

1. Einleitung

Bergmischwälder sind in Zentraleuropa nur auf den Übergangsbereich zwischen Laubmisch- oder Buchenwäldern der tieferen Lagen und reinen Nadelwäldern der Hochmontan- bis Subalpinlagen beschränkt. Dennoch gilt dieser Lebensraum aufgrund seines mehrschichtigen Aufbaus und der hohen Wuchsleistung aller Leitbaumarten als wichtigstes Bezugsobjekt der Naturwaldforschung (ZUKRIGL 1991, SCHERZINGER 1996). So stammen Kenntnisse über die Dynamik mitteleuropäischer Urwälder zum größten Teil von dieser Waldformation, auch wenn sich die Ergebnisse nach SCHERZINGER (1996) nicht einfach verallgemeinern und auf den naturschutzgerechten Waldbau anwenden lassen: Bergmischwälder aus Fichten, Tannen und Buchen sowie in geringem Anteil Bergahorn, Bergulmen u.ä. besitzen infolge ihres kleinstandörtlich wechselnden, vielgestaltigen Aufbaus ein hohes biologisches Pufferungsvermögen (SEITSCHKE 1989, 1991; SCHERZINGER 1996). Aufgrund kleinflächig sich überlagernder Verjüngungsvorgänge der herrschenden Schatten- und Halbschattenbaumarten und des stufigen Aufbaus der Bestände vermögen sie auf Störungen sehr elastisch zu reagieren und diese innerhalb relativ kurzer Zeiträume wieder auszugleichen (SEITSCHKE 1989). Darauf beruht die mehrhundertjährige Konstanz und Resilienz der Bestände (SCHERZINGER 1996). Nicht zuletzt kommt dieser Waldformation aber auch in ihrer Funktion als Schutzwald für die Sicherheit der Alpentäler und des Alpenvorlandes sowie für die Wasserversorgung und Erholung eine große Bedeutung zu (MEISTER 1997b).

In den vergangenen Jahren belegten verschiedene Untersuchungen im oberbayerischen Kalkalpin eine zunehmende Entmischung der Baumarten und ein Ausbleiben der natürlichen Verjüngung. Als schwächstes Glied im Prozess der Bergwaldverjüngung gilt die Tanne, deren natürliche Verjüngung schon seit über 100 Jahren ohne Erfolg geblieben ist (BURSCHEL & MOSANDL 1981; EL KATEB 1991). Wie die Ergebnisse der Waldinventur 1970/71 für den alpinen Raum zeigten, hat der Anteil der Tannen seit 130 Jahren drastisch abgenommen. Betrug ihr Anteil in den Staatswaldungen Oberbayerns um 1830 noch etwa 14 %, waren es um 1960 nur noch ein Prozent (MEISTER 1997a; BERNHARDT & KNOTT 1986; BERNHARDT 1988, 1990; BURSCHEL & MOSANDL 1981). Von Natur aus würde der Anteil der Tanne in ihren Hauptverbreitungsgebieten in Bayern zwischen 15 % und 30 % liegen (MEISTER 1997a). Als Ursachen für den Rückgang wurden in umfangreichen

Versuchsreihen neben überhöhten Schalenwildbeständen, Waldweide und immissionsbedingten Waldschäden auch unsachgemäße waldbauliche Behandlungen herausgearbeitet (BURSCHEL & MOSANDL 1981; BURSCHEL et al. 1985, 1988, 1990, 1992, 1993; BERNHART 1988, 1990; BERNHART & KOTT 1986; DANZ et al. 1971; AMMER 1996a).

Nach MOSANDL (1991) sowie BURSCHEL & MOSANDL (1981) lässt sich eine Verjüngung von Beständen in erster Linie durch Eingriffe in den überschirmenden Altbestand steuern. So kann durch unterschiedliche Hiebsarten und deren Intensitäten Einfluss auf die die natürliche Regeneration steuernden mikroklimatischen Parameter ausgeübt werden. Eine umfassende Beurteilung der Eignung derartiger Verfahren setzt allerdings Kenntnisse über kausale Abhängigkeiten, Gesetzmäßigkeiten und Prozesse voraus, nach denen sich Waldökosysteme entwickeln und erhalten (AMMER 1996b). Zu diesem Zweck fokussierten eine Reihe von Arbeiten im Kontext mit waldbaulichen Maßnahmen in Bergmischwäldern auf die Erfassung mikroklimatischer oder vegetationskundlicher Parameter (MAYER 1978, 1979, 1981; BERTHOLD 1980; BRUNNER & HUSS 1980; SCHLÜTER 1991; BRUNNER 1993; GEIGL 1994; AMMER 1996b). Auch der Einfluss von Waldweide, Kleinsäugern oder Schalenwild auf Bergmischwälder im Chiemgauer Kalkalpin wurde bereits untersucht (STÖLB 1978; FEULNER 1979; BÄUMLER & HOHENADL 1980; LISS 1988; SUDA 1990; AMMER 1996a; EWALD 2000).

