

## Räumliche Verteilung und Koexistenz der Chilopoden in einem Buchen-Altbestand

HEINZ-CHRISTIAN FRÜND

Mit 2 Abbildungen

(Angenommen: 86-03-18)

### 1. Einleitung

Während der bedeutende quantitative Anteil der Chilopoden an der Lebensgemeinschaft im Waldboden dank der Arbeiten von WEIDEMANN (1972), WIGNARAJAH & PHILLIPSON (1977), ALBERT (1979) und SCHAEFER (1983) weitgehend bekannt ist, weiß man noch relativ wenig über die Faktoren, die das Zusammenleben verschiedener Chilopodenarten an einem Standort ermöglichen.

Nach dem Konzept der ökologischen Nische (PIANKA 1980) ist die Koexistenz sympatrischer Arten möglich, wenn ausreichende Unterschiede in der Nutzung begrenzt verfügbarer Ressourcen bestehen. SCHOENER (1974) analysierte die verschiedenen Möglichkeiten der Einnischung sympatrischer Arten und nennt die räumliche Aufteilung des Habitats vor der Spezialisierung in Bezug auf die Ernährung und der Entwicklung unterschiedlicher zeitlicher Aktivitätsmuster die theoretisch wahrscheinlichste Form der ökologischen Sonderung.

Hundertfüßler — besonders die in der Laubstreu dominierenden Lithobiomorpha — sind durch eine starke Abhängigkeit von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Lebensraums, eine mehrere Jahre währende Entwicklungszeit und eine relativ unspezialisierte räuberische Ernährungsweise charakterisiert (DUNGER 1983, LEWIS 1980). Sie sind sich untereinander in ihren ökologischen Ansprüchen durchaus ähnlich.

### 2. Untersuchungsgebiet, Methoden

Die Untersuchungen wurden im nördlichen Steigerwald ca. 50 km östlich von Würzburg durchgeführt. Die Untersuchungsfläche lag in einem ca. 140 Jahre alten Buchenhochwald auf Coburger Sandstein (BRD) (470 m ü NN). Die Kraut- und Strauchschicht fehlte weitgehend. Stellenweise wuchs *Dentaria bulbifera*, *Luzula luzuloides* oder *Galium odoratum*. Im Baumbestand fanden sich neben der dominierenden Buche (*Fagus sylvatica*) auch einige Eichen (*Quercus petraea*). Die Streuschicht entsprach dem Moder-Typus. Die Dicke der Auflageschicht variierte zwischen 3 und 7 cm.

Die Probenahme erfolgte mit Hilfe eines Stechrahmens (Probenfläche 1/8 m<sup>2</sup>). Dabei wurde die obere Schicht weitgehend unzersetzter Blätter (L- und obere F-Schicht) getrennt von der unteren entnommen. Zusammen mit der F-Schicht wurde auch alles lockere Bodenmaterial der Humusschicht aufgelesen. Eine Besiedlung tieferer Bodenbereiche durch Chilopoden wurde für vernachlässigbar gehalten, da bei Kempsonextraktion von 4 Kontrollproben (je 1/16 m<sup>2</sup>) im Mai 1979 keine Hundertfüßler gefunden wurden. Von Februar bis Dezember 1980 wurden monatlich 8 Proben gesammelt und — zum Teil nach vorheriger Handauslese — in einem modifizierten Kempsonapparat (KEMPSON *et al.* 1963) extrahiert. Um die Homogenität der Stichproben sicherzustellen, wurde darauf geachtet, daß bei jeder Probenfläche der nächste Baumstamm oder Baumstubben mindestens 2,50 m entfernt war und die Dicke der Streuschicht ungefähr 5 cm betrug.

Dem Ziel des Auffindens eventueller Sonderhabitate diente die Kempson-Auslese der Laubstreu an der Basis von 4 Buchen und 4 Eichen sowie von 4 morschen Baumstümpfen im September und Oktober 1981.

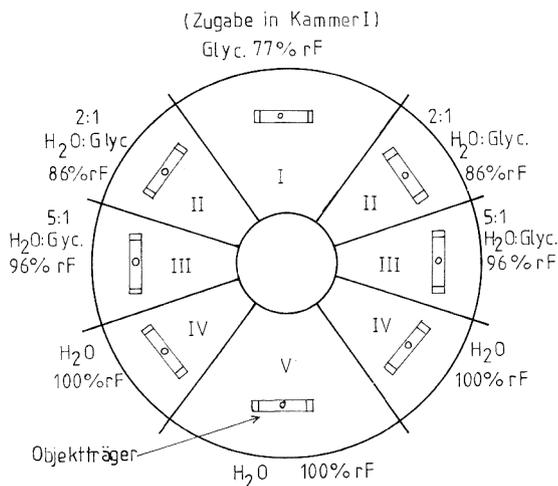


Abbildung 1. Versuchsanordnung der Feuchtepräferenz-Tests an Lithobiiden. Nähere Erklärung siehe Text.

Um die genauen Aufenthaltsorte der Chilopoden im Waldboden festzustellen, vereiste ich Flächen durch Übergießen mit flüssigem Stickstoff. Dazu wurde ein Blechrahmen mit 20 cm × 20 cm Grundfläche und 30 cm Höhe mit Hilfe eines scharfen Messers bis in die Mineralbodenschicht eingedrückt. Nach 10 bis 12 Stunden wurden in diesen Rahmen 2 bis 4 Liter flüssigen Stickstoffs gegossen. Die bis zu einer Tiefe von 12 cm vereisten Bodenblöcke wurden im Labor durchgesehen.

In Feuchteorgeln (siehe Abb. 1) wurde die Präferenz einiger Chilopodenarten für bestimmte Luftfeuchten geprüft. Luftfeuchten zwischen 77% und 100% rF wurden mit Hilfe verschieden konzentrierter Glycerinlösungen erzeugt (BRAUN & BRAUN 1958). Auf einem Gazeboden konnten die Tiere zwischen den Kammern der Feuchteorgeln hin- und herwechseln. Die Chilopoden hielten sich meistens unter den eingelegten, mit Streichhölzern einseitig abgestützten Objektträgern auf. Bei einem Teil der Versuche wurden die Objektträger in den Kammern IV und V entfernt. Das Versuchsergebnis ändert sich nicht.

