

Eine Primärsukzession bei Chilopoden über den Zeitraum von 33 Jahren im Rebgelände des Kaiserstuhls/Freiburg i. Br.

ANGELIKA KOBEL-LAMPARSKI^{1,*}, FRANZ LAMPARSKI² & KARIN VOIGTLÄNDER³

¹ Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Institut für Biologie I (Zoologie), Hauptstr. 1, 79104 Freiburg, Deutschland

² Schwarzwaldstr. 60, 79194 Gundelfingen, Deutschland

³ Senckenberg Museum of Natural History Görlitz, Görlitz, Deutschland

* Corresponding author: Angelika Kobel-Lamparski (kobel.lamparski@biologi.uni-freiburg.de)

Received: 10 October 2023. Accepted: 1 February 2024

Zusammenfassung. Die Flurneuordnungen im Rebgelände des Kaiserstuhls führten durch die damit verbundenen riesigen Erdbewegungen zu einer völligen Umgestaltung der Landschaft und hinterließen einen von Tieren und Pflanzen leeren Raum. Die anschließende Wiederbesiedlung und Sukzession durch die Chilopoden wurde über 33 Jahre kontinuierlich auf einer Großböschung verfolgt. Da alle Chilopoden über die Bodenoberfläche in das neugestaltete Gebiet einwandern, spielt die nähere Umgebung eine große Rolle bei der Besiedlung. Diese lässt sich gliedern in eine Anfangsphase in der als Erstbesiedler bereits im ersten Jahr nach der Flurneuordnung der kleine Henicopide *Lamyctes emarginatus* auftritt. Als parthenogenetische Art mit sehr kurzer Generationsdauer ist sie prädestiniert in sehr kurzer Zeit große Populationen aufzubauen und Freiflächen rasch zu besiedeln. Nach ihrem Rückgang folgen bereits in den nächsten beiden Jahren *Lithobius crassipes* und *L. melanops*, wobei *L. melanops* die trockenen, schütter bewachsenen Bereiche der Böschung bevorzugt, *L. crassipes* die feuchteren, dichter bewachsenen. Ab Mitte der 1980er Jahre schieben sich Arten der Trockenrasen in den Vordergrund, die wahrscheinlich auch in der Zukunft für das sich entwickelnde Mesobrometum typisch sein werden. Es wird versucht, Dungers Sukzessionsgliederung, mit dem Artwandel der Chilopoden-Gemeinschaft während der Primärsukzession im Rebgelände des Kaiserstuhls in Einklang zu bringen. Bemerkenswert ist, dass man auch bei Chilopoden-Arten ein nicht einfach zu erklärendes „Überschießen“ bei dem ersten Populationswachstum beobachten kann. Ein Phänomen, das bei 60 % der untersuchten Arten anderer Taxa während der Sukzession im Kaiserstuhl auftrat.

Abstract. A primary succession in chilopods over the period of 33 years in the vineyards of the Kaiserstuhl/Freiburg i. Br. Land consolidation in the vineyards of the Kaiserstuhl region led to a complete transformation of the landscape due to the associated huge earth movements, leaving a space empty of animals and plants. The subsequent recolonization and succession was continuously followed by means of chilopods over 33 years on a large slope. Since all chilopods migrate into the biologically empty area via the soil surface, the surrounding environment plays a major role in recolonization. This can be divided into an initial phase in which the very small species *Lamyctes emarginatus* appears as the first colonizer already in the first year after the land reorganization. As a parthenogenetic species with a very short alternation of generations, it is predestinated to build up large populations in a very short time and to colonize open areas quickly. After its decline, *Lithobius crassipes* and *L. melanops* already follow in the next two years, with *L. melanops* preferring the dry, sparsely vegetated areas of the slope, *L. crassipes* the wetter, more densely vegetated ones. After about 15-20 years, species of the dry grasslands push into the foreground, which will probably be typical of the developing young Mesobrometum in the future. An attempt is made to reconcile Dunger's successional structure, with the species change of the chilopod community during the primary succession in the Kaiserstuhl vineyard. It is remarkable that also in chilopod species an "overshooting" during the first population growth has been observed, which cannot be easily explained. A phenomenon that occurred in 60% of the investigated species of other taxa during the succession in the Kaiserstuhl.

Keywords. Long-term monitoring, immigration, colonisation, succession, land consolidation, ecofaunistic groups, Central Europe

1 Einleitung

Das Gebiet des südlichen Oberrheingrabens mit dem Kaiserstuhl ist eine der wärmsten und trockensten Landschaften nördlich der Alpen. Im Pleistozän lagerte sich hier Flugstaub ab: der Löß. Er bedeckt die Oberfläche des Kaiserstuhles zu 85 %.

Der Kaiserstuhl ist altes Kulturland und heute vor allem ein bedeutendes Weinbaugebiet. Der Weinbau erfolgte bis zu Beginn der 60er Jahre des 20. Jahrhunderts auf kleinterrassiertem Gelände, charakterisiert durch wenige Meter breite Rebflächen und steile niedrige Böschungen. Nur eine Terrassierung der Hanglagen ermöglichte die landwirtschaftliche Nutzung des erosionsanfälligen Lössmantels. Ab den 1960er Jahren fanden Flurbereinigungsmaßnahmen in großem Stil statt, deren Ziel großflächige, leichter zugängliche und mit weniger Aufwand zu bearbeitende Rebflächen waren. Als Konsequenz entstanden hektargroße Rebflächen und riesige bis zu 40 m hohe und bis zu mehreren 100 m lange Großböschungen (Abb. 1). Sie waren zunächst von Pflanzen und Tieren frei und daher ideal zur Untersuchung einer Primärsukzession bzw. Ökosystemgenese – einer „ökologischen Sukzession“ im Sinne von ODUM (1969) und im Sinne der Sukzessionstheorie DUNGERS (2006), die erstmals den bodenbiologischen Aspekt in den Mittelpunkt der Betrachtungen rückte.

Wichtig für die hier vorliegende Untersuchung ist, dass die Böschungen nicht für den Weinbau oder anders anthropogen genutzt werden, und sich selbst überlassen bleiben, so dass auf ihnen eine weitgehend ungestörte Sukzession möglich war, und dass Löss, ein eiszeitliches, äolisches Sediment, eine Reihe von physikalischen Eigenschaften hat, wie sie eigentlich für Böden typisch sind, so dass diese Primärsukzession quasi im Zeitraffer ablaufen konnte.

In einer Anfangsphase, die 1978 begann, wurden 18 Böschungen und 18 Rebflächen untersucht (KOBEL-LAMPARSKI 1987, Diplomarbeiten und Ministeriumsberichte). Nach 1984 wurden die Untersuchungen auf einer Großböschung (im Text Böschung II) fortgesetzt, die repräsentativ für warme, trockene Südhänge in den Lössgebieten des Kaiserstuhls ist. Diese Sukzessionsstudie wurde von 1979 bis 2011 über 33 Jahre kontinuierlich durchgeführt. Was als Projekt zur Untersuchung von Wiederbesiedlung und Primärsukzession begann, wurde eine Langzeitstudie zu Boden, Vegetation und Fauna und soll einen Beitrag zum Verständnis von Besiedlungsvorgängen liefern.



Abbildung 1: Blick auf das neustrukturierte Reb Gelände. Die untersuchte Böschung ist die zweite Böschung oberhalb des Teersträßchens. Gut zu sehen ist eine Zweiteilung der Böschung in einen unteren Bereich mit anstehendem hellem Löss (Abtragsfläche) und einem oberen Bereich mit aufgetragenem Löss (Auftragsfläche), der sich durch einen stärkeren Bewuchs auszeichnet. Ganz unten links oberhalb der Straße kann man das alte kleinterrassierte Reb Gelände (R) erkennen.

2 Untersuchungsgebiet

2.1 Lage und Entstehung der Untersuchungsböschung

Beim Böschungsbau wurde im Rebgelände der gesamte Oberboden der kleinen alten Böschungen und Rebflächen mitsamt Bewuchs und Tieren abgegraben und entfernt. Die neuen großen Rebflächen entstanden dadurch, dass hinten in den Hang hineingegraben und das dadurch gewonnene Material nach vorne geschoben wurde (Abb. 2 und 3).

Als Ergebnis des Böschungsbaus gibt es verschiedene Untergrundtypen auf den neu aufgebauten Böschungen:

- **I Festgestein** tritt selten im Umlegungsgebiet Baßgeige auf.
- **II Anstehender Löss in den Abtragsbereichen**, d. h. durch Abtrag freigelegter Löss in situ. Diese Bereiche sind standfest, da sich der Löss als ein äolisches, eiszeitliches Sediment im Laufe der Zeit durch Kalklösung und Wiederausfällung zu einem kohärenten Hüllengefüge verfestigt hat.
- **III Aufgetragener Löß**: d. h., Löss wurde hangwärts abgebaggert, talwärts transportiert und verdichtet. Die Substratstruktur in den Auftragsbereichen kann als grobe Klumpen- bis Bröckelstruktur bezeichnet werden.



Abbildung 2: Maschineneinsatz bei der Gestaltung des Gewanns Baßgeige während der Flurbereinigung 1978. Gesamtgröße des Umlegungsgebietes Baßgeige rund 2,5 km². Links unterhalb des Waldes ist das kleinterrassierte alte Rebgelände (R) zu erkennen, welches als Impfzelle für das Neuland erhalten blieb.

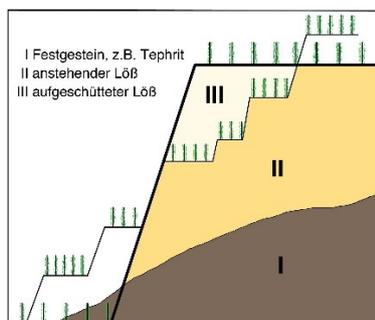


Abbildung 3: Schematischer Schnitt durch eine Großböschung (Skizze überhöht). Die dünne schwarze Linie steht für das ehemalige, alte kleinterrassierte Rebgelände (grüne Striche = Symbol für Rebstöcke).

Der wichtigste ökologische Unterschied zum anstehenden Löß ist, dass Auftragsbereiche lockerer, leichter und tiefer durchwurzelbar sind und dadurch die aufkommende Vegetation besser mit Wasser und Nährstoffen versorgt wird. Während der Abtrag durch schütterere, niedrige Vegetation gekennzeichnet ist, ist die Vegetation des Auftrags deutlich dichter und höher. Dieser Unterschied in der Wüchsigkeit besteht während der gesamten Untersuchungszeit, wobei die Artenzusammensetzung der Vegetation von Abtrag und Auftrag kaum differiert.

2.2 Vegetation

Die Erdbewegungen, bei denen die Terrassen neu angelegt wurden, fanden hauptsächlich im Sommer 1978 statt. Eine anschließende künstliche Begrünung (Leguminosen, Gräser und Polysaccharide als Klebstoff) zur Vermeidung von Erosionsschäden erfolgte im Oktober 1978.

Diese Ansaat hatte keinen langen Bestand. Sie hielt die extremen Bedingungen auf der südexponierten Böschung nicht aus. Im Laufe der nächsten Jahre wanderten autochtone Arten aus dem benachbarten Mesobrometum ein. Durch die Nähe dieser Impfzelle konnte sich schon in der Mitte der 1980er Jahre auf der Böschung ein Mesobrometum entwickeln, sichtbar an der hohen Deckung der Trockenrasen- und Saumarten; *Bromus erectus* wurde zum dominierenden Gras. Dadurch war es auch nicht nötig, beziehungsweise möglich, bei der Vegetation Sukzessionsstadien im Zeitraum der Untersuchung auszuscheiden (frdl. schriftl. Mitteilung Prof. Dr. Otti Willmanns 2011). Solange sich auf der Böschung keine Sträucher und Bäume ansiedeln, wird das Untersuchungsgebiet ein Mesobrometum bleiben.

2.3 Boden

Bei einer 1995 durchgeführten Kartierung dominierte auf der gesamten Böschung der Bodentyp Lockersyrosem. Nur stellenweise war eine schwach entwickelte Pararendzina ausgebildet. Nach der FAO-Bodensystematik tritt auf der gesamten Böschung ein „calcaric Regosol“ auf. Die Bodenart ist Schluff.

3 Untersuchungsfläche, Material und Methoden

Die Untersuchungen begannen unmittelbar nach Freigabe des Umlegungsgebietes Baßgeige im Juli 1979, auf einer Großböschung nordwestlich von Oberbergen (TK 7811, 48° 10' 09.01"N, 7° 64' 26.81"E; WGS 84; Höhe 350 m NN) und erstreckten sich kontinuierlich bis 2011. Die am Westrand einer rund 400 m langen Großböschung liegende Untersuchungsfläche ist 150 m lang und 14 m hoch mit einer Neigung von 30°. Rund 50 m weiter im Westen befindet sich ein altes Reb Gelände und ein Streifen Mesobrometum, welche beide bei der Flurbereinigung als Impfzellen ausgespart wurden. Auf der Untersuchungsfläche wurden insgesamt 15 modifizierte Barberfallen (Abb. 4) ausgebracht. Eine Falle besteht aus einem rund 25 cm langem PVC-Rohr mit einem Innendurchmesser von 15 cm. Im Innern des Rohres befindet sich das ein Liter fassende Fanggefäß und ein exakt eingepasster Pulvertrichter. Der Übergangsbereich PVC-Rohr und Boden ist mit einer Mischung aus Löss und Holzleim verfestigt. Diese Konstruktion ermöglicht einen Fallenwechsel ohne die Fallenumgebung in irgendeiner Weise zu beeinträchtigen. Die Fanggefäße waren dabei 30 cm tief im Boden versenkt, da aufgrund der sehr hohen Temperaturen im Untersuchungsgebiet die Verdunstung minimiert und die Falle kühl gehalten werden

4 Ergebnisse

4.1 Artenzahlen

Im Laufe der Untersuchung wurden 19 Chilopoden-Arten mit insgesamt 2787 Individuen gefangen. Bereits im ersten Untersuchungsjahr konnten 2 Arten, *Lamyctes emarginatus* und *Lithobius melanops*, auf der frisch angelegten Fläche nachgewiesen werden (Tab. S1 im Anhang). Die Zahl neu auftretender Arten stieg dann kontinuierlich an und erreichte 1984 einen Höhepunkt. Im weiteren Verlauf gab es nur noch drei neu auftretende Arten und zwar jeweils 1987, 1992 und 1994.

