

# ABHANDLUNGEN UND BERICHTE DES NATURKUNDEMUSEUMS GÖRLITZ

Band 60, Nummer 10

Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 60, 10: 1-116

Manuskriptannahme am 15. 5. 1986

ISSN 0373-7568

Erschienen am 4. 12. 1987

## Untersuchungen zur Bionomie von *Enantiulus nanus* (Latzel, 1884) und *Allajulus occultus* C. L. Koch, 1847 (Diplopoda, Julidae)<sup>1</sup>

Investigations in the bionomy of *Enantiulus nanus* (Latzel, 1884)  
and *Allajulus occultus* C. L. Koch, 1847 (Diplopoda, Julidae)

Von KARIN VOIGTLÄNDER

Mit 40 Abbildungen und 36 Tabellen

Inhalt	Seite
1. Einleitung .....	4
1.1. Zielstellung .....	4
1.2. Methoden und Abkürzungen .....	4
1.3. Untersuchungsflächen und Witterungsverlauf .....	5
1.3.1. Charakteristik der Untersuchungsflächen auf den Oberlausitzer Basaltbergen .....	5
1.3.2. Charakteristik der Untersuchungsfläche in Premnitz .....	7
1.3.3. Witterungsverlauf .....	7
2. Untersuchungen zu Brutbiologie, Entwicklung und Lebenszyklus von <i>Enantiulus nanus</i> und <i>Allajulus occultus</i> .....	8
2.1. Kopulationsgeschehen .....	8
2.1.1. Stand der Kenntnis .....	8
2.1.2. Material und Methode .....	8
2.1.3. Kopulationsgeschehen bei <i>Enantiulus nanus</i> .....	8
2.1.3.1. Verlauf .....	8
2.1.3.2. Kopulationsdauer .....	9
2.1.3.3. Paarungsbereitschaft und Störanfälligkeit im Kopulationsgeschehen .....	9
2.1.3.4. Kopulationsperiode .....	11
2.1.4. Kopulationsgeschehen bei <i>Allajulus occultus</i> .....	12

<sup>1</sup> Als Dissertation an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg eingereicht von K. VOIGTLÄNDER geb. STEINMETZGER.

	Seite
2.2. Eiablage .....	12
2.3. Postembryonale Entwicklung .....	13
2.3.1. Beschreibung der Stadien .....	13
2.3.1.1. Pupoid .....	13
2.3.1.2. Stadium I .....	15
2.3.1.3. Stadium II .....	16
2.3.1.4. Stadium III .....	17
2.3.1.5. Stadium IV .....	17
2.3.1.6. Prämaturo- und Adultstadien .....	18
2.3.2. Stadiencharakterisierung von <i>Enantiulus nanus</i> und <i>Allajulus occultus</i> ....	24
2.3.2.1. Grundlagen der postembryonalen Entwicklung .....	24
2.3.2.2. Bezeichnung der Stadien .....	24
2.3.2.3. Methoden der Stadienerkennung .....	25
2.3.2.4. Angewandte Methode zur Stadienerkennung bei <i>Enantiulus nanus</i> und <i>Allajulus occultus</i> .....	26
2.3.2.5. Stadiale Entwicklung der Arten .....	26
2.3.2.6. Eignung der Längenmaße zur Stadienerkennung .....	32
2.3.2.7. Stadiengliederung nach dem Ocellenzuwachs .....	32
2.3.3. Größenwachstum von <i>Enantiulus nanus</i> und <i>Allajulus occultus</i> .....	34
2.3.3.1. Material und Methode .....	34
2.3.3.2. Ergebnisse der Wachstumsanalyse .....	35
2.4. Lebenszyklen von <i>Enantiulus nanus</i> und <i>Allajulus occultus</i> .....	37
2.4.1. Entwicklungsablauf in der Zucht .....	37
2.4.2. Vergleich der Ergebnisse der Labor- und Freilandbeobachtungen .....	41
2.4.2.1. Häutungsaktivität .....	41
2.4.2.2. Jugendentwicklung und Auftreten des Sexualdimorphismus .....	43
2.4.2.3. Reifestadium und Fortpflanzung .....	43
2.4.2.4. Altersaufbau der Freilandpopulationen und Lebenszyklus der Arten .....	47
2.5. Haltung im Labor .....	49
3. Beobachtungen zu Ökologie und Biogeographie der Arten .....	53
3.1. Verbreitung und Habitatstruktur .....	53
3.2. Siedlungsdichte der Populationen .....	55
3.3. Lokomotorische Aktivität .....	57
3.3.1. Horizontalwanderungen .....	57
3.3.2. Vertikalwanderungen .....	59
3.3.3. Jahreszeitliche Aktivität .....	60
3.3.4. Aktivität von <i>Enantiulus nanus</i> im Tagesverlauf .....	60
3.4. Präferenzverhalten gegenüber physikalischen und trophischen Faktoren ....	61

	Seite
3.4.1. Feuchtigkeit .....	61
3.4.2. Temperatur .....	64
3.4.3. Nahrung .....	64
3.4.4. Einfluß physikalischer und trophischer Faktoren auf die Habitatwahl .....	68
4. Zusammenfassung .....	68
Summary .....	70
Literatur .....	72
Anlage (Tabellen) .....	78

## 1. Einleitung

### 1.1. Zielstellung

Die Diplopoden stellen in der deutschen Fauna mit etwa 160 Arten die größte der vier Myriapoden-Klassen dar. Taxonomisch-faunistisch können sie in diesem Raum als gut bearbeitet gelten. Ökologischen Fragestellungen wurde jedoch bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Dies ist um so erstaunlicher, als die Diplopoden, insbesondere die Glomeriden und Juliden, eine wichtige Rolle bei der Zersetzung des Bestandsabfalles und der Erhaltung der Bodenfruchtbarkeit spielen. In geeigneten Böden können sie die Tätigkeit der Lumbriciden wesentlich unterstützen bzw. bei deren Fehlen ersetzen. Die wenig ortsbeweglichen Diplopoden stellen außerdem nicht selten gute Indikatoren für bestimmte Bodeneigenschaften dar und können Hinweise auf den historisch-zoogeographischen Charakter von Landschaftsgebieten geben. Die Nutzung solcher Qualitäten ist jedoch weitgehend abhängig vom Grad der Kenntnis des autökologischen Verhaltens, der Bionomie und Phänologie jeder einzelnen Art. Daß der Wissensstand noch sehr unbefriedigend ist, beweist die Tatsache, daß von den mitteleuropäischen Arten der Juliden bislang nur 10 in Hinblick auf ihren Lebenszyklus näher untersucht sind.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit sollte es daher sein, einen Beitrag zur Schließung der Kenntnislücken auf diesem Gebiet zu leisten. Es wurden zwei Arten der Julidae, vorrangig *Enantiulus nanus* (Latzel, 1884) und vergleichend *Allajulus occultus* C. L. Koch, 1847, über mehrere Jahre untersucht. Die Auswahl fiel auf diese Arten, da für beide hohe Individuendichten an erreichbaren Lokalitäten als Voraussetzung für die Untersuchungen gegeben waren. Auch liegen für verwandte Arten bereits Ergebnisse vor, so daß sich gute Vergleichsmöglichkeiten bieten. Der Schwerpunkt der Arbeit liegt auf der Erfassung der postembryonalen Entwicklung von *E. nanus* und *A. occultus*. In diesem Zusammenhang wird angestrebt, den Lebenszyklus, d. h. Fragen zur Brutbiologie, zur Jugendentwicklung, zum Erreichen der Geschlechtsreife und zur Lebensdauer aufzuklären. Hierbei bereitet das Erkennen der (Häutungs-) Stadien von Frischfängen bedeutende Schwierigkeiten. Verschiedene Zuordnungsverfahren werden dargelegt und ihre Eignung für die beiden Arten diskutiert. Beobachtungen zur Ökologie, Laborversuche zum Präferenzverhalten gegenüber Temperatur, Feuchte und Nahrung sowie morphologische Untersuchungen ergänzen das Bild.

Insgesamt sollte auf der Basis der Lebenszyklen eine möglichst umfassende Einschätzung beider Arten erreicht werden.

### 1.2. Methoden und Abkürzungen

Beide Arten wurden sowohl im Freiland als auch im Labor untersucht.

Die Freilanduntersuchungen fanden für *E. nanus* in den Jahren 1980 (vororientierend) bis 1984 auf dem Hutberg, Rotstein, Spitzberg und Eisenberg, für *A. occultus* von 1982 bis 1984 an der Untersuchungsfläche in Premnitz und auf dem Eisenberg statt. Dazu wurden möglichst monatlich mehrere Probeflächen von  $25 \times 25$  cm per Hand abgesammelt.

Ab 1982 kamen alle Individuen, unabhängig vom bereits erreichten Alter, in Haltungsgefäße in das Labor, so daß ihre Entwicklung weiterverfolgt werden konnte. Die Methodik der Laborhaltung wird in Abschnitt 2.5. dargelegt.

Die übrigen, je nach Aufgabenstellung verschiedenen Arbeitsmethoden werden in den entsprechenden Kapiteln erläutert.

Für beide Arten fanden jeweils an einem Standort über ein Jahr Bodeneinsatzfallen Anwendung.

**Abkürzungen und Bezeichnungen.** Als „Labortiere“ werden solche bezeichnet, die im Freiland gesammelt und im Labor gehalten wurden. Unter „Zuchttieren“ sind diejenigen zu verstehen, die im Labor aus dort abgelegten Eiern geschlüpft sind.

Juvenile und prämatüre Individuen werden voneinander unterschieden. Erstere besitzen keine Sexualmerkmale, wohingegen bei letzteren eine Geschlechtertrennung möglich ist.

Es werden folgende Abkürzungen verwendet:

UF	Untersuchungsfläche
PF	Probefläche
HB	Hutberg bei Schönau-Berzdorf, Kreis Görlitz
RS	Rotstein bei Sohland a. R., Kreis Görlitz
SB	Spitzberg bei Deutsch-Paulsdorf, Kreis Görlitz
EB	Eisenberg bei Guttau, Kreis Bautzen
P	Premnitz, Kreis Rathenow
OL	Oberlausitz
Wdp	Wehrdrüsenpaar bzw. -paare
j	juvenil (ohne Sexualdimorphismus)
p	prämaturo (mit Sexualdimorphismus)
a	adult
n	Individuenzahl
SD	Standardabweichung

Abkürzungen der Gattungsnamen:

A.	<i>Allajulus</i>	O.	<i>Ommatoiulus</i>
B.	<i>Blaniulus</i>	Oph.	<i>Ophyiulus</i>
E.	<i>Enantiulus</i>	P.	<i>Pachybolus</i>
J.	<i>Julus</i>	Pol.	<i>Polydesmus</i>
L.	<i>Leptoiulus</i>	Rh.	<i>Rhinoecricus</i>
M.	<i>Megaphyllum</i>	T.	<i>Tachypodoiulus</i>
N.	<i>Narceus</i>	Th.	<i>Thalassiosobates</i>

### 1.3. Untersuchungsflächen und Witterungsverlauf

#### 1.3.1. Charakteristik der Untersuchungsflächen auf den Oberlausitzer Basaltbergen

Basaltkuppen sind ein typisches Landschaftselement der Oberlausitz. Sie entstanden im Zuge der Heraushebung des Erzgebirges im Tertiär als vulkanische Quellkuppen. Randlich werden sie vom charakteristischen Grundgestein der OL, dem Oberlausitzer Granodiorit bzw. Rumburger Granit (im Raum zwischen Ostritz und Zittau), umgeben.

Die Böden sind Ranker bis Braunerden mit reichlicher Humusaufgabe. Die pH-Werte schwanken zwischen neutraler bis schwach saurer Reaktion (ADAM 1960). Großklimatisch liegt das Gebiet in der Übergangszone von westlichem maritimen Klima einerseits und kontinentalem Klima andererseits (48 % thermische Kontinentalität). Für die Wahl der UF waren zwei Gesichtspunkte ausschlaggebend: *E. nanus* bzw. *A. occultus* sollten in genügend hoher Dichte vorhanden und die UF ohne größeren Aufwand erreichbar sein. Beide Voraussetzungen erfüllten die OL Basaltberge.

**Hutberg** bei Schönau-Berzdorf, Kreis Görlitz, 310 m über NN. Lage der UF: Im Gipfelbereich unter Hasel am Rande des Halbtrockenrasens, der auf der südlichen Seite von Bäumen (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*), auf der nördlichen von einem Gebüschgürtel (*Prunus spinosa*, *Rosa canina*, *Cornus sanguinea* u. a.) umgeben wird.

**Rotstein** (NSG) bei Sohland a. R., Kreis Görlitz, 455 m über NN. Die UF liegt im Gipfelbereich des eigentlichen Rotsteins in einem Schlehen-Wildrosengebüsch unter Erle.

**Spitzberg** bei Deutsch-Paulsdorf, Kreis Görlitz, 366 m über NN. Lage der UF: Im Gipfelbereich unter Hasel am Rande des Halbtrockenrasens, der vom Baumbestand umgeben wird.

**Eisenberg** (NSG) bei Guttau, Kreis Bautzen, 163 m über NN. Lage der UF 1: Auf dem nördlichen „Gipfel“ unter Schlehen, einerseits von Halbtrockenrasen, andererseits von einem Hainbuchenbestand begrenzt. Der Halbtrockenrasen stößt an eine Ruderalfläche. An dieser UF wurde nur *A. occultus* untersucht. Lage der UF 2: Auf dem eigentlichen (südlichen) „Gipfel“-Plateau des Eisenberges (ca. 100 × 30 m). In dem das Plateau einnehmenden Halbtrockenrasen sind vereinzelt Rosen-, Schlehen- und Weißdornbüsche eingestreut, unter denen

sich *E. nanus*, für die die Untersuchungen an dieser UF des EB durchgeführt wurden, hauptsächlich konzentriert. Randlich grenzen Baum- und Strauchbestände an.

Um die abiotischen Standortfaktoren repräsentativ zu bewerten, hätten umfangreiche Messserien durchgeführt werden müssen. Geeigneter erschien es daher, die Einschätzung mit Hilfe der Pflanzenarten vorzunehmen.

Die Vegetationsaufnahmen (Tab. 1) wurden nur in den für die Untersuchungen relevanten oberen Hangbereichen der vier Basaltkuppen durchgeführt.

Die Oberlausitzer Berge zeichnen sich durch den Besitz übereinstimmender Pflanzengesellschaften aus. Typisch ist der relativ offene und trockene obere Hangbereich, umgeben von einem frischeren Gebüsch- bzw. Laubwaldgürtel. Er wird beherrscht von „Halbtrockenrasen-Pflanzen“ und Arten wärmeliebender Gebüschgesellschaften mit Feuchtwerten von 2 bis 5 nach ELLENBERG (1979) (Trocknis- bis Frischezeiger), wie beispielsweise *Potentilla argentea*, *Filago arvensis*, *Lychnis viscaria*, *Pimpinella saxifraga*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Clinopodium vulgare*, *Trifolium medium*, *Rhamnus cathartica*, *Chaerophyllum temulum*, *Rumex acetosella*, *Malva alcea*. Der Einfluß des kalkhaltigen Untergrundgesteins spiegelt sich im Vorkommen sehr vieler basophiler Pflanzenarten mit Zeigerwerten von 6 bis 8 wider (*Trifolium alpestre*, *Geranium columbinum*, *Plantago media*, *Linaria vulgaris*, *Vicia sepium*, *Verbascum nigrum*, *Brachypodium pinnatum*).

Infolge seiner isolierten nördlicheren Lage nimmt der Eisenberg (UF 2) eine gewisse Sonderstellung ein. Er ist stärker wärmegetönt als die anderen Basaltberge und weist einen höheren Kontinentalitätsgrad auf. Für den Eisenberg charakteristische Pflanzenarten sind z. B. *Helianthemum nummularium* (einziges Vorkommen in der OL), *Campanula persicifolia*, *Brachypodium pinnatum*, *Silene nutans*, *Peucedanum oreoselinum*, *Phleum phleoides*.

Die UF 1 am Eisenberg ist von der angrenzenden Ruderalfläche beeinflusst. Aus dieser dringen eine Reihe von Pflanzenarten ein, die als Stickstoffzeiger bekannt sind (z. B. *Chamomilla suaveolens*, *Cirsium arvense*, *Taraxacum officinale*). Die typischen „Halbtrockenrasen-Pflanzen“ sind jedoch noch nicht verdrängt. Der durchschnittliche Stickstoffzeigerwert der Arten dieser UF weist daher eine sehr hohe Streuung auf (Tab. 2). Die für die anderen Basaltkuppen charakteristischen Laubwaldarten fehlen dem Eisenberg weitgehend.

Der Hutberg dagegen weist besonders viele solcher Arten auf (z. B. *Campanula trachelium*, *Cerastium holosteoides*, *Euonymus europaeus*, *Lamium maculatum*, *Corylus avellana*, *Geum urbanum*, *Mercurialis perennis* sowie im Baumbestand *Fraxinus excelsior* und *Quercus robur*). Die Entwicklung der heutigen Pflanzengesellschaften der Oberlausitzer Basaltberge aus ehemaligem Laubwald (Querceto-Carpinetum) ist hier noch sehr gut nachweisbar. Die einst auf den Bergen stattgefundene Überhutung zeigt unter anderem das Auftreten von *Corylus avellana* an allen UF an.

Im Unterschied zu Hutberg und Eisenberg wird der Halbtrockenrasen des oberen Hangbereiches von Rotstein und Spitzberg von anstehendem Basalt unterbrochen.

Nach den durchschnittlichen Zeigerwerten (berechnet nach ELLENBERG 1979) der Pflanzenarten (Tab. 2) wären die Standortparameter aller UF mehr oder weniger gleich. Der obere Hangbereich zeichnet sich durch das Vorkommen von Halblicht-Pflanzen, die meist bei vollem Licht, aber auch im Schatten auftreten können, aus (L = 7, bei einem Bewertungsmaßstab bis 9). Nach den durchschnittlichen Temperatur- und Feuchtezahlen zeigen die Pflanzenarten mäßige Wärme (T = 5, bei 9 Stufen) sowie trockene bis frische Verhältnisse (F = 4, bei 12 Bewertungsstufen) an. Alle UF weisen durchschnittliche Reaktionszahlen von 5 bis 7 bei 9 Möglichkeiten auf, d. h., es treten Pflanzen auf, die als Mäfigsäurezeiger bis Schwachsäure- und Schwachbasenzeiger bezeichnet werden können. Der Stickstoffreichtum der Standorte ist mäßig (N = 5, bei 9 Stufen). Die UF 2 am Eisenberg ist sogar als stickstoffarm (N = 3) zu bezeichnen. Nach dem durchschnittlichen Kontinentalitätsgrad (K = 4, bei einem Bewertungsmaßstab bis 9) kommen in der Hauptsache Pflanzen mit Schwergewicht in Mitteleuropa vor, die nach Osten übergreifen.

Die durchschnittlichen Zeigerwerte der Pflanzenarten sind jedoch infolge teilweise sehr hoher Streuungen nur bedingt zur Charakterisierung der UF geeignet. Unterschiede, wie sie oben dargelegt wurden, kommen darin kaum zu Tage, da sich in den Mittelwerten die teils nach beiden Seiten extremen Zeigerwerte kompensieren. Besonders auffällig ist dies am N-Wert der UF 1 am Eisenberg.

### 1.2.3. Charakteristik der Untersuchungsfläche in Premnitz

Die Ortschaft Premnitz befindet sich 10 km südlich Rathenow und 20 km nordwestlich Brandenburg. Der Ort liegt im Gebiet der unteren Havelniederung, deren Talsandflächen ihre Entstehung den Schmelzwässern des Brandenburger Stadiums der Weichsel-Vereisung und deren Rückzugsphasen verdanken.

Die UF befindet sich am Fuße eines flachwelligen Grundmoränenzuges in einem Gartengrundstück, im Bereich des Bestandsabfalles eines Haselnußbusches. Die bodenbedeckende Vegetation ist ausgesprochen spärlich. Sie besteht in der Hauptsache aus einer Mooschicht, vereinzelt Grasbüscheln der angrenzenden Rasenfläche, wenigen von dort eingewanderten *Bellis perennis* (Gartenform), spärlich *Aegopodium podagraria* und einigen Jungpflanzen einer Gartenform von *Campanula persicifolia*. Die Ausbreitung von *A. occultus* wird durch die die UF umgebende Bepflanzung (*Berberis*, *Picea*), deren Bestandsabfall keine geeignete Nahrungsgrundlage des Diplopoden darstellt, eingeschränkt bzw. durch steinerne Begrenzungen verhindert.

Die UF ist grundwasserfern und trocknet infolge des sandigen Untergrundes nach Niederschlägen sehr schnell und in den Sommermonaten auch ziemlich stark aus.

### 1.3.3. Witterungsverlauf

Die folgenden Angaben für die Untersuchungsjahre 1981 bis 1984 entstammen dem Monatlichen Witterungsbericht für das Gebiet der DDR, herausgegeben vom Meteorologischen Dienst der DDR. Die Monatsmittel der Lufttemperaturen sowie deren Abweichungen vom langjährigen Normalwert enthält Tab. 3.

Das Jahr 1981 war temperaturnormal, niederschlagsreich und etwas sonnenscheinarm. Folgende Witterungsereignisse sind bemerkenswert:

- ein regenreicher und zu warmer März
- ein April mit extrem unterschiedlichen Witterungsabschnitten, in denen es bis zum 15. unter Hochdruckeinfluß sehr warm und ab 16. bei Zufuhr kalter Polarluft zu kalt war und es täglich zu Frost kam
- gebietsweise (u. a. in der Lausitz) regenreiche Sommermonate
- ein schneereicher und kalter Dezember.

Das Jahr 1982 war wesentlich zu warm, zu niederschlagsarm und sonnenscheinreich, so daß es zu den drei trockensten Jahren dieses Jahrhunderts gehört. Der Zeitabschnitt Juli bis Dezember zählt besonders im Südteil der DDR zu den wärmsten und niederschlagsärmsten vergleichbaren Zeitabschnitten der letzten Jahrzehnte.

Das Jahr 1983 war ebenfalls zu warm, meist jedoch niederschlags- und sonnenscheinnormal. Als bemerkenswerte Ereignisse sind zu nennen:

- fünf aufeinanderfolgende zu warme und gebietsweise zu trockene Monate (Juni bis Oktober)
- der Januar und besonders der Juli waren erheblich zu warm.

Das letzte Untersuchungsjahr 1984 war geringfügig zu kalt und meist niederschlagsnormal. Der Juni und Juli gehörten jeweils zu den kältesten dieses Jahrhunderts. Der Juni und die ebenfalls zu kalten Monate Mai und September waren gleichzeitig zu naß, der Juli etwas zu trocken.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dozent Dr. W. DUNGER, der mir in wertvollen Diskussionen viele Anregungen, kritische Hinweise und Ratschläge zu der vorliegenden Arbeit gab. Herrn Dr. B. SEIFERT danke ich für die Beratung in statistischen Fragen, Frau P. GEBAUER für die Anfertigung der Vegetationsaufnahmen.

## 2. Untersuchungen zu Brutbiologie, Entwicklung und Lebenszyklus von *Enantiulus nanus* und *Allajulus occultus*

### 2.1. Kopulationsgeschehen

#### 2.1.1. Stand der Kenntnis

Dem Fortpflanzungsverhalten der Diplopoden war lange Zeit wenig Aufmerksamkeit gewidmet worden. Die Chilopoden wurden weitaus besser untersucht. Erst die Arbeiten über die komplizierte Spermatophorenübertragung bei dem systematisch isoliert stehenden Pselaphognathen *Polyxenus lagurus* (SCHÖMANN 1954) wiesen auf die auch bei den Diplopoden zu erwartenden unterschiedlichen Verhaltensmuster hin. Die größte Bedeutung kommt wohl in diesem Zusammenhang den Arbeiten HAACKERs zu, der an einer ganzen Reihe verschiedener Diplopoden-Arten jeweils typische Verhaltensweisen feststellte (HAACKER 1964, 1968 a bis c, 1969 a bis c, 1970 a, 1971; HAACKER und FUCHS 1970). Seine Untersuchungen und die anderen Autoren (z. B. GERHARDT 1939, SAUDRAY 1952, MAURIES 1969, AOUTI 1978) beweisen, daß sowohl das Verhalten vor und nach der Kopulation als auch die Spermaübertragung selbst auf sehr unterschiedliche Weise vor sich geht. In der Familie Julidae scheint jedoch das Kopulationsverhalten weitgehend einheitlich zu sein. Hieraus konnten Erwartungen für die zu prüfenden Arten *E. nanus* und *A. occultus* abgeleitet werden. Spezielle Beobachtungen sind für diese Arten bisher nicht bekannt.

#### 2.1.2. Material und Methode

*E. nanus*. In der zu erwartenden Paarungszeit März bis Juni wurden 1983/84 insgesamt 65 Kopulationstests mit 46 Weibchen und 35 Männchen verschiedener Stadien durchgeführt. Jeder Test verlief grundsätzlich so, daß jeweils 1 Weibchen mit 1 bis 4 Männchen in verschiedenen Kombinationen (Tab. 4) in eine mit feuchtem Filterpapier ausgelegte Petrischale gesetzt und über zwei Stunden bei Tageslicht und Zimmertemperatur beobachtet wurde. Bei dieser Versuchsanordnung hätten bei Ausschöpfung aller Möglichkeiten 101 Kopulationen stattfinden können.

Für die überwiegende Anzahl der Tests kam Tiermaterial aus frischen Aufsammlungen zur Anwendung.

Ob Kopulationsbereitschaft auch außerhalb der oben genannten Jahreszeit gegeben ist, sollten weitere Tests, im Zeitraum von Juli 1983 bis Februar 1984 (monatlich 10 einzelne Weibchen mit 2 bis 3 Männchen) ergeben. Alle diese Versuche verliefen mit negativem Erfolg.

*A. occultus*. Mit dieser Art wurden in der zu erwartenden Hauptkopulationsperiode in den Jahren 1983/84 während der Monate April 12 Tests, Mai 6 Tests und Juni 4 Tests durchgeführt. Hierfür wurden 25 Weibchen (1 bis 2 pro Versuch) und 16 Männchen (jeweils 1 bis 2) bei ansonsten gleicher Versuchsanordnung eingesetzt. Hätte jedes Weibchen mit jedem Männchen kopuliert, wären theoretisch 40 Paarungen möglich gewesen (Tab. 6).

#### 2.1.3. Kopulationsgeschehen bei *Enantiulus nanus*

##### 2.1.3.1. Verlauf

Nach der Eingewöhnung (die Tiere bewegen sich nach ca. 5 bis 15 Min. merklich ruhiger) schließt sich im positiven Fall die auf beiden Seiten „passive Partnersuche“ an. Begegnungen zwischen den Tieren sind dabei augenscheinlich zufällig. Erst die Kontaktaufnahme mit den Fühlern löst beim Männchen Paarungsbereitschaft aus. Olfaktorische Reize haben wohl nur auf sehr kurze Entfernung oder bei Berührung (chemotaktische Sinnesorgane) Bedeutung, wie HAACKER und FUCHS (1970) bei *A. punctatus* durch Antennenamputation nachwiesen.

Das Männchen von *E. nanus* zeigt wie erwartet keinerlei Balzverhalten. Unmittelbar im Anschluß an die Kontaktaufnahme nähert es sich dem Weibchen vom Analende her und kriecht über dessen Rücken entlang zum Kopf. Die Haftung des Männchens auf dem glatten

Rücken des Weibchens wird durch Anschwellen der Sohlenpolster an Postfemur und Tibia erreicht. Diese Sohlenpolster reagieren beim Kriechen auf anderen glatten Flächen nicht in gleicher Weise. Sie werden offensichtlich nervös gesteuert (HAACKER und FUCHS 1970). Es kann auch vorkommen, daß ein Männchen sich in der Angriffsrichtung irrt, d. h., es läuft vom Kopf des Weibchens her auf, „merkt“ jedoch seinen Fehler erst nach erfolglosem Zugriffsversuch an dessen Körperende. Daraufhin wird sofort die Laufrichtung korrigiert und das typische Paarungsverhalten setzt ein. Ist der Kopf des Weibchens erreicht, nehmen die Tiere die für die Juliden charakteristische Bauch-an-Bauch-Stellung ein, indem das Männchen mit dem zu Haken umgebildeten 1. Beinpaar in die Mundöffnung des Weibchens greift und es so arretiert. SCHUBART (1934) nimmt an, daß sich die Weibchen aktiv an den Häkchen festbeißen. Für *A. punctatus* ist das Gegenteil bewiesen. Die Inaktivität der Weibchen von *E. nanus* während des gesamten Paarungsvorganges bzw. die oftmals beobachtete nur gewaltsam durch das Männchen herbeigeführte Kopulationsstellung dürfte die Annahme SCHUBARTs auch für die hier untersuchte Art widerlegen.

Nach erfolgtem Zugriff des Männchens beschreiben HAACKER und FUCHS für *A. punctatus* bei mangelnder Paarungsbereitschaft des Weibchens ein „Schwenken“ des männlichen Vorderkörpers und damit Drehung des weiblichen Kopfes, was offensichtlich zur Stimulierung des Weibchens dient. Eben dieses Verhalten bestätigt sich auch bei *E. nanus*.

Der genaue Vorgang der Gonopodeninsertion und Spermaübertragung ist von den genannten Autoren durch mikroskopische Untersuchungen an verschiedenen fixierten Kopulationsphasen aufgeklärt worden.

Von mehreren Diplopoden-Arten – z. B. *A. punctatus* (HAACKER und FUCHS 1970), *M. projectum* (eigene Beobachtungen), *Chordeuma silvestre* (z. B. DUNGER und STEINMETZGER 1981) – ist bekannt, daß auch Störungen im Paarungsverhalten der Männchen auftreten können. Die Tiere versuchten mit adulten oder prämaternen Männchen zu kopulieren. Um dies für *E. nanus* zu prüfen, wurden in 26 Petrischalen zu je einem Weibchen mehrere Männchen bzw. auch prämatere beigegeben. Ein Fehlverhalten konnte jedoch in keinem Fall beobachtet werden.

### 2.1.3.2. Kopulationsdauer

Die Kopulationsdauer schwankt unter den Diplopoden von nur wenige Minuten bis zu mehreren Stunden. Einige Beispiele sollen dies verdeutlichen:

<i>Pol. complanatus</i>	(VERHOEFF 1298)	48 h
<i>Pol. angustus</i>	(SCHUBART 1934)	10 bis 15 h (max. 30 h)
<i>B. lorifer</i>	(MAURIES 1969)	ca. 10, max. 19 min.
<i>Oph. pilosus</i>	(MÜLLER, H. L. H. 1924)	5 bis 10 min.
<i>O. sabulosus</i>	(HALKKA 1958)	(5) bis 25 bis 35 bis (135) min.
<i>M. projectum</i>	(eigene Beob.)	über 12 h
<i>A. punctatus</i>	(HAACKER und FUCHS 1970)	2 bis 8 bis (20) min.
<i>A. occultus</i>	(eigene Beob.)	4 bis 6 min.
<i>E. nanus</i>	(eigene Beob.)	5 bis 6 (max. 10) min.
<i>J. sandinavius</i>	(HAACKER 1969 c)	3 bis 10 min.
<i>Rh. padbergi</i>	(HAACKER 1970 a)	2 bis 4 min.

FABRE (1855), der als erster den Paarungsvorgang bei Juliden beschreibt, gibt für diese allgemein 5 bis 15 min. an. Nach den neueren Untersuchungen können Kopulationszeiten von nur wenigen Minuten für die überwiegende Mehrzahl der Julida, eventuell sogar der Juliformia, angenommen werden.

### 2.1.3.3. Paarungsbereitschaft und Störanfälligkeit im Kopulationsgeschehen

*E. nanus* zeigt in den Labortests mit nur 17 Kopulationen bei 101 theoretischen Möglichkeiten äußerst geringe Paarungsfreudigkeit. Es kopulierten nur 13 Männchen, vorwiegend solche im Stadium VIII. Die Paarungsbereitschaft (Tab. 5) der Männchen dieses Stadiums ist signifikant größer als die der Männchen älterer Stadien (mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1%; Test nach WEBER 1957, S. 206). Das Alter der Weibchen sowie deren

Gravidität spielen keine Rolle; hierdurch bedingte Unterschiede sind nicht signifikant. Auch die Größe der Weibchen bzw. Männchen beeinflusst die Partnerwahl nicht, so daß es durchaus vorkommen kann, daß ein kleines Männchen des Stadiums VIII mit einem „Riesenweibchen“, beispielsweise des Stadiums XII (Test 32), erfolgreich, wenn auch unter größeren Anstrengungen bei der Herbeiführung der Paarungsstellung, kopulieren kann.

Auffallend ist, daß in den durchgeführten Tests ausschließlich Männchen von *E. nanus* aus dem Freiland Kopulationsbereitschaft zeigten. Bei den im Labor über den Winter gehaltenen Weibchen ist die Eibildung unterdrückt. Es liegt die Vermutung nahe, daß auch die Spermienproduktion der Männchen durch die Laborhaltung gestört wird und demzufolge keine Fortpflanzungsaktivitäten ausgelöst werden.

Männchen sind eindeutig zu mehrmaligen Kopulationen befähigt (Test 53, 57, 61, 64; Test 60 und 63; Test 52 und 56). Davon wurden zwei Männchen bereits nach wenigen Stunden erneut in Kopula angetroffen.

Den Weibchen wird im allgemeinen Passivität beim Kopulationsgeschehen zugeschrieben. Die durchgeführten Versuche liefern dazu keine eindeutigen Ergebnisse. Sie deuten jedoch zumindest auf die Möglichkeit hin, daß die Weibchen sehr wohl aktiv an der Paarung beteiligt sind, wenn auch in negativer Weise. Für diese Hypothese spricht, daß bereits einmal verpaarte Weibchen (Test 9 und 33, Test 60, Test 66) bzw. solche mit (im Labor) erfolgter Eiablage (Test 18 und 21) erhöhte Abwehrreaktion zeigten und sich den Zugriffsversuchen der Männchen mit Erfolg widersetzen. Gravidität oder Nichtgravidität spielte dabei keine Rolle. Es gab aber auch (im Labor) noch nicht verpaarte Weibchen (Test 22, 23, 27 und 34), die sich der Kopulation entzogen. Sie entstammten kurz vor dem Testtermin erfolgten Aufsammlungen, so daß sie bereits im Freiland kopuliert bzw. ihre Eier abgelegt haben könnten. Gegen die Hypothese spricht, daß es ein Weibchen gab, das mehrmals kopulierte. Wiederholungen scheinen demnach möglich, wenn auch selten zu sein. Außerdem zeigten auch im Labor überwinterte, isoliert gehaltene Weibchen Abwehrverhalten (Test 49 und 50).

Die Ursachen der unterschiedlichen Paarungsbereitschaft der Weibchen sind aus den vorliegenden Erfahrungen nicht eindeutig abzuleiten. Die sichere Klärung des Problems der Verweigerung einer Zweitkopulation durch das Weibchen wäre eine Antwort auf die oft gestellte, aber nie sicher beantwortete Frage, ob wiederholte Paarungen für eine erfolgreiche Eiablage erforderlich sind. Beispielsweise nimmt HALKKA (1958) nach der Beobachtung einer nur eine Stunde vor der Eiablage erfolgten Kopulation bei *O. sabulosus* an, daß frische Spermien, eventuell auch von Männchen der heranwachsenden Generation, für die Fertilität der Eier notwendig sind.

**Lichteinfluß.** In der älteren Literatur herrschen unterschiedliche Meinungen über den Einfluß des Lichtes auf das Paarungsverhalten der Diplopoden. FABRE (1855) wollte die Begattung bei Juliden durch Lichteinfluß induziert haben. Vom RATH (1890) hielt das Licht für störend bei Juliden und Glomeriden, weniger bei Polydesmiden. Auch MÜLLER, H. L. H. (1924) konnte für *Oph. pilosus* dem Licht keinen induzierenden Einfluß zuschreiben. Kopulationen wurden allerdings auch nur dann durch Belichtung gestört, wenn diese bereits im Dunkeln begonnen hatten. *A. latestriatus* kopulierte in Gefangenschaft nur in Dunkelheit (HAACKER 1968 d und eigene Beobachtungen). Bei *E. nanus* verhinderten Tageslichtbedingungen nach einer gewissen Eingewöhnungszeit die Paarungen nicht. Allerdings reagierten die Tiere beider hier untersuchter Arten in Kopula sehr empfindlich auf plötzlichen Lichtwechsel durch sofortigen Abbruch der Kopulation und waren erst nach einer längeren Beruhigungszeit zur erneuten Paarung bereit.

Heute gilt als sicher, daß der Lichteinfluß nie induzierende Wirkung auf die Kopulationsbereitschaft ausübt, sondern diese im Gegenteil, in Abhängigkeit von der Empfindlichkeit der Arten, mehr oder weniger zu stören vermag.

**Mechanische Reizung.** Schon kleinste Erschütterungen können bei *E. nanus* den Abbruch bzw. eine Unterbrechung der Kopulation bewirken. Auf Berührungen mit der Pinzette reagieren die Tiere sehr empfindlich. Selbst das Überkriechen durch Artgenossen kann die Paarung stören. Geringfügige Reizung führt nur zur Unterbrechung der Kopu-

lation, d. h., das Männchen hält nach dem Herausziehen der Gonopoden das Weibchen weiterhin fest, um nach Beendigung der Störung die Paarung fortzusetzen. Dabei läuft der Vorgang der Gonopodeninsertion erneut von Anfang an ab.

Die Empfindlichkeit von *E. nanus* erschwerte die Beobachtungen des Kopulationsgeschehens wesentlich. Andere Juliden-Arten scheinen hier besser geeignet. HAACKER und FUCHS (1970) wählten *A. punctatus* gerade wegen seiner geringen Störanfälligkeit für die Paarungsverhaltensstudien, wohingegen *A. latestriatus* und *A. nitidus* als sehr empfindlich geschildert werden (HAACKER 1968 d). Bei eigenen Beobachtungen an *M. projectum* erwies sich der Kontakt zwischen den Partnern als so eng, daß selbst starke Störungen (z. B. Hochheben mit der Pinzette oder kräftige plötzliche Belichtung) nicht zur Unterbrechung der Kopula führten.

#### 2.1.3.4. Kopulationsperiode

Die Kopulationsperiode von *E. nanus* wurde in Gefangenschaft ermittelt. Im Freiland waren keine Paare in Kopula zu finden, was durch die kurzen Kopulationszeiten und die hohe Störanfälligkeit der Art zu erklären ist.

In den Labortests, die sich über den gesamten Jahresverlauf erstreckten, beschränkte sich die Kopulationsperiode auf das Frühjahr. Es konnten 17 Paarungen beobachtet werden, davon jeweils 1 im März, Mai und Juni, die restlichen im April. Bezogen auf die Anzahl der monatlich durch die Versuchsbedingungen gegebenen Möglichkeiten der Paarungen errechnen sich folgende Anteile:

März	- 20 %	(5 Möglichkeiten),
April	- 24 %	(54 Möglichkeiten),
Mai	- 4 %	(25 Möglichkeiten),
Juni	- 6 %	(17 Möglichkeiten).

Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % liegt der Schwerpunkt im Kopulationsgeschehen zumindest unter Laborbedingungen im April (Signifikanzunterschiede der prozentualen Häufigkeiten zwischen April und März, Mai, Juni geprüft nach WEBER 1957, S. 206).

Paarungsbereitschaft der Männchen ist während der Monate März bis Juni festzustellen, wobei der Höhepunkt im April liegt. Die in Tab 5 hierzu verzeichneten Werte weisen jedoch nur eine 10<sup>0</sup>,0ige Irrtumswahrscheinlichkeit auf, für eine gesicherte Aussage ein zu geringes Signifikanzniveau.

Die Kopulationsperiode ist bisher nur von 9 heimischen Arten der Julidae bekannt. Es handelt sich in der Hauptsache um Untersuchungen HAACKERs (1968 d), die z. T. durch andere Autoren bestätigt werden:

<i>Tachypodoiulus niger</i>	März bis Juni – September bis November
<i>Ommatoiulus sabulosus</i>	Mai bis August
<i>Megaphyllum unilineatum</i>	März bis November
<i>Megaphyllum projectum</i>	März bis Mai – August bis Oktober
<i>Allajulus londinensis</i>	März bis Juni – September bis November
<i>Allajulus latestriatus</i>	April bis Mai – Oktober und November
<i>Allajulus nitidus</i>	März bis April
<i>Allajulus punctatus</i>	März bis November
<i>Allajulus truncorum</i> (ingeschleppt)	April bis August

Alle durch HAACKER auf ihre Kopulationsperiode geprüften Juliden-Arten weisen eine Sexualperiode auf, die mit Ausnahme von *A. nitidus* parallel zum Jahresgang der allgemeinen Aktivität verläuft. *A. nitidus* kopulierte nur während der Monate März und April bei erhöhter Aktivität im Frühjahr und im Herbst. HAACKER vermutet in der niedrigen Störschwelle der Art die Ursache für fehlende Beobachtungen im Herbst. *E. nanus* weist ebenfalls einen zweigipfligen Aktivitätsverlauf im Jahr auf. Keine der Beobachtungen läßt aber eine zweite Sexualaktivität im Herbst vermuten. Möglicherweise liegt auch bei *A. nitidus* eine echte Begrenzung der Kopulationsperiode auf das Frühjahr vor.

#### 2.1.4. Kopulationsgeschehen bei *Allajulus occultus*

Bei dieser Art wurde das Kopulationsgeschehen weniger intensiv als bei *E. nanus* untersucht. Daher sind außer zum eigentlichen Kopulationsverlauf kaum detaillierte Angaben möglich.

In Gefangenschaft fanden 8 Paarungen bei 40 geprüften Möglichkeiten (Tab. 6) in den Monaten April bis Juni statt. Damit zeigt sich die Art unter Laborbedingungen ebenfalls nur wenig paarungsfreudig. Wiederholungen der Kopulation ein und desselben Paares sind möglich (Test 4 und 9). Eine Beeinflussung der Paarungsbereitschaft der Männchen durch die Gravidität der Weibchen oder durch das Alter der kopulierenden Individuen scheint nicht gegeben. Auch die Größe beider Partner spielt keine Rolle.

**Kopulationsverlauf.** Partnersuche, Kontaktaufnahme, Annäherung, Spermaübertragung und Kopulationsdauer stimmen mit *E. nanus* völlig überein. Die Störanfälligkeit erscheint bei *A. occultus* etwas geringer als bei dieser Art, ist aber bei weitem nicht so gering, wie von einigen anderen Diplopoden bekannt. Der einzige, aber wesentliche Unterschied besteht im Verhalten des Männchens bei der Herbeiführung und Beibehaltung der Kopulationsstellung. Das Männchen arretiert das Weibchen nicht in der üblichen Weise durch Verhaken seines 1. Beinpaars in der Mundklappe, sondern ergreift beim Hinabgleiten vom Rücken des Weibchens mit seinen sehr großen Haken immer deren rechten Fühler und hält diesen während der Dauer der Kopula straff. Auf diese Weise ist das Weibchen kaum in der Lage, sich aus der Kopulationsstellung zu befreien. Gelingt dies dem Weibchen trotzdem, wird es am Fühler zurückgezogen und die Paarungsstellung erneut eingenommen. Auf diese Weise erreichen es die auf Grund ihrer zeitigeren Reife und kürzeren Lebensdauer fast immer wesentlich kleineren Männchen, auch die größten und viel älteren Weibchen zur Paarung zu zwingen.

Das Verhalten der Männchen von *A. occultus* ist bisher bei keiner weiteren Art beobachtet worden und dürfte einmalig sein. Notwendige Voraussetzung sind die zu sehr großen Haken umgebildeten 1. Beine, die überhaupt erst das Festhalten des Fühlers des Weibchens ermöglichen. Die Ausbildung des 1. Beinpaars in dieser Form ist zumindest innerhalb der europäischen Cylindroiulini einmalig und unter den Julidae nur mit *Oph. pilosus* vergleichbar. Es ist allerdings wenig wahrscheinlich, daß die Ausbildung auffallend großer Haken mit solchen oder ähnlichen Verhaltensweisen korreliert ist. Gerade *Oph. pilosus* ist mehrfach (BLOWER 1970 a, 1974, 1980, BLOWER und MILLER 1974) auch hinsichtlich des Kopulationsverhaltens untersucht worden (z. B. MÜLLER, H. L. H., 1924), wobei eine solche ungewöhnliche Verhaltensweise sicher notiert worden wäre. Es ist daher anzunehmen, daß *A. occultus* als einzige Diplopodenart dieses Spezialverhalten bei ansonsten nicht ungewöhnlichem Kopulationsablauf zeigt.

#### 2.2. Eiablage

Weibchen von *E. nanus* und *A. occultus* bilden im Verhältnis zu ihrer Körperbreite sehr große Eier, die nur wenig kleiner sind als die der großen Juliden-Arten (Tab. 7). Da ihr Durchmesser fast den des ganzen Körpers erreicht, müssen die Eier ähnlich wie bei *Thalassobates littoralis* (VERHOEFT 1928) hintereinander angeordnet sein. Das erste Ei liegt bei beiden untersuchten Arten nicht vor dem 17. Rumpfring. Die pro Weibchen mögliche Eizahl ist auf diese Weise stark eingeschränkt. Bei den großen Juliden ist das gesamte Körperinnere von dicht gepackten Eiballen ausgefüllt, stets mehrere pro Rumpfring, so daß sie in der Lage sind, bis zu 200 Eier und mehr gleichzeitig zu bilden und auch abzu legen (Tab. 7).

Ovarpräparationen an *E. nanus* und *A. occultus* zeigen, daß diese im allgemeinen nicht die entsprechend ihrer Größe maximal mögliche Anzahl reifer Eier enthalten. Sie schwankt bei der ersten Art zwischen 2 bis maximal 13 (durchschnittlich 6 bis 7). Die größte Zahl abgelegter Eier beträgt 17 (Tab. 8). Weibchen von *A. occultus* enthielten durchschnittlich 13 Eier. Das größte Gelege bestand aus 17, das kleinste aus 7 Eiern (Tab. 18).

Pro Weibchen und Jahr erfolgt bei beiden Arten eine Eiablage in nur eine Eikammer. Eine Gelege- oder Brutpflege gibt es bei den Juliden bzw. Diplopoden nicht. *E. nanus* und *A. occultus* beschränken sich auf eine „Starthilfe“ für die Jungtiere, indem die Weibchen ihre Eier an vor Feinden geschützte und vor allem feuchtebalancierte Orte ablegen. Weiches Hasel- oder Eschenholz von den UF erwies sich unter Laborbedingungen als von *E. nanus* bevorzugt. Dieses kann den Juvenilen auch gleichzeitig als erste Nahrung dienen, bis sie – meist erst im Stadium III – die geschützte Eikammer verlassen. Die Hälfte aller Gelege im Labor wurde in solchen Holzstückchen gefunden, die übrigen in festen Erdklümpchen oder seltener in hohlen Pflanzenstengeln. Weibchen von *A. occultus* bevorzugten auch bei Dar- gebot von Holzstückchen kleine Erdkrümel zur Anlage der einfachen Eikammer (Abb. 1).

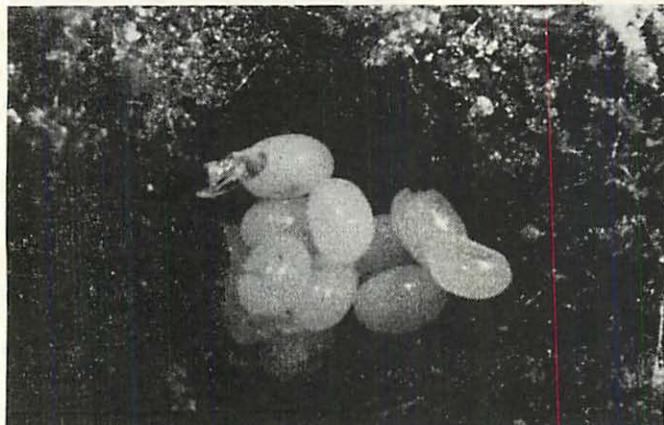


Abb. 1 Gelege von *A. occultus*

Über die Herstellung der Eikammer durch *E. nanus* und *A. occultus* liegen keine direkten Beobachtungen vor. Aus den unmittelbar neben dem Eiablageplatz liegenden Kotballen kann jedoch geschlußfolgert werden, daß die Weibchen eine Höhlung in das Holz bzw. die Erde fressen. Sie verfestigen deren Wandungen nicht durch ein Kot-Sekret-Gemisch, wie dies von anderen Juliden, z. B. *T. niger* oder *M. unilineatum*, bekannt ist (VERHOEFF 1928). Die Kammerwandungen erwecken auch nicht den Eindruck, als wären sie mit einem Substrat-Speichel-Gemisch ausgeschmiert, obwohl die Öffnungen der Eikammern verschlossen sind.

Eiablagen in Holz sind unter Juliden bzw. Diplopoden keine Seltenheit. Beispielsweise ist dies von *A. punctatus* (SAUDRAY 1952, BLOWER und GABBUTT 1964) oder *Callipus foetidissimus* (NGUYEN DUY-JAQUEMIN 1979) bekannt. Letzterer schafft sich allerdings nicht selbst eine Höhlung, sondern legt seine Eier in bereits vorhandene Spalten, die anschließend versponnen werden.

Überhaupt sind die Ei- wie auch die Häutungskammern anderer Diplopoden-Gruppen oft weitaus kunstvoller angelegt als die der Juliden, für die immer wieder nur einfache Hohlräume beobachtet werden. Daher kann man annehmen, daß die vielzitierte, mit einem Luftschacht ausgestattete, mit Sekret und Kot gemauerte Eikammer von *Oph. pilosus* (vom RATH 1890) eher das Werk eines Polydesmiden als eines Juliden darstellt. Andere Autoren, die über diese Art arbeiteten (BLOWER 1974, BLOWER und MILLER 1974), fanden nur gewöhnliche Eiablagen.

