

Spinnen, Habitate, Naturschutz:

Habitateignungsmodelle für zwei Spinnenarten
im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide

Kumulative Dissertationschrift
zur Erlangung des akademischen Grades

Doktor der Naturwissenschaften

(Dr. rer.nat.)



angefertigt am
Institut für Ökologie
der Fakultät Nachhaltigkeit
der Leuphana Universität Lüneburg

vorgelegt von

Rolf Harald Krause

Gutachter: Prof. Dr. Thorsten Aßmann

Prof. Dr. Werner Härdtle

eingereicht am 20.10.2011

mündliche Prüfung am 20.12.2011

Beiträge

Die folgende Tabelle stellt die Beiträge der jeweiligen Autoren für die dieser Arbeit zugrunde liegenden wissenschaftlichen Zeitschriftenartikel dar. Dabei setzen sich die verwendeten Kürzel aus den Anfangsbuchstaben der Autoren zusammen. Die Autoren wurden gemäß ihres Arbeitsanteils an den Entstehungsschritten der Artikel angeordnet.

	I	II	III
Initiative	RHK, TA	RHK, TA	RHK, TA
Untersuchungsdesign	RHK, TA	RHK, TA, JB	RHK, TA, JB
Datenerhebung	RHK	RHK, JB	RHK, JB
Analyse	RHK	RHK, JB, BS	HvW, WH
Verfassen des Manuskripts	RHK	RHK, AM, TA	RHK, AS, TA

Autoren: Thorsten Aßmann (TA)¹, Jörn Buse (JB)², Werner Härdtle (WH)¹, Rolf Harald Krause (RHK)¹, Andrea Matern (AM)¹, Boris Schröder (BS)³, Andreas Schuldt (AS)¹, Henrik von Wehrden (HvW)¹

¹ Institut für Ökologie, Leuphana Universität Lüneburg, Scharnhorststraße 1, D-21335 Lüneburg

² Universität Koblenz-Landau, Institut für Umweltwissenschaften, Ökosystemanalyse Fortstr. 7, D-7682 Landau

³ Universität Potsdam, Institut für Erd- und Umweltwissenschaften, Karl-Liebknecht-Straße 24-25, D-14476 Potsdam

Inhaltsverzeichnis

Einleitung, Zusammenfassung und Fazit	6-17
Danksagung	18
I Die Zinnoberrote Röhrenspinne <i>Eresus kollari</i> Rossi 1846 im Raum Lüneburger Heide – Alte Funde und neue Nachweise	19-29
R. H. KRAUSE, T. ASSMANN (2009), Jahrbuch des Naturwissenschaftlichen Vereins für das Fürstenthum Lüneburg, 44 , 71-76.	
II <i>Eresus kollari</i> Rossi 1846 (Araneae, Eresidae) calls for heath-land management	30-60
R. H. KRAUSE, J. BUSE, A. MATERN, B. SCHRÖDER, W. HÄRDTLE, T. ASSMANN (2011), Journal of Arachnology 39 (3):384-392.	
III Stenotopy and Eurytopy – Distribution models as a tool for estimating niche overlap in two spider species	61-81
R. H. KRAUSE, H. v. WEHRDEN, W. HÄRDTLE, A. SCHULDT, T. ASSMANN (Manuskript).	
Liste der Veröffentlichungen	82
Lebenslauf	83

Einleitung, Zusammenfassung und Fazit

Einleitung

Der Erhalt von Biodiversität gehört zu den zentralen Aufgaben einer zeitgemäßen Ökologie im Rahmen einer Nachhaltigen Entwicklung. Dies gilt auch für Ökosysteme bzw. Landschaftseinheiten, die sich durch besondere ökosystemare Funktionen und damit auch durch Leistungen für den Menschen auszeichnen, gleichzeitig aber eine spezielle Biodiversität aufweisen.

Nordwestdeutsche Heiden mit ihren Jahrhunderte währenden besonderen Landnutzungsformen gehören in der heutigen Kulturlandschaft der Lüneburger Heide zweifellos dazu. Die ökosystemaren Dienstleistungen der nährstoffarmen Lebensraumkomplexe reichen vom Tourismus bis zur Grundwassergewinnung der Metropolregion Hamburg (Cordes et al. 1997). Viele der Dienstleistungen wie Heidehonigproduktion, Gewinnung von natürlichem Biofiltermaterial sind an bestimmte ökosystemare Funktionen geknüpft, die nur in den offenen Sandheiden mit ihren spezifischen Voraussetzungen (z.B. Nährstoffarmut) erfüllt sind.

Um die Lebensbedingungen der Sandheiden Nordwestdeutschlands zu erhalten, erfolgen zahlreiche Naturschutzbemühungen. Diese Maßnahmen reichen von Beweiden, Plaggen, Mähen und Schopern bis zu Brennen und Entkusseln (Niemeyer et al. 2005; Niemeyer et al. 2007). Viele ökosystemare Prozesse, die zum Erhalt von Sandheiden unter den spezifischen edaphischen und klimatischen Bedingungen Nordwestdeutschlands notwendig sind, wurden bereits relativ gut erforscht (z.B. Stickstoff- und Phosphorbilanzierung der Systeme und Austrag über Managementverfahren) und sind in den Behandlungskonzepten der betreffenden Lebensräume berücksichtigt worden (Härdtle et al. 2007).

Angesichts der Großflächigkeit, die sich aus einigen Tausend Hektar Sandheiden ergibt und des Kosten intensiven Einsatzes zahlreicher Managementmaßnahmen, verwundert es jedoch, dass manche Arten, die an Heiden gebunden sind oder zumindest in Nordwestdeutschland eine entsprechende Habitatbindung aufweisen, eine starke Rückgangstendenz zeigen. Die Zahl der Arten, die an Heiden gebunden sind und in den Roten Listen auftauchen, wird immer größer (z.B. Finch 2004; Blick et al. 2008). Dies betrifft vor allem stenotope Arten, die durchaus als Schirmarten („umbrella species“) für überregionale Naturschutzaktivitäten einsetzbar wären (Simberloff 1998, Branton & Richardson 2011).

Um einen dauerhaften Erhalt solcher Arten zu ermöglichen, ist der Einsatz von Verbreitungsanalysen mittels Habitateignungsmodellierungen ein geeignetes Mittel, um Vorschläge für ein effektives Heidemanagement zu entwickeln, das nicht nur die Vegetation, sondern auch andere wesentliche Bestandteile der Lebensgemeinschaft ‚Sandheide‘ berücksichtigt.

In der vorliegenden Arbeit wird dies am Beispiel der Prädatorengruppe Spinnen mit Hilfe ausgewählter biotischer und abiotischer Habitatparameter erarbeitet. Hierfür kommen ganz besonders solche Arten in Betracht, die über eine ausreichend große lokomotorische Aktivität im Jahreszyklus verfügen wie die „Rote Röhrenspinne“ *Eresus kollari* (Familie Eresidae) und die „Erd-Wolfspinne“ *Trochosa terricola* (Familie Lycosidae). Da beide Arten im gleichen Lebensraum – allerdings unterschiedlich verteilt – vorkommen können, weisen sie Überschneidungen in ihren Habitatansprüchen auf, wobei sich *T. terricola* deutlich flexibler verhält als *E. kollari*, die eine stärkere Spezialisierung zeigt.

Diese Spezialisierung eröffnet einem auf den Erhalt von Biodiversität ausgerichteten Management von Heiden in der Lüneburger Heide die Möglichkeit, auch den Lebensraumansprüchen von *E. kollari* zu entsprechen. Ein Habitateignungsmodell gibt hier konkrete Hinweise auf die spezifischen Mikrohabitatansprüche der Art und ermöglicht zugleich ein besseres Verständnis für den bisherigen Rückgang der Art. Unter dem „Schirm“ dieser Maßnahmen kann vielleicht auch das Vorkommen weiterer gefährdeter Arthropodenarten (z.B. *Cicindela sylvatica*) positiv beeinflusst werden. Da das Ausbreitungspotenzial von *E. kollari* gering ist, sollte in Zukunft zur Sicherung der Population im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide auch die Möglichkeit erwogen werden, ein Rekolonisationsprojekt durchzuführen.

Beitrag I: Die Zinnoberrote Röhrenspinne Eresus kollari Rossi 1846 im Raum Lüneburger Heide – alte Funde und neue Nachweise

Die Zinnoberrote oder Rote Röhrenspinne *Eresus kollari* gilt als eine der schönsten Spinnen Deutschlands. Besonders im norddeutschen Raum ist ihr Vorkommen seit einigen Jahrzehnten jedoch im Rückgang begriffen, so dass sie hier mit großer Wahrscheinlichkeit nur noch in den nordwestdeutschen Heidegebieten anzutreffen ist. Publierte Vorkommensnachweise sind spärlich; im Raum Lüneburger Heide war diese Spinnenart bisher niemals Gegenstand von wissenschaftlichen Untersuchungen.

Eresus kollari verbringt ihr ganzes Leben in einer mit Spinnseide ausgekleideten Erdhöhle und zeigt einen starken Geschlechtsdimorphismus. Das vorwiegend schwarz gefärbte, ca. 15mm große Weibchen verbringt sein ganzes Leben unterirdisch. Nur das ebenfalls zunächst auch schwarz gefärbte Männchen ändert die Farbe seines

Opisthosomas mit der letzten Häutung am Ende seines Lebens in ein leuchtendes Rot mit 4 großen schwarzen Punkten. Dann begibt es sich auf Weibchensuche. Die Kopula findet in der Röhre des Weibchens statt. Nur in der Aktivitätsphase der Männchen von August bis Oktober ist es daher sinnvoll, Fallen zum Nachweis der Art auszubringen.

In 2006 haben wir eine Vorstratifizierung für eine spätere Ausbringung von Barberfallen nach einem Design entwickelt, das eine Habitatmodellierung ermöglicht. Nach Kenntnis der bisher beschriebenen wenigen Fundorte aus der Literatur wurden drei Gebiete im Großraum Lüneburger Heide ausgewählt. Alle drei sind vorwiegend mit Heidekraut *Calluna vulgaris* unterschiedlichen Alters und Höhe und eingestreuten Beständen von *Deschampsia flexuosa* und *Molinia caerulea* bestanden. Zwei dieser Flächen befinden sich auf dem Gebiet des Naturparks Lüneburger Heide in der Nähe von Niederhaverbeck (Fläche A = 13 Fallen, Fläche B = 30 Fallen), die dritte auf der Schießbahn der Firma Rheinmetall bei Unterlüß (Fläche C = 50 Fallen). Insgesamt wurden 93 Barberfallen gesetzt. Dabei stellte sich heraus, dass nur Fläche B für eine weitere Bearbeitung in Frage kam, da auf der Fläche C mehr als ein Drittel der Fallen durch Tiertriff zerstört war und auf Fläche A *E. kollari* nicht nachgewiesen werden konnte.

Die Ergebnisse dieser Vorstratifizierungsarbeit gaben zu der Vermutung Anlass, dass *E. kollari* nur noch an sehr wenigen Stellen im norddeutschen Raum und insbesondere in der Lüneburger Heide in sehr kleinen Kolonien vorkommt. Wahrscheinlich steht ein völliges Aussterben bevor, wenn nicht entsprechende Gegenmaßnahmen im Sinne eines Heidemanagements auf den Nachweisflächen ergriffen werden.

Beitrag II: *Eresus kollari* (Araneae: Eresidae) fordert Heidepfllegemaßnahmen

Die größten zusammenhängenden Sandheideflächen Deutschlands kommen heute im Naturpark Lüneburger Heide vor. Auch wenn diese Flächen gleichsam wie Hotspots der Biodiversität erscheinen, so sind dennoch einige hoch bedrohte Arten ständig im Rückschritt begriffen. Für den Erhalt und das Überleben dieser Arten gewinnt daher das Management dieser halboffenen oder offenen Sandheidelandschaften immer mehr an Bedeutung.

Da einige stenotope Arthropodenarten innerhalb von Heiden oder temporär innerhalb des Heidezyklus auf bestimmte Mikrohabitate angewiesen sind, stellt sich die Frage nach den geeigneten Heide-Pflegemaßnahmen. Nur wenn diese konsequent angewendet werden, ist ein Verschwinden einer so seltenen Spinnenart wie *Eresus kollari* abzuwenden. Die genaue Kenntnis des Mikrohabitats ist dazu unerlässlich.

Am Beispiel der stenotopen Spinnenart *Eresus kollari* haben wir Variablen beschrieben, die als Prädiktoren für das Vorkommen gelten können. Durch die auffällige Färbung der Männchen ist diese Art, die in der Roten Liste als besonders schutzbedürftig verzeichnet ist, nicht nur unter Fachleuten bekannt.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist

- 1) die spezifische Habitatbindung von *E. kollari* zu beschreiben und
- 2) ein Heidemanagement vorzuschlagen, das die letzten verbliebenen Population(en) im norddeutschen Raum sichert.

Um diese Ziele zu erreichen, wurden während der Aktivitätsphase der Männchen die ökologischen Daten mit Hilfe von 100 Barberfallen in vorstratifizierter Anordnung entlang eines Sukzessionsgradienten in unterschiedlich strukturierten Habitaten gewonnen. Um die Beziehungen der Art zu ihrer Umwelt ermitteln zu können, wurden je

Fälle in 3 Höhen biotische und abiotische Variablen erhoben (Vegetations-, Temperatur- und Bodenparameter). Die erhaltenen Daten wurden dann mit Hilfe von logistischer Regression und mit ‚boosted regression trees‘ genutzt, um ein Habitatvorkommensmodell bzw. Habitateignungsmodell zu erstellen. Die Ergebnisse weisen vor allem 3 Parameter als geeignete Prädiktoren für die Vorhersage der Art auf: a) Dicke der organischen Auflage (negativ korreliert), b) Bodentemperatur in 10cm Tiefe und c) Grad der Heidebedeckung in der Strauchschicht. Da allerdings die erklärte Varianz des Vorkommens nur 38% beträgt und auch in dem geeignetsten Habitat ein Drittel der Fallen nicht besetzt war, kann es sein, dass das Vorkommen von *E. kollari* von weiteren Variablen abhängt wie z.B. denen einer Metapopulationsdynamik. Die Vorhersagewahrscheinlichkeit eines lokalen Vorkommens in einer Bodenfalle beträgt ebenfalls 38%. Damit ermöglicht das Habitateignungsmodell relativ gut, das Mikrohabitat der Art zu beschreiben und damit auch Implikationen für Lebensraummanagement zu geben.

Um die letzten Reste des Vorkommens von *E. kollari* im norddeutschen Raum zu erhalten, wird empfohlen, einen ausgearbeiteten Heide-Managementplan zu erstellen. Als Pflegemaßnahmen sollten vor allem Schopfern und kontrolliertes Brennen zur Anwendung kommen. Schopfern entfernt nicht nur die meiste Biomasse und den oberen Teil der organischen Auflage, sondern schafft darüber hinaus eine ausreichende Heterogenität der Heide, wenn die Maßnahme in Streifen oder fischgrätenartig angewandt wird.

Kontrolliertes Brennen ist nicht nur empfehlenswert, weil es eine althergebrachte Methode der Heideverjüngung ist, sondern auch, weil es das Mikrorelief der Heidelandschaft unberührt lässt und die Spinne einen Brand in ihrer Röhre unbeschadet übersteht.

Da *E. kollari* über ein sehr geringes Ausbreitungspotential verfügt, kann nicht davon ausgegangen werden, dass die Art in der heute hoch fragmentierten Landschaft aus eigener Kraft neue geeignete Gebiete besiedeln kann. Daher sollten Rekolonisationsversuche in geeignet erscheinenden Habitaten nach dem Vorbild der erfolgreichen Neu-Ansiedlungsversuche in Dorset, England, durchgeführt und von einem dauerhaften Monitoring begleitet werden.

Beitrag III: Verteilungsmodelle als Werkzeug für das Maß von Nischenüberlappung für zwei Spinnenarten.

