

Ber. nat.-med. Verein Innsbruck	Suppl. 10	S. 153 – 166	Innsbruck, April 1992
---------------------------------	-----------	--------------	-----------------------

8th International Congress of Myriapodology, Innsbruck, Austria, July 15 - 20, 1990

Lebenszyklus, Abundanz und Produktion von *Enantiulus nanus* (LATZEL) in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich)

von

Evi Maria KOFLER und Erwin MEYER

Life-History, Abundance and Production of *Enantiulus nanus* (LATZEL) in an Inneralpine Mixed Oak Wood (Tyrol, Austria)

Abstract: The evaluation of the abundance and population structure of *E. nanus* is based on 140 litter and soil samples (30 cm diameter, KEMPSON extraction technique) which were taken at 20 occasions between July 1979 and June 1981. The annual mean abundance of *E. nanus* was 859 ind. m⁻² and this species dominates the total millipede fauna (relative abundance > 90 %). According to an analysis of defense glands, 14 stadia could be distinguished. *E. nanus* shows a seven year life cycle, males reach maturity first as stadium VIII in the 3rd year. Females also become adult with stage VIII and lay eggs after overwintering. Egg numbers per female vary between 5 - 13 depending on stadium, with maximum in stadium X (5th year of growth). There is only one egg laying period per year (June/July). The females belonging to 5 age groups (stadia VIII - XIV) produce together 1580 eggs m⁻² year⁻¹. An overwintering biomass of 2.9 g fresh weight m⁻² produces 1.5 g fw m⁻² year⁻¹. The iteroparous *E. nanus* hence shows in these deciduous wood a rather low production/biomass ratio of 0.52.

1. Einleitung:

Diplopoden erreichen höchste Besiedlungsdichten in Streu und Boden temperierter Laubmischwälder. Unter Umständen können diese makrosaprotrophen Bodentiere sogar eine dominierende Rolle als Mullformer übernehmen (BLOWER 1979). Im untersuchten Laubmischwald im Tiroler Inntal bei Stams beträgt bei einer Gesamtbiomasse der Bodenmakrofauna von 42.8 g TM der Anteil der Diplopoden 9.5 %. Damit reihen sie sich gemeinsam mit den Schnecken (9.8 %) an die zweite Stelle hinter den Regenwürmern (62.8 %) (MEYER et al. 1984).

Innerhalb der Diplopoden ist *Enantiulus nanus* mit einem Individuenanteil von 97 % die dominierende Art. *E. nanus* ist in Mitteleuropa weit verbreitet, seine Lebensräume sind feuchte Auwälder (PEDROLI-CHRISTEN 1981), aber auch Flaumeichen-Buschwälder (LOKSA 1979) und sogar verbuschte Halbtrockenrasen (VOIGTLÄNDER 1987). Die Art gehört auch in montanen Lärchen-Fichtenwäldern zu den dominierenden Diplopoden (BOLLER 1986) und dringt sogar in hochalpine Grasheiden vor (SCHMÖLZER 1962).

Die Bearbeitung der aus einer zweijährigen Bodenprobenserie stammenden umfangreichen Ausbeute an *Enantiulus*-Tieren aller Altersstufen schien in mehrerlei Hinsicht lohnenswert: (1) Als weiterer Beitrag im Rahmen der Arbeiten an der Bodenmakrofauna dieses Laubwaldes (MEYER et al. 1984, 1985, SCHWENDINGER et al. 1987). (2) Wegen der Vergleichsmöglichkeiten zu Entwicklungszyklen von Diplopoden aus höheren Lagen der Tiroler Zentralalpen (MEYER 1979, 1985, 1990) und (3) als Vergleich zu einer umfangreichen Arbeit über die Bionomie von *Enantiulus nanus* im Erzgebirge (VOIGTLÄNDER 1987).

2. Untersuchungsgebiet und Methodik:

Stams 670 m (47° 17' n. Br., 10° 59' ö. L.): Der besammelte Eichenmischwald, ein Rest (ca. 4 ha) der ehemals ausgedehnten Laubwaldbestockung im Tiroler Inntal, liegt auf dem Schwemmkegel des Stammer Baches und ist umgeben von Grünland und Äckern. Der Boden, ein humoser Sand auf Schwemmkegelmateriale aus Quarzphyllit, Humusform, ein mullartiger Moder mit Tendenz zu typischem Mull (pH 5.1), vorherrschende Baumart *Quercus robur*, im reichen krautigen Unterwuchs bestandesbildend *Aegopodium podagraria*. Niederschlag 1979 (1980) 939 (679) mm; Anzahl der Tage mit Minimum unter 0° C (über 15° C) in der Streu circa 164 (16), im Boden (10 cm tief Of, Ah) circa 60 (20) im Jahresmittel Juni 1979 bis Juni 1981, mittlere Lufttemperatur 1979 (1980) 7.9 (7.4)° C; Dauer der Schneebedeckung von Mitte Dezember bis Anfang März. Registrierung der Streu- und Bodentemperaturen durch Schreiber mit Bimetallmeßwerk (Goerz-Thermoskript).

Zwischen Juli 1979 und Juni 1981 wurden in monatlichen Abständen (insgesamt 20 Termine) mittels Bodenstecher (Ø 30 cm) jeweils 7 Parallelproben unterteilt in drei Schichten entnommen. Zuoberst die lockere, unzersetzte Laubstreu (O_i), Mächtigkeit 2 - 7 cm, nach Jahreszeit und Entnahmeort verschieden, anschließend die verfestigte, fermentierte Laubschicht samt obersten Humushorizonten (O_t, A_h), Mächtigkeit ca 7 cm, die unterste Schicht (A_n, C) inhomogen, mit sandig-grusigem Material durchmischt.

Extraktion in einem modifizierten Kempson-Apparat (MEYER 1980). 400 Streu- und Bodenproben lieferten insgesamt 8890 Individuen von *Enantiulus nanus* und 198 Individuen anderer Juliden (*Leptoiulus saltu-vagus* (VERHOEFF), *Ophiulus pilosus* (NEWPORT), *Allaiulus fulviceps* (LATZEL), *Megaphyllum projectum* (VERHOEFF), *Ommatoiulus sabulosus* (L.)). Diplopoden aus Fallenfängen aus diesem Laubwald wurden durch KURNIK u. THALER (1985) bearbeitet.

