

Feldhasen in der Kulturlandschaft: Die Bedeutung von Brachen für Nahrungsökologie, Energiehaushalt und Populationsdynamik

Dr. Klaus Hackländer

Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie (FTWI)

Veterinärmedizinische Universität Wien



gefördert durch die

DEUTSCHE WILDTIER STIFTUNG

Billbrookdeich 210

22113 Hamburg



Inhalt

Kurzfassung	3
Einleitung	4
Stand der Forschung.....	5
Fragestellung und Ziele	8
Literaturliste.....	10



Kurzfassung

Feldhasen sind seit mehreren Jahrzehnten in ihrem Bestand stark rückläufig. Als Ursachen für diesen Populationseinbruch werden vor allem die Veränderung der Landschaft, des Klimas und die Dicht der Beutegreifer genannt. Die Verarmung an Landschaftsstruktur wirkt sich dabei gleich mehrfach negativ aus. Durch das Fehlen an Deckung sind Hasen nicht nur den Witterungsbedingungen stärker ausgesetzt, sondern sind auch für Beutegreifer leichter zu entdecken. Darüber hinaus hat der Verlust an Struktureichtum in der Landschaft auch zu einer Abnahme der Pflanzenbiodiversität geführt. Da Hasen sich hauptsächlich von Gräsern und Kräutern ernähren, führt die intensive Landwirtschaft womöglich auch zu einem Mangel an Nahrungsqualität oder – quantität. Um den negativen Folgen der Landschaftsveränderung entgegenzuwirken, wird das Stilllegen von Ackerland und das Anlegen von Ackerrandstreifen empfohlen.

In dem hier vorgestellten Projekt soll der Effekt von Brachflächen in der Kulturlandschaft untersucht werden. Dazu werden vier freilebende Hasenpopulationen über einen Zeitraum von drei Jahren in ihrer Populationsdynamik verfolgt. Wesentliche Parameter der Dynamik (Altersstruktur, Reproduktion) sollen dabei durch Untersuchungen von Jagdhasen über das ganze Jahr hinweg bestimmt werden. Spezielle Aspekte der Nahrungsökologie (Nutzung der Brachflächen) werden durch Analysen des Angebots und der Nachfrage bestimmt.

Die zu erwarteten Ergebnisse werden nicht nur dazu beitragen, das Wissen über die Nahrungsökologie der Feldhasen wesentlich zu erweitern, sondern werden auch klären können, ob und in welchem Maße Brachflächen für die Hasenpopulationen eine positive Wirkung haben. Im Fall eines positiven Effekts dieser Flächen ist das vorrangige Ziel dieses Projekts abzuschätzen, welcher Anteil bzw. welche räumliche Verteilung von Brachflächen für die Hasen in der intensiv genutzten Agrarlandschaft optimal ist. Das vorgestellte Projekt ist daher für das zukünftige Management des Lebensraumes landwirtschaftliche Nutzfläche im Hinblick auf die Vereinbarkeit von agrarischer Produktion und Erhaltung der Wildtierfauna von großer Bedeutung.



Einleitung

Der Europäische Feldhase ist in den letzten Jahrzehnten in ganz Europa in seinem Bestand rückläufig (FLUX & ANGERMANN 1990; MITCHELL-JONES et al. 1999, Abb. 1). In Österreich wurde der Feldhase deshalb bereits 1990 in die Rote Liste (Kategorie „potentiell gefährdet“) aufgenommen. Im Jahr 1994 wurde er in der Schweiz und in der Bundesrepublik Deutschland sogar als „gefährdet“ eingestuft (BOYE 1996). Nach Angaben des deutschen Bundesamtes für Naturschutz ist damit zu rechnen, dass der Feldhase in der näheren Zukunft „stark gefährdet“ sein wird, wenn die Gefährdungsfaktoren und -ursachen weiterhin einwirken oder bestandserhaltende Schutz- und Hilfsmaßnahmen nicht ergriffen werden bzw. wegfallen.

