ResearchGate

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: https://www.researchgate.net/publication/266614159

Die Anpassungen verschiedener Arthropoden (Araneae [Spinnen]; Coleoptera: Carabidae [Laufkäfer]; Collembola [Springschwänze]; Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]) a...

Article *in* Mitteilungen der POLLICHIA · January 2009

CITATION
1

READS
401

5 authors, including:

Michael Thomas Marx
Johannes Gutenberg-Universität Mainz
21 PUBLICATIONS **162** CITATIONS
SEE PROFILE

Peter Decker
Homelab
105 PUBLICATIONS **368** CITATIONS
SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:

Diplopoda of Australia View project

Myriapoda fauna of Germany View project

All content following this page was uploaded by Peter Decker on 08 April 2015.

The user has requested enhancement of the downloaded file.

Mitt. POLLICHIA	**94** (für 2008/2009)	139 – 160	3 Abb.	5 Tab.	Bad Dürkheim 2009

ISSN 0341-9665 (Druckausgabe) ISSN 1866-9891 (CD-ROM)

Michael Thomas **MARX**, Patrick **GUHMANN**, Tanja **LESSEL**,
Peter **DECKER** & Gerhard **EISENBEIS**

Die Anpassungen verschiedener Arthropoden (Araneae [Webspinnen]; Coleoptera: Carabidae [Laufkäfer]; Collembola [Springschwänze]; Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]) an Trockenheit und Überflutung

Kurzfassung

MARX, M.T., GUHMANN, P., LESSEL, T., DECKER, P. & EISENBEIS, G. (2009): Die Anpassungen verschiedener Arthropoden (Araneae [Webspinnen]; Coleoptera: Carabidae [Laufkäfer]; Collembola [Springschwänze]; Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]) an Trockenheit und Überflutung.— Mitt. POLLICHIA, **94**: 139 – 160, 3 Abb., 5 Tab., Bad Dürkheim

In einem Projekt der Johannes Gutenberg-Universität Mainz (Kompetenzzentrum: Überflutung) werden die Auswirkungen von Überflutungen und Trockenheiten auf Bodenarthropoden untersucht. Als Untersuchungsgebiete dienen ein Auwald bei Heidenfahrt/Rhein und der Polder Ingelheim. In diesem Artikel wird eine Übersicht der bisher in den Untersuchungsgebieten gefundenen Arten der Spinnen, Laufkäfer, Springschwänze sowie Tausend- und Hundertfüßer gegeben. Weiterhin werden die verschiedenen Anpassungen und Strategien an Überflutung und Trockenheit der unterschiedlichen Arthropodentaxa vorgestellt.

Abstract

MARX, M.T., GUHMANN, P., LESSEL, T., DECKER, P. & EISENBEIS, G. (2009): Die Anpassungen verschiedener Arthropoden (Araneae [Webspinnen]; Coleoptera: Carabidae [Laufkäfer]; Collembola [Springschwänze]; Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]) an Trockenheit und Überflutung
[Adaptations of different arthropod taxa (Araneae [spiders]; Coleoptera: Carabidae [ground beetles]; Collembola [springtails]; Diplopoda und Chilopoda [millipedes and centipedes]) to drought and inundation].— Mitt. POLLICHIA, **94**: 139 – 160, 3 Fig., 5 Tab., Bad Dürkheim

A project of the Johannes Gutenberg-University of Mainz (Centre of competence: Inundation) deals with the effects of inundation and drought on soil arthropods. The investigation sites are a floodplain close to Heidenfahrt/Rhine and the Polder Ingelheim. This contribution contains a survey about the species composition of spiders, ground beetles, springtails, millipedes and centipedes of the investigation sites. Furthermore the different survival strategies of these arthropod orders under influence of inundation and drought are presented.

Résumé

MARX, M.T., GUHMANN, P., LESSEL, T., DECKER, P. & EISENBEIS, G. (2009): Die Anpassungen verschiedener Arthropoden (Araneae [Webspinnen]; Coleoptera: Carabidae [Laufkäfer]; Collembola [Springschwänze]; Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]) an Trockenheit und Überflutung
[L'adaptation des différentes espèces d'arthropodes (Araneae [araignées]; Coleoptera: Carabidae [coléoptères carabides]; Collembola [collemboles]; Diplopoda und Chilopoda [diplopodes et chilopodes]) à l'aridité et aux inondations].— Mitt. POLLICHIA, **94**: 139 – 160, 3 Pl., 5 Tab., Bad Dürkheim

Dans le cadre d'un projet mené par la Johannes Gutenberg-Universität de Mayence dont le centre de compétence est l'inondation, l'on examiner a les répercussions des inondations et de l'aridité sur les arthropods. Une ripisylve de Heidenfahrt/proche du Rhin ainsi que le polder d'Ingelheim serviront de domaines d'analyses. Un aperçu des espèces d'araignées, de coleoptères carabides, de collemboles, de diplopodes et de chilopodes trouvés jusqu'à présent dans les domaines d'analyses sera présenté dans cet article ainsi que les différentes adaptations et strategies des taxa des arthropodes à l'inondation et à l'aridité.

Abb. 1: Auwald bei Heidenfahrt/Rhein.

1 Einleitung

Auwälder zählen weltweit zu den produktivsten Lebensräumen der Pflanzen- und Tierwelt. Dies hängt in erster Linie mit den besonderen Bedingungen dieser Habitate zusammen, welche einem ständigen Wechsel aus Überflutung und Trockenheit unterliegen. Diese veränderlichen Bedingungen führen zu einer hohen Dynamik der Lebensgemeinschaft. Um hier bestehen zu können, müssen Arthropoden spezielle Anpassungen aufweisen, welche sie dazu befähigen mit diesen „Störungen“ umgehen zu können. Zu diesem Thema wurden in der Vergangenheit die Anpassungen von Arthropoden in Überschwemmungswäldern Amazoniens sehr gut untersucht (Übersicht in ADIS (1992a), JUNK (1997) und ADIS & JUNK (2002)). In einem Gebiet, in dem Hochwasser jedes Jahr, ausgelöst von der Regenzeit, auftritt und der Wasserpegel relativ langsam ansteigt, konnten sich die Tiere seit mehreren Millionen Jahren an diese Bedingungen anpassen. Bei diesen Anpassungen kann man davon ausgehen, dass es sich um „echte“ Adaptationen handelt, welche evolutiv im Laufe der Zeit entstanden sind. Im Gegensatz zu den amazonischen Überschwemmungswäldern sind in Mitteleuropa die Auwälder erst ungefähr seit dem Ende der letzten Eiszeit entstanden. Auch hier zeigen die Arthropoden unterschiedliche Anpassungen an die zum Teil hochdynamischen Bedingungen. Diese Anpassungen sind aber vermutlich nicht evolutiv im Zuge der Besiedlung dieser Habitate entstanden. Hierbei handelt es sich um Prädispositionen, welche bereits vorher ausgeprägt waren, jedoch einen Selektionsvorteil für diese speziellen Lebensräume darstellen (HILDEBRANDT 1997).

Bei den meisten Untersuchungen in mitteleuropäischen Auengebieten wurden die Auswirkungen von Überflutungen auf Arthropoden erforscht. Untersuchungen zu den Auswirkungen von Trockenheit in diesen Habitaten sind eher selten. Dies liegt mit hoher Wahrscheinlichkeit an der Problematik der Definition von Trockenheit in einem hydrologisch geprägten System (MCMAHON & FINLAYSON 2003). HUMPHRIES & BALDWIN (2003) vermuten daher, dass in Zukunft die verschiedenen Bearbeiter den Begriff „Trockenheit“ hydrologisch und für Ihr spezielles Untersuchungsgebiet passend definieren. Dabei sehen MCMAHON & FINLAYSON (2003) die größten Probleme nicht in Trockenheiten im Allgemeinen, sondern in so genannten „Anti-Trockenheiten“. Dies sind Effekte, die sich in einer Veränderung der Saisonalität der Überflutungen eines bestimmten aquatischen Ökosystems ausdrücken. Nach längeren Trockenphasen oder während einer normalen Trockenperiode eines Auwaldes hätte eine aperiodische Überflutung wahrscheinlich katastrophale Auswirkungen auf die Zönose. Aufgrund der anthropogenen Eingriffe in fluviale Systeme wurde die Dynamik in den Auwäldern Mitteleuropas empfindlich gestört. Die Folgen waren Absenkungen des Grundwasserspiegels, was zu einem Ausbleiben natürlicher Überflutungen und somit zur Austrocknung der Auwälder führte (KUNDZEWICZ et al. 2005). Hinzu kommt, aufgrund der Klimaerwärmung, ein Ausbleiben von Niederschlägen, was die Austrocknung der Wälder noch weiter verstärkt. Das Oberrheingebiet gehört laut einer Studie von SCHRÖTER et al. (2005) zu den am stärksten betroffenen Gebieten Deutschlands. Hier muss in Zukunft mit einer erhöhten Austrocknung der Auwald-

Abb. 2: Polder Ingelheim.

habitate gerechnet werden. Andererseits steigt durch häufigere Starkregenereignisse, besonders im Sommer, die Gefahr aperiodischer Überflutungen in dieser Region an. Diese Überflutungen könnten in Verbindung mit der zunehmenden Trockenheit verheerende Auswirkungen auf die Lebensgemeinschaften der verbliebenen Auwälder haben.

Daher wurde an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz ein Projekt (Kompetenzzentrum: Überflutung) ins Leben gerufen, welches sich interdisziplinär mit den Auswirkungen von Flut und Hitze auf diese Region beschäftigt. Ein Teilbereich dieses Projektes behandelt in unterschiedlichen Überschwemmungsgebieten (Auwald bei Heidenfahrt/Rhein (Abb. 1) und Polder Ingelheim (Abb. 2)) die Auswirkungen von Überflutung und Trockenheit auf verschiedene Taxa der Bodenarthropoden. Dazu zählen unter anderem die Laufkäfer, Spinnen, Springschwänze sowie Tausend- und Hundertfüßer. Bei diesen Untersuchungen kommen unterschiedlichste Arbeitsmethoden zum Einsatz. Für diesen Artikel wurden die Ergebnisse aus Bodenbohrungen, Bodenfallen- und Stammeklektorfängen des Auwaldes, sowie Bodenfallenfängen des Polders (Bodenfallen nach BARBER (1931), Stammeklektoren nach BEHRE (1989)) zusammengefasst. Der Auwald wird seit Mai 2005 durchgängig beprobt, während der Polder erst nach seiner Fertigstellung ab Oktober 2006 beprobt werden konnte. Die Bodenbohrungen werden seit August 2002 unregelmäßig nach verschiedenen Extremereignissen und Kontrollbedingungen durchgeführt. Präsentiert wird auch eine vorläufige Artenliste der unterschiedlichen Taxa, in der die Fänge der unterschiedlichen Fangmethoden und Untersuchungsgebiete, sowie einige ökologische Charakteristika der Arten aufgezeigt werden.

In diesem Review soll ein Überblick über die Strategien der unterschiedlichen Taxa bei Überflutung und Trockenheit gegeben werden. Da sich die Anpassungen der unterschiedlichen Arthropodentaxa an die Extremereignisse zum Teil erheblich unterscheiden, wird jedes Taxon separat bearbeitet.

2 Anpassungen der unterschiedlichen Arthropodentaxa an Überflutung und Trockenheit

2.1 Collembola (Springschwänze)

Bei der taxonomischen Gruppe der Collembolen finden sich zahlreiche Anpassungen an das Leben auf oder im Wasser. Dabei werden morphologische, physiologische und verhaltensbiologische Anpassungen beschrieben. Die grundsätzlichen morphologischen Anpassungen der unterschiedlichen Lebensformtypen wurden von MARX (2005) zusammengefasst. Hierunter fallen spezielle Oberflächenstrukturen der Cuticula, die ein Absinken unter die Wasseroberfläche verhindern. Das Grundmuster der Collembolenepicuticula gleicht einem Wabenmuster, welches aus hexagonalen granulären Untereinheiten, den Mikrotuberkeln besteht (EISENBEIS & WICHARD 1985). Diese Grundstruktur kann bei den unterschiedlichen Arten erheblich variieren (LAWRENCE & MASSOUD 1973). Zusätzlich treten neben den Mikrotuberkeln bei einigen Arten größere „warzige“ Erhebungen, welche Makrotuberkel genannt werden, auf.

Abb. 3: Angetriebenes Schwemmgut an einem dem Auwald vorgelagerten Leitwerk bei Heidenfahrt/Rhein.

Im Boden lebende (euedaphische) Lebensformen (*Onychiurus*) besitzen meist eine relativ nackte, unbehaarte Cuticula, deren hydrophobe Eigenschaften durch die Bildung von Makrotuberkeln verstärkt wird (HALE & SMITH 1966). GHIRADELLA & RADIGAN (1974) zeigten bei Anfärbungen der Cuticula von *Tomocerus flavescens* (Tomoceridae) mit „Lanthanum" die Existenz einer hydrophoben Lipidschicht auf der Epicuticula. Diese Art gehört zu den auf der Bodenoberfläche lebenden Formen (epedaphischer Lebensformtyp). Die besondere Zusammensetzung der Oberflächenstruktur in Verbindung mit der hydrophoben Lipidschicht verhilft somit wahrscheinlich zu der Unbenetzbarkeit der Cuticula. Bei Überflutungen entsteht darauf ein dünner Luftfilm, welcher als künstliche Lunge (Plastron) fungiert. Ein Plastron ist ein dünner, filmartiger Luftraum von wenigen μm am Körper oder an und in Körperanhängen unter Wasser (submers) lebender und atmosphärische Luft atmender Spinnen-, Doppelfüßer- und Insektenarten, sowie einiger ihrer Entwicklungsstadien (MESSNER 1988). Diese Strukturen führen bei vielen Collembolenarten zu einer passiven Verdriftung entlang des Spülsaumes von Gewässern. Diese Verdriftung kann auch der Ausbreitung entlang des Gewässers dienen. TROTTMANN (2004) untersuchte in Schwemmgutproben aus dem Rhein die Möglichkeit einer passiven Verdriftung und Verbreitung verschiedener Invertebraten. Dabei fand er auch eine beträchtliche Anzahl an Collembolen, die jedoch nicht auf Artniveau bestimmt wurden. GRIEGEL (2000) konnte im unteren Odertal insgesamt 6 Collembolenarten aus Proben des Spülsaumes und weitere 4 Collembolenarten aus Schwemmsubstrat extrahieren. Dabei fand er einen besonders hohen Anteil von Arten der Gattung *Protaphorura*. In dem Auwald bei Heidenfahrt konnte in einem Leitwerk direkt am Rhein ebenfalls eine hohe Anzahl von *Protaphorura campata* nachgewiesen werden. Das Gebiet wird regelmäßig überflutet, dadurch sammelt sich ein beträchtlicher Anteil an Schwemmgut an den Weiden und Pappeln des Leitwerks (Abb. 3). In dem direkt dahinter gelegenen Hartholzauwald, welcher wesentlich seltener überflutet wird (seit 2002 keine Vollüberflutung mehr!), konnte die Art in den Probenahmen unter Kontrollbedingungen nicht nachgewiesen werden (MARX 2008). Diese Ergebnisse sprechen ebenfalls für die Hypothese einer passiven Verdriftung einiger Arten der Gattung *Protaphorura*. COULSON et al. (2002) und MOORE (2002) beschreiben die Möglichkeit einer passiven Verdriftung verschiedener Collembolenarten über größere geographische Barrieren hinweg bis sogar in verschiedene arktische Gebiete. Hierfür waren die Ergebnisse von COULSON & BIRKEMOE (2000) sehr wichtig, die zeigten, dass einige Arten eine Überlebensspanne von mehr als vier Jahren bei -22°C aufweisen. Eine Verdriftung in gefrorenem Zustand im Packeis wäre somit wahrscheinlich. FRIDRIKSSON (1975) untersuchte eine 1963 durch Vulkanismus neu entstandene Insel an der Südküste Islands. Nach 10 Jahren konnte sie bereits 6 neue Collembolenarten nachweisen. Eine Verdriftung durch die Luft oder im Schlepptau verschiedener Vögel ist in diesem Fall zwar nicht auszuschließen, jedoch hält COULSON et al. (2002) eine passive Verdriftung über den Seeweg als die wahrscheinlichste Möglichkeit für die Besiedlung dieses Habitates durch Collembolen.

