

Jahresperiodische Vertikalwanderungen von Arthropoden in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens

Joachim Adis und Werner Funke

Central Amazonian forest areas near rivers are flooded for 5-6 months each year. Reactions of the terrestrial arthropod fauna to annual inundations were studied in a black-water and white-water region (Igapó/Várzea respectively). Capture devices utilized were arboreal photo-electors, pitfall traps and ground photo-electors. In the Igapó-forest (23 ha) about 127 000 arthropods were caught on tree trunks in 1976/77. Numerous arthropods, particularly non-flying ones, survive the submersion phase in the trunk and in canopy regions. Many of them perish during the actual inundation or become prey to predaceous arthropods. Trunk migration (upwards/downwards) and flight activity to tree trunks is regulated in a high degree by abiotic factors changing with the climate (dry season/rainy season). Arthropod development is well synchronized with the annual water-fluctuations. The non-flying and limited-flying arthropod fauna is divided into terricole and arboricole groups ("nonmigrants", "migrants"). In the Várzea-forest (24 ha) about 45 000 arthropods were captured on tree trunks in 1976 (mostly trunk and canopy inhabitants). Non-flying arthropods which emigrate to the tree trunk and canopy regions were not encountered.

Amazon, arthropods, Brazil, ecosystem, inundation-forest, migrations, tree traps.

1. Einführung

Die Wasserstände von Rio Solimões und Rio Negro schwanken im Jahreslauf. Bei Manaus beträgt der Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigwasser bis zu 14 m. Flußnahe Waldgebiete werden 5-6 Monate/Jahr überflutet. 'Reaktionen' der Tiergesellschaften zentralamazonischer Überschwemmungswälder auf jahresperiodische Überflutungen - z.B. in Form von Horizontal- und Vertikalwanderungen - sind erst wenig erforscht (BECK 1969, 1972, 1976; IRMLER 1975, 1976, 1979a, b, 1981). 1976 wurde die terrestrische Arthropodenfauna in einem Várzea-Wald (Weißwassergebiet), 1976/77 in einem Igapó-Wald (Schwarzwassergebiet) bei Manaus untersucht. Die submerse Phase dauerte 1976 von Mitte März bis Mitte August in der Várzea bzw. Anfang April bis Mitte September im Igapó. Die Trockenzeit erstreckt sich von Juni bis November, die Regenzeit von Dezember bis Mai. Eine nähere Beschreibung und Charakterisierung der Untersuchungsgebiete findet sich bei ADIS (1981). Als Fanggeräte für Arthropoden dienten Baum-Photoelektoren sowie Bodenfallen und Boden-Photoelektoren (ADIS 1979; BARBER 1931; FUNKE 1971).

Bis auf *Collembola*, *Acari*, *Thysanoptera* und die Dipteren aus Baum-Photoelektoren wurden alle erbeuteten Tiere registriert und nach Ordnungen, Familien, in einigen Fällen nach Arten, aufgeschlüsselt (ADIS 1981).

2. Stammauflauf, -anflug und -ablauf

2.1 Gruppenspektrum und Dominanz

2.11 Igapó (Schwarzwassergebiet)

Von Januar 1976 bis Mai 1977 wurden, von den obengenannten Gruppen abgesehen, 126 891 Arthropoden gefangen: 74 152 beim Stammauflauf und -anflug, 52 739 beim Stammablauf und -anflug (vgl. Abb. 1). Die höchsten Anteile (in %) am Gesamtfang entfielen auf *Formicoidea* (31.4), *Pseudoscorpiones* (16.4), *Araneae* (14.5) und *Diplopoda* (10.6). Es folgten *Symphyla* (4.6), *Coleoptera* (4.3) und *Chilopoda* (3.9; davon ca. 95% *Geophilomorpha*). Weniger häufig waren *Isopoda* (3.4), Larven der *Cicaçina* (2.7) und *Isoptera* (1.1).