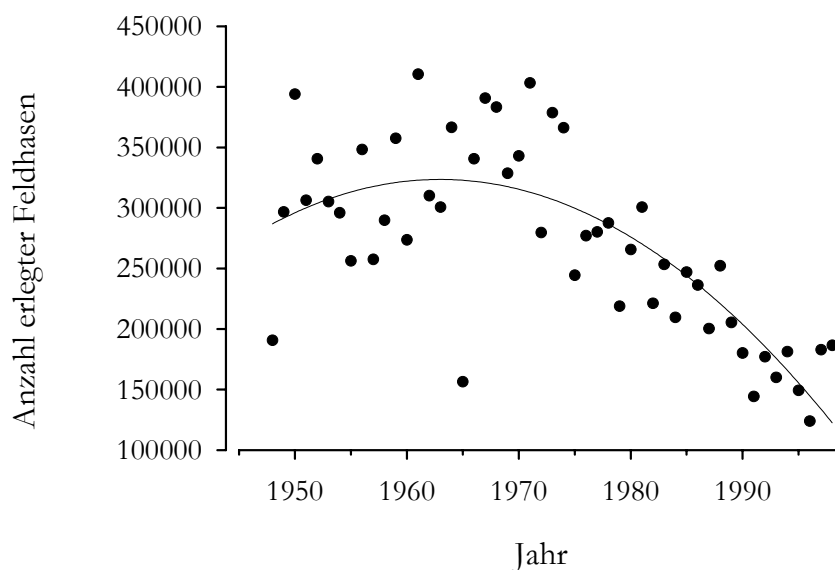


Abb. 1: Jagdstreckenentwicklung der Feldhasen in Österreich als Beispiel des dramatischen Bestandrückgangs in den letzten Jahrzehnten (Quelle: Österreichisches Statistisches Bundesamt).



Stand der Forschung

Mit den Ursachen des europaweiten Rückgangs haben sich in den letzten Jahren zahlreiche Publikationen befasst. Dabei wurde deutlich, dass der Rückgang der Hasenpopulationen nicht monokausal erklärt werden kann. Vielmehr scheint die Populationsdynamik von einem komplexen Wirkungsgefüge abhängig zu sein. Es hat sich herausgestellt, dass die vier Faktoren „Klima und Standort“, „Krankheiten“, „Feinde“ und „menschliche Einflüsse“ (Landwirtschaft, Straßenverkehr, Jagd) die Dichte einer Feldhasenpopulation beeinflussen (ZÖRNER 1996). Jeder dieser Faktoren hat sich in den letzten Jahrzehnten dramatisch verändert: Die globale Klimaveränderung hat in Mitteleuropa zu einer Zunahme von Jahren mit nasskalten, regenreichen Winter- und Frühjahrsperioden geführt (SCHÖNWIESE & RAPP 1997), seuchenartige Krankheiten wie das „European Brown Hare Syndrome“ (EBHS) wurden seit 1980 in fast ganz Europa festgestellt (ESKENS et al. 2000), die Anzahl der Beutegreifer (z.B. Fuchs und Marder) hat durch eingeschränkten Jagddruck und die Tollwutimpfung stark zugenommen (MITCHELL-JONES et al. 1999), die Intensivierung der Landwirtschaft, die Zunahme der Verkehrsdichte und lokal falsches Jagdmanagement haben zu einer Verschlechterung der Lebensbedingungen für Feldhasen geführt (z. B. ENGELHARDT et al. 1985).

