

Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz	N. F. 14	4	895-913	1989	Freiburg im Breisgau 30. November 1989
--	----------	---	---------	------	---

Wiederbesiedlung und frühe Sukzession von flurbereinigtem Reb Gelände im Kaiserstuhl am Beispiel der Spinnen (Araneae), der Asseln (Isopoda) und Tausendfüßler (Diplopoda)*

von

ANGELIKA KOBEL-LAMPARSKI, Freiburg i. Br.**

Zusammenfassung: Die Flurbereinigungen im Reb Gelände des Kaiserstuhls führten zu einer völligen Umgestaltung der Landschaft. Das feingegliederte Muster des alten Reb Geländes wich hektargroßen Rebflächen und riesigen Böschungen. Die damit verbundenen gewaltigen Erdbewegungen hinterließen einen von Tieren weitgehend leeren Raum. Die anschließende Wiederbesiedlung und Sukzession wurde anhand der Spinnen, Asseln und Tausendfüßler dargestellt. Bei den Spinnen fand während der frühen Sukzession ein Artenwechsel statt, bei den Detritophagen ein Positionswechsel in der Dominanzstruktur und bei einer Art, der Assel *Armadillidium vulgare*, konnte ein Wechsel in der Fortpflanzungsstrategie gefunden werden. Bei allen Tiergruppen zeigten sich gesetzmäßige Entwicklungen im Laufe der Sukzession. Die Vielfalt, gemessen an der Diversität, nimmt nicht gleichmäßig zu. Hohe Diversitätswerte können schon direkt in der Einwanderungsphase oder in einer Ablösephase auftreten. Weiterhin konnte gezeigt werden, daß die Wirkung einer Impfung von den Unterschieden in den ökologischen Bedingungen zwischen der Impfung und dem zu besiedelnden Gebiet abhängt.

Einleitung

Der Begriff Sukzession ist sehr weit gefaßt. Seine Spannweite reicht von der mitteleuropäischen Grundsukzession bis zur Synusien Sukzession, also von säkularen Veränderungen von Ökosystemen – der Abfolge von Waldtypen nach der Eiszeit – bis zum Wechsel der Tiergemeinschaften beim Abbau eines Baumstumpfes (SCHAEFER & TISCHLER 1983, SCHWERDTFEGGER 1975). Enger gefaßt wird der Begriff von ODUM (1969), der von der ökologischen Sukzession als Ökosystementwicklung spricht. Sie ist nach ihm ein wohlgeordneter Entwicklungsprozeß der Flora und Fauna, ist logisch gerichtet und daher voraussagbar. Sie resultiert aus den

* Gefördert durch das Ministerium für Landwirtschaft, Umwelt und Forsten Baden-Württemberg und durch Mittel aus dem Prof. Friedr. Kiefer-Fonds des BLNN.

** Anschrift der Verfasserin: Dr. A. KOBEL-LAMPARSKI, Institut für Biologie I (Zoologie) der Universität Freiburg, Albertstr. 21a, D-7800 Freiburg.

Veränderungen der physikalischen Umwelt durch die Gemeinschaft selbst und kulminiert in einem stabilisierten Ökosystem mit maximaler Biomasse und symbiontischen Funktionen zwischen den Organismen.

Solche Ökosystementwicklungen findet man an Seeufern, in Küstengebieten oder nach Waldbränden. Grundlegende Sukzessionsuntersuchungen erfolgten an neuentstandenen Vulkaninseln, so am Krakatau in der Sundastraße (CLEMENTS 1928) oder an Surtsey bei Island (ANDERSON et al. 1973). Auch menschliche Eingriffe in die Landschaft sind häufig die Ursache von Sukzessionen, wobei die Eingriffe nicht immer so gravierend sein müssen wie am Kaiserstuhl.

Zur Untersuchung

Seit vielen Jahrhunderten ist der Kaiserstuhl, ein 90 km² großer Mittelgebirgsstock in der Oberrheinebene, Kulturland. Vorherrschend ist der Weinbau, der bis 1965 auf kleinflächigen Terrassen, die oft nur einige Rebzeilen enthielten, betrieben wurde. Zwischen den schmalen Terrassen lagen steile, wenige Meter hohe Böschungen. Die Anlage solcher Terrassen war möglich, da der Kaiserstuhl während des Pleistozäns mit einer dicken Lössdecke überzogen wurde. Diese ist leicht zu bearbeiten und besitzt dank ihrer Feinstruktur eine hohe Standfestigkeit. Seit Beginn der sechziger Jahre werden im Rebgelende großangelegte Flurbereinigungsmaßnahmen durchgeführt, die eine Neustrukturierung des Rebgeleudes zur Folge hatten. Diese Maßnahmen erfaßten von 1968 bis 1978 1.700 ha Rebland. Bei den Umlegungsver-

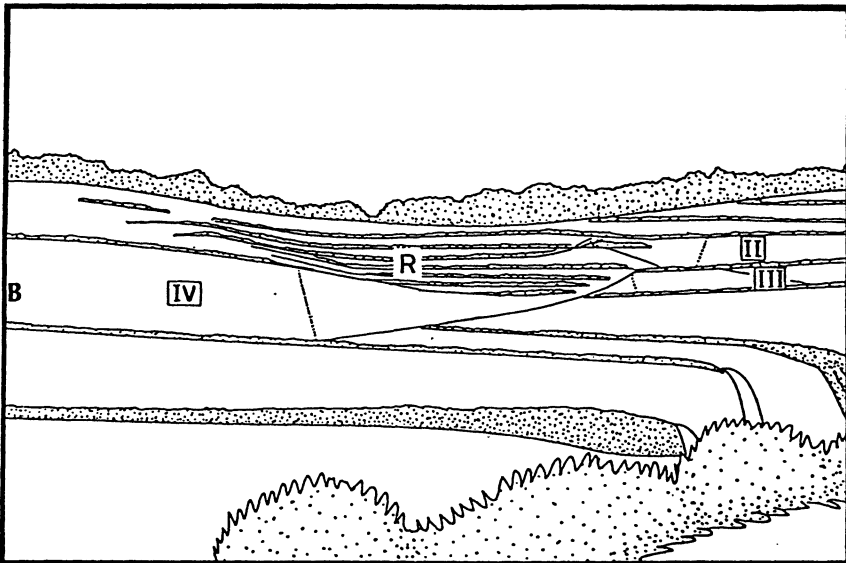


Abb. 1: Ansicht des Untersuchungsgebietes

R: altes Rebgelende

B: 1973 fertiggestellte Umlegungsboschung

II, III, IV: 1978 fertiggestellte Umlegungsboeschungen

(gepunktete Flächen = Rebflächen, weiße Flächen = Böschungen).

fahren entstanden zum einen riesige Flächen für den Weinbau, zum anderen große Böschungen von 8–30 m Höhe bei 45° Neigung und einer Länge von mehreren hundert Metern. Diese Großböschungen wurden nach ihrer Fertigstellung zur Begrünung und zur Vorbeugung vor Erosionsschäden mit einer Saatgutmischung angespritzt und danach nicht weiter bearbeitet und sind somit Brachland in einer intensiv bewirtschafteten Kulturlandschaft.

Da Tiere ein Umlegungsverfahren mit seinem gewaltigen Maschineneinsatz nicht überleben können, sind die Großböschungen nach der Flurbereinigung ein von Tieren weitgehend freier Raum. Diese Ausgangssituation ist der Beginn eines großangelegten Naturexperimentes, der Beginn einer Sukzession. Somit stellen die Böschungen einen Modellfall für die Beobachtung von Wiederbesiedlungs- und Sukzessionsabläufen dar.

Diese Besiedlung und die Entwicklung einer Biozönose wurde über einen Zeitraum von 5 1/2 Jahren (Juli 1979–1984) verfolgt. Begonnen haben die Untersuchungen in der ersten Vegetationsperiode nach der Umlegung. Es wurden verschiedene Großböschungen mit ihren Kontaktbereichen verglichen (Abb. 1).

Das Untersuchungsgebiet liegt in ungefähr 300 m Höhe ü.d.M. in einem nach Süden exponierten Talschluß nördlich von Oberbergen in den Gewannen Baßgeige und Badenbergr. Im Umlegungsverfahren Baßgeige entstanden 1978 die Böschungen II, III und IV. Die Böschungen II und III besitzen direkten Kontakt zu altem Reb Gelände (hier als R bezeichnet). Böschung IV grenzt dagegen an das 1973 fertiggestellte Umlegungsgebiet Badenbergr, und zwar geht die 1978 entstandene Böschung IV unmittelbar in eine 1973 entstandene Böschung, hier B genannt, über.

Im folgenden werden Untersuchungsergebnisse dargestellt, die mit Bodenfallen¹⁾ gewonnen wurden. Diese Methode hat sich für die Untersuchung von Wiederbesiedlung und Sukzession als geeignetes Verfahren erwiesen. Der Einfluß auf die Struktur des Untersuchungsgebietes bleibt minimal, so daß der Ablauf der Sukzession selbst nicht gestört wird.

