

Der Stellenwert des Lebenszyklus für das Überleben der uferbewohnenden Wolfspinnenarten *Pardosa wagleri* (HAHN, 1822) und *Pirata knorri* (SCOPOLI, 1763)

Randolf MANDERBACH

Abstract: The role of the life cycle for the survival of the riparian wolf spiders *Pardosa wagleri* (HAHN, 1822) and *Pirata knorri* (SCOPOLI, 1763). Quantitative, time-limited samplings in monthly intervals from June 1995 to August 1996, in combination with the measurement of carapace width of juvenile and adult spiders has revealed the life cycle patterns of the riparian wolf spiders *Pardosa wagleri* and *Pirata knorri* and showed the effect of floods on their abundance at the Isar River (Germany, Bavaria). Adults and juvenile spiders are heavily affected by floods but the populations of both species are able to recover quickly. The life cycles of both species are synchronized with the season and display a spring/summer stenochrony. *P. wagleri* shows a second reproductive phase in early summer. This reproductive behaviour supports the persistence of populations in this disturbed environment.

Key words: Araneae, Lycosidae, life cycle, flood, disturbance

EINLEITUNG

Die Bedeutung von Hochwasser für die Struktur der Wirbellosengemeinschaften von Flussauen ist besonders für limnische Zönosen untersucht worden (z.B. ANDERSON 1992, BOURNAUD et al. 1987, SAGAR 1986, SCRIMGEOUR & WINTERBOURN 1989). Physische Störungen durch Hochwasser sind integrale Bestandteile limnischer Ökosysteme und bestimmen entscheidend die Struktur der Zönosen und Populationen (z.B. DEATH & WINTERBOURN 1994, MINSHALL & PETERSEN 1985, PRINGLE et al. 1988, TOWNSEND 1989). Die dauerhafte Existenz der Populationen – trotz Hochwasser – wird durch zahlreiche Anpassungen der Arten garantiert. Für aquatische Arten wird u.a. die hohe Bedeutung spezifischer Lebenszyklen als Anpassung an ihre Umwelt von verschiedenen Autoren diskutiert (z.B. DIETERICH & ANDERSON 1995, POFF & WARD 1990, SCRIMGEOUR & WINTERBOURN 1989, TOWNS 1983, WALLACE 1990).

Nur wenig Information gibt es darüber, wie sich Hochwasser an Flüssen auf die uferbewohnenden Artengemeinschaften auswirken. Dies gilt auch für Spinnen, insbesondere aus der Familie der Wolfspinnen (Lycosidae), welche zu den dominanten Artengruppen auf uferbegleitenden Schotterbänken gehören (MANDERBACH & FRAMENAU 2001, MANDERBACH & REICH 1995, SMIT et al. 1997, STEINBERGER 1996, 1998, MANDERBACH 1998). Eine Reihe von Untersuchungen beschränkt sich auf die Beschreibung der Spinnenzönosen von Flussauen bzw. auf die Autökologie einzelner Arten, ohne jedoch auf die Wirkungsweise von Hochwassern unmittelbar einzugehen (z.B. ALBERT & ALBERT 1976, FRAMENAU et al. 1996a, 1996b, UETZ 1976, MORING & STEWART 1994, BELL et al. 1999, STEINBERGER 1996, MANDERBACH & FRAMENAU 2001). Dabei scheinen uferbewohnende Spinnen eine Reihe von Anpassungen entwickelt zu haben, welche im Zusammenhang mit der Dynamik des Uferlebensraums zu sehen sind: z.B. die Orientierung uferbewohnender Spinnen mittels polarisierten Lichtes, wenn sie auf die Wasseroberfläche gelangen (PAPI 1959, PAPI & TONGIORGI 1963) und saisonale Wanderungen in hochwassergeschützte Auenbereiche (FRAMENAU et al. 1996a).

Die vielgestaltigen Variationen der Lebenszyklen bei Spinnen und Bezüge zu den jeweiligen Umwelten werden von SCHAEFER (1976) aufgezeigt. Für uferbewohnende Spinnenarten liegen derartige Informationen jedoch bisher nur für die mitteleuropäische Wolfspinnenart *Arctosa cinerea* (FRAMENAU et al. 1996a, 1996b) und für zwei uferbewohnende Spinnenarten in Australien vor (FRAMENAU 1998).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Auswirkungen von Hochwasserereignissen auf die Spinnenarten *Pardosa wagleri* und *Pirata knorri* darzustellen. Beide Arten gehören zu den wenigen stenök ripicolen Spinnenarten an schotterreichen Flussufern (MANDERBACH & FRAMENAU 2001). Der Lebenszyklus der Arten wird durch morphometrische Untersuchungen analysiert und sein Stellenwert für das Überleben im Lebensraum diskutiert.

UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODEN

Die Untersuchungen wurden in einem Abschnitt der Oberen Isar (Deutschland, Bayern) durchgeführt (Abb. 1). Das Untersuchungsgebiet liegt zwischen den Ortschaften Wallgau and Vorderriß (11°22' Ost, 47°33' Nord; TK25: 8434; 810m üNN). Die Auenbreite beträgt in diesem Abschnitt ca. 300m und der Fluss ist teilweise in mehrere Arme verzweigt, mit uferbegleitenden großen vegetationsfreien Schotterflächen. Zwischen Schotterbänken und

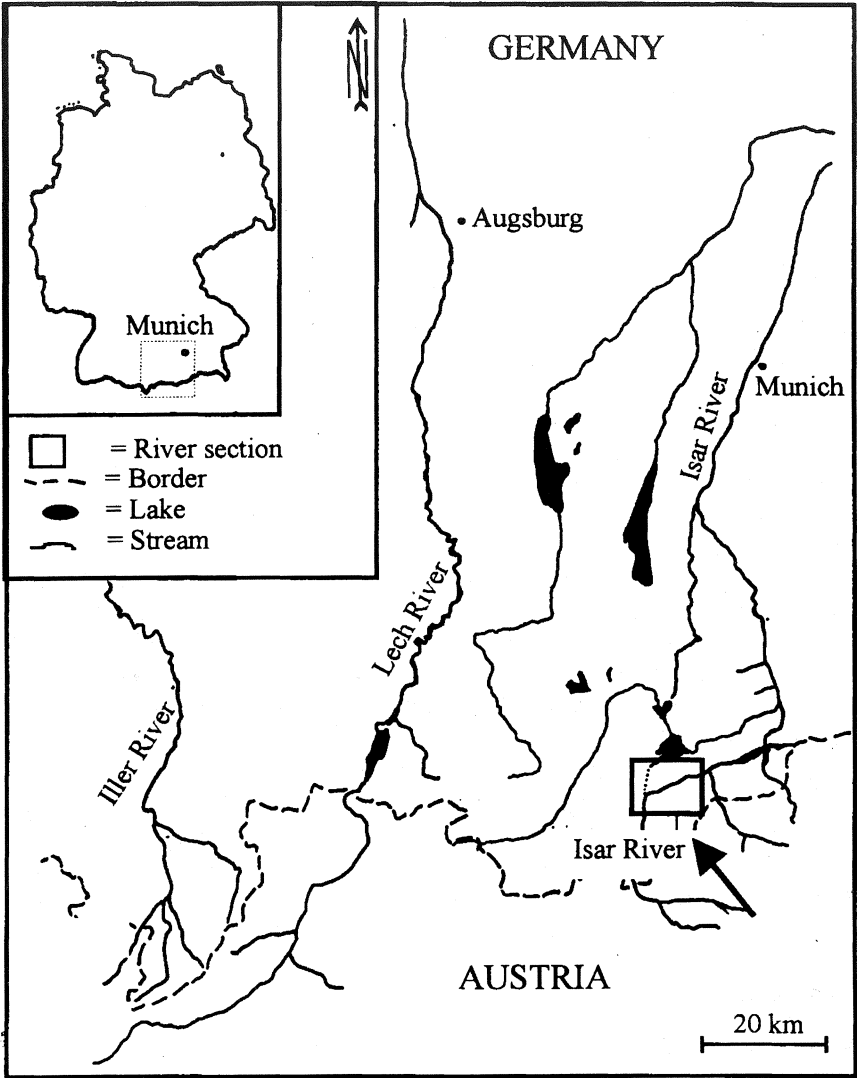


Abb. 1: Lage des Untersuchungsgebietes
 fig.1: Location of study site

Auwald befinden sich oft große Bereiche mit spärlicher Vegetation, welche je nach Bodenverhältnissen von Büschen (z.B. *Salix* spp., *Alnus incana*, *Myricaria germanica*), Kräutern (z.B. *Saxifraga caesia*, *Thesium rostratum*, *Gypsophila repens*, *Thymus serpyllum*, *Dryas octopetala*) und Gräsern (e.g. *Sesleria varia*, *Agrostis* spp.) (vgl. BILL 2000) dominiert werden. Obwohl ein Wehr („Krüner Wehr“) Abfluss und Geschiebefracht beeinflusst und in der Vergangenheit zu einer deutlichen Veränderung der Vegetationsverhältnisse geführt hat, gehört der Abschnitt noch zu den größten naturnahen Wildflussabschnitten der Nordalpen.

