

Die Wolfspinne *Alopecosa farinosa* (Araneae: Lycosidae) im Reb Gelände des Kaiserstuhls: Populationsaufbau und Populationsdynamik in einem Zeitraum von 33 Jahren

Angelika Kobel-Lamparski & Claudia Gack



doi: 10.30963/aramit5913

Abstract. The wolf spider *Alopecosa farinosa* (Araneae: Lycosidae) in the vineyard area of the Kaiserstuhl in south-western Germany: population growth and population dynamics for a period of 33 years. *Alopecosa farinosa* (Herman, 1879) is a photophilic and xerophilic wolf spider. It lives in the Kaiserstuhl in a large area, but only in non-wooded sites. It prefers south orientated slopes and adjacent vineyards. *Alopecosa farinosa* apparently does not balloon. It seems that the mother contributes to dispersal by carrying the juveniles around on the opisthosoma. Since 1979 we performed a continuous long-term study on the recolonization and succession of vineyard slopes after large scale land consolidations. This data from over 33 years shows an undulating trend of population development with a density variation of factor 3, superimposed by short time fluctuations caused by the weather. *Alopecosa farinosa* has a one-year generation cycle. The present long-time study provides an overview of 33 generations. Due to climatic changes in the last years the winters were warm. Consequently, *Alopecosa farinosa* changed from a stenochronic spring species to a stenochronic winter species.

Keywords: climate change, long-term observation, pitfall traps, recolonization, succession, vineyard terraces

Zusammenfassung. *Alopecosa farinosa* (Herman, 1879) ist eine photophile, Wärme und Trockenheit liebende Wolfspinne. Sie kommt im Kaiserstuhl großflächig vor, allerdings nur in nicht bewaldetem Gelände, vor allem auf unbewirtschafteten Südhängen und daran angrenzenden Rebflächen. *Alopecosa farinosa* macht offensichtlich kein Ballooning, vielmehr werden die Juvenilen durch die Mutter beim Herumtragen auf dem Opisthosoma verbreitet. Unsere Ergebnisse basieren auf einer seit 1979 kontinuierlich durchgeführten Langzeitstudie über die Wiederbesiedlung und Sukzession auf Weinbergböschungen nach großflächiger Flurbereinigung. *Alopecosa farinosa* zeigt in den vergangenen drei Jahrzehnten einen langwelligen Trend der Populationsentwicklung mit Schwankungen der Dichte um den Faktor 3, überlagert von kurzzeitlichen witterungsbedingten Fluktuationen. *Alopecosa farinosa* hat einen einjährigen Generationszyklus. Die Langzeituntersuchung erlaubt uns also 33 Generationen zu überblicken. Aufgrund des Klimawandels treten in jüngster Zeit vermehrt warme Winter auf. *Alopecosa farinosa* wird unter solchen Bedingungen in der phänologischen Typisierung von einer stenochronen Frühjahrsart zu einer stenochronen Winterart.

In dem vom Weinbau geprägten zentralen Kaiserstuhl fanden ab den 1960er Jahren großangelegte Flurbereinigungsmaßnahmen statt. Bei den Umlegungsverfahren entstanden zum einen hektargroße horizontale Flächen für den Weinbau, zum anderen riesige Böschungen von 8-30 m Höhe, bis zu 45° Neigung und einer Länge von mehreren hundert Metern. Diese Großböschungen wurden nach ihrer Fertigstellung zur Begrünung und zur Vorbeugung gegen Erosionsschäden mit einer Saatgutmischung angespritzt und danach nicht weiter bearbeitet oder anthropogen beeinflusst.

Wir untersuchten mit Bodenfallen über 33 Jahre die Neubesiedlung einer Großböschung durch die epigäische Fauna und deren Populationsentwicklung. Bei einer solchen Untersuchung ergeben sich nicht nur Einblicke in das Besiedlungs- und Sukzessionsgeschehen ganzer Tiergruppen (Gack & Kobel-Lamparski 2018, Montermann & Kobel-Lamparski 2016), sondern zusätzlich Daten zur Autökologie und Faunistik häufig gefangener Arten (Gack & Kobel-Lamparski 2006, Kobel-Lamparski & Gack 2010, Kunz & Kobel-Lamparski 2002).

Bei unseren Untersuchungen im Reb Gelände des Kaiserstuhls traten sowohl adulte Tiere (n = 18329) als auch Juvenilstadien (n = 13856) von *Alopecosa farinosa* mit hohen Fangzahlen auf. Anhand dieser Daten werden die Populationsentwicklung der Art und ihre Reaktion auf zunehmend wärmere Jahre dargestellt. Untersuchungen zur Autökologie von einheimischen Spinnen sind bis heute recht selten. Die

Mehrzahl der Arbeiten bezieht sich auf Lycosiden (Engelhardt 1964, Workman 1978, Szinétár et al. 2005, Frick et al. 2007); ihre Größe erleichtert die Untersuchung.

Die meisten Informationen über *A. farinosa* gehen auf die Dissertation von Cordes (1994) zurück; er kombinierte Freiland- und Laboruntersuchungen mit umfangreicher Literatur- und Museumsarbeit.

Taxonomische Vorbemerkung

Diese taxonomische Ausführung ist für die Nutzung zusammenfassender Werke notwendig (z.B. Hänggi et al. 1995, Nentwig et al. 2019), wenn man sich über die Eigenschaften einer Art informieren möchte und auf zwei Arten stößt, die immer wieder verwechselt wurden. Die korrekte Bezeichnung der hier behandelten Art ist heute *A. farinosa* (vgl. Breitling et al. 2016, Canard & Cruveillier 2019). Lange Zeit bestand Unklarheit über den systematischen Status von *Alopecosa accentuata* (= *Alopecosa barbipes*) und *A. farinosa*. Sie wurden lange unter dem Namen *accentuata* als eine Art angesehen (z.B. Dahl 1908), obwohl sich die Männchen von *A. accentuata* (= *A. barbipes* auct.) durch den Besitz einer büstenförmigen Behaarung („*barbipes*“/„Bartfuß“) der leicht verdickten Vordertibia von *A. farinosa* (= *A. accentuata* auct.) morphologisch deutlich absetzen. Die Arbeiten von Dahlem et al. (1987) und Cordes & von Helversen (1990) belegen zudem, dass die Balz der beiden Arten unterschiedliche Merkmale aufweist, auch genetische Unterschiede konnten festgestellt werden (Vink & Mitchel 2002). Seit Dahlem et al. (1987) werden die beiden Taxa wieder als Schwesterarten betrachtet. *Alopecosa accentuata* im heutigen Sinn ist identisch mit der seit den 1990ern als *A. barbipes* bezeichneten Art (nach Breitling et al. 2016 war *A. accentuata* ein nomen dubium). Zudem liegt eine regionale Trennung vor: *A. accentuata* (= *A. barbipes*) lebt in Deutschland ausschließlich im Tiefland nördlich der Mit-

Dr. Angelika KOBEL-LAMPARSKI, Schwarzwaldstr. 60, D-79194 Gundelfingen; E-Mail: kobel.lamparski@biologie.uni-freiburg.de
Dr. Claudia GACK, Maximilianstr. 1, D-79100 Freiburg; E-Mail: kc-anthophora@online.de

Academic editor: Theo Blick

eingereicht 30.8.2019, angenommen 25.3.2020, online 9.4.2020

telgebirge, *A. farinosa* schließt daran südlich an und kommt von Tieflagen bis in Höhen über 2000 m vor (Cordes & von Helversen 1990, Cordes 1994, 1995, Höfer et al. 2010: *farinosa* in allen Arbeiten als *accentuata*). Die beiden Arten führten auch bis in neuere Zeit zu Verwirrungen in der Literatur (z.B. Hofmann & Haupt 1990, Szinetár et al. 2005, Schmitt 2008, Buchholz 2009, Buchholz & Hartmann 2008, Buchholz & Kreuels 2009).

Material und Methoden

Die Langzeituntersuchungsfläche (Abb. 1) wurde von Juli 1979 bis Dezember 2011 kontinuierlich untersucht. Sie ist eine süd-südost-exponierte, Ende 1978 durch die Flurbereinigung entstandene Großböschung (WGS84 Koordinaten: 48,16889°N, 8,07306°E, Höhe 350 m ü. NN) im zentralen Kaiserstuhl bei Oberbergen im Gewann Baßgeige. Sie ist 250 m lang, 14 m hoch mit einer Neigung von 30° und grenzt im Westen an einen Streifen Mesobrometum und an ein altes Reb Gelände, das als Impffzelle für die Wiederbesiedlung von den Flurbereinigungsmaßnahmen ausgespart wurde (Abb. 2). Durch den Böschungsbau bedingt, ist die Untersuchungsböschung in einen Abtragsbereich aus anstehendem harten Löss mit schütterer, niedriger Xerothermvegetation und einen Auftragsbereich aus aufgeschüttetem Löss mit dichter Vegetation untergliedert. Seit Juli 1979 sind auf dieser Böschung im oberen, mittleren und unteren Bereich insgesamt 15 Trichterfallen (= modifizierte Barberfallen, Durchmesser 15 cm) eingegraben, und zwar stets 3 Fallen im Abstand von 5 m übereinander. Die Fallenreihen liegen jeweils 25 m auseinander, der Abstand zwischen dem alten Reb Gelände und der ersten Fallenreihe beträgt 50 m. Im Abtragsbereich befinden sich 10 Fallen, im Auftragsbereich 5. Im Untersuchungszeitraum erfolgte die Leerung der Fallen monatlich, im Sommer alle 14 Tage, als Fixierungsflüssigkeit diente Ethylenglycol. 2009 bis 2011 waren aus technischen Gründen nur 6 Fallen fähig, die Fallen der 2. und 5. Reihe. Bei Aussagen, zu denen ihre Berücksichtigung keinen Erkenntnisgewinn gebracht hätte, wurden sie nicht herangezogen, ansonsten wurden sie gewichtet mit einbezogen, was zum Teil zu Rundungsfehlern im Einserbereich führt.

