

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel

Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land—Meer (Collembola, Insecta—Oribatei, Acari)

Von

Gerd Weigmann¹

Mit 25 Abbildungen und 22 Tabellen

(Eingegangen am 12. April 1973)

Inhalt

1.	Einleitung	296
1.1.	Einführung und Problemstellung	296
1.2.	Zusammenarbeit	297
2.	Material und Methoden	297
3.	Die Untersuchungsgebiete	298
3.1.	Geographische Lage, Physiognomie und Klima	298
3.2.	Vegetation, Niveauhöhen und Überflutungshäufigkeit	300
3.3.	Bodeneigenschaften und ökologische Faktoren der einzelnen Standorte	301
3.3.1.	Salzwiesen im Vorland der Nordseeküste	301
3.3.2.	Süßgraswiesen an der Nordseeküste	308
4.	Das Arteninventar und Identifikationsnachweis	309
5.	Synökologische Analyse der Collembolen- und Oribatiden-Fauna	313
5.1.	Die Fauna der einzelnen Biotope	313
5.1.1.	Die Salzwiesenfauna im Vorland der Nordseeküste	313
5.1.2.	Die Süßgraswiesen-Fauna an der Nordseeküste	329
5.1.3.	Faunen-Vergleich mit Salzwiesen an der Ostseeküste und im Binnenland	339
5.2.	Zonierung der Artenverbindungen	339
5.2.1.	Übersicht zur Verteilung der Arten	339
5.2.2.	Artengruppen ähnlicher ökologischer Valenz	340
5.2.3.	Arten- und Dominantenidentität der Biotope	344
5.2.4.	Die Artenverbindungen der Küstensalzwiesen und der ausgesüßten Marsch	348
5.2.5.	Die topographische Übereinstimmung der Bodentiergesellschaften mit den Pflanzen- gesellschaften	355
5.3.	Verteilungsregulierende Faktoren	357

¹ DR. Gerd WEIGMANN, Zoologisches Institut der Universität Kiel, 23 Kiel, Hegewisch-
straße 3.

5.3.1. Meerwasserüberflutung	357
5.3.2. Salzgehalt des Bodens	359
5.3.3. Bodenfeuchtigkeit	360
5.3.4. Porenvolumina	363
5.3.5. Azidität des Bodens	366
6. Versuche zur Überflutungsresistenz und Osmoregulation der Oribatiden und Collembolen	367
6.1. Überflutungs- und Wasserresistenz	368
6.1.1. Dauerüberflutung und Aufenthalt auf der Wasseroberfläche	368
6.1.2. Abhängigkeit der Überflutungsresistenz von der Temperatur	374
6.1.3. Überflutung im Gezeiten-Rhythmus	374
6.2. Osmoregulation	375
6.3. Diskussion zur Osmoregulation und Überflutungsresistenz	380
7. Zusammenfassung	382
8. Schrifttum	386
9. Tabellenanhang und Verzeichnis der Probenorte	390

1. Einleitung

1.1. Einführung und Problemstellung

An der flachen Nordseeküste Schleswig-Holsteins ist der Übergangsbereich vom Eulitoral (Watt) zum reifen Marschland als Salzwiesenstreifen ausgeprägt. Mit steigendem Niveau sind die Zonen der Salzwiesen vor den Deichen („Vorland“) immer weniger dem Einfluß des Meeres ausgesetzt. Dadurch bildet sich ein zoniertes Faktorengefälle heraus, dessen wesentliche Faktoren der Salzgehalt, die Bodenfeuchte und die Überflutungshäufigkeit sind.

In diesen Vorlandsalzwiesen sind die terrestrischen Arthropoden mit einer enormen Arten- und Individuendichte vertreten. Die vorliegende Arbeit hat die Ökologie der Collembolen und Oribatiden in den Salzwiesen zum Gegenstand. Diese beiden Bodentiergruppen stellen im Vorland die wichtigsten Konsumenten 1. Grades unter den Arthropoden, wenn man von den pflanzenfressenden Insekten absieht. Sowohl die Collembolen als auch die Oribatiden ernähren sich vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen, ihren pflanzlichen Zersetzern, besonders Bakterien und Bodenpilzen und von Algen. Da beide Tiergruppen nebeneinander in großer Individuenzahl vorkommen und im natürlichen Stoffkreislauf die gleiche positive Rolle spielen, ist es sinnvoll, sie gemeinsam zu behandeln.