Die Versuchstiere wurden einzeln in die Feuchteorgel gegeben. Nach einer Eingewöhnungszeit von 24 Stunden wurde während einer Woche morgens und abends der Aufenthaltsort des Tieres protokolliert. Die Versuche fanden von Oktober bis Dezember 1979 und September bis Oktober 1980 bei Temperaturen zwischen 4 °C und 10 °C in einem verdunkelten Kellerraum statt.

Die Empfindlichkeit einiger Chilopoden gegenüber Austrocknung wurde geprüft, indem die Tiere einzeln in offenen Glasröhrchen (27 mm Öffnungsdurchmesser, 60 mm Höhe) einer relativen Luftfeuchte von 60% bei 18 °C Raumtemperatur ausgesetzt wurden. Als „ausgetrocknet“ galt ein Tier, das auch auf Berührung keine Reaktion mehr zeigte. In der Regel waren diese Tiere durch Schrumpfung gekrümmt und lagen auf der Seite.

Für die Bezeichnung der Entwicklungsstadien von Lithobiiden haben sich die Begriffe „larvale“ und „postlarvale“ Stadien für die anamorphe bzw. epimorphe Entwicklungsphase eingebürgert, die durch die Buchstaben „L“ und „PL“ abgekürzt und der Häutungszahl entsprechend durchnummeriert werden (ANDERSSON 1983, FRÜND 1983b). Da die Chilopoden keine echten Larven besitzen, ist dieser Sprachgebrauch nicht korrekt. Im Interesse einer einheitlichen Nomenklatur werden die eingeführten Kurzbezeichnungen hier jedoch beibehalten.

### 3. Ergebnisse

#### 3.0. Vorbemerkungen

In dem gesamten ca. 2 ha großen Untersuchungsgebiet wurden folgende Chilopodenarten festgestellt:

#### Lithobiomorpha

- Lithobius mutabilis* L. KOCH, 1862
- Lithobius muticus* C. L. KOCH, 1847
- Lithobius macilentus* L. KOCH, 1862  
(= *L. aulacopus* LATZEL, 1880)
- Lithobius lusitanus valesiacus* VERHOEFF, 1935
- Lithobius dentatus* C. L. KOCH, 1844
- Lithobius pelidnus* HAASE, 1880

*Lithobius (Monotarsobius) curtipes* C. L. KOCH, 1847

*Lithobius (M.) crassipes* L. KOCH, 1862

*Lithobius (M.) aeruginosus* L. KOCH, 1862

#### Geophilomorpha

*Strigamia acuminata* (LEACH, 1814)

*Geophilus insculptus* ATTEMS, 1895

*Lithobius aeruginosus* tauchte in den nachfolgend ausgewerteten quantitativen Erhebungen nur mit 2 anamorphen Tieren auf und wird hier nur der Vollständigkeit halber aufgeführt.

### 3.1. Die Teilhabitate Streu, Stubben, Stammbasen

Die Besiedlung der Laubstreu, der Stammbasen und der morschen Baumstubben durch Chilopoden ist in Tabelle 1 dargestellt. Es wird deutlich, daß diese Teilhabitate sich in ihrer Chilopodenfauna unterscheiden.

Der in der Streu nur sehr selten gefangene *Lithobius lusitanus valesiacus* scheint sein eigentliches Vorkommen im Stammbereich zu haben. Die Fänge von *L. lusitanus valesiacus* stellen den ersten Nachweis für Deutschland dar (EASON 1982). EASON (pers. Mitteilung) ist jedoch der Ansicht, daß die Art bisher häufig übersehen wurde. Die beiden Arten *Lithobius macilentus* und *L. (Monotarsobius) crassipes* zeigen den größten Häufigkeitsanteil in den morschen Baumstümpfen, wo auch die Geophilomorphen mit zwei Arten und einem größeren Individuenanteil gefunden werden. *Lithobius pelidnus* konnte in den Streuproben nicht gefunden werden, taucht aber im Stammbereich und in den Baumstubben auf. Die in der Streuschicht dominierende Art *Lithobius mutabilis* ist auch am Fuß der Baumstämme und in den Stubbenproben nicht selten.

*L. lusitanus valesiacus* wurde auch in den Fangschalen von Boden-Photoelektoren gefunden, *L. pelidnus* auch am Leimring um einen Buchenstamm (FRÜND, unveröffentlicht). Diese Zusatzbeobachtungen stützen die Vermutung, daß die beiden Arten in dem untersuchten Gebiet eher dem Stammbereich als der Streuschicht zuzuordnen sind.

Saisonale Wanderungen zwischen Stubben bzw. morschem Holz und der Laubstreu, wie AUERBACH (1951) in Nordamerika und ROBERTS (1957) und LLOYD (1963) in England für einige Lithobiomorpha wahrscheinlich machten, konnte ich in dem Untersuchungsgebiet des Steigerwaldes nicht bemerken.

Tabelle 1. Chilopoden in verschiedenen Teilhabitaten

Teilhabitat	Laubstreu				Stammbasis		Stubben
	Feb.—Dez. 1980	Sept. 1980	Okt. 1980	Nov. 1981	Buche 9'81	Eiche 9'81	
Art							10'81
<i>Lithobius mutabilis</i>	74,1	68,0	78,5	74,2	35,8	41,9	14,6
<i>L. (Monotarsobius) curtipes</i>	12,4	14,8	13,4	15,0	2,8	—	—
<i>Strigamia acuminata</i>	9,7	11,5	7,5	1,7	1,8	—	9,8
<i>L. macilentus</i>	1,7	1,6	—	5,8	2,8	2,2	12,2
<i>L. muticus</i>	1,6	4,1	0,5	—	—	1,1	2,4
<i>L. dentatus</i>	0,3	—	—	—	—	—	—
<i>L. lusitanus valesiacus</i>	0,3	—	—	3,3	50,5	44,1	19,5
<i>L. (M.) crassipes</i>	—	—	—	—	6,4	6,5	36,6
<i>L. pelidnus</i>	—	—	—	—	—	4,3	2,4
<i>Geophilus insculptus</i>	—	—	—	—	—	—	2,4
Gesamtfang (Individuen)	1418	122	186	120	109	93	41

Anmerkung: Angaben sind Dominanzwerte (Prozent des Gesamtfangs). Die Gesamtzahl gefangener Individuen steht in der untersten Tabellenzeile. Die Zahlen beziehen sich nur auf epimorphe Entwicklungsstadien. Die Auslese der Laubstreu im November 1981 geschah mit 8 Quadratproben (1/16 m<sup>2</sup>) im Kempsonapparat.