Die jährliche Vegetationsaufnahme im Juni erfolgte nach Braun-Blanquet. Zur feinanalytischen Dokumentation wurden verpflochte, 4 m² große Dauerflächen im Fallenbereich bearbeitet und die Deckung direkt im Gelände bestimmt, Korrelationen zwischen den jährlichen Fangzahlen von *A. farinosa* und den jährlichen Deckungswerten der Vegetation wurden mit der Rangkorrelation nach Spearman berechnet.

Ergänzend zu der Dauerfläche Bö II wurden 32 weitere Flächen im zentralen Kaiserstuhl untersucht: 16 Böschungen, 14 Rebflächen in unterschiedlich altem Reb Gelände sowie ein Mesobrometum am Badberg und ein Eichen-Hainbuchenwald oberhalb der Langzeituntersuchungsfläche. Die Untersuchungen auf diesen Flächen erfolgten überall mit derselben Methode und erfassten jeweils mindestens ein Jahr. Damit verbunden waren teils naturschutzfachliche, teils weinbau-fachliche Ziele.

Die gefangenen Spinnen wurden je nach Entwicklungsstand 4 Stadien zugeordnet:

- adulte Männchen und Weibchen (ad ♂♂ + ♀♀)
- juvenile Männchen und Weibchen (j ♂♂ + ♀♀)
- Juvenile, bei denen noch keine Geschlechtsmerkmale sichtbar sind (Juv)
- sehr kleine Juvenile (JJ), die kurz zuvor geschlüpft waren und immer in großen Mengen (> 50 Tiere) mit den adulten Weibchen in die Fallen gerieten. Sie wurden nicht einzeln gezählt, sondern als Anzahl der Fangereignisse n* in Abb. 6 quantitativ berücksichtigt.

Ergebnisse und Diskussion

Verbreitung im Kaiserstuhl

Alopecosa farinosa kommt im Kaiserstuhl vorwiegend an Südhängen mit geringer Vegetationsdeckung vor. Grund dafür ist sicher ihre strikte Photophilie. Diese ermöglicht ihr, die Temperatursumme zu erhalten, die sie für ihre Fortpflanzungsphase während der kalten Jahreszeit benötigt. Sie erlaubt ihr sogar, in den Alpen bis in 2000 m Höhe vorzudringen (Cordes 1994, Nentwig et al. 2019).

Im Kaiserstuhl lebt *A. farinosa* hauptsächlich auf Böden aus Löss.



Abb. 1: Blick auf die Langzeituntersuchungsfläche Bö II im Reb Gelände des zentralen Kaiserstuhls

Fig. 1: View of the investigation slope Bö II in the vineyards of the central Kaiserstuhl

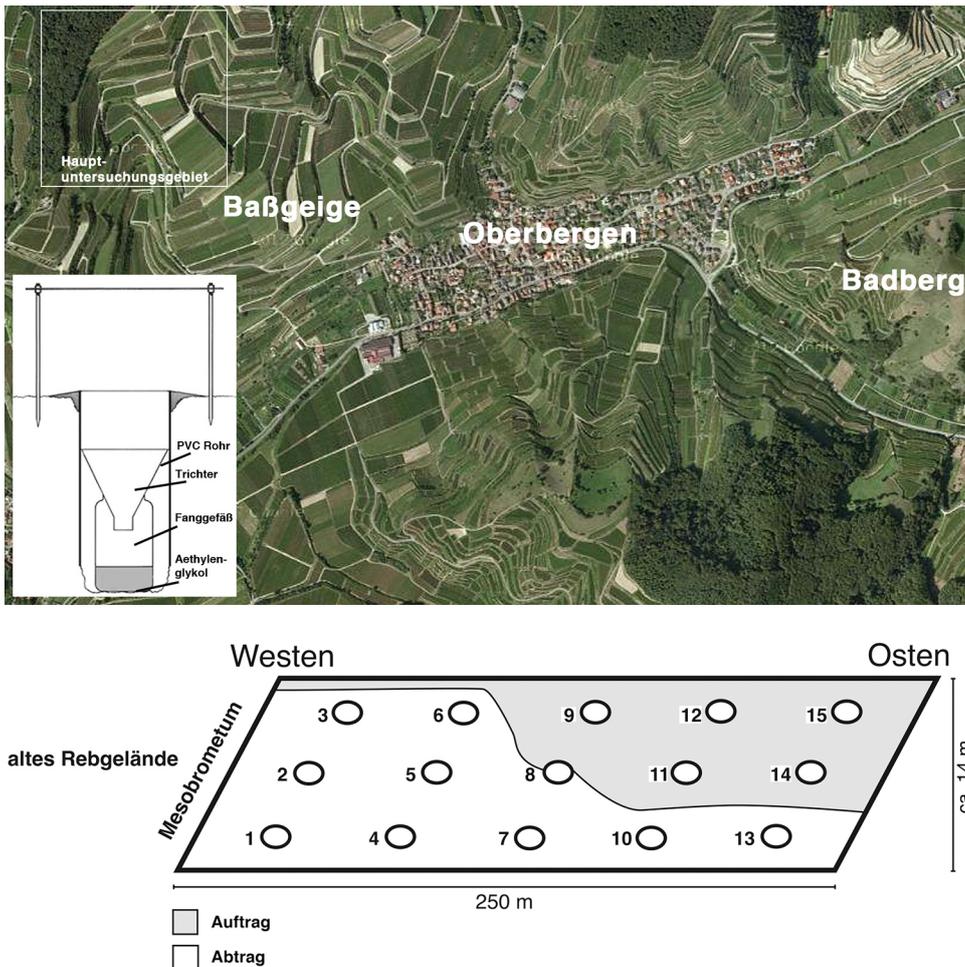


Abb. 2: Untersuchungsgebiet im Kaiserstuhl-Baßgeige (Google Earth), Lage der 15 Fallen auf Bö II und schematische Darstellung einer Falle

Fig. 2: Study area in the Kaiserstuhl-Baßgeige (Google Earth), position of the 15 pitfall traps on slope Bö II and schematic representation of a pitfall trap

Im südexponierten, alten, kleinterrassierten Reb Gelände findet man sie sowohl auf Böschungen als auch auf Rebflächen. Ebenso günstige Lebensbedingungen bieten ihr die riesigen durch die Rebflurbereinigungen neu entstandenen Großböschungen, sofern sie südexponiert und nicht zu dicht bewachsen sind, vergleichbar den Rebterrassen in Südmähren (Košulič & Hula 2014). Von den Böschungen breitet sie sich in die angrenzenden Rebflächen aus, die Fangzahlen nehmen allerdings mit zunehmender Entfernung rasch ab (Abb. 3). Weibchen mit Jungen auf dem Opisthosoma oder kleine Juvenile wurden auf den horizontalen Rebflächen nie gefangen, ein Hinweis darauf, dass sich die Art dort nicht fortpflanzt. Wir sehen deshalb die Rebflächen nur als "Streifgebiete" von *A. farinosa* an. Das Ausstrahlen von den Böschungen lässt sich mindestens bis zu 50 m Entfernung nachweisen - ein Beispiel für die hohe Dispersionsfähigkeit der Art und für die enge Vernetzung von Böschungen und Rebflächen (Kobel-Lamparski et al. 1999).

Wie stark das Auftreten von *A. farinosa* auf den Rebflächen von dem Kontakt zu den benachbarten Böschungen abhängt, sieht man auch daran, dass dort, wo die Spinne aufgrund der Nordexposition einer Böschung nicht lebt, sie auch auf der angrenzenden Rebfläche nicht vorkommt.

Abhängigkeit von der Vegetationsdeckung

Laut Literatur (ausführlich zusammengestellt in Cordes 1994) bevorzugt *A. farinosa* lichte Vegetationsstrukturen. Die Vegetation bietet ihr Schutz vor Witterung und Fressfein-

den und lockert mit ihren Wurzeln den Oberboden, sodass die Spinne in der Lage ist, ihre kurzen Unterschlupfröhren anzulegen. Andererseits beschattet die Vegetation ihren Lebensraum und erhöht den Raumwiderstand. Sicher braucht auch eine Spinne offener Standorte Deckung, andererseits als Jagdspinne aber auch Freiräume, in denen ihre Beweglichkeit zum Tragen kommt (Uetz 1990). Vom Deckungsgrad hängt zudem die Bodentemperatur ab: Ohne Deckung kann es auf einer Kaiserstuhl-Südböschung zu heiß werden, ein Zuviel an Deckung kann die Bodenoberfläche - den Lebensraum dieser epigäischen Art - zu sehr abkühlen.

