© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Mitt. Münch. Ent. Ges.	89	95-117	München, 01.11.1999	ISSN 0340-4943

Streifenförmige Wanderzüge von *Hypogastrura socialis* (Uzel)

(Collembola, Hypogastruridae)

Rudolf Zernecke

Abstract

This paper describes the strip-shaped patterns of mass migrations of *Hypogastrura socialis* (Uzel) during six years of observation. For the first time the temporal dynamics of migration fronts were completely surveyed and mapped in detail. Many migration fronts appear regularly during the entire snow-free season at particular places in the forest, usually one or two days after rainfall. At the end of the migration the animals return into the soil and remain there aggregated until moulting. During migration the animals orientate according to optical signals. In addition, their behaviour depends on population size. The typical parabolic pattern of a migration front is a consequence of the distribution of population density. The vertex of the parable always points to the walking direction. The individual behaviour of the animals and the sequence of movements of a typical migration pattern are described. A model simulating migration fronts is presented. Based on thorough observations, the function of the anchor-shaped evertable tubes (anal sacks) which are pressed out of the abdominal tip before jumping is explained. The tubes are used during landing for adhering to the surface and straitening up again.

Einleitung

Hypogastrura-Arten sind wegen ihren wohlkoordinierten Massenwanderungen bekannt und sorgten bei Streifenlängen von über 100 m mitunter schon für Schlagzeilen (Paclt 1956, Sachsse 1969, Schaller 1970, Strübing 1958). Meist handelt es sich um Einzelbeobachtungen (Lyford 1975, Sachsse 1957, Simon 1975 u.a.). Längere Beobachtungsreihen über das Kommen und Gehen der Wanderzüge fehlen. Auch über das Orientierungsverhalten während der Wanderungen ist wenig bekannt.

Hypogastrura socialis bewohnt die Nadelstreuschicht der holarktischen Nadelwälder. Nach Leinaas (1983a, zitiert nach Zettel & Zettel 1984), bilden die Tiere im Sommer große Aggregationen an Baumstümpfen, ohne sich wandernd fortzubewegen. Der Zeitpunkt zur gemeinsamen Häutung ist pheromongesteuert (Leinaas 1983b). Auf Schneeflächen, wo die dunklen Tiere gut zu beobachten sind, setzen sie einen Sprung nach dem anderen in einer geradlinigen Folge ab. Die individuellen Sprungrichtungen werden auch nach Umgehung von Hindernissen wieder aufgegriffen, und es gibt eine Vorzugsrichtung, die sich allerdings von einem Tag zum anderen ändern kann (Hågvar 1995).

Bei streifenförmigen Massenwanderungen von *H. viatica* (Tullberg) auf einer holländischen Watteninsel wird angenommen, daß die Tiere sich vor der Häutung negativ phototaktisch und nach der Häutung positiv phototaktisch verhalten (van der Kraan 1971). Eine reproduktive Phase von etwa 7 Tagen alterniert bei diesen Tieren bei 20 °C mit einer nichtreproduktiven Phase von etwa 4 Tagen mit jeweils dazwischenliegenden Häutungen (Mertens et al. 1983). Bei *H. viatica* wurde ein Aggregationspheromon nachgewiesen (Mertens & Bourgoignie 1977) und bei *H. pannosa* ein Alarmpheromon (Purrington at al. 1991). Ein enger Zusammenhang zwischen Pheromonkonzentration und lokomotorischer Aktivität wurde bei *Orchesella cincta* (L.) festgestellt (Verhoef 1984).

Eine Abhängigkeit von Regenfällen wurde bei den Massenwanderungen von *Anurophorus laricis* Nic. an Baumstämmen konstatiert (Grinsberg 1960). Ein Besteigen von Baumstämmen wird auch von vielen anderen Collembolenarten berichtet (Zettel & Zettel 1994). Bei *Dicyrtoma minuta* (F.), die wegen ihrer

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

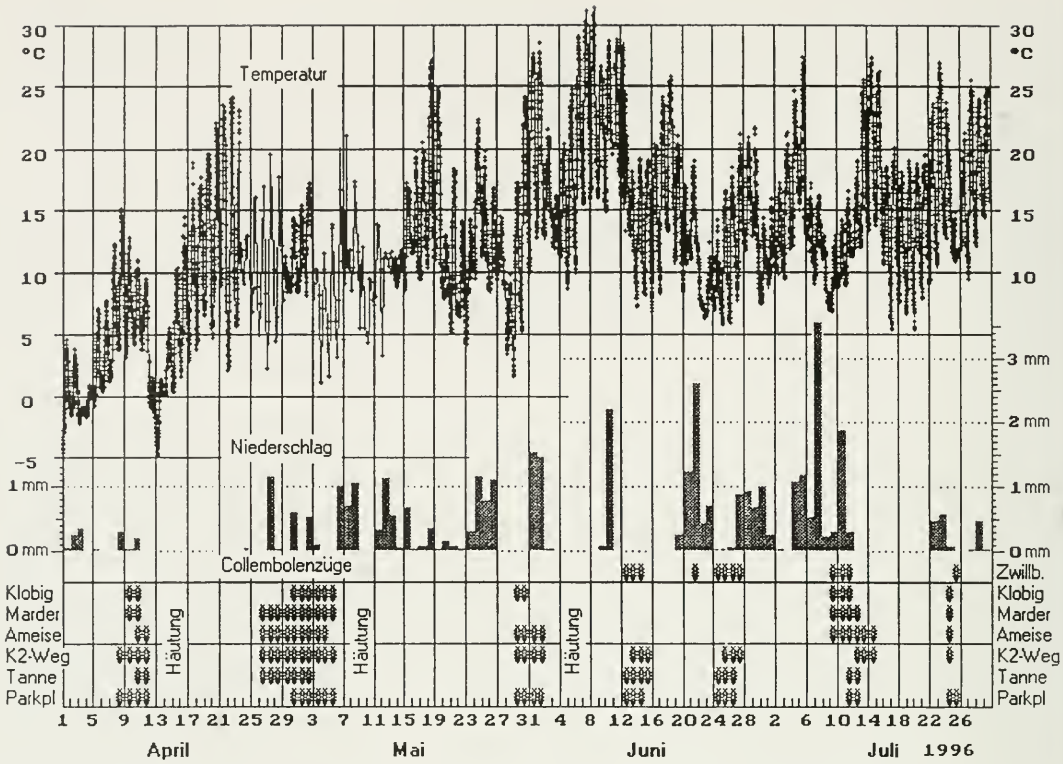

Abb. 1: Collembolenzüge von *H. socialis* im Zeitraum vom 1/IV bis 29/VII/96 im Oberen Bayerischen Wald zwischen Kötzting und Wettzell. Das Collembolensymbol bedeutet, daß an diesem Tag ein bestimmter, mit einem Namen belegter Zug seine Wanderung aufnahm oder fortsetzte.

skototaktischen Formwahrnehmung bekannt ist, sind die Horizontalwanderungen auf dem Boden und die Vertikalwanderungen an Bäumen untrennbar miteinander verbunden (MAYER 1957, SCHALLER 1969).

Über die Sprunghöhe von *H. socialis* gibt es unterschiedliche Angaben. An Labortieren wurde eine Sprunghöhe von 44 mm gemessen (CHRISTIAN 1979), während SKULBERG (1993) von 80 mm Sprunghöhe in einem "brodelnden" Massenvorkommen berichtet. Bei starken Verdichtungen von *Ceratophysella sigillata* (UZEL) kommt es vor, daß die Tiere ununterbrochen springen (ZETTEL & ZETTEL 1994).

Kontrovers wird auch die Frage diskutiert, ob und wie die Tiere an einer Gefäßdecke landen können. CHRISTIAN (1979) vermutet einen kaum wahrnehmbaren Feuchtigkeitsfilm, an dem die Tiere haften bleiben und beschreibt das Wieder-Aufrichten der Tiere nach der Landung als so schnell, daß das freie Auge dem nicht zu folgen vermag. LEINAAS (1988) entdeckte an *H. socialis* aus der Abdomenspitze hervorstreckbare Analsäcke von unbekannter Funktion.

Die vorliegende Arbeit untersucht die streifenförmigen Wanderzüge von *H. socialis* auf individuellem und kollektivem Niveau in ihrem zeitlichen Verlauf und gibt Hinweise zum Orientierungsverhalten. Die in FJELLBERG (1998) vermutete Funktion der Analsäcke wird aufgrund genauer Beobachtungen beschrieben.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich entlang eines Weges (Länge 1,5 km, 500 bis 580 m über NN) in einem mit Fichten und einigen Tannen bestandenen Wald zwischen Kötzting und Wettzell im Oberen Bayerischen Wald, in dem die Collembolenzüge besonders häufig auftraten (Abb. 3-19). Der Waldboden besteht aus einer dicken Nadelstreuschicht, die oft unbewachsen oder auf der sich abhängig vom

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

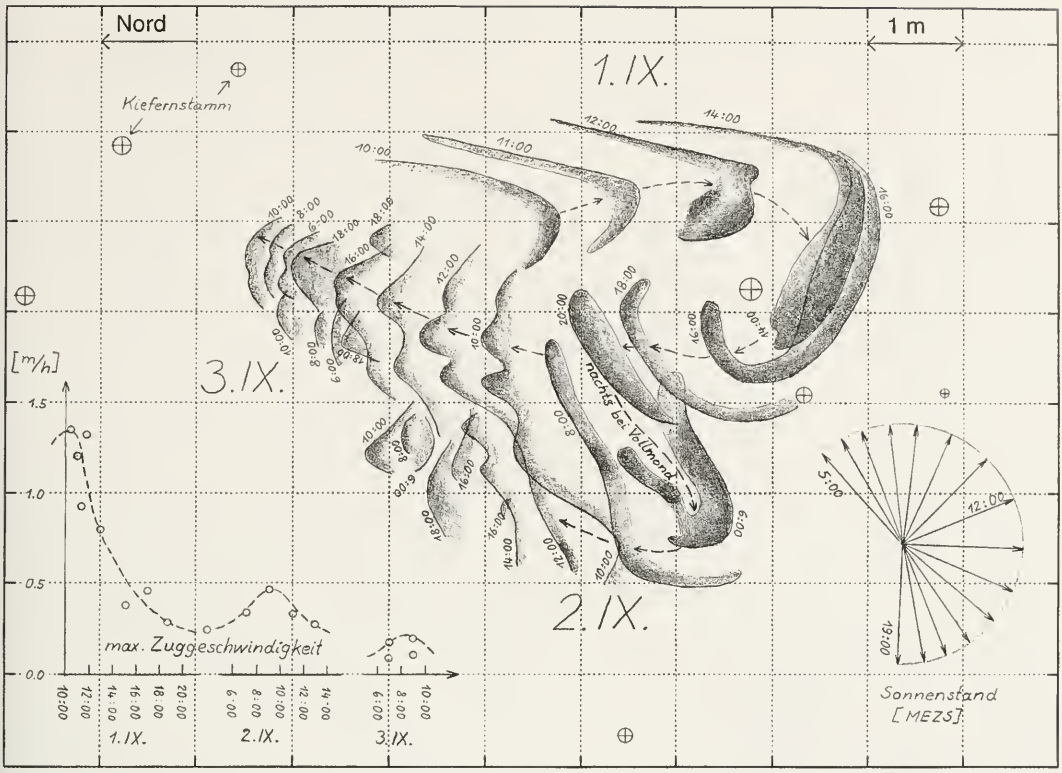

Abb. 2: Collembolenzug am Dillenberg vom 1/IX bis 3/IX/93. Streifenschwärzung entspricht der Populationsdichte. Kreis mit Kreuz: Stamm eines Baumes.

Lichteinfall verschiedene Moosarten oder die Drahtschmiele *Deschampsia flexuosa* (L.) angesiedelt haben. Das Auftreten der Collembolenzüge wurde in den Jahren 1993 bis 1998 beobachtet. Vom April bis Juni 1996 sowie vom August bis September 1998 wurden die Beobachtungen intensiviert und bestimmte Orte im Wald fast täglich aufgesucht, um die Wanderzüge einzumessen und zu untersuchen. Im September 1993 wurde außerdem ein Collembolenzug am Dillenberg bei Nürnberg in einem Kiefernwald aufgenommen (Abb. 2).

Zur lagemäßigen Erfassung größerer Züge wurden oftmals entlang der Frontlinie dünne Zweige ausgelegt, die dann später von einem nach Norden orientierten Quadratnetz mit Zollstöcken eingemessen wurden. Die Stauwirkung an den dünnen Zweigen, die der Umgebung entnommen wurden, war vernachlässigbar.

Das individuelle Verhalten wurde an nicht zur Einmessung anstehenden Zügen mit einem Stereomikroskop beobachtet. Erschütterungen und ein Anhauchen wurden dabei vermieden, da die Tiere darauf sehr empfindlich reagieren.

Als Wetterdaten standen die viertelstündlich registrierten Temperaturwerte der Fundamentalstation Wettzell zur Verfügung (Abb. 1). Die täglich um 7 Uhr ermittelten Niederschläge wurden vom Kraftwerk Höllensteinsee bereitgestellt. Beide Wetterstationen sind weniger als 2 km vom Untersuchungsgebiet entfernt.