Ein Rückgang einer Population kann grundsätzlich durch zwei Ereignisse verursacht werden: reduzierte Fruchtbarkeit oder gestiegene Mortalität. Aktuelle Studien an Hasenpopulationen in Nordrhein-Westfalen und Niederösterreich zeigen, dass in den letzten Jahren keine Anzeichen für eine gesunkene Geburtenrate vorhanden sind (BLOTTNER et al. 2001; GÖRITZ et al. 2001; HACKLÄNDER et al. 2001). Es wurde daher die Hypothese aufgestellt, dass die Sterberate der Feldhasen im Vergleich zu früher höher sein muß. Einige Studien sprechen dafür, dass die Feldhasenmortalität insbesondere in landwirtschaftlich intensiv genutzten Gebieten sehr hoch ist. Neben Verlusten durch den Einsatz von landwirtschaftlichen Maschinen (KALUZINSKI & PIELOWSKI 1976; SLAMECKA et al. 1997) wurde vermutet, dass in großflächig angebauten Monokulturen für Feldhasen eine geringere Nahrungsverfügbarkeit besteht (HOMOLKA 1985; TAPPER & BARNES 1986), da Feldhasen selektiv fressen und Gräser und Kräuter gegenüber Kulturpflanzen bevorzugen (HOMOLKA 1984; FRYLESTAM 1986). Durch die intensive Landwirtschaft hat sich die Pflanzenbiodiversität in der Kulturlandschaft stark verringert (MCCOLLIN et al. 2000). Völlig unberücksichtigt blieb bisher, dass Feldhasen offensichtlich fettreiche Pflanzenteile gezielt äsen: Magenanalysen ergaben, dass der Fettgehalt im Magen eines Hasen bis zu 27% betragen kann (ONDERSCHEKA & TATARUCH 1982). Eine Selektion auf kalorienreiche Nahrung könnte es den Hasen ermöglichen bei gleicher Energiezufuhr weniger



Futter aufzunehmen. Dies hätte für den Hasen, der zum Überleben unter anderem auf eine extrem hohe Laufgeschwindigkeit (mindestens 70 km/h, ZÖRNER 1996) angewiesen ist, bedeutende Vorteile. Darüber hinaus säugen Häsinnen ihre Jungen nur einmal am Tag für wenige Minuten (BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1980) und produzieren Milch mit einem vergleichsweise hohen Fettgehalt von über 20% (ZÖRNER 1996). Ein großer Anteil des Milchfetts (etwa 66%) stammt von Fettsäuren der Nahrung und nicht von einer de-novo Synthese (DEMARNE et al. 1978).

Nahrungsmangel könnte sich daher nicht nur negativ auf die Kondition und den Gesundheitszustand von adulten Hasen auswirken, sondern hat nach ersten Laboruntersuchungen auch weitreichende Konsequenzen für die Reproduktionsleistung der Häsinnen und die Überlebenswahrscheinlichkeit der Junghasen (HACKLÄNDER et al. 2002b). Für Junghasen ist eine ausreichende Energieversorgung von lebenswichtiger Bedeutung. Die Mortalitätsrate der Junghasen beziffert sich auf bis zu 95% (Übersicht in ZÖRNER 1996) und ist damit nach ersten Untersuchungen und Modellberechnungen zur Populationsdynamik der Faktor mit der größten Bedeutung (MARBOUTIN & PEROUX 1995; MARBOUTIN & HANSEN 1998). Die hohen Junghasenverluste sind auf die Lebensweise dieser Tierart zurückzuführen. Feldhasen leben während des ganzen Jahres oberirdisch und sind daher zahlreichen Umweltfaktoren direkt stark ausgesetzt, vor allem in den ersten Lebenswochen. Zahlreiche Studien belegen, dass der Reproduktionserfolg sowohl von der mittleren Jahrestemperatur und der Menge des Jahresniederschlags (HEWSON & TAYLOR 1975; BROEKHUIZEN & MAASKAMP 1981; EIBERLE et al. 1982) als auch von kurzzeitigen klimatischen Schwankungen (ZÖRNER 1996) abhängt. Erste Messungen der Kälteempfindlichkeit juveniler Hasen (HACKLÄNDER et al. 2002a) legen dar, dass Junghasen mit hoher Wahrscheinlichkeit im Verlauf der Fortpflanzungsperiode (Januar - Oktober) nicht nur während der klimatisch ungünstigeren Monate mehr Energie verbrauchen als ihnen zur Verfügung steht, sondern dass sie auch in kühlen Sommernächten bei dem Versuch die Körpertemperatur aufrecht zu erhalten, negative Energiebudgets aufzeigen können. Kommen in einer solchen Situation zusätzliche energetische Belastung hinzu (Krankheiten, Störungen) und ist die Milchqualität oder –quantität aufgrund einer mangelhaften Ernährung der Mütter nicht optimal, steigt zwangsläufig das Mortalitätsrisiko der Junghasen. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Junghasen sinkt demnach mit der Abnahme an landschaftlichen Strukturen (Deckung), unzureichender Energieversorgung (qualitative und quantitative Verschlechterung der Milch durch suboptimale Nahrungsverfügbarkeit der Häsinnen) und Zunahme an nasskalten Wetterperioden. Flächennutzung und Klimaentwicklung sind dabei also Faktoren, die über den Energiehaushalt von Müttern und Jungtieren entscheiden.



