SUPPLEMENT

zu Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Freiland-Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie und Biologie phytophager Käfer (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) im Litoral der Nordseeküste



Otiorhynchus Frisius (Curculionidae)

Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Supplement 6

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-Ökologischen Arbeitsgemeinschaft von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmler Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel

Kiel, November 1985

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-ökologischen Arbeitsgemeinschaft von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmler Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel

Karl Wachholtz Verlag Neumünster Herstellung: Zentrale Vervielfältigungsstelle der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel Kiel, November 1985

This publication is included in the abstracting and indexing coverage of the Bio Sciences Service of Biological Abstracts.

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

Faun.-Ökol. Mitt., Suppl. 6, 1-180

Kiel, November 1985

Freiland-Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie und Biologie phytophager Käfer (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) im Litoral der Nordseeküste

Anschrift des Verfassers:

Dr. Thomas Tischler Zoologisches Institut der Universität Kiel Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung Olshausenstraße 40 D-2300 KIEL 1

BIO I 90,168/6
OÖ. Landesmuseum
Biologiezentrum
Jwv. 1997/2248

Vorwort

Die Nahrungsbeziehungen zwischen Pflanzen und Tieren stellen einen wichtigen Teilkomplex des Nahrungsnetzes von Ökosystemen des Landes und des Süßwassers dar. Die Abhängigkeitsketten zwischen Tieren und Pflanzen sind auch ein wichtiger Teil der zur Spezialisation führenden Evolutionsschritte und tragen damit wesentlich zur Artbildung bei. Solche Spezialisationen sind außerdem Ausdruck von Strategien zur Vermeidung von zu stark überlappenden Konkurrenzen. Die Beziehungen zwischen Tieren und Pflanzen in Gestalt von Nahrungsnetzen sind schließlich auch für die Regulation und Stabilisierung des Naturhaushaltes von erheblicher Bedeutung.

Die Untersuchung von Pflanze-Tier-Abhängigkeit hat nicht nur einen hohen Wert für die Grundlagenforschung der Ökologie, sondern stellt auch eine wesentliche Voraussetzung für das grundsätzliche Verstehenkönnen von Funktionsabläufen in Lebensgemeinschaften dar. Wenn man solche Verknüpfungssysteme in ihren Strukturen hinreichend überblicken kann, gelingt auch die Pflege und der Schutz solcher Ökosysteme und ihrer Arten als Funktionsträger in diesen Systemen besser.

Die Naturschutzforschung und der Naturschutz schlechthin ist auf solche Untersuchungen angewiesen. Sie machen auch Vorhersagen über die Gefährdung oder den Ausfall bestimmter Tierarten in bestimmten Biotopen möglich, wenn man die Beeinträchtigung von Wachstum, Struktur und Produktion bestimmter Pflanzen durch menschliche Nutzung oder andere anthropogene Eingriffe kennt.

Herr Dr. Thomas Tischler hat in der vorliegenden, sehr gründlichen mehrjährigen Untersuchung in den Salzwiesen Nordwestdeutschlands die Zusammenhänge zwischen weitgehend spezialisierten Wildpflanzen-Arten und pflanzenverzehrenden Käfer-Arten analysiert und damit eine wichtige Basis für detaillierte Schutzkonzepte der Salzwiesen im Rahmen des Wattenmeerschutzes gelegt.

Prof. Dr. B. Heydemann

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

Meinen Eltern in großer Dankbarkeit gewidmet

Inhalts	übersicht	Seite
1.	Einleitung	9
1.1.	Einführung in die allgemeine Problematik	
1.2.	Zusammenarbeit	9
2.	Lage und Charakteristik der Untersuchungs-Standorte	10
2.1.	Salzwiesen- (Vorland-)Biotope	14
2.1.1.	Festlands-Schlicksalzwiesen	14
2.1.2.	Halligen-Schlicksalzwiesen	
2.1.3.	Festlands-Sandsalzwiesen	
2.2.	Seedeich-Biotope	
2.2.1.	Klei-Deiche	
2.2.2.	Sandkern-Deiche	
2.2.3.	Hallig-Warften	
2.3.	Koog-Biotope	
2.3.1.	Alte Köge (50 Jahre und älter)	
2.3.2.	Junge Köge (5 - 50 Jahre alt)	
2.3.3.	Neue Köge (1 - 5 Jahre alt)	
2.4.		
3.	Abiotische Faktoren der Salzwiese	
3.1.	Temperatur	
3.2.	Luftfeuchte und Niederschlag	
3.3.	Wind	
3.4.	Bodensubstrat	
3.5.	Überflutung und Salinität	
4.	Erfassungsmethoden und Material	
4.1.	Freilanduntersuchungen	
4.2.	Laboruntersuchungen	
4.3.	Diskussion der angewandten Methoden im Vergleich	
5.	Arteninventar und Artenverteilung (Dispersion)	
5.1.	Salzwiese (Schlicksalzwiese)	
5.1.1.	Halotopobionte und halotopophile Arten der Salzwiese	
5.1.2.	Einwandernde Arten in die Salzwiese	
5.1.3.	Ausbreitungsaktivität der Salzwiesenkäfer	
5.1.4.	Unterschiede Festland — Halligen/Inseln	
5.1.5.	Vergleiche mit Sandsalzwiesen	
5.1.6.	Geographische Unterschiede (Biogeographie)	
5.1.7. 5.2.	Vergleiche mit Literaturangaben	
5.2. 5.2.1.	Seedeich	
5.2.1.	Dispergierende Arten	
5.2.3.	Unterschiede Seedeich — Schlafdeich	
5.3.	Koog (Marsch dicht hinter dem Seedeich)	
5.3.1.	Indigene Arten der neuen Köge (1 - 5 Jahre alt)	
5.3.2.	Indigene Arten der jungen und alten Köge (5 - 50 Jahre und älter)	
5.3.3.	Dispergierende Arten	
5.4.	Flachmoor	

5.	Zoozönologie der Salzwiesenfauna	62
5.1.	Statische Dominanz (Besiedlungsdichte — Individuendichte)	63 65
5.2. 5.3.	Aktivitäts-Dominanz	68
6.4.	Geschlechterverhältnis	70
7.	Einfluß biotischer Faktoren auf die Populationen der Salzwiesen-Käfer	71
7.1.	Nahrungspflanzen	71
7.1.1.	Arteninventar der Salzwiesenpflanzen (Halophyten)	71
7.1.2.	Halophyten als Nahrung für Primärkonsumenten	71
7.1.3.	Nahrungsbeziehungen Tier — Pflanze	74
7.1.4.	Beziehungen von Käfern zu Pflanzenstrukturteilen (Merotopen)	76
7.2.	Parasiten der phytophagen Käfer	81
7.2.1.	Wirtsspezifität der Parasiten	82
7.2.2. 7.3.	Parasitierungsintensität	83 84
7.3. 7.4.	Räuber der phytophagen Käfer	84 84
7.4. 7.4.1.	Beweidung	84
7.4.1. 7.4.2.	Auswirkungen von Entwässerungsmaßnahmen ("Grüppeln")	86
7.4.3.	Deichbau	88
8.	Adaptationen an die Überflutung	88
8.1.	Allgemeines zur Überflutungsresistenz	88
8.2.	Laboruntersuchungen zur Überflutungsresistenz	96
9.	Bionomie, Autökologie und Verbreitung der wichtigsten Salzwiesen-Käfer	
9.1.	Chrysomelidae	101
9.2.	Curculionidae	107
10.	Faunistik, Nomenklatur und Taxonomie	131
10.1.	\boldsymbol{c}	131
10.2.	Nomenklatorische Änderungen	
10.3.	Taxonomische Bemerkungen zur Artentrennung	
10.4.	Bemerkungen zur Geschlechter-Trennung	141
10.5.	Bemerkungen zu einigen im Litoralbereich rezedenten und	
11.	Zusammenfassung	
	Summary	
12.	Tabellenanhang	
13.	Literaturverzeichnis	173

Errata & Supplement

- Umschlagseite 1: statt "Frisius" lies "frisius"
- Seite 20: Abbildungstext für Abb. 7: hinter ,... außerhalb eines Photoelektors..." ist das Wort "auf" zu streichen
- Seite 43: Abb. 14: im Schwarzweißdruck sind leider die dunkle und helle Form von L. plantagomaritimus nicht unterscheidbar
- Seite 48: 11. Zeile von unten: statt "Chrysomela staphyles" lies "Chrysomela staphylea"
- Seite 133: Fußnote, 5. Zeile von unten: "in unausgefärbtem Zustand..."

Als das Manuskript abgeschlossen wurde, war es noch nicht bekannt, daß in Schleswig-Holstein eine weitere Blattkäferart, *Longitarsus reichei* ALLARD, 1860, vorkommt, die mit *Longitarsus pratensis* (PANZER, 1794) nah verwandt ist. Deshalb wurde in der vorliegenden Arbeit *L. reichei* nicht von *L. pratensis* unterschieden. Möglicherweise ist in der Salzwiese überwiegend *L. reichei* vertreten.

1. Einleitung

1.1. Einführung in die allgemeine Problematik

Das nordwesteuropäische Wattenmeer, von den Niederlanden (Den Helder) bis nach Dänemark (Esbjerg), bildet mit seinen 730.000 ha Gesamtfläche einen der größten zusammenhängenden Ökosystemkomplexe Europas. Etwa 20.000 ha (= 2,7%) dieses zwischen 5 und 20 km breiten Wattenmeeres zeigen die typische Ausbildung einer Salzwiese ("saltmarsh") der gemäßigten Zone.

In diesen Salzwiesen leben etwa 45 Pflanzenarten und 2.000 Tierarten (1.650 Arten der Makrofauna und 350 Arten der Mikrofauna), von denen ungefähr 2/3 eine so starke ökologische Spezialisation aufweisen, daß sie in anderen Ökosystem-Komplexen nicht mehr vorkommen. Durch das überdurchschnittlich hohe Angebot an Nährstoffen, bedingt durch das ständige Anlanden und Umschichten von Sedimenten durch die Gezeitentätigkeit, hat die Salzwiese mit 10 - 20 t Trockengewicht pro ha und Jahr (HEYDEMANN, 1977) eine mit tropischen Urwäldern vergleichbare Primärproduktion bzw. eine eingeschwemmte organische Masse. Bis zu 20% dieser Primärproduktion gehen durch phytophage Tiere (Konsumenten 1. Grades) in die Nahrungskette ein (TISCHLER, 1976). Diese Konsumenten 1. Grades bilden in jedem Ökosystem zumeist einen besonders wichtigen Grundpfeiler für die nachfolgenden Trophiestufen.

Seit mehreren Jahren hat sich die Abteilung "Angewandte Ökologie/Küstenforschung" unter der Leitung von Prof. Dr. B. Heydemann verstärkt der Erforschung phytophager Insekten der Salzwiesen-Bereiche zugewandt, um mit den vorangegangenen Untersuchungsergebnissen der letzten 20 Jahre über räuberische, parasitische und detritophage Arthropoden ein produktionsbiologisches Gesamtbild dieses Ökosystem-Komplexes zu erstellen.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Ökologie und Biologie der phytophagen Coleoptera (Chrysomelidae und Curculionidae) des Litorals der Nordseeküste.

Besondere Schwerpunkte galten dabei folgenden Untersuchungen:

- Erfassung des Arteninventars und der Häufigkeit der Arten
- Beziehungen der Arten zu ihren spezifischen Nahrungspflanzen
- Einfluß zonenspezifischer abiotischer Faktoren auf Arten- und Individuendichte (Adaptation an das Leben in der Salzwiese)
- Indirekte Beeinflussung durch anthropogene Maßnahmen der Umwelt-Veränderung.

Zur Erforschung bestimmter Schwerpunkte (ökologische Adaptation an die Wirtspflanze, physiologische und morphologische Adaptation an Überflutung und Salinität) wurden in großem Umfange Freiland- und Laboruntersuchungen durchgeführt. Parallel dazu wurden kontinuierlich die wichtigsten klimatischen Daten und die Überflutungszeiten und Überflutungshöhen mit automatisch arbeitenden Registriergeräten festgehalten.

1.2. Zusammenarbeit

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Berndt Heydemann, habe ich für die Überlassung dieses Themas und für das große Interesse an der Fortentwicklung dieser Arbeit herzlich zu danken. Ohne die Fülle seiner Anregungen und Ratschläge

auf ökologischem, biologischem und experimentell-technischem Gebiet, ohne seine ständige und vielseitige Förderung, hätte sich diese Arbeit in der vorliegenden Form nicht durchführen lassen.

Der überdurchschnittlich hohe Anteil der Freilanduntersuchungen konnte nur mit Hilfe eines Arbeitsteams innerhalb der Abteilung "Angewandte Ökologie/Küstenforschung" durchgeführt werden. Auch an dieser Stelle möchte ich meinen Kollegen, Herrn Dr. R.-G. Sommer, Herrn Dr. H. Meyer, Herrn Dr. D. Stüning, Herrn Dr. M. von Tschirnhaus und Herrn Dipl.-Biol. H. A. Wrage für die mehrjährige kollegiale Zusammenarbeit danken.

Ebenso gilt mein besonderer Dank Frau J. Müller-Karch für ihre photographischtechnische Beratung, Herrn E. Linnemann für seine vielen technischen Ratschläge bei Konstruktion, Zusammenbau und Wartung vieler Fang- und Meßgeräte und Herrn P. Dreyer für die Fotografien am Rasterelektronenmikroskop.

Für die Überprüfung und Nachbestimmung der von mir determinierten Käferarten und für so viele faunistische und taxonomische Ratschläge gilt mein herzlicher Dank den Herren Dr. Dr. h.c. G. A. Lohse (Hamburg) und Dr. R. Köstlin (Kornwestheim). Nicht zuletzt habe ich auch Herrn Dr. L. Dieckmann, Institut für Pflanzenschutzforschung der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR, Abteilung Taxonomie der Insekten in Eberswalde, für die Klärung besonders schwieriger taxonomischnomenklatorischer Fragen sehr zu danken. Für viele faunistische Anregungen danke ich Herrn Dr. H. H. Weber (Kiel). Die Herren Prof. Dr. R. Abraham (Hamburg), Dr. Z. Bouček (Commonwealth Institute of Entomology, London) und Dr. R. König (Kiel) waren so freundlich, mir einige parasitische Hymenoptera zu bestimmen.

Bei Herrn Priv.-Doz. Dr. H. Usinger (Kiel) bedanke ich mich für seine freundlichen Auskünfte zur Systematik und Floristik einiger Halophyten.

Die Freilanduntersuchungen konnten nur in Zusammenarbeit mit den Ämtern für Land- und Wasserwirtschaft in Heide (Kreis Dithmarschen) und Husum (Kreis Nordfriesland), Herrn Bürgermeister Schwennesen (Hallig Gröde), Herrn Kapitän Markus Petersen (Hallig Oland), Herrn J. J. Thießen † (Marne) und mit den Pächtern U. Erismann (Hauke-Haien-Koog), H. P. Petersen (Fahretoft) und W. von Possel (Christianskoog) durchgeführt werden.

2. Lage und Charakteristik der Untersuchungs-Standorte

Entlang der Festlandsküste von Schleswig-Holstein wurden an drei Haupt-Standorten jeweils die drei Ökosystem-Komplexe Salzwiese — Seedeich — Koog untersucht. Zusätzlich wurden Stichprobenuntersuchungen an 17 verschiedenen anderen Salzwiesen-, Seedeich- und Koog-Biotopen (am Festland, auf den Inseln und Halligen) durchgeführt, um die Verbreitung und Häufigkeit der wichtigsten Chrysomelidenund Curculioniden-Arten des Litorals zu ermitteln. Ferner ist aus ökologischen Vergleichsgründen ein Binnenland-Feuchtgebiet (Idstedter Moor nördlich von Schleswig) mitbearbeitet worden. Die geographische Lage der einzelnen Standorte ist der Abb. 1 zu entnehmen.

Die Untersuchungen erfolgten in dem Zeitraum von 1973 bis 1978. Aus Gründen der Vergleichbarkeit und des Sukzessionsablaufes wurden auch Proben von 1968 bis 1972, die von früheren Mitarbeitern der Abteilung "Angewandte Ökologie/Küsten-

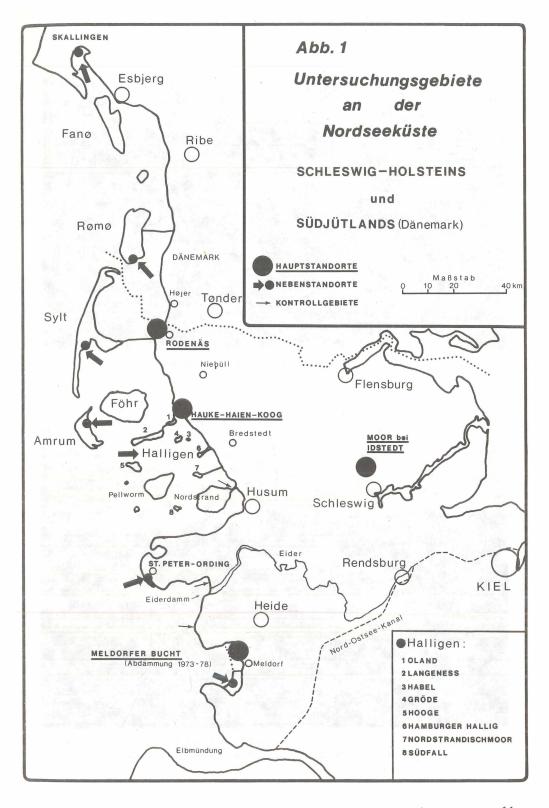




Abb. 2 Salzwiese vor dem Osewoldter Koog (Typ einer Festlands-Salzwiese)



Abb. 3 Salzwiesen-Zonen vor dem Christianskoog (Meldorfer Bucht) (Typ einer Festland-Salzwiese) (Luftbild freigegeben unter Nr. SH 731-21 durch den Minister für Wirtschaft und Verkehr des Landes Schleswig-Holstein)

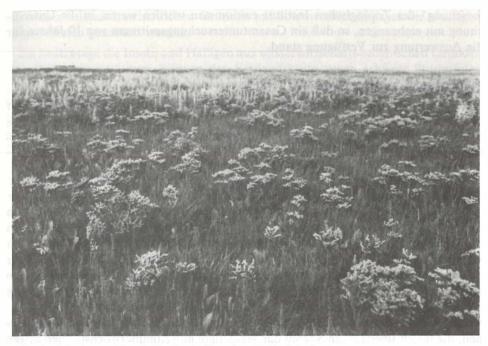


Abb. 4 Salzwiese auf der Hallig Gröde (Typ einer Hallig-Salzwiese)



Abb. 5 Salzwiesen-Bereich der Hallig Gröde (Typ einer Hallig-Salzwiese)
(Luftbild freigegeben unter Nr. SH 731-22 durch den Minister für Wirtschaft und Verkehr des Landes Schleswig-Holstein)

forschung" des Zoologischen Instituts entnommen worden waren, in die Untersuchung mit einbezogen, so daß ein Gesamtuntersuchungszeitraum von 10 Jahren für die Auswertung zur Verfügung stand.

2.1. Salzwiesen-(Vorland-)Biotope

Die unter dem Gezeiteneinfluß der Nordsee stehenden Salzwiesen haben lokal oft unterschiedliche Ausprägungsformen angenommen. Grundsätzliche ökologische Unterschiede bestehen in den beiden Hauptformen: Festlands-Salzwiesen und Hallig-(bzw. Insel-)Salzwiesen (siehe Abb. 2 bis 5).

2.1.1. Festlands-Schlicksalzwiesen

Die charakteristische Gestalt dieses Salzwiesen-Typs wurde in vielen Bereichen durch die vom Menschen vorgenommenen Landgewinnungsmaßnahmen und durch die Weidetierhaltung geprägt. In starr geometrischen Mustern werden seit langer Zeit Gräben (Grüppen) angelegt und Priele verbreitert — zur Entwässerung und zur Schlicksedimentation. Durch intensive bis überstarke Beweidung (besonders in den letzten Jahrzehnten) entwickelte sich vielerorts ein sehr kurzer Salzrasentyp. Die schnellwachsenden Gramineen des Puccinellietums (Andelrasens) und des Festucetums (Rotschwingelrasens) sind gegenüber den meisten dort auftretenden Dikotyledonen, die durch überstarken Verbiß der Weidetiere nur Kümmerwuchsformen zeigen (vgl. Kap. 7.4.1.), deutlich bevorzugt.

Als Haupt-Standorte wurden das Vorland (= das Land v o r den Seedeichen) folgender Köge gewählt:

a) Vorland vor Alter Wiedingharder Koog (Vorland bei Rodenäs)

Koordinaten: 54° 54' nördl. Br. — 8° 40' östl. L. v. Gr.

Alter: ca. 500 Jahre

b) Vorland vor König Christianskoog (Meldorfer Bucht) Koordinaten: 54° 7' nördl. Br. — 8° 59' östl. L. v. Gr.

Alter: ca. 130 Jahre

 Vorland vor Osewoldter Koog und salzwiesenartige Biotope im Hauke-Haien-Koog

Koordinaten: 54° 44' nördl. Br. — 8° 46' östl. L. v. Gr.

Alter: ca. 40 bzw. 20 Jahre

An allen drei Haupt-Standorten haben sich die typischen Salzwiesen-Sukzessionen (Salicornietum — Puccinellietum — Festucetum) ausgebildet, so daß ein direkter Vergleich gegeben ist.

2.1.2. Halligen-Schlicksalzwiesen

In den meisten Fällen bestehen hier grundsätzlich große Unterschiede zu den Schlicksalzwiesen des Festlandes, namentlich was die Graben- und Prielgestalt und die Ausprägung der Pflanzenbedeckung betrifft. Die Prielsysteme werden hier nur in einem sehr geringen Ausmaß künstlich umgestaltet; somit bleibt der natürliche Charakter der Salzwiesen weitgehend erhalten. Bei einigen Halligen (z.B. Hooge, Langeness) sind die Salzwiesen von einer Süßwiesen-Formation (Leontodon autumnalis-Wiese = Herbstlöwenzahn-Wiese) abgelöst worden, da diese Halligen ganz oder

teilweise aus landwirtschaftlichen Gründen mit Sommerdeichen gegen die niedrigen Sommerfluten geschützt werden.

Da heutzutage die Inseln und Halligen aus wasserwirtschafts-technischen Gründen als "Wellenbrecher" zum Schutze der Festlandsküste gegen schwere Sturmfluten gelten, werden seit etwa 100 Jahren die abrasionsgefährdeten Hallig-Ränder durch feste Felsstein-Wälle geschützt (HEISER, 1933). Durch die extensiv betriebene Grünlandbewirtschaftung zeigt sich oft ein völlig anderer Phänotyp der Halophyten-Gesellschaften als im Vorland des Festlands; das Verhältnis von Monokotyledonen zu Dikotyledonen (Deckungsgrad und Artenzahl) ist für die Dikotyledonen günstiger (siehe Abb. 4). Die Arten und Individuenzahlen der Dikotyledonen, die während einer Vegetationsperiode zur vollständigen Ausbildung aller Pflanzenorgane gelangen, erreichen hier wohl von allen nordwesteuropäischen Salzwiesen-Bereichen ihre höchste Ausprägung.

2.1.3. Festlands-Sandsalzwiesen

Eine Sonderstellung unter den Festlands-Salzwiesen nimmt die Sand-Salzwiese bei St. Peter-Ording ein (siehe Abb. 1). Durch angeschwemmten und angewehten Meeressand, ist diese ehemalige Schlicksalzwiese zur Schlick-Sandsalzwiese bzw. zur Sandsalzwiese umgestaltet worden. Gleichzeitig bewirkt die extensive Beweidung dieser Salzwiese (wohl hauptsächlich bedingt durch die Belange des Fremdenverkehrs) eine für Festlands-Salzwiesen seltene Ausprägung, die in Ansätzen mit denen der Halligen vergleichbar ist.

2.2. Seedeich-Biotope

Je nach Lage, Aufbau und Inklination ergeben sich für die Seedeich-Biotope sehr unterschiedliche Mikroklimate, die einen entscheidenden Einfluß auf die Artenzusammensetzung der Flora und Fauna besitzen (siehe HEYDEMANN, 1963). Die untersuchten Seedeich-Biotope teilen sich in zwei Klassen: Kleideich-Biotop und Sandkerndeich-Biotop.

2.2.1. Klei-Deiche

Dieser Deichtyp besteht in seinem gesamten Querschnitt (von der Deichsohle bis zur Deichkrone) aus Schwemmland-Material (Klei oder Gley), welches hauptsächlich aus dem neu eingedeichten Hinterland gewonnen wurde, oder es wurden ältere Deiche zu dem Zweck der Materialbeschaffung abgetragen. Die Seedeiche des Alten Wiedingharder Kooges (Baujahr um 1436) und des Osewoldter Kooges (Baujahr 1935-36) sind reine Kleideiche. Sie besitzen eine seeseitige Steigung von ca. 25 - 35%, eine Sohlenbreite von 30 - 50 Metern und eine Kronenhöhe von 7 - 8 Metern.

Die Vegetation des unteren Bereichs der Außenböschung (= Deichfuß) besteht zum Teil noch aus Salzwiesenpflanzen (zur Besodung wurden Salzwiesen-Soden aus dem Vorland verwendet), diejenige der oberen Außenböschung, der Deichkrone und der Innenböschung besteht aus Süßwiesen-Pflanzen der Assoziation Lolieto-Cynosuretum (Sodenmaterial aus dem Koog entnommen) (HEYDEMANN, 1963; WOHLEN-BERG, 1965).

2.2.2. Sandkern-Deiche

Im Gegensatz zu den Kleideichen ist bei diesem modernen Seedeich-Typ der innere Deichkörper durch Sandaufspülungen erstellt worden, der anschließend mit einer Kleischicht abgedeckt wird (seeseitig eine 1 m dicke Kleischicht, landseitig dagegen nur eine 0,5 m dicke Schicht). Die Außenböschung dieses Deichtyps ist bedeutend flacher (Steigung 8 - 20%), wodurch sich zwangsläufig eine größere Sohlenbreite ergibt (ca. 80 - 120 m). Die Deichhöhe beträgt ca. 8 - 9 m.

Die Pflanzengesellschaft ist derjenigen der Kleideiche ähnlich, jedoch treten verstärkt Arten aus Trockenrasen-Gesellschaften hinzu, da die Wasserkapazität im Vergleich zum Kleideich erheblich geringer ist. Ebenso spielen für die ökologischen Faktorenkombinationen der Sandkern-Deiche, für seine abweichenden thermischen Eigenschaften (stärkere Aufwärmung der bodennahen Luftschicht) eine Rolle. Zum Vergleich zu den Kleideichen wurden zwei Sandkerndeich-Standorte gewählt: Seedeich des Hauke-Haien-Kooges (Baujahr 1958/59) und Seedeich des Christians-

Seedeich des Hauke-Haien-Kooges (Baujahr 1958/59) und Seedeich des Christianskooges (Baujahr 1845). Auch dieser Deichtyp zeigt am Deichfuß die typische Übergangszone von Salzwiesen- und Süßwiesen-Vegetation.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den neuerdings weit ins freie, unbewachsene Watt gebauten Seedeiche. Zur Deichsicherung sind die unteren 5-10 m der Außenböschung (Deichfuß) mit Felsgestein oder Beton-Verbundsystemen versehen, da sich hier unterhalb der Mitteltidehochwasserlinie (MThw-Linie) keine Salzwiesenvegetation halten kann. Danach schließt sich in Richtung Deichkrone sofort eine Weidelgras-Weißklee-Weide (Lolieto-Cynosuretum-Assoziation) an. Bei diesem Deichtyp fehlt also zumeist jeglicher Halophyten-Besatz am Deichfuß.

2.2.3. Hallig-Warften

Zur Sicherung der Wohn- und Wirtschaftsgebäude der Halligbewohner sind diese auf künstlich aufgeworfenen Klei-Hügeln (= Warften oder Warfen) gebaut, um sie vor Sturmfluten zu schützen. Zur Zeit befinden sich auf allen Halligen zusammen etwa 40 Warften mit ca. 400 Bewohnern.

Die Vegetation dieser Warften gleicht in den ungestörten Bereichen derjenigen der Seedeiche des Festlandes; es hat sich hier ebenfalls ein Lolieto-Cynosuretum ausgebildet.

2.3. Koog-Biotope

Als Koog wird derjenige Teil der Marsch bezeichnet, der durch Deiche dem Einfluß des Meeres entzogen ist (dänisch: kog; niederländisch: polder). Seit etwa 1.000 Jahren sind an der schleswig-holsteinischen Westküste über 200 Köge unterschiedlicher Größe (zwischen 20 und 2.000 ha) entstanden. Die ältesten Köge liegen heute bis zu 16 km weit im Landesinnern.

Die vorliegenden Untersuchungen beschränken sich jedoch nur auf solche Köge, die direkt hinter einem Seedeich liegen, bzw. nur einen Bereich derselben, der nicht weiter als etwa 500 m vom Seedeich entfernt liegt. Mit zunehmender Seedeichferne werden durch Aussüßungsprozesse, durch landwirtschaftliche und bauliche Maßnahmen die Flora und Fauna der Köge so stark verändert, daß sie weitgehend in ihrem Inventar den Ökosystem ähnlicher Binnenland-Standorte gleichen.

2.3.1. Alte Köge (50 Jahre und älter)

Zwei Koog-Standorte, der Alte Wiedingharder Koog (eingedeicht um 1436) und der Christianskoog (eingedeicht 1845) (nach HEISER, 1933), sind die ältesten seedeichnahen Köge, in denen Untersuchungen durchgeführt wurden. Ihr typisches Aussehen ist weitgehend von den landwirtschaftlichen Maßnahmen (Ackerbau, Weidebewirtschaftung) geprägt. Die sich an Feld-, Weg- und Grabenrändern ausgebildeten Pflanzengesellschaften unterscheiden sich nur unerheblich von den entsprechenden Assoziationen weit entfernter Binnenlandbiotope.

2.3.2. Junge Köge (5 - 50 Jahre alt)

Im Gegensatz dazu zeigen junge Köge, je nach Umfang landwirtschaftlicher und wasserbautechnischer Maßnahmen, oft noch eine in Restbeständen vorhandene Halophyten-Ansiedlung. Als Untersuchungsstandorte wurden der Osewoldter Koog (eingedeicht 1935/36) und der Hauke-Haien-Koog (eingedeicht 1958/59) ausgewählt. Die Hauptursache für das Zurückweichen der Salzvegetation liegt in der drainage-bedingten Bodenentsalzung, wodurch konkurrenzstärkere Glycophyten die Halophyten weitgehend verdrängen, in der Abnahme der Bodenfeuchtigkeit und im Ausbleiben des Nahrungsnachschubs durch Gezeiten. Nach 2-3 Jahren sinkt der Bodensalzgehalt einer ehemaligen Salzwiese nach Drainierung bereits auf unter 1%, der Bodensalzgehalt eines ehemaligen freien Watts sinkt nach 3 Jahren auf unter 5%. Ohne Drainage ändert sich der Salzgehalt des Bodens auch 5 Jahre nach der Eindeichung zunächst im Sommer nur geringfügig, im Winter bei geringer Verdunstung schneller (alle Angaben nach WOHLENBERG, 1964).

2.3.3. Neue Köge (1 - 5 Jahre alt)

Während des Untersuchungszeitraumes sind in der Eidermündung (südlich der Halbinsel Eiderstedt) und in der Meldorfer Bucht durch Eindeichungsmaßnahmen neue Köge entstanden (2.200 und 4.800 ha groß) (siehe Abb. 1).

An beiden Stellen konnten die sich nach der Eindeichung im vormals freien Watt entwickelnde Flora und Fauna, die vom Binnenland einwanderten, untersucht werden.

Junge Köge zeigen in den ersten 2 - 3 Jahren eine außerordentlich starke Entwicklung der Halophyten (auch WOHLENBERG, 1953, wies schon darauf hin), die jedoch in den folgenden Jahren von natürlich einwandernden oder künstlich eingebrachten salztoleranten Glycophyten typischer Binnenland-Ruderalgesellschaften abgelöst werden und dann nur noch an wenigen Stellen als Relikte vorkommen (in Abhängigkeit von Drainage, Bodenbearbeitung etc.).

2.4. Moor-Biotop (als Vergleichsbiotop des Binnenlandes)

Da Salzwiesen-Biotope zu dem Ökosystem-Komplex der Feuchtbiotope gehören, schien es ratsam, auch ein Moor-Ökosystem des küstenfernen Binnenlandes in die Untersuchungen mit einzubeziehen. Es wurde das schon von SOMMER (1979) beschriebene Moor bei Idstedt (siehe Abb. 1) mit in die Bearbeitung genommen. Dieses ehemalige Hochmoor ist durch Abtorfung sekundär zum Flachmoor degradiert worden (USINGER, mündl. Mitt.).

3. Abiotische Faktoren der Salzwiese

Bedingt durch die geographische Lage ist das Nordseeküstenlitoral von einem ozeanisch-subatlantischen Klima geprägt (WERTH, 1927). Die Wassermassen des Meeres wirken ausgleichend auf die Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsunterschiede innerhalb des Tages- und Jahreszyklus' (HEYDEMANN, 1967).

Im allgemeinen ist das Klima in den Wintermonaten mild, sehr feucht und sonnenarm, in den Sommermonaten relativ kühl und feucht. Die Übergangszeiten (Frühling und Herbst) dauern hier überdurchschnittlich lange, auf Kosten einer verkürzten Sommerperiode (HEYDEMANN, 1961).

Diese recht allgemein gehaltene Charakterisierung verdeutlicht am ehesten die Klimasituation des Nordseeküstenlitorals, da die kontinuierliche Erfassung aller Wetterdaten (seit etwa 100 Jahren) bisher nur verhältnismäßig "ungenaue" Jahresdurchschnittswerte angeben kann. Für die halotopobionten Käferarten sind deshalb diese "Durchschnittswerte" über einen längeren Zeitraum betrachtet von geringerer Bedeutung als für die halotopophilen und eurytopen Arten, die sich bei mittelfristigen Klimaänderungen auch über viele Jahrzehnte in einem entsprechenden Biotop aufhalten können.

Die empirisch überlieferten Wetterdaten in der Chronik von KUSS (1825/26) lassen auf eine nicht unerhebliche Änderung der allgemeinen Klimasituation schließen.

Die in der folgenden Betrachtung angegebenen Mittelwerte des "langfristen Jahresmittels" sind also strenggenommen nur als *momentane Jahresmittelwerte* und damit nur als *Richtwerte* anzusehen.

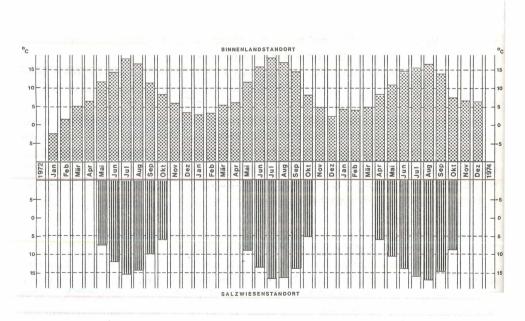


Abb. 6

Mittlere Monatstemperatur
(Vergleich: Salzwiese - Binnenland)

[nach SOMMER, 1979]

3.1. Temperatur

Die mittlere Jahrestemperatur im Litoralbereich Schleswig-Holstein liegt bei 8,1° (siehe WEIDEMANN, 1965), während für ganz Schleswig-Holstein die mittlere Jahrestemperatur bei 8,5°C liegt.

Abb. 6 zeigt, daß in den Salzwiesen die durchschnittliche Monatstemperatur deutlich unter der eines Binnenlandstandortes liegt. SCHULTE (1977) kommt zu dem Schluß (l.c., S. 202): "tiefere Temperaturen können also Landarthropoden für das Küstenleben präadaptieren", da bei niedrigeren Temperaturen die Überflutungsresistenz bei Landarthropoden ansteigt.

Die durchschnittliche Temperaturschwankung (vom Winterminimum bis Sommermaximum) liegt bei ca. 15,8°C. Die Anzahl der Sommertage (maximal über 25°C) gibt WEIDEMANN (1965) mit durchschnittlich 8,3 Tagen pro Jahr und die Anzahl der Frosttage mit durchschnittlich 64,1 Tage pro Jahr an.

Bei der für die Ermittlung der statischen Dominanz angewandten Photoelektormethode (siehe Kap. 6.1) wird sehr oft der Einwand erhoben, durch diese Methode würde die Temperatur des Mikroklimas im jeweiligen Probenstandort so nachhaltig beeinflußt, daß eine quantitative Beziehung zur benachbarten, nicht methodisch erfaßten Zone nicht exakt ermittelbar sein. Um dies nachzuprüfen, wurden mit Hilfe eines Mehrfach-Thermographen die Temperaturdifferenzen innerhalb und außerhalb eines Photoelektors über einen Gesamtzeitraum von einem Monat (29.4 - 25.5.1977) registriert.*)

Nach Abb. 7 ist ein signifikanter Temperaturanstieg der Bodenoberfläche innerhalb des Photoelektors nicht nachweisbar; der registrierte Temperaturanstieg von durchschnittlich 0,32°C lag innerhalb der Mittelwerts-Abweichungen der einzelnen Registrier-Einheiten des Mehrfach-Thermographen.

Temperatur-Extrema im Tagesverlauf (kurzfristige Minima und Maxima) sind jedoch innerhalb des Photoelektors etwas geringer im Vergleich zum "unbeeinflußten" Nachbarort.

Aufgrund dieser Meßergebnisse läßt sich nachweisen, daß die mit der Photoelektor-Methode erfaßten Ausschlüpfdichten (siehe Kap. 6.1.) mit hoher Wahrscheinlichkeit den "natürlichen" Gegebenheiten weitgehend entsprechen und nicht durch methodisch bedingte Fehler verfälscht worden sind.

Abb. 7a zeigt, daß im registrierten Zeitraum (Mitte April bis Mitte Oktober) die Bodenoberflächentemperatur geringfügig höher als die Lufttemperatur, und die Temperatur innerhalb der Vegetationsschicht deutlich über der der Luft liegt. Diese charakteristischen Temperaturverteilungen werden durch die starke Sonneneinstrahlung (Insolation) in diesen schattenlosen Litoralzonen bewirkt (vgl. TISCHLER, 1948). Durch die hohe Wärmeleitfähigkeit des Bodens ist die Temperatur hier jeweils am niedrigsten (gemessen in einer Tiefe von 5 - 10 cm).

^{*)} Zur Ermittlung des methodischen (≜ gerätebedingten) Fehlers wurde ein 10tägiger Probelauf vor den eigentlichen Messungen durchgeführt. Die Temperatureichung erfolgte mittels eines Präzisions-Quecksilberthermometers (Ablesegenauigkeit ± 0,05°C). Die Ablesegenauigkeit des Thermographen betrug ± 0,5°C. Für die einzelnen Meßsysteme des Registriergerätes wurden Temperaturdifferenzen von maximal ± 1°C registriert. Die Abweichung der durchschnittlichen Tagestemperatur betrug ± 0,5°C; die Mittelwerts-Abweichung betrug während der Eichung ± 0,2°C.

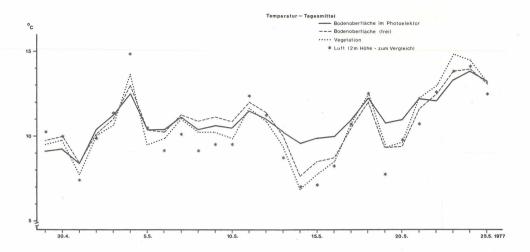


Abb. 7 Temperaturverlauf auf der Bodenoberfläche innerhalb und außerhalb eines Photoelektors auf (im Tagesmittel) (Standort: Vorland des Christianskooges, Meldorfer Bucht)

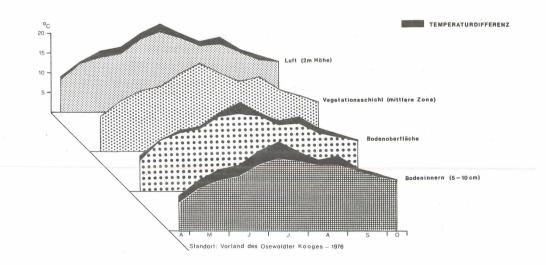


Abb. 7 a Negative Temperaturdifferenz verschiedener Horizonte oberhalb der Bodenoberfläche in der Salzwiese (Im Vergleich zur Vegetationsschicht)

3.2. Luftfeuchte und Niederschlag

Durch die direkte Beziehung zum Meer ist die relative Luftfeuchte recht hoch; WEIDEMANN (1965) gibt einen Jahresdurchschnittswert von 84% an. Allein im Sommerhalbjahr (Mai bis Oktober) beträgt die durchschnittliche Luftfeuchte ca. 85%.*) Im Vergleich zum Binnenland (Wetterstation Heide, ca. 9 km von der Litoralzone entfernt) liegt die relative Luftfeuchte im Litoral um ca. 15% höher, einzelne Monatsmittel können sogar bis zu 40% im Litoral höher sein (siehe SOMMER, 1979).

In direkter Küstennähe ist die Niederschlagsmenge im Vergleich zum Binnenland deutlich geringer (HEYDEMANN, 1967). Abb. 8 zeigt die mittlere Niederschlagsverteilung in Schleswig-Holstein. Für die Salzwiesenregionen der Nordseeküste ergibt sich im Jahresmittel eine Niederschlagsmenge von 650 - 750 mm; diese ist um 100 - 200 mm niedriger als im Binnenland (725 - 850 mm im Jahresmittel).

Durch den mechanischen Einfluß des Regens verharren die meisten Käfer an geschützten Stellen am Boden bzw. in bodennahen Bereichen der Wirtspflanze. (Ähnliche Untersuchungsergebnisse fand TISCHLER, 1948.)

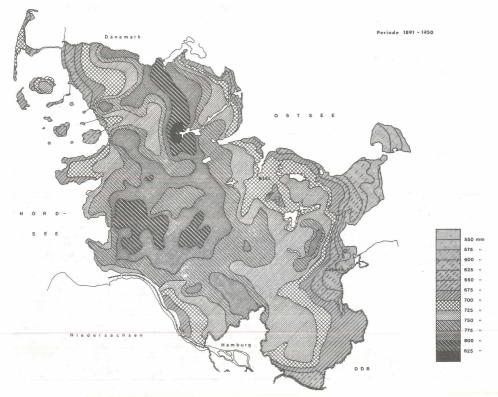


Abb. 8 Mittlere Niederschlagsverteilung im Jahr in Schleswig-Holstein

(nach: LANDESREGIERUNG SCHLESWIG-HOLSTEIN, 1979)

^{*)} Nach HEYDEMANN (1967) besitzen die meisten Arten des Litorals ein Feuchtigkeitspräferendum von 85-98% relative Luftfeuchte.

3.3. Wind

Im Litoralbereich der schleswig-holsteinischen Nordseeküste treten vorherrschend Westwindlagen auf (West—Südwest—Nordwest), die im Jahresmittel ca. 40 - 50%, im Sommer bis zu 70% betragen (WEIDEMANN, 1965; HEYDEMANN, 1967; SOMMER, 1979) (siehe Abb. 9).

Alle Untersuchungen über Einflüsse des Windes geben bisher nur Tages- bzw. Monatsdurchschnittswerte an. Spezifizierte Angaben (z.B. Mittelwerte der Windgeschwindigkeiten und Windrichtungen in der Hellphase — entscheidend für tagaktive Formen) — existieren noch nicht.*)

Die meisten phytophagen Coleopteren-Arten der Salzwiesen-Zonen sind flugunfähig bzw. kaum flugaktiv (siehe Kap. 5.1.3.), so spielt die Windverdriftung für sie kaum eine Rolle. Demgegenüber ist jedoch die überwiegende Anzahl der Chrysomeliden und Curculioniden der Seedeiche und Köge flugfähig und zum Teil recht flugaktiv.

Die Aktivität des Flugverhaltens (bei geeigneter Temperatur und Feuchte) hängt jedoch in entscheidendem Maße von der Windgeschwindigkeit ab. NOLTE (1957) gibt für den Rüsselkäfer Ceutorhynchus quadridens noch Flugaktivität bei Windstärken bis 4 Beaufort (= 6 m/sec) an. Nach den Untersuchungen von ANKERSMIT &

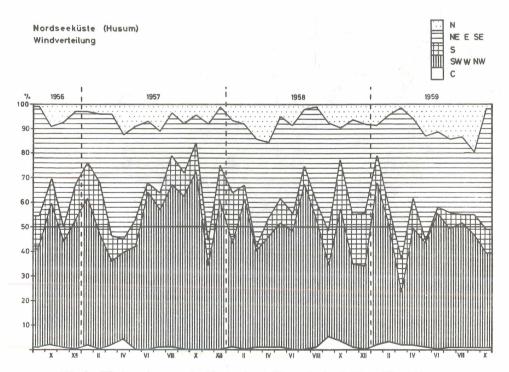


Abb. 9 Windverteilung an der Nordseeküste (Husum) - (nach WEIDEMANN, 1965)

^{*)} Es wäre wichtig, entsprechend differenzierte Daten zu betrachten, womit die Einflüsse auf tag- und nachtaktive Formen gesondert diskutiert werden könnten.

NIEUKERKEN (1954) an Ceutorhynchus assimilis tritt eine nennenswerte Flugaktivität nur bis 3 Beaufort (= 4 m/sec) (Maximum bei 1 Beaufort und darunter) auf.

Meine eigenen Beobachtungsergebnisse bestätigen die Untersuchungen von ANKERSMIT & NIEUKERKEN (l.c.), daß die flugaktiven Formen fast nur bei Windstille bzw. sehr geringer Windgeschwindigkeit (1 - 2 Beaufort) fliegen.

In den oben zitierten Arbeiten sind jeweils die Tagesdurchschnittswerte angegeben. Nach den Beobachtungen am Standort (Salzwiesenbereiche, Seedeich, Koog) treten kurzfristig sehr geringe Windgeschwindigkeiten während eines Tages auf, ein errechneter Mittelwert für den gesamten Tag kann jedoch sehr hoch (über 4 Beaufort) liegen.

Allein in wenigen Stunden günstiger Windverhältnisse kann sich ein extrem starker Käferflug einstellen (falls die Temperatur- und Luftfeuchtebedingungen dies zulassen). So wurden beispielsweise mit 14 Gelbschalen am 9.5.76 in der Zeit von 7.30 bis 14.00 Uhr (6,5 Stunden) ca. 24.000 Meligethes registriert, während in der gesamten Untersuchungszeit vom 15.4. bis 30.5.76 (46 Tage) nur ca. 30.600 Meligethes-Individuen gefangen wurden. Dies zeigt, in wie außergewöhnlich hohem Maße eine geringe Windgeschwindigkeit (kleiner als 2 Beaufort) für die Dispersion der phytophagen Coleopteren in windexponierten Bereichen entscheidend ist. Diese Ergebnisse an dem Rapsglanzkäfer (Meligethes sp., Nitidulidae) können auf die dispersionsaktiven Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten übertragen werden.

Allgemein findet die Dispersion der Seedeich- und Koogarten der phytophagen Käfer nicht gegen die vorherrschende Windrichtung aus West bzw. Süd- und Nordwest statt, sondern erfolgt ausschließlich an windarmen bzw. windstillen Tagen oder Tagesabschnitten innerhalb der genetisch fixierten Ausbreitungsphase der Tiere.*)

Daher ist es sehr wahrscheinlich, daß die phytophagen Coleopteren nicht oder fast gar nicht durch Windverdriftung aufs offene Meer gelangen, sondern aktiv an windstillen Tagen übers Meer fliegen und bei aufkommendem Wind auf die Wasseroberfläche gedrückt werden. Durch die Gezeiten und Wellenbewegungen werden sie dann oft an den Spülsaum getrieben.

Nach Geldschalen-Fängen liegt die optimale Flughöhe der phytophagen Coleopteren bei etwa 1,5 bis 2,5 m. Die Windgeschwindigkeit an einem Meßstandort wird aber im allgemeinen auf 10 m über Bodenniveau angegeben.**)

So sind die angegebenen Windgeschwindigkeiten in den meisten Veröffentlichungen um ca. 20% größer als die im Flughorizont (1,5 bis 2,5 m) tatsächlich vorhandene Windgeschwindigkeit.

Nach den Untersuchungen von HEYDEMANN (1959/60, unveröffentlicht; siehe WEIDEMANN, 1964) bedingt ein mehr oder weniger dichter und hoher Pflanzenbestand eine Abnahme der Windgeschwindigkeit. In 0,5 m über dem Erdboden ist eine Abnahme um ca. 50 - 80% der in 2 m Höhe gemessenen Windgeschwindigkeit festgestellt worden (siehe Abb. 10).

$$\frac{v_X}{v_{10}} = \sqrt[8.5]{\frac{h_X}{10}} \left[\frac{m}{s}\right]$$

Dabei sind: vx: Windgeschwindigkeit in x m Höhe v₁₀: Windgeschwindigkeit in 10 m Höhe

hx: Lage des Meßpunktes in x m Höhe

^{*)} Treten solche windarmen Zeitabschnitte gestaffelt an mehreren Tagen hintereinander auf, so wird nur in den ersten Tagen eine deutliche Flugaktivität registriert, an den folgenden Tagen geht sie fast bis auf Null zurück, obwohl die gleichen günstigen Faktoren wie an den ersten Tagen vorhanden sind.

^{**)} Die Windgeschwindigkeit in 2 m bzw. in 4 m Höhe (Aufstellungshöhe der Meßgeräte für die vorliegende Bearbeitung) wird nach folgender Umrechnungsformel ermittelt.

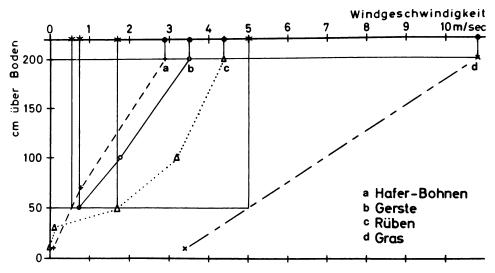


Abb. 10 Minderung der Windgeschwindigkeit durch die Vegetation (verändert nach WEIDEMANN, 1965; - nach HEYDEMANN, unveröffentlicht)

3.4. Bodensubstrat

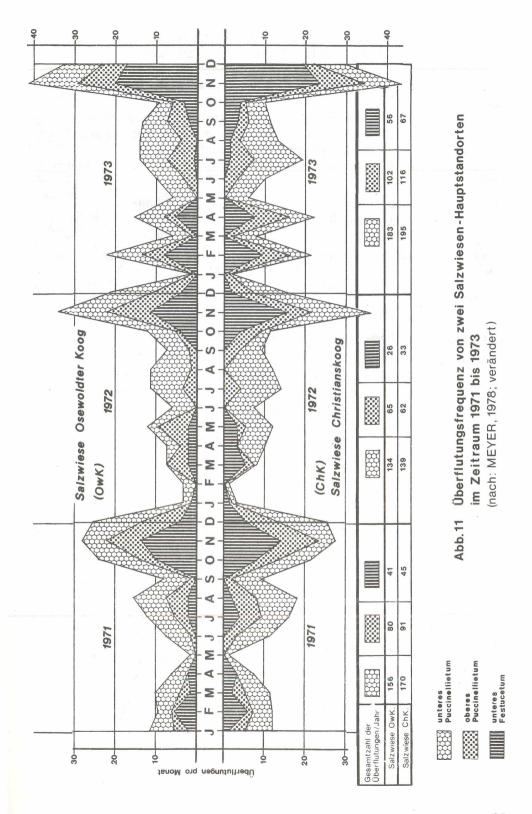
Nach den Einteilungskriterien von SCHROEDER (1972) ist der Bodentypus der Salzwiesen-Region in die Gruppe der hydromorphen Böden zu stellen; diese wurden unter dem Einfluß von Grund- und Überflutungswasser gebildet (siehe BRÜMMER, 1968, S. 269).

Es sind sehr tonreiche Böden, die unter den Gezeiteneinwirkungen charakteristische Schichtungsmerkmale durch abwechselnde Übereinanderlagerung von Feinsand- und Grobsandanteilen innerhalb der Schlickablagerungen aufweisen.

In denjenigen Zonen, in denen bodenlebende Larvenstadien der Chrysomeliden und Curculioniden auftreten, ist das Bodensubstrat bereits bis zu einer Tiefe von ca. 0,5 m belüftet (siehe BRÜMMER, 1968, S. 174) und somit den abiotischen Ausschlußkriterien (Reduktions-Bodenhorizont) entzogen. Eine Anreicherung des Schlicks mit Sandanteilen bewirkt eine Zunahme der Bodenlockerung (HEYDEMANN, 1967), die wiederum eine Zunahme der darauf spezialisierten Coleopteren-Arten bedingt. So wurden in Schlicksalzwiesen des oberen Festucetums mit sehr geringem Sandanteil (Vorland des Osewoldter Kooges) 8 Arten als indigen nachgewiesen, während in Schlicksalzwiesen des oberen Festucetums mit relativ hohem Sandanteil (Vorland des Christianskooges) 21 Arten auftreten. In Sand-Salzwiesen tritt die höchste Artenzahl auf — in Abhängigkeit von der Vergrößerung des Nahrungspflanzenangebots.

3.5. Überflutung und Salinität

Einer der beiden wichtigsten abiotischen Faktoren (neben dem Salzgehalt) ist im Salzwiesen-Bereich die periodische Salzwasserüberflutung (siehe Abb. 11). Entscheidender ist, daß diese Wasserüberflutung mit dem Faktor "Salinität" korrelliert ist. Binnenland-Salzstellen in vergleichbarer geographischer Lage unterscheiden sich in der Pflanzen- und Tier-Zusammensetzung von den Küstensalzwiesen relativ stark, da für nicht salinitätsbezogene Organismen in überflutungsfreien Gebieten eine größere



Immigrations- und Besiedlungs-Chance besteht (geringere ökologische Barriere als bei Küsten-Salzwiesen). HEYDEMANN (1973) erwähnt, daß außer den auf dieses stark begrenzte Ökosystem spezialisierten Organismen auch präadaptierte und präsdisponierte Arten eine reelle Chance zur dauerhaften Besiedelung der Binnenland-Salzwiesen besitzen.

Für geringere Salzwasserüberflutungen sind anscheinend die phytophagen Coleopteren zumindest prädisponiert, da in Versuchen mit Binnenlandarten in den allermeisten Fällen eine zehnstündige Salzwasserüberflutung*) ertragen wird.

HEYDEMANN (1967) sieht in den folgenden sechs abiotischen Faktoren des Überflutungswassers

Temperatur Sauerstoffgehalt Salzgehalt Überflutungs-Rhythmik Wasserbewegung

Auftriebserscheinung

eine besondere Relevanz für eine vorhandene Adaptation an die Salzwiesen-Standorte

4. Erfassungsmethoden und Material

4.1. Freilanduntersuchungen

Die aus dem Freiland entnommenen Serien-Proben wurden generell mit einem konstanten Zeitabstand von 15 Tagen entnommen, um eine möglichst große Vergleichbarkeit der einzelnen Jahresserien untereinander zu gewährleisten. Die Probenentnahmezeiten lagen jeweils zu Beginn und in der Mitte eines Kalendermonats. Bei den mehrwöchigen Sonder-Einsätzen wurden in einem 12- bzw. 24stündigen Rhythmus die Fallenfänge registriert.

4.1.1. Photoelektor-Methode

Zur quantitativen Analyse von Besiedlungsdichten wurden sogenannte Photoelektoren eingesetzt (vgl. REGGE, 1973), die nach dem Prinzip der positiven Phototaxis zur Erfassung fast aller terrestrischen Arthropoden der Boden-, Streu- und Krautschicht besonders gut geeignet sind (vgl. Abb. 12). Das hier angewandte System hat ein seitlich angebrachtes Ausfanggefäß (mit einigen cm 4%iger Formalinfüllung), welches einen möglichst geringen Abstand zur Bodenoberfläche haben soll, damit auch die im Bereich der Salzwiesen vermehrt auftretenden flügellosen Coleoptern registrierbar sind. Um kleinflächige Aggregations-Unterschiede in der Besiedlungsdichte statistisch weitgehend auszugleichen, wurde die Grundfläche des Photoelektors auf 1 x 1 m festgelegt (noch größere Geräte sind in der Handhabung zu unpraktisch).

Für Vergleichsuntersuchungen zur Ausfang-Quantität und -Qualität wurden kleinere Photoelektoren von 0,5 x 0,5 m benutzt, um zu ermitteln, in welcher Relation die Ausschlüpfdichte der kleineren Fanggeräte zur registrierten Menge der 1 x 1 m großen Geräte steht.

^{*)} Bemerkungen zur Überflutungszeitbegrenzung siehe Kap. 8.1.

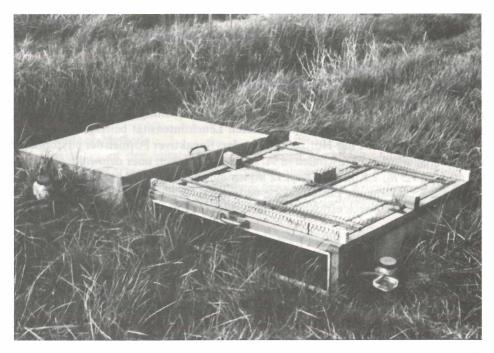


Abb. 12 Photoelektor-Methode, eingesetzt im oberen Festucetum der Salzwiese. Im Vordergrund eine Holzrahmenkonstruktion für die Daueraufstellung (belüftet); dahinter eine Blechkonstruktion für die Kurzzeitaufstellung, z.B. für Lebendfang (unbelüftet).

Zur Daueraufstellung (15 Tage und länger) wurden Holzrahmen-Konstruktionen verwendet, bei denen die Seiten und das Oberteil mit schwarzem Segeltuch bespannt wurden, um eine einigermaßen gute Durchlüfung zu gewährleisten. Außerdem wurde die Oberseite zur Vermeidung zu starker Sonneneinstrahlung mit weißem Leinentuch abgedeckt.

Für die kurzfristige Aufstellung (einige Stunden bis 1 Tag) wurden leichttransportable Blech-Konstruktionen aus verzinktem Eisenblech verwendet, welche sich besonders gut zur Registrierung der aktivitätsbezogenen Siedlungsdichte eigneten (SOMMER, 1979) (siehe Kap. 6.1.).

Insgesamt wurden mit dieser Methode in 4402 Proben 15 598 Imagines der Familien Chrysomelidae und Curculionidae ermittelt.

4.1.2. Remissionsfarbschalen-Methode

Seit den Untersuchungen von MOERICKE (1951) über Farbfallen zur Kontrolle des Blattlausfluges, hat sich in der angewandten Entomologie und bei ökologischen Untersuchungen die "Gelbschalen-Methode" in zunehmendem Maße durchgesetzt (HEYDEMANN, 1958, 1967; NOLTE, 1955, 1957). Die Fallenform und -größe (quadratische Fangschale, Kantenlänge 20 cm, Höhe 10 cm) wurde von HEYDE-MANN als optimale Lösung ermittelt. Die Fangflüssigkeit bestand aus 4%iger Formaldehyd-Lösung unter Zusatz eines geruch- und farblosen Entspannungsmittels (z.B. Agepon ®). Für die Jahres-Serienaufstellung wurden die Farben: weiß, gelb und blau verwendet, für differenziertere Untersuchungen während der Sondereinsätze wurden zusätzlich Grün-, Rot- und Schwarzschalen, ferner "farblose" Fangschalen

(aus Plexiglas oder mit verspiegelten Innen- und Außenseiten, so daß die Schalen ihre Eigenfärbung und Eigengestalt bei der Betrachtung verlieren) verwendet, um einen methodisch bedingten "Null-Effekt" infolge möglichst großer farblicher und gestalterischer Umweltähnlichkeit zu erhalten.

Im Anschluß an die Untersuchungen von REMUND und BOLLER (1975) wurden ebenfalls sogenannte Tagesleuchtfarben zur Anlockung verwendet (weiß, gelb, blau). Bei diesen Farben wird ein Teil der ultravioletten Strahlung in sichtbare Strahlung umgewandelt, die zu einer erheblich höheren Leuchtintensität beiträgt.