Um zu klären, wie sich der Deckungsgrad auf die Spinnenpopulation auswirkt, wurde zunächst eine Rangkorrelation nach Spearman zwischen den jährlichen Fangzahlen in den einzelnen Fallen und den Deckungswerten der Vegetation der Fallenumgebungen hergestellt: In der Anfangsphase von 1981 bis 1985 gibt es zwischen den Fangzahlen von *A. farinosa* und der Deckung der Abtragsvegetation eine Korrelation von 0,5, d.h. es gibt ein gleichmäßiges Anwachsen der Spinnenpopulation und eine Zunahme der Deckung. Dies ist sicher ein Besiedlungsphänomen; sowohl Spinnenpopulation als auch Pflanzendeckung können in diesem Stadium nur anwachsen. Für die späteren Jahre 1992 bis 2008 beträgt der Korrelationskoeffizient im Abtrag 0,1, d.h. es gibt keinen Zusammenhang zwischen Deckung und Fangzahl.

Für den Auftrag gilt es ein völlig anderes Bild. Für die Jahre 1981 bis 1985 ergibt sich ein Koeffizient von -0,6 und für die Spätphase 1992 bis 2008 von -0,7, d.h. im Auftrag war

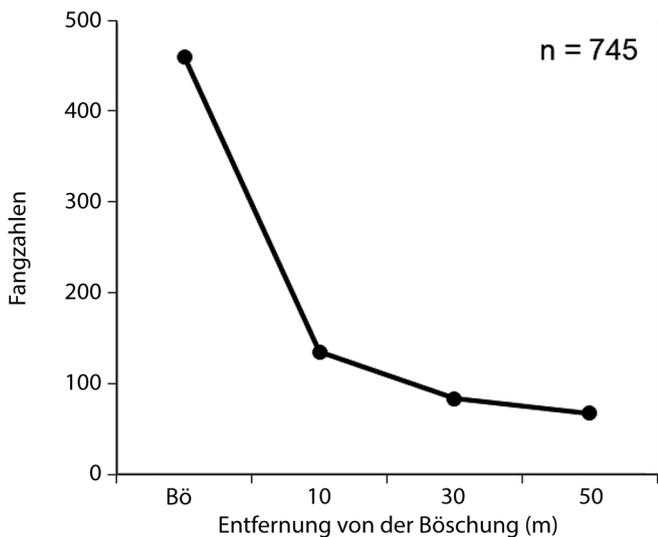


Abb. 3: Abnahme der Fangzahlen von *Alopecosa farinosa* auf einer Rebterrasse mit zunehmender Entfernung von einer angrenzenden, südexponierten Böschung. Datengrundlage: 20 Fallen, 12 Monate, adulte ♂♂ n = 381, adulte ♀♀ n = 81, Juvenile n = 261

Fig. 3: Decrease in catches of *Alopecosa farinosa* on a vine terrace with increasing distance from an adjacent south-facing slope. Based on 20 traps, exposed for 12 months, adult ♂♂ n = 381, adult ♀♀ n = 81, juveniles n = 261

die Vegetation sehr rasch so dicht, dass eine Zunahme der Deckung mit einer Abnahme der Fangzahlen verbunden ist.

Um konkrete Aussagen über den optimalen Deckungsgrad machen zu können, wurden die Deckungswerte der Fallenumgebung der drei Fallen mit den höchsten Fangzahlen gemittelt. Dies ergab für die Jahre 1992 bis 2008 einen Mittelwert der Vegetationsdeckung von 51 % ($\pm 11,7$). Eine entsprechende Berechnung für die drei Fallen mit den niedrigsten Fangzahlen ergab eine Vegetationsdeckung von 83 % (± 22).

Das Optimum für *A. farinosa* auf der heißen, trockenen Südböschung liegt also bei einer Deckung von 40 bis 60 % oder einfacher ausgedrückt dort, wo nur die Hälfte der Bodenoberfläche von Pflanzen bedeckt ist. Dies entspricht der Aussage von Cordes (1994), der die höchste Individuendichte immer an Standorten mit einer Mischung von offenem Boden mit Flächen höherer Vegetationsdeckung fand.

Kleinräumiges Vorkommen auf der Langzeituntersuchungsfläche

Die Besiedlung durch *A. farinosa* setzte unmittelbar nach Fertigstellung der Böschung ein. Im Nahbereich der Impfzelle wurden 1979 in den ersten zwei Fallenreihen die meisten Individuen gefangen. Bereits im 2. Jahr, 1980, hatte *A. farinosa* die gesamte Böschung besiedelt und wurde von da an jedes Jahr in allen Fallen nachgewiesen (Abb. 4). 1992, im Jahr mit der höchsten Populationsdichte, trat sie in 14 der 15 Fallen mit maximalen Fangzahlen auf.

Während der 33 jährigen Untersuchungszeit ist bei vielen Spinnenarten, aber auch Arten anderer Taxa, eine hohe Populationsdichte stets damit verknüpft, dass die Art sowohl räumlich als auch zeitlich in größerer Ausdehnung vorkommt. Für *A. farinosa* gilt das auf der untersuchten Böschung nicht. Eine räumliche Erweiterung auf der Böschung kann nicht eintreten, weil sie bereits ab 1980 vollständig besiedelt ist. Eine zeitliche Ausdehnung, d.h. eine Verlängerung der Ak-

tivitätszeit bei Anwachsen der Individuenzahlen findet auch nicht statt, da *A. farinosa* einen einjährigen Lebenszyklus hat, ihre Entwicklungsphasen also relativ starr eingepasst sind (vgl. nächstes Kapitel).

Für die Fangzahlen spielt die Position der Fallen auf der Böschung eine entscheidende Rolle. Einerseits sind auf anstehendem Löss die Fangzahlen generell höher als auf aufgeschüttetem Löss, andererseits werden offensichtlich die etwas feuchteren unteren Böschungsbereiche den heißen oberen Bereichen vorgezogen. Zusammenfassend heißt das, *A. farinosa* lebt in allen Bereichen der zweifellos xerothermen Böschung, sie bevorzugt aber den weniger trockenen Unterhang. Ihr Optimum findet sie bei einer Vegetationsdeckung um 50 %. Damit erfüllt sie alle Bedingungen, die ihr die folgenden Autoren zuschreiben: Bauchhenss (1990) zählt sie zu ihrem xerothermen Habitattyp A. Cordes (1994) schließt aus den Fundorten seiner Aufsammlungen in Griechenland auf einen gewissen Feuchtigkeitsbedarf der Art. Nach dem ökologischen Einteilungsprinzip von Tretzel (1952) würde man sie auch heute noch den photophilen-xerophilen Spinnen zuordnen.

Jahreszeitliches Auftreten – Verschiebung der Reifezeit

Alopecosa farinosa besitzt einen einjährigen Entwicklungszyklus. Im Frühjahr (März) – in sehr milden Wintern teils schon im Spätwinter (Februar) – finden im Kaiserstuhl Balz und Paarung statt. Nach Cordes (1994) sind die Geschlechter zeitlich synchronisiert. Zu Beginn der Paarungszeit kommen sie daher ungefähr gleich häufig vor, z.B. betrug nach unseren Daten im Januar 2001 das Verhältnis Männchen : Weibchen ungefähr 1:1 (28 ♂♂ : 29 ♀♀), aber schon im Februar wurden deutlich mehr Männchen als Weibchen gefangen (Verhältnis 11:1 bei 441 ♂♂ : 40 ♀♀). Während die Männchen längere Zeit auf Partnersuche herumvagabundieren, leben die begatteten Weibchen vorübergehend „sesshaft“ in einer mit Spinneide ausgekleideten kleinen Erdhöhle. Dort bewachen sie ihren Eikokon. Ob sie ihn je nach Witterung in die Wärme nach vorn in den Höhleneingang oder ins schützende Höhleninnere transportieren, wie es *Alopecosa striatipes* (C. L. Koch, 1839) oder *Eresus*-Weibchen machen (Bellmann 2006), wurde bisher nicht beobachtet, ist aber nach Dahl (1908) sehr wahrscheinlich. Äußerst selten gerieten Weibchen mit ihrem Kokon in die Fallen; vermutlich verlassen sie in dieser Zeit ihre Höhle nur nach Störungen. Dies entspricht der Aussage von Cordes (1994), dass im Gelände freilaufende Weibchen mit Kokon sehr selten zu finden sind. Dahl & Dahl (1927) nennen die Vertreter der Gattung *Alopecosa* sogar „temporär sedentäre Arten“. Wir fingen in den 33 Jahren nur drei Weibchen mit Kokon. Nach dem Schlüpfen besteigen die winzigen Jungspinnen den Hinterleib der Mutter (Abb. 5) und werden beim Verlassen der schützenden Erdhöhle bis nach der nächsten Häutung (Bellmann 2006), die allgemein bei frühen Nymphenstadien im Abstand weniger Tage stattfindet (Föelix 2011), herumgetragen. Vor allem im Mai (Abb. 6) werden die jüngsten Stadien von *A. farinosa* in den Fallen nachgewiesen, immer verknüpft mit dem Fang adulter Weibchen. Zu dieser Zeit sind die Männchen weitgehend verschwunden, ab Juli dann auch die Weibchen.