Gleichzeitig bestimmen sie aber in der ausgeräumten Landschaft auch die Auffindwahrscheinlichkeit durch die Prädatoren (Deckungsverlust). Das Wirkungssystem aus Klimafaktoren, Flächennutzung und Prädation können nach MÜLLER (2001) zum sogenannten „Bermuda-Dreieck“ für Feldhasen werden, das die mittel- und langfristigen Populationstrends dieser Art bestimmt.

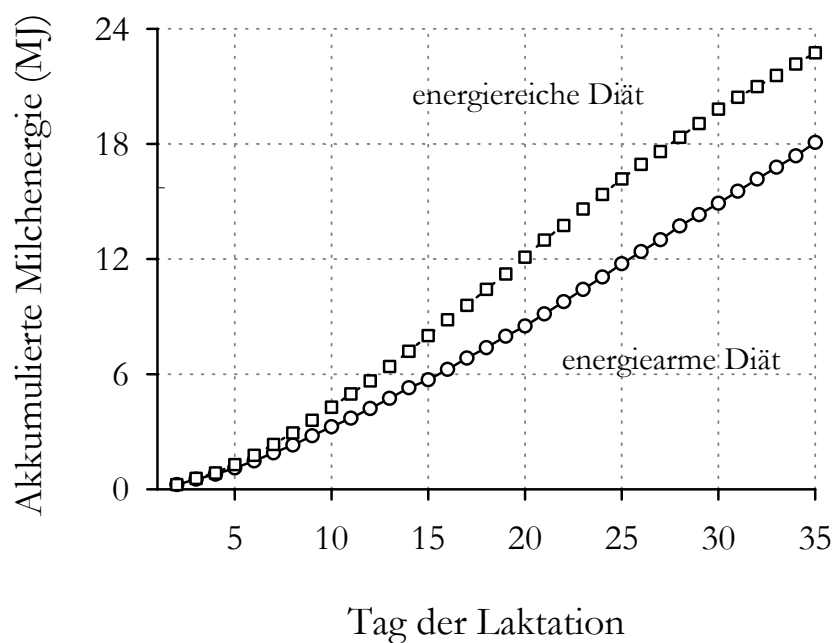


Abb. 2: Milchleistung säugender Häsinnen mit unterschiedlicher Futterqualität. Im Vergleich zu Häsinnen mit energiearmer Diät konnten Häsinnen mit energiereicher Diät mehr Energie an ihre Jungen abgeben, also ihre Jungen früher entwöhnen oder größere Würfe versorgen (nach HACKLÄNDER et al. 2002b).



Fragestellung und Ziele

Da ein direkter Zusammenhang zwischen Strukturreichtum des Lebensraumes und der Populationsdichte der Hasen besteht (SCHRÖPFER & NYENHUIS 1982; TAPPER & BARNES 1986; PANEK & KAMIENIARZ 1999), wurde vorgeschlagen, den Lebensraum des Feldhasen zu verbessern, indem Ackerland stillgelegt oder Ackerrandstreifen angelegt werden. Allgemein wird die Bedeutung von Brachen in diesem Zusammenhang als überaus wichtig eingeschätzt, da diese sowohl die Nahrungsverfügbarkeit als auch das Angebot an Deckung erhöhen sollen. Die Bedeutung dieser Habitatverbesserungsmassnahmen wird in der Literatur jedoch unterschiedlich bewertet (SLAMECKA 1991; FRYLESTAM 1992; SCHNEIDER & BRODERSEN 1992; SPITTLER 1992) und führt zwangsläufig zu folgenden Fragen:

- Welche energetischen Werte weisen die Nahrungspflanzen der Feldhasen auf?
- Welchen Einfluß haben die auf Brachflächen aufgenommenen Pflanzenbestandteile auf den Energiehaushalt von Häsinnen und Jungtieren?
- Haben Häsinnen in landwirtschaftlich intensiv genutzten Flächen eine schlechtere Kondition und Milchproduktion?
- Ist der Reproduktionserfolg in Gebieten mit größerem Anteil an Brachflächen höher?
- Wieviel Prozent des Lebensraumes muss aus Brachflächen bestehen, um stabile Hasenpopulationen zu gewährleisten?
- Wie müssen diese Strukturen im Lebensraum verteilt sein und wie sollen diese Flächen gepflegt werden?

Die zu erwarteten Ergebnisse werden klären können, ob und in welchem Maße Brachflächen für die Hasenpopulationen eine positive Wirkung haben. Im Fall eines positiven Effekts dieser Flächen ist das vorrangige Ziel dieses Projekts abzuschätzen, welcher Anteil bzw. welche räumliche Verteilung von Brachflächen für die Hasen in der intensiv genutzten Agrarlandschaft optimal ist. Das vorgestellte Projekt ist daher für das zukünftige Management des Lebensraumes landwirtschaftliche Nutzflächen im Hinblick auf die Vereinbarkeit von agrarischer Produktion und Erhaltung der Biodiversität von großer Bedeutung.

Es gibt darüber hinaus weitere Gründe, warum ein besseres Verständnis von der Populationsdynamik europäischer Feldhasen von großem Interesse ist: Neben dem Feldhasen konnten auch bei anderen Wildtieren der offenen Kulturlandschaft (z.B. Rebhuhn, Feldhamster)



ähnliche Populationseinbrüche registriert werden (siehe z.B. MÜLLER 1996). Es ist daher anzunehmen, dass die gleichen Faktoren mehrere Arten in gleicher Weise beeinflussen. Feldhasen sind ohne Zweifel eine viel versprechende Zeigerarten („umbrella species“), die stellvertretend für andere Arten des agrarischen Lebensraumes stehen: Hasen reagieren empfindlich auf Veränderungen ihres Lebensraumes, sie sind über das ganze Jahr hinweg vorhanden, und sie sind durch ihre oberirdische Lebensweise und die jagdliche Nutzung leicht zugänglich. Strategien in der Landnutzung (z.B. Anteil bzw. räumliche Verteilung von Brachen), die in der Lage sind, stabile Hasenpopulationen zu gewährleisten, könnten daher gleich mehreren anderen bedrohten Tier- und Pflanzenarten helfen. Damit könnte ein substantieller Beitrag zur Erhaltung der Biodiversität in der Kulturlandschaft und zur Reduzierung des negativen Einflusses intensiver Landwirtschaft geleistet werden.



