©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Faun.-ökol. Mitt. 4, 155–168 Kiel, Dezember 1973

Zum Aufbau semiterrestrischer Ökosysteme im Bereich der Salzwiesen der Nordseeküste*

Von Berndt Heydemann

Einführung

Die wechselvollsten biologischen Grenzareale zwischen unterschiedlichen Ökosystemen sind sicher diejenigen zwischen Meer und Land. Besonders an solchen Grenzzonen mit stärkeren Gezeitenwirkungen findet eine intensive Nährstoffansammlung im Bereich des Küstensaumes statt. Diese Nährstoffkonzentration erreicht ihr Maximum oberhalb der Mitteltidehochwasser-Linie (MTHw-Linie) im Bereich des geschlossenen Hemicryptophyten-Rasens (Salzwiesen). Die vegetationsreiche Supralitoral-Zone hat infolge dessen eine hohe pflanzliche Produktion. Sie liegt im Durchschnitt mit 20 to/ha/Jahr Nettoprimärproduktion im Bereich der Durchschnittswerte der Produktion tropischer Urwälder (WINKLER 1973). Nahrungsmäßig muß für tierische Konsumenten diese Produktion demnach besonders attraktiv sein.

Dem Prozeß der Konsumierung stehen im Supralitoral des semiterrestrischen Küstensaumes erhebliche ökologische Barrieren im Wege. Für die Meso- und Makrofauna kommen zunächst als Aktivitätszone in erster Linie nur die Bodenoberfläche mit Sedimenten und Detritus, die oberen 5 cm des Bodens und die durchschnittlich nur 5–15 cm hohe Vegetation in Frage. Damit ist für Immigrationsprozesse in das Supralitoral im Salzwiesenbereich vor allem die terrestrische Faunenkomponente von Sumpfwiesen und Uferzonen des Binnenlands prädisponiert. Die Mikrofauna (die hier nicht betrachtet wird) ist indessen im semiterrestrischen Küstensaum vorwiegend von aquatischen Formen bestimmt.

Der Immigration in das Supralitoral durch terrestrische Formen stehen an abiotischen Faktoren entgegen:

1. die häufige Überflutung,
2. der wechselnde Salzgehalt des Substrats und der Nahrung,
3. die Windwirkung,
4. die schwierige Überwinterung,
5. die geringe besiedlungsfähige Vertikalausdehnung des Lebensraume.

An biotischen Faktoren wirken der Besiedlung des Supralitorals entgegen:

1. starke Schwankungen der Nahrungszufuhr,
2. häufige Verdriftung der Nahrungssubstanzen,
3. Schwankungen im Salzgehalt der Nahrung (sowohl der Pflanzennahrung als auch des Detritus).

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Die grundsätzliche Bedeutung von Untersuchungen am terrestrischen Küstensaum liegt in seiner besonderen Eignung für die Aufklärung folgender Fragen der Ökosystem-Forschung:

I. Allgemeine Fragen der Ökosystem-Forschung

1. Zeitlicher Aufbau und Weiterentwicklung der Ökosysteme: Sukzession vom Stadium O
2. Wiederaufbau der gestörten Ökosysteme: Regeneration
3. Ausbreitung der Ökosysteme: Dispersion
4. Anpassungsbreite der Ökosysteme: Adaptation
5. Sonderentwicklung der Ökosysteme: Spezialisation

II. Fragen der angewandten Ökologie (Umweltschutzprobleme)

1. Biologisches Gleichgewicht in Primär-Ökosystemen, insbesondere: anthropogener Einfluß (durch Vorlandgewinnung, Beweidung, Deichbau, Drainierung, Kultivierung)
2. „Lebendverbau" am Küstensaum unter Mitwirkung tierischer Formen (Küstensicherung durch lebendes Vorland und Deiche).

In diesem Überblick möchte ich einige Resultate der Arbeit aus unserer Fachrichtung Küstenforschung am Zoologischen Institut der Universität Kiel zu I (Allgemeine Fragen der Ökosystem-Forschung) zusammenfassen.

1. Arteninventar

Die Gesamtartenzahl terrestrische Komponente der unter Gezeiteneinfluß stehenden Küsten-Salzwiesen beläuft sich in Mitteleuropa auf etwa 900. Einen genauen Überblick über das indigene Arteninventar der Meso- und Makrofauna im Supralitoral Nordwestdeutschlands haben wir bisher in folgenden Gruppen erhalten:

Araneae (Heydemann) (ca. 40 Arten)
Oribatei (Weigmann) (ca. 20 Arten)
Collembola (Weigmann) (ca. 12 Arten)
Aphidoidea (Regge) (ca. 31 Arten)
Hymenoptera-Ichneumonidae (Horstmann) (ca. 25 Arten)
Hymenoptera-Proctotrupidae (Weidemann) (4 Arten)
Hymenoptera-Braconidae (R. König) (ca. 30 Arten)
Hymenoptera-Pteromalidae (Abraham) (ca. 10 Arten)
Coleoptera (Heydemann) (ca. 65 Arten)
Diptera-Cecidomyidae (Meyer, noch nicht abgeschlossen) (ca. 15 Arten)
Diptera-Agromyzidae, Chloropidae (v. Tschirnhaus, vor dem Abschluß) (ca. 60 Arten)
Diptera-Dolichopodidae, Empididae (Sommer, noch nicht abgeschlossen) (ca. 20 Arten)

Werden die Deiche, Warften und jungen Köge hinzugerechnet, steigt die Artenzahl der Küstenregion bei einzelnen Gruppen um das zwei- bis fünffache an.

Die obenerwähnten Gruppen gehören alle zu den produktionsbiologisch bedeutsamen Konsumentengruppen der Salzwiesen. Sie sind mit hohen Individuenzahlen vertreten.