Besiedlung und frühe Sukzession bei Spinnen

Voraussetzung für jedes tierische Leben ist die Primärproduktion. Sie startet auf den neugeschaffenen Böschungen nur sehr langsam, teils aus Diasporen der Samenbank, teils aus einer Anspritzmischung, die aber zum großen Teil auf den untersuchten neuen Böschungen nicht aufging. Der Bewuchs blieb in den ersten zwei Jahren dürrig und schütter. Die erste Nahrungskette war daher sehr einfach strukturiert. Sie baute auf Blaualgen auf. Dieses einseitige Angebot an Primärproduktion lieferte die Grundlage für die ersten Primärkonsumenten, Springschwänze (Collembola), die Neuland auch durch Winddriftung schnell erreichen. Auf den neuen Großböschungen trat praktisch nur eine Art, *Orchesella villosa*, auf. Das massenhafte Vorkommen und die rasche Regeneration der Nahrungsquelle erlaubte dieser Art eine enorme Populationsdichte, die mit einer hohen Nachkommenzahl in rascher Generationsfolge aufgebaut wurde.

¹⁾ Fallendurchmesser 15 cm, Fallenzahl 15/Böschung, Konservierungsflüssigkeit Äthylenglycol, monatliche Leerung, Fallenkonstruktion und Fallenanordnung s. KOBEL-LAMPARSKI 1987.

Auf den neuen Böschungen gab es zu Beginn also nur eine kurze zweigliedrige Nahrungskette, bestehend aus einem autotrophen und einem herbivoren Glied. Der Springschwanz stellte mit seinen unterschiedlich großen Altersstadien die Nahrungsgrundlage für die ersten Räuber, kleine Laufkäfer (Carabidae) und kleine Spinnen (Araneae) dar. Noch in der zweiten Vegetationsperiode nach der Umlegung waren 90 % aller gefangenen Tiere Springschwänze, Laufkäfer und Spinnen. Im folgenden soll die Entwicklung der Spinnengemeinschaft betrachtet werden.

Die erste Besiedlungsphase der Spinnen ist durch typische Pionierarten gekennzeichnet. Darunter versteht man Arten, die auch von weitentfernten Biotopen neuentstandene Flächen rasch besiedeln können. Unter natürlichen Bedingungen sind das z. B. Erdrutsche, Küstenbereiche an der Nordsee oder durch Flußverlagerungen entstandene Gebiete. Diese Spinnen zählen zu den typischen Pionieren in ganz Europa (DUNGER 1968, HEYDEMANN 1960, HUHTA 1971, LUZAK 1979), sind also keineswegs charakteristisch für altes Reb Gelände. Zu ihnen gehören vor allem solche Arten, die als Jungtiere und auch als Adulte an einem Fadenfloß verdriftet werden, zur Ausbreitung also das sogenannte „Ballooning“ nutzen. Überwiegend sind dies Zwergspinnen (Linyphiidae). (Auch auf Surtsey [ANDERSON et al. 1973] und Krakatau [BRISTOWE 1939] waren Zwergspinnen die Erstbesiedler.) Sie

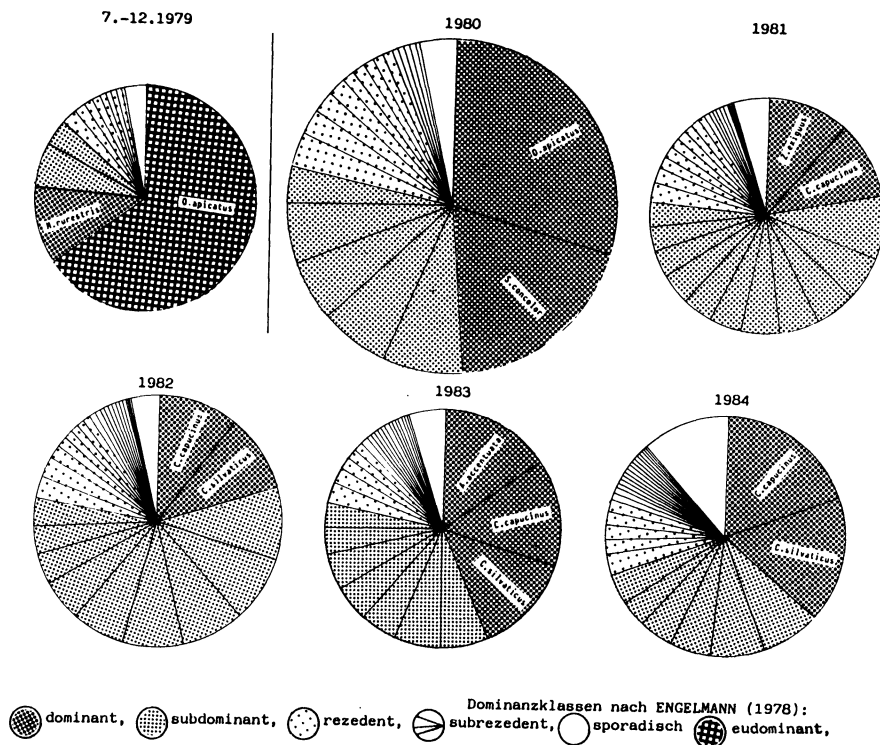


Abb. 2: Dominanzstruktur der Spinnengemeinschaft während der ersten fünf Jahre auf einer 1978 neuentstandenen Großböschung.

Der Kreisdurchmesser repräsentiert die Individuenzahl und die Segmente den Anteil der einzelnen Arten. Die unterschiedlichen Signaturen stehen für die verschiedenen Dominanzklassen nach ENGELMANN (1978).

machen keine Brutpflege, haben dafür mehrere Generationen pro Jahr und dadurch eine hohe Nachkommenzahl. So sind sie in der Lage, explosionsartig eine große Population aufzubauen, es sind also typische r-Strategen. Zwar nutzen sie kein ephemeres Substrat im eigentlichen Sinn, aber doch einen Lebensraum, der in dieser Form keinen langen Bestand hat.

Die Pioniergemeinschaft der Spinnen ist äußerst individuenreich aber artenarm. So ist auch die Räuberpopulation einseitig wie das Beuteangebot strukturiert (Abb. 2). Auf eine Art, die Zwergspinne *Oedothorax apicatus*, entfallen in der ersten Vegetationsperiode 70 % aller gefangenen Spinnen, die Art ist also eudominant. Von *Oedothorax apicatus* ist bekannt, daß er bei hohem Beuteangebot frei jagt und nur bei geringer Beutedichte Netze anlegt. Wie den Collembolen, denen sie nachjagen, genügt auch diesen Zwergspinnen die noch kaum strukturierte Böschungsoberfläche, sie finden in kleinsten Ritzen und Hohlräumen Schutz.

In Abb. 3 sind alle die Spinnenarten dargestellt, von denen während der Untersuchungszeit mindestens 50 Individuen auf einer Böschung gefangen wurden. Die absoluten Fangzahlen sind dementsprechend sehr unterschiedlich und direkte Vergleiche zwischen den Arten sind nur bei Berücksichtigung der Gesamtfangzahlen der betreffenden Arten möglich. Für jede einzelne Art ist die Abundanzentwicklung während der Untersuchungszeit aufgetragen, wobei das Jahr, in dem die maximale Fangzahl erreicht wurde, gleich 100 %, die anderen Jahre in Relation dazu gesetzt wurden. Anschließend wurden die Arten nach dem Jahr, in dem sie ihre maximale Fangzahl aufwiesen, angeordnet: Arten, die bereits zu Beginn ihr Maximum erreichten, stehen oben links, Arten, die 1984 ihr Maximum hatten, unten rechts. (Arten, von denen aufgrund ihrer Phänologie anzunehmen ist, daß sie schon im ersten Halbjahr 1979 mit hohen Populationsdichten auf den Böschungen lebten, sind für 1979 dementsprechend ergänzt: ----).

Es lassen sich drei Besiedlungsphasen ausscheiden. Die Pionierarten leben nur kurzfristig auf den neuen Böschungen. Bereits in der dritten Vegetationsperiode nach der Umlegung sind sie nahezu verschwunden. Während der Sukzession werden sie fast gleichzeitig von längerfristig auf den Böschungen lebenden Arten abgelöst. Am gravierendsten ist der Rückgang der eudominanten Art *Oedothorax apicatus*: von weit über 1.000 gehen die Fangzahlen auf 2-3 Individuen pro Jahr zurück.