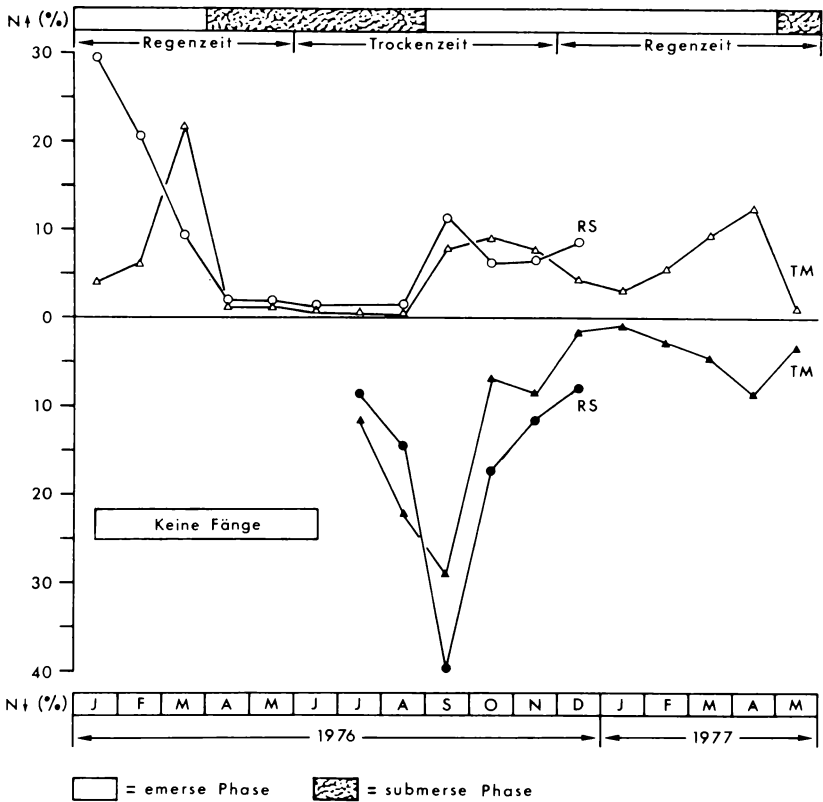


Abb. 1: Stammauflauf, -anflug (+) und Stammablauf, -anflug (+) im Igapó (TM) und im Várzea-Wald (RS) Januar 1976 - Mai 1977 (je 3 Baum-Photoelektoren). Gesamtfang (N+ bzw. N+) je 100%. Nicht berücksichtigt sind *Acari*, *Collembola*, *Thysanoptera* und *Diptera*.

2.12 Várzea (Weißwassergebiet)

Von Januar bis Dezember 1976 wurden - die obengenannten Gruppen ausgenommen - 44 849 Arthropoden erbeutet. 25 806 entfielen auf den Stammauflauf und -anflug, 19 043 auf den Stammablauf und -anflug (vgl. Abb. 1). Am häufigsten waren die *Formicoidea* mit einem Anteil (in %) von 69.9 am Gesamtfang. Es folgten *Coleoptera* (16.2), *Araneae* (5.1), Coleopterenlarven, Lepidopteren und *Saltatoria* (mit je 1-2).

2.2 Aktivitätsdichte im Jahreslauf

2.21 Igapó (Schwarzwassergebiet)

Mit Beginn der Regenzeit wanderten zahlreiche Arthropoden - vor allem *Arachnida* und *Myriopoda* - in die Stamm- und Kronenregion (Abb. 1). *Symphyla*, *Polyxenidae*, *Pseudoscorpiones*, *Chilopoda* und große *Araneae* waren 4-6 Wochen vor Überflutung besonders häufig am Stamm. Vermutlich wurden diese Tiere durch zunehmende Nässe und steigende Luftfeuchte am Boden regelrecht zum Stammauflauf stimuliert (vgl. Abb. 2, 3). Asseln und kleine Spinnen hingegen wichen erst bei hoher Bodennässe - unmittelbar vor dem Hochwasser - in den Stammbereich aus (vgl. ADIS 1977, 1981). Vereinzelt traten dann auch *Japygidae* und große Vogelspinnen (*Acanthoscurria* sp.), ferner Gastropoden, Oligochaeten und Landplanarien in den Baum-Photoelektoren auf. Manche Tiere (z.B. *Chilopoda*, *Pseudoscorpiones*, *Polyxenidae*) wurden noch gefangen, als das Hochwasser - Mitte Mai 1976 - den unteren Trichterrand schon erreicht hatte. Der Anteil der einzelnen Tiergruppen am Stammauflauf von Januar bis Mai 1976 bzw. 1977 unterschiedlich hoch. *Pseudoscorpiones*, *Isopoda* und *Uropygi* z.B. waren 1976, *Diplopoda* und *Symphyla* 1977 häufiger (vgl. Abb. 2).