Im synökologischen Teil dieser Arbeit wird besonders auf die Verteilung und Zonierung der Oribatiden und Collembolen in den Salzwiesen eingegangen. Folgende Fragen stehen dabei im Vordergrund:

1. Lassen sich typische Artenkomplexe der Fauna für die Vegetationszonen der Küste herausarbeiten?
2. Wie verhalten sich die einzelnen Arten im Faktorengefälle des Litorals?
3. Sind kausale oder korrelative Beziehungen zu abiotischen und biotischen Bodeneigenschaften erkennbar?

Um die physiologischen Aspekte zur Biotopbindung stenotoper Küstenarten unter den behandelten Kleinarthropoden kennenzulernen, wurden Laborexperimente speziell zur Überflutungsresistenz und zur Osmoregulation durchgeführt.

1.2. Zusammenarbeit

Die vorliegende Untersuchung wurde von Herrn Prof. Dr. B. HEYDEMANN angeregt. Für die ständige Förderung und vielseitige Hilfe bin ich ihm in besonderem Maße zu Dank verpflichtet. Die Materialbeschaffung und die Betreuung der Forschungsreservate an der Nordseeküste erfolgten in Team-Arbeit der Fachrichtung „Küstenforschung“, woran Frau Dr. H. REGGE und die Herren Dr. R. ABRAHAM, Dr. K. HORSTMANN, Dr. R. KÖNIG, cand. rer. nat. H. MEYER und cand. rer. nat. M. VON TSCHIRNHAUS beteiligt waren. Besonders danke ich Herrn cand. rer. nat. H. USINGER für die Erlaubnis, seine Vegetationsaufnahmen verwenden zu dürfen. Herrn Dr. H. W. KESSELER, Helgoland, danke ich für die Einweisung und Handhabung seines Mikrokryoskopes, wodurch mir der Nachbau möglich wurde. Herr Dr. G. BRÜMMER, Kiel, hat mich freundlicherweise in bezug auf die bodenkundlichen Analysen beraten. Einige Überflutungsdaten aus Schreibpegelunterlagen der Pegelaußenstelle Büsum des Marschenbauamtes Heide konnte ich durch das Entgegenkommen von Herrn Dipl.-Ing. P. WIELAND verwenden.

Die Arbeiten der Forschungsgruppe wurden unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft, die Stiftung Volkswagenwerk, die Kreisverwaltung Nordfriesland, das Deichbauamt Husum und die Marschenbauämter Heide und Husum. Meine Untersuchungen wurden auch durch Zuwendungen aus der Jubiläumsspende der Universität Kiel unterstützt. Allen Institutionen sage ich hiermit meinen Dank.

2. Material und Methoden

Aus über 700 Bodenproben wurden die Milben und Collembolen für die vorliegende Untersuchung verwendet. Zusätzlich wurden etwa 80 Formalin-Bodenfallen („Barber-Fallen“) ausgewertet. Das Material umfaßt 84000 Individuen von 103 Arten.

Die Probennahme erfolgte teils mit den genormten 100-cm³-Stahlzylindern (Fläche 25 cm², Höhe 4 cm), wie sie für bodenkundliche Zwecke Verwendung finden, und teils mit einem längeren Probenstecher aus dem gleichen Stahlrohr. Es ist hiermit möglich, eine Bodensäule von 25 cm² Fläche und einer Höhe von 20 cm auszusteichen und dann in 4-cm-Schichten zu teilen.

Die Tiere wurden in einem abgewandelten Berlese-Tullgren-Apparat ausgelesen, der mit Kohlefadenlampen beheizt und mit Neonröhren beleuchtet wurde. Die Temperatur wurde innerhalb von 2 Tagen langsam von 20 auf 30°C erhöht und über Thermostaten konstant gehalten. Die Auslesedauer betrug 4...5 Tage. Es erwies sich als zweckmäßig, die Proben nicht ungeteilt zu lassen, da sich der tonreiche Gleyboden beim Trocknen verhärtet und dann die endogäische Fauna in einer festen Kruste einschließt. Die Proben wurden mit Messer und Dorn zum Zwecke der Porenöffnung vorsichtig aufgerissen.