Zwischen 1979 und einschließlich 1984 konnten insgesamt 16 Arten nachgewiesen werden, was 84 % der Gesamtartenzahl entspricht. Die Höchstzahl der Arten pro Jahr wurde 1990 mit 12 Arten erreicht (Abb. 6).

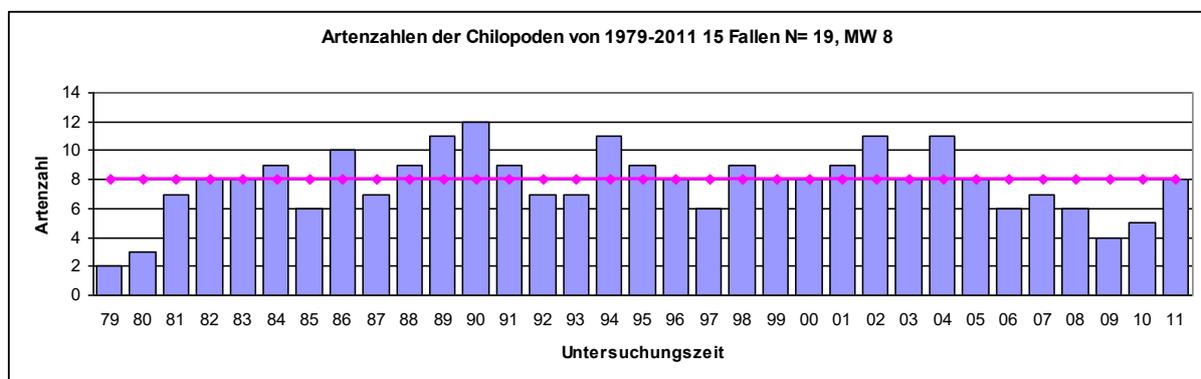


Abbildung 6: Artenzahlen während der Untersuchungszeit von 1979-2011. Die Zahlen von 2009, 2010 und 2011 beruhen auf nur 6 Fallen (siehe 2.4). Bei Verwendung der sonst üblichen 15 Fallen hätte man mit einer Wahrscheinlichkeit von 76 % 1-3 Arten mehr fangen können.

4.2 Arten-Turnover

Der Arten-Turnover berechnet sich aus der An- oder Abwesenheit von Arten. Er wird hier verwendet, um die Dynamik des Artwandels von Jahr zu Jahr im Laufe der Böschungsentwicklung quantitativ zu erfassen (Abb. 7).

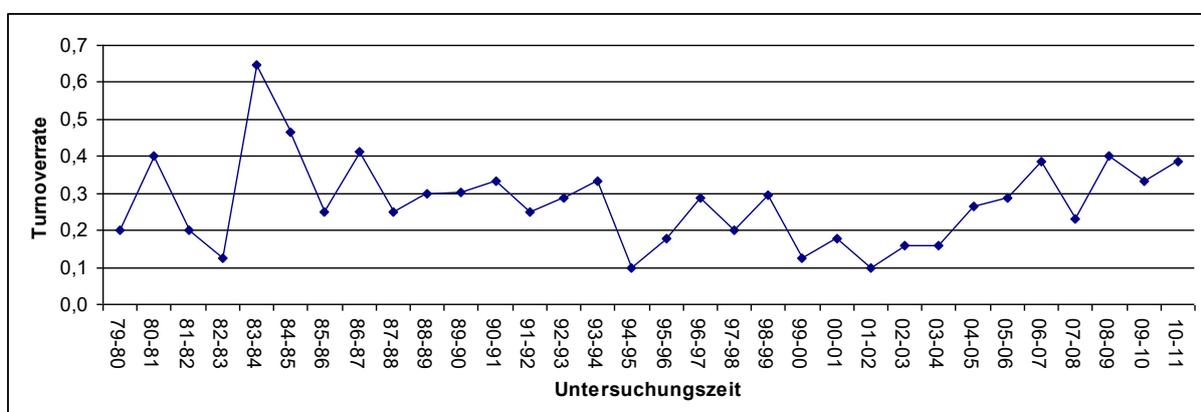


Abbildung 7: Arten-Turnover der Chilopoden während der Untersuchungszeit 1979-2011.

Da von den 19 Arten über die Hälfte nur vereinzelt gefangen wurden, haben diese Arten mit ihrem Auftreten oder Verschwinden im Fangmaterial einen wichtigen Einfluss auf die Zahlenwerte. Auf Grund der geringen Ausbreitungsfähigkeit der Chilopoden könnte man überlegen, ob sie trotz ihres sporadischen Auftretens als fester Bestandteil der Chilopoden-Gemeinschaft am Standort zu zählen sind, die nur kurzfristig unter die Nachweisgrenze rutschen, oder ob es sich um immer wieder zuwandernde Arten aus dem rund 150 m entfernten Wald handelt. Dies könnte für die folgenden Arten zutreffen: *Lithobius dentatus*, *L. mutabilis*, *L. piceus*, *L. tricuspis* und *Cryptops parisi*.

Die Turnover-Werte schwanken in den ersten 10 Jahren bis 1987/88 sehr stark – Ausdruck der hohen Dynamik beim Wiederbesiedlungsprozess durch Zuwanderung und eventuelle Etablierung. Danach geht der Trend zu geringeren Werten. Während der nächsten 15 Jahre (2001/02) verringern sich die Turnover-Raten auf ein relativ gleichbleibendes Niveau, ein Hinweis auf die beginnende Organisationsphase. Nach 2003, eventuell auch verursacht durch den Hitzesommer des Jahres 2003, nehmen sie wieder zu.

Zwei Geophiliden, *Stenotaenia linearis* und *Geophilus flavus* sowie der zu den Scolopendromorpha zählende *Cryptops parisi* wurden auf der Böschung ausschließlich in kühlen, feuchten Witterungsphasen nachgewiesen. Sie verhalten sich nach unseren Daten vergleichbar den Regenwürmern.

4.3 Fangzahlen

Von den insgesamt 2783 gefangenen Individuen der 19 Arten traten 9 Arten nur sporadisch, mit weniger als 15 Individuen (0,5 %), während der 33 Untersuchungsjahre auf.

Vier weitere Arten blieben mit ihrer Gesamtfangzahl unter 100 Exemplaren.

Die höchsten Fangzahlen mit ca. 250 bis 550 Individuen stellten 6 Arten, die jeweils zu unterschiedlichen Zeiten dominant waren. (Tab. S2 im Anhang).

Im Gegensatz zur Artenzahl pro Jahr (Abb. 6), bei der von 1979 bis 1990 eine Zunahme eintrat, sieht man bei den Fangzahlen infolge des Zurücktretens der Erstbesiedler eine Abnahme, dann ab 1991 einen starken Rückgang auf ein Niveau, das mit einigen Ausreißern nach oben bis 2011 beibehalten wird (Abb. 8). Erstaunlich ist die Zunahme der Fangzahlen, die 1999 beginnt und 2003 kulminiert. Eine Erklärung dafür liefert eventuell Tabelle S2 (im Anhang). Für die Zunahme sind jene Arten verantwortlich, die ab 1999 zunehmend gefangen wurden und den Rest des Fangzeitraums dominieren.

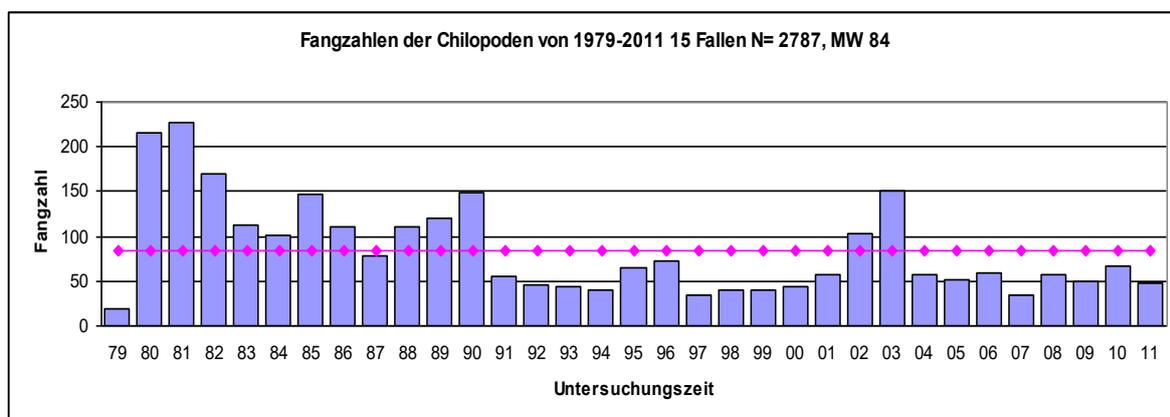


Abbildung 8: Fangzahlen von 1979-2011. Die Zahlen der Jahre 2009, 2010 und 2011 wurden von 6 auf 15 Fallen hochgerechnet.

4.3.1 Diversität und Evenness, Dominanzindex

Die Diversität steigt zusammen mit der Evenness über 15 Jahre lang bis 1994 an (Abb. 9 und 10). Hier wird mit 11 Arten die zweithöchste Artenzahl erreicht und dies bei einem hohen Evenness-Wert, d. h. bei relativ gleich auf die Arten verteilten Fangzahlen, oder anders gesagt mit relativ niedrigem Dominanzindex (Abb. 11). Von kleinen Abweichungen abgesehen, verhalten sich Dominanzindex und Evenness reziprok.

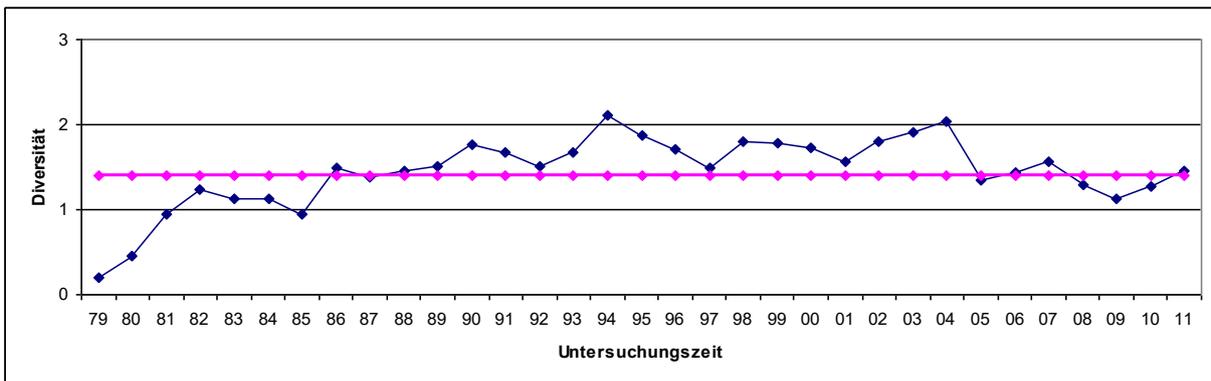


Abbildung 9: Diversität der Chilopoden im Verlauf der 33 Untersuchungsjahre (von 1979- 2011), Mittelwert 1,4.

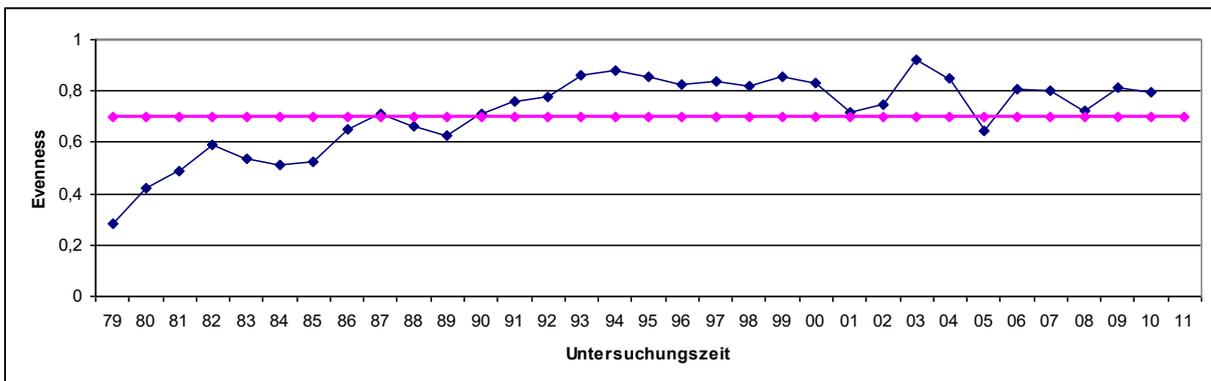


Abbildung 10: Evenness der Chilopoden im Verlauf der 33 Untersuchungsjahre (von 1979-2011), Mittelwert 0,7.