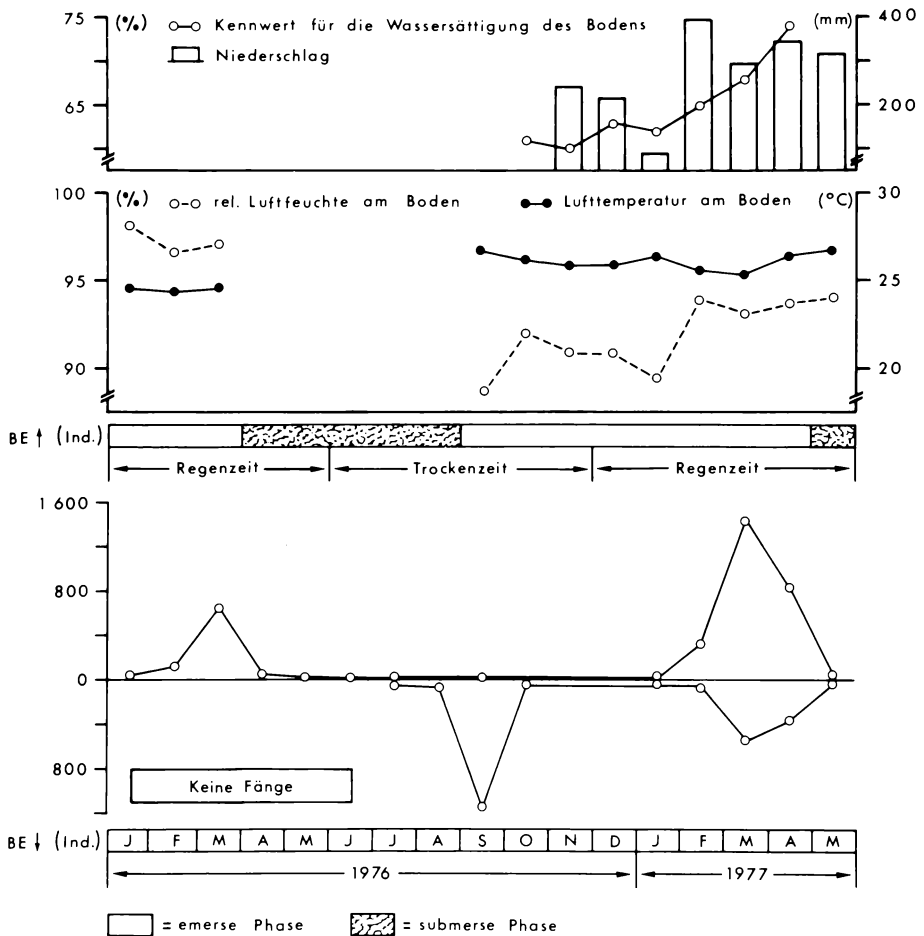


Abb. 2: Stammauf- und ablauf der *Symphyla* im Igapó.
Januar 1976 - Mai 1977; je 3 Baum-Photoelektoren (BE).

Zu Beginn der emersen Phase wurde der Waldboden vor allem durch 'terricole' Arthropoden neu besiedelt. Viele liefen stammab (Abb. 1). Manche kamen schon im Juli, noch vor Ende der submersen Phase und bei höchster jährlicher Sonneneinstrahlung im Kronenraum (vgl. ADIS et al. 1979) in den unteren Stammbereich (z.B. *Pseudoscorpiones*, *Opiliones*, kleine Spinnen). Einige Gruppen waren jetzt deutlich häufiger als beim Stammauflauf (z.B. *Diplopoda*, *Chilopoda*, *Opiliones*, *Uropygi*).

Während der Trockenzeit der emersen Phase dominierten vor allem pterygote Insekten am Stamm, z.B. Imagines der *Blattodea*, *Heteroptera*, *Cicadina* und *Lepidoptera* (überwiegend 'Microlepidoptera') sowie *Coleoptera* (bes. *Curculionidae*). Rindenbrütende *Platypodidae* und *Scolytidae* (überwiegend *Xyleborus* sp.) traten auf. Ameisen, besonders arboricole Arten, wanderten in großer Zahl zwischen Krone und Boden am Stamm entlang. Bei hohen Lufttemperaturen am Boden und geringer Boden- bzw. Luftfeuchte kletterten sie vor allem nach oben (vgl. Abb. 4). Auch *Saltatoria*, vorwiegend Larven von *Grylloidea* und *Tettigonoidea* (ca. 75% und 15% vom Gesamtfang), liefen dann am Stamm empor.

Mit Beginn der Regenzeit nahm der Anteil pterygoter Insekten am Stamm ab. Imagines wurden seltener, Larven - besonders der *Cicadina* - häufiger. Terricole Arthropoden wanderten in großer Zahl stamm auf.

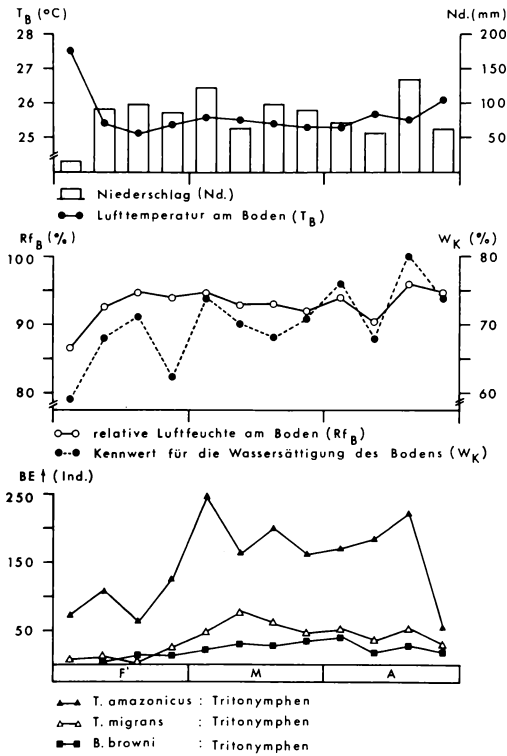


Abb. 3: Stammauflauf der Tritonymphen von *Tyrannochthonius amazonicus*, *T. migrans* und *Brazilatemnus browni* (Pseudoscorpiones) im Igapó. Februar - April 1977; je 3 Baum-Photoelektoren (BE).