### 2.3. Postembryonale Entwicklung

#### 2.3.1. Beschreibung der Stadien

##### 2.3.1.1. Pupoid

Am Ende der Embryonalentwicklung entsteht durch Aufplatzen des Corions ein kommaförmiges, an eine Insektenpuppe erinnerndes Gebilde, das Pupoid, das noch von einer embryonalen Kutikula umgeben ist. Ein Eizahn, wie er bei den Paradoxosomatidae einfach

(METSCHNIKOFF 1874, DOHLE 1964) oder bei *Polyxemus lagurus* als ein ganzes Feld (SEIFERT 1959) ausgebildet ist, fehlt. Das Chorion platzt durch den erhöhten Binnendruck und nicht durch die mechanische Einwirkung eines solchen Bohrapparates. Der Aufplatzvorgang verläuft bei *E. nanus* und *A. occultus* in der für Juliden üblichen Weise (Abb. 2 bis 4), wie er u. a. bei SAUDRAY (1952) beschrieben und dargestellt ist.

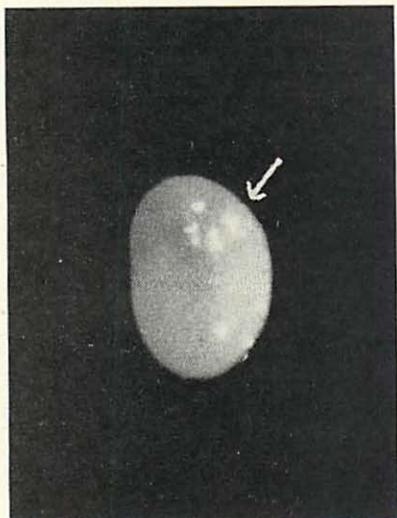


Abb. 2 Aufplatzendes Ei von *A. occultus*

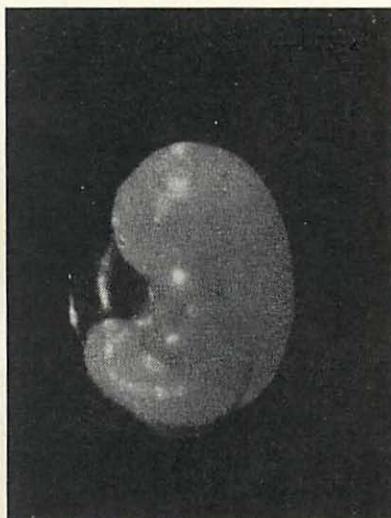


Abb. 3 „Schlüpfendes“ Pupoid von *A. occultus*

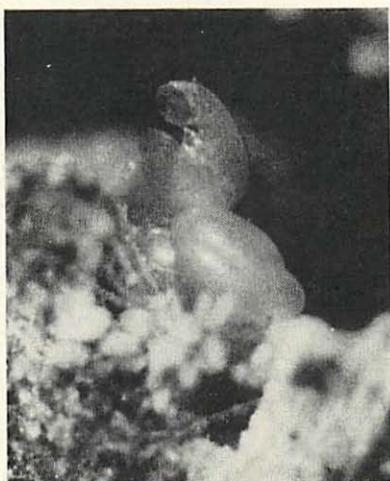


Abb. 4 Leere Eihüllen von *A. occultus*

Das Pupoid ist von kugelförmigen Dottermassen erfüllt. Am Ende des Entwicklungsabschnittes sind bereits die gegliederten Antennen, Beinpaare und Körperringe durch die Kutikula zu sehen (Abb. 5).

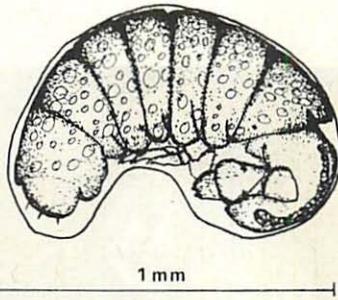


Abb. 5 Pupoid von *E. nanus*

### 2.3.1.2. Stadium I

Aus dem Pupoid schlüpft durch Abstreifen der embryonalen Kutikula ein mit drei 6-gliedrigen Beinpaaren und einem Paar 4-gliedriger Antennen ausgestattetes Jungtier (Abb. 6 und 7). Damit treten erstmals während der Postembryonalentwicklung freie, entwickelte Beine und Antennen auf, was die Bezeichnung dieses Entwicklungsabschnittes als Stadium I rechtfertigt.

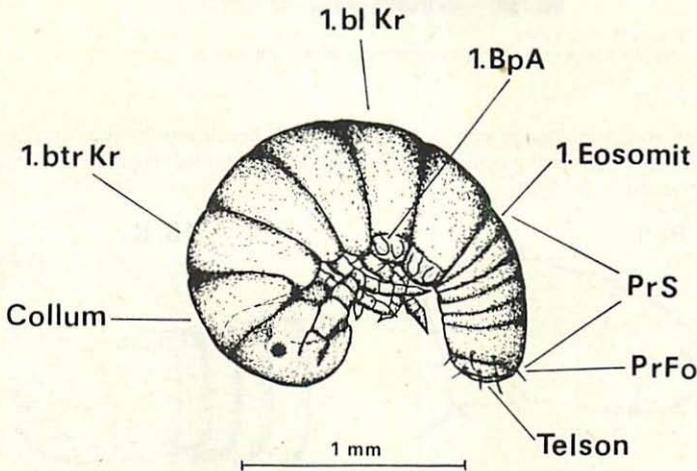


Abb. 6 Stadium I von *E. nanus*

Kr = Körperring, bl = beinlos, btr = beintragend, BpA = Beinpaaranlage, PrS = Präanalsegment, PrFo = Präanalfortsatz

Die Beine sitzen paarweise am 2., 3. und 4. Körperring. Das Collum (der 1. Körperring) ist beinlos, ebenso auch die Ringe 5 und 6, deren Beinpaaranlagen im Verlaufe der Differenzierung dieses Stadiums deutlich sichtbar werden. Daran schließt sich entsprechend dem normalen Bauplan der Julida das Präanalsegment mit der Sprossungszone und den neuen Ringanlagen (Eosomite) an. Das Telson, das aus zwei Analklappen besteht, wird von dem Präanalsegment dorsal durch einen Fortsatz und ventral durch eine Analschuppe überdeckt. Diese sind im Stadium I nur schwach ausgebildet.

Beide Arten sind in Stadium I rein weiß und tragen einen roten Ocellenfleck. Sie verbleiben während der gesamten Stadiendauer kommaförmig gekrümmt und fast bewegungslos in der Eikammer (Abb. 7). Sie reagieren wie das Pupoid auf Reizung nur durch zuckende und krümmende Bewegungen. Am Hinterende der Tiere hängt die abgestreifte Embryonalhülle, wie auch für *Oph. pilosus* (BLOWER und MILLER 1974) oder *J. scandinavicus* (BLO-

WER und GABBUTT 1964), *T. niger* und *M. unilineatum* (VERHOEFF 1928) angegeben. Sie nehmen keinerlei Nahrung von außen auf, sondern zehren vom Dottervorrat.



Abb. 7 Stadium I von *A. occultus*  
Am Hinterende die abgestreifte embryonale Kutikula des Pupoids

### 2.3.1.3. Stadium II

Stadium II ist stets im Besitz von 7 Beinpaaren, 5 beinlosen Körperringen (insgesamt 11 Rumpfringe) plus Wachstumszone und Telson. Der Präanalfortsatz ist nur geringfügig nach hinten ausgezogen (Abb. 8).

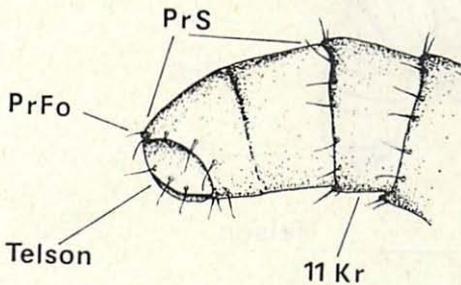


Abb. 8

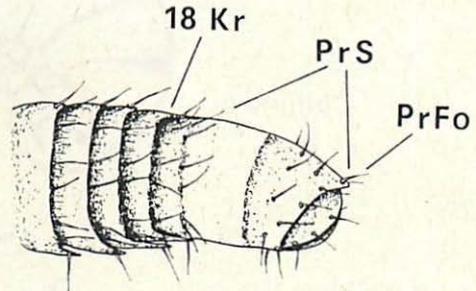


Abb. 9

Abb. 8 Körperende von *E. nanus* im Stadium II Abb. 9 Körperende von *E. nanus* im Stadium III  
Abkürzungen siehe Abb. 6

Ein Ocellus beiderseits des Kopfes und ein funktionsfähiges Wehrdrüsenpaar (Wdp) am 6. Körperring sind vorhanden. Die Laufbeine des Stadiums II sind mit 6 Gliedern vollständig entwickelt, so daß die Individuen zu selbständiger Fortbewegung befähigt sind und als jüngstes Stadium in Fallenfängen nachgewiesen werden können. Dies gilt ebenso für viele andere Juliden-Arten, was einige Autoren veranlaßte, solche Juvenilen fälschlicherweise als Stadium I aufzufassen (vgl. 2.3.2.2.). Trotz gegebener Bewegungsfähigkeit verbleiben die Jungtiere des Stadiums II von *E. nanus* und *A. occultus* nicht selten noch bis zur nächsten Häutung in der schützenden Eikammer, besonders wenn diese aus Holz ist, das dann als erste Nahrung dient. Auch andere Juliden, beispielsweise *Oph. pilosus* (BLOWER und MILLER 1974) zeigen sich in diesem Stadium noch weitgehend inaktiv.

Die Färbung des gesamten Körpers ist rein weiß, nur die Mundteile sind hell gelblich. Die Individuen beider Arten zeichnen sich durch recht einheitliche Körpermaße aus (Tab. 14 und 15). Die Jungtiere sind gegenüber gleichen Stadien anderer, speziell größerer Juliden-Arten sehr schlank (Länge : Breite = 7 : 1; dagegen z. B. *O. sabulosus* 2 : 1). Sie lassen sich, ganz abgesehen von anderen Merkmalen (Färbung, Schwänzchen, Beborstung), schon dadurch sehr gut von diesen trennen. Untereinander unterscheiden sich beide Arten durch die Beborstung des Analendes, die bei *A. occultus* wesentlich stärker als bei *E. nanus* ist.

#### 2.3.1.4. Stadium III

Die Juvenilen des Stadiums III besitzen immer 17 Beinpaare und 6 Wdp. Weniger einheitlich ist die Zahl der apoden Körperringe, die bei *E. nanus* von 5 bis 8 und bei *A. occultus* von 6 bis 8 variiert. Die Gesamtzahl der Rumpfringe (einschließlich Collum) beträgt demzufolge 16 bis 19 bzw. 17 bis 19 plus Wachstumszone und Telson. Die Größenverhältnisse sind in den Tab. 14 und 15 enthalten. Der Präanalfortsatz ist deutlich erkennbar, zeigt aber bei beiden Arten noch nicht die für die Adulten typische Ausbildung.

Die Antennen sind noch 6-gliedrig, wobei Glied 2 bei *E. nanus* teilweise bereits (unvollständig) getrennt sein kann.

Die Tiere sind weiß mit gelblichen Mundteilen. Die charakteristischen Kopf- und Collumzeichnungen fehlen bei beiden Arten nach wie vor. Selten ist das Stirnband durch eine leichte Pigmentierung um die jederseits 2 Ocellen angedeutet.

LANG (1954 b) beschreibt die Stadien III und VI von *E. nanus*. Die zu Stadium III gehörige Abbildung stellt keinesfalls einen Juvenilen dieser Art dar. Die Anzahl der beinlosen Körperringe, der Bau des Kopfes und der Fühler, die Ocellenzahl, der Präanalfortsatz sowie der gesamte gedrungene Körperbau des abgebildeten Tieres sprechen mehr für *O. sabulosus* als für die zierliche und schlanke Art *E. nanus*.

#### 2.3.1.5. Stadium IV

Im Ergebnis der Ausdifferenzierung der 5 bis 8 Endringe des vorhergehenden Stadiums bzw. ihrer Beinanlagen besitzen die Juvenilen von *E. nanus* des Stadiums IV nunmehr 27 bis 33 Beinpaare und entsprechend 11 bis 14 Wdp. Weiter können (5) 6 oder 7 (8) beinlose Endringe vorhanden sein, so daß in diesem Stadium breite Variationsmöglichkeiten gegeben sind (21 bis 27 Körperringe).

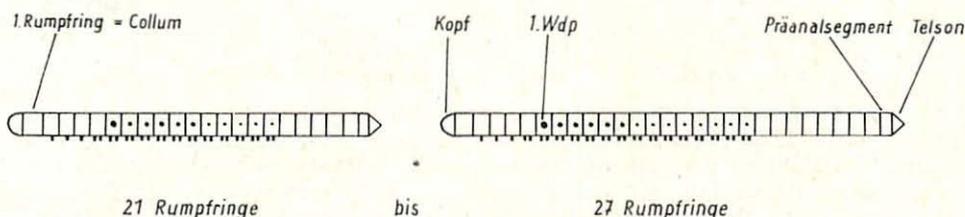


Abb. 10 Schematische Darstellung der möglichen Rumpfring-, Beinpaar- und Wdp-Zahlen bei *E. nanus* im Stadium IV

Bei *A. occultus* sind in Stadium IV 12 bis 14 Wdp ausgebildet. Dies entspricht 29 bis 33 Beinpaaren und bei 6 bis 8 möglichen Endringen einer Gesamttringzahl von 23 bis 27.

Jederseits des Kopfes sind meist 4 Ocellen vorhanden. Die sich im vorangegangenen Stadium bei *E. nanus* bereits hin und wieder angedeutete Teilung des 2. Fühlergliedes ist nach der Häutung zum Stadium IV vollständig vollzogen. Die Antennen weisen demnach die allgemein für Diplopoden üblichen 7 Glieder auf. Der dem letzten Glied aufsitzende „Sinneskegel“ ist bei beiden Arten gut entwickelt.

Im Gegensatz zu *A. occultus*, dessen Präanalfortsatz in diesem Stadium erstmals seine arttypische Ausbildung erfährt (Abb. 11), ist das „Schwänzchen“ bei *E. nanus* noch nicht in der den älteren Tieren eigenen Form mit seiner lang ausgezogenen, etwas nach unten gebogenen Spitze ausgebildet (Abb. 12 und 13).

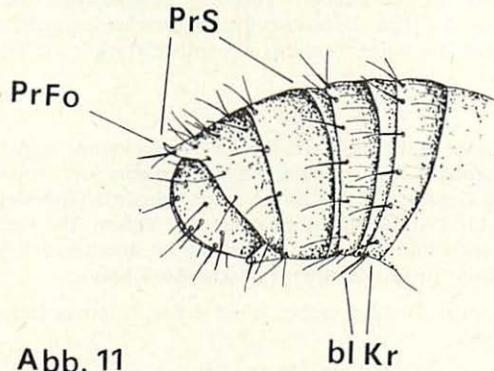


Abb. 11 Körperende von *A. occultus* im Stadium IV  
Abkürzungen s. Abb. 6

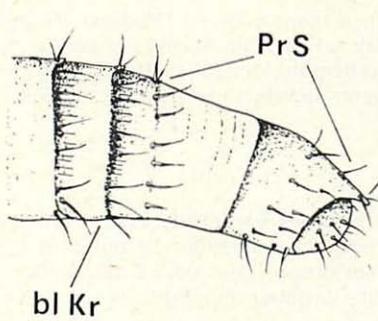


Abb. 12 Körperende von *E. nanus* im Stadium IV  
Abkürzungen s. Abb. 6

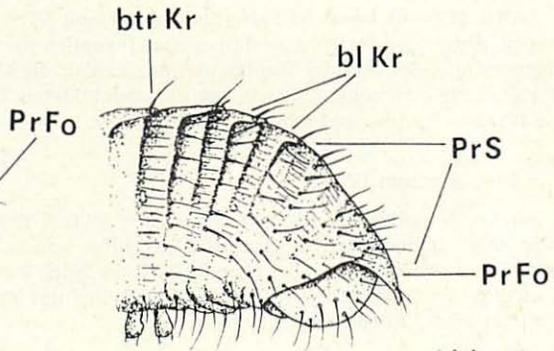


Abb. 13 Körperende von *E. nanus* im Stadium IX  
Abkürzungen s. Abb. 6

Der Kopf der Tiere im Stadium IV weist eine gut sichtbare Pigmentierung um die Ocellen und Fühlergruben auf. Davon ausgehend zieht sich beiderseits des Kopfes ein feiner Pigmentstrich in Richtung des Collums. Der Stirnstreifen ist teilweise angedeutet, verbindet aber die Ocellen noch nicht vollständig miteinander. Collumvorder- und -hinterrand sind selten leicht gefärbt. Die Pigmentierung ist bei *A. occultus* meist kräftiger als bei *E. nanus*. Ansonsten ist der gesamte Körper noch weiß, die Mundteile gelblich.

#### 2.3.1.6. Prämatur- und Adultstadien

Mit der auf das Stadium IV folgenden Häutung beginnt der zweite wesentliche Teilabschnitt der Entwicklung, der sich bei den Männchen von *A. occultus* bis Stadium VII und bei den Weibchen dieser Art sowie beiden Geschlechtern von *E. nanus* bis zum Erreichen des Stadiums VIII erstreckt.

Ab Stadium V können prämaturre Weibchen und Männchen voneinander unterschieden werden. Letztere zeichnen sich durch eine Reihe sekundärer Geschlechtsmerkmale aus; der Beginn der Ausbildung der Gonopoden am 7. Körperring und damit das Fehlen der Laufbeinpaare 8 und 9 ist das auffallendste dieser Merkmale.

Die prämaturen gleichen den erwachsenen Individuen weitgehend. Dies trifft neben der Ausbildung des Präanalfortsatzes insbesondere auch das Färbungsmuster. Sowohl der Kopf als auch die ersten Segmente sind in den Stadien V bis VI bzw. VII in charakteristischer Weise, wenn auch noch heller als bei den Adulten, gefärbt.

Entwicklung des 1. Beinpaars der Männchen. Für die adulten Männchen aller Julida ist als eines der sekundären Geschlechtsmerkmale eine mehr oder weniger deutliche Umbildung des 1. Beinpaars charakteristisch (vom RATH 1890) und von Bedeutung beim Kopulationsverlauf. Die Umbildung erfolgt schrittweise während einer artspezifisch mehr oder weniger konstanten Anzahl von Häutungen.

Das erste prämatüre Stadium beider untersuchten Arten besitzt noch kein von einem Laufbein unterschiedenes 1. Beinpaar. Mit der Häutung in Stadium VI beginnt eine Reduzierung, die sich bei der folgenden Häutung fortsetzt, d. h. das 1. Beinpaar wird gedrungener, bleibt jedoch noch 6gliedrig (Abb. 14). Die Anzahl der Borsten und ihre Lage bleiben bis zum Erreichen des Reifezustandes stadienunabhängig konstant. Ab Stadium VIII (*E. nanus*) bzw. VII (*A. occultus*) entsteht das häkchenförmige 1. Beinpaar durch Verschmelzung der distalen Glieder, nur Hüfte und Präfemur sind nicht mit einbezogen. Die Häkchenform differiert individuell in gewissen Grenzen.

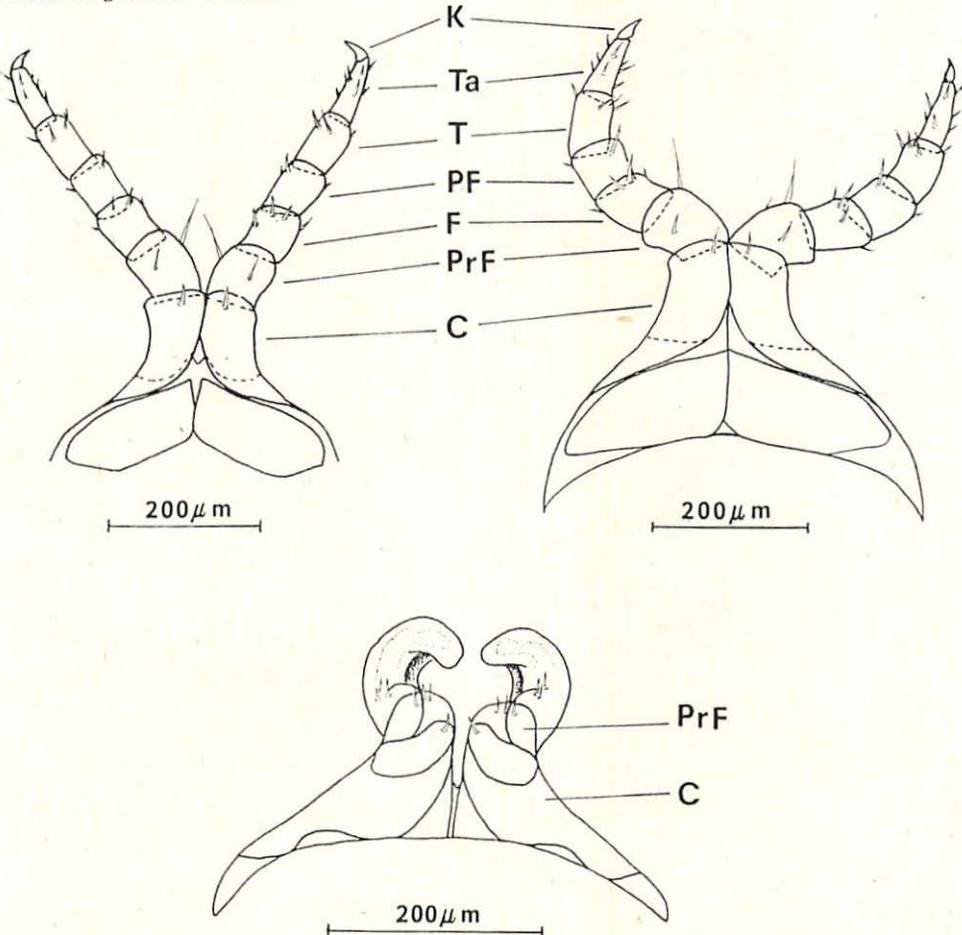


Abb. 14 Entwicklung des 1. Beinpaars bei Männchen von *E. nanus* (Stadium V, oben links. VII und IX, unten) C = Coxa, PrF = Präfemur, F = Femur, PF = Postfemur, T = Tibia, Ta = Tarsus, K = Klaue

Das 2. Beinpaar ist wie die übrigen 6-gliedrig und weist keine Sonderbildungen auf (Abb. 15 und 16).

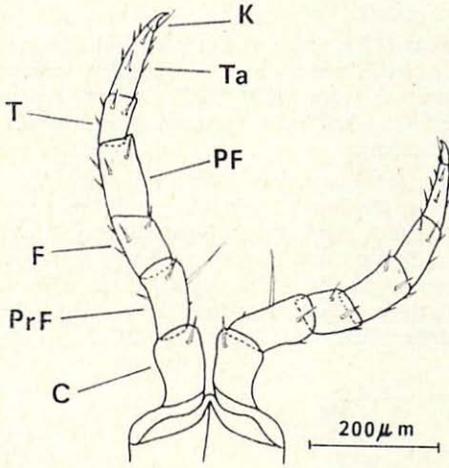


Abb. 15

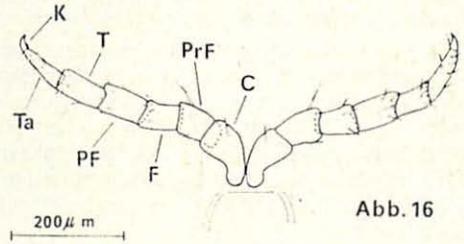


Abb. 16

Abb. 15 2. Laufbeinpaar von *E. nanus* (Stadium X)  
Abkürzungen s. Abb. 14

Abb. 16 15. Laufbeinpaar von *E. nanus* (Stadium X)  
Abkürzungen s. Abb. 14

Das 1. Beinpaar adulter Männchen von *A. occultus* ist zu sehr großen, runden Haken umgebildet (Abb. 17). Das 2. Beinpaar entspricht einem normalen Laufbein (Abb. 18).

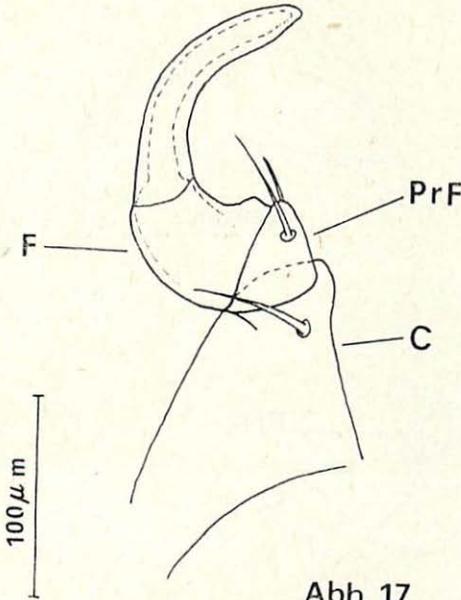


Abb. 17

Abb. 17 1. Bein eines Männchens von *A. occultus* (Stadium VII)  
Abkürzungen s. Abb. 14

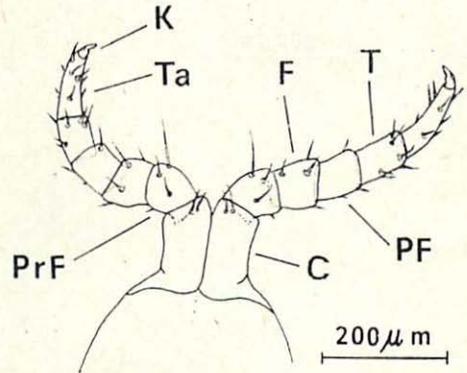


Abb. 18

Abb. 18 2. Beinpaar eines Männchens von *A. occultus* (Stadium VII)  
Abkürzungen s. Abb. 14

Entwicklung der Gonopoden. Adulte Männchen aller Juliformia sind gekennzeichnet durch den Besitz voll entwickelter, teils sehr kompliziert gebauter und in Taschen versenkter Gonopoden, die als Hilfsorgane bei der Begattung eine Rolle spielen. Sie sind artspezifisch und von hohem systematischen Rang.

Parallel zur Umbildung des 1. Beinpaars und weiterer sekundärer Geschlechtsmerkmale vollzieht sich bei den prämaternen Männchen die Entwicklung der Gonopoden aus den Beinpaaren 8 und 9, meist im Verlaufe von 2 bis 3 Häutungen. Sie ist bisher unter den Julida nur bei *Oph. pilosus*, *J. scandinavicus*, *A. latestriatus* und *A. punctatus* (BLOWER und GABBUTT 1964) und *Parajulus impressus* (HEFNER 1929) sowie unter den Spirobolida bei *Narceus annularis* (BERNS 1968 b) und *Pachybolus ligulatus* (DEMANGE 1972) genauer beschrieben.

Bei *E. nanus* durchläuft die Gonopodenentwicklung ein Primär-, Sekundär- und Tertiär-„stadium“. Die vollständige Ausdifferenzierung der Strukturen wird bei der Häutung zum Stadium VIII erreicht. Bei *A. occultus* vollzieht sich die Gonopodenentwicklung den bisherigen Untersuchungen zufolge, ähnlich wie bei *A. punctatus* (BLOWER und GABBUTT 1964), in nur zwei Schritten.

Im Rahmen dieser Arbeit war es nicht möglich, der Problematik der Gonopodenentwicklung bei *E. nanus* und *A. occultus* die genügende Aufmerksamkeit zu widmen, da das zur Verfügung stehende Material für die Untersuchungen zum Lebenszyklus der Arten lebend erhalten bleiben mußte.

Beschreibung der Gonopoden adulter Männchen von *E. nanus*. Die Gonopoden sind entsprechend dem üblichen Bauplan der Juliformia paarweise aus Promerit, Mesomerit und Opisthomerit zusammengesetzt (Abb. 19). Die Promerite (= vordere Gonopoden) entsprechen dem 8. Beinpaar, Mesomerite und Opisthomerite (= hintere Gonopoden) dem 9. Beinpaar. Das verjüngte Promerit ist innen mit einer Vertiefung versehen, die das Mesomerit aufnimmt. Dieses wird durch zwei ungleich lange, abgeflachte Äste gebildet (Abb. 23). Das Solenomerit des Opisthomerites besteht aus einem vorderen, am Ende zerfaserten Fortsatz und einem zweiten, hinteren, der mit 8 bis 10 hyalinen Spitzen besetzt ist. An das Solenomerit schließt sich, durch eine breite Bucht getrennt, das sehr massive Phylacum an. Flagellum und Führungseinrichtung fehlen den Gonopoden von *E. nanus*.

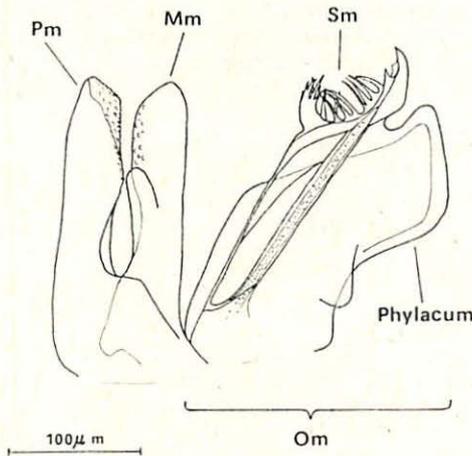


Abb. 19

Abb. 19 Gonopoden eines Reifemännchens (Stadium IX) von *E. nanus*  
Pm = Promerit, Mm = Mesomerit,  
Om = Opisthomerit, Sm = Solenomerit

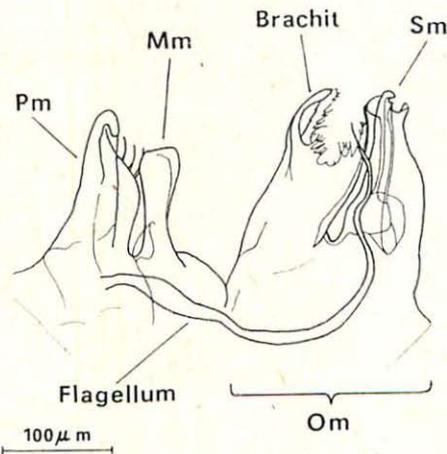


Abb. 20

Abb. 20 Gonopoden eines Reifemännchens (Stadium VII) von *A. occultus*  
Abkürzungen s. Abb. 19

Beschreibung der Gonopoden adulter Männchen von *A. occultus* (Abb. 20). Die vorderen Gonopoden sind als ein sich im oberen Teil verjüngendes Promerit ausgebildet. Es trägt auf seiner Wulst dorsad drei Borsten und besitzt ein Flagellum, die hinteren Gonopoden eine entsprechende Führungseinrichtung. Diese setzen sich aus einem mehr oder weniger keuligen, bis zur Basis deutlich vom Promerit abgeteilten Mesomerit sowie dem Opisthomerit zusammen. Letzteres besteht aus einem breiten Solenomerit und einem davon getrennten Brachit, das mit einem leicht gebogenen, mit Fransen besetzten Fortsatz versehen ist. Die tiefe Bucht zwischen Solenomerit und Brachit ist ebenfalls stark, teils mit ein-, teils mit mehrzipligen Fransen besetzt.

„Variationen“ bei den Männchen von *E. nanus*. Unterschiede im Bau der Gonopoden und des 1. Beinpaars, aber auch in der Anzahl der Beinpaare und der Körperlänge veranlaßten VERHOEFF (1910 a), *E. nanus* in fünf Variationen zu trennen.

Mit der var. *elongatum* beschreibt er eine Riesenform, die durch das Auftreten von Schaltmännchen entstehen soll (s. 2.4.2.3.). Drei weitere, var. *pygmaeum*, *pusillum* und *nanum*, bezeichnen nur Tiere verschiedener Beinpaarzahlen und daher keine Variationen (SCHUBART 1932).

Bemerkenswert ist jedoch die fünfte von VERHOEFF genannte Variation *vandouwei*. Bisher wurden von ihm drei Exemplare in Passau nachgewiesen, von SCHUBART, trotz Revision umfangreichen Materials, nur ein Männchen von Dummersdorf (SCHUBART 1932) am linken Untertraveufer, nordwestlich Lübeck. Die Oberlausitzer Populationen enthielten keine solchen Individuen. In der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Görlitz befindet sich jedoch ein männliches Exemplar aus Thüringen (leg. VERHOEFF), das gewisse Ähnlichkeit mit den als *vandouwei* beschriebenen Tieren aufweist.

Es besitzt 101 Beinpaare und 2 freie Endringe. Dies entspricht einer Gesamttringzahl von 55 und einer Wdp-Zahl von 48. Das Tier ist 15,4 mm lang und 0,83 mm breit (größte Breite des Collums). Der Ocellenfleck jederseits des Kopfes besteht aus 14 „Einzelaugen“. Die Backen sind nicht erweitert. Die 1. Beine sind zu Halbfüßen reduziert (Abb. 21). Sie bestehen aus Hüfte und Präfemur sowie einem Telopoditen, von dem der Femur nur unvollständig abgetrennt ist, und enden mit einer deutlichen Klaue. Es ähnelt stark dem bei VERHOEFF (1916) abgebildeten 1. Beinpaar eines *vandouwei*-Männchens mit 91 Beinpaaren. Dagegen ist der Femur des Dummersdorfer Tieres gut abgesetzt und der Endteil nur leicht spitz ausgezogen. Auch die Beborstung der einzelnen Fußglieder weist geringe Unterschiede auf.

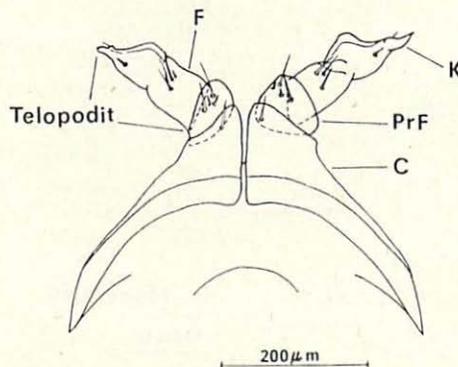


Abb. 21 1. Beinpaar des Männchens von *E. nanus* aus Thüringen  
Abkürzungen s. Abb. 14

Besondere Beachtung verdient der Bau der Gonopoden. Das Promerit ähnelt dem geschlechtsaktiven Männchen der Stammform weitgehend und stimmt auch mit den Beschrei-

bungen VERHOEFFs und SCHUBARTs überein, so daß hier auf eine Abbildung verzichtet werden kann. Das linke Mesomerit ist verdoppelt, das rechte einfach ausgebildet. Es weicht am stärksten von dem normal entwickelter Tiere ab (Abb. 22). Es ist gegenüber dem vollentwickelten (Abb. 23) primitiv ausgebildet (jedoch deutet sich dessen Zweigabelung bereits an) und auch wesentlich kleiner. Das Mesomerit erreicht nur die halbe Höhe des Promerites. Bei der Stammform sind beide etwa gleichlang. Das hier dargestellte Mittelblatt entspricht der Zeichnung bei SCHUBART. Beide sind jedoch nicht ganz so primitiv wie die der Passauer Tiere (VERHOEFF 1916).

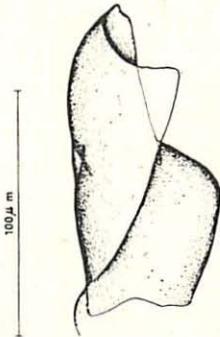


Abb. 22

Abb. 22 Mesomerit des Männchens von *E. nanus* aus Thüringen

Abb. 23 Mesomerit eines geschlechtsaktiven normal entwickelten Männchens von *E. nanus*

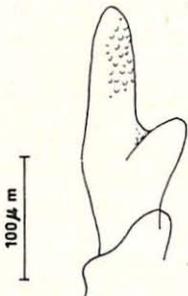


Abb. 23

Abb. 24 Opisthomerit des Männchens von *E. nanus* aus Thüringen  
Abkürzungen s. Abb. 19

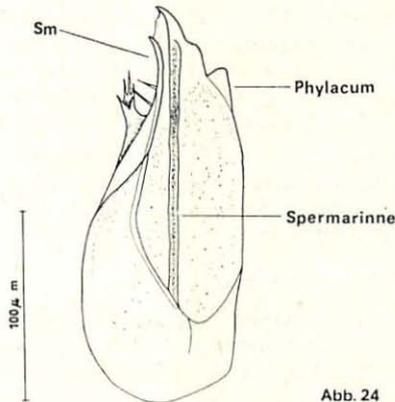


Abb. 24

Genau entgegengesetzte Verhältnisse finden sich bei den Opisthomeriten. Diese sind bei dem Dummersdorfer Stück recht einfach gebaut, wohingegen sich bei den Passauer Tieren und dem Thüringer Exemplar bereits die komplizierte Gestaltung des Solenomerites andeutet (Abb. 24). Bei allen Tieren wird das Opisthomerit von einer langen Spermarinne durchzogen.

VERHOEFF (1916) beschreibt die Variation *vandouwei* als Lokalrasse des südexponierten Berghanges in Passau, dessen warmes, sonniges und zugleich trockenes Standortklima zur Entwicklungshemmung bei der Ausbildung des 1. Beinpaars und zum „abgeschwächten Gonopodencharakter“ geführt haben soll. Die Verhältnisse am Dummersdorfer Ufer entsprechen nach SCHUBART dem in gewisser Weise, da sich das Gebiet durch geringere Niederschlagshöhe und kontinentaleres Klima auszeichnet. SCHUBART zweifelt jedoch an

der genannten Ursache für die Entstehung dieser „Rasse“, da dann auch an anderen Standorten mit Trockenheit (z. B. in der von ihm u. a. stark besammelten Provinz Brandenburg) von der Stammform abweichende Tiere auftreten müßten. Die Populationen von den ebenfalls relativ trockenen und warmen Oberlausitzer Standorten enthielten nicht ein einziges der var. *vandouwei* ähnliches Tier und unterstützen damit die Meinung SCHUBARTS. Dem Thüringer Exemplar fehlen bedauerlicherweise jegliche Angaben.

Die *vandouwei*-Männchen als echte Variation, d. h. als gleichgestaltete Bildung, zu bezeichnen, erscheint auf Grund des recht unterschiedlichen Baues der 1. und 2. Beinpaare sowie der einzelnen Gonopodenblätter fragwürdig. Es dürfte sich eher um „Unfälle“ während des normalen Entwicklungsablaufes, aus welchen Gründen auch immer, handeln, die zu mehr oder weniger ähnlichen Umbildungen führen. Weitere Untersuchungen sind unbedingt angebracht.

### 2.3.2. Stadiencharakterisierung von *Enantiulus nanus* und *Allajulus occultus*

#### 2.3.2.1. Grundlagen der postembryonalen Entwicklung

Im Gegensatz zur eindeutig beschriebenen Abfolge der ersten Jugendstadien (I bis IV) kompliziert sich die weitere postembryonale Entwicklung wesentlich. Hierzu sind einige Voraussetzungen zu klären.

Die postembryonale Entwicklung der Myriapoden verläuft nach drei verschiedenen Grundmustern (Epi-, Ana- und Hemianamorphose), die bereits von den älteren Autoren richtig erkannt und beschrieben wurden (z. B. NEWPORT 1841, FABRE 1855, HAASE 1880, 1881, LATZEL 1880/84, VERHOEFF u. a. 1928/32).

Für alle Julida ist die anamorphe Entwicklung typisch. Die Individuen schlüpfen mit geringer Körperringzahl. Eine Proliferationszone bildet ständig neue Ringe, so daß jede Häutung mit einer Zunahme ihrer Anzahl verbunden ist. Diese Entwicklung kann a) bei einem bestimmten Stadium abbrechen, d. h. die Tiere häuten sich nach Erreichen der Geschlechtsreife nicht mehr (*Oph. pilosus*, *J. scandinavus*), oder b) die geschlechtsreifen Tiere häuten sich zeit ihres Lebens weiter (die Mehrzahl der Julida).

Die Anamorphose verläuft einerseits artspezifisch, andererseits nach allgemeingültigen Gesetzmäßigkeiten. Letztere ermöglichen eine Gliederung nach Häutungsstadien als Grundlage der vergleichenden Beschreibung der Lebenszyklen der Arten und aller hierauf beruhenden Untersuchungen.

#### 2.3.2.2. Bezeichnung der Stadien

In der Myriapoden-Literatur herrscht Uneinigkeit betreffs der Benennung und Zählweise der durch die Häutungsschritte definierten Entwicklungsstadien. So zählen z. B. PFLUGFELDER (1932), LOOMIS (1933), HALKKA (1958), KEETON (1960) und BERNS (1968 a) das Pupoid als erstes postembryonales Stadium. Nach Meinung der überwiegenden Mehrzahl der Autoren (LANG 1954 b, BLOWER und GABBUTT 1964, COTTON und MILLER 1974, BLOWER und MILLER 1977, STRIGANOVA und MASANTSEVA 1979 u. v. a.) ist jedoch als Stadium I das auf das Pupoid folgende zu bezeichnen, da es erstmals freie Beine und Antennen besitzt. Bei den meisten Arten ist erst das Stadium II mit 7 Beinpaaren bewegungsaktiv und tritt in Fallenfängen auf, was einige Autoren veranlaßte, dieses fälschlicherweise als „Stadium I“ zu bezeichnen (z. B. VERHOEFF 1928).

Bei den Julida kann eine einfache fortlaufende Zählweise für alle Stadien angewandt werden, da sie dem anamorphen Entwicklungstyp angehören und sich demzufolge bis zum Lebensende (oft auch nach Erreichen der Geschlechtsreife) weiter unter Körperringzunahme häuten. Die Stadien sollten stets mit römischen Ziffern bezeichnet werden.

Die Juvenilstadien der Diplopoden stellen keine Larven dar (DOHLE unveröffentl. Mskr., DUNGER im Druck). Sie tragen weder eindeutige larvale Merkmale, noch leben sie unter deutlich anderen ökologischen Bedingungen als die Adulten.

### 2.3.2.3. Methoden der Stadienerkennung

Die Mehrzahl der Autoren versuchte bislang die Stadiengliederung an Freilandfängen zu erkennen. Hierbei traten stets die gleichen Grundprobleme auf. Die Charakterisierung der frühen Stadien ist leicht. Bei den älteren kommt es zu mehr oder weniger starken Überschneidungen, da die Ring- bzw. Beinpaarzahlen zunehmend weniger konstant sind. Die von manchen Autoren getroffenen Einteilungen erscheinen oft zufällig oder konstruiert. Die Grundvoraussetzung für die Erkennung der Stadiengliederung ist die Untersuchung einer großen Anzahl von Tieren und ein relativ langer Untersuchungszeitraum. Die Kombination verschiedener Merkmale (Längen- und Breitenmaße, Masse, Ring- bzw. Beinpaarzahlen, Anzahl beinloser Ringe, Zählung der in der Proliferationszone angelegten Eosomite, Vergleich bekannter Stadienfolgen und eventuell beobachtete Häutungen) liefert zuweilen brauchbare Ergebnisse. Oft existiert aber bei solchen Kombinationen eine derart überschneidende Variabilität, daß sich nur mit Hilfe von Wahrscheinlichkeitsberechnungen konkrete Klassen abgrenzen lassen.

Die verschiedenen Methoden zur Stadienerkennung werden im Folgenden näher erläutert.

**Kombinierte Größenklassenmethode.** Grundlegende Arbeiten mit dieser Methode haben BLOWER und Mitarbeiter (1964, 1977) an *A. punctatus*, *A. latestriatus* und *A. nitidus* vorgelegt. Den Ausgangspunkt bilden Längen- und Breitenmessungen, deren Ergebnisse auf arithmetischem Wahrscheinlichkeitspapier dargestellt werden. Es zeichnen sich bestimmte Größenklassen ab, die den Stadien entsprechen. Nachdem die Stadien auf diese Weise charakterisiert sind, werden die Zahlen der beintragenden und beinlosen Körperringe tabellarisch erfaßt. Addiert man diese, erhält man jeweils die beintragenden Körperringzahl des folgenden Stadiums. Bei den von BLOWER und Mitarbeitern untersuchten Arten rechtfertigt die gute Übereinstimmung der „vorbestimmten“ Ringzahlen mit den tatsächlich beobachteten die Anwendung dieser Methode zur Stadiengliederung.

**Augenfeldmethode.** Diese Methode beruht auf dem Auszählen der Ocellen, aus denen sich das Augenfeld zusammensetzt. VACHON (1947) stellte fest, daß bei jeder Häutung ein Ocellenzuwachs in charakteristischer Weise erfolgt. Er und SAUDRAY (1952) wandten die Augenfeldmethode erfolgreich für *A. punctatus* an. In der Zwischenzeit sind Zweifel an der Allgemeingültigkeit der Methode für alle Juliden aufgetreten. Das Für und Wider wird in Abschnitt 2.3.2.7. näher diskutiert. Hiervon abgesehen kann die Augenfeldmethode nur bei Arten mit deutlich erkennbaren Einzelocellen angewandt werden. Bei blinden Arten oder bei Arten mit verschwimmenden Ocellenfeldern (z. B. *E. nanus*, mehrere *Allajulus*-Arten) ist sie unbrauchbar oder nur mit erhöhtem Aufwand nutzbar.

**Wehrdrüsenmethode.** Als eindeutigste Methode für die Beurteilung anamorpher Entwicklungsstadien besonders der Julida hat sich die Zählung der pro Häutung neu angelegten Wehrdrüsen erwiesen. Hinter den beintragenden Körperringen mit funktionsfähigen Wehrdrüsen befinden sich mehrere apode Ringe, deren Wehrdrüsen nur in Anlagen vorhanden sind. Bei der nächsten Häutung werden diese funktionsfähig und bei den meisten Arten durch „Wehrdrüsenflecken“ (charakteristische Pigmentierung im Umfeld der Wehrdrüsenöffnung) als solche leicht erkennbar. Die zuletzt angelegten Wehrdrüsenflecken sind kleiner und heller gefärbt, die älteren dunkler und größer (Abb. 10). Die abgestufte Ausbildung der Wehrdrüsenfelder gewährt den Vorteil, daß oft verschieden alte Bildungen deutlich unterschieden werden können, was bei der Beurteilung von Beinpaaren, Körperringen u. a. Merkmalen nicht möglich ist. Schwierigkeiten treten erst mit zunehmendem Alter der Tiere auf, da sich ältere Flecken immer mehr in Form und Farbe gleichen. Eine Unterscheidung der ältesten Zuwachsserien ist dann nicht mehr möglich. Hier kann die Entscheidung über die stadiale Zuordnung nur in Kombination mit anderen Merkmalen (Größe, Masse, apode Körperlinge usw.) getroffen werden.

Die Wehrdrüsenmethode wurde bereits von VERHOEFF (1933, 1939) für die Wachstumsanalyse verschiedener Blaniulidae eingesetzt. Aber erst mit KINKEL (1955) und HALKKA (1958), die diese Methode erstmals auch für eine Art der Julidae anwandte, kam es zur

breiten Nutzung (BROOKES 1963, 1974; RANTALA 1970, 1974; BROOKES und WILLOUGHBY 1978; PEITSALMI 1981).

#### 2.3.2.4. Angewandte Methode zur Stadienerkennung bei *Enantiulus nanus* und *Allajulus occultus*

Die Größenklassenmethode und die Augenfeldmethode wurden an beiden Arten ohne ausreichenden Erfolg auf ihre Eignung geprüft (s. 2.3.2.6. und 2.3.2.7.).

Als am besten anwendbar erwies sich die Wehrdrüsenmethode (Wehrdrüsenpaar bzw. -paare = Wdp), da sowohl *E. nanus* als auch *A. occultus* deutlich erkennbare bräunliche Flecken in Höhe der Foramina repugnatoria besitzen. Es lassen sich verschiedene alte Wdp-Serien unterscheiden, und zwar vorwiegend bei jüngeren Stadien 3 bis 4, bei älteren meist nur 1 bis 2. Außerdem entspricht die Zahl der beinlosen Körperringe der Wehrdrüsenzahl der nächsten Häutung und kann mit in die Bewertung einbezogen werden. Die Wehrdrüsenmethode bildet deshalb die Grundlage für die Stadiengliederung. Im Interesse der Eindeutigkeit wird im Folgenden vorrangig die Zahl der beobachteten Wehrdrüsenöffnungen, nicht die Körperringzahl, angegeben.

Zusätzlich zur Wdp-Zählung wurden Länge, Breite und Masse sowie die Anzahl der beinlosen Körperringe bestimmt.

Es wurde versucht, aus der großen Zahl der theoretisch möglichen Entwicklungsgänge die real auftretenden Stadiencharaktere zu finden und so die erwartete Überlappung der Ringzahlen bei verschiedenen Stadien zu deuten. Dazu war es notwendig, erstens möglichst viele postembryonal aufeinanderfolgende Wdp-Serien eines Individuums aufzuklären und zweitens eine große Anzahl von Tieren zu untersuchen.

Von vornherein bestand wenig Aussicht, eine genügend große Anzahl von Tieren vom Ei bis in höchste Stadien zu züchten. Diese Befürchtung bestätigte sich später. So mußte ein Weg gesucht werden, im Freiland aufgesammelte Individuen stadienmäßig zu erfassen und durch ihre Haltung im Labor die Wdp-Zahlen der kommenden Stadien zu ermitteln. Dabei bilden die Wdp-Serien der juvenilen und prämaturnen Tiere, die in der Regel (meist bis Stadium V, teils sogar bis VII) problemlos zu unterscheiden sind, die Basis bei der Ermittlung der komplizierten Entwicklungsschemata beider Arten. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen: Ein älteres Freilandtier von *E. nanus* besitzt 36 Wdp; unterscheidbar sind 25 große, 6 mittlere, 5 kleine Wdp sowie 4 beinlose Körperringe. Tiere mit 25 Wdp konnten bereits anhand der Wdp-Serien dem Stadium VI zugeordnet werden. Das Freilandtier gehört demnach in Stadium VIII. Stadium IX wird 40 Wdp besitzen. So läßt sich das Schema Tier für Tier weiter vervollständigen. Für jedes Stadium können charakteristische Zuwachszahlen beobachtet werden. In Fällen mit überschneidenden Wdp-Zahlen in verschiedenen Stadien gaben diese Zuwachszahlen unter Berücksichtigung der Hauptentwicklungswege, stets aber auch in Kombination mit weiteren Merkmalen (Größe usw.) den Ausschlag für die Klärung der Stadienzugehörigkeit.