Zur Ermittlung der Flug-Horizonte besonders flugaktiver Formen der phytophagen Coleopteren wurden Farbschalen in verschiedenen Höhen über dem Boden (0,25 m; 0,5 m; 1 m; 1,5 m; 2,5 m; 4 m; 8 m; 12 m) installiert. Für die Höhen 0,25 m bis 2,5 m wurden isoliert stehende Einzelpodeste verwendet, für die Höhen 4-12 m diente eine speziell zu diesem Zweck errichtete Gitterturm-Konstruktion (siehe HEYDEMANN, 1967, 1969).

Insgesamt wurden mit dieser Methode in 3010 Proben 13 223 Chrysomeliden und Curculioniden gefangen.

Eine besondere, standortbedingte Schwierigkeit lag in der Aufstellung von Fangschalen in überflutungsgefährdeten Salzwiesen-Arealen. Eine ideale Lösung dieser Problematik zeigten MEYER & SOMMER (1972) mit der Konstruktion eines Hebemechanismus' zur Vermeidung der Überflutung von Fangschalen. Um eine Austrocknung der Fangflüssigkeit in den Farbschalen zu verhindern, wurde ein von MEYER (mündl. Mitt.) optimiertes Nachlaufsystem entwickelt (ein 40 cm langes Plexiglasrohr, an dessen oberen Ende eine 2 Liter fassende grün angestrichene PVC-Flasche angebracht ist). Die Kapazität dieses Nachlaufsystems hat sich für einen 15tägigen Aufstellungszeitraum auch in extrem windexponierten Lagen für über 98% aller Farbschalen-Fänge als ausreichend erwiesen.

Ein Teil der Farbschalen im Koog-Bereich wurde ganzjährig (von Januar bis Dezember) eingesetzt. Um ein Gefrieren der Fangflüssigkeit im Winter zu verhindern, wurden handelsübliche, farblose Frostschutzmittel verwendet, die eine Flüssigkonservierung der gefangenen Tiere bis ca. minus 10° C garantierten.

4.1.3. Windreusen-Methode

Zur Erfassung windverdrifteter Coleopteren-Arten wurden im Salzwiesenbereich vier nach den Haupt-Himmelsrichtungen ausgerichtete Fangreusen-Konstruktionen mit je 1 m² Öffnungsweite senkrecht zur Bodenoberfläche in 1,5 m über dem Bodenniveau aufgestellt (siehe REGGE, 1973; SOMMER, 1979). (Zur Problematik der Windverdriftung siehe Kap. 3.3.).

Am basalen Ende der konisch zulaufenden, gazebespannten Windreusen ist jeweils eine mit Fangflüssigkeit (4%ige Formalinlösung) versehene Gelbschale angebracht.

In 100 Fangproben wurden mit dieser Methode 132 Imagines ermittelt.

4.1.4. Bodenfallen-Methode

BARBER (1931) hat als erster erfolgreich mit Hilfe dieser Methode die epigäisch lebenden Arthropoden quantitativ erfaßt. HEYDEMANN (1956) entwickelte diese Methode zur "Serienreife", indem er handelsübliche Glasgefäße und die oben erwähnte Fang- und Konservierungsflüssigkeit verwendete. Für den von der Tide

beeinflußten Bereich wurden von HEYDEMANN (1967) überflutungssichere Bodenfallengeräte konzipiert und eingesetzt, die seit Jahren zu lückenlosen Fangserien führten.

Zur Erfassung der bodenoberflächen-aktiven Chrysomeliden und Curculioniden wurden mit dieser Methode insgesamt 209 Proben entnommen und 526 Individuen registriert.

4.1.5. Handfang-Methode

In Ergänzung zu den vorstehend beschriebenen Methoden wurden Handfänge mittels eines Streifnetzes aus zweierlei Gründen angewandt:

- Ermittlung des Geschlechterverhältnisses der wichtigsten Arten (siehe Kap. 6.4.),
- Vergleich der Artenzahl mit derjenigen der automatisch registrierenden Fanggeräte.

Es wurden mit dieser Methode 3762 Imagines aus 199 Proben gewonnen. Elf Arten sind nur mit dieser Methode erfaßt worden (meistens Einzelindividuen).

4.1.6. Lichtfang-Methode

Eine Anzahl phytophager Coleopteren des Litoralbereichs sind nachtaktiv. Solche Arten wurden mittels einer Lichtquelle (Glühbirne, 12 Volt - 10 Watt) an den Ausfanggefäßen der Photoelektoren erfaßt.

Ferner wurden über Farbschalen angebrachte Quecksilberdampflampen (220 Volt-160 Watt) zur Registrierung nachtaktiver Formen verwendet (siehe ALLENSPACH, 1948).

Eine vergleichende Zusammenstellung des Proben-Gesamtumfanges aller angewandten Fang- und Registriermethoden in den untersuchten Litoral- und Binnenland-Zonen mit der jeweiligen Anzahl der nachgewiesenen Arten und Individuen zeigt Tabelle 1.

4.2. Laboruntersuchungen

4.2.1. Quantitative und qualitative Isolationsproben

4.2.1.1. Vegetationsproben

Zum Nachweis des Nahrungspflanzen-Spektrums wurden teils ganze Pflanzen, teils bestimmte Pflanzenstrukturteile (Stengel, Blätter, Blüten etc.) in Einzelisolation genommen, um die sich daran entwickelnden endophagen Käfer festzustellen. Es hat sich als günstig erwiesen, mehrmals — in einem bestimmten zeitlichen Abstand — hintereinander vom gleichen Untersuchungsbiotop Parallelproben zu entnehmen.

Die in Plastikeimern mit Gazeabdeckung eingebrachten Pflanzen bzw. Pflanzenteile wurden regelmäßig befeuchtet, um ein Eintrocknen zu verhindern.

In 79 Proben wurden mit dieser Methode 2513 geschlüpfte Imagines registriert.

4.2.1.2. Bodensubstratproben

Für einen Indigenitätsnachweis genügen im allgemeinen Photoelektor-Fangserien in bestimmten Aufstellungsperioden. Aus technischen und personellen Gründen ist es jedoch nicht möglich gewesen, gleichzeitig an jedem der Untersuchungsstandorte auch

Gesamtumfang aller Proben und Anzahl der registrierten Arten und Individuen der phytophagen Coleopteren

Untersuchungsort		Salzwiese			Seedeich			Koog			Moor	
Fangmethode	Probenzahl	Artenzahl (Gattungen)	Individuen Probenzahl	Probenzahl	Artenzahl (Gattungen)	Individuen	Individuen Probenzahl	Artenzahl (Gattungen)	Individuen	Individuen Probenzahl	Artenzahl (Gattungen)	Individuen
Photoelektor	2 906	16 (9) *) 23 (16) *)	487	316	10 (7)	95	662	11 (9)	8145	ı	I	l
Farbschale	1702	16 (13)	682	535	22 (12)	6302	731	20 (12)	2511	42	13 (8)	81
Windreuse	100	9 (7)	27	1	I	I	ı	1	ı	ı	l	<u> </u>
Bodenfalle	125	2 (2) 6 (6)	2 214	42	2 (2)	12 54	42	4 (3) 8 (5)	230	1	l	l
Lichtfang	518	2 (2)	3	2	3 (1)	17	70	2 (1)	71	ı	ı	l
Handfang	113	19 (13)	761	28	12 (7)	482	88	14 (11) 34 (16)	231	l	ı	1
Vegetationsprobe	33	6 (4)	47	11	1 (1)	363	34	 10 (4)	1684	-	3 (3)	3
Bodensubstratprobe	06	12 (9) 23 (14)	445 393	12	3 (3)	\$ 9	15	2 (2)	ε 4	ı	ı	l .
SUMMEN	5587	32 (19)	2454	946	25 (14) 55 (21)	6914	1562	21 (13) 57 (24)	11191	43	13 (8)	67

*) obere Zeile: Chrysomelidae untere Zeile: Curculionidae

Tabelle 1

Photoelektoren aufzustellen. Aus den Untersuchungsbiotopen wurden Bodenkörper von der Größe 20 x 20 x 15 cm in genormte, transparente PVC-Gefäße eingebracht (siehe SOMMER, 1979). Aus 117 Bodensubstratproben wurden mit dieser Methode aus unterschiedlichen Standorten 856 Imagines erfaßt.

4.2.2. Zuchtmethoden

4.2.2.1. Halophyten-Kultur

a) Einzelpflanzen:

Diejenigen Halophyten, die im Untersuchungsgebiet von mono- und oligophagen Chrysomeliden und Curculioniden als Nahrungspflanzen angenommen werden, wurden gesondert in Einzelkultur genommen: Cochlearia danica, Glaux maritima, Limonium vulgare, Plantago maritima und Plantago coronopus.

Die gesonderten Halophyten-Bulte bzw. die Einzelpflanzen wurden in Glasgefäßen (10 x 20 x 20 cm bzw. 20 x 20 x 30 cm) mit entsprechendem Erdboden vom gleichen Entnahmeort eingebracht. Zur Anzucht der Halophyten hat sich besonders bewährt, im Frühjahr bzw. im zeitigen Frühsommer die gerade neu austreibenden Pflanzen vom Standort zu entnehmen und zu kultivieren (spätere Entnahmezeiten führen meist zu einem negativen Anzuchtergebnis).

b) Beet-Reinkultur:

In dem Insektenzucht-Gewächshaus der Abteilung "Angewandte Ökologie/Küstenforschung" wurden Pflanzbeete der Größe 100 x 150 cm für Reinkulturen der Nahrungs-Halophyten angelegt. Diese Kulturen wurden über mehrere Jahre fortlaufend aufrechterhalten und dienten hauptsächlich als vielfach ganzjähriges Pflanzen-Reservoir für die einzelnen Käferzuchten und für Nahrungswahlversuche.

c) Gesamtkultur:

Um einen möglichst naturgetreuen Modell-Ausschnitt aus den verschiedenen Salzwiesenzonen zu erhalten, wurde in einem 4 x 4 m großen Betonbecken mit 10% iger Neigung eine Besodung mit Salzwiesen-Soden der Zonen Salicornietum, Puccinellietum und Festucetum angelegt. Dieses Modell-Ökosystem "Salzwiese" wurde regelmäßig mit Nordseewasser befeuchtet.

d) Klimaschrank-Zuchten:

Zur möglichst naturgetreuen Simulation wurden die Einzelpflanzen (siehe Punkt a) in Klimaschränken gehalten (siehe Tabelle 2).

4.2.2.2. Käferzuchten

In Zucht wurden folgende Käferarten genommen:

a) Chrysomelidae:

Chrysomela haemoptera Chrysomela staphylea Phaedon concinnus Longitarsus plantagomaritimus

b) Curculionidae:

Apion limonii
Otiorhynchus ligneuss ssp. frisius
Phyllobius vespertinus
Polydrusus pulchellus
Phytobius zumpti
Ceuthorhynchidius thalhammeri
Mecinus collaris

Tabelle 2 Abiotische Faktoren der Klimaschrank-Zuchten

Jahreszeit	Temperatur (Tag)	Temperatur (Nacht)	relat. Feuchte	Bestrahlungsstärke
Herbst- und Wintermonate (Okt Febr.)	7° C	0° C	100 %	ca. 5000 Lux
Frühlingsmonate (März - Mai)	12° C	5° C	100 %	ca. 10000 Lux
Sommermonate (Juni - Sept.)	20° C	10° C	100 %	ca. 10000 Lux

An den in Kap. 4.2.2.1. a erwähnten Einzelkulturen konnten unter Zugabe der entsprechenden Käferarten ein Großteil der Entwicklungsphasen und Verhaltensweisen (Kopulationsverhalten, Eiablage, Larvalentwicklung, Puppenruhe etc.) beobachtet werden. (Einzelangaben siehe Kap. 9.)

Da die meisten Coleopteren-Arten der Salzwiesen im Frühjahr mit Eiablage und Larvalentwicklung beginnen, konnten gleich nach Umpflanzen der Wirtspflanzen diese mit den jeweiligen Käferarten angesetzt werden.

Während der Aufzuchten erwies es sich als notwendig, zur jeweiligen Einzelzucht weitere 2 - 3 Halophyten-Kulturen der gleichen Pflanzenart in Reserve dazu parallel zu versorgen. Durch das ungestörte Aufwachsen der Larven-Stadien (Fehlen von Parasiten und Räubern; Ausfall einiger negativ wirkender abiotischer Faktoren, wie zu lange Überflutung, Verdriftung, Nachtfrost, Wind) wächst die Individuenanzahl weit über diejenige Menge hinaus, die eine Einzelkultur seitens der Wirtspflanze verträgt. Es ist daher vielfach notwendig, die Käferzuchten nach einer gewissen Zeit in eine frische Halophyten-Kultur überzuwechseln.

Im allgemeinen sind die ektophag (bzw. semi-endophag) lebenden Larvenstadien wegen der relativ kurzen Larvalentwicklungs-Zeiten recht problemlos zu züchten, besonders gilt dies für die Arten Phaedon concinnus, Phytobius zumpti, Ceuthorhynchidius thalhammeri. Schwieriger wurde es bei einer Zucht der endophag lebenden Larvenstadien und solcher mit langer Larvalentwicklungsdauer, da entweder die Q picht zur Eiablage kamen, oder die Larven noch vor der Verpuppung abstarben. Ganz-Zuchten (vom Ei bis zur Imago) bei Arten mit unterirdisch lebenden Larvenstadien (z.B. Phyllobius vespertinus, Otiorhynchus ligneus ssp. frisius, Polydrusus pulchellus) sind ebenfalls erfolglos geblieben, da die Larven nicht über das 2. Stadium hinaus entwicklungsfähig waren. Möglicherweise konnten die für die Entwicklung entscheidenden Substrat-Faktoren (Wassergehalt, Sauerstoffgehalt, Salzgehalt des Bodenwassers, Durchlüftung etc.) in den Versuchen nicht genau angeboten werden.

4.2.3. Wirtspflanzenversuche

Die wichtigsten indigenen Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten der Salzwiese wurden im Hinblick auf ihre Mono-, Oligo- und Polyphagie an Halophyten und Nicht-Halophyten untersucht (siehe Kap. 7.1. und 9.). Zu diesem Zweck wurden die Käfer-Arten gesondert mit Einzelpflanzen und mit einem Gesamt-Angebot verschiedener Wirtspflanzenarten getestet, um eine möglicherweise versuchsbedingte Zwangsannahme zu erkennen.

Aufgrund dieser Versuchsserien konnte das Nahrungspflanzen-Spektrum der wichtigsten Coleopteren-Arten der Salzwiese ermittelt werden.

4.2.4. Konservierungsmethoden

Bei ökologisch-statistischen Freiland-Untersuchungen mit automatisch arbeitenden Erfassungsmethoden fallen zwangsläufig sehr große Individuen-Mengen an, die aus zeitlichen und technischen Gründen unmöglich alle als Trockenpräparat aufgearbeitet werden können. Die Abtötung und Konservierung mittels Formaldehyd-Lösung und die anschließende Überführung in 75%igen Äthylalkohol hat sich auch für phytophage Coleopteren relativ gut bewährt, obwohl die Beweglichkeit der Extremitäten etwas herabgesetzt ist.

Strukturfarben bleiben bei einer Alkoholkonservierung unversehrt, nach Trocknung der Käfer sind die Integument- und Schuppenfarben wieder wie ursprünglich erkennbar. Die Pigmentfarben im Integument (z.B. bei einigen Apion- und Cassida-Arten) verlieren zwar ihre Leuchtkraft, dieselbe Erscheinung tritt jedoch auch nach einer Trockenpräparation auf.

Einige Curculioniden-Arten (z.B. Ceuthorhynchidius-Arten) besitzen auf der Körperoberfläche einen puderartigen Überzug (siehe Abb. 54). Dieser Überzug wird bei einer Alkoholkonservierung nicht oder nur unmerkbar abgelöst.

Für Larven- und Puppenstadien hat sich, auch nach den Erfahrungen von SCHERF (1957), das PAMPEL'sche Gemisch als das beste Konservierungsmittel erwiesen. Da diese Konservierungsflüssigkeit für viele Larven- und Puppenstadien vieler Arthropoden-Arten geeignet, aber immer noch wenig bekannt ist, wird hier noch einmal die Zusammensetzung genannt: für 100 ml Konservierungsmittel benötigt man:

- 55 ml destilliertes Wasser (= 30 Teile)
- 27 ml 96%iger Äthylalkohol (=15 Teile)
- 11 ml 4%ige Formaldehyd-Lösung (= 6 Teile)
- 7 ml 99%ige Essigsäure (Eisessig) (= 4 Teile)

4.3. Diskussion der angewandten Methoden im Vergleich

Da es bei ökologischen Untersuchungen eines unbekannten Biotops von vornherein unmöglich ist, für statistische Aussagen den minimalen Probenumfang exakt vorauszubestimmen, mußten zwangsläufig die wichtigsten, automatisch registrierenden Erfassungsmethoden in der Probenanzahl überdimensioniert werden (siehe CAVAL-LI-SFORZA, 1969).

Die Photoelektor- und Farbschalen-Fänge sind in allen Ökosystem überdurchschnittlich stark berücksichtigt worden (siehe Tabelle 1).

4.3.1. Photoelektor

Zur Erfassung der wirklichen Besiedlungsdichte (siehe Kap. 6.1.) sollten (nicht nur für phytophage Käfer) folgende Richtlinien beachtet werden, um für ökologische und biologische Aussagen entsprechende exakte Untersuchungsergebnisse zu erlangen:

- Durch Vorversuche muß die optimale Aufstellungszeit ermittelt werden, um methodisch bedingte Fehler möglichst auszuschließen. Quantitativ korrekte Ergebnisse zur Ausschlüpfdichte sind dann (und nur dann) zu erzielen, wenn eine Aufstellung zu dem Zeitpunkt erfolgt, wenn die letzten Präimaginal-Stadien (letztes Larvenstadium oder Puppenstadium) erreicht worden sind. Bei langfristig aufgestellten Photoelektoren ergibt sich zwangsläufig ein Zurücktreten der Vegetation mangels Lichteinstrahlung. Daher ist bei einer quantitativen Erfassung phytophager Insekten, die auf intakte oberirdische Pflanzenorgane angewiesen sind, eine besonders genaue Kenntnis der Erscheinungszeiten der Imagines erforderlich.
- Zu- und Abwanderungen der Tiere innerhalb der Vegetationszone, der Bodenoberfläche und des Bodeninnern muß verhindert werden. Deshalb sind nur solche
 Geräte verwendbar, die durch entsprechende Vorrichtungen mindestens 10 15 cm
 tief in den Erdboden eingelassen werden können.
- Methodisch bedingte Änderungen der abiotischen Faktoren (Temperatur, Luftfeuchte, Windbeeinflussung, Überflutung etc.) müssen weitgehend vermieden werden. Die Konstruktionsart des in Kap. 4.1.1. erwähnten Photoelektor-Systems für eine Langzeitaufstellung vermeidet weitgehend diese Veränderungen.
- Für einen Indigenitäts-Nachweis sind nur Serienuntersuchungen als ökologisch akzeptabel anzusehen, zumal auch eingewanderte, biotopfremde Arten mit dieser Methode erfaßt werden.
- Letztlich ist eine regelmäßige Überprüfung der Ausfangvorrichtung notwendig (Entfernung der regelmäßig im Ausfangsystem vorhandenen Spinnengewebe; Gewährleistung, daß auch nicht flugfähige Arten mittels Lauframpen ins Ausfanggefäß gelangen).

4.3.2. Farbschale und Windreuse

Zur quantitativen Erfassung ein- und überfliegender Insekten mittels Remissionsfarbschalen ist es notwendig, daß die Fangschalen mit gleichem Flüssigkeitsstand verwendet werden. Dies war z.B. durch das in Kap. 4.1.2. erwähnte Nachlaufsystem gewährleistet. Als weiterer störender Faktor kann sich eine temperaturbedingte Ausflockung des Formaldehyds in der Fangflüssigkeit bemerkbar machen, die zu Farbänderungen der Fangschale führen.

4.3.3. Bodenfallenmethode

Die meisten Arten der phytophagen Coleopteren sind im allgemeinen innerhalb der Vegetationsschicht anzutreffen. Nur wenn die Pflanzenbedeckung sehr kurz ist (z.B. durch Beweidung), sind diese Käferarten auch am Erdboden anzutreffen.

Die herkömmlichen Barber-Fallen (vgl. HEYDEMANN, 1953) sind zum Fang der phytophagen Coleopteren nur bedingt einsatzfähig, da diese Käferarten auch an senkrechten Glaswänden klettern können. Folglich müssen quantitative Ergebnisse von Barberfallen-Fängen in bezug auf Chrysomelidae und Curculionidae sehr kritisch interpretiert werden.

4.3.4. Handfangmethode

Die oft versuchte Quantifizierung von Individuen- und Artendichten durch Streifnetzfänge ist nach wie vor umstritten. In meinen Untersuchungen habe ich von einer Quantifizierung abgesehen und benutze die Fangergebnisse zum Nachweis der Fundbzw. Standorte und zur Bestimmung der Geschlechterverhältnisse.

4.3.5. Laboruntersuchungen

a) Isolationsmethode:

Ungeachtet der mit den entsprechenden Proben zufällig eingefangenen Coleopteren fremder Biotope, gestattet die Isolationsmethode eine korrekte Aussage über die tatsächliche Imaginal-Besiedlungsdichte pro Flächeneinheit bzw. pro Substrateinheit.

Ein großer Teil der mittels Vegetationsproben erfaßten Curculioniden sind gegen das Verschimmeln oder Welken der Pflanzenteile sehr resistent, wenn entsprechend alte Larvenstadien eingetragen werden. (So sind z.B. aus 500 eingetragenen Trifolium-Blütenköpfen innerhalb von 4 Wochen ca. 480 Apion-Imagines (Curculionidae) geschlüpft, obwohl an den Pflanzenteilen schon nach einer Woche ein Schimmelüberzug zu beobachten war.) Ferner hat eine Massenhaltung von Bodensubstratproben den Vorteil, daß biotopfremde Arten klarer in den quantitativen Proben erkannt werden können. (Einige der registrierten Arten mit geringer Individuenzahl blieben für das Arteninventar unberücksichtigt, da diese mit absoluter Sicherheit nicht aus den Salzwiesenzonen stammen konnten.)

b) Käferzuchten:

Wie in Kap. 4.2.2.2. bereits erwähnt, sind einige Käferzuchten erfolglos abgebrochen worden. Das Mißlingen ist größtenteils auf eine noch unausgereifte Zuchttechnik für ökologisch hochspezialisierte, phytophage Coleopteren zurückzuführen, die nicht nur in der apparativ bedingten Kapazitätsbegrenzung lag.

4.3.6. Allgemeine Bemerkungen zu automatischen Fangmethoden

Grundsätzlich haben alle bisher entwickelten Fangmethoden, mit denen große Tiermengen für quantitative Berechnungen ermittelt werden, einen spezifischen Systemfehler. Die besonders in den letzten Jahrzehnten von verschiedenen Seiten vorgebrachte Methoden-Kritik läßt manche Gesichtspunkte unberücksichtigt (SCHEERPELTZ, 1968; BOMBOSCH, 1962).

Es steht völlig außer Frage, daß man nicht verschiedene Tierarten, die eine sehr unterschiedliche Substrat- und Habitatbindung zeigen, nur mit einer einzigen Fallenmethode sicher erfassen kann. Vielmehr muß für jedes "biologisch-ökologische Taxon" durch kritische und vergleichende Vorversuche die optimale Fangmethode (oder noch besser: 2 - 3 der günstigsten Methoden zum Parallel-Vergleich) herangezogen werden. Dabei ist nicht mehr zu diskutieren, daß z.B. mit Fangergebnissen aus Bodenfallenserien keine quantitativen Aussagen über Aktivitätsdichten von Arthropoden der Krautschicht oder mit Fangergebnissen aus Farbschalen in verschiedener Höhe über dem Erdboden keine quantitativen Aussagen für flügellose Bodenoberflächen-Bewohner hergeleitet werden können (vgl. MALICKY, 1970; LOHSE, 1970)!

Ferner ist es für vergleichende Untersuchungen an verschiedenen Standorten zur selben Aufstellungszeit unerheblich, ob ein Tötungs- und Konservierungsmittel eine olfaktorisch bedingte aktive Anlockung der Tiere bewirkt oder nicht; viel wesentlicher

ist es, auf eine absolute Konstanz der Fangmethoden während des Untersuchungszeitraumes zu achten, um den ökologisch wichtigen Standort- und Zonenvergleich zu ermöglichen.

Die meisten Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten können durch besondere Tarsenstrukturen mühelos die glatten Oberflächen von Fallengefäßen überwinden. Am ehesten wären vergleichbare Resultate mit Hilfe der KISSEL'schen Rüsselkäferfalle (siehe WYNIGER, 1974) erstellbar.

Tabelle 3 zeigt einen Vergleich der absoluten Fangzahlen verschiedener Methoden, die zur gleichen Zeit (1.4. - 30.6.74) und am gleichen Untersuchungsstandort (Vorlandreservat, Osewoldter Koog) zum automatischen Fang von *Phyllobius vespertinus* eingesetzt wurden. Die Erfassungs-Intensität der Photoelektor-Proben liegt danach für diese Art 37fach höher als die der Bodenfallen- und Farbschalenproben.

Tabelle 3 Absolutzahlen registrierter Imagines von *Phyllobius vespertinus* (Curculionidae) im Vergleich zu verschiedenen Fangmethoden.

Methode	Anzahl der ent- nommenen Proben	registrierte Imagines	Individuen pro Einzelprobe
Photoelektor	19	528	27,8
Bodenfalle	18	17	0,9
Farbschale	24	15	0,6

5. Arteninventar und Artenverteilung (Dispersion)

Das gesamte Arteninventar aller untersuchten Biotope und Standorte zeigt Tabelle 4. Die jeweilige Anzahl der nachgewiesenen & & und Q Q der einzelnen Arten sind aus Tabelle 26 und 27 ersichtlich (siehe Anhang). Die Numerierung der Standorte in den Tabellen 26 und 27 ist in Tabelle 28 erläutert (siehe auch Abb. 1). Die mit den automatischen Fangmethoden registrierten Larven- und Puppenstadien sind in diesen Aufstellungen nicht berücksichtigt.

5.1. Salzwiese (Schlicksalzwiese)

5.1.1. Halotopobionte und halotopophile Arten der Salzwiese

Alle typischen Arten der Salzwiese sind auch dort indigen. Als "indigen" werden diejenigen Pflanzen- und Tierarten bezeichnet, die sich in dem entsprechenden Biotop durch Vermehrung eine fortwährende Population aufbauen können, und damit einen festen biologischen Komplex im jeweiligen Ökosystem darstellen.

Unter den bodenständigen (indigenen) Arten werden zwei Formen unterschieden:

Homotope Arten - bei diesen verläuft der gesamte Entwicklungskreislauf nur in

einem Biotoptyp

Heterotope Arten - bei diesen verläuft nur ein Teil des Entwicklungskreislaufes

in einem Biotoptyp. Zur vollständigen Entwicklung benötigen diese Arten obligatorisch einen anderen Biotop (z.B.

Blattläuse, siehe REGGE, 1973)

Alle indigenen Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten im Nordseeküsten-Litoral sind homotope Arten, sie benötigen also keinen Biotopwechsel zur Aufrechterhaltung ihrer Populationen.

Tabelle 4

ARTENINVENTAR

Chrysomelidae

1. Plateumaris sericea (LINNÉ, 1761)

Lema cyanella (LINNÉ, 1758)

Oulema melanopus (LINNÉ, 1758)

Chrysomela staphylea LINNÉ, 1758

Chrysomela haemoptera LINNÉ, 1758

Gastroidea polygoni (LINNÉ, 1758)

Phaedon armoraciae (LINNÉ, 1758)

Phaedon concinnus STEPHENS, 1834

Hydrothassa glabra (HERBST, 1783)

10. Prasocuris phellandrii (LINNÉ, 1758)

Phyllodecta laticollis SUFFRIAN, 1851

Galerucella nymphaeae var. sagittariae GYLLENHAL, 1813

Galerucella lineola (FABRICIUS, 1781)

Galerucella calmariensis (LINNÉ, 1767)

Lochmaea suturalis (THOMSON, 1866)

Lochmaea crataegi (FORSTER, 1771)

Agelastica alni (LINNÉ, 1758)

Phyllotreta nemorum (LINNÉ, 1758)

Phyllotreta undulata KUTSCHERA, 1860

20. Phyllotreta flexuosa (ILLIGER, 1794)

Phyllotreta ochripes CURTIS, 1837

Phyllotreta exclamationis (THUNBERG, 1784)

Longitarsus succineus (FOUDRAS, 1860)

Longitarsus melanocephalus (DeGEER, 1775)

Longitarsus plantagomaritimus DOLLMAN, 1912

Longitarsus pratensis (PANZER, 1794)

Longitarsus suturellus (DUFTSCHMID, 1825)

Longitarsus atricillus (LINNÉ, 1761)

Longitarsus nasturtii (FABRICIUS, 1792)

30. Longitarsus luridus (SCOPOLI, 1763)

Haltica? lythri AUBÉ, 1843

Haltica? palustris WEISE, 1888

Lythraria salicariae (PAYKULL, 1800)

Crepidodera transversa (MARSHAM, 1802)

Crepidodera ferruginea (SCOPOLI, 1763)

Chalcoides fulvicornis (FABRICIUS, 1792)

Chalcoides aurata (MARSHAM, 1802)

Epithrix pubescens (KOCH, 1803)

Mantura chrysanthemi (KOCH, 1803)

40. Mantura rustica (LINNÉ, 1767)

Chaetocnema concinna (MARSHAM, 1802)

Chaetocnema hortensis (GEOFFROY, 1785)

Chaetocnema sahlbergi (GYLLENHAL, 1827)

Sphaeroderma testaceum (FABRICIUS, 1775)

Psylliodes picina (MARSHAM, 1802)

Psylliodes chrysocephala (LINNÉ, 1758)

Psylliodes chrysocephala var. anglica FABRICIUS, 1775

Cassida flaveola THUNBERG, 1794

Cassida rubiginosa MÜLLER, 1776

Cassida sanguinosa SUFFRIAN, 1844

50. Cassida vittata VILLERS, 1789

Curculionidae

1. Rhinomacer attelaboides FABRICIUS, 1787

Deporaus betulae (LINNÉ, 1758)

Apion limonii KIRBY, 1808

Apion violaceum KIRBY, 1808

Apion curtirostre GERMAR, 1817

Apion miniatum GERMAR, 1833

Apion frumentarium (PAYKULL, 1792)

Apion cruentatum WALTON, 1844

Apion seniculus KIRBY, 1808

10. Apion pubescens KIRBY, 1811

Apion onopordi KIRBY, 1808

Apion carduorum KIRBY, 1808

Apion hookeri KIRBY, 1808

Apion tenue KIRBY, 1808

Apion vorax HERBST, 1797

Apion ononis KIRBY, 1808

Apion viciae PAYKULL, 1800

Apion ervi KIRBY, 1808

Apion cerdo GERSTÄCKER, 1854

20. Apion virens HERBST, 1797

Apion flavipes (PAYKULL, 1792)

Apion nigritarse KIRBY, 1808

Apion assimile KIRBY, 1808

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius SCHNEIDER, 1896

Trachyphloeus bifoveolatus BECKER, 1817 Phyllobius viridicollis (FABRICIUS, 1801) Phyllobius virideaeris (LAICHARTING, 1781) Phyllobius pyri (LINNÉ, 1758) Phyllobius vespertinus (FABRICIUS, 1792)

- 30. Phyllobius calcaratus (FABRICIUS, 1792)
 Polydrusus atomarius (OLIVIER, 1807)
 Polydrusus pulchellus STEPHENS, 1831
 Philopedon plagiatus (SCHALLER, 1783)
 Barynotus obscurus (FABRICIUS, 1775)
 Sitona lineatus (LINNÉ, 1758)
 Sitona suturalis STEPHENS, 1831
 Sitona puncticollis STEPHENS, 1831
 Sitona flavescens (MARSHAM, 1802)
 Sitona hispidulus (FABRICIUS, 1776)
- 40. Chlorophanus viridis (LINNÉ, 1758)
 Tanymecus palliatus (FABRICIUS, 1787)
 Tanysphyrus lemnae (PAYKULL, 1792)
 Notaris bimaculatus (FABRICIUS, 1787)
 Notaris acridulus (LINNÉ, 1758)
 Tychius picirostris (FABRICIUS, 1787)
 Curculio villosus FABRICIUS, 1781
 Hypera zoilus (SCOPOLI, 1763)
 Hypera nigrirostris (FABRICIUS, 1775)
 Hypera arator (LINNÉ, 1758)
- 50. Hypera pedestris (PAYKULL, 1792)
 Hypera postica (GYLLENHAL, 1813)
 Cryptorhynchidius lapathi (LINNÉ, 1758)
 Limnobaris t-album (LINNÉ, 1758)
 Limnobaris pilistriata (STEPHENS, 1831)
 Litodactylus leucogaster (MARSHAM, 1802)
 Phytobius quadrituberculatus (FABRICIUS, 1787)
 Phytobius zumpti WAGNER, 1939
 Rhinoncus perpendicularis (REICH, 1797)
 Rhinoncus gramineus (FABRICIUS, 1792)
- 60. Rhinoncus pericarpius (LINNÉ, 1758)
 Rhinoncus bruchoides (HERBST, 1784)
 Rhinoncus castor (FABRICIUS, 1792)
 Amalus haemorrhous (HERBST, 1795)
 Amalorrhynchus melanarius (STEPHENS, 1831)
 Micrelus ericae (GYLLENHAL, 1813)
 Ceutorhynchus contractus (MARSHAM, 1802)
 Ceutorhynchus erysimi (FABRICIUS, 1787)
 Ceutorhynchus quadridens (PANZER, 1795)
 Ceutorhynchus cochleariae (GYLLENHAL, 1813)
- Ceutorhynchus assimilis (PAYKULL, 1792)
 Ceutorhynchus querceti (GYLLENHAL, 1813)
 Ceutorhynchus punctiger GYLLENHAL, 1837

Ceutorhynchus melanostictus (MARSHAM, 1802)

Ceutorhynchus rugulosus (HERBST, 1795)

Ceutorhynchus litura (FABRICIUS, 1775)

Neosirocalus floralis (PAYKULL, 1792)

Neosirocalus pyrrhorhynchus (MARSHAM, 1802)

Sirocalodes nigrinus (MARSHAM, 1802)

Ceuthorhynchidius troglodytes (FABRICIUS, 1787)

80. Ceuthorhynchidius barnevillei (GRENIER, 1866)

Ceuthorhynchidius thalhammeri SCHULTZE, 1906

Cidnorhinus quadrimaculatus (LINNÉ, 1758)

Mecinus collaris GERMAR, 1821

Gymnaetron antirrhini (PAYKULL, 1800)

Miarus campanulae (LINNÉ, 1767)

Rhynchaenus jota (FABRICIUS, 1787)

Rhynchaenus fagi (LINNÉ, 1758)

Rhynchaenus testaceus (MÜLLER, 1776)

Die Determination der Chrysomelidae und Curculionidae erfolgte nach den Bestimmungstabellen von:

KEVAN (1967) und MOHR (1962): Gattung Longitarsus (Chrys.)

HANSEN (1927) und MOHR (1966): übrige Chrysomelidae

DIECKMANN (1972): Unterfam. Ceutorhynchinae (Curcul.)

DIECKMANN (1974): Unterfam. Rhinomacerinae und Rhynchitinae (Curcul.)

DIECKMANN (1977): Gattung Apion (Curcul.)

KERSTENS (1958): Gattung Sitona (Curcul.)

HANSEN (1965), HOFFMANN (1950; 1954; 1958) und REITTER (1916): übrige Curculionidae

Zur Nomenklatur und Orthographie einiger Curculioniden-Gattungsnamen siehe DIECKMANN, 1970.

5.1.1.1. Halotopobionte Arten

Diejenigen Arten, die nur in den Salzwiesen bzw. salzhaltigen Sandstränden der Küstenregionen vorkommen, werden als "Halotopobionten" bezeichnet (HEYDE-MANN, 1979). Diese Begriffsbildung schließt auch die bisher unter dem Begriff "halobiont" ausgewiesenen Arten ein. Für einen Nachweis, ob eine Art halobiont ist, d.h. ob ihre Entwicklung zwingend von einer physiologischen Salzbindung abhängt, sind sehr umfangreiche physiologische und autökologische Untersuchungen notwendig, die bisher für keine Art aus den erwähnten Zuchtschwierigkeiten durchgeführt werden konnten. "Halotopobiont" bedeutet, daß diese Arten in Biotopen oder Biotopzonen vorkommen, die salzhaltig sind. Unter allen Arten der untersuchten phytophagen Coleopteren ist nur eine Art (*Polydrusus pulchellus*, Curculionidae) halobiont-verdächtig (siehe Kap. 8.1.2. und 9.2.).

Halotopobionte Arten sind (siehe Abb. 13 bis Abb. 20):

Chrysomelidae: Phaedon concinnus

Longitarsus plantagomaritimus

Curculionidae: Apion limonii

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius

Polydrusus pulchellus Phytobius zumpti

Ceuthorhynchidius thalhammeri

Mecinus collaris

Von diesen 8 Arten sind 7 Arten monophag an bestimmte Pflanzenarten gebunden (siehe Kap. 7.1.3.).

5.1.1.2. Halotopophile Arten

Arten, die im Litoralbereich eine deutliche Präferenz zur Salzwiese oder dem salzigen Sandstrand besitzen, werden als "halotopophil" bezeichnet. Die folgenden neun Arten sind im Küstenbereich zumindest halotopophil; ihr Vorkommen ist sogar nach den vorliegenden Untersuchungen im Küstenbereich auf die Salzwiese beschränkt, und möglicherweise sind sie also auch halotopobiont. Sie wurden am Seedeich und im seedeichnahen Koogbereich bisher nicht als indigen nachgewiesen (sie kommen aber im Binnenland an nicht salzhaltigen Biotopen vor):

Chrysomelidae: Chrysomela staphylea

Chrysomela haemoptera Chaetocnema sahlbergi

Cassida vittata

Curculionidae: Trachyphloeus bifoveolatus

Phyllobius virideaeris Polydrusus atomarius Philopedon plagiatus Notaris bimaculatus

Diese halotopophilen Arten lassen sich in zwei ökologische Kategorien einteilen:

a) Vorkommen in Binnenland - Fe u c h t biotopen:

Chrysomelidae: Chrysomela staphylea

Chaetocnema sahlbergi

Cassida vittata

Curculionidae: Notaris bimaculatus

b) Vorkommen in Binnenland - Trocken biotopen:

Chrysomelidae: Chrysomela haemoptera

Curculionidae: Trachtyphloeus bifoveolatus

Phyllobius virideaeris Polydrusus atomarius Philopedon plagiatus Da die im Litoral halotopophilen Arten vornehmlich im Binnenland in haloxenen Biotopen indigen sind, und somit den Anschein einer Eurytopie zeigen, sind die Untersuchungen über die wirkliche Biotopbindung schwierig. In diesen Fällen führen zumeist genaue, kritisch angelegte und analysierte Freilanduntersuchungen unter Einbeziehung aller Fang- und Meßmethoden biotischer und abiotischer Faktoren zu einem ökologisch fundierteren Ergebnis, als die Laborversuche. Die sehr große Fülle abiotischer Faktoren (Temperatur, Luftfeuchte, Windeinfluß, Überflutungsfrequenz, Salinität des Meerwassers, Aussüßung durch Niederschläge, Bodencharakteristika) und biotischer Faktoren (Nahrungspflanzenarten, Zonierung dieser Pflanzenarten, Bodenbedeckungsgrad, Größenwuchs der Pflanzen, Ausbildungen verschiedener Pflanzenstrukturteile, anthropogene Beeinflussung) stellen in ihrem komplizierten Zusammenspiel für phytophage Coleopteren des Litorals vorläufig noch eine unüberwindliche Hürde für laborbedingte Simulationsversuche dar.

5.1.1.3. Endemische Arten

Als Endemiten werden solche Arten bezeichnet, deren Vorkommen auf ein begrenztes Areal der Floren- und Faunen-Zonen der Erde beschränkt ist. Der inselartige Charakter des gesamten nordwesteuropäischen Wattenmeeres ist im zweiten Teil des Mittelalluviums (vor ca. 5 bis 6 tausend Jahren) entstanden. Ob sich in dieser Zeitspanne unter den phytophagen Coleopteren echte geographische Endemiten herausgebildet haben, läßt sich anhand der bis jetzt vorliegenden Ergebnisse noch nicht endgültig feststellen.

Prinzipiell besteht durchaus die Möglichkeit, daß einige flügellose oder extrem fluginaktive Arten sich zu Endemiten entwickeln bzw. schon entwickelt haben. Eine Tendenz zum Endemismus ist bei einigen Arten durchaus erkennbar.

Zu diesen Arten könnten gehören:

Longitarsus plantagomaritimus (Chrysomelidae) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curculionidae) Polydrusus pulchellus (Curculionidae) Mecinus collaris (Curculionidae)

Die Vermutung nach "endemischen Ökotypen" der Salzwiesen unter den phytophagen Coleopteren liegt wegen der doppelten ökologischen Vorkommensweise nahe, konnte aber nicht weiter untersucht werden.

5.1.1.4. Eurytope Arten

Arten, die außer in Salzwiesenbereichen vorwiegend auch in den nicht salzbeeinflußten Arealen der Küstenregion und des Binnenlandes vorkommen, werden als "eurytope Arten" bezeichnet. Eurytope Arten besitzen eine besonders große ökologische Spannbreite und sind in vielen Biotopen indigen nachweisbar. Im Litoral der Nordseeküste sind dies die Arten:

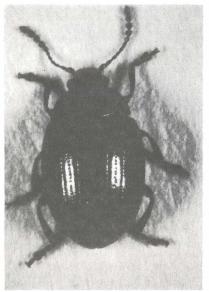
Chrysomelidae:

Gastroidea polygoni Longitarsus pratensis Crepidodera ferruginea Mantura chrysanthemi Chaetocnema concinna Curculionidae: Phyllobius vespertinus Sitona flavescens

Tanymecus palliatus Limnobaris pilistriata

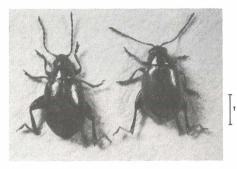
Abb. 13 bis 20

Imagines der halotopobionten Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten der Salzwiesen Nordwesteuropas



Imago von Phaedon concinnus

(Chrysomelidae)



Imago von Longitarsus plantagomaritimus (Chrysomelidae); dunkle und helle Form

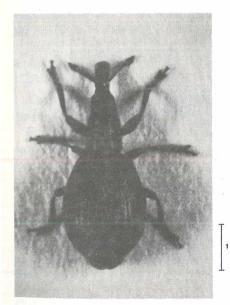


Abb. 15 Imago von Apion limonii (Curculionidae)

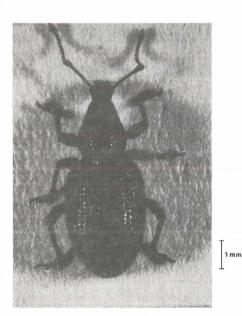


Abb. 16 Imago von Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curculionidae)

1 mm



Abb. 17 Imago von *Polydrusus pulchellus* (Curculionidae)



1 mm

Abb. 18 Imago von *Phytobius zumpti* (Curculionidae)



Abb. 19 Imago von Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curculionidae)



Abb. 20 Imago von *Mecinus collaris* (Curculionidae)

Sämtliche eurytope Arten sind auf das Festucetum beschränkt (hauptsächlich auf das obere Festucetum), also auf die Salzwiesenzone mit der geringsten Überflutungsfrequenz (siehe Kap. 8.1.2.). Ein großer Anteil dieser Arten gehört ebenfalls zur Gruppe der typischen Erstbesiedler der neueingedeichten Köge (siehe Kap. 5.3.1.), die wegen ihrer besonders großen ökologischen Spannbreite zu den weitverbreitetsten und häufigsten Arten Mitteleuropas zählen.

5.1.2. Einwandernde Arten in die Salzwiese

Insbesondere eurytope Arten unterliegen in ihren Populationen einer sehr starken Ausbreitungsintensität (Dispersionsdynamik). Als Dispersionsdynamik bezeichnen wir einen Ortswechsel der Gesamtheit oder einzelner Teile einer Population, die immer mit einer lokalen Änderung der Populationsdichte verknüpft ist (SCHWERTFEGER, 1978). In der örtlich dicht gestaffelten Abfolge dreier sehr unterschiedlicher Biotoptypen (Salzwiese - Seedeich - Koog) lassen sich solche Dispersionsdynamiken einzelner Arten besonders dann, wenn deren Biotopzugehörigkeit zweifelsfrei ermittelt worden ist, relativ sicher und mit hoher Signifikanz ermitteln.

Dazu ist es allerdings notwendig, daß gleichzeitig mehrere verschiedene Fangmethoden unabhängig voneinander angewandt werden, um die artspezifischen Verbreitungsmodi in ihrer Gesamtheit zu erfassen (siehe Kap. 4.1. und 4.3.).

Als nachweislich indigene Arten aus der eurytopen Artengruppe in der Salzwiese konnten 9 Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten (siehe Kap. 5.1.1.) ermittelt werden. Insgesamt wurden im Salzwiesenbereich mit Hilfe aller angewandten Erfassungsmethoden 83 Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten nachgewiesen; davon sind ca. 68,7% (= 57 Arten) eingewanderte Arten, die in der Salzwiesenregion keine bzw. keine dauerhafte Entwicklungsmöglichkeit besitzen.

Das Gesamtverhältnis der indigenen Arten zu den nicht indigenen Arten beträgt in der Salzwiese bei den phytophagen Coleopteren 1:2,2.

Für die ebenfalls phytophagen Blattläuse (Aphidina, Hemiptera) gelten im Salzwiesenbereich ähnliche Zahlenverhältnisse (indigene Arten zu nicht indigene Arten wie 1:2; nach REGGE, 1973).

Die entsprechenden Zahlenverhältnisse für andere im Salzwiesenbereich untersuchte Gruppen sind aus Tabelle 5 zu entnehmen.

Für Schmetterlinge (Lepidoptera) gibt STÜNING (mündl. Mitt.) ca. 25 indigene Arten von ca. 80 in den Salzwiesen nachgewiesenen Arten an (Zahlenverhältnis wie 1:2,2). Für die meisten phytophagen Agromyzidae und Chloropidae (Minier- und Halmfliegen) konnte v. TSCHIRNHAUS (mündl. Mitt.) von 159 nachgewiesenen Arten 34 als für die Salzwiese indigen ermitteln (Verhältnis wie 1:3,7). Bei den teilweise phytophagen, teilweise saprophagen Gallmücken (Diptera, Cecidomyiidae) ist das Verhältnis der indigenen zu den nicht indigenen Arten ca. 1:1 (nach MEYER, mündl. Mitt.). Die saprophagen Stelzenmücken (Diptera, Limoniidae) der Salzwiesen zeigen nach WRAGE (mündl. Mitt.) ein Zahlenverhältnis von 1:4,25 (indigene : nicht indigene Arten). Nach KÖNIG (1969) sind von den untersuchten Braconiden-Arten (Hymenoptera, Ichneumonoidea) 29 Arten indigen und ca. 120 Arten nicht indigene (Zahlenverhältnis 1:4,1). SOMMER (1979) wies 13 indigene und 55 nicht indigene Langbeinfliegen-Arten (Diptera, Dolichopodidae) nach (Zahlenverhältnis 1:4,2).

Nach der Aufstellung in Tabelle 5 zeigen die phytophagen Insekten im Verhältnis einen doppelt so hohen Anteil an indigenen Arten wie die räuberischen, parasitischen und saprophagen Formen, von denen ca. 4mal so viel biotopfremde Arten - also eingewanderte Arten - im Salzwiesenbereich auftreten.

Tabelle 5 Vergleich der Arten-Anzahl indigener und nicht-indigener Insekten der Salzwiesen Nordwesteuropas

Taxon	gesamte Artenzahl	indigene Arten	nicht-indigene Arten	Zahlenverhältnis indigen:nicht-indigen
Chrysomelidae u. Curculionidae (Coleoptera)	83	26	57	1:2,2
Aphidina (Homoptera)	93	31	62	1:2,0
Lepidoptera	ca. 80	ca. 25	ca. 55	1:2,2
Agromyzidae u. Chloropidae (Diptera, Cyclorrhapha)	ca. 159	ca. 34	ca. 125	1:3,7
Cecidomyiidae (Diptera, Nematocera)	89	45	44	1,02 : 1
Limoniidae (Diptera, Nematocera)	ca. 21	4	ca. 17	1:5,25
Braconidae (Hymenoptera, Ichneumonoidea)	ca. 149	29	ca. 120	1 : 4,14
Dolichopodidae (Diptera, Brachycera)	68	13	55	1:4,23

5.1.2.1. Potentiell indigene Arten

Einen Teil der häufigsten und besonders dispersionsaktiven Formen des Binnenlandes kann man als "potentiell indigen" bezeichnen. Es sind dies ohne Ausnahme eurytope und weitverbreitete Arten, die unter günstigen Voraussetzungen (längere Phasen geringerer Überflutungshäufigkeit und geringerer Salinität etc.) Chancen haben, sich vor allem im oberen Festucetum entwickeln zu können, zumal auch eine Anzahl von Süßwiesen-Wirtspflanzenarten in diese höheren Salzwiesen-Bereiche einwandern können. Langfristige Populationen werden von den "potentiell indigenen" Arten in der Salzwiese nicht aufgebaut. Die folgenden 7 Käferarten sind als potentiell indigen zu bezeichnen:

Oulema melanopus
Phyllotreta undulata
Longitarsus luridus
Ceutorhynchus assimilis
Ceutorhynchus quadridens
Ceutorhynchus rugulosus

- an Agropyron littorale, Agrostis stolonifera salina
- an Cochlearia danica und C. anglica
- an Plantago maritima
- an Cochlearia danica und C. anglica
- an Cochlearia danica und C. anglica
- an Aster tripolium

Von Ceutorhynchus rugulosus wurden wiederholt in Anzahl noch unausgefärbte Jungkäfer in Salzwiesen-Bereichen mit umfangreichen Aster-Beständen aufgefunden. Nach sehr ausgedehnten Laboruntersuchungen konnten jedoch nie Entwicklungsstadien dieser Käferart an Aster tripolium nachgewiesen werden.

Neosirocalus floralis

- an Cochlearia danica und C. anglica

Die Imagines dieser Art sind häufig auf Cochlearia im Salzwiesen-Bereich anzutreffen. Es konnte sogar eine Eiablage beobachtet werden, jedoch wurden in keinem Fall Larven- bzw. Puppenstadien in der Salzwiese nachgewiesen.

5.1.2.2. Nicht indigene (xenotope) Arten

Der größte Teil der vom Binnenland einwandernden Arten ist in Salzwiesen als absolut xenotop zu bewerten; es sind 32 Curculioniden- und 18 Chrysomeliden-Arten. Einige Arten entwickeln sich an Bäumen und Sträuchern des Binnenlandes, z.B. Salix-, Alnus-, Ulmus- und Betula-Arten, die im Kooggebiet in Hecken oder Baumreihen als Windschutz oder als Ziersträucher angepflanzt werden.

Die meisten Coleopteren-Arten leben an Ruderalpflanzen der Seedeiche und Köge, einige stammen von Kultur- und Zierpflanzen. Zur xenotopen Gruppe gehören folgende Arten:

Chrysomelidae:

Phaedon armoraciae
Prasocuris phellandrii
Phyllodecta laticollis
Galerucella nymphaeae var. sagittariae
Galerucella lineola
Galerucella calmariensis
Lochmaea crataegi
Agelastica alni
Phyllotreta nemorum

Phyllotreta flexuosa
Longitarsus succineus
Haltica? lythri
Lythraria salicariae
Chalcoides aurata
Chaetocnema hortensis
Psylliodes picina
Cassida flaveola
Cassida rubiginosa

Curculionidae:

Deporaus betulae
Apion curtirostre
Apion frumentarium
Apion cruentatum
Apion seniculus
Apion carduorum
Apion hookeri
Apion vorax

Apion ervi
Apion cerdo
Apion virens
Apion flavipes
Sitona lineatus
Sitona suturalis
Sitona hispidulus
Tanysphyrus lemnae

Tychius picirostris
Hypera nigrirostris
Litodactylus leucogaster
Phytobius quadrituberculatus
Rhinoncus perpendicularis
Rhinoncus gramineus
Rhinoncus bruchoides
Ceutorhynchus contractus

Ceutorhynchus erysimi Ceutorhynchus melanostictus Ceutorhynchus litura Neosirocalus pyrrhorhynchus Sirocalodes nigrinus Cidnorhinus quadrimaculatus Rhynchaenus jota Rhynchaenus fagi

5.1.3. Ausbreitungsaktivität der Salzwiesenkäfer

Viele der sich im Salzwiesenbereich indigen entwickelnden phytophagen Coleopteren zeigen trotz ihrer sehr unterschiedlichen ökologischen Zugehörigkeits-Typen einen Dispersionsmodus erstaunlicher Einheitlichkeit. Obwohl ca. 70% dieser Arten flugfähig sind, liegt doch eine nur sehr geringe Ausbreitungsaktivität vor.

a) Halotopobionte Arten:

flugfähig: Phaedon concinnus

Longitarsus plantagomaritimus

Apion limonii Phytobius zumpti

Ceuthorhynchidius thalhammeri

Mecinus collaris

nicht flugfähig: Otiorhynchus ligneus ssp. frisius

Polydrusus pulchellus

Obwohl ca. 75% der halotopobionten Arten flugfähig sind, traten in den Fallenfängen am Seedeich und im Koog nur 37 von insgesamt 4122 registrierten Imagines dieser Arten auf (siehe Tabelle 6); dies sind nur 0,9% der Individuen von halotopobionten Populationen, die ihren Lebensraum Salzwiese in Richtung Landinneres verlassen.

Eine mögliche Ausbreitung aufs offene Meer hinaus wurde nicht weiter untersucht, da diese Arten nach den Untersuchungen von HEYDEMANN (1967) — Farbschalenfänge auf Feuerschiffen — nicht nachgewiesen werden konnten.

Die meisten Arten zeigen Flugwanderung in bodennahen Horizonten (nach den Untersuchungen mit Windreusen); die sich seeseitig ausbreitenden phytophagen Käfer werden beim Niedergang aufs Wasser von der Flut ständig in die Salzwiese zurückverfrachtet.

b) Halotopophile Arten:

flugfähig: Chrysomela haemoptera nicht flugfähig:

Chaetocnema sahlbergi

Cassida vittata Phyllobius virideaeris Polydrusus atomarius Chrysomela staphyles Trachyphloeus bifoveolatus Philopedon plagiatus Notaris bimaculatus

Nur etwa 30% dieser Arten traten auch am Seedeich auf (siehe Tabelle 6), insgesamt 24 Individuen von 579 nachgewiesenen Imagines. Der recht hohe Anteil von *Notaris bimaculatus* erklärt sich aus der Verdriftung mit Spartina-Treibsel bei Hochwasser an den Deichfuß (siehe Kap. 5.2.2.). Bleibt diese Art in der Berechnung unberücksichtigt, so ergibt sich nur ein Anteil von 1,4% der halotopophilen Individuen, die aus der Salzwiese abwandern.

Tabelle 6 Dispersion der indigenen Coleopteren-Arten der Salzwiesen-Region (Chrys.: = Chrysomelidae; Curc.: = Curculionidae)

		Anzahl der nachgewiesenen Imagines					
	Coleopteren-Art	in (Salzv			am Seedeich	im Koog	
1.	halotopobionte Arten: Phaedon concinnus (Chrys.)	25 ਟੋ	40	ρ			
	Longitarsus plantagomaritimus (Chrys.)	520 ਟੋ	450	ç	2 ሪ 1 ዩ		
	Apion limonii (Curc.)	161 ਟੋ	180	φ			
	Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curc.)	173 ♂	162	φ	5 ਨੇ		
	Polydrusus pulchellus (Curc.)	876	917	φ			
	Phytobius zumpti (Curc.)	118 ♂	140	φ	6 ♂ 13 ♀	4 & 6 9	
	Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curc.)	40 ਟੈ	25	φ			
	Mecinus collaris (Curc.)	112 ♂	145	φ			
2.	halotopophile Arten: Chrysomela staphylea (Chrys.)	21 ♂	12	P			
	Chrysomela haemoptera (Chrys.)	39 ♂	41	<u></u>			
	Chaetocnema sahlbergi (Chrys.)	4 ਟੋ	4				
	Cassida vittata (Chrys.)	2 ♂	2	φ			
	Trachyphloeus bifoveolatus (Curc.)		32	φ		·	
	Phyllobius virideaeris (Curc.)	137 ♂	112	φ	3 o 4 Q		
	Polydrusus atomarius (Curc.)	8 ර	15	ç			
	Philopedon plagiatus (Curc.)	5 ਟੈ	12	Ŷ	1 ਰੈ		
	Notaris bimaculatus (Curc.)	58 ♂	49	φ	5 ♂ 11 ♀		
3.	eurytope Arten: Gastroidea polygoni (Chrys.)	6 ♂	5	P	2 o* 2 Q	3 ♂ 5 ♀	
	Longitarsus pratensis (Chrys.)	544 ਟੋ	423	ç	795 ♂ 593 ♀	5 & 2 9	
	Crepidodera ferruginea (Chrys.)	53 ♂	60	φ	324 ♂ 158 ♀	51 ♂ 51 ♀	
	Mantura chrysanthemi (Chrys.)		1	φ			
	Chaetocnema concinna (Chrys.)	15 ♂	35	φ	43 ♂ 79 ♀	14 ♂ 28 ♀	
	Phyllobius vespertinus (Curc.)	2133 ♂	1976	φ	79 ♂ 84 ♀	8 강 10 우	
	Sitona flavescens (Curc.)	15 ਟੋ	13	φ	110 ♂ 171 ♀	46 ♂ 50 ♀	
	Tanymecus palliatus (Curc.)	52 ♂	64	φ	19 ở 15 Q	13 ♂ 9 ♀	
	Limnobaris pilistriata (Curc.)	3 ♂	5	φ	1 ਤੋਂ	5 ở 11 ♀	

c) Eurytope Arten:

flugfähig: Gastroidea polygoni

Crepidodera ferruginea Chaetocnema concinna Mantura chrysanthemi Phyllobius vespertinus Sitona flavescens Limnobaris pilistriata nicht flugfähig: Longitarsus pratensis*)
Tanymecus palliatus

Grundsätzlich bedarf es für eine Dispersionserfassung eurytoper Art einer Markierungsmethode, da in den verglichenen Biotopen (oberes Festucetum - Seedeich - Koog) teilweise die gleichen oder äquivalente Nahrungspflanzen auftraten. Ein Nachweis dieser eurytopen Arten in einem der Biotope sagt von vornherein nichts über den Entwicklungsort aus. Abgesehen davon (Markierungsversuche wurden nicht durchgeführt), lassen sich Aussagen über die Dispersion auch auf andere Weise ermitteln. In den Jahren 1975 bis 1977 (jeweils von Mitte April bis Anfang Juni) wurden über eine Gesamtdauer von 25 Wochen täglich Standort- und Biotopbeobachtungen durchgeführt, so daß rein empirische Daten für Dispersionseigenschaften dieser Arten ermittelt werden konnten.

Prozentuale Angaben über die dispergierenden Populationsanteile lassen sich aus den oben erwähnten Gründen nicht machen; größenordnungsmäßig dürften jedoch hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie diese für die halotopobionten und halotopophilen Arten festgestellt wurden. Obwohl *Phyllobius vespertinus* durchaus flugfähig sind, zeigt dieser Käfer eine sehr geringe Abwanderungsaktivität aus der Salzwiese heraus. (Farbschalenfänge registrieren für diese Art keine Anflugaktivität, die wenigen mit dieser Methode erfaßten Individuen sind zufällig in die Fangschalen gelangt.)