Tabelle 1: Die im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Collembola (Springschwänze). Die Auflistung der Arten erfolgte nach SCHULZ et al. (2005) sowie HOPKIN (2007). Die ökologischen Charakterisierungen und Verbreitungsmuster folgen PALISSA (2000) und SCHULZ et al. (2005). Abkürzungen: en = epineustisch (Leben auf dem Wasser), mp = myrmecophil (mit Ameisen vergesellschaftet), xt = xerotolerant, ht = hygrotolerant.

Spezies	Auwald			Polder	Bemerkungen
	Bodenfallen	Stammeklektoren	Bodenbohrung		
Arthropleona					
Brachystomellidae					
Brachystomella parvula (SCHÄFFER, 1896)		x			kosmopolit
Brachystomella sp.		x			
Hypogastruridae					
Ceratophysella bengtssoni (ÅGREN, 1904)	x			x	Europa, en
Ceratophysella denticulata (BAGNALL, 1941)	x			x	paläarktisch, xt
Hypogastrura manubrialis (TULLBERG, 1869)	x				holarktisch
Willemia buddenbrocki HÜTHER, 1959			x		Mitteleuropa
Willemia denisi MILLS, 1932			x		paläarktisch
Willemia sp.			x		
Xenylla boerneri AXELSON, 1905			x		Europa
Xenylla grisea AXELSON, 1900		x			kosmopolit
Xenylla maritima (TULLBERG, 1869)	x	x			paläarktisch
Xenylla sp.		x			
Neanuridae					
Friesea mirabilis (TULLBERG, 1871)			x		holarktisch
Friesea truncata CASSAGNAU, 1958			x		Europa
Neanura muscorum (TEMPLETON, 1835)	x	x	x		kosmopolit
Anurida granaria (NICOLET, 1847)			x		Europa
Micranurida sensillata (GISIN, 1953)			x		Europa
Anurida thalassophila (BAGNALL, 1939)			x		paläarktisch
Micranurida pygmaea BÖRNER, 1901			x		holarktisch
Pseudachorutella asigillata (BÖRNER 1901)	x	x			Europa
Pseudachorutes sp.	x		x		
Odontellidae					
Superodontella lamellifera (AXELSON, 1903)	x		x		kosmopolit
Xenyllodes armatus AXELSON, 1903	x		x		holarktisch
Onychiuridae					
Gruppe: *Onychiurus fimetarius* (LINNAEUS, 1767)			x		paläarktisch
Gruppe: *Protaphorura armata* (TULLBERG, 1867)			x		kosmopolit
Protaphorura bicampata (GISIN, 1956)			x		
Protaphorura campata (GISIN, 1952)			x		paläarktisch
Mesaphorura atlantica (RUSEK, 1979)			x		Mitteleuropa
Mesaphorura florae (SIMON et al., 1994)			x		Europa
Mesaphorura hygrophila (RUSEK, 1971)			x		Europa
Mesaphorura italica (RUSEK, 1971)			x		paläarktisch
Mesaphorura krausbaueri BÖRNER, 1901	x		x		kosmopolit
Mesaphorura macrochaeta RUSEK, 1976			x		kosmopolit
Mesaphorura petterdassi (FJELLBERG, 1988)			x		paläarktisch
Mesaphorura sylvatica (RUSEK, 1971)			x		paläarktisch
Mesaphorura yosii			x		kosmopolit
Mesaphorura sp. (juvenil)			x		
Gruppe: *Mesaphorura krausbaueri*			x		
Gruppe: *Mesaphorura yosii*			x		
Paratullbergia callipygos (BÖRNER, 1902)			x		holarktisch
Stenaphorurella denisi (BAGNALL, 1935)			x		paläarktisch
Stenaphorurella quadrispina (BÖRNER, 1901)			x		Europa
Poduridae					
Podura aquatica Linnaeus, 1758	x			x	holarktisch, en
Cyphoderidae					
Cyphoderus albinus NICOLET, 1842			x		kosmopolit, mp

Tabelle 1: Fortsetzung.

Spezies	Auwald			Polder	Bemerkungen
	Bodenfallen	Stammeklektoren	Bodenbohrung		
Entomobryidae					
Entomobrya corticalis (NICOLET, 1841)		x			Europa
Entomobrya lanuginosa (NICOLET, 1841)				x	paläarktisch
Entomobrya muscorum (NICOLET, 1841)	x	x			paläarktisch
Entomobrya nicoleti (LUBBOCK, 1867)		x			Europa
Entomobrya nivalis (LINNAEUS, 1758)	x	x	x	x	kosmopolit, xt
Lepidocyrtus curvicollis BOURLET, 1839	x		x	x	holarktisch
Lepidocyrtus cyaneus TULLBERG, 1871	x	x	x	x	kosmopolit, xt
Lepidocyrtus lanuginosus (GMELIN, 1788)	x	x	x	x	holarktisch
Lepidocyrtus lignorum (FABRICIUS, 1775)	x	x	x	x	holarktisch
Lepidocyrtus paradoxus UZEL, 1891	x	x		x	holarktisch, xt
Lepidocyrtus violaceus LUBBOCK, 1873	x	x	x	x	holarktisch
Pseudosinella alba (PACKARD, 1873)	x		x		holarktisch
Pseudosinella immaculata (LIE PETTERSEN, 1896)			x		Europa
Seira domestica (NICOLET, 1841)	x		x		Europa
Willowsia buski (LUBBOCK, 1873)		x			holarktisch
Willowsia nigromaculata (LUBBOCK, 1873)	x	x			holarktisch, xt
Heteromurus nitidus (TEMPLETON, 1835)	x		x		holarktisch
Orchesella cincta (LINNAEUS, 1758)	x	x		x	holarktisch, xt
Orchesella villosa (GEOFFROY, 1764)	x	x	x	x	Europa
Isotomidae					
Cryptopygus sphagneticolus (LINNANIEMI, 1912)			x		
Folsomia candida WILLEM, 1902			x		kosmopolit
Folsomia fimetaria (LINNAEUS, 1758)			x		holarktisch
Folsomia fimetaroides (AXELSON, 1903)			x		Europa
Folsomia inoculata STACH, 1947			x		paläarktisch
Folsomia quadrioculata (TULLBERG, 1871)	x		x	x	holarktisch
Folsomia spinosa KSENEMAN, 1936			x		Europa
Folsomia sp.			x		
Folsomides parvulus STACH, 1922			x		kosmopolit
Isotoma riparia NICOLET, 1841				x	Mitteleuropa
Isotoma viridis BOURLET, 1839	x			x	holarktisch
Isotomiella minor (SCHÄFFER, 1896)			x	x	kosmopolit
Isotomodes productus (AXELSON, 1906)			x		kosmopolit
Isotomurus antennalis BAGNALL, 1940				x	Europa
Isotomurus palustris (MÜLLER, 1776)	x		x	x	holarktisch, ht
Isotomurus plumosus BAGNALL, 1940	x			x	Europa
Isotomurus sp. (juvenil)				x	
Parisotoma notabilis SCHÄFFER, 1896	x		x		kosmopolit
Mucrosonia garretti (BAGNALL, 1939)	x				Europa
Proisotoma minuta (TULLBERG, 1871)	x				kosmopolit
Vertagopus arboreus (LINNAEUS, 1758)	x	x			holarktisch
Vertagopus cinereus (NICOLET, 1841)	x	x			Europa
Tomoceridae					
Pogonognathellus flavescens (TULLBERG, 1871)	x	x	x	x	holarktisch
Pogonognathellus longicornis (MÜLLER, 1776)			x	x	paläarktisch
Tomocerus minor (LUBBOCK, 1862)	x		x		holarktisch
Tomocerus vulgaris (TULLBERG, 1871)	x	x	x	x	holarktisch
Neelipleona					
Neelidae					
Megalothorax minimus WILLEM, 1900	x		x		holarktisch
Neelus murinus FOLSOM, 1896	x		x		holarktisch

Tabelle 1: Fortsetzung.

Spezies	Auwald			Polder	Bemerkungen
	Bodenfallen	Stammeklektoren	Bodenbohrung		
Symphypleona					
Sminthurididae					
Sminthurides aquaticus (BOURLET, 1843)	x			x	holarktisch, en
Sminthurides malmgreni (TULLBERG, 1876)	x		x		holarktisch, en
Sminthurides signatus (KRAUSBAUER, 1898)				x	paläarktisch, en
Sphaeridia pumilis (KRAUSBAUER, 1898)	x		x		holarktisch
Stenacidia violacea (REUTER, 1881)		x	x		holarktisch
Arrhopalitidae					
Arrhopalites caecus (TULLBERG, 1871)			x		paläarktisch
Arrhopalites principalis STACH, 1945			x		holarktisch
Katiannidae					
Sminthurinus aureus (LUBBOCK, 1862)	x		x	x	paläarktisch
Sminthurinus elegans (FITCH, 1863)	x		x	x	holarktisch
Sminthurinus niger (LUBBOCK, 1867)	x				paläarktisch
Dicyrtomidae					
Dicyrtoma fusca (LUBBOCK, 1873)	x		x		holarktisch
Dicyrtomina minuta (FABRICIUS, 1783)	x		x		holarktisch
Dicyrtomina ornata (NICOLET, 1842)	x		x		paläarktisch
Ptenothrix atra (LINNAEUS, 1758)	x		x		Europa
Sminthuridae					
Allacma fusca (LINNAEUS, 1758)	x	x	x		holarktisch
Sminthurus nigromaculatus (TULLBERG, 1872)				x	holarktisch
Sminthurus viridis (LINNAEUS, 1758)				x	paläarktisch
Bourletiellidae					
Deuterosminthurus bicinctus (KOCH, 1840)		x		x	paläarktisch
Deuterosminthurus pallipes (BOURLET, 1843)			x		holarktisch

Einige Arbeiten beschäftigten sich mit den Auswirkungen von Überflutungen auf die Collembolengemeinschaften von Auwäldern (RUSSELL 1994, DE HARVENG & LEK 1995, STERZYNSKA & EHRNSBERGER 1999, GRIEGEL 1999, 2000, RUSSELL et al. 2002, 2004, MARX 2005, RUSSELL & GRIEGEL 2006). Dabei ist besonders die Arbeit von RUSSELL et al. (2004) hervorzuheben, in der für verschiedene Untersuchungsstandorte des Oberrheingebietes eine neue ökologische Einteilung der Collembolen anhand ihrer Überflutungsresistenz vorgeschlagen wird. Diese Unterteilung könnte ein sehr nützliches Werkzeug für Ökologen darstellen, welche sich mit der Klassifikation von Lebensgemeinschaften in überschwemmten Gebieten beschäftigen. Jedoch muss noch viel Forschungsarbeit bezüglich verschiedenster Collembolenarten geleistet werden. Weiterhin sollte eine Vergleichbarkeit mit anderen Untersuchungsgebieten hergestellt werden, in denen andere Artengemeinschaften der Collembolen vorherrschen.

Einige morphologische Anpassungen der Collembolen an Überflutungen und das Leben auf der Wasseroberfläche (epineustische Lebensweise) werden bei MARX (2005) zusammengefasst. Dazu gehören beispielsweise Veränderungen verschiedener Segmente des Sprungorgans (Furca), die ein Springen auf der Wasseroberfläche ermöglichen. Einen umfassenden Überblick über die morphologischen Adaptationen der Collembolen an das Leben auf dem Wasser finden sich in PALISSA (2000). In diesem Beitrag werden daher vornehmlich physiologische und verhaltensbiologische Anpassungen bei Überflutungen beschrieben.

Als physiologische Anpassung einiger im Boden lebender Collembolenarten dient eine Stoffwechselumstellung unter sauerstofffreien Bedingungen (Anoxie) (ZINKLER & PLATTHAEUS 1996). Hierbei konnte bei *Folsomia candida* (Isotomidae) ein stark erhöhter Lactatwert nach einer künstlich herbeigeführten Anoxie gemessen werden (ZINKLER 1966, ZINKLER & RÜSSBECK 1986). Weiterhin wurde bei dieser Art ein Anstieg der Herzfrequenz während sauerstoffarmer Zustände (Hypoxia) festgestellt. Der adaptive Wechsel der Blutdruckrate soll den Partialdruck zwischen dem Medium, dem Blut und dem Gewebe aufrechterhalten (PAUL et al. 1997). Mit Hilfe dieser Anpassungen

können Individuen von *Folsomia candida* extrem niedrige Sauerstoff-Partialdrücke von bis zu 50 Torr für die Atmung ausnutzen. Bei *Anurida maritima* (Neanuridae) ist der Wert für den nutzbaren Sauerstoff-Partialdruck sogar noch weitaus niedriger (ZINKLER et al. 1999). Diese Art lebt in der Tidezone und unterliegt hier periodischen Überflutungen durch Ebbe und Flut. Bei Ebbe grasen die Tiere Feinsubstrat wie zum Beispiel Algen und Schwebstoffe von Oberflächen ab. Bei ansteigender Flut sammeln sich die Individuen zu so genannten „Nestern" unter Steinen, um in einer gemeinsamen Luftblase die Flut zu überdauern (JOOSSE 1966). Bei diesen Extrembedingungen ist ein Ausnutzen eines sehr niedrigen Sauerstoff-Partialdruckes (bis zu 7,5 Torr) sehr hilfreich. Der für die Tiere kritische Wert konnte in den Experimenten von ZINKLER et al. (1999) nicht erreicht werden. Jedoch war bei 7,5 Torr schon eine verminderte aber immer noch regulierte Sauerstoffaufnahme zu verzeichnen.

Die Bodenbiozönose von jahresperiodisch trockenliegenden Überschwemmungsfluren der Edertalsperre wurde von TAMM (1982, 1984a) und TAMM et al. (1984) auf gefährdete Spezialistengemeinschaften, oder Zufallsbesiedler aus der direkten Umgebung, untersucht. Dabei konnte für die Edertalsperre eine ähnliche Tierwelt festgestellt werden, wie sie für spät trockenfallende waldfreie Auenbereiche Mitteleuropas typisch ist. Für die Collembolen konnten fünf Arten der Bodenoberfläche determiniert werden (*Isotoma viridis*, *Anurida tullbergi*, *Sminthurides malmgreni*, *Sminthurinus aureus* und *Sminthurus nigromaculatus*), welchen 99,9% aller gefangenen Collembolen zugeordnet werden konnten. Diese Arten zeichnen sich durch das Überdauern einer Überschwemmung im Eistadium aus. Die Jungtiere schlüpfen bereits kurz nach dem Trockenfallen des Untersuchungshabitates aus. Dies wurde durch submers genommene Sedimentproben und einer anschließenden „Ausbrütung" der Collemboleneier im Klimaschrank nachgewiesen (TAMM 1984b, 1986). Auch für die Gattung *Isotomiella* (Isotomidae) konnte ein Überstehen lang anhaltender Überflutungen im Eistadium nachgewiesen werden (GAUER 1997). BLANCQUAERT et al. (1981) beschrieben diesen Effekt bei einigen Kugelspringern (Symphypleona) als Ei-Diapause. Einige Collembolenarten besitzen sogar die Fähigkeit kurzzeitig im Wasser zu überleben (semiaquatische Lebensweise). Dabei wurden bei einigen Arten die embryonale und postembryonale Entwicklung, sowie die erste Häutung unter Wasser nachgewiesen (THIBAUD 1970).