Die Verbindung Freilandmaterial/Laborhaltung schließt Fehler bei der Stadienzuordnung, vor allem bei älteren aufgesammelten Tieren, nicht vollständig aus. Dieser Nachteil wurde aber zugunsten der erhöhten Individuenzahlen, die durch ständig erneutes Einbeziehen von Frischfängen möglich wurden, in Kauf genommen. Im Verlauf der Arbeiten erwies sich diese Kombination für bestimmte Fragestellungen (z. B. natürlicher Häutungsrythmus) sogar als äußerst geeignet.

#### 2.3.2.5. Stadiale Entwicklung der Arten

Entwicklung von *E. nanus*. Theoretisch wäre es möglich, daß jede Häutung dieselbe Variationsbreite des Wdp-Zuwachses erbringt (z. B. könnten stets 5 bis 8 neue Wdp angelegt werden). Auf diese Weise würde eine Überlappungsbreite zwischen den Stadien

enstehen, die deren Erkennung im konkreten Fall von vornherein unmöglich macht. Dieser unüberschaubaren Vielfalt sind jedoch Grenzen gesetzt.

Für alle Individuen ist anfänglich eine einheitliche Entwicklung ohne Variabilität charakteristisch. Die Häutung in Stadium IV bringt die ersten Unterschiede im Wdp-Zuwachs. Es können die Wdp-Zahlen 11, 12, 13 und 14 erreicht werden. Diese bilden nun die Grundlage für die weiteren Entwicklungslinien. Sie werden hier in Anlehnung an PEITSALMI (1981) als Basisgruppen bezeichnet. Jedes folgende Stadium weist eine typische Variationsbreite im Wdp-Zuwachs auf, die sich mehr oder weniger von der anderer Stadien unterscheidet. Die möglichen Varianten reduzieren sich (ab Stadium IV) mit zunehmender Stadienhöhe von vier auf eins. Die Überlappungen sind nach wie vor sehr breit und beginnen bereits zwischen den unteren Stadien (Stadium V: 16 bis 22 Wdp, Stadium VI: 21 bis 30 Wdp). Setzt man die Kenntnis der typischen Variationsbreiten voraus und nimmt ein Lebensmaximum von fünfzehn Stadien an, ergeben sich bei *E. nanus* aber immer noch 137 verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten (Abb. 25). Die nach diesem Schema für die ältesten Tiere erreichbaren Wdp-Zahlen liegen jedoch weit über den je beobachteten. Die für jede Häutung mögliche Variationsbreite kann also nicht allein ausschlaggebend für den Entwicklungsablauf sein. Offensichtlich werden im Endergebnis engere Normen des Zuwachses pro Stadium eingehalten.

Aus diesen Überlegungen wurde die Arbeitshypothese abgeleitet, daß innerhalb der pro Stadium charakteristischen Variationsbreiten bestimmte Zuwachsvarianten bevorzugt werden. Um sie zu ermitteln, war es nötig, alle beobachteten Möglichkeiten in einem Entwicklungsschema der Art zu erfassen (Abb. 26). Die Darstellung spiegelt das breite Spektrum und die Vernetzungen innerhalb der Gesamtheit wider. Sie setzt sich, wie bereits erwähnt, aus den neu aufgesammelten, anhand der Wdp-Serien eingeordneten Individuen sowie den weiteren Häutungsbeobachtungen im Labor zusammen. Daher ergeben sich von Stadium zu Stadium keine kontinuierlich durchlaufenden Individuenzahlen. Um eine bessere Lesbarkeit zu gewährleisten, sind die absoluten Individuenzahlen in Prozentanteile der Summe der im jeweiligen Stadium beobachteten Individuen umgerechnet.

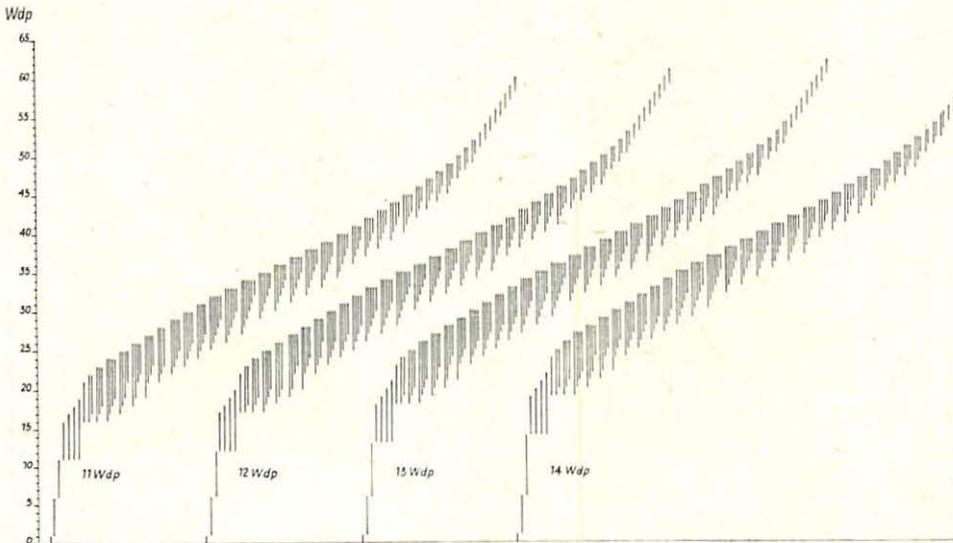


Abb. 25 Theoretische Entwicklungsmöglichkeiten von *E. nanus*  
Die Varianten sind für die Basisgruppen des Stadiums IV mit 11 bis 14 Wdp dargestellt.  
Die Höhe der Linien gibt den theoretischen Wdp-Zuwachs wieder.

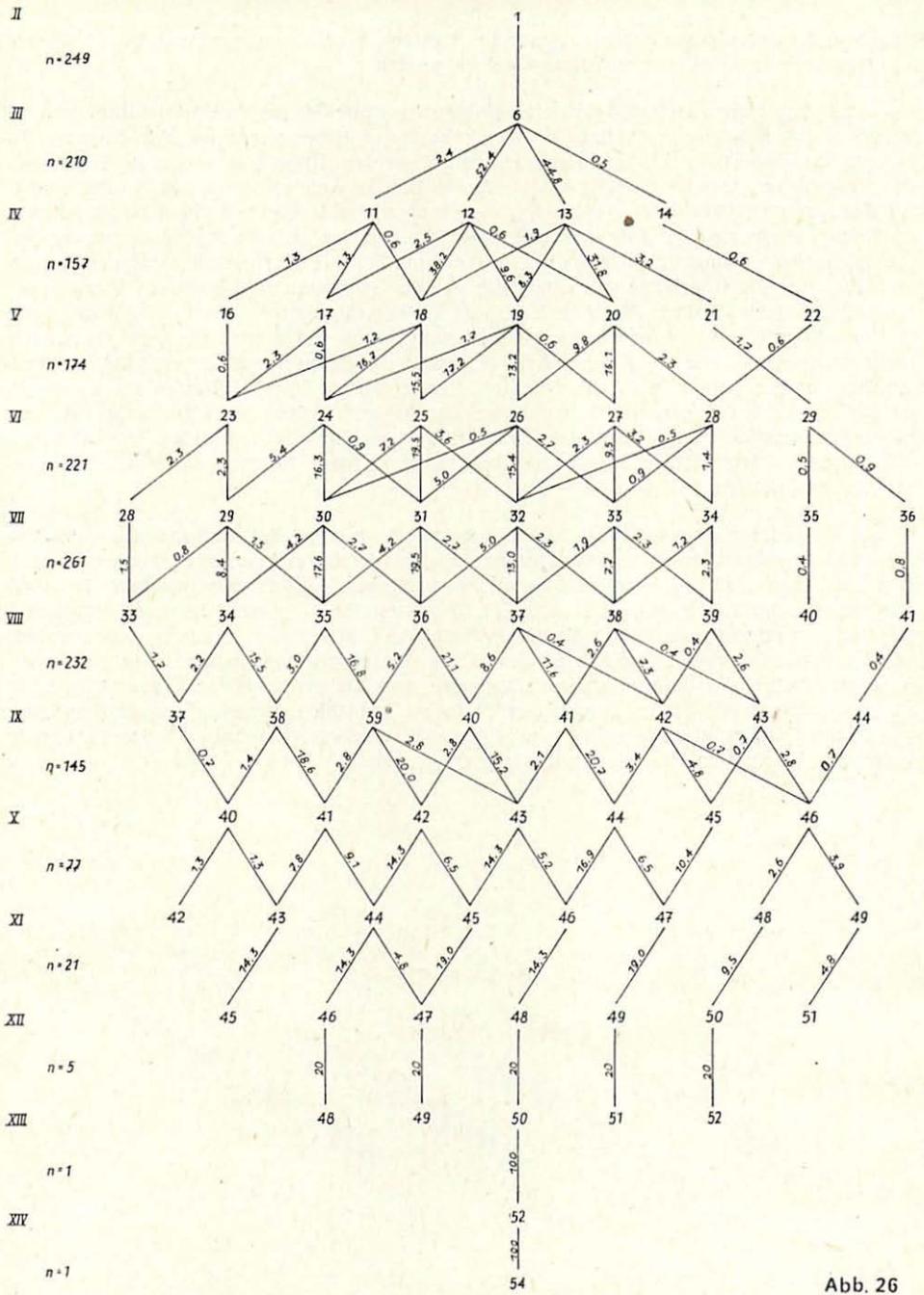


Abb. 26

Abb. 26 Beobachtete Wdp-Zahlen pro Stadium bei *E. nanus*. Die Differenz zwischen miteinander verbundenen Wdp-Zahlen gibt den Zuwachs bei der Häutung an. Die Angaben an den Verbindungslinien sind die prozentualen Individuenanteile der Summe der im jeweiligen Stadium beobachteten Tiere, die einen entsprechenden Zuwachs aufweisen.

Aus den prozentualen Häufigkeiten, mit denen bestimmte Wdp-Zuwachszahlen auftreten (Tab. 9), lassen sich im Sinne der aufgestellten Hypothese deutlich Hauptentwicklungstendenzen der Art ablesen. Sie sind in Abb. 27 noch einmal gesondert erfaßt.

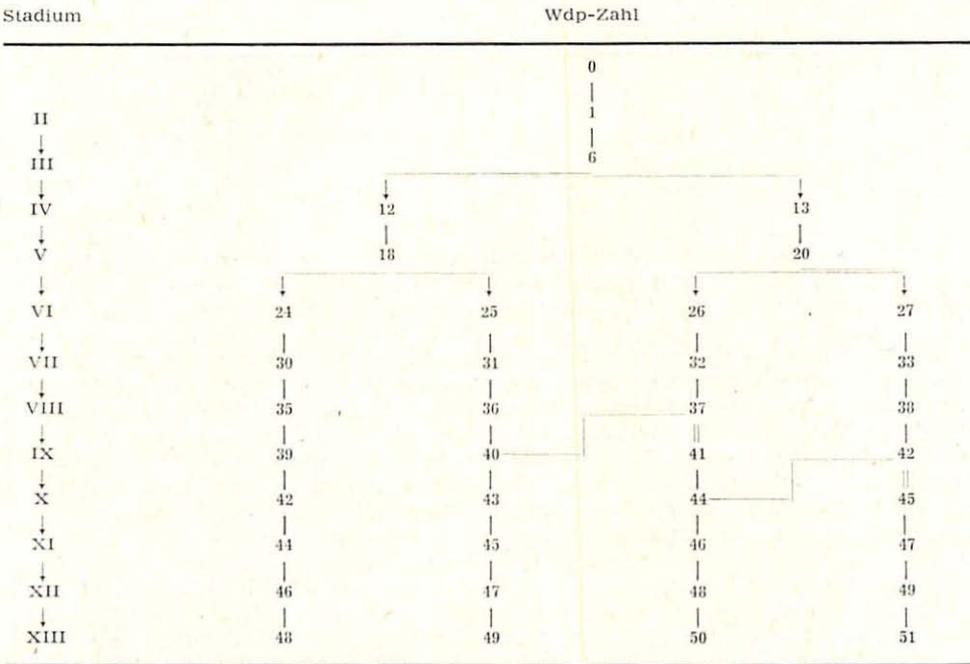


Abb. 27 Hauptentwicklungswege von *E. nanus*.  
Die Doppellinie gibt die häufiger eingeschlagene Richtung an.

Nach Tab. 9 lauten die häufigsten Wdp-Serien (bis Stadium XIII) der Basisgruppen

12: 0156/666543222 sowie 0156/676543222 und

13: 0157/776543222, seltener auch 0157/766543222.

Der Entwicklungsweg der Basisgruppe 12 wird etwas häufiger eingeschlagen. Ab Häutung IV in V wechseln aus der Basisgruppe 13 abgeleitete Individuen in die für die Basisgruppe 12 übliche Entwicklungslinie über und umgedreht. Der Austausch zwischen beiden Hauptentwicklungslinien verläuft jedoch eindeutig zugunsten der Basisgruppe 12. Am auffälligsten ist dies wohl im Stadium IX, in dem ca. 1/3 der Tiere aus der Basisgruppe 13 einen Wehrdrüsen besitzenden Körperring „zu wenig“ aufweisen und damit ihren ursprünglichen Weg verlassen (Abb. 26). Von den 77 Individuen, die Stadium XI (älter werden nur noch wenige Tiere) erreichten, besitzen 44,5% Wdp-Zahlen, die für die Basisgruppe 12 charakteristisch sind. Die Basisgruppe 13 ist mit 39% vertreten.

In allen Stadien nur wenig vorhandene „Außenseiter“ mit über- bzw. unterdurchschnittlichen Zuwachszahlen bilden die Seitenzweige im Entwicklungsschema. Sie machen ab Stadium V durchschnittlich 20% der Gesamtindividuenzahl jedes Stadiums aus. Eine mit der Stadienhöhe zu- oder abnehmende Tendenz ist nicht erkennbar. Die „Außenseiter“ behalten bei jeder Häutung die Bildung ungewöhnlicher Ringzahlen bei oder gehen zu typischen, nie aber zu ausgleichenden Zuwachszahlen über. So bleibt die Gesamt-Wdp-Zahl solcher Individuen stets unter bzw. über derjenigen der „Normaltiere“. Ihre Mortalität ist gegenüber den „Normaltieren“ erhöht.

Entwicklung von *Allajulus occultus*. Theoretisch könnte auch diese Art weit über hundert verschiedene Entwicklungswege einschlagen. Die in jedem Stadium möglichen Ringzahlen variieren breit. Von den 14 festgestellten Stadien haben 9 Stadien einander überlappende Wdp-Zahlen:

Stadium	WdP-Zahl	Stadium	WdP-Zahl
II	1	VIII	28 bis 43
III	6	IX	31 bis 48
IV	12 bis 14	X	33 bis 52
V	18 bis 22	XI	35 bis 54
VI	23 bis 30	XII	36 bis 56
VII	22 bis 37	XIII	37 bis 58
		XIV	38 bis 59

Der Vielzahl sind prinzipiell dieselben Grenzen gesetzt wie bei *E. nanus*. Die Variationsbreite der Wdp-Zahlen innerhalb eines Stadiums ist gegenüber den theoretischen Möglichkeiten stark eingeschränkt und Hauptentwicklungstendenzen (Abb. 28) werden sichtbar:

Alle Individuen des Stadiums II mit einem funktionsfähigen Wdp legen bei der folgenden Häutung 5 neue Wdp-tragende Körperringe an. Im Stadium IV lassen sich durch Hinzu kommen von 6 bis 8 neuen Ringen drei Basisgruppen mit 12, 13 und 14 Wdp unterscheiden, von denen die weitere Entwicklung ausgeht. Bei den folgenden Häutungen bis in Stadium X gibt es jeweils drei bis vier Möglichkeiten, eine bestimmte Anzahl neuer Ringe anzulegen (s. Tab. 10). In höherem Alter wird der Wdp-Zuwachs auf ein bis zwei Möglichkeiten eingeschränkt. Innerhalb des Bereiches des für jedes Stadium in Frage kommenden Wdp-Zuwachses existiert aber eine Ringzahl, die bei den Häutungen am häufigsten angelegt wird. Dies führt, ausgehend von der Basisgruppe 13, zur Herauskristallisierung zweier Hauptentwicklungswege (Abb. 28) mit den Wdp-Zuwachsserien 0157/7664322211 und 0157/7764322111. Analog zu *E. nanus* passen sich auch bei *A. occultus* Individuen mit über- bzw. unterdurchschnittlichen Wdp-Zahlen in der Regel nicht durch ausgleichende Zuwachszahlen an die Hauptentwicklungswege an. Durchschnittlich gibt es pro Stadium ca. 40% solcher „Aufenseiter“. Davon geht etwa die Hälfte der Individuen (im Schema an den Außengrenzen dargestellt) noch vor Erreichen der Geschlechtsreife zugrunde, der Rest folgt zumeist der üblichen Tendenz der um einen Körperring pro Häutung verringerten weiteren Zunahme. Auf diese Weise sind in jedem Stadium stets auch hohe oder niedrige Wdp-Zahlen vorhanden, vertreten durch nur wenige Individuen.

Der Sexualdimorphismus spiegelt sich bei Juliden gewöhnlich auch in Form größerer und kräftigerer Weibchen wider, wobei diese in demselben Stadium wie die Männchen jedoch nicht zwangsläufig mehr Körperringe besitzen müssen. Daher ist es bemerkenswert, daß dies bei *A. occultus* der Fall ist. In den Jugendstadien V und VI weisen noch die zukünftigen Männchen die höchsten Zuwachsraten und damit größten Wdp-Zahlen auf; ab dem nächsten (VII.) Stadium kehren sich jedoch die Verhältnisse um.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur stadialen Entwicklung von *E. nanus* und *A. occultus* stimmen mit den für die Juliformia bekannten Gesetzmäßigkeiten weitgehend überein. Sie weisen aber auch auf bislang unbekannte Besonderheiten der Arten hin.

Beide Arten gehören in die Gruppe der anamorphen Juliden, deren Ringzuwachs keinen definierten Endpunkt besitzt. Sie häuten sich nach dem Erreichen des ersten Reifestadiums weiter. Bei älteren Individuen von *A. occultus* (s. Tab. 10) kann in Übereinstimmung mit anderen Arten der Gattung (*A. latestriatus*, *A. punctatus*) nur ein neuer Rumpfring angelegt werden. Bei *E. nanus* sind es ab der Häutung in Stadium X (s. Tab. 9) mindestens zwei.

Beide Arten erreichen maximal nur Stadium XV (Weibchen von *E. nanus*) bzw. XIV (Weibchen von *A. occultus*). Auch bei den verwandten Arten *A. punctatus* und *A. latestriatus* wurden als älteste Tiere Weibchen in den Stadien XIV bzw. XIII beobachtet (BLOWER und GABBUTT 1964). Die geringe Stadienzahl scheint für alle Cyndroiulinae charakteristisch

zu sein. Innerhalb des Tribus Cylindroiulini bestehen jedoch bezüglich der maximal erreichbaren Stadienzahl größere Unterschiede. Als Extrem ist *T. niger* bekannt, der bis 70 beintragende Körperringe (mindestens Stadium XXIV) aufweisen kann (SAHLI 1963).

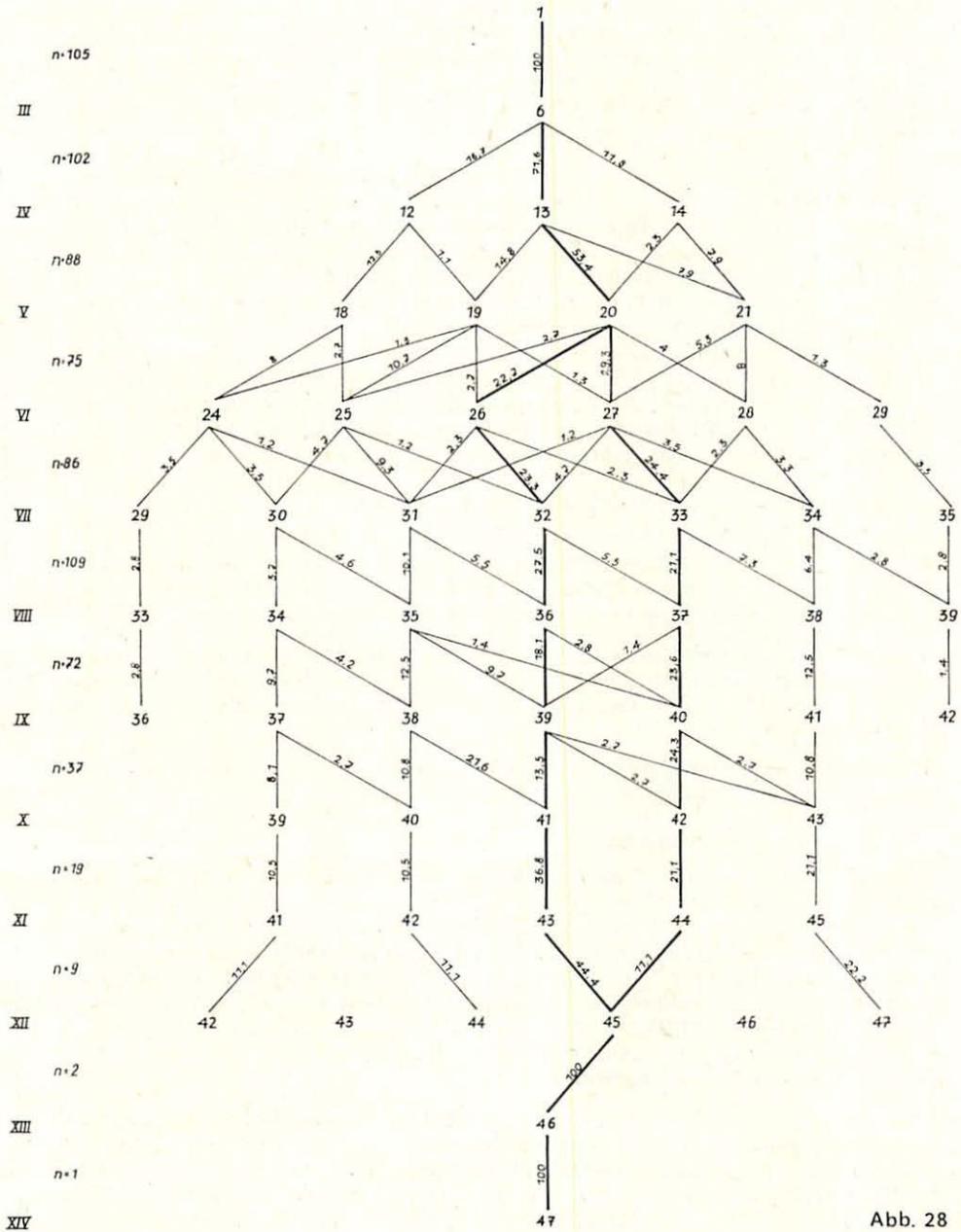


Abb. 28

Abb. 28 Beobachtete Wdp-Zahlen bei *A. occultus*. Erläuterungen s. Abb. 26. Die verstärkten Linien geben die Hauptentwicklungslinien der Art an.

Der Ringzuwachs unterliegt Regulationsmechanismen, die ihn in gewissen Grenzen halten (BERNS und KEETON 1968). Umweltfaktoren, wie beispielsweise die Menge verfügbarer Nahrung, beeinflussen das Wachstum von *Narceus annularis* dahingehend, daß unterernährte juvenile Individuen bei den Häutungen 4, 5 und 6 weniger Körperringe anlegen als gut ernährte. Daraus resultiert die Frage, ob diese Tiere auch als Adulte noch weniger Ringe besitzen. Die Autoren stellten ab der 7. Häutung entgegengesetzte Verhältnisse fest. Jetzt legten die unterernährten Individuen mehr Rumpfringe an und bzw. oder schalteten zusätzliche Häutungen ein, so daß im Endresultat die adulten *N. annularis* alle mehr oder weniger gleiche Ringzahlen aufwiesen. BERNS und KEETON sehen darin die wesentlichen Regulationsmechanismen der Variationsbreite.

Für *E. nanus* und *A. occultus* konnte kein Ausgleich der Ringzahlen im Sinne dieser Theorie festgestellt werden. Vielmehr deutet sich das Gegenteil an. Tiere mit zu hohem oder zu niedrigem Zuwachs zu Beginn der Entwicklung zeigten bei den folgenden Häutungen meist normale Zuwachszahlen, sie blieben also zeit ihres Lebens zu „klein“ (d. h. zu ringarm) oder zu „groß“. Im Vergleich zu *N. annularis* scheint bei beiden Arten ein anderer Regulationsmechanismus in Frage zu kommen. Die „Ausnahmetiere“ an der unteren und oberen Grenze der beobachteten Variabilitätsbreite sind wesentlich geringer konditioniert als das Gros der „Normaltiere“. Ihre Sterberate liegt weit über der durchschnittlichen Sterberate des Stadiums. Sie erreichen nur selten das geschlechtsreife Alter, kommen demnach weniger zur Fortpflanzung, so daß ihre genetische Information entsprechend seltener in das Gesamtpotential der Art einfließt. Auf diese Weise bleibt die Zahl der „Aufenseiter“ stets niedrig. Sie sind demzufolge im Freiland auch weitaus seltener zu finden.

#### 2.3.2.6. Eignung der Längenmaße zur Stadienerkennung

Für *E. nanus* ließ die vorhandene Materialmenge eine Aufschlüsselung der Größen auf die Wdp-Zahlen zu (s. Tab. 11). Es sollte geprüft werden, ob bei sich überschneidenden Wdp-Zahlen aufeinanderfolgender Stadien die Längenmaße signifikante Unterschiede zeigen, d. h., ob sie für die Stadienerkennung in „kritischen“ Fällen geeignet sind.

Es wurde die Hypothese aufgestellt, daß das höhere Stadium bei gleicher Wdp-Zahl durchschnittlich größere Individuen enthält als das niedere. Zur Überprüfung wurde ein Signifikanztest (nach WELCH) herangezogen. Er erbrachte nur in wenigen Fällen ein annähernd gesichertes Ergebnis (s. Tab. 12).

Nach diesen Ergebnissen ist es nicht möglich, fragliche Individuen lediglich aufgrund der Längenmaße einem bestimmten Stadium zuzuordnen.

#### 2.3.2.7. Stadiengliederung nach dem Ocellenzuwachs

Charakteristisch für viele Diplopoden ist die Zunahme der Ocellenzahl bzw. -reihen pro Häutung (s. 2.3.2.3.). Unter den Juliden gibt es eine Reihe von Arten, deren Ocellenzuwachs nach einem einheitlichen Schema verläuft, indem bei jeder Häutung je eine neue Ocellenreihe so angelegt wird, daß ein gleichseitiges Dreieck entsteht, z. B. *T. niger* (SAHLI 1956, BLOWER und FAIRHURST 1968), *O. sabulosus* (HALKKA 1958, FAIRHURST 1968), *O. moreleti* (PRINS 1983), *J. scandinavicus* (BLOWER 1970 b), *Oph. pilosus* (BLOWER und MILLER 1974), *A. punctatus* (SAUDRAY 1952), *Pachyiulus toetidissimus* (STRIGANOVA und MAZANTSEVA 1979). Der regelmäßige Zuwachs wird erst unterbrochen, wenn die Antennenbasis die Länge der neuen Reihen begrenzt.

Für einige Juliden-Arten ist der Wert der Methode infolge großer Variabilität des Zuwachses, hauptsächlich in den älteren Stadien, umstritten. BLOWER und GABBUTT (1964) und BLOWER (1970 b) fanden die Augenfeldmethode für *A. latestriatus* ungeeignet, zumal das Ocellenfeld dieser Art schlechter als bei anderen Juliden zu erkennen ist. Dagegen verwandten COTTON und MILLER (1974) die Methode mit Erfolg für dieselbe Art und prüften die Ergebnisse anhand der durch die erstgenannten Autoren nach der kombinierten Größenklassenmethode vorgenommenen Stadiencharakterisierung. SAHLI (1969 a) fand bei seinen Untersuchungen an umfangreichem Material von *A. londinensis* 30 % der Augen-

felder, wiederum besonders der älteren Stadien, als „indeterminabel“. *A. londinensis* aus dem Leutratl bei Jena wies ebenfalls keine gesicherte Übereinstimmung auf (DUNGER und STEINMETZGER 1981). Die einfache Regel

$$\text{Anzahl der Ocellenreihen} + 1 = \text{Stadium}$$

ist also nicht generell anwendbar. Der Ocellenzuwachs muß demzufolge für jede Art auf seine stadiale Aussagefähigkeit geprüft werden.

*E. nanus*. Für die Stadien I bis XI wurde jeweils von 20 Individuen die Ocellenzahl ermittelt. Dabei ging es weniger um die Frage, wann welcher Ocellus wo gebildet wird (topographische Variabilität), als vielmehr um die Prüfung der Anwendbarkeit der Augenfeldmethode für diese Art.

Die Ocellen von *E. nanus* sind in mehr oder weniger unregelmäßigen Reihen innerhalb einer dunkel pigmentierten Fläche angeordnet. Sie sind „zu einem schwarzen Fleck verschmolzen“ (SCHUBART 1934) und im einzelnen, besonders wenn es sich um Lebendmaterial handelt, schwer unterscheidbar. Inwieweit es sich dabei um „echte“ Verschmelzungen handelt, ist lichtmikroskopisch nicht klärbar. Die Zählung ist mit erheblichem Zeitaufwand und meist Unsicherheiten verbunden. Schon aus diesem Grund ist die Anwendung der Augenfeldmethode für *E. nanus* nicht empfehlenswert.

Die Art besitzt im jüngsten Stadium eine rotgefärbte Ocellenanlage. Nach der folgenden Häutung ist wie bei anderen bisher untersuchten Juliden ein dunkel pigmentierter Ocellus (s. Tab. 13) ausgebildet. Im Gegensatz zu den Arten mit gleichmäßigem Reihenzuwachs besitzt *E. nanus* im Stadium III nicht zwei Reihen, d. h. 3 Ocellen, sondern meist nur eine Reihe mit zwei ungleichgroßen Ocellen. Ein dritter oder vierter Ocellus ist nur bei einigen Tieren angedeutet, und zwar nie zwischen den beiden unteren Ocellen, sondern darüber, der Fühlerbasis genähert. Die Form des zukünftigen Augenflecks als mehr oder weniger gleichseitiges Parallelogramm, im Gegensatz zu dem gleichschenkligen Dreieck anderer Julidae, ist spätestens ab Stadium IV mit meist vier Ocellen erkennbar. Treten fünf Ocellen auf, so liegt der fünfte Ocellus zwischen beiden Reihen in Richtung Fühlerbasis.

Ab 10 Ocellen kommen kaum noch gleiche Anordnungen innerhalb des Augenflecks vor. Der Zuwachs scheint sowohl dorsalwärts und gleichzeitig in Richtung der Fühlerbasis (bis diese ihn begrenzt) als auch intermediär möglich zu sein. Maximal können zwar 5 waagerechte wie auch 5 senkrechte Reihen, aber nie  $5 \times 5$ , beobachtet werden. Im Höchstfall treten 17 Ocellen im Stadium XI auf, eine Zahl, die gegenüber anderen Juliden, beispielsweise *J. scandinavicus* mit ca. 50 Ocellen in demselben Stadium, sehr gering ist.

*E. nanus* gehört also zu der Gruppe der Julidae mit variabler Ocellenzunahme. Zwar ist bei jeder Häutung Zuwachs zu verzeichnen, aber dieser erfolgt, besonders in den höheren Stadien, nicht gleichmäßig, so daß es zu starken Überschneidungen in den Ocellenzahlen kommt. Die Augenfeldmethode nach VACHON (1947) läßt sich daher für die Stadiengliederung bei *E. nanus* nicht anwenden.

*A. occultus*. Allen Arten der Untergattung *Allajulus* Koch, 1847 (= *Ypsilonululus* Verhoeff, 1899) sind die mehr oder weniger zu einem Fleck verschwommenen Ocellen eigen, die sich am lebenden Tier nur schlecht unterscheiden lassen.

Die Ocellen wurden für die Stadien I bis VI und XI an je 5, für die Stadien VII bis X an jeweils 15 Individuen ausgezählt. Höhere Stadien wurden infolge ihrer Seltenheit nicht untersucht.

Bei *A. occultus* sind die Ocellen zumindest bis Stadium IX regelmäßiger als bei *E. nanus* angeordnet. Der Zuwachs scheint nach gewissen Gesetzmäßigkeiten vor sich zu gehen: Stadium I besitzt wie üblich einen rot pigmentierten Fleck, Stadium II immer einen ausgefärbten schwarzen Ocellus. Für Stadium III sind ein großer und ein in Richtung der Antennenbasis liegender kleinerer Ocellus charakteristisch. Bei der nächsten Häutung wird eine Reihe darüber angelegt (Abb. 29). Die Ocellenzahl schwankt im Stadium IV zwischen  $2 + 2$  (2 ausgefärbte und 2 „helle“ Ocellen) und 4. Im Stadium V und VI wurden 4 bis 5 oder  $4 + 2$  Ocellen beobachtet, im Stadium VII 6 bis  $6 + 3$ . Stadium VIII besitzt 9 bis 12

und Stadium IX 12 bis 14 Ocellen. Für die Stadien X und XI war keine typische Anordnung feststellbar, die Ocellenzahlen reichten hier von 13 bis 17.

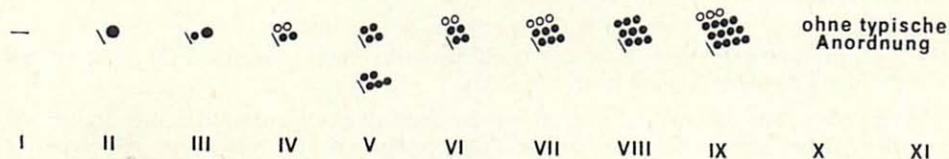


Abb. 29 Häufigste Anordnungen der Ocellen bei *A. occultus*. Links die angedeutete Fühlergrube, helle Ringe: unausgefärbte Ocellen

Aus der Abbildung werden zwei sich abwechselnde Zuwachsrichtungen deutlich: Zuerst in Richtung der Antennenbasis (ab Stadium IX teils auch zur anderen Seite möglich), anschließend dorsalwärts. Jede neu angelegte Reihe enthält bis Stadium IX meist dieselbe Anzahl Ocellen, so daß wie bei *E. nanus* ein mehr oder weniger viereckiger Augenfleck in Form eines Parallelogrammes entsteht. Der Zuwachs schwankt in den höheren Stadien stärker, so daß der Reihencharakter verwischt wird. Es muß allerdings betont werden, daß die genannten Zuwachstendenzen erst nach Bestätigung durch die Untersuchung größerer Materialmengen verallgemeinert werden können.

Die überschneidende Variabilität der Ocellenzahlen und -reihen besonders in den höheren Stadien, aber auch die Undeutlichkeit der „Einzelaugen“ machen die Augenfeldmethode zur Stadiengliederung bei *A. occultus* ungeeignet. Die Arbeit mit der besseren Wehrdrüsenmethode ist entschieden zeitökonomischer und der subjektive Fehler beim Auszählen ist geringer.

### 2.3.3. Größenwachstum von *Enantiulus nanus* und *Allajulus occultus*

#### 2.3.3.1. Material und Methode

Von *E. nanus* wurden 900 Individuen aus Freiland, Laborhaltung und Zucht 1982/83 vermessen. Von *A. occultus* standen 400 Individuen in denselben Jahren zur Verfügung (die genauen Individuenzahlen für die einzelnen Messungen s. Tab. 14 und 15).

**Längen- und Breitenmessung.** Die Individuen wurden lebend unter dem Stereomikroskop vermessen. Sie „entrollen“ sich unter dem störenden Licht- und Wärmeeinfluß. Ihren Weglaufversuch macht man sich zunutze, indem man sie in diesem Moment seitlich durch zwei Glasscheiben von entsprechender Stärke (abhängig vom Durchmesser der Tiere — für adulte Individuen eignen sich gewöhnliche Objektträger, für die Jugendstadien Dünnschliffobjektträger oder Diagonalgläser) arretiert. Ein Ausweichen nach oben verhindert eine dritte aufgelegte Glasscheibe. Auf diese Weise, gegebenenfalls noch durch leichtes seitliches Zusammendrücken der Objektträger, sind die Tiere fast völlig bewegungsunfähig und lassen sich gut messen.

Zwei Vorteile der angewandten Meßmethode sind offensichtlich: Erstens sind subjektive Meßfehler gegenüber anderen Meßmethoden, die hauptsächlich bei größeren Juliden mit (dann vertretbaren) Fehlerquoten angewendet werden können (z. B. der Längenmessung beim Laufen auf Millimeterpapier — HALKKA 1958), weitestgehend eingeschränkt. Der zweite Vorteil liegt in der Arbeit mit Lebendmaterial an sich. Man erhält der natürlichen Laufhaltung entsprechende Längenmaße. Bei konserviertem Material ist stets eine in ihrer Größenordnung schwer abschätzbare unnatürliche Dehnung oder Schrumpfung zwischen den Körperringen zu berücksichtigen. Außerdem sind fixierte Individuen meist gekrümmt oder spiralförmig eingerollt und der Kopf ist „abgeknickt“, was die Längenmessung erheblich erschwert bzw. abgeänderte Meßmethoden erfordert, z. B. Übertragen des gekrümmten Tierkörpers auf Papier und Umfahren mittels eines Kurvimeters in mehreren Wiederholungen (BLOWER und GABBUTT 1964, BLOWER und MILLER 1974).

Nebenbei sei angemerkt, daß andere Arten, z. B. *A. latestriatus* oder *M. projectum*, nicht das gleiche Verhaltensmuster unter dem Stereomikroskop zeigen. Sie bleiben infolge der Reizung sehr lange spiralgig zusammengerollt liegen. Diese Meßmethode ist demnach nicht für jede Art gleich gut geeignet.

Die Messungen wurden wie folgt ausgeführt:

Längenmessung – von Stirn bis Ende der Analklappen in natürlicher Haltung bei 40facher Vergrößerung

Breitenmessung – über die Mitte des Collums bei 100facher Vergrößerung.

Bestimmung der Masse. Sie erfolgt mit einer Analysenwaage (0,1 mg Genauigkeit). Die Tiere wurden lebend, ohne Berücksichtigung ihrer unterschiedlichen Darmfüllung, des Wassergehaltes und der Gravidität, gewogen.

### 2.3.3.2. Ergebnisse der Wachstumsanalyse

Längenzunahme. Jeder Häutungsschritt der beiden untersuchten Arten ist mit einem relativ gleichmäßigen Längenzuwachs unabhängig von der Anzahl der neu hinzugekommenen Körperringe verbunden (s. Tab. 14 und 15). Es ergibt sich in Übereinstimmung mit anderen Juliden (und manchen Insekten, z. B. der Gottesanbeterin, *Sphodromantis bioculata*, nach PRZIBRAM und MEGUŠAR 1912) ein linearer Kurvenverlauf sowohl für die Weibchen (Abb. 30) als auch für die Männchen. Das Längenwachstum der Weibchen läßt sich durch die Idealfunktionen

$$L = 1,30 \cdot S - 0,35 \quad (r = 0,99) \text{ für } E. \textit{nanus} \text{ und}$$

$$L = 1,31 \cdot S - 0,54 \quad (r = 0,99) \text{ für } A. \textit{occultus}$$

beschreiben ( $S =$  Stadium,  $r =$  Regressionskoeffizient). Realer und berechneter Kurvenverlauf sind sehr gut miteinander korreliert. Die Zunahme der Körperlänge ist demnach nicht nur von der Körperringzahl abhängig, sondern wird auch bedingt durch die Größenzunahme der Rumpflänge selbst.

Immature Männchen sind nicht kleiner als adulte derselben Stadien und daher in den Tab. 14 und 15 nicht getrennt erfaßt.

Der Sexualdimorphismus drückt sich bei den meisten Juliden auch in gegenüber den Männchen erhöhten Längenmaßen der Weibchen aus. Die für *E. nanus* gemessenen Werte weisen erst ab Stadium X signifikante Unterschiede auf. Bei *A. occultus* sind die Weibchen ab Erreichen der Geschlechtsreife länger. Für beide Arten gilt, daß die Maximallängen jedes Stadiums ausschließlich durch die Weibchen repräsentiert werden, wohingegen die Minimalwerte meist durch die Männchen belegt sind. Wie bei den verwandten Arten *A. punctatus*, *A. latestriatus* (BLOWER und GABBUTT 1964) und *A. nitidus* (BLOWER und MILLER 1977) erreichen auch hier die Weibchen die höchsten Stadien und größten Körpermaße. *E. nanus* und *A. occultus* sind im Vergleich jedoch zierlicher, zumindest in den Adultstadien. Ausdruck dessen ist auch der geringere durchschnittliche Längenzuwachs je Häutung:

	<i>E. nanus</i>	<i>A. occultus</i>
für juvenile	1,12 ± 0,22 mm	1,13 ± 0,25 mm
für ♂ <sub>p</sub>	1,60 ± 0,33 mm	1,47 ± 0,53 mm
für ♀ <sub>p</sub>	1,62 ± 0,26 mm	1,99 ± 0,34 mm
für ♂ <sub>a</sub>	0,92 ± 0,03 mm	1,14 ± 0,65 mm
für ♀ <sub>a</sub>	1,04 ± 0,44 mm	0,95 ± 0,19 mm

Die von SCHUBART (1934) für *E. nanus* angegebenen Maximal- bzw. Minimalwerte von Länge (und Breite) sind größer als die der Oberlausitzer Populationen. Dabei sind die kleineren Werte nicht ausschließlich auf die Einbeziehung der Ergebnisse der Häutungen im Labor (Labortiere sind durchschnittlich kleiner als Freilandindividuen desselben Sta-

diums) zurückzuführen. Oberlausitzer Freilandtiere weisen ebenfalls geringere Werte auf und besitzen auch weniger Beinpaare als von SCHUBART maximal angegeben. Für die Männchen von *A. occultus* stimmen die hier gefundenen und die von SCHUBART genannten Werte annähernd überein, die größten Premnitzer Weibchen sind dagegen fast 3 mm länger, auch wesentlich breiter und besitzen höhere Beinpaarzahlen als bei SCHUBART.

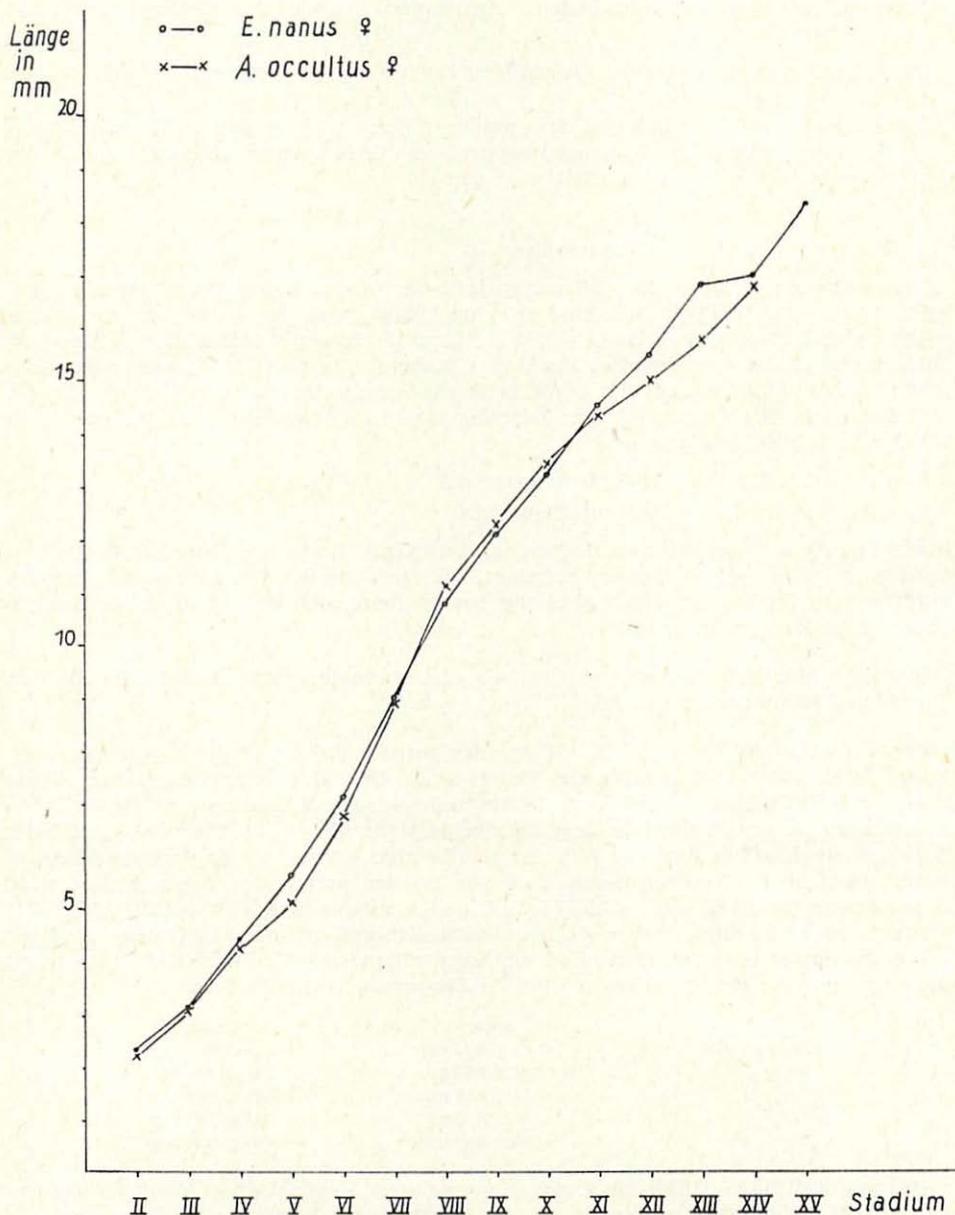


Abb. 30 Durchschnittliches Längenwachstum der Weibchen von *E. nanus* und *A. occultus* in Abhängigkeit von den Häutungsstadien

**Breitenzunahme.** In Verbindung mit dem Längenwachstum kommt es zu einer relativ kontinuierlichen Breitenzunahme bei jeder Häutung (Tab. 14 und 15). Die durchschnittliche Breitenzunahme pro Häutung beträgt:

	<i>E. nanus</i>	<i>A. occultus</i>
für juvenile	0,06 ± 0,01 mm	0,07 ± 0,01 mm
für ♂ <sub>p</sub>	0,06 ± 0,01 mm	0,06 ± 0,02 mm
für ♀ <sub>p</sub>	0,06 ± 0,02 mm	0,04 ± 0,06 mm
für ♂ <sub>a</sub>	0,04 ± 0,02 mm	0,05 ± 0,00 mm
für ♀ <sub>a</sub>	0,05 ± 0,02 mm	0,04 ± 0,00 mm

Die Breitenmaße weisen zwischen den Geschlechtern beider Arten ab Erreichen des Reifezustandes hochsignifikante Unterschiede auf.

**Volumen- und Massezunahme.** Da sich das Wachstum nicht nur in einer Längenzunahme, sondern auch in der Zunahme der Körperbreite ausdrückt, ist die Betrachtung der Volumenverhältnisse aussagekräftiger. Für die Berechnung kann der Juliden-Körper mit seinem annähernd kreisrunden Durchmesser als Zylinder abstrahiert und sein Volumen nach der Formel  $\pi \cdot l \cdot r^2$  ermittelt werden.

Die Volumina der Männchen und Weibchen beider Arten nehmen pro Häutung exponential zu (Abb. 31). Der Sachverhalt läßt sich für die Weibchen in sehr guter Näherung durch die Potenzfunktion

$$\text{und } V = 0,0252 \cdot S^{2,3580} \quad (r = 0,9970) \text{ für } E. \text{ nanus}$$

$$V = 0,0235 \cdot S^{2,4144} \quad (r = 0,9928) \text{ für } A. \text{ occultus}$$

wiedergeben ( $S$  = Stadium,  $r$  = Regressionskoeffizient).

Mit der zunehmenden Größe der Individuen ist eine Massenzunahme verbunden (Abb. 32). Die Kurvenverläufe ähneln denen der Volumenzunahme und lassen sich durch die Potenzfunktionen

$$m = 0,0568 \cdot S^{2,0750} \quad (r = 0,9847) \text{ für } E. \text{ nanus und}$$

$$m = 0,0427 \cdot S^{2,1981} \quad (r = 0,9760) \text{ für } A. \text{ occultus}$$

in noch sehr guter Korrelation ausdrücken ( $S$  = Stadium,  $r$  = Regressionskoeffizient). Die Durchschnittsmassen der einzelnen Stadien weisen allerdings höhere Standardabweichungen als die Längen- und Breitenmaße auf (Tab. 14 und 15), zurückzuführen auf die unterschiedliche Darmfüllung, Gravidität und den Wassergehalt des Individuen. Die größeren Weibchen sind signifikant schwerer als die Männchen.

Volumen- als auch Massenzunahme beider untersuchter Juliden ähneln sehr stark den von Insekten bekannten Wachstumskurven, die in den ersten Lebensabschnitten mit exponentialem, dann mit linearem Anstieg verlaufen. Im Gegensatz zum Wachstum von Insektlarven der holometabolen Arten *Trichiocampus viminalis* (JANDRA jr. 1958) und *Hyphantria cunea* (GERE 1956, 1979), die in der letzten Phase ihres Lebens einen enormen Rückfall in der Körpermasse aufweisen, nehmen die Juliden wie auch einige hemimetabole Insekten zeit ihres Lebens an Masse bzw. Volumen zu. Die Weibchen verwandter Juliden-Arten, *A. latestriatus* und *A. punctatus* (BLOWER und GABBUTT 1964) wachsen nach Erreichen der Geschlechtsreife weniger als in den Prämaturstadien. Diese infolge der Bildung der Geschlechtsprodukte eingeschränkte Wachstumstätigkeit ist bei den Weibchen von *E. nanus* und *A. occultus* nicht nachweisbar, was eventuell als ein Hinweis auf den relativ geringen Masseanteil der Eiproduktion bei diesen Arten gewertet werden kann.

## 2.4. Lebenszyklen von *Enantiulus nanus* und *Allajulus occultus*

### 2.4.1. Entwicklungsablauf in der Zucht

Für *E. nanus* fanden die Untersuchungen zum Entwicklungsablauf in der Zucht von 1982 bis 1984 statt, für *A. occultus* nur 1983.

Eiablagen wurden bei beiden Arten ausschließlich von im Freiland aufgesammelten Weibchen beobachtet. Die Kontrollen zur Ermittlung des Ablagezeitpunktes erfolgten aller zwei

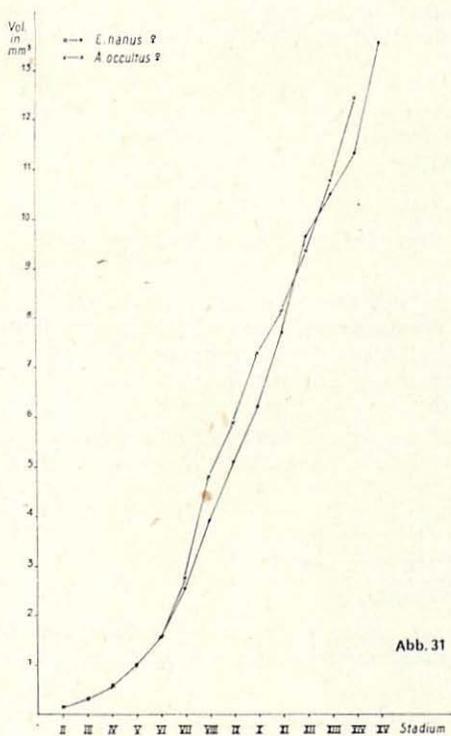


Abb. 31

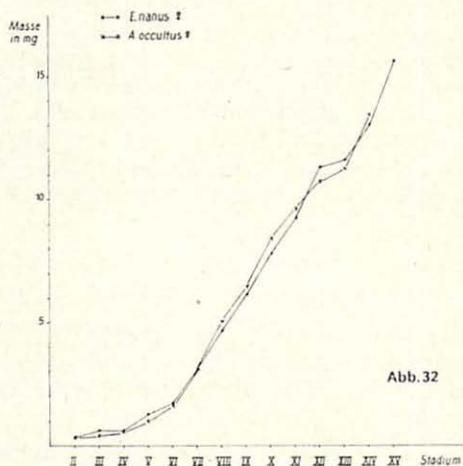


Abb. 32

Abb. 31 Durchschnittliche Volumenzunahme der Weibchen von *E. nanus* und *A. occultus* in Abhängigkeit von den Häutungsstadien

Abb. 32 Durchschnittliche Zunahme der Biomasse der Weibchen von *E. nanus* und *A. occultus* in Abhängigkeit von den Häutungsstadien

Tage. 1982 wurden Eier, Pupoide und Stadium I von *E. nanus* im Gegensatz zur 2- bis 3tägigen Beobachtung der Individuen der Stadien II bis V, nur sporadisch kontrolliert, um die anschließende Entwicklung nicht zu gefährden. Daß diese Befürchtung berechtigt war, bestätigen die Zuchten der folgenden Jahre bei beiden Arten. Hier wirkte sich die tägliche Kontrolle der Eier, Pupoide und des Stadiums I nachhaltig auf die kommende Entwicklung aus und verursachte ein frühzeitiges Absterben der Individuen.

Ab Stadium II wurden alle Tiere mit Ausnahme jeweils eines „Kontrollgeleges“ voneinander getrennt aufgezogen, um die individuellen Entwicklungszeiten bestimmen zu können. Die Haltungsbedingungen unterschieden sich nicht von denen der Adulten (s. 2.5.).

1982 schritten im Freiland aufgesammelte Weibchen von *E. nanus* von Ende März bis Ende April zur Eiablage. 1983 und 1984 lagen der Beginn (Ende April) und der Höhepunkt (Mitte Mai) im Labor, aber auch im Freiland (s. 2.4.2.3.), später als im Vorjahr. Vereinzelt legten die Weibchen noch bis Anfang Juli ab. Gelege von *A. occultus* wurden 1983 Anfang bis Mitte Mai gefunden. Sehr frühe Eiablagen sind durch den Wechsel Freiland-Labor induziert, eine Erscheinung, die auch andere Autoren beobachten konnten (KINKEL 1955).

Die Entwicklungsdauer der Juvenil- und Prämaturstadien beider Arten ist in Tab. 16 enthalten. Die Angaben für Eier, Pupoide und Stadium I von *E. nanus* beziehen sich auf die Zuchten 1983 und 1984. Dagegen werden die Stadien II bis V infolge der 1983/84 überdurchschnittlich hohen Absterberaten der Juvenilen fast ausschließlich nur durch Material des Jahres 1982 repräsentiert.

Die Embryonalentwicklung dauert bei *E. nanus* und *A. occultus* wie bei anderen Juliden-Arten durchschnittlich zehn bis zwölf Tage. Jedoch können bei *E. nanus* Verschiebungen des „Schlupf“termines bis zu drei Tagen innerhalb eines Geleges auftreten. Bei *A. occultus* betragen die Differenzen bis zu einer Woche. Da alle Individuen denselben Bedingungen unterworfen waren, kommt beispielsweise die Temperatur als Ursache nicht in Frage. Das Pupoidstadium dauert durchschnittlich bei *A. occultus* länger als bei *E. nanus* oder anderen Juliden. Das Stadium I liegt dagegen mit drei bis sechs Tagen durchaus im Bereich der für dieses Stadium typischen Zeitdauer. Bei *E. nanus* ist sie individuell recht verschieden und kann in Einzelfällen verhältnismäßig lang sein (3 bis maximal 14 Tage). Die individuellen Unterschiede nehmen in den folgenden Stadien ständig zu und können Differenzen bis zu 93 Tagen (Stadium IV) ausmachen. Bei *A. occultus* ist der Schwankungsbereich innerhalb ein und desselben Stadiums wesentlich geringer.

Wie sich *E. nanus* ab Stadium II in der Zucht weiterentwickelt, zeigt die Abb. 33 anhand von 79 im Jahr 1982 geschlüpfter Individuen.

Trotz der oben erwähnten individuellen Unterschiede läßt sich generell feststellen, daß sich die Mehrzahl der Individuen unter einheitlichen Zuchtbedingungen bei mehr oder weniger gleichbleibendem Häutungsrythmus (aller 1 bis 1 1/2 Monate) weiterentwickelt. Jedoch erreichte nur ein kleiner Teil der Ausgangs-Individuen die Stadien VI, VII und VIII.

Die letzten Häutungsbeobachtungen wurden im Oktober, November und Januar an fünf prämaturen Männchen gemacht. Zumindest der letzte Häutungstermin wäre unter Freilandbedingungen infolge der eingeschalteten Winterruhe nicht möglich. Bei allen fünf Tieren führte die Häutung in das Stadium VIII. Dieses stellt unter natürlichen Bedingungen das erste geschlechtsreife Stadium der Männchen dar (s. 2.4.2.3.). Die in der Zucht beobachteten prämaturen Männchen waren jedoch alle in diesem Stadium noch unreif und verbrachten das kommende Jahr ohne Reifehäutung, bis sie schließlich abstarben.

Untersuchungen anderer Autoren zeigen, daß die Entwicklungsgeschwindigkeit stark von den Umweltbedingungen abhängig ist. Nach HALKKA (1958) hat die Temperatur einen wesentlichen Einfluß auf die Zeitdauer gerade der jüngsten Juliden-Stadien. MACHAN SNIDER (1981) untersuchte an *Polydesmus inconstans* die Abhängigkeit des Wachstums und der Entwicklungsgeschwindigkeit von verschiedenen Temperaturen.

HALKKA stellte fest, daß Eier von *O. sabulosus* bei 15 °C entweder absterben oder 15 bis 19 Tage bis zum Aufplatzen und Erscheinen des Pupoids benötigen. Bei 18 bis 22 °C „schlüpfte“ die Mehrzahl bereits nach 10 bis 12 Tagen. Bei 27 bis 29 °C verkürzte sich die Zeitdauer auf nur 8 Tage, wobei das Pupoidstadium, wie sonst nur bei Glomeriden üblich, innerhalb der geschlossenen Eikapsel ablieft und erst Stadium I schlüpfte. Nach MACHAN SNIDER benötigen die Eier von *Polydesmus inconstans* bei 15 °C durchschnittlich 83 Tage, bei beispielsweise 21 °C nur 13 bis zum Schlupf.

Analog zu diesen Untersuchungen erscheint neben der im Labor um ca. einen Monat verfrühten Eiablage der gesamte Entwicklungsablauf bei *E. nanus* gegenüber dem Freiland wesentlich beschleunigt. Für Eier und Pupoide liegen keine Beobachtungen unter natürlichen Bedingungen vor. Sie dürften jedoch unter den kühleren Temperaturen des Frühjahrs 3 bis 4 Wochen zu ihrer Entwicklung benötigen. Das Auftreten der ersten freibeweglichen Juvenilen von *E. nanus* im Freiland spricht dafür, daß von der Eiablage bis Stadium II etwa 2 bis 2 1/2 Monate benötigt werden. BLOWER und GABBUTT (1964) sowie BLOWER und MILLER (1974) geben allgemein für „Frühjahrsjuliden“ eine Entwicklungszeit von ca. einem Monat an. Infolge der gleichmäßigen Temperaturen im Labor häuten sich die gezüchteten Individuen von *E. nanus* regelmäßig (im Gegensatz zu den Labortieren, s. 2.4.2.1.) und erreichen bis zum Winter Stadium VIII. Dies ist im Freiland nicht möglich. *E. nanus* überwintert dort in den Stadien IV und V.

Bei *A. occultus*, dessen Eiablagen im Frühsommer stattfinden, erreichen die Individuen in Zucht und Freiland infolge der auch draußen höheren Temperaturen bis September/Okttober Stadium III. Anschließend stagniert die Entwicklung im Freiland auf Grund der kühleren Temperaturen bzw. der beginnenden Winterruhe. Die Stadiendauer in Freiland und Zucht kann dann nicht mehr miteinander gleichgesetzt werden.

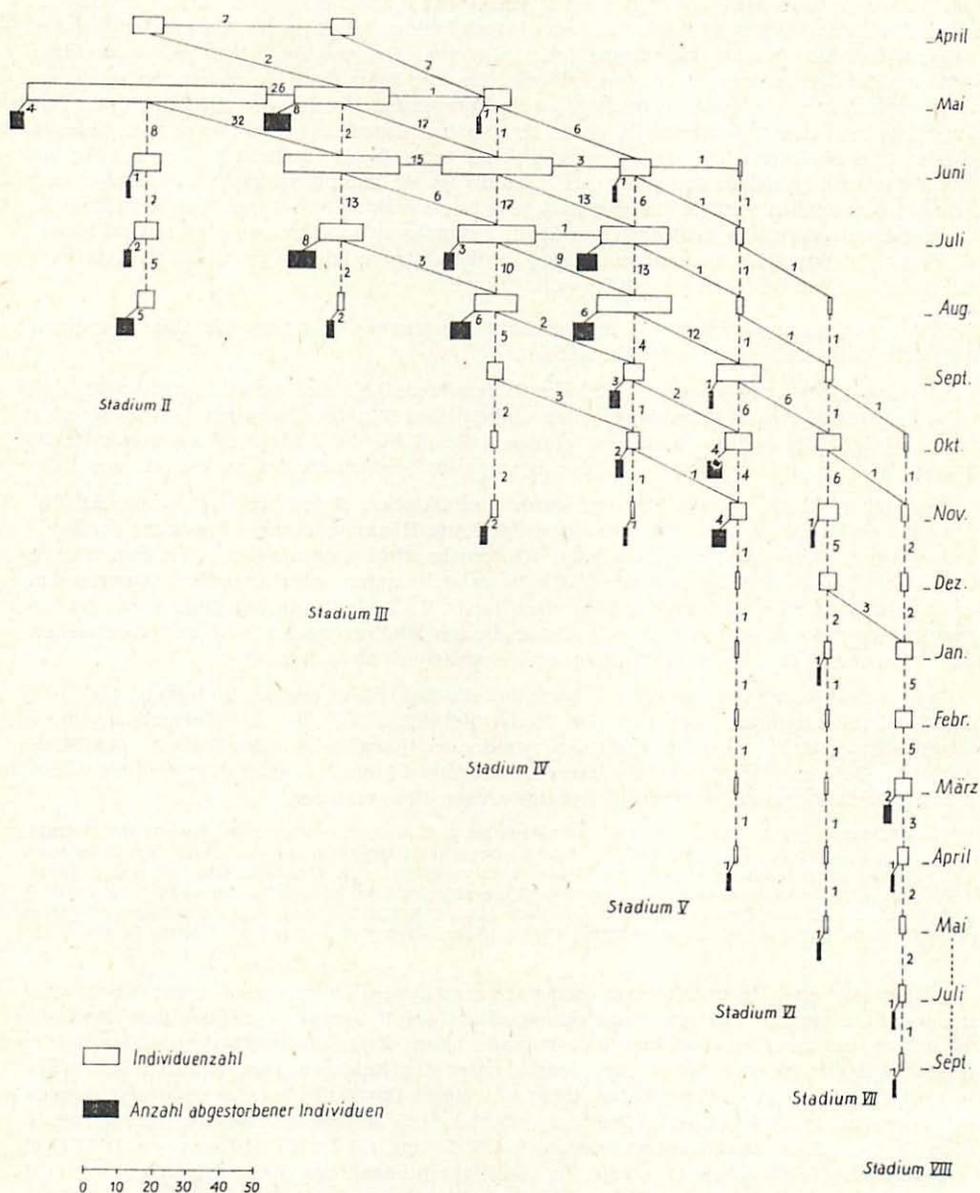


Abb. 33 Entwicklung von *E. nanus* in der Zucht 1982 bis 1983  
 --- Überdauern im selben Stadium. — Häutung

Die Verkürzung des Entwicklungsablaufes in der Zucht, besonders ausgeprägt bei dem „Frühjahrsjuliden“ *E. nanus*, macht es unmöglich, die Zuchtergebnisse zur Rekonstruktion des natürlichen Lebenszyklus zu verwenden. Zusätzlich kann es unter gleichbleibenden Haltungsbedingungen zu weiteren negativen Auswirkungen kommen, wie es das Ausbleiben der Reifehäutung trotz entsprechender Stadienhöhe anzeigt.

Die Mortalität der Eier, Pupoide und der folgenden Stadien beider Arten aus der Zucht sind in Tab. 17 und 18 enthalten. Danach sind die Eier wesentlich empfindlicher als die Pupoide und das Stadium I. Insbesondere scheint die Zeit kurz vor dem Schlupf eine kritische Phase darzustellen. Von insgesamt 48 abgestorbenen Eiern von *E. nanus* gingen 28 während dieser Zeit zugrunde. Für *A. occultus* ist dazu keine Aussage möglich, da zwei Gelege schon in den ersten Tagen vollständig durch Schimmelpilze vernichtet wurden. Die Eier der übrigen Gelege entwickelten sich normal weiter.

Da die meisten Eier, Pupoide und Tiere des Stadiums I ohne äußerlich sichtbare Einwirkung (z. B. Verpilzung, Raubmilben) abstarben, kommt als wesentliche Todesursache nur das Öffnen der Eikammern zur täglichen Kontrolle und damit die Störung der Feuchtebalance im Innern in Frage. Unter Freilandbedingungen dürfte die Absterbequote bei ständig geschlossener „Schutzhülle“ geringer sein. Die Todesursachen der höheren Stadien werden in Abschnitt 2.5. diskutiert.

#### 2.4.2. Vergleich der Ergebnisse der Labor- und Freilandbeobachtungen

Da die Ergebnisse der Zuchten bedeutende Unterschiede zum Freiland erkennen ließen, mußte geprüft werden, inwieweit sich die Untersuchungen an Labortieren zur Ermittlung des natürlichen Lebenszyklus der Arten *E. nanus* und *A. occultus* eignen. Es ist also die Frage zu klären, ob der natürliche Aktivitätsrhythmus der Individuen, die aus dem Freiland stammen und im Labor weitergehalten werden, beeinträchtigt ist. Am geeignetsten hierfür erschien die Häutungsaktivität.

##### 2.4.2.1. Häutungsaktivität

Zur Ermittlung der Häutungsaktivität standen 1982 bis April 1984 wöchentlich zwischen 133 bis maximal 354 Laborindividuen von *E. nanus* zur Verfügung. 309 Häutungen fanden statt. Von *A. occultus* konnten 1983 bei wöchentlich kontrollierten 50 bis 100 Individuen 134 Häutungen beobachtet werden. Zu jedem Aufsammlungstermin wurde die Anzahl der während oder gerade nach einer Häutung im Freiland beobachteten Individuen sowie die Funde von Exuvien, die von beiden Arten nicht gefressen werden, notiert.

Die Ergebnisse zur Häutungsaktivität von *E. nanus* sind aus Abb. 34 ersichtlich.

Im Frühjahr kam es sowohl im Freiland als auch im Labor zu einem sprunghaften Anstieg der Häutungsaktivität. Daran sind die Juvenilen und Prämaturen (gepunktete Linie), deren Haupthäutungsperiode sich von April bis Juni erstreckt, deutlich stärker beteiligt als die Adulten (gestrichelte Linie). Im Sommer sind die Jugendstadien wesentlich häutungsinktiver. Im August kommt es nochmals zu einem, allerdings sehr geringfügigen, Anstieg. Die Adulten beginnen im Frühjahr verhaltener und um zwei Monate verzögert mit ihren Häutungen. So erreichen sie das Maximum erst im August, stellen aber im Herbst die Häutungsaktivität rasch ein (beginnende Eibildung bei den Weibchen). Während der Wintermonate ruht das Häutungsgeschehen der Juliden. Im Labor verhielten sich nur 2,3% in der Mehrzahl adulte Individuen von *E. nanus* abnorm, indem sie eine im Freien nicht mögliche „Winterhäutung“ einschalteten.

Aus den Kurven der Häutungsaktivität der Juvenilen und Prämaturen sowie der Adulten ergibt sich der auffallend zweigipflige Gesamtkurvenverlauf (durchgezogene Linie), dessen erster Gipfel durch das Maximum der Juvenil- und Prämaturrehäutungen und der zweite durch die Häutungen der Adulten repräsentiert wird.

Die Häutungsaktivität von *A. occultus* unter Laborbedingungen ist in Tab. 19 festgehalten. Freilandbeobachtungen sich häutender Juveniler und Prämaturer bzw. ihre Exuvien gelangen nur im Mai (2), im Juli und August (je 1). Von erwachsenen Tieren fanden sich nur im Juli und August je eine sowie im September zwei Häutungshüllen.

Aus Tab. 19 macht sich eine mit *E. nanus* übereinstimmende Tendenz in der Verteilung von Adult- bzw. Juvenil- und Prämaturrehäutungen im Jahresverlauf bemerkbar. Während die Juvenilen und Prämaturen die gesamte Aktivitätsphase des Jahres für Häutungen

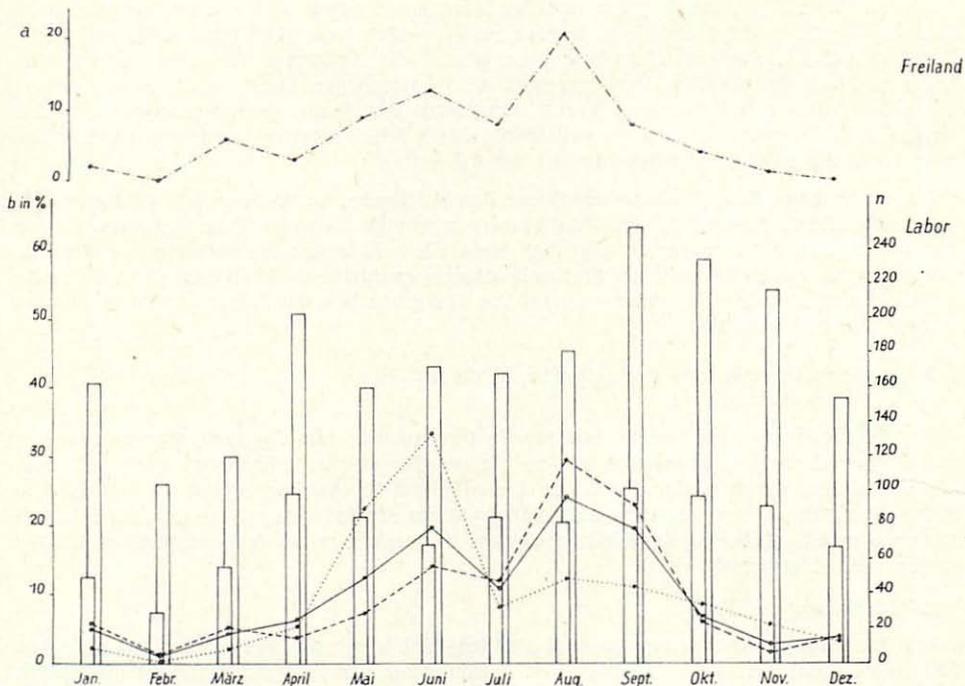


Abb. 34 Häutungsaktivität von *E. nanus* im Freiland (1980 bis 1984) und Labor (1982/83 bis April 1984).

a = Anzahl im Freiland gefundener Exuvien und sich häutender Individuen (· - · -).

b = prozentualer Anteil sich häutender Individuen an der Gesamtindividuenzahl (—), prozentualer Anteil sich häutender Adulter an der Zahl der Adulten (- - -), prozentualer Anteil sich häutender Juveniler und Prämaturationen an der Zahl der Juvenilen und Prämaturationen (· · ·).

n = Anzahl monatlich im Labor kontrollierter Adulter (hohe Säulen) sowie Juveniler und Prämaturationen (niedrige Säulen).

nutzen, beschränken sich die Adulten mehr oder weniger auf die Monate Juli bis September. Der September stellt den Höhepunkt der Häutungsaktivität dar. Es handelt sich dabei fast ausschließlich nur um Häutungen der Weibchen (die Männchen sterben in der Regel im Verlaufe des Jahres ohne nochmalige Häutung).

Zwei wesentliche Schlußfolgerungen sind aus den Ergebnissen zur Häutungsaktivität beider Arten zu ziehen:

1. Die Häutungsaktivität der Labortiere steht in völliger Übereinstimmung mit den übrigen Lebensäußerungen der Arten. In den Frühjahrsmonaten liegt für sie der Schwerpunkt auf der erhöhten lokomotorischen Aktivität (Partnersuche), die mit der Reproduktionsphase parallelisiert ist (BANERJEE 1967). Die Häutungsphase als Höhepunkt der physiologischen Aktivität kann für die Adulten demzufolge erst nach Beendigung der Fortpflanzungsperiode stattfinden. Der während dieser Zeit herabgesetzte Bewegungsdrang drückt sich deutlich in den Fallefangzahlen beider Arten aus (s. 3.3.1.). Juvenile und Prämaturationen können auch das Frühjahr zur Häutung nutzen, da sie nicht am Fortpflanzungsgeschehen beteiligt sind.

2. Die Kurvenverläufe zur Häutungsaktivität der Labor- und Freilandindividuen nach Exuvien und Häutungsbeobachtungen zeigen bei *E. nanus* Übereinstimmung. Für *A. occultus* kann dies analog angenommen werden. Für eine gesicherte Aussage liegen hier zu wenig Freilandbeobachtungen vor.

Aus Punkt 1. und 2. folgt, daß es durchaus berechtigt ist, den Häutungsrythmus der Labortiere, nicht aber den der Zuchttiere, auf den Lebenslauf beider Arten unter natürlichen Bedingungen zu übertragen. Diese Feststellung ist unbedingte Voraussetzung für die folgenden Darlegungen.

#### 2.4.2.2. Jugendentwicklung und Auftreten des Sexualdimorphismus

Betreffs dieser Problematik stehen sich zwei gegensätzliche Meinungen gegenüber. Ein Teil der Autoren (z. B. HALKKA 1958, BLOWER und MILLER 1974, DAVID 1981) macht allein die Stadienhöhe für das erstmalige Auftreten der prämaturen Männchen und Weibchen verantwortlich. Dagegen sprechen die Untersuchungen von FAIRHURST (1974). Er vermutet bei Einbeziehung der Ergebnisse HALKKAs an *O. sabulosus* keine stadiale Abhängigkeit, sondern ein Erscheinen des Sexualdimorphismus zur „gegebenen Zeit“ im Jahr. Prämatüre Weibchen und Männchen traten stets nur nach Häutungen im Frühjahr, bei HALKKA in das Stadium IV, bei ihm in Stadium VI auf.

Die Geschlechter von *E. nanus* und *A. occultus* lassen sich bei allen Tieren erstmals ab Stadium V trennen. Dies bestätigen sowohl die Labor- als auch die Zuchttiere, deren Geschlecht nach der nächsten Häutung überprüft werden konnte. Dabei erwiesen sich alle im Stadium V als Weibchen angesehenen Individuen tatsächlich als solche. Es besteht keine zeitliche Abhängigkeit des Auftretens des Sexualdimorphismus. Häutungen in Stadium V im Mai bis Juli erbrachten ebenso wie die im Herbst stets Prämatüre. Im Freiland sind Individuen der Stadien IV und V im Herbst als auch im Frühjahr anzutreffen, wonach anzunehmen ist, daß die Häutungen in Stadium V in beiden Jahreszeiten stattfinden können.

Bei *E. nanus* und *A. occultus* ist also ausschließlich die Stadienhöhe, nicht die Zeit, in der die Häutung im Jahr stattfindet, für das erstmalige Auftreten des Sexualdimorphismus entscheidend.

#### 2.4.2.3. Reifestadium und Fortpflanzung

Im Anschluß an die geschlechtlich undifferenzierten vier ersten Stadien entwickeln sich die Prämaturen über mehrere Häutungsschritte zu adulten Individuen. Da den Weibchen äußerlich sichtbare Reifemerkmale oder etwaige Begattungszeichen (ähnlich z. B. den Kapenspermatophoren der Chordeumatida) fehlen, muß die Fortpflanzungsfähigkeit auf dem Umweg über die Beobachtungen von Eiablagen bzw. durch Ovarpräparation in Kombination mit Beobachtungen an Lebendmaterial (reife bzw. reifende Eier sind in der Regel gut durch die helle Körperwandung hindurch an der Ventralseite der Weibchen erkennbar) geprüft werden.

Für die Männchen läßt sich das 1. Reifestadium sehr leicht an den in Abschnitt 2.3.1.6. beschriebenen sekundären Geschlechtsmerkmalen feststellen.

Weibchen von *E. nanus*. Die Eiablageperiode von *E. nanus* ist anhand der Gravidität der Weibchen im Jahresverlauf feststellbar (Abb. 35).

Es ist bemerkenswert, daß Beginn und Dauer der Eiablagen wesentlich durch den Witterungsverlauf, insbesondere durch die Temperatur, mitbestimmt werden. 1982 setzten sie infolge des zu warmen März bereits im April ein und waren bis August vollständig abgeschlossen. Der im Monatsmittel zu warme März 1983 wies in der zweiten Hälfte kühle Temperaturen und zum Teil Nachtfröste auf. Auch die erste Aprilhälfte war zu kalt, so daß die Eiablagen erst im Mai/Juni verstärkt einsetzten. Der Anteil gravider Weibchen am Gesamtfang nahm bis August ständig ab. Im darauffolgenden Jahr 1984 schloß sich dem in der ersten Dekade zu milden Februar ein zu kalter März sowie ein temperatur- und niederschlagsnormaler April an. Einige Weibchen dürften die Zeit Ende April/Anfang Mai zur Ablage genutzt haben. Der wahrscheinlich überwiegende Teil legte jedoch infolge der wesentlich zu kalten Monate Mai, Juni und Juli erst Anfang August ab, gegenüber den anderen Jahren sehr spät.

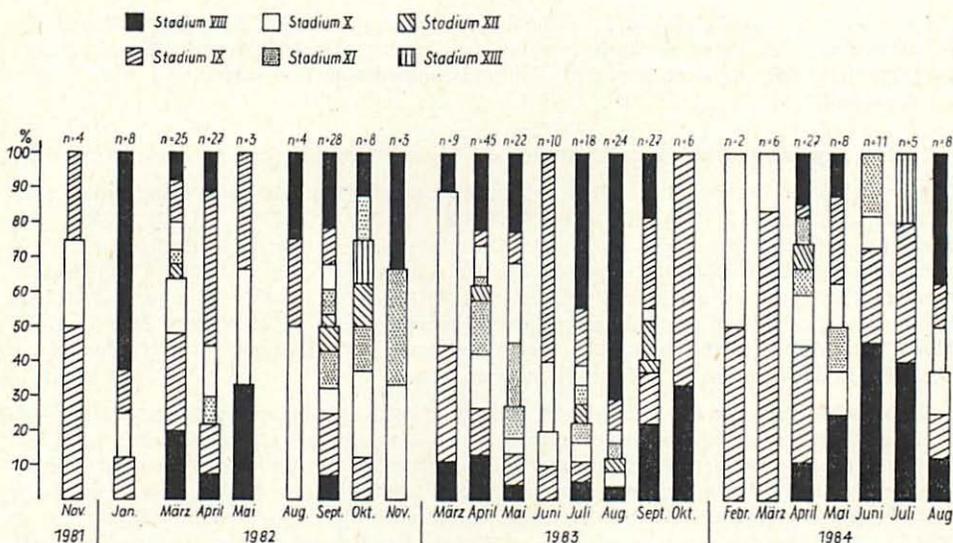


Abb. 35 Anteil gravider Weibchen (breite Säulen) und eierloser Weibchen (schmale Säulen) der Stadien VIII bis XIII von *E. nanus* aus dem Freiland (nach Ovarpräparationen und Beobachtungen an Lebendmaterial)

Das 1. Reifestadium. Bei *E. nanus* wurden Eiablagen frühestens von Weibchen des Stadiums VIII beobachtet. Aber nur 1/3 der Individuen dieses Stadiums aus Aufsammlungen vor Beginn der Ablageperiode legte tatsächlich im Labor ab bzw. war gravid. Die Hälfte aller Weibchen wurde gemeinsam mit Männchen gehalten, um Kopulationen, falls diese noch nicht im Freiland stattgefunden haben sollten, zu garantieren. Neben der möglichen Resorption bereits gebildeter Eier unter Laborbedingungen (siehe 2.5.) liegt der Schluß nahe, daß die restlichen zwei Drittel (ohne Ablagen bzw. reife Eier) erst im nächsten Stadium, also ein Stadium und damit ein Lebensjahr später als die Männchen, reif werden.

Ovarpräparationen und Beobachtungen an Lebendmaterial bestätigen einen zwar im Jahresverlauf schwankenden, aber doch ständig vorhandenen Anteil von eierlosen Weibchen (Abb. 35). Dies trifft aber nicht nur für Weibchen im Stadium VIII zu. Die Sommerdepression der Gravidität wird bedingt durch die stattfindenden Eiablagen. Zunächst nicht leicht deutbar ist der stets vorhandene Anteil „unreifer“ Weibchen, speziell der älteren Stadien, zu Untersuchungszeitpunkten, an denen andere bereits reife Eier gebildet haben. Die Ovarien solcher Individuen enthalten eine Vielzahl von entwicklungsfähigen Follikeln, eingebettet in Reservegewebe. Dies legt die Vermutung nahe, daß alle Weibchen ab Stadium VIII potentiell geschlechtsreif sind, ihre Geschlechtsaktivität aber von verschiedenen Faktoren abhängig ist:

1. Zur erfolgreichen Eibildung ist eine Häutung notwendig. Die Fortpflanzungsperiode endet im Normalfall für jedes adulte Weibchen mit einer Häutung. Das wird angezeigt durch den sprunghaften Anstieg der Häutungsaktivität im August/September (Abb. 34). Im Anschluß an die Häutung beginnt bereits die Bildung der neuen Eier. Im September sind sie noch vielfach unentwickelt und haben eine Größe von durchschnittlich 0,09 mm, teils sind aber auch schon reife, durchschnittlich 0,28 mm große Eier vorhanden. Im März/April sind die Ovarien sich normal entwickelnder Weibchen ausschließlich mit reifen Eiern gefüllt.

2. Der Zeitpunkt der Häutung bestimmt die Eireifung wesentlich mit. Aus dem langen Zeitraum, über den sich die Eireifung erstreckt, muß vermutet werden, daß die Weibchen, die sich sehr spät im Jahr oder erst im zeitigen Frühjahr häuten bzw. noch eine zweite, unübliche Häutung zu diesen Zeiten einlegen, keine Eier mehr entwickeln können und demzufolge nicht an der Fortpflanzungsphase teilnehmen, selbst wenn sie die dazu notwendige Stadienhöhe erreicht haben. Dies erklärt auch den Prozentsatz adulter Weibchen ohne reife oder reifende Eier zum Jahresende und -anfang.

Zur Überprüfung der Hypothese wurde die Anzahl im Frühjahr stattgefundenen Häutungen bzw. Zweithäutungen von Weibchen zur Anzahl nichtgravider in Beziehung gesetzt (Tab. 20), ausgedrückt in Prozent der Gesamtzahl sich häutender Weibchen. Der Anteil der Herbsthäutungen bzw. gravider Weibchen ergibt sich aus der Differenz zu 100 %.

Der Vergleich der prozentualen Anteile muß zu einem Zeitpunkt im Jahr erfolgen, an dem eigentlich alle Weibchen Eier enthalten müßten (Herbst, Winter und zeitiges Frühjahr). Es ergibt sich, zumindest bis Stadium X, eine relativ gute Übereinstimmung. Beispielsweise fand die eine Hälfte der Häutungen zu Stadium VIII im Herbst statt und erbrachte 50 % gravide Weibchen. Die andere Hälfte häutete sich ein bzw. ein zweites Mal im Frühjahr und bildet den Anteil nicht reproduktionsfähiger Tiere. Dies dürfte als hinlänglicher Beweis für die genannte Hypothese gelten, daß der Eibildung eine Häutung im Herbst vorangehen muß.

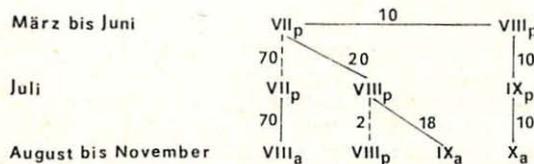
Für *E. nanus* besteht ein eindeutiger Zusammenhang zwischen Ovarentwicklung und Häutungsaktivität. Für andere Juliden wurde ein solcher vermutet. Die physiologischen Grundlagen sind für Diplopoden noch nicht geklärt.

Für die Regulation von Häutungen spielen bei allen bisher untersuchten Arthropoden Ecdysteroide die entscheidende Rolle. Ihre Wirksamkeit ist bereits seit längerem auch für Chilopoden (*Lithobius forficatus*) bekannt (JOLY 1964, SCHEFFEL 1969 u. a.). Der Nachweis endogener Ecdysteroide gelang JOLY et al. (1979) und LEUBERT et al. (1979). Die Biosynthese dieser Hormone kann, wie auch bei Insekten, außerhalb der Häutungsdrüsen erfolgen. In-vitro-Versuche an genannter Art zeigen, daß auch die Ovarien zur Ecdyson- und 20-Hydroxyecdyson-Synthese befähigt sind (LEUBERT et al. 1982, SCHEFFEL 1983). Ovarien adulter *L. forficatus*-Weibchen wiesen zu Beginn der Reproduktionsphase hohe Hormonkonzentrationen auf. Dagegen sind in Ovarien nicht reproduzierender, geschlechtsreifer Weibchen keinerlei derartige Substanzen nachweisbar. Bei freilebenden adulten Weibchen lassen sich Eireifungsvorgänge nach der regelmäßig in den Monaten August/September erfolgenden jährlichen Häutung erkennen (LEUBERT und SCHEFFEL 1981). Der Lebenszyklus von *L. forficatus*, der in Zuchten eine verwirrende Anzahl unterschiedlicher Häutungszeiten aufweist, unterliegt im Freiland den wechselseitigen Regulationsmechanismen zwischen Eibildung und Häutung. Eine Häutung und eine Reproduktionsphase im Jahr sind die Folge.

Die Ähnlichkeiten der beobachteten Erscheinungen im Lebenszyklus von *E. nanus* und dem Chilopoden berechtigen zu der Annahme, daß dieselben Regulationsmechanismen auch für *E. nanus* bzw. für alle Juliden Gültigkeit haben, zumal auch von anderen Arten mit postimaginalen Häutungen nach dem 1. Reifestadium nur noch eine Häutung pro Jahr ausgeführt wird (z. B. *A. nitidus* in Feldkulturen in Südfrankreich – SAHLI 1973).

Männchen von *E. nanus*. Die sekundären Geschlechtsmerkmale sind bei der Mehrzahl der Männchen frühestens ab Stadium VIII, dem 1. Reifestadium, voll ausgebildet. Es wurden aber auch Männchen beobachtet, die erst im Stadium IX oder gar erst im Stadium X die Geschlechtsreife erreichen. Es wird daher vermutet, daß ähnlich wie bei den Weibchen jahreszeitlich abhängige Regulationsmechanismen über das Reifestadium entscheiden.

Die Entwicklung von 100 Männchen ab Stadium VII (3. Lebensjahr) verlief folgendermaßen, wobei die gestrichelten Linien das Überdauern und die durchgezogenen Häutungen anzeigen:



Alle vor und im Juni stattgefundenen Häutungen führten wieder nur zu prämaturnen Männchen. Dies waren 30 % der beobachteten Zahl der Häutungen in Stadium VIII. Der Anteil im Freiland aufgesammelter Prämaturnen am Gesamt männchenbestand lag ebenfalls bei 30 %. Die Schlußfolgerung, daß diese 30 % prämaturne Männchen des Stadiums VIII auch im Freiland aus Frühjahrshäutungen hervorgegangen sein könnten, erscheint analog zu den Weibchen berechtigt.

Drei prämaturne Labor-Männchen des Stadiums VII häuteten sich im zeitigen Frühjahr in noch unreife Tiere des Stadiums VIII und gelangten durch eine weitere Häutung im Juni desselben Jahres in Stadium IX, waren jedoch immer noch nicht geschlechtsreif. Erst nach erneuter Häutung im Herbst waren die sekundären Geschlechtsmerkmale ausgebildet.

Alle Herbsthäutungen von juvenilen Männchen des Stadiums VII führten zu adulten Tieren.

Mit dem Erreichen der Geschlechtsreife endet nur bei einigen Diplopoden die Entwicklung. Die Weiterentwicklung der kopulationsfähigen Männchen verläuft einerseits nach einem für die Art typischen Schema, zeigt andererseits aber auch umweltbedingte Modifikationen.

Unter den Julida gibt es eine Reihe von Arten, deren geschlechtsaktive Männchen sich in kopulationsunfähige häuten können. VERHOEFF (u. a. 1893, 1923, 1934, 1939) beschreibt diese Erscheinung als Periodomorphose, die in ihrem Verlauf entstehenden Männchen als Schalt- oder Intercalarmännchen. Periodomorphose ist innerhalb der Julida beispielsweise bekannt von *O. sabulosa* (HALKKA 1958, HALKKA und HALKKA 1966; FAIRHURST 1968, 1974; SAHLI u. a. 1968 a), *O. rutilans* (SAHLI u. a. 1969 b), *T. niger* (VERHOEFF 1923, SAHLI u. a. 1958, 1967, 1969 a; BLOWER und FAIRHURST 1968), *A. nitidus* (SAHLI 1968 b, 1971, 1973), *Proteroiulus fuscus* (RANTALA 1970, 1974), *Blaniulus lorifer* (MAURIES 1969) und bei diesen Arten häufig anzutreffen.

Schaltmännchen unterscheiden sich von kopulationsfähigen durch Rückbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale. Dies äußert sich am auffälligsten in der stummelförmigen Verkürzung des 1. Beinpaars zu Stenopoden sowie in der Reduzierung der Gonopoden. Körperlänge und Ringzahl sind gegenüber dem vorhergehenden geschlechtsaktiven Stadium erhöht. VERHOEFF (1910 a) beschreibt das bisher einzige Schaltmännchen von *E. nanus* als var. *elongatum* von Braunsfels in Nassau. Es besitzt eine Länge von 17,5 mm, 60 (davon 2 beinlose) Körperringe (Zählung ohne Präanalsegment) und 111 Beinpaare. Dies entspricht der außergewöhnlich hohen Zahl von 53 WdP. Das größte ansonsten bekannte Männchen besitzt 103 Beinpaare (VERHOEFF 1910 a). In den Oberlausitzer Populationen war das größte beobachtete Männchen „nur“ 15,06 mm lang und wies 48 WdP = 101 Beinpaare = 55 Körperringe (davon 2 beinlose Endringe) auf. Nach SCHUBART (1932) ist die Variation *elongatum* durch das Auftreten von Schaltmännchen und dem damit verbundenen Riesenwuchs gut begründet.

Weder an den UF in der Oberlausitz, noch in der dreijährigen Laborhaltung konnte ein Intercalarmännchen nachgewiesen werden. Ist der Reifezustand der Männchen einmal erreicht, führen alle weiteren Häutungen, unabhängig vom Zeitpunkt im Jahr, erneut zu reifen Männchen. Periodomorphose ist infolge der bisher nur einmaligen Beobachtung nicht als typischer Entwicklungsgang für *E. nanus* anzusehen.

In einem Fall kann die Häutung eines Reifemännchens in einen „prämaturnen Zustand“ vermutet werden. Eine solche Erscheinung ist bisher nur von *A. nitidus* (als var. *saravicus* beschrieben) bekannt geworden (SAHLI 1974).

Das am 24. 7. 1983 auf dem Hutberg gesammelte Männchen von *E. nanus* mit 50 Körperringen (= 43 WdP), einer Länge und Breite von 12,94 mm bzw. 0,69 mm sowie 14 Ocellen (im üblichen Entwicklungsablauf würde dies dem Stadium X entsprechen) trägt sekundäre Geschlechtsmerkmale mit prämaturner Ausbildung. Das 1. Beinpaar ist laufbeinförmig ausgebildet. Der Bau einzelner Gonopodenteile gleicht vollständig dem des unreifen Stadiums VII. Da es sich um ein Freilandindividuum handelt, kann die „Abstammung“ von einem

Reifemännchen nur vermutet werden. Die Möglichkeit einer um zwei Stadien verlangsamten Entwicklung ist aber nicht gänzlich ausgeschlossen. Unter Laborbedingungen trat eine solche Variante nicht auf, so daß die Frage des Entwicklungsganges dieses Männchens ungeklärt bleiben muß.

**Weibchen von *A. occultus*.** Infolge der relativ geringen Anzahl beobachteter Häutungen war es bei *A. occultus* nicht möglich, einen Zusammenhang von Häutungsaktivität und Fortpflanzungsgeschehen eindeutig nachzuweisen. In Analogie zu den Verhältnissen bei *E. nanus* ist jedoch anzunehmen, daß auch für diese Art eine Häutung im Spätsommer bzw. Herbst eine notwendige Bedingung für die Beteiligung an der Reproduktionsphase im kommenden Frühjahr ist.

Die Weibchen von *A. occultus* sind prinzipiell ab Stadium VIII (= 1. Reifestadium) zur Eibildung und Eiablage befähigt. Für Stadium VII, dem ersten geschlechtsreifen Stadium der Männchen, wurden nie reife oder reife Eier bzw. Eiablagen beobachtet.

Die Ergebnisse der Ovarpräparation am Fallenmaterial (Tab. 21) stehen mit den Beobachtungen an Lebendfängen (Tab. 22) in Übereinstimmung. In den Monaten April/Mai enthalten fast alle Weibchen der Stadien VIII bis XI reife Eier. Meist beginnt die Eiablageperiode wohl Juni/Anfang Juli. Die ungünstigen klimatischen Verhältnisse im Frühjahr 1984 dürften die Aktivität zumindest eines Teiles der Individuen längere Zeit unterdrückt (vgl. 3.3.1.) und eine Verzögerung des Beginns der Eiablagen bis in den Juli bewirkt haben. 1983 fand die Ablageperiode Ende Juli ihren Abschluß, 1984 entsprechend dem verspäteten Beginn erst Anfang August. Ab Oktober treten bei einem Teil der Weibchen die ersten mittelgroßen, reifenden Eier, mit einer Größe von 0,28 bis 0,32 mm, auf. Die Aufsammlungen im Februar enthielten schon einige Weibchen mit großen Eiern (0,57 bis 0,64 mm). Diese Weibchen schreiten wohl früher zur Eiablage als diejenigen, deren Eier zu dieser Zeit noch so unentwickelt sind, daß sie durch die Körperwandung nicht in Erscheinung treten.

**Männchen von *A. occultus*.** In den Stadien V und VI treten ausschließlich prämatüre Männchen auf. Im folgenden Stadium VII sind bereits 50% Adulte anzutreffen. Die Angaben beziehen sich auf Laboruntersuchungen. Nach Fallenfängen und Handaufsammlungen im Freiland ist der Prozentsatz Adulte in diesem Stadium mit 88% wesentlich höher. Die restlichen 50% der Labortiere werden bei der nächsten Häutung geschlechtsreif. Als Ausnahme wurde ein prämaures Männchen festgestellt, das nach der Häutung in Stadium VIII noch keine Reifemerkmale besaß und später starb, also nicht weiter beobachtet werden konnte.

In der Regel häuten sich adulte Männchen nach Beendigung der Fortpflanzungsperiode im Labor nicht mehr, sondern sterben im Laufe des Jahres ab. In Fallenfängen und Handaufsammlungen wurden auch noch einzelne Männchen, verteilt über das gesamte Jahr, im Stadium IX angetroffen, aber im Verhältnis zu den Weibchen seltener (12 ♂ : 78 ♀). In den Fallenfängen im Herbst 1983 wurde ein Männchen im Stadium X nachgewiesen. Diese Tiere können sich aus prämaturen oder auch schon adulten Stadien gehäutet haben. Eine andere Möglichkeit besteht im Vorhandensein von Intercalarmännchen. Eine Beobachtung eines Schaltmännchens liegt allerdings nicht vor, so daß diese Möglichkeit wahrscheinlich ausscheidet.

Analog zu den Weibchen wird auch für die Männchen von *A. occultus* angenommen, daß nur eine Häutung im Herbst zu adulten Individuen führt, die sich an der Fortpflanzung im nächsten Frühjahr beteiligen. Dies kann aber auf Grund zu weniger Beobachtungen nicht eindeutig belegt werden.

#### 2.4.2.4. Altersaufbau der Freilandpopulationen und Lebenszyklus der Arten

Den Untersuchungen zur Populationsstruktur von *E. nanus* liegen Aufsammlungen (25 × 25 cm) aus vier Jahren (1981 bis 1984) zugrunde. Am Material 1980 konnte noch keine Stadieneinteilung vorgenommen werden. Es bleibt aus diesem Grund unberücksichtigt. Die Aufsammlungen wurden möglichst monatlich über die gesamte Aktivitätsperiode der Art und sporadisch in den Wintermonaten getätigt. Die Ergebnisse von den vier Untersuchungs-

flächen Hutberg, Rotstein, Spitzberg und Eisenberg sind in Tab. 23 erfasst. In den ersten Jahren erfolgte die Aufsammlung ausschließlich auf dem Hutberg, bis ein deutliches Absinken der Individuendichte festgestellt werden mußte, dessen Ursachen (Störung) in Abschnitt 3.2. dargelegt sind. Deshalb wurden die Aufsammlungen 1983/84 verstärkt auf dem Rotstein und Spitzberg, teils auch auf dem Eisenberg getätigt. Wesentliche Unterschiede in den vier lokal relativ weit voneinander getrennten Populationen traten nicht auf, so daß eine vereinfachende Zusammenfassung zu einer „Gesamtpopulation“ berechtigt erscheint.

*A. occultus* wurde 1982 nur gelegentlich, ab April 1983 bis Juli 1984 mit Ausnahme des Winters monatlich auf dem Eisenberg bzw. in Premnitz gesammelt. Auch bei dieser Art werden die Ergebnisse zusammengefaßt.

Der Altersaufbau der Populationen von *E. nanus* und *A. occultus* steht in engem Zusammenhang mit den Lebenszyklen der Arten. Sie setzen sich, mit Ausnahme der jüngsten Stadien, die in Abhängigkeit vom Eiablage- und Schlupftermin nur in bestimmten Zeiten auftreten, über das gesamte Jahr aus allen Stadien bzw. Altersgruppen zusammen (Tab. 23 und 24). Dabei können Individuen verschiedener Generationen infolge der unterschiedlich schnellen individuellen Entwicklung in ein und demselben Stadium auftreten. Das ist bei beiden Arten regelmäßig ab dem ersten geschlechtsreifen Stadium bei Männchen und Weibchen der Fall. Es setzt sich aus zwei, die folgenden Stadien aus drei Generationen zusammen. Es gibt also z. B. im Herbst 1983 Individuen des Stadiums IX aus den Jahren 1979, 1980 und 1981, was die Interpretation von Freilandaufsammlungen wesentlich erschwert. Aus diesem Grunde wurden Laborergebnisse, die nach Abschnitt 2.4.2.1. mit denen des Freilandes vergleichbar sind, zur Aufstellung der Lebenszyklen mit herangezogen.

Das 1. und 2. Lebensjahr von *E. nanus*. Die Eiablageperiode kann sich in Abhängigkeit von den Witterungseinflüssen von April (1981, 1982) bis spätestens Anfang August (1984) erstrecken. 1983 lag ihr Höhepunkt im Mai/Juni. Diese anhand der Ovaruntersuchungen (s. 2.4.2.3.) ermittelten Eiablagezeitpunkte werden durch vier Freilandgelegefunde untermauert (7. 6. 83, 2. und 7. 5. 84, 13. 6. 84). Die ersten freibeweglichen Juvenilen treten entsprechend ab Anfang Juli bis spätestens September auf (Tab. 23).

Anhand der Beobachtungen von Häutungen im Labor wird versucht, den Entwicklungsweg von *E. nanus* für die ersten zwei Lebensjahre zu quantifizieren (Abb. 36). Im Interesse der besseren Interpretierbarkeit sind die Ergebnisse auf 100 Individuen bezogen. Die Unterteilung des Jahres ist entsprechend der im Labor ermittelten Häutungsaktivität (Maximum – Mai/Juni, Minimum – Juli, erneuter Anstieg – August/September) gewählt.

Nach Abb. 36 erreichen Labortiere das Stadium VI nur selten bis zum Winter. In solchen Fällen handelt es sich um sehr zeitig geschlüpfte und sich schnell entwickelnde Individuen. Die meisten überwintern in den Stadien III, IV und V. Die Entwicklung der Freilandtiere verläuft etwa analog. Herbst- und Frühljahraufsammlungen weisen neben hohen Anteilen der Stadien III und IV auch Stadium V auf, in denen demzufolge überwintert wird bzw. worden ist.

Im 2. Lebensjahr häutet sich Stadium III im Labor im zeitigen Frühjahr und entwickelt sich dann wie das überwinterte Stadium IV weiter. Von Stadium V konnten ebenfalls Häutungen im März/April beobachtet werden. Während ihres 2. Lebensjahres vollziehen alle Individuen im Labor nur zwei bis drei Häutungen und verbringen den Winter je nach ihrer individuellen Entwicklungsgeschwindigkeit in den Stadien VI, VII und teils bereits im Stadium VIII. Im Freiland kann bei günstigen klimatischen Bedingungen (z. B. 1982) analog zum Labor angenommen werden, daß bereits im zeitigen Frühjahr Häutungen stattfinden. Entsprechend nehmen die Anteile der Stadien IV, V, aber auch VI zu. (Die Individuenanteile höherer Stadien sind immer nur relativ dazu zu sehen, da sie sich aus mehreren Generationen zusammensetzen und demzufolge stets höher sind.) In Ausnahmefällen kann somit in warmen Jahren damit gerechnet werden, daß bis zum Winter Stadium VIII erreicht ist, was die Fortpflanzung bereits im 3. Lebensjahr ermöglicht. Die Mehrzahl dürfte jedoch im Stadium VII überwintern.

Von den folgenden Lebensjahren ist es nicht mehr möglich, den Entwicklungsgang (Abb. 36) zu quantifizieren, da die Zuordnung von Freilandindividuen zu einer bestimmten Generation infolge der Überschneidungen nicht mehr exakt möglich ist.

### 1. Lebensjahr

April/Juli

I  
100

Juli/August

II  
100

Herbst

III 67 IV 31 V 3 VI

### 2. Lebensjahr

III 33 IV 36 V 18 VI 3

März/April

III 33 IV V 11 VI

Mai/Juni

69 7 24

Juli

V 7 VI VII

August/September

62 14 24

Oktober/November

VI 13 VII 2 VIII

### 3. Lebensjahr

Frühjahr

VI VII VIII VIII<sub>p</sub>

Juli

VII VIII<sub>p</sub> VIII IX IX<sub>p</sub>

Herbst

VIII VIII<sub>p</sub> IX X X

### 4. Lebensjahr

Frühjahr

VIII VIII<sub>p</sub> IX X X

Juli

VIII VIII<sub>p</sub> IX X X

Herbst

IX IX X XI XI

### 5. Lebensjahr

Frühjahr

IX IX X XI XI

Abb. 36 Der Lebenslauf von *E. nanus* bis zum 5. Lebensjahr. Die Zahlenangaben an den Verbindungslinien zwischen den Stadien im 1. und 2. Lebensjahr geben die Anzahl der bei der Häutung beobachteten Individuen, bezogen auf 100 Tiere, wieder. — Häutung, - - - Überdauern im gleichen Stadium, . . . . selten eingeschlagene Entwicklungswege, einfach unterstrichen: Teilnahme am Fortpflanzungsgeschehen.

Im Verlaufe des 3. Lebensjahres finden für die meisten Individuen bei beiden Geschlechtern die Häutungen in das erste Stadium (VIII) statt, in dem die Geschlechtsreife erreichbar ist. Dabei entscheidet der Zeitpunkt der Häutung über die Beteiligung an der Fortpflanzungsperiode im kommenden Frühjahr (s. 2.4.2.3.). Findet sie bereits in der ersten Jahreshälfte statt, resultiert nur ein prämaures Stadium VIII. Das Auftreten solcher Stadien VIII<sub>1</sub> im Herbst ist aus Lebenslauf und „Häutungstheorie“ nicht anders deutbar. Solche Individuen, die nur einen kleinen Teil der Population bilden, werden erst im 5. Lebensjahr geschlechtsreif. Das bedeutet, daß sich der Beginn der Fortpflanzungsfähigkeit sowohl der Weibchen als auch der Männchen über 3 bis 5 Jahre erstreckt. Wenige Individuen nehmen bereits im 3. Lebensjahr an der Fortpflanzung teil (diejenigen, die sich schon im Herbst des 2. Lebensjahres in Stadium VIII gehäutet haben), die Mehrzahl wird im 3. Lebensjahr geschlechtsreif, wiederum ein nur kleiner Teil im 4. Jahr, d. h., sie pflanzen sich im jeweils darauffolgenden Jahr erstmalig fort.

Nach Erreichen der Geschlechtsreife findet in der Regel nur noch eine Häutung im Jahr statt, so daß sich das Alter der Individuen und damit das der Gesamtpopulation annähernd genau bestimmen läßt. Als ältestes Exemplar wurde ein Weibchen des Stadiums XV im Freiland gefunden, dessen Alter auf (9), 10 oder 11 Jahre anzusetzen ist. Die ältesten gefundenen Männchen (Stadium XII) sind (6 oder 7) 8 Jahre alt. Ein solches Alter wird nur ausnahmsweise erreicht werden. Am häufigsten sind in beiden Geschlechtern die Stadien VIII, IX und X anzutreffen. Damit läßt sich ein durchschnittlich erreichbares Lebensalter von 4 bis 6 Jahren ableiten.

Das 1. Lebensjahr von *A. occultus*. Die Eiablagen finden im Freiland erst Juni/Anfang Juli, teils bis Mitte Juli, also später als bei *E. nanus* statt. Die Eier und Juvenilen entwickeln sich unter sommerlichen Temperaturen sehr schnell, und Stadium II kann bereits ab Ende Juli beobachtet werden (Tab. 24). Die Labortiere erreichen bis Oktober die Stadien III und IV, in denen überwintert wird. Im Freiland wurde im Dezember bereits auch schon ein hoher Anteil an Individuen des Stadiums V gefunden. Auch Februar- und Märzaufsammlungen enthalten entsprechende Stadien. Die Tiere befinden sich nun in ihrem 2. Lebensjahr. Letzte Individuen der Stadien IV und V aus der Vorjahrsbrut treten noch bis Juni auf. Diese Tiere erreichen bis zum Winterbeginn höchstens Stadium VI. Die Mehrzahl häutet sich jedoch bis dahin in Stadium VII, teils bis in Stadium VIII. Damit ist für einen Teil der Männchen (Stadium VII ist ihr 1. Reifestadium) die Teilnahme an der Fortpflanzungsperiode im 3. Lebensjahr gesichert. Setzt man eine Häutung pro Jahr, die im Herbst erfolgen muß, voraus, wie es analog zu *E. nanus* und aus den Beobachtungen im Labor anzunehmen ist, werden die Weibchen, wie auch der restliche Teil der Männchen, Ende des 3. Lebensjahres geschlechtsreif und sind im Frühjahr des 4. Lebensjahres reproduktionsfähig. Die Männchen erreichen maximal Stadium X, was einem Alter von 5 bis 6 Jahren entspricht, sterben aber in der Regel nach der Beteiligung an ein bis zwei Fortpflanzungsperioden im Alter von 3 bis 5 Jahren (Stadium VII und VIII) ab. Die Weibchen haben eine durchschnittlich höhere Lebenserwartung von 4 bis 7 Jahren (Stadium VIII, IX und X) und leben maximal bis 9 Jahre (evtl. 10 oder 11). Das durchschnittlich erreichbare Lebensalter der Art liegt demnach bei 3 bis 6 Jahren.

## 2.5. Haltung im Labor

Für die untersuchten Arten *E. nanus* und *A. occultus* liegen bisher keine Erfahrungen über ihre Lebendhaltung im Labor vor. Die Ansprüche der Arten unter Haltungsbedingungen z. B. an die Bewegungsfreiheit, Substrat- und Nahrungsbedarf, Feuchte, Temperatur, Licht sowie ihre Toleranzbereiche waren bei Untersuchungsbeginn nicht bekannt und lassen sich nur schwer aus den spärlich vorhandenen ökologischen Freilandangaben schlußfolgern. Daher wurde die Haltungsmethode unter praktischen, d. h. zeitökonomischen Gesichtspunkten gewählt, auch auf die Gefahr hin, den Arten nicht optimale Bedingungen zu bieten.

Die Individuen beider untersuchter Arten wurden im Substrat in Glas- bzw. auch in (weniger geeigneten) Plastpetrischalen (Durchmesser 9 bis 14 cm) gehalten. Der Schalenboden war mit mehreren Lagen Filterpapier ausgelegt. Verschiedene Autoren, z. B. FRANZ

und LEITENBERGER (1948), erzielten auf diese Weise gute Erfolge. Ein Häufchen Erde und Streu, worin sich die Tiere größtenteils aufhielten, kam in die Mitte der Gefäße, so daß das umgebende Filterpapier gut angefeuchtet werden konnte (je nach Bedarf 2- bis 3mal wöchentlich). Die kleine Substratmenge erwies sich als notwendiges Zugeständnis, um mit geringem Zeitaufwand die relativ kleinen Diplopoden, besonders die Juvenilen, auffinden zu können. Die Haltungstemperatur betrug 18 bis 22 °C (im Winter teilweise nur 16 °C). Ein kleiner Teil der Tiere wurde bei 6 bis 8 °C im Kühlschrank „überwintert“. Temperaturmessungen an den UF weisen unter der Laubstreu im Mittel diese Werte auf. Die Zuchtgefäße standen unter Lichtverhältnissen, die dem normalen Tag-Nacht-Rhythmus entsprechen, mit gegenüber dem Freiland geringerer Lichtintensität.

Fehlerkritik der angewandten Methodik. Den im Labor mit beiden Arten gemachten Erfahrungen liegen keine systematischen Untersuchungen zugrunde. Sie werden dennoch mitgeteilt, da zu dieser Thematik kaum Angaben existieren.

Als Kriterium für gute oder sogar optimale Zucht- bzw. Haltungsbedingungen wird vielfach bereits das Stattfinden einer Häutung angegeben. Dies kann keinesfalls als Maßstab gelten; Häutungen werden oft auch unter nicht optimalen Bedingungen durchgeführt. Einzig mehrere Häutungen in Verbindung mit einer langen Lebensdauer der Tiere sowie erfolgreiche Eibildungen und -ablagen zeigen an, daß einer Art günstige Lebensbedingungen geboten werden.

Allgemeine Reaktion auf die Laborhaltung. Die für beide Arten gleich gestalteten Haltungsbedingungen wirkten sich auf die Überlebenschance bei *E. nanus* negativer aus als bei *A. occultus*. Als Maß für die geringe Potenz erstgenannter Art, ungünstige Bedingungen zu ertragen, kann die Überlebensdauer der Juvenilen, Prämaturen und des ersten Adultstadiums herangezogen werden (Tab. 25). Höhere Stadien bleiben unberücksichtigt. Für sie läßt sich nicht feststellen, ob ihr Absterben im Zusammenhang mit dem natürlichen Lebenslauf oder den ungünstigen Haltungsbedingungen steht. Adulte Weibchen des Stadiums VIII können in die Auswertung mit einbezogen werden, da bei beiden Arten ihr Weiterleben nach der ersten Fortpflanzungsperiode erwartet werden kann. Dies gilt im Gegensatz zu *A. occultus* auch für die Männchen von *E. nanus*.

Am aussagekräftigsten dürfte der Anteil derjenigen Individuen sein, die den Wechsel aus dem Freiland ins Labor nicht überlebten (Lebensdauer bis zu einem Monat), da in diesem Fall kaum andere Todesursachen als die ungünstigen Haltungsbedingungen in Frage kommen. Verletzungen beim Fang traten so gut wie nie auf. Die Sterberate der Juvenilen liegt bei *A. occultus* höher als bei *E. nanus*. Bei den älteren Stadien kehrt sich dieses Verhältnis um. Insgesamt ergibt sich bei beiden Arten für die Stadien II bis VIII die recht hohe Sterberate von fast 1/4 infolge des Wechsels von natürlichen zu Laborbedingungen.

Betrachtet man die Überlebensdauer der Stadien II bis VIII im Haltungsversuch, so zeigt sich, daß von *A. occultus* 57,1 % von *E. nanus* nur 50,5 % der untersuchten Individuen länger als ein viertel Jahr und 23,7 % bzw. 20,5 % länger als ein halbes Jahr im Labor lebten. Die empfindlicheren Juvenilen beider Arten überlebten durchschnittlich nur 2 bis 3 Monate.

Einfluß der Feuchtigkeit. Als wesentliche Todesursache ist die geringe Feuchtebalance in den Haltungsgefäßen infolge des je nach Austrocknungszustand wöchentlich mehrmaligen Anfeuchtens des Filterpapiers zu vermuten.

Mit Ausnahme der jüngsten Stadien toleriert *A. occultus* die Feuchteschwankungen besser als *E. nanus*. Dies mag an seiner etwas größeren Bewegungsfreudigkeit liegen. Die Art zieht sich öfter an für sie günstige Orte zurück, wohingegen *E. nanus* diese Fähigkeit, entgegen den Versuchen in der Feuchteammer, im Labor nicht zeigt. Vielmehr verweilen die Individuen, oftmals auch unter ungünstigen Bedingungen, an dem von ihnen gewählten Ort längere Zeit (thigmotaktische Reize, Nahrungsangebot). Die hohe Mortalität der im Vergleich zu den älteren Stadien wenig lauffreudigen jüngsten Individuen ist gleichfalls hierdurch interpretierbar. (Über spezifische Ansprüche konkreter Entwicklungsstadien, die hier ebenfalls zu berücksichtigen wären, ist nichts bekannt.)

Der Zusammenhang zwischen hoher Lauffreudigkeit und Überlebensfähigkeit, d. h. die Fähigkeit, sich ungünstigen Bedingungen zu entziehen, zeigte sich besonders deutlich bei größeren lauffaktiven Juliden-Arten. Einzelne Individuen von *O. sabulosus*, *T. niger* und *M. projectum* lebten unter denselben (ungünstigen) Bedingungen wie die zwei genauer untersuchten kleinen Juliden-Arten 2 bis 3 Jahre.

Einfluß des Nahrungsangebotes. Als zweite mögliche Ursache des vorzeitigen Absterbens im Labor muß der Tod infolge Fehlens geeigneter Nahrung vermutet werden. Den Individuen wurde kein zusätzliches oder nach dem Zersetzungsgrad speziell ausgewähltes Futter geboten. Sie mußten sich mit den im Substrat vorhandenen Blattstückchen usw. begnügen. Das Nahrungsspektrum der untersuchten Arten reicht von Pflanzenstengeln und Grashalmen über verschiedene Laubarten bis zu gern aufgenommenen Holzstückchen (s. 3.4.3.). Liegt die Nahrung nicht in geeignet zersetzter Form vor, wird sie verschmäht, und die Tiere begnügen sich mit der Aufnahme von Erdpartikelchen. Darm- und Kotballenuntersuchungen an Tieren aus den Laborzuchten zeigten davon einen sehr hohen Anteil, der den stets mit als notwendigen Ballaststoff aufgenommenen Anteil weit überschritt.

Ausdruck der ungenügenden Ernährungslage ist die Beobachtung, daß im Labor gehaltene (und dort gehäutete) Tiere von *E. nanus* durchschnittlich zwar den gleichen Ringzuwachs, aber nicht den gleichen Längenzuwachs wie Freilandtiere desselben Stadiums haben (Tab. 26). Außer den Männchen des Stadiums VIII sowie den Weibchen des Stadiums IX sind alle Werte signifikant im genannten Sinn voneinander verschieden (Signifikanztest nach WELCH). Für die Stadien XI und höher sind die Stichprobenumfänge zu gering, besonders die der Labortiere, so daß auf eine Auswertung dieser Individuen verzichtet wurde.

Einfluß der Temperatur. Die relativ konstanten Temperaturen in der Haltung sind nicht eigentlich Todesursache, haben aber mit Sicherheit Auswirkungen auf die Häufigkeitsfrequenz eines Teils der Individuen. Dies betrifft speziell die Juvenilen und Prämaturen aus den Zuchten sowie einige sehr lange im Labor lebende Adulte. In beiden Fällen war die Häufigkeitsfrequenz erhöht. Ein stimulierender Einfluß des Temperaturwechsels auf die Eiablage durch Weibchen aus Frühjahrsaufsammlungen ist nachweisbar. KINKEL (1955) beobachtete im Spätherbst gefangene Weibchen von *Blaniulus guttulatus* bereits drei Wochen später bei der Eiablage, die im Freiland voraussichtlich erst im Frühjahr erfolgt wäre, und nimmt als Ursache ebenfalls den Temperaturwechsel an.

Weitere ungünstige Auswirkungen wahrscheinlich der konstanten Temperaturverhältnisse sind sexuelle Unproduktivität der Weibchen, eventuell auch der Männchen nach Überwinterung im Labor. Es kam nicht zu normal ablaufenden Eibildungsprozessen. Einige Individuen beider Arten wurden von November bis März bei 6 bis 8 °C gehalten. Für die Weibchen von *E. nanus* zeigten sich keine positiven Auswirkungen, bei *A. occultus* kam es zumindest zu Ansätzen der Eibildung, bei einem Weibchen auch zur Ablage.

Methodische Schlussfolgerungen. Für die Lebendhaltung und Zucht von Bodenarthropoden existieren eine Reihe von Methoden und Erfahrungen. Neben der Berücksichtigung der Zielstellung (für Kurzzeitversuche etwa über eine Woche ist beispielsweise die Haltung in Petrischalen ohne größeren Aufwand möglich, van der DRIFT 1950, KÜHNELT 1950) wird sich die Wahl der geeignetsten Arbeitsmethode nach den Ansprüchen bzw. der Potenz der Art richten, nicht optimale Bedingungen ohne größere Beeinträchtigung zu ertragen. Bei unempfindlichen Arten läßt sich durchaus auf eine einfache, praktisch gut handhabbare Methode zurückgreifen, wie sie die Haltung auf angefeuchtetem Filterpapier mit geringer aufgelegter Substratmenge darstellt.

Beide untersuchten Arten sind jedoch sehr empfindlich. Die Mehrzahl der Individuen häutete sich in den Haltungsgefäßen nur ein- bis zweimal und blieben kleiner als Freilandindividuen desselben Stadiums. Nur wenige Tiere lebten 1 bis 1 1/2 Jahre im Labor. Eine Eiproduktion für die Zucht gelang unter Haltungsbedingungen nicht. Diese Erkenntnisse wurden jedoch erst im Laufe der Arbeit gewonnen.

Um die Lebensdauer zu erhöhen und eine Nachzucht zu gewährleisten, muß die Haltungsmethode wesentlich optimiert werden. Die betrifft neben der Angleichung der Temperatur

an den natürlichen jahreszeitlichen Rhythmus besonders die Schaffung von ausgeglicheneren Feuchtebedingungen. Eine bessere Feuchtebalance kann durch Einbringen einer wasser-aufnehmenden Schicht (z. B. Sand, Gips, Agar) oder größere Substratmengen erreicht werden (DUNGER 1956, HALKKA 1958, BLOWER und MILLER 1974). Kondenswasserbildung läßt sich durch Anlegen eines „Fensters“ in den Schalendeckel verhindern, was allerdings ein zusätzliches Abdecken mit feuchten Tüchern erfordert. SCHALLER (1953) und SCHÖMANN (1956) nutzten Gipskästen, GERE (1958) nicht emaillierte, gebrannte Tonschalen, deren poröse und saugfähige Wände einen optimalen Gasaustausch und eine günstige Wasserverteilung garantieren. Bewährt hat sich auch, zumindest bei größeren Arten, die Haltung im Substrat, das in einem abgedeckten Gazebeutel über einer Wasserschicht hängt, dessen Verdunstung die Durchfeuchtung des darüber befindlichen Bodens in ausreichendem Maße sichert (eigene Erfahrungen).

Alle diese Methoden gehen jedoch auf Kosten des erhöhten Zeitaufwandes, der für das Auffinden der vergleichsweise sehr kleinen Juliden *E. nanus* und *A. occultus* in größeren Substratmengen nötig wird, bzw. der für die Herstellung geeigneter Haltungsgefäße investiert werden muß. Bei der Kontrolle größerer Mengen an Individuen hat sich die Haltung auf Filterpapier und in wenig Substrat nötig gemacht und wurde daher trotz der geschilderten Nachteile angewandt.

Eine weitere methodische Schlußfolgerung geht aus Tab. 26 hervor. Die Werte machen deutlich, daß ein Zufüttern bei der Haltung im Labor mit geeigneter Nahrung notwendig ist. Es ist bekannt, daß sich Diplopoden gut mit einer Reihe nicht dem natürlichen Nahrungsspektrum angehörender Stoffe, z. B. rohe Kartoffeln, Gurke, Mohrrüben, ernähren lassen. Entsprechende Fütterungsversuche für *E. nanus* und *A. occultus* wurden nicht durchgeführt.

### 3. Beobachtungen zu Ökologie und Biogeographie der Arten

#### 3.1. Verbreitung und Habitatstruktur

*E. nanus*. Die Art ist über ganz Europa mit Schwerpunkt in Mitteleuropa (Alpengebiet) verbreitet. Nach Norden werden die Nachweise merklich weniger.

In der DDR ist *E. nanus* aus allen Landesteilen bekannt, wird aber im Norden seltener angetroffen. Die Arbeiten von SCHUBART (1934, 1957) enthalten detaillierte Verbreitungsangaben, so daß hier nur einige neuere Nachweise aufgeführt werden (Material des Staatlichen Museums für Naturkunde Görlitz):

#### 1. Nachweise außerhalb der Oberlausitz

Mönchsberg b. Frankenroda/Thüringen (leg. Ibisch 1968),  
LSG „Altenstein“ b. Bad Liebenstein/Thüringen (leg. Ibisch 1968),  
Iltenberg b. Themar/Thüringen (Buchenwald auf Kalk, leg. Dunger 1985),  
Geisingberg (Basalt), Luchberg (Basalt), Rabenauer Grund (Biotitgneis, Quarzporphyr)/Ost-  
erzgebirge (leg. Richter 1965/66, vgl. RICHTER 1967),  
Dübener Heide b. Burgkennitz (Buchenwald, leg. Dunger 1969),  
Waldgebiet „Hakel“/nordwestliches Harzvorland (Eichen-Hainbuchen-Mischwald, Eichen-  
Winterlinden-Mischwald/Kahlschlag, leg. A. Stubbe 1979, vgl. STEINMETZGER 1982);  
trockener Feldrandstreifen, leg. Steinmetzger 1980).

#### 2. Nachweise für die Oberlausitz

NSG „Schönbrunner Berg“ b. Großhennersdorf (Basalt, leg. Dunger 1966),  
NSG „Rotstein“ b. Löbau (Basalt, im Gipfelbereich, leg. Dunger 1968),  
Spitzberg b. Deutsch-Paulsdorf (Basalt, im Gipfelbereich, leg. Dunger 1968),  
Hutberg b. Schönau-Berzdorf (Basalt, leg. Ibisch 1965),  
Rosenhainer Berg b. Löbau (Basalt, leg. Ibisch 1968).

Beckenberg b. Eibau (Basalt, leg. Ibisch 1968),  
Kleine Landeskrone b. Großdehnsa (Basalt, leg. Ibisch 1968),  
NSG „Eisenberg“ b. Guttau (Basalt, im Gipfelbereich, Halbtrockenrasen, leg. Hiebsch 1975),  
Schwarzer Berg b. Jauernick (Basalt, im Gipfelbereich, Halbtrockenrasen, leg. Voigtländer 1983).

Alle größeren Oberlausitzer Basaltberge sowie eine Vielzahl kleinerer Erhebungen, aber auch das Flachland und die Skalen (Flußtäler) wurden gezielt nach *E. nanus* abgesucht und umfangreiches Sammlungsmaterial ausgewertet. Dabei konnten nur die Fundorte am Rotstein, Spitzberg, Eisenberg und Hutberg bestätigt werden. Der Nachweis für den Schwarzen Berg ist neu.

Die Bergkuppen vulkanischen Ursprungs setzten sich bis in heute polnisches Gebiet fort. JESCHKE (1938) gibt *E. nanus* aus der Umgebung von Schweidnitz – heute Świdnica – von den „Ölsener Bergen“, nicht aber vom Zobten (SCHUBART 1934) – heute Śleza – an. In den ebenen Landesteilen der Oberlausitz und den Flußtalern wurde *E. nanus* bisher nicht gefunden. Die Art scheint demzufolge im Gebiet streng an die relativ trockenen und warmen oberen Hangbereiche der Basaltkuppen gebunden zu sein.

Innerhalb ihres gesamten Verbreitungsgebietes verhält sich *E. nanus* jedoch ausgesprochen eurypor. Die Art ist sowohl von Mooren (PEDROLI-CHRISTENSEN 1977) und Feuchtegebieten, die periodisch überschwemmt werden (STOJAŁOWSKA und BIELAK-OLEKSY 1970), Erlenbrüchen und Auwäldern (SCHUBART 1930, FRANZ et al. 1959) bis hin zu relativ trockenen Gebüsch- und Wiesenkomplexen (SEIFERT 1953, LOKSA 1966, RŮŽIČKA 1968, THALER et al. 1978) und trockenen Felsheiden (FRANZ 1954) bekannt. Die Besiedlung läßt keine Abhängigkeit vom Kalkgehalt der Böden erkennen. Auch synanthropes Vorkommen ist entgegen der Aussage von LANG (1954 a) möglich (SCHUBART 1957), so wie auch Höhlen durch *E. nanus* bewohnt werden können (LANG 1938/39, ATTEMS 1959, AELLEN und STRINATI 1962). Am häufigsten wird die Art jedoch aus Laub- und (lichten) Mischwäldern, unter Fallaub und Steinen, gemeldet (z. B. VERHOEFF 1929 a und b, FRANZ 1950, SEIFERT 1953, DZIADOSZ 1966, GERE 1966, BIELAK-OLEKSY und JASKIEWICZ 1977–79) und ist dort teilweise sogar dominierend (MEYER et al. 1984).

*A. occultus*. Das Verbreitungsgebiet von *A. occultus* erstreckt sich in seiner West-Ost-Ausdehnung von der BRD (Nachweise u. a. TISCHLER 1952/53, 1980 und HAACKER 1968 e) bis in den europäischen Teil der UdSSR (LOKŠINA 1960, LOKŠINA und GOLOVATCH 1979). Der nördlichste Nachweis stammt aus Schweden (SCHUBART 1963), der südlichste aus Siebenbürgen (SCHUBART 1934). Alle eingeschlossenen Länder werden durch *A. occultus* besiedelt. Insgesamt liegen weniger Angaben als für *E. nanus* vor.

Ausgehend von ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet im Südosten Mitteleuropas bzw. dem pannonischen Raum (daher auch oft als mitteleuropäisches [-östliches] Element eingestuft), erweiterte *A. occultus* wahrscheinlich ihr Areal über die Täler von Elbe (z. B. vom Schreckenstein, heute Střekov, und von Aussig, heute Usti n. L., von VERHOEFF 1901 und 1910 b gemeldet) und Oder (z. B. Görlitz – SCHUBART 1934) bis in das Gebiet der DDR. Die Besiedlung des Saaletales (Fundorte s. u. und bei SCHUBART 1934) könnte vom Elbtal her erfolgt sein. Eine zweite Ausbreitungsrichtung verlief entlang der Donau (z. B. Passau – ATTEMS 1949) bis in das Rhein-Main-Gebiet (z. B. Darmstadt – HAACKER 1968 e). VERHOEFF (1907) bezeichnete *A. occultus*, sicher in Hinblick auf die Ausbreitungsrichtung, als südöstliche Art.

Für das Gebiet der DDR haben wir die meisten Funde dem intensiven Bemühen SCHUBARTs zu verdanken, der weite Teile der Mark Brandenburg (1957), Mecklenburgs (1930), des damaligen Ostpreußens und Pommerns (1931 a und b), aber auch angrenzender Gebiete (z. B. Schleswig-Holstein – 1928/29) besammelte bzw. Angaben anderer Sammler mit in seine Auswertungen einbezog. Während VERHOEFF (1907) nur einen Fundort der Art in der heutigen DDR, die Rüdersdorfer Kalkberge (östlich Berlin), meldet, kennt SCHUBART (1957) allein für die Mark Brandenburg 128, in der Mehrzahl jedoch synanthrope Fundplätze.

Den Angaben SCHUBARTs kann neben der UF Premnitz ein weiterer neuer Nachweis der Art aus dem Gebiet hinzugefügt werden: Geesow (Uckermark, an der Oder), leg. Richter 1965. Ein bereits bekannter Fundort (Brodowin b. Chorin, Halbtrockenrasen an einem sonnig steilen Hang, leg. Dahl 1912) konnte nach 73 Jahren bestätigt werden (leg. Voigtländer 1985).

Aus dem Süden der DDR liegen bisher nur wenige Nachweise, teils von Weinbergen, vor (vgl. SCHUBART 1934, 1957). Sie konzentrieren sich in der Hauptsache entlang des Saalelaufes. JESCHKE (1938) fand *A. occultus* außerdem in Horka/OL (b. Niesky) in einem ehemaligen Weinberg. SEIFERT (1968) nennt die Art von einer Ackerfläche bei Halle.

Die südlichen Gebiete der DDR sind gegenüber dem Norden weitaus spärlicher besiedelt, was nicht allein als Folge des geringeren Bearbeitungsgrades erklärbar ist. Ein Auswerten von umfangreichem Material des Staatlichen Museums für Naturkunde Görlitz von ca. 300 verschiedenen Lokalitäten aus den unterschiedlichsten Gebieten der DDR, insbesondere aber der Ober- und Niederlausitz sowie eigener Aufsammlungen erbrachte nur spärliche Nachweise:

Schlachtberg b. Frankenhausen/Harz (Kalkhang, leg. Dunger 1955),  
Ballenstedt/Harz (leg. Ibisch 1967),  
Höhnstädt b. Halle (Röselthal, leg. Ibisch 1968),  
Bennstedt b. Halle (Muschelkalkhang, leg. Ibisch 1968),  
Rollsdorf b. Halle (leg. Richter 1964),  
Bobis b. Halle (ehemaliger Weinberg, leg. Voigtländer 1985),  
Gera (Botanischer Garten, leg. Hensel 1983 bis 1985),  
Salzenforst b. Bautzen (leg. Ibisch 1966),  
NSG „Eisenberg“ b. Gutttau/OL (leg. Voigtländer 1983 bis 1985).

Innerhalb ihres Verbreitungsgebietes zeigt *A. occultus* eine nach Norden zunehmende Tendenz zur Synanthropie. Von Südosteuropa bis Böhmen sind natürliche, meist wärmegetönte und kalkhaltige Standorte (z. B. Flaumeichen-Buschwälder in Ungarn – LOKSA 1966, xerotherme Standorte in Böhmen – GULIČKA 1967) besiedelt. Im Süden der DDR lebt die Art häufig auf ehemaligen Weinbergen und auf basischem Gestein. Im Potsdamer Raum werden die sandigen und kalkarmen Gebiete nach SCHUBART (1957) gemieden (nur 4 natürliche Lokalitäten im Raum Potsdam). Dafür ist die Art hier um so häufiger auf Friedhöfen, in Gärtnereien, Parkanlagen, Warmhäusern und an Burgwällen anzutreffen. Diese Tendenz zur Synanthropie setzt sich innerhalb der DDR sowie auch in der BRD und Polen, mit Ausnahme einzelner Funde aus dem nördlichen Endmoränenkranz (von der Neumark bis Ostholstein) sowie aus dem nördlichen Moränenengebiet von Dahmsdorf – Buckow und den Rüdersdorfer Kalkbergen) nach Norden hin zunehmend fort (vgl. u. a. TISCHLER 1952/1953, 1980, HEYDEMANN 1954, STOJALOWSKA 1950).

### 3.2. Siedlungsdichte der Populationen

Zur Ermittlung der Siedlungsdichte von *E. nanus* und *A. occultus* wurden die monatlichen Handaufsammlungen von möglichst mehreren Probeflächen (PF), jeweils  $25 \times 25$  cm, und vielen Untersuchungsterminen (Tab. 23 und 24) auf den vier Bergen und in Premnitz ausgewertet.

*E. nanus*. Die Individuendichte von *E. nanus* weist neben Unterschieden innerhalb der einzelnen Jahre (Tab. 28) Schwankungen im Jahresverlauf auf (Tab. 23 und 27), die große Ähnlichkeit mit den durch Fallenfang ermittelten Aktivitätszeiten der Art haben. Sie lassen sich nicht auf den Lebenszyklus zurückführen, da sich jede Aufsammlung von *E. nanus*, die ja eine mehrjährige Art ist, aus Individuen mehrerer Generationen zusammengesetzt. Hiernach wäre eine mehr oder weniger gleichmäßige Dichte über das gesamte Jahr zu erwarten. Allenfalls könnte ein Herbstmaximum durch die Juvenilen und Prämaturen der 1. Generation bestimmt werden. Dies ist aber nicht der Fall (Tab. 23). Mindestens für einen Teil der Individuen muß daher angenommen werden, daß sie in den Sommer- und Wintermonaten trotz intensiver Durchkrümelung der Streuschicht und des Bodens bis in tiefere Schichten schwerer bzw. mit geringerer Effektivität gefunden wurden.

Zwischen den vier Oberlausitzer UF bestehen starke Besiedlungsdifferenzen (Tab. 28). Am dichtesten besiedelt war im Mittel der drei ersten, ungestörten (s. u.) Untersuchungs-jahre die UF am Hutberg (273,3 Ind./m<sup>2</sup>). Es folgen die UF am Spitzberg (217,2 Ind./m<sup>2</sup>) und am Rotstein (172,4 Ind./m<sup>2</sup>). Die niedrigste Individuendichte von *E. nanus* zeigte die UF 2 am Eisenberg mit 136 Ind./m<sup>2</sup>. Untersuchungen in etwa vergleichbaren Buschwald-gemeinschaften in Ungarn erbrachten Dichten von 6,4 bis maximal 148 Ind./m<sup>2</sup> (LOKSA 1966). Vom selben Autor (1961 a und b, 1979) in verschiedenen anderen Waldgesellschaften Ungarns festgestellten Abundanzen betragen 36,8 bis 65,6 Ind./m<sup>2</sup>, 163,2 Ind./m<sup>2</sup> und als außergewöhnlich hoher Wert 1856 Ind./m<sup>2</sup>. Die Besiedlung der vier Oberlausitzer Berge liegt demnach durchaus im üblichen Dichtebereich von *E. nanus* und auch anderer vergleich-barer Arten (*A. punctatus*, *A. nitidus*).

Die angegebenen Abundanzen beziehen sich nicht auf die Gesamtfläche der Berge, son- dern nur auf die Konzentrationspunkte der Art. Die Dichte nimmt mit zunehmender Areal- gröÙe ab. Durch Aufsammlungen wurde versucht, das besiedelte Areal einzugrenzen. Auf dem Hutberg war die Fläche, auf der *E. nanus* stets vorgefunden wurde, nur auf wenige Quadratmeter (ca. 2 × 4 m) beschränkt, ebenso auf dem Spitzberg. Auf dem Rotstein waren die Individuen unregelmäßig über einen größeren Raum verstreut (ca. 6 × 10 m). Auf dem Plateau des Eisenberges mit einer ungefähren Größe von 30 × 100 m kam *E. nanus* zerstreut in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot vor. Die UF am Hutberg, in den ersten Jahren sehr dicht besiedelt, zeigte 1982 und noch weitaus stärker 1983 einen enormen Dichteabfall (Tab. 28). Im August 1982 wurde der Haselbusch, unter dem die Art besonders stark lokali- siert war, abgeholzt, was eine völlige Veränderung der mikroklimatischen Verhältnisse, aber auch verringertes Nahrungsangebot infolge Fehlens des Laubfalles nach sich zog. Zusätzlich kam es zu verstärktem Begehen der Fläche und damit zu einer deutlichen Boden- verdichtung. Bereits im Oktober desselben Jahres, der eigentlichen Hauptaktivitätszeit der Art, machte sich eine starke Abnahme der Individuenzahlen bemerkbar, die sich in den folgenden Jahren fortsetzte. In den ersten Untersuchungsjahren war kein ausdünnender Effekt infolge des Besammelns der UF feststellbar; in der geschwächten Population dürfte es aber zusätzlich zur weiteren Dezimierung der Art an dieser Stelle beigetragen haben. Ständig durchgeführte Paralleluntersuchungen an umliegenden Flächen ließen keine Ab- wanderung der Individuen feststellen.

*A. occultus*. Bei der Ermittlung der Siedlungsdichte von *A. occultus* treten dieselben Probleme wie bei *E. nanus* auf. Sie weist an beiden Untersuchungsflächen (UF EB 1 und UF Premnitz) noch extremere Schwankungen im Jahresverlauf auf (Tab. 24), für die ebenfalls nicht die Populationsdynamik der Art verantwortlich gemacht werden kann. Die errechnete Abundanz erreicht am Fundort Premnitz Maximalwerte zwischen 430 und 540 Ind./m<sup>2</sup> im April 1983 bzw. Mai 1984 und Minimalwerte von 0 (Januar 1984) und 30 Ind./m<sup>2</sup> (Dezember 1983).

Werden Individuendichten an nur wenigen kleinen Probeflächen ermittelt, führt die Hochrechnung auf eine Durchschnittsdichte pro m<sup>2</sup> zu unrealen Werten. Dies zeigt folgendes Beispiel: An der UF Premnitz betrug die an nur ein bis zwei Teilflächen ermittelte Durch- schnittsdichte 174,1 Ind./m<sup>2</sup>. Eine am 15. 5. 1983 am 15 PF durchgeführte Untersuchung (Abb. 37) erbrachte dagegen 90,7 Ind./m<sup>2</sup>. Die durchschnittliche Gesamtabundanz von 135 Ind./m<sup>2</sup> dürfte daher die reale Dichte an dieser UF weit übertreffen. Am Eisenberg (UF 1), an dem pro Entnahmeterrain immerhin zwei bis vier PF abgesammelt wurden, könnte die durchschnittliche Individuendichte von 153,8 Ind./m<sup>2</sup> annähernd der realen Dichte ent- sprechen.

Unterschiede der Abundanzen an verschiedenen Standorten sind normal. Beispielsweise kommt die Art in den von LOKSA (1966) untersuchten Buschwaldgemeinschaften Ungarns teilweise nur sporadisch vor, teilweise stellt sie die höchsten Dichten mit bis zu 1200 Ind./m<sup>2</sup>. In Laubwäldern des Theißgebietes fand LOKSA (1973) eine Individuendichte von 124,8 Ind./ m<sup>2</sup>.

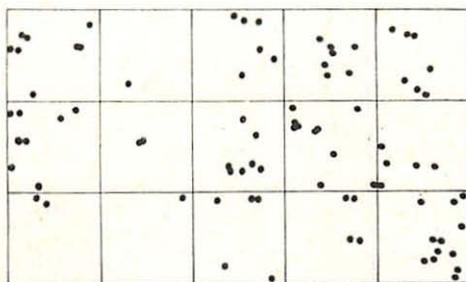


Abb. 37 Individuenverteilung von *A. occultus* auf 15 Probeflächen (25 × 25 cm) der UF Premnitz am 15. Mai 1983

**Methodenkritik.** Die Untersuchungen zur Siedlungsdichte von *E. nanus* und *A. occultus* machen deutlich, daß die Erfassung einer realen Dichte ein methodisches Problem darstellt. Aus den Ergebnissen leiten sich allgemeingültige Forderungen ab, die an die Methode der Probenentnahme und Auswertung gestellt werden müssen.

1. Die Abundanzen schwanken, aus welchen Gründen auch immer, im Jahresverlauf und während verschiedener Jahre. Es ist daher nötig, mehrere Probenentnahmen, möglichst sogar monatlich, durchzuführen bzw. mehrere Jahre zu untersuchen. Dieser Forderung wurde entsprochen.

2. Bevor Dichteschwankungen auf die Populationsdynamik der Arten zurückgeführt werden können, ist es nötig, sich über die altersmäßige Zusammensetzung der zu untersuchenden Populationen Klarheit zu verschaffen.

3. Die Wahl der Erfassungsmethode sollte sich möglichst aus der Kenntnis des Verhaltens der Arten ableiten. Es ist anzunehmen, daß Minusdifferenzen der Abundanzen dadurch entstehen, daß ein Teil der Individuen der Erfassung durch Handauslese entgeht. Erstens können Abundanzminima durch Abwandern der Individuen in tiefere Bodenschichten (die Tiefen sind artspezifisch) vorgetäuscht werden. Das wurde bei der Probenentnahme berücksichtigt. Zweitens besteht die Möglichkeit, daß die Individuen (evtl. nur zu bestimmten Jahreszeiten) enge Aggregationen bilden, die nicht aufgefunden werden. Dafür gibt es jedoch bei den untersuchten Arten keine Anzeichen. Drittens, und dies ist bei *E. nanus* und *A. occultus* am wahrscheinlichsten, maskieren sich die Individuen während ihrer jahreszeitlich gebundenen Ruhephasen so im Substrat, daß sie der Erfassung durch Handauslese am Standort entgehen. Dies unterliegt, besonders bei kleineren Arten, deren Juvenil- und Jugendstadien unter Feldbedingungen sehr leicht übersehen werden können, subjektiven Fehlern. Wiederholte Probenentnahmen (in verschiedenen Bodentiefen) mit anschließender Auslese im Labor bzw. die Anwendung von Austreibmethoden, z. B. nach dem Tullgren-Prinzip, erscheint zumindest in den Sommer- und Wintermonaten geeigneter.

4. Für jede Art muß entschieden werden, ob die Berechnung von Durchschnittsdichten für größere Flächen sinnvoll ist. *E. nanus* und *A. occultus* sind Arten, die sich an den untersuchten UF recht stark auf einen kleinen Raum konzentrieren. Für sie hat eine solche Berechnung kaum einen biologischen Wert.

### 3.3. Lokomotorische Aktivität

#### 3.3.1. Horizontalwanderungen

Die horizontale Laufaktivität epigäisch lebender Organismen läßt sich häufig mit den Fangzahlen von Bodeneinsatzfallen parallelisieren, da sich erhöhte Laufaktivität in erhöhten Fangzahlen widerspiegelt. Vor- und Nachteile der Fallenmethode sind in einer Reihe aut- und synökologischer Arbeiten eingehend beschrieben (TRETZEL 1955; HEYDEMANN 1956, 1958; DUNGER 1963, 1966; MÜLLER, K. J. 1984).

Unter Ausnutzung der Dauerfängigkeit der Methode wurden die Bodenfallen für die hier vorliegende Arbeit vorwiegend mit dem Ziel eingesetzt, die saisonale Dynamik der Arten *E. nanus* und *A. occultus* zu erfassen. Der Vergleich mit den Handaufsammlungen sollte Aussagen über die Laufaktivität der verschiedenen Stadien sowie der Männchen und Weibchen beider Arten ermöglichen.

An fünf Untersuchungspunkten des Hutberges, davon einer direkt im Konzentrationsfeld von *E. nanus*, die übrigen in unmittelbarer oder weiterer (20 bzw. 40 m) Umgebung, kamen je drei mit 40%igem Formalin gefüllte Bodeneinsatzfallen (Barberfallen, modifiziert nach DUNGER 1963) zum Einsatz. Zum Fang von *A. occultus* wurden in Premnitz drei ebensolche Fallen auf der Untersuchungsfläche gestellt. Die Leerung erfolgte möglichst monatlich. Die Fangperiode erstreckte sich für *E. nanus* von Mitte August 1981 bis Mitte Oktober 1982, für *A. occultus* von Mitte Juni 1983 bis Anfang Dezember 1984.

Die Verteilung der Fangzahlen von *E. nanus* im Jahresverlauf ist in Tab. 29 wiedergegeben. Bemerkenswert ist die geringe Anzahl erbeuteter Individuen im Vergleich mit anderen Diplopoden-Arten, z. B. *Unciger foetidus*, *J. scandinavicus*, *M. projectum* (Tab. 30). Diese zählen zu den lauffaktiven Juliden, wobei sich besonders die Männchen hervortun, was sich in hohen Fangzahlen widerspiegelt. MEYER (1977), der Ergebnisse dreier verschiedener Fangmethoden (Handfang, Barberfallen und Streuproben) miteinander vergleicht, konnte eine eindeutige Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zugunsten der Männchen bei Anwendung des Fallenfanges für die Arten *Haasea fonticularum*, *Ochogona caroli*, *L. saltuivagus* und *L. simplex* nachweisen. *E. nanus* zeigt in den Handaufsammlungen ein Überwiegen der Weibchen (Geschlechterverhältnis von 1 : 1,45) und behält diese Tendenz auch in den Fallenfängen bei. Die Weibchen überwiegen hier sogar mit 1 : 2,27. Während die Adulten von *E. nanus* wenigstens eine geringe Laufaktivität zeigen, sind Juvenile bzw. Prämatüre kaum in den Fallenfängen nachweisbar. Als jüngstes Stadium war Stadium V vertreten, obwohl bereits Stadium II zu aktivem Ortswechsel bzw. Verlassen des geschützten Eiablageplatzes befähigt ist. Bei günstigem Nahrungsangebot unternehmen Juvenile und Prämatüre kaum Wanderungen. In den Fallenfängen stark unterrepräsentiert sind auch die Individuen des Stadiums VIII beiderlei Geschlechts. Nach den Handaufsammlungen sind sie viel häufiger vorhanden als die älteren Tieren, die in den Fallen dominieren. Die Laufaktivität an der Bodenoberfläche nimmt demnach mit der Stadienhöhe der Individuen zu.

Daß *E. nanus* keine weiten Oberflächenwanderungen unternimmt, zeigt sich auch darin, daß die auf der Konzentrationsfläche der Art gestellten Fallen die meisten Individuen enthielten; in den Fallen am Rande der Flächen fingen sich nur wenige Exemplare; die Fallengruppen hangabwärts in 20 bis 40 m Entfernung wurden von der Art nicht mehr erreicht.

Die durch das Fallenmaterial quantitativ belegte geringe horizontale Bewegungsaktivität von *E. nanus* bestätigt sich auch durch die Erfahrungen im Labor.

Die Untersuchungen am Hutberg bekräftigen erneut die Tatsache, daß *E. nanus* zu den „fallenmeidenden“ Diplopoden zu zählen ist (LOKSA 1966). Zur Erlangung hoher Individuenzahlen erweist sich der Fallenfang für diese Art als ungeeignet.

Bemerkenswert ist der ausgeprägte „digging-in-effect“ am Beginn der Fangperiode, der sich in erhöhten Fangzahlen widerspiegelt (August bis September 1981). Das Einsetzen der Fallen auf dem Hutberg erfolgte im August, die erste Leerung im September, also zu einem Zeitpunkt wieder einsetzender lokomotorischer Aktivität nach der Sommerruhe. Werden die Fallen während der Ruheperiode gesetzt, wie es bei *A. occultus* der Fall war, tritt offensichtlich bei den wenig lauffreudigen Arten kein Eingrabeffect auf.

Aus dem Vergleich von Abundanz und Aktivitätsdichte resultiert auch für *A. occultus* die Einschätzung als „fallenmeidender“ Diplopode, obzwar seine Oberflächenaktivität und Lauffreudigkeit gegenüber *E. nanus* wesentlich ausgeprägter ist. Von *A. occultus* fingen sich bei gleicher Anzahl von Leerungen etwa siebenmal so viele Individuen pro Falle als von *E. nanus*.

Die Art zeigt nach den Fallenfängen nur einen Aktivitätsgipfel im Herbst mit gleichstarker Beteiligung der Männchen und Weibchen und einen zögernden Aktivitätsbeginn im Frühjahr (Tab. 31). Die ersten Monate des Jahres 1984 waren wesentlich zu kalt. Dies dürfte die ungewöhnlich lange Winterruhe und die Verzögerung der Aktivitätsphase bewirkt haben. Damit einher geht eine Verschiebung der Kopulationszeiten und Eiablagen um ca. einen Monat (vgl. 2.4.2.3.).

Der Vergleich der Geschlechterverhältnisse aus Fallenfängen und Handaufsammlungen (Tab. 32) zeigt die Männchen von *A. occultus* wesentlich lauffreudiger. Obwohl (nach Handaufsammlungen) doppelt soviel Weibchen wie Männchen vorhanden sind, fingen sich in den Fallen beide Geschlechter zu gleichen Teilen.

### 3.3.2. Vertikalwanderungen

Zur Feststellung von Vertikalbewegungen von *E. nanus* wurde bei den Aufsammlungen zwischen den Tiefen 0 bis 5 cm, 5 bis 10 cm und 10 bis 20 cm unterschieden. RŮŽIČKA (1968) konnte für *E. nanus* in einer Steppenformation unweit von Prag einen deutlichen Zusammenhang zwischen Vertikalwanderungen und Änderungen der Niederschlags- und Temperaturverhältnisse nachweisen. MEYER et al. (1984) stellten in einem inneralpinen Eichenmischwald saisonale Vertikalverschiebungen bei Diplopoden (*E. nanus* war hier dominierend) fest. Nach diesen Untersuchungen war für die Oberlausitzer Populationen zu vermuten, daß die Art (wie auch allgemein von Diplopoden bekannt) die für sie ungünstigen Sommer- und Wintermonate in tieferen Bodenschichten verbringt.

Überwinterungstiefen. Entsprechende Probenentnahmen wurden am 25. 1. 1982 und 3. 3. 1982 getätigt. An beiden Untersuchungsterminen war der Boden bis in 15 cm Tiefe gefroren. Die Individuen wurden im Labor ausgelesen. Die Mehrzahl (65 %) hielt sich in der obersten Bodenschicht (0 bis 5 cm) zwischen den gefrorenen Bodenpartikeln auf. 35 % besiedelte die Tiefe von 5 bis 10 cm, darunter war kein Tier mehr nachweisbar, obwohl dort der Boden nicht mehr gefroren war. Alle ausgelesenen Individuen überlebten.

Im darauffolgenden Jahr, am 26. 1. 1983, wurde trotz intensiver Nachsuche kein einziges Individuum gefunden. Der Boden war zu dieser Zeit nicht gefroren, es herrschte in 5 cm Bodentiefe eine Durchschnittstemperatur von 3,5 °C. Eine weitere Probenentnahme am 1. 2. 1984 fand unter denselben Bedingungen statt. Alle Individuen (7) wurden im Bereich von 2 bis 5 cm gefunden. Dabei kann nicht entschieden werden, ob die Tiere infolge der „Wärmeperiode“ bereits wieder an die Oberfläche gekommen sind oder sich dort auch während kälterer Zeit aufgehalten haben.

Die widersprüchlichen Ergebnisse lassen einerseits vermuten, daß *E. nanus* bei plötzlichem Frosteinbruch, wie dies zu den Untersuchungsterminen 1982 der Fall war, die ungünstige Periode durch eine Art „Kältetechnik“ überdauern kann. Andererseits ist es aber auch möglich, daß die Individuen bei allmählichem Temperaturabfall (1983) dem Frost durch Abwandern in tiefere Schichten (dann möglicherweise tiefer als 20 cm) entgehen können.

Untersuchungen zum Verhalten bei Trockenheit in den Sommermonaten Juli und August bei in 5 cm Bodentiefe durchschnittlich 19 bis 20 °C und einer stark ausgetrockneten Streuschicht zeigten die Mehrzahl von *E. nanus* in 2 bis 5 cm Tiefe, vereinzelt in 10 cm. Einige Individuen lagen sogar zwischen den völlig ausgetrockneten Blättern an der Oberfläche.

Entgegen den Erwartungen führen die Individuen der untersuchten Oberlausitzer Populationen in den Sommermonaten keine Vertikalwanderungen aus. Für die Wintermonate sind die Ergebnisse nicht eindeutig. Unklar ist jedoch in beiden Jahreszeiten, wo sich die nach der durchschnittlichen Individuendichte im Frühjahr und Herbst „fehlenden“ Tiere aufhalten. Da ein noch tieferes Abwandern infolge der geringen Bewegungsaktivität der Art unwahrscheinlich ist, muß angenommen werden, daß sie sich in irgendeiner Weise zu tarnen vermögen. Ob mechanische Auslese oder Austreiben nach dem Tullgren-Prinzip bessere Ergebnisse erbringt, wäre zu prüfen.

Für *A. occultus* konnte anhand von Aufsammlungen in verschiedenen Bodentiefen eindeutig ein Abwandern in tiefere Bodenschichten bei Einsetzen des Frostes nachgewiesen werden. Entsprechende Aufsammlungen fanden 1983 am 25. 12. bei gerade aufgetautem (2 °C) sowie 1984 am 17. 1. und 1. 2. bei völlig frostfreiem Boden (3,5 °C) statt. Die Art verbringt die Winterruhe in 10 cm bis maximal 20 cm, teils frei in der Erde liegend, teils geschützt zwischen Wurzeln und unter Rinde, Holzstückchen und ähnlichen Substraten.

Während der Ruhephase in den Sommermonaten wurden die Individuen in Übereinstimmung mit *E. nanus* nie unter 10 cm Bodentiefe angetroffen. Meist lagen sie direkt unter der Moos- bzw. in der Streuschicht bis in 3 cm Tiefe.

### 3.3.3. Jahreszeitliche Aktivität

Die Diplopoden zeigen im allgemeinen eine ausgeprägte jahreszeitliche Begrenzung der Aktivität. Schon VERHOEFF (1913, 1928) machte darauf aufmerksam und wies adulten Individuen spezielle Erscheinungszeiten zu. Anhand der Hauptaktivitätszeiten lassen sich „Frühjahrs- und Herbst-“, aber auch „Sommer-“ oder gar „Winter-Diplopoden“ unterscheiden. Abhängig von klimatischen Bedingungen können Verschiebungen im Aktivitätsoptimum eintreten. So werden Diplopoden mit im Flachland hoher Aktivität im Herbst oder Frühjahr im Hochgebirge zu „Sommertieren“ (VERHOEFF 1928).

Nach den Fallenfangergebnissen, die allerdings noch einer besseren Sicherung bedürfen, zeigt die Aktivität von *E. nanus* und *A. occultus* einen bimodalen Jahresverlauf, wobei der Herbstgipfel deutlicher als das Frühjahrsmaximum hervortritt. Beide Geschlechter sind gleichermaßen beteiligt.

Anhand der Untersuchungen zur Vertikalbewegung von *E. nanus* und *A. occultus* können die Sommermonate mit den geringen Fallenfangzahlen als echte Ruheperioden der Arten gekennzeichnet werden. Für das sommerliche Minimum ist nicht, wie ursprünglich erwartet, das Fehlen der Individuen im oberen Bereich verantwortlich. Es kommt durch eine sich der Kopulations- und Eiablageperiode anschließende Zeit lokomotorischer Inaktivität zustande, die erst im Spätsommer und Herbst beendet wird. Der Winter stellt für beide Arten erwartungsgemäß eine Ruhepause dar. Dabei entsteht das Fangzahlenminimum teils durch Abwandern in tiefere Bodenschichten (wobei kaum anzunehmen ist, daß die Tiere dort weiterhin aktiv sind), teils wird jedoch auch in den oberen Bodenschichten überwintert, wobei die Aktivität völlig eingestellt ist.

### 3.3.4. Aktivität von *Enantiulus nanus* im Tagesverlauf

Viele Diplopoden (z. B. *A. londinensis*, *A. latestriatus*, *A. nitidus*, *A. punctatus*, *Strongylosoma pallipes*, *Unciger foetidus*, *Polyxenus lagurus*) zeigen in Labor- und Freilanduntersuchungen ausgeprägte tagesrhythmische Bewegungen (HAACKER 1968 d, ILOSVAY 1982). Andere Diplopoden (z. B. *T. niger*, *M. projectum*) weisen keine oder nur schwache tageszeitliche Bindungen auf.

Es sollte nun geprüft werden, ob *E. nanus* bevorzugte Tageszeiten der Bewegungsaktivität zeigt. Dazu wurden 10 Männchen und 10 Weibchen einzeln in mit angefeuchteter, gesiebter Erde gefüllte Reagenzgläser ( $\varnothing$  1,5 cm, 16 cm lang) gesetzt und die Anzahl der stattgefundenen Ortsveränderungen stündlich notiert. Die Gefäße waren seitlich verdunkelt, so daß nur die Substratoberfläche dem Licht ausgesetzt war. Der Versuch lief im Frühjahr 1982 bei Zimmertemperatur über 24 Stunden.

Während der ersten zwei Stunden waren die Tiere infolge des Umsetzens in die Versuchsgefäße sehr unruhig (Abb. 38). Im weiteren Tagesverlauf erfolgten dann Ortsveränderungen zu den verschiedensten Zeiten, die keine Hauptaktivitätsphase erkennen lassen. Nur in den Nacht- und frühen Morgenstunden erscheint die Aktivität geringfügig erhöht. Da nur eine Meßserie durchgeführt wurde, sind die Ergebnisse nur wenig gesichert. Wahrscheinlich ist dennoch, daß sich die Aktivität von *E. nanus* nicht auf bestimmte Zeiten beschränkt. Darauf deuten auch Untersuchungen im Bakony-Gebirge in Ungarn (ILOSVAY 1982). In den dort

durchgeführten zeitfraktionierten Fängen war *E. nanus* von 4 bis 6 Uhr, 6 bis 8 Uhr, 10 bis 12 Uhr, 16 bis 18 Uhr, 20 bis 22 Uhr und 22 bis 4 Uhr mit je einem Exemplar enthalten (ILOSVAY, briefl.).

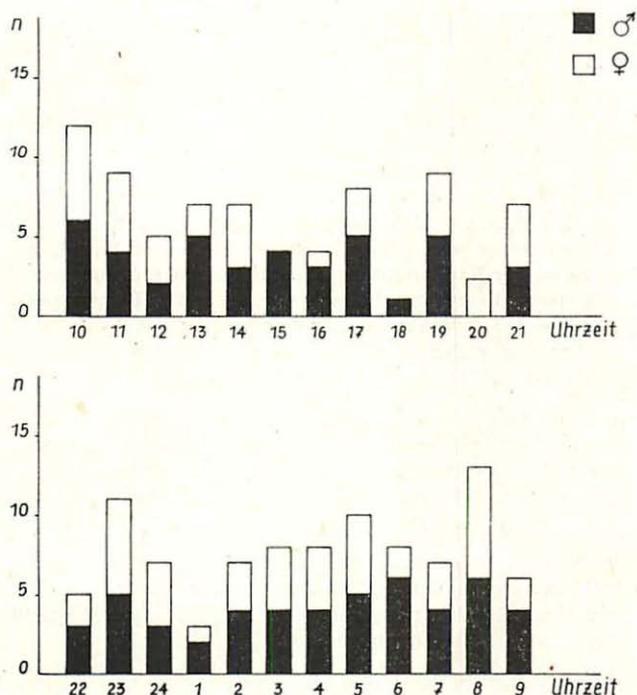


Abb. 38 Tagesrhythmische Bewegung von *E. nanus* im Laborversuch (s. Text)  
n = Anzahl der Tiere (von  $n_{\text{gesamt}} = 20$ ) mit Ortswechsel

### 3.4. Präferenzverhalten gegenüber physikalischen und trophischen Faktoren

Ziel der orientierenden Arbeiten zum Präferenzverhalten war es, Anhaltspunkte zum Verhalten der Arten und dessen Bedeutung bei der Habitatwahl zu gewinnen.

#### 3.4.1. Feuchtigkeit

**Versuchsordnung.** Um die Bewegungsreaktionen bzw. das Präferenzverhalten von *E. nanus* und *A. occultus* gegenüber unterschiedlicher Feuchte des umgebenden Mediums zu prüfen, wurde eine Alternativkammer verwendet. Ihre Konstruktion erfolgte in Anlehnung an die von PEITSALMI (1981) benutzte "wide-space choice chamber". Als umgebendes Medium fungiert dabei die Luft. Es handelt sich um eine gegenüber GUNN und KENNEDY (1936) und WIGGLESWORTH (1941) modifizierte Versuchsanordnung.

Die verwendete Feuchteammer besteht aus zwei mit ihren Rändern aufeinandergesetzten Petrischalen ( $\phi$  14 cm). Eine Kupferdraht-Gaze als Lauffläche für die Individuen trennt die obere von der unteren Schalenhälfte. Diese sind jeweils durch eine vertikale Wand in zwei Fächer unterteilt. Die unteren Fächer enthalten Salze bzw. Wasser. In dem darüberliegenden Raum stellt sich entsprechend der Hygroskopie des verwendeten Salzes eine definierte Luftfeuchtigkeit ein. Ein Spalt von ca. 2 mm zwischen der oberen vertikalen Trennwand und der Gaze ermöglicht den Tieren den ungehinderten Durchtritt in die andere Kammerhälfte. Die Feuchteammer wird mittels Knetmasse luftdicht verschlossen. Ein Loch im Zentrum der oberen Schalenhälfte erlaubt das Einsetzen der Tiere, ohne den Feuchtegradienten im Kammerinneren zu zerstören. Es ist während des Versuchsablaufes verstopfseht.

Chemikalien. Folgende Chemikalien fanden jeweils in Kombination mit Wasser Anwendung (relative Luftfeuchten in %):

	JANISCH (1938)	WINSTON und BATES (1960)	verwendeter Wert
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	99,5	98,0	99
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	97,0	96,5	97
KNO <sub>3</sub>	93,0	93,5	93
NaCl	77,0	76,0	77
NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	67,0	65,5	66
CaCl <sub>2</sub>	0		"0"

(trocken)

**Tiermaterial.** In drei Parallelversuchen pro Salz-Wasser-Kombination wurden von *E. nanus* jeweils 20 prämaturre und adulte Individuen getestet. Für *A. occultus* stand eine geringere Materialmenge zur Verfügung, so daß mit nur 30 prämaturren und adulten Individuen (jeweils 10 in 3 Parallelen) gearbeitet werden konnte. Das verwendete Tiermaterial beider Arten entstammte Aufsammlungen aus dem April 1983. Die Tiere wurden bis Versuchsbeginn und während der Zwischenzeiten im Labor unter den üblichen Bedingungen (ausreichendes Feuchteangebot, Zimmertemperatur) gehalten.

**Versuchsdauer und -ablauf.** Die Tests wurden in jeweils 3 Parallelen an sechs aufeinanderfolgenden Tagen Anfang Mai 1983, für *E. nanus* vormittags, für *A. occultus* nachmittags, durchgeführt. Die Versuche liefen bei Zimmertemperatur und, bis auf die kurzen Kontrollzeiten, im Dunkeln ab.

Nach dem Eingeben der Chemikalien wurden die Feuchteammern luftdicht verschlossen. Wie hygrometrische Messungen zeigen (PERTTUNEN 1953) erreichen die Luftfeuchten über den Salzen nach frühestens zwei Stunden ihre konstanten Werte. Die Tiere wurden daher erst nach drei Stunden in die Versuchsgefäße gegeben. Die Kontrollen fanden dann aller 30 min über eine Zeitdauer von drei Stunden statt.

**Ergebnisse.** Die Mehrzahl der Individuen von *E. nanus* und *A. occultus* bevorzugten unter den gegebenen Versuchsbedingungen die Kammerhälfte mit der höheren Luftfeuchte (Tab. 33 und 34; Abb. 39). Prämaturre und Adulte zeigen dieselbe Reaktion. Die Differenz zwischen den gebotenen Feuchtegraden wirkt sich in zweierlei Richtung aus: Erstens zeigt sich, je höher die Differenz ist, desto größer ist der Anteil der Individuen, die am Versuchsende die Schalenhälfte mit Wasser gewählt haben. Eine Ausnahme bildet der Versuch "0"/100 (der wahre Wert der Luftfeuchte kann zwischen 10 und 30 % erwartet werden) mit *E. nanus*, bei dem der geringste Individuenanteil in der trockenen Schalenhälfte zu erwarten war, sich jedoch fast 30 % der Tiere dort aufhielt (Abb. 39). Eine Erklärung für diese „Reaktionsumkehr“ liegt nicht vor. Zum zweiten übt die Differenz zwischen den dargebotenen Feuchten einen deutlichen Einfluß auf die Geschwindigkeit aus, mit der die Individuen die von ihnen bevorzugte Seite wählen und dort zu einer relativen Ruhe kommen. *E. nanus* reagiert wesentlich schärfer und schneller als *A. occultus*. Die Tiere beruhigen sich meist bereits nach 60 min, nachweisbar an der „Ruhstellung“ in Form einer lockeren Spirale. Gegen Ende des Versuches begannen die Individuen von *E. nanus* wieder häufiger zu laufen, erreichten allerdings nie die Aktivität von *A. occultus*. Diese Tiere kamen während des gesamten dreistündigen Versuches nicht zur Ruhe. Sie waren fast ununterbrochen in langsamer Bewegung, wobei auch die ungünstige Kammerseite durchlaufen wurde. Daraus erklären sich die unregelmäßig abfallenden Kurvenverläufe in Abb. 39. Die Tiere beider Arten bewegen sich infolge der Berührungssreize fast ausschließlich an der Schalenwandung entlang und suchen ihren Vorzugsbereich nicht auf direktem Wege auf.

**Diskussion.** Beide untersuchten Arten reagieren in den hier durchgeführten Versuchen hygrophil. Dies trifft nach Untersuchungen HAACKERs (1968 d) in der Hauptsache für empfindliche Arten zu, wohingegen sich trockenresistente Arten im Wahlversuch indifferent oder xerophil verhalten. Für *A. occultus* liegen bisher keine Aussagen über Toleranzbereiche gegenüber Trockenheit vor. Für *E. nanus* fanden MEYER und EISENBEIS

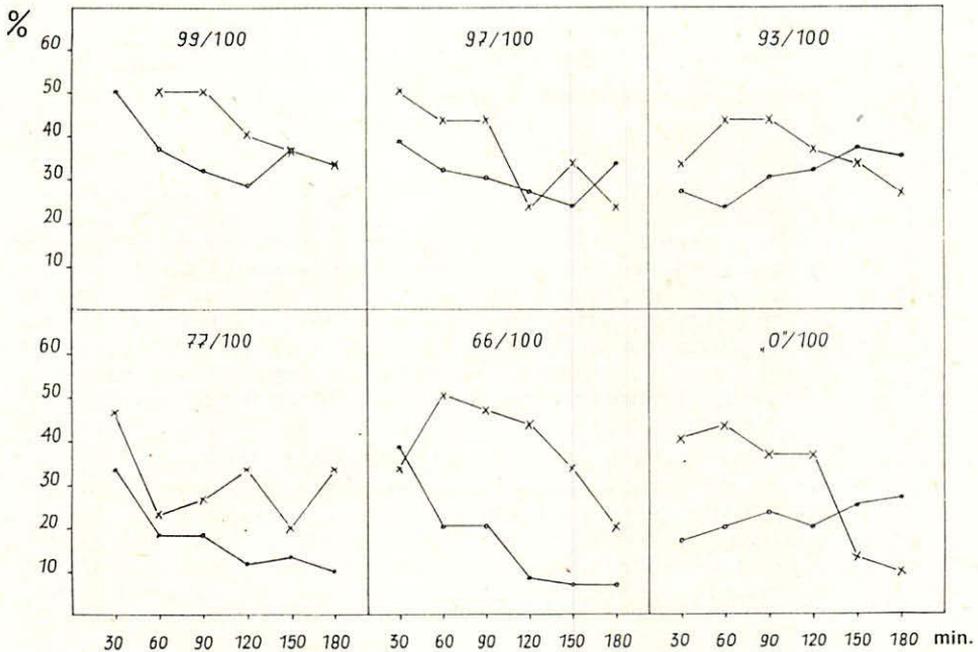


Abb. 39 Reaktion von 60 bzw. 30 Individuen von *E. nanus* (o-o) bzw. *A. occultus* (x-x) in der Alternativkammer bei relativen Luftfeuchten von 99/100, 97/100, 93/100, 77/100, 66/100 und "0"/100 %. Ordinate: Prozentualer Anteil der Individuen, die sich in der trockenen Kammerhälfte aufhielten.

(1985), daß die Art nur einen geringen (den geringsten aller von ihnen untersuchten Arten) Wasserverlust von 21,1 % des Normalgehaltes toleriert. Feuchtepräferenz, in diesem Fall Hygrophilie, und die geringe Trockenheitsresistenz sind demnach auch bei *E. nanus* sehr eng korreliert.

Jedoch scheint das Feuchtigkeitsbedürfnis von *E. nanus* (und auch *A. occultus*) unter Normalbedingungen nicht so hoch zu sein, wie es die Ergebnisse sowohl des Präferenz- als auch des Resistenzversuches vortäuschen. Dafür sprechen nicht nur die Erfahrungen aus der Laborhaltung (s. u.), sondern auch die Freilandbeobachtungen (die Individuen wandern in den trocken, warmen Sommermonaten nicht in tiefere Bodenschichten ab) sowie die Habitatwahl der Art (*E. nanus* besiedelt auch Trocken- und Halbtrockenrasen). Daher ist es wahrscheinlich, daß eine Reihe weiterer Faktoren bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse zu berücksichtigen sind.

Bekanntlich können Feuchtepräferenzen im Jahr stark schwanken. So wiesen PERTUNEN (1953, 1955) und BARLOW (1957) für *O. sabulosus* Veränderungen in Richtung Hygrophilie zur Zeit der Eiablage und während der Vorbereitung auf die Winterruhe nach. Die Versuche zum Präferenzverhalten an *E. nanus* und *A. occultus* fanden mit einem hohen Anteil gravider Weibchen zu Beginn der Eiablageperiode im Frühjahr statt. MEYER und EISENBEIS führten ihre Untersuchungen im Herbst durch. Es ist daher in beiden Fällen nicht ausgeschlossen, daß das Feuchteverhalten von *E. nanus* durch die gleichen Faktoren wie bei *O. sabulosus* in Richtung erhöhten Bedarfs beeinflusst ist.

Eine wahrscheinlichere Ursache für das widersprüchliche Verhalten von *E. nanus* unter Normalbedingungen (Freiland und Labor) und im Versuch könnte im Fehlen thigmotaktischer Reize (bis auf die Kammerwandungen) während des Präferenzversuches liegen. In der Laborhaltung reagiert die Art bei Dargebot von unterschiedlich durchfeuchtetem Substrat nicht mit Aufsuchen der feuchtesten Stellen. Dies ist darauf zurückzuführen, daß *E. nanus*

unter Normalbedingungen (umgebender Boden) bewegungsaktiv bleibt. Es muß angenommen werden, daß die im Präferenzversuch vorhandene Hygrophilie der Art unter natürlichen Verhältnissen der stärker thigmotaktisch gesteuerten Ruhehaltung untergeordnet ist.

Zur Klärung der widersprüchlichen Befunde über die Feuchtebedürfnisse von *E. nanus* und *A. occultus* sind weitere Versuche, nicht zuletzt auch an Material verschiedener Lebensräume nötig.

### 3.4.2. Temperatur

Das Präferenzverhalten von *E. nanus* wurde im Labor in einem linearen, elektronisch gesteuerten Temperaturgradienten analysiert. Da die „Temperaturorgel“ nur Anfang 1983 zur Verfügung stand, zu dieser Zeit aber noch nicht intensiv mit *A. occultus* gearbeitet wurde, fanden für diese Art keine Untersuchungen statt. Die mit feuchtem Filterpapier ausgelegte Lauffläche ist 150 cm lang, 15 cm breit und besteht aus Aluminium mit einer Plastabdachung. An sechs Punkten der Schiene sind Meßfühler eingelassen, die über einen Schreiber die Temperaturen kontinuierlich aufzeichnen. Es wurde im Bereich von 0 bis 30 °C im Dauerdunkel gearbeitet.

In 5 Kurzzeitversuchen über 3 Stunden wurden 20 Weibchen, 10 Männchen und 10 prä-mature Individuen geprüft, in einem Langzeitversuch, der nach 13 1/2 Stunden abgebrochen wurde, 17 Weibchen, 8 Männchen und 5 Prä-mature. Die für den Versuch markierten Tiere entstammten Aufsammlungen vom 5. und 9. 4. 1983 und wurden bis zum Versuchsbeginn unter den üblichen Bedingungen gehalten. Die Versuche fanden am 12. und 13. 4. 1983 bei Zimmertemperatur statt. Die erste Messung erfolgte jeweils nach einer Eingewöhnungszeit von einer halben Stunde.

Zwischen den getesteten Individuen bestehen teilweise sehr große Unterschiede bei der Wahl ihrer Vorzugstemperatur. Da die Tiere während der Versuche markiert waren, war es möglich, den Aufenthaltsort jedes einzelnen zu registrieren. Sie sind während der dreistündigen Versuchsdauer zwar in ständiger, langsamer Bewegung, halten sich aber immer mehr oder weniger im einmal gewählten Temperaturbereich auf. Eine Begründung der beobachteten Unterschiede kann nicht gegeben werden.

Die Versuchsergebnisse (Tab. 35) weisen *E. nanus* als eurytherme Art aus. Im Langzeitversuch wählten 66,7 % der getesteten Individuen einen Bereich zwischen 16 und 21 °C. 26,7 % hielten sich in kühleren und nur 6,7 % im wärmeren Temperaturbereich auf. In den Kurzzeitversuchen 1 bis 5 bevorzugten nach 3 Stunden 62,5 % aller Individuen den Bereich von 16 bis 21 °C, kühlere Temperaturen bis minimal 6,7 °C 35 % und wärmere bis 23,3 °C nur 2,5 %.

Der von *E. nanus* im Versuch gewählte Temperaturbereich ist für Arten der Julida durchaus üblich. So wählten z. B. nach Untersuchungen von GROMYSZ-KALKOWSKA und TRACZ (1983) *A. latestriatus* und *Proteroiulus fuscus* Temperaturen von 3 bis 37 °C bzw. -1 bis 35 °C.

Präferenzreaktion und Vorkommen sind oft eindeutig korreliert. So wählen die „Feldarten“ *M. unilineatum*, *A. latestriatus* und *A. londinensis* nach HAACKER (1968 d) Temperaturen von 22 bis 30 °C. Temperaturen von 0 bis 18 °C sind dagegen für „Waldarten“, wie *Pol. angustus* und *Mycogona germanicum* charakteristisch (l. c.). *Polyzonium germanicum* wählte in einem vertikalen Temperaturgradienten ihren Vorzugsbereich bei 0 bis 5 °C (WEGENSTEINER 1982). Eurytope Arten, z. B. *O. sabulosus*, *Glomeris marginata*, *Craspedosoma rawlini*, weisen nach HAACKER Temperaturpräferenzen im Bereich von 0 bis 32 °C auf. In diese Gruppe wäre auch *E. nanus* einzuordnen.

### 3.4.3 Nahrung

Material und Methodik. Den Tieren von *E. nanus* wurden in zwei Versuchen im Frühjahr ausgestanzte Blattstückchen ( $\phi$  1 cm) von 13 Baum- und Straucharten (in der Natur überwintertes, frisch gesammeltes Fallaub, mit Ausnahme von Weide) sowie durch-

feuchtetes, aber nicht angerottetes Haselnußholz aus der Streuschicht, angerottetes Gras und Pflanzenstengel angeboten. Die Nahrung unterlag keinerlei Vorbehandlung, sondern kam sofort nach dem Aufsammeln in die Versuchsgefäße. Bei der Auswahl der Blätter wurde darauf geachtet, daß diese, soweit erkennbar, dieselbe Qualität aufwiesen. Die Einschätzung erfolgte subjektiv und ist daher Fehlern unterworfen. Die Stücke wurden jeweils an derselben Stelle ausgestanzt, da sich Blattinhaltsstoffe bekanntlich nicht gleichmäßig über die gesamte Blattfläche verteilen.

Als Versuchsgefäße dienten Petrischalen mit einem Durchmesser von 14 cm, deren Boden mit Filterpapier ausgelegt war. Das Filterpapier wurde zweimal täglich über die gesamte Fläche, einschließlich der Nahrung, befeuchtet. Diese war parallel zur Gefäßwandung in gleichmäßigen Abständen zueinander in der unten genannten Reihenfolge (im Uhrzeigersinn) angeordnet. Im Versuch 1 wurde den Tieren standorts„eigenes“, im Versuch 2 standorts„eigenes“ und -„fremdes“ Substrat (die Begriffe sind so zu verstehen, daß diese Nahrung an den Konzentrationspunkten der Art vorhanden ist bzw. fehlt) zur Auswahl angeboten:

Versuch 1	Versuch 2
Fr. – <i>Fraxinus excelsior</i>	A – <i>Acer pseudoplatanus</i>
G – Gras	Py – <i>Pyrus communis</i>
Q – <i>Quercus robur</i>	Co – <i>Corylus avellana</i>
Co – <i>Corylus avellana</i>	T – <i>Tilia cordata</i>
C – <i>Crataegus spec.</i>	Fr – <i>Fraxinus excelsior</i>
PS – Pflanzenstengel	H – Holz ( <i>Corylus avellana</i> )
H – Holz ( <i>Corylus avellana</i> )	F – <i>Fagus sylvatica</i>
	P – <i>Populus spec.</i>
	R – <i>Rosa canina</i>
	Q – <i>Quercus robur</i>
	C – <i>Crataegus spec.</i>
	Ca – <i>Carpinus betulus</i>
	S – <i>Salix alba</i> (frische Blätter)

Versuch 1 wurde 1983 über eine Woche (vom 29. 5. bis 4. 6.), Versuch 2 anschließend (8. 6. bis 28. 6.) über drei Wochen (Vergleichbarkeit mit anderen Autoren) mit denselben Tieren bei Zimmertemperatur im Dauerdunkel (bis auf Kontrollzeiten) durchgeführt. Eingesetzt wurden die Tiere in der Schalenmitte. Die Kontrollen erfolgten täglich zwischen 8 und 9 Uhr.

Die Bewertung erfolgte nach dem Befrag an der dargebotenen Nahrung mittels eines subjektiven Punktesystems von 0 bis 7 (0 kein Fraß, 7 bis auf die Blattrippen bzw. völlig gefressen). Zur Bewertung des Fraßes an Holz, Pflanzenstengeln und Gras wurde die Zahl der direkt daneben abgelegten Kotballen mit zur Einschätzung herangezogen. Parallel dazu wurde in Versuch 1 der Aufenthaltsort der Individuen notiert.

Als Versuchstiere dienten 43 adulte und 5 prämatüre im April und Mai gesammelte Männchen und Weibchen sowie 10 juvenile Individuen (Stadium III) aus der Zucht von *E. nanus*, die alle 12 Stunden vor Versuchsbeginn zwecks Darmentleerung in gesonderte Petrischalen ohne Substrat auf feuchtes Filterpapier gesetzt wurden. Die Individuen waren nach einem Schema (Tab. 36) zu je 1 bis 10 Tieren auf die Versuchsgefäße verteilt.

**Ergebnisse und Diskussion.** Die Versuche erbrachten Hinweise erstens zum Fraßverhalten (besonders Versuch 1) und zweitens zur Nahrungswahl der Arten (Versuch 1 und 2). Diese lassen sich wie folgt charakterisieren:

#### Fraßaktivität

Der Verlauf des Versuches 1 ist aus Tab. 36 ersichtlich. Stimmen die dort angegebenen Individuenzahlen nicht mit der Gesamtzahl der Versuchstiere überein, so befinden sich die fehlenden Tiere an keinem der dargebotenen Nahrungsstücke, sondern lagen, zumeist in Ruhestellung, unter dem Filterpapier.

1. Versuchstag: Nach 24 Stunden hatten die Tiere (mit Ausnahme zweier einzelner – Nr. 3 und 4) in allen Versuchsgefäßen zu fressen begonnen und insgesamt dabei jede dargebotene Nahrung, außer der Pflanzenstengel probiert. In Abhängigkeit von der Geschwindigkeit des Auffindens der Blätter sind in den einzelnen Schalen unterschiedlich viele Nahrungsarten geprüft worden. Daß der Suchvorgang vorerst nicht abgeschlossen ist, zeigt, daß die Individuen einzeln an dieser und jener Nahrung zu finden sind. Beginnende Ansammlungen an geeigneter Nahrung und stärkerer Fraß an ein und demselben Blatt- bzw. Holzstück sind in den Schalen 1, 6, 8 und 11 festzustellen. Am Versuchsbeginn ist eine enorm hohe Nahrungsaufnahme zu verzeichnen.

2. Versuchstag: An diesem Tag ist die Nahrungssuche mehr oder weniger abgeschlossen. Rege Aufnahme der gewählten Substanzen, die sich in Fraßpunkten von 4 bis 6 widerspiegeln, kennzeichnen den weiteren Versuchsverlauf. Mit Ausnahme von nur fünf Individuen sind alle am Fraß beteiligt.

3. Versuchstag: Der dritte Tag ist durch zwar anhaltende, aber etwas verringerte Fraßaktivität (17 Individuen in Ruhe), zumeist an der am Vortag gewählten Nahrung gekennzeichnet. Ein Teil der Individuen wechselt jedoch auch des öfteren die Nahrungssubstanz. Dies trifft ebenfalls auf andere Versuchstage zu. Ein ähnliches Verhalten wurde von *J. scandinavicus* beschrieben (KHEIRALLAH 1979).

4. Versuchstag: Die erhöhte Fraßaktivität der ersten Versuchstage ist zum Zeitpunkt der Zählung am vierten Tag bereits wesentlich eingeschränkt, ein Effekt, auf den beispielsweise auch GERE (1962) hinweist und den es besonders bei Berechnungen von Fraßmengen zu berücksichtigen gilt. 23 Individuen befanden sich in Ruhehaltung unter dem Filterpapier am Boden der Versuchsgefäße.

5. Versuchstag: Mit 26 Individuen, die die Nahrungsaufnahme zeitweise einstellten, hat sich die anfänglich überhöhte Fraßaktivität auf einen Normalwert eingepegelt.

6. Versuchstag: Der Versuch wird mit dem aus Tab. 36 ersichtlichen Ergebnis abgebrochen. Die Anzahl der sich an der Nahrung befindlichen Individuen (28 Tiere) stimmt mit der der vorangegangenen Tage überein.

#### Nahrungspräferenz

Nach drei unterschiedlichen Auswertungsmöglichkeiten, nämlich a) Anzahl der Versuchsgefäße, in denen eine bestimmte Nahrung nach einem Tag probiert, oder b) zuerst völlig aufgezehrt wurde, oder c) Fraßpunkte am Versuchsende, ergeben sich folgende Präferenzreihen jeweils der ersten vier bzw. sechs Nahrungssubstanzen:

	a	b	c
1. Versuch	C-Fr-H-G	C u. H-Fr-Q	C-Q-Fr-H
2. Versuch	C u. Fr-H-T	R u. Ca-Fr u. H-T-A	H-Fr-C-Ca

Die Präferenzreihe a) berücksichtigt nicht, daß die Anzahl der probierten Blattstücke auch von der Geschwindigkeit abhängig ist, d. h. mit wieviel „Fehlversuchen“ eine bevorzugte Nahrung gefunden wird. Bei b) ist zu bemängeln, daß gern gewählte und stark befressene Nahrung oft nicht völlig verzehrt wird, so daß sie dann nicht an der „richtigen“ Stelle der Präferenzreihe erscheint. Die nach dem Punktesystem am Versuchsende ermittelte Präferenzreihe c) (Abb. 40) drückt ebenfalls nicht exakt den realen Sachverhalt aus, da die Tiere nach dem völligen Verzehr der bevorzugten Laubarten auch weniger günstige Nahrung akzeptieren. Diese erhalten dann einen an sich ungerechtfertigten Punktezuwachs.

Eine Kombination der drei Auswertungsvarianten erscheint am geeignetsten, die Präferenzreihe der Nahrung zu ermitteln. Dabei erhalten die oben aufgeführten Nahrungsvarianten je nach ihrem Platz in jeder Auswertungsart Punkte (1. = 4 Punkte, 2. = 3 Punkte usw.). Es ergibt sich folgende Präferenz:

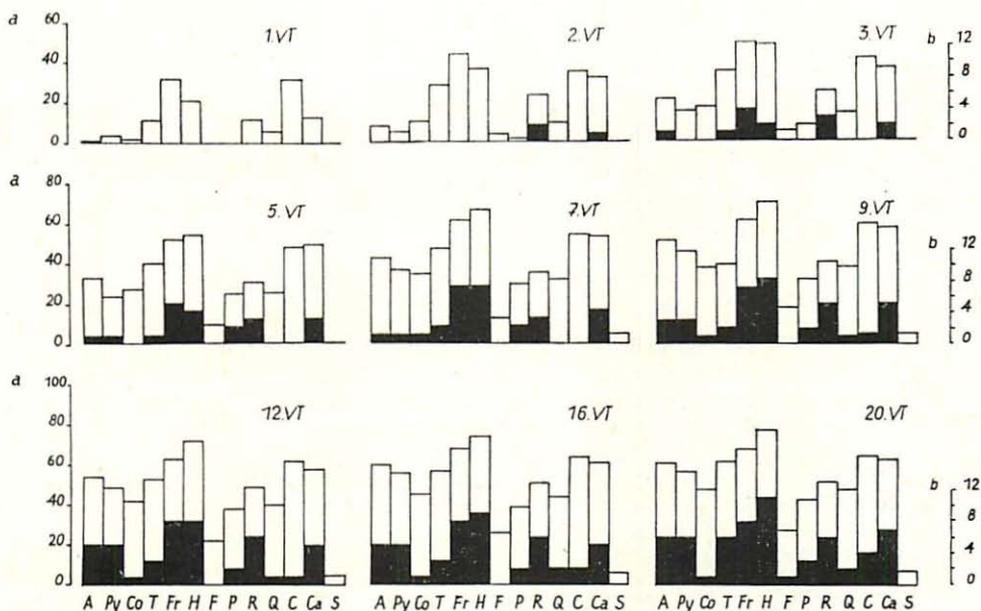


Abb. 40 Nahrungspräferenz von *E. nanus* im Versuch 2 nach dreiwöchigem Verlauf.  
 a = Fraßpunkte (helle Säulen), b = Anzahl der Versuchsgefäße, in der eine Nahrungs-  
 substanz völlig aufgezehrt ist (dunkle Säulen), VT = Versuchstag, Abkürzungen s. Mate-  
 rial und Methodik.

Weißdorn – Esche und Holz – Hainbuche – Eiche und Rose – Winterlinde. Weißdorn, Esche und Holz stehen mit 18 bzw. 16 Punkten eindeutig an der Spitze. Diese drei Nahrungs-  
 substanz sind an den Untersuchungsflächen vorhanden, gehören also zum natürlichen  
 Nahrungsspektrum der Art. Hainbuche und Winterlinde erhalten in der Auswertung un-  
 gerechtfertigt nur 7 bzw. 2 Punkte. Diese „weichen“ Blattarten werden aber von anderen  
 Diplopoden und Streuzersettern gern gefressen (z. B. DUNGER 1962). Es ist wahrscheinlich,  
 daß diese Blätter, wären sie auch im Versuch 1 angeboten worden, insgesamt auch stark  
 befressen worden wären. Die übrigen Blattarten, vor allem aber das Gras mit nur 1 Punkt,  
 können nur als zusätzlich akzeptierte Nahrungs-substanzen bezeichnet werden. Gras wurde  
 selten und meist erst nach Verzehr der schmackhafteren Blattarten gefressen, ebenso wie  
 die dargebotenen Pflanzenstengel. In Übereinstimmung damit steht, daß *E. nanus* im Frei-  
 land (Hutberg) selbst bei Nahrungsmangel nicht in die Wiesenfläche einwandert.

Die ermittelten Bevorzugungstendenzen weisen weitgehend Ähnlichkeit mit denen anderer  
 untersuchter Diplopoden-Arten bzw. Streuzersetzern auf (vgl. DUNGER 1957, 1962).

Die Attraktivität bestimmter dargebotener Substanzen hängt nicht allein von der Laub-  
 bzw. Holzart ab, sondern auch vom Zustand der gefütterten Blätter und des Holzes. Die  
 Blattinhaltsstoffe unterliegen im Verlaufe des Verrottungsprozesses bzw. des mikrobiellen  
 Abbaus den unterschiedlichsten Veränderungen. Die Präferenz einer bestimmten Blattart ist  
 daher immer auch eine Funktion der Zeit. SCHMIDT (1952) ermittelte definierte Zeiten,  
 nach denen verschiedene Blattarten durch Juliden und Glomeriden verzehrt werden. Einige  
 chemische Daten der Nahrungspräferenzen bei Tausendfüßlern untersuchte SAKWA (1974).  
 Wie auch andere Laubarten in frischem Zustand nicht bevorzugt werden (FRANZ und  
 LEITENBERGER 1948), werden auch die frischen Blätter von *Salix* kaum als Nahrung von  
*E. nanus* angenommen. Ungewöhnlich erscheint dagegen die im Verlaufe des Versuches 1  
 einsetzende Fraßtätigkeit an Eiche. Nicht überwintertes Eichenlaub ist im allgemeinen in-  
 folge des hohen Gerbstoffgehaltes und der Härte für Diplopoden wenig attraktiv. Nach  
 Überwinterung sind die Blätter jedoch mehr oder weniger stark ausgelaugt und durch die

Mikroorganismen so weit angegriffen (vgl. KURČEVA 1964), daß auch sie durch *E. nanus*, im Versuch allerdings erst nach dem Verzehr geeigneterer Nahrung, häufig aufgenommen wurden.

Nicht zuletzt spielt auch der unterschiedliche physiologische Zustand der Versuchstiere eine wesentliche Rolle. Eine Abhängigkeit des Präferenzverhaltens vom Alter der eingesetzten Individuen war bei den Versuchen mit *E. nanus* allerdings nicht feststellbar.

Eine eingehende Fehlerbetrachtung von Nahrungswahlversuchen an Diplopoden findet sich auch bei DUNGER (1962).

#### 3.4.4. Einfluß physikalischer und trophischer Faktoren auf die Habitatwahl

Die Verbreitung einer Art und deren Habitatbindung ist von einer Vielzahl von Kombinationen verschiedener Faktoren (z. B. Temperatur- und Feuchtepräferenz sowie -resistenz, Nahrungspräferenz) abhängig, wobei der eine oder andere Faktor von intensiverer Bedeutung sein kann. Von *T. niger*, *M. projectum*, *A. londinensis* und *A. latestriatus* ist bekannt, daß bei der Habitatwahl die Temperaturpräferenz eindeutig über die Feuchtepräferenz dominiert (HAACKER 1968 d). Von weiteren 11 Arten wissen wir, dank den Untersuchungen HAACKERS (1968 d, 1970 b), daß die Feuchtepräferenz kausal am Zustandekommen des Verbreitungsbildes der Arten beteiligt ist. Die Nahrungspräferenz spielt bei ihnen eine nur untergeordnete Rolle.

*E. nanus* und *A. occultus* kommen an den untersuchten Oberlausitzer Basaltbergen im Halbtrockenrasen-Gebüsch-Komplex an Stellen mit reichhaltigem Nahrungsangebot vor. Sie wandern weder in die Wiesenflächen noch in den umgebenden Laubwald ein. Die Basaltberge stellen also einen natürlichen Präferenzversuch dar. Die im Halbtrockenrasen-Gebüsch-Komplex vorhandene Nahrung wird auch in den Versuchen zur Nahrungswahl von den Tieren gern gefressen. Das läßt vermuten, daß die trophischen Faktoren für die Habitatwahl ausschlaggebend sind. Folgende Überlegungen sprechen jedoch gegen diese Annahme: 1. Ist es den Tieren bei einseitigem Angebot nicht gern gefressener Nahrung (z. B. Gras) nicht möglich auszuweichen, wird auch diese akzeptiert (Besiedlung von Trocken- und Halbtrockenrasen z. B. in Böhmen oder von grasbewachsenen Feldrandstreifen – s. 3.1.). Im Falle der Oberlausitzer UF ist ein Ausweichen auf geeignetere Flächen möglich, so daß hier die Wiesenflächen nicht besiedelt werden müssen.

2. In den Versuchen wurde auch Hainbuche und Eiche gern gefressen, ein Eindringen der Art in den Laubwald konnte jedoch nicht nachgewiesen werden. Daher ist anzunehmen, daß dem Nahrungsfaktor zwar eine gewisse Bedeutung zukommt, er aber nicht die wesentlichste Rolle bei der Habitatwahl spielt.

Ausschlaggebend für die Habitatwahl von *E. nanus* sind die physikalischen Faktoren. Nach den Laborergebnissen und den Freilandbeobachtungen dürfte die Temperatur für die Wahl des Lebensraumes eine größere Bedeutung als die Feuchte haben. Die Art nimmt an den UF die relative Trockenheit des oberen Hangbereiches zugunsten der höheren Temperatur in Kauf. Feuchte, aber kühlere Habitate (umgebender Laubwald) werden eher gemieden. Die Optimalbedingungen liegen nach den Präferenzversuchen im Labor in feucht-warmen Bereichen. Entsprechend gestaltet sich das Verbreitungsbild der Art.

Die wenigen Versuche für *A. occultus* erlauben keine gesicherte Aussage über das Verhalten dieser Art bei der Habitatwahl, lassen aber ähnliche Verhältnisse wie bei *E. nanus* vermuten.

#### 4. Zusammenfassung

Auf der Grundlage von Freilandbeobachtungen (Oberlausitz, Brandenburg) kombiniert mit Laborzuchten und Experimenten sowie morphologischen Untersuchungen wurden Daten zur Bionomie der Diplopoden *Enantiulus nanus* und *Allajulus occultus* ermittelt.

Beide Arten sind anamorphe Juliden, deren Ringzuwachs keinen definierten Endpunkt besitzt. Sie häuten sich nach dem Erreichen des ersten Reifestadiums weiter, Weibchen erreichten maximal Stadium XIV (*A. occultus*) und XV (*E. nanus*), Männchen Stadium X bzw. XII. Beide Arten haben wahrscheinlich keine Periodomorphose.

Infolge einer hohen überschneidenden Variabilität in Entwicklungsdauer und Ringzuwachs je Häutungsintervall bereitet das Erkennen des realen Stadienalters der Individuen (ab Stadium V) zunehmend Schwierigkeiten. Zur Charakterisierung sind bei beiden Arten die Größenklassen- und Augenfeldmethode ungeeignet, die Wehrdrüsenmethode am günstigsten.

Bis in das Stadium III verläuft bei beiden Arten die Entwicklung gleich. Stadium I besitzt noch kein Wehrdrüsenpaar (Wdp), Stadium II 1 Wdp und Stadium III 1 + 5 Wdp.

Nach Freiland- und Laborbeobachtungen ergeben sich bei *E. nanus* zwei Hauptwege der Entwicklung. Sie können durch „Wehrdrüsenformeln“ (Zahlen der in den sukzessiven Häutungen jeweils neu angelegten Wehrdrüsenpaare) ausgedrückt werden. Für die Stadien I bis XIII lauten die Hauptentwicklungswege von *E. nanus* 0156/666543222 und 0157/776543222, von *A. occultus* 0157/766432221 und 0157/776432211.

Individuen mit stark abweichender Entwicklung (konstant erhöhtem oder erniedrigtem Ringzuwachs) erreichen selten die Geschlechtsreife.

Die Kopulationsperiode erstreckt sich für beide Arten nach Laborbeobachtungen von März bis Juni, mit einem Höhepunkt im April. Kopulationsverhalten, -verlauf und -dauer stimmen bei *E. nanus* mit anderen verwandten Arten überein. Abweichend verhalten sich die Männchen von *A. occultus*. Sie arretieren die rechte Antenne des Weibchens.

Die Ablageperiode der wenigen (2 bis 17) Eier erstreckt sich bei beiden Arten witterungsabhängig von April bis Anfang August mit einem Höhepunkt bei *E. nanus* im Mai, bei *A. occultus* Juni/Anfang Juli. Die ersten freibeweglichen Juvenilen (Stadium II) treten Ende Juli auf. Beide Arten überwintern im ersten Lebensjahr in den Stadien III, IV oder V.

Ab Stadium V treten sekundäre Geschlechtsmerkmale auf (prämaturre Stadien). Die Geschlechtsreife kann bei beiden Geschlechtern von *E. nanus* und Weibchen von *A. occultus* ab Stadium VIII im Herbst des dritten, in Ausnahmefällen des zweiten Lebensjahres, bei Männchen von *A. occultus* auch ab Stadium VII (Herbst des zweiten Lebensjahres) eintreten. Nur eine Häutung im Herbst führt zur Fortpflanzungsaktivität.

Juvenile und Prämaturre können sich mehrmals (Höhepunkt Frühjahr und Herbst), Adulte nur einmal im Jahr (vorrangig Herbst) häuten. Bei Weibchen besteht ein Zusammenhang zwischen Häutung und Eireifung.

Das beobachtete Maximalalter der Weibchen von *E. nanus* liegt bei 10 oder 11 Jahren. Die ältesten gefundenen Männchen sind ca. 8 Jahre. In der Regel wird ein Durchschnittsalter von 4 bis 6 Jahren von beiden Geschlechtern erreicht. Auch die Weibchen von *A. occultus* haben eine durchschnittlich höhere Lebenserwartung (4 bis 7 Jahre) als die Männchen. Maximal leben die Weibchen ca. 9 Jahre. Männchen erreichen höchstens ein Alter von 5 bis 6 Jahren, sterben aber in der Regel nach der Beteiligung an ein bis zwei Fortpflanzungsperioden im Alter von 3 bis 5 Jahren ab. Das durchschnittlich erreichbare Lebensalter der Art liegt bei 3 bis 6 Jahren.

Die Volumen- und Biomassezunahme zeigen bei beiden Arten einen anfänglich exponentiellen, später linearen Verlauf.

Die durchschnittlichen Individuendichten liegen an den untersuchten Standorten mit 136 bis 273 (*E. nanus*) bzw. 135 und 154 Ind./m<sup>2</sup> (*A. occultus*) in den für diese bzw. vergleichbare Arten üblichen Größenordnungen. Statistisch ermittelte Abundanzschwankungen im Jahresverlauf lassen sich nicht auf die Populationsdynamik der Arten zurückführen, sondern haben methodische Ursachen.

Die lokomotorische Aktivität beider Arten ist gering. Jahreszeitlich bedingte Vertikalwanderungen finden nicht generell statt. Die Aktivität von *E. nanus* scheint nicht auf bestimmte Tageszeiten beschränkt zu sein.

Die im Feuchtepräferenzversuch deutliche Hygrophilie beider Arten ist, besonders bei *E. nanus*, unter natürlichen Verhältnissen der stärker thigmotaktisch gesteuerten Ruhehaltung untergeordnet.

Die Temperaturpräferenz von *E. nanus*, in einer linearen „feuchten Temperaturorgel“ ermittelt, liegt im für Bodentiere normalen Bereich von 16 bis 21 °C.

Im Nahrungswahlversuch werden von *E. nanus* neben leicht angerottetem Haselholz überwinterte, frisch gesammelte Weißdorn- und Eschenblätter bevorzugt, die zum Nahrungsspektrum am Standort gehören.

Aus den Versuchen zur Temperatur-, Feuchte- und Nahrungspräferenz sowie aus Freilandbeobachtungen läßt sich für *E. nanus* ableiten, daß die Habitatwahl wesentlich durch die Temperatur bestimmt wird.

*E. nanus* ist in ganz Europa mit Schwerpunkt im Alpengebiet verbreitet. Die Art ist im allgemeinen sehr eurytop, besiedelt in der Oberlausitz aber nur die relativ trockenen und warmen oberen Hangbereiche der Basaltberge. *A. occultus* zeigt eine nach Norden zunehmende Tendenz zur Besiedlung synanthroper Standorte. Von Südosteuropa, ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet, bis Böhmen werden natürliche, meist wärmegetönte und kalkhaltige Standorte bevorzugt.