### 3.2. Die Chilopodenfauna der Laubstreu

Von Februar bis Dezember 1980 wurden in den Laubstreuproben 7 Chilopodenarten gefangen (Dominanzangaben beziehen sich nur auf epimorphe Entwicklungsstadien):

	Dominanz (%)
<i>Lithobius mutabilis</i>	68,0
<i>Lithobius (Monotarsobius) curtipes</i>	24,0
<i>Lithobius muticus</i>	1,1
<i>Lithobius macilentus</i>	1,1
<i>Lithobius lusitanus valesiacus</i>	0,2
<i>Lithobius dentatus</i>	0,2
<i>Strigamia acuminata</i>	5,6

Die mittlere Siedlungsdichte betrug 260 Chilopoden m<sup>-2</sup>.

Die Biomasse (geschätzt nach ALBERT 1977) war 330 mg TS m<sup>-2</sup>.

### 3.3. Horizontalverteilung: Dispersionsmuster

Die in Tabelle 2 wiedergegebene Dispersionsindices wurden als Summe der I<sub>D</sub>-Werte jedes Einzelmonats berechnet, um den störenden Einfluß des Jahresgangs der Abundanz aususchalten (SOUTHWOOD 1978 p. 39). Bemerkenswert ist der Unterschied im Verteilungsmuster zwischen *L. mutabilis* und *L. curtipes*, den schon REISE & WEIDEMANN (1975) im Solling feststellten, sowie die Tatsache, daß *L. mutabilis* nur im oberen Bodenhorizont aggregiert vorkommt, in den unteren Strata jedoch zufällig verteilt ist.

### 3.4. Horizontalverteilung: Assoziationen zwischen den Arten

Die sehr hohe Präsenz der beiden häufigsten Chilopodenarten in den 50 cm × 25 cm-Proben (*L. mutabilis* 100%, *L. (M.) curtipes* > 96%) macht es sinnlos, Assoziationen zwischen ihnen bzw. ihnen und den selteneren Arten zu berechnen. Häufigkeitskorrelationen wurden weder zwischen *L. mutabilis* und *L. curtipes* noch zwischen diesen und den restlichen Chilopodenarten gefunden.

Für die selteneren Arten wurde die Prüfung auf Assoziation nach FAGER (1957) durchgeführt. Dieses Verfahren bietet die Möglichkeit, nur die Proben zu berücksichtigen, in denen mindestens eine der geprüften Arten vertreten ist. Die Berechnungen ergaben für das Artenpaar *L. macilentus/L. muticus* einen t-Wert von -3,17, dessen Betrag weit über der Signifikanzschwelle (5%-Niveau) von t = 1,96 liegt (Tabelle 3). Ich halte es für berechtigt, dieses Ergebnis im Sinne einer negativen Assoziation zwischen den beiden Arten zu interpretieren. FAGER (1957) wendet gegen eine Prüfung negativer Assoziationen mit

Tabelle 2. Dispersionsindices der Chilopoden in der Laubstreu

Art/Stadien	Horizont		
	Oberer (L + F)	Unterer (F + H)	Gesamt (L bis H)
L0—L1	81	167*	
<i>L. mutabilis</i> L2—L4	135*	112*	131
<i>L. (M.) curtipes</i> L2—L4	130*	165*	212
<i>L. mutabilis</i> PL1—PL9	167*	95	140
<i>L. (M.) curtipes</i> PL1—PL7	76	85	81
<i>Strig. acuminata</i>	86	115*	141
Restl. Chil.-Arten	42	79	81

Anm.: Summe über I<sub>D</sub>-Werte (SOUTHWOOD 1978 p. 39) der Monate Feb.-Dez. 1980. Auf dem 5%-Niveau signifikant aggregierte Verteilung mit \*.

Tabelle 3. Prüfung des Vorkommens von *L. muticus* und *L. macilentus* in den Streuproben 1980 auf Assoziation

	<i>L. muticus</i>		Summe
	+	—	
<i>L. macilentus</i>			
+	5	16	21
—	12	51	63
<b>Summe</b>	<b>17</b>	<b>67</b>	<b>84</b>

Vierfeldertest:

$$\chi^2 = 0,22 \quad P(\chi^2) = 0,36 \text{ n. s.}$$

Berechnung nach FAGER (1957):

$$J = 5; n_B = 21; n_A = 17$$

$$t = \left[ \frac{(n_A + n_B)(2J - 1)}{2n_{ANB}} - 1 \right] \cdot \sqrt{n_A + n_B - 1}$$

$$t = -3,17^{***}$$

Tabelle 4. Vertikalverteilung der fünf häufigsten Chilopodenarten im Untersuchungsgebiet FW

Art	Individuenzahl		Prozent. Anteil unten	95 % Vertr.-B.
	obere Schicht	untere Schicht		
<i>Lith. mutabilis</i>	1026	628	38	36—40
<i>L. (M.) curtipes</i>	228	357	62	57—65
<i>Strigamia acuminata</i>	38	99	72	63—80
<i>Lith. macilentus</i> <sup>1)</sup>	9	22	71	48—86
<i>Lith. muticus</i> <sup>2)</sup>	10	18	64	42—81

<sup>1)</sup> Aus Vorproben von 1979 wurden 6 *Lithobius macilentus* aus der L-Schicht und 22 aus der F-Schicht extrahiert bzw. ersiebt. Der Vertrauensbereich ist bei Einbeziehung dieser Daten = 59 %—85 % (75 % in der unteren Schicht).

<sup>2)</sup> 1979 wurde 1 *Lithobius muticus* aus der unteren Schicht und 3 *L. muticus* aus der L-Schicht gewonnen. Der Vertrauensbereich mit diesen Tieren wird dadurch zu 39 %—76 % (59 % in der F-Schicht).

