

Ralph Platen

Institut für Ökologie, Technische Universität Berlin
Schmidt-Ott-Straße 1, D-1000 Berlin 41

DIURNALE RHYTHMIK VON SPINNEN (ARANEIDA) UND WEBERKNECHTEN
(OPILIONIDA) IN UNTERSCHIEDLICHEN BIOTOPTYPEN VON BERLIN (WEST)

1. Einleitung und Problemstellung

Rhythmisch ablaufende Prozesse gehören zu den grundlegenden Erscheinungsformen lebender Systeme. Zur Initialisierung dieser Prozesse bedarf es spontaner Erreger in Form von biologischen Uhren, zu ihrer Synchronisation sind bestimmte Zeitgeber notwendig (MLETZKO & MLETZKO 1985). Obwohl in der Erforschung von Anatomie und Physiologie der biologischen Uhren in den letzten Jahren große Fortschritte gemacht wurden (FLEISSNER & FLEISSNER 1985, CLOUDSLEY-THOMPSON 1987), existieren zur diurnalen Rhythmik von Spinnentieren unter Freilandbedingungen bisher vergleichsweise wenige Untersuchungen. HEYDEMANN (1953), WILLIAMS (1959a), TONGIORGI (1963), DONDALE et al. (1972), KOPONEN (1972), GRANSTRÖM (1973, 1977) und LÖSER (1980) führten derartige Untersuchungen teilweise mit automatisch arbeitenden Bodenfallen durch, die in einem bestimmten Rhythmus (meist stündlich oder 2-stündlich) wechselten. Da jedoch in einigen Fällen keine Auswertung der Tiere auf Artniveau erfolgte, keine begleitenden mikroklimatischen Messungen durchgeführt, bzw. die Fallen nicht täglich geleert wurden, sind Angaben zu unterschiedlichen Aktivitätstypen und über Zeitgeberfunktionen in Form von klimatischen Parametern bisher sehr selten. Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, diese Informationslücken etwas aufzufüllen sowie die mögliche Bedeutung der diurnalen Rhythmik für die ökologische Einnischung von Arten zu diskutieren.

2. Methoden, Fallenstandorte und Untersuchungszeiträume

Zur Erfassung der diurnalen Aktivität von bodenaktiven Arthro-

poden wurden insgesamt neun vollautomatische Elektro-Bodenfallen eingesetzt, deren Fangkorb je 12 Fallen enthielt. Sie wechselten im 2-h Rhythmus (BARNDT 1976a,b). Als Fang- und Konservierungsflüssigkeit diente eine 4 %-ige Formol-Lösung, die mit ein paar Tropfen eines handelsüblichen Spülmittels versetzt wurde, um die Oberflächenspannung zu reduzieren. Die Fallen wurden täglich geleert und für einen weiteren Fangtag vorbereitet. Der Inhalt eines jeden 2-stündigen Zeitintervalls der neun Fallen wurde zusammen in ein Sammelglas gegeben. Im Labor wurden die Spinnen (Araneida), Weberknechte (Opiliona) und Laufkäfer (Coleoptera:Carabidae) bis auf Artniveau herab bestimmt. Am Fallenstandort wurden folgende klimatische Parameter kontinuierlich bzw. synchron mit dem Fallenwechsel aufgezeichnet:

- die Bodentemperatur in 2 cm Tiefe
- die relative Luftfeuchtigkeit in Prozent
- die Beleuchtungsstärke in Lux.

Aus folgenden Biotoptypen liegen bisher Untersuchungen vor:

- NSG Pfaueninsel: Diantho-Armerietum
vom 9.5.-22.5.70 und Flutrasen (Agropyro-Rumicion)
vom 23.5.-16.6.70 (Untersuchung: BARNDT)*
- Forst Grunewald: Kiefern Schonung (1-jährig)
vom 5.8.-10.9.78 und vom 13.5.-17.6.79
(Untersuchung: GOSPODAR)*
- NSG Großer Rohrpfehl: Carici elongatae-Alnetum
vom 1.6.-1.7.83, 13.10.-4.11.83 und vom 29.12.83-1.1.84
(Untersuchung: PLATEN)
- Forst Spandau: Querco-Carpinetum
vom 2.5.-8.6.84 (Untersuchung: PLATEN)

* DIE SPINNEN WURDEN NUR FREUNDLICHERWEISE ZUR AUSWERTUNG ÜBERLASSEN.