Der durchschnittliche jährliche Abfluss von 1931 - 1960 betrug $12\text{m}^3/\text{s}$ (Pegel Mittenwald; BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDES-ENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN 1979). Die geringsten Abflüsse treten gewöhnlich während des Winters auf (November - März) und höchste Abflüsse im Frühjahr und frühen Sommer (Mai - Juli).

Die Untersuchungen begannen ca. 14 Tage nach einem starken Hochwasser ($82,2\text{m}^3/\text{s}$) im Frühjahr 1995. Mit einer Unterbrechung von Oktober 1995 bis April 1996 wurden die Spinnengemeinschaften am Ufer monatlich bis August 1996 erfasst (Abb. 3). Ein weiteres schweres Hochwasser ($68,9\text{m}^3/\text{s}$) trat während des Untersuchungszeitraums im Sommer 1995 auf, gefolgt von einem schwachen Hochwasser im Frühjahr 1996. Die Spinnendichten wurden mittels standardisierter Handaufsammlungen ermittelt (z.B. ANDERSEN 1969). Auf den vegetationsfreien Schotterbänken wurde dabei ein Streifen von 0,5 bis 1 m Breite langsam abgeschritten und das Substrat nach Spinnen durchkämmt. Während des Untersuchungszeitraums wurde der Flussabschnitt monatlich für 400 Minuten besammelt. Diese Sammelzeit wurde jeweils auf 20 unterschiedlichen Schotterbänken für die Dauer von 20 Minuten aufgeteilt, um lokale Unterschiede in der Verbreitung der Arten auszugleichen (für detailliertere Angaben vgl. MANDERBACH 1998).

Vermessungen:

Die Prosomalänge und -breite aller gefangenen *P. wagleri* and *P. knorri* wurde mit einer Genauigkeit von 0.1 mm unter einem Stereomikroskop vermessen. Anhand dieser Größenvermessungen kann die Altersstruktur der Spinnenpopulation, besonders der jungen Spinnen, gut abgeschätzt werden (HAGSTRUM 1971).

ERGEBNISSE

Während der 9 Aufsammlungsmonate mit jeweilig 400 Minuten Aufsammlungszeit wurden zusammen 271 adulte Wolfsspinnen an den Schotterufeln der Isar gefangen (Abb. 2). *Pardosa wagleri* und *Pirata knorri* stellen zusammen über $\frac{3}{4}$ aller gefangenen Individuen der Spinnengemeinschaft. Dies erleichtert eine Art-Zuordnung der jungen Entwicklungsstadien aus den Gattungen *Pirata* und *Pardosa*. Insbesondere juvenile Tiere der Schwesternarten *Pardosa wagleri* und *P. saturator* sind nicht sicher zu trennen. Aufgrund des fehlenden Nachweises adulter *P. saturator* konnte somit jedoch mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit davon ausgegangen werden, dass es sich bei den Jungtieren ebenfalls nicht um *P. saturator* handelt.

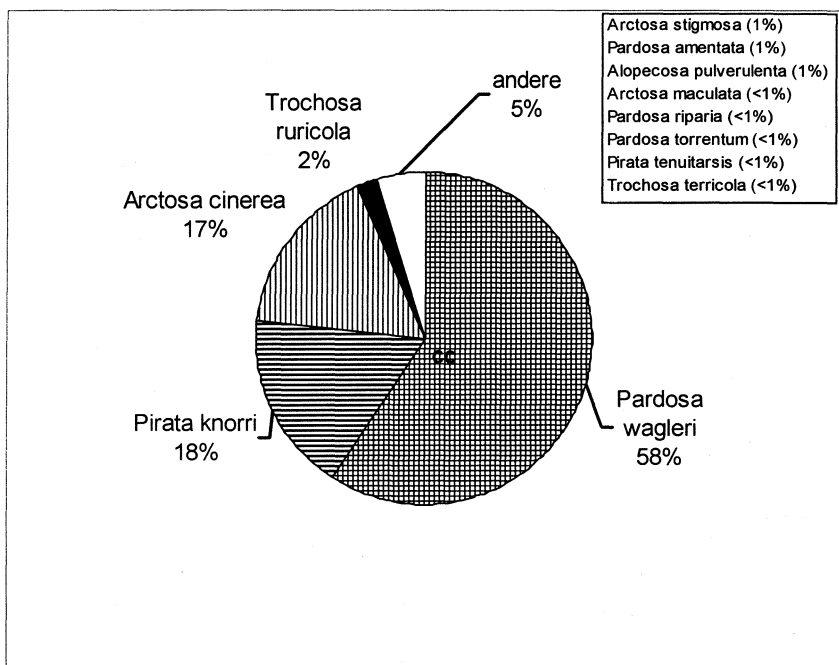


Abb. 2: Adulte Spinnenarten am Ufer der Isar (9x400 Min. Zeitaufsammlung; n=271)

fig. 2: Adult spider species at the shoreline of the Isar River (9x400 min. time-sampling; n=271)