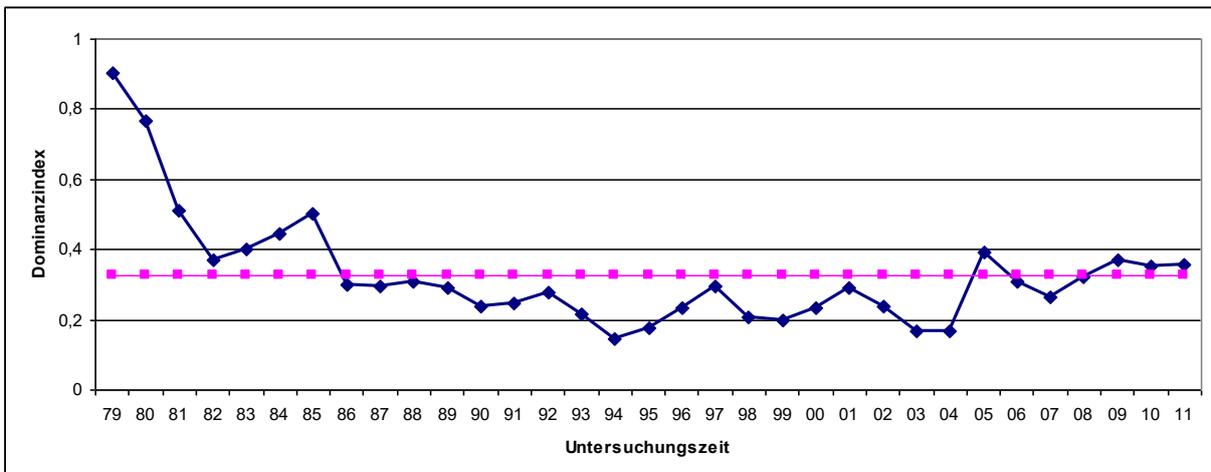


Abbildung 11: Dominanzindex der Chilopoden im Verlauf der 33 Untersuchungsjahre (von 1979- 2011), Mittelwert 0,33.

Der Diversitätsindex wird sehr häufig für räumliche Vergleiche bzw. zur Charakterisierung von regionalen Tiergemeinschaften eingesetzt (GERSS 2018). Angaben zu seinem zeitlichen Verlauf sind mangels Materials relativ selten. Aus diesem Grunde wird im Folgenden näher auf die Diversitätsentwicklung im Laufe der 33 Jahre eingegangen.

Von 1979 bis 1982 steigt die Diversität mit Zunahme der Arten- und Fangzahlen – wie bei einer Primärsukzession zu erwarten – rasch an. Der darauffolgende Abfall bis 1985 geht auf den Rückgang der Evenness zurück, genauer, auf die Zunahme der Art *L. crassipes*. Mit dem Rückgang dieser Art steigen Evenness und Diversität auf ein durchschnittliches Niveau. Der relativ hohe Wert von 1990 erklärt sich aus der hohen Artenzahl und einer durchschnittlichen Evenness. 1994 sind Artenzahl und Evenness hoch, dasselbe gilt für 2004, die Diversität erreicht maximale Werte. Niedrige Werte wie 1992 und 1997 gehen auf niedrige Artenzahlen zurück. Der Abfall der Diversität von 2004 auf 2005 lässt sich mit dem Verlust von 3 Arten und dem hohen Fanganteil einer Art (*L. calcaratus*) erklären, d. h., der Wegfall eher selten gefangener Arten oder die prozentuale Zunahme weniger Arten bestimmt in groben Zügen den Wert des Shannon-Index.

4.3.2 Diversitätsdifferenz

Die Diversitätsdifferenz (H-Diff) (MACARTHUR 1965) = faunistische Distanz benutzt Arten- und ihre Fangzahlen, um Unterschiede (Differenzen) von Tiergemeinschaften zu quantifizieren. Der Wertebereich reicht von 0 = identische Artengemeinschaften bis $\ln 2 = 0,69$ = keinerlei Ähnlichkeit zwischen den Artengemeinschaften.

Im Folgenden wird die Diversitätsdifferenz verwendet, um den sich vergrößernden Unterschied zu einem 1979 untersuchten alten Rebgelände, das als Impfung unmittelbar an das Umlegungsgebiet grenzt, zu quantifizieren (Abb. 12).

Bis 1985 entwickelte sich die Chilopoden-Gemeinschaft der neuen Böschung auf die des alten Rebgeländes zu. Danach sieht man eine Tendenz zur Wegentwicklung, das bedeutet zu einer eigenständigen Entwicklung, die einmal 1990 und dann 1998 unterbrochen wird. In diesen beiden Jahren hat die neue Böschung mit 8 Arten die meisten gemeinsamen Arten mit dem alten Rebgelände.

Genauso wie man die Wegentwicklung quantifizieren kann, kann man auch die Hinentwicklung auf einen Fixpunkt – den Endpunkt der Untersuchungszeit 2011 – quantifizieren (Abb. 13). Dabei nimmt die Diversitätsdifferenz zwischen Beginn und Ende der Untersuchungen kontinuierlich und sehr gleichmäßig über die Jahre hin ab.

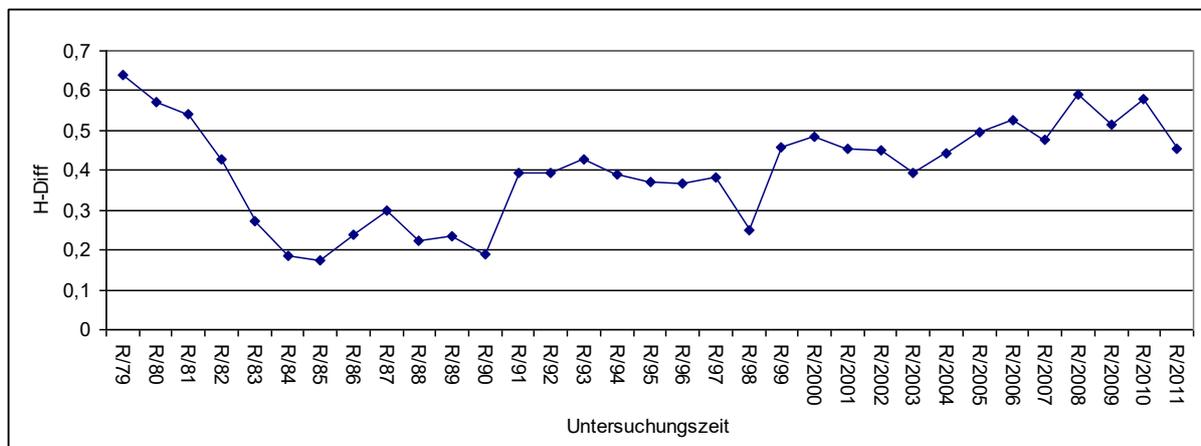


Abbildung 12: Diversitätsdifferenz (H-Diff) zwischen altem Rebgelände R und der 1979 neu aufgebauten Böschung.

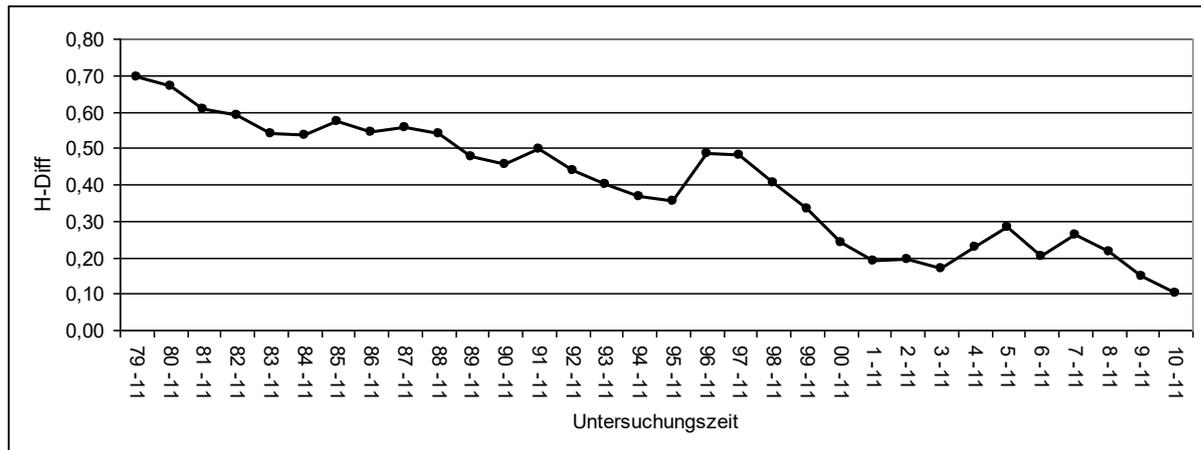


Abbildung 13: Entwicklung der Chilopoden-Gemeinschaft auf das Ende der Untersuchungszeit 2011 hin. H-Diff = Diversitätsdifferenz.

4.3.3 Fangzahlen der Chilopoden in Auf- und Abtrag

Wie zu erwarten, reagieren die „Bodentiere“ Chilopoden auf die unterschiedlichen edaphischen Bedingungen der Böschung (Tab. 1).

Tabelle 1 zeigt, dass *Lithobius melanops* die einzige Art der Lithobiomorpha ist, die eindeutig die Abtragsfläche bevorzugt. Fünf weitere Arten (*Lamyctes emarginatus*, *Lithobius calcaratus*, *L. crassipes*, *L. erythrocephalus* und *L. microps*) sind häufiger auf der Auftragsfläche anzutreffen. Der dominierende Geophilomorphe, *Schendyla nemorensis*, tritt fast gleichhäufig in Auftrag und Abtrag auf.

Besiedlung- und Populationsentwicklung bei den Chilopoden geht im Abtragsbereich deutlich früher vonstatten, als im Auftragsbereich. Dies geht darauf zurück, dass die Zuwanderung aus den Impfgewässern über den Abtragsbereich erfolgte. Ab 1984 kam es in den Auftragsbereichen zu einem stärkeren Anwachsen der Lithobiiden-Population. Zu dieser Zeit begann sich dort im „lockeren“ Auftragsmaterial eine dichtere Pflanzendecke zu entwickeln, als das auf dem stark verfestigten Abtragsbereich der Fall war. Die höhere Produktivität pflanzlicher Substanz und damit verknüpft, ihr Einfluss auf das Mikroklima, zieht sich im Prinzip über der gesamten 33 Jahre der Untersuchung hindurch.

Tabelle 1: Fangzahlen (FZ) der häufigen Chilopoden-Arten von 1997-2011 in Auftrag und Abtrag.

häufig gefangene Arten	FZ auf 10 Fallen normiert		%-Anteile der FZ	
	Abtrag	Auftrag	Abtrag	Auftrag
<i>Lamyctes emarginatus</i>	254	412	38	62
<i>Lithobius calcaratus</i>	146	248	37	63
<i>Lithobius crassipes</i>	242	680	28	74
<i>Lithobius erythrocephalus</i>	34	52	40	60
<i>Lithobius forficatus</i>	34	18	65	35
<i>Lithobius melanops</i>	513	40	93	7
<i>Lithobius microps</i>	81	154	24	66
<i>Cryptops hortensis</i>	32	28	53	47
<i>Pachymerium ferrugineum</i>	63	30	68	32
<i>Schendyla nemorensis</i>	239	202	54	46

5 Besiedlung des Neulandes durch Chilopoden

5.1 Immigration und Erstbesiedlung

Die Besiedlung der neu angelegten Böschungsfläche beginnt bereits im ersten Jahr nach ihrer Fertigstellung. Die herausragende Art dieser initialen Phase ist *Lamyctes emarginatus*. Sie tritt bereits im 1. Jahr auf der gesamten Böschung auf. Als Impfzelle für die Zuwanderung kommen weder das Mesobrometum noch die kleinen Rebböschungen des alten Reb Geländes in Frage, sondern die in R (Abb. 1) dazwischenliegenden bodenbearbeiteten, kleinen Rebflächen. Die explosionsartige Populationszunahme dieser Art 1980/81 zeigt ein deutliches Überschießen (Tab. S1 im Anhang).

Bereits in den nächsten beiden Jahren folgen die *Lithobius*-Arten *crassipes* und *melanops* in nennenswerten Fangzahlen. Beide sind im Reb Gelände von Oberbergen regelmäßig anzutreffen (VOIGTLÄNDER et al. 2001) und zeigen eine sehr hohe Toleranz gegenüber ganz unterschiedlichen Lebensräumen. Sie erreichen in der ersten Hälfte der 1980er Jahre ihre maximalen Fangzahlen. *L. melanops* hat sein Maximum bereits 1982 auf der Abtragsfläche, *L. crassipes* 3 Jahre später 1985 auf der Auftragsfläche.

Nach dem Auftreten auf der Sukzessionsböschung scheint *melanops* warm/trockene Bedingungen zu bevorzugen und daher eher von dem jungen, ruderalen Charakter der Abtragsfläche zu profitieren, während *L. crassipes* 1985 in dem dichter bewachsenen Auftragsbereich seine maximalen Fangzahlen erreicht.

