Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976.

TROPHISCHE BEZIEHUNGEN IN EINEM KÜSTENDÜNEN-ÖKOSYSTEM, EINER „NATÜRLICHEN MONOKULTUR" VON AMMOPHILA ARENARIA

M. SCHAEFER

Abstract

The regulating influence of predators on the density of phytophagous insects in pure stands of *Ammophila arenaria* was studied on coastal dunes at the Baltic Sea. Dominant phytophagous insects were ectophagous Heteroptera, Homoptera, Coleoptera and endophagous Diptera with a biomass of 0.11–0.14 g/m^2 (dry weight) in 1975 according to season. The biomass of the zoophagous arthropods (mainly Araneida, Heteroptera, Carabidae, Staphylinidae, Coccinellidae) amounted to 0.31–0.52 g/m^2. Saprophagous arthropods were represented only in low density (0.05–0.07 g/m^2). According to a rough estimate the predators consumed at least 0.02 g prey/m^2 and day (with a maximal proportion of 40% phytophagous arthropods). Most phytophagous species (except some Heteroptera, Coleoptera) were taken as prey. Parasitism of the herbivores by entomophagous insects (mainly Hymenoptera) was not important. Catches with sticky traps demonstrated that predators were active in the whole spatial structure of *A. arenaria.*

In experimental plots the predators were partly eliminated by parathion or hand in September 1975. In the following spring and summer the density of phytophagous insects increased significantly when compared with untreated control plots. After addition of predators to experimental plots in spring 1976 the density of herbivores was not lowered significantly.

Probably the general predators are capable of limiting the density of the herbivores and are – among other factors (e.g. climate, resistance of *Ammophila*) – responsible for the fact that no gradations of phytophagous insects develop in the coastal dunes, a „natural monoculture" of *Ammophila arenaria.*

1. Einleitung

Es gibt einfache natürliche – oder naturnahe – Ökosysteme mit einer hohen Stabilität, man denke nur an einen Bestand von *Phragmites communis*, an Salzwiesen mit *Spartina* (May 1975) oder einen Buchenwald (Ellenberg 1973). Für Stabilität gibt es viele Maßzahlen (vgl. Orians 1975), dieser Begriff wird in der ökologischen Literatur nicht einheitlich gebraucht. Hier seien im Anschluß an Whittaker (1975) 3 Merkmale für einen stabilen Lebensraum genannt: (1) relativ konstante Artenzusammensetzung, (2) keine extrem starken Fluktuationen in der Populationsdichte der Arten, (3) relativ konstante Produktion. Die Regel, daß hohe Stabilität eines Ökosystems mit hoher Diversität oder Komplexität verknüpft, sein müßte, hat offenbar nur beschränkte Gültigkeit (Ellenberg 1973, Murdoch 1975, Orians 1975).

Für einen Reinbestand des Strandhafers *Ammophila arenaria* (L.) Lk. auf Dünen an der Ostsee (Naturschutzgebiet Bottsand, Kieler Außenförde) treffen dem Augenschein nach für einen Untersuchungszeitraum von 10 Jahren alle 3 zitierten Stabilitätsmerkmale zu. Im folgenden soll ein Aspekt des Stabilitäts-

problems im Vordergrund stehen und die Frage untersucht werden, warum es im Bereich der Weißdünen zu keiner Massenvermehrung phytophager Insekten kommt, die die Strandhaferbestände dezimieren könnten.

2. Trophische Struktur im Küstendünen-Ökosystem

2.1. Trophische Ebenen

Vergleicht man die Biomasse („standing crop") der verschiedenen Nahrungsgruppen, so fällt der hohe Anteil zoophager Individuen und der viel geringere