In den Sommermonaten dominieren unterschiedliche Juvenilstadien der neuen Generation. Ab September sind sie so weit herangewachsen, dass männliche und weibliche Jung-

Auftrag (Löss) Abtrag (Löss) N < 10 + N = 10-49 N = 50-99 N = 100-199 N > 200 x

	1. Reihe			2. Reihe			3. Reihe			4. Reihe			5. Reihe		
	unten	Mitte	oben												
Fälle	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1979	+	+	+	+	+	+				+					
1980															
1981															
1982															
1983															
1984															
1985															
1986															
1987														+	
1988														+	
1989															
1990															
1991															
1992															
1993															
1994															
1995															
1996															
1997															
1998															
1999															
2000															
2001															
2002															
2003															
2004															
2005															
2006															
2007															
2008															

Abb. 4: Kleinstufiges Auftreten von *Alopecosa farinosa* auf Bö II in den einzelnen Fällen von 1979 bis 2008 (alle Stadien ausgenommen JJ: n = 27612)
Fig. 4: Small-scale presence of *Alopecosa farinosa* on Bö II in the individual pitfall traps between 1979 and 2008 (all stages without JJ: n = 27612)



Abb. 5: *Alopecosa farinosa*-Weibchen vor seinem Unterschlupf mit Jungen auf dem Opisthosoma. Über der Spinne ist die Auskleidung des Verstecks mit Spinnseide zu sehen, vor der Spinne Flocken aus Spinnseide
Fig. 5: Female of *Alopecosa farinosa* outside her shelter, carrying spiderlings on the opisthosoma. The silk lining the shelter and some flakes of silk are visible around the spider

spinnen unterschieden werden können. Subadulte, die nur noch die Adulthäutung vollziehen müssen, treten mit einem Maximum im Oktober/November auf. Fast alle überwinterten Spinnen sind subadult.

Nentwig et al. (2019) und Canard & Cruveillier (2019) geben für das Auftreten adulter Männchen und Weibchen März bis Juli sowie erstaunlicher Weise auch noch September bis November an. Die Angaben dieser Autoren beruhen auf zusammengestellten Daten von Untersuchungen, Aufsammlungen und Bibliographien aus verschiedenen Regionen und Höhenlagen. Während unserer 33 Untersuchungsjahre fingen wir nur 3 Männchen und 12 Weibchen (= Promill-Anteile) im Herbst. Cordes (1994) fing im Herbst Weibchen, die nach seinem Kriterium „Hinterleib ventral nicht eingedellt“ noch keine Eier gelegt hatten und auf jeden Fall zur Frühjahrs-generation desselben Jahres gehörten und keineswegs „frühreif“ waren. Von diesen sehr wenigen Ausnahmen abgesehen, sterben Männchen und Weibchen nach ihrer Fortpflanzungsphase.

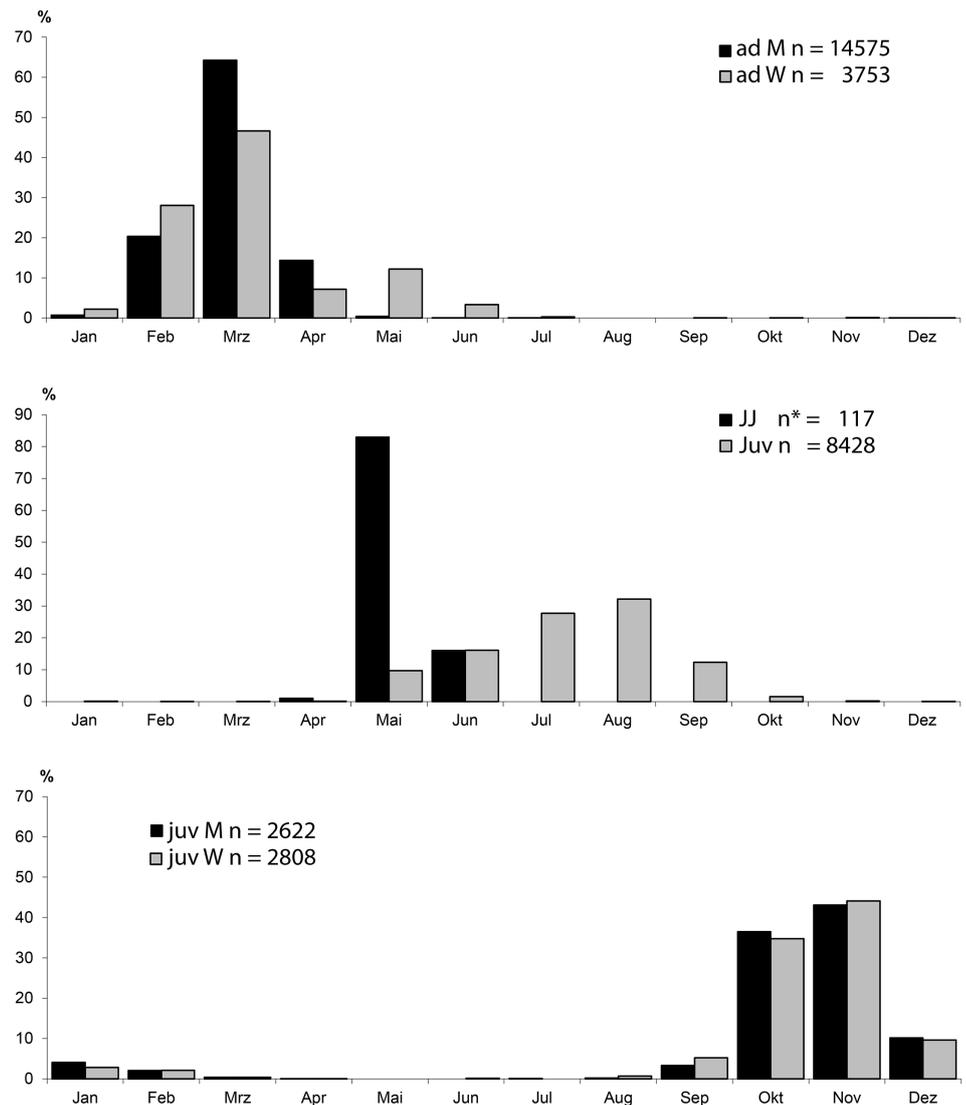


Abb. 6: Auftreten der einzelnen Stadien von *Alopecosa farinosa* im Jahresablauf. Jedes Stadium wurde 100 % gesetzt. Diese 100 % wurden jeweils aus der Summe der Fangzahlen von 33 Jahren berechnet. Bei dem kleinsten Stadium JJ wurden die Prozente aus den Fangereignissen (n*) ermittelt
Fig. 6: The diverse stages of *Alopecosa farinosa* during the course of the year. Each stage was set 100 %. These 100 % were averaged from the sum of the catch numbers of 33 years. For the smallest stage JJ, the percentages were calculated from the catch events (n*)

Im Kaiserstuhl ist die Art stenochron frühjahrsreif. Dies entspricht den Angaben aller Autoren, die sich intensiver mit der Phänologie dieser Art beschäftigt haben (z.B. Casemir 1975, Weiss 1975, Cordes & von Helversen 1990, Steinberger 1990, Thaler & Buchar 1994), sowie den Angaben aus der Datenbank von Blick (pers. Mitt. 2018). Ungewöhnlich allerdings ist, dass die Aktivitätszeit der Männchen und Weibchen im Kaiserstuhl bereits so früh im Jahr beginnt. Die Phänologie zeigt für die Adulten eine Hauptaktivitätszeit zwischen Februar und April, mit eindeutigem Maximum im März (Abb. 6), Abweichungen treten witterungsbedingt auf (Tab. 1). In drei Jahren lag das Maximum erst im April (1986, 1987, 1988), in vier Jahren bereits im Februar (1998, 2001, 2007, 2008). Hohe Fangzahlen im Februar sind stets mit positiven Abweichungen von der langjährigen Durchschnittstemperatur im Januar und Februar verbunden. Der genaue Zeitpunkt ist davon abhängig, wie viele Frost- und Eistage den Witterungsverlauf in den vorangegangenen Wintermonaten kennzeichnen: In kalten Wintern ist der Aktivitätsbeginn verzögert. In milden Wintern können adulte Männchen und Weibchen bereits im Januar auftreten. (Abb. 7). In dem besonders warmen Winter 2006 auf 2007 mit nur 24 Frost- und 3 Eistagen (das langjährige Mittel liegt bei 62 Frost- und 12 Eistagen) wurden fünf Adulte bereits nach einem sehr warmen Herbst im Dezember 2006 gefangen.

Käser et al. (2010) diskutieren die geringe Aussagekraft von Jahresmittelwerten der Temperatur auf die Reifezeit von frühjahrsaktiven Spinnen. Bei *A. farinosa* sieht man ebenfalls nur bedingt einen Zusammenhang (Tab. 1). Deutlicher wird dieser, wenn wie von Käser et al. (2010) gefordert, die Monatsmittelwerte des Winters verwendet werden (Abb. 7). Noch besser wäre es, bei dieser photophilen Art die Sonnenscheindauer zu ermitteln; auch die Temperatursumme an der Bodenoberfläche wäre geeignet. Hänggi et al. (2011) wiesen auf die starke Erwärmung und die hohen Temperaturunterschiede auf besonnten, südexponierten Bodenoberflächen im Winter hin. Besonders in Hochlagen muss *A. farinosa* in der Lage sein, die tiefen Nachttemperaturen zu überstehen und die hohen Tagestemperaturen, die stellenweise auftreten, zu nutzen.

Die Aussage von Cordes (1994): „Alle Individuen ohne Ausnahme sind am Ausgang des Winters noch subadult“ hat nur in der Anfangsphase unserer Untersuchung bis etwa 1988 Gültigkeit. Mit dem Beginn der warmen und trockeneren Periode ab 1989 verlagerte sich das Adultwerden der Tiere zu einem früheren Zeitpunkt im Jahr, in besonders milden Wintern sogar bis in den Januar bzw. den vorangehenden Dezember.