Um die Auswirkungen von bestimmten Faktoren auf die Form der Wanderstreifen zu testen, wurde ein Simulationsprogramm in Pascal mit verschiedenen Eingabemöglichkeiten und Prozeduren geschrieben.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

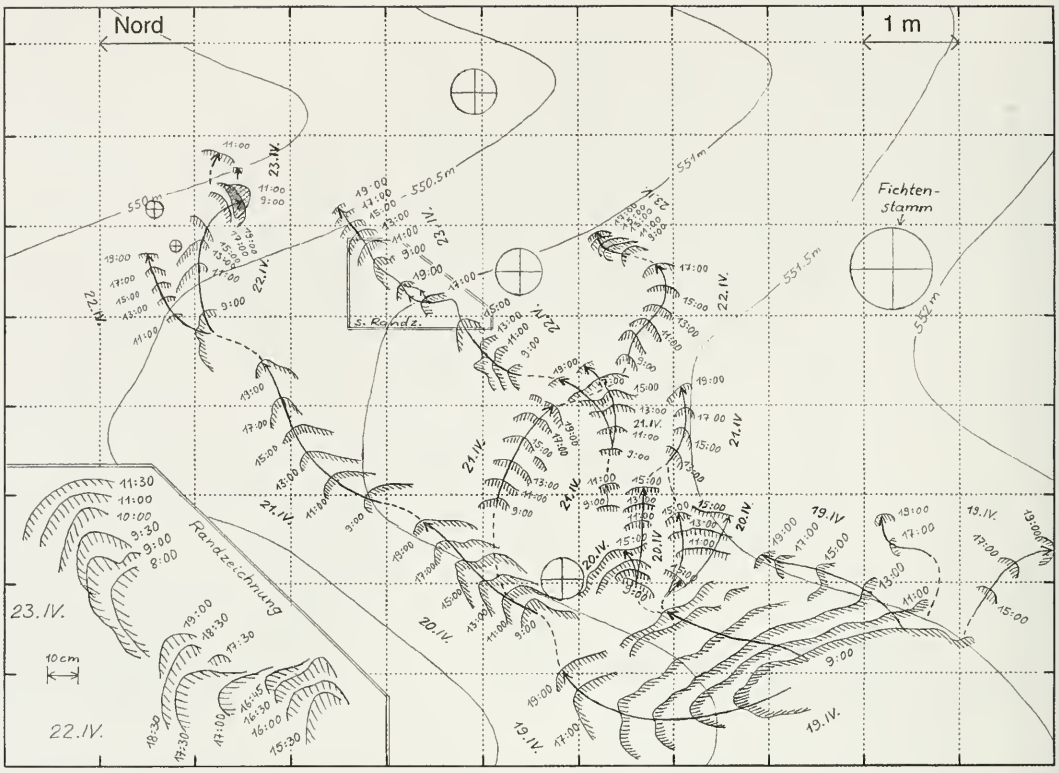

Abb. 3: Collembolenzug am Klobighof vom 19/IV bis 23/IV/1995 mit einem Richtungsschwenk (s. Randzeichnung) und zwei sich kreuzenden Zugteilen.

Ergebnisse

Die Wanderzüge von *H. socialis* sind im Bayerischen Wald und anderenorts keine seltenen Ereignisse, die nur im Frühjahr oder Herbst auftreten, sondern sie sind in bestimmten Bereichen der Nadelwälder in regelmäßigen Abständen das ganze schneefreie Jahr hindurch zu beobachten. Sie fallen durch eine schwache oder stärkere Verfärbung des Waldbodens auf. Die Farbe reicht, je nach Altersstadium der Tiere, von einem feinen Weiß bei den jüngsten Tieren über ein fahles Grau, das sich vom Untergrund kaum abhebt, bis hin zu einem satten Blaugrau bei dichtgedrängten, adulten Tieren. Beim Zustandekommen eines Zuges treten die Tiere oftmals aus einem eng umgrenzten Gebiet aus dem Waldboden hervor und finden sich nach einer gewissen Zeit zu einem parabelförmigen Streifen zusammen. Solche Streifen laufen oft täglich im Bogen oder halten eine bestimmte Richtung über mehrere Tage bei. Am Abend und besonders am letzten Wandertag rücken die Tiere näher zusammen und bilden oft eine geschlossene Schicht auf dem Waldboden oder auch am senkrechten Stamm eines Baumes bei regnerischem Wetter. Später verschwinden sie im Lückengefüge des Bodens und verbleiben noch mehrere Tage im engen Körperkontakt bis zu ihrer Häutung. Unzählige Häutungsreste zurücklassend, sind sie danach nicht mehr auffindbar.

1. Das Auftreten der Züge

Abbildung 1 zeigt das Auftreten der Wanderzüge von *H. socialis* vom 1/IV bis 29/VII/96 an sieben verschiedenen Orten des Untersuchungsgebietes nebst Temperatur- und Niederschlagswerten. Der Häutungszeitpunkt konnte einige Male festgestellt werden. Sowohl die Häutungen als auch die Wanderungen liefen im gesamten Wald relativ synchron ab. Die aufeinanderfolgenden Zykluslängen (Abstände zwischen

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

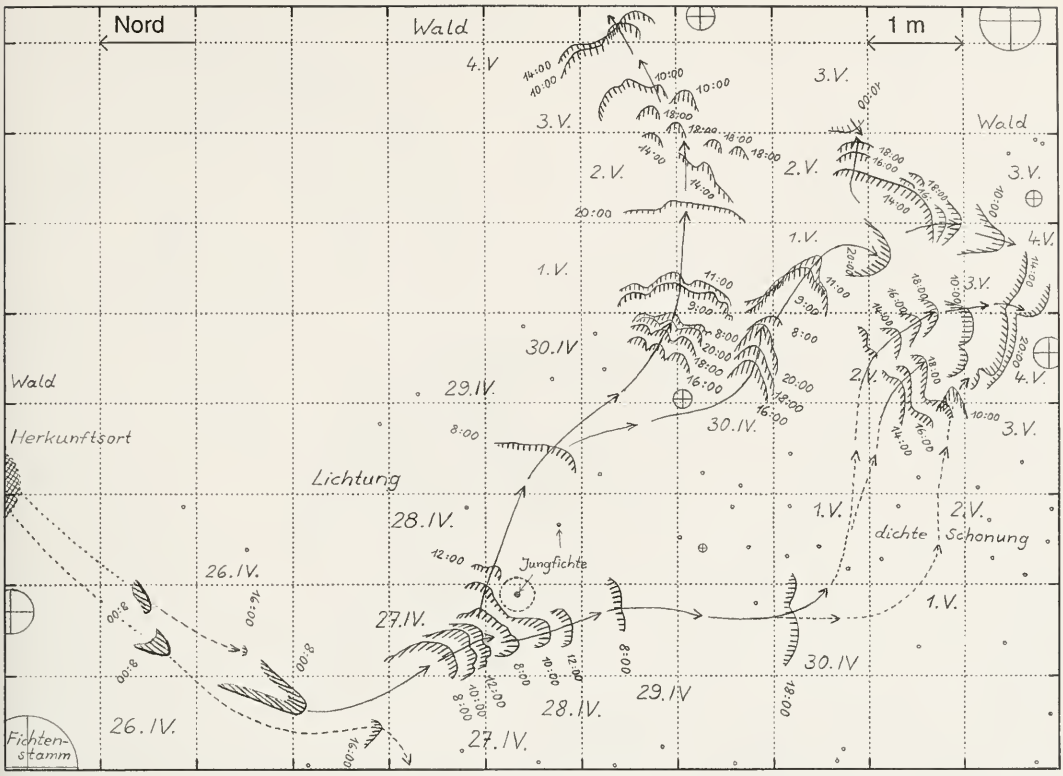

Abb. 4: Collembolenzug am Ameisenhaufen vom 26/IV bis 4/V/96, der am dritten Tag in zwei Hälften zerfällt. Kleiner Kreis: Jungfichtenstamm; gestrichelte Kreislinie: Baumkronenumfang.

den ersten Erscheinungstagen der Züge, Abb. 1) betrugen 18, 33, 14, 12, 15 und 15 Tage, wobei während der 33 Tage die Tiere besonders lange an der Oberfläche blieben.

Im Juni beginnt der Generationswechsel (siehe auch LEINAAS 1981). Am 12/VI und 24/VI/96 bestanden fast alle Züge aus Jungtieren (Abb. 14-19) in verschiedenen Mischungsverhältnissen: rein weiß oder rein grau, weiß und grau gemischt oder grau mit eingestreuten adulten Tieren. Im Jahre 1994 wurden auch schon am 26/IV weiße Jungtiere beobachtet (Abb. 9). Wie die Alttiere, so bilden auch die Jungtiere streifenförmige Wanderzüge.

1.1 Der Einfluß von Regenzeiten. Häufig erscheinen die Züge ein bis zwei Tage nach dem Ende von Regenfällen, besonders dann, wenn es längere Zeit davor trocken war. Dazu einige Beispiele:

Eine ungewöhnlich warme Wetterperiode vom 20/IV bis 1/V/93, in der keine Collembolenzüge auftraten, endete mit zwei regenreichen Nächten, woraufhin am 3/V die Züge erschienen.

Eine 10tägige Trockenperiode endete am 12/VIII/98 abends um 21 Uhr mit einem starken Gewitter. Tags darauf regnete es nochmals um 10 und um 16 Uhr für jeweils eine Stunde. Daraufhin erschienen die ersten Züge am 14/VIII und hatten ihre maximale Anzahl am Nachmittag dieses Tages (Abb. 13). Trotz erneuter Trockenheit wanderten sie 2 bis 3 Tage. Die darauffolgende Schönwetterperiode endete am 22/VIII/98 nachts um 4 Uhr mit einem starken Platzregen. Am 23/VIII erschienen die ersten Züge und hatten ihre maximale Anzahl am 25/VIII. Als am 24/VIII von 4 bis 14 Uhr erneute Regenfälle einsetzten, gingen die Züge nicht in den Boden, sondern suchten die nächsten Bäume auf und besetzten die unteren Stammpartien.

In der Zeit vom 11/IX bis 18/IX/98, in der keine Züge zu sehen waren, regnete es fast ununterbrochen. Der Regen endete am 18/IX um 15 Uhr, und am darauffolgenden Tag erschienen die ersten Züge im Zeitraum zwischen 14 und 17 Uhr, also etwa 24 Stunden nach Ende der Regenfälle (Abb. 6).

In der Trockenperiode vom 11/IV bis 26/IV/96 gab es in den Nächten zum 24. und 25. strichweise

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

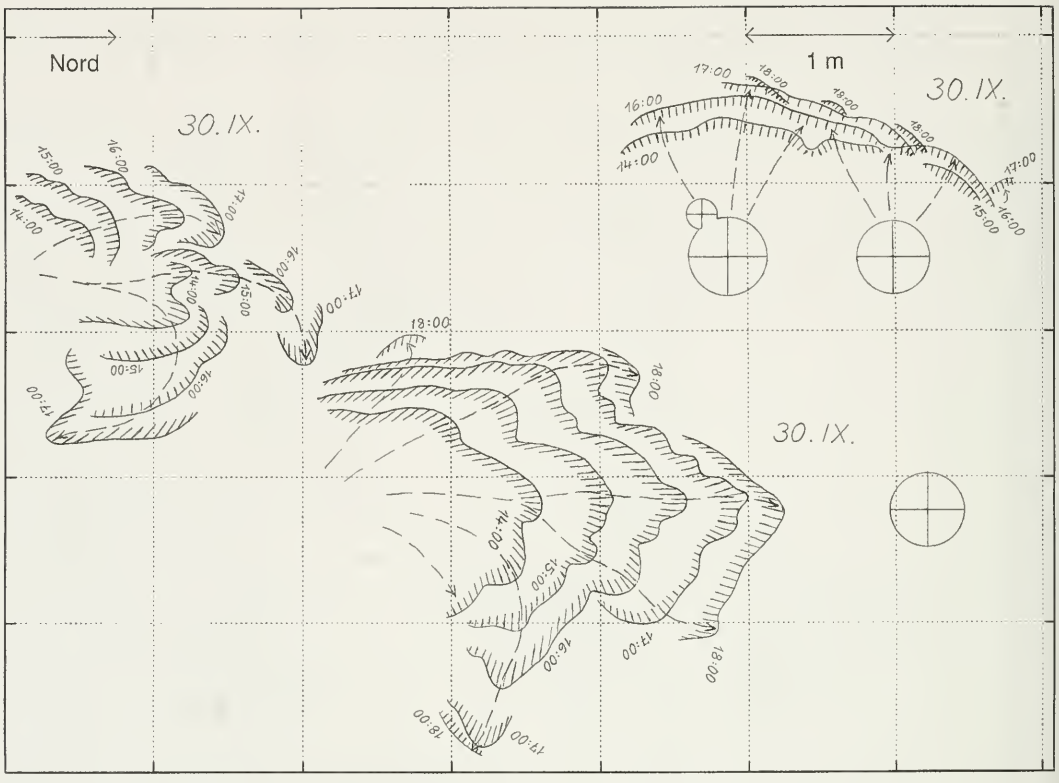

Abb. 5: Divergierender Collembolenzug am 30/IX/98.

geringe Niederschläge von maximal 0,5 mm (Abb. 1). Daraufhin erschienen die Züge am 25/IV unweit vom Untersuchungsgebiet am Südhang des Kaitersberges, obwohl der Boden tagsüber wieder staubtrocken war, in auffallend großer Zahl. Dies zeigt, daß offensichtlich nicht die Feuchtigkeit, sondern der Regen selbst für das Auftreten der Züge ausschlaggebend ist.

2. Die Entstehung eines Zuges

Die Züge gehen meist sehr bald nach ihrem Erscheinen an der Oberfläche in eine Parabelform über. Einige beginnen als Kreisring oder diffuser Fleck. Für den Zeitpunkt des Erscheinens scheint es ein Aufbruchsignal zu geben.

