

HEINZ-CHRISTIAN FRÜND

# Zur Biologie eines Buchenwaldbodens

## 14. Die Hundertfüßer (Chilopoda)

### Kurzfassung

Die 1977-1985 von der bodenzoologischen Arbeitsgruppe des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe gefangenen Hundertfüßer aus einem Moderhumus-Buchenwald ("Stadt-wald Ettlingen") wurden ausgewertet. Von den insgesamt 15 Arten wurden 12 durch Handauslese von Quadratproben nachgewiesen; 3 Arten wurden nur mit Bodenfallen oder in Foto-elektoren gefangen.

Die Chilopodenfauna des Untersuchungsgebietes zeichnet sich durch eine besonders gleichmäßige Häufigkeitsverteilung der Arten aus. Die Arten werden durch die verschiedenen Fangmethoden in unterschiedlichen Dominanzanteilen erfaßt. Mit Quadratproben-Handauslese wurde eine mittlere Abundanz von 66 Tieren/m<sup>2</sup> ermittelt. Neben einer Darstellung der Phänologie von Entwicklungsstadien dreier *Lithobius*-Arten werden Kopfschildbreiten der Stadien L1 bis PL3 von *L. pygmaeus* angegeben. Die fünf häufigsten Arten sind in ihrer Vertikalverteilung zwischen den drei Streuhorizonten signifikant voneinander verschieden.

Die langfristige Schwankung der Abundanz ist bei Chilopoden geringer als bei anderen Bodentiergruppen des gleichen Gebietes. Sie liegt im Beobachtungszeitraum zwischen 44 und 84 Tieren/m<sup>2</sup>. Von den geprüften Faktoren Streumenge, Niederschlag und Temperatur zeigte nur der letztgenannte eine schwache, aber signifikante Korrelation zur Häufigkeit der Hundertfüßer. Populationsabnahmen nach einer Trockenperiode im Jahr 1983 wurden vor allem bei den Lithobiomorpha und speziell in der F-Schicht der Streuauflage festgestellt. Viele Hundertfüßer haben vernarbte Verletzungen. Deren Häufigkeit bei verschiedenen Arten, in den drei Streuhorizonten und im Verlauf des Beobachtungszeitraumes wird genannt und als Indiz für interaktive Belastungen der Tiere gewertet.

### Abstract

#### Studies on the biology of a beech wood soil

#### 14. The centipedes (Chilopoda)

Chilopoda were sampled by the working group of Professor L. BECK (Karlsruhe) in a moder-humus beech forest during the years 1977-1985 by means of hand-sorted square samples, pitfall-traps and ground-photoelectors. In total, 15 species were recognized; 12 species were found by square-sampling, 3 species occurred only in pitfall traps or photoelectors.

The centipede fauna of the investigated forest shows a remarkably even dominance structure. The individual species were represented by the various sampling methods in different frequency proportions. On average, the abundance of Chilopoda was 66 Ind./m<sup>2</sup>. The phenology of the developmental stadia in 3 *Lithobius* spp. and the cephalic shield widths of L1-PL3 in *L. pygmaeus* are given.

Abundance fluctuations from year to year were ranging between 44 and 84 Ind./m<sup>2</sup>. The coefficient of variation is less than in other soil animals from the same site. Amount of litter, precipitation, and temperature were analysed for correlations with Chilopod density. A weak but significant correlation was only found for temperature. A decrease of populations after an exceptional drought in 1983 occurred mainly in Lithobiomorpha and in the

F-layer of the litter-stratum. Many centipedes exhibit cicatrized lesions. Their frequency in various species, in the different litter-layers, and their temporal variation over the nine years observed, are recorded and interpreted as indicator of interactive stress for the animals.

### Autor

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

Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 13.: Carolina, 48: 131-138 (1990)

### 1. Einleitung

Die Hundertfüßer (Chilopoda) sind eine phylogenetisch sehr alte Tiergruppe, deren Ursprung bis in das Silur (vor 400 Millionen Jahren) zurückreicht (SHEAR & BONAMO 1990). Als typische und häufige Besiedler des Waldbodens gehören sie zusammen mit den Spinnen und den räuberischen Käfern zu den Prädatoren der Streuzersetzer und bilden einen wesentlichen Mortalitätsfaktor der Mesofauna (POSER 1988). In ihrem Lebenszyklus können die Chilopoden als "Gleichgewichtsarten" charakterisiert werden, die durch ganzjährige Eiablage, innerhalb einer Population variierende Entwicklungszeit, Iterparität und hohes Lebensalter eine Stabilisierung ihrer Populationen und eine Streuung des ökologischen Risikos erreichen (ALBERT 1983). Sie sind damit als K-Strategen den Lebensbedingungen in einem Waldboden in besonderem Maße angepaßt.

In dem Forschungsprogramm "Zur Biologie eines Buchenwaldbodens" des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe (Bodenzoologische Arbeitsgruppe) wurden die Chilopoden bei den regelmäßigen Erhebungen der Makro- und Mesofauna des Bodens seit 1977 mit erfaßt. In diesem Beitrag soll für den Zeitraum bis 1985 über das Arteninventar, die Stadienphänologie, die Vertikalverteilung und die langfristige Populationsdynamik der Hundertfüßer im Moderhumus-Buchenwald des Stadtwaldes Ettlingen berichtet werden.

## 2. Untersuchungsgebiet und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Schwarzwaldvorland ca. 15km südlich von Karlsruhe an einem Nordosthang in 310-340m Höhe ü. NN. Die Hangneigung beträgt 10-15° Pflanzensoziologisch handelt es sich um einen Hainsimsen-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) mit vereinzelt Traubeneichen (*Quercus petraea*). In dem über 130jährigen Hallenwald fehlt eine Kraut- und Strauchschicht. Der Bestand wird nach Norden und Süden durch eine Straße bzw. einen breiten, kalkgeschotteten Waldweg begrenzt.

Der Boden ist eine steinige, tiefgründige, oligotrophe Braunerde auf Buntsandstein. Der pH beträgt in der Auflage-schicht 3,8-4,7 (H<sub>2</sub>O), im Mineralboden 3,1-4,2 (CaCl<sub>2</sub>). Die Humusform ist Moder, wobei die L-Schicht 1,5 Streujahrgänge umfaßt, und die Streu in der F-Schicht etwa 4-4,5 Jahre verweilt (BECK & MITTMANN 1982, FRANKE & BECK 1989).

Das Klima im Untersuchungsgebiet ist gekennzeichnet durch reichliche Niederschläge (etwas über 1000 mm pro Jahr) und eine mittlere Jahrestemperatur um 8,3°C (BECK 1988).

### 2.2 Methoden

Die Chilopoden wurden von der bodenzoologischen Arbeitsgruppe des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe (SMNK) durch Quadratproben-Handauslese, mit Barberfallen und mit Fotoektoren gefangen.

Für die Quadratproben wurden monatlich an drei Stellen des Untersuchungsgebietes mit Hilfe eines Stechrahmens je 1/9 m<sup>2</sup> der organischen Bodenaufgabe getrennt nach L-, F- und H-Schicht abgehoben. Die Tiere wurden im Labor von Hand ausgelesen und in 75% Alkohol fixiert. Die Effizienz der Handauslese wurde von FRANKE et al. (1988) geprüft und für Chilopoden auf 0,81 beziffert (67% Vertrauensbereich: 0,73-0,86).

Bei den Barberfallen handelt es sich um Plastikbecher mit 7 cm Öffnungsdurchmesser und 9 cm Tiefe, die zu 1/3 mit 4%igem Formol gefüllt sind. Pro Monat wurden für jeweils 1 Woche 10-12 Barberfallen ausgebracht. Im "Chemikalienprogramm" der Jahre 1982 bis 1985 (BECK et al. 1988) waren im gleichen Rhythmus 50 Bodenfallen im Einsatz.

Die Bodenphotoektoren entsprechen dem im Solling verwendeten Typ (FUNKE 1971). Es kamen Geräte mit Grundflächen von 1m<sup>2</sup> und 0,2m<sup>2</sup> zum Einsatz. Die Fangbehälter wurden mit einem Gemisch aus Pikrinsäure und Salpetersäure gefüllt und alle 4 Wochen geleert. Nach dem Austauschen der Fangbehälter wurden die Ektoren auf eine benachbarte Stelle versetzt.

Vollständigkeit des Materials: Im Zeitraum zwischen dem Sammeln und Vorsortieren der Chilopoden und der taxonomischen Bearbeitung traten geringfügige Verluste an Proben bzw. Tieren auf. Im Vergleich zu den Sammelprotokollen der Quadratproben-Handauslese des SMNK beträgt der Verlust für die L-Schicht 15% (104 von 122 gefangenen Tieren ausgewertet), für die F-Schicht 13% (979 von 1125 gefangenen Tieren ausgewertet) und für die H-Schicht 7% (552 von 594 gefangenen Tieren ausgewertet). Betrachtungen zur gesamten Chilopodenfauna ohne Differenzierung einzelner Arten basieren auf den Sammelprotokollen des SMNK.