Bislang unberücksichtigt blieb in diesem Zusammenhang das Struktur- und Funktionsgefüge der Arthropoden im Ökosystem Bergmischwald, obwohl Gliederfüßer als Phytophage, Saprophage oder Zoophage ökosystemrelevante Glieder von Nahrungsnetzen sind und somit Energiefluss sowie Stoffkreislauf entscheidend beeinflussen (WEIDEMANN 1978; EKSCHMITT et al. 1997; ROTH 1992). Dabei kommen gerade den Prädatoren im Funktionsgefüge von Ökosystemen wichtige Funktionen bei der Regulation und Aufrechterhaltung des biozönotischen Gleichgewichts zu, in dem sie Einfluss auf die Populationsdichten ihrer Beutetiere nehmen und diese teilweise sogar kontrollieren (WEIDEMANN 1972; SCHAEFER 1978; HASSEL 1981; SUNDERLAND 1999).

Innerhalb der Arthropodenzönose von Wäldern übernehmen überwiegend Spinnen räuberische Laufkäfer und Staphyliniden sowie Chilopoden diese Aufgabe (TRETZEL 1961; BRAUNS 1991; NYFELLER & BENZ 1987; MCIVER et al. 1992; ALBERT 1983b; BRÄSICKE et al. 2004; ZIESCHE & ROTH 2004), da sie den Großteil der Individuen und Biomasse

räuberischer Arthropoden stellen (WEIDEMANN 1972; STIPPICH 1986; JÄKEL et al. 2004). Zugleich gehören vor allem die Araneae und Carabidae zu den am besten zu erfassenden Räubergruppen (MCIVER et al. 1992). Hinsichtlich ihrer Stellung im Nahrungsnetz des Ökosystems Wald können die genannten Gruppen als Sekundärkonsumenten bezeichnet werden, die sich hauptsächlich von phytophagen oder detritivoren Primärkonsumenten ernähren. In den Buchenbeständen des Sollings beispielsweise dezimierten die genannten Prädatoren die Population des Grünrüsslers so stark, dass dessen Siedlungsdichte innerhalb kurzer Zeit nach dem Schlupf der Imagines um etwa 70 Prozent reduziert wurde (ELLENBERG et al. 1986). Carabiden, Staphyliniden und Araneen zählen auch zu den natürlichen Antagonisten von Forstschädlingen wie dem Schwammspinner (Lepidoptera: *Lymantria dispar*), Buchdrucker (Coleoptera, Scolytidae: *Ips typographus*) oder Aphiden (WACHMANN et al. 1995) und wirken so auch forstlichen Zufallsnutzungen durch Insektenkalamitäten entgegen.

Mit Siedlungsdichten von bis zu 500 Individuen pro Quadratmeter zählen Spinnen zu den häufigsten Kleinräubern im Forstökosystem (NYFELLER 1982). Als Netzbauer, Lauerer oder netzlose Jäger mit hoher Laufaktivität stellen sie in den verschiedenen Straten, vom Boden bis in die Kronenregion, ein fast lückenloses Prädatorennetz (WEIDEMANN 1971; NYFELLER 1982; SCHULZ 1996b). Aufgrund ihrer geringen Spezialisierung auf bestimmte Beuteorganismen (NYFELLER & BENZ 1987; SUNDERLAND 1999) sind Spinnen wichtige Glieder der detritischen und phytophagen Nahrungskette und üben als Prädatoren einen stabilisierenden Einfluß auf die Gemeinschaft der Wirbellosenfauna aus (RIECHERT 1974; BULTMAN & UETZ 1982). Den Prädationsdruck, den speziell Spinnen aufgrund ihr überwiegend insektivoren, aber wenig spezialisierten Ernährungswiese auf Populationen phytophager und detritivorer Arthropoden ausüben, belegten bereits mehrere Studien (CLARKE & GRANT 1968, RIECHERT 1974; RIECHERT & LOCKLEY 1984, NYFELLER & BENZ 1987, NYFELLER 1982). Aufgrund ihrer meist geringen Größe besiedeln die Araneae auch Kleinstlebensräume in ausreichend großen Dichten, an deren Raumstruktur und mikroklimatischen Verhältnisse sie relativ eng gebunden sind. Dies hat zur Folge, dass jedes Ökosystem eine in Artenzusammensetzung und Dominanzgefüge spezifische Spinnenfauna besitzt. Daher eignen sich Spinnen recht gut als so genannte Indikatoren zur Biotopbewertung (BAEHR 1985, 1988; BAEHR & BAEHR 1984; BARTHEL 1997; GREENSTONE 1984, UETZ 1991).