Diese Ergebnisse korrespondieren mit Käser et al. (2010), die davon ausgehen, dass sich Lycosiden schneller entwickeln

Tab. 1: Verschiebung der Reifezeit von *Alopecosa farinosa* (adulte ♂♂ + ♀♀ in %, n = 18329), Jahresmittelwerte der Temperatur (MW °C) und Abweichungen (Δ) vom 33-jährigen Mittel (1979–2011 = 10,9 °C)

Tab. 1: Shifts in the maturation time of *Alopecosa farinosa* (% adult ♂♂ + ♀♀, n = 18329), annual mean temperature values (MW °C) and deviations (Δ) from the 33-year mean (1979–2011 = 10,9 °C)

Jahr	Jan	Feb	Mrz	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	n	MW °C	Δ °C
1979	10,0	-0,9
1980	.	.	69,2	27,9	1,9	1,0	104	9,6	-1,3
1981	.	.	67,1	27,5	5,1	0,3	313	10,9	0,0
1982	.	0,4	69,5	24,8	3,8	0,8	0,8	266	10,8	-0,1
1983	.	0,3	74,7	21,7	0,3	3,0	300	10,5	-0,5
1984	.	.	83,7	12,7	1,8	1,4	0,5	221	10,0	-0,9
1985	.	1,9	64,1	30,6	1,1	2,4	373	9,7	-1,2
1986	.	.	5,8	79,9	9,7	3,9	0,4	.	.	0,4	.	.	259	10,0	-0,9
1987	.	0,3	30,6	62,8	1,3	4,6	0,3	304	10,0	-0,9
1988	.	1,0	34,7	60,6	3,7	297	11,1	0,2
1989	.	3,2	90,7	1,9	3,2	0,5	0,3	.	0,3	.	.	.	382	11,0	0,1
1990	.	35,9	58,1	1,1	4,0	0,5	0,4	732	11,5	0,6
1991	.	4,2	83,6	7,9	3,2	1,0	1050	10,2	-0,7
1992	.	24,8	56,5	15,4	3,1	0,1	0,1	1037	11,2	0,3
1993	0,3	11,5	73,8	8,5	5,3	0,5	866	10,8	-0,1
1994	.	0,3	72,7	22,3	2,4	2,2	581	12,1	1,2
1995	.	10,8	72,5	14,6	1,5	0,6	803	10,9	0,0
1996	.	1,9	89,7	7,3	.	0,9	0,1	.	.	.	0,1	.	809	9,6	-1,3
1997	.	7,4	76,7	11,9	3,9	0,2	544	11,0	0,1
1998	.	69,6	24,7	2,5	3,0	0,1	760	11,2	0,3
1999	1,6	24,9	66,4	3,8	2,6	0,6	497	11,5	0,5
2000	0,4	25,6	62,0	7,2	4,6	0,2	540	12,1	1,2
2001	6,6	60,9	24,4	3,4	4,2	0,5	859	11,2	0,3
2002	0,3	38,4	53,4	0,7	6,9	0,3	305	11,7	0,8
2003	.	17,7	78,9	1,7	1,2	0,5	412	11,8	0,9
2004	.	36,5	59,1	4,2	0,3	359	11,0	0,1
2005	.	11,5	84,0	2,1	2,1	0,2	468	11,2	0,3
2006	0,2	2,5	57,3	35,9	1,9	1,2	0,9	565	11,6	0,7
2007	7,9	67,8	20,9	2,8	0,5	950	11,8	0,9
2008	2,6	78,0	14,8	1,4	2,7	0,4	0,1	840	11,3	0,4
2009	0,8	14,5	72,1	9,8	2,8	998	11,6	0,7
2010	.	1,6	76,6	20,6	1,2	828	10,3	-0,6
2011	.	3,3	87,0	5,4	3,3	0,7	0,4	.	707	11,8	0,9

und die Adulthäutung früher durchlaufen wenn sie auf Südseiten auch in den Wintermonaten Sonneneinstrahlungsbedingt aktiv sein können. Auch für *Trochosa robusta* stellen wir eine Modifikation der Aktivitätszeit durch die Witterung und ein früheres Erscheinen im Jahr fest.

Ausbreitung – laufend oder fliegend?

Eine aktive Ausbreitung kann bei Spinnen durch Windverdriftung oder durch Laufen erfolgen (Freeman 1946, Decae 1987). Windverdriftung der winzigen Jungspinnen ist von zahlreichen Lycosiden bekannt (Dahl 1908, Bonte et al. 2003a, 2003b, Bell et al. 2005). *Alopecosa farinosa* ist in der Lage, schnell und effektiv neu entstandene oder gestörte Standorte, wie z.B. geflämmte Kaiserstuhlböschungen, von einer angrenzenden Impfzelle aus zu besiedeln (eigene Untersuchungen). Der Verlauf der Besiedlung zeigt, dass sich diese Art nicht durch Windverdriftung ausbreitet. Jene Größenstadien, die dafür in Frage kommen, konnten auf den neu zu besiedelnden Flächen nie nachgewiesen werden.

Windverdriftung ist eine Lotterie (Bonte et al. 2003a). Bei dieser Lotterie sind die Gewinnchancen für *A. farinosa* relativ gering. Ihr Lebensraum sind vor allem südexponierte Hanglagen, ideal geeignet zum Start in der bodennahen Mikroklimatik. Schlechter sieht es mit der Landung in einem geeigneten Lebensraum aus. Auf Südlagen ist eine Landung eher unwahrscheinlich, hier dominieren an Thermiktagen Aufwinde. Die Spinne wird daher eher in Abwindgebieten zu Boden kommen, auf Nordhängen, feuchten Standorten oder Wald, dies auch deshalb, weil Abwindgebiete um ein Mehrfaches ausgedehnter sind als Aufwindgebiete. Es sei denn, die Spinnen könnten gezielt ihren Tragfaden einholen oder abwerfen, d.h. ihr Landegebiet auswählen. Dass sich *A. farinosa* nicht durch Windverdriftung ausbreitet, scheint ungewöhnlich, da Bonte et al. (2003a) für andere Arten derselben Gattung Windverbreitung in Experimenten wahrscheinlich gemacht haben. Nach diesen Autoren sind jedoch Habitatspezialisten durch ein schlecht entwickeltes tiptoe-Verhalten gekennzeichnet. Über die Anzahl der besiedelten Lebensraumtypen

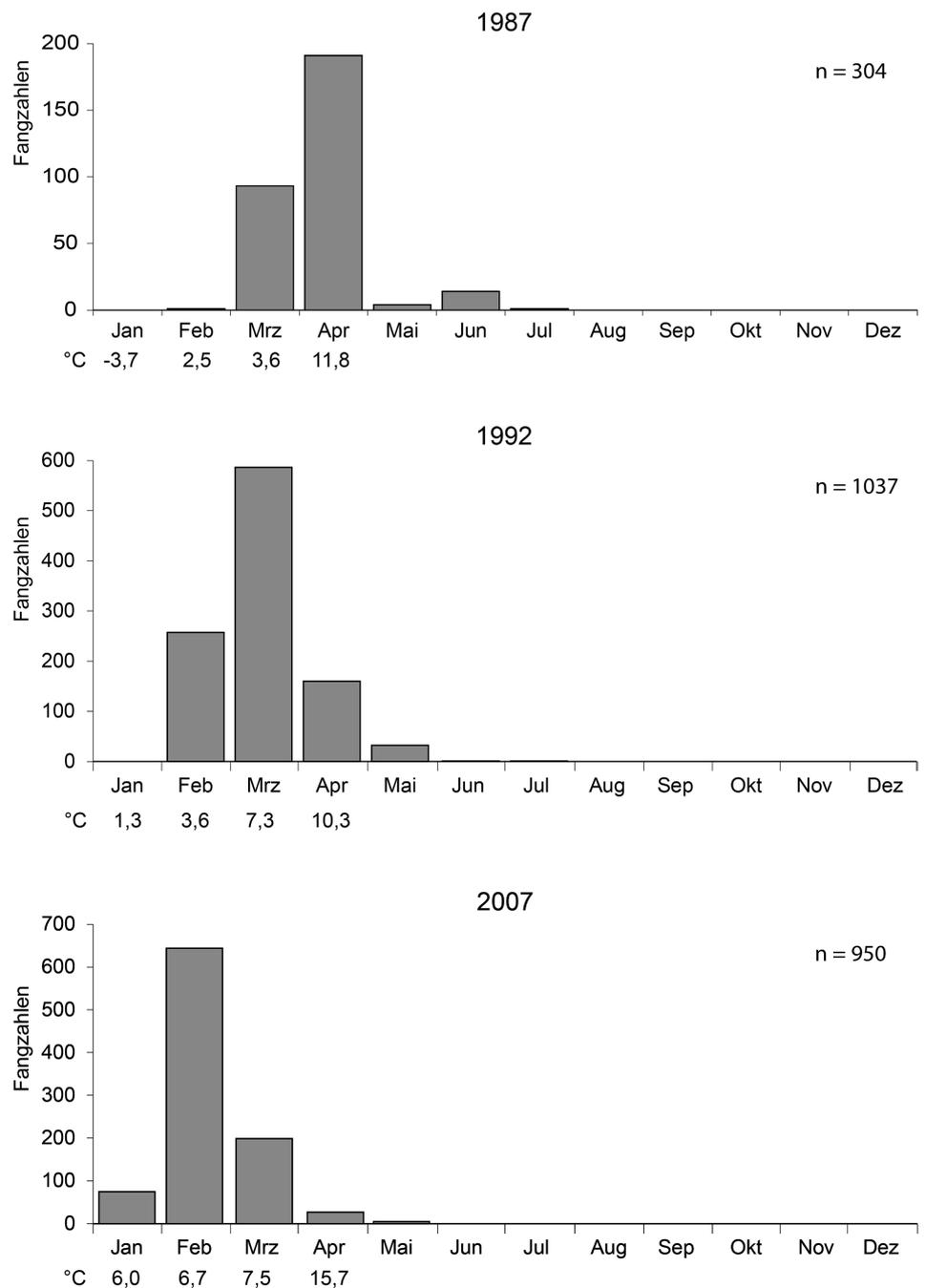


Abb. 7: Auswirkungen unterschiedlich warmer Winter auf das Auftreten adulter Tiere von *Alopecosa farinosa* (°C = Monatsmittel)