Räumliche Verteilungsmodelle sind Standardwerkzeuge der modernen Ökologie und des Naturschutzes. Sie erfreuen sich zunehmender Beliebtheit. Diese Modelle wurden bereits für verschiedene Tiergruppen wie Schmetterlinge und Käfer angewandt, für die Gruppe der Spinnen jedoch sind Veröffentlichungen basierend auf diesen Methoden bisher spärlich. Die Kenntnis der Habitatbindung einzelner Arten und ihrer ökologischen Nischen ist eine wichtige Voraussetzung für die Wahl geeigneter Managementmaßnahmen, um ganze Tiergesellschaften zu erhalten. Hier können räumliche Verteilungsmodelle entscheidende Hilfe leisten.

Als eine Zielart für das Heidemanagement in Nordwestdeutschland sehen wir die stenotope Spinnenart *Eresus kollari* an, die an die Heidelandschaft gebunden ist. Zu klären ist darüber hinaus, ob andere Arten sich in diesem Lebensraum grundsätzlich anders hinsichtlich ihrer Präsenz verhalten. Der Vergleich von Verteilungsmodellen einer eurytopen Spinnenart (in diesem Fall von *Trochosa terricola*) mit einer stenotopen Art (in diesem Fall *E. kollari*) kann dazu Hinweise geben. Die realisierten ökologischen Nischen, also die multi-dimensionalen Hyperräume der untersuchten und

zugleich Inzidenz relevanten Habitatparameter sollten deshalb miteinander verglichen werden. Basierend auf den Untersuchungen für das Habitateignungsmodell für *E. kollari* wurden die Bodenfallen nach Barber auch hinsichtlich des Auftretens von *T. terricola* ausgewertet. Diese Spinne dominierte in den Fängen die Araneen-Lebensgemeinschaft auf der Untersuchungsfläche. Wir stellten die Hypothese auf, dass die Nische der eurytopen Art sich von der der stenotopen Art vor allem durch eine größere Variabilität hinsichtlich der Umweltparameter unterscheidet.

Das Untersuchungsgebiet, die angewandten Fangmethoden und Aufnahme von Habitatparametern wurden bereits in Beitrag II vorgestellt. Für die Analyse wurden nur Präsenz/Absenz-Daten verwendet.

Es zeigte sich, dass die Häufigkeit der Nachweise der beiden Arten auf der Untersuchungsfläche unterschiedlich war. So hatte *E. kollari* in dem Habitat mit sehr junger Heide und offenen Stellen die größten Fangraten, während *T. terricola* diese in älterer und damit höherer Heide mit eingestreuten Birken aufwies. Weiterhin offenbarte das GLM-Modell (Verallgemeinertes lineares Modell), dass die Variablen ‚Bedeckungsgrad der Heide in der Krautschicht‘, ‚Wassergehalt des Bodens‘ und die ‚Bodenoberflächentemperatur‘ den größten Einfluss auf das Vorkommen von *T. terricola* hatten. Der Nischenvergleich der beiden Arten wurde mit Hilfe eines PCA-Modells (Hauptkomponentenanalyse) visualisiert. Darin wurden insgesamt neun Parameter aufgenommen, von denen nur drei einen deutlichen Unterschied in der Einnischung für beide Arten aufwies. Diese Faktoren waren: ‚Bedeckungsgrad Bäume‘, ‚Dicke der organischen Auflage‘ und ‚Bedeckungsgrad Gräser >50cm‘. Bei allen dreien hatte die eurytope Art die deutlich breitere Nischendimension. Damit stellte die stenotope Art *E. kollari* „einen Ausschnitt“ der realisierten ökologischen Nische der eurytopen Art dar, zumindest bezüglich der untersuchten Umweltparameter. Alle Eigenschaften, die

untersucht wurden und für das Vorkommen von *E. kollari* wichtig sind, sollten danach auch ein Vorkommen der anderen Art ermöglichen.

In der Literatur findet man über das Vorkommen von *T. terricola* teilweise widersprüchliche Angaben. Sie gehen von Trockengebieten, verbuschten Flächen, halbtrockenen Standorten, Waldlichtungen und Waldrändern bis hin zu Bergwäldern. Man findet auch adulte Spinnen das ganze Jahr über. Es werden zwei Maxima für die Paarung und die lokomotorische Aktivität im Juni und September beschrieben. Als nächtlicher Jäger soll die Art in kleinen Höhlen unter Steinen auf Beute warten. Die hohen Fangraten in den Barberfallen jedoch zeigen, dass diese Spinne einer anderen Jagdstrategie folgt, die sich auch durch starke lokomotorische Aktivität auszeichnet. Daher erscheint es unwahrscheinlich, dass es sich ausschließlich um einen „Lauerjäger“ handelt.

Der große Überschneidungsbereich der realisierten Nischen soweit sie bearbeitet wurden, schließt nicht aus, dass weitere Parameter eine deutliche Trennung der beiden Arten auch bezüglich ihrer Lebensraumsprüche erwirken könnten. Während man lange Zeit genau diese Annahme bei solchen Untersuchungsergebnissen diskutierte (Konkurrenzausschlussprinzip), wird inzwischen aber auch vermehrt die Möglichkeit diskutiert, dass es eine ökologische Koexistenz verwandter Arten im selben Lebensraum geben kann. Dies sollte insbesondere dann der Fall sein, wenn die ‚carrying capacity‘ des betreffenden Lebensraumes von beiden Arten nicht erreicht wird. Unsere Ergebnisse zeigen, dass ein Heidemanagement für den Erhalt einer halboffenen oder offenen Landschaft in Verbindung mit einer großen Heterogenität des Mikroreliefs große Dichten von *T. terricola* ermöglichen sollte.

Für *T. terricola* sind vor allem Maßnahmen wie kontrolliertes Brennen und Schopern, variabel in Zeit und Raum angewandt, als besonders geeignet anzusehen. Dabei ist jedoch davon auszugehen, dass die bedrohte Art *E. kollari* nicht nur als Leitart, sondern auch als Schirmart ("umbrella species") fungieren kann. Beide Spinnenarten sollten damit nicht nur von denselben Heide-Pflegemaßnahmen profitieren, sondern darüber hinaus vielleicht auch andere Arthropodenarten.

Fazit

Mit Hilfe der vorliegenden Untersuchungen konnte die spezifische Habitatbindung der stark bedrohten Spinnenart *Eresus kollari* Rossi 1846 in der Lüneburger Heide beschrieben werden. Heidepflegemaßnahmen, die dazu führen, dass die organische Auflage des Bodens gering, die Temperatur auf Höhe der Röhren der Tiere (in 10 cm Tiefe) hoch und die Heidebedeckung gleichzeitig relativ groß ist, sollten den Mikrohabitatansprüchen der Art entsprechen. Der Nischenvergleich der stenotopen Art *E. kollari* Rossi 1846 mit der eurytopen Art *Trochosa terricola* Thorell 1856 zeigte, dass die beiden Arten sich hinsichtlich ihrer Habitatparameter nur in den drei Faktoren ‚Bedeckungsgrad Bäume‘, ‚Dicke der organischen Auflage‘ und ‚Bedeckungsgrad Gräser‘ unterschiedlich verhalten. Dabei stellt sich der Reaktionsraum von *E. kollari* wie eine Teilmenge desjenigen von *T. terricola* dar. Pflegemaßnahmen wie kontrolliertes Brennen und Schopern, variabel in Zeit und Raum angewandt, erscheinen vor dem Hintergrund der Ergebnisse der Habitateignungsmodellierung als besonders geeignet, um langfristig die Mikrohabitate für *E. kollari* (aber auch von *T. terricola*) zu sichern.

Angesichts des geringen Ausbreitungspotentials von *E. kollari* werden vielleicht manche geeignete Lebensräume nicht besiedelt. (Wieder-) Besiedlungsexperimente auf geeignet erscheinenden Flächen sollten daher in Erwägung gezogen werden.

Literatur

- Branton, M. & J.S. Richardson. 2011. Assessing the Value of the Umbrella-Species Concept for Conservation Planning with Meta-Analysis. *Conservation Biology* 25(1):9-20.
- Blick, T., P. Bliss, R. Drogl, O.-D. Finch, M. Gerisch, A. Haenggi, K.H. Harms, J. Kiechle, C. Komposch, A. Malten, D. Martin, C. Muster, D. Nährig, R. Platen, I. Roedel, P. Sacher, M. Scheidler, A. Schoenhofer, A. Staudt, H. Stumpf & D. Tolke. Im Druck. Rote Liste der Spinnen Deutschlands (Arachnida: Araneae). Stand März 2008.
- Cordes, H., Kaiser, T. v.d.Lancken, H., Lütkepohl, M., Prüter, J. (Hrsg.) 1997. Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. Geschichte – Ökologie – Naturschutz. Verlag H. M. Hauschild GmbH. Bremen.
- Finch, O.-D. 2004. Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Webspinnen (Araneae). *Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen* 24(5):1–20.
- Härdtle, W., T. Niemeyer, T. Assmann, H. Meyer & G. von Oheimb. 2007. Can prescribed burning compensate for atmospheric nutrient loads in wet heathlands? *Phytocoenologia* 37:161-174.
- Niemeyer, T., M. Niemeyer, A. Mohamed, S. Fottner & W. Härdtle. 2005. Impact of prescribed burning on the nutrient balance of heathlands with particular reference to nitrogen and phosphorus. *Applied Vegetation Science* 8:183-192.

Niemeyer, M., T. Niemeyer, S. Fottner, W. Härdtle & A. Mohamed. 2007. Impact of sod-cutting and choppering on nutrient budgets of dry heathlands. *Biological Conservation* 134:344-353.

Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247-257.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich allen herzlich danken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben. Besonderen Dank möchte ich Herrn Prof. Dr. Thorsten Aßmann aussprechen für seine wertvolle Unterstützung, seine unermüdliche Bereitschaft, Konzeption und Inhalte zu diskutieren und viele konstruktive Vorschläge einzubringen. Herrn Prof. Dr. Werner Härdtle danke ich für neue Ideen und für die Übernahme des Korreferats.

Weiterhin bin ich allen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen des Instituts für Ökologie zu Dank verpflichtet, an die ich mich stets auch mit kleinen Anliegen wenden konnte. Insbesondere haben mich Dr. Jörn Buse bei der Feldforschung tatkräftig und Dr. Andreas Schuldt als Diskussionspartner unterstützt.

Auch meinem Freund Dr. Dieter-Wolfgang Lache danke ich für die tatkräftige Hilfe bei der Datenerhebung und für Korrekturlesen.

Zu tiefem Dank bin ich auch meiner Frau verpflichtet, die mir in schwierigen Phasen beistand und viel Verständnis für meine häufige häusliche Abwesenheit hatte.

Die Zinnoberrote Röhrenspinne *Eresus kollari* Rossi 1846 im Raum Lüneburger Heide – alte Funde und neue Nachweise

R. H. Krause, T. Assmann (2009) Jahrbuch des Naturwissenschaftlichen Vereins für das Fürstenthum Lüneburg 44:71-76

Zusammenfassung

Die Zinnoberrote Röhrenspinne *Eresus kollari* Rossi 1846 (syn. *E. cinnaberinus* (Olivier 1789), partim) baut mit Spinnfäden ausgekleidete Wohnröhren im Boden an sonnigen Hängen in windgeschützten Lagen. Die Weibchen sind schwarz gefärbt. Geschlechtsreife Männchen weisen ein rotes Opisthosoma (Abdomen) mit 4 großen und 2 kleinen schwarzen Punkten auf, vergleichbar mit dem eines Marienkäfers.

Die Art wurde im Gebiet der Lüneburger Heide nur selten gefunden. In der vorliegenden Untersuchung wurden zwei weitere Vorkommen in der Osterheide östlich von Schneverdingen und in der Südheide nördlich von Unterlüß nachgewiesen. Es wurden nur Männchen in den ausgestellten Fallen gefunden. Insgesamt wurden nur in 22 von 93 ausgebrachten Barberfallen Spinnen gefangen. Dies lässt den Schluss zu, dass die Röhrenspinne in der Lüneburger Heide nur vereinzelt vorkommt.

Abstract

The ladybird spider builds a silk-lined tube on sunny slopes protected from the wind. Females are usually black and mature males have red opisthosomas (abdomens) with four big and two tiny black spots similar to the ladybird beetle (hence their common English name).

The species has been reported very rarely in heath land near Lueneburg ("Lueneburger Heide"). In the present investigation two further localities have been found: in the "Osterheide" east of Schneverdingen and in the "Südheide" north of Unterlüß. Only males were found inside the traps. They were found only in 23 out of 93 traps. Therefore it is assumed that the ladybird spider is not densely distributed in this area.

1. Einleitung

Die Zinnoberrote Röhrenspinne *Eresus kollari* Rossi 1846 ist eine der schönsten Spinnen Deutschlands. Besonders das Hochzeitskleid des Männchens ist im Herbst durch den zinnoberrot gefärbten Hinterleib sehr auffällig. Diese Spinne kommt auch im Lüneburger Raum vor, vor allem im Gebiet der Lüneburger Heide (KUH/K/RABELER 1956, SCHMIDT 1992; Pflege- und Entwicklungsplan Lüneburger Heide 1995; BELLMANN 2006). In der Roten Liste der in Niedersachsen und Bremen wird sie als stark gefährdet geführt (FINCH, 2004).

Trotz des starken Rückganges und der damit verbundenen Notwendigkeit, die Vorkommen der Art zu erhalten bzw. zu fördern, liegen über Vorkommen der Art in der weiteren Umgebung Lüneburgs kaum publizierte Nachweise vor und auch die Habitatselektion der Art in der Lüneburger Heide war bisher nicht Gegenstand detaillierter Untersuchungen.

Die vorliegende Arbeit soll einen kleinen Überblick zur Biologie geben, faunistische Nachweise von *E. kollari* in der Lüneburger Heide und erste Ergebnisse zur Habitatselektion vorstellen sowie auf geplante weitere Untersuchungen hinweisen.

1. Zur Biologie von *Eresus kollari*

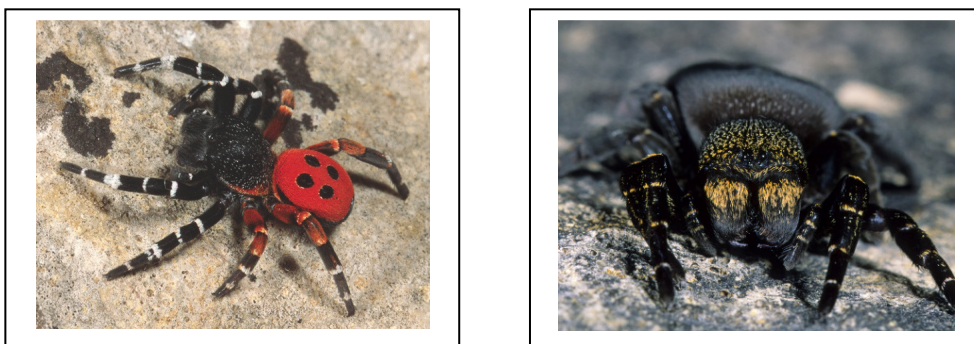


Abb. 1. *Eresus kollari*, Männchen im Hochzeitskleid (links) und Weibchen der gleichen Art (rechts) (Fotos: Bellmann 2006)

Die Art zeichnet sich durch einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus aus, d.h. Männchen und Weibchen der Zinnoberroten Röhrenspinne unterscheiden sich stark (Abb. 1). Das Weibchen ist überwiegend schwarz. Die Färbung der Weibchen war auch Grund für ein älteres Synonym der Art (*Eresus niger* (PETAGNA, 1787)). Nach den zoologischen Nomenklaturregeln hieß sie im letzten Jahrzehnt *E. cinnaberinus*, da der Name *Aranea nigra* bereits von einer anderen Art besetzt war, die 1775 von Fabricius beschrieben worden war. Seit 2008 wurde durch neueste genetische Untersuchungen erwiesen, dass es sich dabei eher um einen Sammelnamen handelte. Die Spinne heißt jetzt *E. kollari* (REZÁČ et al. 2008).