### Summary

Data about the bionomy of the species *Enantiulus nanus* and *Allajulus occultus* were obtained by field studies (Oberlausitz, Brandenburg), laboratory breedings, experiments and morphological studies.

The postembryonic development of both species is anamorphic. Sexual maturity is general attained in stadium VIII or VII (males of *A. occultus*). Females of *A. occultus* are able to moult up to stadium XIV, of *E. nanus* to stadium XV. Males may reach stadium X (*A. occultus*) and XII (*E. nanus*). Periodomorphosis was not observed.

The stadia were characterized by counting the pairs of defence glands. The first stadium of both species has not defence glands, the second 1 and the third 1 + 5. Because of the high overlapping variability in developmental time and in increase of body rings within each moulting intervall, the determination of the real stadium age is, beginning with stadium V, increasingly difficult.

Field studies in combination with many observations of moults under laboratory conditions show two types of postembryonic development of *E. nanus* (in the number sequences the numbers represent defence glands sets acquired at successive moults): 0156/666543222 and 0157/776543222. The general pathways of *A. occultus* are 0157/766432221 and 0157/776432211. Individuals with widely different development rarely reach the maturity.

Copulations take place from March to June, with a maximum in April. The copulation behaviour of *A. occultus* differs from other julides. The male seizes the right antenna of the female. The 2 to 17 eggs are laid from April to the beginning of August. Environmental conditions influence the length of the egg-laying period. Nests are constructed in little fallen branches or in clods.

The first free living stadium II appears at the end of July. Till the beginning of the first hibernation, *A. occultus* and *E. nanus* have attained the third, fourth or fifth stadia.

The two julides pass through three (rarely two – males of *A. occultus*) premature stadia (stadia V to [VI] VII). Maturity is attained during the third (rarely the second) autumn after hatching and sexual activity begins in spring of the following year.

Females of *E. nanus* may reach a maximum age of 10 to 11 years, males of only 8 years. In most cases individuals live 4 to 6 years. The oldest females of *A. occultus* reach 9, males 5 to 6 years. The average life-span of this species is 3 to 6 years.

The increase in volume (estimated from length and breadth) and biomass in successive stadia progresses at first exponentially and then linearly. Growth does not fall-off after the first mature stadium.

The activity in locomotion of both species is low.

Laboratory studies on the humidity reactions were made in an alternative horizontal choice chamber. Both species reacted hygrophilic. The preferential temperature of *E. nanus* was studied in a linear "moist" gradient. The species liked temperatures between 16 to 21 °C. Feeding experiments showed, that *E. nanus* preferred slightly rotten *Corylus avellana* wood as well as *Crataegus* and *Fraxinus* leaves of the preceding year, which were collected in fresh conditions.

Concluding from these experiments and from the field studies temperature essentially determines the habitat selection in *E. nanus*.

Both species are widely spread. *E. nanus* is generally eurytopic, but in the Oberlausitz it only settles the relatively xerothermous areas of the basaltic hills. Within its distributional range *A. occultus* shows a from south to north increasing tendency for living in synanthropic habitats.

## LITERATUR

- ADAM, R. (1960): Die Halbtrockenrasengesellschaften auf Basaltbergen der südöstlichen Oberlausitz und ihre Entwicklung aus dem Querceto-Carpinetum. — Staatsexamensarbeit PH Potsdam
- AELLEN, V., u. P. STRINATI (1962): Nouveaux matériaux pour une faune cavernicole de la Suisse. — Rev. Suisse Zool. 69, 2: 25–266
- AOUTI, A. (1978): Observations sur l'accouplement de *Pachybolus laminatus* Cook (Diplopoda, Chilognatha). — Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 21 22: 87–90
- ATTEMS, C. (1949): Die Myriapodenfauna der Ostalpen. — Sitzber. Österr. Akad. Wiss. Math.-Nat. Kl., Abt. 1, 158: 81–153
- (1959): Die Myriapoden der Höhlen der Balkanhalbinsel. Nach dem Material der „Biospeologica balcanica“. — Ann. Naturhist. Mus. Wien 63: 281–406
- BANERJEE, B. (1967): Diurnal and seasonal variations in the activity of the millipedes *Cylindroiulus punctatus* (Leach), *Tachypodoiulus niger* (Leach) and *Polydesmus angustus* Latz. — Oikos 18, 1: 141–144
- BARLOW, C. A. (1957): A factorial analysis of distribution in three species of Diplopods. — Tijdschr. Ent. 100: 349–426
- BERNS, M. W. (1966 a): Growth and morphogenesis during the post-embryonic development of the milliped *Narceus annularis* (RAF.). — Ph. D. Thesis, Cornell University, Ithaca, New York\*
- (1966 b): The development of the copulatory organs (gonopods) of a spiroboloid milliped. — J. Morph. 126: 447–462
- u. W. T. KEETON (1963): Regulation of segment-building during the post-embryonic development of a common milliped. — Science 161: 590–592
- BIELAK-OLEKSY, T., u. W. JASKIEWICZ (1977–79): Diplopodes (Diplopoda) des Sudètes. (poin. frz. Zsfass.). — Fragmenta Faunistica 23, 4: 33–49
- BLOWER, J. G. (1970 a): Notes on the life-histories of some British Iulidae. — Bull. Mus. nat. hist. nat. 2. ser. Suppl. 2, 41: 19–23
- (1970 b): Millipeds of a Cheshire wood. — J. Zool. Lond. 160: 455–496
- (1974): Food consumption and growth in a laboratory population of *Ophyiulus pilosus* (Newport). — Symp. zool. Soc. Lond. 32: 527–551
- (1980): The Millipede Faunas of two British Limestone Woods. — In CAMATINI, M.: Myriapod Biology. Acad. Press. London, 1980, S. 203–214
- u. C. P. FAIRHURST (1968): Notes on the life history and ecology of *Tachypodoiulus niger* (Diplopoda, Iulidae) in Britain. — J. Zool. Lond. 156, 1: 257–271
- u. P. D. GABBUTT (1964): Studies on the millipeds of a Devon oak wood. — Proc. Zool. Soc. Lond. 143, 1: 143–176
- u. P. F. MILLER (1974): The life-cycle and ecology of *Ophyiulus pilosus* (Newport) in Britain. — Symp. zool. Soc. Lond. 32: 503–525
- u. — (1977): The life-history of the julid millipede *Cylindroiulus nitidus* in a Derbyshire wood. — J. Zool. Lond. 183: 339–351
- BODINE, M. W. (1970): The segmental Origin of the Appendages of the Head and Anterior Body Segments of a Spiroboloid Milliped, *Narceus annularis*. — J. Morph. 132: 47–67
- BROOKES, C. H. (1963): Some aspects of the life histories and ecology of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) and *Isobates variegicornis* (Koch) (Diplopoda) with informations on other blaniulid millipedes. — Ph. D. Thesis, Univ. Manchester\*
- (1974): The life cycle of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) and *Isobates variegicornis* (Koch) with notes on the anamorphosis of Blaniulidae. — Symp. zool. Soc. Lond. 32: 485–501
- u. J. WILLOUGHBY (1978): An investigation of the ecology and life history of the millipede *Blaniulus guttulatus* (Bosc.) in a British Woodland. — Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF) 21 22: 105–114
- COTTON, M. J., u. P. F. MILLER (1974): A population of *Cylindroiulus latestriatus* (Curtis) on sand dunes. — Symp. zool. Soc. Lond. 32: 589–602
- DAVID, J. F. (1981): Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) (Julida). — Rev. Ecol. Biol. Sol. 19, 3: 411–425
- DEMANGE, J. M. (1972): Contribution à la connaissance du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* (Voges). (Développement segmentaire, croissance des organes copulateurs notion de lignes larvaires, zone de croissance). — Biologia Gabonica 8, 2: 127–161
- u. Ch. GASC (1972): Examen des matériaux rassemblés pour une contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* (Voges). (Données écologiques, éthologiques et morphologiques). — Biologia Gabonica 8, 2: 163–173
- DOHLE, W. (1964): Die Embryonalentwicklung von *Glomeris marginata* (Villers) im Vergleich zur Entwicklung anderer Diplopoden. — Zool. Jb. Anat. 81: 241–310
- (unveröffentlicht. Mskr.): Morphogenese der Tiere. Myriapoda. — Gustav Fischer Verlag, Jena
- DRIFT, J. van der (1950): Analysis of the animal community in a beech forest floor. — Tijdschr. Ent. 94: 1–168

- DUNGER, W. (1956): Untersuchungen über Laubstreuersetzung durch Collembolen. — Zool. Jb. Syst. 84: 75–98
- (1957): Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald. — Diss. Math.-Nat. Fak. KMU Leipzig
- (1962): Methoden zur vergleichenden Auswertung von Fütterungsversuchen in der Bodenbiologie. — Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz 37, 2: 143–162
- (1963): Praktische Erfahrungen mit Bodenfallen. — Ent. Nachrichten 4: 41–49
- (1966): Neue Untersuchungen über Methodik und Wert des Bodenfallenfanges für die quantitative Faunistik. — Sleské Museum — II. Ent. Symp. Opava: 85–103
- (im Druck): Diplopoda. — In: KÄSTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie. 4. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Jena
- u. K. STEINMETZGER (1981): Ökologische Untersuchungen an Diplopoda einer Rasen-Wald-Catena im Thüringer Kalkgebiet. — Zool. Jb. Syst. 108: 519–533
- DZIADOSZ, C. (1966): Materialien zur Kenntnis der Verbreitung der Tausendfüßler (Diplopoda) in Polen (poln., dtsh. Zsfass.). — Fragmenta Faunistica 13, 1: 1–31
- ELLENBERG, H. (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Scripta Geobotanica 9: 1–122
- FABRE, L. (1855): Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs des Myriapodes. — Ann. Sci. Nat., ser. 4, 3: 257–316
- FAIRHURST, C. P. (1968): Life cycles and activity patterns of schizophylline millipedes. — Ph. D. Thesis Univ. Manchester\*
- (1974): The adaptive significance of variations in the life cycles of schizophylline millipedes. — Symp. zool. Soc. Lond. 32: 575–587
- FRANZ, H. (1950): Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. — Akademie-Verlag, Berlin
- (1954): Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Eine Gebietsmonographie. — Universitätsverlag Wagner, Innsbruck
- u. L. LEITENBERGER (1948): Biologisch-chemische Untersuchungen über Humusbildung durch Bodentiere. — Öster. zool. Z. 1: 498–518
- P. GUNHOLD u. H. PASCHORN-WALCHER (1959): Die Kleintiergesellschaften der Auwälderböden der Umgebung von Linz und benachbarter Flußgebiete. — Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz 1959: 7–64
- GERE, G. (1956): Investigations into the Laws Governing the Gorthof Hyphantria cunea Drury Caterpillars. — Acta Biol. Hung. 7: 43–72
- (1958): Methode zur Lebendhaltung und Zucht von Arthropoden der Waldböden. — Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 3, 3–4: 225–231
- (1962): Nahrungsverbrauch der Diplopoden und Isopoden in Freilanduntersuchungen. — Acta Zool. Acad. Sci. Hung. 8, 3–4: 335–415
- (1966): Feststellung der Gesamtmenge des Falllaubes in den Wäldern Ungarns. — Opusc. Zool. Budapest 6, 1: 119–137
- (1979): Ökologisch-produktionsbiologische Typen in der Tierwelt. — Opusc. Zool. Budapest 16: 1–2: 77–85
- GERHARDT, U. (1939): Zur Funktion der Gonopoden bei Graphidostreptus gigas (Peters). — Mitt. Zool. Mus. Berlin 19: 430–439
- GROMYSZ-KALKOWSKA, K., u. H. TRACZ (1983): Thermal behaviour of Proteroiulus fuscus (Am Stein) and Cylindroiulus frisius (Verhoeff) (Diplopoda). — Ann. Warsaw Agricult. Univ.-SGGW-Ar.For. a Wood Technol. 39: 27–34
- GULICKA, J. (1967): Beitrag zur Kenntnis der Diplopoden des xerothermen Gebietes Böhmens. (tschech., dtsh. Zsfass.) — Ac. Rer. Natur. Mus. Nat. Slov. Bratislava 13, 2: 37–48
- GUNN, D. L., u. J. S. KENNEDY (1936): Apparatus for investigating the reaction of land arthropods to humidity. — J. Exper. Biol. 13: 450–459\*
- HAACKER, U. (1964): Das Paarungsverhalten des Saftkuglers Glomeris marginata. — Nat. Mus. 94, 7: 265–272
- (1968 a): Das Sexualverhalten von Sphaerotherium dorsale (Myriapoda, Diplopoda). — Verh. Zool. Ges. Innsbruck 1968: 454–463
- (1968 b): Stridulation bei Lobglomeris (Diplopoda). — Naturw. 55, 12: 656–657
- (1968 c): Spermatransport beim Kugeltausendfüßler (Sphaerotherium). — Naturw. 55, 2: 89–90
- (1968 d): Deskriptive, experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur Autökologie rhein-mainischer Diplopoden. — Oecologica 1, 1, 2: 87–129
- (1968 e): Die Diplopoden des Rhein-Main-Gebietes. — Senck. Biol. 49, 1: 31–38
- (1969 a): Der Stridulationsapparat von Lobglomeris und seine Funktion im Sexualverhalten. — Vie et Milieu, ser. C, 20, 1: 57–64
- (1969 b): Spermaübertragung von Glomeris. — Naturw. 56, 9: 467–468
- (1969 c): An attractive secretion in mating behaviour of a millipede. — Z. Tierpsychol. 26, 8: 988–990
- (1970 a): Das Paarungsverhalten von Rhinocricus padbergi Verh. (Diplopoda, Spirobolida). — Rev. Comp. Animal 4, 4: 35–39

- (1970 b): Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie von *Unciger foetidus* C. L. K. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 2. ser, 41 Suppl. 2: 67–71
- (1971): Die Funktion eines dorsalen Drüsenkomplexes im Balzverhalten von *Chordeuma* (Diplopoda). — *forma et functio* 4: 162–170
- u. S. FUCHS (1970): Das Paarungsverhalten von *Cylindroiulus punctatus* Leach. — Z. Tierpsychol. 27: 641–648
- HAASE, E. (1880): Schlesiens Chilopoden. I. Chil. anamorpha. — Diss. Naturw. Fak. Breslau
- (1881): Schlesiens Chilopoden. II. Chil. epimorpha. — Z. f. Entomol. N. F. 8: 66–92
- HALKKA, R. (1958): Life history of *Schizophyllum sabulosum* (L.) (Diplopoda, Julidae). — Ann. (zool.) Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo 19, 4: 1–72
- u. O. HALKKA (1966): Periodomorphis of intersexual individuals in the diploped *Schizophyllum sabulosum* (L.). — Rev. Suisse Zool. 73, 2, 13: 267–281
- HEFNER, R. A. (1929): Studies of parajulid diplopods. I. The development of the external sexual structures of *Parajulus impressus* Say. — J. Morph. 48. 1: 153–171
- HEYDEMANN, B. (1954): Faunistische und ökologische Untersuchungen an schleswig-holsteinischen Diplopoden. — Faun. Mitt. Norddeuschl. 4: 19–24
- (1956): Über die Bedeutung der „Formalinfallen“ für die zoologische Landesforschung. — Faun. Mitt. Norddeuschl. 6: 19–24
- (1958): Erfassungsmethoden für die Biozönosen der Kulturbiotope. — In BALOGH, J.: Die Lebensgemeinschaften der Landtiere. 2. Aufl., Akademie Verlag, Berlin, 1958, S. 453–507
- ILOSVAY, G. (1982): Die Untersuchung der Tageszeitaktivität der sich an der Bodenoberfläche bewegenden Tiere im Buchenwald von Farkasgyepü. (ung., dtsh. Zsfass.) — Fol. Mus. Hist.-Nat. Bakonyensis 1: 171–180
- JANDRA, V. jr. (1958): Gesamtstoffwechsel der Insekten. VII. Nahrungsverbrauch bei der Blattwespe *Trichocampus viminalis* Fall, während der larvalen Entwicklung. (tschech., dtsh. Zsfass.) — Vest. Cs. spol. zool. (Acta soc. zool. Bohemoslov.) 22, 2: 137–147
- JANISCH, E. (1938): Über die Methoden zur Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. — In ABDERHALDEN, E.: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 10 (1), Vergl. Physiol. 3: 87–112\*
- JESCHKE, K. (1938): Die Abhängigkeit der Tierwelt vom Boden nach Beobachtungen im schlesischen Hügellande. — Diss. Naturw. Fak. Breslau
- JOLY, R. (1964): Action de l'ecdysone sur le cycle de mue de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode, Chilopode). — C. R. Soc. biol. 158, 3: 548–550
- P. POCHERON u. F. DRAY (1979): Etude des variations du taux d'ecdystéroïdes au cours du cycle de mite dans l'hémolymphe de *Lithobius forficatus* L. (Myriapode, Chilopode) par dosage radio-immunologique. — C. R. Acad. Sci. Paris 288: 243–246\*
- KEETON, W. T. (1960): A taxonomic study of the milliped family Spirobolidae. — Mem. Am. Ent. Soc. 17: 1–146\*
- KHEIRALLAH, A. M. (1979): Seasonal variations in the feeding activity of the millipede *Julus scandinavicus* (Latzel) in natural habits. — Rev. Roum. biol. Ser. biol. anim. 24, 1: 81–85
- KINKEL, H. (1955): Zur Biologie und Ökologie des getüpfelten Tausendfußes *Blianiulus guttulus* Gerv. — Z. angew. Ent. 37, 4: 401–436
- KÜHNELT, W. (1950): Bodenbiologie. — Verlag Herold, Wien
- KURČEVA, G. F. (1964): Wirbellose Tiere als Faktor der Zersetzung von Waldstreu. — Pedobiologia 4: 7–30
- LANG, J. (1938/39): Nouvelles localités des Diplopedes cavernicoles. — Věst. Čs. spol. zool. (Acta soc. zool. Bohemoslov.) 6–7: 290–294
- (1954 a): Fauna CSR. Mnohonozky — Diplopoda. — Naklad. Česk. Akad. VĚD, Praha
- (1954 b): Postembryonal development of the Diplopedes. (tschech., engl. u. russ. Zsfass.) — Vest. Čs. spol. zool. (Acta soc. zool. Bohemoslov.) 18, 3: 161–176
- LATZEL, R. (1880/84): Die Myriapoden der Österreich-Ungarischen Monarchie. I. Die Chilopoden. II. Die Symphylen, Pauropoden und Diplopoden. — Alfred Hölder Verlag, Wien
- LEUBERT, F., u. H. SCHEFFEL (1981): Häutungszyklus und Reproduktionsgeschehen bei *Lithobius forficatus* (L.) (Chilopoda). — Kurzfassungen der wissenschaftlichen Beiträge, Jahrestagung 1981 der Biologischen Gesellschaft der DDR, Sektion Tierphysiologie\*
- H. EIBISCH u. H. SCHEFFEL (1979): Isolierung und Charakterisierung des Häutungshormons von *Lithobius forficatus* (L.) (Chilopoda). — Zool. Jb. Physiol. 83: 334–339
- H. KROSCWITZ u. H. SCHEFFEL (1982): Ecdysteroid-Biosynthese durch das Ovar von *Lithobius forficatus* (L.) (Chilopoda). — Zool. Jb. Physiol. 86: 465–476
- LOKSINA, I. E. (1960): Über die Diplopedenfauna des Moskauer Gebietes. (russ., engl. Zsfass.) — Zool. Zurnal 39, 11: 1737–1738
- u. S. I. GOLOVATCH (1979): Diplopoda of the USSR fauna. — Pedobiologia 19, 6: 331–389
- LOKSA, I. (1961 a): Quantitative Untersuchungen streuschichtbewohnender Arthropoden-Bevölkerungen in einigen ungarischen Waldbeständen. — Ann. Univ. Scient. Budapestinensis de Rolando Eötvös nominatae 4: 99–112

- (1961 b): Die Arthropoden des Kovásci-Berges. (ungar., dtsh. Zsfass.) — *Allattani Közlemények* 68, 1/4: 65–80
- (1966): Die bodenzooökologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas. Monographie der Flaumeichen-Buschwälder II. — Verlag Ungar. Akad. Wiss. Budapest
- (1973): Bodenzoologische Untersuchungen in den Alkali-Waldsteppen von Margita, Ungarn. 1. Untersuchungen der Arthropoden-Makrofauna, nebst Bemerkungen über die Oniscoidea-Arten. — *Opusc. Zool. Budapest* 11, 1–2: 79–93
- (1979): Quantitative Untersuchungen über die Makrofauna der Laubstreu in Zerreiben- und Hainsimsen-Eichen-Beständen des Bükk-Gebirges. — *Opusc. Zool. Budapest* 16, 1–2: 87–96
- LOOMIS, H. F. (1933): Egg-laying habits and larval stages of a millipede, *Arctobolus marginatus* (Say) Cook, nativ at Washington. — *J. Wash. Acad. Sci.* 23: 100–109\*
- MACHAN SNIDER, R. M. (1981): Groth and survival of *Polydesmus inconstans* (Diplopoda: Polydesmidae) at constant temperatures. — *Pedobiologia* 22, 5/6: 345–353
- MAURIES, J. P. (1969): Observations sur la biologie (sexualité, périodomorphose) de *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* Bröl. (Diplopoda-Blaniulidae). — *Ann. Spéleol.* 24, 3: 495–504
- METSCHNIKOFF, E. (1874): Embryologie der doppelfüßigen Myriapoden (Chilognatha). — *Z. wiss. Zool.* 24: 253–283
- MEYER, E. (1977): Über Makroarthropoden im Raum Obergurgl. 1. Barberfallenergebnisse. 2. Diplopoden (Bionomie, Ökologie). — *Diss. Phil. Fak. Univ. Innsbruck*
- u. G. EISENBEIS (1985): Water relations in millipeds from some alpine habit types (Central Alps, Tyrol) (Diplopoda). — *Bijdragen Tierkunde* 55, 1: 131–142
- I. SCHWARZENBERGER, G. STARK u. G. WECHSELBERGER (1984): Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich). — *Pedobiologia* 27: 115–132
- MÜLLER, H. L. H. (1924): Untersuchungen zur Biologie der Diplopoden. I. Die Lichtreaktionen von *Julus fallax* und *Polydesmus complanatus*. — *Zool. Jb. Physiol.* 40, 4: 399–488
- MÜLLER, K. J. (1984): Die Bedeutung der Fallenfangmethode für die Lösung ökologischer Fragestellungen. — *Zool. Jb. Syst.* 111, 3: 281–305
- NEWPORT, G. (1841): On the organs of reproduction and development of the Myriapoda. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 1841: 99–130
- NGUYEN DUY-JACQUEMIN, M. (1979): Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Callipus foetidissimus* Savi., 1819 (Myriapode, Diplopode). II. De l'éclosion au Stade III. — *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 4, sér. 1, Sect. A 1: 79–93
- PEDROLI-CHRISTENSEN, A. (1977): Etude des Diplopedes dans une Tourbière du Haut-Jura. — *Bull. Soc. Neuchateloise Sci. nat.* 100: 21–34
- PEITSALMI, M. (1981): Populations structure and seasonal changes in activity of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). — *Acta Zool. Fenn.* 161: 1–66
- PERTTUNEN, V. (1953): Reactions of Diplopods to the relative humidity of the air. Investigations on *Orthomorpha gracilis*, *Julus terrestris* and *Schizophyllum sabulosum*. — *Ann. Zool. Soc. zool. bot. Fenn. Vanamo* 16, 1: 1–69
- (1955): The effect of antennectomy on the humidity reactions of normal and desiccated specimens of *Schizophyllum sabulosum* L. (Diplopoda, Julida). — *Ann. Ent. Fenn.* 21: 157–162
- PFLUGFELDER, O. (1932): Über den Mechanismus der Segmentbildung bei der Embryonalentwicklung und Anamorphose von *Platyrhacus amauros* Attems. — *Z. wiss. Zool.* 140: 650–723
- PRINS, A. J. (1983): Morphological and biological notes on some South African arthropods associated with decaying organic matter. Part 1, Chilopoda, Diplopoda, Arachnida, Crustacea and Insecta. — *Ann. S. Afr. Mus.* 92, 2: 53–112
- PRZIBRAM, H., u. F. MEGUSAR (1912): Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. 1. Länge und Masse (Zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen. IV. Mitteilung). — *Archiv Entwicklungsmechanik der Organismen* 34: 680–741
- RANTALA, M. (1970): Anamorphosis and Periodomorphosis of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). — *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 2, sér. Suppl. 2, 41: 122–123
- (1974): Sex ratio and periodomorphosis of *Proteroiulus fuscus* (Am Stein) (Diplopoda, Blaniulidae). — *Symp. Zool. Soc. Lond.* 32: 463–469
- RATH, O. vom (1890): Über die Fortpflanzung der Diplopoden. — *Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br.* 5, 1: 1–28
- RICHTER, H. (1967): Zur Diplopodenfauna des Osterzgebirges. Faunistisch-ökologische und morphologisch-biologische Untersuchungen in vier Blockhaldenbiotopen. — *Abh. Ber. Naturkundemus. Görnitz* 42, 4: 1–62
- RŮZICKA, Z. (1968): Diplopoda der Steppenformation Kotis, Vorkommen, Ökologie, Phänologie und Vertikalmigration. — *Věst. Čs. spol. zool. (Acta soc. zool. Bohemoslov.)* 32, 1: 71–88
- SAHLI, F. (1956): Sur quelques anomalies sexuelles chez *Tachypodoiulus alipes* (C. L. Koch 1838) (Myriapoda, Diplopoda, Julidae). — *Ann. Univ. Saraviensis, Sci.* 5: 53–64

- (1954) : Données sur le développement post-embryonnaire du Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. Koch. — C. R. Acad. Sci. Paris 246: 2037–2039
- (1963) : De développement post-embryonnaire en fonction de l'altitude chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. Koch. — C. R. Acad. Sci. Paris 256: 2019–2021
- (1967) : Sur la fréquence des males intercalaires du Diplopode *Tachypodoiulus albipes* (C. L. Koch). — C. R. Acad. Sci. Paris 264: 618–620
- (1968 a) : Observations sur la biologie et la périodomorphose chez le Diplopode *Schizophyllum sabulosum* (L.) en Allemagne. — Bull. Sc. Bourgogne 5: 333–346
- (1968 b) : Sur l'existence de males intercalaires chez le Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff, 1891). — C. R. Acad. Sci. Paris 266, 4: 360–363
- (1969 a) : Contribution à l'étude du développement postembryonnaire des Diplopedes Iulides. — Ann. Univ. Saraviensis 7: 1–154
- (1969 b) : Recherches sur la périodomorphose: une curieuse forme male chez le Diplopode *Schizophyllum rutilans* C. L. Koch. — C. R. Acad. Sci. Paris 269: 1693–1696
- (1971) : Sur l'existence d'une succession intercalaire-intercalaire chez le Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff, 1891). — C. R. Acad. Sci. Paris 273, 2: 226–228
- (1973) : Períodomorphose, mues, post-imaginales et mue imaginaire particulière chez un Diplopode du sol: *Cylindroiulus nitidus* (Verh.). — Ann. Soc. roy. zool. Belg. 103, 1: 147–155
- (1974) : Les males rhenanus chez le Diplopode *Cylindroiulus nitidus* (Verh.): les rhenanus Ra, Ri et Rj. — C. R. Acad. Sci. Paris 278, 3: 365–368
- SAKWA, W. N. A. (1974) : A consideration of the chemical basis of food preference in Millipedes. — Symp. Zool. Soc. Lond. 32: 329–346
- SAUDRAY, Y. (1952) : Développement post-embryonnaire d'un Julide indégène *Cylindroiulus*: (*Aneuloboiulus*) *silvarum* Meinert. — Arch. zool. gén., Paris 89, 1: 1–14
- SCHALLER, F. (1953) : Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie arthropogener Collembolen. — Z. Morph. Ökol. 41: 265–277
- SCHEFFEL, H. (1969) : Untersuchungen über die hormonale Regulation von Häutung und Anamorphose von *L. forficatus* (L.) (Myriapoda, Chilopoda). — Zool. Jb. Physiol. 74: 436–505
- (1983) : In-vitro-Untersuchungen über die häutungsauslösende Wirkung von Ecdyson und 20-Hydroxyecdysone bei Chilopoden. — Zool. Jb. Physiol. 87: 425–438
- SCHMIDT, Hildeg. (1952) : Nahrungszahl und Nahrungsverarbeitung bei Diplopeden (Tausendfüßlern). — Mitt. naturw. Ver. Steierm. 81/82: 42–66
- SCHÖMANN, K. (1954) : Das Paarungsverhalten von *Polyxenus lagurus* L. (Diplopoda). — Naturw. 13: 310
- (1956) : Zur Biologie von *Polyxenus lagurus*. — Zool. Jb. Syst. 84, 2/3: 195–256
- SCHUBART, O. (1928/29) : Ein Beitrag zur Biotop-Forschung, zugleich ein Beitrag über nord-deutsche Diplopeden. (Ueber Diplopeden Nr. 6). — Naturforscher 5: 341–347
- (1930) : Ein Beitrag zur Diplopedenfauna Mecklenburgs. (Ueber Diplopeden Nr. 10). — Arch. Ver. Naturg. Mecklenb. (NF) 4: 44–72
- (1931 a) : Ein Beitrag zur Diplopedenfauna Ostpreußens. (Ueber Diplopeden Nr. 13). — Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg 67, 2: 1–19
- (1931 b) : Über die Diplopedenfauna Pommerns und einiger der Küste vorgelagerter Inseln. (Ueber Diplopeden Nr. 16). — Dohrniana 11: 241–279
- (1932) : Zur Diplopedenfauna des Dummerdorfer Ufers und der Provinz Schleswig-Holstein. — In: Das linke Untertraveuefer (Dummerdorfer Ufer). Lübeck, S. 233–266
- (1934) : Tausendfüßler oder Myriapoda. I. Diplopoda. — In DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 28. Teil, Verlag Gustav Fischer Jena, 1934
- (1957) : Die Diplopeden der Mark Brandenburg. Eine ökologische Studie. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 33, 1: 4–94
- (1963) : Progoneata. — In BROHMER, P., P. EHRMANN u. G. ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd. 2. Quelle und Meyer Leipzig, 1967, S. 1–30
- SEIFERT, G. (1953) : Beiträge zur Kenntnis der Myriapodenfauna des mittleren Saaletales. — Dipl.-Arbeit Univ. Jena
- (1959) : Die Entwicklung von *Polyxenus lagurus* L. Ein Beitrag zur Phylogenie der Arthropoden. — Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Jena
- (1968) : Die Diplopeden des Mittleren Saaletales. — Entom. Z. 78, 22: 249–260
- STEINMETZGER, K. (1982) : Die Diplopeden des Waldgebietes Hakel im nordöstlichen Harzvorland der DDR. — Hercynia N. F. 19, 2: 197–205
- STOJALOWSKA, W. (1950) : The Myriapoda of surroundings of Lublin on the background of Myriapoda fauna of Poland (poln.). — Ann. UMCS Lublin, Sect. C, 5, 6: 217–241
- u. T. BIELAK-OLEKSY (1970) : Millipedes (Diplopoda) of the Leczna and Włodawa Lake District and of the Chełm Hills. (poln., engl. u. russ. Zsfsass.). — Ann. UMCS Lublin, Sect. C, 25, 22: 275–281

- STRIGANOVA, B. R., u. G. P. MAZANTSEVA (1979): Age and size structure of *Pachyiulus foetidissimus* (Diplopoda) in the Caucasus. — *Oikos* 32: 416–421
- THALER, K., I. DE ZORDO, E. MEYER, H. SCHATZ u. H. TROGER (1978): Arthropoden auf Almflächen im Raum von Badgastein (Zentralalpen, Salzburg, Österreich). — *Ökol. Analyse. Almflächen Gasteiner Tal. Veröff. Österr. MaB Hochgebirgsprogramm Hohe Tauern* 2: 195–233
- TISCHLER, W. (1952/53): Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. — *Zool. Jb. Syst.* 81: 122–174
- (1980): Asseln [Isopoda und Tausendfüßer (Myriapoda)] eines Stadtparkes im Vergleich mit der Umgebung der Stadt zum Problem der Urbanökologie. — *Drosera* 80, 2: 41–52
- TRETZEL, E. (1955): Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. — *Zool. Anz.* 155: 276–287
- VACHON, M. (1947): Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges (Myriapodes, Diplopodes, Spirobolides). Les étapes de la croissance. — *Ann. Sci. Nat. Paris Zool.* 11. sér. 9, 1: 109–121
- VERHOEFF, K. W. (1903): Über ein neues Stadium der Entwicklung der Juliden-Männchen. — *Zool. Anz.* 16, 409: 20–26
- (1901): Beiträge zur Kenntnis palaearktischer Myriopoden. XVIII. Aufsatz: Über Diplopoden aus Süddeutschland und Tirol. — *Jh. vaterl. Naturk. Württemberg* 57: 81–111
- (1907): Über Diplopoden. Tausendfüßer aus Brandenburg und andere Formen aus Ostdeutschland und Österreich-Ungarn. — *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 3, 3: 261–337
- (1910 a): Ueber Diplopoden. (19. (39.) Aufsatz: Iuliden und Ascospemphora. — *Jh. vaterl. Naturk. Württemberg* 66: 337–393
- (1910 b): Über Diplopoden. 18. (38.) Aufsatz: Die nordböhmisches-sächsische Fauna und ihre Bedeutung für die Zoogeographie Mitteleuropas. — *Sitzungsber. Abh. Naturw. Ges. Isis Dresden* 1: 20–66
- (1913): Über Diplopoden. 64. Aufsatz: Erscheinungszeiten und Erscheinungsweisen der reifen Tausendfüßer Mitteleuropas und zur Kenntnis der Gattungen *Orobainosoma* und *Oxydactylon*. — *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 63: 334–381
- (1916): Abhängigkeit der Diplopoden und besonders der Juliden-Schaltmännchen von äußeren Einflüssen. — *Z. wiss. Zool.* 116: 535–586
- (1923): Periodomorphose (Fortsetzung). 96. Diplopoden-Aufsatz. — *Zool. Anz.* 56, 11/13: 241–254
- (1925): Mediterrane Collembolen und Notiz zur Periodomorphose der Juliden. — *Zool. Anz.* 64, 3/4: 63–80
- (1927): Über Diplopoden des bayrischen Waldes. 105. Diplopoden-Aufsatz. — *Zool. Jb. Syst.* 53: 147–174
- (1928/32): Diplopoda. — In BRONNs Klassen und Ordnungen d. Tierreichs 5 I (1928), II (1932), Leipzig
- (1929 a): Studien über Ökologie und Geographie der Diplopoden hauptsächlich der Ostalpen. 112. Diplopoden-Aufsatz. — *Z. Morph. Ökol.* 15, 1/2: 35–89
- (1929): Zur Systematik, vergleichenden Morphologie und Geographie europäischer Diplopoden, zugleich ein zoogeographischer Beitrag. 11. Diplopoden-Aufsatz. — *Zool. Jb. Syst.* 57: 555–659
- (1933): Wachstum und Lebensverlängerung bei Blaniuliden und über die Periodomorphose (130. Diplopoden-Aufsatz). — *Z. Morph. Ökol.* 27: 732–748
- (1934): Über Diplopoden der Allgäuer Alpen, deutsche Craspedosomen und Periodomorphose. — *Zool. Anz.* 108, 1/2: 27–40
- (1939): Wachstum und Lebensverlängerung bei Blaniuliden und über die Periodomorphose. II. Teil. — *Z. Morph. Ökol.* 36: 21–40
- WEBER, E. (1957): Grundriß der biologischen Statistik. — 3. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Jena
- WEGENSTEINER, R. (1982): Zusammenhänge zwischen der ökologischen Potenz von *Polyzonium germanicum* Brandt (Diplopoda, Colobognatha) und Standortparametern im Vorderen Rotmoos (Lunz, NÖ). — *Zool. Jb. Syst.* 109: 309–327
- WIGGLESWORTH, V. B. (1941): The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanus corporis* De Ger (Anoplura). — *Parasitology* 33: 67–109\*
- WINSTON, P. W., u. D. H. BATES (1960): Saturated solutions for the control of humidity in biological research. — *Ecology* 41, 1: 232–237\*

Die mit \* gekennzeichneten Literaturzitate wurden nicht im Original eingesehen.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Karin Voigtländer

Staatliches Museum für Naturkunde – Forschungsstelle –

Am Museum 1, PSF 425

G ö r l i t z

DDR - 8900

Anlage

Tab. 1 Vegetationsaufnahmen an den vier Oberlausitzer UF. + = vorhanden

Pflanzenart	HB	RS	SB	EB 1	EB 2
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	+	+	
<i>Achillea pannonica</i>					+
<i>Agropyron repens</i>			+		
<i>Agrostis tenuis</i>	+	+	+		
<i>Ajuga genevensis</i>	+				
<i>Allium vineale</i>			+		+
<i>Alopecurus pratensis</i>				+	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	+				
<i>Arabis glabra</i>	+				
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+		+		
<i>Arrhenatherum elatius</i>	+			+	+
<i>Artemisia vulgaris</i>				+	
<i>Astragalus glycyphyllos</i>			+	+	
<i>Atriplex patula</i>			+		
<i>Avena fatua</i>					+
<i>Betula pendula</i>			+		+
<i>Brachypodium pinnatum</i>					+
<i>Briza media</i>					+
<i>Bromus hordeaceus</i>			+		
<i>Campanula persicifolia</i>	+			+	+
<i>Campanula rotundifolia</i>					+
<i>Campanula trachelium</i>	+				
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	+			+	
<i>Carex caryophylla</i>					+
<i>Carex pairaei</i>			+		
<i>Carex spicata</i>	+				+
<i>Carpinus betulus</i>	+	+		+	+
<i>Centaurea jacea</i>	+				+
<i>Cerastium arvense</i>	+		+		
<i>Cerastium holosteoides</i>	+				
<i>Chaerophyllum temulum</i>	+	+	+	+	
<i>Chamomilla suaveolens</i>				+	
<i>Cirsium arvense</i>				+	
<i>Clinopodium vulgare</i>	+				+
<i>Convolvulus arvensis</i>				+	
<i>Cornus sanguinea</i>	+	+			
<i>Corylus avellana</i>	+	+	+	+	+
<i>Crataegus monogyna</i>			+		
<i>Crataegus oxyacantha</i>		+		+	+
<i>Crepis capillaris</i>		+			
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+		+	
<i>Daucus carota</i>			+		
<i>Dianthus deltoides</i>	+			+	+
<i>Echium vulgare</i>			+		
<i>Epilobium angustifolium</i>			+		
<i>Epilobium montanum</i>					+
<i>Euonymus europaea</i>	+	+	+		
<i>Festuca ovina</i>			+		+
<i>Festuca pratensis</i>	+		+		+
<i>Festuca rubra</i>	+				+
<i>Festuca tenuifolia</i>					+
<i>Filago arvensis</i>			+		
<i>Fraxinus excelsior</i>	+	+	+		
<i>Galium aparine</i>	+	+	+	+	+
<i>Galium mollugo</i>	+	+	+	+	+
<i>Galium pumilum</i>				+	+
<i>Geranium columbinum</i>		+	+		
<i>Geranium pusillum</i>			+		
<i>Geranium robertianum</i>	+	+	+		

Pflanzenart	HE	RS	SB	EB 1	EB 2
<i>Geum urbanum</i>	+	+	+		
<i>Hedera helix</i>	+	+			
<i>Helianthemum nummularium</i>					+
<i>Hieracium pilosella</i>		+		+	+
<i>Holcus lanatus</i>		+			
<i>Hypericum perforatum</i>	+		+		
<i>Impatiens parviflora</i>		+			
<i>Knautia arvensis</i>	+			+	
<i>Lamium maculatum</i>	+	+	+		
<i>Lathyrus pratensis</i>	+		+		
<i>Lathyrus sylvestris</i>		+			
<i>Linaria vulgaris</i>	+			+	
<i>Linum catharticum</i>			+		
<i>Lotium perenne</i>	+	+			
<i>Lotus corniculatus</i>				+	
<i>Luzula campestris</i>					+
<i>Lychnis viscaria</i>				+	+
<i>Malva alcea</i>		+	+	+	
<i>Melica uniflora</i>	+	+			
<i>Mercurialis perennis</i>	+	+	+		
<i>Moehringia trinervia</i>		+		+	
<i>Myosotis arvensis</i>				+	
<i>Myosotis ramosissima</i>	+				
<i>Origanum vulgare</i>	+	+			
<i>Peucedanum oreoselinum</i>					+
<i>Phleum phleoides</i>					+
<i>Phleum pratense</i>	+				
<i>Pimpinella saxifraga</i>			+	+	
<i>Pinus sylvestris</i>					+
<i>Plantago lanceolata</i>			+		
<i>Plantago media</i>	+				
<i>Poa annua</i>	+	+	+		
<i>Poa compressa</i>			+		+
<i>Poa nemoralis</i>	+		+	+	+
<i>Poa pratensis</i>	+			+	
<i>Polygonum aviculare</i>	+		+		
<i>Polygonum dumetorum</i>		+	+		
<i>Polypodium vulgare</i>			+		
<i>Potentilla argentea</i>	+	+	+	+	+
<i>Prunus spinosa</i>	+	+	+	+	+
<i>Quercus petraea</i>					+
<i>Quercus robur</i>	+	+	+	+	
<i>Ranunculus repens</i>				+	+
<i>Rhamnus cathartica</i>	+		+		+
<i>Rosa canina</i>	+	+	+	+	+
<i>Rubus spec.</i>	+		+		
<i>Rumex acetosella</i>			+	+	+
<i>Sambucus nigra</i>	+			+	+
<i>Sedum maximum</i>		+			
<i>Sedum sexangulare</i>	+		+		+
<i>Sedum spurium</i>	+				
<i>Setinum carvifolium</i>			+		
<i>Senecio viscosus</i>			+		
<i>Setaria viridis</i>			+	+	
<i>Silene alba</i>	+				
<i>Silene nutans</i>					+
<i>Silene vulgaris</i>		+		+	
<i>Sisymbrium officinale</i>				+	
<i>Sonchus oleraceus</i>				+	
<i>Sorbus aucuparia</i>		+			
<i>Stellaria media</i>		+			

Pflanzenart	HB	RS	SB	EB 1	EB 2
<i>Taraxacum officinale</i>				+	
<i>Thlaspi arvense</i>				+	
<i>Thymus pulegioides</i>	+			+	
<i>Torilis japonica</i>			+		
<i>Trifolium alpestre</i>					+
<i>Trifolium arvense</i>			+		
<i>Trifolium campestre</i>					+
<i>Trifolium medium</i>	+			+	+
<i>Trifolium repens</i>					+
<i>Trisetum flavescens</i>					+
<i>Ulmus glabra</i>		+	+		
<i>Verbascum nigrum</i>	+			+	
<i>Veronica chamaedrys</i>	+				
<i>Vicia angustifolia</i>	+			+	
<i>Vicia hirsuta</i>	+		+	+	+
<i>Vicia sepium</i>	+			+	+
<i>Vicia tetrasperma</i>			+		+
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>		+			
<i>Viola arvensis</i>	+				
<i>Viola tricolor</i>		+	+		

Tab. 2 Durchschnittliche Zeigerwerte der Pflanzenarten der Oberlausitzer UF  
(Berechnet nach ELLENBERG 1979)

Standort	HB	RS	SB	EB 1	EB 2
Lichtzahl	6,8	6,5	6,9	6,9	7,1
SD	1,3	1,4	1,2	1,0	0,8
Temperaturzahl	5,1	5,3	5,4	5,2	5,2
SD	0,5	0,5	0,6	0,4	0,5
Kontinentalitätszahl	3,9	3,5	3,9	3,8	3,9
SD	1,1	0,9	1,0	0,9	1,1
Feuchtezahl	4,5	4,5	4,4	4,5	4,1
SD	1,0	1,0	1,2	0,9	1,2
Reaktionszahl	6,6	6,5	5,9	6,1	5,4
SD	1,6	1,7	2,2	1,7	2,2
Stickstoffzahl	5,0	5,2	5,0	5,0	3,2
SD	2,3	2,4	2,4	2,5	1,8

Tab. 3 Monatsmittel der Lufttemperaturen in °C und deren Abweichung vom Normalwert (Angaben in Klammern) der Jahre 1981 bis 1984 der Stationen Görlitz und Potsdam

Monat	1981			1982			1983			1984		
	Görlitz	Görlitz	Potsdam	Görlitz	Görlitz	Potsdam	Görlitz	Görlitz	Potsdam	Görlitz	Görlitz	Potsdam
Januar	-2,1 (-0,8)	-2,7 (-1,4)	-2,8 (-2,1)	3,6 (+4,9)	0,4 (+1,7)	4,7 (+5,4)	3,6 (+4,9)	0,4 (+1,7)	4,7 (+5,4)	0,4 (+1,7)	1,5 (+2,2)	
Februar	-0,5 (+0,2)	-0,8 (-0,1)	-0,2 (-0,3)	-2,4 (-1,7)	-0,7 (0,0)	-1,2 (-1,3)	-2,4 (-1,7)	-0,7 (0,0)	-1,2 (-1,3)	-0,7 (0,0)	0,0 (-0,1)	
März	6,8 (+4,1)	4,8 (+2,1)	5,1 (+1,5)	4,8 (+2,1)	1,8 (-0,9)	5,2 (+1,6)	4,8 (+2,1)	1,8 (-0,9)	5,2 (+1,6)	1,8 (-0,9)	2,6 (-1,0)	
April	7,1 (0,0)	6,0 (-1,1)	7,4 (-0,6)	9,7 (+2,6)	7,0 (-0,1)	9,4 (+1,4)	9,7 (+2,6)	7,0 (-0,1)	9,4 (+1,4)	7,0 (-0,1)	8,4 (+0,4)	
Mai	13,8 (+1,3)	13,0 (+0,5)	13,5 (+0,1)	13,1 (+0,6)	12,1 (-0,4)	13,0 (-0,4)	13,1 (+0,6)	12,1 (-0,4)	13,0 (-0,4)	12,1 (-0,4)	13,0 (-0,4)	
Juni	16,7 (+1,1)	16,8 (+1,2)	17,2 (+0,9)	16,7 (+1,1)	13,9 (-1,7)	17,2 (+0,9)	16,7 (+1,1)	13,9 (-1,7)	17,2 (+0,9)	13,9 (-1,7)	14,2 (-2,1)	
Juli	16,7 (-0,8)	19,0 (+1,5)	19,9 (+1,8)	20,3 (+2,8)	15,5 (-2,0)	21,2 (+3,1)	20,3 (+2,8)	15,5 (-2,0)	21,2 (+3,1)	15,5 (-2,0)	15,9 (-2,2)	
August	16,5 (-0,1)	18,7 (+2,0)	19,0 (+1,9)	18,0 (+1,3)	17,5 (+0,8)	19,2 (+2,1)	18,0 (+1,3)	17,5 (+0,8)	19,2 (+2,1)	17,5 (+0,8)	18,3 (+1,2)	
September	14,2 (+0,7)	16,8 (+3,3)	16,7 (+2,9)	14,1 (+0,6)	12,4 (-1,1)	14,4 (+0,6)	14,1 (+0,6)	12,4 (-1,1)	14,4 (+0,6)	12,4 (-1,1)	13,0 (-0,8)	
Oktober	8,6 (+0,2)	10,6 (+2,2)	10,1 (+1,4)	9,7 (+1,3)	10,6 (+2,2)	9,6 (+0,9)	9,7 (+1,3)	10,6 (+2,2)	9,6 (+0,9)	10,6 (+2,2)	10,9 (+2,2)	
November	4,0 (+0,8)	5,7 (+2,5)	6,1 (+2,5)	3,6 (+0,4)	4,3 (+1,1)	4,2 (+0,6)	3,6 (+0,4)	4,3 (+1,1)	4,2 (+0,6)	4,3 (+1,1)	4,1 (+0,5)	
Dezember	-2,6 (-2,6)	1,7 (+1,7)	2,3 (+1,9)	0,7 (+0,7)	-0,1 (-0,1)	0,4 (0,0)	0,7 (+0,7)	-0,1 (-0,1)	0,4 (0,0)	-0,1 (-0,1)	0,4 (0,0)	

Tab. 4 Kopulationstests mit *E. nanus*

g = gravid, pb = paarungsbereit, K = Kopulation, A = Eiablage, den mit + gekennzeichneten Tests war jeweils ein prämaures Männchen beigegeben

Nr. + Funddatum	Weibchen		Nr. + Funddatum	Männchen		pb	K	A	Datum des Tests	Test-Nr.
	Stadium	g		Stadium	g					
2	15. 3. 83	IX	g	1	15. 3. 83	X	—	—	16. 3. 83	1
				3	15. 3. 83		—	—		
14	5. 4. 83	X	g	18	9. 4. 83	X	—	—	12. 4. 83	2
23	29. 9. 82	IX		23	9. 4. 83	VIII	—	—	18. 4. 83	3 +
				17	9. 4. 83	IX	—	—		
5	12. 10. 82	VIII		17	9. 4. 83	IX	—	—	25. 4. 83	4
6	25. 4. 83	XI		5	25. 4. 83	XI	pb	K	26. 4. 83	5 +
3	5. 4. 83	X	g	12	15. 3. 83	IX	—	—	26. 4. 83	6
				18	9. 4. 83	X	—	—		
7	29. 9. 83	XII		23	9. 4. 83	VIII	—	—	26. 4. 83	7
5	5. 4. 83	IX	g	12	15. 3. 83	IX	—	—	26. 4. 83	8
1	25. 4. 83	XI	g	2	25. 4. 83	X	pb	K	27. 4. 83	9
				19	2. 5. 83	VIII	pb	—		
3	25. 4. 83	X	g	4	25. 4. 83	X	pb	K	27. 4. 83	10