Die Hundertfüßer wurden unter anderem auf das Vorhandensein vernarbter Verletzungen geprüft. Hierbei handelt es sich um Verletzungen mit braun sklerotisierten Wundflächen und Regenerationsknospen fehlender Beine. Vernarbte Verletzungen lassen sich eindeutig von Schädigungen unterscheiden, die während des Sammelns oder danach entstanden sind (FRÜND im Druck).

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. L. BECK (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe) für die Bereitstellung des Materials, die Mitteilung der Klimadaten und Streuschichtmengen für den gesamten Bearbeitungszeitraum und für die konstruktiven Anmerkungen zum Manuskriptentwurf. Ebenso bedanke ich mich bei allen an der Probenahme und der Vorsortierung des Probenmaterials beteiligten Mitarbeitern der Bodenzoologischen Arbeitsgruppe des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe.

## 3. Ergebnisse und Diskussion

### 3.1 Arteninventar und Dominanzstruktur

Während der Jahre 1977 bis 1985 wurden mit den verschiedenen Methoden insgesamt über 2268 Chilopoden gefangen, die sich auf die in Tabelle 1 genannten 15 Arten verteilen.

Der untersuchte Buchenwald zeichnet sich durch eine sehr gleichmäßige Häufigkeitsverteilung der Chilopodenarten aus, bei der fünf Arten Dominanzanteile über 10% erreichen (Bezug: Quadratproben). In einem Dentario-Fagetum des Steigerwaldes (FRÜND 1987) und

Tabelle 1. Artenliste der Chilopoda und Häufigkeitsanteile der Arten in Quadratproben (QH) und Bodenfallen (BF) des Standard-Untersuchungsprogrammes der Jahre 1977 bis 1985 sowie in Bodenfallen und Fotoektoren des Chemikalienprogrammes der Jahre 1982 bis 1985 (BFC und FEC). 69 Tiere (frühe Juvenilstadien), die keiner Art zugeordnet werden konnten, wurden nicht berücksichtigt.

Fangprogramm	QH	BF	BFC	FEC
Gesamtfang (=100 %)	1617	176	356	119
Ordnung Lithobiomorpha				
Familie Lithobiidae				
<i>Lithobius macilentus</i> L. KOCH	21%	59%	62%	9%
(= <i>L. aulacopus</i> LATZEL)				
<i>Lithobius pygmaeus</i> LATZEL	33%	4%	2%	8%
<i>Lithobius mutabilis</i> L. KOCH	11%	14%	2%	11%
<i>Lithobius dentatus</i> C. L. KOCH	+	10%	6%	13%
<i>Lithobius tricuspis</i> MEINERT	4%	3%	6%	33%
<i>Lithobius pelidnus</i> HAASE	+	1%	3%	9%
<i>Lithobius forficatus</i> LINNAEUS		2%	3%	3%
<i>Lithobius calcaratus</i> C. L. KOCH				3%
<i>L. (Monotarsobius) crassipes</i> L. KOCH				3%
Ordnung Scolopendromorpha				
Familie Cryptopsidae				
<i>Cryptops hortensis</i> LEACH				
<i>Cryptops parisi</i> BRÖLEMANN			1%	
Ordnung Geophilomorpha				
Familie Schendylidae				
<i>Schendyla nemorensis</i> (C. L. KOCH)	1%			
Familie Geophilidae				
<i>Strigamia acuminata</i> (LEACH)	18%	11%	14%	6%
<i>Geophilus insculptus</i> ATTEMS	12%	+		+
<i>Necrophloeophagus flavus</i> (DEGEER) (= <i>N. longicornis</i> (LEACH))				

einem Luzulo-Fagetum des Solling (ALBERT 1982) wurde die Hundertfüßerfauna dagegen nur von zwei Arten dominiert, und jeweils 5 weitere Arten kamen mit Dominanzanteilen unter 10% vor.

Ein Vergleich der mit den verschiedenen Fangmethoden ermittelten Häufigkeitsanteile der Arten zeigt deutliche Unterschiede. *Lithobius pygmaeus* und *Geophilus insculptus* wurden bei der Quadratproben-Handauslese in erheblich höheren Anteilen als mit den aktivitätsbezogenen Methoden gefunden. Für *L. macilentus* und *L. dentatus* ergibt sich mit Barberfallen andererseits ein höherer Dominanzanteil als mit der Quadratmethode. *L. forficatus* wäre ohne aktivitätsbezogene Methoden gar nicht bemerkt worden. *L. tricuspis* zeigte sich in den Fotoektoren als die häufigste Chilopodenart, obwohl er eigentlich ein typischer Streubewohner ist (SCHATZMANN 1990). *L. calcaratus* und *L. crassipes* wurden ausschließlich in den Fotoektoren angetroffen. *L. calcaratus* gilt eigentlich als eine Charakterart der Bodenstreu – allerdings in trockenen Lebensräumen wie z.B. Kiefernwäldern.

In der Chilopodenfauna mitteleuropäischer Wälder läßt sich häufig eine Grundstruktur feststellen, nach der die ersten Ränge der Dominanzskala von den morphologisch unterschiedlichsten Arten eingenommen werden. Dies ist in der Regel ein Vertreter der Untergattung *Lithobius* s. str., eine zur Untergattung *Monotarsobius* gehörende Art (*Lithobius curtipes*, *L. crassipes* oder *L. aeruginosus*) sowie eine Art der Geophilomorpha.

Obwohl *Lithobius crassipes* in den Fotoektoren gefangen wurde, fehlt die Untergattung *Monotarsobius* im Boden des untersuchten Bestandes. In den Buchenwäldern des Bergischen Landes (BRONEWSKI 1991), des Solling (ALBERT 1982), des Steigerwaldes (FRÜND 1987) und des Göttinger Muschelkalkplateaus (POSER 1989) nehmen *Monotarsobius*-Arten dagegen dominante Positionen unter den Hundertfüßern ein. Ihr Platz wird hier anscheinend von *L. pygmaeus* eingenommen. Dies ist die kleinste der *Lithobius* (s. str.)-Arten und habituell der Untergattung *Monotarsobius* sehr ähnlich. Die Häufigkeit, mit der *L. macilentus* vorkommt, korrespondiert mit dem Niederschlagsreichtum des Standorts und entspricht den Verhältnissen im Bergischen Land. Unter mehr kontinentalen Klimabedingungen ist normalerweise *L. mutabilis* der häufigste Chilopode in Buchenwäldern.

Die Arten unterscheiden sich z.T. signifikant in der Höhe des Anteils vernarbter Tiere (FRÜND im Druck). Die Narbenhäufigkeit ist bei *L. macilentus* am höchsten; 45 % der Adulten (Stadium PL5 und älter) wiesen vernarbte Verletzungen auf. Ähnlich liegt der Anteil bei *L. mutabilis* (40 %). Von *L. pygmaeus* hatten nur 30 % der ausgewachsenen Tiere vernarbte Verletzungen. Die geringste Narbenhäufigkeit zeigen die Geophilomorphen (*Strigamia acuminata*: 24 % der Adulten mit Narben, *Geophilus insculptus*: 12 %).

### 3.2 Stadienabfolge der häufigen *Lithobius*-Arten

Juvenile Chilopoden können meistens nur ungefähr den adult nachgewiesenen Arten einer Population zugeordnet werden. Im vorliegenden Fall ist bei *Lithobius macilentus* und *L. mutabilis* eine Orientierung an den Beschreibungen von ANDERSSON (1981) und FRÜND (1983b) möglich. Entwicklungsstadien von *L. pygmaeus* lassen sich im untersuchten Material dadurch erkennen, daß diese Art deutlich kleiner als alle außerdem vorkommenden Lithobiiden ist. So reichte die Messung der Kopfschildbreite und die Bestimmung des Entwicklungsstadiums aus, um juvenile Tiere von *L. pygmaeus* zu identifizieren. Da bisher noch keine Beschreibung der Jugendstadien von *L. pygmaeus* vorliegt, sind in Tabelle 2 zumindest die Meßergebnisse für die ersten 8 Stadien sowie orientierend Kopfschildbreiten für adulte *L. pygmaeus* wiedergegeben.

Tabelle 2. Kopfschildbreiten (in mm) verschiedener Entwicklungsstadien von *Lithobius pygmaeus*.

Stadium	-95%	Mittelwert		+95%	Anzahl
	Perzentil	-SE	+SE	Perzentil	
L1	0,25	0,282	0,315	0,35	7
L2	0,34	0,367	0,372	0,40	69
L3	0,34	0,399	0,408	0,45	29
L4	0,39	0,441	0,450	0,49	23
PL1	0,49	0,514	0,522	0,55	26
PL2	0,54	0,571	0,586	0,65	14
PL3	0,54	0,595	0,616	0,65	11
PL4	0,56	0,625	0,642	0,71	18
adult(>PL5)	0,67	0,724	0,782	0,84	4

L2-Stadien von *L. macilentus* im untersuchten Material haben eine ungefähr um den Faktor 1,3 größere Kopfschildbreite von ca. 0,45-0,51 mm. Bei *L. mutabilis* wurden für das Stadium L2 0,55-0,58 mm festgestellt.