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1. Aktivitätsverläufe in Abhängigkeit von Biotoptyp und Jahreszeit

Die meisten Spinnenarten aus den Frühjahrs- und Sommeruntersuchungen erwiesen sich als tagaktiv (>50 % der Gesamtaktivität wurden während der Hellstunden abgeleistet). Im Erlenbruch be-

trug der Individuenanteil der tagaktiven Arten 84,5 % (N=2202), in der Kiefernsonnung 80,6 % (N=722). Im Wald und auf den Rasen-Standorten sank er dagegen auf 72,4 % (N=592) bzw. 54,8 % (N=988).

Die Abb. 1 zeigt den prozentualen Anteil der je 2-h Intervall während des gesamten Fangzeitraumes aufsummierten Spinnenindividuen in drei verschiedenen Biotoptypen.

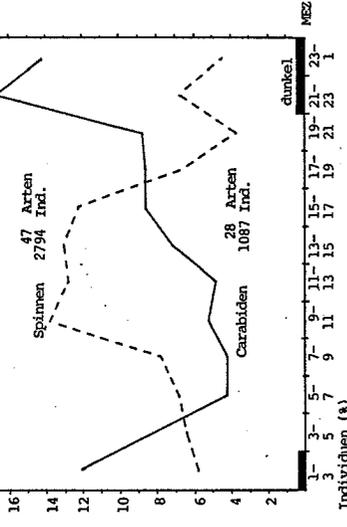
In der Kiefernsonnung steigt die Aktivität nach Sonnenaufgang steil an, erreicht während der Vormittagsstunden ihr Maximum und fällt zu den Nachmittagsstunden nahezu ebenso steil ab. Ein kleines Nebenmaximum wird nach Einbruch der Dunkelheit von den vermehrt auftretenden nachtaktiven Arten (<50 % der Gesamtaktivität werden während der Hellstunden abgeleistet) hervorgerufen. Kurz vor Sonnenauf- (Temperaturminimum) und kurz nach Sonnenuntergang ist die Aktivität am geringsten.

Im Wald wird die gesamte Zeit der Hellstunden relativ gleichmäßig zur Aktivität genutzt (gemäßigeres Mikroklima), das Minimum nach Sonnenuntergang und der zweite Aktivitätspeak sind jedoch auch hier vorhanden. Da der Tagesgang der Temperatur im Wald gegenüber dem unbewaldeter Biotope in den Maxima und Minima weniger extrem ausfällt und ein Temperaturanstieg am Boden später als dort eintritt, steigt auch die Aktivitätskurve der Spinnen entsprechend später als in der Kiefernsonnung.

Ähnlich verhält es sich mit der Aktivitätskurve auf den Rasen-Standorten (Abb. 1). Das Aktivitätsmaximum nach Einbruch der Dunkelheit ist hier jedoch sehr stark ausgeprägt. Hierfür sind zwei an diesem Standort mit hohen Individuenzahlen auftretende nachtaktive Arten, *Trochosa ruricola* und *Pachygnatha degeeri* verantwortlich.

Im Winter ist sowohl der größte Anteil der Spinnenarten (66,7 %, N=6) und -individuen (63,0 %, N=385) nachtaktiv. Sämtliche Weberknechtarten sind ebenfalls nachtaktiv. Keine der drei untersuchten Arthropodengruppen zeigt im Winter eine Bevorzugung der Hellstunden (Abb. 3). Während der Frühjahrs- und Sommermonate dagegen liegt die Hauptaktivitätszeit der meisten Spinnenarten und -individuen während der Hellstunden, die der Laufkäfer dagegen in den Dunkelstunden.