Eresus kollari hat einen interessanten Lebenszyklus, der sich deutlich von den meisten anderen Spinnen unterscheidet. Sie lebt in einer mit Spinnseide ausgekleideten, senkrecht nach unten verlaufenden und mit einem Gespinstdach abgeschlossenen Wohnröhre von bis zu 12 cm Länge, die vom Weibchen nach der Kopula nicht mehr verlassen wird. In das Netzdach webt die Spinne Grashalme oder andere Pflanzenteile hinein, so dass das Gespinst gut getarnt und daher schwer aufzufinden ist.

Nach dem Schlüpfen Mitte Juni – der Kokon enthält ca. 50 - 100 Eier – verbleiben die Jungspinnen in der Wohnröhre der Mutter, die eine bei Spinnen am höchsten entwickelte Nahrungsfürsorge betreibt. Sie füttert die Jungen mit einem speziellen Nährsekret von Mund zu Mund (Regurgitationsfütterung, FOELIX, 1992). Etwa Ende Juli verschließt das Weibchen die Wohnröhre und stirbt, worauf sie von ihren eigenen Nachkommen ausgesogen wird. Die Jungspinnen überwintern in der mütterlichen Wohnröhre und verlassen diese erst im nächsten Frühjahr (Ende April bis Anfang Mai). Dann baut jedes Tier sein eigenes Netz bzw. seine eigene Röhre (BAUMANN, 1997).

Im dritten Jahr färbt sich der Hinterleib des Männchens in ein leuchtendes Zinnoberrot mit vier bis sechs schwarzen Punkten um. Im Zeitraum von Mitte August bis Mitte Oktober begeben sich die Männchen auf Weibchensuche. Die Körpergröße der geschlechtsreifen Männchen liegt zwischen 8 und 11mm, die der Weibchen variiert von 10 bis 16mm, kann im Süden sogar 20mm erreichen (BELLMANN, 2006).

Weibchen können bis zu vier, Männchen bis drei Jahre alt werden (BELLMANN, 2006). Letztere sind zunächst schwarz, bevor sie im Herbst ihres dritten Lebensjahres ihren Hinterleib leuchtend zinnoberrot mit den auffälligen schwarzen Flecken umfärben (BAUMANN, 1997).

2. Bisherige Funde von *Eresus kollari* in der Lüneburger Heide

Eresus kollari kommt hauptsächlich an trockenen, sonnigen Stellen, vor allem an warmen Berghängen vor. Als besonders geeignet erscheinen sandige Stellen, die mit wenig Vegetation bestanden sind und von etwas höherem, angrenzendem Bewuchs geschützt sind. In Deutschland gibt es einige Vorkommensschwerpunkte im südlichen Teil, sie kommt aber auch in Brandenburg und in Lüneburger Heide vor (BELLMANN, 2006). Für größere Kolonien sind die Porphyrkuppen bei Halle bekannt (BAUMANN, 1997).

Nachweise der Art in der Lüneburger Heide finden sich in der Literatur selten. Grundsätzlich werden nur die Männchen im Hochzeitskleid wahrgenommen, wenn sie sich in ihrer Aktivitätsphase befinden. Weibchen werden nicht gefunden, da sie ihre Wohnröhre nicht verlassen. Es ist unbekannt, ob es in unserem Gebiet größere Kolonien von *E. kollari* gegeben hat, denn bei den folgenden Nachweisen handelt es sich stets um Einzelfunde, genaue Ortsangaben fehlen weitgehend.

Der älteste Nachweis findet sich bei KUHK und RABELER (1956), die insgesamt 8 Orte im norddeutschen Raum aufführen, darunter auch den Truppenübungsplatz Munster. Eine andere Probefläche befand sich unweit von Unterlüß mit einer „*Calluneto-Genistetum*-Gesellschaft“ (heute als *Genisto-Callunetum* bezeichnete Sandheide), inmitten damals noch ausgedehnter Heiden; es war eine verhältnismäßig schwach beweidete Fläche mit etwas höherem, dicht von Moosen unterwachsenen Heidekraut. Interessant ist der Hinweis der Autoren, dass die Art auf *Calluna*-Heiden des Lüneburger Gebiets bei früheren faunistischen Beobachtungen nicht gefunden wurde.

SCHMIDT (1992) beschreibt *E. kollari* als eine typische Heidespinne. Außerdem berichtet er (persönliche Mitteilung), ein *Eresus* - Männchen in der Wacholderheide bei Ellerndorf am 02.10.1993 inmitten der *Calluna*heide in der Mittagszeit beim Überqueren eines schmalen Pfades beobachtet zu haben. Es herrschte zu der Zeit relativ kühles Wetter.

Nach einer persönlichen Mitteilung von J. PRÜTER beobachtete er *E. kollari* Anfang 1990 auf dem Gebiet des Naturschutzparks mehrfach im Revier Niederhaverbeck am sog. kleinen Schneverdinger Weg sowie in der Wümmeheide, dort, wo sie vom Handorfer Weg gequert wird. Die Art wurde ebenfalls Anfang der 90er Jahre des letzten Jahrhunderts bei Unterlüß auf der Schießbahn der Firma Rheinmetall häufig gefunden, ebenso ihre Netze (BOLLMANN persönliche Mitteilung). Weiterhin wurde die Art im Raum Niederhaverbeck zwischen Haverbeeke und Wulfsberg nachgewiesen (FINCH persönliche Mitteilung). Interessant ist, dass MERKENS (2000) von nur einem einzigen Fund an der Elbe berichtet, im Untersuchungsgebiet Lüneburger Heide (Düne bei Tütsberg und Döhler Heide bei Sudermühlen) aber die Art nicht nachweisen konnte.

4. Methode

Insgesamt wurden Ende August 2006 an 3 Stellen 93 Barberfallen in den Boden eingebracht.

Fangstelle 1: Süd-süd-westlich von Niederhaverbeck, auf dem Gebiet des VNP, Anfangspunkt mit den Koordinaten N 53° 08' 16,5"; E 09° 54' 13,6"; H 100 m. Hierbei handelte es sich um eine geschlossene Heidefläche, die aus zehnjährigen, kniehoher Heidepflanzen besteht. Hier wurden insgesamt 13 Bodenfallen gesetzt.

Fangstelle 2: In der östlichen Osterheide zwischen Schneverdingen und Overhaverbeck, ebenfalls auf dem Gebiet des VNP mit den Koordinaten des 1.) nördl. Punktes N 53° 07' 39,7", E 09° 52' 39,7"; H 89 m und 2.) dem südlichsten Punkt bei N 53° 07' 42,5"; E 09° 52' 50,0"; H 94 m. Diese Probefläche umfasst mindestens zwei unterschiedliche Lebensräume: Der westliche Teil ist mit ca. 10 cm hohen, relativ junger, geschlossener *Calluna*-Heide bestanden, in dem *Deschampsia flexuosa* nur spärlich vorkommt. In diesem Teil waren insgesamt 10 der 30 gesetzten Fallen mit *E. kollari*-Männchen besetzt. Der östliche Teil der Probenfläche besteht aus höherer und damit älterer Heide, die mit eingestreuten, bis zu ca. 3 Meter hohen Birken bestanden ist und teilweise hohe Deckungsgrade von *D. flexuosa* aufweist.

Fangstelle 3: Bei Unterlüß im Naturpark Südheide auf der Schießbahn der Firma Rheinmetall nördlich des öffentlichen Wegs, der die Schießbahnen quert. Koordinaten: N 52° 55' 29,1" H 85 m und N 52° 55' 31,4" H 85 m; E 10° 17' 24,9"; H 90 m. Hier handelt es sich um eine Heidefläche mit unterschiedlichem Alter der Besenheide, die kleinsten Pflanzen waren ca. 30, die größten 60 cm hoch. Es gab mehrere freie Sandflächen unterschiedlicher Größe, auf denen Vegetation fehlte. Die größte hatte etwa eine Längsausdehnung von 15 Metern. *D. flexuosa* kam an einigen Stel-

len horstartig vor, hatte jedoch nur einen geringen Anteil an der Gesamtdeckung der Vegetation. Die meisten offenen Sandflächen waren von dichter Heide umgeben.

Die **Barberfallen** wurden mit Fangflüssigkeit (Essigsäure: Glycerin: Äthanol: Wasser im Verhältnis 10:20:30:40, RENNER, 1981/82) beschickt. Die Fallen bestanden aus durchsichtigen Plastikbechern, die bis zum oberen Rand in die Erde eingegraben und mit einem Drahtgitternetz zum Schutz gegen Vertebraten abgeschlossen wurden (Abb.2).



Abb. 2. Barberfalle mit Signalstock

Da die Fänge zur Vorbereitung für weitergehende Untersuchungen geplant sind, wurden die Fallen an Orte gesetzt, die das Vorkommen von *E. kollari* vermuten ließen. Hierbei wurde keinem vorgegebenen Muster gefolgt, sondern die Fallen zufällig ins Gelände gesetzt, wobei der Abstand zwischen den Fallen ca. 2 bis 25 Meter betrug.

Die Fallen wurden in zweiwöchigem Abstand geleert. Die erste Leerung fand am 13. September, die letzte am 24. Oktober statt, so dass sie viermal geleert wurden.

5. Ergebnisse

An der **Fangstelle 1** konnte bei der ersten Leerung kein Individuum von *E. kollari* nachgewiesen werden. Bei der nächsten vorgesehenen Leerung zwei Wochen danach war das gesamte Gebiet im Zuge der Pflegemaßnahmen zur Erhaltung der Heide abgebrannt worden, so dass auch hier keine Funde gemacht werden konnten. Am gleichen Tag wurden die beschädigten Barberfallen durch neue ersetzt und mit Fangflüssigkeit befüllt. Aber auch bei den beiden nächsten Leerungen konnte *E. kollari* nicht nachgewiesen werden.

An der **Fangstelle 2** konnte *E. kollari* insgesamt zwölf Mal nachgewiesen werden.

An der **Fangstelle 3** wurden in zehn der 50 gesetzten Fallen *E. kollari* gefunden. Diese Fallen lagen sowohl inmitten dichten Heidekrautes als auch auf den offenen Sandflächen. Leider wurden zwischen jeder Leerung immer wieder durch Tiertritt Fallen zerstört (z.B. vor der zweiten Leerung 19 von 50 Fallen).

An keiner der Fangstellen konnten bisher die gut getarnten Netze der Weibchen gefunden werden.

Insgesamt fingen sich in 22 von 93 ausgebrachten Fallen *E. kollari*-Männchen. Dies lässt den Schluss zu, dass *Eresus kollari* im Lüneburger Raum zwar vertreten ist, wahrscheinlich aber keine größeren Kolonien bildet.

6. Diskussion

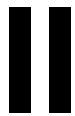
Nach den bisherigen Ergebnissen scheint *Eresus kollari* Habitats zu benötigen, die geringe Vegetationsdichten aufweisen. Selbst das Heidekraut darf eine gewisse Größe nicht überschreiten. Wie hoch die Vegetation tatsächlich sein darf, ist noch unbekannt. Andere Faktoren, die seit langem bekannt sind, sind vor allem Wärme bzw. Sonneneinstrahlung und ausreichende Trockenheit des Habitats. Auch die Bodenbeschaffenheit hat einen gewissen Einfluss, da das Weibchen ihre Wohnröhre in den Erdboden hinein baut. (BELLMANN 2006; BAUMANN 1997; SCHMIDT 1992; DAHL 1953)

Soll die Spinne auch in Zukunft in der Lüneburger Heide überleben, sind Pflegemaßnahmen, die die Vegetation kurz halten, ausschlaggebend. Hierfür könnte es notwendig werden, darauf zu achten, dass die Pflegemaßnahmen frühzeitig genug durchgeführt werden, bevor die Besenheide die kritische Höhe überschreitet. Ob jemals in der Lüneburger Heide so große Populationen erreicht werden können, wie sie BAUMANN (1997) in der Porphyrheide bei Halle beschreibt, erscheint aus heutiger Sicht eher unwahrscheinlich, denn der Autor spricht von einer Gesamtpopulation von mehr als 100.000 Individuen.

Für die nahe Zukunft ist geplant, eine detaillierte Untersuchung an der oben angeführten Fangstelle durchzuführen: Transekte mit ca. 100 Lebendfallen sollen zur Aktivitätszeit der Männchen von *E. kollari* ausgebracht werden. Die Fänge in Kombination mit einer Erhebung zahlreicher biotischer und abiotischer Faktoren soll eine Habitatmodellierung ermöglichen, deren Resultate Empfehlungen für Naturschutzmaßnahmen darstellen.

Literatur

- BAUMANN, T. (1997): Populationsökologische und zönotische Untersuchungen von Habitatqualität und Habitatfragmentierung für Spinnenpopulationen auf Trockenrasen am Beispiel von *Eresus cinnaberinus* (Oliv. 1789): 134 S., Berlin.
- BELLMANN, H. (2006): Kosmos Atlas Spinnentiere Europas: 38 – 41, Stuttgart.
- DAHL, F. (1953): Die Tierwelt Deutschlands – 42. Teil: 70 – 75, Jena.
- FINCH, O.-D. (2004): Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Webspinnen (Araneae) (5): 5, Hildesheim.
- FOELIX, R. F. (1992): Biologie der Spinnen; 220 S., Stuttgart.
- KUHK R. / RABELER, W. (1956): *Eresus niger* (Pet.), Araneina auf norddeutschen Zwergstrauchheiden. Natur und Jagd in Niedersachsen, Hannover. 211-214.
- MERKENS, S. (2000): Sandtrockenrasen im norddeutschen Tiefland im West-Ost-Transekt – Gemeinschaftsstruktur, Habitatbindung, Biogeographie, 35 – 38, Osnabrück.
- PLANUNGSGRUPPE FÜR LANDSCHAFTSPFLEGE UND WASSERWIRTSCHAFT, (1995); Pflege- und Entwicklungsplan Lüneburger Heide (6a): 121 f., Anhang: 108 f., o.O.
- REZÁČ M., PEKÁR S., JOHANNESSEN J. (2008): Taxonomic review and phylogenetic analysis of central European *Eresus* species (Araneae: Eresidae). - Zool. Scripta, **37**: 263-287
- SCHMIDT, G. (1992): Interessante Spinnen im Lüneburger Raum – Jahrbuch Naturw. Verein Fstm. Lbg. **39**. Lüneburg



***Eresus kollari* Rossi 1846 (Araneae, Eresidae) calls for heathland
management**

R. H. Krause, J. Buse, A. Matern, B. Schröder, W .Härdtle, T. Assmann
(2011): Journal of Arachnology 39(3):384-392.

Abstract. Northwest Europe's largest heather-dominated sandy habitats are located in the nature reserve Lüneburger Heide, Germany. Yet, even these appear to be losing their ability to support some of their stenotopic species such as the ladybird spider, *Eresus kollari* Rossi 1846, and are thus becoming increasingly important for the preservation of these species. The habitat requirements of this endangered spider species were investigated in order to obtain data which will help stabilize the last remnants of the species' population in northwest Germany. Several heathland habitats were surveyed by pitfall trapping during the mate-search period of the males. Two statistical methods were applied: logistic regression and boosted regression trees (BRT). Both methods showed that three habitat variables are of prime relevance in predicting the occurrence of *E. kollari*: a) thickness of the organic layer (a negative effect), b) soil temperature at a depth of 10 cm, and c) *Calluna* cover in the herb layer (both have positive effect). Our results show that choppering and burning are likely appropriate heathland management measures for the conservation of *E. kollari*. Such measures improve the species' habitat quality by creating a heterogenic (small-scaled) heathland structure with suitable microhabitats. As *Calluna* heathlands show a clear senescence of the dominant heather, it is essential that those habitat patches should be conserved. Further measures, such as transfer experiments, are recommended.

Keywords: Conservation management, habitat modeling, action plan, choppering, burning

INTRODUCTION

The decline of European heathland, semi-natural habitats dominated by the heather species *Calluna vulgaris*, over the last two centuries due to changes in agricultural

use and forestation (Webb 1998), resulted in serious threats for the given habitat types, especially due to fragmentation and reduced habitat quality. Heathlands have thus been designated one of the most endangered habitat types on a European and regional scale (The Council of the European Communities 2004; Webb 1998; Keienburg et al. 2004).