Anmerkung: Angegeben sind die Jahresfangzahlen 1980, der Anteil in der unteren Schicht sowie der 95 %-Vertrauensbereich des Prozentwertes für die untere Schicht. Die obere Schicht umfaßt den L-Horizont und Teile des oberen F-Horizont, die untere Schicht umfaßt F-Horizont und obere Humusschicht (siehe Abschn. 2)

Tabelle 5. Vertikalverteilung der Entwicklungsstadien von *Lithobius mutabilis* und *L. (Monotarso-bius) curtipes*

Stadium	<i>L. mutabilis</i>		<i>L. (M.) curtipes</i>	
	Anteil unten	95 %-Vertr.-B.	Anteil unten	95 %-Vertr.-B.
LO + 1 (für beide Arten zusammen)	71 %	66—75		
L2	55	48—63	55	45—64
L3	31	24—40	63	53—72
L4	32	27—37	68	60—75
PL1	36	30—42	58	25—85
PL2	38	25—53	54	36—71
PL3	39	31—48	66	43—82
PL4	39	33—46	64	31—87
PL5 und älter	38	33—43	54	44—64

Anmerkung: Angegeben ist jeweils der Prozentanteil des Jahresfanges 1980 in der unteren Schicht (F- und H-Horizont) zusammen mit der 95 %-Vertrauensbereich.

seinem Verfahren ein, daß „Nicht-Finden“ einer Art eine methodisch zu unsichere Sache sei, um daraus Schlüsse zu ziehen. Im vorliegenden Fall ist die Sicherheit aber nahezu hundertprozentig, daß eine nicht aus den 25 cm × 50 cm Flächenproben, extrahierte Art dort auch tatsächlich nicht vertreten war, wie Vorversuche zur Extraktionseffizienz des Kempsonapparates zeigten (FRÜND 1983a).

### 3.5. Häufigkeiten in oberer und unterer Streuschicht

Die Fangzahlen erlauben nur für die häufigeren Arten eine Aussage zur Vertikalverteilung. Die dominierenden Arten bevorzugen deutlich unterschiedliche Schichten des Waldbodens (Tabelle 4).

Ein Blick auf die Abb. 2 zeigt allerdings, daß sich daraus noch nicht ohne weiteres eine räumliche Trennung der verschiedenen Arten ergibt. Auch in den tieferen Schichten ist *Lithobius mutabilis* der häufigste Chilopode. Diese Feststellung gilt auch, wenn nur die adulten Tiere betrachtet werden: In der F-Schicht haben adulte *L. mutabilis* eine Häufigkeit von 10 Tieren m<sup>-2</sup>, adulte *L. curtipes* eine von 5 Tieren m<sup>-2</sup>.

Im Mittel enthielt eine Quadratprobe der oberen Schicht 2,39 +/- 0,81 Arten, eine der unteren Schicht 2,93 +/- 0,88 Arten. Die Artendichte der Chilopoden ist also im unteren Bereich der Bodenstreu deutlich höher als im oberen. (Signifikanzprüfung: t-Test; t = 4,14; P < 0,01).

Betrachtet man die vertikale Häufigkeitsverteilung der Jugendstadien von *L. mutabilis* und *L. curtipes* (Tabelle 5), so fällt auf, daß die L2-Stadien beider Arten gleichmäßig über den oberen und unteren Streubereich verteilt sind, während alle folgenden Entwicklungsstufen die gleichen Präferenzen wie die Adulten zeigen.

Bei der Durchsicht von 5 Streuflächen (20 cm × 20 cm), die mit flüssigem Stickstoff vereist worden waren, bestätigten sich diese Ergebnisse: *L. mutabilis* fand sich in larvalen und postlarvalen Stadien zwischen zwei aufeinanderliegenden Blättern, neben kleinen Detritusanhäufungen zwischen den Blättern der Laubstreu und in der F-Schicht. Ein Weibchen saß in der oberen Humusschicht im horizontalen Grabgang eines Regenwurmes.

Von *L. (M.) curtipes* wurden insgesamt 6 Tiere in der unteren F-Schicht und im Übergang zwischen L- und F-Schicht beobachtet. *L. curtipes* saß mehr (4 Tiere) in schmalen Ritzen und Zwischenräumen, während die Aufenthaltsorte von *L. mutabilis* zu den Seiten hin in der Regel geräumiger waren.

In den vereisten Proben fand sich auch eine *Strigamia acuminata* in der oberen L-Schicht, die gerade einen Regenwurm gefangen hatte.

### 3.6. Feuchtepräferenz einzelner Arten

Für die Arten *Lithobius mutabilis*, *L. (M.) curtipes* und *L. macilentus* wurde die Luftfeuchtepräferenz in Feuchteorgeln geprüft (Abb. 1). Die Ergebnisse sind in Tabelle 6 dargestellt. Es zeigt sich, daß alle Arten wasserdampfgesättigte Atmosphäre aufsuchen. Dabei meiden *L. curtipes* und *L. macilentus* sogar schon Feuchten von 96–98 % rF als Aufenthaltsort. (Die Wahrscheinlichkeit, daß dieses Ergebnis auf Zufall beruht, ist kleiner als 10<sup>-9</sup>.) *Lithobius mutabilis* war im Feuchtebereich von 96–98 % rF signifikant häufiger vertreten als die beiden anderen Arten, muß aber dennoch eindeutig als 100 % rF bevorzugend angesprochen werden.

Die Reaktionsbreite pro Tier (Spalte D der Tabelle 6) ist ein Maß dafür, über wie viele Kammern sich der Aufenthaltsbereich eines Tieres im Mittel erstreckt. Die Werte zeigen, daß ein Tier von *L. curtipes* und *L. macilentus* sich zwischen den Kammern mit 100 % rF hin und her bewegt, während ein Individuum von *L. mutabilis* einen größeren Aufenthaltsbereich hat, der über die Zone mit wasserdampfgesättigter Atmosphäre hinausgeht. Der Unterschied zwischen *L. mutabilis* einerseits und den beiden anderen Arten ist signifikant (t-Test, P < 0,05).

ALBERT (1983b) führte mit *L. mutabilis* ähnliche Experimente bei den Feuchtestufen 100 %, 90 %, 75 %, 55 % und 40 % rF durch. Sie beobachtete die Art nur in 65 % der Fälle über 100 % rF und registrierte sogar bei 8 % der Beobachtungen den Aufenthalt im Feuchtebereich 75–55 % rF. Das Verhalten der einzelnen Tiere wurde von ihr nicht protokolliert.