Auswirkungen von Hochwasser auf die Dichten der Arten

Sowohl bei *Pardosa wagleri* als auch bei *Pirata knorri* scheinen sich bei allen Entwicklungsstadien die Hochwasser in dem Jahr 1995 reduzierend auf die Individuendichten am Ufer ausgewirkt zu haben (Abb. 3). Die bei beiden Arten ähnlichen Bestandsschwankungen sind jedoch aufgrund der insgesamt höheren Fangzahlen überwiegend nur für *P. wagleri* statistisch absicherbar.

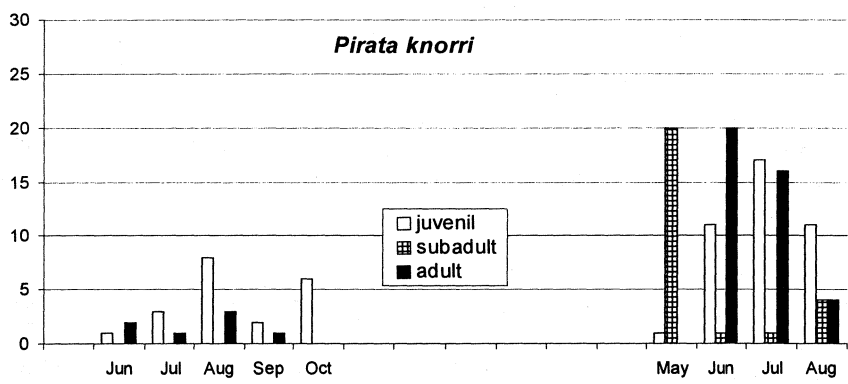
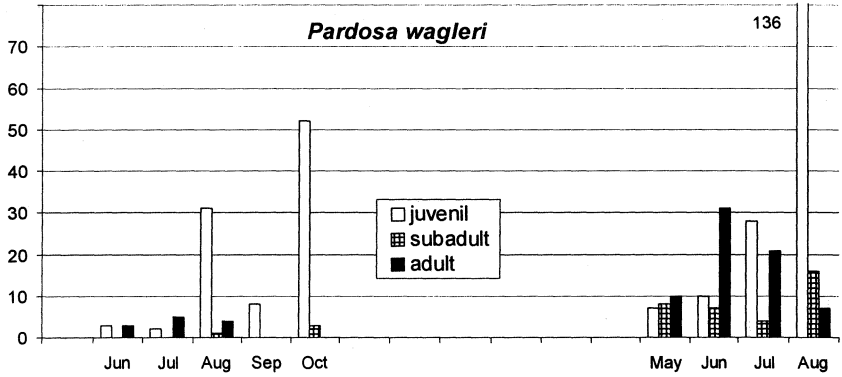
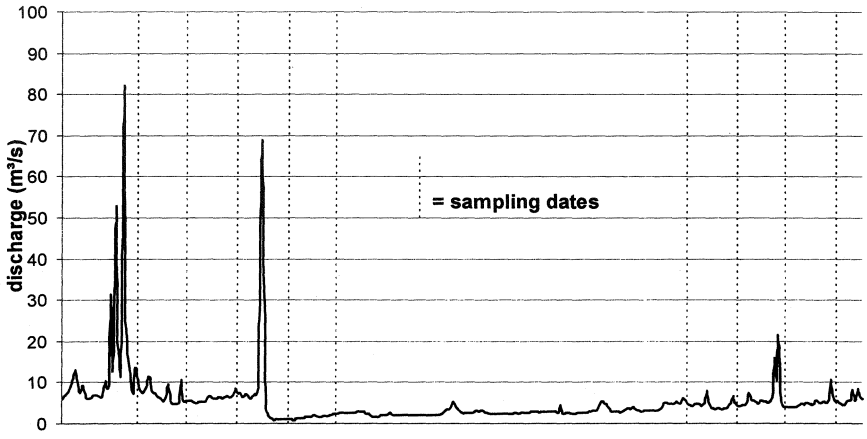
Die Abundanzen von adulten *P. wagleri* und *P. knorri* sind jeweils im Juli 1995, mit starken Hochwasser am Anfang des Vormonates, signifikant niedriger (Mann-Whitney-U-Test; $p < 0,05$; $n_1 = n_2 = 20$) als im gleichen Monat des Jahres 1996, ohne vorheriges Hochwasser. Ebenfalls signifikant niedriger als im darauffolgenden Jahr ist die Dichte juveniler *P. wagleri* im August 1995. Durch das starke Sommerhochwasser im August 1995 wird die Anzahl juveniler *P. wagleri* am Ufer signifikant reduziert (Mann-Whitney-U-Test; $p = 0,034$ [*P. knorri*: $p = 0,177$]; $n_1 = n_2 = 20$) und steigt von September bis Oktober wieder deutlich an (Mann-Whitney-U-Test; $p = 0,003$ [*P. knorri* $p = 0,204$]; $n_1 = n_2 = 20$).