5.2 Ansiedlung und Ansiedlungsversuche

Ob die dauerhafte Ansiedlung einer immigrierten Art gelingt, hängt einerseits maßgeblich von der Resistenz der Art gegenüber ungünstigen Lebensbedingungen sowie andererseits von ihrer Fertilitätsrate ab. Dabei haben Arten mit parthenogenetischer Entwicklung und kurzer Generationsdauer einen eindeutigen Vorteil (siehe 5.4 *Lamyctes emarginatus*). Nachweise sehr junger Entwicklungsstadien mit sehr geringer lokomotorischer Aktivität deuten auf die Existenz von bereits etablierten Populationen hin, sowie auch eine starke Zunahme der Individuenzahlen. Bei den Arten *Lithobius melanops*, *L. crassipes* sowie *Schendyla nemorensis* und *Cryptops hortensis* wird dieses Stadium bereits in den ersten fünf bis sechs Jahren sichtbar (Tab. S1 im Anhang).

Einige Arten (*L. microps*, *L. forficatus*, *L. erythrocephalus*) treten vereinzelt in den Anfangsjahren auf. Es gelingt ihnen vorerst nicht, mit den extremen Bedingungen, die sie auf den „neuen“ Flächen vorfinden, zurechtzukommen. Erst die Ansiedlungsversuche Anfang der 2000er Jahre sind erfolgreich.

5.3 Artwandel

Auf den Spezialisten der Initialbesiedlung, *Lam. emarginatus*, folgten schon 1980 die Erstbesiedler *L. crassipes* und *L. melanops*, die beide in der ersten Hälfte der 80er Jahre ihre maximalen Fangzahlen erreichten (Tab. S2 im Anhang). Sie sollen eine sehr hohe Toleranz für ganz verschiedene Lebensräume besitzen und offene und ruderale Habitate bevorzugen. Auf der Böschung zeigt sich aber eine klare Trennung und unterschiedliche Einnischung: *L. melanops* bevorzugt den schütter bewachsenen, trockeneren Abtrag. Die Art wurde nur sehr selten im besser wasserversorgten Auftrag nachgewiesen (also fast nie in den Fallen 8, 9, 11, 12, 14, 15), während gerade in diesen Fallen *L. crassipes* dominiert

(Tab. S3 im Anhang). Dafür spricht auch das Verhältnis von *L. crassipes* : *L. melanops* von 50 : 1 auf alten Rebböschungen, die eine dichtere Vegetation und einen humosen Oberboden besitzen.

Schaut man sich die Fangzahlen im Laufe der Jahre an, so sieht man in den Grundzügen eine Übereinstimmung bei den beiden Arten in ihrer Reaktion auf die Witterung: Beide reagieren auf die jährliche Witterung gleich, sondern sich aber je nach Untergrund. Beide haben hohe Fangzahlen in den feuchten/kühlen ausgehenden 1980er Jahren, und beide gehen in den zu Beginn warm/trockenen 1990er Jahren stark zurück. (Populationsentwicklung – siehe Tab. S3 im Anhang). Ihre klare Sonderung in die Ab- bzw. Auftragsbereiche könnte daher auf Konkurrenz beruhen.

Sukzessive kommen Anfang der 1990er Jahre die Arten *Schendyla nemorensis*, *Cryptops hortensis* und *Pachymerium ferrugineum* hinzu. Den Fangzahlen der einzelnen Fallen nach wandern auch sie aus dem alten Reb Gelände ein. Dass *P. ferrugineum* im Besiedlungsverlauf langsamer als die sehr oberflächenaktive *S. nemorensis* ist, scheint bei dem bodengebundenen Erdläufer plausibel. Da *S. nemorensis* aber schon 1981/82 das Neuland erreicht hatte, kann man ihre langsame Zunahme in einer langdauernden Individualentwicklung suchen, die bei verwandten Arten bis zum adulten Tier drei Jahre dauert (WEIL 1958, LEWIS 1961, 1981). Für *P. ferrugineum* könnten es sich Mitte der 1980 Jahre auch um misslungene erste Ansiedlungsversuche handeln.

Ende der 1990er Jahre nehmen *Lithobius calcaratus* und *L. microps* zu, die in der Folgezeit dominieren. Sie gelten als wärmebedürftige Arten, typisch für Halbtrockenrasen und wurden im Kaiserstuhl auf alten und neugestalteten Südböschungen schon in den 1970er Jahren nachgewiesen (unveröff. Voruntersuchungen). Zu den Habitatansprüchen siehe 5.4.

Zwei weitere Arten (*L. forficatus* und *L. erythrocephalus*) zählen zu den Spätbesiedlern, allerdings liegen ihre Fangzahlen deutlich niedriger als bei den bereits erwähnten Arten.

Bei den individuenreichen Chilopoden-Arten zeigt sich ein häufig zu beobachtendes Phänomen: Das erste Maximum, das sich beim Populationsaufbau während der Sukzession ergibt, ist in den meisten Fällen auch das Höchste. Dies gilt für rund 60 % der daraufhin überprüften Arten von anderen Taxa wie z. B. bei Spinnen, Carabiden und Diplopoden (KOBEL-LAMPARSKI 1987). Auch DUNGER (DUNGER & WANNER 1999, DUNGER et al. 2001) beobachtete ein solches Überschießen der Populationen.

5.4 Ökologie und Indikatoreigenschaften der Arten im Sukzessionsverlauf

Die **Initialphase** wird gekennzeichnet durch das spontane Auftreten von *Lamyctes emarginatus*.

***Lamyctes emarginatus* Newport, 1844)**

Die Art ist phänologisch und reproduktionsbiologisch an Extremstandorte, wie Trockenstandorte oder, das Gegenteil, an Überflutungsbereiche angepasst. Im Gegensatz zu den Lithobiidae mit längeren, mehrjährigen Entwicklungszyklen beträgt der Lebenszyklus dieses Henicopiden nur ein Jahr (ZULKA 1991, ZERM 1997). Die Art kann daher die Winter im relativ geschützten Eistadium überdauern und nicht wie die Lithobiiden als Juvenile. Dank ihrer parthenogenetischen Vermehrungsweise baut die Art schnell große Populationen auf. Sie besitzt daher an Extremstandorten kaum Konkurrenten, wie das auch in den ersten Jahren der hier vorliegenden Untersuchungen im Reb Gelände des Kaiserstuhls der Fall ist.

Nach erfolgter Einwanderung besiedelte die Art schon 1980 die gesamte Untersuchungsfläche, auch in den von der Impffläche am weitesten entfernten Fallen 13-15 wurde sie gefangen. *Lamyctes emarginatus* erreichte nach einem Jahr die höchsten Fangzahlen. Genauso rasch, wie ihr Populations-

aufbau erfolgt, verschwindet die Art aber auch wieder. 1983 wurde nur noch ein Exemplar nachgewiesen. In der Folge verschwand die Art völlig von der Untersuchungsfläche. Überraschenderweise wurde sie in den Jahren 1990 bis 1996 wieder gefangen, einer Phase, die durch warme, trockene Sommer gekennzeichnet war.

Wahrscheinlich verschwindet *Lam. emarginatus* niemals vollständig, sondern gerät unter die Nachweisgrenze, dürfte sich aber an Stellen mit offenem Boden und ganz besonders auch auf benachbarten Rebflächen halten. So trat die Art auf einer gemulchten Rebfläche mit hohen Fangzahlen auf (VOIGTLÄNDER et al. 2001). Dies verwundert zuerst, da das Mulchen als Bodenpflege zu einer geschlossenen Grasnarbe führen sollte. Der Sachverhalt war allerdings einfach: das Mulchen führte zu einer hohen Regenwurmdichte (KOBEL-LAMPARSKI 1987), daraus ergab sich eine hohe Maulwurfsdichte und die zahlreichen Maulwurfshügel – vom Mulchgerät langgezogen – boten günstige Bedingungen für *Lam. emarginatus*.

Im Anschluss an die Initialphase tritt in einer **ersten Besiedlungsphase** eine Artengruppe früher Besiedler auf, zu der die beiden Indikatorarten *L. crassipes* und *L. melanops* zu rechnen sind.

***Lithobius crassipes* L. Koch, 1862**

L. crassipes wird im Allgemeinen als eine der eurytopsten *Lithobius*-Arten angesehen. Einerseits wird der Art eine deutliche Bevorzugung von Waldstandorten (u. a. SPELDA 1999b, VOIGTLÄNDER 1983, WYTWER 1992, VOSSEL & ASSMANN 1995) zugeschrieben, andererseits spricht ihr häufiges Vorkommen an Trockenstandorten für eine gewisse Resistenz gegen Trockenheit und starke Sonneneinstrahlung (SPELDA 1999a, VOIGTLÄNDER 1996, VOIGTLÄNDER & DUNGER 1998). In solchen Habitaten gehört sie mit zu den Charakterarten der dortigen Chilopoden-Gemeinschaften (VOIGTLÄNDER 2003b). Bei den Sukzessionsuntersuchungen auf diversen Großböschungen im Gewann Baßgeige zählt sie zu den frühen Besiedlern, wo sie bevorzugt in Böschungsbereichen mit dichter Vegetation vorkommt. Dass sie eine gewisse Vegetationsbedeckung benötigt, zeigt sich auch darin, dass ihr Auftreten durch Bearbeitungsmaßnahmen wie Mulchen gefördert wird, wohingegen Rebflächen mit bodenbearbeitenden Maßnahmen wie Fräsen nicht besiedelt sind (VOIGTLÄNDER et al. 2001).

***Lithobius melanops* Newport, 1845**

L. melanops ist zerstreut über ganz Deutschland verbreitet. Die Art ist assoziiert mit „gestörten“ Standorten wie Sanddünen oder Meeresstrände, vor allem aber mit ruralen und urbanen Lokalitäten (in Gebäudenähe, Gärten, an Mauern unter losen Steinen oder Bewuchs usw.). (KACHE & ZUCCHI 1993, SCHULTE et al. 1989, SPELDA 1999b, VOIGTLÄNDER 2003a, c, BARBER 2022). Nur gelegentlich werden Laubwälder (JABIN 2008), sehr selten Auwälder besiedelt (LINDNER et al. 2010). Ihr offensichtlich hohes Wärmebedürfnis drückt sich auch in ihrem häufigen Vorkommen in ausgesprochenen Trockenbiotopen, wie Trocken- und Halbtrockenrasen aus (HANDKE & SCHREIBER 1985, VOIGTLÄNDER 1996, VOIGTLÄNDER & DUNGER 1998, SPELDA 1999b, BARBER 1992, 2022). Bei Untersuchungen in verschiedenen alten Kiefernforsten kam die Art nur auf den Kahlschlägen und Schonungen vor (VOIGTLÄNDER 1995a), in verschiedenen Niederwald-Sukzessionsstadien nur im 12-jährigen Dickungsstadium (DÜSSEL-SIEBERT 2007). Sie gehört außerdem zu den wenigen Arten, die auf Kupferschieferhalden und kupferschieferhaltigen Flussschottern existieren können (VOIGTLÄNDER 2003a, VOIGTLÄNDER 2013).

Von *L. melanops* ist bekannt, dass die Art häufig auf Bäumen angetroffen wird, wo sie im Spaltensystem der Rinde lebt (BARBER 1992, MARX et al. 2009, DECKER & MARX 2017). Ob mit dem Aufsuchen von Stammbereichen eine erhöhte Wanderfreudigkeit der Art verbunden ist, die eine schnelle Zuwanderung auf die neuen Flächen erlaubt, scheint möglich.

Eine **zweite Besiedlungsphase** wird charakterisiert durch das erstmalige Auftreten der Indikatorarten *S. nemorensis* und *C. hortensis*.

***Schendyla nemorensis* (C. L. Koch, 1837)**

Im alten Rebgebiet ist die Art im Gegensatz zum nördlich gelegenen Wald relativ häufig anzutreffen, was eine Einwanderung von dort aus plausibel macht.

Die Art ist in ganz Deutschland verbreitet und nicht selten. Eine Vielzahl ökofaunistischen Angaben lässt auf eine sehr eurytope Art schließen, die die unterschiedlichsten Habitate besiedelt, vom Auwald bis zum Trockenrasen und suburbanen Gebieten (u. a. ALBERT 1978, WYTWER 1992, BECKER 1982, SCHULTE et al. 1989, ENGHOFF 1973, SPELDA 1999b, VOIGTLÄNDER 2008). MINELLI & IOVANE (1987) stufen die Art als thermo- und mesophil ein, VOIGTLÄNDER (2005) beurteilt sie nach Untersuchungen von mehr als 200 Standorten (Sachsen-Anhalt) als Bewohner mehr trockener Habitate.

Nach Angaben aus Edaphobase von fast 3400 Standorten ist sie eurytop mit Präferenz für Wälder, Waldsäume und Gebüsche, aber auch Zwergstrauchheiden und Trocken- bzw. Halbtrockenrasen werden sehr häufig besiedelt. Letzterem entspricht das Vorkommen im Untersuchungsgebiet. *S. nemorensis* scheint sich aber erst etablieren zu können, nachdem eine gewisse Vegetationsbedeckung vorhanden ist. Sie zeigt sich erstmal im 3. Jahr nach der Umlegung und besiedelt sowohl den Abtragsbereich, als auch den Auftragsbereich. In Untersuchungen im Berzdorfer Braunkohlerevier tritt sie erstmals nach 14 Jahren im Vorwaldstadium auf (DUNGER & VOIGTLÄNDER 2009).