Andere Evertebraten-Gruppen, die ebenfalls produktionsbiologisch im Küstensaum der Salzwiesen wichtig sind, aber von uns noch nicht eingehend untersucht wurden, sind:

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

verschiedene Acari-Familien
Heteroptera
Homoptera-Cicadina
verschiedene Hymenoptera-parasitica-Familien
Coleoptera (phytophage Arten – in Untersuchung)
Lepidoptera (in Untersuchung)
verschiedene Diptera-Familien (Limnobiidae, Tipulidae, in Untersuchung)

Im Gegensatz zu den angrenzenden Deichen und eingedeichten Kögen spielen folgende Arthropoden-Gruppen im Supralitoral der Salzwiesen keine Rolle:

Isopoda,
Opiliones
Diplopoda, Chilopoda
Orthoptera
Thysanoptera
Hymenoptera/Tenthredinidae u. Aculeata (bis auf Formicidae)

2. Zeitlicher Aufbau von Ökosystemen: Sukzessionen

a) Sukzession der Arten-Kombinationen

Die etwa 0–40 cm über der MTHw-Linie liegende Andel-Zone (Puccinellietum maritimae) erweist sich für die Besiedlung durch terrestrische Einwanderer abiotisch am ungünstigsten. Von vielen Gruppen kann demgegenüber die Rotschwingel-Zone (Festucetum rubrum litorale) (30–100 cm über MTHw) mit nahezu doppelter Artenzahl besetzt werden (HEYDEMANN 1960a). Araneae nehmen vom Puccinellietum zum Festucetum von 13 auf 21 Arten zu. Für Coleoptera erhöht sich die Artenzahl von 28 auf 52 Arten (HEYDEMANN 1962b). Auch bei parasitischen Hymenopteren nimmt – als Konsequenz des umfangreicheren Wirtsspektrums – die Artenzahl vom unteren zum oberen Supralitoral zu, z. B. für Braconidae von ca. 10 indigenen Arten auf 30 Arten im Festucetum (KÖNIG 1969).

Von den Ichneumonidae gibt es im Andelrasen bereits 10 indigene Arten, mit dem Rotschwingel zusammen steigt die Artenzahl auf 20–25. Nach der Eindeichung kommen in den jungen Kögen weitere 70 Ichneumoniden-Arten (HORSTMANN 1970) hinzu. Der Einfluß der Gezeiten stellt somit einen starken ökologischen Selektionsfaktor dar. Als Wirtsobjekte der Ichneumonidae kommen im Vorland vor allem die Eierkokons der Zwergspinnen (Micryphantidae, Linyphiidae), Dungfliegen-Larven (Scatophagidae) und Microlepidopteren-Raupen in Frage (HORSTMANN 1970).

Phytophage Insekten treten mit 4–5 Arten schon im Salicornietum auf (20–0 cm unter MTHw), z. B. Microlepidopteren. Aphidoidea – Blattläuse – Wurzelläuse – gibt es in der Quellerzone (Salicornietum) noch nicht. Vom Andelrasen zum oberen Rotschwingelrasen (Festucetum rubr. lit., Subass. Leontodon autumnalis) steigert sich die Artenzahl der Blattläuse von 9 auf 14 (Abb. 1). Im gesamten Gezeitenbereich treten 31 Arten auf, 24 Arten davon leben als „Blattläuse" ektoparasitisch an oberirdischen Pflanzensprossen, 7 Arten unterirdisch als „Wurzelläuse" (REGGE 1972). Die Arten-Zahl der Aphidoidea sukzediert mit der Zunahme der Artenzahl der Halophyten und Glycophyten im höheren Supralitoral. Die Blattläuse begleiten ihre Wirtspflanzen in der umgekehrten Sukzessionsrichtung vom hochliegenden Glycophyten-Bereich (Süßwiesen) zur MTHw-Linie bis hin zur untersten Existenzgrenze des Andelgrases (*Puccinellia maritima*).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

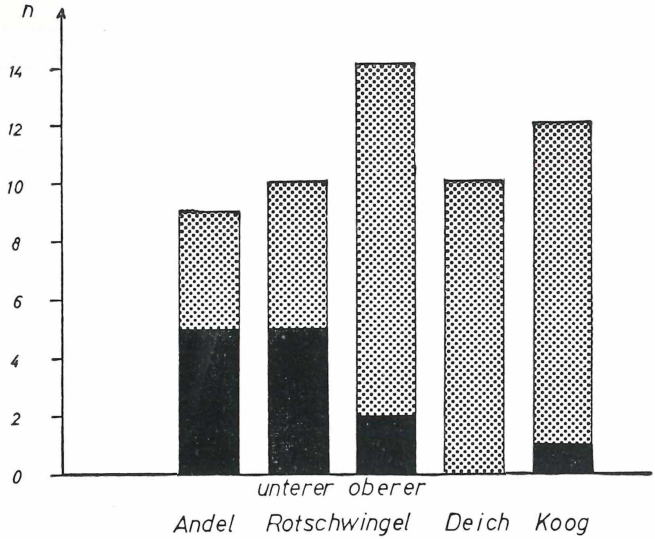

Abb. 1. Die Verteilung der indigenen Arten der Aphidoidea vom Vorland bis zum Koog.
n = Artenzahl, schraffiert: nur an Halophyten saugend – schwarz: an Glykophyten und Halophyten saugend (nach REGGE 1972).

Bei schlagartiger Umstellung der abiotischen Faktoren des Lebensraumes infolge Eindeichung (Koog-Bildung) erhöht sich bei den meisten erwähnten Konsumentengruppen die Artenzahl innerhalb von 1–4 Jahren fast schon auf den ökologischen Maximalwert, der innerhalb der Ökosstem-Typen des Acker- und Weidelandes der Marsch dann nur langsam weiter steigt (für manche Gruppen aber auch fällt). Die definitive Artenkombination der Ökosysteme des Marschlandes ist mit 10–30 Jahren nach der Eindeichung erreicht.

b) Sukzession der Besiedlungsdichte

Bei den räuberischen Carabidae wirkt sich die Erhöhung der Artendichte von Andel- zum Rotschwingelrasen nicht auf die gesamte Individuendichte (Gesamtabundanz) aus. Im Zeitablauf der Sukzession erhöht sich die Artenkapazität der Ökosysteme, nicht aber die Individuenkapazität. Der Anteil der Carabidae am Energiefluß des Ökosystems der Salzwiese kann während der Sukzession nicht vergrößert werden. Bei Abschneiden der Nahrungszufuhr durch Anschwemmung (z. B. durch Bau eines Sommerdeiches) nimmt bei Carabidae zwar die Artenzahl um das Dreifache auf 25 Arten zu, die Individuendichte geht aber nach 5–6 Jahren auf 10 Prozent zurück. Die hohe Bedeutung des Energienachschubs durch die Gezeitenwirkung wird hierin auch für carnivore Konsumenten 2. und 3. Grades deutlich (HEYDEMANN 1962). Genau dasselbe gilt für die Spinnen der Bodenoberfläche (Micryphantidae, Linyphidae, Lycosidae). Die Individuendichte der Carabiden-Imagines und der Araneae liegt im Vorland höher als im Kulturland des übrigen Schleswig-Holstein oder Mitteleuropas. Der Maximalwert wird 1–2 Jahre nach der Eindeichung erreicht (100 % höher als in Wintergetreidefeldern auf nährstoffreichem Boden in Ostholstein).