Die Bodenanalysen wurden größtenteils nach Standardmethoden durchgeführt. Die Wassergehaltsbestimmung erfolgte durch Trocknen bei 105°C. Nach der Chlorid-Titration nach MOHR wurden die Werte nachträglich auf die Bodenwasser-Gehalte bezogen und als Kochsalzkonzentration (‰ S pro l) angegeben. Für die pH-Messung wurden frische Bodenproben mit H₂O versetzt (1:2), geschüttelt und mit einer WTW-Glaselektrode gemessen.

Für die Korngrößenanalyse wurden die Böden dispergiert, von organischer Substanz mit H₂O₂ befreit und durch Siebe von 200 und 63 µm Maschenweite gespült. Die organischen Substanzen wurden einmal durch Bodensiebung im nassen dispergierten Zustand (300-µm-Sieb) bestimmt (= Wurzelsubstanz) und zum anderen durch Glühverluste trockener Bodenproben (= gesamte organische Substanz). Dabei wurde für jeden Boden und jede Schicht der Glühverlust der mineralischen Substanz bestimmt.

lischen Komponente ermittelt (im Anschluß an die Korngrößenanalyse) und als Blindwert vom Gesamt-Glühverlust abgezogen.

Luftporenmessungen erfolgten mit einem Pycnometer nach LOEBELL, die Messung der maximalen Wasserkapazität nach der Vorschrift von SCHLICHTING und BLUME (1966); wegen der schlechten Wasserleitfähigkeit der Böden wurden die Zeiten für Durchtränkung und Abtropfen verdoppelt.

Für die Ermittlung der Überflutungshäufigkeit (Meldorfer Bucht, Vorland) konnten die amtlichen Schreibpegel-Diagramme aus dem Wöhrdener Hafen des Marschenbauamtes Heide ausgewertet werden. Die Eichung der Niveau-Höhen und Überflutungszahlen für die Standorte war durch Bezugnahme auf die im Gelände installierten Schreibpegel des Zoologischen Instituts, Kiel, möglich. Die Probenstellen der Meldorfer Bucht, der Hallig Gröde und im Vorland bei Dagebüll wurden nivelliert und die Höhen über NN und MThw danach berechnet.

Die Methoden zu den Versuchen über Überflutungsresistenz und Osmoregulation der Arten werden im Kapitel 6 beschrieben.

3. Die Untersuchungsgebiete

3.1. Geographische Lage, Physiognomie und Klima

Die Marschen der Nordseeküste sind Böden, die durch die Schlicksedimentation des Meeres unter dem Einfluß der Gezeiten entstanden sind. Dieses fruchtbare Land stellt eine weite Ebene dar, nur wenig höher als das mittlere Hochwasser der Nordsee, und muß durch Deiche den Einwirkungen der Überflutungen entzogen werden.

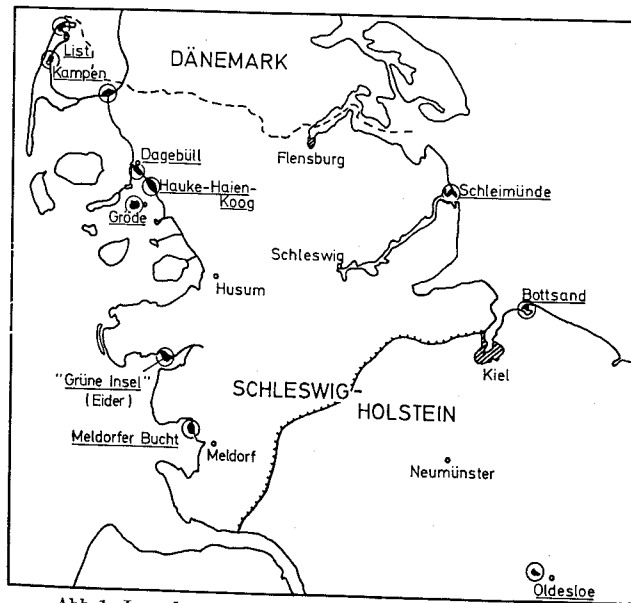


Abb. 1. Lage der Untersuchungsstellen in Schleswig-Holstein

Vor den Deichen entstehen noch heute auf den tonreichen Sedimenten des Wattes Primärböden durch die anlandende Tätigkeit der Gezeiten und durch die Fähigkeit von Salzpflanzen, diese Ablagerungen zu halten (WOHLENBERG 1954). Nach und nach wächst der Boden des Vorlandes (Land vor den Deichen) über

das Niveau des Mittleren Tidenhochwassers (MThw) hinaus. Er trägt dann einen dichten Rasen von Salzgräsern, welche — unterstützt von der Bodenfauna — die bodengenetisch bedeutsamen Prozesse bewirken (BRÜMMER 1968). Die Salzwiesen des Vorlandes sind wertvolle Schafweiden.