Korrelationen zu abiot. Faktoren (Dez. 76 - April 77)

	r_1	r_2
<i>T. amazonicus</i>	+ 0.524*	+ 0.550*
<i>T. migrans</i>	+ 0.545*	+ 0.492
<i>B. browni</i>	+ 0.702**	+ 0.588*

r_1 = Korrelationskoeffizient aus Stammauflauf und Kennwert für die Wassersättigung des Bodens (W_K)/Woche.

r_2 = Korrelationskoeffizient aus Stammauflauf und relativer Luftfeuchte (Rf_B)/Woche.

* = signifikant für $P < 5\%$ ($r > 0.497$; $n = 16$)

** = signifikant für $P < 1\%$ ($r > 0.623$; $n = 16$).

2.22 Várzea (Weißwassergebiet)

Während der emersen Phase dominierten pterygote Insekten am Stamm. In der Trockenzeit waren *Coleoptera* (Larven und Imagines), vor allem *Staphylinidae* und *Carabidae*, häufig. Rindenbrütende *Platypodidae* und *Scolytidae* befielen den Stammbereich. Zahlreiche *Araneae* und *Formicoidea* wanderten zwischen Krone und Boden (Abb. 5). Auch corticole Pseudoskorpione, *Chilopoda* (überwiegend *Scolopendromorpha*), Diplopoden (ausschließlich *Polyxenidae*) sowie Psocopteren traten auf.

In der Regenzeit kletterten vor allem *Saltatoria* häufiger am Stamm empor. Neben juvenilen *Grylloidea* (ca. 35% am Gesamtfang) waren es vor allem adulte *Tettigonoidea* (ca. 45%). Auch Larven der *Cicadina* traten häufiger auf. Bei den *Formicoidea* nahm der Stammaufstieg nur geringfügig zu (Abb. 5). Terricole Arthropoden, die wie im Igapó - in großer Zahl in den Stamm- und Kronenbereich ausweichen, kamen nicht vor (vgl. Abb. 1).

