

# Manche mögen's kalt : die Biologie des "Schneeflohs" "*Ceratophysella sigillata*" (Uzel, 1891), einer winteraktiven Springschwanzart (Collembola : Hypogastruridae)

Autor(en): **Zettel, Jürg / Zettel, Ursula**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern**

Band (Jahr): **65 (2008)**

PDF erstellt am: **14.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-324047>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

JÜRIG ZETTEL UND URSULA ZETTEL\*

# **Manche mögen's kalt: die Biologie des «Schneeflohs» *Ceratophysella sigillata* (Uzel, 1891), einer winteraktiven Springschwanzart (Collembola: Hypogastruridae)**

## Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung .....	80
Abstract .....	81
1. Einleitung .....	82
1.1 Collembolen und ihre ökologische Bedeutung .....	82
1.2 Aktiv unter kalten Bedingungen: «Gletscherflöhe» und «Schneeflöhe» .....	83
1.3 Kältetoleranz, physiologische Anpassungen .....	83
2. <i>Ceratophysella sigillata</i> .....	85
2.1 Phänologie im Jahresverlauf .....	86
2.2 Polymorphismus .....	90
2.3 Aktivitätsmuster .....	92
2.3.1 Linientaxierungen .....	93
2.3.2 Auftreten in Kolonien .....	95
2.3.3 Verhalten der Kolonien gegenüber Bäumen .....	96
2.4. Nahrung .....	98
2.4.1 Nahrung und Kletterverhalten .....	100
2.4.2 Nahrung und Kälteresistenz .....	102
2.5 Wasserhaushalt .....	103
2.6 Chemische Kommunikation .....	104
2.6.1 Interspezifische Reaktion: Chemische Abwehr .....	104
2.6.2 Intraspezifische Reaktion: Alarmpheromon .....	105
3. Dank .....	107
4. Literaturverzeichnis .....	107

\* Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstr. 6, CH-3012 Bern, juersi.zettel@bluewin.ch

## Zusammenfassung

*Ceratophysella sigillata* ist eine von mehreren bei uns winteraktiven Springchwanzarten. Im Gegensatz zu allen anderen «Schneeflöhen» nimmt *C. sigillata* selbst bei Temperaturen bis  $-2\text{ °C}$  Nahrung auf, ihre Hauptentwicklungszeit liegt im Winter. Man findet sie auf der Alpennordseite in eher feuchten Wäldern unterhalb 900 m. Sie ist nicht gleichmässig verteilt, sondern kommt in individuenreichen Kolonien vor, welche sich wie Superorganismen verhalten können.

*Polymorphismus:* Die Lebensdauer ist für temperate Verhältnisse ausserordentlich lang; ein Individuum kann bis über zwei Jahre alt werden und dabei zweimal reproduzieren. Pro Jahr werden sechs Entwicklungsstadien durchlaufen, die vier verschiedenen Morphen angehören: A und B können auf der Oberfläche erscheinen; ein saisonaler Dimorphismus ist mit einer Epitokie (Fortpflanzungsdimorphismus, Morphe E) gekoppelt; Sommer und Herbst werden in einer Dormanz (Morphe C) verbracht. Die Dauer der einzelnen Stadien ist durch die Temperatur bestimmt: hohe Temperaturen verkürzen die aktiven Stadien, aber die Sommerdormanz wird verlängert, wodurch die Tiere zur richtigen Zeit in die Winteraktivität starten können. Tiefe Temperaturen verlängern die Stadien, aber die Dormanz wird verkürzt, bzw. aus der Jahres-Phänologie ausgeschnitten, wodurch die Synchronisation mit der Jahreszeit aufrechterhalten bleibt.

*Oberflächenaktivität:* Zwei Stadien der Morphe A sind während definierter Zeitfenster (Dezember, Februar–März) auf der Oberfläche aktiv, zwei Stadien der Morphe B im Mai–Juni. Im Dezember und Mai–Juni ist die Migrationsaktivität gering, im Februar–März sehr ausgeprägt: die Kolonien wandern als Bänder auf der Oberfläche, mit Geschwindigkeiten von 0,5 bis 3 m/h.

*Nahrung:* Bevorzugte Nahrung sind coccale Algen, welche von Totholz und anderen Substraten abgeweidet werden. Sind die an Baumstämmen wachsenden Algen ausreichend hydriert, so befinden sich praktisch alle fressenden Kolonien an Bäumen. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass die von den Algen produzierten Gefrierschutzsubstanzen direkt von den Collembolen übernommen werden und deren Darminhalt und Körperflüssigkeit vor spontanem Gefrieren schützen. Collembolen überleben den Winter nur mit der Strategie des Unterkühlens, ein Gefrieren der Hämolymphe überleben sie nicht.

*Klettern:* Um die Algen an den Baumstämmen erreichen zu können, müssen die Collembolen hochklettern. An Fichtenstämmen ergibt das Probleme, indem die vorstehenden Borkenschuppen Sackgassen darstellen. Dank ausstülpbaren, feucht-klebrigen Bläschen am After und an den Fühlern können sie auch über kürzeste Distanzen hüpfen ohne abzustürzen.

*Wasserhaushalt:* Der Winter bietet keine Probleme, bei kritischen Temperaturen zieht sich *C. sigillata* in den Schnee oder die Streuschicht zurück. Im Sommer besteht aber eine Austrocknungsgefahr, die im buchendominierten Teil der Untersuchungsfläche höher ist als im fichtendominierten: während im feuchteren Fichtenbereich die dormanten Kolonien überleben, ist dies im buchendominierten,

trockeneren Teil kaum der Fall. Die dormante Morphe enthält signifikant mehr Körperwasser als die Wintermorphe und dieses ist, als «gebundenes Wasser», zu einem signifikant höheren Anteil vor Verlust durch Transpiration geschützt.

*Chemische Kommunikation:* Bei Verletzung oder aktiv können Duftstoffe freigesetzt werden, welche gewisse Prädatoren abschrecken können und intra-spezifisch als Alarmpheromon wirken.

## Abstract

*Ceratophysella sigillata* is one of several winter-active collembolans in our lowland forests. In contrast to all other species, its main growing season is winter, and feeding occurs at temperatures down to  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ . The species occurs in individual-rich colonies, which may behave like super-organisms.

*Polymorphism:* the life span is extremely long: each individual may live for up to more than two years, and during each year, it runs through six instars comprising four different morphs belonging to two coupled polymorphisms. Two morphs may be surface-active for feeding; reproduction – in two consecutive years – is coupled with a dimorphism (Epitoky, morph E), the long summer dormancy with morph C. The duration of the instars is influenced by temperature: high temperatures shorten the instars except C, which is prolonged. Low temperatures lead to longer instars except for the dormant C, which is dramatically shortened or even omitted. By these mechanisms, the synchronisation of the phenology with the seasons is guaranteed.

*Surface activity:* two instars of morph A are surface-active during defined time-windows in December and in February-March. Two instars of morph B show a reduced surface activity in May-June. In February-March a spectacular migration behaviour can be observed, the colonies moving with a speed of 0.5 to 3 m/h.

*Food:* preferred food are coccal algae growing e.g. on dead wood and on tree trunks. If the algae on tree trunks are sufficiently hydrated, all colonies climb such trees. This can be explained by the content of antifreeze substances of the algae, which are sequestered by *C. sigillata* and which protect their gut content as well as their haemolymph from spontaneous freezing. As Collembola are not freeze tolerant, their survival at subzero temperatures is based on supercooling.

*Climbing:* to get the algae on tree trunks, Collembola must climb such trees. On spruce trunks problems arise, because each bark flake is a dead end for these tiny animals. Eversible vesicles at the rear end and at the antennae are used as sticky brakes to prevent a rebounding when jumping from flake to flake.

*Water relations:* in winter no problems with body water exist, as *C. sigillata* can retreat into the snow or litter layer with a safe temperature. In summer a risk of desiccation arises in the dryer beech-dominated part of our research area, but not in the more humid spruce-dominated part. In the latter aestivating colonies survive, but almost no colonies do so in the beech-dominated part, which therefore can

be considered as a sink habitat. The dormant morph has a higher water content and significantly more of its water is «unfreezable», which means that it is also protected from transpiration.

*Chemical communication:* an odour bouquet can be released which repels many predators and acts as a intraspecific alarm pheromone.

## 1. Einleitung

Über mehr als 25 Jahre haben wir uns in einem Forschungsprogramm mit der Ökophysiologie und Biologie von kälteadaptierten Collembolen im Alpenraum beschäftigt. In den letzten 18 Jahren haben wir uns auf eine Art konzentriert, *Ceratophysella sigillata*. Viele Studierende haben im Rahmen von kleinen Forschungsarbeiten wertvolle Mosaiksteine zusammengetragen. Die Daten über *C. sigillata* sollen hier in einer Synthese präsentiert werden, wobei wir den Rahmen der Collembolenbiologie etwas weiter spannen, damit die Einzigartigkeit dieser Art auch zum Ausdruck kommt.

### 1.1 Collembolen und ihre ökologische Bedeutung

Springschwänze sind sehr kleine, flügellose Ur-Insekten, die praktisch in allen terrestrischen Ökosystemen vorkommen, von der Arktis über unsere Hochalpengipfel bis in die Regenwälder der Tropen, sogar auf dem antarktischen Kontinent leben mehrere Arten. Wegen ihrem zarten Körperbau sind sie auf hohe Feuchtigkeit angewiesen. Als Nahrung kennt man totes Pflanzenmaterial, Bakterien, Pilze oder auch einzellige Algen, welche z.B. auf Totholz wachsen. Collembolen spielen eine wichtige Rolle im Stoffkreislauf des Bodens, indem sie mitverantwortlich sind für den Abbau von organischer Substanz, entweder direkt oder indirekt, indem sie durch Abweiden der Bakterien- und Pilzrasen im Boden die Aktivität dieser Mikroorganismen fördern. Mit bis zu 700 000 Individuen pro m<sup>2</sup> zählen sie zu den häufigsten mehrzelligen Bodentieren. Nicht selten findet man eine weisse, etwa 1,5 mm grosse Art (*Folsomia candida*) in Blumentöpfen, wo sie sich von Pilzen oder abgestorbenen Feinwurzeln ernährt; beim Giessen fliehen die Tiere für kurze Zeit aus den überschwemmten Bodenporen und erscheinen hüpfend auf der Oberfläche. Diese hüpfende Fortbewegung hat ihnen den Namen Springschwänze eingetragen. Wird die ventrale Sprunggabel mittels muskulärer Kraft gegen die Unterlage geschneilt, so wird der Körper wegkatapultiert (CHRISTIAN 1979). Für grosse Entomobryidae (*Entomobrya dorsalis*, *Lepidocyrtus curvicollis*) verzeichneten BAUER & CHRISTIAN (1986) mittlere Sprungweiten von 17 bzw. 15 cm. Solche Sprünge verbrauchen sehr viel Energie und werden deshalb nur sparsam eingesetzt, z.B. bei Flucht vor Feinden oder anderen Störungen.

### 1.2 Aktiv unter kalten Bedingungen: «Gletscherflöhe» und «Schneeflöhe»

Als «Gletscherflöhe» werden einige Springschwanzarten bezeichnet, welche auf Gletschern, besonders in Moränen, leben; sie ernähren sich von angewehten organischen Partikeln. Unter den eisigen Lebensbedingungen dauert es vier Jahre, bis sie geschlechtsreif werden (KOPESZKI 1988). Mehrere Arten sind im Winter auf der Bodenoberfläche aktiv; weil sie auf Schnee besonders leicht zu sehen sind, werden sie generell als «Schneeflöhe» bezeichnet. Die Bezeichnung «Flöhe» bezieht sich nur auf ihre hüpfende Fortbewegungsweise. Die Tiere erscheinen in lockerer Verteilung auf der Oberfläche, wobei lokal Millionen gleichzeitig unterwegs sein können. Wegen ihrer geringen Körpergrösse und der dunklen Körperfarbe erscheinen sie eher wie ein russiger Niederschlag; nur bei näherer Betrachtung realisiert man, dass es sich um sehr aktive Tiere handelt. Viele Beobachtungen und Untersuchungen haben gezeigt, dass sie sich gerichtet fortbewegen, dass wahrscheinlich polarisiertes Licht ebenso zur Orientierung dient wie grobe Landmarken in der Umgebung (HÄGVAR 1995, 2000, ZETTEL et al. 2000, FREIVOGEL & URECH 2001). Ein gemeinsames Phänomen all dieser winteraktiven Arten ist, dass sie das Hüpfen nicht nur als Fluchtbewegung, sondern als normale und schnelle Fortbewegungsart auf ihren Wanderungen einsetzen.