Abb. 2:
 Prozentualer Anteil der pro Zeitintervall gefangenen Spinnen- und Carabidenindividuen am Gesamtfang a) Frühjahr 1984/Sommer 1983



Prozentualer Anteil der pro Zeitintervall gefangenen Spinnen- und Carabidenarten am Gesamtfang b) Herbst/Winter 1983

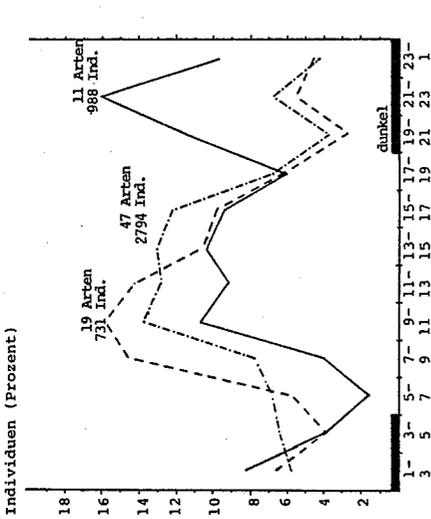
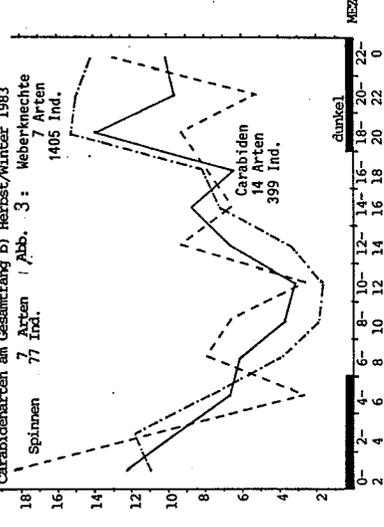


Abb. 1 : Prozentualer Anteil der pro Zeitintervall gefangenen Spinnenindividuen am Gesamtfang in drei verschiedenen Biotopen

- NSG Pfaueninsel: Diantho-Armerietum (Meierwiese) Mai/Juni 1970
- - - Forst Grunewald, Jagen 82: 1-jährige Kiefernreife Mai/August 1978/79
- · · Forst Spandau, Jagen 69 und 51: Quercus-Carpinetum bzw. NSG Gr. Rohnpflanzl: Carici elongatae-Alnetum Mai/Juni 1963/84

3.2. Die Beeinflussung der Laufaktivität durch klimatische Faktoren

Von insgesamt 5 Weberknecht- und 9 Spinnenarten konnte aufgrund der genügend hohen Individuenzahl für jeden einzelnen Fangtag eine Darstellung ihrer Aktivitätsabundanz pro Zeitintervall erfolgen. Parallel dazu wurden Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Beleuchtungsstärke dargestellt. Somit war es möglich, Zeitgeber und Einflüsse des Mikroklimas auf die Aktivität der Tiere zu erkennen.

Als Zeitgeber für die Aktivitätssteuerung konnten wie bei den Laufkäfern (vgl. THIELE & WEBER 1968, BARNDT 1976) bei nachtaktiven Arten (sämtliche Weberknechtarten, *Diplocephalus picipus*, *Trochosa spinipalpis*) der Hell-Dunel-Wechsel, bei tagaktiven Arten der Temperaturgang identifiziert werden. Letztere Arten laufen bei genügend hohen Temperaturen auch während der Nachtstunden. Bei hygrophilen Arten wirkt möglicherweise auch die relative Luftfeuchtigkeit auf die Aktivitätsmenge modifizierend. Dies ist jedoch aufgrund der meist reziproken Kopplung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit nur sehr schwierig nachweisbar. Arten, die durch einen Verdunstungsschutz wirksam gegen Austrocknung geschützt sind (z.B. *Pelecopsis radicolica* durch ein Scutum), scheinen von der Luftfeuchtigkeit relativ unabhängig zu sein. Dafür spricht auch, daß die Hauptaktivitätszeit dieser Art innerhalb der wärmsten Stunden des Tages liegt.

Maximale Aktivität scheint sich nur innerhalb eines bestimmten Bereiches entfalten zu können, wobei sich im Mai und Juni Bodentemperaturen $> 25^{\circ}\text{C}$ während des Tages und $< 7^{\circ}\text{C}$ während der Nacht aktivitätsmindernd auswirken. Dies entspricht etwa dem optimalen Temperaturbereich der Laufkäfer (BARNDT 1976a, GOSPODAR 1981). Bei winteraktiven Arten liegen die Mindesttemperaturen mit 3°C entsprechend niedriger. Auch Schlechtwetterperioden (Regen) wirken sich aktivitätsmindernd aus (vgl. auch LÖSER 1980).