3. Ergebnisse:

3.1. Stadieneinteilung und Anamorphose von *E. nanus*:

Die Unterscheidung der Stadien erfolgt bei dieser Art nach der Zahl der Wehrdrüsenpaare (WDP) VOIGTLÄNDER 1987). Insgesamt wurden die WDP und beinlosen Endringe von 8890 Tieren von *E. nanus* unter dem Mikroskop erhoben.

Abb.1 zeigt die Häufigkeitsverteilung der WDP. Die ersten 4 Stadien mit 1, 6, 11 - 13 und 17 -20 WDP sind deutlich unterscheidbar. Ab 23 WDP sind alle Werte bis 50 kontinuierlich vorhanden. Die Klassenmaxima und Klassenränder werden nach oben hin immer undeutlicher.

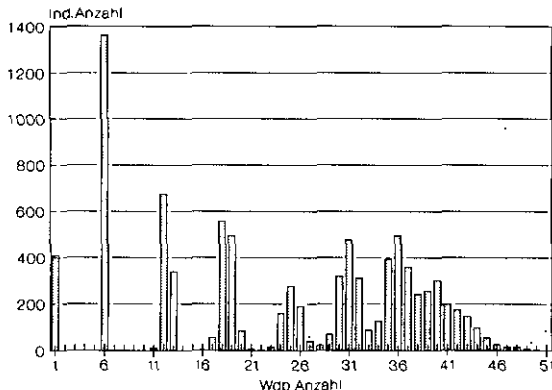


Abb. 1: Häufigkeitsverteilung (absolute Zahlen) der Wehrdrüsenpaare von 8890 untersuchten Tieren von *E. nanus* aus den Streu- und Bodenproben von Juli 1979 - Juni 1981.

Fig. 1: Frequency distribution of ozopore-numbers of 8890 investigated specimens of *E. nanus* in litter and soil samples taken between July 1979 and June 1981.

Die beinlosen Endringe besitzen Wehrdrüsenanlagen, die erst nach der nächsten Häutung funktionstüchtig werden. Ist die Anzahl der funktionstüchtigen WDP und die Anzahl der beinlosen Endringe bekannt, kann auf die Zahl der WDP nach der nächsten Häutung geschlossen werden:

Zahl der WDP + Zahl der beinlosen Endringe = Zahl der WDP nach der nächsten Häutung.

In Abb. 2 sind die wichtigsten der theoretisch möglichen Entwicklungswege der *E. nanus*-Population aus Stams dargestellt. Zudem kann angegeben werden mit welcher Häufigkeit (%) ein gewisser Entwicklungsgang eingeschlagen wird.

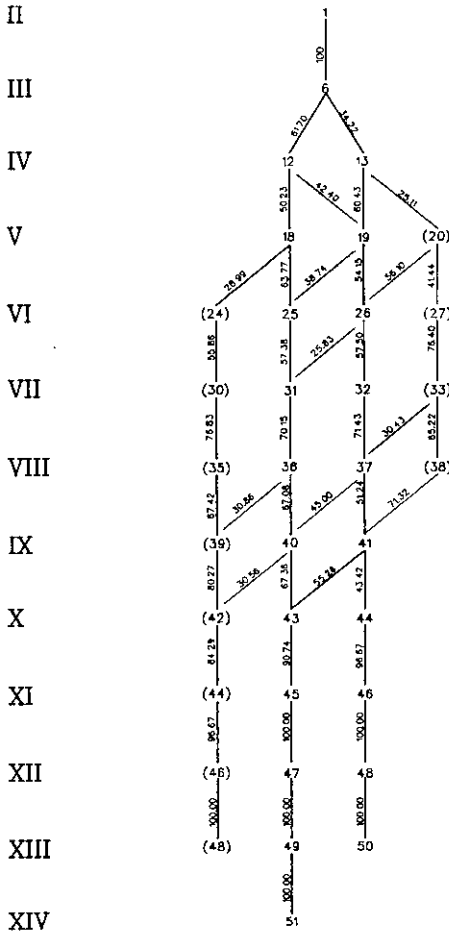


Abb.2: Theoretische Entwicklungswege von *E. nanus* (4319 Ind.): Angegeben sind die Wehrdrüsenzahlnzahl (groß gedruckt) und der prozentuelle Anteil mit dem ein bestimmter Entwicklungsgang eingeschlagen wird (Zahlen auf den Verbindungslinien).

Fig. 2: Post-embryonic development of *E. nanus* (4319 specimens investigated) from the second to the fourteenth stadium. Observed numbers of ozopore-pairs in each stadium and the percentage (numbers along lines) with which a certain course of development occurs are indicated.

Der endgültigen Stadieneinteilung in Tabelle 1 liegen sowohl die Häufigkeitsverteilung der WDP (Abb. 1) als auch Überlegungen über den Zuwachs an WDP (Abb. 2) zugrunde. In der Anamorphose von *E. nanus* werden offensichtlich 14 Stadien durchlaufen. Für jedes Stadium sind eine bestimmte Variationsbreite an Wehrdrüsen und eine Zahl beinloser Endringe charakteri-

Tab. 1: Anamorphose von *E. nanus*. Angegeben ist die Anzahl der Wehrdrüsenpaare und beinlosen Endringe in den verschiedenen Stadien sowie deren Lebendmasse. Die selten auftretenden Zahlen an beinlosen Endringen sind jeweils in Klammer gesetzt.

Anamorphosis of *E. nanus*; number of ozopores, apodous segments and live weights at each stage, the segment numbers in brackets occur only seldom.

Stadium	Zahl der Wehrdrüsen	Beinlose Endringe	Lebendmasse [mg]	Stadium	Zahl der Wehrdrüsen	Beinlose Endringe	Lebendmasse [mg]
I	0	2	-	VIII	33 - 38	(2), 3, 4, (5)	4,28
II	1	5	0,35	IX	38 - 41	2, 3, (4)	5,83
III	6	(5), 6, 7, (8)	0,60	X	42 - 44	2, (3)	6,85
IV	11 - 13	(5), 6, 7, (8)	0,63	XI	44 - 46	2, (3)	8,02
V	16 - 21	(5), 6, 7, (8)	1,13	XII	46 - 48	2	11,22
VI	22 - 28	(4), 5, 7, (8)	1,82	XIII	48 - 50	2	11,57
VII	28 - 33	4, 5, (6)	2,71	XIV	50 - 52	2	13,00

stisch. Dabei nimmt die Variationsbreite mit fortschreitendem Stadien ab. Allerdings bleiben gewisse Unsicherheiten bei der Stadienzuordnung im Überlappungsbereich der Wehrdrüsenzahlen bestehen.