nebenstehende Seite:

Abb. 3: Abfluss der Isar und Anzahl von juvenilen, subadulten und adulten *Pardosa wagleri* und *Pirata knorri*, die in jeweils 400 Min. Aufsammlungszeit von Juni 1995 bis August 1996 gefangen wurden (mit einer Unterbrechung im Winter)

following page:

fig. 3: Discharge of the Isar River and number of juvenile, subadult and adult *Pardosa wagleri* and *Pirata knorri* caught during 400 min samplings from June 1995 until August 1996 (with a break in winter)



Lebenszyklen der Arten

Pardosa wagleri und *Pirata knorri* sind "Stenochrome Arten mit Fortpflanzung im Frühjahr und Sommer (Typ II)" (vgl. SCHAEFER 1976) (Abb.4); adulte Tiere sind mehr oder weniger auf das Frühjahr und den Sommer beschränkt, wo auch der Kokon abgelegt wird. Die beiden untersuchten Arten treten als Adulte im Mai und Juni eines Jahres auf und sterben im September bis Oktober. Die Überwinterung findet im juvenilen oder subadulten Stadium statt. Bei *P. wagleri*, speziell im Jahr 1996 ist eine zweite Reproduktionsphase auffällig. Ab Juni/Juli tritt eine zweite Größenklasse von Jungtieren auf; besonders im August 1996 wird die Verteilung aller Jungtiere auf zwei Größenklassen deutlich.

Einen ähnlichen Lebenszyklus scheint die Art *Pirata knorri* zu haben. Aufgrund der insgesamt geringen Fangzahlen kann eine ähnliche zweite Reproduktionsphase wie bei *P. wagleri* nicht sicher belegt werden.

Die Lebenszyklen beider Arten scheinen in den Jahren 1995 und 1996 synchron zu verlaufen.

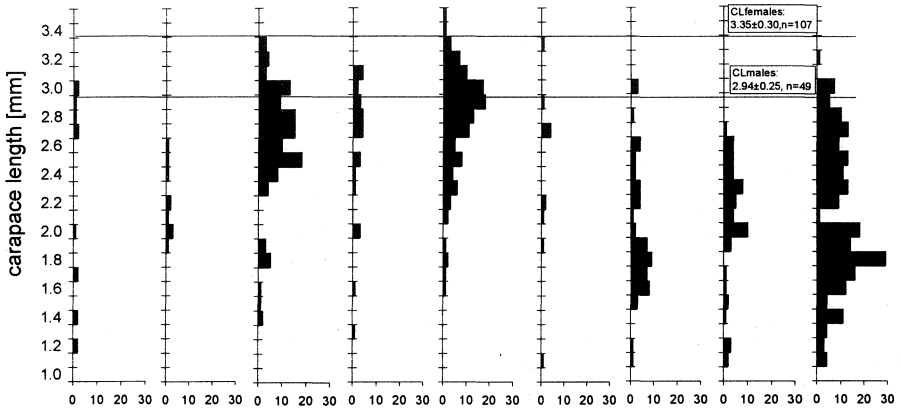
nebenstehende Seite:

Abb. 4: Verteilung der Prosomalänge (CL) von juvenilen und subadulten *Pardosa wagleri* (a) und *Pirata knorri* (b) von 400 min Aufsammlungen, Juni 1995 - August 1996 (mit Winterpause). Die mittlere CL von adulten Spinnen ist angegeben.