Manchmal können spektakuläre Massenauftritte beobachtet werden, deren Auslösung unbekannt ist. Bei *Isotoma hiemalis* konnte jedoch ZETTEL (1984b) erstmals für Insekten experimentell nachweisen, dass solche Phänomene durch Luftdruckschwankungen ausgelöst werden können (starker Föhn, herannahendes Tiefdruckgebiet). Dass viele Schneeflöhe auf der Oberfläche ein Zeichen für einen Wetterumschwung darstellen, wurde in älterer Literatur mehrfach beschrieben, ohne die auslösenden Faktoren zu kennen (z.B. UZEL 1891, McNAMARA 1919), und ist unter Forstleuten ebenso bekannt wie bei den Indianern Nordamerikas.

### 1.3 Kältetoleranz, physiologische Anpassungen

Lebensvorgänge hören nicht bei 0 °C auf, deshalb ist eine Aktivität grundsätzlich auch bei Minustemperaturen möglich. Eine Kältetarre tritt bei vielen Wirbellosen bereits bei einigen Grad über dem Gefrierpunkt von Wasser ein, bei kälteadaptierten wesentlich tiefer (z.B. ZETTEL 1985). Weil die Collembolen wie andere winteraktive Arthropoden (Wirbellose) ektotherm sind, d.h. ihre Körpertemperatur der Umgebungstemperatur entspricht, können aber physiologische Probleme auftreten. Grundsätzlich kennt man bei Wirbellosen zwei Strategien der Kältetoleranz: Gefiertoleranz und Gefrierempfindlichkeit (Gefrier-Intoleranz). Während Erstere eine Eisbildung im Körper tolerieren können, führt dies bei Letzteren unweigerlich zum Tod. Da Hämolymphe (Körperflüssigkeit) nicht aus reinem Wasser besteht, liegt ihr Gefrierpunkt leicht unter 0 °C. Durch die Einlagerung von Gefrierschutzsubstanzen kann der Gefrierpunkt der Hämolymphe weiter abgesenkt werden.

Dabei handelt es sich um jahreszeitliche Anpassungen, die je nach erwartetem Mikroklima unterschiedlich stark ausfallen (ZETTEL 1984a).

*Gefriertolerante Organismen* tolerieren ein Gefrieren der extrazellulären Körperflüssigkeit (Hämolymphe) bis zu etwa 60%; eine Eisbildung in den Zellen zerstört lebenswichtige Strukturen wie Membranen und führt deshalb obligatorisch zum Tod.

*Gefrierintolerante Organismen* ertragen gar keine Eisbildung, sie müssen ihren Körper eisfrei halten, dies auch bei Temperaturen unterhalb des Gefrierpunkts ihrer Hämolymphe. Zu ihnen gehören alle Collembolen. Bis zu einem gewissen Grad kann jeder Flüssigkeitskörper unterkühlen, besonders wenn er sehr klein ist. Aber dieser unterkühlte Zustand weist ein sehr labiles Gleichgewicht auf, und für den Organismus besteht bei geringsten Störungen die Gefahr einer spontanen Eisbildung irgendwo innerhalb des Körpers, welche unweigerlich zum Tod führen würde. Dieser unterkühlte Zustand (supercooling) wird durch spezielle Gefrierschutzsubstanzen stabilisiert. Vielfach wird eine Mischung von verschiedenen Verbindungen als Frostschutz eingesetzt: Zucker (vor allem C3- bis C6-Zucker), polyhydrierte Alkohole wie Glycerin, Ribit, Sorbit usw. (z.B. SALT 1957, SØMME 1965, 1969, 1982, SØMME & CONRADI-LARSEN 1977, SØMME & BLOCK 1982, RING 1977, MEIER & ZETTEL 1997) und sog. Hysterese-Proteine, die zuerst bei antarktischen Fischen entdeckt wurden (z.B. DeVRIES 1971, ZETTEL 1984a, LEATHER et al. 1995). Mit Hilfe solcher Verbindungen bzw. Kombinationen können Unterkühlungspunkte erreicht werden, die an den jeweiligen Lebensraum angepasst sind und tiefer liegen als die Umgebungstemperatur (z.B. ZETTEL 1984a). Bei der Gallmückenlarve *Rhabdophaga* sp. im Innern von Alaska hat RING (1981) einen mittleren Unterkühlungspunkt von  $-61$  °C festgestellt! Externe Auslöser für die Synthese von Frostschutzsubstanzen können sinkende Temperatur oder abnehmende Tageslänge sein (ZETTEL et al. 1989).

Terrestrische Arthropoden weisen einen mittleren Wassergehalt von 65–75% auf (HADLEY 1994). Schon durch die Reduktion des Wassergehalts (Ausscheidung oder Transpirationsverlust bei Minustemperaturen) und die damit einhergehende Erhöhung der Konzentration der Frostschutzsubstanzen kann die Unterkühlungsfähigkeit signifikant gesteigert werden (z.B. GEHRKEN 1985, RICKARDS et al. 1987). Eine solche Dehydrierung wird als eine wichtige Komponente der Überlebensstrategien von Wirbellosen in kalten Mikroklimaten angesehen (z.B. WORLAND et al. 1998).

Die Nahrung bzw. der Darminhalt enthält grosse Mengen von Nukleatoren, an denen sich Eiskristalle bilden können. Deshalb findet man als generelle Strategie zu Winterbeginn ein Entleeren des Darms. Ein einmaliges Frosterlebnis ( $-2$  °C für 6 h Dauer) resultierte bei *Isotoma hiemalis* in einer Zunahme der Individuen ohne Darminhalt: bereits nach 24 h hatten 43% der untersuchten Tiere den Darm entleert, wodurch der mittlere Unterkühlungspunkt in der Stichprobe von  $-6.6$  auf  $-12.0$  °C abgesenkt wurde (ZETTEL 1985). Abgesehen von zwei Ausnahmen nehmen alle bisher untersuchten winteraktiven Collembolen während des ganzen Winters

keine Nahrung auf und leben von Reservesubstanzen, welche sie im Herbst im Körper aufgebaut haben. Die eine Ausnahme ist die hier beschriebene *C. sigillata*.

Der Gefrierschutz wird nie bis in den kritischen Bereich ausgenutzt. Bei Minustemperaturen sinkt auch die Beweglichkeit der «Schneeflöhe», und mit einer reichlichen Sicherheitsmarge ziehen sich die Tiere in die schützende Schneeschicht oder in den Boden zurück. Bei *Isotoma hiemalis* kann eine Oberflächenaktivität bis etwa  $-3\text{ °C}$  beobachtet werden, auch wenn die Kältestarre erst bei ca.  $-8\text{ °C}$  eintritt und der Unterkühlungspunkt bei  $-13.4\text{ °C}$  liegt (ZETTEL & ALLMEN 1982, ZETTEL 1985). Bei *C. sigillata* liegen die Verhältnisse ähnlich.

Diesen generell gültigen Hintergrund zur Biologie von winteraktiven Collembolen muss man kennen, um die Einmaligkeit der Verhältnisse bei *C. sigillata* zu realisieren.

## 2. *Ceratophysella sigillata*

Die Art kommt von der Nordalpenzone bis etwa nach Tschechien vor und lebt in verschiedensten, aber meist feuchten Waldtypen bis auf ca. 900 m ü.M. (GISIN 1960, PALISSA 1964). Eine ihrer Besonderheiten ist, dass sie nicht gleichmässig im Waldboden verteilt ist, sondern in riesigen Aggregationen vorkommt. Diese Kolonien zeigen im Spätwinter ein einzigartiges und spektakuläres Wanderverhalten. Unsere Freiland-Untersuchungen fanden im Büelwald zwischen Oberlindach und Diemerswil statt, 10 km nördlich von Bern. Historische Belege zeigen, dass sie auch im Bremgartenwald bei Bern vorkommt: Leute, welche im 19. Jahrhundert Laubstreu für das Füllen ihrer Matratzen sammelten, waren bis an die Brust bedeckt mit Schneeflöhen. Folgende Anekdote muss auch *C. sigillata* zugeschrieben werden (CARL 1899): Im Jahr 1869 erreichte ein aussergewöhnlicher Wanderzug den Bahnhof Zollikofen. Vor jeder Zugsabfahrt musste der Bahnwärter die Schienen mit einem Besen reinigen, damit die Räder der Lokomotive nicht auf dem schmierigen Tierbelag glitten!

Um es vorwegzunehmen: eine zentrale Frage kann nicht beantwortet werden, nämlich weshalb *C. sigillata* winteraktiv ist und aus welchen Gründen sie ihre Hauptwachstumszeit in den Winter verlegt hat. Wir können nur Hypothesen formulieren, die nicht experimentell überprüft werden können.

- 1) Winteraktive Arten leben meist in isolierten, feuchten Habitatinseln. Im Sommer sind diese durch grosse Strecken trockenen Lebensraums getrennt. Ein Aufsuchen von neuen geeigneten Lebensräumen oder ein genetischer Austausch zwischen benachbarten Populationen ist nur unter dauerfeuchten Bedingungen möglich, wie sie z.B. im Winter auf Schnee vorhanden sind.
- 2) Grosse Ansammlungen von Collembolen können sich nur auf der Oberfläche, aber nicht im Boden ernähren. Die sehr feuchtigkeitsbedürftige *C. sigillata*



- würde bei einer sommerlichen Oberflächenaktivität noch mehr unter der Trockenheit leiden, als wenn sie in den Boden zurückgezogen übersommert.
- 3) Im Winter ist die Nahrungskonkurrenz reduziert, ebenso der Prädationsdruck.

### 2.1 Phänologie im Jahresverlauf

In unserer Untersuchungsfläche ist *C. sigillata* mit Abstand die häufigste Collembolenart. EGLI & KAMKE (1996) schätzten im Dezember 1995 die Kolonien ab, in einem Zeitpunkt, als sich mehr oder weniger alle Tiere an den Bäumen befanden, und kamen umgerechnet auf eine minimale Dichte von 22 500 Ind./m<sup>2</sup>, was einem Anteil von rund 30% aller Collembolen entspricht!

*C. sigillata* wird in der Literatur als «Winterart» bezeichnet, aus dem Sommerhalbjahr war sie unbekannt. Durch Laborkulturen, welche sich über mehrere Jahre erstreckten, konnten wir Licht in die noch dunklen Bereiche ihrer Biologie bringen. Wir fanden sie im Sommerhalbjahr: sie verharrt in der obersten Bodenschicht in einer Dormanz, gewissermassen einem «Sommerschlaf», der bis im Dezember dauert. Diese dormanten Individuen wiesen aber andere Merkmale auf als die bekannten, winteraktiven. Die Morphologie war derart verschieden, dass man sie mit der aktuellen Spezialliteratur sogar einer anderen Gattung (*Hypogastrura*) zuordnen musste (ZETTEL & ZETTEL 1994a, 1994b)! Im Laufe eines Lebensjahres durchläuft jedes Individuum sechs unterscheidbare Stadien.

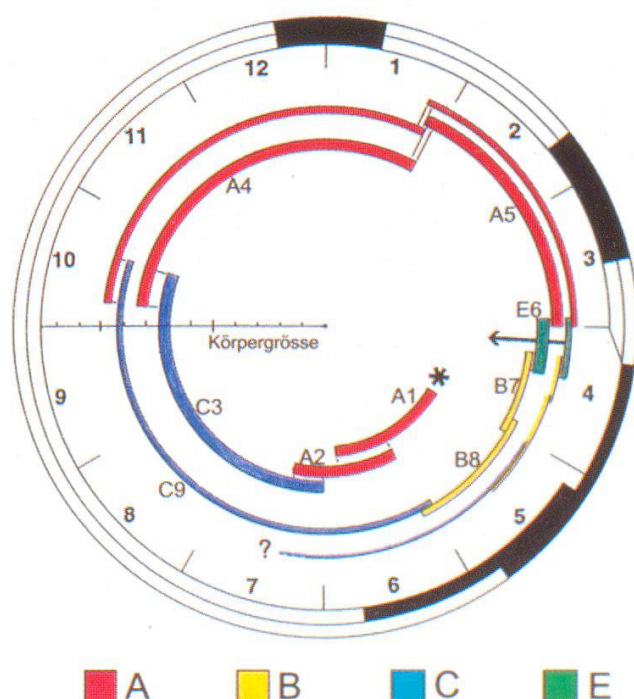
Bodenbewohnende Collembolen haben üblicherweise eine Lebensdauer von wenigen Monaten, sie häuten sich im Sommerhalbjahr in Abständen von 4–10 Tagen. Im Gegensatz zu den höheren Insekten häuten sie sich als Adulte weiter, wobei nur jedes zweite Stadium fortpflanzungsfähig ist; es können über zehn solche Fortpflanzungsperioden durchlaufen werden. Speziell an kaltes Klima angepasste Arten haben oft nur eine einzige kurze Fortpflanzungsperiode in ihrem Leben, in welcher die Weibchen aber mehrere Gelege zeitigen können. Die Gesamtzahl abgelegter Eier kann pro Weibchen mehrere Hundert betragen (HALE 1965). *C. sigillata* reproduziert nur einmal pro Jahr, während eines 1–2 Wochen dauernden Zeitfensters im April. Im Labor konnten wir eine individuelle Lebensdauer von über zwei Jahren nachweisen. Dabei durchlaufen sie, im Abstand von einem Jahr, je eine Fortpflanzungsphase. Für Collembolen aus einem gemässigten Klima ist dies einzigartig. Damit beide Geschlechter innerhalb eines kurzen Zeitfensters auch reproduktiv sein können, müssen sie hoch synchronisiert sein. Dies erfolgt chemisch durch Pheromone, wie das für viele Collembolenarten nachgewiesen werden konnte (z.B. VERHOEF et al. 1977, LEINAAS 1983). Die Anzahl abgelegter Eier ist verblüffend gering: im Labor bestand ein Gelege aus maximal 16 grossen Eiern (LÜSCHER 1998), jedoch legen viele Weibchen ihre Eier zusammen in eine Nische in der Bodenstruktur. Etwa acht Eier entsprechen dem Körpervolumen eines Weibchens. *C. sigillata* ist der einzige Springschwanz, bei dem eine Fort-

pflanzung über zwei Jahre nachgewiesen wurde. Man kann dies als eine Strategie der Risiko-Verteilung betrachten (risk splitting). Die geringe Eizahl muss im Zusammenhang mit der chemischen Verteidigungsmöglichkeit von *C. sigillata* gesehen werden (PFANDER & ZETTEL 2004, siehe 2.6.1).