Durch die Landgewinnungsmaßnahmen des Menschen wird der Anwachs ganz erheblich beschleunigt und gleichzeitig das Vorland vor dem Abbau durch Sturmfluten bewahrt (WOHLENBERG und SNUIS 1955). Die Salzwiesen werden von einem rechtwinklig-verzweigten Grabensystem durchzogen, das bei ablaufendem Wasser das Vorland entwässert und so eine bessere Bodendurchlüftung ermöglicht und in dem bei auflaufendem Wasser die Sedimente zurückbleiben. Aus diesen „Gruppen“ (= Gräben) wird der Schlick von Zeit zu Zeit auf der Mitte der etwa 8 m breiten Beete der Salzwiese angehäuft, wodurch eine Pionierbesiedlung von überflutungsempfindlicheren Pflanzen gefördert wird.

Ist das Vorland bis auf mehr als 0,80 m über MThw hochgewachsen, so fällt wegen der seltenen Überflutungen nur noch wenig Sediment an, und das Bodenniveau erhöht sich kaum noch. Der Boden süßt nach und nach aus und ist reif für die Eindeichung. Manchmal wird ein niedriger Sommerdeich gebaut, der nur bei hohen Wintersturmfluten überflutet wird.

Angaben zum Klima des Untersuchungsgebietes macht HEYDEMANN (1960). Für den Zeitraum der vorliegenden Untersuchung wird der Klimaverlauf in Abb. 2 dargestellt. Die Nordseeküste steht unter dem Einfluß des Meeres, was ausgeglichene Temperaturen und hohe Luftfeuchtigkeit sowie oftmals heftige Westwinde zur Folge hat. Ein schmaler Küstenstreifen erhält weniger Niederschläge als das übrige Schleswig-Holstein.