BECK (1972) zeigte für große epigäische Collembolen (Entomobryomorpha) ein Ausweichen der adulten Tiere vor der Flut und ein Massenauftreten am Ufersaum. Dies wurde jedoch bei langsam steigenden Wasserständen im Amazonasgebiet untersucht. Bei schnell ansteigenden Überflutungen können die Collembolen nicht aktiv ausweichen, sondern werden aufgrund der Unbenetzbarkeit der Cuticula passiv verdriftet (HALE & SMITH 1966, GHIRADELLA & RADIGAN 1974, EISENBEIS & WICHARD 1985).

Im Gegensatz zu den Überflutungen existieren nur relativ wenige Arbeiten über Anpassungen von Collembolen an längere Trockenheiten. Dieses Defizit erklärt sich zum einen aus der Lebensweise der meisten Collembolenarten, welche sehr eng mit dem Vorhandensein von Wasser verbunden ist. Zum anderen sind Habitate, welche eine höhere Trockenresistenz der Collembolen voraussetzen, entweder schwer zugänglich, oder nur mit hohem materiellem Aufwand erforschbar. Hierzu zählen zum Beispiel Wüstengebiete oder die Stammregion von Bäumen, die zum Teil sehr hohen Schwankungen bezüglich des verfügbaren Wassers unterliegen.

GREENSLADE (1981) formuliert für die Collembolen in Wüstengebieten folgende fünf Schutzmechanismen gegen Austrocknung. 1. Toleranz gegenüber hohen Temperaturen und Sättigungsdefizite durch morphologische und physiologische Anpassungen. 2. Verminderung der Gefahr einer Austrocknung durch Verhaltensänderungen. 3. Trockenresistente Eier und sehr kurze Lebensdauer. 4. Möglichkeit eines Überstehens schlechter Bedingungen durch Anhydrobiosen und Ökomorphosen. 5. Besiedlung feuchter Reliktflächen in Wüstenhabitaten. Ähnliche Anpassungen gegen Trockenheit sind auch bei Collembolenarten anderer Regionen zu erwarten. Für mitteleuropäische Habitate ist als Anpassung von *Entomobrya nivalis* oder *Orchesella cincta* (beide Entomobryidae) gegen Austrocknung eine verdickte Wachsschicht auf der Cuticula zu nennen. Beide Arten kommen in erhöhten Dichten und über das ganze Jahr hinweg durchgängig auf Bäumen vor (VEGTER 1987, MEIER & ZETTEL 1997, SIMON 2007).

Bei *Isotoma viridis* oder *Isotomurus palustris* (beide Isotomidae) kann man eine höchst erstaunliche Anpassung an Trockenheit feststellen. Die Individuen dieser Arten ziehen sich bei zunehmender Austrocknung des Bodens nach einer intensiven Nahrungsaufnahme in kleine Bodenkavernen zurück und verschließen diese mit Kotballen (MASSOUD et al. 1968, POINSOT 1970, 1971, PALISSA 2000). Hier können sie in einem lethargischen Zustand, welcher Anhydrobiose genannt wird, die Trockenheit überstehen. Der Vorteil des anhydrobiotischen Zustandes liegt wahrscheinlich in der verminderten Verdunstung durch die Bewegungslosigkeit. Bei zu starker Austrocknung sterben die Tiere jedoch ebenfalls ab (MASSOUD et al 1968, POINSOT 1970, 1971). Der anhydrobiotische Zustand verhilft den Tieren nicht nur zu einer besseren Toleranz gegenüber höheren Temperaturen, sondern auch gegenüber sehr tiefen Temperaturen (BELGNAOUI & BARRA 1989, POINSOT-BALAGUER & BARRA 1991). Mittlerweile ist anerkannt, dass die Präadaptationen gegen Trockenheit und extreme Kälte gleichen Ursprungs sind und sich nicht getrennt voneinander entwickelt haben (POINSOT-BALAGUER & BARRA 1983, BLOCK 1996, WOR-

LAND et al. 1998, HOLMSTRUP et al. 2002). Ein beeindruckendes Beispiel dafür liefert HINTON (1960). Er untersuchte Larven der Art *Polypedilum vanderplanki* (Chironomidae, Diptera) auf deren Kälteresistenz. Dabei konnte er die Tiere im anhydrobiotischen Zustand auf bis zu -270°C herunterkühlen, obwohl diese Art aufgrund ihrer Verbreitung eigentlich niemals Minustemperaturen ertragen muss.

Veränderte klimatische Verhältnisse können auch starke morphologische Modifikationen einiger Collembolenarten zur Folge haben. Bei *Isotomurus palustris* konnte CASSAGNAU (1971) infolge ungünstiger Feuchtebedingungen den Verlust der Bothriotrichen und eine Verkürzung der abdominalen Macrochaeten feststellen. Diese Veränderungen werden Ökomorphosen genannt. Als Ursache für die Entstehung von Ökomorphosen nimmt PALISSA (2000) allgemein ungünstige hygrothermale Bedingungen an.

Die Trockenresistenz der Collembolenart *Folsomia candida* wurde in näherer Vergangenheit relativ gut untersucht, da diese Art aufgrund der parthenogenetischen (ungeschlechtlichen) Vermehrung eine sehr wichtige Rolle in ökotoxikologischen Studien einnimmt (HOPKIN 1997, FOUNTAIN & HOPKIN 2005). In einem Experiment von SJURSEN et al. (2001) wurden Individuen von *Folsomia candida* verschiedenen Trockenheitsintensitäten ausgesetzt. Hierbei zeigten sich bei einem Versuchsansatz mit einer kurzen vorinduzierten Trockenheit eine höhere Überlebensrate sowie eine längere Aktivitätsphase der Tiere. Bei der physiologischen Auswertung dieses Ansatzes wurden verringerte Myo-Inositol-Werte bei stark angestiegenen Trehalose-Werten gemessen. Dies deutet auf die Fähigkeit dieser Art hin, sich langsam an steigende Trockenbedingungen anpassen zu können. Bei einer schnell und lange induzierten Trockenheit verfielen die Tiere sofort in einen anhydrobiotischen Zustand bei einer deutlich verminderten Überlebensrate. Extreme und langanhaltende Trockenheiten in natürlichen Habitaten stellen somit vermutlich einen stärkeren physiologischen Stress für die Collembolen dar, als periodische oder aperiodische Überflutungen. Außerdem wird die Aktivität der Collembolen aufgrund der verminderten Überlebensrate im Boden nachhaltig gestört, was zu deutlich verminderten Dekompositionsraten im Bodenökosystem führt. PFLUG & WOLTERS (2001) untersuchten diese Effekte in einem Freilandexperiment und fanden zusätzlich deutliche Verminderungen in der Abundanz und des Artenreichtums der Collembolensynusie. Ähnliche Ergebnisse bezüglich des Artenreichtums und der Dichte der Collembolen konnten ebenfalls in dem Auwaldgebiet bei Heidenfahrt festgestellt werden (MARX 2008).

Als eine weitere Anpassung an die Trockenheit könnte bei *Protaphorura armata* (Onychiuridae) eine trockeninduzierte signifikante Änderung der Zusammensetzung von Phospholipiden der Membran wirken (SJURSEN & HOLMSTRUP 2004). HOLMSTRUP et al. (2002) zeigten in verschiedenen Experimenten ähnliche physiologische Modifikationen bei *Folsomia candida*, die damit Effekten der veränderten Feuchtigkeitskonzentration und des veränderten Wasserpotentials in dehydrierten Individuen entgegenwirken konnte. Die Wichtigkeit der cuticulären Permeabilität, Osmolytproduktion und spezifischen Körpergröße für die Resistenz gegen Austrocknung wird von KAERSGAARD et al. (2004) hervorgehoben. Jedoch verweisen BAYLEY & HOLMSTRUP (1999) auf die Notwendigkeit weiterer physiologischer Forschungen im Bezug auf die Trockenresistenz der Collembolen.

2.2 Carabidae (Laufkäfer)

Bereits seit Mitte der 60er Jahre werden Untersuchungen über die Auswirkungen von Überflutung auf die Laufkäferfauna durchgeführt. Dabei wurden sie in dynamischen Lebensräumen beobachtet, welche häufig periodischen und aperiodischen Überflutungen ausgesetzt sind (BONN & HELLING 1997, LUDEWIG 1999, WOHLGEMUTH- VON REICHE & GRUBE 1999, ARMBRUSTER 2002, BONN et al. 2002). Aufgrund ihrer Lebensweise, als epigäische Prädatoren, besitzen sie gut ausgebildete Laufbeine und sind größtenteils auch zum Flug befähigt. Durch diese hohe Mobilität wurde bei Einsetzen von Überflutungen eine aktive Migration beobachtet, welche entweder durch weglaufen oder wegfliegen erfolgte (SIEPE 1989, BONN & KLEINWÄCHTER 1999, SPANG 1999). Es konnten sowohl vertikale als auch horizontale Migrationsaktivitäten vor und nach Flutereignissen nachgewiesen werden (ARMBRUSTER & REICH 2001, ROTHENBÜCHER & SCHAEFER 2006).

Weitere Anpassungen an überflutete Lebensräume konnte SIEPE (1989) feststellen, welcher zeigte, dass einige Laufkäferarten zum Schwimmen und Tauchen in der Lage sind. Die Art *Carabus clathratus* jagt ihre Beute beispielsweise aktiv unter Wasser (STURANI 1962, THIELE 1977). Auch weisen Laufkäfer häufig eine gewisse Submersionstoleranz (Fähigkeit eine bestimmte Zeit unter Wasser zu überleben) auf (HILDEBRANDT & HANDKE 1997). Bei Untersuchungen von LEHMANN (1965), welcher sich mit dem Entwicklungszyklus der Laufkäfer befasste, konnte in Uferbereichen von Flüssen ein deutlicher Anstieg von Frühjahrsbrütern erfasst werden. Sie pflanzen sich weitgehend in der Zeit mit der geringsten Überflutungshäufigkeit, im Frühling, fort und überwintern als Imago, während die Herbstbrüter im Larvenstadium überwintern müssen. Da die meisten Hochwässer im Winterhalbjahr auftreten, bietet dies einen Selektionsvorteil für die Frühjahrsbrüter (THIELE 1977), da Imagines Überflutungsereignisse eher überleben, während die im Boden aktiven Larven sehr empfindlich auf Feuchtigkeit reagieren und eher absterben (FUELLHAAS 1998).

Tabelle 2: Die im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen Laufkäfer (Carabidae) in alphabetischer Reihenfolge. Die ökologischen Charakterisierungen folgen BARNDT et al. (1991), WACHMANN et al. (1995) und FREUDE et al. (2004). Abkürzungen: e = eurytop, s = stenotop; h = hygrophil; m = mesophil, x = xerophil; W = Waldart, O = Offenlandart, U = ubiquitäre Art; ma = macropter (flugfähig), bra = brachypter (flugunfähig), di = dimorph/polymorph (potentiell flugfähig).

Spezies	**Auwald**		**Polder**	**Ökologische Charakterisierung**
	Boden-fallen	**Stamm-eklektoren**		
Agonum fuliginosum (PANZER, 1809)	x			e, h, W
Agonum lugens (DUFT., 1812)	x	x		s, h, W, ma
Agonum marginatum (L., 1758)			x	e, h, O,
Agonum micans (NICOL., 1822)	x			s, h, O, ma
Amara aenea (DEGEER, 1774)	x		x	e, x, O, ma
Amara apricaria (PAYK., 1790)			x	e, x, O, ma
Amara bifrons (GYLL., 1810)			x	e, x, O
Amara eurynota (PANZ., 1797)	x	x	x	e, x, O, ma
Anchonemus dorsalis (PONT., 1763)	x		x	e, x, O, ma
Asaphidion austriacum SCHWEIG., 1975	x	x		e, h, O, ma
Badister bullatus (SCHRK., 1798)	x		x	e, h, W, ma
Badister sodalis (DUFT., 1812)	x			h, W
Bembidion dentellum (THUNB., 1787)	x			e, h, ma
Bembidion obliquum STURM, 1825	x			e, h, ma
Bembidion obtusum SERV., 1821	x		x	x, O, di
Bembidion properans (STEPH., 1828)	x		x	h, O, di
Bembidion punctulatum (DRAPIEZ, 1821)	x			s, h
Bembidion quadrimaculatum (L., 1761)	x		x	e, x, O, ma
Bembidion varium (OL., 1795)		x		e, h, ma
Brachinus explodens DUFT., 1812			x	e, m, O
Bradycellus harpalinus (SERV., 1821)			x	e, h, di
Calathus ambiguus (PAYK., 1790)			x	x, O, ma
Calathus melanocephalus (L., 1758)			x	x, O, di
Calosoma inquisitor (L., 1758)	x	x		e, m, W
Carabus granulatus (L., 1758)	x			e, h, W,
Carabus monilis F., 1792	x			e, m, W, bra
Carabus nemoralis MÜLL., 1764	x	x	x	e, m, U, bra
Carabus purpurascens F., 1787	x	x	x	m, W, bra
Carabus ullrichii GERM., 1824	x			m, O, bra
Cicindela campestris (L., 1758)			x	e, x, O
Clivina fossor (L., 1758)	x			e, h, O, di
Dromius agilis (F., 1787)		x		s, m, W, ma
Dromius quadrimaculatus (L., 1758)		x		s, m, W, ma
Elaphrus riparius (L., 1758)	x			s, h, O, ma
Harpalus affinis (SCHRK., 1781)	x		x	e, x, U, ma
Harpalus distinguendes (DUFT., 1812)	x		x	s, x, O, ma
Harpalus latus (L., 1758)	x			e, m, O, ma
Harpalus rubripes (DUFT., 1812)	x			e, x, ma
Harpalus rufipes (DEGEER, 1774)	x		x	x, U, ma
Harpalus smaragdinus (DUFT., 1812)			x	x, O, ma
Harpalus tardus (PANZ., 1797)	x			e, x, O, ma
Leistus ferrugineus (L., 1758)	x			e, x, O, bra
Leistus rufomarginatus (DUFT., 1812)	x			e, h, W, ma
Limodromus assimilis (PAYK., 1790)	x	x		e, h, W, ma
Loricera pilicornis (F., 1775)	x			e, h, O, ma
Microlestes maurus (STURM, 1827)			x	e, x, O, di
Microlestes minutulus (GOEZE, 1777)	x		x	x, ma
Nebria brevicollis (F., 1792)	x	x	x	e, h, W, ma
Notiophilus aesthuans MOTSCH., 1864	x		x	s, x,
Notiophilus biguttatus (F., 1779)	x	x	x	h, W, di
Notiophilus palustris (DUFT., 1812)	x			h, W, di
Ocys harpaloides (SERV., 1821)	x	x	x	h, W
Ophonus azureus (F., 1775)			x	e, O
Ophonus laticollis (MNNH., 1825)	x		x	X, O
Ophonus puncticeps (STEPH., 1828)	x			x, O
Ophonus rufibarbis (F., 1792)	x			e, x, O
Oxypselaphus obscurus (HBST., 1784)	x			e, h, di
Panagaeus bipustulatus (F., 1775)	x			x, O, ma
Patrobus atrorufus (STRÖM., 1768)	x			e, h, W, di
Philorhizus melanocephalus DEJ., 1825		x		e, m, O
Poecilus cupreus (L., 1758)	x	x	x	e, h, ma
Pterostichus anthracinus (ILL., 1798)	x			e, h, W
Pterostichus melanarius (ILL., 1798)	x	x	x	e, h, O, di
Pterostichus minor (GYLL., 1827)	x			h, W, di
Pterostichus oblongopunctatus (F., 1787)	x			h, W
Pterostichus strenuus (PANZ., 1797)	x	x		e, h, W
Stomis pumicatus (PANZ., 1796)	x	x		e, h, W
Trechus obtusus ER., 1837		x		e, h, W
Trechus quadristriatus (SCHRK., 1781)	x		x	e, x, O, ma

Im Gegensatz zu unseren Breiten, in denen natürliche Überflutungen eher kurzzeitig sind, dauern in den Tropen die Überflutungen bis zu mehrere Monate an. Untersuchungen von ADIS (1992a) zeigen, dass die Laufkäfer dieser bis zu 6 Monate überfluteten Wälder fast ausschließlich flugfähig sind, jedoch eine Vertikalmigration bei Überflutung vorziehen. Dies hängt damit zusammen, dass die Wege zur Überbrückung der Überflutungsflächen sehr weit sind. Als weitere Strategie konnte er einen, an die Flut angepassten Entwicklungszyklus beschreiben. Während die Fortpflanzung am Boden in Trockenzeiten stattfindet, schlüpfen die jungen Tiere kurz vor der Flut und ziehen sich bei Auftreten dieser auf die angrenzenden Bäume zurück. Dieser Entwicklungszyklus konnte bei Arten beobachtet werden, welche nicht durch Migration entkommen. Der Fortpflanzungszyklus weist eine Synchronisation mit den vorkommenden periodischen Überflutungen auf. Bei weiteren Untersuchungen in Brasilien von ZERM & ADIS (2002) wurden in Überschwemmungswäldern auch Laufkäferarten entdeckt, welche aufgrund ihrer verkümmerten Flügel flugunfähig waren. Sie fanden heraus, dass sich diese Flugunfähigkeit in einem evolutiven Prozess entwickelte, welcher durch die Stabilität dieser Habitate begünstigt wurde. Sie konnten sowohl in Amazonien, als auch in Europa eine deutlich niedrigere Diversität der Laufkäferfauna in Auwäldern feststellen, jedoch weisen die dort angesiedelten Arten einen hohen Spezialisierungsgrad auf.