Der gesamte Lebenszyklus ist in *Abbildung 1* dargestellt. Im April schlüpfen in der obersten Bodenschicht die Jungtiere aus den Eiern. Sie sind zart rosa gefärbt und begeben sich sehr bald an die Bodenoberfläche, um Nahrung aufzunehmen. Weil eine ganze *Ceratophysella*-Kolonie die Eier gemeinsam und synchronisiert ablegt, erscheinen die etwa 0,5 mm grossen Jungtiere in riesigen Mengen; sie verteilen sich nicht, sondern bleiben bereits als Kolonie beisammen und überziehen das Substrat als rosa Schleier. Nach 2–3 Wochen ziehen sie sich zur ersten Häutung in den Boden zurück. Nach einem weiteren Fress-Stadium häuten sie sich das zweite Mal und treten in die Sommerdormanz ein.

Die beiden auf die Fortpflanzung folgenden Stadien der adulten Tiere erscheinen nur noch unregelmässig auf der Oberfläche. Im Juni ziehen sie sich in den Boden zurück und häuten sich ein weiteres Mal. Sowohl im Boden als auch in Kulturgefässen lagern sie sich nun für die Sommerruhe zu dichten Gruppen mit Körperkontakt zusammen; typisch ist dabei die Haltung der Fühler: sie werden vor dem Kopf nach unten gebogen, sodass die ganze dormante Gruppe den Eindruck einer im Regen stehenden Schafherde erweckt. Dormanz bedeutet, dass sich die Tiere in einem Stadium der Inaktivität befinden; sie nehmen keine Nahrung auf, sind aber im Prinzip durchaus mobil. Ohne äusseren Zwang bewegen sie sich nicht mehr vom Fleck bis zur nächsten Häutung, welche im Oktober stattfindet. Aber auch nach dieser Häutung warten sie vorerst noch zu. Ab Anfang Dezember

*Abbildung 1*: Entwicklungszyklus von *C. sigillata* mit den vier Morphen A, B, C und E, eingezeichnet in die Jahresuhr. Innen ist die Entwicklung in Abhängigkeit von der Körpergrösse wiedergegeben (Intervalle des Radius = 0,1 mm). ← = Eiablage, ★ = Schlüpfen der Jungtiere. Für die ersten anderthalb Jahre sind die Entwicklungsstadien mit ihren Morphen angeschrieben (A1 – A2 – C3 – A4 – A5 – E6 – B7 – B8 – C9...). Bei jeder Häutung ergibt sich eine Grössenveränderung, die aber auch negativ sein kann. Die Lebensjahre sind mit abnehmender Balkendicke unterschieden; die ältesten, individuell verfolgten Tiere erreichten in der Kultur ihre dritte Sommerdormanz. In den zwei peripheren Kreisen ist die Oberflächenaktivität im ersten (innen) und zweiten Lebensjahr (ausser) schwarz eingetragen. Für weitere Details siehe Text.



beginnt ein endogen programmiertes Zeitfenster von 1–2 Wochen Dauer, während dem die Tiere synchronisiert an der Oberfläche erscheinen und intensiv fressen. Als synchronisierende Auslöser kommen nur Wetterfaktoren in Frage, da das Erscheinen in einem grösseren geografischen Raum gleichzeitig erfolgt. Feuchtigkeit und Temperatur müssen optimal sein. Ihre Hauptnahrung stellen Algen dar, die aber nur nach Niederschlägen, eventuell auch in Nebelsituationen, feucht genug sind.

Temperaturen über +10 °C werden gemieden, ebenso solche unter –2 °C. Unter ungünstigen Bedingungen ziehen sie sich in die feuchten und kühlen untersten Streuschichten zurück und warten auf bessere Zeiten. Als optimale Temperaturen haben sich 0 bis +5 °C erwiesen. Unter idealen Bedingungen haben die Tiere nach etwa 10 Tagen ausreichend Nahrung aufgenommen und ziehen sich für die nächste Häutung in den Boden zurück.

Trockenheit oder zu tiefe Temperaturen verzögern diesen Zeitpunkt, sodass die Oberflächenaktivität mit entsprechenden Unterbrüchen bis drei Wochen dauern kann. Da aber die physiologische Uhr nicht aufgehalten werden kann und für die Nahrungsaufnahme nur ein bestimmtes, endogen gesteuertes Zeitfenster zur Verfügung steht, ist es auch möglich, dass nicht genügend Zeit besteht, um ausreichende Energiereserven zu akkumulieren. Vielleicht kann das Defizit in der folgenden Oberflächenaktivität ausgeglichen werden, jedoch besitzen wir dazu kein Datenmaterial. Für derart dichte und individuenreiche Kolonien ist es im Boden unmöglich, in kurzer Zeit ausreichende Mengen von Nahrung aufzunehmen, weil die lokal beschränkten Ressourcen an Pilzen und Bakterien sofort erschöpft wären; Individuen, welche in solchen Fresspausen aus dem Boden extrahiert wurden, wiesen leere Därme auf (SUTER 1993, ZETTEL et al. 2002). Nach Möglichkeit werden einzellige Algen auf Totholz und an Baumstämmen abgeweidet. Sind die Verhältnisse beim Auftauchen im frühen Dezember ideal, so befinden sich alle Kolonien innert weniger Stunden an den Baumstämmen, wo sie einen dichten Film von grau-purpurnen Körpern bilden (*Abb. 2*); die maximal mögliche Dichte beträgt 200 Ind./cm<sup>2</sup>. Diese Bevorzugung hat einen Sinn: zum einen stellen die Algen an Baumstämmen die am leichtesten zugängliche Nahrung dar, zum anderen besitzen sie Frostschutzsubstanzen, welche von den Springschwänzen direkt übernommen werden (ZETTEL et al. 2002, siehe 2.4.2). In diesen Kolonien sind Tiere verschiedenen Alters gemischt (*Abb. 3*): purpurne Individuen befinden sich in ihrem ersten Winter (subadult), mausgraue sind ein Jahr älter und etwas grösser (adult, Körperlänge 1,5 mm), haben bereits einmal reproduziert und zwei Sommerdormanzen hinter sich. Im Dezember wandern die Kolonien nur unwesentlich.

Das nächste Zeitfenster für Oberflächenaktivität beginnt je nach Wetterbedingungen etwa Mitte Februar und dauert 2–4 Wochen; die zwei Jahrgänge sind jetzt farblich nicht mehr zu unterscheiden. Nun finden spektakuläre Wanderungen statt, in deren Verlauf sich die Kolonien wie Superorganismen verhalten. Sie wandern über den Waldboden, verlassen aber den Wald in der Regel nicht (*Abb. 4 und 5*).



Abbildung 2: Eine Kolonie weidet den Algenbewuchs an einem Buchenstamm ab. An günstigen Stellen stehen die Tiere Körper an Körper. Sind die Feuchtigkeitsbedingungen ideal, so befinden sich sämtliche Kolonien an Baumstämmen.



Abbildung 3: Das Alter von *C. sigillata* kann nicht nur anhand der Grösse, sondern auch anhand der Farbe erkannt werden: jüngere Individuen (subadult) sind grau-purpur gefärbt, die mausgraue Körperfarbe wird erst kurz vor der ersten Fortpflanzungsperiode (adult) erreicht.



Abbildung 4: Ein Komplex von riesigen Kolonien wandert von links nach rechts (26.2.1996). Die Bäume unterbrechen das ursprünglich homogene Band und ein typisches Girlandenmuster wird durch Verzögerungen aufgrund von Umgehung oder Stau verursacht.



*Abbildung 5:* Eine grosse Kolonie hat ausnahmsweise den Wald verlassen. Die Sichelform kommt automatisch durch eine geringe Streuung der Sprungrichtung zustande. (Foto: F. Kiener, Fankhausgraben)

## 2.2 Polymorphismus

Die hier verwendeten Bezeichnungen der Morphen folgen den Definitionen von CASSAGNAU (1986). Im Laufe eines Jahres durchläuft jedes Individuum sechs Stadien, die insgesamt vier verschiedenen Morphen zugeordnet werden können (*Abb. 1*; ZETTEL & ZETTEL 1994b). Für die Unterscheidung der Morphen haben wir folgende Merkmale verwendet: die Präsenz/Absenz eines ausstülpbaren Bläschens zwischen dem dritten und vierten Antennensegment sowie Grösse und Form des Mucro (Endkralle der Sprunggabel) (*Abb. 6*). Die Morphen A und B sind oberflächenaktiv und fressen intensiv, E und C verbleiben im Boden und nehmen keine Nahrung auf. Zur Morphe A zählen die beiden winteraktiven Stadien (subadulte im ersten Lebensjahr, adulte im zweiten Lebensjahr) und die beiden ersten Jugendstadien. Die Fortpflanzung erfolgt in der kurzen Morphe E; wenn die reproduktiven Individuen morphologisch von den anderen Entwicklungsstadien unterschieden werden können, so wird dies als Epitokie bezeichnet. Anschliessend folgen zwei Stadien in der Morphe B, gefolgt von der Morphe C, welche sich den

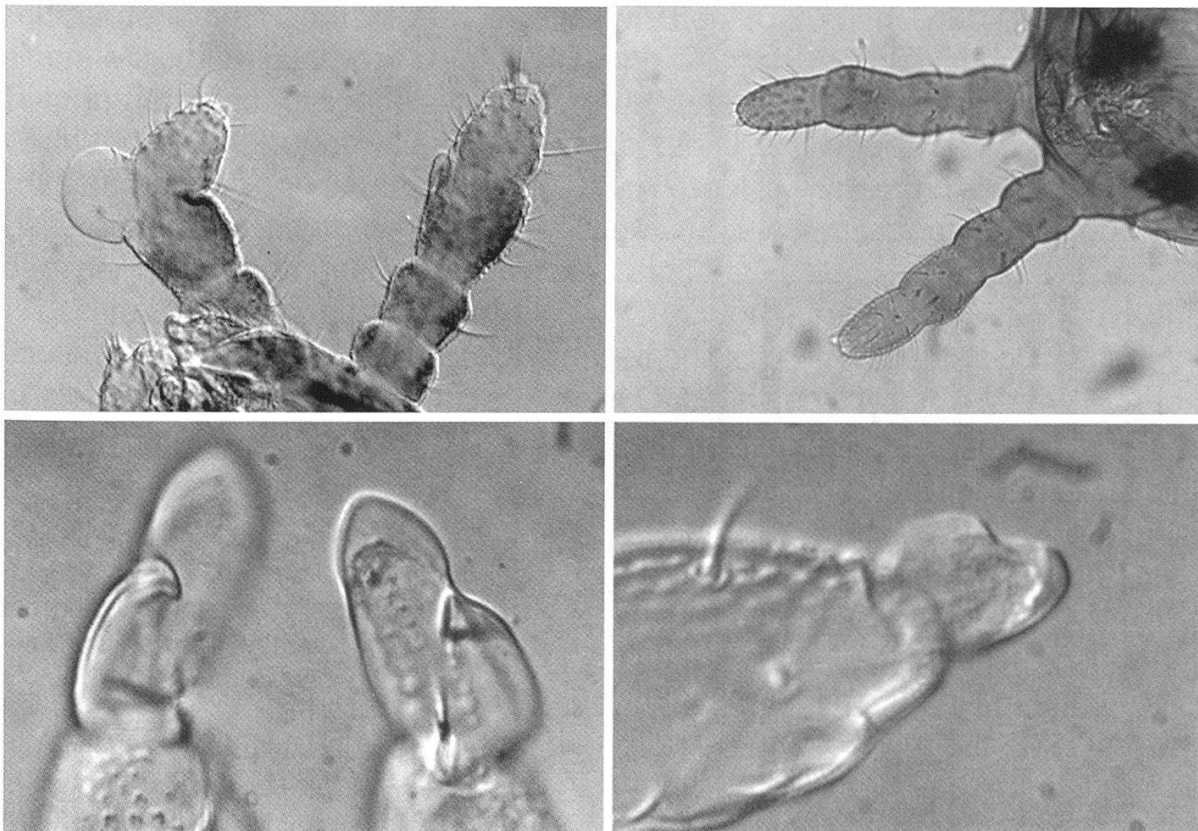


Abbildung 6: Vergleich von Merkmalen der Morphen A (links) und C (rechts). Ausstülpbares Bläschen zwischen den Antennensegmenten 3 und 4 (oben): bei A vorhanden, bei C fehlend; durch das Ausstülpen wird das Antennenende rechtwinklig nach innen geknickt. Form und Grösse des Mucro (Endkralle der Sprunggabel, unten): bei A gross und schiffchenförmig, mit kräftigem Seitenzahn; bei C klein, Seitenzahn nur schwach ausgebildet.

ganzen Sommer und Herbst über unbeweglich in einer Sommerdormanz im Boden aufhält.