Die Freilandbefunde decken sich weitgehend mit den bisher gewonnenen Laborergebnissen. Für nachtaktive Arten wurden ebenfalls sowohl das Licht (BUCHLI 1961, 1965a,b, MINCH 1978, VALE- RIO 1980 und HERRERO et al. 1983) als auch die Temperatur (CAR- REL 1980) identifiziert. CLOUDSLEY-THOMPSON (1987) zieht dann auch aus den Ergebnissen den Schluß, daß sich die biologischen Uhren der Spinnen nicht prinzipiell von denen anderer Arthropo- dengruppen unterscheiden.

3.3. Die ökologische Bedeutung der diurnalen Aktivität

Der Aktivitätstyp (tag- oder nachtaktiv) erfordert von einem Organismus spezielle Anpassungsleistungen. Bei tagaktiven Arten existieren daher Mechanismen, die die Spinnen wirksam gegen Austrocknung und Überhitzung schützen. Neben der bereits er- währnten Art *Pelecopsis radicolica*, welche ein Scutum als Ver- dunstungsschutz besitzt, zeigen einige tagaktive Arten eine wachshaltige Kutikula, die den nachtaktiven Arten vielfach fehlt (CLOUDSLEY-THOMPSON 1957).

Als Überhitzungsschutz kann bei tagaktiven Arten eine reflek- tierende Farbe (z.B. rot) oder ein weißes Haarkleid auf sonst dunklem Untergrund dienen (z.B. bei *Xerolycosa miniata*). Zwi- schen der Färbung der Spinnen und ihrer diurnalen Rhythmik be- steht daher offenbar ein Zusammenhang (vgl. Tab. 1). Nach DIGBY (1955) und WILLMER & UNWIN (1981) sind Arthropoden mit Farben hoher Albedo, Metallschimmer oder weißem Haarkleid wirksam ge- gen Überhitzung geschützt, während dunkle Farben und matte Strukturen eine hohe Absorptionsfähigkeit für Wärme besitzen. Diese Eigenschaft kann von nachtaktiven Arten zur optimalen Entfaltung ihrer Laufaktivität während der Dämmerung genutzt werden.

Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen diurnaler Aktivität und Biototyp, wie dies für die Laufkäfer nachgewiesen werden konnte (BARNDT 1976a, GOSPODAR 1981), ist bei den Spinnen auf- grund der noch zu geringen Datenmenge (noch) nicht erkennbar. Nach CLOUDSLEY-THOMPSON (1987) sind die Spinnenarten trockener Grasländer und Wüsten meist nachtaktiv, die der Regen- und ge- mäßigten Wälder überwiegend tagaktiv (vgl. jedoch LÖSER 1980).