Sandy heathlands do not provide a homogeneous habitat in time and space, because they are largely influenced by the developmental cycle of the dominant plant species *Calluna vulgaris* (Gimingham, 1972). The largest remnants of heather-dominated sandy habitats in northwest Europe have been preserved in the Lüneburger Heide, and are now part of a large nature reserve. Between 1850 and 1960, the proportion of heathland declined from 77% to 21% and today represents less than 5% of the nature reserve (Völksen 1993; Assmann 1999; Keienburg & Prüter 2004). These heathland remnants have enabled the survival of a stenotopic invertebrate fauna. However, a striking decrease in the numbers of certain stenotopic arthropod species has been observed, whereas other stenotopic heathland species still seem to be widespread (Desender et al. 1994; Assmann et al. 2003; Maes & Van Dyck 2005) or relatively stable (Gajdoš & Toft 2000).

Effective conservation of the heathland-specific arthropod species which are declining in the Lüneburger Heide can only be successful if their habitat requirements are understood and appropriate heathland management measures are implemented (Assmann & Janssen 1999). This requires detailed knowledge of the specific microhabitat in which they occur.

Assessment of distribution modeling is an important approach to obtain scientific evidence regarding the habitat preferences of selected species. Several recent studies demonstrated the use of such models to obtain predictors for the occurrence of en-

dangered arthropod species, including potential conservation activities (Binzenhöfer et al. 2005, 2008; Buse et al. 2007; Hein et al. 2007; Matern et al. 2007; Heisswolf et al. 2009).

Here, we study the habitat requirements of the ladybird spider *E. kollari* Rossi 1846 as an example of a stenotopic heathland species declining in number.

The males' conspicuousness has made this spider a well-known species, not only among zoologists. Although the taxonomy and systematics have only recently been clarified by Řezáč et al. (2008), the decrease in numbers of *E. kollari* is well documented (Johannesen & Veith 2001). It is listed on red lists throughout Germany (Platen et al. 1996; Finch 2004).

Eresus kollari and its sibling species *E. sandaliatus* are both well-known across northern Europe. A large-scale governmental conservation project in England involving a comprehensive action plan for *E. sandaliatus* over nearly two decades has proved successful (Hughes et al. 2009).

The aim of our research was to 1.) determine the specific habitat requirements of *E. kollari* and 2.) suggest specific habitat management measures aimed at conserving the last populations of the ladybird spider in northwest Germany. Bell et al. (2001) states that management which is based on only one species is exceptionally justifiable, and he mentions *E. cinnaberinus* (Olivier 1789; a former partial synonym of *E. kollari*) as such an exception in this sense. All in all, our study aims to preserve the last remaining populations of the ladybird spider in northwest Germany.



Figure 1.—The study area in the nature reserve Lüneburger Heide, northwest Germany. In the foreground: heather with small open patches and a pitfall trap (marked by a flag).

METHODS

Study species.—*Eresus kollari* Rossi 1846 belongs to the cribellate spider family Eresidae (Platnick 2011). Male and female spiders of this species spend most of their lives underground in their well camouflaged tube webs. The adults live in a burrow of about 1 cm diameter and a maximum depth of 10 cm. The spider weaves parts of leaves from the surrounding plants into the burrow's roof directly above the ground, making the web almost invisible throughout most of the year. It can only be found during two weeks in May when the females strengthen the threads of the webs to catch prey for their offspring (Baumann 1997).

Males mature at the age of 2.5 years, whereas females mature at three to four years (Baumann 1997). Only males leave the burrow to mate at the end of their lives, (i.e.,

for a period of about two weeks between August and October). In their nuptial dress, they search for females within a diameter of approximately 10 to 12 m. Males and females share precisely the same habitat, and both show a very low dispersal potential (Baumann 1997).

Study area.—The study area (Fig. 1) is situated in the nature reserve Lüneburger Heide about 6 km east of Schneverdingen (53°7'43 N; 09°52'45 E). The nature reserve includes the most extensive heathlands of northwest Germany, covering an area of approximately 5,000 ha. Niemeyer et al. (2007) characterize the climate of the nature reserve as a humid suboceanic type with mean annual precipitation of 811 mm and a mean annual temperature of 8.4 °C. They describe the soil as Pleistocene sandy deposits and nutrient-poor podzols or podzolic soils with a pH_(H₂O) value ranging between 3.2 and 3.6. Old, high heather shrubs covered the whole study site at least from the 1960s to the 1980s (Lütkepohl 1993). Since 2002, the last year in which the heather was mown, management practices have halted (Mertens, pers. comm.).

Our study was carried out in 2007. The study area was subdivided into three parts in which we placed a total of 100 pitfall traps. Part A (100 by 130 m, 60 traps) appears fairly homogenous and consisted mainly of young, low heather plants with open patches, lichens, and moss. Part B, (140 by 200 m, 30 traps) directly adjoining Part A, consisted of older heather, mainly of 50 to 100 cm height, and interspersed with birch trees. Part C (10 traps, 5 in the forest and 5 in the grassland area) 400 m distant from part B was an area of coniferous forest and forest edge with high grass scattered with young trees. All pitfalls were placed in rows, each holding 10 traps.

Sampling and predictor variables.—We applied a stratified random sampling approach to sample species occurrence and environmental data (cf. Hirzel & Guisan 2002). Direct observation of individuals or webs would be the best method to record species occurrence in the field. However, as the webs are difficult to find, we used pitfall trapping instead.

As female and male spiders share exactly the same habitat and stay in their webs during their whole life spans, our data can be applied to both sexes, although our information is only based on capture of males. They only leave their burrows at the end of their lives to search for females in close vicinity of their burrows (Bellmann 1997, Baumann 1997).

From 14 August 2007 to 16 October 2007, during the mate-searching period of the males, we used 100 pitfall traps. Plastic cups 10 cm in diameter were used covered with a piece of netting wire to prevent larger animals from falling in. The traps were filled with a mixture of 50% ethanol, 20% glycerine, and 30% water (modified after Renner 1982) as a preservative. The traps were emptied fortnightly. Nineteen environmental variables were recorded from each trap location. Habitat structure strongly influences the occurrence of spider species (cf. Schwab et al. 2002; Ziesche & Roth, 2008), and we thus selected and analyzed the variables which describe the habitat in terms of temperature, moisture, and structure. The vegetation cover of the dominant vascular plant species in different vegetation layers was estimated within a diameter of 1 m around each trap.

We analyzed vegetation cover in 3 different layers a) 0 – 10 cm, b) 10 – 50 cm, c) > 50 cm, estimating the percentage cover of the main vegetation components like *Calluna vulgaris* and/or *Erica tetralix* as well as grasses, lichens, bare soil, moss, and trees. Additionally, we measured the thickness of the organic layer (cm). We also

collected the data of the temperature of the top soil and the soil at 10 cm depth (°C). Insolation (Lux) and temperature (°C) data were taken separately on 5 September, a sunny day, over midday by means of a photometer and a digital thermometer with a 10 cm long metal rod. We took a spadeful of soil sample of every trap to measure the pH-value ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$), organic matter content (%), and water content (%) of the A-horizon.

Statistical analysis.—To estimate the occurrence probabilities of *E. kollari* depending on environmental predictor variables, we used two different approaches: logistic regression as a standard parametric approach and boosted regression trees (BRT), a promising, non-parametric ensemble forecasting technique (cf. Elith et al. 2008). To achieve the best balanced predictive model, we used P_{fair} as the appropriate classification threshold (according to Schröder & Richter 1999). The threshold P_{fair} ensures that sensitivity (= percentage of correctly predicted presences) and specificity (= percentage of correctly predicted absences) of the model have the same magnitude.

For our logistic regression analysis, we first performed univariate logistic regressions for each of the predictor variables following the approach of Hosmer & Lemeshow (2000). Only predictors with $p < 0.25$ in the univariate logistic regression were considered as potential candidates for multiple regression analysis. The significance in the logistic regression model was assessed using the likelihood ratio test. To assess correlation between predictors, we analyzed their bivariate correlation structure. But none of the potential candidates showed a bivariate correlation stronger than $r_s = 0.553$ (Spearman rank-correlation test). Within the multiple regression model, we also tested the significance of two-way interaction terms and quadratic terms for each of the previously selected predictors. None of the interaction terms and only one of the quadratic terms (moss layer in herbage cover) was significant ($p < 0.05$) but this is not

considered in the final model. From the resulting set of predictors, we deleted those with a significance level of $p > 0.1$ from this model. In a further step, backwards stepwise selection ('fastbw', Harrell 2001) was used to prove the importance of the predictors left in the final model. This method uses the fitted complete model and computes approximate Wald statistics by computing conditional (restricted) maximum likelihood estimates assuming multivariate normality of estimates.

Nagelkerke's R^2 was used for evaluating model calibration. To assess model discrimination and performance, we used the program ROC_AUC provided by Schröder (2006) to calculate the AUC (area under a receiver operating characteristic curve; Swets 1988) and some threshold-dependent criteria such as the correct classification rate and Cohen's kappa. To quantify the total independent contribution of the single predictors considered in the logistic regression, we ran a hierarchical partitioning procedure (MacNally 2000; Heikkinen et al. 2005; Müller et al. 2009; Schröder et al. 2009).

Habitat models run the risk of being overfitted to the training data (Harrell 2001; Steyerberg et al. 2001; von dem Bussche et al. 2008). As independent data were not available to correct for this optimism, we used bootstrapping with 100 replicates to correct the measures of model performance (e.g., Peppler-Lisbach & Schröder 2004; Opper et al. 2004). This method allows almost unbiased estimates of model performance and was found to provide the best estimate of internal validity of predictive logistic regression models (Reineking and Schröder 2003; Schröder 2008).

To compare these results with a more flexible non-parametric approach, we also built boosted regression trees (BRT, see Elith et al. 2008 for details). This approach combines the boosting algorithm (Schapire & Singer 1999) with classification and regression trees (De'ath & Fabricius 2000) leading to a set of several hundreds or thou-

sands of trees in the final model (De'ath 2007). It has the advantage that it allows for an implicit modeling of thresholds as well as interactions between predictors. BRTs were estimated with a tree.complexity of 5 and a learning rate of 0.001. Variable selection was performed in a forward stepwise manner so that only important predictors are considered in the final model. The approach makes it possible to calculate the contributions of all predictors in explaining the variability of the response variable. Model performance in terms of AUC and Nagekerke's R^2_N was evaluated based on tenfold cross-validation.

For both methods, residuals were checked for spatial autocorrelation by calculating global Moran's I (Dormann et al. 2007) and spline correlograms (Bjørnstad & Falck 2001; Schröder 2008)

We carried out the statistical analyses with R 2.7.1 (R Development Core Team 2008). Hierarchical partitioning was conducted using the 'hier.part'-library (version 1.0, MacNally & Walsh 2004), and the 'Hmisc' (version 3.0-12) and 'Design' library (version 2.0-12) (Harrell 2001) were used for the logistic regression procedure. The library 'gbm' (provided by G. Ridgeway, supported by some functions provided by J. Elith and J. Leathwick) was used for boosted regression tree modeling. Response curves of logistic regressions were plotted using the program LR-mesh provided by Rudner (2004). Spatial autocorrelation was checked by applying the library 'spdep' (Bivand 2006).

RESULTS

In total, 95 *E. kollari* specimens, all of which were males, were found in 48 of the 100 pitfalls. In 26 traps, we found only one individual of the studied species, with a maximum of six found in two of the traps. In part A of the study site, spiders fell into 41 of

60 traps. We observed positive spatial autocorrelation in the raw presence-absence data within a 50 m distance from each trap (partial Moran's I statistic standard deviate = 9.119, p-value < 0.001).

Table 1.-Parameter estimates of the multiple logistic regression model explaining the occurrence of *E. kollari* (residual deviance=104.90 on 96 degrees of freedom, null deviance=138.47 on 99 degrees of freedom). Significance values for each coefficient were obtained from Wald tests. Although not significant at $\alpha=0.05$, β_3 was left in the model because of its contribution to the model evaluated with Wald statistics in the stepwise backwards selection of variables.

	<i>Variable</i>	<i>Regression coefficient</i>	<i>SE</i>	<i>Wald Z</i>	<i>p</i>
β_1	Soil temperature at 10 cm depth	0.591	0.226	2.61	0.009
β_2	Thickness of organic layer	-0.360	0.159	-2.27	0.023
β_3	<i>Calluna/Erica</i> cover in herb layer	0.015	0.009	1.71	0.087
β_0	Intercept	-8.420	3.556	-2.37	0.018

Habitat variables related to species presence.-The final logistic regression model considers three predictors with a strong effect on occurrence probability (Table 1). 'Thickness of organic layer' ($R^2_N=0.28$ in a univariate regression, $p<0.001$) had a negative effect on the occurrence probability of *E. kollari*. In contrast, 'soil temperature at 10 cm depth' ($R^2_N=0.22$, $p<0.001$), and '*Calluna* cover in herb layer' ($R^2_N=0.15$, $p<0.01$) both had a positive effect (Fig. 2). At our study site, these varia-

bles covered a large gradient ranging from 12.4 to 17.3 °C in soil temperature and from 0 to 12 cm in the thickness of the organic layer, whereas the height of *Calluna* reached from 8 to 50 cm and its soil coverage from 3 to 100%. Occurrence probabilities of 50% are explained by a minimum soil temperature of 15 °C and a maximum organic layer of 3 cm (Figs 2 and 3).

The final logistic regression model explained a considerable proportion of the overall variance in our dataset ($R^2_N = 0.38$). A first model containing predictors that were associated with the outcome of the final model ($p < 0.25$, according to Hosmer & Lemeshow 2000) explained slightly more variance in our dataset ($R^2_N = 0.44$) but some predictors were removed ('heather in herb layer,' the cover of 'herbage in moss and herb layer,' 'soil temperature on surface,' 'intensity of light on surface') in the stepwise model selection process for the final model.

In order to quantify the independent contribution of the predictor variables considered in both the logistic regression and the BRT model, we conducted a hierarchical partitioning analysis. The results for the logistic regression model show the relatively high influence of the organic layer (44.0%). The independent effect of soil temperature at 10 cm depth was also quite high (35.5%), whereas the cover of heather in the herb layer had an independent effect of 20.5%.

Soil temperature at 10 cm depth (27.6 %) and thickness of the organic layer (22.6 %) best explained the variability of the response variable in the BRT model. Other variables such as soil water content, insolation, heather cover in the herb layer, and proportion of organic matter in the soil contributed between 10.3 and 13.7% to the variability in the response variable (Fig. 3).

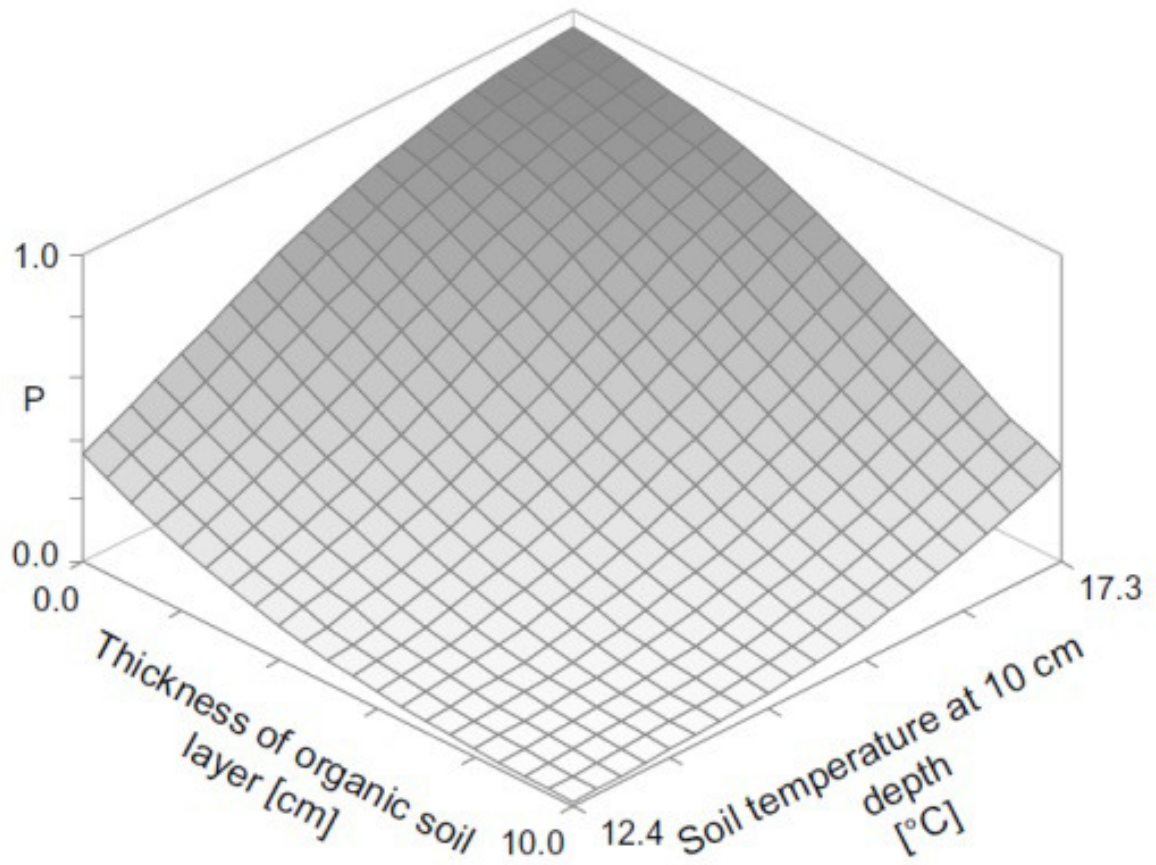


Figure 2.-Bivariate response surface of the two most important predictors in the final logistic regression model (see Table 1). The estimated occurrence probability (P) of *E. kollari* is plotted against the two continuous predictors.