Literaturliste

- BLOTTNER S, LANGE A, GÖRITZ F, FABBENDER M, BROICH A, QUEST M, GILLES M, LENGWINAT T, HILDEBRANDT TB, 2001: Untersuchungen zur reproduktiven Fitness an lebenden männlichen Feldhasen aus unterschiedlichen Habitaten. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 47: 84-91.
- BOYE P, 1996: Ist der Feldhase in Deutschland gefährdet? *Natur und Landschaft* 71: 167-174
- BROEKHUIZEN S, MAASKAMP F, 1980: Behaviour of does and leverets of the European hare (*Lepus europaeus*) whilst nursing. *Journal of Zoology, London* 191: 487-501
- BROEKHUIZEN S, MAASKAMP F, 1981: Annual production of young in European hares (*Lepus europaeus*) in the Netherlands. *Journal of Zoology, London* 193: 499-516.
- DEMARNE Y, LHUILLERY C, PIHET J, MARTINET L, FLANZY J, 1978: Comparative study of triacylglycerol fatty acids in milk fat from two Leporidae species: rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) and hare (*Lepus europaeus*): *Comparative Biochemistry and Physiology B* 61: 223-226.
- EIBERLE K, MATTER J-F, NIZON V, 1982: Über die Abhängigkeit der Hasenstrecken vom Witterungsverlauf während der Fortpflanzungsperiode. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 101: 1-12.
- ENGELHARDT W, OBERGRUBER R, REICHHOLF J, 1985: Lebensbedingungen des europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus*) in der Kulturlandschaft und ihre Wirkungen auf Physiologie und Verhalten. *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege* Beiheft 5: 1-90.
- ESKENS U, FRÖLICH K, KUGEL B, FROST JW, STREICH WJ, BENSINGER S, 2000: Seroepidemiologische Untersuchungen zur Verbreitung des European Brown Hare Syndrome (EBHS) und der Rabbit Haemorrhagic Disease (RHD) in Feldhasenbeständen ausgewählter Reviere in der Bundesrepublik Deutschland. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 46: 61-72.
- FLUX JEC, ANGERMANN R, 1990: The Hares and Jackrabbits. In: CHAPMAN JA, FLUX JEC (Hrsg.): *Rabbits, Hares and Pikas*. Gland (CH): IUCN: 61-94.
- FRYLESTAM B, 1986: Agricultural land use effect on the winter diet of Brown hare (*Lepus europaeus* Pallas) in southern Sweden. *Mammal Review* 16: 157-161.
- GÖRITZ F, FABBENDER M, BROICH A, QUEST M, LANGE A, BLOTTNER S, GILLES M, LENGWINAT T, SPITTLER H, HILDEBRANDT TB, 2001: Untersuchungen zur reproduktiven Fitness lebender weiblicher Feldhasen aus unterschiedlichen Habitaten. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 47: 92-99.
- HACKLÄNDER K, FRISCH C, KLANSEK E, STEINECK T, RUF T, 2001: On fertility of European hares in areas of different population density. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 47: 100-110.
- HACKLÄNDER K, ARNOLD W, RUF T, 2002a: Postnatal development and thermoregulation in the precocial European hare (*Lepus europaeus*). *Journal of Comparative Physiology B* 172: 183-190.
- HACKLÄNDER K, TATARUCH F, RUF T, 2002b: The effect of diet quality on lactation energetics in European hares (*Lepus europaeus*). *Physiological and Biochemical Zoology* 75: 19-28.
- HEWSON R, TAYLOR M, 1975: Embryo counts and length of the breeding season in European hares in Scotland from 1960-1972. *Acta Theriologica* 20: 247-254.
- HOMOLKA M, 1984: The diet of Brown hare (*Lepus europaeus*) in Central Bohemia. *Folia Zoologica* 36: 103-110.
- HOMOLKA M, 1985: Spatial activity of hares (*Lepus europaeus*). *Folia Zoologica* 34: 217-226.
- JANOVIC V, ALEKSIC D, KATIC P, 1973: Zur Erforschung des Einflusses von meteorologischen Elementen auf den realen Jahreszuwachs der Feldhasen in der Vojwodina. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 8: 187-196.
- KALUZINSKI J, PIELOWSKI Z, 1976: The effect of technical agricultural operations on the hare population. In: PIELOWSKI Z, PUCEK Z (Hrsg.): *Ecology and management of European hare populations*. Warschau: Polish Hunting Association: 205-211.
- KILIAS H, ACKERMANN W, 2001: Zur Bestandssituation des Feldhasen (*Lepus europaeus* PALLAS) in Bayern. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 47: 111-124.
- KLANSEK E, VAVRA I, 1993: Besatzermittlung und Bejagungsplan beim Feldhasen. *Österreichs Weidwerk* 3: 48-49.
- KLANSEK E, ARNOLD W, 1998: Bejagungsplanung beim Feldhasen. *Österreichs Weidwerk* 98: 41-42.