In den Abbildungen 1-3 ist der phänologische Ablauf der Entwicklungsstadien bei den drei häufigsten *Lithobius*-Arten als Mittelwertbildung über die Jahre 1977-1985 dargestellt. Die zeitlich versetzten Häufigkeitsmaxima lassen den Verlauf der anamorphen Entwicklung gut erkennen. Diese scheint bei *L. pygmaeus* mit einer Zeitverschiebung um einen Monat vor der der beiden anderen Arten zu verlaufen. Fast alle Stadien sind auch während des gesamten Jahres zumindest in geringer Häufigkeit vorhanden. Die unterschiedliche Gesamthäufigkeit der einzelnen Stadien läßt sich durch jahreszeitlich und/oder physiologisch bedingte Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit erklären. Zum Beispiel finden sich bei *L. pygmaeus* und *L. macilentus* die häufigeren Stadien L2 und PL1 besonders während der kälteren Jahreszeit.

Die Stadienabfolge läßt vermuten, daß die betrachteten *Lithobius*-Arten 2 bis 3 Jahre bis zum Beginn der Fortpflanzungsfähigkeit (Stadium PL5/PL6) brauchen. *L. pygmaeus* könnte sich mit einigen Individuen vielleicht bereits im ersten Jahr bis zum Stadium PL3 entwickeln

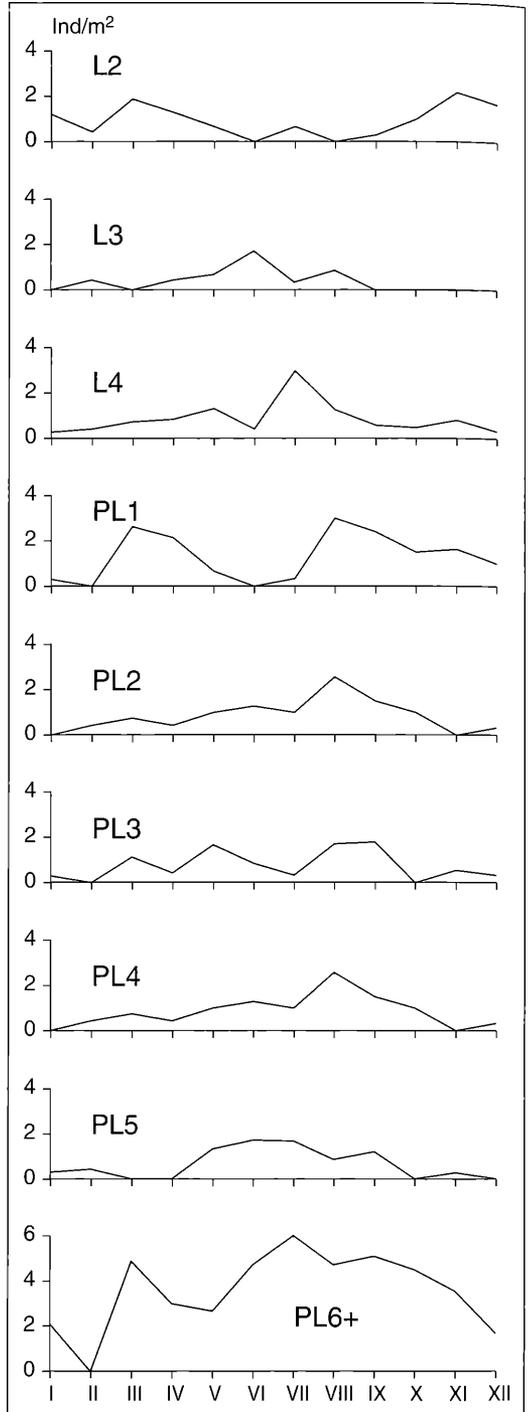
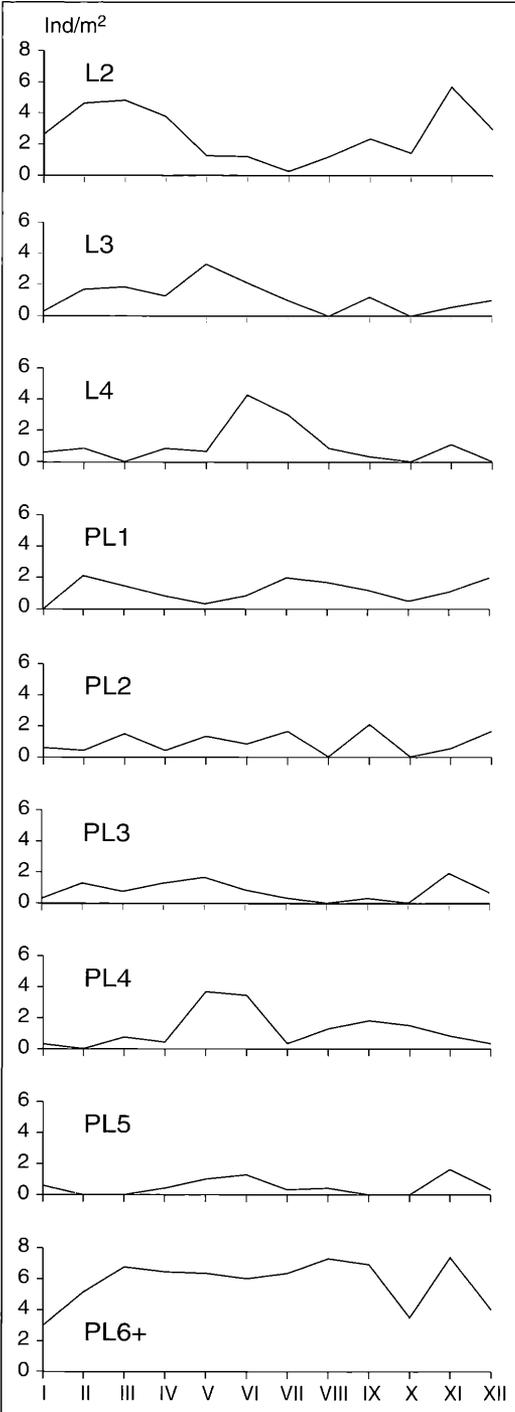


Abbildung 1. Durchschnittliche Phänologie der Entwicklungsstadien von *Lithobius pygmaeus*. Ordinate: Mittlere Monatsfangzahl 1977-1985.

Abbildung 2. Durchschnittliche Phänologie der Entwicklungsstadien von *Lithobius macilentus*. Ordinate: Mittlere Monatsfangzahl 1977-1985.

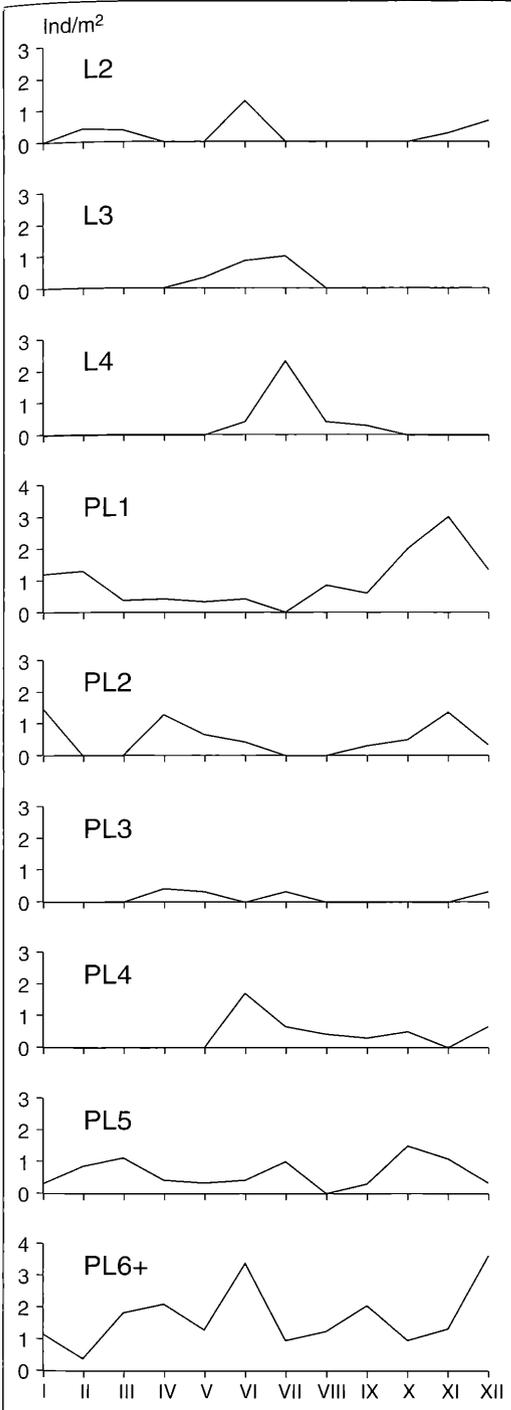


Abbildung 3. Durchschnittliche Phänologie der Entwicklungsstadien von *Lithobius mutabilis*. Ordinate: Mittlere Monatsfangzahl 1977-1985.

und dann im Spätherbst des folgenden Jahres den adulten Zustand erreichen.