Die Individuendichte entwickelt sich anders als die Biomasse. Durch Umkomposition des Ökosystems nach der Eindeichung infolge Entsalzung, Drainage und Ackerbildung (Pflügen) wird in 5–20 Jahren ein starker Artenaustausch vollzogen. Bei Carabidae

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

werden beispielsweise statt vieler Individuen kleiner Arten weniger Individuen großer Arten in das Ökosystem einbezogen. Ein durchschnittlicher Carabide des Vorlands wiegt nur 6 mg, im 2 Jahre eingedeichten Koog 8 mg, im 5 Jahre eingedeichten Koog 100 mg, im Wintergetreide des Binnenlands (nährstoffreicher Boden) aber 370 mg. Die „Aktivitäts-Biomasse" nimmt vom Supralitoral von 1,8 (Index-Zahl) über 3,6 (2 Jahre eingedeichtes Vorland), 28 (5 Jahre eingedeichter Koog) auf 74 (Wintergetreide auf Lehm im Binnenland) zu (HEYDEMANN 1964). Das bedeutet, daß durch Wandel der abiotischen Faktoren (Beseitigung von Salzgehalt u. Überflutung) und durch Veränderung der Vegetationsstruktur (statt dichter Rasen ein aufgelockerter Pflanzenbestand) der Energiefluß in Richtung zu den carnivoren Carabiden in Gestalt der Biomasse um das vierzigfache angehoben wurde.

3. Wiederaufbau von gestörten Ökosystemen: indigene Regeneration

Das besondere Kennzeichen der semiterrestrischen Ökosysteme an der Nordseeküste ist die ständige Verdriftung hoher Anteile ihrer Biomasse durch die Gezeiten. Das gilt nicht für die im Boden fest verankerten Pflanzen als Produzenten, sondern vor allem für die tierischen, epigäischen Konsumentenstufen. Bis zu 90 Prozent der lebenden Biomasse wird durch Fluteinwirkung aus dem Supralitoral fortgespült. Die Reproduktionsrate und zum Teil auch die Reproduktionsrhythmik der typisch supralitoralen Formen ist darauf eingestellt. Der spontane Anstieg der Individuenzahl von Araneae und Coleoptera (derselben Arten) kurz nach der Eindeichung auf etwa das Zehnfache des Wertes im Litoral ist Ausdruck dieser Reproduktions-Reserve. Offensichtlich setzt ein wesentlicher Selektionsfaktor an dem Faktor Reproduktion an. Die in dieser Richtung adaptierten Arten stellen das Potential für die große Regenerationskraft dieser Ökosysteme.

4. Ausbreitung von Ökosystemen: Dispersion

Die durch Verdriftung an der Biomasse eingetretenen Verluste können in den Ökosystemen des Supralitorals nicht nur durch indigene Regeneration, sondern auch durch exogene Dispersion ausgeglichen werden. Der Umfang der aktiven und passiven Ausbreitung flugaktiver Insekten im Nordseeküstenraum ist außerordentlich groß. Durch Fänge mit Farbatrappen-Schalen über dem Meer (z. B. auf dem Feuerschiff Elbe I, 30 km vom Festland) kann man minimale Weiten der Ausbreitungsflüge bestimmen. In einem 30 km breiten Küstenstreifen gehen im Hochsommer in der Deutschen Bucht ca. 4,5 Milliarden Insekten pro Tag nieder, das bedeutet eine Biomasse von schätzungsweise 270 t in den Monaten Juli und Hugust (HEYDEMANN 1967). 95 Prozent aller Individuen sind davon Dipteren. 30 km von der Festlandküste entfernt wurden über dem Meer Vertreter von 30 Dipteren-Familien gefunden. Auch bei parasitischen Hymenopteren wurde eine große Dispersationsaktivität festgestellt. Beispielsweise fliegen Ichneumonidae weit ins völlig unbewachsene Watt ein, wo keine Wirtsarten leben. Dort wurden von HORSTMANN (1970) mit Hilfe von Gelbschalen 25 Ichneumoniden-Arten nachgewiesen. Die Ichneumoniden fliegen bei der Dispersion dicht über der Vegetation. Die starke Flugdispersion der Ichneumonidae über dem Meer bezieht sich keinesfalls besonders auf litorale Arten, sondern auch auf Arten, die im Binnenland vorkommen.

In den Reproduktions-Arealen überwiegen im Sexualindex die Männchen in den Fallenfängen (durchschnittlich 70–80 %). Das gilt auch für Fänge in Isolationsquadraten, die durch Abschirmung die Erfassung der Fauna bestimmter Reproduktions-Areale ermöglichten. Die zur Dispersion in neue Ökosysteme immigrierenden Popula-

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

tionen sind bei Ichneumonidae im Gegensatz dazu weitgehend aus Weibchen zusammengesetzt (Feuerschiff 85 % ♀♀, unbewachsenes Watt 80 % ♀♀). Bei Ichneumonidae werden die Weibchen in der Regel gleich nach dem Schlüpfen aus der Puppe begattet (HORSTMANN 1970). Der weibchenbetonte Dispersionsmodus stellt eine günstige Adaptation an die Besiedlung neuer Areale dar. Bei der Schlupfwespenfamilie der Braconidae wurde ein teilweise bis zu hundertfaches Überwiegen der ♀♀ bei der Dispersions-Aktivität (KÖNIG 1969), bei Pteromalidae ein zehnfaches Überwiegen der ♀♀ (ABRAHAM 1970) festgestellt.