Weibchen		Männchen		Nr. + Funddatum	g	pb	K	A	Datum des Tests	Test-Nr.
Nr. + Funddatum	Stadium	Stadium	Stadium							
11	7. 6. 83	IX		19	2. 5. 83				9. 6. 83	37
				18	2. 5. 83				28. 6. 83	42
6	5. 4. 83	XII		1	17. 9. 82				12. 6. 83	38
3	7. 6. 83	IX		8 (SB)	28. 5. 83				14. 6. 83	39 +
				2	7. 6. 83					
				4	7. 6. 83					
5	1. 2. 84	X		1	28. 3. 84				29. 3. 84	43
				3	28. 3. 84					
5	30. 10. 83	X		10	28. 3. 84				29. 3. 84	44
				3	1. 2. 84				5. 4. 84	47
				4	1. 2. 84					
				1	1. 2. 84					
				1	1. 2. 84				5. 4. 84	48
				2	1. 2. 84					
12	28. 3. 84	IX		11	28. 3. 84				3. 4. 84	45
				30	9. 8. 83				11. 4. 84	59
19	28. 3. 84	IX		11	28. 3. 84				3. 4. 84	46
				1	1. 2. 84				17. 4. 84	62
				2	1. 2. 84					
				27	9. 8. 83				9. 5. 84	65
12	9. 8. 83	IX		3	16. 8. 83				5. 4. 84	49
				1	1. 2. 84					
				1	1. 2. 84				9. 4. 84	54
				2	1. 2. 84					

Weibchen		Männchen		pb	K	A	Datum des Tests	Test-Nr.	
Nr. + Funddatum	Stadium	Nr. + Funddatum	Stadium						
41	21. 9. 83	VIII	1	1. 2. 84	IX	pb	—	5. 4. 84	50
			2	1. 2. 84	VIII	—	—		
			4	1. 2. 84	VIII	—	—	9. 4. 84	55
			3	1. 2. 84	IX	—	—		
			3	18. 8. 83	IX	—	—		
42	21. 9. 83	VIII	1	1. 2. 84	IX	—	—	5. 4. 84	51
			2	1. 2. 84	VIII	—	—		
			3	18. 8. 83	IX	—	—	9. 4. 84	56
			3	1. 2. 84	IX	pb	K		
			4	1. 2. 84	VIII	—	—		
6	30. 10. 83	VIII	3	1. 2. 84	IX	pb	K	5. 4. 84	52
			4	1. 2. 84	VIII	pb	—		
			1	1. 2. 84	IX	pb	K	5. 4. 84	53
			1	1. 2. 84	IX	pb	K	9. 4. 84	57
7	17. 9. 83	XII	30	9. 8. 83	XI	—	—	11. 4. 84	58
			3	1. 2. 84	IX	—	—		
			11	28. 3. 84	VIII	—	—		
5	21. 9. 83	XII	1	1. 2. 84	IX	pb	—	17. 4. 84	60
			2	1. 2. 84	VIII	pb	K		
			7	21. 9. 83	XI	—	—		
20	26. 3. 84	X	1	1. 2. 84	IX	pb	K	17. 4. 84	61
			2	1. 2. 84	VIII	—	—		
5	28. 3. 84	IX	1	1. 2. 84	IX	—	—	17. 4. 84	63
			2	1. 2. 84	VIII	pb	K		
2 (RS)	21. 9. 83	IX	1	1. 2. 84	IX	pb	K	17. 4. 84	64
			2	1. 2. 84	VIII	pb	—		

Tab. 5 Abhängigkeit der Kopulationen vom Entwicklungsstadium sowie monatlicher Anteil paarungsbereiter Männchen während der Kopulationsperiode unter Laborbedingungen bei *E. nanus*

Stadium / Monat	VIII	IX	X	XI	XII	März	April	Mai	Juni
Anzahl geprüfter ♂♂	9	8	14	3	1	5	16	12	11
Anzahl paarungsbereiter ♂♂	7	2	4	1	—	1	3	2	3
%	78	25	28	33	—	20	50	17	27
Anzahl geprüfter ♀♀	7	16	11	6	6				
Anzahl kopulierender ♀♀	2	3	4	3	2				
%	29	19	36	50	33				

Tab. 6 Kopulationstests mit *A. occultus*. Abkürzungen s. Tab. 4

Nr. + Funddatum	Weibchen		Nr. + Funddatum	Männchen		pb	K	Datum des Tests	Test-Nr.	
	Stadium	g		Stadium	Stadium					
43	17. 4. 83	IX	g	47	17. 4. 83	VIII	pb	K	21. 4. 83	1
46	17. 4. 83	IX	g	47	17. 4. 83	VIII	—	—	21. 4. 83	2
				51	17. 4. 83	VIII	—	—	26. 4. 83	3
				47	17. 4. 83	VIII	—	—		
52	17. 4. 83	X	g	51	17. 4. 83	VIII	pb	K	16. 5. 83	4
							VIII	pb		
52	17. 4. 83	X	g	1	15. 5. 83	VIII	—	—	24. 5. 83	5
							IX	g		
29	17. 4. 83	X	g	26	15. 5. 83	VIII	—	—	24. 5. 83	6
							—	—		
32	17. 4. 83	XI	g	34	17. 4. 83	VII	—	—	24. 5. 83	7
							—	—		
4	17. 4. 83	VIII	—	5	17. 4. 83	VII	—	—	24. 5. 83	8
							—	—		
52	17. 4. 83	X	g	51	17. 4. 83	VIII	pb	K	28. 5. 83	9
							—	—		
42	17. 4. 83	VIII	—	45	17. 4. 83	VII	pb	K	1. 6. 83	10
							—	—		
44	17. 4. 83 (bereits im Labor abgelegt)	IX	—	51	17. 4. 83	VIII	pb	K	10. 6. 83	11
							—	—		
39	17. 4. 83	VIII	g	54	17. 4. 83	VII	—	—	21. 6. 83	12
							—	—		

Nr. + Funddatum	Weibchen		Nr. + Funddatum	Männchen		pb	+	Datum des Tesis	Test-Nr.
	Stadium	g		Stadium	Stadium				
6	19. 6. 83	VIII	7	19. 6. 83	VIII	pb	K	28. 6. 83	13
6	1. 2. 84	IX	17	25. 9. 83	VIII	-	-	2. 4. 84	14
13	1. 2. 84	IX	34	17. 4. 83	VII	-	-	9. 4. 84	16
			37	17. 4. 83	VIII	-	-		
13	25. 9. 83	IX	11	25. 9. 83	VIII	-	-	2. 4. 84	15
12	25. 9. 83	VIII							
32	17. 4. 83 (bereits im Labor)	XII	17	25. 9. 83	VIII	-	-	9. 4. 84	17
			3	1. 2. 84	VIII	-	-		
8	31. 7. 83	X	16	25. 9. 83	VIII	-	-	10. 4. 84	18
			10	25. 9. 83	VIII	-	-		
4	30. 10. 83	X	6	25. 9. 83	VII	-	-	10. 4. 84	19
5	30. 10. 83	XIII	9	25. 9. 83	VIII	-	-		
8	25. 9. 83	X				-	-		
9	30. 10. 83	IX	9	25. 9. 83	VIII	-	-	11. 4. 84	20
8	25. 9. 83	X				pb	K		
15	25. 9. 83	VIII	11	25. 9. 83	VIII	pb	K	17. 4. 84	21
10	30. 10. 83	IX	34	17. 4. 83	VII	-	-	17. 4. 84	22
			37	17. 4. 83	VIII	-	-		

Tab. 7 Eizahlen, Eigrößen und Körpermaße der Weibchen verschiedener Juliformia  
 V = Verhältnis der durchschnittlichen Körperbreite zur durchschnittlichen Eibreite

	Eizahl	Eigröße in mm	Körperbreite und -länge in mm	V
<i>E. nanus</i>	6 bis 7 (2 bis 17) (eigene Beobachtungen)	0,59 bis 0,73 × 0,41 bis 0,50 (eigene Messungen)	0,68 bis 0,97; 10,79 bis 18,35 (eigene Messungen)	1,8
<i>A. occultus</i>	13 (7 bis 17) (eigene Beobachtungen)	0,57 bis 0,64 × 0,46 (eigene Messungen)	0,74 bis 0,97; 11,13 bis 16,82 (eigene Messungen)	1,9
<i>A. latestriatus</i>	5 (eigene Beobachtungen)	0,77 × 0,59 (eigene Messungen)	1,1 bis 1,4; 13 bis 19 (SCHUBART 1934)	2,1
<i>Th. littoralis</i>	ohne Angaben	0,787 × 0,297 (VERHOEFF 1928)	bis 0,6; bis 21 (SCHUBART 1934)	2,0
<i>T. niger</i>	60 bis 70 (VERHOEFF 1928)	0,75 × 0,65 (FAIRHURST 1968)	2,0 bis 3,1; 20 bis 49 (SCHUBART 1934)	3,9
<i>O. sabulosus</i>	ca. 200 (60 bis 350) (HALKKA 1958)	0,7 bis 0,8 × 0,4 bis 0,5 (HALKKA 1958)	2,0 bis 4,0; 21 bis 47 (SCHUBART 1934)	6,7
<i>O. moreleti</i>	ca. 200 (PRINS 1983)	0,76 bis 0,8 × 0,6 bis 0,64 (PRINS 1983)	ohne Angaben	
<i>L. saltuvagus</i>	167 (127 bis 196) (MEYER 1977)	0,82 × 0,68 (MEYER 1977)	1,5 bis 2,0; 20 bis 33 (SCHUBART 1934)	2,6
<i>M. unilineatum</i>	244 (VERHOEFF 1928)	ohne Angaben	2,3 bis 2,8; 20 bis 29 (SCHUBART 1934)	
<i>Oph. pilosus</i>	78 (VERHOEFF 1928)	ohne Angaben	1,5 bis 2,5; 21 bis 42 (SCHUBART 1934)	
<i>P. ligulatus</i>	100 bis 150 (DEMANGE u. GASC 1972)	2 (DEMANGE u. GASC 1972)	ohne Angaben	
<i>N. annularis</i>	ohne Angaben	1,12 bis 1,25 × 1,5 bis 1,9 (BODINE 1970)	ohne Angaben	

Tab. 8 Gelegegrößen von *E. nanus*

Eizahl pro Gelege	2	4	5	6	7	8	9	10	13	17
Gelegezahl 1983	2	1	—	5	2	1	1	2	1	1
Gelegezahl 1984	—	1	1	1	2	1	—	—	—	—
Gesamteizahl:	156									
Gelegezahl	22									
∅ Eizahl:	7									

Tab. 9 Prozentuale Häufigkeit der pro Häutungsschritt neu angelegten Wdp bei *E. nanus*

Häutung	n	neu angelegte Wdp							
		1	2	3	4	5	6	7	8
I									
↓	316	100.0							
↓	262					100.0			
↓	210					2.4	52.4	44.8	0.5
↓	157					5.7	47.8	42.0	4.5
↓	174					2.9	46.6	46.0	4.6
↓	221				0.9	23.1	64.7	11.3	
↓	261				17.2	71.3	11.5		
↓	232			22.4	76.7	0.9			
↓	145		13.8	82.8	3.4				
↓	77		67.5	32.5					
↓	21		95.2	4.8					
↓	5		100.0						
↓	1		100.0						
↓	1		100.0						

Tab. 10 Prozentuale Häufigkeit der pro Häutungsschritt neu angelegten Wdp  
bei *A. occultus*

Häutung	n	neu angelegte Wdp							
		1	2	3	4	5	6	7	8
I									
↓	101	100.0							
II									
↓	105					100.0			
III									
↓	102						16.7	71.6	11.8
IV									
↓	88						29.5	62.5	8.0
V									
↓	75					4.0	46.7	42.7	6.7
VI									
↓	86				1.2	17.4	73.3	8.1	
VII									
↓	109				74.3	25.7			
VIII									
↓	72			80.6	18.1	1.4			
IX									
↓	37		67.6	29.7	2.7				
X									
↓	19		100.0						
XI									
↓	9	22.4	77.8						
XII									
↓	2	100.0							
XIII									
↓	1	100.0							
XIV									

Tab. 11 Durchschnittliche Körperlängen von *E. nanus* bezogen auf Stadium und Wdp-Zahl  
(von einigen Wdp-Zahlen wurden die Individuen nicht vermessen)

Stadium	Wdp-Zahl	Ø Länge in mm	Stadium	Wdp-Zahl	Ø Länge der ♂♂ in mm	Ø Länge der ♀♀ in mm
IV	11	4,2	VIII	33	10,2	9,6
	12	4,1		34	10,2	10,3
	13	4,7		35	10,5	10,0
	14	4,4		36	10,7	10,8
V	16	5,1	IX	37	10,7	10,9
	17	5,3		38	11,4	11,4
	18	5,3		39	11,8	11,1
	19	5,4		37	10,9	10,4
	20	6,0		38	11,9	11,7
VI	21	6,5	X	39	12,1	11,8
	23	6,1		40	11,8	12,3
	24	6,9		41	12,5	12,7
	25	7,1		42	12,2	12,9
	26	7,1		43	11,8	12,2
	27	7,5		40	12,4	12,6
	28	7,7		41	12,5	12,7
VII	29	8,9	XI	42	13,3	12,9
	28	8,1		43	13,1	13,4
	29	7,9		44	12,9	14,0
	30	8,5		45	13,5	13,9
	31	9,2		46	13,3	13,4
	32	9,9		43	—	14,5
	33	9,6		44	13,6	14,9
	34	9,1		45	14,0	14,4
				46	14,2	14,2
				47	14,1	14,7
				48	12,9	14,6
				49	—	14,6
		XII	45	—	15,6	
			46	14,8	15,2	
			47	—	15,4	
			48	—	15,6	
		XIII	49	—	15,5	
			50	—	15,9	
			51	—	15,9	
			49	—	15,3	
			51	—	16,4	
		52	—	17,0		

Tab. 12 Ergebnisse des Signifikanztestes (nach WELCH) für die Körperlängen von *E. nanus* bei gleichen Wdp-Zahlen verschiedener Stadien  
n. s. = nicht signifikant, S = Signifikanz, — = nicht errechnet wegen zu geringen Stichprobenumfanges, ohne Zeichen = keine Individuen

Wdp-Zahl	verglichene Stadien	S		
		(ohne Geschlechtsdifferenzierung)	Männchen	Weibchen
28	VI : VII	n. s.		
29	VI : VII	n. s.		
33	VII : VIII	0,05		
34	VII : VIII	0,05		
37	VIII : IX		0,01	—
38	VIII : IX		0,10	n. s.
39	VIII : IX		—	0,05
40	IX : X		—	—
41	IX : X		n. s.	n. s.
42	IX : X		0,05	n. s.
43	IX : X		—	0,05
44	X : XI		n. s.	0,02
45	X : XI		n. s.	n. s.
	X : XII			0,05
	XI : XII			0,10
46	X : XI		—	0,10
	X : XII		—	0,01
	XI : XII		—	0,001
47	XI : XII			0,05
48	XI : XII			—
49	XI : XII			0,02
	XII : XIII			—
	XI : XIII			—
50	XII : XIII			—

Tab. 13 Häufigkeiten der Ocellenzahlen von jeweils 20 Individuen pro Stadium II bis XI von *E. nanus* (die Stadien XII bis XV standen in verringerter Menge zur Verfügung)

Ocellenzahl	Stadium														
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	
1	20														
2		13													
3		5	1												
4		2	13												
5			6	13	1										
6				5	4										
7				1	4										
8				1	6	4	1								
9					3	9		3							
10					2	1	6	5	2	1					
11						5	5	5	4	3		1			
12						1	5	4	5	2					
13							3	1	3	3	2				
14									2	3	1				
15								1	3	3	1	1	1		
16								1	1	2	1			1	
17										3					

Tab. 14 Durchschnittsmaße der Größen und Massen der Stadien von *E. nanus*

Stadium	Länge in mm			Breite in mm			Masse in mg					
	Ø	SD	Max.	Min.	SD	Max.	Min.	SD	Max.	n		
II	2.31	0.49	2.94	1.76	0.05	0.23	0.41	0.35	0.13	0.10	0.70	13
III	3.17	0.56	4.47	2.24	0.06	0.23	0.46	0.64	0.42	0.20	1.30	16
IV	4.44	0.44	5.41	3.29	0.04	0.32	0.51	0.60	0.25	0.20	1.00	22
V ♂ p	5.66	1.09	8.82	3.29	0.05	0.41	0.60	1.55	0.91	0.60	3.60	21
♀ p	5.65	0.81	4.47	4.47	0.04	0.37	0.60	1.28	0.55	0.40	2.50	29
VI ♂ p	7.57	0.95	9.88	5.88	0.04	0.41	0.60	2.06	0.81	1.10	4.00	38
♀ p	7.13	0.73	5.29	6.47	0.04	0.46	0.60	1.73	0.45	0.90	2.60	33
VII ♂ p	8.81	1.25	10.82	6.35	0.05	0.51	0.69	2.77	0.75	1.20	5.20	53
♀ p	9.02	0.83	7.06	10.59	0.05	0.55	0.74	3.12	0.71	1.30	4.70	61
VIII ♂	10.66	0.36	8.47	12.94	0.05	0.51	0.74	3.97	0.74	2.40	5.70	91
♀	10.79	0.92	8.82	13.29	0.05	0.55	0.78	4.65	0.95	2.20	6.70	114
IX ♂	12.06	0.76	10.59	12.70	0.05	0.64	0.78	5.24	1.05	3.20	8.70	71
♀	12.11	0.78	9.53	15.06	0.06	0.60	0.83	6.15	1.14	3.90	8.60	116
X ♂	13.00	0.66	11.76	14.00	0.04	0.64	0.83	5.93	0.78	4.70	7.30	47
♀	13.26	0.94	11.06	16.23	0.06	0.64	0.92	7.77	1.41	5.30	12.80	90
XI ♂	13.93	0.68	12.94	15.06	0.04	0.74	0.83	7.07	1.49	4.90	10.00	12
♀	14.56	0.6	13.76	16.00	0.04	0.78	0.92	9.24	1.19	7.90	11.50	45
XII ♂	14.82	—	—	—	—	—	—	11.13	—	—	—	1
♀	15.50	0.6	14.12	16.94	0.05	0.78	0.92	11.31	1.19	9.20	11.30	16
XIII ♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀	16.85	1.25	17.99	15.53	0.03	0.83	0.87	11.57	1.95	10.20	13.80	3
XIV ♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀	17.05	—	—	—	—	—	—	13.00	—	—	—	1
XV ♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀	18.35	—	—	—	—	—	—	15.60	—	—	—	1



Tab. 16 Entwicklungsdauer der Eier, Pupoide und ersten vier Stadien von *E. nanus* und *A. occultus* in Tagen im Vergleich mit anderen Juliden-Arten

Art/ Temperatur	Eier	Pupoid	I	II	III	IV	Literaturangabe
<i>E. nanus</i> (18 bis 22 °C)	10 (3 bis 12)	3 bis 4 (2 bis 8)	5 bis 6 (3 bis 14)	25 (12 bis 48)	34 (23 bis 63)	49 (20 bis 113)	eigene Beobachtungen
<i>A. occultus</i> (18 bis 22 °C)	12 (3 bis 14)	8 (3 bis 12)	4 (3 bis 6)	40 (11 bis 48)	55 (51 bis 60)	48 (19 bis 76)	eigene Beobachtungen
<i>O. sabulosus</i> (18 bis 22 °C)	10 bis 12 (7 bis 18)	5 bis 7	4 bis 5 (3 bis 6)	ohne Angabe	ohne Angabe	ohne Angabe	HALKKA (1958)
<i>O. moreleti</i> (22 °C)	16	6	5 bis 6	16 bis 17	30	25	PRINS (1963)
<i>J. scandinavicus</i> (ohne Angabe)	14	2	1	6 bis 7	ohne Angabe	ohne Angabe	BLOWER und GABBUTT (1964)
<i>A. punctatus</i> (12 °C)	ohne Angabe	ohne Angabe	1	30	30	30	SAUDRAY (1952)

Tab. 17 Mortalität bei *E. nanus* (bis Stadium VIII). Zugrunde liegen die Individuen, die sich in den Jahren 1982/83/84 aus den im Labor abgelegten Eiern entwickelt haben.

Stadium	Anzahl lebender / abgestorbener										
	Jahr	Eier	Pupoid	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1982					79,12	67,18	49,12	37,19	18,10	8/3	5,5
Mortalität in %		ohne Kontrolle			15,2	26,9	24,5	51,3	55,6	37,5	100,0
1983					77,33	44,34	10,8	2,2			
Mortalität in %			2,2	13,5	42,9	77,3	80,0	100,0			
1984					12,9	3,0	3,3				
Mortalität in %			12,5	42,9	75,0	0,0	100,0				
Gesamt-individuenzahl		156,41	115,5	110,21	168,54	114,52	62,23	39,21	18,10	8,3	5,5
Gesamt mortalität in %		26,3	4,3	19,1	32,1	45,6	37,1	53,8	55,6	37,5	100,0

Tab. 18 Gelegegröße und Mortalität der Eier, Pupoide und der Stadien I bis VI von *A. occultus* in der Zucht 1983

Eizahl pro Gelege	Eier	Anzahl lebender / abgestorbener						V	VI
		Pupoide	I	II	III	IV			
7	7/7	—	—	—	—	—	—	—	
11	11/11	—	—	—	—	—	—	—	
12	12/0	12/8	4/0	4/2	2/2	—	—	—	
17	17/1	16/2	14/1	13/7	6/1	5/1	4/3	1/1	
17	17/0	17/0	17/0	17/12	5/2	3/3	—	—	
Gesamt-individuenzahl	64/19	45/10	35/1	34/21	13/5	8/4	4/3	1/1	
Gesamt mortalität in %	29,7	22,7	2,9	61,8	38,5	50,0	75,0	100,0	

Tab. 19 Verteilung der prozentualen Häutungshäufigkeiten von *A. occultus* im Jahresverlauf 1983 (Laborergebnisse). Gesamtzahl der Häutungen = 134

Monat	juvenil/ prä matur	adult	Monat	juvenil/ prä matur	adult
Januar	—	—	Juli	18,2	10,1
Februar	—	—	August	14,5	17,7
März	3,6	1,3	September	23,6	40,5
April	—	—	Oktober	7,3	8,9
Mai	18,2	8,9	November	3,6	3,8
Juni	9,1	5,1	Dezember	1,8	2,5

Tab. 20 Beziehungen zwischen der Zahl an Frühjahrs- und Zweithäutungen (Laborergebnisse) bei *E. nanus* und der Anzahl nicht gravider Weibchen (Beobachtungen an Lebendmaterial aus Aufsammlungen im Herbst, Winter und dem zeitigen Frühjahr 1982 bis 1984)

Häutung	Frühjahrs- und Zweithäutungen in %	n	Stadium	nicht gravide Weibchen in %	n
VII → VIII	50	27	VIII	50	36
VIII → IX	38	61	IX	40	52
IX → X	33	36	X	27	26
X → XI	25	28	XI	42	12

Tab. 21 Ergebnisse der Ovarpräparationen an 57 Weibchen von *A. occultus* aus Fallenfängen der Jahre 1983/84

Fangperiode	Ovarien mit unreifen Eiern				Ovarien mit reifenden Eiern					Ovarien mit reifen Eiern			
	VIII	IX	X	XI	VIII	IX	X	XI	XII	VIII	IX	X	XI
13. 6. bis 30. 7. 83			1	1									
30. 7. bis 15. 9. 83	1	4	2										
15. 9. bis 23. 10. 83		1	1										
23. 10. bis 12. 12. 83	2	1	2		2	3	2	1					
12. 12. bis 26. 1. 84		1				1							
26. 1. bis 10. 3. 84													
10. 3. bis 22. 4. 84													
22. 4. bis 18. 5. 84											1	1	
18. 5. bis 2. 6. 84											1	1	1
2. 6. bis 5. 7. 84	1										1	2	1
5. 7. bis 13. 8. 84		2	1						1				
13. 8. bis 3. 11. 84	2	2	6	1									

Tab. 22 Gravidität von 165 geschlechtsreifen, lebend untersuchten Weibchen aus Freilandfängen von *A. occultus* im Jahresverlauf

Monat	n	mit Eiern					ohne Eier						
		VIII	IX	X	XI	XII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	
Januar 1984	0												
Februar 1984	5		1			1	1	2					
April 1983	17	6	5	3	1		2						
April 1984	2	1		1									
Mai 1983	41	16	14	3	1		6		1				
Mai 1984	12	3	6	2	1								
Juni 1983	27	10	7	2	4		4						
Juni 1984	2		2										
Juli 1983	6						4	2					
Juli 1984	28	2	2	3			11	6		3	1		
August 1983	2						1		1				
September 1984	8						4	2	2				
Oktober 1982	2						1	1					
Oktober 1983	10						1	4	3	1			1
Dezember 1984	3						1		2				

Tab. 23 Individuenzahlen von *E. nanus* aus Handaufsammlungen (25 x 25 cm) und durchschnittliche Individuendichte pro m<sup>2</sup> und Jahr an vier Oberlausitzer Basaltbergen (1981 bis 1984)

Jahr/ Monat	UF	II-III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	Zahl der PF	Incl.- dichte, m <sup>2</sup>			
		♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>a</sub>	♂ <sub>a</sub>	♂	♀	♂	♀	♂	♀	n				
1981																			
April	HB	6	2	4	6	11	8	12	2	9	25	18	32	4	10	3	152	486,4	
June	HB		2	1	2	3	2	1	3	7	3	7	8	2	2		38	394,0	
Juli	HB	4	3	3	1	2	1	1	4	4	4	4	3				26	138,7	
August	HB	4	5	2	2	1	1	2	1	4	2	2	1	1			27	216,0	
September	HB	2	6	1	4	4	3	3	1	8	16	9	13	1	7	1	42	213,7	
Oktober	HB	2	12		11	11	3	1	8	5	11	13	2	8	2	2	89	474,7	
November	HB								1	1	1	2	3	1	1		9	144,0	
1982																			
Januar	HB								1	5	2	2	2	1	1		11	176,0	
März	HB		6	5	7	6	4	4	2	2	7	3	10	1	5	1	64	512,0	
April	HB		3	1	1	2	5	3	4	1	5	11	16	3	4	2	65	346,7	
Mai	HB	2							1	1	1	1	1	1	1		6	96,0	
August	HB	1							1	1	3	1	1	4	4		13	206,0	
September	HB								3	3	1	3	5	2	3	1	24	96,0	
Oktober	SB	1	4	1	2	7	4	14	6	7	6	7	2	3	1	1	70	373,3	
November	SB								1	1	1	1	1	2	2	1	19	152,0	
1983																	20	320,0	
Januar	HB								1	2	3	3	1	2	2		—	0	
März	HB								2	3	1	3	2	4	4		16	128,0	
April	HB								2	3	1	8	3	7	1	3	1	44	140,8
Mai	RS	1	2	1	3	2	2	2	1	7	11	2	2	2	2	1	42	336,0	
June	RS								2	2	8	4	2	3	5	1	56	89,6	
Juli	SB								1	5	2	2	2	5	2	2	19	152,0	
August	HB								1	8	2	3	3	3	3		16	65,3	
September	RS	1	1	1	2	4	7	2	7	8	2	3	1	1	2		10	80,0	
Oktober	SB	1	1	2	1	3	2	2	2	3	2	1	1	1	1		41	213,7	
November	RS								2	2	1	1	1	1	1		17	136,0	
1984																	38	132,0	
Januar	EB	1	1	1	1	1	1	2	2	3	2	2	2	2	2	1	17	90,7	
Februar	RS	1	1	2	2	13	7	3	9	1	1	3	1	1	1	3	9	72,0	
März	SB	1	1	2	1	1	3	2	2	1	4	3	2	1	1		39	312,0	
April	RS								3	1	3	2	2	1	1		15	240,0	
Oktober	RS								1	1	1	1	1	1	1		10	60,0	
November	EB	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	2	2	1	1		9	144,0	



Tab. 24 Individuenzahlen von *A. occultus* aus Handaufsammlungen (25 x 25 cm) und Individuendichte / m<sup>2</sup>

Datum	UF	Stadium												Zahl der PF	Ind.-dichte pro m <sup>2</sup>						
		II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII			n (gesamt)					
20. 7. 82	P						1					1	1	1	1	5	80,0				
17. 10. 82	P		4	2				1	1	1						9	144,0				
17. 4. 83	P		7	17	4	2	3	1		5	6	5	8	5	3	1	67	536,0			
15. 5. 83	P			1	1			6	14	18	22	4		14	4	1	85	90,7			
12. 6. 83	EB	1				1	9		3	6	4	10		3	1	2	43	229,3			
19. 6. 83	P			2	3			1	2	2	1	4		4	1	2	22	176,0			
31. 7. 83	P				2			1	1	1	2	4		2			13	104,0			
18. 8. 83	EB					1	1		1	6		1		1			10	53,3			
25. 9. 83	P			2		2	1	1	2		7	4		2	2		23	184,0			
30. 10. 83	EB			1			1		1	1	1	1		4	3	1	14	112,0			
27. 12. 83	P						2									2	2	32,0			
17. 1. 84	P																0	0			
1. 2. 84	EB		3	1	1					1	2	1		3		1	13	203,0			
22. 4. 84	P				1		1		1		1	1		1			6	96,0			
18. 5. 84	P		1	3				2	1		7	3		6	2	1	27	432,0			
3. 6. 84	P				1					1				2			6	96,0			
25. 7. 84	EB		4	1							10	13		8	3	3	45	180,0			
12. 12. 84	P										1	1			2		5	80,0			
n (gesamt)			5	17	29	13	5	8	13	5	22	38	61	75	7	55	23	12	6	1	395

Tab. 25 Überlebensdauer von *E. nanus* (1982/83) und *A. occultus* (1983/84) in den Haltungsgefäßen  
(Prozentanteile innerhalb der Stadiengruppen)

Stadium	n	Monate																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	18	19	21		
<i>E. nanus</i>																					
II bis IV	22	22.7	13.6	27.3	9.1	9.1	4.5	4.5	9.1												
V bis VIII	354	24.0	11.0	13.6	13.8	9.3	7.3	7.6	3.1	2.5	2.5	1.1	1.1	1.4	0.6	0.3	0.3	0.3	0.3		
gesamt	376	23.9	11.2	14.4	13.4	9.3	7.2	7.5	3.5	2.4	2.4	1.1	1.1	1.3	0.5	0.3	0.3	0.3	0.3		
<i>A. occultus</i>																					
II bis IV	49	30.6	14.3	18.4	6.1	6.2	2.0	2.0	6.1	2.0	2.0	4.1	2.0	2.0							
V bis VII (♂)	107	16.7	9.3	5.6	10.3	15.0	15.9	6.5	10.3	2.8	3.7	3.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	1.7	
VIII (♀)																					
gesamt	156	22.4	10.9	9.6	9.0	12.8	11.5	5.1	9.0	2.6	0.6	1.3	3.2	0.6	1.3						

Tab. 26 Durchschnittliche Länge von Freiland-(F) und Labor-(L)Tieren von *E. nanus*

Stadium	Ø Länge in mm	SD	n	Signifikanz
VIII				
♀ <sub>L</sub>	10,3	1,05	29	0,01
♀ <sub>F</sub>	11,0	0,78	31	
♂ <sub>L</sub>	10,4	1,02	18	n. s.
♂ <sub>F</sub>	10,7	0,82	77	
IX				
♀ <sub>L</sub>	12,0	1,09	41	n. s.
♀ <sub>F</sub>	12,1	0,87	76	
♂ <sub>L</sub>	11,7	0,74	22	0,02
♂ <sub>F</sub>	12,2	0,72	51	
X				
♀ <sub>L</sub>	12,3	1,00	34	0,002
♀ <sub>F</sub>	13,5	0,81	58	
♂ <sub>L</sub>	12,5	0,61	15	0,001
♂ <sub>F</sub>	13,2	0,51	33	

Tab. 27 Individuenzahlen von *E. nanus* aus Handaufsammlungen (25 x 25 cm) und durchschnittliche Individuendichte / m<sup>2</sup> am Hutberg im Jahr 1960

Monat	juvenil	♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂ <sub>a</sub>	♀ <sub>a</sub>	n gesamt	Anzahl der PF	Ind.-dichte m <sup>2</sup>
April	3	5	7	1	1	18	1	288,0
Mai	3	11	14	4	11	43	4	172,0
Juni	—	6	13	8	20	47	3	250,7
Juli	1	1	2	2	1	7	3	37,3
September	—	2	7	2	15	26	1	416,0
Oktober	3	16	16	12	33	80	2	640,0
November	1	10	4	3	7	25	1	400,0
gesamt	11	51	63	32	88	246	15	262,4

Tab. 28 Individuenzahlen und durchschnittliche Individuendichten  $m^2$  von *E. nanus* pro Jahr (1980 bis 1984) an den vier Oberlausitzer Standorten

Jahr	Standort	n	Anzahl der PF	Ind.-dichte/ $m^2$
1980	HB	246	15	262,4
1981	HB	423	22	307,6
1982	HB	202	14	230,9
	SB	90	4	360,0
1983	HB	95	15	101,3
	SB	51	5	163,2
	RS	226	22	164,4
	EB	51	4	104,0
1984	HB	30	9	53,3
	SB	49	5	156,8
	RS	103	9	192,0
	EB	17	4	96,0

Gesamtabundanzen:

HB: 212,5 Ind./ $m^2$  (1980 bis 1982: 237,3 Ind./ $m^2$   
 1983 bis 1984: 83,3 Ind./ $m^2$ )

SB: 217,2 Ind./ $m^2$

RS: 172,4 Ind./ $m^2$

EB: 136,0 Ind./ $m^2$

Tab. 29 *E. narus* aus Fallenfängen vom Hutberg (1981 bis 1982)

Leerungstermin	Stadium												n gesamt				
	V		VI		VII		VIII		IX		X			XI		XII	
	♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
Mitte August bis Mitte September					1		1	2	2	2	6	1	3		2	18	
Mitte September bis Mitte Oktober								1		3	1	2	1			8	
Mitte Oktober bis Mitte November					1											1	
Mitte November bis Mitte Januar									1							1	
Mitte Januar bis Mitte März																—	
Mitte März bis Mitte April									1							1	
Mitte April bis Mitte Mai								2	1	3						6	
Mitte Mai bis Mitte Juni									1							1	
Mitte Juni bis Mitte Juli								2								2	
Mitte Juli bis Mitte August	1					1					1	1	1			4	
Mitte August bis Mitte September	1					1		1	1				1			5	
Mitte September bis Mitte Oktober							1	1	1				2		1	5	
n gesamt	—	2	—	—	—	1	3	1	5	12	4	12	3	6	—	3	52

Tab. 30 Fangzahlen der am Hutberg durch Fallenfang 1981 bis 1982 nachgewiesenen Arten

Art	juvenil prä matur	♂	♀
<i>Unciger foetidus</i>	1	74	45
<i>Megaphyllum projectum</i>	9	30	40
<i>Julus scandinavus</i>	19	54	26
<i>Polydesmus complanatus</i>	1	37	19
<i>Polydesmus denticulatus</i>	—	2	3
<i>Polydesmus inconstans</i>	—	2	—
<i>Strongylosoma pallipes</i>	1	4	1
<i>Glomeris hexasticha</i>	1	6	1
<i>Enantiulus nanus</i>	3	15	34



Tab. 32 Geschlechterverhältnis bei *A. occultus* nach Handaufsammlungen (H) an den UF Eisenberg und Premnitz von 1982 bis 1984 sowie nach Fallenfängen (F) von 1983 bis 1984 an der UF Premnitz.

	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
H	1 : 0,38	1 : 1,63	1 : 1,49	1 : 1,23	1 : 7,86	0 : 1	0 : 1	0 : 1	0 : 1
F	—	1 : 1	1 : 0,21	1 : 0,27	1 : 4,6	1 : 20	0 : 4	0 : 1	—

Gesamtgeschlechterverhältnis der Adulten:

H 1 : 2,33 F 1 : 1,08

Tab. 33 Reaktion von *E. nanus* auf verschiedene Feuchten in der Alternativkammer. Die Zahlenangaben beziehen sich auf die Anzahl der Individuen in der trockenen : feuchten Kammerhälfte

Versuchs- anordnung	Nr.	Zeit in min					
		30	60	90	120	150	180
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> / H <sub>2</sub> O 99 / 100 %	1	9 : 11	3 : 17	3 : 17	3 : 17	3 : 17	3 : 17
	2	14 : 6	10 : 10	7 : 13	7 : 13	11 : 9	8 : 12
	3	7 : 13	9 : 11	9 : 11	7 : 13	8 : 12	9 : 11
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> / H <sub>2</sub> O 97 / 100 %	1	4 : 16	2 : 18	5 : 15	5 : 15	3 : 17	7 : 13
	2	8 : 12	9 : 11	6 : 14	5 : 15	5 : 15	5 : 15
	3	11 : 9	8 : 12	7 : 13	6 : 14	6 : 14	8 : 12
KNO <sub>3</sub> / H <sub>2</sub> O 93 / 100 %	1	4 : 16	5 : 15	6 : 14	6 : 14	9 : 11	8 : 12
	2	5 : 15	4 : 16	4 : 16	5 : 15	7 : 13	7 : 13
	3	7 : 13	5 : 15	8 : 12	8 : 12	6 : 14	6 : 14
NaCl <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O 77 / 100 %	1	8 : 12	4 : 16	2 : 18	2 : 18	1 : 19	1 : 19
	2	3 : 17	3 : 17	5 : 15	2 : 18	2 : 18	3 : 17
	3	9 : 11	4 : 16	4 : 16	3 : 17	5 : 15	2 : 18
NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> / H <sub>2</sub> O 66 / 100 %	1	6 : 14	4 : 16	5 : 15	0 : 20	1 : 19	1 : 19
	2	2 : 18	3 : 17	2 : 18	0 : 20	0 : 20	0 : 20
	3	3 : 17	5 : 15	5 : 15	5 : 15	3 : 17	3 : 17
CaCl <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O „0“ / 100 %	1	5 : 15	2 : 18	2 : 18	1 : 19	1 : 19	2 : 18
	2	4 : 16	5 : 15	7 : 13	6 : 14	7 : 13	9 : 11
	3	1 : 19	5 : 15	5 : 15	5 : 15	7 : 13	5 : 15

Tab. 34 Reaktion von *A. occultus* auf verschiedene Feuchten in der Alternativkammer. Die Zahlenangaben beziehen sich auf die Anzahl der Individuen in der trockenen : feuchten Kammerhälfte

Versuchs- anordnung	Nr.	Zeit in min					
		30	60	90	120	150	180
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> / H <sub>2</sub> O 99 / 100 ‰	1	7 : 3	7 : 3	7 : 3	5 : 5	5 : 5	4 : 6
	2	10 : 0	3 : 7	3 : 7	4 : 6	2 : 8	2 : 8
	3	7 : 3	5 : 5	5 : 5	3 : 7	4 : 6	4 : 6
KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> / H <sub>2</sub> O 97 / 100 ‰	1	5 : 5	4 : 6	6 : 4	3 : 7	3 : 7	2 : 8
	2	5 : 5	7 : 3	3 : 7	2 : 8	2 : 8	0 : 10
	3	5 : 5	2 : 8	4 : 6	2 : 8	5 : 5	5 : 5
KNO <sub>3</sub> / H <sub>2</sub> O 93 / 100 ‰	1	5 : 5	7 : 3	8 : 2	5 : 5	2 : 8	2 : 8
	2	3 : 7	6 : 4	5 : 5	6 : 4	6 : 4	6 : 4
	3	2 : 8	0 : 10	0 : 10	0 : 10	2 : 8	0 : 10
NaCl <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O 77 / 100 ‰	1	5 : 5	3 : 7	4 : 6	4 : 6	1 : 9	4 : 6
	2	4 : 6	2 : 8	0 : 10	3 : 7	1 : 9	5 : 5
	3	5 : 5	2 : 8	4 : 6	3 : 7	4 : 6	1 : 9
NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> / H <sub>2</sub> O 66 / 100 ‰	1	5 : 5	7 : 3	7 : 3	4 : 6	7 : 3	4 : 6
	2	2 : 8	4 : 6	4 : 6	4 : 6	0 : 10	0 : 10
	3	3 : 7	4 : 6	3 : 7	5 : 5	3 : 7	2 : 8
CaCl <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O „0“ / 100 ‰	1	2 : 8	2 : 8	3 : 7	3 : 7	0 : 10	1 : 9
	2	5 : 5	4 : 6	4 : 6	4 : 6	4 : 6	0 : 10
	3	5 : 5	7 : 3	4 : 6	4 : 6	0 : 10	2 : 8

Tab. 35 Ergebnisse der Temperaturpräferenzversuche mit *E. nanus*; Differenzen bis zu 0,5 °C sind auf Temperaturschwankungen im Versuchsverlauf zurückzuführen, darüberliegende Unterschiede auf Wanderungen der Individuen. Angaben in °C

Versuch 1 (12. 4. 1963) Beginn: 8.45 Uhr

Uhrzeit	♀	♀	♀	♀	♀	♀
9.15	18,4	18,7	18,1	20,4	16,6	13,3
9.45	19,3	19,2	22,6	18,3	13,9	16,0
10.15	19,6	18,0	22,2	11,2	15,6	18,6
10.45	20,5	19,8	19,3	18,1	13,9	25,0
11.15	17,7	18,9	21,3	18,5	11,8	10,3
11.45	17,7	17,4	18,5	17,4	15,0	9,6

Versuch 2 (12. 4. 1963) Beginn: 14.15 Uhr

Uhrzeit	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♂	♀ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>
14.45	16,9	22,0	23,4	24,1	11,0	19,4	11,0	13,6	17,7	20,4	8,4	10,5
15.15	17,2	22,8	20,4	23,4	22,8	21,0	8,5	19,0	18,1	20,6	23,2	21,8
15.45	17,0	23,1	21,0	19,5	23,0	19,8	14,6	18,7	20,3	18,9	15,5	22,2
16.15	16,8	18,7	21,0	24,6	22,9	17,6	15,8	17,8	18,2	17,2	21,9	22,4
16.45	17,0	16,3	21,0	23,3	21,8	19,5	11,0	20,8	16,1	18,2	21,9	21,9
17.15	17,3	16,9	20,7	24,5	22,7	20,0	16,0	20,9	19,3	18,9	22,0	22,0
17.45	17,1	16,4	21,1	24,5	21,4	20,1	15,5	20,1	19,5	19,9	20,2	22,0

Versuch 3 (13. 4. 1963) Beginn: 8.45 Uhr

Uhrzeit	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
9.15	19,9	13,8	16,4	14,5	10,5	11,1	20,4
9.45	21,3	11,2	16,4	15,7	20,3	14,5	20,0
10.15	20,0	8,6	16,4	15,6	14,3	15,3	20,0
10.45	16,9	14,2	16,4	16,5	12,3	17,3	20,0
11.15	17,2	6,7	16,5	15,1	13,8	19,6	19,7
11.45	15,8	14,2	16,5	18,1	15,5	19,6	19,7
12.15	11,6	7,5	16,5	17,7	17,9	21,1	19,7
12.45	13,8	18,1	14,4	16,5	15,6	21,1	19,7

Versuch 4 (13. 4. 1963) Beginn: 13.00 Uhr

Uhrzeit	♀	♀	♀	♀	♂	♀ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>	♂ <sub>p</sub>	♂ <sub>p</sub>
13.30	19,7	19,3	17,0	11,9	19,7	7,8	20,6	7,5	20,8
14.00	24,6	16,3	17,8	21,6	21,6	9,2	22,1	7,7	18,3
14.30	9,2	16,6	18,7	22,2	9,2	9,2	17,3	11,2	16,5
15.00	6,7	16,8	19,7	22,6	9,9	9,3	22,6	11,2	20,4
15.30	15,5	18,6	18,9	21,7	14,9	9,3	23,2	12,5	16,8

Versuch 5 (13. 4. 1963) Beginn: 16.15 Uhr

Uhrzeit	♀	♀	♀	♀	♀ <sub>p</sub>	♀ <sub>p</sub>
16.45	20,5	26,5	14,5	19,0	12,5	13,1
17.15	8,1	18,5	11,5	18,2	10,8	6,7
17.45	10,2	18,5	6,9	16,8	6,7	6,7
18.15	19,8	9,7	8,8	16,0	9,9	10,6
18.45	19,8	10,9	12,4	18,3	15,1	6,7

Langzeitversuch (12. 4. bis 13. 4. 1933) Beginn: 19.15 Uhr

Weibchen

21.45	17.7	17.3	16.0	14.8	25.7	15.4	13.3	17.7	17.3
3.45	18.1	16.4	15.7	13.6	23.9	14.5	18.0	15.7	16.4
21.45	16.2	22.5	18.2	16.6	21.0	20.6	19.2	19.4	
3.45	16.1	19.9	19.9	19.7	23.2	6.8	20.8	19.7	

Männchen

21.45	16.6	19.2	17.9	15.1	17.7	14.8	10.3	18.6	
3.45	18.0	16.1	18.0	12.6	18.1	19.9	18.1	14.2	

Prämatüre Männchen und Weibchen

21.45	15.3	19.0	24.4	17.3	18.2				
3.45	17.2	16.1	19.3	12.2	18.1				

Tab. 36 Versuch 1 zur Nahrungswahl von *E. nanus*

Angegeben werden die Punktezahl und die Anzahl der Individuen (hinter Schrägstrich), die sich an der jeweiligen Nahrung befinden. Abkürzungen und Erläuterung zum Punktsystem s. 3.4.3.

0. Versuchstag: Einsetzen der Individuen

1. Versuchstag

2. Versuchstag

Nr.	n	Fr	G	Q	Co	C	PS	H	Fr	G	Q	Co	C	PS	H
1	10 j	3/3	1/2	—	2/2	—/3	—	—	5/5	1/1	2	5/3	—	—	5/1
2	3 ♂ <sub>p</sub> 2 ♀ <sub>p</sub>	—/1	—	2	—	1	—	—	2/1	1/1	2/1	3/2	1	—	—
3	1 ♂	1	—	—	1	1	—	—	3	1	—	2	5/1	—	—
4	1 ♀	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	1 ♂	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	5 ♂	—	1/1	—	1/1	2/2	—	2	1	1	—	1	6/3	1	5/2
7	5 ♂	—	—	—	—	1/1	—	1/1	4	—	1/2	4/2	3	1	2/1
8	5 ♀	1/1	—	—	—	2/1	—	1/1	3/2	—	1	—	6/2	1/1	3
9	5 ♀	1/1	1/1	1	—	1	—	1/1	1/1	1/1	4	—	4	—	5/3
10	5 ♀	1	—	1/1	—	1	—	—	3/1	1/1	2	—	5/1	—	—
11	5 ♀	1/1	1/1	—	—	2	—	—	5/1	1/3	—	—	2	—	—
12	5 ♂ 5 ♀	—	—	—	—	—	—	1/1	2/1	1/3	1	2/1	5/3	—	5/2
Punkte gesamt		8	4	4	4	11	—	6	29	8	13	17	37	3	25

3. Versuchstag

4. Versuchstag

Nr.	n	Fr	G	Q	Co	C	PS	H	Fr	G	Q	Co	C	PS	H
1	10 j	6	1/1	2	5/4	3/2	—	5/3	7/1	2	5	6/4	5/2	2	6/3
2	3 ♂ <sub>p</sub> 2 ♀ <sub>p</sub>	4	4/2	3/1	3/2	1	—	—	4	4	4	3	1	—	—
3	1 ♂	3	1/1	2	2	5	1	2	3	1	2	3/1	5	1	2
4	1 ♀	—	—	—	—	—	—	2/1	—	—	—	—	—	—	2
5	1 ♂	2/1	—	—	—	—	—	—	3/1	—	—	—	—	—	—
6	5 ♂	1	3/1	1	1	7	1	5/2	1	3	2/2	2/1	7	1	7/2
7	5 ♂	4	—	5/2	—	3	2/1	2	4	2	5	—	3	2	2
8	5 ♀	4	2/1	1	—	7	1	3/2	5/2	3	1	—	7	1	4
9	5 ♀	5	3	6	2/1	6	—	7/1	5/1	3/1	6	2	6	1	7/2
10	5 ♀	3	2	3/1	—	6	—	4/1	3	3/2	5/1	1	6	—	4
11	5 ♀	5	2	2	—	5	—	2	5/1	3/1	2/1	—	5	2	2/1
12	5 ♂ 5 ♀	5/2	3/2	2	3/1	5/3	—	5/2	6	3	5/1	3/1	6	—	6/2
Punkte gesamt		42	21	27	16	48	5	37	46	27	37	20	51	9	42

## 5. Versuchstag

## 6. Versuchstag

Nr.	n	5. Versuchstag							6. Versuchstag						
		Fr	G	Q	Co	C	PS	H	Fr	G	Q	Co	C	PS	H
1	10 j	7	2	5	6	5	2	6	7	2	5	7 6	7/2	2	6
2	3 ♂ <sub>p</sub> 2 ♀ <sub>p</sub>	4	4	4	3	1	—	3 2	4	4	4	3	6 4	—	3
3	1 ♂ <sub>p</sub>	4 1	3	2	3	5	2	2	5	3	2	7	5	2	2
4	1 ♀	—	2 1	—	—	—	—	2	1 1	2	—	—	—	—	2
5	1 ♂	3	—	—	—	—	—	—	3 1	—	2	—	—	—	—
6	5 ♂	1	4	2	3	7	1	7	2	4	7 4	3	7	1	7
7	5 ♂	4	2	6 2	2 1	3	2	2	4	2	6 2	2	3	2	2
8	5 ♀	5	4 1	3/2	1	7	1	5 1	7 3	4	6	3 1	7	1	7
9	5 ♀	6	5	7	5	6	—	7	7 1	5	7	6 1	7	—	7
10	5 ♀	3	3	5	3 3	7	—	4	3	3	7 1	5 3	7	—	4
11	5 ♀	6 1	3 2	7	—	6	2	4 2	7 1	4 3	7	—	7	2	5 1
12	5 ♂ 5 ♀	7 1	5 3	7	3	6 3	—	7 1	7	5	7	5 2	6 1	—	7
Punkte gesamt		50	37	48	29	53	10	49	57	38	60	41	62	10	52

Eigenverlag des Staatlichen Museums für Naturkunde Görlitz – Forschungsstelle –  
Alle Rechte vorbehalten

Printed in the German Democratic Republic – Druckgenehmigung Nr. J 140 86  
Graphische Werkstätten Zittau III/28 14 4232 800