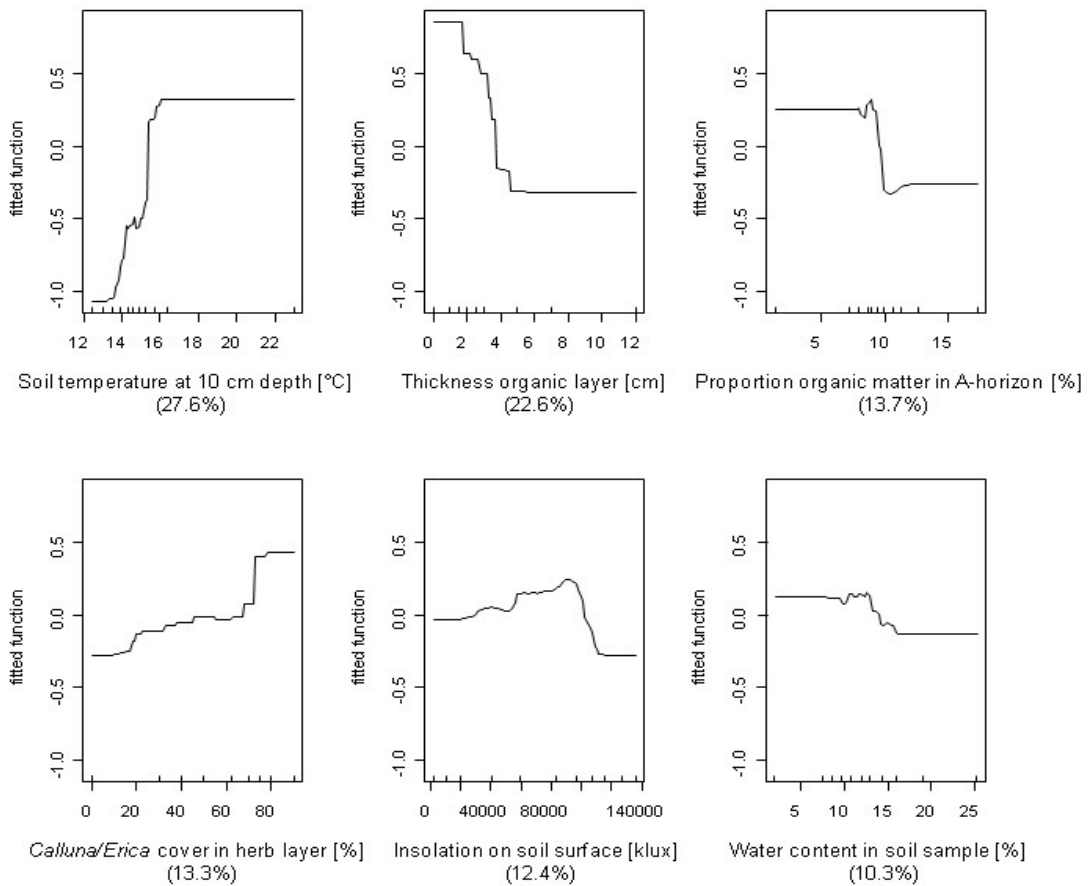


Figure 3.—Univariate response curves of the six most influential variables derived from the BRT model. Soil temperature at 10 cm depth; thickness of organic layer; proportion of organic matter in A-horizon; *Calluna/Erica* cover in herb layer; insolation on soil surface; water content in soil sample. The relative influence of each variable in the model is given in parentheses.

Model performance and validation.—The logistic regression model showed a relatively good discriminative power with an AUC-value of 0.80 (CI_{95%}: 0.72-0.89). Using P_{fair} in the model, we reached a correct classification rate of 75%. The evaluation of Cohen's kappa indicates good predictive power for our final model. Internal validation by bootstrapping revealed only slight overfitting of the final model. Corrected values were $R^2_{\text{N}} = 0.34$ and AUC-value = 0.78, which indicates acceptable discriminative performance. This shows that our model is robust within the study site.

Accordingly, the BRT model reached an AUC = 0.80 and $R^2_N = 0.253$ after tenfold cross-validation and an apparent model performance of AUC = 0.91 (CI_{95%}: 0.85-0.96) and $R^2_N = 0.53$, CCR = 0.81 and kappa = 0.62. Neither the logistic regression (Moran's I statistic standard deviate = 0.068, p-value = 0.473) nor the BRT approach (Moran's I statistic standard deviate = 0.929, p-value = 0.176) showed any residual spatial autocorrelation.

DISCUSSION

Our study describes the ecological demands of this spider species in the last remaining heathland areas in Germany. Our logistic regression model indicates that the occurrence of the species *E. kollari* in the large heathland complex of northwest Germany is influenced primarily by the three habitat variables. Here we discuss the effect of each variable.

(1) There was a negative effect of the thickness of the organic layer. The layer functions as an obstacle to the male's locomotory behavior in the sense of spatial resistance (Duffey 1962). This means that the management measures should strive to maintain a rather thin organic layer of maximum 3 to 4 cm. This is of great importance not only for males, as both sexes have to penetrate the organic layer in order to dig their burrows (Baumann 1997).

(2) The models showed a positive effect of temperature at 10 cm depth, but not at the surface. This is likely due to the fact that the males, like the females, spend nearly all their lives in burrows dug in soil. This variable may affect the occurrence of females rather than males as females prefer higher temperature places for quick development of brood (cf. Klein et al. 2005).

The soil surface temperature fluctuated from trap to trap. This variable was excluded by the automatic model selection procedure for the logistic regression model but had an explanatory power of 12.4% in the boosted regression trees (Fig. 3). Hence, the occurrence of the males during the vagrant period (Baumann 1997) is less influenced by the surface temperature than by the soil temperature deeper in the ground.

(3) Both models demonstrated that 'Calluna cover in the herb layer,' too, has a fairly strong influence (with 13.3% in the BRT-model) on the occurrence of the species. Our models cannot distinguish, however, between the influence of *Calluna* cover in the herb layer and the importance of the moss layer. Other authors have pointed out that *Eresus* prefers wind-protected sites (Wiehle 1953; Bellmann 1997; Baumann 1997). This may explain why *E. kollari* prefers sites on which heather is higher than 10 cm but lower than 50 cm as this vegetation height allows enough wind-shelter, but also sufficient insolation to reach the required temperature at a depth of 10 cm. Hence, *E. kollari* can be considered as a stenotopic thermophilic species of dry heathlands.

Our statistical models revealed habitat variables that can be used to predict the occurrence of *E. kollari* with a correct classification rate ranging from 75 up to 83% and with considerable discriminative power. As we built a predictive distribution model based on presence and absence data from trapping in the field, the circumstances under which AUC could be a misleading performance measure, do not apply to our study (Lobo et al. 2008). Higher AUC scores can likely be obtained by increasing the geographical extent of models (Lobo et al. 2008) because of the larger environmental distances of the absences. Nevertheless, the results of the distribution model presented here are limited to the predictors used and, to some extent, to the location from which the data were obtained. Internal validation revealed only slight overfitting,

but further analysis is necessary to determine whether the model is generally applicable to other regions. In general, both the BRT and the logistic regression model seem to be robust (bootstrapping) within the investigated study site.

As *E. kollari* was not found in 19 of the 60 pitfall traps in the most suitable part of our study site (part A), we assume that it could be possible that it follows the metapopulation dynamics reported from other arthropod stenotopic heathland species (Habel et al. 2007; Assmann & Janssen 1999; Drees et al. 2011). This may also be the reason why our statistical models do not explain more than 38% of the occurrence of *E. kollari* on our study site.

The dispersal power of *E. kollari* is too low to (re-)colonize empty habitat patches (at least under the conditions of the highly fragmented heathland patches in the nature reserve Lüneburger Heide, cf. Eggers et al. 2010). Baumann (1997) proved low dispersal power by marking 1,004 individuals of *Eresus*. Recaptures showed that this species has a very poor dispersal potential as the offspring build their new burrows in close proximity to their mother's web. Baumann's studies on males have shown that spatial resistance is of great importance to these animals; thus males do not move farther than 10 to 12 meters on an average from their own burrows. The farthest distance moved by a single spider was 61 m.

Therefore, both low dispersal power and the spatially structured populations, as indicated by positive spatial autocorrelation within the first 50 m around occurrences, should result in a decline of the species if heathland areas are strongly fragmented. This decline has already been recognized (Platen et al. 1998; Blick et al., in press). Proof of the existence of non-occupied, though suitable patches for an *Eresus* species has already been given by a successful transfer experiment in England with

E. sandaliatus, a sibling species of *E. kollari* (Hughes et al. 2009). This result can be best explained by a metapopulation structure in *E. sandaliatus*.

Conclusions for a sound conservation strategy.—Due to both the spatially structured populations and the probable existence of unoccupied habitat patches, we recommend re-introduction experiments with *E. kollari* to habitat patches which seem to belong to the same type of patches. Monitoring of the re-introduction effort is also strongly recommended.

Three main variables (thickness of the organic layer, soil temperature at 10 cm depth, *Calluna* cover in the herb layer) have been shown to be decisive for the occurrence of the ladybird spider. Based on these variables, we recommend the implementation of an elaborated management plan which guarantees long-term heathland quality (cf. McFerran et al. 1995, and Bell et al. 2001) and can accommodate the habitat requirements of *E. kollari*:

(1) Chopping is a management measure which creates bare soil by removing the above-ground biomass and most parts of the O-layer, with only a thin layer of organic material remaining on the surface (Niemeyer et al. 2007). It promotes the heterogeneity of heathland soil by removing the small ridges and maintaining the micro-relief. Thus, after being chopped, the raw-humus layer would offer a huge variety of suitable combinations of the variables ‘organic layer’ and ‘*Calluna* coverage’ suggested by our habitat model. In part A of our study area, the last heathland management measure, ‘mulch mowing,’ took place in 2002. Mowing, too, seems to be an appropriate measure for the conservation of the *E. kollari* population and probably also for other European *Eresus* species on different sites (Usher 1992; Bell et al. 2001).

(2) We also recommend prescribed burning as it leaves the temperatures at a depth of a few centimeters unchanged so that it cannot harm the spider in its tube webs; the whole process also leaves the micro-relief untouched (McFerran et al. 1995; Niemeyer et al. 2005). The structure after burning might also provide appropriate habitat. However, the raw humus layer required by *E. kollari* will only be restored after several years. Grasses (e.g., *Molinia caerulea*) regenerate after prescribed burning but break down only after the second year (Niemeyer et al. 2005; Härdtle et al. 2009).

Usher (1992) suggests that the habitats of such a rare species as *Eresus kollari* should be managed throughout Europe. As a basic principle, if management measures are not applied in heathlands, it will not be possible to ensure the long-term preservation of this habitat (Usher 1992; Härdtle et al. 2007). For choppers, we recommend that a pattern of strips or a fishbone-structure should be employed in *E. kollari* conservation measures so that the spiders have the chance to move from the untouched colonized habitat patches into the managed areas in order to (re-)colonize empty habitat patches. The measures should be applied at a distance of a maximum of 50 m as well. We would recommend that the strips should be not broader than the machine used, and the patches chosen for choppers should be narrow enough to allow the spider to move over. It is also very important to leave some time (approx. 5 years) after the measures have been carried out for the (re)development of these sites, and to spread the measures cyclically and periodically in space and time.

Our knowledge of the effects of management measures on arthropod fauna is still poor, and long-term studies are only available for ground beetles in the Netherlands (den Boer & van Dijk 1995). These studies report that some endangered species,

typical for heathlands, benefit from burning and choppering (or, in some cases, sod cutting). The only known long-term study of the dynamics of heathland spider species does not refer to the effects of habitat management (Gajdoš & Toft 2000). Only long-term monitoring (over at least 10 years) will be able to show what impact the management measures recommended as a result of our habitat suitability model will have on the endangered spider species *E. kollari*.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to the Verein Naturschutzpark e.V., especially to Dirk Mertens for assisting us with his expert knowledge in the field, and to the Alfred Toepfer Academy (NNA) for permission to collect the samples in the nature reserve. Furthermore, we thank Dr. Thomas Niemeyer, Leuphana University Lueneburg, for fruitful discussions and hints regarding heathland ecology and measures.

LITERATURE CITED

- Assmann, T. 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation* 8(11):1499-1517.
- Assmann, T. & J. Janssen. 1999. The effects of habitat changes on the endangered ground beetle *Carabus nitens* (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Insect Conservation* 3:107-116.
- Assmann, T., W. Dormann, H. Främbs, S. Gürlich, K. Handke, T. Huk, P. Sprick & H. Terlutter. 2003. Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Sandlaufkäfer und Laufkäfer mit Gesamtverzeichnis. *Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen* 23(2):70-95.

- Baumann, T. 1997. Populationsökologische und zönotische Untersuchungen von Habitatqualität und Habitatfragmentierung für Spinnenpopulationen auf Trockenrasen am Beispiel von *Eresus cinnaberinus* (Oliv. 1789). Berlin, Germany. 134 pp.
- Bell, J. R., C. P. Wheeler & W. R. Cullen. 2001. The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities: a review. *Journal of Zoology* 255:377-387.
- Bellmann, H. 1997. Kosmos Atlas Spinnentiere Europas. Kosmos, Stuttgart. 304 pp.
- Binzenhöfer, B., B. Schröder, R. Biedermann, B. Strauss & J. Settele. 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – the example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* 126:247-259.
- Binzenhöfer, B., R. Biedermann, J. Settele & B. Schröder. 2008. Connectivity compensates for low habitat quality and small patch size in the butterfly *Cupido minimus*. *Ecological Research* 23:259-269.
- Bivand, R. 2006. Implementing spatial data analysis software tools. *R. Geography Analysis* 38:23-40.
- Bjørnstad, O.N. & W. Falck. 2001. Nonparametric spatial covariance functions: estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* 8:53-70.
- Blick, T., P. Bliss, R. Droglia, O.-D. Finch, M. Gerisch, A. Haenggi, K.H. Harms, J. Kiechle, C. Komposch, A. Malten, D. Martin, C. Muster, D. Nährig, R. Platen, I. Roedel, P. Sacher, M. Scheidler, A. Schoenhofer, A. Staudt, H. Stumpf & D. Tolke. In press. Rote Liste der Spinnen Deutschlands (Arachnida: Araneae).