Fig. 7: Effects of winters with different temperatures on the occurrence of adult specimens of *Alopecosa farinosa* (°C = mean value of the month)

(Hänggi et al. 1995) und der Häufigkeit des Ballooningverhaltens der Arten stellen sie folgende Reihung auf: Die eurytope, feuchtigkeitstolerante Freiflächenart *Alopecosa pulverulenta* (Clerck, 1757) kommt in 65 Habitattypen vor und zeigt mit einer Frequenz von 16 % den höchsten Wert an tiptoe-Verhalten. *Alopecosa accentuata* (bei Hänggi et al. (1995) noch unter dem Namen *A. barbipes* aufgeführt) ist in 12 Habitattypen vertreten und hat eine Frequenz von 9 % und die Trockenrasenart *Alopecosa fabrilis* (Clerck, 1757), vertreten in 8 Habitattypen zeigt kein Ballooningverhalten. Wir vermuten, dass sich *A. farinosa* als photophiler Habitatspezialist ähnlich wie letztere verhält. Sollte es eine Ausbreitung durch Windverdriftung geben, so muss diese zahlenmäßig unbedeutend sein. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, dass bei *A. farinosa* die Mutter zur Ausbreitung ihrer Jungen beiträgt, indem sie mit ihnen auf dem Hinterleib größere Gebiete durchstreift und dadurch die Gewinnchancen der Ausbreitungslotterie deut-

lich erhöht. Diese Vermutung wird dadurch gestützt, dass – wie schon erwähnt – im gesamten Untersuchungszeitraum nur drei Weibchen mit Kokon in die Fallen gingen, während im selben Zeitraum mehr als 117 Fangereignisse von Weibchen mit Juvenilen auf dem Opisthosoma stattfanden. Weibchen mit Kokon haben danach eine minimale Laufaktivität, die erheblich zunimmt, sobald die Weibchen ihre Jungen auf dem Opisthosoma tragen.

Populationsentwicklung

Die Population wuchs nach erfolgter Einwanderung zügig an und erreichte bereits 1981 einen ersten Höhepunkt (Abb. 8). Bedingt durch einen frühen Wintereinbruch und einen sehr kalten, extrem nassen Jahreswechsel kam es 1982 zu einer Abnahme aller Stadien. 1983 war das Jahr der großen Böschungsrutschungen im Kaiserstuhl nach dem „Jahrtausendregen“ im Mai, auf den ein sehr trockener Sommer folg-

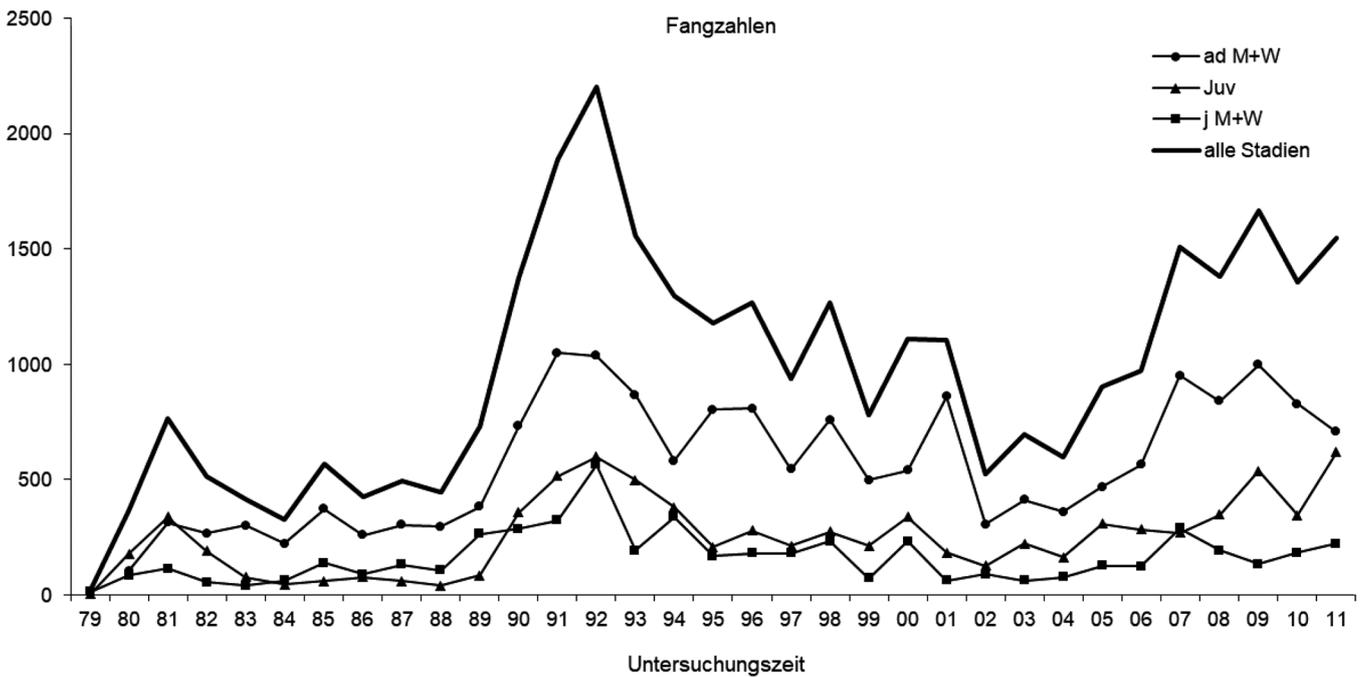


Abb. 8: Populationsdynamik von *Alopecosa farinosa* auf Bö II 1979–2011 (alle Stadien ohne JJ: n = 32186)

Fig. 8: Population dynamics of *Alopecosa farinosa* on Bö II 1979–2011 (all stages without JJ: n = 32186)

te. Dies führte zu einer Dezimierung der kleinsten Stadien und – damit verknüpft – zu weniger juvenilen Männchen und Weibchen im Herbst und weniger Adulten im Frühjahr 1984. Nach dem Rückschlag durch den kältesten Winter während der gesamten Untersuchungszeit 1985/86 (Reduktion der juvenilen Männchen und Weibchen und folglich später der Adulten) wuchs die Population in den nächsten Jahren kontinuierlich an und erreichte 1992 ein Maximum. Sowohl das Maximum 1981 als auch das Hauptmaximum 1992 beruhten nicht auf Zuwanderung, sondern auf einem großen Fortpflanzungserfolg auf der Böschung selbst, wie die zahlreichen Juvenilen zeigen (Abb. 8). Der daraufhin folgende Abfall und Wiederanstieg wurde von starken Fluktuationen überlagert.

Die Grobstruktur einer Zeitreihenanalyse der Fangzahlenentwicklung der Adulten über die 33 Jahre zeigt *A. farinosa* als eine Art mit einer langwelligen, rund zwei Dekaden dauernden Populationsdynamik (Abb. 8: Linie „ad M+W“). Nach einem zweijährigen Anstieg halten sich die Fangzahlen im Bereich zwischen 250 und 380 pro Jahr. Nach 1989 gibt es einen steilen Anstieg bis in den Bereich von 1000 Individuen. Das Maximum wird in den Jahren 1991 und 1992 erreicht. Danach folgt ein stetiger 12 Jahre dauernder Abfall, der 2003 mit dem Beginn einer neuen Welle endet. Die Mehrzahl aller Abweichungen von dieser Grundstruktur, sozusagen die Rauschkomponente, lassen sich durch die Witterung erklären: Schon der eine Dekade umfassende Populationsaufbau wird durch die Witterung modifiziert. Die danach folgenden positiven Abweichungen in den Jahren 1990/1995/1998/2001/2007 beruhen alle auf milden Wintern. So war der Winter 2000/01 der wärmste seit 85 Jahren. Störend bei dieser Betrachtung ist der Winter 1993 auf 94. Er war mild, trotzdem liegt die Fangzahl deutlich unterhalb des Trends. Die negative Abweichung beruht auf den extrem nassen Monaten Dezember 1993 sowie Januar und Februar 1994, d. h. auf starker Bewölkung mit fehlender Sonneneinstrahlung, auf die diese winteraktive, photophile Art angewie-

sen ist. Die negativen Abweichungen 2002 und 2008 folgen auf einen frühen Wintereinbruch bereits im November, mit vielen Frost- und Eistagen. Dies bedeutet, dass es vorwiegend die Winterbedingungen sind, die die Adulthäutung von *A. farinosa* beeinflussen.