5.1.4. Unterschiede Festland — Halligen/Inseln

Nicht allein die Unterschiede in der Bewirtschaftung (Beweidung, Grabenbau, Entwässerung etc.) von Festlands-Salzwiesen und Hallig-Salzwiesen, sondern auch ihre geologische Entwicklungsgeschichte ist wahrscheinlich von großer Bedeutung dafür, daß einige phytophage Coleopteren nur oder vornehmlich auf den Halligen und Inseln zu finden sind (siehe Abb. 21 und 22).

Im Bereich des Nordfriesischen Wattenmeeres bildeten sich während der Dünkirchener Transgression (DITTMER, 1952, 1953) aus einigen höhergelegenen Salzwiesen-Abschnitten die sogenannten Ur-Halligen und Ur-Marscheninseln, die im Verlaufe der letzten Jahrhunderte starken Veränderungen unterworfen waren. So sind die heutigen Halligen keine Restkörper ehemaligen Landes, sondern sekundäre Neubildungen auf verschiedenartigen Untergründen und mit unterschiedlicher Entwicklungsgeschichte (vgl. DITTMER, 1953). Es scheint jedoch sicher, daß es in diesen Bereichen immer einige höher gelegene Festucetum-Zonen gegeben haben muß, die sich zwar im Laufe der Zeit in ihrer Lokalität und Ausdehnung stark verändert haben dürften, aber niemals völlig verschwunden waren.

^{*)} Longitarsus pratensis ist so gut wie "flugunfähig". Eine Stichprobenuntersuchung an 100 Imagines aus dem Salzwiesenbereich zeigte, daß nur 4 Individuen eine solche Ausbildung der Hinterflügel besaßen, die auf eine Flugfähigkeit schließen lassen könnte. Eine Verbreitung dieser Art in Richtung Seedeich ist demnach unwahrscheinlich.



Abb. 21 Verbreitung von:

Limonium vulgare (Nahrungspflanze)
und

Apion limonii (Curculionidae) in Schleswig-Holstein (vergl. Abb. 1)



Abb. 22 Verbreitung von:

Plantago maritima (Nahrungspflanze) und

Mecinus collaris (Curculionidae) in Schleswig-Holstein (vergl. Abb. 1) Im Gegensatz zu den Festlands-Salzwiesen wurden nur in relativ geringem Umfang (hauptsächlich auf den größeren Marscheninseln wie Nordstrand und Pellworm) Eindeichungen vorgenommen. Die Hallig-Salzwiesen bildeten also immer schon ein Refugium der Halophyte *Limonium vulgare* (Strandflieder) *) und für den auf diese Pflanze spezialisierten Rüsselkäfer *Apion limonii*.

Das Fehlen des Rüsselkäfers Mecinus collaris in fast allen Salzwiesen der Festlandsküste (siehe Abb. 22) ist eindeutig auf eine Überbeweidung zurückzuführen (siehe Kap. 7.4.1.), die es verhindert, daß sich die Nahrungspflanze Plantago maritima in ihrer spezifischen Wuchsform voll entfalten kann, wie es derzeit auf den Hallig- und Insel-Salzwiesen noch die Regel ist. Die bis 1978 im Salzwiesenbereich der Meldorfer Bucht vorhandenen Forschungs-Reservate waren in ihrer Größe (etwa 1000 m² und kleiner) noch als Minimalareal unzureichend, um eine Population des Rüsselkäfers Mecinus collaris auf Dauer aufrechtzuerhalten.

5.1.5. Vergleiche mit Sandsalzwiesen

Als "Sandsalzwiesen" werden solche Vorlandstandorte bezeichnet, bei denen ein hoher Sandgehalt im Schlickboden angetroffen wird. Das Sandmaterial stammt aus dem Meer und ist teils durch Wellenbewegung, teils durch Windverdriftung dem Schlickboden ein- und überlagert worden.

Zwei dieser typischen Standorte, die Westküste der Halbinsel Eiderstedt (bei St. Peter-Ording) und die Salzwiese bei der Halbinsel Skallingen (nördl. Esbjerg, Dänemark), wurden in die Untersuchungen mit einbezogen. Dieser Typus ähnelt noch sehr den Schlicksalzwiesen, obwohl schon einige Halophyten des Salz-Sandstrandes hier vertreten sind. Flachwurzelnde Halophyten treten hier zugunsten der tiefwurzelnden (z.B. Plantago maritima, Limonium vulgare) zurück.

Da diese Gebiete nur zum Teil extensiv, manche auch gar nicht beweidet werden, konnten sich in diesen Festlandsbereichen teilweise großflächige Limonium vulgare-Bestände ausbilden. Diese Bestände zeigen jedoch im Vergleich zu denen auf den Halligen und Inseln einen völlig anderen Phänotypus. Durch die ständige und gleichmäßige Übersandung des unterirdisch liegenden und kontinuierlich nachwachsenden "Wurzelstockes" und das Fehlen natürlicher Abbruchkanten (z.B. an Entwässerungsgräben) ist in diesen Bereichen die Käferart Apion limonii nicht vertreten, da für dessen Entwicklungsvoraussetzung freiliegende "Wurzelstock"-Bereiche notwendig sind (siehe Abb. 23). So ist schon anhand der Wuchsform von Limonium vulgare eine Aussage über die Anwesenheit von Apion limonii in einer bestimmten Salzwiese zu machen. Aus Abb. 21 ist es ersichtlich, daß diese Gebiete im Verbreitungsareal des Käfers Apion limonii ausscheiden (nach eigenen Untersuchungen und nach Literaturangaben). Am ehesten wäre diese Rüsselkäferart in der Salzwiese bei Havneby (Insel Röm, Dänemark) zu erwarten gewesen, konnte aber dort noch nicht nachgewiesen werden.

^{*)} So sind nach den Untersuchungen von BANTELMANN (1939) in subfossilen Salzwiesen u.a. Pflanzenreste von Limonium vulgare aus der Zeit des Salztorfabbaues nachgewiesen worden.



Abb. 23 Graben-Abbruchkante auf einer Hallig-Salzwiese mit freiliegenden "Wurzelstock"-Bereichen der Halophyte *Limonium vulgare* (Merotop der Larven von *Apion limonii* - Curculionidae)

5.1.6. Geographische Unterschiede (Biogeographie)

Zum Verständnis der disjunkten Verbreitung einiger Halophyten und der an diesen lebenden phytophagen Coleopteren bedarf es der Einbeziehung geologischer und besiedlungs-geschichtlicher Faktoren im Hinblick auf die Entstehungs- und Entwicklungsgeschichte des Wattenmeeres und der Salzwiesen.*)

Es kann vermutet werden, daß die noch vor 200 - 300 Jahren um ein Mehrfaches großflächigeren Salzwiesenbestände, die zudem noch unter geringerem anthropogenen Einfluß standen, entscheidend dazu beigetragen haben, daß ein vielseitiges und stabiles Ökosystem entstanden ist. Vom Festland und von den Marscheninseln her wurden die langsam anwachsenden Salzwiesen später regelmäßig und immer umfangreicher eingedeicht, so daß sich nur auf den unbedeichten Halligen ein Salzwiesen-Klimax-Stadium mit größerer Artendiversität als bei den Festlands-Salzwiesen herausbilden konnte.

Die Halligen und Geestinseln bildeten seit dem Atlantikum (also seit etwa 8000 Jahren) ein Refugium für den Nahrungshalophyten *Limonium vulgare* und die Käferart *Apion limonii* (Atlantikum-Relikt). Zur Stützung dieser These wären umfangreiche pollenanalytische Untersuchungen notwendig, die im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden konnten.

^{*) (}vergl. DITTMER, 1952; JAHNKUHN, 1957; BANTELMANN, 1939)

5.1.7. Vergleiche mit Literaturangaben

In der zusammenfassenden Darstellung von LENGERKEN (1929) über die Salzkäfer der Nord- und Ostseeküste sind aus der Familie der Chrysomelidae zwei Arten und aus der Familie der Curculionidae sieben Arten als Küstenkäfer*) angegeben, die außer an Binnenlandsalzstellen fast ausschließlich im Meeresküstenbereich vorkommen. Für den nordwesteuropäischen Bereich sind dies die Arten:

Chrysomelidae:

Macroplea mutica L.*)
Psylliodes marcida Ill.*)

Curculionidae:

Otiorrhynchus atroapterus Deg.*)

Otiorrhynchus ligneus Oliv.

Sirocalus cakilis Hans.*)

Ceutorrhynchidius dawsoni Bris. Bagous argillaceus Gyll. Apion limonii Kby. Polydrosus chrysomela Oliv.

*) = nicht in Salzwiesen vertreten

Von den aufgeführten 9 Arten kommen 4 nicht in den Salzwiesen vor. Von LEN-GERKEN (1929) wurden folgende 5 Arten, die zur Salzwiesenfauna gehören, noch nicht erwähnt:

Chrysomelidae:

Phaedon concinnus Steph.

Longitarsus plantagomaritimus Dollm.

Curculionidae:

Phytobius zumpti Wagn. (erst 1939 beschrieben)

Ceuthorhynchidius thalhammeri Schltz.

Mecinus collaris Germ.

Ferner existieren eine Fülle von lokalen Faunenverzeichnissen der Küstentiere und spezielle Verzeichnisse der Nordsee-Inselfauna, die die jeweiligen Salzwiesen- bzw. Strandformen berücksichtigen (ALFKEN, 1891, 1924; BENICK, 1916; DALLATORRE, 1889; FÜGE, 1918; HABERMANN, 1960; KEMPERS, 1897; KEYS, 1918; LINDBERG, 1931; METZGER, 1867; SCHNEIDER, 1898; STOCK, 1914; TOPP, 1975; VERHOEFF, 1891).

Von der großen Anzahl kleinerer Beiträge und kurzer Mitteilungen über Faunistik, Biologie und Ökologie der Küstenkäfer beziehen sich speziell auf Chrysomeliden und Curculioniden: BENICK, 1928; KERSTENS, 1958; LOHSE, 1954, 1978; WEBER, 1933, 1942, 1955; ZUMPT, 1939. Die jüngste Zusammenfassung über die Coleopteren der Salzwiesen-, Seedeich- und Koog-Bereiche bietet die Arbeit von HEYDEMANN (1963). Dort sind 21 Chrysomeliden- und ca. 29 Curculioniden-Arten für das Nordseeküstenlitoral angegeben (mit insgesamt 1002 Individuen); dies sind ca. 36% der von mir nachgewiesenen Arten in diesem Bereich.

^{*)} Es werden hier "Küstenkäfer" und "marine Käfer" voneinander unterschieden. Als "marine Käfer" gelten diejenigen, die ihre gesamte Entwicklung im Sublitoral (ständig überfluteter Bereich) vollziehen (z.B. Macroplea mutica F., Chrysomelidae). Bei DOYEN (1976) werden 3 Chrysomeliden- und 2 Curculioniden- Arten (3 Macroplea- und je 1 Emphyastes- und Mesembriorrhinus-Arten) als "marine Käfer" angegeben.

12 Arten, die HEYDEMANN (1963) aufführt, konnten bei meinen Untersuchungen nicht ermittelt werden. Dies sind die folgenden Arten:

Chrysomelidae:

Lema lichenis L.

Phyllotreta vittula Redtb.

Phyllotreta vittata F.

Longitarsus tabidus F. Cassida nebulosa L.

Curculionidae:

Otiorhynchus ovatus L.

Strophosoma melanogrammum Forst.

Sitona griseus F.

Sitona crinitus Hbst.

Hypera rumicis L. Phytobius velaris Gyll.

Ceutorhynchus chalybaeus Germ.

5.2. Seedeich

Die Seedeiche zeigen im Vergleich zur Salzwiese eine ausgeprägte floristische und faunistische Artendiversität (HEYDEMANN, 1963). Durch eine weitgehende Ausschaltung des marinen Einflusses haben sich hier besonders Glycophyten des Lolio-Cynosuretums (Weißklee-Weidelgras-Assoziation) angesiedelt, die eine Nahrungsgrundlage für viele phytophage Käfer des Binnenlandes darstellen.

5.2.1. Indigene Arten

Der Seedeich-Biotop stellt für diejenigen phytophagen Käferarten, die an typische Glycophyten-Arten gebunden sind, die eigentliche Grenzzone zum marin-beeinflußten Bereich dar. Ortsgebundene Käferpopulationen können sich nur lokal und zeitlich begrenzt aufbauen, sie verschwinden dann wieder, wenn die entsprechenden Nahrungspflanzen ausfallen (z.B. Abstechen der Disteln, einsetzende Überbeweidung etc.).

Ein Teil der nachgewiesenen Arten muß als "pseudo-indigen" betrachtet werden, da durch notwendige Ausbesserungsarbeiten an der Grasnarbe der Seedeiche ständig Soden aus dem Koog-Gebiet am Seedeich verbaut werden. Mit diesen Grassoden werden Käferarten des Koog-Gebietes künstlich in den Seedeich-Biotop verfrachtet.

Aus diesen Gründen ist es schwer, ein vollständiges Bild von der Indigenität der phytophagen Käfer zu erhalten, zumal aus Gründen des Deichschutzes eine Bodensubstratentnahme und eine langzeitige Aufstellung von Photoelektoren nicht möglich sind. Aus Gründen des Küstenschutzes wird die Vegetation der Seedeiche durch Beweidung kurz und filzig gehalten. Daher haben nur diejenigen phytophagen Käferarten langfristig eine Entwicklungsmöglichkeit, die an unterirdischen oder bodennahen Pflanzenteilen leben und so den Auswirkungen des Verbisses der Weidetiere entzogen sind (siehe Kap. 7.4.1.).

Die nachfolgende Aufstellung der indigenen Käferarten ist daher nur unter einem gewissen Vorbehalt zu betrachten; die Anzahl der indigenen Arten ist in diesem Bereich außerordentlich variabel. Nachgewiesen wurden folgende 32 Arten (die mit "?" gekennzeichneten Arten sind vermutlich auf Dauer nicht indigen):

Chrysomelidae:

Oulema melanopus (?)
Longitarsus succineus
Longitarsus melanocephalus
Longitarsus pratensis

Longitarsus luridus Crepidodera ferruginea Chaetocnema concinna Chaetocnema hortensis

Curculionidae:

Apion seniculus
Apion onopordi
Apion carduorum
Apion ononis
Apion virens
Apion flavipes
Apion assimile

Phyllobius virideaeris (?)
Phyllobius vespertinus
Sitona flavescens
Sitona hispidulus
Tanymecus palliatus (?)

Tychius picirostris
Hypera nigrirostris
Hypera pedestris
Hypera postica
Rhinoncus perpendicularis
Rhinoncus bruchoides

Ceutorhynchus punctiger (?) Ceutorhynchus rugulosus (?) Neosirocalus floralis (?)

Neosirocalus floralis (?)
Ceuthorhynchidius troglodytes
Ceuthorhynchidius barnevillei
Cidnorhinus quadrimaculatus

5.2.2. Dispergierende Arten

Von den insgesamt in der Seedeich-Region nachgewiesenen Arten müssen 48 (=60%) als dispergierende Arten angesehen werden, die aus den unterschiedlichsten Habitaten des Binnenlandes oder aus der Salzwiese entstammen.

Diese dispergierenden, biotopfremden Arten sind:

Chrysomelidae:

Gastroidea polygoni
Phaedon armoraciae
Hydrothassa glabra
Phyllotreta undulata
Phyllotreta ochripes
Longitarsus plantagomaritimus
Longitarsus suturellus
Longitarsus atricillus
Haltica ? lythri

Chalcoides aurata
Epithrix pubescens
Mantura rustica
Psylliodes picina
Psylliodes chrysocephala
Cassida flaveola
Cassida rubiginosa
Cassida sanguinosa

Curculionidae:

Apion frumentarium
Apion pubescens
Apion vorax
Apion viciae
Apion ervi
Apion tenue
Otiorhynchus ligneus ssp. frisius
Phyllobius viridicollis
Phyllobius calcaratus

Phyllobius calcaratus Philopedon plagiatus Barynotus obscurus Sitona lineatus Sitona suturalis Tanysphyrus lemnae Notaris bimaculatus Notaris acridulus Hypera zoilus
Limnobaris pilistriata
Litodactylus leucogaster
Phytobius quadrituberculatus
Phytobius zumpti
Rhinoncus pericarpius
Rhinoncus castor
Amalus haemorrhous
Ceutorhynchus contractus
Ceutorhynchus quadridens
Ceutorhynchus cochleariae
Ceutorhynchus assimilis
Ceutorhynchus litura
Miarus campanulae

Der Anteil der dispergierenden Arten aus dem Koog-Bereich ist sehr hoch, dagegen jener aus dem angrenzenden Salzwiesenbereich gering (siehe Kap. 5.1.3. und Tabelle 6). 5 der 48 Käferarten (= 10,4%) entstammen der Salzwiese, die anderen 43 Arten (= ca. 90%) dem Koog-Bereich. Darin kommt die hohe ökologische Affinität der Deiche zum Koog zum Ausdruck.

Es besteht also im Binnenland ein hoher "Dispersions-Druck", der für die starke Ausbreitung typischer Koogarten in die Seedeich- und letztlich auch in die Salzwiesen-Bereiche verantwortlich ist.

5.2.3. Unterschiede Seedeich — Schlafdeich

Unter der Bezeichnung "Schlafdeich" wird ein ehemaliger Seedeich bezeichnet, der wegen einer vorgelagerten Neueindeichung dem direkten Einfluß des Meeres entzogen ist. Meistens bleiben solche Schlafdeiche aus Sicherheitsgründen (2. Deichlinie) bestehen, während noch weiter im Binnenland zurückliegende Deiche (3. oder 4. Deichlinie) zum Neubau der Seedeiche abgetragen werden.

Für räuberische Arthropoden (Carabiden, Araneen) gilt, daß durch die veränderten abiotischen Faktoren (geringere Salinität, andere Insolation, abgeschwächter Windfaktor etc.) prägnante Unterschiede in der Artenzusammensetzung und in der Individuenhäufigkeit auftreten (HEYDEMANN, 1963, 1967).

Durch Stichprobenuntersuchungen an der Chrysomeliden- und Curculioniden-

Durch Stichprobenuntersuchungen an der Chrysomeliden- und Curculioniden-Fauna der Schlafdeiche konnten keine markanten Unterschiede zur übrigen Koogfauna festgestellt werden. Eine detaillierte Analyse der Schlafdeich-Fauna in bezug auf die phytophagen Käfer wurde nicht durchgeführt.

5.3. Koog (Marsch dicht hinter dem Seedeich)

Die Untersuchungen der Koogfauna beschränkten sich auf einen ca. 0,5 km vom Seedeich entfernten Landbereich entlang der in der Salzwiese untersuchten Küstenabschnitte (siehe Kap. 2.3.). Dieser Abstand vom Seedeich ist willkürlich gewählt und bildet keine Trennungszone zu den weiter landeinwärts liegenden Koogbereichen, die sich in ihrer Faunenzusammensetzung kaum von Binnenlandbiotopen (Kulturbiotope, Ruderalgebiete, limnische Feuchtgebiete etc.) unterscheiden. Nach Stichprobenuntersuchungen ist in den seedeichfernen Bereichen, je nach Alter der Köge, mit einem Artenzuwachs von mindestens 40 - 70% zu rechnen. Folgende Arten werden als Beispiele genannt: Chrysomelidae: Lilioceris lilii Scop., Cryptocephalus fulvus Goeze, Cassida nobilis L.; Curculionidae: Apion rubens Walt., Otiorhynchus sulcatus Fabr., Sciaphilus asperatus Bonsd., Hydronomus alismatis Marsh., Magdalis memnonia Gyll.

5.3.1. Indigene Arten der neuen Köge (1 - 5 Jahre alt)

Innerhalb des Untersuchungszeitraumes wurden zwei große Eindeichungsprojekte durchgeführt: Eiderabdämmung

Eindeichung der Meldorfer Bucht

Diese Phase der Umwandlung von Salzwiesen im Tidebereich zu eingedeichten Salzund Süßwiesen konnte in die Untersuchung mit einbezogen werden.

Die Arten der neu eingedeichten Bereiche unterscheiden sich kaum von den indigenen Arten der Seedeiche und der obersten Salzwiesenzonen. Besonders dienjenigen

Arten, die eine gewisse Salztoleranz (als Prädisposition bzw. Präadaptation bezeichnet, siehe Kap. 8.1.) zeigen, und solche, die den eingewanderten Glycophyten nachfolgen, besiedeln die neu eingedeichten Areale schnell. Vornehmlich sind dies die Arten:

Chrysomelidae:

Gastroidea polygoni Longitarsus luridus Crepidodera ferruginea Chaetocnema concinna

Curculionidae:

Apion seniculus Apion onopordi Apion carduorum Phyllobius vespertinus Sitona flavescens Tychius picirostris Limnobaris pilistriata Ceutorhynchus rugulosus Neosirocalus floralis Cidnorhinus quadrimaculatus

Es ist nicht verwunderlich, daß gerade häufige und weitverbreitete Arten, bedingt durch ihre große ökologische Potenz, zu den Erstbesiedlern der neu eingedeichten Köge gehören, wo vormals Wattflächen existierten. Ehemalige Salzwiesen-Areale zeigen, sofern sie nicht sofort für landwirtschaftliche Nutzung verwendet werden, nach der Eindeichung 1-5 Jahre lang gleiche oder ähnliche Artenkonstellationen. Zunächst steigen sogar die Individuenzahlen der salzwiesenindigenen Arten kurzfristig stark an; in den folgenden Jahren brechen diese Populationen jedoch zusammen (nach vorläufigen Untersuchungen der nach dem Deichschluß der Meldorfer Bucht im Herbst 1978 ehemaligen Salzwiesen). HEYDEMANN (1962) konnte anhand seiner Untersuchungen über die Carabiden- und Staphyliniden-Fauna des neu eingedeichten Bereichs einen vergleichbaren, kurzfristig stark erhöhten Individuenanstieg nachweisen. Nach wenigen Jahren verschwinden in den kultivierten und drainierten Koogbereichen die vormals indigenen phytophagen Coleopteren der Salzwiesen (außer den eurytopen Arten, siehe Kap. 5.1.1.4.) und werden von den Binnenlandarten ersetzt. Restgebiete ehemaliger Salzwiesen, die in Teilbereichen der neuen Köge erhalten geblieben sind, zeigen auch noch 5 - 10 Jahre nach erfolgter Eindeichung einen salin-geprägten Phänotyp.

5.3.2. Indigene Arten der jungen und alten Köge (5 - 50 Jahre und älter)

Durch die niederschlagsbedingte Aussüßung des Erdbodens, durch Drainage, Wegebau und durch andere Kultivierungsmaßnahmen wird schon nach wenigen Jahren die Halophyten-Flora durch konkurrenzstärkere Glycophyten verdrängt. Für die nahrungsgebundene Fauna der Halophyten bedeutet dies einen völligen Zusammenbruch der Populationen. Sind vor den neuen Seedeichen noch in genügendem Umfang Salzwiesen-Ausweichgebiete vorhanden, so könnte ein lokales Aussterben der phytophagen Coleopteren-Arten weitgehend verhindert werden. In neuerer Zeit wird jedoch die Seedeichlinie auf vegetationsfreien Wattflächen weit vor den Salzwiesen errichtet. Somit besteht für die Halophyten und die daran lebenden phytophagen Coleopteren überhaupt keine Überlebenschance mehr. Die Populationen werden innerhalb weniger Jahre vollständig vernichtet. Dieses ökologische Vakuum wird sukzessiv durch Pflanzen- und Tierarten des Binnenlandes ersetzt.

Im seedeichnahen Koogbereich sind folgende indigene Arten nachgewiesen worden:

Chrysomelidae:

Oulema melanopus
Gastroidea polygoni
Phyllotreta undulata
Phyllotreta exclamationis
Longitarsus succineus
Longitarsus melanocephalus

Longitarsus pratensis Longitarsus suturellus Longitarsus atricillus Longitarsus luridus Haltica? lythri
Crepidodera ferruginea
Chalcoides aurata
Chalcoides fulvicornis
Chaetocnema concinna
Chaetocnema hortensis
Sphaeroderma testaceum
Psylliodes chrysocephala
inkl. var. anglica
Cassida rubiginosa

Curculionidae:

Apion violaceum
Apion frumentarium
Apion cruentatum
Apion seniculus
Apion pubescens
Apion onopordi
Apion carduorum
Apion hookeri
Apion vorax
Apion viciae

Apion cerdo Apion virens Apion flavipes Apion assimile Phyllobius viridicollis

Phyllobius vespertinus
Barynotus obscurus
Sitona lineatus
Sitona suturalis
Sitona puncticollis
Sitona flavescens
Sitona hispidulus
Tanymecus palliatus

Tanysphyrus lemnae Notaris acridulus Tychius picirostris Hypera zoilus Hypera nigrirostris Hypera arator Hypera pedestris Hypera postica

Cryptorhynchidius lapathi Limnobaris pilistriata Phytobius quadritubarcula

Phytobius quadrituberculatus Rhinoncus perpendicularis Rhinoncus pericarpius Rhinoncus bruchoides Rhinoncus castor

Ceutorhynchus contractus Ceutorhynchus erysimi Ceutorhynchus quadridens Ceutorhynchus assimilis Ceutorhynchus punctiger Ceutorhynchus rugulosus Ceutorhynchus litura Neosirocalus floralis

Ceuthorhynchidius troglodytes Cidnorhinus quadrimaculatus

Gymnaetron antirrhini Miarus campanulae

Von den halotopobionten Arten sind nur die beiden Rüsselkäferarten *Polydrusus pulchellus* und *Phytobius zumpti* in den Kögen dieser Altersstufe nachgewiesen worden (Restpopulationen, die im Aussterben begriffen sind).

5.3.3. Dispergierende Arten

Viele dieser Arten, die in neuen und jungen Kögen zu den dispergierenden Arten zählen, sind in den alten Kögen — auch in den seedeichnahen Bereichen — bereits indigen.

Die für den seedeichnahen Bereich nicht indigenen Arten sind:

Chrysomelidae:

Galerucella calmariensis Agelastica alni

Curculionidae:

Rhinomacer attelaboides Chlorophanus viridis Curculio villosus Ceutorhynchus querceti Rhynchaenus testaceus

Diese Arten wandern aus weit entfernten Binnenlandbereichen ein, wo sie sich vorwiegend an Bäumen und Sträuchern entwickeln.

5.4. Flachmoor

Vor 3000 bis 4000 Jahren (vor der Dünkirchener Transgression) waren große Teile der heutigen Watten- und Marschenbereiche mit Mooren (Niedermooren und Hochmooren) bedeckt. Durch den marinen Einfluß wurde das Feuchtgebiet "Moor" vom Feuchtgebiet "Salzwiese" abgelöst.

Aus diesem Grund war es naheliegend, einen Moor-Standort mit in die Untersuchungen einzubeziehen. Die Proben wurden im Idstedter Moor (nördlich von Schleswig; siehe Abb. 1) entnommen (siehe SOMMER, 1979).

Im nordwesteuropäischen Raum haben sich drei Moortypen ausgebildet (HEYDE-MANN, 1975), die in einer geologischen Zeitenabfolge zueinander stehen:

a) Nieder- bzw. Flachmoore:

Aus verlandenden Fluß- oder See-Niederungen bildeten sich Niedermoore. Das Spektrum der Pflanzenarten unterscheidet sich hier nur geringfügig von den Uferbegleitpflanzen der Wasserläufe und Seen, in allen Fällen sind es Pflanzenarten, die aus nährstoffreichen (eutrophen) und staunassen Standorten wachsen. Entscheidend ist, daß das Moor Kontakt zum Grundwasser hat, wodurch eine hohe Mineralien-Zufuhr bewirkt wird.

b) Zwischenmoore:

bilden in der Sukzessionsfolge den Übergang zu den Hochmooren (Zwischenmoore werden auch als Übergangsmoore bezeichnet). Hier treten neben typischen Niedermoorpflanzen auch vereinzelt solche der reinen Hochmoorbiotope auf.

c) Hochmoore:

bilden im feucht-atlantischen Klimabereich ein Klimaxstadium in der Moor-Entwicklung aus. Durch spezifische Pflanzenarten (Sphagnum-Arten = Torfmoose) in ihrer Wuchsform bedingt, hat der Moorkörper keinen Kontakt mehr zum Grundwasser. Solche Moore werden ausschließlich vom Regenwasser gespeist (ombrogene Moore); eine Mineralzufuhr erfolgt nur durch windverdrifteten Bodenstaub oder Pflanzenteile und durch einwandernde Tiere.

Tabelle 7 Artenliste der im Moor nachgewiesenen phytophagen Coleopteren im Vergleich zum Litoral der Nordseeküste

Coleopteren-Art	für den typisch	auch im Litoral	
		nicht typisch	
Chrysomelidae:			
Plateumaris sericeus	+		
Lema cyanella		+	
Oulema melanopus		+	+
Lochmaea suturalis	+		<u></u>
Phyllotreta nemorum	······································	+	+
Phyllotreta undulata		+	+
Longitarsus succineus		+	+
Longitarsus melanocephalus		+	+
Longitarsus nasturtii	+		·
Longitarsus luridus		+	+
Haltica? palustris	+		
Crepidodera transversa		+	
Chaetocnema concinna		+	+
Curculionidae:		+	+
Apion curtiroste Apion miniatum		+	Т
		+	+
Apion flavipes			т
Apion nigritarse		+	
Phyllobius pyri		. +	
Sitona flavescens		+	+
Notaris bimaculatus	+		+
Limnobaris t-album	+		··.
Limnobaris pilistriata	+		+
Phytobius quadrituberculatus		+	+
Rhinoncus perpendicularis		+	+
Rhinoncus castor		+	+
Amalorrhynchus melanarius	·	+	
Micrelus ericae	.+		
Ceutorhynchus quadridens		+	+
Ceutorhynchus assimilis		+	+
Neosirocalus floralis		+	+
Miarus campanulae		+	+
SUMMEN: 31	8	23	19

Standorttypische Pflanzenarten der feuchten Moorgebiete sind:

bestimmte Torfmoose (Sphagnum-Arten)

Glockenheide (Erica tetralix)

Wollgras (Eriophorum-Arten)

Simsen (Scirpus-Arten)

Typische Pflanzenarten der abgetrockneten Moore (Heidemoore) sind:

Besenheide (Calluna vulgaris)

Krähenbeere (Empetrum nigrum)

Tabelle 7 gibt die Käferarten an, die im Moor nachgewiesen wurden, davon sind 19 Arten auch im Litoral der Nordseeküste gefunden worden. Auffallend ist der hohe Anteil an "nicht-moortypischen" Arten (23 von insgesamt 31 Arten). Dies zeigt deutlich den degenerierten Charakter dieses ehemaligen Hochmoores, das durch Abtorfung zu einem "sekundären Flachmoor" auf einen früheren Entwicklungsstand zurückversetzt worden ist (USINGER, mündl. Mitt.).

6. Zoozönologie der Salzwiesenfauna

Für die phytophagen Coleopteren unterscheiden sich die zönologischen Größen der absoluten Mengencharakteristika (statische Dominanz, Biomasse) von denen der relativen Mengencharakteristika (Aktivitätsdominanz, Individuen-Mengendichte und Arten-Mengendichte) sehr — vor allem auch in Abhängigkeit von der jeweiligen quantitativen Erfassungsmethode. Der Vergleich der ökologischen Daten ist außer bei der Gegenüberstellung der verschiedenen erfaßten systematischen Taxa der Fauna besonders für den Vergleich von Lebensformtypen bedeutsam (vgl. BALOGH, 1958).

Die hier untersuchte Tiergruppe der Litoralzone gehört in ihrer Gesamtheit als Gruppe der "phytophagen Arten" den Konsumenten 1. Grades an. Daher können bei den quantitativen Angaben zur Zönologie beide Käferfamilien quasi als ein "ökologisches Taxon" betrachtet werden.

Für die relativen ökologischen Mengencharakteristika wurden von HEYDEMANN (1961) fünf Dominanzklassen aufgestellt:

eudominante Arten: über 30% der Individuenanzahl

dominante Arten: 10-30% der Individuenanzahl*) subdominante Arten: 5-10% der Individuenanzahl*)

rezedente Arten: 1-5% der Individuenanzahl*)

subrezedente Arten: unter 1% der Individuenanzahl

Die vorstehenden Dominanzklassen charakterisieren die allgemeinen quantitativen Ergebnisse aller Erfassungsmethoden, sie sind also methodisch unabhängig ermittelt. Die in Kap. 6.1. und 6.2. abgehandelten spezifischen quantitativen Dominanzwerte sind im Gegensatz dazu methodenabhängig, je nachdem, ob indigene oder einwandernde Arten erfaßt werden.

^{*)} Die angegebenen Prozentualzahlen gelten jeweils für auf- bzw. abgerundete Zahlen bis zwei Stellen hinter dem Komma; z.B.: 4,96% = subdominant; 4,94% = rezedent.

6.1. Statische Dominanz (Besiedlungsdichte — Individuendichte)

Die Individuendichte (und auch die Artendichte) einer Zoozönose als Maßzahl für die absoluten Mengencharakteristika ist immer auf eine Flächen-bzw. Volumengröße bezogen. Die Größe der zur Erreichung dieser Werte erfaßten Raumteile muß das entsprechende Minimalareal bzw. Minimalvolumen der betreffenden Art oder Gruppe übertreffen (BALOGH, l.c., S. 160).

Die Größe des Minimalareals der phytophagen Coleopteren hängt entscheiden ab

- a) von der Dichte der Nahrungspflanzen und von dem Vorkommen der entsprechenden Strukturteile (Merotope) an den Pflanzen,
- b) vom Umfang der anthropogenen Beeinflussung der jeweiligen Standorte.

Die statische Dominanz der indigenen Coleopteren-Fauna kann nur mit Hilfe der Photoelektormethode ermittelt werden (siehe Kap. 4.1.1.); die aktivitäts-bezogenen Dominanzwerte bilden mit dieser Methode ein falsches Resultat (siehe Kap. 6.2.).

Folgende Dominanz-Zuordnung ergibt sich für die indigenen Coleopteren-Arten im Salzwiesenbereich (bei einer Errechnung über alle ökologischen Zonen hinweg), unabhängig von der Verteilungsdichte der Nahrungspflanzen (vgl. Tabelle 26):

1) eudominant: 1 Art: Phyllobius vespertinus
2) dominant: 1 Art: Polydrusus pulchellus

3) subdominant: 2 Arten: Longitarsus plantagomaritimus

Longitarsus pratensis

4) rezedent: 8 Arten: Crepidodera ferruginea

Apion limonii

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius

Phyllobius virideaeris Tanymecus palliatus Notaris bimaculatus Phytobius zumpti Mecinus collaris

5) subrezedent: 14 Arten: Chrysomela staphylea

Chrysomela haemoptera Gastroidea polygoni Phaedon concinnus Mantura chrysanthemi Chaetocnema concinna Cheatocnema sahlbergi

Cassida vittata

Trachyphloeus bifoveolatus Polydrusus atomarius Philopedon plagiatus Sitona flavescens Limnobaris pilistriata

Ceuthorhychidius thalhammeri

Für die folgenden drei Curculioniden-Arten *Phyllobius vespertinus, Polydrusus pul*chellus und *Mecinus collaris* wurden die Ausschlüpfdichten mit Hilfe der Photoelektormethode bzw. die Besiedlungsdichten durch genormte Boden- und Vegetationsproben ermittelt (siehe Kap. 4.1.1. und 4.2.1.).

a) Phyllobius vespertinus

Die Ausschlüpfdichte (Mittelwerte) der Imagines dieser Art beträgt:

aa) Untersuchungsergebnisse der Jahre 1974 bis 1976 im Vorland des Osewoldter Kooges

- unteres Festucetum: unbeweidet : 80 Individuen/m²

beweidet : 20 Individuen/m²

- oberes Festucetum: unbeweidet : 175 Individuen/m²

beweidet : 90 Individuen/m²

bb) Vergleichs-Standort Vorland des Christianskooges - Meldorfer Bucht

- unteres Festucetum: unbeweidet : 16 Individuen/m²

beweidet : 4 Individuen/m²

- oberes Festucetum: unbeweidet : (nicht erfaßt)

beweidet : 49 Individuen /m²

Die Besiedlungsdichte des letzten Larven-bzw. des Puppenstadiums betrug ca. 150 Larven bzw. Puppen/m² (12 Bodensubstratproben von je 0,1 m² Fläche; 179 registrierte Stadien) — entspricht also ungefähr der imaginalen Ausschlüpfdichte. Zwischen Puppenstadien-Dichte und Ausschlüpfdichte der Imagines liegt eine Verlustrate von < 1%. WOHLENBERG (1948) fand bis zu 400 Larven/m²*) in Grassoden, die größtenteils aus dem Festucetum entnommen wurden. AXELS-SON et. al. (1973) gibt für einen Ruderalbiotop eine durchschnittliche Larval-bzw. Pupal-Besiedlungsdichte von etwa 500 Stadien/m² (eigentlich nur ca. 400 Stadien/m²)**) für die Art *Phyllobius pyri* an. Da zur Zeit der Untersuchungen von AXELSSON et al. (l.c.) die beiden Arten *Phyllobius vespertinus* und *P. pyri* taxonomisch noch nicht getrennt waren, liegt die Vermutung nahe, daß beide Arten im Untersuchungsgebiet vorkamen, zumal als Nahrungspflanzen sowohl Bäume als auch Pflanzen der Krautschicht zitiert werden. Möglicherweise ist bei diesen Untersuchungen ein "Summenergebnis" für die beiden Geschwisterarten dargeboten worden.

b) Polydrusus pulchellus

Für diese Arten wurden folgende Ausschlüpfdichten (Mittelwerte) ermittelt:

- oberes Puccinellietum : 1 Individuum/m²

- unteres Festucetum $\,$: unbeweidet $\,$: 51 Individuen/ m^2

beweidet : 333 Individuen/m²

- oberes Festucetum : unbeweidet : (keine Entnahme)

beweidet : 3 Individuen/m²

^{*)} Leider fehlen bei WOHLENBERG (l.c.) entsprechende Angaben über die Anzahl und die Flächengröße der entnommenen Proben, so kann ein durchschnittlicher Wert der Besiedlungsdichte nicht angegeben werden.

^{**)} Die 81 Proben (37 à 625 cm²; 30 à 95 cm²; 14 à ? cm²) umfassen eine Gesamtfläche von etwa 3 m² (genaue Angaben fehlen!). Leider fehlt auch die Gesamtzahl der registrierten Entwicklungsstadien, es wurde lediglich jeweils der Standardfehler der einzelnen Hochrechnungen angegeben, der im Durchschnitt 100 Stadien/m² ergab. Somit ergibt sich die oben angegebene Besiedlungsdichte von ca. 400 Stadien/m².

Die Besiedlungsdichten der letzten Larvalstadien im unteren Festucetum (beweidet) ergaben:

im Festuca-Armeria-Plantago-Bereich: 854 Individuen/m² im Festuca-Juncus gerardii-Bereich: 53 Individuen/m² (im Durchschnitt: 454 Individuen/m² - unteres Festucetum)

Dieser starke Unterschied in den Besiedlungsdichten in benachbarten, aber ökologisch differenzierten Kleinarealen des unteren Festucetums läßt auf bisher noch unbekannte Ansprüche gegenüber bestimmten ökologischen Faktoren in den Entwicklungsstadien schließen. Für die verschiedenen Salzwiesen-Ökozonen kann diesbezüglich nur ein Mittelwert herangezogen werden.

c) Mecinus collaris

Diese Rüsselkäferart entwickelt sich in oberirdischen Stengelgallen an der Halophyte *Plantago maritima* (siehe Kap. 9.2. g). Die Anzahl der Gallen an *P. maritima* lag im Durchschnitt bei 257 Gallen/m² (1974) und 21 Gallen/m² (1975) (Standort: Salzwiesen auf der Hallig Gröde).

Der Unterschied um den Faktor 12 von einem Jahr zum anderen ist hauptsächlich auf die sehr verschiedenartigen Witterungsabläufe dieser beiden Jahre zurückzuführen; 1974: feuchter, kühler Sommer, niederschlagsreich; 1975: trockener, warmer Sommer, niederschlagsarm.

Ausschlüpfdichte der Imagines (Mittelwerte): 1974: 145 Individuen/m²

1975: 13 Individuen/m²

Eine Zusammenstellung der Ausschlüpfdichten bzw. Besiedlungsdichten aller 26 indigenen Coleopteren-Arten der Salzwiesen-Zonen zeigt Tabelle 8. Die Abundanz dieser indigenen Arten in den einzelnen Zonen des Litorals ist in Abb. 24 zusammengestellt.*)

Aufgrund der von ELTON (1927, zitiert in BALOGH, 1958) dargestellten Gesetzmäßigkeit von Ökosystemen, daß sich Körpergröße und Besiedlungsdichte umgekehrt proportional verhalten (ELTONsche Zahlenpyramide) müßten die kleinen Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten der Salzwiesen (z.B. Longitarsus plantagomaritimus, Phytobius zumpti, Mecinus collaris) eine größere Besiedlungsdichte aufweisen als die großen Formen (z.B. Chrysomela haemoptera, Phyllobius vespertinus, Polydrusus pulchellus). Im allgemeinen trifft diese Gesetzmäßigkeit hier für die wenigsten Arten zu; bzw. das genaue Gegenteil tritt hier ein (siehe Tabelle 8).

6.2. Aktivitäts-Dominanz

Die Eigenaktivität einer Art (Aktivitätsdichte) wurde von HEYDEMANN (1956) als eine Dichte definiert, die von bewegungsaktiven (flug-, spring- und laufaktiven) Organismen durch Überschreiten oder Berühren einer definierten Raum- oder Flächeneinheit bzw. Überschreiten einer Linie bestimmter Größenordnung in einer bestimmten Zeiteinheit erreicht wird. Zur Ermittlung der Aktivitätsdominanz wurden Farbschalen- und Bodenfallenfänge in den Untersuchungsgebieten durchgeführt (siehe Kap. 4.1.).

^{*)} Erläuterung zu Abb. 24: Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden die Abundanzen aller 26 indigenen Coleopteren-Arten der Salzwiese in einer Graphik vereint. Dabei ließ es sich nicht vermeiden, daß bei einigen Arten die Abundanzcharakteristik 4fach verkleinert dargestellt werden mußte.

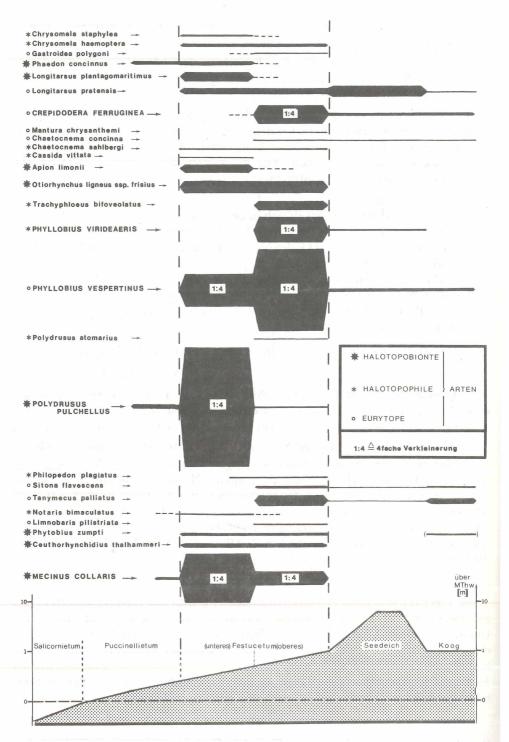


Abb. 24 Absolute Abundanz der indigenen, phytophagen Coleopteren der Salzwiesen-Region Nordwesteuropas (vergl. Tab. 8)

Tabelle 8 Besiedlungsdichten (Ausschlüpfdichten) der indigenen Coleopteren-Arten der Salzwiesen Nordwesteuropas (Mittelwerte). (Angaben in Imagines/m²)

Coleopteren-Art	Individuenzahl
Chrysomelidae:	
Chrysomela staphylea	< 1
Chrysomela haemoptera	2
Gastroidea polygoni	< 1
Phaedon concinnus	2
Longitarsus plantagomaritimus	7
Longitarsus pratensis	5
Crepidodera ferruginea	15
Mantura chrysanthemi	< 1
Chaetocnema concinna	< 1
Chaetocnema sahlbergi	< 1
Cassida vittata	< 1.
Curculionidae:	
Apion limonii	6
Otiorhynchus ligneus ssp. frisius	9
Trachyphloeus bifoveolatus	7
Phyllobius virideaeris	40
Phyllobius vespertinus	92
Polydrusus atomarius	< 1
Polydrusus pulchellus	192
Philopedon plagiatus	< 1
Sitona flavescens	< 1
Tanymecus palliatus	8
Notaris bimaculatus	< 1
Limnobaris pilistriata	< 1
Phytobius zumpti	2
Ceuthorhynchidius thalhammeri	3
Mecinus collaris	80

Fast alle indigenen Chrysomeliden und Curculioniden der Salzwiesen sind flugunfähig bzw. fluginaktiv (siehe Kap. 5.1.1. bis 5.1.3.). Aktivitätsdominanz-Angaben, die bei anderen Faunengruppen der Salzwiese über Farbschalenfänge ermittelt werden können, lassen sich hier aufgrund der zu niedrigen Flug-Aktivitätsdichte bzw. Spring-Aktivitätsdichte (Halticinae) der phytophagen Käfer nicht geben. Ebenso schwierig ist es, für die bodenoberflächen-aktiven Curculioniden-Arten mit hohen Besiedlungsdichten (z.B. *Phyllobius vespertinus*) eine Berechnung der Aktivitätsdominanzen aufgrund von Bodenfallen-Ergebnissen durchzuführen (siehe Bemerkungen in Kap. 4.3.)

Nur bei der Art *Polydrusus pulchellus* konnten im stark beweideten Areal (Vegetationshöhe ca. 2 cm) mit Hilfe der Bodenfallen-Methode brauchbare Ergebnisse zur Ermittlung der Aktivitätsdominanz erzielt werden.

Die Versuchsdauer betrug 32 Tage (gesamte phänologische Aktivitätsperiode der Imagines im Jahresablauf); verwendet wurden zwei Bodenfallen (von je 0,173 m Umfang); die registrierte Individuenzahl betrug 190 Imagines.

Daraus ergibt sich, daß die Aktivitätsdichte dieser Art mit ca. 4,3 Individuen pro Tag und Bodenfalle angegeben werden kann.

Angaben zur Aktivitätsdichte mit Hilfe von Farbschalenfängen konnten nur für die Art Longitarsus plantagomaritimus annähernd ermittelt werden. Die Versuchsdauer betrug 31 Tage; verwendet wurden drei Farbschalen von je 0,8 m Umfang; die registrierte Individuenzahl betrug 31 Imagines. Berechnet wurde eine Aktivitätsdichte von ca. 0,3 Individuen pro Tag und pro m². Die Ausschlüpfdichte für diese Art betrug im Gegensatz dazu durchschnittlich ca. 3,1 Individuen pro Tag und pro m², sie lag also um ca. 10 mal höher als die Aktivitätsdichte (im gleichen Zeitraum und am gleichen Standort, ermittelt durch Farbschalenfang: unteres Festucetum im Vorland des Christianskooges, Meldorfer Bucht).

Die Farbe der Fangschalen spielt für die Aktivitätsdichte dieser Art keine Rolle. Über die Farbattraktivität von Fangschalen für den Fang von Halticinen (Erdflohkäfern) bemerkt NOLTE (1955, S. 210): "Auch diese werden nicht von der Farbe angelockt, sondern springen zufällig hinein; die Schalenfänge gestatten aber Rückschlüsse auf die Aktivität und die diese beeinflussenden Faktoren." Bei den eigenen Untersuchungen wurde ermittelt, daß bei allen registrierten Halticinae-Arten des Litoralbereichs keine Farbanlockung durch die Fangschalen besteht.

6.3. Biomasse (Ausschlüpfdichten-Biomasse) und Bioproduktion

Die Biomasse gibt an, wieviel organische Substanz in Form lebender Organismen je Flächeneinheit vorhanden ist. In der Regel wird sie in Form des Trockengewichtes bestimmt (Trocknung bei 60° C bis zur Gewichtskonstanz).

Bei den indigenen phytophagen Coleopteren der Salzwiesen-Region sind Gewichtsunterschiede (Trockengewicht) von Art zu Art im Verhältnis von 1:25 zu beobachten. Dabei zeigen diejenigen Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten mit geringem Individualgewicht keine entsprechend höhere Besiedlungsdichte (siehe Kap. 6.1.) und somit auch keinen entsprechenden Ausgleich in der Biomasse.

Als Beispiel wird die Analyse der Biomasse (Mittelwert) eines Salzwiesenstandortes mit hoher Artendiversität gegeben (Zone: unteres Festucetum des Vorlands Christianskoog). Tabelle 9 gibt die durchschnittliche Besiedlungsdichte der indigenen Arten und das mittlere Trockengewicht der dort nachgewiesenen Arten an. Im Mittel

Tabelle 9 Durchschnittliche Besiedlungsdichte und mittleres Trockengewicht der indigenen Coleopteren-Arten eines Salzwiesen-Standortes mit hoher Artendiversität (unteres Festucetum der Salzwiese Christianskoog, Meldorfer Bucht) (Imaginaldichte/m²).

(Chrys: = Chrysomelidae; Curc.: = Curculionidae)

Coleopteren-Art	Individuen- anzahl	durchschnittliches Trockengewicht pro Individuum	Gesamtgewicht der Individuen
Chrysomela haemoptera (Chrys.)	2	12,61 mg	25,22 mg
Phaedon concinnus (Chrys.)	2	1,5 mg	3,0 mg
Longitarsus plantagomaritimus (Chrys.)	7	0,5 mg	4,5 mg
Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curc.)	9	3,35 mg	30,15 mg
Phyllobius vespertinus (Curc.)	10	3,32 mg	33,2 mg
Polydrusus pulchellus (Curc.)	192	1,77 mg	339,84 mg
Phytobius zumpti (Curc.)	2	0,81 mg	1,62 mg
Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curc.)	3	0,77 mg	2,31 mg
SUMMEN	227		439,84 mg

beträgt die Bioproduktion der phytophagen Coleopteren im unteren Festucetum etwa 4,4 kg/ha/Jahr bei einer durchschnittlichen Besiedlungsdichte von 227 Imagines/m².

Als Konsumenten 1. Grades verzehren die phytophagen Coleopteren in der Regel ein Vielfaches ihrer Körpermasse an Pflanzenbiomasse. Allein die gallenbildenden Arten, die durch spezifische Wuchsstoffabgaben die Produzenten (= Nahrungspflanzen) zu einer Steigerung der Pflanzenbiomasse veranlassen, bilden hier eine Ausnahme. Die Zunahme an "unverbrauchter" Pflanzenbiomasse durch die Gallenerzeugung von Mecinus collaris an Plantago maritima wurde untersucht.

Je 200 Blütenstiel-Abschnitte mit und ohne *Mecinus*-Gallen (je 5 cm lang) wurden nach der Trocknung bei 60°C (bis zur Gewichtskonstanz) ausgewertet*).

Im Durchschnitt wurden folgende Gewichtsunterschiede gemessen:

ein gallenloses Stielstück wiegt: 23,73 mg ein gallentragendes Stielstück wiegt: 54,84 mg

Es wird also etwa 31 mg Biomasse pro Galle als Mehrproduktion der Pflanzen erzeugt. Bei einem durchschnittlichen Besatz von ca. 80 Gallen/m² (siehe Kap. 6.1.) ergibt sich eine Steigerung der Primärproduktion von etwa 25 kg/ha/Jahr, obwohl dabei nur etwa 0,7 kg/ha/Jahr Mecinus-Biomasse entstand. Die Biomassen-Primärproduktion der Stengel ist demnach durch den Rüsselkäfer Mecinus collaris um ca. das 35fache gesteigert worden.

^{*)} In der verwendeten Abschnittslänge von 5 cm ist auf jeden Fall die gesamte Gallenlänge mit eingeschlossen, die maximal 3 cm beträgt (siehe Kap. 9.2. g). Die manchmal in den Gallenbereich hineinragenden Samenanlagen von *Plantago maritima* wurden vor der Trocknung entfernt.

Tabelle 10 Ermittelte Geschlechterverhältnisse der häufigeren indigenen Coleopteren-Arten der Salzwiesen-Region in Abhängigkeit von verschiedenen Erfassungsmethoden.

Käferart	Photoelek- torfänge (♂ ♂ : ♀ ♀)	Zuchten (♂♂:♀♀)	Handfänge (♂♂:♀♀)	Geschlechter- verhältnis im Durchschnitt (♂♂:♀♀)
Chrysomelidae:				
Chrysomela staphylea	16 : 6	2:2	1:3	1, 7 : 1
Chrysomela haemoptera	1 : 5	1:2	37 : 34	1:1
Phaedon concinnus	7:16	12:22	6:2	1:1,6
Longitarsus plantagomaritimus	137 : 137	207 : 194	20 : 21	1:1
Longitarsus pratensis	6:12	10 : 24	345 : 244	1,3 : 1
Crepidodera ferruginea	44 : 55	1:1	6:2	1:1,1
Curculionidae: Apion limonii	_	101 : 104	60 : 76	1:1,1
Otiorhynchus ligneus ssp. frisius	109:100	39 : 34	20:28	1:1
Phyllobius virideaeris	136 : 110	_	1:1	1,2:1
Phyllobius vespertinus	1551 : 1500	25 : 25	468 : 396	1,1:1
Polydrusus pulchellus	623 : 683	96 : 92	38 : 35	1:1,1
Tanymecus palliatus	20:13		32 : 51	1:1,2
Notaris bimaculatus	48 : 36		3:2	1,3 : 1
Phytobius zumpti	56 : 45	46 : 46	5:10	1,1:1
Ceuthorhynchidius thalhammeri	10 : 10	6:4	24 : 11	1,6 : 1
Mecinus collaris	10 : 9	52 : 73	49 : 60	1:1,3

6.4. Geschlechterverhältnis

Der wechselnde Anteil von o'd' und Q Q innerhalb der Gesamtpopulation wird als Geschlechteranteil oder Sexilität bezeichnet. Der von vielen Autoren gebrauchte Terminus "Sexualindex" bezeichnet den Anteil der Q Q in der gleich 1 gesetzten Gesamtpopulation und ist nicht als ein Zahlenverhältnis aufzufassen (SCHWERTFE-GER, 1978).

Alle indigenen Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten der Salzwiesen bilden bisexuelle Populationen aus, ausgenommen die Curculioniden-Art Trachyphloeus bifoveolatus (siehe Kap. 10.5.). Tabelle 10 zeigt eine Zusammenstellung der Geschlechterverhältnisse von 16 indigenen Arten der Salzwiesenregion. Generell kann man davon ausgehen, daß alle Arten ein Geschlechterverhältnis von 1:1 zeigen; allein die in einigen Fällen zu geringen registrierten Individuenzahlen können einen diversen Aufbau der entsprechenden Populationen vortäuschen.

7. Einfluß biotischer Faktoren auf die Populationen der Salzwiesen-Käfer

7.1. Nahrungspflanzen

7.1.1. Arteninventar der Salzwiesenpflanzen (Halophyten)

Pflanzensoziologisch gehören die Salzwiesen zu den artenärmeren Pflanzengesellschaften. In Nordwesteuropa kommen in den Schlick-Salzwiesen etwa 40 Arten vor (ca. 68% dikotyledone und ca. 32% monokotyledone Arten). Tabelle 11 zeigt diejenigen Halophyten, die in den untersuchten Standorten nachweisbar waren.

In dem Übergangsbereich "Sand-Salzwiesen" treten außer den typischen Arten der Schlick-Salzwiesen eine Reihe anderer Halophyten auf (siehe Tabelle 12), die ökologisch zum Teil dem Biotop des Salz-Sandstrands mit angehören.*)

Die Salzwiesen Nordwesteuropas gliedern sich in 3 Hauptzonen (Salicornietum [Quellerzone], Puccinellietum [Andelzone], Festucetum [Rotschwingelzone = Armerietum oder Juncetum gerardi]), die in ihrer spezifischen Ausprägung durch die Gezeiteneinwirkungen des Meeres entstanden sind (CHRISTIANSEN, 1927; TÜXEN et al., 1957; HEYDEMANN, 1967; WALTER, 1968).

Der wichtigste Faktor für das Auftreten einer gestaffelten Zonierung der Pflanzengesellschaften ist die Höhenlage zur Linie des Mittleren Tidehochwassers (MThw-Linie) (nach TÜXEN et al., 1957):

- 40 bis 0 cm unter MThw: Salicornietum
- 20 bis + 40 cm über MThw: Puccinellietum
- + 40 bis + 70 cm über MThw: unteres Festucetum
- + 70 bis + 100 cm über MThw: oberes Festucetum

Innerhalb der oberen Salzwiesen-Zonen treten jedoch Übergänge und Verschachtelungen auf, die auf Unregelmäßigkeiten im Höhenniveau des Erdbodens zurückzuführen sind. Oft sind die Zonengrenzen vom Puccinellietum und vom Festucetum, besonders in seedeichnahen Bereichen, stark gestört, da von dort Sodenmaterial zur Verbauung an Dämmen, Warften oder Deichen entnommen wird (siehe WOHLENBERG, 1948).

7.1.2. Halophyten als Nahrung für Primärkonsumenten

Etwa ein Drittel der in Tabelle 11 aufgeführten Halophyten-Arten dienen den phytophagen Coleopteren als Nahrungspflanzen. Für die monophagen Arten sind 8 Halophyten (= 20%) der Salzwiesenpflanzen als Nahrungsgrundlage notwendig.

Tabelle 13 zeigt die Nahrungshalophyten und die sich daran entwickelnden phytophagen Coleopteren. Eine besonders starke Bindung vieler mono- und oligophager Arten an die Halophyte *Plantago maritima* wird hier sehr deutlich (siehe Kap. 7.1.4.), während bei den polyphagen Arten (*Phyllobius vespertinus* und *Polydrusus pulchellus*) eine Nahrungsbeziehung zu den Gramineen der Salzwiesen (*Festuca, Agrostis, Agropyron, Puccinellia*) besteht.

^{*)} Die Fauna des Salz-Sandstrandes blieb in dieser Bearbeitung unberücksichtigt!

Tabelle 11 Halophyten der Schlick-Salzwiesen Nordwesteuropas (Systematik nach: ROTHMALER et al., 1972; SCHMEIL-FITSCHEN, 1968).

Dikotyledone Arten:

- 1. Armeria maritima (Mill.) Wild.
- 2. Artemisia maritima L.
- 3. Aster tripolium L.
- 4. Atriplex hastata L.
- 5. Atriplex laciniata L.
- 6. Atriplex littoralis L.
- 7. Atriplex patula L.
- 8. Cochlearia anglica L.
- 9. Cochlearia danica L.
- 10. Cochlearia officinalis L.
- 11. Coronopus squamatus (Forsk.) Aschers.
- 12. Cotula coronopifolia L.
- 13. Glaux maritima L.
- 14. Halimione portulacoides (L.) Allen
- 15. Halimione pedunculata (L.) Allen
- 16. Leontodon autumnalis L. litoralis
- 17. Limonium vulgare Mill.
- 18. Odontitis rubra (Baumg.) Opiz litoralis
- 19. Plantago coronopus L.
- 20. Plantago maritima L.
- 21. Sagina maritima G. Don
- 22. Salicornia europaea agg.
- 23. Samolus valerandi L.
- 24. Spergularia marginata (DC.) Kittel
- 25. Spergularia salina J. et C. Presl
- 26. Suaeda maritima (L.) Dum.

Monokotyledone Arten:

- 1. Agropyron littorale Dum.
- 2. Agrostis stolonifera L. salina
- 3. Festuca rubra L. litoralis
- 4. Juncus ranarius Perr. et Song.
- 5. Juncus gerardii Loisel.
- 6. Juncus maritimus Lamk.
- 7. Puccinellia distans (Jacq.) Parl.
- 8. Puccinellia maritima (Huds.) Parl.
- 9. Puccinellia retroflexa (Curt.) Holmb.
- 10. Scirpus maritimus L.
- 11. Scirpus tabernaemontani C.C. Gmel.
- 12. Spartina anglica C.E. Hubbard
- 13. Triglochin maritimum L.