2.1 Beobachtungen zum Aufbruchsignal. Als am 15/IV/96 die oberste Erdschicht vorsichtig an einer Stelle angehoben wurde, an der 4 Tage zuvor, ein Collembolenzug verschwunden war, wurde eine graue Masse dichtgedrängter Leiber sichtbar. Aufgrund der Störung kamen die Tiere in großer Zahl aus dem Boden und hatten nach etwa 10 Minuten ihre größte Flächenausdehnung von etwa 500 cm^2. Das Besondere war nun, daß mit geringer Verzögerung an einer zweiten Stelle, die 40 cm von der ersten und vom Beobachter weiter entfernt war, im Aufwind einer leichten Brise ebenfalls sehr viele Tiere hervortraten und etwa ebensolange, für eine gute halbe Stunde, sichtbar blieben. Dies war mit Sicherheit kein Zufall, da an keiner anderen Stelle des Waldes Collembolenzüge erschienen. Irgendwie mußte der zweite Zug den Aufbruch des ersten bemerkt haben. Möglicherweise werden die Tiere über Pheromone zum Aufbruch animiert. Am darauffolgenden Tag hatten sich die meisten Tiere gehäutet, und auch bei vielen anderen Collembolennestern waren Häutungsreste zu finden.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

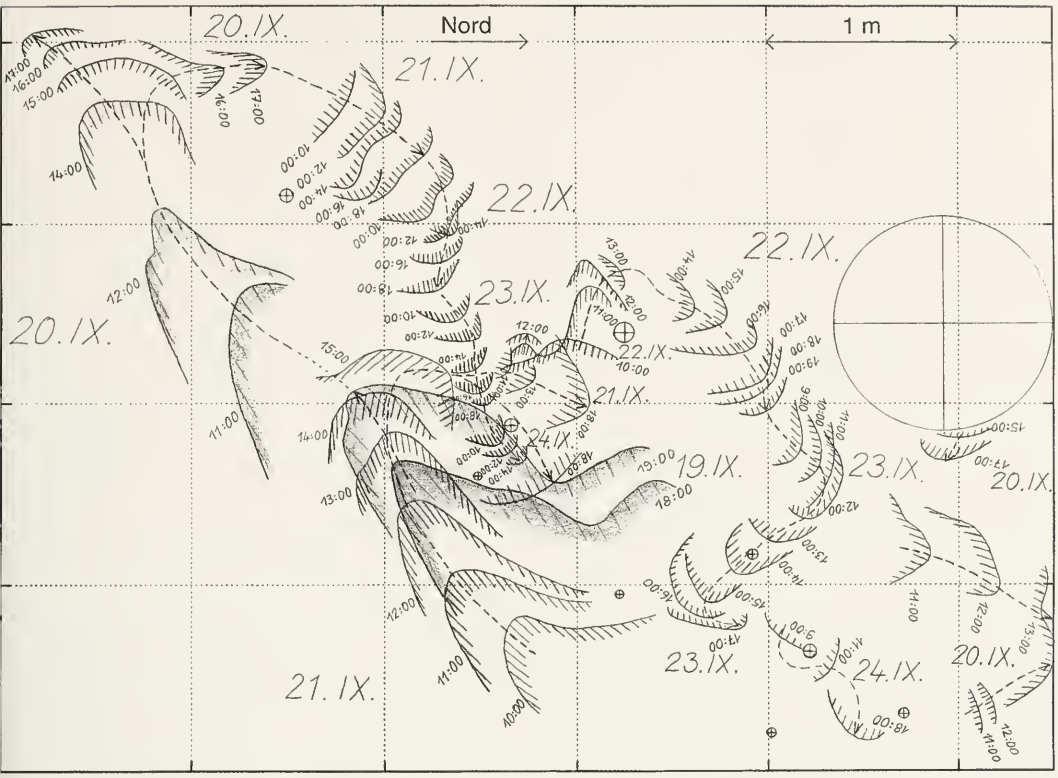

Abb. 6: Collembolenzüge am Wurzelweg vom 19/IX bis 24/IX/98.

2.2 Beginn eines Zuges als Kreisring. Auf dem Waldboden findet man manchmal wohlgeformte Kreisringe mit scharf abgegrenzter Außenlinie und über den gesamten Umfang gleichverteilten Tieren, die vom Kreismittelpunkt aus wegwandern. Am 3/V/96 vormittags wurde ein Kreis von 30 cm Durchmesser gesichtet, dem sich zwei weitere Kreise mit 10 und 20 cm anschlossen (Abb. 10). Die separaten Kreiseinheiten verformten sich zu Ellipsen und waren noch am Abend als solche zu erkennen. Am östlichen Ellipsenrand verdichteten sich die Tiere und schritten kontinuierlich voran, während der westliche Rand stagnierte und sich langsam auflöste. Tags darauf bildete sich am östlichen Rand eine Parabel, die in gleichbleibender Richtung weiterlief.

Große Züge, die halbkreisförmig beginnen, können sich im weiteren Verlauf kleeblatt-förmig in mehrere Parabelbögen auffächern, die sich zum Teil selbständig machen und auseinanderdriften. Hierbei können schwächere Parabelbögen langsam ausdünnen und schließlich unsichtbar werden (Abb. 5).

2.3 Beginn eines Zuges als diffuser Fleck. Am 26/IV/94 bedeckten weiße Jungtiere des ersten Larvenstadiums in hoher Dichte eine Fläche von etwa 40 cm × 70 cm auf Sparrigem Kranzmoos, *Rhytidiadelphus squarrosus* (HEDW.) (Abb. 9). Im Gegensatz zu den Kreisringen nahm die Populationsdichte zum Rand hin langsam ab. Künstlich erzeugte Lücken schlossen sich von allen Seiten, und nach wenigen Minuten war die gleichförmige Populationsdichte wiederhergestellt. Die höchste Dichte verschob sich im Laufe des Tages zum westlichen Rand hin und driftete mit etwa (2 cm/h) weiter nach Westen. Am nächsten Tag hatte sich ein deutlicher Streifen herausgebildet, der mit 12 cm/h weiter nach Westen voranschritt. Gegen Mittag des dritten Tages versiegte der Zug, nachdem er 1 Stunde lang der Sonne voll ausgesetzt war. Ein benachbarter Zug, der ebenfalls aus weißen Jungtieren bestand und sich ähnlich verhielt, schwenkte in die nördliche Richtung und wanderte zwischen zwei jungen Fichten hindurch.

Auf der gesamten Strecke, die die beiden Streifen durchliefen, blieb ein schwacher und schwächer werdender weißer Schimmer zurück, in dem die Tiere gleichverteilt waren. Dieses Zurückbleiben der Tiere

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

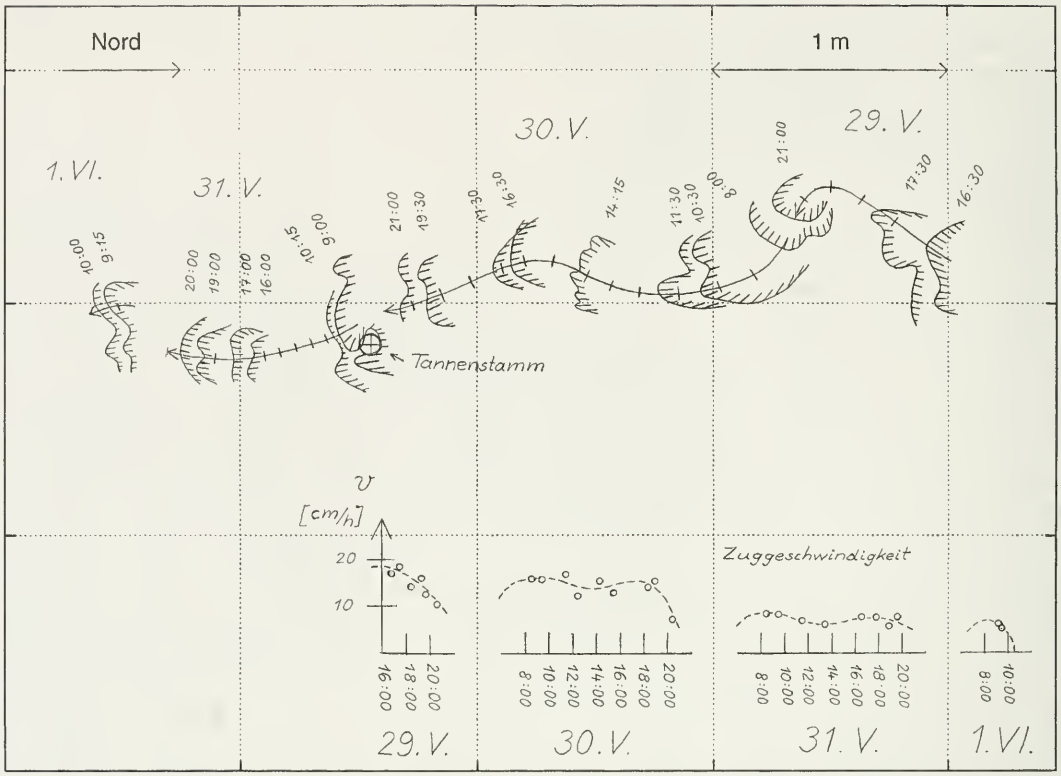

Abb. 7: Collembolenzug auf Moos am K2-Weg vom 29/V bis 1/VI/96. Ein Stamm wird vom Zug ganz umschlossen.

war aufgrund ihrer weißen Farbe auffallend. Bei adulten Tieren, die farblich weniger auffallend sind, kann mit besonderen Nachweismethoden (Auslegen von Papierstreifen, die besprungen werden) in den meisten Fällen ebenfalls ein Zurückbleiben von Tieren hinter dem Streifen festgestellt werden. Auch bei den Alttieren kommt es vor, daß sich aus diffusen Flecken parabelförmige Züge entwickeln.

2.4 Das Pollenfraßbild. Nach einem starken Fichtenpollenflug am 5/V/98 wurden die zurückgelegten Wege der Wanderzüge deutlich sichtbar, da gut 90 % der oben aufliegenden Pollen weggefressen wurden. Die kahl gefressenen Flächen, die sich durch ihre dunkle Färbung von der fahlgelben Umgebung abhoben, verrieten nicht nur kleinere, schwach besetzte Züge, die sonst unbemerkt geblieben wären, sondern ließen auch erkennen, daß die Züge von Anfang an kompakt und mit etwa konstanter Breite zusammen gewesen sein mußten. Weniger Pollen wurden von einem Zug aufgenommen, der aufgrund seines höheren Tieraufkommens eine höhere Geschwindigkeit hatte. Pollen sind, wie an Labortieren beobachtet werden konnte, eine bevorzugte Nahrung von *H. socialis*. Nach dem starken Pollenflug fanden die Tiere einen oberirdisch reich gedeckten Tisch, der sich nach Regenfällen in die Tiefe verlagert. Ein gezieltes Aufsuchen von pollenreichen Orten wurde nicht beobachtet.

3. Die Zugformen

Die häufigste und auffälligste Zugform ist die Parabel. Sie weist oftmals eine hohe Symmetrie auf und kann einer mathematischen Parabel unter Umständen sehr nahe kommen. Der Öffnungswinkel der Parabel variiert beträchtlich – von kometenförmig spitz bis mehr oder weniger zu einer Geraden aufgeweitet ist alles vertreten. Mehrere Parabelausbuchtungen können sich aneinanderreihen. Daneben gibt es auch

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

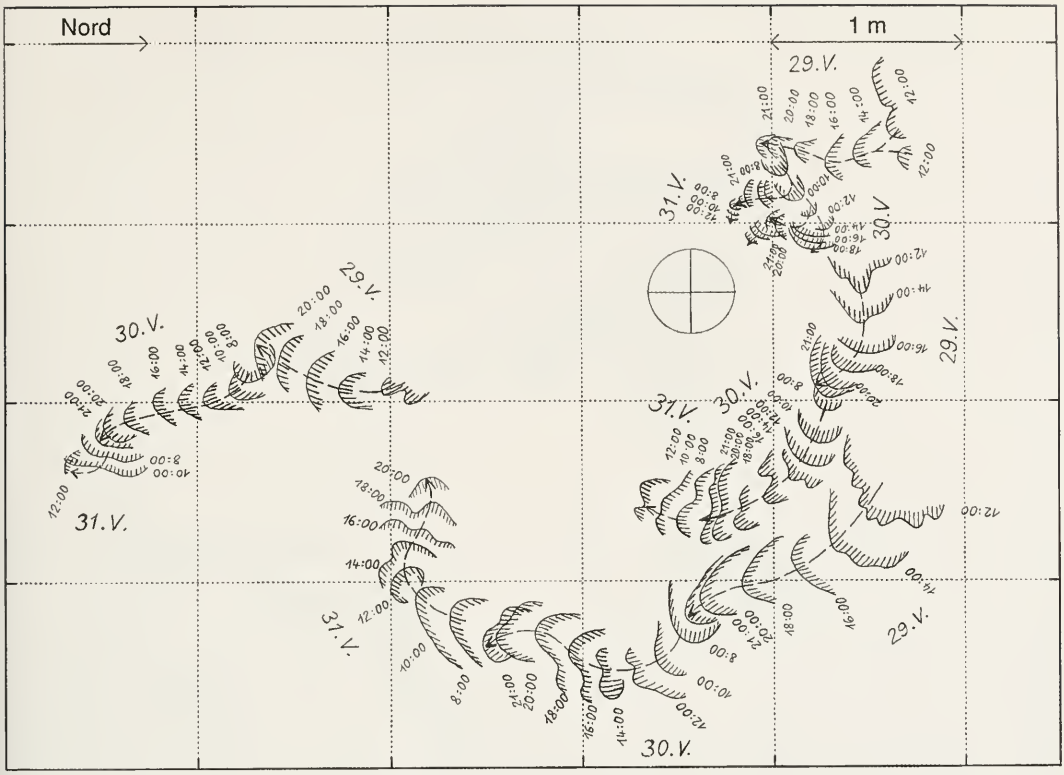

Abb. 8: Vier Collembolenzüge am K2-Weg vom 29/V bis 31/V/96 mit ähnlichen Richtungstendenzen.

Trapezformen mit eckigem Scheitelbereich und geraden Frontlinienabschnitten.