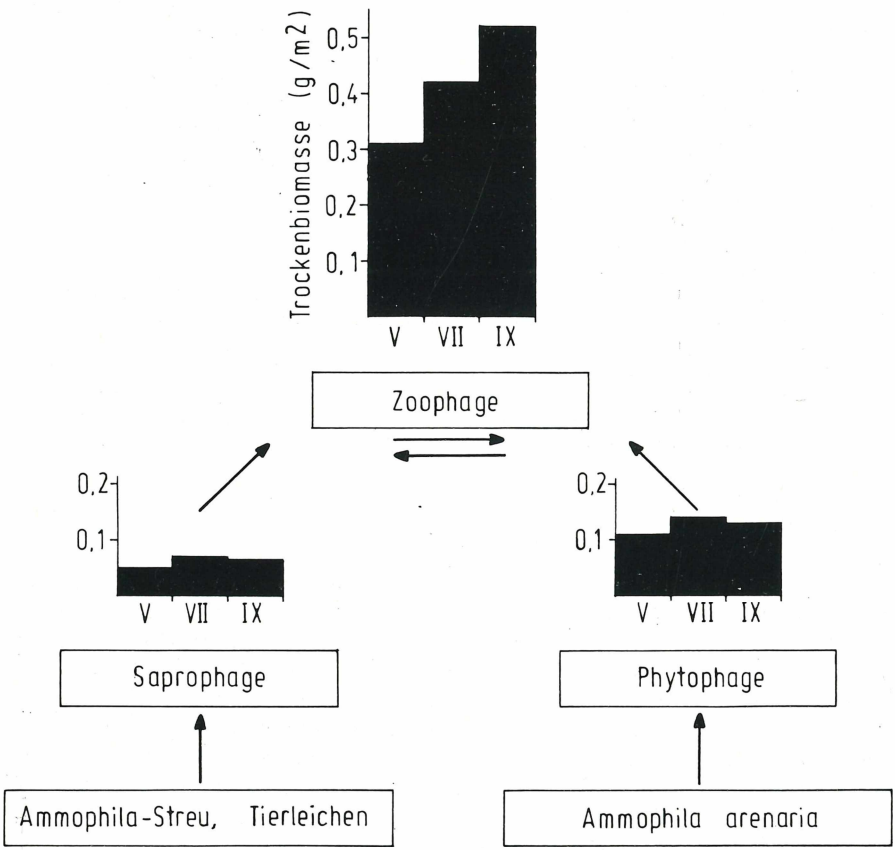

Abb. 1. Verteilung der Trockenbiomassen der Arthropoden auf die trophischen Ebenen in einem *Ammophila*-Bestand auf Küstendünen (Bottsand) im Jahr 1975. Werte aus 10 Aufnahmeflächen zu je 1/4 m² am 6.5 (V), 21.7 (VII) und 14.9.1975 (IX). Vor Auslesen der Quadrate wurden die Tiere der höheren Vegetationsschicht mit einem Plastiksack abgefangen. Trocknung der mit Essigäther getöteten Tiere bei 55°C im Trockenschrank. Die Pfeile weisen auf mögliche Nahrungsbeziehungen hin.

Prozentsatz phytophager auf (Abb. 1). Auch in der Artenzahl überwiegen die Zoophagen (vgl. Schaefer 1970).

Die Trockenbiomasse der phytophagen Arthropoden schwankte im Untersuchungsjahr 1975 zwischen 0,11 g/m^2 (im Mai), 0,14 g/m^2 (im Juli) und 0,13 g/m^2 (im September). Die Wanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. war während der gesamten Untersuchungszeit häufig. Im Frühjahr dominierten die Curculioniden *Philopedon plagiatus* Schall. und *Otiorrhynchus atroapterus* Deg., im Sommer und Herbst phytophage Wanzen und Zikaden sowie andere Homopteren und verschiedene Dipteren mit zum Teil endophagen Larven (dominant *Phytomyza nigra* Mg.).

Die Saprophagen, vor allem *Cylindroiulus latestriatus* Curt., *Porcellio scaber* Latr. und Collembolen, waren – offenbar wegen der gering ausgebildeten Streuschicht – nur in geringer Zahl vertreten. Ihre Biomasse erreichte Werte von 0.05 g/m^2 (im Mai) bis 0.07 g/m^2 (im Juli und September). Die zum Herbst hin an Biomasse zunehmenden polyphagen Weberknechte habe ich zur Hälfte zu den Saprophagen, zur Hälfte zu den Zoophagen gerechnet. Die Dipteren sind nach dem Ernährungstyp ihrer Larven eingeordnet. Etwa 1/4 bis 1/3 der „standing crop" an Saprophagen waren Dipteren, die vom Strand her zur Düne immigrierten oder verdriftet wurden.

Die Biomasse der Zoophagen nahm vom Frühjahr zum Herbst hin zu (von 0.31 g/m^2 in Mai auf 0.42 g/m^2 im Juli bis 0.52 g/m^2 im September). Spinnen und Staphyliniden dominierten im Frühjahr, während Carabiden, Coccinelliden und räuberische Wanzen im Sommer und Herbst eine hohe Dichte erreichten.

Auf einer weiteren trophischen Ebene könnte man die nicht näher quantitativ erfaßten Vertebraten stellen, deren Biomasse nur gering war: die Kreuzkröte *Bufo calamita* Laur., die Bergeidechse *Lacerta vivipara* Jacq., die am Boden nach Nahrung suchenden Vögel (Wiesenpieper *Anthus pratensis* (L.), Schafstelze *Motacilla flava* (L.), Hänfling *Carduelis cannabina* (L.)) und die Spitzmaus *Sorex araneus* L.

2.2. *Abschätzung der Konsumption*

Die Konsumption pflanzlicher Biomasse durch phytophage Arthropoden habe ich nicht untersucht. Sie kann für ektophage Säftesauger nicht ohne größeren methodischen Aufwand gemessen werden. Der Fraß ektophager Formen mit beißenden Mundwerkzeugen (z.B. der zwei Curculioniden) und endophager Dipterenlarven war – gemessen an der Biomasse der Planzen – äußerst gering.

Unter den Zoophagen dominierten eindeutig die Prädatoren mit einem – wie Laborversuche zeigten – hohen Anteil genereller Räuber und nur wenigen spezialisierten Gruppen (wie den blattlausfressenden Coccinelliden). Die Parasitierungsrate von Phytophagen durch entomophage Insekten war gering und erreichte nur unter den Dryiniden, die vor allem die Zikade *Javesella pellucida* F. befielen, höhere Werte (Befallsrate von etwa 5%).

Nach Beobachtungen über die Konsumption von Netzspinnen, vakanten Spinnen (Methode in Schaefer 1974) und den Minimalbedarf der räuberischen Insekten in Laborzuchten (und Daten aus der Literatur, für Spinnen Moulder

& Reichle 1972, für Carabiden Basedow et al. 1976) erreichte die Konsumptionsrate der Räuber in der Vegetationsperiode einen grob geschätzten Minimalwert von 0,02 g/m² und Tag. So betrug diese Rate für die Philodromide *Thanatus striatus* C.L.K. etwa 0,001 g/Tag, die Wanze *Nabis lineatus* Dahlb. 0,007 g/Tag, den Carabiden *Calathus erratus* Sahlb. 0,005 g/Tag. Der Anteil der Phytophagen an der Biomasse des Beutespektrums lag im Frühjahr nicht über 10%, erreichte aber im Sommer und Herbst Werte bis um 40%.

2.3. Räumliche und zeitliche Einnischung der Phytophagen und Zoophagen

In dem *Ammophila*-Bestand kann man – grob gesehen – 6 Mikrohabitate unterscheiden: (1) Bodenoberfläche mit Streuschicht; (2) Dichte Basis der Pflanzenhorste mit vielen lockeren Blattscheiden und den unteren Blattspreiten; (3) Obere Blattspreiten; (4) Blütenstände; (5) Zwischenräume zwischen den Horsten (bis etwa 20 cm über der Bodenoberfläche); (6) Zwischenräume der oberen Vegetationsschicht. Der Wurzelbereich wird hier außer Betracht gelassen.

Fänge mit Raupenleim ergaben, daß in allen 6 Mikrohabitaten phytophage und zoophage Arthropoden aktiv sind (Abb. 2). Auf der Bodenoberfläche, an den Blütenständen und in den Zwischenräumen der oberen Vegetationsschicht war die Biomasse der Pflanzenfresser gering, auf der Bodenoberfläche domi-