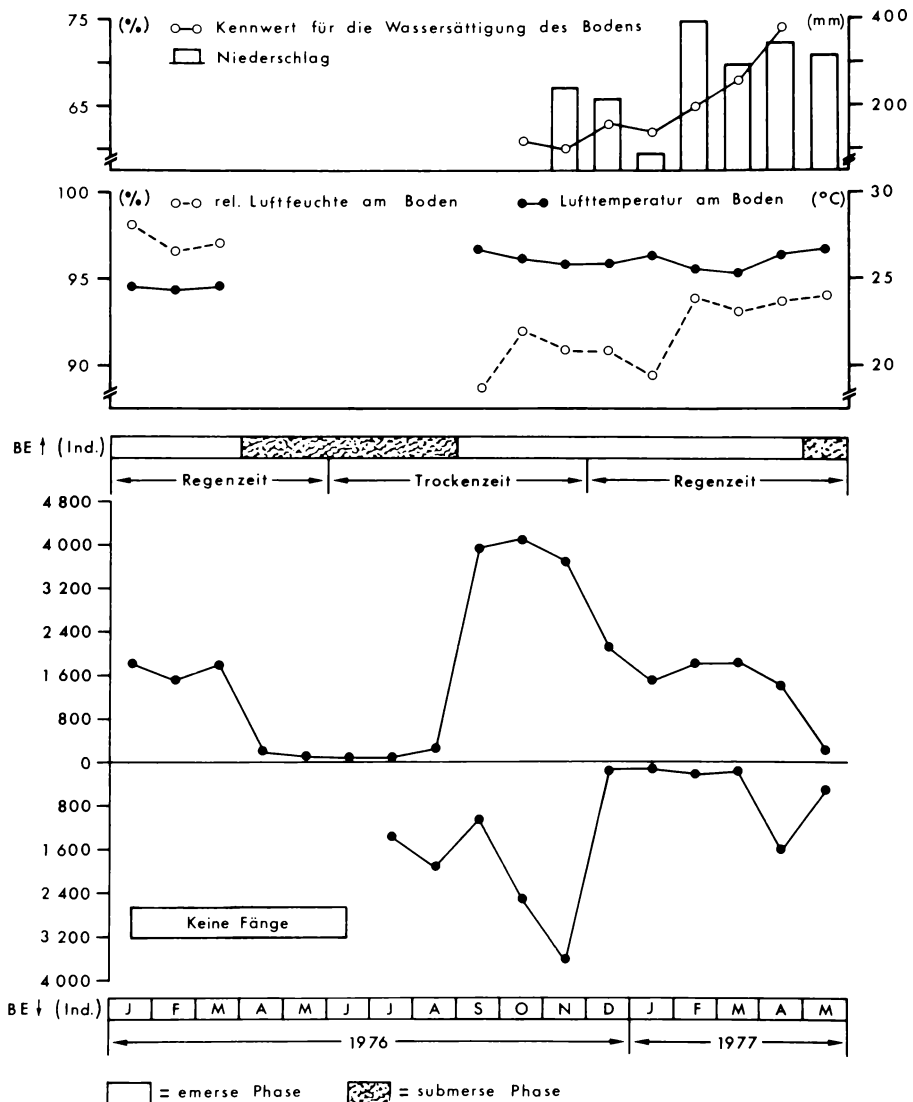


Abb. 4: Stammauf- und ablauf der *Formicoidea* im Igapó. Januar 1976 - Mai 1977; je 3 Baum-Photoelektoren (BE).

3. Diskussion und Schlußfolgerung

3.1 Igapó (Schwarzwassergebiet)

Horizontalwanderungen von Bodenarthropoden vor dem auflaufenden Wasser finden nach BECK (1969, 1970, 1971, 1972, 1976) und IRMLER (1976, 1978) nur in begrenztem Umfang statt. Die Makrofauna des Bodens soll, je nach Mobilität, nur über kurze Strecken ausweichen und - von wenigen Ausnahmen abgesehen - mit der Überschwemmung katastrophenähnlich zugrunde gehen. BECK und IRMLER nehmen an, daß die Wiederbesiedlung der Überschwemmungswälder zu Beginn der emersen Phase vor allem von außen durch Einwanderung am Boden oder Einflug aus benachbarten (Festland-) Biotopen bzw. von der Hochwasserlinie aus erfolgt (vgl. BECK 1971, 1976; IRMLER 1976, 1978, 1979a).

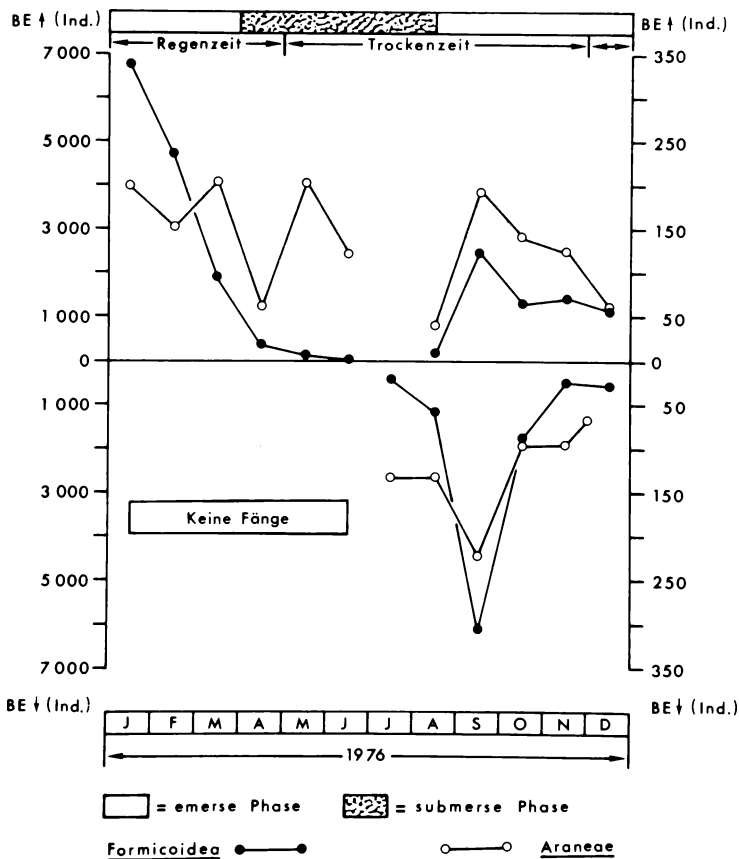


Abb. 5: Stammauf- und ablauf der *Formicoidea* und *Araneae* im Várzea-Wald. Januar - Dezember 1976; je 3 Baum-Photoeklektoren (BE).

Nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchungen dürften zahlreiche, vor allem *flugunfähige Arthropoden*, die submerse Phase im Stamm- und Kronenbereich überdauern. Jedoch werden viele, sofern sie keine submers beständigen Entwicklungsstadien besitzen, offenbar vernichtet. Diese Aussage stützt sich auf folgende Befunde: Am Boden wurden während der emersen Phase 1976/77 pro m² ca. 1400 Bodenarthropoden i.w.S. (nonmigrantes, migrantes) erbeutet (ADIS 1981). Pro Stamm waren es aus diesen Gruppen lediglich ca. 10 500 Tiere. Der Einzugsbereich eines Stammes (Fangbaumes) umfaßt mehr als 50 m². Wenn man die Fähigkeit eines einzelnen Fangbaumes aus mitteleuropäischen Wäldern (Versuche mit zwei übereinander in 2 und 4 m Höhe angebrachten Trichterringen, s. FUNKE 1971, 1977, 1982) auf den tropischen Regenwald überträgt, so dürften lediglich max. 35% der stammaufkletternden Arthropoden die Barriere "Baum-Photoeklektor" überwunden haben und in höhere Regionen von Stamm und Krone gelangt sein. Selbst wenn die o.g. Fangzahl 2-3 mal höher angesetzt werden müßte (auf Grund der unterschiedlichen Fangeffektivität von Baum-Photoeklektoren für einzelne Arthropodengruppen; s. ADIS 1981), ist die Diskrepanz der Fangergebnisse von Eklektoren am Boden und am Stamm unübersehbar. Beim Pseudoskorpion *Tyrannochthonius amazonicus* z.B. wurden zwischen September 1976 und April 1977 ca. 790 Tritonymphen pro m² am Boden und nur 617 pro Fangbaum erbeutet (ADIS 1981).

Zweifellos klettern zahlreiche Arthropoden auch an den vielen dünnen Bäumen der Versuchsfläche empor. Nach Beobachtungen von FUNKE und Mitarbeitern in jüngeren Buchenwäldern des Sollings (hohe Stammdichte, geringe Stammumfänge) ist diese Zahl nicht sehr hoch anzusetzen. Sie dürfte (nach FUNKE) höchstens - auf Umfang und Oberfläche bezogen - den Stammaufläufen an dicken Stämmen proportional zu setzen sein. Wegen des geringeren 'Orientierungswertes' der dünnen Stämme und der geringen Ausdehnung des Stammfußes liegt sie wahrscheinlich noch niedriger. Die Vernichtung eines größeren Teils der flugunfähigen Arthropoden bei auflaufendem Wasser kann nach allen Beobachtungen (s.o.) als gesichert gelten. Der nach den Fangergebnissen der Baum-Photoelektoren insgesamt recht geringe Stammauflauf ist damit aber noch nicht vollständig erklärt. Nach FUNKE (1971, 1979, 1982), FUNKE & SAMMER (1980) orientieren sich zahlreiche Arthropoden in mitteleuropäischen Wäldern vom Boden aus nach Stammsilhouetten. Manche entgehen so den Gefahren, die mit einer starken Durchnässung des Bodens nach langanhaltenden Niederschlägen oder - in Auenwäldern (FUNKE unveröff.) - mit Hochwasser verbunden sind. Eine ganz ähnliche Situation herrscht im amazonischen Überschwemmungswald. Auch hier finden zahlreiche Arthropoden auf Grund eines ausgesprochen skototaktischen Verhaltens an Stämmen Zuflucht (vgl. IRMLER 1973), manche sogar noch von der Wasseroberfläche aus (SCHALLER 1969). Bei der 'Flucht vor dem Wasser' gelangen sie aber in eine neue Gefahrensituation: Sie fallen Raubarthropoden zum Opfer und erreichen nur in verhältnismäßig geringer Zahl höhere Stammbereiche (u.a. auch die Trichterregion der Ektektoren). Räuber bilden im unteren Stammbereich eine nur schwer überwindbare Barriere. Nahezu $\frac{2}{3}$ aller in Baum-Photoelektoren gefangenen Tiere sind Raubarthropoden. Vor allem die *Formicoidea* sind zeitweise besonders effektvolle Räuber, die für den Bedarf von Nestgenossen und Brut (u.U. hoch in den Bäumen) zahlreiche Arthropoden erbeuten dürften. Das bedeutet, daß der aktuelle Stammauflauf und -anflug im unteren Stammbereich bedeutend größer sein muß als die Fangergebnisse erkennen lassen.

Einige Gruppen, die den Stamm- und Kronenbereich erreicht haben, vermehren sich hier offenbar während der submersen Phase (z.B. *Chilopoda*, *Colobognatha*, *Pseudoscorpiones*), andere werden weiterhin stark dezimiert (z.B. *Isopoda*, kleine Spinnen). Zufluchts- bzw. Reproduktionsort sind sehr wahrscheinlich auch die zahlreichen Epiphyten im Kronenraum (sog. hängende Böden; vgl. DELAMARE-DEBOUDEVILLE 1951, KLINGE 1966), wo während der submersen Phase Bodenarthropoden nachgewiesen werden konnten (ADIS, in Vorb.). Die Wiederbesiedlung des Bodens dürfte z.T. auch von hier aus erfolgen.