Am Beispiel der 8 ha großen Hallig Habel, die 6 km vom Festland entfernt im schleswig-holsteinischen Wattenmeer liegt, läßt sich bei der Ichneumoniden-Fauna zeigen, wie intensiv der aktive Dispersions-Kontakt zu potentiellen neuen Besiedlungsarealen ist. Für stereotype Immigrationsversuche werden im Küstenraum hohe Populationsanteile geopfert. HORSTMANN (1970) stellte fest, daß auf Hallig Habel von 113 erfaßten Ichneumonidae-Arten höchstens 32 auf der deichungeschützten Hallig (nur 1 Warft vorhanden) indigen sein können. Die übrigen Arten sind im Supralitoral und auf der Warft nicht dauernd existenzfähig.

Auch bei Aphidoidea gelangen dauernd Immigranten vom Binnenland und von anderen Standorten des Gezeitengebietes als potentielle Besiedler in das Supralitoral der Salzwiesen (REGGE 1972). Blattläuse werden in der Verbreitungsphase in die neu zu besiedelnden Areale zumeist mit dem Wind verdriftet. Obwohl an der Nordseeküste zu 70 Prozent der Vegetationsperiode der Wind aus westlicher Richtung weht (auflandiger Wind), werden bis zu 53 Prozent der Individuen und bis zu 65 Prozent der Arten (68 Arten) aus östlicher Richtung ins Supralitoral der Nordseeküste verfrachtet, da durch Ostwinde das Hinterland überstrichen wird. Vorwiegend (mit 60–70 %) sind daran 6 Arten von Blattläusen beteiligt, die als heterotope Indigenae nur einen Teil ihres Generationszyklus im Supralitoral durchlaufen müssen. Ihre Sekundärwirte sind zumeist Gramineen-Arten (REGGE 1970). Bei diesen Blattlaus-Arten ist die ökologische Dispersion zwischen verschiedenen Ökosystemen (Supralitoral und Binnenland) genetisch fixiert. Der Immigrationsflug der Aphidoidea geschieht vorwiegend in Höhen bis zu 1 m über dem Boden.

Die Migration der Braconidae wurde bis zur Höhe von 30 m erfaßt (Forschungsturm). Die Migrations-Artendichte der Braconidae beträgt in 30 m Höhe nur 5 Prozent der bodennahen Region, die Migrations-Individuendichte beträgt in 30 m Höhe nur noch 2 Prozent (KÖNIG 1969).

Entscheidend für viele Immigrationsvorgänge im Supralitoral ist Höhe und Dichte der Vegetation. Infolge der Beweidung wurde im Laufe der Jahre der vor der Beweidung normale Vegetationsbestand eines Hochstauden-Rieds im Vorland von 40 bis 60 cm Höhe auf einen glatten Rasen von nur 4–7 cm Höhe reduziert. Gleichzeitig tritt als Einfluß der Beweidung ein Artenschwund namentlich von dicotyledonen Pflanzenarten ein. Fast der gesamte Salzwiesenbereich der Nordseeküste besitzt damit nicht mehr seine natürliche Vegetationsstruktur. Die natürliche Vegetationsform läßt sich aber durch Ausschaltung der Beweidung mit Hilfe von eingezäunten Dauerreservaten im Laufe von einigen Jahren wiederherstellen. Durch Isolation von Vegetationsausschnitten vor Reservaterstellung mit Hilfe von sturmflutsicherer Gazebespannung (Isolationsquadrat von 4 m^2 Größe) läßt sich die Auswirkung der Vegetationsveränderung auf die Arten-Immigrationsrate ermitteln. ABRAHAM (1970) hat für die Schlupfwespenfamilie der Pteromalidae in der Salzwiese bei Dagebüll zum Zeitpunkt der Reservateinrichtung

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

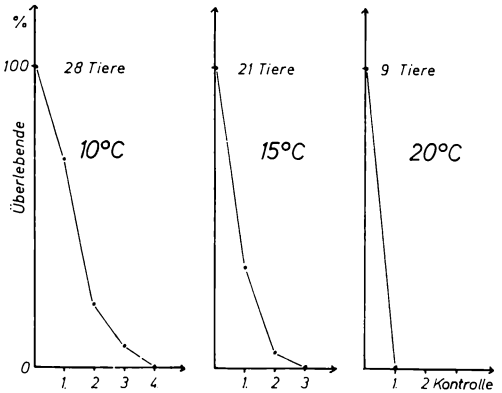

Abb. 2. Überflutung von *Meraporus graminicola* (Pteromalidae) bei verschiedenen Temperaturen (Laborversuch. 30 ‰ Salzgehalt, zweimal 1 Std. Überflutung, 2 Kontrollen pro Tag) (nach ABRAHAM 1970).

(1965) 4 Pteromalidae-Arten festgestellt. Davon überdauerten 3 Arten im Isolationsquadrat die Winterperioden bis 1967 mit zahlreichen Überflutungen, obwohl nur geringe Überflutungsresistenz der Imagines vorliegt (Abb. 2). In den Sommerphasen 1966 und 1967 waren außerhalb des Isolationsquadrats 24 Pteromaliden-Arten neu eingewandert. Sie fanden infolge der Ausschaltung der Beweidung neue Existenzmöglichkeiten.

Die Dispersion der Ökosysteme bzw. ihrer zoologischen Teilkomponenten vollzieht sich mithin in Anpassungen an sukzessive Veränderungen ihrer abiotischen und biotischen Umwelt (Biotope) ohne wesentlichen zeitlichen Verzug.