In der zweiten Besiedlungsphase treffen viele größere Spinnen auf den neuen Böschungen ein. Es sind hauptsächlich Einwanderer, die das Neuland über die Bodenoberfläche erreichen und nicht durch Ballooning. Waren in der Pionierphase nur die Arten aus zwei Familien, den Linyphiiden und den Lycosiden häufig, so treten jetzt Arten aus den verschiedensten Familien auf. (Man erkennt dies in der Abb. 3 an den unterschiedlichen Signaturen.) Inzwischen ist das Beuteangebot auf den Böschungen vielseitiger geworden und mit ihm die Strategie des Beuteerwerbs. Zu Jägern treten tag- oder nachtaktive Lauerer und Hersteller verschiedenster Fanggewebe. Sicher gibt es noch Collembolen, wenn auch weniger. Von ihnen werden sich diejenigen Zwergspinnen ernähren, die mit zu den Erstbesiedlern gehören, aber nicht verschwanden, sondern als persistente Arten auf den Böschungen weiterleben (z. B. *Meioneta rurestris*). Inzwischen hat sich Detritus angesammelt und bildet die Lebensgrundlage z. B. für Asseln und Tausendfüßler. Ihre weichhäutigen Juvenilen stehen als Beute zur Verfügung. Größere Spinnen können kleinere überwältigen, so daß sich auch innerhalb der Gruppe der Spinnen eine Nahrungskette aufbaut. Dies alles sind Beispiele dafür, daß im Laufe der Sukzession die Biozönose aus Beutetieren und Räubern vielfältiger wird. Dementsprechend gibt es nun keine eudominante Art mehr sondern mehrere dominante Arten nebeneinander (Abb. 2).

- 900 -

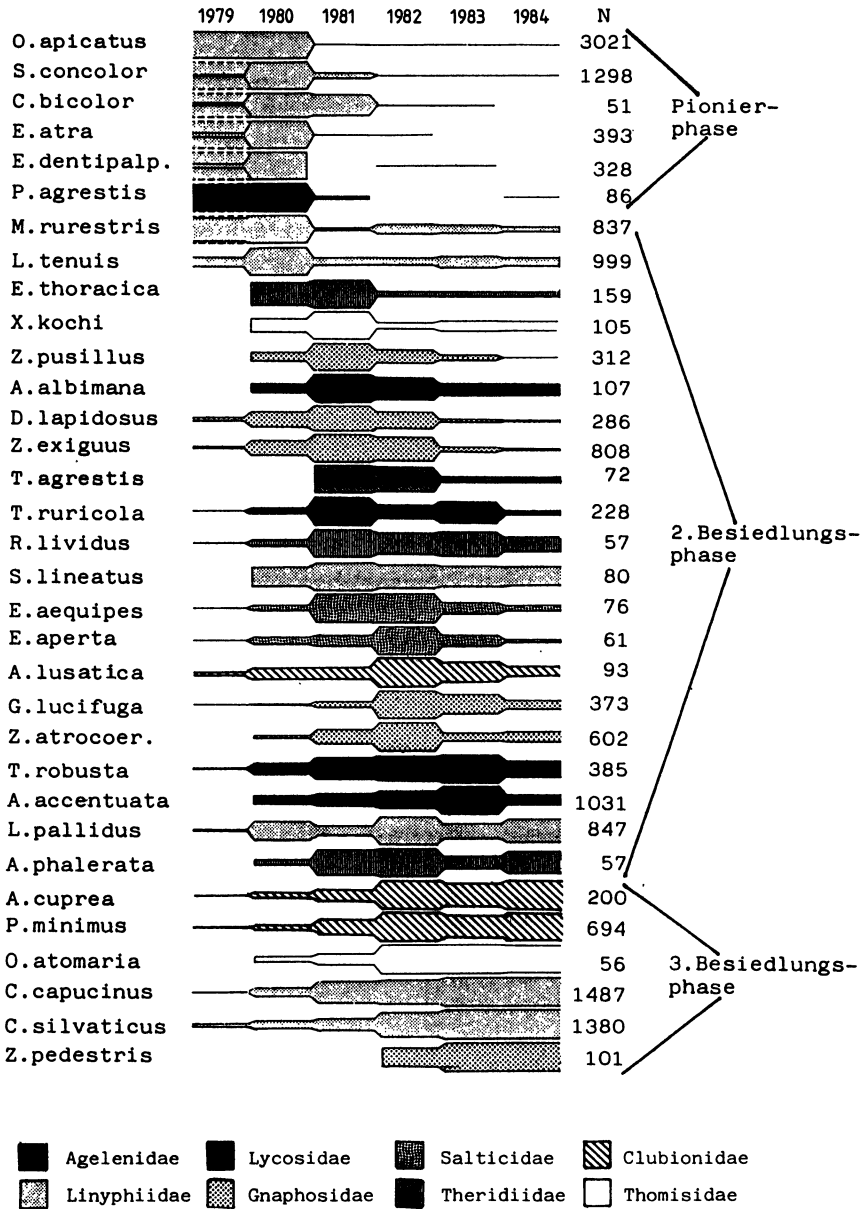


Abb. 3: Abundanzentwicklung der Spinnen von 1979–1984 auf einer 1978 neuentstandenen Großböschung.

Wie schon erwähnt, viele der Neuankömmlinge sind große Arten. Ihre Ontogenie verläuft langsamer, und sie besitzen nur eine Fortpflanzungszeit pro Jahr. Viele von ihnen betreiben Brutpflege. So tragen z. B. die Wolfspinnen (Lycosidae) dieser Phase (*Alopecosa*- und *Trochosa*-Arten) ihren Kokon nicht an die Spinnwarzen geheftet mit sich herum, wie es die Wolfspinne der Anfangsphase (*Pardosa agrestis*) tat, sondern die Weibchen bauen eine Höhle, in der sie ihren Eikokon bewachen.

Im Verlauf der Sukzession beobachtet man bei den Spinnen die Ablösung einer gut abgrenzbaren Gruppe durch eine andere, einen Artenwechsel. Dieser Ablauf geht konform mit dem biozönotischen Grundprinzip von THIENEMANN (1920). Zu Anfang herrschten auf den neuen Böschungen einseitige Lebensbedingungen, dies führte zu einer artenarmen, aber individuenreichen Biozönose. Die zweite Besiedlungswelle traf auf inzwischen vielseitiger gewordene Lebensbedingungen. Eine höhere Artendichte bei geringerer Individuendichte war die Folge.

Eine dritte Besiedlungsphase begann mit der Ausbildung von dichter Vegetation. Diese Besiedlungsphase wird erstaunlicherweise wieder von Kleinspinnen geprägt, Linyphiiden, wie in der Anfangsphase. Es sind jedoch Arten, die im alten Reb Gelände oder auf Halbtrockenrasen (HEUBLEIN 1983) dominant sind. Daß es keine Pionierarten sind, zeigt sich auch daran, daß sie nur eine Fortpflanzungszeit pro Jahr haben, sich also eher wie K-Strategen verhalten. Sie ließen sich in geringer Dichte schon früh auf den Böschungen nachweisen. Erst jetzt erlauben ihnen die geänderten Bedingungen den Aufbau großer Populationsdichten. Man kann davon ausgehen, daß die Besiedlungsphasen zunehmend länger andauern. Sicher ist die dritte Phase noch nicht abgeschlossen.

Besiedlung und frühe Sukzession bei Asseln und Tausendfüßlern

Nach einem ganz anderen Muster erfolgt die Besiedlung und frühe Sukzession bei Asseln und Tausendfüßlern. Mit diesen Tieren werden zwei taxonomisch sehr entfernt stehende Gruppen zusammengefaßt. Ihre Funktion in der Biozönose als epigäische Detritophage ist aber vergleichbar (GEOFFROY et al. 1987).

Nur die Pionierphase der Spinnen basierte auf der einfachen Nahrungskette Algen → Collembolen. In den darauffolgenden Phasen wurden schon gewisse Ansprüche an die Struktur des Lebensraums gestellt. Lebensraum und Nahrungsgrundlage von Asseln und Tausendfüßlern ist die Streu. Diese muß erst entstehen, sich ansammeln und vor der Aufnahme durch die Detritophagen von Mikroorganismen vorzersetzt werden. Für deren Aktivität wiederum müssen gewisse Mindestansprüche an Feuchtigkeit und Temperatur erfüllt sein. Dies bedeutet aber, daß die Bereitstellung der Nahrung erst langsam im Laufe der Zeit erfolgt. Allein dadurch kann die Besiedlung und Sukzession nur langsam anlaufen. Bei diesen Tiergruppen kann es also keinen Spezialisten geben, der die neuentstehenden Böschungen während der Pionierphase rasch und erfolgreich besiedelt. Auch die individuelle Entwicklungsgeschwindigkeit – manche Arten benötigen bis zur Reife mehrere Jahre – erschwert eine rasche Besiedlung freier Lebensräume. Zudem erfolgt die Einwanderung über die Bodenoberfläche, ist dementsprechend langsam und von einem direkten Kontakt zu einer Impfzelle abhängig. Asseln und Tausendfüßler müssen aus dem Artenreservoir der näheren Umgebung stammen.