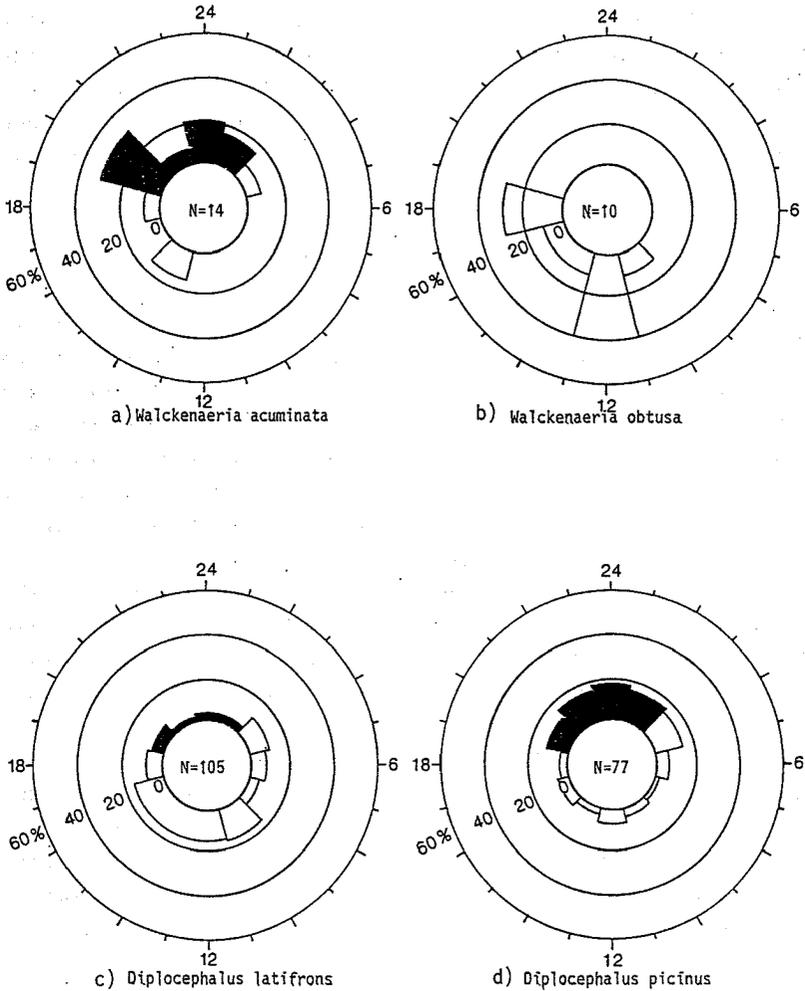


Abb. 4 : Prozentuale Tagesaktivität von Laufkäfer- (oben) und Spinnenindividuen ausgewählter Arten. Schwarze Felder bedeuten Dunkelaktivität. Forst Spandau- Eichen-Hainbuchen-Bestand 2.05.-8.06.84

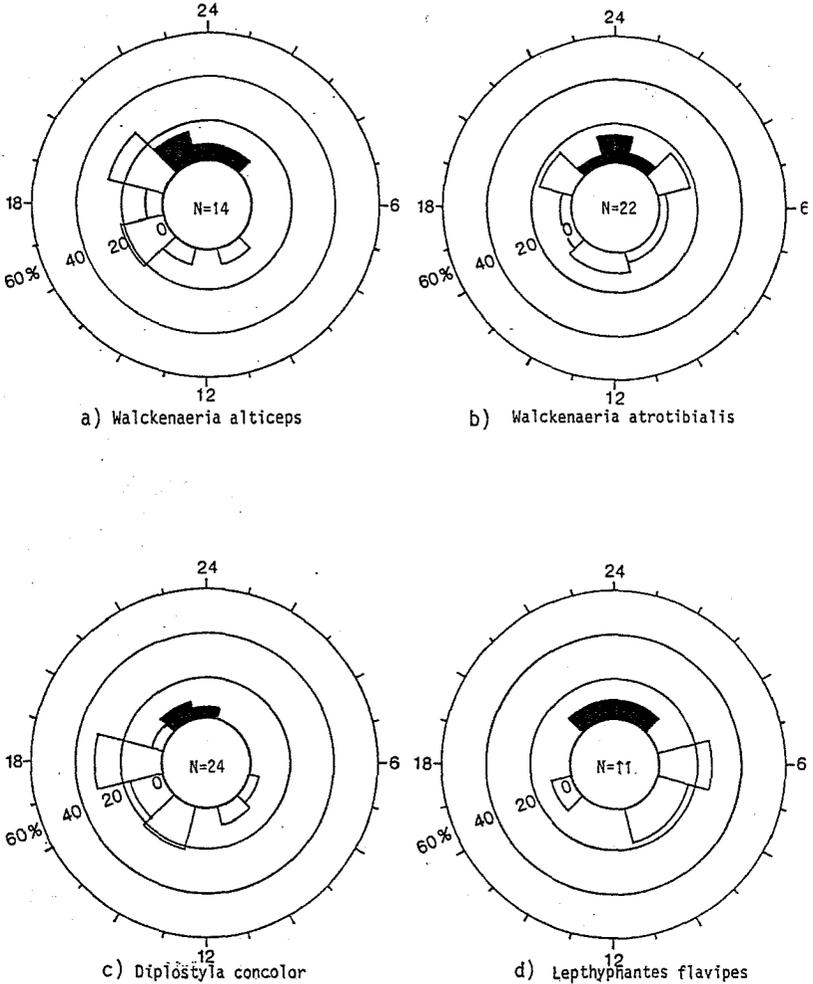


Abb. 5 : Prozentuale Tagesaktivität von Spinnenindividuen ausgewählter Arten.
 Schwarze Felder bedeuten Dunkelaktivität.
 NSG Gr. Rohrpfuhl 1.06.83-1.07.83