Bei Populationen von *Lithobius mutabilis* im Solling (ALBERT 1983) und im Steigerwald (FRÜND 1983a) wurde eine 3-jährige Entwicklungszeit bis zur Fortpflanzung und ein ungefähres Lebensalter der Adulten von zwei Jahren ermittelt. In Laborzuchten verschiedener *Lithobius*-Arten unter konstanten Bedingungen (20°C) notierte ANDERSSON (1990) Entwicklungszeiten zwischen 200 und 385 Tagen bis zum Stadium PL6 und Gesamt-Lebenszeiten von 489 bis 911 Tagen.

### 3.3 Vertikalverteilung

Wie Tabelle 3 zeigt, ist die F-Schicht der bevorzugte Aufenthaltstraum der Chilopoden im untersuchten Gebiet. Mehr als die Hälfte der in den Quadratproben gefangenen Chilopoden stammt aus der F-Schicht der Bodenstreu. Ungefähr ein Drittel wurde in der H-Schicht angetroffen. Die oberste, weitgehend unzersetzte L-Schicht enthielt dagegen nur etwas über 6% der insgesamt ausgelesenen Hundertfüßer.

Eine nach Arten differenzierte Betrachtung offenbart eine unterschiedliche Zusammensetzung der Chilopodenfauna in den verschiedenen Strata. In der L-Schicht sind *Lithobius mutabilis* und *Strigamia acuminata* überproportional häufig. Dies könnte auch für *L. tricuspis* und die nur selten angetroffenen Arten gelten. Die geringen Fangzahlen lassen hierzu allerdings keine gesicherten Aussagen zu. Die häufigste Hundertfüßerart in der F-Schicht ist *L. pygmaeus*, gefolgt von *S. acuminata* und *L. macilentus*. Während in der L- und F-Schicht eine relativ kontinuierlich abgestufte Dominanzreihe erkennbar ist, bei der jeweils 4 Arten Häufigkeitsanteile über 10 Prozent erreichen, zeigt sich in der H-Schicht ein stark

Tabelle 3. Prozentuale Zusammensetzung der Chilopodenfauna in den einzelnen Streuhorizonten. Die Prozentzahlen zu den Arten beziehen sich jeweils auf den Gesamtumfang in dem entsprechenden Streuhorizont. (100 Tiere ohne Art- bzw. Schichtzuordnung wurden nicht berücksichtigt.)

Streuschicht	alle	L	F	H
Gesamtumfang=100%	1577	97	942	538
% des Gesamtumfangs		6,2%	59,7%	34,1%
<i>Lithobius macilentus</i>	21,0%	10,3%	17,9%	28,3%
<i>Lithobius mutabilis</i>	10,5%	23,7%	10,9%	7,4%
<i>Lithobius tricuspis</i>	4,2%	5,2%	4,8%	3,0%
<i>Lithobius pygmaeus</i>	32,7%	19,6%	34,6%	31,8%
<i>Strigamia acuminata</i>	17,8%	32,0%	22,3%	7,4%
<i>Geophilus insculptus</i>	12,0%	2,1%	8,2%	20,6%
übrige spp.	1,7%	7,2%	0,8%	1,5%

"übrige spp." in absoluten Zahlen:

<i>Lithobius dentatus</i>	5	2	1	2
<i>Cryptops parisi</i>	1	1	0	0
<i>Lithobius pelidnus</i>	4	1	3	0
<i>Schendyla nemorensis</i>	14	3	7	4
<i>Cryptops hortensis</i>	2	0	1	1
<i>Necrophloeophagus flavus</i>	1	0	0	1

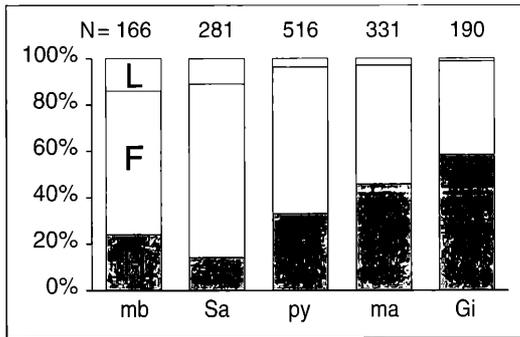


Abbildung 4. Vertikalverteilung der 5 häufigsten Chilopodenarten in der Streuschicht. Angegeben sind jeweils die Prozentsätze des Gesamtfangs der Art in den drei Streuhorizonten L-, F- und H-Schicht. Abkürzungen der Arten: mb = *Lithobius mutabilis*, Sa = *Strigamia acuminata*, py = *Lithobius pygmaeus*, ma = *Lithobius macilentus*, Gi = *Geophilus insculptus*.

ausgeprägtes Überwiegen von nur drei Chilopodenarten: *L. pygmaeus*, *L. macilentus* und *Geophilus insculptus*.

Für die fünf häufigsten Arten ist die Vertikalverteilung in Abbildung 4 als Prozentsatz des Gesamtfangs der Art in den drei Streuhorizonten dargestellt. Es lassen sich drei Typen der Vertikalverteilung unterscheiden:

- a) Präferenz für F- und (relativ zu anderen Arten) L-Schicht: *L. mutabilis*, *S. acuminata*,
- b) Präferenz für F- und H-Schicht: *L. macilentus*, *L. pygmaeus*,
- c) Hauptpräferenz für H-Schicht, daneben F-Schicht: *G. insculptus*.

Die Vertikalverteilungsunterschiede zwischen den Arten sind statistisch signifikant (Tab. 4).

Auch juvenile Entwicklungsstadien zeigen bereits die für ihre Art typische Vertikalverteilung. In Tabelle 5 sind die Verhältnisse für die beiden häufigsten Arten dargestellt. Die Zahlen erlauben in keinem Fall eine statistische Absicherung von Unterschieden.

In einem Dentario-Fagetum des Steigerwaldes mit Moderhumus bevorzugt *L. mutabilis* relativ zu anderen Arten ebenfalls die obere Streuschicht und *L. macilentus*

Tabelle 4. Statistischer Vergleich der Vertikalverteilung häufiger Chilopodenarten. Untere Hälfte  $\chi^2$ -Werte, obere Hälfte Irrtumswahrscheinlichkeiten:

\* = 0,01 < p < 0,05; \*\* = 0,001 < p < 0,01; \*\*\* = p < 0,001

Art	mb	Sa	py	ma	Gi <sup>1)</sup>
<i>Lithobius mutabilis</i> (mb)					
<i>Strigamia acuminata</i> (Sa)	8,8				
<i>Lithobius pygmaeus</i> (py)	24,4	43,8			
<i>Lithobius macilentus</i> (ma)	35,6	76,9	14,0		
<i>Geophilus insculptus</i> (Gi) <sup>1)</sup>	42,7	101,6	37,0	7,54	

<sup>1)</sup> Nur 2 Tiere in der L-Schicht, deshalb L- und F-Schicht zusammengefaßt.

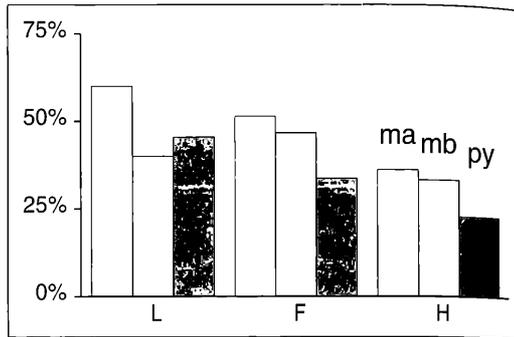


Abbildung 5. Narbenhäufigkeit bei den 3 *Lithobius*-Arten in den verschiedenen Streuhorizonten. Ordinate: Prozent adulter Tiere mit Narben. Abkürzungen der Arten: ma = *Lithobius macilentus* (N=5/72/61), mb = *Lithobius mutabilis* (N=10/45/21), py = *Lithobius pygmaeus* (N=11/92/101).

den unteren Bereich der Streuauflage (FRÜND 1987). Im Göttinger Kalkbuchenwald mit Mullhumus kommt *L. mutabilis* dagegen im Mineralboden vor und unterscheidet sich in dieser Hinsicht nicht von den anderen Lithobiiden (POSER 1989). Vermutlich spielt das Hohlräumeangebot eine Rolle für die Ortswahl der Lithobiiden im Boden (FRÜND 1983a). In dem von Regenwürmern geprägten Boden des Kalkbuchenwaldes findet sich auch im Mineralboden ein vielfältiges Hohlräume-system. In Moderhumusböden ohne nennenswerte Struktur-bildung durch Regenwürmer nimmt jedoch wahrscheinlich die mittlere Hohlraumgröße von der L- zur H-Schicht ab. Präferenzen der *Lithobius*-Arten für verschiedene Raumstrukturen erscheinen dann als Unterschiede in der Vertikalverteilung.