3.2. Phänologie und Lebenszyklus:

Stadienverteilung und Entwicklungszyklus:

Ausgehend von Tabelle 1 wurden in einem weiteren Schritt die von den einzelnen Entnahmetermen stammenden Tiere aufgrund ihrer Wehrdrüsenzahl den entsprechenden Stadien zugeordnet. Daraus ergibt sich die in Tabelle 2 aufgelistete Stadienverteilung von *E. nanus* im Verlauf der zweijährigen Untersuchungszeit. Deutliche saisonale Verschiebungen der Häufigkeiten sind nur bis zum IX. Stadium feststellbar. Danach werden die Abundanzen zu gering. Hilfslinien grenzen die mögliche Zugehörigkeit der Tiere zu bestimmten Generationen ab. Bei der Eintragung der Linien waren eigene Beobachtungen über Häutungsintervalle von im Labor gehaltenen Tieren und Angaben von VOIGTLÄNDER (1987) hilfreich. Unter den klimatischen Bedingungen von Stams dürften sich die Tiere während ihrer Postembryonalentwicklung zwei- bis dreimal pro Jahr häuten, Adulte (ab Stadium IX) nur mehr einmal pro Jahr.

Entwicklungszyklus:

Das Erscheinen einer neuen Generation wird in allen drei Jahren durch hohe Abundanzen des II. Stadiums im Juni/Juli angekündigt. Bis zum Herbst (Oktober/November) haben offensichtlich die meisten der Jungtiere das III. oder IV. Stadium erreicht. Einige wenige dieser jüngsten Altersgruppe dürften im ersten Lebensjahr bereits im V. Stadium überwintern. Den Winter über (Oktober - April) bleibt das Verhältnis zwischen den Stadien gleich, was bedeutet, daß in dieser Zeit keine Häutungen vorkommen.

Im Frühling ist das Einsetzen der Häutungen deutlich zu erkennen. Zwischen April und Juni verschwindet das III. Stadium und das IV. erhöht seinen relativen Anteil. Von den im III. und IV. Stadium überwinterten Tieren erreichen die meisten bis zum Oktober das V., VI. oder VII. Stadium. Im 3. Lebensjahr wird bis zum Herbst das VIII. od. IX. Stadium erreicht, die Männchen besitzen bereits voll ausgebildete Gonopoden. Nach der vierten Überwinterung ist der Entwicklungsverlauf der Adulttiere nur mehr undeutlich zu verfolgen. Nach Angaben von VOIGTLÄNDER (1987) und eigenen Aufzeichnungen häuten sich aber die Tiere nach Erreichen der Geschlechtsreife in der Regel nur mehr einmal pro Jahr und zwar bevorzugt im Herbst.

Tab. 2: Stadienverteilung von *E. nanus* (Ind. m⁻²) in den Monaten von Juli 1979 - Juni 1981 im Eichenmischwald bei Stams. Die Linien trennen die zum jeweiligen Zeitpunkt nebeneinander bestehenden Generation und zeigen den möglichen Entwicklungsverlauf der Population.

Numbers per sq. metre of different stages of *E. nanus* in samples from a mixed oak wood near Stams (671 m a.s.l.). The lines indicate the possible course of the development of the generations.

	S	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
17.07.79	661	113	94	41	28	127	71	101	62	20	2	2	0	0
05.09.79	539	40	88	26	125	16	81	109	34	13	6	1	0	0
12.10.79	986	1	170	81	150	37	188	173	108	57	16	4	1	0
14.11.79	1044	2	117	107	236	34	202	184	101	55	6	0	0	0
12.12.79	951	8	148	111	154	61	176	162	75	38	12	4	0	2
11.02.80	458	0	71	45	49	20	59	107	63	26	12	4	2	0
13.03.80	668	2	101	47	115	38	127	109	75	36	12	4	2	0
12.04.80	1170	2	176	85	216	65	162	234	125	61	28	16	0	0
13.05.80	776	2	65	57	113	30	123	160	95	87	34	6	4	0
13.06.80	644	10	6	75	42	36	121	198	81	59	14	2	0	0
16.07.80	897	131	57	123	115	139	93	158	51	28	0	2	0	0
13.08.80	852	255	184	45	91	117	69	55	26	8	2	0	0	0
12.09.80	843	55	263	53	140	57	53	111	71	24	14	0	2	0
14.10.80	1208	6	297	263	129	73	99	133	154	40	8	6	0	0
12.11.80	593	2	160	87	44	63	65	91	55	22	2	0	2	0
12.12.80	846	0	131	69	117	87	97	208	93	36	6	0	2	0
27.03.81	1378	6	265	172	125	146	162	267	162	47	16	8	0	2
23.04.81	832	0	204	127	77	65	117	127	77	26	10	0	2	0
26.05.81	659	2	24	166	42	42	125	127	89	32	8	2	0	0
22.06.81	1191	146	6	245	192	111	178	170	103	32	4	4	0	0

Daraus ergibt sich der in Tabelle 3 zusammengefaßte Lebenszyklus von *E. nanus*. Demnach können die Tiere 7 Jahre alt werden. Im 3. Lebensjahr wird das VIII. Stadium und damit die Geschlechtsreife erreicht. Die Klammern bei einigen Stadien zeigen mögliche Überlappungen von Altersgruppen an.

Geschlechterverhältnis:

Wie aus Abb. 3 ersichtlich, liegt der Sexualindex das ganze Jahr über bei 0.6. Nach der Fortpflanzungsperiode kommt es zu keinem erhöhten Männchenausfall, nach der Eiablage zu keinem vermehrten Ausfall der Weibchen. Das heißt, daß die Tiere weiterleben und in Adulthäutungen eintreten.

Eireifung:

Zur Bestimmung der Eiablagezeit und der Fekundität wurden die Ovarien von 220 Weibchen der Stadien VIII - XII aus den einzelnen Entnahmeterminen präpariert und die Eier unter dem Stereomikroskop ausgezählt.