Die Reihenfolge der Morphen ist fixiert, ihre Dauer ist temperaturabhängig, wie Laborexperimente gezeigt haben (Abb. 7). Wie bei physiologischen Abläufen üblich, ist sie negativ korreliert mit der Temperatur: je wärmer es ist, umso kürzer sind die Entwicklungsstadien. Bei *C. sigillata* besteht eine Ausnahme, die aber im Rahmen der jahreszeitlichen Einnischung als sinnvolle evolutive Anpassung betrachtet werden kann: wenn alle Stadien bei höherer Temperatur verkürzt wären, würde die Synchronisation der Phänologie mit den Jahreszeiten verschwinden, und die winterliche Oberflächenaktivität würde bereits im Herbst stattfinden, die Fortpflanzung in den Winter fallen. Unsere Resultate zeigen, dass das dormante Stadium bei erhöhter Temperatur verlängert wird, wodurch die Beschleunigung im Rest des Jahres kompensiert werden kann und die Tiere zu Beginn des Winters, zur richtigen Zeit, zur Oberflächenaktivität bereit sind. Bei unterdurchschnittlicher Temperatur werden alle aktiven Stadien erwartungsgemäss verlängert. Um die Synchronisation wiederum aufrechtzuerhalten, wird jetzt die Sommerdormanz verkürzt; hält man die Tiere bei einer Zuchttemperatur von weniger als +5 °C, wird

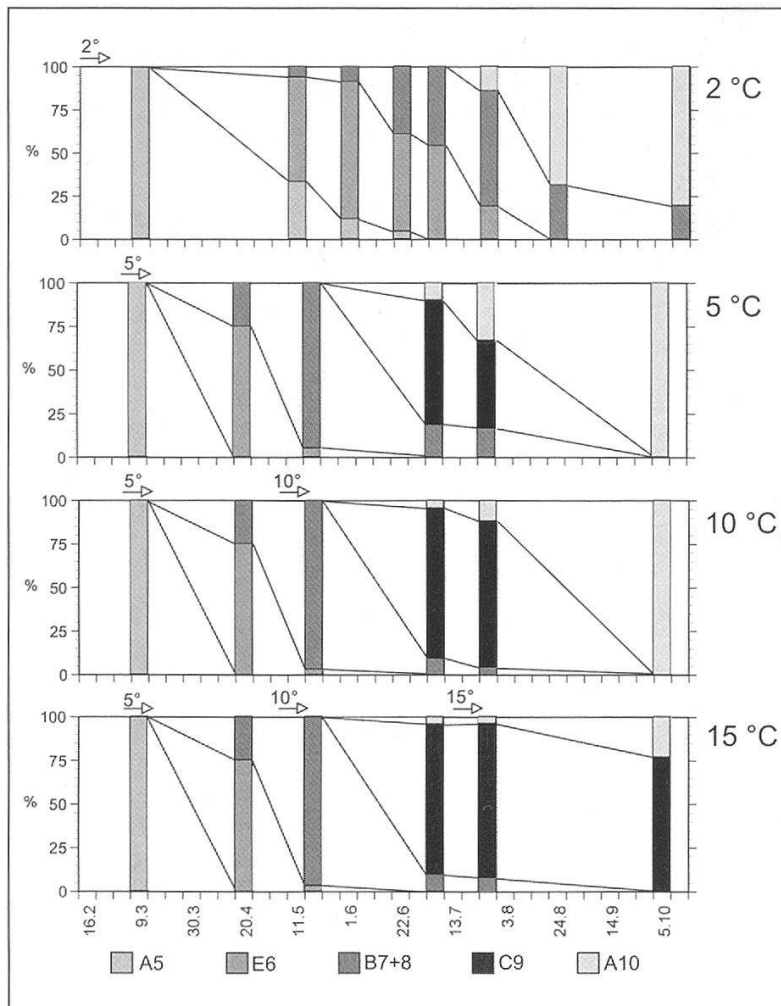


Abbildung 7: Auswirkung der Temperatur auf den Polymorphismus. 10 °C kann als mittlere Temperatur während des Sommerhalbjahres im Waldboden betrachtet werden (= Kontrolle). Zu Beginn wurden alle Kulturgefäße bei natürlicher (zunehmender) Temperatur gehalten. Sobald die rechts bezeichnete Versuchstemperatur erreicht war, wurde diese konstant beibehalten (Start mit +2 °C als Wintertemperatur).

sie sogar übersprungen, womit die saisonale Synchronisation wiederhergestellt ist. Dabei wird nicht nur die Morphe C, sondern das ganze Stadium C aus der Entwicklung ausgeschnitten, sodass der Jahreszyklus nur noch aus fünf Stadien besteht, aber die Reproduktion im richtigen Zeitpunkt Ende Winter erfolgt. Mit diesem Mechanismus können jegliche Temperaturabweichungen kompensiert werden. Obschon *C. sigillata* ein kälteadaptierter Organismus ist, wird eine Klimaerwärmung die Art somit nicht in einer Weise tangieren, wie dies normalerweise für Klimaspezialisten befürchtet wird: dass veränderte Umweltfaktoren eine jahreszeitliche Synchronisation zusammenbrechen lassen und sie deshalb eine Klimaerwärmung nicht überleben würden. Sie ist gewissermassen an Klimaschwankungen bzw. -veränderungen präadaptiert.

### 2.3 Aktivitätsmuster

Untersuchungen im Freiland und im Labor haben gezeigt, dass *C. sigillata* eine vorwiegend tagaktive Art ist (RYSER 1996, ZETTEL et al. 1997, GRICHTING 2000). Im





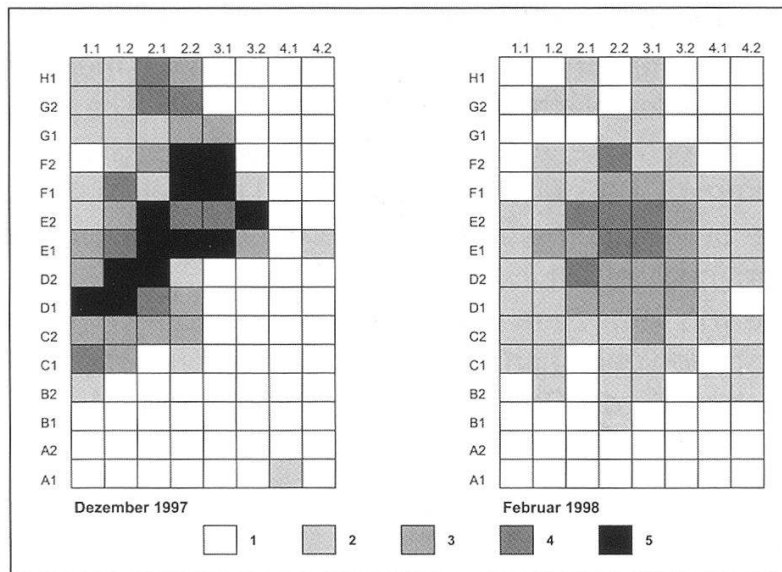


Abbildung 9: Verteilung von *C. sigillata* auf der Untersuchungsfläche in zwei aufeinanderfolgenden Oberflächenaktivitäten (Mittelwerte der Dichteklassen nach Linienkartierungen, dargestellt als Gradient). Im Dezember sind sie im Fichtenteil konzentriert, im Februar wandern sie über die ganze Fläche aus. Der Unterschied ist signifikant.

lonien verschoben sich nicht stark, wenn sie auf der Bodenoberfläche waren, jedoch suchten sie bei günstigen Bedingungen die nächsten Bäume auf.

Im Februar starteten die Kolonien mit der gleichen Verteilung, wie sie im Dezember aufgehört hatten. Durch die ausgeprägten Wanderbewegungen entstanden aber sehr bald andere und sich ständig ändernde Verteilungen, die schlussendlich signifikant von denjenigen im Dezember abwichen (Abb. 9). Am Ende der Februaraktivität waren sie auch weit über den buchendominierten Bereich verteilt und verschwanden im Boden, sobald ihre physiologische Uhr das Ende der Migrationsphase diktierte. Im Frühsommer war die Oberflächenaktivität nicht mehr stark ausgeprägt, grosse Wanderungen konnten wir nicht beobachten. Nun würde man in der folgenden Oberflächenaktivität eine Fortsetzung der unterbrochenen Situation erwarten. Stattdessen begann die nächste Winteraktivität wie ein Jahr zuvor, die meisten Kolonien erschienen wieder im fichtendominierten Bereich.

Zu diesem Befund sind zwei Interpretationen möglich: Die Kolonien könnten zu Beginn der Aktivität in den Fichtenbereich zurückwandern, weil dort mehr Nahrung verfügbar ist und dank höherer Substratfeuchtigkeit mehr Zeit zum Fressen zur Verfügung steht (die schuppige Oberfläche von Fichtenzweigen bleibt länger feucht als die glatte Rinde von Buchenzweigen, weshalb Fichtenzweige viel eher einen Algenbewuchs aufweisen). Eine Rückwanderung von Millionen von Tieren kann aber nicht unbeobachtet erfolgen, somit kann diese Möglichkeit verworfen werden.

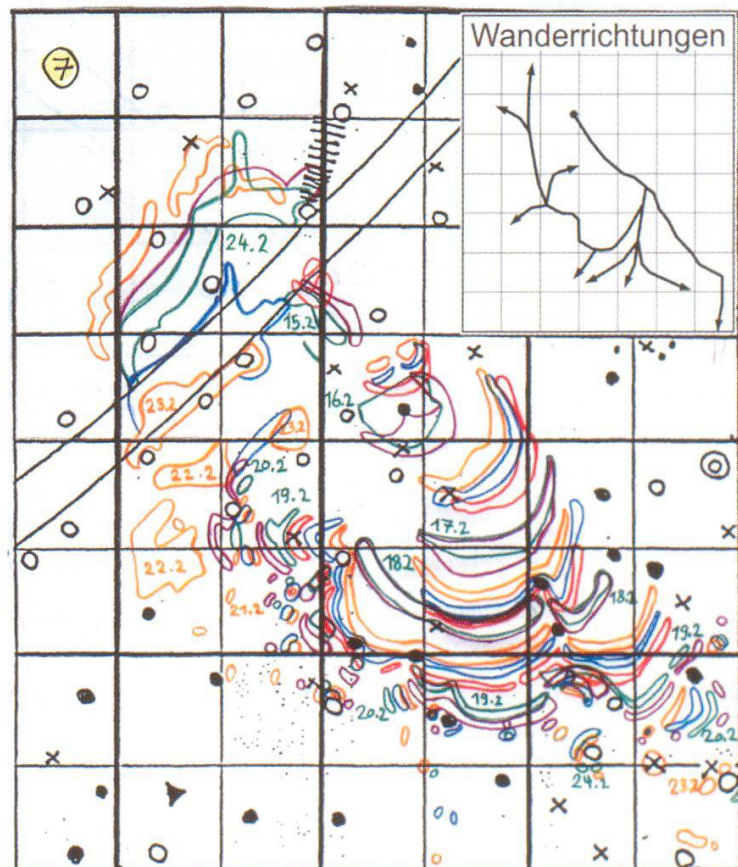
Die zweite Interpretationsmöglichkeit basiert auf der Bodenfeuchtigkeit, die unter Buchen (hier in leichter Kuppenlage und mit geringem Bodenprofil) zum limitierenden Faktor während der langen Sommerdormanz werden kann. Beim Aufsuchen der Übersommerungsquartiere können die Collembolen nicht extrapolieren, wie trocken diese werden können, da sie sich ja nur bei feuchten Bedingungen auf der Oberfläche aufhalten. Wird es im Sommer zu trocken, können die Tiere nicht mehr ausweichen, sie sind gefangen. Überleben können sie unter

Umständen nur dank spezieller physiologischer Anpassungen zum Zurückhalten von Körperwasser (siehe 2.5). Weil zu Winterbeginn im buchendominierten Teil jeweils kaum nennenswerte Mengen von *C. sigillata* auftauchten, ist anzunehmen, dass die Feuchtigkeitsverhältnisse in diesem Bereich für ein Überleben nicht ausreichten. Im fichtendominierten Teil wurden die kritischen Grenzen nicht erreicht und die Art konnte die Sommer jeweils überleben. So kann der Buchenteil als «sink habitat» und der Fichtenteil als «source habitat» bezeichnet werden.