Tabelle 12 Halophyten der Sand-Salzwiesen Nordwesteuropas (Systematik nach: ROTHMALER et al., 1972; SCHMEIL-FITSCHEN, 1968).

- 1. Blysmus rufus (Huds.) Link
- 2. Cakile maritima Scop.
- 3. Centaurium pulchellum (Sw.) Druce
- 4. Centaurium littorale (Turn.) Gilm.
- 5. Chenopodium rubrum L.
- 6. Honkenya peploides (L.) Ehrh.
- 7. Matricaria maritimum agg.
- 8. Ophioglossum vulgatum L.
- 9. Salsola kali L.
- 10. Trifolium fragiferum L.

Tabelle 13 Nahrungspflanzen (Halophyten) der Salzwiesen Nordwesteuropas und die sich daran entwickelnden phytophagen Coleopteren

Pflanzenart	Coleopteren-Art	Chrys. = Chrysomelidae Curc. = Curculionidae
Agropyron littorale	Phyllobius vespertinu	s (Curc.)
Agrostis stolonifera salina	Phyllobius vespertinu	s (Curc.)
Armeria maritima	Polydrusus pulchellus	(Curc.)
Cochlearia anglica und C. danica	Phaedon concinnus (Chrys.)
Festuca rubra litoralis	Phyllobius vespertinu Polydrusus pulchellus	
Glaux maritima	Phytobius zumpti (Cı	ırc.)
Juncus gerardii	? Chaetocnema sahlb	ergi (Chrys.)
Limonium vulgare	Apion limonii (Curc.))
Plantago coronopus	Chrysomela haemopt Otiorhynchus ligneus Polydrusus pulchellus Ceuthorhynchidius th	ssp. frisius (Curc.) s (Curc.)
Plantago maritima	Chrysomela staphylea Chrysomela haemopt Longitarsus plantago Longitarsus pratensis Otiorhynchus ligneus Polydrusus pulchellus Philopedon plagiatus Ceuthorhynchidius th Mecinus collaris (Cur	era (Chrys.) maritimus (Chrys.) (Chrys.) ssp. frisius (Curc.) (Curc.) (Curc.) alhammeri (Curc.)
Puccinellia maritima	Phyllobius vespertinu	s (Curc.)
Spartina anglica	Notaris bimaculatus ((Curc.)
Spergularia salina	Cassida vittata (Chry	s.)
		

Außer den in Tabelle 11 genannten Halophyten treten — besonders im oberen Festucetum — noch einige salztolerante Glycophyten in der Salzwiese auf, an denen ebenfalls phytophage Coleoptera auftreten.*)

Die häufigsten einwandernden Glycophyten-Arten sind:

Cerastium caespitosum — Gemeines Hornkraut Potentilla anserina — Gänsefingerkraut

Trifolium repens — Weißklee Cirsium arvense — Ackerdistel

Taraxacum officinale — Gemeiner Löwenzahn

An diesen Glycophyten konnten nachgewiesen werden:

Crepidodera ferruginea (Chrys.), Sitona flavescens (Curc.), Trachyphloeus bifoveolatus (Curc.), Tanymecus palliatus (Curc.), Phyllobius virideaeris (Curc.).

7.1.3. Nahrungsbeziehungen Tier — Pflanze

In jedem Ökosystem dienen die Pflanzen als Produzenten des gesamten Energie-Bedarfs nachfolgender Trophiestufen (siehe BALOGH, 1958). Je artenreicher diese Produzentenbasis ist, desto komplizierter und damit *stabiler* ist ein Ökosystem, da auch die weiteren Trophie-Stufen (Konsumenten) entsprechenden Artenreichtum aufweisen. Einfache Ökosysteme mit artenarmen, aber dafür individuenreichen Produzenten haben dementsprechend wenige Trophie-Stufen mit einer relativ artenarmen, aber individuenreichen Anzahl von Konsumenten. Die Coleopteren-Familien Chrysomelidae und Curculionidae sind weltweit Konsumenten 1. Grades**), d.h. sie ernähren sich ausschließlich von Pflanzen.

Nun spiegelt die erdgeschichtliche Entwicklung der Pflanzenwelt (Produzenten), Algen - Moose - Farne - Nacktsamer - Bedecktsamer (Dikotyledonen - Monocotyledonen), keineswegs eine vergleichbare Entwicklungsparallelität der phytophagen Coleopteren (Konsumenten 1. Grades) wider, da letztere ihre Hauptentwicklung seit der Karbonzeit (vor ca. 80 - 130 Millionen Jahren) zusammen mit den Angiospermen begonnen haben. Der größte Artenreichtum der phytophagen Coleopteren findet sich demnach an den Angiospermen als Wirtspflanzen, ein wesentlich geringerer Anteil ist sekundär auf Gymnospermen, teilweise sogar auf Farne, Moose und Algen übergegangen.

Diese sekundär auf Gymnospermen übergegangenen Formen zeigen sehr oft einen hohen Spezialisierungsgrad (Monophagie, zum Teil Oligophagie), während bei denjenigen Arten, die ausschließlich Angiospermen als Nahrung aufnehmen, eine Polyphagie weit verbereitet ist (besonders bei solchen Arten, die auf einer niedrigen Evolutionsstufe stehen).

Hoch spezialisierte phytophage Coleopteren-Arten sind an ein eng begrenztes Nahrungspflanzenangebot gebunden (HERING, 1926). Im Salzwiesenbereich tritt eine

^{*)} Eurytope Arten; siehe Kap. 5.1.1.4. und 5.1.3. c

^{**)} Von einigen Spezialentwicklungen abgesehen. Besonders in der artenreichsten Familie aller lebenden Organismen, der Familie Curculionidae (Rüsselkäfer), gibt es sekundäre Erscheinungen der Nekrophagie (in der australischen Region) und Oophagie (in der neotropischen Region) (erstes Vorstadium einer Zoophagie?) (siehe ZWÖLFER, 1969).

besonders starke Spezialisation auf: 68% aller indigenen Arten sind monophag; von den halotopobionten Arten (siehe Kap. 5.1.1.1.) sind sogar ca. 88% monophag.

Mit der Höhe der Spezialisation wächst auch die Gefährdung des Fortbestandes einer Art; wird das Ökosystem "Salzwiese" vernichtet, so sterben diese Käferarten aus, da sie sich nicht wieder auf niedrigere Spezialisationsstufen "zurückentwickeln" können.

a) Nahrungsbeziehungen Larve — Pflanze

Während bei den Chrysomeliden die meisten Formen "ektophag" sind, d.h. die Larven leben außen an den Pflanzenstrukturteilen, sind bei den Curculioniden die meisten Arten "endophag" (leben also innerhalb der Pflanzenteile) oder "sekundär endophag" im Bodensubstrat an unterirdischen Pflanzenteilen (Wurzeln, Rhizomen, Speicherorganen etc.).

Zu diesen beiden Extrema gibt es eine seltener vorkommende Übergangsstufe, die ich als "Semi-Endophagie" bezeichne.

Semi-endophag sind solche Arten, die eine funktionelle, aber keine morphologische Endophagie zeigen, wie z.B. die Larve von Ceuthorhynchidius thalhammeri an Plantago maritima (siehe Kap. 9.2.f.).

Im allgemeinen sind endophage Arten den wechselnden abiotischen Faktoren (Temperatur, Feuchte, Wind, Regen, mechanische Einwirkungen) und auch einem Teil der biotischen Faktoren (Parasiten, Räuber) nicht so stark ausgesetzt wie die ektophagen Arten, wobei die "sekundär endophagen" den Schutz des Bodensubstrates ausnutzen.

b) Nahrungsbeziehungen Imago - Pflanze

Diejenigen Nahrungspflanzen, die der Larve zur Entwicklung dienen, sind bei den phytophagen Coleopteren auch in den allermeisten Fällen die Wirtspflanzen der Imagines.

Für die monophagen Arten trifft dies ohne Einschränkung zu; für oligo- und polyphage Arten können jedoch sehr komplexe Nahrungswahlbeziehungen auftreten, besonders dann, wenn diese Arten eine sehr große geographische Verbreitung aufweisen. Bei einer Vielzahl solcher Arten ist die Nahrungswahl in geographischen Teilgebieten jedoch eng begrenzt, so daß oligophage Arten in Teilen des Verbreitungsgebietes eine Monophagie und polyphage Arten in Teilen des Verbreitungsgebietes eine Oligophagie zeigen.*) (Einteilung der Phagie-Klassen nach HERING, 1950, 1951, 1954).

Zum Beispiel zeigen:

Chrysomela staphylea

- im Litoralbereich Monophagie 1. Grades (an *Plantago maritima*)
- in der Westpaläarktis Polyphagie (an Labiaten und Ranunculaceen)

Phyllobius vespertinus

- im Litoralbereich Oligophagie 1. Grades (an Gramineen)
- in der Westpaläarktis Polyphagie 2. Grades

^{*)} Nach der Wirtspflanzenwahlregel von HOPKINS (siehe TISCHLER, 1975) gilt: polyphage Arten leben mit Vorliebe auf denjenigen Wirtspflanzen, auf denen sie aufgewachsen sind. Diese Regel gilt entsprechend auch für oligophage und zum Teil für monophage Arten.

Mecinus collaris

- im Litoralbereich Monophagie 1. Grades (an *Plantago maritima*)
- in weiten Teilen der Westpaläarktis Monophagie 2. Grades (an *Plantago*-Arten)

Bei der Klassifizierung von HERING (l.c.) ist selbstverständlich zu berücksichtigen, daß es durch die fortschreitende Entwicklung der Pflanzensystematik zu geringfügigen Umstellungen in dieser Klassifikation kommen kann: ehemals unter "Monophagie 1. Grades" eingestufte Käferarten müssen dann unter "Monophagie 2. oder 3. Grades" bzw. unter "Oligophagie 1. Grades" klassifiziert werden.

Die Nahrungspflanze dient den phytophagen Coleopteren nicht nur zur Aufrechterhaltung der Stoffwechselfunktionen, sondern ist meist auch die ernährungsmäßige Voraussetzung zur Gonadenreifung. Bei einer zwangsweisen Ernährung mit "fremden" Nahrungssubstraten wird zwar oft der Stoffwechsel aufrechterhalten, die Tiere bleiben also am Leben, sind aber zumeist steril.

Eine extrem breitgefächerte Nahrungswahl wie Metaphagie (TISCHLER, 1975) oder Pantophagie (HERING, 1950) tritt bei den Chrysomeliden und Curculioniden nicht auf.

7.1.4. Beziehungen von Käfern zu Pflanzenstrukturteilen (Mereotopen)

7.1.4.1. Allgemeine Beziehungen von phytophagen Coleopteren zu Merotopen

Die Larven der Chrysomeliden leben vorwiegend außen an den Pflanzenteilen (ektophag). Befallen werden die Blätter, Knospen, Blüten, Stengelbereiche und manchmal die Früchte verschiedener Samenpflanzen. Einige Arten sind im Larvenstadium endophag (Sagrinae-, viele Halticinae- und Hispinae-Arten); andere leben an oder in unterirdischen Pflanzenteilen (Arten der Unterfamilie Orsodacninae, Eumolpinae und Galerucinae) oder sogar unter Wasser (Donaciinae-Arten) (SPEYER, 1952).*)

Die einzelnen Pflanzenteile werden sehr oft in einer artcharakteristischen Weise befallen, so daß man anhand der Fraßspuren oft die Gattung bzw. die Art des Käfers erkennen kann. Im Gegensatz zu den Chrysomeliden, die vorwiegend "weiche" Strukturteile (Merotope) der Wirtspflanzen bevorzugen, zeigen die Curculioniden ein umfangreicheres, aber auch spezialisierteres Merotop-Spektrum, vielfach werden von einzelnen Strukturteilen nur ganz bestimmte Einzelbereiche angenommen (z.B. von den Blättern nur die Blattbasis, vom Stengelbereich nur das Stengelmark, von der Rinde nur bestimmte Rinden- und Holzteile, Blätter nur in der Vertrocknungsphase etc.). Das gesamte Wirtspflanzenspektrum ist bei den Curculioniden auch — taxonomisch gesehen — wesentlich größer; außer Samenpflanzen werden auch Farne und Algen angenommen.

Für beide Familien gilt allgemein, daß die Imagines zum Ernährungs- und Reifefraß mehr Merotop-Typen einer Nahrungspflanze annehmen als die Larvalstadien. Bei vielen Arten tritt ein ausgeprägter Merotopwechsel zwischen Larve und Imago auf, während ein Wirtspflanzenwechsel nur sehr selten beobachtet wurde.

^{*)} Abgesehen vom Spezialverhalten einzelner Arten (z.B. sind Clytra-Arten typische "Ameisengäste").

7.1.4.2. Spezielle Merotop-Beziehungen der Salzwiesen-Käfer

— Larvenstadien

Die Larven der indigenen Salzwiesen-Käfer sind an folgende Merotope gebunden: Wurzelbereiche (9 Arten = 35% der indigenen Arten):

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius

Trachyphloeus bifoveolatus

Phyllobius virideaeris

Phyllobius vespertinus

Polydrusus atomarius

Polydrusus pulchellus

Philopedon plagiatus

Sitona flavescens

Tanymecus palliatus

Sproßbereiche (3 Arten = 11% der indigenen Arten):

Apion limonii

Notaris bimaculatus

Mecinus collaris

Blattbereiche (9 Arten = 35% der indigenen Arten):

Chrysomela staphylea

Chrysomela haemoptera

Gastroidea polygoni

Phaedon concinnus

Longitarsus plantagomaritimus

Longitarsus pratensis

Mantura chrysanthemi

Cassida vittata

Phytobius zumpti

Sproß-Blattbasis-Übergangsbereiche (5 Arten = 19% der indigenen Arten):

Crepidodera ferruginea

Chaetocnema concinna

Chaetocnema sahlbergi

Limnobaris pilistriata

Ceuthorhynchidius thalhammeri

Daraus ergibt sich, daß 46% aller Arten im Larvenstadium an die Wurzel- und Stengelbereiche und 54% der Arten an die Blatt- und Sproß-Blattbasis-Übergangsbereiche gebunden sind.*)

^{*)} Bei einem Nahrungsmangel können einzelne Arten zu benachbarten Merotopen auf derselben Wirtspflanze abwandern!

- Imaginalstadien

Die Imagines der indigenen Salzwiesen-Arten treten an folgenden Merotopen auf: Blattbereiche (25 Arten = 96% aller indigenen Arten):

Chrysomela staphylea

Chrysomela haemoptera

Gastroidea polygoni

Phaedon concinnus

Longitarsus plantagomaritimus

Longitarsus pratensis

Crepidodera ferruginea

Mantura chrysanthemi

Chaetocnema concinna

Chaetocnema sahlbergi

Cassida vittata

Apion limonii

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius

Trachyphloeus bifoveolatus

Phyllobius virideaeris

Phyllobius vespertinus

Polydrusus atomarius

Polydrusus pulchellus

Philopedon plagiatus

Sitona flavescens

Tanymecus palliatus

Limnobaris pilistriata

Phytobius zumpti

Ceuthorhynchidius thalhammeri

Mecinus collaris

Blütenknospenbereiche (2 Arten = 8% aller indigenen Arten):

Phaedon concinnus

Mecinus collaris

Stengelbereiche (4 Arten = 15% aller indigenen Arten):

Phaedon concinnus

Notaris bimaculatus

Phytobius zumpti

Mecinus collaris

(Der Prozentsatz von über 100% erklärt sich daraus, daß einige Arten mehrere Merotope gleichzeitig annehmen!)

Auffällig ist, daß 96% aller Arten im Imaginalstadium im Blatt-Merotop leben, einem Merotop, der unter den jetzigen anthropogenen Einflüssen (siehe Kap. 7.4.) eher als der Blütenhorizont in der Salzwiese vorhanden ist. Charakteristisch für die Salzwiesen des Festlandes ist das Fehlen des Blütenhorizonts und damit zusammenhängend der Ausfall der Samen- und Früchtenmerotope.

Die ungestörten Forschungsreservate, die von der Abteilung "Angewandte Ökologie/Küstenforschung" zur Ausschaltung des Vertritts und des Verbiß' durch die Weidetiere eingerichtet wurden, sind zu kleinflächig, um eine Rückwanderung von oberirdisch lebenden Blüten- und Samenbewohnern zu bewirken. Als einzige Blüten werden die Blütenbereiche von Armeria maritima der Salzwiesen von den Weidetieren verschont. Obwohl dadurch ein relativ großflächig blühender Salzwiesen-Bereich für die sich in diesem Blüten-Merotop entwickelnde Curculioniden-Art Sibinia sodalis Germ. vorhanden ist, konnte diese Art trotz intensiver Nachforschung nicht nachgewiesen werden. HANSEN (1965) erwähnt diese Art als "recht selten" u.a. auch aus einigen Litoralzonen Dänemarks, ebenfalls an Armeria maritima, und LOHSE (1956) wies diese Art in Niedersachsen (Kreis Lüchow-Dannenberg) an Armeria maritima ssp. elongata nach. Ein Vorkommen in den ausgedehnten Armeria-Beständen der Salzwiesen wäre zu erwarten gewesen.

7.1.4.3. Intraspezifische Anpassung

Die am meisten von den phytophagen Coleopteren bevorzugte Halophyten-Art ist *Plantago maritima*; allein 8 Arten (ca. 31%) leben vorwiegend bzw. ausschließlich an dieser Pflanze:

Chrysolema staphylea
Chrysomela haemoptera
Longitarsus plantagomaritimus
Longitarsus pratensis
Otiorhynchus ligneus ssp. frisius
Philopedon plagiatus
Ceuthorhynchidius thalhammeri
Mecinus collaris

Einige dieser Arten sind auch an Plantago coronopus zu finden (Chrysomela haemoptera, Otiorhynchus ligneus ssp. frisius, Ceuthorhynchidius thalhammeri).

Diese extrem starken "Verwertung" der Wirtspflanze *Plantago maritima* wurde näher untersucht, um die gegenseitigen ökologischen Konkurrenzerscheinungen zu klären.

Es gibt eine Vielzahl von Samenpflanzen (z.B. Cirsium, Taraxacum, Quercus, Betula, Fagus etc.), die Dutzende, ja Hunderte von Insektenarten beherbergen, ohne daß die einzelnen Nahrungsverzehrer-Arten sich gegenseitig ernsthaft Konkurrenz machen. Diese Nahrungsspezialisation auf nur eine Pflanzenart kann nur dann von den verschiedensten phytophagen Insektenarten auf Dauer bei großer Individuendichte erhalten bleiben, wenn räumliche und zeitliche Unterschiede des Nahrungsbedarfs jeder einzelnen Art vorhanden sind (siehe ZWÖLFER, 1975, am Beispiel der Besiedlung verschiedener Distelarten durch Curculionidae). Die einzelnen Arten gliedern ihre Nahrungsansprüche an die Wirtspflanzen in einzelne "ökologische Nischen".

Die "ökologischen Nischen" an *Plantago maritima* sind in diesem Fall besonders prägnant (siehe Abb. 25). Ferner sind tageszeitliche (siehe Tab. 14) und jahreszeitliche (siehe Tab. 15) Vikarianzen festzustellen.

Das Prinzip einer ökologischen Einnischung der verschiedensten Tierarten im Hinblick auf Überlebens-Strategien (HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH, 1978), wird an dem Beispiel der Pflanze *Plantago maritima* besonders deutlich (siehe Abb. 25); außer den nachgewiesenen acht phytophagen Coleoptera-Arten treten im Salzwie-

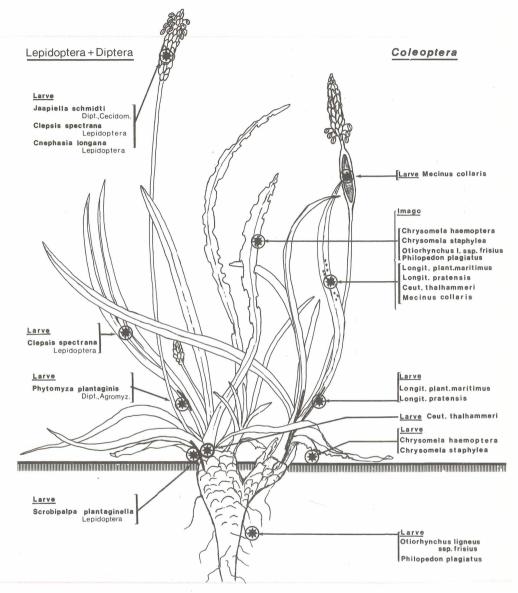


Abb. 25 Merotope der phytophagen Insekten an Plantago maritima

(Pflanzenhabitus nach: ROTHMALER & PANZIG, 1970)

Tabelle 14 Tagesrythmische Wanderung der pytophagen Coleopteren an der Nahrungspflanze Plantago maritima

(Chrys. = Chrysomelidae; Curc. = Curculionidae)

Vorkommen am Blattsubstrat in der Lichtperiode:

Longitarsus plantagomaritimus (Chrys.)

Longitarsus pratensis (Chrys.)

Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curc.)

Mecinus collaris (Curc.)

Vorkommen am Blattsubstrat in der Dunkelperiode:

Chrysomela staphylea (Chrys.)

Chrysomela haemoptera (Chrys.)

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curc.)

? Philopedon plagiatus (Curc.)

senbereich aus der Gruppe der Schmetterlinge und Zweiflügler noch fünf weitere phytophage Insektenarten an dieser Nahrungspflanze auf, also insgesamt 13 Arten (damit sind aber noch nicht alle pflanzenverzehrenden Insektenarten an *Plantago maritima* erfaßt):

Lepidoptera:

Scrobipalpa plantaginella (Stainton)

Clepsis spectrana (Treitschke)

Cnephasia longana (Haworth)*

Diptera:

Jaapiella schmidti (Rübsamen) (Familie: Cecidomyiidae)*

Phytomyza plantaginis (Rob.-Desv.) (Familie: Agromyzidae)*

Abb. 25 zeigt eine Gesamt-Zusammenstellung aller bisher für den nordwesteuropäischen Bereich nachgewiesenen phytophagen Insektenarten an *Plantago maritima* und deren Merotopen.

7.2. Parasiten der phytophagen Käfer

Als Parasiten an phytophagen Coleopteren kommen in erster Linie Hymenopteren (Hautflügler) der Familienreihen Ichneumonoidea, Proctotrupoidea und Chalcidoidea vor; es gibt jedoch auch einige Parasiten aus der Ordnung Diptera (Fliegen), besonders aus der Familie Tachinidae (Raupen- oder Schmarotzerfliegen). Von allen im Untersuchungsgebiet festgestellten phytophagen Coleoptera-Arten konnte nur bei einer Art (Mecinus collaris) ein wirtsspezifischer Parasit eindeutig nachgewiesen werden.

^{*) (}nach MEYER, STÜNING, v. TSCHIRNHAUS, mündl. Mitt.)

Tabelle 15 Jahresperiodizität der phytophagen Coleopteren an *Plantago maritima* (Aktivitätsperioden) (Chrys. = Chrysomelidae; Curc. = Curculionidae)

Larvalstadien: Frühsommer:	Longitarsus plantagomaritimus (Chrys.) Longitarsus pratensis (Chrys.) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curc.) Philopedon plagiatus (Curc.)
Spätsommer:	Chrysomela staphylea (Chrys.) Chrysomela haemoptera (Chrys.) Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curc.) Mecinus collaris (Curc.)
Winter:	Chrysomela staphylea (Chrys.) Chrysomela haemoptera (Chrys.)
Imaginalstadien: Frühsommer:	Longitarsus plantagomaritimus (Chrys.) Longitarsus pratensis (Chrys.) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curc.) Philopedon plagiatus (Curc.) Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curc.) Mecinus collaris (Curc.)
Spätsommer:	Chrysomela staphylea (Chrys.) Chrysomela haemoptera (Chrys.) Longitarsus plantagomaritimus (Chrys.) Longitarsus pratensis (Chrys.) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius (Curc.) Philopedon plagiatus (Curc.) Ceuthorhynchidius thalhammeri (Curc.) Mecinus collaris (Curc.)
Winter:	Chrysomela staphylea (Chrys.) Chrysomela haemoptera (Chrys.)

7.2.1. Wirtsspezifität der Parasiten

Ein Großteil der Parasiten (Parasitoide) an Insekten haben sich im Laufe der Evolution auf wenige oder nur einen Wirt spezialisiert. Je größer die Spezialisation eines Parasiten auf nur eine Wirtsorganismus-Art ist, desto stärker kann er sich auf den Typus des Entwicklungskreislaufes der Wirtsart einstellen. Zwischen beiden Arten bildet sich oft ein Gleichgewichtszustand in den Populations-Relationen.

Einen solchen Gleichgewichtszustand im Wirt-Parasit-Verhältnis zeigt das Artenpaar Mecinus collaris Germar und Entedon spec. indet. D (siehe GRAHAM, 1971).

Diese noch unbeschriebene Erzwespenart (Chalcidoidea, Eulophidae) aus der Gattung Entedon (BOUČEK, i.l.) wurde bisher in England (1938) und den Niederlanden (1966) am selben Wirt nachgewiesen und steht vermutlich der Art Entedon longiventris Thomson sehr nahe oder ist mit dieser identisch (GRAHAM, 1971).

Durch Aufzuchten der in den *Mecinus*-Gallen aufgefundenen *Entedon*-Puppen konnte nur dieser eine Parasit gefunden werden, obwohl FULMEK (1968) fünf Parasiten (4 Chalcidoidea, 1 Ichneumonidae — Hymenoptera) angibt. Vielleicht bezieht sich die eine Angabe (l.c. S. 731) "Chalcididae indet. — Germania" auf diese *Entedon*-Spezies, die zur Familie der Eulophidae in der Familiengruppe der Chalcidoidea gehört.

7.2.2. Parasitierungsintensität

Unter 1140 untersuchten *Mecinus collaris*-Gallen (in den Jahren 1974-77) von der Hallig Gröde und aus den Salzwiesen bei St. Peter-Ording wurden in 48% der untersuchten Gallen *Entedon* spec. als Parasit gefunden, dabei treten Populationsschwankungen der Wirtskäferart von 13 Imagines/m² bis 145 Imagines/m² in zwei aufeinanderfolgenden Jahren auf. Besonders auffällig ist, daß bei steigender Anzahl der Gallen pro Blütenstiel (es wurden bis zu 4 Gallen an einem einzigen Blütenstiel gefunden) auch der Parasitierungsgrad steigt, d.h. sind mehrere Gallen an einem Blütenstiel vorhanden, so steigt der Parasitierungsgrad von *Mecinus*-Larven bis zu 100% an. Die Tendenz zur Ausbildung von nur einer Galle pro Pflanzenstengel hat also für *Mecinus*-Larven entscheidende Überlebensvorteile.

Beobachtungen zur Bionomie:

Entedon spec. indet. D ist ein Endoparasit von Mecinus collaris; seine Larve entwickelt sich innerhalb der Rüsselkäferlarve und ist mit der Längsachse um 180° innerhalb der Wirtslarve gedreht. Parasitierte Mecinus-Larven sind mit dem Kopfende immer zur Gallenbasis gerichtet, nicht parasitierte Mecinus-Larven "stehen aufrecht" in der Stengelgalle.

Die parasitierten Rüsselkäferlarven sind weißlich trübe, prall rundlich geformt und ohne die bei nichtparasitierten *Mecinus*-Larven deutlich erkennbare spezifische Segmentierung (s. Abb. 42). Das letzte Larvenstadium von *Entedon* sprengt die Larvenhaut der *Mecinus*-Larve und verpuppt sich anschließend sofort.

Die Puppe ist zuerst weiß gefärbt und wird nach einigen Tagen glänzend schwarz. Sie ist an der Gallenbasis mit einem weißlichen, elastischen "Stielchen" (etwa von halber Puppenlänge) befestigt.

Die abgestreifte Larvenhaut, die Larvenhaut des Mecinus und dessen Kopfkapsel befinden sich am Grunde der Galle. Nach 10 - 11monatiger Puppenruhe* (von Juli/August bis Mai/Juni des folgenden Jahres) schlüpft die Imago, die nach einer etwa 24 - 48stündigen Ausfärbung grün metallischglänzend ist.

Diejenigen Gallen, in denen parasitierte *Mecinus*-Larven vorhanden sind, sind schon oft äußerlich daran erkennbar, daß sie im Basisteil stärker verdickt und oft schwach rotbräunlich gefärbt sind. Vermutlich wird die Verdickung durch die invers gelegene *Mecinus*-Larve verursacht.

Die \mathcal{O} of und \mathcal{Q} von *Entedon* spec. *indet*. D konnten in den Zuchten leider nicht zur Kopulation veranlaßt werden. Ebenso scheiterten Erkennungsversuche mit *Mecinus collaris*-Imagines und mit *Plantago maritima*-Blütenstielen; deshalb konnte der Modus der Eiablage von *Entedon*- \mathcal{Q} inicht beobachtet werden.

^{*)} Entedon spec. indet. D ist im Gegensatz zu den meisten Arten der Chalcidoidea univoltin!

7.3. Räuber der phytophagen Käfer

Im allgemeinen sind die Präimaginalstadien der Chrysomeliden und Curculioniden wegen ihrer weichen Außenhaut eher als Nahrung für räuberische Arten zu erreichen als die Imaginalstadien. Folgende Räuber der Larvenstadien treten in den Salzwiesenbereichen auf: Spinnen (Araneae), Laufkäfer (Carabidae), Kurzflügelkäfer (Staphylinidae), Weichkäfer (Cantharidae), Marienkäfer (Coccinellidae), Ameisen (Formicidae), Singvögel und Watvögel (Limicolen).

Die räuberischen Arten leben hauptsächlich von den Larven- und Puppenstadien, soweit sich diese nicht im Pflanzeninnern entwickeln; nur einige Arten (Spinnen, Vögel) ergreifen auch die Imagines. Eine besonders hochspezialisierte räuberische Art, Saprinus virescens (Coleoptera, Histeridae), konnte ebenfalls im Salzwiesenbereich nachgewiesen werden. Dieser Stutzkäfer ernährt sich hauptsächlich von den Blattkäferlarven der Gattungen Phaedon und Gastroidea (WEBER, 1949; HEYDEMANN, 1955; DIECKMANN, 1957).

Wie Fütterungsversuche mit Larven anderer Käferarten ergaben, ist Saprinus virescens jedoch recht polyphag. Ähnliche Untersuchungsergebnisse fand DIECKMANN, 1957. Es wurden außer den Phaedon concinnus-Larven auch die von Phytobius zumpti angenommen, jedoch wurden die Larven von Chrysomela staphylea und C. haemoptera verschmäht (Ekelblut!).

Die Larven der Blattkäfergattungen *Phaedon* und *Gastroidea* besitzen an den Körperseiten ausstülpbare Hautblasen, die bei einer Beunruhigung hervortreten. Daß diese morphologischen Besonderheiten *nicht* als Schutzfunktion gegenüber Räubern (wie HEIKERTINGER [1935] vermutet), sondern zur intraspezifischen Ausschaltung der Nahrungskonkurrenten dient, wies RENNER (1970) am Beispiel der *Gastroidea*-Larven nach. Die Beobachtungen an den *Phaedon concinnus*-Larven bestätigen die Untersuchungen von RENNER: auch bei dieser Art dienen diese Organe zur Abwehr der eigenen Artgenossen (Revierverhalten) und nicht zum Schutz gegenüber räuberischen Arten.

7.4. Anthropogene Einflüsse auf die phytophage Käferfauna

Die Salzwiesen der Festlandsküste stehen mit dem Beginn der intensiven Kultivierungsmaßnahmen vor ca. 1000 Jahren unter mehr oder weniger starker anthropogener Beeinflussung (Weidewirtschaft, Entwässerungs-Maßnahmen [Grüppeln], Deichbau). Diese Eingriffe des Menschen in das Ökosystem "Salzwiese" waren in ihrem Ausmaß in den verschiedenen Zeitabschnitten unterschiedlich stark und in ihren Auswirkungen verschieden. Besonders in den letzten 50 - 100 Jahren sind diese Einflüsse in einer bestandsbedrohenden Weise angestiegen. Als wichtigste Schutzmaßnahmen zur Erhaltung dieses in Europa einmaligen Ökosystems wurden von HEYDE-MANN (1977 und 1978) Alternativen dargelegt, um die momentan mögliche großtechnische Umgestaltung der Litoralbereiche in Grenzen zu halten.

7.4.1. Beweidung

Durch den Verbiß der Weidetiere (meist Schaf- oder Rinderhaltung in der Salzwiese) werden

- der Vegetationshorizont sehr niedrig gehalten (3 5 cm),
- der Blühhorizont größtenteils ausgeschaltet,
- die Artenvielfalt der Flora durch die schnellwachsenden Gramineen beseitigt.

Tabelle 16 Besiedlungsdichten von *Phyllobius vespertinus* (Curculionidae) in Abhängigkeit von der Beweidung im Salzwiesen-Bereich (Festucetum). Mittelwerte der Imaginal-Ausschlüpfdichte (Photoelektormethode) (15.4. - 30.5.76, Vorland des Osewoldter Kooges)

Zone	unbeweidet	beweidet
unteres Festucetum	110 Indiv./m²	24 Indiv./m²
oberes Festucetum	218 Indiv./m²	92 Indiv./m ²

Beweidungsempfindliche Pflanzenarten (Aster, Limonium, Plantago, Suaeda) werden aus diesen Bereichen fast völlig verdrängt oder zeigen nur einen vegetativen Kümmerwuchs. Die Mulitplikation der Faktoren "Abweidung" und "Vertritt" führt somit zu einer starken artenmäßigen und strukturellen Verarmung des Ökosystems. Besonders in den letzten 2 - 3 Jahrzehnten ist eine bedeutende Zunahme der Beweidung zu verzeichnen — mit Spitzenwerten von 7 - 9 Schafen/ha (Überbeweidung) (s. Abb. 26) —, wodurch kurzfristig eine negative Biotopveränderung eingetreten ist, so daß heute ca. 200 Evertebraten-Arten der Aussterbegefahr ausgesetzt sind (HEY-DEMANN, 1977).

Jeder Eingriff in ein Ökosystem, der eine Veränderung der Arten- und Individuenzahlen von Produzenten (= Pflanzenarten) zur Folge hat, bewirkt eine kettenreaktionsartige Verminderung der Konsumenten 1. Grades (Phytophage) und der Konsumenten 2. und höheren Grades (Räuber, Parasiten, Hyperparasiten etc.). Wird ein Ökosystem künstlich von einem artenreichen zu einem artenarmen System*) degradiert, so nimmt es fortlaufend an Instabilität zu, die im Endstadium zu einem Zusammenbruch des Systems führen kann und dann auch nachhaltige Fernwirkungen zu Nachbarsystemen zeigen kann.

Die Untersuchungsergebnisse zeigen deutlich einen Totalausfall derjenigen Käferarten, die direkt (z.B. *Mecinus collaris*) oder indirekt durch den Beweidungseffekt an ihrer Wirtspflanze beeinflußt werden (z.B. *Apion limonii* durch den Ausfall der Wirtspflanze).

Eine signifikante Verminderung der Populationsdichte bodenbewohnender Curculioniden-Larven durch den Vertritt (Bodenverdichtung, Verringerung des Porenvolumens, verminderte Bodenbelüftung und Sauerstoffzufuhr) tritt ebenfalls auf, wie die Untersuchungsergebnisse an der Rüsselkäferart *Phyllobius vespertinus* zeigten (siehe Tab. 16).

Im beweideten oberen Festucetum ist ein Rückgang auf unter 50%, im beweideten unteren Festucetum ist sogar eine Verminderung auf ca. 20% in bezug auf die jeweiligen unbeweideten Zonen zu verzeichnen.**)

^{*)} Die absolute Artenarmut eines Ökosystems ist nicht gleichzusetzen mit einer Systeminstabilität. Vielmehr verliert ein gewachsenes Ökosystem erst an Stabilität, wenn seine Artenvielfalt ständig künstlich verringert wird.

^{**)} Ähnliche Untersuchungsergebnisse ermittelte SOMMER (1979) für die Langbeinfliegen (Dolichopodidae, Diptera).



Abb. 26 Festlands-Salzwiese unter den Auswirkungen überstarker Beweidung (Kurzrasen-Typ) (im Vordergrund aufgestellte Fanggeräte: Gelbschale und Photoelektor)

Für die kontinuierlich und besonders intensiv untersuchte Litoralzone des Vorlandes und des Seedeiches des Osewoldter Kooges wurde eine über fünf Jahre dauernde Analyse des direkten Beweidungs-Einflusses durchgeführt (von 1971 - 1975). In diesem Zeitraum nahm die durchschnittliche Beweidungsbelastung um das 6fache zu (von 1 Schaf/ha bis 6 Schafe/ha).

Diese sehr bedeutende Belastungszunahme mußte sich auf die Ausbildung der Flora und Fauna entscheidend auswirken. Durch die lokal bedingten Unterschiede in der Intensität des Beweidungs- und Vertrittmodus' (siehe Tab. 17) lag es nahe, die Faunenveränderung besonders der Seedeich-Bereiche zu untersuchen, da hier die Beweidungsintensität im Vergleich zur Salzwiesenregion achtmal höher ist.

Tabelle 17 zeigt den Schwund der Fangergebnisse der Farbschalen des Seedeiches in den Jahren 1971 - 75. Eine sechsfache Zunahme durch Schafe verringerte die Besiedlungsdichte der phytophagen Coleopteren um ca. 90%. In Verbindung mit Tab. 17 (Intensität der Beweidung und des Vertritts) ergibt sich, daß der mittlere Besatz von 1 Schaf/ha eine für die Ökosysteme "Salzwiese" und "Seedeich" gerade noch vertretbare Weide-Belastung darstellt, da sie in der Besiedlungsdichte mit den unbeweideten Reservaten weitgehend übereinstimmen.

7.4.2. Auswirkungen von Entwässerungsmaßnahmen ("Grüppeln")

Im Untersuchungsgebiet "Vorland des Osewoldter Kooges" wurden im Herbst 1974 umfangreiche Grabenaushub-Maßnahmen ("Grüppeln") durchgeführt. Das ausgehobene Klei-Material der Gräben (Grüppen) wurde in einem ca. 2 m breiten Streifen entlang der Beetmitte aufgeworfen (in einer ca. 15 - 20 cm hohen Schicht). Aufgrund

Tabelle 17 Abhängigkeit der Aktivitätsdichte (Lauf- und Flugaktivität) von der Beweidungsintensität.

Standort: Seedeich und Vorland des Osewoldter Kooges

Die Beweidungsdauer in der Salzwiese (36 ha) betrug im Jahresmittel 9 Std./Tag, am Seedeich

Die Beweidungsdauer in der Salzwiese (36 ha) betrug im Jahresmittel 9 Std./Tag, am Seedeich (1,5 ha) 3 Std./Tag. Die maximale Beweidungskapazität bei vorhandener Beweidungsintensität (Anzahl der Schafe) betrug in der Salzwiese 4 ha/Std., am Seedeich 0,5 ha/Std.

Jahr	1971	1972	1973	1974	1975
Anzahl der Schafe (Jahresmittel)	30	60	150	180	210
Anzahl der Schafe pro ha (Jahresmittel)	0,8	1,6	4	4,8	5,6
Weidevorrat (in m²/Stunde/Schaf)	167	83	33	28	24
Anzahl der phytophagen Coleopteren/Farbschale	377,5	*)	77	49,3	34,3

*) keine Probenentnahme

dieser (im oberen Festucetum nur vereinzelt durchgeführten) Entwässerungsarbeiten konnten direkte Abhängigkeiten der Schlüpfrate der sich subterran entwickelnden Larven von *Phyllobius vespertinus* von Entwässerungstechniken geklärt werden.

Zum Zeitpunkt des Grüppeln hatten die Larven von *P. vespertinus* ihr letztes Entwicklungsstadium erreicht; teilweise sind schon zu dieser Jahreszeit die Puppen vorhanden. Somit konnte ausgeschlossen werden, daß durch den Nahrungsentzug (Absterben der Salzwiesen-Pflanzen durch das Überdecken mit Kleiboden) eine geringere Schlüpfrate aufgetreten ist.

Wie aus Tab. 18 ersichtlich, beträgt die Ausschlüpfrate im gegrüppelten Festucetum nur noch etwa 12% im Verhältnis zum ungegrüppelten aber beweideten Festucetum und nur ca. 3% zum ungegrüppelten und nicht beweideten Festucetum. Die stark konzentrierte Kleibodenbeschichtung auf die jeweilige Beetmitten — die Beete haben zu den beiderseits begrenzenden Gräben ein schwach gewölbtes Profil — bewirkt, daß ausgerechnet diejenigen Festucetum-Bereiche, die die höchste Besiedlungsdichte für *P. vespertinus* besitzen, am stärksten betroffen sind. Die ausschlüpfenden Imagines können sich durch den zusätzlich aufgeschichteten Kleiboden nicht mehr zur Oberfläche durchgraben.

Tabelle 18 Auswirkungen von Beweidung, Vertritt und Grüppeln auf die Besiedlungsdichte von *Phyllo-bius vespertinus* - Imagines (Curculionidae) (Vorland des Osewoldter Kooges; Untersuchungszeitraum: 15.4. - 10.6.75)

Salzwiesen-Zone	Individuen/m²	Minderung der Besied- lungsdichte in %
Festucetum, unbeweidet	60	0
Festucetum, beweidet	14	77
Festucetum, beweidet mit Grüppenauswurf	2	97

7.4.3. Deichbau

Die Hauptursache für den momentan überdurchschnittlich starken Verlust an Salzwiesenarealen liegt in den Eindeichungsmaßnahmen, die als größtmögliche anthropogene Eingriffe in diesen Lebensraum gelten müssen. Besonders durch die in den letzten Jahrzehnten angewandte Deichbautechnik, weit seewärts vor den Salzwiesen auch große Teile des freien Watts einzudeichen, werden die Salzwiesen-Ökosysteme in ihrer Gesamtheit vernichtet. Mit dieser Umwandlung in ein Koog-Ökosystem ist ein über 90%iger Artenaustausch verknüpft: "Eindeichungen sind nahezu identisch mit der Totalausschaltung der bisher bestehenden Ökosysteme" (HEYDEMANN, 1979).

Als langfristige Ausgleichsmaßnahme ist ein verstärkter Lahnungsbau vor den neuen Seedeichen zur Steigerung der Sedimentationsrate vorgesehen. Da jedoch für fast alle phytophagen Coleopteren der Salzwiesenzonen keine Rückzugsgebiete existieren (siehe Kap. 5.1.3.), in denen sie eine 50 - 100 Jahre lange Interimsphase*) überdauern können, sterben diese Arten aus.

Die Vegetations-Untersuchungen von BREHM und EGGERS (1974) zeigten, daß schon nach ca. einem Jahrzehnt nur noch Reste von Halophytengesellschaften übrig geblieben sind. Die ökologisch-faunistischen Untersuchungen von SOMMER (1979) zeigten für die Langbeinfliegen (Dolichopodidae, Diptera), daß nur noch ca. ein Drittel der ursprünglich vorhandenen Arten in den sog. eingedeichten, aber nicht dränierten Gebieten vorkommen.

Bei den eigenen Untersuchungen konnten nur zwei indigene Curculioniden-Arten (*Polydrusus pulchellus* und *Phytobius zumpti*) in diesen "Sekundärbiotopen" festgestellt werden, also weniger als 10%.

Parallel geführte Untersuchungen an anderen phytophagen Insekten (MEYER, STÜNING, v. TSCHIRNHAUS [mündl. Mitt.]) bestätigen den Fragmentvarianten-Charakter eingedeichter Salzwiesen-Areale auch unter extensiver landwirtschaftlicher Nutzung. Für das Ökosystem Salzwiese kann man keine "Ersatz-Biotope" schaffen, selbst dann nur partiell, wenn für einen tidenabhängigen Salzwassereinstau gesorgt werden kann (siehe BEEFTINK, 1967; BEEFTINK et al., 1971).

8. Adaptationen an die Überflutung

8.1. Allgemeines zur Überflutungsresistenz

Die Besiedlung ökologisch extremer Lebensräume durch Organismen kann nur durch besondere Adaptationsmechanismen erreicht werden. Solche Adaptationen zeigen viele Arthropoden der Litoralzone, die sich in vielfältiger Weise in dieses Ökosystem eingepaßt haben (siehe HEYDEMANN, 1961, 1963, 1967, 1970, 1979; REGGE, 1972; WEIGMANN, 1973; SOMMER, 1979).

^{*)} Nach den vorliegenden Berechnungen (HEYDEMANN, 1980) wird mit einer Neulandgewinnung von höchstens 20-30 m/Jahr seewärts und einer Sedimenterhöhung von höchstens 1-6 cm/Jahr gerechnet (in der Andelzone).

Von den nachgewiesenen 26 indigenen phytophagen Coleopteren-Arten im Salzwiesen-Bereich sind 8 Arten (ca. 31%) halotopobiont, 9 Arten (ca. 34,5%) halotopophil (für das Litoral!) und 9 Arten (ca. 34,5%) eurytop (vgl. Kap. 5.1.). Ein hoher Prozentsatz (69%) der phytophagen Coleopteren ist also präadaptiert oder prädisponiert (im Sinne HEYDEMANNs, 1973):

Prädispositionen

sind "vorher fertig ausgebildete Eigenschaften, die für die Besiedlung neuer Lebensräume günstig sind".

Präadaptationen

sind "Vorstufen von Eigenschaften, die die Besiedlung anderer Lebensräume erleichtern".

Im folgenden wird eine gegliederte Aufstellung der wichtigsten Adaptationsmechanismen dargestellt. Welche dieser Erscheinungsformen letztlich ausschlaggebend für den Erwerb der Indigenität in Salzwiesen war, ist zumeist heute noch nicht erkennbar.

8.1.1. Jahresperiodische Einpassung

Innerhalb eines Jahres unterliegt die Überflutungshäufigkeit der einzelnen Salzwiesen-Zonen einer regelmäßig wiederkehrenden Schwankung (siehe Kap. 3.5.). Aus Abb. 11 ist ersichtlich, daß in den 7 Sommermonaten (März bis September) die geringste Anzahl der Überflutungen eintritt.

In dieser Zeit treten alle verdriftungsgefährdeten Entwicklungsstadien in der Salzwiese auf:

- Kurzlebige Imagines (wie *Phyllobius vespertinus, Polydrusus pulchellus, Apion limonii*) mit kurzer Reproduktionsdauer und kurzer Eiablage-Periode
- Ei-Stadien der Arten mit langlebigen Larvalstadien, die nicht ins Pflanzeninnere abgelegt werden (Phyllobius vespertinus, Polydrusus pulchellus, Chrysomela staphylea, C. haemoptera, Otiorhynchus ligneus ssp. frisius)
- Alle Präimaginalstadien der Arten mit kurzen Entwicklungszeiten auf oberirdischen Pflanzenteilen (*Phaedon concinnus*, *Phytobius zumpti*)

Diese Zeitspanne, die im allgemeinen etwas länger als ein halbes Jahr dauert, wird demnach für alle besonders gefährdeten Stadien ausgenutzt.

8.1.2. Zonenspezifische Einpassung

Die indigenen phytophagen Coleopteren der Salzwiesen-Zonen im Nordseeküsten-Litoral leben nur in den Zonen "oberes Puccinellietum" bis "oberes Festucetum" (ca. 40 cm bis 85 cm über MThw; nach WEIGMANN, 1973). Diese Zonen zeichnen sich durch höchstens 80 Überflutungen/Jahr aus, während die tiefer gelegenen Zonen (unteres Puccinellietum, Salicornietum) etwa doppelt bis dreimal so häufig überflutet werden (siehe Abb. 11).

Für diejenigen phytophagen Coleopteren, die von der Anwesenheit ihrer spezifischen Wirtspflanzen abhängig sind, ist die zonenspezifische Verteilung meist vom Typus der Wirtspflanzen abhängig, aber auch für die polyphagen Arten (Phyllobius vespertinus, Polydrusus pulchellus, Tanymecus palliatus, Trachyphloeus bifoveolatus) zeigen sich deutliche Zonenunterschiede. P. pulchellus ist nur im unteren Festucetum zu finden (bei einem Bodensalzgehalt von durchschnittlich 10 - 11 ‰S), während P.

vespertinus im unteren und oberen Festucetum mit deutlicher Dominanz im oberen Festucetum (Zwischen-Zone: 10 - 5‰ S) und T. palliatus und T. bifoveolatus ausschließlich im oberen Festucetum (5‰ S und niedriger) zu finden sind (siehe Abb. 27).

Als polyphage Wurzelfresser im Larvalstadium zeigen diese Arten eine deutliche ökologische Zonierung, die somit eine relativ konkurrenzfreie Entfaltungsmöglichkeit ergibt.

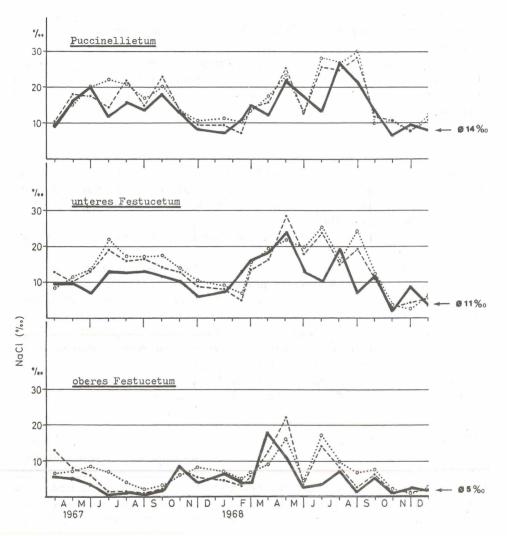


Abb. 27 Salzgehalts-Schwankungen in den Böden der Meldorfer Bucht (Vorland des Christianskooges) im Ablauf von 2 Jahren

	0 -	4 cm tief
	4 -	8 cm tief
	8 -	12 cm tief

(nach WEIGMANN, 1973)

8.1.3. Spezielle Verhaltensweisen

Um der Gefahr einer Verdriftung bei Überflutungen (Ablösung vom Nahrungssubstrat, Transport in standortfremde Zonen) zu entgehen, haben alle Entwicklungsstadien der phytophagen Coleopteren spezifische Verhaltensweisen entwickelt (im einzelnen siehe Kap. 9.).

- Eistadien:

Die Eiablage ins Pflanzeninnere (Apion limonii, Ceuthorhynchidius thalhammeri, Mecinus collaris) bietet den vollkommensten Schutz gegen eine Verdriftung. Beinahe die gleiche Wirksamkeit haben die Ablagemodi in enge Spalten an der Basis von Pflanzenteilen oder in Bodenspalten (Longitarsus plantagomaritimus und L. pratensis, Otiorhynchus ligneus ssp. frisius, Phyllobius vespertinus, Polydrusus pulchellus, Tanymecus palliatus, Trachyphloeus bifoveolatus), zumal die Eier am Substrat und untereinander festgeklebt werden.

Bei der dritten Gruppe (Chrysomela haemoptera und C. staphylea, Phaedon concinnus, Phytobius zumpti) werden zwar die Eier oberhalb des Erdbodens an der Wirtspflanze abgelegt, dann aber jeweils einzeln in vorher vom Q Q genagte Aushöhlungen am Pflanzengewebe angeklebt.

- Larvenstadien:

Der Großteil der Larven entwickelt sich innerhalb des Erdbodens (9 Arten) oder innerhalb der Pflanzen (10 Arten) und ist somit von vornherein verdriftungssicher (s. Kap. 7.1.4.). Die *Chrysomela*-Larven leben dicht am Erdboden innerhalb des Pflanzenfilzes, wo die Strömungsgeschwindigkeiten am geringsten sind.

Die freilebenden Larven halten sich bei Überflutung mit den Beinen (Phaedon concinnus) bzw. mit den Mandibeln (Phytobius zumpti) am Pflanzensubstrat fest. Alle untersuchten Larvenstadien sind zum Meerwasser (30‰) hyperkompensiert, d.h. sollten sie trotz ihrer Schutzanpassung den Halt am Substrat verlieren, so sinken sie innerhalb derjenigen Bereiche zu Boden, die noch im Verbreitungsgebiet der entsprechenden Nahrungspflanzen liegen.

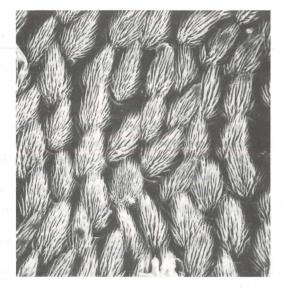
- Puppenstadien:

Alle Puppenstadien der phytophagen Coleopteren befinden sich innerhalb der Nahrungspflanze oder des Bodensubstrats; es treten in keinem Fall freiliegende Puppenstadien auf. Die sich subterran entwickelnden Curculioniden und die sich außen, semi-endophag und minierend an und in den Pflanzen entwickelnden Chrysomelidenund Curculioniden-Arten verpuppen sich im Erdboden in 1 - 5 cm Tiefe. Einzig die beiden Curculioniden-Arten Apion limonii und Mecinus collaris verpuppen sich innerhalb der Pflanze.

- Imaginalstadien:

Sämtliche Imaginalstadien (das gilt auch für die Binnenlandtiere) sind bei Überflutungen hypokompensiert, d.h. bei Überflutung treiben sie auf der Wasseroberfläche. Um einer Verdriftung zu entgehen, klammern sie sich mit den Beinen an Pflanzenteilen fest

Alle halotopobionten Arten zeigen bei Überflutung nur anfangs eine kurze Unruhephase und verharren dann an geschützten Stellen im Pflanzensubstrat solange ruhig, bis die Flut vorüber ist; danach sind sie sofort wieder aktiv. Die halotopophilen und



0,05 mm

Abb. 28 Phytobius zumpti, Beschuppung der Körperunterseite

(besonders stark) die eurytopen Arten zeigen bei Überflutung heftige Bein-Mobilität (zum Teil 10 - 20 Minuten lang), welche erst beendet ist, wenn vermutlich akuter Sauerstoffmangel auftritt. Diese Arten haben eine lange Rekonvaleszenzzeit nach der Überflutung (5 Minuten bis 10 Stunden), in der sie zunächst in einer totenähnlichen Starre*) verbleiben.

8.1.4. Morphologische Adaptationen

Besondere morphologische Strukturen, die eine direkte Berührung des Tieres mit dem Meerwasser verhindern, treten hauptsächlich bei den Curculioniden-Arten auf; abgesehen davon, daß alle Stadien durch den spezifischen Aufbau der Epikutikula einen wasserabstoßenden Überzug aufweisen. Diese epikutikulare Struktur ist als Prädisposition an das Leben in der Salzwiese aufzufassen.

Die meisten Arten (außer allen Chrysomeliden und einigen Curculioniden, wie Otiorhynchus ligneus ssp. frisius, Apion limonii) besitzen einen, wenn auch nur teilweise ausgebildeten Schuppenüberzug** (siehe Abb. 28 - 30). Über diesem "Schuppenüberzug" tritt bei Überflutungen ein Luftfilm auf, der als "physikalische Kieme" (WEBER, 1966) funktioniert. Somit wird bei diesen Arten zumindest an einigen Stigmenöffnungen ein Sauerstoff-Austausch aus dem Meerwasser gewährleistet. Bei den sich aquatisch und submers entwickelnden Curculioniden-Arten (Bagous- und Tanysphyrus-Arten) ist dieser Luftfilm fast über dem gesamten Körper (Ober- und Unterseite) ausgebildet.

^{*)} Diese Starre unterscheidet sich erheblich von einer "normalen" Thanatose-Stellung (verkrümmte und verkrampfte Beinhaltung, Abspreizen der Fühler, Abkrümmen des Abdomens).

^{**)} Diese "Schuppen" sind in ihrer Form nicht mit den Schuppen der Lepidoptera (Schmetterlinge) vergleichbar. Sie sind keine dachziegelartig verbreiterten Kutikularbildungen, sondern mit vielen dichtliegenden Fransen besetzte, die in herkömmlicher, lichtmikroskopischer Auflösung als "Schuppen" angesprochen werden.

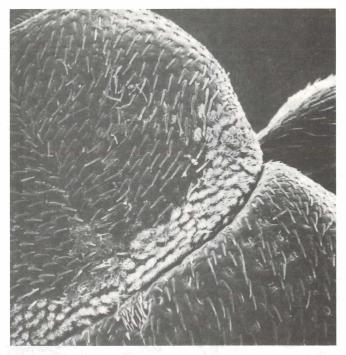


Abb. 29 Mecinus collaris, Beschuppung der Halsschildbasis

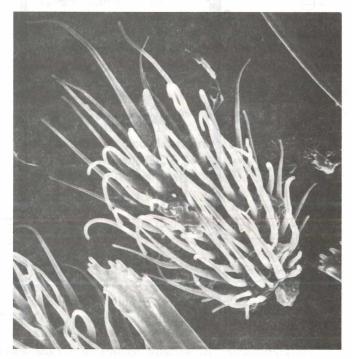


Abb. 30 Mecinus collaris, Einzelschuppe des Halsschildes

0,1 m m

93

0,01 m m

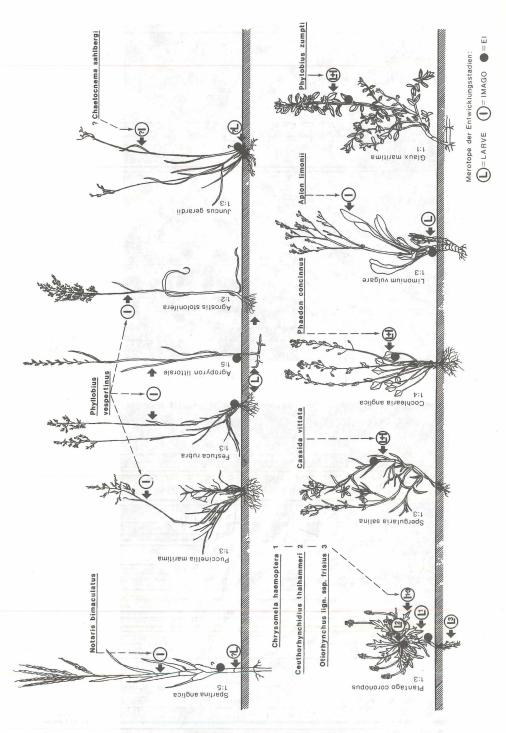


Abb. 31 Verteilung charakteristischer Salzwiesen-Coleopteren auf die verschiedenen Strukturteile (Merotope) ihrer Nahrungspflanzen (Pflanzenhabitus nach: ROTHMALER & PANZIG, 1970)

8.1.5. Bevorzugung konkurrenzarmer Standorte

Von den Halophytenarten, die in der Salzwiese auftreten, werden nur vergleichsweise wenige als Wirtspflanzen von phytophagen Coleopteren angenommen (20%; siehe Kap. 7.1.1. und 7.1.2.). Dabei zeigt sich eine besondere Häufung der Käfer an *Plantago*-Arten, während andere Halophyten vorwiegend nur eine Art als Gast beherbergen (siehe Abb. 31).

Durch Nahrungswahlversuche an den beiden Arten *Phaedon concinnus* und *Phyto-bius zumpti* (vgl. Kap. 9.1. und 9.2.) zeigte sich, daß noch gewisse Beziehungen zu den Nahrungspflanzen der jeweiligen Geschwister-Arten bestehen, aber durch ökologischbiologische Isolationsmechanismen sind diese an die Halophyten abgedrängt worden.

So entwickelt sich *Phaedon concinnus* im Freiland nur an der Crucifere *Cochlearia danica* (bzw. *C. anglica*), obwohl *P. concinnus* im Labor auch an Meerrettich-Blättern eine vollständige Entwicklung durchführen kann (siehe Kap. 9.1.).