Im September waren durchwegs nur kleine, weiße Eizellen vorhanden. Nach Untersuchungen der Ovar-Struktur bei verschiedenen Diplopoden (NADARAJALINGAM & SUBRAMONIAM 1982, KUBRAKIEWICZ 1987,1991) sind dies Eizellen in einem frühen Stadium der Dotterbildung (provitellogene oder junge vitellogene Oocyten). Im Oktober traten bei fast allen Weibchen schon große, gelbe Eier auf, die bis zur Eiablage nur noch einen geringen Größenzuwachs aufwei-

Tab. 3: Lebenszyklus von *Enantiulus nanus* aus dem Eichenmischwald bei Stams.
Life-history of *Enantiulus nanus* from a mixed oakwood near Stams (671 m a.s.l.).

Zeit	Stadium	Zeit	Stadium
1. Lebensjahr		4. Lebensjahr	
Juni/Juli	Eiablage	April	(VII) VIII IX
Juli/August	II	Oktober	(VIII) IX X
Oktober	III IV (V)	5. Lebensjahr	
2. Lebensjahr		April	(VIII) IX X
März/April	III IV (V)	Oktober	(IX) X XI
Juni	IV V (VI)	6. Lebensjahr	
Oktober	III VI VII	April	(IX) X XI
3. Lebensjahr		Oktober	(X) XI XII
April	V VI VII	7. Lebensjahr	
Juni	VI VII VIII	April	(X) XI XII
Oktober	(VII) VIII IX	Oktober	(XI) XII XIII

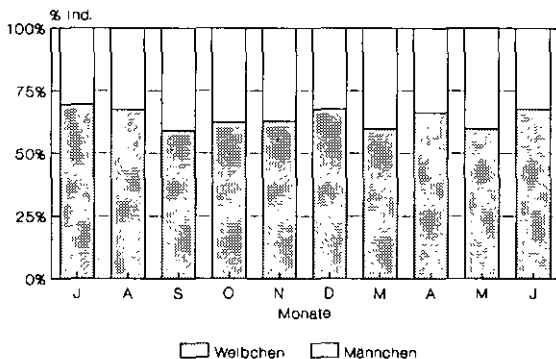


Abb. 3: Geschlechterverhältnis von *E. nanus* in den Streu- und Bodenproben aus dem Stamser Eichenwald von Juli 1980 - Juni 1981.

Sex-ratio of *E. nanus* in litter and soil samples from a mixed oakwood between July 1980 and June 1981.

sen. Die Eier sind sogenannte "Rieseneier", die in ihrer Breite fast den ganzen Durchmesser der Weibchen einnehmen.

Abb. 4 illustriert den Anteil der graviden Weibchen im Jahresverlauf. Die Zahlen oberhalb der Säulen geben die Anzahl der untersuchten Weibchen an. Aufgrund des starken Rückgangs der eiertragenden Weibchen ab August kann angenommen werden, daß der Großteil der Eiablage im Juni/ Juli stattfindet. *E. nanus* zeigt iteropares Verhalten, da die Weibchen aller adulten Stadien Eier enthalten.

Aus Tabelle 4 ist ersichtlich, daß bereits im Herbst die volle Eigröße erreicht wird. Im Frühjahr nehmen die Eier bis zur Eiablage im Juni/ Juli nur mehr wenig an Größe zu. Die Eigröße ist offensichtlich unabhängig vom Alter (Stadium).

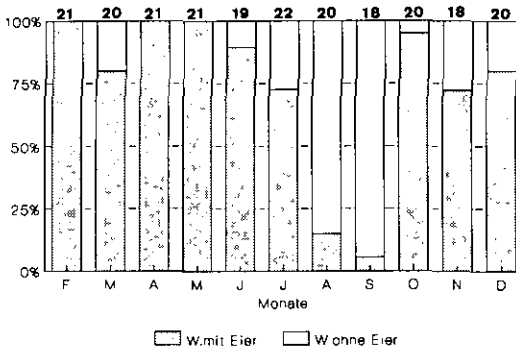


Abb. 4: Anteil an eiertragenden und eierlosen Weibchen der Stadien VIII - XII von *E. nanus* aus dem Stamser Eichenwald vom 11.02.80 - 12.12.80. Die Zahl der untersuchten Weibchen steht an der Spitze jeder Säule.

Fig. 4: Proportion of gravid and nongravid females (stadium VIII to XII) in monthly samples between Feb. 1980 and Dec. 1980. The number of dissected specimens in each month is given on the top of the columns.

Tab. 4: Durchschnittliche Eigröße (mm, Länge / Breite) der Eier in den Ovarien adulter (Stadium VIII - XII) Weibchen von *E. nanus* zwischen Februar und Dezember.
Mean size of eggs (length/breadth, mm) in the ovitube of stage VIII to XII females of *E. nanus* between February and December.

Datum	Stadium					Ø Eigröße pro Monat
	VIII	IX	X	XI	XII	
11.02.1980	0,67/0,38	0,70/0,41	0,70/0,40	0,70/0,40	0,70/0,42	0,69/0,40
13.03.1980	0,63/0,35	0,67/0,38	0,68/0,41	0,63/0,40	0,70/0,40	0,65/0,39
12.04.1980	0,70/0,38	0,66/0,40	0,64/0,40	0,64/0,38	0,66/0,38	0,66/0,39
13.05.1980	0,72/0,41	0,73/0,42	0,70/0,40	0,68/0,42	0,67/0,44	0,71/0,41
13.06.1980	0,73/0,40	0,75/0,44	0,71/0,41	0,71/0,41	0,63/0,41	0,73/0,42
16.07.1980	0,70/0,40	0,72/0,42	0,70/0,43	(0,70/0,41)	/	0,71/0,42
13.08.1980	Vorhandene Eier fast aufgelöst (nicht meßbar)					
12.09.1980	Vorhandene Eier fast aufgelöst (nicht meßbar)					
14.10.1980	0,60/0,34	0,72/0,39	0,70/0,40	0,60/0,34	0,48/0,27	0,66/0,37
12.11.1980	0,72/0,39	0,61/0,37	0,72/0,41	0,63/0,36	/	0,67/0,38
12.12.1980	0,64/0,39	0,72/0,40	0,60/0,35	0,66/0,40	/	0,66/0,39
Ø Eigröße pro Stadium	0,68/0,38	0,70/0,40	0,68/0,40	0,66/0,39		