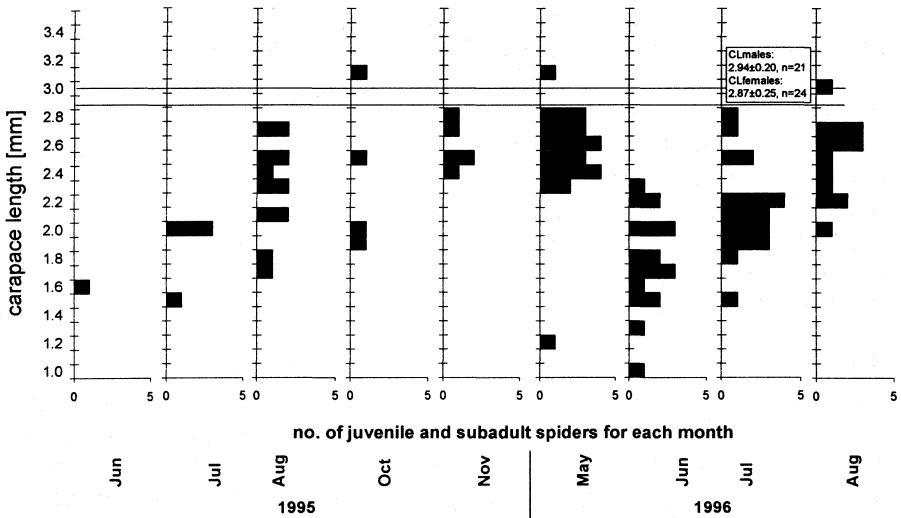
following page:

fig. 4: Distribution of carpace length (CL) of juvenile and subadult *Pardosa wagleri* (a) and *Pirata knorri* (b) during 400 min samplings, June 1995 - August 1996 (with winter-break). The mean CL of adult spiders is indicated.

a) *Pardosa wagleri*



b) *Pirata knorri*



DISKUSSION

Die Lebenszyklen von *Pardosa wagleri* und *Pirata knorri* sind mit den Jahreszeiten synchronisiert. Als stenochrone Arten mit Fortpflanzungsperiode in Frühjahr und Sommer gehören sie zum verbreitetsten Lebenszyklus-Typ in Deutschland (44.8 % von 277 ausgewerteten Arten; vgl. SCHAEFER 1976). Die Analyse der Lebenszyklen zweier ripicoler Arten und Literaturlauswertung durch FRAMENAU (1998) ergeben für australische Arten ebenfalls eine Dominanz dieses Entwicklungstyps.

Beide Spinnenarten scheinen in ihren Dichten durch Hochwasser dezimiert zu werden, allerdings können sich die Populationen offensichtlich wieder regenerieren. Vergleichbare Untersuchungen zu den Auswirkungen von Hochwasser auf ripicole Spinnenarten fehlen. Für eine weitere uferbewohnende Arthropodengruppe, die Laufkäfer, konnte jedoch ähnliches festgestellt werden (MANDERBACH 1998).

FRAMENAU et al. (1996) sehen einen diplochronen Lebenszyklus von *Arctosa cinerea* - der dritten häufigen Art an schotterreichen Ufern (vgl. Abb. 2) - als Anpassung an den störungsgeprägten Lebensraum an. Eine Fortpflanzung schon im Herbst, vor der Überwinterung und vor dem Frühjahrshochwasser, garantiert einen gewissen Prozentsatz an befruchteten Weibchen, sollte ein großes Hochwasser die Reproduktion im Frühjahr verhindern. Das Fehlen eines derartigen Lebenszyklus bei zwei uferbewohnenden Spinnenarten in Australien könnte nach FRAMENAU (1998) möglicherweise auf eine fehlende jahreszeitlich Periodizität von Hochwasserereignissen an dem untersuchten Flussabschnitt zurückzuführen sein. Die vorliegende Untersuchung zeigt jedoch, dass auch an nordalpinen Fließgewässern mit deutlicher Hochwasserperiodizität bei den beiden häufigsten Wolfspinnenarten ebenfalls ein stenochroner Lebenszyklus auftritt.

Dennoch ist der stenochrone Lebenszyklus der uferbewohnenden Spinnenarten nicht unerheblich für ihr Überleben. Besonders das versetzte Auftreten einer zweiten Reproduktionsphase ist bedeutsam. Sie ist wahrscheinlich auf die Bildung eines zweiten - meist kleineren - Kokons der weiblichen Spinnenarten zurückzuführen, was auch von anderen Wolfspinnenarten bereits beschrieben ist (z.B. *Pirata piraticus*, SCHAEFER 1976; siehe auch SAMU et al. 1998). Die Streuung der Reproduktion ermöglicht es den Arten u. U. die Folgen eines Hochwassers zu minimieren. An nordalpinen Fließgewässern treten Hochwasser i. d. R. in Mai und Juni zum Zeitpunkt der Schneeschmelze auf. Zu diesem Zeitpunkt befinden sich die Jungtiere aus der ersten Generation bereits am Ufer und sind aufgrund fehlender Mobilität erheblich gefährdet. Im Gegensatz dazu besitzen die

vergleichsweise großen uferbewohnenden Arten als Adulte ein besseres Fluchtvermögen und damit eine deutlich höhere Überlebenswahrscheinlichkeit.