5. Anpassungsbreite der Ökosysteme (Adaptation)

Für die Besiedlung der alluvialen Supralitoral-Zonen des Nordsee-Wattgebiets kommen im wesentlichen als Herkunftsregionen die Ökosysteme der Flußufer, Auwiesen, Sumpfweiden, Äcker auf Parabraunerden und Moorböden in Frage. Während sich bei der Vegetationskomponente der Salzwiesen in erster Linie Halophyten im Sinne eines genetisch fixierten Spezialisationsvorgangs entwickelt haben, kann man den größeren Teil der zoologischen Komponente im Supralitoral der Salzwiesen als partiell euryöke oder erweitert stenöke Formen ansprechen, die nicht spezialisiert, sondern nur an das Supralitoral adaptiert sind. Dies gilt vor allen Dingen für die Arten der Festucetumzone (obere Salzwiese). Beispielsweise sind von 52 häufigen Coleopteren-Arten des Vorlandes nur 16 Arten als „halobiont" und 8 Arten als „halophil" anzusehen, während die übrigen 28 Arten aus salzfremden Ökosystemen (mit weiter Verbreitung im Binnenland) stammen (HEYDEMANN 1962b).

Worauf beruht die Anpassungsfähigkeit an die extremen Bedingungen des Vorlands? In den meisten Fällen handelt es sich um Praedispositionen und Praeadaptationen.

a) Praedispositionen

Praedispositionen sind hier aufgefaßt als vorher fertig ausgebildete Eigenschaften, die für die Besiedlung neuer Lebensräume günstig sind.

Das Vorland ist durch zahlreiche endoparasitisch lebende Hymenopteren-Arten ausgezeichnet. Die Hymenoptera parasitica können leichter ins Supralitoral einwandern, da sie durch ihre Wirte im Larven- und oft auch im Puppenstadium vor dem Einfluß

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

des Salzwasser geschützt sind. Die physiologischen Adaptationen der Osmoregulation an das Salzwasser und der Atmung bei Überflutung werden ihnen von ihren Wirtsarten abgenommen. Pteromalidae parasitieren beispielsweise zum größten Teil in minierenden Dipteren (ABRAHAM 1970) und sind somit sogar doppelt gegen den Zugriff des Wassers geschützt: durch die Epidermis des Blattes und das Gewebe des Wirtstieres.

Endoparasiten sind demnach praedisponiert für die Besiedlung des Supralitorals. Sicher erklärt sich daraus ihre hohe Artenzahl in der Salzwiese. Von 50 untersuchten Pteromalidae-Arten besitzt eine Spezialisation an Salzstellen nur eine Art; bei den übrigen kann nur von Praedisposition oder Adaptation gesprochen werden (vgl. ABRAHAM 1970). Von 146 Braconiden-Arten der Küstenregion werden nur 36 Arten im Supralitoral festgestellt. Davon lassen sich nur 5 Arten als spezialisiert, die anderen 31 Arten als praedisponiert ansehen (vgl. KÖNIG 1969). Die praedisponierten Braconidae-Arten haben hauptsächlich minierende oder coprophage Dipteren-Arten als Wirte. Durch die minierende oder coprophage Lebensweise der Wirte liegt wiederum ein doppelter Schutz gegen Überflutung für die Parasiten in Gestalt der Pflanzenepidermis oder des festgeformten Schafskotes und der Außenhülle des Wirtes vor.

Von 16 Arten der Schlupfwespen-Familie Proctotrupidae der Küstenregion erreichen nur 4 Arten das Supralitoral (WEIDEMANN). Diese Arten sind sämtlich auch häufig in Ökosystemen des Binnenlandes. Als Parasiten von bodenlebenden (epigäischen) Coleopteren-Arten ist ihre Praedisposition für die Überflutung des Supralitorals bei 75 Prozent der Artenzahl der weiteren Küstenregion offensichtlich nicht groß genug.

Im Vorland kommen von der Schlupfwespen-Familie der Pteromalidae nur polyvoltine Arten vor. Sie zeigen häufig metachrones Schlüpfen. Dadurch werden bei den unregelmäßig auftretenden Überflutungen im Supralitoral immer nur Teile der Populationen vernichtet. Metachrones Schlüpfen erleichtert als Praedisposition die Immigration ins Supralitoral (ABRAHAM 1970) (vgl. Abb. 3).

Ektoparasiten der Pflanzen (z. B. Blattläuse) und Entoparasiten von Insekten (z. B. Hymenoptera parasitica) haben auch im Binnenland zur Erreichung einer hohen Koinzidenz mit ihren Wirtstieren eine große Dispersionsaktivität. Sie stellt ebenfalls

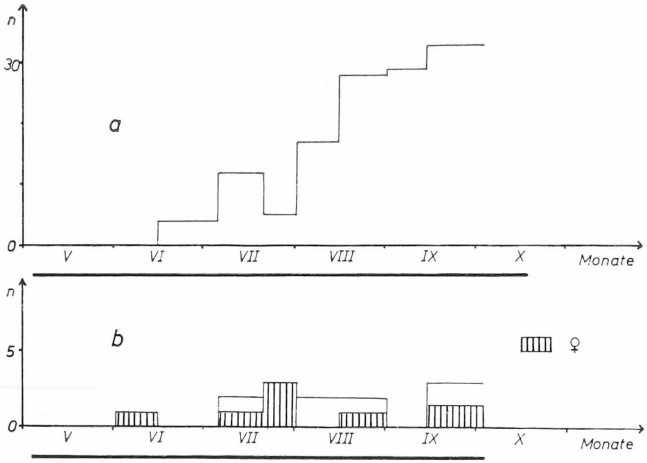

Abb. 3. Phänologie von *Cyrtogaster vulgaris*. (Pteromalidae)
a Dagebüll (1967), Gelbschalengestell; b Dagebüll (1967), Gelbschale im Isolationsquadrat. n Anzahl der gefangenen Pteromaliden. Der schwarze Strich unter der Abszisse gibt die Standzeit der Fallen an (nach ABRAHAM 1970).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

eine Praedisposition ans Supralitoral dar, um die ständigen Überflutungsverluste auszugleichen. Unter den phytophagen Insekten dominieren im Supralitoral die endophagen Formen. Sie sind entweder Minierer (Minierfliegen – Agromyzidae, Halmfliegen – Chloropidae, manche Microlepidoptera, manche Chrysomelidae) oder Gallbildner (Gallmücken – Cecidomyidae, manche Curculionidae).