### 2.3.2 Auftreten in Kolonien

Eine weitere Überwachung der Population erfolgte durch die Kartierung der sichtbaren Kolonien im gleichen Beobachtungsraster. Zum einen ging es um deren Verteilung und einen Vergleich mit den Dichteerhebungen der Linientaxation, zum anderen um ihr dynamisches Verhalten. Als Kolonien wurden Aggregationen bezeichnet, welche man auf eine Distanz von 1,5 m optisch klar umgrenzen konnte. Diese Umrisse wurden mit farbigen Wollfäden umgrenzt und dieser Vorgang mehrfach mit einer anderen Farbe wiederholt. Am Ende des Tages konnte die Verschiebung der Kolonien und deren Form protokolliert werden. Ein Beispiel ist in *Abbildung 10* dargestellt. Auf Schnee sind dichte Kolonien auf grosse Distanz erkennbar. Auf schneefreiem Boden sind sie weniger auffällig. Sie erwecken den Eindruck, als sei grauviolette Farbe ausgeschüttet worden, insbesondere sind alle

*Abbildung 10:* Migrationsmuster der starken Kolonie Nr. 7 im buchendominierten Teil der Untersuchungsfläche, vom 15.2. bis 24.2.1998, jeweils von ca. 10 bis 16 Uhr (Fux 1998). Der Raster ist 5 m. Die schwarzen Signaturen stellen Strukturelemente dar (z.B. schwarze Punkte = Fichten, Kreise = Buchen, Kreuze = Strünke, Doppellinie = Waldstrasse). Es erfolgten 5 Aufnahmen pro Tag, im Abstand von 1–3 Stunden. Die Abfolge der Farben ist: grün – violett – orange – blau – rot. Die Kolonie splitterte sich im Laufe dieser Zeit in kleinere Teile auf. Vom 19. bis 22.2. lag die Temperatur über dem Optimum und die Streu trocknete aus, was sich in reduzierter Aktivität ausdrückte. Die Störwirkung von Bäumen ist unten rechts erkennbar. Ein Teil der Kolonie machte im Laufe von 3 Tagen einen Schwenker um 180°.



mit Algen bedeckten Substrateile dicht mit Springschwänzen bedeckt (*Abb. 11 und 12*). Kleinräumig war das Auftreten von Kolonien nicht korreliert mit der in den Linientaxierungen festgestellten Individuendichten (WILLISCH 2000). Das Verteilungsmuster zu Beginn der Aktivitätszeit entsprach jedoch der generellen Verteilung. Detaillierte Kartierungen der Oberflächenaktivitäten von Dezember 1996 bis Februar 2000 ergaben, dass die Form und Länge der bandförmigen Kolonien nicht vom Zeitfenster (Dezember oder Februar–März) abhing, sondern von den klimatischen Bedingungen (Temperatur und Substratfeuchtigkeit; U. ZETTEL unpubl.). Die mittleren Kolonielängen pro Aktivität betragen 2,7 bis 7,7 m (jeweils am Tag mit maximaler Collembolenaktivität); darin sind die kleinen rundlichen Kolonien (Durchmesser < 1 m) nicht eingeschlossen, deren Anteil an der Gesamtzahl zwischen 33 und 83% betrug. Die längsten beobachteten Bänder massen über 70 m!

Im Februar wanderten die Kolonien jeweils signifikant schneller und weiter als im Dezember ( $p < 0.001$ ); MOSIMANN (2000) zeigte auch, dass die Migrationsgeschwindigkeit abhängig ist von der Habitatstruktur: auf einer Fläche, die durch den Sturm Lothar mit kleinen Fichtenzweigen übersät worden war, bewegten sich die Kolonien wegen der Hindernisse signifikant langsamer ( $p < 0.01$ ). Je weniger Nahrung die Kolonien auf ihren Wanderungen antrafen, umso schneller bewegten sie sich fort: auf Schnee oder beim Überqueren des Waldsträsschens erreichten sie Geschwindigkeiten von 3 m/h, auf Buchenstreu wanderten sie bis 70 cm/h, auf Fichtenstreu lediglich 45 cm/h.

Sobald sich eine Kolonie in Bewegung setzte, hielt sie eine bestimmte Richtung ein –den ganzen Tag über oder während mehrerer Tage. Die Richtung konnte plötzlich, in kurzer Zeit, geändert werden, wobei oft die ganze Kolonie den gleichen Schwenker ausführte (vgl. *Abb. 10*). Wie Millionen von Individuen, die weder akustisch noch chemisch miteinander kommunizieren können, weil die Enden der bandförmigen Kolonie zu weit auseinanderliegen, ein derart synchronisiertes Verhalten aufweisen können, bleibt weiterhin ungeklärt.

### 2.3.3 Verhalten der Kolonien gegenüber Bäumen

Wenn die Kolonien nach einer Hungerperiode aus dem Boden auftauchten (am Anfang einer Oberflächenaktivität oder nach schlechten Wetterbedingungen), zeigten sie eine starke Präferenz für Bäume. An Baumstämmen sind unter den lokalen klimatischen Verhältnissen zumindest auf der Wetterseite grüne Beläge von einzelligen, coccalen Algen vorhanden. Als Collembolennahrung kommen sie aber nur in Frage, wenn sie ausreichend feucht sind, was nach Regen oder in Situationen mit dichtem Nebel der Fall ist. Die Bäume werden von *C. sigillata* optisch angegangen, dies aber nur unter günstigen Bedingungen. Normalerweise stellen Stämme Hindernisse im Migrationsweg dar, die je nach Lichteinfall auf Distanzen von bis zu 60 cm wahrgenommen werden können und eine Umgehungsreaktion auslösen, wie dies FREIVOGEL & URECH (2001) zeigen konnten. Die Umgehungsreaktion schlägt ins Gegenteil um, sobald Baumstämmen und ihre Algen ausreichend



Abbildung 11: Auf der Streu sind dichte Kolonien als grauvioletter Schimmer erkennbar.



Abbildung 12: Auf dem Weg einer wandernden Kolonie sammeln sich die Tiere auf allen geeigneten Substratteilen (hier Fichtenzweige) und weiden den Algenbewuchs ab.

feucht sind, z.B. beim Einsetzen von Niederschlägen (z.B. *Abb. 13*). Einzelne Beobachtungen dazu lieferten die Arbeiten von MÜHLHEIM (2000) und FREIVOGEL & URECH (2001). Hindernisse müssen eine minimale Höhe aufweisen, damit sie als solche wahrgenommen werden können. Baumwurzeln sind zu niedrig und deshalb kommt es regelmässig zu Staus, wenn Kolonien eine Fichte umgehen und seitlich des Stamms auf die Wurzeln stossen (*Abb. 14*). An solchen Stellen kann es zu richtigen Anhäufungen von Collembolen kommen, die sogar mehrere Zentimeter dick sind! Mit der Zeit gelingt es allen Individuen, die Wurzel anzuspringen und zu überklettern; dies ist aber aus einer derartigen, intensiv krabbelnden Menge von Collembolen sehr schwierig, weshalb es an solchen Stellen zu Verzögerungen

in der Wanderung kommt. Die Bremswirkung von Stämmen und den angrenzenden höheren Wurzeln führt dazu, dass grosse wandernde Kolonien ein typisches Girlandenmuster annehmen (Abb. 4). Wenn Kolonien ohne Hindernisse wandern können, so entsteht mit der Zeit eine klare Sichelform, die durch die geringe individuelle Streuung in der Hüpfrichtung zustande kommt (Abb. 5; vgl. ZERNECKE 1999). Da aber *C. sigillata* normalerweise den Waldbestand nicht verlässt, sind solche Bilder sehr selten.

Damit Kolonien auf dem kürzesten Weg günstige Fressbäume finden, brauchen sie eine Fernorientierung. Optisch können sie Bäume nur auf kurze Distanz wahrnehmen. Mehrfach konnten wir beobachten, dass sich Kolonien wie Schweife auf einer Seite eines Baums aufhielten, und dass diese Schweife bei benachbarten Bäumen gleich orientiert waren (Abb. 15). Dazu haben wir folgende Erklärung: In unserem Untersuchungsgebiet standen die Bäume eher locker, und aus kleinen Lichtungen drang Licht auch bei bedecktem Himmel oder nach Sonnenuntergang noch in den Bestand und führte zu parallelen Schatten, was auf Schnee sehr gut zu sehen war. Treffen nun die Tiere bei der Wanderung auf eine solche Schattengrenze, so brauchen sie sich nur innerhalb des Schattenstreifens gegen die hellste Stelle in der Umgebung zu orientieren. Unabhängig von der ursprünglichen Bewegungsrichtung erreichen die Tiere so auf kürzestem Weg die begehrten Bäume.

## 2.4 Nahrung

Die Nahrung von *C. sigillata* setzt sich je nach Ort der Nahrungsaufnahme aus verschiedenen Komponenten zusammen (SUTER 1993, ZETTEL et al. 2002). Oberflächenaktive Kolonien besetzen alle geeigneten Nahrungsquellen, denen sie auf ihren Wanderungen begegnen: jegliches Totholz wie Zweige, Baumstrünke und Fichtenzapfen ebenso wie stehende Baumstämme mit Algenbewuchs. Darmanalysen durch SUTER (1993) haben ergeben, dass nebst Bakterienrasen und Pilzen vor allem coccale Algen gefressen werden (*Pleurococcus*, *Klebsormidium*, *Stichococcus*): am Boden stellten sie 24–68% der aufgenommenen Nahrung dar, an Baumstämmen 80–100% (Tab. 1).

Aufenthalt	Buchenstamm	Buchenstamm	Fichtenstamm	Fichtenstamm	Stammbasis	Stammbasis	Baumstrunk	Baumstrunk	Toter Ast	Toter Ast	Streu	Streu	Stein	Stein
% Algen	100	83	85	79	50	24	42	58	44	56	68	57	42	32

Tabelle 1: Anteil der Algen im bestimmaren Darminhalt von winteraktiven *C. sigillata*, in Abhängigkeit vom Aufenthaltsort: am Boden werden weniger Algen konsumiert als an Baumstämmen (n = je 40–100) (nach ZETTEL et al. 2002).

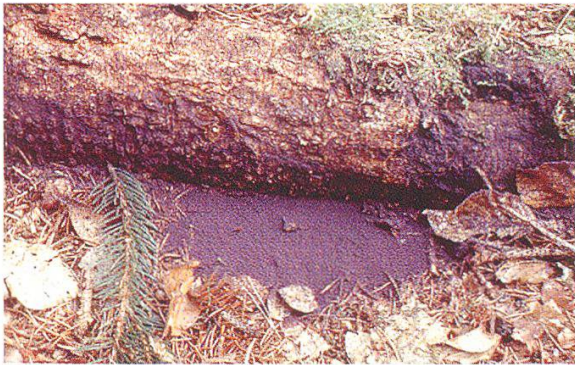


Abbildung 14: Eine wandernde Kolonie stösst auf ein Hindernis (Fichtenwurzel): nur mit Mühe können die Individuen aus dieser zappelnden Menge gezielt Richtung Wurzel abspringen und diese kletternd überwinden, wodurch es zu einer Anhäufung von Collembolen kommt.



Abbildung 13: Eine Kolonie hat den Fuss einer Fichte erreicht und beginnt hochzuklettern. Zwischen den Wurzeln stauen sich die Springschwänze zentimeterdick.



Abbildung 15: Das Phänomen der «Collembolen-Fahnen»: im Schatten der Bäume bewegen sich die Kolonien auf die Stämme zu, um Algen abzuweiden. Die Streifen aus Collembolen verlaufen bei benachbarten Bäumen mehr oder weniger parallel.