Alle Untersuchungen im Bezug auf die Auswirkungen von Trockenheit auf die Laufkäferfauna Mitteleuropas konnten bisher keine speziellen Anpassungen an dieses Extremereignis aufdecken. MÜLLER-MOTZFELD (2004) beschäftigte sich mit xerophilen Laufkäferarten in Deutschland. Er wollte feststellen, ob die xerophilen Arten wirklich Wärme und Trockenheit bevorzugen, oder ob sie diese Umweltbedingungen nur besser tolerieren können als andere Arten. Laufkäfer müssen an extrem trockenen Standorten in der Lage sein ihren Wasserbedarf zu decken und mit den vorherrschenden Bedingungen umgehen können. So finden sich in trockeneren Habitaten hauptsächlich Herbstbrüter, was aufgrund der Empfindlichkeit der Larven gegenüber Austrocknung einen Vorteil bietet (MÜLLER-MOTZFELD 2004). Jedoch konnte er bei seiner Arbeit nur Vermutungen anstellen, da die aus Freilanderhebungen gezogenen Schlussfolgerungen keine eindeutigen Aussagen zuließen.

Untersuchungen von BONN et al. (2002) zeigen, dass bei einer Veränderung eines Habitates von feucht zu trocken auch eine Verschiebung der Arten auftritt. Auch THIELE & WEISS (1976) untersuchten die Folgen der Austrocknung eines Waldes anhand einer Bestandsentwicklung von Carabiden. Sie konnten einen deutlichen Rückgang hygrophiler Arten und einen Anstieg xerophiler Arten nachweisen. Die Auswirkungen von Trockenheit auf Insekten und Pflanzen wurden in einer großen Studie in England untersucht (MORECROFT et al. 2002). Die hier präsentierten Ergebnisse beziehen sich auf einen extrem heißen und trockenen Sommer im Jahr 1995. Bei den Schmetterlingen konnte eine große Veränderung in der Artzusammensetzung ermittelt werden. MORECROFT et al. (2002) konnten zeigen, dass mehr Arten aus südlicheren Regionen auftraten, mit einem gleichzeitigen Rückgang an Arten mit niedrigerer Temperaturpräferenz. Auch bei den Laufkäfern konnte er einen Trend in Richtung trockenliebender Arten feststellen. Gleichzeitig wurde ein Abfall an Arten registriert, die Feuchtigkeit und Kälte bevorzugen. Für die Zukunft lässt sich sagen, dass Untersuchungen über die direkten Auswirkungen von Trockenheit auf die Laufkäfer aufgrund der zunehmenden Klimaerwärmung immer mehr von Bedeutung sein werden.

2.3 Araneae (Webspinnen)

In Mitteleuropa zählen die vom Überflutungsregime geprägten Auwälder zu den von Webspinnen am arten- und individuenreichsten besiedelten Lebensräumen. Die hohe strukturelle Vielfalt der Flussauen bietet den, in strikt definierten Mikrohabitaten lebenden, Spinnen ein weites Spektrum an ökologischen Lizenzen. Als limitierende Faktoren gelten physikalische Bedingungen wie z.B. Temperatur, Licht, Feuchte, Wind und Lichtintensität, sowie die biologischen Faktoren Vegetation, Nahrungsverfügbarkeit, Konkurrenz und Feinddruck. Die Vegetation lässt sich in die vier Straten Bodenzone, Krautzone, Buschzone sowie Baum-/ Kronenzone unterteilen (DUFFEY 1966). Jede Zone weist ihr eigenes Mikroklima, Rückzugsmöglichkeiten und ein unterschiedliches Beuteschema auf. Neben der unterschiedlichen räumlichen Verteilung der Spinnenarten, tragen verschiedene Fortpflanzungs- und Aktivitätsperioden zur ökologischen Separation bei. Durch Hauptaktivitätsphasen zu unterschiedlichen Jahres- und Tageszeiten, sind viele Spezies in der Lage, das gleiche Mikrohabitat zu nutzen (FOELIX 1996).

Die artenreiche Besiedlung der mitteleuropäischen Auen durch Webspinnen konnte jedoch nur durch solche Spezies erfolgen, die aufgrund von zuvor erworbenen Prädispositionen in der Lage waren, in periodisch überfluteten Gebieten zu siedeln. Opportunistische Spezies, vor allem Baldachin- und Zwergspinnen (Linyphiidae) sowie Wolfsspinnen (Lycosidae), wandern gezielt in zuvor überfluteten Auenflächen ein und nutzen die frei gewordenen Ressourcen. Diese Pionierarten weisen ein dynamisches Besiedlungsverhalten und eine hohe Vermehrungsfähigkeit auf (BEYER & GRUBE 1997). Spezielle Anpassungen morphologischer Art an Hochwasser besitzen solche Arten nicht. Unperiodische Sommerüberschwemmungen führen daher zu erheblichen Populationseinbußen (BONN et al. 2002). Eine starke Dispersion der nachfolgenden Generationen in umliegende Areale ermöglicht jedoch eine erneute Wiederbesiedlung der Aue nach einem Hochwasser. Dabei sind

die meisten Pionierarten nicht an spezielle Lebensräume gebunden. Diese euryöken Arten weisen keine speziellen ökologischen Habitat-Präferenzen auf. Besiedelt werden vor allem Flächen mit hoher Störungsintensität (THALER et al. 1984). Nach SIEPE (1985) kommen unter den euryöken Pionierarten vor allem die Linyphiidae auf häufig überfluteten Flächen nah an der Wasserlinie vor, mit sinkender Überflutungsfrequenz steigt der Anteil an Lycosidae erheblich an.

WOHLGEMUTH- VON REICHE & GRUBE (1999) bezeichnen die aeronautische Verbreitung (ballooning) vieler Zwergspinnen (Micryphantinae) und juveniler Lycosidae als ein besonderes Phänomen der ungerichteten Migration. Die Spinnen klettern hierbei auf windexponierte Stellen (Gräser, Zweige etc.) und geben einen Spinnfaden in die aufwärts strömenden Luftmassen ab (RICHTER 1970). Der Faden ist dem Luftstrom stärker als die vom Untergrund geschützte Spinne ausgesetzt und fungiert als Ballon (Suter 1999). Leichten Spinnen mit langen Spinnfäden reichen anhand des geringen Oberflächen/Volumenverhältnisses bereits geringste Aufwinde aus, um sich passiv verdriften zu lassen. Nach THOMAS & JEPSON (1999) steigt die Zahl an Stunden pro Tag, an denen die meteorologischen Bedingungen für „ballooning“ ausreichen von Juni bis Ende August kontinuierlich an. Die ideale horizontale Windgeschwindigkeit liegt bei 3m/s. Unter diesen Bedingungen ist das Verhältnis von vertikalen zu horizontalen Luftströmen sehr groß und ermöglicht auch größeren Spinnen, sich vom Untergrund abheben zu lassen. Das herbstliche Auswandern und frühsommerliche Einwandern mittels Aeronautik schützt die Spinnen vor periodischen Winterfluten und ist nach WEIGMANN & WOHLGEMUTH- VON REICHE (1999) die entscheidende Prädisposition euryöker Arten zur Besiedlung von Flussauen.

Wolfspinnen der Gattung *Pardosa* sind durch ihre Phänologie nicht nur an Winter- sondern auch an Sommerhochwasser präadaptiert. Die Tiere überwintern subadult in einem Ruhestadium, in dem keine Häutungen stattfinden (KISS & SAMU 2002). Durch die niedrige Stoffwechselrate während der Winterruhe, sind diese Spinnen in der Lage, periodische Winterhochwasser in Verstecken mit Lufteinschluss zu überdauern (BAUCHHENSS 1991). Im Frühjahr erfolgt die Häutung zum Adultus mit anschließender Paarung im März (RICHTER 1970). Die Jungtiere zeigen nach dem Schlupf im April bis zur Häutung zum Subadultus im August ein ausgeprägtes migratorisches Verhalten. Die Elterntiere sind nach MANDERBACH (2001) in der Lage, aktiv vor anrückendem Hochwasser zu fliehen. Nach einer Sommerflut erfolgt im August zum einen eine erneute Paarung der Wolfspinnen (MANDERBACH 2001), zum anderen wandert die Frühjahrsgeneration wieder in das trocken gefallene Habitat ein (RICHTER 1970).

Neben den genannten euryöken Vertretern der Webspinnen gibt es einen nicht unerheblichen Anteil an stenotopen Auenarten. Diese Spezies sind in besonderem Maße auf beschattete und regelmäßig überflutete Feuchthabitate angewiesen. Während diese Arten Überflutungen unbeschadet überstehen, nimmt ihre Anzahl mit sinkender Überflutungsintensität stark ab (KRUMPÁLOVÁ 2005). Besondere morphologische Anpassungen zur Hochwasserresistenz besitzen jedoch die meisten dieser Spezies nicht. Vielmehr wird angenommen, dass sich die Tiere durch die Vertikalmigration auf Baumstämme und Sträucher vor der anrückenden Flut retten und diese in den höheren Straten unbeschadet überstehen (ZULKA 1989, KUBCOVÁ & SCHLAGHAMERSKÝ 2002). Lediglich Jagdspinnen (Pisauridae) und einige Wolfspinnen verfügen über eine hydrophobe Körperbehaarung und die Fähigkeit sich durch synchrone Beinbewegungen („rowing“) auf der Wasseroberfläche fortzubewegen (STRATTON et al. 2004). Die Verwendung stenotoper Auenarten als Indikatoren zur Einschätzung der Überflutungsintensität ist jedoch schwierig. Ihr Vorkommen in regelmäßig überfluteten Gebieten ist nicht zwingend, da das Artenspektrum stenotoper Arten abhängig von der geographischen Lage stark variiert (pers. Mitt. Z. KRUMPÁLOVÁ). Die Spinnenfauna Mitteleuropas setzt sich überwiegend aus Arten zusammen, deren bevorzugter Lebensraum Habitate der offenen Landschaft sind. Einen großen Anteil stellen stenotope Bewohner mosaikartig strukturierter Wärmestandorte (STEINBERGER 2004). Diese Lebensräume konnten nur erfolgreich von Webspinnen besiedelt werden, da diese über verschiedene morphologische und ethologische Anpassungen an Trockenheit und Hitze verfügen.

Spinnen sind, wie alle Arthropoden, aufgrund ihrer geringen Körpergröße und der im Verhältnis zum Körpervolumen großen Körperoberfläche, hohen Verdunstungsraten ausgesetzt. Daher ist eine ihrer wichtigsten Adaptationen an das Landleben die Reduktion der cuticulären und respiratorischen Transpiration. Die Cuticula von Spinnen ähnelt in ihrem Aufbau der von Insekten (BARTH 1969, 1970). Die prinzipielle Barriere gegen Wasseraustausch stellt die Wachsschicht der Epicuticula dar. Sie ist daher bei thermo-/xerophilen Spezies besonders effektiv aufgebaut (HADLEY & QUINLAN 1989). Die Wachsschicht dieser Arten weist eine hohe Dichte auf, da die enthaltenen Kohlenwasserstoffe hauptsächlich aus mehrfach verzweigten Alkanen aufgebaut sind (HADLEY et al. 1981). Ab einer Temperatur von 40°C verliert die Wachsschicht ihre Stabilität und wird für Wasser permeabel (HUMPHREYS 1975). Spinnen sind in der Lage, mittels hygrorezeptorischer Sensillen des Tarsalorgans, Veränderungen in der Luftfeuchte zu registrieren (EHN & TICHY 1994, TICHY & LOFTUS 1996). Sie reagieren auf sinkende Luftfeuchte mit der Verringerung des Wassergehalts in der Endocuticula und senken dadurch die Gesamtpermeabilität ihres Exoskeletts (MACHIN & LAMPERT 1985).

Tabelle 3: Auflistung der Webspinnen (Araneae) der verschiedenen Untersuchungsgebiete. Die ökologischen Charakterisierungen folgen PLATEN et al. (1996).

Spezies	Auwald		Polder	Ökologische Charakterisierung
	Boden-fallen	Stamm-eklektoren		
Pholcidae – Zitterspinnen				
Pholcus opilionoides (SCHRANK, 1781)		x		synanthrop
Segestriidae – Fischernetzspinnen				
Segestria senoculata (LINNAEUS, 1758)		x		arboricol
Dysderidae – Sechsaugenspinnen				
Harpactea rubicunda (C. L. KOCH, 1838)		x		agrobiont
Mimetidae – Spinnenfresser				
Ero aphana (WALCKENAER, 1802)		x		besiedelt Waldränder
Ero furcata (VILLERS, 1789)	x	x		besiedelt Waldränder
Theridiidae – Kugelspinnen				
Achaearanea lunata (CLERCK, 1757)		x		arboricol
Achaearanea tepidariorum (C. L. KOCH,1841)		x		arboricol
Anelosimus vittatus (C. L. KOCH, 1836)	x	x		arboricol
Dipoena melanogaster (C. L. KOCH, 1837)		x		arboricol
Enoplognatha ovata (CLERCK, 1757)	x	x		besiedelt Waldränder
Enoplognatha thoracica (HAHN, 1833)		x		
Euryopis flavomaculata (C. L. KOCH, 1836)	x			besiedelt Waldränder
Keijia tinctum (WALCKENAER, 1802)		x		arboricol
Neottiura bimaculata (LINNAEUS, 1767)		x		besiedelt Waldränder
Robertus lividus (BLACKWALL, 1836)	x		x	euryök
Steatoda bipunctata (LINNAEUS, 1758)		x		arboricol
Theridion blackwalli O. P. -CAMBRIGDE, 1871		x		arboricol, thermophil
Theridion impressum L. KOCH, 1881		x		in Krautschicht
Theridion melanurum HAHN, 1831		x		thermophil
Theridion mystaceum L. KOCH, 1870		x		arboricol
Theridion pictum (WALCKENAER, 1802)		x		arboricol
Paidiscura pallens (BLACKWALL, 1834)		x		arboricol
Pholcomma gibbum (WESTRING, 1851)			x	besiedelt Waldränder
Linyphiidae - Zwerg- und Baldachinspinnen				
Bathyphantes approximatus (CAMBRIGDE, 1871)	x			hygrophil
Bathyphantes gracilis (BLACKWALL, 1841)	x	x	x	euryök
Bathyphantes nigrinus (WESTRING, 1851)	x	x	x	hygrophil
Bathyphantes parvulus (WESTRING, 1851)	x			euryök
Centromerita bicolor (BLACKWALL,1833)			x	euryök
Centromerus sellarius (SIMON, 1884)	x			
Centromerus sylvaticus (BLACKWALL, 1841)	x	x	x	euryök
Diplostyla concolor (WIDER, 1834)	x	x	x	euryök
Entelecara acuminata (WIDER, 1834)		x		arboricol
Erigone atra BLACKWALL, 1833	x	x	x	agrobiont
Erigone dentipalpis (WIDER, 1834)			x	agrobiont
Erigone vagans (AUDOUIN, 1826)			x	agrobiont
Erigonella hiemalis (BLACKWALL, 1841)	x			Waldart
Gnathonarium dentatum (WIDER, 1834)			x	hygrophil
Gongilidiellum latebricola (CAMBRIDGE, 1871)			x	
Halorathes holmgreni (THORELL, 1871)			x	
Hypomma cornutum (BLACKWALL, 1833)		x		arboricol
Kaestneria dorsalis (WIDER, 1834)	x	x		hygrophil
Lepthyphantes minutus (BLACKWALL, 1833)		x		arboricol
Megalepthyphantes nebulosus (SUNDEVALL, 1830)		x		troglobiont
Meioneta innotabilis (O. P. -CAMBRIDGE, 1863)		x		arboricol
Meioneta rurestris (C. L. KOCH, 1836)	x	x	x	agrobiont
Meioneta saxatilis (BLACKWALL, 1844)		x		Waldart
Micrargus herbigradus (BLACKWALL, 1854)	x	x		Waldart
Microneta viaria (BLACKWALL, 1841)	x			Waldart
Mioxena blanda (SIMON, 1884)			x	troglobiont
Milleriana inerrans (O. P -CAMBRIGDE, 1871)			x	
Moebelia penicillata (WESTRING, 1851)	x	x		arboricol
Neriene clathrata (SUNDEVALL, 1830)	x	x	x	Waldart
Neriene montana (CLERCK, 1757)	x	x		Waldart
Neriene peltata (WIDER, 1834)	x	x		Waldart
Oedothorax apicatus (BLACKWALL, 1850)			x	agrobiont
Ostearius melanopygius (O. P -CAMBRIGDE, 1879)	x		x	agrobiont
Palliduphantes pallidus (O. P -CAMBRIGDE, 1871)	x			euryök
Poeciloneta variegata (BLACKWALL, 1841)	x			Waldart

Tabelle 3: Fortsetzung.