Stammauflauf, -anflug und -ablauf werden zweifellos in hohem Maße von klimabedingt wechselnden abiotischen Faktoren gesteuert (Regen-/Trockenzeit). Beim Auflauf und Anflug wirken bei hygrophilen Arten naheliegenderweise zunehmende Nässe am Boden bzw. zunehmende relative Luftfeuchte im Stammbereich, bei mehr mesoxerophilen Arten ein trockenwarmes Bestandesklima. Vertikalwanderungen vor dem auflaufenden Hochwasser zeigen nur wenige Arthropodengruppen. Eine Präferenz für Trockenheit bzw. Feuchte wird auch beim Ablauf deutlich. Ameisen z.B. sind in besonderem Maße während der Trockenzeit zu Beginn der emersen Phase aktiv.

Die flugunfähige bzw. bedingt flugfähige Arthropodenfauna des Igapó läßt sich - unter Berücksichtigung aller bisher vorliegenden Ergebnisse - in die folgenden Gruppen gliedern:

I. Terricole Arthropoden

a) Bodentiere - nonmigrantes:

Vermehrung ausschließlich am Boden; während der emersen Phase nur temporär oder gar nicht im unteren Stammbereich aktiv; Adulti oder Eier überdauern die submersen Phase im oder am Boden bzw. unter loser Rinde im überschwemmten unteren Stammbereich.

z.B. *Rostrocoetes foveolatus* u.a. *Oribatidae* (BECK 1969, 1972); div. *Collembola*, bes. *Entomobryomorpha* (BECK 1976); *Pyrogdesmidae* (*Diplopoda*; ADIS et al., in Vorb.).

b) Bodentiere - migrantes:

Vermehrung überwiegend am Boden; baumlebende Entwicklungsstadien während der submersen Phase; Stammauf- und ablauf einzelner oder aller Stadien; Stammauflauf überwiegend mit Beginn der Regenzeit, seltener kurz vor Überflutung des Waldbodens.

z.B. *Pachyolpium irmgardae*, *Tyrannochthonius amazonicus*, *Tyrannochthonius migrans* (*Pseudoscorpiones*); *Hanseniella arborea* (*Symphyla*); *Oniscoidea*, *Geophilomorpha* u.a.

II. Arboricole Arthropoden

a) Baumtiere - nonmigrantes:

Vermehrung ausschließlich in der Stamm- und Kronenregion; während der emersen Phase höchstens temporär am Waldboden.

z.B. *Epinannolene* n.sp. (*Diplopoda*), div. *Embioptera*, *Isoptera*, *Psocoptera*, die meisten *Formicoidea* u.a.

b) Baumtiere - migrantes:

Vermehrung überwiegend in der Stamm- und Kronenregion; bodenlebende Entwicklungsstadien während der emersen Phase; Stammab- und auflauf einzelner Stadien.

z.B. *Brazilatemnus browni* (*Pseudoscorpiones*); *Neomachilellus adisi*, *Neomachilellus scandens* (*Meinertellidae*) u.a.

Aussagen zum Aufenthaltsort *flugfähiger Arthropoden* während der submersen Phase sind, in Ermangelung der Kenntnis ihrer Lebensweise, äußerst schwierig. Ein ausgeprägter Stammaufwurf und -anflug einzelner Gruppen während der Regenzeit wird hier nicht beobachtet. Am Boden sind vor allem Coleopteren vor Überflutung der Versuchsfläche recht häufig. Dies gilt besonders für Carabiden und Staphyliniden. Nach IRMLER (1979a) zeigen terricole Arten dieser Familien ausgesprochen unterschiedliche Reaktionen auf jahresperiodische Wasserwechsel. Einige leben offenbar ständig an der Wasserlinie und führen - entsprechend den Wasserstandsschwankungen - Horizontalwanderungen am Boden durch. Andere suchen bei Hochwasser nahegelegene (Festlands-) Biotope auf. Mehrere Arten besiedeln den Stamm- und Kronenbereich. Die Überdauerung der submersen Phase kann hier auch in Form eines Sommerschlafes (Ästivation) stattfinden (ADIS 1982).

3.2 Várzea (Weißwassergebiet)

Die Arthropoden der Várzea leben ganz offensichtlich überwiegend im Stamm- und Kronenbereich (vgl. IRMLER 1979a). Dies gilt wahrscheinlich auch für Milben und Collembolen. Während der emersen Phase kommen viele Tiere zu Eiablage (z.B. *Diptera*) oder Nahrungsaufnahme (bes. *Formicoidea*) auch an den Waldboden. Flugunfähige Bodenarthropoden i.w.S. sind selten. Offenbar überdauern nahezu alle Gruppen die submerse Phase in der Stamm- und Kronenregion. Emigration und Immigration von Arthropoden sind bei der "Insellage" des Untersuchungsgebietes (s. ADIS 1981), zumindest bei Hochwasser, zweifellos erschwert. Weiträumigere Wanderungen von Fluginsekten sind jedoch nicht auszuschließen (vgl. IRMLER 1979a).