In bezug auf die Nahrungswahl haben die phytophagen Coleopteren der Salzwiesen-Region im Nordseeküsten-Litoral das potentielle Wirtspflanzen-Angebot noch bei weitem nicht erschöpft. Ein Teil der dominanten dikotyledonen Halophyten (Atriplex, Salicornia, Halimione (= Obione), Aster, Suaeda, Armeria) ist von phytophagen Coleopteren-Arten noch nicht angenommen worden, für sie besteht also noch eine größere Anzahl ökologischer Nischen, die im Rahmen von Neuspezialisationen von Binnenlandarten noch besetzt werden können.

8.1.6. Subtratphysiologische Einpassung

Eine ernährungsphysiologische Anpassung an salzhaltiges Pflanzengewebe ist einer der wichtigsten Faktoren für die Existenz physiologischer Resistenz im Salzwiesenbereich. Eine Wirtspflanzen-Spezialisation der mono-, oligo- und polyphagen Coleopteren-Arten an Halophyten setzt zumindest eine physiologische Salzresistenz voraus.

Alle Eu-Halophyten (im Sinne KREEBs, 1974, in Anlehnung an WAISEL, 1972) haben entweder:

- a) spezielle Organe und Organstrukturen ausgebildet, um ein Zuviel an Salzen abzugeben (BOTHE, 1976):
 - aa) Salzdrüsen und Salzhaare (Spartina, Atriplex, Limonium, Armeria, Glaux, Halimione)
 - ab) Blattabwurf (Juncus gerardii) oder:
- b) Regulations- und Resistenzmechanismen entwickelt, um ein Zuviel an Salzen physiologisch auszugleichen:
 - ba) Sukkulenz Verdünnung des Vakuolensalzgehaltes durch vermehrte Wasseraufnahme (Salicornia, Suaeda, Aster, Plantago)
 - bb) Rücktransport in die Wurzel (Salicornia).

Nach dieser Einteilung (KREEB, 1974; BOTHE, 1976) scheint die herkömmliche physiologische Klassifikation der Halophyten in:

- Salzkompensierender Typ,
- Absalzender Typ,
- Salzkumulierender Typ,

wie diese von REGGE (1972) und TISCHLER (1976) angeführt werden, nicht mehr den tatsächlichen Bedingungen zu entsprechen.

Tabelle 19 Osmotische Werte des Zellsaftes von Nahrungspflanzen (Halophyten) der phytophagen Coleopteren. (Einzelwerte nach: REGGE, 1972; WALTER, 1968)

	Osmotischer Wert (i	in atm.)	Salzgehalt in ‰ S
Halophytenart	Einzelwerte	errechneter Durchschnitt	umgerechnet
Plantago maritima	15,9 - 16,2 - 16,0	16,0	23
Plantago coronopus	11,2 - 11,4 - 11,8 - 17,2 - 11,7	12,7	18
Glaux maritima	14,6 - 15,2	14,9	22
Limonium vulgare	30,5 - 23,5 - 20,9 - 39,1	28,5	36
Spartina spec.	33 - 27	30	38

Tabelle 19 zeigt, daß in dem aufgenommenen Pflanzengewebe der Salzgehalt durchschnittlich zwischen 18 und 38% S beträgt, also in den Größenordnungen des Meerwassersalzgehaltes. Wie die phytophagen Coleopteren dieses mit der Nahrung aufgenommene Salz ausscheiden, wurde nicht untersucht.

In den umfangreichen Nahrungswahl-Versuchen und Zuchtversuchen konnte nie beobachtet werden, daß die phytophagen Coleopteren durch Süßwasseraufnahme eine eventuell zu hohe Salzkonzentration im Körper regulieren.

8.2. Laboruntersuchungen zur Überflutungsresistenz

Überflutungsversuche mit Salzwasser sind schon an den verschiedensten Arthropoden-Arten der Litoralzonen durchgeführt worden (HEYDEMANN, 1967, 1970; WEIGMANN, 1973; REGGE, 1973; SCHULTE, 1977; BAHR, 1979; SOMMER, 1979). Nach diesen Untersuchungen wurden Resistenzerscheinungen von mehreren Stunden bis zu einigen Monaten für die verschiedenen Entwicklungsstufen der Arten ermittelt (Zeitverhältnis 1:700). Aufgrund dieser großen Resistenzspanne erhebt sich die Frage, wie ein ökologisch-physiologisch sinnvoller Versuch zur Bestimmung der Salzwasser-Überflutungsresistenz gestaltet sein muß. Zunächst ist eine genaue Kenntnis der Biologie jeder zu untersuchenden Art notwendig, um die Resistenzspanne der einzelnen Entwicklungsstadien jeweils gesondert nachprüfen zu können. Nicht eine besonders lange experimentell ermittelte Überflutungsresistenz einzelner Stadien ist in diesem Zusammenhang entscheidend, sondern eine, die unter den ökologisch-biologischen Bedingungen der Litoralzonen sinnvoll ist!

In der Zone des oberen Puccinellietum tritt nach HEYDEMANN (1967; nach BILIO, 1962) eine Überflutungsdauer über 3 Stunden pro Tidenrhythmus selten auf. Entsprechend gering ist die Überflutungsdauer des Festucetums. Selbst bei extrem starken Sturmfluten (Febr. 1962, Jan. 1976) war zur Ebbezeit die Salzwiesen-Region nur noch teilweise überflutet (PETERSEN, 1967). Für einen theoretisch eintretenden Extremfall wird eine Höchstüberflutungsdauer des Festucetums von 10 Stunden angenommen (5 Stunden vor Hochwasser und 5 Stunden nach Hochwasser). Daher wurden alle Imaginal-Stadien der phytophagen Coleopteren des Festucetums unter diesem Gesichtspunkt einer 10-Stunden-Überflutungsdauer ausgesetzt.

8.2.1. Überflutungsresistenz der Imagines

Alle indigenen phytophagen Coleopteren der Salzwiese überstehen eine zehnstündige Überflutungsdauer. Dabei zeigen die halotopobionten Arten (siehe Kap. 5.1.1.) eine sehr kurze Erholungsphase (20-60 sec), während sich die halotopophilen und eurytopen Arten erst nach 5 Minuten bis 10 Stunden — je nach Alterszustand — erholen.

Der quantitativ nicht erfaßbare Altersfaktor der Imagines spielt nach empirisch ermittelten Werten eine nicht unerhebliche Rolle.*) Jungtiere sind überflutungsresistenter als Alttiere, besonders bei den eurytopen Salzwiesen-Arten (z.B. *Phyllobius vespertinus*).

8.2.2. Überflutungsresistenz der Larvenstadien

- bodenlebende Larvenstadien

Für die im Boden lebenden Curculioniden-Larven spielt anscheinend der Salzgehalt des Bodenwassers keine Rolle. So konnten in umfangreichen Überflutungsversuchen mit ca. 160 Larven- und Puppenstadien der im unteren und oberen Festucetum dominanten Arten *Polydrusus pulchellus* und *Phyllobius vespertinus* keine Salinitäts-Beziehungen nachgewiesen werden (siehe Abb. 32, 33).**) Nach den Untersuchungen von WEIGMANN (1973) (siehe Abb. 34) ist der Bodenluftgehalt im unteren Festucetum (Zone des *P. pulchellus*) um ca. 53% höher und im oberen Festucetum (Zone des *P. vespertinus*) um ca. 25% höher als im Puccinellietum (jeweils registriert bei maximaler Wasserkapazität).

Der besonders hohe Luftgehalt des Bodens im unteren Festucetum ist auch auf die in diesem Bereich siedelnde *Myrmica*-Art (Formicidae, Hymenoptera) zurückzuführen, die durch ausgedehnte unterirdische Bausysteme für eine besonders gute Belüftung des Salzwiesen-Bodens sorgt.

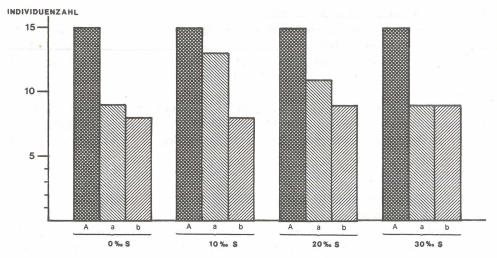
- endophage Larvenstadien

Wesentlich schwieriger sind Salinitäts-Versuche mit endophag lebenden Larvenstadien, da bisher kein Verfahren bekannt ist, das Alter bzw. den Entwicklungsstand und den Parasitierungsgrad durch Endoparasiten der Larven festzustellen, ohne das umgebende Pflanzengewebe — wenn auch nur geringfügig — zu zerstören, was wiederum eine Störung der Larven bedeuten würde. So konnte nicht festgestellt werden, welchen Entwicklungsstand die zum Zeitpunkt des Versuchsbeginns verwendeten *Mecinus collaris*-Individuen hatten (letztes oder vorletztes Larvenstadium oder Puppenstadium) (siehe Tab. 20).

Auch waren regelmäßige Zwischenuntersuchungen innerhalb der Versuchsdauer zur Ermittlung der Mortalitätsraten nicht möglich. Die untersuchten 200 befallenen *Plantago maritima*-Stengel mit insgesamt 284 *M. collaris*-Gallen (davon 168 = 59,2% parasitiert) sind aus statistischen Gründen zu gering, um eine Signifikanz festzustellen. Die Ergebnisse sind in Tab. 20 zusammengestellt.

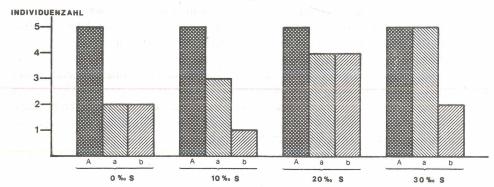
^{*)} Die Probenentnahme für die Überflutungsversuche wurde im letzten Drittel der Erscheinungszeit der Imagines durchgeführt.

^{**)} Die Überflutungsdauer der Salinitäts-Untersuchungen mußte auf maximal 3 Tage beschränkt werden, da aus Gründen der Vergleichbarkeit gleichzeitig ein Nahrungssubstrat nicht angeboten werden konnte.



- A: Anzahl der getesteten Larven
- a) Anzahl der überlebenden Larven nach 3 Tagen
- b) Parallel versuch zu a)

Abb. 32 Überflutungsversuche mit Larven von Polydrusus pulchellus (Curculionidae) (Dauerüberflutung; Temperatur 15°C; keine Belüftung)



- A: Anzahl der getesteten Puppen
 a) Anzahl der ausgeschlüpften Imagines nach 30 Tagen
- b) Parallelversuch zu a)

Abb. 33 Überflutungsversuche mit Puppen von Phyllobius vespertinus (Curculionidae) (Dauerüberflutung; Temperatur 15°C; keine Belüftung)

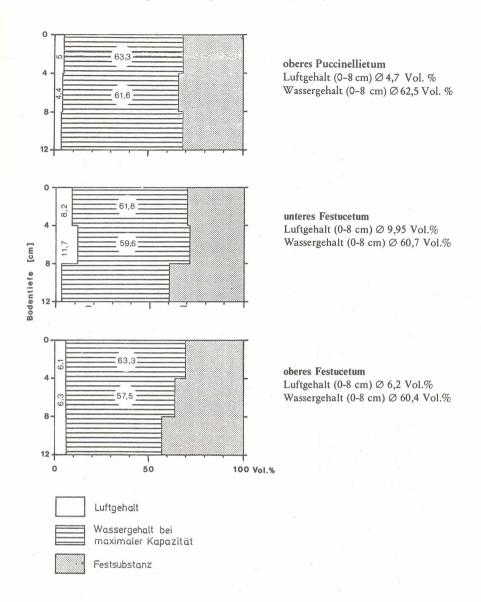


Abb. 34 Porenraumverteilung bei maximaler Wasserkapazität für die Salzwiesenböden im Vorland des Christianskooges (Meldorfer Bucht) (nach Weigmann, 1973; verändert)

Methode: die Plantago-Blütenstiele wurden in Probengläsern mit Wasser des jeweiligen Salzgehaltes gestellt; die Versuchstemperatur betrug 10° C Ausschlüpfrate von Mecinus collaris (Curculionidae) in Abhängigkeit von der Salinität bis 20° C - alternierend im Tagesrhythmus; Versuchsdauer: ca. 6 Wochen. Tabelle 20

Salinität	Anzahl der Plantago- Stiele	Anzahl der Käferlarven in den Gallen ¹)	Anzahl der parasitierten Käferlarven ²)	Anzahl der nicht parasitierten Käferlarven	davon Anzahl der toten Käferlarven und Käferpuppen	Anzahl der geschlüpften Käferimagines	%-Satz der geschlüpften Käferimagines ³)
0 %0	40	57	42	15	8	7	46,7
10 %0	40	53	36	17	6	8	47,1
20 %	40	61	32	29	14	15	51,7
30 %0	40	55	26	29	22	7	24,1
Meerwasser 29 ‰ ⁴)	40	58	32	26	13	13	50,0

1) Oft treten mehrere Gallen an einem Plantago-Blütenstiel auf; grundsätzlich kommt nur eine Käferlarve pro Galle vor.

²) Mecinus collaris wird parasitiert von Entedon spec. indet D (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eulophidae)

!) %-Satz der geschlüpften Käferimagines berechnet aus der Gesamtzahl nicht parasitierter Larven, welche die jeweils unterschiedlichen Salinitäten überlebt ha-

4) Kontrollversuch mit natürlichem Meerwasser; aus dem Salzwiesen-Areal entnommen. Die anderen Salzgehalte in den Proben wurden mit handelsüblichem Meersalz-Konzentrat eingestellt.

9. Bionomie, Autökologie und Verbreitung der wichtigsten Salzwiesen-Käfer

9.1. Chrysomelidae

a) Chrysomela haemoptera

Die Art wird für die Fauna Mitteleuropas als weit verbreitet und recht häufig angegeben; Biotop und Habitat: trockene Wiesen, Wegränder, Strandwiesen, auf *Plantago*-Arten (*P. lanceolata*, *P. coronopus*, *P. major*, *P. media*). Ebenso ist diese Art in fast allen Verzeichnissen über die sog. "Strandkäfer" (siehe Kap. 5.1.7.) aufgeführt.

Ch. haemoptera lebt monophag an Plantago-Arten, im Salzwiesen-Bereich an P. maritima und P. coronopus. Die Generationsfolge dieser Art (sowie der nachfolgenden Art C. staphylea) ist recht kompliziert. Prinzipiell ist sie univoltin, jedoch mit den Charakteristika einer Polyvoltinität, d.h.: zu jeder Jahreszeit ist jedes (oder fast jedes) Entwicklungsstadium nachzuweisen. Dieser scheinbare Widerspruch liegt vor allem in der langen Lebensdauer und Fertilität der Imagines begründet.

- Beobachtungen unter Zuchtbedingungen

LÜHMANN (1939) erwähnt eine 2 Winter lang währende Lebensdauer der Imagines. In eigenen Zuchtversuchen waren aus dem Freiland entnommene Imagines bis zu 15 Monate lang im Zuchtgefäß lebensfähig (ebenfalls über 2 Winter hinweg). Während der gesamten Zeitdauer wurden in Abständen regelmäßig Kopulation und Eiablage beobachtet. Die Anzahl der abgelegten Eier eines Q unterliegt sehr großen Schwankungen (30-120), je nachdem, wie lang dessen Lebensdauer ist.

Etwa 1/4 der Jungkäfer-Population gelangt im folgenden Frühjahr wiederum zur Eiablage, während 3/4 der Jungkäfer-Population nach der Eiablage die folgende Winterperiode nicht übersteht.

- Beobachtungen unter Freilandbedingungen

Anfang bis Mitte Juni erscheinen die Jungkäfer im Festucetum, Ende Juli bis Anfang August beginnen sie mit der Eiablage, die bis in die Wintermonate und darüber hinaus andauert; es werden die Eier einzeln und in weitem Abstand an der Basis der *Plantago*-Blätter angeklebt; Eifarbe: braungrau bis schwärzlich-braun, mattglänzend. Nach ca. 3 Wochen (Ende August) schlüpfen die ersten Eilarven (Morphologie der Larvenstadien und der Puppe, siehe ROSENHAUER, 1882). Die Larvenstadien überwintern in einer kleinen Erdhöhle oder direkt unter den rosettenförmig, dicht am Erdboden anliegenden *Plantago*-Blättern. Zumeist Anfang Mai legt das letzte Larvenstadium eine ca. 0,5 bis 1 cm unter der Bodenoberfläche gelegene Erdhöhle an, in der es sich verpuppt; die Puppenruhe beträgt 2-3 Wochen.

Die überlebenden und überwinternden Imagines des Vorjahres beginnen nach der Winterpause erneut mit dem Reifungs- und Ernährungsfraß an *Plantago*-Blättern. Die Eiablage dieser Alttiere beginnt Ende Mai/Anfang Juni und dauert bis in die Eiablage-Periode der Jungkäfer-Generation, d.h. P- und F_1 -Generation legen von Ende Juli bis Oktober/November gleichzeitig Eier ab.

Ob nur die Eltern-Generation bzw. nur die Tochter-Generation oder beide gemischt untereinander kopulieren, konnte wegen der Schwierigkeiten dieser Beobachtungen nicht festgestellt werden (die geschlechtsreifen Imagines kopulieren öfter und legen nach jeder Kopulation nur einige Eier ab).

Die Larven und Imagines befressen die Blattränder beider halotopobionten *Planta-go*-Arten; die Larven an den bodenständigen Blättern, die Imagines vornehmlich an den Spitzen-Partien der Blätter.

Der Fraß der Imagines beginnt nach Einsetzen der Dunkelheit; sie sind also dämmerungs- bzw. nachtaktiv (Schutzanpassung, die recht großen [bis 1 cm], dunkelblau, mattglänzenden Käfer könnten tagsüber besonders leicht insektenfressenden Vögeln zum Opfer fallen). Dies deckt sich mit den Fundumständen aus der Literatur; dort wird fast immer erwähnt: "unter Steinen", "unter Pflanzenteilen", welche zweifellos die Tagesverstecke dieser Art darstellen.

Nach physiologischen Untersuchungen von LÜHMANN & DREES (1952) über den Grundumsatz (O₂ -Verbrauch) sommerschlafender Chrysomeliden tritt *C. haemoptera* in gewisser Weise aus der zu erwartenden "Norm" heraus; es "konnten auffälligerweise weder zur Zeit der Fraßperiode noch während des Sommerschlafes Adaptationserscheinungen nachgewiesen werden" (LÜHMANN & DREES, 1952, S. 22). Dies ist nicht verwunderlich, denn *Chrysomela haemoptera* ist in der Fraßperiode (schon Mitte Juli) nachtaktiv. Da die respiratorischen Versuche mit dem Warburg-Manometer in einem *verdunkelten* Versuchsraum (LÜHMANN & DREES, 1952, S. 16) durchgeführt wurden und außerdem diese nachtaktive Form obendrein noch in Müllergaze-Säckchen eingenäht wurde (!), erscheint ein physiologischer Vergleich mit den beiden anderen sommerschlafenden Chrysomeliden-Arten (*Phytodecta rufipes* und *Galeruca tanaceti*) doch sehr zweifelhaft.

- Präferenda-Versuche an Halo- und Glycophyten

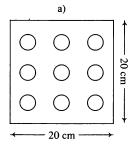
Vorausgegangene Nahrungswahlversuche bestätigten eine eindeutige Monophagie an den *Plantago*-Arten (*P. maritima* und *P. coronopus*) der Salzwiesen.

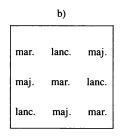
Methodik:

Für die Fraßpflanzen-Wahlversuche wurde die Anordnung von REGGE (1972, S. 93) etwas abgewandelt. Neun wassergefüllte Glasröhrchen wurden im Abstand von je 5 cm (siehe Abb. 35) in Schaumstoff (Styropor) versenkt, mit Blättern der Nährpflan-

Abb. 35 Versuchsanordnung zur Nahrungspflanzenwahl

- a) Verteilung der Nahrungspflanzen (in Glasröhrchen, diese in Styropor eingesenkt)
- b) Alternativangebot von 3 Plantago-Arten





mar.: = Plantago maritima (Halophyte)

maj.: = Plantago major
(Glycophyte)

lanc.: = Plantago lanceolata (Glycophyte)

c) Häufigkeit der Fraßspuren von 50 eingesetzten Imagines der Blattkäferart *Chrysomela haemoptera* (Versuchsdauer: 4 Tage)

mar.: starke lanc.: starke maj.: deutliche maj.: starke mar.: starke lanc.: starke lanc.: starke

zen versehen und am oberen Rand mit einem Wattebausch verschlossen. Je drei Pflanzenarten wurden in je drei Glasröhrchen wechselnder Anordnung im Versuchsgefäß eingesetzt; die gesamte Versuchseinrichtung wurde mit einem übergestülpten Kasten aus durchsichtigem Plexiglas (20x20x10 cm) abgeschlossen. Die Versuchstiere wurden rings um das Mittelfeld eingesetzt. Die Versuchsdauer betrug 4 Tage; es wurden entsprechende standortfrische Nahrungspflanzen verwendet und 50 Imagines der gleichen Generation vom gleichen Fundort (Meldorfer Bucht) eingesetzt.

Aufgrund dieses Versuchsergebnisses läßt sich keine Bevorzugung der standort-indigenen Nahrungspflanze *P. maritima* erkennen, vielmehr werden Glycophten sogar etwas stärker bevorzugt!

b) Chrysomela staphylea

Ebenso wie die vorige Art zeigt *C. staphylea* eine lange Imaginallebensdauer (bis zu 17 Monaten im Zuchtversuch). Bemerkenswert ist, daß die QQ beider Arten die relativ längste Lebensdauer der phytophagen Käfer der Salzwiese besitzen. Auch bei dieser Art überlebt ein kleiner Teil der Population bis zum Winter des nachfolgenden Jahres (Eiablagemodus, Larvenentwicklung und Verpuppung wie bei der vorigen Art). Beschreibung der Eier, Larvenstadien und Puppe: siehe ROSENHAUER, 1882 (S. 151-152) und KLEINE, 1922.

Die Eiablage beginnt Ende April, es schließt sich eine ca. 3 Wochen lange Embryonalentwicklung an, das 1. - 3. (?4.) Larvenstadium wird in 7 Wochen durchlaufen (im Experiment vom 20.5. - 10.7.) und die Puppenruhe dauert ca. 2 Wochen (vom 10.7. - 23.7.). Somit ergibt sich eine Gesamt-Entwicklungsdauer von ca. 12 Wochen (3 Monate), durchgeführt im Zuchtschrank bei:

18°C bei Tag — 10°C bei Nacht 12h hell — 12h dunkel.

Im Gegensatz dazu ermittelte ROSENHAUER (l.c.) eine Gesamt-Entwicklungsdauer von ca. 2 Monaten, es werden jedoch keine Zuchtbedingungen angegeben; wahrscheinlich züchtete er die Larven bei einer höheren Temperatur (Zimmertemperatur 22°C?), wodurch eine schnellere Larvalentwicklung möglich wäre.

Als Nahrungspflanzen werden von den meisten Autoren "Labiaten, wie Mentha-, Melissa-, Ocimum-, Glechoma-, Lamium-, Marribium-Arten" angegeben (KLEINE, 1915; MOHR, 1966). Nahrungswahlversuche von DRUMMOND (1952) und ROSEN-HAUER (1882) ergaben, daß auch Ranunculus-Arten angenommen werden. Im Salzwiesenbereich konnte Chrysomela staphylea ausschließlich im unteren Festucetum nachgewiesen werden und lebt dort monophag an Plantago maritima. Nahrungswahlversuche mit Imagines aus der Salzwiese an Glycophyten zeigten folgendes Ergebnis: Angenommen wurden:

Galeopsis tetrahit (Labiate)*

Plantago maritima

Plantago lanceolata

(an allen drei Pflanzenarten wurde starker Fraß beobachtet.)

Nicht angenommen wurden die folgenden Labiaten:

Lamium purpureum

Ajuga reptans

Lavendula angustifolia

Rosmarinus officinalis

^{*) (}obwohl KLEINE, 1925, S. 212, schrieb: "Galeopsis blieb unberührt.")

Chrysomela staphylea ist flugunfähig; es besteht also durchaus die Möglichkeit, daß sich in verschiedenen geographischen Arealen eigene Rassen bzw. Ökotypen herausgebildet haben, die wiederum ihr eigenes Nahrungspflanzen-Spektrum besitzen. In eng begrenzten Gebieten zeigt diese Art Monophagie 2. Grades bis Oligophagie 3. Grades. Betrachtet man hingegen das Verhalten über großräumige geographische Gebiete (z.B. Westpaläarktis), so muß man C. staphylea als polyphag 1. Grades betrachten (Phagie-Stufen nach HERING, 1950).

Fraßbild der Imagines und Larven: wie bei C. haemoptera. C. staphylea ist ebenfalls nachtaktiv.

c) Phaedon concinnus

Phaedon concinnus lebt im nordwesteuropäischen Gebiet monophag an Cochlearia-Arten der Salzwiesen (C. danica, C. anglica [C. officinalis]). Im heutigen Süd-Polen (Umgebung Olkusz, nordwestlich Krakau) wurde P. concinnus als Schädling an Cochlearia polonica gemeldet (MADZIARA-BORUSIEWICZ, 1972). Die Angabe WÜST-NEIs (1887, S. 50): "Namentlich bei Satrupholz am Sunde auf Triglochin maritimum" wurde unkontrolliert in vielen späteren Veröffentlichungen übernommen, ist aber sicherlich falsch! Möglicherweise fand WÜSTNEI nur zufällig auf Triglochin einige Imagines. Durch eine Reihe von Nahrungswahlversuchen mit den Imagines und allen Larvenstadien konnte zweifelsfrei Triglochin maritimum als Nahrungspflanze ausgeschlossen werden; auch bei "Zwangsernährung" starben die Phaedon-Larven und -Imagines ab, ohne T. maritimum angenommen zu haben.

Phaedon concinnus ist jedoch mehr oder weniger oligophag (an verschiedenen Cruciferen-Arten); so konnten in Zuchtversuchen über mehrere Generationen hinweg alle Entwicklungsstadien an Meerrettich (Armoracia lapathifolia = Cochlearia armoracia) und an Sumpfkresse (Rorippa silvestris) beobachtet werden. Von entnommenen Larven und Imagines aus der Salzwiese wird jedoch Meerrettich anfangs nur zögernd angenommen; nach einer Eingewöhnungszeit (3 - 5 Tage) akzeptieren besonders die Larven die ungewohnte Nahrung dann voll, und auch die sich aus ihnen entwickelnden Imagines nehmen ohne Zögern Meerrettich zum Reife- und Ernährungsfraß an.

Im Laborversuch wurden mehrere (2 - 3) Generationen pro Jahr festgestellt, während man davon ausgehen kann, daß *Phaedon concinnus* in freier Natur nur eine Generation jährlich erzeugt.

Die Imagines überwintern, erscheinen Mitte bis Ende April und fressen an den überwinternden, bodenständigen Rossetten von *Cochlearia*. Beginn der Kopulationsperiode: Ende April bis Anfang Mai; Ende der Kopulationsperiode: Mitte Juli. Eiablage:

Vornehmlich an den Blattunterseiten junger Blätter und im Spitzenbereich von Cochlearia werden die Eier einzeln in kleine Vertiefungen, die das Q durch Benagen der Blätter herstellt, in der Zeit von Mitte bis Ende Mai angeklebt. Eifarbe: weißlich-gelblich, nach einigen Tagen hellbraun bis mittelbraun.

Larvenstadien:

Nach 10 - 14 Tagen schlüpfen die Eilarven; es werden drei Larven-Stadien durchlaufen, deren Gesamtentwicklungsdauer ca. 3 Wochen dauert. Alle drei Larvenstadien besitzen segmental paarig angeordnete, ausstülpbare, gelb gefärbte Hautblasen in den Dorsolateralskleriten, wie bei den Larven einiger anderer Chrysomeliden-Gattungen (siehe HENNIG, 1938), die ein Sekret absondern. Je ein großes Paar am Meso- und Metathorax und 5 - 7 kleinere Paare am Abdomen wurden festgestellt (die genaue Anzahl der Abdominal-

Hautblasen der einzelnen Larvenstadien läßt sich nur durch histologische Untersuchungen ermitteln).

Über die biologische Bedeutung dieses Sekrets berichtet RENNER (1970) an der benachbarten Gattung Gastroidea. Die dort angegebenen experimentellen Beobachtungsergebnisse, daß die Funktion dieses Hautblasensekrets, welches an der Spitze der für einige Sekunden ausgestülpten Hautblasen abgegeben wird, zur "Regulationsfunktion innerhalb der Population durch den intraspezifisch wirksamen Vertreibungseffekt" dient, treffen ebenfalls für die Art Phaedon concinnus zu.

Auf räuberische Formen, wie Saprinus virescens (siehe Kap. 7.3.), zeigt dieses Sekret keinerlei abschreckende Wirkung. Vielmehr liegt die biologischökologische Funktion darin, räumliche Distanz zu innerartlichen Nahrungskonkurrenten (Larven sowie Imagines der gleichen Art) herzustellen, um somit das eigene "Weiderevier" abzugrenzen. Bei starker mechanischer Reizung kugeln sich die Larven ein und verharren recht lange (5 - 10 Minuten) in einer Thanatosestellung.

Als spezifische Anpassung an die überflutungsgefährdete Salzwiesen-Region zeigen alle Larvenstadien eine besondere Verhaltensweise: die drei Thorakalbeinpaare (mit einspitzigem Praetarsusglied) werden fest im Blattgewebe verankert (das Pygopodium [= Nachschieber] ist dann funktionsunfähig), die Larve verharrt in einer Ruheposition, ohne eine Nahrungsaufnahme zu zeigen. Die unbenetzbaren Larven überleben allerdings nur Überflutungen von 5 - 10h Tidedauer und sind danach sofort wieder aktiv. Eine 24stündige Überflutungsdauer überlebten die Larven nicht (siehe Kap. 8.2.). Verliert die Larve bei Überflutung dennoch den Halt auf der Nahrungspflanze, so sinkt sie zu Boden; sie ist also hyperkompensiert (biologische Schutzanpassung; siehe Kap. 8.1.).

Die Larvenstadien befressen hauptsächlich die Blätter, sind dort einzeln oder in kleinen Gruppen (3 - 5) mit entsprechendem Individualabstand anzutreffen. Je nach Entwicklungsstand werden einige mm² bis 1 cm² große Fenster in das Blatt genagt; seltener konnte Lochfraß beobachtet werden. Die Beobachtungen von MADZIARA-BORUSIEWICZ (l.c.), daß die Larven vornehmlich in den Früchten bzw. Fruchtkapseln fressen, kann ich für den Salzwiesen-Bereich nicht bestätigen, vielmehr werden hier die Blütenbereiche geradezu gemieden.

Die Larvenhäutungen geschehen an Ort und Stelle; die Larve heftet sich mit dem Pygopodium am Blattgewebe fest, Häutungsdauer: ca. 5 - 10 Stunden.

Puppe: Zur Verpuppung verlassen die Larven Mitte bis Ende Juli ihre Nahrungspflanze und graben sich im Bodensubstrat ein (1 - 2 cm tief) oder verpuppen sich im dichten Detritus-Filz abgestorbener Pflanzenteile direkt auf der Bodenoberfläche in einer kleinen Erdhöhle. Eine Verpuppung im Innern ausgefressener Fruchtstände (MADZIARA-BORUSIEWICZ, l.c.) trifft hier nicht zu.

Imago: Anfang August erscheinen die ersten Jungkäfer, zu einer Zeit, wo die Altkäfer noch zur Eiablage schreiten können. Im gewissen Maße können sich also die Generationen etwas überschneiden; im äußersten Fall leben die Altkäfer bis Anfang September, während die Jungkäfer nach dem Ernährungsfraß spätestens Ende September bis Mitte Oktober ins Winterlager gehen.

In die Blattober- und -unterseiten werden einige mm² große Fenster bzw. Löcher gefressen; seltener wurde Randfraß festgestellt. Die überwinternden Imagines bevorzugen im Frühjahr junges Pflanzengewebe (Blätter, Sproßteile, Blütenknospen).

d) Longitarsus plantagomaritimus

Longitarsus plantagomaritimus ist eine halotopobionte Art des Nordseeküstenareals und lebt monophag an Plantago maritima (Monophagie 1. Grades). Obwohl die Imagines unter Zwang auch an P. coronopus fressen, findet eine Eiablage ausschließlich an P. maritima statt.

DOLLMAN beschrieb 1912 diese Art als neu für die Wissenschaft; viele Jahrzehnte danach wurde sie jedoch von den meisten Wissenschaftlern als Variation von L. melanocephalus betrachtet, bis jetzt verstärkt die Auffassung vertreten wird, daß L. plantagomaritimus eine von L. melanocephalus zu trennende Art ist. Ökologisch liegt eine besondere Spezialisation von L. plantagomaritimus vor. Plantago maritima ist phylogenetisch mit P. alpina verwandt; beide Arten haben sich im Postglazial auf konkurrenzfreie, schattenlose Areale Europas zurückgezogen (USINGER, mündl. Mitt.). Eine engere Verwandtschaft von Plantago maritima zu P. lanceolata, P. media oder P. major (an den drei zuletzt genannten Arten lebt L. melanocephalus) ist nicht gegeben. Dies läßt die Vermutung zu, daß sich L. plantagomaritimus schon seit Beginn des Postglazials (vor 8.000 - 10.000 Jahren) von L. melanocephalus abgespalten haben könnte.

Die Ende April bis Anfang Mai aus dem Winterlager erscheinenden Imagines fressen in die neu austreibenden *Plantago*-Blätter kleine Löcher (Ø 1 - 2 mm). Mitte bis Ende Mai beginnen Kopulation und Eiablage. Die Eiablageperiode der Altkäfer dauert recht lange, bis Ende Juli.

Die Eier werden einzeln oder zu mehreren in die Blattspalten im Basisbereich oder in die gerade über dem Erdboden herausragenden Sproßachsenbereiche gelegt. Die Larven schlüpfen nach 8 - 10 Tagen und sind semi-endophag bzw. endophag (minierend!) im Basisdrittel der Blätter oder in der unterirdischen Sproßachse ("Wurzel") (ähnlich wie die Nachbarart *L. melanocephalus* an *P. lanceolata*; BUDDEBERG, 1885).

Zur Verpuppung (Mitte bis Ende Juli) gehen die Larven in den Erdboden, graben kleine Erdhöhlen oder benutzen die Lückensysteme abgestorbener Blätter direkt an der Wirtspflanze. Mitte August schlüpfen aus den weißen Puppen die ersten weißlichen bis gelblichweißen Jungkäfer, die bis zu ihrer Aushärtung und vorläufigen Ausfärbung ca. 1 - 2 Wochen benötigen.

Diese Generation überwintert. Im Oktober beträgt der Anteil derjenigen Individuen mit braunen oder braunschwarzen Flügeldecken ca. 10 - 15%, im Mai des folgenden Jahres beträgt er ca. 50 - 60%, ohne daß sich die Individuenzahl entscheidend geändert hat. Aufgrund dieser Tatsache erscheint das von HEIKERTINGER (1930) als wesentliche Erleichterung nach den Färbungstypen entwickelte "Kennwortsystem" zumindest für die Gattung Longitarsus fragwürdig. Demnach müßte ein und dasselbe Individuum während seiner imaginalen Ausfärbungsphase ein- oder mehrmals umbenannt werden, oder es müßte festgelegt werden, daß nur solche Imagines besonders bezeichnet werden (sei es als "Variation" im herkömmlichen Sinne oder nach dem HEIKERTINGER'schen "Kennwortsystem"), die in einer bestimmten, für jede Art unterschiedlichen Jahreszeit gefangen wurden (Laborversuch, siehe Abb. 36).

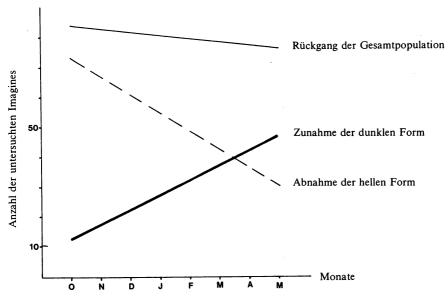


Abb. 36 Umwandlung der Imaginal-Färbung von Longitarsus plantagomaritimus (Chrysomelidae) während der Reifeperiode (Oktober bis Mai).

e) Chaetocnema sahlbergi

Diese vom nördlichen Südeuropa bis Nordeuropa vorkommende Art wird in der heutigen Literatur durchweg als "verbreitet aber selten" angegeben. Sie lebt wohl ausschließlich in feuchten Habitaten und soll u.a. nach HEIKERTINGER (1925) an Carex sp. und an Gramineen, nach HANSEN (1964) an Carex- und Juncus-Arten vorkommen.

Im Nordseeküsten-Litoral wurde diese Art von Sahlenburg bei Cuxhaven (LOHSE, 1940) gemeldet. Im unteren Festucetum der Salzwiesen in der Meldorfer Bucht konnte ich ebenfalls einige Exemplare (4 ° ° , 4 ° °) auffinden; diese wurden ausschließlich in Arealen mit *Juncus gerardii*-Vorkommen ermittelt.

Aufgrund der sehr wenigen gefangenen Exemplare und der erfolglosen Suche nach den Entwicklungsstadien ergeben sich bisher nur sehr lückenhafte biologisch-ökologische Ergebnisse, die aber wegen der Seltenheit dieser Art Bedeutung haben.

Die überwinternden Imagines erscheinen Ende April. Die Nahrungspflanze dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit *Juncus gerardii* sein. Anfang Juli erscheint die neue Generation.

9.2. Curculionidae

a) Apion limonii

Diese halotopobionte Art wurde bisher ausschließlich in Küstenregionen des westpaläarktischen Faunengebietes nachgewiesen:

- Atlantischer Ozean: Marokko, Portugal, Spanien, Frankreich
- westliches Mittelmeer: Algerien, Frankreich
- Nordsee (inkl. Kanalregion): England (Themse-Mündung, Norfolk), Deutschland (nur Nordfriesland: Amrum, Sylt, Hooge, Oland)

(HOFFMANN, 1958; PERRIS, 1863; WEBER, 1942, 1952, 1955; DIECKMANN, 1977; FLACH, 1908; EVERTS, 1922).

Weitere Standorte wurden von mir im nordfriesischen Wattenmeer festgestellt bzw. bestätigt:

Hallig Nordstrandischmoor Hallig Langeness
Hallig Gröde Hallig Oland
Hallig Habel Insel Amrum

An folgenden Standorten konnte A. limonii nicht nachgewiesen werden:

Hamburger Hallig Salzwiesen bei Rantum/Sylt Salzwiesen bei St.Peter-Ording Salzwiesen bei Havneby/Röm

Hallig Hooge Salzwiesen bei Skallingen/Südjütland

Die Nordgrenze des Verbreitungsgebietes stellt die Südspitze der Insel Sylt dar (WEBER, 1952), während auf der nördlichen Nachbarinsel Röm, die in ihrem südlichen Teil (bei Havneby) durchaus vergleichbare Salzwiesen-Assoziationen bietet, die Art bisher nicht nachgewiesen werden konnte (siehe Abb. 21).

Ein Nachweis in den sehr ausgedehnten Salzwiesen-Bereichen, östlich der Halbinsel Skallingen (Hø-Bugt) mit besonders großflächigen Limonium vulgare-Beständen, ist nach meinen Beobachtungen wegen der Standortphysiognomie ziemlich ausgeschlossen (ähnlich ist der Limonium-Standort in den Salzwiesen im Westteil der Halbinsel Eiderstedt beschaffen [Umgebung von St. Peter-Ording]). In diesen Gebieten fehlen fast völlig die durch die Tideeinwirkung freigelegten Sproßachsen-Bereiche der Nahrungspflanze. Vielmehr wird dort durch kontinuierlichen Sandanflug der langsam nachwachsende Sproßachsen-Bereich zugeweht, so daß ein Zutritt für die eiablegebereiten $\mathcal Q$ unmöglich ist (die Imagines dieser Käferart können sich nicht in den Boden zur Eiablage eingraben!).

Es werden nur solche Habitate von den Q Q zur Eiablage angenommen, in denen, besonders an Grabenrändern oder zwischen aufgeschütteten Steinwällen, freiliegende "Wurzel"-Partien der Nahrungspflanze in ausreichender Anzahl vorhanden sind. Das Alter dieser sonst unterirdischen Sproß-Bereiche ist in diesem Zusammenhang unerheblich. Die einzige Voraussetzung ist, daß die "Wurzelbereiche" freiliegend sind. Im Gegensatz zu den Beobachtungen WEBERs (1942, 1952) wurden die Entwicklungsstadien von A. limonii gleichermaßen in jungen wie in alten Limonium-Horsten nachgewiesen.

Apion limonii ist ein Winterbrüter. Das bedeutet ausschließliche Überwinterung als Larve. Das "Winterbrüten" bei A. limonii ist zum dritten Mal neben Apion pisi und A. aestimatum bei den mitteleuropäischen Apion-Arten nachgewiesen worden. Die Imago von A. limonii stirbt im Spätherbst ab, im darauffolgenden Frühjahr wurden in keinem Fall überwinternde Imagines gefunden.

Eiablage:

Anfang August bis Anfang September werden die Eier in den frei zugänglichen "Wurzel"-Partien von *Limonium vulgare* abgelegt. Dazu nagt das Q ein ca. 1-1,5 mm tiefes Loch in das Pflanzen-Gewebe, legt ein einzelnes Ei ab und verschließt das Loch mit einem dunkelbraunen bis schwarzen Sekret- oder Kotpfropfen, der auf der ebenso gefärbten Bastschicht der Sproßachse fast gar nicht mehr erkennbar ist. Die Eier sind kurz nach der Ablage weiß-gelblich gefärbt, dunkeln allmählich nach und sind kurz vor dem Ausschlüpfen der Junglarve glänzend schwarzgrau bis anthrazitfarben.

Die fortschreitende Eiverfärbung ist in dieser typischen Ausprägung bisher bei nur sehr wenigen Curculioniden-Arten der sehr artenreichen Familie bekannt geworden. Nach den Untersuchungen von SCHERF (1960) tritt dieses Phänomen hauptsächlich bei den sog. Bodenbrütern auf (Larvalentwicklung innerhalb des Erdbodens oder in unterirdischen Pflanzenteilen) wurde aber auch bei einigen anderen Arten festgestellt. Zusammenfassend schreibt SCHERF u.a. (1960, S. 53/54): "Durch die Pigmenteinlagerung sind die Eier in die Lage versetzt, mechanische Beanspruchung besser zu überstehen. Gleichzeitig werden Schädigungen durch UV-Einstrahlung verhindert."

Da es jedoch wiederum Bodenbrüter gibt, die keine progressive Eiverfärbung aufweisen (z.B. Polydrusus pulchellus, Phyllobius vespertinus; Arten besonders heliophiler Standorte im Salzwiesen-Bereich), und solche Arten, die eine solche Schutzanpassung (falls es sich hierbei um eine solche handelt) zwar aufweisen, aber nicht nötig haben (Eiablage ins Pflanzeninnere, z.B. einige Hypera-Arten, Apion limonii), muß es über die von SCHERF gegebene Begründung hinaus noch andere Ursachen für diese auffallende Erscheinung geben.

Larvenstadien:

Alle drei Larvenstadien sind gelblich-weiß gefärbt. Nach ca. 10 Tagen (bei 22°C) schlüpft die Eilarve und frißt innerhalb der "Wurzel" einen geradlinigen bis schwach gebogenen Gang. PERRIS (1863, S. 462) vermutete schon vor über 100 Jahren, daß auch die Larven an dieser Pflanze zu finden sind: «J'ai la conviction que sa larve vit au collet de la racine de ces plantes.» Die Larvalhäutungen finden innerhalb des Fraßganges statt, der mit zunehmender Larvengröße entsprechend breiter wird (1,5 - 2,5 mm). Die verpuppungsreife Larve (0,9 mm x 2,5 mm) frißt bis dicht unter der "Wurzel"-Oberfläche und verpuppt sich auch dort (Laboruntersuchungen). Die gesamte Larvalentwicklung (inkl. Präpupalstadium) dauert unter Laborbedingungen (22°C) ca. 6 - 7 Wochen, unter Freilandbedingungen (inkl. der "Zwangs"-Diapause während der kalten Jahreszeit) ca. 9 - 10 Monate (Larvenhabitus: siehe Abb. 37).

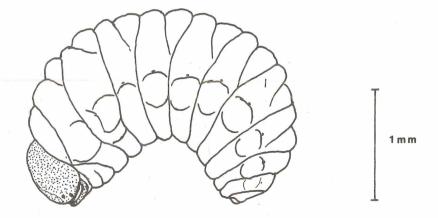


Abb. 37 Apion limonii, Larve



1 cm

Abb. 38 Blatt der Halophyte *Limonium vulgare* mit Fraßspuren der Imagines von *Apion limonii* (Curculionidae)

Puppe:

Ende Juni bis Anfang August findet man am Standort die weißlichen Puppen von *Apion limonii* innerhalb der "Wurzel" dicht unter der Pflanzenoberfläche in einer Puppenwiege (Größe: 1,2 x 2,6 mm). Die Puppenruhe dauert ca. 8-10 Tage.

Imago:

Die frischgeschlüpfte Imago verweilt noch 1 - 2 Tage in der Puppenwiege bis sie sich ins Freie durchnagt. Sie ist anfangs matt-blauviolett und noch relativ wenig ausgehärtet, zur endgültigen Aushärtung und Ausfärbung benötigt sie weitere 3 - 5 Tage.

Die junge Imago beginnt sofort an den *Limonium*-Blättern zu fressen und nagt dabei 1 - 3 mm² große Löcher oder Fenster in das Blattgewebe oder in junge Blatttriebe (siehe Abb. 38). Nach ca. 10 - 20 Tagen sind sie geschlechtsreif und beginnen mit Kopulation und Eiablage.

Apion limonii lebt im Salzwiesen-Bereich der Nordseeküste monophag an Limonium vulgare (= Statice limonium). Die Blätter einer aus dem Mediterran-Gebiet stammenden Limonium-Verwandten (Statice sinuata) wurde ebenfalls von den Imagines angenommen. Inwieweit diese "fremde" Nahrungspflanze die Eireifung beeinflußt, konnte nicht nachgewiesen werden.

Sämtliche durch Laborversuche künstlich zur schnellen Entwicklung veranlaßten Imagines sind offensichtlich steril, eine Nachfolge-Generation mit unter Laborbedingungen aufgezogenen Käfern kam in keinem der umfangreichen Versuche zustande. Möglicherweise ist die lange Larvalperiode über den Winter hinaus notwendig, um eine fertile Generation zu erzeugen. Parasiten wurden nicht beobachtet.

b) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius

(Bemerkungen zur Eigenständigkeit dieser halotopobionten Art, siehe Kap. 10.3.) Obwohl Otiorhynchus frisius bei Nahrungswahlversuchen im Labor eine physiologisch "polyphage" Art ist, zeigt sie unter Freilandbedingungen (an unterschiedlichen Standorten) eine eindeutige Monophagie an Plantago maritima und P. coronopus.

Unter Zwangsfütterung wurden angenommen:

Limonium vulgare Artemisia maritima
Aster tripolium Triglochin maritimum
Atriplex hastata Suaeda maritima
Glaux maritima Plantago maritima
Salicornia europaea agg. Plantago coronopus

Nicht angenommen wurden:

Cochlearia danica Cochlearia anglica

Spergularia salina Puccinellia und andere Gramineen

O. frisius zeigt prinzipiell eine Generation pro Jahr. Allerdings kann dieser Eindruck bei Freilandfängen durch die extrem lange Lebensdauer der Imagines verwischt werden (ähnlich wie bei den Chrysomela-Arten); die Imagines leben von Ende Juni bis Ende Mai des folgenden Jahres. Je älter sie sind, desto dunkler erscheint ihre Färbung; frisch geschlüpfte Exemplare sind hellbraun, alte und überwinternde Exemplare sind dunkelbraun bis schwarzbraun gefärbt.

Eiablage:

Anfang bis Mitte August beginnen die Jungkäfer mit der Eiablage. Die relativ kleinen, fast kugeligen Eier werden einzeln in den Erdboden, meist direkt neben dem "Wurzelstock" von *Plantago maritima*, vielfach auch zwischen den abgestorbenen Blattresten abgelegt. Nach einigen Tagen haben die anfangs gelblichen Eier eine schwärzliche Farbe.

Larvenstadien:

Die Larvenstadien leben ektophag am unterirdischen Sproßachsen-Bereich der Nahrungspflanze. Ende August bis Anfang September schlüpfen die Eilarven und fressen an den "Wurzel"-Bereichen zwischen den abgestorbenen Blattansatzstellen. Die Dauer der einzelnen Entwicklungsphasen konnten im Freiland nicht beobachtet werden; auch durch zahlreiche Laborversuche sind bisher keine verläßlichen Daten anzugeben.

Puppe:

Die erwachsene Larve verpuppt sich im Erdboden. Der Beginn und die Dauer der Puppenruhe ließen sich wegen der relativ geringen Besiedlungsdichte nicht ermitteln; entsprechende Laborversuche mißlangen.

Imago:

Die Jungkäfer treten Ende Juni/Anfang Juli im Salzwiesen-Bereich (Christianskoog; Meldorfer Bucht) auf. Sie befressen vom Rand her die *Plantago maritima*-Blätter.

Die Imago ist nachtaktiv — unter Zwangsbelichtung während der Nachtphase bleibt sie inaktiv —, tagsüber verkriecht sie sich in den Erdboden nahe der Nahrungspflanze, dabei werden vielfach immer dieselben 3 - 5 cm langen Erdgänge benutzt; oft findet man auch 2 - 3 Imagines am Grunde dieser Gänge dicht zusammengedrängt.

Bei Beunruhigung fallen sie sofort in eine minutenlange Thanatose-Stellung, in der sie alle Extremitäten an den Körper anlegen; bei sehr starker mechanischer Reizung werden Fühler und Beine wieder ruckartig vom Körper abgespreizt — ein Verhalten, das bei vielen anderen *Otiorhynchus*-Arten beobachtet werden kann. Die Schreck-Thanatose dauert wesentlich länger (20 - 30 Minuten); dabei liegen die Tiere auf dem Rücken.

WOHLENBERG (1948) fand in Festucetum-Soden anläßlich der Neubepflanzung einer Schutz-Warft bei der Hamburger Hallig Rüsselkäferlarven, die zum größten Teil zur damals determinierten Art "Phyllobius pyri" und zu einem geringen Teil zu einer Otiorhynchus-Art gehörten. Nach den Angaben von WOHLENBERG (l.c.) sind diese Tiere von bekannten Coleopterologen determiniert worden.

Die Otiorhynchus-Art wurde als "singularis, Linné" angegeben. Ein Vorkommen von O. singularis im Salzwiesen-Bereich ist nach meinen Untersuchungen absolut ausgeschlossen! Eventuell lag eine Verwechslung der Proben vor.

c) Phyllobius vespertinus

Diese eurytope Art kommt außer im Binnenland auch im Festucetum der Salzwiesen vor. Da diese Art seit mehr als 100 Jahren mit *Phyllobius pyri* Linné synonymisiert wurde (DIECKMANN, 1979), läßt sich die Verbreitung zur Zeit nicht exakt bestimmen. Nach den Angaben von DIECKMANN (1979) ist *P. pyri* wohl im größten Teil der Westpaläarktis und Nordpaläarktis, *P. vespertinus F.* nur im Westteil der Paläarktis verbreitet. In Mitteleuropa scheint *P. vespertinus* jedoch genauso häufig wie die Nachbarart *P. pyri* zu sein (LOHSE, 1978).

Beide Geschwisterarten zeigen sehr deutliche Habitatunterschiede: Die Imagines von *P. pyri* trifft man fast ausschließlich auf Büschen und Bäumen an, die Imagines von *P. vespertinus* fast ausschließlich in der bodennahen Krautschicht.

DIECKMANN (1979, S. 9-10) bemerkt dazu: "Wenn sich diese ökologische Sonderung als zutreffend ergeben sollte, ließen sich Literaturangaben über das Schadauftreten von *P. pyri* deuten: Befall in der Forstwirtschaft wäre *P. pyri*, Schaden in landwirtschaftlichen Kulturen *P. vespertinus* zuzuschreiben."

Im Laufe vorliegender Untersuchungen konnte anhand von Vergleichen in seedeichnahen und seedeichfernen Koogbereichen *P. vespertinus* ausschließlich in der Krautschicht von Wiesen-, Wegrand- und Ruderalbiotopen aufgefunden werden, während im Binnenland Schleswig-Holsteins in entsprechenden Habitaten verschiedener Naturlandschaften (Randbezirke der Hochmoore und Niedermoore, Krattwälder und Wallhecken [= Knicks]) überwiegend *P. pyri* angetroffen wurde.

Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß sich die Larvenstadien beider Arten, zumal sie eine sehr ähnliche Biologie aufweisen, direkt nebeneinander im Erdboden entwickeln, da oft eine innige Verknüpfung obengenannter Biotopzonen gegeben ist.

Kopulationsverhalten und Eiablage:

Die von Mitte April bis Anfang Juni schlüpfenden Imagines beginnen sofort mit der Nahrungsaufnahme und der Kopulation, auch dann, wenn sie noch nicht vollständig "ausgehärtet" sind.

Frisch geschlüpfte, eingefangene Q Q lassen sich nach Beobachtungen im Zuchtglas jedoch nur dann begatten, wenn gleichzeitig ein Nahrungspflanzenangebot vorhanden ist, d.h. unter Zuchtbedingungen ohne Nahrungspflanzen (in diesem Fall Gramineen-Blätter) wehren die Q Q jegliche Begattungsversuche der & d durch heftige Bewegungen der Hinterbeine und durch enges Anpressen der Abdominaltergite an die Flügeldecken ab; wird aber eine Nahrungspflanze angeboten, zeigen sich die Q Q augenblicklich kopulationsbereit und fressen sofort an dem dargebotenen Pflanzensubstrat. Das & betrillert sehr heftig die Kopfregion des Q mit den Fühlern und bestreicht Halsschild und Flügeldecken-Basis mit den Vorderbeinen, während Mittelund Hinterbeine das Q fest umklammern. Eine Kopulation dauert 10-30 Minuten, manchmal länger. Danach schreitet das 9 nach 1-2 Tagen zur Eiablage. Die Eier werden zwischen Blättern, in Blattspalten oder direkt in Bodenspalten abgelegt, mitunter wird das Pflanzengewebe angenagt. Die einzelnen Gelege bestehen jeweils aus 5 bis 30 eng aneinanderliegenden Eiern, die am Substrat und untereinander mit einem Haftsekret verbunden sind und somit einer Abspülung durch Regenwasser oder Verdriftung durch Gezeiteneinwirkung standhalten (siehe Kap. 8.1.).

Nach der ersten Eiablage sind dieselben QQ wiederum kopulationsbereit; die Eiablage wiederholt sich einige Male, so daß jedes Q ca. 50-90 Eier ablegen kann.

Zur schnellen Partnererkennung sind die & von P. vespertinus besonders gut befähigt; werden kopulationsbereiten & gleichzeitig Weibchen anderer Arten benachbarter Gattungen oder Unterfamilien (im Versuch Otiorhynchus frisius, Polydrusus pulchellus) von annähernd gleicher Körpergröße angeboten, so werden die Q premder Arten nach kurzem Fühler-Betrillern nicht weiter beachtet; Kopulationsversuche wurden ausschließlich bei der eigenen Art beobachtet. Daß es bei Käfern dennoch zu interspezifischen Kopulationen unter künstlichen Bedingungen kommen kann, veröffentlichte schon GERMAR (1821). Es sind sogar Freiland-Funde von Fremdkopulationen durch HEYMES (1921), WEBER (1921) und LOHSE (1979) bekannt geworden.

Direkt nach der Ablage sind die Eier weißlich-gelb gefärbt und ca. 0,73 mm lang und 0,34 mm breit (Mittelwert aus 10 Eiern unterschiedlicher Gelege).

Während der Embryonalentwicklung verfärben sich die Eier und sind beim Ausschlüpfen der Junglarven mittelbraun (nicht schwarz, siehe Bemerkungen bei *Apion limonii*, Seite 143).

Larvenstadien:

Es werden 5 Larvenstadien durchlaufen, wie bei *Phyllobius pyri* (AXELSSON et al., 1973). Erscheinungszeit der Larven: Ende Mai bis Mitte März des nachfolgenden Jahres; sie leben in einem 1-5 cm tiefen Bodenhorizont besonders an Gramineen-Wurzeln des unteren und oberen Festucetums. Im oberen

Festucetum erreichen die Larvenstadien eine beachtliche Besiedlungsdichte. WOHLENBERG (1948) spricht von bis zu 400 Larven/m², eigene Untersuchungen ergaben durshschnittlich ca. 150 Larven/m² (siehe Kap. 6.1.). Aufgrund solcher relativ hohen Besiedlungsdichte ist ein Schadauftreten im landwirtschaftlichen Bereich zu erwarten; WOHLENBERG (1948) beschrieb ein Schadauftreten an Warftenböschungen und Deichböschungen, die zuvor neubesodet bzw. ausgebessert wurden. In der Annahme, daß es sich hierbei um eine einwandernde Art handelt*), wurden nach WOHLENBERGs Angaben nur neubesodete Areale untersucht. Es unterblieb leider eine Untersuchung der aus dem Salzwiesen-Bereich entnommenen Grassoden, diese sind (S. 435) "im üblichen Verfahren einem gesunden Anwachsgebiet, das dem Festucetum rubrae litoralis, teilweise noch dem Puccinellietum angehört, entnommen und ohne Zwischenlagerung an den neu hergerichteten Böschungen verbaut worden".

Hätte WOHLENBERG auch Grassoden aus diesem "gesunden Anwachsgebiet" auf *Phyllobius*-Larven hin untersucht, hätte er erkannt, daß mit diesen Soden gleichzeitig die "Schädlinge" zum neuen Standort transportiert wurden, und die Spekulationen über eine kurzfristige Massen-Einwanderung vom Binnenland her ausgerechnet auf die Areale der neubesodeten Böschungsabschnitte wären möglicherweise unterblieben.

Allerdings wurden durch die damaligen Rüsselkäfer-Spezialisten die beiden Arten *Phyllobius pyri* und *P. vespertinus* noch nicht unterschieden, und die vereinzelten früheren Literatur-Angaben über einen Gramineen-Befall von *P. pyri* (bzw. *P. vespertinus*) wurden ungenügend beachtet (siehe DIECKMANN, 1979).

Die Beobachtungen WOHLENBERGS (1948, S. 438), daß die Larven ausschließlich den Bereich des "Wurzelhalses" benagen und somit die Graspflanze zum Absterben bringen, ist wahrscheinlich eine sekundäre Verhaltensweise, bedingt durch die Art und Weise der Sodenentnahme und Sodenneuverbauung. Im natürlich gewachsenen Festucetum nagen die Larven an den Gramineenwurzeln, ohne daß es zu augenfälligen Schädigungen der oberirdischen Pflanzenteile kommt (daher auch die Charakterisierung WOHLENBERGS (l.c.), "gesundes Anwachsgebiet"!).

Puppenstadium:

Die ersten Puppen treten bereits Mitte Oktober bis Anfang November, die letzten Ende März des nachfolgenden Jahres auf. Die Verpuppung erfolgt in einer 2-5 cm unterhalb der Bodenoberfläche gelegenen Erdhöhle, die durch Schlängelbewegungen der Larve geschaffen wird. Die junge Puppe ist vollständig weiß, erst nach ca. 1-2 Tagen werden die Augen schwarz. Kurz vor dem Schlüpfen der Imago verfärbt sich die Puppe schmutzig-gelbbraun; die sonst häufig beobachtete Dunkelfärbung der Kopf- und Thoraxbereiche und besonders der Kniegelenke und Tarsenendglieder bei den Puppen kurz vor dem Schlüpfen der Imago unterbleibt hier.

^{*) &}quot;Im äußeren Bereich des Wattenmeeres machen wir häufig die Beobachtung, daß bei ablandigen Winden größere Mengen standortfremder Insekten auf die Watten und Halligen gelangen, dort dann allerdings nach kurzer Zeit wegen der ungewöhnlichen Lebensbedingungen eingehen." (WOHLENBERG, 1948, S. 437)

Imago:

Bereits Mitte Dezember schlüpfen die ersten Imagines aus der Puppe; sie sind bis auf die schwarz pigmentierten Augen und die stark sklerotisierten Mandibelanhänge völlig weiß-gelblich gefärbt und bleiben bis zum kommenden Frühjahr in der Verpuppungshöhle liegen. Man findet also im Januar neben bereits geschlüpften Jungimagines, größtenteils Puppen und auch noch einige L5-Stadien.

Mitte April bis Ende Mai erscheinen die sich mit den Mandibelanhängen durchgrabenden Jungkäfer an der Bodenoberfläche. Bei dieser Grabtätigkeit verliert die Imago vielfach einen oder auch beide Mandibelanhänge, so daß nur noch selten solche Tiere an der Oberfläche anzutreffen sind, die einen oder beide Mandibelanhänge tragen. Solche Imagines versuchen unter kräftigen Kopfbewegungen an harten Pflanzenteilen, diese Anhänge an den vorgesehenen Sollbruchstellen abzubrechen, da die Tiere andernfalls nicht zur Nahrungsaufnahme fähig sind.

Frisch aus dem Boden geschlüpfte Imagines sind hellbraun bis mittelbraun gefärbt und besitzen noch ein vollständiges Schuppen- bzw. Haarkleid. Selten treten schon voll ausgefärbte und teilweise deflorierte Imagines auf. Im Laufe des Alterns (4-6 Wochen) werden sie pechbraun bis schwarzbraun und verlieren den größten Teil ihres Schuppen- bzw. Haarkleides; Mitte bis Ende Juni sind alle Imagines abgestorben.

Die Angaben DIECKMANNs (1979, S. 11), daß einige Imagines die nachfolgende Sommer- und Winterperiode überstehen und im folgenden Frühjahr erneut zur Eiablage schreiten, kann ich für die Salzwiesen-Population nicht bestätigen; von ca. 600 aus der Salzwiese zu Nahrungspflanzenwahl-Versuchen lebend entnommenen Imagines überlebte kein einziges Individuum die Zeit bis maximal Mitte Juli.

Nach meinen Beobachtungen stellen diejenigen vollständig ausgefärbten und teilweise deflorierten Imagines, die schon Ende April auftreten, die jüngsten Anteile der Gesamt-Population dar, die sich schon im Oktober/November des Vorjahres verpuppt haben und bereits Mitte Dezember als Imago im Erdboden innerhalb der Verpuppungskammer aufzufinden sind.

Zur Ermittlung des Nahrungspflanzen-Spektrums der Imagines wurden recht umfangreiche Versuche durchgeführt. In einer ersten Versuchsreihe wurden den Imagines die zu dieser Jahreszeit verfügbaren Salzwiesenpflanzen in jeweils gesonderten Versuchsbehältern (siehe Tab. 21) oder alle diese zusammen zur Auswahl in einem Großbehälter zur Verfügung gestellt (siehe Tab. 22).

In einer parallel dazu geführten zweiten Versuchsreihe wurden an einem Großteil der entsprechend der Jahreszeit (Mai-Juni) vorhandenen frischen Blätter verschiedenster Pflanzenarten im seedeichnahen Koogbereich Nahrungswahl-Versuche durchgeführt (siehe Tab. 23).

Ergebnisse: In Einzel-Versuchen wurden besonders die Chenopodiaceen, Compositen und Gramineen bevorzugt; im Gesamt-Wahlversuch zeigen die Käfer nur gegenüber Compositen und Gramineen eine Bevorzugung, gegenüber letzteren besonders deutlich.

Eine spezifische Affinität zu Glycophyten aus den verschiedensten Ordnungen ließ sich nicht erkennen, vielmehr wurden von vielen Angiospermen-Ordnungen die ver-

Tabelle 21 Nahrungswahlversuche mit *Phyllobius vespertinus* (Curculionidae) an Salzwiesen-Halophyten (Versuche mit einzelnen Pflanzenarten ohne alternatives Angebot).

Methode: Die Blätter der getesteten Pflanzenarten wurden einzeln in abdichtbare Probengläser auf befeuchtetes Filterpapier gelegt. Diese Methode hat den Vorteil, daß kein hinderlicher Raumwiderstand beim aktiven Aufsuchen des Nahrungssubstrates eintritt. Pro Testgefäß wurden 10 Imagines von *P. vespertinus* eingesetzt; Testdauer: 4 Tage; Temperatur: 10°C bis 20°C, im Tagesverlauf wechselnd.

Halophyten-Art	Annahme des Nahrungssubstrats durch die Käfer	sichtbare Fraßspuren nach 4 Tagen	Mortalität nach 4 Tagen
Cochlearia anglica	keine	keine	sehr hoch
Atriplex hastata	sofort	starke	gering
Halimone portulacoides	sofort	starke	gering
Salicornia europaea agg.	sofort	starke	gering
Suaeda maritima	sofort	wenige	mäßig
Spergularia salina	zögernd	sehr geringe	hoch
Glaux maritima	zögernd	sehr geringe	gering
Limonium vulgare	zögernd	wenige	mäßig
Armeria maritima	sofort	wenige	mäßig
Plantago coronopus	sofort	starke	gering
Plantago maritima	keine	keine	sehr hoch
Artemisia maritima	sofort	starke	gering
Aster tripolium	sofort	starke	gering
Triglochin maritimum	sofort	wenige	gering
Agropyron littorale	sofort	starke	sehr gering
Festuca rubra litoralis	sofort	starke	sehr gering
Puccinella maritima	sofort	starke	sehr gering
Spartina anglica	sofort	starke	gering

Tabelle 22 Auswahlversuche mit verschiedenen Testpflanzenarten (alternatives Nahrungspflanzen-Angebot) mit *Phyllobius vespertinus* (Curculionidae) an Salzwiesen-Halophyten.

Methode: alle Testpflanzen wurden zusammen in ein abdichtbares Testgefäß gegeben; einge-

:alle Testpflanzen wurden zusammen in ein abdichtbares Testgefäß gegeben; eingesetzt wurden 100 Imagines von *P. vespertinus*; Testdauer: 4 Tage; Temperatur: 10°C bis 20°C, im Tagesverlauf wechselnd.

Halophyten-Art	sichtbare Fraßspuren nach 4 Tagen	
Cochlearia anglica	keine	
Atriplex hastata	starke	
Halimone portulacoides	geringe	
Suaeda maritima	keine	
Spergularia salina	keine	
Glaux maritima	geringe	
Limonium vulgare	keine	
Plantago maritima	keine	
Artemisia maritima	starke	
Aster tripolinum	starke	
Triglochin maritimum	geringe	
Agropyron littoralis	starke	
Festuca rubra litoralis	starke	
Puccinellia maritima	starke	
Spartina anglica	keine	

schiedensten Pflanzenarten angenommen. Auch scheinen lokal unterschiedliche Wirtspflanzen-Präferenzen (lokale Geschmacksrichtungen) bei dieser weitverbreiteten polyphagen Art aufzutreten. DIECKMANN (1979) führte mit Tieren aus der Umgebung von Eberswalde an verschiedenen Pflanzenarten Fraßtests durch. Dabei wurden beispielsweise *Populus tremula* und *Galium* spec. von *Phyllobius vespertinus* angenommen. Eigene Untersuchungen mit den gleichen Arten (bzw. Gattungen) führten zu einem negativen Ergebnis (siehe Tab. 23).

Phyllobius vespertinus zeigt in Krautschichten verschiedener Biotope eine deutliche Affinität zu Gräsern (Gramineen) (siehe DIECKMANN, 1979 und SCHOBER, 1959, S. 414). Ob es eine ernährungs- und reproduktionsbiologische Abhängigkeit von verschiedenen Gramineen-Arten gibt, läßt sich momentan wegen der früher vorhandenen Synonymisierung mit P. pyri nicht ermitteln.

Tabelle 23 Nahrungswahlversuche mit *Phyllobius vespertinus* (Curculionidae) an Nicht-Halophyten (Glycophyten). Versuche mit einzelnen Pflanzenarten ohne alternatives Angebot.

Methode: die Blätter der getesteten Pflanzenarten wurden einzeln in abdichtbare Probengläser

e: die Blätter der getesteten Pflanzenarten wurden einzeln in abdichtbare Probenglaser auf befeuchtetes Filterpapier gelegt. Pro Testgefäß wurden 5 Imagines eingesetzt; Testdauer: 4 Tage; Temperatur: 10°C bis 20°C, im Tagesverlauf wechselnd.

Glycophyten-Art	sichtbare Fraßspuren nach 4 Tagen	
Rosa rugosa	keine	
Potentilla anserina	starke	
Ranunculus repens	geringe	
Caspella bursa-pastoris	geringe	
Trifolium repens	starke	
Trifolium arverse	starke	
Lotus cornutus	geringe	
Epilobium hirsutum	keine	
Aegopodium podagraria	geringe	
Anthriscus sylvestris	geringe	
Populus nigra	keine	
Salix spec.	keine	
Corylus avellana	geringe	
Carpinus betulus	starke	
Urtica dioica	geringe	
Rumex acetosa	geringe	
Stellaria media	starke	
Myosotis spec.	starke	
Lamium album	keine	
Plantago major	keine	
Plantago lanceolata	keine	
Galium spec.	keine	
Achillea millifolia	starke	
Tussilago farfara	starke	
Taraxacum officinale	starke	
Cirsium arverse	geringe	
Matricaria maritimum agg.	geringe	
Crysanthemum leucanthemum	geringe	
Bellis perennis	keine	
Phragmites communis	geringe	

d) Polydrusus pulchellus

Polydrusus pulchellus (mit Unterarten; siehe ROUDIER, 1963) ist wahrscheinlich die einzige halotopobionte Art des Nordsee- und Atlantik-Küstenbereichs, die nicht infolge einer Wirtspflanzenbindung an das Ökosystem der Salzwiese gebunden ist; trotz Polyphagie sind ausschließlich Fundorte dieser Art direkt an den Küsten oder in Ästuarien angegeben (SCHNEIDER, 1898; HOULBERT, 1912; LENGERKEN, 1929; HORION, 1935; WEBER, 1942; KERSTENS, 1958; ROUDIER, 1963; HANSEN, 1964).

Die Fundortangaben beschränken sich größtenteils auf allgemeine Angaben, wie "Außendeichsbereich", "Salzwiesen", "Vorland" etc. Allein KERSTENS (1958) bemerkt ausdrücklich (S. 35): es "scheint der *Polydrosus* … an die unmittelbare Nähe der Flutgrenze gebunden zu sein".

Polydrusus pulchellus kommt nur in der ökologischen Zone des oberen Puccinellietums bis zum unteren Festucetum vor (bei einer Überflutungshäufigkeit von durchschnittlich 90 Überflutungen pro Jahr (7,5 Überflutungen/Monat) (siehe Kap. 3.5.). In tiefer und höher gelegene Zonen über MThw sinkt die Populationsdichte gegen Null.

Kopulationsverhalten und Eiablage:

Anfang bis Mitte Juni beginnen die Jungkäfer mit dem Kopulations-Verhalten, ähnlich wie bei *Phyllobius vespertinus*. Von Mitte Juni bis Mitte Juli werden die Eier in Paketen an bodennahen Pflanzenteilen, in Blattspalten oder auf der Unterseite bodenanliegender Blätter oder aber direkt in Bodenspalten abgelegt. Durchschnittlich beträgt die Eizahl pro Eipaket ca. 50 Stück (10 untersuchte Eipakete ergaben folgende Ei-Anzahl: 49, 59, 51, 62, 68, 55, 61, 52, 29, 24).

Wie bei *P. vespertinus* werden die Eier mit einer Klebesubstanz an das Substrat angeheftet, sind also vor Verdriftung geschützt. Die Eifarbe wechselt von weißlich-gelblich (direkt nach der Ablage) nach hellgelb bis schmutziggelb (vor dem Ausschlüpfen der Eilarven). Die Embryonalentwicklung ist im Labor (22°C) nach ca. 10 Tagen abgeschlossen.

Larvenstadien:

Die Anzahl der Larvenstadien ließ sich nicht mit Sicherheit ermitteln; ich vermute jedoch, daß — wie bei *Phyllobius vespertinus* — auch hier 5 Larvenstadien durchlaufen werden.

Die Beschreibung der Larve gibt HOULBERT (1912) an. Die ersten Larvalstadien fressen an erdbodennahen Pflanzenteilen oder sind teilweise endophag (Laborversuche an *Plantago maritima*). Mit zunehmendem Alter graben sie sich tiefer in den Erdboden ein und fressen ektophag an verschiedenen Pflanzenwurzeln, z.B. *Festuca, Plantago, Armeria* (nach Freilandbeobachtungen).

Die Besiedlungsdichte (siehe Kap. 6.1.) liegt bei dieser Art wesentlich höher als bei *Phyllobius vespertinus*. Aus unterschiedlich stark frequentierten Bodenproben ergab sich eine mittlere Besiedlungsdichte von ca. 460 Larven/m². Besonders hoch liegt der Anteil in *Festuca rubra*-Beständen (ca. 860 Larven/m²), besonders niedrig in *Juncus gerardii*-Beständen (53 Larven/m²). In den *Festuca rubra*-Bereichen sind ausgerechnet die hohen Populationsdichten an den Lokalitäten zu finden, wo die Ameise *Myrmica laevinodis* besonders stark vertreten ist. Beim Aufbrechen der Erdnester dieser Ameisenart wurden die

Käferlarven zwischen den Nestgängen gefunden, obwohl die *Polydrusus*-Larve durchaus als Beutetier von *Myrmica* in Frage kommt.

Bei leichter mechanischer Reizung schlagen die Larven mit heftigen, ruckartigen Bewegungen des Abdomens, bei starker Reizung beißen sie sich mit den Mandibeln an dem Angreifer fest.

Während der Aufzucht der Larven bei Feuchtigkeitsmangel wurde wiederholt Kannibalismus beobachtet. Vor allem werden jüngere Artgenossen nach Einschlagen der Mandibeln förmlich "ausgesaugt"; das zunächst noch bewegungsfähige Opfer stirbt nach 1-2 Tagen ab.

Puppe:

Ende April/Anfang Mai erscheinen im Freiland die ersten Puppen in einer Bodentiefe von 2-5 cm (ähnlich wie bei *Phyllobius vespertinus*); Ende Mai/Anfang Juni sind alle Larven verpuppt (Beschreibung der Puppe siehe HOULBERT, 1912). *Polydrusus pulchellus* überwintert ausschließlich im vorletzten oder letzten Larvenstadium und nicht als Puppe!*)

Frisch entwickelte Puppen sind weißlich, nach 1-2 Tagen sind die Augen schwarz gefärbt und die Mandibelanhänge hellbraun und deutlich sklerotisiert. Die Puppenruhe beträgt ca. 10-15 Tage.

Imago:

Innerhalb der Erdhöhle häutet sich die Imago Mitte Mai bis Anfang Juni; sie ist anfangs völlig weißlich gefärbt, nach 1-2 Tagen sind die Augen schwarz pigmentiert und die Mandibelanhänge auffällig dunkelbraun und stark sklerotisiert, der übrige Körper ist hellbraun bis mittelbraun gefärbt.

Die Ende Mai bis Mitte Juni an der Bodenoberfläche erscheinenden Imagines sind schon dunkelbraun (bis pechbraun) gefärbt, aber noch nicht vollständig ausgehärtet; ebenso zeigt die außerordentlich stark variierende Haar- und Schuppenbekleidung der Flügeldecken (siehe ROUDIER, 1963; HOULBERT, 1912) noch nicht den endgültigen Farbglanz.

Nach 3-5 Tagen ist die Aushärtung der Imagines abgeschlossen und sie beginnen dann sofort mit Kopulation und Eiablage. Ebenso wie bei *Phyllobius vespertinus* erfolgt eine Nahrungsaufnahme nur dann, wenn die präimaginalen Mandibelanhänge entfernt werden konnten.

Das Imaginal-Leben dieser Art ist beachtlicherweise sehr kurz, durchschnittlich nur 16-18 Tage, keine Imago lebte länger als 20 Tage. Schon KERSTENS (1958) vermutete aufgrund seiner Beobachtungen eine sehr kurze Erscheinungszeit der Imagines, ein erfolgreicher Nachweis dieser Art ist im Salzwiesen-Bereich somit nur von Anfang bis Mitte Juni möglich, Ende Juni bis Anfang Juli trifft man sie nur noch sehr vereinzelt an; Mitte Juli ist ein Nachweis der Imagines im Freiland fast aussichtslos!

Die Imago von *Polydrusus pulchellus* ist polyphag, sowohl Halophyten als auch Glycophyten gegenüber (siehe Tab. 24 und Tab. 25), aber zugleich ausgesprochen halobiont (siehe Kap. 8.1. und 5.1.3.).

^{*)} Aufgrund dieser Entwicklungsmodi sind bei einem Mischvorkommen von *Phyllobius vespertinus* und *Polydrusus pulchellus* im selben Areal die Präimaginal-Besiedlungsdichten auf einfache Weise exakt bestimmbar. Bei einer Erdprobenentnahme Ende März sind:

P. pulchellus im Larvenstadium und P. vespertinus im Puppenstadium

Tabelle 24 Nahrungswahlversuche mit *Polydrusus pulchellus* (Curculionidae) an Salzwiesen-Halophyten. Versuche mit einzelnen Pflanzenarten ohne alternatives Angebot.

Methode: Die Blätter der getesteten Pflanzenarten wurden einzeln in abdichtbare Probengläser auf befeuchtetes Filterpapier gelegt. Pro Testgefäß wurden 5 Imagines eingesetzt; Testdauer: 4 Tage; Temperatur: 10°C bis 20°C, im Tagesverlauf wechselnd.

Halophyten-Art	sichtbare Fraßspuren nach 4 Tagen
Cochlearia anglica	deutliche
Atriplex hastata	deutliche
Halimione portulacoides	deutliche
Salicornia europaea agg.	deutliche
Suaeda maritima	deutliche
Spergularia salina	deutliche
Glaux maritima	deutliche
Limonium vulgare	deutliche
Armeria maritima	deutliche
Plantago coronopus	deutliche
Plantago maritima	starke
Artemisia maritima	deutliche
Aster tripolium	starke
Triglochin maritimum	deutliche
Agropyron littorale	deutliche
Festuca rubra	deutliche
Puccinellia maritima	deutliche
Spartina anglica	keine

Tabelle 25 Nahrungswahlversuche mit Polydrusus pulchellus (Curculionidae) mit Nicht-Halophyten (Glycophyten). Versuche mit einzelnen Pflanzenarten ohne alternatives Angebot.

Methode: Die Blätter der getesteten Pflanzenarten wurden einzeln in abdichtbare Probengläser auf befeuchtetes Filterpapier gelegt. Pro Testgefäß wurden 5 Imagines eingesetzt; Testdauer: 4 Tage; Temperatur: 10°C bis 20°C, im Tagesverlauf wechselnd.

Glycophyten-Art	sichtbare Fraßspuren nach 4 Tage	
Cerastium triviale	deutliche Fraßspuren	
Vicia cracca	deutliche Fraßspuren	
Taraxacum officinale	deutliche Fraßspuren	
Galium molugo	deutliche Fraßspuren	
Aegopodium podagraria	deutliche Fraßspuren	
Plantago lanceolata	deutliche Fraßspuren	
Artemisia vulgaris	deutliche Fraßspuren	
Tanacetum vulgare	deutliche Fraßspuren	
Rumex crispus	deutliche Fraßspuren	
Trifolium pratense	deutliche Fraßspuren	
Melilotus albus	deutliche Fraßspuren	
Melandrium album	deutliche Fraßspuren	

e) Phytobius zumpti

Erst seit WAGNER (1939) wird diese Art als selbständige Art morphologisch von den Nachbararten *Phytobius quadrituberculatus* und *P. velaris* getrennt. *P. zumpti* ist eine halotopobionte Art der Salzwiesen und lebt an der Meerstrandsprimel *Glaux maritima*. Bei Nahrungswahlversuchen mit allen in der Salzwiese vorhandenen Halophyten (siehe Tab. 11) wurde ausschließlich *Glaux maritima* angenommen,

Da ein großer Teil der mitteleuropäischen Art der Gattung *Phytobius* monophag an *Polygonum*-Arten lebt, erschien es sinnvoll, auch Nahrungswahl-Versuche mit diesen Glycophyten durchzuführen. Dazu wurde die gleiche Versuchsanordnung, wie in Kap. 9.1. a) beschrieben, verwendet; die Glasröhrchen wurden abwechselnd mit *Glaux maritima* und *Polygonum aviculare* bestückt (Anzahl von *P. zumpti*: 30 Jungkäfer; Versuchsdauer: 3 Tage; Temperatur: 22°C).

Ergebnisse:

an Glaux maritima: mittelstarke bis starke Fraßspuren, 20 Käfer;

an Polygonum aviculare: sehr geringe bis geringe Fraßspuren, 10 Käfer.

Danach wird der Eindruck erweckt, daß P. aviculare u.U. auch als Nahrungspflanze dient.

In einer zweiten Versuchsreihe wurden ausgereifte Altkäfer vom Vorjahr verwendet. Ergebnisse:

ausschließlich Glaux maritima wurde angenommen und nur daran Eier abgelegt. Bei einer Zwangsfütterung nur mit P. aviculare gingen die Imagines zugrunde!

Eiablage:

Ende April/Anfang Mai erscheinen die Altkäfer aus dem Winterlager und beginnen an den frisch sprießenden Glaux-Pflanzen (Sproßachse und Blätter) sofort mit der Nahrungsaufnahme.

Einige Tage nach der Kopulation werden die weiß-gelblichen elliptischen Eier an die oberirdischen Blatt- und Stengelteile von *Glaux* einzeln abgelegt. Dazu wird vom Q eine kleine Vertiefung ins Pflanzengewebe genagt; das abgelegte und mit einer Kittsubstanz fixierte Ei wird anschließend mit einer dunkelbraunen bis schwarzen Substanz (?Kot, ?Sekret) teilweise bedeckt.

Vor dem Schlüpfen der Eilarve (ca. 10 Tage Embryonalentwicklung) verändert sich die Eifarbe zu schmutziggelb/hellbräunlich (eine Schwarzfärbung tritt nicht ein, obwohl sie hier sinnvoll wäre; siehe Bemerkungen in Kap. 9.2. a).

Larvenstadien:

Innerhalb von 15-18 Tagen werden alle drei Larvenstadien durchlaufen. Die Larven sind gelblich und haben eine schwarze Kopfkapsel. Sie fressen an allen oberirdischen Teilen der Pflanze, sind jedoch vornehmlich zwischen den noch dicht aneinanderliegenden Blättern an der Triebspitze zu finden, wo sie das junge Pflanzengewebe verzehren.

Ähnlich wie bei anderen *Phytobius*-Arten tragen die Larven den abgelegten Kot auf dem Rücken (Tarnung) (Larvenhabitus: siehe Abb. 39). Als Schutz gegen Verdriftung bzw. Abspülen durch Regenwasser verbeißen sich die Larven bei Reizung mit den Mandibeln im Pflanzengewebe.

Im Gegensatz zu den bisher vorliegenden Beobachtungs-Ergebnissen bei den anderen Arten dieser Gattung verpuppen sich die Larven nicht auf der Nahrungspflanze. Die verpuppungsreife Larve verläßt die Pflanze und kriecht in den Boden.

Puppenstadium:

In Bodenspalten oder neben Pflanzenteilen wird eine kleine 2-3 mm tiefe und 2 mm breite Erdhöhle mit einem pergamentartigen Sekretkokon ausgekleidet, dessen Spitzenteil direkt mit der Bodenoberfläche abschließt (siehe Abb. 40). Der von oben sichtbare Teil dieses Kokons trägt eine Anzahl (10-20) kleiner Kegelchen (ca. 0,1 mm lang), die an ihrer Spitze offen sind.

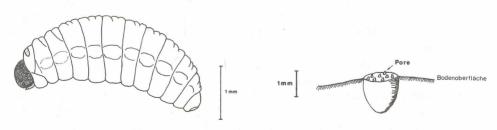


Abb. 39 Phytobius zumpti, Larve

Abb. 40 Puppenkokon von Phytobius zumpti

Nach Fertigstellung dieses Kokons (Farbe: mittelbraun, später dunkel- bis pechbraun) verpuppt sich die Larve darinnen; die Puppe ist weißlich gefärbt. Mehrfach wurde beobachtet, daß die Apicalborsten der Puppe in die Kegelchen des "Kokondeckels" hineinragen, d.h. die Puppe steht aufrecht im Kokon. Die Puppenruhe ist wie bei allen *Phytobius*-Arten recht kurz: ca. 8-10 Tage (im Labor bei 22°C: 5-7 Tage).

Die soeben gehäutete, vollständig gelb-weißlich gefärbte Imago bleibt noch 1-2 Tage innerhalb des Kokons bis zur vorläufigen Aushärtung und zerreißt danach den Kokondeckel.

Imago:

Mitte bis Ende Juni erscheinen die hellbraunen Jungkäfer, die zur endgültigen Aushärtung und Ausfärbung noch weitere 2-3 Tage benötigen. Sie beginnen sofort an der Nahrungspflanze Glaux maritima zu fressen; die Fraßtätigkeit dauert bis in den Spätherbst; die Überwinterung erfolgt im Erdboden.

Da die Altkäfer vom Vorjahr noch bis Ende Juli/Anfang August weiterleben, überschneiden sich beide Generationen ca. 4-6 Wochen lang.

Trotz des jahreszeitlich sehr frühen Erscheinens der ersten Jungkäfer werden diese im selben Jahr nicht geschlechtsreif; Phytobius zumpti hat nur eine Generation pro Jahr.

Über die Verbreitung von P. zumpti gibt es nur wenige Angaben:

WAGNER (1939):

Sahlenburg bei Cuxhaven

WEBER (1942):

Amrum

RECLAIRE (1925):

Terschelling (mit P. velaris Gyll. verwechselt, siehe

BRAKMAN, 1963)

BRAKMAN (1963):

Texel

HANSEN (1964):

Skallingen, an Glaux maritima von GUDMANN auf-

gezogen!

(HANSEN bestreitet jedoch, daß P. zumpti eine eigene Art darstellt, und reiht sie als Form von P. quadrituberculatus ein, obwohl er als erster auf die richtige Nah-

rungspflanze Glaux maritima hinweist!)

TOPP (1975):

Knechtsand (obwohl als P. quadrituberculatus ange-

führt, vermute ich P. zumpti).

SCHNEIDER (1898): Borkum (?) (wahrscheinlich verwechselt mit P. velaris

Gyll. bzw. P quadrituberculatus F.).

ALFKEN (1924):

Memmert (?) (wahrscheinlich verwechselt mit P. vela-

ris Gyll.)

Die Angaben vor 1939 sind selbstverständlich mit gewisser Vorsicht zu betrachten, da *P. zumpti* noch nicht bekannt war. BRAKMAN (1963) wies jedoch anhand der Sammlung RECLAIRE nach, daß dieser (RECLAIRE, 1925) P. zumpti mit P. velaris verwechselt hatte, was auch schon WAGNER (1939) vermutete.

Die älteren Angaben von ALFKEN (1924) und SCHNEIDER (1898) könnten sich eventuell auch auf die Art *P. zumpti* beziehen, zumal beide Autoren diese Tiere im Salzwiesen-Bereich fanden. Sieht man in die damals gebräuchlichen Bestimmungs-Tabellen, so ist eine Determination als "velaris" oder "quadrituberculatus" verständlich. Die Nahrungspflanze Glaux maritima ist in den Küstenregionen der Holarktis etwa nördlich des 40. Breitengrades und in Binnenland-Salzstellen weit verbreitet. Ferner liegen in Zentralasien und auch im Innern Nordamerikas größere Verbreitungsgebiete

(siehe MEUSEL et al., 1978, S. 334). Demnach dürfte *Phytobius zumpti* vermutlich eine wesentlich größere Verbreitung besitzen, als es bisher festgestellt werden konnte. (Auf die Nahrungspflanze aufmerksam gemacht, fanden MEYBOHM und ZIEGLER [mündl. Mitt.] *P. zumpti* auch auf Fehmarn [Westermarkelsdorf, 21.8.1979].)

Von Binnenland-Salzstellen liegt mir ein einziger Fund von der Salzstelle "Brenner Moor" bei Bad Oldesloe aus dem Probenmaterial des Zoologischen Instituts - Abteilung Küstenforschung - vor (30.6. - 11.8.1971 [v. TSCHIRNHAUS leg.]). Nach BOBROWSKI (1978) ist an diesem Standort *Glaux maritima* zur Zeit immer noch vorhanden.

f) Ceuthorhynchidius thalhammeri

Beinahe ebenso spärlich wie bei der vorigen Art sind die Verbreitungsangaben dieser halotopobionten Art, die monophag an *Plantago maritima* und *P. coronopus* lebt. HOFFMANN (1954) erwähnt mehrere Funde an der französischen Mittelmeer- und Atlantikküste; auch in Binnenland-Salzstellen Ungarns, Österreichs und der DDR (siehe DIECKMANN, 1972) wurde diese Art nachgewiesen bzw. von SCHULTZE (1906) beschrieben. Aus dem Nordseeküstenbereich liegen 6 Fundorte vor (siehe Kap. 10.1.). Bei nunmehr vorliegender genauer Kenntnis von Nahrungspflanze und Erscheinungszeiten läßt sich sicherlich diese Art noch in vielen weiteren Bereichen der Nordseeküste und eventuell auch der Ostseeküste nachweisen.

Eiablage:

Larvenstadien:

Die geschlüpfte Eilarve (nach ca. 8-10 Tagen) nagt sich bis ins Zentrum der Pflanze durch, dort wo an der kurzen Sproßachse die Blätter ansetzen. Besonders werden die jungen, nur wenige mm langen Blatttriebe und Blütenstengeltriebe bevorzugt. Praktisch lebt die Larve "im Innern" der Nahrungspflanze

^{*)} Nach BUDDEBERG (1885, S. 88) soll die nahverwandte Art Ceuthorhynchidius troglodytus ihre Eier in den Blütenstiel "...oft zu mehreren in einer Höhlung, und zwar meistens oben im Schaft, in der Nähe, oder dichter unter der Aehre" ablegen. Weiter heißt es: "Die Larven fressen sich im Schafte abwärts, zerstören das Mark, und wenn mehrere Eier hineingelegt waren, stirbt er allmählig von oben nach unten ab, wobei die Aehre nickt. Solche Stengel sind ein deutliches Zeichen der Anwesenheit der Larve." ... "Die Larve findet man alsbald in den Blattwinkeln von Plantago, wohin sie gelangt, nachdem sie in dem Schaft hinabgestiegen ist ...".

Diese Angaben BUDDEBERGs sind in der Folgezeit von vielen Autoren ungeprüft übernommen worden (HOFFMANN, 1954; SCHERF, 1964; DIECKMANN, 1972). Nach meinen Beobachtungen unterscheidet sich C. troglodytes — was dem Eiablagemodus entspricht — in gar keiner Weise von C. thalhammeri.

und ist nur sichtbar, wenn die Blattbasisbereiche der Nahrungspflanzen gewaltsam auseinandergebrochen werden; daher spreche ich in diesem Fall von einer "Semi-Endophagie". Es werden wahrscheinlich drei Larvenstadien durchlaufen. Durch die Fraßtätigkeit der Larven (bis 3 Larven pro Einzelpflanze) wird weitgehend das "Herz" der *Plantago*-Pflanze verzehrt, so daß einzelne jüngere Blätter absterben und die Pflanze keine Blütenstiele austreibt. Eine Vernichtung der ganzen *Plantago*-Pflanze tritt jedoch in keinem Fall ein, da diese in der nachfolgenden Vegetationsperiode unterhalb der Fraßstelle einige (2-3) Seitentriebe ausbildet, so daß eine Anzahl der oberflächlich als einzeln erscheinenden *Plantago*-Pflanzen letztlich einen gemeinsamen "Wurzelstock" besitzen (ähnlich wie bei *Limonium vulgare!*).

Im Freiland dauert die Larvalentwicklung wohl 4-5 Wochen (im Labor-Versuch ca. 3 Wochen); bedingt durch die längere Eiablegezeit der Q wurden einige Larven noch Ende Juli bis Anfang August im Freiland nachgewiesen (Larvenhabitus: siehe Abb. 41).

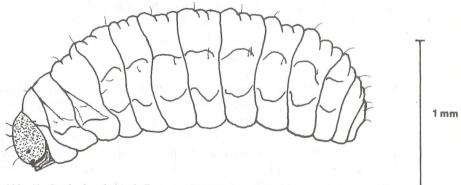


Abb. 41 Ceuthorhynchidus thalhammeri, Larve

Puppenstadium:

Das letzte Larvenstadium verläßt die Nahrungspflanze und verpuppt sich in ca. 1-3 cm Tiefe im Erdboden (je nach Bodensubstrat). Die verpuppungsreife Larve fertigt dazu einen dünnen, gelbbraunen, weitmaschigen und sehr leicht zerreißbaren Kokon an, in dem die Verpuppung stattfindet.

Die Puppenruhe ist relativ kurz (ca. 8-10 Tage). Es schlüpft eine weißlichgelblich gefärbte Imago, die innerhalb des Kokons bis zur vorläufigen Aushärtung bleibt (ähnlich wie bei *Phytobius zumpti*).

Imago:

Mitte bis Ende Juli sind die ersten Jungkäfer an *Plantago maritima* zu finden, die in die Blätter kleine Fenster fressen. Die Epidermis wird an einer Stelle durchgenagt und das darunterliegende Gewebe wird, soweit der Rüssel reicht (Ende der angelegten Fühlerschäfte), ausgehöhlt (ähnlich wie bei *Ceutorhynchus quadridens*, siehe GÜNTHART, 1949).

Die Jungkäfer sind anfangs hellbraun bis mittelbraun gefärbt mit recht glänzender Oberseite; erst im Laufe des mehrmonatigen Imaginallebens verfärben sie sich dunkelbraun, und es wird auf der Oberseite eine staubartige, gelbbraune bis dunkelbraune Substanz abgesondert (siehe Kap. 10.3. f), die zusammen mit anhaftendem Bodensubstrat letztlich der Imago ein dunkelbraunes Aussehen verleiht.

g) Mecinus collaris

Die Art ist über Europa, Syrien, Kaukasus, Mongolei, sowohl im Gebirge als auch im Flachland, sowohl an trockenen als auch an feuchten Biotopen und e .enso an Salzstellen der Meeresküste und des Binnenlandes verbreitet.

Als Nahrungspflanzen werden ausschließlich *Plantago*-Arten angenommen: *P. lanceolata, P.major, P. media, P. coronopus, P. maritima, P. indica,* wo die Larve im Blütenstiel gallenbildend ist (KLIMA, 1934; LENGERKEN, 1941; KRYGER & SØNDERUP, 1941; WEBER, 1942; HOFFMANN, 1958; HANSEN, 1964).

Übereinstimmend wird von den meisten Autoren die Art als "weit verbreitet, aber selten" angegeben (abgesehen von lokal verstärktem Auftreten).

Eine so weit verbreitete (weite Teile der nördlichen und mittleren Paläarktis) und dennoch seltene Art soll sich in den Standortansprüchen ökologisch so indifferent verhalten? Ähnliche weitreichende Anpassungserscheinungen werden an sich nur bei euryöken Arten (Cidnorhinus quadrimaculatus, Neosirocalus floralis, Rhinoncus pericarpius etc.) gefunden. Diese euryöken Arten sind dann gleichzeitig aber häufig und kommen in den meisten Ökosystemen vor. Obwohl mindestens eine der Plantago-Arten (P. major) in vielen terrestrischen Biotoptypen vorkommt, wird Mecinus collaris im Binnenland doch nur selten gefunden.

Unter "Mecinus collaris" verbergen sich möglicherweise mehrere (2-3) Arten. Bezeichnend ist, daß z.B. im Nordteil Mitteleuropas M. collaris nur an Plantago maritima vorkommt, und nach den mir vorliegenden Faunen-Verzeichnissen nie davon abweichende Angaben gemacht wurden.

M. collaris wurde von GERMAR (1821) beschrieben, als Patria wurde angegeben (S. 318): "Habitat in pratis sylvaticis Austriae DAHL, Saxoniae ipse." In GERMARs Sammlung (Museum Halle/Saale) sind unter Mecinus collaris nur Tiere aus der Umgebung Halle/Saale (DIECKMANN, i.l.) aufzufinden. Die Angabe "Waldwiesen Österreichs" besagt natürlich vorerst gar nichts über den realen Biotop bzw. die Wirtspflanze aus.

Diese Art zeigt also im Sinne HERINGs (1950) Monophagie 3. Grades, da nach USINGER (mündl. Mitt.) die angegebenen *Plantago*-Arten verschiedenen Artengruppen angehören. Im Nordseeküstenlitoral zeigt dieselbe Art jedoch eine Monophagie 1. Grades (nur an einer einzigen Nahrungspflanze, *Plantago maritima*), obwohl dicht benachbart weitere *Plantago*-Arten (*P. lanceolata*, *P. major*) vorkommen.

Eiablage:

Die Erfassung der einzelnen Entwicklungs-Stadien gelang bei Mecinus collaris nicht. Trotz intensiven Bemühens und umfangreicher Labor-Versuche konnte die Art und Weise der Eiablage, die Eifarbe und -anzahl nicht ermittelt werden. Nach SCHERF (1964) legt das Q Ende Juni und im Juli die Eier ab.

Larvenstadien:

Nach Gallenuntersuchungen in den Zeiten Juli bis August durchläuft Mecinus collaris wahrscheinlich drei Larvenstadien. Die Larve entwickelt sich im Mark des Blütenstengels und verursacht eine Gallenbildung. LENGERKEN (1941) erwähnt, daß selten auch im Blattstiel (?) eine Gallenbildung vorkommt. Die Länge der Galle schwankt zwischen 1,7 und 3 cm, die Breite zwischen 0,5 und 0,7 cm (ermittelt an ca. 1000 Gallen). Die Larve zeigt eine eigentümliche Morphologie (siehe Abb. 42). Zweifellos sind die dorsalen Höckerchen (Dorsalschwielen) als Anpassung an das Leben innerhalb der Galle aufzufassen

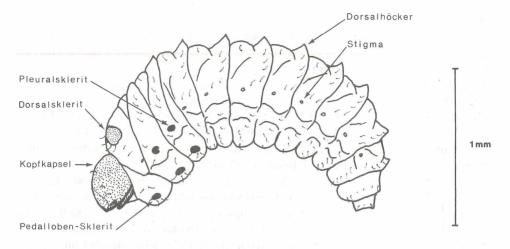


Abb. 42 Mecinus collaris, Larve

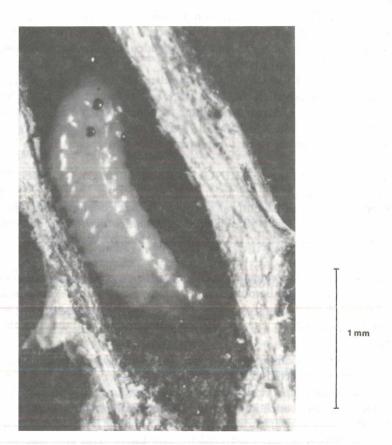


Abb. 43 Längsschnitt durch die Blütenstengel-Galle an der Halophyte *Plantago maritima* mit der Larve von *Mecinus collaris* (Curculionidae)

(siehe Abb. 43). SCHERF (1964) erwähnt solche Dorsalhöcker bei Curculioniden-Larven nicht.

Das letzte Larvenstadium tritt bis Ende August auf. Die Gallen können oberhalb des unteren Drittels des gesamten Blütenstieles bis in das untere Drittel des Blütenstandes gebildet werden.

Puppenstadium:

Mitte Juli bis Anfang September sind die anfangs weißlichen Puppen innerhalb der Gallen aufzufinden. Die Dauer der Puppenruhe konnte nicht genau ermittelt werden, vermutlich 8-14 Tage. Die Puppe steht mit dem Kopfende nach oben in der Galle; kurz vor dem Schlüpfen der Imago verfärbt sie sich schmutzig-gelb.

Die Angaben WEBERs (1942, S. 173): "Reichlich wurden auch noch Puppen festgestellt, die im unteren, engeren Teil der Galle lagen und eine glänzend schwarze Färbung aufwiesen", beruhen ziemlich sicher auf einer Verwechslung mit den Hymenopteren-Puppen der Art Entedon spec. indet. D (Hymenoptera, Chalcidoidea) (siehe Kap. 7.2.), die monophag an Mecinus collaris lebt (BOUČEK, i.l.). WEBER (1942, S. 175) zitierte schon i.l. Angaben von BENICK, daß "aus der Galle ein kleines Hymenopteron" gezüchtet wurde.

Imago:

Ende Juli bis Mitte September schlüpfen die Jungkäfer. Die Hauptschlüpfzeit liegt im August (untersucht wurden ca. 1400 Gallen in den Jahren 1974-78 der Standorte Gröde, Oland und St. Peter-Ording).

Die frisch geschlüpfte Imago ist hellbraun, im Laufe der Ausfärbungszeit nehmen sie eine mittel- bis dunkelbraune Färbung an, nur ein geringer Teil (10-20%) verfärbt sich schwarz.

Das Ausschlüpfloch der Imagines befindet sich immer im Spitzenteil der Galle, vielfach durch die Samenanlagen im unteren Blütenstandsbereich verdeckt. Sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Galle befressen die Jungkäfer die Blätter und den Blütenbereich der Wirtspflanze. Zur Überwinterung verstecken sie sich im Erdboden am Standort der Nahrungspflanze.

Die jahreszeitliche Verteilung der einzelnen Entwicklungsstadien der in Kap. 9 abgehandelten indigenen Coleopteren-Arten der Salzwiesen-Region ist zusammenfassend in Abb. 44 angegeben.

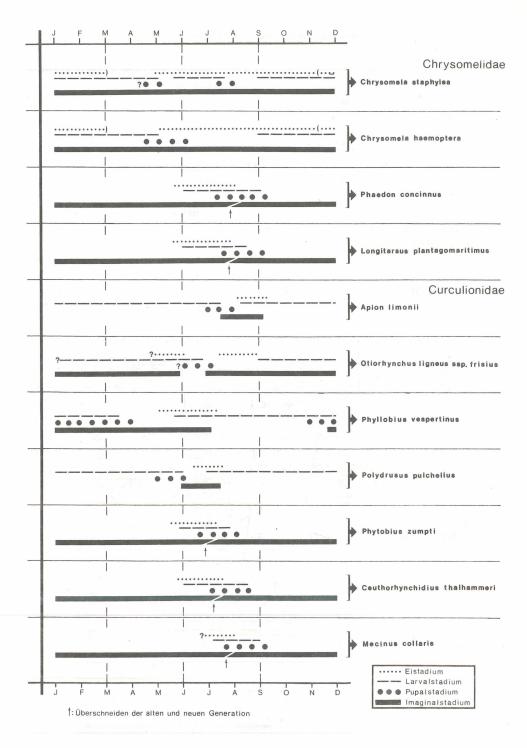


Abb. 44 Jahreszeitliche Verteilung der Entwicklungsstadien indigener Coleopteren der Salzwiesen Nordwesteuropas

10. Faunistik, Nomenklatur und Taxonomie

10.1. Neufunde für Schleswig-Holstein

Durch die bisherigen intensiven faunistischen Untersuchungen der Coleopteren-Fauna der nordwesteuropäischen Küstenbereiche (BENICK, 1928; FRANCK, 1936; HEYDEMANN, 1963; KERSTENS, 1958; WEBER, 1942, 1955; weitere Literaturangaben siehe Kap. 5.1.7.) war es kaum zu erwarten, daß im Salzwiesenbereich noch faunistische Neuheiten für Schleswig-Holstein auftreten würden.

Darum erwies sich der Neufund der Curculioniden-Arten Ceuthorhynchidius thalhammeri Schultze, 1906 (neu für die schleswig-holsteinische Fauna) als überraschend (Th. TISCHLER, 1978).

Die genauen Fundorte und Funddaten sind im einzelnen:

a. Meldorfer Bucht, Salzwiese vor dem Christianskoog (westl. Hemmingstedt) (dieser Standort ist seit Herbst 1978 durch Eindeichung vernichtet)

1.8 16. 8.72	2 ♂♂	1. 7.72 - 30.8.73	1 <i>d</i>	(Zucht)
31.7 15. 8.74	1 ♂	12.10.77 - 10.5.78	2 9 9, 2 3 0	(Zucht)
15.4 30. 4.77	8 ዩዩ,9 ở ở	1. 6.78 - 26.7.78	1 Q	(Zucht)
30.4 15. 5.77	2 ዩዩ,3 ở ở	27.6.77	1 우	(Zucht)

b. St. Peter-Ording, Salzwiese

```
4.10.76 2 & & 23. 8.77 - 1.7.79 2 \, \text{Q} \, \text{Q} \, \text{Cucht})
29. 7.77 7 \, \text{Q} \, \text{Q} \, \text{Q} \, \text{C}
10. 8.77 2 \, \text{Q} \, \text{Q} \, \text{Q} \, \text{C}
```

- c. Rodenäs (nördl. des Hindenburgdammes), Salzwiese 1.8.70 14. 6.71 1 & (Zucht)
- d. Hallig Gröde, Salzwiese

30. 8.77 1 *d*

- e. Hallig Oland, Salzwiese 30. 8.77 1 &
- f. Hallig Nordstrandischmoor, Salzwiese

15. 7.76 1 d

10.2. Nomenklatorische Änderungen

a) Phyllobius vespertinus (Fabricius, 1792)

Phyllobius vespertinus ist im oberen Festucetum der Salzwiesen eine dominante Art (siehe Kap. 6.1.). WOHLENBERG (1948) erwähnt als Erster ein Massenvorkommen einer *Phyllobius*-Art in Salzwiesensoden, die zur Verbauung von Warftböschungen verwendet wurden. Nach der damaligen Kenntnis wurde diese Art als "*Phyllobius piri*" bestimmt.

Durch meine Untersuchungen erneut auf die Problematik der Artzugehörigkeit aufmerksam gemacht, erkannte LOHSE (1978), daß es sich hier um eine von *Phyllobius pyri* deutlich zu unterscheidende Art handelt. DIECKMANN (1979) klärte die nomenklatorischen und synonymischen Fragen und stellte fest, daß diese *Phyllobius*-Art zukünftig den Namen "vespertinus (Fabr.)" erhalten muß, die zu Unrecht von der Mehrzahl aller früheren Curculioniden-Bearbeiter zum Synonym von *Phyllobius pyri* L. erklärt wurde.

Phyllobius vespertinus (Fabr.) ist neben Phyllobius pyri (L.) im westpaläarktischen Faunengebiet eine weit verbreitete und häufige Art, die nicht nur auf die Salzwiesen-Areale beschränkt ist.

b) Polydrusus pulchellus Stephens, 1831

Diese halotopobionte Rüsselkäferart ist von fast allen Autoren mit *Polydrusus chrysomela* Oliv. verwechselt worden (ROUDIER, 1963). Für das Nordseeküstenlitoral hat diese Verwechselung jedoch nur eine Namensänderung in den Faunenlisten zur Folge, ohne daß die bisherigen faunistischen, biologischen und ökologischen Angaben aufgrund dieser Verwechselung wertlos geworden sind. In den Literaturangaben, die diesen geographischen Bereich betreffen, hat demnach der richtige Artnahme "*Polydrusus pulchellus* Steph." einzutreten (KERSTENS, 1958; LENGERKEN, 1929 (partim); SCHNEIDER, 1898; WEBER, 1942; etc.). ZUMPT (1933) erkannte schon gewisse Unterschiede zu *P. chrysomela* Oliv., gibt aber der Art "*pulchellus*" nur den Status einer Subspecies.

- c) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius Schneider, 1896 "Otiorhynchus frisius Schneider" wird bisher in der coleopterologischen Literatur bestenfalls als Unterart von Otiorhynchus ligneus Olivier angesehen. Aufgrund der ermittelten biologischen und ökologischen Untersuchungsergebnisse müßte dieser Art jedoch ein spezifischer Art-Status eingerichtet werden (siehe Kap. 10.3. c).
- d) Longitarsus plantagomaritimus Dollman, 1912
 DOLLMAN beschrieb 1912 eine östlich von London im Themse-Ästuar an Plantago maritima aufgefundene neu Longitarsus-Art, der er den Namen "Longitarsus plantago=maritimus" gab. Eigenartigerweise hatte er anfangs (5. Mai 1912) nur dunkle bzw. schwarze Imagines gefunden, so daß er diese neue Art mit Longitarsus niger Koch verglich, um die Unterschiede darzulegen. DOLLMAN fand jedoch im gleichen Jahr (Funddatum nicht angegeben) auch hellbraune bzw. hellgelbliche Exemplare mit dunklem Kopf und dunkler Flügeldeckennaht, die er als "ab. perplexus" neu beschrieb.

HEIKERTINGER (1930) stellte die Art (die "ab. perplexus" zog er völlig ein) nach Untersuchungen der Funde von GEBIEN bei Sahlenburg (westl. Cuxhaven) (zitiert in FRANCK, 1936) als "var. plantagomaritimus Dollman" zur Art Longitarsus melanocephalus DeGeer. Nach der heutigen Auffassung ist jedoch Longitarsus plantagomaritimus eine von L. melanocephalus sehr gut zu trennende Art (KEVAN, 1967; LOHSE, mündl. Mitt.), die außer deutlichen morphologischen Unterschieden (siehe Kap. 10.3. a) auch ökologische Unterschiede aufweist (siehe Kap. 9.1. d).

10.3. Taxonomische Bemerkungen zur Artentrennung

Ein Teil der halotopobionten und halotopophilen Arten der Salzwiesen sind mit Binnenlandarten sehr nah verwandt und unterscheiden sich von diesen nur in sehr wenigen, manchmal sehr schwer erkennbaren Merkmalen.

Im folgenden gebe ich für jede Art gesondert eine tabellarische Aufstellung der wichtigsten morphologischen Unterscheidungsmerkmale an.

a) Longitarsus plantagomaritimus Dollman
Die Hauptunterscheidungsmerkmale zur Nachbarart Longitarsus melanocephalus
Deg. sind:

(nach FRANCK, 1936; KEVAN, 1967; MOHR, 1962; STRAND, 1962; und eigenen Untersuchungen).

Longitarsus plantagomaritimus Dollm.	Longitarsus melanocephalus Deg.
1. Fühlerglied dunkel, 4. + 5. Fühlerglied an der Spitze angedunkelt	15. Fühlerglied rötlichgelb, das 5. manchmal mit dunkler Spitze
Punktierung der Flügeldecken grob, an der Basis gröber und gedrängter	Punktierung der Flügeldecken gleichmäßig grob
Hinterschienen fast vollständig schwarz	Hinterschienen nur im vorderen Teil dunkel
dunkle Form (einheitlich dunkelbraun bis schwarz gefärbt) tritt sehr häufig auf (bis zu 40% der Population) *)	dunkle Form tritt recht selten auf
Aedoeagus: siehe Abb. 45	Aedoeagus: siehe Abb. 46
an Plantago maritima	an Plantago lanceolata, seltener an P. major und P. media

Artdiagnose zu gelangen.

^{*)} Je nach Alter der Generation (die Lebensdauer der Imagines kann bis zu 10 Monaten betragen) treten vollständig dunkelbraune bis ganz schwarze Imagines in steigendem Prozentanteil auf (siehe Kap. 9.1. c). Im Frühjahr, wenn die geschlechtsreifen Imagines zur Eiablage schreiten, sind bis zu 40% aller Tiere dunkelbraun bis schwarzbraun gefärbt, nur ca. 60% zeigen gelbbraune Flügeldecken mit dunkelbraunem Nahtsaum.

An dieser Stelle bedarf es einer Erläuterung eines gattungsspezifischen Merkmals: Ein großer Teil der Longitarsus-Arten hat eine unverhältnismäßig lange Imaginal-Ausfärbungszeit, besonders diejenigen Arten mit gelblichen Flügeldecken. Da in den allermeisten einschlägigen Bestimmungstabellen ausgerechnet die Färbung der Flügeldecken eine der wichtigsten Differenzierungsmerkmale darstellt, gelangt man zu einer völlig falschen Determination, wenn nur ungenügend ausgefärbte Exemplare vorliegen. Nach meinen Erfahrungen sind besonders diejenigen Longitarsus-Arten aus diesen Gruppen, die von Mitte Juli bis Ende September gefangen wurden, mit besonderer Vorsicht zu determinieren, da zu dieser Jahreszeit ein Großteil der schwierig zu bestimmenden, aber recht häufig auftretenden Arten in ausgefärbtem Zustand gefangen und präpariert wird. (Beispielsweise lassen sich in gleichzeitig entnommen Fallenfängen die frisch geschlüpften Imagines der Arten L. luridus, L. suturellus und L. atricillus, zumal wenn es sich um Q handelt, nur extrem schwer voneinander trennen.) Bei den zu anderen Jahreszeiten gefangenen Individuen ist es wesentlich leichter, zu einer gesicherten

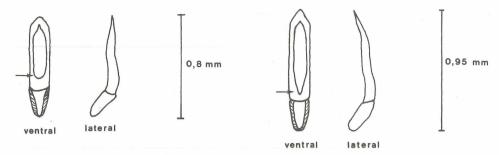


Abb. 45 Longitarsus plantagomaritimus, Aedoeagus

Abb. 46 Longitarsus melanocephalus, Aedoeagus

b) Phaedon concinnus Stephens

Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zu *Phaedon cochleariae* (Fabr.) sind (nach HANSEN, 1927; KONTKANEN, 1933; LOHSE, 1954):

Phaedon concinnus Steph.	Phaedon cochleariae (Fabr.)
1. + 2. Fühlerglied ganz schwarz, mit Metallglanz	1. + 2. Fühlerglied auf der Unterseite rötlich-bräunlich gefärbt
Naht zwischen Stirn und Kopfschild vollständig ausgebildet	Naht zwischen Stirn und Kopfschild meist in der Mitte unterbrochen
Schulterbeule angedeutet	Schulterbeule fehlend
Unterseite chagriniert	Unterseite glatt
Aedoeagus-Spitze stumpf	Aedoeagus-Spitze zugespitzt
Körperfärbung: bronzebraun, violett blau, blaugrün	Körperfärbung: in der Regel blau

c) Otiorhynchus ligneus ssp. frisius Schneider

Eines der momentan noch ungeklärten Probleme ist, ob die Art frisius Schneid. eine selbständige Art oder eine Unterart bzw. Variation von ligneus (Oliv.) darstellt. OLIVIER (1807) beschrieb einen "Curculio ligneus" aus Südfrankreich, der unter Baumrinde (Artname!) gefunden wurde. Die Artdiagnose ist recht kurz formuliert und trifft in etwa auch für den frisius Schneid. zu; gewisse Unterschiede veranlaßten jedoch ZUMPT (1937), Otiorh. frisius Schneid. als Subspezies von Otiorh. ligneus (Oliv.) anzusehen.

Durch die hohe ökologische Spezialisation dieser Art an Salzwiesenstandorte und die extrem geringen Dispersionseigenschaften (siehe Kap. 5.1.1., 5.1.2., 5.1.3.) neige ich zu der Ansicht, *Otiorhynchus frisius* Schneider als selbständige Art aufzufassen, obwohl sich zur Zeit noch keine eindeutigen morphologischen Trennungsmerkmale erkennen lassen.

Nach eingehender Berücksichtigung dieser Argumente bemerkt DIECKMANN (i.l.) (in Übereinstimmung mit ZUMPT, 1937) dazu, daß nach dem heutigen Wissensstand "frisius" als Unterart von "ligneus" angesehen werden muß, da eine endgültige Abtrennung nach den derzeit geltenden Kriterien noch nicht vollzogen werden kann.

Die Unterschiede beider Subspezies bzw. "Arten" sind (nach SCHNEIDER, 1896; ZUMPT, 1937):

Otiorhynchus ligneus ssp. frisius Schneid.	Otiorhynchus ligneus (Oliv.)
Körpergestalt gestreckter, beim	Körpergestalt gedrungener
♀ plumper	
rot- bis dunkelbraun, seltener schwarzbraun gefärbt	schwarzbraun gefärbt
Oberseite der Flügeldecken flacher skulpturiert	Oberseite der Flügeldecken tiefer und gröber skulpturiert
Punktstreifen der Flügeldecken feiner und undeutlicher	Punktstreifen der Flügeldecken mit eckigen Punkten

d) Phyllobius vespertinus (Fabricius)

Phyllobius vespertinus (Fabr.)	Phyllobius pyri (L.)
Körperlänge (ohne Rüssel): 4,7-6,5 mm	Körperlänge (ohne Rüssel): 5,3 (4,7) - 7,5 mm
Habitus gedrungener	Habitus schlanker
Stirn zwischen den Augen flach bis schwach gewölbt	Stirn zwischen den Augen flach bis schwach vertieft
Augen kleiner, schwächer gewölbt	Augen größer, stärker gewölbt
Augenvorderrand bildet mit dem Kopfrand einen deutlich stumpfen Winkel	Augenvorderrand bildet mit dem Kopfrand einen fast rechten Winkel
Schenkelzahn meist klein	Schenkelzahn kräftiger
Schienen kürzer und breiter	Schienen länger und schmaler
Aedoeagus etwas schmaler, Innenrand der Seitenlappen mit der gedachten Längsachse einen Winkel von 90° bildend	Aedoeagus etwas breiter, Innenrand der Seitenlappen mit der gedachten Längsachse einen Winkel von 45° bildend
Vorwiegend in der Krautschicht	Vorwiegend auf Sträuchern und Bäumen

(nach DIECKMANN, 1979; LOHSE, 1978).

Die & & lassen sich verhältnismäßig gut voneinander trennen; schwieriger ist es, einzelne & zuzuordnen, besonders dann, wenn die genauen Fundumstände unbekannt sind. Dazu bemerkt LOHSE (1978): "... man sollte deshalb die Gesamtheit der Merkmale höher bewerten als ein Einzelmerkmal."

e) Phytobius zumpti Wagner
Die folgende Gegenüberstellung zeigt nur die Hauptmerkmale auf (nach WAG-NER, 1939; und eigenen Untersuchungen):

Phytobius zumpti Wagn.	Phytobius quadrituberculatus (Fabr.)
Schulterbeule wenig deutlich (siehe Abb. 47)	Schulterbeule deutlich (siehe Abb. 48)
Oberseite mit dichtstehenden, lebhaft kupferglänzenden Schuppen- härchen bedeckt (von den hellgrauen Schuppen meist überdeckt)	Oberseite nur mit einigen lebhaft kupferglänzenden Schuppenhärchen bedeckt
Halsschild- und Flügeldecken-Scheibe recht gleichmäßig mit hellgrauen Schuppen bedeckt, Flügeldeckenbe- schuppung neigt bisweilen zu Längsstreifen	Halsschild-Scheibe nur am Vorder- und Hinterrand mit Schuppen, Beschup- pung der Flügeldecken irregulär, fleckig, neigt zu undeutlichen Querbinden
Postskutellarmakel nicht vorhanden, meist der ganze Nahtstreifen einheit- lich beschuppt	Postskutellarmakel undeutlich bzw. schwach erkennbar
Schienen einheitlich rötlichgelb oder gelbbraun	Schienen rötlichbraun oder gelbbraun mit einer braunschwarzen Ringmakel in der Mitte
2. + 3. Geißelglied der Fühler etwa 1 1/2 bis 1 2/3 mal so lang wie breit, beide Glieder etwa gleich- lang	2. Geißelglied der Fühler gut doppelt so lang wie breit, das 3. Glied etwas kürzer als das 2.
1. + 2. Ventralsegment beim & mit gemeinsamer, runder, flacher Vertiefung, in der am 2. Segment sich ein zusätzliches kleines Grübchen mit gelbbraunen Schuppen befindet (siehe Abb. 49)	 1. + 2. Ventralsegment beim ♂ mit gemeinsamer, runder, flacher Vertiefung, in dieser am 2. Segment einige dunklere Schüppchen (siehe Abb. 50)
die kupferglänzenden Schuppen- härchen am Halsschild sind mehrzipfelig ausgezogen (siehe Abb. 51)	die kupferglänzenden Schuppen- härchen am Halsschild sind einzipfelig ausgezogen (siehe Abb. 52)

Phytobius zumpti lebt monophag an der Halophyte Glaux maritima (siehe Kap. 9.2. e); Phytobius quadrituberculatus ist oligophag an verschiedenen Polygonum-Arten (DIECKMANN, 1972; WAGNER, 1939).

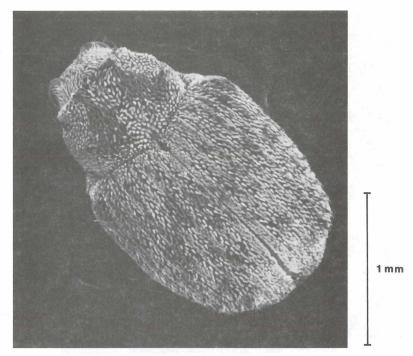


Abb. 47 Phytobius zumpti, Habitus

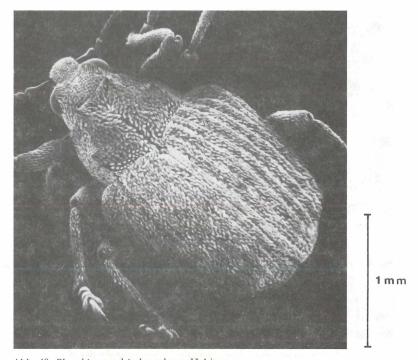
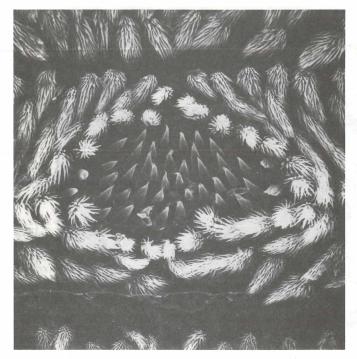


Abb. 48 Phytobius quadrituberculatus, Habitus



0,05 m m

Abb. 49 Phytobius zumpti, ventrale Abdominalgrube des &



0,05 mm

Abb. 50 Phytobius quadrituberculatus, ventrale Abdominalgrube des &

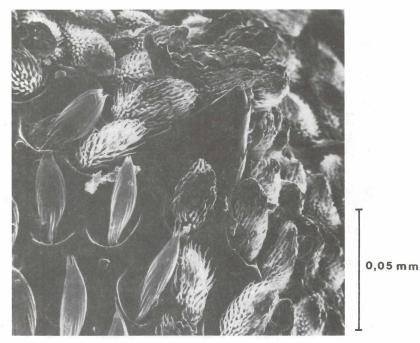


Abb. 51 Phytobius zumpti, Seitenhöcker des Halsschildes

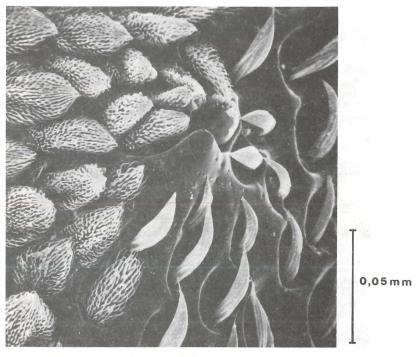


Abb. 52 Phytobius quadrituberculatus, Seitenhöcker des Halsschildes

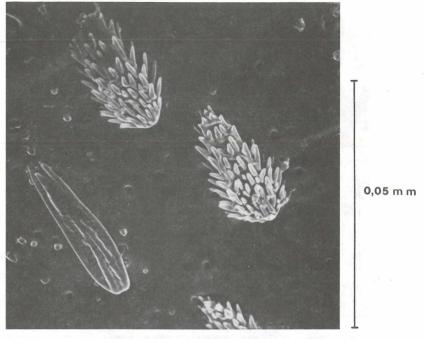


Abb. 53 Ceuthorhynchidius thalhammeri, Schuppen der Flügeldeckenoberseite

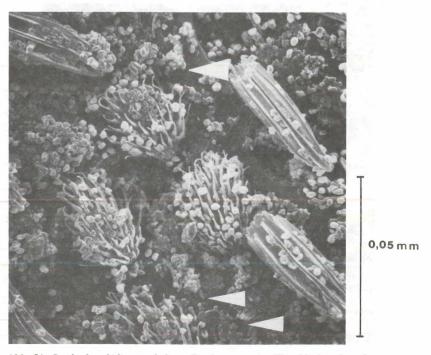


Abb. 54 Ceuthorhynchidius troglodytes, Beschuppung der Flügeldeckenoberseite

f) Ceuthorhynchidius thalhammeri Schultze

Diese halotopobionte Art ist sehr nah verwandt mit Ceuthorhynchidius troglodytes (Fabr.). Nicht deflorierte Exemplare lassen sich ohne weiteres anhand der unterschiedlichen Flügeldeckenzeichnung bzw. Flügeldeckenbeschuppung erkennen (siehe DIECKMANN, 1972), während stark deflorierte oder stark überkrustete Exemplare eine Sofortdiagnose erschweren. Die sichersten Erkennungsmerkmale sind (nach DIECKMANN, 1972; SCHULTZE, 1906):

Ceuthorhynchidius thalhammeri Schltz.	Ceuthorhynchidius troglodytes (F.)
Punktstreifen bzw. Mittelkiel des Rüssels reichen nur bis zur Ansatzstelle der Fühler	Punktstreifen bzw. Mittelkiel des Rüssels reichen über die Ansatz- stelle der Fühler hinaus, bis fast zur Rüsselspitze
Aedoeagus an der Spitze verrundet, dort mit ventraler Mittelrinne	Aedoeagus an der Spitze zipfelig ausgezogen, ohne ventrale Mittelrinne

Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal bieten die sogenannten "Schuppen" auf der Körperoberseite, die nach raster-elektronenmikroskopischen Untersuchungen sich als stark verzweigte "weidenkätzchenartige" Gebilde erkennen lassen. Bei C. thalhammeri sind die Seitenverzweigungen kurz und dick (siehe Abb. 53), während sie bei C. troglodytes lang und schmal sind (siehe Abb. 54).

In den meisten Bestimmungstabellen, Monographien und Artbeschreibungen wird immer wieder darauf hingewiesen, daß sich bei frisch entwickelten Individuen dieser Gattung eine gelbliche, pulverige Absonderung auf der Oberseite dieser Arten befinden soll. Für die untersuchten Arten C. thalhammeri und C. troglodytes trifft dies nicht zu, vielmehr wird diese Absonderung erst im Laufe der Imaginalphase aus speziellen Poren der Körperoberfläche abgesondert (siehe Abb. 54); diese Absonderung ist desto dichter und dunkler, je älter die Imago ist.

Bei Individuen, die im Frühjahr zur Fortpflanzung gelangen (Elterngeneration, die im Spätsommer des Vorjahres geschlüpft ist; siehe Kap. 9.2. f), ist diese körperüberziehende Absonderung dunkelbraun bis pechbraun gefärbt, zumal sie in der Regel mit Bodensubstrat verkrustet ist.

10.4. Bemerkungen zur Geschlechter-Trennung

Für ökologisch-biologische Untersuchungen ist es erforderlich, das Geschlechtsverhältnis der jeweiligen Arten (vgl. Kap. 6.4.) zu ermitteln. Alle registrierten Individuen sind daher auf ihr Geschlecht hin untersucht worden.

a) Chrysomelidae:

Im allgemeinen sind bei den mitteleuropäischen Chrysomeliden sekundäre Geschlechtsmerkmale kaum oder gar nicht vorhanden. Bei einigen Gruppen sind bei den \mathcal{S} alle oder nur bestimmte Tarsenglieder breiter als bei den \mathcal{S} (Unterfamilien Chrysomeliae und Halticinae); meistens sind die \mathcal{S} \mathcal{S} kleiner und schlanker als die \mathcal{S} \mathcal{S} . Bei vielen Arten sind aber überhaupt keine sekundären

Geschlechtsmerkmale ausgebildet (z.B. bei *Oulema melanopus, Cassida*-Arten), so daß man jedes Tier einzeln aufpräparieren muß, um dessen Geschlecht zu ermitteln.

Bei den Arten der Unterfamilie Halticinae, die mengenmäßig am häufigsten mit den automatisch arbeitenden Fanggeräten (siehe Kap. 4.1.) erfaßt wurden, ist eine Geschlechtsdifferenzierung relativ einfach durchzuführen. Bei den meisten Arten ist bei den σ das 1. Tarsenglied der Vorderbeine (oft auch das der Mittelbeine) breiter als das folgende Glied und das entsprechende Tarsalglied bei den φ , bei denen in der Regel die beiden ersten Tarsalglieder gleich breit sind. Bei manchen Arten ist diese Ausbildung jedoch nur sehr schwach entwickelt, teilweise treten bei den σ d und den φ gleichbreite Tarsalglieder auf.

Das sicherste Unterscheidungsmerkmal (zumindest bei den hier untersuchten Arten) liegt in der Ausbildung des Analsternits der σ . Dieser Sternit ist bei den σ σ in der Mitte grubenartig vertieft, während es bei den φ ebenso gewölbt oder glatt ist wie das vorhergehende Sternit. (Es ist erstaunlich, daß dieses einfache Merkmal in keiner der mir bekannten Bestimmungstabellen erwähnt wird!)

b) Curculionidae:

Bei den sogenannten langrüsseligen Formen dieser Familie ist bei den allermeisten Arten ein sekundärer Geschlechtsdimorphismus gut ausgeprägt, z.B. Rüssellänge, Ansatzstelle der Fühler, Dornen- und Zahnbesatz an den Schienen, Ausbildung des 1. + 2. Abdominalsternits, Gestaltung des Analsternits etc..

Bei den sog. kurzrüsseligen Formen (Unterfamilien Otiorhynchinae, Brachyderinae, Tanymecinae) ist eine eindeutige Geschlechter-Trennung mitunter sehr schwierig durchzuführen. Die in der Literatur angegebenen Charakteristika, wie "im allgemeiner schlanker als die Q Q", "meist kleiner als die Q Q", "Grübchen der ersten beiden Abdominalsternite tiefer als bei den Q Q" etc., führen zu keiner eindeutigen und zweifelsfreien Erkennung der O".

Dabei existiert bei den Rüsselkäferarten dieser Unterfamilien ein absolut sicheres Unterscheidungsmerkmal, das in der mit bekannten Literatur jedoch nicht erwähnt wird.

Diese Unterschiede sind:

Anal-STERNIT bei den & an der Spitze gerade abgeschnitten, flach verrundet oder leicht bogig ausgeschnitten; bei den Q Q an der Spitze immer halbkreisförmig oder stark bogig verrundet.

Anal-TERGIT = Pygidium bei den & an der Spitze mit doppelter Randung und ebenso stark sklerotisiert wie das Anal-Sternit (siehe Abb. 55 b und 55 g); bei den Q Q an der Spitze mit einfacher Randbildung, oft schwächer sklerotisiert als das Anal-Sternit. Falls keine Unterschiede in der Sklerotisierung erkennbar sind, so ist dies halbkreisförmig oder spitzbogig, seltener flachbogig ausgebildet.

Mit Hilfe dieser Merkmale lassen sich auch Einzelexemplare eindeutig ihrem Geschlecht zuordnen.

Die angeführte Differenzierung der Analregion ist selbstverständlich nicht nur auf die Arten der kurzrüsseligen Curculioniden beschränkt, sie ist bei den langrüsseligen Formen vergleichbar vorhanden (siehe Abb. 55), zumal es sich hierbei um eine morphologische Anpassung an die Kopulation handelt.

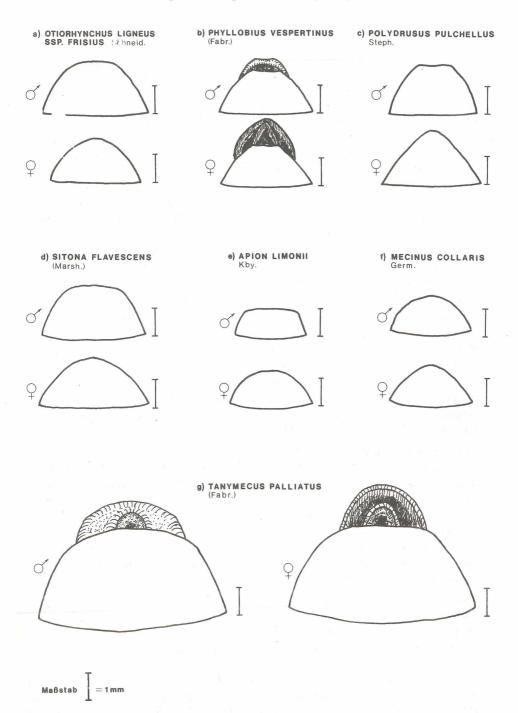


Abb. 55 (a-g) Sexualunterschiede in der Ausprägung der Analsternite bzw. Pygidien von indigenen Curculioniden-Arten der Salzwiesen-Region

10.5. Bemerkungen zu einigen im Litoralbereich rezedenten und subrezedenten Arten

a) Chaetocnema concinna (Marsh.)

Von sämtlichen 72 registrierten & dieser Chrysomeliden-Art wurden die Aedoeagi untersucht um nachzuprüfen, ob sich nicht auch eine Chaetocnema heikertingeri Ljubtsch. darunter verbirgt. Letztere wurde von LJUBISCHT-SCHEFF erst 1963 von Chaetocnema concinna (Marsh.) abgespalten (FOL-WACZNY, 1964; MOHR, 1966) und kommt ebenfalls in Schleswig-Holstein (NIKOLEIZIG, 1970) und in Dänemark (HANSEN, 1967) vor. In Dänemark scheint heikertingeri seltener als concinna zu sein, während beide Arten in Schleswig-Holstein gleich häufig vorkommen sollen (LOHSE, mündl. Mitt.).

Unter den mir vorliegenden ca. 240 Individuen (auch aus anderen Gebieten Mitteleuropas) ist nur ein *heikertingeri* vertreten (25.5.79, Gut Hohenschulen, westlich Kiel, Schleswig-Holstein).

HANSEN (1967) gibt für die Art heikertingeri Sisymbrium officinale und Carduus-Arten als Nahrungspflanze an, während concinna hauptsächlich auf Rumexund Polygonum-Arten vorkommt (HEIKERTINGER, 1925).

b) Trachyphloeus bifoveolatus Becker und Barynotus obscurus (Fabr.)

Von diesen beiden Curculioniden-Arten konnten nur Q Q gefunden werden; von der ersten Art insgesamt 32 Individuen, von der anderen insgesamt 8 Individuen. Keines der *Trachyphloeus bifoveolatus*-Exemplare gehörte zu der var. *angustisetulus* Hansen (Überprüfung nach DIECKMANN, 1962).

Übereinstimmend wird in der Literatur angegeben, daß sich diese Arten parthenogenetisch fortpflanzen und & d (falls sie überhaupt auftreten) nur sehr selten gefunden werden. *Trachyphloeus bifoveolatus* ist triploid, *Barynotus obscurus* ist tetraploid (SUOMALAINEN, 1948).

c) Sitona puncticollis Steph.

Diese Art wird von fast allen Autoren (HANSEN, 1964; HOFFMANN, 1950, KERSTENS, 1958; REITTER, 1916; LOHSE, mündl. Mitt.) als beinahe so oder ebenso häufig wie die benachbarte Art Sitona flavescens (Marsh.) angegeben; nach MEYER (1941) sind sogar landwirtschaftliche Schäden von dieser Art verursacht worden.

Im Untersuchungsgebiet trat jedoch S. puncticollis sehr selten auf. Von 416 Individuen dieses Artenpaares wurden 408 als Sitona flavescens und nur 8 Individuen als Sitona puncticollis determiniert (ca. 2%)!

d) Notaris bimaculatus (Fabr.)

Nach meinen Untersuchungen lebt *Notaris bimaculatus* im Litoralbereich monophag an der Halophyte *Spartina anglica*, die erst seit 1927 in den größten Teilen der Nordseeküste durch künstliche Ansiedlung heimisch geworden ist (KÖNIG, 1949).

SCHNEIDER (1898) fand auf Borkum ein Exemplar einer *Notaris*-Art, die der Art "bimaculatus" nahe steht und für die er den Namen "salarius" vorschlug, zumal FAUST dazu bemerkt (? i. litt.; Zitat in SCHNEIDER, 1898): "Den Rüssler halte ich nach diesem einen transparenten (unreifen?) Stück für ein & einer neuen mit *Notaris bimaculatus* var. frivaldskyi Tourn. verwandten Art; möglicherweise ist er eine insulare Rasse von bimaculatus F., von dem ungemakelte Stücke vorkommen."

Leider fehlen bei SCHNEIDER (l.c.) genaue Fundangaben, auf p. 75 wird nur erwähnt: "1 Stück von der Außenweide".

ZUMPT (1929) ist einer der wenigen Autoren, die diesen vorgeschlagenen Artnamen überhaupt noch erwähnen und synonymisiert diesen (wenn auch mit gewissem Vorbehalt) mit *Notaris bimaculatus*, worin ihm wahrscheinlich alle späteren Autoren folgten (z.B. HORION, 1935, S. 332). Das SCHNEIDER'sche Exemplar zeichnet sich u.a. durch eine im Vergleich zu "bimaculatus" geringe Körpergröße aus (5,5 mm lang, 2,0 mm breit). Die Längenunterschiede für *Notaris bimaculatus* werden mit 5,0 bis 10,0 mm angegeben (HANSEN, 1965; HOFF-MANN, 1958; PORTEVIN, 1935; REITTER, 1916; ZUMPT, 1929). Solche Längendifferenzen lassen jedoch nicht den Schluß zu, daß es sich hierbei möglicherweise doch um verschiedene Arten handeln könnte, da bei Curculioniden-Arten häufiger Größendifferenzen im Verhältnis 1:2 auftreten können.

Vielleicht klären weitere Untersuchungen an der Art Notaris bimaculatus aus dem Salzwiesenbereich die genaue Artzugehörigkeit, zumal es sich in den letzten Jahrzehnten vielfach erwiesen hat, daß Arten aus der Salzwiese nach ihrer Entdeckung mit vorher schon bekannten Arten des Binnenlandes zu Unrecht synonymisiert wurden. Es scheint, daß SCHNEIDER (l.c.) mit seiner abschließenden Bemerkung: "Erweist sich die Form, wie ich sicher glaube, als eine neue Art oder Varietät, so schlage ich für sie den Namen Not. salarius vor." gar nicht so Unrecht hatte.

e) Tanysphyrus lemnae (Payk.)

In Deutschland kommen zwei Tanysphyrus-Arten vor, T. lemnae (Paykull) und T. makolskii Smreczynski. Nach DIECKMANN (1959) tritt T. makolskii vorwiegend im montanen Bereich auf und ein Vorkommen in der norddeutschen Tiefebene wird als wenig wahrscheinlich angenommen.

Da nach mehreren Autoren (siehe DIECKMANN, 1959) beide Arten zusammen im gleichen Gebiet vorkommen können, lag es nahe, die relativ große Anzahl (ca. 600 Individuen, hauptsächlich aus dem Koogbereich des Alten Wiedingharder Kooges, siehe Abb. 1) der registrierten *Tanysphyrus lemnae* auf *T. makolskii* zu prüfen. Diese Nachprüfung ergab: alle Imagines gehören zu der Art *T. lemnae* (Payk.).

T. lemnae lebt monophag an Lemna-Arten (Wasserlinsen)*), im Litoralbereich wohl nur an Lemna gibba, die auch in leicht brackigem Wasser der seedeichnahen Kooggewässer (Speicherbecken, Tümpel etc.) vorkommt (USINGER, mündl. Mitt.).

^{*)} Zur Problematik der Art T. callae Voß — diese Art oder Unterart lebt an Calla palustris — siehe DIECKMANN, 1959.

11. Zusammenfassung

11.1. Ökologische Zonen und Standorte

An der Nordseeküste Schleswig-Holsteins wurden an vier Haupt-Standorten jeweils die drei Ökosystem-Komplexe: Salzwiese — Seedeich — eingedeichtes Watt (Koog) auf ihre Chrysomeliden- und Curculioniden-Fauna hin untersucht:

a) Salzwiese (Vorland) vor dem Christianskoog (Meldorfer Bucht); b) Salzwiese (Vorland) vor dem Osewoldter Koog (Nordstrander Bucht); c) eingedeichte Marsch im Alten Wiedingharder Koog (ca. 500 Jahre eingedeicht); d) eingedeichtes Watt im Hauke-Haien-Koog (seit 1958/59 eingedeicht). Aus Vergleichsgründen wurde ein Flachmoor-Ökosystem im Binnenland (Idstedt bei Schleswig) in die Untersuchungen einbezogen. In Erweiterung des eigenen Untersuchungszeitraums (1973 bis 1978) wurden die aus den Jahren 1968 bis 1972 im Archiv der Abt. "Angewandte Ökologie/Küstenforschung" vorhandenen Proben ausgewertet; der gesamte Untersuchungszeitraum beträgt damit 10 Jahre.

a) Salzwiesen-(Vorland)Biotope

Die Fauna der Schlicksalzwiesen des Festlandes wurde mit derjenigen der Schlicksalzwiesen der Halligen und Inseln verglichen. Die jahrhundertelange verschiedenartige Nutzung hat hier zwei unterschiedliche Salzwiesen-Phänotypen entstehen lassen. Die Unterschiede liegen vor allem in der Arten-Diversität der Dikotyledonen-Pflanzen und in der ursprünglichen Struktur der Wuchstypen der Pflanzen in den Salzwiesen-Zonen der Halligen und Inseln. Diese Charakteristik der Physiognomie der Salzwiesen-Zonen ermöglicht die Existenz einer artenreichen phytophagen Käferfauna.

b) Seedeich-Biotope

Obwohl sich im Vergleich von Klei-Deichen und Sandkern-Deichen eine Reihe abiotischer Faktoren (Insolation, Windexposition, Wärmekapazität) erheblich unterscheiden, konnten signifikante Unterschiede in der Artendiversität der Chrysomeliden- und Curculioniden-Fauna nicht festgestellt werden.

c) Koog-Biotope

In Abhängigkeit von den Sukzessionsfolgen der Pflanzengesellschaften im Verlaufe der Koog-Alterung nach der Eindeichung stellt sich gleichzeitig eine zunehmende Anzahl phytophager Coleopteren ein. Gleichzeitig geschieht eine schnelle Abnahme der typischen Salzwiesen-Käfer. Dieser Faunen-Austausch wird in seinem Ausmaß hauptsächlich durch anthropogene Maßnahmen bewirkt.

11.2. Methoden und Material

Mit einer Anzahl verschiedener Freiland-Fangmethoden (Photoelektor-, Farbschalen-, Windreusen-, Bodenfallen-, Handfang- und Lichtfangmethoden) und quantitativer und qualitativer Isolationsproben (Vegetations- und Bodensubstratsproben) wurden die Indigenität der Arten, die Dispersionsdynamik, die Populationsentwicklung, die statische Dominanz, die Aktivitäts-Dominanz und das Geschlechterverhältnis der phytophagen Coleopteren ermittelt. Dazu wurden 8138 Proben mit insgesamt 36.702 Individuen aus 58 Gattungen und 138 Arten der Familien Chrysomelidae (24 Gattungen, 50 Arten, 20.626 Individuen) und Curculionidae (34 Gattungen, 88 Arten, 16.076 Individuen) verwendet. Zur Ermittlung des Wirtspflanzenspektrums und der einzelnen Entwicklungsstadien der phytophagen Coleopteren wurden umfangreiche Labor-

untersuchungen durchgeführt. In einer kritischen Betrachtung werden die Ergebnisse automatischer Fangmethoden in bezug auf die ökologische Aussagekraft diskutiert.

11.3. Arteninventar und Artenverteilung (Dispersion)

a) Käfer-Arten der Salzwiesen-Region

Von 83 Arten phytophager Coleopteren, die in den Salzwiesen-Zonen nachgewiesen wurden, sind 26 Arten indigen.

- Halotopobionte und halotopophile Arten:
 - 2 Chrysomeliden- und 6 Curculioniden-Arten erwiesen sich im Litoralbereich als halotopobiont (an Salz-Biotope gebunden);
 - 4 Chrysomeliden- und 5 Curculioniden-Arten müssen für den Litoralbereich als halotopophil (vorwiegend in Salz-Biotopen auftretend) gewertet werden.

- Eurytope Arten:

5 Chrysomeliden- und 4 Curculioniden-Arten, die sich im Festucetum der Salzwiesen entwickeln, sind eurytope Arten, die ihr Hauptverbreitungsgebiet vorwiegend im Binnenland besitzen.

- Einwandernde Arten:

Von den insgesamt 83 Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten, die in den Salzwiesen-Bereichen nachgewiesen wurden, sind 57 Arten (= 70%) eingewandert; diese besitzen in diesem Ökosystem keine dauerhafte Entwicklungsmöglichkeit. 7 Arten aus dieser Gruppe können als "potentiell indigen" bezeichnet werden, da sie regelmäßig und in großer Individuenzahl einwandern und in der Salzwiese ein zu Binnenlandstandorten vergleichbares Nahrungspflanzen-Angebot vorfinden.

- Ausbreitungsaktivität der Salzwiesen-Käfer:

Obwohl ca. 70% der salzwiesen-indigenen Coleopteren-Arten flugfähig sind, zeigen diese dennoch eine sehr geringe Ausbreitungsaktivität. Mit zunehmendem Spezialisations- und Adaptationsgrad an den Salzwiesen-Biotop nimmt die Ausbreitungsaktivität ab.

— Unterschiede: Festland — Halligen/Inseln:

Durch die geringeren anthropogenen Einflüsse war es möglich, daß sich auf den Halligen im Gegensatz zu den Salzwiesen der Festlandsküsten ohne Unterbrechung (seit einigen Jahrhunderten bzw. Jahrtausenden) Standorte von einigen Halophyten-Arten erhalten konnten, die als die letzten natürlichen Reservate für zahlreiche hochspezialisierte phytophage Coleopteren-Arten gelten können.

b) Käfer-Arten der Seedeich-Region

Der Seedeich-Biotop stellt für die phytophagen Coleopteren (an Nicht-Halophyten = Glycophyten) an der Festlandsküste die eigentliche Grenzzone zum marin beeinflußten Bereich dar. 8 Chrysomeliden- und 24 Curculioniden-Arten der insgesamt 80 Arten, die in dieser Region nachgewiesen wurden, können als indigene Arten der Seedeiche betrachtet werden. Die Anzahl der indigenen Arten in dieser Grenzzone ist einer besonders starken Fluktuation unterworfen. Der größte Teil der biotop-fremden Arten der Seedeiche entstammt dem Koog-Bereich (ca. 90%), ein geringerer Anteil (ca. 10%) entstammt den Salzwiesen-Zonen.

c) Käfer-Arten der Koog-Region (seedeichnahe Marsch)

In einem ca. 500 m breiten, vom Seedeich ins Innere der Marsch reichenden Koog-Areals unterschiedlicher Altersklassen wurden 21 Chrysomeliden- und 57 Curculioniden-Arten nachgewiesen. Mit zunehmendem Alter steigt die Artenanzahl der indigenen phytophagen Coleopteren, bedingt durch die Zunahme der einwandernden bzw. künstlich eingebrachten Nahrungspflanzen-Arten.

— Neue Köge (1-5 Jahre alt):

Infolge des Rückgangs der Halophyten-Vegetation, die als Entwicklungsgrundlage besonders der halotopobionten Coleopteren-Arten dient, sind wenige Jahre nach der Eindeichung diese Käferarten nicht mehr nachweisbar. Die eurytopen Coleopteren-Arten der Salzwiesen-Region besetzen in kurzer Zeit fast alle alten und neuen ökologischen Nischen der ehemaligen Salzwiesen-Zonen.

Junge und alte Köge (5-50 Jahre alt und älter): Durch die sprunghafte Zunahme des Nahrungspflanzenangebots zeigen diese Ökozonen die größte Artenvielfalt aller untersuchten Standorte; 10 Chrysomeliden- und 52 Curculioniden-Arten sind in diesen Bereichen (direkt hinter dem Seedeich) indigen. Der Anteil der indigenen Käferarten der gesamten Koog-Gebiete in den Marschen Nordwestdeutschlands dürfte nach Stichprobenuntersuchungen noch wesentlich größer sein, zumal eine Anzahl phytophager Coleopte-

d) Käfer-Arten des Flachmoores

Von den registrierten 13 Chrysomeliden- und 18 Curculioniden-Arten des Flachmoor-Biotops sind 7 Chrysomeliden- und 12 Curculioniden-Arten auch in der Litoralzone der Nordseeküste nachgewiesen worden. Nur ca. 26% der Arten sind "typische" Moor-Arten (mit einer entsprechenden Bindung an die dort vorkommenden Pflanzenarten), ca. 74% der registrierten Coleopteren-Arten sind entweder dispergierende Arten oder im Zuge der Degeneration dieses ehemaligen Hochmoores den zugewanderten, standorts-untypischen Glycophyten-Arten nachgefolgt.

11.4 Zoozönologie der Salzwiesenfauna

a) Statische Dominanz (Ausschlüpfdichte und Besiedlungsdichte)

ren aus seedeich-fernen Arealen kontinuierlich zuwandert.

Von den 26 indigenen Arten der Salzwiesen-Region sind ca. 85% der Arten rezedent bzw. subrezedent, nur 4 dominante bzw. eudominante Coleopteren-Arten weisen Besiedlungsdichten von durchschnittlich 40 bis 190 Imagines/m² (umgerechnet auf die entsprechenden Salzwiesen-Zonen und Untersuchungs-Zeiten) auf.

b) Aktitivitäts-Dominanz

Da die meisten salzwiesen-indigenen Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten flugunfähig bzw. sehr fluginaktiv sind und demzufolge eine sehr geringe Ausbreitungsaktivität zeigen, sind Aktivitäts-Dominanzwerte, die durch automatisch registrierende Erfassungsmethoden ermittelt werden, nur unter Vorbehalt zu bewerten. Für einige Arten ergab sich, daß die Besiedlungsdichten um den Faktor 2 bis 10 höher lagen, als die Aktivitätsdichten erwarten ließen.

c) Biomasse (Ausschlüpfdichten-Biomasse) und Bioproduktion

Für einen Salzwiesen-Standort mit hoher Artendiversität wurde die durchschnittliche Besiedlungsdichte von 8 repräsentativen phytophagen Coleopteren-Arten (ca. 230

Individuen/m²) für die Biomassen-Berechnungen herangezogen. In der Salzwiesen-Zone "unteres Festucetum" werden etwa 4,4 kg/ha/Jahr an Trockengewicht durch die phytophagen Coleopteren erzeugt.

Im Gegensatz zu den meisten phytophagen Coleopteren-Arten zeigen die gallenbildenden Arten (Beispiel: *Mecinus collaris*), daß innerhalb eines Vegetationszyklus in der Jahresbilanz das 3,5fache an unverbrauchter Pflanzenbiomasse im Verhältnis zur entnommenen Pflanzenbiomasse zusätzlich durch Gallen-Induzierung erzeugt wird.

d) Geschlechterverhältnis

Das normale Geschlechterverhältnis der phytophagen Coleopteren-Arten beträgt 1:1, abgesehen von denjenigen Käferarten, die keine bisexuellen Populationen ausbilden.

11.5. Einfluß biotischer Faktoren auf die Populationen der Salzwiesen-Käfer

a) Nahrungspflanzen

Von den im nordwesteuropäischen Salzwiesen-Gebiet der Litoralzonen vorkommenden ca. 45 Halophytenarten werden etwa 1/3 der Arten von den phytophagen Käfern als Nahrungspflanzen angenommen; für die monophagen Coleopteren-Arten sind nur 8 Halophyten-Arten als Nahrungspflanzen zur Individualentwicklung notwendig. Im Salzwiesen-Bereich tritt eine besonders starke Spezialisation der phytophagen Coleopteren auf: 68% aller indigenen Arten (ca. 88% aller halotopobionten Arten) sind monophag, d.h. sie sind an eine oder wenige engverwandte Wirtspflanzenarten gebunden (Monophagie 1. und 2. Grades).

Im allgemeinen zeigen die Stadien der phytophagen Coleopteren im Übergang von der Larval- zur Imaginalphase einen deutlichen Merotopwechsel. Der Entwicklungsort der Larvenstadien ist nicht mit denjenigen Pflanzenstrukturteilen, welche die Imagines bevorzugen, identisch. Etwa 81% der Larvalstadien entwickeln sich an unterirdischen bzw. bodenanliegenden Pflanzenmerotopen. Im Imaginalstadium sind alle Arten auf die oberirdischen Stengel-, Blatt- und Blütenbereiche angewiesen. Bei der durch phytophage Insekten besonders bevorzugten Halophyten-Art Plantago maritima (im Untersuchungsgebiet Nahrungsgrundlage von mindestens 13 Insektenarten) wurde festgestellt, daß sich eine sehr spezialisierte zeitliche und räumliche Abfolge der einzelnen Entwicklungs-Stadien der verschiedenen phytophagen Arten im Jahreszyklus einstellt.

b) Parasiten der phytophagen Coleopteren

Von allen untersuchten phytophagen Käferarten der Salzwiesen konnte nur bei der Curculioniden-Art *Mecinus collaris* ein artspezifischer Parasit nachgewiesen werden. Der Parasitierungsgrad lag im Durchschnitt knapp unter 50%, was auf einen hohen gegenseitigen Anpassungsgrad zwischen Wirt und Parasit schließen läßt.

c) Räuber der phytophagen Coleopteren

Von der Vielzahl der unspezifischen räuberischen Formen im Salzwiesen-Bereich tritt die Stutzkäferart Saprinus virescens als artspezifischer Räuber der Larven des Blattkäfers Phaedon concinnus auf. Obwohl diese räuberische Art mehr oder weniger polyphag ist, wird im Salzwiesen-Bereich fast ausschließlich diese Blattkäferart als Beutetier angenommen.

d) Anthropogene Einflüsse auf die phytophagen Käfer Die anthropogenen Faktoren: Beweidung, Entwässerungsmaßnahmen und Deichbau bedingen einen Rückgang der Gesamtpopulationen der halotopobionten und halotopophilen Käfer um 90 bis 100%. Da mittel- bis langfristig durch diese Faktoren die Nahrungsgrundlagen für die Käfer entzogen werden, sind diese spezialisierten Käfer-Arten in ihrer Existenz stark bedroht. Es stehen überdies in Europa und auch weltweit k e i n e ökologischen Ausweichmöglichkeiten für die betreffenden Arten zur Verfügung.

11.6. Adaptationen an die Überflutung

Die Entwicklungs-Stadien der salzwiesen-indigenen phytophagen Coleopteren (Ei-, Larval-, Pupal- und Imaginalstadium) zeigen artspezifische Anpassungserscheinungen: die freilebenden Stadien treten entweder durch jahresperiodische Einpassung in Zeiten geringer Überflutungshäufigkeit auf, oder sie sind durch zonenspezifische Einpassungen an höher gelegene Salzwiesen-Zonen gebunden.

Als zusätzliche Adaptationsmechanismen wurden morphologische und verhaltensphysiologische Erscheinungen ermittelt, die die Verdriftungsrate infolge der Gezeitenströmung verringern.

Die Laboruntersuchungen zur Überflutungsresistenz ergaben, daß keine signifikante Abhängigkeit zum Salzgehalt des Überflutungswassers besteht; vielmehr ist durch die komplexe Fülle salinitätsbezogener Faktoren (Bodensalzgehalt und-wasserkapazität, Salzgehalt des Überflutungswassers und der einzelnen Pflanzenstrukturteile etc.) bei den meisten phytophagen Coleopteren-Arten eine direkte Abhängigkeit vom Nahrungssubstrat "Halophyt" gegeben.

11.7. Bionomie, Autökologie und Verbreitung der wichtigsten Salzwiesen-Käfer
Von 5 Chrysomeliden- und 7 Curculioniden-Arten der Salzwiesen konnten die
Entwicklungskreisläufe und die Nahrungswahlbeziehungen ermittelt werden. Alle untersuchten Arten zeigen einen univoltinen Generationszyklus, obwohl einige Arten durch langlebende Imaginalstadien (z.B. *Chrysomela*-Arten) den Anschein einer Polyvoltinität erwecken. Bei einigen Arten tritt die Imaginalphase sehr kurz auf (wenige Wochen). Im Gegensatz dazu zeigen andere Arten sehr lange Erscheinungszeiten der Imaginalphasen (mehrere Monate bis zu 2 Jahren).

11.8. Faunistik, Nomenklatur und Taxonomie

Für die für Schleswig-Holstein neue Rüsselkäferart Ceuthorhynchidius thalhammeri konnten im Nordseeküstenlitoral sechs verschiedene Salzwiesen-Standorte ermittelt werden.

Bei vier indigenen phytophagen Coleopteren-Arten, die im Salzwiesen-Bereich teilweise mit hoher Dominanz vorkommen, sind nomenklatorische Änderungen notwendig. Ein Teil der indigenen Arten der Salzwiese sind mit Geschwisterarten des Binnenlandes sehr nah verwandt und zeigen manchmal nur sehr schwer erkennbare morphologische Unterschiede. Es wurde für 6 Chrysomeliden- und Curculioniden-Arten eine tabellarische Zusammenstellung der wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zur Arten-Trennung gegeben.

Es konnten familien-typische, sekundäre Geschlechtsmerkmale festgestellt werden, die bisher nicht oder kaum bekannt waren.

Summary

Field-Experimental Investigations into Ecology and Biology of phytophagous Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae et Curculionidae) at the Littoral of the North Sea Coast

11.1. Ecological Zones and Locations

The three ecosystem complexes "saltmarsh", "seadike" and "polder" were investigated at four main locations along the coast of the North Sea in Schleswig-Holstein with regard to the fauna of chrysomelid and curculionid beetles:

a) saltmarsh at Christians Polder (Bay of Meldorf); b) saltmarsh at Osewoldt Polder (Bay of Nordstrand); c) diked marsh at Alter Wiedingharder Polder (diked since approx. 500 years); d) diked marsh at Hauke Haien Polder (diked since 1958/59). For comparison a low moor ecosystem in an inland region (at Idstedt near Schleswig) was integrated in this investigation. In addition to my own duration of research (1973 to 1978) the archive samples of the "Department of Applied Ecology / Coastal Research" from the years 1968 to 1972 were also utilised; the whole duration of research thus totals ten years.

a) Saltmarsh biotopes

The fauna of the mud-saltmarshes of the mainland was compared with that of the mud-saltmarshes of the small islands ("Halligen") and the islands. The different exploitation over centuries has caused two different phenotypes of saltmarshes to develop. The differences are situated in the diversity of species of the dicotyledonous plants and in the original structure of the growth types of the plants in the saltmarsh zones of the "Halligen" and the islands. This characteristic physiognomy of the saltmarsh zones makes the existence of the richness of species of the phytophagous beetles possible.

b) Seadike biotopes

Although there are many differences in the abiotic factors of the clay dikes and the sand kernal dikes (insolation, exposure to wind, heat capacity) a significant difference could not be determined in the diversity of species of the chrysomelid and curculionid fauna.

c) Polder (diked land) biotopes

Depending upon the succession of the plant associations during the age of the polder after diking, a growing number of species of the phytophagous beetles are simultaneously found. At the same time there is a rapid reduction in the numbers of the typical saltmarsh beetles. The exchange of the fauna on this scale is caused mainly by anthropogenous measures.

11.2. Methods and Materials

With many different catching methods at the explored locations (photo trap, colour trap, wind net, barber trap, hand catching, and light trap) and quantitative and qualitative isolation samples (plants and soil samples) the indigenity of species, the dynamics of dispersion, the population development, the static dominance, the activity dominance and the sexual index of the phytophagous beetles were investigated. For this 8 138 samples were used, with a total of 36 702 specimens from a total of 58 genera and 138 species of the two families Chrysomelidae (24 genera, 50 species, 20 626 specimens) and Curculionidae (34 genera, 88 species, 16 076 specimens).

To determine the spectrum of host plants and the individual stages of development of the

phytophagous beetles, many investigations were carried out in the laboratory. In a critical survey the results of the automatic catching methods were discussed in relation to their ecological evidence.

11.3. Species and Dispersion

a) Species of the saltmarshes

26 of the total 83 species of the phytophagous beetles, which were found in the saltmarsh zones are indigenous:

- Halotobiontous and halotophilous species:

Two species of the chrysomelid beetles and six species of the curculionid beetles are halotobiontous in the littoral zones (restricted to the salt biotopes). Four species of the chrysomelid beetles and five species of the curculionid beetles are halotopophilous in the littoral zones (because they are mainly found in the saltmarsh biotopes).

- Eurytopous species:
 - Five species of Chrysomelidae and four species of Curculionidae which are indigenous in the upper saltmarsh zones (Festucetum) are eurytopous species; their main area of development is predominantly the inland area.
- Immigrating species:

57 species (approx. 70%) of the total 83 species of the Chrysomelidae and Curculionidae which were found in the saltmarshes were immigrated; they have no possibility of further development in this ecosystem. Seven species of this group can be defined as "potentially indigenous" because they regularly immigrate with a high number of individuals and because in the saltmarshes they find comparable host plants to the host plants in the inland locations.

- Dispersion of the saltmarsh beetles:
 - Although about 70% of the indigenous beetles of the saltmarshes can fly, they still show a very small dispersion in relation to their potential activity. The dispersion decreases with increased modes of specialisation and adaptation to the saltmarsh biotopes.
- Differences: mainland small islands / islands:
 Because of the lesser anthropogenous influence it was possible for the small islands in contrast to the saltmarshes of the coastal region of the mainland areas to conserve continuously (over a period of some hundred or thousand years) the main biotopes of some halophyte plants, which can be regarded as the last natural resources for many species of highly specialised phytophagous beetles.
- b) Beetles of the seadike region

The biotope of the seadikes are for all phytophagous beetles (for those species on non-halophytes) on the mainland coast the direct border line to the marine influenced area. Eight species of Chrysomelidae and 24 species of Curculionidae of the total 80 species which were found in this area can be regarded as indigenous in the seadike biotopes. The number of indigenous species in this border region is subject to a very high fluctuation. The greater part of the species which are foreign to the biotope of the seadikes come from the diked areas (approx. 90%), a lesser part (approx. 10%) come from the saltmarshes.

c) Species of the polder region (marsh area near the seadike)
In a strip of land approx. 500 m wide, measured from the seadike into the inner part of

the polder region of different age classes, 21 species of chrysomelid beetles and 57 species of curculionid beetles were found. With growing age of the polder region the quantity of species of the indigenous phytophagous beetles increases, because of the rise of the immigrated and/or artificially introduced species of host plants.

- New polders (1 5 years old):
 - Due to the increasing number of the halophyte plants, which are the basis for development of especially the halotopobiontous beetles, these species are no longer traceable a few years after diking. The eurytopous beetle species of the saltmarsh region occupy the old and the new ecological niches of the former saltmarsh zones within a short time.
- Young and old polders (5 50 years old and older):
 Because of the erratic increase of the supply of host plants, these ecozones present the greatest diversity of species of all investigated locations; ten species of chrysomelid an 52 species of curculionid beetles were indigenous in these areas (directly behind the seadike).
 The quantity of all indigenous species of the total polder areas along the coast of North West Germany is probably substantially greater (established by random samples), particularly because a well defined quantity of phytophagous beetles continuously immigrate from inland areas.

d) Species of the low moor region

Out of the total 13 chrysomelid and 18 curculionid species found in the low moor biotopes, 7 chrysomelid- and 12 curculionid-species are also found in the littoral zones of the North Sea Coast. Only approx. 26% of these species are typical for the moor region (with a corresponding link to the local plant species), approx. 74% of the registered beetles species are either dispersing species or thoses which have followed the immigrated, untypical plant species of this location, as this former high moor has degenerated.

11.4. Animal Sociology of the Saltmarsh Fauna

a) Static dominance (emerging density and density of population)

From the total 26 indigenous species of the saltmarsh region approx. 85% of these species are recedent or subrecedent, only 4 dominant, respectively eudominant beetle species show a density of population of an average of 40 to 190 adults/m² (expressed in terms of the respective saltmarsh zones and times of investigation).

b) Activity dominance

Because most of the indigenous chrysomelid and curculionid species of the saltmarshes were not able to fly or were very inactive in flying and therefore show a very small emerging density, the values of the activity dominance which are established with automatically registering catching methods can be valued only with reservations. Some species show that their density of population is 2 to 10 times higher than the activity dominances would lead one to expect.

c) Biomass (mass of emerging density) and bioproduction

For calculating the biomass a saltmarsh location with high diversity of species and with an average density of population of eight representative phytophagous beetle species (approx. 230 specimens/m²) was used. In the saltmarsh association "lower Festucetum" around 4,4 kg/ha/year dry weight is produced by the phytophagous beetles. In contrast to the other phytophagous beetles the gall producing species (example: *Mecinus collaris*) show

that within one vegetation cycle in the total yearly balance the 3 1/2 fold of the unconsumed plant biomass (in relation to the consumed plant biomass) was produced additionally by the gall induction.

d) Sex ratio

The normal sex ratio of the phytophagous beetles belongs to 1:1, without regard to those species which do not develop bisexual populations.

11.5. Influence of Biotic Factors on the Populations of the Saltmarsh Beetles

a) Host plants

From all of the approx. 45 species of halophytes which are to be found in the North West European saltmarsh zones, only about 1/3 were accepted as host plants by the phytophagous beetles; for the group of the monophagous beetles only eight halophyte species of host plants are necessary for their development. In the saltmarsh areas an especially great specialisation of phytophagous beetles occurs: 68 % of all indigenous species (approx. 88 % of all halotopobiontous species) are monophagous, i.e. they are connected with only one or with some few related host plant species (monophagous of 1st and 2nd degree). Generally the stages of the phytophagous beetles show a distinct change of merotope during the passage from the larval stages to the adult stage. The merotope for development of the larval stages is not identical with the merotope preferred by the adults.

About 81 % of the larval stages develope in subterranean plant merotopes respectively those which are closely attached to the ground. The adult stages of all species are dependent on surface merotopes (stems, leaves and blossoms). The investigations in particular of the halophyte plant species *Plantago maritima* (in the investigation area this host plant is the food matrix for at least 13 insect species), which is especially preferred by the phytophagous beetles too, showed that a very specialised temporal and spatial sequence of the individual development stages of the different phytophagous species occurs seasonally.

b) Parasites of the phytophagous beetles

Of all investigated phytophagous beetle species of the saltmarshes, a specialised parasite could only be identified in the weevil *Mecinus collaris*. The level of parasitism is a little less than 50 %, which consequently shows a high level of adaptation between host and parasite.

c) Predators of the phytophagous beetles

Of the great quantity of non-specialised predators in the saltmarshes the histerid beetle Saprinus virescens appears as a specialised predator of the larval stages of the leaf beetle Phaedon concinnus. Although this predatory species is more or less polyphagous, this leaf beetle is preferred as prey almost entirely in the saltmarshes.

d) Anthropogenous influences on the phytophagous beetles

The anthropogenic factors: pasturage, drainage and diking cause a decrease of the halotopobiontous and halotopophilous beetle population of the saltmarshes from 90 to 100 %. Because these factors will deprive the beetles of their food matrix over a medium to long term period, these specialised beetle species are very strongly endangered. There are moreover in Europe and world wide too no ecological niches for these species.

11.6. Adaption to the Inundation

All stages of the indigenous phytophagous beetles of the saltmarsh (egg-, larval-, pupal-, and adult stages) demonstrate specialised strategies of adaptation: The ectophagous stages

appear either in seasonal periods of adaptation to the lesser inundation frequency or are combined with higher saltmarsh zones by specific zonal adaptation.

As additional mechanisms of adaptation, morphological and behavioural strategies were ascertained which reduce the drift ratio by the tidal movement.

The investigation in the laboratory for resistance to inundation shows that there is no significant dependency to the salinity of the water; rather because of the complex abundance of salinity-related factors (soil salinity and soil water capacity, salinity of the water and of the different plant merotopes etc.) there is a direct dependency from the food matrix "halophyte" in most of the phytophagous beetle species.

11.7. Bionomics, Autecology and Distribution of the Significant Saltmarsh Beetles

The development cycle and the host plant relationship of five species of Chrysomelidae and of seven species of Curculionidae was ascertained. All the investigated species show a univoltinous generation cycle, although some species which have long living adult stages (e.g. *Chrysomela* species) apparently show a polyvoltinity. The adult stages of some beetle species are very short (only some weeks); on the contrary some adult stages of other beetle species have a very long period of existence (some months to maximum two years).

11.8. Faunistics, Nomenclature and Taxonomy

The weevil Ceuthorhynchidius thalhammeri which is new for the fauna of Schleswig-Holstein was ascertained at six different locations of the saltmarshes.

It is necessary to change the nomenclature of four indigenous phytophagous beetles which partly occur in high dominance in the saltmarsh areas. A part of the indigenous species of the saltmarshes are very closely related to other species of the inland, and sometimes show difficult identifiable morphological differences. A tabular summary of the important distinguishing characteristics which separate their species was given for six chrysomelid and curculionid beetles.

Secondary sexual characteristics (typical for the two families of beetles), which were not or hardly known up to now, could be observed.

12. Tabellenanhang

- Tabelle 26: Nachweis der registrierten Coleopteren-Arten in den Salzwiesen-Zonen und -Standorten.
- Tabelle 27: Nachweis der registrierten Coleopteren-Arten in den Seedeich-, Koogund Moor-Standorten.
- Tabelle 28: Verzeichnis der Probenstandorte.

TABELLE 26	_	Andel	-	_				A L	-4	Z W I E	S S E	ZWIESEN - ZON unterer Rotschwingel	- Z	N O I	E				14	oberer Rotschwingel	oberer schwing	r igel		
Standort-Nr.		2	₩	4	<u>~</u>	9	~	8	6	9	7	12	5	14	15	16	17	-8	19	- 1 8	21	22	Summe	
Plateumaris ď sericea Q																-					 			
Lema cyanella ♀																								
, and the second	_		2 4			-		Mι		Γ	<u> </u>	Γ			T				\vdash	-		-	7	Т
											<u> </u>			1	4 4	1	\dagger			 	192		12 6	т-
Chrysomela G				\perp	٩		7 2	8 6				+			1		+-	1	 		+	F 1	39	\top
Gastroidea G						2 3		5 m -			1	1	1	1		-	1	1-	1	-	-	1	- 0 5	
ae						7															1		\ -	1
			40			7		14								†	ļ —			-	 		52	T .
et																								
ris ndrii			-																		-			
			_																				_	
nymphaeae tariae			2 -					-															n n	
			7														-						_	r
Galerucella o calmariensis ϕ																								
Lochmaea d suturalis ϕ																		-	\vdash					_
Lochmaea ♂ crataegi ♀			7																\vdash				_	Γ
ಥ			_																		 			Γ
Phyllotreta o					-																ļ		~	
eta a		2	14			1		2							-								17 25	

TABELLE 26 (Forts.)	_	A	Andel					Ø	AL		W I E S		EN - ZO Rotschwingel	ZON	N E	Z				_=	Pot S	oberer Rotschwingel	r Lea		
Standort-Nr.		<u>_</u>	2	2	4	5	9	2	∞	6	10		12	13	7,	15	16	17	9	19	8	21	22	Ø	Summe
	° 0°			_																					-
	+O 0"	-																							
nis	'n O+		-			ļ																			
	'D O+	-			ļ	-																			-
s halus	n 0+	 	-				<u> </u>															-			
STUM STUM	η ο σ		, ,	117		91			361			2				23			_			-	2	S	520 450
	0 0	\vdash			2.7	56			-			Ė				281			176 89				7	S	544 423
0 0	0 0	+-		T												T		_							
	+ 'D O	1																							
	0 0	-	<u> </u>					Ì										<u> </u>							
S	00+	 	-	-		42										-						25			82 %
	η O+	ļ	<u> </u>																			-			-
	ъ O+	ļ								-															
Lythraria salicariae	+O 0*	 	-																						-
	'o o								-																
	ъ O+			7					7								-					23	左左	æ	823
Chalcoides classiful fulvicomis	40 O																								
Se	+O O'																					1			-
Epithrix pubescens	40 oʻ																								

and the series of the series o	TABELLE 26 (Forts.)	_	A	Andel		_	-	-	Ω.	A L	Z W	I E	S E	N -	Z	z -	ы 2	-	-	-		obe	oberer			
# # # # # # # # # # # # # # # # # # #	Standort-Nr.			2	2	4	7	9	2	∞	6		Ξ	72	5							2	25	1 •	Summe	
a section of the control of the cont	nthemi								-					ļ				-						ļ	-	
an of of the control			-									_					-						_			
a						-	2	25						-						-	-	-	22		35	
and the control of th								-		_						-	-			-	ļ			-	2 7	_
a \$\frac{\phi}{\phi}\$ \frac{\phi}{\phi}\$ \phi		-								7 10				-	 	-		-		ļ	ļ			<u> </u>	4 4	т
Second S	en en	ļ	\vdash							-							-		-	-	-					т—
Estre 9 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0		_								-		-		-		-			_	_	-				-	т
bryso- c. anglica 9 c. anglica 1 c. anglica 1 c. anglica 1 c. anglica 1 c. anglica 2 c. anglica 2 c. anglica 2 c. anglica 3 c. anglica 4 c. anglica	nala	-	-							-	-	_		-	-		-		-		_		_			_
86 96 97 98 98 98 98 98 98 98 98 98 98	ica														-	-		_	-		-					
es	la		 		-							-					-	-				-		_	-	
es	10Sa	-			7						<u> </u>				-		 -		-		_				2	_
86	10Sa		 -								-					-		-	-							
es	E	_	-		-					-					-	-		-	-						2 2	
φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ	des																			ļ						
φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ										-			-						_	-	-				-	T
9													245			19 26	L	32		2 2		<u> </u>		Œ	161 180	
J.G																				-	-	_				
ıtum	re																								-	_
	ıtum																									

TABELLE 26 (Forts.)	-	Š						Ø	A L	2	Ξ		SEN - Z	Z	N O	E					0 1	oberer	F		
Standort-Nr.	•	_	2	2	4	2	9	2	∞	6	10	•	12	13	14-	15	16	17	- 81	19	8 8	21	22 ·	เร	Summe
Apion frumentarium	+0 oʻ			-				-																	
Apion cruentatum	° °					-		-																	
Apion seniculus	° 0°			٦		_							-												
Apion pubescens	° 0°																	_							
Apion onopordi	ю o																								
Apion carduorum	φ o			_																-			-		2
Apion hookeri	₩ ¢					-																			-
Apion vorax	° 0°			_																					-
Apion ononis	70 O+																								
Apion viciae	° 0°																								
Apion ervi	70 O					_																			-
Apion cerdo	70 CH					-																			-
Apion virens	00+			7		-			<i>د</i> 4													7			9
Apion flavipes	° 0°		-						1 N																4 5
Apion nigritarse	φ O+										-														
Apion assimile	40 oʻ																Ť								
Otiorhynchus ligneus sap. frisius	+O O			2				26 20	134				-		7	-	1						5	В	173 162
Trachyphloeus bifoveolatus	†																						32		32
Phyllobius viridicollis	ψ Φ										\dashv									\neg					

TABELLE 26 (Forts.)		Ą	Andel	_		_	_	ω -	A E		Z W I E unterer		N schw	- Z jnge	N O T	E E			_		Rots	oberer Rotschwinge	r ngel		
Standort-Nr.		-	2	3	4	5	9	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	. 21	22	S	Summe
is	20.04	-																					137	R	137
Phyllobius G pyri 9	n 0+																								
ø	70.0#		-	- 2		K 4	42 4 364		112 122				-		_	ж 4						1394 1308	159	F 2	2133 1976
Phyllobius d calcaratus ϕ	70 O#																								
Polydrusus datomarius	7) Ot								7	1 2											72				8 1
	<u>بر</u>			63		23			786 836		ا ا				_			١						a	876 917
Philopedon G plagiatus	'n 0*							4 %	_														- 4		12
	1																								
	20.0#			9 7					- 2													-			6.9
	20.04					-			7																
Sitona d puncticollis Q	n 0+																								
	72 Ot	-		20		2 -			7 4							-						-	20		25
	'n Ot						_																-		2
snu	'n Ot																								
Tanymecus d palliatus Q	'n O+																						55 64	æ	52 64
Tanysphyrus d	'n O#					_																			-
Notaris d bimaculatus P	n Ot						77		-													12 13	•	Œ	28 27
	'n O+																								
Tychius O	'n O+															_							_		2 -

information of the contact of the co	TABELLE 26 (Forts.)	_	Andel	e.				-	ω	AL	Z W I E		S E N Rotsch	S E N - Z Rotschwingel		N O	B -				Rots	ober	oberer Rotschwingel	
ditus o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	Standort-Nr.						-					11	12	13	14	15	-	17	18	19	8	21	25	Summe
Gitting o	10																							
intitius or of	ω		-					_														_		
ulatus	rostris			-	-			_	_	_												_		-
idius					<u> </u>	-	_				ļ			_								ļ		
Idius	tris	ļ	-		-		ļ	-	-	-	ļ	_	igspace		<u> </u>		<u> </u>							
Calius C	80	-		ļ	ļ	ļ	-						_		<u> </u>							ļ		
unatus 9 9 1 1 2 3 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 2 1 1 1 2 1 1 1 2 1 1 1 2 1 1 1 1 2 1		-								-														
unatus		_	ļ	-	ļ	_		-	ļ		ļ	ļ	ļ	ļ		<u> </u>						ļ		
aris		-	-		-	<u> </u>	ļ.,	ļ	1.16	K "		_	<u> </u>	,						<u> </u>				К ц
cerculatus 9 1 75 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1		1	-	<u> </u>	+-	-	-	1	1_	-	-	_	ļ											\ - .
sularis	10000	1	-	ļ.	-	-	-	-	ļ	-	<u> </u>	-		_			<u> </u>				<u> </u>			-
	Dercuração	-		E.%	0-+	-	1			15.0	1	-	-		ļ			ļ					<u> </u>	118
	cularis	_			20		<u> </u>	-																4 6
	w			_			<u> </u>																	-
	Sii			_	-				ļ	<u> </u>		-										ļ		
	Se			,,,,,	200		<u> </u>	_																wω
	rhous			-											_									
			<u> </u>	_					ļ				L	ļ	<u> </u>									

25	TABELLE 26 (Forts.)		An	Andel	_	-	-	-	-	S A	I. Z un	Z W I E		SEN - Z Rotschwingel	- Z	0	N E N	٠.	-		- N	obe	oberer			
## ## ## ## ## ## ## ## ## ## ## ## ##	Standort-Nr.			Ŋ	2	7	7	9	2	∞ ∞		6		2	3							0 2	1 22		Summ	Φ
## ## ## ## ## ## ## ## ## ## ## ## ##	elus	οď		<u> </u>									-			 		-	-		-	-		_		
\$\begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c	orhynchus	* 00	+	+	W-	1	1	1	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	 	-	WV	1
\$\begin{align*} \text{c} \text	corhynchus	000	 		1	<u> </u>	1			-	<u> </u>		-	-	-		 	-	-		ļ			-	1 ~	
s	corhynchus	· ο σ	T		22 23		2 2	2		7 0		ļ							ļ	-	<u> </u>	12,1		8	23 8	Ī
s	torhynchus chleariae	00		<u> </u>				ļ .				-	-	ļ	-	-	-		-	-		<u> </u>	ļ	ļ		T
s. 9 9 1 2 10 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6	torhynchus similis	• ° ° •	ME	 	525	-	mm	22 23	<u> </u>	87.7	ļ			-	ļ				ļ			2 2		R	155	T.
\$\begin{array}{cccccccccccccccccccccccccccccccccccc	torhynchus erceti	°0 0°		-							-	-	-	-	-		-		<u> </u>	-	_		-	_		
s	torhynchus nctiger	° 0°		-			-										-			-	_					_
dius	corhynchus	° 0°		-	-											ļ		_	-	-	-				-	
tus \$\times \text{\$\text{dius}}{\text{\$\text{dius}}} \text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{dius}}}}{\$\text{\$\exititw{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\text{\$\	torhynchus gulosus	° 0+			6,82	-	-	2		9 0												-	+ +		£33	
atus	torhynchus tura	70 O+																-		<u> </u>			22		2 2	
idius of definition of definit	sirocalus oralis	° 0°	-		29		2	4	-	99	-			<u> </u>			7 5						- 4	æ	3 5	Ī
2	sirocalus rrhorhynchus	° 0°			-		-			_	-										ļ					Ī
1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	ocalodes grinus	φ 0+	-					_																		
1	thorhynchidius oglodytes	° 0°									-							-	-	-	-		_	_		
4 4 4 4 5 4 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6	thorhynchidius rnevillei	- ۳۰ ت											-								-	-				
inus of 1 10 36 60 6 6 8 11 43 11 43 10 80 10 10 8	thorhynchidius alhammeri	ν σ	-				-		7 %	4 1 2						-	-		ļ	-		-			3 %	
is ϕ 10 36 1 80 10 ϕ ϕ 11 80 10 ϕ	norhinus adrimaculatus	+O 0*	-		-											ļ				ļ					-	
	inus Llaris	ъ ο+					1 10		36 43								000			90				æ	112 145	

	Summe			7	2		1 23 2976 867 10 836	
oberer Rotschwingel	22						298	
oberer schwing	21				-		1 232976867	
Rots	20						23.8	
	19						-	
-	9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22						1 287	
-	17						-	
-	16						29	
E N	15						422	
SALZWIESEN - ZONEN unterer Rotschwingel	14						2 127 53 724 67	
WIESEN - ZO unterer Rotschwingel	13						127	
N schv	12						2	
S E Rot	11				1		5 95	
I E	10		-				2	
Z W unt	6						2	
A L	8						283	
Ω -	7				<u> </u>	<u> </u>	1835	
-	9						946	
•	5				†		297	
-	4				1		82	
	2 3 4 5 6			-	-		9 816 58 297 946 183 3283	
Andel	2				1		t ii	
4.	7						13	
TABELLE 26 (Forts.)	Standort-Nr.	Gymnaetron of antirrhini	Miarus o campanulae	Rhynchaenus o	aenus	aceus	Summe	

Dominanzen der einzelnen Arten:

E = eudominant

D = dominant

S = subdominant

R = rezedent

(ohne Markierung: = subrezedent)

Standort-Nr. [27, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 37, 37, 35, 37, 36, 39, 40, 41, 3tandort-Nr. [28, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 37, 37, 37, 37, 37, 37, 37, 37, 37, 37	TABELLE 27			ю Н	Э О Э	о.	н.	-				,		0 M	0	•	•	-	_	MOOR	R Summe aus allen
The state of the s	tandort-Nr.	23 .		25		_				31	32				_			 -	•	4	
The state of the s							-			<u> </u>									-		7-
2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2							-	-	ļ									-	_		
				ωί		-	 			7			83	7		 	-	-	20	7	
wittee of the control						-		-	_	_	<u> </u>	L	2	1	<u> </u>		+-	-	1	-	
φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ					+	+	+	-	+	_	\perp	_		1	\dagger	+		-	+		29
ariae o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	м																				74
				2 0			-	_	_				2 0				С и		-		11
arian and the control of the control				7	+	+	+	+	4	1	1		J	1	1	\dagger	7	1	+	+	71
ariae o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	ø.			_																	2
artiae										_										ļ	25
αγηπρία ε α α α α α α α α α α α α α α α α α α			۲-		-	-		┝	-			ļ						╁	-	-	
ανηποια ο φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ					-	-		4	4										\dashv		
arriae arriae co																					
αriae φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ φ		T			1		+	+	+	_	\downarrow			1	\dagger	+	+	+	+	+	
arriae of arriae of the control of t																					~
						ļ				-	<u> </u>							-	-		27.0
	cartae				+	+	+	+	+	\downarrow	1	_			+	T	Ť	\dagger	+	+	7
																					-
					_	-		-	L	L		L	-							_	2
	ensis																	_			-
						-		_	_	_	_								_	_	
2 D D D D D D D D D D D D D D D D D D D	is					-	-										_		-	2	
2 5 5 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7																			_		7
2 5 5 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7 7					+	+	+	-	-	-				1	1	1	+	+	+		
2 2 5 5 5 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6 6													_								~ ~
× × × × × × × × × × × × × × × × × × ×																	-			<u> </u>	
			1	(-	+	+	-	-	4	1		ľ	1	1	7	+		+	,	
			√ 4	7 0	N 6								ν v								

(Forts.)		_	ਨ ਜ਼	я О я	o -	н -	-	_		_	_	-	K O.	0	-	-	-		MOOR	R Summe aus allen
	23	54	25	56 2	27 2	28 29	9 30	_	31	32	33	34	35	36	37	28	39 4	9		
יססי																	-	 		-
50 0→			7			-												-	_	_
70 O							<u> </u>							-	-		-	 	-	
00	7 2	29		22	-		84 20	S				9	-				-	ļ		18 598 10 319
00		<u> </u>	N. C.	1	-	-	-	101	ļ			7	1		ļ -			\vdash		
• o o		7 5				-	-	-	ļ.,_				1			T	-	\vdash	-	522
• o o		83	352	158	-	29	173	2	_						2 0			2	-	1 344
00		12			_		2	4 4			-	5066							E	5 075
00		7	/w v		 	-	_		<u> </u>			200			-	-		 	-	12
00					<u> </u>	<u> </u>	ļ		ļ				†					 	-	-
° 0°	7	843	864 528	21			19	<u>F</u>	7		2 01	262 194	-	2 -	9,7	-	4		8	2 2 055 1 581
ზ 0+			1		-		<u></u>					2								4
° 0∙							ļ											ļ		1
00								-	ļ											-
יס כי						-	_													7
* o c		7 4	236	65	+	 	1 5	2	ļ		25	45				\vdash	-	+	-	428
00					+	╁	-	-				ــــــــــــــــــــــــــــــــــــــ		+			+	+	+	
100		$oxed{oxed}$			+	 	 	-	<u> </u>		- W	2		1	\top	T	\vdash	+	├-	3
00						-	ļ ,	-	_									┢		*
>+		_			-	-	-	4								\exists	┪	\dashv	_	

llen	Standorten (1-41)	-	,	72	392	1460	4 4	- 6	6	~	11	18		2		22	18	7	- (N N	-	T	7	161	3	_	2	T		۷-
aus s	orten																													
Summe aus allen	Stando																													
MOOF	<u>.</u> ¥			21	1			-	-		\vdash			H					+			+			+		-	+	-	_
Σ	-			-	\dagger			t	7		\vdash	_		t		-	_		\dagger	_		\dagger		<u> </u>	\dagger			\dagger		
	9			١,	+						T	1		T			1		1			\dagger		-	†			†		
	39			-	\dagger			Ė	_		-			T					†		_	\dagger			†		-	\dagger		
	38	,	<u> </u>	l				T	7		-	7		t	_	_			†			Ť	-		†	_	-	1		- 4
	37			2 1	7			t			T	1		T					†	-		Ť			†			1	-	
G	36			†	7				1		Ī					2	2		†			T			†		T	1		
K 0 0	35			2,	- ~			Ī			r	7		T					1			T			Ť			1		
×	34			∞ 0	9			6	6		6	4		T		14	13		1		-	T			Ť			Ť		,
	33			١,	T						T			T					1			T			1			1		
	32							Ť			T			T					†			T			Ī	_		†		
	31				1									Ť					Ť			T			1			1		
				α	: (S		T			T								1			T			Ť			1		Г
	28			9;	35	37		T						T		3			T			T			T			T		-
	29			2				T											1			T			T			1		
СН	28							Ī											1			T			1		Γ			
H H	27				T																	T			T					
E	56			1	-			T						-					Ī			T			T					
E E	25			32	375	420				-	-	7				-	2	7	7			T			T					
	54		7	. 20		1								Γ					T											
_	23																								I					
		°0 0⁴	00	° 0	o +c	0+	00	0	0+	° 0	σ	о+			÷	ъ	0+	ზ 0)+ 	b 0+	ם מ	÷ '0	0+	ρc	+ 7	0+	ρď) +	O+	oď
ts.)	۱r.												sylliodes chryso-																	
(Forts.)	Standort-Nr.											la la	Psylliodes chryso-								,	۵								
	tand	lantura chrysanthemi		еша	еща	1.5	ema	erma	Z III	e S	es	chrysocephala	es ci		๙		osa	į	osa		er	accetabordes Jenorans				mn		Stre	E	
TABELLE 27	ķΩ	ura ysant	lantura	Chaetocnema	Chaetocnema	hortensis	Chaetocnema sablbergi	Sphaeroderma	testaceum	Psylliodes picina	Psylliodes	ysoc	liod	ida	flaveola	ida	rubiginosa	ida	sangulnosa	assida vittata	Rhinomacer	Denorans	betulae	Apion		riolaceum	<u>.</u>	curtirostre	miniatum	Apion
Ĕ		Mantura chrysar	Mantura	hae	con	hor	hae'	pha	tes	syl	syl	chr	Syl	Cassida	fla	Cassida	rub	Cassida	San	Cassida vittata	hin	פוני	beti	pio	Anion	Vio	Apion	curt	min	pio.

Summe aus allen	Standorten (1-41)	NN	186	1-0	55	83	21	~	nn	91	2 2	1 1	~ ~	150	670	-	439	178	32	101
MOOH	4														4 ~	7			<u> </u>	
			Œ												S		S			R
	94	7	22											9	5		2			4 2
	39					-														
	38																			
	37		-														1			
0	36				1	7 2								0.0						
K O	35		-	-	7	. ц			-					+∞	∞ 2					
	34		124 130	-	7 8 7 8	47.3	2 2 8		-		-			14	452 406		429 520			95
	33	7 7			7								-	1-4	2 2					
	32													-						
	31													-	W					
			Œ											Œ	æ					
	30				∞ 0	32		-	-					2,8	9 r			2		1
	59				20									- N	4 7					
E S	28									14										
Ξ	27													-						
EI EI	92														M∞					
Ω Ed	25		3.50		14	<u>,</u> ~ α					-			57	207		91	2		
	54					-									2 2		1			
•	23					<u> </u>	1					r 7								
_		ზ 0+	ъ O	00	00	00	+ o o	ზ 0+	00	00	+ 5 0+	00	° 0 0 0 0 0 0	70 O	00	°0 0+	ზ O⁴	00	. 0.	'O O+
TABELLE 27 (Forts.)	Standort-Nr.	Apion cruentatum	Apion seniculus	Apion	Apion	Apion	Apion hookeri	Apion tenue	Apion	Apion	Apion viciae	Apion ervi	Apion cerdo	Apion virens	Apion flavipes	Apion nigritarse	Apion assimile	Otiorhynchus ligneus	Trachyphloeus	Phyllobius viridicollis

Summe aus allen	Standorten (1-41)	140	21	2 220		~ 00	15	876	9.6	12	80	26	100	5	1m	173	1007	47 47 85	7,7
MOOR S1	L+1 .SH		21		-	+			+				-						+-
<u>W</u>	-		-	-	+-	+			+			_	-	╁		8		\vdash	\vdash
_	3				+	\dagger	_		+		-		1		-	-			
	39				1	\dagger			+				 	+					
	38			-	\dagger	\dagger			\dagger		_		1	t			1		-
	37			-	T	1			+			<u> </u>	<u> </u>	t		-	t		
D G	36				T							-	1	t		2	t		
K 0 (35			-		\dagger		,	-				 	-		∞ ∞	-		
	34			N K	1	+			+	_	-	2 -	-	7	. ~	22 21	9 5	-	+
	33			nc	•	T			+		7	-		╁		25	, -		
	32					\dagger			t				\dagger	1		7 -	T		
	31									-		-	T	1		2		Ť	
	•			Œ				-						T		æ		T	_
_	28	-		ω r	1	1			7			9		Ī		19	-		
	59			7 2		T						W 6	†	T	-				1
C H	28				T	1							T	Ť				T	1
H H	27					T													
O El	92			-							-					8 9	2		-
S E	25	2 4		64	-							4				80	17		18
	24			4 6												K-4			
	23												2	٥					
		70 O	70 O	00	0	γ γ	· O+	ъ (>+ t) O+	٥	ъс	00)+ t) O+	00	00	o o'	2 4
ts.)	Nr.																		
	T				1										ω				
(Forts.)	ort	1	l	1					- 1			1			귽	l 0	ا اد	្យន	ı
	tandort	us eris	gn.	us init	ns.	tus	ns.	sus	Llus	ns.	Si R	,	g .	1.5	jol	u e	-	lag.	, E
TABELLE 27 (For	Standort-Nr.	Phyllobius virideaeris	Phyllobius pvri	Phyllobius	Phyllobius	calcaratus	atomarius	Polydrusus	pulchellus Philopedon	giatus	Barynotus	Sitona	Sitona	Suturalis	puncticollis	Sitona	Sitona	Chlorophanus	Tanvmecus

TABELLE 27 (Forts.)			Ω.	E E	H H	H D	•		_		•	•	₩.	K 0 0	ჟ.					MOOR	Summe aus allen
Standort-Nr.	23	, 24	25	56	27	. 28	53	8		34	32	33 3	34 5	35 36	5 37	38	39	3		41	Standorten (1-41)
Curculio d villosus Q	-		ļ																		
Hypera d zoilus Q			`	-									-								2
Hypera d nigrirostris Q			15	~ ~		2 -		~				- 7	113						Œ		133
													-								-7.
ris			<u> </u>	4 -						-		W-	-		-	_					2
				7 4 9			2 2						2 2		_						16
mchidius			<u></u>										-	L 2							r 0
1.s						_					-									-	7-
Limnobaris d pilistriata			_										-	-	7.5	-				9 7	7,7
Litodactylus of leucogaster			ļ	-																	
culatus			ļ									4∞		ļ						-	8 0
				10			-	9 2					-	₩.							129
			ļ	5				2 7								7					12 14
Rhinoncus d gramineus ϕ																					_
ns		2 2	01.01										_								N 23
				2				-	-												13
Rhinoncus d castor Q				_									1								2
Amalus d haemorrhous Q				_																	
Amalorrhynchus C melanarius ♀																				F	_

TABELLE 27 (Forts.)	_		ß	闰	DΕΙ	CH							X	0	c _D				_	MOON	Summe aus allen
Standort-Nr.	23	24	25	2 5	27	58	59	20		31	32	33	34 / 3	35 3	36 37	7 38	39	3		14	
Micrelus d ericae \$\triangle\$															ļ		ļ	ļ		-	1
Ceutorhynchus of			<u> </u>	_				2					17			-					23
ns	<u> </u>		1- 7	200	ļ						1	N C	0 F		-	-					26
Ceutorhynchus of quadridens	ļ		172		-		13	72	æ	7		<u> </u>	45	4 7	W -	-		ļ	ļ	∞ ~	212
Ceutorhynchus o	ļ									-											-
g	_	5.5	5.5	1_	. 2 .	_	19	141	V,			-	128	23	R) -	2	-	_	α	24	985
	+	2	_	1	_	1	5)	1	+	+		± ,	+	1	7	_	:	5	919
Ceutorhynchus						_															7
		-		_								7	52	-					_		3Z;
punctiger			_				-					_	62	-	-	_		_			49
"																					_
	-		1	80	_	5		12		-	-	7	36	+	-	-	L				66
	_		_		2	3		16		2		_	52	4	2	_	-	_			160
ynchus			~ `	4				7					23								91
	_	_	_								1	_	5	+	\perp	4	4				22
Neosirocalus of floralis		<u>~~</u>		22 22	1 4	_	20	49	R			33	2823	4 س	4 2	₩ 4			R	- w	236
				-										_	_						-
chus	4		\downarrow	4	4		\rfloor				1	+	1	+	+		_		_		-
Sirocalodes										-											
Suithidins	-		Ļ	-						T		t	-	+	+	-	Ļ	L	L		2
				9				7				_						_			10
idius			L	H,	_	_						<u> </u>	 		-	-	-		L		
	-		4	-	-											-					`
Ceuthorhynchidius O thalhammeri Q															-						40 25
Cidnorhinus C quadrimaculatus Q								9				<u>- n</u>	99								92
		_	ļ.,	_							-			_			_	_			112
collaris	_		4	4	\downarrow	\rfloor		brace		٦	7	┪	┥	\dashv	\dashv	4	4	4	_		(4)

allen	1 (1-41)	4	NIU	-	2	-	36 702
MOOR Summe aus allen	41 Standorten (1-41)						
MOOR	41		2				179
	9						41
	39						6
	38					-	17
	37						929
KOOG	36						2
K O	35						142
	34	4					4737
	31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40						36 5 313 142 70 626 17 9 41
•	32						5
-	31						%
EICH							
	30		4				38 18925765 448 1 90 135 1322
	29						135
	28						8
	27						-
ы О.	56						8#
SS 된	. 24 . 25 . 26 . 27 . 28 . 29 . 30						5765
	54						1892
	23						82
		00	₽ 0 0+	°0 0⁺	₩ 0°	70 O+	
(Forts.)	Standort-Nr.				_		9
TABELLE 27 (Forts.)	Stand	Gymnaetron antirrhini	Miarus campanulae	Rhynchaenus jota	Rhynchaenus fagi	Rhynchaenus testaceus	Зитте

Dominanzen der einzelnen Arten:

E = eudominant

= dominant

S = subdominant

A = rezedent

(ohne Markierung: = subrezedent)

Tabelle 28 Verzeichnis der Probenstandorte

A. Salzwiesen-Standorte:

- 1. Andelrasen (Puccinellietum), Deichvorland des Osewoldter Kooges
- 2. Andelrasen, Deichvorland des Hauke-Haien-Kooges
- 3. Andelrasen, Deichvorland des Christianskooges (Meldorfer Bucht)
- 4. unterer Rotschwingelrasen (unteres Festucetum), Deichvorland des Neuen Friedrichen Kooges, südlich Højer
- 5. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland des Alten Wiedingharder Kooges, nördlich des Hindenburgdammes
- 6. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland des Osewoldter Kooges
- 7. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland bei St. Peter-Ording
- 8. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland des Christianskooges (Meldorfer Bucht)
- 9. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland bei Havneby, Insel Röm
- 10. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland bei Rantum, Insel Sylt
- 11. unterer Rotschwingelrasen, Deichvorland bei Norddorf, Insel Amrum
- 12. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Hooge
- 13. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Langeness
- 14. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Oland
- 15. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Gröde
- 16. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Habel
- 17. unterer Rotschwingelrasen, Hamburger Hallig
- 18. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Nordstrandischmoor
- 19. unterer Rotschwingelrasen, Hallig Südfall
- 20. oberer Rotschwingelrasen, Salzwiese bei Skallingen, nordwestlich Esbjerg
- 21. oberer Rotschwingelrasen, Deichvorland des Osewoldter Kooges
- 22. oberer Rotschwingelrasen, Deichvorland des Christianskooges (Meldorfer Bucht)

B. Seedeich-Standorte:

- 23. Seedeich des Neuen Friedrichen Kooges, südlich Højer
- 24. Seedeich des Alten Wiedingharder Kooges, nördlich des Hindenburgdammes
- 25. Seedeich des Osewoldter Kooges
- 26. Warft auf der Hallig Gröde
- 27. Fahrdamm zur Insel Nordstrand
- 28. Seedeich des Hedwigenkooges, nördlich Büsum
- 29. Seedeich des Hauke-Haien-Kooges
- 30. Seedeich des Christianskooges (Meldorfer Bucht)

C. Koog-Standorte:

- 31. Neuer Koog hinter der Eiderabdämmung, ehemaliges Katinger Watt
- 32. Neuer Koog, Eindeichung der Meldorfer Bucht, Speicherkoog Südteil
- 33. Osewoldter Koog, beweidete Süßwiese, drainiert
- 34. Hauke-Haien-Koog, unbeweidete Süßwiese, drainiert
- 35. Hauke-Haien-Koog, Speicherbecken, Juncus geradii-Assoziation, undrainiert
- 36. Hauke-Haien-Koog, unbeweidete Süßwiese, undrainiert
- 37. Alter Wiedingharder Koog, am Rande eines Phragmites-Sumpfes
- 38. Pohnshalligkoog, Ostteil der Insel Nordstrand
- 39. Hedwigenkoog, nördlich Büsum
- 40. Christianskoog (Meldorfer Bucht), beweidete Süßwiese, drainiert

D. Moor-Standort:

41. Idstedter Moor, nördlich Schleswig

13. Literaturverzeichnis

Die im Text nicht zitierte Literatur, die jedoch für die Bearbeitung der taxonomischen und faunistischen Fragen herangezogen wurde, ist mit * gekennzeichnet.

- ABRAHAM, R. (1970). Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hym., Chalcidoidea) im Grenzraum Land Meer an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Oecologia, 6, 15-47
- ALFKEN, D. (1891). Erster Beitrag zur Insekten-Fauna der Nordsee-Insel Juist. Abh. Nat. Ver. Bremen, 12, 97-130
- ALFKEN, J.D. (1924). Die Insekten des Memmert. Zum Problem der Besiedlung einer neuentstehenden Insel. Abh. Nat. Ver. Bremen, 25, 358-481
- ALLENSPACH, V. (1948). Käferfang mit der Quecksilberdampflampe. Mitt. schweiz. ent. Ges., 21, 210-212
- ANKERSMIT, G.W. & NIEUKERKEN, H.D. van (1954). De invloed van temperatuur en wind op het vliegen van de koolzaadsnuitkever Ceuthorrhynchus assimilis Payk. Tijdschr. Plziekt., 60, 230-239
- AXELSSON, B. et al. (1973). Production of Larvae of Phyllobius piri L. (Col. Curculionidae) in an Abandoned Field. Ent. scand., 4, 21-29
- BAHR, A. (1979). Uferwanzen im Gezeitenbereich der Meere. Ökologie und Physiologie der Besiedlung mariner Litorale durch luftlebende, nichtaquatische Insekten (Saldidae, Heteroptera). Diss. Kiel, 162 pp.
- BALOGH, J. (1958). Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest Berlin, 560 pp.
 BANTELMANN, A. (1939). Das nordfriesische Wattenmeer, eine Kulturlandschaft der Vergangenheit.
 Westküste, 2, 39-115
- (1966). Die Landschaftsentwicklung an der schleswig-holsteinischen Westküste, dargestellt am Beispiel Nordfriesland. Eine Funktionschronik der fünf Jahrtausende. Die Küste, 14, (2), 5-99
- BARBER, H.S. (1931). Traps for cave inhabiting insects. Journ. Elish. Mitchell. Sci. Soc., 46, 259-266
- BEEFTINK, W.G. (1967). Veranderingen in bodem en vegetatie van de voormalige slikken en schorren langs het Veerse Meer. Driemaandelijks Bericht Deltawerken, 41, 1-8
- BEEFTINK, W.G. & DAANE, M.C. & MÜNCK, W. de (1971). Tien jaar botanisch-oecologische verkenningen langs het Veerse Meer. Natuur en Landschap, 25, 50-65
- BENICK, L. (1916). Beitrag zur Käferfauna der Insel Föhr. Ent. Bl., 12, 197-205
- (1928). Aus der Praxis des K\u00e4fersammlers. VIII. Ueber das Sammeln von norddeutschen Strand- und K\u00fcstenk\u00e4fern. Koleopt. Rdsch., 14, 114-120
- BILIO, M. (1962). Die aquatische Bodenfauna des Andelrasens (Puccinellietum maritimae). Eine vergleichend-ökologische Studie. Diss. Kiel, X + 257 pp.
- BOBROWSKI, U. (1977). Vegetationskundliche Analysen im Brenner Moor bei Bad Oldesloe. Kieler Notizen zur Pfl.kunde in Schlesw.-Holst., 10, 25-64
- BOMBOSCH, S. (1962). Untersuchungen über die Auswertbarkeit von Fallenfängen. Ztschr. angew. Zoologie, 49, 149-160
- BOTHE, H. (1976). Salzresistenz bei Pflanzen. Biol. i. uns. Zeit, 6, 2-9
- BRAKMAN, P.J. (1963). Korte coleopterologische Notities VI. Ent. Ber., 23, 202-214
- BREHM, K. & EGGERS, T. (1974). Die Entwicklung der Vegetation in den Speicherbecken des Hauke-Haien-Kooges (Nordfriesland) von 1959 bis 1974. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., 44, 27-36
- BRÜMMER, G. (1968). Untersuchungen zur Genese der Marschen. Diss. Kiel, 350 pp.
- BUDDEBERG, C.D. (1885). Beiträge zur Biologie einheimischer Käferarten. Jahrb. Nassau. Ver. Natk., 38, 81-110
- CAVALLI-SFORZA, L. (1969). Biometrie. Stuttgart, 211 pp.
- CHRISTIANSEN, W. (1927). Die Außendeichsvegetation von Schleswig-Holstein mit besonderer Berücksichtigung von Föhr. Föhrer Heimatbücher, 16, 3-29
- *CSIKI, E. (1934). Curculionidae: Hyperinae. In: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 137. Berlin, 66 pp.
- DALLA TORRE, K.W. von (1889). Die Fauna von Helgoland. Zool. Jahrb. Syst., Suppl. 2, 1-99
- *DALLA TORRE, K.W. von & EMDEN, M. et F. van (1936). Curculionidae: Brachyderinae I. In: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 147, 's-Gravenhage, 132 pp.
- *- (1937). Curculionidae: Brachyderinae II. In Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 153, 's-Gravenhage, 64 pp.
- *DALLA TORRE, K.W. von & HUSTACHE, A. (1930). Curculionidae: Ceuthorrhynchinae. In: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 113, Berlin, 150 pp.

- DIECKMANN, L. (1957). Saprinus virescens Payk.. Ent. Bl., 53, 180-181
- (1959). Die mitteleuropäischen Arten der Gattung Tanysphyrus Schönh.. Ent. Bl., 55, 16-24
- (1962). Curculioniden-Studien. Ent. Bl., 58, 168-177
- (1970). Zur Nomenklatur einiger europäischer Rüsselkäfer-Gattungen. (Coleoptera: Curculionidae).
 Beitr. Ent., 20, 111-128
- (1972). Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera-Curculionidae: Ceutorhynchinae. Beitr. Ent.,
 22, 3-128
- (1974). Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera Curculionidae (Rhinomacerinae, Rhynchitinae, Attelabinae, Apoderinae). Beitr. Ent., 24, 5-54
- (1977). Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera Curculionidae (Apioninae). Beitr. Ent., 27, 7-143
- (1979). Phyllobius vespertinus (Fabricius), eine von Ph. pyri (Linné) abzutrennende Art (Col., Curculionidae). Ent. Nachr., 23, 3-13
- DITTMER, E. (1952). Die nacheiszeitliche Entwicklung der schleswig-holsteinischen Westküste. Meyniana, 1, 138-168
- (1953). Zur Geschichte der Landschaft und der Warften Nordfrieslands. Jaarversl. v. d. Vereen. v. Terpenonderzoek, 228-238
- (1954). Der Mensch als geologischer Faktor an der Nordseeküste. Eiszeitalter u. Gegenwart, Öhringen/ Württ., 4/5, 210-215
- DOLLMAN, H.C. (1912). Longitarsus plantago-maritimus, sp. nov. A Coleopteron new to Science. Ent.'s Rec. Journ. Var., 24, 187-188
- DOYEN, J.T. (1976). Marine beetles (Coleoptera excluding Staphylinidae). In: Cheng, L., Marine insects. Amsterdam Oxford New York, 497-519
- DRUMMOND, D.C. (1952). Records of some Chrysomelidae (Col.) and their food plants. Ent. mon. Mag., 88, 19
- *EMDEN, M. et F. van (1939). Curculionidae: Brachyderinae III. In: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 164, 's-Gravenhage, 131 pp.
- *ENDRÖDI, S. (1961). Bestimmungstabelle der Otiorrhynchus-Arten des Karpaten-Beckens (Coleoptera Curculionidae). Ostravě, 123 pp.
- EVERTS, E. (1922). Coleoptera Neerlandica. De schildvleugelige insecten van Nederland en het aangrenzend gebied. Derde Deel. 's-Gravenhage, XVIII + 668 pp.
- FLACH, K. (1908). Bionomische Notizen. (II + III). Wien. ent. Ztg., 27, 130-132
- FOLWACZNY, B. (1964). 3. Bericht über russische coleopterologische Arbeiten. Ent. Bl., 60, 113-116 FRANCK, P. (1936). Über einige Käfer der deutschen Küsten. Ent. Bl., 32, 261-266
- FÜGE, B. (1919). Einwanderung von Insekten auf einer entstehenden Insel unter Berücksichtigung der gesammelten Coleopteren. Ztschr. wiss. Ins.-Biol., 14, 249-265
- FULMEK, L. (1968). Parasitinsekten der Insektengallen Europas. Beitr. Ent., 18, 719-952
- *GEBIEN, H. (1948). Die Käfer des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. Teil VIII, Curculionidae. Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg, 29, 3-47
- *GEIGER, R. (1961). Das Klima der bodennahen Luftschicht. Ein Lehrbuch der Mikroklimatologie. Braunschweig, 646 pp.
- GERMAR, E.F. (1821). Genera quaedam Curculionitum proposita, et speciebus observatis illustrata. Mag. Ent. (Germar), 4, 291-345
- (1821). Begattung verschiedenartiger Insekten untereinander. Mag. Ent. (Germar), 4, 404-409
- GRAHAM, V. (1971). Revision of British Entedon (Hymenoptera: Chalcidoidea), with descriptions of four new species. Trans. R. ent. Soc., Lond., 123, 313-358
- GÜNTHART, E. (1949). Beiträge zur Lebensweise und Bekämpfung von Ceuthorrhynchus quadridens Panz. und Ceuthorrhynchus napi Gyll. mit Beobachtungen an weiteren Kohl- und Rapsschädlingen. Mitt. schweiz. ent. Ges., 22, 441-591
- HABERMANN, H. (1961). Die Salz- und Pseudosalzkäfer der Küstenzone von Estland. Proc. 9th Int. Congr. Ent. Wien 1960, 1, 469-476
- HANSEN, V. (1927). Danmarks Fauna. Biller VII. Bladbiller og bønnebiller (Chrysomelidae & Lariidae). København, 401 pp.
- (1964). Fortegnelse over Danmarks biller (Coleoptera). Ent. Meddr., 33, 1-507
- (1965). Danmarks Fauna. Biller XXI. Snudebiller. København, 524 pp.
- (1967). Nye danske biller (Coleoptera) 1966. Ent. Meddr., 35, 218-222

- *HEIKERTINGER, F. (1921). Bestimmungstabelle der Halticinengattung Psylliodes aus dem palaearktischen Gebiete mit Ausschluß Japans und der Kanarischen Inseln I. Die ungeflügelten Arten. Koleopt. Rdsch., 9, 39-62
- *— (1923). Zur Kenntnis der Halticinengattung Crepidodera (Col. Chrysomel.). I. Die braunen Crepidodera-Formen Europas. II. Systematische und verbreitungsgeographische Bemerkungen. III. Die Gattung Crepidomorpha und ihre nächsten Verwandten. (55. Beitrag zur Kenntnis der Halticinen). Wien. ent. Ztg., 40, 121-123; 129-140
- (1925). Resultate fünfzehnjähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. (Monographie der paläarktischen Halticinen. Biologischer Teil: Erstes Stück). Ent. Bl., 21, 10-19; 81-92; 119-131; 155-163
- *— (1926). Resultate fünfzehnjähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. (Monographie der paläarktischen Halticinen. Biologischer Teil: Erstes Stück). Ent. Bl., 22, 1-9
- *— (1926). Bestimmungtabelle der Halticinengattung Psylliodes aus dem paläärktischen Gebiete II. Die hellfarbenen Arten. Koleopt. Rdsch., 12, 101-138
- *— (1930). Halticinae; in: Winkler, A. Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Wien, 1317-1352
- (1930). Sollen Aberrationen benannt werden? Eine allgemeine Erörterung mit besonderer Beziehung auf den Halticinen-Teil des Winkler'schen Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Koleopt. Rdsch., 15, 213-230
- (1935). Werden übelriechende und giftige Käfer von Insektenfressern gemieden? Ent. Bl., 31, 81-94
- *— (1941). Bestimmungstabellen europäischer Käfer. (6. Stück.) LXXXII. Fam. Chrysomelidae. 5. Subfam. Halticinae. Bestimungstabelle der Gattungen der paläarktischen Halticinen. Koleopt. Rdsch., 26, 67-89
- *— (1941). Bestimmungs-Tabellen europäischer Käfer. (7. Stück.) LXXXII. Fam. Chrysomelidae. 5. Subfam. Halticinae. 1. Gatt. Phyllotreta Steph. Bestimmung der paläarktischen Phyllotreta-Arten. Koleopt. Rdsch., 27, 15-64; 69-116
- *— (1948/50). Bestimmungstabellen europäischer Käfer. LXXXII. Fam. Chrysomelidae. 5. Subfam. Halticinae. 11.-30. Gattung: Crepidodera-Verwandtschaft weitesten Sinnes. Koleopt. Rdsch., 31, 15-80; 81-146
- *— (1951). Bestimmungstabellen europäischer Käfer (12. Stück). LXXXII. Fam. Chrysomelidae. 5. Subfam. Halticinae. Bestimmungstabellen der paläarktischen Arten der Gattungen Podagrica Foudr. Mantura Steph. und Chaetocnema Steph.. Koleopt. Rdsch., 32, 1-84
- *HEIKERTINGER, F. & CSIKI, E. (1939-40). Chrysomelidae: Halticinae II. in: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 169, 's-Gravenhage, 337-635
- HEIKERTINGER, F. & WINNING, E. von & SPEYER, W. (1954). Chrysomelidae, Blattkäfer; in: Sorauer et al., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Hamburg, Bd. 5, 270-379
- HEISER, H. (1933). Landerhaltung und Landgewinnung an der deutschen Nordseeküste. Die Bautechnik, 11, 179-190; 371-389
- HENNIG, W. (1938). Übersicht über die Larven der wichtigsten deutschen Chrysomelinen. (Coleoptera). Arb. phys. angew. Ent. Berlin-Dahlem, 5, 85-136
- HERING, M. (1926). Die Oligophagie der blattminierenden Insekten in ihrer Bedeutung für die Klärung phyto-phyletischer Probleme. (Unter Berücksichtigung der modernen Ergebnisse der botanisch-serodiagnostischen Forschung.). Verh. III. Int. Ent. Kongr. Zürich, 19.-25. Juli 1925, Weimar, 216-230
- HERING, E.M. (1950). Die Oligophagie phytophager Insekten als Hinweis auf eine Verwandtschaft der Rosaceae mit den Familien der Amentiferae. Proc. 8th Int. Congr. Ent. Stockholm 1948, Stockholm, 74-79
- (1951). Biology of the leaf miners. 's-Gravenhage, IV+420 pp.
- (1955). Die Nahrungswahl phytophager Insekten. Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent., 29-38
- HEYDEMANN, B. (1955). Faunistischer und ökologischer Beitrag zu den Angaben über seltene Käferarten Norddeutschlands (unter besonderer Berücksichtigung der Kulturbiotope). Faun. Mitt. Norddt., 1(5), 7-12
- (1956). Über die Bedeutung der »Formalinfallen« für die zoologische Landesforschung. Faun. Mitt. Norddt., 1 (6), 19-24
- (1958). Erfassungsmethoden für die Biozönosen der Kulturbiotope. In: J. Balogh, Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest Berlin, 451-507
- (1961). Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Vergleichend-ökologische Untersuchungen an der Nordseeküste. I. Teil: Spinnen (Araneae). Akad. d. Wiss. u. d. Literat., Abh. math.naturw. Kl., Jahrg. 1960 (Nr. 11), Wiesbaden, 745-913

- HEYDEMANN, B. (1962). Untersuchungen über die Aktivitäts- und Besiedlungsdichte bei epigäischen Spinnen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken 1961, Leipzig, 538-556
- (1962). Der Einfluß des Deichbaues an der Nordsee auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. Ber. 9. Wanderv. Dtsch. Ent. Berlin 1961, 237-274
- (1963). Deiche der Nordseeküste als besonderer Lebensraum. Ökologische Untersuchungen über die Arthropoden-Besiedlung. Die Küste, 11, 90-130
- (1963). Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Vergleichend-ökologische Untersuchungen an der Nordseeküste. II. Teil: Käfer (Coleoptera). Akad. d. Wiss. u. d. Literat., Abh. math.naturw. Kl., Jahrg. 1962 (Nr. 11), Wiesbaden, 765-964
- (1964). Die Carabiden der Kulturbiotope von Binnenland und Nordseeküste ein ökologischer Vergleich (Coleopt., Carabidae). Zool. Anz., 172, 49-86
- (1967). 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. Wiesbaden, 200 pp.
- (1967). Das Freiland- und Laborexperiment zur Ökologie der Grenze Land Meer. Verh. Deutsch.
 Zool. Ges. Heidelberg, 256-309
- (1969). Zoologische Küstenforschung. Christiana Albertina, Kiel, 7, 64-72
- (1970). Ökologische Untersuchungen zum Problem der halophilen und haloresistenten Spinnen. Bull.
 Mus. Nat. d'Hist. Natur., Paris, 2. Serie, 41, Suppl. No. 1, 226-232
- (1973). Zum Aufbau semiterrestrischer Ökosysteme im Bereich der Salzwiesen der Nordseeküste. Faunökol. Mitt., 4, 155-168
- (1977). Stellungnahme zum Eindeichungsprojekt "Rodenäs-Vorland". Kiel, Manuskript, 15 pp.
- (1978). 20 Leitsätze zur ökologischen Bewertung der geplanten Eindeichungsprojekte "Nordstrander Bucht" und "Rodenäs-Vorland (Tonderner Marsch)". Kiel, Manuskript, 7 pp.
- (1980). Die ökologischen Folgen von Eindeichungen, Abdämmungen und Landgewinnung im Wattenmeer Nordwesteuropas. Gutachten für den Rat von Sachverständigen für Umweltfragen, Stuttgart-Mainz, 295-317
- HEYDEMANN, B. & MÜLLER-KARCH, J. (1978). Tiere verteidigen sich mit perfekten Strategien. Bild d. Wiss., 46-55
- (1979). Streit ums Watt. Sicherheit für den Menschen oder Erhaltung einer Ur-Landschaft? Bild d. Wiss., 48-65
- HEYMES, P. (1921). Polydrosus mollis Q in Copula mit Polydrosus sericeus & auf Betula alba. Ent. Bl., 17, 144
- HOFFMANN, A. (1950). Faune de France. 52. Coléoptères Curculionides (Première Partie). Paris, 486 pp.
- (1954). Faune de France. 59. Coléoptères Curculionides (Deuxième Partie). Paris, 487-1208
- (1958). Faune de France. 62. Coléoptères Curculionides (Troisième Partie). Paris, 1209-1841
- HORION, A. (1935). Nachtrag zu Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches von Edmund Reitter. Krefeld, VIII + 358 pp.
- HORSTMANN, K. (1970). Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden (Hymenoptera) der Nordseeküste Schleswig-Holsteins, Oecologia, 4, 29-73
- HOULBERT, C. (1912). Les premiers états du Polydrosus chrysomela Oliv. Insecta (No. 23), 249-258
- JANKUHN, H. (1957). Geschichte Schleswig-Holsteins. Band 3. Die Frühgeschichte. Vom Ausgang der Völkerwanderungszeit bis zum Ende der Wikingerzeit. Neumünster, 254 pp.
- KEMPERS, K.J.W. (1897). Bijdrage tot de Kennis der Coleopterafauna van het eiland Texel. Tijdschr. Ent., 40, 158-180
- KERSTENS, G. (1958). Faunistisch-ökologische Notizen über einige Käferarten. Ent. Bl., 54, 33-36
- (1958). Die Sitona-Arten Deutschlands. Ent. Bl., 54, 81-100
- KEVAN, D.K. (1967). The British species of the genus Longitarsus Latreille (Col., Chrysomelidae). Ent. mon. Mag., 103, 83-110
- KEYS, J.H. (1918). A List of the Maritime, Sub-Maritime and Coast-frequenting Coleoptera of South Devon and South Cornwall, with especial reference to the Plymouth District. Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. (N.S.), 11, 497-513
- KLEINE, R. (1915). Die Gattung Chrysomela und ihre Standpflanzen. Ent. Bl., 11, 203-213
- (1922). Eiformen der Gattung Chrysomela. Ent. Bl., 18, 92
- *KLIMA, A. (1934). Curculionidae: Gymnetrinae; in: Junk-Schenkling, Coleopterum Catalogus, Pars 135, Berlin, 68 pp.
- KÖNIG, D. (1948). Spartina townsendii an der Westküste von Schleswig-Holstein. Planta, 36, 34-70

- KÖNIG, R. (1969). Zur Ökologie und Systematik der Braconiden von der Nordseeküste Schleswig-Holsteins (Hymenoptera, Braconidae). Diss. Kiel, III + 247 pp. + 4 Tafelseiten
- KONTKANEN, P. (1933). Zur Kenntnis der Gattung Phaedon Latr. (Col., Chrysom.). Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 14 (3), 67-74
- KREEB, K. (1974). Pflanzen an Salzstandorten. Naturwissenschaften, 61, 337-343
- KRYGER, J.P. & SØNDERUP, H.P.S. (1941).Biologiske Iagttagelser over 200 Arter af danske Billelarver. Ent. Meddr., 22, 57–136
- KUSS, Chr. (1825/26). Jahrbuch denkwürdiger Naturereignisse in den Herzogthümern Schleswig und Holstein vom eilften bis zum neunzehnten Jahrhundert. Theil 1 + 2. Altona, XXIV + 216 pp; IV + 248 pp.
- LANDESREGIERUNG SCHLESWIG-HOLSTEIN (1979). "Wälder, Seen und Landschaft" Gesunder Lebensraum -. Schriftenreihe der Landesregierung Schleswig-Holstein, Heft 8
- LENGERKEN, H. von (1929). Die Salzkäfer der Nord- und Ostseeküste mit Berücksichtigung der angrenzenden Meere sowie des Mittelmeeres, des Schwarzen und des Kaspischen Meeres. Leipzig, 162 pp.
- (1941). Von K\u00e4fern erzeugte Pflanzengallen. Ent. Bl., 37, 121-159
- LINDBERG, H. (1930/31). Die Küstenkäfer Finnlands (anlässlich Professor H. von Lengerkens Arbeit "Die Salzkäfer der Nord- und Ostsee usw."). Mem. Soc. Fauna Flora Fenn., 7, 147-165
- LINNÉ, C. von (1758). Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentis, synonymis, locis. Tomus I. Edition decima, reformata. Holmiae, IV + 824 pp.
- LOHSE, G.A. (1940). Die Käfer des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. VII Chrysomelidae und Bruchidae. Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg, 28, 24 pp.
- (1954). Neuheiten der deutschen Käferfauna. Dtsch. Ent. Tag. Hamburg 1953, Jena, 209-214
- (1956). Pevestorf, eine koleopterologische Studie. Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg, 32, 104-110
- (1969/70). Über die Grenzen quantitativer Fangmethoden bei der Erfassung von Insektenzoozönosen.
 Nachr. Bl. bayer. Ent., 18, 45-48
- (1978). [Über Phyllobius brevis var. cinereus Gyll. und Phyllobius vespertinus Fabr. (Col. Curcul.)].
 Bombus, 2 (62), 247
- (1978). Neuheiten der Deutschen Käferfauna XI. Ent. Bl., 74, 6-20
- (1979). Kopulation von Atheta palustris ♂ mit Aloconota gregaria ♀. Ent. Bl., 75, 181
- *LONA, C. (1936-38). Curculionidae: Otiorrhynchinae I. III.; in: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 148, 160, 162. 's-Gravenhage, 600 pp.
- LÜHMANN, M. (1939). Beiträge zur Biologie der Chrysomeliden. 5. Beobachtungen an Chrysomela haemoptera Lin.. Ent. Bl., 35, 267-268
- LÜHMANN, M. & DREES, O. (1952). Über die Temperaturabhängigkeit der Atmung sommerschlafender Blattkäfer. Zool. Anz., 148, 13-22
- MADZIARA-BORUSIEWICZ, K. (1972). Žaczka Phaedon concinnus jako szkodnik warzuchy polskiej Cochlearia polonica. Chrońmy Przyr. ojcz., 28 (3), 50-53
- MALICKY, H. (1969/70). Bemerkungen zu der Arbeit "Irrwege in den Versuchen zur Erfassung von Zoozönosen" von O. Scheerpeltz. Nachr. Bl. bayer. Ent., 18, 42-45
- METZGER, A. (1867). Beitrag zur Käferfauna des ostfries. Küstenrandes und der Inseln Norderney und Juist. Kl. Schr. d. Naturforsch. Ges. Emden, 12, 4-14
- MEUSEL, H. et al. (1978). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora, Bd. II. Jena, 1-418 + 162 Tafelseiten
- MEYER, E. (1941). Über ein Schadauftreten von Sitona puncticollis Steph.. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., 51, 324-330
- MEYER, H. & SOMMER, R.-G. (1972). Automatischer Hebemechanismus zur Sicherung von Fangschalen gegen Überflutungen. Faun.-ökol. Mitt., 4, 112-118
- MOERICKE, V. (1951). Eine Farbfalle zur Kontrolle des Fluges von Blattläusen, insbesondere der Pfirsichblattlaus Myzodes persicae (Sulz.). Nachrichtenbl. dtsch. Pflanzenschutzdienst., 3, 23-24
- MOHR, K.-H. (1962). Bestimmungstabelle und Faunistik der mitteleuropäischen Longitarsus-Arten. Ent. Bl., 58, 55-118
- (1966). Chrysomelidae; in: Freude, Harde, Lohse, Die Käfer Mitteleuropas. Band 9. Krefeld, 95-280
 MÜLLER, F. (1917). Das Wasserwesen an der schleswig-holsteinischen Nordseeküste. 1. Teil: Die Halligen,
 2 Bände. Berlin, 1 (1), XXVI + 377 pp.

- NIKOLEIZIG, K. (1970). Chaetocnema heikertingeri Ljub. auch in unserem Faunengebiet. Bombus, 2 (48), 191-192
- NOLTE, H.-W. (1954). Die Verwendungsmöglichkeit von Gelbschalen nach Moericke für Sammler und angewandte Entomologen. 7. Wandervers. Dtsch. Ent. Berlin, 201-212
- (1957). Flug und Eiablage von Ceuthorrhynchus quadridens Panz. in Abhängigkeit von der Witterung
 (Col. Curculionidae). Ber. üb. d. Hundertjahrf. d. Dtsch. Ent. Ges. Berlin 1956, 135-140
- (1959). Untersuchungen zum Farbensehen des Rapsglanzkäfers (Meligethes aeneus F.). I. Die Reaktion des Rapsglanzkäfers auf Farben und die ökologische Bedeutung des Farbensehens. Biol. Zbl., 78, 63-107
- OLIVIER, A.G. (1807). Entomologie, ou Histoire Naturelle des Insectes, avec leurs caractères génériques et spécifiques, leur description, leur synonymie et leur figure enluminée. Coléoptères. Tom. 5, Paris, 612 pp.
- PORTEVIN, G. (1935). Histoire naturelle des coléoptères de France. Tom. IV, Polyphaga: Rhynchophora. Paris, VI + 376 pp.
- PERRIS, E. (1863). Notes pour servir à l'histoire des moeurs des Apion. Annls. Soc. ent. Fr., 3, 451-469 PETERSEN, M. (1967). Sturmflut 1962. Wasserstände an den Küsten der Nordsee. Die Küste, 15, 1-123 + 8 Tabellen
- RECLAIRE, A. (1925). Over het voorkomen van Phytobius velaris Gyll. (Faun. nov. sp.) op Terschelling. Ent. Ber. Amst., 7, 19-22
- REGGE, H. (1972). Zur Bionomie und Ökologie der Aphidoidea-Arten des Gezeitenbereichs. Diss. Kiel, V + 159 (188) pp. + 10 Tafelseiten
- (1973). Die Blattlaus-Arten (Hexapoda, Aphidoidea) des Gezeitenbereichs der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Faun.-ökol. Mitt., 4, 241-254
- *REITTER, E. (1903). Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. LII Heft Curculionidae, 9. Theil, Genus Sitona Germ. und Mesagroicus Schönh. aus der palaearktischen Fauna. Paskau, 44 pp.
- *— (1903). Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. XLVIII. Heft (48.) Curculionidae, 8. Theil. Tanymecini. 1. Hälfte. Übersicht der mir bekannten Gattungen und Arten aus der nächsten Verwandtschaft der Coleopteren-Gattung Tanymecus Schönh. der palaearktischen Fauna. Paskau, 21 pp.
- *— (1907). Bestimmungs-Tabellen für die Curculionidengruppe der Mecinini (Gymnetrini) aus Europa und. den angrenzenden Ländern. Verh. naturf. Ver. Brünn, 45, 7-50
- *— (1912). Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. IV. Band. Stuttgart, 236 pp.
- *— (1912). Übersicht der Untergattungen und der Artengruppen des Genus Otiorrhynchus Germ. Wien. ent. Ztg., 31, 45-67
- *— (1912). Bestimmungstabellen der Untergattungen: Arammichnus Gozis und Tyloderes Schönh. des Genus Otiorrhynchus Germ. aus der palaearktischen Fauna. Wien. ent. Ztg., 31, 109-154
- *— (1913). Bestimmungstabellen der Otiorrhynchus-Arten mit ungezähnten Schenkeln aus der paläarktischen Fauna. Wien. ent. Ztg., 32, 25-118
- *— (1913). Bestimmungs-Schlüssel der mir bekannten europäischen Gattungen der Curculionidae, mit Einschluß der mir bekannten Gattungen aus dem palaearktischen Gebiete. Verh. naturf. Ver. Brünn, 51, 1-90
- *— (1914). Nachträge und Korrekturen zu den Tabellen der Gattung Otiorrhynchus Germ. Nr. 67, 69 und 70. Wien. ent. Ztg., 33, 43-44
- *— (1914). Bestimmungs-Tabellen der Otiorrhynchus-Arten mit gezähnten Schenkeln aus der palaearctischen Fauna. Abteilung: Dorymerus und Tournieria. Verh. naturf. Ver. Brünn, 52, 129-242
- (1916). Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. V. Band. Stuttgart, 343 pp.
- REMUND, U. & BOLLER, E.F. (1975). Entwicklung und Anwendungsmöglichkeiten einer neuen visuellen Falle für die Kirschenfliege, Rhagoletos cerasi L.. Z. angew. Ent., 77, 348-353
- RENNER, K. (1970). Über die ausstülpbaren Hautblasen der Larven von Gastroidea viridula De Geer und ihre ökologische Bedeutung. Beitr. Ent., 20, 527-533
- ROSENHAUER, W.G. (1882). Käfer-Larven. Stett. ent. Ztg., 43, 129-171
- ROTHMALER W. & MEUSEL, H. & SCHUBERT, R. (1972). Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD, Gefäßpflanzen. Berlin, 612 pp.
- ROTHMALER, W. & PANZIG, E. (1970). Exkursionsflora von Deutschland. Atlas der Gefäßpflanzen. Berlin, 568 pp.
- ROUDIER, A. (1963). Contribution à l'étude des Polydrusus du groupe de Polydrusus chrysomela (Ol.) [Col. Curculionidae]. Bull. Soc. ent. Fr., 68, 192-200

- ROZEMA, J. (1978). On the Ecology of some Halophytes from a Beach Plain in the Netherlands. Diss. Amsterdam, 191 pp.
- SCHEERPELTZ, O. (1968). Irrwege in den Versuchen zur Erfassung von Zoozönosen. Nachr. Bl. bayer. Ent., 17, 86-96
- SCHERF, H. (1957). Erfahrungen mit einem wenig beachteten Konservierungsmittel. Mitt. dt. ent. Ges., 16, 53-54
- (1960). Progressive Eiverfärbung bei Curculioniden und ihre Problematik. Zool. Anz., 165, 47-54
- (1964). Die Entwicklungsstadien der mitteleuropäischen Curculioniden (Morphologie, Bionomie, Ökologie). Abh. senckenb. naturforsch. Ges., 506, 335 pp.
- SCHNEIDER, O. (1896). Zwei neue deutsche Käfer von Borkum. Dt. ent. Z. 1896, 177-179
- (1898). Die Tierwelt der Nordsee-Insel Borkum unter Berücksichtigung der von den übrigen ostfriesischen Inseln bekannten Arten. Abh. Naturw. Ver. Bremen, 16, 1-174
- SCHOBER, H. (1959). Biologische und ökologische Untersuchungen an Grasmonokulturen. Z. angew. Zool., 46, 401-455
- SCHREITLING, K.-T. (1959). Beiträge zur Erklärung der Salzvegetation in den nordfriesischen Kögen. Mitt. Arbeitsgem. Flor. Schlesw.-Holst. u. Hambg., 8, 1-98
- SCHROEDER, D. (1972). Bodenkunde in Stichworten. Kiel, 144 pp.
- SCHULTE, G. (1977). Die Bindung von Landarthropoden an das Felslitoral der Meere und ihre Ursachen. Habil. schr. Kiel, 223 pp.
- SCHULTZE, A. (1906). Zur Kenntnis der bis jetzt beschriebenen Ceuthorrhynchidius-Arten des paläarktischen Gebiets. Münch. Koleopt. Z., 3, 1-10
- SCHWERTFEGER, F. (1978). Lehrbuch der Tierökologie. Hamburg-Berlin, 384 pp.
- SOMMER, R.-G. (1979). Experimentell-ökologische Untersuchungen an Dolichopodiden (Diptera-Brachycera) im Grenzbereich Land Meer. Diss. Kiel, 123 pp.
- *SORAUER, P., APPEL, O., BLUNCK, H. & RICHTER, H. (1954). Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Fünfter Band. Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, 2. Teil. Zweite Lieferung, Coleoptera, herausgegeben von H. Blunck. Berlin Hamburg, VII + 599 pp.
- *SPAETH, F. & REITTER, E. (1926). Cassidinae der palaearktischen Region. Troppau, 68 pp.
- SPEYER, W. (1952). Die Verwandtschaft des Kartoffelkäfers. Naturwiss. Rdsch., 192-194
- STOCK, C. (1914). Zur Coleopterenfauna der Nordseeinsel Sylt. Ent. Bl., 10, 285-296
- STRAND, A. (1962). Hannens genitalorgan hos de nordiske Longitarsus-arter (Col., Chrysomelidae). Norsk. ent. Tidsskr., 12, 25-26
- SUOMALAINEN, E. (1948). Parthenogenesis and Polyploidy in the Weevils, Curculionidae. Ann. ent. Fenn., 14 (Suppl.), 206-212
- TISCHLER, T. (1979). Ceuthorrhynchidius thalhammeri Schultze 1906, neu für unsere Fauna (Col. Curculionidae). Bombus, 2 (62), 246-247
- TISCHLER, W. (1948). Biocönotische Untersuchungen an Wallhecken. Zool. Jb. Syst., 77, 283-400
- (1975). Wörterbuch der Biologie: Ökologie. Stuttgart, 125 pp.
- (1976). Einführung in die Ökologie. Stuttgart New York, 307 pp.
- TOPP, W. (1975). Zur Besiedlung einer neu entstehenden Insel. Untersuchungen am "Hohen Knechtsand". Zool. Jb. Syst., 102, 215-240
- TÜXEN, R. et al. (1957). Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. Mitt. flor.-soz. Arb.gem., N.F. 6/7, 205-234
- VERHOEFF, C. (1891). Ein Beitrag zur Coleopteren-Fauna der Insel Norderney. Ent. Nachr., 17, 17-26 *WAGNER, H. (1910). Curculionidae: Apioninae; in: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 6, Berlin, 81 pp.
- (1938-44). Monographie der paläarktischen Ceuthorrhynchinae (Curcul.). Ent. Bl., 34, 145-172; 279-290; 297-312; 35, 31-58; 65-90; 185-208; 241-252; 273-291; 36, 65-81; 97-111; 37, 1-16; 49-64; 97-106; 159-170; 40, 38-45; 49-67; 97-124
- WAISEL, Y. (1972). Biology of Halophytes. New York London, 394 pp.
- WALTER, H. (1968). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Band II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Stuttgart, 1001 pp.
- WEBER, H. (1966). Grundriß der Insektenkunde. 4. Aufl., Stuttgart, 428 pp.
- WEBER, H.H. (1942). Ueber zwei bemerkenswerte Rüsselkäferarten von den nordfriesischen Inseln. Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst., 23, 171-175
- (1942). Über einige für Deutschland und Schleswig-Holstein neue Käfer. Bombus, 1 (20) 85-86
- (1949). Über einige neue oder seltene Käfer der schlesw.-holst. Fauna II. Bombus, 1 (58) 250-251

- WEBER, H.H. (1952). Zur Verbreitung des Apion limonii Kirby (Col. Curculionidae). Faun. Mitt. Norddt., 1 (2), 8-9
- (1955). Aus der Praxis des K\u00e4fersammlers. \u00dcber einige besondere Sammelm\u00f6glichkeiten an der Nordseek\u00fcstellte. Ent. Bl., 51, 94-96
- WEBER, L. (1921). Strophosomus melanogrammus ♀ und rufipes ♂ in Copula. Ent. Bl., 17, 46
- WEIDEMANN, G. (1965). 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 (Collembola, Insecta Oribatei, Acari). Z. wiss. Zool., 186, 295-391
- *WEISE, J. (1916). Chrysomelidae: 12. Chrysomelinae; in: Junk-Schenkling, Coleopterorum Catalogus, Pars 68, Berlin, 255 pp.
- WERTH, E. (1927). Klima- und Vegetations-Gliederung in Deutschland. Mitt. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtsch., Berlin, Heft 33, 40 pp.
- *WINKLER, A. (1924/32). Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae. Wien, VII + 1689 pp. (2spaltig)
- WOHLENBERG, E. (1948). Die Gefährdung einer Halligwarft durch Käferlarven. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Kiel, 432-440
- WOHLENBERG, E. & PLATH, M. (1953). Produktionsbiologische Untersuchungen auf eingedeichten Wattflächen. Die Küste, 2 (1), 5-23
- (1964). Die Leistung des Drains für Entsalzung und Oxydation in neu bedeichten Kögen in Nordfriesland. Mitt. Dtsch. Bodenkundl. Ges., 2, 73-78
- (1965). Deichbau und Deichpflege auf biologischer Grundlage. Die Küste, 13, 73-103
- WOLFF, W. & HECK, H.-L. (1949). Erdgeschichte und Bodenaufbau Schleswig-Holsteins. Hamburg, 194 pp.
- WRAGE, H.-A. (1982). Ökologie der Stelzenmücken (Limoniidae) des Litorals und angrenzender Gebiete im Nordseeküstenbereich (Diptera, Nematocera). Faun.-ökol. Mitt., Suppl. 3, 47 pp.
- WÜSTNEI, W. (1886/87). Verzeichnis der in der näheren Umgebung Sonderburgs bisher aufgefundenen Käfer. 1. + 2. Hälfte. Beilage zu: Programm des Königl. Realprogymnasiums zu Sonderburg, 56 pp. WYNIGER, R. (1974). Insektenzucht. Stuttgart, 368 pp.
- ZUMPT, F. (1929). Revision der Genera Notaris Germ., Lepidonotaris m., Thryogenes Bed., Grypus Germ., Icaris Tourn. u. Picianus m. (Col. Curc.). Coleopt. Centralbl., 3, 213-239; 4, 55-72; 140-147
- (1933). Curculioniden-Studien X. Neue und alte Eusomus- und Polydrosus-Arten. Wien. ent. Ztg., 50, 83-92
- (1937). Curculioniden-Studien XXI. Der Rassenkreis des Ot. ligneus Oliv. Ent. Bl., 33, 328-333
- ZWÖLFER, H. (1969). Rüsselkäfer mit ungewöhnlicher Lebensweise. Koprophagie, Brutparasitismus und Entomophagie in der Familie der Curculionidae. Mitt. schweiz. ent. Ges., 42, 185-196
- (1975). Rüsselkäfer und ihre Umwelt ein Kapitel Ökologie. Stuttg. Beitr. Naturk., Serie C, Heft 3, 19-31

Manuskript abgeschlossen: 1.7.1980

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