### 2.4.1 Nahrung und Kletterverhalten

Der Algenbewuchs an Baumstämmen wird von verschiedenen Collembolenarten genutzt, jedoch handelt es sich dabei um echt baumbewohnende Arten der Gattung *Entomobrya*, welche nur für die Eiablage auf den Boden kommen (z.B. ALLMEN & ZETTEL 1982, 1983). Im Gegensatz dazu erklettert *C. sigillata* als typische hemiedaphische Art (Bewohner der obersten Grenzhorizonte des Bodens) die Bäume nur zur Nahrungsaufnahme. Auf glatter Buchenrinde ist dies kein Problem, die Tiere strömen buchstäblich den Stamm hoch, bis in eine Höhe von mehreren Metern. Während der Nahrungsaufnahme sitzen sie meistens Körper an Körper und bilden einen auffälligen grau-violetten Belag (Abb. 2). Das Erklettern der Fichten erweist sich als wesentlich mühsamer. Die Rinde ist schuppig, und die Borkenstücke stehen leicht ab. Jedes obere Ende einer Schuppe stellt eine Sackgasse dar, denn die Tiere klettern kaum hinter der Schuppe nach unten, um den Weg nach oben fortsetzen zu können. Deshalb kommt es auf den Schuppen zu einem Stau von Collembolen (Abb. 16). Die Spalten zwischen den Schuppen sind somit Hindernisse, die von *C. sigillata* aber mit einer speziellen Technik überwunden werden können: mit einem kleinen Sprung erreichen sie die nächste Schuppe. «Normalen» Collembolen gelingt dies unmöglich, denn ihre Startgeschwindigkeit beträgt über 1 m/sec und der Körper rotiert dabei um seine Querachse (CHRISTIAN 1979). Die Tiere erreichen die Rinde in irgendeiner Körperstellung, prallen ab und fallen zu Boden. *C. sigillata* beendet auch kürzeste Sprünge ohne Absturz. Die Beschaffenheit der Oberfläche spielt keine Rolle, im Labor stürzten sie auch bei der Landung an vertikalen Glasflächen nicht ab! Diese verblüffende Eigenschaft beruht auf Haftorganen: wie bereits unter 2.2 beschrieben, besitzt *C. sigillata* an der Aussenseite der Antennen zwischen dem dritten und vierten Segment ein ausstülpbares Bläschen; dessen Oberfläche ist feucht und kann dadurch an jeglicher Oberfläche haften (Abb. 17). Diese Vesikel sind ein Gattungsmerkmal für *Ceratophysella*. Am Hinterende können drei Analbläschen mit den gleichen Eigenschaften ausgestülpt werden, sie sind ein Merkmal für die Gattungen *Ceratophysella* und *Hypogastrura* (LEINAAS 1988). Wenn ein Individuum zur Flucht abspringt, wird die Sprunggabel nur durch Muskulatur betätigt. Bei einem vorbereiteten und gerichteten Sprung dagegen wird der Innendruck des Körpers (Turgor) durch Muskelkontraktion erhöht; dabei werden diese Bläschen passiv ausgestülpt und bleiben es während dem ganzen Sprung. Selbst bei den hohen Landegeschwindigkeiten bleibt der Springschwanz mit diesen feuchten Vesikeln kleben. Auch wenn der erste Kontakt nicht mit einem dieser Bläschen erfolgt, bleibt das Tier kleben, weil der Körper eine hohe Rotationsgeschwindigkeit aufweist und in den ersten Sekundenbruchteilen auf dem Substrat abrollt, bis die Vesikel damit in Kontakt kommen (ZETTEL et al. 2000). Anschliessend krümmt sich das Tier, bis es wieder auf den Füßen steht, und kann dann den Klebkontakt lösen, indem es seinen Turgor reduziert. Interessant ist, dass nur die oberflächenaktiven und kletternden Morphen A und B die Antennenbläschen aufweisen und auf diese Weise problemlos Fichten erklettern können.

Abbildung 16: Kletternde *C. sigillata* stauen sich auf einer Borkenschuppe an einem Fichtenstamm. Deutlich sind adulte und subadulte Individuen anhand der Farbe zu unterscheiden.

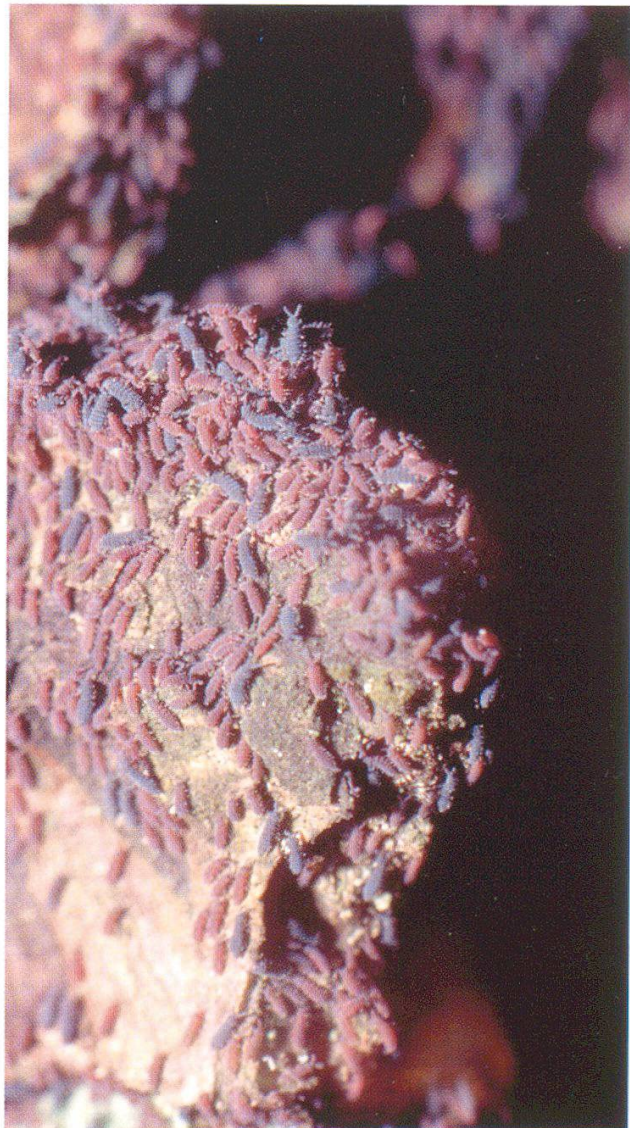
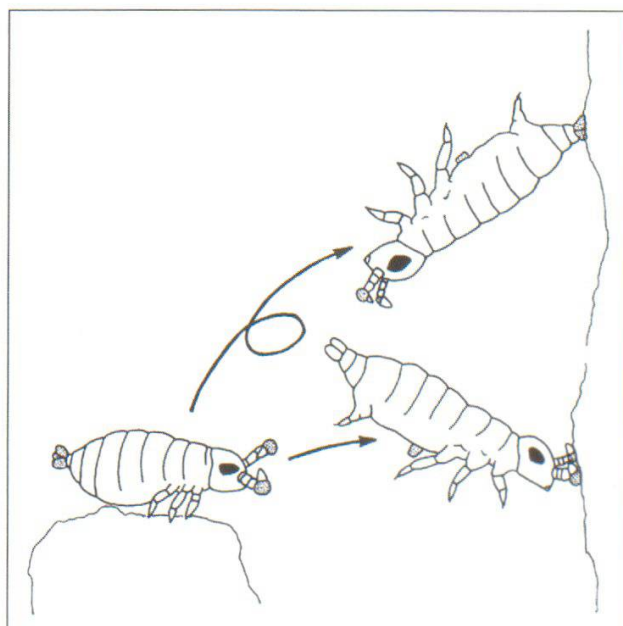


Abbildung 17: Ein Individuum von *C. sigillata* beim Erklettern eines Fichtenstamms: vom Ende einer Borkenschuppe (links) startet es mit einem kontrollierten, rotierenden Sprung. Antennen- und Analvesikel sind ausgestülpt und wirken als klebende Bremse (punktiert, gezeichnet nach Mikroaufnahmen).





### 2.4.2 Nahrung und Kälteresistenz

Wie unter 1.3 ausgeführt wurde, bedeutet Darminhalt eine signifikante Reduktion der Kälteresistenz. Aus diesem Grund gehört eine Entleerung des Darmes zu Winterbeginn zu den wichtigsten physiologischen Vorbereitungen von Wirbellosen, welche winteraktiv sind. Für *C. sigillata*, die ihr hauptsächliches Wachstum in den Winter verlegt hat, löst sich dieses Problem buchstäblich von selbst und auf eine andere Weise. Ihre Hauptnahrung besteht aus coccalen Algen. Da diese als einzellige Lebewesen keine intrazelluläre Eisbildung dulden können, müssen sie sich durch Gefrierschutzsubstanzen schützen. Die Collembolen nehmen diese Substanzen direkt mit ihrer Nahrung auf und können sie für den eigenen Gefrierschutz einsetzen. Unsere Experimente zeigten, dass die Nahrungsqualität einen signifikanten Einfluss auf die Kälteresistenz hat (Tab. 2; ZETTEL et al. 2002): Erwartungsgemäss reduzierte sich die Unterkühlungsfähigkeit signifikant, wenn man den Tieren ein gemischtes Futter bot, das aus Bakterien, Pilzen und Algen bestand, welche von Totholz abgekratzt worden war ( $p < 0.001$ ). Bestand die Nahrung aus frisch von Baumstämmen gewonnenen Algen, so unterschied sich der Unterkühlungspunkt nicht von demjenigen von Kontrolltieren ohne Darminhalt, bzw. war signifikant tiefer als bei den Individuen mit Mischfutter ( $p < 0.05$ ). Daraus kann bereits geschlossen werden, dass die Algennahrung die Unterkühlungsfähigkeit gesteigert hat. Das Experiment wurde mit Algen wiederholt, welche während fünf Tagen bei  $-2\text{ °C}$  gehalten worden waren und dabei ihre Kälteresistenz ausbauen konnten. Die gesteigerte Resistenz der Algen spiegelte sich in einer gesteigerten Kältetoleranz der Collembolen wider, indem ihr Unterkühlungspunkt nun signifikant tiefer lag als bei den gehungerten Tieren ( $p < 0.01$ ). Wurden die Algen aber bei zu tiefer Temperatur gehalten ( $-5/-7\text{ °C}$ ), so waren sie nicht mehr in der Lage, Gefrierschutzsubstanzen zu synthetisieren; die Unterkühlungspunkte der damit gefütterten Collembolen lagen wiederum signifikant höher ( $p < 0.001$ ). Aus diesen Befunden ist ersichtlich, dass die Spezialisierung auf Algennahrung für *C. sigillata* eine Voraussetzung für die Aktivität und das Wachstum im Winter ist.

Datum	Nahrung	n	UKP
22.2.94	Kontrolle, gehungert	43	$-12.9 \pm 3.4$
22.2.94	Mischfutter	33	$-10.2 \pm 2.3$
22.2.94	frische Algen	46	$-12.1 \pm 3.9$
3.3.95	Kontrolle, gehungert	15	$-9.1 \pm 2.5$
3.3.95	gekühlte Algen ( $-2\text{ °C}$ )	44	$-11.4 \pm 3.2$

Table 2: Einfluss der Nahrungsqualität auf die Unterkühlungsfähigkeit (mittlerer Unterkühlungspunkt  $\text{°C} \pm \text{SD}$ ) von *C. sigillata*.

## 2.5 Wasserhaushalt

Bei winteraktiven Collembolen kann der Wassergehalt des Körpers ein kritisches Element bilden, weil mehr Wasser ein grösseres Gefrierisiko darstellt und die Unterkühlungsfähigkeit verringert (z.B. PUGH 1994); eine Reduktion des Wassergehalts ist deshalb üblich. Für *C. sigillata* bietet die Winteraktivität keine Probleme, da der Körper durch Gefrierschutzsubstanzen vor interner Eisbildung geschützt ist und sich die Tiere bereits ab  $-2\text{ °C}$  in ausreichend wärmere Streu- oder Bodenschichten zurückziehen.

Weil die Dauer der Oberflächenaktivität physiologisch determiniert ist, ziehen sich die Tiere am Ende des endogen programmierten Zeitfensters in den Boden zurück, ungeachtet der Feuchtigkeitsbedingungen, welche im Sommerhalbjahr an dieser Stelle vorhanden sein werden. Bei zunehmender Trockenheit können die Tiere keine günstigeren Stellen mehr aufsuchen; dazu müssten sie an die Oberfläche kommen, die in solchen Situationen noch trockener ist. Die einzige Ausweichmöglichkeit wäre eine Vertikalverschiebung in grössere Bodentiefe mit ausreichendem Wassergehalt. In unserem Untersuchungsgebiet ist dies aber nicht möglich, weil der Ah-Horizont (schwarzer Humus-Horizont unter der Streuschicht) des Moderprofils zu feine Poren aufweist.