Über den Lebenszyklus der Art ist nichts bekannt. Bemerkenswert ist aber die Tatsache, dass sie offensichtlich in weiten Teilen Deutschlands vollständig oder teilweise parthenogenetisch auftritt. Damit wäre die Art als Erstbesiedler zur schnellen Besiedlung von Flächen und schnellem Aufbau von Populationen prädestiniert. SPELDA (1999b) fand bei seinen flächendeckenden Untersuchungen in Baden-Württemberg unter mehreren Hundert Individuen nur 2 Männchen. Ein ähnliches Verhältnis findet sich in der Sammlung des SMNG für den Osten Deutschlands (eine genaue Revision steht noch aus). Erstaunlicherweise trifft dies nicht für den Kaiserstuhl zu. Hier wurden beide Geschlechter in relativ ausgeglichenem Verhältnis gefangen.

***Cryptops hortensis* (Donovan, 1810)**

Auch *C. hortensis* findet sich in einer zweiten Besiedlungsphase auf den Flächen ein. Die Art besiedelt ein breites Spektrum von Habitaten, von Sanddünen und Meeresküsten bis hin zu Mooren (BARBER 2009, 2022, LINDNER et al. 2010). Auch in urbanen und suburbanen Bereichen ist sie nicht selten anzutreffen (u. a. TISCHLER 1980, BARBER 2022). Die Art ist durch ein gesteigertes Wärmebedürfnis gekennzeichnet, was sich in Verbreitung und Auftreten ausdrückt. In Baden-Württemberg kommt *C. hortensis* gleichermaßen in Wäldern und in im Offenland gelegenen Gebüschkomplexen vor (SPELDA 1999b). In Ostdeutschland wurde sie vor allem an offenen, trockenen Habitaten angetroffen, wobei auch

Schwermetallrasen besiedelt werden (VOIGTLÄNDER 2003a, 2005). In Österreich und Italien ist die Art auf wärmere Laubwaldbiotope (KOREN 1986, VOIGTLÄNDER et al. 1994, MINELLI & IOVANE 1987) beschränkt.

Die Mehrzahl der Funde weist sie als Offenlandart bis mesophilen Waldbewohner aus. Es ist also nicht verwunderlich, dass die Art auf den neuen Flächen am Kaiserstuhl als einer der ersten Besiedler (2. Besiedlungsphase) auftritt.

Die zwischen 10 und 15 Jahren **beginnende Organisationsphase** ist charakterisiert durch das kontinuierliche und anwachsende Auftreten von *L. microps*, *L. calcaratus* und *P. ferrugineum* auf den neu geschaffenen Flächen im Rebgelände des Kaiserstuhls.

***Lithobius microps* Meinert, 1868 non 1872**

Die Art gilt in Gemeinschaft mit *L. calcaratus*, *L. melanops*, *L. forficatus* und *S. nemorensis* als Charakterart offener Flächen (VOIGTLÄNDER 2003a, b) und kommt besonders gern in Saumbiotopen, Gebüschkomplexen und in Kulturgebieten vor. Auf Rekultivierungsflächen des Braunkohletagebaues der Oberlausitz löst sie im Vorwaldstadium (ca. 10 Jahre nach der Schüttung) *Lamyctes emarginatus* ab (DUNGER & VOIGTLÄNDER 1990, 2009). Als später Besiedler benötigt sie längere Zeit und stellt auch deutlich höhere Ansprüche an Standortverhältnisse und Vegetationsbedeckung (DUNGER 1968), was ganz im Einklang mit den hier vorliegenden Ergebnissen steht.

***Lithobius calcaratus* C. L. Koch, 1844**

L. calcaratus wird generell als Offenlandart eingestuft. Da sowohl Trockenstandorte (Trocken- und Halbtrockenrasen, Zwergstrauchheiden, Schwermetallrasen, Pionierstandorte auf Haldenflächen, wärmegetönte Kiefernforste, thermophile Eichenwälder (RABELER 1947, VOIGTLÄNDER & DUNGER 1998, VOIGTLÄNDER 2003a, b, LINDNER et al. 2010, VOIGTLÄNDER & DECKER 2014, DUNGER & VOIGTLÄNDER 1990, 2009, LEŚNIEWSKA & LEŚNIEWSKI 2016) als auch gleichermaßen Moore (PEUSS 1932, VOIGTLÄNDER 1995b, LINDNER et al. 2010) besiedelt werden, spielt offensichtlich der Feuchtegrad des Habitats weniger eine Rolle als vielmehr Temperatur und eventuel eine erhöhte Lichteinstrahlung. Laubwälder und andere frische Standorte werden gemieden. Für Halbtrockenrasen ist sie Charakterart im Sinne von VOIGTLÄNDER & DÜKER (2001).

***Pachymerium ferrugineum* (C. L. Koch, 1835)**

P. ferrugineum ist in ganz Deutschland nur sehr zerstreut verbreitet bzw. selten nachgewiesen (REIP et al. 2012), so dass die Art in der Roten Liste Deutschlands als stark gefährdet in der Kategorie 2 geführt wird (DECKER et al. 2016).

P. ferrugineum ist eine gegen Feuchte und Temperatur sehr tolerante Art. Die meisten der mitteleuropäischen Nachweise stammen aus zwei sehr gegensätzlichen Habitaten: zum einen von (Sand-)Trocken- und Halbtrockenrasen, *Calluna*- und Kiefernheiden (u. a. RABELER 1947, DUNGER 1984, WYTWER 1992, SPELDA 1999b, VOIGTLÄNDER 2013, 2015), zum anderen aus Mooren, Erlenbrüchen, Auwäldern und Feuchtwiesen (u. a. PEUS 1932, POPP 1965, SPELDA 1999b, VOIGTLÄNDER 2003c, HANNIG et al. 2009, DECKER et al. 2009, LINDNER et al. 2010).

Dass nach fast 30 Jahren ein geringer Rückgang der Fangzahlen zu verzeichnen ist, lässt sich vermutlich auf eine „normale“ Populationsschwankung zurückführen.

In der **Organisationsphase** finden wir das für Trocken- und Halbtrockenrasen typische Artenspektrum, das hier durch das Auftreten von *L. erythrocephalus* und *L. forficatus* komplettiert wird.

***Lithobius erythrocephalus* C. L. Koch, 1847**

Das Vorkommen von *L. erythrocephalus* ist auf tiefere Höhenlagen beschränkt, wo die Art die verschiedensten Lebensräume besiedelt. Sehr oft sind das (Sand-)Trocken- und Halbtrockenrasen sowie *Calluna*-Heiden (u. a. DÜSSEL 1988, VOIGTLÄNDER 2003b, 2008, 2015, BARNDT 2010, VOIGTLÄNDER & DECKER 2014), aber auch verschiedene Waldassoziationen, vor allem wärmegetönte Eichenmischwälder und trockene Kiefernheidewälder bzw. -forste des mitteleuropäischen Flachlandes (u. a. RONDE 1957, WYTWER 1992, KARAFIAT 1970, BARNDT 2010, LEŚNIEWSKA & LEŚNIEWSKI 2016). Nachweise aus Au- oder Bruchwäldern und anderen Laubmischwäldern sind vergleichsweise weniger häufig (RABELER 1931, THIELE 1956, TAJOWSKÝ 1998, TUF & OŽANOVÁ 1999, ZERM 1999, BARNDT 2010, 2012, VOIGTLÄNDER 1995b, LINDNER et al. 2010).

***Lithobius forficatus* (Linnaeus, 1758)**

Als der Ubiquist unter den Lithobiiden und Charakterart offener Biotope (VOIGTLÄNDER 2003b) findet sich die Art auf den neu angelegten Flächen im Reb Gelände erst nach ca. 20 Jahren ein. Auf den Haldenflächen im Tagebauegebiet Berzdorf wird sie bereits im 4. Jahr und dominant ab dem 10. Jahr nach der Schüttung im Vorwaldstadium angetroffen (DUNGER 1968, DUNGER & VOIGTLÄNDER 2009).

Gemeinsam mit *L. microps*, *L. calcaratus*, *L. melanops* und *S. nemorensis* zählt *L. forficatus* zu den charakteristischen Arten von trockenen, offenen Standorten (VOIGTLÄNDER 2003b).

6 Diskussion

Der grundlegende Ablauf beim Sukzessionsgeschehen auf der Böschung ergibt sich aus der Zuwanderung zahlreicher Arten, nachfolgender Vermehrung und dem Durchsetzen der an die herrschenden Bedingungen besser angepassten Arten: Einwanderungsphase, Auffüllphase und biozönotische Regulation sind eine gerichtete Entwicklung. Während Einwanderungsphase und Auffüllphase einfach die zeitliche Entwicklung beschreiben, fordert man mit der „biozönotische Regulation“ einen funktionellen Zusammenhang, als Voraussetzung für die Ökosystementwicklung. Zu welchem Zeitpunkt diese biozönotische Regulation aber einsetzt, ist nicht einfach anzugeben.

Die praktische Beschreibung des Sukzessionsgeschehens am Kaiserstuhl anhand der hier vorgestellten Untersuchung und der hier gewählten Auflösung auf Artniveau ist kein gleichmäßiger Systemwandel, sondern entwickelt sich in seiner Summe aus starken Populationsschwankungen einzelner Arten, die sich überlagern (Tab. S2 im Anhang). Dazu treten noch unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten auf. So zeichnet sich die Gruppe der Zoophagen durch eine rasche Entwicklung aus, Detritophage und Phytophage dagegen entwickeln sich langsamer. Vegetation und Boden sind die entwicklungssträgsten Systemglieder (KOBEL-LAMPARSKI & LAMPARSKI 1996).

Um den Verlauf einer Sukzession theoretisch zu beschreiben, wurden verschiedene Sukzessionsmodelle entwickelt, die sich fast alle auf der Abfolge von Pflanzengesellschaften gründeten (u. a. CLEMENTS 1916, CONNELL & SLATYER 1977, BEGON et al. 1986). In der „Ökosystementwicklung“ von ODUM (1969) wurden Pflanzen und Tiere gemeinsam betrachtet. DUNGER (2006) erstellte erstmals eine „allgemeine bodenzoologische Theorie der Erstbesiedlung und Weiterentwicklung der Bodenfauna auf primär sterilen Flächen“, basierend auf den über 50 Jahre überspannenden Untersuchungen der Haldenflächen im mittel- und ostdeutschen Raum. Zusammengefasst lässt sie sich wie folgt formulieren:

Demzufolge beginnt die Entstehung eines Ökosystems (Ökogenese) mit dem ersten Ansiedlungsversuch von Organismen (Initialphase), zu der erstens das aktive oder passive Eintreffen, aber auch zweitens die Überwindung der Immigrationsbarriere in Form der extremen Bedingungen auf den Freiflächen gehören. Während der sich anschließenden Pionierphase setzen biozönotische Regulationsprozesse ein, die die Erweiterung der Umweltkapazität zu Folge haben. Damit finden neue Immigranten geänderte Bedingungen für eine Neuansiedlung (Biotop-Selektion) vor. Die Verhältnisse stabilisieren sich zunehmend, wobei die Gemeinschaften stärker von k-selektierten Arten geprägt sind, so dass ein gleitender Übergang in die Organisationsphase gegeben ist. In dieser Phase werden dann die Regulationsmechanismen zwischen den wesentlichen Komponenten (Boden, Pflanze, Tier) weniger von außen als vielmehr autogen beeinflusst (DUNGER & WANNER 1999, DUNGER 2006).

Myriapoden, speziell Diplopoden und Chilopoden waren schon mehrfach Objekte von Untersuchungen zum Kolonisationsprozess neu entstandener Flächen (TOPP 1998, TOPP et al. 1992, 2001, TAJOVSKÝ 1998, 1999, 2001, VOŽELNIKOVÁ & TAJOWSKÝ 2001, LUZYANIN et al. 2023, siehe auch SANCHEZ et al. 2021). Dabei handelte es sich in der Regel um Kippen und Halden des Braunkohletagebaus in Deutschland und Tschechien. Eine weitere Möglichkeit der Untersuchung von Erstbesiedlung und Sukzession bot sich auf frisch erstellten Flächen im Rebgelände des Kaiserstuhls, wo mehr als 30 Jahre kontinuierlich die Entwicklung von 24 Tiergruppen (u. a. Diplopoda, Isopoda, Araneae, Carabidae, Staphylinidae, Lumbricidae) verfolgt wurde (KOBEL-LAMPARSKI 1987, 1989, KOBEL-LAMPARSKI & LAMPARSKI 1994, 1995, 1996). Die Auswertungen der Langzeitstudie zur Besiedlung durch Chilopoda stand bisher noch aus. Sie lassen einen Vergleich mit Haldenflächen des Braunkohletagebaus zu. In beiden Fällen handelt es sich um die einmalige Gelegenheit, in Freiland-Großexperimenten echte Primärsukzessionen, ausgehend von tier- und pflanzenfreiem Substrat, zu untersuchen. Wie Besiedlung abläuft und wie dieser Vorgang gefördert werden kann, war zu Beginn der Forschungen völlig unbekannt.