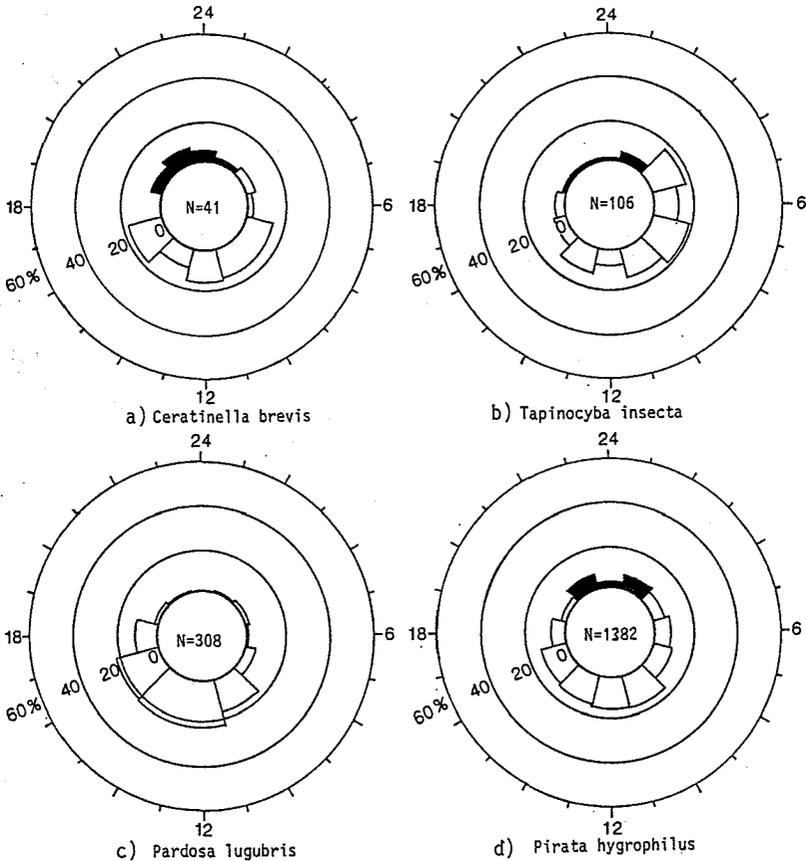


Abb. 6 : Prozentuale Tagesaktivität von Spinnenindividuen ausgewählter Arten.
 Schwarze Felder bedeuten Dunkelaktivität.
 Forst Spandau: Eichen-Hainbuchen-Bestand: 2.05.-8.06.84 (oben)
 NSG Großer Rohrpfuhl: 1.06.-1.07.83

	LAUFKÄFER			SPINNEN		
	FÄRBUNG			FÄRBUNG		
	hell, reflekt.	dunkel, matt	Summe	hell, reflekt.	dunkel, matt	Summe
Tagaktiv	7 70,0%	3 30,0%	10 100,0%	19 73,1%	7 26,9%	26 100,0%
Nachtaktiv	3 15,8%	16 84,2%	19 100,0%	4 40,0%	6 60,0%	10 100,0%

Tab. 1: Zusammenhang zwischen reflektierenden/hellen Färbungselementen und TA und dunklen/matten Färbungselementen und NA bei Laufkäfern und Spinnen.