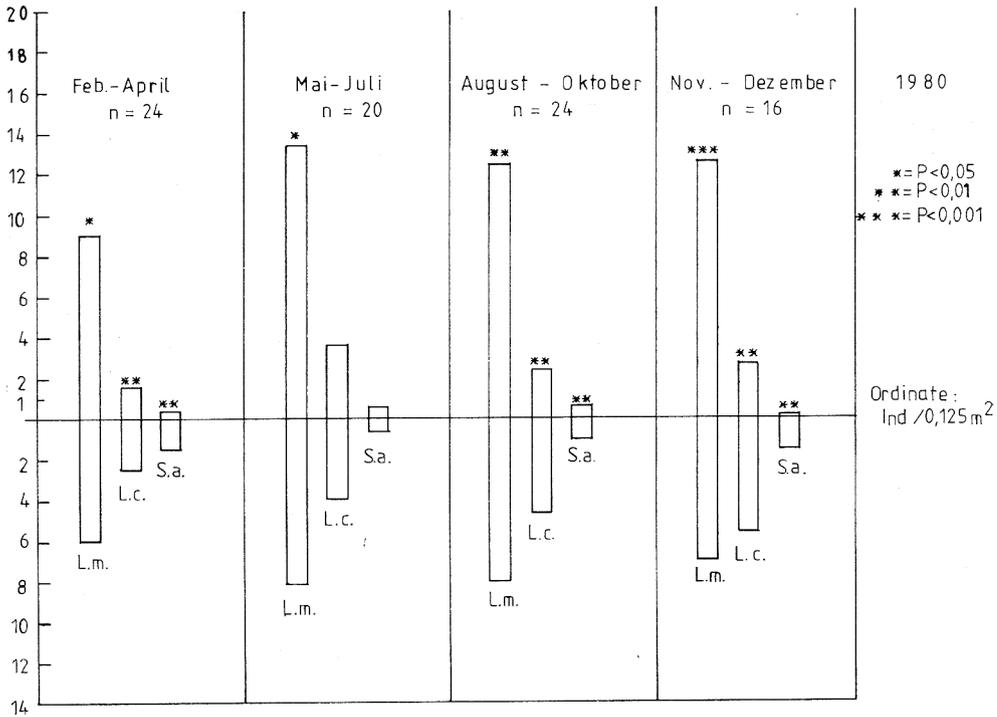


Abbildung 2. Häufigkeit von *Lithobius mutabilis* (L. m.), *L. curtipes* (L. c.) und *Strigamia acuminata* (S. a.) in der oberen bzw. unteren Schicht der Bodenstreu. Prüfung mit t-Test (paarweise Beobachtung) gegen die Nullhypothese: Gleichverteilung Oben und Unten.

Tabelle 6. Feuchtepräferenz von *L. mutabilis*, *L. (M.) curtipes* und *L. macilentus*

A Kammer % rF	B					C Individuen- anteil, der nur in 100% rF beobach- tet wurde	D Reaktions- breite pro Tier
	I 77—78	II 86—89	III 96—98	IV 100	V 100		
Art							
<i>L. mutabilis</i> 29 Tiere 272 Beobach- tungen	1%	1%	16%	25%	57%	34%	2,5 ± 0,78
	0,000	0,000	0,064	0,987	1,0	P(x)	
<i>L. (M.) curtipes</i> 29 Tiere 309 Beobach- tungen	—	1%	7%	37%	55%	69%	2,0 ± 0,7
	0,000	0,000	0,000	1,0	1,0	P(x)	
<i>L. macilentus</i> 18 Tiere 213 Beobach- tungen	—	1%	0,5%	52%	47%	83%	1,9 ± 0,68
	0,000	0,000	0,000	1,0	1,0	P(x)	

Unter der Nummer jeder Kammer (I—V) ist die ungefähre relative Luftfeuchte angegeben. Die Spanne ergibt sich aus der Differenz zwischen berechnetem (niedrigerem) und gemessenem Wert. Die Prozentwerte für die Arten (Abschnitt B) geben die Häufigkeiten bezogen auf die Gesamtzahl der Beobachtungen in den einzelnen Kammern an. Unter den Häufigkeitsprozenten ist die Wahrscheinlichkeit dafür angegeben, daß die beobachtete oder eine geringere Häufigkeit zufällig in der Kammer festgestellt wird. [ $P(x \leq x_0)$ , Binomialverteilung mit  $P = 1/5$  für jede Kammer].

In Spalte C ist jeweils die Gesamtzahl der getesteten Tiere einer Art zugrunde gelegt. Der Unterschied zwischen *L. mutabilis* und *L. curtipes* ist signifikant ( $\chi^2$ ,  $P < 0,001$ ).

Tabelle 7. Trockentoleranz von *Lithobius mutabilis*, *L. (M.) curtipes* und *Strigamia acuminata*

Art, Entwicklungsstadium	Zeit bis zur Austrocknung bei 60% rF und 18 °C Stunden		Signifikant verschieden von
A <i>L. mutabilis</i> L4	4,8 ± 1,1	n = 5	B, C, D, E
B <i>L. mutabilis</i> PL1	6,25 ± 0,5	n = 4	A, C, D, E
C <i>L. mutabilis</i> PL3—4	10,25 ± 3,0	n = 8	A, B, D, E, F
D <i>L. mutabilis</i> PL6	15,5 ± 1,7	n = 4	A, B, C, E, F, G
E <i>L. (M.) curtipes</i> L4	2,0 ± 1,0	n = 5	A, B, C, D, F, G
F <i>L. (M.) curtipes</i> PL4—7	5,2 ± 1,79	n = 5	C, D, E
G <i>Strig. acuminata</i> 20—30 mm lang	6,7 ± 1,53	n = 3	D, E

Anmerkung: Die Versuchstiere befanden sich einzeln in offenen Glasröhrchen mit 27 mm Öffnungsdurchmesser und 60 mm Höhe. Als „ausgetrocknet“ galt ein Tier, das auch auf Berührung keine Reaktion mehr zeigte. In der Regel waren diese Tiere durch Schrumpfung gekrümmt und lagen auf der Seite.

Durchführung des Versuchs am 21. 11. 1981.