Wenn man die Rekultivierung von Bergbaufolgelandschaften und die Wiederbesiedlung einer neu aufgebauten Kaiserstuhlböschung vergleicht, muss man allerdings bedenken, dass letztere ungleich einfacher war: Statt einer Mischung verschiedener Gemeineteile bestand das Substrat am Kaiserstuhl fast ausschließlich aus autochthonem Material, dem Löss. Impfzellen und Neugebiet waren dicht benachbart, es gab keine Ausbreitungsschranken. Die Exposition der Impfzellen und des Neugebietes war gleich. Schon nach rund 5 Jahren hatte sich im Neugebiet die dort typische Vegetation – ein Mesobrometum – eingestellt.

So hatte die Kaiserstuhl-Untersuchung eher den Charakter eines Freilandexperimentes, verglichen mit einer industriellen Rekultivierung mit all ihren Sachzwängen, zeigt aber, wie man bei Rekultivierung die Erholung fördern kann, indem man Quellgebiete und Impfzellen mit der autochthonen Fauna einplant.

Im Vergleich der Ergebnisse, die an verschiedenen Tiergruppen und in verschiedenen Gebieten gemacht wurden, kann festgestellt werden, dass sich die Besiedlungs- und Sukzessionsprozesse weitgehend ähneln und nach allgemeingültigen Gesetzmäßigkeiten verlaufen:

- Die Einwanderungswege und die Geschwindigkeiten sind tiergruppenspezifisch, ja sogar artspezifisch, so dass es zu Unterschieden im zeitlichen Auftreten der Gruppen bzw. Arten kommt. So immigrieren Nacktamöben und kleine Flagellaten nach wenigen Tagen, gefolgt von Ciliaten und Diatomeen innerhalb eines Monats (WANNER et al. 1998). Collembolen treten ab dem 4. Monat mit etablierten Populationen (DUNGER & WANNER 1999) auf. Erste Oribatiden wurden nach 2 Jahren nachgewiesen, Populationen von ihnen erst nach 4 ½ Jahren (LEHMITS et al. 2011, LEHMITS 2012). Regenwürmer kommen nicht vor 3 Jahren auf den Flächen vor, Tiefgräber gar erst nach mehr als 10 Jahren (u. a. DUNGER 1968, DUNGER & VOIGTLÄNDER 2009). Bei der Sukzessionsstudie im Reb Gelände des Kaiserstuhls treten sie aufgrund der Nähe der Impfzellen bereits im ersten Jahr nach der Umlegung auf (KOBEL-LAMPARSKI & LAMPARSKI 1983). Es handelte sich um *Lumbricus rubellus*, eine Art, die am Kaiserstuhl sowohl an der Bodenoberfläche als auch tiefgrabend lebt. Die ersten Chilopoden kommen bereits im ersten Jahr auf den Flächen vor, was alle bisherigen (DUNGER & VOIGTLÄNDER 1990, 2009) und auch die vorliegenden Untersuchungen zeigen.
- Die Primärbesiedlung erfolgt ausgehend von „Impfzellen“ und der unmittelbar angrenzenden Umgebung (Wald, Acker, Ruderalflächen etc.). Die Wirkung einer Waldbodenverbringung als Impfzelle wurde im Rheinischen Bergbauggebiet getestet (Zusammenfassung bei BAIRLEIN et al. 1989). Im Weinbauggebiet spielten kleine beim Böschungsaufbau erhalten gebliebene und integrierte alte Böschungsteile eine gewisse Rolle. Gleichmäßiger und insgesamt gesicherter verlief jedoch die Besiedlung durch verschiedene Tiergruppen (Spinnen, Asseln, Diplopoden), wenn ein großes Reservoir in der Nähe ist (KOBEL-LAMPARSKI 1987). Insgesamt kann festgestellt werden, dass die Zusammensetzung der „Ausgangs-Gemeinschaft“ eine entscheidende Rolle für die weitere Entwicklung auf der Fläche spielt.
- Wie die Tiere auf die neu zu besiedelnden Flächen gelangen, ist einerseits gruppenspezifisch, andererseits aber auch art- bzw. größenabhängig. So ist Windverfrachtung ein bedeutender Faktor bei der Bodenmikro- und -mesofauna. (u. a. Protisten, Collembola, Oribatida, Gamasida), aber auch bei Spinnen. Sie haben typische Pioniergemeinschaften, die durch ballooning das Neugebiet erreichen und nur drei bis vier Jahre dort existieren. Für größere Bodentiere kommt Windverfrachtung allenfalls für Eigelege, juvenile oder sehr kleine Arten (z. B. *Lithobius microps*) in Frage. Allerdings fanden weder WANNER et al. (1998) und DUNGER & WANNER (1999) noch LEHMITS et al. (2011) und LEHMITS (2012) bei ihren Untersuchungen Juvenile oder kleine Chilopoden (obwohl *L. microps* zum Arteninventar der Haldenflächen zählt). Für Chilopoden konnte bisher nur eine aktive Einwanderung zumindest über kürzere Distanzen aus den umgebenden Flächen nachgewiesen werden (KOBEL-LAMPARSKI 1987, ARMBRUSTER 1992, VOIGTLÄNDER, unpubl.). Auch eine passive Verbreitung durch den Menschen (z. B. durch Baufahrzeuge) oder Phoresie wäre denkbar.
- Wie auch bei anderen Tiergruppen lassen sich bei den Chilopoden Artengruppen mit unterschiedlichem Besiedlungsverhalten, Einwanderungswegen und -geschwindigkeiten feststellen. Das führt zu einem zeitlich gestaffelten Auftreten der verschiedenen Arten. Maßgeblich dafür ist ihre Laufaktivität (Erreichen der neuen Flächen), ihre Biologie (parthenogenetische Lebensweise,

schneller Generationswechsel), ihr Lebensraum (Streu und auch tiefere Bodenhorizonte), ihr Konkurrenzverhalten und vor allem ihre Autökologie.

- Substrat- und Oberflächeneigenschaften der Flächen wirken sich weniger auf die Immigration, aber sehr stark auf die Ansiedlung aus. Nur Arten, die den außergewöhnlichen Bedingungen (hohe Sonneneinstrahlung, Trockenheit, kein „Boden“, keine Humusaufgabe etc.) auf den neuentstandenen Freiflächen standhalten können, kommen zur Ansiedlung.
- Mit der ersten erfolgreichen Ansiedlung von Organismen (Pionierphase) setzt der Prozess der Erweiterung der Umweltkapazität durch biozönotische Regulation ein (DUNGER & WANNER 1999, DUNGER 2006). Im Ergebnis finden Neueinwanderer geänderte Bedingungen, die dann ihre Ansiedlung ermöglichen.
- Die stärksten Faunenveränderungen liegen bei den einzelnen Bodentiergruppen in verschiedenen Sukzessionsstadien, für die Collembolen auf den Haldenflächen im 2. Pionierstadium, für Lumbriciden im Vorwaldstadium (DUNGER 1968), für Dipoloden und Chilopoden im Vorwald- und Übergang zum Waldstadium (DUNGER & VOIGTLÄNDER 2009). Auf den hier untersuchten Weinbergböschungen wird sich, solange sie unter dem Einfluss des Menschen sind, kein Wald ausbilden, die Entwicklung wird also lange auf dem Stadium eines Mesobrometum verharren. Auch der Bodentyp wird lange eine Pararendzina bleiben, was aber nicht heißt, dass er sich nicht weiterentwickelt. Ein gewisser Kalkverlust wird kurzfristig ohne ökologische Auswirkungen sein. Die weitere Ausformung des Ah-Horizontes kann aber sehr wohl bedeutend für die Chilopoden-Gemeinschaft sein: Gründigkeit, Durchwurzelung und Durchwurzelbarkeit, Humusakkumulation und Gefügebildung verändern den Lebensraum Oberboden und beeinflussen im besonderen Maße die Lebensbedingungen für die Juvenilen. Mittelbar wirkt sich die veränderte Bodenstruktur und der höhere Humusgehalt auch über ein erhöhtes Nahrungsangebot (Collembolen, Insektenlarven u. ä.) auf die Chilopoden-Gemeinschaft aus.

Die Ökosystementwicklung verläuft nach DUNGER (2006) in verschiedenen Entwicklungsphasen, die sich in den vorliegenden Untersuchungen auch am Beispiel der Chilopoden nachvollziehen und allgemeine Gesetzmäßigkeiten der Sukzession feststellen lassen:

- Initialphase (1. Jahr), geprägt durch das spontane Auftreten und schnelle Populationsbildung der Initialart *Lamyctes emarginatus*.
- 1. Besiedlungsphase mit Beginn bereits im 2. Jahr. Sie ist gekennzeichnet durch das Vorkommen von *L. melanops* in hohen Individuenzahlen und zeitlich etwas versetzt von *L. crassipes*.
- Eine 2. Besiedlungsphase setzt etwa nach 7 Jahren mit *S. nemorensis* und *C. hortensis* ein.
- Der Übergang in die Organisationsphase deutet sich nach etwa 10 Jahren an. Sie ist gekennzeichnet durch einen Wechsel des Artenspektrums und der strukturellen Parameter der Chilopoden-Gemeinschaft.
- Das Erreichen der Organisationsphase ist gekennzeichnet durch eine wachsende Dominanz der standortstypischen Arten und deren Biomasse (wobei die Erstbesiedler nicht völlig fehlen müssen) sowie Konstanz der Gemeinschaftsstrukturen. Auf der Untersuchungsfläche im Reb Gelände scheint nach 20 bis 30 Jahren eine gewisse Stabilität der Gemeinschaft zu bestehen, die stark derjenigen standortstypischer Gemeinschaften der Trocken- und Halbtrockenrasen ähnelt (vgl. u. a. VOIGTLÄNDER 1996, 2003a).

Die Chilopoden zeigen also wie andere Bodentiergruppen ein sehr spezifisches Verhalten bei Immigration, Ansiedlung und im weiteren Sukzessionsverlauf und erweisen sich in gegenseitiger Beeinflussung mit anderen Tiergruppen als geeignete Indikatoren für die Charakterisierung des bodenbiologischen Zustandes eines sich entwickelnden Standorts.

Danksagung

Wir danken der Arbeitsgruppe „Kaiserstuhlprojekt“ des Zoologischen Instituts der Universität Freiburg für ihre Mitarbeit bei Freiland- und Laborarbeiten sowie den zahlreichen Sponsoren, die mit ihren Zuwendungen diese lange Untersuchung erst ermöglicht haben. Ein Dank geht auch an die Gutachter, Dr. Jörg Spelda und Norman Lindner, die wertvolle Kommentare zum Manuskript gaben. Frau Dr. Heike Reise sei herzlich gedankt für die Englisch-Korrektur und Hinweise zum Abstract.

Literatur

- ALBERT, A.M. (1978): Bodenfallenfänge von Chilopoden in Wuppertaler Wäldern. – Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal 31: 41-45.
- ARMBRUSTER, C. (1992): Wiederbesiedlung und Sukzession bei Chilopoden im flurbereinigten Reb Gelände des Kaiserstuhls. – Diplomarbeit, Universität Freiburg. i. Br.: 140 S.
- BAIRLEIN, F.; FOLLMANN, G.; MÖHLENBRUCH, N.; WOLF, G. (1989): Aufgaben und Ziele der heutigen forstlichen Rekultivierung von Tagebauflächen. – Natur und Landschaft 64: 462-464.
- BARBER, A.D. (1992): Distribution and Habitat in British Centipedes (Chilopoda). – In: MEYER, E.; THALER, K.; SCHEDL, W. (Hrsg.): Advances in Myriapodology. – Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplement 10: 339-352. https://www.zobodat.at/pdf/BERI_S10_0339-0352.pdf
- BARBER, A.D. (2009): Littoral myriapods: a review. – In: XYLANDER, W.E.R.; VOIGTLÄNDER, K. (Hrsg.): Myriapoda and Onychophora of the World – Diversity, Biology and Importance. Proceedings of the 14th International Congress of Myriapodology, Görlitz. – Soil Organisms 81 (3): 735-760.
- BARBER, A.D. (2022): Atlas of the centipedes of Britain and Ireland. – Field Studies Council Publications: 388 S.
- BARNDT, D. (Unter Mitarbeit von H. KORGE, H.; SCHULTZ, R.; WIESNER, T.; HEIß, R.; BISCHOF, R.; BLICK, T.; MUSTER, C., VOIGTLÄNDER, K.) (2010): Beitrag zur Arthropodenfauna des Naturparks Dahme-Heideseen (Land Brandenburg) – Faunenanalyse und Bewertung – (Coleoptera, Auchenorrhyncha, Heteroptera, Hymenoptera part., Saltatoria, Diptera part., Araneae, Opiliones, Chilopoda, Diplopoda u. a.). – Märkische Entomologische Nachrichten 12 (2): 195-298.
- BARNDT, D. (Unter Mitarbeit von KORGE, H.; SCHULTZ, R.; WIESNER, T.; HEIß, R.; BLICK, T.; MUSTER, C.; VOIGTLÄNDER, K.) (2012): Beitrag zur Kenntnis der Arthropodenfauna der Zwischenmoore Butzener Bagen, Trockenes Luch und Möllnsee bei Lieberose (Land Brandenburg) (Coleoptera, Heteroptera, Hymenoptera part., Auchenorrhyncha, Saltatoria, Diptera part., Diplopoda, Chilopoda, Araneae, Opiliones u. a.). – Märkische Entomologische Nachrichten 14 (1): 147-200.
- BECKER, J. (1982): Hundertfüßler (Chilopoda) des Bausenbergs und der östlichen Eifel. – Decheniana-Beihefte, Bonn 27: 76-86.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. (1986): Ecology. Individuals, Populations, and Communities. – Blackwell Scientific Publications Ltd, Oxford: 876 S.
- CLEMENTS, F.E. (1916): Plant succession: analysis of the development of vegetation. – Carnegie Institution of Washington publication 242: 512 S.
- CONNELL, J.H.; SLATYER, R.O. (1977): Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. – American Naturalist 111: 1119-1144.
- DECKER, P.; SCHMIDT, C.; HANNIG, K. (2009): Die Hundertfüßer und Tausendfüßer (Myriapoda, Chilopoda, Diplopoda) des Truppenübungsplatzes Haltern-Borkenberge (Kreise Coesfeld und Recklinghausen). – In: HANNIG, K.;