Ein Vergleich der Feuchtigkeitsverteilung im Boden der Untersuchungsfläche (nach einer ausserordentlichen Trockenphase im August 1998, Messungen mit einer TDR-Sonde) mit der Streuzusammensetzung zeigt, dass der Boden im Fichtenteil feuchter blieb; das kann auf die dichtere Streu und den Moost Teppich zurückgeführt werden, welche beide eine bessere Oberflächenisolation liefern; zugleich ist das Bodenprofil tiefer als im Buchenteil (Abb. 8). Aus der Kombination dieser Befunde kann vermutet werden, dass Kolonien unter Umständen nur im Fichtenteil erfolgreich übersommern können («source habitat»), während sie im Buchenteil unter kritischen Feuchtigkeitsbedingungen den Sommer vielfach nicht überleben («sink habitat»). Der überlebende Teil der Kolonien reicht aber aus, um die Population an Ort dauerhaft zu erhalten. Das räumliche Erscheinen der Kolonien im Dezember ist signifikant mit der Bodenfeuchtigkeit korreliert ( $p = 0.012$ ; ASCHWANDEN 2001).

BLOCK & ZETTEL (2003) konnten zeigen, dass in der Sommermorphe mehr Körperwasser physiologisch blockiert ist, indem es an geeignete Verbindungen gebunden ist und so nicht durch Transpiration verloren gehen kann (diese Messungen erfolgten an Hämolymphe-Proben. Im Moment laufen noch Experimente, welche Transpirationsverluste intakter Individuen unter definierten Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen zum Gegenstand haben; ZETTEL in prep). Die winteraktive Morphe A enthielt 48,3% Wasser, die dormante Sommermorphe C mit 69,6% signifikant mehr ( $p < 0.001$ ). Während im Winter 30% des Körperwassers physiologisch gebunden waren, betrug der Anteil im Sommer 59%, und dies bei einem Wassergehalt, der 1,5 Mal höher war. Verglichen mit anderen Wirbellosen ist der Anteil von gebundenem Wasser im Winter vergleichbar, jedoch im Sommer

hoch. Damit hat *C. sigillata* eine grössere geschützte Wasserreserve im Körper, die nicht durch Transpiration verloren werden kann, wie dies auch von WORLAND et al. (1998) beim antarktischen Collembolen *Onychiurus antarcticus* gezeigt werden konnte, welcher dadurch Perioden von Frosttrocknis ohne letale Wasserverluste überleben kann.

## 2.6 Chemische Kommunikation

BRASSE (2005) beschrieb von *C. sigillata* neue organische Schwefelverbindungen und polychlorierte aromatische Verbindungen, welche als Komponenten des chemischen Abwehrsystems vermutet werden. Chlorierte Verbindungen sind in der Natur sehr selten; die pentachlorierte polyaromatische Hauptkomponente wurde Sigillin benannt.

### 2.6.1 Interspezifische Reaktion (chemische Verteidigung)

Grosse Mengen selbst von kleinsten Wirbellosen stellen potenziell eine Nahrungsquelle für grössere Prädatoren dar. Collembolen werden auch von Vögeln gefressen und grössere Arten (*Entomobrya spp*) auf Koniferen stellen z.B. die winterliche Hauptnahrung des Wintergoldhähnchens dar (THALER & THALER 1982). Mehrere Spinnenarten der Familie Linyphiidae sind winteraktiv und bauen ihre kleinen Baldachinnetze zwischen Baumwurzeln oder sogar in Tierspuren im Schnee (HÄGVAR 1973). Auch bei Temperaturen knapp unter dem Gefrierpunkt kann man nachts erstaunlich viele Prädatoren aktiv finden: Weberknechte (Opiliones), Ohrwürmer (Dermaptera), Kurzflügler (Staphylinidae) und Laufkäfer (Carabidae). In Kolonien, welche Algenrasen an Baumstämmen abweideten, beobachteten wir Raubmilben (Gamasina) und Mooskorpione (Pseudoscorpiones). Dank den Arbeiten von DETTNER et al. (1996) und MESSER et al. (1999, 2000) wissen wir, dass sich Collembolen mit chemischen Substanzen gegen Prädatoren verteidigen können. BÜCHLER (1996) und PFANDER (2001) haben die chemische Abwehr von *C. sigillata* untersucht. Nicht alle Prädatoren liessen sich durch das chemische Abwehrsystem irritieren (Tab. 3). In Experimenten verwendeten wir als Vergleichsart *Folsomia candida*, von der keine chemische Abwehr bekannt ist. Von drei untersuchten Baldachinspinnen (Linyphiidae) verweigerte nur *Neriere peltata* konsequent *C. sigillata*, frass aber ohne Weiteres andere Collembolenarten. Die zwei getesteten Weberknechte (Phalangidae) frassen *C. sigillata* problemlos. Auch der Ohrwurm *Chelidurella acanthopygia*, der Milbenkäfer *Trimium brevicorne*, der Kurzflügler *Philonthus decorus* und der Laufkäfer *Notiophilus biguttatus* frassen *C. sigillata*. *Notiophilus* sind kleine, auf Collembolen spezialisierte Räuber. Gegen diese Art wirkte die Abwehr offensichtlich nicht, jedoch gegen den ebenfalls auf Springschwänze spezialisierte Kurzflügler *Stenus sp.* Bei den auf die chemische Verteidigung ansprechenden Prädatoren wie Hundertfüssler *Lithobius forficatus* (verwendet wurden Jungtiere)

Ordnung, Familie	Gattung, Art	Abwehrwirkung
Araneae Linyphiidae	<i>Lepthyphantes tenebricola</i>	-
	<i>Macrargus rufus</i>	-
	<b><i>Neriene peltata</i></b>	+
Opiliones Phalangiidae	<i>Mitopus morio</i>	-
	<i>Rilaena</i> sp	-
Pseudoscorpiones Neobisiidae	<b><i>Neobisium muscorum</i></b>	+
Gamasina Parasitidae	<b><i>Pergamasus barbarus</i></b>	+
Chilopoda Lithobiidae	<b><i>Lithobius forficatus</i></b>	+
Dermaptera Forficulidae	<i>Chelidurella acanthopygia</i>	-
Coleoptera Carabidae	<i>Notiophilus biguttatus</i>	-
Coleoptera Staphylinidae	<i>Philonthus decorus</i>	-
	<b><i>Stenus</i> sp</b>	+
Coleoptera Pselaphidae	<i>Trimium brevicorne</i>	-
Heteroptera Veliidae	<b><i>Microvelia reticulata</i></b>	+

Tabelle 3: Reaktion von Prädatoren auf die chemische Abwehr von *Ceratophysella sigillata*. Ausser *Microvelia* kommen alle im Lebensraum von *C. sigillata* vor. Fett hervorgehoben sind diejenigen Arten, bei denen ein signifikanter Verhaltensunterschied gegenüber der Kontrolle (*Folsomia candida* als Beute) registriert wurde.

und Raubmilben (*Pergamasus barbarus*) konnte in den Experimenten immer derselbe Ablauf beobachtet werden: die Beute wurde attackiert, aber nach der Verletzung sofort wieder fallen gelassen. Gefressen wurden signifikant weniger *C. sigillata*, und die Mundwerkzeuge wurden aufwendig und lange gereinigt (vgl. Abb. 18). Die Mooskorpione (*Neobisium muscorum*) waren anschliessend in der Lage, die chemische Qualität ihrer Beute ohne Berührung zu überprüfen, die getesteten Exemplare vergriffen sich nie mehr an einer *C. sigillata*. Der Zwergwasserläufer *Microvelia* wurde ins Experiment eingeschlossen, weil von ihm bekannt ist, dass er Wassercollembolen mit chemischer Verteidigung meidet (*Podura aquatica*; MESSER et al. 2000). Auch unsere Art wurde hoch signifikant gemieden.

### 2.6.2 Intraspezifische Reaktion (Alarmpheromon)

PFANDER & ZETTEL (2004) beschrieben die intraspezifische Wirkung dieses Duftbouquets, welches bei massiven Störungen (z.B. wenn man ein Tier festhält) oder bei Verletzungen freigesetzt wird. Es enthält leichtflüchtige Komponenten, welche innert Sekundenbruchteilen wirken, aber auch persistente, welche noch nach

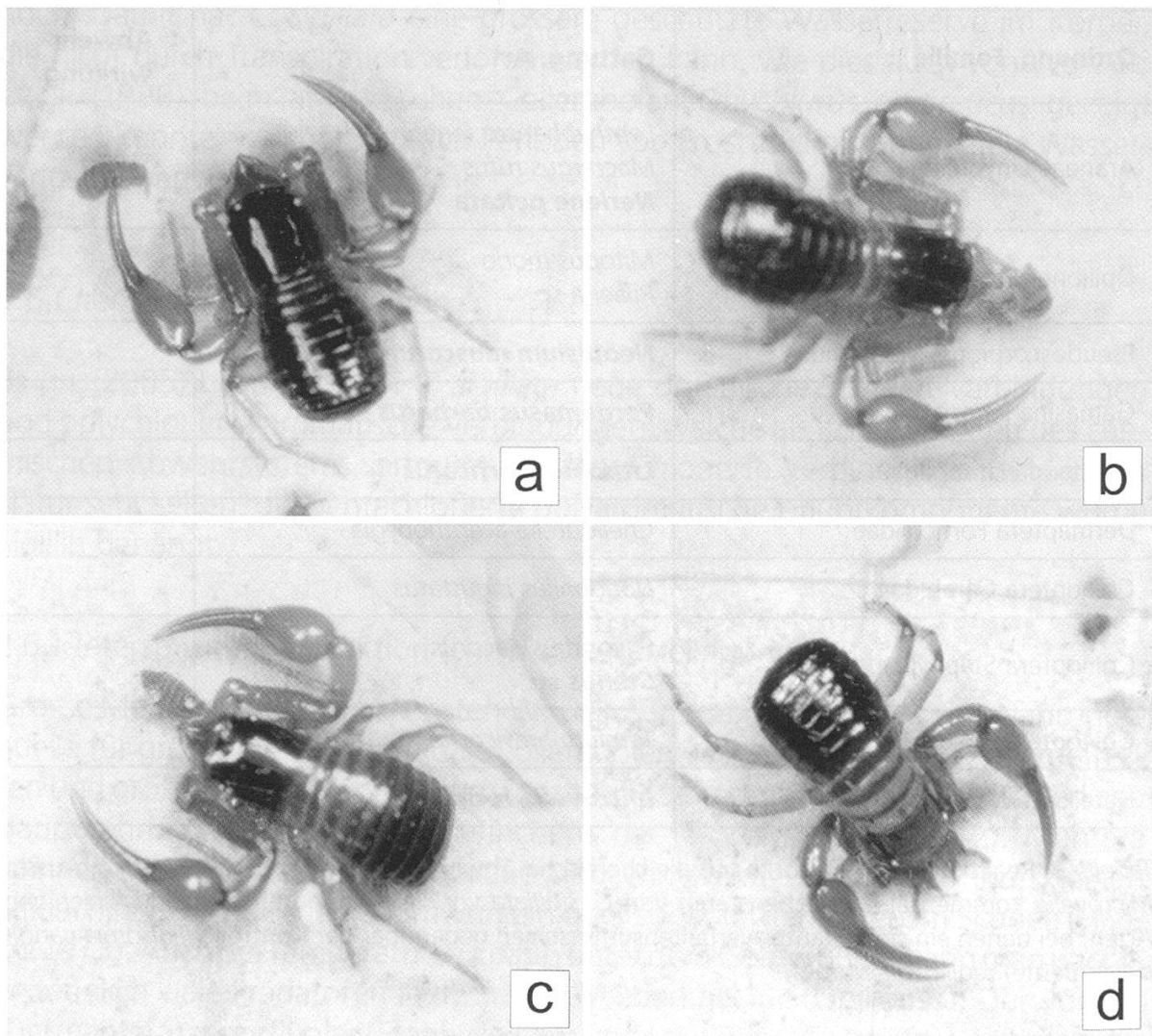


Abbildung 18: Ein Mooskorpion *Neobisium muscorum* erbeutet eine *C. sigillata*: der Springschwanz wird ergriffen (a) und zur Mundöffnung geführt (b). Sofort wird er fallen gelassen, austretende Hämolymphe ist als Tröpfchen sichtbar (c). Anschliessend werden die Cheliceren (Mundgliedmassen) zur Reinigung aufwendig am Substrat abgestreift (d).

vielen Tagen wahrgenommen werden können. Artgenossen verlassen sofort die Stelle, an welcher der Alarmduft wahrgenommen wird. Die von einem Individuum freigesetzte Menge reicht aus, damit eine Stelle in einem Kulturgefäss tagelang gemieden wird. Auf Extrakte mit den Alarmsubstanzen konnte noch eine signifikante Reaktion registriert werden, wenn die präsentierte Menge einem halben Individuum entsprach! Diese Alarmsubstanzen enthalten Verbindungen, welche auch wir in geringsten Konzentrationen wahrnehmen können: bereits ein zerquetschtes Individuum können wir aus nächster Distanz riechen. Tritt man beim Abschreiten einer Fläche auf eine kleine, unbeachtete Kolonie, so kann man ihren Duft sofort auf mehrere Meter wahrnehmen.