- Buse, J., B. Schröder & T. Assmann. 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation* 137:372-381.
- Desender, K., M. Dufrêne & J.P. Maelfait. 1994. Long term dynamics of carabid beetles in Belgium: a preliminary analysis on the influence of changing climate and land use by means of a database covering more than a century. Pp 247-252. *In* Carabid beetles - ecology and evolution. (K. Desender, M. Dufrêne, M. Loreau, M.L. Luff & J.P. Maelfait, eds.). Kluwer, Dordrecht.
- De'ath, G. & K.E. Fabricius. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81:3178-3192.
- De'ath, G. 2007. Boosted trees for ecological modeling and prediction. *Ecology* 88:243-251.
- Den Boer, P.J. & T.S. van Dijk. 1995. Carabid beetles in a changing environment. *Wageningen Agricultural University Papers* 94:1-30.
- Dormann, C.F., J.M. McPherson, M.B. Araújo, R. Bivand, J. Bolliger, G. Carl, R. Davis, A. Hirzel, W. Jetz, W.D. Kissling, I. Kühn, R. Ohlemüller, P.R. Peres-Neto, B. Reineking, B. Schröder, F.M. Schurr & R. Wilson. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data. *Ecography* 30:609–628.
- Drees, C., H. de Vries, W. Härdtle, A. Matern, M. Persigehl & T. Assmann. 2011. Genetic erosion in a stenotopic heathland ground beetle (Coleoptera: Carabidae): a matter of habitat size? *Conservation Genetics* 12:105-117.
- Duffey, E. 1962. A population study of spiders in limestone grassland. *Journal of Animal Ecology* 31:571-599.

- Eggers, B., A. Matern, C. Dress, J. Eggers, W. Härdtle & T. Assmann. 2010. Value of semi-open corridors for simultaneously connecting open wooded habitats: a case study with ground beetles. *Conservation Biology* 24(1):256-266.
- Elith, J., J.R. Leathwick & T. Hastie. 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77:802–813.
- Finch, O.-D. 2004. Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Webspinnen (Araneae). Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 24(5):1–20.
- Gajdoš, P. & S. Toft. 2000. A twenty-year comparison of epigeic spider communities (Araneae) of Danish coastal heath habitats. *Journal of Arachnology* 28:90-96.
- Gimingham, C.H. 1972. *Ecology of heathlands*. Chapman & Hall, London, UK. 266 pp.
- Habel, J.C., T. Schmitt, W. Härdtle, M. Lütkepohl & T. Assmann. 2007. Dynamics in a butterfly-plant-ant system: influence of habitat characteristics on turnover rates of the endangered lycaenid *Maculinea alcon*. *Ecological Entomology* 32:536-543
- Härdtle, W., T. Niemeyer, T. Assmann, H. Meyer & G. von Oheimb. 2007. Can prescribed burning compensate for atmospheric nutrient loads in wet heathlands? *Phytocoenologia* 37:161-174.
- Härdtle, W., O. von Oheimb, A.-K. Gerke, M. Niemeyer, T. Niemeyer, T. Assmann, C. Drees, A. Matern & H. Meyer. 2009. Shifts in N and P Budgets of Heathland Ecosystems: Effects of Management and Atmospheric Inputs. *Edosystems* 12:298-310.
- Harrell, F.E. 2001. *Regression modeling strategies*. Springer, New York. 579 pp.

Heikkinen, R.K., M. Luoto, M. Kuussaari & J. Pöyry. 2005. New insights into butterfly–environment relationships using partitioning methods. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Science* B 272:2203–2210.

Hein, S., J. Voss, H.-J. Poethke & B. Schröder. 2007. Habitat suitability models for the conservation of thermophilic grasshoppers and bush crickets. *Journal of Insect Conservation* 11:221-240.

Heisswolf A, S. Reichmann, H.-J. Poethke, B. Schröder & E. Obermaier. 2009. Habitat quality matters for the distribution of an endangered leaf beetle and its egg parasitoid in a fragmented landscape. *Journal of Insect Conservation* 13:165-175.

Hirzel, A. & A. Guisan. 2002. Which is the optimal strategy for habitat suitability modelling? *Ecological Modelling* 157:331-341.

Hosmer, D.W. & S. Lemeshow. 2000. *Applied logistic regression*. Wiley, New York. 392 pp.

Hughes, I., R. Key, P. Merrett, A. Nicholson & D. Heaver. 2009. The Ladybird Spider in Britain – its history, ecology and conservation. *British Wildlife* 20(3):153-159.

Johannesen, J. & M. Veith. 2001. Population history of *Eresus cinnaberinus* (Araneae: Eresidae) colour variants at a putative species transition. *Heredity* 87:114-124.

Keienburg, T., J. Prüter, W. Härdtle, T. Kaiser, A. Koopmann, A. Melber, F. Niemeyer & S. Schaltegger. 2004. Feuer und Beweidung als Instrumente zur Erhaltung magerer Offenlandschaften in Nordwestdeutschland. *NNA-Berichte* 17(2):3-12.

- Keienburg, T. & J. Prüter. 2004. Conservation and Management of Central European lowland Heathlands. Case study: Lüneburger Heide nature reserve, North-West Germany. Heathguard. The Heathland Centre. Norway. 63 pp.
- Klein, B.A., T.C. Bukowski & L. Aviles. 2005. Male residency and mating patterns in a subsocial spider. *Journal of Arachnology* 33:703-710.
- Kuhk, R. & W. Rabeler. 1956. *Eresus niger* (Pet.), Araneina, auf norddeutschen Zwergstrauchheiden. *Natur und Jagd in Niedersachsen*, Hannover. 211-214.
- Lobo, J. M., A. Jimenez-Valverde & R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17(2):145-151.
- Lütkepohl, M. 1993. Schutz und Erhaltung der Heide. Leitbilder und Methoden der Heidepflege im Wandel des 20. Jahrhunderts am Beispiel des Naturschutzgebietes Lüneburger Heide. *NNA-Berichte* 6(3):10-20.
- MacNally, R. 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between – and reconciliation of – ‚predictive‘ and ‚explanatory‘ models. *Biodiversity and Conservation* 9: 655-671.
- MacNally, R. & C.J. Walsh. 2004. Hierarchical partitioning public-domain software. *Biodiversity and Conservation* 13: 659-660.
- Maes, D. & H. Van Dyck. 2005. Habitat quality and biodiversity indicator performances of a threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. *Biological Conservation* 123:177-187.
- McFerran, D.M., J.H. McAdam & W.I. Montgomery. 1995. The impact of burning and grazing of heathland plants and invertebrates in country Antrim. *Biology and Environmental-Proceedings of the Royal Irish Academy* 95B:1-17.

- Matern, A., C. Drees & M. Kleinwächter. 2007. Habitat modelling for the conservation of the rare ground beetle species *Carabus variolosus* (Cololeoptera, Carabidae) in the riparian zones of headwaters. *Biological Conservation* 136:618-627.
- Müller, J., J. Pöllath, R. Moshhammer & B. Schröder. 2009. Predicting the occurrence of middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data. *Forest Ecology Management* 257:502-509.
- Niemeyer, M., T. Niemeyer, S. Fottner, W. Härdtle & A. Mohamed. 2007. Impact of sod-cutting and choppering on nutrient budgets of dry heathlands. *Biological Conservation* 134:344-353.
- Niemeyer, T., M. Niemeyer, A. Mohamed, S. Fottner & W. Härdtle. 2005. Impact of prescribed burning on the nutrient balance of heathlands with particular reference to nitrogen and phosphorus. *Applied Vegetation Science* 8:183-192.
- Oppel, S., H.M. Schaefer, V. Schmidt. & B. Schröder. 2004. Habitat selection by the pale-headed brush-finch, *Atlapetes pallidiceps*, in southern Ecuador: implications for conservation. *Biological Conservation* 118:33-40.
- Platen, R., T. Blick, P. Sacher & A. Malten. 1996. Rote Liste der Webspinnen Deutschlands (Arachnida: Araneae). *Arachnologische Mitteilungen* 11:5-31.
- Peppler-Lisbach, C. & B. Schröder. 2004. Predicting the species composition of mat-grass communities (Nardetalia) by logistic regression modelling. *Journal of Vegetation Science* 15:623-634.
- Platnick, N.I. 2011. The World Spider Catalog, Version 11.5. The American Museum of Natural History. <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog/INTRO1.html>.

- R Development Core Team (2008). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Reineking, B. & B. Schröder. 2003. Computer-intensive methods in the analysis of species-habitat relationships. Pp. 165-182. *In: Gene Bits und Ökosysteme - Implikationen neuer Technologien für die ökologische Theorie.* (B. Breckling, H. Reuter, A. Mitwollen, eds.). Frankfurt am Main.
- Renner, K. 1982. Coleopterenfänge mit Bodenfallen am Sandstrand der Ostseeküste, ein Beitrag zum Problem der Lockwirkung von Konservierungsmitteln. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen* 5:137–146.
- Řezáč, M., S. Pekár & J. Johannesen. 2008. Taxonomic review and phylogenetic analysis of central European *Eresus* spiders (Araneae: Eresidae). *Zoologica Scripta* 37:263–287.
- Rudner, M. 2004. LR-Mesh - Response surfaces for logistic regression models. Computer program, version 1.0.5. Available from <http://www.uni-oldenburg.de/landeco/21343.html>
- Schapire, R.E. & Y. Singer. 1999. Improved boosting algorithms using confidence-rated predictions. *Mach Learn* 37:297-336.
- Schröder, B. & O. Richter. 1999. Are habitat models transferable in space and time? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 8:195-205.
- Schröder, B. 2006. ROC & AUC-Calculation – evaluating the predictive performance of habitat models. Available from <http://brandenburg.geoecology.uni-potsdam.de/users/schroeder/download.html>
- Schröder, B. 2008. Challenges of species distribution modelling below ground. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171:325-337.

- Schröder, B., B. Strauss, R. Biedermann, B. Binzenhöfer & J. Settele. 2009. Predictive species distribution modelling in butterflies. *In Ecology of butterflies in Europe.* (J. Settele, T.G. Shreeve, M. Konvicka & H. van Dyck, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Schwab, A., D. Dubois, P.M. Fried & P.J. Edwards. 2002. Estimating the biodiversity of hay meadows in north-eastern Switzerland on the basis of vegetation structure. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93:197–209.
- Steyerberg, E.W., M. Eijkemans & J. Habbema. 2001. Application of shrinkage techniques in logistic regression analysis: a case study. *Statistica Neerlandica* 55:76–88.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the Accuracy of Diagnosis Systems. *Science* 240:1285-1293.
- The Council of the European Communities. 2004. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora - Consolidated Text. Office for Official Publications of the European Communities.
- Usher, M.B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. *Biodiversity and Conservation* 1:63-79.
- Völksen, G. 1993. Die Entstehung der Kulturlandschaft „Lüneburger Heide“. *NNA-Berichte* 6(3):4-10.
- von dem Bussche, J., R. Spaar, H. Schmid & B. Schröder. 2008. Modelling the recent and potential future spatial distribution of ring ouzel (*Turdus torquatus*) and blackbird (*T. merula*) in Switzerland. *Journal of Ornithology* 149:529-544.
- Webb, N.R. 1998. The traditional management of European heathlands. *Journal of Applied Ecology* 35:987-990.

Wiehle, H. 1953. Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae) IX: Orthognatha – Cribellatae – Haplogynae – Entelegynae. Pp. 70-75. *In* Die Tierwelt Deutschlands, 42. Teil. (F. Dahl, ed.). VEB Gustav Fischer, Jena.

Ziesche, M. & M. Roth. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: what makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255:738–752.

Appendix

Predictor variables measured from each of the trap locations and univariate logistic regressions against presence/absence of *E. kollari*.

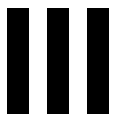
<i>Predictor variables</i>	<i>Unit</i>	<i>coefficient</i>	<i>p</i>	<i>Presences</i>		<i>Absences</i>	
				<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>
Bare soil cover	%	-0.008	0.527	15.70	15.82	15.65	15.00
Heather cover in Moss layer ¹	%	-0.054	0.151	1.48	3.86	4.17	10.87
Lichen cover in Moss layer ¹	%	0.040	0.276	4.25	5.77	2.98	5.72
Moss cover in moss layer ¹	%	-0.008	0.662	5.98	11.21	6.94	10.93
Herbage cover in moss layer ¹	%	-0.019	0.132	8.04	16.99	13.38	17.60
Tree cover in moss layer ¹	%	-0.332	0.815	0	0	1,25	6,77
Heather cover in herb layer ²	%	0.024	0.001	55.73	27.21	35.19	30.65
Herbage cover in herb layer ²	%	-0.020	0.206	4.54	11.80	8.33	16.58
Tree cover in herb layer ²	%	-6.114	0.779	0	0	0.40	2.77
Heather cover in shrub layer ³	%	-0.015	0.266	1.88	12.99	6.25	22.23

<i>Predictor variables</i>	<i>Unit</i>	<i>coefficient</i>	<i>p</i>	<i>Presences</i>		<i>Absences</i>	
				<i>Mean</i>	<i>SD</i>	<i>Mean</i>	<i>SD</i>
Herbage cover in shrub layer ³	%	-0.011	0.672	0.73	5.05	1.44	10.40
tree cover in shrub layer ³	%	-1.578	0.782	0	0	3.07	10.39
Temperature on soil surface	°C	-0.000	0.996	25.86	4.30	25.89	5.29
Soil temperature at 10 cm depth	°C	0.789	0.001	15.11	1.11	14.14	1.10
Insolation on soil surface	kLux	-0.002	0.699	70.89	41.63	74.27	46.45
Water content in soil sample	%	-0.043	0.334	12.15	4.86	13.04	4.38
pH-value	pH	-0.013	0.983	4.20	0.31	4.20	0.37
Thickness of organic layer	Cm	-0.589	0.001	2,12	1.24	4.17	2.70
Proportion of organic matter in A-horizon	%	-0.128	0.150	9.37	1.92	10.06	2.71

¹ Moss layer: up to 10 cm above ground level

² Herb layer: from 10 to 50 cm above ground level

³ Shrub layer: over 50 cm above ground level



Stenotopy and Eurytopy – Distribution models as a tool for estimating niche overlap in two spider species

R. H. KRAUSE, H. v. WEHRDEN; W. HÄRDTLE, A. SCHULDT, T. ASSMANN

(Manuskript)

ABSTRACT

Distribution models are a standard tool of contemporary ecology and conservation biology, but literature on distribution modelling for spiders is sparse. We studied the ecological niches of the eurytopic species *Trochosa terricola* (Lycosidae) and the endangered stenotopic species *Eresus kollari* (Eresidae) by means of comparing their ecological niche overlap. Both species share the same habitat allowing for environmental data to be gathered by pitfall trapping during the locomotive period of *E. kollari*. Two methodological approaches were used to analyse the data: GLM (general linear model) and PCA (principle component analysis). Significant overlap of the two niches was found with the *E. kollari* niche almost forming a subset within that of *T. terricola* which spanned a much wider niche. Statistic modelling indicated that both species follow the 'coexistence principle' rather than the 'competitive exclusion principle'. Moreover, the high number of capture rates revealed that *T. terricola* wanders widely as opposed to following the sit-and-wait hunting strategy. It is recommended that a heathland management strategy should be developed that aims to keep the landscape continuously semi-open. As *E. kollari* may serve as a target species or even an umbrella species, we can assume that both species will benefit from management measures aimed at maintaining a semi-open landscape.

Keywords: habitat modelling, pitfall trapping, niche overlap, hunting strategy, conservation management

INTRODUCTION

Distribution models, which are increasing in popularity, are a standard tool of contemporary biology, especially in ecology and conservation biology (e.g. Guisan &

Zimmermann 2000; 2008; Buse et al. 2007; Kleinwächter & Rickfelder 2007). Numerous studies have been carried out on different organisms, including numerous butterfly and beetle species (cf. Matern 2007; Binzenhöfer et al. 2005). The approach has however only been used for spider species fairly recently (Buchholz 2010; Stenchly 2011). Krause et al. (2011) studied the distribution model of the stenotopic spider *Eresus kollari* Rossi 1846, and call for specific heathland management practices. In most cases, habitat distribution models have been developed for this or similar conservation-based approaches (Bonn & Schröder 2001; Binzenhöfer et al. 2005). However, conservation biology aims to conserve overall biodiversity and not only single species (even if they are highly endangered). Knowledge of the habitat preferences (i.e. the realized ecological niche) of other species in the same habitat are an important prerequisite if management practices are to support habitats or communities and not only single species.