Wenn man sich über die Populationsentwicklung Gedanken macht, stellt sich sofort die Frage: Wie sieht das durch Hitze gekennzeichnete Extremjahr 2003 aus, in dem es von Mai bis Oktober nahezu keinen Regen gab und das im Kaiserstuhl als „spanischer Sommer“ angesehen wird? Dabei erstaunt es, dass 2002 geringere Fangzahlen als 2003 auftraten, obwohl *A. farinosa* extreme Hitze nicht verträgt (Cordes 1994). Bereits 2002 war der Tiefpunkt eines Abnahmetrends erreicht. Die Ausnahme ist also vielmehr das Jahr 2001 mit sehr hohen Fangzahlen, zurückzuführen auf den vorangegangenen extrem warmen Winter von 2000 auf 2001 mit nur 36 Frosttagen und keinem Eistag.

Was bringt eine Langzeituntersuchung?

Langzeituntersuchungen werden schon lange von Biologen, vom Naturschutz und auch von der Politik gefordert. Zunehmend geschieht das in letzter Zeit, angestoßen durch die Diskussion über den Insektenrückgang (Hallmann et al. 2017, 2018, Powney et al. 2019, Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019). Zwar sind Spinnen keine Insekten, sie sind aber von denselben Umweltveränderungen betroffen. Die Auswirkungen des Klimawandels – insbesondere des Temperaturanstiegs – und die Reaktionen der indigenen Spinnenfauna werden seit Mitte der 2000er Jahre diskutiert (Gobbi et al. 2006). Effekte auf die Autökologie von Arten, z.B. die Verschiebung der Reifezeit, werden postuliert (Käser et al. 2010).

Was brachte die Auswertung der langen Datenreihe, wenn man sie unter dem Blickwinkel der Witterungsereignisse betrachtet, die im Endeffekt dem Klimawandel zugrunde liegen? Und was brachte die Auswertung der Daten in Bezug auf diese eine Spinnenart?

Die Langzeituntersuchung zeigt die flexible Reaktion einer Art auf wechselnde Witterungsbedingungen. Der Einfluss der Witterung spielt schon in der Etablierungs- und Auffüllphase eine Rolle, besonders aber in der Fluktuationsphase werden Populationsschwankungen vom Wetter mitgeprägt: Milde Winter führen regelmäßig zu einer starken Zunahme, nasse Winter zu einer Abnahme, auch wenn sie warm sind. *Alopecosa farinosa* reagiert auf wärmere Winter mit einer Verschiebung der Reifezeit der Männchen und Weibchen. Diese bisher stenochrome Frühjahrsart verliert aber ihren stenochronen Charakter nicht, sondern wird witterungsbedingt – wenigstens wenn man sich strikt an unsere meteorologischen Jahreszeitendefinition hält – zu einer stenochronen Winterart. Käser et al. (2010) und Hänggi & Käser (2011) untersuchten den Temperatureinfluss auf Spinnen durch den Vergleich von Nord- und Südhängen. Wir verwenden für dieselbe Frage den Temperaturverlauf über 33 Jahre. Bemerkenswert ist es, dass eine xerophile Art in ihrem Vorkommen so stark von den Winterbedingungen gesteuert wird. Im Moment scheint dies eine reine Reaktion auf die Außenbedingungen zu sein. Mit der Modifikation der Aktivitätszeit durch die Witterung und das frühere Erscheinen im Jahr könnte ein Entkommen vor später schlüpfenden Räubern und Parasitoiden (z.B. den im Kaiserstuhl häufigen Pompiliden) verknüpft sein, vorausgesetzt, dass deren Entwicklung starrer verläuft. Die zeitliche Verschiebung könnte sich dadurch stabilisieren.

Im Gegensatz zu anderen Spinnen entwickelt sich die Population von *A. farinosa* auf der Böschung relativ langsam. Erst nach 14 Jahren hat sie das umweltbedingte Fassungsvermögen der Böschung überschritten, gekennzeichnet durch sukzessionstypisches Überschießen, nachfolgendem Populationsrückgang und Fluktuationen. Auf der Grundlage der 33 Untersuchungsjahre gelingt es, einen Trend herauszustellen und Abweichungen davon als witterungsbedingt zu interpretieren. Dadurch wird *A. farinosa* als eine Art charakterisiert, deren Populationsdynamik durch lange Wellen gekennzeichnet ist und Schwankungen der Individuenzahlen um den Faktor 3 aufweist, überlagert von kurzzeitlichen, witterungsbedingten Fluktuationen. Solche starken Schwankungen gibt es auch bei vielen anderen Arten in unserer Langzeitstudie. Sie sind bei der Diskussion über Zunahme oder Rückgang von Arten oder ganzer Tiergruppen zu berücksichtigen. Oberflächlich betrachtet, sieht man bei rein quantitativen, Abtropfgewicht-basierten Biomassebetrachtungen ohne Fangzahlen zu ermitteln und Arten zu bestimmen (Sorg et al. 2013, Hallmann et al. 2017) eventuell nur die Fluktuationen einer eudominanten Art.

Obwohl *A. farinosa* nur eine Generationsdauer von einem Jahr besitzt, wir also 33 Generationen überblicken können, treten in dieser Zeit bei der Zusammenfassung aller Stadien nur drei Maxima und zwei Minima auf. Sogar 33 Jahre scheinen also in diesem Fall nicht auszureichen, dem Phänomen "Populationsdynamik" voll gerecht zu werden.

Danksagung

Wir danken Elisabeth Bauchhens ganz herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und Franz Lamparski für seine ständige Diskussionsbereitschaft und vielfältigen Anregungen. Für stetige Hilfsbereitschaft in jeder Hinsicht danken wir Ambros Hänggi. Konstruktive Hinweise gaben weiterhin Dietrich Nährig, Petr Dolejš, Konrad Wiśniewski und Theo Blick in ihrer Funktion als Gutachter und Schriftleiter.

Literatur

- Bauchhens E 1990 Mitteleuropäische Xerotherm-Standorte und ihre epigäische Spinnenfauna – eine autökologische Betrachtung. – Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg N.F. 31/32: 153-162
- Bell JR, Bohan DA, Shaw EM & Weyman GS 2005 Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. – Bulletin of Entomological Research 95: 69-114 – doi: [10.1079/BER2004350](https://doi.org/10.1079/BER2004350)
- Bellmann H 2006 Kosmos-Atlas Spinnentiere Europas. 3. Auflage. Franckh Kosmos, Stuttgart. 304 S.
- Bonte D, Vandenbroecke N, Lens L & Maelfait J-P 2003a Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. – Proceedings of the Royal Society of London B 270: 1601-1607 – doi: [10.1098/rspb.2003.2432](https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2432)
- Bonte D, Lens L, Maelfait JP, Hoffman M & Kuijken E 2003b Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. – Oecologia 135: 227-223 – doi: [10.1007/s00442-003-1195-6](https://doi.org/10.1007/s00442-003-1195-6)
- Breitling R, Bauer T, Schäfer M, Morano E, Barrientos JA & Blick T 2016 Phantom spiders 2: More notes on dubious spider species from Europe. – Arachnologische Mitteilungen 52: 50-77 – doi: [10.5431/aramit5209](https://doi.org/10.5431/aramit5209)
- Buchar J & Růžička V 2002 Catalogue of spiders of the Czech Republic. Peres, Praha. 351 S.
- Buchholz S 2009 Spider assemblages in an inland dune complex of Northwest Germany. – Drosera 2008: 63-76
- Buchholz S & Hartmann V 2008 Spider fauna of semi-dry grasslands on a military training base in Northwest Germany (Münster). – Arachnologische Mitteilungen 35: 51-60 – doi: [10.5431/aramit3507](https://doi.org/10.5431/aramit3507)
- Canard A & Cruveillier M 2019 Révision des *Alopecosa* de France du groupe «*accentuata*/*barbipes*/*farinosa*» (Lycosidae, Araneae), données et distribution. – Bulletin de l'Association Française d'Arachnologie 2: 2-19
- Casemir H 1975 Die Spinnenfauna des Bausenberges (Brohltal, östliche Vulkaneifel). – Beiträge zur Landespflege in Rheinland-Pfalz, Beiheft 4: 163 - 203
- Cordes D 1994 Taxonomische Revision der *Alopecosa accentuata*-Gruppe (Araneae, Lycosidae) – unter Berücksichtigung prägamer Isolationsmechanismen. Dissertation, Universität Erlangen-Nürnberg. 139 S.
- Cordes D 1995 *Alopecosa accentuata* and *A. barbipes* (Araneae, Lycosidae) in Central and Northern Europe. – Proceedings of the 15th European Colloquium of Arachnology: 213
- Cordes D & Helversen O von 1990 Indications for the existence of *Alopecosa barbipes* (Sundevall 1832) as a sibling species to *Alopecosa accentuata* (Latreille 1817). Results of morphological, ethological and biogeographical studies. – Bulletin de la Société européenne d'Arachnologie H.S. 1: 70-74
- Dahl F 1908 Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. – Nova Acta, Abhandlungen der Kaiserlichen Leopoldinisch-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher 88 (3): 175-678
- Dahl F & Dahl M 1927 Spinnentiere oder Arachnoidea, 11. Lycosidae s. lat. (Wolfspinnen im weiteren Sinne). – Die Tierwelt Deutschlands 5: 1-81
- Dahlem B, Gack C & Martens J 1987 Balzverhalten von Wolfspinnen der Gattung *Alopecosa* (Arachnida: Lycosidae). – Zoologische Beiträge N.F. 31: 151-164
- Decae AE 1987 Dispersal ballooning and other mechanisms. In: Nentwig W (ed) Ecophysiology of spiders. Springer, Berlin & Heidelberg S. 384-356 – doi: [10.1007/978-3-642-71552-5_26](https://doi.org/10.1007/978-3-642-71552-5_26)
- Engelhardt W 1964 Die Mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C. L. Koch, 1848 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. – Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 54: 219-392 – doi: [10.1007/BF00390678](https://doi.org/10.1007/BF00390678)
- Foelix RF 2011 Biology of spiders. 3rd edition. University Press, Oxford. 419 S.

- Freeman JA 1946 The distribution of spiders and mites up to 300 ft. in the air. – *Journal of Animal Ecology* 15: 69–74 – doi: [10.2307/1626](https://doi.org/10.2307/1626)
- Frick H, Kropf C & Nentwig W 2007 Laboratory temperature preferences of the wolf spider *Pardosa riparia* (Araneae: Lycosidae). – *Bulletin of the British Arachnological Society* 14: 45–48 – doi: [10.13156/arac.2007.14.1.45](https://doi.org/10.13156/arac.2007.14.1.45)
- Gack C & Kobel-Lamparski A 2006 Zum Vorkommen von *Atypus affinis* und *Atypus piceus* (Araneae: Atypidae) auf einer Sukzessionsfläche im flurbereinigten Reb Gelände des Kaiserstuhls. – *Arachnologische Mitteilungen* 31: 8–15. – doi: [10.5431/aramit3102](https://doi.org/10.5431/aramit3102)
- Gack C & Kobel-Lamparski A 2018 Raupen von Sackträgern (Lepidoptera: Psychidae) aus Bodenfallen im Reb Gelände des zentralen Kaiserstuhls. – *Carolina* 76: 107–153
- Gobbi M, Fontaneto D & Bernardi F de 2006 Influence of climate changes on animal communities in space and time: the case of spider assemblages along an alpine glacier foreland. – *Global Change Biology* 12: 1985–1992 – doi: [10.1111/j.1365-2486.2006.01236.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01236.x)
- Hänggi A & Käser J 2011 Spinnen in Wäldern rund um Nunningen, Kanton Solothurn (NW-Schweiz) – Exposition und Temperatur als wichtige Faktoren für die beider Basel 13: 67–88 – doi: [10.5169/seals-676682](https://doi.org/10.5169/seals-676682)
- Hänggi A, Stöckli E & Nentwig W 1995 Lebensräume mitteleuropäischer Spinnen. Charakterisierung der Lebensräume der häufigsten Spinnenarten Mitteleuropas und der mit diesen vergesellschafteten Arten. – *Miscellanea Faunistica Helvetica* 4: 1–459
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H, Stenmans W, Müller A, Sumser H, Hörrn T, Goulson D & Kroon H de 2017 More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. – *PLoS ONE* 12 (e0185809): 1–21 – doi: [10.1371/journal.pone.0185809](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809)
- Hallmann CA, Zeegers T, van Klink R, Vermeulen R, van Wielink P, Spijkers H & Jongejans E 2018 Analysis of insect monitoring data from De Kaaistoep and Drenthe. – *Reports Animal Ecology and Physiology* 2018-2: 1–39 – Internet: <https://pdfs.semanticscholar.org/1543/117c8ec39dac1cd91bc31be229ba6211a452.pdf>
- Hofmann I & Haupt J 1990 Spatial and temporal distribution of five syntopic species of the genus *Alopecosa* (Araneae, Lycosidae) and some remarks on their ecology. – *Bulletin de la Société européenne d'Arachnologie H.S.* 1: 153–158
- Höfer H, Blick T, Muster C & Palisch D 2010 Artenvielfalt und Diversität der Spinnen (Araneae) auf einem beweideten Allgäuer Grasberg (Alpe Einödsberg) und unbeweideten Vergleichsstandorten im Naturschutzgebiet Allgäuer Hochalpen. – *Andrias* 18: 53–78
- Käser J, Amrhein V & Hänggi A 2010 Spinnen (Arachnida, Araneae) im Winter - kleinräumige Unterschiede als Folge tageszeitlicher Temperaturschwankungen. – *Arachnologische Mitteilungen* 39: 5–21 – doi: [10.5431/aramit3902](https://doi.org/10.5431/aramit3902)
- Kobel-Lamparski A, Lamparski F, Gack C & Staub F 1999 Erhöhung der Biodiversität in Rebgebieten des Kaiserstuhls durch die Verzahnung von Rebflächen und Rebböschungen. – *Mitteilungen der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft* 368: 69–78
- Kobel-Lamparski A & Gack C 2010 Der Schneckenräuber *Drilus concolor* (Drilidae: Coleoptera Ahrens, 1812) im Reb Gelände des Kaiserstuhls. – *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz N.F.* 21: 95–112
- Košulíć O & Hula V 2014 A faunistic study on spiders (Araneae) from vineyard terraces in the of Morkůvky and Mutěnice (South Moravia, Czech Republic). – *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 62: 137–154 – doi: [10.11118/actaun201462010137](https://doi.org/10.11118/actaun201462010137)
- Krause RH & Assmann T 2016 Impact of prescribed burning on a heathland inhabiting spider community. – *Arachnologische Mitteilungen* 51: 57–63 – doi: [10.5431/aramit5108](https://doi.org/10.5431/aramit5108)
- Kunz F & Kobel-Lamparski A 2002 Phänologie und Populationsstruktur der Landlungenschnecke *Zebrina detrita* (Gastropoda: Stylommatophora: Enidae). – *Malakologische Abhandlungen* 20: 253–262
- Monterstam C & Kobel-Lamparski A 2016 Kleinsäuger im Reb Gelände des Kaiserstuhls: Wiederbesiedlung und Sukzession nach einer Flurbereinigung. – *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz N.F.* 22: 1–21
- Nentwig W, Blick T, Gloor D, Hänggi A & Kropf C 2019 araneae – Spiders of Europe. – Internet: <https://araneae.nmbe.ch> (30. Aug. 2019) – doi: [10.24436/1](https://doi.org/10.24436/1)
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, Morris RKA, Roy HE, Woodcock BA & Isaac NJB 2019 Widespread losses of pollinating insects in Britain. – *Nature Communications* 10 (1018): 1–6 – doi: [10.1038/s41467-019-08974-9](https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9)
- Sánchez-Bayo F & Wyckhuys KAG 2019 Worldwide decline of the Entomofauna: A review of its drivers. – *Biological Conservation* 232: 8–27 – doi: [10.1016/j.biocon.2019.01.020](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020)
- Schmitt M 2008 Erstnachweis der Wolfspinne *Alopecosa barbipes* (Araneae: Lycosidae) in Nordrhein-Westfalen. – *Arachnologische Mitteilungen* 36: 1–3 – doi: [10.5431/aramit3601](https://doi.org/10.5431/aramit3601)
- Sorg M, Schwan H, Stenmans W & Mueller A 2013 Ermittlung der Biomassen flugaktiver Insekten im Naturschutzgebiet Orbroicher Bruch mit Malaise Fallen in den Jahren 1989 und 2013. – *Mitteilungen aus dem Entomologischen Verein Krefeld* 1: 1–5
- Steinberger K-H 1990 Phenology and habitat-selection of “xerothermic” spiders in Austria (Lycosidae, Gnaphosidae). – *Bulletin de la Société européenne d'Arachnologie H.S.* 1: 153–158
- Szinetár C, Eichardt J & Horváth R 2005 Data on biology of *Alopecosa psammophila* Buchar 2001 (Araneae: Lycosidae). – *Journal of Arachnology* 33: 384–389 – doi: [10.1636/05-1.1](https://doi.org/10.1636/05-1.1)
- Thaler K & Buchar J 1994 Die Wolfspinnen von Österreich 1: Gattungen *Acantholycosa*, *Alopecosa*, *Lycosa* (Arachnida, Araneida: Lycosidae). Faunistisch-tiergeographische Übersicht. – *Carinthia II* 184/104: 357–375
- Tretzel E 1952 Zur Ökologie der Spinnen (Araneae), Autökologie der Arten im Raum von Erlangen. – *Sitzungsberichte der Physikalisch-Medicinischen Societät zu Erlangen* 75: 36–131
- Uetz GW 1990 Habitat structure and spider foraging. In: Bell SS, McCoy ED & Mushinsky HR (eds) *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London. pp. 325–348 – doi: [10.1007/978-94-011-3076-9_16](https://doi.org/10.1007/978-94-011-3076-9_16)
- Vink CJ & Mitchel AD 2002 12S DNA sequence data confirms the separation of *Alopecosa barbipes* and *Alopecosa accentuata* (Araneae: Lycosidae). – *Bulletin of the British Arachnological Society* 12: 242–244
- Weiss I 1975 Untersuchungen über die Arthropodenfauna xerothermer Standorte im Siebenbürgischen Hügelland, I. Lycosidae (Wolfspinnen, Arachnida). – *Muzeul Brukenthal, Studii și comunicări, Științe naturale* 19: 247–261
- Workman C 1978 Life cycle and population dynamics of *Trochosa terricola* Thorell (Araneae: Lycosidae) in a Norfolk grass heath. – *Ecological Entomology* 3: 329–234 – doi: [10.1111/j.1365-2311.1978.tb00934.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1978.tb00934.x)