten mit unterschiedlicher Anzahl der Tardigradenarten dargestellt.

4.1.4.2. Dominanzen und Frequenzen

Die Tardigradenfauna des Untersuchungsgebietes wird zu 76 % durch die drei dominanten Arten *Macrobiotus* cfr *hufelandi*, *Macrobiotus* cfr *sandrae*, *Minibiotus* cfr *poricinctus* und durch die fünf subdominanten Arten *Macrobiotus hibernicus*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Echiniscus testudo* und *Diphascaon pingue* bestimmt. Weitere sieben rezedente Arten tragen mit 13 % zur Dominanzstruktur der Tardigradenfauna bei. Die 37 übrigen Arten machen nur 11 % der Tardigradenfauna aus. Die 18 subrezedenten Arten machen 10 %, die übrigen 19 Arten sogar nur ein 1 % der Dominanzstruktur aus (Abb. 28).

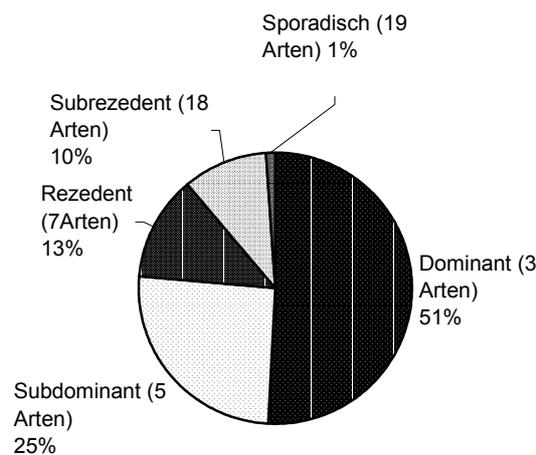


Abb. 28: Anzahl der Tardigradenarten in den Dominanzklassen und prozentualer Anteil der Dominanzklassen.

Macrobiotus cfr *hufelandi* ist in über 50 % aller Proben anzutreffen. Mindestens in jeder dritten Probe waren *Diphascaon pingue* und *Macrobiotus harmsworthi* zu finden. Eine Frequenz von mehr als 20 % besitzen *Hypsibius convergens*, *Hypsibius scabropygus* und *Minibiotus* cfr *poricinctus*. Weitere sieben Arten haben eine Frequenz zwischen 10 und 20 %, die übrigen 39 Arten haben eine geringere Frequenz als 10 %. Tabelle 7 gibt eine Übersicht über Dominanz und Frequenz der verschiedenen Tardigradenarten im Untersuchungsgebiet.

Die größten Unterschiede zwischen ihrer Dominanz innerhalb der Tardigradengemeinschaft und ihrer Frequenz zeigen mit hohen Frequenz-, aber niedrigen Dominanzwerten die Arten *Hypsibius convergens*, *Hypsibius scabropygus*, *Diphascaon prorsirostre*, *Diphascaon scoticum*, *Milnesium tardigradum*, *Diphascaon oculatum* und *Isohypsibius prosostomus*. Andererseits zeigen manche Arten hohe Dominanzwerte und im Vergleich hierzu niedrige Frequenzwerte, insbesondere *Macrobiotus hibernicus*, *Macrobiotus* cfr *sandrae*, *Ramazzottius oberhaeuseri*,

Echiniscus testudo und *Minibiotus* cfr *poricinctus*. Die meisten Arten sind in der subrezedenten und sporadischen Gruppe, die gleichzeitig in weniger als 5 % aller Proben gefunden wurden.

Frequenz (= F)	Sehr häufig F > 30 %	Häufig F = 20,1 % - 30 %	Ziemlich häufig F = 10,1 % - 20 %	Nicht häufig F = 5,1 % - 10 %	Selten F ≤ 5 %
Dominanz (= D)					
Eudominant D ≥ 32 %					
Dominant D = 10,0 - 31,9 %	<i>Macrobiotus</i> cfr <i>hufelandi</i>	<i>Minibiotus</i> cfr <i>poricinctus</i>	<i>Macrobiotus</i> cfr <i>sandrae</i>		
Subdominant D = 3,2 - 9,9 %	<i>Macrobiotus</i> <i>harmsworthi</i> <i>Diphascon pingue</i>			<i>Macrobiotus</i> <i>hibernicus</i> <i>Ramazottius</i> <i>oberhaeuseri</i> <i>Echiniscus testudo</i>	
Rezedent D = 1,0 - 3,1 %		<i>Hypsibius</i> <i>convergens</i> <i>Hypsibius</i> <i>scrabopygus</i>	<i>Isohypsibius</i> <i>prosoctomus</i> <i>Milnesium</i> <i>tardigradum</i> <i>Diphascon scoticum</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i>	<i>Pseudechiniscus suillus</i>
Subrezedent D = 0,32 - 0,99 %			<i>Diphascon</i> <i>prosirostre</i> <i>Diphascon oculatum</i>	<i>Macrobiotus</i> <i>crenulatus</i> <i>Echiniscus merokensis</i> <i>Hypsibius pallidus</i> <i>Mesocrista</i> <i>spitzbergense</i> <i>Hypsibius dujardini</i> <i>Isohypsibius sattleri</i> <i>Diphascon rugosum</i> <i>Diphascon</i> cfr <i>humicus</i>	<i>Calohypsibius ornatus</i> <i>Echiniscus quadrispinosus</i> <i>Minibiotus intermedius</i> <i>Hypsibius</i> cfr <i>convergens</i> <i>Echiniscus blumi</i> <i>Diphascon recamieri</i> <i>Diphascon belgicae</i> <i>Hebesuncus conjungens</i>
Sporadisch D < 0,32 %					<i>Ramazottius</i> cfr <i>cataphractus</i> <i>Diphascon modestum</i> <i>Microhypsibius truncatus</i> <i>Astatumen trinacriae</i> <i>Platicrista angustata</i> <i>Microhypsibius bertolani</i> <i>Minibiotus</i> cfr <i>scopulus</i> <i>Isohypsibius pappi</i> <i>Macrobiotus spectabilis</i> <i>Amphibolus weglarskae</i> <i>Diphascon bullatum</i> <i>Diphascon higginsi</i> <i>Hypsibius pradellii</i> <i>Itaquascon pawlowski</i> <i>Hypsibius microps</i> <i>Minibiotus furcatus</i> <i>Isohypsibius</i> cfr <i>annulatus</i> <i>Diphascon birklehofti</i> <i>Echiniscus granulatus</i>

Tab. 7: Frequenz und Dominanz der Tardigradenarten in dem Untersuchungsgebiet. In der linken Spalte ist die Dominanz (=D)(Dominanzklassen nach ENGELMANN 1978), in der obersten Zeile die Frequenz (=F) eingetragen.

4.1.5. Beschreibung der Tardigradengemeinschaften (Habitattypen)

Die Parameter Abundanz, Frequenz, Dominanz wurden zudem für neun Habitattypen berechnet. Hierbei wurden 51 Arten berücksichtigt, da *Diphascon birklehofti* (Moor) keinem dieser Habitattypen zugeordnet werden konnte.

Zusätzlich wurden die Tardigradenzönosen der Habitattypen auf ihre Ähnlichkeit mit verschiedenen Indices (SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl und Ähnlichkeitsindex

nach WAINSTEIN) geprüft. Abschließend wurden die Habitattypen (und ebenso die Gesamtzönose) anhand des SHANNON-Index und der Evenness auf ihre Artendiversität hin verglichen.

4.1.5.1. Abundanz, Frequenz und Dominanz

Die Maximalwerte zeigen einen deutlichen Unterschied zwischen dem Habitattyp „Laub“ mit einer geringen Maximalabundanz von 5 Ind./cm² und den Moos-Habitattypen. Aber auch bei den Moosen lassen sich Unterschiede in den Maximalabundanzen erkennen. Die eher sonnenexponierten Habitattypen „Anthropogen“, „Rinde (Son)“, „Fels (Son)“ und „Wiese“ zeigen höhere Werte als die eher im Schatten wachsenden Moose der Habitattypen „Rinde (Sat)“, „Fels (Sat)“ und „Stubben“. Ausnahme hiervon ist der ebenfalls beschattete „Waldboden“, der eine relativ hohe Maximalabundanz von 27 Ind./cm² aufweist. Die durchschnittlichen Abundanzen sind jedoch in allen Habitattypen geringer und schwanken zwischen ungefähr 1 Ind./cm² bis zu einem je nach Habitattyp unterschiedlich hohen Maximalwert.

Habitattyp	Maximale Abundanz	Durchschnittliche Abundanz	Schwankungsbreite
„Anthropogen“ (15)	28	12	0,75 - 28
„Rinde (Son)“ (14)	27	11	2 - 27
„Waldboden“ (14)	27	8	0,1 - 27
„Wiese“ (14)	25	8	0,6 - 25
„Fels (Son)“ (14)	23	7	0,4 - 23
„Rinde (Sat)“ (15)	18	4	0,2 - 18
„Fels (Sat)“ (15)	18	6	1,25 - 18
„Stubben“ (14)	14	5	0,5 - 14
„Laub“ (15)	5	3	1,25 - 5

Tab. 8: Die maximalen und durchschnittlichen Abundanzen sowie deren Schwankungsbreiten von Tardigraden (Ind./cm²) in den verschiedenen Habitattypen. In Klammern ist jeweils die Anzahl der Proben angegeben.

Eine Übersicht über die Dominanz der einzelnen Arten in den verschiedenen Habitattypen gibt Tabelle 9. In den Habitattypen „Stubben“, „Fels (Sat)“ und „Waldboden“ ist *Macrobiotus* cfr *hufelandi*, in den Habitattypen „Anthropogen“ und „Fels (Son)“ hingegen *Macrobiotus* cfr *sandrae* eudominant. Im Habitattyp „Rinde (Sat)“ sind sowohl *Macrobiotus* cfr *hufelandi* als auch *Minibiotus* cfr *poricinctus* eudominant. Dominant sind *Echiniscus testudo* und *Ramazzottius oberhaeuseri* im Habitattyp „Anthropogen“, *Macrobiotus harmsworthi*, *Minibiotus* cfr *poricinctus*, *Pseudechiniscus suillus* und *Ramazzottius oberhaeuseri* im Habitattyp „Rinde (Son)“, *Diphasccon pingue*, *Hypsibius convergens* und *Isohypsibius proso-*

Habitattyp Art	„Anthro- pogen“	„Fels (Son)“	„Rinde (Son)“	„Laub“	„Wie- se“	„Rinde (Sat)“	„Fels (Sat)“	„Wald- boden“	„Stub- ben“
<i>Amphibolus weglarskae</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,50	-
<i>Astatumen trinacriae</i>	-	0,54	-	-	-	-	0,30	0,37	-
<i>Calohypsibius ornatus</i>	-	-	-	-	-	-	0,59	-	-
<i>Diphascon belgicae</i>	-	0,14	-	-	1,79	-	-	-	0,20
<i>Diphascon bullatum</i>	-	-	-	1,26	-	-	-	-	-
<i>Diphascon cfr humicus</i>	-	-	-	2,84	0,22	-	0,15	2,36	0,98
<i>Diphascon higginsi</i>	-	-	-	1,26	-	-	-	-	-
<i>Diphascon modestum</i>	-	-	-	-	0,22	0,20	0,44	-	0,59
<i>Diphascon oculatum</i>	-	-	0,08	1,89	-	0,20	1,33	1,61	0,59
<i>Diphascon pingue</i>	0,14	0,27	0,08	23,03	10,28	4,55	5,17	1,86	11,79
<i>Diphascon prosirostre</i>	-	0,68	-	4,42	0,78	-	2,22	0,50	2,75
<i>Diphascon recamieri</i>	0,07	-	-	0,95	3,35	-	-	0,12	-
<i>Diphascon rugosum</i>	0,36	-	-	2,21	2,12	-	0,15	0,37	0,20
<i>Diphascon scoticum</i>	-	0,14	-	0,95	1,45	-	3,99	1,36	0,79
<i>Echiniscus blumi</i>	1,30	0,95	1,05	-	-	-	-	-	-
<i>Echiniscus granulatus</i>	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Echiniscus merokensis</i>	-	1,49	-	-	-	0,59	0,15	0,12	-
<i>Echiniscus quadrispinosus</i>	0,07	-	4,76	-	-	-	-	-	-
<i>Echiniscus testudo</i>	18,79	-	0,08	-	0,67	0,20	-	-	-
<i>Hebesuncus conjungens</i>	-	7,19	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypsibius cfr convergens</i>	-	-	-	0,63	-	-	-	0,12	-
<i>Hypsibius convergens</i>	4,46	0,68	0,08	23,97	7,15	0,79	0,44	1,74	6,29
<i>Hypsibius dujardini</i>	-	-	-	5,68	2,23	0,40	0,44	-	-
<i>Hypsibius microps</i>	2,02	-	-	-	-	-	-	0,99	0,98
<i>Hypsibius pallidus</i>	0,07	1,76	0,32	-	1,56	-	0,59	-	1,57
<i>Hypsibius pradellii</i>	-	-	-	-	0,34	-	-	-	-
<i>Hypsibius scrubopygus</i>	0,14	0,27	3,31	2,84	0,56	0,99	1,77	1,86	3,93
<i>Isohypsibius cfr annulatus</i>	-	0,27	-	-	-	-	-	-	-
<i>Isohypsibius pappi</i>	-	0,14	-	-	0,56	-	-	-	-
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	-	-	0,32	15,77	9,50	4,35	0,15	-	1,77
<i>Isohypsibius sattleri</i>	0,14	-	0,08	2,52	0,45	0,59	0,59	-	2,75
<i>Itaquascon pawlowski</i>	-	-	-	-	-	-	0,15	-	-
<i>Macrobiotus crenulatus</i>	-	-	-	-	-	-	0,15	4,22	-
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	-	15,06	4,52	4,73	1,68	2,77	2,81	6,82	13,36
<i>Macrobiotus hibernicus</i>	-	0,27	6,62	-	-	0,40	10,04	25,81	-
<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	0,14	0,27	0,32	2,21	30,95	32,21	48,01	38,46	46,37
<i>Macrobiotus richtersi</i>	-	0,54	-	1,26	19,89	-	-	-	2,75
<i>Macrobiotus cfr sandrae</i>	42,98	42,88	30,24	-	-	7,11	-	-	-
<i>Macrobiotus spectabilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,50	-
<i>Mesocrista spitzbergense</i>	-	-	-	-	-	1,38	1,18	2,36	1,18
<i>Microhypsibius bertolani</i>	-	-	-	-	-	0,40	-	0,50	-
<i>Microhypsibius truncatus</i>	-	-	-	-	-	0,20	0,59	0,62	0,20
<i>Milnesium tardigradum</i>	4,40	0,41	0,65	0,32	0,22	0,79	0,44	0,62	0,39
<i>Minibiotus cfr poricinctus</i>	1,37	24,70	22,18	-	0,11	39,53	18,02	5,58	0,20
<i>Minibiotus cfr scopulus</i>	-	-	0,16	1,26	-	0,20	-	-	-
<i>Minibiotus furcatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,12	-
<i>Minibiotus intermedius</i>	-	1,09	-	-	3,80	0,59	-	0,12	0,20
<i>Platicrista angustata</i>	-	-	-	-	-	0,20	0,15	0,25	0,20
<i>Pseudechiniscus suillus</i>	-	0,14	10,32	-	-	1,38	-	-	-
<i>Ramazzottius cataphractus</i>	0,94	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	22,53	0,14	14,84	-	0,11	-	-	-	-

Tab. 9: Dominanz der Tardigradenarten (in %) in den verschiedenen Habitattypen. Die Tardigradenarten sind alphabetisch geordnet.

stomus im Habitattyp „Laub“, *Macrobiotus cfr hufelandi*, *Diphascon pingue* und *Macrobiotus richtersi* im Habitattyp „Wiese“, *Macrobiotus hibernicus* und *Minibiotus cfr poricinctus* im

Habitattyp „Fels (Son)“, *Macrobiotus hibernicus* im Habitattyp „Waldboden“, *Diphascon pingue* und *Macrobiotus harmsworthi* im Habitattyp „Stubben“.

Somit sind mit Ausnahme der Habitattypen „Wiese“ und „Laub“ entweder *Macrobiotus* cfr *hufelandi* oder *Macrobiotus* cfr *sandrae* eudominant. Der Habitattyp „Laub“ unterscheidet sich von den Moos-Habitattypen insofern, als er zum einen keine eudominanten Arten hat, zum anderen hier weder *Macrobiotus* cfr *hufelandi* noch *Macrobiotus* cfr *sandrae* als Hauptarten vertreten sind.

Die Frequenzen der einzelnen Arten in den verschiedenen Habitattypen sind in Tabelle 10 zusammengestellt. *Diphascon pingue*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius scabropygus*, *Milnesium tardigradum* und *Macrobiotus* cfr *hufelandi* sind in jedem der neun Habitattypen anzutreffen, *Minibiotus* cfr *poricinatus* und *Macrobiotus harmsworthi* fehlen jeweils nur in einem, *Isohypsibius sattleri* in nur zwei der neun Habitattypen. Im Gegensatz hierzu kommen *Amphibolus weglarskae*, *Macrobiotus spectabilis* und *Minibiotus furcatus* („Waldboden“), *Calohypsibius ornatus* („Fels (Sat)“), *Diphascon bullatum* und *Diphascon higginsii* („Laub“), *Echiniscus granulatus* und *Ramazzottius* cfr *cataphractus* („Anthropogen“), *Hebesuncus conjungens* („Fels (Son)“), *Isohypsibius* cfr *annulatus* („Fels (Son)“), *Hypsibius pradellii* („Wiese“) und *Itaquascon pawlowski* („Stubben“) jeweils nur in einem der neun Habitattypen vor.

Der größte Teil, 26 der insgesamt 51 Arten, kommt in drei bis sechs Habitattypen vor und zeigt somit keine deutlichen Präferenzen für einen bestimmten Habitattyp. Einige Tardigradenarten (*Diphascon bullatum*, *Diphascon higginsii*, *Diphascon* cfr *humicus*, *Diphascon modestum*, *Hypsibius dujardini*, *Itaquascon pawlowski*, *Macrobiotus crenulatus*, *Macrobiotus spectabilis*, *Mesocrista spitzbergense*, *Microhypsibius bertolani*, *Microhypsibius truncatus*, *Minibiotus furcatus*, *Platicrista angustata*) fehlen jedoch in den sonnenexponierten Habitattypen „Anthropogen“, „Fels (Son)“ und „Rinde (Son)“. Andere Arten (*Echiniscus blumi*, *Echiniscus granulatus*, *Echiniscus quadrispinosus*, *Hebesuncus conjungens*, *Hypsibius pradellii*, *Isohypsibius* cfr *annulatus*, *Isohypsibius pappi*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Ramazzottius* cfr *cataphractus*) fehlen hingegen in den eher schattigen Habitattypen „Waldboden“, „Fels (Sat)“, „Rinde (Sat)“, „Laub“ und „Stubben“.

Hypsibius scabropygus und *Macrobiotus harmsworthi* erreichen in sieben, *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius convergens* und *Macrobiotus* cfr *hufelandi* in sechs Habitattypen hohe ($\geq 20\%$) bis sehr hohe ($\geq 50\%$) Frequenzwerte.

Einzelne Arten erreichen nur in einem Habitattyp eine Frequenz von mehr als 20 %: *Diphascon recamieri*, *Diphascon rugosum*, *Hypsibius dujardini* im Habitattyp „Wiese“, *Echiniscus testudo* im Habitattyp „Anthropogen“, *Hebesuncus conjungens* und *Echiniscus*

Habitattyp \ Art	„Anthropogen“	„Fels (Son)“	„Rinde (Son)“	„Laub“	„Wiese“	„Rinde (Sat)“	„Fels (Sat)“	„Waldboden“	„Stubben“	Häufigkeit
Anzahl der Proben	15	14	14	15	14	15	15	14	14	
<i>Amphibolus weglarskae</i>								7		1
<i>Astatumen trinacriae</i>		7					13	14		3
<i>Calohypsibius ornatus</i>							7			1
<i>Diphascon belgicae</i>		7			14				7	3
<i>Diphascon bullatum</i>				7						1
<i>Diphascon higginsi</i>				13						1
<i>Diphascon</i> cfr <i>humicus</i>				13	7		7	14	14	5
<i>Diphascon modestum</i>					7	7	13		7	4
<i>Diphascon oculatum</i>			7	13		7	27	50	14	6
<i>Diphascon pingue</i>	7	14	7	47	64	27	53	57	79	9
<i>Diphascon prorsirostre</i>		7		2	36		33	29	36	6
<i>Diphascon recameri</i>	7			13	29			7		4
<i>Diphascon rugosum</i>	7			7	29		7	14	7	6
<i>Diphascon scoticum</i>		7		20	21		40	29	14	6
<i>Echiniscus blumi</i>	7	7	14							3
<i>Echiniscus granulatus</i>	7									1
<i>Echiniscus merokensis</i>		21				7	7	7		4
<i>Echiniscus quadrispinosus</i>	7		29							2
<i>Echiniscus testudo</i>	47		7		7	7				4
<i>Hebesuncus conjungens</i>		29								1
<i>Hypsibius convergens</i>	20	14	7	73	86	13	20	29	43	9
<i>Hypsibius scabropygus</i>	13	7	50	47	29	27	33	43	50	9
<i>Hypsibius</i> cfr <i>convergens</i>	7							7	7	3
<i>Hypsibius dujardini</i>				13	29	7	7			4
<i>Hypsibius pallidus</i>	7	21	7		50		13		7	6
<i>Hypsibius pradellii</i>					7					1
<i>Hypsibius microps</i>				7				7		2
<i>Isohypsibius pappi</i>		7			14					2
<i>Isohypsibius</i> cfr <i>annulatus</i>		7								1
<i>Isohypsibius prosostomus</i>			7	60	57	13	7		7	6
<i>Isohypsibius sattleri</i>	7		7	20	21	7	27		21	7
<i>Itaquascon pawlowski</i>							7			1
<i>Macrobiotus crenulatus</i>							7	14		2
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>		50	21	27	14	27	33	50	57	8
<i>Macrobiotus hibernicus</i>		7	7			7	33	29		5
<i>Macrobiotus</i> cfr <i>hufelandi</i>	7	7	7	33	57	73	93	86	57	9
<i>Macrobiotus richtersi</i>		7		20	57		7		7	5
<i>Macrobiotus</i> cfr <i>sandrae</i>	67	86	71			7				4
<i>Macrobiotus spectabilis</i>								7		1
<i>Mesocrista spitzbergense</i>						13	13	43	7	4
<i>Microhypsibius bertolani</i>						7		7		2
<i>Microhypsibius truncatus</i>						7	13	7	7	4
<i>Milnesium tardigradum</i>	40	21	29	7	7	20	20	36	14	9
<i>Minibiotus</i> cfr <i>porcinctus</i>	13	36	36		7	40	40	7	7	8
<i>Minibiotus</i> cfr <i>scopulus</i>			7	20		7				3
<i>Minibiotus furcatus</i>								7		1
<i>Minibiotus intermedius</i>		14			7	7		7	7	5
<i>Platicrista angustata</i>						7	7	7	7	4
<i>Pseudechiniscus suillus</i>		7	21			7				3
<i>Ramazzottius</i> cfr <i>cataphractus</i>	7									1
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	67	7	36		7					4
Anzahl der Arten	18	23	19	20	25	23	27	27	23	

Tab. 10: Frequenz der Tardigradenarten (in %) in den verschiedenen Habitattypen. Die zweite Zeile gibt an, wie viele Proben des jeweiligen Habitattyps untersucht wurden. Die letzte Spalte gibt an, in wie vielen der insgesamt neun Habitattypen die Arten jeweils angetroffen wurden, in der untersten Zeile steht die Anzahl der in einem bestimmten Habitattyp vorkommenden Tardigradenarten. Die Tardigradenarten sind alphabetisch geordnet.

merokensis im Habitattyp „Fels (Son)“, *Mesocrista spitzbergense* im Habitattyp „Waldboden“ und *Pseudechiniscus suillus* im Habitattyp „Rinde (Son)“.

Diphascon oculatum und *Macrobiotus hibernicus* sind in den Habitattypen „Waldboden“ und

„Anthropogen“		„Rinde (Sat)“		„Fels (Son)“	
<i>Macrobiotus cfr sandrae</i>	67	<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	73	<i>Macrobiotus cfr sandrae</i>	86
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	67	<i>Minibiotus cfr poricinctus</i>	40	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	50
<i>Echiniscus testudo</i>	47	<i>Diphascon pingue</i>	27	<i>Minibiotus cfr poricinctus</i>	36
<i>Milnesium tardigradum</i>	40	<i>Hypsibius scabropygus</i>	27	<i>Hebesuncus conjungens</i>	29
<i>Hypsibius convergens</i>	20	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	27	<i>Milnesium tardigradum</i>	21
		<i>Milnesium tardigradum</i>	20	<i>Hypsibius pallidus</i>	21
				<i>Echiniscus merokensis</i>	21
a		b		c	
„Rinde (Son)“		„Laub“		„Stubben“	
<i>Macrobiotus cfr sandrae</i>	71	<i>Hypsibius convergens</i>	73	<i>Diphascon pingue</i>	79
<i>Hypsibius scabropygus</i>	50	<i>Isohypsibius prosostomus</i>	60	<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	57
<i>Minibiotus cfr poricinctus</i>	36	<i>Hypsibius scabropygus</i>	47	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	57
<i>Ramazzottius oberhaeuseri</i>	36	<i>Diphascon pingue</i>	47	<i>Hypsibius scabropygus</i>	50
<i>Milnesium tardigradum</i>	29	<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	33	<i>Hypsibius convergens</i>	43
<i>Echiniscus quadrispinosus</i>	29	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	27	<i>Diphascon prorsirostre</i>	36
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	21	<i>Isohypsibius sattleri</i>	20	<i>Isohypsibius sattleri</i>	21
<i>Pseudechiniscus suillus</i>	21	<i>Minibiotus cfr scopulus</i>	20		
		<i>Diphascon scoticum</i>	20		
		<i>Macrobiotus richtersi</i>	20		
d		e		f	
„Wiese“		„Fels (Sat)“		„Waldboden“	
<i>Hypsibius convergens</i>	86	<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	93	<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	86
<i>Diphascon pingue</i>	64	<i>Diphascon pingue</i>	53	<i>Diphascon pingue</i>	57
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	57	<i>Minibiotus cfr poricinctus</i>	40	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	50
<i>Macrobiotus cfr hufelandi</i>	57	<i>Diphascon scoticum</i>	40	<i>Diphascon oculatum</i>	50
<i>Macrobiotus richtersi</i>	57	<i>Hypsibius scabropygus</i>	33	<i>Mesocrista spitzbergense</i>	43
<i>Hypsibius pallidus</i>	50	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	33	<i>Hypsibius scabropygus</i>	43
<i>Diphascon prorsirostre</i>	36	<i>Macrobiotus hibernicus</i>	33	<i>Milnesium tardigradum</i>	36
<i>Hypsibius scabropygus</i>	29	<i>Diphascon prorsirostre</i>	33	<i>Diphascon scoticum</i>	29
<i>Diphascon recamieri</i>	29	<i>Isohypsibius sattleri</i>	27	<i>Diphascon prorsirostre</i>	29
<i>Hypsibius dujardini</i>	29	<i>Diphascon oculatum</i>	27	<i>Macrobiotus hibernicus</i>	29
<i>Diphascon rugosum</i>	29	<i>Milnesium tardigradum</i>	20	<i>Hypsibius convergens</i>	29
<i>Isohypsibius sattleri</i>	21	<i>Hypsibius convergens</i>	20		
<i>Diphascon scoticum</i>	21				
g		h		i	

Tab. 11 a - i: Arten mit Frequenzwerten von 20 % und mehr in den verschiedenen Habitattypen. Arten mit ≥ 50 % sind fett gedruckt.

„Fels (Sat)“, *Hypsibius pallidus* in den Habitattypen „Laub“ und „Fels (Son)“, *Isohypsibius prosostomus* und *Macrobiotus richtersi* in den Habitattypen „Laub“ und „Wiese“, *Ramazzottius oberhaeuseri* in den Habitattypen „Anthropogen“ und „Rinde (Son)“ häufiger (≥ 20 %) anzutreffen. Sehr hohe Frequenzwerte (≥ 50 %) erreichen im Habitattyp „Anthropogen“ *Macrobiotus cfr sandrae* und *Ramazzottius oberhaeuseri*, im Habitattyp „Rinde (Sat)“ *Macrobiotus cfr hufelandi*, im Habitattyp „Fels (Sat)“ *Macrobiotus cfr hufelandi* und *Diphascon pingue*, im Habitattyp „Waldboden“ *Macrobiotus cfr hufelandi*, *Diphascon pingue*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Diphascon oculatum* und *Mesocrista spitzbergense*, im Habitattyp „Stubben“ *Macrobiotus cfr hufelandi*, *Diphascon pingue*, *Hypsibius scabropygus* und *Macrobiotus harmsworthi*, im Habitattyp „Laub“ *Hypsibius convergens* und *Isohypsibius prosostomus*, im Habitattyp „Wiese“ *Hypsibius convergens*, *Isohypsibius prosostomus*, *Macrobiotus cfr hufelandi*, *Diphascon pingue*, *Macrobiotus richtersi* und *Hypsibius*

pallidus, im Habitattyp „Rinde (Son)“ *Macrobiotus* cfr *sandrae* und *Hypsibius scabropygus*, im Habitattyp „Fels (Son)“ *Macrobiotus* cfr *sandrae* und *Macrobiotus harmsworthi*.

Die einzelnen Habitattypen unterscheiden sich hinsichtlich der anzutreffenden Tardigradenarten mit hohen Frequenzwerten. Dabei sind *Macrobiotus* cfr *hufelandi* und *Diphascon pingue* in den schattigen Habitattypen „Rinde (Sat)“, „Fels (Sat)“, „Stubben“ und „Waldboden“ anzutreffen, in den eher sonnigen Habitattypen „Anthropogen“, „Rinde (Son)“ und „Fels (Son)“ hingegen *Macrobiotus* cfr *sandrae*. In letzteren Habitattypen erreichen auch die Heterotardigraden *Echiniscus merokensis* („Fels (Son)“), *Echiniscus testudo* („Anthropogen“), *Pseudechiniscus suillus* und *Echiniscus quadrispinosus* („Rinde (Son)“) hohe Frequenzwerte. In den Habitattypen „Laub“ und „Wiese“ sind die häufigsten Arten *Hypsibius convergens* und *Isohypsibius prosostomus*, im Habitattyp „Wiese“ zusammen mit *Diphascon pingue*.

4.1.5.2. Vergleich der Artengemeinschaften anhand verschiedener ökologischer Parameter

SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl und Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN

SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl und WAINSTEIN-Index eignen sich für die Darstellung der Faunenähnlichkeit zwischen den Habitattypen. In die Berechnung der Indices gehen allerdings verschiedene Parameter ein.

In den nachfolgenden Tabellen sind hohe/niedrige Übereinstimmung zwischen den Habitattypen wie folgt herausgehoben.

< 20 %	20 – 40 %	40 – 60 %	60 – 80 %
--------	-----------	-----------	-----------

SÖRENSEN-Quotient

Der Vergleich der verschiedenen Habitattypen anhand des SÖRENSEN-Quotienten ergibt folgendes Bild (Tab. 12):

Hohe Übereinstimmung mit mehr als 60 % gibt es zwischen den Habitattypen „Fels (Sat)“ und „Stubben“, „Waldboden“, „Rinde (Sat)“, „Wiese“ und „Laub“. Dies gilt auch für den Habitattyp „Stubben“ mit den Habitattypen „Waldboden“, „Wiese“, „Laub“ und „Rinde (Sat)“. Hohe Übereinstimmungen sind außerdem zwischen dem Habitattyp „Waldboden“ und den Habitattypen „Laub“ und „Rinde (Sat)“ festzustellen. Eine Ähnlichkeit von mehr als 60 % zeigen zudem die Habitattypen „Wiese“ und „Laub“ und „Wiese“ und „Fels (Son)“, sowie die Habitattypen „Anthropogen“ und „Fels (Son)“.

Geringe Ähnlichkeit von weniger als 40 % zeigen der Habitattyp „Anthropogen“ mit allen übrigen Habitattypen mit der Ausnahme von den Habitattypen „Wiese“, „Fels (Son)“ und

„Rinde (Son)“. Die Tardigradenfaunen in dem Habitattyp „Rinde (Son)“ zeigen ebenfalls geringe Übereinstimmung mit den übrigen Habitattypen mit Ausnahme von den Habitattypen „Rinde (Sat)“ und „Fels (Son)“.

	„Fels (Sat)“	„Stubben“	„Waldboden“	„Rinde (Sat)“	„Wiese“	„Laub“	„Fels (Son)“	„Rinde (Son)“
„Stubben“	80,0							
„Waldboden“	76,4	64,2						
„Rinde (Sat)“	69,4	63,8	65,4					
„Wiese“	64,0	75,0	56,6	55,3				
„Laub“	60,9	63,6	61,2	51,2	68,2			
„Fels (Son)“	51,1	53,3	48,0	59,1	62,2	39,0		
„Rinde (Son)“	35,0	26,3	27,9	48,6	36,8	29,4	51,4	
„Anthropogen“	32,6	39,0	34,8	35,0	48,8	32,4	63,2	51,6

Tab. 12: Ähnlichkeit der Tardigradengemeinschaften in den Habitattypen nach SÖRENSEN (in %).

RENKONEN-Zahl

Nach Berechnung der RENKONENSchen Zahl zeigt sich folgendes Bild (Tab. 13):

Hohe Übereinstimmung (mit einer Ausnahme > 50 %) in den Dominanzverhältnissen zeigen die Tardigradenzönosen in den Habitattypen „Fels (Sat)“, „Stubben“, „Waldboden“, „Rinde (Sat)“. Ebenfalls hohe Übereinstimmung (> 50 %) zeigt der Habitattyp „Stubben“ mit den Habitattypen „Waldboden“ und „Wiese“, der Habitattyp „Waldboden“ mit dem Habitattyp „Rinde (Sat)“ und die Habitattypen „Rinde (Son)“ und „Fels (Son)“.

	„Fels (Sat)“	„Stubben“	„Waldboden“	„Rinde (Sat)“	„Wiese“	„Laub“	„Fels (Son)“	„Rinde (Son)“
„Stubben“	64,71							
„Waldboden“	70,03	60,37						
„Rinde (Sat)“	65,74	41,80	57,32					
„Wiese“	42,70	58,60	41,02	40,74				
„Laub“	16,14	34,70	15,85	14,53	40,83			
„Fels (Son)“	25,57	19,90	16,74	39,00	10,02	6,88		
„Rinde (Son)“	22,17	9,21	11,77	35,31	3,11	4,83	61,78	
„Anthropogen“	3,11	7,76	5,05	9,07	6,37	5,52	47,02	46,43

Tab. 13: Ähnlichkeit der Tardigradengemeinschaften in den Habitattypen nach RENKONEN (in %).

Geringe Übereinstimmung (< 20 %) ist zwischen dem Habitattyp „Anthropogen“ und den übrigen Habitattypen festzustellen, mit Ausnahme von der (für den Habitattyp „Anthropogen“) relativ hohen Übereinstimmung mit den Habitattypen „Rinde (Son)“ und „Fels (Son)“. Geringe Übereinstimmung (< 20 %) besteht ebenfalls in den Dominanzverhältnissen des Habitattyps „Rinde (Son)“ zu den übrigen Habitattypen mit Ausnahme der Habitattypen „Rinde (Sat)“ und „Fels (Son)“. Ebenfalls geringe Übereinstimmung in den Dominanzverhältnissen zeigen die Habitattypen „Fels (Son)“ und „Laub“ mit den meisten anderen Habitattypen. Zwischen dem Habitattyp „Laub“ und den Habitattypen „Stubben“ und „Wiese“ und zwischen den Habitattypen „Fels (Son)“ und „Rinde (Sat)“ gibt es eine Übereinstimmung von mehr als 30 %.

WAINSTEIN-Index

Nach Berechnung des WAINSTEIN-Index zeigt sich folgendes Bild (Tab. 14).

Die relativ höchsten Übereinstimmungen (> 27 %) zeigen die Habitattypen „Waldboden“, „Fels (Sat)“ und „Stubben“. Hohe Übereinstimmung (> 27 %) gibt es auch zwischen den Habitattypen „Wiese“ und „Stubben“ und zwischen dem Habitattyp „Rinde (Sat)“ und den Habitattypen „Waldboden“ und „Fels (Sat)“. Relativ hoch ist die Übereinstimmung zwischen den Tardigradengemeinschaften in den Moosen des Habitattyps „Fels (Son)“ und den Habitattypen „Rinde (Son)“ (21,39 %) und „Anthropogen“ (21,70 %).

	„Fels (Sat)“	„Stubben“	„Waldboden“	„Rinde (Sat)“	„Wiese“	„Laub“	„Fels (Son)“	„Rinde (Son)“
„Stubben“	43,14							
„Waldboden“	43,25	28,51						
„Rinde (Sat)“	34,93	19,59	27,84					
„Wiese“	20,09	35,16	16,19	15,58				
„Laub“	7,06	16,19	6,99	5,00	21,12			
„Fels (Son)“	8,77	7,24	5,29	16,35	4,53	1,67		
„Rinde (Son)“	4,70	1,40	1,91	11,35	0,70	0,83	21,39	
„Anthropogen“	0,60	1,88	1,06	1,92	2,06	1,07	21,70	16,15

Tab. 14: Ähnlichkeit der Tardigradengemeinschaften in den Habitattypen nach WAINSTEIN (in %).

Sehr geringe Übereinstimmung (< 5 %) zeigen die Tardigradenzönosen in den Habitattypen „Rinde (Son)“ und „Anthropogen“ mit den übrigen Habitattypen. Ausnahmen hiervon sind die Habitattypen „Rinde (Sat)“ und „Rinde (Son)“ (11,35 %), sowie die Habitattypen „Anthropogen“ und „Rinde (Son)“ (16,15 %). Ebenfalls geringe Übereinstimmung (< 10 %) sind zwischen dem Habitattyp „Laub“ und den übrigen Habitattypen mit Ausnahme der

Habitattypen „Stubben“ (16,19 %) und „Wiese“ (21,12 %) festzustellen. Der Habitattyp „Fels (Son)“ zeigt ebenfalls geringe Übereinstimmung ($< 10\%$) mit den anderen Habitattypen. Ausnahme hiervon ist die relativ hohe Übereinstimmung zwischen diesem Habitattyp und dem Habitattyp „Rinde (Sat)“ (16,35 %).

Da der WAINSTEIN-Index Werte zwischen 0 und 100 annehmen kann, ist die Übereinstimmung zwischen den Habitattypen insgesamt relativ gering.

Clusteranalyse

Mit Hilfe der Clusteranalyse wurden die verschiedenen Habitattypen nach Ähnlichkeiten ihrer Tardigradenzönosen zusammengefaßt (Abb. 29).

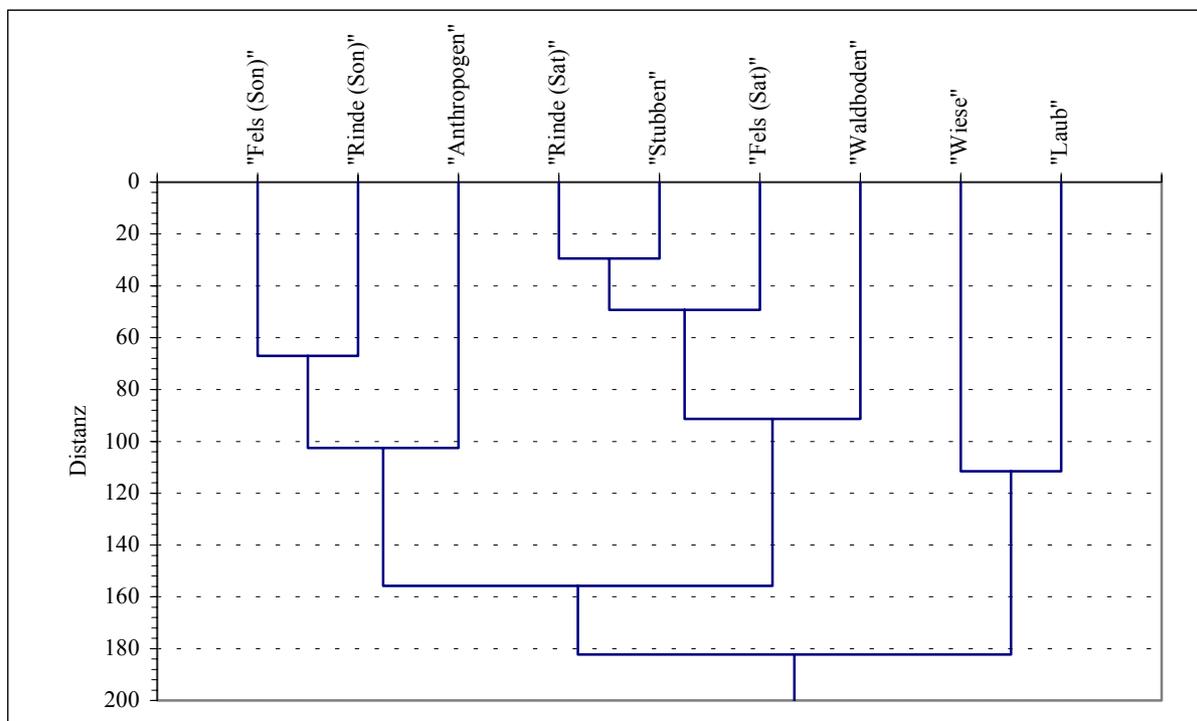


Abb. 29: Clusteranalyse der Ähnlichkeit der Tardigradenzönosen der verschiedenen Habitattypen. Verwendet wurde die Agglomerationsmethode der Kompletten Verbindung.

Insgesamt sind drei Gruppen zu unterscheiden. Die erste Gruppe wird von den Habitattypen „Laub“ und „Wiese“ gebildet. Sie weisen eine hohe Distanz zueinander, aber auch die höchsten Distanzen zu allen anderen Habitattypen auf. Die zweite Gruppe umfaßt die Habitattypen „Rinde (Sat)“, „Stubben“, „Fels (Sat)“ und „Waldboden“. Dabei zeigen die Habitattypen „Rinde (Sat)“ und „Stubben“ die größte Ähnlichkeit, die in größerer Distanz zu den beiden anderen Habitattypen stehen. Die dritte Gruppe wird durch die Habitattypen „Rinde (Son)“, „Fels (Son)“ und „Anthropogen“ gebildet. Im Vergleich zu dem Habitattyp „Anthropogen“ weisen die Habitattypen „Rinde (Son)“ und „Fels (Son)“ untereinander eine

höhere Ähnlichkeit auf. Die Habitattypen der Gruppen zwei und drei sind sich näher als die beiden Habitattypen der ersten Gruppe.

Artendiversität (SHANNON-Index und Eveness)

Da man mit der Berechnung des SHANNON-Index nicht erkennen kann, ob sein Wert durch gleichmäßige Verteilung der Individuen auf wenige Arten oder durch eine hohe Artenzahl mit jeweils unterschiedlicher Individuenzahl zustande gekommen ist, verwendet man als Vergleichsmaß die Eveness (MÜHLENBERG 1993). Eine Übersicht über beide Werte in den Habitattypen, der Summe der Habitattypen und der Gesamtzönose im Untersuchungsgebiet gibt Tabelle 15.

Die Artendiversität in den verschiedenen Habitattypen variiert nach dem SHANNON-Index zwischen $H_S = 1,59$ im Habitattyp „Anthropogen“ und $H_S = 2,26$ im Habitattyp „Laub“. Relativ niedrige Werte wurden in den Habitattypen „Anthropogen“, „Rinde (Sat)“, „Fels (Son)“ und „Fels (Sat)“, relativ hohe Werte in den Moosen der Habitattypen „Waldboden“, „Wiese“ und „Laub“. Dazwischen liegen die Werte von den Habitattypen „Rinde (Son)“ und „Stubben“. Für die Summe der Habitattypen ergibt sich mit $H_S = 2,78$ ein deutlich höherer Index-Wert, in allen 180 mit Tardigraden besetzten Proben sogar von 2,93. Die höheren Werte der Habitattypen insgesamt und der Gesamtzönose sind auf die deutlich höhere Artenzahl (51 Arten in den Habitatstypen insgesamt und 52 Arten in der Gesamtzönose) zurückzuführen. Jedoch ist beim SHANNON-Index eine höhere Artenzahl nicht grundsätzlich gleichbedeutend mit höheren Indexwerten, wie dies an der gleichen Artenzahlen bei ungleichen Indexwerten für die Habitatstypen „Waldboden“ und „Fels (Sat)“ deutlich wird. Mit der Berechnung der Eveness, in der der tatsächliche SHANNON-Indexwert in Beziehung zu dem (aufgrund der Artenzahl bei größtmöglicher Gleichverteilung) maximal möglichen

Habitattyp	Anzahl der Proben	Anzahl der Arten	SHANNON-Index (H_S)	Habitattyp	Eveness (E_S)
„Anthropogen“	15	18	1,59	„Fels (Sat)“	0,53
„Fels (Son)“	14	23	1,65	„Fels (Son)“	0,54
„Fels (Sat)“	15	27	1,74	„Anthropogen“	0,56
„Rinde (Sat)“	15	23	1,75	„Rinde (Sat)“	0,57
„Rinde (Son)“	14	23	1,92	„Stubben“	0,61
„Stubben“	14	23	1,94	„Waldboden“	0,62
„Waldboden“	14	27	2,03	„Wiese“	0,70
„Wiese“	14	25	2,23	„Rinde (Son)“	0,73
„Laub“	15	20	2,26	„Laub“	0,76
Habitattypen	130	51	2,78	Habitattypen	0,71
Gesamtzönose	180	52	2,93	Gesamtzönose	0,74

Tab. 15: SHANNON-Index (H_S) und Eveness (E_S) in den verschiedenen Habitattypen, den Habitattypen insgesamt und der Gesamtzönose. Die Habitattypen sind nach zunehmender Artendiversität angeordnet. Außerdem sind die Anzahl der Proben und der jeweils festgestellten Arten angegeben.

SHANNON-Indexwert in Beziehung gesetzt wird, wird deutlich, daß in den Habitattypen insgesamt ($E_S = 0,71$) und der Gesamtzönose ($E_S = 0,74$) Werte erreicht werden, die auch für die Habitattypen mit relativ hohen Evennesswerten gelten („Rinde (Son)“, „Wiese“ und „Laub“). Durch die Berechnung der Evenness bestätigt sich die relativ geringe Artendiversität in den Habitaten „Anthropogen“, „Rinde (Sat)“, „Fels (Son)“ und „Fels (Sat)“. Eine deutliche höhere Artendiversität als bei der Berechnung des SHANNON-Index zeigt der Habitattyp „Rinde (Son)“; die Habitattypen „Waldboden“ und „Stubben“ zeigen hingegen eine geringere Artendiversität.

Nach beiden Indices besitzt der Habitattyp „Laub“ die höchste Artendiversität. Die hohe Artendiversität in diesem Habitattyp bei einer relativ geringen Artenzahl wird durch eine größere Gleichverteilung der Arten bedingt. Es fehlen in diesem Habitattyp, ebenso wie im Habitattyp „Wiese“, eudominante Arten.

4.2. Populationsdynamiken in *Rhytidiadelphus squarrosus*

Vom 1. November 1999 bis zum 15. November 2001 wurden 9295 Tardigraden und 358 Eier oder Exuvien festgestellt, die sich auf 19 Arten verteilten (vgl. Tab. 25, S. 98). Dies waren *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Diphascon pingue*, *Diphascon rugosum*, *Diphascon bullatum*, *Diphascon higginsi*, *Diphascon nobilei*, *Diphascon oculatum*, *Diphascon prorsirostre*, *Hypsibius pallidus*, *Hypsibius scabropygus*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius* cfr *convergens*, *Isohypsibius prosostomus*, *Isohypsibius pappi*, *Minibiotus* cfr *scopulus*, *Minibiotus* cfr *poricinatus* und *Milnesium tardigradum*.

Bei *Rhytidiadelphus squarrosus* war das Verhältnis von a-, b- und c-Schicht 3 : 3 : 1. Die einzelnen Moosstengel sind gestreckt 6 - 10 cm lang. Das Moos ist vom Erdboden aus gemessen 3 - 4 cm hoch. Während a- und b-Schicht gut auf Tardigraden untersucht werden konnte, war die Suche in der c-Schicht durch die anhaftenden Erdpartikel und Steinchen erschwert.

Jede Probe umfaßte eine Fläche von ca. 1,5 cm². Die Abundanz schwankte von 2 Ind./Probe bis zu 125 Ind./Probe. Dies entspricht einer Abundanz von 1,3 - 83,3 Ind./cm². Aufgrund der ungleichmäßigen Verteilung der Tardigraden innerhalb der Untersuchungsstelle und den daraus resultierenden unterschiedlichen Abundanzen der sechs Proben ergaben sich dann für die 46 Gesamtproben Abundanzen zwischen 59 und 323 Ind./Probe, was einer Abundanz von 5,6 - 30,5 Ind./cm² für die Gesamtzönose der Untersuchungsstelle entspricht. Diese Werte liegen in dem Bereich der Maximalabundanzen der faunistisch-ökologischen Untersuchung (vgl. Tab. 6, S. 46 und Tab. 8, S. 50). Der Mittelwert lag bei 34 ± 22 Ind./Probe und bei 208

± 58 Ind./Gesamtprobe. Somit ist das untersuchte Wiesenmoos als relativ tardigradenreich anzusehen. Dabei muß jedoch beachtet werden, daß zu manchen Zeitpunkten auch geringe Abundanzwerte erreicht wurden (Minimum: 5,6 Ind./cm²).

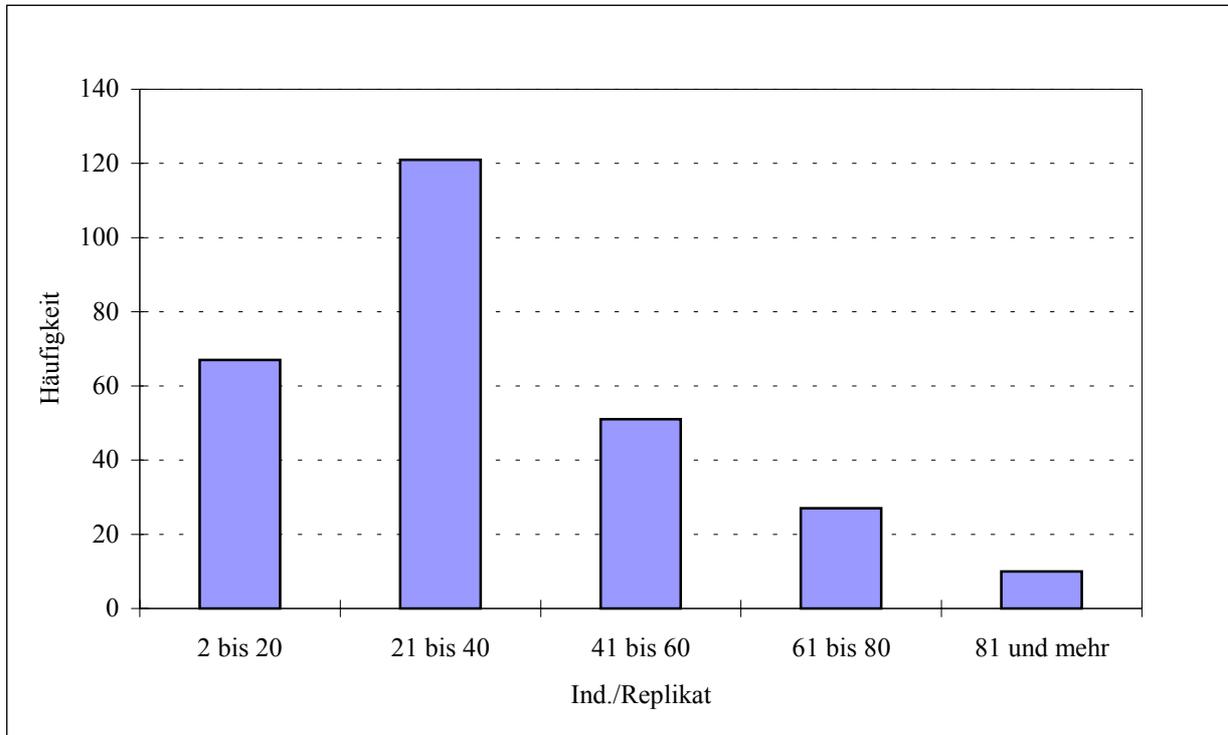


Abb. 30: Häufigkeit der Proben (n = 276) mit 2-20, 21-40, 41-60, 61-80 und 81 und mehr Ind./Probe.

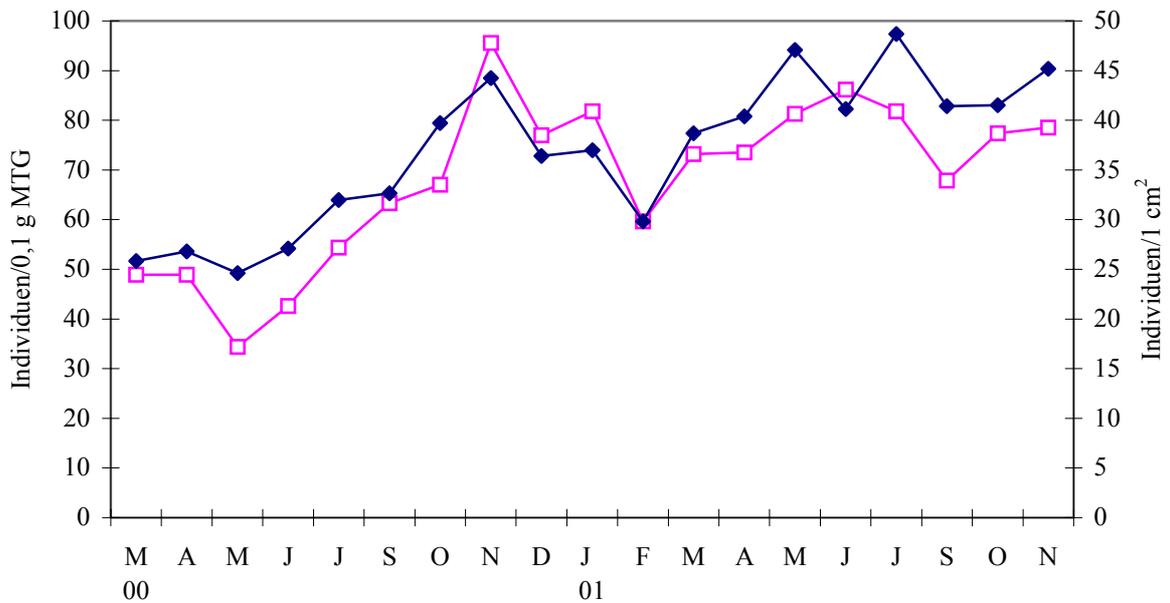


Abb. 31: Vergleich der Anzahl Ind./cm² (schwarze Raute) mit der Anzahl der Ind./0,1 g Moostrockengewicht (MTG) (helles Quadrat) der a- und der b- Schicht. Der Vergleich bezieht sich auf den Zeitraum März 2000 bis November 2001.

Abbildung 30 verdeutlicht, daß die Proben mit sehr hohen Abundanzen relativ selten waren. Es gab nur sechs Proben mit mehr als 100 Ind./Probe. Die große Differenz zwischen den Maximalabundanzen für eine einzelne Probe mit einer Fläche von ca. 1,5 cm² und der Gesamtprobenfläche von 10,6 cm² deuten darauf hin, daß die Berechnung von Maximalabundanzen aus wenigen cm² auf größere Flächen ungenau ist.