Die Zuwanderung der Asseln und Tausendfüßler auf die neuenstandenen Böschungen stellte kein Problem dar. Bereits in der zweiten Vegetationsperiode nach der Umlegung hatten fast alle Arten des alten Rebgeländes die neuentstandenen Böschungen erreicht.

In Abb. 4 ist die Abundanzentwicklung der Diplopoden für die gleichalten Böschungen II und IV dargestellt. Bei den Spinnen wurden die höchsten Fangzahlen während der Pionierphase erreicht und sanken dann kontinuierlich ab. Bei den Tausendfüßlern sieht man in den ersten Jahren eine langsame Zunahme gefolgt von einem raschen Anstieg – das Maximum wird 1983 erreicht – danach fallen die Fangzahlen auf beiden Böschungen wieder ab. Die Individuen sind in der Anfangsphase relativ gleichmäßig auf die einzelnen Arten verteilt. Erst im Laufe der Zeit, auf Böschung IV bereits 1981, auf Böschung II erst 1983, schiebt sich eine Art, *Leptoiulus weberi* in den Vordergrund. Bei den hier nicht dargestellten Asseln ist die Situation entsprechend, nach 1981 entwickelt sich eine Art bis zur Eudominanz (KOBEL-LAMPARSKI 1987).

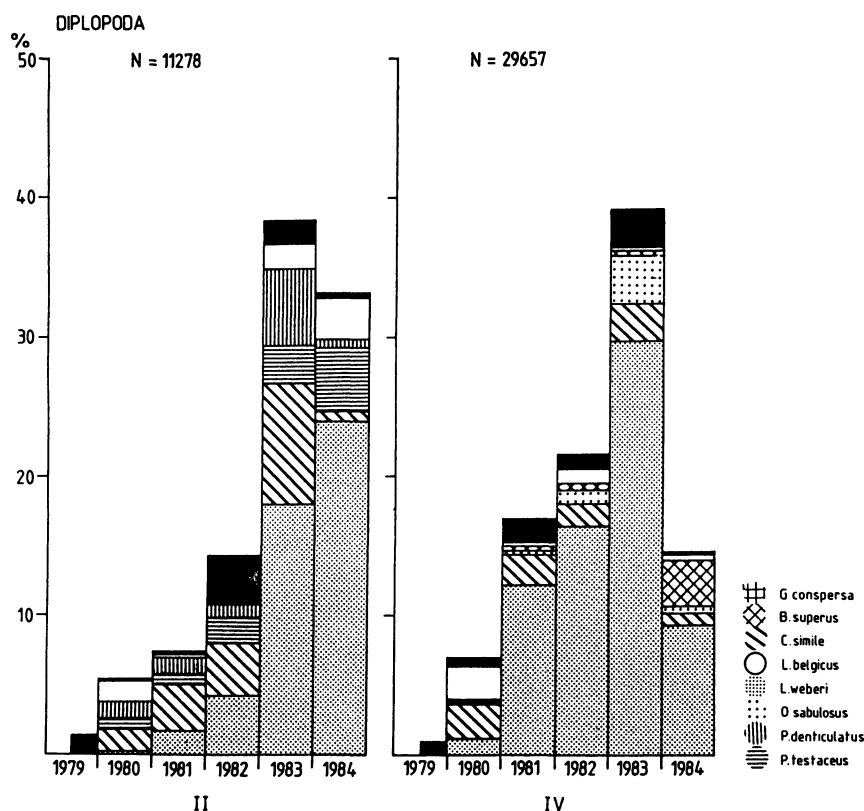


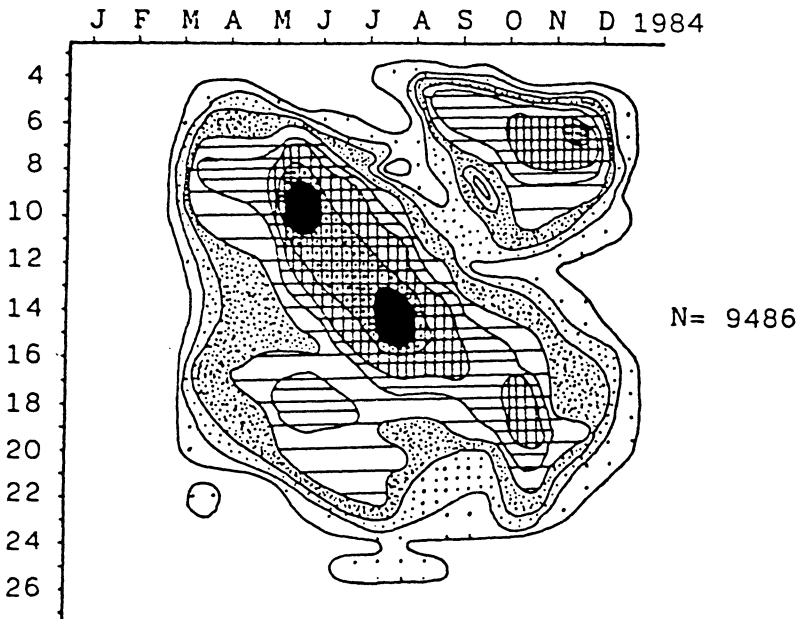
Abb. 4: Abundanzentwicklung der Tausendfüßler von 1979–1984 auf zwei 1978 neuentstandenen Böschungen.

Anders als bei den Spinnen gibt es bei den Asseln und Tausendfüßlern während der Untersuchungszeit keine Änderungen im Artenbestand. Sukzessionsvorgänge äußern sich in Verschiebungen in der Dominanzstruktur, d.h. es gibt bei den Detritophagen keinen Artenwechsel dafür aber einen Wechsel in der Dominanzposition.

Populationsdynamik der Assel *Armadillidium vulgare* während der frühen Sukzession

Betrachtet man das Sukzessionsgeschehen in einem feineren Raster, z. B. auf Art-niveau, so zeigt sich bei der Rollassel *Armadillidium vulgare* ein Wechsel in der Fortpflanzungsstrategie.

Die Weibchen der Asseln bilden für die Fortpflanzung einen Brutbeutel, das sogenannte Marsupium aus, ein Aquarium, in dem Eier und Embryonen geschützt getragen und mit einer Nährflüssigkeit versorgt werden. Solange die Weibchen ein Marsupium tragen, können sie sich nicht häuten und dementsprechend in dieser Zeit auch nicht wachsen. Je größer aber ein Weibchen ist, umso größer ist auch das Marsupium und die Eizahl (HEELEY 1941, PARIS & PITELKA 1968). Auch sind die Jungtiere beim Schlüpfen größer und damit ist ihr Startkapital größer, d.h. ihre Überlebenschance ist besser.



Kopfkapselbreite

Abb. 5: Populationsstruktur von *Armadillidium vulgare* auf einer sechs Jahre alten Großböschung.

Bereiche zunehmender Belegungsdichte wurden durch zunehmend dichtere Signaturen gekennzeichnet. Dichtezunahme: Punkte, Schraffuren, Karos, Schwarz.

Abgegrenzte Bereiche: 0 1-2 Individuen 0,2 % 0,5 % 1 % 2 % 4 % 8 % > 8 % (Kopfkapselbreite in Skalenteilen, 8 Skalenteile entsprechen 1 mm).

Da Asseln ihr ganzes Leben lang wachsen, können die Tiere durch Messung ihrer Kopfkapselbreite verschiedenen Größenklassen zugeordnet werden, die Altersgruppen entsprechen (STANDEN 1973, SUTTON 1970, 1972). Dadurch ist es möglich, die Altersstruktur einer im Laufe der Sukzession expandierenden Population zu entschlüsseln.

Abb. 5 zeigt als Beispiel die Populationsstruktur von *Armadillidium vulgare* auf einer sechs Jahre alten Umlegungsböschung. Dazu wurden die Fangzahlen in den einzelnen Monaten gegen die Kopfkapselbreite aufgetragen. Durch die Abgrenzung von Bereichen gleicher Fangdichte (Isolinien) lassen sich einzelne Generationen (Größenklassen) abtrennen und ihre Verteilung und ihr Wachstum im Jahresablauf verfolgen. Die Gesamtpopulation (= Männchen, Weibchen und Juvenile) kann in vier Größengruppen, die vier Generationen entsprechen, eingeteilt werden.