Die im Binnenland in Pflanzen endophag lebenden Insekten-Arten sind praedisponiert für die Immigration ins Litoral. Da die Vegetation des Vorlandes zumeist durch spezialisierte Halophyten repräsentiert wird, ist Euryphagie eine weitere notwendige Praedisposition für die Einwanderung dieses Artenkomplexes (soweit nicht Spezialisation erfolgt ist). Viele Cecidomyidae (MEYER, unveröff.) und Agromyzidae (v. TSCHIRNHAUS, unveröff.) des Supralitorals wurden als euryphag festgestellt.

b) Praeadaptationen

Praeadaptationen sind hier aufgefaßt als Vorstufen von Eigenschaften, die die Besiedlung anderer Lebensräume erleichtern. Ökologische Praeadaptationen sind von Praedispositionen manchmal schwierig zu unterscheiden.

Die beiden Ameisen-Arten (Formicidae) des Vorlands, *Lasius flavus* und *Myrmica laevinodis*, leben fast ausschließlich subterran. Insbesondere zeigt *Lasius flavus* in den Vorland-Populationen – im Gegensatz zum Binnenland – oft keine Oberflächen-Aktivität mehr (HEYDEMANN 1967a). Die auch schon im Binnenland etwas erhabene Bauweise der Nester wird zum festen Kuppelbau umgewandelt, der das Eindringen von Wasser weitgehend verhindert. In der partiell subterranen Lebensweise und der Fähigkeit, relativ niederschlagsfeste Nester zu bauen, liegt eine Praeadaptation an die häufigen Überflutungen des Vorlands. Die Praeadaptation wird im Vorland zur echten Adaptation ausgestaltet.

Die schon im Binnenland vorhandene fakultative Trophobiose von Formicidae mit Wurzelläusen wird im Vorland bei einigen Arten offenbar obligatorisch (REGGE 1972) und ermöglicht das subterrane Leben ohne epigäische Nahrungssuche. Diese Art der Trophobiose mit Pemphigidae ist als Praeadaptation ans Vorland aufzufassen. Die Nester können als Abwehr gegen die Überflutung geschlossen gehalten werden, da keine Nahrungssuche außerhalb stattfindet. Tiere werden infolge Nahrungssuche nicht gefährdet. Umgekehrt ist die Bindung an Ameisennester bei einigen Wurzellaus-Arten im Vorland ebenfalls bedeutend intensiver als im Binnenland (REGGE 1970).

Eine physiologische Adaptation der Ameisen an die Überflutung des Vorlands besteht nicht. Infolge Kuppelbau und Trophobiose sind sie an die abiotischen Faktoren des Vorlands auch ohne physiologische Spezialisation angepaßt.

Die Behaarung bei bestimmten Carabiden-Arten (Imagines) kann als Praeadaptation angesehen werden. Bei einigen überflutungsresistenten Arten wird sie stark ausgebildet (*Dichirotrichus pubescens* – salzwasserresistent) (*Trechus discus* – süßwasserresistent – Köge). Ebenfalls tritt sie bei Puppen auf (*Bledius*-Arten – Staphylinidae). Die Behaarung ermöglicht die Mitnahme eines Luftfilms unter Wasser. Die verwandten Arten sind jeweils haararm. Puppen können Dornen entwickeln und damit durch Verhakung im Bodengefilz der Verdriftung entgegenwirken. Das gilt für einige Arten der Gattung *Quedius* (Staphylinidae), deren verwandte Formen mit gleichen Eigenschaften auch im Binnenland vorkommen.

Die physiologische Resistenz zahlreicher Bodentiere gegen Salzgehalt und Überflutung im Vorland beruht entweder auf einer osmotischen Regulationsfähigkeit des

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Innenmediums, welche die Bodentiere auch im Binnenland – hier meist einem hypotonischen Medium gegenüber – erwerben müssen. Oder es handelt sich um eine physiologische Stoffwechselresistenz gegen stark schwankende Osmolarität der Hämolymphe. Die Weiterentwicklung der osmoregulatorischen Fähigkeiten in hypertonischen Medien – wie Nordseewasser – ist sicherlich durch die gegebene Praeadaptation erleichtert. Über die Resistenz gegenüber Salzgehaltsschwankungen der Hämolymphe bei Aufnahme von salzhaltigem Trinkwasser berichtet in diesem Kolloquium BETHGE.

6. Sonderentwicklung der Ökosysteme (Spezialisation)

Sicherlich oft ausgehend von Praedispositionen und Praeadaptationen sind vor allem in Richtung auf größere Überflutungs- (Wasser-) und Salzgehalts-Resistenz (bezüglich des umgebenden Mediums oder der Nahrung) Spezialisationen in den Ökosystemen der Salzwiesen entwickelt worden. Die durch Praedisposition und Praeadaptation im Sinne einer Resistenz ans Gezeitengebiet angepaßten Arten sind damit noch nicht aufs Vorland spezialisiert. Die „Bandbreite" ihrer Anpassung ans Milieu ist zunächst erweitert worden, so daß sie zumeist gleichzeitig auch noch im Binnenland auftreten können. Im Gegensatz dazu haben die auf das Supralitoral spezialisierten Arten eine weitgehend ausschließliche Bindung an diese Zone erworben, die das Auftreten in anderen Ökosystemen bereits ausschließt oder doch erschwert.

Die Bindung betrifft auch sekundär den Nahrungsfaktor (z. B. Oligophagie und Monophagie an Halophyten, monophager Parasitismus an spezialisierten Vorlandarten).

Einige halophile und halobionte Coleopteren (insbesondere Carabidae und Staphylinidae), ev. auch einige Araneae, haben offensichtlich eine Bevorzugung oder obligatorische Bindung an den Salzgehalt als Spezialisation erhalten. Die ökologische Sensitivität im Sinne einer aktiven Präferenz salzhaltigen Substrats läßt sich aber auch bei in Mitteleuropa ausschließlich an Salzstellen vorkommenden Arthropoden nicht immer experimentell nachweisen (vgl. Bethge in diesem Kolloquium). Eventuell sind spezifische Bindungen an die Salzwiesen über den Nahrungsfaktor auch bei carnivoren Arten gegeben.