Die Alarmsubstanzen konnten in allen Morphen und in allen Entwicklungsstadien nachgewiesen werden, sogar in den Eiern. Es kann vermutet werden, dass

dieser chemische Schutz dafür verantwortlich ist, dass *C. sigillata* mit einer extrem niedrigen Eizahl auskommt. Das Verhalten, dass jeweils viele Weibchen ihre Eier zusammenlegen, kann diesen Schutz noch verstärken, indem kleinste Eiräuber oder -parasitoide nach der negativen Erfahrung beim ersten attackierten Ei den ganzen restlichen Haufen in Ruhe lassen.

### 3. Dank

Unser Dank geht an die Waldbesitzer, D. EICHER, E. LEHMANN und O. WALTHER, welche uns die Installation von Messgeräten und Collembolenzäunen erlaubten, an all die Studierenden, welche im Rahmen von Projektarbeiten viele Stunden im Wald verbrachten, und an U. IMWINKELRIED, R. RIECHSTEINER und S. KELLER für ihre Hilfe bei den Laborkulturen. Mit W. BLOCK führten wir viele wertvolle Fachdiskussionen. Dem Schweizerischen Nationalfonds und der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Universität Bern danken wir für finanzielle Unterstützung.

### 4. Literaturverzeichnis

- ALLMEN, H. VON & ZETTEL, J. (1982): Populationsbiologische Untersuchungen zur Art *Entomobrya nivalis* (Collembola). Rev. suisse Zool. 89: 919–926.
- ALLMEN, H. VON & ZETTEL, J. (1983): Embryonic development and postembryonic growth in a population of *Entomobrya nivalis* (Collembola). Rev. Ecol. Biol. Sol 20: 77–86.
- ASCHWANDEN, S. (2001): Individuendichte der oberflächenaktiven Form der Collembolenart *Ceratophysella sigillata* in Abhängigkeit von der Streuzusammensetzung und Bodenfeuchte im Dezember und Vergleich mit Daten vom Vorjahr. Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.
- BAUER, T. & CHRISTIAN, E. (1986): Flight behaviour of springtails (Collembola) with respect to their habitat. In: DALLAI, R. (ed): Proc. 2<sup>nd</sup> int. Seminar Apterygota, 177–179.
- BLOCK, W. & ZETTEL, J. (2003): Activity and dormancy in relation to body water and cold tolerance in a winter-active springtail. Eur. J. Entomol. 100: 305–312.
- BRASSE, G. (2005): Neue Naturstoffe aus Collembolen. Dissertation TU Braunschweig.
- BÜCHLER, K. (1996): Prädationsversuche mit *Ceratophysella sigillata* (Collembola). Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.
- CARL, J. (1899): Über schweizerische Collembola. Rev. suisse Zool. 6: 273–362
- CASSAGNAU, P. (1986): Les écomorphoses des collemboles: I. Déviation de la morphogénèse et perturbations histophysiologiques. Ann. Soc. entomol. France 22: 7–33.
- CHRISTIAN, E. (1979): Der Sprung der Collembolen. Zool. Jb. Physiol. 83: 457–490.
- DETTNER, K., SCHEUERLEIN, A., FABIAN, P., SCHULZ, S. & FRANCKE, W. (1996): Chemical defence of giant springtail *Tetradontophora bielensis* (Waga) (Insecta: Collembola). J. chem. Ecol. 22: 1051–1074.
- DEVRIES, A.L. (1971): Glycoproteins as biological antifreeze agents in antarctic fish. Science 172: 1152–1155.
- EGLI, B. & KAMKE, M.-C. (1996): Alterszusammensetzung und Koloniegrößen bei *Ceratophysella sigillata*. Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.

- FREIVOGEL, O. & URECH, R. (2001): Orientierung von *Ceratophysella sigillata* (Hypogastruridae, Collembola) vor einem Hindernis. Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.
- FUX, S. (1998): Aspekte des kolonialen Wanderverhaltens von *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae). Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.
- GEHRKEN, U. (1985): Physiology of diapause in the adult bark beetle, *Ips acuminatus* Gyll., studied in relation to cold hardiness. J. Insect Physiol. 31: 909–916.
- GISIN, N. (1960): Collembolenfauna Europas. Mus. Hist. Nat. Genève.
- GRICHTING, S. (2000): Oberflächenaufnahmen und Aktivität im Tagesverlauf der Collembolenart *Ceratophysella sigillata* im Februar. Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.
- HADLEY, N.F. (1994): Water relations of terrestrial arthropods. Academic Press, London.
- HÄGVAR, S. (1973): Ecological studies on a winter-active spider, *Bolyphantes index* (Thorell)(Araneida, Linyphiidae). Norsk entomol. Tidsskr. 20: 309–314.
- HÄGVAR, S. (1995): Long distance migration on snow in a forest collembolan, *Hypogastrura socialis* (Uzel). Acta Zool. Fenn. 196: 200–205.
- HÄGVAR, S. (2000): Navigation and behaviour of four Collembola species migrating on the snow surface. Pedobiologia 44: 221–233.
- HALE, W.G. (1965): Observations on the breeding biology of Collembola. I, II. Pedobiologia 5: 146–152, 161–177.
- KOPESZKI, H. (1988): Zur Biologie zweier hochalpiner Collembolen – *Isotomurus palliceps* (Uzel, 1891) und *Isotoma saltans* (Nicolet, 1841). Zool. Jb. Syst. 115: 405–439.
- LEATHER, S.R., WALTERS, K.F.A. & BALE, J.S. (1995): The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEINAAS, H.P. (1983): 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). Zoologica scripta 17: 277–284.
- LÜSCHER, A. (1998): Reproduktion von *Ceratophysella sigillata* (Uzel)(Collembola, Hypogastruridae) unter Laborbedingungen. Unpubl. Report Zool. Inst. Univ. Bern.
- McNAMARA, C. (1919): Popular and practical entomology. Remarks on Collembola. Can. Entomol. 51: 241–245, 265–271.
- MEIER, P. & ZETTEL, J. (1997): Cold hardiness in *Entomobrya nivalis* (Collembola, Entomobryidae): annual cycle of polyols and antifreeze proteins, and triggering of antifreeze synthesis by temperature and photoperiod. J. Comp. Physiol. B 167: 297–304.
- MESSER, C., DETTNER, K., SCHULZ, S. & FRANCKE, W. (1999): Phenolic compounds in *Neanura muscorum* (Collembola, Neanuridae) and the role of 1,3-dimethoxybenzene as an alarm substance. Pedobiologia 43: 174–182.
- MESSER, C., WALTHER, J., DETTNER, K. & SCHULZ, S. (2000): Chemical deterrents in podurid Collembola. Pedobiologia 44: 210–220.
- MOSIMANN, C. (2000): Das Wanderverhalten unterschiedlicher Kolonieförmungen von *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae). Unpubl. report, Zool. Inst. Univ. Bern.
- PALISSA, A. (1964): Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. IV: Insekten, 1. Teil, Apterygota, Lfg 1a. Quelle & Meyer, Leipzig.
- PFANDER, I. (2001): Investigation on the chemical communication in *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae): The role as intraspecific alarm mechanism and interspecific defense mechanism. Diplomarbeit Zool. Inst. Univ. Bern.
- PFANDER, I. & ZETTEL, J. (2004): Chemical communication in *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae): intraspecific reaction to alarm substances. Pedobiologia 48: 575–580.
- PUGH, P.J.A. (1994): Supercooling points and water content in Acari. Acta Oecol. 15: 71–77.
- RICKARDS, J., KELLEHER, M.J. & STOREY, K.B. (1987): Strategies of freeze avoidance in larvae of the goldenrod gall moth, *Epiblema scudderiana*: winter profiles of a natural population. J. Insect Physiol. 33: 443–450.

- RING, R.A. (1977): Cold-hardiness of the bark beetle *Scolytus ratzeburgi* Jans. (Col Scolytidae). Norw. J. Entomol. 24: 125–136.
- RING, R.A. (1981): The physiology and biochemistry of cold tolerance in arctic insects. J. Therm. Biol. 6: 219–229.
- RYSER, A. (1996): Temperaturabhängiger Aktivitätsrhythmus bei *Ceratophysella sigillata* (Collembola, Hypogastruridae). Unpubl. Report, Zool. Inst. Univ. Bern.
- SALT, R.W. (1957): Natural occurrence of glycerol in insects and its relation to their ability to survive freezing. Can. Entomol. 89: 491–494.
- SØMME, L. (1965): Changes in sorbitol content and supercooling points in overwintering eggs of the European red mite *Panonychus ulmi* (Koch). Can. J. Zool. 43: 765–770.
- SØMME, L. (1969): Mannitol and glycerol in overwintering aphid eggs. Norw. J. Entomol. 16: 107–111.
- SØMME, L. (1982): Supercooling and winter survival in terrestrial arthropods. Comp. Biochem. Physiol. 73A: 519–543.
- SØMME, L. & CONRADI-LARSEN, E.-M. (1977): Cold-hardiness of collembolans and oribatid mites from windswept mountain ridges. Oikos 29: 118–126.
- SØMME, L. & BLOCK, W. (1982): Cold tolerance of Collembola at Signy Island, Maritime Antarctic. Oikos 38: 168–176.
- SUTER, C. (1993): Beiträge zur Nahrungsökologie von *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae). Diplomarbeit, Zool. Inst. Univ. Bern.
- THALER, E. & THALER, K. (1982): Nahrung und ernährungsbiologische Unterschiede von Winter- und Sommergoldhähnchen. Ökologie der Vögel 4: 191–204.
- UZEL, H. (1891): Supinsky zeme ceske. Vestik Ces. Spol. Nauk. Math.-prirodov. 3–82.
- VERHOEF, H.A., NAGELKERKE, C.J. & JOOSSE, E.N.G. (1977): Aggregation pheromones in Collembola. J. Insect Physiol. 23: 1009–1013.
- WILLISCH, C. (2000): Dichte- und Altersverteilung der oberflächenaktiven Morphe von *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae) im Dezember. Unpubl. Report, Zool. Inst. Univ. Bern.
- WORLAND, M.R., GRUBOR-LAJŠIĆ, G. & MONTIEL, P.O. (1998): Partial desiccation induced by sub-zero temperatures as a component of the survival strategy of the Antarctic collembolan *Onychiurus antarcticus* (Tullberg). J. Insect Physiol. 44: 211–219.
- ZERNECKE, R. (1999): Streifenförmige Wanderzüge von *Hypogastrura socialis* (Uzel)(Collembola, Hypogastruridae). Mitt. Münch. Entomol. Ges. 89: 95–117.
- ZETTEL, J. (1984a): Cold hardiness strategies and thermal hysteresis in Collembola. Rev. Ecol. Biol. Sol 21: 189–203.
- ZETTEL, J. (1984b): The significance of temperature and barometric pressure changes to the surface activity of *Isotoma hiemalis* (Collembola). Experientia 40: 1369–1372.
- ZETTEL, J. (1985): Die Cyclomorphose von *Isotoma hiemalis* (Collembola): Endogene Steuerung, phänologische und physiologische Aspekte. Zool. Jb. Syst. 112: 383–404.
- ZETTEL, J. & ALLMEN, H. VON (1982): Jahresverlauf der Kälteresistenz zweier Collembolenarten in den Berner Voralpen. Rev. Suisse Zool. 89: 927–939.
- ZETTEL, J., MEIER, P., SUTER, E. & ALLMEN, H. VON (1989): Difference in cold hardiness strategies and the presence of cryoprotectants in two subalpine springtails: *Isotoma hiemalis* and *Entomobrya nivalis*. In: DALLAI, R. (ed): Proc. 3<sup>rd</sup> Int. Seminar Apterygota, Siena: 429–436.
- ZETTEL, J., ZETTEL, U. & RYSER, A. (1997): Surface activity in *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae) and the influence of climatic parameters. Rev. Suisse Zool. 104: 725.
- ZETTEL, J., ZETTEL, U. & EGGER, B. (2000): Jumping technique and climbing behaviour of the collembolan *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae). Eur. J. Entomol. 97: 41–45.
- ZETTEL, J., ZETTEL, U., SUTER, C., STREICH, S. & EGGER, B. (2002): Winter feeding behaviour of *Ceratophysella sigillata* (Collembola: Hypogastruridae) and the significance of eversible vesicles for resource utilisation. Pedobiologia 46: 404–413.
- ZETTEL, J. & ZETTEL, U. (1994a): Development, phenology and surface activity of *Ceratophysella sigillata* (Uzel)(Collembola, Hypogastruridae). Acta Zool. Fenn. 195: 150–153.



- ZETTEL, J. (in prep): Adaptations to summer draught in the winter active collembolan *Ceratophysella sigillata* (Hypogastruridae): comparison of transpiration losses in summer dormant and winter active morph.
- ZETTEL, U. & ZETTEL, J. (1994b): Seasonal and reproductional polymorphism in *Ceratophysella sigillata* (Uzel) (Collembola, Hypogastruridae). Acta Zool. Fenn. 195: 154–156.