Der Anteil der Chilopoden mit vernarbten Verletzungen ist in der H-Schicht signifikant niedriger als in der L-Schicht und F-Schicht (FRÜND im Druck). Dies liegt nicht nur am Wechsel der Artenhäufigkeiten beim Übergang in diesen Horizont, sondern gilt auch für die Lithobio-morpha allein und sogar für die Arten im Einzelnen (Abb. 5).

Tabelle 5. Verteilung der Entwicklungsstadien von *Lithobius pygmaeus* und *L. macilentus* auf die drei Streu-Horizonte

Stadium	<i>Lithobius pygmaeus</i>			<i>Lithobius macilentus</i>				
	N	L	F	H	N	L	F	H
L1	7		71%	29%				
L2	90	1%	87%	12%	30		70%	30%
L3	40	7%	65%	28%	11		64%	36%
L4	34	6%	79%	15%	26		42%	58%
PL1	38	3%	79%	18%	41		37%	63%
PL2	33	3%	58%	39%	26		69%	31%
PL3	26		88%	12%	27		41%	59%
PL4	40		65%	35%	31	16%	42%	42%
PL5	17	6%	53%	41%	22		64%	36%
PL6	187	5%	45%	50%	116	4%	50%	46%

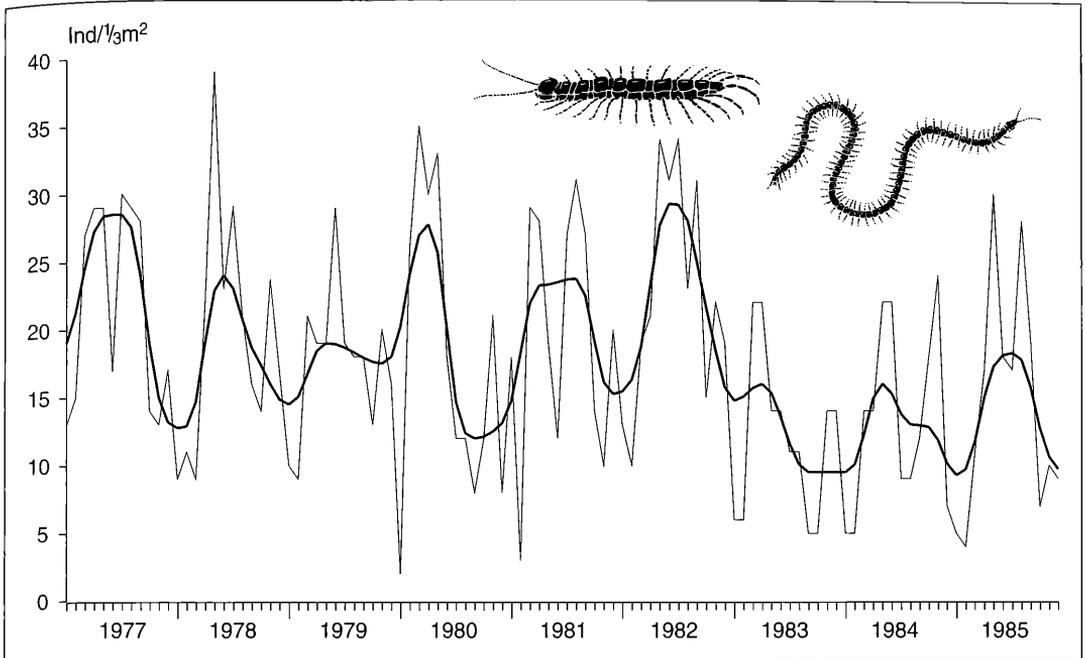


Abbildung 6. Entwicklung der Chilopodenhäufigkeit 1977-1985. Rohdaten (Rasterfläche) und statistische Glättung mit "4253H-Filter" (dicke Kurve); weitere Erläuterungen im Text.

### 3.4 Populationsdynamik

#### 3.4.1 Jahresabundanzen

Die in Tabelle 6 angegebenen Abundanzen wurden durch Korrektur der Quadratproben-Handauslese mit dem Effektivitätswert 0,81 berechnet. Wie der Vergleich mit den Jahresfangzahlen der Bodenfallen zeigt, besteht kein Zusammenhang zwischen der Aktivitätsdichte und der realen Häufigkeit der Hundertfüßer in den beobachteten Jahren. Bodenfallen sind übrigens auch nicht geeignet, Abundanzunterschiede der Chilopoden zwischen verschiedenen Standorten widerzuspiegeln, wie Untersuchungen von WYTWER (im Druck) belegen.

Tabelle 6. Jahresmittelwerte der Chilopodenabundanz und Jahresfangsumme der Bodenfallen (BF)

Jahr	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
Ind/m <sup>2</sup>	81	74	65	67	73	84	44	53	54
Σ BF	2	6	19	9	16	19	14	6	

Im Mittel der Jahre 1977-1985 betrug die Siedlungsdichte der Hundertfüßer 66 Tiere/m<sup>2</sup>. Ähnliche Werte sind aus Luzulo-Fageten des Solling (ALBERT 1982: 78 Tiere/m<sup>2</sup>) und des Steigerwaldes (FRÜND 1983a: 68 Tiere/m<sup>2</sup>) bekannt. In reicheren Buchenwäldern kann die Chilopodenabundanz 200 Tiere/m<sup>2</sup> übersteigen (LOKSA 1968, FRÜND 1987).

#### 3.4.2 langfristige Populationsentwicklung

Die monatliche Chilopodenabundanz (als Gesamtfang je 1/3m<sup>2</sup> ohne Effektivitätskorrektur) von 1977 bis 1986 ist in Abbildung 6 dargestellt. Für die Analyse wurden die Fangzahlen mit dem "4253H-Filter"-Algorithmus geglättet (VELLEMAN & HOAGLIN 1981; Statistikprogramm CSS). Hierbei werden nacheinander gleitende Medianwerte über 4, 2, 5 und 3 Datenpunkte und danach ein gewichteter gleitender Mittelwert berechnet. In Abbildung 6 sind die Rohdaten zusammen mit der geglätteten Kurve dargestellt. Wegen der besseren Übersichtlichkeit enthalten die folgenden Abbildungen nur die geglätteten Kurven.

Die statistische Glättung der Daten offenbart regelmäßige Maxima im Frühjahr/Sommer und Minima im Winter, deren genauer Zeitpunkt von Jahr zu Jahr etwas verschoben sein kann. Dabei bleibt das Grundniveau der Gesamtabundanz von 1977 bis 1982 weitgehend konstant. Im Jahr 1983 geht die Chilopodenhäufigkeit deutlich zurück. Das Frühjahrsmaximum ist 1983 nur angedeutet und der Schwankungs-Mittelwert liegt auf einem tieferen Niveau als in den Vorjahren.

In Abbildung 7 ist der Abundanzverlauf für die drei Streuhorizonte getrennt dargestellt. Es zeigt sich, daß der Abundanzrückgang im Jahr 1983 vor allem in der F-Schicht stattgefunden hat (vgl. Tab. 7). In der H-Schicht verlaufen die saisonalen Schwankungen der Siedlungsdichte weitgehend mit denen der F-Schicht parallel, die Siedlungsdichte bleibt aber während des ganzen Beob-