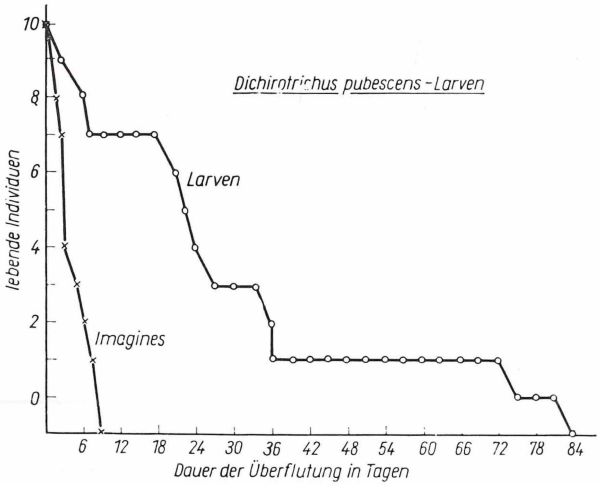

Abb. 4. Vergleich der Überflutungsresistenz von Larven (III. Stadium) und Imagines von *Dichirotrichus pubescens* (Carabidae) bei Dauerüberflutung in äquilibriertem Meerwasser (32 ‰ S). Temp. 15–18°C (nach HEYDEMANN 1968).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

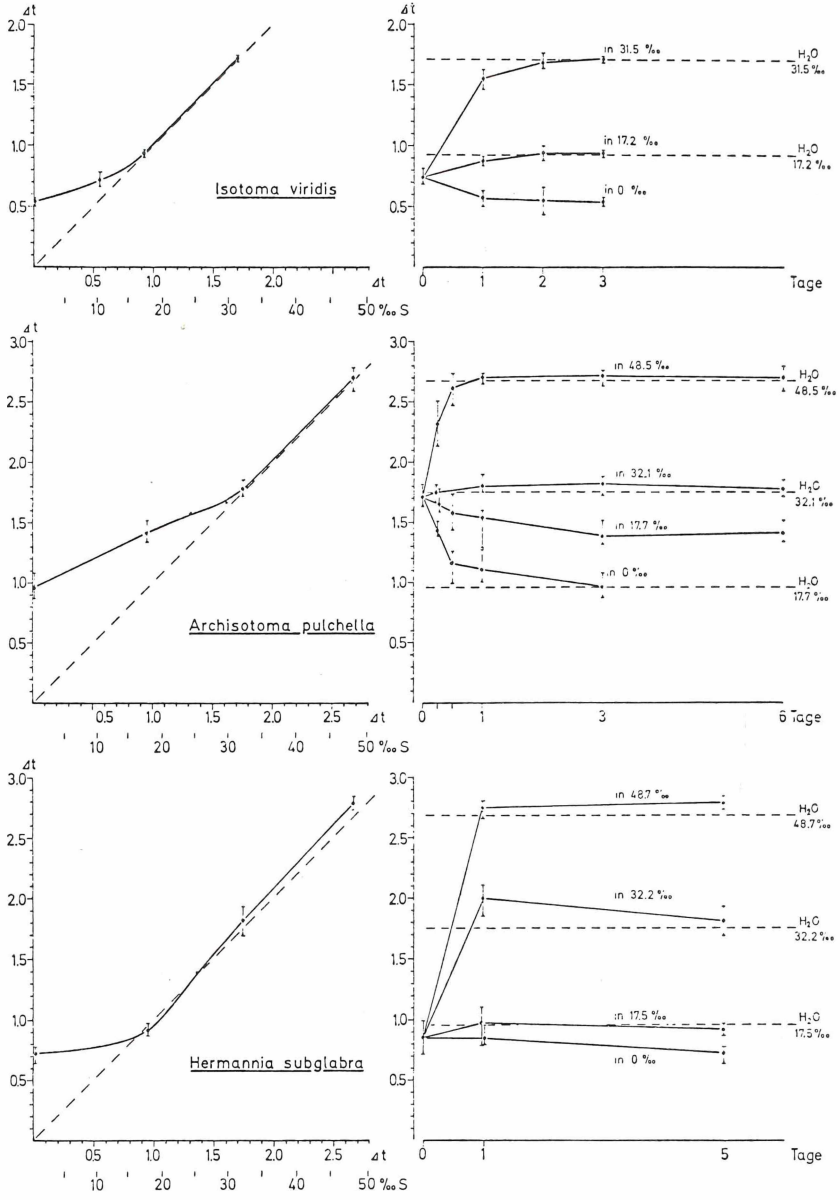

Abb. 5. Osmoregulation und osmotische Resistenz
a) (links): Osmoregulation; auf der Ordinate: Gefrierpunktserniedrigung des Blutes; auf der Abszisse: Gefrierpunktserniedrigung t und Salinität S des Außenmediums. Diagonale = Isotonie-Linie
b) (rechts): Osmotische Resistenz in Zeitabhängigkeit (nach WEIGMANN 1973)

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Die Überflutungsresistenz der aerischen Tiere des Gezeitengebietes ist oft besonders groß. Bei einigen Micryphantidae- und Linyphiidae-Arten und bei bestimmten Carabiden-Larven ist sie auf 3–4 Monate bei 5–6 °C gesteigert (Abb. 4). Man könnte diese Erscheinung nicht nur als Adaptation, sondern auch als ökologische Spezialisation auffassen (HEYDEMANN 1968). Offensichtlich gelingt den Spinnen-Arten mit hoher Überflutungsresistenz unter Wasser eine hohe O_2-Aufnahme (zusätzliche Hautatmung wahrscheinlich). Die aktive Osmoregulation unter Wasser war nach Überflutungsversuchen in Salzwasser mit größerem O_2-Verbrauch verbunden als in Süßwasser (HEYDEMANN 1970). Bei Collembolen und Hornmilben (Oribatei) ist eine Spezialisation durch hohe Wasserresistenz bei mehreren Arten gegeben.

Die Osmoregulation weist bei der Collembolen-Art *Archisotoma pulchella* insofern eine Besonderheit auf, als der Regulationspegel für die Konzentration der Hämolymphe auf das Niveau der Nordseewasser-Konzentration verschoben ist (WEIGMANN 1973) (Abb. 5).