Tabelle 5 zeigt die Eizahlen der Weibchen in den postadulten Stadien zu verschiedenen Jahreszeiten. Bei *E. nanus* nimmt die durchschnittliche Eizahl (Mittel über das ganze Jahr) bis zum X. Stadium zu. Im XI. Stadium ist die mittlere Eizahl zwar wieder etwas geringer, jedoch wurde bei einem Weibchen dieses Stadiums die absolut größte Eizahl (21 Eier) festgestellt. Bei dem ebenfalls iteroparen Juliden *Cylindroiulus nitidus* fand DAVID (1992) allerdings eine positive Korrelation zwischen der Anzahl von Segmenten und der Zahl der Eier in Ovar. Abb. 5 zeigt, daß die Eizahlen in den Ovarien über längere Zeit (Februar bis Mai) konstant bleiben und dann nicht plötzlich, sondern kontinuierlich abnehmen. Es stellt sich die Frage, ob die Weibchen die Eier in mehreren Por-

Tab. 5: Zahl der Eier (Min./Mittel/Maximum) in den Ovarien von Weibchen der Stadien VIII. - XII. von *E. nanus* zwischen Februar und Dezember. () geschätzte Werte.
Numbers (min./mean/max.) of eggs in the ovaries of VIII to XII stage females.

Datum	Stadium					Ø Eizahl pro Monat
	VIII	IX	X	XI	XII	
11.02.80	7/11,0/15	6/11,6/16	9/11,8/14	10/12,4/18	13,0	11,7
13.03.80	7/7,5/8	7/11,0/16	8/11,4/15	11/12,0/13	19,0	10,5
12.04.80	3/9,2/18	2/11,0/19	7/10,8/13	8/10,8/16	11,0	10,5
13.05.80	7/8,8/11	9/10,8/14	7/10,0/15	3/12,2/21	8,0	10,5
13.06.80	4/7,0/13	12/14,2/16	12/14,2/16	5/6,3/7	7,0	8,3
16.06.80	4/5,1/7	5/7,6/12	6/11,5/17	(5,8)	/	7,5
13.08.80	0,0	2/3,0/4	(6,7)	1,0	/	2,7
12.09.80	0,0	1,0	0,0	0,0	/	0,3
14.10.80	3/5,6/10	3/6,6/11	2/4,8/9	1/8,0/14	4,0	6,3
12.11.80	4/4,6/5	4/10,2/19	4/5,5/8	3/4,0/5	/	6,1
12.12.80	2/5,0/8	4/7,2/9	4/8,6/16	10/10,5/11	/	7,8
Ø Eizahl pro Stadium	6,9	7,9	8,7	7,5		

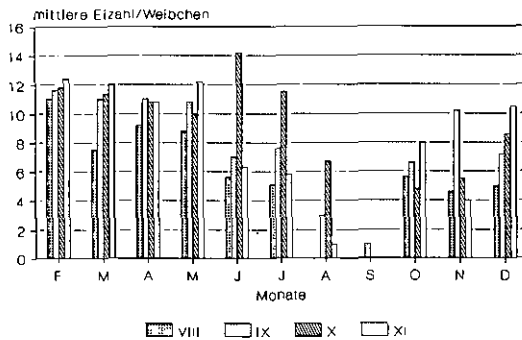


Abb. 5: Mittlere Eizahlen bei adulten Weibchen der Stadien VIII bis XI *E. nanus* aus monatlichen Bodenproben von Februar bis Dezember 1980.

Fig. 5: Mean egg numbers in the ovaries of females in stages VIII to XI from monthly samples between February and December 1980.

tionen ablegen. Nach VOIGTLÄNDER (1987) erfolgte im Labor pro Weibchen und Jahr allerdings nur eine Eiablage in eine Eikammer, das größte Gelege bestand aus 17, das kleinste aus 7 Eiern.

Berechnung der Nachkommen pro Jahr:

Zur Berechnung der Nachkommen pro Jahr (Tabelle 6) wurden die durchschnittlichen Eizahlen für die Zeit kurz vor der Eiablage errechnet und mit der mittleren Besiedlungsdichte der Weibchen während dieser Zeit multipliziert. Die Addition der durchschnittlichen Eizahlen pro Stadium ergibt für *E. nanus* eine durchschnittliche Eiproduktion von 1585 Eiern pro m² und Jahr.

Tab. 6: Berechnung der Nachkommen von *E. nanus* pro m² und Jahr.
Calculation of the annual offspring of *E. nanus*.

Stadium	Juni/Juli 1980			April/Mai 1980	
	VIII	IX	X	XI	XII
(a) \emptyset Individuendichte	110,2	36,4	32,4	21,2	8,1
(b) \emptyset Eizahl pro ♀	5,3	7,3	12,8	11,5	9,5
(a) · (b)	584,1	265,7	414,7	243,8	77,0
Gesamtzahl pro m ² und Jahr					1585

Überlebenskurve von *E. nanus*:

Da bei einer zweijährigen Probenserie eine Altersgruppe nicht vom Ei bis zum Tod verfolgt werden kann, sind in der Überlebenskurve (Abb. 6) die Werte der im Herbst 1979 und Herbst 1980 nebeneinander vorkommenden Altersgruppen eingetragen. Der Verlauf der Überlebenskurve entspricht den für Diplopoden bekannten Formen (BLOWER & MILLER 1974): Die Mortalität ist im ersten Lebensjahr (Eier, Stadien II - IV) am höchsten. Danach ist der Ausfall zwar kontinuierlich, aber deutlich geringer. Nur wenige Individuen erreichen das 7. Lebensjahr.

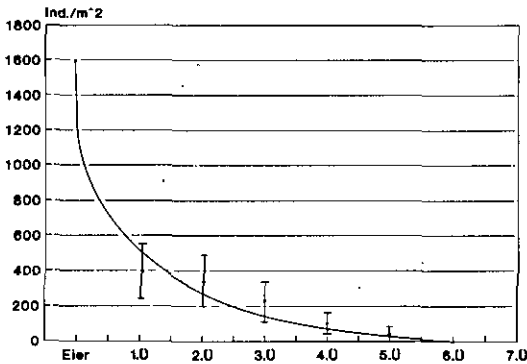


Abb. 6: Überlebenskurve von *E. nanus* aus dem Eichenmischwald bei Stams. Der Kurvenverlauf wurde nicht berechnet, sondern händisch eingetragen. Ü Überwinterung.