- OLTHOFF, M.; WITTJEN, K.; ZIMMERMANN, T. (Hrsg.): Die Tiere, Pflanzen und Pilze des Truppenübungsplatzes Haltern-Borkenberge. – Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde 71 (3): 1-226.
- DECKER, P.; VOIGTLÄNDER, K.; SPELDA, J.; REIP, H.S.; LINDNER, E.N. (2016): Rote Liste und Gesamtartenliste der Hundertfüßer (Myriapoda: Chilopoda) Deutschlands. – In: GRUTTKKE, H.; BINOT-HAFKE, M.; BALZER, S.; HAUPT, H.; HOFBAUER, N.; LUDWIG, G.; MATZKE-HAJEK, G.; RIES, M. (Red.): Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 4: Wirbellose Tiere (Teil 2). – Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (4): 327-346.
- DECKER, P.; MARX, M.T. (2017): The millipedes and centipedes (Diplopoda, Chilopoda) of the river banks and the stream islands at the northern Upper-Rhine in Germany. – Schubartiana 6: 1-15.
- DUNGER, W. (1968) Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Ein Beitrag zur pedozoologischen Standortdiagnose. – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 43 (2): 1-256.
- DUNGER, W. (1984): Beobachtungen an Collembolen und anderen Antennaten in offenen Sandtrockenstellen einer Fichtenpflanzung. – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 58 (5): 1-20.
- DUNGER, W.; VOIGTLÄNDER, K. (1990): Succession of Myriapoda in primary colonization of reclaimed land. – In: MINELLI, A. (Hrsg.): Proceedings of the 7th international congress of Myriapodology. E. J. Brill, Leiden, New York, København, Köln: 219-227.
- DUNGER, W.; WANNER, M. (1999): Ansiedlung und Primärsukzession der Bodenfauna auf Tagebaukippen – Ergebnisse und theoretische Ansätze. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 29: 201-211.
- DUNGER, W.; WANNER, M. unter Mitarbeit von HAUSER, H.; HOHBERG, K.; SCHULZ, H.-J.; SCHWALBE, T.; SEIFERT, B.; VOGEL, J.; VOIGTLÄNDER, K.; ZIMDARS, B.; ZULKA, P. (2001): Development of soil fauna at mine sites during 46 years after afforestation. – Pedobiologia 45: 243-271.
- DUNGER, W. (2006): Die Neubelebung von Haldenböden – ein halbes Jahrhundert bodenzoologischer Forschung. – Abhandlungen der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft ISIS Dresden 2004–2005: 47-64.
- DUNGER, W.; VOIGTLÄNDER, K. (2009): Soil fauna (Lumbricidae, Collembola, Diplopoda and Chilopoda) as indicators of soil ecosubsystem development in post-mining sites of Eastern Germany – a review. – Soil Organisms 81 (1): 1-51.
- DÜSSEL, H. (1988): Ökologische Untersuchungen an Myriapoden und Isopoden von Kalktrockenrasen. – Diplomarbeit, Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn: 1-172.
- DÜSSEL-SIEBERT, H. (2007): Hundertfüßer, Asseln und Tausendfüßer (Isopoda, Diplopoda und Chilopoda) im „Historischen Hauberg Fellinghausen“. – In: Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen (LANUV) (Hrsg.): Niederwälder in Nordrhein-Westfalen. Beiträge zur Ökologie, Geschichte und Erhaltung. – LANUV–Fachbericht 1: 151-156.
- EASON, E.H. (1964): Centipedes of the British Islands. – Werner & Co Ltd, London and New York: 294 S.
- ENGHOFF, H. (1973): Diplopoda and Chilopoda from suburban localities around Copenhagen – Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening 136: 43-48.
- GERSS, W. (2018): Aussagefähigkeit und Praktikabilität verschiedener Methoden der Biodiversitätsmessung. – Entomologie heute 30: 117-143. https://www.zobodat.at/pdf/Entomologie-heute_30_0117-0143.pdf
- HANDKE, K.; SCHREIBER, K.F. (1985). Faunistisch-ökologische Untersuchungen auf unterschiedlich gepflegten Parzellen einer Brachfläche im Taubergebiet. – In: SCHREIBER, K.F. (Hrsg.): Sukzession auf Grünlandbrachen. – Münstersche Geographische Arbeiten 20: 155-186.
- HANNIG, K.; KERKERING, CH.; SCHÄFER, P.; DECKER, P.; SONNENBURG, H.; RAUPACH, M.; TERLUTTER, H. (2009): Kommentierte Artenliste zu ausgewählten Wirbelosengruppen (Coleoptera: Carabidae, Hygrobiidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Hydrophilidae; Heteroptera; Hymenoptera: Formicidae; Crustacea: Isopoda; Myriapoda: Chilopoda, Diplopoda) des NSG "Emsdettener Venn" im Kreis Steinfurt (Nordrhein-Westfalen). – Natur und Heimat 69 (1): 1-29.
- JABIN, M. (2008): Influence of environmental factors on the distribution pattern of centipedes (Chilopoda) and other soil arthropods in temperate deciduous forests. – Dissertation, Universität Köln: 128 S.
- KACHE, P.; ZUCCHI, H. (1993): Besiedlung innerstädtischer Kleinstgrünflächen durch Doppelfüßer, Hundertfüßer und Kurzflügelkäfer (Diplopoda, Chilopoda et Staphylinidae). – Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 2: 223-243.
- KARAFIAT, H. (1970). Die Tiergemeinschaften in den oberen Bodenschichten schutzwürdiger Pflanzengesellschaften des Darmstädter Flugsandgebietes. – Schriftenreihe, Institut für Naturschutz Darmstadt 9 (4): 1-128.

- KOBEL-LAMPARSKI, A.; LAMPARSKI, F. (1983): Die Wiederbesiedlung flurbereinigten Rebgeländes im Kaiserstuhl durch Lumbriciden. – Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft 38: 337-342.
- KOBEL-LAMPARSKI, A. (1987): Die Neubesiedlung von flurbereinigtem Rebgelände im Kaiserstuhl und die weitere frühe Sukzession am Beispiel ausgewählter Tiergruppen aus verschiedenen Trophieebenen. – Dissertation, Universität Freiburg i. Br.: 453 S.
- KOBEL-LAMPARSKI, A. (1989): Wiederbesiedlung und frühe Sukzession von flurbereinigtem Rebgelände im Kaiserstuhl am Beispiel der Spinnen (Araneae), der Asseln (Isopoda) und Tausendfüßler (Diplopoda). – Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz e. V. Freiburg i. Br. – N. F. 14: 895-913.
- KOBEL-LAMPARSKI, A.; LAMPARSKI, F. (1994): Sukzessionsuntersuchungen im Rebgelände des Kaiserstuhls. – Veröffentlichungen Projekt „Angewandte Ökologie“ 8: 197-211.
- KOBEL-LAMPARSKI, A.; LAMPARSKI, F. (1995): Sukzessionsuntersuchungen im Rebgelände des Kaiserstuhls. – Detritophage. – Veröffentlichungen Projekt „Angewandte Ökologie“ 12: 47-59.
- KOBEL-LAMPARSKI, A.; LAMPARSKI, F. (1996): Sukzessionsuntersuchungen im Rebgelände des Kaiserstuhls. – Phytophage. – Veröffentlichungen Projekt „Angewandte Ökologie“ 16: 379-390.
- KOREN, A. (1986): Die Chilopoden-Fauna von Kärnten und Osttirol. 1. Geophilomorpha, Scolopendromorpha. – Carinthia II 43, Sonderheft: 1-85.
- KOREN, A. (1992): Die Chilopoden-Fauna von Kärnten und Osttirol. 2. Lithobiomorpha. – Carinthia II 51, Sonderheft: 1-139.
- LEHMITS, R.; RUSSELL, D. J.; HOHBERG, K.; CHRISTIAN, A.; XYLANDER, W.E.R. (2011): Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration. – Pedobiologia 54: 201-207.
- LEHMITS, R. (2012): Die Verbreitungswege von Hornmilben (Oribatida) und ihre Einwanderung in Rohböden. – Dissertation, Universität Leipzig: 99 S.
- LEŚNIEWSKA, M.; LEŚNIEWSKI, P. (2016): Centipede (Chilopoda) richness, diversity and community structure in the forest-steppe nature reserve Bielinek on the Odra River (NW Poland, Central Europa). – Biologia, Section Zoology 71 (11): 1250-1265.
- LEWIS, J.G.E. (1961): The life history and ecology of the littoral centipede *Strigamia (=Scolioplanes) maritima* (Leach). – Proceedings of the Zoological Society of London 137: 221-247.
- LEWIS, J.G.E. (1981): The biology of centipedes. – Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Sidney: 476 S.
- LINDNER, E.N.; VOIGTLÄNDER, K.; REIP, H.S. (2010): Hundert- und Tausendfüßer (Myriapoda: Chilopoda, Diplopoda) aus der Lüneburger Heide (Niedersachsen). Ergebnisse der Herbstexkursion 2008 der AG Deutschsprachiger Myriapodologen. – Schubartiana 4: 35-48.
- LUZANIN, S.L.; RESENCHUK, A.A.; OSIPOVA, M.O.; SIDOROV, D.A. (2023): Diversity of ground-dwelling arthropods on overburden dumps after coal mining. – Ecologica Montenegrina 61: 68-87.
- MACARTHUR, R. (1965): Patterns of species diversity. – Biological Reviews Cambridge Philosophical Society 40: 510-533.
- MARX, M.T.; GUHMANN, P.; LESSEL, T.; DECKER, P.; EISENBEIS, G. (2009): Die Anpassungen verschiedener Arthropoden (Araneae [Spinnen]; Coleoptera: Carabidae [Laufkäfer]; Collembola [Springschwänze]; Diplopoda und Chilopoda [Tausend- und Hundertfüßer]) an Trockenheit und Überflutung. – Mitteilungen der Pollichia 94: 139-160.
- MINELLI, A.; IOVANE, E. (1987): Habitat preferences and taxocenoses of Italian centipedes (Chilopoda). – Bollettino del Museo civico di storia naturale di Venezia 37: 7-34.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. – Uni-Taschenbücher 595, 3. überarbeitete Auflage, Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden: 430 S.
- ODUM, E.P. (1969): The strategy of ecosystem development. – Science 164: 262-270.
- PEUSS, F. (1932): Die Tierwelt der Moore unter besonderer Berücksichtigung der europäischen Hochmoore. – In: BÜLOW, K. VON (Hrsg.): Handbuch der Moorkunde 3. Borntraeger, Berlin: 1-277.
- POPP, E. (1965). Semiaquatile Lebensräume (Bülten) in Hoch- und Niedermooren III. Die Bültentierwelt (außer Insekten). – Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie 50 (2): 225-268.
- RABELER, W. (1931). Die Fauna des Göldeitzer Hochmoores in Mecklenburg (Mollusca, Isopoda, Arachnoidea, Myriapoda, Insecta). – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 21 (1-2): 173-315.