### 3.7. Trockentoleranz einzelner Arten

Versuche zur Austrocknungsresistenz der drei häufigsten Chilopodenarten in der Streuschicht (Tabelle 7) zeigten Ergebnisse, die weitgehend der Vertikalverteilung der Arten entsprechen: *L. mutabilis* weist die größte Trockentoleranz auf, während die tiefere Streuschichten bevorzugenden *L. curtipes* und *Strigamia acuminata* in trockener Luft wesentlich kürzer überleben. Generell sind größere Tiere in der Lage, längere Trockenzeiten zu überstehen als kleinere Tiere. Dies hat geometrische Ursachen im Oberfläche-Volumen-Verhältnis. Jedoch sind auch großengleiche Individuen von *L. mutabilis* und *L. curtipes* in ihrer Trockentoleranz verschieden. Das zeigt, daß *L. mutabilis* physiologisch besser an das Überstehen von kurzen Zeiten in einer Atmosphäre mit Feuchtedefizit angepaßt ist.

## 4. Diskussion

Für einen großen Teil der 11 Chilopodenarten des untersuchten Buchenaltbestandes läßt sich eine ökologische Sonderung durch Besiedeln verschiedener Teilhabitate wahrscheinlich machen: *Lithobius lusitanus valesiacus* und *Lithobius pelidnus* bevorzugen den Stammbereich, *L. crassipes* und *L. macilentus* finden sich ausschließlich bzw. überwiegend in morschen Baumstubben. Die Ergebnisse bestätigen die bereits von anderen Autoren festgestellte Bedeutung der Stubben und Tothölzer für die Artenvielfalt der Chilopoden (z. B. AUERBACH 1951, SUMMERS & UETZ 1979, LEE 1980).

Die Besiedlung der Stammbasis der Buchen und Eichen legt die Vermutung nahe, daß nicht nur Totholz sondern auch der Stammbereich lebender Bäume einen besonderen Habitatcharakter für Chilopoden haben kann. Bereits VERHOEFF (1925) sprach von „Rindentieren“ und „Waldbodentieren“, ohne jedoch die Begriffe genauer zu definieren. ROBERTS (1957) beobachtete nächtliche Aktivität von *Lithobius variegatus* an Buchenstämmen. Diese Art war aber ebenso in der Streu vertreten, so daß hier kein Hinweis auf Habitataufteilung vorliegt.

Es ist wahrscheinlich unzulässig, die in dem untersuchten Wald festgestellten Habitatpräferenzen zu verallgemeinern. Zum Beispiel ist *Lithobius (M.) crassipes* zwar auch andernorts als Bewohner moderner Baumstubben bekannt (FAGER 1968), die Art kann aber auch ein ausgesprochener Streubewohner sein und vikariert wahrscheinlich an trockeneren Stellen mit *L. (M.) curtipes* [JEEKEL 1977, FRÜND 1983 a].

Die Chilopodenfauna der Laubstreu wird zu 95% von drei Arten dominiert, die die im Gebiet vorkommenden Grundtypen des Chilopodenhabitus repräsentieren: Den *Lithobius*-Typ, der mit langen Antennen und zahlreichen Ocellen am ehesten einem auch epigaeischen Lauftier entspricht, den *Monotarsobius*-Typ mit kürzeren Antennen, wenigen Ocellen und

schlankem Körperbau und den Typus der Geophilomorpha (*Strigamia*) mit wurmartigem Habitus, ohne Ocellen und von den Lithobiomorpha abweichender Entwicklungs- und Ernährungsweise (MANTON 1965, VERHOEFF 1925).

Die habituellen Unterschiede machen eine Konkurrenz zwischen *Strigamia* und den lithobiomorphen Chilopoden um Raum oder Nahrung nicht sehr wahrscheinlich. Die Untergattungen *Lithobius* und *Monotarsobius* unterscheiden sich morphologisch jedoch nur geringfügig, so daß allein aufgrund des unterschiedlichen Habitus nicht auf eine Nischentrennung dieser Arten geschlossen werden kann.

Eine einfache räumliche Trennung der beiden Arten durch Besiedlung verschiedener Strata des Waldbodens ist aus der Analyse der Vertikalverteilung nicht ersichtlich. Da der Kutikula der Chilopoden ein Wachsüberzug fehlt, sind sie gegen Verdunstung nicht geschützt und zumindest längerfristig an wasserdampfgesättigte Atmosphäre gebunden (MEAD-BRIGGS 1956, CURRY 1974). Diese Bindung zeigt sich auch in den Wahlversuchen mit verschiedenen Luftfeuchten und erklärt wahrscheinlich die Beobachtung, daß alle Chilopodenarten im unteren Bereich der Streuschicht gefunden wurden. Dennoch traten sowohl adulte wie auch stärker austrocknungsgefährdete juvenile *L. mutabilis* signifikant häufiger in der oberen Streuschicht als im unteren Bereich auf.

Die Verhältnisse lassen sich eventuell teilweise durch eine im Vergleich zu *L. curtipes* größere Vagilität dieser Art erklären. Wenn die Individuen von *L. mutabilis* häufig zwischen oberem und unterem Streubereich hin und herwechseln, könnte so eine Regeneration des Wasserhaushalts erfolgen. Für eine größere Vagilität von *L. mutabilis* spricht die größere Reaktionsbreite der Individuen in den Luftfeuchte-Wahlversuchen und die Tatsache, daß *L. mutabilis* in Barberfallen gegenüber *L. curtipes* überrepräsentiert ist (FRÜND, unveröffentlicht).

Das horizontale Verteilungsmuster der beiden rezedenten Arten der Streuschicht *L. muticus* und *L. macilentus* zeigt, daß sie eher an verschiedenen Stellen als gemeinsam vorkommen. Die negative Assoziation beruht wahrscheinlich nicht auf direkter Interferenz zwischen den Arten. Vielmehr ist anzunehmen, daß sie sich an Orten finden, die jeweils durch bestimmte Ressourcen „angereichert“ sind: *L. macilentus* an feuchteren Stellen mit mehr Rohhumus oder morschem Holz (BROCKSIEPER 1972), *L. muticus* eher an trockeneren und besonnten Flecken des Waldbodens, wie seine Vorliebe für Eichen vermuten läßt (BROCKSIEPER 1972, LOKSA 1966, THIELE 1956).