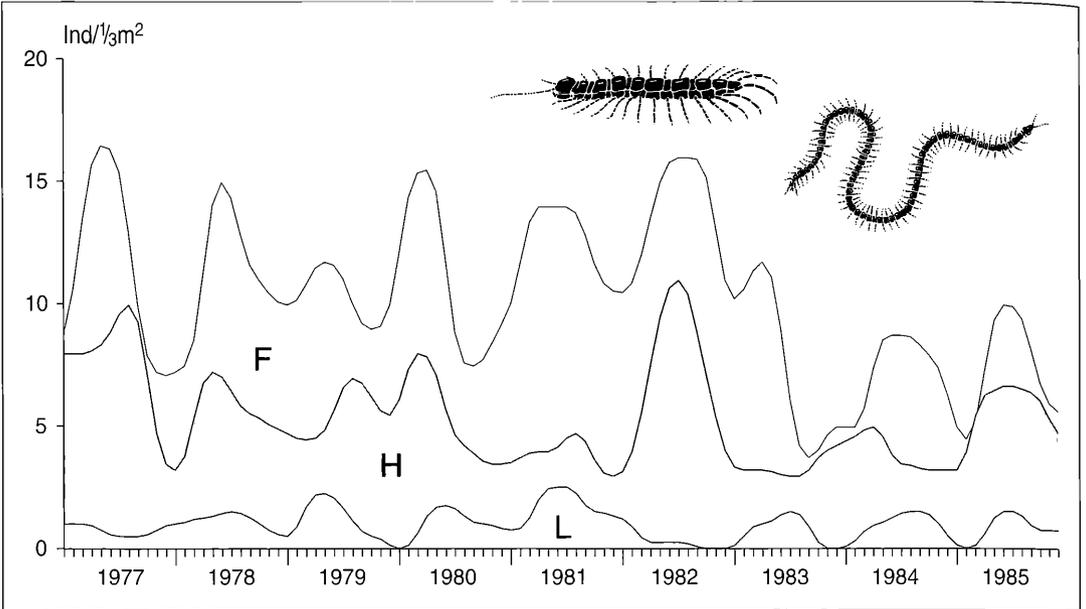


Abbildung 7. Entwicklung der Chilopodenhäufigkeit 1977-1985 in den drei Streuhorizonten. Statistische Glättung mit "4253H-Filter"

achtungszeitraums mehr oder weniger auf dem gleichen Grundniveau. In der L-Schicht folgt die Chilopodenhäufigkeit einem regelmäßigen saisonalen Muster, das nur im Jahr 1982 nach einer Zeit gesteigerter L-Schicht-Besiedlung 1981 unterbrochen ist. Langfristig ist kein Zusammenhang zur Häufigkeit in den anderen Strata erkennbar.

**3.4.3 Unterschiede zwischen einzelnen Arten**

In Abbildung 8 ist der Abundanzverlauf für die Lithobiomorpha und die Geophilomorpha getrennt dargestellt. Es wird deutlich, daß der Populationsrückgang 1983 nur bei den Lithobiomorpha stattfand. Die Häufigkeit der

Tabelle 7 Statistische Prüfung des Populationsrückgangs der Chilopoden im Jahr 1983; Signifikanz-Angaben wie in Tab. 4.

Streu- schicht	mittlere Fangzahlen je 1/3 m <sup>2</sup> (Stdabw)			
	1977-82 n=72		1983-85 n=26	
L	1,3	1,48	1,0 ± 1,14	
F	12,3	5,66	8,0 ± 5,07	
H	6,3 ± 4,31		4,8 ± 3,51	
gesamt	19,9 ± 8,24		13,8 ± 7,20	
	Zufallswahrscheinlichkeit des Unterschieds (p)			
	t-Test		U-Test	
L	0,398	n.s.	0,5700	n.s.
F	0,001	**	0,0011	**
H	0,108	n.s.	0,0830	n.s.
gesamt	0,001	**	0,0019	**

adulten Lithobiomorpha zeigt bereits nach einem Abundanzmaximum im Frühjahr 1978 einen kontinuierlichen Abwärtstrend bis Ende 1984, um dann im Jahr 1985 wieder merklich anzusteigen. Bei den Geophilomorpha fallen die Jahre 1980 bis 1982 durch stärkere Schwankungen der Abundanz um einen weitgehend konstanten Mittelwert auf.

Abbildung 9 ermöglicht den Vergleich der Häufigkeitsentwicklung von Adulti der fünf häufigsten Arten. Ähnlichkeiten zeigen sich zwischen den Lithobiiden in Hinsicht auf den Populationsrückgang 1983 und zwischen *Lithobius macilentus* und *Strigamia acuminata* in der Abundanzentwicklung von 1977 bis 1980/81. Bei allen drei *Lithobius*-Arten geht die Abundanzzunahme 1985 mit einem erhöhten Anteil der Population in der H-Schicht einher. Bei *S. acuminata* kann während der für die *Lithobius*-Arten "schlechten" Zeit sogar eine leichte Abundanzzunahme aus der Kurve herausgelesen werden. Adulte Tiere von *Geophilus insculptus* sind von November 1982 bis August 1983 ganz verschwunden. Es ist denkbar, daß die Tiere sich während der klimatisch ungünstigen Periode (vgl. Beck 1988) zurückgezogen hatten und so bei der Probenahme nicht erfaßt wurden. Der Anteil vernarbter Tiere unter den Adulti entwickelt sich während der 9 Jahre bei *L. macilentus* und *L. pygmaeus* auf unterschiedlichem Grundniveau weitgehend parallel (Abb. 10). Adulte *L. mutabilis* haben in den Jahren 1979 und 1980 einen besonders hohen Prozentsatz von vernarbten Individuen. Aus Abbildung 9 ist zu erkennen, daß während dieser Jahre die Abundanz der Art auf ein tieferes Niveau absinkt. Alle drei in Abbildung 10 dargestellten Arten lassen ein Maximum der Narben-

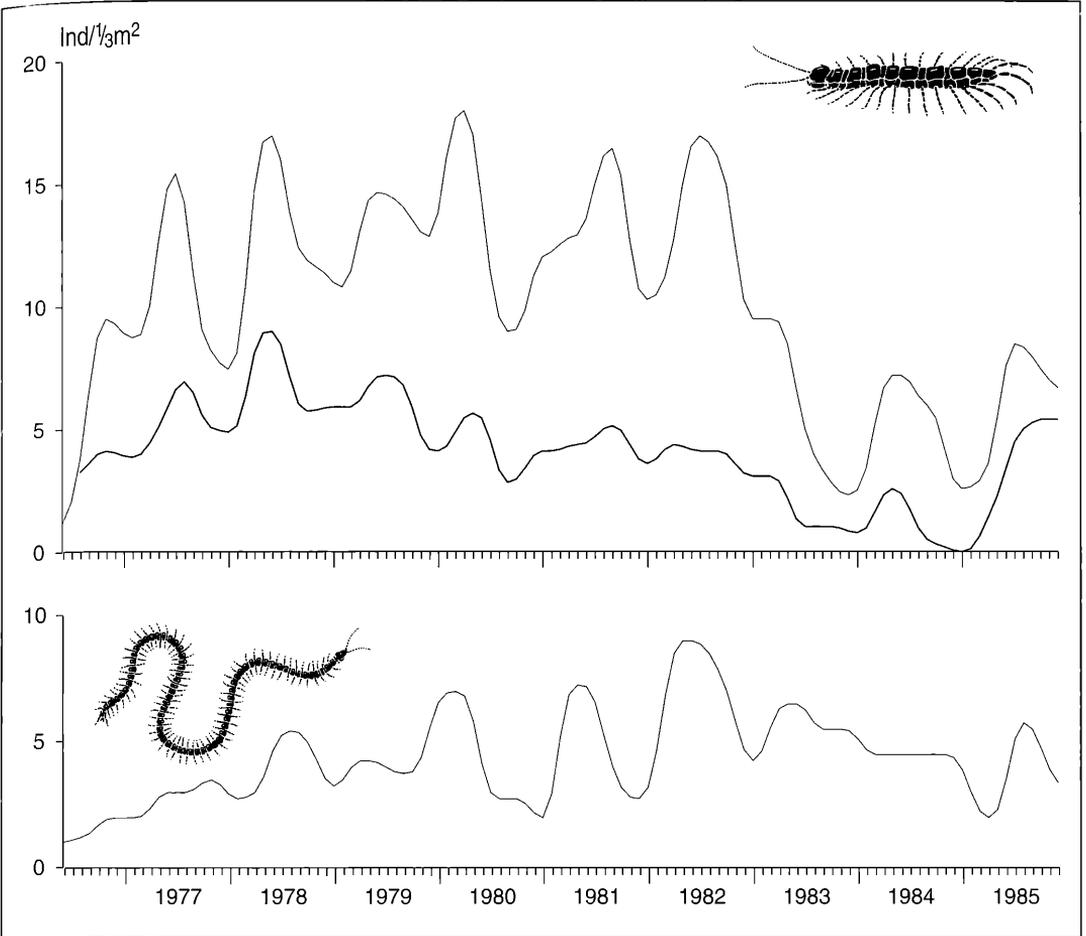


Abbildung 8. Häufigkeitsentwicklung der Lithobiomorpha (oben, dunkle Fläche: Adulte Lithobiomorpha) und der Geophilomorpha (unten), 1977-1985. Statistische Glättung mit "4253H-Filter"

häufigkeit im "kritischen" Jahr 1983 erkennen.

### 3.4.4 Einfluß von Klima und Streumenge auf die Abundanzdynamik der Chilopoden

Die Bestimmung der Streumengen in den Quadratproben der Handauslese und die seit 1979 erfolgte Messung von Temperatur und Niederschlag bieten die Möglichkeit, den Einfluß dieser Faktoren auf die langfristige Abundanzentwicklung der Chilopoden zu prüfen. Die Korrelationsberechnungen erstreckten sich auf die Variablen Bodentemperatur in 2 cm Tiefe, Bestandesniederschlag (Kronentrauf) sowie Streumenge in L-, F- und H-Schicht. Dabei wurden jeweils die Abweichungen vom Monatsmittelwert des gesamten Beobachtungszeitraums betrachtet, um die vor allem bei der Temperatur und der L-Streumenge ausgeprägte Jahresperiodik zu eliminieren.