Im Laufe der Untersuchungszeit erfolgte bei *Armadillidium vulgare* ein rapider Populationsaufbau (Abb. 6). Obwohl auf den beiden gleichalten Böschungen II und IV völlig unterschiedliche Aktivitätsdichten festgestellt wurden (1983 wurden z. B. auf Böschung IV 29mal mehr Tiere gefangen), zeigen die Blockdiagramme für beide Böschungen ein nahezu identisches Bild. Nach einem zögernden Beginn in den ersten drei Jahren nach der Umlegung steigen die Fangzahlen steil an, um danach auf den Stand von 1982 zurückzufallen. Auf der noch länger untersuchten Böschung II wurde 1985 wieder ein leichter Anstieg festgestellt. Mit dieser Dynamik zeigt *Armadillidium vulgare* die typische Abundanzentwicklung einer persistenten Art während der Sukzession: ein zögernder Beginn, eine explosionsartige Auffüllungsphase mit „Überschießen“ und nachfolgender Fluktuation. Im Laufe dieser Fluktuationsphase wird sich *Armadillidium vulgare* an die am Standort mögliche Populationsgröße einpendeln.

Die erste Besiedlung der neuentstandenen Böschungen erfolgt bei *Armadillidium vulgare* durch große, also ältere Tiere, die in relativ geringer Anzahl aus den Impfpzellen einwandern. Ihre zahlreichen Nachkommen veranlassen den beginnenden Populationsanstieg. Der rapide Populationsaufbau in den folgenden drei Jahren wird dabei von kleinen, also jungen Weibchen getragen, die sich schon im Alter von einem Jahr fortpflanzen. Zwar können diese kleinen Tiere nur eine geringe Anzahl

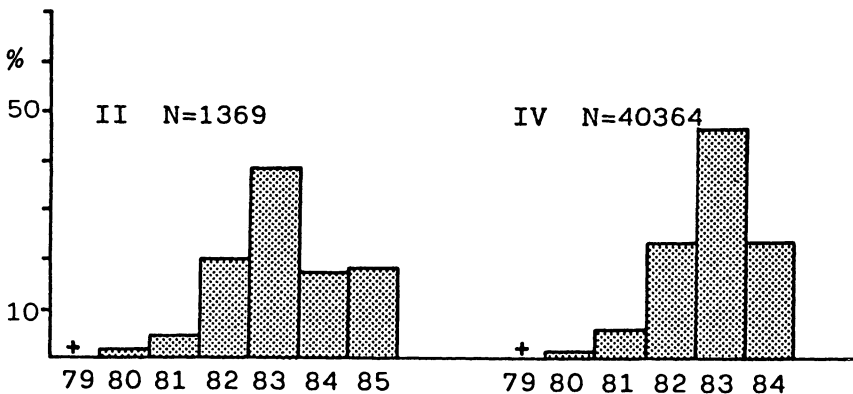


Abb. 6: Abundanzentwicklung von *Armadillidium vulgare* auf zwei 1978 neuentstandenen Großböschungen.

von Embryonen beherbergen, da sie aber in sehr großer Zahl vorkommen, ergibt sich daraus ein hoher Fortpflanzungserfolg. Später, d.h. bei fortgeschrittener Sukzession oder noch deutlicher im alten Rebgelände (welches als anthropogen bedingtes Endstadium der Sukzession betrachtet werden kann), beruht die Fortpflanzung vorwiegend auf größeren und damit älteren Weibchen. Im alten Rebgelände sind 79 % der trächtigen Weibchen große, mindestens zwei Jahre alte Tiere, im neuen Rebgelände sind es nur 26 %. Diese Zahlen werden noch dadurch gestützt, daß die Frischgeschlüpften auf altem Rebgelände größer sind (ältere Weibchen bekommen größere Junge) und daß die Relation Juvenile : Weibchen mit Marsupium im alten Rebgelände 13 : 1, im neuen Gelände 3 : 1 beträgt. Auch dies weist auf kleine Bruten, d.h. Bruten kleiner Weibchen hin.

Diese Ergebnisse stimmen mit Modellrechnungen von LAWLOR (1976) überein und deuten darauf hin, daß *Armadillidium vulgare* auf die Verhältnisse in ihrer Umwelt mit unterschiedlicher Fortpflanzungsstrategie reagieren kann: Bei ausgeglichenen, gemäßigten Bedingungen „verzichten“ die Weibchen im ersten Lebensjahr auf Fortpflanzungen und „setzen“ dafür auf Wachstum, um dann im zweiten Jahr, jetzt erheblich größer, mehr und besser versorgte und somit konkurrenzstärkere Jungtiere zu produzieren. Bei wechselhaften, eher ungünstigen Bedingungen gehen die Weibchen auf „Nummer sicher“, pflanzen sich früh fort, nehmen dafür aber in Kauf, daß sie kleine Bruten und weniger gut versorgte Tiere aus ihrem Marsupium entlassen und außerdem selbst in dieser Vegetationsperiode im Wachstum zurückbleiben. Im Laufe der Sukzession verhält sich *Armadillidium vulgare* während des Populationsaufbaus auf den neuentstandenen Böschungen also eher als r-Strategie, später – und vor allem im alten Rebgelände – als K-Strategie.

Gesetzmäßigkeiten der Sukzession

Bei allen Sukzessionsuntersuchungen im Freiland muß man sich die Frage stellen, ob nur die Entwicklung eines bestimmten Gebietes, also eine individuelle Entwicklung beschrieben wird, oder ob Gesetzmäßigkeiten der Sukzession gefunden wurden. In der vorliegenden Untersuchung zeigt der Vergleich der drei gleichalten Böschungen, inwieweit in den ersten sechs Jahren nach ihrer Entstehung ein gleichartiger Sukzessionsverlauf vorliegt.

Die Diversitätsdifferenz ist ein Ähnlichkeitsparameter (MAC ARTHUR 1962). Mit ihr läßt sich der Unterschied zwischen zwei Biozönosen bestimmen. Der Wertebe- reich reicht von 0 bis 0,693 (Logarithmus naturalis von 2). Die Diversitätsdifferenz ist 0, wenn die Biozönosen in ihrem Artenspektrum und den Abundanzen der einzelnen Arten übereinstimmen. Die höchste Diversitätsdifferenz ($\ln 2$) wird erreicht, wenn beide Biozönosen keine gemeinsamen Arten besitzen.

Mit Hilfe der Diversitätsdifferenz können zum einen die Veränderungen im Laufe der Zeit innerhalb einer Böschung aufgezeigt werden, es können aber auch die Böschungen untereinander verglichen werden.

Abb. 7 zeigt die Veränderungen innerhalb der drei gleichalten Böschungen am Beispiel der Spinnengemeinschaft. Dafür wurden jeweils die aufeinander folgenden Jahre miteinander verglichen. Es wurde z. B. die Ähnlichkeit der Spinnenzönose zwischen 1981 und 1982, zwischen 1982 und 1983 und so weiter bestimmt.

Auf allen drei Böschungen verläuft die Sukzession der Spinnen nach gleichem Muster: Die Entwicklung zwischen 1979 und 1980 war relativ gering. Der größte „Entwicklungsschritt“ erfolgte zwischen 1980 und 1981. In diesem Zeitabschnitt werden die Pionierarten durch andere Arten abgelöst. 1981/82 ändert sich wenig. Die Einwanderer der zweiten Besiedlungsphase stabilisieren sich. Danach führen individuelle Eigenschaften und Schicksale der Böschungen zu Unterschieden. Z. B. rutschten 1983 auf Grund von Starkregen Bereiche der Böschung III ab, dies führte – im Vergleich zu den anderen beiden Böschungen – zu einem Entwicklungsrückschlag, die gleichmäßige Entwicklung wurde gestoppt.