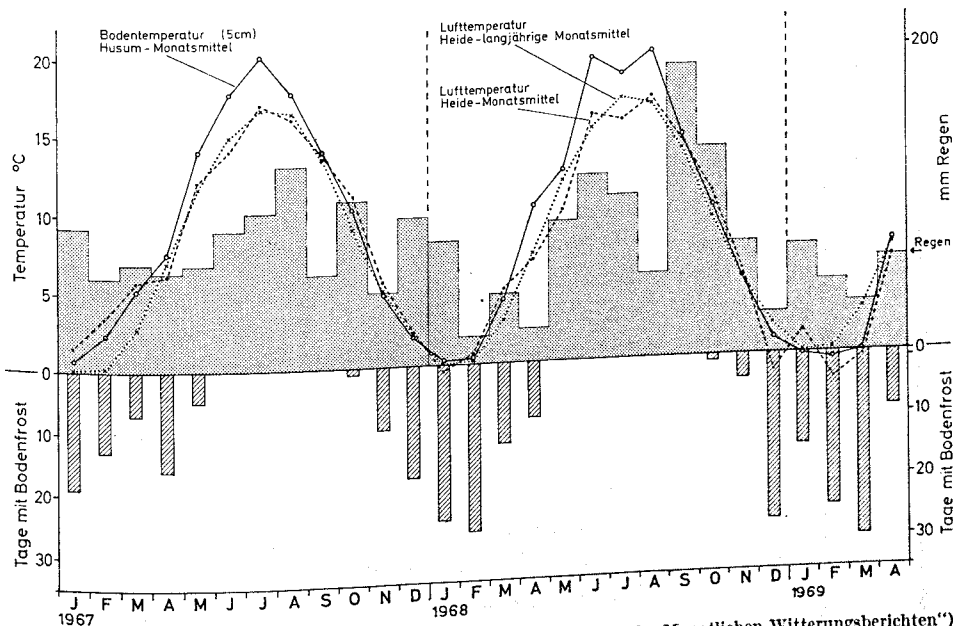


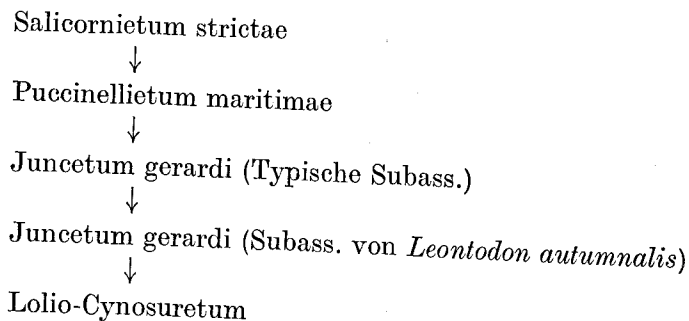
Abb. 2. Klima im Untersuchungszeitraum an Orten der Nordseeküste (Nach „Monatlichen Witterungsberichten“)

Die Jahresdurchschnitts-Temperaturen betragen für Heide und Husum im langjährigen Mittel $8,2 \dots 8,3^\circ\text{C}$. Im Jahr 1967 wurde $9,0^\circ\text{C}$ gemessen und 1968 $8,4^\circ\text{C}$. Beide Jahre waren also überdurchschnittlich warm.

3.2. Vegetation, Niveauhöhen und Überflutungshäufigkeit

Die Vegetation des Vorlandes setzt sich im wesentlichen aus echten Salzpflanzen zusammen. Sie bilden typische Assoziationen, welche vom unbewachsenen Watt bis zum Deich in bestimmter Folge zoniert angeordnet sind (vgl. z.B. CHRISTIANSEN 1927; RAABE 1952; IVERSEN 1952; TÜXEN und Mitarb. 1957). Die Zonierung ist an der Nordseeküste eine Folge von unterschiedlichen Überflutungshäufigkeiten, Salzgehalten und Wassergehalten des Bodens. Die Artenkomplexe der Pflanzen sind ausgezeichnete Indikatoren für diese abiotischen Faktoren. Da die Verteilung der Bodenfauna sehr deutlich mit der Vegetationszonierung korreliert, muß diese kurz geschildert werden.

In Anlehnung an TÜXEN und Mitarb. (1957) ist die Sukzession der Pflanzengesellschaften auf schlickig-salzigem Boden an der Nordseeküste mit steigendem Niveau etwa mit folgendem Schema zu skizzieren:



Das am tiefsten und dem Meer am nächsten gelegene Salicornietum ist locker mit dem einjährigen Queller, *Salicornia stricta*, bewachsen und wird vom dicht-rasigen Puccinellietum auf einem Niveau von $0 \dots 20$ cm unter MThw abgelöst. (Die Höhenangaben wurden für einige untersuchte Standorte nach Nivellierung und Eichung über amtliche Pegelschreiber errechnet. Sie stimmen, soweit vergleichbar, mit Angaben der zitierten botanischen Literatur überein.) Zur dominanten *Puccinellia maritima*, dem Andel, gesellen sich verschiedene Halophyten (Tab.1, Aufnahme Nr. 1—12).

Bei $40 \dots 45$ cm über MThw (tiefstes Vorkommen von *Festuca rubra litoralis*) beginnt das Juncetum gerardi in der typischen Subassoziaton. Es ist allgemein die „Facies von *Festuca rubra litoralis*“ (= Rotschwengel dominant, nach TÜXEN 1957) großflächig verbreitet (Tab.1, Nr. 18—28; entspricht der Assoziation *Festucetum rubrae litoralis* Wi. Christiansen), im folgenden kurz „unterer Rotschwengelrasen“ genannt. Hieran schließt sich bei $70 \dots 80$ cm über MThw das Juncetum gerardi in der Subassoziaton von *Leontodon autumnalis* (sensu TÜXEN 1957) an

(Tab.1, Nr. 29—35). Es enthält schon einige Nicht-Halophyten und kann als Salzwiesen-Süßwiesen-Übergangszone angesehen werden (im folgenden kurz „oberer Rotschwingelrasen“ genannt). Auf den anschließenden Deichen findet man nach HEYDEMANN (1960) eine Weidelgras-Weißklee-Weide (*Lolio-Cynosuretum*) wie ebenfalls oft auf nicht ackerbaulich genutzten Koog- oder Sommerkoogböden. Beim Übergang der Salzwiesen in Dünen oder unter anderen ökologischen Bedingungen kann die Sukzessionsfolge anders aussehen (vgl. TÜXEN 1957).