Eine signifikante Korrelation mit der ebenfalls als Abweichung vom Monatsmittel berechneten Chilopodenabun-

danz besteht nur für die Temperatur ( $r=0,43$ ;  $p=0,0002$ ). Der niedrige Wert des Korrelationskoeffizienten weist darauf hin, daß es sich nur um einen lockeren Zusammenhang handelt. Weder die monatliche Niederschlagsmenge noch die Streumenge der Handausleseproben lassen eine lineare Beziehung zur jeweiligen Häufigkeit der Hundertfüßer erkennen, obwohl an anderen Standorten experimentelle Streuvermehrung – allerdings in anderen Größenordnungen – eine erhebliche Zunahme der Chilopodenabundanz bewirkt hat (FRÜND 1983a, POSER 1990).

Während die Temperatur als kontinuierlicher Einflußfaktor auf die Chilopodenpopulation wirkt, kommt der Niederschlagsmenge bzw. der Bodenfeuchtigkeit als Schwellenfaktor dennoch entscheidende Bedeutung zu. Dies zeigt sich während der außergewöhnlichen Trockenperiode des Jahres 1983 (BECK 1988), die mit einem Populationseinbruch der Lithobiomorpha einhergeht. Der Anteil der Chilopoden mit vernarbten Verlet-

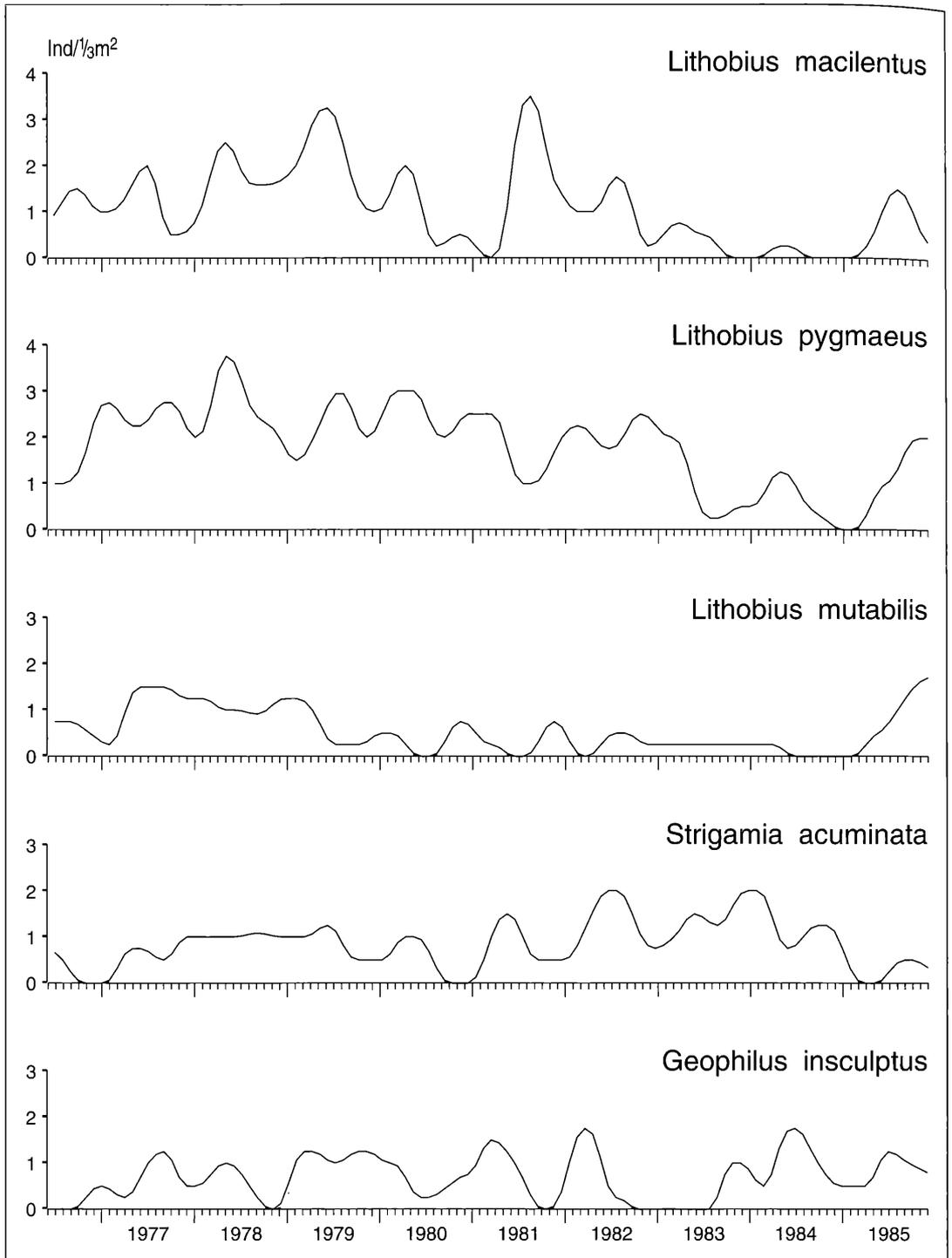


Abbildung 9. Abundanzdynamik bei den Adulten der 5 häufigsten Chilopodenarten 1977-1985. Statistische Glättung mit "4253H-Filter"

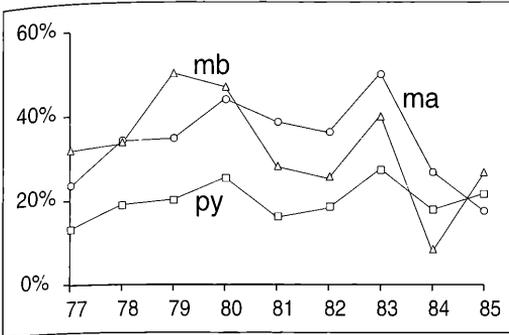


Abbildung 10. Narbenhäufigkeit bei den Adulten von 3 *Lithobius*-Arten 1977-1985 (Jahreswerte). Abkürzungen der Arten: ma = *Lithobius macilentus*, mb = *Lithobius mutabilis*, py = *Lithobius pygmaeus*

zungen steigt während dieser Zeit von 18 % im Jahr 1982 auf 24 % im Jahr 1983 an, was ein Hinweis auf intensiveres Umherlaufen und/oder stärkere Interferenzbelastung der Tiere aus Mangel an geeigneten Ruheplätzen sein kann (FRÜND im Druck). In diesem Zusammenhang ist auch beachtenswert, daß die von dem 1983er Populationsrückgang weniger betroffene H-Schicht auch der Streuhorizont mit der geringsten Narbenhäufigkeit unter den Chilopoden ist (s. Kap. 3.3). Es besteht eine auffallende Ähnlichkeit zwischen dem Abundanzverlauf der Enchyträen im Beobachtungszeitraum (RÖMBKE 1989) und dem der adulten Lithobiomorpha (vgl. Abb.7). Dabei bleibt zu prüfen, ob es sich um ein zufälliges Zusammentreffen, um die Auswirkung eines Räuber-Beute-Verhältnisses (vgl. FRÜND 1983a, POSER 1988) oder um die gemeinsame Wirkung eines dritten Faktors handelt.

#### 4. Schlußdiskussion

Fünf Arten stellen den Hauptanteil der Hundertfüßer im Boden des untersuchten Moderhumus-Buchenwaldes. Ihre ökologische Sonderung ist klar erkennbar: Die beiden in Lebenszyklus und Morphologie ähnlichen Geophilomorpha *Strigamia acuminata* und *Geophilus insculptus* besiedeln unterschiedliche Streuhorizonte. Bei den Lithobiomorpha ist ebenfalls eine gewisse Vertikalzonierung erkennbar, die vermutlich unterschiedliche Ansprüche an die Hohlraumstruktur des Aufenthaltsortes reflektiert (s. Kap. 3.3). Folglich kann auch horizontale Separation im Lückensystem eines Streuhorizonts angenommen werden. Eine größere räumliche Nähe scheint zwischen *Lithobius pygmaeus* und *L. macilentus* zu bestehen. Diese Arten unterscheiden sich stark in der Fängigkeit mit Bodenfallen und in der Narbenhäufigkeit, was nahelegt, daß bei ihnen biologisch bedeutsame Differenzen in der Lebensweise vorliegen.