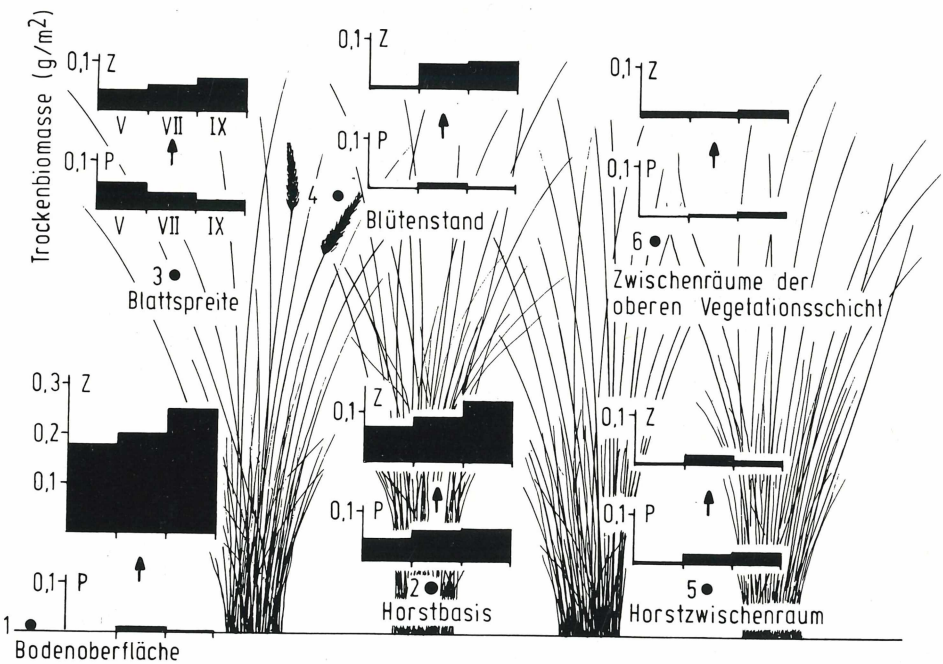

Abb. 2. Räumliche und zeitliche Verteilung der phytophagen und zoophagen Arthropoden im *Ammophila*-Bestand des Bottsandes. 1–6 = Mikrohabitate, P = Phytophage, Z = Zoophage. Methodik und Zeitpunkt der Aufnahme s. Abb. 1.

nierten die Zoophagen stark. Es kann hier nicht der Aktivitätsbereich aller Arten im Einzelnen aufgeführt werden. Hingewiesen sei auf einige Leitformen. An der Horstbasis waren Clubioniden und einige Carabiden häufig. Typische Blattspreitenjäger waren die Spinne *Thanatus striatus* und die Raubwanze *Nabis lineatus*. Netzspinnen (z.B. *Tetragnatha extensa* L.) besiedelten die Horstzwischenräume und die höhere Vegetationsschicht. Coccinelliden fraßen vor allem die Blattläuse an den Blütenständen.

Diese Einteilung in von bestimmten Arten bevorzugte Aktivitätsräume ist sicher grob schematisch: Manche Arten (z.B. springende Formen wie Zikaden) lassen sich nur schwer einem der Kleinlebensräume zuordnen. Räuber der Bodenoberfläche erhalten viel Beute aus der gesamten Vegetationsschicht. Viele Arthropoden sind in mehreren Räumen aktiv. Es wird aber trotzdem deutlich, daß in jedem Kleinlebensraum des Strandhaferbestandes die Phytophagen dem Druck durch zoophage Feinde ausgesetzt sind.

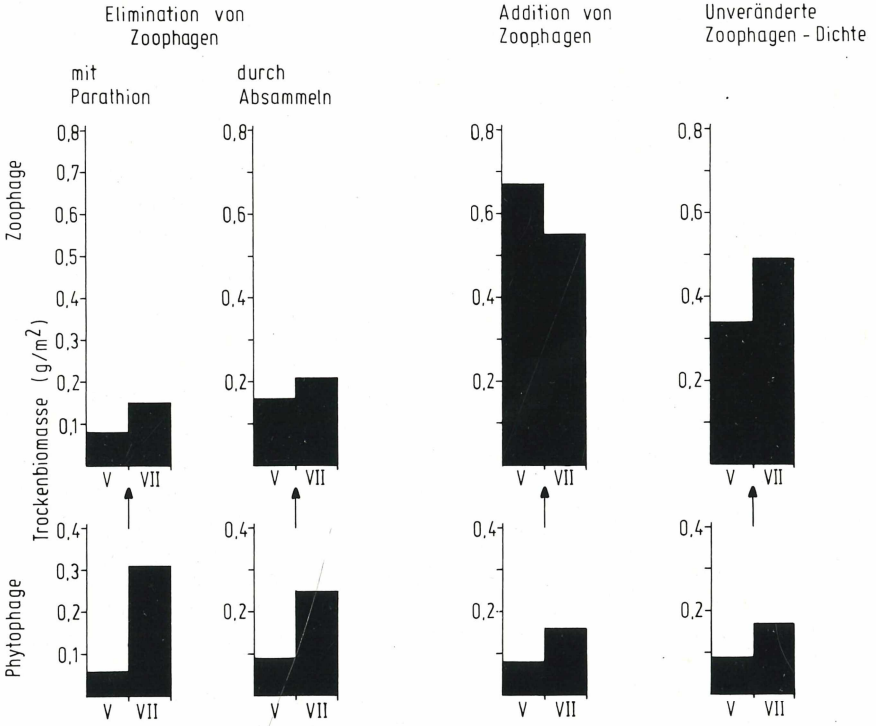

Abb. 3. Verteilung der Trockenbiomasse auf phytophage und zoophage Arthropoden nach experimenteller Veränderung der Zoophagendichte im *Ammophila*-Bestand des Bottsandes. Werte aus 8–10 Aufnahmeflächen zu je 1/4 m² im Zentrum der Versuchsareale am 8.–12.5 (V) und 24.–28.7.1976 (VII). Rechts unbehandelte Kontrollflächen.

3. Einfluß von experimentellen Veränderungen der Räuberdichte auf die Dichte der Phytophagen

Die Rolle der Räuber für die Begrenzung der Dichte der Phytophagen kann man nur durch experimentelle Eingriffe abschätzen.

Auf 2 durch umgebende kahle Sandflächen isolierten, nicht abgegrenzten Probeflächen (ca. 6 m^2; 5,2 m^2) wurde Ende September (27.9.1975) die gesamte Arthropodenfauna mit Parathion abgetötet. Dabei wurden zwei Phänomene ausgenutzt. Fast alle Phytophagen überwintern im Ei oder im Boden (z.B. die Curculioniden) und wurden deshalb vom Parathion zum großen Teil verschont. Dies galt in geringerem Maße für die Wanze *Ischnodemus sabuleti*, die sich vorwiegend in den Blattscheiden des Strandhafers aufhält (vgl. Tischler 1960). Die meisten Zoophagen überwintern als Larve (bzw. Jungtier) oder als Adulte in der Bodenstreu (Araneidae, Carabidae, Staphylinidae) und waren dem Gift ausgesetzt. Dadurch war die Biomasse der Räuber im folgenden Frühjahr herabgesetzt und stieg wegen der geringen Rekolonisationsrate im Laufe der Aktivitätszeit nur langsam wieder an. Die Dichte der Phytophagen (vor allem der Rhynchoten) war im Juli 1976 im Vergleich zu den ungestörten Kontrollen stark erhöht (Abb. 3).

Auf 2 weiteren Probeflächen (ca. 3 m^2; 2,6 m^2) habe ich – mit nicht ganz so großem Erfolg – versucht, Ende September 1975 die Räuber mit der Hand abzusammeln. Nachteilig bei dieser Methode ist, daß die Struktur der *Ammophila*-Vegetation gestört wird. Trotzdem war auch hier die Phytophagendichte deutlich größer als auf den Kontrollflächen (Abb. 3).

Auf einer Probefläche (ca. 4,2 m^2) wurden im Frühjahr (8.5.1976) weitere Räuber angesiedelt, vor allem Spinnen und Carabiden, so daß sich die Biomasse der Räuber fast verdoppelte. Trotzdem war die Phytophagendichte im Juli nicht merklich erniedrigt (Abb. 3).

4. Diskussion

Aus der Beschreibung der trophischen Struktur wurde deutlich: In der Biomasse überwiegen die Räuber. Diese sind ebenso wie die Phytophagen in die verschiedenen Mikroräume eingenischt. Je nach Angebot findet sich ein größerer oder kleinerer Anteil phytophager Arten im Beutespektrum der Zoophagen. Generelle Räuber können, im Gegensatz zu spezialisierten Parasiten, geringe Phytophagendichten (z.B. im Frühjahr, in dem nur die von den meisten Zoophagen abgelehnten Curculioniden und *Ischnodemus* in höherer Dichte vorkommen) überbrücken, indem sie auf das relative Angebot an Beute reagieren und andere Räuber wie auch immigrierende Saprophage fressen. Schon diese Befunde könnten vermuten lassen, daß den generellen Räubern mit ihrer hohen Konsumptionsrate große Bedeutung für die Regulation der Dichte der Phytophagen zukommt.

Diese Vermutung wird erhärtet durch den Modus der Reaktion des Ökosystems auf die experimentelle Verringerung der Dichte der Zoophagen: Im Laufe der Vegetationsperiode steigt die Biomasse der Phytophagen stark an. Generelle Räuber können zwar keine numerische Reaktion auf erhöhte Beute-

dichte zeigen, sie können aber nach Holling (1965) funktionell reagieren (z.B. Spinnen, Riechert 1973; Carabiden, Kaczmarek 1963). Diese Reaktion könnte für eine Kontrolle der Phytophagen ausreichen. Zu hohe Räuberdichte dagegen kann erhöhte intraspezifische und interspezifische Konkurrenz bedingen und zu einem größeren Anteil von Räubern im Beutespektrum der Zoophagen führen. Darauf deuten die Additionsversuche hin.

Für die Stabilität des Strandhafer-Ökosystems spielen aber sicher noch andere Faktoren eine Rolle: (1) Eine gewisse Resistenz des Strandhafers gegen zu hohen Parasitenbefall (Koevolution mit den Phytophagen); (2) Auswirkungen des extremen Dünen-Ökoklimas auf die Arthropodenpopulationen. Dabei bleibt allerdings die Frage offen, ob diese – dichteunabhängigen – abiotischen Faktoren die Populationsdichte der Phytophagen regulieren können.

Vergleicht man das Ökosystem Küstendünen mit einer künstlichen Monokultur, so könnten folgende Eigenschaften des ersteren Ökosystems seine hohe Stabilität bedingen: (1) Hohe Prädatorendichte, (2) Starke Einnischung der Räuber („Nischendiversität"), (3) Keine Störung des mehrjährigen *Ammophila*-Bestandes, (4) Resistenz des Strandhafers gegen Phytophagenbefall. Einnischung und Resistenz sind das Resultat der Koevolution zwischen Pflanze und Arthropodenfauna. Murdoch (1975) sieht in der fortlaufenden Störung, der Simplifizierung und der fehlenden Koevolution in Agrarökosystemen die wesentlichen Ursachen für die Instabilität dieser Systeme.

Literatur

Basedow, T., Å. Borg, R. De Clercq, W. Nijveldt & F. Scherney (1976): Untersuchungen über das Vorkommen der Laufkäfer (Col.: Carabidae) auf europäischen Getreidefeldern. *Entomophaga* 21: 59–72.

Ellenberg, H. (1973): Ziele und Stand der Ökosystemforschung. In: H. Ellenberg (Hrsg.) Ökosystemforschung, 1–31. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

Holling, C.S. (1965): The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. entomol. Soc. Can.* 45: 1–60.

Kaczmarek, W. (1963): An analysis of interspecific competition in communities of the soil macrofauna of some habitats in the Kampinos National Park. *Ekol. pol.* A 11: 421–483.

May, R.H. (1975): Stability in ecosystems: some comments. In: W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell (eds.) Unifying concepts in ecology, 161–168. The Hague: Junk.

Moulder, B.C. & D.E. Reichle (1972): Significance of spider predation in the energy dynamics of forest-floor arthropod communities. *Ecol. Mon.* 42: 473–498.

Murdoch, W.W. (1975): Diversity, complexity, stability and pest control. *J. appl. Ecol.* 12: 795–807.

Orians, G.H. (1975): Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: W.H. van Dobben & R.H. Lowe-McConnell (eds.) Unifying concepts in ecology, 139–150. The Hague: Junk.

Riechert, S.E. (1974): Thoughts on the ecological significance of spiders. *BioScience* 24: 352–356.

Schaefer, M. (1970): Einfluß der Raumstruktur in Landschaften der Meeresküste auf das Verteilungsmuster der Tierwelt. *Zool. Jb. Syst.* 97: 55–124.

Schaefer, M. (1974): Experimentelle Untersuchungen zur Bedeutung der interspezifischen Konkurrenz bei 3 Wolfspinnen-Arten (Araneida: Lycosidae) einer Salzwiese. *Zool. Jb. Syst.* 101: 213–235.

Tischler, W. (1960): Studien zur Bionomie und Ökologie der Schmalwanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. (Hem., Lygaeidae). *Z. wiss. Zool.* 163: 168–209.

Whittaker, R.H. (1975): The design and stability of plant communities. In: W.H. van Dobben &R.H. Lowe-McConnell (eds.) Unifying concepts in ecology, 169–181. The Hague: Junk.

Anschrift des Verfassers:

Dr. habil. Matthias Schaefer, Zoologisches Institut der Universität, Lehrstuhl für Ökologie, Hegewischstr. 3, D–2300 Kiel.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: 6_1977

Autor(en)/Author(s): Schaefer Matthias

Artikel/Article: Trophische Beziehungen in einem Küstendünen-Ökosystem, einer „natürlichen Monokultur“ von Ammophila arenaria 241-248