Spezies	Auwald		Polder	Ökologische Charakterisierung
	Boden-fallen	Stamm-eklektoren		
Tenuiphantes flavipes (BLACKWALL, 1854)	x	x		arboricol
Tenuiphantes tenuis (BLACKWALL, 1852)	x	x	x	euryök
Thyreostenius parasiticus (WESTRING, 1851)		x		arboricol
Walckenaeria obtusa BLACKWALL, 1836	x			Waldart
Tetragnathidae – Streckerspinnen				
Metellina mengei (BLACKWALL, 1869)		x		Waldart
Metellina merianae (SCOPOLI, 1763)		x		troglobiont
Metellina segmentata (CLERCK, 1757)	x	x		Waldart
Pachygnatha clercki SUNDEVALL, 1823		x	x	hygrophil
Pachygnatha degeeri SUNDEVALL, 1830			x	agrobiont
Tetragnatha extensa (LINNAEUS, 1758)	x	x		hygrophil
Tetragnatha nigrita LENDL, 1886		x		hygrophil
Tetragnatha obstusa C. L. KOCH, 1837		x		hygrophil
Araneidae – Radnetzspinnen				
Araneus diadematus CLERCK, 1757		x		euryök
Araneus sturmi (HAHN, 1831)		x		arboricol
Araniella cucurbitina (CLERCK, 1757)		x		arboricol
Gibbaranea bituberculata (WALCKENAER, 1802)		x		Rote Liste Art
Gibbaranea gibbosa (WALCKENAER, 1802)		x		arboricol
Larinoides cornutus (CLERCK, 1757)		x		Uferregion
Larinoides patagiatus (CLERCK, 1757)		x		besiedelt Waldränder
Nuctanea umbricata (CLERCK, 1757)		x		arboricol
Zilla diodia (WALCKENAER, 1802)		x		arboricol
Zygiella stroemi (THORELL, 1870)		x		arboricol
Zygiella x-notata (CLERCK, 1757)		x		arboricol
Lycosidae – Wolfsspinnen				
Arctosa leopardus (SUNDEVALL, 1833)			x	hygrophil
Pardosa lugubris (WALCKENAER, 1802)	x	x		euryök
Pardosa agrestis (WESTRING, 1861)			x	agrobiont
Pardosa agricola (THORELL, 1856)			x	xerophil
Pirata latitans (BLACKWALL, 1841)		x		
Trochosa ruricola (DE GEER, 1778)	x		x	agrobiont
Trochosa spinipalpis (F. O. P. -CAMBRIDGE, 1895)	x			
Trochosa terricola THORELL, 1856	x	x		Waldart
Xerolycosa miniata (C. L. KOCH, 1834)			x	
Pisauridae – Jagdspinnen				
Pisaura mirabilis (CLERCK, 1757)		x	x	agrobiont
Agelenidae – Trichterspinnen				
Histopona torpida (C. L. KOCH, 1843)	x			Waldart
Tegenaria atrica C .L. KOCH, 1843		x		troglobiont,
Tegenaria domestica (CLERCK, 1757)		x		troglobiont,
Tegenaria ferruginea (PANZER, 1804)		x		Waldart
Tegenaria silvestris L. KOCH, 1872		x		arboricol
Textrix denticulata (OLIVIER, 1789)		x		arboricol
Hahniidae – Bodenspinnen				
Cryphoeca silvicola (C. L. KOCH, 1834)		x		Waldart
Tuberta maerens (O. P. -CAMBRIDGE, 1863)		x		bisher nur am Oberrhein und Main gefunden, Rote Liste Art
Dyctinidae – Räuselspinnen				
Dictyna pusilla THORELL, 1856		x		arboricol
Amaurobiidae – Finsterspinnen				
Coelotes terrestris (WIDER, 1834)		x		
Anyphaenidae – Zartspinnen				
Anyphaena accentuata (WALCKENAER,1802)		x		arboricol
Liocranidae – Bodenspinnen				
Phrurolithus festivus (C. L. KOCH, 1835)	x	x	x	thermophil
Clubionidae – Sackspinnen				
Clubiona brevipes BLACKWALL, 1841	x	x		arboricol
Clubiona cearulescens L. KOCH, 1867		x		arboricol
Clubiona comta C. L. KOCH, 1839		x		Waldart
Clubiona corticalis (WALCKENAER, 1802)		x		arboricol
Clubiona frutetorum L. KOCH, 1867		x		xerophil
Clubiona lutescens WESTRING 1851	x	x		hygrophil
Clubiona pallidula (CLERCK, 1757)	x	x		arboricol

Tabelle 3: Fortsetzung.

Spezies	Auwald		Polder	Ökologische Charakterisierung
	Boden-fallen	Stamm-eklektoren		
Clubiona terrestris WESTRING, 1851		x		Waldart
Corinnidae – Rindenspinnen				
Cetonana laticeps (CANESTRINI, 1868)		x		arboricol
Gnaphosidae – Plattbauchspinnen				
Drassyllus pusillus (C. L. KOCH, 1833)	x		x	agrobiont
Haplodrassus minor (O. P. -CAMBRIDGE, 1879)			x	
Haplodrassus signifier (C. L. KOCH, 1839)			x	agrobiont
Micaria subopaca (WESTRING, 1861)		x		arboricol
Scothophaeus blackwalli (THORELL, 1871)			x	
Scotophaeus scutulatus (L. KOCH, 1866)	x	x		troglobiont
Trachyzelotes pedestris (C. L. KOCH, 1837)			x	Rote Liste Art
Zelotes longipes (L. KOCH, 1866)	x		x	xerophil
Philodromidae – Laufspinnen				
Philodromus aureolus (CLERCK, 1757)	x	x		thermophil, arboricol
Tibellus oblongus (Walckenaer, 1802)			x	agrobiont
Thomisidae – Krabbenspinnen				
Diaea dorsata (FABRICIUS, 1777)		x		arboricol
Misumena vatia (CLERCK, 1757)		x		auf Blüten
Misomenops tricuspidatus (FABRICIUS, 1775)		x		arboricol
Ozyptila praticola (C. L. KOCH, 1837)	x	x		Waldart
Ozyptila simplex (O. P. -CAMBRIDGE, 1862)			x	hygrophil
Pistius truncatus (PALLAS, 1772)		x		gefährdete Art
Xysticus cristatus (CLERCK, 1757)			x	agrobiont
Xysticus lanio C. L. KOCH, 1835		x		arboricol
Xysticus luctuosus (BLACKWALL, 1836)			x	in Krautschicht
Xysticus kochi THORELL, 1872			x	Freiflächenbewohner
Xysticus robustus (HAHN, 1832)			x	Rote Liste Art
Salticidae – Springspinnen				
Euophrys frontalis (WALCKENAER, 1802)			x	Waldart
Evarcha falcata (CLERCK, 1757)		x	x	xerophil
Marpissa muscosa (CLERCK, 1757)		x		arboricol
Myrmarachne formicaria (DE GREER, 1778)		x	x	Rote Liste Art
Phlegra fasciata (HAHN, 1822)			x	xerophil
Pseudicius encarpatus (WALCKENAER, 1802)		x		arboricol
Pseudoeuophrys erratica (WALCKENAER, 1826)		x		Waldart
Salticus scenicus (CLERCK, 1757)		x		thermophil
Salticus zebraneus (C. L. KOCH, 1837)	x	x		arboricol
Talavera aequipes (O. P. -CAMBRIDGE, 1871)			x	Freiflächenbewohner

Die Atmung der meisten Spinnen (Tracheospira) erfolgt durch Diffusion über die Epithelien der Buchlungen und der Röhrentracheen. Während der über die Buchlungen aufgenommene Sauerstoff mit der Hämolymphe zu den Organen transportiert werden muss, erfolgt die Diffusion über die Tracheen direkt zu den Sauerstoff verbrauchenden Geweben. Laufaktive Spinnen mit einem hohen Sauerstoffverbrauch verfügen daher über ein weit verzweigtes Tracheensystem, bei gleichzeitiger Reduktion ihrer Buchlungen (OPELL 1998). Durch die Effektivität der Atmung über Röhrentracheen kommt die Spinne mit einer vergleichsweise geringen respiratorischen Oberfläche aus und verliert somit weniger Wasser. Einige Autoren sehen daher die Entwicklung komplexer Tracheensysteme als eine Anpassung an trockene Lebensräume (CLOUDSLEY-THOMPSON 1957, LEVI 1967, LEVI & KIRBER 1976). Eine ethologische Anpassung, um Wasserverluste durch Respiration zu vermeiden, ist das Verschließen der Buchlungenöffnungen durch die Spirakel (HUMPHREYS 1975). Die Tiere halten während hoher körperlicher Beanspruchung die Atrien der Lungen verschlossen und gehen eine Sauerstoffschuld ein. Diese wird anschließend in längeren Ruhephasen durch eine starke Ventilation der Buchlungen beglichen (FINKE & PAUL 1989). Wasserverluste durch Exkretion minimieren Spinnen durch die Bildung von hoch konzentriertem Urin (MADDRELL 1981), das verlorene Wasser wird durch die Nahrung und das Trinken von Kapillarwasser wieder aufgenommen (PARRY 1954). Coxalorgane sind bei weiter entwickelten Spinnen reduziert, sie besitzen lediglich bei Mygalomorpha (Vogelspinnen) eine regulative Funktion des Ionenhaushalts der Hämolymphe (BUTT & TAYLOR 1995).

Tabelle 4: Auflistung der Tausend- und Hundertfüßer des Auwaldes. Die ökologischen Charakterisierungen folgen BECKER (1975), SPELDA (1999) und VOIGTLÄNDER (2006). Abkürzungen: hp = hygrophil, xp = xerophil, tr = trockenheitsresistent, st = submersionstolerant, swa = stenotope Waldart, sfa = stenotope Feldart, ewa = eurytope Waldart, efa = eurytope Feldart, ri = meist unter Rinde, hz = meist am/im Holz, kl = kletternd, bl = biolumineszent.

Spezies	**Auwald**		**Ökologische Charakterisierung**
	Bodenfallen	**Stamm-eklektoren**	
Chilopoda			
Lithobiomorpha			
Lithobiidae			
Lithobius crassipes L. KOCH, 1862		x	ewa, hp, kl
Lithobius forficatus (LINNAEUS, 1758)	x	x	ewa, hp, kl
Lithobius melanops NEWPORT, 1845	x	x	efa, hp, kl
Lithobius microps MEINERT, 1868	x		efa, hp
Lithobius tricuspis MEINERT, 1872		x	swa, hp, kl
Geophilomorpha			
Geophilidae			
Geophilus flavus (DE GEER, 1778)	x		efa, hp
Linotaeniidae			
Strigamia crassipes (C. L. KOCH, 1835)	x		ewa, bl
Diplopoda			
Juliformia			
Blaniulidae			
Proteroiulus fuscus (AM STEIN, 1857)		x	hp, swa, ri
Nemasoma varicorne C. L. KOCH, 1847	x	x	
Julidae	x	x	hp, ewa, ri
Julus scandinavius LATZEL, 1884	x	x	hp, ewa, kl
Cylindroiulus caeruleocinctus (WOOD, 1864)	x	x	hp, efa
Cylindroiulus punctatus (LEACH, 1815)	x	x	hp, swa, hz
Brachyiulus pusillus (LEACH, 1815)	x		hp, efa
Ommatoiulus sabulosus (LINNAEUS, 1758)		x	xp, sfa, tr, kl
Chordeumatida			
Chordeumatidae			
Melogona voigti (VERHOEFF, 1899)	x		hp, ewa
Polydesmida			
Polydesmidae			
Brachydesmus superus (LATZEL, 1884)	x		hp, efa, st
Polydesmus denticulatus C. L. KOCH, 1847	x	x	hp, ewa, kl, st
Propolydesmus testaceus (C. L. KOCH, 1847)	x		hp, sfa

Die meisten Spinnen umweben ihre Eier mit seidenen Kokons, in denen der Embryo ausreift und die Nymphen schlüpfen. Je nach Art verlassen die Jungspinnen den Eikokon kurz nach der ersten Häutung, oder überwintern in seinem Schutz. Die Kokons überwinternder Arten schützen die Nymphen vor Austrocknung, Kokons von nicht überwinternden Spezies bieten den Eiern hingegen keinen Transpirationsschutz (Hieber 1992). Die Kokons von *Clubiona robusta* (Clubionidae, Sackspinnen) weisen nach AUSTIN (1984) eine höhere Luftfeuchte als die Umgebung auf und verhindern das Austrocknen der Eier. In Versuchen zeigte SCHAEFER (1976), dass Eier von *Floronia bucculenta* (Linyphiidae) im Kokon 68 Tage bei 32% relativer Luftfeuchte und 5°C überstanden. Ohne Kokon vertrockneten diese nach 37 Tagen. Im Gegensatz dazu stellten AUSTIN & ANDERSON (1978) fest, dass der Kokon von *Nephila edulis* (Araneidae, Radnetzspinnen) keinen Schutz vor Austrocknung bietet.

Spinnen sind als poikilotherme Tiere darauf angewiesen, ihre Körpertemperatur aktiv durch ihr Verhalten zu steuern. Überhitzung vermeiden laufaktive Spinnen durch Abkühlen in schattigen Verstecken (HUMPHREYS 1975). Netzbauende Spezies platzieren ihren Körper parallel zum einfallenden Licht und reduzieren dadurch die der Sonnenstrahlung ausgesetzten Oberfläche auf ein Minimum (HUMPHREYS 1991). Zusätzlich schützen sie reflektierende Guaninkristalle in der Cuticula des Opisthosomas vor Überhitzung (FOELIX 1996).