Um zu sehen, ob für die Beschreibung der Entwicklung der Gesamtzönose die Bezugsgröße Fläche oder Gewicht von Bedeutung ist, wurde die Abundanz der Tardigraden in den Proben auf Ind./cm² und auf Ind./g Moostrockengewicht (MTG) umgerechnet. Ein Vergleich beider Werte vom März 2000 bis zum November 2001 zeigt Abbildung 31. Beide Kurven verlaufen fast synchron. Die hohe Übereinstimmung kommt auch bei der Berechnung der Rangkorrelation nach SPEARMAN zum Ausdruck, der bei 0,85 liegt und damit hoch signifikant positiv ist. Es wurde jedoch nur die a- und b-Schicht in Relation gesetzt. Auf die Auswertung der c-Schicht wurde verzichtet, weil sie zuviel Erdpartikel und Steinchen enthielt, die das Ergebnis verfälscht hätten.

4.2.1. Klima

Die Temperaturen im Untersuchungszeitraum (Abb. 32) lagen fast durchgehend über dem langjährigen Mittel. Nur im November 1999, im Juli 2000 und im September 2001 lag das

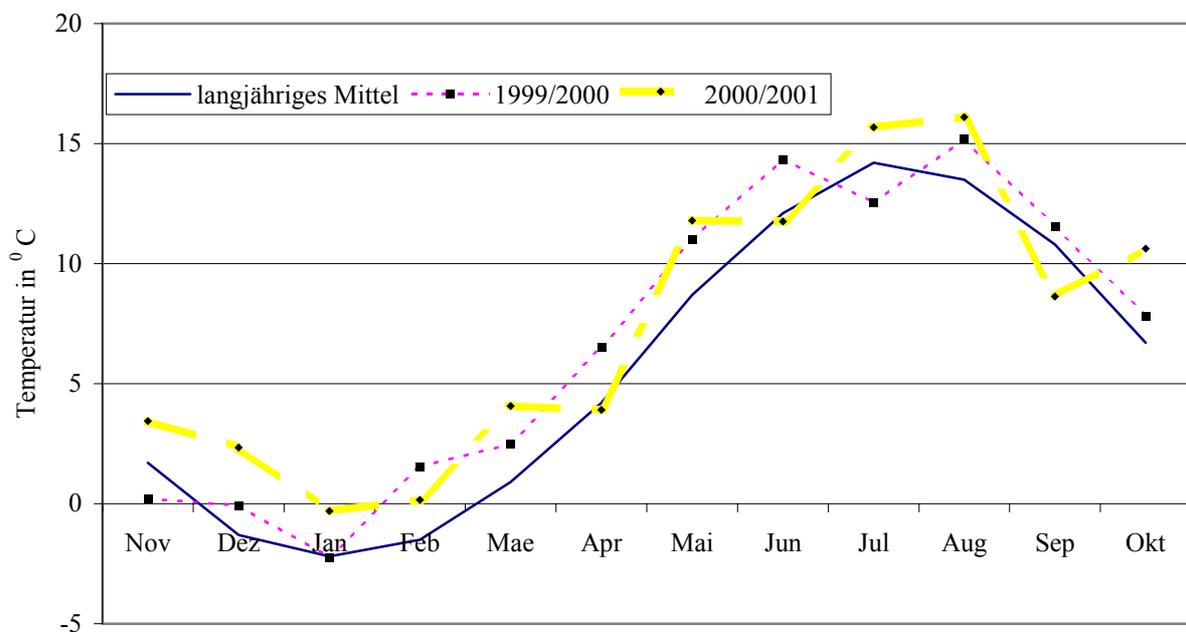


Abb. 32: Monatsmittel der Temperaturen von November 1999 bis zum November 2001 und das langjährige Mittel (Mittelwerte der Jahre 1961-1991), ermittelt in der Wetterstation des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES in Hinterzarten.

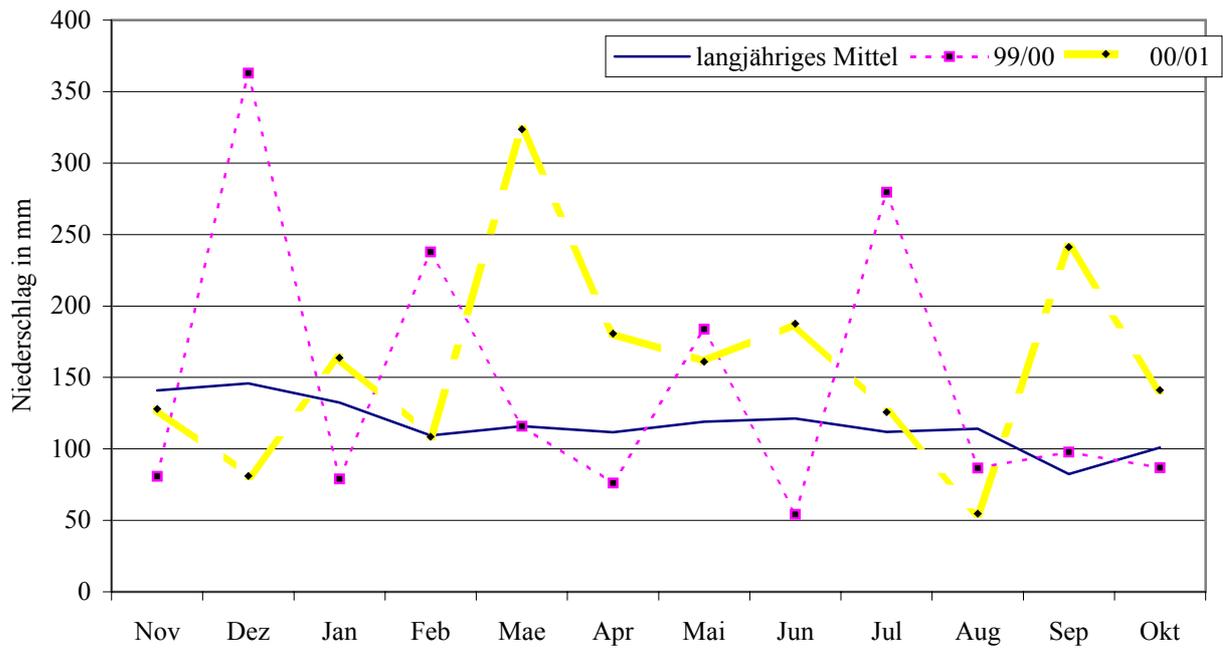


Abb. 33: Monatliche Niederschlagssummen von November 1999 bis zum November 2001 und das langjährige Mittel (Mittelwerte der Jahre 1961-1991), ermittelt in der Wetterstation des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES in Hinterzarten.

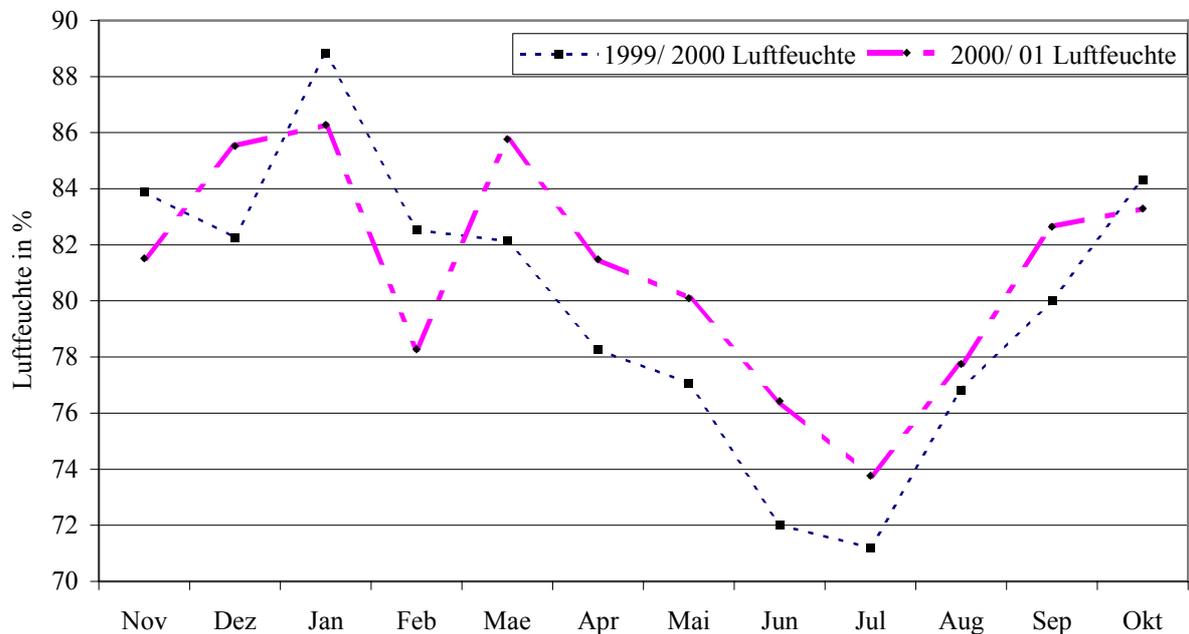


Abb. 34: Monatliches Mittel der Luftfeuchte in den Jahren 1999/2000 und 2000/2001, ermittelt in der Wetterstation des DEUTSCHEN WETTERDIENSTES in Hinterzarten.

Monatsmittel deutlich darunter. Bemerkenswert waren die relativ milden Wintermonate Januar bis März, in denen nur der Januar 2000 mit einem Monatsmittel von $-2,23\text{ }^{\circ}\text{C}$ deutlich unter $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ lag (und damit den Wert des langjährigen Mittels erreichte).

Die Niederschlagsmengen (Abb. 33) im Jahr 1999/2000 lagen mit 1742 mm und im Jahr 2000/2001 mit 1897 mm deutlich über dem langjährigen Mittel von 1406 mm. 1999/2000 waren die Monate Dezember, Februar, Mai und Juli deutlich niederschlagsreicher als das langjährige Mittel, 2000/2001 waren dies die Monate Dezember, März bis Juni und der September.

Die Luftfeuchte (Abb. 34) zeigte in beiden Jahren einen deutlichen Jahresverlauf. Im Winterhalbjahr, welches auf 900 m.ü.M. deutlich ausgeprägt ist und von Oktober bis April dauert, lag die Luftfeuchtigkeit in beiden Jahren über den Werten der Sommermonate Mai bis September. Der für einen Wintermonat geringe Wert (78 % Luftfeuchte) im Februar 2001 ergab sich aus einer 15-tägigen Trockenperiode mit nur 15 mm Niederschlag.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das Klima im Untersuchungszeitraum deutlich wärmer und niederschlagsreicher war als nach dem langjährigen Mittel zu erwarten gewesen wäre. Die Luftfeuchte erreicht mit Werten zwischen 72 % und 89 % das ganze Jahr über hohe Werte, wobei im Winterhalbjahr (Oktober bis April) die Werte höher waren als im übrigen Jahr.

4.2.2. Entwicklung der Gesamtzönose

Im folgenden wird die Entwicklung der Gesamtzönose und der zehn Arten dargestellt, die zumindest einen Monat im Untersuchungszeitraum eine Dominanz von $\geq 3\%$ hatten (vgl. Abb. 36). Zur Darstellung der Entwicklung der Gesamtzönose (Abb. 35) und der einzelnen Arten (Abb. 37 a - j) wurden die Ergebnisse zweier Proben zu einem Monatsergebnis zusammengefaßt. Die Individuenzahlen beziehen sich somit auf eine Fläche von ca. $21,2\text{ cm}^2$. Die Gesamtzahl der Tardigraden in *Rhytidiadelphus squarrosus* nahm zunächst von November 1999 bis zum Januar 2000 stark ab (Abb. 35). Im Januar 2000 wurde mit 154 Tieren der geringste Monatswert insgesamt gezählt. Die Zahl der Tiere stieg im Februar 2000 an und fiel dann in den Monaten April und Mai leicht ab. Erst in den Monaten Oktober und November 2000 stieg ihre Zahl noch einmal stark an und erreichte im November 2000 mit 512 den höchsten Wert für das Jahr 2000. Anschließend fielen die Werte bis in den Februar 2001 ab, in diesem Monat wurde mit 345 Individuen der niedrigste Wert für das Jahr 2001 ermittelt. Die Werte lagen jedoch deutlich über den Werten des Vorjahres. Im Jahr 2001 erfolgte der Frühjahrsanstieg erst im März. Wie im Jahr davor lagen die Werte im

Frühsommer (Juni) leicht unter denen im Frühjahr. Der Juli 2001 brachte den höchsten Wert (554 Individuen) während der Untersuchung. In den Herbstmonaten von September bis November 2001 waren die Anzahlen hoch, lagen aber im Gegensatz zum Jahr davor nicht über den Werten des Frühjahres.

Betrachtet man die Entwicklung der Tardigradenzönose bezogen auf Ind./0,1 g MTG, so ergab sich ein ähnliches Bild zwischen März 2000 und November 2001 (Abb. 31, S. 61). Auch bei dieser Messweise zeigte sich eine deutliche Steigerung der Individuendichte im Verlauf des Jahres 2000 bis zum November, dann ein Rückgang der Population bis Februar 2001, anschließend ein deutlicher Anstieg bis zum Mai 2001. Wenn auch beide Kurven prinzipiell übereinstimmen (siehe Abb. 31), zeigten sich doch Unterschiede im Detail. Von Mai bis Juli 2001 zeigte die Kurve dann einen anderen Verlauf als die Kurve der Ind./cm²; während im Juni 2001 für Ind./0,1 g MTG im Vergleich zu Mai und Juli höhere Werte erreicht wurden, zeigte die Kurve bezogen auf Ind./cm² den entgegengesetzten Trend.

Betrachtet man den prozentualen Anteil der einzelnen Arten an der Tardigradenzönose (Abb. 36), ist zu erkennen, daß im Januar 2000 und von Dezember 2000 bis April 2001 der Anteil von *Macrobotus hufelandi* an der Gesamtzönose unter 40 % lag. Von Dezember bis zum März beider Untersuchungsjahre waren *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius* cfr *convergens* und

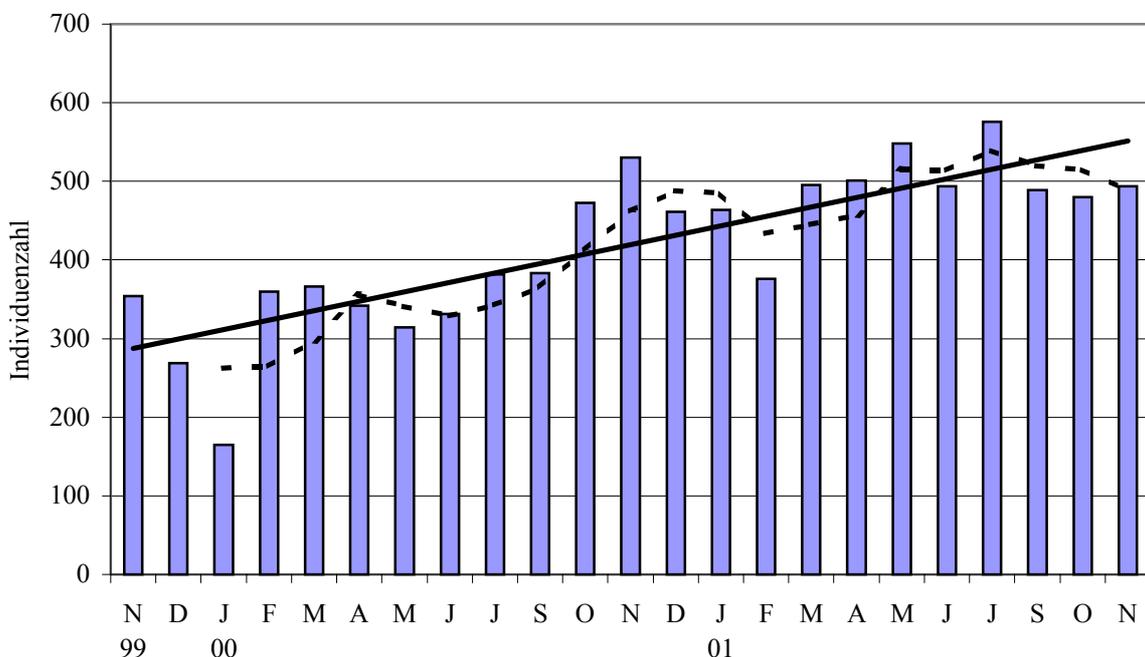


Abb. 35: Entwicklung der Gesamtzönose (Individuen/21,2 cm²/Monat) von November 1999 bis November 2001 in. Die Trendlinie ist für die Entwicklung der Gesamtzönose über den gesamten Untersuchungszeitraum (durchgezogene Linie) und für jeweils drei Monate (gestrichelte Linie) angegeben. Für letztere wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

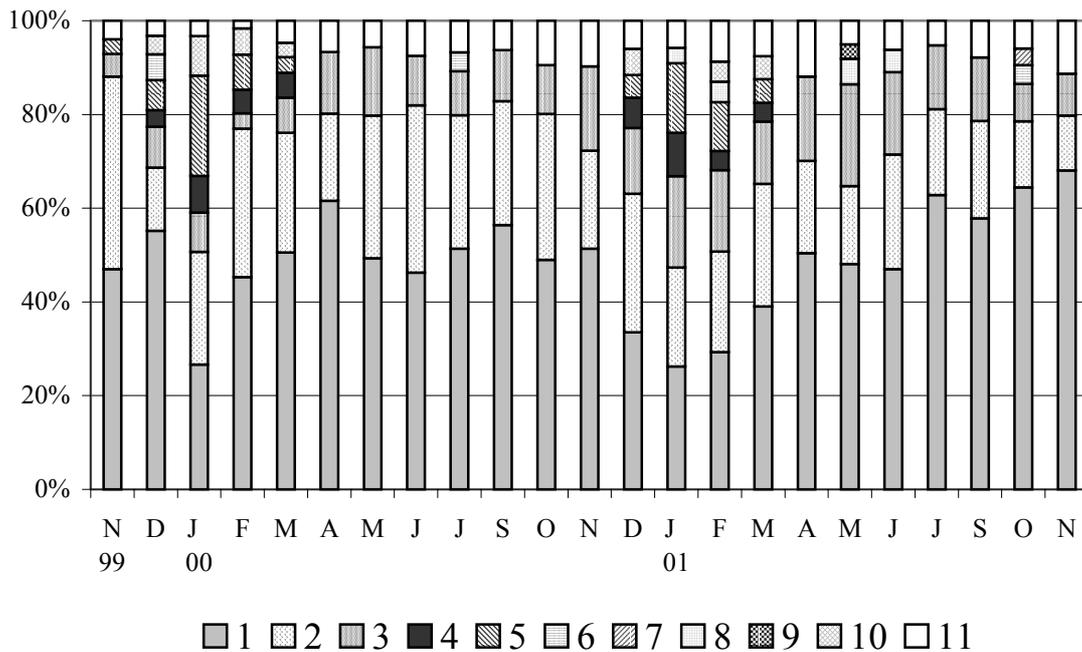


Abb. 36: Prozentualer Anteil der einzelnen Arten an der Tardigradenzönose in *Rhytidiadelphus squarrosus* von November 1999 bis November 2001. Nur Arten mit $\geq 3\%$ Anteil an der Gesamtpopulation sind ausgewiesen. Arten mit $< 3\%$ Anteil an der Gesamtzönose sind als Übrige erfaßt.

1 = *Macrobotus hufelandi*, 2 = *Macrobotus richtersi*, 3 = *Diphascon pingue*, 4 = *Hypsibius dujardini*, 5 = *Hypsibius cfr convergens*, 6 = *Macrobotus harmsworthi*, 7 = *Hypsibius scabropygus*, 8 = *Isohypsibius prosostomus*, 9 = *Hypsibius pallidus*, 10 = *Diphascon rugosum*, 11 = Übrige.

Diphascon rugosum jeweils mit $> 3\%$ an der Gesamtzönose beteiligt. *Diphascon pingue* hatte im ersten Untersuchungsjahr einen insgesamt geringeren Anteil an der Gesamtzönose; bei *Macrobotus richtersi* war dies umgekehrt. *Diphascon oculatum*, *Diphascon prorsirostre* und *Milnesium tardigradum* erreichten zu keinem Zeitpunkt einen Anteil von $> 3\%$. *Hypsibius pallidus* im Mai 2001 und *Hypsibius scabropygus* im Oktober 2001 erreichten diesen Wert einmal. *Isohypsibius prosostomus* war im Januar, Februar, Mai und Juni 2001, *Macrobotus harmsworthi* war im Dezember 1999, Juli 2000 und Oktober 2001 zu $> 3\%$ an der Gesamtzönose beteiligt.

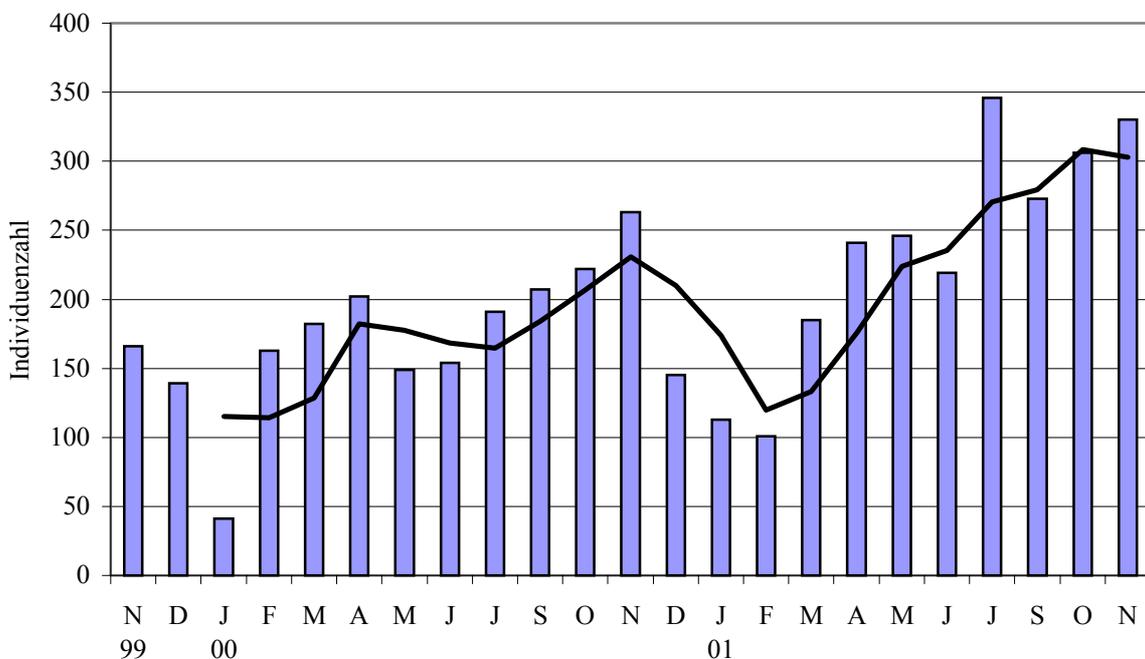
Drei Arten waren über den gesamten Untersuchungszeitraum zu jedem Sammeltermin aufzufinden: *Macrobotus hufelandi*, *Macrobotus richtersi* und *Diphascon pingue*. Der Anteil dieser drei Arten an der Gesamtpopulation lag zwischen 59 % (Januar 2000) und 95 % (Juli 2001). *Macrobotus hufelandi* und *Macrobotus richtersi* waren immer dominant oder eudominant, *Diphascon pingue* war immer dominant oder subdominant. Die übrigen Arten waren meist sporadisch bis subdominant. Ausnahmen hiervon waren *Hypsibius cfr convergens*, welcher in Januar 2000 und im Januar und Februar 2001 dominant war, und *Milnesium tardigradum* und *Diphascon oculatum*, die jeweils nur subzedent bis sporadisch vorkamen.

4.2.3. Populationsentwicklung einzelner Arten

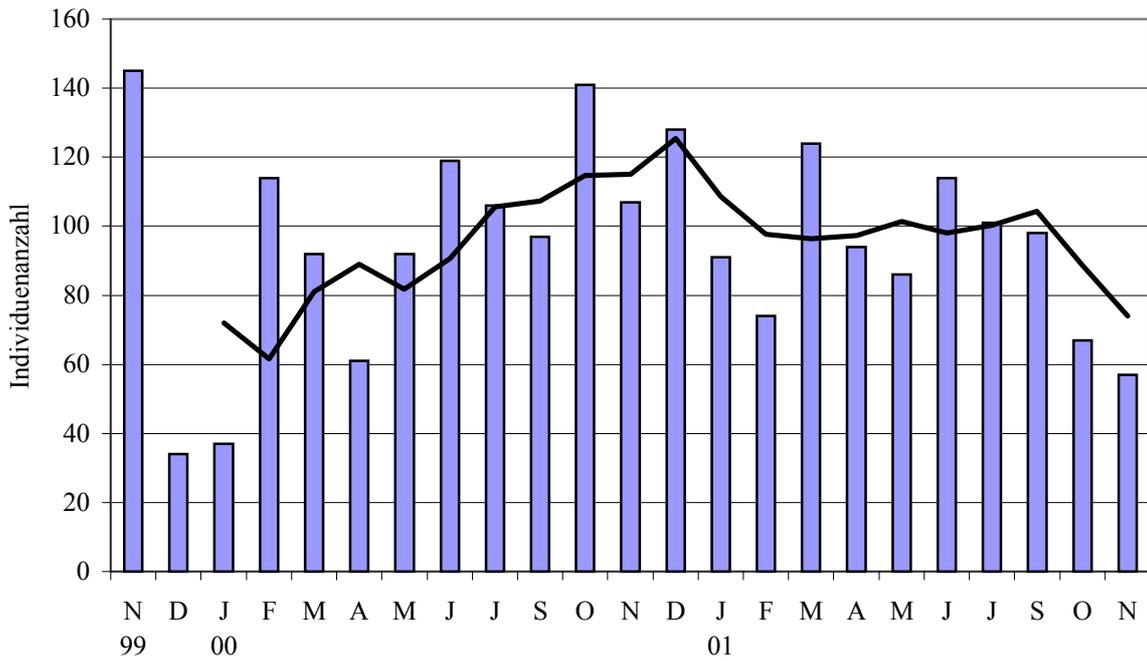
Die 19 Arten (siehe 4.2.) zeigten unterschiedliche Frequenzen. Während einige Arten sehr selten gefunden wurden (*Diphascon bullatum*, *Diphascon nobilei*, *Diphascon higginsi*, *Minibiotus* cfr *scopulus*, *Minibiotus* cfr *poricinctus*, *Isohypsibius pappi*), waren zehn Arten (*Macrobiotus harmsworthi*, *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius pallidus*, *Hypsibius* cfr *convergens*, *Hypsibius scabropygus*, *Isohypsibius prosostomus*, *Diphascon prorsirostre*, *Diphascon rugosum*, *Diphascon oculatum*) zumindestens in jeder dritten Probe anzutreffen. *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascon pingue* konnten bei jeder der 46 Gesamtprobeentnahmen nachgewiesen werden.

Abbildung 37 a - j (Legende auf S. 72) zeigt die Populationsdynamik für zehn Arten: *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Diphascon pingue*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius pallidus*, *Hypsibius* cfr *convergens*, *Hypsibius scabropygus*, *Isohypsibius prosostomus* und *Diphascon rugosum*.

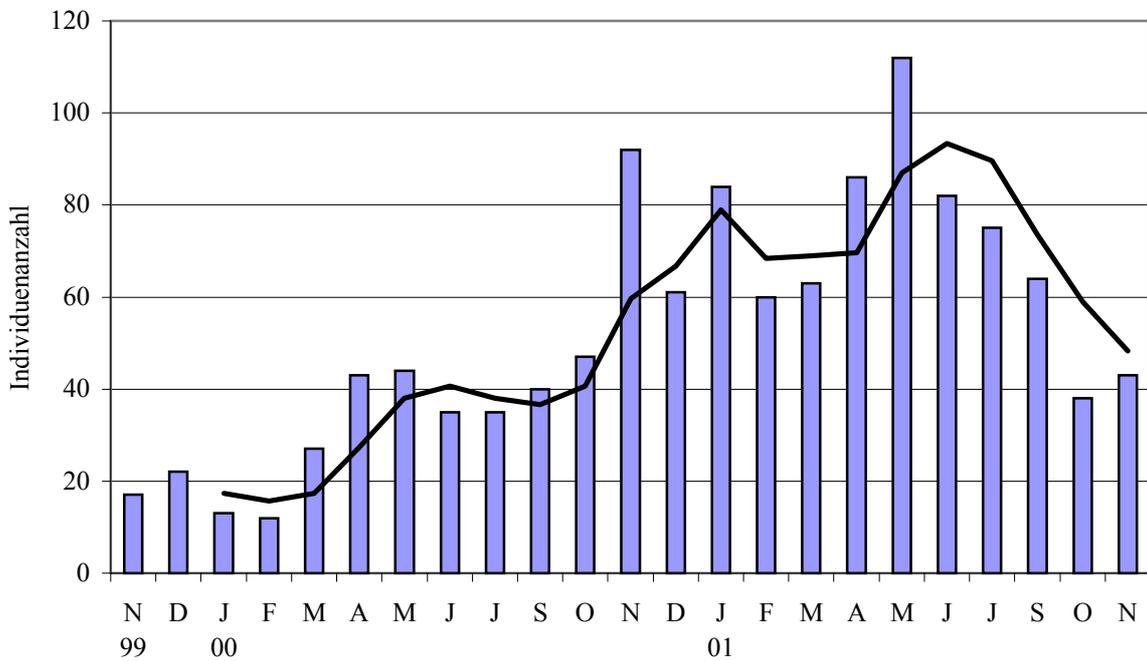
Macrobiotus hufelandi (Abb. 37 a) hatte jeweils in Dezember und Januar, im Jahre 2001 auch im Februar sein geringstes Vorkommen. In den folgenden Monaten nahm die Anzahl der Individuen zu und ging dann im Frühsommer (Mai 2000, Juni 2000 und 2001) wieder leicht zurück. Anschließend erhöhten sich im Verlauf der Herbstmonate September, Oktober und November die Werte; die höchsten Jahreswerte wurden im November 2001 erzielt. Der Juli



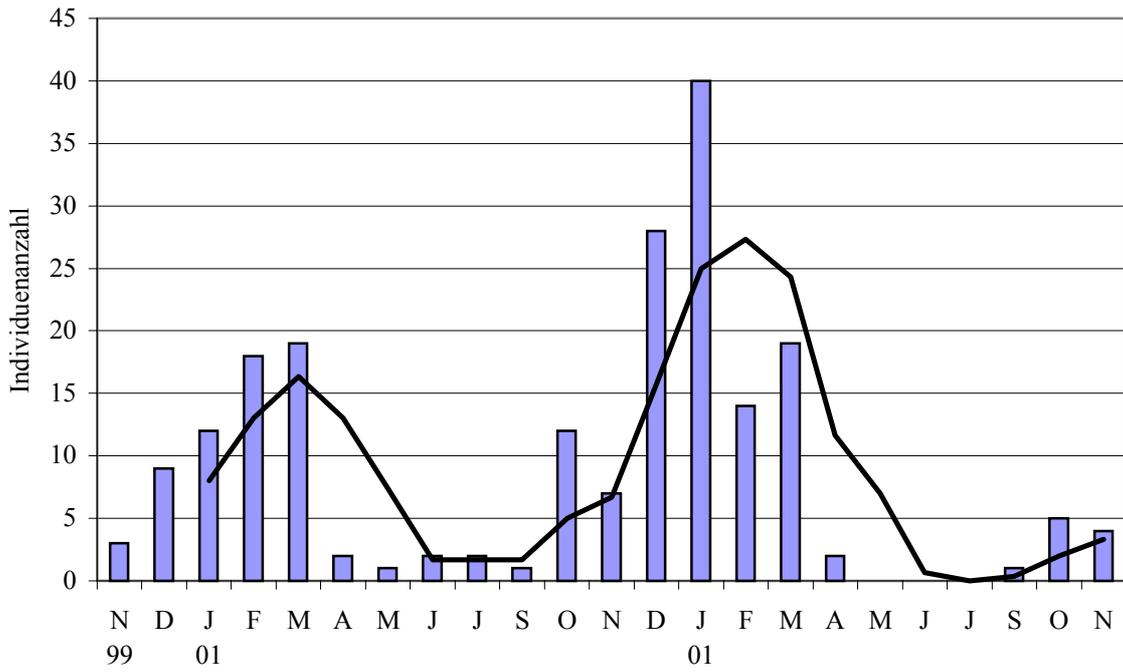
a) *Macrobiotus hufelandi*



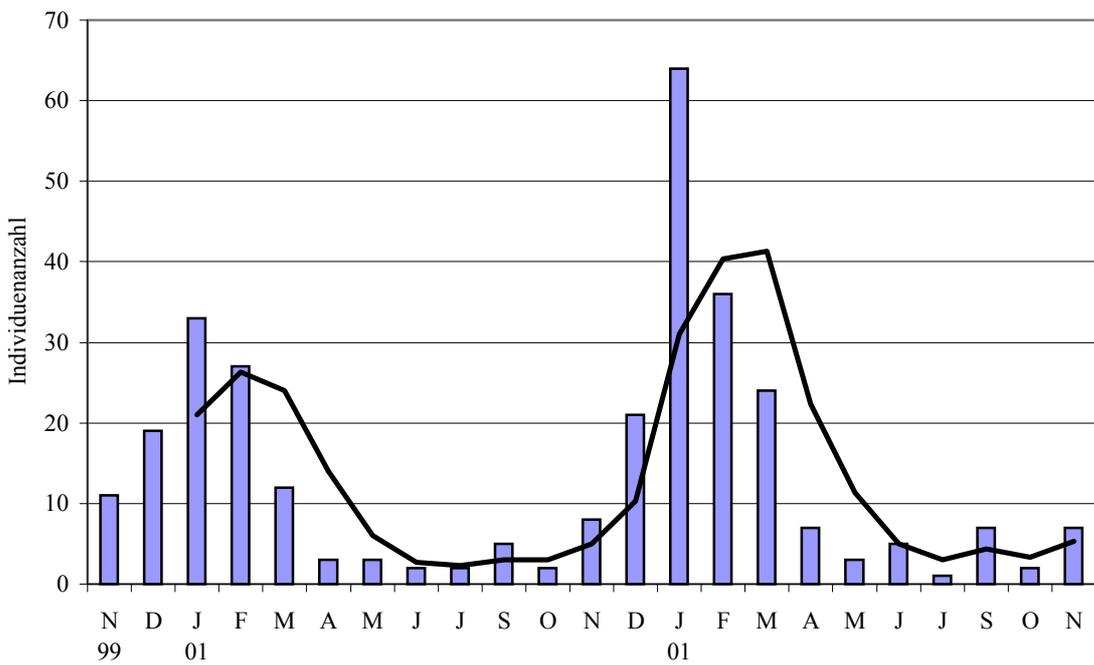
b) *Macrobotus richtersi*



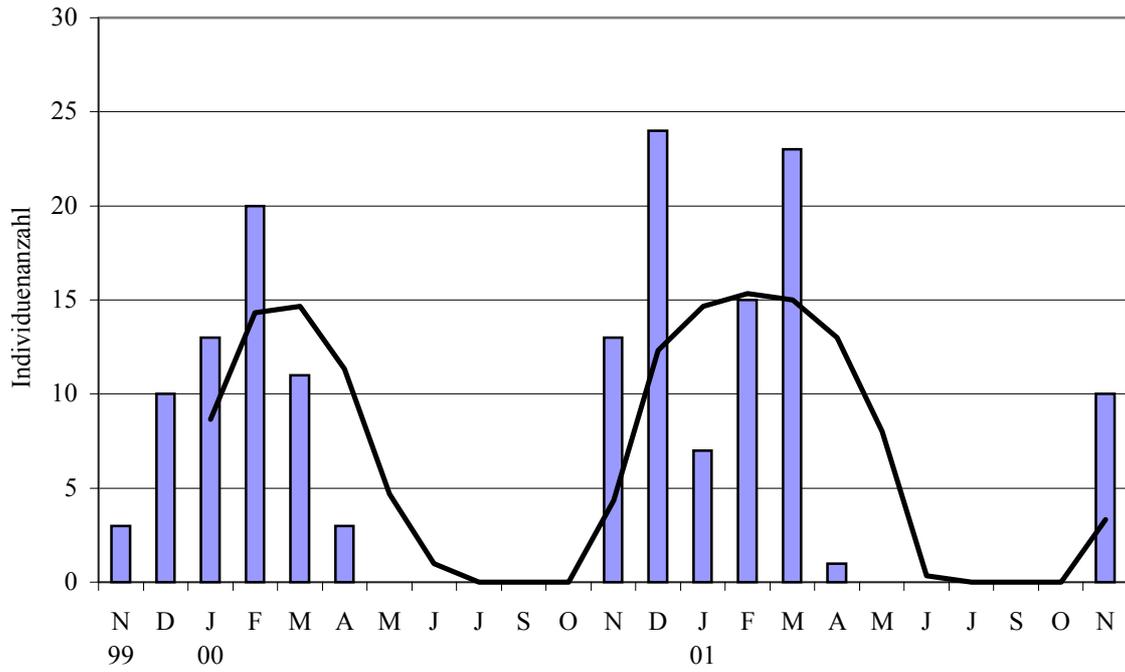
c) *Diphascos pingue*



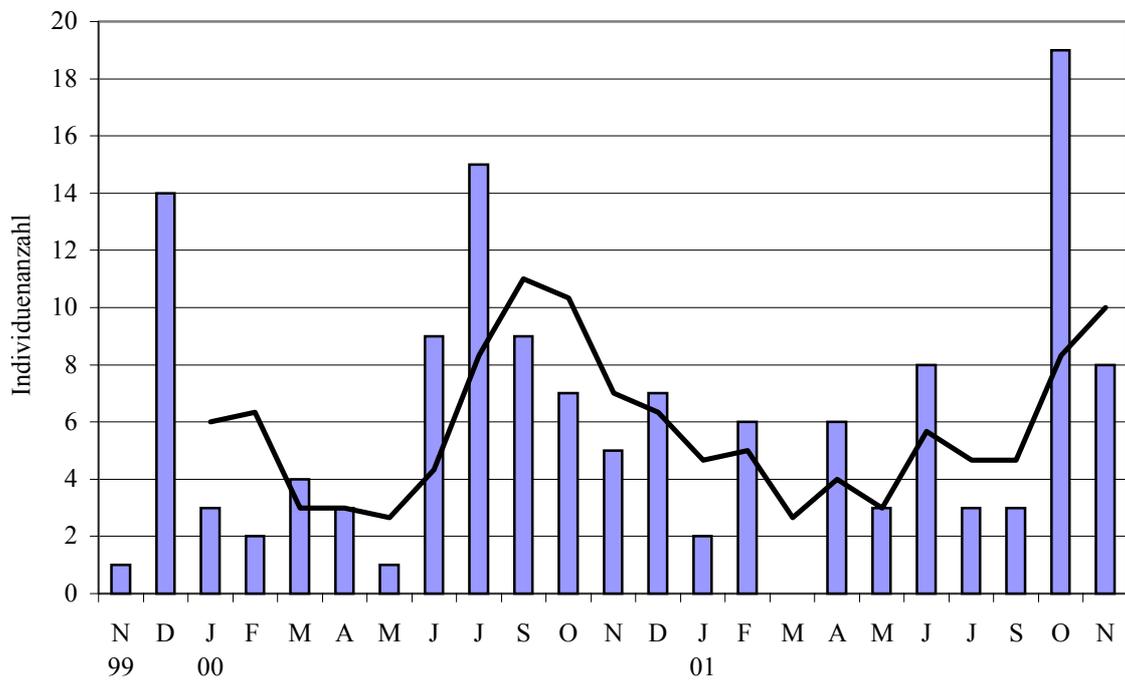
d) *Hypsibius dujardini*



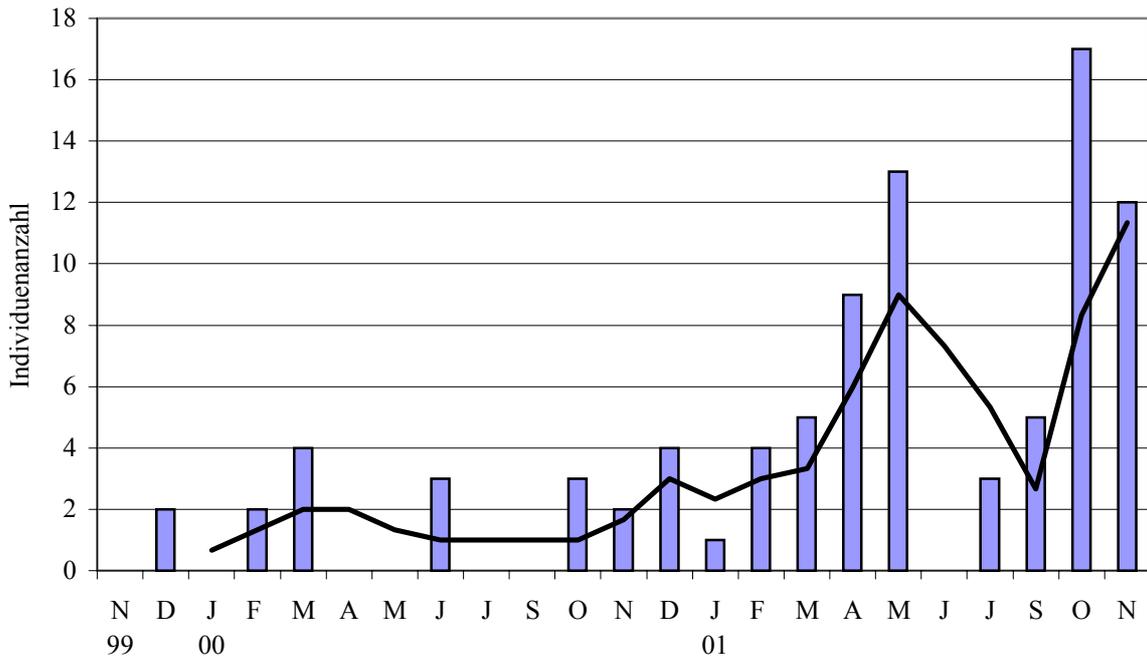
e) *Hypsibius* cfr *convergens*



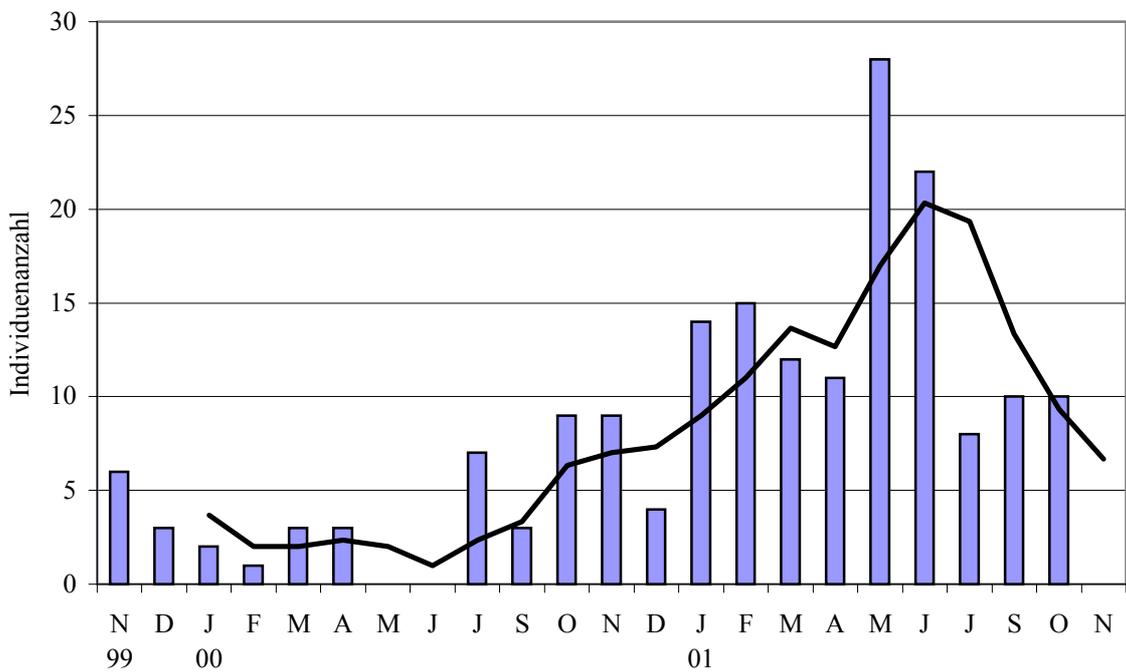
f) *Diphasccon rugosum*



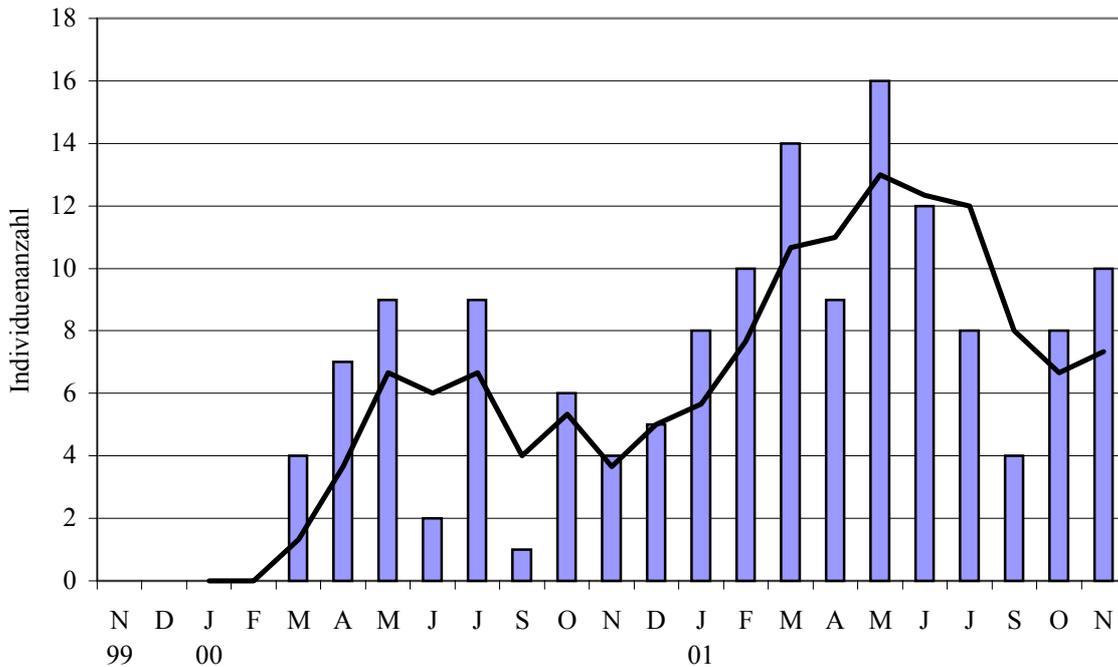
g) *Macrobotus harmsworthi*



h) *Hypsibius scabropygus*



i) *Isohypsibius prosostomus*



j) *Hypsibius pallidus*

Abb. 37 a - j: Populationsdynamik ausgewählter Tardigradenarten vom November 1999 bis November 2001. Die Individuenzahlen beziehen sich jeweils auf 21,2 cm² Moos. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

01 hatte mit 349 Individuen den höchsten Monatswert. Im zweiten Jahr waren mit Ausnahme des Monats Februar sämtliche Monatswerte höher als im Vorjahr.

Macrobiotus richtersi (Abb. 37 b) hatte im November 1999 den höchsten Monatswert (375 Tiere), fiel dann in den Monaten Dezember 1999 und Januar 2000 auf die niedrigsten Monatswerte (34 und 37 Tiere). Die Individuenzahl nahm dann deutlich in den Monaten Februar und März zu, fiel im Mai wieder ab und hatte in der zweiten Jahreshälfte 2000 bis zum Dezember relativ hohe Monatswerte. Im Januar und Februar 2001 war ein deutlicher Rückgang, im März wieder ein deutlicher Anstieg und dann ein erneuter Rückgang im April und Mai zu verzeichnen. Im Jahr 2001 kam es im Juni zu einem weiteren Anstieg; im Vergleich zum Vorjahr gingen anschließend die Zahlen bis zum November deutlich zurück.

Diphyscon pingue (Abb. 37 c) erreichte von November 1999 bis zum Februar 2000 seine geringsten Individuenzahlen (zwischen 12 und 22 Tieren). Die Population stieg dann in den Frühjahrsmonaten an, ging aber im Frühsommer zurück. Vom Herbst 2000 bis zum Januar 2001 war ein deutlicher Anstieg festzustellen. In den Monaten bis März 2001 blieb die Individuendichte auf hohem Niveau (höher als im gesamten Jahr 2000). Wie im Jahr 2000 kam es auch im Frühjahr 2001 (März bis Mai) zu einer Erhöhung der Individuendichte (im Mai 2001 mit dem höchsten Monatswert von 112 Tieren). In den folgenden Monaten sanken

die Monatswerte stark ab; im Oktober 01 wurde der niedrigste Wert (38 Tiere) des Jahres 2001 ermittelt.

Hypsibius dujardini (Abb. 37 d) hatte die höchste Individuendichte in den Monaten Dezember bis März. Diese Art erreichte im Winter 2000/2001 höhere Werte als im Winter zuvor. In den Monaten April bis September wurden nur vereinzelt Exemplare gefunden.

Hypsibius cfr *convergens* (Abb. 37 e) war in beiden Jahre in allen Monaten vorhanden. Die höchsten Individuenzahlen wurden wie bei *Hypsibius dujardini* im Winterhalbjahr (November bis März) erreicht. In beiden Jahren erreichte die Population im Januar ihren Höhepunkt. Im Winter 2000/2001 lag die Populationsdichte deutlich höher als im Jahr davor. Im Januar 2001 war *Hypsibius* cfr *convergens* in der Gesamtzönose subdominant.

Diphascon rugosum (Abb. 37 f) wurde in beiden Jahren von Mai bis Oktober nicht beobachtet. Während die Individuendichte im Winter 1999/2000 einen Anstieg zum Januar 2000 zeigte und anschließenden abfiel, kam es während des Winters 2000/2001 im Januar 2001 zu einer deutlich Abnahme der Abundanz.

Macrobiotus harmsworthi (Abb. 37 g) wurde in allen Monaten mit Ausnahme vom März 2001 gefunden. Die Population dieser Art hatte ihre höchsten Monatswerte im Dezember 1999 (14 Tiere), Juli 2000 (15 Tiere) und im Oktober 2001 (19 Tiere).

Hypsibius scabropygus (Abb. 37 h) wurde von November 1999 bis Januar 2001 nur in wenigen Exemplaren gefunden (höchste Monatswerte waren im März und Dezember 2000 vier Tiere). Im Jahr 2001 stieg die Population zunächst bis zum Mai 2001 auf 13 Tiere, ging dann aber stark zurück (Juni 2001 gar kein Tier) und stieg im Oktober 2001 auf 17 Tiere an.

Isohypsibius prosostomus (Abb. 37 i) wurde im Mai und Juni 2000 und im November 2001 nicht gefunden. Vom Juli 2000 bis zum Mai 2001 stieg die Abundanz an; der Mai 2001 hatte mit 28 Tieren den höchsten Monatswert. In den folgenden Monaten sank die Individuendichte wieder.

Hypsibius pallidus (Abb. 37 j) wurde erst ab März 2000 gefunden. Die höchste Individuendichte im Jahr 2000 wurde mit 9 Tieren im Mai und Juli erreicht. Die Population stieg dann von November 2000 (4 Tiere) bis zum Mai 2001 (16 Tiere) an, fiel dann bis zum September 2001 ab und stieg anschließend wieder.

Aufgrund der geringen Individuenzahl lassen sich keine Aussagen über die Entwicklung der Populationen von *Milnesium tardigradum*, *Diphascon prorsirostre* und *Diphascon oculatum* machen.

Einige Arten konnten nur vereinzelt in Proben nachgewiesen werden. *Minibiotus* cfr *poricinctus* wurde in sechs der 46 Gesamtproben angetroffen, *Isohypsibius pappi* in drei,

Minibiotus cfr *scopulus* in zwei Proben und *Diphascaon higginsi*, *Diphascaon bullatum* und *Diphascaon nobilei* wurden jeweils ein einziges Mal gefunden.

Einen Überblick über die Populationsdynamik der Gesamtzönose sowie *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascaon pingue* gibt Abb. 38. Zusätzlich ist die Summe der Individuenzahl dieser drei immer vorgefundenen Arten dargestellt. Die Entwicklung der Gesamtzönose wird zum überwiegenden Teil durch diese drei Arten bestimmt. Lediglich vom Dezember 2000 bis zum März 2001 hatten die übrigen Arten einen höheren Anteil an der Gesamtzönose (vgl. auch Abb. 36, S. 66).

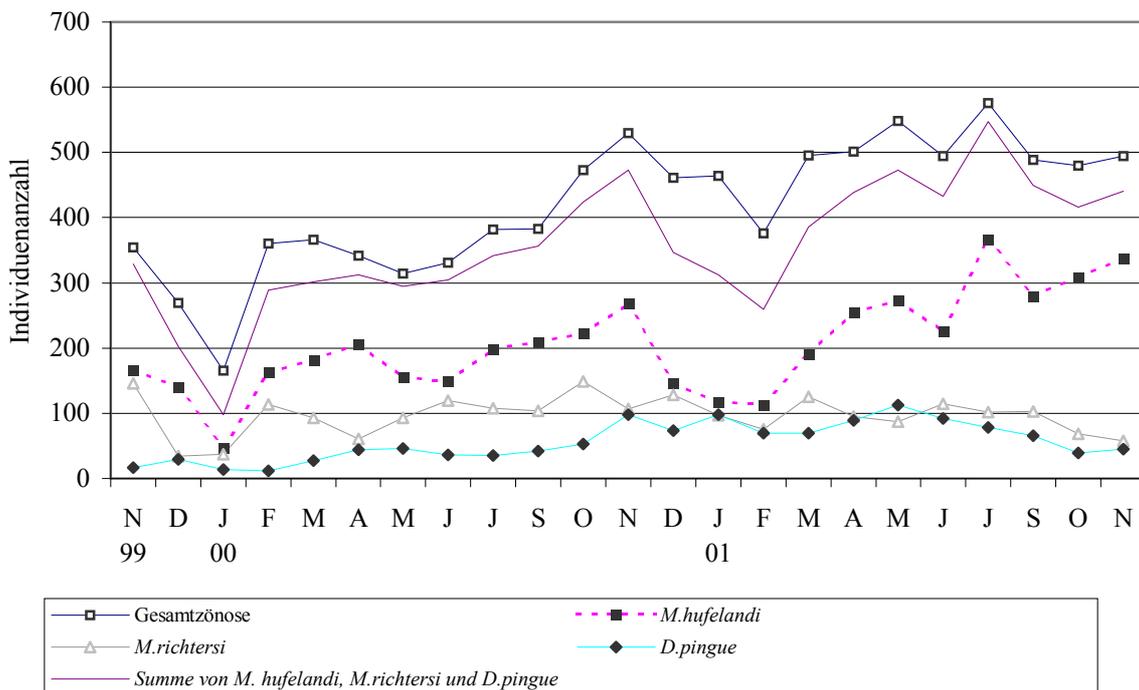


Abb. 38: Populationsdynamik der Gesamtzönose sowie von *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascaon pingue*. Außerdem ist die Summe der Individuenzahl von *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascaon pingue* angegeben.

4.2.4. Populationsentwicklung und Klima

Für die Rangkorrelation der Klimafaktoren wurden die Klimadaten vom 1.10.1999 bis zum 10. Oktober 2001 verwendet und die Anzahl der Tardigraden vom 1.11.1999 bis zum 15. Oktober 2001. Da zweimal im Monat Tardigraden gesammelt und bestimmt wurden, konnten insgesamt jeweils 44 Abundanzwerte und 44 Klimawerte miteinander korreliert werden (im August 2000 und 2001 wurden keine Proben genommen).