Der Parabelscheitel weist stets in die Zugrichtung. Die Streifenvorderseite (Frontlinie) ist stets schärfer abgegrenzt als die Streifenrückseite. Ungleiche Populationsdichten gleichen sich mit der Zeit aus und die Frontlinie ist meist sehr glatt. Die Streifenbreite liegt in der Regel zwischen 5 und 15 cm. In einem sparrig aufgefächerten *Polytrichum*-Moos ist sie schmäler, etwa 3 cm. Am Parabelscheitel ist der Streifen am breitesten. Hier wurden Breiten bis zu 60 cm gemessen. Kreise und Halbkreise haben oftmals eine konstante Streifenbreite. Die Parabeläste sind meist von unterschiedlicher Länge. Dieser Längenunterschied könnte z.B. nach einer Richtungsänderung des Zuges entstehen.

3.1 Die Einhaltung der Frontlinie. Die Zugform wird über Hindernisse oft erstaunlich gut eingehalten. Eine 15 cm hohe, fast senkrechte Böschung hatte keinen Einfluß auf die Parabelform. Die in der Senkrechten dicht gedrängten Tiere lagen in guter Flucht mit dem übrigen Parabelast, der quer über die Böschung verlief. Ein tiefhängender Fichtenzweig ohne Bodenkontakt (lichte Höhe 3 cm) wurde wie die übrigen Gegenstände besprungen, und die Frontlinie auf dem Fichtenzweig war ebenfalls in guter Flucht mit den Bodentieren. Auch auf querliegenden Fichtenzapfen, wo ein Überschreiten der Grenze besonders leicht wäre, befinden sich immer nur wenige Tiere außerhalb einer klar erkennbaren Frontlinie.

Sämtliche Gegenstände werden überzogen und dünne Zweige bis zu einer Höhe von 5 oder 25 cm erklommen. Die Stämme kleinerer Bäume (20 cm Durchmesser) werden meist ganz umschlossen, wobei die Frontlinie ein oder zwei Handbreit den Stamm hinaufreicht und sich hinter dem Stamm wieder zusammenfindet (Abb. 7). Dort wo ein Zweig oder eine Fichtennadel endet, stauen sich die Tiere und springen ab. Im *Polytrichum*-Moos stiegen die Tiere fortwährend die Moosstengel bis zu den Blattspitzen empor, von denen sie dann meist geklumpt heruntertropften.

Im Hochsommer verschwinden die Züge oftmals während der größten Tageshitze im Lückengefüge des Bodens, um später am Nachmittag wieder hervorzukommen und ihren Zug in unveränderter Form

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

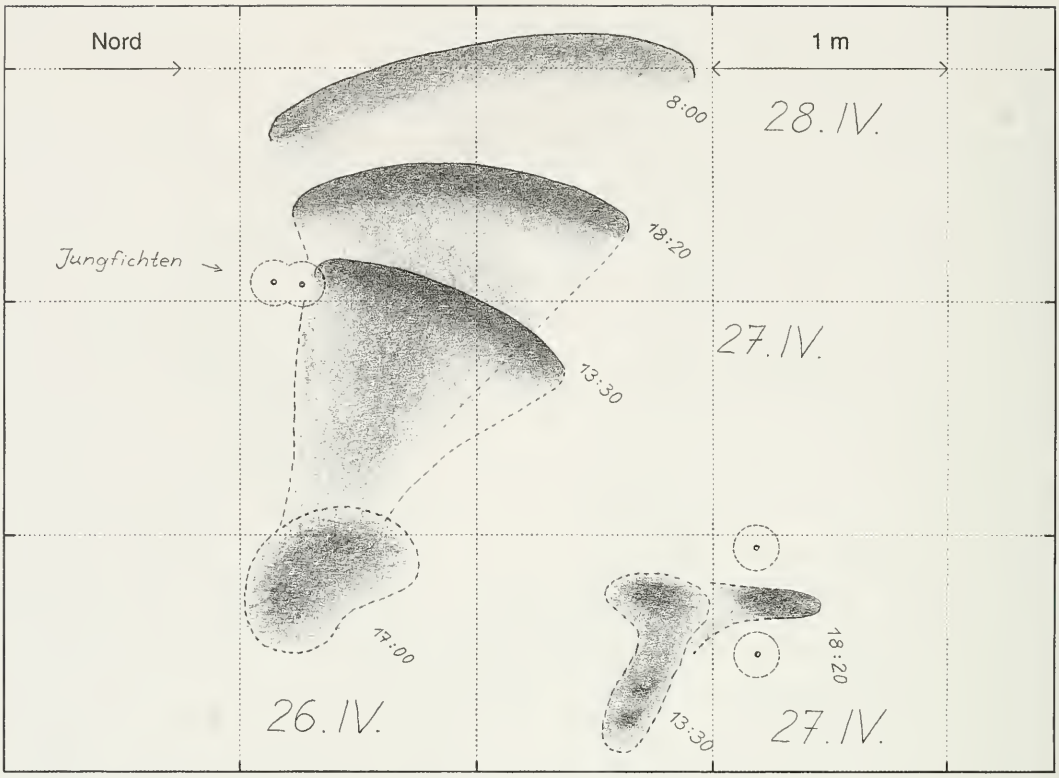

Abb. 9: Juvenile Collembolenzüge am Ameisenhaufen vom 26/IV bis 28/IV/94.

fortzusetzen. Entsprechendes gilt auch bei Nächten mit Bodenfrost. Deckt man einen Teil des Zuges mit einem Tuch ab, unter dem die Tiere wegwandern, stellt sich die alte Zugform nach Entfernung des Tuches bald wieder ein.

4. Die Zugrichtungen

4.1 Wandernde Züge am Boden. So unterschiedlich die Zugrichtungen auch sein mögen, gibt es doch gewisse Gemeinsamkeiten. Man findet immer wieder Züge im Wald, seien sie nun nah oder weit voneinander entfernt, die in etwa die gleichen Bewegungen bezüglich der Himmelsrichtung ausführen. Örtliche Unterschiede in den Richtungsänderungen scheinen abhängig zu sein vom Abstand zum nächsten Baum und den unterschiedlichen Lichtverhältnissen. Fünf benachbarte, relativ richtungskonstante Züge (Abb. 7, 8) im Gebiet am K2-Weg (Abb. 7, 8, 10-13, 18) sind dafür ein Beispiel.

Wenngleich die Zugrichtungen einiger Züge an einem Tag vergleichbar sind, können sie an unterschiedlich Tagen gänzlich verschieden sein (z.B. Abb. 12). Einige Züge folgen in etwa dem Lauf der Sonne (z.B. Abb. 2 und 13). Ein Zug hielt im Laufe eines bestimmten Tages einen Winkel von 25° zur Sonne auf ±12,5° genau ein und wanderte zugleich um einen Baum herum, so daß sich auch die Ausrichtung zum nächstgelegenen Baum wenig änderte (Abb. 13, am 15/VIII/98). Zwei Züge, die an unterschiedlichen Tagen von etwa derselben Stelle starteten, schwenkten jeweils an einem Nachmittag in den dunkleren Waldbereich (Abb. 6).

Eine starke Affinität zur dunklen Krone eines Zwillingsbaumes zeigte ein juveniler Zug (Abb. 15, 16), da er stets in Baumnähe blieb. Nach einer Rechts-, manchmal auch Linksumrundung, kehrte er allabendlich zum Zwillingsbaum zurück. Viele Züge beginnen in der Nähe von Bäumen und enden in der Nähe eines anderen oder des gleichen Baumes (Abb. 4, 13-16, 18, 19). Am Abend laufen die Züge oftmals zur

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

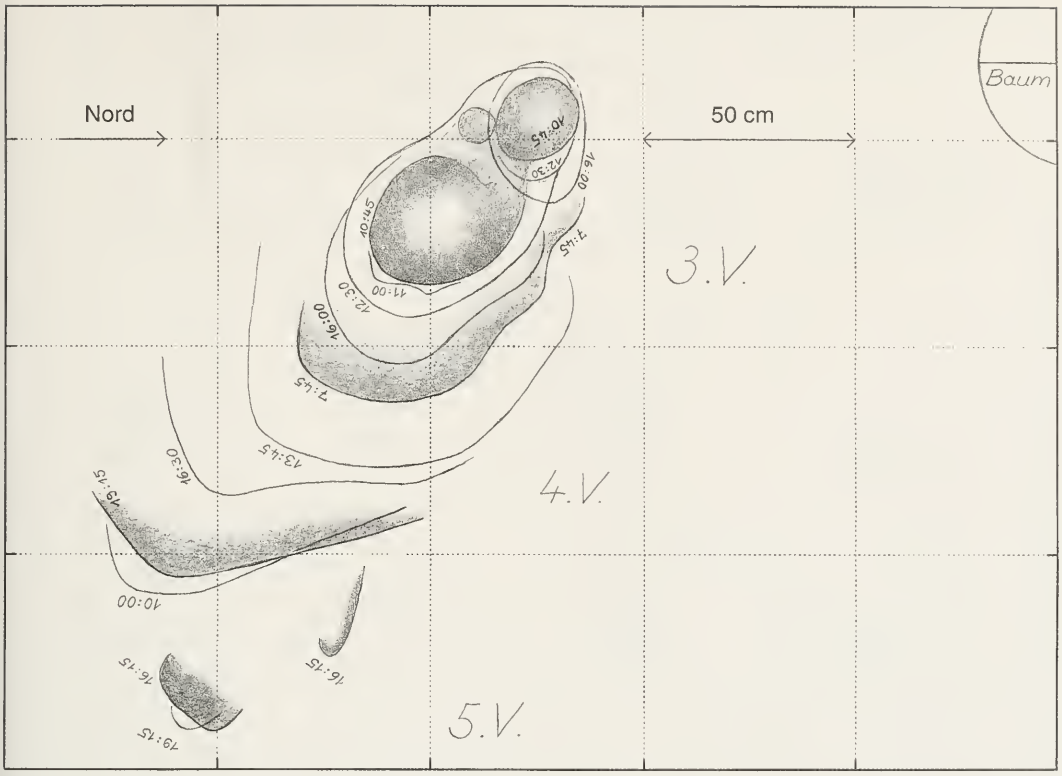

Abb. 10: Adulter Collembolenzug am K2-Weg vom 3/V bis 5/V/96.

dunkelsten Stelle des Waldes. Dies kann auch der Schatten eines tiefhängenden Fichtenzweiges sein (Abb. 18).

4.2 Wandernde Streifen an Baumstämmen. Geraten die Züge auf ihrer Wanderschaft in den Regen, wird der nächstgelegene Baum angesteuert und bestiegen. Eine Dreifarbigkeit entsteht dann, wenn die Züge an der Grenze des hellgrünen Algenbewuchses, der im senkrechten Stammteil beginnt, etwas länger verweilen. Bei anhaltendem Regen steigen sie jedoch weiter empor bis zu 2 oder 3 m Höhe und manchmal noch höher. An einer glattrindigen Tanne erreichte ein Wanderstreifen eine Höhe von 5 m. Die Zugrichtung am Stamm kann nach oben, schräg aufwärts oder zur Seite weisen, und manchmal gibt es auch parabelförmige Bögen, die schräg oder senkrecht nach unten wandern. Viele Züge sind fleckig über den Stamm verteilt und bilden keine Frontlinie aus. Nach dem Ende der Regenfälle steigen sie wieder herab und setzen ihre Wanderung am Boden fort. Die Frontlinie kann dabei vom Stamm bis zum Boden hinablaufen und sich dort fortsetzen. Bei plötzlich auftretender Sonnenbestrahlung können die Tiere in großer Zahl vom Baum rieseln.

4.3 Streifenförmige Züge auf Schnee. Auf Schnee verhalten sich die Tiere anders, meist sind sie in etwa gleichverteilt und jedes einzelne Tier setzt eine individuelle, geradlinige Sprungfolge ab. Eine Laufphase zwischen den Sprüngen wird auf Schnee unterlassen. Da es eine Tendenz gibt, bergan zu springen, ist die Populationsdichte auf Anhöhen und den verschneiten unteren Stammpartien meist höher. Von einer Stelle, an der die Tiere die Horizontlinie eines verschneiten Felsbrockens in einem Elevationswinkel von 60° erblickten, sprang jedes Tier, auch jedes dorthin versetzte, bergan. Streifenförmige Massenwanderungen auf Schnee sind selten.

Einen streifenförmigen Zug auf Schnee konnte der Autor nur ein einziges Mal vor vielen Jahren im Forstenrieder Park bei München beobachten. Es handelte sich um eine Massenwanderung von (vermutlich)

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

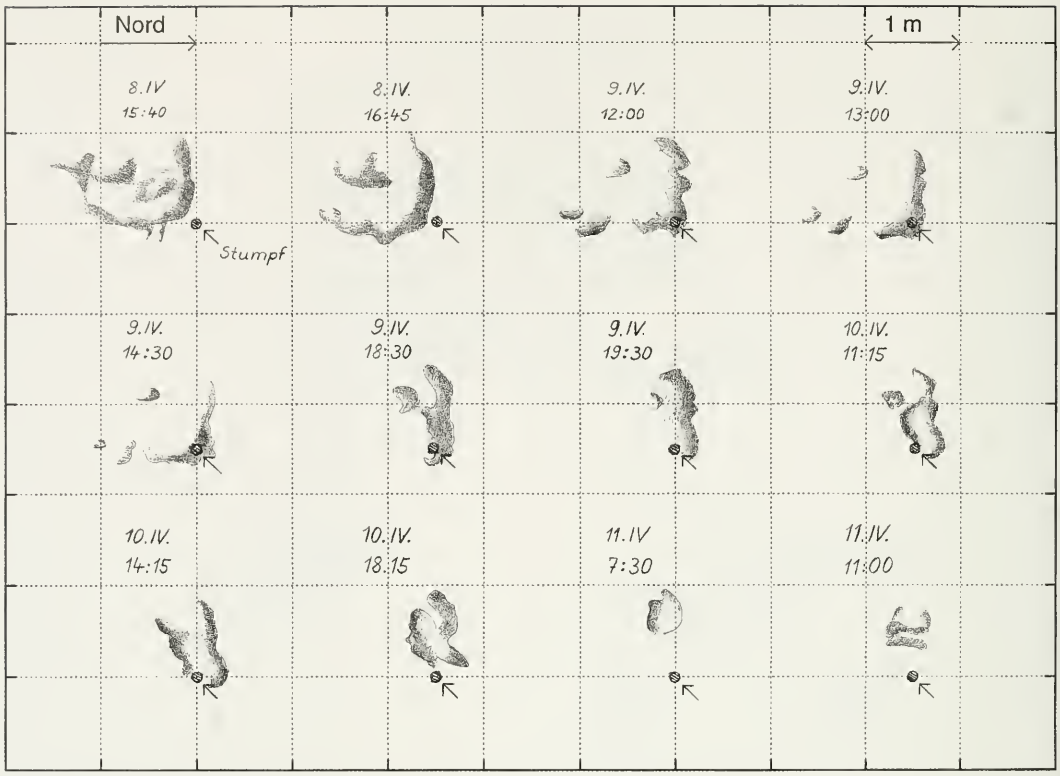

Abb. 11: Bildfolge eines langsamen Zuges am K2-Weg vom 8/IV bis 11/IV/96 nahe eines kleinen Baumstumpfes (Pfeil).