Fig. 6: Survivorship of *E. nanus* from a mixed oak wood near Stams. The first point represents the estimated egg-density per square metre, the others the densities of the overwintering populations in the successive years. For comparison see also Table 7.

3.3. Abundanz, Biomasse und Produktion:

Abundanz:

Die mittlere Abundanz von *E. nanus* im Boden des Eichenmischwaldes beträgt 859 Ind./m², im Vergleich zu quantitativen Untersuchungen an Diplopoden in anderen Laubwäldern Mitteleuropas eine extrem hohe Besiedlungsdichte. In beiden Untersuchungsjahren sind jeweils im Herbst und im Frühling schwache Maxima zu beobachten. Insgesamt ist die Fluktuation (max. Wert: 1376.2 im März 81, min. Wert 456.6 im Februar 80) relativ gering (Abb. 7). Die lange Lebensdauer und damit das Nebeneinander mehrerer Generationen sorgen während des ganzen Jahres für ein nahezu gleichbleibendes Populationsniveau.

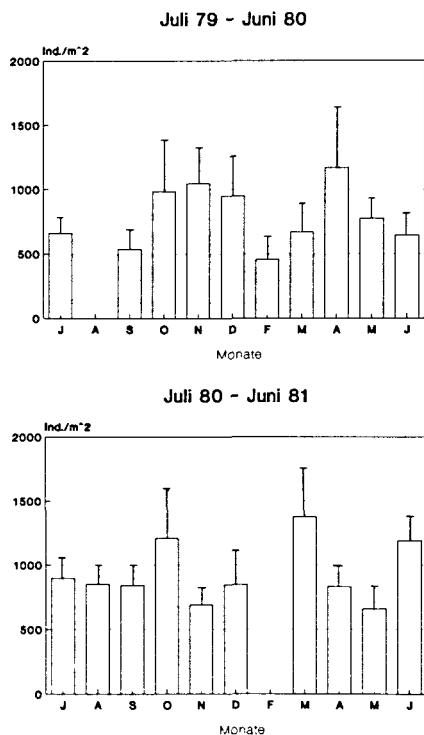


Abb. 7: Abundanzdynamik der *E. nanus*-Population (Ind./m² ± SE) aus dem Stamser Eichenwald im Verlauf von zwei Jahren (Juli 1979 - Juni 1981).

Fig. 7: Densities per square metre (with Standard Errors) of *E. nanus* in monthly samples from a mixed oak wood near Stams between July 1979 and June 1981.

Biomasse:

Die Dynamik der Biomasse der Gesamtpopulation (Abb. 8) ergibt sich aus der Multiplikation der Massenwerte der einzelnen Stadien (Tabelle 1) mit den entsprechenden Abundanzwerten (Tabelle 2). Die durchschnittliche Biomasse der *E. nanus*-Population im Stamser Eichenwald beträgt 2363 mg/m².

Produktion:

Für die Berechnung der Biomasse der acht überwinterten Altersgruppen wurden die entsprechenden Individuenzahlen und Biomassenwerte von Oktober 1979 und Oktober 1980 gemittelt und in Tabelle 7 aufgelistet. Aus den Anteilen der einzelnen Altersgruppen summiert sich eine überwinterte Gesamtbiomasse von 2899 mg/m².

Die Produktion der Altersgruppen und die jährliche Gesamtproduktion (1518 mg/m²) wurde nach der Methode von BLOWER (1974) errechnet (Tabelle 8). Als Maß für die jährliche Produktionsleistung dient das Verhältnis von Produktion zu Biomasse. Im vorliegenden Fall ist dies 0.52. Dieser verhältnismäßig niedrige P/B-Wert erklärt sich aus der für einen Diplopoden der Tallage relativ langen Entwicklungszeit und Lebensdauer sowie dem geringen individuellen Massenzuwachs.

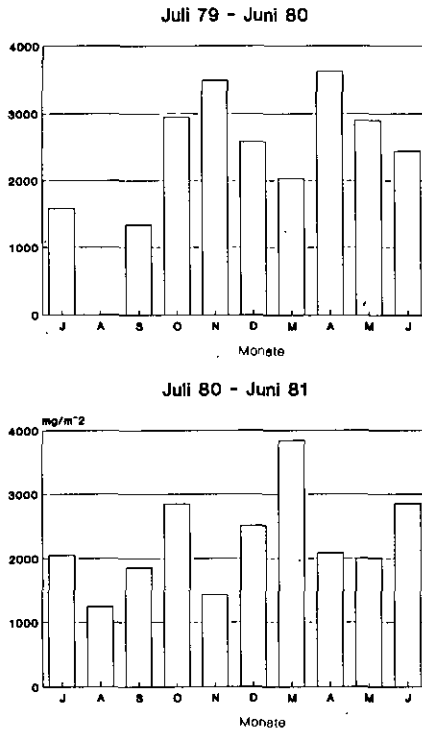


Abb. 8: Biomassendynamik der *E. nanus*-Population (mg/m^2) aus dem Stamser Eichenwald im Verlauf von zwei Jahren (Juli 1979 - Juni 1981).

Fig. 8: Estimated biomass per square metre of *E. nanus* in monthly samples from a mixed oak wood near Stams between July 1979 and June 1981.

Tab. 7: Individuenzahlen und Biomasse der überwinternden Altersgruppen von *E. nanus* aus dem Laubmischwald bei Stams. Mittelwerte der Termine Okt. 79, Okt. 80.

Densities and biomass per square metre of overwintering populations of the age groups of *E. nanus* from a mixed oak wood near Stams (Tyrol). Mean values calculated from Oct. 1979 and Oct. 1980.