Eresus kollari is a highly specialized inhabitant of heathlands with requirements of a semi-open landscape with both sun-exposed and raw, humus-rich open soils and consequent high soil temperatures with bushy heather-dominated sections (Krause et al. 2011). However, up to now it is unclear whether this model differs from distribution models that have been developed for other spider species in the same landscape. The outcome of modeling approaches dealing with the realized niches of more eurytopic species should show higher variability in their distributions in respect of environmental factors that predict their occurrence. But distribution models also offer the opportunity to test and even quantify whether the realized niches of species show any overlap within the hyperdimensional niche space, in the sense of Hutchinson (1957), which is still a current niche concept (Den Boer 1986; Münkemüller 2009). Distribution models have been used only rarely to determine niche overlaps with en-

vironmental parameters (e.g. Bonn & Schröder 2001), but to our knowledge there is only one study that compared trophic niches (Novak 2010).

Here, we compare the niches of a eurytopic and a stenotopic spider species to ascertain where they differ and where they overlap. Of course, it is not possible to account for all environmental parameters that might determine the occurrence of a given species (cf. Hutchinson 1957; Vandermeer 1972), but the comparison of distribution models of two species may help foster a better understanding of both the ecology of the given organisms and the possible side-effects of conservation efforts in the same habitat. Based on the study for the development of the distribution data of *Eresus kollari*, we developed a habitat distribution model for the eurytopic species *Trochosa terricola* Thorell 1856, which is also the most dominant species in pitfall traps of heathlands in the given region. We chose the most abundant and most stenotopic species to compare the spider antipodes on our study site, since we presume their niches are highly significant. We hypothesized that the distribution models of the stenotopic and the eurytopic species deviate from each other in a way that the latter one shows broader variability in terms of environmental factors that indicate their occurrence. Moreover, we wanted to ascertain whether distribution models help to quantify niche overlap of spider species and which measurements are appropriate for the extremely stenotopic species and/or eurytopic ones.

METHODS

Study species

Trochosa terricola is a nocturnal hunting spider belonging to the cribellate spider family Lycosidae (wolf spider). Data on the habitat preferences of the species are somewhat contradictory: According to Dahl (1927), it is only found on dry sites and it

avoids both dark forests and open habitats but prefers shrubs and light forests. However, Roberts (1996) describes it as being widespread throughout a wide range of habitats with a preference for damp ones, and Bellmann (1997) designates damp to relatively dry and semi-shadowy sites, clearings, edges of forests and dry grasslands as its habitat. Junker et al. (2000) investigated mountain forests for spider assemblages and found that *T. terricola* had its highest peak of occurrence in half tree-sheltered sites. During the day, it can be found mostly under stones, where it stays in self-dug, shallow holes. It is reported to hunt at night by waiting in a shallow hole under stones for its prey (online at Tierdoku.com).

The species *T. terricola* has two main mating and activity periods in June and in September (Syrek & Janusz 1977; Doer & Rauert 1997; Workman 2008), but mature females are found throughout the whole year. The female carries the cocoon until the spiderlings hatch. *T. terricola* can be characterised as a eurytopic species with possible preferences for semi-open habitats.

E. kollari belongs to the cribellate spider family Eresidae. It stays underground for most of its lifespan and only the males wander around at the end of their lives in order to mate (Baumann 1997). A comprehensive characterization of the habitat distribution model was given by Krause et al. (2011).

Study area

The study area is situated in the nature reserve Lüneburger Heide about 6 km east of Schneverdingen (53°7'43 N; 09°52'45 E). The nature reserve includes the largest heathlands of northwest Germany, covering approximately 5,000 ha, and is protected by the European Habitats and Species Directive as a Natura 2000 site. Its climate is humid, suboceanic with mean annual precipitation of 811 mm and a mean annual

temperature of 8.4 °C (Niemeyer et al. 2007). Soils are predominantly nutrient-poor podzols with low pH values of 3.2 - 3.6.

The study area was divided into three habitat parts. Section A (100 by 130 m) was rather homogeneous and consisted mainly of young, low heather plants with open patches, lichens and moss. Directly adjoining Section A, Section B (140 by 200 m) consisted of older heather with a height of mainly 50 to 100 cm and was interspersed with birch trees. Section C was 400 m apart from Section B and was an area of coniferous forest and forest edge with high grass interspersed by young trees.

Sampling variables

In 2007 we applied a stratified random sampling approach to sample species occurrence and environmental data (Hirzel & Guisan 2002). We opted for pitfall traps because they represent the most efficient strategy for capturing ground-dwelling spiders, and especially locomotory spider species (Curtis 1980). Over a period of nine weeks from August to October 2007 we installed 100 pitfall traps in our study site in 10 rows, each with 10 traps, in an area measuring 140 by 800 m, to record presence and absence of the species. The traps were arranged in the three sections of the study site as follows: Section A - 60 traps, Section B - 30 traps, and Section C - 10 traps. They were filled with a mixture of 50% ethanol, 20% glycerol and 30% water (modified after Renner 1982) as a storing agent. The traps were emptied every second week. Nineteen environmental parameters were recorded from each of the 100 trap locations. Habitat structure strongly influences the occurrence of spider species (Schwab et al. 2002; Hein et al. 2007; Ziesche & Roth 2008), and we therefore selected and analysed the parameters describing the habitat in terms of temperature, moisture and structure. Vegetation cover of the dominant vascular plant species in different vegetation layers was estimated within a diameter of 1 m around each trap.

We analysed vegetation cover in 3 different layers, a) 0 – 10 cm, b) 10 – 50 cm, c) > 50 cm, estimating the percentage cover of the main vegetation components, e.g. *Calluna vulgaris* and/or *Erica tetralix* as well as grasses, lichens and bare soil in the moss layer. We also measured the temperature of the top soil and at 10 cm depth. We took soil samples to measure the pH-value, organic matter content, water content of the A-horizon and thickness of the organic layer. Insolation and temperature data were taken separately on sunny days by means of a photometer and a digital thermometer with a 10 cm long metal rod to measure the soil-temperature at 10 cm depth.

Statistical analysis

In order to keep both habitat models comparable we widely adopted approaches from Krause et al. (2011) regarding model reduction and evaluation. We applied only presence/absence data, as they are more robust than abundance data (Bonn & Schröder 2001), and thus contain less noise. We used generalized linear models in order to model the habitat of *T. terricola* and initially performed Spearman correlations of all predictor variables, excluding all predictors with a correlation stronger than 0.7. To further reduce redundancies in the dataset, we processed variance inflation factors of initial models and subsequently excluded all predictors with values > 10. Quadratic terms were not applied, since manual inspection using scatter-plots indicated that gradients were not unimodal. All models were tested for significance using Chi-squared tests and were later validated using the AUC (Area Under the receiver operating characteristic Curve, see Hanley & McNeil 1982).

It has been suggested that models running at an AUC ≥ 0.7 are acceptable and often better (Hosmer & Lemeshow 2000). Since no independent validation dataset was available, we applied a validation procedure by randomly dividing the dataset into two

even parts (50:50, see Steyerberg et al. 2001). We tested for autocorrelation using correlograms based on Moran's I.

In order to compare the niches of both species we used a principal components analysis. We posthoc correlated all predictors onto the model and subsequently removed all non-significant predictors, leaving only significant predictors in the final PCA. However, we have to acknowledge that data on both species is based on the same traps, which hampered a univariate comparison of both species.

RESULTS

In total, 591 specimens of *T. terricola* (245 males and 346 females) were found in 90 of the 100 pitfall traps and it was the most abundant spider species in our study site, whereas *E. kollari* accounted for only 95 captures in 48 traps, all of which were males.

T. terricola had the highest capture rates in Section B of the study site, with a mean of 5.3 individuals per pitfall trap, and it was lowest in Section C (mean rate 3.2).

Table 1. Number of captured individuals and capture rates of *T. terricola* and *E. kollari* by section of the study site.

Species	Total specimens	Section A (60 traps) totally (mean)	Section B (30 traps) totally (mean)	Section C (10 traps) totally (mean)	Occupied pitfall traps
<i>Trochosa terricola</i>	591	354 (5.9)	205 (6.8)	32 (3.2)	90/100
<i>Eresus kollari</i>	92	81 (1.4)	11 (0.4)	0.0 (0.0)	48/100

E. kollari's highest rate was in Section A, with a mean of 1.4 individuals, and its lowest rate was in Section C, where no *E. kollari* was captured (Table 1).

Table 2. P-values and estimates of the three most important occurrence predictors for *T. terricola*.

<i>Variable</i>	<i>Estimate</i>	<i>p</i>
Heather cover in herb layer (Heather50)	0.07109	0.02723*
Water content of the soil (Water content)	0.28700	0.00968**
Top soil temperature (Soil temp.)	0.13262	0.09741

Final significant predictors of *T. terricola* were: a) 'Heath cover in herb layer' at a height of 10 to 50 cm; b) 'Water content of the soil' covering a range from 2.1 to 25.2 %; and c) 'Top soil temperature' from 14.2 to 34.0 °C (Table 2). The latter parameter did not have the same explanatory power of the other two variables, but it demonstrated a higher influence on *T. terricola* than on *E. kollari*.

Explained deviance for *T. terricola* was 22.75 %, with the model being highly significantly different from the Null model (>0.001). AUC of the overall model was 0,86. The obtained PCA-model shows only occupied pitfall traps and the influence of the given variables on both of the two species (Fig. 1).

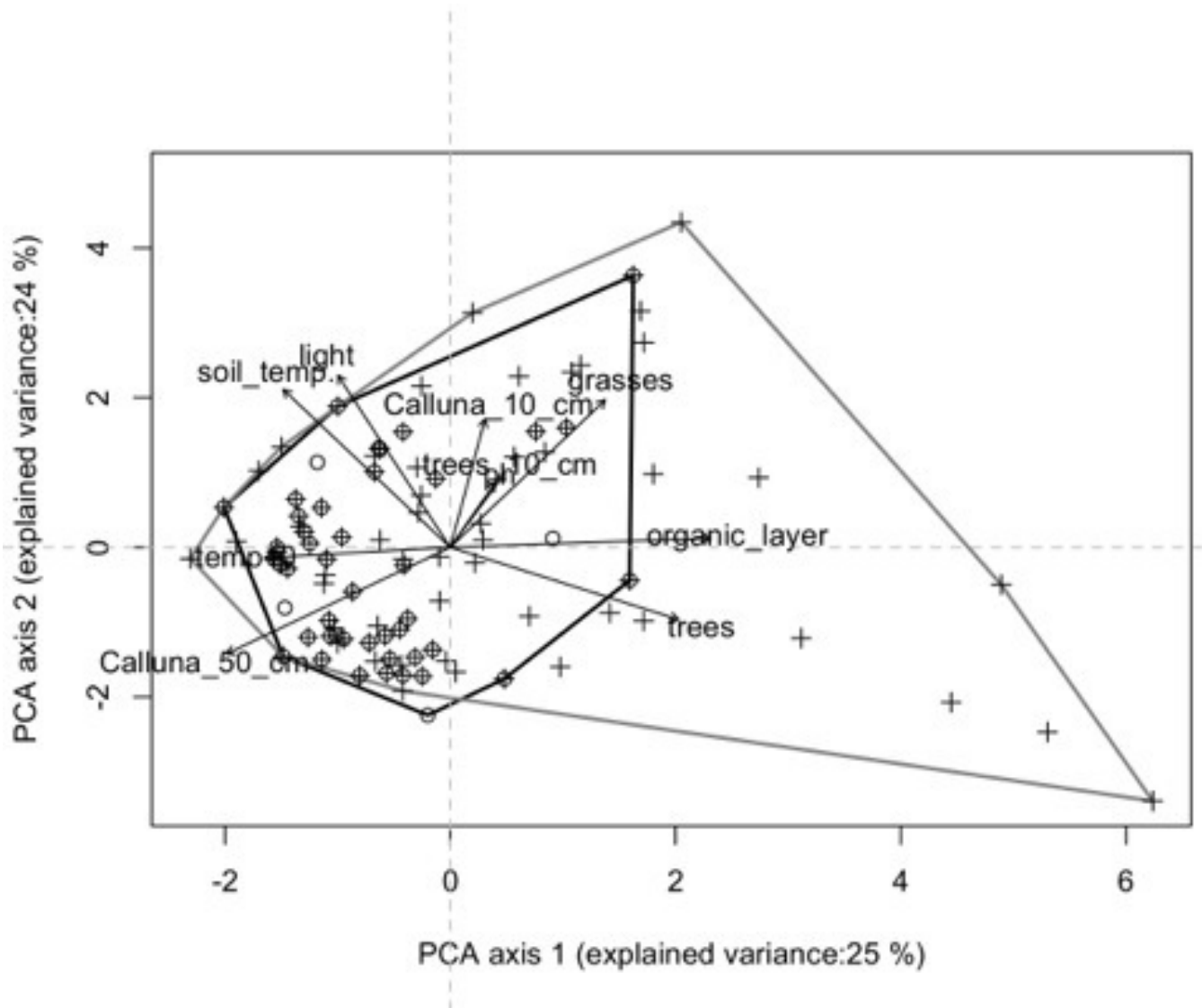


Figure 1. PCA of all occupied traps visualizing the niche of both species. Crosses indicate *Trochosa terricola*, while circles indicate *Eresus kollari*. The larger polygon represents the niche of *Trochosa terricola*, while the smaller one represents the niche of *Eresus kollari*. ('Grasses' refers to 'grasses up to 10cm above ground level')

Table 3. Factor values of the PCA for *Trochosa terricola* and *Eresus kollari*.

<i>T. terricola</i>		
Variable	axis 1	axis 2
Calluna.10.cm ¹	-0.20	0.32
grasses ¹	-0.39	0.33
trees.10cm ¹	-0.14	0.17
Calluna.50cm ²	0.50	-0.13
trees ³	-0.37	-0.34
soil.temp.	0.16	0.56
light	0.04	0.56
temp.10 ⁴	0.34	0.03
pH-value ⁵	-0.08	0.01
organic layer	-0.51	-0.08
<i>E. kollari</i>		
	axis 1	axis 2
Calluna.10.cm ¹	-0.25	-0.41
grasses ¹	-0.48	0.06
Calluna.50cm ²	0.44	0.45
soil.temp.	-0.42	0.41
light	-0.44	0.33
temp10 ⁴	0.04	-0.44
pH-value ⁵	-0.31	-0.34
organic.layer	-0.21	0.19

¹ Moss layer: up to 10 cm above ground level

² Herb layer: from 10 to 50 cm above ground level

³ Shrub layer: over 50 cm above ground level

⁴ Temperature at 10 cm depth

⁵ pH-value of soil sample

The niches overlap widely, but the niche of *T. terricola* shows much greater breadth. Despite the overlap between the combinations of variables in the hyperspace of the PCA-axes, *T. terricola* differs from *E. kollari* in the sense that it shows larger variability in terms of the variables 'coverage of trees' (trees), 'thickness of organic layer' (org. layer), and especially 'coverage of grass in the moss layers' (grasses).

Regarding the other variables 'insolation on the soil surface' (light), 'temperature on soil surface' (soil temp), 'soil temperature at 10cm depth' (temp10), 'heather cover in moss layer up to 10cm' (heather10), and 'heather cover in herb layer up to 50 cm' (heather50), the niches were similar.

DISCUSSION

Our study compares the distribution models of a eurytopic and a stenotopic spider species within the same heathland habitat. As hypothesized, the stenotopic species shows a narrower spectrum of occurrence in terms of the studied environmental factors. Surprisingly, many of the studied environmental factors do not differ between the species (e.g. light on soil, soil temperature, *Calluna*< 10 cm, *Calluna*< 50 cm, trees, pH-value of soil). Only 3 of 9 environmental factors left in the PCA-model can be used to describe the difference of the distribution models of both species. They differ from each other in the sense that the eurytopic species shows a broader range: grasses, organic layer, and trees. Fig. 1 suggests in particular that the stenotopic species behaves as a "subset" of the spectrum of quantities of the environmental factors explaining the distribution of the eurytopic species. Thus, the eurytopic species *T. terricola* has broader amplitude in the multi-dimensional hyperspace of the realized niches than the stenotopic species.