Nach einem Frühjahrshochwasser kann die zweite Reproduktion in doppelter Sicht für die Wiederbesiedlung der Ufer sehr vorteilhaft sein. Zum Einen ist durch das Tragen der Kokons/Jungtiere durch die Adulten eine ebenso deutlich effektivere wie gerichtete Besiedlung der Ufer durch Jungtiere möglich als es den Jungtieren über große Distanzen alleine möglich ist. Auf die Bedeutung der Brutfürsorge für eine Besiedlung der Ufer weist auch bereits FRAMENAU (1998) hin. Zum Zweiten ist eine Wiederbesiedlung der Ufer durch windverdriftete Jungtiere (Balooning) nur in jungen Entwicklungsstadien möglich (z.B. RICHTER 1970). Ohne eine zweite Generation mit neuen, sehr leichten Tieren wäre eine Luftbesiedlung der Ufer somit möglicherweise alleine aufgrund bereits erreichter hoher Gewichte der ersten Generation nicht mehr möglich.

Die Untersuchungen lassen den Schluss zu, dass auch für die beiden Spinnenarten der spezifische Lebenszyklus ein relevanter Faktor für ein Überleben im hochwassergefährdeten Uferlebensraum sein kann. Das Auftreten einer zweiten Generationsfolge kann dabei als plastische Antwort der Arten auf die Unvorhersehbarkeit auftretender Störungen interpretiert werden.

Dank: Ich danke H.-W. BOHLE und V. FRAMENAU für kritische Anmerkungen zum Manuskript.

LITERATUR

- ALBERT, A.M. & R.ALBERT (1976): Abundance and biomass of *Pardosa agricola* (Thorell) (Araneae, Lycosidae) on a shingle bank of the River Lune (Lancashire). - Bull. Br. arachnol. Soc. 3: 237-242
- ANDERSEN, J. (1969): Habitat choice and life history of *Bembidiini* (Col., Carabidae) on river banks in central and northern Norway. - Norsk. ent. Tidsskr. 17: 440-453
- ANDERSON, N.H. (1992): Influence of disturbance on insect communities in Pacific Northwest streams. - Hydrobiologia 248: 79-92
- BAYERISCHES STAATSMINISTERIUM FÜR LANDESENTWICKLUNG UND UMWELTFRAGEN (Hrsg.) (1979): Wasserwirtschaftlicher Rahmenplan Isar. 2 Bd., München.
- BELL, D., G.E.PETTS & J.P.SADLER (1999): The distribution of spiders in the wooded riparian zone of three rivers in western Europe. - Regul. Rivers: Res. & Mgmt. 15: 141-158