- MARBOUTIN E, HANSEN K, 1998: Survival rates in a nonharvested brown hare population. *Journal of Wildlife Management* 62: 772-779.
- MARBOUTIN E, PEROUX R, 1995: Survival pattern of European hare in a decreasing population. *Journal of Applied Ecology* 32: 809-816.
- MCCOLLIN D, MOORE L, SPARKS T, 2000: The flora of a cultural landscape: environmental determinations of change revealed using archival sources. *Biological Conservation* 92: 249-263.
- MITCHELL-JONES AJ, AMORI G, BOGDANOWICZ W, KRSTUFK B, REIJNDERS PJH, SPITZENBERGER F, STUBBE M, THISSEN JBM, VOHRALIK V, ZIMA J, 1999: *Atlas of European Mammals*. London: Academic Press.
- MÜLLER P, 1996: Klimawandel, Flächennutzungsdynamik und Prädation als populationssteuernde Faktoren beim Feldhasen. *Schriftenreihe des Landesjagdverbandes Bayern e.V.* 2: 5-24.
- MÜLLER P, 2001: Rabenvögel und Niederwild. *GCD-Nachrichten* 11: 1-18.
- ONDERSCHEKA K, TATARUCH F, 1982: Ein Versuch zur Erstellung von Normalwerten wildlebender Tiere und die Anwendung dieser Daten in der Wildbiologie. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* 69: 274-279.
- PANEK M, KAMIENIARZ R, 1999: Relationships between density of brown hare *Lepus europaeus* and landscape structure in Poland in the years 1981-1995. *Acta Theriologica* 44: 67-75.
- PUPPE K, 1966: Untersuchungen über die Variationsbreite des nutzbaren Zuwachses des Hasen in Abhängigkeit von regionalen Klimaunterschieden. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 5: 109-117.
- SCHNEIDER E, BRODERSEN D, 1992: Management of small game habitats in Northwestern Germany. In: BOBEK B, PERZANOWSKI K, REGELIN W. *Global trends in wildlife management*. Krakow-Warszawa: Swiat-Press: 319-322.
- SCHÖNWIESE C-D, RAPP J, 1997: *Climate Trend Atlas of Europe – Based on Observations 1891–1990*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- SCHRÖPFER R, NYENHUIS H, 1982: Die Bedeutung der Landschaftsstruktur für die Populationsdichte des Feldhasen (*Lepus europaeus*, PALLAS 1778). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 28: 213-231.
- SLAMECKA J, 1991: Influence of ecological arrangements on brown hare population. *Proceedings of XXth IUGB Congress, Gödöllő, Hungary*: 340-346.
- SLAMECKA J, HELL P, JURCIK R, 1997: Brown hare in the westlovak lowland. *Acta Scientiarum Naturalium Academia Scientiarum Bohemicae Brno* 31: 1-115.
- SPITTLER H, 1992: Studies on the increase of hares *Lepus europaeus* Pallas, 1778 in a region with intensive agriculture. In: BOBEK B, PERZANOWSKI K, REGELIN W. *Global trends in wildlife management*. Krakow-Warszawa: Swiat-Press: 323-326.
- SPITTLER H, 1996: *Der Hase in der Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft*. Diana-Verlag: Vettelschloß (D)
- STEINECK T, HACKLÄNDER K, 2000: How healthy are "healthy" brown hares (*Lepus europaeus*)? *4th Meeting of the European Wildlife Disease Association, 20-23 September 2000, Zaragoza (Spain)*: 73.
- SUCHENTRUNK F, WILLING R, HARTL GB, 1991: On eye lens weight and other age criteria of the brown hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 365-374.
- TAPPER SC, BARNES RFW, 1986: Influence of farming practice on the ecology of the brown hare (*Lepus europaeus*). *Journal of Applied Ecology* 23: 39-52.
- ZÖRNER H, 1996: *Der Feldhase*. 2. unveränderte Auflage, Nachdruck. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag