

BIO I 90,168/7

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

SUPPLEMENT

zu Faunistisch-Ökologische
Mitteilungen

Biologisch-Ökologische Untersuchungen
an Lepidopteren des Supralitorals
der Nordseeküste



Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Supplement 7

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

Kiel, Dezember 1988

Biologisch-Ökologische Untersuchungen an Lepidopteren des Supralitorals der Nordseeküste

von
Dieter Stüning

Titelbild: *Bucculatrix maritima*

BIO I 90,168/7
OÖ. Landesmuseum
Biologiezentrum
Inv. 1997/2249

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

Karl Wachholtz Verlag, Neumünster, 1988

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

Inhaltsübersicht

	Seite	
1.	EINLEITUNG	7
1.1.	Problemstellung und Zielsetzung der Arbeit	7
1.2.	Zusammenarbeit	8
2.	UNTERSUCHUNGSBIOTOPE	9
2.1.	Entstehungsgeschichte der Salzwiesen und Marschen	9
2.2.	Geographische Lage der Untersuchungsstandorte	9
2.3.	Ökologische Charakteristika der Biotoptypen des Supralitorals	11
2.3.1.	Abiotische Faktoren	11
	a) Temperaturfaktor	11
	b) Luftfeuchte und Niederschlag	12
	c) Wind	12
	d) Überflutung und Salinität	12
	e) Insolation und Licht	14
	f) Bodenverhältnisse	15
2.3.2.	Biotische Faktoren (Vegetation)	15
	a) Salicornietum (Quellerzone)	16
	b) Puccinellietum (Andelzone)	17
	c) Festucetum (Rotschwingelzone)	17
	d) Einfluß der Beweidung auf die Salzwiesen-Vegetation	19
	e) Vegetation der Forschungsreservate	21
2.4.	Ökologische Charakteristika der Vergleichsareale	24
2.4.1.	Biotope im Koog-Bereich (eingedeichter Bereich)	24
	a) Speicherbecken-Areale im Hauke-Haien-Koog	25
	b) Speicherkoog Dithmarschen-Süd	26
	c) Forschungsreservat Süd im Hauke-Haien-Koog	27
	d) Forschungsreservat Nord im Hauke-Haien-Koog	27
2.4.2.	Deichbiotope	28
	a) Klei-Deiche	28
	b) Sandkern-Deiche	28
	c) „Schlaf“-Deiche	29
2.4.3.	Ostseeküsten-Feuchtgebiet Wallnau	29
3.	ERFASSUNGSMETHODEN UND IHR ÖKOLOGISCHER WERT	30
3.1.	Remissions-Farbschalen	30
3.2.	Lichtfang-Methoden	31
3.2.1.	Transmissions-Farbschalen	31
3.2.2.	Remissions-Kunstlichtfallen	32
3.2.3.	Leinwand-Lichtfang	32
3.3.	Windreusen-Methode	32
3.4.	Photoelektor-Methode	34
3.5.	Ausgang isolierter Proben	35
3.6.	Bodenfallen, Streifnetzfänge	35
3.7.	Zuchtmethoden	36

4.	ARTENINVENTAR UND BIOTOPZUGEHÖRIGKEIT	37
4.1.	Bemerkungen zur Determination, Systematik und Nomenklatur . . .	37
4.2.	Ökologische Zonierung der indigenen Lepidopteren-Arten des Supralitorals	42
4.2.1.	Arten der Queller-Zone (Salicornietum)	42
4.2.2.	Arten der Andel-Zone (Puccinellietum)	43
4.2.3.	Arten der Rotschwengel-Zone (Festucetum)	47
4.3.	Ökologische Ansprüche der indigenen Salzwiesen-Arten: Halotopobionte, halotopophile und eurytope Lepidoptera	49
4.3.1.	Halotopobionte Arten	51
4.3.2.	Halotopophile Arten	51
4.3.3.	Eurytope Arten	52
4.4.	Xenotope Arten	52
4.4.1.	Dispersionsaktive Arten	53
4.4.2.	Arten geringer Dispersionsaktivität	54
4.5.	Vergleich des Arteninventars einzelner Salzwiesen-Standorte	54
4.5.1.	Vorland der Meldorfer Bucht – Vorland Osewoldt	54
4.5.2.	Arteninventar der Hallig-Salzwiesen	55
4.6.	Dispersionsaktivität der indigenen Salzwiesen-Arten	58
4.7.	Arteninventar der Vergleichsareale	59
4.7.1.	Deichbiotope und Halligwarften	59
4.7.2.	Koog-Biotope	61
5.	BIONOMIE UND VERBREITUNG DER HALOTOPOBIONTEN SALZWIESEN – LEPIDOPTEREN	68
6.	NÄHRUNGSPFLANZEN – BEZIEHUNGEN	83
6.1.	Nahrungspflanzen-Bindung der Salzwiesen-Lepidopteren	83
6.2.	Beziehungen von Lepidopteren zu Pflanzenstrukturteilen (Merotopen)	86
7.	ZÖNOLOGISCHE MENGENCHARAKTERISTIKA DER SALZWIESEN-LEPIDOPTEREN	90
7.1.	Statische Dominanz (Besiedlungsdichte)	90
7.2.	Aktivitäts-Dominanz	93
7.3.	Biomasse	93
7.4.	Geschlechter-Verhältnis (Sexualindex)	95
8.	ADAPTATIONEN AN DIE ABIOTISCHEN FAKTOREN DES SUPRALITORALS	97
8.1.	Adaptation an den Windfaktor	97
8.2.	Adaptation an die Überflutung	98
8.2.1.	Adaptation durch endophage Lebensweise	98
8.2.2.	Adaptation durch spezielle Verhaltensweisen	99
8.2.3.	Morphologische Adaptationen bei Larven und Imagines	100
8.2.4.	Jahresperiodische Einpassung	100

9.	AUSWIRKUNGEN ANTHROPOGENER EINFLÜSSE AUF DIE LEPIDOPTEREN DER SALZWIESEN-ZONE	101
9.1.	Beweidung	101
9.2.	Entwässerungsmaßnahmen („Grüppeln“)	101
9.3.	Auswirkungen von Deichbaumaßnahmen	103
10.	ZUSAMMENFASSUNG/SUMMARY	104
11.	LITERATUR	111

1. Einleitung

1.1. Problematik und Zielsetzung der Arbeit

Im Küstenbereich Nordwesteuropas hat sich unter dem Einfluß der Gezeiten ein Lebensraum entwickelt, der in seiner speziellen Ausprägung einzigartig auf der Welt ist. Das Groß-Ökosystem Wattenmeer – ein durchschnittlich 5–20 km breiter Streifen vor der Festlandsküste vom niederländischen Den Helder bis zum dänischen Esbjerg – besteht zu 95 % seiner Gesamtfläche (730 000 ha) aus vorwiegend marinen Zonen (Sublitoral, Eulitoral). Lediglich ein schmaler Randstreifen von ca. 20 000 ha Flächenausdehnung, heute ausnahmslos vor Seedeichen gelegen („Vorland“), zeigt den typischen Aufbau einer Salzwiese. Der ständige, tidenbedingte Wechsel zwischen marinen und terrestrischen Lebensbedingungen wirkt sich zugleich positiv und negativ auf eine Besiedlung dieses Gebietes aus: Einerseits werden mit dem Wasser große Nährstoffmengen herangeführt, andererseits wirkt die Überflutung als Faktorenkomplex für viele Organismen terrestrischen Ursprungs als ökologische Barriere. So haben nur etwa 45 Pflanzenarten diesen extremen Lebensraum dauerhaft besiedeln können, erreichen aber zusammen mit dem angespülten Detritus eine organische Ausgangsmasse von 10 bis 20 t Trockengewicht pro ha/Jahr (HEYDEMANN 1977). Dieses hohe Nahrungspotential wird direkt oder indirekt von etwa 2000 Tierarten ausgenutzt, von denen etwa $\frac{2}{3}$ eine so hohe ökologische Spezialisierung aufweisen, daß sie in anderen Ökosystemen nicht existieren können.

Basis einer jeden Nahrungskette sind nach den Produzenten die phytophagen Tiere (Konsumenten 1. Grades). Nach TISCHLER (1976) gehen in vergleichbaren Lebensräumen des Binnenlandes etwa 20 % der Primärproduktion durch diese Trophie-Stufe in die Nahrungskette ein.

Um die Funktion dieser Konsumentenstufe im Ökosystem-Komplex „Salzwiese“ besser beurteilen zu können, sind seit mehreren Jahren im Rahmen der Forschungsarbeiten der Abteilung „Angewandte Ökologie/Küstenforschung“ unter Leitung von Prof. Dr. B. Heydemann in verstärktem Maße phytophage Arthropoden-Gruppen bearbeitet worden (MEYER 1984, TISCHLER 1985). Die Bearbeitung der Schmetterlinge soll dazu beitragen – zusammen mit den vorangegangenen Untersuchungen der letzten 20 Jahre über räuberische, parasitische und detritophage Arthropoden – ein Gesamtbild des Ökosystem-Komplexes „Salzwiese“ zu erstellen.

Die vorliegende Arbeit hat die Biologie und Ökologie der Lepidopteren des Gezeitenbereichs zum Hauptgegenstand. Folgende Problemkreise standen dabei im Vordergrund:

1. Vollständige Erfassung des indigenen Arteninventars der Küstenregion;
2. Bionomie und Wirtspflanzenspezifität der Salzwiesenarten;
3. Artenzonierung im „Faktorengelände“ des Vorlandes;
4. Adaptationsmechanismen und Überlebensstrategien;
5. anthropogene Einflüsse als Störfaktoren des Ökosystem-Komplexes „Salzwiese“;
6. Problematik sogenannter „Ersatzstandorte“ und „Ersatzbiotope“.

Zur Klärung bestimmter Teilaspekte und Fragenkomplexe, die sich aus den oben erwähnten Punkten 5 und 6 ergeben, war es notwendig, außer den Vorlandbiotopen auch solche der Seedeiche und der eingedeichten Gebiete (Köge) mit in die Untersuchung einzubeziehen. Die vergleichende Bearbeitung eines salzbeeinflussten Feuchtgebietes der Ostseeküste (Wallnau/Insel Fehmarn) hat sich unter dem gleichen Aspekt als nützlich erwiesen.

Die umfangreichen, mehrjährigen Freilanduntersuchungen, zu denen auch die kontinuierliche Erfassung meteorologischer Daten sowie die Registrierung der Überflutungen in den einzelnen Untersuchungsgebieten gehörten, wurden ergänzt durch Laborexperimente

zur Klärung bestimmter Fragenkomplexe (Überflutungsresistenz, Widerstandsfähigkeit gegenüber der Salinität der Nahrungspflanzen, Wirtspflanzenspezifität).

1.2. Zusammenarbeit

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Berndt Heydemann, danke ich sehr für die Anregung zur Bearbeitung des vorliegenden Themas. Sein ständiges Interesse am Fortgang der Arbeit und seine wertvollen Ratschläge auf biologischem, experimentell-ökologischem und technischem Gebiet haben mich stets von neuem motiviert und die Arbeit in der vorliegenden Form erst ermöglicht.

Methodisch basiert die Arbeit zum großen Teil auf der Zusammenarbeit aller Mitglieder des Forschungsteams „Angewandte Ökologie/Küstenforschung“. Vor allem die Freilandarbeiten (Probenentnahme, Betreuung der Wettergeräte und Forschungsreservate) waren nur in Kooperation durchführbar. In diesem Zusammenhang danke ich besonders den Herren Dr. rer. nat. H. Meyer, Dr. rer. nat. R.-G. Sommer, Dr. rer. nat. T. Tischler sowie Dipl.-Biol. H.-A. Wrage.

Ebenso danke ich Frau J. Müller-Karch, die mir durch ihre zahlreichen Ratschläge auf dem fotografischen Sektor sehr geholfen hat, und Herrn E. Linnemann, der durch sein Können auf technischem Gebiet und seine Hilfsbereitschaft die Umsetzung vieler Ideen in die Praxis ermöglichte.

Im besonderen Maße verpflichtet bin ich Herrn O. Tiedemann (Hamburg-Wandsbek), der die Überprüfung der meisten von mir determinierten Mikrolepidoptera übernahm und mir sein umfangreiches faunistisches Wissen zur Verfügung stellte. Herr Prof. Dr. D. Povolny (Brno) überprüfte freundlicherweise die Arten der schwierigen Gattung *Scrobipalpa* Janse. Für die Klärung nomenklatorisch-taxonomischer Probleme sowie für viele faunistische Hinweise danke ich den Herren O. Karsholt (Præstø), Dr. F. Kasy (Wien), H. Patzak (Aschersleben) und Dr. K. Sattler (London). Herrn Dr. H. Beck (Mainz) bin ich für die Determination meines Noctuiden-Larvalmaterials zu Dank verpflichtet.

Viele botanische Fragen, insbesondere die Halophyten betreffend, beantwortete mir Herr Dr. H. Usinger (Kiel).

Frau M. Haczkiwicz übernahm freundlicherweise die Übersetzung der benötigten polnischen Arbeiten.

Der ganzjährige Betrieb mehrerer Lichtfallen an verschiedenen Standorten Schleswig-Holsteins war nur durch die freundliche Bereitschaft folgender Herren möglich: M. Lorenzen (Fahretoft), W. Dietrich (Büsum), F. Wrage (Eggstedt), W.-D. Glanz (Boksee), P. Todt (Wallnau).

2. Untersuchungsbiotope

2.1. Entstehungsgeschichte der Salzwiesen und Marschen

Salzwiesen und die aus ihnen durch Eindeichungsmaßnahmen entstandenen Marschen sind die jüngsten Landschaftselemente Schleswig-Holsteins.

Nach dem Abklingen der letzten Eiszeit und dem durch das Abschmelzen der Eismassen bedingten raschen Anstieg des Meeresspiegels verlief die Küstenlinie im Mittelalluvium (4000–2000 v. Chr.) zeitweilig am westlichen Rand des Geestrückens. Erst als sich der Wasserspiegelanstieg gegen Ende dieses Zeitraumes verlangsamte und die Sedimentation mit ihm Schritt halten konnte, waren die Voraussetzungen für die Entstehung ausgedehnter Watten- und Salzwiesenkomplexe gegeben. Durch das allmähliche Fortschreiten der „Flandrischen Transgression“ wuchs das Neuland rasch seewärts. Der größte Teil des heutigen nordfriesischen Wattenmeeres war in der Folgezeit landfest, eine amphibische, aus unzähligen, durch Priele getrennten Inseln bestehende Landschaft, die sich nur wenig über den Meeresspiegel erhob. Eine vorübergehende Meeresregression um ca. 1–2 m (von 1800 v. Chr. bis zur Zeitenwende) hatte zur Folge, daß sich in diesem Bereich sogar Wälder und ausgedehnte Moore (ein riesiger Hochmoorkomplex erstreckte sich z. B. zwischen dem heutigen Nordstrand und der Insel Amrum) entwickeln konnten. Diese „alte Marsch“ wurde jedoch in geschichtlicher Zeit durch einen erneuten Anstieg des Meeresspiegels (Düнкirchen-Transgression), der auch heute noch anhält, unterstützt durch Sackungsprozesse in den Torfschichten der ehemaligen Mooregebiete und großflächige menschliche Eingriffe (Salztorfgewinnung), bis auf geringe Restflächen wieder zerstört (BANTELMANN 1939, DITTMER 1952, 1954).

Der Mensch begann erst vor etwa 1000 Jahren, in dieses komplizierte Kräftespiel einzugreifen und höher gelegene Salzwiesenbereiche durch Deichbauten dem Einfluß des Meeres zu entziehen. Bis heute sind auf diese Weise allein in Schleswig-Holstein über 200 „Köge“ zwischen 20 und 2000 ha Größe entstanden (BANTELMANN 1966).

Während sich in der Vergangenheit Neuzuwachs und Eindeichung die Waage hielten, ist heute dieses Gleichgewicht aufs höchste gefährdet. Durch die großflächigen Eindeichungen der letzten Jahrzehnte mit weit ins freie, unbewachsene Watt verlegten See- deichen ist die mit Salzwiesen bewachsene Fläche auf einen Restbestand von ca. 5800 ha in Schleswig-Holstein geschrumpft, der durch weitere Deichbauvorhaben bedroht ist.

2.2. Geographische Lage der Untersuchungsstandorte

An der schleswig-holsteinischen Westküste wurden an zwei Hauptstandorten kontinuierlich von 1973 bis 1975 Untersuchungen der Lepidopterenfauna durchgeführt:

1. Salzwiesen vor dem Osewoldter Koog und Hauke-Haien-Koog

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

In diesem Bereich sind die Ökosystem-Komplexe Salzwiese und Seedeich sowie drei sehr unterschiedliche Koog-Biotope bearbeitet worden.

2. Salzwiesen vor dem Christianskoog (Meldorfer Bucht)

Koordinaten: 54° 7' nördl. Br.
8° 59' östl. L. v. Gr.

An diesem Standort kamen vor allem drei Salzwiesen-Bereiche verschiedener Sukzessionsstufen zur Bearbeitung (dieses Gebiet ist im August 1978 eingedeicht worden).

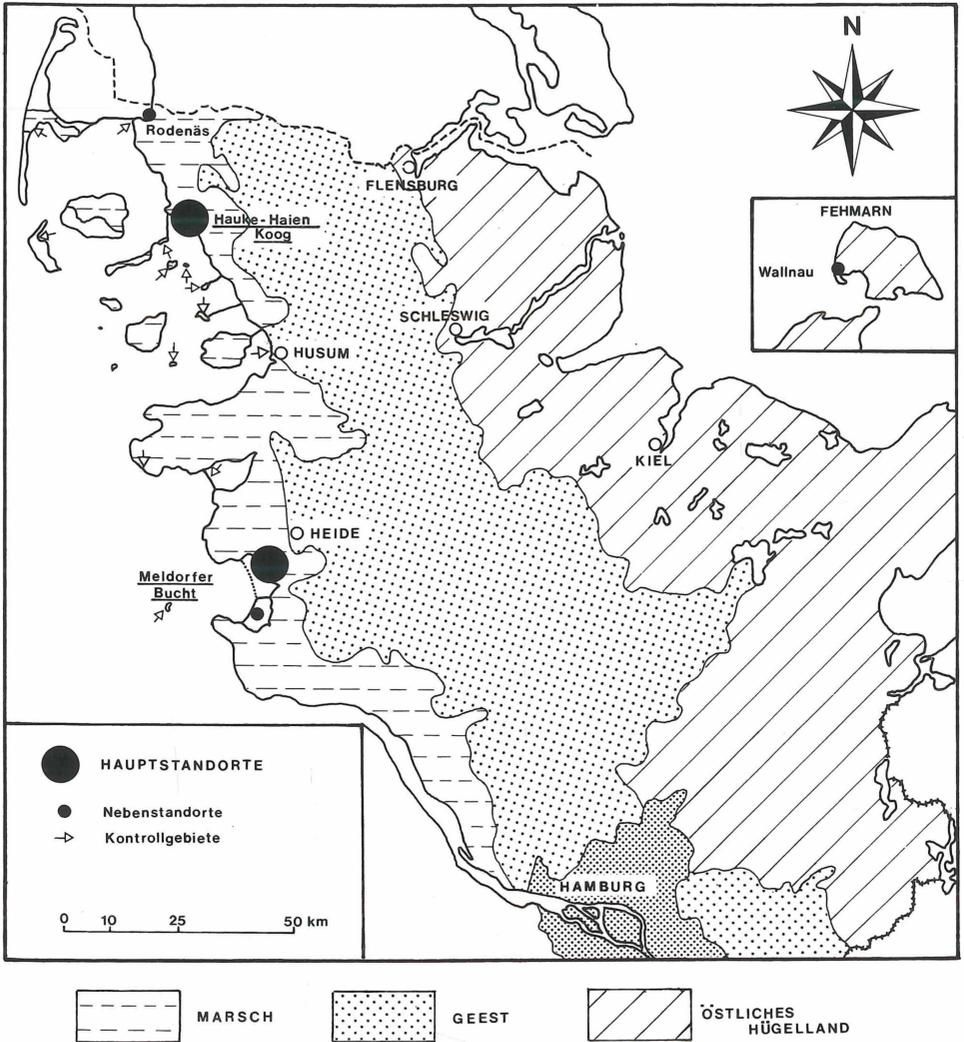


Abb. 1: Lage der Untersuchungsstandorte

Zusätzlich wurden hier ein Seedeich-Abschnitt und ein Teil des 1973 eingedeichten Speicherkooges Dithmarschen-Süd untersucht.

An diesen Hauptstandorten wurden während des dreijährigen Bearbeitungszeitraumes ständig meteorologische Messungen durchgeführt und die Pegelstände registriert.

Mit gleicher Methode an denselben Standorten von früheren Mitarbeitern der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung gewonnene Proben aus den Jahren 1968 bis 1972 wurden mit in die Untersuchungen einbezogen, um langfristige Änderungen des Sukzessionsgeschehens verfolgen zu können. Auch für diesen Zeitraum liegen Klima- und Gezeitendaten vollständig vor.

Aus Gründen der Vergleichbarkeit und der Typisierung der Einzelstandorte wurden zusätzlich Probenserien des Rodenäs-Gebietes nördlich des Hindenburgdammes ausgewertet und von 13 weiteren Standorten Stichproben entnommen (Abb. 1).

Zur Abgrenzung der besonderen ökologischen Kriterien der Westküsten-Salzwiesen wurde zudem ein salzwasserbeeinflusstes, küstennahes Feuchtgebiet der Ostseeküste, das Naturschutzgebiet Wallnau auf der Insel Fehmarn, zum Vergleich herangezogen.

Der Arbeit liegt ein Untersuchungszeitraum von insgesamt acht Jahren zugrunde.

2.3. Ökologische Charakteristika der Biotoptypen des Supralitorals

2.3.1. Abiotische Faktoren

Schleswig-Holstein weist aufgrund seiner Lage zwischen Nord- und Ostsee ein gemäßigtes, feucht-temperiertes, subatlantisches Klima auf. Es stellt insgesamt einen Übergang vom rein atlantischen zum kontinentaleren, mitteleuropäischen Typ dar (SCHOTT 1956).

Im allgemeinen ist der Winter mild, feucht und sonnenarm, der Sommer ist relativ kühl und feucht und zeigt eine ausgeprägte „Monsunität“. Charakteristisch ist außerdem ein langer, spät einsetzender, kalter Frühling.

Die Untersuchungsgebiete an der Nordseeküste liegen im Bereich des sogenannten „Atlantischen Klimakeils“. Dieses vor allem floristisch recht gut abgegrenzte Gebiet (EMEIS 1950) zeigt ein Minimum an kontinentalen Klimaeigenschaften. Innerhalb dieses Bereiches treten aber – vor allem zwischen den Nordfriesischen Inseln und Halligen sowie einem schmalen Küstenstreifen und dem Binnenland – noch deutliche Unterschiede auf (SOMMER 1978, TISCHLER 1985).

Für die Ökologie der Lepidoptera ist nicht so sehr das Großklima entscheidend, sondern vielmehr das Mikroklima innerhalb des Lebensraumes, das aufgrund der Bodenbeschaffenheit und vor allem aufgrund der Vegetationsverhältnisse stark vom Großklima abweichen kann. Die offenen, nur mit krautiger Vegetation bewachsenen Salzwiesen sind stark wind- und regenexponiert, die Insolation ist extrem. Alle genannten Faktoren wirken in ihrer Gesamtheit auf die Biozönose ein; es ist daher schwer, mit Hilfe von Freiland- und Laboruntersuchungen real faßbare Auswirkungen von Einzelfaktoren auf die Reaktion von Arten zu analysieren.

a) Temperaturfaktor

Im Litoralbereich liegen die mittleren Monatstemperaturen im Frühjahr und Sommer im allgemeinen deutlich unter denen eines benachbarten Binnenland-Standortes (MEYER 1984). Zurückzuführen ist dieser Befund auf die hohe Wärmekapazität des Meeres. Es erwärmt sich im Frühjahr nur sehr langsam, hält aber die gespeicherte Wärme bis in den Winter hinein, so daß vor allem der Spätherbst im Küstenbereich höhere Durchschnittswerte der Temperatur aufweist und der Winter die geringste Zahl der Schnee- und Frosttage im Landesdurchschnitt hat (Westerland z. B. hat im Mittel 70 Frosttage, Neumünster 91). Dennoch ist insgesamt die Küstenregion mit 8,1 °C mittlerer Jahrestemperatur (WEIDEMANN 1965) deutlich kälter als es dem Landesdurchschnitt (8,5 °C) entspräche.

Die Zahl der Sommertage (Temperaturmaximum über 25 °C) ist hier, wie überall in Küstennähe, durch die an heißen Tagen auftretenden Seewinde sehr niedrig. So werden für Wyk auf Föhr acht Tage, für Kiel fünf Tage, für Mölln jedoch 19 Sommertage angegeben.

Die Lepidopterenfauna reagiert auf diese Verhältnisse vielfach mit verzögerten Erscheinungszeiten, auch wenn der lange warme Herbst für den Hauptteil der Entwicklung ausgenutzt wird.

b) Luftfeuchte und Niederschlag

Neben der Temperatur bilden die Faktoren Luftfeuchte und Niederschlag in enger Korrelation weitere wichtige Klimakomponenten des Supralitorals.

Die relative Luftfeuchte zeigt aufgrund der Verzahnung von Meer und Land in diesem Bereich ständig Werte von mehr als 80 %, selbst in den Monaten mit hoher Durchschnittstemperatur und somit hoher Wasserkapazität der Luft. HEYDEMANN (1967) konnte nachweisen, daß die meisten Arten des Litorals ihr Präferendum bei 80–98 % relativer Luftfeuchte haben. Im Gegensatz hierzu stehen Messungen an einem nur 9 km entfernten Binnenlandstandort (Wetterstation Heide). Die hier ermittelten Werte liegen im Schnitt 15 %, z. T. sogar 40 % unter denen des Gezeitengebietes, weisen also ein hohes Sättigungsdefizit auf.

In bodennahen Bereichen der Salzwiesenregion sinken bei dichter Vegetationsdecke aufgrund der geringen Luftzirkulation die Werte der relativen Luftfeuchte nicht wesentlich unter 95 % ab.

Ein schmaler Streifen der westlichen Festlandsküste erhält, ebenso wie die vorgelagerten Inseln und Halligen, geringere jährliche Niederschlagsmengen als das Binnenland. Die Abregnung erfolgt als „Steigungsregen“ erst im Bereich der Geest (der Osten des Landes, somit im Regenschatten liegend, zeigt ähnliche Niederschlagsverhältnisse). Die Durchschnittswerte für den Bereich der Untersuchungsgebiete liegen zwischen 650 und 750 mm, die des Binnenlandes 100 bis 200 mm höher.

c) Wind

Der fast ständig wehende Wind ist ein weiteres wichtiges Klimamerkmal Schleswig-Holsteins. Der Jahresdurchschnitt liegt zwischen Windstärke 3 und 4 (Beaufort) entsprechend 5 m/sec. Westwindlagen (SW – W – NW) überwiegen im ganzen Land bei weitem (s. Abb. 2). Die **Windgeschwindigkeiten** sind dabei an der Westküste des Landes bei entsprechender Windrichtung am höchsten, was besonders für die offenen, ungeschützten Salzwiesenareale gilt. Eigene Messungen ergaben, daß hier die Tage mit mehr als 6 Bft. bis zu viermal so häufig sind wie in einer nur wenige Kilometer entfernten Binnenlandmeßstelle (SOMMER 1978). Starke Windbewegung birgt für die flugaktive Fauna vor allem die Gefahr der Verdriftung aus dem Lebensraum.

Andererseits sind Windstille oder windschwache Phasen während der Sommermonate im Küstenbereich nicht so selten, wie zu vermuten wäre, denn in diesem Zeitraum kommt es sehr oft zur Ausbildung der sog. „See- und Landwinde“, also eines tagesperiodischen Umschwenkens der Windrichtung aufgrund der unterschiedlichen Erwärmung von Wasser und Land. Während der Interimsphase, die mit der Dämmerung zusammenfällt, herrscht oft zwei Stunden lang schwacher Wind oder Windstille.

Viele Lepidopteren, vor allem Arten mit schlecht entwickeltem Flugvermögen, haben während dieser Zeit ihr Aktivitätsmaximum.

d) Überflutung und Salinität

Die rhythmische Überflutung der Salzwiesenareale in Verbindung mit dem Faktor „Salzgehalt“ stellt die stärkste „ökologische Barriere“ dar für die Besiedlung dieses Lebensraumes sowohl durch terrestrische als auch durch marine Organismen. Für marine Immi-

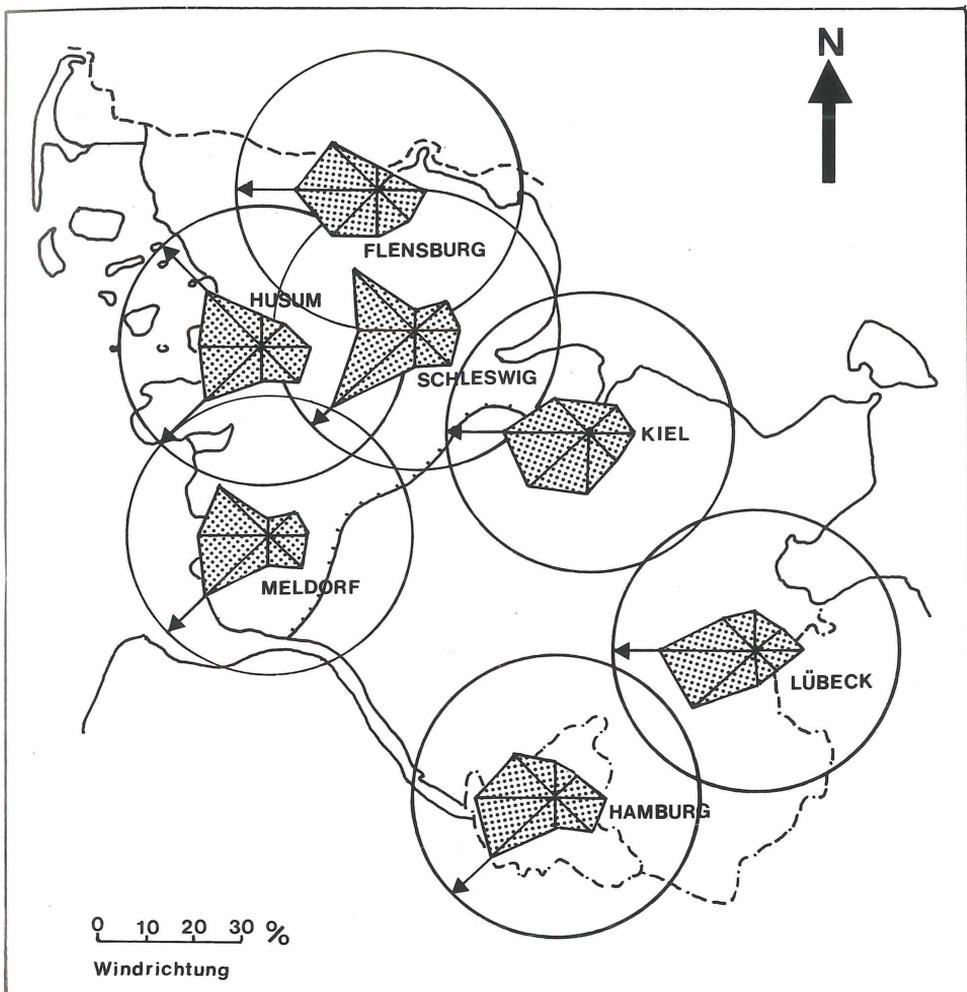


Abb. 2: Prozentuale Häufigkeit der Windrichtungen (die Pfeile bezeichnen die jeweilige Hauptwindrichtung, der Kreisradius entspricht einer Windrichtungshäufigkeit von 30 %).

granten wird die Einwanderung sehr erschwert durch die Tatsache, daß selbst im unteren Puccinellietum nur etwa während 20 % des Jahres „marine“ Bedingungen herrschen, d. h., die Gesamtzeitdauer aller Überflutungen pro Jahr entspricht etwa nur 70 Tagen, während in einer Zeitäquivalenz von fast 300 Tagen des Jahres also auch im unteren Salzwiesenbereich terrestrische Bedingungen überwiegen. Nach Bilio (1964) gilt für diese Zone in der Meldorfer Bucht eine durchschnittliche Überflutungsdauer von zwei Stunden und 33 Minuten, für das obere Puccinellietum zwei Stunden und 15 Minuten und als Maximalwert sieben Stunden und 30 Minuten. Die Zahl der Überflutungen verringert sich von der unteren zur oberen Andelzone (Höhendifferenz 15 cm) auf die Hälfte, im unteren Festucetum (55 cm über MThw, 20 cm höher als das obere Puccinellietum) wird nur noch $\frac{1}{4}$ der Über-

flutungen registriert. Da sich konsequenterweise auch die durchschnittliche Überflutungsdauer mit steigendem Niveau verringert, resultiert daraus eine für jede Vorlandzone charakteristische „Höhe“ der „ökologischen Barriere“. Die Vegetation des Vorlandes spiegelt dieses „Faktorengefälle“ durch das zonenspezifische Auftreten bestimmter Arten bzw. Artenkombinationen wider. Daß die Fauna sich in analoger Weise verhält, konnte anhand der bisher durchgeführten Untersuchungen von Mitgliedern der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung nachgewiesen werden.

Die Überflutungen wirken als Faktorenkorrektiv auf die Organismen ein. Nach HEYDEMANN (1967) sind dies vor allem folgende Komponenten:

1. Temperatur des Wassers,
2. Sauerstoffgehalt,
3. Salzgehalt,
4. Überflutungsrhythmik,
5. Wasserbewegung,
6. Auftriebserscheinungen.

Terrestrische Immigranten müssen, um eine erfolgreiche und dauerhafte Besiedlung des Ökosystems „Salzwiese“ realisieren zu können, für diese Faktoren prädisponiert, präadaptiert oder sogar darauf spezialisiert sein, d. h., sie müssen Eigenschaften oder Vorstufen von Eigenschaften „mitbringen“, die geeignet sind, die schädigenden Einflüsse zu kompensieren (HEYDEMANN 1973). Die „Spezialisierung“, die eine Existenz in andersgearteten Lebensräumen unmöglich macht, ist im Litoralbereich weniger häufig zu beobachten als die anderen Anpassungsformen. So konnte WEIGMANN (1973) für den Collembolen *Archisotoma pulchella* eine physiologische Spezialisierung auf das marine Litoral durch eine Verschiebung des Regulationspegels für die Konzentration der Hämolymphe auf das Niveau der Seewasserkonzentration nachweisen, die den Existenzbereich dieser Art auf das marine Litoral beschränkt.

Für die meisten Arten – so auch für die Lepidoptera – gilt, daß der Grad ihrer individuellen Prädisposition bzw. -adaptation sie befähigt, jedoch nicht zwingt, bestimmte, meist eng begrenzte „Nischen“ des Salzwiesen-Ökosystems zu besiedeln. Viele Arten können ebenso in Binnenland-Salzgebieten existieren, sofern nur die Nahrungspflanzen vorkommen. Selbst die meisten Halophyten brauchen weder die Überflutung noch den Salzgehalt der Bodenlösung zum Wachstum (eine Ausnahme bilden z. B. *Salicornia*, *Suaeda* und einige *Atriplex*-Arten, die deutlich besser im salzhaltigen Milieu gedeihen), sie sind jedoch durch entsprechende physiologische und morphologische Adaptationen im Gegensatz zu den Glycophyten in der Lage, das Supralitoral zu besiedeln. So sind es letztlich Resistenz-, aber auch interspezifische Konkurrenzphänomene, die die Zusammensetzung und Zonierung der Flora und Fauna der Salzwiesen bestimmen.

e) Insolation und Licht

Die Halophyten der Salzwiesenareale gehören zum „Lichtpflanzen-Typ“. Bereits geringe Beschattung bzw. Verringerung des UV-Anteils des Lichtes, wie es z. B. in Gewächshäusern unvermeidlich ist, verringert ihre Vitalität, erhöht die Anfälligkeit gegenüber Krankheitserregern und verursacht Etiolierungserscheinungen. Die hohe Insolationsquantität der offenen, baum- und strauchlosen Vorlandareale ist somit eine Voraussetzung für das optimale Wachstum der Salzpflanzen.

Die Wirkung des Lichts auf tierische Organismen ist ökologisch vielfältig und durchaus uneinheitlich. So wirkt z. B. der tagesperiodische Lichtwechsel regulierend auf die artspezifischen Aktivitätsphasen (Tag-, Dämmerungs- und Nachtaktivität) ein. Jahresperiodisch

hat die Länge der Hell- bzw. Dunkelphase bei vielen Arten entscheidenden Einfluß auf die Generationenzahl (Ausbildung von Subitan- oder Latenzpuppen) und die Einleitung der Diapause. Neben diesen Anpassungen an die Lichtrhythmik spielt die Lichtqualität (Wellenlänge bzw. Farbe) eine bedeutende Rolle im Leben vieler Insekten, z. B. bei der Auffindung der Nahrungsquelle oder des Sexualpartners. Dieses Reaktionsverhalten auf bestimmte Spektralbereiche findet im Trans- und Remissions-Farbschalenfang seine praktische Anwendung.

Einen Sonderfall stellt die positive Reaktion vieler Nachtinsekten auf künstliche Lichtquellen dar. Dieses Verhalten wird vielfach als Folge einer Desorientierung gedeutet: ein Nachtinsekt, das normalerweise eine Flugrichtung einhält, indem es eine weit entfernte Lichtquelle (z. B. einen Himmelskörper) als Orientierungspunkt benutzt, wird zwangsläufig auf diese Lichtquelle in einer spiralförmigen Flugbahn zufliegen, wenn sie sich in erreichbarer Entfernung befindet. Viele, auch eigene Beobachtungen sprechen jedoch gegen diese Erklärung als alleinige Ursache. Praktisch genutzt wird dieses Verhalten durch die verschiedenen Formen des „Lichtfanges“ zur Erfassung nachtaktiver Arten, was im besonderen Maße gerade für die Gruppe der Lepidopteren gilt. Auch für die vorliegende Arbeit war diese Methodik* von besonderer Bedeutung.

f) Bodenverhältnisse

Ausgangsmaterial für die Vorland-Böden ist im typischen Fall der „Schlick“. Dieses marine Sediment besteht aus wechselnden Anteilen von Feinsand, Schluff und Ton und ist mit Carbonaten, Salzen, Eisen-Sulfiden und „primärer“ organischer Substanz angereichert. Die nach der Ablagerung sich bildenden Bodentypen gehören nach der Klassifizierung von Schroeder (1972) zu den hydromorphen Böden (das sind Böden, bei deren Genese Wasser in Form von Grund-, Stau- oder Überflutungswasser der entscheidende Faktor ist). Im untersten Salzwiesenbereich bis zur Höhe der MThw-Linie findet durch die ständige Salzwasserübersättigung und den dadurch bedingten Sauerstoffabschluß keine Bodenbildung statt, der Reduktionshorizont (Schwarzfärbung durch FeS) reicht bis an die Bodenoberfläche. Nur wenigen spezialisierten Arthropoden-Arten terrestrischen Ursprungs ist es gelungen, sich hier anzusiedeln. Höher aufgewachsene Vorland-Böden, die nicht mehr täglich überflutet werden, besitzen einen aufgelockerten, durchwurzelt und belüfteten Oberboden, der im Festucetum z. B. bis in eine Tiefe von 0,5 m reicht (BRÜMMER 1968). Unter diesen Bedingungen steigt die Artenzahl der bodenlebenden Formen sprunghaft.

2.3.2. Biotische Faktoren (Vegetation)

Neben den in Kapitel 2.3.1. erläuterten abiotischen Faktoren stellt die Vegetationskomponente den bei weitem wichtigsten **biotischen** Faktor für phytophage Arthropoden-Gruppen dar. Aus diesem Grund soll im folgenden Teil die Flora der einzelnen Untersuchungsstandorte sowohl nach allgemeinen Entwicklungskriterien als auch in ihrer speziellen lokalen Ausprägung dargestellt werden.

Nur etwa 45 Pflanzenarten haben in den Schlick-Salzwiesen Nordwesteuropas Fuß fassen können (s. Tab. 1). Von diesen kommen etwa 25 Arten häufiger vor, pflanzensoziologisch gehören die Salzwiesen somit zu den artenärmeren Pflanzengesellschaften. Das Verhältnis von Dikotyledonen zu Monokotyledonen beträgt etwa 2:1.

* s. Kap. 3.2.

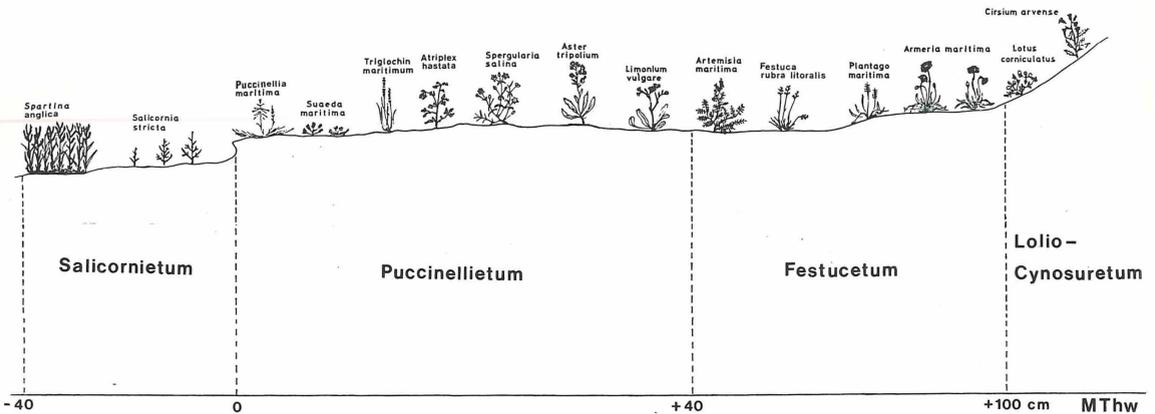


Abb. 3: Zonierung der Halophytenvegetation des Deichvorlandes.

Das Charakteristikum der Halophytenvegetation des Intergezeitengebietes ist das **zonenspezifische Auftreten einzelner Pflanzengesellschaften** bzw. Pflanzenarten. Dies ist mit der jeweiligen Höhenlage zur Linie des Mittleren Tidehochwassers (MThw-Linie) und somit zur Überflutungshäufigkeit in gesetzmäßiger Weise korreliert (Abb. 3). Drei Hauptzonen werden unterschieden (CHRISTIANSEN 1927, TÜXEN et al. 1957, HEYDEMANN 1967):

a) Salicornietum (Quellerzone)

Bereits 40 cm unter der MThw-Linie siedelt sich der Vorland-Queller (*Salicornia stricta*) in lockeren Beständen an, die sich bis etwa zur MThw-Linie hinauf zu einem dichten einjährigen Bestand zusammenschließen können. Durchsetzt wird diese Zone stellenweise von ausgedehnten Horsten des Reisgrases (*Spartina anglica*), das in Einzelbeständen sogar noch weiter ins freie Watt (bis max. 1 m unter MThw) vordringen kann.

Die Unterteilung der „Sammelart“ *Salicornia europaea* agg. (L.) (*S. herbacea* L.) in mehrere „Kleinarten“ bzw. Subspezies wird in der neueren Literatur sehr unterschiedlich gehandhabt. In der vorliegenden Arbeit wird der Auffassung von W. CHRISTIANSEN (1955) und TÜXEN et al. (1957) gefolgt. Danach treten im Küstenbereich zwei Quellerarten auf: **1. *Salicornia stricta* DUMORTIER**, die im wesentlichen im Bereich der MThw-Linie verbreitet ist. Sie ist von aufrechtem, wenig verzweigtem Habitus, besitzt lange Fruchtstände, verfärbt sich im Herbst nicht rötlich und ist tetraploid. **2. *Salicornia patula* DUVAL JOUVE** (= *S. brachystachya*), ist im Vorland in höheren Zonen, vor allem aber an Binnenland-Salzstellen verbreitet, bevorzugt ganz allgemein Stellen mit **stark schwankendem Salzgehalt**. Sie besitzt buschigen, stark verzweigten Habitus, hat kurze Fruchtstände, verfärbt sich im Herbst auffallend rot und ist diploid. Die positive Rolle des Quellers bei der Landgewinnung ist lange Zeit überschätzt worden.

Das Reis- oder Schlickgras (*Spartina anglica* C. E. HUBBARD), das sich um 1890 in Südengland aus dem pollensterilen Primärbastard *Spartina x townsendii* H. u. J. GROVES (*S. maritima* [CURTIS] FERNALD x *S. alterniflora* LOISEL) entwickelte, wurde erstmalig 1927 an mehreren Stellen der Westküste Schleswig-Holsteins zum Zwecke der Landgewinnung angepflanzt (KÖNIG 1948). Es hat jedoch die Erwartung, die Anlandung **unterhalb** der Quellerzone zu beschleunigen, nicht erfüllt, da es erst in der unteren Anlandzone seine stärkste Vitalität entfaltet. Durch natürliche Aussaat über die ganze Länge an der Küste

verbreitet, verdrängt es an manchen Orten den Andelrasen, ohne dessen hervorragende Anlandungseigenschaften zu besitzen. Zudem wird es vom Weidevieh verschmäht und behindert das „Grüppeln“ und die Sodengewinnung.

b) Puccinellietum (Andelzone)

Etwa bei MThw–20 cm beginnt, zunächst noch mit *Salicornia stricta* vergesellschaftet, das dichtrasige Puccinellietum (Abb. 4). In dieser Zone erfolgt die weitaus stärkste Neulandbildung, denn einerseits sind die Überflutungen sehr zahlreich, zum anderen erfüllt das Andelgras (*Puccinellia maritima*) alle Voraussetzungen eines leistungsfähigen Anlanders: Es bildet ein dichtes, verfilztes Pflanzengeflecht, das Stillwasserzonen schafft und die im Salzwasser dispergierten Sinkstoffe zurückhält. Dadurch, daß es sich durch oberirdische Ausläufer vermehrt, durchwächst es immer wieder die neuen Schlickschichten und festigt sie so. Einige weitere Halophyten (durchschnittliche Artenzahl: sechs) treten ebenfalls in dieser Zone, die etwa bis 40 cm über MThw reicht, neben dem dominanten Andel auf, z. B. *Aster tripolium*, *Suaeda maritima*, *Atriplex hastata*, *Halimione portulacoides*, *Triglochin maritimum*, *Limonium vulgare*, *Cochlearia danica*. Die vier letztgenannten Arten erscheinen erst im oberen Puccinellietum, *Cochlearia* hat hier ihre größte Entfaltung.

c) Festucetum (Rotschwingelzone)

Bei 40–45 cm über der MThw-Linie wird der Andelrasen durch den **unteren Rotschwingelrasen** (*Festucetum rubrae litoralis* W. CHRISTIANSEN – entsprechend der typischen Subassoziation des *Juncetum gerardi* sensu TÜXEN et al. 1957) abgelöst. *Festuca ru-*



Abb. 4: Obere Anadelzone, extensiv beweidet
Salzwiese der Hallig Gröde. Durch geringe Beweidungsintensität ist die Vegetation hoch aufgewachsen und reich an dikotylen Pflanzenarten (im Bild blühender „Halligflieder“ – *Limonium vulgare*).



Abb. 5: Untere Rotschwingelzone, unbeweidet

Nach Ausschaltung des Faktors „Beweidung“ entwickelt sich im Bereich des unteren Festucetum eine 30–50 cm hohe Vegetationsdecke mit *Festuca rubra litoralis* als dominanter Art (im Bild anhand der rötlichen, reifenden Ähren kenntlich). Außer dieser Graminee sind noch eine Reihe anderer Halophyten für diese Zone charakteristisch (siehe Tab. 1), z. B. *Plantago maritima*, die kräftige Bulte ausbildet.



Abb. 6: Obere Rotschwingelzone, extensiv beweidet

Die Höhenstufe 70–100 cm über MThw wird u. a. durch *Artemisia maritima* und *Agropyron littorale* gekennzeichnet. Strandbeifuß und Strandquecke besiedeln die höchsten Vorlandbereiche, in die auch schon einige Glycophyten vordringen können. Die Abbildung zeigt einen Ausschnitt dieser Zone im Vorland von St. Peter-Ording.



Abb. 7: Salzwiese vor dem Christianskoog (Meldorfer Bucht). Typ einer stark anthropogen beeinflussten Festlands-Salzwiese.

bra litoralis ist hier dominant, neu treten folgende Halophyten auf: *Juncus gerardii*, *Armeria maritima*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima*. In dieser am weitesten ausgedehnten Vorlandzone kommt *Aster tripolium* zur Ausbildung vereinzelter, aber besonders kräftiger Pflanzen; dies gilt auch für *Atriplex hastata*, *Suaeda maritima* und *Salicornia patula* an Plätzen, wo die übrige Vegetation gestört ist (Abb. 5).

Bei etwa 70 cm über MThw beginnt die **obere Rotschwingelzone** (Juncetum gerardi Subass. Leontodon autumnalis nach TÜXEN 1957), die den allmählichen Übergang zur Süßwiese (ab 120 cm über MThw vorwiegend ausgebildet) darstellt. Neben *Festuca rubra* treten die Halophyten *Juncus gerardii*, *Armeria maritima*, *Glaux maritima* und *Plantago coronopus* auf. Stellenweise findet man geschlossene Bestände von *Artemisia maritima* und *Agropyron littorale*. Aber auch einige Glycophyten dringen in diese Assoziation vor: *Agrostis stolonifera*, *Leontodon autumnalis*, *Cirsium arvense* u. a. (Abb. 6).

d) Einfluß der Beweidung auf die Salzwiesen-Vegetation

Das heutige Bild der Vorland-Vegetation ist durch jahrhundertelange **Beweidung** geprägt worden (Abb. 7). Der Eindruck einer reinen Graslandschaft ist darauf zurückzuführen, daß die monokotylen Halophyten weniger verbiß- und vertrittempfindlich als die dikotylen Halophyten sind, die zudem selektiv und bevorzugt gefressen werden.* Das ur-

* Eine Ausnahme bilden *Armeria maritima* und *Glaux maritima*, deren Auftreten durch Beweidung deutlich gefördert wird; sie werden in unbeweideten Arealen von *Festuca rubra* verdrängt.

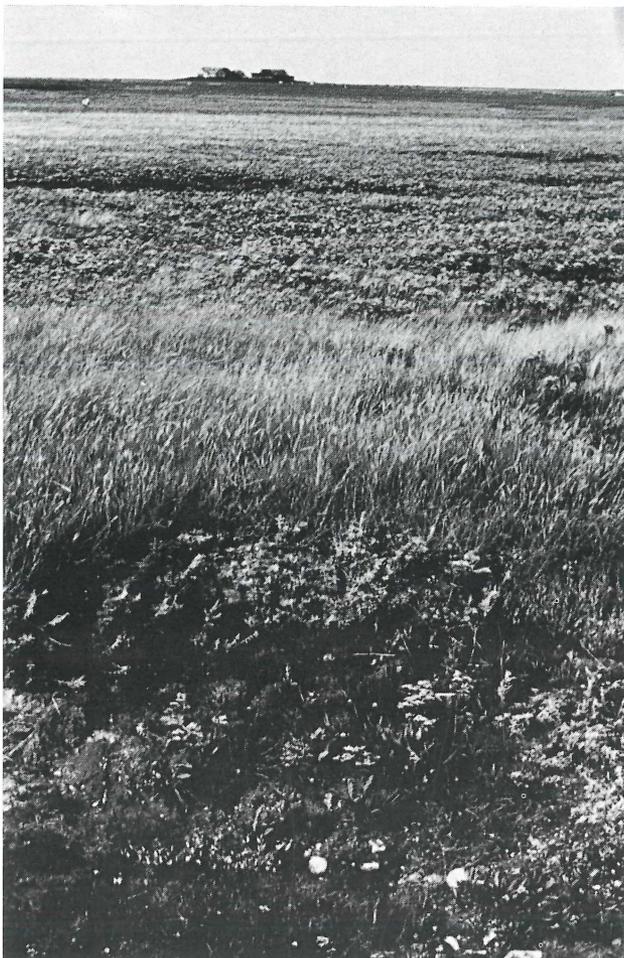


Abb. 8: Salzwiese auf der Hallig Langeneß. Typ einer anthropogen wenig beeinflussten Hallig-Salzwiese mit hoch aufgewachsener, artenreicher Vegetation.

sprüngliche Bild der Salzwiesen-Vegetation ist nur noch an wenigen Stellen, z. B. an Grabenrändern oder sonstigen, für das Weidevieh unzugänglichen Parzellen zu finden. Hier kann man erkennen, daß im **unbeweideten Vorland** die Dikotyledonen eine ausgedehnte Hochstaudenflur ausbilden, die sich vor allem im unteren Vorlandbereich in der Andelzone entwickelt (Abb. 8, 9). RAABE (1962) stellt bei fehlender Beweidung ein starkes Dominieren des Halbstrauches *Halimione portulacoides* (als verarmte Fortsetzung des mediterranen Strandgürtels aus strauchigen Gänsefußgewächsen) in dieser Zone fest. Der „Äsungsdruck“ ist entscheidend für das Ausmaß der Vegetationsveränderung. Extensiv beweidete Flächen, wie man sie auf einigen Halligen findet, zeigen eine Annäherung an den ursprünglichen Zustand der Flora, während überbeweidete Flächen den „Golfrasentyp“ der Vorland-Vegetation, der an der Festlandküste weit verbreitet ist, hervorbringen.



Abb. 9: Sukzessionsfolge der Vorland-Salzwiesen an einem Grabenrand: Salicornietum (nahe der Grabensohle), Puccinellietum (mittlere Zone), Festucetum (oberster Horizont).

e) Vegetation der Forschungsreservate

Die Vorland-Forschungsreservate, 2 m hoch eingefriedigte Areale von 600 bis 900 m² Größe, waren zu Beginn der vorliegenden Untersuchung seit über 15 Jahren nicht mehr beweidet worden, so daß auch hier gute Vergleichsmöglichkeiten zum umliegenden, beweideten Vorland gegeben waren. Vor allem konnte hier das Sukzessionsgeschehen im Ablauf mehrerer Jahre direkt verfolgt werden.

Das **Forschungsreservat im Vorland des Osewoldter Kooges** zeigte während dieser Zeit eine besondere tiefgreifende Vegetationsänderung. REGGE (1972) gibt für den Zeitraum 1966–1968 folgende Vegetationsanalyse: *Puccinellia maritima* dominant, üppiger *Aster-tripolium*-Bestand zu 20 % deckend, *Festuca rubra* und *Juncus gerardii* nur an höher gelegenen Stellen, erste *Artemisia-maritima*-Pflanzen. Zonenzugehörigkeit: oberer Andelrasen. 1973 besteht die Vegetation zu 50 % aus *Festuca rubra*, nur noch etwa 10 % *Puccinellia maritima* ist nachweisbar. *Aster tripolium* ist stark zurückgegangen. *Artemisia maritima* hat einen geschlossenen Verband von ca. 3 m² Größe gebildet. Neu aufgetreten ist *Agropyron littorale*, das schon ca. 30 % der Fläche bedeckt.

1978 ist *Agropyron littorale* die allein dominierende Pflanze. *Festuca rubra litoralis* ist nur noch in Spuren vorhanden, *Artemisia* fast völlig verdrängt, *Aster tripolium* nur noch in einzelnen Exemplaren vertreten. Zonenzugehörigkeit nun: oberer Rotschwengelrasen. In nur zehn Jahren hat hier also eine Vegetationsänderung stattgefunden, die auf eine Erhöhung des Bodenniveaus von ca. 20 cm schließen läßt.

Die **Forschungsreservate im Vorland des Christianskooges (Meldorfer Bucht)** zeigen im gleichen Zeitraum sehr viel geringere Veränderungen. Die Diagnose, die REGGE (1972) für die Jahre 1966–1968 gibt, stimmt im wesentlichen mit dem Zustand von 1973 überein.

Das in der **unteren Rotschwingelzone** gelegene **Reservat I** war zu dieser Zeit zu 80 % mit *Festuca rubra litoralis* bewachsen. Kräftige Horste von *Triglochin maritimum* und vor allem *Plantago maritima* prägten das Bild, ebenso üppig entwickelte, aber einzeln stehende *Aster-tripolium*-Pflanzen. *Agropyron littorale* bildete einen ca. 1 m² großen, geschlossenen Bestand.

1978 hat sich als einzige augenfällige Veränderung der Bestand von *A. littorale* auf etwa 3 m² ausgedehnt. Außerdem hat die Anzahl der *Plantago-maritima*-Horste leicht zugenommen, die Zahl der *Aster-tripolium*-Pflanzen ist zurückgegangen. Nach wie vor ist dieses Reservat zur Zone des unteren Rotschwingelrasens zu rechnen.

Ebenso hat sich die Zugehörigkeit des **Reservates II** zur **oberen Andelzone** nicht geändert. Nach wie vor ist *Puccinellia maritima* dominierend und ein dichter *Aster-tripolium*-Bestand vorhanden. *Atriplex hastata*, *Suaeda maritima*, *Triglochin maritimum*, *Cochlearia danica* haben ihren hohen Deckungsgrad halten können. *Festuca rubra litoralis*, 1973 kleine inselartige Vorkommen bildend, hat seitdem sein Areal erweitern können, erreicht aber 1978 erst etwa 5 % Flächendeckung.

Das im **unteren Puccinellietum** gelegene **Reservat III**, das durch das Fehlen von Arten wie *Triglochin maritimum*, *Cochlearia danica* ausgezeichnet ist, aber außer der dominanten *Puccinellia maritima* kräftige Bestände von *Aster tripolium*, *Atriplex hastata*, *Suaeda maritima* und *Salicornia stricta* aufweist, hat sich in seiner Vegetationszusammensetzung nicht sichtbar verändert.

Die zögernde Veränderung der Vegetationszusammensetzung im Bereich des Vorlandes der Meldorfer Bucht deutet auf eine im Vergleich zum Vorland des Osewoldter Kooges

Tabelle 1: Halophyten Nordwesteuropas* und ihre systematische Zuordnung (Systematik nach: Rothmaler et al., 1972)

Familie	Art
Ophioglossaceae – Natternzungengewächse –	Ophioglossum vulgatum L.
Caryophyllaceae Nelkengewächse	Spergularia media (L.) C. PRESL Spergularia salina J. et C. PRESL (Sagina maritima G. DON)
Chenopodiaceae – Gänsefußgewächse –	<i>Halimione portulacoides</i> (L.) AELLEN <i>Halimione pedunculata</i> (L.) AELLEN (<i>Atriplex littoralis</i> L.) <i>Atriplex hastata</i> L. (<i>Atriplex sabulosa</i> ROUY) (= <i>laciniata</i> L., = <i>maritima</i> L.) (<i>Atriplex calotheca</i> [RAFIN.] FRIES) (<i>Atriplex glabriuscula</i> EDM.) <i>Salicornia stricta</i> DU MORTIER <i>Salicornia patula</i> DUVAL-JOUVE (= <i>brachystachya</i>) <i>Suaeda maritima</i> (L.) DUM. (<i>Bassia hirsuta</i> (L.) ASCHERS.) (<i>Chenopodium glaucum</i> L.) (<i>Chenopodium rubrum</i> L.) (<i>Chenopodium botryodes</i> SM.)

Familie	Art
Plumbaginaceae Grasnelkengewächse –	<i>Limonium vulgare</i> MILL. <i>Armeria maritima</i> (MILL.) WILD.
Cruciferae – Kreuzblütengewächse –	<i>Cochlearia danica</i> L. <i>Cochlearia officinalis</i> L. <i>Cochlearia anglica</i> L. <i>Coronopus squamatus</i> (FORSK.) ASCHERS.
Primulaceae – Primelgewächse –	<i>Glaux maritima</i> L. (<i>Samolus valerandi</i> L.)
Papilionaceae – Schmetterlingsblütengewächse –	<i>Trifolium fragiferum</i> L.
Gentianaceae – Enziangewächse –	(<i>Centaurium pulchellum</i> [SW.] DRUCE) (<i>Centaurium vulgare</i> RAFN)
Scrophulariaceae – Braunwurzgewächse –	<i>Odontites rubra</i> (BAUMG.) OPIZ ssp. <i>littoralis</i> (FRIES) SCHWARZ
Plantaginaceae – Wegerichgewächse –	<i>Plantago maritima</i> L. <i>Plantago coronopus</i> L.
Asteraceae – Korbblütengewächse –	<i>Aster tripolium</i> L. <i>Artemisia maritima</i> L. <i>Cotula coronopifolia</i> L. <i>Leontodon autumnalis</i> L. (<i>Tripleurospermum maritimum</i> (L.) KOCH ssp. <i>maritimum</i>)
Juncaginaceae – Dreizackgewächse –	<i>Triglochin maritimum</i> L.
Juncaceae – Binsengewächse –	(<i>Juncus maritimus</i> LAMK.) <i>Juncus gerardii</i> LOISEL (<i>Juncus ambiguus</i> GUSS.)
Cyperaceae – Riedgrasgewächse –	<i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) PALLA (<i>Schoenoplectus tabernaemontani</i> (C. C. GMELIN PALLA) (Brackwasserröhricht) (<i>Blysmus rufus</i> [HUDS.] LINK)
Gramineae – Süßgräser –	<i>Festuca rubra</i> L. <i>littoralis</i> C. A. WEBER <i>Puccinellia distans</i> (JACQ) PARL. <i>Puccinellia maritima</i> (HUDS.) PARL. <i>Puccinellia retroflexa</i> (CURT.) HOLMB. <i>Agropyron littorale</i> Dum. <i>Agrostis stolonifera</i> L. <i>salina</i> BEEFT. <i>Spartina anglica</i> C. E. HUBBARD

* Spezielle Sandstrand- und Dünenpflanzen, deren Lepidopteren-Fauna in der vorliegenden Arbeit unberücksichtigt blieb, wurden nicht aufgenommen. Arten des Übergangsbereichs „Sand-Salzwiese“ in Klammern. Die schräggestellten Arten sind wichtige Nahrungspflanzen für Lepidopteren-Arten.

sehr geringe Verlandungsgeschwindigkeit, eine Tatsache, die auch KÖNIG (1948) berichtet. Andererseits **fehlen** im nördlichen Untersuchungsgebiet mehrere wichtige Halophyten (z. B. *Armeria maritima*, *Cochlearia danica*, *Triglochin maritimum*). Die Ursache ist wahrscheinlich in einer andersartigen Zusammensetzung des Bodenmaterials zu suchen, eventuell spielen auch klimatische Unterschiede eine Rolle. Für die Zusammensetzung der Lepidopterenfauna sind diese Differenzen von großer Bedeutung.

2.4. Ökologische Charakteristika der Vergleichsareale

2.4.1. Biotope im Koogbereich (eingedeichter Bereich)

In den nach der Eindeichung als „Koog“ bezeichneten Gebieten ändern sich, bedingt durch das Ausbleiben der Überflutung, die Lebensbedingungen für Flora und Fauna in grundlegender Weise. Die weitere Entwicklung, die von einer Vielzahl von Faktoren (z. B. ehemalige Sukzessionsstufe im Vorland, Bodenart, anschließende Bearbeitung und Nutzung usw.) abhängig ist, kann im einzelnen durchaus unterschiedlich ablaufen. In jedem Fall erfolgt jedoch in einem Zeitraum von eins bis fünf Jahren ein fast **völliger Floren- und Faunenaustausch**.

Eindeichungsprojekte vor 1950 umfaßten stets nur „deichreifes“ Vorland, im wesentlichen also die Salzwiese. Nach dem Deichschluß und einer ein- bis zweijährigen Phase der Aussüßung durch Niederschlagswasser, unterstützt durch Drainagemaßnahmen, erfolgte meist der Umbruch, gleichbedeutend mit einer fast vollständigen Vernichtung der ehemaligen Halophytenvegetation. Lediglich einige Therophyten (z. B. *Suaeda maritima* und *Atriplex*-Arten) hielten sich noch einige Jahre als Ackerunkräuter und begleiteten die sukzessionsschwachen Böschungen der Entwässerungsgräben.

Erstmals im Jahre 1954 wurde bei der Eindeichung des Friedrich-Wilhelm-Lübke-Kooges (südlich des Hindenburgdammes) der neue Seedeich ins freie, unbewachsene Watt verlegt.

WEIDEMANN (1965) beschreibt die Entwicklung der Vegetation für die einzelnen Zonen in den dort angelegten Forschungsreservaten:

1. und 2. Jahr nach der Eindeichung:

Das ehemalige **freie Watt**, das einen hohen Sandanteil des Bodens aufweist, nimmt einen salzwüstenartigen Charakter an. Die Salzkonzentration steigt bei Trockenheit durch aufsteigendes und verdunstendes Bodenwasser bis zu 75 % an. Der Bewuchs besteht aus einzelnen, abnorm großen *Suaeda*- und *Salicornia*-Pflanzen.

Die **Vegetation der Queller-, Andel- und Rotschwingelzonen** verändert sich kaum, macht aber dort, wo keine Beweidung stattfindet, einen üppigeren Eindruck und neigt zum Niederliegen. Auffällig ist die Einwanderung von *Cirsium vulgare*, die schon im ersten Jahr große blühende Horste ausbildet. Der Salzgehalt sinkt von 10 auf 3 %.

3. bis 6. Jahr nach der Eindeichung:

Im ehemaligen **Wattbereich** entwickelt sich eine niedrige, dichte Vegetation aus *Suaeda-maritima*-Pflanzen, die im fünften und sechsten Jahr zunehmend durch *Agrostis stolonifera*, *Cirsium arvense* und andere Ackerunkräuter verdrängt wird.

Ebenso verläuft die Sukzession im ehemaligen **Quellerbereich**. Die **ehemalige Andelzone** bleibt bis zum fünften Jahr nach der Eindeichung fast unverändert, dann wird *Puccinellia maritima* innerhalb eines Jahres vor allem durch *Cirsium arvense* verdrängt. Dane-



Abb. 10: Speicherkoog Dithmarschen-Süd

Reiner Queller-Bestand (überwiegend *Salicornia patula* = *S. brachystachya*) in einer Senke der ehemaligen Wattzone. Fünf Jahre nach der Eindeichung ist der Salzgehalt in diesem Bereich immer noch so hoch, daß es zur Kristallisation an der Bodenoberfläche kommt.

ben dringen *Agrostis stolonifera*, *Senecio vulgaris*, *Poa pratensis*, *Tanacetum vulgare* und andere Arten ein. Der Salzgehalt nimmt in allen Zonen von 3 % auf 1 % ab (Abb. 10).

Im kultivierten Koogbereich wurde bereits im ersten Jahr eine dichte Rohrdrainage eingebracht und gepflügt, die Halophyten-Vegetation damit beseitigt; im Herbst desselben Jahres erfolgte die erste Aussaat von Winterraps.

Junge Köge werden überwiegend als Ackerland genutzt, nur ein kleiner Teil wird durch Ansaat in die für ältere Köge und den größten Teil des gesamten Marschbereiches typische **Weidelgras-Weißklee-Weide (*Lolio-Cynosuretum*)** umgewandelt.

In der vorliegenden Bearbeitung konnten folgende **Koog-Biotope** über einen Zeitraum von zwei bis vier Jahren in Hinblick auf die Lepidopteren-Fauna untersucht werden:

a) Speicherbecken-Areale im Hauke-Haien-Koog

Beim Bau des Hauke-Haien-Kooges (Deichschluß 1958/59) wurde erstmalig ein sogenanntes „Speicherbecken“ angelegt. Es hat die Aufgabe, das sich in den weitläufigen Entwässerungssystemen des Hinterlandes ansammelnde Wasser für eine gewisse Zeit zu speichern, wenn der direkte Abfluß in die Nordsee bei anhaltenden Westwindlagen nicht möglich ist. Das gesamte Einzugsgebiet umfaßt Geest- und Marschbereiche von insgesamt 82 000 ha und reicht bis in die Nähe von Flensburg (n. BREHM und EGGERS 1974). Dementsprechend hoch ist die Speicherkapazität (ca. 7 Mio. m³). Der Speicherbeckenbereich, mit 700 ha der größere Teil des neuen Hauke-Haien-Kooges (500 ha Neuland wurden in landwirtschaftliche Nutzung überführt) umfaßt das Gebiet des ehemaligen freien Watts und

wird im Westen durch den Seedeich, im Osten durch einen niedrigen „Speicherbecken-deich“ (NN +1,25 m) begrenzt. Die Vegetationsentwicklung der ersten Jahre nach der Eindeichung entspricht im wesentlichen der von WEIDEMANN (1964) für den Lübke-Koog geschilderten (s. BREHM und EGGERS l. c.). Danach entwickelt sich fast der gesamte Bereich durch fortschreitende Aussüßung, unterstützt durch periodischen Wassereinstau in den Becken, zu einem typischen binnenländischen Feuchtgebiet mit ausgedehnten Phragmites-Beständen und den entsprechenden Pflanzengesellschaften. Lediglich auf der Westseite der Speicherbeckenzone hat sich eine fragmentarische Halophytengesellschaft behaupten können, da ständig Salzwasser durch diluviale Sandschichten unter dem See-deich eindringt.

Wechselnder Salzgehalt einerseits und periodischer Süßwassereinstau andererseits haben in diesem Gebiet zu einer ungewöhnlichen, aber in ihrer Zusammensetzung stabilisierten Pflanzengesellschaft geführt. An Halophyten konnten in den Jahren 1973–1975, also ca. **15 Jahre nach der Eindeichung, folgende Arten festgestellt werden:**

<i>Triglochin maritimum</i>	<i>Festuca rubra litoralis</i>
<i>Bolboschoenus maritimus</i>	<i>Agrostis stolonifera salina</i>
<i>Juncus gerardii</i>	<i>Salicornia patula</i>
<i>Juncus ambiguus</i> (= <i>ranarius</i>)	<i>Suaeda maritima</i>
<i>Puccinellia maritima</i>	<i>Spergularia media</i>
<i>Puccinellia distans</i>	<i>Glaux maritima</i>

Folgende Halophyten fehlen im engeren Untersuchungsgebiet des Speicherbeckens:

<i>Agropyron littorale</i>	<i>Artemisia maritima</i>
<i>Spartina anglica</i>	<i>Atriplex hastata</i>
<i>Aster tripolium</i>	<i>Salicornia stricta</i>
<i>Plantago maritima</i>	<i>Armeria maritima</i>

In der Salzpflanzen-Gesellschaft sind, vor allem in den höher gelegenen Bereichen, auch mehrere Nichthalophyten angesiedelt, z. B. *Trifolium repens*, *Plantago major*, *Taraxacum officinale*, *Potentilla anserina*, *Rumex crispus*, zum Großteil also Arten, die auch ins obere Festucetum des Vorlandes eindringen.

b) Speicherkoog Dithmarschen-Süd

1973 erfolgte der Deichschluß, der 2200 ha Vorland und Watt im Süden der Meldorfer Bucht dem Einfluß des Meeres entzog. Erneut wurde der Seedeich im freien Watt errichtet, nur die ehemalige Hallig Helmsand ragt als kleiner Vorlandzipfel über die neue Deichlinie hinaus. Der Koog, der größtenteils als militärisches Übungsgelände genutzt wird und in seinem Südteil ebenfalls ein Speicherbecken aufweist, wird landwirtschaftlich nur in Form extensiver Beweidung genutzt (Abb. 10).

Untersucht werden konnte während zweier Jahre (1978 und 1979, also fünf bis sechs Jahre nach Deichschluß) der ehemalige Wattbereich und der Übergang zur ehemaligen Andelzone. Die frühere Wattzone läßt sich anhand der Physiognomie und der Vegetation in drei Bereiche gliedern:

1. **Großflächige, tiefgelegene, flache Senken**, die feucht bis staunäß sind und einen hohen Bodensalzgehalt aufweisen. Der Bewuchs besteht fast ausschließlich aus *Salicornia patula*, durchsetzt mit Einzelpflanzen von *Suaeda maritima*. Die Wuchshöhe beträgt nur ca. 10 cm.

2. **Flache Kuppen**, die sich aus den eben genannten Senken erheben. Der Deckungsgrad der Vegetation erreicht hier nur 50 bis 70 %. Es dominiert hier *Puccinellia distans*, außerdem treten *Juncus ambiguus*, *Sagina maritima*, *Spergularia marginata* und auch schon *Cirsium arvense* (kümmernd) auf. Auf höheren Kuppen hat auch das Süßgras *Lolium perenne*, das im ganzen ehemaligen Wattbereich angesät wurde, aber in den salzigen Senken nicht Fuß fassen konnte, einen lockeren Bestand bilden können.
3. **Ehemalige Priele und deren Böschungen**. Hier ist die Vegetation, vorwiegend bestehend aus *Salicornia patula* und *Salicornia stricta*, kräftig entwickelt und bis zu 40 cm Höhe aufgewachsen.

Die ehemalige Andelzone besitzt während des Untersuchungszeitraumes bereits eine recht vielseitige, zu 100 % deckende Vegetationsschicht. *Puccinellia maritima* ist noch vertreten, wird jedoch zunehmend verdrängt von *Agrostis stolonifera*, *Cirsium arvense*, *Potentilla anserina* und, an tieferen Stellen, von *Bolboschoenus maritimus*. Diese Artenkonstellation deutet auf einen nur noch geringen Restsalzgehalt hin.

c) Forschungsreservat Süd im Hauke-Haien-Koog

Dieses Areal liegt in dem Dreieck, das im südlichsten Teil des Hauke-Haien-Kooges durch den alten und neuen Seedeich sowie die neuerbaute Straße Ockholm–Schlüttsiel–Dagebüll gebildet wird. Vor der Bedeichung zur Quellerzone gehörend, mit schlickreichem Boden, hat sich in diesem Gebiet aufgrund seiner niedrigen Lage und der dadurch bedingten schlechten Drainage ungewöhnlich lange Zeit eine Halophyten-Vegetation halten können. Der Salzgehalt des Bodens schwankt nach WEIGMANN (1973) zwischen 1 % und 20 % (!), offenbar durch salzhaltiges Grundwasser bedingt. REGGE (1972) charakterisiert die Vegetation für die Jahre 1967–1969 (also acht bis zehn Jahre nach Deichschluß): „Neben *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra litoralis* und *Juncus gerardii* traten als dicotyle Halophyten *Glaux maritima* und *Triglochin maritimum* auf.“ An Glycophyten werden erwähnt ein ständig an Ausdehnung zunehmender Bestand von *Phragmites australis*, außerdem *Alopecurus geniculatus*, *Lolium perenne*, *Trifolium repens* und *Leontodon autumnalis*. 1973, zu Beginn der vorliegenden Untersuchung, fanden sich die erwähnten Halophyten ebenfalls, allerdings nur noch in Restbeständen. Den größten Teil des Reservates bedeckten *Cirsium arvense*, *Urtica dioica*, *Phragmites communis*, *Agropyron repens* und die übrigen, von REGGE erwähnten Glycophyten. Zusätzlich war noch die brackwasserfreundliche Art *Bolboschoenus maritimus* aufgetreten. Diese Arten-Kombination deutet einerseits auf einen noch hohen Grundwasserspiegel, andererseits auf einen geringen Restsalzgehalt (1–3 %) hin.

Die Tendenz der **Aussüßung** und **Austrocknung** setzte sich fort. Fünf Jahre später (1978) entsprach die Vegetation weitgehend der umliegenden Weidelgras-Weißklee-Weide mit hohen Anteilen von *Agropyron repens*, *Cirsium arvense*, *Urtica dioica* und kleinen Restbeständen von *Phragmites communis* und *Bolboschoenus maritimus*.

d) Forschungsreservat Nord im Hauke-Haien-Koog

Vor der Eindeichung (1958) an der Grenze Salicornietum-Puccinellietum gelegen, vollzog sich in diesem Bereich später eine völlig andere Entwicklung als in den bisher beschriebenen Koog-Biotopen. Aufgrund von Umbruch, guter Drainage sowie vorübergehender Nutzung als Rapsfeld entwickelte sich innerhalb des Reservates von Anfang an eine aus Ackerunkräutern bestehende Vegetation, die während der ersten Jahre wohl noch mit einjährigen Halophyten vergesellschaftet war. REGGE (1972) nennt für den Zeitraum von 1967 bis 1969 einen geschlossenen Bestand von *Tussilago farfara*, außerdem *Agrostis stolonifera*, *Cirsium arvense* und *Matricaria maritima* mit hohen Deckungsprozenten. Außerdem wer-

den *Senecio vulgaris*, *Phleum pratense*, *Cirsium vulgare*, *Trifolium repens*, *Plantago major* und *Atriplex patula* genannt. 1973 ist *Tussilago farfara* immer noch die Pflanze mit den höchsten Deckungsgraden. *Agrostis*, *Cirsium* und *Matricaria* jedoch haben ihre dominierende Rolle eingebüßt. An ihre Stelle getreten sind *Urtica dioica* und *Epilobium hirsutum*. Von den übrigen, von REGGE erwähnten Arten konnten *Senecio vulgaris*, *Plantago major* und *Atriplex patula* nicht mehr aufgefunden werden. Hingegen traten folgende Arten neu auf: *Agropyron repens* (ein etwa 5 m² großer, geschlossener Bestand), *Festuca rubra*, *Festuca arundinacea*, *Dactylis glomerata*, *Poa trivialis*, *Phleum pratense*; außerdem die dicotylen Arten *Trifolium hybridum*, *Torilis japonica*, *Potentilla anserina*, *Taraxacum officinale* (sehr reichlich), *Atriplex hastata* u. a. Der Vegetations-Charakter änderte sich während des Untersuchungszeitraumes nur unwesentlich.

2.4.2. Deichbiotope

Morphologisch von allen Landschaftselementen der Küstenregion abweichend, stellen die Deiche zwar räumlich gesehen einen Grenzbiotop zwischen Vorland und Koog, zwischen Meer und Land dar, aus ökoklimatischer Sicht nehmen sie jedoch keineswegs eine Zwischenstellung ein, sondern unterscheiden sich beträchtlich von beiden unmittelbar benachbarten Landschaftstypen. Aus dem Zusammenwirken vieler Einzelfaktoren, unter denen vor allem die Inklination der Deichböschungen, die jeweilige Himmelsrichtung, die Windexposition, die Wärme- und Wasserkapazität des Bodenkörpers und die Art und Intensität der Beweidung zu nennen sind, resultiert eine große Zahl verschiedener Mikroklimata, die jedoch als gemeinsames Merkmal eine höhere Durchschnittstemperatur und eine geringe Bodenfeuchtigkeit im Vergleich zum Vorland und zum Koog aufweisen. Eine genaue Analyse der Einzelfaktoren und ihre Auswirkung auf die Artenzusammensetzung einiger wichtiger Arthropoden-Gruppen gibt HEYDEMANN (1962, 1963).

In der vorliegenden Untersuchung konnte die Lepidopterenfauna von drei unterschiedlichen Deichtypen analysiert werden:

a) Klei-Deiche

Dieser alte Deichtyp besteht zu 100 % aus Klei (Gley), also Schwemmland-Material, das aus dem zu bedeichenden Gebiet entnommen wurde. Langgestreckte Wasserflächen (Späthinge, Siele), die solche Deiche auf der Innenseite oft begleiten, weisen noch heute auf diese Bauweise hin. Charakteristisch für den Kleideich ist eine Steigung der Außenböschung von 25 bis 35 %, eine Fußbreite von 30 bis 50 m und eine Kronenhöhe von 7 bis 8 m über NN. Die Vegetation der oberen Außenböschung, der Deichkrone sowie der Innenböschung entspricht weitgehend der Grünland-Vegetation des Marschlandes (Weidelgras-Weißklee-Weide) und ist durch Ansaat oder Besodung (Sodenmaterial aus dem Koog stammend) entstanden. Der seeseitige Deichfluß, für dessen Besodung Material aus dem Vorland entnommen wurde, ist hingegen zum Teil noch mit Halophyten bewachsen.

Der Seedeich des Osewoldter Kooges (erbaut 1935–1936) und der Seedeich des Alten Wiedingharder Kooges nördlich des Hindenburgdammes (Rodenäs-Gebiet, s. Abb. 1), der bereits im 15. Jahrhundert erbaut wurde, sind reine Kleideiche.

b) Sandkern-Deiche

Moderne Seedeiche bestehen primär aus Sandmaterial, das aus dem seeseitigen Watt aufgespült wird. Dieser „Sandkern“ wird mit einer Kleischicht abgedeckt, die auf der Seeseite 1 m, auf der Landseite 0,5 m mächtig ist. Durch Ansaat und Besodung entsteht auch

auf diesem Deichtyp als charakteristische Vegetation ein *Lolio-Cynosuretum*, allerdings in einer artenärmeren Variante, in der deutlich die Gräser dominieren. Ursache hierfür ist die geringe Wasserkapazität des Bodens, bedingt durch den Sandkern, und die damit verbundene stärkere Erwärmung der bodennahen Zonen. Die modernen Seedeiche besitzen eine im Vergleich zum Kleideich bedeutend flachere Außenböschung (8–20 % Steigung) und dadurch natürlich eine erheblich größere Sohlenbreite (80–120 m), bei einer Höhe von etwa 8 bis 9 m.

Zum Vergleich mit den Kleideichen wurden die Seedeiche des Hauke-Haien-Kooges (erbaut 1958) und des Christianskooges (erbaut 1845) herangezogen, die sich außer durch ihr Alter noch dadurch unterscheiden, daß der Seedeich des Hauke-Haien-Kooges ein sogenannter „Schardeich“ ist, also ohne Vorland und deswegen mit einer Betonplatten-Abdeckung am seeseitigen Deichfuß, während der Seedeich des Christianskooges noch den natürlichen Übergang von der Süßwiesen- zur Salzwiesen-Vegetation aufweist.

c) „Schlaf“-Deiche (2. Deichlinie)

Durch Neueindeichungen werden ehemalige Seedeiche zu Schlafdeichen. Sie bleiben als zweite Deichlinie erhalten, während die noch weiter im Landesinneren liegenden Deichlinien oft zum Bau der neuen Seedeiche abgetragen werden. Schlafdeiche unterscheiden sich von Seedeichen sowohl in klimatischer Hinsicht (z. B. geringere Windexposition, abweichende Temperaturverhältnisse) als auch in der Nutzungsform. Sie besitzen aufgrund der Beweidung durch Rinder statt durch Schafe eine höher aufgewachsene Vegetation als die Seedeiche. Daraus resultiert einerseits die Ausbildung einer Streuschicht, die vielen Tierformen eine neue Lebensgrundlage bietet und die auf Seedeichen oft weniger ausgebildet ist. Andererseits ist die Vertrittintensität weitaus geringer.

Die Auswirkungen dieser Unterschiede auf die Lepidopterenfauna wurden anhand eines Schlafdeich-Abschnittes in der Südspitze des Hauke-Haien-Kooges (bis 1959 Seedeich des Ockholmer Kooges) untersucht.

2.4.3. Ostseeküsten-Feuchtgebiet Wallnau

Salzwiesen, die mit denen der Westküstenregion vergleichbar sind, haben sich im Bereich der Ostseeküste nur an wenigen Stellen entwickeln können. Die Gezeitentätigkeit als Hauptvoraussetzung fehlt bekanntlich in diesem Gebiet fast vollständig. Im Schutze vorgelagerter Strandwälle haben sich dennoch – aufgrund der dort herrschenden günstigen Sedimentationsbedingungen – meist kleinflächige, salzwiesenartige Areale entwickeln können, die hinsichtlich ihrer Halophytenvegetation eine weitgehende Übereinstimmung mit der Nordseeküste aufweisen. Die Weiterentwicklung dieser Gebiete hat – im Zuge der Entstehung einer Ausgleichsküste – in vielen Fällen zur Abtrennung vom freien Wasser geführt. Die so entstandenen Strandseen süßten danach allmählich aus, verlandeten mehr oder weniger und nahmen den Charakter binnenländischer Feuchtgebiete an.

Auch das Vogelschutzgebiet Wallnau an der Westküste der Insel Fehmarn (Ostsee) ist aus einem solchen Strandsee entstanden. Heute ist das Gebiet weitgehend verlandet, aber fünf große und mehrere kleine Süßwasserflächen sind noch erhalten geblieben und werden als Fischteiche genutzt. Das Wasser ist stellenweise leicht brackig, in Ostseenahe gelegene Wasserflächen weisen jedoch einen höheren Salzgehalt auf. Von den in der Tabelle 1 genannten wichtigen Halophyten der Salzwiesen der Nordseeküste treten folgende Arten im engeren Wallnauer Gebiet ebenfalls auf (s. CHRISTENSEN und WESTDÖRP 1979): *Aster tripolium*, *Atriplex hastata*, *Triglochin maritimum*, *Festuca rubra litoralis*, *Juncus gerardii*,

Plantago maritima, *P. coronopus*, *Glaux maritima*, *Agrostis stolonifera salina*. Außerdem folgende Arten aus Tabelle 2: *Salicornia patula*, *Puccinellia distans*, *Scirpus maritimus*, *Juncus maritimus*, *Chenopodium rubrum*, *Trifolium fragiferum*, *Centaureum pulchellum*, *C. vulgare*, *Cotula coronopifolia*, *Leontodon autumnalis*, *Ophioglossum vulgatum*. An mehr oder weniger weit entfernten Küstenabschnitten der Insel konnten weiterhin fast alle der in Tabelle 2 genannten Arten nachgewiesen werden (Ausnahmen: *Spartina anglica*, *Halmione portulacoides*, *Puccinellia retroflexa*).

3. Erfassungsmethoden und ihr ökologischer Wert

Für die ökologische Analyse eines Ökosystems ist vor allem die **Vielseitigkeit** der Methodenanwendung entscheidend, da zu Beginn einer Untersuchung meist nicht feststeht, welche der zur Verfügung stehenden Fangmethoden den intensivsten Einblick ergeben werden. Eine vielseitige Methoden-Palette zu Beginn bietet überdies die Möglichkeit, ungeeignete Methoden (in bezug auf die jeweils untersuchte taxonomische Einheit!) frühzeitig auszusondern und die geeignet erscheinenden sinnvoll einzusetzen. Bei ökologischen Fragestellungen darf man sich dabei niemals auf eine Methode beschränken, die die besten **quantitativen** Ergebnisse liefert, da die Aussagefähigkeit und die Interpretationsmöglichkeit dadurch zu sehr eingeengt wird und keine Kontrollmöglichkeit zur Verfügung steht.

Die vorliegende Bearbeitung der Lepidoptera stützt sich im wesentlichen auf sieben verschiedene Erfassungsmethoden, die einerseits auf dem „Attraktivitätsprinzip“, andererseits auf dem „Isolations- und Elektorprinzip“ basieren. Im einzelnen sind folgende Methoden angewandt worden:

3.1. Remissions-Farbschalen

Die „klassische“ Farbfalle nach MOERICKE (1951), ursprünglich zur Erfassung von sich in Befallsstimmung befindenden Blattläusen angewendet, hat in der Folgezeit ihre hervorragende Eignung bei der Erfassung der meisten tagaktiven, flugfähigen Insektengruppen bewiesen. In der von HEYDEMANN (1956, 1958) optimierten Form und Größe (quadratische Fangschale, Kantenlänge 20 cm, Höhe 10 cm) hat sie sich in zunehmendem Maße bei Untersuchungen im Bereich der angewandten Entomologie und der Ökologie durchgesetzt. Zur Tötung und Konservierung der angelockten Insekten wird die Fangschale mit 4%iger Formalinlösung gefüllt, der ein Entspannungsmittel (z. B. das farb- und geruchslose „Agepon“) zugesetzt wird. Die Schalen werden auf dem Boden, auf verschiedenen hohen Podesten bzw. – im überflutungsgefährdeten Vorlandbereich – auf einem eigens für diesen Zweck entwickelten „automatischen Hebemechanismus“ (MEYER u. SOMMER 1972) eingesetzt (Abb. 11). Der Schalenwechsel erfolgte in aller Regel in 15tägigen Intervallen, jeweils zu Monatsbeginn und in der Monatsmitte. Um ein Austrocknen während dieses Zeitraumes zu verhindern, waren alle Schalen mit einem „Nachlaufsystem“ (2 l Fassungsvermögen) versehen, das sich auch während extremer Hitzeperioden bzw. an windexponierten Standorten als ausreichend erwies. Für den Jahres-Serienfang wurden die Farben Weiß, Gelb und Blau jeweils gleichzeitig an allen Einzelstandorten eingesetzt. Zusätzlich kamen zeitweilig an die Umgebung weitgehend angepaßte, grüne Schalen bzw. durch-

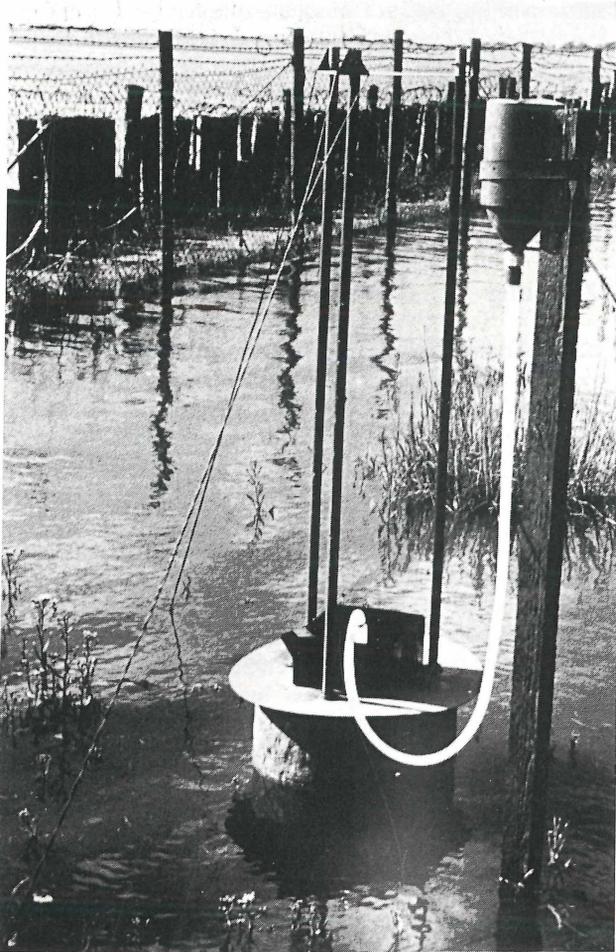


Abb. 11: Remissions-Farbschalen-Methode
Blauschale auf Hebebühne bei auflaufender Flut (Vorland Meldorfer Bucht, oberes Puccinellietum).

sichtige Plexiglasschalen zum Einsatz, um den zufälligen, nicht attraktivitätsbedingten Fanganteil zu ermitteln.

Remissions-Farbschalen registrieren die **Aktivitätsdichte** von flug- und tagaktiven Insekten. HEYDEMANN (1956) hat sie als Dichte definiert, die von lokomotorisch aktiven Organismen durch Berühren oder Passieren einer spezifischen Fläche oder einer bestimmten Raumeinheit in definierter Zeit erreicht wird.

Im wesentlichen wirken die Remissions-Farbschalen nur auf tagaktive Lepidopteren-Arten, die in den untersuchten Biotop-Typen, insbesondere im Salzwiesenbereich, nur von geringer ökologischer Bedeutung sind. Allerdings haben die Auswertungen ergeben, daß eine schwache Attraktivität auch gegenüber nachtaktiven Arten vorhanden ist, da die Fangzahlen dieser Arten weit über der Zufallsquote liegen. Zurückzuführen ist dieses Phä-

nomen auf die Kontrastwirkung **heller** Farbschalen – auch bei geringer Beleuchtung – gegenüber der dunklen Vegetation, vor allem während der Dämmerungsperioden.

Als am leichtesten zu handhabende Methode hat der Farbschalengang zeitlich und räumlich bei den Untersuchungen der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung die breiteste Anwendung gefunden, so daß Vergleiche über viele Jahre an den verschiedensten Standorten möglich sind. Trotz der relativ geringen absoluten Fangzahlen sind auch für nachtaktive Lepidoptera Aussagen zur Phänologie und Abundanz **aller** ökologisch relevanten Arten möglich.

3.2. Lichtfang-Methoden

3.2.1. Transmissions-Farbschalen

Der Versuch, die Vorteile der Remissions-Farbschalen auch für die gezielte Erfassung nachtaktiver Insekten nutzbar zu machen, wurde zuerst im Jahre 1973 von Mitarbeitern der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung unternommen (SOMMER u. MEYER 1976). Das Ziel, selbstleuchtende Fangschalen definierter Farbqualität zu entwickeln, wurde auf folgendem Weg erreicht: transparente (Plexiglas-)Schalen, in ihren Ausmaßen den Remissions-Farbschalen entsprechend und mit der üblichen Fangflüssigkeit gefüllt, werden von unten mit Hilfe einer künstlichen Lichtquelle durchstrahlt, die annähernd Tageslichtqualität besitzt (im vorliegenden Fall ein Halogen-Scheinwerfer). Der Farbeffekt wird durch die Zwischenschaltung eines Filters definierter Bandbreite erreicht. Um den Einsatz im Gezeitengebiet zu ermöglichen, wird die Anlage in den Schwimmkörper des bereits erwähnten, bewährten „automatischen Hebemechanismus“ installiert, so daß selbst bei hohen Fluten die Fangfähigkeit nicht unterbrochen wird.

Die Attraktivität dieses Fallentyps ist gerade für die nachtaktiven Lepidoptera sehr hoch – in vergleichbarem Maße trifft dies im Salzwiesenbereich nur noch für die Mückenfamilie der Limoniidae zu – jedoch werden in geringerem Umfang auch Vertreter vieler anderer Insektenfamilien erfaßt (Abb. 13).

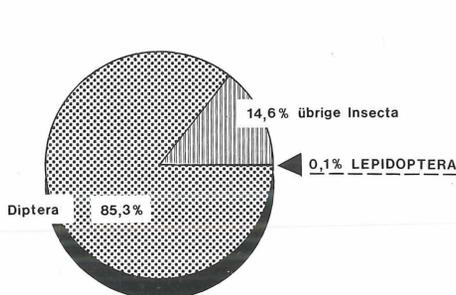


Abb. 12: Remissions-Farbschalen-Methode: Anteil der Lepidoptera am Gesamtfang. Durchschnittswerte aus neun Farbschalen, aufgestellt 1974 im Vorland der Meldorfer Bucht. Zugrundeliegende Individuenmenge: 144 560.

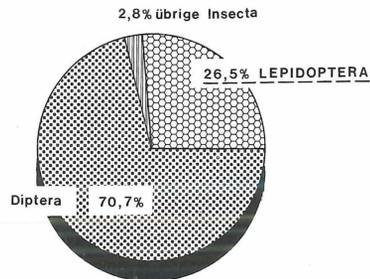


Abb. 13: Transmissions-Farbschalen-Methode: Anteil der Lepidoptera am Gesamtfang. Durchschnittswerte aus vier Transmissions-Fallen, aufgestellt vom 8. 8.–19. 8. 1974 im Vorland Osewoldt. Zugrundeliegende Individuenmenge: 9456.

Mit dem Betrieb dieser Anlage ist allerdings ein erheblicher finanzieller und technischer Aufwand verbunden. Die Schwierigkeiten der Stromversorgung im Vorlandbereich begrenzt die Zahl der gleichzeitig zu betreibenden Fanggeräte, ständige Wartung und Kontrolle sind wegen der Überflutungsgefahr bei den extremen Bedingungen in diesem Bereich unumgänglich, so daß nur zeitlich begrenzte Einsätze möglich sind.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden in den Jahren 1973, 1974 und 1975 fünf Sondereinsätze (mit kontinuierlicher Anwesenheit) von maximal sechs Wochen Dauer an drei verschiedenen Standorten durchgeführt.

3.2.2. Remissions-Kunstlichtfallen

Dieser einfache, wenig störanfällige Fallentyp besteht aus einer künstlichen Lichtquelle, die eine mit der üblichen Fangflüssigkeit gefüllte, weiße Remissions-Farbschale senkrecht von oben im Abstand von 20 cm beleuchtet. Als Lichtquelle wurde eine handelsübliche 60-W-Glühlampe gewählt, die – bei entsprechender Kapselung der Fassung – völlig unempfindlich gegen Witterungseinflüsse ist. Sie lieferte vor allem deswegen sehr gut auswertbare qualitative und quantitative Ergebnisse, weil in den Untersuchungsgebieten keinerlei Konkurrenzlichtquellen vorhanden sind.

Dieser Fallentyp wurde zu Vergleichszwecken gleichzeitig an weit entfernten Standorten bzw. verschiedenen Zonen eines Ökosystems eingesetzt. Weiter wurden Lichtfallen dieses Typs in verschiedenen Höhen (4 m – 8 m – 12 m) an einem Forschungsturm betrieben, um Aussagen zur Flughöhe der Lepidoptera zu ermöglichen. Stündlicher Fallenwechsel erlaubte Aussagen über die bevorzugten Flugzeiten (Abb. 12).

3.2.3. Leinwand-Lichtfang

In unregelmäßigen Abständen wurde die „konventionelle“ Methode der Lichtenlockung mit Hilfe einer Quecksilberdampf Lampe oder Mischlichtlampe und einer 5-m²-Leinwand angewendet, um Lebendmaterial für Versuche, Zucht oder photographische Dokumentation zu beschaffen. Diese Methode besitzt eine sehr hohe Fern-Anlockwirkung, insbesondere auf die Vertreter verschiedener nachtaktiver Lepidopterenfamilien, die durch hohes Flugvermögen ausgezeichnet sind. Hingegen meiden viele Arten aus der Gruppe der sogenannten „Mikrolepidoptera“ derartig helle Lichtquellen. Einige seltene, aber für die untersuchten Biotope ökologisch nicht relevante Arten konnten allein mit dieser Fangmethode registriert werden.

3.3. Windreusen-Methode

Zur Erfassung windverdrifteter oder sich auf dem Verbreitungsflug befindlicher Insektenarten hat sich das Windreusen-Prinzip bewährt (REGGE 1972, SOMMER 1978). Vier Windreusen-Konstruktionen aus gazebespannten Holzrahmen, deren quadratische, 1 m² große Öffnung nach den vier Haupthimmelsrichtungen ausgerichtet wurden, waren im Vorlandbereich so auf einem Podest befestigt, daß sich ihre Unterkante 1,5 m über dem Bodenniveau befand. Am jeweiligen Ende der Reuse diente eine mit der üblichen Fangflüssigkeit gefüllte Gelbschale zur Aufnahme des erfaßten Materials.

3.4. Photoelektor-Methode

Die Photoelektor-Methode basiert auf dem Prinzip der Isolation eines Vegetations- und Bodenkörpers definierter Größe mit anschließendem Ausfang der eingeschlossenen Arthropoden auf dem Wege der positiven Phototaxis. Das für die vorliegende Untersuchung meistverwendete System besteht aus einer Holzrahmenkonstruktion von 1 m Kantenlänge und 0,5 m Höhe, die mit Gaze und schwarzem, lichtdurchlässigem Stoff bespannt ist.

Der Ausfang erfolgt über einen seitlich angebrachten Trichter, der zum Teil lichtdurchlässig ist, und eine davor angebrachte, transparente, mit etwas Fangflüssigkeit gefüllte Pulverflasche (Abb. 14). 25 cm hohe Blechplatten, an den Unterkanten des Elektors befestigt, werden in den Boden eingelassen und verhindern Zu- oder Abwanderung auf diesem Wege. Eine zusätzliche, weiße Bespannung auf der Oberseite verhindert übermäßige Erwärmung (da durch die allseitige Stoffbespannung eine Ventilation des Innenraumes ermöglicht wird, ändern sich die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse im Vergleich zu den Außenbedingungen nur unwesentlich). Dieser Elektortyp eignet sich vor allem für die langfristige Aufstellung am selben Standort. Allerdings muß dabei berücksichtigt werden, daß die Vegetation infolge Lichtmangels nach kurzer Zeit Schaden nimmt, ebenso natürlich die daran lebenden Larvenstadien phytophager Insekten. Bei genauer Kenntnis der Phänologie einer bestimmten Art wird man die Zeit des letzten Larvenstadiums oder der Puppenphase als Aufstellungszeitpunkt wählen, um die Gesamtzahl aller sich auf 1 m² entwickelnden Imagines zu erfassen ($\hat{=}$ „**totale aktivitätsbezogene Besiedlungsdichte**“ nach SOMMER 1978).



Abb. 14: Photoelektor-Methode
Aufstellung im Koogbereich (Hauke-Haien-Koog, Nordreservat)

Die flächenbezogene Elektor-Methode zur quantitativen Analyse von Besiedlungsdichten stellt eine notwendige Ergänzung zu den bisher erläuterten Erfassungsmethoden dar, deren Fangergebnisse nicht einem bestimmten, flächenmäßig abgrenzbaren Einzugsbereich zuzuordnen sind. Mit Hilfe des Photoelektors wird dies ermöglicht. Zur Ermittlung **phänologischer Daten** können ebenfalls Photoelektoren eingesetzt werden. Innerhalb eines Untersuchungsareals stellt man die Geräte zeitlich versetzt (etwa zwei Wochen Abstand) jeweils neu auf. Über den Zeitraum eines Jahres angewendet, lassen sich mit dieser Methode genaue Angaben über den Beginn der Imaginalphase für die indigenen Arten dieses Gebietes machen. Die Ergebnisse werden um so exakter, je häufiger der Ausgang entnommen wird und je größer die Zahl der gleichzeitig eingesetzten Elektoren ist.

Ein weiterer wichtiger Vorteil der Elektor-Methode ist die Möglichkeit, die **Indigenität*** der Arten für ein bestimmtes Gebiet nachzuweisen. Biotopfremde Arten werden zwar ebenfalls erfaßt, finden sich jedoch stets in der **ersten** entnommenen Fangprobe, die deshalb kritisch zu beurteilen ist. Alle weiteren Proben enthalten die biotopeigene Nachproduktion.

Außer den oben beschriebenen Holzkonstruktionen wurden zusätzlich leicht transportable Elektoren aus verzinktem Eisenblech für kurzfristige Aufstellung (Ermittlung der momentanen Imaginaldichte $\hat{=}$ der „aktivitätsbezogenen Besiedlungsdichte“ nach SOMMER 1978) eingesetzt. Versuche mit eingesetzten Lepidopteren ergaben, daß eine Aufstellungsdauer von 24 Stunden nötig ist, um 90–95 % der eingesetzten Tiere wieder auszufangen.

3.5. Ausgang isolierter Proben

Aufgrund der begrenzten Zahl einsetzbarer Photoelektoren wurden zusätzlich aus den verschiedenen Biotopen Bodenkörper von (20×20×15) cm Größe mit der dazugehörigen Vegetation entnommen und im Labor in entsprechend große, transparente Gefäße eingebracht. Der Ausgang erfolgte, nach Abdunkelung der Behälter, ebenfalls mit Hilfe der positiven Phototaxis über das bereits beschriebene Trichter-Ausgangssystem. Auf diesem Wege waren ergänzende Angaben zur Indigenität und zur Besiedlungsdichte möglich.

Zur Ermittlung der Wirtspflanzenspezifität und der Strukturenteil-Bevorzugung (Merotop-Bindung) wurden auch einzelne Pflanzen oder Teile derselben isoliert und die sich daran entwickelnden Lepidopteren ausgefangen. Da unter diesen Bedingungen das Pflanzenmaterial nur eine begrenzte Zeit frisch und zur Weiterentwicklung der Larvenstadien geeignet blieb, war es nötig, in Zeitabständen Parallelproben vom gleichen Standort zu entnehmen.

3.6. Bodenfallen, Streifnetzfänge

Beide Methoden wurden nach Vorversuchen als ungeeignet für die Erfassung der **Lepidoptera** erkannt.

Da selbst am oder im Boden lebende Larvenstadien der Lepidoptera sich weitgehend stationär verhalten, werden nur Einzelexemplare zufällig mit Bodenfallen (Barberfallen-

* Nach TISCHLER (1975) die Fähigkeit einer Art, sich durch eigene Vermehrung in ihrer Lebensstätte zu halten, dort also bodenständig (biotopeigen) zu sein. Synonym: autochthon.

Typ, s. HEYDEMANN 1958) registriert. Noch seltener geraten die Imagines in diesen Fallentyp.

Streifenetzfänge erbringen schlecht quantifizierbare Ergebnisse, die zudem mit einem erheblichen Auswertungs-Zeitaufwand verbunden sind. Da außerdem keine Aussagen möglich sind, die nicht auch schon mit den bisher beschriebenen Methoden gemacht werden können, wurde auf diese Methode verzichtet.

3.7. Zuchtmethoden

Zur Aufklärung vieler biologischer Details (z. B. Kopulationsverhalten, Eiablage, Larvalentwicklung, Verpuppung, Wirtspflanzenspektrum etc.) war es notwendig, die im Salzwiesenbereich indigenen Lepidopteren-Arten unter Laborbedingungen zu züchten. Dies gilt in gleicher Weise für die Beschaffung ausreichenden Materials von denjenigen Arten, die in ihrem natürlichen Lebensraum nur in sehr geringer Siedlungsdichte vorkommen, für die Durchführung bestimmter Untersuchungen (z. B. Nahrungswahl, Überflutungsresistenz). Voraussetzung für den Erfolg derartiger Zuchtversuche war die ständige Verfügbarkeit ausreichender Mengen der jeweiligen Wirtspflanzen.

a) Halophyten-Kultur

Im Insektenzucht-Gewächshaus der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung, das mit einem leistungsfähigen Kühlsystem ausgestattet ist und ständig annähernd die Temperaturbedingungen der Vorland-Biotope aufweist, wurden die verschiedenen Halophyten-Arten auf 100×150 cm großen Beeten angepflanzt, wobei natürliches Bodensubstrat verwendet wurde. Aus diesem Reservoir konnten bei Bedarf Einzelpflanzen entnommen werden. Bei der Haltung über einen längeren Zeitraum ergaben sich folgende Probleme:

- Durch Veränderung der Lichtqualität (starke Verringerung der UV-Anteile) traten Etiolierungserscheinungen an den Pflanzen auf. Die Folge war eine Verringerung ihrer Qualität als Nahrungssubstrat und ihre gesteigerte Anfälligkeit gegenüber Krankheiten. Eine Abhilfe wäre nur durch zusätzliche Beleuchtung mit geeigneten Lichtquellen möglich gewesen und konnte während der vorliegenden Untersuchung nicht realisiert werden.
- Durch das Ausbleiben von negativ wirkenden Faktoren (Überflutung, Wind), wahrscheinlich verbunden mit der allgemeinen Schwächung der Pflanzen (Etiolierung, veränderte Nährstoffversorgung), entwickelte sich regelmäßig eine Überpopulation von vorland-indigenen Blattlausarten, die das Pflanzenmaterial für die weitere Untersuchung unbrauchbar machte. Teilweise Abhilfe konnte hier durch das Aussetzen von Coccinelliden geschaffen werden.
- Die Aufrechterhaltung der natürlichen Nährstoff- und Salzkonzentration über einen längeren Zeitraum stößt im Labor auf erhebliche Schwierigkeiten.

In vielen Fällen war es aufgrund der erwähnten Probleme notwendig, den Halophyten-Bestand in gewissen Zeitabständen aus dem Freiland zu ergänzen und die damit verbundenen Nachteile (Eintragen unerwünschter Arten) in Kauf zu nehmen.

d) Lepidopteren-Zuchten

Die Zuchten wurden meist (bei Eizuchten war dies unumgänglich) an der lebenden Pflanze durchgeführt. Je nach Pflanzengröße wurden verschiedene Behälter verwendet, die zum Bepflanzen geeignet waren und mit einer großflächigen Gazeabdeckung verschlossen werden konnten. Sie mußten zudem die allseitige Beobachtung ermöglichen. Bewährt hat sich ebenfalls das Überdecken von eingetopften Einzelpflanzen mit Gazehau-

ben. Auch 10-l-Plastikeimer, mit festschließendem, mit Gazefenster versehenem Deckel, eigneten sich für Zuchten von Lepidopteren-Arten, die sich an kleinwüchsigen Pflanzen (z. B. *Salicornia*, *Suaeda*, div. Gräser etc.) entwickeln. Die Überwinterung der Zuchten wurde meist unter Freilandbedingungen durchgeführt. Während dieser Phase traten die meisten Verluste auf.

4. Arteninventar und Biotopzugehörigkeit

4.1. Bemerkungen zur Determination, Systematik und Nomenklatur

Die Tabelle 2 zeigt das indigene Gesamtarteninventar aller untersuchten Biotoptypen und Standorte. **Nicht aufgeführt** werden in dieser Liste alle Arten, die aus Fremdbiotopen stammen (z. B. Heide-, Dünen- und Sandstrandarten), die meisten der an Holzpflanzen gebundenen Arten (Ausnahme: Arten, die sich in den für den deichnahen Koogbereich typischen Pappel- und Weidenanpflanzungen entwickeln) sowie die Gruppe der „Vorratschädlinge“, **insgesamt 103 Arten**.

In der Systematik und der Nomenklatur folge ich KARSHOLT und NIELSEN (1976); dieses Verzeichnis basiert vorwiegend auf "A Check List for British Insects – Part Lepidoptera" von BRADLEY, FLETCHER u. WHALLEY (1972) sowie den "Addenda & Corrigenda" hierzu (BRADLEY u. FLETCHER 1974), außerdem auf neueren systematischen Untersuchungen. Zusammen mit den bis heute erschienenen Ergänzungen und Korrekturen repräsentiert das verwendete Verzeichnis den neuesten Stand von Systematik und Nomenklatur.

Die Determination der aufgeführten Arten erfolgte hauptsächlich nach den folgenden Werken:

- | | |
|--|--|
| 1. Noctuidae: | PIERCE, F. N. (1909, 1942)
FORSTER, W., u. WOHLFAHRT, T. A. (1971)
ALBERS (1933)
HEYDEMANN, F. (1931, 1932) – (<i>Oligia, Amphipoea</i>) |
| 2. Geometridae: | PIERCE, F. N. (1914)
KOCH, M. (1976)
FORSTER, W., u. WOHLFAHRT, T. A. (1974/75) |
| 3. Pyralidae: | PIERCE, F. N., u. METCALFE, J. W. (1938)
HANNEMANN, H. J. (1964)
BLESZYŃSKI, St. (1965) – (<i>Crambinae</i>)
FRIESE, G., et al. (1973) – (<i>Crambinae</i>) |
| 4. Tortricidae,
Cochylidae: | PIERCE, F. N., u. METCALFE, J. W. (1922)
HANNEMANN, H. J. (1961, 1964)
BRADLEY, J. D., TREMEWAN, W. G., u. SMITH, A. (1973, 1979)
RAZOWSKI, J. (1970) |
| 5. Oecophoridae: | PIERCE, F. N., u. METCALFE, J. W. (1935) p. p.
HANNEMANN, H. J. (1953) |
| 6. Gelechiidae: | PIERCE, F. N., u. METCALFE, J. W. (1935) p. p.
SATTLER, K. (1960)
POVOLNÝ, D. (1954, 1964, 1967) – (<i>Scrobipalpa</i>) |

- 7. Coleophoridae:** PIERCE, F. N., u. METCALFE, J. W. (1935) p. p.
 BARASCH, A. (1934)
 BENANDER, P. (1938/39)
 HACKMANN, W. (1945)
 TOLL, S. (1952)
 PATZAK, H. (1974)
- 8. Tineidae:** PIERCE, F. N., u. METCALFE, J. W. (1935) p. p.
 PETERSEN (1969)
 HANNEMANN, H. J. (1977)
- 9. Elachistidae:** TRAUGOTT-OLSEN, E., u. SCHMIDT-NIELSEN, E. (1977)

Alle fraglichen Arten wurden von den Herren O. TIEDEMANN, Hamburg, und D. POVOLNÝ, Brno, überprüft und/oder mit der Mikrolepidopteren-Sammlung von O. MEDER (Zoologisches Museum, Kiel) verglichen.

Tabelle 2: Arteninventar
 (Gesamtliste der indigenen Arten aller untersuchten Biototypen und Standorte)*

Hepialidae	1.	Hepialus humuli (LINNAEUS, 1758)
	2.	Hepialus sylvina (LINNAEUS, 1761)
Lyonetiidae	3.	<i>Bucculatrix maritima</i> (STAINTON, 1851)
Glyphipterigidae	4.	Anthophila fabriciana (LINNAEUS, 1767)
	5.	Glyphipterix simplicella (STEPHENS, 1834)
Yponomeutidae	6.	Plutella xylostella (LINNAEUS, 1758)
Coleophoridae	7.	<i>Coleophora adjunctella</i> HODGKINSON, 1882
	8.	Coleophora caespitiella ZELLER, 1839
	9.	Coleophora glaucicolella WOOD, 1892
	10.	Coleophora alticolella ZELLER, 1849
	11.	Coleophora therinella TENGSTRÖM, 1848
	12.	<i>Coleophora asteris</i> MÜHLIG, 1864
	13.	Coleophora saxicolella DUPONCHEL, 1843
	14.	Coleophora versurella ZELLER, 1849
	15.	<i>Coleophora atriplicis</i> MEYRICK, 1928
	16.	<i>Coleophora suaedivora</i> MEYRICK, 1928
	17.	Coleophora striatipennella NYLANDER, 1848
	18.	<i>Coleophora artemisiella</i> SCOTT, 1861
	19.	<i>Coleophora salicorniae</i> WOCKE, 1876
Elachistidae	20.	Elachista pulchella (HAWORTH, 1828)
	21.	Elachista cerusella (HÜBNER, 1796)
	22.	Elachista argentella (CLERCK, 1759)
	23.	Cosmiotes freyerella (HÜBNER, 1825)
	24.	Cosmiotes stabilella (STAINTON, 1858)
Oecophoridae	25.	Depressaria daucella (DENIS & SCHIFF., 1775)
	26.	Agonopterix heracliaria (LINNAEUS, 1758)
	27.	Agonopterix yeatiana (FABRICIUS, 1781)
	28.	Agonopterix arenella (DENIS & SCHIFF., 1775)

* Die indigenen Arten der Salzwiesen sind durch Schrägstellung der Schrift gekennzeichnet.
 Nähere Erläuterung zu dieser Liste in Kap. 4.1.

Gelechiidae	29.	<i>Monochroa tetragonella</i> (STANTON, 1885)	
	30.	<i>Chrysoesthia sexguttella</i> (THUNBERG, 1794)	
	31.	<i>Bryothropa terrella</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)	
	32.	<i>Scrobipalpa acuminatella</i> (SIRCOM, 1850)	
	33.	<i>Scrobipalpa stangei</i> (E. HERING, 1889)	
	34.	<i>Scrobipalpa samadensis</i> (PFAFFENZELLER, 1870)	
	35.	<i>Scrobipalpa salinella</i> (ZELLER, 1847)	
	36.	<i>Scrobipalpa nitentella</i> (FUCHS, 1902)	
	37.	<i>Scrobipalpa obsoletella</i> (F. v. RÖSLERSTAMM, 1841)	
	38.	<i>Scrobipalpa atriplicella</i> (F. v. RÖSLERSTAMM, 1841)	
	39.	<i>Brachmia inornatella</i> (DOUGLAS, 1850)	
	Momphidae	40.	<i>Mompha ochraceella</i> (CURTIS, 1839)
		41.	<i>Mompha epilobiella</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)
Tortricidae	42.	<i>Aphelia paleana</i> (HÜBNER, 1793)	
	43.	<i>Clepsis spectrana</i> (TREITSCHKE, 1830)	
	44.	<i>Cnephasia longana</i> (HAWORTH, 1811)	
	45.	<i>Cnephasia stephensiana</i> (DOUBLEDAY, 1849)	
	46.	<i>Cnephasia pasiuana</i> (HÜBNER, 1799)	
	47.	<i>Cnephasia incertana</i> (TREITSCHKE, 1835)	
	48.	<i>Celypha striana</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)	
	49.	<i>Olethreutes lacunana</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)	
	50.	<i>Lobesia littoralis</i> (HUMPHREYS & WESTW., 1845)	
	51.	<i>Lobesia abscisana</i> (DOUBLEDAY, 1849)	
	52.	<i>Bactra robustana</i> (CHRISTOPH, 1872)	
	53.	<i>Bactra lancealana</i> (HÜBNER, 1799)	
	54.	<i>Bactra furfurana</i> (HAWORTH, 1811)	
	55.	<i>Epiblema foenella</i> (LINNAEUS, 1758)	
	56.	<i>Epiblema farfarae</i> (FLETCHER, 1938)	
57.	<i>Epiblema scutulana</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)		
58.	<i>Eucosma maritima</i> (HUMPHREYS & WESTW., 1845)		
59.	<i>Eucosma tripoliana</i> (BARRET, 1880)		
60.	<i>Cydia compositella</i> (FABRICIUS, 1775)		
Cochylidae	61.	<i>Phalonidia affinitana</i> (DOUGLAS, 1846)	
	62.	<i>Phalonidia vectisana</i> (HUMPHREYS & WESTW., 1845)	
	63.	<i>Agapeta hamana</i> (LINNAEUS, 1758)	
	64.	<i>Aethes smeathmanniana</i> (FABRICIUS, 1781)	
Pyralidae	65.	<i>Chilo phragmitellus</i> (HÜBNER, 1810)	
	66.	<i>Chrysoteuchia culmella</i> (LINNAEUS, 1758)	
	67.	<i>Crambus nemorella</i> (HÜBNER, 1813)	
	68.	<i>Crambus perlella</i> (SCOPOLI, 1763)	
	69.	<i>Agriphila tristella</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)	
	70.	<i>Agriphila selasella</i> (HÜBNER, 1813)	
	71.	<i>Agriphila straminella</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)	
	72.	<i>Agriphila geniculea</i> (HAWORTH, 1811)	
	73.	<i>Pediasia aridella</i> (THUNBERG, 1788)	
	74.	<i>Schoenobius forficella</i> (THUNBERG, 1794)	
	75.	<i>Acentria nivea</i> (OLIVIER, 1791)	
	76.	<i>Cataclysta lemnata</i> (LINNAEUS, 1758)	
	77.	<i>Evergestis forficalis</i> (LINNAEUS, 1758)	
	78.	<i>Eurrhypara hortulata</i> (LINNAEUS, 1758)	
	79.	<i>Udea lutealis</i> (HÜBNER, 1809)	
	80.	<i>Pleuroptya ruralis</i> (SCOPOLI, 1763)	

Pterophoridae	81.	<i>Platyptilia gonodactyla</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)
Hesperiidae	82.	<i>Thymelicus lineola</i> (OCHSENHEIMER, 1808)
	83.	<i>Thymelicus sylvestris</i> (PODA, 1761)
Pieridae	84.	<i>Pieris brassicae</i> (LINNAEUS, 1758)
	85.	<i>Pieris rapae</i> (LINNAEUS, 1758)
	86.	<i>Pieris napi</i> (LINNAEUS, 1758)
Nymphalidae	87.	<i>Inachis io</i> (LINNAEUS, 1758)
	88.	<i>Vanessa atalanta</i> (LINNAEUS, 1758)
	89.	<i>Cynthia cardui</i> (LINNAEUS, 1758)
	90.	<i>Aglais urticae</i> (LINNAEUS, 1758)
	91.	<i>Maniola jurtina</i> (LINNAEUS, 1758)
	92.	<i>Coenonympha pamphilus</i> (LINNAEUS, 1758)
Lasiocampidae	93.	<i>Malacosoma neustria</i> (LINNAEUS, 1758)
Geometridae	94.	<i>Timandra griseata</i> (W. PETERSEN, 1902)
	95.	<i>Scopula immutata</i> (LINNAEUS, 1758)
	96.	<i>Scopula floslactata</i> (HAWORTH, 1809)
	97.	<i>Idaea dimidiata</i> (HUFNAGEL, 1767)
	98.	<i>Idaea aversata</i> (LINNAEUS, 1758)
	99.	<i>Orthonama vittata</i> (BORKHAUSEN, 1794)
	100.	<i>Xanthorhoe spadicearia</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)
	101.	<i>Xanthorhoe ferrugata</i> (CLERCK, 1759)
	102.	<i>Xanthorhoe montanata</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)
	103.	<i>Xanthorhoe fluctuata</i> (LINNAEUS, 1758)
	104.	<i>Camptogramma bilineata</i> (LINNAEUS, 1758)
	105.	<i>Hydriomena furcata</i> (THUNBERG, 1784)
	106.	<i>Rheumaptera undulata</i> (LINNAEUS, 1758)
	107.	<i>Operophtera brumata</i> (LINNAEUS, 1758)
	108.	<i>Perizoma alchemillata</i> (LINNAEUS, 1758)
	109.	<i>Eupithecia pygmaeata</i> (HÜBNER, 1799)
	110.	<i>Eupithecia centaureata</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)
	111.	<i>Eupithecia vulgata</i> (HAWORTH, 1809)
	112.	<i>Eupithecia simpliciatata</i> (HAWORTH, 1809)
Sphingidae	113.	<i>Smerinthus ocellata</i> (LINNAEUS, 1758)
	114.	<i>Laothoe populi</i> (LINNAEUS, 1758)
	115.	<i>Deilephila elpenor</i> (LINNAEUS, 1758)
Notodontidae	116.	<i>Cerura vinula</i> (LINNAEUS, 1758)
	117.	<i>Pheosia tremula</i> (CLERCK, 1759)
	118.	<i>Eligmodonta ziczac</i> (LINNAEUS, 1758)
	119.	<i>Pterostoma palpina</i> (CLERCK, 1759)
Lymantriidae	120.	<i>Euproctis similis</i> (FUESSLY, 1775)
	121.	<i>Leucoma salicis</i> (LINNAEUS, 1758)
Arctiidae	122.	<i>Arctia caja</i> (LINNAEUS, 1758)
	123.	<i>Spilosoma lubricipeda</i> (LINNAEUS, 1758)
	124.	<i>Spilosoma luteum</i> (HUFNAGEL, 1766)
	125.	<i>Spilosoma urticae</i> (ESPER, 1789)
	126.	<i>Diaphora mendica</i> (CLERCK, 1759)
Noctuidae	127.	<i>Agrotis segetum</i> (DENIS & SCHIFF., 1775)
	128.	<i>Agrotis clavis</i> (HUFNAGEL, 1766)
	129.	<i>Agrotis exclamationis</i> (LINNAEUS, 1758)
	130.	<i>Axylia putris</i> (LINNAEUS, 1761)
	131.	<i>Ochropleura plecta</i> (LINNAEUS, 1761)

132. *Noctua pronuba* (LINNAEUS, 1758)
133. *Noctua comes* (HÜBNER, 1803)
134. *Diarsia mendica* (FABRICIUS, 1775)
135. *Diarsia rubi* (VIEWEG, 1790)
136. *Xestia c-nigrum* (LINNAEUS, 1758)
137. *Xestia triangulum* (HUFNAGEL, 1766)
138. *Xestia sexstrigata* (HAWORTH, 1809)
139. *Xestia xanthographa* (DENIS & SCHIFF., 1775)
140. *Naenia typica* (LINNAEUS, 1758)
141. *Cerastis rubricosa* (DENIS & SCHIFF., 1775)
142. *Discestra trifolii* (HUFNAGEL, 1766)
143. *Hada nana* (HUFNAGEL, 1766)
144. *Mamestra brassicae* (LINNAEUS, 1758)
145. *Melanchna persicariae* (LINNAEUS, 1761)
146. *Lacanobia suasa* (DENIS & SCHIFF., 1775)
147. *Lacanobia oleracea* (LINNAEUS, 1758)
148. *Ceramica pisi* (LINNAEUS, 1758)
149. *Cerapteryx graminis* (LINNAEUS, 1758)
150. *Tholera cespitis* (DENIS & SCHIFF., 1775)
151. *Tholera decimalis* (PODA, 1761)
152. *Mythimna conigera* (DENIS & SCHIFF., 1775)
153. *Mythimna ferrago* (FABRICIUS, 1787)
154. *Mythimna impura* (HÜBNER, 1808)
155. *Mythimna straminea* (TREITSCHKE, 1825)
156. *Mythimna favicolor* (BARRET, 1896)
157. *Mythimna obsoleta* (HÜBNER, 1803)
158. *Mythimna comma* (LINNAEUS, 1761)
159. *Senta flammea* (CURTIS, 1828)
160. *Cucullia chamomillae* (DENIS & SCHIFF., 1775)
161. *Cucullia umbratica* (LINNAEUS, 1758)
162. *Cucullia asteris* (DENIS & SCHIFF., 1775)
163. *Brachylochia viminalis* (FABRICIUS, 1777)
164. *Xanthia icteritia* (HUFNAGEL, 1766)
165. *Simyra albovenosa* (GOEZE, 1781)
166. *Amphipyra tragopoginis* (CLERCK, 1759)
167. *Trachea atriplicis* (LINNAEUS, 1758)
168. *Euplexia lucipara* (LINNAEUS, 1758)
169. *Phlogophora meticulosa* (LINNAEUS, 1758)
170. *Apamea monoglypha* (HUFNAGEL, 1766)
171. *Apamea lithoxylaea* (DENIS & SCHIFF., 1775)
172. *Apamea oblonga* (HAWORTH, 1809)
173. *Apamea crenata* (HUFNAGEL, 1766)
174. *Apamea lateritia* (HUFNAGEL, 1766)
175. *Apamea remissa* (HÜBNER, 1809)
176. *Apamea sordens* (HUFNAGEL, 1766)
177. *Oligia strigilis* (LINNAEUS, 1758)
178. *Oligia latruncula* (DENIS & SCHIFF., 1775)
179. *Oligia fasciuncula* (HAWORTH, 1809)
180. *Mesoligia literosa* (HAWORTH, 1809)
181. *Mesoligia furuncula* (DENIS & SCHIFF., 1775)
182. *Mesapamea secalis* (LINNAEUS, 1758)
183. *Photodes minima* (HAWORTH, 1809)
184. *Photodes pygmina* (HAWORTH, 1809)
185. *Eremobia ochroleuca* (DENIS & SCHIFF., 1775)
186. *Luperina testacea* (DENIS & SCHIFF., 1775)

187. *Amphipoea fucosa* (FREYER, 1830)
188. *Hydraecia micacea* (ESPER, 1789)
189. *Gortyna flavago* (DENIS & SCHIFF., 1775)
190. *Celaena leucostigma* (HÜBNER, 1808)
191. *Archanara geminipunctata* (HAWORTH, 1809)
192. *Archanara sparganii* (ESPER, 1789)
193. *Rhizedra lutosa* (HÜBNER, 1803)
194. *Arenostola phragmitidis* (HÜBNER, 1803)
195. *Hoplodrina alsines* (BRAHM, 1791)
196. *Hoplodrina blanda* (DENIS & SCHIFF., 1775)
197. *Caradrina morpheus* (HUFNAGEL, 1766)
198. *Caradrina clavipalpis* (SCOPOLI, 1763)
199. *Chilodes maritima* (TAUSCHER, 1806)
200. *Earias chlorana* (LINNAEUS, 1761)
201. *Diachrysia chrysis* (LINNAEUS, 1758)
202. *Autographa gamma* (LINNAEUS, 1758)
203. *Catocala nupta* (LINNAEUS, 1767)
204. *Callistege mi* (CLERCK, 1759)
205. *Rivula sericealis* (SCOPOLI, 1763)
206. *Hypena proboscidalis* (LINNAEUS, 1758)
207. *Macrochilo cribrumalis* (HÜBNER, 1793)

4.2. Ökologische Zonierung der indigenen Lepidopteren-Arten des Supralitorals

Für den Supralitoralbereich der Nordseeküste Schleswig-Holsteins konnten 32 Lepidopteren-Arten als **indigen** nachgewiesen werden. Als „indigen“ werden solche Arten gewertet, die sich durch fortwährende, eigene Vermehrung eine stabile Population im Salzwiesenbereich aufbauen und erhalten können.*

Der Nachweis der Indigenität wurde in der Regel durch kritische Auswertung von Photoelektor-Proben bzw. durch den Ausfang isolierter Boden- oder Vegetationsproben erbracht.

4.2.1. Arten der Queller-Zone (*Salicornietum*)

Im *Salicornietum*, das durch die höchste Überflutungshäufigkeit der untersuchten Biotoptypen ausgezeichnet ist, finden nur zwei spezialisierte Pflanzenarten eine Existenzmöglichkeit (*Salicornia stricta*, *Spartina anglica*). Auch die Lepidopterenfauna dieser Zone ist artenarm. Nur zwei Arten konnten bisher nachgewiesen werden (Abb. 15):

Coleophora salicorniae
Scrobipalpa salinella

Beide Arten sind in diesem Bereich auf *Salicornia stricta* als Nahrungspflanze angewiesen. *Spartina anglica* ist in dieser Zone von Lepidopteren als Nahrungspflanze nicht erschlossen worden. Es sind jedoch folgende Einschränkungen notwendig: *C. salicorniae* kommt nur dort vor, wo die Nahrungspflanze auf **Sandwatt** steht. Die Erklärung hierfür liegt in der Lebensweise begründet (s. Kap. 5). So konnte diese Art auch an keinem der

* Auch „heterotope“ Arten, die einen **obligatorischen** Wirts- und Biotopwechsel durchführen, werden als indigen bezeichnet, obwohl sie keinen ganzjährigen Bestandteil des jeweiligen Ökosystems bilden (hierher gehören z. B. Blattlausarten, s. REGGE 1973). Die Lepidoptera des Supralitorals sind ausnahmslos **homotope** Arten.



Abb. 15: *Coleophora salicorniae* Wck.

(Familie Coleophoridae; halotopobionte Art)

Wohngehäuse, bestehend aus einer ausgefressenen Salicornia-Sproßspitze. Die Öffnung (im Bild rechts) wird durch Gespinst verlängert, in das Kotballen eingelagert werden.

untersuchten Schlickwatt-Standorte nachgewiesen werden. HEYDEMANN (1934) berichtet über das Vorkommen von *C. salicorniae* auf der Insel Amrum. Es konnte nicht nachgeprüft werden, ob diese Population noch existiert. An der Festlandsküste konnte die Art von mir nur in der Meldorfer Bucht nachgewiesen werden, und zwar an einem ehemaligen Sandwattstandort, der 1973 eingedeicht wurde. Diese einzige mir bekannte Population ist bis heute erhalten geblieben, wird jedoch in absehbarer Zeit infolge Aussüßung erlöschen (s. hierzu Kap. 4.7.2. a).

Scrobipalpa salinella ist, wie einzelne Larvenfunde und auch Farbschalen-Proben beweisen (der Einsatz von Photoektoren ist in diesem Bereich wegen der ständigen Überflutungen nicht möglich), im Salicornietum indigen. Sie kommt jedoch in größerer Individuendichte im Puccinellietum vor. Auch ihr Nahrungsspektrum ist umfangreicher; so werden außer *Salicornia* auch *Suaeda* und *Atriplex* als Wirtspflanzen genannt.

4.2.2. Arten der Andelzone (Puccinellietum)

Mit der Zahl der Pflanzenarten und dem abnehmenden marinen Einfluß steigt auch die Zahl der indigenen Lepidoptera sprunghaft an. Folgende Arten konnten für das Puccinellietum als indigen nachgewiesen werden (Abb. 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24):

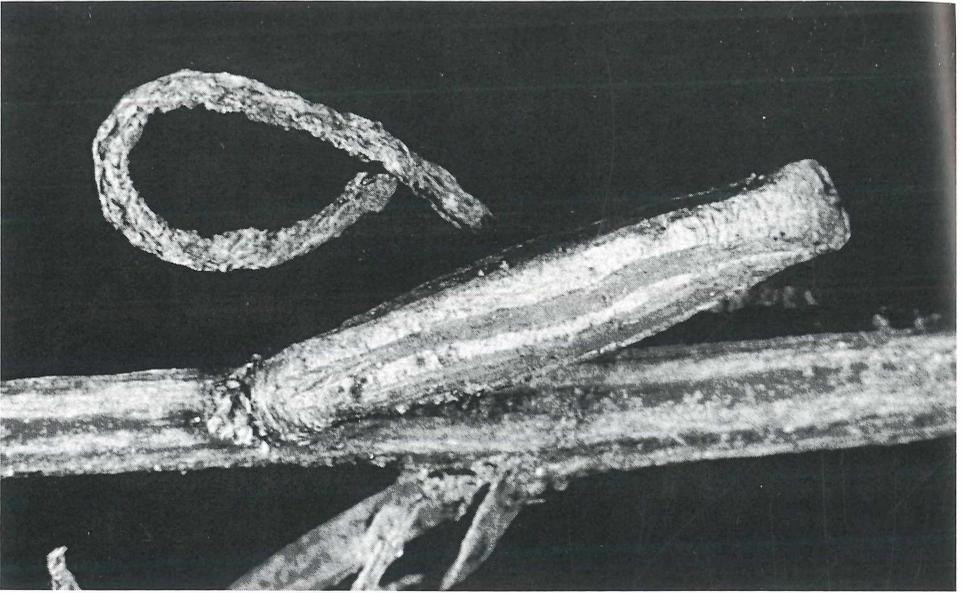


Abb. 16: *Coleophora suaedivora* Meyr

(Familie Coleophoridae; halotopobionte Art)

Mobiles Wohngehäuse der erwachsenen Larve, zur Überwinterung an einem basalen Sproßabschnitt der Nahrungspflanze *Suaeda maritima* festgesponnen.



Abb. 17: *Scrobipalpa nitentella* Fuchs

(Familie Gelechiidae; halotopobionte Art)

Blattminen der Jungraupen an *Atriplex hastata*, etwa drei Wochen alt. Der U-förmige Anfangsteil ist kotgefüllt, später entfernt die Raupe den Kot aus der Mine.

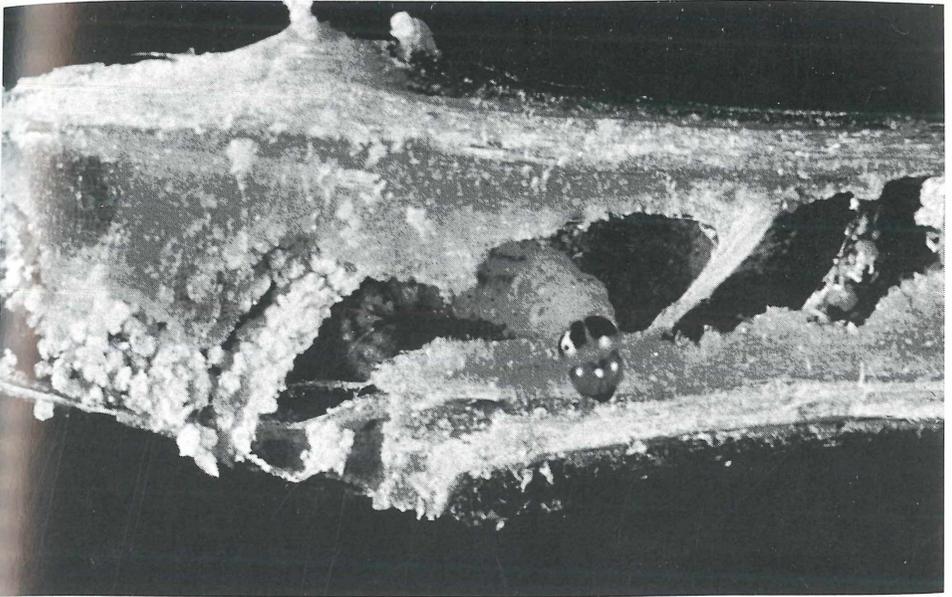


Abb. 18: *Scrobipalpa obsoletella* F. v. R.
(Familie Gelechiidae; halotopophile Art)
Erwachsene Larve in der Stengelmine. Im Bild zu erkennen sind kotgefüllte Gangabschnitte, das Verpuppungsgespinnst und die spätere Ausschlupföffnung. Die Nahrungspflanze ist ebenfalls *Atriplex hastata*.



Abb. 19: *Phalonidia affinitana* DGL.
Fast erwachsene Raupe in ihrem Fraßgang in der Wurzel von *Aster tripolium*.



Abb. 20: *Eucosma tripoliana* Barr.
Erwachsene Larve auf einer Blüte von *Aster tripolium*, in der sie miniert.

Mythimna favicolor
Hydraecia micacea
Eupithecia centaureata
Agriphila selasella
Pediasia aridella
Clepsia spectrana
Eucosma tripoliana
Phalonidia affinitana
Phalonidia vectisana

Scrobipalpa salinella
Scrobipalpa obsoletella
Scrobipalpa nitentella
Coleophora asteris
Coleophora atriplicis
Coleophora suaedivora
Bucculatrix maritima

Bereits innerhalb des Puccinellietums ist eine deutliche Arten-Zonierung zu erkennen. So ist der untere Andelrasen (Bereich bis ca. 20 cm über MThw) ausgesprochen artenarm: nur *Scrobipalpa salinella*, *Bucculatrix maritima*, *Phalonidia affinitana* und *Eucosma tripoliana* erreichen hier hohe Dominanzwerte, alle übrigen Arten treten erst oder vorwiegend im oberen Puccinellietum (+20 bis +40 cm über MThw) auf. Die Ursache liegt zum einen im ausschließlichen Vorkommen der jeweiligen Nahrungspflanzen in diesem Bereich, zum anderen in der Änderung der abiotischen Faktoren begründet. Lediglich zwei Arten, die in der Literatur für diese Zone angegeben werden (s. HEYDEMANN 1938), konnten nicht nachgewiesen werden: *Eupithecia simpliciatata*, an *Halimione portulacoides* lebend, und *Scrobipalpa stangei* an *Triglochin maritimum*. Beide Arten wurden jedoch in anderen Biotoptypen der Küstenregion aufgefunden (s. Kap. 4.7.2. c, d).

4.2.3. Arten der Rotschwingelzone

Auch innerhalb der Rotschwingelzone ist eine Zonierung anhand des Arteninventars nachweisbar. Folgende Arten treten im **unteren Festucetum**, gleichzeitig mit den Nahrungspflanzen *Festuca rubra littoralis*, *Plantago maritima*, *Glaux maritima* und *Armeria maritima*, neu auf:

<i>Apamea oblonga</i>	<i>Cnephasia longana</i>
<i>Amphipoea fucosa</i>	<i>Scrobipalpa samadensis</i>
<i>Diarsia rubi</i>	<i>Lobesia littoralis</i>
<i>Crambus perlella</i>	<i>Monochroa tetragonella</i>

Die Gelechiide *Aristotelia brizella* (an *Armeria maritima* gebunden) konnte trotz Vorhandenseins der Nahrungspflanzen im Untersuchungsgebiet nicht nachgewiesen werden.

Dadurch, daß im unteren Rotschwingelrasen **sämtliche** für die Andelzone nachgewiesenen Arten ebenfalls auftreten, allerdings mit veränderten Dominanzwerten, weist dieser Bereich die höchste Artenzahl aller Vorlandzonen auf. Das **obere Festucetum** wird gekennzeichnet durch das Auftreten von halotopophilen Pflanzenarten wie *Artemisia maritima*, *Plantago coronopus* und *Agropyron littorale*, durch das Fehlen vieler noch für das untere Festucetum typischer Halophyten sowie durch einige bis in diesen Bereich vordringende Nicht-Halophyten. Die an *Artemisia maritima* und *Agropyron littorale* gebundenen Arten

<i>Eucosma maritima</i>
<i>Coleophora artemisiella</i>
<i>Mesoligia furuncula</i>

konnten nur in diesem am höchsten aufgewachsenen Salzwiesenbereich nachgewiesen werden. Zehn weitere Arten, die bereits in tieferen Vorlandzonen auftreten, besiedeln auch das obere Festucetum.

Der Übergangscharakter der höchsten Vorlandzone wird durch das Auftreten einiger Arten deutlich, die als **potentiell indigen** bezeichnet werden können. Hierher gehören z. B. die polyphag an verschiedenen Gräsern lebenden Noctuiden *Apamea monoglypha* und *Agrotis exclamationis* und die Crambine *Chrysoteuchia culmella*, die während Phasen geringer Überflutungshöhe kurzfristige Populationen aufbauen können. Auch von einigen anderen, als xenotop zu bewertenden Arten liegen vereinzelt Larvenfunde vor – die ebenfalls wohl auf zeitlich begrenzte günstige Lebensbedingungen zurückzuführen sind –, ohne daß ihre Indigenität nachgewiesen werden konnte (z. B. von *Pieris spec.*, *Arctia caja*, *Noctua pronuba*, *Cerapteryx graminis*, *Autographa gamma*, *Chrysoesthia sexguttella*). Allen diesen Arten ist gemeinsam, daß zwar geeignete Nahrungspflanzen im Salzwiesenbereich vorhanden sind, die Existenzmöglichkeit jedoch durch die **abiotischen Faktoren** (vor allem durch die Überflutungsintensität) begrenzt wird. Die phytophagen Lepidopteren haben also zum erheblichen Teil eine geringere ökologische Toleranz gegenüber typischen Faktoren der Salzwiese als ihre Wirtspflanzenarten. Zum Beispiel entwickeln sich die an Cruciferen lebenden Weißlingsarten (*Pieris brassicae*, *P. rapae*, *P. napi*) problemlos an der Halophyte *Cochlearia danica*; der polyphage Bärenspinner *Arctia caja* entwickelt sich im Labor an allen dicotylen Halophyten; die polyphage Noctuide *Autographa gamma* und die Gelechiide *Chrysoesthia sexguttella* wurden mit der halotopophilen Meldenart *Atriplex hastata* gezüchtet.



Abb. 21: *Clepsis spectrana* Tr.
(Familie Tortricidae; halotopophile Art)
Eigelege auf einem Blatt von *Aster tripolium*.



Abb. 22: *Agriphila selasella* HBN.
(Familie Pyralidae; eurytope Art)
Raupe in der geöffneten Gespinnströhre.

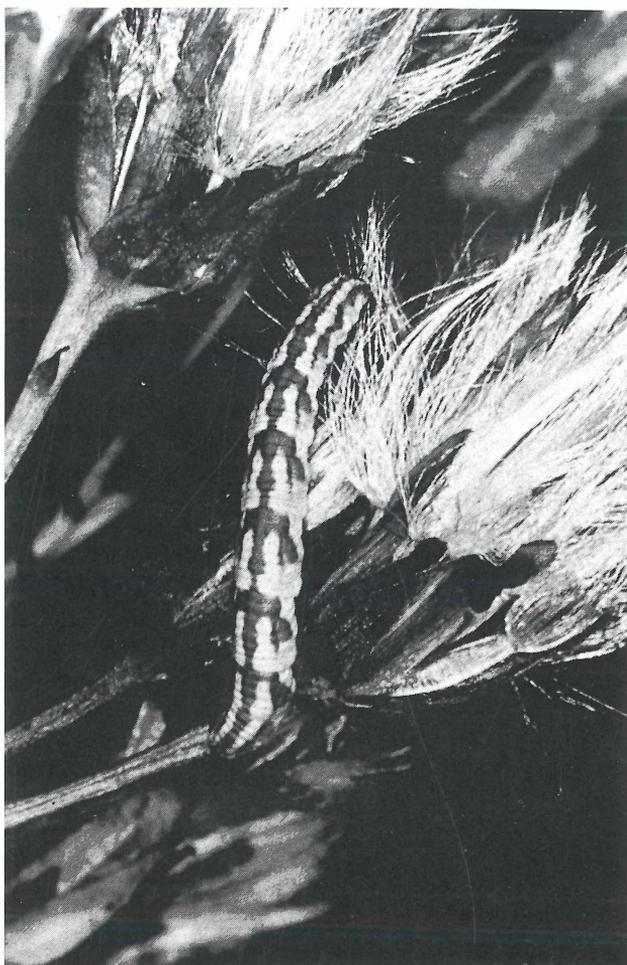


Abb. 23: *Eupithecia centaureata* Den. & Schiff.
(Familie Geometridae; eurytope Art)
Erwachsene Raupe im Blütenstand von *Aster tripolium*.

4.3. Ökologische Ansprüche der indigenen Salzwiesenarten: Halotopobionte, halotopophile und eurytope Lepidoptera

Die Breite der „ökologischen Existenzfähigkeit“ der **im Salzwiesenbereich indigenen** Lepidopteren-Arten ist sehr unterschiedlich. Zu dieser Gruppe gehören sowohl halotopobionte, halotopophile als auch eurytope Arten (Abb. 25).

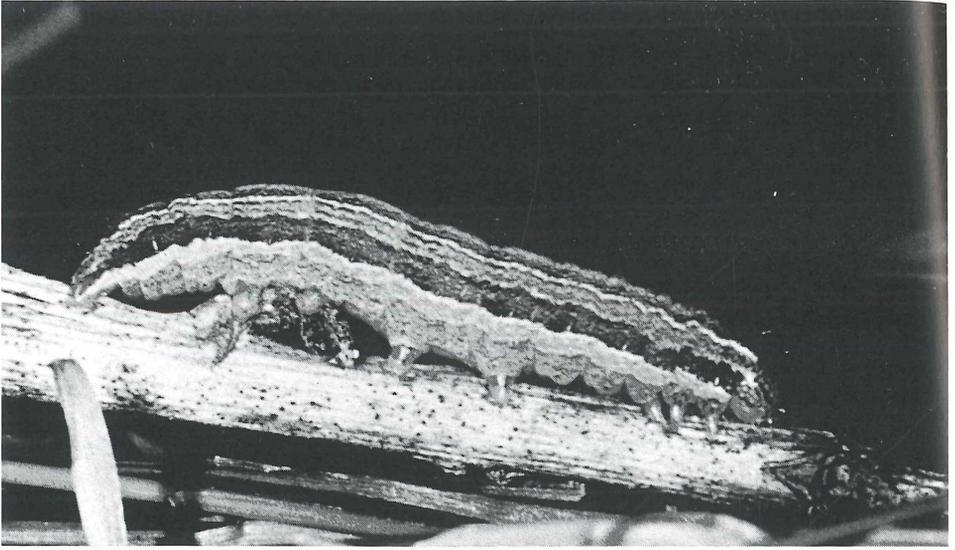


Abb. 24: *Mythimna favicolor* Barr.
(Familie Noctuidae; halotopobionte Art)
Erwachsene Raupe.

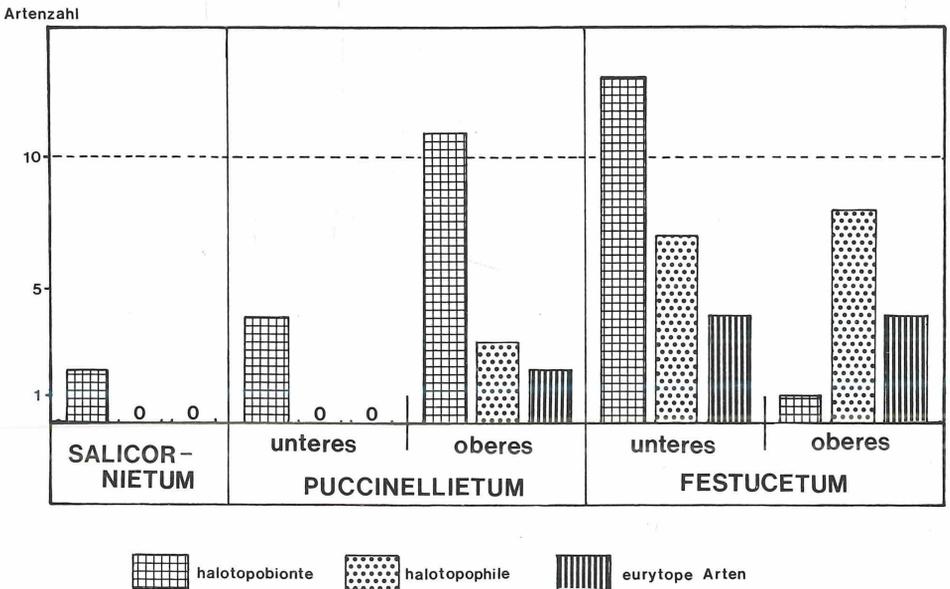


Abb. 25: Zahl der halotopobionten, halotopophilen und eurytopen Lepidoptera im indigenen Arteninventar des Supralitorals (Queller-Bereich und Salzwiesenzone)

4.3.1. Halotopobionte Arten

Als „halotopobiont“ werden Arten bezeichnet, die in ihrem ganzen Verbreitungsgebiet nur salzhaltige Biotoptypen besiedeln ((HEYDEMANN 1979). Dieser Begriff beinhaltet auch diejenigen Arten, die bisher als „halobiont“ bezeichnet wurden, also eine echte **physiologische Salzbindung** besitzen. Der Nachweis einer derart ausgeprägten Spezialisierung ist gerade für die phytophagen Insektenarten sehr schwer zu erbringen, da bei diesen wohl primär eine Bindung an die jeweilige Eiweiß-Kombination bzw. andere Inhaltsstoffe der Nahrungspflanze vorliegt. Lediglich bei Arten, die einerseits polyphag sind, andererseits trotzdem **nur** in salzhaltigen Lebensräumen gefunden werden, liegt eine solche Vermutung nahe. TISCHLER (1985) bezeichnet eine einzige Rüsselkäfer-Art der Salzwiesen, *Polydrusus pulchellus*, die diese Eigenschaft besitzt, als „halobiont-verdächtig“, die anderen nur als halotopobiont oder halotopophil. Polyphage Lepidopteren-Arten des Supralitorals sind ohne Ausnahme auch in salzfreien Binnenlandbiotopen existenzfähig, eine physiologische Bindung an den Salzgehalt oder die Überflutung ist demnach nicht vorhanden. Ob bei mono- bzw. oligophagen Vorlandarten eventuell eine gleichzeitige Bindung sowohl an die Eiweiß-Kombination als auch an den Salzgehalt der Wirtspflanzen auftritt, konnte bisher nicht untersucht werden. Halotopobiont sind folgende Arten (Abb. 26):

<i>Bucculatrix maritima</i>	<i>Monochroa tetragonella</i>
<i>C. salicorniae</i>	<i>Eucosma tripoliana*</i>
<i>Coleophora asteris*</i>	<i>Phalonidia affinitana</i>
<i>Coleophora atriplicis</i>	<i>Phalonidia vectisana</i>
<i>Coleophora suaedivora</i>	<i>Pediasia aridella</i>
<i>Coleophora adjunctella</i>	<i>Mythimna favicolor</i>
<i>Scrobipalpa samadensis*</i>	
<i>Scrobipalpa salinella</i>	
<i>Scrobipalpa instabilella</i>	
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	

Ebenfalls halotopobiont, aber in der typischen Salzwiese nicht als indigen nachgewiesen sind die Arten

Scrobipalpa stangei
Bactra robustana

Sie besiedeln schwach salzbeeinflusste Biotope im eingedeichten Koogbereich.

4.3.2. Halotopophile Arten

Als „halotopophil“ werden diejenigen Arten bezeichnet, die eine deutliche Präferenz für den nicht eingedeichten Litoralbereich oder eingedeichte, aber salzhaltige Areale zeigen, jedoch auch im Binnenland in Biotopen ohne Salzeinfluß vorkommen. Zu dieser Gruppe gehören die Arten:

* Diese Arten sind im nordwesteuropäischen Raum als halotopobiont anzusprechen, in ihren weiteren Verbreitungsgebieten anscheinend nur halotopophil (zu diesem Problem s. Kap. 5).

Coleophora artemisiella
Scrobipalpa obsoletella
Aristotelia brizella
Clepsis spectrana
Cnephasia longana

Lobesia littoralis
Eucosma maritima
Apamea oblonga
Amphipoea fucosa
Hydraecia micacea

Die Halotopophilie ist bei den einzelnen Arten verschieden stark ausgeprägt und muß in einigen Fällen sehr kritisch beurteilt werden. Die Noctuide *A. fucosa* z. B. ist auch im Binnenland häufig, erreicht dort jedoch nicht die hohe Besiedlungsdichte des Gezeitengebietes.* *Cnephasia longana*, eine weit verbreitete und polyphage Tortriciden-Art, wird im Untersuchungsgebiet vorwiegend im nicht eingedeichten Küstenbereich angetroffen. Die übrigen Arten sind im Binnenland selten. Mit Ausnahme von *Clepsis spectrana* sind alle halotopophilen Arten auf das Festucetum beschränkt.

4.3.3. Eurytope Arten

Zu dieser Gruppe gehören Arten mit einer weiten ökologischen Spannbreite. Diese Eigenschaft befähigt sie, auch die speziellen Bedingungen des Supralitorals zu tolerieren und zu einem festen Bestandteil dieses Ökosystems zu werden. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt jedoch im Binnenlandbereich. Folgende, eurytope Lepidopteren konnten in der Salzwiese nachgewiesen werden:

Crambus perlella
Agriphila selasella
Eupithecia centaureata
Diarsia rubi

Discestra trifolii
Lacanobia oleracea
Lacanobia suasa
Mesoligia furuncula

Die Gruppe der indigenen, eurytopen Lepidopteren-Arten ist ausnahmslos auf das Festucetum, z. T. sogar auf das obere Festucetum, beschränkt; sie besitzt den geringsten Grad der Anpassung an die abiotischen Faktoren des Supralitorals.

Keine dieser Arten besitzt also eine so große ökologische Existenzbreite, daß sie auch noch die unteren Salzwiesenzonen oder den Quellerbereich besiedeln könnte. Die Einnischung in diese Zonen erfolgt über Aufgabe der Euryökie in Richtung der Spezialisierung nur auf diese Zonen.

4.4. Xenotope Arten

Außer den 32 im Salzwiesengebiet indigenen Lepidopteren-Arten wurden mit Hilfe aller Erfassungsmethoden (Photoelektoren, Remissions-Farbschalen, Lichtfallen, Windreusen) 55 weitere Arten im Vorland nachgewiesen. Die Paralleluntersuchung der unmittelbar an das Gezeitengebiet angrenzenden Ökosysteme des Seedeiches und des Kooges erlaubt eine relativ sichere Aussage über die Herkunft dieser Arten und ihre jeweilige spezifische Dispersionsdynamik.

* Zudem ist die Vorlandform als eigene Subspezies (*ssp. paludis* T.) beschrieben, da sie auch habituell von der Binnenlandform abweicht.

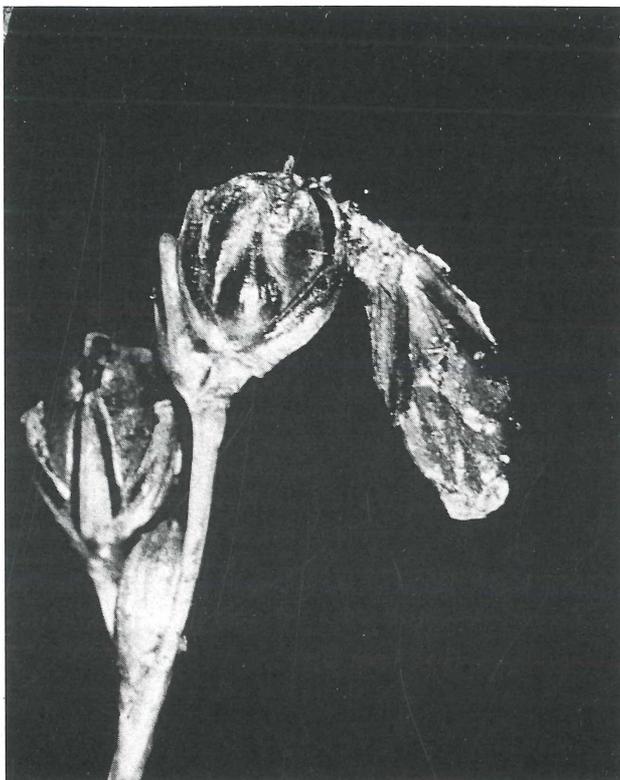


Abb. 26: *Coleophora adjunctella* Hodgk.
(Familie Coleophoridae; halotopobionte Art)

Bei dieser Art dient eine ausgefressene Samenkapsel von *Juncus gerardii* der Larve als Wohngehäuse; von ihr aus werden weitere Kapseln miniert.

4.4.1. Dispersionsaktive Arten

Zu der Gruppe der regelmäßig und in hoher Abundanz in den Salzwiesenbereich einwandernden Arten gehören:

a) die Tagfalter

Pieris brassicae
Pieris rapae
Pieris napi
Aglais urticae
Inachis io
Vanessa atalanta
Cynthia cardui
Autographa gamma
Plutella xylostella

b) die Noctuide

c) die Yponomeutide

Diese Arten sind z. T. „echte“ Wanderfalter (d. h. Saisonwanderer, die im Frühjahr oder Frühsommer aus dem Mittelmeerraum nach Nordeuropa einwandern und deren Nachkommen im Herbst die Rückwanderung in die Ursprungsgebiete antreten; hierzu gehören die Arten *V. atalanta*, *C. cardui* und *A. gamma*), z. T. als „Binnenwanderer“ bekannt (Arten, die innerhalb ihres Verbreitungsgebietes gerichtete Wanderflüge unternehmen; zu dieser Gruppe gehören die *Pieris*-Arten, *I. io* und *A. urticae*). Auch die weltweit verbreitete Art *P. xylostella* wird oft als „Wanderfalter“ bezeichnet. Sie ist jedoch nicht in der Lage, längere Strecken aktiv wandernd zurückzulegen, sondern wird durch den Wind verfrachtet.

Alle genannten Arten dieser Gruppe treten regelmäßig in Remissions-Farbschalenfängen auf. Sie sind – mit Ausnahme von *P. xylostella* – tagaktive Blütenbesucher in den Vorlandgebieten am Festland und auf den Halligen, stehen also mit dem Stoffkreislauf der Salzwiesen-Ökosysteme in engerer Verbindung als andere „xenotope“ Arten. Sie sind insofern als regelmäßige Gäste („Hospites“) zu bezeichnen.

4.4.2. Arten geringer Dispersionsaktivität

Als Kriterium für die geringe Dichte, mit der die übrigen xenotopen Arten ins Vorland einwandern, kann ihr zahlenmäßig **äußerst geringes** Auftreten in den Farbschalenfängen gelten (von einigen Arten liegen nur Einzelfunde vor; andere, im Koog z. T. häufige Arten konnten im Salzwiesenbereich überhaupt nicht nachgewiesen werden). In etwas größerer Zahl treten diese Arten nur in Lichtfallenfängen auf, den größten Anteil an „Fremdarten“ erfassen jedoch die Windreusen. Der Prozentsatz xenotoper Arten, der mit Hilfe von Photoelektronen erfaßt wurde, ist naturgemäß weitaus der niedrigste.

Ob der Seedeich für koog-indigene Arten als Verbreitungsbarriere wirkt – was bei der vorherrschenden Westwindlage schon aus rein mechanischen Gründen zumindest für die flugschwächeren Lepidoptera wahrscheinlich ist – oder ob ein reiner „Verdünnungseffekt“ in Abhängigkeit von der Entfernung zum Ursprungsgebiet vorliegt, läßt sich abschließend nicht beantworten. Ebenso läßt sich die Gruppe der eurytopen, d. h. sowohl im Vorland als auch im Koog indigenen Lepidoptera, hinsichtlich ihrer Dispersionsdynamik nicht beurteilen, da keine „marking and recatching“-Versuche zu diesem Zweck durchgeführt wurden.

4.5. Vergleich des Arteninventars einzelner Salzwiesen-Standorte

4.5.1. Vorland der Meldorfer Bucht – Vorland Osewoldt

Bedingt durch die ausgeprägte Mono- bzw. Oligophagie besonders in der Gruppe der halotopobionten Lepidoptera (s. Kap. 6.1.) hat das Fehlen bestimmter Halophyten-Arten stets auch das Fehlen der an sie gebundenen Lepidopteren zur Folge. Umgekehrt bedeutet jedoch das Vorhandensein der Nahrungspflanze nicht, daß in jedem Fall auch die entsprechenden Lepidopteren nachweisbar sind.

So kommt die einzige halotopobionte Noctuide – *Mythimna favicolor* – im Gebiet der Meldorfer Bucht nicht vor, obwohl die Nahrungspflanzen *Festuca rubra litoralis*, *Puccinellia maritima* und *Spartina anglica* in beiden Gebieten in ausreichender Menge zur Verfügung stehen.

Coleophora salicorniae konnte, wie bereits erwähnt, für keinen der beiden Standorte nachgewiesen werden. Auch in diesem Fall ist die Nahrungspflanze vorhanden.

Die Gelechiide *Scrobipalpa stangei*, an *Triglochin maritimum* gebunden, fehlt an beiden Vorland-Standorten, im Bereich der Meldorfer Bucht trotz Vorhandensein der Nahrungspflanze (im Vorland Osewoldt kommt *Triglochin* **nicht** vor). Die monophag an der gleichen Pflanze lebende Cochylide *Phalonidia vectisana* ist dagegen im südlichen Untersuchungsgebiet vertreten, im Norden fehlt sie ebenso wie die Nahrungspflanze. Beide Arten gemeinsam konnten dagegen an einem Koog-Standort (s. Kap. 4.7.2. c) aufgefunden werden.

Scrobipalpa samadensis fehlt im Vorland Osewoldt, da im dortigen Forschungsreservat die Nahrungspflanze *Plantago maritima* nicht vorkommt; die im beweideten Vorland zwar häufigen, aber stark verbissenen Exemplare dieser Pflanze reichen offenbar für die Larvenentwicklung nicht aus.

Glaux maritima, die Nahrungspflanze der Gelechiide *Monochroa tetragonella*, ist an beiden Salzwiesen-Standorten häufig, der Falter selbst konnte in keinem der beiden Gebiete nachgewiesen werden, kommt jedoch auf der Hallig Gröde und im Vergleichsgebiet Wallnau auf der Insel Fehmarn vor.

Gemeinsam mit der Nahrungspflanze *Armeria maritima* fehlt die Tortricide *Lobesia littoralis* im Vorland Osewoldt, die Gelechiide *Aristotelia brizella*, ebenfalls an diese Pflanze gebunden, fehlt auch im Meldorfer Vorland trotz großer Häufigkeit von *Armeria* in diesem Gebiet.

Eucosma maritima (Tortricidae) und *Coelophora artemisiella* (Coleophoridae) fehlen wiederum in der Salzwiese der Meldorfer Bucht zusammen mit der Nahrungspflanze *Artemisia maritima*.

Die übrigen indigenen Arten, besonders aus der Gruppe der halotopophilen und eurytopen Lepidoptera, kommen in beiden Gebieten gemeinsam vor.

Aus diesen Befunden geht hervor, daß für die Existenzsicherung der infolge Spezialisierung gefährdeten Lepidopteren-Arten der Salzwiesen ein ausgewogenes, geographisch weit verbreitetes Angebot an verschiedene Salzwiesenzonen mit den jeweils typischen Wirtspflanzen erhalten werden muß.

4.5.2. Arteninventar der Hallig-Salzwiesen

Im Gegensatz zu den fast ausnahmslos stark oder überbeweideten Festland-Salzwiesen wurden auf einigen Halligen noch zur Untersuchungszeit große Flächen nur extensiv beweidet. Aus diesem Grund ist dort länger eine vielseitige, hohe Vegetation erhalten geblieben, in der dicotyle Halophyten gegenüber monokotylen dominieren. Heute setzt hier allerdings auch eine Störung der Vegetation durch Überbeweidung ein. Augenfälliger Ausdruck für diesen früheren naturnahen Zustand ist die üppige Entfaltung des „Halligflieders“ (*Limonium vulgare*), einer Pflanze, die als Folge der übermäßigen Beweidung und Entwässerungsstrategie aus den meisten Festland-Salzwiesen verschwunden ist.

Ein weiterer Unterschied gegenüber dem Festland sind natürlich verlaufende Prielssysteme, deren Kanten nicht in periodischen Abständen abgestochen werden. Die reichhaltige Flora der Grabenkanten bleibt selbst im Bereich der zur Heugewinnung genutzten Flächen erhalten und dient dort als wichtiges Refugium für viele Insektenarten.

Leider wird auf vielen größeren Halligen der Bau von Sommerdeichen vorangetrieben. Im Schutz dieser niedrigen Deiche, die zwar nicht sturmflutsicher sind, aber doch die meisten Überflutungen vor allem im Sommerhalbjahr verhindern, entwickelt sich eine ausgesüßte Dauerweide, ein *Lolio-Cynosuretum*, aus dem die Halophyten verdrängt werden. Große Teile der Halligen Hooge, Oland und Langeneß haben so ihren Salzwiesencharakter

verloren. Auch auf den kleineren, nicht ständig bewohnten Halligen, auf denen der Bau von Sommerdeichen nicht rentabel ist, machen sich heute schon vermehrt Anzeichen von Überbeweidung bemerkbar (z. B. auf Habel und Südfall). Weitgehend der Bewirtschaftung entzogen und naturbelassen sind im weiteren Untersuchungsgebiet nur die sehr kleinflächigen, als Vogelschutzgebiete genutzten Halligen Norderoog* und Süderoog im nordfriesischen Wattenmeer und Trischen vor der Meldorfer Bucht, die jedoch nicht über einen längeren Zeitraum in die Untersuchungen einbezogen werden konnten.

Auf der **Hallig Gröde**, die die größten zusammenhängenden Salzwiesenflächen besitzt, wurden von früheren Mitarbeitern der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung über mehrere Jahre (1965–1969) Untersuchungen der Fauna durchgeführt. Proben aus diesem Zeitraum konnten für die vorliegende Untersuchung zu Vergleichszwecken ausgewertet werden.

REGGE (1973) beschreibt die Vegetation im dortigen Forschungsreservat: im unteren Reservatbereich zu 50 % *Puccinellia maritima*, daneben *Aster tripolium*, *Suaeda maritima*, *Obione portulacoides*, *Triglochin maritimum*, *Spergularia spec.*, *Juncus gerardii*, *Plantago maritima* und *Festuca rubra litoralis* (dieser Bereich ist als **oberes Puccinellietum** zu bezeichnen); im oberen Reservatbereich zu 70 % *Festuca rubra litoralis*, außerdem *Plantago maritima*, *Limonium vulgare*, *Armeria maritima*, *Juncus gerardii*, *Glaux maritima*, *Agrostis stolonifera*, *Atriplex hastata*, *Atriplex littoralis* und *Puccinellia maritima* (die Artenzusammensetzung kennzeichnet diese Zone als **unteres Festucetum**).

Zwei Gelbschalenserien und fünf Photoelektroserien des Jahres 1968 wurden ausgewertet. Folgende Lepidopteren-Arten konnten im Salzwiesenbereich der Hallig Gröde festgestellt werden:

1. aus der Gruppe der halotopobionten Arten:

Mythimna favicolor
Pediasia aridella
Phalonidia affinitana
Phalonidia vectisana
Monochroa tetragonella
Scrobipalpa samadensis
Coleophora adjunctella
Bucculatrix maritima

2. aus der Gruppe der halotopophilen Arten:

Amphipoea fucosa
Hydraecia micacea
Clepsia spectrana
Cnephasia longana

* Auf Norderoog, seit dem Ende des Zweiten Weltkrieges nicht mehr beweidet, hat sich ein fast geschlossener Bestand von *Agropyron littorale* entwickelt, was einer Aufwuchshöhe des Bodens von mehr als 70 cm über MThw entspricht. Während der letzten Jahre wurde von seiten des Vogelschutzes (Verein Jordsand) versucht, durch Schafbeweidung, Mähen und Abbrennen des Altgrases die Strandquecke wieder zurückzudrängen. Zur Wiederherstellung einer artenreichen, typischen Halligvegetation ist hier jedoch nur eine Absenkung des Bodenniveaus 40–50 cm über MThw erfolgversprechend.

3. aus der Gruppe der eurytopen Arten:

Lacanobia suasa
Mesoligia furuncula
Eupithecia centaureata
Crambus perlella
Agriphila selasella

Alle genannten Arten sind, wie am Festland, sehr wahrscheinlich auch in der Salzwiesen der Hallig Gröde indigen (nicht für alle Arten liegt der Nachweis durch entsprechende Photoelektrofänge vor).

Die Gelechiide *Monochroa tetragonella*, die Coleophoride *C. adjunctella* und die Noctuide *Lacanobia suasa* wurden ausschließlich auf der Hallig Gröde als indigen für den Salzwiesenbereich festgestellt (*M. tetragonella*, monophag an *Glaux maritima*, kommt in den untersuchten Festland-Salzwiesen definitiv nicht vor, obwohl die Nahrungspflanze an allen Standorten häufig ist und aufgrund der geringen Wuchshöhe kaum unter der starken Beweidung zu leiden hat; für *C. adjunctella* liegen die Verhältnisse ähnlich, die Nahrungspflanze *Juncus gerardii* verliert jedoch durch die Beweidung bevorzugt jene Strukturteile (Merotope), an denen die Larve von *C. adjunctella* sich entwickelt; *L. suasa*, deren Larve u. a. an Chenopodiaceen lebt wie die nahe verwandte *L. oleracea* und erfolgreich mit *Atriplex hastata* gezüchtet werden konnte, ist trotz der Häufigkeit der möglichen Nahrungspflanzen im Vorland des Festlandes nicht nachgewiesen worden).

Folgende, für die Salzwiese der Festland-Standorte als indigen bekannte, häufige Arten konnten auf der Hallig Gröde nicht festgestellt werden:

<i>Coleophora asteris</i>	<i>Eucosma tripoliana</i>
<i>Coleophora suaedivora</i>	<i>Eucosma maritima</i>
<i>Coleophora atriplicis</i>	<i>Lobesia littoralis</i>
<i>Coleophora salicorniae</i>	<i>Apamea oblonga</i>
<i>Coleophora artemisiella</i>	<i>Diarsia rubi</i>
<i>Scrobipalpa salinella</i>	<i>Discestra trifolii</i>
<i>Scrobipalpa instabilella</i>	<i>Lacanobia oleracea</i>
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	
<i>Scrobipalpa obsoletella</i>	

Der Grund ist für die allermeisten dieser Arten wahrscheinlich lediglich in der Kürze des Untersuchungszeitraumes und der räumlichen Begrenzung des Untersuchungsstandortes zu suchen.* Für diese Annahme spricht auch das Ergebnis eines eintägigen Aufenthaltes auf der **Hallig Trischen** im August 1976. Hier konnten u. a. die Arten:

Eucosma tripoliana
Coleophora atriplicis
Coleophora artemisiella
Scrobipalpa nitentella
Scrobipalpa obsoletella

zum Teil in sehr hoher Abundanz festgestellt werden. Vor allem die Raupen von *E. tripoliana* besiedelten die *Aster-tripolium*-Pflanzen in so großer Zahl, daß außer den Blüten auch das Stengelinnere von ihnen besetzt war.

* Im übrigen sind aber auch für andere Tiergruppen erhebliche Differenzen im Arteninventar zwischen Hallig- und Festland-Salzwiesen nachgewiesen worden.

Weitere, für die Salzwiese xenotope Arten wurden im Bereich der „Warften“ festgestellt. Diese künstlich zum Schutz der Wohnhäuser aufgeworfenen Erdhügel tragen eine den Deichen ähnliche Vegetationsdecke. Die Ökologie dieser Bereiche wird zusammen mit diesen Biotopen dargestellt (s. Kap. 4.7.1.).

An dispersionsaktiven, wahrscheinlich vom Festland zugewanderten Arten wurden *Pieris brassicae* und *P. rapae*, *Aglais urticae*, *Cynthia cardui*, *Autographa gamma* und *Plutella xylostella* auf Größe ermittelt, auch *Inachis io* und *Vanessa atalanta* konnten auf anderen Halligen häufig beobachtet werden. Da an den höchsten Punkten der Hallig an Ruderalflächen in der Nähe der Wirtschaftsgebäude und in den Hausgärten sowohl *Urtica dioica* als auch verwilderte und kultivierte Brassicaceen vorkommen, kann jedoch vermutet werden, daß sich ein Teil dieser Falter auf der Hallig entwickelt hat.

4.6. Dispersionsaktivität der indigenen Salzwiesenarten

Die Standorttreue der meisten halotopobionten Lepidopteren-Arten kann nur unzureichend beurteilt werden, da auch in allen untersuchten, seedeichnahen Koogbiotopen noch Reste der ehemaligen Halophytenvegetation auftreten, die diesen Arten zur Entwicklung dienen können. Ob ein im Koogbereich festgestelltes Individuum einer bestimmten Art dem Vorland entstammt oder einem koogeigenen Reliktorkommen, könnte nur durch umfangreiche Markierungen zweifelsfrei geklärt werden. Für einige wenige Arten lassen sich jedoch diese Vorbehalte weitgehend ausschließen. So konnte während des zugrundeliegenden Untersuchungszeitraumes im nördlichen Teil des Hauke-Haien-Kooges und dem dazugehörigen Speicherbecken kein *Aster-tripolium*-Vorkommen mehr festgestellt werden. Die im Koogbereich erfaßten, an diese Nahrungspflanze trophisch gebundenen Lepidopteren-Arten (*Bucculatrix maritima*, *Phalonidia affinitana*, *Eucosma maritima*, *Coleophora asteris*) stammen demnach mit großer Wahrscheinlichkeit aus dem Vorland. Auch das Auftreten von halotopobionten und halotopophilen Arten in **Seedeich-Farbschalen** erlaubt Rückschlüsse auf ihre Dispersionsaktivität (s. Tab. 3).

Bei der vorherrschenden Westwindlage scheint eine Verdriftung der Lepidoptera aus dem Vorland heraus in Richtung Seedeich und Koog wahrscheinlicher zu sein als die umgekehrte Richtung aufs Meer hinaus. Andererseits sind östliche Winde gerade zu einer der Hauptaktivitätszeiten vieler Arten, während bzw. kurz nach der Dämmerung, nicht selten (s. Kap. 2.3.1. c). Direkte Beobachtungen am Standort während dieser Phase deuten jedoch darauf hin, daß der Faktor Windverdriftung gerade für die aufgrund ihrer geringen Flugleistung gefährdete Gruppe der sog. „Mikrolepidoptera“, zu der die überwiegende Zahl der halotopobionten Arten gehört, keine große Bedeutung hat. Eine Flugaktivität dieser Arten ist nur während windstillen oder windschwacher Phasen zu beobachten; je nach Art wirkt bereits Windstärke 2 bis 3 Bft. inaktivierend (vgl. hierzu Kap. 8.1.). Die sich über einen dreijährigen Zeitraum erstreckenden Untersuchungen im seedeichnahen Forschungsreservat Hauke-Haien-Koog Nord bestätigen die geringe Verdriftungsanfälligkeit derjenigen Arten, die einer Analyse aus den bereits erwähnten Gründen zugänglich sind. So konnten von den an *Aster tripolium* gebundenen Arten lediglich zwei Individuen von *Phalonidia affinitana* und ein Exemplar von *Bucculatrix maritima* festgestellt werden. Auch in den Seedeich-Farbschalen treten die halotopobionten Lepidopteren-Arten meist nur in Einzel-exemplaren auf (Ausnahmen: *Pediasia aridella* und *Scrobipalpa salinella*, s. Tab. 3).

4.7. Arteninventar der Vergleichsareale

4.7.1. Deichbiotope und Halligwarften

Um die Auswirkungen der in Kap. 2.4.2. geschilderten, von den benachbarten Lebensräumen abweichenden ökoklimatischen Gegebenheiten der Deichbiotope auf die Zusammensetzung der Lepidopterenfauna zu untersuchen und gegebenenfalls Unterschiede der verschiedenen Deichtypen in dieser Hinsicht aufzeigen zu können, wurden vor allem Farbschalenserien, ergänzt durch Photoelektorfänge, Isolationsproben und Bodenfallen, folgender Untersuchungsgebiete ausgewertet:

1. Seedeich des Alten Wiedingharder Kooges („Rodenäs“, nördlich des Hindenburgdammes: Kleideich).
2. Seedeich des Osewoldter Kooges („OWK“, südlich von Dagebüll: Kleideich).
3. Seedeich des Hauke-Haien-Kooges („HHK“: Sandkerndeich).
4. Ehemaliger Seedeich des Ockholmer Kooges („Schlafdeich“, in der Südspitze des Hauke-Haien-Kooges: Kleideich).
5. Seedeich des Christians-Kooges („CHK“, nördlicher Teil der Meldorfer Bucht: Sandkerndeich).
6. Kirchwarft auf der Hallig Gröde.

Die Artenzahl und die durchschnittliche Individuenzahl (pro Schale und sieben Monate Standzeit) der erfaßten Lepidoptera ist aus Tab. 3 ersichtlich.

Nach der Herkunft lassen sich drei Gruppen unterscheiden:

- a) **die artenreiche und individuenarme Gruppe der „dispergierenden“ Arten** (Arten, die im Koogbereich indigen sind und im Zuge ihrer Ausbreitungsaktivität in Einzel-exemplaren oder in sehr geringer Zahl auch im Deichbereich erfaßt werden).

Dem Zufallscharakter der Erfassung entsprechend erhöht sich die Artenzahl innerhalb dieser Gruppe durch Verlängerung des Aufstellungszeitraumes bzw. Erhöhung der Anzahl der aufgestellten Farbschalen (Beispiel: Seedeich des Osewoldter Kooges). Der Auswertung dieses Standortes liegt ein Zeitraum von drei Jahren (= drei Fangperioden im Sommerhalbjahr) zugrunde, den übrigen jeweils nur eine Fangperiode. Daher ist an diesem Standort die Zahl der dispergierenden Arten überrepräsentiert).

- b) **die arten- und individuenarme Gruppe der halotopobionten und halotopophilen Lepidoptera.**

Von den 15 für den Salzwiesenbereich nachgewiesenen **halotopobionten Arten** verbreiten sich neun Arten auch bis zum Seedeich, jedoch meist in Einzelexemplaren. Lediglich *Scrobipalpa salinella* und *Pediasia aridella* treten etwas häufiger auf. Da diese Arten im Supralitoral im Vergleich zu den übrigen Arten keine besonders hohe Besiedlungsdichte besitzen, scheint bei ihnen eine höhere Ausbreitungsaktivität vorzuliegen. Die **halotopophilen Arten** sind bezüglich ihrer Herkunft schwer zu beurteilen. Die Noctuiden *A. fucosa* und *H. micacea* sowie die Tortricide *C. spectrana* gehören, wie durch Larvalfunde belegt werden kann, zur Gruppe der am Seedeich **indigenen** Arten (sie treten vorwiegend am seeseitigen Deichfuß auf).

- c) **die artenarme und individuenreiche Gruppe der in den Deichbiotopen indigenen Lepidoptera.**

Der Nachweis der Indigenität, in den anderen untersuchten Biotoptypen meist durch entsprechend langfristige Aufstellung von Photoelektoren zu erreichen, konnte für die Seedeich-Areale nur durch eingeschränkte Entnahme von Vegetationsproben erbracht werden. (Der Einsatz von Photoelektoren war aus Gründen der Deichsicherheit nur kurzfristig möglich.) Die Ergebnisse der Auswertung der Vegetationsproben decken sich jedoch mit denen der Farbschalen. Ergänzt wurden diese Befunde durch die Aus-

wertung von Bodenfallenfängen. Das mit dieser Methode erfaßte Lepidopteren-Material, überwiegend aus Larven bodenlebender Formen bestehend, erwies sich jedoch als nur zum Teil determinierbar. Unter Berücksichtigung vieler Vorbehalte können folgende Arten als **indigen** für die untersuchten Deichbiotope angesehen werden:

<i>Crambus perlella</i>	<i>Agrotis exclamationis</i>
<i>Chrysoteuchia culmella</i>	<i>Mesapamea secalis</i>
<i>Agriphila tristella</i>	<i>Amphipoea fucosa</i>
<i>Agriphila selasella</i>	
<i>Agriphila straminella</i>	

Diese erste Artengruppe, deren Larven sich in Bodennähe an verschiedenen Gräsern entwickeln, ist in die Lebensbedingungen der Deiche optimal eingefügt: einerseits dominieren ihre Nahrungspflanzen innerhalb der Deichvegetation, andererseits ist der Ort der Larvalentwicklung (basale Stengelteile und Wurzelbereich) gegen Beweidung geschützt.

Die Artengruppe der Elachistiden

<i>Elachista pulchella</i> *
<i>Elachista cerusella</i>
<i>Cosmiotes freyerella</i>

ist ebenfalls an Gramineen gebunden. Ihre Larven entwickeln sich jedoch im Blattspaltenbereich und sind somit durch Beweidung eingeschränkt. So treten die Arten *E. cerusella* und *C. freyerella* nur am extensiv beweideten Schlafdeich bzw. dort und am ebenfalls schwach beweideten Seedeich Rodenäs auf. *E. pulchella* kommt gleichmäßig an allen Deichtypen vor, scheint also gegenüber dem Faktor Beweidung indifferent zu reagieren (Bevorzugung bodennaher Blattbereiche?). Weitere indigene Arten sind die Noctuide *Hydraecia micacea* und die Tortriciden *Celypha striana* und *Clepsis spectrana*. Die Larven von *H. micacea* leben im Wurzelbereich verschiedener dikotyler Pflanzen, diejenigen von *C. striana* im Wurzelstock von *Taraxacum*. Beide sind gegen Beweidung geschützt. *Clepsis spectrana*, eine halotopophile, polyphage Art, die ihren Verbreitungsschwerpunkt im Salzwiesenbereich hat, konnte mehrfach aus *Leontodon*- und *Taraxacum*-Proben gezüchtet werden.

Die Tortricide *Lobesia abscisana* und die Gelechiide *Scrobipalpa acuminatella*, tropisch gebunden an *Cirsium arvense*, können wahrscheinlich auch indigene Populationen im Seedeichbereich aufbauen, die jedoch im Zuge der Bekämpfung dieser Pflanzenart (Deichsicherungsmaßnahme) in Abständen wieder zerstört werden.

Der **Vergleich der Deichtypen**, basierend auf dem indigenen Arteninventar, ergibt nur wenige charakteristische, qualitative Unterschiede, für die vor allem die Nutzungsintensität verantwortlich zu sein scheint. Dafür spricht das bereits erwähnte Vorkommen der Elachistiden-Arten am Schlafdeich und am Seedeich Rodenäs. Diejenigen Arten, die aufgrund ihrer Lebensweise nicht beweidungsgefährdet sind, zeigen eine rela-

* Die meisten Elachistiden-Arten, so auch *E. pulchella* und *C. freyerella*, können zweifelsfrei nur durch Anfertigung von Genitalpräparaten determiniert werden. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnte dieses zeitaufwendige Verfahren jedoch nur in Form von Stichproben durchgeführt werden, so daß die Möglichkeit besteht, daß weitere, habituell und genitaliter ähnliche Arten zu dieser Gruppe gehören. Ihr Anteil ist jedoch anscheinend sehr gering. Nur in einem Fall konnte bei einer Stichprobe statt *C. freyerella* die verwandte *C. stabilella* festgestellt werden.

tiv gleichmäßige Verteilung auf die einzelnen Deichtypen. Die von HEYDEMANN (1963, 1967) für die Carabiden und die Araneen festgestellten prägnanten Unterschiede in der Artensammensetzung und der Individuenhäufigkeit können für die Lepidoptera nicht nachgewiesen werden.

Auch die **ökoklimatische Sonderstellung** der Deichbiotopel läßt sich anhand der Lepidopterenfauna nicht belegen, da alle indigenen Arten der Deiche auch im Koogbereich bodenständig sind. Lediglich die Crambine *Agriphila tristella*, die nach Literaturangaben (BLESZYNSKI 1965; PETERSEN, FRIESE u. RINNHOFFER 1973) **trockene** Biotopel beansprucht, scheint am stark beweideten Seedeich ihr Verbreitungsoptimum zu haben. Diese Art fehlt bezeichnenderweise an beiden extensiv beweideten Standorten, die aufgrund der hohen Vegetation ein kühleres und feuchteres Mikroklima besitzen (s. Kap. 2.4.2.).

Die untersuchte **Halligwarft** zeigt hinsichtlich der indigenen Lepidopteren-Fauna ein hohes Maß an Übereinstimmung besonders mit den Seedeichbiotopen. Diese Artenkombination ist wahrscheinlich auch für die Sommerdeiche und Sommerköge der Halligen typisch.

4.7.2. Koog-Biotopel

a) Speicherkoog Dithmarschen-Süd

Der vor der Eindeichung zum freien Watt (Eulitoral) gehörende Teil des Untersuchungsgebietes ist, als Folge des immer noch hohen Bodensalzgehaltes, auch nach Ablauf von fünf bis sechs Jahren teilweise noch durch eine Halophytenvegetation charakterisiert, die jedoch anders aufgebaut ist als die der Salzwiesen. Höher gelegene, stärker entsalzte Gebiete weisen die Anfänge einer Besiedlung durch Nicht-Halophyten (s. Kap. 2.4.1. b) auf. Die Lepidopteren-Fauna dieses Gebietes ist mit 13 nachgewiesenen Arten (bei einer Untersuchungsdauer von zwei Jahren) sehr artenarm, von diesen erreichten drei halotopobionte Arten zusammen einen Anteil von 93 % des Gesamtfanges. Von den übrigen zehn Arten sind sechs ebenfalls typische Salzwiesenarten.

Die tieferliegenden, feuchten *Salicornia*-Gebiete werden nur von zwei Arten,

Coleophora salicorniae und
Scrobipalpa salinella

besiedelt, die allein 83 % des Gesamtfanges ausmachen. Als indigen für die trockenen, schwächer salzbeeinflußten Kuppen in diesem ehemaligen Wattgebiet konnten die Crambiden

<i>Pediasia aridella</i>	(10 %)
<i>Agriphila selasella</i>	(3 %)
und <i>Crambus perlella</i>	(1 % des Gesamtfanges)

mit Hilfe von Photoelektoren ermittelt werden. Von den übrigen Arten, die nur vereinzelt durch Farbschalen erfaßt wurden, sind die Noctuiden

Apamea oblonga
Amphipoea fucosa
Mesoligia furuncula
Discestra trifolii

als indigen für den Salzwiesenbereich bekannt und stammen wahrscheinlich aus der ehemaligen Festucetum-Zone.

In der **ehemaligen Andelzone** hat ein tiefgreifender Artenaustausch stattgefunden. Abgesehen von einzelnen zugeflogenen Exemplaren (Nachweis durch Farbschalen) konnten keine halotopobionten Arten mehr festgestellt werden. Die Crambinen

Chrysoteuchia culmella und
Agriphila straminella

haben mit zusammen 88 % der Individuen den größten Anteil an der neuen Artenkombination des Gebietes. Weiterhin konnten festgestellt werden:

Agriphila tristella
Lobesia abscisana
Scrobipalpa acuminatella
Elachista pulchella

Alle diese Arten gehören zur Gruppe der am Seedeich indigenen Lepidopteren, die also bei der Erstbesiedlung eingedeichter Salzwiesenareale eine wichtige Rolle spielen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß auch ohne Kultivierungsmaßnahmen in eingedeichten Salzwiesen bereits nach fünf Jahren ein weitgehender Artenaustausch stattgefunden hat, während nur tiefgelegene, sekundär salzbeeinflusste Gebiete noch eine fragmentarische Halotopobionten-Gesellschaft beherbergen.

b) Speicherbecken des Hauke-Haien-Kooges

Der Speicherbeckenbereich hat sich 15 Jahre nach der Eindeichung zum größten Teil zu einem typischen binnenländischen Feuchtgebiet entwickelt. Die Charakterpflanze *Phragmites australis* dominiert auf weiten Strecken, stellenweise unterbrochen durch *Bolboschoenus-maritimus*-Röhrichte, die noch auf einen geringen Restsalzgehalt hinweisen. Begleiter dieser artenarmen Pflanzengesellschaft sind lediglich *Agrostis stolonifera* und *Ranunculus aquaticus* (BREHM & EGGERS 1974). Dieser neu entstandene Lebensraum bietet einer großen Zahl von Lepidopteren-Arten, aus Feuchtgebieten des Binnenlandes stammend, optimale Lebensbedingungen. Folgende, an *Phragmites* gebundene Arten konnten im Speicherbeckenbereich nachgewiesen werden:

- | | |
|-----------------|---------------------------------|
| 1. Noctuidae: | <i>Mythimna straminea</i> |
| | <i>Mythimna obsoleta</i> |
| | <i>Senta flammea</i> |
| | <i>Archanara geminipunctata</i> |
| | <i>Archanara sparganii</i> |
| | <i>Rhizedra lutosa</i> |
| | <i>Arenostola phragmitidis</i> |
| | <i>Chilodes maritima</i> |
| 2. Pyralidae: | <i>Chilo phragmitellus</i> |
| 3. Gelechiidae: | <i>Brachmia inornatella</i> |

Die einzige halotopobionte, über ihre Nahrungspflanze *Bolboschoenus maritimus* aber stets an einen niedrigen Salzgehalt gebundene Art dieses Gebietes ist die Tortricide *Bactra robustana*.

Der sekundär salzbeeinflusste Bereich im Norden des Speicherbeckens beherbergt eine völlig anders geartete Lepidopteren-Fauna. Die salzempfindliche Art *Phragmites australis* fehlt hier fast vollständig und mit ihr die obengenannten Arten. Statt dessen dominiert *Jun-cus gerardii* neben anderen, bereits genannten Halophyten und Glycophyten (s.

Kap. 2.4.1. a). Nur wenige halotopobionte und halotopophile Lepidopteren-Arten charakterisieren diesen Bereich:

Clepsis spectrana
Phalonidia vectisana
Coleophora adjunctella
Coleophora atriplicis

Die in der Salzwiese indigenen, eurytopen Arten

Crambus perlella
Agriphila selasella

treten ebenfalls auf. Außer *C. adjunctella*, die hier anscheinend optimale Bedingungen vorfindet, erreichen die übrigen Arten nur geringe Abundanzwerte. Es fehlen die an *Aster tripolium* gebundenen Arten. Auffällig ist weiterhin, daß die ausgedehnten *Salicornia*- und *Suaeda*-Bestände nicht (mehr?) durch *Coleophora salicorniae* und *Scrobipalpa salinella* (wie im Speicherkoog Dithmarschen-Süd) besiedelt werden. KÖNIG (1969) erwähnt zumindest *S. salinella* noch. *C. salicorniae* hat wahrscheinlich schon vor der Eindeichung in diesem Gebiet gefehlt; für das Verschwinden von *S. salinella* ist möglicherweise der periodische winterliche Süßwassereinstau verantwortlich, der gerade die im Sommer mit *Salicornia* bestandenen Flächen betrifft.

Neben einer größeren Zahl dispergierender, nur in Einzelexemplaren mit Hilfe von Farbschalen erfaßter Lepidopteren-Arten konnten folgende haloxene Arten als indigen für das engere Untersuchungsgebiet ermittelt werden:

Coleophora alticolella
Coleophora glaucicolella
Coleophora caespititiella

(an *Juncus gerardii* zusammen mit *C. adjunctella*, im Gegensatz zu der letztgenannten Art auch im Binnenland an anderen *Juncus*-Arten lebend).

Elachista pulchella

Diese Art erreicht hier eine so hohe Besiedlungsdichte, daß dieses Gebiet als ihr lokales Verbreitungszentrum betrachtet werden muß.

c) Forschungsreservat Süd im Hauke-Haien-Koog

Entsprechend der fortgeschrittenen Aussüßung und Austrocknung dieses Gebietes zur Zeit der Untersuchungen und den nur noch in geringen Restbeständen nachgewiesenen Halophyten ist auch die Zahl der „halophilen“ Lepidopteren-Arten sehr gering. Es konnten in den Jahren 1974 und 1975 folgende Spezies aufgefunden werden:

Pediasia aridella
Phalonidia vectisana
Scrobipalpa stangei
Scrobipalpa nitentella
Coleophora adjunctella

Auch diese wenigen Arten sind in den folgenden Jahren in diesem Bereich zusammen mit den Nahrungspflanzen *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritimum*, *Atriplex hastata* und *Juncus gerardii* ausgestorben. Dominierend nach Arten- und Individuenhäufigkeit sind haloxene Formen.

d) Forschungsreservat Nord im Hauke-Haiken-Koog

Früher Umbruch und gute Drainage haben in diesem Bereich dazu geführt, daß bereits wenige Jahre nach der Eindeichung (1958/59) keine Halophyten mehr existieren konnten (mit einer einzigen Ausnahme; s. Kap. 2.4.1. d). Es entstand eine artenreiche Glycophyten-Vegetation, wie sie für **nicht kultivierte** Flächen des gesamten Koogbereiches typisch ist (vergleichbar etwa mit Straßenböschungen, Grabenrändern und ähnlichen Flächen). Auch die (haloxene) Lepidopteren-Fauna dieses Gebietes ist arten- und individuenreich. Die oben erwähnte Ausnahme bezieht sich auf die Halophyte *Atriplex hastata*, die in Einzel-exemplaren die Böschungen der Entwässerungsgräben besiedelt, und zwar nicht nur im Hauke-Haiken-Koog, sondern entlang der ganzen Küste an deichnahen Gräben und Sielzügen. An allen Standorten dieser Pflanzen konnten die halotopobionten bzw. halotopophilen Arten

Scrobipalpa nitentella
Scrobipalpa obsoletella
Coleophora atriplicis

nachgewiesen werden. Sie stellen somit die einzigen „halophilen“ Arten des kultivierten Kooges dar.*

Die reichhaltige „haloxene“ Lepidopteren-Fauna des Kooges ist in typischer Weise an krautige Dikotyledonen sowie in besonderem Maße an Gramineen gebunden.

e) Ostseeküsten-Feuchtgebiet Wallnau

Die Speicherbeckenareale an der Nordseeküste und die Strandseen der Ostseeküste weisen in mancher Hinsicht Parallelen auf. In beiden Fällen handelt es sich um Gebiete, die vom freien Meerwasser abgetrennt wurden und sich allmählich, unter Rückgang des Salzeinflusses, zu binnenländischen Feuchtgebieten entwickeln.

Das weitgehend verlandete Strandseegebiet Wallnau an der Westküste der Insel Fehmarn, das seit mehr als 100 Jahren keine Verbindung zur Ostsee mehr hat, beherbergt noch eine Anzahl von Halophyten-Arten (s. Kap. 2.4.3.), offenbar bedingt durch sekundäre Salzwasserzufuhr wie auch im nördlichen Teil des Speicherbeckens im Hauke-Haiken-Koog.

Zur Erfassung der Lepidopteren-Fauna wurden im Laufe eines Jahres (März bis November) einmal wöchentlich Lichtfallenfänge durchgeführt (Fallentyp: Remissions-Kunstlicht-falle). Aus technischen Gründen konnten diese Fänge nur an einer, am Rande des Gebietes liegenden Stelle durchgeführt werden, so daß die folgende Auflistung wahrscheinlich nicht das vollständige Arteninventar repräsentiert.

1. Halotopobionte Arten:

Coleophora atriplicis
Scrobipalpa nitentella
Monochroa tetragonella
Bactra robustana
Pediasia aridella

2. Halotopophile Arten:

Scrobipalpa obsoletella
Nephasia longana

* Die von HEYDEMANN, F. (1938) auf der Insel Amrum an *Halimione portulacoides* nachgewiesene Geometride *Eupithecia simplicata* Haw. (= *subnotata* Hbn.) konnte hier ebenfalls nachgewiesen werden.

Clepsis spectrana
Amphipoea fucosa
Hydraecia micacea

3. Eurytope (im Salzwiesenbereich der Nordseeküste indigene) Arten:

Crambus perlella
Agriphila selasella
Mesoligia furuncula

Trotz Vorhandensein der Nahrungspflanzen konnten die an *Aster tripolium* gebundenen Arten (*Bucculatrix maritima*, *Phalonidia affinitana*, *Eucosma tripoliana*, *Coleophora asteris*) nicht nachgewiesen werden, auch nicht die an *Triglochin maritimum* gebundenen Arten (*Scrobipalpa stangei*, *Phalonidia vectisana*), die ausschließlich bzw. vorwiegend an *Salicornia* lebenden Arten (*Coleophora salicorniae*, *Scrobipalpa salinella*) sowie die einzige an *Plantago maritima* gebundene Art (*Scrobipalpa samadensis*). Das „nicht-halophile“ Arteninventar dieses Gebietes zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit dem des küstennahen Koogbereiches der Nordsee (die an Holzpflanzen gebundenen Arten sowie die typischen, vom Strandwall stammenden Sandbodenbewohner blieben bei diesem Vergleich unberücksichtigt).

Tabelle 3: Dispergierende und indigene Lepidopteren-Arten der Deichbiotope und Halligwarften. Durchschnittliche Individuenzahl pro Farbschale und 7monatige Standzeit (–: kein Nachweis; +: Einzelnachweis; ●: 1–3 Individuen; ●●: 3–10 Individuen; ●●●: > 10 Individuen; ►: halotopobionte und halotopophile Arten; ■: indigene Arten der Deichbiotope und Halligwarften). Erläuterung zu den Standorten im Text.

LEPIDOPTEREN-ARTEN	SEEDEICH-STANDORTE				SCHLAF-DEICH	HALLIG-WARFT
	RODENÄS	OWK	HHK	CHK		
<i>P. brassicae</i>	–	–	+	–	–	+
<i>P. rapae</i>	–	+	–	–	–	+
<i>P. napi</i>	+	–	–	–	–	–
<i>A. urticae</i>	●●	–	–	●	+	●●
<i>M. jurtina</i>	–	–	–	+	–	–
<i>T. sylvestris</i>	–	+	–	–	–	–
<i>T. lineola</i>	–	+	–	–	–	–
<i>H. sylvina</i>	–	+	–	–	+	–
<i>S. lubricipeda</i>	+	–	–	–	–	–
<i>S. immutata</i>	–	+	–	–	–	–
<i>S. floslactata</i>	+	–	–	–	–	–
<i>T. griseata</i>	–	–	–	–	+	–
<i>H. furcata</i>	+	–	–	–	–	–
<i>A. clavis</i>	–	+	–	–	–	–
■ <i>A. exclamationis</i>	●	●	–	+	–	●
<i>O. plecta</i>	–	–	–	+	–	–
<i>N. pronuba</i>	–	●	–	–	–	–

LEPIDOPTEREN- ARTEN	SEEDEICH-STANDORTE				SCHLAF- DEICH	HALLIG- WARFT
	RODENÄS	OWK	HHK	CHK		
D. rubi	-	+	-	+	●	-
X. c-nigrum	-	-	-	+	-	-
X. sexstrigata	-	-	-	-	+	-
X. xanthographa	-	+	-	+	+	-
L. suasa	+	-	-	-	-	+
L. oleracea	+	-	-	-	-	-
C. graminis	+	+	-	-	-	-
T. decimalis	●●	-	-	-	-	-
O. gothica	-	+	-	-	-	-
M. impura	-	●	-	-	-	-
▶M. favicolor	-	+	-	-	-	-
A. helvola	-	+	-	-	-	-
A. lychnidis	-	+	-	-	-	-
A. monoglypha	-	+	-	-	-	-
▶A. oblonga	-	-	-	+	-	-
■M. secalis	-	+	+	-	+	+
M. furuncula	-	+	-	-	●	+
L. testacea	-	+	-	-	-	-
▶A. fucosa	●	●	-	●	-	●●
▶H. micacea	●	-	-	-	-	+
A. phragmitidis	-	-	-	+	-	-
H. alsines	-	+	-	-	-	-
C. morpheus	-	-	-	+	-	-
D. chrysis	-	+	-	+	-	-
A. gamma	-	●●	●●●	●●●	●●●	●●
R. sericealis	-	-	-	+	-	-
M. cribrumalis	-	-	-	+	-	-
C. lemnata	-	-	-	-	●●	-
C. phragmitellus	-	-	-	+	-	-
■C. culmella	●●	●	●●	-	●	●●
■C. perlella	●	●	●●	●●●	+	●●
■A. tristella	-	●	●	●●	-	●●
■A. selasella	●●●	●	●●●	●●●	-	+
A. geniculea	-	+	-	-	-	-
■A. straminella	●●●	●●	●●	●	●●●	+
▶P. aridella	●	●	-	+	-	+

LEPIDOPTEREN- ARTEN	SEEDEICH-STANDORTE				SCHLAF- DEICH	HALLIG- WARFT
	RODENÄS	OWK	HHK	CHK		
▶ C. spectrana	-	●	-	-	+	●●
▶ C. longana	-	+	-	-	-	-
C. pasiuana	-	+	-	-	-	-
C. incertana	-	+	-	-	-	-
■ C. striana	●●	●●	-	-	-	●
■ L. abscisana	+	●	●●	+	+	-
▶ B. robustana	-	-	-	+	-	-
▶ E. tripoliana	-	+	-	+	-	-
▶ P. vectisana	●	-	-	-	-	-
A. hamana	-	+	●	-	-	+
D. daucella	-	+	-	-	-	-
A. heracliانا	-	+	-	-	-	-
A. yeatiana	●	-	-	-	●	-
▶ M. tetragonella	+	-	-	-	-	-
B. terrella	●	+	●	-	-	-
■ S. acuminatella	●	+	-	-	-	-
▶ S. stangei	●	-	-	-	-	-
▶ S. salinella	-	●●	-	●	-	-
C. therinella	+	-	-	-	-	-
C. saxicolella	-	+	-	-	-	-
C. alticolella	-	+	-	-	-	-
▶ C. atriplicis	-	+	-	-	-	-
▶ C. suaedivora	-	+	-	-	-	-
■ E. pulchella	●●	●●	●	●	●	+
E. argentella	-	+	-	-	-	-
■ E. cerusella	-	-	-	-	●●●	-
■ C. freyerella	●●	-	+	-	●●●	-
P. xylostella	●	●	+	●	-	+
A. fabriciana	-	+	-	+	-	-
G. simplicella	+	+	-	+	-	-
▶ B. maritima	-	+	-	-	-	-

5. Bionomie und Verbreitung* der halotopobionten Salzwiesen-Lepidopteren

Familie Coleophoridae

Alle Arten des Gezeitegebietes minieren als Jungraupe, die erwachsene Raupe lebt in einem transportablen Wohngehäuse. Die Raupe überwintert. Nur eine Generation.

1. *Coleophora salicorniae* WOCKE, 1876

- Ei:** Die Eiablage wurde nicht beobachtet. Der stiletartige, kräftig chitinierte Ovipositor der Weibchen zeigt jedoch, daß die Eier tief ins Pflanzengewebe eingesenkt werden.
- Larve:** Die Junglarve lebt endophag in einer Triebspitze von *Salicornia* und höhlt diese aus. Die ältere Larve beißt die ausgehöhlte Triebspitze senkrecht zur Längsachse des Triebes ab und benutzt sie als mobiles Wohngehäuse (Abb. 15). Dieser „Sack“ wird an einer anderen Triebspitze angesponnen, worauf die Raupe diese aushöhlt. Oft findet man so mehrere aneinandergespinnene, ausminierte Triebspitzen. Typische Fraßspuren sind abgeissene Triebspitzen; es konnte nicht beobachtet werden, daß die Triebe äußerlich bis auf die Gefäßbündel abgefressen werden, wie HEYDEMANN (1938) beschreibt. Die Raupen dieser Art sind nicht so strikt an den Besitz eines Wohngehäuses gebunden wie die meisten anderen Coleophoriden-Larven. Sie wechseln den Fraßort oft auch ohne „Sack“ und kriechen frei umher. Die erwachsene Larve verläßt die Nahrungspflanze und bohrt sich in den Boden ein, fertigt dabei eine mit Gespinst ausgekleidete Röhre an, die „Säcke“ bleiben an der Oberfläche zurück (HEYDEMANN 1938). Am Ende der Röhre wird ein doppelter, mit Sand bekleideter Kokon gesponnen, in dem die Larve überwintert.
- Puppe:** Die Verpuppung erfolgt wahrscheinlich erst im Juli des folgenden Jahres im Überwinterungskokon der Raupe.
- Imago:** Ende Juli und August. Die Falter ruhen an den Triebspitzen von *Salicornia* und fliegen in der Dämmerung.
- Verbreitung:** Im Untersuchungsgebiet nur im 1973 eingedeichten Speicherkoog Dithmarschen-Süd (ehemalige, freie Sandwattzone), sofern hier noch salzhaltige, sandige, nicht entwässerte Areale mit *Salicornia*-Bewuchs vorhanden sind, die nach der Eindeichung schnell zurückgehen. HEYDEMANN (1938) fand die Art auf der Insel Amrum. An den Küsten von Dänemark (Nordjütland, Seeland), Ostfriesische Inseln: Wangerooge, Holland, England.

* Verbreitungsangaben nach ALBERS (1931, 1935, 1951), ALBERS et al. (1937), ALFKEN (1924, 1930), BENANDER (1938, 1939), BJØRN u. PALLESEN (1969, 1972), BRADLEY et al. (1973, 1979), DALLA TORRE (1889), EVERS (1947, 1959, 1960), GUDMANN (1930), HACKMANN (1945), HERING (1936), F. HEYDEMANN (1926, 1931, 1933, 1934, 1935, 1938), JÄCKH (1951), KARSHOLT u. NIELSEN (1976), KASY (1959, 1965, 1967), LARSEN (1927), MEDER (1934, 1938), MEYRICK (1928), PALLESEN u. PALM (1974, 1977), PATZAK (1965, 1974), POVOLNY (1954), SAUBER (1904), SCHNEIDER (1898), SOFFNER (1955, 1957), STANGE (1899, 1900, 1912), TIEDEMANN (1962), URBACH (1959), WARNECKE (1930/31), ZIMMERMANN (1926).

Bemerkungen: An **Binnenlandsalzstellen** (Mitteldeutschland: Staßfurt, Artern, Umgebung Nordhausen; Ungarn; Österreich: Neusiedler See; Iran). Die Art ist in ihrem Vorkommen anscheinend auf das Sandwatt beschränkt, sie konnte an keinem Schlickwattstandort nachgewiesen werden. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in der besonderen Art der Überwinterung begründet, die im Schlick, wohl aufgrund von Sauerstoffmangel (Reduktionszone!) nicht möglich ist.

2. *Coleophora atriplicis* MEYRICK, 1928

Ei: Die Eiablage erfolgt an den Blättern der Nahrungspflanzen (*Atriplex hastata*, *Suaeda maritima*, *Halimione portulacoides*), vorzugsweise im Triebspitzenbereich. Die Eier werden nicht ins Blattgewebe eingesenkt (zarter, weicher Ovipositor!).

Larve: Die Junglarve miniert im Blattgewebe, als L 1 in feinen, gewundenen Gangminen, als L 2 in kurzen, breiten Minen, die am Ende platzartig erweitert werden. Aus diesen Endbereichen werden aus der unteren und oberen Blattepidermis unregelmäßig-ovale Stücke geschnitten, die der Raupe zur Anfertigung eines ersten Wohngehäuses dienen.

Die ältere Larve miniert an Triebspitzen und vor allem an den unreifen Samen der Nahrungspflanzen von ihrem Wohngehäuse aus, das vollständig aus Gespinst gefertigt ist. Im Herbst (Oktober) verläßt die erwachsene Larve die Pflanze und überwintert am Erdboden, der „Sack“ wird dabei durch ein zusätzliches Gespinst geschützt, aus dem die Afterklappe hervorragt (aus dieser schlüpft später der Falter).

Puppe: Die Verpuppung erfolgt im Juni im Überwinterungsquartier der Raupe.

Imago: Der Falter erscheint Ende Juni bis Anfang Juli, er ist dämmerungsaktiv.

Verbreitung: An fast allen untersuchten Vorland-Standorten nachgewiesen, auch auf den Halligen. Von Amrum als „*maeniocella* Stt.“ gemeldet (HEYDEMANN 1938). Im Koogbereich an salzhaltigen Sielen und Entwässerungsgräben. Im Brackwasserbereich des NSG Wallnau auf der Insel Fehmarn.

Dänemark (in Jütland an der Nordseeküste bisher nur nahe der deutschen Grenze; Seeland, Lolland, Bornholm), Schweden, Finnland, DDR-Ostseeküste (Hiddensee), Ostfriesische Inseln: Wangerooge, England.

Bemerkungen: Häufigste Coleophoriden-Art des Vorlandes. Sie kommt wahrscheinlich auch an der holländischen Küste vor.

3. *Coleophora suaedivora* MEYRICK, 1928

Ei: Eiablage wahrscheinlich wie bei *C. atriplicis* an den Blättern der Nahrungspflanzen (*Suaeda maritima*, *Halimione portulacoides*) im Triebspitzenbereich; die Eier können nur äußerlich angeheftet werden (sehr zarter Ovipositor!).

Larve: Jugendstadien nicht beobachtet, wahrscheinlich in den Blättern der Nahrungspflanzen im Triebspitzenbereich minierend.

Die ältere und die erwachsene Larve miniert von dem aus Gespinst gefertigten Wohngehäuse aus die m. o. w. unreifen Samen. Die Überwinterung erfolgt im angesponnenen „Sack“ an den basalen Stengelteilen (Abb. 16) der Nahrungspflanzen.

- Puppe:** Die Verpuppung erfolgt im Juni im Gehäuse der Raupe.
Imago: Die Falter beginnen Anfang Juli zu schlüpfen. Sie sind dämmerungsaktiv.
Verbreitung: In den Salzwiesen der Hauptuntersuchungsstandorte (Vorland der Meldorfer Bucht, Vorland Osewoldt). Im Speicherbeckenbereich nicht vertreten.
Insel Amrum (HEYDEMANN 1938), Dänemark (bisher nur auf der Insel Fanø), Ostfriesische Inseln: Wangerooge, England.
Von Binnenlandsalzstellen **nicht** bekannt.
Bemerkungen: Lokal und selten vorkommende Art, die aber wahrscheinlich auch an der holländischen Nordseeküste gefunden werden kann. Sie fehlt offensichtlich im gesamten Ostseeraum. Ein Fund aus Schweden (BENANDER 1939) bezieht sich anscheinend nicht auf diese Art.

4. *Coleophora asteris* MÜHLIG, 1864

- Ei:** Die Eiablage erfolgt an den Blüten von *Aster tripolium*.
Larve: Über die Entwicklung der Junglarve ist offenbar nichts bekannt. Sie miniert wahrscheinlich in den unreifen Samen der Nahrungspflanze. Die ältere Larve lebt, tief in einer Blüte verborgen, als Samenfresser in einem dunkelbraunen, aus Gespinnst gefertigten Wohngehäuse. Ende September bis Anfang Oktober verläßt sie den Blütenbereich und setzt sich nahe dem Erdboden zur Überwinterung fest.
Puppe: Im Wohngehäuse der Raupe im Juni.
Imago: Der Falter schlüpft erst Ende Juli bis Anfang August.
Verbreitung: Salzwiesen der Meldorfer Bucht, Salzwiese vor dem Osewoldt Koog, Ostseeküste bei Kiel. Dänemark (Ostseeküste Jütlands: Kalø, Insel Læsø, Seeland).
Umgebung von Frankfurt, Regensburg (s. Bemerkungen). England.
Von Binnenlandsalzstellen **nicht** bekannt.
Bemerkungen: *C. asteris* wurde von MÜHLIG (1864) aus der Umgebung von Frankfurt (Biberer Höhe bei Offenbach) beschrieben. Als Nahrungspflanze wurde *Aster amellus* genannt. Nach der Abbildung der Genitalien bei TOLL (1952), der keine Typen untersuchen konnte, hat BRADLEY (1955) die englische, an *Aster tripolium* lebende *C. tripoliella* HODGKINSON 1875, mit *C. asteris* Mühl. synonymisiert. Es bestehen jedoch einige Unstimmigkeiten, z. B. hinsichtlich der Beschaffenheit des Raupensackes, den Mühlig und Toll beschreiben, im Vergleich zu der Küstenart, so daß eine Artgleichheit erst nach Untersuchung des Typenmaterials als gesichert gelten kann.
An mittel- und südeuropäischen Binnenlandsalzstellen (Südmähren, Ungarn, Österreich – Neusiedler See) lebt an *Aster tripolium* mit identischer Biologie die Coleophoride *C. halophilella* ZIMMERMANN (KASY, 1959).

5. *Coleophora adjunctella* HODGKINSON, 1882

- Ei:** Eiablage **äußerlich** an die unreifen Samenkapseln von *Juncus gerardii*.
Larve: Die Junglarve dringt in die Samenkapseln ein und ernährt sich von den unreifen Samen. Später wird die Kapsel von der Raupe am Stengel an-

satz abgebissen, die Spitze der Kapsel wird ebenfalls geöffnet. Die Raupe verlängert das so entstandene Wohngehäuse vorn und hinten durch Gespinst (Abb. 26). Von diesem Gehäuse aus werden weitere Kapseln ausgefressen. Die erwachsene Larve überwintert am Boden, im Frühjahr findet man sie umherkriechend. Sie nimmt keine Nahrung mehr auf und setzt sich oft an exponierten Stellen zur Verpuppung fest.

- Puppe:** Die Verpuppung erfolgt im Mai im Raupensack.
Imago: Der Falter erscheint Anfang Juni, Hauptflugzeit ist die zweite Juni- und die erste Julihälfte.
Verbreitung: Speicherbecken des Hauke-Haien-Kooges, Hallig Gröde. Dänemark (nur an wenigen Fundorten im Ostseeküstenbereich). Schweden, Finnland, Ostfriesische Inseln: Wangerooge, England. An Binnenlandsalzstellen (Mitteldeutschland: Artern, Staßfurt, Tschechoslowakei: Südmähren).
Bemerkungen: Die Art fehlt in den untersuchten Festlands-Salzwiesen der Nordseeküste, wahrscheinlich aufgrund der starken Beweidung und des darauf beruhenden Rückgangs und Verbisses von *Juncus gerardii*. *Juncus gerardii* kommt bei Intensivbeweidung nicht zur Ausbildung von Samenkapseln.
Im Speicherbecken des Hauke-Haien-Kooges in hoher Abundanz (so weit die Nahrungspflanze in umfangreichen Beständen auftritt und wenig beweidet wird), vergesellschaftet mit nicht-halotopophilen *Juncus*-Coleophoriden (*C. alticolella*, *C. glaucicolella*, *C. caespitiella*).

Familie Gelechiidae

Die Familie der Palpenmotten ist im Gezeitengebiet fast ausschließlich durch Arten der Gattung *Scrobipalpa* Janse repräsentiert. Die Larven dieser Arten minieren entweder lebenslang oder leben als erwachsene Larve ektophag im Schutz eines Gespinstes. Es überwintert das Ei (?), die Raupe oder die Puppe. Eine oder zwei Generationen.

1. *Scrobipalpa samadensis* PFAFFENZELLER, 1870

- Ei:** Die Eiablage wurde nicht beobachtet. Sie erfolgt wahrscheinlich in der Nähe der Blattbasis an der Nahrungspflanze (*Plantago maritima*).
Raupe: Die Jungraupe im Herbst in langen, schmalen Blattminen, die hin und wieder gewechselt werden. Nach der Überwinterung lebt die ältere und erwachsene Raupe im Herztrieb der Nahrungspflanze, die befallelenen Pflanzen sind an den gelblich verfärbten innersten Blättern kenntlich (GUDMANN 1930).
Puppe: Verpuppung ebenfalls im Herztrieb.
Imago: Der Falter erscheint frühestens Ende Juni, meist Anfang bis Mitte Juli.
Verbreitung: Salzwiesen der Meldorfer Bucht, St. Peter-Ording, Rodenäs, Hallig Gröde. In Dänemark an den Küsten von Nord- und Ostsee, Bornholm, auch an sandigen Binnenland-Arealen an *Plantago lanceolata* (KARSHOLT, in lit.). Schweden, Ostfriesische Inseln: Wangerooge, England. Verbreitet an Binnenlandsalzstellen (Mitteldeutschland, Südmähren, Ungarn, Österreich), die Nominat-Unterart wird aus höheren Lagen der Alpen und aus Spanien gemeldet.

Bemerkungen: Die aus England beschriebene, halotopophile Art *Scrobipalpa* („Lita“) *plantaginella* Stainton, 1883, wurde von POVOLNÝ (1967) mit der vor allem aus den europäischen Gebirgskomplexen bekannten *S. samadensis* (PFAFFENZELLER 1870) synonymisiert. Da die letztere in Gebieten ohne Salzeinfluß vorkommt (Futterpflanze unbekannt), betrachtet POVOLNÝ die Populationen der Küsten und der Binnenlandsalzstellen als ökologische Subspezies: *Scrobipalpa samadensis plantaginella* *Stt.*
Im Untersuchungsgebiet nur eine Generation, aber bereits aus England werden zwei Generationen gemeldet.

2. *Scrobipalpa stangei* E. HERING, 1889

Ei: Eiablage nicht beobachtet, wahrscheinlich an den Blättern (Blattbasis?) der Nahrungspflanze *Triglochin maritimum*.

Raupe: Jungraupe im Herbst wahrscheinlich in den Blättern minierend. Überwinterung im Wurzelstock. Im Juni des folgenden Jahres findet man die erwachsenen Larven in den Blütenstengeln und in den Blättern. Die Blattminen sind äußerlich kaum zu erkennen.
Oft werden Blattstücke teilweise abgeissen und hängen im spitzen Winkel herunter. Dieser Winkel ist mit Kot angefüllt (LARSEN 1927, p. 92).

Puppe: Die Verpuppung erfolgt in der Blatt- oder Stengelmine.

Imago: Die Falter erscheinen im Juli.

Verbreitung: Im Untersuchungsgebiet nur im Hauke-Haien-Koog (Forschungsreservat Süd) und am Seedeich Rodenäs (nur zwei Exemplare, wohl aus der Salzwiese vor dem Deich stammend).
Dänemark (mehrere Funde an Salzwiesen-Standorten), Norwegen, Schweden, (England?).
An Binnenlandsalzstellen: Norddeutschland (Friedland), Österreich (Neusiedler See).

Bemerkungen: Da als zweite Nahrungspflanze *Triglochin palustre* angegeben wird, ist es möglich, daß die Art auch an Standorten ohne Salzeinfluß vorkommt.
Das Fehlen der Art im Gezeitenbereich der Meldorfer Bucht, wo die Nahrungspflanze in den Forschungsreservaten häufig ist, könnte u. U. ein reines Wiederbesiedlungsproblem sein (nach Ausrottung durch Beweidung!). Dieselbe Erklärung gilt auch für das Fehlen der Art in den übrigen Salzwiesen, in denen *Triglochin maritimum* schnell durch Beweidung ausfällt.

3. *Scrobipalpa salinella* ZELLER, 1847

Ei: Eiablage nicht beobachtet. Sie erfolgt wahrscheinlich im August an der im Untersuchungsgebiet als Hauptnahrungspflanze geltenden Halophyte *Salicornia*.

Raupe: Wahrscheinlich überwintert die Jungraupe, möglicherweise auch das Ei. Im Untersuchungsgebiet findet man die Jungraupen im Mai; sie sind im Juni erwachsen und leben zwischen versponnenen Trieben, in die sie oberflächliche Gänge fressen.

- Puppe:** Die Verpuppung erfolgt nach SCHÜTZE (1931) im Gespinst an der Nahrungspflanze, nach KASY (1959) an trockenen Stellen am Boden, jedoch nie an der Pflanze.
- Imago:** Schlupfbeginn in Schleswig-Holstein Ende Juni, Hauptflugzeit Juli.
- Verbreitung:** Im Untersuchungsgebiet vor allem im salinen Bereich des Speicherkoozes Dithmarschen-Süd, aber auch in den Vorland-Salzwiesen der Meldorfer Bucht, vor dem Osewoldter Koog und an den entsprechenden Seedeichabschnitten.
In Dänemark mehrere Fundorte an der Nord- und Ostseeküste. Holland, England, Mittelmeer, Nordafrika.
An Binnenlandsalzstellen in Mittel- und Südeuropa, Vorderasien bis zur Mongolei (transpalaearktische Verbreitung).
- Bemerkungen:** Als weitere Nahrungspflanzen (im engeren Untersuchungsgebiet) werden *Suaeda maritima*, *Spergularia spec.* und *Aster tripolium* genannt (MEYRICK, 1928). Im Mittelmeerraum und in Asien besitzt die Art eine große Zahl weiterer, jedoch ausschließlich halophiler Nahrungspflanzenarten.
Nach KASY (1959) hat die Art im Neusiedler-See-Gebiet zwei bis drei Generationen pro Jahr.
Die nahe verwandte Art *Scrobipalpa instabilella* (DOUGLAS, 1876) ist sowohl habituell als auch genitalmorphologisch der *S. salinella* Z. so sehr ähnlich, daß nur der Vergleich von Genital-Dauerpräparaten eine sichere Determination zuläßt. Diese aufwendige Bestimmungstechnik konnte bei der vorliegenden Untersuchung nur in Form von Stichproben durchgeführt werden. In keinem Fall konnte die Art *S. instabilella* Dgl. identifiziert werden. Es liegen jedoch einige ältere, eindeutige Funde von der Insel Amrum und der Hallig Norderoog vor. Auch aus Dänemark sind einige sichere Nachweise bekannt, vor allem von der Halbinsel Skallingen (südliche Nordseeküste). Es kann somit nicht ausgeschlossen werden, daß sich Exemplare von *S. instabilella* Dgl. unter dem als *S. salinella* Z. determinierten Material befinden.
Der *Scrobipalpa-salinella-instabilella*-Komplex gilt in vieler Hinsicht als problematisch. Beide Arten sind – oft sympatrisch – transpalaearktisch verbreitet und halotopobiont. Die Zersplitterung des gesamten Verbreitungsareales, bedingt durch die Bindung an Salzstellen, hat zur Ausbildung einer Reihe von isolierten Populationen geführt, die in der Vergangenheit oft als eigene Arten beschrieben wurden, jedoch durch Übergangsformen verbunden sind. POVOLNÝ (1966) bezeichnet diesen Artenkomplex als „very modern and plastic complex of closely related forms the taxonomy of which is extremely difficult“. Er läßt die Frage offen, ob es sich um nahe verwandte Arten („sibling species“) oder um Subspezies zweier polytypischer Arten handelt.

4. *Scrobipalpa nitentella* FUCHS, 1902

- Ei:** Eiablage an den Blättern der Nahrungspflanze. Die Wirtspflanze stellt im Untersuchungsgebiet überwiegend *Atriplex hastata* dar, seltener *Suaeda maritima* und *Halimione portulacoides*; GUDMANN (1930) nennt auch *Salicornia*.

- Raupe:** Die Jungraupe dringt ins Blattgewebe ein und miniert dort bis zum vorletzten Larvenstadium. Die Minen der Eiraupe sind typisch U-förmig gekrümmt, später unregelmäßig und verzweigt; sie werden gewechselt, der Kot wird meist aus der Mine entfernt (s. Abb. 17). Die erwachsene Larve lebt in einem röhrenförmigen Gespinst am Fruchtstand der Nahrungspflanze, sie frißt vor allem die unreifen Samen.
- Puppe:** Verpuppung in einem festen, weißen Kokon am Boden. Die Puppe überwintert.
- Imago:** Die Falter schlüpfen von Anfang Juni an. Eine langgestreckte Generation.
- Verbreitung:** Salzwiesen der Meldorfer Bucht, Salzwiese vor dem Osewoldter Koog, im Koogbereich an Sielen und Gräben; Halligen und Nordfriesische Inseln, deutsche Ostseeküste, Nord- und Ostseeküste Dänemarks; Schweden, England, Mittelmeerraum.
Im Binnenland an Salzstellen Mitteldeutschlands, Ungarns, der Tschechoslowakei, Österreichs, der Türkei. Auch aus der Mongolei bekannt.
- Bemerkungen:** Aus im Herbst bei Zimmertemperatur gehaltenen Raupen entwickeln sich die Imagines bereits Ende Oktober bis Anfang November (keine obligatorische Diapause!). Über die Generationenzahl im Süden des Verbreitungsgebietes ist nichts bekannt.
S. nitentella Fuchs ist nahe verwandt mit *S. obsoletella* F. v. R., läßt sich aber genitalmorphologisch gut von dieser trennen und hat eine abweichende Lebensweise.

5. *Monochroa tetragonella* STAINTON, 1885

- Ei:** Eiablage nicht beobachtet, wahrscheinlich an den Blättern der Nahrungspflanze *Glaux maritima*.
- Raupe:** Jungraupe im Herbst in den Blättern von *Glaux maritima* minierend, überwintert in der Wurzel, im Frühjahr im Stengel minierend.
Ort und Art der Verpuppung nicht bekannt.
- Puppe:** Die Falter schlüpfen Ende Juli bis Anfang August.
- Imago:** Die Falter schlüpfen Ende Juli bis Anfang August.
- Verbreitung:** Im Untersuchungsgebiet nur auf der Hallig Gröde; im Brackwasser-Einflußgebiet des NSG Wallnau auf der Insel Fehmarn.
In Dänemark überall dort, wo *Glaux maritima* wächst. Ostfriesische Inseln: Wangerooge, England.
- Bemerkungen:** Trotz Vorhandensein der Nahrungspflanze in den Festlands-Salzwiesen der Nordseeküste nicht nachgewiesen, ebenso fehlt die Art im Speicherbecken des Hauke-Haien-Kooges.

Familie Lyonetiidae

Im Salzwiesenbereich nur durch eine Art der Gattung *Bucculatrix* vertreten, die von einigen Autoren als selbständige Familie *Bucculatrixidae* angesehen wird.

Bucculatrix maritima STAINTON, 1851

- Ei:** Die Eiablage erfolgt – meist an der Oberseite – der Blätter von *Aster tripolium*, die als einzige Nahrungspflanze bekannt ist.

- Larve:** Die Jungraupen erzeugen lange, schmale Minen in den *Aster*-Blättern, die eine schwärzliche, durch Kotablagerung gebildete Mittellinie besitzen. Sie verlaufen oft über mehrere Zentimeter gerade oder durchqueren ein ganzes Blatt in der Längsrichtung, können aber auch unregelmäßig gebogen sein. Jungraupen der zweiten Generation wurden auch in der Stengelrinde im Blütenstandbereich und sogar in den Hüllblättern der Blütenstände minierend gefunden. Ältere Raupen erzeugen kurze, breite Minen, die häufig gewechselt werden, Eintritts- und Austrittsöffnungen besitzen und unregelmäßige Kotablagerungen aufweisen. Erwachsene Raupen können, an der Blattunterseite sitzend, Fensterfraß verursachen (das Blattgewebe einer ovalen Fläche wird aufgenommen, wobei die obere Blattepidermis erhalten bleibt), dieses Verhalten ist aber nicht obligatorisch.
- Die letzte Häutung findet meist unter einem speziell für diesen Zweck angelegten, flachen Gespinst statt, in das oft die vorher verlassene Mine mündet. Dieses bei allen *Bucculatrix*-Arten verbreitete Verhalten ist bei *B. maritima* ebenfalls nicht obligatorisch, da wiederholt Häutungen auch in normalen Minen oder platzartig erweiterten Minen (bei der Zucht) beobachtet wurden.
- Die Larven der ersten Generation überwintern jung, im zweiten oder dritten Larvenstadium. Der genaue Ort der Überwinterung ist nicht bekannt, ist aber wohl im basalen Stengel- oder im Wurzelbereich zu suchen, da die oberirdischen Teile der Pflanze weitgehend absterben. Im Frühjahr (April bis Mai) findet man an den ersten erscheinenden Blättern bereits wieder die Minen. Die Larven der zweiten Generation entwickeln sich im Juni und Juli an den Blättern der ganzen Pflanze.
- Puppe:** Die Verpuppung findet meist etwas abseits der Nahrungspflanze, z. B. an Gramineenhalmen und -blättern, statt. Die Raupe fertigt hierzu den für alle *Bucculatrix*-Arten typischen, längsgerippten, aus glänzend weißem, pergamentartigem Gespinst bestehenden Kokon an. Die Puppe, die einen auffälligen Stirnfortsatz besitzt, arbeitet sich vor dem Schlüpfen des Falters zur Hälfte aus dem Kokon heraus.
- Imago:** Die Falter der ersten Generation fliegen ab Ende Mai, Hauptflugzeit ist der Juni, die zweite Generation erscheint Anfang bis Mitte August. Die Falter sind dämmerungsaktiv und fliegen nur bei schwachem Wind bzw. bei Windstille.
- Verbreitung:** Salzwiesen der Meldorfer Bucht, Salzwiese vor dem Osewoldter Koog, Hallig Gröde (wohl an allen Standorten der Nahrungspflanzen anzutreffen).
Dänemark, Ostseeküste bis Finnland, Ostfriesische Küste und Inseln, Holland, England.
An Binnenlandsalzstellen Mitteldeutschlands, der Tschechoslowakei, Ungarns und Österreichs häufig.
- Bemerkungen:** KASY (1959) beobachtete im Neusiedler-See-Gebiet regelmäßig drei Generationen pro Jahr. Auch die einheimischen Populationen besitzen keine obligatorische Diapause: im September eingetragene Jungraupen lassen sich bei Zimmertemperatur ohne Unterbrechung züchten und ergeben die Falter (der dritten Generation) im November.

Familie Tortricidae und Familie Cochyliidae

Die Wicklerartigen sind im Untersuchungsgebiet mit vier halotopobionten Arten vertreten. Ihnen gemeinsam ist die endophage bzw. funktionell-endophage Lebensweise der Larven. Bei allen Arten überwintert die Raupe.

1. *Eucosma tripoliana* BARRET, 1880

- Ei:** Die Eiablage erfolgt an die Blütenstiele von *Aster tripolium*. Die auffallend rot gefärbten Eier sind in der ersten Augushälfte an der Nahrungspflanze leicht zu beobachten.
- Larve:** Die Jungraupe dringt in einen *Aster*-Blütenkopf ein und ernährt sich von den unreifen Samen. Die erwachsene Larve (Abb. 20) spinnt oft mehrere Köpfe zusammen. Sie benötigt bis zur Verpuppungsreife etwa zwei bis drei dieser Sammelblüten. Die Larve ist im Spätherbst erwachsen, verläßt dann die Pflanze und spinnt am Erdboden einen Konkon, in dem sie überwintert und unverwandelt bis zum Juli des folgenden Jahres liegt.
- Puppe:** Die Verpuppung erfolgt im Juli, ohne daß die Raupe ihr Gespinst verlassen oder den Standort gewechselt hätte.
- Imago:** Die Falter erscheinen vereinzelt bereits Mitte Juli, die überwiegende Zahl schlüpft jedoch Ende Juli bis Anfang August.
- Verbreitung:** Salzwiesen der Meldorfer Bucht, Salzwiese vor dem Osewoldter Koog, Hallig Trischen, Amrum, Sylt, Ostseeküste Schleswig-Holsteins, Ostfriesische Küste und Inseln. Dänemark: Nord- und Ostseeküste. Schweden, Holland, England. Binnenlandsalzstellen?
- Bemerkungen:** Nach mehreren Literaturzitaten kommt die Art auch an „Binnenlandsalzstellen“ vor. Ein konkreter Fundort konnte jedoch nicht nachgewiesen werden. KASY (1967) gibt an, daß *E. tripoliana* in den großen *Aster tripolium*-Beständen des Neusiedler-See-Gebietes **nicht** vorkommt. Dagegen teilt er mit, daß die 1930 von PREISSECKER beschriebene Art *Semasia amellana* von OBRAZTSOV nach Untersuchung von Typenmaterial mit *E. tripoliana* synonymisiert worden sei. *Amellana* lebt in Österreich an völlig salzfreien Biotopen an *Aster amellus*. Auch hier erhebt sich die Frage danach, ob nicht zumindest eine ökologisch differenzierte Unterart vorliegt.

2. *Bactra robustana* CHRISTOPH, 1872

- Ei:** Ort der Eiablage unbekannt.
- Larve:** Die Raupe lebt von Juli an, überwintert, bis Mai in den Halmen von *Bolboschoenus maritimus*. Die Überwinterung findet im Wurzelstock statt.
- Puppe:** Die erwachsene Raupe fertigt zur Verpuppung im untersten Stengelteil im Mark einen weißen Konkon an, nachdem sie ein Ausschlußfenster in der Stengelrinde angelegt hat.
- Imago:** Die Falter schlüpfen im Juni.
- Verbreitung:** Brackige Sumpfbereiche des Speicherbeckens im Hauke-Haien-Koog, deichnahe, brackige Siele mit Beständen der Nahrungspflanze im Bereich der Meldorfer Bucht und der Insel Nordstrand. Ostseeküste

Schleswig-Holsteins (Kieler Bucht, Fehmarn), Dänemark, Ostfriesische Küste und Inseln, Holland, England.

An Binnenlandsalzstellen: Staßfurt (Mitteldeutschland), Südrußland (Sarepta, Samarkand, südlicher Ural).

Bemerkungen: *B. robustana* Chr. ist über die Nahrungspflanze *Bolboschoenus maritimus* zumeist an schwächer salzbeeinflusste Areale (Brackwasserbereich) gebunden. Der Rückgang von *B. maritimus* infolge intensiver Entwässerungsmaßnahmen schränkt die Verbreitung der Art sehr ein.

3. *Phalonidia affinitana* DOUGLAS, 1846

Ei: Eiablage nach BRADLEY und TREMEWAN (1973) an die Blüten von *Aster tripolium*.

Larve: Die Jungraupe frißt in der Blüte, geht jedoch bald in die oberen Stengelteile über. Sie miniert im Mark stengelabwärts. Der Kottauswurf erfolgt oft in den Achseln von Seitentrieben. Je nach Zeitpunkt der Eiablage ist die Raupe im Herbst erwachsen und spinnt sich am Boden zur Überwinterung in einen Kokon ein oder, bei später Eiablage, verlängert sie die Stengelmine bis in die Wurzel hinein, wo sie überwintert und im Frühjahr noch weiter frißt (es wurden noch bis Anfang Juni Raupen im Wurzelbereich gefunden, s. Abb. 19).

Puppe: Die Verpuppung erfolgt ab April im Überwinterungsgespinst der Raupe.

Imago: Im Untersuchungsgebiet schlüpfen die ersten Falter Ende Mai. Frische Exemplare findet man jedoch bis zum August.

Verbreitung: An allen Standorten der Nahrungspflanze im Untersuchungsgebiet nachgewiesen. Ostseeküste Schleswig-Holsteins, Nord- und Ostseeküste Dänemarks (inkl. Bornholm). Nordseeküste Niedersachsens, Holland, England, Frankreich, Mittelmeerraum.

An Binnenlandsalzstellen (Mitteldeutschland, Tschechoslowakei, Ungarn, Österreich) verbreitet.

Bemerkungen: Die Generationenzahl ist bei dieser Art nicht eindeutig geklärt. Für die Annahme einer (partiellen) zweiten Generation im August spricht die Feststellung, daß im August die Zahl der erfaßten Tiere wieder ansteigt.

4. *Phalonidia vectisana* HUMPHREYS u. WESTWOOD, 1846

Ei: Die Eiablage der ersten Generation erfolgt an den Blütenähren, die der zweiten Generation wahrscheinlich an basalen Stengel- und Blattabschnitten der Nahrungspflanze *Triglochin maritimum*.

Larve: Die Jungraupen der ersten Generation minieren im Herbst im Mark der basalen Stengel- und Blattabschnitte. Sie überwintern im Innern der Wurzel und sind im Frühjahr erwachsen. Die Raupen der zweiten Generation entwickeln sich an der Blütenähre bzw. am Fruchtstand der Nahrungspflanze.

Puppe: Verpuppung im Gespinst am Boden oder in abgestorbenen Blütenstengeln (BRADLEY u. TREMEWAN 1973).

Imago: Die Falter der ersten Generation erscheinen im Untersuchungsgebiet ab Ende Mai, Hauptflugzeit ist der Juni, die der zweiten Generation ab Ende Juli, Hauptflugzeit August.

- Verbreitung:** Salzwiesen der Meldorfer Bucht, Hauke-Haien-Koog (Speicherbecken), Hallig Gröde.
Dänemark: in allen Salzwiesen; Schweden; Ostfriesische Inseln: Wangerooge; Holland, England.
Binnenlandsalzstellen: Österreich (Neusiedler See). Auch aus China und Japan bekannt.
- Bemerkungen:** Als zweite Nahrungspflanze gilt *Triglochin palustre*. KASY (1965) züchtete im Neusiedler-See-Gebiet diese Art aus *Alisma spec.* Die in der älteren Literatur oft zu findende Angabe von *Plantago maritima* als Nahrungspflanze konnte nicht bestätigt werden.

Familie Pyralidae

Nur die Unterfamilie der **Crambinae** ist mit drei Arten im Salzwiesenbereich indigen, von diesen ist wiederum nur eine Art halotopobiont.

Pediasia aridella THUNBERG, 1788

- Ei:** Nach Laborbeobachtungen werden die Eier frei abgelegt, d. h., sie werden nicht (wie bei den meisten Lepidopteren) mit Hilfe von Sekret an die Nahrungspflanze angeheftet (dies gilt auch für die Arten *Crambus perlella*, *Agriphila selasella* u. a.).
- Larve:** Die Jungraupe lebt in einem Gespinst am Grunde der Nahrungspflanzen in Bodennähe und ernährt sich von basalen Stengel- und Blattabschnitten. Als Nahrungspflanze wurde im Untersuchungsgebiet *Festuca rubra litoralis* festgestellt. Die Larven überwintern, etwa zur Hälfte erwachsen, und fressen im Frühjahr noch bis Ende Mai.
- Puppe:** In einem zähen Seidengespinst an der Nahrungspflanze in Bodennähe.
- Imago:** Die Falter erscheinen ab Mitte Juni, das Schlüpfen erstreckt sich jedoch über einen längeren Zeitraum.
- Verbreitung:** Salzwiesen der Meldorfer Bucht, Salzwiese vor dem Osewoldter Koog, im halinen Bereich des Speicherkooges Dithmarschen-Süd, Hallig Gröde, Insel Fehmarn. Dänemark, Schweden, Holland, England, Frankreich: an den Küsten. Im Binnenland an Salzstellen Mitteldeutschlands (Staßfurt), Ungarns, Österreichs. Über Polen, Rußland bis nach Zentralasien verbreitet.
- Bemerkungen:** Im Untersuchungsgebiet wurde *P. aridella* nicht an *Puccinellia maritima* gefunden, die nach Literaturangaben als Nahrungspflanze gilt, sondern an *Festuca rubra litoralis* (sie wurde auch mit dieser Pflanze gezüchtet).

Familie Noctuidae

Die artenreiche Familie der „Eulen“ ist nur mit einer halotopobionten Art in der Salzwiese vertreten.

Mythimna favicolor BARRET, 1896

- Ei:** Nach Laborversuchen findet die Eiablage an der Unterseite der Blattspreite von Gräsern statt, und zwar an den welken, abgestorbenen Basalblättern. Die Eier werden perlschnurartig in der Längsrichtung des

- Blattes angeheftet, danach wird der Blattrand umgebogen und über den Eiern mit Sekret befestigt.
- Larve:** Im Winter wurden die Jungraupen im Innern des Stengels von *Spartina anglica* gefunden. Die Stängel werden ausgehöhlt, der Kot sammelt sich im unteren Bereich der Mine.
Im Frühjahr (Ende April bis Mitte Mai) ernähren sich die fast oder ganz erwachsenen Raupen (Abb. 24), bei nächtlicher Lebensweise, von *Pucinellia maritima* und *Festuca rubra litoralis*, frei an den Pflanzen sitzend.
- Puppe:** Die Verpuppung erfolgt am Boden zwischen abgestorbenem Pflanzmaterial, das zusammengesponnen wird und in dem ein lockerer Kokon angelegt wird.
- Imago:** Die Falter beginnen im letzten Junidrittel zu schlüpfen. Hauptflugzeit ist der Juli.
- Verbreitung:** Im Untersuchungsgebiet nur in der Salzwiese vor dem Osewoldter Koog. Amrum (HEYDEMANN, 1938), Südküste Englands.
- Bemerkungen:** Die Artberechtigung von *M. favicolor* Barr. wurde und wird von einigen Autoren angezweifelt, die sie als „Form“ von *M. pallens* L. ansehen. Folgende Punkte sprechen m. E. für eine artliche Selbständigkeit von *M. favicolor* Barr.:

- 1) **Konstante habituelle Unterschiede der Imagines** (Tutt., Ent. Record XVI, 1904, gibt sieben äußere Unterscheidungsmerkmale an). Die wichtigsten sind:
 - a) Fehlen der Aderaufhellung der Vorderflügel bei *M. favicolor*, die bei *M. pallens* stets deutlich ist (besonders auffallend bei der rockerigen Färbungsvariante, die bei beiden Arten auftritt).
 - b) die Hinterflügel sind bei *M. favicolor* stets deutlich verdunkelt, bei *M. pallens* meist einfarbig weiß mit bestenfalls angedeuteter grauer Aderbestäubung.
- 2) **Morphologische und ornamentale Unterschiede der Larven** (n. BECK in litt.):
 - **keine signifikanten Unterschiede** bestehen hinsichtlich der **Borstenstellung** (bei nahe verwandten Arten auch nicht zu erwarten, vgl. BECK, 1960).
 - **deutliche Unterschiede** bestehen hinsichtlich Durchmesser und Wallstärke der Borstenpunkte (= chitinisierte Borstenbasis), hinsichtlich der Spinndüsenöffnung, die eine unterschiedliche Fransen-Anordnung erkennen läßt, und hinsichtlich der Haken der Abdominalbeine, deren Basalhaken bei *M. pallens* einen Winkel von 50°–60° zum Mittelstück bilden, bei *M. favicolor* einen Winkel von 80°–90°. Die Varianz dieser Merkmale muß allerdings noch anhand einer größeren Materialmenge geprüft werden.
 - **die ornamentalen Unterschiede** sind **besonders deutlich** (vgl. Abb. 24):
 - a) bei *M. favicolor* ist die Mittelrückenlinie (Dorsale) deutlich durchgehend, bei *M. pallens* ist sie im Abdominalbereich un-deutlich bis verwaschen.

- b) der dorsale Saumstreifen der seitlichen Rückenlinien (Subdorsalen) ist bei *M. favicolor* deutlich breiter als bei *M. pallens*.
- c) die Dorsale ist bei *M. favicolor* kräftig schwarzbraun gesäumt, bei *M. pallens* grau und verwaschen gesäumt.
- d) die Randlinien der dorsalen Subdorsalzone sind bei *M. pallens* orange-bräunlich, bei *M. favicolor* mittel- bis dunkelbraun.
- e) bei *M. pallens* ist die ventrale Subdorsalzone relativ hell, im mittleren Drittel sogar noch deutlich aufgehellt, bei *M. favicolor* ist diese Zone ein **auffälliger schwarzbrauner Streifen**.
- f) bei *M. pallens* hat die Stigmenlinie (Stigmatale) zwei gleichartige, gleich breite Randlinien, bei *M. favicolor* ist die dorsale Randlinie doppelt so breit wie die ventrale und von reiner, hellgelblicher Farbe.

3) Unterschiede in der Bionomie und Ökologie:

- a) *M. pallens* bevorzugt trockene Biotope (Küstendünen und Sandböden des Binnenlandes). Kein einziges typisches Exemplar dieser Art wurde im Koog- oder Salzwiesenbereich erfaßt, weder durch Lichtfang noch durch Raupensuche.
- b) *M. favicolor* ist eindeutig an den Salzwiesenbereich gebunden, was durch wiederholte Raupenfunde im Gezeitengebiet belegt werden kann. Auch Imagines wurden fast ausschließlich im Vorland, nur wenige Exemplare im Koogbereich registriert.
- c) *M. pallens* hat zwei Generationen pro Jahr, die Flugzeit der ersten Generation beginnt drei bis vier Wochen früher (Ende Mai) als die Flugzeit von *M. favicolor* (Ende Juni), die zudem nur eine Generation pro Jahr hat. Eine totale zeitliche Isolation beider Arten ist hierdurch jedoch nicht gegeben, da sich die Flugzeiten überschneiden.

Alle oben erwähnten habituellen, morphologischen und bionomisch-ökologischen Unterschiede lassen den Artstatus von *Mythimna favicolor* Barr. m. E. als gesichert erscheinen.

Die **Phänologie** der halotopobionten Lepidoptera ist von auffällender Einheitlichkeit (s. Abb. 27). Mit nur einer Ausnahme (*S. nitentella*) überwintern alle Arten im Larvenstadium. Das Puppenstadium ist kurz (wiederrum mit Ausnahme von *S. nitentella*; auch bei dieser Art liegt jedoch keine obligatorische Diapause im Puppenstadium vor).

Die Imaginal-Flugzeit ist auf den Zeitraum Mitte Mai bis Mitte September beschränkt, die Monate Juli und August werden von den meisten Arten bevorzugt.

Auch unter den halotopophilen und den eurytopen, im Salzwiesenbereich indigenen Arten überwiegt die Zahl der Larval-Überwinterer: zehn (von 17) Arten. Vier der übrigen Arten überwintern im Puppenstadium und drei Arten im Eistadium.

Es fehlen unter den indigenen Salzwiesenarten die im Frühjahr fliegenden Formen (im Binnenland z. B. durch Arten der Gattung *Orthosia* und viele Geometriden-Arten repräsentiert), außerdem herbstaktive Formen und die große Gruppe der als Imagines überwinternden Lepidopteren-Arten.

Nur zwei Arten aus der Gruppe der halotopobionten Lepidoptera sind bivoltin (*Bucculatrix maritima*, *Phalonidia vectisana*). Bei *P. affinitana* ist die Generationenzahl noch nicht zweifelsfrei geklärt. Einige Anzeichen sprechen dafür, daß sie ebenfalls bivoltin (zumindest partiell bivoltin) ist (Abb. 28).

Art	J F M A M J J A S O N D	Haupt-Nahrungspflanze
<i>Bucculatrix maritima</i>	----- -----	<i>Aster tripolium</i>
<i>Coleophora salicorniae</i>	----- -----	<i>Salicornia spec.</i>
<i>Coleophora atriplicis</i>	----- -----	<i>Atriplex hastata</i>
<i>Coleophora suaedivora</i>	----- -----	<i>Suaeda maritima</i>
<i>Coleophora asteris</i>	----- -----	<i>Aster tripolium</i>
<i>Coleophora adjunctella</i>	----- -----	<i>Juncus gerardii</i>
<i>Scrobipalpa samadensis</i>	----- -----	<i>Plantago maritima</i>
<i>Scrobipalpa stangei</i>	----- -----	<i>Triglochin maritimum</i>
<i>Scrobipalpa salinella</i>	----- -----	<i>Salicornia spec.</i>
<i>Scrobipalpa nitentella</i> -----	<i>Atriplex hastata</i>
<i>Monochroa tetragonella</i>	----- -----	<i>Glaux maritima</i>
<i>Eucosma tripoliana</i>	----- -----	<i>Aster tripolium</i>
<i>Bactra robustana</i>	----- -----	<i>Bolboschoenus maritimus</i>
<i>Phalonidia affinitana</i>	----- -----	<i>Aster tripolium</i>
<i>Phalonidia vectisana</i>	----- -----	<i>Triglochin maritimum</i>
<i>Pediasia aridella</i>	----- -----	<i>Festuca rubra litoralis</i>
<i>Mythimna favicolor</i>	----- -----	<i>Festuca rubra litoralis</i>

-----: Ei- und Larvenstadium;: Puppenstadium;
 —————: Imaginalphase

Abb. 27: Phänologie der halotopobionten Lepidoptera.

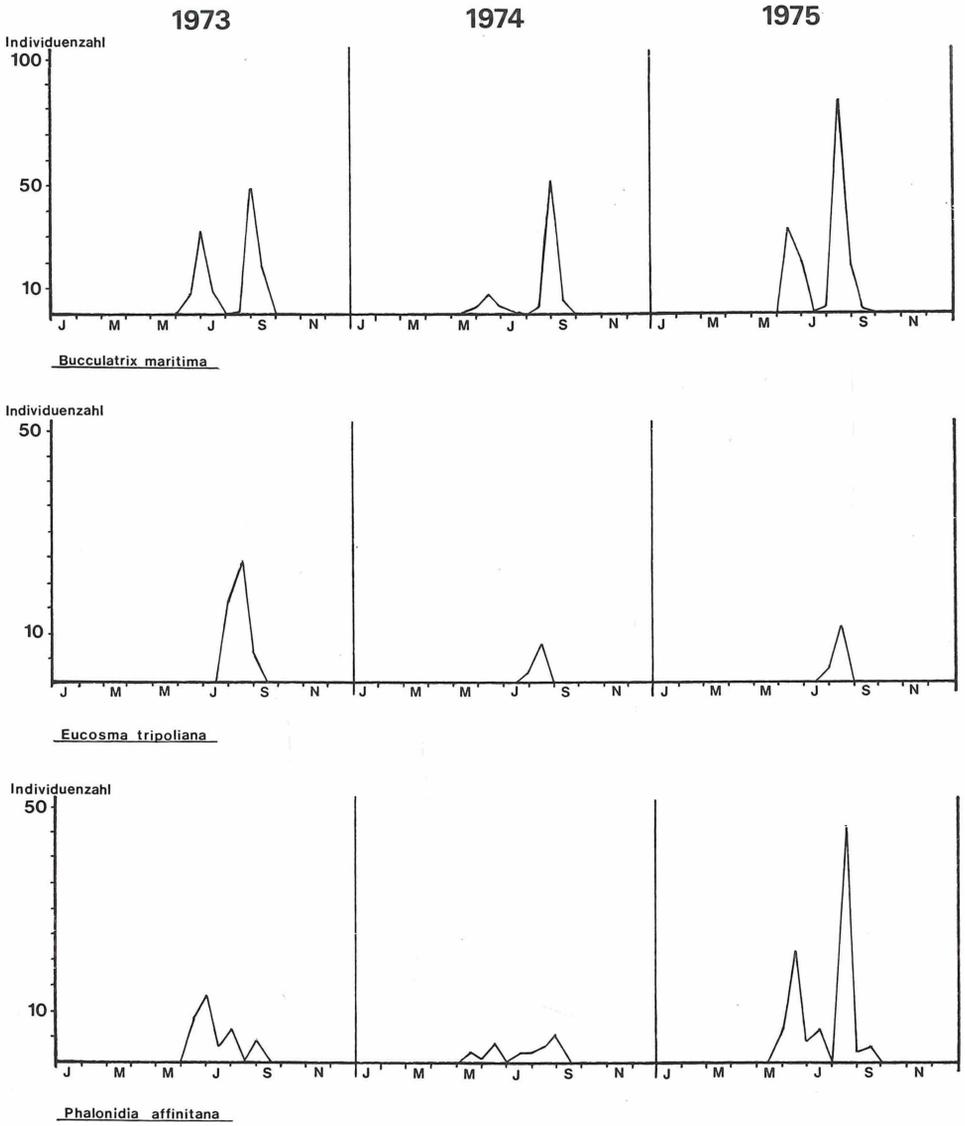


Abb. 28: Phänologie und Abundanz der halotopobionten Arten *Bucculatrix maritima*, *Eucosma tripoliana* und *Phalonidia affinitana* (Mittelwerte pro Farbschale und 14 Tagen Standzeit).

6. Nahrungspflanzenbeziehungen

6.1. Nahrungspflanzenbindung der Salzwiesen-Lepidopteren

Alle 20 Arten der in Tabelle 1 aufgeführten, wichtigsten Halophyten der Schlicksalzwiesen werden von Lepidopteren als Nahrungspflanzen akzeptiert. Die **halotopobionten Schmetterlingsarten** benötigen jedoch nur neun dieser Arten zu ihrer Ernährung, von denen sechs Arten zu den dikotylen, drei Arten zu den monokotylen Pflanzen zählen. (Die Tortricide *Bactra robustana* nimmt eine Sonderstellung ein, da sie zwar halotopobiont, jedoch an Brackwasserröhricht mit der Nahrungspflanze *Bolboschoenus maritimus* gebunden ist. Sie bleibt daher bei der Betrachtung der Salzwiesen unberücksichtigt.)

Als Nahrungspflanze wird die Halophyte *Aster tripolium* von Lepidopteren in auffälliger Weise bevorzugt: Für vier halotopobionte Arten (*Bucculatrix maritima*, *Eucosma tripoliana*, *Phalonidia affinitana*, *Coleophora asteris*) bildet sie die einzige Ernährungsgrundlage (Monophagie ersten Grades im Salzwiesenbereich*). Für die halotopophile, polyphage Tortriciden-Art *Clepsis spectrana* bildet sie eine der Hauptnahrungspflanzen. Außerdem kommt die eurytope, polyphage Geometride *Eupithecia centaureata* regelmäßig vor. Nach POVOLNÝ (1980) soll auch die Gelechiide *Scrobipalpa salinella* von *A. tripolium* nachgewiesen sein. Im Untersuchungsgebiet bevorzugt diese Art jedoch Chenopodiaceen, insbesondere *Salicornia* (vgl. Tab. 4).

Eine weitere wichtige Gruppe von Nahrungspflanzen bilden die Arten der Familie Chenopodiaceae, die weltweit im besonderen Umfange „halophile“ Pflanzenarten hervorgebracht hat.

Die von dieser Pflanzengruppe nachgewiesenen Salzwiesen-Lepidopteren sind meist **oligophag** (Oligophagie ersten Grades). So kommt die Coleophoride *C. atriplicis* außer an *Atriplex hastata* auch an *Suaeda maritima* und an *Halimione portulacoides* vor, *Coleophora suaedivora* außer an *Suaeda maritima* noch an *Halimione portulacoides*, die Gelechiide *Scrobipalpa nitentella* außer an *Atriplex*, *Suaeda* und *Halimione* auch an *Salicornia* (GUDMANN 1930). *Scrobipalpa salinella*, die in ihrem weiteren Verbreitungsgebiet polyphag an Halophyten der unterschiedlichsten Familien lebt, wurde im Untersuchungsgebiet nur an *Salicornia* nachgewiesen (nach HEYDEMANN 1938 soll sie jedoch im nordwesteuropäischen Raum auch an *Suaeda* und anderen Chenopodiaceen vorkommen). Lediglich *Coleophora salicorniae* ist monophag (Monophagie zweiten Grades).

Aus der Gruppe der halotopophilen Lepidoptera leben im Litoralbereich außerdem an Chenopodiaceen: *Clepsis spectrana* (*Atriplex hastata*, *Suaeda maritima*) und *Scrobipalpa obsoletella* (*A. hastata*, *A. littoralis*).

Die eurytopen Arten sind vertreten durch die Noctuiden *Lacanobia oleracea* (an *Atriplex hastata*) und *Discestra trifolii* (an *A. hastata* und *Suaeda maritima*) und durch die Geometride *Eupithecia simplicata*.

Nur eine der zwei Salzwiesenarten aus der Familie der **Plantaginaceae** konnte als Nahrungspflanze für Lepidopteren ermittelt werden: *Plantago maritima*. An sie gebunden ist die Gelechiide *Scrobipalpa samadensis*. Nach Literaturangaben soll sie auch an *Plantago coronopus*, der zweiten Salzwiesenart der Gattung *Plantago*, leben, dies konnte im Untersuchungsgebiet aber nicht festgestellt werden. Weiterhin ernähren sich die halotopophilen Tortriciden-Arten *Clepsis spectrana* und *Cnephasia longana* sowie die Noctuide *Hydraecia micacea* von *Plantago maritima*.

* Einteilung der Phagie-Klassen nach HERING 1939, 1950, 1955.

Tabelle 4: Halophyten der Salzwiesen Schleswig-Holsteins und die sich an ihnen entwickelnden Lepidopteren-Arten.

●: halotopobionte, ○: halotopophile, △: eurotope Arten)

Wirtspflanze	Lepidopteren-Art
Armeria maritima	○ Lobesia littoralis-monophag ○ Cnephasia longana -polyphag
Artemisia maritima	○ Coleophora artemisiella -monophag ○ Eucosma maritima -monophag
Aster tripolium	● Bucculatrix maritima -monophag ● Phalonidia affinitana -monophag ● Eucosma tripoliana -monophag ● Coleophora asteris -monophag ○ Clepsia spectrana -polyphag △ Eupithecia centaureata -polyphag
Atriplex hastata	● Coleophora atriplicis -oligophag ● Scrobipalpa nitentella -oligophag ○ Scrobipalpa obsoletella -oligophag ○ Clepsia spectrana -polyphag △ Lacanobia oleracea -oligophag △ Discestra trifolii -oligophag △ Eupithecia simpliciatia -oligophag
Bolboschoenus maritimus	● Bactra robustana -monophag
Agropyron littorale	△ Mesoligia furuncula -oligophag ○ Apamea oblonga -oligophag
Festuca rubra litoralis	△ Crambus perlella -oligophag △ Agriphila selasella -oligophag ● Pediasia aridella -oligophag ● Mythimna favicolor -oligophag ○ Amphipoea fucosa -oligophag ○ Apamea oblonga -oligophag △ Diarsia rubi -polyphag
Glaux maritima	● Monochroa tetragonella -monophag
Halimione portulacoides	● Coleophora suaedivora -oligophag ● Coleophora atriplicis -oligophag ● Scrobipalpa salinella -oligophag △ Eupithecia simpliciatia -oligophag
Juncus gerardii	● Coleophora adjunctella -monophag
Limonium vulgare	○ Clepsia spectrana -polyphag ○ Hydraecia micacea -polyphag
Plantago maritima	● Scrobipalpa samadensis -monophag ○ Clepsia spectrana -polyphag ○ Cnephasia longana -polyphag ○ Hydraecia micacea -polyphag △ Diarsia rubi -polyphag

Wirtspflanze	Lepidopteren-Art
Puccinellia maritima	<ul style="list-style-type: none"> ● <i>Pediasia aridella</i> -oligophag △ <i>Agriphila selasella</i> -oligophag ● <i>Mythimna favicolor</i> -oligophag
Salicornia stricta Salicornia patula (= <i>brachystachya</i>)	<ul style="list-style-type: none"> ● <i>Coleophora salicorniae</i> -monophag ● <i>Scrobipalpa salinella</i> -oligophag ● <i>Scrobipalpa nitentella</i> -oligophag
Spartina anglica	<ul style="list-style-type: none"> ● <i>Mythimna favicolor</i> -oligophag
Suaeda maritima	<ul style="list-style-type: none"> ● <i>Coleophora suaedivora</i> -oligophag ● <i>Coleophora atriplicis</i> -oligophag ● <i>Scrobipalpa nitentella</i> -oligophag ● <i>Scrobipalpa salinella</i> -oligophag ○ <i>Clepsis spectrana</i> -polyphag △ <i>Discestra trifolii</i> -oligophag
Trigloch in maritimum	<ul style="list-style-type: none"> ● <i>Scrobipalpa stangei</i> -monophag ● <i>Phalonidia vectisana</i> -monophag ○ <i>Clepsis spectrana</i> -polyphag ○ <i>Hydraecia micacea</i> -polyphag

Als einzige Art besiedelt die halotopobionte, monophage Gelechiide *Monochroa tetragonella* die Primulacee *Glaux maritima*. An *Limonium vulgare* konnten im Untersuchungsgebiet nur zwei polyphage, halotopophile Lepidopteren-Arten festgestellt werden: *Clepsis spectrana* (Tortricidae) und *Hydraecia micacea* (Noctuidae).

Aus einigen benachbarten Gebieten sind zwei weitere Arten bekannt, die auf diese Halophyte **spezialisiert** sind: die halotopobionte Coleophoride *Goniodoma limoniella* Stt. (England, Holland) und die halotopobionte Pterophoride (Fam. Federmotten) *Agdistis benneti* Curt. (England, Holland, Dänemark, Wangerooe).

Auch an *Armeria maritima* konnte im Untersuchungsgebiet nicht das vollständige Arteninventar ermittelt werden: die Gelechiide *Aristotelia brizella* Tr. meidet offensichtlich die Schlicksalzwiesenstandorte ihrer Wirtspflanze.

Von *Artemisia maritima*, an der in Schleswig-Holstein zwei halotopophile Lepidopteren-Arten nachgewiesen wurden (s. Tab. 4), ist aus Dänemark eine weitere, spezialisierte Art bekannt, die in Stengelgallen lebt: *Eucosma krygeri* Rebel.

Eine der wichtigsten monokotylen Nahrungspflanzen der Salzwiesen-Lepidopteren ist *Trigloch in maritimum*. Sie bildet die Nahrungsgrundlage für die halotopobionten, monophagen Arten *Scrobipalpa stangei* (Gelechiidae) und *Phalonidia vectisana* (Cochyliidae). Außerdem wird sie regelmäßig von den polyphagen, halotopophilen Arten *Clepsis spectrana* (Tortricidae) und *Hydraecia micacea* (Noctuidae) besiedelt.

Juncus gerardii beherbergt im Salzwiesenbereich nur eine Art, die halotopobionte, monophage Coleophoride *C. adjunctella*. Die Gramineen des Vorlandes, insbesondere *Festuca rubra litoralis*, dienen vor allem halotopophilen und eurytopen Arten als Nahrung. Lediglich zwei halotopobionte Lepidopteren, die Crambine *Pediasia aridella* und die Noctuide *Mythimna favicolor*, leben oligophag an dieser Pflanzengruppe (weitere Einzelheiten s. Tab. 5).

Insgesamt sind 46 % der indigenen Salzwiesen-Lepidopteren monophag (Monophagie ersten oder zweiten Grades). 40 % sind oligophag (Oligophagie ersten Grades im Gezeitenbereich), nur 14 % sind polyphag.

6.2. Beziehungen von Lepidopteren zu Pflanzenstrukturteilen (Merotopen)

Die Bevorzugung bestimmter Strukturteile einer Nahrungspflanze ist bei phytophagen Insekten ein weit verbreitetes Phänomen. Diese „ökologische Nischenwahl“ ermöglicht es, daß sich mehrere Arten **gleichzeitig an demselben Pflanzenindividuum** entwickeln können. Die Zahl der möglichen „Nischen“ ist dabei nicht nur auf die Hauptstrukturteile (Blatt, Blüte, Sproß, Wurzel) einer Pflanze beschränkt; jedes dieser Teile besteht wiederum aus einer mehr oder weniger großen Zahl einzelner Merotope, die von verschiedenen Arten genutzt werden können, ohne daß es zu einer interspezifischen Konkurrenz kommt. Im Blattbereich können sich verschiedene Lepidopteren-Arten z. B. gleichzeitig im Parenchym, in der Epidermis und im Blattstiel entwickeln, im Sproßbereich im Mark und in der Rinde usw. Die Möglichkeit der „zeitlichen Einnischung“ erhöht außerdem noch die Zahl der potentiellen Konsumenten einer Pflanzenart. Vielfach ist im Zuge der Larvalentwicklung auch ein Merotopwechsel zu beobachten.

Die Larven der indigenen Salzwiesen-Lepidopteren haben sowohl Blüten- und Blatt- als auch Sproß- und Wurzelmerotope zu ihrer Entwicklung erschlossen (s. Tab. 5). Viele Arten, die als Junglarven an den Blättern fressen, beenden ihre Entwicklung im Blüten- bzw. Fruchtstandbereich. Einige wechseln vom Sproß- auf den Wurzelbereich über oder durchlaufen ihre ganze Entwicklung in einem Merotop. Auffallend groß ist die Zahl der endophag lebenden Arten, zu denen auch die Coleophoriden-Larven sowie die Larve von *Eucosma tripoliana* als „funktionell-endophag“ gerechnet werden können: 88 % der halotopobionten Arten. (Zur Endophagie s. auch Kap. 8.2.1.)

Am Beispiel von *Aster tripolium*, der von Lepidopteren am meisten bevorzugten Halophyte des Litorals, soll im folgenden beispielhaft die Merotopwahl der einzelnen Arten erläutert werden:

- a) **Blütenmerotop:** *Eucosma tripoliana*
Coleophora asteris
Phalonidia affinitana
Bucculatrix maritima
Eupithecia centaureata

E. tripoliana und *C. asteris* machen ihre gesamte Entwicklung innerhalb der Blüte durch (funktionell endophag).

P. affinitana lebt nur als Junglarve in der Blüte, *B.-maritima*-Junglarven entwickeln sich fakultativ auch in den Hüllblättern der Blüte, *E. centaureata* ernährt sich ektophag von Knospen und Blütenteilen.

- b) **Blattmerotop:** *Bucculatrix maritima*
Clepsia spectrana

B. maritima macht den größten Teil ihrer Entwicklung (erste Generation) bzw. ihre vollständige Entwicklung (zweite Generation) endophag im Blattbereich durch. *C. spectrana* lebt ektophag, aber zwischen zusammengesponnenen Blättern.

- c) **Sproßmerotop:** *Phalonidia affinitana*
Bucculatrix maritima

P. affinitana ernährt sich überwiegend vom Stengelmark.

B.-maritima-Junglarven können (außer in Blättern) auch in der Stengelrinde minieren.

- d) **Wurzelmerotop:** *Phalonidia affinitana*

Ein Teil der Larven von *P. affinitana* lebt vom Herbst bis zum Frühjahr im Innern der Wurzel.

Tabelle 5: Wirtspflanzen, Merotopwahl und Lebensweise der Larven der halotopobionten und halotopophilen Lepidoptera des Supralitorals

LEP.-ART	WIRTSPLANZE	MEROTOP	LEBENSWEISE
<i>Coleophora salicorniae</i>	<i>Salicornia stricta</i> <i>Salicornia patula</i>	Sproßspitzen	– Jungraupe miniert in den Sproßspitzen – erwachsene Raupe benutzt ausgefressene Sproßspitzen als mobiles Wohngehäuse
<i>Coleophora atriplicis</i>	<i>Atriplex hastata</i> <i>Halimione portulacoides</i> <i>Suaeda maritima</i>	– Blätter im Sproßspitzenbereich – Fruchtstände	– Jungraupe miniert in den Blättern – erwachsene Raupe im Gespinstsack an den Früchten
<i>Coleophora suaedivora</i>	<i>Suaeda maritima</i> <i>Halimione portulacoides</i>	– Blätter im Sproßspitzenbereich – Fruchtstände	– Jungraupe miniert in den Blättern – erwachsene Raupe im Gespinstsack an den Früchten
<i>Coleophora asteris</i>	<i>Aster tripolium</i>	– Blätter im Sproßspitzenbereich (?) – Blüten	– Jungraupe miniert in Apikalblättern (?) – erwachsene Raupe im Gespinstsack in den Blüten
<i>Coleophora artemisiella</i>	<i>Artemisia maritima</i>	– Blätter im Sproßspitzenbereich – Blüten	– Jungraupe miniert in den Blättern – erwachsene Raupe im Gespinstsack an Blüten und Früchten
<i>Coleophora adjunctella</i>	<i>Juncus gerardii</i>	Samenkapseln	– Jungraupe frißt eine Samenkapsel aus und benutzt diese als mobiles Wohngehäuse („Sack“) – weitere Samenkapseln werden vom Wohngehäuse aus leergefressen
<i>Scrobipalpa salinella</i>	<i>Salicornia stricta</i> <i>Salicornia patula</i> <i>Suaeda maritima</i>	Sproßspitzen, Blätter	– Jungraupe miniert (?) in den Sproßspitzen bzw. Blättern – erwachsene Raupe in oberflächlichem Fraßgang unter Gespinst an den Sproßgliedern fressend (<i>Salicornia</i>)
<i>Scrobipalpa instabilella</i>	<i>Halimione portulacoides</i>	Blätter, Fruchtstände	– Jungraupe in Blattminen (?) – erwachsene Raupe im Gespinst an den Früchten
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	<i>Atriplex hastata</i> <i>Suaeda maritima</i>	Blätter, Fruchtstände	– Jungraupe in Blattminen – erwachsene Raupe im Gespinst an den Früchten
<i>Scrobipalpa obsoletella</i>	<i>Atriplex hastata</i> <i>Atriplex littoralis</i>	Blätter, Sproß	– Jungraupe miniert in den Blattstielen, selten in der Blattspreite – erwachsene Raupe im Innern des Sprosses

LEP.-ART	WIRTSPFLANZE	MEROTOP	LEBENSWEISE
Scrobipalpa plantaginella	Plantago maritima Plantago coronopus (?)	Blatt, Sproß	- Jungraupe in den Blättern minierend - erwachsene Raupe im Herztrieb
Scrobipalpa stangei	Triglochin maritimum Triglochin palustre	Blatt, Sproß	- Jungraupe in den Blättern minierend - erwachsene Raupe im Herztrieb
Monochroa tetragonella	Glaux maritima	Blatt, Sproß	- Jungraupe in den Blättern minierend - erwachsene Raupe im Sproß minierend
Bucculatrix maritima	Aster tripolium	Blatt	- Jungraupe in den Blättern minierend - erwachsene Raupe ektophag (Fensterfraß an den Blättern)
Phalonidia affinitana	Aster tripolium	Blatt, Sproß, Wurzel	- Jungraupe miniert in Blatt, Blüte und Sproß - erwachsene Raupe miniert in Sproß und Wurzel
Phalonidia vectisana	Triglochin maritimum	Blatt, Blüten, Sproß, Wurzel	- Jungraupe miniert in den Blättern - erwachsene Raupe miniert im Herztrieb und in der Wurzel - 2. Generation nur im Innern des Blütenstandes
Clepsis spectrana	Plantago maritima Aster tripolium Triglochin maritimum Atriplex hastata Suaeda maritima Cochlearia danica u. a.	Blatt	im Gespinst zwischen versponnenen Blättern
Cnephasia longana	Plantago maritima Armeria maritima	Blatt, Blüte	zwischen versponnenen Blättern, an und in den Blüten
Lobesia littoralis	Armeria maritima	Blatt, Sproß, Blütenstiel	- Jungraupe miniert in den Blättern - erwachsene Raupe miniert im Herztrieb und im Blütenstiel
Bactra robustana	Bolboschoenus maritimus Juncus gerardii (?)	Blatt	Raupe miniert in den Blättern
Eucosma tripoliana	Aster tripolium	Blüten	Raupe in Knospen und Blüten
Eucosma maritima	Artemisia maritima	Blüten	im Gespinst an den Blüten und Früchten

LEP.-ART	WIRTS-PFLANZE	MEROTOP	LEBENSWEISE
Pediasia aridella	Puccinellia maritima Festuca rubra litoralis	basaler Stengel- und Blattbereich	im Gespinst in Bodennähe an basalen Pflanzenteilen
Crambus perlella	Festuca rubra litoralis	basaler Stengel- und Blattbereich	im Gespinst in Bodennähe an basalen Pflanzenteilen
Agriphila selasella	Festuca rubra litoralis Puccinellia maritima	basaler Stengel- und Blattbereich	im Gespinst in Bodennähe an basalen Pflanzenteilen
Eupithecia simplicata	Atriplex hastata Halimione portulacoides	Fruchtstände	ektophag an den Blüten und Früchten
Eupithecia centaureata	Aster tripolium	Blüten	ektophag an den Blüten
Diarsia rubi	Festuca rubra litoralis Plantago maritima (?)	Blätter	ektophag an den Blättern
Mythimna favior	Spartina anglica Puccinellia maritima Festuca rubra litoralis	Sproß, Blätter	– Jungraupe im Stengel von Sp. anglica (überwinternd) – erwachsene Raupe ektophag an den Blättern (von Puccinellia, Festuca)
Apamea oblonga	Festuca rubra litoralis	basaler Stengel- und oberer Wurzelbereich	am Boden in oberflächlichen Erdhöhlen
Amphipoea fucosa	Festuca rubra litoralis	basaler Stengel- und Blattbereich	im Gespinst in Bodennähe an basalen Pflanzenteilen
Hydraecia micacea	Limonium vulgare Plantago maritima Triglochin maritimum	Wurzel	an und in den Wurzeln und basalen Sproßteilen
Mesoligia furuncula	Agropyron littorale	basaler Stengelteil	endophag in basalen Stengelteil
Lacanobia oleracea	Atriplex hastata	Blatt	ektophag an den Blättern
Discestra trifolii	Atriplex hastata Suaeda maritima	Blatt	ektophag an den Blättern

7. Zöologische Mengencharakteristika der Salzwiesen-Lepidopteren

Erst die quantitative Analyse eines Ökosystems ermöglicht Aussagen über den „Stellenwert“ der einzelnen Arten innerhalb einer Biozönose. Sie kann – in Abhängigkeit von der jeweils angewandten Erfassungsmethode – über die zöologischen Größen der absoluten Mengencharakteristika (statische Dominanz, Biomasse) oder der relativen Mengencharakteristika (Aktivitätsdominanz, Individuen- und Artendichte) erfolgen.

7.1. Statische Dominanz (Besiedlungsdichte)

Die Besiedlungsdichte, d. h. die Anzahl der sich pro Flächeneinheit bzw. Volumeneinheit entwickelnden Individuen einer Art, kann mit Hilfe verschiedener Methoden ermittelt werden. Für die vorliegende Untersuchung wurde meist die Photoelektromethode bzw. der Ausfang genormter Boden- und Vegetationsproben angewandt (s. Kap. 3.4., 3.5.). Beide Methoden, auf dem Prinzip des Ausfanges auf dem Weg der positiven Phototaxis beruhend, beinhalten hinsichtlich der absoluten Größe „Besiedlungsdichte“ allerdings einen methodischen Fehler, da Reaktionsvermögen und Aktivität Voraussetzungen für die Erfassung sind. Die auf diesem Wege erhaltenen Werte werden daher im folgenden als „Ausschlüpfdichte“ bezeichnet (entsprechend dem Begriff „totale aktivitätsbezogene Besiedlungsdichte“ im Sinne von SOMMER 1978). Für die Besiedlungsdichte der Lepidopteren der Salzwiese sind folgende Gesichtspunkte von entscheidender Bedeutung:

- ihre ökologische Existenzfähigkeit wird vielfach durch abiotische Faktoren (im wesentlichen durch die Überflutungshäufigkeit) auf bestimmte Bereiche begrenzt,
- innerhalb dieser Bereiche sind die Nahrungspflanzendichte und das Vorkommen der benötigten Strukturteile (Merotope) ausschlaggebend.

Vor allem die Nahrungspflanzendichte ist sehr starken lokalen Schwankungen unterworfen, ebenso können an denselben Orten von Jahr zu Jahr Unterschiede auftreten. Es ist daher nur sinnvoll, Dominanzwerte für genau umrissene Zonen und einen entsprechend definierten Vegetationszustand anzugeben. Aus diesem Grunde beschränken sich die folgenden Angaben auf die (unbeweideten) Forschungsreservate im Supralitoralbereich der Meldorfer Bucht, deren Vegetation sich während der Untersuchungen nur gering veränderte (s. Kap. 2.3.2. e).

1) Unteres Puccinellietum

eudominant*:	1 Art:	<i>Bucculatrix maritima</i>
dominant:	2 Arten:	<i>Eucosma tripoliana</i> <i>Phalonidia affinitana</i>
rezedent:	1 Art:	<i>Scrobipalpa salinella</i>
subrezedent:	2 Arten:	<i>Coleophora atriplicis</i> <i>Scrobipalpa nitentella</i>

* In der Einteilung der Dominanzklassen folge ich HEYDEMANN (1961):

eudominante Arten:	über 30 % der Individuenzahl
dominante Arten:	10–30 % der Individuenzahl
subdominante Arten:	5–10 % der Individuenzahl
rezedente Arten:	über 1–5 % der Individuenzahl
subrezedente Arten:	unter 1 % der Individuenzahl

2) Oberes Puccinellietum

eudominant:	1 Art:	<i>Bucculatrix maritima</i>
dominant:	2 Arten:	<i>Eucosma tripoliana</i> <i>Phalonidia affinitana</i>
subdominant:	2 Arten:	<i>Clepsis spectrana</i> <i>Coleophora atriplicis</i>
rezedent:	2 Arten:	<i>Scrobipalpa nitentella</i> <i>Scrobipalpa salinella</i>
subrezedent:	7 Arten:	<i>Coleophora suaedivora</i> <i>Coleophora asteris</i> <i>Scrobipalpa obsoletella</i> <i>Phalonidia vectisana</i> <i>Agriphila selasella</i> <i>Eupithecia centaureata</i> <i>Hydraecia micacea</i>

3) Unteres Festucetum

eudominant:	1 Art:	<i>Crambus perlella</i>
dominant:	3 Arten:	<i>Agriphila selasella</i> <i>Clepsis spectrana</i> <i>Eucosma tripoliana</i>
subdominant:	1 Art:	<i>Amphipoea fucosa</i>
rezedent:	8 Arten:	<i>Hydraecia micacea</i> <i>Apamea oblonga</i> <i>Eupithecia centaureata</i> <i>Phalonidia affinitana</i> <i>Scrobipalpa nitentella</i> <i>Scrobipalpa obsoletella</i> <i>Coleophora atriplicis</i> <i>Coleophora asteris</i>
subrezedent:	7 Arten:	<i>Diarsia rubi</i> <i>Coleophora suaedivora</i> <i>Bucculatrix maritima</i> <i>Phalonidia vectisana</i> <i>Scrobipalpa samadensis</i> <i>Scrobipalpa salinella</i> <i>Cnephasia longana</i>

Die Ausschlüpfdichte der Imagen und die Larval-Besiedlungsdichte differieren oft erheblich. So konnte z. B. durch Auszählen der mit *Eucosma-tripoliana*-Larven besetzten *Aster-tripolium*-Blüten eine Larvaldichte von ca. 80 Larven/m² ermittelt werden (oberes Puccinellietum; Mittelwert aus 5 m² Fläche mit 3247 ausgezählten Blütenköpfen). Die Ausschlüpfdichte im gleichen Bereich beträgt im Mittel 48 Imagen/m² (Tab. 6).

Bei *Bucculatrix maritima* ist die Differenz noch weitaus größer. Von dieser Art wurden mehr als 200 Junglarven pro m² ermittelt (oberes Puccinellietum; wegen der geringen Größe der Larven kann die Zahl nur annähernd angegeben werden, sie ist jedoch eher größer). Der Mittelwert der Ausschlüpfdichte liegt bei 61 Imagen/m².

Die **Verlustrate** ist also erheblich. Sie geht bei *B. maritima* zum Großteil auf die hohe Parasitierungsrate durch *Apanteles maritimus* (Braconidae) zurück, die nach Laborzuchten bei etwa 50 % liegt (KÖNIG 1969).

Tabelle 6: Besiedlungsdichte (Ausschlüpfdichte) der wichtigsten indigenen Lepidopteren-Arten des Supralitorals

Lepidopteren-Art	Imagines/m ² (Mittelwert)		
<i>Bucculatrix maritima</i>	52	61	1
<i>Coleophora atriplicis</i>	1	9	3
<i>Scrobipalpa salinella</i>	4	2	1
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	1	5	2
<i>Clepsis spectrana</i>	–	12	25
<i>Eucosma tripoliana</i>	18	48	14
<i>Phalonidia affinitana</i>	13	34	3
<i>Agriphila selasella</i>	–	1	12
<i>Eupithecia centaureata</i>	–	–	3
<i>Apamea oblonga</i>	–	–	4
<i>Amphipoea fucosa</i>	–	–	9
<i>Hydraecia micacea</i>	–	–	2
Summen	89	172	124

Sukzessionsstufen	unteres Puccinellietum	oberes Festucetum
-------------------	---------------------------	----------------------

Für einige halotopobionte und halotopophile Arten konnten in den eingedeichten, noch salzbeeinflussten Biotopen wesentlich höhere Besiedlungsdichtewerte als in den Salzwiesenbiotopen festgestellt werden.* Besonders stark fallen diese Unterschiede bei den *Scrobipalpa*-Arten (*S. salinella*, *S. nitentella*, *S. obsoletella*) und bei der Coleophoride *C. adjunctella* aus (s. Tab. 7). Auch *Coleophora salicorniae* hat wahrscheinlich in ihren natürlichen Vorlandlebensräumen eine wesentlich niedrigere als die im eingedeichten Bereich ermittelte Besiedlungsdichte.

Die mehr als zehnfach bis annähernd 100fach höhere Besiedlungsdichte im Koogbereich macht deutlich, daß alle Anpassungsmechanismen der Lepidopteren an die Lebensbedingungen im Vorlandbereich (s. Kap. 8) eine erhebliche Dezimierung der Populationen nicht verhindern können. Da der Räuber-Parasiten-Komplex ebenfalls stark ansteigende Tendenzen zeigt, ist als Grund für die Erhöhung der Besiedlungsdichte die Änderung der abiotischen Faktoren, primär wohl der Fortfall der Überflutungen, anzunehmen.

Die Koogpopulationen sind jedoch nur von zeitlich begrenzter Existenzfähigkeit, da die Halophyten nach Aussüßung des Bodens durch konkurrierende Glycophyten verdrängt

* Die Beobachtung eines spontanen Anstiegs der Individuenzahlen in den ersten Jahren nach der Eindeichung ist bei anderen Tiergruppen ebenfalls gemacht worden (s. HEYDEMANN 1961, 1963, 1967; WEIDEMANN 1965).

Tabelle 7: Unterschiede in der Besiedlungsdichte zwischen Vorland-Salzwiesen und salzhaltigen Koog-Biotopen.

Spezies	Vorland-Biotope	Koog-Biotope**
<i>Scrobipalpa salinella</i>	4 Ind./m ²	53 Ind./m ²
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	5 Ind./m ²	78 Ind./m ²
<i>Scrobipalpa obsoletella</i>	3 Ind./m ²	28 Ind./m ²
<i>Coleophora salicorniae</i>	?	126 Ind./m ²
<i>Coleophora adjunctella</i>	3 Ind./m ²	200 Ind./m ²

** Die Werte wurden in den noch salzbeeinflussten Koogbiotopen des Speicherkooges Dithmarschen-Süd (5–6 Jahre eingedeicht) und des Hauke-Haien-Kooges (15 Jahre nach Eindeichung) ermittelt.

werden, ein Vorgang, der durch die viel zu hohe Konsumentendichte noch beschleunigt wird. (Der Faktor „Überflutung“ ist demnach auch im Sinne einer Bestandsregulierung der Konsumenten von großer Bedeutung für die langfristige Stabilisierung der Salzwiesenbiozösen. Diese Feststellung macht auch die Problematik der Schaffung von „Ersatz-Biotopen“ im Koogbereich deutlich.)

7.2. Aktivitäts-Dominanz

Die wichtigsten Erfassungsmethoden, mit deren Hilfe Aussagen zur **Aktivitätsdichte** (Definition s. Kap. 3.1.) der Arten ermöglicht werden, sind:

- Bodenfallenmethode (Barber-Fallen; s. HEYDEMANN 1958),
- Farbschalenmethode.

Bodenfallen wurden zur Erfassung laufaktiver Bodenoberflächenformen konzipiert. Lepidopteren – sowohl Imagines als auch Larven – gelangen nur zufällig in diesen Fallentyp, so daß nur qualitative Aussagen möglich sind.

Farbschalen erfassen vor allem tagaktive, flugfähige Organismen. Da alle indigenen Salzwiesen-Lepidopteren dämmerungs- bzw. nachtaktiv sind, ist ihre Erfassung durch Farbschalen stark eingeschränkt (vgl. Kap. 3.1.). Die auf diese Weise erhaltenen Zahlenwerte sind mit großer Wahrscheinlichkeit sehr viel niedriger als die reale Aktivitätsdichte. Die **Aktivitäts-Dominanz**, d. h. das relative Mengenverhältnis der Arten, zeigt jedoch eine weitgehende Übereinstimmung mit den absoluten Mengenverhältnissen (statische Dominanz) (Abb. 28).

7.3. Biomasse

Die Biomasse, d. h. die Menge an organischer Substanz pro Flächen- oder Volumeneinheit, wird in der Regel durch Ermittlung des Trockengewichts bestimmt.* Hierzu wird das

* Das **Lebendgewicht** ist (bei Lepidopteren noch stärker als bei vielen anderen Organismen) vom jeweiligen Ernährungszustand abhängig und daher sehr variabel. So konnte z. B. bei Noctuiden mehrfach nach Aufnahme einer verdünnten Zuckerlösung eine Gewichtszunahme von mehr als 70 % des Ausgangsgewichts gemessen werden. Der Durchschnitt aus vielen Vergleichswägungen zeigt jedoch, daß ein Verhältnis von 3:1 (Lebendgewicht:Trockengewicht) realistisch und für Überschlagsrechnungen brauchbar ist. Auf das für das untere Festucetum ermittelte Trockengewicht angewendet, erhält man so einen Wert von ca. 50 kg Lepidopteren (Lebendgewicht pro Hektar und Jahr).

Tabelle 8: Biomasse-Produktion der wichtigsten indigenen Lepidopteren-Arten (in Abhängigkeit von den Sukzessionsstufen)

Lepidopteren-Art	Imagines/m ² (Mittelwert)	durchschnittliches Trockengewicht pro Individuum (mg)	Gesamtgewicht der Individuen (mg/m ²)
unteres Puccinellietum:			
<i>Bucculatrix maritima</i>	52	0.36	18.72
<i>Coleophora atriplicis</i>	1	0.62	0.62
<i>Scrobipalpa salinella</i>	4	1.18	4.72
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	1	1.08	1.08
<i>Eucosma tripoliana</i>	18	1.86	33.48
<i>Phalonidia affinitana</i>	13	1.12	14.56
SUMMEN	89		73.18
oberes Puccinellietum:			
<i>Bucculatrix maritima</i>	61	0.36	21.96
<i>Coleophora atriplicis</i>	9	0.62	5.58
<i>Scrobipalpa salinella</i>	2	1.18	2.36
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	5	1.08	5.40
<i>Clepsia spectrana</i>	12	3.85	46.20
<i>Eucosma tripoliana</i>	48	1.86	89.28
<i>Phalonidia affinitana</i>	34	1.12	38.08
<i>Agriphila selasella</i>	1	7.75	7.75
SUMMEN	171		216.61
unteres Festucetum:			
<i>Bucculatrix maritima</i>	1	0.36	0.36
<i>Coleophora atriplicis</i>	3	0.62	1.86
<i>Scrobipalpa salinella</i>	1	1.18	1.18
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	2	1.08	2.16
<i>Clepsia spectrana</i>	25	3.85	96.25
<i>Eucosma tripoliana</i>	14	1.86	26.04
<i>Phalonidia affinitana</i>	3	1.12	3.36
<i>Agriphila selasella</i>	12	7.75	93.00
<i>Eupithecia centaureata</i>	3	9.08	27.24
<i>Apamea oblonga</i>	4	88.89	355.56
<i>Amphipoea fucosa</i>	9	60.90	548.10
<i>Hydraecia micacea</i>	2	61.42	122.84
SUMMEN	122		1688.35

Untersuchungsobjekt bei 60 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend gewogen. Entsprechende Messungen an den indigenen Lepidopteren-Arten des Supralitorals ergaben Extremwerte zwischen 0,36 mg (*Bucculatrix maritima*) und 88,89 mg (*Apamea oblonga*), also ein Gewichtsverhältnis von etwa 1:250. Dabei ist in keinem Fall zu beobachten, daß geringes Individualgewicht durch entsprechend hohe Besiedlungsdichte völlig kompensiert wird (Eltonische Zahlenpyramide; BALOGH 1958). Die Tendenz dazu wird jedoch bei vielen Arten deutlich.

Die Tabelle 8 zeigt einen Vergleich der Schmetterlings-Biomassen dreier Sukzessionsstufen des Vorlandes, ermittelt auf der Basis der durchschnittlichen Besiedlungsdichte. Auffällig ist die große Differenz zwischen oberem Puccinellietum und unterem Festugetum. Sie kommt zustande durch eine relativ kleine Anzahl von Individuen mit hoher Masse (Noctuidae – halotopophile Arten). Charakteristisch für die halotopobionten Arten ist dagegen eine mäßige bis hohe Besiedlungsdichte, verbunden mit einer verhältnismäßig niedrigen Gesamtbiomasse.

7.4. Geschlechterverhältnis (Sexualindex)

Lepidopteren bilden in aller Regel bisexuelle Populationen aus. Die wenigen Ausnahmen, wie sie z. B. in der Familie der Psychidae (Sackträger) auftreten, sind für die vorliegende Untersuchung ohne Bedeutung. Die wechselnden Anteile beider Geschlechter an der Gesamtpopulation können entweder als Zahlenverhältnis (Sexilität) oder als Indexzahl angegeben werden. So bedeutet der Terminus „Sexualindex“ den Anteil der Weibchen an der gleich eins gesetzten Gesamtindividuenmenge (SCHWERTFEGGER 1978).

Wie bei der Dominanz muß auch beim Sexualindex von **statischen** und **aktivitätsbezogenen** Werten ausgegangen werden (HEYDEMANN 1962). Das statische Geschlechterverhältnis bei Lepidopteren kann durch Zuchten, bedingt auch durch Photoelektorfänge ermittelt werden. Bei beiden Methoden müssen jedoch bestimmte Bedingungen erfüllt bzw. Einschränkungen gemacht werden. So muß eine Zucht ohne Verluste verlaufen, denn sobald solche auftreten, kann nicht mehr ausgeschlossen werden, daß sie bevorzugt zu Lasten nur eines Geschlechts gehen und den Indexwert verfälschen.*

Der methodische Fehler der Photoelektoren (in bezug auf die Ermittlung der Besiedlungsdichte) wurde schon in Kap. 7.1. erläutert. Er gilt in analoger Weise für das Geschlechterverhältnis, und der erhöhte ♂-Anteil (Tab. 8) ist wahrscheinlich hierauf zurückzuführen. Eine längere Standzeit der Photoelektoren (Kompensation der geringeren ♀-Aktivität) könnte diesen Fehler möglicherweise ausgleichen.

Farbschalenfänge zeigen bei fast allen Arten einen noch stärker erhöhten ♂-Anteil (Aktivitäts-Sexualindex). – Daß tatsächlich die unterschiedliche Aktivität der Geschlechter wieder gegeben wird und nicht etwa eine auf Männchen und Weibchen verschieden stark wirkende Attraktivität der Fallen (oder sogar eine Kombination beider Faktoren), kann nicht mit Sicherheit behauptet werden. Diese Annahme gewinnt jedoch an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, daß bei den Lepidopteren stets das ♂ der aktivere Teil bei der Partnerfindung ist. Auch die Ergebnisse der Windreusenfänge sprechen dafür: da sie ebenfalls mit

* Die bei den meisten Salzwiesen-Lepidopteren außerordentlich lang ausgedehnte Larvalphase (mit eingeschlossener Überwinterung) macht verlustfreie Zuchten unter Laborbedingungen fast unmöglich. Eine Ausnahme bilden lediglich die wenigen Arten, die als Puppe überwintern (*Scrobipalpa nitentella* und *S. obsoletella*, s. Tab. 8).

Tabelle 9: Geschlechter-Verhältnisse einiger Lepidopteren-Arten der Salzwiese (in Abhängigkeit von verschiedenen Erfassungsmethoden)

Schmetterlingsart	Farbschalen	Photoelektor- Fänge	Zuchten
	♂ : ♀	♂ : ♀	♂ : ♀
<i>Apamea oblonga</i>	– : 5	3 : 1	6 : 4
<i>Amphipoea fucosa</i>	15 : 7	17 : 10	1 : –
<i>Hydraecia micacea</i>	2 : 13	– : 1	1 : 1
<i>Mythimna favicolor</i>	– : 5	– : 3	2 : 7
<i>Agriphila selasella</i>	51 : 15	18 : 9	– : 2
<i>Pediasia aridella</i>	31 : 5	1 : –	1 : –
<i>Clepsia spectrana</i>	35 : 12	14 : 12	5 : 3
<i>Eucosma tripoliana</i>	161 : 51	123 : 93	7 : 5
<i>Phalonidia affinitana</i>	192 : 34	10 : 8	12 : 9
<i>Scrobipalpa salinella</i>	23 : 6	1 : 1	3 : –
<i>Scrobipalpa nitentella</i>	5 : 7	1 : –	140 : 131
<i>Scrobipalpa obsoletella</i>	1 : 3	– : 1	47 : 41
<i>Coleophora atriplicis</i>	124 : 40	10 : 20	4 : 7
<i>Coleophora asteris</i>	8 : 6	1 : –	– : 3
<i>Coleophora suaedivora</i>	3 : –	– : –	– : 1
<i>Bucculatrix maritima</i>	318 : 143	16 : 13	28 : 18
Durchschnittswerte	2,8 : 1	1,25 : 1	1,1 : 1

Farbschalen ausgerüstet sind (s. Kap. 3.3.), sollten sich auch ähnliche Geschlechterverhältnisse einstellen, wenn man eine spezifische Anlockwirkung voraussetzt. Dieser Fallentyp, der bevorzugt den Dispersionsflug, also die Ausbreitungsaktivität, registriert, hat jedoch als einzige Methode einen höheren Weibchenanteil erfaßt (Sexualindex 0,68). Detaillierte Analysen auf Artniveau waren allerdings wegen des insgesamt zu geringen Auftretens der Lepidopteren in Windreusen nicht möglich. KÖNIG (1969) und HORSTMANN (1970), die ähnliche Beobachtungen an Hymenopteren machten, erklären den höheren Weibchenanteil mit der allgemein stärkeren Ausbreitungsaktivität der Weibchen (bzw. deren gesteiger-

ter Bereitschaft, sich aus dem Lebensraum der Population verdriften zu lassen), wodurch letztlich die Besiedlung neuer Lebensräume ermöglicht wird.

Nur eine Art, die Noctuide *Mythimna favicolor*, hatte bei allen angewandten Methoden stets einen höheren ♀-Anteil, jedoch ist die Zahl der erfaßten Individuen insgesamt zu gering, um hieraus Folgerungen zu ziehen.

8. Adaptationen an die abiotischen Faktoren des Supralitorals

Die Besiedlung eines hinsichtlich seiner abiotischen Faktoren extremen Lebensraumes kann im Prinzip auf zwei Wegen erfolgen: durch Ausweitung der ökologischen Existenzbreite oder durch Entwicklung spezieller Eigenschaften unter Aufgabe der Euryökie. Beide Anpassungstypen sind im Litoral in vielfältiger Weise und in den unterschiedlichsten Ausprägungen von Arthropoden verwirklicht worden (s. HEYDEMANN 1961, 1963, 1967, 1970; REGGE 1972; WEIGMANN 1973; SOMMER 1978).

Bei den indigenen Lepidopteren-Arten der Salzwiese sind ebenfalls beide Möglichkeiten vertreten. Wie bereits gezeigt wurde, haben jedoch die **eurytopen Arten** nur die **oberen Litoralzonen** (oberes und unteres Festucetum) besiedelt; hier werden also die Grenzen der Euryökie erkennbar. Die Besiedlung der unteren Salzwiesenzonen wird ermöglicht durch eine Reihe von Adaptationsmechanismen, die in ihrer Gesamtheit eine Bindung an salzbeeinflusste Lebensräume bewirken. HEYDEMANN (1973) unterscheidet:

Prädispositionen: „vorher fertig ausgebildete Eigenschaften, die für die Besiedlung neuer Lebensräume günstig sind.“

Präadaptationen: „Vorstufen von Eigenschaften, die die Besiedlung anderer Lebensräume erleichtern.“

Für die Gruppe der halotopobionten Lepidopteren sind es im wesentlichen Prädispositionen, die die Besiedlung der unteren Salzwiesenbereiche ermöglichen.

8.1. Adaptation an den Windfaktor

Die Gefahr der Verdriftung durch Windeinwirkung ist für flugaktive Organismen der Salzwiese wegen der geringen räumlichen Ausdehnung des Lebensraumes und der meist hohen Windgeschwindigkeit sehr groß.

Die extreme Form der Anpassung an den Windfaktor, der Verlust der Flugfähigkeit durch Flügelreduktion oder durch vollständige Rückbildung der Flügel ist bei den Salzwiesen-Lepidopteren nicht verwirklicht worden, wohl aber eine ethologische Anpassung, die den gleichen positiven Effekt hat: Verzicht auf Flugaktivität bei höheren Windgeschwindigkeiten. Abgesehen von den sehr flugaktiven Noctuiden, die bei Windstärken von drei bis vier Beaufort noch zielgerichtet zu fliegen imstande sind, ist die Gruppe der „Mikrolepidoptera“ erst bei annähernder Windstille flugaktiv. Ermöglicht wird dieses Verhalten durch die Tatsache, daß im Sommerhalbjahr zur Zeit der Dämmerung sehr oft windstille Phasen auftreten (s. Kap. 2.3.1. c). (Die Eigenschaft der „Dämmerungsaktivität“ kann in diesem Fall also auch als Anpassung an den Windfaktor gewertet werden!)

Eine andere Art der Adaptation findet sich bei den Gelechiiden (*Scrobipalpa*-Arten), die ein hohes Laufvermögen besitzen und weitgehend auf das Fliegen verzichten. Sehr kleine Arten (z. B. *Bucculatrix maritima*) können innerhalb des Vegetationshorizontes fliegen

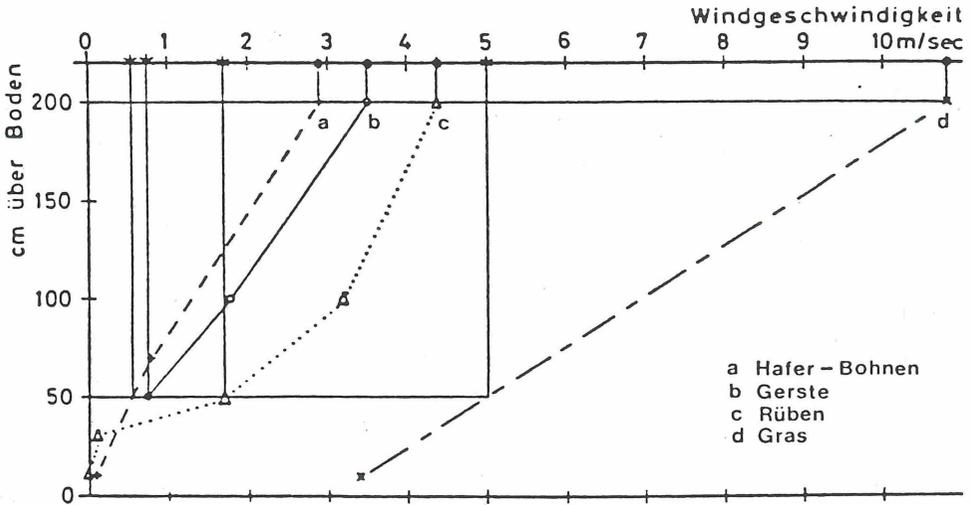


Abb. 29: Herabsetzung der Windgeschwindigkeit durch die Vegetation (verändert nach: Weidemann, 1965).

und sich so die Tatsache zunutze machen, daß in diesem Bereich die Windgeschwindigkeit stark herabgesetzt ist (s. Abb. 29).

Als morphologische Prädisposition ist die strömungsgünstige Faltbarkeit bzw. Einrollbarkeit der Flügel in der Sitzhaltung zu bewerten. Mit Ausnahme der (eurytopen) Geometride *Eupithecia centaureata* besitzen alle Vorland-Lepidopteren diese Eigenschaft, die in besonderer Perfektion bei den Crambiden-Arten (*Crambus perlella*, *Agriphila selasella*, *Pediasia aridella*) ausgeprägt ist. (Diese morphologische Anpassung wird zudem stets ergänzt durch eine Verhaltensanpassung, der Ausrichtung der Körperlängsachse in der Windrichtung.)

8.2. Adaptationen an die Überflutung

Die Überflutung wirkt als Faktorenkomplex auf die Salzwiesenorganismen ein (s. Kap. 2.3.1. d). Eine potentielle Gefährdung entsteht im wesentlichen durch:

- Behinderung der Luftatmung,
- Verdriftung aus dem Lebensraum,
- schädigende physiologische Auswirkungen durch den Salzgehalt des Überflutungswassers,
- direkte (mechanische) Schädigung (betrifft vor allem die Imaginal-Stadien).

Alle beobachteten Adaptationsmechanismen zielen primär auf eine **Vermeidung des direkten Kontakts mit dem Überflutungswasser**.

8.2.1. Adaptation durch endophage Lebensweise

Die Larvalentwicklung im Innern von Pflanzengeweben stellt einen Schutz gegenüber vielen Auswirkungen der Überflutung dar. Folgende halotopobionte Lepidopteren-Arten durchlaufen ihre gesamte Larvalentwicklung **innerhalb** der Nahrungspflanze:

Scrobipalpa samadensis
Scrobipalpa stangei
Monochroa tetragonella
Bactra robustana
Phalonidia affinitana
Phalonidia vectisana

Die Tortricide *Eucosma tripoliana*, deren Larve sich im Innern von *Aster*-Blüten entwickelt, kann als funktionell-endophag angesehen werden, ebenso die *Coleophora*-Spezies, die von ihrem festgesponnenen Wohngehäuse aus das Innere des Nahrungssubstrats minieren.

Die an *Aster tripolium* gebundene Art *Bucculatrix maritima* verläßt nur als erwachsene Raupe einige Tage vor der Verpuppung das Innere ihrer Nahrungspflanze.

Mit Ausnahme der Crambine *Pediasia aridella* leben die übrigen halotopobionten Lepidopteren wenigstens zu Anfang ihrer Larvalentwicklung endophag. Die ältere Larve besitzt in diesen Fällen andere Adaptationsmechanismen.

Auch in der Gruppe der halotopophilen Arten tritt Endophagie auf: *Scrobipalpa obsoletella* miniert während der gesamten Larvalentwicklung im Stengel von *Atriplex*-Arten, *Lobesia littoralis* verbringt den größten Teil ihrer Raupenzeit innerhalb der Nahrungspflanze *Armeria maritima*, *Hydraecia micacea* desgleichen in den Wurzeln verschiedener dikotyler Halophyten.

In der Gruppe der eurytopen Arten tritt Endophagie nur bei einer Art auf: *Mesoligia furuncula* (in *Agropyron littorale*).

8.2.2. Adaptation durch spezielle Verhaltensweisen

Eine der für das Überleben im Gezeitenbereich wichtigsten Prädispositionen ist die **Spinnfähigkeit** der Raupen, die alle in der Salzwiese indigenen Lepidopteren-Arten besitzen. In der einfachsten Ausprägung dient ein in Form einer „Strickleiter“ auf der Unterlage aufgebrachter Spinnfaden zum sicheren Kriechen auf dem Substrat. Lockere Gespinste, die die Blätter der Nahrungspflanze verbinden, stellen die nächst höhere Anpassungsstufe dar. Sie sind nicht wasserabweisend, bieten aber bereits Schutz gegen Verdriftung. In der höchsten Anpassungsform sind die Gespinste wasserabweisend und schützen sowohl gegen Verdriftung als auch gegen den direkten Kontakt mit dem Überflutungswasser.

Die einfachste Gespinstform tritt **nur bei eurytopen Arten** und bei der halotopobionten Noctuide *Mythimna favigolor* auf, die jedoch als Junglarve durch ihre endophag Lebensweise geschützt ist.

Ein noch wasserdurchlässiges Gespinst ist bei vielen Arten verwirklicht, zum Teil während der gesamten Larvalentwicklung (z. B. bei allen **Crambinen** und bei der Tortricide *Clepsis spectrana*) oder nur während eines Entwicklungsabschnitts (die *Scrobipalpa*-Arten *S. salinella*, *S. instabilella* und *S. nitentella* leben nach Aufgabe der minierenden Lebensweise in einem lockeren Gespinst am Fruchtstand der Nahrungspflanze). Die am weitesten entwickelte Form des Gespinstes besitzen die ***Coleophora*-Arten**: ihr transportables, wasserabweisendes Wohngehäuse besteht bei den meisten Arten nur aus Gespinst. Weitere hochentwickelte Kokonformen treten auch bei anderen Arten auf:

- Häutungs- und Puppengespinst bei *Bucculatrix maritima*,
- Überwinterungs- und Puppengespinst bei *Eucosma tripoliana*, *E. maritima*, *Phalonidia affinitana*,
- Puppengespinste bei Crambinen- und *Scrobipalpa*-Arten.

8.2.3. Morphologische Adaptationen bei Larven und Imagines

Das Integument sowohl der Larven als auch der Imagines hat bei fast allen Lepidopteren-Arten – auch bei Binnenlandformen – hydrophobe Eigenschaften (Prädisposition an die Überflutung). Nur die Larven einiger sekundär an das Leben im Wasser angepaßter Arten haben diese Eigenschaft – zur Ermöglichung der Hautatmung – verloren. Bei den Lepidopteren des Gezeitengebietes wäre diese Form der Anpassung wenig sinnvoll, da auch in der unteren Salzwiesenregion überwiegend terrestrische Bedingungen herrschen.

In Verbindung mit der Feinstruktur des Integuments bewirkt die Hydrophobie, daß die Körper der Larven während der Überflutung jeweils von einem feinen Luftfilm umschlossen bleiben, der den Gasaustausch ermöglicht („physikalische Kieme“). Bei großen Larvenformen und hoher Temperatur ist diese Form der Atmung jedoch nur für relativ kurze Zeit ausreichend.

Die Imagines überstehen die Überflutung unbenetzt. Sie umschließen mit den Flügeln eine Luftblase, mit deren Hilfe die Atmung unter Wasser für eine bestimmte Zeit aufrecht erhalten werden kann. Bei jeder Überflutung verlieren die Falter jedoch einen Teil ihres Schuppenkleides und büßen allmählich die Eigenschaft der Unbenetzbarkeit und schließlich auch die Flugfähigkeit ein.

Mit Ausnahme von *Mythimna favicolor* können sich alle halotopobionten Lepidopteren-Imagines ungefährdet auf der Wasseroberfläche aufhalten, starke Wellenbewegung führt allerdings zu Schuppenverlust und Benetzung.

8.2.4. Jahresperiodische Einpassung

Die Anzahl, Höhe und Dauer der Überflutungen unterliegt im Jahresablauf starken Schwankungen. Während der Monate März bis September werden im Vergleich zu den Wintermonaten wesentlich geringere Werte erreicht.

Die durch mechanische Einwirkungen des Überflutungswassers besonders gefährdeten Imaginalstadien aller im Vorland indigenen Lepidopteren treten nur während der Monate Mai bis September auf und vermeiden auf diese Weise auch die häufigen Frühlingsfluten.

Bei Arten, die freilebende (d. h. nicht durch wasserundurchlässige Gespinste geschützte) Larven besitzen, überdauert stets die **Junglarve** die Zeit der größten Überflutungshäufigkeit. Diese hat einen wesentlich niedrigeren Sauerstoffbedarf als die erwachsene Larve. In der „kalten Jahreszeit“ wird die Gefahr des Sauerstoffmangels außerdem noch dadurch verringert, daß bei niedrigen Temperaturen das Überflutungswasser relativ sauerstoffreich ist und die Stoffwechselforgänge der betroffenen Organismen herabgesetzt sind.

Für erwachsene Larven großer Arten (z. B. Noctuidae) sind diese Faktoren offensichtlich nicht ausreichend. Möglicherweise liegt hier der Grund dafür, daß einige „potentiell-indigene“ Arten wie die Noctuide *Agrotis exclamationis*, deren Larven erwachsen überwintern, die Indigenität im Salzwiesenbereich nicht erlangt haben.

9. Auswirkungen anthropogener Einflüsse auf die Lepidopteren der Salzwiesenzone

Seit etwa 1000 Jahren nutzt der Mensch die Salzwiesenbereiche als Viehweide und verändert sie durch Entwässerungs- und Landgewinnungsmaßnahmen und durch Deichbauten. Bis vor ca. 100 Jahren geschah dies in extensiver und – aus heutiger Sicht – ökologisch vertretbarer Form. Erst die rapide steigende Intensivierung der anthropogenen Beeinflussung während des letzten Jahrhunderts und besonders während der letzten Jahrzehnte hat dazu geführt, daß gegenwärtig eine existentielle Bedrohung des gesamten „Lebensraumes Salzwiese“ zu verzeichnen ist.

9.1. Beweidung

Die besonders während der letzten Jahrzehnte stark gestiegene Beweidungsintensität im Vorlandbereich (mit Spitzenwerten von sieben bis neun Schafen/ha nach TISCHLER [1985]) hat die ursprünglich zum „Hochstaudenflur-Typ“ gehörende Salzwiesenvegetation in einen „Kurzrasen-Typ“ umgewandelt.

Überbeweidung bewirkt (vgl. Kap. 2.3.2. d):

- geringe Aufwuchshöhe der Vegetation (5–10 cm),
- Ausschaltung des Blüten- und oberen Stengelhorizontes,
- Verdrängung beweidungsempfindlicher Pflanzenarten und starke Zunahme von Gramineen.

Extrem beweidungsempfindliche Pflanzen wie *Triglochin maritimum*, *Plantago maritima* oder *Limonium vulgare* können in den überbeweideten Arealen ausgerottet werden, andere zeigen nur noch kümmerlichen Wuchs. Die artenmäßige und strukturelle Verarmung der Biotope bedroht nach HEYDEMANN (1977) gegenwärtig 200 Evvertebraten-Spezies in ihrer Existenz.

Auch auf die indigenen Salzwiesen-Lepidopteren wirkt die Überbeweidung in bedrohlicher Weise: Alle Arten, die an dikotyle Halophyten gebunden sind, fallen fast vollständig aus, entweder, weil ihre Nahrungspflanzen völlig verdrängt werden oder weil die entsprechenden, zur Entwicklung benötigten Strukturteile der Pflanzen durch die Beweidung vernichtet werden (s. Tab. 5).

Auch die an Gramineen gebundenen Arten zeigen, mit einer Ausnahme, eine niedrigere Besiedlungsdichte als im unbeweideten Bereich. Da diese Arten durch ihre Lebensweise an basalen Pflanzenteilen gegen den direkten Verbiß geschützt sind, liegt wahrscheinlich eine Dezimierung durch Vertritt vor.

Die Crambine *Pediasia aridella* zeigt als einzige Art eine höhere Besiedlungsdichte im beweideten Bereich. Auch sie ist nicht gegen Vertritt geschützt. Als Faktoren, die ihr die Besiedlung der unbeweideten Areale erschweren, kommen interspezifische Konkurrenzphänomene oder auch mikroklimatische Faktoren in Betracht.

9.2. Entwässerungsmaßnahmen („Grüppeln“)

Die Ränder der zur Entwässerung des Salzwiesenbereiches dienenden Gräben („Grüppeln“) sind dem Weidevieh nur in beschränktem Maße zugänglich und besitzen daher oft eine höher aufgewachsene Vegetation. Halophyten wie z. B. *Aster tripolium* oder *Suaeda maritima* können an diesen Stellen zur Blüte kommen; Grabenränder stellen deshalb ein



Abb. 30: Natürlicher Grabenkanten-Bewuchs

Die vielseitige Vegetation der Grabenkanten, ein Refugium für viele beweidungsempfindliche Insekten, wird beim Abstechen und Ausheben der Gräben, dem sogenannten „Grüppeln“, zerstört. Im Bild ein großer Keilmelde-Bestand (*Halimione portulacoides*), vergesellschaftet mit *Salicornia*, *Suaeda*, *Spergularia* und *Puccinellia* (Nordstrandischmoor).

Refugium für eine Anzahl von Lepidopteren-Arten dar (*Bucculatrix maritima*, *Phalonidia affinitana*, *Coleophora suaedivora*, *C. atriplicis* u. a.). Allerdings finden viele wichtige Nahrungshalophyten in diesem Bereich aufgrund der niedrigen Lage zur MThw-Linie keine Existenzmöglichkeit.

Das „Grüppeln“, also das in gewissen Abständen wiederholte Abstechen der Grabenkanten und Ausheben der Grabensohle zur besseren und schnelleren Entwässerung des Vorlandes nach Fluten, beseitigt auch diese letzten Habitate mancher Arten (Abb. 30).

Der Aushub wird flächig in einer etwa 20 cm hohen Schicht im mittleren Bereich der zwischen den Gräben liegenden „Beete“ ausgebracht. Die durch Beweidung ohnehin schon verarmte Lepidopteren-Fauna dieser Zone wird dadurch an der Weiterentwicklung oder am Schlüpfen gehindert, denn es gelingt weder den Larven noch den Imagines, sich durch die Schlickauflage hindurchzuarbeiten.

9.3. Auswirkungen von Deichbaumaßnahmen

Die spontanen ebenso wie die langfristigen Veränderungen, die Flora und Fauna infolge von Eindeichungsmaßnahmen betreffen, wurden bereits ausführlich im Rahmen der Kapitel 2.4.1. und 4.7.2. behandelt.

Intensive landwirtschaftliche Nutzung (Ackerbau), durch Drainagemaßnahmen unterstützt, bewirkt bereits im ersten und zweiten Jahr nach dem Deichschluß eine Vernichtung von über 90 % der ursprünglichen Lepidopteren-Fauna. Werden die eingedeichten Gebiete lediglich beweidet, so erfolgt ein allmählicher Floren- und Faunenaustausch, der nach ca. fünf Jahren abgeschlossen ist. Ein stellenweise länger anhaltender Salzeinfluß (Grabenränder, undrainierte Senken) oder die sekundäre Salzzufuhr in manche Bereiche (Nordteil des Speicherbeckens im Hauke-Haien-Koog) bewirkt lediglich, daß der Austauschprozeß einen längeren Zeitraum beansprucht (im Forschungsreservat Süd im Hauke-Haien-Koog etwa 15 Jahre) oder daß eine fragmentarische Halophytenvegetation mit den entsprechenden Konsumenten erhalten bleibt.

Selbst ein periodischer, tidenabhängiger Salzwassereinstau in den eingedeichten Gebieten scheint nach Untersuchungen von BEEFTINK (1967) und BEEFTINK et al. (1971) nicht geeignet zu sein, die Aufrechterhaltung der ökologischen Bedingungen der Salzwiesenbereiche zu gewährleisten.

Der Deichbau stellt den größtmöglichen anthropogenen Eingriff in den Lebensraum „Salzwiese“ dar; besonders durch die moderne Deichbautechnik mit weit ins freie Watt verlegten Seedeichen (der Deichfuß liegt unterhalb der MThw-Linie) werden die Salzwiesenökosysteme in ihrer Gesamtheit vernichtet. Der Zeitraum bis zur Neubildung aller für die Gewährleistung der ursprünglichen Artenvielfalt notwendigen Zonen* kann von den meisten Arten nicht überbrückt werden, da für sie keine „Ersatzbiotope“ geschaffen werden können.

* Die „Interimsphase“ umfaßt einen Zeitraum von mindestens 50 bis 100 Jahren. Nach neuesten Berechnungen von HEYDEMANN (1980) ist selbst für die Anzelzone nur mit einer Neulandbildung von höchstens 20 bis 30 m/Jahr seawärts und einer Sedimenterhöhung von 1 (bis höchstens 6) cm/Jahr zu rechnen.

10. Zusammenfassung

10.1. Ökologische Zonen und Standorte

An der Nordseeküste Schleswig-Holsteins wurden an zwei Hauptstandorten die Salzwiesenökosysteme hinsichtlich ihrer Lepidopteren-Fauna untersucht: a) Salzwiese (Vorland) vor dem Christianskoog (Meldorfer Bucht); b) Salzwiese vor dem Osewoldter Koog (Nordstrander Bucht). Vergleichende Untersuchungen wurden an zwei Standorten im Bereich der eingedeichten Marsch (Koog) durchgeführt: a) SpeicherkooG Dithmarschen-Süd (1973 eingedeicht); b) Hauke-Haien-Koog (1958/59 eingedeicht), weiterhin wurde die Lepidopteren-Fauna verschiedener Deich-Biotope und eines salzbeeinflußten Ostseeküsten-Feuchtgebietes (NSG Wallnau/Insel Fehmarn) in die Untersuchungen einbezogen. Die Auswertung archivierter Proben der Abt. Angewandte Ökologie/Küstenforschung ermöglichte zudem die Erweiterung des eigenen Hauptuntersuchungszeitraumes (1973 bis 1975) auf insgesamt acht Jahre.

Biotop-Vergleich

a) Salzwiese

Intensive Nutzung durch Beweidung sowie Landgewinnungs- und Entwässerungsmaßnahmen haben das ursprüngliche Bild der Vorland-Salzwiesen in gravierender Weise verändert. Einen Eindruck der artenreichen indigenen Lepidopteren-Fauna dieses Gebietes vermitteln nur die künstlich der Beweidung entzogenen Forschungsreservate, in denen vor allem die dikotylen Halophyten wieder zur vollen Entfaltung kommen. Vergleichbar günstige Verhältnisse wurden in einigen extensiv genutzten Teilen der Hallig-Salzwiesen vorgefunden. Die Lepidopteren-Fauna der beweideten und unbeweideten Festland-Salzwiesen wurden mit derjenigen der Hallig-Salzwiesen verglichen.

b) Koog

Nach der Eindeichung erfolgt in den ehemaligen Salzwiesen- und Wattarealen innerhalb weniger Jahre ein fast völliger Floren- und Faunenaustausch. Die Entwicklung kann durch anthropogene Maßnahmen (Umbruch, Drainage) stark beschleunigt bzw. durch sekundäre Salzwasserzufuhr verzögert werden. Die Salzwiesen-Lepidopterenfauna wird nach einem kurzfristigen, auf den Deichschluß folgenden Anstieg der Populationshöhe durch aus dem Binnenland stammende Arten ersetzt.

c) Deich

Die Deichbiotope weisen sowohl hinsichtlich der verschiedenen Deichtypen (Klei-, Sandkern-, Schlafdeich) als auch im Vergleich zu den benachbarten Biotopen (Salzwiese, eingedeichter Koogbereich) erhebliche Unterschiede bezüglich einer Reihe abiotischer Faktoren (Wärmekapazität, Insolation, Windexposition) auf. Die wenigen festgestellten Unterschiede in bezug auf die Artendiversität der Lepidopteren sind jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit auf die abweichende Nutzungsform und -intensität zurückzuführen.

d) Ostseeküsten-Feuchtgebiet

Größere Salzwiesenareale sind an der Ostseeküste selten. Sie entstehen in geschützten Buchten, die oft später vom freien Wasser abgetrennt werden, aussüßen und verlanden. Das NSG Wallnau auf der Insel Fehmarn ist ein solches, noch salzbeeinflußtes Gebiet,

dessen an Halophyten gebundene Lepidopteren-Fauna mit derjenigen der Nordseeküstenbiotope verglichen wurde.

10.2. Methoden und Material

Mit Hilfe verschiedener Freilanderfassungsmethoden (Photoelektor-, Farbschalen-, Windreusen- und Lichtfangmethoden, isolierte Boden- und Vegetationsproben) wurde das Arteninventar der Lepidopteren in den verschiedenen Biotopen ermittelt und ihre Indigenität, Dispersionsdynamik, Populationsentwicklung, statische Dominanz und Aktivitätsdominanz sowie ihr Geschlechterverhältnis untersucht. Es wurden insgesamt 5784 Einzelproben ausgewertet und 23 412 Individuen der Ordnung Lepidoptera determiniert. Das Gesamtmaterial umfaßt 310 Arten aus 184 Gattungen und 29 Familien, davon sind 207 Arten in der Salzwiese, am Seedeich oder im deichnahen Koogbereich indigen.

10.3. Arteninventar und Artenverteilung

10.3.1. Arten des Salzwiesenbereichs

Im Gezeitenbereich sind 32 Lepidopteren-Arten indigen:

a) Halotopobionte und halotopophile Arten:

15 Arten aus sieben Familien erwiesen sich im Litoralbereich als halotopobiont (an Salzbiotope gebunden). Drei weitere Arten, die zu dieser Gruppe gehören, konnten im Untersuchungsgebiet nicht in der Salzwiese nachgewiesen werden.

Neun Arten aus vier Familien sind für den Küstenbereich als halotopophil (vorwiegend in Salzbiotopen auftretend) zu werten.

b) Eurytope Arten:

Acht Arten aus drei Familien haben ihr Hauptverbreitungsgebiet im Binnenland. Sie sind in der oberen Salzwiesenzone (Festucetum) indigen.

c) Dispergierende Arten:

Neben den indigenen Arten der Salzwiese konnten 55 weitere Lepidopteren-Arten in diesem Bereich nachgewiesen werden, die aus Binnenlandbiotopen stammen. Nach Häufigkeit und Regelmäßigkeit des Auftretens im Gezeitenbereich können zwei Gruppen unterschieden werden: Dispersionsaktive Arten und Arten mit geringer Dispersionsaktivität. Allen Arten ist gemeinsam, daß sie im Vorlandbereich keine Entwicklungsmöglichkeit besitzen (oder nur eine kurzfristige: einige „potentiell indigene“ Arten).

d) Ausbreitungsaktivität der Salzwiesen-Lepidopteren:

Trotz ausnahmslos vorhandener Flugfähigkeit zeigen die Schmetterlinge des Gezeitenbereichs nur eine sehr geringe Ausbreitungsaktivität (Dispersionsaktivität). Die Verhaltensanpassungen zielen vielfach darauf ab, eine passive Verdriftung zu verhindern. Mit steigender Anpassung an den Lebensraum „Salzwiese“ scheint die Dispersionsaktivität zu sinken.

e) **Unterschiede im Arteninventar der Salzwiesen des Festlands im Vergleich zu den Halligen:**

Zwei halotopobionte und eine eurytope Lepidopteren-Art konnten ausschließlich im Hallig-Salzwiesenbereich nachgewiesen werden. Die relativ geringe Zahl der übrigen Halligarten im Vergleich zur Festlandsküste ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf einen zu geringen Untersuchungsumfang zurückzuführen. Einige Hallig-Salzwiesen hätten aufgrund ihrer geringen anthropogenen Beeinflussung eine weit größere Artenkapazität, als diese real nachgewiesen werden konnte.

10.3.2. Schmetterlingsarten der Koogregion

a) **Neuer Koog** (Speicherkoog Dithmarschen-Süd; 5–6 Jahre eingedeicht:

Im Bereich des ehemaligen, freien Watts hat sich aufgrund des immer noch hohen Salzgehalts eine artenarme Halophytenvegetation entwickelt, die überwiegend aus einjährigen Dikotyledonen besteht. Diese Region wird von einer ebenfalls artenarmen, aber sehr individuenreichen Lepidopteren-Fauna besiedelt. Drei halotopobionte Arten dominieren mit 93 % des Gesamtffanges.

In der früheren Salzwiese (Puccinellietum) hat bereits ein weitgehender Artenaustausch stattgefunden. Hier haben zwei Arten der Seedeichfauna mit 88 % aller erfaßten Individuen die dominierende Rolle übernommen. Halotopobionte und halotopophile Arten wurden aus dieser Zone verdrängt.

b) **Junger Koog** (Hauke-Haien-Koog; 15 Jahre eingedeicht)

In unmittelbarer Seedeichnähe konnten 171 Lepidopteren-Arten als indigen für diesen Bereich nachgewiesen werden. Diese aus Binnenlandbiotopen eingewanderten Arten sind trophisch an Nicht-Halophyten gebunden (56 % der Arten leben an krautigen Dikotyledonen, 34 % an Gramineen, 10 % sind an Pappel- und Weidenanpflanzungen gebunden).

Im Speicherbeckenbereich des Kooges, der ganz überwiegend den Charakter eines Binnenlandfeuchtgebietes zeigt, treten 14 vor allem an Phragmites australis und verschiedene Juncaceen gebundene Lepidopteren-Arten auf. Die in einigen Bereichen aufgrund sekundärer Salzzufuhr noch vorhandene fragmentarische Halophytenvegetation bietet für nur noch sechs halotopobionte Arten eine Ernährungsgrundlage. Seedeichferne Marschgebiete (alte Köge) weisen, wie Stichprobenuntersuchungen zeigen, eine weit- aus größere Artendiversität auf.

10.3.3. Schmetterlingsarten der Deichbiotope

Insgesamt 16 Lepidopteren-Arten sind, in Abhängigkeit von der unterschiedlichen Nutzungsform, in den untersuchten Deichbiotopen indigen. Sechs dieser Arten sind auch im Salzwiesenbereich indigen (drei halotopophile und drei eurytope Arten). Arten, die auf diesen durch ein abweichendes Ökoklima ausgezeichneten Lebensraumtyp spezialisiert sind, konnten nicht nachgewiesen werden. Hinsichtlich der verschiedenen Deichtypen (Seedeich, Schlafdeich) konnten keine signifikanten Unterschiede im Arteninventar festgestellt werden.

10.3.4. Arten des salzbeeinflussten Ostseeküsten-Feuchtgebietes

Nur ca. ein Drittel (fünf halotopobionte, 5 halotopophile und drei eurytope Arten) der im Gezeitenbereich der Nordseeküste indigenen Lepidopteren wurden auch im NSG Wallnau/Insel Fehmarn nachgewiesen. Aufgrund des umfangreichen Halophyten-Artenspektrums dieses Gebietes wäre unter dem Gesichtspunkt des Nahrungsfaktors eine größere Artenzahl potentiell zu erwarten.

10.4. Bionomie und Verbreitung der halotopobionten Salzwiesen-Lepidopteren

Die Eiablage, Larvalentwicklung, Nahrungspflanzenwahl und der Verpuppungsmodus von 17 halotopobionten Lepidopteren werden beschrieben und Angaben zur Jahresperiodik gemacht. 15 Arten besitzen einen univoltinen Entwicklungszyklus, zwei Arten sind bivoltin. Die jeweils kurze Ei-, Imaginal- und Puppenphase tritt, mit Ausnahme einer Art, während der Monate Mai bis September auf, die Überwinterung erfolgt im Larvalstadium (Ausnahme: *Scrobipalpa nitentella* Fuchs, die als Puppe überwintert).

10.5. Nahrungspflanzenbeziehungen

Mehr als 20 häufige Halophyten-Arten der Salzwiesenregion des nordwesteuropäischen Wattenmeeres werden von Lepidopteren als Nahrungspflanzen angenommen, die halotopobionten Schmetterlingsarten benötigen jedoch nur neun Arten als Nahrungsgrundlage. Sie zeigen einen hohen Spezialisierungsgrad in bezug auf ihre Wirtspflanze: elf Arten (61 %) sind monophag (Monophagie ersten oder zweiten Grades), sieben Arten sind oligophag (Oligophagie ersten Grades).

Alle Strukturteile (Merotope) der Nahrungspflanzen sind von den Larven der halotopobionten Salzwiesen-Lepidopteren in artspezifischer Weise für die Entwicklung erschlossen worden. Über 90 % der Arten machen zumindest einen Teil der Larvalentwicklung im Pflanzeninnern durch (endophag Lebensweise).

10.6. Zönologie der Salzwiesen-Fauna

a) Statische Dominanz (Ausschlüpfdichte, Besiedlungsdichte)

Die Besiedlungsdichte (Ausschlüpfdichte) der Lepidopteren zeigt eine starke Abhängigkeit von der ökologischen Zonierung des Gezeitengebietes. Im **Puccinellietum** sind drei halotopobionte Arten (*Bucculatrix maritima*, *Eucosma tripoliana*, *Phalonidia affinitana*) dominant bzw. eudominant; sie erreichen Besiedlungsdichten von durchschnittlich 34 bis 61 Imagines/m² (Mittelwerte der oberen Anedelzone). Im Festucetum erreichen vor allem eurytope und halotopophile Arten hohe Besiedlungsdichtewerte. Dominant sind die eurytope Pyralide *Crambus perlella* Scop. und die halotopophile Tortricide *Clepsis spectrana* Tr. (45 bzw. 25 Imagines/m²).

b) Aktivitätsdominanz

Da die ökologisch relevanten Lepidopteren-Arten der Salzwiesen ausnahmslos dämmerungs- bzw. nachtaktiv sind, können die mit der für tagaktive Formen konzipierten Farbschalenmethode erhaltenen Aktivitätswerte nur unter Vorbehalt bewertet werden.

Sie sind niedriger als die Werte für die statische Besiedlungsdichte, in bezug auf die Dominanzklassen ergeben sich jedoch keine Veränderungen.

c) **Biomasse**

Die Biomasse der indigenen Lepidopteren des Supralitorals zeigt ebenfalls starke zonenspezifische Differenzen.

Die höchsten Werte – ca. 17 kg Trockengewicht entsprechend etwa einem Zentner Lebendgewicht pro Hektar und Jahr – wurden für das untere Festucetum ermittelt, während im oberen Puccinellietum trotz höherer Besiedlungsdichte nur etwa ein Achtel dieses Wertes – ca. 2,2 kg/ha Trockengewicht – erreicht werden. Im unteren Puccinellietum liegt der Biomassewert sogar nur bei 0,73 kg/ha. Der vergleichsweise hohe Wert für das untere Festucetum kommt zustande durch das Auftreten dreier Noctuiden-Arten, deren Besiedlungsdichte zwar relativ niedrig ist, die aber eine hohe Biomasse haben (ein Individuum von *Apamea oblonga* entspricht vom Trockengewicht etwa 250 Individuen von *Bucculatrix maritima*!).

d) **Geschlechterverhältnis (Sexualindex)**

Alle Lepidopteren der Gezeitenzone bilden bisexuelle Populationen aus. Der statische Sexualindex, durch Zuchten ermittelt, liegt im Durchschnitt bei 0,48, ist jedoch von Art zu Art starken Schwankungen unterworfen (bedingt durch Probleme bei der Zucht). Fundierte Aussagen lassen sich nur bei den wenigen Arten machen, die annähernd verlustfrei gezüchtet werden können (z. B. *S. nitentella*, Sexualindex 0,483). Die Freilandfassungsmethoden spiegeln dagegen aktivitätsbezogene Werte des Geschlechterverhältnisses wider. Photoelektronen, Remissions-Farbschalen und insbesondere Lichtfallen erfassen stets deutlich höhere ♂-Anteile, während in den Windreusen die ♀ dominieren. Eine mögliche (und wahrscheinliche) Erklärung dieser Befunde ist die höhere Aktivität der ♂ bei der Partnersuche einerseits und die größere Dispersionsaktivität der ♀ auf der anderen Seite.

10.7. Adaptationen an die abiotischen Faktoren des Supralitorals

a) **Adaptation an den Windfaktor**

Der Gefahr der Verdriftung aus dem Lebensraum durch Windeinwirkung begegnen die Salzwiesen-Lepidopteren vor allem durch ethologische Adaptation: Trotz ausnahmslos vorhandener Flugfähigkeit kommt es nur in windstillen oder windschwachen Phasen zu einer merklichen Flugaktivität. Die *Scrobipalpa*-Arten (Gelechiidae) fliegen selten; statt dessen besitzen sie ein ausgeprägtes Laufvermögen. Sehr kleine Arten (*Bucculatrix maritima*, *Phalonidia vectisana*) nutzen die herabgesetzte Windgeschwindigkeit innerhalb der Vegetationsschicht für ihren Flug aus. Als morphologische Anpassung an den Windfaktor ist die Faltbarkeit bzw. Einrollbarkeit der Flügel in der Sitzhaltung zu werten (besonders ausgeprägt bei *Pediasia aridella*, *Crambus perlella* und *Agriphila selasella* – Familie Pyralidae).

b) **Adaptationen an die Überflutung**

Mehr als 90 % der halotopobionten Lepidopteren-Arten sind während der Larvalentwicklung durch ihre endophage Lebensweise in Salzpflanzen gegen Einflüsse der Überflutung weitgehend geschützt. Arten, die nicht während der gesamten Larvenzeit minieren, besitzen viele andere Adaptationsmechanismen: wasserabweisende, an der Pflanze befestigte Wohngehäuse; verdriftungssichere Gespinste zwischen Blättern und

Früchten; Häutungsgespinnste und Überwinterungsgespinnste; unbenetzbare Körperoberfläche mit Ausprägung eines Luftfilms unter Wasser („physikalische Kieme“).

Die verdriftungsgefährdeten Imaginal-Stadien zeigen eine jahreszeitliche Einpassung in die Hauptüberflutungsperiode und treten nur während der Zeit der geringsten Überflutungshäufigkeit auf. Als Prädisposition an das Gezeitengebiet ist das schuppenbedeckte Integument der Lepidopteren-Imagines zu werten, das wasserabweisende Eigenschaften besitzt.

Die Laborversuche zeigen eine starke Abhängigkeit der Überflutungsresistenz von der Wassertemperatur; der Salzgehalt ist in weiten Bereichen ohne Einfluß. Eine direkte Bindung an den Faktor „Überflutung“ oder den Faktor „Salzgehalt“ besteht nach den bisherigen Ergebnissen bei keiner Lepidopteren-Art. Statt dessen liegt aber eine indirekte Bindung an den Lebensraum „Salzwiese“ über das Nahrungssubstrat „Halophyt“ vor, die sich ökologisch existentiell wie eine direkte Bindung an abiotische Faktoren im Verteilungsbild der Arten auswirkt.

10.8. Auswirkungen anthropogener Einflüsse

Die anthropogene Beeinflussung der Salzwiesenbiotope durch Beweidung, Entwässerungsmaßnahmen und Eindeichungen bewirkt einen Rückgang der halotopobionten Lepidopteren-Arten um 90 bis 100 %. Nur bei einer Art konnte eine positive Auswirkung eines dieser Faktoren festgestellt werden: Bei *Pediasia aridella* (Pylalidae) steigt die Besiedlungsdichte durch die Beweidung an. Auch diese Art wird jedoch wie die meisten der übrigen Salzwiesen-Lepidopteren nach der Eindeichung ihres Lebensraumes innerhalb weniger Jahre vernichtet.

Die Gesamtheit der anthropogenen Maßnahmen bedroht die indigene Lepidopteren-Fauna der Salzwiese nahezu vollständig in ihrer Existenz, da es keine geeigneten „Ersatzbiotope“ gibt.

Summary

Biological-Ecological Investigations on the Lepidoptera of the Supralittoral Zone of the North Sea Coast

Saltmarsh ecosystems along the coast of the North Sea in Schleswig-Holstein have been investigated in regard to the Lepidoptera fauna at two main locations:

- a) Saltmarsh at Christians-Polder (Bay of Meldorf);
 - b) Saltmarsh at Osewoldt-Polder (Bay of Nordstrand).
- Comparative studies have been carried out at the following sites:
- a) diked marsh at Hauke-Haien-Polder (diked since 1958/59);
 - b) former saltmarsh areas of the southern part of the Bay of Meldorf (“Speicherkoog Dithmarschen-Süd”, diked since 1973);
 - c) saltmarshes of several small islands (“Halligen”);
 - d) different seadike-biotopes;
 - e) former saltmarsh-area at the Baltic Sea coast (Wallnau/Island of Fehmarn).

The own research period (1973–1975) could be extended to eight years in total by using archive samples of the “Department of Applied Ecology/Coastal Research”.

The most important collecting-methods were light traps, coloured liquid traps ("Moe-ricke"-type), funnel shaped gauze traps, photoelectors and isolated plant and/or soil samples. Totally 23412 Lepidoptera specimens have been collected and determined. This number represents 310 different species belonging to 184 genera and 29 families. 207 species have proved to be indigenous to saltmarsh, seadike and polder areas.

32 species of Lepidoptera have proved to be indigenous in the saltmarshes of the tidal zone:

Fifteen species of Lepidoptera, belonging to seven families, are halotopobiontous in the littoral zones. The group of halotopophilous comprises a number of nine species out of four families.

Eight species of eurytopous Lepidoptera are indigenous to the littoral zone, but they are restricted to the upper saltmarsh (Festucetum) with little tidal influence.

In addition to the indigenous species, another 55 species have been registered in saltmarsh biotopes which can be separated into two groups:

a) regular immigrants, which are characterized by a small number of species with high abundance;

b) occasional immigrants. Number of species high, but low abundance.

All species found in the tidal area are able to fly. Nevertheless, the activity of dispersion seems to be quite low in general and even decreases in those species which are highly specialized to this biotope.

Saltmarshes of the small islands:

Two halotopobiontous and one halotopophilous species of Lepidoptera have been found only in the saltmarsh zones of small islands near the coast of Schleswig-Holstein ("Halligen"). Because of lesser anthropogenous influences during centuries a more divers halophyte plant community could survive, thus providing the last resources for some specialized Lepidoptera species.

New polder ("Speicherkoog Dithmarschen-Süd", 5–6 years old):

In the former saltmarsh (Puccinellietum) a considerable exchange of Lepidoptera species has taken place. Halotopobiontous and halotopophilous species have been replaced by eurytopous species almost completely, though *Puccinellia maritima* is still dominating.

Young polder (Hauke-Haien-Polder, 15 years old):

Only very few traces of halophyte vegetation and six halotopobiontous Lepidoptera species are still present.

There is no species which is restricted to the seadike region. Significant differences between different types of dikes could not be stated.

Species of the Baltic Sea saltmarsh area:

Only about 30 % of the species indigenous to the North Sea saltmarsh have been discovered in this area, although the spectrum of halophyte plants was almost the same in both regions.

The life history of 17 halotopobiontous Lepidoptera species is described. Host plant and distribution data are given. 15 species are univoltine, whereas only two are bivoltine. With the exception of *Scrobipalpa nitentella* the larvae are proved to overwinter.

More than 20 common species of halophytes found in the saltmarshes are accepted as foodplants by Lepidoptera. The halotopobiontous species need only nine of them and show a high degree of specialization: eleven species (61 %) are monophagous (first and second degree of monophagy), seven are oligophagous. All parts (merotopes) of their foodplants are used characteristically by the larvae of the different species. More than 90 % of them live endophagously.

The population density of the saltmarsh Lepidoptera is highly dependent on the ecological zonation. In the Puccinellietum zone three species (*Bucculatrix maritima*, *Eucosma tri-*

poliana, *Phalonidia affinitana*) reach population densities of 34 to 61 adults/m² in average. In the Festucetum zone *Crambus perlella* and *Clepsis spectrana* show the highest population densities, with 45 and 25 adults/m².

Depending on the population density the biomass of saltmarsh Lepidoptera also exhibits considerable differences between the ecological zones compared. The highest rates – approx. 17 kg/ha/year dry weight – have been evaluated for the saltmarsh association “lower Festucetum”, whereas for the “upper Puccinellietum” only 1/8 of this amount – approx. 2,2 kg/ha/year – could be registered, although the population density is quite higher in the second area.

All Lepidoptera species of the littoral zone build up bisexual populations. The static sexual index, depending on reared specimens only, has found to be 0,48 (i. e. ♂♂:♀♀ ≈ 1:1). Different values found in some species probably are due to the fact that it is almost impossible to rear most of the indigenous saltmarsh Lepidoptera without losses. All collecting methods, especially light traps, provide a considerably higher rate of males.

Drifting off through wind is reduced in most species by behavioural adaptations: they only fly during calm periods, *Scrobipalpa*-species prefer to run instead of flying, small species like *Bucculatrix* fly between plants where wind-velocity is reduced considerably. A morphological adaptation against the negative influence of wind is found in Crambinae-species: they are able to roll the wings around their body.

More than 90 % of the halotopobiontous Lepidoptera are protected against negative effects of flooding by endophagy during their larval development. Additional adaptations like watertight larval cases, rolled leaves and spinings between fruits watertight cocoons of overwintering larvae could be observed. The more endangered adults only occur during summer when high tides are rare. In addition, their integument covered by scales has water-repellent properties, they are able to rest on the water surface and will survive several inundations without being damaged.

All anthropogenous factors (pasturage, drainage, diking) cause a decrease of the halotopobiontous Lepidoptera species of about 90–100 %. Only one species (*Pediasia aridella*) exhibits an increasing population density within grazed areas, but even this one will disappear after diking. Today the group of specialized saltmarsh Lepidoptera must be regarded as highly endangered.

Literaturverzeichnis

- ABRAHAM, R. (1970): Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hym., Chalcidoidea) im Grenzraum Land – Meer an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. *Oecologia*, **6**, 15–47.
- ALBERS, T. (1931): Über das Vorkommen der Arten der *Hydroecia nictitans* BKH-Gruppe im Gebiet der Niederelbe. *Int. ent. Z. Guben*, **25**, 47–52.
- (1933): Zur Morphologie und Unterscheidung der Caradrinen (*Athetis* HB., *Lep. Noct.*) des Niederelbegebietes. *Int. ent. Z. Guben*, **27**, 5–11.
- (1935): Die Lepidopterenfauna des Niederelbegebietes im Vergleich zu der Schleswig-Holsteinschen (Bemerkungen zu der Arbeit von Dr. Fr. Heydemann: Einige für Schleswig-Holstein beachtenswerte oder neue Lepidopteren). *Int. ent. Z. Guben*, **29**, 89–96.
- (1951): Über Veränderungen in der Zusammensetzung der Großschmetterlingsfauna des Gebietes von Groß-Hamburg. *Mitt. faun. Arb. gem. Schlesw.-Holst.*, **4**, 29–36.

- ALBERS, T.; DIEHL, F.; LOIBL, H. u. SCHAEFER, R. (1937): Die Großschmetterlinge der Umgebung von Hamburg-Altona. VI. Teil. Die Spanner (Geometridae). Verh. Ver. naturw. Heimatf. Hamburg, **25**, 108–149.
- ALFKEN, J. D. (1924): Die Insekten des Memmert. Zum Problem der Besiedlung einer neuentstehenden Insel. Abh. naturw. Ver. Bremen, **25**, 358–481.
- (1930): Die Insektenfauna der Mellum. Nochmals zum Problem der Besiedlung einer neuentstehenden Insel. Abh. naturw. Ver. Bremen, **28**, 31–48.
- 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.
- BARASCH, A. (1934): Natürliche Gruppierung der mitteleuropäischen Coleophoriden (Lep.) auf Grund der Struktur der männlichen Kopulationsapparate und ihre Beziehung zum Sackbau der Raupe und zum System der Nahrungspflanzen. Dt. ent. Z., **1934**, (1/2), 1–116.
- BECK, H. (1960): Die Larvalsystematik der Eulen (Noctuidae). Abh. Larvalsystem. Insekten, **4**, 1–406.
- 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. u. MÜNCK, W. de (1971): Tien jaar botanisch-oecologische verkenningen langs het Veerse Meer. Natuur en Landschap, **25**, 50–65.
- BENANDER, P. (1938): Die Coleophoriden Schwedens. Opusc. ent., **3**, 107–124.
- (1939): Die Coleophoriden Schwedens. 1. c., **4**, 30–110.
- BILIO, M. (1962): Die aquatische Bodenfauna des Andelrasens (*Puccinellietum maritimae*). Eine vergleichend-ökologische Studie. Diss. Kiel.
- BJØRN, P. u. PALLESEN, G. (1969): Fund af småsommerfugle fra Danmark. Flora Fauna **75**, 145–147.
- BJØRN, P. u. PALLESEN, G. (1972): Fund af småsommerfugle fra Danmark. 1. c. **78**, 105–110.
- BLESZYŃSKI, S. (1965): Crambinae. In: H. G. Amsel, H. Reisser und F. Gregor: *Microlepidoptera Palaeartica*. Vol. 1, XLVII + 533 S., 133 Taf., Wien.
- BRADLEY, J. D. (1955): A note on the identity of *Coleophora tripoliella* Hodgkinson 1875, and *C. virgaureae* Stainton, 1857. Lep.: Coleophoridae. Ent. Gaz., **6**, 150–151.
- BRADLEY, J. D. u. FLETCHER, D. S. (1974): Addenda u. Corrigenda to the Lepidoptera Part of Kloet u. Hincks Check List of British Insects (Edn. 2), 1972. Entomologist's Gaz. **25**, 219–223.
- BRADLEY, J. D.; FLETCHER, D. S. u. WHALLEY, P. E. S. (1972): Lepidoptera. In: Kloet, G. S. u. Hincks, W. D. A Check List of British Insects. 2. edn. Part 2. Handbk. Indent. Br. Insects. 11 (2): I–VIII, 1–153.
- BRADLEY, J. D., TREMEWAN, W. G. u. SMITH, A. (1973): British Tortricoid Moths. Cochylidae and Tortricidae: Tortricinae. The Ray Society vol. **147**, I–VII, 1–251, London.
- (1979): British Tortricoid Moths. Tortricidae: Olethreutinae. The Ray Society vol. **153**, I–VIII, 1–336, London.
- BREHM, K. u. 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.
- CHRISTENSEN, E. u. WESTDÖRP, J. (1979): Flora von Fehmarn. Mitt. Arb. gem. Geobot. Schlesw.-Holst. u. Hamburg, **30**, 1–262.
- CHRISTIANSEN, W. (1927): Die Außendeichsvegetation von Schleswig-Holstein mit besonderer Berücksichtigung von Föhr. Föhrer Heimatbücher, **16**, 3–29.
- (1955): Pflanzenkunde von Schleswig-Holstein – 2. Auflage. Neumünster, 168 pp.
- DALLA TORRE, K. W. VON (1889): Die Fauna von Helgoland. Zool. Jahrb. Syst., Suppl. **2**, 1–99.
- DITTMER, E. (1952): Die nacheiszeitliche Entwicklung der schleswig-holsteinischen Westküste. Meyniana, **1**, 138–168.
- (1954): Der Mensch als geologischer Faktor an der Nordseeküste. Eiszeitalter u. Gegenwart, Öhringen/Württ., **4/5**, 210–215.
- EMEIS, W. (1950): Über die Bedeutung des atlantischen Klimakeils für das Verbreitungsbild unserer Flora. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **24**.

- EVERS, H. (1947): Beiträge zur Microlepidopterenfauna von Sylt. *Bombus*, **1**, 169–172.
- (1959): Nachtrag zur Microlepidopterenfauna von Sylt. I. c., **2**, 57–58.
- (1960): Die Kleinschmetterlinge Hamburgs, Schleswig-Holsteins und des nördlichen Niedersachsens. Teil 1: Zünsler (Pyralidae). *Verh. Ver. naturw. Heimattf. Hamburg*, **34**, 75–125.
- FORSTER, W. u. WOHLFAHRT, T. A. (1971): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Eulen (Noctuidae), VII + 329 pp. Stuttgart.
- (1974–1975): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Spanner (Geometridae). Lief. 24–26. Stuttgart.
- FOSTER, W. A. u. TREHERNE, J. E. (1976): Insects of marine saltmarshes: problems and adaptations. In: CHENG, L.: *Marine Insects*, Amsterdam – Oxford – New York, 5–42.
- FRIESE, G.; PETERSEN, G. u. RINNHOFER, G. (1973): Beiträge zur Insektenfauna der DDR. Lepidoptera-Crambidae. *Beitr. Ent.*, **23**, 4–55.
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. Ein Lehrbuch der Mikroklimatologie. Braunschweig, 646 pp.
- GUDMANN, F. (1930): Nogle biologiske lagttagelser vedrørende Smaasommerfugle. *Flora og Fauna*, **36**, 8–24.
- HACKMANN, W. (1945): Die Coleophoriden Finnlands. *Notul. ent.*, **25**, 1–63, Taf. I–XVII.
- HANNEMANN, H. J. (1953): Natürliche Gruppierung der europäischen Arten der Gattung *Depressaria* s. l. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **29**, 269–372.
- (1961): Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera. I. Die Wickler (s. str.) (Tortricidae). In: DAHL, Fr., *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*. XI + 233 S., 22 Taf., Jena.
- (1964): Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera. II. Die Wickler (s. l.) (Cochylidae und Carposinidae). Die Zünslerartigen (Pyraloidea). In: Dahl, Fr., *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*. VIII + 401 S., 22 Taf., Jena.
- (1977): Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera. III. Federmotten (Pterophoridae). Gespinnstmotten (Yponomeutidae). Echte Motten (Tineidae). In: Dahl, Fr., *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und ihrer Lebensweise*. 275 S., 17 Taf., Jena.
- HINTON, H. E. (1976): Respiratory adaptations of marine insects. In: Cheng, L.: *Marine Insects*, Amsterdam – Oxford – New York, 43–78.
- HERING, E. M. (1936): Verbreitung von *Bactra robustana* Chr. Dünenfärbung bei Gelechiiden. *Mitt. dt. ent. Ges.*, **7**, Nr. 2, SB.
- (1939): Oligophagie und Xenophagie. *Mitt. dt. ent. Ges.*, **9**, 51–53.
- (1950): Monophagie und Xenophobie. Die Nahrungsauswahl phytophager Insekten und die geographische Herkunft ihrer Wirtspflanzen. *Naturwissenschaften* **37**, Heft 23, p. 531–536.
- (1955): Die Nahrungswahl phytophager Insekten. *Verh. Dtsch. Ges. angew. Ent.*, 29–38.
- (1957): Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschließlich des Mittelmeerbeckens und der Kanarischen Inseln. Bd. I und II Pflanzengattungen, Erzeuger, Bd. III. Neubeschreibungen von Minen-Erzeugern. Systematische Übersicht der Wirtspflanzen und der Minen-Erzeuger. 's-Gravenhage, W. Junk, 648 pp., 649–1185 pp., 221 pp., 725 figs.
- HEYDEMANN, B. (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.
- (1962): Untersuchungen über die Aktivitäts- und Besiedlungsdichte bei epigäischen Spinnen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken 1961, Leipzig 1962*, 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, 764–964.

- (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.
- (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. Faun.-ökol. Mitt., **4**, 155–168.
- (1977): Stellungnahme zum Eindeichungsprojekt „Rodenäs-Vorland“. Kiel, Manuskript, 15 pp.
- HEYDEMANN, F. (1926): Einige ältere und neuere für die Lepidopteren-Fauna Schleswig-Holsteins wichtige Daten und Funde. Int. ent. Z., **19**, 297–299.
- (1926): Weniges über die Lepidopteren-Fauna der Insel Amrum. Int. ent. Z., **19**, 317–320.
- (1931): Die Arten der *Hydroecia* (*Apamea*) *nictitans* L.-Gruppe. (Lepid., Noct.) Ent. Z. Frankf. a. M., **44**, 345–350, 357–362; **45**, 2–7, 18–22, 33–38, 49–54, 66–71, 77–79.
- (1931): *Leucania favicolor* Barr. und *L. littoralis* Curt. in Schleswig-Holstein. Int. ent. Z., **24**, 445–447.
- (1931): Nachtrag zu dem Aufsatz über die *Hydroecia nictitans*-Gruppe. Ent. Z. Frank. a. M., **45**, 109–110.
- (1932): 2. Nachtrag zur *Hydroecia oculea* L. (*nictitans*)-Gruppe. Ent. Z. Frankf. a. M., **45**, 303–305; **46**, 14.
- (1932): Zur Morphologie und Formenbildung der Gattung *Miana* Steph. (Lep. Noct.) I. Die *Miana strigilis* L.-Gruppe. Ent. Z. Frankf. a. M., **46**, 21–24, 29–32, 55–58, 78–82.
- (1933): Einige für Schleswig-Holstein beachtenswerte oder neue Lepidopteren. Int. ent. Z., **27**, 189–195, 221–225, 245–249, 281–283, 329–335, 370–373, 393–397, 417–422.
- (1934): Beitrag zur Schmetterlingsfauna der Insel Amrum. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **20**, 145–170.
- HEYDEMANN, F. (1935): Nachtrag und Berichtigung zur Schmetterlingsfauna der Insel Amrum. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **20**, 384–386.
- (1938): Zweiter Nachtrag zur Schmetterlingsfauna der Insel Amrum. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **22**, 359–380
- (1938): Die halobionten und halophilen Lepidoptera. In: Grimpe u. Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee, **XI**, 125–146.
- HORSTMANN, K. (1970): Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden (Hymenoptera) der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. Oecologia, **4**, 29–73.
- JÄCKH, E. (1951): Bemerkenswerte Lepidopterenfunde auf Wangerooe in den Jahren 1946, 1947 und 1950. Z. Lepid., **1**, 119–122.
- KARSHOLT, O. u. SCHMIDT NIELSEN, E. (1976): Systematisk fortegnelse over Danmarks sommerfugle. Catalogue of the Lepidoptera of Denmark. Klampenborg, 128 pp.
- KASY, F. (1959): Halophile Lepidopteren des Neusiedlerseegebietes. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, **98/99**, 13–25.
- (1965): Zur Kenntnis der Schmetterlingsfauna des östlichen Neusiedlersee-Gebietes. Wiss. Arb. Bgl., **34**, 75–211.
- (1967): Lepidopterologisch-faunistisch bemerkenswerte Neufunde aus Niederösterreich, IV. Z. Arb. gem. öst. Ent., **19**, 38–42.
- KOCH, M. (1972): Wir bestimmen Schmetterlinge. Bd. 3, Eulen, 2. Aufl., Radebeul, 288 S., 24 Taf.
- (1976): Wir bestimmen Schmetterlinge. Bd. 4, Spinner, 2. Aufl., Melsungen, 292 S., 20 Taf.
- 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.
- LARSEN, C. S. (1927): Tillaeg til Fortegnelse over Danmarks Microlepidoptera. Ent. Meddr., **17**, 7–212.
- MEDER, O. (1934): Übersicht über die bisher auf den Nordfriesischen Inseln, besonders Amrum, festgestellten Kleinfalter nebst Beschreibung dreier neuer Formen. Schr. Naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **20**, 357–364.
- (1938): Ein Beitrag zur Kleinfalterfauna Helgolands mit Berücksichtigung einiger anderer Insekten. Verh. Ver. naturw. Heimatforsch. Hamburg, **27**, 100–113.
- MEYER, H. (1984): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Galmücken (Cecidomyiidae – Diptera) in Salzwiesenbereichen Nordwestdeutschlands. Faun.-ökol. Mitt. Supp. 5, 1–124.

- MEYER, H. u. SOMMER, R.-G. (1972): Automatischer Hebemechanismus zur Sicherung von Fangschalen gegen Überflutungen. Faun.-ökol. Mitt. **4**, 112–118.
- MEYRICK, E. (1928): A Revised Handbook of British Lepidoptera. London, 914 pp.
- MOERICKE, V. (1951): Eine Farbfalle zur Kontrolle des Fluges von Blattläusen, insbesondere der Pfirsichblattlaus *Myzodes persicae* (Sulz.). Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst, **3**, 23–24.
- MÜHLIG, G. G. (1864): Zur Naturgeschichte der Coleophoren. Stettin. ent. Ztg., **25**, 160–163.
- PALLESEN, G. u. PALM, E. (1974): Fund af småsommerfugle fra Danmark i 1973. Flora Fauna, **80**, 95–101.
- (1977): Fund af småsommerfugle fra Danmark i 1976. Flora Fauna, **83**, 80–84.
- PATZAK, H. (1965): Zur Verbreitung einiger Microlepidopteren in Mitteldeutschland. Dt. ent. Z., N. F. **12**, 379–381.
- (1974): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Lepidoptera-Coleophoridae. Beitr. Ent., **24**, 153–278.
- PETERSEN, G. (1969): Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Lepidoptera-Tineidae. Beitr. Ent., **19**, 311–388.
- PIERCE, F. N. (1909): The Genitalia of the Group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands. I–XII, 1–88, pls. 1–20, 22. A. W. Duncan, Liverpool.
- (1914): The Genitalia of the Group Geometridae of the Lepidoptera of the British Islands. I–XXIX, 1–88, pls. 1–48. Northern Publishing Co., Liverpool.
- (1942): The Genitalia of the Group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands, an account of the morphology of the female reproductory organs. 1–64. pls. 1–15. Richard Clay & Co., Ltd., Bungay, Suffolk, England.
- PIERCE, F. N. u. METCALFE, J. W. (1922): The Genitalia of the Group Tortricidae of the Lepidoptera of the British Islands. I–XXII, 1–101, pls. 1–34. Northern Publishing Co., Liverpool.
- (1935): The Genitalia of the Tineid Families of the Lepidoptera of the British Islands. I–XVIII, 1–116, pls. 1–68. Chell & Son Ltd., Liverpool.
- (1938): The Genitalia of the British Pyrales with the Deltoids and Plumes. I–XIII, 1–69, pls. 1–29. Pub. by F. N. Pierce, author.
- POVOLŇNY, D. (1954): Systematische und zoogeographische Studie über die Gruppe der Arten *Gnorimoschema* Busck. Folia zool. et entom., **17**, 83–96.
- (1964): *Gnorimoschemini* Trib. Nov. – Eine neue Tribus der Familie Gelechiidae nebst Bemerkungen zu ihrer Taxonomie (Lepidoptera). Acta Soc. ent. Českoslov., **61**, 330–359.
- (1966): A type revision of some Old-World species of the tribe *Gnorimoschemini* with a special regards to pests (Lepidoptera). Acta ent. bohemoslov., **63**, 128–148.
- (1967): Ein kritischer Beitrag zur taxonomischen Klärung einiger palaearktischer Arten der Gattung *Scrobipalpa* (Lepidoptera, Gelechiidae). Acta sc. nat. Brno, **1**, 209–250.
- (1980): Die bisher bekannten Futterpflanzen der Tribus *Gnorimoschemini* (Lepidoptera, Gelechiidae) und deren Bedeutung für taxonomisch-ökologische Erwägungen. Acta Univ. Agric. Brno, **28**, 189–210.
- RAABE, E.-W. (1962): Das ursprüngliche Bild des Deichvorlandes. Heimat, **69**, 343–345.
- RAZOWSKI, J. (1970): Cochyliidae. In: H. G. Amsel, H. Reisser und F. Gregor: *Microlepidoptera Palaeartica*. Vol. 3, XIV + 528 S., 161 Taf., Wien.
- REGGE, H. (1972): Zur Bionomie und Ökologie der Aphidoidea-Arten des Gezeitenbereichs. Diss. Kiel.
- ROTHMALER, W.; MEUSEL, H. u. SCHUBERT, R. (1972): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD, Gefäßpflanzen. Berlin, 612 pp.
- ROTHMALER, W. u. PANZIG, E. (1970): Exkursionsflora von Deutschland. Atlas der Gefäßpflanzen. Berlin, 568 pp.
- SAUBER, A. (1904): Die Kleinschmetterlinge Hamburgs und der Umgegend. Verh. Ver. naturw. Unterh. Hamburg, **12**, 1–60.
- SATTLER, K. (1960): Generische Gruppierung der europäischen Arten der Sammelgattung *Gelechia* (Lepidoptera, Gelechiidae). Dt. ent. Z., N. F. **7**, 10–118.
- SCHNEIDER, O. (1898): Die Tierwelt der Nordseeinsel Borkum unter Berücksichtigung der von den übrigen ostfriesischen Inseln bekannten Arten. Abh. naturw. Ver. Bremen, **16**, 1–174.
- SCHOTT, C. (1956): Die Naturlandschaften Schleswig-Holsteins. Wachholtz, Neumünster, 110 pp.
- SCHROEDER, D. (1972): Bodenkunde in Stichworten. Kiel, 144 pp.

- SCHÜTZE, K. T. (1931): Die Biologie der Kleinschmetterlinge unter besonderer Berücksichtigung ihrer Nährpflanzen und Erscheinungszeiten. Frankfurt a. M., 235 pp.
- SCHWERTFEGER, F. (1978): Lehrbuch der Tierökologie. Hamburg – Berlin, 384 pp.
- SOFFNER, J. (1955): Kleinschmetterlinge der Umgebung Staßfurts. Abh. Ber. Naturkd. Vorgesch. Magdeburg, **9**, 153–180.
- (1957): Kleinschmetterlinge der Umgebung Staßfurts. 2. Nachtrag. 1. c., **11**, 35–38.
- SOMMER, R.-G. (1978): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Dolichopodiden (Diptera-Brachycera) im Grenzbereich Land – Meer. Diss. Kiel.
- SOMMER, R.-G. u. MEYER, H. (1976): Farbige Transmissionslichtfallen zur Erfassung der Nachtaktivität von Insekten des Supralitorals. Faun.-ökol. Mitt. **5**, 47–57.
- STANGE, G. (1900): Die Pyralidinen, Tortricinen, Micropteryginen, Pterophorinen, Alucitinen der Umgegend von Friedland i. Mecklb., Wiss. Beil. Progr. Gymnas. Friedland i. K., Progr.-No. 713, 1–50.
- (1912): Nachträge zur Schmetterlingsfauna Friedlands. 1. c., Progr.-No. 962, 1–17.
- TIEDEMANN, O. (1962): Zweiter Beitrag zur Großschmetterlingsfauna der Insel Sylt. Bombos, **2**, 125–132.
- TISCHLER, Th. (1985): Freiland-Experimentelle Untersuchungen zur Ökologie und Biologie phytophager Käfer (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) im Litoral der Nordseeküste. Faun.-ökol. Mitt. Suppl. **6**, 180 pp.
- TISCHLER, W.: (1975): Wörterbücher der Biologie: Ökologie (Uni-Taschenbücher 430). Stuttgart, 125 pp.
- (1976): Einführung in die Ökologie. Stuttgart – New York, 307 pp.
- TOLL, S. (1952): Rodzina Eupistidae Polski. Mater. Fizjogr. Kraju, No. 32, 1–293, Taf. I–XXXVIII.
- TRAUGOTT-OLSEN, E. u. SCHMIDT NIELSEN, E. (1977): The Elachistidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Danmark. Fauna ent. scand., **6**, 1–299.
- TÜXEN, R. et al. (1957): Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. Mitt. flor.-soz. Arb. gem., N. F. **6/7**, 205–234.
- URBAHN, E. (1959): Die Falterwelt der neuen Insel Bock in faunistisch-ökologischer Beziehung (Lep.). Dt. ent. Z., N. F. **6**, 86–95.
- WARNECKE, G. (1930/31): Die Großschmetterlinge der Umgebung von Hamburg-Altona. 5. Teil: Die Eulen (Noctuiden). Verh. Ver. naturw. Heimatf. Hamburg, **22**, 126–174; **23**, 1–62.
- 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.
- ZIMMERMANN, F. (1926): III. Nachtrag zur Lepidopterenfauna von Mähren. Lotos, **74**, 19–28.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dieter Stüning
Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander König
Adenauerallee 150–164
D-5300 Bonn 1
Federal Republic of Germany