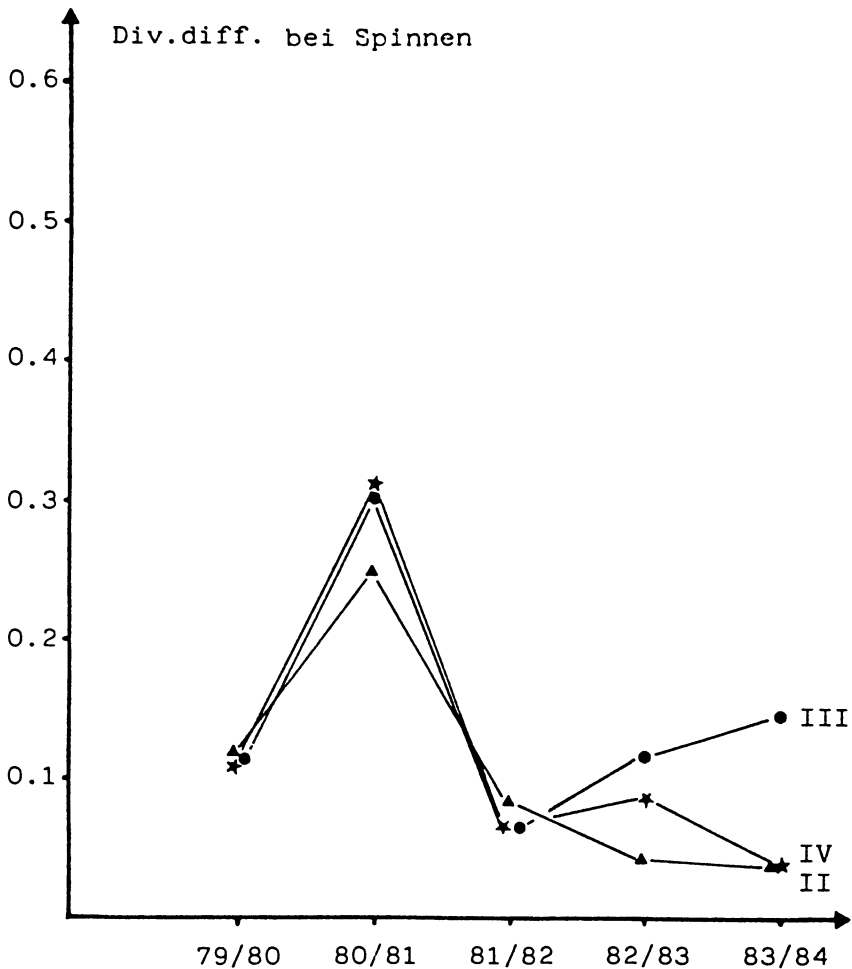


Abb. 7: Veränderung der Spinnengemeinschaft innerhalb einer Böschung beim paarweisen Vergleich aufeinanderfolgender Jahre für die drei gleichalten Böschungen II, III und IV.

- 907 -

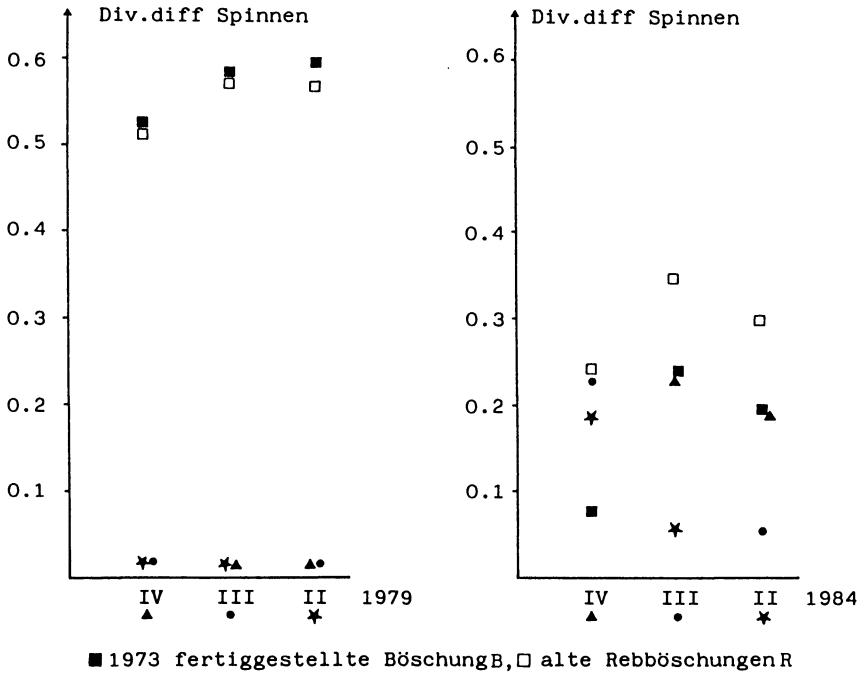


Abb. 8: Vergleich der Spinnengemeinschaften der drei 1978 entstandenen Böschungen untereinander, sowie mit der Spinnengemeinschaft alter Rebböschungen (R) und einer fünf Jahre älteren Umlegungsböschung (B).

In Abb. 8 werden die Böschungen untereinander verglichen. Dargestellt ist der Beginn 1979 und der vorläufige Endpunkt 1984.

1979 ist die Pioniergemeinschaft der Spinnen auf den neuen Böschungen nahezu identisch. Mit einer Diversitätsdifferenz von 0,03 sind die Unterschiede verschwindend gering. Eine Ähnlichkeit der Pioniergemeinschaft mit der Spinnengemeinschaft alter Rebböschungen (R) bzw. alter Umlegungsböschungen (B) ist dagegen kaum gegeben (Diversitätsdifferenz 0,5–0,6).

1984 sind sich die beiden an altes Reb Gelände angrenzenden Böschungen II und III immer noch relativ ähnlich. Böschung IV hat sich von ihnen wegentwickelt. Diese Böschung besitzt jetzt die höchste Ähnlichkeit mit der an sie angrenzenden fünf Jahre älteren Umlegungsböschung B. Diese Ähnlichkeit ist nun fast genauso groß wie zwischen den gleichalten Böschungen II und III. Bei allen Böschungen wird die Hinentwicklung in Richtung altes Reb Gelände deutlich, am stärksten bei Böschung IV. Die Diversitätsdifferenzen sind von Werten zwischen 0,5 und 0,6 auf Werte um 0,3 gefallen.

Der Vergleich der drei gleichalten Böschungen ergab folgende Gemeinsamkeiten im Sukzessionsablauf: Auf allen drei neu entstandenen Böschungen wird ein rasch aufgebautes Pionierstadium durchlaufen, charakterisiert durch entsprechende Pio-

nierarten. Es ist auf allen Böschungen nahezu identisch. Mit zunehmendem Alter zeigt sich eine beginnende Individualität der Böschungen. Da die Spinnen verstärkt einwandern (nicht mehr zufliegen), spielt jetzt der Kontakt zu angrenzendem Gelände, zu einer Impfzelle, eine wichtige Rolle. Trotzdem sind gleiche Entwicklungstendenzen sichtbar: Alle neuen Böschungen entwickeln sich auf altes Reb Gelände hin. D.h., es entstehen zwar eigenständige Lebensräume, deren Bedingungen aber denen der alten Rebböschungen ähnlicher werden. Ein völliges Angleichen an die alten Rebböschungen kann jedoch nicht erwartet werden. Durch die Rebumlegungsmaßnahmen am Kaiserstuhl wurde zwar nichts generell Neues geschaffen, vielmehr sind die einzelnen Bauelemente der alten kleinen Böschungen auch in den neuen Großböschungen vorhanden, jedoch in anderer Zuordnung und flächenmäßig so groß, daß stellenweise auch neue Bedingungen entstanden sind. So ist bis jetzt die Häufigkeit der einzelnen Flächen in Richtung vegetationsarmer, offener Bereiche verschoben. Wahrscheinlich werden deshalb in Zukunft einige Faunenelemente, welche für die Trocken- und Halbtrockenrasen am Badberg und weniger für altes Reb Gelände typisch sind, auf den süd exponierten neuen Böschungen vorkommen.

Die Weiterentwicklung der Spinnengemeinschaft ist also durch einen Artenwechsel gekennzeichnet, dessen Grundlage sowohl die Erreichbarkeit als auch die Änderung der Lebensbedingungen ist.

Die Diversität im Laufe der frühen Sukzession

Die Diversität ist ein Maß für die Vielfalt in einer Biozönose. Je mehr Arten vorkommen und je gleichmäßiger die Individuen auf die einzelnen Arten verteilt sind, um so vielfältiger ist die Biozönose. Geringe Vielfalt liegt vor, wenn – wie in der Pionierphase der Spinnen – nur wenige Arten vertreten sind und zudem eine von ihnen sehr individuenreich ist.

Der Wertbereich des Diversitätsindex (SHANNON & WIENER 1948) reicht von 0 bis ∞ . Der Wert 0 ergibt sich dann, wenn nur eine Art vorhanden ist, der Wert ∞ wird nur theoretisch erreicht. Bei Freilanduntersuchungen sind schon Diversitätswerte zwischen 3 und 4 sehr hoch (z. B. erreicht der Diversitätsindex bei 1.000 Arten und dem unwahrscheinlichen Fall einer Gleichverteilung einen Wert von ungefähr 6,9).

Häufig wird die Diversität in Verbindung mit der Stabilität eines Lebensraumes diskutiert (ODUM 1980), sei es, daß hohe Diversität als Ursache für Stabilität gesehen wird oder die Kontroverse, daß es oft stabile Lebensräume sind, die eine hohe Vielfalt beherbergen.

Beide Tiergruppen zeigen während der frühen Sukzession hohe Diversitätswerte. Die Spinnen zeigen sie 1981, also zu der Zeit, in der die zweite Besiedlungsphase schon begonnen hat, in der aber noch nicht alle Arten der Pionierphase verschwunden sind, also in einer Ablösephase. Auch die Verteilung der Individuen auf die einzelnen Arten ist zu dieser Zeit relativ gleichmäßig, da es zum einen keine eudominante Art mehr gibt, zum anderen die Arten der zweiten Besiedlungsphase gerade im Aufbau sind.