In einem englischen Buchen-Eichenwald zeigt die Lithobiidenfauna ein ähnliches Muster der räumlichen Sonderung (ROBERTS 1957): Die zwei häufigsten Arten *Lithobius* (*Monotarsobius*) *dubosequi* [Laut EASON 1982 jetzt korrekt *L. (M.) microps* MEINERT, 1868] und *L. variegatus* sind deutlich vertikal getrennt. Die Arten unterscheiden sich sowohl in ihrer Empfindlichkeit gegenüber trockener Luft als auch in bezug auf ihre Aufenthaltsorte im Waldboden wesentlich stärker, so daß man in dem englischen Wald von einer räumlichen Trennung der Populationen sprechen kann. Drei seltenere Arten sind fleckenartig in kleinen Kolonien im Waldboden verteilt, für deren Vorkommen ROBERTS keine speziellen Ursachen finden konnte.

Unter trockeneren Klimabedingungen ist die L- und F-Schicht nur schwach von Chilopoden besiedelt. GEOFFROY (1979) und FLOGAITIS (1984) fanden in einem Eichen-Hainbuchenwald bei Paris 60 bis 85% der Chilopoden in der H- und Al-Schicht. Die Artengemeinschaft wird in diesem Wald von Geophilomorpha dominiert.

Obwohl die räumliche Sonderung offensichtlich für einen Teil der untersuchten Chilopodengemeinschaft von Bedeutung ist, kann sie nach den vorliegenden Ergebnissen für die dominanten Arten nicht der einzige Koexistenzfaktor sein. Die Unterschiede im Aggregationsverhalten, die größere Vagilität von *L. mutabilis* und die Beobachtung an vereisten Bodenproben, daß *L. curtipes* in der Streu eventuell andere Hohlraumstrukturen aufsucht als *L. mutabilis* weisen auf weitere Faktoren der ökologischen Sonderung hin.

## 5. Zusammenfassung

Die 11 Chilopodenarten in einem Buchenhochwald des nördlichen Steigerwaldes (2 Geophilomorpha, 9 Lithobiomorpha) sind in ihrer Häufigkeit in den Teilhabitaten Laubstreu, Stammbasen und morsche Baumstubben unterschiedlich verteilt. *Lithobius (Monotarsobius) crassipes* und *L. macilentus* bevorzugen die Baumstümpfe, *L. lusitanus valesiacus* findet sich hauptsächlich an den Stammbasen.

Über 95% aller Chilopoden in der Streuschicht entfielen auf drei Arten, die die verschiedenen Typen des Chilopodenhabitus im untersuchten Gebiet repräsentieren: *Lithobius mutabilis*, *L. (Monotarsobius) curtipes* und den Geophiliden *Strigamia acuminata*.

Die Arten der Laubstreu unterschieden sich in ihrer vertikalen Verteilung (*L. mutabilis* hauptsächlich im oberen Laubstreubereich, *L. (M.) curtipes* überwiegend im unteren). Trotzdem liegt keine räumliche Trennung der Populationen vor, da *L. mutabilis* auch in den unteren Strata die häufigste Art war. In Wahlversuchen zeigten alle geprüften Arten eine Präferenz für 100% relative Luftfeuchte. *L. mutabilis* zeichnete sich gegenüber den anderen Arten durch häufigeren Wechsel des Ruheplatzes aus. Den Aufenthalt in trockener Luft konnte *L. mutabilis* länger überstehen als *L. curtipes*.

Es wird gefolgert, daß räumliche Sonderung von wesentlicher Bedeutung für die Koexistenz der gesamten Chilopodengemeinschaft ist, als alleinige Erklärung für das Zusammenleben der dominanten Arten jedoch nicht ausreicht.

## 6. Danksagung

Ich danke Herrn Dr. E. H. EASON, Moreton-on-Marsh, England für die Überprüfung der Chilopodendetermination. Frau Dr. A. M. ALBERT sowie Herrn Prof. Dr. M. MÜHLENBERG und den Mitarbeitern der Ökologischen Außenstation Fabrikschleichach der Universität Würzburg bin ich für Informationsaustausch und Diskussionen zu Dank verpflichtet. Frau Dr. I. HAUBITZ und das Rechenzentrum der Universität Würzburg unterstützten mich bei der Datenauswertung. Herrn FRANK FORMAN danke ich für die sprachliche Überprüfung der Synopsis.

## 7. Literatur

- ALBERT, A. M., 1977. Biomasse von Chilopoden in einem Buchenaltbestand des Solling. Verh. Ges. f. Ökol. Göttingen 1976, The Hague: 93—101.
- 1979. Chilopoda as part of the predatory macroarthropod fauna in forests: abundance, life cycle, biomass, and metabolism. In: M. CAMATINI (Ed.), Myriapod Biology. New York-London, Academic Press pp. 215—231.
- 1983a. Life cycle of Lithobiidae — with a discussion of the r- and K-selection theory. Oecologia (Berl.), **56**, 272—279.
- 1983b. Characteristics of two populations of Lithobiidae (Chilopoda) determined in the laboratory and their relevance with regard to their ecological role as predators. Zool. Anz. **211**, 214—226.
- ANDERSSON, G., 1983. Postembryonic development of *Lithobius curtipes* (Chilopoda: Lithobiidae). Entomol. Scand. **14**, 387—394.
- AUERBACH, S. I., 1951. The Centipedes of the Chicago area with special reference to their ecology. Ecol. Monogr. **21**, 97—124.
- BRAUN, J. V., & J. D. BRAUN, 1958. A simplified method of preparing solutions of glycerol and water for humidity control. Corrosion **14**, 17—18.
- BROCKSIEPER, I., 1972. Faunistisch-Ökologische Untersuchungen an Isopoden, Diplopoden und Chilopoden im Naturschutzgebiet Siebengebirge, Diplomarbeit, Universität Bonn.
- CURRY, A., 1974. The spiracle structure and resistance to desiccation of centipedes. Symposia Zool. Soc. London, **32**, 362—382.
- EASON, E. H., 1982. A review of the north-west European species of Lithobiomorpha with a revised key to their identification. Zool. J. Linn. Soc. **74**, 9—33.
- DUNGER, W., 1983. Tiere im Boden. Neue Brehm Bücherei Bd. 327, Wittenberg-Lutherstadt.
- FAGER, E. W., 1957. Determination and analysis of recurrent groups. Ecology **38**, 586—595.
- 1968. The community of invertebrates in decaying oak wood. J. Anim. Ecol. **37**, 121—142.
- FLOGAITIS, E., 1984. Le peuplement de macroarthropodes edaphiques d'une foret temperee mixte, Composition, phenologie et organisation spatiale. Pedobiologia **26**, 1—14.
- FRÜND, H. C., 1983a. Untersuchungen zur Koexistenz verschiedener Chilopodenarten im Waldboden. Dissertation, Universität Würzburg.
- 1983b. Postlarvale Entwicklungsstadien von *Lithobius mutabilis* L. Koch 1862 (Chilopoda, Lithobiidae) — mit einem Schlüssel zu ihrer Erkennung. Zool. Anz. Jena **211**, 81—94.
- GEOFFROY, J. J., 1979. Les peuplements de Chilopodes et de Diplopodes d'une Chenaie-Charme (Station Biologique de Foljuf, Seine et Marne). Dissertation, Universite P. & M. Curie, Paris.
- JEEKEL, C. A. W., 1977. Voorloopige atlas van de verspreiding de Nederlandse duizendpoten (Chilopoda). Verslagen en technische gegevens, Instituut voor Taxonomische Zoölogi (Zoölogisch Museum), Universiteit van Amsterdam, **13**, 1—55.