Keine signifikante Korrelationen zwischen der Temperatur und der Populationsentwicklung zeigten *Diphascaon pingue*, *Diphascaon prorsirostre*, *Hypsibius scabropygus*, *Hypsibius*

pallidus und *Isohypsiobius prosostomus* (Tab. 16). Signifikante Korrelation ($p < 0,05$) hingegen zeigte die Gesamtzönose und *Macrobiotus richtersi* (mit 15 Tagen vor Sammeldatum hoch signifikant korreliert, $p < 0,01$), *Macrobiotus harmsworthi*, *Diphascon oculatum* und auch *Milnesium tardigradum*. Hoch signifikante positive Korrelationen ($p < 0,01$) wies nur *Macrobiotus hufelandi* auf. *Diphascon rugosum*, *Hypsibius convergens* und *Hypsibius dujardini* wiesen hoch signifikante negative Korrelationen auf ($p < 0,01$).

Hoch signifikante positive Korrelation ($p < 0,01$) mit der Luftfeuchte ergaben sich für *Diphascon rugosum*, *Hypsibius dujardini* und *Hypsibius cfr convergens* (Tab. 17). Signifikant negative Korrelationen ($p < 0,05$) mit der Luftfeuchte zeigten *Macrobiotus hufelandi*, *Diphascon oculatum* und *Hypsibius pallidus*. *Hypsibius scabropygus* zeigte positive signifikante Korrelation ($p < 0,05$) mit der Luftfeuchte 10 - 25 Tagen vor Sammeldatum.

Nur *Hypsibius scabropygus* (mit dem Niederschlag 30 Tagen und 10 - 20 Tagen vor Sammeldatum) und *Isohypsiobius prosostomus* (5 - 15 Tagen vor Sammeldatum) zeigten eine signifikante Korrelation ($p < 0,05$) mit dem Niederschlag (Tab. 18).

Signifikante positive ($p < 0,05$), teilweise hoch signifikante Korrelationen ($p < 0,01$) mit der Anzahl trockener Tagen zeigten *Macrobiotus hufelandi* und *Macrobiotus richtersi*, signifikante negative Korrelationen ($p < 0,05$) hingegen *Hypsibius cfr convergens* (Tab. 19). Die Populationen von *Macrobiotus harmsworthi* (20 und 25 Tage vor Sammeldatum), *Hypsibius pallidus* (15 - 25 Tage und 5 - 20 Tage vor Sammeldatum) zeigten teilweise signifikant

Durchschnittstemperatur der letzten	<i>Macrobiotus hufelandi</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i>	<i>Diphascon pingue</i>	<i>Diphascon oculatum</i>	<i>Hypsibius dujardini</i>	<i>Hypsibius cfr convergens</i>	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	<i>Hypsibius scabropygus</i>	<i>Diphascon prosirostre</i>	<i>Milnesium tardigradum</i>	<i>Isohypsiobius prosostomus</i>	<i>Hypsibius pallidus</i>	<i>Diphascon rugosum</i>	Gesamtzönose
5 Tage	0,54**	0,34*	0,13	0,28*	-0,66**	-0,78**	0,26*	0,07	0,20	0,33*	0,00	0,21	-0,67**	0,27*
10 Tage	0,53**	0,33*	0,16	0,35**	-0,67**	-0,75**	0,28*	0,06	0,19	0,38**	0,05	0,20	-0,66**	0,27*
15 Tage	0,54**	0,35**	0,17	0,34*	-0,68**	-0,74**	0,30*	0,00	0,16	0,35**	0,08	0,18	-0,67**	0,29*
20 Tage	0,58**	0,33*	0,18	0,32*	-0,66**	-0,70**	0,31*	-0,01	0,16	0,29*	0,11	0,15	-0,66**	0,31*
25 Tage	0,58**	0,33*	0,21	0,34*	-0,64**	-0,71**	0,30*	0,02	0,21	0,26*	0,12	0,15	-0,67**	0,31*
30 Tage	0,58**	0,30*	0,22	0,33*	-0,65**	-0,71**	0,29*	0,01	0,23	0,26*	0,12	0,14	-0,67**	0,30*
10-20 Tage	0,58**	0,33*	0,19	0,31*	-0,59**	-0,64**	0,32*	-0,06	0,12	0,25	0,14	0,13	-0,61**	0,32*
5-15 Tage	0,52**	0,31*	0,16	0,35**	-0,66**	-0,69**	0,31*	-0,05	0,13	0,34*	0,12	0,16	-0,64**	0,27*
15-25 Tage	0,57**	0,26*	0,22	0,34*	-0,50**	-0,61**	0,31*	-0,01	0,21	0,12	0,14	0,07	-0,62**	0,29*
5-20 Tage	0,56**	0,30*	0,16	0,32*	-0,63**	-0,67**	0,32*	-0,06	0,12	0,26*	0,11	0,13	-0,62**	0,29*
10-25 Tage	0,58**	0,26*	0,23	0,34*	-0,59**	-0,64**	0,32*	-0,02	0,21	0,17	0,17	0,11	-0,63**	0,30*

Tab. 16: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für die Korrelation der Populationsentwicklung der Gesamtzönose und der einzelnen Arten mit der Durchschnittstemperatur jeweils vor Sammeldatum; n = 44. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

Durchschnittliche Luftfeuchte vor Sammel-Datum	<i>Macrobiotus hufelandi</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i>	<i>Diphascon pingue</i>	<i>Diphascon oculatum</i>	<i>Hypsibius dujardini</i>	<i>Hypsibius cfr convergens</i>	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	<i>Hypsibius scabropygus</i>	<i>Diphascon prosirostre</i>	<i>Milnesium tardigradum</i>	<i>Isohypsibius prosoptomus</i>	<i>Hypsibius pallidus</i>	<i>Diphascon rugosum</i>	Gesamtzönose
5 Tage	-0,21	-0,12	-0,12	-0,32*	0,26*	0,26*	-0,07	-0,19	-0,23	-0,09	-0,23	-0,36**	0,14	-0,21
10 Tage	-0,23	-0,22	-0,07	-0,25*	0,43**	0,46**	-0,06	-0,01	-0,10	-0,13	-0,01	-0,27*	0,42**	-0,12
15 Tage	-0,27*	-0,18	-0,11	-0,23	0,55**	0,54**	-0,13	0,10	-0,03	-0,18	0,02	-0,23	0,51**	-0,09
20 Tage	-0,24	-0,14	-0,16	-0,29*	0,52**	0,48**	-0,19	0,09	-0,11	-0,18	-0,09	-0,33*	0,48**	-0,08
25 Tage	-0,32*	-0,23	-0,16	-0,27*	0,54**	0,58**	-0,15	0,11	-0,09	-0,16	-0,04	-0,33*	0,55**	-0,12
30 Tage	-0,36**	-0,18	-0,20	-0,25*	0,58**	0,61**	-0,10	0,14	-0,14	-0,16	-0,07	-0,34*	0,58**	-0,10
10-20 Tage	-0,17	-0,19	-0,05	-0,16	0,43**	0,40**	-0,13	0,23	0,02	-0,09	-0,07	-0,19	0,41**	-0,02
5-15 Tage	-0,32*	-0,19	-0,08	-0,17	0,50**	0,53**	-0,19	0,13	0,05	-0,20	0,05	-0,14	0,52**	-0,08
15-25 Tage	-0,24	-0,22	-0,23	-0,24	0,37**	0,47**	-0,12	0,18	-0,20	-0,07	-0,06	-0,33*	0,54**	-0,07
5-20Tage	-0,25*	-0,16	-0,12	-0,20	0,46**	0,46**	-0,19	0,16	-0,02	-0,17	-0,06	-0,22	0,46**	-0,05
10-25 Tage	-0,23	-0,16	-0,17	-0,17	0,50**	0,50**	-0,14	0,26*	-0,06	-0,06	-0,02	-0,27*	0,56**	-0,01

Tab. 17: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für die Korrelation der Populationsentwicklung der Gesamtzönose und der einzelnen Arten mit der durchschnittlichen Luftfeuchte jeweils vor Sammeldatum; n = 44. *p < 0,05; **p < 0,01.

Niederschlag der letzten	<i>Macrobiotus hufelandi</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i>	<i>Diphascon pingue</i>	<i>Diphascon oculatum</i>	<i>Hypsibius dujardini</i>	<i>Hypsibius cfr convergens</i>	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	<i>Hypsibius scabropygus</i>	<i>Diphascon prosirostre</i>	<i>Milnesium tardigradum</i>	<i>Isohypsibius prosoptomus</i>	<i>Hypsibius pallidus</i>	<i>Diphascon rugosum</i>	Gesamtzönose
5 Tage	0,13	0,15	0,02	0,01	-0,06	-0,18	0,07	0,07	0,02	0,13	-0,08	-0,05	-0,21	0,04
10 Tage	0,11	0,18	0,09	0,04	0,00	-0,09	0,07	0,06	0,04	0,16	0,01	0,05	-0,10	0,17
15 Tage	0,00	-0,01	0,03	0,06	0,09	0,04	0,05	0,09	0,11	0,13	0,16	0,04	-0,01	0,09
20 Tage	0,01	-0,04	0,02	0,02	0,10	0,00	0,13	0,16	0,17	0,21	0,11	0,03	0,02	0,07
25 Tage	0,00	-0,06	0,07	0,05	0,07	0,06	0,07	0,16	0,14	0,21	0,12	0,06	0,13	0,10
30 Tage	-0,03	-0,08	0,09	0,09	0,16	0,11	0,10	0,26*	0,24	0,15	0,18	0,10	0,17	0,10
10-20 Tage	0,05	-0,19	0,04	0,00	0,06	0,06	0,21	0,25*	0,22	0,20	0,23	0,08	0,15	0,05
5-15 Tage	-0,02	-0,01	0,01	0,01	0,20	0,17	-0,04	0,14	0,14	0,14	0,27*	0,08	0,20	0,15
15-25 Tage	0,04	-0,01	0,18	0,07	-0,03	0,09	0,05	0,23	0,07	0,11	0,08	0,09	0,22	0,17
5-20Tage	0,03	0,01	0,05	0,00	0,12	0,07	0,09	0,20	0,17	0,20	0,24	0,10	0,17	0,18
10-25 Tage	-0,04	-0,06	0,10	0,02	0,14	0,14	0,02	0,23	0,17	0,11	0,16	0,05	0,24	0,11

Tab. 18: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für die Korrelation der Populationsentwicklung der Gesamtzönose und der einzelnen Arten mit dem Niederschlag jeweils vor Sammeldatum; n = 44. *p < 0,05.

Anzahl trockener Tagen in den letzten	<i>Macrobiotus hufelandi</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i>	<i>Diphascon pingue</i>	<i>Diphascon oculatum</i>	<i>Hypsibius dujardini</i>	<i>Hypsibius cfr. convergens</i>	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	<i>Hypsibius scabropygus</i>	<i>Diphascon prorostre</i>	<i>Milnesium tardigradum</i>	<i>Isohypsibius prosostomus</i>	<i>Hypsibius pallidus</i>	<i>Diphascon rugosum</i>	Gesamtzönose
5 Tagen	-0,07	0,02	-0,09	0,04	0,26*	0,15	-0,16	0,11	0,04	-0,14	0,05	-0,03	0,33*	0,06
10 Tagen	0,11	0,26*	-0,12	0,02	0,02	-0,15	-0,14	-0,04	-0,02	-0,18	-0,03	0,01	-0,04	0,11
15 Tagen	0,27*	0,34*	-0,07	-0,05	-0,12	-0,30*	-0,15	-0,15	-0,03	-0,12	-0,08	0,01	-0,15	0,21
20 Tagen	0,21	0,26*	-0,16	-0,14	-0,08	-0,27*	-0,29*	-0,19	-0,03	-0,15	-0,13	-0,15	-0,13	0,07
25 Tagen	0,23	0,35**	-0,20	-0,17	-0,15	-0,34*	-0,27*	-0,23	-0,06	-0,12	-0,20	-0,24	-0,17	0,07
30 Tagen	0,33*	0,29*	-0,20	-0,14	-0,19	-0,41*	-0,18	-0,21	-0,07	-0,08	-0,15	-0,24	-0,21	0,07
10-20 Tagen	0,29*	0,24	0,10	-0,08	-0,13	-0,21	-0,20	-0,08	0,06	0,06	-0,01	-0,05	-0,10	0,22
5-15 Tagen	0,45**	0,44**	0,06	0,03	-0,29*	-0,49**	-0,07	-0,11	0,01	0,03	-0,04	0,12	-0,37**	0,34*
15-25 Tagen	0,16	0,18	-0,18	-0,16	-0,10	-0,26*	-0,17	-0,14	-0,02	0,10	-0,15	-0,34*	-0,14	-0,05
5-20 Tagen	0,35*	0,31*	0,01	-0,13	-0,22	-0,38**	-0,15	-0,18	0,00	0,00	-0,07	-0,08	-0,30*	0,17
10-25 Tagen	0,24	0,24	-0,09	-0,10	-0,21	-0,32*	-0,15	-0,23	-0,04	0,07	-0,14	-0,29*	-0,20	0,07

Tab. 19: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für die Korrelation der Populationsentwicklung der Gesamtzönose und der einzelnen Arten mit der Anzahl trockener Tagen jeweils vor Sammeldatum; n = 44. *p < 0,05; **p < 0,01.

Summe der Sonnenstunden in den letzten	<i>Macrobiotus hufelandi</i>	<i>Macrobiotus richtersi</i>	<i>Diphascon pingue</i>	<i>Diphascon oculatum</i>	<i>Hypsibius dujardini</i>	<i>Hypsibius cfr. convergens</i>	<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	<i>Hypsibius scabropygus</i>	<i>Diphascon prorostre</i>	<i>Milnesium tardigradum</i>	<i>Isohypsibius prosostomus</i>	<i>Hypsibius pallidus</i>	<i>Diphascon rugosum</i>	Gesamtzönose
5 Tagen	0,40**	0,05	0,10	0,29*	-0,62**	-0,53**	0,25	0,05	0,19	0,21	0,13	0,25	-0,44**	0,17
10 Tagen	0,46**	0,15	0,08	0,28*	-0,69**	-0,68**	0,23	0,03	0,16	0,16	0,01	0,24	-0,66**	0,14
15 Tagen	0,52**	0,22	0,15	0,33*	-0,70**	-0,71**	0,22	0,01	0,16	0,19	0,06	0,29*	-0,65**	0,21
20 Tagen	0,54**	0,25*	0,15	0,33*	-0,70**	-0,73**	0,23	-0,02	0,17	0,16	0,14	0,28*	-0,68**	0,22
25 Tagen	0,55**	0,31*	0,18	0,36**	-0,69**	-0,74**	0,24	-0,03	0,19	0,20	0,15	0,26*	-0,70**	0,26*
30 Tagen	0,57**	0,30*	0,19	0,33*	-0,70**	-0,74**	0,20	-0,04	0,21	0,20	0,16	0,29*	-0,68**	0,27*
10-20 Tagen	0,45**	0,29*	0,14	0,31*	-0,58**	-0,64**	0,22	-0,11	0,15	0,13	0,16	0,26*	-0,59**	0,20
5-15 Tagen	0,49**	0,30*	0,14	0,33*	-0,65**	-0,72**	0,22	-0,06	0,18	0,17	0,12	0,26*	-0,73**	0,20
15-25 Tagen	0,48**	0,33*	0,14	0,33*	-0,58**	-0,65**	0,26*	-0,10	0,18	0,16	0,19	0,19	-0,64**	0,24
5-20 Tagen	0,50**	0,27*	0,16	0,33*	-0,67**	-0,72**	0,23	-0,06	0,16	0,16	0,14	0,28*	-0,72**	0,20
10-25 Tagen	0,50**	0,33*	0,16	0,34*	-0,61**	-0,68**	0,24	-0,09	0,15	0,18	0,14	0,24	-0,64**	0,24

Tab. 20: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für die Korrelation der Populationsentwicklung der Gesamtzönose und der einzelnen Arten mit der Anzahl von Sonnenstunden jeweils vor Sammeldatum; n = 44. *p < 0,05; **p < 0,01.

negative Korrelationen ($p < 0,05$). *Hypsibius dujardini* und *Diphascon rugosum* zeigten einerseits signifikant positive Korrelationen ($p < 0,05$) mit der Anzahl trockener Tage 5 Tage vor dem Sammeldatum, andererseits negative Korrelationen ($p < 0,05$) (*Diphascon rugosum* sogar

hoch signifikant, $p < 0,01$) mit der Anzahl trockener Tage 5 - 15 Tage vor Sammeldatum.

Die Summe der Sonnenstunden vor dem Sammeldatum (Tab. 20) zeigte hoch signifikante Korrelationen ($p < 0,01$) zu *Macrobiotus hufelandi*, hoch signifikante negative Korrelationen ($p < 0,01$) zu *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius* cfr *convergens* und *Diphasccon rugosum*. Signifikant positive Korrelationen ($p < 0,05$) ergaben sich für *Macrobiotus richtersi* (zumindestens für die Summe der Sonnenstunden von vor 20 Tagen und früher), für *Diphasccon oculatum* und für *Hypsibius pallidus*.

Die Populationsentwicklung von *Macrobiotus harmsworthi* war mit den Sonnenscheinstunden 15 - 25 Tage vor dem Sammeldatum positiv korreliert ($p < 0,01$), die Gesamtzönose mit der Sonnenscheinstundensumme 25 und 30 Tage vor dem Sammeldatum.

4.2.5. Geschlechterverhältnis und Fortpflanzungszyklus

Männchen

Der Anteil der Männchen an der Gesamtpopulation variierte stark. Nur bei *Diphasccon oculatum*, *Milnesium tardigradum* und *Isohypsibius prosostomus* hatten Männchen einen nennenswerten Anteil von mehr als 10 % der Population (Tab. 21). Bei den anderen Arten konnten keine Männchen festgestellt werden.

Art	Dez 00	Jan 01	Feb 01	Mrz 01	Apr 01	Mai 01	Jun 01	Jul 01	Sep 01	Okt 01	Nov 01	Populationsgröße (Dez. 00-Nov. 01)	Männchen insgesamt	Anteil Männchen an der Population
<i>Milnesium tardigradum</i>	4	0	1/1	2/1	7/4	1	2	1	2/1	2	2/1	24	8	33,3 %
<i>Diphasccon oculatum</i>	1/1	3/1	1	1	4/2	2/1	0	4	1	0	1	18	5	27,7 %
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	7/1	16/1	19/5	13/4	11/1	31/3	26/3	8/1	10	9/3	0	150	22	14,6 %
<i>Diphasccon rugosum</i>	29	9	15	23	1	0	0	0	0	0	10/1	87	1	1,1 %
<i>Hypsibius scabropygus</i>	6	1	4/1	6	10	13	0	3	5/1	17/1	12	77	3	3,9 %
<i>Hypsibius pallidus</i>	5	8	11	14	12	16/1	12	8	4	8	10	108	1	0,9 %

Tab. 21: Auftreten von Männchen vom Dezember 2000 bis zum November 2001 bei verschiedenen Tardigradenarten. In den Spalten Dez. 00 bis Nov. 01 gibt die erste Zahl die Populationsgröße an, hinter dem Schrägstrich ist die Zahl der Männchen angegeben. In den letzten drei Spalten sind die Populationsgrößen, die Anzahl der Männchen der jeweiligen Art und der prozentuale Anteil der Männchen an der Population angegeben.

Macrobiotus hufelandi

In der *Macrobiotus hufelandi*-Population findet man das gesamte Jahr über Weibchen mit mehr oder weniger weit entwickelten Oocyten. Insgesamt wurden 1109 geschlechtsreife

Weibchen mit Oocyten gefunden, davon hatten 746 Weibchen unreife und 363 Weibchen reife Oocyten. Im Untersuchungszeitraum betrug der prozentuale Anteil von Weibchen mit Oocyten an der Population somit 24,2 %. Die Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten schwankte zwischen 245 μm (eine unreife Oocyte) und 568 μm (zehn unreife Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten zwischen 279 μm (eine reife Oocyte) und 544 μm (acht reife Oocyten). Es ergab sich eine hoch signifikante Korrelationen nach SPEARMAN ($p < 0,01$) zwischen der Länge der Weibchen und der Anzahl der Oocyten, unabhängig ob es sich um Weibchen mit reifen oder unreifen Oocyten handelte. Der Mittelwert der Längen der Weibchen mit unreifen Oocyten war mit $418 \pm 53 \mu\text{m}$ etwas größer als der Mittelwert der Weibchen mit reifen Oocyten ($412 \pm 53 \mu\text{m}$). Dieser etwas geringere Wert zeigte sich auch bei der Einteilung der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten in verschiedene Längenklassen (Abb. 39). Weibchen mit unreifen Oocyten waren am häufigsten in der Längenkategorie 425 - 474 μm vertreten, Weibchen mit reifen Oocyten in der Längenkategorie von 375 - 424 μm .

Abbildung 40 gibt einen Überblick über die Häufigkeiten der Weibchen mit Oocyten in verschiedenen Größenklassen von März 2000 bis November 2001. Mit Ausnahme von Mai 2001, in dem die Klasse V (450 - 499 μm) am häufigsten vertreten war, sind die meisten

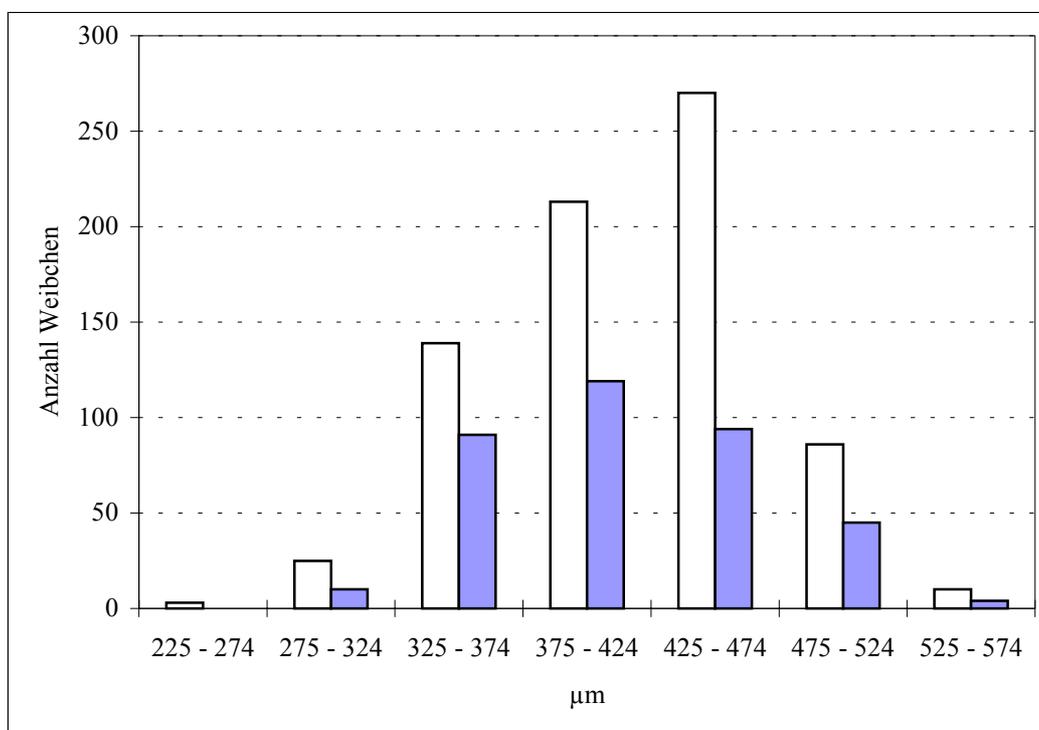
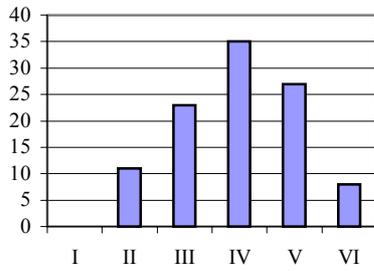
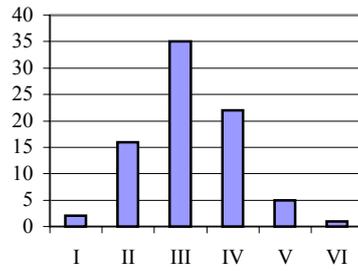


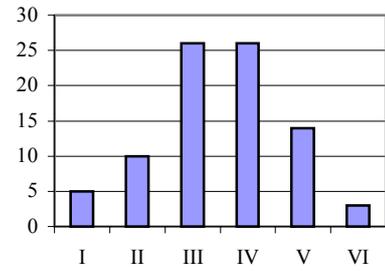
Abb. 39: Häufigkeit der Weibchen von *Macrobiotus hufelandi* mit unreifen (helle Säulen) und mit reifen Oocyten (dunkle Säulen) in verschiedenen Längenklassen.



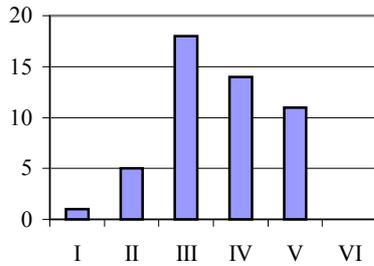
a) März 2000



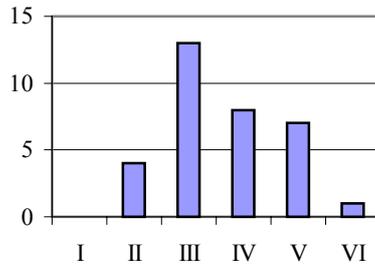
b) April 2000



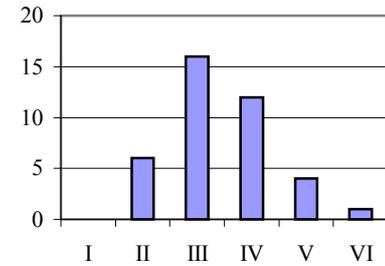
c) Mai 2000



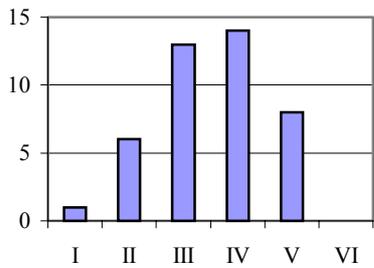
d) Juni 2000



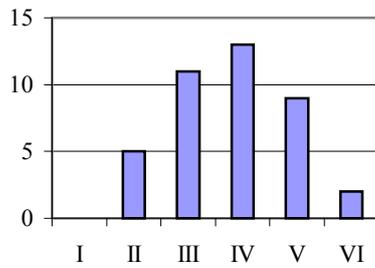
e) Juli 2000



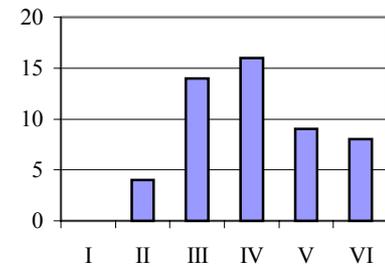
f) September 2000



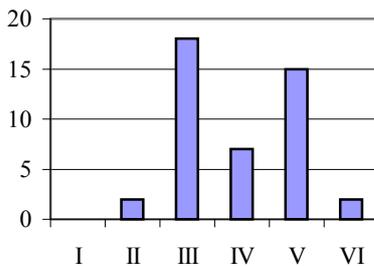
g) Oktober 2000



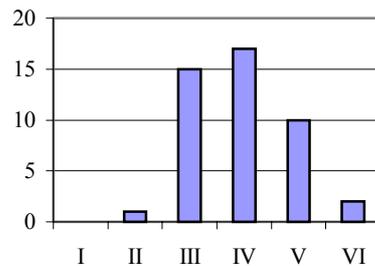
h) November 2000



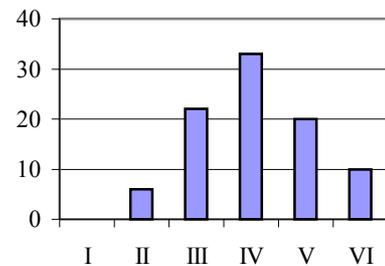
i) Dezember 2000



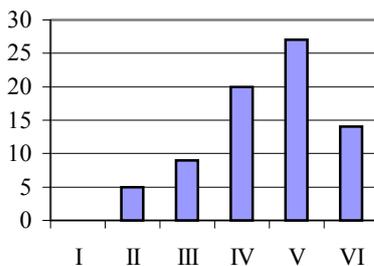
j) Januar 2001



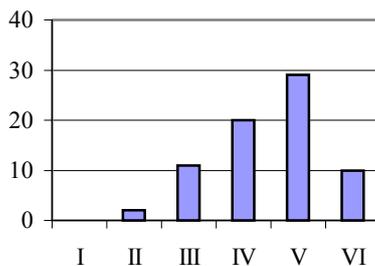
k) Februar 2001



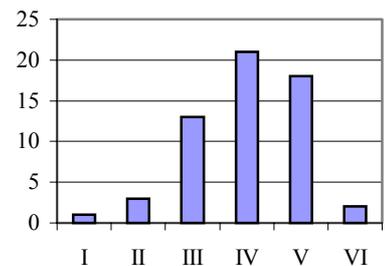
l) März 2001



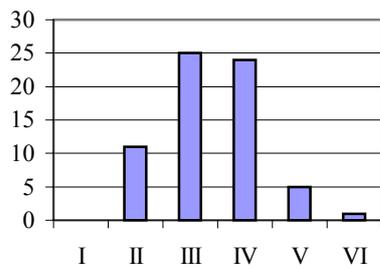
m) April 2001



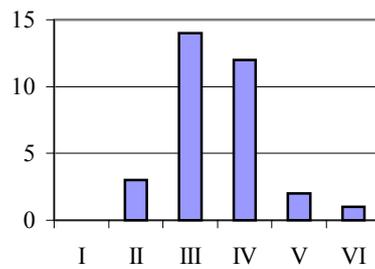
n) Mai 2001



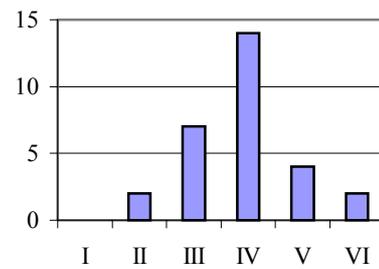
o) Juni 2001



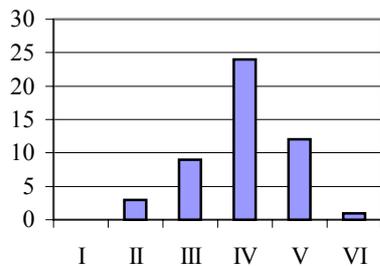
p) Juli 2001



q) September 2001



r) Oktober 2001



s) November 01

Klasse	Klassenbreite	Klasse	Klassenbreite
I	250 - 299 μm	IV	400 - 449 μm
II	300 - 349 μm	V	450 - 499 μm
III	350 - 399 μm	VI	500 - 549 μm

t) Klassenbreiten der Klassen I bis VI

Abb. 40 a - t) Häufigkeiten der graviden Weibchen in verschiedenen Größenklassen von März 2000 bis November 2001. In t sind die Klassenbreiten der Klassen I - VI aufgeführt.

Weibchen entweder in Größenklasse III (350 - 399 μm) oder IV (400 - 449 μm) zu finden. Die Größenklasse I (250 - 299 μm) ist nur in wenigen Monaten besetzt, die Größenklasse VI (500 - 549 μm), die auch nicht immer vertreten war, war in beiden Jahren von Juni bis November wenig besetzt, im Dezember 2000 und von März bis Mai 2001 jedoch relativ häufig vertreten. Klasse II (300 - 349 μm) war immer vertreten, war jedoch mit Ausnahme der Monate März bis Mai 2000 vergleichsweise gering vertreten. Eine auffällige Verteilung zeigte der Januar 2001, in dem Klasse III und V etwa gleich häufig, Klasse IV hingegen deutlich weniger vertreten war (Abb. 40 j) .

Im Ovar von *Macrobiotus hufelandi* entwickelten sich meist zwei bis vier Oocyten, in weniger als 10 % aller Weibchen entwickelten sich sieben und mehr Oocyten (Abb. 41). Die Anzahl der Oocyten pro Weibchen schwankte im Jahresverlauf (Abb. 42). Dabei wurden in den Monaten Dezember bis Juni mehr Oocyten pro Weibchen angelegt als in den Monaten September bis November. Im März 2000 (Schwankungsbreite 1 - 10 Oocyten; Mittelwert $3,5 \pm 1,8$ Oocyten pro Weibchen, $n = 106$) und im Februar 2001 (1 - 9 Oocyten; $4,7 \pm 2,2$ Oocyten, $n = 45$) wurden die höchsten Jahreswerte, im November 2000 (1 - 5 Oocyten; $2,1 \pm 1,2$ Oocyten, $n = 40$) und im Oktober 2001 (1 - 5 Oocyten; $1,9 \pm 0,9$ Oocyten, $n = 24$) wurden die niedrigsten Jahreswerte gemessen. Weibchen hatten durchschnittlich $3,4 \pm 1,8$ unreife Oocyten und $2,8 \pm 1,3$ reife Oocyten. Die Länge der Weibchen mit Oocyten schwankte im Laufe des Jahres (Abb. 44). Im Jahr 2000 waren diese Weibchen im März

relativ groß und im April deutlich kleiner. Von Mai bis Oktober blieben die Längen der Weibchen mit Oocyten ungefähr gleich. Von November 2000 bis zum Mai 2001 nahm die

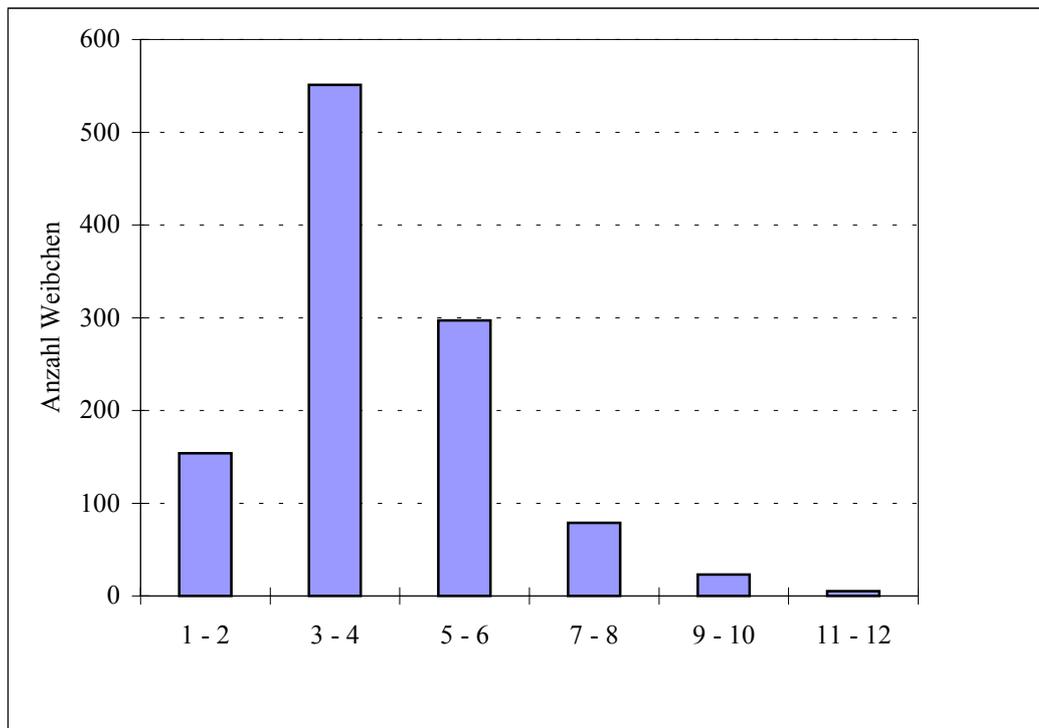


Abb. 41: Anzahl der Weibchen von *Macrobiotus hufelandi* mit unterschiedlichen Anzahlen von reifen und unreifen Oocyten.

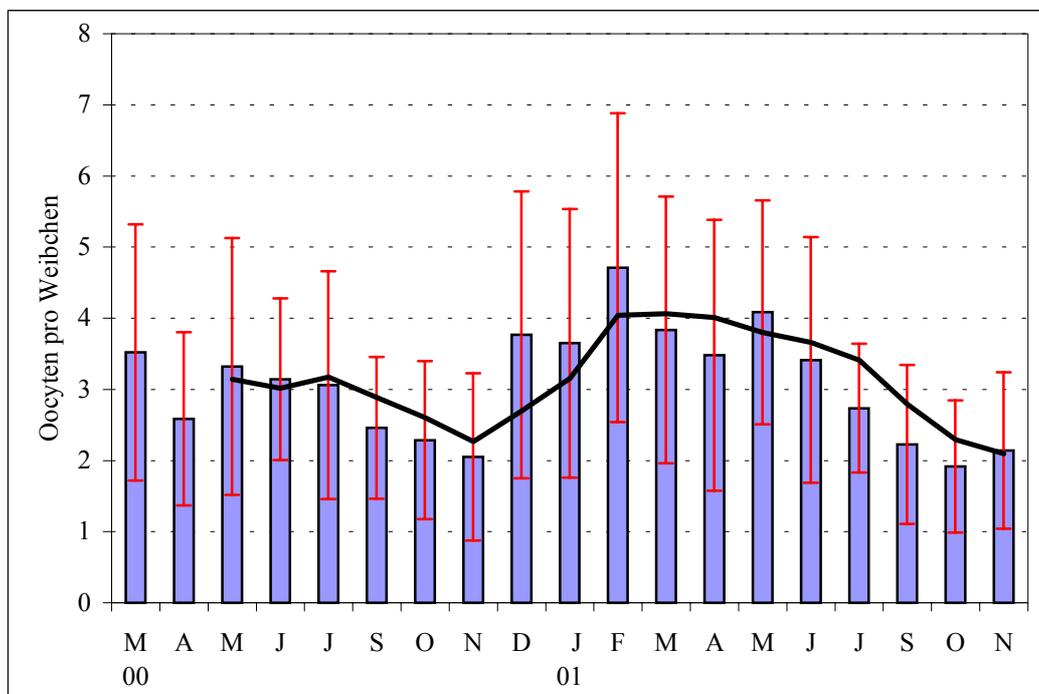


Abb. 42: Mittelwerte und Standardabweichung der Anzahl der reifen und unreifen Oocyten pro Weibchen im Zeitraum März 2000 bis November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

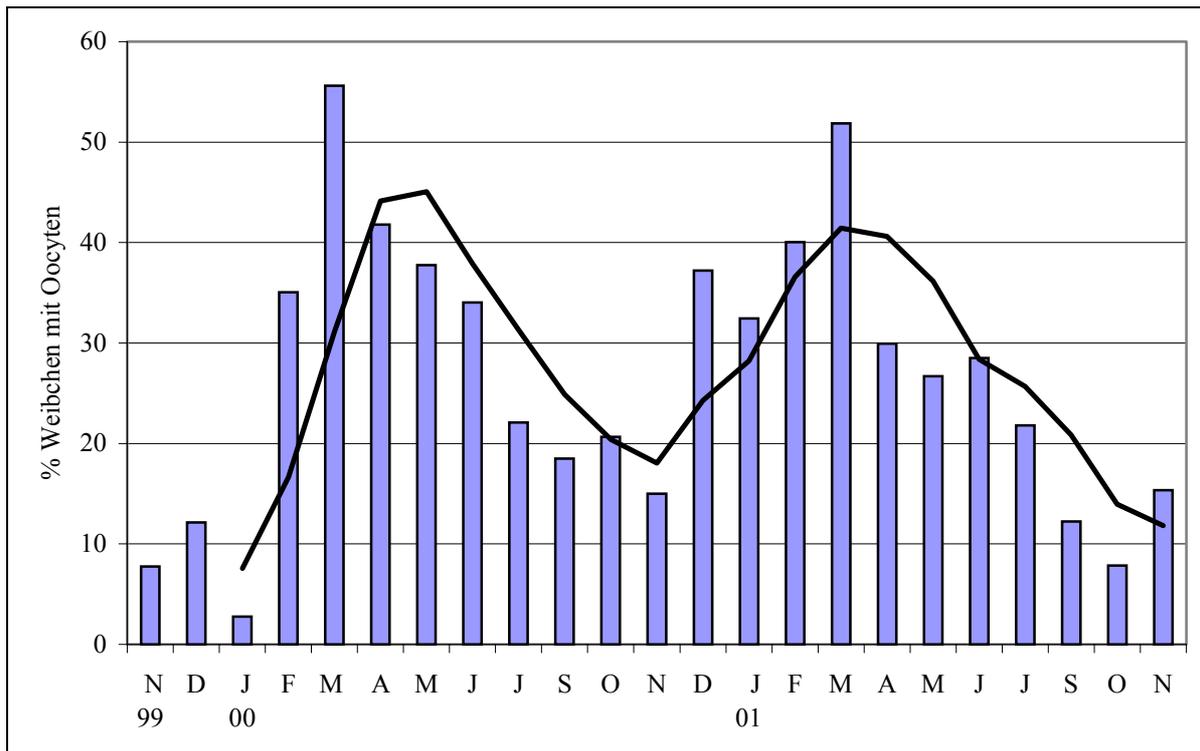


Abb. 43: Prozentualer Anteil der Weibchen mit Oocyten an der Population von *Macrobiotus hufelandi* von November 1999 bis November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

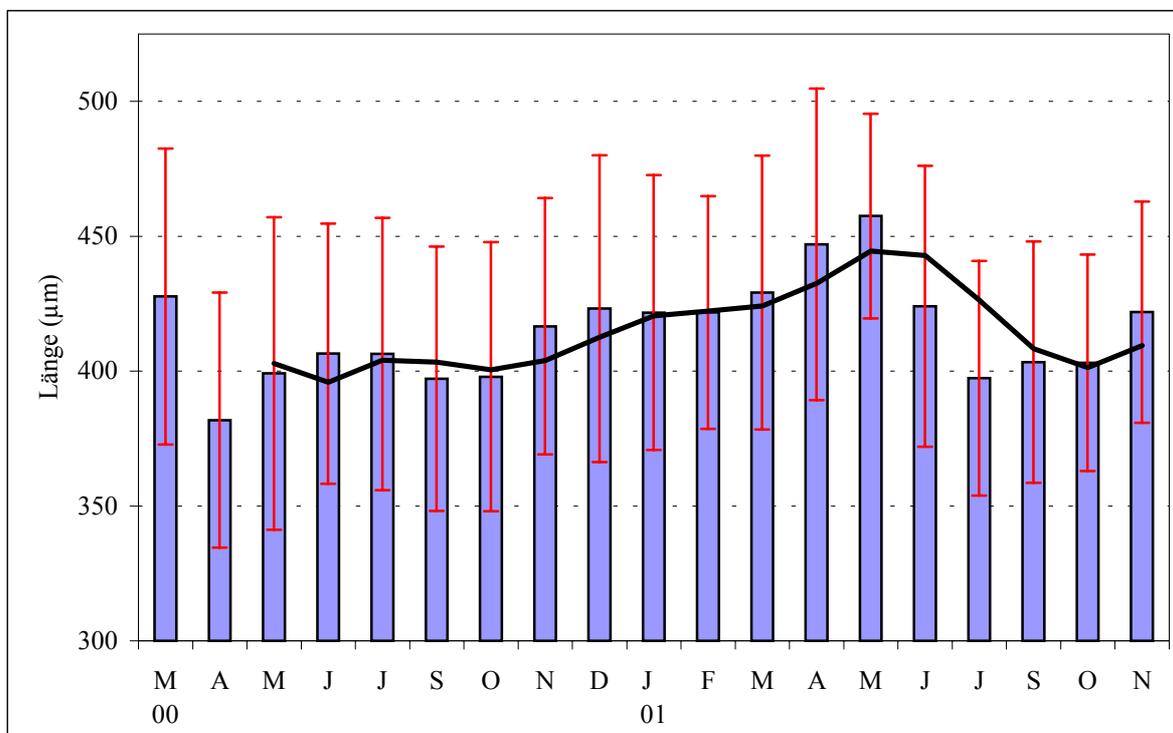


Abb. 44: Mittelwerte und Standardabweichung der Längen der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten von *Macrobiotus hufelandi* im Zeitraum März 2000 bis November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

Länge dieser Weibchen zu, bis in den Oktober 2001 sanken dann die Werte wieder. Insgesamt ist ein deutlicher Unterschied zwischen den Winter- und Frühjahrsmonaten und den Sommer/Frühherbstmonaten festzustellen. Der Unterschied wird besonders deutlich beim direkten Vergleich der Länge der Weibchen mit Oocyten in den Monaten Oktober 2000 (Schwankungsbreite 271 - 490 μm ; Mittelwert $398 \pm 50 \mu\text{m}$, $n = 42$) und Mai 2001 (346 - 534 μm ; $457 \pm 38 \mu\text{m}$, $n = 72$).

Die Anzahl der Weibchen mit Oocyten änderte sich im Jahresverlauf (Abb. 43). In beiden Jahren betrug der prozentuale Anteil dieser Weibchen in den Monaten Dezember bis Juni an der gesamten Population knapp 30 % und mehr, während er in den Monaten Juli bis November unter 21 % blieb. In beiden Untersuchungsjahren wurden im März die höchsten Werte mit > 50 % ermittelt. In beiden Jahren folgte auf die hohen Märzwerte ein starker prozentualer Abfall der Zahl der Weibchen mit Oocyten bis in den Herbst hinein. Um zu überprüfen, ob die Veränderung in der Länge der Weibchen mit Oocyten signifikant war, wurde der t-Test durchgeführt (Tab. 22). Hierzu wurden die Längen aller graviden Weibchen eines Monats mit den entsprechenden Werten des Folgemonats verglichen. Der t-Test wurde für alle Monatsübergänge von März 2000 bis November 2001 für *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascion pingue* durchgeführt. Sechs Monatsvergleiche ergaben für *Macrobiotus hufelandi* signifikante Ergebnisse (Tab. 22). In den Frühjahrsmonaten (April /Mai 2000 und März/April 2001) und Herbstmonaten (Dezember/Oktober 2001) wurden die

Art	Verglichene Monate	Veränderung	t	Freiheitsgrade	P
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	März 00 /April 00	kleiner	6,03	186,00	0,00**
	April 00/Mai 00	größer	-2,11	164,00	0,04*
	Oktober 00/November 00	größer	-1,73	80,00	0,09
	März 01/April 01	größer	-2,73	165,00	0,01*
	Mai 01/Juni 01	kleiner	2,64	128,00	0,01*
	Juni 01/Juli 01	kleiner	3,41	122,00	0,00**
	September 01/Oktober 01	größer	-2,10	59,00	0,04*
<i>Macrobiotus richtersi</i>	März 01/April 01	größer	-2,29	35	0,03*

Tab. 22: Ergebnis des t-Tests für die Längen der graviden Weibchen von *Macrobiotus hufelandi* und *Macrobiotus richtersi* für jeweils einen Monat und den Folgemonat. Die Spalte Veränderung gibt an, in welche Richtung sich die Längen der graviden Weibchen zum Folgemonat hin verändert haben; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

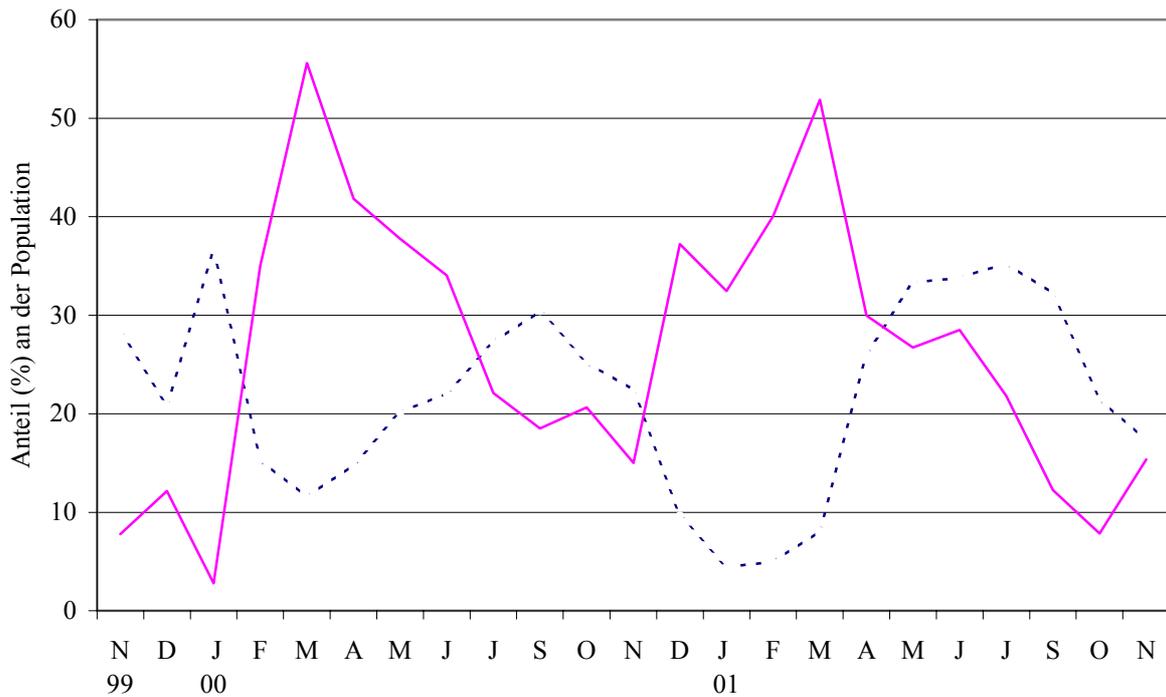


Abb. 45: Prozentualer Anteil juveniler Tiere (< 260 µm) (gestrichelte Linie) und gravider Weibchen (durchgezogene Linie) an der Population von *Macrobiotus hufelandi* von November 1999 bis November 2001.

graviden Weibchen signifikant größer, in den Sommermonaten (Mai/Juni 2001 und Juni/Juli 2001) hingegen signifikant kleiner. Im Jahr 2000 war eine Längenabnahme von März zum April signifikant.

Der prozentuale Anteil der Weibchen mit Oocyten an der Population und der prozentuale Anteil der juvenilen Tiere an der Population war phasenverschoben (Abb. 45). Der Anteil juveniler Tiere hatte seine tiefsten Werte im Jahr 2000 in den Monaten Februar und März, im Jahr 2001 in den Monaten Januar und Februar mit Werten von 5 bis 13 %, die höchsten Werte (zwischen 25 und 35 %) in den Monaten Juni bis September im Jahr 2000 und in den Monaten April bis September im Jahr 2001.

Zeitdauer zwischen den festgestellten Oocyten und den Juvenilen	Anzahl der Fälle (n)	Oocyten insgesamt	unreife Oocyten	reife Oocyten
Nach einem Monat	18	0,032	- 0,08	0,289
Nach zwei Monaten	17	0,384*	0,205	0,570*
Nach drei Monaten	16	0,484*	0,345*	0,509*
Nach vier Monaten	15	0,69**	0,642**	0,373
Nach fünf Monaten	14	0,51*	0,619**	- 0,06
Nach sechs Monaten	13	0,047	0,179	- 0,4

Tab. 23: Korrelationskoeffizienten nach SPEARMAN zwischen den in den graviden Weibchen angelegten Oocyten und der Anzahl juveniler Tiere nach ein bis sechs Monaten; *p < 0,05; **p < 0,01.

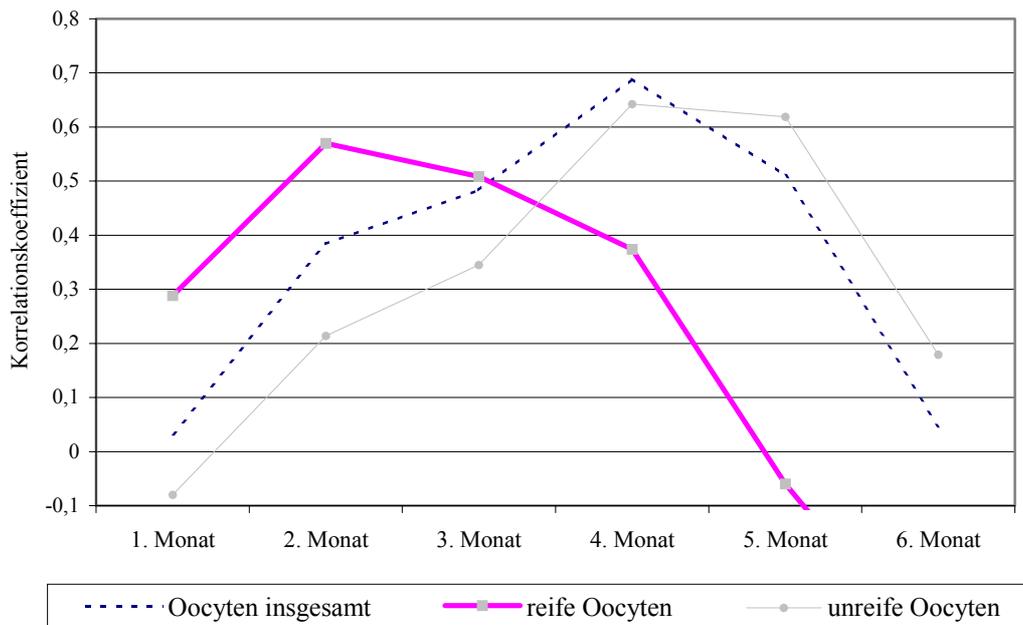


Abb. 46: Korrelationskoeffizienten nach SPEARMAN zwischen der Anzahl der Juvenilen und der Anzahl der reifen, der unreifen und der Gesamtzahl der Oocyten nach 1 bis 6 Monaten (vgl. Tab. 23).

Vergleicht man die in den graviden Weibchen angelegten Oocyten mit der Anzahl der juvenilen Tiere, so ergeben sich signifikant positive Korrelationen zwischen den angelegten Oocyten und der Anzahl der juvenilen Tiere zwei bis fünf Monate später (Tab. 23). Die Korrelation war hoch signifikant positiv für den die Anzahl der Jungtiere vier Monate später. Es bestand (noch) keine signifikante Korrelation zwischen den angelegten Oocyten und der Anzahl der Juvenilen einen Monat später.

Die reifen Oocyten zeigten signifikant positive Korrelationen mit der Anzahl von Juvenilen nach zwei bis drei Monaten, die unreifen Oocyten zeigten signifikant positive Korrelationen mit den Juvenilen drei Monate später und hoch signifikant positive Korrelationen mit den Juvenilen vier und fünf Monaten später. Dies bedeutet, daß die Zeit zwischen der Anlage der Oocyten und dem Ausschlüpfen der juvenilen Tiere drei bis fünf Monate beträgt und daß die Zeit zwischen der Ablage der Eier und dem Ausschlüpfen der Tiere zwei bis drei Monaten dauert. Nach sechs Monaten gab es keine signifikanten Korrelationen zwischen angelegten Oocyten und juvenilen Tieren mehr (s. Abb. 46).

Tabelle 24 gibt eine Übersicht über die Korrelationskoeffizienten nach SPEARMAN zwischen Klimaparametern und einzelnen Populationsparametern.

Die Summe der reifen und unreifen Oocyten zeigte signifikant negative ($p < 0,05$), teilweise hoch signifikant negative Korrelationen ($p < 0,01$) mit den Durchschnittstemperaturen der letzten Tage, der Anzahl der trockenen Tage und der Summe der Sonnenstunden vor dem Sammeldatum.

Populationsparameter		Summe der reifen und unreifen Oocyten	Länge der graviden Weibchen	Prozentualer Anteil der graviden Weibchen an der Gesamtpopulation	Prozentualer Anteil der Juvenilen an der Gesamtpopulation	Anzahl der toten Tiere
Klimaparameter	Zeitraum					
Durchschnittstemperatur der letzten	10 Tage	-0,357*	-0,443**	-0,513**	0,746**	0,391*
	15 Tage	-0,383*	-0,475**	-0,545**	0,759**	0,346*
	20 Tage	-0,399**	-0,501**	-0,580**	0,780**	0,351*
	25 Tage	-0,451**	-0,536**	-0,617**	0,776**	0,356*
	30 Tage	-0,484**	-0,516**	-0,652**	0,792**	0,382*
	10-25 Tage	-0,516**	-0,569**	-0,667**	0,745**	0,342*
Durchschnittliche Luftfeuchte der letzten	10 Tage	-0,152	0,051	-0,067	-0,241	-0,106
	15 Tage	-0,137	0,175	-0,018	-0,342*	-0,183
	20 Tage	-0,142	0,177	-0,047	-0,311*	-0,214
	25 Tage	-0,052	0,332*	0,022	-0,378*	-0,214
	30 Tage	-0,093	0,326*	0,015	-0,454**	-0,153
	10-25 Tage	-0,018	0,340*	0,004	-0,360*	-0,044
Summe des Niederschlags der letzten	10 Tage	0,165	0,294*	0,054	0,142	-0,062
	15 Tage	0,183	0,321*	0,076	0,014	0,044
	20 Tage	0,140	0,298*	0,016	0,077	0,089
	25 Tage	0,203	0,457**	0,038	0,080	0,070
	30 Tage	0,150	0,533**	0,032	0,065	0,073
	10-25 Tage	0,210	0,503**	0,079	-0,012	-0,060
Anzahl der trockenen Tage ($\leq 2\text{mm}$ Niederschlag) in den letzten	10 Tage	-0,040	-0,220	-0,036	0,091	0,060
	15 Tage	-0,145	-0,341*	-0,200	0,239	0,068
	20 Tage	-0,164	-0,342*	-0,180	0,195	-0,007
	25 Tage	-0,199	-0,436**	-0,208	0,237	0,02
	30 Tage	-0,394**	-0,568**	-0,369*	0,306*	-0,013
	10-25 Tage	-0,283*	-0,389*	-0,285*	0,234	-0,017
Summe der Sonnenstunden der letzten	10 Tage	-0,152	-0,377*	-0,305*	0,650**	0,347*
	15 Tage	-0,182	-0,406**	-0,349*	0,725**	0,373*
	20 Tage	-0,227	-0,453**	-0,398**	0,735**	0,362*
	25 Tage	-0,292*	-0,518**	-0,437**	0,737**	0,362*
	30 Tage	-0,266	-0,510**	-0,437**	0,749**	0,351*
	10-25 Tage	-0,328*	-0,493**	-0,444**	0,706**	0,302*

Tab. 24: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für die Korrelation von Klimaparametern und der Oocytenanzahl, der Länge graviden Weibchen, dem prozentualen Anteil graviden Weibchen und juveniler Tiere an der Gesamtpopulation sowie der Anzahl toter Tiere bei *Macrobiotus hufelandi*; n = 36. *p < 0,05; **p < 0,01.

Die Länge der graviden Weibchen war signifikant ($p < 0,05$), oft sogar hoch signifikant negativ ($p < 0,01$) mit der Durchschnittstemperatur der letzten Tage, der Anzahl der trockenen Tage und der Summe der Sonnenscheinstunden vor Sammeldatum korreliert, hingegen signifikant positiv ($p < 0,05$) korreliert mit der Niederschlagssumme und teilweise signifikant positiv korreliert mit der durchschnittlichen Luftfeuchte der Tage vor Sammeldatum.

Der prozentuale Anteil graviden Weibchen war hoch signifikant negativ korreliert ($p < 0,01$) mit der Durchschnittstemperatur und der Summe der Sonnenscheinstunden vor dem Sammeldatum, hingegen signifikant positiv ($p < 0,05$) korreliert mit der Anzahl der trockenen Tage 30 Tage und dem Zeitraum 10 - 25 Tage vor dem Sammeldatum.

Der prozentuale Anteil der Juvenilen war hoch signifikant positiv ($p < 0,01$) mit der Durchschnittstemperatur und der Summe der Sonnenscheinstunden, sowie mit der Anzahl der trockenen Tage 30 Tage vor Sammeldatum korreliert. Signifikant negative Korrelationen ($p < 0,05$) ergaben sich hingegen mit der durchschnittlichen Luftfeuchte in den Tagen vor dem Sammeldatum.

Die Anzahl der toten Tiere war signifikant positiv korreliert ($p < 0,05$) mit der Temperatur und mit der Summe der Sonnenscheinstunden vor dem Sammeldatum.

Macrobiotus richtersi

In der *Macrobiotus richtersi*-Population findet man das gesamte Jahr über Weibchen mit mehr oder weniger weit entwickelten Oocyten. Insgesamt wurden 225 geschlechtsreife Weibchen mit Oocyten gefunden, davon hatten 93 Weibchen unreife und 132 Weibchen reife Oocyten. Im Untersuchungszeitraum waren somit von 2179 Individuen 10,3 % Weibchen mit Oocyten. Die Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten schwankte zwischen 449 μm (eine unreife Oocyte) und 787 μm (15 unreife Oocyten), die der Weibchen mit reifen Oocyten zwischen 397 μm (eine reife Oocyte) und 805 μm (17 reife Oocyten). Meist wurden zwei bis sechs Oocyten angelegt (Abb. 47). Nur drei Weibchen hatten mehr als 11 Oocyten, 67 % aller Weibchen hatten sechs oder weniger Oocyten.

Auch hier war die Korrelation nach SPEARMAN zwischen der Länge der Weibchen und der Anzahl der Oocyten, unabhängig ob es sich um Weibchen mit reifen oder unreifen Oocyten handelte, hoch signifikant ($p < 0,01$). Weibchen mit unreifen Oocyten waren durchschnittlich $619 \pm 73 \mu\text{m}$ lang und damit unbedeutend länger als die Weibchen mit reifen Oocyten ($607 \pm 71 \mu\text{m}$). Die Weibchen mit reifen Oocyten waren am häufigsten in der Längensklasse 550 - 599 μm , die Weibchen mit unreifen Oocyten in der Längensklasse 600 - 649 μm vertreten (Abb. 48).

Die Anzahl der Oocyten pro Weibchen war im Untersuchungszeitraum im Oktober 2001 am geringsten (ein Weibchen mit zwei Oocyten) und im Januar 2001 am höchsten (Schwankungsbreite 1 - 11 Oocyten; Mittelwert $7 \pm 2,9$ Oocyten pro Weibchen, $n = 19$) (Abb. 49). Im September 2000 wurde der geringste Jahreswert für das Jahr 2000 erreicht (1 - 4 Oocyten; $2,5 \pm 1,2$ Oocyten, $n = 10$). Der Dezember 2000 hatte den höchsten Jahreswert (1 - 11 Oocyten; $5,5 \pm 2,6$ Oocyten, $n = 14$), 2001 lag dieser im Januar (1 - 11 Oocyten; $7 \pm 2,9$ Oocyten, $n = 19$). Dabei wurden in den Monaten Dezember bis Juni mehr Oocyten pro Weibchen angelegt als in den Monaten September bis November. Insgesamt hatten die Weibchen durchschnittlich $5,7 \pm 3,0$ unreife und $4,0 \pm 2,5$ reife Oocyten. Im April waren in

beiden Jahren die Werte sehr gering (im Jahr 2000: 1 - 6 Oocyten; $3,0 \pm 2,2$ Oocyten, $n = 4$, im Jahr 2001: 1 - 11 Oocyten; $3,7 \pm 2,0$ Oocyten, $n = 17$).

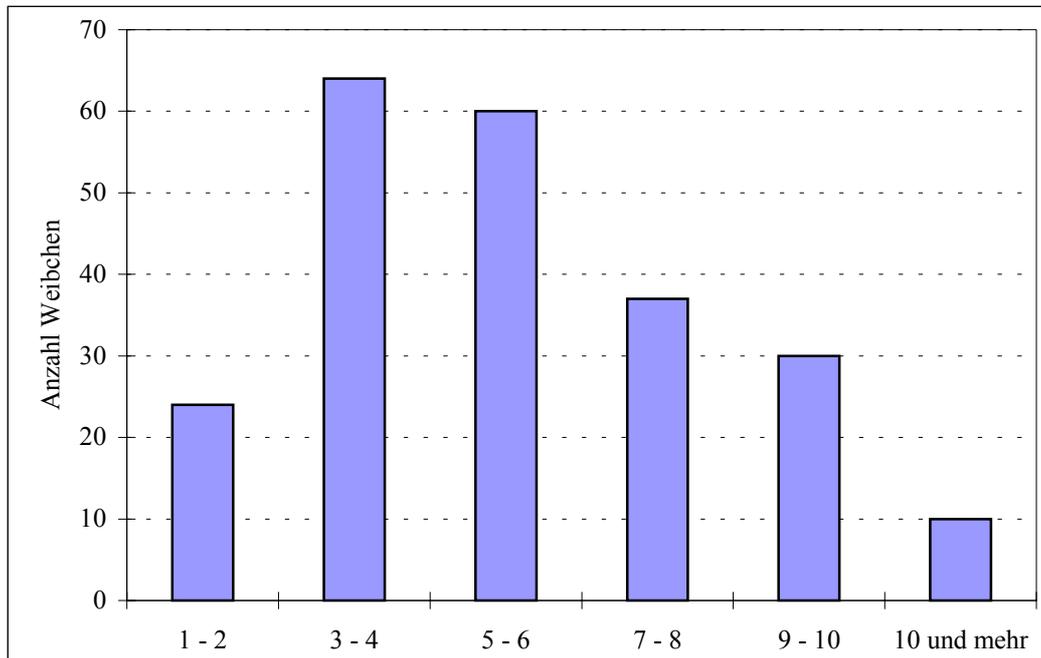


Abb. 47: Anzahl der Weibchen von *Macrobiotus richtersi* mit unterschiedlich großer Anzahl von Oocyten.

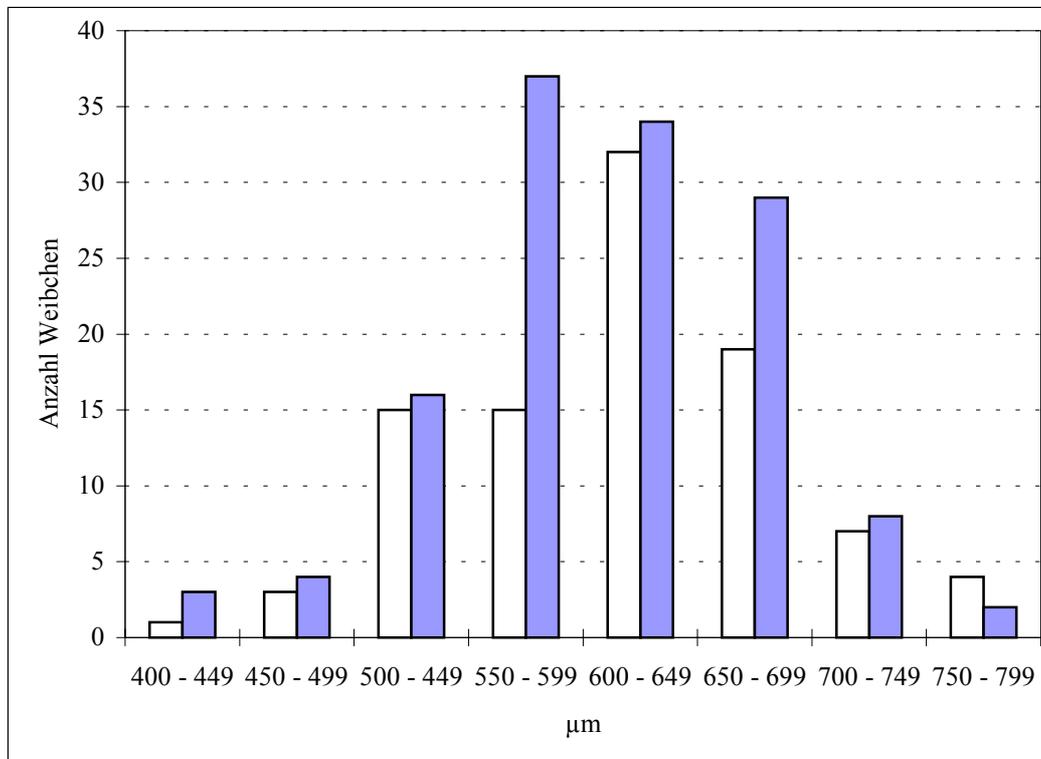


Abb. 48: Häufigkeit der Weibchen von *Macrobiotus richtersi* mit unreifen (helle Säulen) und reifen Oocyten (dunkle Säulen) in verschiedenen Längenklassen.

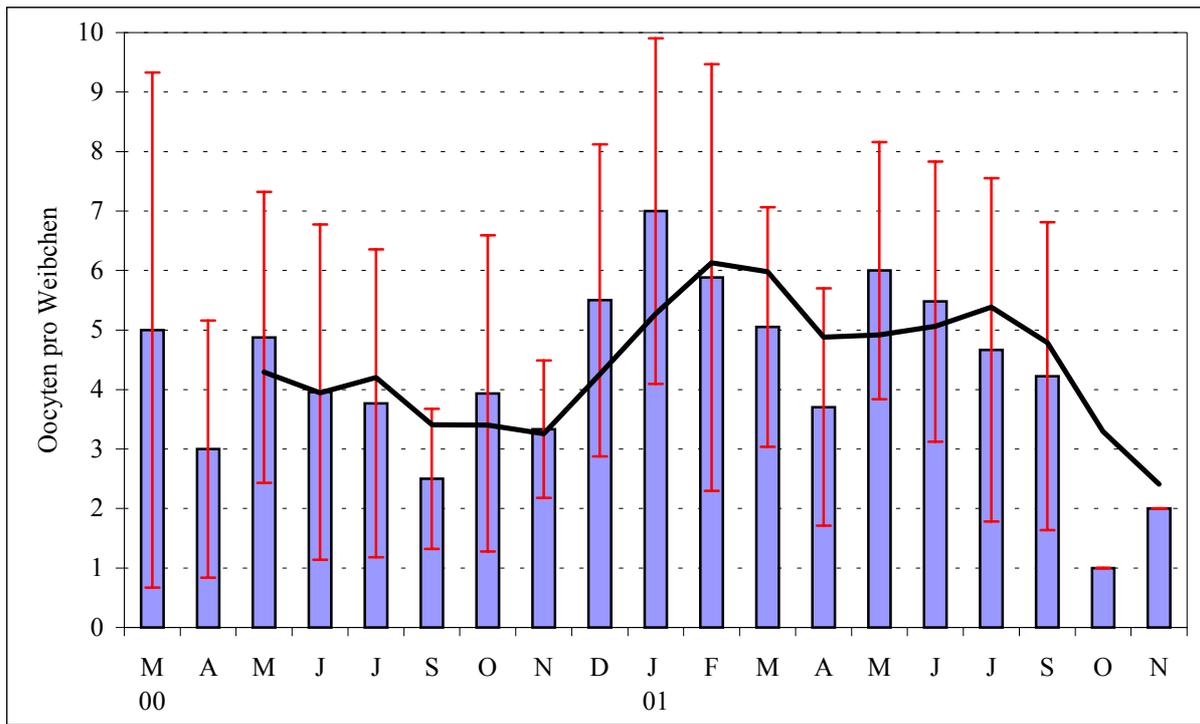


Abb. 49: Mittelwerte und Standardabweichung der Anzahl der reifen und unreifen Oocyten pro Weibchen von *Macrobiotus richtersi* im Zeitraum März 2000 bis November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

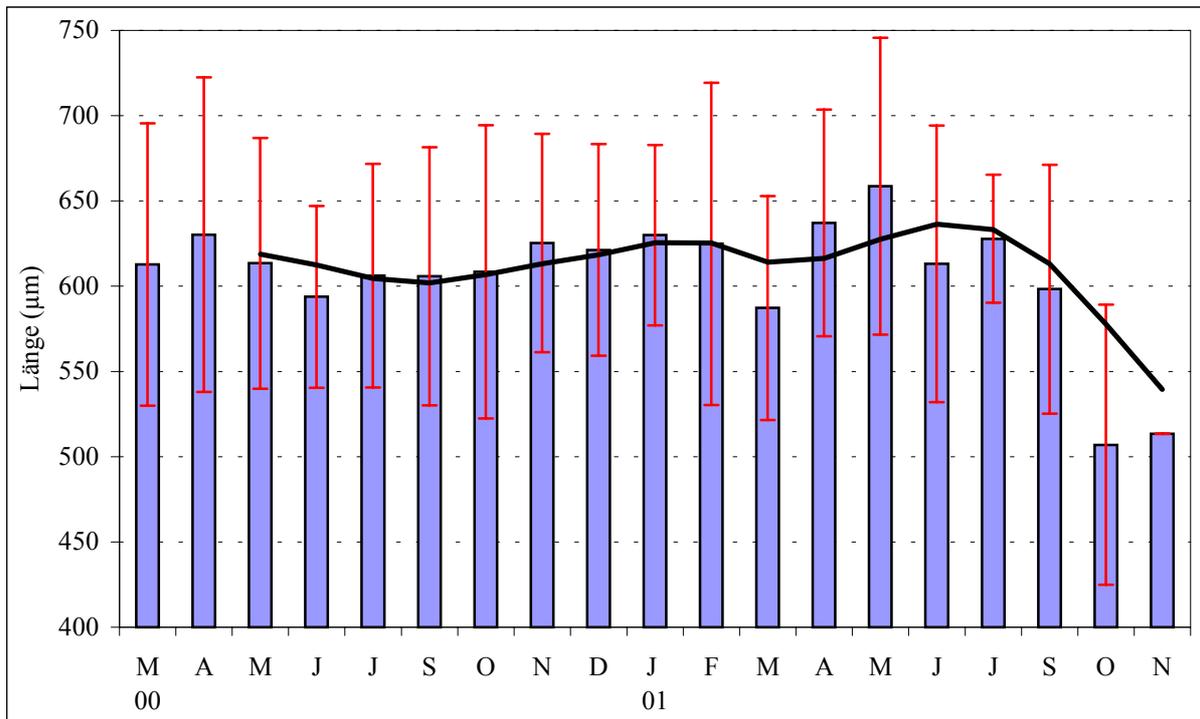


Abb. 50: Mittelwerte und Standardabweichung der Längen der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten von *Macrobiotus richtersi* im Zeitraum März 2000 bis November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

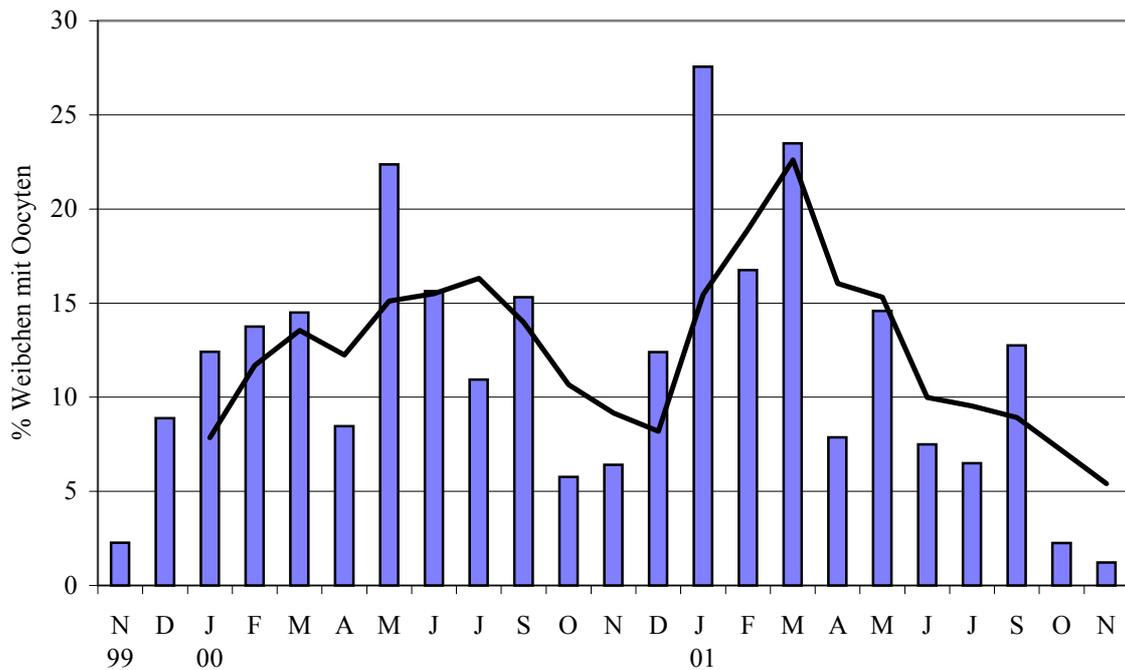


Abb. 51: Prozentualer Anteil der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten an der Population von *Macrobiotus richtersi* von November 1999 bis zum November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

Die Länge der Weibchen mit Oocyten schwankt im Laufe des Jahres (Abb. 50). Im Jahr 2000 lag die durchschnittliche Länge dieser Weibchen zwischen $593 \pm 52 \mu\text{m}$ (Schwankungsbreite $501 - 679 \mu\text{m}$, $n = 23$) im Juni und $630 \pm 92 \mu\text{m}$ ($544 - 761 \mu\text{m}$, $n = 4$) im April. Die durchschnittliche Länge der Weibchen mit Oocyten sank im März 2001 auf $587 \pm 66 \mu\text{m}$ ($418 - 676 \mu\text{m}$, $n = 20$), stieg dann bis zum Mai 2001 stark an auf $658 \pm 87 \mu\text{m}$ ($542 - 743 \mu\text{m}$, $n = 4$) und fiel mit $506 \pm 82 \mu\text{m}$ ($449 - 565 \mu\text{m}$, $n = 2$) im Oktober 2001 auf den tiefsten Wert. Der Rückgang war mit einer sehr geringen Anzahl von graviden Weibchen ($n = 3$) im Oktober und November 2001 verbunden. Diese Schwankungen sind jedoch mit Ausnahme des Übergangs von März zu April 2001 nicht signifikant (Tab. 22, S. 84).

Der prozentuale Anteil der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten an der Population änderte sich im Jahresverlauf (Abb. 51). Mit Ausnahme von Januar 2001 betrug der prozentuale Anteil dieser Weibchen weniger als 25 %. In beiden Untersuchungsjahren war der prozentuale Anteil der Weibchen mit Oocyten in den Monaten Oktober und November am niedrigsten ($< 6\%$). Im Jahr 2000 lagen die Werte der Monate Mai, Juni und September über den Wintermonaten Dezember bis März, im Jahr 2001 lagen die Werte von Januar bis März über denen der Sommermonate. In beiden Wintern stieg von Dezember bis zum März der prozentuale Anteil der Weibchen mit Oocyten leicht an.

Diphascon pingue

In der *Diphascon pingue*-Population findet man das gesamte Jahr über Weibchen mit mehr oder weniger weit entwickelten Oocyten. Insgesamt wurden 245 Weibchen mit Oocyten gefunden, davon hatten 155 Weibchen unreife und 90 Weibchen reife Oocyten. Im Untersuchungszeitraum waren somit 20,5 % der Population (insgesamt 1195 Individuen) Weibchen mit Oocyten. Die Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten schwankte zwischen 194 μm (eine unreife Oocyte) und 284 μm (vier unreife Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten zwischen 190 μm (eine reife Oocyte) und 279 μm (eine reife Oocyte). Die Anzahl der unreifen Eier ließ sich bei *Diphascon pingue*-Weibchen nicht immer exakt zählen. 36,7 % der Weibchen hatten eine reife Oocyte, 51,1 % hatten zwei reife Oocyten, 10 % hatten drei und zwei Weibchen (= 2,2 %) hatten vier Oocyten (Abb. 52)

Die Korrelation nach SPEARMAN zwischen der Länge der Weibchen und der Anzahl der Oocyten, unabhängig ob es sich um Weibchen mit reifen oder unreifen Oocyten handelte, war hoch signifikant ($p < 0,01$). Die durchschnittliche Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten war mit $235 \pm 19 \mu\text{m}$ fast so groß wie der Mittelwert der Weibchen mit reifen Oocyten ($236 \pm 20 \mu\text{m}$). Die Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten waren am häufigsten in der Längenklasse 230 - 249 μm vertreten (Abb. 53).

Die durchschnittlichen Längen der Weibchen mit Oocyten zeigten im Jahresverlauf nur geringe Veränderungen (Abb. 54) und lag überwiegend zwischen 225 - 240 μm . Die höchsten Jahreswerte waren $250 \pm 20 \mu\text{m}$ (Schwankungsbreite 219 - 284 μm , $n = 11$) im Mai 2000, und $244 \pm 25 \mu\text{m}$ (209 - 266 μm , $n = 7$) im März 2001. Der niedrigste Mittelwerte im Jahr 2000 lag im September bei $225 \pm 16 \mu\text{m}$ (209 - 240 μm , $n = 3$) und im Jahr 2001 im November bei $215 \pm 13 \mu\text{m}$ (201 - 232 μm , $n = 7$). Die Schwankungen zwischen den einzelnen Monaten wurden anhand des t-Tests überprüft und sind nicht signifikant.

Exuvien ($n = 42$) hatten zu 57 % zwei Eier, 43 % hatten drei Eier und eine Exuvie enthielt vier Eier. Daß keine Exuvien mit einem Ei gefunden werden konnte, liegt möglicherweise daran, daß solche Exuvien sehr klein und durchsichtig sind und damit schwerer auffindbar sind.

Der prozentuale Anteil der Weibchen mit Oocyten an der Population lag zwischen 6 % ($n = 3$, September 2000) und 62 % ($n = 5$, November 1999) (Abb. 55). Die hohen Werte zu Beginn der Untersuchung (November 1999 - Januar 2000) sind möglicherweise auf die geringe Abundanz in diesen Monaten zurückzuführen (durchschnittlich 18 Individuen/ Monat). Der prozentuale Anteil der Oocyten tragenden Weibchen lag meist über 20 %, nur in den Monaten

März, September und November 2000, sowie Februar, März, Juli und November 2001 lag der Anteil darunter.

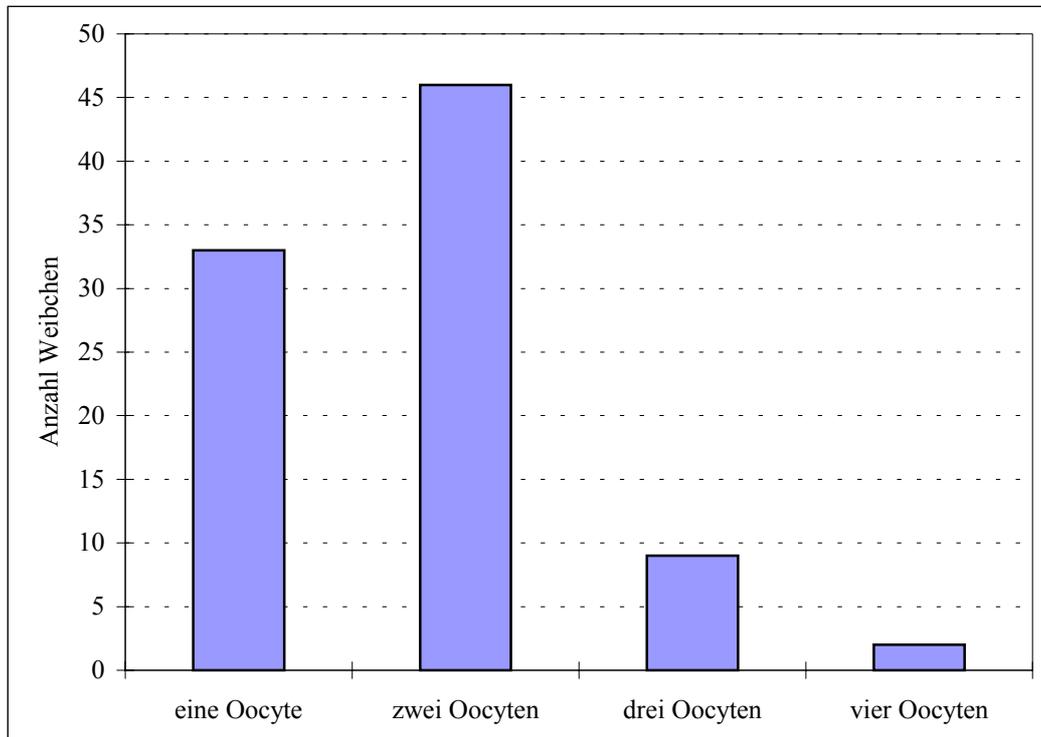


Abb. 52: Anzahl der Weibchen von *Diphascon pingue* mit unterschiedlich großen Anzahlen reifer Oocyten.

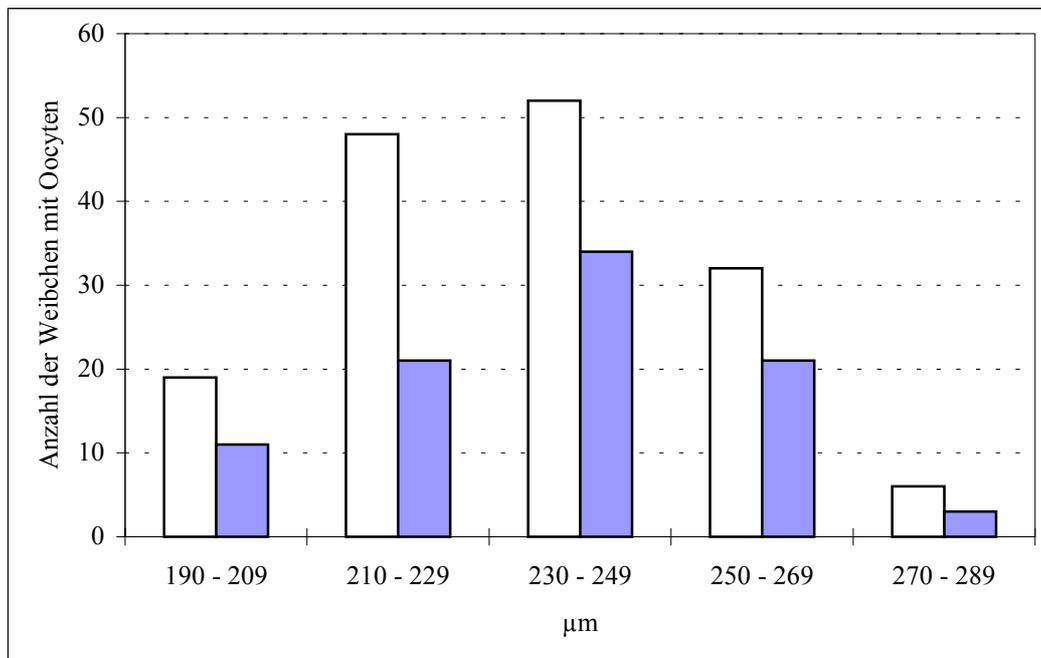


Abb. 53: Anzahl der Weibchen von *Diphascon pingue* mit unreifen (helle Säulen) und mit reifen Oocyten (dunkle Säulen) in verschiedenen Längenklassen.

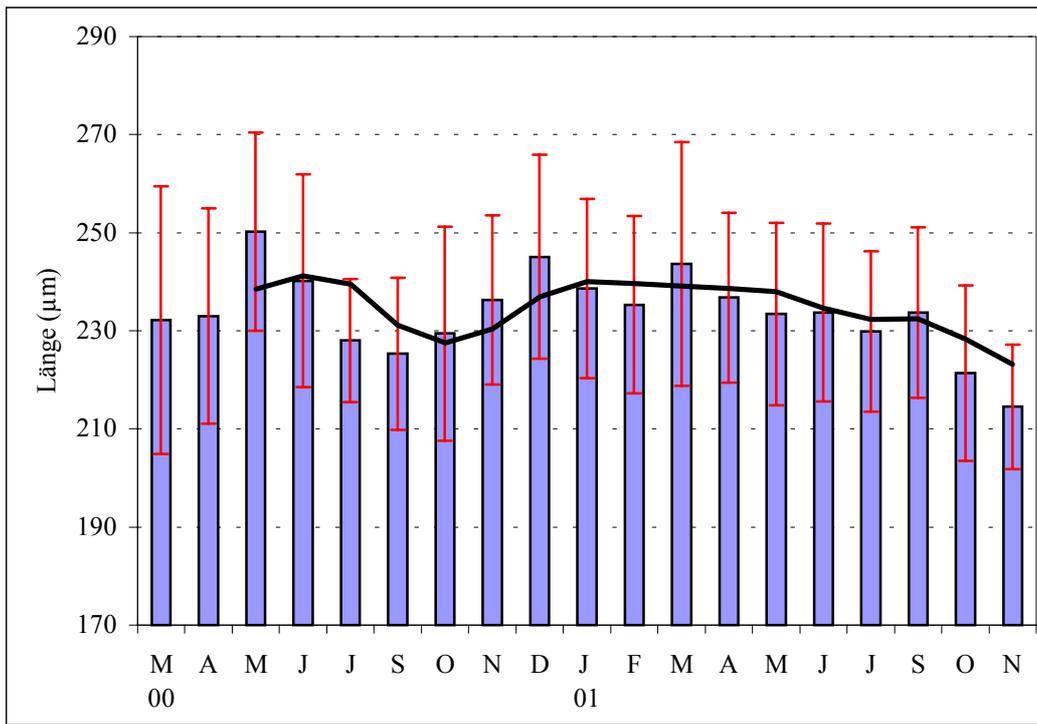


Abb. 54: Mittelwerte und Standardabweichung der Längen der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten von *Diphascos pingue* im Zeitraum März 2000 bis November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

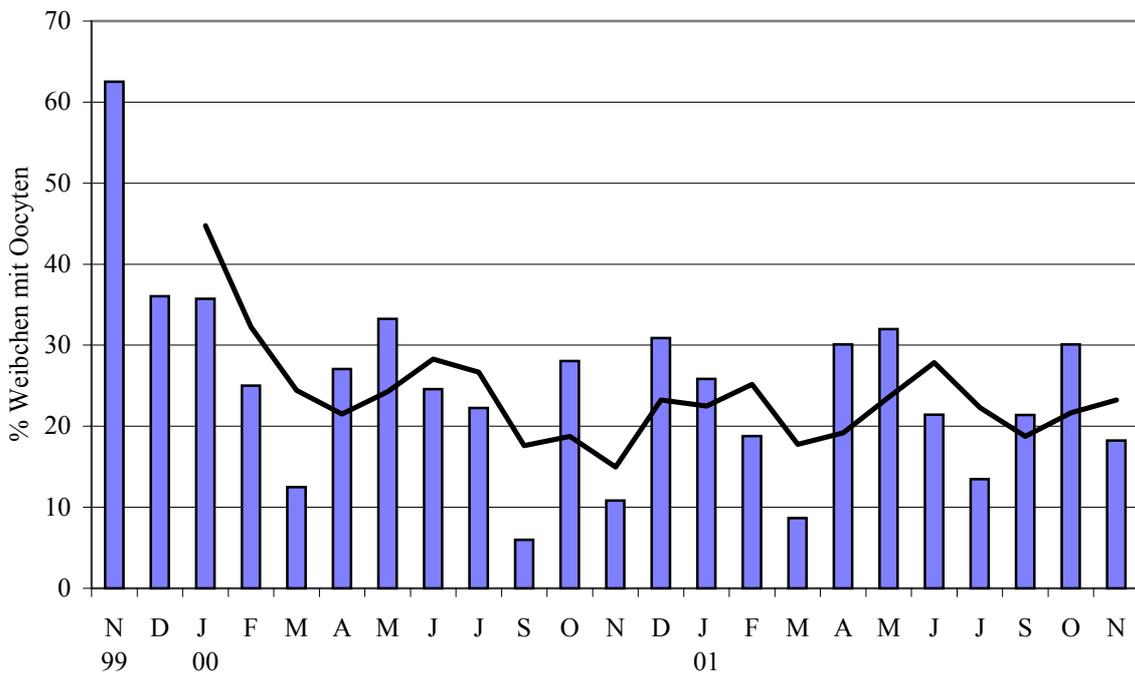


Abb. 55: Prozentualer Anteil der Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten an der Population von *Diphascos pingue* von November 1999 bis zum November 2001. Für die Trendlinie (durchgezogene Linie) wurde jeweils der Durchschnittswert aus drei Monaten verwendet.

Hypsibius cfr convergens

Die Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten (n = 11) lag zwischen 263 µm (zwei Oocyten) und 343 µm (sechs Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten (n = 8) zwischen 263 µm (zwei Oocyten) und 353 µm (vier Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag bei 302 µm ± 30 µm, die der Weibchen mit reifen Oocyten bei 297 µm ± 31 µm. Weibchen mit ablagereifen Oocyten hatten eine bis fünf Oocyten. Von den fünf gefundenen Exuvien hatten vier Exuvien jeweils zwei Eier, eine Exuvie hatte drei Eier.

Hypsibius scabropygus

Die Länge eiertragender Weibchen mit unreifen Oocyten (n = 7) lag zwischen 245 µm (zwei Oocyten) und 433 µm (neun Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten (n = 8) zwischen 230 µm (eine Oocyte) und 317 µm (vier Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag mit 307 µm ± 48 µm deutlich über dem der Weibchen mit reifen Oocyten (266 µm ± 31 µm). Weibchen mit reifen Oocyten hatten ein bis vier Oocyten. Zwei gefundenen Exuvien hatten jeweils zwei Eier.

Macrobiotus harmsworthi

Die Länge eiertragender Weibchen mit unreifen Oocyten (n = 7) lag zwischen 335 µm (vier Oocyten) und 366 µm (fünf Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten (n = 15) zwischen 284 µm (zwei Oocyten) und 382 µm (fünf Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag mit 388 µm ± 33 µm deutlich über dem der Weibchen mit reifen Oocyten (341 µm ± 27 µm). Die Anzahl ablagereifer Oocyten lag zwischen eins und sechs.

Hypsibius pallidus

Die Länge eiertragender Weibchen mit unreifen Oocyten (n = 13) lag zwischen 232 µm (eine Oocyte) und 315 µm (zwei Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten (n = 5) zwischen 214 µm (zwei Oocyten) und 315 µm (drei Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag bei 279 µm ± 23 µm, die der Weibchen mit reifen Oocyten bei 275 µm ± 38 µm. Die Zahl der reifen Oocyten lag zwischen einer und drei Oocyten. Zwei Exuvien hatten jeweils zwei Eier, eine Exuvie hatte vier Eier.

Hypsibius dujardini

Die Länge eiertragender Weibchen mit unreifen Oocyten ($n = 17$) lag zwischen $206 \mu\text{m}$ (eine Oocyte) und $289 \mu\text{m}$ (vier Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten ($n = 6$) zwischen $232 \mu\text{m}$ (eine Oocyte) und $304 \mu\text{m}$ (neun Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag bei $243 \mu\text{m} \pm 23 \mu\text{m}$, die der Weibchen mit reifen Oocyten bei $257 \mu\text{m} \pm 28 \mu\text{m}$. Die Zahl der reifen Oocyten lag zwischen eins und neun. Von sieben Exuvien hatten zwei Exuvien je zwei Eier, drei je vier Eier und zwei je fünf Eier.

Isohypsibius prosostomus

Die Länge eiertragender Weibchen mit unreifen Oocyten ($n = 9$) lag zwischen $286 \mu\text{m}$ (drei Oocyten) und $382 \mu\text{m}$ (fünf Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten ($n = 2$) zwischen $310 \mu\text{m}$ (eine Oocyte) und $431 \mu\text{m}$ (sieben Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag mit $330 \mu\text{m} \pm 31 \mu\text{m}$ deutlich unter dem Mittelwert der Weibchen mit reifen Oocyten $370 \mu\text{m} \pm 86 \mu\text{m}$. Zwei Weibchen hatten zwei und sieben ablagereife Oocyten. Von zehn Exuvien hatte jeweils eine Exuvie drei, vier, fünf, sechs, acht und zehn Eier, zwei Exuvien hatten sieben und neun Eier.

Diphascon rugosum

Die Länge eiertragender Weibchen mit unreifen Oocyten ($n = 8$) lag zwischen $237 \mu\text{m}$ (zwei Oocyten) und $395 \mu\text{m}$ (zwei Oocyten), die Länge der Weibchen mit reifen Oocyten ($n = 4$) zwischen $263 \mu\text{m}$ (eine Oocyte) und $364 \mu\text{m}$ (acht Oocyten). Die durchschnittliche Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten lag bei $316 \mu\text{m} \pm 58 \mu\text{m}$, die der Weibchen mit reifen Oocyten bei $310 \mu\text{m} \pm 42 \mu\text{m}$. Vier Weibchen hatten zwei, vier, sechs und acht Oocyten. Es wurden vier Exuvien mit vier, sieben, acht und neun Eiern gefunden.

Diphascon prorsirostre

Die Länge der Weibchen mit unreifen Oocyten ($n = 5$) lag zwischen $266 \mu\text{m}$ (vier unreife Oocyten) und $351 \mu\text{m}$ (sechs unreife Oocyten). Die durchschnittliche Länge aller Weibchen mit unreifen Oocyten lag bei $312 \mu\text{m} \pm 30,4 \mu\text{m}$. Weibchen mit ablagereifen Oocyten wurden nicht beobachtet. Eine gefundene Exuvie enthielt zwei Eier.

Isohypsibius pappi

Die einzige gefundene Exuvie enthielt drei Eier.

Diphascon oculatum

Es wurden drei Weibchen mit Eiern gefunden (142 µm mit vier unreifen Oocyten; 125 µm mit vier ablagereife Oocyten; und 162 µm mit drei ablagereife Oocyten) und eine Exuvie mit zehn Eiern.

Milnesium tardigradum

Es wurden zwei Weibchen mit unreifen Oocyten gefunden (326 µm mit einer Oocyte sowie 345 µm mit vielen Oocyten) und eine Exuvie mit vier Eiern.

4.2.5. Vertikale Verteilung der Tardigraden

Betrachtet man die Verteilung der verschiedenen Tardigradenarten in *Rhytidiadelphus squarrosus*, wird eine vertikale Gliederung deutlich. Über die Hälfte aller Tardigraden (55,2 %) hielten sich in der a-Schicht, etwa ein Drittel (31 %) in der b-Schicht und 13,8 % in der c-Schicht auf. Diese Unterschiede sind für die Gesamtzönose hoch signifikant ($p < 0,01$) (Tab. 26, S. 100). Ebenso zeigten die einzelnen Arten hinsichtlich ihres bevorzugten Aufenthaltsortes signifikante Unterschiede (Tab. 26). Die meisten Arten bevorzugten den oberen Bereich des Moores (Abb. 56). Über 70 % der Individuen von *Diphascon oculatum*, *Hypsibius scabropygus*, *Isohypsibius prosostomus*, *Hypsibius pallidus*, *Minibiotus* cfr *poricinatus*, *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus hufelandi*, *Hypsibius* cfr *convergens* und *Diphascon prorsirostre* lebten in der a-Schicht. Sie sind dort hoch signifikant ($p < 0,01$) häufiger anzutreffen im Vergleich zu der b- und c-Schicht (Tab. 26). Auch *Diphascon pingue* war in der a-Schicht signifikant häufiger vertreten, allerdings lebten 40 % dieser Art auch in der b-Schicht. *Minibiotus* cfr *scopulus* und *Hypsibius dujardini* lebten zu etwa gleichen Anteilen in der a- und b-Schicht. *Isohypsibius pappi*, *Diphascon rugosum* und *Macrobiotus richtersi* waren vorwiegend in der b-Schicht des Moores zu finden. Für *Macrobiotus richtersi* und *Diphascon rugosum* war kein signifikanter Unterschied zwischen der b- und c-Schicht festzustellen, der Unterschied zwischen der a- und b-Schicht war jedoch hoch signifikant ($p < 0,01$). *Macrobiotus harmsworthi* war die einzige Art, die in der c-Schicht signifikant häufiger ($p < 0,05$) vorkam im Vergleich zur b-Schicht. Dieses galt zwar auch für *Diphascon higginsii*, *Diphascon bullatum* und *Diphascon nobilei*, die Zahl der gefundenen Tiere war allerdings zu gering, um definitive Aussagen machen zu können. Letzteres gilt auch für *Minibiotus* cfr *scopulus*, *Minibiotus* cfr *poricinatus* und *Isohypsibius pappi* (Abb. 56).

	a-Schicht (oberer grüner Bereich)	b-Schicht (mittlerer gelber Bereich)	c-Schicht (unterer brauner Bereich)	Insgesamt	Dominanz	Dominanzklassen	Frequenz in %	Eier oder Exuvien in der			Insgesamt (Eier oder Exuvien)
								a-Schicht (oberer grüner Bereich)	b-Schicht (mittlerer gelber Bereich)	c-Schicht (unterer brauner Bereich)	
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	3484	1035	65	4584	49,3	E	100	91	51		142
<i>Macrobiotus richtersi</i>	195	1015	969	2179	23,4	D	100	2	22	16	40
<i>Diphascon pingue</i>	669	478	48	1195	12,9	D	100	40	44	8	92
<i>Hypsibius</i> cfr <i>convergens</i>	231	54	19	304	3,27	S	76,1	4	8	5	17
<i>Hypsibius dujardini</i>	84	92	25	201	2,16	R	73,9	4	10	6	20
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	153	24	3	180	1,94	R	82,6	13	7		20
<i>Diphascon rugosum</i>	18	84	51	153	1,65	R	47,8		3	8	11
<i>Hypsibius pallidus</i>	122	20	4	146	1,57	R	78,3	2	3	1	6
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	3	45	90	138	1,48	R	84,8				
<i>Hypsibius scabropygus</i>	77	11	1	89	0,96	SR	60,9	3	4		7
<i>Diphascon prorsirostre</i>	35	11	1	47	0,51	SR	63	1			1
<i>Milnesium tardigradum</i>	26	5	1	32	0,34	SR	41,3		2		2
<i>Diphascon oculatum</i>	23	0	2	25	0,27	SP	37				
<i>Minibiotus</i> cfr <i>poricinctus</i>	9	2	0	11	0,12	SP	13				
<i>Isohypsibius pappi</i>	1	2	1	4	0,04	SP	6,5			1	1
<i>Diphascon nobilei</i>	0	0	3	3	0,03	SP	2,2				
<i>Minibiotus</i> cfr <i>scopulus</i>	1	1	0	2	0,02	SP	4,4				
<i>Diphascon bullatum</i>	0	0	1	1	0,01	SP	2,2				
<i>Diphascon higginsi</i>	0	0	1	1	0,01	SP	2,2				
Tardigradenzönose	5131	2879	1285	9295				160	154	45	358
Prozent	55,2	31	13,8	100				44,7	43	12,6	100

Tab. 25: Absolute Anzahl von Tardigraden und deren Eier (frei oder in Exuvien), ihre Verteilung in drei Schichten des Moores (a-, b- und c-Schicht), sowie die Dominanz, Dominanzklasse und Frequenz im gesamten Untersuchungszeitraum. Die unterste Zeile gibt jeweils den prozentualen Anteil der Tardigraden an der Zönose und der Eier an der Gesamtmenge der Eier oder Exuvien in den drei Mooschichten an. E = eudominant, D = dominant, S = subdominant, R = rezedent, SR = subrezedent, SP = sporadisch.

Vergleicht man den prozentualen Anteil der einzelnen Arten an der Tardigradenzönose mit dem prozentualen Anteil der Eier oder Exuvien, fällt auf, daß der prozentuale Anteil der Eier oder Exuvien in der a-Schicht teilweise viel geringer war als der Anteil der einzelnen Arten, in den beiden unteren Schichten jedoch höher war als der entsprechende Anteil der jeweiligen Art (Tab. 27). Ausnahmen hiervon sind *Macrobiotus hufelandi* und *Isohypsibius prosostomus*, bei denen in der c-Schicht keine Eier oder Exuvien gefunden wurden, sowie *Macrobiotus richtersi*, von dem in der c-Schicht prozentual etwas weniger Eier gefunden wurde. Eier oder Exuvien scheinen also nicht zufällig im Moospolster verteilt zu sein.

Die Bevorzugung bestimmter Bereiche innerhalb des Moospolsters bleibt trotz enger saisonaler Schwankungen auch erhalten, wenn man die einzelnen Monate betrachtet. Abb. 57 ver-

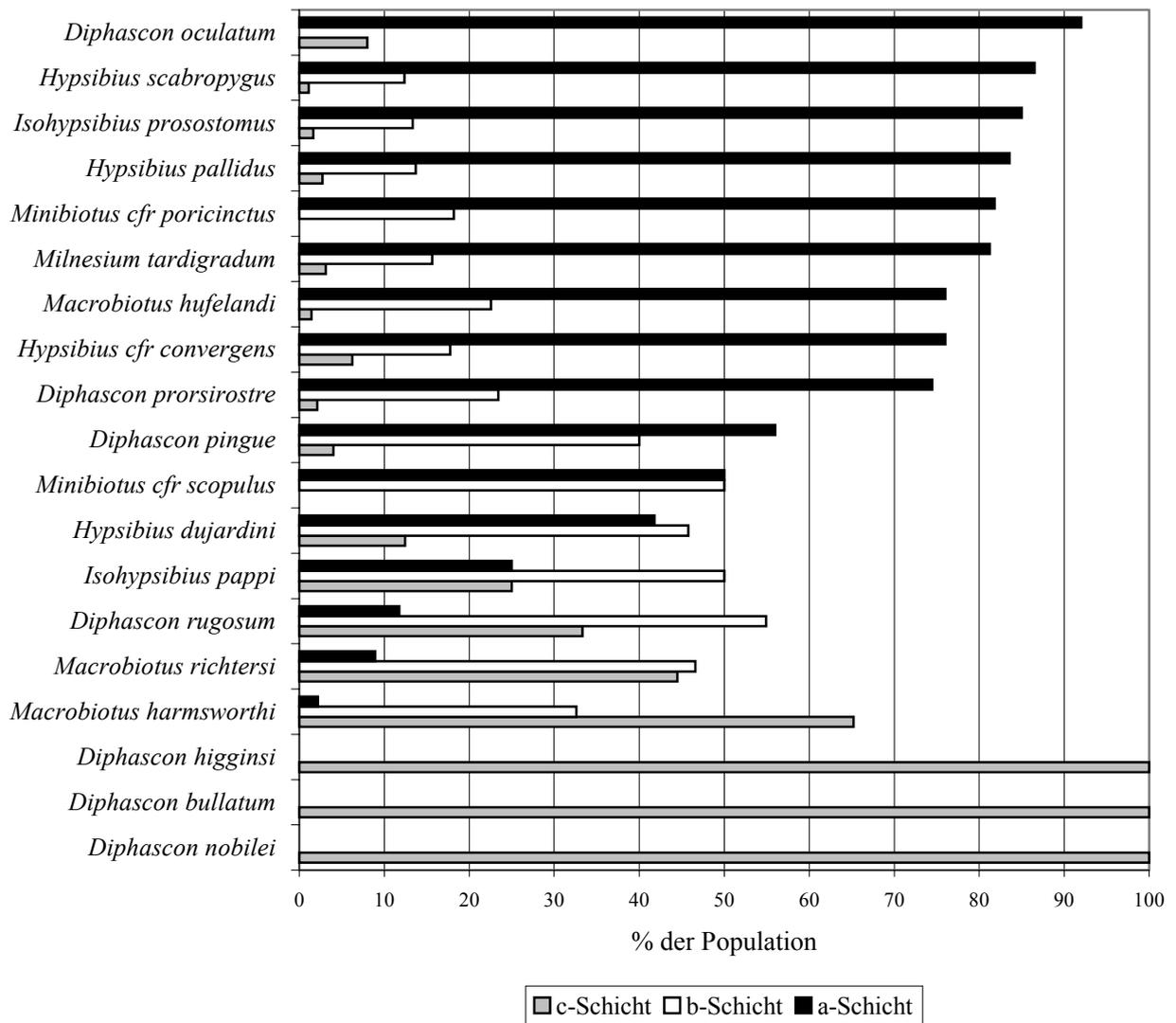


Abb. 56: Verteilung der Tardigraden auf die drei Schichten des Mooses *Rhytidiadelphus squarrosus*.

deutlich, daß prozentual der größte Teil (zwischen 42 und 66 %) der Tardigradenzönose in der a-Schicht lebt, in der c-Schicht des Mooses hingegen prozentual (zwischen 4 und 25 %) die wenigsten Tardigraden zu finden sind. In der b-Schicht findet man weniger Tardigraden als in der a-Schicht und mehr Tardigraden als in der c-Schicht (zwischen 19 und 40 %). Ausnahme war nur der Januar 2000, in dem in der c-Schicht mehr Tardigraden gefunden wurden als in der b-Schicht.

Offenbar scheinen die Tardigraden in den kälteren Monaten des Winterhalbjahres (Dezember bis März, April) insgesamt etwas tiefer im Moos zu leben als im Sommerhalbjahr (Mai bis Oktober). Ausnahme ist hier der Januar 2000, in dem sich mit 60 % in der a-Schicht eine für das Winterhalbjahr ungewöhnlich große Menge an Tardigraden im obersten Teil des Mooses befand.

		T	Freiheitsgrade	p
Tardigraden insgesamt	a- und b-Schicht	7,16	67,42	0,000**
	b- und c-Schicht	9,37	74,69	0,000**
	a- und c-Schicht	13,10	53,96	0,000**
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	a- und b-Schicht	9,91	55,59	0,000**
	b- und c-Schicht	11,86	46,76	0,000**
<i>Macrobiotus richtersi</i>	a- und b-Schicht	8,80	58,01	0,000**
	b- und c-Schicht	0,39	90,00	0,7
<i>Diphascon pingue</i>	a- und b-Schicht	2,17	76,86	0,03*
	b- und c-Schicht	8,89	50,38	0,000**
<i>Hypsibius dujardini</i>	a- und b-Schicht	-0,32	90,00	0,75
	b- und c-Schicht	3,45	63,53	0,001**
<i>Hypsibius</i> cfr <i>convergens</i>	a- und b-Schicht	3,92	51,79	0,000**
	b- und c-Schicht	2,58	68,26	0,012*
<i>Macrobiotus harmsworthi</i>	a- und b-Schicht	-4,38	47,90	0,000**
	b- und c-Schicht	-2,26	68,94	0,027*
<i>Hypsibius scabropygus</i>	a- und b-Schicht	3,73	48,15	0,001**
	b- und c-Schicht	2,94	53,42	0,001**
<i>Diphascon prorsirostre</i>	a- und b-Schicht	3,05	59,03	0,004**
	b- und c-Schicht	3,23	55,38	0,002**
<i>Milnesium tardigradum</i>	a- und b-Schicht	3,26	56,59	0,002**
	b- und c-Schicht	1,15	60,12	0,25
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	a- und b-Schicht	4,94	52,96	0,000**
	b- und c-Schicht	2,72	49,54	0,009**
<i>Hypsibius pallidus</i>	a- und b-Schicht	6,17	50,44	0,000**
	b- und c-Schicht	3,17	90,00	0,002**
<i>Diphascon rugosum</i>	a- und b-Schicht	-3,45	52,45	0,001**
	b- und c-Schicht	1,34	90,00	0,18

Tab. 26: Ergebnis des Welch-Tests mit Angabe der Prüfgröße T, der Anzahl der Freiheitsgrade und der Irrtumswahrscheinlichkeit p. Es wurde jeweils die Verteilung der Populationen in der a- und der b-Schicht und in der b-Schicht und der c-Schicht von *Rhytidiadelphus squarrosus* verglichen. Nur für die Tardigraden insgesamt wurde zusätzlich noch die a- mit der c-Schicht verglichen; n = 46. *p < 0,05; **p < 0,01. Die Richtung der Signifikanz (mehr/weniger) ist aus Abb. 56 abzulesen.

Macrobiotus hufelandi (Abb. 58) zeigte im Jahr 1999/2000 die Tendenz, in den Monaten November bis April etwas tiefer in dem Moospolster zu leben (Ausnahme Januar 2000); im Winter 2000/2001 ist diese Tendenz weniger stark ausgeprägt (insbesondere durch den Wert im Dezember 2000). Zudem ist die Zeitspanne des tieferen Aufenthalts im Moospolster im zweiten Winter deutlich kürzer (nur bis Februar) als im ersten Untersuchungswinter.

Macrobiotus richtersi (Abb. 59) zeigte besonders deutlich die Tendenz, während der kälteren Jahreszeit weiter unten im Moos zu leben. In beiden Jahren war der prozentuale Anteil in den

				Eier oder Exuvien		
	a-Schicht	b-Schicht	c-Schicht	a-Schicht	b-Schicht	c-Schicht
<i>Macrobiotus hufelandi</i>	76,0	22,6	1,4	64,1	35,9	0,0
<i>Macrobiotus richtersi</i>	8,9	46,6	44,5	5,0	55,0	40,0
<i>Diphasccon pingue</i>	56,0	40,0	4,0	43,5	47,8	8,7
<i>Hypsibius cfr convergens</i>	76,0	17,8	6,3	23,5	47,1	29,4
<i>Hypsibius dujardini</i>	41,8	45,8	12,4	20,0	50,0	30,0
<i>Isohypsibius prosostomus</i>	85,0	13,3	1,7	65,0	35,0	0,0
<i>Diphasccon rugosum</i>	11,8	54,9	33,3	0,0	27,3	72,7
<i>Hypsibius pallidus</i>	83,6	13,7	2,7	33,3	50,0	16,7
<i>Hypsibius scabropygus</i>	86,5	12,4	1,1	42,9	57,1	0,0
Tardigradenzönose	55,2	31,0	13,8	44,6	42,9	12,5

Tab. 27: Prozentualer Anteil der Arten sowie deren Eier oder Exuvien in den Schichten von *Rhytidiadelphus squarrosus* während des gesamten Untersuchungszeitraums. Berücksichtigt sind nur Arten, bei denen mehr als fünf Eier oder Exuvien gefunden wurden (vgl. Tab. 25, S. 98).

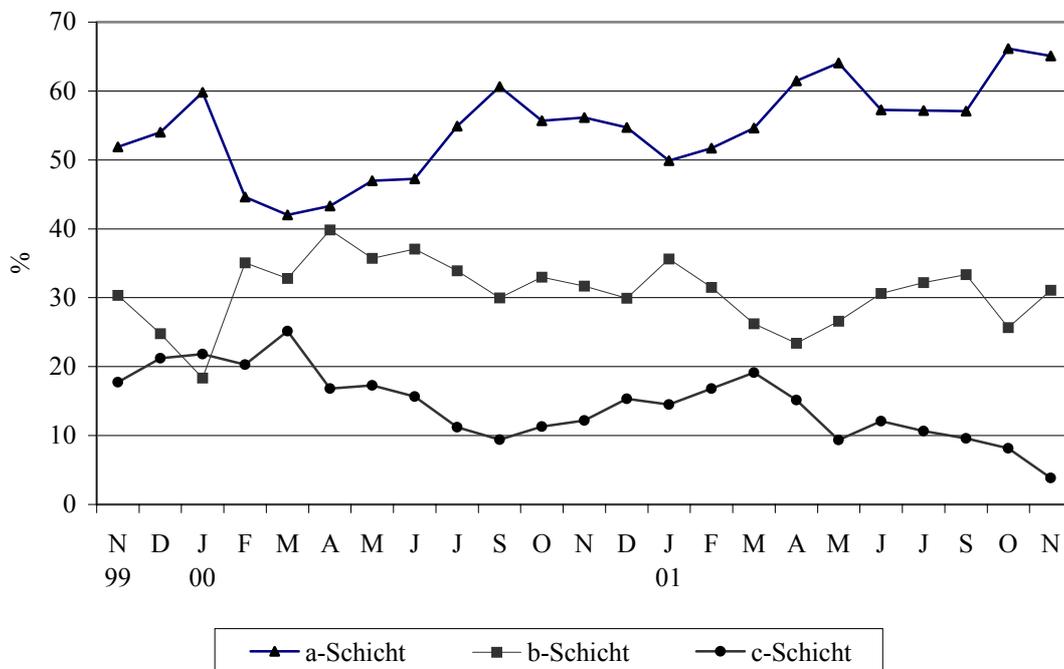


Abb. 57: Prozentuale Verteilung der Tardigradenzönose in den drei Schichten von *Rhytidiadelphus squarrosus* im Untersuchungszeitraum.

Monaten Mai bis Dezember in der b-Schicht höher als in der c-Schicht (Ausnahme: Juli 2001); hingegen war in den Monaten Januar bis April der höchste prozentuale Anteil der Population in der c-Schicht des Moospolsters zu finden.

Diphasccon pingue (Abb. 60) war in den Monaten Februar bis Juni 2000 überwiegend in der b-Schicht zu finden, im gleichen Zeitraum des Jahres 2001 hingegen überwiegend in der a-Schicht. Im Gegensatz zu den beiden *Macrobiotus*-Arten ergab sich eher die Tendenz, in den Monaten November bis Januar stärker den grünen Bereich aufzusuchen.

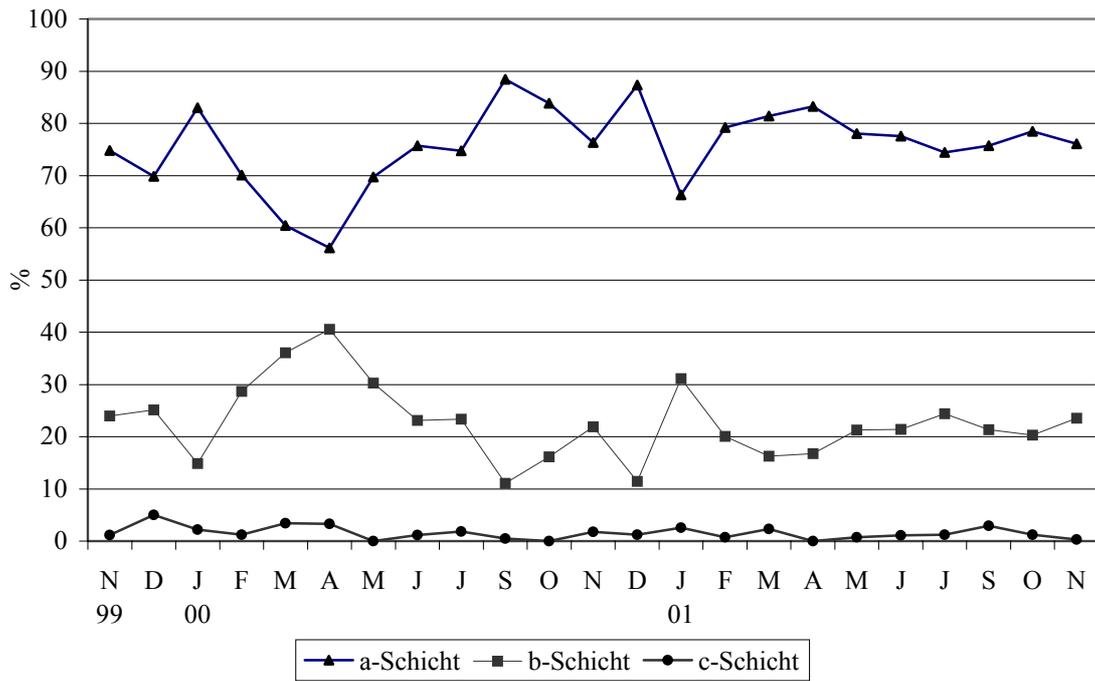


Abb. 58: Prozentuale Verteilung von *Macrobiotus hufelandi* in den drei Schichten von *Rhytidiadelphus squarrosus* von November 1999 bis November 2001.

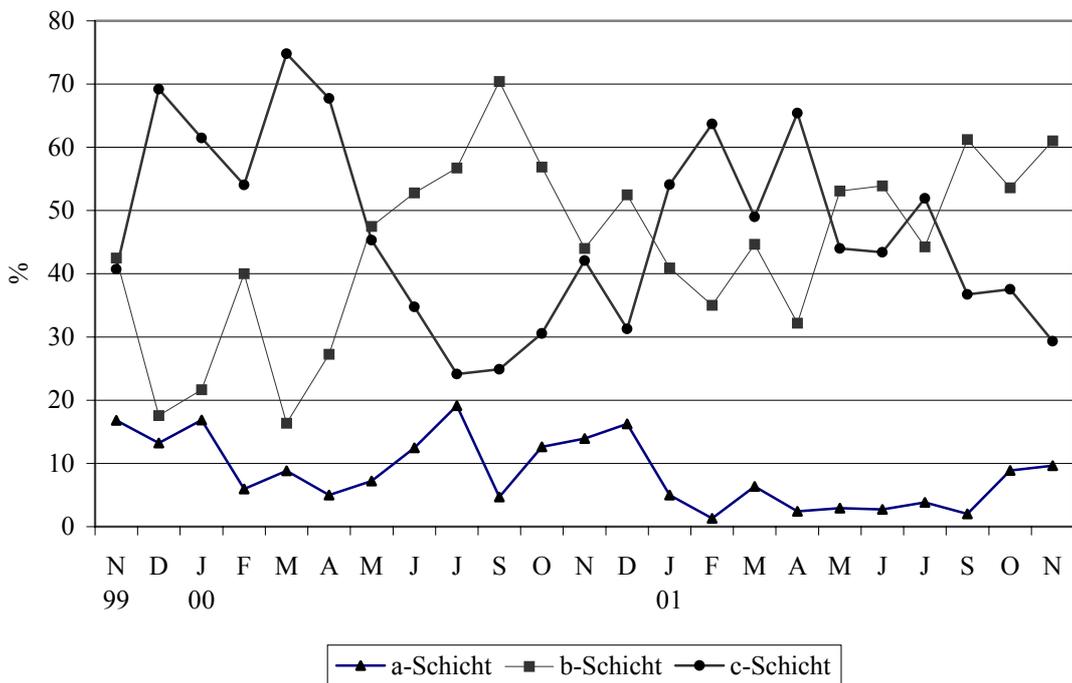


Abb. 59: Prozentuale Verteilung von *Macrobiotus richtersi* in den drei Schichten von *Rhytidiadelphus squarrosus* von November 1999 bis November 2001.

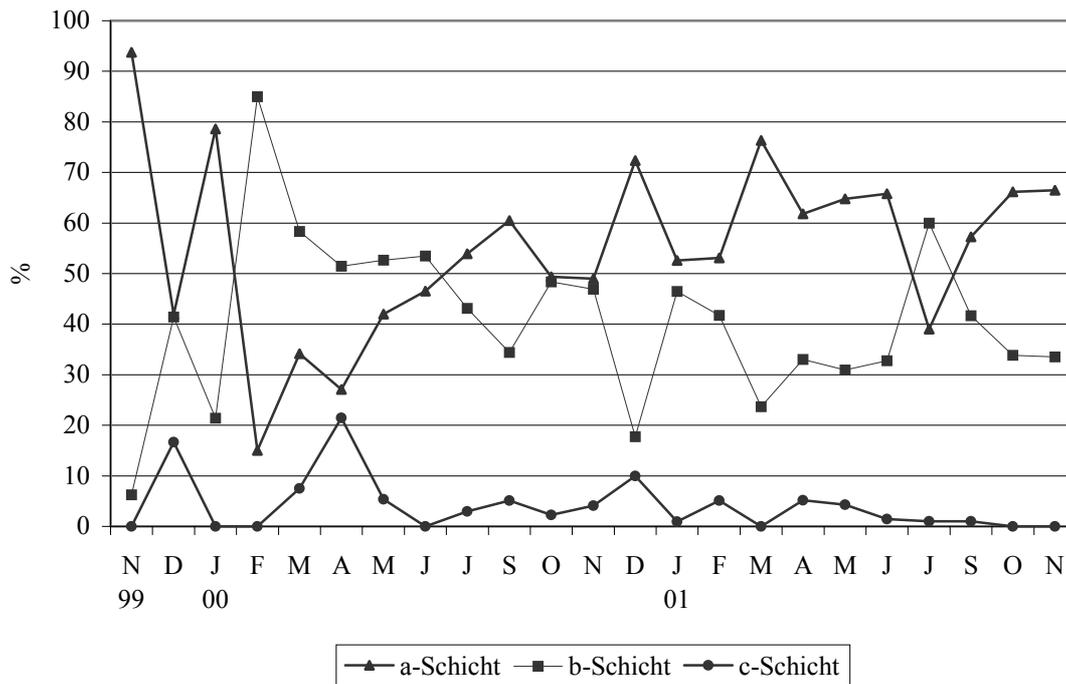


Abb. 60: Prozentuale Verteilung von *Diphascoen pingue* in den drei Schichten von *Rhytidiadelphus squarrosus* von November 1999 bis November 2001.

Um zu überprüfen, ob der Aufenthaltsort von *Macrobotus hufelandi*, *Macrobotus richtersi* und *Diphascoen pingue* innerhalb von *Rhytidiadelphus squarrosus* von den klimatischen Bedingungen abhängig ist, wurde die Rangkorrelation nach SPEARMAN mit der Individuenzahl und dem Aufenthaltsort innerhalb des Moospolsters berechnet (Tab. 28). Aufgrund der geringen Anzahl wurden die Individuen der c-Schicht von *Macrobotus hufelandi* und *Diphascoen pingue*, sowie die Individuen der a-Schicht von *Macrobotus richtersi* vernachlässigt.

Macrobotus hufelandi zeigte signifikant und hoch signifikant positive Korrelationen zwischen der Niederschlagssumme und der durchschnittlichen Luftfeuchte, hingegen signifikant negative Korrelation mit der Anzahl trockener Tage 5-15 Tage vor Sammeldatum und dem Aufenthalt in der a-Schicht (Tab. 28).

Macrobotus richtersi zeigt hoch signifikant positive Korrelationen zwischen dem Aufenthalt in der b-Schicht und der durchschnittlichen Temperatur sowie der Summe der Sonnenstunden, hingegen hoch signifikant negative Korrelationen mit der durchschnittlichen Luftfeuchte 15 - 25 Tage vor Sammeldatum. Die Niederschlagssumme ist für den Zeitraum 5 - 15 Tage und 10 - 20 Tage negativ mit dem Aufenthalt in der b-Schicht korreliert. Entsprechend ergeben sich signifikante Korrelationen mit umgekehrten Vorzeichen für den Aufenthalt in der c-Schicht und den entsprechenden Klimaparametern, zusätzlich gibt es hier noch eine signifikant negative Korrelation zu der Anzahl der trockenen Tage 5 - 15 Tage vor Sammeldatum (Tab. 28).

Der Aufenthalt von *Diphascon pingue* ist hoch signifikant positiv mit dem Aufenthalt in der a-Schicht und der durchschnittlichen Luftfeuchte 5 - 15 Tage vor Sammeldatum korreliert und hoch signifikant negativ mit dem Aufenthalt in der b-Schicht. In der a-Schicht ist außerdem noch der Zusammenhang 10 - 20 Tage vor Sammeldatum signifikant positiv (Tab. 28).

Art Klimaparameter	Zeitraum	<i>Macrobiotus hufelandi</i>		<i>Macrobiotus richtersi</i>		<i>Diphascon pingue</i>	
		a-Schicht	b-Schicht	b-Schicht	c-Schicht	a-Schicht	b-Schicht
Durchschnittliche Temperatur der letzten	5-15 Tage	0,031	0,014	0,597**	-0,563**	-0,032	0,113
	10-20 Tage	0,002	-0,045	0,637**	-0,611**	-0,032	0,133
	15-25 Tage	0,142	-0,086	0,647	-0,608	0,093	0,030
Durchschnittliche Luftfeuchte der letzten	5-15 Tage	0,4**	-0,41*	-0,141	0,076	0,414*	-0,345*
	10-20 Tage	0,258*	-0,251	-0,056	0,037	0,277*	-0,23
	15-25 Tage	0,095	-0,125	-0,425	0,374	-0,190	-0,224
Niederschlagssumme der letzten	5-15 Tage	0,316*	-0,335*	-0,322*	0,299*	0,152	-0,153
	10-20 Tage	0,12	-0,118	-0,28	0,306	0,078	-0,072
	15-25 Tage	0,007	0,0122	-0,167	0,228	0,162	-0,068
Anzahl der trockenen Tage (≤ 2 mm Niederschlag) der letzten	5-15 Tage	-0,31*	0,316*	0,233	-0,274*	-0,058	0,123
	10-20 Tage	-0,024	0,03	0,121	-0,134	-0,072	0,141
	15-25 Tage	0,112	-0,102	0,131	-0,154	-0,062	0,067
Summe der Sonnenstunden der letzten	5-15 Tage	-0,061	0,104	0,594**	-0,509**	-0,126	0,158
	10-20 Tage	-0,062	0,105	0,522**	-0,454**	-0,072	0,149
	15-25 Tage	-0,041	-0,004	0,584**	-0,536**	-0,019	0,083

Tab. 28: Rangkorrelation nach SPEARMAN zwischen Klimaparametern und dem Aufenthaltsort von *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascon pingue* innerhalb des Moospolsters; n = 44. *p < 0,05; **p < 0,01

Um zu überprüfen, ob die vertikale Verteilung der verschiedenen Tardigradenarten aufgrund von interspezifischer Konkurrenz bedingt ist, wurden die prozentuale Verteilung der Arten in den Proben mit < 16 Individuen mit der prozentualen Gesamtverteilung der Arten verglichen (Abb. 61).

Wenn man die 20 Proben, die < 16 Individuen beherbergen (von insgesamt 276 Proben) mit den übrigen Proben (Individuenzahl ≥ 16) vergleicht, gibt es in Hinblick auf die Einnischung der einzelnen Arten keine gravierenden Unterschiede, d.h., daß prozentual der Anteil der einzelnen Tardigradenarten in den drei Mooschichten in Proben < 16 Individuen mit Proben ≥ 16 übereinstimmt. Daraus ist zu schließen, daß die artspezifische Einnischung unabhängig davon erfolgt, ob noch andere Arten vorhanden sind. Den größten Unterschied zeigte *Hypsibius pallidus*, dessen Population sich zu 84 % im oberen grünen Bereich aufhält, in den Proben mit < 16 Individuen jedoch nur mit 50 % in diesem Bereich vertreten ist. Allerdings kann der Unterschied auch durch die geringe Anzahl von Individuen dieser Art (12) in den Proben mit < 16 Individuen verursacht sein.

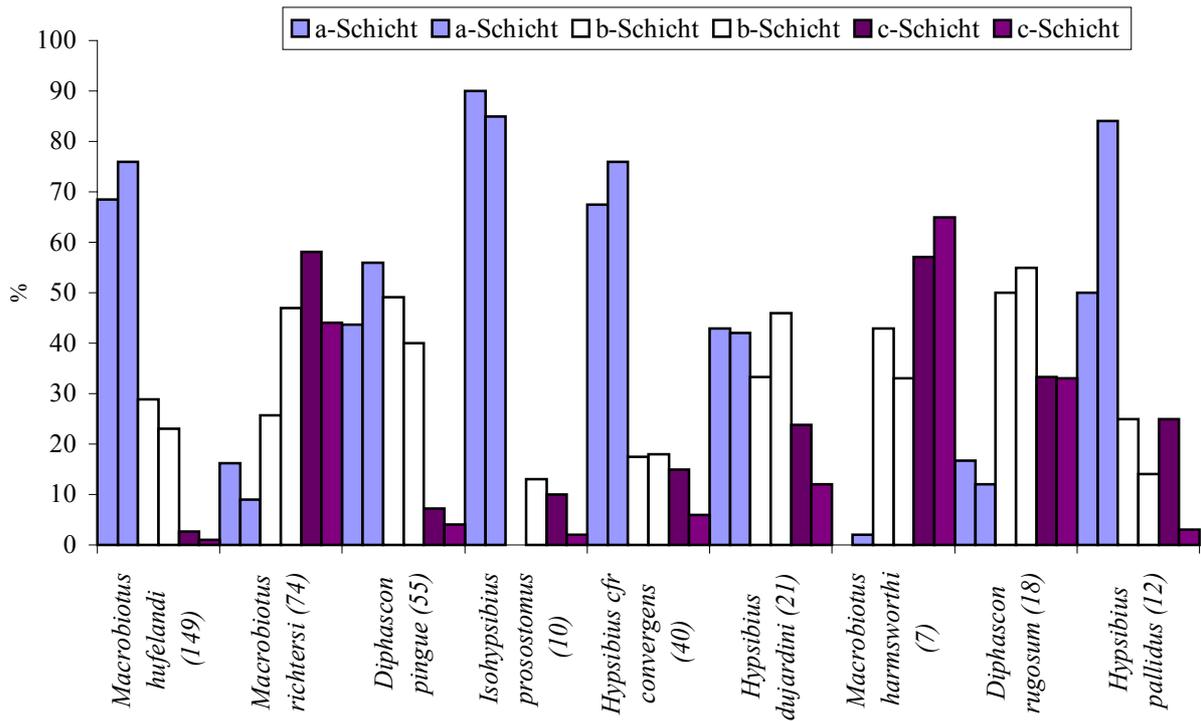


Abb. 61: Prozentuale Verteilung der einzelnen Arten in der a-, b- und c-Schicht. Der erste Balken gibt jeweils den Anteil (in %) von Tardigraden, die in wenig besiedelten Proben (< 16 Individuen), der zweite Balken jeweils den Anteil (in %) von Tardigraden, die in stark besiedelten Proben (≥ 16 Individuen) vorkamen. In Klammern steht die Individuenzahl in den wenig besiedelten Proben.

4.2.7. SHANNON-Index und Eveness

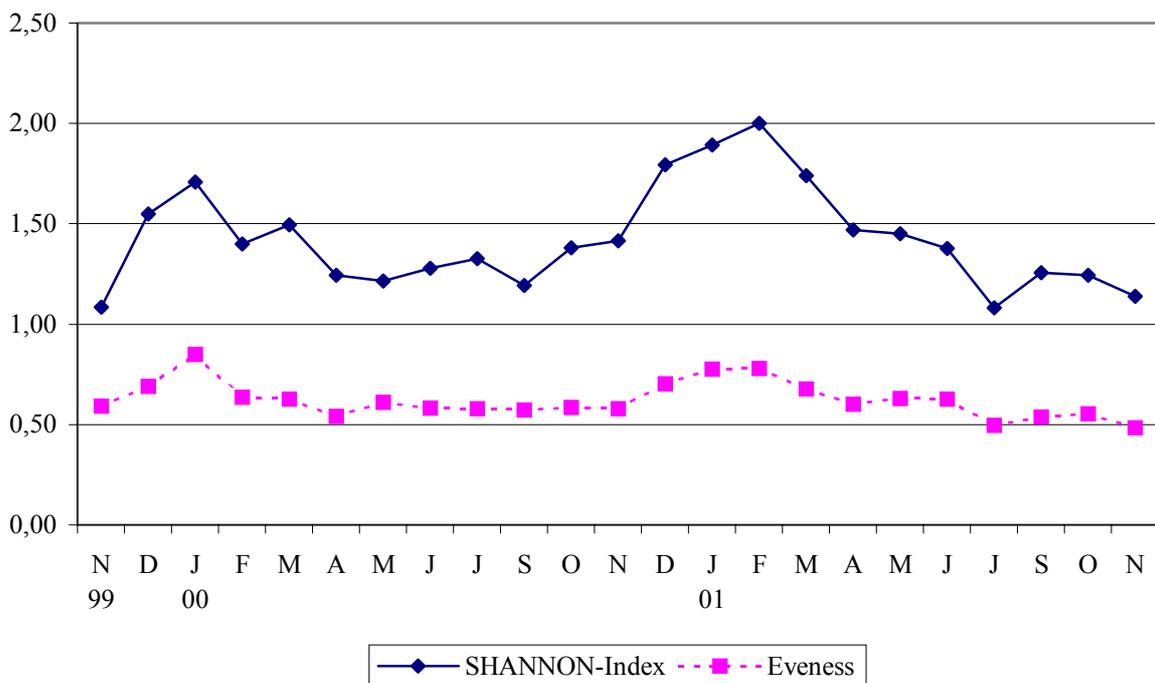


Abb. 61: Entwicklung der Diversität der Tardigraden in *Rhytidiadelphus squarrosus* von November 1999 bis November 2001.

Sowohl der SHANNON-Index wie auch die Eveness zeigten in *Rhytidiadelphus squarrosus* im ersten Jahr 1999/2000 in den Wintermonaten von Dezember 1999 bis März 2000 die höchsten Werten (Abb. 61). Die Evenesswerte veränderten sich im Verlauf des Jahres 2000 bis zum Dezember kaum und schwankten zwischen 0,54 im April und 0,61 im Mai. Der SHANNON-Index stieg (mit Ausnahme des Monats September) von April (1,22) bis zum November 2000 leicht an (1,41). Beide Indices erreichten in den Monaten Dezember bis März wieder Höchstwerte (SHANNON-Index (2,00) im Februar 2001, Eveness (0,78) im Januar und Februar 2001). Im weiteren Verlauf des Jahres 2001 sanken beide Werte bis zum November 2001 ab (SHANNON-Index: 1,08, Eveness: 0,48, der kleinste Evenesswert im Untersuchungszeitraum). Der Rückgang in beiden Werten war im Monat Juli 2001 besonders stark.

SHANNON-Index und Eveness in *Rhytidiadelphus loreus* und *Rhytidiadelphus squarrosus*

Das Wiesenmoos *Rhytidiadelphus squarrosus* weist mit 1,54 einen deutlich höheren SHANNON-Wert als das Waldbodenmoos *Rhytidiadelphus squarrosus* (1,02) auf (Abb. 62). Die beiden Moose unterscheiden sich in ihren SHANNON-Indexwerten und Evenesswerten.

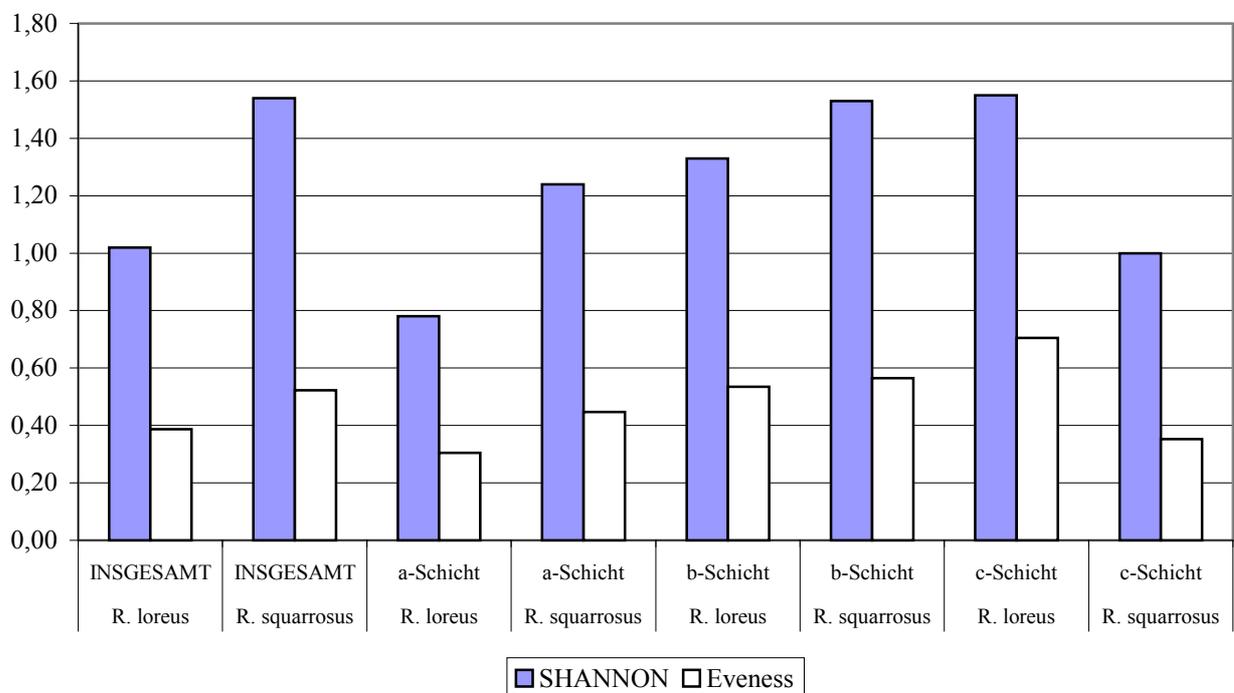


Abb. 62: SHANNON-Index und Eveness für *Rhytidiadelphus loreus* und *Rhytidiadelphus squarrosus*. Diese Werte sind angegeben sowohl für die beiden Moose insgesamt als auch jeweils für die drei verschiedenen Moosschichten.

In beiden Moosen liegt die Artendiversität in der b-Schicht höher als in der a-Schicht. Während *Rhytidiadelphus loreus* die höchste Artendiversität in der c-Schicht zeigt, hat *Rhytidiadelphus squarrosus* in der c-Schicht im Vergleich zu den beiden anderen Schichten die geringste Artendiversität.

4.2.8. Pilzbefall von *Macrobotus hufelandi*

Die Population von *Macrobotus hufelandi* wurde im Verlauf der beiden Untersuchungsjahre von zwei verschiedenen Pilzen parasitiert. Die anderen Arten hatten - wenn auch in viel geringerem Ausmaß - ebenfalls Parasiten (s.u.).

Pilz I n.d. wuchs aus der Kutikula der Tiere. Zwar wurde mit jeder Häutung auch ein Teil der Pilzhyphen abgegeben, die Pilzinfektion blieb jedoch erhalten (Abb. 25 a, S. 43). Während eine geringe Parasitierung keinen Einfluß auf die Fruchtbarkeit und die Lokomotion der befallenen Tiere hatte, bewirkte eine starke Parasitierung einen sichtbaren Einfluß auf die Lokomotion, nicht jedoch auf die Fruchtbarkeit. Selbst stark parasitierte Weibchen hatten Eianlagen oder Eier. Die Lokomotion war gerade bei stärkerer Parasitierung eingeschränkt, insbesondere wenn sich dann noch Detritus und Bakterien zwischen den Pilzfäden ablagerte. Dieser Pilz führte jedoch nicht unmittelbar zum Tod der Tiere.

Pilz II n.d. kam in der Leibeshöhle von *Macrobotus hufelandi* vor und bewirkte den Tod der Tiere.

Wie Abbildung 63 zeigt, variierte der prozentuale Anteil der mit diesen Pilzen parasitierten Tiere an der Gesamtpopulation im Verlauf des Untersuchungszeitraum stark (zwischen 90 % im Februar 2000 und 30 % im November 2001). In den Wintermonaten wurden die jeweils höchsten Werte erreicht (Ausnahme: Januar 2000), in den Sommermonaten Juni bis September im Vergleich zu dem vorangegangenen Winter niedrige Werte. Im Frühjahr 2000 blieb der Pilzbefall nach einem deutlichen Abfall vom Februar zum März auf einem relativ hohen Niveau (zwischen 70 und 80 %) bis zum Mai, im Frühjahr 2001 sank er viel deutlicher und erreichte ein geringeres Niveau als im Vorjahr (zwischen 50 und 60 %). Im Herbst 2000 ergab sich vom September bis zum November eine Zunahme des Pilzbefalls, hingegen verminderte er sich im gleichen Zeitraum des Jahres 2001 bis hin zu dem absolut geringsten Wert von 30 %.

Der Anteil der mit Pilz II n.d. infizierten Tiere lag nur im April 2000 (10,3 %) bei mehr als 6 % der Gesamtanzahl von *Macrobotus hufelandi* (Abb. 63). Nach dem starken Befall im April 2000 konnte bis in den Herbst 2000 keine weiteren infizierten Tiere mehr gefunden werden. Danach konnten wieder bis zum November 2001 in jedem Monat vereinzelte befallene Exemplare festgestellt werden.

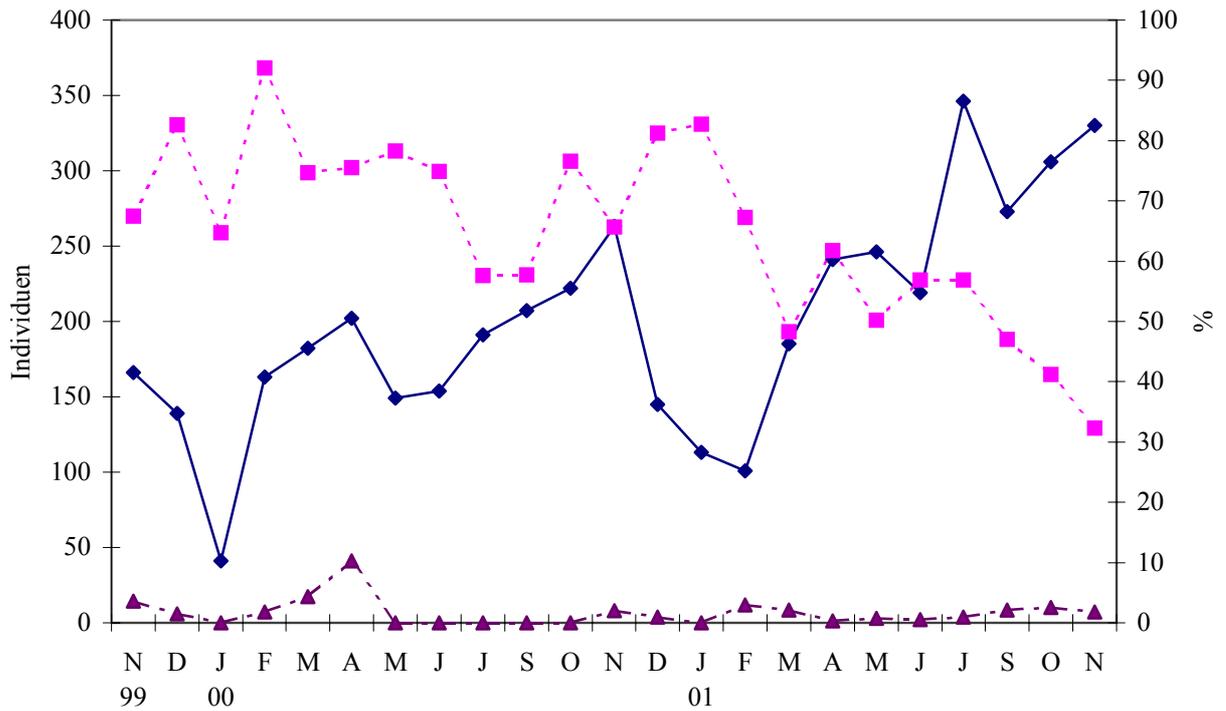


Abb. 63: Absolute Zahl (Raute) von *Macrobotus hufelandi* und prozentualer Anteil (Quadrat) parasitierter *Macrobotus hufelandi* sowie der prozentuale Anteil der mit Pilz II n.d. infizierten Tiere (Dreieck).

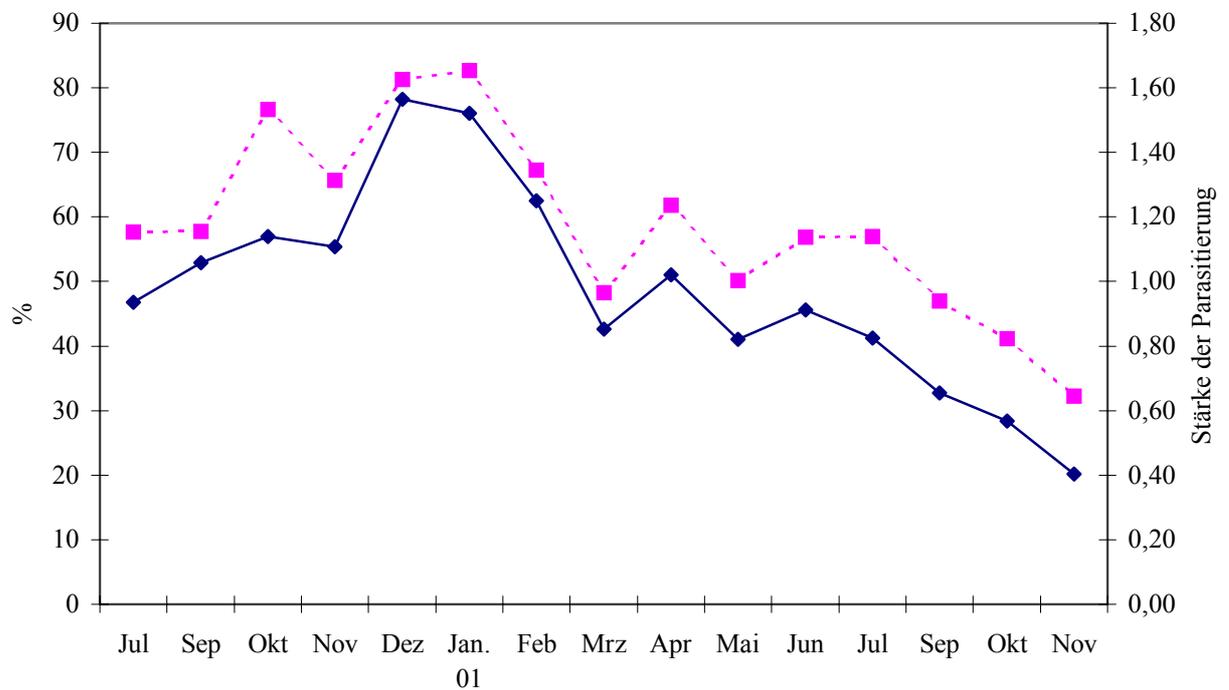


Abb. 64: Prozentualer Anteil der parasitierten Tiere an der Gesamtpopulation (durchgehende Linie) und die Intensität des Parasitenbefalls der Gesamtpopulation (gestrichelte Linie) von Juli 2000 bis November 2001.

Temperatur der letzten Tage vor Sammeltag	5 Tage	10 Tage	15 Tage	20 Tage	25 Tage	30 Tage	10-20 Tage	5-15 Tage	15-25 Tage	5-20 Tage	10-25 Tage
Korrelationskoeffizienten	-0,34*	-0,36**	-0,35**	-0,34*	-0,37**	-0,37**	-0,33*	-0,34*	-0,31*	-0,33*	-0,34*

Tab. 29: Rangkorrelationskoeffizienten nach SPEARMAN für den Pilzbefall von *Macrobiotus hufelandi* und der Durchschnittstemperatur vor dem Sammeltag; n = 44. *p < 0,05; **p < 0,01.

Der prozentuale Anteil der parasitierten Tiere an der Gesamtpopulation und die Intensität der Parasitierung der einzelnen Tiere verlief fast parallel, d.h. ein hoher/niedriger Anteil der parasitierten Gesamtpopulation war mit einem hohen/niedrigen Wert bei der Intensität der einzelnen Tiere verbunden (Abb. 64).

Die Parasitierung zeigte signifikant ($p < 0,05$) bis hoch signifikant ($p < 0,01$) negative Korrelationen zu der Temperatur vor dem Sammeldatum (Tab. 29). Alle anderen Parameter (Luftfeuchte, Niederschlag und Zahl der trockenen Tage vor Sammeldatum) zeigten keine signifikanten Korrelationen.

Die von HALLAS (1977) in der Leibeshöhle von *Diphascon scoticum* und *Hypsibius dujardini* beobachteten kleinen Körperchen, sogenannten x-Bodies, konnten vereinzelt in *Diphascon pingue* festgestellt werden (Abb. 26 a, S. 44). Diese x-Bodies, deren Zuordnung unklar ist, entsprechen nicht den bei KINCHIN (1994) beschriebenen x-Bodies, da diese im Vergleich zu den hier beobachteten x-Bodies sehr viel größer sind. Pilz II n.d. wurde ebenfalls in der Leibeshöhle von *Diphascon pingue* beobachtet (Abb. 26 b, S. 44).

Auf der Kutikula fast aller Tardigraden kann man Bakterien finden (vgl. KINCHIN 1994). In dieser Untersuchung waren neben *Macrobiotus hufelandi* insbesondere Exemplare von *Diphascon rugosum* und *Isohypsibius prosostomus* oft mit dichten Rasen von Bakterien und Detritus überzogen. Besonders auf den mit Pilz I n.d. befallenen Exemplare konnten sich zwischen den Pilzhyphen teilweise dichte Bakterienrasen bilden, die zusätzlich die Lokomotion der Tiere behinderten.

4.3. Mikroklima und Vertikalverteilung von Tardigraden

4.3.1. Temperatur, CO₂, O₂, Lichtintensität und Photosynthese

Der Temperaturverlauf (Abb. 65 a) zeigte zwischen dem 26.6. und 30.6.2001 ein Gefälle innerhalb des Moospolsters von oben nach unten. Die Temperatur in der c-Schicht war tagsüber meist geringer und gleichmäßiger als unmittelbar über dem Moospolster (und damit sehr wahrscheinlich auch in der a-Schicht). In der Nacht hingegen lag die Temperatur in der c-Schicht über der Temperatur in der Luft über dem Moos. Somit zeigte die Temperatur im

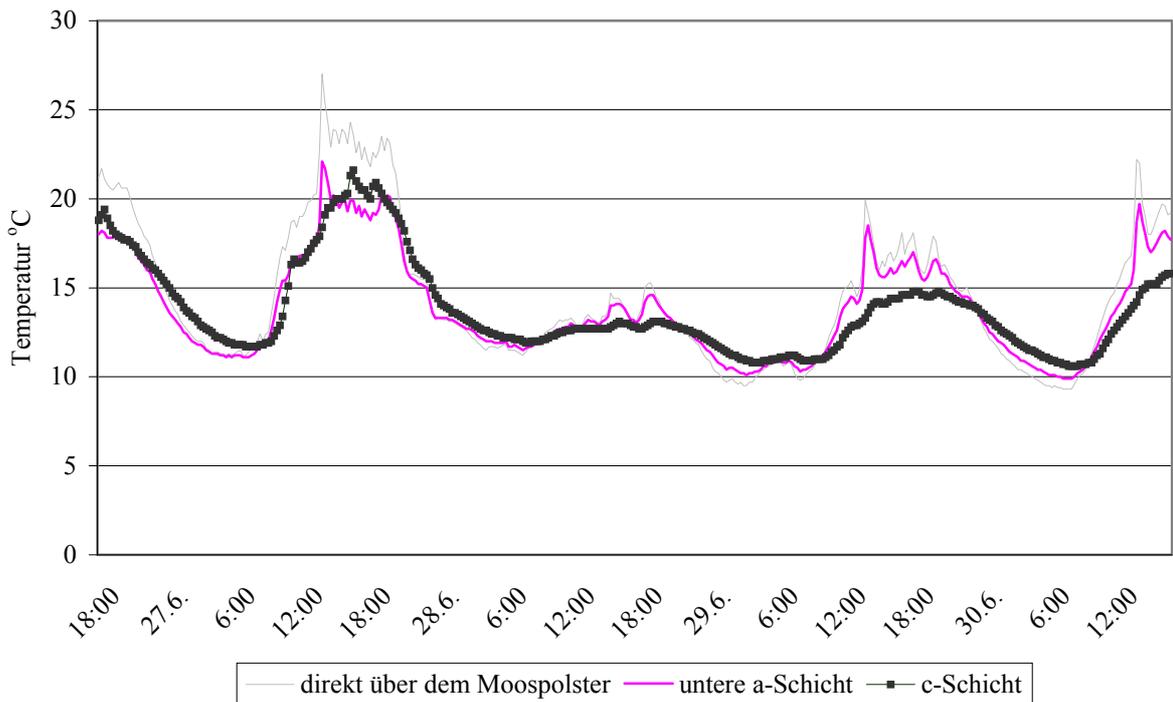


Abb. 65 a: Temperaturverlauf in *Rhytidiadelphus loreus* vom 26.6. bis zum 30.6.2001. Die Temperatur in der oberen a-Schicht gleicht mit geringen Abweichungen der direkt über dem Moospolster gemessenen Temperatur.

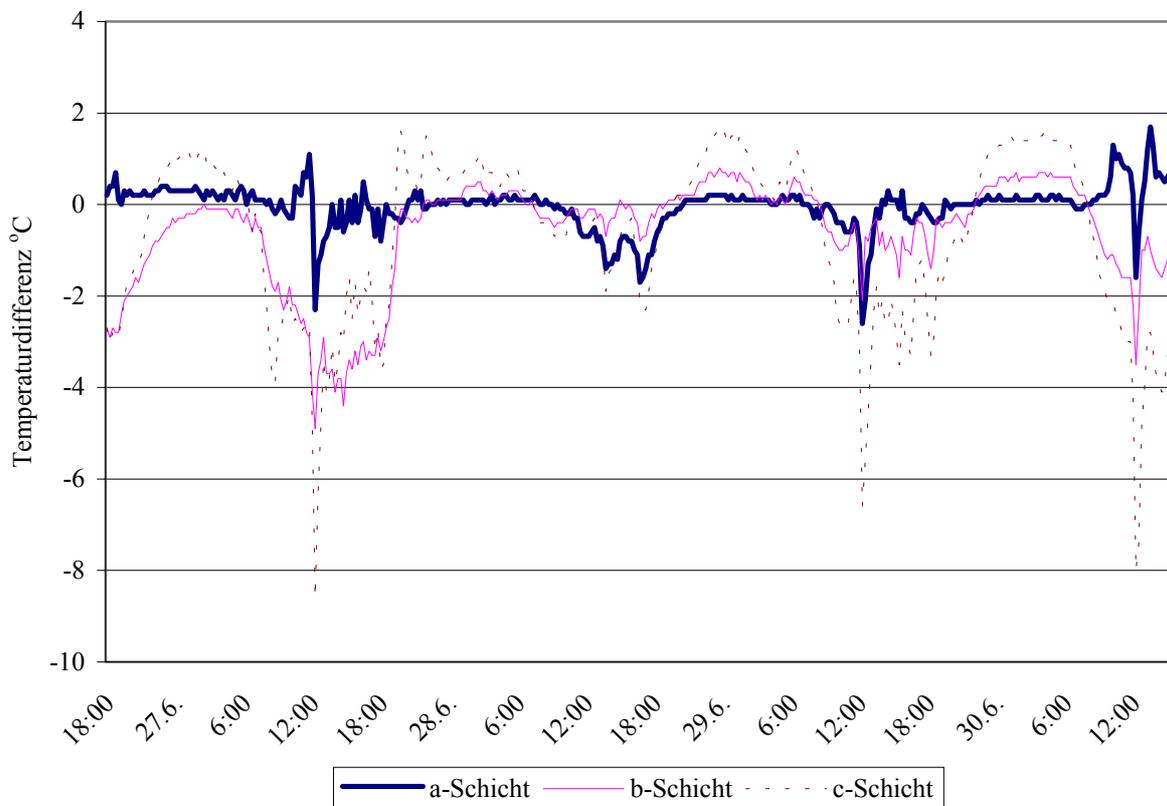


Abb. 65 b: Temperaturdifferenz zwischen der a-, b- und c-Schicht zu der Temperatur unmittelbar über *Rhytidiadelphus loreus* vom 26.6. bis zum 30.6.2001.



Abb. 66 a: Temperaturverlauf direkt über dem Moospolster, in der unteren a-Schicht und in der c-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus* vom 5.10. bis zum 8.10.2000.

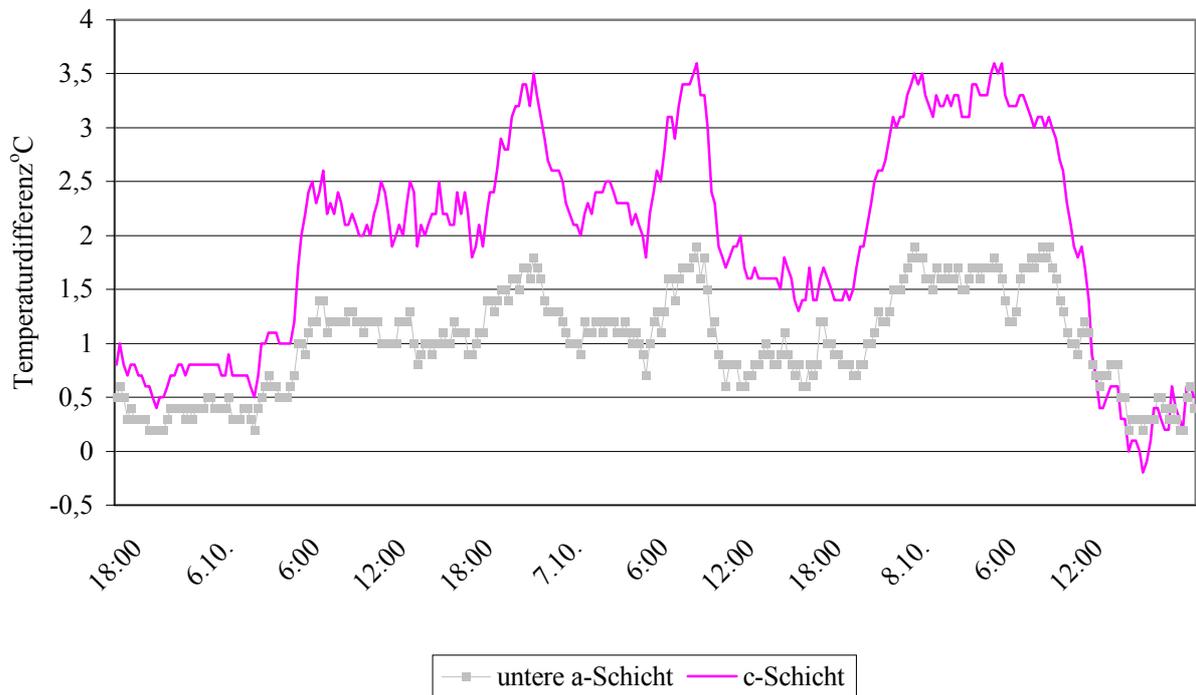


Abb. 66 b: Temperaturdifferenz zwischen der unteren a-Schicht (Quadrate) und der c-Schicht (ohne Markierung) zu der Temperatur unmittelbar über *Rhytidiadelphus loreus* vom 5.10. bis zum 8.10.2000.

Tagesverlauf in der c-Schicht eine geringere Schwankung als in der a-Schicht. Diese Form der Temperaturverteilung war an den meisten Untersuchungstagen festzustellen.

Abbildung 65 b verdeutlicht für den selben Zeitraum die Differenzen zwischen den Temperaturen in den drei Mooschichten von *Rhytidiadelphus loreus* und der Temperatur unmittelbar über dem Moospolster. Besonders groß (bis über 8 °C) kann die Differenz am späten Vormittag werden, wenn sich die Luft über dem Moos schon deutlich erwärmt hat. Sowohl am 27.6. als auch am 29.6.2001 lagen die Temperaturen im Moospolster zwei bis vier Grad unter der „Außentemperatur“. In den Nächten war die Temperatur in der c-Schicht ein bis zwei Grad über der „Außentemperatur“, während die a-Schicht nachts kaum Abweichungen von der Außentemperatur zeigte. Die Temperaturen der b-Schicht nahm meist eine Zwischenstellung zwischen den Temperaturen der a- und c-Schicht ein.

Die Temperaturunterschiede zwischen dem Moos und der „Außentemperatur“ hielten bei einem starken Temperaturrückgang länger an (Abb. 66 a). Vom 5.10. bis 8.10.2000 war zu beobachten, daß bei einem starken und schnellen Temperaturrückgang die Temperatur innerhalb des Moospolsters nicht nur nachts, sondern auch tags über der Temperatur über dem Moospolster lag. In diesem Zeitraum war es in der c-Schicht 1,5 bis 3,5 °C wärmer als über dem Moos, in der unteren a-Schicht lag die Temperatur zwischen 0,5 und 2,0 °C über der „Außentemperatur“. Dies wird in Abbildung 66 b deutlich, in der die Differenzen zwischen der Temperatur unmittelbar über dem Moospolster, der unteren a-Schicht und der c-Schicht dargestellt ist. Am 8.10.2000 lagen die Temperaturen bis in den Vormittag unmittelbar über dem Moospolster unter dem Gefrierpunkt, im Moospolster hingegen mehr oder weniger deutlich darüber.

Der Kohlendioxidgehalt war im Moospolster deutlich höher als in der Luft (Abb. 67). Er glich unmittelbar über dem Moospolster tagsüber dem der 1,50 m über dem Moos (Referenzluft) gemessen wurde. Die a-Schicht des Moores (378 - 416 ppm CO₂) hatte tagsüber höhere Werte als die darüber liegende Luft (349 - 362 ppm CO₂), die höchsten Werte waren in der c-Schicht zu messen (460 - 513 ppm CO₂). Der CO₂-Gehalt nahm tagsüber in den verschiedenen Mooschichten und über dem Moos leicht ab und stieg dann zur Nacht hin deutlich an. Dies wurde auch an der Erhöhung des CO₂-Gehalts in der Luftschicht unmittelbar über dem Moospolster deutlich. Die a-Schicht wies nachts 400 - 500 ppm CO₂, die c-Schicht bis über 600 ppm CO₂ auf. Der CO₂-Wert in der b-Schicht lag zwischen den Werten der a- und c-Schicht (Abb. 67).

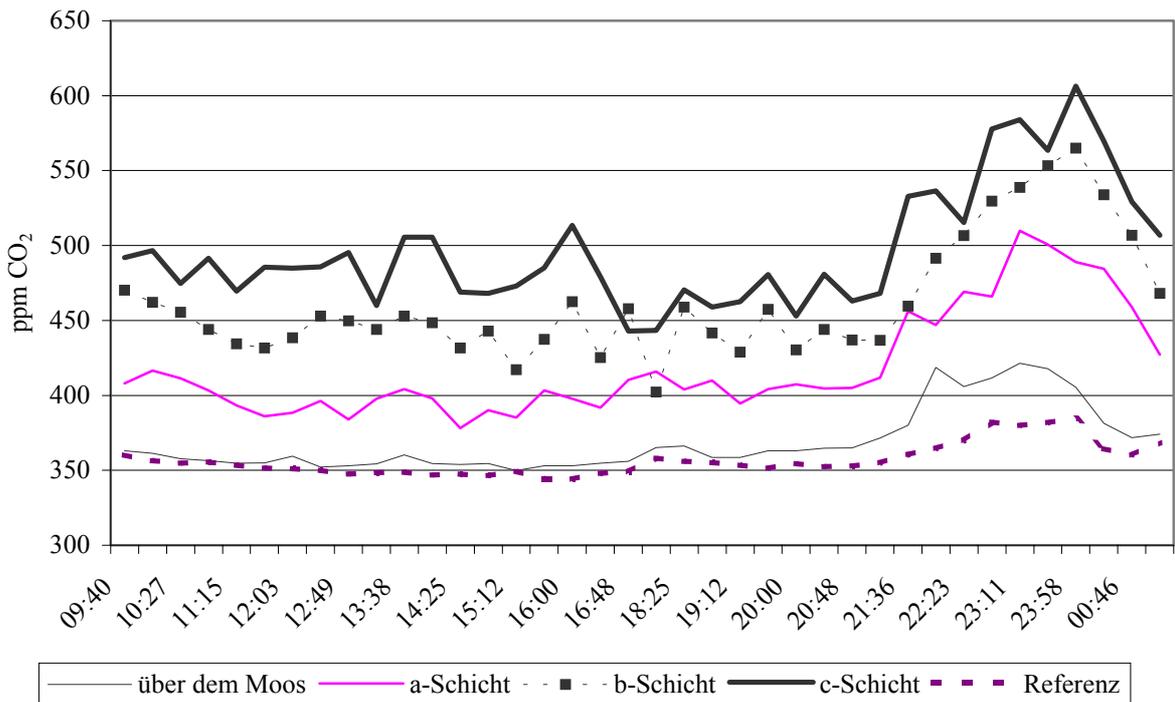


Abb. 67: Kohlenstoffdioxidgehalt (CO₂ ppm) in 1,50 m über dem Moos (Referenz), unmittelbar (2 cm) über dem Moos und in der a-, b- und c-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus* am 16./17.7.2001.

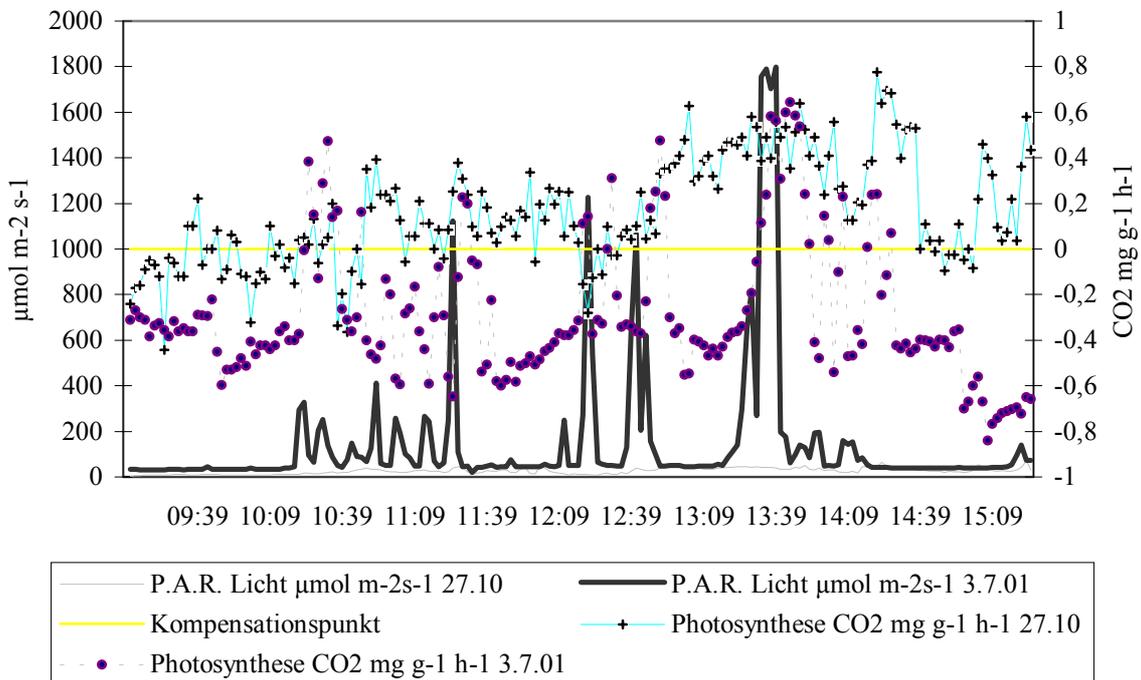


Abb. 68: Photosyntheseaktivität und photosynthetisch aktive Strahlung (P.A.R.) am 27.10.2000 und 3.7.2001 in *Rhytidiadelphus loreus*. Die waagerechte Linie ist der Kompensationspunkt.

Der Sauerstoffgehalt wurde nur tagsüber in den verschiedenen Bereichen des Moores gemessen. Zwischen den verschiedenen Schichten von *Rhytidiadelphus loreus* ergaben sich keine Unterschiede. Die Luft im gesamten Moospolster war vollständig sauerstoffgesättigt.

Die Photosyntheseaktivität des Moores, gemessen als CO₂-Aufnahme bzw. Abgabe (CO₂ mg g⁻¹ h⁻¹), wird von der photosynthetisch aktiven Strahlung (= P.A.R. Licht μmol m⁻² s⁻¹) beeinflusst. Allerdings genügen schon relativ kleine Lichtmengen, um das Moos zur Photosynthese zu veranlassen. Beim Vergleich der Photosyntheseaktivität vom 27.10.2000 und vom 3.7.2001 fällt auf (Abb. 68), daß die Photosyntheseaktivität am 27.10.2000 deutlich über dem Wert vom 3.7.2001 liegt, obwohl die Intensität der photosynthetisch aktiven Strahlung am 27.10.2000 viel geringer war und im gesamten Tagesverlauf keinen höheren Wert als 80 μmol/m² s⁻¹ aufwies (Abb. 68). Während die Luftfeuchtigkeit an beiden Tagen bei 100 % lag, war die volumetrische Bodenfeuchtigkeit sehr unterschiedlich. Am 27.10. lag sie bei 0,8 m³ m⁻³, am 3.7. hingegen nur bei 0,15 m³ m⁻³.

Die Lichtintensität, gemessen als photosynthetisch wirksame Photonenflussdichte, nimmt im Moospolster von oben nach unten ab. In der Nähe des Bodens liegt die Lichtintensität nahe 0 (Abb. 69).

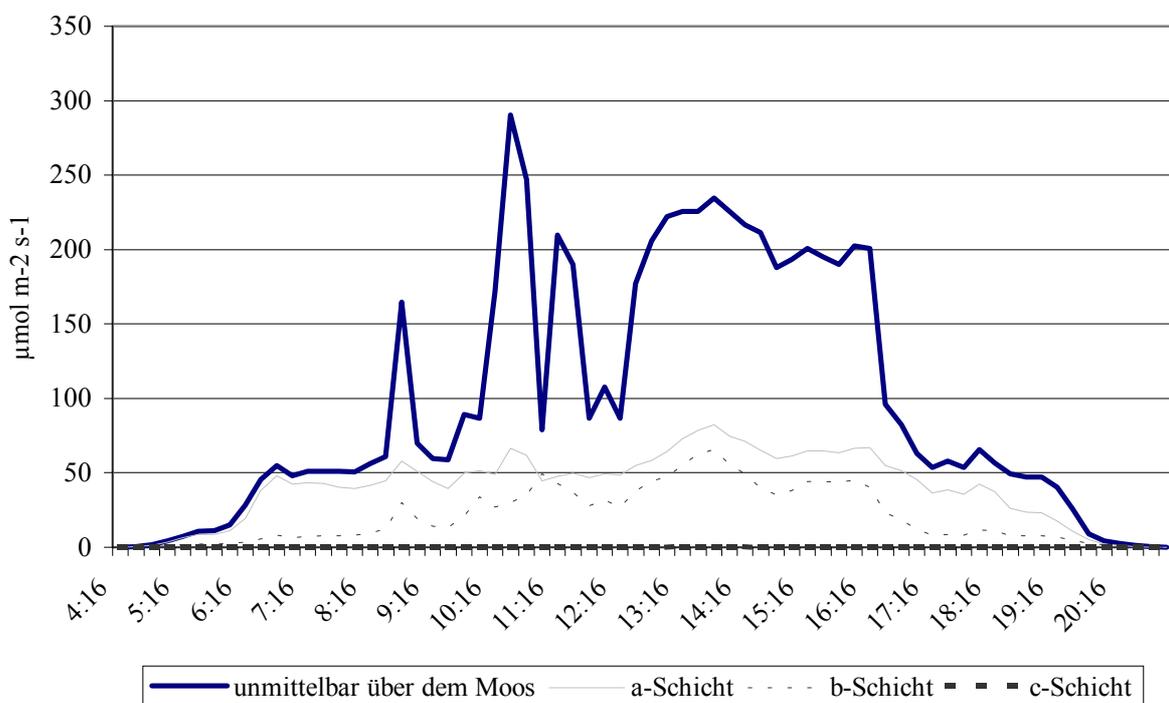


Abb. 69: Photosynthetisch wirksame Photonenflussdichte 2 cm über und in den drei Abschnitten von *Rhytidiadelphus loreus* am 5.7.2001.

4.3.2. Vertikale Verteilung der Tardigraden in *Rhytidiadelphus loreus*

Insgesamt wurden 114 Moosstengel auf Tardigraden untersucht, davon 76 Moosstengel im September und Oktober 2000 und 26 Moosstengel im Juni und Juli 2001. Die übrigen zwölf Moosstengel wurden in den Monaten Dezember 2000, Januar und Februar 2001 untersucht. Die Moosstengel wiesen unterschiedlich hohe Tardigradenabundanzen auf. Der kleinste Wert

lag bei 1 Tardigrad/Moosstengel, der größte bei 81 Tardigraden/Moosstengel. Der Mittelwert pro Moosstengel lag bei $26,3 \pm 17,3$ Tardigraden. 40 Moosstengel (= 36 %) waren mit 15 bis 29 Tardigraden besetzt, 35 Moosstengel (= 30 %) waren von weniger als 15 Tardigraden bewohnt. Die übrigen 39 Moosstengel (= 34 %) hatten 30 und mehr Tardigraden (Abb. 70).

Es wurden 2998 Tardigraden bestimmt, die sich auf vierzehn verschiedene Tardigradenarten verteilten: *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus hibernicus*, *Macrobiotus crenulatus*, *Diphasccon scoticum*, *Diphasccon pingue*, *Diphasccon prorsirostre*, *Diphasccon oculatum*, *Hypsibius scabropygus*, *Hypsibius convergens*, *Platicrista angustata*, *Mesocrista spitzbergense*, *Astatumen trinacriae*, *Minibiotus furcatus* und *Milnesium tardigradum*. *Macrobiotus hufelandi* war mit 77,3 % aller Tiere in der Population eudominant. *Hypsibius convergens* (4,6 %) sowie *Mesocrista spitzbergense* und *Diphasccon scoticum* (jeweils 4,5 %) waren subdominant.

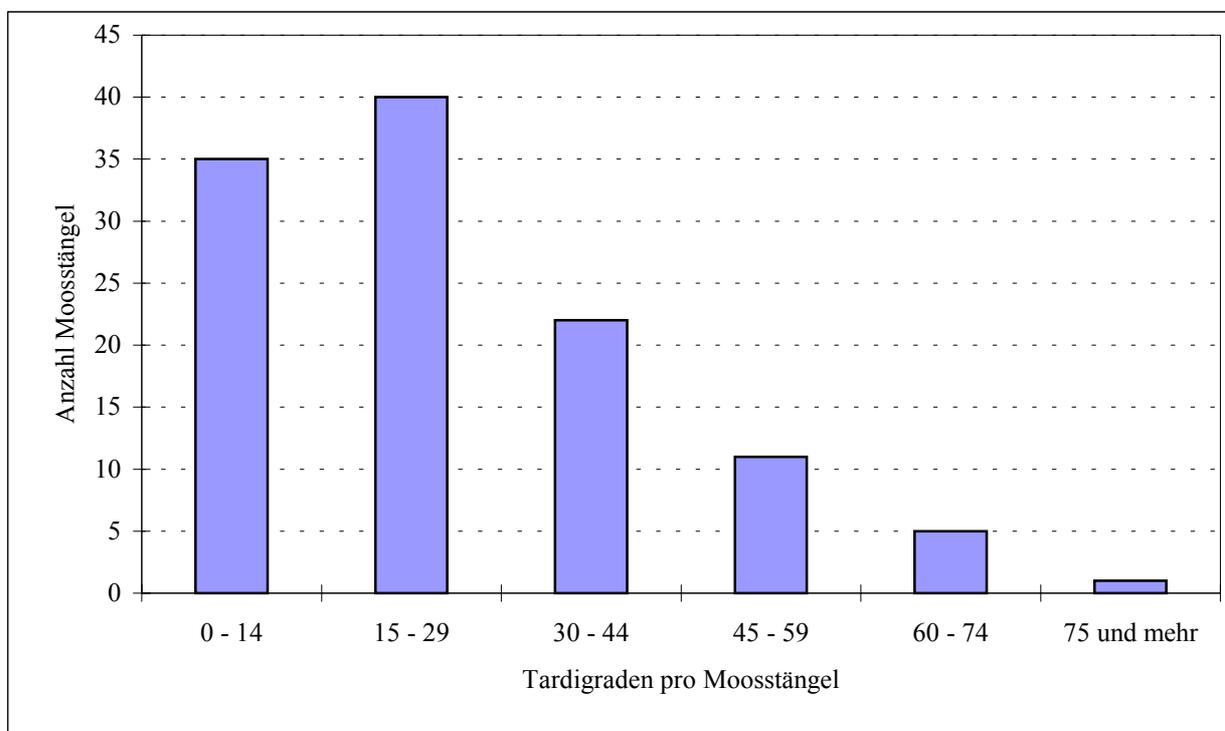


Abb. 70: Anzahl der Moosstengel mit unterschiedlicher Anzahl von Tardigraden.

Die vertikale Verteilung der Tardigraden in der a-, b- und c-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus* ist in Abbildung 71 dargestellt. Die meisten Arten (*Macrobiotus hibernicus*, *Diphasccon prorsirostre*, *Hypsibius scabropygus*, *Diphasccon pingue*, *Minibiotus furcatus*, *Milnesium tardigradum*, *Diphasccon oculatum*, *Macrobiotus hufelandi* und *Hypsibius convergens*) leben zum überwiegenden Teil (> 70 %) in der a-Schicht. *Macrobiotus crenulatus* und *Platicrista angustata* fanden sich ebenfalls überwiegend (> 50 %) hier, mehr als 40 % dieser beiden Arten lebten jedoch in der b- und c-Schicht des Mooses. *Diphasccon scoticum* und *Mesocrista spitzbergense* hatten den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in der b- und c-Schicht des Mooses.

Astatumen trinacriae hingegen wurde – soweit man dies aus dem Auffinden von fünf Exemplaren überhaupt deuten kann – überwiegend in der c-Schicht gefunden.

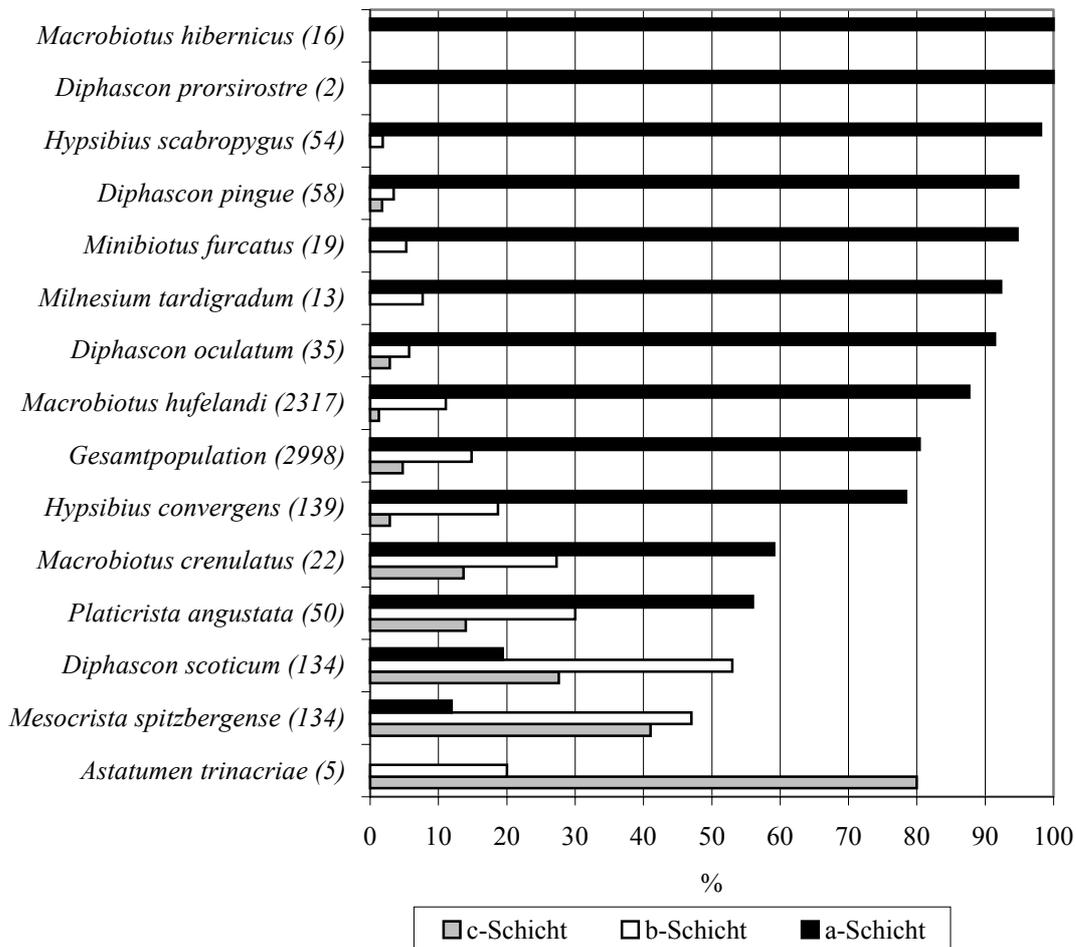


Abb. 71: Prozentuale Verteilung der Tardigradenarten auf die a-, b- und c-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst. In Klammern die absolute Zahl der gefundenen Exemplare.

Der Hauptaufenthaltort der in *Rhytidiadelphus squarrosus* (Tab. 25, S. 98, Abb. 56, S. 99) und *Rhytidiadelphus loreus* gemeinsam vorkommenden Arten (*Diphascon prorsirostre*, *Hypsibius scabropygus*, *Diphascon pingue*, *Milnesium tardigradum*, *Diphascon oculatum*, *Macrobiotus hufelandi* und *Hypsibius* cfr *convergens*) stimmte mit Ausnahme von *Diphascon pingue*, welches in *Rhytidiadelphus loreus* prozentual häufiger in der a-Schicht zu finden war, in beiden Moospolstern weitgehend überein. In *Rhytidiadelphus loreus* ist der prozentuale Anteil der einzelnen Arten in der obersten grünen Schicht insgesamt höher als in *Rhytidiadelphus squarrosus*.

Differenzierte man die a-Schicht noch weiter (Abb. 72), zeigte sich, daß *Milnesium tardigradum* und *Hypsibius scabropygus* prozentual am stärksten in der oberen a-Schicht, *Minibiotus furcatus*, *Diphascon oculatum* und *Hypsibius convergens* in der mittleren a-

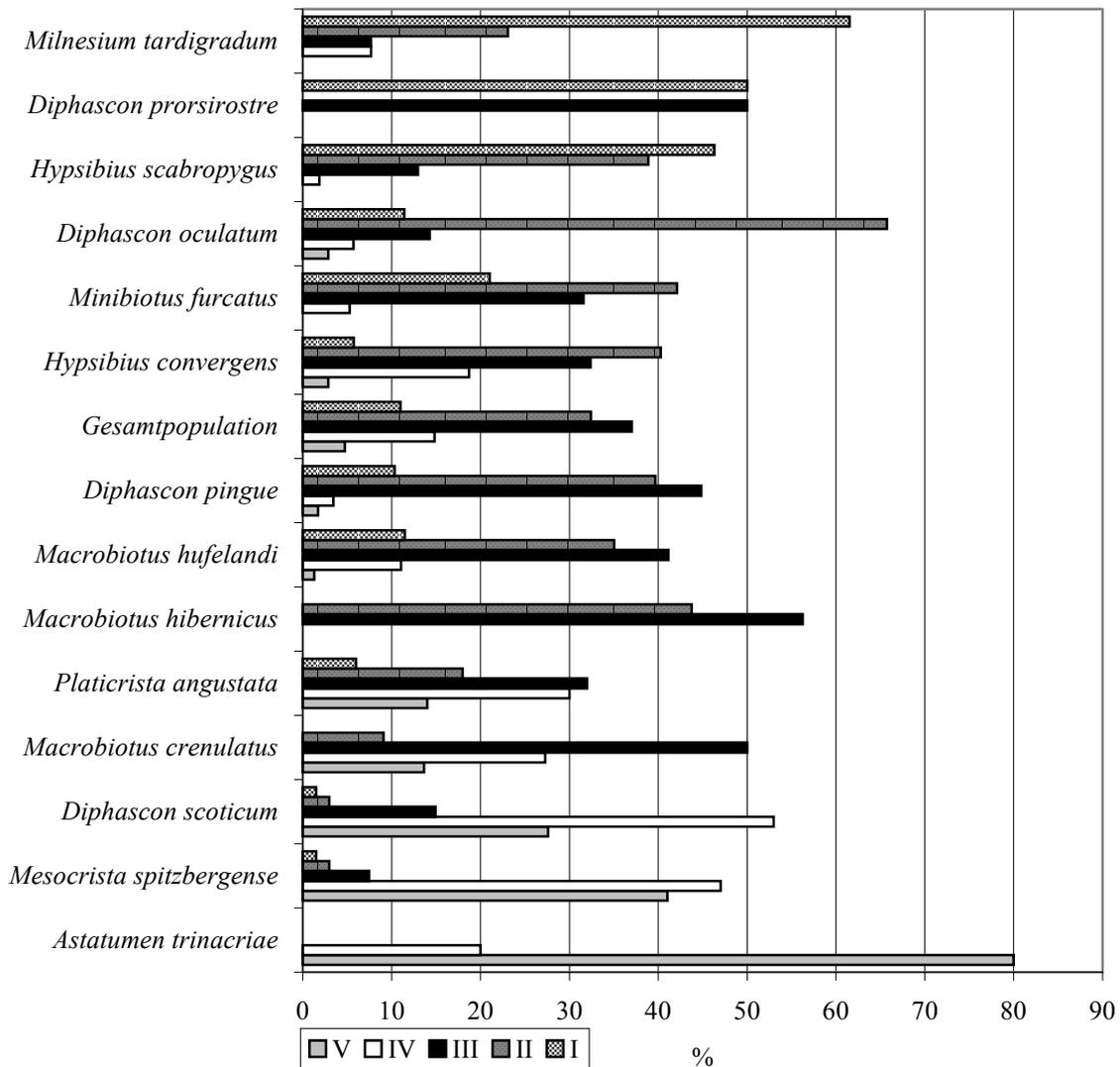


Abb. 72: Prozentuale Verteilung der Tardigradenarten in fünf verschiedenen Bereichen von *Rhytidiadelphus loreus*. Die a-Schicht ist in drei Abschnitte unterteilt (I - III). I = obere a-Schicht, II = mittlere a-Schicht, III = untere a-Schicht, IV = b-Schicht, V = c-Schicht.

Schicht und *Macrobiotus hibernicus*, *Diphascon pingue* und *Macrobiotus hufelandi* in der unteren a-Schicht vertreten waren.

Tabelle 30 gibt einen Überblick über die signifikanten Unterschiede im Aufenthaltsort der Tardigraden zwischen den Mooschichten I bis V. Dabei entsprechen die Mooschichten I - III der oberen, mittleren und unteren a-Schicht, Mooschicht IV der b-Schicht und Mooschicht V der c-Schicht. Es wurden nur Arten mit mehr als 45 Tieren in die statistische Überprüfung einbezogen.

Macrobiotus hufelandi, *Diphascon pingue* und *Hypsibius convergens* sind signifikant seltener in der Mooschicht I als in II. *Hypsibius scabropygus* zeigt keine Ungleichverteilung zwischen den Mooschichten I und II, zeigt aber einen signifikanten Unterschied zu III, d.h. daß

diese Art überwiegend in Moosschicht I und II lebt und schon im unteren Bereich der a-Schicht signifikant seltener angetroffen wird.

Moosschichten	I-II	II-III	III-IV	IV-V
<i>Macrobiotus hufelandi</i> (2317)	0,000**	0,365	0,000**	0,000**
<i>Mesocrista spitzbergense</i> (134)	0,398	0,147	0,000**	0,684
<i>Hypsibius scabropygus</i> (54)	0,631	0,034*	0,075	-----
<i>Diphascon pingue</i> (58)	0,038*	0,817	0,031*	0,657
<i>Diphascon scoticum</i> (134)	0,398	0,015*	0,000**	0,023*
<i>Platicrista angustata</i> (46)	0,512	0,024*	0,86	0,106
<i>Hypsibius convergens</i> (139)	0,002**	0,55	0,153	0,008**

Tab. 30: Ergebnis des Welch-Tests zur Überprüfung der Gleichverteilung der Arten in *Rhytidiadelphus loreus*. In Klammer jeweils die Anzahl der Tiere; n = 29. $p < 0,05^*$; $p < 0,01^{**}$.

Der Übersichtlichkeit wegen wurde auf die Angabe des t-Werts und der Freiheitsgrade verzichtet.

I = oberste a-Schicht, II = mittlere a-Schicht, III = untere a-Schicht, IV = b-Schicht, V = c-Schicht.

Die Tabelle ist wie folgt zu lesen: *Macrobiotus hufelandi* zeigt einen hoch signifikanten Unterschied zwischen den Moosschichten I und II, zwischen III und IV und zwischen IV und V. Zwischen II und III besteht kein signifikanter Unterschied. Die Richtung des signifikanten Unterschieds (mehr/weniger) kann aus Abbildung 72 abgelesen werden.

Diphascon scoticum und *Platicrista angustata* zeigen auch eine signifikante Ungleichverteilung zwischen den Moosschichten II und III, beide Arten sind in Moosschicht III häufiger vertreten als in II.

Diphascon scoticum und *Mesocrista spitzbergense* sind in Moosschicht IV signifikant häufiger anzutreffen als in Moosschicht III, *Macrobiotus hufelandi* und *Diphascon pingue* signifikant seltener.

Macrobiotus hufelandi, *Diphascon pingue* und *Hypsibius convergens* sind in Moosschicht V signifikant seltener als in IV.

Somit ergibt sich folgende vertikale Einnischung: *Hypsibius scabropygus* bevorzugt die Moosschichten I und II, *Macrobiotus hufelandi* und *Diphascon pingue* bevorzugen die Moosschichten II und III, *Hypsibius convergens* ist gleichmäßig in den Schichten II bis IV verteilt, *Platicrista angustata* hält sich signifikant häufiger in den Moosschichten III bis V auf, *Diphascon scoticum* bevorzugt signifikant die Moosschicht IV und *Mesocrista spitzbergense* lebt bevorzugt in den Moosschichten IV und V.

In *Rhytidiadelphus squarrosus* sind fast 45 % aller Tardigraden in der b- und c-Schicht des Moores zu finden ist, in *Rhytidiadelphus loreus* aber weniger als 20 % der Gesamtzönose (Abb. 73). Der relative Anteil der drei Schichten ist jedoch in beiden Arten verschieden. Bei *Rhytidiadelphus squarrosus* ist das Verhältnis von der a-Schicht zur b- und zur c-Schicht etwa 3 : 3 : 1, bei *Rhytidiadelphus loreus* etwas 3 : 1 : 1. Ein *Rhytidiadelphus loreus*-Stengel ist 9 - 15 cm lang, ein *Rhytidiadelphus squarrosus*-Stengel ist mit 6 - 10 cm deutlich kürzer.

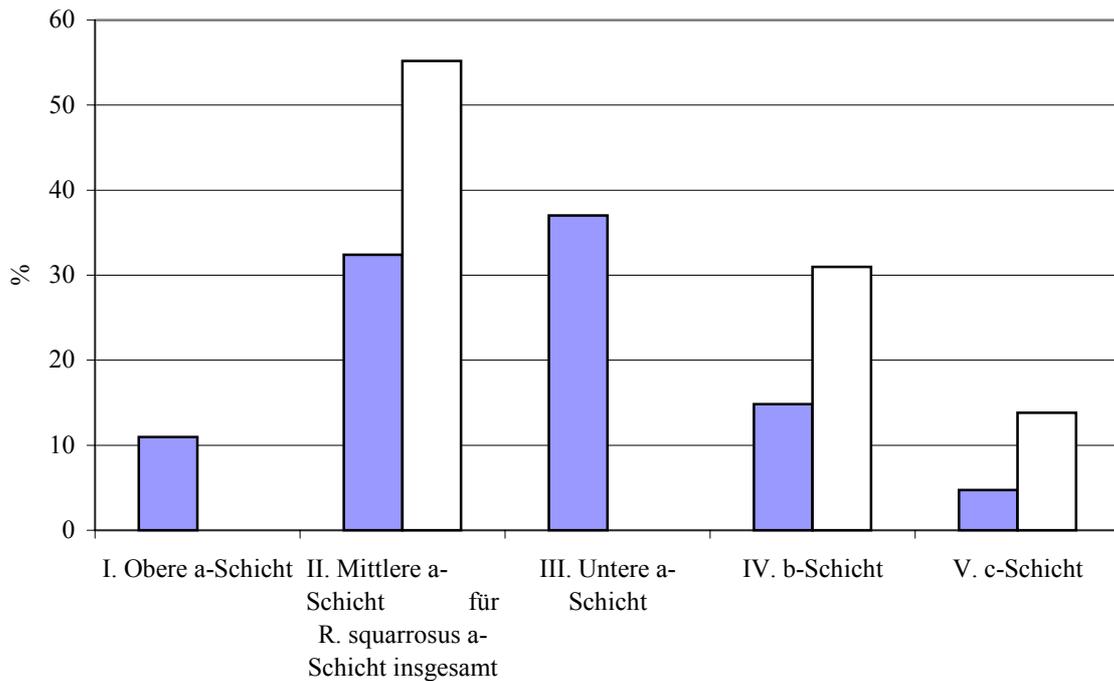


Abb. 73: Prozentuale Verteilung der Gesamtzönose in den verschiedenen Bereichen der Moosstengel von *Rhytidiadelphus loreus* (schwarze Säulen) und *Rhytidiadelphus squarrosus* (weiße Säulen). In *Rhytidiadelphus squarrosus* wurde die a-Schicht nicht weiter unterteilt.

Bei dem Vergleich der Verteilung der Tardigraden zwischen den im September/Oktober untersuchten Moosstengeln ($n = 76$) und den im Juni/Juli untersuchten Moosstengeln ($n = 26$) zeigte sich für den Frühsommer eine nach oben verschobene Verteilung (Abb. 74). Im Herbst waren 72,8 % aller Tardigraden in den drei Bereichen der a-Schicht zu finden, im Frühsommer 89,9 % aller Tardigraden. Diese nach oben verschobene Einnischung zeigten mit Ausnahme von *Mesocrista spitzbergense* alle vorgefundenen Arten. *Mesocrista spitzbergense* hielt sich im Frühsommer im Vergleich zum Herbst hingegen tiefer im Moos auf. Während sich im Herbst 89,7 % dieser Art in den Moosbereichen II - IV aufhielten, waren es im Frühsommer 83,9 %. Im Frühsommer hingegen hielten sich 94,2 % von *Macrobiotus hufelandi* in den Abschnitten I - III auf (Herbst 82,5 %). Somit zeigte diese Art stellvertretend für die meisten anderen Arten eine Verschiebung der Population in den oberen Bereich an (Abb. 75). Die Population von *Macrobiotus hufelandi* hat sich somit von den Bereichen II - IV im Herbst in die Bereiche I - III im Frühsommer verschoben.

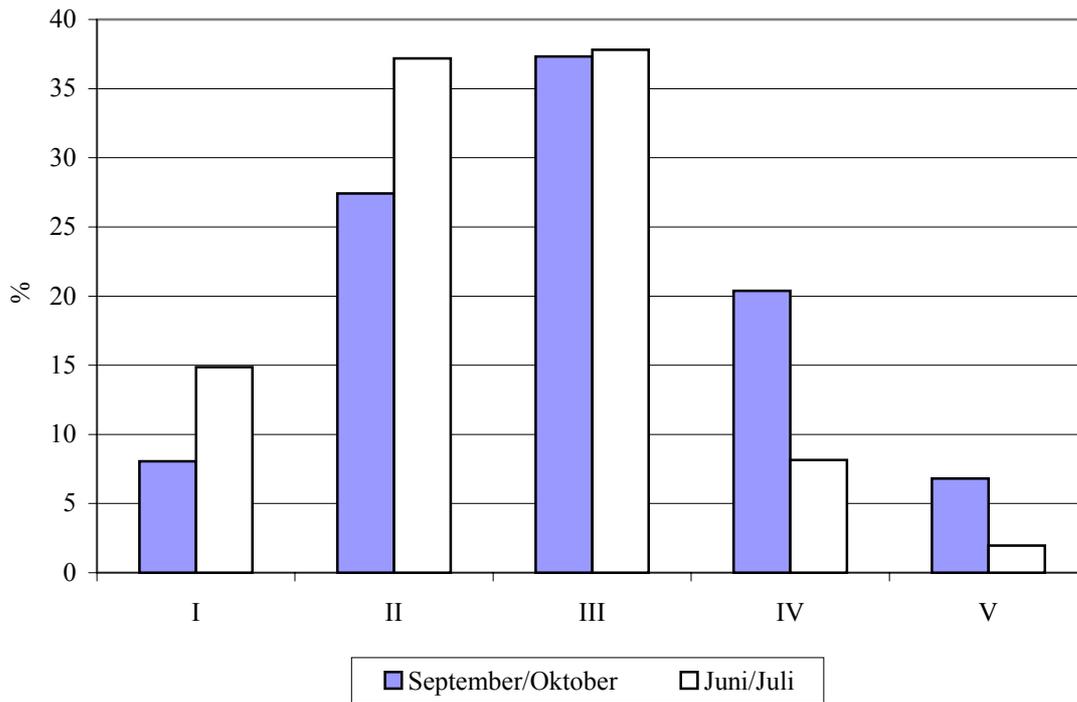


Abb. 74: Prozentuale Verteilung der Tardigraden auf fünf Bereiche (I - V) in *Rhytidiadelphus loreus* im September/Oktober 2000 und im Juni/Juli 2001.

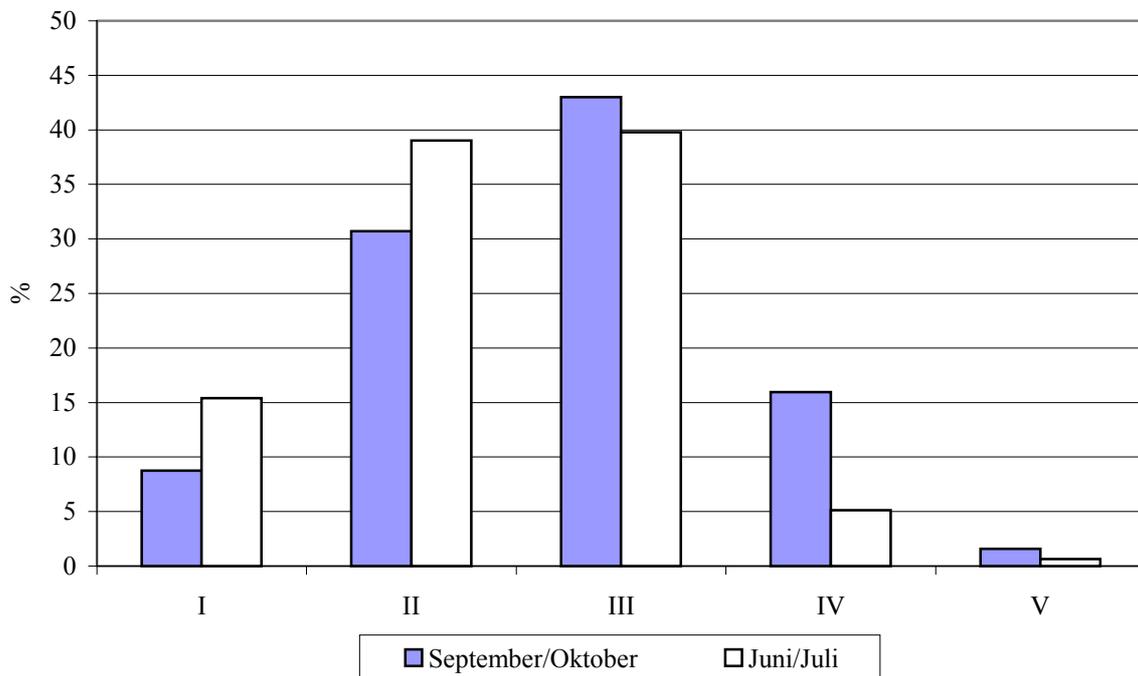


Abb. 75: Prozentuale Verteilung von *Macrobiotus hufelandi* auf fünf Bereiche (I - V) in *Rhytidiadelphus loreus* im September/Oktober 2000 und im Juni/Juli 2001.

5. Diskussion

5.1. Artenzahlen

Zieht man die Ergebnisse von HEINIS (1910) mit heran, sind im Hoch- und Südschwarzwald bisher 61 Tardigradenarten nachgewiesen. Das ist eine im Vergleich zu bereits vorliegenden faunistischen Erhebungen aus Deutschland hohe Zahl (Harz: 13 Arten, ENGLISCH 1936; Sauerland: 18 Arten, GREVEN 1972; Umgebung von Gießen: 13 Arten, HOFMANN & EICHELBERG 1986; Stuttgart-Hohenheim: 11 Arten, ADLER 1987; Sandhausen bei Heidelberg: 15 Arten, RUSSEL et al. 1994; Lahnberge bei Marburg: 27 Arten, GRABOWSKI 1995). Somit sind im Schwarzwald 67 % aller bisher in Deutschland nachgewiesenen Tardigradenarten vorhanden.

MARCUS (1936) zählte insgesamt 52 Tardigradenarten für Deutschland auf (die marinen Formen nicht mitgezählt). Zwei Arten (*Echiniscus muscicola* Plate, 1888; *Macrobiotus fernandi* Reukauf, 1912) werden aufgrund ungenügender Erstbeschreibungen heute nicht mehr als eigene Arten geführt (RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983), *Oreella vilucensis* (Rahm, 1925) gilt als *nomen dubium* (DASTYCH et al. 1998). Nach dem heutigen Stand hat MARCUS (l.c.) also 49 Tardigradenarten aufgelistet.

Seit MARCUS (1936) sind für Deutschland folgende terrestrische und limnische Tardigradenarten neu hinzugekommen: *Isohypsibius granulifer*, *Echiniscus granulatus*, *Isohypsibius prosostomus* (ENGLISCH 1936), *Diphascon granifer* und *Astatumen trinacriae* (damals *Itaquacon trinacriae*) (GREVEN 1972), *Echiniscus bisetosus* (HOFMANN & EICHELBERG 1986), *Hypsibius pallidus*, *Macrobiotus persimilis* (ADLER 1987), *Macrobiotus sandrae* (BERTOLANI & REBECCHI 1993), *Diphascon* cfr *brevipes*, *Diphascon nobilei*, *Xerobiotus xerophilus*, *Eremobiotus alicatai*, *Isohypsibius ronsivallei* und *Ramazottius* cfr *anomalus* (RUSSEL et al. 1994), *Isohypsibius dastychi*, *Isohypsibius* cfr *monoicus*, *Isohypsibius* cfr *pappi*, *Isohypsibius lunulatus* und *Diphascon* cfr *rugosum* (GRABOWSKI 1995). GUIDI und GRABOWSKI (1996) beschrieben aus den Moosen der Lahnberge *Isohypsibius rugosus* später als eigene Art. In der vorliegenden Untersuchung sind 21 weitere Arten hinzu gekommen. Damit sind für Deutschland z.Z. 91 terrestrische und limnische Tardigradenarten nachgewiesen.

Auch im Vergleich zu Untersuchungsgebieten außerhalb Deutschlands ist die Anzahl der Tardigradenarten hoch. In der ganz Polen umfassenden Studie von DASTYCH (1988) konnte nur in einem einzigen Quadrat von 50 x 50 km (Nationalpark „Hohe Tatra“) mehr als 35 Arten gesammelt werden. Aus Westspitzbergen sind 49 Arten (DASTYCH 1985), aus ganz

Neufundland bisher lediglich 31 Tardigradenarten bekannt (BATEMAN & COLLINS 2001). In Istrien wurden von DURANTE PASA & MAUCCI (1974) insgesamt 46 Arten gefunden. BERTOLANI & REBECCHI (1996) wiesen in einem Tal nördlich von Monte Rondinaino (Apenninen) 40 Arten nach. Die Größe dieses Untersuchungsgebiet ist in etwa mit dem hier beschriebenen Gebiet vergleichbar und liegt zwischen 1520 und 1920 m.ü.M. In den Regionen Marche und Umbrien wurden von BERTOLANI et al. (1994) insgesamt 38 Tardigradenarten gefunden

Allerdings ist es nicht erstaunlich, daß in der vorliegenden Untersuchung mehrere Tardigradenarten (*Diphascon* cfr *humicus*, *Hypsibius pradellii*, *Microhypsibius bertolani*, *Diphascon birklehofii*, *Diphascon modestum*) zum ersten Mal in Deutschland nachgewiesen wurden, da sie erst in jüngerer Zeit beschrieben wurden.

Es kann davon ausgegangen werden, daß in den oben genannten Ländern und Gebieten sicher noch weitere Arten gefunden werden. Auch im Schwarzwald wird sich mit weiteren Aufsammlungen die Zahl der Tardigradenarten weiter erhöhen, insbesondere wenn man die in der vorliegenden Arbeit vernachlässigten limnischen Habitate und Bodenhabitate mit berücksichtigt.

Einige der hier erstmals nachgewiesenen Arten waren relativ häufig in den Proben zu finden (*Macrobotus hibernicus*, *Platicrista angustata*, *Diphascon recameri*, *Hebesuncus conjungens*). Ihr Nachweis ist ein weiteres Indiz für die bisher ungenügende Untersuchung der Tardigradenfauna auch in Deutschland. Dagegen sind Arten wie *Minibiotus furcatus*, *Thulinia ruffoi*, *Diphascon modestum*, *Diphascon* cfr *humicus* und *Diphascon birklehofii* sehr selten, werden aber sehr wahrscheinlich auch in anderen Regionen Deutschlands, insbesondere in den Mittelgebirgen und den Alpen nachweisbar sein, wenn flächendeckende Untersuchungen durchgeführt werden.

5.2. Höhenverbreitung

Die Höhenverbreitung von Tardigraden ist in verschiedenen Regionen untersucht worden, so in Spanien (RODRIGUEZ-RODA 1951), in den Alpen (vgl. RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983), auf Spitzbergen (DASTYCH 1985), in Polen (DASTYCH 1988), in Japan (ITO 1999), in den Vereinigten Staaten (Tennessee: NELSON 1974, New Mexico: BEASLEY 1988, Alabama: NICHOLS et al. 2001), in Kanada (Neufundland: COLLINS & BATEMAN 2001, British Columbia: KATHMAN & CROSS 1991) und vor allem in Italien (BERTOLANI et al. 1987; BERTOLANI et al. 1994; BERTOLANI & REBECCHI 1996).

Die Mehrzahl der Autoren sind sich einig, daß es Arten gibt, die nur auf bestimmten Höhenstufen gefunden werden, sowie tychoalpine Arten, die auf allen Höhenstufen anzutreffen sind. Lediglich KATHMAN & CROSS (1991) und NICHOLS et al. (2001) überprüften ihre Ergebnisse statistisch und kamen zu dem Ergebnis, daß es keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung bestimmter Arten zwischen den verschiedenen Höhenstufen gibt. Bei NICHOLS et al. (2001) kann dies an der geringen Höhendifferenz (von 183 - 645 m) der Fundorte liegen. KATHMAN & CROSS (1991) hingegen hatten sechs Höhenstufen von 180 bis > 1525 m untersucht und wiesen z.B. *Echiniscus wendti* auf fast allen Höhenstufen nach, eine Art, die DASTYCH (1988) in Polen nur > 1000 m fand. Die Autoren schlossen aus ihren Ergebnissen, daß Tardigraden keine artspezifischen Höhenpräferenzen haben, sondern überall vorkommen können, vorausgesetzt das Mikroklima im Moos bietet die für die Kolonisation und für das Überleben der Tardigraden notwendigen Voraussetzungen. Nach DASTYCH (pers. Mit.) soll die Vegetation in dem von KATHMAN & CROSS (1991) untersuchten Gebiet ausschließlich aus Coniferenwald bestehen und damit sehr einheitlich sein. Möglicherweise ist dies der Grund für die von den Autoren mitgeteilten Ergebnisse.

Auf Spitzbergen erhielt DASTYCH (1985) eine deutliche Höhenzonierung der Tardigraden. *Echiniscus wendti* war hier allerdings in allen Höhenstufen vertreten. Offensichtlich zeigen Tardigradenarten, die in südlichen Gebieten nur auf bestimmten Höhen vorkommen, unter nördlichen klimatischen Bedingungen wenig oder keine Höhenpräferenzen. Dieses Ergebnis deutet vielleicht darauf hin, daß der Höhenzonierung nur eine regionale Bedeutung zukommt, abhängig von dem jeweiligen Klima und der daraus resultierenden Vegetation.

Entsprechendes gilt sehr wahrscheinlich auch für den Artenreichtum. Dieser ist in Spanien zwischen 1000 und 2000 m (RODRIGUEZ-RODA 1951) und in Polen zwischen 500 und 1000 m (DASTYCH 1988) am höchsten. In Gegenden mit kälteren Klimaten wie Spitzbergen (DASTYCH 1985), Vancouver Island (KATHMAN & CROSS 1991) und Neufundland (COLLINS & BATEMAN 2001) sind jedoch die auf Meereshöhe liegenden Gebiete artenreicher als die höheren Regionen.

In einer Studie aus Polen, in der Tardigraden zwischen 0 bis zu 2500 m.ü.M. erfaßt wurden, teilte DASTYCH (1988) Tardigraden nach ihrem bevorzugten Vorkommen auf bestimmten Höhenstufen in fünf Gruppen ein (vgl. Tab. 3, S. 32). Neben einer großen Gruppe von tychoalpinen Arten fand er einige Arten nur auf bestimmten Höhenstufen vor (z.B. *Diphascos nobilei*, *Calohypsibius ornatus*, *Itaquascon pawlowski*). Tychoalpine Arten (z.B. *Macrobotus hufelandi*, *Macrobotus harmsworthi*) sind auch im Schwarzwald nachweisbar.

Auch Arten, die von DASTYCH (l.c.) den Höhenstufen des Vorgebirges (500 - 1000 m) und der unteren Gebirgsstufe (1000 - 1500 m) zugeordnet wurden (z.B. *Amphibolus weglarskae*, *Platicrista angustata*), konnten im Schwarzwald nachgewiesen werden. Arten, die in Polen nur > 1500 m (z.B. *Hypsibius montivagus* Dastych, 1983) oder < 500 m (z.B. *Isohypsibius silvicola* Iharos, 1966) vorkommen, fehlten hingegen.

Von den Arten, die in Polen nur < 500 m vorkommen, liessen sich *Diphascon nobilei* (Vorgebirgsstufe) und *Isohypsibius granulifer* (auf beiden Höhenstufen) nachweisen. Das Datenmaterial aus Polen für *Diphascon nobilei* (ein Exemplar) und *Isohypsibius granulifer* (sehr selten gefunden) ist jedoch sehr gering. Da beide Arten auch auf über 1500 m Höhe nachgewiesen wurden (BERTOLANI & REBECCHI 1996), sind sie wohl als tychoalpin anzusehen.

Montane Arten, deren Verbreitungsschwerpunkt in Polen oberhalb von 1000 m liegt, gehen im Schwarzwald teilweise deutlich unter diese Grenze. Dazu gehören *Calohypsibius ornatus*, *Diphascon oculatum*, *Diphascon recamieri*, *Diphascon modestum* und *Macrobiotus hibernicus*. Das könnte an den im Untersuchungsgebiet steil abfallenden, relativ kühlen und feuchten Tälern liegen.

Das Fehlen von Arten im Schwarzwald, die in Polen in den unteren Höhenstufen (0 - 500 m) und in den oberen Gebirgsstufen (> 1500 m) vorkommen sowie das übereinstimmende Vorkommen in beiden Gebieten von Tardigradenarten in den dazwischen liegenden Höhenstufen bestätigen die Ergebnisse von DASTYCH (1988), der eine Höhenzonierung der Arten, zumindest für Mitteleuropa postulierte. Offensichtlich sind in vergleichbaren Höhenstufen der mitteleuropäischen Mittelgebirgen ähnliche Tardigradenfaunen nachweisbar. Die geographischen Grenzen dieser übereinstimmenden Faunen lassen sich sicher erst durch weitere flächendeckende Untersuchungen ermitteln.

DASTYCH (1988) hat erstmals moosbewohnende Tardigraden unter Berücksichtigung des Untergrunds, auf dem ihre „Wohnpflanzen“ wuchsen, in fünf Gruppen eingeteilt (Tab. 3) und diese als acalci-, oligocalci-, mesocalci-, polycalci- und eucalciphil bezeichnet. Die Carbonathaltigkeit des Untergrunds testete DASTYCH (l.c.) mit 10 %iger Salzsäure.

Der Untergrund des Untersuchungsgebiets besteht aus metamorphen Gestein, vor allem Gneisen. Ich habe zwar den Karbonatgehalt des Untergrunds nicht geprüft, doch könnten eventuell die pH-Messungen in Moosen der unterschiedlichen Habitattypen einige Hinweise darauf liefern. Nach FRAHM (2001) können Moose als Zeigerarten für ökologische Parameter, u.a. den pH-Wert, dienen. Die Mittelwerte der pH-Werte der Habitattypen zeigten allerdings große Unterschiede, ebenso waren die Schwankungen innerhalb der Habitattypen beträchtlich.

Im Schwarzwald konnte ich vornehmlich Arten nachweisen, die DASTYCH (l.c.) als acalci-, oligocalci- und mesocalciphil einstuft. Aus der eucalciphilen Gruppe stammten *Echiniscus testudo* und *Echiniscus granulatus*, aus der polycalciphilen Gruppe *Macrobiotus richtersi*, *Ramazzottius oberhaeuseri* und *Pseudechiniscus suillus*. *Echiniscus testudo*, *Echiniscus granulatus* und *Ramazzottius oberhaeuseri* waren jedoch fast ausschließlich in anthropogenen Habitaten zu finden. Moose dieses Habitattyps hatten einen neutraleren Untergrund und höheren pH-Mittelwert (6,0) als die übrigen Habitattypen. Auch in den beiden Rindenhabitaten, in denen diese drei Arten zusammen mit *Pseudechiniscus suillus* häufiger vorkamen, war der pH-Mittelwert (5,5 und 5,2) höher als in den übrigen Mooshabitaten. Einzig *Macrobiotus richtersi* sollte aufgrund dieser Untersuchungsergebnisse in die mesocalciphile Gruppe transferiert werden, da das Vorkommen dieser Art eine Toleranz gegenüber niedrigen pH-Werten anzeigt.

Die im Schwarzwald an mehreren Stellen anzutreffende Arten *Diphascon* cfr *humicus*, *Diphascon modestum* und *Hypsibius scabropygus* legen eine Aufnahme in die acalci- bis mesocalciphilen Gruppen nahe, da sie mit anderen Arten aus diesen Gruppen gemeinsam in Moosen vorkamen. *Diphascon birklehofi* wurde aufgrund des Fundortes in die acalciophile Gruppe gestellt (SCHUSTER 1999).

5.3. Zoogeographie

31 % der im Schwarzwald bestimmten Tardigradenarten sind als kosmopolitisch einzuordnen, 21 % als subkosmopolitisch und weitere 36 % haben eine holarktische Verbreitung. Von diesen 36 % sind 16 % Arten, die gelegentlich auch außerhalb der Holarktis gefunden werden (MCINNES 1994). *Hypsibius pradellii*, *Diphascon birklehofi* und *Diphascon* cfr *humicus* sind bisher nur südlich (Apenninen) und nördlich (Schwarzwald) der Alpen nachgewiesen. *Diphascon modestum* kann aufgrund der Funde in Kanada (KATHMAN 1990), in Polen (BINDA et al. 1984) und im Schwarzwald als holarktisch eingestuft werden. *Hypsibius* cfr *convergens*, *Macrobiotus* cfr *sandrae*, *Isohypsibius* cfr *annulatus*, *Minibiotus* cfr *scopulus* und *Minibiotus* cfr *poricinatus* können aufgrund ihrer unklaren Determination nicht zugeordnet werden.

Von den 45 Arten, die im Schwarzwald und in Polen (DASTYCH 1988) vorkommen, sind 53 % dem geopolitischen Element (kosmopolitische und subkosmopolitische Arten) zuzuordnen und 33 % gehören zu dem Northern-Mountain Element, welches die Arten umfaßt, die in Tundra und Taiga oberhalb des 55. Breitengrads und südlich davon in den Gebirgen anzutreffen sind. Sie sind somit durch eine deutliche Flachlanddisjunktion in Europa charakterisiert (DASTYCH l.c.).

5.4. Abundanzen

Abundanzen terrestrischer Tardigraden werden in der Literatur häufig entweder als Ind./Flächeneinheit (z.B. MORGAN 1977) oder Ind./Moostrockengewicht (z.B. GRABOWSKI 1995) angegeben. Abundanzen als Ind./Moosstengel wurden bisher nur von MARCUS (1928) an *Hypnum*-Stämmchen bestimmt und von mir in der hier vorgelegten mikroklimatischen Untersuchung.

Unabhängig davon, wie Abundanzen angegeben werden, erhält man unrealistische Werte, wenn man die Tardigradenzahlen aus wenigen Quadratzentimetern oder wenigen Gramm Moos bestimmt und dies auf eine größere Fläche oder ein höheres Gewicht hochrechnet. Das ist durch die horizontale Ungleichverteilung der Tardigraden innerhalb des Moospolsters bedingt (HALLAS 1978; JOOS 2002). In *Rhytidiadelphus squarrosus* lag z.B. die höchste Abundanz bei 83 Ind./cm² für eine einzelne Probe. Die Abundanz der Gesamtprobe (= 6 Proben) lag jedoch bei nur 29 Ind./cm². Dieses Problem ist bei Abundanzangaben bisher nicht befriedigend gelöst.

Die an *Rhytidiadelphus squarrosus* bestimmten Abundanzen weisen eine hoch signifikante positive Korrelation (Rangkorrelation nach SPEARMAN: $p < 0,01$) zwischen der Abundanz/Flächeneinheit und der Abundanz/Gewichtseinheit auf. Das gilt allerdings nur für den Vergleich der a- und b-Schicht (vgl. auch JOOS 2002).

Autor	Untersuchtes Substrat	Untersuchungsort	Abundanz (Ind./cm ²)
HALLAS & YEATES (1972)	Laub (<i>Fagus sylvatica</i>) und 6 cm Boden	Hestehave (Dänemark)	0,1 - 1,2
MORGAN (1977)	<i>Bryum argentum</i> L. <i>Ceratodon purpureus</i> Brid.	Swansea (Wales)	3,6 - 228,7
DASTYCH (1985)	verschiedene Moose	Spitzbergen (Norwegen)	bis 3,9
ITO & ABE (2001)	verschiedene Moose	Mt. Fuji (Japan)	0,6 - 53,7
	Erde	dito	0,5 - 7,6
GUIDETTI et al. (1999)	Laub (<i>Fagus grandifolia</i>)	Roan Mountains (USA)	3 - 9
	Laub (<i>Fagus sylvatica</i>)	Monte Rondiano (Italien)	bis 1,7
Diese Untersuchung	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	Hinterzarten (Deutschland)	5,6 - 30,5
	Laub (<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Acer campestre</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Betula pendula</i> und <i>Salix caprea</i>)	Schwarzwald (Deutschland)	1,3 - 5

Tab. 31: Abundanzen von Tardigraden in Moosen, Laub und Erde (Ind./cm²) nach Literaturangaben.

Die überwiegende Anzahl der bisher untersuchten Moose weist deutlich niedrigere Abundanzen auf als die Extremwerte in Tabelle 31. Insofern kann der untersuchte *Rhytidiadelphus squarrosus*-Rasen als tardigradenreich bezeichnet werden.

Die in der Literatur angegebenen Werte sowie meine eigenen Werte für die Abundanzen von Tardigraden in Moosen, in der Laubstreu sowie in den obersten Bodenschichten (Tab. 31) deuten zudem an, daß die Abundanzen in Moosen höher sind als in Laub und den obersten Bodenschichten, nicht aber die Diversität (s.u.).

5.5. Dominanz und Frequenz

Tardigradenarten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Dominanz- und Frequenzwerte. Wenige Arten zeigen hohe Dominanz- und Frequenzwerte (*Macrobiotus* cfr *hufelandi*, *Diphascon pingue*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Minibiotus* cfr *poricinctus*), viele Arten hingegen niedrigere Dominanz- und Frequenzwerte (u.a. *Macrobiotus spectabilis*, *Amphibolus weglarskae* und fast alle subzedenten und sporadische Arten). Eine Reihe von Arten zeigt jedoch deutliche Unterschiede in Dominanz und Frequenz. Einige wenige Arten haben hohe Dominanzwerte bei geringen Frequenzwerten (*Macrobiotus hibernicus*, *Echiniscus testudo*, *Ramazottius oberhaeuseri*, *Pseudechiniscus suillus*), andere hingegen geringe Dominanz-, aber hohe Frequenzwerte (u.a. *Hypsibius scabropygus*, *Diphascon scoticum*). *Hypsibius scabropygus* ist eine der am häufigsten im Schwarzwald anzutreffenden Tardigradenarten (Frequenz: 26,9 %), ist jedoch nur mit einem Dominanzwert von 1,4 % repräsentiert. Nur mit der Erfassung beider Parameter kann die Bedeutung der einzelnen Arten innerhalb einer Tardigradenzönose erfaßt werden.

Anhand der Frequenz können Aussagen über die ökologischen Präferenzen einzelner Arten getroffen werden. Es gibt euryöke Arten, die in (fast) allen Habitaten häufig sind: *Macrobiotus* cfr *hufelandi*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Diphascon pingue*, *Diphascon scoticum*, *Hypsibius convergens*, *Hypsibius scabropygus*. Aber auch diese euryöken Arten zeigen in Hinblick auf Habitattypen teilweise artspezifische Präferenzen, z.B. sind *Diphascon pingue* und *Macrobiotus* cfr *hufelandi* in allen Habitattypen anzutreffen, haben ihre höchsten Frequenzwerte jedoch in den eher schattigen Habitattypen. *Diphascon scoticum* ist in allen Bodenhabitaten zu finden, nicht hingegen in den Rindenhabitaten und dem Habitattyp „Anthropogen“.

Einige Arten werden nur in einem einzigem Habitat häufiger angetroffen: *Echiniscus testudo* im Habitattyp „Anthropogen“, *Echiniscus quadrispinosus* und *Pseudechiniscus suillus* im Habitattyp „Rinde (Son)“, *Hypsibius dujardini*, *Diphascon rugosum* und *Diphascon recamieri*

im Habitattyp „Wiese“, *Minibiotus* cfr *scopulus* im Habitattyp „Laub“, *Hebesuncus conjungens* im Habitattyp „Fels (Son)“.

Die Clusteranalyse zeigte, daß sich die Habitattypen in drei verschiedene Gruppen einordnen lassen, und zwar in 1) die eher sonnenexponierten Habitattypen „Fels (Son)“, „Rinde (Son)“ und „Anthropogen“, 2) die eher beschatteten Habitattypen „Fels (Sat)“, „Rinde (Sat)“, „Stubben“ und „Waldboden“ und 3) die Habitattypen „Laub“ und „Wiese“. Letztere wiesen einen großen Abstand zueinander und zu allen anderen Habitattypen auf. Die Ähnlichkeit war durch die hohe Frequenz einiger Arten bedingt. *Macrobiotus* cfr *sandrae*, *Minibiotus* cfr *poricinctus*, *Milnesium tardigradum*, *Echiniscus testudo*, *Echiniscus quadrispinosus*, *Pseud-echiniscus suillus* und *Hebesuncus conjungens* zeigten eine hohe Frequenz in den überwiegend sonnenexponierten Habitattypen „Fels (Son)“, „Rinde (Son)“ und „Anthropogen“. Nur in diesen Habitaten war die Frequenz der gepanzerten Heterotardigraden höher. Neben den oben aufgeführten euryöken Arten zeigten *Macrobiotus crenulatus*, *Mesocrista spitzbergense* und *Macrobiotus hibernicus* eine hohe Frequenz in den überwiegend schattigen und feuchten Habitattypen „Fels (Sat)“, „Rinde (Sat)“, „Stubben“ und „Waldboden“. *Macrobiotus richtersi*, *Isohypsibius prosostomus* und *Isohypsibius sattleri* waren in den Habitattypen „Laub“ und „Wiese“ häufiger anzutreffen.

ITO (1999), der ebenfalls verschiedene Habitattypen („Oberflächenerde“, „Moos auf totem Holz“, „Moos auf Fels“, „Moos auf Baumstämmen“ und „Flechten auf Baumstämmen“) am Mt. Fuji in Japan an 17 Stationen zwischen 950 und 2380 m.ü.M. untersucht hat, kam zu dem Ergebnis, daß 1) *Macrobiotus*-Arten viele verschiedene Habitattypen bevorzugen, 2) *Diphascion*-Arten feuchte Habitattypen wie „Erde“ oder „Moos auf dem Waldboden“ bevorzugen und 3) *Echiniscus*-Arten hauptsächlich den Habitattyp „Baum“, welcher relativ trocken ist, bevorzugen.

Dies könnte leicht modifiziert auch aus den vorliegenden Ergebnissen abgelesen werden. Unter den *Macrobiotus*-Arten gibt es aber auch Arten wie *Macrobiotus crenulatus* und *Macrobiotus spectabilis*, die sonnenexponierte Habitate zu meiden scheinen. *Diphascion*-Arten zeigen eindeutig Präferenzen für die feuchten und schattigen Habitattypen, nur wenige *Diphascion*-Arten bewohnen den Habitattyp „Rinde (Sat)“. *Echiniscus*-Arten haben den Schwerpunkt ihrer Verbreitung in den sonnenexponierten Habitattypen, zu denen auch der Habitattyp „Anthropogen“ gehört. *Echiniscus merokensis* war die einzige *Echiniscus*-Art, die in verschiedenen schattigen Habitattypen anzutreffen war.

Diese etwas zu allgemeine und damit unscharfe Verbindung zwischen Tardigradengattungen und Habitattypen von ITO (1999) läßt sich bei einzelnen Arten genauer spezifizieren. Tabelle

32 gibt einige Beispiele für übereinstimmende Habitattyppräferenzen einzelner Arten im Schwarzwald und in anderen Regionen.

Meine Ergebnisse decken sich auch mit der Klassifizierung von Tardigradenarten als xero-, hygro-, hydrophil oder eurytop (s. Einleitung). Einzelne Arten zeigten im Schwarzwald andere Präferenzen als bei RAMAZZOTTI & MAUCCI (1983) angegeben. *Hypsibius pallidus*, *Minibiotus intermedius* (von RAMAZZOTTI & MAUCCI l.c. als hygrophil eingeordnet) und *Minibiotus* cfr *poricinectus* sind im Schwarzwald eher eurytop. *Pseudechiniscus suillus* (von RAMAZZOTTI & MAUCCI l.c. als eurytop eingeordnet), welche nur in sonnenexponierten Habitattypen und im Habitattyp „Rinde (Sat)“ anzutreffen war, gehört eher zu den xerophilen Arten.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß einzelne Arten spezifische Habitattypen bevorzugen, andere Arten hingegen in vielen verschiedenen Habitattypen anzutreffen sind. Die Bildung von Ökotypen innerhalb einer Art mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen ist jedoch nicht auszuschließen und bisher zu wenig beachtet worden.

Art	Habitattyp in dieser Untersuchung	Autor (Region)	Habitattyp aus der Literatur
<i>Hebesuncus conjungens</i>	„Fels (Son)“ (> 1000 m)	DASTYCH & THALER (2002) (Alpen)	Sonnenexponiertes Nicht-Karbonatgestein (> 1000 m)
<i>Itaquiscon pawlowski</i>	„Stubben“ (1000 – 1500 m)	DASTYCH (1988) (Hohe Tatra, Polen)	verrottende Baumstubben und Erdmoose (1000 - 2000 m)
<i>Mesocrista spitzbergense</i>	„Rinde (Sat)“, „Fels (Sat)“, „Waldboden“, „Stubben“	DASTYCH (1988) (Polen)	Waldhabitats
<i>Pseudechiniscus suillus</i>	„Rinde (Sat)“, „Rinde (Son)“, „Fels (Son)“	ROMANO et al. (2001) NICHOLS et al. (2001) (beide Alabama) PSCHORN-WALCHER & GUNHOLD (1957) Österreich	Rindenmoose

Tab. 32: Tardigradenarten und deren Präferenzen für bestimmte Habitattypen im Schwarzwald und anderen Regionen. Für *Hebesuncus conjungens* und *Itaquiscon pawlowski* sind zusätzlich in Klammern die Höhen der Habitattypen angegeben.

5.6. SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl und WAINSTEIN-Index

Aus den berechneten ökologischen Parametern wird offensichtlich, daß die Tardigradenzönosen mancher Habitattypen eine hohe Übereinstimmung zeigen, während andere Habitattypen kaum oder überhaupt nicht übereinstimmen.

SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl und der Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN liefern tendenziell übereinstimmende Ergebnisse. Aufgrund ihrer Ähnlichkeit/Unähnlichkeit

in der Artenzusammensetzung und Dominanzverhältnissen lassen sich folgenden Gruppierungen unterscheiden:

1) Tardigradenzönosen in schattiger, feuchter und saurer Umgebung in den Habitattypen „Waldboden“, „Fels (Sat)“ und „Stubben“. Sie zeigen nach allen drei Indices hohe Übereinstimmung untereinander. Geringe Übereinstimmung besteht zu den sonnenexponierten Habitattypen (Gruppe 5).

2) Tardigradenzönosen des Laubes, welche in schattiger und feuchter, aber nicht so saurer Umgebung gesammelt wurden, zeigen anhand der RENKONENSchen Zahl und nach WAINSTEIN eine relativ schwache Übereinstimmung zu den unter 1 aufgeführten Habitattypen. Die Gemeinschaft der Tardigraden im Laub hat seine höchsten Übereinstimmung mit den Habitattypen „Stubben“ und „Wiese“. Die Ursache für die Übereinstimmung mit der Zönose des Habitattyps „Stubben“ könnte in der Verfügbarkeit an organischem Material liegen.

3) Die Tardigradenzönose des Habitattyps „Rinde (Sat)“, der ebenfalls beschattet ist. Hier unterliegt die Feuchtigkeit stärkeren Schwankungen und der Untergrund ist weniger sauer. Dieser Habitattyp zeigt hohe Übereinstimmung mit den unter 1 erwähnten Habitattypen, gleichzeitig aber auch eine hohe Übereinstimmung zu den Habitattypen „Rinde (Son)“ und „Fels (Son)“. Die Übereinstimmung mit den schattigen Habitattypen wird wohl durch das Fehlen des direkten Sonnenlichts bedingt sein, die Übereinstimmung mit den sonnenexponierten Habitattypen durch die schnellere Austrocknung der Rindenmoose.

4) Der Habitattyp „Wiese“ ist stark sonnenexponiert (vor und zu Beginn der Vegetationsperiode sowie nach dem 1. und dem 2. Schnitt), aber auch mehr oder weniger lang beschattet (unter dem Schnee im Winter, während der Vegetationsperiode). Die Feuchtigkeit und Austrocknungsgeschwindigkeit dürfte ebenfalls den Jahreszeiten entsprechend schwanken. Es zeigt sich eine mittlere Übereinstimmung (SÖRENSEN-Quotient, Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN) mit den Tardigradenzönosen schattiger Orte (Gruppe 1) und eine niedrige mit den sonnenexponierten Habitattypen (Gruppe 5).

5) Die sonnenexponierten Habitattypen („Fels (Son)“, „Rinde (Son)“ und „Anthropogen“), die nach Regenfällen schneller als andere Habitattypen austrocknen und häufiger langfristig trocken sind. Die Übereinstimmung dieser Habitattypen untereinander ist deutlich geringer als die unter 1 aufgeführten Habitattypen. Dies ist möglicherweise durch die starken Unterschiede im pH-Wert des Untergrunds der drei Habitattypen bedingt. Die sonnenexponierten Habitattypen stimmen mit den übrigen Habitattypen meist nur wenig überein. Dies läßt vermuten, daß die Austrocknungsgeschwindigkeit der Moose ein wichtiger Faktor für das Vorkommen von Tardigraden ist. Der Habitattyp „Anthropogen“ zeigt die geringste

Übereinstimmung mit allen anderen Habitaten, u.a. wahrscheinlich bedingt durch den eher neutraleren Untergrund.

Diese Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen der Clusteranalyse überein. Lediglich der Habitattyp „Rinde (Sat)“ erhält eine andere Gewichtung, da dieser Habitattyp nach den ökologischen Parametern auch eine relativ hohe Übereinstimmung mit den sonnenexponierten Habitattypen erkennen läßt. Die jeweils spezifische Zusammensetzung der abiotischen Faktoren, insbesondere Luftfeuchtigkeit, pH-Wert, Austrocknungsgeschwindigkeit des Moores, Sonnenexposition und andere Faktoren bedingen eine jeweils spezifische Ausprägung der Tardigradengemeinschaft (GRABOWSKI 1995).

5.7. SHANNON-Index und Eveness

Die Artendiversität gemessen als Eveness und SHANNON-Index ist in den verschiedenen Habitattypen deutlich unterschiedlich. Der Habitattyp „Anthropogen“ mit den niedrigsten Diversitätswerten und der Habitattyp „Laub“ mit den höchsten Diversitätswerten unterscheiden sich kaum in der Anzahl der Arten (18 und 20 Arten). Habitattypen mit geringen Diversitätswerten haben jedoch wenige stark dominierende Arten, Habitattypen mit hohen Diversitätswerten zeigen hingegen eine größere Gleichverteilung der Arten. Die Diversität der Tardigradenzönosen ist nach dem SHANNON-Index in den Habitattypen, die etwas trockener sind (Habitattypen „Anthropogen“, „Fels (Son)“, „Fels (Sat)“, „Rinde (Son)“, „Rinde (Sat)“), geringer als in den Habitattypen, die unmittelbaren Kontakt mit dem Erdboden haben. Die Evenesswerten für die verschiedenen Habitattypen deuten mit Ausnahme des Habitattyps „Rinde (Son)“ in die gleiche Richtung.

Für die Habitattypen insgesamt und für die gesamte Tardigradenzönose des Untersuchungsgebiets liegen die Werte des SHANNON-Index deutlich über denen der einzelnen Habitattypen. Dies zeigt, daß die als SHANNON-Index gemessene Artendiversität für ein Untersuchungsgebiet auch von der Anzahl der verschiedenen Habitattypen abhängig ist. Die Evenesswerte für die Habitattypen insgesamt und für die Gesamttardigradenzönose liegen im Bereich der Habitattypen mit den höchsten Evenesswerten (Habitattypen „Laub“, „Rinde (Son)“ und „Wiese“).

Bisher liegen Berechnungen der Eveness und des SHANNON-Index nur für Tardigradenpopulationen von sechs Untersuchungsstellen entlang eines Flusses in Alabama vor (ROMANO et al. 2001). Der SHANNON-Wert von $H' = 0,57$ für alle Untersuchungsstellen zusammen (alle Habitattyp „Rinde“) ist im Vergleich zu den hier erhaltenen Werte für besonnte Rinde ($H' = 2,23$) und für beschattete Rinde ($H' = 1,75$) ungewöhnlich klein. Selbst der höchste von diesen Autoren ermittelte Wert von $H' = 0,69$ ist niedriger als die von mir

ermittelten Werten. Das gilt auch für den Vergleich mit den anderen im Schwarzwald untersuchten Habitattypen ($H' = 1,59$ für den Habitattyp „Anthropogen“ bis zu $H' = 2,26$ für den Habitattyp „Laub“). Eine Neuberechnung anhand der von den Autoren mitgeteilten Rohdaten ergab einen SHANNON-Indexwert von $H' = 1,29$ und einen Evenesswert von $E_s = 0,51$. Dies entspricht eher den im Schwarzwald ermittelten Evenesswerten für die Habitattypen „Rinde (Sat)“ ($E_s = 0,57$) und „Rinde (Son)“ ($E_s = 0,61$). Es handelt sich also offenbar um einen Rechenfehler.

Die Evenesswerte und SHANNON-Indexwerte für die Tardigradenzönosen verschiedener Regionen in Tabelle 33 sind anhand der Rohdaten in den entsprechenden Publikationen berechnet worden. Bei einem solchen Vergleich sind jedoch nicht die verschiedenen Habitattypen, die von Untersuchung zu Untersuchung variieren, berücksichtigt. Weiterhin muß berücksichtigt werden, daß die SHANNON- und Evenesswerte stark von dem jeweiligen Sammeldatum und dem regionalen Klima beeinflusst sind.

Autor	Untersuchungsgebiet	SHANNON-Index (H_s)	Eveness (E_s)	Artenzahl/ Individuenzahl
DASTYCH (1985)	Spitzbergen (Norwegen)	2,90	0,78	41/4416
GRABOWSKI (1995)	Lahnberge (Deutschland)	2,83	0,86	27/2797
BISEROV (1999)	Novaya Zemlya (Russland)	2,81	0,69	58/2291
BATEMAN & COLLINS (2001)	Neufundland (Kanada)	2,22	0,67	28/561
ROMANO et al. (2001)	Choccolocco Creek (Alabama, U.S.A.)	1,29	0,51	12/1448
diese Untersuchung	Schwarzwald (Deutschland)	2,93	0,74	52/9589

Tab. 33: Vergleich von Shannon-Index und Eveness in verschiedenen Untersuchungen. Die Werte wurden aus den in den Arbeiten angegebenen Rohdaten berechnet. Zusätzlich ist die Art- und Individuenanzahl der Tardigraden angegeben.

Möglicherweise werden Diversität und Eveness von Tardigradenpopulationen mehr von den regionalen Gegebenheiten (Klima, Vegetation) beeinflusst als von der Ähnlichkeit der Habitate.

5.8. Vertikale Verteilung und vertikale Wanderung der Tardigraden im Moos

OVERGAARD (1948) hat Moosstengel in drei Abschnitte geteilt hat, um die vertikale Verteilung verschiedener Organismen (v.a. Nematoden und Rotatorien) in einem Moospolster zu studieren. Auf die obere grüne, photosynthetisch aktive a-Schicht folgt eine mittlere gelbbraune, aus abgestorbenen Moosblättchen bestehende b-Schicht, die zur Erde hin von einer

braunen Rhizoidschicht (c-Schicht) abgelöst wird (Abb. 8, S. 20). Während ein junges Moospflänzchen fast ausschließlich aus der a-Schicht besteht, schreitet der Alterungsprozess der Moospflanze von der grünen photosynthetisch aktiven Schicht unter Ausbildung der b-Schicht bis hin zur c-Schicht fort. Der relative Anteil der drei Schichten ist zudem artspezifisch. Insbesondere bei niedrigen Moospolstern ist eine Unterscheidung zwischen der b- und c-Schicht kaum möglich (WRIGHT 1991; NELSON & ADKINS 2001).

HALLAS (1975) stellte fest, daß die meisten Tardigradenindividuen in der a-Schicht zu finden sind und postulierte, daß jede Tardigradenart nur einem relativ schmalen Bereich innerhalb des Moospolsters bewohnt. Später ordnete er die acht häufigsten Tardigradenarten Finnlands rein rechnerisch der a-, b- und c-Schicht eines Moooses zu (HALLAS 1978). Tardigraden der c-Schicht werden von ihm als Bodenarten, die der b-Schicht als Laubarten und die der a-Schicht als Moosarten bezeichnet (Abb. 75).

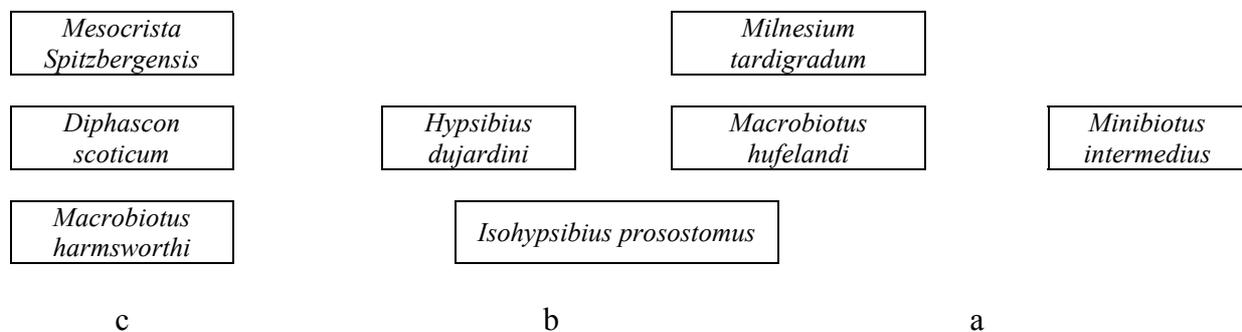


Abb. 75: Vertikale Einnischung der acht häufigsten Tardigradenarten Finnlands in die a-, b- und c-Schicht eines Moooses (vereinfacht nach HALLAS 1978). Dieses Modell basiert auf Kalkulationen von Artfrequenzen.

JENNINGS (1979) untersuchte in der Antarktis eine *Polytrichum alpestre-Chorisodontium aciphyllum*-Assoziation und eine *Calliergidium austro-stramineum-Calliergon sarmentosum-Drepanocladus uncinatus*-Assoziation. Er stellte fest, dass in 30 cm hohen Torfmoosen über 80 % aller Tardigraden unabhängig von den Witterungsbedingungen in den obersten 6 cm der Moose leben. Auch ohne Berücksichtigung der drei verschiedenen Mooschichten weisen auch diese Ergebnisse auf eine vertikale Verteilung von Tardigraden in hohen Moospolstern hin.

NELSON & ADKINS (2001) teilten *Grimmia alpicola* Hedwig, 1801 in einen oberen grünen und einen unteren Bereich und fanden, daß *Echiniscus viridissimus* signifikant häufiger in der oberen a-Schicht vorkam. *Echiniscus pervidis*, *Echiniscus* sp. n., *Milnesium tardigradum*, *Macrobiotus* sp. n. wiesen hingegen keine signifikante Ungleichverteilung auf.

Eine vertikale Einnischung der Tardigraden kann auch im Schwarzwald für die beiden Moose *Rhytidiadelphus loreus* und *Rhytidiadelphus squarrosus* belegt werden. *Macrobiotus hufelandi*, *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius scabropygus*, *Hypsibius* cfr *convergens*,

Hypsibius pallidus, *Diphascon prorsirostre*, *Diphascon oculatum*, *Isohypsibius prosostomus* sind hoch signifikant ($p < 0,01$) der a-Schicht zuzuordnen. *Macrobiotus hufelandi* ($p < 0,01$) und *Diphascon pingue* ($p < 0,05$) sind signifikant häufiger in der a-Schicht zu finden, aber relativ hohe Werte in der b-Schicht und jeweils die höchsten Werte in der untersten a-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus* verweisen darauf, dass diese Arten im Übergangsbereich zwischen a- und b-Schicht leben. *Hypsibius dujardini* lebt zu etwa gleichen Anteilen in der a- und der b-Schicht. Alle diese Arten meiden signifikant die c-Schicht. *Isohypsibius pappi*, *Diphascon rugosum* und *Macrobiotus richtersi* sind vorwiegend in der b-Schicht und c-Schicht des Moores zu finden. Letztere meiden signifikant die a-Schicht. *Macrobiotus harmsworthi* ist die einzige Art, die signifikant die c-Schicht bevorzugt. *Platicrista angustata* meidet in *Rhytidiadelphus loreus* signifikant die oberen a-Schichten und lebt in der untersten a-, in der b- und in der c-Schicht. Die Verteilung von *Macrobiotus hibernicus* (16 Individuen), *Macrobiotus crenulatus* (22) und *Minibiotus furcatus* (16) ist aufgrund der geringen Individuenzahl nicht auf Signifikanz geprüft worden; sie sind ebenfalls der a-Schicht zuzuordnen. Die a-Schicht wird von mehr Tardigradenindividuen als die b-Schicht bewohnt, und in dieser leben ebenfalls mehr Tardigradenindividuen als in der c-Schicht

Aufgrund der geringen Anzahl der gefundenen Exemplare von *Diphascon bullatum*, *Diphascon nobilei*, *Diphascon higginsii*, *Astatumen trinacriae* (vermutlich Bodenarten), *Isohypsibius pappi* (vermutlich Laubart), *Minibiotus* cfr *scopulus* und *Minibiotus* cfr *poricinctus* (vermutlich Moosarten) sind keine eindeutigen Aussagen möglich.

Die vertikale Einnischung von *Macrobiotus hufelandi*, *Milnesium tardigradum*, *Hypsibius dujardini*, *Mesocrista Spitzbergensis*, *Diphascon scoticum* und *Macrobiotus harmsworthi* stimmt annähernd mit dem Modell bei HALLAS (l.c.) (Abb.75) überein mit Ausnahme von *Isohypsibius prosostomus*, der nach HALLAS (l.c.) in der b-Schicht zu erwarten gewesen wäre. In den relativ hohen Polstern von *Rhytidiadelphus loreus* und *Rhytidiadelphus squarrosus* meiden die Tardigraden die untere c-Schicht. Die Tardigradenzönose lebt also zum überwiegenden Teil in der a- und b-Schicht der Moose und ist somit weiter nach oben verschoben als von HALLAS (l.c.) angenommen.

In allen bisherigen Untersuchungen (u.a. OVERGAARD 1948; WRIGHT 1991; NELSON & ADKINS 2001) ist die a-Schicht als einheitliche Schicht behandelt worden. Die Ergebnisse an *Rhytidiadelphus loreus* zeigen jedoch, daß die äußerste a-Schicht sich von dem weiter unten liegenden Bereich der a-Schicht in Hinblick auf die Tardigradenfauna signifikant unterscheidet. Sie ist am stärksten den Luftbewegungen und der Sonnenstrahlung ausgesetzt. Meine Ergebnisse deuten darauf hin, daß die Tardigraden die rauheren Bedingungen (schnellere Austrocknung, stärkere Temperaturschwankungen, stärkere Strahlung) dieser

Schicht meiden. *Diphascon pingue* ist signifikant ($p < 0,05$) und *Macrobiotus hufelandi* und *Hypsibius convergens* sind hoch signifikant ($p < 0,01$) häufiger in der mittleren als in der äußersten a-Schicht anzutreffen. Möglicherweise sind jedoch einzelne Arten wie *Milnesium tardigradum* und *Hypsibius scabropygus*, die in den oberen Abschnitten der a-Schicht häufiger vorkommen, gerade diesen Bedingungen angepaßt. Während über die ökologischen Ansprüche von *Hypsibius scabropygus* noch nichts bekannt ist, scheint *Milnesium tardigradum* xerophil zu sein (WRIGHT 1991; GRABOWSKI 1995).

Ein weiterer Beleg für eine vertikale Verteilung der Tardigradenarten ist das Ergebnis, daß keine einzige der insgesamt 24 in *Rhytidiadelphus squarrosus* und *Rhytidiadelphus loreus* nachweisbaren Arten eine gleichmäßige Verteilung in allen Schichten der beiden Moospolster aufwies. Der Nachweis einzelner Arten in den Schichten a, b und c des Moospolsters (u.a. *Macrobiotus hufelandi*, *Diphascon pingue*, *Diphascon scoticum*) kann darauf zurückzuführen sein, daß diese Arten entweder euryök sind oder in sehr hohen Individuenzahlen vorkommen. Die Nischenbreiten sind sicherlich bei den verschiedenen Arten unterschiedlich.

Es ist unklar, ob die Bevorzugung bestimmter Schichten innerhalb des Moospolsters durch die Tardigraden die Folge interspezifischer Konkurrenz und/oder durch Räuberdruck hervorgerufen ist. In solchen Fällen wäre eine mehr oder weniger gleichmäßige vertikale Verteilung der Tardigraden in Moospolstern zu erwarten, die von nur einer einzigen Art bewohnt sind oder in denen potentielle Räuber (z.B. Nematoden) selten sind. Darüber liegen bisher keine Untersuchungen vor. Daß eine interspezifische Konkurrenz in den von mir beobachteten Fällen jedoch wenig wahrscheinlich ist, zeigt der Vergleich der Moosproben mit sehr wenigen (< 16) Tardigraden, die sich kaum gegenseitig negativ beeinflussen sollten, mit den Moosproben, die mehr Tardigraden enthalten. In beiden ist der prozentuale Anteil der Arten in vergleichbaren Mooshorizonten ähnlich.

Da relativ zur Anzahl der Individuen mehr Eier von *Macrobiotus hufelandi* in der b-Schicht gefunden werden als in der a-Schicht, kann vermutet werden, daß der Ort der Eiablage im unteren Bereich der artspezifischen Nische aktiv aufgesucht wird. Auch JOOS (2002) fand die überwiegende Anzahl von Eiern dieser Art in der b-Schicht (in *Bryum inclinatum* (Brid.) Bland.). Die relative Anzahl der juvenilen *Macrobiotus hufelandi* ist in der b-Schicht ebenfalls höher. Auch bei allen anderen überwiegend in der a-Schicht lebenden Arten wurde ein höherer Prozentsatz der Eier relativ zum Vorkommen in der b-Schicht gefunden. Entsprechendes gilt für die weiter unten lebenden Arten *Hypsibius dujardini* und *Diphascon rugosum*, deren Exuvien verstärkt in der c-Schicht gefunden wurden. Eine Ausnahme ist *Macrobiotus richtersi*, der gleichermaßen in der b- und der c-Schicht lebt, aber überwiegend in der b-Schicht seine Eier ablegt. Für die Verteilung der Eier bieten sich drei Erklärungen an:

1) Da die Unterschiede nicht signifikant sind, kann es sich um ein zufälliges Ergebnis handeln, 2) Eier und Exuvien sind mehr in den unteren Schichten zu finden, weil sie von der a- in die b-Schicht und von der b- in die c-Schicht gespült wurden oder 3) Die Weibchen suchen aktiv die unteren Bereiche auf. Wenn die graviden Weibchen zur Ablage ihrer Eier aktiv den unteren Bereich der artspezifischen Nische aufsuchen sollten, müsste zu erwarten sein, daß auch ihr relativer Anteil in der b-Schicht größer als in der a-Schicht ist. Das war jedoch nicht der Fall.

BEASLEY (2001) beobachtete bei juvenilen Tiere von *Macrobiotus hufelandi* negativen Phototropismus, während sich die Adulten gegenüber Licht indifferent verhielten (vgl. auch MARCUS 1929). Juvenile, die verstärkt den unteren Bereich ihrer artspezifischen Nische aufsuchen, könnten damit möglicherweise die Nahrungskonkurrenz mit den adulten Tieren vermeiden.

Das relativ statische Modell von HALLAS (1978) kann nun wie folgt ergänzt werden: Tardigradenarten bevorzugen in einem Moospolster meist einen bestimmten vertikalen Bereich. Diese Einnischung ist möglicherweise weniger durch interspezifische Konkurrenz als durch unterschiedliche Nahrungsansprüche bedingt. Weibchen mit Oocyten scheinen bestimmte Orte innerhalb der artspezifischen Nische zur Eiablage aufzusuchen. Zumindestens in hohen Moospolstern wird von Tardigradenarten eher der mittlere Teil bewohnt, der oberste grüne Bereich des Moores und der untere braune Bereich werden eher gemieden. Die Individuenzahlen nehmen von der a-Schicht zur b-Schicht ab, die Artendiversität ist jedoch in der b-Schicht höher als in der a-Schicht. Ob dies nur für bestimmte Moose gilt oder generell, bleibt zu untersuchen.

WRIGHT (1991) hat die vertikale Wanderung von *Macrobiotus richtersi* und *Echiniscus testudo* untersucht. Hierzu teilte er ein *Grimmia pulvinata*-Moospolster zunächst in zwei Teile. Den einen Teil setzte er für 48 Stunden bei 100 % Luftfeuchtigkeit in 3 mm Wasser, der andere Teil wurde 48 Stunden an der Luft getrocknet. Anschließend trennte er die beiden Moose in die a-Schicht und eine untere b-/c-Schicht. Im gewässerten Moos waren ca. 80 % von *Macrobiotus richtersi* in der a-Schicht, im luftgetrockneten Moos waren ca. 80 % von *Macrobiotus richtersi* in der b-/c-Schicht zu finden. Daraus folgerte er, dass *Macrobiotus richtersi* mit der sich ins Innere des Moospolsters zurückziehenden Feuchtigkeit von der a-Schicht in die b-/c-Schicht wandert und daß *Echiniscus testudo* unabhängig vom Feuchtigkeitszustand des Moores die a-Schicht bevorzugt.

JENNINGS (1979) und NELSON & ADKINS (2001) hatten hingegen bei der Beobachtung unter natürlichen Bedingungen keine Wanderungsbewegung in Abhängigkeit von den Feuchtigkeitsverhältnissen innerhalb des Moospolsters feststellen können. Meine Ergebnisse

deuten eine vertikale Migration innerhalb des Moospolsters an; die Ergebnisse sind jedoch artspezifisch verschieden und uneinheitlich.

Macrobiotus hufelandi hält sich unter feuchteren Bedingungen (hohe Luftfeuchte, Niederschlag) signifikant mehr in der a-Schicht auf, unter trockeneren Bedingungen signifikant mehr in der b-Schicht auf. *Diphyscon pingue* zeigt, wenn auch nur in Bezug auf die Luftfeuchte eine ähnliche Verteilung. Die signifikanten Zusammenhänge zwischen Klimaparametern und Aufenthaltsort im Moospolster ergaben sich für beide Arten fast ausschließlich für den Zeitraum 5 - 15 Tage vor Sammeldatum. Die klimatischen Verhältnisse, insbesondere die Luftfeuchte, scheinen in dieser Zeitspanne den Aufenthaltsort der beiden Arten zu bestimmen.

Macrobiotus richtersi hingegen bevorzugt hoch signifikant die b-Schicht, welche für diese Art der obere Bereich der artspezifischen Nische ist, bei wärmeren und trockeneren Bedingungen (Durchschnittstemperatur, Sonnenschein, geringerer Niederschlag und Luftfeuchte), bei kühleren und feuchteren Bedingungen hingegen die c-Schicht. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu dem Ergebnis von WRIGHT (1991). Zum einen scheinen für den Aufenthaltsort von *Macrobiotus richtersi* im Moospolster die Faktoren Temperatur und Sonnenscheinsumme wichtig zu sein, zum anderen verhält sich diese Art unter natürlichen Bedingungen bezüglich des Faktors Feuchte genau entgegengesetzt wie in dem oben beschriebenen Experiment.

Meine Ergebnisse belegen somit artspezifische vertikale Migration in Abhängigkeit von den klimatischen Bedingungen, wobei nicht nur Feuchtigkeit, sondern – zumindestens für *Macrobiotus richtersi* – auch Temperatur und Sonnenscheindauer, die allerdings wiederum die Feuchtigkeit beeinflussen können, von Bedeutung sind. Vertikale Wanderungen finden jedoch in hohen Moospolstern nicht durch das gesamte Moospolster, sondern nur innerhalb der von der jeweiligen Art bewohnten Nische statt.

Inwieweit aber vertikale Wanderungen stattfinden können, hängt sicher auch von der Struktur der Moosstengel ab und ihrer Fähigkeit einen für die aktive Lokomotion der Tardigraden geeigneten Wasserfilm zu bilden (SCHÜTTLER & GREVEN 2000/2001; GREVEN & SCHÜTTLER 2001).

5.9. Populationsentwicklung und Klima

Untersuchungen zur Populationsentwicklung von *Macrobiotus hufelandi* sind bisher von MORGAN (1977) und FRANCHESI et al. (1962/63) durchgeführt worden. Allerdings sind die Ergebnisse bezüglich des Zusammenhangs zwischen der Tardigradenabundanz und dem Niederschlag und der relativen Luftfeuchte widersprüchlich. FRANCHESI et al. (l.c.)

ermittelten über einen Untersuchungszeitraum von nur drei Monaten in Genua (Italien) signifikant positive Korrelationen, MORGAN (l.c.) fand in Swansea (Wales) hingegen signifikant negative Korrelationen zwischen der Abundanz von *Macrobotus hufelandi*, dem Niederschlag und der relativen Luftfeuchte. MORGAN (l.c.) erklärte die gegensätzlichen Ergebnisse mit den unterschiedlichen Klimaten zwischen beiden Regionen. In Italien mit trockenen Sommern wird der Niederschlag und die relative Luftfeuchtigkeit zum limitierenden Faktor, der im Winter/Frühjahr (Untersuchungszeitraum von FRANCHESI et al. l.c.) die Entwicklung der Tardigraden entscheidend beeinflusst.

Macrobotus hufelandi wird von GRABOWSKI (1995) als euryhygr-hygrophil, von WRIGHT (1991) aber als hygrophil bezeichnet. Die vorliegende Untersuchung bestätigt den euryhygren Charakter von *Macrobotus hufelandi*.

Einen Zusammenhang zwischen der Anzahl der Tardigraden und der Niederschlagssumme konnte ich nicht feststellen. Signifikante, teilweise hoch signifikant positive Korrelationen ergaben sich jedoch mit der Anzahl trockener Tage und der Sonnenscheinsumme vor dem Sammeldatum, teilweise signifikant negative Korrelationen mit der relativen Luftfeuchte. Diese und MORGANs (l.c.) Ergebnisse zeigen, daß *Macrobotus hufelandi* einerseits eine gewisse Feuchtigkeit zur Entwicklung benötigt, Dauernässe jedoch der Entwicklung abträglich ist. Damit im Zusammenhang mag auch stehen, daß sich Tardigraden offenbar nur bei einem bestimmten Feuchtigkeitsfilm auf den Moosstengeln adäquat fortbewegen können (GREVEN & SCHÜTTLER 2001).

Die Abundanz von *Macrobotus hufelandi* weist außerdem hoch signifikant positive Korrelationen zur Temperatur auf. Dies zeigt sich sowohl für die Tage unmittelbar vor dem Sammeldatum als auch für die Durchschnittstemperatur der letzten 25 Tage vor dem Sammeldatum. MORGAN (l.c.) hingegen hatte für die Temperatur 30 Tage vor Sammeldatum einen signifikanten Zusammenhang nur für die durchschnittliche Tardigradenzahl zwei und drei Monaten nach Sammeldatum feststellen können. In beiden Untersuchungen zeigt sich somit, daß auch der Faktor Temperatur für die Entwicklung dieser Art von Bedeutung ist.

Für *Macrobotus hufelandi* scheint sich z.Z. folgendes Bild abzuzeichnen: In Gegenden mit geringem Niederschlag hängt die Entwicklung der Population vornehmlich von diesem Faktor ab. Eine zunehmende Niederschlagsmenge beeinflusst die Entwicklung jedoch negativ. In Klimaten mit hohen Niederschlagsmengen spielen eher Sonnenscheindauer, Anzahl der trockenen Tage und Temperatur, die die im Moos gespeicherte Wassermenge - sie ist von Moosart zu Moosart unterschiedlich (MÄGDEFRAU & WUTZ 1951; FRAHM 2001; SPIERTZ 2002) - reduzieren, eine Rolle. Im Schwarzwald scheint insgesamt die Temperatur

von großer Bedeutung für die Populationsentwicklung von *Macrobotus hufelandi* zu sein. Die Entwicklung einer Population wird somit je nach regionalen Klimaverhältnissen von unterschiedlichen Parametern gesteuert.

GRABOWSKI (l.c.) konnte für eine Population von *Macrobotus richtersi* zu den von ihm untersuchten Faktoren (Niederschlagssumme, Durchschnittstemperatur und mittlere Feuchtigkeit jeweils 30 und 10 bis 20 Tage vor Sammeldatum) keine signifikante Korrelation ermitteln. Signifikant positive Korrelationen ergaben sich jedoch mit der Sonnenscheindauer. Auch im Schwarzwald ergab sich ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen *Macrobotus richtersi* und der Summe der Sonnenstunden sowie der Anzahl trockener Tage. Im Gegensatz zu GRABOWSKI (l.c.) lassen sich jedoch auch signifikant positive Korrelationen zur Temperatur nachweisen. Die Niederschlagsmenge und Luftfeuchte waren in beiden Untersuchungen ohne Einfluß auf die Populationsentwicklung. *Macrobotus richtersi* wird von GRABOWSKI (l.c.) als xerophil, von WRIGHT (l.c.) sowie von RAMAZZOTTI & MAUCCI (1983) und GREVEN (1972) als eurytop bezeichnet. Die vorliegenden Ergebnisse verweisen auf den euryhygryen Charakter. *Macrobotus richtersi* lebt überwiegend im mittleren und unteren Bereich des Mooses. Die signifikanten Korrelationen mit der Sonnenscheindauer (GRABOWSKI 1995, diese Untersuchung) lassen sich ähnlich wie bei *Macrobotus hufelandi* mit dem Meiden ständiger Nässe erklären.

GRABOWSKI (1995) erhielt bei *Diphascaon pingue* signifikant positive Korrelationen mit der Niederschlagssumme und mit der Luftfeuchte. Möglicherweise ergibt sich dieser positive Zusammenhang aus der relativ geringen Niederschlagsmenge (weniger als 750 mm/Jahr) seines Untersuchungsgebiets in den Lahnbergen. In der vorliegenden Untersuchung gehört *Diphascaon pingue* zu den Arten, die überhaupt keine signifikante Korrelation mit einem der untersuchten Parameter (Niederschlag, Luftfeuchte, Temperatur, trockene Tage und Sonnenscheindauer) aufwies. *Diphascaon pingue* wird von GRABOWSKI (l.c.) als euryhygr, von GREVEN (l.c.) (seine Beschreibung von *Diphascaon alpinus* ähnelt eher der von *Diphascaon pingue*) und DASTYCH (1988) als hygrophil bezeichnet. Die vorliegenden Ergebnisse belegen eher den euryhygryen Charakter von *Diphascaon pingue*.

Die Populationsentwicklung von *Hypsibius dujardini* ist hoch signifikant positiv korreliert mit der Luftfeuchte, sowie hoch signifikant negativ korreliert mit der Temperatur und der Sonnenscheindauer. GRABOWSKI (l.c.) erhielt für diese Art positive Korrelationen zwischen Sonnenscheindauer und Populationsentwicklung und schloß daraus, daß *Hypsibius dujardini* xerophil sei. Ähnlich wie *Macrobotus richtersi* hält sich prozentual der größte Teil der Population im mittleren Teil des Mooses auf. Der von GRABOWSKI (l.c.) gefundene positive Zusammenhang mit dem Sonnenschein ist ein Zeichen dafür, daß *Hypsibius dujar-*

dini stehende Nässe meidet, auch wenn sie gelegentlich in Gewässern gefunden wird (NELSON et al. 1987) und als hygrophil bezeichnet wird (GREVEN 1972; RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983; DASTYCH 1988; WRIGHT 1991). In Übereinstimmung mit GRABOWSKI (1995) ergaben sich keine signifikanten Korrelationen mit der Niederschlagsmenge. Ähnliche, aber keine signifikanten Ergebnisse erhielt GRABOWSKI (l.c.) für die Parameter Temperatur und Feuchtigkeit. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen eindeutig den hygrophilen Charakter von *Hypsibius dujardini*.

Diphascon rugosum zeigte hoch signifikante positive Korrelationen mit der Luftfeuchte und hoch signifikante negative Korrelationen mit der Temperatur, der Anzahl der Sonnenstunden und zu der Anzahl trockener Tage 5 bis 20 Tage und sogar hoch signifikante negative Korrelation zu den Sonnenscheinstunden 5 bis 15 Tage vor Sammeldatum. Somit ist *Diphascon rugosum* als hygrophil und kalt-stenotherm zu bezeichnen. DASTYCH (l.c.) betrachtet diese Art hingegen als euryhygr. *Diphascon rugosum* konnte nur im Winterhalbjahr (November bis April), im Sommerhalbjahr aber überhaupt nicht gefunden werden. Interessanterweise liegen alle von DASTYCH (l.c.) gegebenen Nachweise aus Polen für diese Art zwischen Oktober und April.

Ebenso wie *Diphascon rugosum* zeigt *Hypsibius* cfr *convergens* hoch signifikante positive Korrelationen mit der Luftfeuchte und hoch signifikante negative Korrelationen mit der Temperatur und der Anzahl der Sonnenstunden. Außerdem ist *Hypsibius* cfr *convergens* signifikant negativ mit der Anzahl trockener Tage 15 Tage und mehr vor Sammeldatum korreliert. Diese Art dürfte somit hygrophil und kalt-stenotherm sein.

Die Population von *Isohypsibius prosostomus* hat nur den einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Niederschlagsmenge 5 bis 15 Tage vor Sammeldatum. Zu allen anderen Zeitpunkten und Parametern ergaben sich keine signifikanten Zusammenhänge. Auch GRABOWSKI (l.c.) erhielt keine signifikanten Zusammenhänge zwischen Populationsentwicklung und den Parametern Temperatur, Feuchtigkeit, Sonnenschein und Niederschlagsmenge. *Isohypsibius prosostomus* wird von allen hier zitierten Autoren als eurytop bezeichnet. Möglicherweise wird die Entwicklung dieser Art bei ausreichender Feuchtigkeit von anderen als klimatischen Faktoren gesteuert.

Bei der Bewertung der Ergebnisse für *Hypsibius scabropygus* (89 Individuen), *Milnesium tardigradum* (32), *Diphascon prorsirostre* (47) und *Diphascon oculatum* (25) ist die geringe Individuenzahl zu beachten.

Hypsibius scabropygus ist zusammen mit *Isohypsibius prosostomus* die einzige Art, die eine signifikante Korrelation mit einem Niederschlagsaspekt, nämlich zu der Niederschlagssumme 10 bis 20 Tage und 30 Tage vor Sammeldatum aufwies. Mit allen anderen untersuchten

Klimafaktoren zeigte diese Art keine signifikanten Korrelationen. *Hypsibius scabropygus*, über dessen ökologischen Ansprüche bisher wenig bekannt ist, ist demnach wahrscheinlich euryhydr und eurytherm.

Milnesium tardigradum weist nur mit dem Parameter Temperatur signifikante, teilweise auch hoch signifikante Korrelationen auf. GRABOWSKI (1995) erhielt signifikante positive Korrelationen mit der Sonnenscheindauer. SCHUETZ (1987) erhielt weder mit dem Niederschlag noch mit der Temperatur einen signifikanten Zusammenhang. *Milnesium tardigradum* wird von GRABOWSKI (1995), WRIGHT (1991), RAMAZZOTTI & MAUCCI (1983) als xerophil, von GREVEN (1972) und DASTYCH (1988) als eurytop oder euryhydr bezeichnet. Die vorliegenden Ergebnisse belegen eher einen euryhyggen Charakter dieser Art.

Diphyscon oculatum weist signifikante, teilweise hoch signifikant positive Korrelationen mit der Temperatur und der Anzahl der Sonnenstunden vor dem Sammeldatum auf und zeigt teilweise signifikant negative Korrelationen zu der Luftfeuchte. Die Ergebnisse dieser Untersuchung weisen auf einen eher eurythermischen und euryhyggen Charakter dieser Art hin. Dies steht in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von DASTYCH (l.c.). Diese Einschätzung wird auch durch die hohen Frequenzwerte von *Diphyscon oculatum* in den Habitaten Waldboden und beschatteter Fels gestützt.

GUIDETTI & BERTOLANI (2001) haben in der Laubstreu von *Fagus sylvatica* ebenfalls Arten gefunden, die nur im Herbst und Winter, nicht hingegen im Sommer nachgewiesen werden konnten. Dies sind *Hypsibius convergens*, *Isohypsibius sattleri*, *Isohypsibius lunulatus*, *Diphyscon pingue*, *Diphyscon* cfr *humicus* und *Amphibolus weglarskae*. Auch im Schwarzwald wurden *Diphyscon* cfr *humicus* und *Amphibolus weglarskae* ausschließlich im Winterhalbjahr gefunden; für *Diphyscon pingue* kann dieses Ergebnis jedoch nicht bestätigt werden.

Die Ergebnisse zeigen, daß die ökologischen Ansprüche verschiedener Tardigradenarten unterschiedlich sind. Insgesamt lassen sich nach vorliegender Untersuchung drei Gruppen unterscheiden:

- 1) Positiv korreliert mit der Temperatur, der Anzahl der trockenen Tage und der Sonnenscheinsumme und negativ korreliert mit der Luftfeuchte sind die Populationen von *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, (*Diphyscon oculatum*).
- 2) Negativ korreliert mit der Temperatur, der Anzahl der trockenen Tage und der Sonnenscheinsumme und positiv korreliert mit der Luftfeuchte sind die Populationen von *Diphyscon rugosum*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius* cfr *convergens*.

3) Ohne oder nur schwach ausgeprägte Korrelationen mit den untersuchten Parametern haben *Diphascon pingue*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Hypsibius scabropygus*, *Diphascon prorsirostre*, *Isohypsibius prosostomus*, *Hypsibius pallidus*.

Daher ist in Abhängigkeit von der je nach Jahreszeit wechselnden Ausprägung der klimatischen Faktoren in Tardigradenzönosen mit verschiedenen Arten eine mehr oder weniger starke Fluktuation in der Zusammensetzung der Zönosen zu erwarten. Während im feuchteren und sonnenärmeren Winterhalbjahr eher die Entwicklung von hygrophilen Arten begünstigt wird, kommt es im trockeneren und sonnenreicheren Sommerhalbjahr zu einem Rückgang der hygrophilen und zu einer (relativen) Zunahme der euryhygrynen Arten. Das wird durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt, insbesondere durch die hohen Abundanzen von *Diphascon rugosum*, *Hypsibius dujardini* und *Hypsibius* cfr *convergens* in den Wintermonaten und ihr fast vollständiges Fehlen im Sommerhalbjahr.

Welcher der Klimaparameter die entscheidende Rolle spielt, hängt von den regionalen klimatischen Verhältnissen ab. Angesichts der teilweise gegensätzlichen Zusammenhänge zwischen Klimafaktoren und Populationsentwicklung erscheinen nur artspezifische Diskussionen sinnvoll.

Bei all diesen Überlegungen ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch bei Tardigraden ökologische Rassen mit unterschiedlichen Ansprüchen existieren oder daß sich hinter einigen Taxa verschiedene, z.T. polyploide, und damit schwer unterscheidbare Arten verbergen.

5.10. Geschlechterverhältnis und Fortpflanzungszyklus

Das Geschlechterverhältnis bei Eutardigradenarten kann zwischen Weibchen und Männchen 1:1 betragen, wie dies für *Macrobiotus hufelandi* und *Macrobiotus richtersi* bekannt ist (vgl. RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983). Gleichzeitig, manchmal in dem selben Mooshabitats, existieren triploide Formen dieser beiden Arten, die sich parthenogenetisch fortpflanzen und reproduktiv von den diploiden Formen getrennt sind (vgl. GREVEN 1980).

Bei den drei Hauptarten *Macrobiotus hufelandi* (4584 Individuen), *Macrobiotus richtersi* (2179 Individuen) und *Diphascon pingue* (1195 Individuen) konnten keine Männchen gefunden werden. Man kann wohl deshalb davon ausgehen, daß diese Arten sich parthenogenetisch fortgepflanzt haben. Gleiches dürfte auch für *Hypsibius* cfr *convergens* (304 Individuen), *Hypsibius dujardini* (201 Individuen), *Macrobiotus harmsworthi* (138 Individuen) und *Diphascon prorsirostre* (47 Individuen) gelten, wenn auch hier die Individuenzahlen vielleicht zu gering sind, um sicher auf Parthenogenese zu schließen. Für *Hypsibius dujardini* wurde Parthenogenese schon in Laborversuchen nachgewiesen (AMMERMANN 1962, 1967).

Bei *Milnesium tardigradum* (33,3 % Männchen), *Diphascon oculatum* (27,7 % Männchen) und *Isohypsibius prosostomus* (14,6 % Männchen) waren relativ viele Männchen zu finden, insbesondere wenn man berücksichtigt, daß Männchen mit unreifen Hoden oder ohne Spermien nicht als Männchen erfaßt wurden. Zumindestens bei *Milnesium tardigradum* dürfte das Geschlechtsverhältnis etwa 1:1 sein, bei den anderen beiden Arten kamen Männchen in der Population regelmäßig vor; es gab jedoch weniger Männchen als Weibchen. Die drei genannten Arten werden sich daher wohl überwiegend bisexuell fortpflanzen; das Vorkommen parthenogenetischer Teilpopulationen ist jedoch nicht auszuschließen. Von *Milnesium tardigradum* gibt es ebenfalls parthenogenetische Populationen (BAUMANN 1964). BERTOLANI & REBECCHI (1994) beobachteten etwa ein Jahr eine *Macrobiotus richtersi*-Population, in der der prozentuale Anteil der Männchen zwar hoch war, die Weibchen jedoch zu jedem Zeitpunkt in der Überzahl vorhanden waren.

Diphascon rugosum (1,1 % Männchen), *Hypsibius scabropygus* (3,9 % Männchen) und *Hypsibius pallidus* (0,9 % Männchen) gehören zu den Arten, bei denen es relativ wenige Männchen gibt.

Es bleibt festzuhalten, daß in der in *Rhytidiadelphus squarrosus* untersuchten Tardigradenzönose die (wahrscheinlich) parthenogenetischen Arten dominieren (*Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascon pingue* stellen über 85 % der Zönose), und die sich vorwiegend bisexuell fortpflanzenden Arten einen sehr geringen Anteil haben.

Zu allen Jahreszeiten konnte ich bei *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascon pingue* Weibchen mit Oocyten finden. Bei dem hier näher untersuchten *Macrobiotus hufelandi* zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit von der Jahreszeit. Im ersten Untersuchungsjahr waren es die Monate März bis Juni, im zweiten Untersuchungsjahr die Monate Dezember bis April, in denen der Anteil der Weibchen mit Oocyten an der Gesamtpopulation bei mehr als 30 % lag. Ebenso war die Anzahl der Oocyten pro Weibchen sowie die Länge dieser Weibchen in den Winter- und Frühjahrsmonaten höher als in den Herbstmonaten. Während in den Frühjahrsmonaten meist relativ große Weibchen mit vielen Eiern beobachtet werden konnten, nahmen im Jahresverlauf kleinere Weibchen mit weniger Eiern immer mehr zu. Allerdings ist die Ursache, warum im Frühjahr überwiegend größere Exemplare zur Fortpflanzung gelangen und später auch kleinere Weibchen, unklar. Ein Grund könnte vielleicht die häufigere Austrocknung der Moose und die längeren Phasen der Inaktivität während der Sommermonate sein, die ein weiteres Wachstum der Tiere verzögern. Die saisonale Schwankungen in der Fortpflanzungsaktivität von *Macrobiotus hufelandi* bestätigen MORGAN (1977), der dies aufgrund einer positiven Korrelation von Tageslichtstunden und Populationsgröße vermutet hatte. MORGAN (l.c.) postulierte, daß die

Lichtmenge entweder direkt die Fortpflanzungsaktivität der Tardigraden beeinflusst oder indirekt über ein verstärktes Mooswachstum und verbessertes Nahrungsangebot. Das frühe Ansteigen der Fortpflanzungsaktivität schon in den Monaten Dezember und Januar spricht vielleicht für einen direkten Einfluss der Tageslichtmenge.

Während die graviden Weibchen in den Winter- und Frühjahrsmonaten einen hohen Anteil an der Gesamtpopulation hatten, waren die Juvenilen vor allem in den Monaten April bis September zahlreich. In den Wintermonaten hingegen gab es auffällig wenig Jungtiere. Die hohe Anzahl der Jungtiere in den Sommer- und frühen Herbstmonaten ist offenbar Folge der hohen Fortpflanzungsaktivität der Weibchen im Winter und Frühjahr. Die juvenilen Weibchen bilden im weiteren Jahresverlauf dann die Generationen, die insgesamt kleiner sind und weniger Eier ablegen.