2.4 Diplopoda und Chilopoda (Myriapoda: Tausend- und Hundertfüßer)

Da das Überleben einer Überflutung ein wichtiges Kriterium ist, um den Lebensraum Auwald dauerhaft besiedeln zu können, beeinflusst dies auch maßgeblich die Artzusammensetzung der dortigen Myriapodenfauna. ADIS (1992a) hat die verschiedenen Strategien terrestrischer Arthropoden in Zentralamazonien untersucht und konnte auch bei Myriapoden verschiedene Anpassungen an Überflutungen feststellen, wie z.B. ein Ruhestadium bei *Ribautiella amazonica* (Scolopendrellidae) in Wurzeln, kleinräumige Ortswechsel im Stammbereich der arboricolen Art *Epinannolene arborea* (Pseudoannolenidae), oder die Überflutungsresistenz der Eier der parthenogenetischen Chilopodenart *Lamyctes* sp. (Henicopidae), die sich innerhalb von 6 bis 8 Wochen zum Adulti entwickeln kann. *Gonographis adisi* (Pyrgodesmidae) kann mit Hilfe der Plastronatmung bis zu 11 Monate im oberen Teil des Wassers überleben und ernährt sich dort von Algenbewuchs (ADIS 1986). *Mestosoma hylaeicum* weist einen auf die Überflutungen angepassten Lebenszyklus auf (ADIS 1992b). In Mitteleuropa treten dagegen Hochwässer meist unregelmäßig, ohne Ankündigung und mit einem schnelleren Anstieg der Pegel auf, was katastrophale Folgen für die dort lebenden Tiere haben kann. Längere Überflutungen können zu einem fast vollständigen Ausfall der Diplopoden und Chilopoden führen (ZERM 1999). Mit steigender Regelmäßigkeit, Intensität und Länge des Hochwassers sinkt die Artanzahl. Ein Vertreter der Risiko-Strategie der Opportunisten stellt *Lamyctes emarginatus* dar (WEIGMANN & WOHLGEMUTH-VON REICHE 1999). Durch parthenogenetische Fortpflanzung und der kurzen Entwicklungszeit von 6 bis 12 Wochen bis zum Adulti, kann dieser Chilopode dauerhaft offene, regelmäßig und lange überflutete Flächen wiederbesiedeln (ZERM 1997, ZULKA 1991).

Eine wichtige physiologische Prädisposition ist die Resistenz gegenüber Überschwemmungen. Diplopoden, die nur in geringem Maße Auwälder besiedeln, überstehen eine Submersion von wenigen Stunden bis mehreren Tagen (TUFOVA & TUF 2005, VERHOEFF 1926, ZULKA 1991). Dagegen überleben die Bandfüßer (Polydesmida) *Polydesmus denticulatus* und *Brachydesmus superus* über 70 Tage (ZULKA 1991) und *Polyzonium germanicum* (Polyzoniidae) bis zu 43 Tage unter Wasser (TUFOVA & TUF 2005). Bei der einjährigen Art *L. emarginatus* überwintern nur die Eier, welche auch noch nach mehrwöchigen Winter- oder Frühjahresüberflutungen entwicklungsfähig bleiben und eine rasche Wiederbesiedlung der Überschwemmungsflächen ermöglicht (ZERM 1997, ZULKA 1991). Diese hohen Toleranzwerte werden allerdings nur bei kühlem (4-10°C) und sauerstoffgesättigtem Wasser erreicht. Es ist aber fraglich, ob alle Populationen solch hohe Toleranzwerte erreichen, da der Selektionsdruck der Überflutungen unterschiedlich stark auf eine Population Einfluss nehmen kann. ZULKA (1991) konnte bei *P. denticulatus* eine signifikant höhere Submersionstoleranz bei einer Population nachweisen, die häufig Überflutungen ausgesetzt war, im Unterschied zu einer 3km entfernten Population, welche seit 65 Jahren keinem Hochwasser mehr ausgesetzt war. Bei sauerstoffarmem Wasser, wie z.B. warmem, stehenden Wasser oder aufsteigendem Grundwasser, überleben selbst submersionstolerante Arten nur wenige Stunden (ZULKA 1991). Ein sommerliches Hochwasser hat daher auf die bestehende Zönose weitaus negativere Auswirkungen, als die Überschwemmungsereignisse in der kühleren Jahreszeit. Spezielle phänologische Anpassungen bestehen in mitteleuropäischen Auwäldern nicht. Als relativ gut angepasst kann man die einjährige Art *L. emarginatus* bezeichnen, die im Eistadium die winterlichen und frühsommerlichen Überschwemmungen überstehen kann (WEIGMANN & WOHLGEMUTH- VON REICHE 1999). *P. denticulatus*, mit seiner sommerlichen Aktivitäts- und Fortpflanzungsperiode (SCHUBART 1934, THIELE 1968) und der für mitteleuropäische Polydesmiden kurzen Entwicklungszeit von einem Jahr, kann auch als phänologisch gut angepasst an Hochwasserereignisse angesehen werden (ZULKA 1991).

Gerichtete bzw. gezielte Migrationen konnten bisher bei Diplopoden und Chilopoden in Überschwemmungsgebieten nicht nachgewiesen werden. Eine aktive Flucht vor der Hochwasserfront ist aufgrund der geringen Fortbewegungsgeschwindigkeit nur in beschränktem Maße möglich, was besonders auf die Diplopoden zutrifft. Zudem reagieren die verschiedenen Arten auch sehr unterschiedlich auf steigendes Wasser und weisen Unterschiede in der submersen Koordination auf, die nicht immer zwangsläufig mit der Bindung an Auen oder der Submersionstoleranz korrelieren (ZULKA 1991).

Aufgrund der geringen spezifischen Dichte können Diplopoden auf der ruhenden Wasseroberfläche, für einige Stunden bis Tage, treiben, bevor sie absinken (VERHOEFF 1926). Diplopoden und Chilopoden können sich auch in Schwemmgut befinden, was auetypischen Arten als Ausbreitungs- und Etablierungsmedium dienen kann (TROTTMANN 2004).

Chilopoden besitzen, im Vergleich zu den Insekten, keine wachsartige Cuticula und sind daher immer auf eine feuchte Umgebung angewiesen. Bei ungünstigen Bedingungen wie Hitze, Trockenheit oder Kälte ziehen sie sich daher in tiefere Bodenschichten oder in Erdspalten zurück (EASON 1964). Die Art *Henia vesuviana* verringert die Transpirationsrate in der Ruhestellung, indem sie sich zu einer engen Spirale zusammenrollt (KEAY & FORMAN 1987). Das Exoskelett der Diplopoden ist stark calcifiziert und in hohem Maße permeabel für Wasser, wodurch die meisten Arten nur in feuchten Gebieten vorkommen oder auf feuchte Mikrohabitate angewiesen sind. Die meisten Arten sind nur während der Dämmerung, nachts oder in den Morgenstunden auf

der Oberfläche aktiv, wenn die Luftfeuchtigkeit höher als am Tage ist (HOPKIN & READ 1992). Diplopoden besitzen Hygrorezeptoren (z.B. Tomösvarysche Organe) an den Sterniten und gepaart mit einem meist photonegativen Verhalten ermöglicht dies den Tieren geeignete feuchte Unterschlüpfe aufzusuchen (KRISHNAN 1968). Trockene und wärmere Perioden werden, sowohl in den gemäßigten Breiten, als auch in den tropischen Regionen, von den meisten Arten im Erdreich überdauert (BLOWER 1955, HAACKER 1968, DEMANGE & MAURIES 1975). Auch werden Säuger- und Termitenbauten oder bereits vorhandene Bodenhohlräume zur Überdauerung von Trockenzeiten genutzt (DEMANGE & MAURIES 1975). Viele Arten konnten sich aber auch an trockenere Lebensräume anpassen. Noch nicht geschlechtsreife Tiere legen während der Trockenzeit dickwandigere Häutungskammern an. Das Einrollen der Tiere vermindert die Transpiration über die Tracheenöffnungen, da diese nicht aktiv von den Tieren verschlossen werden können (LEWIS 1974). An Trockenheit gut angepasste Arten, wie z.B. der amerikanische Wüstentausendfüßer *Orthoporus ornatus*, oder der indische Tausendfüßer *Thyropgygus* (Spirostreptidae) reduzieren den Wasserverlust über das Exoskelett durch die Epicuticula (CRAWFORD 1979, KRISHNAN 1968). Diese besteht aus einer Schicht aus Lipoproteinen und sudanophilen Lipiden, welche im Gegensatz zu den Insekten, auch bei sehr niedrigen oder hohen Temperaturen ihre Stabilität nicht verliert und daher zu einem gleichmäßigen Wasserverlust führt. Die Anfertigung von Ootheken aus aufgenommenem Boden und pflanzlichen Materialien vermindert den Feuchtigkeitsgradienten zwischen den Eiern oder Larven und der Umgebung, abhängig von der Wasserhaltekapazität der aufgenommenen Materialien (CRAWFORD & MATLACK 1979). Die Eier von *Archispirostreptus tumuliporus judaicus* (Spirostreptidae) können aktiv Wasser (bis zu 10% des Eigewichtes) aus der Umgebung aufnehmen (BERCOVITZ & WARBURG 1988). Bei dem Pinselfüßer *Polyxenus lagurus* (Polyxenidae) konnten EISENBEIS & WICHARD (1985) einen sehr niedrigen Transpirationsverlust und die Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre nachweisen. Hierzu wurden die Tiere in vollkommen trockener Luft (0% relative Luftfeuchte) über mehrere Tage gehalten. Die stündliche Abnahme der Wassermasse betrug in dieser extremen Umgebung weniger als 1%. In 98% relativer Luftfeuchte konnte sogar eine Absorption von Wasserdampf gemessen werden, der einer Gewichtszunahme von mehr als 3% pro Stunde entsprach. Der Zeitpunkt der Absorption lag zwischen 5 und 6 Uhr morgens. Dies entspricht dem Zeitpunkt der Taubildung, bei dem eine hohe Umgebungsfeuchte zu erwarten ist. Diese Anpassungen sind für den Lebensraum von *Polyxenus lagurus* sehr wichtig, da er als Rindenbewohner mit einer eher trockenen Umgebung zurechtkommen muss.

3 Danksagung

Die Autoren bedanken sich bei dem Kompetenzzentrum „Überflutung“ und der Feldbausch-Stiftung für die finanzielle Unterstützung. Großer Dank gilt auch Anna-Katharina Wild für die hilfreichen Kommentare bei der Erstellung des Manuskriptes.

4 Literaturverzeichnis

ADIS, J. (1986): An „aquatic“ millipede from a Central Amazonian inundation forest.— Oecologia **68**: 347 – 349.

ADIS, J. (1992a): Überlebensstrategien terrestrischer Invertebraten in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens.— Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) **33**: 21 – 114, Hamburg.

ADIS, J. (1992b): On the survival strategy of *Mestosoma hylaeicum* JEEKEL, a millipede from central Amazonian floodplains (Paradoxosomatidae, Polydesmida, Diplopoda).— Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplementum: 183 – 187.

ADIS, J. & JUNK, W.J. (2002): Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review.— Freshwater Biology **47**: 711 – 731.

ARMBRUSTER, J. (2002): Der Einfluss von Fließgewässerdynamik auf die Laufkäferfauna in Mittelgebirgsauen (Coleoptera: Carabidae).— Entomol. Zeitschrift **112** (8): 249 – 254, Stuttgart.

ARMBRUSTER, J. & REICH, M. (2001): Die Besiedlung neu entstandener Uferstrukturen an zwei hessischen Mittelgebirgsbächen durch Laufkäfer und Kurzflügler (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae).— Entomol. Zeitschrift **111** (1): 18 – 29, Stuttgart.

AUSTIN, A.D. (1984): Life history of *Clubiona robusta* L. KOCH and related species (Araneae: Clubionidae) in South Australia.— J. Arachnol. **12**: 87 – 104.

AUSTIN, A.D. & ANDERSON, D.T. (1978): Reproduction and development of the spider *Nephila edulis* (KOCH) (Araneae: Araneidae).— Aust. J. Zool. **26**: 501 – 518.

BARBER, H.S. (1931): Traps for cave-inhabiting insects.— J. Elisha Mitchell Science Society **46**: 259 – 266.

BARNDT, D.; BRASE, S.; GLAUCHE, M.; GRUTTKE, H.; KEGEL, B.; PLATEN, R. & WINKELMANN, H. (1991): Rote Listen der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Berlin.— Landschaftsentwicklung und Umweltforschung: 243 – 275, Berlin.

BARTH, F.G. (1969): Die Feinstruktur des Spinneninteguments. 1. Die Cuticula des Laufbeins adulter häutungsferner Tiere(*Cupiennius salei*, KEYS.).— Z. Zellforsch. **97**: 137 – 159.

BARTH, F.G. (1970): Die Feinstruktur des Spinneninteguments. II. Die räumliche Anordnung der Mikrofasern in der lamellierten Cuticula und ihre Beziehung zur Gestalt der Porenkanäle (*Cupiennius salei*, KEYS., adult, häutungsfern, Tarsus).— Z. Zellforsch. **104**: 87 – 106.

BAUCHHENSS, E. (1991): Die epigäische Spinnenfauna eines Auwaldgebietes der Donau im Landkreis Dillingen/Donau (Deutschland, Bayern).— Arachnol. Mitt. **2**: 20 – 30.

BAYLEY, M. & HOLMSTRUP, M. (1999): Water vapour absorption in arthropods by accumulation of Myoinositol and glucose.— Science **285**: 1909 – 1911.

BECK, L. (1972): Der Einfluss der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentralamazonischen Regenwaldgebiet.— Pedobiologia **12**: 133 – 148.

BECKER, J. (1975): Art und Ursachen der Habitatbindung von Bodenarthropoden (Carabidae [Coleoptera], Diplopoda, Isopoda) xerothermer Standorte in der Eifel.— Beiträge Landespflege Rheinland-Pfalz, Beiheft **4**: 89 – 140.

BEHRE, G.F. (1989): Freilandökologische Methoden zur Erfassung der Entomofauna (Weiter- und Neuentwicklung von Geräten).— Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal **42**: 238 – 242, Wuppertal.

BELGNAOUI, S. & BARRA, J.A. (1989): Water loss and survival in anhydrobiotic Collembola *Folsomides angularis* (Insecta).— Rev. Écol. Biol. Sol **26**: 123 – 132.

Tabelle 5: Anpassungen der unterschiedlichen Arthropodentaxa an klimatische Extremereignisse.