Bei den Detritophagen ist die Einwanderungsphase durch die höchsten Diversitätswerte ausgezeichnet. In dieser Phase erreichen relativ viele Arten das neugestalt-

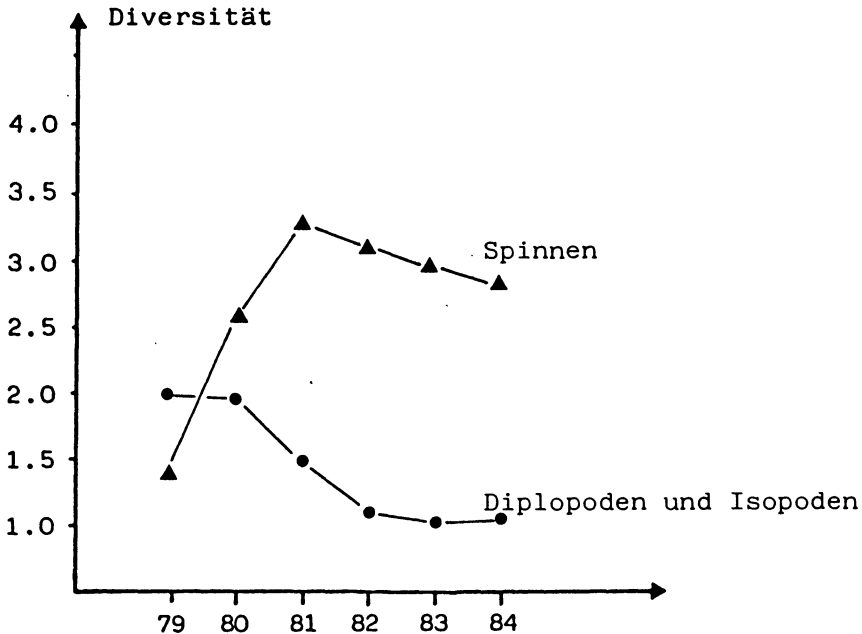


Abb. 9: Die Diversität im Laufe der frühen Sukzession bei Spinnen sowie Tausendfüßlern und Asseln auf einer 1978 neuentstandenen Großböschung.

tete Gelände und bauen aufgrund ihrer langsamen Individualentwicklung Populationen von geringen, aber nicht zu unterschiedlichen Größen auf. Unter normalen Bedingungen wird die Detritophagengemeinschaft von 1-2 Arten deutlich dominiert (DUNGER & STEINMETZGER 1981). So sind die relativ hohen Diversitätswerte zu Beginn für Streuzersetzer sehr ungewöhnlich und spiegeln die Besiedlung eines leeren Raumes wieder, wobei die einzelnen Arten in etwa gleiche Chancen des Fußfassens haben. Erst im Laufe der Zeit schieben sich wenige Arten mit enorm hohen Individuenzahlen in den Vordergrund. Diese Ungleichverteilung führt zu einem Absinken der Diversitätswerte.

Die Detritophagen zeigen, genauso wie die Spinnen, daß man bei der Interpretation von Diversitätswerten sehr kritisch sein muß. Wurden die höchsten Werte bei den Spinnen während der Ablösung der Arten der Pionierphase durch die nachfolgenden Arten erreicht, so treten sie bei den Detritophagen direkt im Laufe der Einwanderungsphase auf. Die Vielfalt, die man versucht mit der Diversität quantitativ zu erfassen, kann also ganz verschiedene Ursachen haben und muß nicht unbedingt an die Stabilität des Lebensraumes gebunden sein.

Die Abhängigkeit der Besiedlung und frühen Sukzession von der Geländesituation

Die anfliegenden Pionierspinnen der ersten Besiedlungsphase sind von der Umgebung des zu besiedelnden Gebietes ziemlich unabhängig. Erst in der zweiten Besiedlungsphase, in der die Arten über die Bodenoberfläche einwandern, spielt der

Kontakt zu einem Reservoir, einer Impfzelle, eine große Rolle. Wie wichtig dieser Kontakt ist, haben z. B. Voruntersuchungen gezeigt: Auf einer mitten im Umlegungsgebiet liegenden Böschung, 2 km von altem Reb Gelände entfernt, fehlten nach fünf Jahren manche Tiergruppen, wie Asseln, Tausendfüßler und Schnecken noch völlig.

Allerdings besteht auch mitten in einem Umlegungsgebiet die Möglichkeit, daß Tiere trotz des massiven Maschineneinsatzes die Umlegungsarbeiten überleben (KOBEL-LAMPARSKI 1987). Es sind dies Bereiche, wo alte Böschungsoberflächen in die Großböschungen integriert oder nur geringfügig mit lockerem Löss überschüttet wurden. Bei den hier überlebenden Tieren handelt es sich aber meist um einen mehr oder weniger zufälligen Ausschnitt aus der Biozönose des alten Reb Geländes. Für Arten, die auf den neuentstandenen Bereichen der Großböschungen bald wieder Lebensmöglichkeiten finden, ist ein integrierter Böschungsbereich als Impfzelle groß genug. Es gibt aber auch Arten, für die dieser alte Bereich lange Zeit eine Insel bleibt, die also erst in einer späteren Phase in die Umgebung ausstrahlen können. Für sie besteht die Gefahr, daß sie ausgestorben sind, bevor sie in den neuentstandenen Böschungsbereichen Fuß fassen können. Je größer also eine Impfzelle ist, desto gesicherter wird die Besiedlung der angrenzenden Gebiete verlaufen (MAC ARTHUR & WILSON 1967, MADER 1981, MÜHLENBERG & WERRES 1983). Die Einbettung einer solchen Impfzelle und ihre Wirkung auf die Umgebung verdeutlicht Abb. 10.

Erstaunlicherweise erwies sich in der untersuchten Zeitspanne der Kontakt zu dem bereits umgelegten Reb Gelände – also zu fünf Jahre älterem Gelände – günstiger als der Kontakt zu altem Reb Gelände. Bei fast allen untersuchten Tiergruppen gab es ein Ergebnis, das auf den ersten Blick sehr widersprüchlich erscheint: Die Entwicklung einer neuen Böschung in Richtung alten Reb Geländes verläuft besser, wenn diese neue Böschung nicht an das alte Reb Gelände selbst angrenzt, sondern an das ältere Umlegungsgelände. Dafür gibt es zwei Ursachen:

- 1. Auf der älteren Umlegungsböschung sind noch ausbreitungsaktive Arten in höherer Anzahl vorhanden.
- 2. In ihrer Entwicklung in Richtung alten Reb Geländes müssen die neuen Böschungen das Stadium der fünf Jahre älteren Böschung durchlaufen.

Hier wird deutlich, Sukzession ist eine Entwicklung, Sprünge können nicht gemacht werden. Der Sprung Neuumlegung – altes Reb Gelände ist nicht möglich. Oder anders ausgedrückt: Die Voraussetzung der strukturellen Erholung, das Einstellen der Arten- und Dominanzstruktur des alten Reb Geländes, setzt die funktionelle Erholung voraus.

Diese funktionelle Erholung verläuft bei Kontakt zu älterem Umlegungsgebiet rascher als bei Kontakt zu altem Reb Gelände. Dies liegt daran, daß die Unterschiede in den ökologischen Bedingungen zwischen neuem und älterem Umlegungsgebiet noch relativ gering sind und daß im älteren Umlegungsgebiet noch besiedlungsaktive Populationen in höherer Individuenzahl zur Verfügung stehen.

In frühen Sukzessionsphasen können Maßnahmen lediglich auf die funktionelle Erholung hinzielen: daß das System funktioniert, d.h. daß wichtige Funktionsträger verschiedener trophischer Ebenen wie Primärproduzenten, Phytophage, Detritophage und Zoophage jeweils durch mehrere Arten vertreten sind, um das System in seiner Funktion zu stabilisieren.

Erst in einer ausgereiften Sukzessionsphase kann man die strukturelle Erholung erwarten, indem das neugestaltete Gelände für charakteristische Arten der früheren Landschaft aufnahmebereit wird. In diesem Stadium kann altes Rebge-
lände – das bis zu diesem Zeitpunkt nur mehr oder weniger euryöke Arten für die Neubesiedlung beisteuerte – erst seine Wirkung voll entfalten.

Nur wenn jedoch der frühe Sukzessionsverlauf gewährleistet ist, kann man erwarten, daß das neugestaltete Gelände sich in absehbarer Zeit auf dieses Stadium zubewegt. Je rascher es erreicht wird, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß sich das Artenspektrum des unveränderten alten Rebgeländes durch zufällige Ereignisse verändert hat.