Niche overlap

Our pattern of PCA (Fig. 1) demonstrates where the niches overlap and where they differ. Strong overlaps of the models for different species, such as that found in our study, have also been reported for other pairs of invertebrate species such as ground beetles (Bonn & Schröder 2001). Other studies documented significant differences between pairs of species (e.g. a burnet moth species and a butterfly: Binzenhöfer et al. 2005).

In practical ecological studies it is not possible to study all potential environmental factors that may have an effect on the distribution of a given species (Hutchinson 1957; Vandermeer 1972). Therefore, it is likely that further factors not investigated in our study have the potential to discriminate the ecological niches of our two study species to a greater extent. Such differences have already been postulated for related species (e.g. members of the same genus or convergent forms), and the competitive exclusion principle was widely accepted (Den Boer 1986). However, some field studies indicate that even closely related species can coexist for a long time within the same habitat (also with very similar or identical ecological niches; Novak et al. 2010). Den Boer (1986) suggested therefore to replace the 'competitive exclusion principle' with the so-called 'coexistence principle'. Despite the fact that there is substantial overlap of the two niches, differing partly in terms of their ecological niches (see following paragraphs), the results of the comparison of both distribution models lend more support to the coexistence principle than to the exclusion principle. It is only in more recent years that we have come to understand the coexistence principle to a greater extent. Thus, Münkemüller et al. (2009) found that two competitors can coexist especially in terms of (1) differing in their density regulation, and/or (2) where at least one species shows an over-compensation within the regulation of population

density. Later on, they found that this coexistence occurred over a wide parameter range of density regulation types, and it proved to be a robust approach to model choice, temporal disturbance and spatial structure. It is likely that *T. terricola* and *E. kollari* differ in their population ecology, especially because of their strikingly differing population densities.

Nyffeler & Sterling (1994) found that sympatric and syntopic spiders in the same habitat displayed a food niche overlap of 0.08 to 0.94 with a mean value of 0.57. Jedlicková (1996) compared the spatial niche of two web-weaving spiders that were partly isolated in space, and found that the overlap was low and not significant. Novak et al. (2010) investigated the spatial niches of two web spiders in the same hypogean habitat and found that their spatial niches overlapped greatly. The two investigated species are by no means identical in terms of their niches, but they no doubt share the same habitat.

Implications for the biology of Trochosa terricola

Other authors describe the hunting behavior of *T. terricola* as a sit-and-wait strategy (Dahl 1908; Roberts 1997) and that it leaves its shelter for only a short time in order to capture prey. However, the high capture rates and the high number of occupied pitfall traps (90%) reveal substantial locomotory activity. This behavior could be caused by the males searching for females, since we captured this species in early fall during its second mating period. However, we found a capture rate of almost 60% females, which usually do not search for the other sex. Thus, locomotory activity seems to be a considerable component of the species' behavioral pattern.

Conservation biology

If *Eresus kollari* is chosen as a target species for the heathland management of at least some sites to preserve the last remnants of population(s) of this highly endangered species in northwestern Germany, it may also act as an umbrella species (Simberloff 1998; Betrus et al. 2005). Since the niche of *E. kollari* appears to be subset of the niche of *T. terricola*, we can act on the assumption that both species benefit from management measures aimed at achieving a semi-open heathland landscape. At least for *T. terricola*, habitat management that supports *E. kollari* should not have a negative impact on the occurrence of the dominant species. Since *T. terricola* is the most abundant species in the community we can also suppose that at least the main aspect of community composition will not be seriously affected.

According to Samways (2007), loss of natural habitat and heterogeneity is the prime cause of arthropod extinction. We therefore recommend heathland management as an appropriate means to conserve semi-open landscape and support a high degree of heterogeneity. Particularly advisable are the measures 'prescribed burning', 'mowing', and 'chopping', the last being a measure that removes the ground-biomass and most of the O-layer (Niemeyer et al. 2005; 2007). For all measures it is recommendable to utilize a tessellated pattern or strips spread over time and space (Usher 1992; Härdtle et al. 2007). It is also important to manage an area of sufficient size in our fragmented landscape, as there is a clear relationship between habitat size and stability of assemblage composition (Bonte et al. 2002)

The results of the GLM-model (Table 2) help us understand the occurrence probability of *T. terricola*. Especially the parameters 'heather cover in herb layer' and 'soil temperature' point in the same direction as the parameters found for *E. kollari*. This

provides reason to assume that heathland measurement mentioned above may improve habitats in which they are applied, and presumably enhance the spider community of the area.

CONCLUSIONS

The results of the PCA model revealed that the niches differ only between three variables in the multi-dimensional hyperspace of the realized niches (Hutchinson 1957). Thus, we only found differences at in three variables ('thickness of organic layer', 'coverage of trees', and 'coverage of grasses') (Fig. 1), which provides evidence that not many occurrence parameters of the two species in question are different. This result was not expected, but it helps us understand why a species that is eurytopic is widespread (*T. terricola*) while another (*E. kollari*) shows a specific annidation and is highly endangered because of its lower ecological flexibility.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the Verein Naturschutzparke.V., and especially to Dirk Mertens for assisting us with his expert knowledge in the field, and to the Alfred Toepfer Academy (NNA) for permission to collect the samples in the nature reserve.

LITERATURE CITED

- Baumann, T. 1997. Populationsökologische und zönotische Untersuchungen von Habitatqualität und Habitatfragmentierung für Spinnenpopulationen auf Trockenrasen am Beispiel von *Eresus cinnaberinus* (Oliv. 1789). Berlin, Germany. 134 pp.
- Bellmann, H. 1997. Kosmos Atlas Spinnentiere Europas. Kosmos, Stuttgart. 304 pp.
- Betrus, C.J., Fleishmann, E., Blair, R. B. 2005. Cross-taxonomic potential and spatial transferability of an umbrella species index. *Journal of Environmental Management* 74:79-87.
- Binzenhöfer, B., Schröder, B., Biedermann, R., Strauss, B., Settele, J. 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – the example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* 126:247-259.
- Bonn, A. & Schröder, B. 2001. Habitat models and their transfer for single and multi species groups: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography* 24:483-496.
- Bonte, D., Baert, L., Maelfait J.P. 2002. Spider assemblage structure and stability in a heterogeneous coastal dune system (Belgium). *Journal of Arachnology* 30:331-343.

- Buchholz, S. 2010. Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. *Biodiversity Conservation* 19:2565-2595.
- Buse, J., Schröder, B., Assmann, T. 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biological Conservation* 137:372-381.
- Curtis, D. 1980. Pitfalls in spider community studies. *Journal of Arachnology* 8:271-280.
- Dahl, F. 1908. Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands. *Nova Acta* 87(3):271-276.
- Dahl, F. 1927. Spinnentiere oder Arachnoidea (Araneae) 5. Teil II: Lycosidae. Pp 53-58. *In Die Tierwelt Deutschlands*, 42. Teil. (F. Dahl, ed.). VEB Gustav Fischer, Jena.
- Den Boer, P.J. 1986. The present state of the competitive exclusion principle. *Trends in ecology & evolution* 1:25-28.
- Doer, D. & Rauert, L. 1997: Angaben zur Ökologie und Aktivitätsabundanz der Wolfspinnen (Lycosidae).- *In Projektbericht "Rieselfelder 1997"*. H. Mattes, M. Kreuzels, J. Tumbrinck, C. Sudfeldtand F. Peterskeit. Münster: 74-93.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135, 147–186.
- Hanley J.A. & McNeil, B.J. 1982. The meaning and use of the area under a ROC curve. *Radiology* 143:29–36.
- Härdtle, W., Niemeyer, T., Assmann, T., Meyer, H., von Oheimb, G. 2007. Can prescribed burning compensate for atmospheric nutrient loads in wet heathlands? *Phytocoenologia* 37:161-174.

- Hein, S., Voss, J. Poetke H.-J., Schröder, B. 2007. Habitat suitability models for the conservation of thermophilic grasshoppers and bush crickets—simple or complex? *Journal of Insect Conservation*. 11:221-240.
- Hirzel, A. Guisan, A. 2002. Which is the optimal strategy for habitat suitability modelling? *Ecological Modelling* 157:331-341.
- Hosmer, D.W. & Lemeshow, S. 2000. *Applied logistic regression*. Wiley, New York. 392 pp.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biology* 22:415-427.
- Jedlicková, J. 1996. Niche overlap in two spider species, *Araniella cucurbitina* (Aranea, Araneidae) and *Metellina segmentata* (Aranea, Medtidae). *Biologica Bratislava* 51(5):533-537.
- Junker, E. A., Ratschker, U., Roth, M. 2000. Impacts of silvicultural practice on the ground living-spider community (Arachnida: Araneae) of mixed mountain forests in the Chiemgau Alps (Germany). *Ekologia Bratislava* 19(3):107-117.
- Kleinwaechter, M. & Rickfelder, T. 2007. Habitat models for a riparian carabid beetle: their validity and applicability in the evaluation of river bank management. *Biodiversity and Conservation* 16:3067-3081.
- Krause, R. H., Buse, J., Matern, A., Schröder, B., Härdtle, W., Assmann, T. 2011. *Eresus kollari* Rossi 1846 (Araneae, Eresidae) calls for heathland management. *Journal of Arachnology* 39(3):384-392.
- Matern, A., Drees, C., Kleinwächter, M. 2007. Habitat modelling for the conservation of the rare ground beetle species *Carabus variolosus* (Cololeoptera, Carabidae) in the riparian zones of headwaters. *Biological Conservation* 136:618-627.

- Münkemüller, T., Bugmann, H., Johst, K. 2009. Hutchinson revisited: Patterns of density regulation and the coexistence of strong competitors. *Journal of Theoretical Biology* 259(1):109-117.
- Niemeyer, T., M. Niemeyer, A. Mohamed, S. Fottner & W. Härdtle. 2005. Impact of prescribed burning on the nutrient balance of heathlands with particular reference to nitrogen and phosphorus. *Applied Vegetation Science* 8:183-192.
- Niemeyer, M., Niemeyer, T., Fottner, S., Härdtle, W., Mohamed, A. 2007. Impact of sod-cutting and choppering on nutrient budgets of dry heathlands. *Biological Conservation* 134:344-353.
- Novak, T, Tkavc, T., Kuntner, M., Arnett, A. E., Delakorda, S. L., Perc, M., Janžekovi, F. 2010, Niche partitioning in orb weaving spiders *Meta menardi* and *Metellina merianae* (Tetragnathidae). *Acta Oecologica* 36:522-529.
- Nyffeler, M., Sterling, W. L.. 1994. Comparison of the feeding niche of polyphagous insectivores (Araneae) in a Texas cotton plantation: Estimates of niche breadth and overlap. *Environmental Entomology* 23:1294-1303.
- Renner, K. 1982. Coleopterenfänge mit Bodenfallen am Sandstrand der Ostseeküste, ein Beitrag zum Problem der Lockwirkung von Konservierungsmitteln. *Faunistisch-ökologische Mitteilungen* 5:137–146.
- Roberts, M. J. 1996. *Spiders of Britain and northern Europe*. p 383. Collins, London, UK.
- Samways, M. J. 2007. Insect conservation: A synthetic management approach. *Annual Review of Entomology* 52:465–487.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247-257.

- Schwab, A., Dubois, D., Fried, P. M., Edwards, P. J. 2002. Estimating the biodiversity of hay meadows in north-eastern Switzerland on the basis of vegetation structure. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93:197–209.
- Stenchly, K., Clough; Y., Buchori, D., Tscharntke, T. 2011. Spider web guilds in cocoa agroforestry – comparing tree, plot, and landscape-scale management. *Diversity and Distribution* 17(4):748-756.
- Steyerberg, E. W., Eijkemans, M.J.C., Habbema J.D.F. 2001. Application of shrinkage techniques in logistic regression analysis: a case study. *Statist Neerl* 55:76–88.
- Syrek, D. & Janusz, B. 1977. Spatial structure of populations of spiders *Trochosa terricola* Thorell, 1856, and *Pardosa pullata* (Clerck, 1758). *Ekologia Polska* 25(1):107-113.
- Tierdoku. Online at: <http://tierdoku.com/index.php?title=Erd-Wolfspinne>
- Usher, M. B. 1992. Management and diversity of arthropods in *Calluna* heathland. *Biodiversity and Conservation* 1:63-79.
- Vandermeer, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:107-132.
- Workman, C. 2008. Life cycle and population dynamics of *Trochosa terricola* Thorell (Araneae: Lycosidae) in a Norfolk grass heath. *Ecological Entomology* Vol. 3(4):329-340.
- Ziesche, M. & Roth, M. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: what makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255:738–752.

Veröffentlichungen

1. Arbeit: *Eresus kollari* alte und neue Funde
2. Arbeit: *E. kollari* calls for habitat management
3. Arbeit: Stenotopy and Eurytopy – Distribution models as a tool for estimating niche overlap in two spider species

Außerdem:

1. R.H. Krause (2008) Brauchen auch Spinnen Heidepflege-Maßnahmen? Naturschutz und Naturparke **211**:14-20
2. Ian Hughes et al., Übersetzung R. H. Krause (2010) Die „Marienkäferspinne“ (*Eresus sandaliatus*) in Großbritannien

Lebenslauf

Vorname Rolf Harald
Nachname Krause

Persönliche Daten

Geburtsdatum 18. Juni 1943
Geburtsort Hildesheim/Niedersachsen
Nationalität deutsch
Familienstand verheiratet seit 1970

Ausbildung

2006 – 2011 **Doktorarbeit an der Leuphana Universität Lüneburg**
1973 **Staatsexamen** für das Lehramt an Realschulen in Niedersachsen, Prüfungsabschnitt 3
Seit 1970 Schuldienst in Niedersachsen, Christiani-Realschule Lüneburg
1969 –1970 Pädagogikstudium am Realschullehrerinstitut der Pädagogischen Hochschule Göttingen, Prüfungsabschnitt 2 (Pädagogischer Teil)
1966 – 1969 Studium an den **Universitäten Hamburg und Göttingen**
Abschluss: Staatsexamen für das Lehramt an Realschulen in den Fächern Biologie und Englisch, 1. Prüfungsabschnitt (Fachprüfung)

Berufliche Tätigkeiten

Juli 2008 Pensionierung
Juli 2004 Ausscheiden aus der Lehrtätigkeit an der Schule und am SCHUBZ
Beginn der Freistellungsphase der Altersteilzeit
1994 - 2002 **6 Lehraufträge** im Fach Biologie-Didaktik an der Universität Lüneburg, FB IV
Von 1989 bis 2004 Gründung und Leitung des **Schulbiologie- und UmweltBildungsZentrums (SCHUBZ)** Lüneburg, seit 1996 auf dem Campus der Universität Lüneburg
1982 – 1994 Lehrerausbilder (**Fachseminarleiter**) im Fach Biologie am Staatlichen Ausbildungseminar Buchholz (Nordheide)
Seit 1970 **Schuldienst** in Niedersachsen, Christiani-Realschule Lüneburg
1964-1966 **Wehrdienst**
1964 **Jugenddorf-Christophorus-Schule Elze/Han.** Abitur

Erklärung

Ich versichere, dass ich die eingereichte Dissertation „Spinnen – Habitate - Naturschutz“ selbstständig und ohne unerlaubte Hilfsmittel verfasst habe. Anderer als der von mir angegebenen Hilfsmittel und Schriften habe ich mich nicht bedient. Alle wörtlich und sinngemäß den Schriften anderer Autorinnen und Autoren entnommene Stelle habe ich kenntlich gemacht.

Hiermit erkläre ich, dass die Abhandlung in der gegenwärtigen oder einer anderen Fassung noch keinem anderen Fachbereich vorgelegen hat. Den Inhalt der Dissertation habe ich noch nicht im Rahmen einer anderen akademischen Prüfungsarbeit verwendet.

Lüneburg im Oktober 2011