Extremereignis	Art der Anpassung	Collembola [Springschwänze]	Carabidae [Laufkäfer]	Araneae [Webspinnen]	Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]
periodische Flut	*morphologische Anpassungen*	Hydrophobe Eigenschaften der Cuticula (Plastron); Passive Verdriftung in Schwemmgut; Modifikationen der Furca	Schwimm- u. Tauchfähigkeit	Bewegungsfähigkeit auf der Wasseroberfläche durch hydrophobe Körperbehaarung und „Rudern“	Plastronatmung
	physiologische Anpassungen	Stoffwechselumstellung; Ei-Diapause; Steigerung der Herzfrequenz; Ausnutzen sehr niedriger Sauerstoffpartialdrücke	Submersionstoleranz	Niedrige Stoffwechselrate während der Winterruhe	Hohe Submersionstoleranz von Polydesmida in kühlem und sauerstoffreichen Wasser
	verhaltensbiologische und phänologische Anpassungen	Ausweichen vor der Flut; Epineustische Lebensweise	horizontale und vertikale Migration; Frühjahrsbrüten und Überwintern als Imago	Herbstliches Auswandern und frühsommerliches Einwandern mittels passiver Windverdriftung; Horizontale und vertikale Migration	Überwintern im Eistadium; Kurze Entwicklungsphasen
aperiodische Flut	*morphologische Anpassungen*	Hydrophobe Eigenschaften der Cuticula (Plastron); Passive Verdriftung in Schwemmgut	Schwimm- u. Tauchfähigkeit	Bewegungsfähigkeit auf der Wasseroberfläche durch hydrophobe Körperbehaarung und „Rudern“ [speziell Lycosidae und Pisauridae]	Plastronatmung
	physiologische Anpassungen	Stoffwechselumstellung; Semiaquatische Lebensweise	Submersionstoleranz	--	--
	verhaltensbiologische und phänologische Anpassungen	Epineustische Lebensweise	Horizontale und vertikale Migration; Frühjahrsbrüten und Überwintern als Imago	horizontale und vertikale Migration; Erneute Paarung nach Sommerflut [Lycosidae]	--
Trockenheit	*morphologische Anpassungen*	Verdickte Wachsschicht auf der Epicuticula; Ökomorphosen; Stoffwechselumstellung; Herabsetzen der cuticulären Permeabilität	--	Fähigkeit Permeabilität des Exoskeletts zu senken; Geringer Wasserverlust durch Röhrentracheen; Licht reflektierende Guaninkristalle in der Cuticula	Fähigkeit Permeabilität des Exoskeletts zu senken
	physiologische Anpassungen	Anhydrobiose; Trockenresistente Eier	--	Hochkonzentrierter Urin	--
	verhaltensbiologische und phänologische Anpassungen	Verhaltensänderungen; Besiedlung von feuchten Reliktflächen; Sehr kurze Lebensdauer	Rückgang hygrophiler u. Zunahme thermophiler Arten	Verschließen der Buchlungen durch Spirakel während hoher körperlicher Beanspruchung; Platzieren des Körpers parallel zum einfallenden Sonnenlicht	Flucht in tiefere Bodenschichten; Senken der Transpiration durch Einrollen, Anfertigen von Ootheken und Wasseraufnahme durch Eier

BERCOVITZ, K. & WARBURG, M.R. (1988): Factors affecting egg-laying and clutch size of *Archispirostreptus tumuliporus judaicus* (Attems) (Myriapoda), Diplopoda in Israel.— Soil Biol. and Biochem. **20** (6): 869 – 874.

BEYER, W. & GRUBE, R. (1997): Einfluss des Überflutungsregimes auf die epigäische Spinnen- und Laufkäferfauna an Uferabschnitten im Nationalpark „Unteres Odertal".— Verh. d. Ges. f. Ökol. **27**: 349 – 356.

BLANCQUAERT, J.P.; COESSENS, R. & MERTENS, J. (1981): Life history of some *Symphypleona* (Collembola) under experimental conditions. I. Embryonal development and Diapause.— Rev. Écol. Biol. Sol **18**: 115 – 126.

BLOCK, W. (1996): Cold or drought - the lesser of two evils for terrestrial arthropods.— Eur. J. Entomol. **93**: 325 – 339.

BLOWER, J.G. (1955): Millipedes and centipedes as soil animals.— In: KEVAN, D.K. (Hrsg.); Soil zoology: 138 – 151.

BONN, A. & HELLING, B. (1997): Einfluss von schwankenden Wasserständen auf die Flugfähigkeit von Laufkäfern.— Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. **11**: 439 – 442, Gießen.

BONN, A. & KLEINWÄCHTER, M. (1999): Microhabitat distribution of spider and ground beetle assemblages (Araneae, Carabidae) on frequently inundated river banks of the River Elbe.— Z. Ökologie u. Naturschutz **8**: 109 – 123.

BONN A.; HAGEN, K.; & WOHLGEMUTH- VON REICHE, D. (2002): The significance of flood regimes for carabid beetle and spider communities in riparian habitats - a comparison of tree major rivers in Germany.— River Res. Applic. **18**: 43 – 64.

BUTT, A.G. & TAYLOR, H.H. (1995): Regulatory responses of the coxal organs and the anal excretory system to dehydration and feeding in the spider *Porrhothele antipodiana* (Mygalomorha: Dipluridae).— J. Exp. Biol. **198**: 1137 – 1149.

CASSAGNAU, P. (1971): Les différents types d'écomorphose chez les collemboles Isotomidae.— Rev. Écol. Biol. Sol **8**: 55 – 57.

CLOUDSLEY-THOMPSON, J. (1957): Nocturnal ecology and water regulation of British cribellate spiders of the genus *Ciniflo*.— Biol. J. Linn. Soc. **43**: 133 – 152.

COULSON, S.J.; HODKINSON, I.D.; WEBB, N.R. & HARRISON, J.A. (2002): Survival of terrestrial soil-dwelling arthropods on and in seawater: implications for trans-oceanic dispersal.— Funct. Ecol. **16**: 353 – 356.

COULSON, S.J. & BIRKEMOE, T. (2000) Long-term cold tolerance in Arctic invertebrates: recovery after 4 years at below -20°C.— Can. J. Zool. **78**: 2055 – 2058.

CRAWFORD, C.S. (1979): Desert millipedes a rationale for their distribution.— In: CAMATINI, M. (Hrsg.); Myriapod biology: 171 – 181.

CRAWFORD, C.S. & MATLACK, M.C. (1979): Water relations of desert millipede larvae, larva-containing pellets and surrounding soil.— Pedobiologia **19**: 48 – 55.

DEHARVENG, L. & LEK, S., (1995). High diversity and community permeability: the riparian Collembola (Insecta) of a Pyrenean massif.— Hydrobiologia **312**: 59 – 74.

DEMANGE, J.M. & MAURIÈS, J.P. (1975): Données de morphologie, tératologie, développement postembryonnaire, faunistique et écologie des Myriapodes Diplopodes nuisibles aux cultures du Sénégal.— Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, 3eme série, Zoologie **225**: 1243 – 1255.

DUFFEY, E. (1966): Spider ecology and habitat structure (Arach., Araneae).— Senck. Biol. **47**: 45 – 49, Frankfurt am Main.

EASON, E.H. (1964): The Centipedes of the British Isles.— 1. Aufl., 294 S., London: Frederick Warne & Co. Ltd.

EHN, R. & TICHY, H. (1994): Hygro- and thermoreceptive tarsal organ in the spider *Cupiennius salei*.— J. Comp. Physiol. A. **174**: 345 – 350.

EISENBEIS, G. & WICHARD, W. (1985): Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden.— 1. Aufl., 434 S., Stuttgart: Verlag G. Fischer.

FINKE, T. & PAUL, R. (1989): Book lung function in arachnids III. The function of the spiracles.— J. Comp. Physiol. B. **159**: 433 – 441.

FOELIX, R.F. (1996): Biology of Spiders.— 2. Aufl., 330 S., New York: Oxford University Press, Inc.

FOUNTAIN, M.T. & HOPKIN, S.P. (2005): *Folsomia candida* (Collembola): a 'standard' soil arthropod.— Ann. Rev. Entomol. **50**: 201 – 222.

FREUDE, H.; HARDE, K.W. & LOHSE, G.A. (2004): Die Käfer Mitteleuropas. Band 2 Adephaga 1. Carabidae.— 2. Aufl., 521 S., München: Spektrum Verlag.

FRIDRIKSSON, S. (1975): Surtsey, evolution of life on a volcanic island.— 1. Aufl. 198 S., London: Butterworth.

FUELLHAAS, U. (1998): Restitution von Feuchtgrünland auf Niedermoor - Der Einfluss mehrjähriger Überstau- und Vernässungsmaßnahmen auf Laufkäferzönosen.— Angewandte Carabidologie **1**: 3 – 12.

GAUER, U. (1997): Collembola in Central Amazon inundation forests - strategies for surviving floods.— Pedobiologia **41**: 69 – 73.

GHIRADELLA, H. & RADIGAN, W. (1974): Collembolan cuticle: Wax layer and anti-wetting properties.— J. of Insect Physiol. **20**: 301 – 306.

GREENSLADE, P. (1981): Survival of Collembola in arid environments: observations in South Australia and the Sudan.— J. Arid Environments **4**: 219 – 228.

GRIEGEL, A. (1999): Räumliche Verteilung und jahreszeitliche Dynamik von Kleinarthropoden (Collembola, Gamasida) in den Auen des Unteren Odertals.— In: DOHLE/BORNKAMM/WEIGMANN (Hrsg.); Limnologie aktuell Band **9**; Das Untere Odertal. Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) Stuttgart: 211 – 228.

GRIEGEL, A. (2000): Auswirkungen von Überflutungen auf die Zönosen der Collembolen und der Gamasiden (Insecta: Collembola, Acari: Gamasida) in der Flußaue des unteren Odertals.— 1. Aufl., 244 S., als MS gedruckt, Berlin: Dissertation.de - Verlag im Internet GmbH.

HAACKER, U. (1968): Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden.— Oecologia **1**: 87 – 129.

HADLEY N.F.; AHEARN, G.A. & HOWARTH, G. (1981): Water and metabolic relations of cave-adapted and epigean lycosid spiders in Hawaii.— J. Arachnol. **9**: 215 – 222.

HADLEY N.F. & QUINLAN, M.C. (1989): Cuticular permeability of the black widow spider *Latrodectus hesperus*.— J. Comp. Physiol. B. **159**: 243 – 248.

HALE, W.G. & SMITH, A.L. (1966): Scanning electron microscope studies of cuticular structures in the genus *Onychiurus* (Collembola).— Rev. Écol. Biol. Sol **3**: 343 – 354.

HIEBER, C.S. (1992): The role of spider cocoons in controlling desiccation.— Oecologia **89**: 442 – 448.

HILDEBRANDT, J. & HANDKE, K. (1997): Überflutung und Wirbellose - Eine Einführung.— Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster **18**: 9 – 13, Münster.

HILDEBRANDT, J. (1997): Wie sind terrestrische Wirbellose an Überflutung angepasst?— Arbeitsberichte Landschaftsökologie Münster **18**: 15 – 25, Münster.

HINTON, H.E. (1960): Cryptobiosis in the larva of *Polypedilum vanderplanki* HINT. (Chironomidae).— J. of Insect Physiol. **5**: 286 – 300.

HOLMSTRUP, M.; HEDLUND, K. & BORISS, H. (2002): Drought acclimation and lipid composition in *Folsomia candida*: implications for cold shock, heat shock and acute desiccation stress.— J. of Insect Physiol. **48**: 961 – 970.

HOPKIN, S.P. & READ, H.J. (1992): The biology of millipedes.— 1. Aufl., 233 S., London: Oxford University Press.

HOPKIN, S.P. (1997): Biology of the springtails.— 1. Aufl., 330 S., London: Oxford University Press.

HOPKIN, S.P. (2007): A key to the Collembola (springtails) of Britain and Ireland.— 1. Aufl., 245 S., London: AIDGAP field studies council. FSC Publications.

HUMPHREYS, W.F. (1975): The influence of burrowing and thermoregulatory behaviour on the water relations of *Geolycosa godeffroyi* (Araneae: Lycosidae), an Australian wolf spider.— Oecologia **21**: 291 – 311.

HUMPHREYS, W.F. (1991): Thermal behaviour of a small spider (Araneae: Araneidae: Araneinae) on horizontal webs in semi-arid Western Australia.— Behav. Eco. Sociobiol. **28**: 47 – 54.

HUMPHRIES, P. & BALDWIN, D.S. (2003): Drought and aquatic ecosystems: an introduction.— Freshwater Biology **48**: 1141 – 1146.

JOOSSE, E.N.G. (1966): Some observations on the biology of *Anurida maritima* (Collembola).— Z. Morphol. Ökol. Tiere **57**: 320 – 328.

JUNK W.J. (1997): The Central Amazon Floodplain. Ecology of a pulsing system.— 1.Aufl., 525 S., Berlin: Ecological Studies, **126**. Springer Verlag.

KAERSGAARD, C.W.; HOLMSTRUP, M.; MALTE, H. & BAYLEY, M. (2004): The importance of cuticular permeability, osmolyte production and body size for the desiccation resistance of nine species of Collembola.- J. of Insect Physiol. **50**: 5 – 15.

KEAY, A.N. & FORMAN, R.I. (1987): An experimental study of the tolerance of *Hapolophilus subterraneus* (SHAW) and *Henia vesuviana* (NEWPORT) to low humidity levels.- Bulletin of the British Myriapod Group **4**: 16 – 21.

KISS, B. & SAMU, F. (2002): Comparison of autumn and winter development of two wolf spider species (*Pardosa*, Lycosidae, Araneae) having different life history patterns.- J. Arachnol. **30**: 409 – 415.

KRISHNAN, G. (1968): The millipede *Thyropygus* with special reference to Indian species.— CSIR zoological memoirs on Indian animal types **1**: 1 – 84.

KRUMPÁLOVÁ, Z. (2005): Floods - as the factor of degradation and recovery of araneocoenoses.— In: TAJOVSKÝ K., SCHLAGHAMERSKÝ, J. & PIZL, V. (Hrsg.); Contributions to Soil Zoology in Central Europe I. Proceedings of the 7th Central European Workshop on Soil Zoology. Ceské Budejovice: 77 – 83.

KUBCOVÁ, L. & SCHLAGHAMERSKÝ, J. (2002): Zur Spinnenfauna der Stammregion stehenden Totholzes in südmährischen Auenwäldern.— Arachnol. Mitt. **24**: 36 – 61.

KUNDZEWICZ, Z.W.; ULBRICH, U.; BRÜCHER, T.; GRACZYK, D.; KRÜGER, A.; LECKEBUSCH, G.C.; MENZEL, L.; PINSKWAR, I.; RADZIEJEWSKI, M. & SZWED, M. (2005): Summer floods in Central Europe - Climate Change Track?- Natural Hazards **36**: 165 – 189.

LAWRENCE, P.N. & MASSOUD, Z. (1973): Cuticle structures in the Collembola (Insecta).— Rev. Écol. Biol. Sol **10**: 77 – 101.

LEHMANN, H. (1965): Ökologische Untersuchungen über die Carabidenfauna des Rheinufers in der Umgebung von Köln.— Z. Morph. Ökol. Tiere **55**: 597 – 630, Köln.

LEVI, H.W. (1967): Adaptations of respiratory systems of spiders.— Evolution **21**: 571 – 583.

LEVI, H.W. & KIRBER W.M. (1976): On the evolution of tracheae in arachnids.— Bull. Br. Arachnol. Soc. **3**: 187 – 188.

LEWIS, J.G.E. (1974): The ecology of centipedes and millipedes in Northern Nigeria.— Symposia of the Zoological Society of London **32**: 423 – 431.

LUDEWIG, H.H (1999): Die Laufkäferfauna (Coleoptera: Carabidae) der Auengebiete bei Guntersblum am Rhein II: Brachen und Grabenränder im Unterfeld von Guntersblum.— Fauna und Flora Rheinland-Pfalz **9**: 121 – 138.

MACHIN, J. & LAMPERT, G.J. (1985): A passive two layer permeability-water model for *Periplaneta* cuticle.— J. Exp. Biol. **117**: 171 – 179.

MADDRELL, S.H.P. (1981): The functional design of the insect excretory system.— J. Exp. Biol. **90**: 1 – 15.

MANDERBACH, R. (2001): Der Stellenwert des Lebenszyklus für das Überleben der Ufer bewohnenden Wolfspinnenarten *Pardosa wagleri* (HAHN, 1822) und *Pirata knorri* (SCOPOLI, 1763).— Arachnol. Mitt. **21**: 1 – 13.

MARX, M.T. (2005): Veränderungen der Collembolenfauna (Insecta) eines Auwaldes im Bereich des Inselrheins bei Mainz nach einer Herbstüberflutung.— Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv **43**: 45 – 59, Mainz.

MARX, M.T. (2008): The collembolan population of a river bank reinforcement system in front of a middle Rhine region floodplain under influence of inundation and extreme drought.— Peckiana **5**: 115 – 125. Görlitz.

MASSOUD, Z.N., POINSOT, N. & POIVRE, C. (1968): Contribution à l'étude du comportement constructeur chez les Collemboles.— Rev. Écol. Biol. Sol **5**: 283 – 286.

MCMAHON, T.A. & FINLAYSON, B.L. (2003): Droughts and antidroughts: the low-flow hydrology of Australian rivers.— Freshwater Biology **48**: 1147 – 1160.