Die vorliegende Arbeit wurde mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Projekt Prof. Dr. W. Funke), des Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia in Manaus/Brasilien (Projekt OEA) und des 2. Zoologischen Instituts der Universität Göttingen gefördert.

Literatur

- ADIS J., 1977: Programa mínimo para análises de ecossistemas: Artrópodos terrestres em florestas inundáveis da Amazônia Central. Acta Amazonica 7: 223-229.
- ADIS J., 1979: Problems of interpreting arthropod samplings with pitfall traps. Zool. Anz. 202: 177-184.
- ADIS J., FURCH K., IRMLER U., 1979: Litter production of a Central-Amazonian black water inundation forest. Trop. Ecol. 20: 236-245.
- ADIS J., 1981: Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests. Amazoniana 7: 87-173.
- ADIS J., 1982: Eco-entomological observations from the Amazon: II. Carabids are adapted to inundation-forests. Coleopterists Bull. 36: 440-441.
- BARBER H.S., 1931: Traps for cave inhabiting insects. J. Elisha Mitchell sci. Soc. 46: 259-266.
- BECK L., 1969: Zum jahreszeitlichen Massenwechsel zweier Oribatidenarten (Acari) im neotropischen Überschwemmungswald. Verh. Dt. Zool. Ges. (Innsbruck 1968): 535-540.
- BECK L., 1970: Zur Ökologie der Bodenarthropoden im Regenwald des Amazonasbeckens. Habilitationsschrift Univ. Bochum.
- BECK L., 1971: Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. Amazoniana 3: 69-132.

- BECK L., 1972: Der Einfluß der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentralamazonischen Regenwaldgebiet. *Pedobiol.* 12: 133-148.
- BECK L., 1976: Zum Massenwechsel der Makro-Arthropodenfauna des Bodens in Überschwemmungswäldern des zentralen Amazonasgebietes. *Amazoniana* 6: 1-20.
- DELAMARE-DEBOUDEVILLE C., 1951: Microfauna du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et Milieu Suppl.* 1:
- FUNKE W., 1971: Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. *Ecol. Studies* 2: 81-93.
- FUNKE W., 1977: Das zoologische Forschungsprogramm im Sollingprojekt. *Verh. Ges. Ökol. (Göttingen 1976)*: 49-58.
- FUNKE W., 1979: Wälder, Objekte der Ökosystemforschung. Die Stammregion - Lebensraum und Durchgangszone von Arthropoden. *Jahresber. naturw. Ver. Wuppertal* 32: 45-50.
- FUNKE W., SAMMER G., 1980: Stammauflauf und Stammanflug von Gliederfüßern in Laubwäldern (Arthropoda). *Ent. Gen.* 6: 159-168.
- FUNKE W., 1982: Waldökosysteme in der Analyse von Struktur und Funktion - Untersuchungen an Arthropodenzönosen. *Verh. Ges. Ökol.* 10: 13-26.
- IRMLER U., 1973: Population-dynamic and physiological adaption of *Pentacomia egregia* Chaud. (Col. Cicindelidae) to the Amazonian inundation forest. *Amazoniana* 4: 219-227.
- IRMLER U., 1975: Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. *Amazoniana* 5: 337-409.
- IRMLER U., 1976: Zusammensetzung, Besiedlungsdichte und Biomasse der Makrofauna des Bodens in der emersen und submersen Phase zentralamazonischer Überschwemmungswälder. *Biogeographica* 7: 79-99.
- IRMLER U., 1978: Die Struktur der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. *Amazoniana* 6: 301-326.
- IRMLER U., 1979a: Abundance fluctuations and habitat changes of soil beetles in Central Amazonian inundation forests (Col.: Carabidae, Staphylinidae). *Stud. neotrop. Fauna and Environ.* 14: 1-16.
- IRMLER U., 1979b: Considerations on structure and function of the "Central-Amazonian inundation forest ecosystem" with particular emphasis on selected soil animals. *Oecologia* 43: 1-18.
- IRMLER U., 1981: Überlebensstrategien von Tieren im saisonal überfluteten Überschwemmungswald. *Zool Anz.* 206: 26-38.
- KLINGE H., 1966: Humus im Tropenraum tropischer Wälder. *Umschau* 4: 123-126.
- SCHALLER F., 1969: Zur Frage des Formensehens bei Collembolen. *Verh. Dt. Zool. Ges. (Innsbruck 1969)*: 368-375.

Adressen

Dr. Joachim Adis
AG Tropenökologie
Max-Planck-Institut für Limnologie
Postfach 165
D-2320 Plön

Prof. Dr. Werner Funke
Abt. Ökologie u. Morphologie der Tiere
Biologie III Univ.
Oberer Eselsberg
D-7900 Ulm

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [10_1983](#)

Autor(en)/Author(s): Adis Joachim, Funke Werner

Artikel/Article: [Jahresperiodische Vertikalwanderungen von Arthropoden in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens 351-359](#)