- KEMPSON, D., M. LLOYD & R. GHELARDI, 1963. A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia* **3**, 1—21.
- LEE, R. E. JR., 1980. Summer microhabitat distribution of some Centipedes in a deciduous and coniferous community of central Ohio (Chilopoda). *Ent. News* **91**, 1—6.
- LEWIS, J. G. E., 1980. *The Biology of Centipedes*, Cambridge, Cambridge University Press, 476 p.
- LLOYD, M., 1963. Numerical observations on the movements of animals between beech litter and fallen branches. *J. Anim. Ecol.* **32**, 157—163.
- LOKSA, L., 1966. Die bodenzöologische Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. Budapest.
- MANTON, S. M., 1965. Functional requirements and body design in Chilopoda. *J. Linn. Soc. (Zool.)* **45**, 251—501.
- MEAD-BRIGGS, A. R., 1956. The effect of temperature upon the permeability to water of arthropod cuticles. *J. exp. Biol.* **33**, 737—749.
- PIANKA, E., 1980. Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. In: R. M. MAY (Hrsg.): *Theoretische Ökologie*, Weinheim, Verlag Chemie, pp. 105—128.
- REISE, K., & G. WEIDEMANN, 1975. Dispersion of predatory forest floor arthropods. *Pedobiologia* **15**, 106—128.
- ROBERTS, H., 1957. An ecological survey of the arthropods of a mixed beech-oak woodland with particular reference to the Lithobiidae. Ph. D. thesis, University of Southampton.
- SCHAEFER, M., 1983. Räuberische Arthropoden in der Streuschicht eines Kalkbuchenwaldes. Biomasse, Energiebilanz, „Feinddruck“ und Aufteilung der Ressourcen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. (Stuttgart 1983)*, 206.
- SCHOENER, T. W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**, 27—39.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1978. *Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations*. London: Chapman & Hall, 2nd edition.
- SUMMERS, G., & G. W. UETZ, 1979. Microhabitats of woodland Centipedes in a streamside forest. *Am. Midl. Nat.* **102**, 346—352.
- THIELE, H. U., 1956. Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in verschiedenen Waldtypen. *Z. angew. Entomol.* **39**, 316—367.
- VERHOEFF, K. W., 1925. Chilopoda. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5. Band. Akademische Verlagsgesellschaft (Leipzig) (1902—1925).
- WEIDEMANN, G., 1972. Die Stellung der epigäischen Raubarthropoden im Ökosystem Buchenwald. *Verh. Deutsche Zool. Ges.* **65**. Jahresvers. 1971. Stuttgart, G. Fischer.
- WIGNARAJAH, S., & J. PHILLIPSON, 1977. Numbers and Biomass of Centipedes (Lithobiomorpha, Chilopoda) in a *Betula-Alnus* woodland in N.-E. England. *Oecologia (Berl.)* **31**, 55—66.

Adresse des Autors: Dr. HEINZ-CHRISTIAN FRÜND, IFAB Institut für Angewandte Bodenbiologie GmbH, Arbeitsstelle Osnabrück, Ernst-Sievers-Straße 107, D - 4500 Osnabrück.

#### Synopsis: *Original scientific paper*

FRÜND, H.-CHR., 1986. Räumliche Verteilung und Koexistenz der Chilopoden in einem Buchen-Altbestand [Spatial distribution of Chilopoda in an old beech forest]. *Pedobiologia* **29**, 19—29.

The Chilopod community in a 140 year old beech forest (Dentario-Fagetum) near Würzburg, Germany was investigated by means of quadrat sampling, separating upper and lower strata of the litter layer. Logs and the litter around the base of trees were sampled separately.

The Chilopod community studied comprised of 9 lithobiomorph species and 2 geophilomorph species. 4 species seemed to live mainly or only near tree-trunks or in rotten logs. *Lithobius lusitanus valesiacus* was the most abundant centipede at the base of beech and oak trees but was generally rare in the litter. *Lithobius crassipes* seemed to be confined to rotting logs although this species is known to live in a wide variety of habitats elsewhere.

More than 95% of all chilopod individuals in the litter habitat belonged to three species representing the different morphological types of Chilopoda in the studied area: *Lithobius (L.) mutabilis*, *Lithobius (Monotarsobius) curtipes* and the geophilid species *Strigamia acuminata*.

Vertical distribution of the species in the forest floor differed with *L. mutabilis* being mainly in the upper stratum, *L. curtipes* in the lower, but no spatial separation of the populations could be concluded because *L. mutabilis* was the most common species in the lower stratum too. Laboratory experiments showed a preference for 100% relative humidity in all species although a longer survival time in dry air for *L. mutabilis* compared with *L. curtipes* was proved. In the laboratory experiments *L. mutabilis* showed a greater tendency to change resting places than the other species that have been tested.

It is concluded that spatial segregation plays an important role in maintaining chilopod coexistence but that it is not a sufficient explanation for the coexistence of the dominant species.

**Key words:** Beech-forest, Chilopoda, coexistence, habitat partitioning, niche, microhabitat.