MEIER, P. & ZETTEL, J. (1997): Cold hardiness in *Entomobrya nivalis* (Collembola, Entomobryidae): annual cycle of polyols and antifreeze proteins, and antifreeze triggering by temperature and photoperiod.— J. Comp. Physiol. (B) **167**: 297 – 304.

MESSNER, B. (1988): Vorschlag für die Neufassung des Begriffes „Plastron" bei den Arthropoden.— Dtsch. Ent. Z. (N.F.) **35**: 379 – 381.

MOORE, P.D. (2002): Springboards for springtails.— Nature **418**: 381.

MORECROFT, M.D.; BEALEY, C.E.; HOWELLS, O.; RENNIE, S. & WOIWOD, I.P. (2002): Effects of the drought on contrasting insect and plant species in the UK in the mid-1990s.— Global Ecology & Biography **11**: 7 – 22.

MÜLLER-MOTZFELD, G. (2004): Xerotherme Laufkäfer in Deutschland - Verbreitung und Gefährdung.— Angew. Carabidologie Supplement III, Laufkäfer in Xerothermbiotopen. 27 – 44.

OPELL, B.D. (1998): The respiratory complementarity of spider book lung and tracheal systems.— J. Morph. **236**: 57 – 64.

PALISSA, A. (2000): Collembola.— In: SCHWOERBEL, J. & ZWICK, P. (Hrsg.); Süßwasserfauna von Mitteleuropa 10. Spektrum Verlag Heidelberg/Berlin. 166 S.

PARRY, D.A. (1954): On the drinking of soil capillary water by spiders.— J. Exp. Biol. **31**: 218 – 227.

PAUL, R.J.; COLMORGEN, M.; HÜLLER, S.; TYROLLER, F. & ZINKLER, D. (1997): Circulation and respiration control in millimeter-sized animals (*Daphnia magna*, *Folsomia candida*) studied by optical methods.— J. Comp. Physiol. (B) 167: 399 – 408.

PFLUG, A. & WOLTERS, V. (2001): Influence of drought and litter age on Collembola communities.— Eur. J. Soil Biol. **37**: 305 – 308.

PLATEN, R.; BLICK, T.; SACHER, P. & MALTEN, A. (1996): Rote Liste der Webspinnen Deutschlands (Arachnida: Araneae).— Arachnol. Mitt. **11**: 1 – 31.

POINSOT, N. (1970): Nouveaux exemples de comportement constructeur chez les collemboles Isotomidae.— Rev. Comp. Animal **4**: 59 – 63.

POINSOT, N. (1971): Contribution à l'étude du comportement constructeur chez les Collemboles.— Rev. Écol. Biol. Sol **8**: 163 – 165.

POINSOT-BALAGUER, N. & BARRA, J.A. (1983): Experimental and ultrastructural data on freezing resistance of *Folsomides angularis* (Insecta, Collembola).— Pedobiologia **25**: 357 – 363.

POINSOT-BALAGUER, N. & BARRA, J.A. (1991): L'anhydrobiose: un problème biologique nouveau chez les Collemboles (Insecta).— Rev. Écol. Biol. Sol **28**: 197 – 205.

RICHTER, C.J.J. (1970): Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae).— Oecologia **5**: 200 – 214.

ROTHENBÜCHER, J. & SCHAEFER, M. (2006): Submersion tolerance in floodplain arthropod communities.— Basic and Applied Ecology **7**: 398 – 408.

RUSSELL, D.J. (1994): Die Collembolenfauna in Auwäldern der Oberrheinebene - ein Beitrag zu Renaturierungsvorhaben.— Verh. des 14. internat. Symp. für Entomofaunistik in Mitteleuropa, SIEEC, in München (04.– 09.09.1994).

RUSSELL, D.J.; SCHICK, H. & NÄHRIG, D. (2002): Reactions of soil Collembolan communities to inundation in floodplain ecosystems of the upper Rhine Valley.— In: BROLL, G., MERBACH, W. & PFEIFFER, E. M. (Hrsg.); Wetlands in Central Europe; Springer-Verlag Berlin. 35 – 70.

RUSSELL, D.J.; HAUTH, A. & FOX, O. (2004): Community dynamics of soil Collembola in floodplains of the upper Rhine valley.— Pedobiologia **48**: 527 – 536.

RUSSELL, D.J. & GRIEGEL, A. (2006): Influence of variable inundation regimes on soil Collembola.— Pedobiologia **50**: 165 – 175.

SCHAEFER, M. (1976): An analysis of diapause and resistance in the egg stage of *Floronia bucculenta* (Araneae: Linyphiidae).— Oecologia **25**: 155 – 174.

SCHRÖTER, D.; ZEBISCH, M. & GROTHMANN, T. (2005): Climate change in Germany - vulnerability and adaptation of climate-sensitive sectors.— Klimastatusbericht des DWD 2005: 44 – 56.

SCHUBART, O. (1934): Tausendfüßler oder Myriapoda. I: Diplopoda.— In: DAHL (Hrsg.); Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile **28**: 1 – 318.

SCHULZ, H.J.; BRETFELD, G. & ZIMDARS, B. (2005): Nomina Collembola Germanica. Internetressource: http://www.collembola.org/publicat/collgerm.htm (03.03.2008).

SIEPE, A. (1985): Einfluss häufiger Überflutungen auf die Spinnen-Besiedlung am Oberrhein-Ufer.— Mitt. dtsch. Ges. allg. angew. Ent. **4**: 281 – 284.

SIEPE, A. (1989): Renaturierung von Auebiotopen am Oberrhein - Erste Erfolge des integrierten Rheinprogramms in den „Poldern Altenheim".— Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg, Angew. Zoologie **1/94**: 1 – 24.

SIMON, H.R. (2007): *Entomobrya nivalis* (LINNAEUS, 1758) als dominante Art im Nahrungssystem von Apfelbaumkronen - Zwischenergebnisse aus dem Projekt „Monitoring von Arthropoden in Apfelanlagen" (Collembola).— Entomol. Zeitschrift **117**: 184 – 189.

SJURSEN, H.; BAYLEY, M. & HOLMSTRUP, M. (2001): Enhanced drought tolerance of a soil-dwelling springtail by pre-acclimation to a mild drought stress.— J. of Insect Physiol. **47**: 1021 – 1027.

SJURSEN, H. & HOLMSTRUP, M. (2004): Cold and drought stress in combination with pyrene exposure: studies with *Protaphorura armata* (Collembola: Onychiuridae).— Ecotox. and Environm. Safety **57**: 145 – 152.

SPANG, W.D. (1999): Laufkäfer als Indikatoren hydrologischer Rahmenbedingungen in der Oberrheinaue.— Angew. Carabidologie Supplement I: Laufkäfer in Auen: 103 – 114.

SPELDA, J. (1999): Verbreitungsmuster und Taxonomie der Chilopoda und Diplopoda Südwestdeutschlands. Diskriminanzanalytische Verfahren zur Trennung von Arten und Unterarten am Beispiel der Gattung *Rhymogona* COOK, 1896 (Diplopoda: Chordeumatida: Craspedosomatidae). Teil 2.— Dissertation an der Universität Ulm: 1 – 324.

STEINBERGER, K.H. (2004): Zur Spinnenfauna der Parndorfer Platte, einer Trockenlandschaft im Osten Österreichs (Burgenland) (Arachnida: Araneae, Opiliones).— Denisia **12**: 419 – 440.

STERZYNSKA, M. & EHRNSBERGER, R. (1999): Diversity and structure of collembolan communities in wetlands.— In: TAJOVSKÝ, K. & PIZL, V. (Hrsg.); Soil zoology in central Europe; Academy of sciences of the Czech Republik: 325 – 334.

STRATTON, G.E.; SUTER, R.B. & MILLER, P.R. (2004): Evolution of water surface locomotion by spiders: a comparative approach.— Biol. J. Linn. Soc. **81**: 63 – 78.

STURANI, M. (1962): Osservazioni e ricerche biologiche sul genere *Carabus* Linnaeus (Sensu Lato) (Coleoptera, Carabidae).– Memorie Soc. Entomol. Ital. **41**: 85 - 202.

SUTER, R.B. (1999): An aerial lottery: The physics of ballooning in a chaotic atmosphere.— J. Arachnol. **27**: 281 – 293.

TAMM, J.C. (1982): Das jahresperiodisch trockenliegende Eulitoral der Edertalsperre als Lebens- und Ersatzlebensraum; eine Ökosystemstudie mit terrestrischem Schwerpunkt.— Arch. Hydrobiol./Suppl. **64**: 484 – 553.

TAMM, J.C. (1984a): Die Flora und Fauna der jahresperiodisch trockenliegenden Überschwemmungsfluren der Edertalsperre - eine Auenbiozönose?- Verh. der Ges. für Ökologie (Bern 1982) Band **XII**: 355 – 360.

TAMM, J.C. (1984b): Surviving long submergence in the egg stage - a successful strategy of terrestrial arthropods living on floodplains (Collembola, Acari, Diptera).— Oecologia **61**: 417 – 419.

TAMM, J.C.; MITTMANN, H.W. & WOAS, S. (1984): Zur Landmilbenfauna eines jahresperiodisch trockenfallenden Stauseebodens.— Pedobiologia **27**: 395 – 404.

TAMM, J.C. (1986): Temperature-controlled under-water egg dormancy and post-flood hatching in *Isotoma viridis* (Collembola) as forms of adaptation to annual long-term flooding.— Oecologia **68**: 241 – 245.

THALER, K.; PINTAR, M. & STEINER, H.M. (1984): Fallenfänge von Spinnen in den östlichen Donauauen (Stockerau, Niederösterreich).— Spixiana **7**: 97 – 103.

THIBAUD, J.M. (1970): Biologie et écologie des Collemboles Hypogastruridae édaphiques et cavernicoles.— Mém. Mus. Nat. hist. Nat. A **51** (3): 86 – 201.

THIELE, H.U. (1968): Die Diplopoden des Rheinlandes.— Decheniana **120**: 343 – 366.

THIELE, H.U. & WEISS, H.E. (1976): Die Carabiden eines Auwaldgebietes als Bioindikatoren für anthropogen bedingte Änderungen des Mikroklimas.— Schriftenreihe für Vegetationskunde Bonn- Bad Godesberg **10**: 359 – 374.

THIELE, H.U. (1977): Carabid beetles in their environments.— 1. Aufl., 396 S., Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.

THOMAS, C.F.G. & JEPSON, P.C. (1999): Differential aerial dispersal of linyphiid spiders from a grass and a cereal field.— J. Arachnol. **27**: 294 – 300.

TICHY, H. & LOFTUS, R. (1996): Hygroreceptors in insects and a spider: Humidity Transduction Models.— Naturwissensch. **83**: 255 – 263.

TROTTMANN, N. (2004): Schwemmgut - Ausbreitungsmedium terrestrischer Invertebraten in Gewässerkorridoren.— Diplomarbeit. ETH Zürich/EAWAG Dübendorf: 1 – 49.

TUFOVA, J. & TUF, I.H. (2005): Survival under water - comparative study of millipedes (Diplopoda), centipedes (Chilopoda) and terrestrial isopods (Oniscidea).— In: TAJOVSKÝ, K.; SCHLAGHAMMERSKÝ, J. & PIZL, V. (Hrsg.); Contributions to Soil Zoology in Central Europe I: 195 – 198.

VEGTER, J.J. (1987): Phenology and seasonal resource partitioning in forest floor Collembola.— OIKOS **48**: 175 – 185.

VERHOEFF, K.W. (1926): Vom Einflusse unbewegten Wassers auf Tausendfüßler. 104. Diplopoden-Aufsatz.— Zool. Anz. **68**: 193 – 201.

VOIGTLÄNDER, K. (2006): Habitat preferences of selected Central European centipedes.— Peckiana **4**: 163 – 179, Görlitz.

WACHMANN, E.; PLATEN, R. & BARNDT, D. (1995): Laufkäfer. Beobachtung - Lebensweise. 1. Aufl., 296 S., Augsburg: Naturbuch Verlag.

WEIGMANN, G. & WOHLGEMUTH-VON REICHE, D. (1999): Vergleichende Betrachtungen zu den Bodentieren im Überflutungsbereich von Tieflandauen.— In: DOHLE/BORNKAMM/WEIGMANN (Hrsg.); Limnologie aktuell Band **9**; Das Untere Odertal. Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) Stuttgart: 229 – 240.

WOHLGEMUTH-VON REICHE D. & GRUBE, R. (1999): Zur Lebensraumbindung der Laufkäfer und Webspinnen (Coleoptera, Carabidae; Araneae) im Überflutungsbereich der Odertal-Auen.— In: DOHLE/BORNKAMM/WEIGMANN (Hrsg.); Limnologie aktuell Band **9**; Das Untere Odertal. Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) Stuttgart: 147 – 169.

WORLAND, M.R.; GRUBOR-LAJSIC, G. & MONTIEL, P.O. (1998): Partial desiccation induced by sub-zero temperatures as a component of the survival strategy of the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (TULLBERG).— J. of Insect Physiol. **44**: 211 – 219.

ZERM, M. (1997): Distribution and phenology of Lamyctes fulvicornis and other lithobiomorph centipedes in the floodplain of the Lower Oder Valley, Germany (Chilopoda: Henicopidae, Lithobiidae).— In: ENGHOFF, H. (Hrsg.); Many-legged animals - A collection of papers on Myriapoda and Onychophora - Entomologica scandinavia, Supplement **51**: 125 – 132.

ZERM, M. (1999): Vorkommen und Verteilung von Tausendfüßern, Hundertfüßern, Zwergfüßern (Myriapoda: Diplopoda, Chilopoda, Symphyla) und Landasseln (Isopoda: Oniscidea) in den Auen des Unteren Odertals.— In: DOHLE/BORNKAMM/WEIGMANN (Hrsg.); Limnologie aktuell Band **9**; Das Untere Odertal. Schweizerbart´sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller) Stuttgart: 197 – 210.

ZERM, M. & ADIS, J. (2002): Flight ability in nocturnal tiger beetles (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae) from central amazonian floodplains (Brazil).— The Coleopterists Bulletin, **56**(4): 491 – 500.

ZINKLER, D. (1966): Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Kleinarthropoden.— Z. vergl. Physiol. **52**: 99 – 144.

ZINKLER, D. & RÜSSBECK, R. (1986): Ecophysiological adaptations of Collembola to low oxygen concentrations.— In: DALLAI, R. (Hrsg.); 2. Int. Seminar on Apterygota. University of Siena: 123 – 127.

ZINKLER, D. & PLATTHAEUS, J. (1996): Tolerance of soil-dwelling Collembola to high carbon dioxide concentrations.— Eur. J. Entomol. **93**: 443 – 450.

ZINKLER, D.; RÜSSBECK, R.; BIEFANG, M. & BAUMGÄRTL, H. (1999): Intertidal respiration of *Anurida maritima* (Collembola: Neanuridae).— Eur. J. Entomol. **96**: 205 – 209.

ZULKA, K.P. (1989): Einfluss der Hochwässer auf die epigäische Arthropodenfauna im Überschwemmungsbereich der March (Niederösterreich).— Mitt. Dtsch. Allg. Angew. Ent. **7**: 74 – 75.

ZULKA, K.P. (1991): Überflutung als ökologischer Faktor Verteilung, Phänologie und Anpassung der Diplopoda, Lithobiomorpha und Isopoda in den Flußauen der March.— Dissertation. Universität Wien: 1 – 65.

Anschriften der Verfasser:

Dipl.-Biol. Michael T. Marx*
Dipl.-Biol. Patrick Guhmann
Dipl.-Biol. Tanja Lessel
Prof. Dr. Gerhard Eisenbeis
Johannes Gutenberg-Universität Mainz
Institut für Zoologie / Abt.IV
Becherweg 13
55128 Mainz
E-Mail: marxm1@students.uni-mainz.de

Peter Decker
Froschmarkt 8
55129 Mainz

Eingang des Manuskripts bei der Schriftleitung:
19.04.2008

View publication stats