- RABELER, W. (1947): Die Tiergesellschaft der trockenen Callunaheiden in Nordwestdeutschland. – Jahresbericht der Naturhistorischen Gesellschaft zu Hannover 94/98: 357-375.
- REIP, H.S.; DECKER, P.; VOIGTLÄNDER, K.; LINDNER, E.N.; HANNIG, K.; SPELDA, J. (2012): Seltene Myriapoden Deutschlands (Diplopoda, Chilopoda). – Schubartiana 5: 49-112.
- RONDE, G. (1957). Studien zur Waldbodenkleinf fauna. – Forstwissenschaftliches Centralblatt 76 (3-4): 65-128.
- SANCHEZ, S.P.; COURTNEY, R.; SCHMIDT, O. (2021): Soil meso- and macrofauna indicators of restoration success in rehabilitated mine sites. – In: PRASAD, M. N. V. (Hrsg.): Handbook of Ecological and Ecosystem Engineering. First edition, John Wiley & Sons Ltd.: 67-94.
- SCHULTE, W.; FRÜND, H.-C.; SÖNTGEN, M.; GRAEFE, U.; RUSZKOWSKI, B.; VOGGENREITER, V.; WERITZ, N. (1989): Zur Biologie städtischer Böden. – Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Kilda-Verlag, Greven: 184 S. + 17 Abb.
- SPELDA, J. (1999a): Ökologische Differenzierung südwestdeutscher Steinläufer (Chilopoda: Lithobiida). – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 29: 389-395.
- SPELDA, J. (1999b): Verbreitungsmuster und Taxonomie der Chilopoda und Diplopoda Südwestdeutschlands. Diskriminanzanalytische Verfahren zur Trennung von Arten und Unterarten am Beispiel der Gattung *Rhymogona* Cook, 1896 (Diplopoda: Chordeumatida: Craspedosomatidae). Teil II. Abhandlung der einzelnen Arten. – Dissertation, Universität Ulm: 216 S.
- TAJOVSKÝ, K. (1998). Terrestrial arthropods (Oniscidea, Diplopoda, Chilopoda) of the Labské pískovce Protected Landscape Area (North Bohemia, Czech Republic). – In: TAJOVSKÝ, K.; PIZL, V. (Hrsg.): Soil zoology in central Europe, České Budějovice: 235-242.
- TAJOVSKÝ, K. (1999): Epigeic activity of millipedes (Diplopoda) in abandoned field. – In: TAJOVSKÝ, K.; PIZL, V. (Hrsg.): Soil zoology in central Europe, České Budějovice: 351-356.
- TAJOVSKÝ, K. (2001): Colonization of Colliery Spoil Heaps by Millipedes (Diplopoda) and Terrestrial Isopods (Oniscidea) in the Sokolov Region, Czech Republic. – Restoration Ecology 9 (4): 365-369.
- THIELE, H.U. (1956): Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen Waldtypen des Niederbergischen Landes. – Zeitschrift für angewandte Entomologie 39: 316-367.
- TISCHLER, W. (1980): Asseln (Isopoda) und Tausendfüßer (Myriopoda) eines Stadtparks im Vergleich mit der Umgebung der Stadt. – Drosera'80 (2): 41-52.
- TOPP, W.; GEMESI, O.; GRÜNING, C.; TASCH, P.; ZHOU, H.-Z. (1992): Forstliche Rekultivierung mit Altwaldboden im Rheinischen Braunkohlenrevier. Die Sukzession der Bodenfauna. – Zoologische Jahrbücher (Systematik) 119: 505-533.
- TOPP, W. (1998): Einfluß von Rekultivierungsmaßnahmen auf die Bodenfauna. – In: PFLUG, W. (Hrsg.): Braunkohlentagebau und Rekultivierung. – Springer, Berlin: 325-336.
- TOPP, W.; SIMON, M.; KAUTZ, G.; DWORSCHAK, U.; NICOLINI, F.; PRÜCKNER, S. (2001): The soil fauna of a reclaimed lignite open-caste mine of the Rhineland: Improvement of soil quality. – Ecological Engineering 17: 307-322.
- TUF, I.H.; OŽANOVÁ, J. (1999): Centipedes and millipedes in floodplain forests of various age. – In: TAJOVSKÝ, K.; PIZL, V. (Hrsg.): Soil zoology in central Europe, České Budějovice: 357-363.
- VOIGTLÄNDER, K. (1983): Chilopoden aus Fallenfängen im Waldgebiet Hakel, nordöstliches Harzvorland der DDR. – Hercynia N. F. 20 (1): 117-123.
- VOIGTLÄNDER, K.; SPELDA, J.; ZULKA, K.P. (1994): Hundertfüßer (Chilopoda) aus dem weststeirischen Raum (Österreich). – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich 131: 163-184.
- VOIGTLÄNDER, K. (1995a): Diplopoden und Chilopoden in immissionsgeschädigten Kiefernforsten im Raum Bitterfeld. – Hercynia N. F. 29: 269-289.
- VOIGTLÄNDER, K. (1995b): Diplopoden und Chilopoden aus Fallenfängen im Naturschutzgebiet „Dubringer Moor“ (Ostdeutschland/Oberlausitz). – Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 68 (8): 39-42.
- VOIGTLÄNDER, K. (1996): Diplopoden und Chilopoden von Trockenstandorten im Hallenser Raum (Ostdeutschland). – Hercynia N. F., Halle 30: 109-126.
- VOIGTLÄNDER, K.; DUNGER, W. (1998): Centipedes of the nature reserve "Leutratal" near Jena (Thuringia, East Germany). – In: PIZL, V.; TAJOVSKÝ, K. (Hrsg.): Soil Zoological Problems in Central Europe, České Budějovice: 255-265.

- VOIGTLÄNDER, K.; DÜKER, C. (2001): Distribution and species grouping of millipedes (Myriapoda, Diplopoda) in dry biotopes in Saxony-Anhalt/Eastern Germany. – *European Journal of Soil Biology* 37: 325-328.
- VOIGTLÄNDER, K.; KOBEL-LAMPARSKI, A.; LAMPARSKI, F. (2001): Die Chilopodenfauna (Myriapoda) im Rebgebiet des Kaiserstuhls – Einfluss verschiedener Bodenbearbeitungsverfahren. – *Carolinea* 59: 73-80.
- VOIGTLÄNDER, K. (2003a): Hundertfüßer (Chilopoda). – In: SCHNITZER, P.; TROST, M.; WALLASCHEK, M. (Hrsg.): Tierökologische Untersuchungen in gefährdeten Biotoptypen des Landes Sachsen-Anhalt. I. Zwergstrauchheiden, Trocken- und Halbtrockenrasen. – *Entomologische Mitteilungen Sachsen-Anhalt, Sonderheft 2003*: 26-29, 54-55, 71, 88-89, 107-108, 123-124, 194-195.
- VOIGTLÄNDER, K. (2003b): Species distribution and assemblages of centipedes (Chilopoda) on open xeric sites in Saxony-Anhalt (Germany). – *African Invertebrates* 44 (1): 283-291.
- VOIGTLÄNDER, K. (2003c): Liste der Myriapoden Sachsens-Anhalts und des Kyffhäusers. I. Chilopoda. – *Entomologische Nachrichten und Berichte* 47 (3-4): 191-193.
- VOIGTLÄNDER, K. (2005): Habitat Preferences of selected Central European Centipedes. – In: VOIGTLÄNDER, K. (Hrsg.): *Myriapoda in Europe. Habitats and Biodiversity. Contributions to the Colloquium of European Myriapodologists.* – *Peckiana* 4: 163-179.
- VOIGTLÄNDER, K. (2008): Hundertfüßer (Chilopoda). – In: LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ SACHSEN-ANHALT (Hrsg.): *Arten- und Biotopschutzprogramm Sachsen-Anhalt. Biologische Vielfalt und FFH-Management im Landschaftsraum Saale-Unstrut-Triasland.* – *Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Sonderheft 1/2008*: 220-223.
- VOIGTLÄNDER, K. (2013): Chilopoda und Diplopoda (Hundert- und Doppelfüßer). – In: ENTOMOLOGEN-VEREINIGUNG SACHSEN-ANHALT E.V. (Hrsg.): *Entomofaunistische Untersuchungen im südöstlichen Unterharz.* – *Entomologische Mitteilungen Sachsen-Anhalt* 21 (1/2): 21-27.
- VOIGTLÄNDER, K.; DECKER, P. (2014): Diplopoda and Chilopoda from a special protection area in the Huy mountain range in Saxony-Anhalt, Germany. – *Fragmenta Faunistica* 57 (1): 27-40.
- VOIGTLÄNDER, K. (2015): Die Doppel- und Hundertfüßer (Diplopoda & Chilopoda) der Colbitz-Letzlinger Heide. – In: ENTOMOLOGEN-VEREINIGUNG SACHSEN-ANHALT E.V. (Hrsg.): *Beiträge zur Naturlandschaft der Colbitz-Letzlinger Heide.* – *Entomologische Mitteilungen Sachsen-Anhalt, Sonderheft 2015*: 116-122.
- VOSSEL, E.; ASSMANN, T. (1995): Die Chilopoden, Diplopoden und Carabiden unterschiedlich genutzter Waldflächen bei Bentheim (Südwest-Niedersachsen): Vergleich eines Wirtschaftshochwaldes mit zwei ehemaligen Hudeflächen. – *Drosera* 95 (2): 127-143.
- VOŽELNIKOVÁ, K.; TAJOVSKÝ, K. (2001): Stonožky (Chilopoda) hnědouhelných výsypek na Sokulovsku. – *Myriapodologica Czecho-Slovaca* 1: 81-84.
- WANNER, M.; DUNGER, W.; SCHULZ, H.-J.; VOIGTLÄNDER, K. (1998): Primary immigration of soil organisms on coal mined areas in Eastern Germany. – In: PIŽL, V.; TAJOVSKÝ, K. (Hrsg.): *Soil Zoological Problems in Central Europe, České Budějovice*: 267-275.
- WEIL, E. (1958): Biologie der einheimischen Geophiliden. – *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 42: 173-209.
- WYTWER, J. (1992): Chilopoda Communities of the Fresh Pine Forests of Poland. – In: MEYER, E.; THALER, K.; SCHEDL, W. (Hrsg.): *Advances in Myriapodology.* – *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck, Supplement 10*: 205-211. https://www.zobodat.at/pdf/BERI_S10_0205-0211.pdf
- ZERM, M. (1997): Distribution and phenology of *Lamyctes fulvicornis* and other lithobiomorph centipedes in the floodplain of the Lower Oder Valley, Germany (Chilopoda, Henicopidae, Lithobiidae). – In: ENGHÖFF, H. (Hrsg.): *Many-legged animals – A collection of papers on Myriapoda and Onychophora. Proceedings of the 10th International Congress of Myriapodology 1996.* – *Entomologica Scandinavica, Supplement 51*: 125-132.
- ZERM, M. (1999): Vorkommen und Verteilung von Tausendfüßern, Hundertfüßern, Zwergfüßern (Myriapoda: Diplopoda, Chilopoda, Symphyla) und Landasseln (Isopoda: Oniscidea) in den Auen des Unteren Odertals. – In: DOHLE, W.; BORNKAMM, R.; WEIGMANN, G. (Hrsg.): *Das Untere Odertal.* – *Limnologie Aktuell* 9: 197-210.
- ZULKA, K. P. (1991): Überflutung als ökologischer Faktor: Verteilung, Phänologie und Anpassungen der Diplopoda, Lithobiomorpha und Isopoda in den Flußauen der March. – *Dissertation, Universität Wien*: 65 S.

Tabelle S3: Kleinräumige Verteilung von *Lithobius crassipes* und *L. melanops* (Individuenzahlen) auf der Untersuchungsfläche.

<i>Lithobius crassipes</i>																
Jahr	Fallennummer															Summe
	Abtrag								Auftrag							
	1	2	3	4	5	6	7	8	10	13	9	11	12	14	15	
1979											1	1				7
1980	2			1		1				1						7
1981	1			3	1		1				1				2	9
1982			3			3	1	2	1	2	4	1	3	3	1	24
1983	1	1	2		2	4		3	5	3	8	6	2	7	4	48
1984	1	1	1			4	1	8	1		13	16	4	9	3	62
1985			5	2		6	3	11	6	3	9	13	13	15	12	98
1986		2	1		1	3	2	4	3		4	6	7	5	6	44
1987				2	1	2		1	4	4	4	4	1	3	1	27
1988				1	1	2		2	5	2	3	8	5	8	13	50
1989		1	3		1	3	1	5	3	4	6	6	5	7	6	51
1990	3		4	2	4	5	1	3	3	5	10	6	4	3	4	57
1991										3	1	2			2	8
1992			2							1			3	2	1	9
1993	1				1	2				1			1		1	7
1994					1					1			1	1		4
1995					1			1		2	1	4	1		2	12
1996				1		1			1	3		1	2	1	2	12
1997							1		1	2			1			5
1998			2		1					2	3	2	1			11
1999					1								1		1	3
2000						1							1			2
2001		1						1	1				1			4
2002			1						1	1			2	1		6
2003	1									3			4			8
2004													1	1		2
2005										1	1					2
2006																
2007					1								1			2
2008					1											1
2009										1						1
2010																
2011											1					1
Summe	10	6	24	12	18	37	11	41	44	41	65	76	65	66	61	577

<i>Lithobius melanops</i>																
Jahr	Fallennummer															Summe
	Abtrag								Auftrag							
	1	2	3	4	5	6	7	8	10	13	9	11	12	14	15	
1979		1														1
1980	3	6	2	1	5	3			1							21
1981	11	8	7	3	6	1	1		3	11					1	52
1982	6	7	12	17	7	5	9		9	14			2		1	89
1983	5	5	1	7	4	6	8		3	12			1	1		53
1984		1		5	3	2	1		6	9						27
1985	1	2	1	3	4	3	2		4	11		1			1	33
1986	1	3	3	8	4	4	3	1	6	6						39
1987	2	1		7	1	2	3	1	7	4				1		29
1988				7	6		1		8	8				1		31
1989	1		2	3	10	5	1		2	5						29
1990			1	2	6	9			8	3	1	1				31
1991		1	1		1	4			4	2		1				14
1992				1	4	2	1		1							9
1993			1		3	1		1	2							8
1994		1	1	1	1	3	2		2							10
1995	1		2		2				1					1		7
1996			2			2										4
1997			2		2											4
1998			1													1
1999			1	1	1	2			2	1						8
2000					1				2	1	1					5
2001									1							2
2002		1		1	1	1			1			1				6
2003	1				5		1		2	1			1	1		12
2004					3											3
2005									1			1				2
2006																
2007									1		1				1	3
2008																
2009																
2010														1	1	2
2011																
Summe	31	38	40	67	82	55	31	4	72	93	2	5	4	6	5	535