Die im Gezeitengebiet indigenen phytophagen Insekten haben dagegen keine größere Wasserresistenz als Spezialisation im Supralitoral erworben. Beispielsweise erträgt die auf Halophyten spezialisierte Blattlaus *Juncobia leegei* durchschnittlich nur

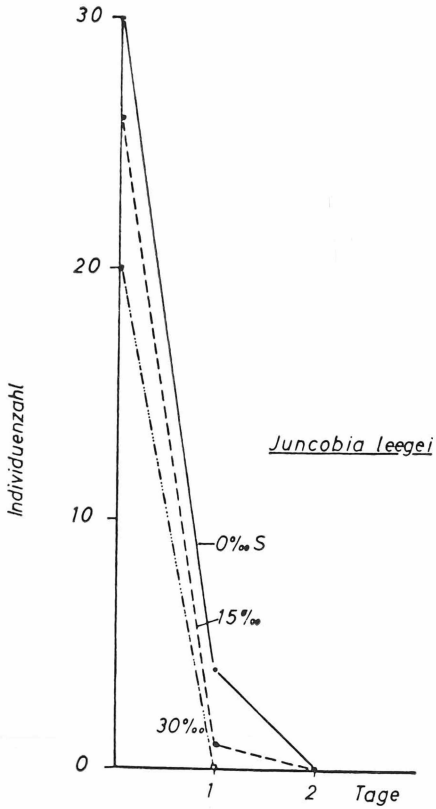

Abb. 6. Überflutungsresistenz von *Juncobia leegei* gegen Dauerüberflutung mit Süß- und Salzwasser. Temperatur 20 bis 22°C (nach REGGE 1972).

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

12–15 Stunden Überflutung in 15 ‰ Salzwasser bei 20–22° C (REGGE 1972). Durch ihre Lebensweise in der Vegetation ist sie nicht in gleichem Maße der Überflutung ausgesetzt wie die epigäischen Formen derselben Zone.

Dagegen wurde von Blattläusen als Spezialisation ans Gezeitengebiet eine erhöhte Resistenz gegen größere osmotische Konzentrationen im Nahrungssaft der Pflanzen erworben. Während die osmotische Toleranzgrenze der Binnenland-Blattlaus *Aphis fabae* bei 18 atm des Wirtspflanzenpreßsaftes liegt, hat die Vorlandart *Macrosiphoniella asteris* die Toleranzgrenze bei 35 atm (= t. 2,91° C) OW der Preßsäfte von Aster tripolium.

9 Blattlausarten haben eine Spezialisation an Salzpflanzen des Litorals erworben, 7 Arten davon sind monophage Spezialisten. Trotzdem suchen sie noch die Strukturteile ihrer Wirtspflanzen mit dem niedrigsten osmotischen Wert aus (REGGE 1972).

Gerade die Untersuchung der verschiedenen Bindungen der phytophagen Arten an das Gezeitengebiet wird uns zukünftig wesentliche Einblicke in ein abiotisch extrem spezialisiertes Ökosystem geben.

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.at

Literatur

ABRAHAM, R. (1970): Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hym., Chalcidoidea) im Grenzraum Land–Meer an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Oecologia (Berl.), **6**, 15–47.

HEYDEMANN, B. (1960a): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Teil 1, Spinnen (Araneae). Abh. Math.-Naturwiss. Klasse Nr.11, 747–913.

— (1960b): Verlauf und Abhängigkeit von Spinnen-Sukzessionen im Neuland der Nordseeküste. Verhandl. Dt. Zool. Ges., 431–457.

— (1962a): Der Einfluß des Deichbaues an der Nordseeküste auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. Ber. 9. Wandervers. Dt. Ent. Berlin, Tagungsber. Nr. 45, 237–274.

— (1962b): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Teil 2 Käfer (Coleoptera), Abh. Mat.-Naturwiss. Klasse, 771–964.

— (1964): Die Carabiden der Kulturbiotope von Binnenland und Nordseeküste – ein ökologischer Vergleich (Coleopt., Carabidae). Zool. Anz., **172**, 49–86.

— (1966): Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. Dt. Ent. Z. **14**, 185–215.

— (1967): Die biologische Grenze Land–Meer im Bereich der Salzwiesen. Fr. Steiner Verlag Wiesbaden, 192 S.

— (1968): Das Freiland- und Laborexperiment zur Ökologie der Grenze Land-Meer. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Heidelberg, 256–309.

— (1969a): Zoologische Küstenforschung. Aus der Arbeit der Fachrichtung Küstenforschung am Zoologischen Institut. Christiana Albertina, **7**, 64–72.

— (1969b): Ökologische Untersuchungen zum Problem der halophilen und haloresistenten Spinnen. Bull. Mus. Nat. Hist. Natw. Paris, 226–232.

HORSTMANN, K. (1970): Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden (Hymenoptera) der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Oecologia (Berl.) **4**, 29–73.

KÖNIG, R. (1969): Zur Ökologie und Systematik der Braconiden von der Nordseeküste Schleswig-Holsteins (Hymenoptera, Braconidae). Diss. Kiel, 247 S. (im Druck).

REGGE, H. (1972): Zur Bionomie und Ökologie der Aphidoidea-Arten des Gezeitenbereichs, Diss. Kiel (im Druck).

WEIDEMANN, G. (1964): Ökologische und Biometrische Untersuchungen an Proctotrupiden (Hymenoptera: Proctotrupidae S. Str.) der Nordseeküste und des Binnenlandes. Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 425–514.

WEIGMANN, G. (1973): Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land-Meer. Z. wiss. Zool. **186**, 295–391.

WINKLER, S. (1973): Einführung in die Pflanzenökologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 220 S.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. B. Heydemann
23 Kiel, Hegewischstraße 3, Zoologisches Institut
Fachrichtung Küstenforschung

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Faunistisch-Ökologische Mitteilungen

Jahr/Year: 1971-1973

Band/Volume: 4

Autor(en)/Author(s): Heydemann Berndt

Artikel/Article: Zum Aufbau semiterrestrischer Ökosysteme im Bereich der Salzwiesen der Nordseeküste 155-168