Darüber hinaus spielen Spinnen als Beutetiere für Wirbeltiere (vor allem für überwinternde Vögel) eine wichtige Rolle in forstlichen Ökosystemen (PETTERSON 1996; GUNNARSSON 1996).

Coleoptera stellen weltweit das artenreichste Taxon der Insekten und sie besiedeln nahezu alle Habitate. Innerhalb der – auch hinsichtlich ihrer Ernährungsstrategien – sehr heterogenen Gruppe gelten vor allem die Carabidae und Staphylinidae als besonders effiziente Prädatoren, da sie als überwiegend polyphage Räuber nicht von einer bestimmten Beutegruppe abhängig sind (HENGEVELD 1980a, 1980b; LOVEI & SUNDERLAND 1996). Darüber hinaus sind die Futtermengen, die von Carabiden verzehrt werden, teilweise erheblich. So können carnivore Laufkäferarten täglich Beutemengen bis zum 2,5-fachen ihres Körpergewichts verzehren (BRAUNS 1991; WACHMANN et al. 1995). Allein der zoophage Laufkäfer *Pterostichus oblongopunctatus* deckt knapp zwölf Prozent seines Energiebedarfs aus den Populationen dreier Rüsselkäferarten (ELLENBERG et al. 1986). Carabiden sind deshalb wichtige Regulatoren im Nahrungsnetz der jeweiligen Biozönose (BARNDT et al. 1991; KORGE 1991; SCHMIED & FUHRER 1996; EKSCHMITT et al. 1997).

Hinzu kommt, dass die Carabiden eines der am besten untersuchten Wirbellosentaxa sind. Ihre Verbreitung in Deutschland und Europa wurde in zahlreichen Arbeiten bereits dokumentiert (eine Übersicht findet sich z.B. in TRAUTNER & MÜLLER-MOTZFELD (1995)). Daneben sind von zahlreichen Arten die ökologischen Präferenda für die Faktoren Licht, Feuchtigkeit, pH-Wert des Bodens und Substrat dokumentiert und arttypische Präferenzen für bestimmte Pflanzenformationen bekannt (z.B. THIELE 1964, 1971, 1977; THIELE & KOLBE 1962; KÖHLER 1984; LUFF et al. 1989; NÖTZOLD 1996). Sie werden in der freilandökologischen Forschung und Habitatbewertung deshalb gerne als Bioindikatoren herangezogen (MÜLLER-MOTZFELD 1989; PLATEN 1992; GRYUNTAL & BUTOVSKII 1997; BOHAC & RUZICKA 1988; HEIJERMAN & TURIN 1994)

Die Hauptnahrungsquellen epigäischer Spinnen und vieler kleinerer Carabiden- sowie größerer Staphylinidenarten sind aufgrund ihrer geringen Größe und hohen Individuenzahlen Streu zersetzende Collembolen, aber auch Insekten mit bodenlebenden Entwicklungsstadien, die als Imagines in den Kronen der Bäume leben und durch Fraß an den assimilatorischen Organen Schäden auf ökosystemarer Ebene anrichten können (FRANK 1967; MOULDER & REICHLER 1972; JENNINGS & HOUSEWEART 1978; HAASE-

STATZ 1997; MASON et al. 1996; GRUSHECKY et al. 1998; SNYDER & WISE 2001). Aufgrund ihrer Polyphagie sind die genannten Gruppen nicht von der Populationsdichte bestimmter Beuteorganismen abhängig. Ihre eigene Populationsdichte ist deshalb keinen beuteabhängigen Schwankungen unterworfen, so dass sie einen konstanten Faktor im Ökosystem darstellen (BASEDOW 1997). Als Räuber mit hohen Prädationsraten gelten z.B. *Pterostichus melanarius*, *Nebria brevicollis* und verschiedene Arten der Gattungen *Poecilus*, *Philonthus* und *Tachyporus* (DENNIS et al. 1990; CURRIE & DIGWEED 1996; MCKEMEY et al. 2001).

In der ökologischen Forschung weniger beachtet, in ihrer ökologischen Bedeutung als Prädatoren jedoch mindestens ebenso wichtig wie Spinnen und Käfer, sind die Chilopoden (POSER 1991). Dass selbst faunistische Arbeiten zu dieser Tiergruppen selten sind (ALBERT 1978), erstaunt um so mehr, als der Anteil der Chilopoden am Gesamtspektrum der Makroprädatoren in subalpinen Gebieten auf acht bis 20 Prozent geschätzt wird (ALBERT 1980). Erst POSER (1991) wies den hohen Feinddruck von Lithobiidae (Steinkriecher; Hundertfüßer) auf Collembolen-Gemeinschaften nach und zeigte, dass mehr als die Hälfte der Collembolen durch Chilopoden eliminiert werden. Bei den Lumbriciden beträgt die Prädation durch Hundertfüßer immer noch knapp ein Viertel. ALBERT (1983b) schätzte die Energieassimilation durch Chilopoda sogar auf die Größenordnung der von Spinnen, Carabiden und Staphyliniden gemeinsam aufgenommenen Energiemenge.

Zum direkten, regulatorischen Einfluss auf herbivore und detritivore Organismen kommt bei den genannten Arthropodengruppen also auch der indirekte Einfluss auf die für die Stabilität des Ökosystems Wald so wichtigen Abbauprozesse im Boden (ELLENBERG et al. 1986; LAWRENCE & WISE 2000).

Die Struktur, Dynamik und Funktion der Prädatorenzönose werden stark von der Ausprägung habitatstruktureller Spezifika und der ökologischen Valenz und Präferenda der Tiere bestimmt (BLISS 1984; v. BROEN 1965; MCIVER et al. 1992; TOWNSEND et al. 2003). Neben der Vegetationsstruktur prägen vor allem klimatische Parameter (z.B. Licht, Niederschlag, Temperatur der bodennahen Luftschicht) die Struktur der epigäischen Fauna (BORTMANN 1995; GREENSTONE 1984; DOWNIE et al. 1995; GREATOREX-DAVIES et al. 1994; LOCH 2002; FAHY & GORMALLY 1998). Bereits geringfügige Verschiebungen der abiotischen Umweltfaktoren, wie sie beispielsweise durch waldbauliche Eingriffe in überschirmende Altbestände verursacht werden, können zu Änderungen

populationsökologischer Parameter der epigäischen Fauna und damit zu Verschiebungen innerhalb des detritivoren und zoophagen Nahrungsnetzes führen (GREENBERG & MCGRANE 1996; THEENHAUS & SCHAEFER 1995). Arthropodengemeinschaften können aufgrund ihrer Schlüsselrolle im Nahrungsnetz deshalb als wichtiger Indikator für die Wirkung verschiedener waldbaulicher Maßnahmen auf das Ökosystem betrachtet werden (KREMEN et al. 1993; OLIVER et al. 2000).

In der vorliegenden Arbeit sollten deshalb auf forstlichen Versuchsflächen, die 1976 im Rahmen eines interdisziplinären Forschungsprojektes zur Erforschung von Verjüngungsprozessen in Bergmischwäldern angelegt wurden, folgende Fragestellungen geklärt werden:

- Wie setzt sich die Raubarthropodenzone des Untersuchungsgebiets zusammen?
- Welche Auswirkungen haben waldbauliche Maßnahmen zur Unterstützung der natürlichen Verjüngung im Bergmischwald auf die Dichte der epigäischen Raubarthropoden, ausgedrückt als Gesamtzahl der erfassten Individuen?
- Welchen Einfluss haben waldbauliche Maßnahmen auf die Aktivitätsbiomasse epigäischer Raubarthropoden? Dabei können Aktivitätsdichte und -biomasse als Maß für die Prädationswirkung der Räubergilde gesehen werden.
- Wie wirken sich Eingriffe in die Überschirmung auf die Artenvielfalt der Raubarthropodenfauna aus?
- Gibt es Arten, die durch die waldbaulichen Eingriffe in die Überschirmung gefördert bzw. gefährdet werden?
- Welche Gesetzmäßigkeiten bestehen zwischen der Veränderung mikroklimatischer Parameter durch die unterschiedlich starke Auflichtung der Waldbestände und der Struktur sowie dem Funktionspotenzial der epigäischen Raubarthropoden?

2. Untersuchungsgebiet

2.1 *Lage und Standort der Versuchsanlage*

Die Untersuchungsflächen sind Teil einer 1976 im Rahmen eines interdisziplinären Forschungsprojektes des Lehrstuhls für Waldbau und Forsteinrichtung der Technischen Universität München zur Erforschung von Verjüngungsprozessen in Bergmischwäldern angelegten Versuchsanlage und befinden sich in den Chiemgauer Kalkalpen im Forstamtsbereich Ruhpolding (südlicher Rauschberg, Abt. 8b² Mahdeck), Landkreis Traunstein, Bayern.

Hauptbaumarten der Bestände sind nach AMMER (1996b) Fichte (*Picea abies* L.), Tanne (*Abies alba* Mill.), Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Wie für Bergmischwälder typisch, wiesen die Bestände große Altersspannen auf (MOSANDL 1991). Ihr Durchschnittsalter lag bei ca. 120 Jahren und wurde von Bäumen geprägt, die nach einem auf den Untersuchungsflächen durchgeführten Salinenkahlhieb aufliefen (MOSANDL 1991).

2.2 *Versuchsaufbau*

Insgesamt umfasste das Versuchsdesign acht Flächen, die hinsichtlich Geologie, Höhenlage, Exposition und Hangneigung vergleichbar waren (Tab. 1). Alle Flächen befinden sich auf der montanen Höhenstufe zwischen 890 m und 920 m ü.NN und sind nordwest exponiert. Die Hangneigung variiert zwischen 21° und 28°.

1976 erfolgten auf den Versuchspartzellen unterschiedlich starke Eingriffe in die Überschirmung (MOSANDL 1991; BRUNNER 1993; AMMER 1996b): Auf den Schirmhiebsflächen wurden 30 % (Fl. 30/30Z) bzw. 50 % (Fl. 50/50Z) der Bestandesgrundfläche entnommen. Auf Kahlhiebsflächen (Fl. 100/100Z) wurde der Altbestand vollständig entfernt. Als Kontrollflächen (Fl. 0/0Z) dienten Bestände ohne Eingriffe in die Überschirmung (Tab. 1).

Die Eingriffe in die Überschirmung zielten gleichzeitig auf eine Harmonisierung der Anteile der einzelnen Baumarten ab (*Picea abies*: 14-44 %, *Abies alba* 32-66 %; *Fagus sylvatica*: 14-19 %; *Acer pseudoplatanus*: 5-8 %) (MOSANDL 1991).

Tab. 1: Standörtliche Charakteristika der Versuchsflächen (nach AMMER (1996b), EL KATEB (1991) und HOHENADL (1981)). Abkürzungen: NW = nordwestlich, Z = Zaun

Fläche	Geologie	Exposition	Waldbaulicher Eingriff	Höhe ü. NN [m]	Hangneigung [°]	Bodenform
0, 0/Z	Kalk-alpin	NW	Kontrolle (kein Eingriff)	890	22	Braunerde-Terra fusca aus Hauptdolomit-Hangschutt mit schluffiger Decke aus Moränenmaterial; Flach- bis tiefgründig; schluffiger Lehm über stark steinigem, tonigem Lehm; mäßig frisch bis frisch
30, 30/Z		NW	Schwacher Schirmhieb (Entnahme von 30 % der Bestandesgrundfläche)	910	24	Braunerde-Terra fusca aus Hauptdolomit Flach- bis mittelgründig; steinig-, toniger Lehm; mäßig trocken bis mäßig frisch
50, 50/Z		NW	Starker Schirmhieb (Entnahme von 50 % der Bestandesgrundfläche)	920	21	Braunerde-Terra fusca aus Hauptdolomit-Hangschutt mit schluffiger Decke aus Moränenmaterial; Flach- bis tiefgründig; schluffiger Lehm über stark steinigem, tonigem Lehm; mäßig frisch bis frisch
100, 100/Z		NW	Kahlhieb (vollständige Entnahme des Altbestands)	910	28	Braunerde-Terra fusca, schwach pseudovergleyt aus Hauptdolomit-Hangschutt mit schluffiger Decke; Flach- (bis mittel-)gründig; schluffiger Lehm über stark steinigem, tonigem Lehm; mäßig frisch bis schwach wechselfeucht

Die Versuchsflächen umfassten jeweils 0,5 ha (71 x 71 m) und bestanden aus einer 33 x 33 m großen „Kernfläche“, die von einem rund 0,4 ha großen Randstreifen umgeben war. Seit der waldbaulichen Behandlung wurden die Parzellen der un gelenkten Sukzession überlassen. Lediglich auf zwei Dritteln der Kernfläche erfolgte durch Zäunung (Z) über den Ausschluss des Wildes eine Lenkung der Sukzession (Abb. 1). Die faunistischen Erhebungen erfolgten auf dem gezäunten und ungezäunten Teil der Kernfläche unterhalb des bepflanzten Areals und unterhalb des für meteorologische Messungen vorgesehenen Bereichs (Abb. 1).

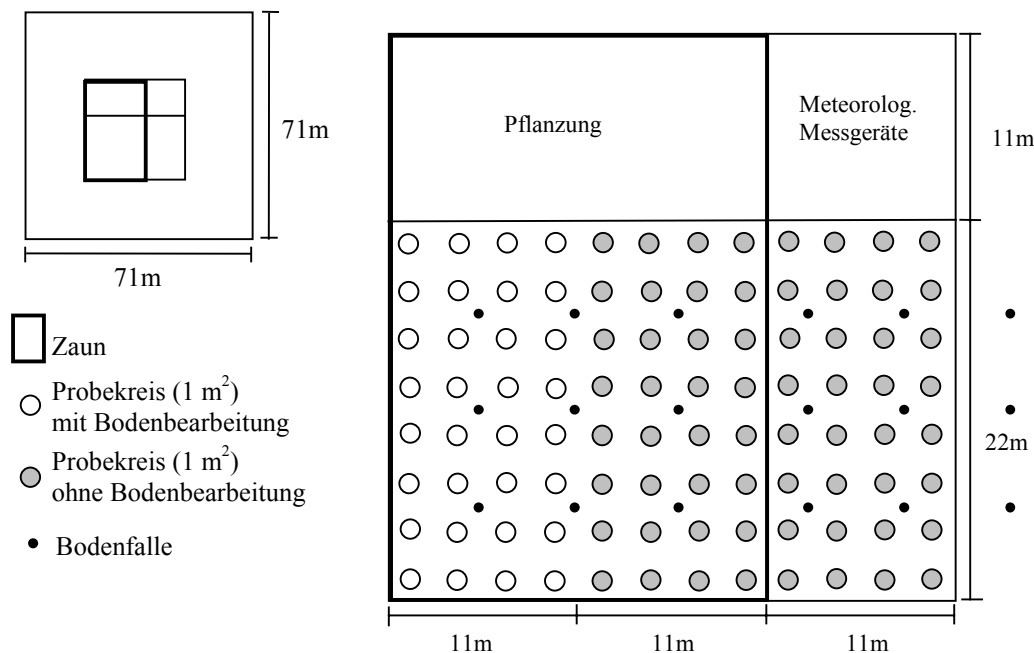


Abb. 1: Aufbau und Versuchseinrichtung der untersuchten Flächen (nach EL KATEB (1991) und AMMER (1996b)). Die Probekreise dienen der Untersuchung der Naturverjüngung.

2.3 Geologie und Boden

Geologisches Ausgangsmaterial der Untersuchungsflächen ist nach MISHRA (1982) Hauptdolomit sowie dessen Hangschutt. Vorherrschende Bodentypen sind Braunerden und Übergänge zur Terra fusca aus Hauptdolomit oder Hauptdolomithangschutt (HOHENADL 1981) (Tab. 1). Die Humusform ist Mull oder mullartiger Moder (GEIGL 1994).

2.4 Klima

Das Klima der Chiemgauer Alpen ist durch hohe Jahresniederschlagsmengen (ca. 1800 mm) gekennzeichnet, von denen etwa 960 mm während der Vegetationsperiode fallen. Dazu kommen geringe Jahresmitteltemperaturen von ca. 6,4 °C, eine mittlere Lufttemperatur während der Vegetationszeit (Mai bis September) von 13,7 °C sowie eine nahezu durchgehend geschlossene Schneedecke von November bis April (143 Tage) (GEIGL 1994; LISS 1987).