Ceratophysella sigillata (UZEL). Aus einer dichten Fichtenschonung kommend, wanderte ein etwa 15 m langer Zug nach Osten. Auf die Hand springende Tiere orientierten sich, sobald die Hand gedreht wurde, meist aufs Neue, um wieder in östlicher Richtung abzuspringen. Die Frontlinie war sehr unscharf abgegrenzt, was aus der Fortbewegungsart zu erklären ist, da die Tiere auf Schnee einen Sprung nach dem anderen absetzen und die Laufphase entfällt. Auch im Bayerischen Wald sollen nach Aussage des Försters SIMSTICH streifenförmige Züge auf Schnee vorkommen.

5. Zuggeschwindigkeit

Die höchste Geschwindigkeit eines Zuges betrug 130 cm/h, die niedrigste geht gegen Null. Die Zuggeschwindigkeit ist offensichtlich abhängig vom Tieraufkommen, vom Nahrungsangebot, von der Bodenbeschaffenheit und anderem, wie die Wanderdauer oder Helligkeit.

In den ersten Tagen der Wanderung ist die Zuggeschwindigkeit im allgemeinen am höchsten, was jedoch auch mit einem höheren Tieraufkommen korreliert ist. Züge, die über den ganzen Tag etwa gleichstark besetzt sind, haben auch eine etwa gleichbleibende Zuggeschwindigkeit (Abb. 7). Am Ende der Wanderung und am Abend werden die Züge deutlich langsamer und verdichten sich (Abb. 2-6, 13, 17, 18). Dabei können die Tiere nach und nach immer enger aufrücken und schließlich zum Stillstand kommen.

Auf einem grün veralgten Holzkeil schob sich die Front der fressenden Tiere mit 3,5 cm/h voran. An nahrhaften Stellen bleiben die Tiere häufig zurück und suchen den Anschluß zum Zug zu einem späteren Zeitpunkt. Zwischen den oberirdischen Seitenwurzeln der Fichten verweilen die Tiere manchmal mehrere Tage. Hier häuten sich auch einige Züge bei anhaltend feuchtem Wetter und im Winter, was im Oktober 1998 und im Februar 1999 festgestellt wurde. An besonders nahrhaften Plätzen, z.B. ein verpilzter

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

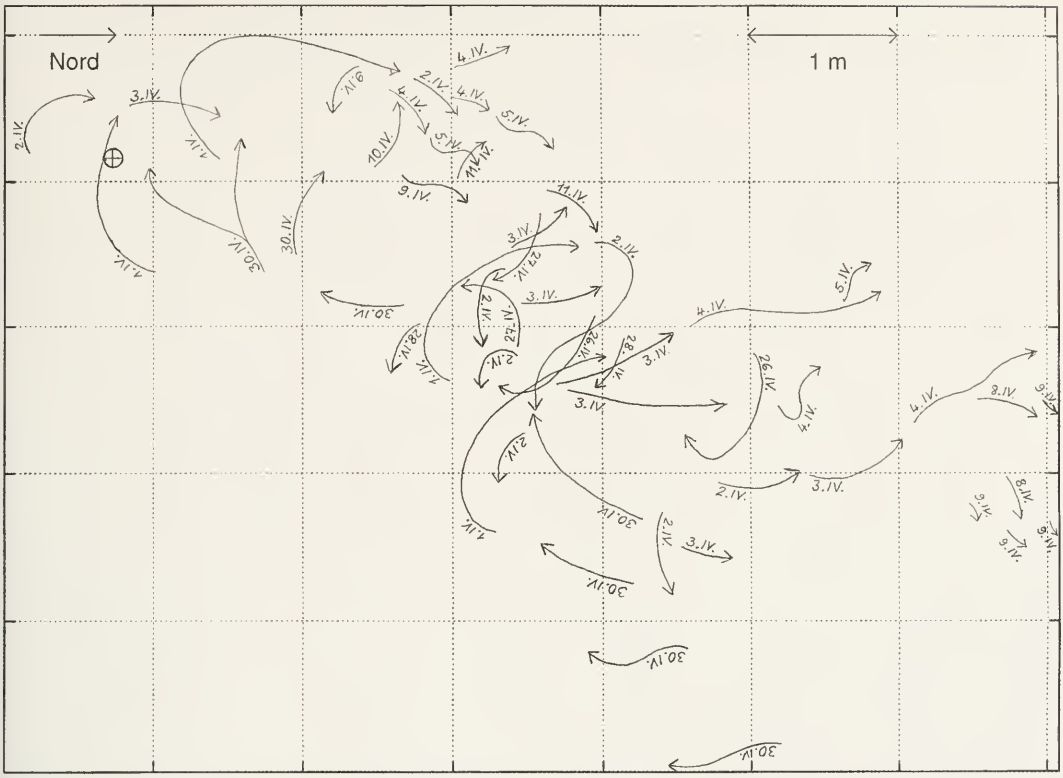

Abb. 12: Parabelscheitelwege von Collembolenzügen am K2-Weg im Zeitraum vom 1/IV bis 30/IV/96. Die Parabeln hatten eine Bogenlänge von bis zu etwa 1 m.

Baumstumpf, können sich die Kotwälle mit der Zeit kranzförmig auftürmen, in dessen Vertiefungen die Tiere weiterhin nagen.

Eine Geschwindigkeitserhöhung von etwa 20 % aufgrund unterschiedlicher Bodenbeschaffenheiten wurde bei einem Zug festgestellt, dessen eine Hälfte mit 33 cm/h ein dichtes Gewirr von niederliegenden Zweigen durchwanderte während die andere, etwa gleichstarke Hälfte mit 40 cm/h über einen glattgetretenen Waldweg eilte (Abb. 6, am 19/IX/98).

6. Zugbegegnungen

Begegnungen von Zügen sind äußerst selten. Ein Zug überquerte eine Fläche, die kurz vorher von einem anderen Zug begangen wurde, fast sprunghaft und wesentlich schneller als im üblichen Zugtempo. Als ein kleiner Collembolenzug frontal in einen größeren hineinlief, drang er etwas mehr als die halbe Streifenbreite in ihn ein und löste sich dann nach und nach vollständig in ihm auf. Schräg zusammenlaufende Züge vereinigen sich und laufen in einer gemeinsamen Parabelform weiter. Auf diese Weise finden auch vormals separierte Zugteile wieder zusammen. Als ein Zug in etwa 2 m Höhe einen Stamm beidseitig umrundete und an der gegenüberliegenden Seite wieder zusammentraf, entwickelte sich aus der dort entstandenen Verdichtung eine neue Parabel in der Richtung des vormals stärkeren Zugteiles. Zusammentreffende Züge brachten stets eine gemeinsame Form hervor; ein vollständiges Durchdringen zweier Züge wurde nicht beobachtet.

6.1 Separierungen von Zugteilen. Sehr große Streifen haben die Tendenz, im Laufe ihrer Wanderung in kleinere Teile zu zerfallen (Abb. 2-5). Die Gründe dafür können handfeste Hindernisse oder wechselnde

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

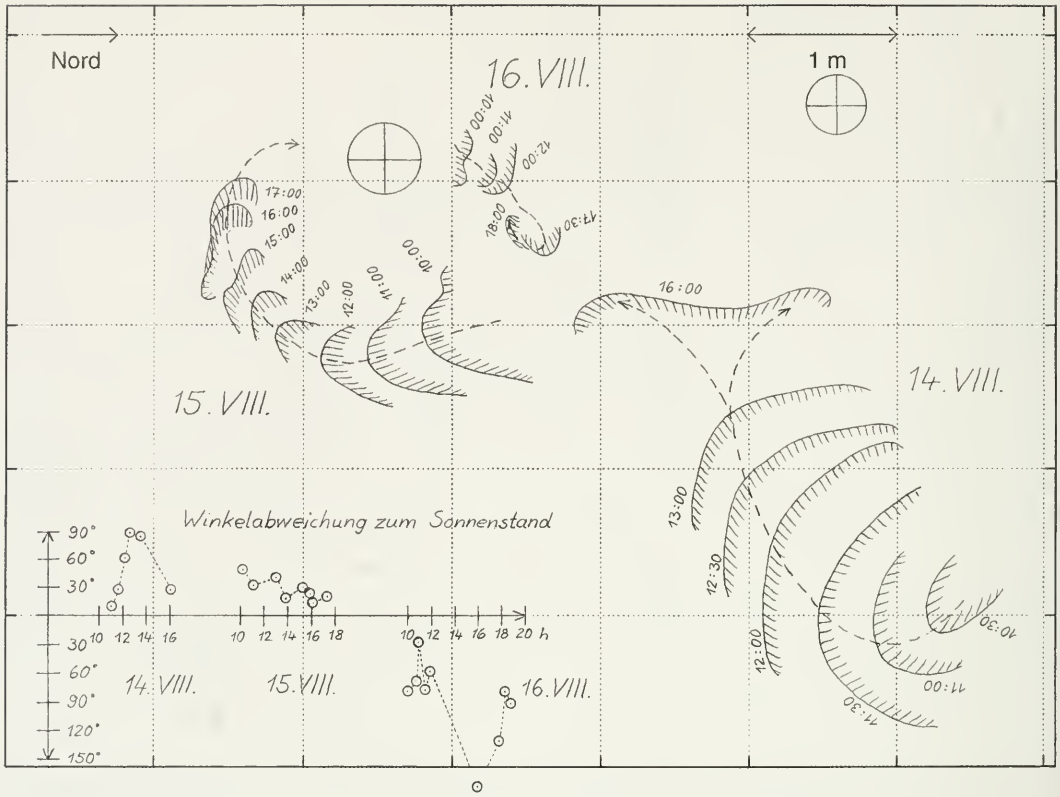

Abb. 13: Collembolenzug am K2-Weg vom 14/VIII bis 16/VIII/98 mit Winkeldifferenzen zwischen Zugrichtung und Sonnenstand.

Lichtverhältnisse sein. Neben diesen äußeren Einflüssen können auch unterschiedliche Zuggeschwindigkeiten oder Divergenzen innerhalb des Zuges zur Trennung führen. Wenn der hintere Teil eines langen Parabelastes abreißt, kann er sich zu einer kleinen Parabel verselbständigen. An unterschiedlichen Hindernissen können Zugteile abgelenkt werden. Durch den Schatten einer 60 cm hohen Jungfichte lief ein Zug divergierend auseinander und behielt auch nach der Teilung die neu eingenommenen Richtungen bei (Abb. 4). Im Schatten eines Fichtenzapfens entstand ein vielschichtiger Stau, der sich nur langsam auflöste. Durch das Zurückbleiben des mittleren Zugteils entstand dadurch eine w-förmige Doppelparabel. Ein halbkreisförmiger Bogen von über 2 m Durchmesser mit gleichförmig dünner Streifenbreite zerbrach in der Weise, daß an einer Stelle die Tiere plötzlich schnell vorstießen und dieser Vorstoß sich aufgrund mangelnder Tiermasse ebenso schnell auflöste, wodurch der Kreisbogen zerfiel. An einem breiten, langsam vorankommenden Streifen bildete sich auch an der Streifenrückseite eine Frontlinie aus, woraufhin der Zug sich in der Längsachse teilte und diametral auseinanderlief (Abb. 11, 10/IV/98, 11:15 h).