Wie Tabelle 8 zeigt, ist die Abundanz der Chilopoden im Verlauf der 9 Beobachtungsjahre, verglichen mit ande-

Tabelle 8: Variationskoeffizienten der Jahresabundanz verschiedener (Boden-)Tiergruppen im Stadtwald Ettlingen

Tiergruppe	Vr(%)	Zeitraum	Autoren
Hymenopteren	23,9	1979-1985	KUSSMAUL & SCHMIDT 1987
Dipteren-Larven	31,3	1977-1985	HEYNEN 1988
Regenwürmer	23,9	1977-1982	RÖMBKE 1985
Enchyträen	16,3	1978-1985	RÖMBKE 1989
Pseudoskorpione	17,1	1977-1984	BRAUN & BECK 1986
Hundertfüßer	7,2	1977-1985	diese Arbeit

ren Tiergruppen, tatsächlich bemerkenswert stabil. Damit findet die eingangs zitierte Charakterisierung der Hundertfüßer als "Gleichgewichtsarten" eine empirische Bestätigung.

ALBERT hat 1983 dargelegt, daß die Variabilität in der Entwicklungsdauer der Tiere eine wesentliche Rolle für die Stabilisierung der Populationen spielt. Der hier in der langfristigen Beobachtung festgestellte Einfluß der Temperatur auf die Chilopodenabundanz verdeutlicht die vorhandenen "Entwicklungsreserven", die als Entwicklungsbeschleunigung, Förderung der Schlupfrate aus bereits abgelegten Eiern und verstärkte Eiablage wirksam werden können. Die Gesamtpopulation der Chilopoden wird anscheinend zusätzlich durch die Konkurrenz zwischen den Arten stabilisiert. Das zeigt sich im Ettlinger Stadtwald daran, daß die Jahrespopulationen der einzelnen Arten stärker schwanken als die der Hundertfüßer insgesamt (*L. macilentus*: Vr=11,5; *L. mutabilis*: Vr=5,1; *L. pygmaeus*: Vr=14,3; *S. acuminata*: Vr=20,2; *G. insculptus*: Vr=12,2).

Klimatische Extremsituationen wie 1983, in denen auf ein naßkaltes Frühjahr ein trocken-heißer Sommer folgte, führen auch zu einer Abnahme der Beutepopulationen (siehe z. B. BECK 1987). Die daraus resultierende Nahrungsverknappung führt in dem Regulationssystem der Hundertfüßer als Gleichgewichtsarten erst einmal zur Verlangsamung der Entwicklungszeiten und muß unmittelbar nicht als Populationsrückgang in Erscheinung treten. Austrocknung oder Überschwemmung der Tiere in Folge ungünstigen Klimas wirken sich dagegen wesentlich direkter auf ihre Sterblichkeit aus. Die Tatsache, daß der Populationsrückgang mit einem Anstieg der Narbenhäufigkeit einhergeht (v.a. bei den Lithobiomorpha) zeigt, daß aber auch hier die Beeinträchtigung der Tiere auf vielfältige Weise abläuft. Die Verschlechterung des Klimas ist dabei möglicherweise nur der Auslöser für eine Zunahme der Interferenz im Kampf um geeignete Aufenthaltsorte und einen Anstieg der Mobilität, bei dem auch das Risiko größer wird, Freßfeinden zum Opfer zu fallen.

## 5. Literatur

- ALBERT, A. M. (1982): Species spectrum and dispersion patterns of Chilopods in Solling habitats. – *Pedobiologia*, **23**: 337-347; Jena.
- ALBERT, A. M. (1983): Life cycle of Lithobiidae – with a discussion of the r- and K-selection theory. – *Oecologia* (Berl.), **56**: 272-279; Berlin-Heidelberg-New York.
- ANDERSSON, G. (1981): Taxonomical studies on the post-embryonic development in Swedish Lithobiomorpha (Chilopoda). – *Ent. scand. Suppl.*, **16**: 105-124; Kopenhagen.
- ANDERSSON, G. (1990): About the duration of the different stadia in the post-embryonic development of some lithobiomorph species. – In: MINELLI, A. (Hrsg.): Proc. 7th Intern. Congress of Myriapodology: 323-336; Leiden-New York-Kopenhagen-Köln (E.J.Brill).
- BECK, L. (1987): Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Bodenfauna eines Buchenwaldes. – *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, **60**: 19-28; Görlitz.
- BECK, L. (1988): Bestandes- und Bodenklima eines Buchenwaldes im nördlichen Schwarzwaldvorland. – *Carolinea*, **46**: 141-144; Karlsruhe.
- BECK, L. & MITTMANN, H.-W. (1982): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 2. Klima, Streuproduktion und Bodenstreu. – *Carolinea*, **40**: 141-144; Karlsruhe.
- BECK, L., DUMPERT, K., FRANKE, U., MITTMANN, H.-W., RÖMBKE, J. & SCHONBORN, W. (1988): Vergleichende Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. – *Jül. Spez.*, **439**: 548-701; Jülich.
- BRAUN, M. & BECK, L. (1986): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 9. Die Pseudoskorpione. – *Carolinea*, **44**: 139-148; Karlsruhe.
- BRONEWSKI, M. VON (1991): Die Chilopoden- und Diplopodenfauna des Burgholzgebietes in Solingen-Gräfrath. – *Jber. Nat. Ver. Wuppertal*, **44** (im Druck).
- 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; London.
- FRANKE, U., FRIEBE, B. & BECK, L. (1988): Methodisches zur Ermittlung der Siedlungsdichte von Bodentieren aus Quadratproben und Barberfallen. – *Pedobiologia*, **32**: 253-264; Jena.
- FRANKE, U. & BECK, L. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden 2. Streueintrag und Streuabbau. – *Verh. Ges. Ökol.*, **17**: 55-59; Göttingen.
- FRÜND, H. C. (1983a): Untersuchungen zur Koexistenz verschiedener Chilopodenarten im Waldboden. – 164 S.; Dissertation; Würzburg.
- FRÜND, H. C. (1983b): Postlarvale Entwicklungsstadien von *Lithobius mutabilis* L. KOCH 1862 (Chilopoda: Lithobiidae) – mit einem Schlüssel zu ihrer Erkennung. – *Zool.Anz.*, **211**: 81-94; Jena.
- FRÜND, H. C. (1987): Räumliche Verteilung und Koexistenz der Chilopoden in einem Buchen-Altbestand. – *Pedobiologia*, **30**: 19-29; Jena.
- FRÜND, H. C. (im Druck): On the occurrence and frequency of scars in Chilopoda. – In: MEYER, E. & THALER, K. (Hrsg.): Proc. 8th Intern. Congress of Myriapodology Innsbruck 1990.
- FUNKE, W. (1971): Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. – *Ecol. Stud.*, **2**: 81-93, Berlin-Heidelberg-New York (Springer).
- HEYNEN, C. (1988): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 11. Die Dipterenlarven. – *Carolinea*, **46**: 115-130; Karlsruhe.
- KUSSMAUL, K. & SCHMIDT, K. (1987): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 10. Die Hymenopteren. – *Carolinea*, **45**: 135-146; Karlsruhe.
- LOKSA, I. (1968): Quantitative Makrofauna-Untersuchungen in den Waldböden des Bükkgebirges (Ungarn). – *Ann. Univ. Sci. Budapest*, **9-10**: 265-289; Budapest.
- POSER, T. (1988): Chilopoden als Prädatoren in einem Laubwald. – *Pedobiologia*, **31**: 261-281; Jena.
- POSER, T. (1989): Aufteilung der Ressourcen innerhalb der Chilopodengemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes. (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 12) – *Verh. Ges. Ökol.*, **17**: 279-284; Göttingen.
- POSER, T. (1990): The influence of litter manipulation on the centipedes of a beech wood. – In: MINELLI, A. (Hrsg.): Proc. 7th Intern. Congress of Myriapodology: 235-245; Leiden-New York-Kopenhagen-Köln (E.J.Brill).
- RÖMBKE, J. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 6. Die Regenwürmer. – *Carolinea*, **43**: 93-104; Karlsruhe.
- RÖMBKE, J. (1989): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 12. Die Enchytraeen. – *Carolinea*, **47**: 55-92; Karlsruhe.
- SCHATZMANN, E. (1990): Weighting of habitat types for estimation of niche overlap - application to a collection of Swiss centipedes. – In: MINELLI, A. (Hrsg.): Proc. 7th Intern. Congress of Myriapodology: 299-310; Leiden-New York-Kopenhagen-Köln (E.J.Brill).
- SHEAR, W. A. & BONAMO, P. M. (1990): Fossil centipedes from the Devonian of New York State, U.S.A. – In: MINELLI, A. (Hrsg.): Proc. 7th Intern. Congress of Myriapodology: 89-96; Leiden-New York-Kopenhagen-Köln (E.J.Brill).
- VELLEMAN, P. F. & HOAGLIN, D. C. (1981): Applications, basics, and computing of exploratory data analysis. – Belmont, CA (Duxbury Press).
- WYTWER, J. (im Druck): Chilopoda communities of the pine forests of Poland. – In: MEYER, E. & THALER, K. (Hrsg.): Proc. 8th Intern. Congress of Myriapodology Innsbruck 1990.