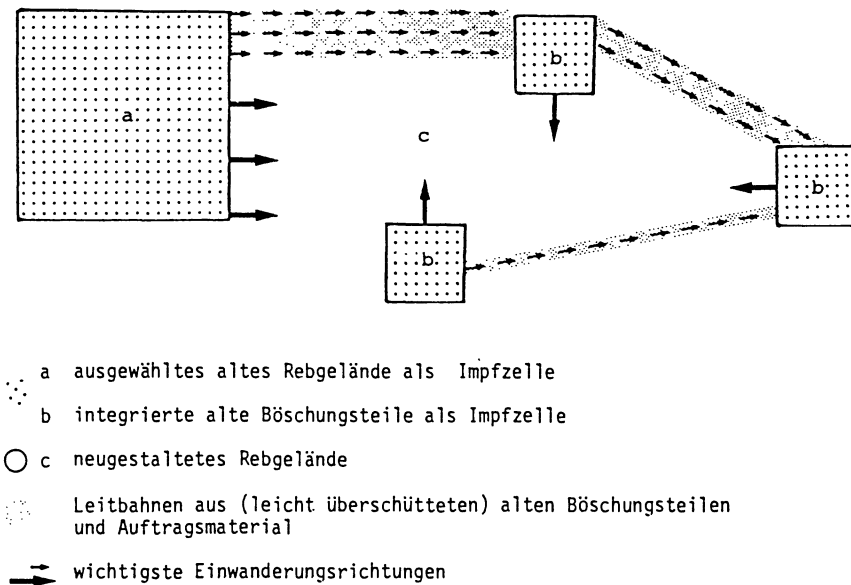


Abb. 10: Funktionen verschieden großer Impfzellen

- Ein großes, geschlossenes und für den gesamten Umlegungsbereich möglichst repräsentatives Rebgebiet sollte als Impfzelle ausgewählt werden. Die Größe (aus der Artenverteilung des untersuchten alten Rebgebietes R geschlossen) sollte nicht unter einem halben Hektar liegen; nur bei sehr günstiger Position kann es kleiner sein. Sicherer wäre es natürlich, zwei Reservoirs zu belassen, um dadurch das Risiko von Zerstörungen zu vermindern.
- Die Impfzellen sollten in Bereiche eingebettet werden, welche ihnen von ihren Substrateigenschaften her ähnlich sind. In den meisten Fällen bedeutet dies, sie sollten in neuentstandene Auftragsböschungen mit humosem Material an der Bodenoberfläche übergehen. Auf diese Weise kann die langdauernde Phase der Bodenbildung übersprungen werden und die Isolation der Impfzelle von ihrer Umgebung bleibt gering.
- In die neu aufgebauten Böschungen sollten möglichst viele alte (auch kleine) Böschungsteile als Trittsteine oder sekundäre Ausbreitungszentren integriert werden. Über Zonen mit möglichst humosem Auftragsmaterial und unbefestigten Wegen soll eine enge Vernetzung der verschiedenen Böschungen angestrebt werden, um so die Ausstrahlung vom Hauptreservoir zu fördern.

Die rasche Besiedlung ist eine Frage des Kontaktes, d.h., wie stoßen Impffzelle und zu besiedelndes Gebiet aneinander. So ist es zu verstehen, daß die beiden gleichalten Böschungen II und III, die an altes Reb Gelände grenzen, sich unterschiedlich entwickelt haben. Die Böschung, die mit aufgeschüttetem, teils humosem Löß an das alte Reb Gelände grenzt, entwickelte sich günstiger als die mit anstehendem Löß im Kontaktbereich. Daraus läßt sich ableiten:

Die Besiedlung eines Nachbargebietes erfolgt umso leichter, je geringer der Unterschied zwischen Impffzelle und dem zu besiedelnden Gebiet ist, sei es im Alter oder sei es im Substrat.

Bei der Ausscheidung einer Impffzelle soll also nicht nur berücksichtigt werden:

- welches Artenspektrum soll sie enthalten
- wie groß soll sie mindestens sein, sondern auch
- wie leitet sie in ihr Ausstrahlungsgebiet über.

Nur so ist es möglich, die Zeit zu verkürzen, in der ein inselartiges Stadium mit all seinen Risiken besteht.

Schrifttum

- ANDERSON, H., BÖDVARSSON, H. & RICHTER, S. H. (1973): Surtsey, Iceland. The development of a new fauna, 1963–1970. Ent. Scand. Suppl. 5, 1–280, Svenborg.
- BRISTOWE, W. S. (1936): The comity of spiders. Ray. Soc. No. 126, London.
- CLEMENTS, F. E. (1916): Plant succession: analysis of the development of vegetation. Publ. Carnegie Inst. Washington 242, 512 S.
- DUNGER, W. (1968): Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohletagebaus. Abh. Ber. Naturkde. Museum Görlitz 43, 256 S.
- DUNGER, W. & STEINMETZGER, K. (1981): Ökologische Untersuchungen an Diplopden einer Rasen-Wald-Catena im Thüringer Kalkgebiet. Zool. Jb. Syst. 108, 519–553, Jena.
- ENGELMANN, H.-D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. Pedobiologia 18, 378–381, Jena.
- GEOFFROY, J. J., CELERIER, M. L., GARAY, RHERISSI, S. & BLANDIN, P. (1987): Approche quantitative des fonctions de transformation de la matiere organique par des Macroarthropodes saprophages (Isopodes et Diplopodes) dans un sol forestier a moder. Protocoles experimentaux et premiers resultats. Rev. Ecol. Biol. Sol. 24, 573–590, Paris.
- HEELEY, W. (1941): Observations on the life-histories of some terrestrial isopods. Proc. zool. Soc., London 111 B, 79–149.
- HEUBLEIN, D. (1983): Räumliche Verteilung, Biotoppräferenzen und kleinräumige Wanderungen der epigäischen Spinnenfauna eines Wald-Wiesenökosystems; ein Beitrag zum Thema „Rand-Effekt“. Zool. Jb. Syst. 110, 473–519, Jena.
- HEYDEMANN, B. (1960): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. 1. Teil Spinnen (Araneae). Akad. Wiss. Liter. Mainz. Abh. Math.-Natwiss. Klasse, 747–913, Helsinki.
- HUHTA, V. (1971): Succession in the spiders communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. Ann. Zool. Fennici 8, 483–542.
- KOBEL-LAMPARSKI, A. (1987): Die Neubesiedlung von flurbereinigtem Reb Gelände im Kaiserstuhl und die weitere Sukzession am Beispiel ausgewählter Tiergruppen aus verschiedenen Trophieebenen. Diss. Univ. Freiburg, 453 S.
- LAWLOR, L. R. (1976): Moulting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*. Ecology 57, 1179–1194, Durham.
- LUCZAK, J. (1979): Spiders in agrocoenoses. Polish ecol. studies 5, 151–200.
- MAC ARTHUR, R. (1965): Patterns of Species Diversity. Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 40, 510–533.

- MAC ARTHUR, R. & WILSON, E. O. (1970): Biogeographie der Inseln. München, 201 S.
- MADER, H.-J. (1981): Untersuchung zum Einfluß der Flächengröße von Inselbiotopen auf deren Funktion als Trittstein oder Refugium. *Natur und Landschaft* **56**, 235–241, Bonn.
- MÜHLENBERG, M. & WERRES, M. (1983): Lebensraumverkleinerung und ihre Folgen für einzelne Tiergemeinschaften. Experimentelle Untersuchungen auf einer Wiese. *Natur und Landschaft* **58**, 43–56, Bonn.
- ODUM, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. *Science* **164**, 262–270, Washington.
- (1980): Grundlagen der Ökologie. Stuttgart, 478 S.
- PARIS, O. H. & PITEKKA, F. A. (1962): Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology* **43**, 229–248, Durham.
- SHANNON, C. E. (1948): A mathematical theory of communication. *Bell System. Tech. J.* **27**, 379–423, 623–656.
- STANDEN, V. (1973): The life cycle and annual production of *Trichoniscus pusillus pusillus* (Crustacea: Isopoda) in a Cheshire Wood. *Pedobiologia* **13**, 273–291, Jena.
- SUTTON, S. L. (1970): Growth patterns of *Trichoniscus pusillus* and *Philoscia muscorum* (Crustacea, Oniscoidea). *Pedobiologia* **10**, 434–441, Jena.
- (1972): Woodlice. London, 144 S.
- THIENEMANN, A. (1920): Die Grundlagen der Biozönotik und Monard's faunistische Prinzipien. Festschrift: F. Friedrich Zschokke, Basel, 1–4.

(Am 16. Februar 1989 bei der Schriftleitung eingegangen.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e.V. Freiburg i. Br.](#)

Jahr/Year: 1986-1989

Band/Volume: [NF_14](#)

Autor(en)/Author(s): Kobel-Lamparski Angelika

Artikel/Article: [Wiederbesiedlung und frühe Sukzession von flurbereinigtem Reb Gelände im Kaiserstuhl am Beispiel der Spinnen \(Araneae\), der Asseln \(Isopoda\) und Tausendfüßler Pipelopodar \(1989\) 895-913](#)