7. Plötzlicher Richtungswechsel

Kurz vor dem Erreichen eines 20 cm tiefen Abgrundes schwenkte ein Zug am 22/IV/95 um 16:30 Uhr (Abb. 3, Randzeichnung) plötzlich nach links (Beobachter war frontal zum Zug). Der Richtungswechsel schien von der Mitte des Zuges auszugehen. Kein einziges Tier der vordersten Front sprang geradeaus über den Abgrund, sondern kehrte nach längerem Fühlerwippen um und lief den anderen hinterher. Auch Nachzügler benützten oftmals noch die gleichen Wege. Etwa 40 cm nach dem Linksschwenk drehte der Zug in die alte Richtung zurück. Dabei sprang ein Teil des Zuges diesmal ohne zu zögern den Abgrund

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

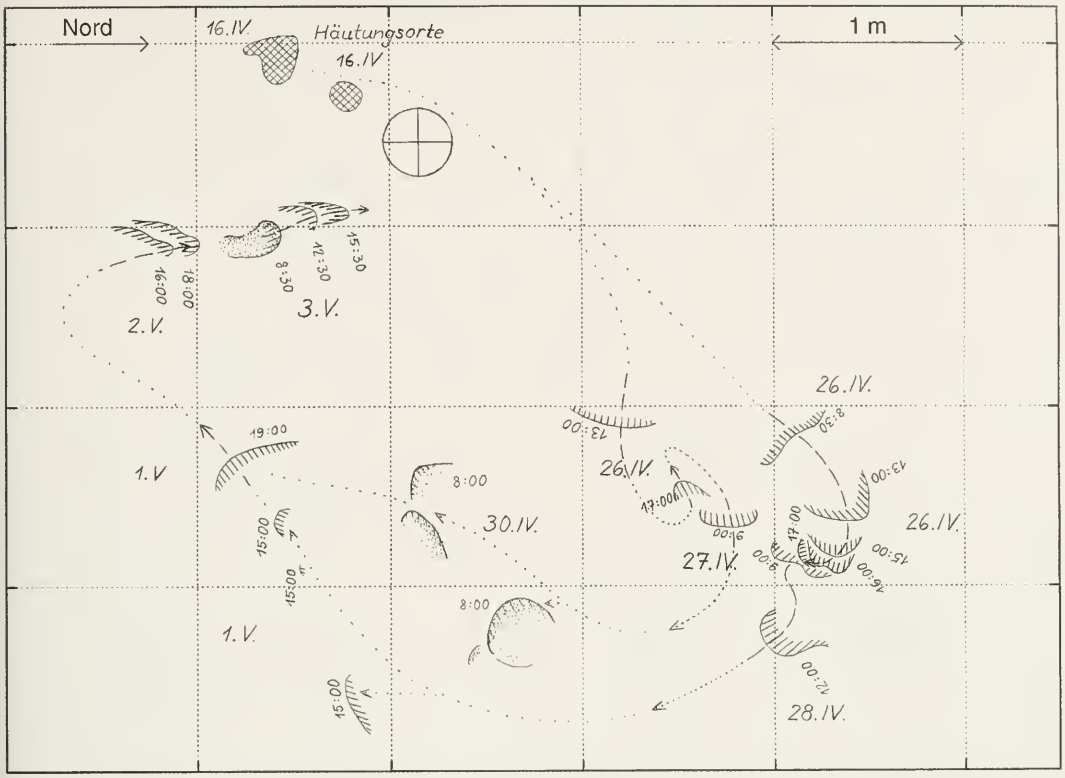

Abb. 14: Collembolenzug bei der Tanne vom 26/IV bis 2/V/96.

hinab und vereinigte sich unten mit den anderen Tieren, die geradeaus laufend einen Abstieg fanden. Ein Zug, der längere Zeit unter einem Stereomikroskop beobachtet wurde, schwenkte am Rande einer schmalen Lichtung plötzlich nach links auf den Beobachter zu. Ein nur 40 cm dahinterliegender Zug und andere benachbarte Züge schwenkten an diesem Tage nicht. Der geschwenkte Zug behielt auch noch am folgenden Tag seine neue Richtung entlang des Waldrandes bei und ließ sich durch weitere Beobachtungen mit dem Mikroskop nicht erneut von seiner Richtung abbringen.

8. Erhöhte Sprungfrequenzen

8.1 Eine 'brodelnde' Masse. Eine extrem hohe Sprungfrequenz wurde am 25/VI/95, und nur an diesem Tag, an 5 Zügen von 1 bis 4 m Länge beobachtet. Da die Tiere in ihrem Verhalten so gänzlich verschieden waren, ist nicht sicher, ob es sich um juvenile Tiere von *H. socialis* handelte oder einer anderen, hier nicht bestimmten Art. Die grauen Tiere mit den hellen Bäuchen sprangen fortwährend regellos hin und her. Große Waldameisen, die in diesen Tierregen hineingerieten, nahmen von den ständig niederprasselnden Tieren Reißaus. In der brodelnden Masse der vielschichtigen Streifenmitte lagen etwa 10 % der Oberflächentiere mit dem Bauch nach oben und waren gerade dabei, sich nach einem Sprung wieder aufzurichten. Trotz ihrer Kleinheit sprangen die Tiere bis zu 8 cm hoch. Die Züge behielten ihre hohe Dichte bei und bewegten sich nur langsam von der Stelle.

8.2 Verdichtungen. Hohe Sprungfrequenzen sind immer dort zu beobachten, wo sich ein Stau bildet und die Tiere in vielen Schichten übereinanderliegen. Durch das häufige Springen können sich solche Anhäufungen rascher auflösen.

Besonders viele Collembolen traten am 19/VII/97 aus dem Boden, nachdem es zwei Wochen lang

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

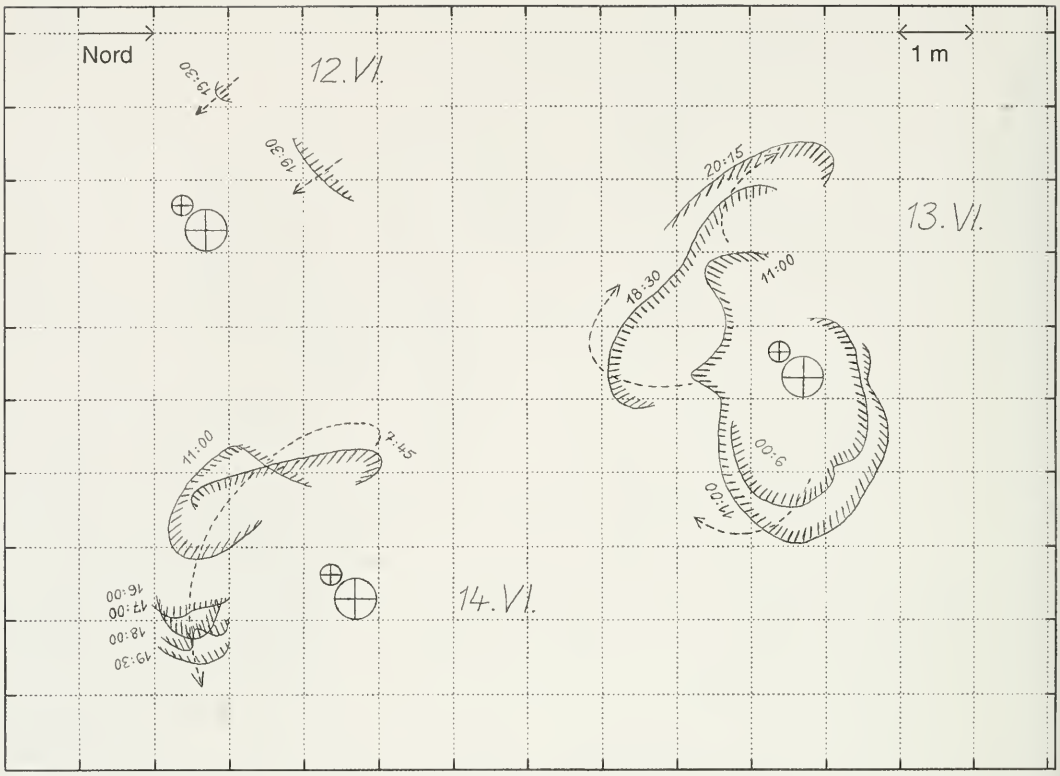

Abb. 15: Bildfolge eines juvenilen Zuges am Zwillingsbaum im Juni 1996.

trocken war und es dann einen Tag lang ununterbrochen geregnet hatte. Ein 6 m langer Zug hatte eine unübliche Dichteverteilung. An der Streifenrückseite häuften sich die Tiere zum Teil bis zu etwa 20 Schichten übereinander und 40-50 % der Tiere lagen gerade nach einem Sprung mit dem Bauch nach oben. Ein ausgelegtes Tuch erbrachte den Nachweis, daß auch hinter der Parabel ungewöhnlich viele Tiere vorhanden waren, was wohl auch der Grund dafür war, daß gerade an der Streifenrückseite so viele Tiere zusammenkamen.

Im Parabelscheitel betrug die Streifenbreite 40 cm, und hier konnten sogar wellenförmige Verdichtungen senkrecht zur Zugrichtung beobachtet werden. Die Verdichtungsstreifen, in denen sich die Tiere vielschichtig aufstauten, hatten einen Abstand von 13 cm. In den dazwischenliegenden Bereichen bedeckten die Tiere nur etwa 10 % des Waldbodens. Die Verdichtungsstreifen entstanden 5 bis 10 cm hinter der Vorderfront und blieben dort stationär, da das entstandene Durcheinander sich nur langsam auflöste. Etwa drei Verdichtungsstreifen lagen hintereinander, und wenn sich der hinterste auflöste, bildete sich vorne wieder ein neuer. In den Verdichtungen sprangen die Tiere mit 6 cm ungewöhnlich hoch. An einem anderen Zug des gleichen Tages, bei dem die Tiere etwa 90 % des Waldbodens bedeckten, sprangen sie vergleichsweise nur bis zu 2 cm hoch.

9. Das individuelle Verhalten

In einem Zug herrschen drei Bewegungskomponenten vor: das Laufen, das Springen und die Nahrungsaufnahme. Im vorderen Teil des Zuges sind die Tiere überwiegend mit der Futtersuche und Nahrungsaufnahme beschäftigt. Im mittleren Teil überwiegt die laufende und im hinteren Teil die springende Bewegungskomponente.

Die Tiere scheinen überall etwas Freßbares zu finden. Gerne belecken sie Stellen, die unter dem

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

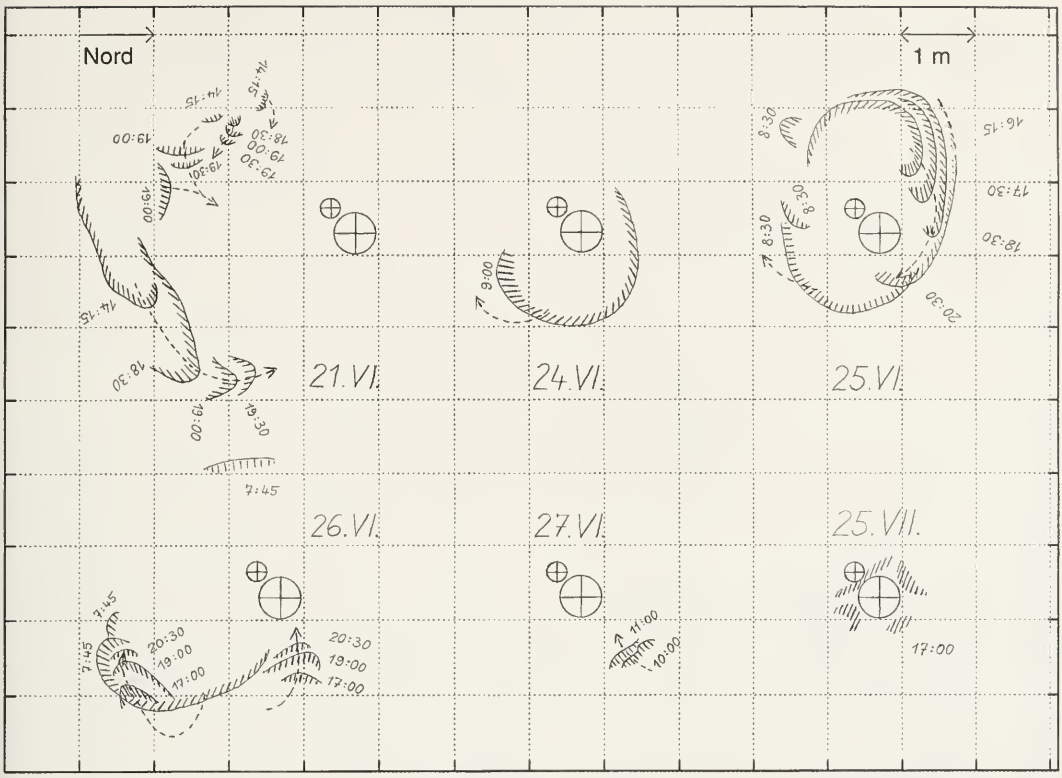

Abb. 16: Fortsetzung der Bildfolge am Zwillingsbaum.

Stereomikroskop völlig glatt erscheinen. Andernorts zupfen sie mit der ganzen Kraft ihres Körpers und versuchen etwas abzureißen. Ruhig fressende Tiere scheint es nicht im geringsten zu stören, wenn Artgenossen über sie laufen. Andere Tiere, die sich in Bewegung befinden, wippen manchmal ihr Abdomen nach oben, um ein Besteigen abzuwehren. Laufende Tiere betasten den Untergrund mit den Maxillarpalpen und den Fühlern und scheinen dabei sehr schnell zu merken, ob dieser Untergrund schon beweidet wurde oder nicht. Auf beweideten Plätzen laufen sie weiter oder setzen zum Sprung an.

Ohne Kontakt zu Artgenossen laufen die vordersten Tiere regellos hin und her und kehren, wenn ein Kontakt zu Artgenossen ausbleibt, nach etwa 3 cm Weglänge um. Bei höherer Populationsdichte laufen sie meist gleichgerichtet, wobei eine beliebige Gruppe von Individuen in der Masse nicht auf Dauer zusammenbleibt, sondern schwach divergiert. Der gleichgerichtete Lauf ist für das Individuum einerseits der Weg des geringsten Widerstandes und andererseits wird dabei ein Besteigen durch Artgenossen weitestgehend vermieden. Die Laufrichtungen weichen oftmals von der Zugrichtung ab und können im Extremfall sogar entgegengesetzt zur Zugrichtung sein.

Vor dem Absprung gibt es die typische Orientierungsbewegung. Zuvor wird meist ein erhöhter Posten aufgesucht, z.B. das Ende einer Fichtennadel oder auch ein Artgenosse. An der Absprungstelle halten die Tiere inne und drehen sich zur Orientierung auf der Stelle. Oft genügt eine einfache Drehung zum Auffinden der Sprungrichtung, oder die Tiere drehen sich mehrmals hin und her oder im Kreis. Feinkorrekturen von etwa 5° kommen vor. Die Sprungrichtung kann andererseits auch durch Ablaufen eines kleinen Bogens gefunden werden.