- BILL, H.CH. (2000): Untersuchungen zur Besiedlungsdynamik und Populationsbiologie einiger Pionierpflanzen nordalpiner Wildflüsse. Dissertation, Philipps-Universität Marburg, Biologie. 202 S.
- BOURNAUD, M., H.TACHET & A.L.ROUX (1987): The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhône River, France II. Ecological aspects. - Arch. Hydrobiol. / Suppl. 76 (1/2): 25-51
- DEATH, R.G. & M.J.WINTERBOURN (1994): Environmental stability and community persistance: a multivariate perspective. - J. N. Am. Benthol. Soc. 13(2): 125-139
- DIETERICH, M. & W.H.ANDERSON (1995): Life cycles and food habits of mayflies and stoneflies from temporary streams in western Oregon. - Freshwater Biol. 34: 47-60
- FRAMENAU, V. (1998): Life cycles of *Lycosa lapidosa* McKay, 1974, and *Lycosa arenaris* (HOOG, 1905), two riparian wolf spiders from south-eastern Australia. - Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology, Edinburgh 1997: 227-234
- FRAMENAU, V., M.DIETERICH, M.REICH & H.PLACHTER (1996a): Life cycle, habitat selection and home ranges of *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in a braided section of the Upper Isar (Germany, Bavaria). - Rev. Suisse Zool., vol. hors série I: 223-234
- FRAMENAU, V., M.REICH & H.PLACHTER. (1996b): Zum Wanderverhalten und zur Nahrungsökologie von *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in einer alpinen Wildflusslandschaft. - Verh. Ges. Ökol. 26: 369-376
- HAGSTRUM, D.W. (1971): Carapace width as a tool for evaluating the rate of development of spiders in the laboratory and the field. - Ann. ent. Soc. Am. 64: 757-760
- MANDERBACH, R. (1998): Lebensstrategien und Verbreitung terrestrischer Arthropoden in schotterreichen Flußauen der Nordalpen. Dissertation, Philipps-Universität Marburg, Biologie. 209 S.
- MANDERBACH, R. & M.REICH (1995): Auswirkungen großer Querbauwerke auf die Laufkäferzönosen (Coleoptera, Carabidae) von Umlagerungsstrecken der Oberen Isar. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 101 (Large Rivers 9): 573-588
- MANDERBACH, R. & V.FRAMENAU (2001): Spider (Arachnida: Araneae) communities of riparian gravel banks in the northern parts of the European Alps. - Bull. Br. Arachn. Soc. 12 (1): 1-9
- MINSHALL, G.W. & C.R.PETERSEN (1985): Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems. - Arch. Hydrobiol. 104(1): 49-76
- MORING, J.B. & K.W.STEWART (1994): Habitat partitioning by the wolf spider (Araneae, Lycosidae) Guild in Streamside and Riparian Vegetation Zones of the Conejos River, Colorado. - J. Arachnol. 22: 205-217
- PAPI, F. (1959): Sull'orientamento astronomico in specie del gen. *Arctosa* (Araneae, Lycosidae). - Z. vergl. Phys. 41: 481-489.
- PAPI, F. & P.TONGIORGI (1963): Innate and learned components in the astronomical orientation of wolf spiders. - Ergebn. Biol. 26: 259-280
- POFF, N.L., J.V.WARD (1990): Physical habitat template of lotic systems: Recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. - Environm. Managem. 14 (5): 629-645
- PRINGLE, C.M., R.J.NAIMAN, G.BRETSCHKO, J.R.KARR, M.W.OSWOOD, J.R.WEBSTER, R.L.WELCOMME & M.J.WINTERBOURN (1988): Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. - J. N. Am. Benthol. Soc. 7: 503-524
- RICHTER, C.J.J. (1970): Aerial dispersal in relation to habitat structure in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). - Oecologia 5: 200-214

- SAGAR, P.M. (1986): The effect of floods on the invertebrate fauna of a large, unstable braided river. - N. Z. J. Mar. Freshwater. Res. 20: 37-46
- SAMU, F., J.NEMETH, F.TÓTH, É.SZITA, B.KISS & C.SZINETÁR (1998): Are two cohorts responsible for the bimodal life-history pattern in the wolf spider *Pardosa agrestis* in Hungary?. - Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology, Edinburgh 1997: 215-221.
- SCHAEFER, M. (1976): Experimentelle Untersuchungen zum Jahreszyklus und zur Überwinterung von Spinnen (Araneida).- Zool. Jb. Syst. 103: 127-289
- SCRIMGEOUR, G.J., M.J.WINTERBOURN (1989): Effects of floods on epilithon and benthic macroinvertebrate populations in an unstable New Zealand river. - Hydrobiologia 171: 33-44
- SMIT, J., J.HÖPPNER, D.HERING, & H.PLACHTER (1997): Kiesbänke und ihre Spinnen- und Laufkäferfauna (Araneae, Carabidae) von Kiesbänken an Mittelgebirgsbächen Nordhessens. - Verh. Ges. Ökol. 27: 357-364
- STEINBERGER, K.H. (1996): Die Spinnenfauna der Uferlebensräume des Lech (Nordtirol, Österreich)(Arachnida: Araneae). - Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 83: 187-210
- STEINBERGER, K.H. (1998): Zur Spinnenfauna der Innauen des Unterinntals (Nordtirol, Österreich) II. - Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 85: 187-212
- TOWNS, D.R. (1983): Life history patterns of six sympatric species of Leptophlebiidae (Ephemeroptera) in a New Zealand stream and the role of interspecific competition in their evolution. - Hydrobiologia 99: 37-50
- TOWNSEND, C.R. (1989): The patch dynamics concept of stream community ecology. - J. N. Am. Benthol. Soc. 8 (1): 36-50
- UETZ, G.W. (1976): Gradient analysis of spider communities in a streamside forest. - Oecologia 22: 373-385
- WALLACE, J.B. (1990): Recovery of lotic Macroinvertebrate communities from disturbance. - Environm. Managem. 14 (5): 605-620

Dr. Randolf MANDERBACH, Philipps-Universität Marburg,
 Fachbereich Biologie - Zoologie, Abt. Tierökologie, Karl-von-Frisch Str.,
 D- 35032 Marburg/L.