Altersgruppe	Ind. m^{-2}	mg m^{-2}	Altersgruppe	Ind. m^{-2}	mg m^{-2}
1. II III IV	408,9	253,71	5. X XI	30,1	220,60
2. V VI VII	337,9	721,15	6. XI XII	8,5	78,03
3. VIII IX	218,3	1040,04	7. XII XIII	2,9	32,80
4. IX X	89,5	548,38	8. XIII XIV	0,4	4,05
Total				1096,5	2898,76

Für *Ophiulus pilosus* nennt BLOWER (1974) ein P/B-Verhältnis von 1.77 bei einer 2-jährigen Entwicklungszeit und einem Adultgewicht von 50 mg, *Leptoiulus saltuvagus* erreicht ein ähnliches Adultgewicht und zeigt bei 2000 m einen 5-jährigen Entwicklungszyklus bei einem P/B-Wert von 0.73 (MEYER 1985).

Tab. 8: Jährliche Produktion von *E. nanus* aus dem Stamser Eichenwald. Mittelwerte aus Oktober 1979 und Oktober 1980.Seasonal production of *E. nanus* in a mixed oak wood near Stams. Mean values from October 1979 and October 1980.

Altersgruppe	mittlere Masse [mg] pro Altersgruppe	Überlebende	Tote	Produktion [mg/m ²]
	w	lx	dx	w · dx
II III IV	0,62	408,9	71,0	44,0
V VI VII	2,13	337,9	119,6	254,7
VIII IX	4,76	218,3	128,8	613,1
IX X	6,13	89,5	59,4	364,1
X XI	7,33	30,1	21,6	158,3
XI XII	9,18	8,5	5,6	51,4
XII XIII	11,31	2,9	2,9	32,8
Total				1518,4

P/B = 0,52

Vertikalverteilung:

Bei der Probenentnahme wurden drei vertikale Abschnitte von je 7 cm Mächtigkeit unterschieden: Die oberste Schicht umfaßt die lockere, unzersetzte Laubstreu, die mittlere die fermentierte verfestigte Streu und den obersten Teil der Humusauflage und die unterste Schicht mullartigen Moder und humosen, steinigen Sand. Der Darstellung in Abb. 9 liegen alle Streu- und Bodenproben aus den beiden Jahren zugrunde. Demnach ist der bevorzugte Lebensraum von *E. nanus* die Zone mit fermentierter, verfestigter Streu und mullartigem Moder. Hier halten sich durchschnittlich 65 % aller Individuen auf. Die auffälligsten Abweichungen von dieser mittleren Verteilung sind in den Wintermonaten (November - März) zu beobachten: Zu dieser Zeit verschwinden

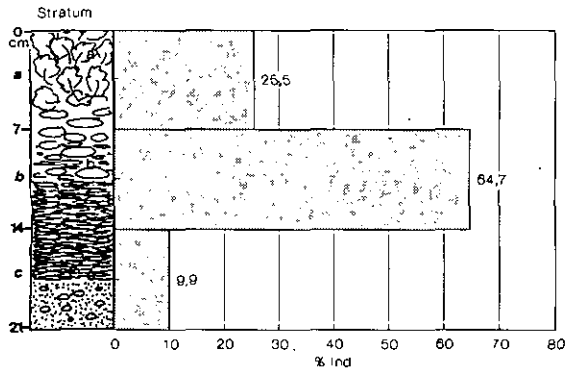


Abb. 9: Durchschnittliche prozentuelle Verteilung von *E. nanus* auf drei vertikale Straten im Eichenmischwald bei Stams (Mittelwerte der monatlichen Probenentnahmen über zwei Jahre vom Juli 1979 bis Juni 1981). a 0 - 7 cm, lockere, unzersetzte Laubstreu; b 8 - 14 cm, fermentierte, verfestigte Streu und darunter mullartiger Moder. c 15 - 21 cm, mullartiger Moder, vermischt mit humosem, steinigem Sand.

Fig. 9: Mean vertical distribution of *E. nanus* in samples from a mixed oak wood near Stams. Stratum (a) represents the fresh or slightly decomposed litter, (b) the highly decomposed litter and mull-like moder partly, (c) mull-like moder mixed with sand and gravel.

die Tiere fast vollständig aus der Streu. Im Frühjahr (April, Mai) wandern die Tiere offensichtlich wieder verstärkt nach oben (Anteil in der Streu: 43 - 50 %). Die noch unbelaubten Bäume erlauben eine rasche oberflächliche Erwärmung des noch feuchten überwinternten Fallaubes und lockt die Tiere nach oben. Erst mit dem Auftreten der neuen Generation im Juni verschiebt sich der Hauptanteil der Population wieder nach Stratum b. Die Eigelege werden von den Weibchen offensichtlich in die von kurzzeitigen Feuchte- und Temperaturschwankungen weniger beeinflusste tiefer gelegene Streu- und Humusschicht deponiert.

4. Diskussion:

Aufgrund des massiven Auftretens von *E. nanus* im Eichenmischwald bei Stams und dem Individuenreichtum in *Alno-Fraxineten* (PEDROLI-CHRISTEN 1981) ist dieser Diplopode als Charaktertier von feuchten Laubwäldern oder sogar Weichholzlauen zu bezeichnen. *E. nanus* präferiert, wie auch Untersuchungen von BOLLER (1986) zeigen, immer die tiefergelegene Streulage. Die relativ hohe Populationsdichte von *E. nanus* in einem Halbtrockenrasen-Gebüsch-Komplex in der Oberlausitz (ehemalige DDR, VOIGTLÄNDER (1987) überrascht. Nach Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Diplopoden (MEYER und EISENBEIS 1985) gehört *E. nanus* innerhalb der Iuliden zu den hygrophilen Arten mit dem geringsten tolerierbaren Wasserverlust. Für die Habitatwahl dieses kleinen Iuliden scheint aber auch das Angebot an leicht zersetzbarer Streu mitentscheidend zu sein. Entsprechend dem Hauptaufenthaltort der Tiere (untere Streulage und Humus) scheint die bevorzugte Nahrung bereits fermentierte Streu und amorpher Humus zu sein. Dies bestätigen Untersuchungen des Darminhalts von *E. nanus* (VOGL 1988).