Bei hoher Populationsdichte können die Orientierungsbewegungen oftmals nur unvollständig ausgeführt werden oder unterbleiben ganz. Zögerliche Tiere werden sofort von Artgenossen bestiegen, und unter Umständen kann es in der Masse längere Zeit dauern, bis jene Tiere wieder an die Oberfläche kommen. Manche Tiere springen auch mit einem Artgenossen auf dem Rücken.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

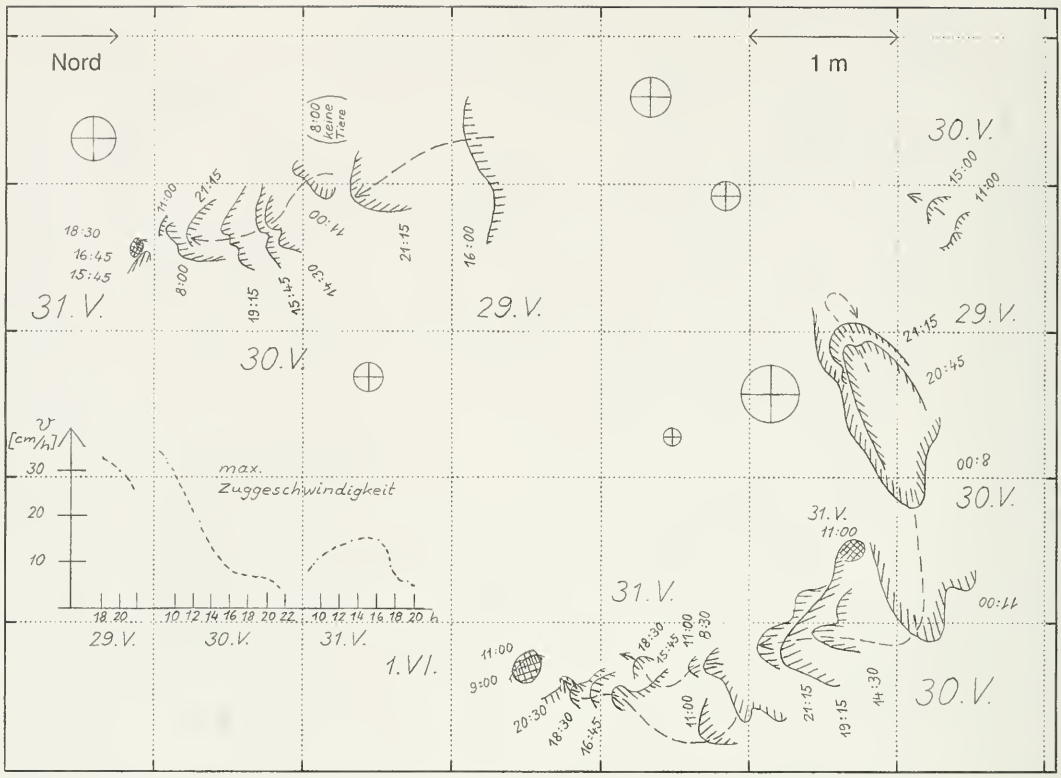

Abb. 17: Zwei Collembolenzüge am Parkplatz vom 29/V bis 1/VI/96. Häutungsorte kariert gezeichnet.

10. Die Ankervorrichtung

Zur Frage, auf welche Weise *H. socialis* fähig ist, nach einem Absprung an einer Gefäßdecke zu landen (CHRISTIAN 1979), gibt es eine überraschende Erklärung. Wie an lebenden, zum Sprung bereiten Tieren unter dem Mikroskop deutlich zu beobachten ist, pressen sie kurz vor dem Absprung aus der Abdomenspitze drei gekrümmte Schläuche (anal sacks, LEINAAS 1988) heraus. Diese haben nach Art eines dreigezackten Ankers einen Winkelabstand von etwa 120°. Zwei Schläuche sind ventrolateral und einer dorsal gerichtet.

Nach einem Sprungsalto landen die Tiere häufig mit dem Hinterende voraus. Ihre tropfenförmig nach hinten erweiterte Gestalt könnte diese Landungsart unterstützen. Fast immer bleiben die Tiere mit einem oder mehreren Schläuchen am Untergrund haften. Beim Wiedereinziehen der Schläuche kann so der Körper über die Abdomenspitze gekippt werden, um wieder auf die Füße zu gelangen. Dies ist besonders gut bei Tieren zu beobachten, die auf dem Rücken landen. Nachdem die Füße einen Halt haben, wird die Abdomenspitze vom Untergrund gelöst, was manchmal in einer Weise geschieht, als ob ein Widerstand aufgrund klebender Anhaftung überwunden werden mußte. Ein Haftenbleiben an der Unterseite von Zweigen oder anderen Gegenständen nach einem Absprung wurde beobachtet und ist aufgrund der Ankerschläuche möglich. Falls die Haftung mit den Ankerschläuchen mißlingt, krümmen die Tiere den Bauch nach oben und rollen zur Seite ab.

11. Weitere Beobachtungen

Bei den täglichen Kontrollen wurden eines Tages an zwei Stellen in der Nähe von Bäumen kleine Trichter bemerkt, die zu den Collembolennestern hinabführten, mit danebenliegenden Mäusedrummeln. Nach

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

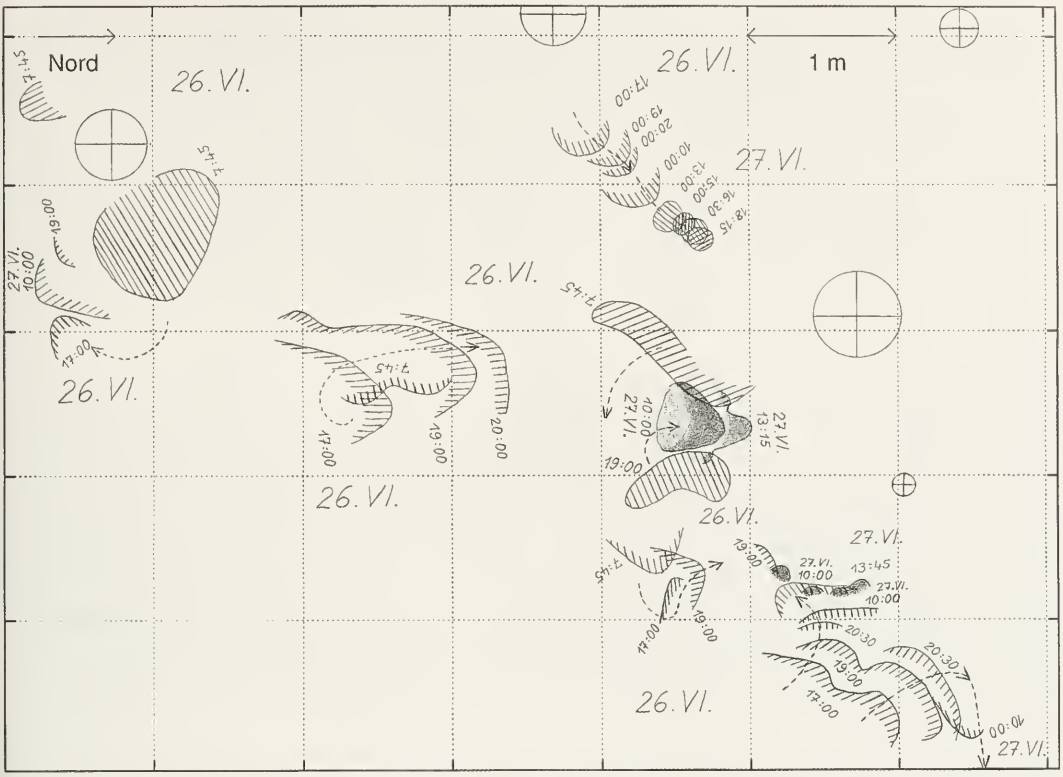

Abb. 18: Collembolenzüge am K2-Weg vom 26. bis 27/VI/96. Beim tiefhängenden Fichtenzweig (Bildmitte) ist eine stärkere Verdichtung.

einem vorsichtigen Anheben der obersten Nadelstreuschicht zeigte es sich, daß die Collembolen noch anwesend waren. Bestimmte Mäuse sind möglicherweise in der Lage, diese Nester aufspüren, um sie zu plündern.

Wenn Vögel die Häutungsorte großflächig aufscharrten, geschah dies stets zu einem Zeitpunkt, an dem die Collembolen längst nicht mehr anwesend waren. Die Jahre davor wurden diese Stellen allerdings nicht von Vögeln aufgescharrt.

Ein reizvolles Experiment ist übrigens ein Anpusten der Collembolen mit einem Strohhalm, da sie dabei augenblicklich eine hellere Farbe annehmen, vermutlich aufgrund des Beschlagens ihrer Oberfläche.

12. Simulation der Wanderzüge

Bei der Simulation streifenförmiger Wanderzüge mit einem Pascal-Programm zeigte es sich, daß elliptische oder eiförmige Streifenformen relativ leicht zu erzeugen waren (Abb. 20). Eine exakte Parabelform von gleichbleibender Größe konnte hingegen nur unzureichend simuliert werden.

Zur Erzeugung eines gebogenen Wanderstreifens genügen zwei Parameter, eine zufallsabhängige Sprungrichtung und eine pheromonspurdichteabhängige Sprungweite. Jedem Punkt eines Feldes kann so ein individueller Verschiebungsvektor zugewiesen werden, der bei jedem Durchlauf neu berechnet wird. Die Sprungrichtung kann z.B. als Richtung von einem Ellipsenbrennpunkt zu einem Zufallspunkt auf der Ellipsenfläche berechnet werden. Die Richtung zwischen den beiden Brennpunkten entspricht in diesem Fall der Zugrichtung, bzw. der Vorzugsrichtung eines Tieres, die grob eingehalten wird. Durch Farbgebung eines einmal angesprungenen Pixels kann die Pheromonspurdichte und proportional dazu die Sprungweite berechnet werden.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

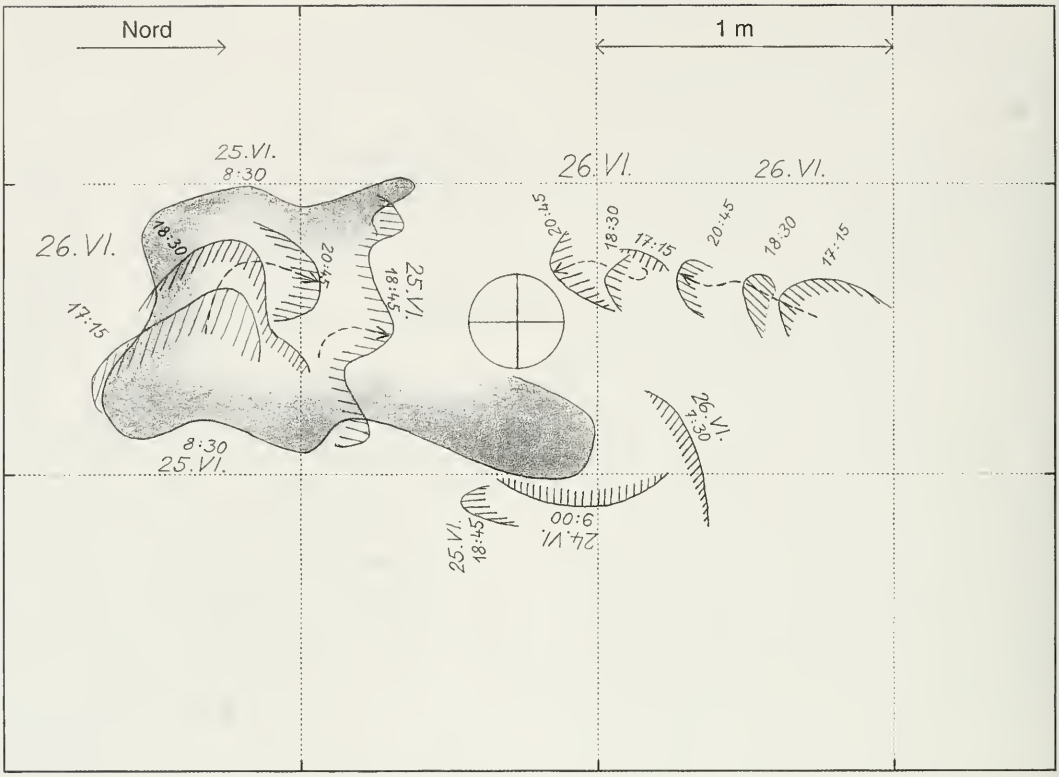

Abb. 19: Collembolenzug bei der Tanne vom 24. bis 26/VI/96.

Diskussion

Die Nahrungsaufnahme ist offensichtlich ein wichtiger Grund der Wanderungen von *H. socialis*. Dies erkennt man auch an den beträchtlichen Kotmengen, die während der Wanderungen abgegeben werden. Am Ende der Wanderungen gehen die Tiere zurück in den Boden und häuten sich im engen Körperkontakt. Für den Beobachter nicht mehr sichtbar, sollte man annehmen, daß frühestens nach jeder zweiten Häutung (MERTENS at al. 1983) die Paarung und Eiablage stattfindet. Die Jungtiere des ersten Larvenstadiums kommen aus einem eng umgrenzten Gebiet hervor. Als wichtigsten Grund für das Zusammenbleiben der Tiere während der Wanderungen sollte man deshalb einen erhöhten Reproduktionserfolg in der Masse annehmen.

Nach LEINAAS (1983b) werden die Häutungen über Pheromone synchronisiert. Somit haben die Tiere die Möglichkeit den Häutungszyklus auf die Wetterbedingungen abzustimmen. Da die Wanderzüge ein bis zwei Tage nach dem Ende von Regenfällen erscheinen, ist anzunehmen, daß die Verfügbarkeit der Nahrung dann am größten ist. Algen und modrige Stellen sind bei Feuchtigkeit leichter zu benagen. Mikroorganismen könnten nach dem Regen ihr Vermehrungsmaximum erreichen.

Die Richtungskonstanz. Nach den Beobachtungen von HÅGVAR (1995) haben die Tiere auf Schneeflächen die Fähigkeit, eine einmal eingeschlagene Richtung über längere Zeit beizubehalten. Sie können sich dabei offensichtlich nach der Sonne, nach dem Polarisationsmuster des Himmels und an größeren Gegenständen, wie den Bäumen oder Baumkronen, orientieren, wie dies auch eigene Beobachtungen und Versuche mit einem Polarisationsfilter nahelegen. Die optische Orientierung im Wald ist sicherlich nicht einfach. Für den Zusammenhalt in einem Zug müssen die Tiere außerdem die Fähigkeit haben, eine gemeinsame Richtung zu finden.

Am Anfang einer Wanderung verhalten sich die Tiere, wie auch van der KRAAN (1971) vermutet, eher

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

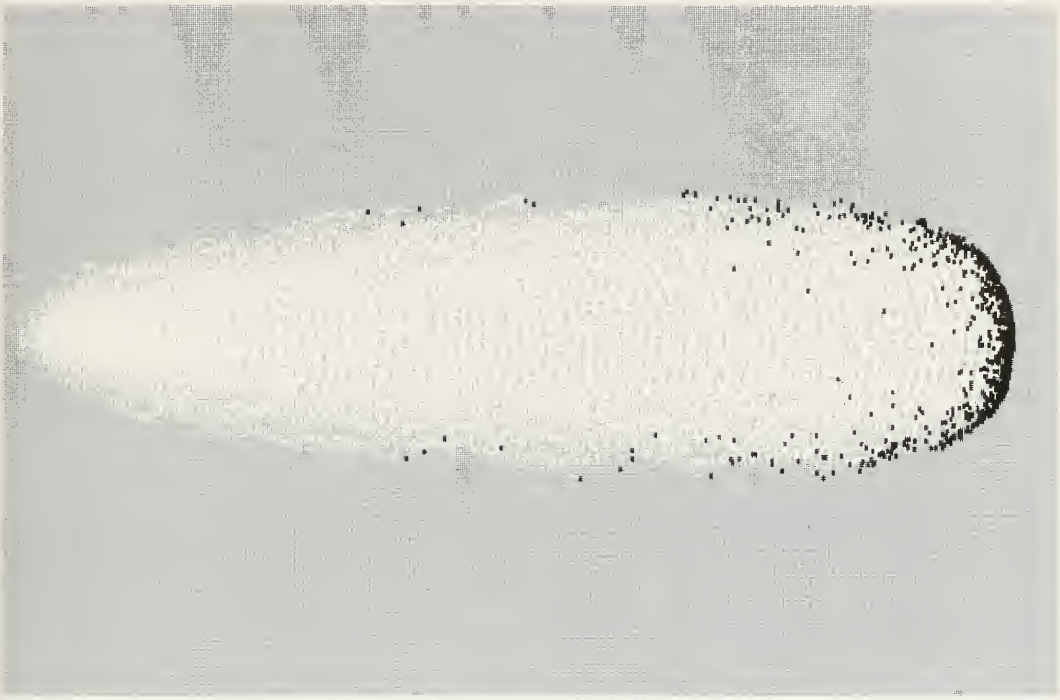

Abb. 20: Computersimulation eines Collembolenzuges. Mit zwei variablen Parametern (Sprungrichtung und Sprungweite) ist die entstehende Front relativ formkonstant. Abgebildetes Beispiel: 1000 Tiere, 75 Sprungfolgen, Tiere schwarz, Sprungspuren weiß; Sprungrichtung vom Ellipsenbrennpunkt zum Zufallspunkt in einer 50×30-Ellipse; Sprungweite = (Anzahl weißer Pixel in 20×20-Quadrat)/20.

positiv phototaktisch und laufen dem Licht entgegen, während am Abend und am Ende der Wanderung sie sich eher negativ phototaktisch verhalten und Bäume oder dunkle Stellen des Waldes aufsuchen.

Daß die Zugrichtung nicht ausschließlich eine Funktion des Ortes ist, wird besonders bei zwei aneinander vorbeilaufenden Zügen deutlich (Abb. 3, 21/IV/95). Jeder Zug läuft in der Richtung weiter, aus der er gekommen ist. Es scheint eine Tendenz zu geben, eine einmal eingeschlagene Richtung beizubehalten. Daneben gibt es plötzliche und allmähliche Richtungsänderungen, die zu einer Neuorientierung des Zuges führen.

Divergierende Streifenformen. Bei einem Kreisring oder Halbkreis gibt es keine gemeinsame Zugrichtung, sondern jeder Kreissektor hat eine andere Richtung. Die Tiere divergieren, so daß der Streifen ständig größer wird. Dies könnte als eine primitive oder unvollständige Zugbildung angesehen werden, bevor der Streifen oder Teile des Streifens in die Parabelform übergehen. Kreisformen lassen sich einfach dadurch erklären, daß die Tiere gehäuft aus der Erde hervorkommen und die entstehende Verdichtung sich nach allen Seiten ausbreitet, wobei jedes Tier seine individuelle Richtung beibehält. Die Beibehaltung einer individuellen Richtung ist sicherlich die optimale Methode, um ein abgeweidetes Gebiet zu verlassen und jenseits der Frontlinie auf unbeweidetes Gebiet vorzustoßen. Ein zielloses Hin- und Herspringen wäre im Gegensatz dazu eine uneffektive Methode, um neue Nahrungsgründe zu erschließen.

Nicht divergierende Streifenformen. Nicht divergierende Streifen mit gleichgerichteten Streifenabschnitten sind die Regel. Meist haben die Streifen eine Parabelform. Die Tiere werden von Pheromonen geleitet und orientieren sich vor dem Absprung nach optischen Signalen (Leinaas 1983a,b, Hågvar 1995). Die Sprungrichtungen der Einzeltiere in einem Zug sind manchmal erstaunlich einheitlich. Das Verhalten ist außerdem abhängig von der Populationsdichte. Keine Zeit zur Orientierung bestehen bei hohen Populationsdichten, in denen die Sprungrichtungen fast regellos sind.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Innerhalb des Streifens kommen die Tiere dort am schnellsten voran, wo der Streifen am breitesten ist. Dies liegt sicherlich nicht allein an dem schnelleren Verbrauch der Nahrungsgründe, sondern vor allem an den höheren Aktivitäten bei höherer Populationsdichte. Die Pollen wurden von einem dichteren Zug, der schneller vorankam, weniger stark abgeweidet als von Zügen mit geringerer Populationsdichte. Da die Parabel stets im Scheitel am breitesten ist, kommt der Scheitel gegenüber den Parabelästen schneller voran, wodurch die Parabelform entsteht. Im allgemeinen nehmen die Parabeläste im Laufe der Zeit jedoch höchstens im geringen Maße an Länge zu. Parabelförmige Vorstöße gleichen sich mit der Zeit wieder aus.

Für das Zusammenrücken der Tiere am Abend und gegen Ende der Wanderungen sind offensichtlich die bereits nachgewiesenen Aggregationspheromone verantwortlich. Auch ein höheres Tieraufkommen in der Streifenmitte könnte sich aus diesem Grunde einstellen. Das Simulationsprogramm liefert dann gute Ergebnisse, wenn von einer flächenhaft aufgetragenen Pheromonspur ausgegangen wird, auf der die Tiere schneller vorankommen und zurückbleibende Tiere wieder den Anschluß finden können. Bereits begangene Flächen werden schneller übersprungen.

Aufschlußreich sind des weiteren die Zustandsformen eines Zuges. Die Populationsdichte, Streifenbreite und Grenzschärfe unterliegen großen Schwankungen. Die Sprunghäufigkeit und -höhe kann sich drastisch ändern. Diese verschiedenen Parameter sind eng miteinander korreliert, z.B. sind Streifenbreite und Tieraufkommen sowie die Sprunghöhe und Populationsdichte positiv korreliert, während die Grenzschärfe an der Frontlinie und die Sprunghäufigkeit negativ korreliert sind. Die Parabelform ist bei sonst gleichen Bedingungen um so spitzer, je höher die Zuggeschwindigkeit ist.

Dank

Für die konstruktiven Ratschläge zur Textgestaltung und für die Bestimmung der Art danke ich Frau Dr. Juliane Filser.

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit beschreibt die streifenförmigen Wanderzüge von *Hypogastrura socialis* (Uzel) nach sechsjähriger Beobachtungszeit. Einige Wanderzüge konnten erstmalig in ihrem gesamten zeitlichen Verlauf eingemessen und kartiert werden. Viele Züge erscheinen regelmäßig an bestimmten Orten des Waldes während der gesamten schneefreien Jahreszeit, meist ein bis zwei Tage nach dem Ende von Regenfällen. Am Ende der Wanderungen gehen die Tiere zurück in den Boden und bleiben dort meist geklumpt im engen Körperkontakt bis zu ihrer Häutung. Die Tiere orientieren sich auf ihren Wanderungen nach optischen Signalen. Ihr Verhalten ist außerdem von der Populationsdichte abhängig. Die typische Parabelform eines Wanderstreifens ist eine Folge der Dichteverteilung. Der Parabelscheitel weist stets in Zugrichtung. Das individuelle Verhalten der Tiere und das Bewegungsprofil eines typischen Wanderstreifens werden beschrieben. Ein Simulationsmodell zur Erzeugung bogenförmiger Wanderstreifen wird vorgestellt. Die Funktion einer Ankervorrichtung, bestehend aus drei an der Abdomenspitze ausstülpbaren Schläuchen (anal sacks), wird aufgrund von Beobachtungen erklärt. Die Schläuche werden noch vor dem Absprung aus der Abdomenspitze herausgepreßt und dienen bei der Landung dem Haftenbleiben und Wieder-Aufrichten.

Literatur

Christian, von E. 1979: Der Sprung der Collembolen. The Jump of the Collembola. – Zool. Jb. Physiol. **83**, 457-490.

Fjellberg, A. 1998: The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha. – Fauna ent. scand., **35**.

Grinbergs, A. 1960: On mass occurrence and migration of Collembola. With contributions to the ecology of *Anurophorus laricis* Nic. – Opusc. ent. **25**, 52-58.

Hågvar, S. 1995: Long distance, directional migration on snow in a forest collembolan, *Hypogastrura socialis* (Uzel). – Acta zool. fenn. **196**, 200-205.

Kraan, van der, C. 1971: Some aspects of field dependent destribution in a population of *Hypogastrura viatica* Tullberg 1872 – Revue Ecol. Biol. Sol **8**, 99-102.

Leinaas, H. P. 1981: Cyclomorphosis in the furca of the winter active Collembola *Hypogastrura socialis* (Uzel). – Ent. scand. **12**, 35-38.

© Münchner Ent. Ges., Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

LEINAAS, H. P. 1983a: Surface dwelling Collembola in variable environments. Demographic, behavioural and physiological adaptation. – Dissertation, University of Oslo, Oslo.

LEINAAS, H. P. 1983b: Synchronized moulting controlled by communication in group-living Collembola. – Science **219**, 193-195.

LEINAAS, H. P. 1988: Anal sacks – an unknown organ in Poduromorpha (Collembola) – Zool. Scr. **17**, 277-284.

LYFORD, W. H. 1975: Overland migration of Collembola (*Hypogastrura nivicola* FITCH) colonies. – Am. Midl. Nat. **94**, 205-209.

MAYER, H. 1957: Zur Biologie und Ethologie einheimischer Collembolen. – Zool. Jb., Syst, **85**, 501-570.

MERTENS, J. & BOURGOIGNIE R. 1977: Aggregation Pheromone in *Hypogastrura viatica* (Coll.). – Behav. Ecol. Sociobiol. **2**, 41-48.

MERTENS, J., COESSENS R. & BLANCQUAERT J.-P. 1983: Reproduction and development of *Hypogastrura viatica* (Collembola) in relation to temperature and submerged conditions. – Revue Ecol. Biol. Sol. **20** (4), 567-577.

PACLT, J. 1956: Biologie der primär flügellosen Insekten. – G. Fischer Verlag, Jena.

PURRINGTON, F. F, P. A. KENDALL, J. E. BATER, & B. R. STINNER 1991: Alarm pheromone in a gregarious poduromorph collembolan. – Great Lake Entomologist **24**, 75-78.

SACHSSE, J. 1957: Massenwanderungen von Collembolen. – NachrBl. bayer. Ent. **6**, 54-55.

SACHSSE, M. 1969: Ur-Insekten. – Kosmos Verl., Stuttgart. 71 S.

SCHALLER, F. 1970: Handbuch der Zoologie. – Band 4, Teil 2, Collembola (Springschwänze).

SCHALLER, F. 1969: Zur Frage des Formensehens bei Collembolen. – Verh. dt. zool. Ges., Innsbruck (Zool. Anz., Leipzig, Suppl. **32**), 368-375.

SIMON, H. R. 1975: Ein Massenvorkommen von *Hypogastrura manubrialis* TULLBERG (Coll.:Hypogastruridae). – Ent. Z. **85**, 89-95.

SKULBERG, V. M. 1993): Collemboler pa vandring. – Naturen **117**(2), 90-91.

STRÜBING, H. 1958: Schneeinsekten. – Die neue Brehm-Bücherei 220. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg. 47 pp.

VERHOEF, H. A. 1984: Releaser and primer pheromones in Collembola. – J. Insect Physiol. **30** (8), 665-670.

ZETTEL J. & ZETTEL, U. 1994: Development, phenology and surface activity of *Ceratophysella sigillata* (UZEL) (Collembola, Hypogastruridae). – Acta zool. fenn. **195**, 150-153.

Adresse des Autors:

Rudolf ZERNECKE
Bgm.-Kroher-Str. 17a
D-93444 Kötzting

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 089

Autor(en)/Author(s): Zernecke Rudolf

Artikel/Article: Streifenförmige Wanderzüge von Hypogastrura socialis (Uzel) (Collembola, Hypogastruridae). 95-117