3.4. Die Bedeutung der diurnalen Aktivität für die ökologische Einnischung

Nach SCHAEFER (1980) und experimentellen Befunden im Freiland von HORTON & WISE (1981), WISE (1984) und TOFT (1987) hat die interspezifische Konkurrenz bei Spinnen im Gegensatz zur Koexistenz und der ökologischen Isolation nur eine geringe Bedeutung. Neben anderen Mechanismen kommt dabei der räumlichen und zeitlichen Einnischung eine bedeutende Rolle zu. Mit der möglichen Entstehung der zeitlichen Separation hat sich bereits TRETZEL (1955) auseinandergesetzt. Nach den vorliegenden Freilandbefunden kann eine solche zeitliche Einnischung sowohl bei Arten einer Gattung als auch bei Arten verschiedener Gattungen, jedoch ein- und derselben ökologischen Gilde (Jadgtyp, Größenklasse) auftreten. Die Arten können dadurch separiert sein, daß die eine tag-, die andere nachtaktiv ist (Abb. 4a-d) oder sie können in unterschiedlichen Zeitintervallen während der Hell- oder Dunkelstunden aktiv sein (Abb. 5a-d, 6a-d). Letzteres entspricht einer Erfüllung der Forderung nach einer tageszeitlichen Nische (REMMERT 1976). Ob hierbei eine biotische Zeitgeberwirkung in Form von gleichzeitigem Auftreten der Nahrungstiere oder eine bisher noch nicht erkannte andere, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Literatur

- Barndt, D.: Das Naturschutzgebiet Pfaueninsel in Berlin. Faunistik und Ökologie der Carabiden. Diss., FU Berlin 1976a.
- Barndt, D.: Untersuchung der diurnalen und saisonalen Aktivität von Käfern mit einer neu entwickelten Elektro-Bodenfalle. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 39, 103-122 (1976b).
- Buchli, H.: Observations préliminaires sur le rythme d'activité et la biologie de *Nemesia caementaria*. Vie Milieu 12, 297-304 (1961).
- Buchli, H.: Notes préliminaires concernant le comportement de chasse et le rythme d'activité de la mygale maconne

- Nemesia caementaria*. Rev. Ecol. Biol. 2, 403-438 (1965a).
 Buchli, H.: Le rythme d'activité chez la mygale maconne *Nemesia caementaria* (Ctenizidae). Ann. Epiphytes 9, 195-196 (1965b).
- Carrel, J.E.: Determinants of nocturnal emergence patterns in a wolf spider. Proc. 8th Int. Congr. Arachnology, Vienna, 41-46 (1980).
- Cloudsley-Thompson, J.L.: Studies in diurnal rhythms. V. Nocturnal ecology and water-relations of the British cribellate spiders of the genus *Ciniflo* (Bl.). J. Limn. Soc. (Zool.) 43, 134-152 (1957).
- Cloudsley-Thompson, J.L.: The biorhythms of spiders. In: Nentwig, W. (ed.): Ecophysiology of spiders. Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1987, pp. 371-379.
- Digby, P.S.B.: Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. J. Exp. Biol. 32, 279-298 (1955).
- Dondale, C.D., Redner, J.H. & Semple, R.B.: Diel activity periodicities in meadow arthropods. Can. J. Zool. 50, 1155-1163 (1972).
- Fleissner, G. & Fleissner, G.: Neurobiology of a circadian clock in the visual system of scorpions. In: Barth, F.G. (ed): Neurobiology of Arachnids. Springer: Berlin, Heidelberg, New York 1985, pp. 351-375.
- Gospodar, U.: Statik und Dynamik der Carabidenfauna einer Trümmerschutt-Deponie im LSG Grunewald in Berlin (West). Diss., FU Berlin 1981.
- Granström, U.: Pitfall traps for studying the activity of ground-living spiders (Araneida). Aquilo Ser. B Zool. 14, 93-98 (1973).
- Granström, U.: Tages- und Jahresperiodik von *Pardosa lugubris* und *Pardosa amentata* unter natürlichen Lichtbedingungen in Nordschweden. Aquilo Ser. B Zool. 17, 42-48 (1977).
- Herrero, M.V., Morales, A. & Vargas, R.: Patrones de actividad diaria de las hembras de *Aphonopelma selmanni* (Araneae: Theraphosidae) durante la época lluviosa en Guanacante, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 31, 161-162 (1983).
- Heydemann, B.: Agrarökologische Problematik, dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder. Diss., Kiel 1953.
- Horton, C.C. & Wise, D.H.: Effects of environment versus competition in two orb-weaving spiders (Araneae, Araneidae) (Abstract). Am. Arachnol. 24, 17 (1981).
- Koponen, S.: On the spiders of a ground layer of a pine forest in Finnish Lapland, with notes on their diurnal activity. Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 9, 32-34 (1972).
- Löser, S.: Zur tageszeitlichen Aktivitätsverteilung von Arthropoda der Bodenstreu (Coleoptera, Diplopoda, Iso-poda, Opiliones, Araneae) eines Buchen-Eichen-Waldes (Fago-Quercetum). Entom. Generalis 6, 169-180 (1980).
- Minch, E.W.: Daily activity patterns in the tarantula *Aphonopelma chalcodes* Chamberlin. Bull. Br. Arachnol. Soc. 4, 231-237 (1978).
- Mletzko, H.G. & Mletzko, I.: Biorhythmik. Neue Brehm Bücherei 507, Wittenberg 1985.