Bezüglich Phänologie und Lebenszyklus besteht weitgehende Übereinstimmung zwischen den Populationen aus der Oberlausitz und Stams. Die Abundanzwerte in Stams sind allerdings dreimal größer (Stams 859 Ind/m², Oberlausitz 273). Diese Unterschiede sind zum Teil auch methodisch bedingt: Die Bodenproben aus Stams wurden mit einer Kempson-Apparatur ausgetrieben, in der Oberlausitz wurde handsortiert. Diplopoden sind im untersuchten Eichenmischwald mit ca 4000 mg Lebendmasse/m² vertreten. Drei Viertel davon (2800 mg) stellt der kleine *E. nanus*. Das Verhältnis von Produktion zu Biomasse (0.52) ist, bedingt durch die geringe Wachstumsrate und lange Lebensdauer, jedoch sehr gering. *Leptoiulus saltuvagus* erreicht an der Waldgrenze bei Obergurgl bei einer 5-jährigen Entwicklungszeit ein P/B-Verhältnis von 0.71 (MEYER 1985). Nach vergleichbaren Angaben von BLOWER & MILLER (1974) ist das P/B-Verhältnis von *Ophiulus pilosus* in einem Laubwald in England dreimal größer (1.77). Sowohl *Trichoniscus pusillus* BRANDT wie die großen Iuliden (*Leptoiulus saltuvagus*, *Ophiulus pilosus*) und die wichtigsten saprotrophen Diptera-Larven (z.B. Tipulidae, Psychodidae, Fanniinae) leben zum Großteil in der obersten Streulage (MEYER et al. 1984, RAUCH 1988). Ökologisch scheint *E. nanus* durch seine deutliche Präferenz für die untere Streu- bzw. obere Mullhumuslage von anderen Saprotrophen in diesem Laubwaldboden daher deutlich isoliert.

Literatur:

- BLOWER, J.G. (1974): Food consumption and growth in a laboratory population of *Ophiulus pilosus* (NEWPORT). — Symp. Zool. Soc. London 32: 527 - 561.
 — (1979): The millipede fauna of two British limestone woods. — In: Camatini, M. (ed.), Myriapod biology, Acad. Press London, 203 - 214.
 BLOWER, J.G. & P.F. MILLER (1974): The live-cycle and ecology of *Ophiulus pilosus* (Newport) in Britain. — Symp. Zool. Soc. London 32: 503 - 525.
 BOLLER, F. (1986): Diplopoden als Streuzersetzer in einem Lärchenwald. — Nationalpark Berchtesgaden Forschungsber. 9: 1 - 88.
 DAVID, J.F. (1992): Some questions about the evolution of live-history traits in Diplopoda. — Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck Suppl. 10: 143 - 152.

- KUBRAKIEWICZ, J. (1987): The ovary structure in two species of millipedes *Julus scandinavicus* and *Orthomorpha gracilis* (Myriapoda, Diplopoda). — Zool. Pol. **34**: 251 - 258, Pl. 1 - 2.
- (1991): Ultrastructural investigation of the ovary structure of *Ophiulus pilosus* (Myriapoda, Diplopoda). — Zoomorphology **110**: 133 - 138.
- KURNIK, I. & K. THALER (1985): Weitere Diplopoden-Fallenfänge in Nordtirol (Österreich) (Myriapoda: Diplopoda). — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **72**: 45 - 154.
- LOKSA, I. (1979): Quantitative Untersuchungen über die Makrofauna der Laubstreu in Zerreichen- und Hainsimsen-Eichen-Beständen des Bükk-Gebirges. — Opusc. Zool. Budapest **16**: 87 - 95.
- MEYER, E. (1980): Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpiner Hochgebirges (Obergurgl, Tirol). 4. Aktivitätsdichte, Abundanz und Biomasse der Makrofauna. — Veröff. Univ. Innsbruck **125**, Alpin-Biol. Stud **13**: 1 - 53.
- (1985): Distribution, activity, live-history and standing crop of Julidae (Diplopoda, Myriapoda) in the Central High Alps (Tyrol, Austria). — Hol. Ecol. **8**: 141 - 150.
- (1990): Altitude-related changes of life histories of Chordeumatida in the Central Alps (Tyrol, Austria). — Proc. 7th Int. Congr. Myriapodology, A. Minelli (ed.): 311 - 322, Brill Leiden.
- MEYER, E. and G. EISENBEIS (1985): Water relations in millipedes from some alpine habitat types (Central Alps, Tyrol) (Diplopoda). — Bijdr. Dierk. **55**: 31 - 142.
- MEYER, E., I. SCHWARZENBERGER, G. STARK & G. WECHSELBERGER (1984): Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Österreich). — Pedobiologia. **27**: 115 - 132.
- MEYER, E., H. WÄGER & K. THALER (1985): Struktur und jahreszeitliche Dynamik von *Neobisium*-Populationen in zwei Höhenstufen in Nordtirol (Österreich) (Arachnida: Pseudoscorpiones). — Rev. Ecol. Biol. Sol **22**: 221 - 232.
- NADARAJALINGAM, K. and T. SUBRAMONIAM (1984): Oogenesis in a millipede *Spirostreptus asthenes* (POCOCK) (Myriapoda, Diplopoda). — Zool. Anz. **212**: 229 - 239.
- PEDROLI-CHRISTEN, A. (1981): Étude des peuplements de Diplopodes dans six associations forestières du Jura et du plateau Suisse (Region Neuchateloise). — Bull. Soc. Neuchatel. Sci. Nat. **104**: 89 - 106.
- RAUCH, K. (1988): Struktur und jahreszeitliche Dynamik von Diptera-Larven im Eichenmischwald bei Stams (Tirol). — Diplomarbeit Univ. Innsbruck 73 S.
- SCHMÖLZER, K. (1962): Die Kleintierwelt der Nunatakker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung. Ein Beitrag zum Problem der Prä- und Interglazialrelikte auf alpinen Nunatakkern. — Mitt. Zool. Mus. Berl. **38**: 171 - 400.
- SCHWENDINGER, P., E. MEYER & K. THALER (1987): Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenspinnen eines inneralpinen Eichenmischwaldes (Nordtirol, Österreich). — Ber. nat.-med. Verein Innsbruck **74**: 147 - 158.
- VOGL, I. (1988): Zur Ernährungsbiologie von Diplopoda. — Diplomarbeit, Univ. Innsbruck: 71 S.
- VOIGTLÄNDER, K. (1987): Untersuchungen zur Bionomie von *Enantiulus nanus* (LATZEL, 1984) und *Allajulus occultus* C.L. KOCH, 1847 (Diplopoda, Julidae). — Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz **60** (10): 1 - 116.