Bei *Macrobiotus hufelandi* war der prozentuale Anteil Weibchen mit Oocyten und der prozentuale Anteil juveniler Tiere ($< 260 \mu\text{m}$) deutlich zeitversetzt. Es besteht ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen den angelegten Oocyten (Summe der reifen und unreifen Oocyten) der graviden Weibchen und der Zahl der Juvenilen zwei bis fünf Monate später. Die Anzahl der ablagereifen Oocyten ist signifikant positiv korreliert mit der Anzahl der juvenilen Tier zwei und drei Monate später. Dies könnte bedeuten, daß die abgelegten Eier zwischen zwei und drei Monaten Entwicklungszeit benötigen, bevor die Jungtiere schlüpfen. Die hoch signifikant positive Korrelation zwischen den unreifen Oocyten und den juvenilen Tieren vier bis fünf Monate später spricht dafür, daß die Oogenese vielleicht ein bis zwei Monate dauert.

Ei-entwicklung	Embryonal-entwicklung	Körperlänge beim Schlüpfen	Geschlechtsreife	Körperlänge dabei	Aufeinanderfolge der ersten vier Häutungen
10 Tage	26 – 31 Tage	225 – 250 μm	Nach 2. Häutung, 21. Tag	350 μm	6., 16., 34., 52. Tag

Tab. 34: Lebensdaten der Weibchen von *Macrobiotus hufelandi* nach BAUMANN (1970).

BAUMANN (1970) hielt *Macrobiotus hufelandi* bei ca. 20 °C in Kultur und erhielt folgende Daten (Tab. 34). Die Körperlänge beim Schlüpfen stimmt mit der Längenangabe ($< 260 \mu\text{m}$) überein, anhand derer ich Juvenile definiert habe. Allerdings wiesen im Schwarzwald 11 % der graviden Weibchen eine Länge $< 350 \mu\text{m}$ auf. BAUMANNs (l.c.) Wert ist jedoch ein Durchschnittswert. Die Zeitspanne zwischen der Eiablage und der ersten Eiablage des aus diesem Ei geschlüpfen Weibchens betrug etwa zwei Monate. Die von mir indirekt erschlossenen Werte für Entwicklungszeit der Eier und die Dauer der Oogenese sind wesentlich länger. Dies könnte verschiedene Ursachen haben:

1) Im Untersuchungsgebiet lagen die Durchschnittstemperaturen auch in den Sommermonaten Mai bis August deutlich unter 20 °C, in der übrigen Jahreszeit sogar unter 10 °C. Die

höhere Temperatur bei den in Kultur gehaltenen Tardigraden könnte schnellere Entwicklungszeiten zur Folge gehabt haben.

2) Während der Austrocknung ihrer Lebensräume gehen Tardigraden und deren Entwicklungsstadien in die Anhydrobiose über. Dadurch verlängern sich Oogenese und Embryonalentwicklung. Auch über drei Monate eingetrocknete Moose enthielten gravide Weibchen.

Für die Fortpflanzung von *Macrobotus hufelandi* ergibt sich somit folgendes Bild: Weibchen entwickeln bei kühleren Temperaturen mehr Oocyten als bei höheren Temperaturen. Je mehr trockene Tage gezählt wurden und je mehr die Sonne schien, desto weniger Oocyten werden angelegt. Geringere Wärme, trockene Tage und Sonnenschein sind signifikant mit geringeren Längen der graviden Weibchen korreliert. Größere gravide Weibchen sind hingegen bei zunehmender Luftfeuchte und zunehmendem Niederschlag vorhanden. Offensichtlich führen somit unter den klimatischen Verhältnissen des Schwarzwalds niedrigere Temperaturen dazu, daß die Fekundität (gemessen als Anzahl der angelegten Oocyten) steigt, Trockenheit (gemessen als Summe der Sonnenstunden und der Anzahl trockener Tage vor Sammeldatum) hingegen diese mindert. Die durchschnittliche Luftfeuchte und die Summe des Niederschlags vor dem Sammeldatum sind mit der Länge der graviden Weibchen positiv korreliert. Da die Länge der graviden Weibchen wiederum signifikant positiv mit der Anzahl der Oocyten korreliert ist (s.o.), könnte daraus umgekehrt auf eine erhöhte Fekundität der Weibchen bei feuchteren Witterungsbedingungen geschlossen werden. Mit dieser Überlegung in Übereinstimmung steht der Befund, daß der prozentuale Anteil der graviden Weibchen an der Population bei kühleren Temperaturen zunimmt und die Anzahl der trockenen Tage und die Summe der Sonnenscheinstunden vor Sammeldatum negativ mit dem prozentualen Anteil gravider Weibchen an der Population korreliert.

Es sei erwähnt, daß in einer von RAMAZZOTTI (1977) untersuchten *Macrobotus areolatus*-Population in Pallanza (Italien) die Weibchen mit Oocyten im Juli signifikant kleiner waren als im Dezember. Möglicherweise ist hierfür - ähnlich wie bei der positiven Korrelation zwischen Niederschlag und Luftfeuchte bei FRANCHESI et al. (1962/63) - das regionale mediterrane Klima mit trocken-warmen Sommern (und entsprechender Ruhezeit für die Tardigraden) und nass-kühlen Wintern (und entsprechender Aktivität der Tardigraden) die Ursache.

Bei höheren Temperaturen lassen sich mehr juvenile Tiere feststellen. Die Anzahl der trockenen Tage und die Summe der Sonnenscheinstunden vor Sammeldatum zeigt mit der Anzahl der Juvenilen positive Korrelationen. Gleichzeitig zeigen die Juvenilen mit der durchschnittlichen Luftfeuchte negative Korrelationen. Dies bedeutet, daß mit zunehmender

Trockenheit vor Sammeldatum mehr Juvenile gefunden wurden. Möglicherweise ist dies im Zusammenhang mit der oben festgestellten Zeitspanne von zwei bis drei Monaten zwischen den Weibchen mit reifen Oocyten und dem Auftreten der Juvenilen zu verstehen. Diese Zeitspanne ist im Vergleich zu den von BAUMANN (l.c.) ermittelten Wert von 10 Tagen bemerkenswert lang.

Die Länge der graviden Weibchen hängt hoch signifikant negativ mit der Temperatur, der Anzahl der trockenen Tage und der Summe der Sonnenstunden vor Sammeldatum zusammen. Die Ursache hierfür ist unklar. Die signifikant positive Korrelation zwischen der Anzahl der toten Tiere und der Temperatur und der Summe der Sonnenscheinstunden vor Sammeldatum spricht dafür, daß ein Teil der Weibchen stirbt. Allerdings hatte BAUMANN (1970) darauf hingewiesen, daß Häutungen nicht notwendigerweise mit Wachstum einhergehen und daß es unter ungünstigen Umständen (Krankheit, Nahrungsmangel) auch zur Verkleinerung der Tiere kommen kann. Möglicherweise sind sowohl Verkleinerung einzelner Weibchen als auch der Tod großer gravider Weibchen bei gleichzeitigen „Nachwachsen“ jüngerer und damit kleinerer Weibchen die Ursache für den Rückgang in der Länge der graviden Weibchen.

Wenn tatsächlich gravide Weibchen aufgrund ungünstiger Bedingungen kleiner werden, so erscheint es fraglich, ob das Ablesen von Generationenfolgen anhand der Längen der Mitglieder von Populationen, wie dies von MORGAN (1977) durchgeführt wurde, sinnvoll ist. MORGAN (l.c.) ging offensichtlich von der Annahme einer kontinuierlichen Längenzunahme der Tiere aus, die er dann verschiedenen Generationen zuordnete. Meine Ergebnisse deuten jedoch an, daß sich in den Längen der Tiere, zumindest der graviden Weibchen, Witterungseinflüsse und hier insbesondere die Temperatur und Trockenheit (gemessen als Anzahl trockener Tage und Summe der Sonnenscheinstunden vor Sammeldatum) bemerkbar machen.

Der Anteil der Weibchen mit Oocyten mit zeitweise 30 - 50 % an der Gesamtpopulation ist bei *Macrobiotus hufelandi* und bei *Diphyscon pingue* im Vergleich zu anderen bisher untersuchten terrestrischen Tardigradenarten hoch. HALLAS & YEATES (1972) stellten bei *Macrobiotus harmsworthi* nur einen Anteil von 5,4 %, RAMAZZOTTI (1977) bei *Macrobiotus areolatus* einen Anteil von 2 - 6 % und SCHUETZ (1987) bei *Milnesium tardigradum* einen Anteil von 5 - 28 % Weibchen mit Oocyten an der Gesamtpopulation fest. Mit einem Anteil von 2 - 23 % der Oocyten tragenden Weibchen ist *Macrobiotus richtersi* in etwa mit *Milnesium tardigradum* zu vergleichen; bei dieser Art waren jedoch keine jahreszeitliche Schwankungen im Anteil der Weibchen mit Oocyten festzustellen (SCHUETZ l.c.). Bei der parthenogenetischen Süßwasserart *Pseudobiotus augusti* konnten ebenfalls das gesamte Jahr

über Weibchen mit Oocyten beobachtet werden, ihr Anteil an der Gesamtpopulation war mit bis zu 64 % ebenfalls sehr hoch (KATHMAN & NELSON 1987). Der höchste prozentuale Anteil an Weibchen mit Oocyten wurde in den Monaten Januar bis März bestimmt. Möglicherweise ist eine über das gesamte Jahr sich hinziehende Fortpflanzungsaktivität mit höherer Aktivität in den Winter- und Frühjahrsmonaten ein bei Tardigraden allgemein verbreitetes Muster.

KINCHIN (1985) glaubt, daß Populationen von *Macrobotus hufelandi* in den Wintermonaten aus wenigen adulten und juvenilen Tieren bestehen, die Anzahl der abgelegten Eier aber sehr hoch ist. Dies gilt sicher nicht für die von mir untersuchte Population. Im Herbst gab es im Vergleich zu den Winter- und Frühjahrsmonaten weniger Weibchen mit Oocyten, zudem hatten die Weibchen durchschnittlich nur noch halb so viele Eier. Meine Ergebnisse zeigen sogar eine höhere Fortpflanzungsaktivität (gemessen als Anzahl der Oocyten und Länge der graviden Weibchen) in der kühleren Jahreszeit an.

Die Zahl der gefundenen Eier von *Macrobotus hufelandi* und *Macrobotus richtersi* war in den Wintermonaten geringer als in den übrigen Jahreszeiten, die Anzahl der Exuvien mit Eiern von *Diphascon pingue* hingegen höher. Die meisten Eier bei *Macrobotus hufelandi* wurden in den Monaten April bis Juli festgestellt, wohl als Folge der hohen Fortpflanzungsaktivität der Population im Frühjahr.

Macrobotus richtersi zeigte, wenn auch deutlich weniger ausgeprägt, ähnliche Tendenzen wie *Macrobotus hufelandi*. In den Winter- und Frühjahrsmonaten hatten die Weibchen mit Oocyten einen größeren Anteil an der Gesamtpopulation, zudem legten sie im Vergleich zu den Herbstmonaten mehr Oocyten an. Im ersten Untersuchungsjahr zeigte die Population kaum Veränderung in der Länge der eiertragenden Weibchen, im zweiten Untersuchungsjahr waren im Oktober und November die Weibchen mit Oocyten jedoch deutlich kleiner. Da in diesen Monaten auch eine deutliche Abnahme der Eier pro Weibchen zu beobachten war und der Anteil dieser Weibchen an der Gesamtpopulation unter 5 % gesunken war, waren die Herbstmonate des zweiten Untersuchungsjahres offensichtlich insgesamt ungünstig. Mittels des t-Tests erwies sich nur der Übergang von März zum April 2001 für die Längen der graviden Weibchen als signifikant bedeutsam. Die graviden Weibchen wurden (ebenso wie bei *Macrobotus hufelandi*) signifikant länger; anscheinend waren die Bedingungen für diese beiden Arten zu diesem Zeitpunkt recht günstig.

Bei *Diphascon pingue* sind die Weibchen mit Oocyten jeweils in den Herbstmonaten September bis November kleiner als im übrigen Jahr. Diese Unterschiede sind jedoch statistisch nicht signifikant. Der Anteil der Oocyten tragenden Weibchen an der Gesamtpopulation kann jedoch zu allen Jahreszeiten Werte von mehr als 30 % erreichen und

scheint somit unabhängig von der Jahreszeit zu sein. Ebenso wie bei *Macrobiotus richtersi* war in den letzten zwei Monaten des Untersuchungszeitraumes eine deutliche Längenabnahme der graviden Weibchen zu beobachten; auch für *Diphyscon pingue* scheinen sich die Lebensbedingungen in dieser Zeit verschlechtert zu haben.

5.11. Mikroklima

In Hinblick auf die Feuchtigkeitsverhältnisse der von ihnen bewohnten Moose zeigen Tardigraden Präferenzen (vgl. RAMAZZOTTI & MAUCCI 1983; GREVEN 1972; HOFFMANN & EICHELBERG 1986). WRIGHT (1991) und GRABOWSKI (1995) bestimmten das Wasserrückhaltevermögen und die Austrocknungsgeschwindigkeit einiger von Tardigraden bewohnter Moose, sowie die Zeit, die diese Moose täglich der Sonne ausgesetzt waren. Mikroklimatischen Untersuchungen in Moosen im Zusammenhang mit der Tardigradenfauna gibt es bisher nicht.

Bei der folgenden Diskussion muß vorausgeschickt werden, daß die abiotischen Faktoren nicht in dem Wasserfilm, in dem die Tardigraden nur aktiv sein können, gemessen wurden, sondern in der Luft, welche sich zwischen den Stengeln von *Rhytidiadelphus loreus* befindet. Für die Temperatur lassen die Ergebnisse folgende Spekulationen zu: Kommt es tagsüber zur Temperaturerhöhung in der das Moos umgebenden Luftschicht, so ist die Temperatur innerhalb des Moospolsters zum Boden hin etwas geringer. Am späten Abend kehrt sich der Temperaturgradient um, die Luft um das Moospolster kühlt sich stärker ab, so daß die c-Schicht und im geringeren Ausmaß die b-Schicht und a-Schicht aufgrund der Bodenwärme etwas wärmer ist als die umgebende Luft. Das Moospolster ist somit tagsüber kühler und nachts wärmer als die umgebende Luft. Die Temperaturdifferenz kann kurzfristig, insbesondere während der schnellen Temperaturerhöhung der Luft in den Morgenstunden, bis zu 8 °C betragen.

Bei Kaltlufteinbrüchen kann die Temperatur manchmal in wenigen Stunden stark absinken. Die Temperatur im Moospolster sinkt dann ebenfalls stark, die unteren Schichten halten jedoch aufgrund des aufgewärmten Bodens die etwas wärmere Temperatur bis zu einigen Tagen länger. Dies führt dann dazu, daß die Temperatur innerhalb des Moospolsters mehrere Tage über der Temperatur der umgebenden Luftschicht liegt.

Liegen die Temperaturen geringfügig unter dem Gefrierpunkt, so genügt die erwähnte Differenz zwischen umgebender Luft und der Luft im Moosinneren, um die Temperatur im Moospolster selbst über dem Gefrierpunkt zu halten. Vermutlich gefriert dadurch auch der die Tardigraden umgebende Wasserfilm später, als dies aus der Außentemperatur zu vermuten ist.

Wiederholt konnte ich in Moosen, die unter einer Schneedecke lagen und bei Minusgraden (0 bis -2 °C) gesammelt worden waren, aktive Tardigraden finden.

Somit spielt der Faktor Temperatur für die Tardigraden möglicherweise eine größere Rolle als bisher angenommen. MARCUS (1929) zitiert Ergebnisse, wonach Tardigraden, die schnell durch Absenken der Außentemperatur in die Kryobiose (Zustand der Kryptobiose bedingt durch Einfrieren der Tiere) übergehen mußten, dies im Gegensatz zu Tardigraden, die hierfür mehr Zeit hatten, nicht überlebten. Hier wären die etwas langsameren Temperaturänderungen innerhalb des schützenden Moospolsters mit ein Grund für die höhere Überlebenschancen der Tardigraden. Auch das Auftreten mancher Arten im Herbst bei insgesamt geringeren Durchschnittstemperaturen und das Verschwinden dieser Arten im Frühjahr bei steigenden Durchschnittstemperaturen kann im Zusammenhang mit der Temperatur gesehen werden.

In allen Schichten von *Rhytidiadelphus loreus* lag die Sauerstoffkonzentration bei annähernd 21 %. Anscheinend sorgt die Diffusion des Sauerstoffs für eine gleichmäßige Verteilung im Moospolster. Da Tardigraden bei O₂-Mangel in einen asphyktischen Zustand übergehen, bildet die Sauerstoffsättigung des gesamten Moospolsters eine der Grundlagen für das aktive Leben der Tardigraden. Die Beobachtung, daß von mir unmittelbar (5 - 10 min nach dem Sammeln) untersuchtes Moos nie asphyktische Tardigraden enthielt, belegen dies. Zumindestens in *Rhytidiadelphus loreus* nimmt der O₂-Gehalt nicht zur c-Schicht hin ab, wie RAMAZZOTTI & MAUCCI (l.c.) und GREVEN (1980) vermutet haben. JENNINGS (1979) fand in der Antarktis bis 30 cm hohe Torfmoose, in denen nur die ersten 7 - 8 cm sauerstoffgesättigt waren, aber auch Torfmoose, die selbst bei dieser Höhe vollständig sauerstoffgesättigt waren.

Die Kohlenstoffdioxid-Konzentration nimmt von der a-Schicht (360 - 435 ppm CO₂) zur c-Schicht (470 - 540 ppm CO₂) des Moores hin zu. Nachts können in der a-Schicht CO₂-Werte gemessen werden, wie sie tagsüber in der c-Schicht vorherrschen. Die erhöhte CO₂-Konzentration in Bodennähe wird mit durch die Atmung der Bodenfauna verursacht. Die über und in den verschiedenen Schichten des Moores gemessenen CO₂-Konzentrationen stimmen mit in anderen Untersuchungen festgestellten Werten überein (SPIERTZ 2002). Die insgesamt höhere CO₂-Konzentration im unteren Bereich des Moospolsters könnte eine der Ursachen für die vertikale Verteilung der Tardigraden sein. Es wäre interessant zu untersuchen, ob sich Bodenarten wie *Diphascon scoticum*, *Mesocrista spitzbergense*, *Macrobotus harmsworthi* oder *Macrobotus richtersi* hinsichtlich ihrer CO₂-Toleranz von Arten unterscheiden, die überwiegend in der a-Schicht leben (z.B. *Hypsibius scabropygus*, *Diphascon oculatum*). Es ist zu berücksichtigen, daß CO₂ in wässriger Lösung als Kohlensäure vorliegt und diese dann den pH-Wert des Wasserfilms beeinflusst, in dem die

Tardigraden aktiv sind. Dann könnte die Einnischung möglicherweise durch unterschiedliche Säuretoleranzen bedingt sein.

Die Photosyntheseaktivität von Moospflanzen in den temperaten Breiten variiert in Abhängigkeit von Tageszeit und Jahreszeit (LÖSCH et al. 1997). Vor allem im Winterhalbjahr haben die Moose eine höhere und längere Nettphotosynthese. Im Sommerhalbjahr ist sie häufig nur auf den Tagesbeginn beschränkt. Da die Photosyntheseaktivität stark von der Wasserversorgung des Moores abhängt (SPIERTZ 2002), betreiben Moose im Sommer selbst an Tagen mit großer Strahlungsmenge wenig Photosynthese. Während der Photosynthese wird zwar CO₂ von den grünen Moosblättchen aufgenommen, dies dürfte jedoch kaum die CO₂-Konzentration in der a-Schicht beeinflussen. Hier mag die O₂-Konzentration zwar kurzfristig erhöht sein, aufgrund der gleichmäßigen Verteilung des Sauerstoffs innerhalb des Moospolsters dürfte dies die Aktivität der Tardigraden aber kaum beeinflussen.

Die äußerste a-Schicht, die am stärksten den Luftbewegungen ausgesetzt ist, wird wohl zuerst den für die Tardigraden notwendigen Wasserfilm verlieren (GREVEN & SCHÜTTLER 2001). Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß viele Tardigraden die rauheren Bedingungen (schnellere Austrocknung, stärkere Temperaturschwankungen, stärkere Strahlung) dieser Schicht meiden. Möglicherweise sind jedoch einzelne Arten wie *Milnesium tardigradum* und *Hypsibius scabropygus* gerade diesen Bedingungen angepaßt. Während über die ökologischen Ansprüche von *Hypsibius scabropygus* noch nichts bekannt ist, scheint *Milnesium tardigradum* eher xerophil zu sein (u.a. WRIGHT 1991; GRABOWSKI 1995).

Die Strahlung nimmt eindeutig von oben nach unten im Moospolster ab und liegt in der c-Schicht annähernd bei 0. Es fällt in diesem Zusammenhang auf, daß viele der im unteren Bereich des Moospolsters lebenden Tardigradenarten keine Augen haben (*Diphascon scoticum*, *Mesocrista spitzbergense*, *Macrobiotus richtersi*, *Astatumen trinacriae*, *Diphascon nobilei*, oft auch *Macrobiotus harmsworthi*). Im Gegensatz hierzu besitzen die überwiegend in der oberen grünen Schicht lebenden Tardigradenarten Augen mit Ausnahme von *Diphascon pingue* und *Diphascon prorsirostre*. Das in der b-Schicht lebende *Diphascon rugosum* zeichnet sich durch ungewöhnlich große Augen aus, möglicherweise als Anpassung an die geringere Lichtmenge in diesem Bereich des Moores.

5.12. Pilzbefall von *Macrobiotus hufelandi*

Tardigraden werden häufig von Pilzen befallen, z.B. *Milnesium tardigradum* (DEWEL et al. 1985; DEWEL & DEWEL 1987), *Hypsibius dujardini* und *Diphascon pingue* (POHLAD & BERNARD 1978), *Hypsibius convergens* (BAUMANN 1961) und *Macrobiotus hufelandi* (MORGAN 1977; HALLAS 1977). Insgesamt sind bisher sieben auf Tardigraden

parasitierende Pilze beschrieben worden (vgl. SAIKAWA et al. 1991), allerdings ohne daß die befallene Tardigradenart immer bestimmt wurde (vgl. DRECHSLER 1951; RICHARDSON 1970; BARRON 1988).

Pilz I n.d. konnte keinem der bisher auf Tardigraden beschriebenen Pilze zugeordnet werden. Bei diesem Pilz scheint es einen Zusammenhang zwischen dem Parasitierungsgrad und der Populationsentwicklung zu geben. Dafür sprechen der hohe Grad der Parasitierung im ersten Untersuchungsjahr bei gleichzeitig geringeren Individuenzahlen und die Abnahme der Parasitierung im Verlauf des zweiten Untersuchungsjahres bei gleichzeitigem Anwachsen der Population gegen Ende des zweiten Untersuchungsjahres. Es ist denkbar, daß es für die Tiere zunehmend schwieriger wird, genügend Nahrung zu finden, je stärker sich der Pilz auf der Kutikula ausbreitet und die Lokomotion beeinträchtigt.

Der Grad der Parasitierung ist signifikant negativ mit der Temperatur korreliert. Somit wird die Population im Winter stärker parasitiert als im Sommer. Möglicherweise ist dies wiederum der Grund für die geringe Anzahl juveniler Tiere im Winter.

Der prozentuale Anteil an befallenen Tieren entspricht Werten in einer mit *Sorochytrium milnesiophthora* (Chytriodiomycetes) infizierten *Milnesium tardigradum*-Population, in denen der Anteil der befallenen Tiere zwischen 7 und 83 % lagen. Allerdings wächst dieser Pilz letztendlich in die Leibeshöhle der Tiere und führt immer zu dem Tod der Tiere (DEWEL & DEWEL 1987).

Pilz II n.d. ist möglicherweise ein Vertreter der Gattung Entomophthorales. Drei Arten dieser Gattung, *Ballocephala verrucospora*, Richardson (RICHARDSON l.c.), *Ballocephala sphaerospora* Drechsler (DRECHSLER l.c.) und *Ballocephala pedicellata* Pohlrad & Bernard (POHLRAD & BERNARD l.c.) sind bisher als Parasiten von Tardigraden beschrieben. Pilz II n.d. ähnelt in Habitus und Größe *Ballocephala verrucospora*. Schon HALLAS (l.c.) hatte diesen Pilz in *Macrobiotus hufelandi* beobachtet. Die Vertreter dieser Gattung scheinen aber wenig infektiös zu sein (POHLRAD & BERNARD l.c.; DRECHSLER l.c.; siehe auch die eigenen Befunde) und daher die Populationsentwicklung kaum zu beeinflussen.

6. Zusammenfassung

In einem ca. 80 qkm großen Untersuchungsgebiet des Schwarzwaldes südöstlich von Freiburg (460 m bis 1493 m.ü.M.) wurden in verschiedenen Habitaten Tardigraden aufgesammelt und determiniert sowie verschiedene ökologische Parameter bestimmt (9588 Tardigraden, 56 Arten), die Populationsentwicklung in dem Moos *Rhytidiadelphus squarrosus* analysiert

(9295 Tardigraden und 358 Eier oder Exuvien, 19 Arten), und in *Rhytidiadelphus loreus* die mikroklimatischen Bedingungen gemessen (2998 Tardigraden, 14 Arten).

1. Im gesamten Gebiet konnten 57 Tardigradenarten, davon 20 erstmals für Deutschland nachgewiesen werden, eine Art (*Diphascon birklehofi* Schuster, 1999) ist ein neues Taxon. Die Gesamtzönose und die Zönosen von insgesamt neun verschiedenen Habitattypen wurden mittels Dominanz, Frequenz, Ähnlichkeit (SÖRENSEN-Quotient, RENKONENSche Zahl, Ähnlichkeitsindex nach WAINSTEIN), Diversität (SHANNON-Index, Eveness) und Clusteranalyse anhand ihrer Tardigradenfauna gruppiert. Es liessen sich die sonnenexponierte von beschatteten Habitattypen abgrenzen. Die Habitattypen „Wiese“ und „Laub“ zeigten geringe Ähnlichkeit untereinander und zu allen übrigen Habitattypen.

2. Die Tardigradenfauna des Untersuchungsgebiets wird zu 76 % von den acht Arten *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus* cfr *sandrae*, *Macrobiotus hibernicus*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Minibiotus* cfr *poricinatus*, *Ramazzottius oberhaeuseri*, *Echiniscus testudo* und *Diphascon pingue* dominiert. Weiter sieben Arten tragen 13 % zur Dominanzstruktur bei. Die übrigen 37 Arten tragen weniger als 12 % zur Gesamtindividuenzahl der Zönose bei. Während einige euryöke Arten in (fast) allen Habitattypen angetroffen werden, zeigen andere Arten Präferenzen für bestimmte Habitattypen.

3. Tardigraden haben Populationsdynamiken, die in Abhängigkeit von klimatischen Faktoren in drei Gruppen unterteilt werden können: a) signifikant positive Korrelationen mit der Temperatur, der Anzahl der trockenen Tage und der Sonnenscheinsumme, signifikant negative Korrelationen mit der Luftfeuchte (*Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi*, *Milnesium tardigradum*, (*Diphascon oculatum*)). b) signifikant negative Korrelationen mit der Temperatur, der Anzahl der trockenen Tage und der Sonnenscheinsumme, signifikant positive Korrelationen mit der Luftfeuchte (*Diphascon rugosum*, *Hypsibius dujardini*, *Hypsibius* cfr *convergens*). c) keine oder nur schwach ausgeprägten signifikante Korrelationen mit der Temperatur, Luftfeuchte, Niederschlag, Anzahl trockener Tage und Sonnenscheinstunden (*Diphascon pingue*, *Macrobiotus harmsworthi*, *Isohypsibius proso-stomus*, *Hypsibius scabropygus*, *Diphascon prorsirostre*, *Hypsibius pallidus*).

4. Trotz Veränderungen in der Artenzusammensetzung der Tardigradengemeinschaft erwies sich die Dominanzstruktur in einem Polster von *Rhytidiadelphus squarrosus* im Jahresverlauf als relativ stabil. Die Artendiversität gemessen als SHANNON-Index und Eveness war im Winterhalbjahr in zwei Untersuchungsjahren am höchsten.

5. In den Moosen *Rhytidiadelphus squarrosus* und *Rhytidiadelphus loreus* nahm die Abundanz der Tardigraden von oben nach unten ab, die Anzahl der Arten ist in den

verschiedenen Horizonten hingegen gleich. Die Artendiversität war in *Rhytidiadelphus squarrosus* in der b-Schicht, in *Rhytidiadelphus loreus* in der c-Schicht am höchsten.

Macrobiotus hufelandi und *Diphascion pingue* sind unter feuchteren Klimabedingungen weiter oben, unter trockeneren Klimabedingungen weiter unten im Moos anzutreffen. Dabei scheinen die klimatischen Bedingungen im Zeitraum 5 - 15 Tage vor Sammeldatum entscheidend für den Aufenthaltsort zu sein. Der Aufenthaltsort von *Macrobiotus richtersi* hingegen wird entscheidend von der Durchschnittstemperatur und der Summe der Sonnenscheinstunden beeinflusst. Bei feuchteren Klimabedingungen hält sich diese Art weiter unten im Moos auf. Somit wandern in hohen Moospolstern Tardigradenarten vertikal in Abhängigkeit von verschiedenen Klimaparametern innerhalb ihrer artspezifischen Nische.

6. Die Temperatur in einem Moospolster von *Rhytidiadelphus loreus* war zeitweise über, zeitweise unter der Umgebungstemperatur. Die Lichtintensität nimmt von oben nach unten ab, CO₂ zeigte einen gegenläufigen Gradienten. Die O₂-Konzentration war im gesamten Moospolster gesättigt. Die Photosyntheseaktivität war stark von den Jahreszeiten und von der Wasserversorgung des Moooses abhängig. Möglicherweise spielt der CO₂-Gradient eine Rolle bei der vertikalen Einnischung der Tardigraden und die Temperatur zusammen mit der Feuchtigkeit eine Rolle beim Zurückziehen der Tardigraden in die unteren Bereiche ihrer jeweiligen Nischen. Der oberste Bereich der a-Schicht von *Rhytidiadelphus loreus*, welcher unmittelbar an die umgebende Luft grenzt, wurde ebenso wie die c-Schicht von Tardigraden weitgehend gemieden.

7. In einer *Macrobiotus hufelandi*-Population waren das gesamte Jahr über Weibchen mit reifen und unreifen Oocyten zu finden. Die Population erreichte in den Monaten Februar bis April ihre höchsten Fortpflanzungsaktivität gemessen als prozentualer Anteil der Weibchen mit Oocyten an der Gesamtpopulation und als Anzahl der Oocyten pro Weibchen.

8. Die Fruchtbarkeit (gemessen als Anzahl der angelegten Oocyten und der Länge der graviden Weibchen) ist signifikant negativ korreliert mit der Temperatur und Trockenheit (gemessen als Summe der Sonnenscheinstunden und Anzahl der trockenen Tage) vor Sammeldatum, hingegen positiv korreliert mit der Luftfeuchte und dem Niederschlag.

9. Das Auftreten juveniler Individuen ist positiv mit der Durchschnittstemperatur und der Summe der Sonnenscheinstunden vor Sammeldatum und negativ mit der durchschnittlichen Luftfeuchte korreliert.

10. Für *Macrobiotus hufelandi*, *Macrobiotus richtersi* und *Diphascion pingue* ergab sich ein hoch signifikant positiver Zusammenhang zwischen Größe der Tiere und Anzahl der Oocyten. Möglicherweise bevorzugen Weibchen den unteren Bereich der artspezifischen vertikalen Nische für die Eiablage.

11. Die Populationsentwicklung von *Macrobotus hufelandi* war sowohl mit Klimafaktoren (siehe 3.) als auch mit dem Grad der Parasitierung der Population mit einem nicht näher bestimmten Pilz korreliert.

7. Literatur

- ADLER, M. (1987): Moosbewohnende Tardigraden von Stuttgart-Hohenheim. - Jh. Ges. Naturkde. Württ. 142, 197 - 200.
- AICHELE, D. & SCHWEGLER, H.-W. (1993): Unsere Moos- und Farnpflanzen. - Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- AMMERMANN, D. (1962): Parthenogenese bei dem Tardigraden *Hypsibius dujardini* (Doy.). - Naturwiss. 49, 115.
- AMMERMANN, D. (1967): Die Cytologie der Parthenogenese bei dem Tardigraden *Hypsibius dujardini*. - Chromosoma 23, 203 - 213.
- ARGUE, C. W. (1971): Some terrestrial tardigrades from New Brunswick, Canada. - Can. J. Zool. 49, 401 - 415.
- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLINKE, W. & WEIBER, R. (1996): Multivariate Analysemethoden. - Springer, Berlin.
- BARRON, G. L. (1988): Host range studies for *Haptoglossa* and a new species, *Haptoglossa intermedia*. - Can. J. Bot. 67, 1645 - 1648.
- BAUMANN, H. (1961): Der Lebenslauf von *Hypsibius (H.) convergens* Urbanowicz (Tardigrada). - Zool. Anz. 167, 362 - 381.
- BAUMANN, H. (1964): Über den Lebenslauf und die Lebensweise von *Milnesium tardigradum* Doyère (Tardigrada). - Veröff. Überseemus. Bremen, Reihe A, 3, 161 - 171.
- BAUMANN, H. (1970): Lebenslauf und Lebensweise von *Macrobotus hufelandii* Schultze (Tardigrada). - Veröff. Überseemus. Bremen, Reihe A, 4, 29 - 43.
- BATEMAN, L. & COLLINS, M. (2001): A preliminary account of the tardigrades of Newfoundland. - Zool. Anz. 240, 223 - 332.
- BEASLEY, C. W. (1988): Altitudinal distribution of Tardigrada of New Mexico with the description of a new species. - Am. Midl. Nat. 120, 436 - 440.
- BEASLEY, C. W. (2001): Photokinesis of *Macrobotus hufelandii* (Tardigrada, Eutardigrada). - Zool. Anz. 240, 233 - 236.
- BERTOLANI, R., GUIDETTI, R. & REBECCHI, L. (1994): Ulteriore Contributo alla conoscenza dei tardigradi delle marche e dell'Umbria. - Nat. Soc. Tosc. Sct. Nat. Mem., Serie B 101, 21 - 34.
- BERTOLANI, R., GUIDI, A. & REBECCHI, L. (1996): Tardigradi della Sardegna e di alcune piccole isole circum-sarde. - Biogeographia 18, 229 - 247.
- BERTOLANI, R., MANICARDI, C. G. & GIBERTONI, D. (1987): Tardigradi della Riserva Naturale del Torricchio e dei Monti Sibillini. - La Riserva Naturale di Torricchio 7, 15 - 34.

- BERTOLANI, R., MARLEY, N. J. & NELSON, D. R. (1999): Redescription of the genus *Thulinia* (Eutardigrada: Hypsibiidae) and of *Thulinia augusti* (Murray, 1907) comb. n. - Zool. Anz. 238, 139 - 146.
- BERTOLANI, R. & REBECCHI, L. (1993): A revision of the *Macrobotus hufelandi* group (Tardigrada, Macrobiotidae), with some observations on the taxonomic characters of eutardigrades. - Zool. Scripta 22, 127 - 152.
- BERTOLANI R. & REBECCHI, L. (1994): Maturative pattern of ovary and testis in eutardigrades of freshwater and terrestrial habitats. - Invert. Reprod. Develop. 26, 107 - 118.
- BERTOLANI R. & REBECCHI, L. (1996): The tardigrades of Emilia (Italy) II. Monte Rondinaio. A multihabitat study on a high altitude valley of the northern Apennines. - Zool. J. Linn. Soc. 116, 3 - 12.
- BINDA, M. (1980): Tardigradi di Lucania. - Animalia 7, 79 - 91.
- BINDA, M. (1988): Ridescrizione di *Macrobotus Echinogenitus* Richters, 1904 e sul valore di buona specie di *Macrobotus Crenulatus* Richters, 1904 (Eutardigrada). - Animalia 15, 201 - 210.
- BINDA, M. & GUGLIELMINO, A. (1982): Tardigradi muscicoli e dulcaquicoli di Sardegna. - Animalia 9, 199 - 211.
- BINDA, M. & PILATO, G. (1969): Ulteriore contributo alla conoscenza dei Tardigradi di Sicilia con descrizione di due nuove specie. - Boll. Sed. Accad. Gioenia Sc. Nat., Catania, 10, 205 - 214.
- BINDA, M. & PILATO, G. (1971): Nuove osservazioni sui Tardigradi delle Isole Eolie. - Boll. Sed. Accad. Gioenia Sc. Nat., Catania, 10, 766 - 774.
- BINDA, M. & PILATO, G. (1992): *Minibiotus furcatus*, nuova posizione sistematica per *Macrobotus furcatus* Ehrenberg, 1859, e descrizione di due nuove specie (Eutardigrada). - Animalia 19, 111 - 120.
- BINDA, M., PILATO, G. & DASTYCH, H. (1984): *Diphascon modestum*, nuova specie di Eutardigrado dei Monti Tatra. - Animalia 11, 45 - 48.
- BISEROV, V. I. (1999): A review of the Tardigrada from Novaya Zemlya, with descriptions of three new species, and an evaluation of the environment in this region. - Zool. Anz. 238, 215 - 223.
- CLAXTON, S. K. (1998): A revision of the genus *Minibiotus* (Tardigrada: Macrobiotidae) with descriptions of eleven new species from Australia. - Rec. Austral. Mus. 50, 125 - 160.
- COLLINS, M. & BATEMAN, L. (2001): The ecological distribution of Tardigrades in Newfoundland. - Zool. Anz. 240, 291 - 297.
- DASTYCH, H. (1985): West Spitzbergen Tardigrada. - Acta Zool. Cracov. 28, 169 - 214.

- DASTYCH, H. (1988): The Tardigrada of Poland. - Monografie Fauny Polski 16.
- DASTYCH, H. (2002): A new species of the genus *Macrobotus* Schultze, 1834 from Îles Kerguelen, the sub-Antarctic (Tardigrada). - Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 99, 11 - 27.
- DASTYCH, H., MCINNES, S. J. & CLAXTON, S. K. (1998): *Oreella mollis* Murray 1910 (Tardigrada): a redescription and revision of *Oreella*. - Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 95, 89 - 113.
- DASTYCH, H. & THALER, K. (2002): The tardigrade *Hebesuncus conjungens* (Thulin, 1911) in the Alps, with notes on morphology and distribution (Tardigrada). - Entomol. Mitt. Mus. Hamburg 14 (166), 83 - 94.
- DEWEL, W. C. & DEWEL, R. A. (1987): Study of a moss community containing *Milnesium tardigradum* parasitized by a chytridiomycetous fungus. - In: BERTOLANI, R. (ed.): Biology of Tardigrades. - Sel. Symp. Monogr., U.Z.I., Vol.1, Mucchi Editore, Modena, 45 - 56.
- DEWEL, R. A., JOINES, J. D. & BOND, J. J. (1985): A new chytridiomycete parasitizing the tardigrade *Milnesium tardigradum*. - Can. J. Bot. 63, 1525 - 1534.
- DRESCHLER, G. L. (1951): An entomophthoraceous tardigrade parasite producing small conidia on propulsive cells in spicate heads. - Bull. Torrey Bot. Club 78, 183 - 200.
- DURANTE PASA, M. & MAUCCI, W. (1974): Tardigradi muscicoli dell'Istria con descrizione di due specie nuove. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol 32 (Suppl.), 69 - 91.
- ENGELMANN, H.-D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. - Pedobiologia 18, 378 - 380.
- ENGLISCH, H. (1936): Über die lateralen Darmanhangsdrüsen (Vasa malphigii) und die Wohnpflanzen der Tardigraden. - Zool. Jb. Syst. 68, 325 - 352.
- ERLANGER, VON R. (1895): Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden, Vorläufige Mitteilung II. - Biol. Ctrbl. 15, 772 - 777.
- FRAHM, J.-P. (2001): Biologie der Moose. - Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- FRAHM, J.-P. & FREY, W. (1992): Moosflora. - Ulmer, Stuttgart.
- FRANCHESI, T., LOI, M. L. & PIERANTONI, R. (1962/63): Risultati di una prima indagine ecologica condotta su popolazioni di Tardigradi. - Boll. Mus. Ist. dell'Univ. Genova 32, 69 - 93.
- GAREY, J. R. (2001): Ecdysozoa: The relationship between Cycloneuralia and Pararthropoda. - Zool. Anz. 240, 321 - 330.
- GAREY, J. R., NELSON, D. R., MACKEY, L. Y. & Li, J. (1999): Tardigrade phylogeny: Congruency of morphological and molecular evidence. - Zool. Anz. 238, 205 - 210.

- GOEZE, J. A. E. (1773): Über den kleinen Wasserbär. In: KARL BONNETS Abhandlungen aus der Insektologie. - Gebauer, Halle, 367 - 375.
- GRABOWSKI, B. (1995): Ökologische Untersuchungen an moosbewohnenden Bärtierchen (Tardigrada) mit einem Bericht über drei neue Arten für Deutschland. - Acta Biol. Benrodis 7, 77 - 98.
- GRELL, K. G. (1937): Beiträge zur Kenntnis von *Actinarctus doryphorus* E. Schulz nebst Bemerkungen zur Tardigradenfauna des Helgoländers Skitt-Gatts. - Zool. Anz. 117, 143 - 154.
- GREVEN, H. (1972): Tardigraden des nördlichen Sauerlandes. - Zool. Anz. 189, 368 - 381.
- GREVEN, H. (1980): Tardigrada. - A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- GREVEN, H. & SCHÜTTLER, L. (2001): How to crawl and dehydrate on moss. - Zool. Anz. 240, 341 - 344.
- GUIDETTI, R. & BERTOLANI, R. (2001): The Tardigrades of Emilia (Italy). III. Piane di Mocogno (Northern Apennines). - Zool. Anz. 240, 377 - 383.
- GUIDETTI, R., BERTOLANI, R. & NELSON, D. R. (1999): Ecological and faunistic studies on tardigrades in leaf litter of beech forests. - Zool. Anz. 238, 215 - 223.
- GUIDI, A. & GRABOWSKI, B. (1996): A new species of *Isohypsibius* (Tardigrada, Eutardigrada, Hypsibiidae) from Germany. - Acta Biol. Benrodis 8, 145 - 148.
- HÄDRICH, F., MOLL, W. & STAHR, K. (1980): Bodenentwicklung und Bodentypen. In: Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald (Hrsg.): Breisgau-Hochschwarzwald. - Verlag Karl Schillinger, Freiburg im Breisgau, 42 - 53.
- HALLAS, T. E. (1975): Interstitial water and Tardigrada in a moss cushion. - Ann. Zool. Fenn. 12, 255 - 259.
- HALLAS, T. E. (1977): Survey of the Tardigrada of Finland. - Ann. Zool. Fenn. 14, 173 - 183.
- HALLAS, T. E. (1978): Habitat preferences in terrestrial tardigrades. - Ann. Zool. Fenn. 15, 66 - 68.
- HALLAS, T. E. & YEATES, G. W. (1972): Tardigrada of the soil and litter of a Danish beech forest. - Pedobiologia 12, 287 - 304.
- HEINIS, F. (1910): Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden der Umgebung von Basel mit Berücksichtigung der übrigen Schweiz. - Arch. Hydrobiol. 5, 89 - 168.
- HOFFRICHTER, O., OSCHE, G. & WILMANN, O. (1980): Die Pflanzen- und Tierwelt. - In: Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald (Hrsg.): Breisgau-Hochschwarzwald. - Verlag Karl Schillinger, Freiburg im Breisgau, 76 - 99.

- HOFMANN, I. & EICHELBERG, E. (1986): Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Habitatpräferenz moosbewohnender Tardigraden. - Zool. Beitr. N. F. 31, 61 - 76.
- ITO, M. (1999): Ecological distribution, abundance and habitat preference of terrestrial tardigrades in various forests on the northern slope of Mt. Fuji, Central Japan. - Zool. Anz. 238, 225 - 234.
- ITO, M. & ABE, W. (2001): Micro-distribution of soil inhabiting Tardigrades (Tardigrada) in a sub-alpine coniferous forest of Japan. - Zool. Anz. 240, 403 - 407.
- JOOS, S. (2002): Zur Verbreitung von Tardigraden in Moospolstern. - Unveröf. Staats-examensarbeit, Heinrich-Heine-Universität, Düsseldorf.
- JAHNS, H. M. (1980): Farne, Moose, Flechten Mittel-, Nord- und Westeuropas. - BLV Verlagsgesellschaft, München, Wien, Zürich.
- JENNINGS, P. G. (1979): The Signy Island Terrestrial Reference Sites: X. Population dynamics of Tardigrada and Rotifera. - Brit. Antarct. Surv. Bull. 47, 89 - 105.
- KATHMAN, R. D. (1990) : Eutardigrada from Vancouver Island, British Columbia, Canada, including a description of *Platicrista cheleusis* n.sp. - Can. J. Zool. 68, 1880 - 1895.
- KATHMAN, R. D. & CROSS, S. F. (1991): Ecological distribution of moss-dwelling tardigrades on Vancouver Island, British Columbia, Canada. - Can. J. Zool. 69, 122 - 129.
- KATHMAN, R. D. & NELSON, D. R. (1987): Population trends in the aquatic tardigrade *Pseudobiotus angusti* (Murray). - In: BERTOLANI, R. (ed.): Biology of Tardigrades. - Sel. Symp. Monogr., U.Z.I., Vol.1, Mucchi Editore, Modena, 155 - 168.
- KESEL, A. B., JUNGE, M. M. & NACHTIGALL, W. (1999): Einführung in die angewandte Statistik für Biowissenschaftler. - Birkhäuser-Verlag, Basel, Boston, Berlin.
- KINCHIN, I. M. (1985): Notes on the population dynamics of *Macrobiotus hufelandii* (Tardigrada). - Microscopy Bulletin 7, 4 - 6.
- KINCHIN, I. M. (1989): The moss fauna 2: Nematodes. - J. Biol. Edu. 23, 37 - 40.
- KINCHIN, I. M. (1994): The Biology of Tardigrades. - Portland Press Ltd., London.
- KUNTZE, H., ROESCHMANN, G. & SCHWERDTFEGER, G. (1994): Bodenkunde. - Ulmer, Stuttgart.
- LIEHL, E. (1980): Oberflächenformen und Landschaftsgeschichte. - In: Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald (Hrsg.): Breisgau-Hochschwarzwald. - Verlag Karl Schillinger, Freiburg im Breisgau, 30 - 41.
- LÖSCH, R., PAUSE, R. & MIES, B. (1997) : Poikilohydrie und räumlich-zeitliche Existenz-nische von Flechten und Moosen. - In: L. Kappen (ed.): Bibl. Lichenol. 67. - J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin-Stuttgart, 145 - 162.

- MÄGDEFRAU, K. & WUTZ, A. (1951): Die Wasserkapazität der Moos- und Flechtendecke des Waldes. - Forstw. Clb. 70, 103 - 117.
- MANICARDI, G. C. & BERTOLANI, R. (1987): First contribution to the knowledge of alpine grassland tardigrades. - In: BERTOLANI, R. (ed.): Biology of Tardigrades. - Sel. Symp. Monogr., U.Z.I., Vol.1, Mucchi Editore, Modena, 177 - 185.
- MARCUS, E. (1928): Baertierchen (Tardigrada). - Die Tierwelt Deutschlands, 12, Verlag von Gustav Fischer, Jena.
- MARCUS, E. (1929): Tardigrada. - In: H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5, IV, 3. - Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- MARCUS, E. (1936): Tardigrada. - Das Tierreich, 66, Walter de Gruyter & Co., Berlin und Leipzig.
- MAUCCI, W. (1974): *Hypsibius (H.) cataphractus* (Tardigrada: Macrobiotidae) und weitere Nachrichten über Tardigraden aus Österreich. - Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 61, 83 - 86.
- MCINNES, S. J. (1994): Zoogeographic distribution of terrestrial/freshwater tardigrades from current literature. - J. Nat. Hist. 28, 257 - 352.
- MORGAN, C. I. (1977): Population dynamics of two species of Tardigrada, *Macrobiotus hufelandii* (Schultze) and *Echiniscus (Echiniscus) testudo* (Doyère), in roofmoss from Swansea. - J. Anim. Ecol. 46, 263 - 279.
- MÜHLENBERG, M. (1993): Freilandökologie. - Quelle & Meyer, Heidelberg.
- NELSON, D. R. (1974): Ecological Distribution of Tardigrades on Roan Mountain, Tennessee-North Carolina. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 32 (Suppl.), 225 - 276.
- NELSON, D. R. & ADKINS, R. G. (2001): Distribution of tardigrades within a moss cushion: do tardigrades migrate in response to changing moisture conditions? - Zool. Anz. 240, 493 - 500.
- NELSON, D. R., KINCER, C. J. & WILLIAMS, T. C. (1987): Effects on habitat disturbances on aquatic tardigrade populations. - In: BERTOLANI, R. (ed.): Biology of Tardigrades. - Sel. Symp. Monogr., U.Z.I., Vol.1, Mucchi Editore, Modena, 141 - 153.
- NICHOLS, P. B., ROMANO, III, F. A. & NELSON, D. R. (2001): Seasonal and altitudinal variation in the distribution and abundance of Tardigrada on Dugger Mountain, Alabama. - Zool. Anz. 240, 501 - 504.
- ODUM, E. P. (1983): Grundlagen der Ökologie. - Thieme-Verlag, Stuttgart, Bd.1 und 2.
- OVERGAARD, C. (1948): Studies on the soil microfauna. I. The moss inhabiting nematodes and rotifers. - Naturvidensk. Skr. Laerde Selsk. Sk., Aarhus.
- PILATO, G. (1997): *Astatumen*, a new genus of the Eutardigrada (Hypsibiidae, Itaquasconinae). - Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg 12, 205 - 208.

- POHLAD, B. R. & BERNARD, E. C. (1978): A new species of Entomophthorales parasitizing tardigrades. - *Mycologia* 70, 130 - 139.
- PSCHORN-WALCHER, H. & GUNHOLD, P. (1957): Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moos- und Flechtenrasen an Park- und Waldbäumen. - *Z. Morph. u. Ökol.*, 46, 242 - 254.
- RAHM, G. (1925): Beitrag zur Kenntnis der Moostierwelt der preussischen Rheinlande. 2. Tardigrada. - *Arch. Naturgesch., Abt. A*, 90, 187 - 193.
- RAMAZZOTTI, G. (1977): Note statistiche su una popolazione di *Macrobiotus areolatus* (Tardigrada). - *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 34, 239 - 246.
- RAMAZZOTTI, G. & MAUCCI, W. (1983): Il Phylum Tardigrada. - *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 41.
- RICHARDSON, M. J. (1970): *Ballocephala verrucospora* sp. nov., parasitizing tardigrades. - *Trans. Br. Mycol. Soc.* 55, 307 - 340.
- RICHTERS, F. (1905): Beitrag zur Verbreitung der Tardigraden im südlichen Skandinavien und an der mecklenburgischen Küste. - *Zool. Anz.* 28, 347 - 352.
- RICHTERS, F. (1908): Marine Tardigraden. - *Zool. Anz.* 33, 77 - 85.
- RICHTERS, F. (1909a): Meer-Bärtierchen. - *Naturwiss. Wochenschrift* 14, 330 - 332.
- RICHTERS, F. (1909b): Tardigradenstudien. - *Ber. Senckenberg. Naturforsch. Ges.*, 28 - 48.
- RODRIGUEZ-RODA, J. (1951): Algunos datos sobre la distribución de los tardigrados españoles. - *Bol. Real Soc. Espan. Hist. Nat. Sec. Biol.* 49, 75 - 83.
- ROMANO, F. A., BARRERAS-BORRERO, B. & NELSON, D. R. (2001): Ecological distribution and community analysis of Tardigrada from Choccolocco Creek, Alabama. - *Zool. Anz.* 240, 535 - 541.
- RUSSEL, D. J., DASTYCH, H., ZELLER, U., KRATZMANN, M. & ALBERTI, G. (1994): Zur Mesofauna des Bodens der Sandhauser Dünen. - *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 80, 325 - 348.
- SAIKAWA, M., OYAMA, M. & YAMAGUCHI, K. (1991): *Harposporium anguillulae* and *Haptoglossa intermedia* parasitizing tardigrades. - *Trans. Mycol. Soc. Japan* 32, 501 - 508.
- SCHMIDT, P. (1969): Die quantitative Verteilung und Populationsdynamik des Mesopsammons am Gezeiten-Sandstrand der Nordsee-Insel Sylt. - *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 54, 95 - 174.
- SCHUETZ, G. (1987): A one-year study on the population dynamics of *Milnesium tardigradum* Doyère in the lichen *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. - In: BERTOLANI, R. (ed.): *Biology of Tardigrades*. - *Sel. Symp. Monogr., U.Z.I., Vol. 1*, Mucchi Editore, Modena, 217 - 228.

- SCHULTZ, E. (1951): Über *Stygarctus bradypus* n. g. n. sp., einen Tardigraden aus dem Küstengrundwasser, und seine phylogenetische Bedeutung. - Kiel. Meeresf. 8, 86 - 97.
- SCHULTZ, E. (1953): *Orzeliscus septentrionalis* nov. spec., ein neuer mariner Tardigrade an der deutschen Nordseeküste. - Kiel. Meeresf. 9, 288 - 292.
- SCHUSTER, R. (1999): A new species of the genus *Diphasco* (Tardigrada) from Germany. - Acta Biol. Benrodis 10, 21 - 25.
- SCHÜTTLER & GREVEN (2000/2001): Beobachtungen zur Lokomotion von Tardigraden. - Acta Biol. Benrodis 11, 31 - 55.
- SPIERTZ, I. (2002): Mikroklima, Tardigradenfauna und CO₂-Umsätze in Moosdecken. - Unveröffentlichte Diplomarbeit, Inst. f. ökol. Pflanzenphys. u. Geobot., Heinrich-Heine Universität Düsseldorf.
- TRENKLE, H. (1980): Das Klima. In: Landkreis Breisgau-Hochschwarzwald (Hrsg.): Breisgau-Hochschwarzwald. - Verlag Karl Schillinger, Freiburg im Breisgau, 61 - 72.
- WRIGHT, J. C. (1991): The significance of four xeric parameters in the ecology of terrestrial Tardigrada. - J. Zool. Lond. 224, 59 - 77.
- WRIGHT, J. C. (2001): Cryptobiosis 300 years on from Leuwenhoek: what have we learned about tardigrades? - Zool. Anz. 240, 563 - 582.
- WENCK, VON W. (1914): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Tardigraden (*Macrobotus lacustris* Duj.). - Zool. Jb. Anat. 37, 465 - 514.
- WILMANN, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. - Quelle & Meyer Verlag, Heidelberg.

8. Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. Hartmut Greven vom Institut für Zoomorphologie, Zellbiologie und Parasitologie an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf für die Betreuung, die vielfältigen Anregungen, das Interesse an und das Engagement für die Arbeit.

Herrn Prof. Dr. Rainer Lösch vom Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf danke ich für die Unterstützung bei der Messung des Mikroklimas, sowie der Bestimmung von Moosarten und pH-Wertmessungen.

Weiterhin danke ich Frau Ina Spiertz vom Institut für ökologische Pflanzenphysiologie und Geobotanik an der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, die im Rahmen ihrer Diplomarbeit das Mikroklima in *Rhytidiadelphus loreus* untersuchte.

Besonderer Dank gilt Herrn Dr. Dastych vom Zoologischen Institut und Museum der Universität Hamburg, der mit vielen wertvollen Hinweisen den taxonomischen Teil der Arbeit unterstützt hat.

Schließlich danke ich der Leitung, den Kollegen und den Schülern des Landerziehungsheims Birklehof e.V., die diese Arbeit in vielfältiger Weise unterstützt haben.