- Remmert, H.: Gibt es eine tageszeitliche ökologische Nische? Verh. Dtsch. Zool. pp. 29-45, Stuttgart 1976.
- Schaefer, M.: Interspezifische Konkurrenz-Ihre Bedeutung für die Einnischung von Arthropoden. Mitt. dtsh. Ges. allg. Entom. 2, 11-19 (1980).
- Thiele, H.U. & Weber, F.: Tagesrhythmen der Aktivität bei Carabiden. Oecologia 1, 315-355 (1968).
- Toft, S.: Microhabitat identity of two species of sheet-web spiders. Field experimental demonstration. Oecologia 72, 216-220 (1987).
- Tongiorgi, P.: Ricerche ecologiche sugli artropodi di una spiaggia sabbiosa sel litorale tirrenico. I. Caratteristiche generali dell' ambiente etuctodo di studio. Redia 48, 165-177 (1963).
- Tretzel, E.: Intragenerische Isolation und interspezifische Konkurrenz bei Spinnen. Z. Morph. Ökol. Tiere 44, 43-162 (1955).
- Valerio, C.E.: Aranas terafósidas de Costa Rica (Araneae: Theraphosidae). III. *Sphaerobothria*, *Aphonopelma*, *Pteriomopelma*, *Citharacanthus*, *Crypsidromus* y *Stylochoplastus*. Rev. Biol. Trop. 28, 271-296 (1980).
- Williams, G.: The seasonal and diurnal activity of the fauna sampled by pitfall traps in different habitats. J. Animal Ecol. 28, 1-13 (1959).
- Willmer, P.G. & Unwin, D.M.: Field analysis of insect heat budgets: Reflectance, size and heating rates. Oecologia 50, 250-255 (1981).
- Wise, D.H.: The role of competition in spider communities: Insights from field experiments with a model organism. In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. & Thistle, A.B. (eds.): Ecological communities: Conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton, N.J. 1984, pp. 42-53.

Renner: Kamen im Untersuchungsgebiet mehrere Pirata-Arten sympatrisch vor? Wenn ja, wie war ihre Aktivitätsverteilung?

Platen: Nein, da die Untersuchungen in einem Bruchwald durchgeführt wurden. Dort tritt als einzige Pirata hygrophilus häufiger auf.

Alderweireldt: Do you have any idea if there exists a shift in the diurnal activity peak during the year within one species?

Platen: Very little is known about this, but it seems to be possible. When the seasonal activity of Diplocephalus latifrons which is day-active with a peak between 1 and 3 p.m. stops, it may be possible that another species of the same size, Tapinocyba insecta (day-active with a peak at 9 - 11 a.m.), will fill in the gap.

B. Baehr: Wie paßt die Färbung von Linyphia triangularis zu Ihrer Theorie? Hier ist doch die dunkle Färbung als Tarnung der Sonne zugewendet.

Platen: Die bisherigen Ergebnisse beziehen sich nur auf bodenaktive Spinnen. Bei netzbauenden Spinnen sind als Zeitgeber möglicherweise auch biotische Faktoren (Aktivitätszeiten von Beutetieren) beteiligt.

Sacher: Gibt es bei Spinnen hinsichtlich Färbungsunterschieden zwischen tag- und nachtaktiven Arten Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Laufkäfern?

Platen: Ja, tagaktive Arten (z.B. Xerolycosa miniata und andere tagaktive Lycosiden) besitzen ein weißes, reflektierendes Mittelband auf dem Prosoma, welches aus Wachshaaren besteht. Andere Arten (z.B. Gongylidium) sind lebhaft gefärbt, während nachtaktiven Arten (Trochosa) reflektierende Farben fehlen.