Die Überflutungshäufigkeit der Vegetationszonen ist infolge der unterschiedlichen Niveaus stark abweichend. Dieser — auch für die Fauna des Litoralbereichs — wohl wesentlichste ökologische Faktor wurde für drei untersuchte Standorte im Vorland der Meldorfer Bucht errechnet (Tab.14, Abb.3). Die Überflutungsdauer beträgt für die Nordseesalzwiesen selten mehr als 6...7 h pro Flut, normalerweise viel weniger (BILIO 1964).

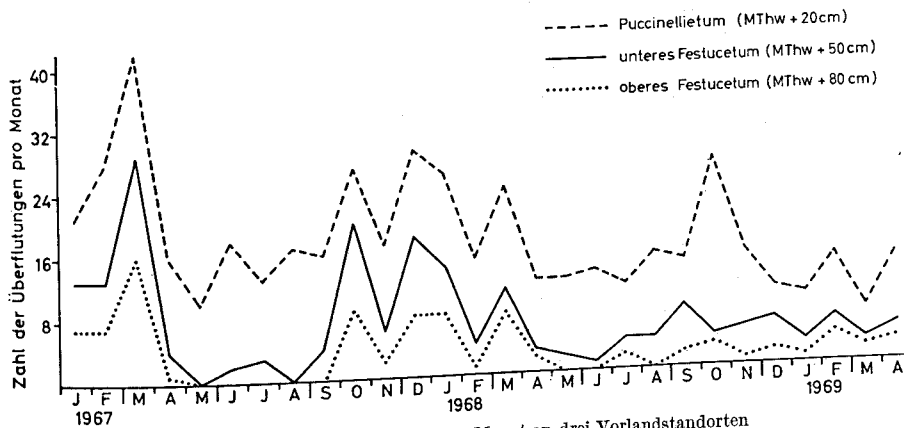


Abb. 3. Anzahl der Überflutungen pro Monat an drei Vorlandstandorten

3.3. Bodeneigenschaften und ökologische Faktoren der einzelnen Standorte

3.3.1. Salzwiesen im Vorland der Nordseeküste

Die drei wichtigsten Vorland-Biotope, deren Fauna und edaphische Charakteristika einmal monatlich über 2 Jahre untersucht wurden, liegen in der Meldorfer Bucht. Diese drei ökologisch unterschiedlichen Untersuchungsstellen werden nacheinander beschrieben und die registrierten Daten der Bodenanalysen zum Vergleich graphisch und tabellarisch zusammengestellt. Weitere Untersuchungsstellen, ökologisch gleichwertige wie auch kontrastierende, werden anschließend geschildert.

3.3.1.1. Andelrasen

Wie schon ausgeführt, ist der Andelrasen die am tiefsten gelegene geschlossene Vegetationszone im Vorland. Das untersuchte Rasenstück in der Meldorfer Bucht (2 × 10 m, Standort 1, vgl. Liste S. 390) liegt mit einer Höhe von 20...25 cm über

MThw im oberen Bereich dieser Zone. Es ist beweidet, aber bei einer durchschnittlichen Länge des Andels von 10 cm der längste Vorlandrasen. Dominierende Pflanze ist der Andel, *Puccinellia maritima*, daneben kommen *Suaeda maritima*, *Salicornia europaea* und *Aster tripolium* vor (vgl. Tab.1, Aufnahme 6).

Der Boden ist als tonreiche Salzmarsch zu bezeichnen (nach der neuen morphogenetischen Klassifizierung von SCHROEDER und BRÜMMER 1968; früher „Rohmarsch“ oder „Seemarsch“). Der Ton-Schluff-Anteil (kleiner als $63 \mu\text{m}$) der Bodenminerale beträgt bis 12 cm Tiefe 85...93%, der Rest ist Feinsand. Der A-Horizont, vom Humus braun gefärbt, geht bei 10...12 cm Tiefe in den grauen G_0 -Horizont über. Das Gesamt-Porenvolumen beträgt durchschnittlich 65...69% (Abb.4b), davon sind bei maximaler Wasserkapazität 4...5% luftgefüllt. Dieses

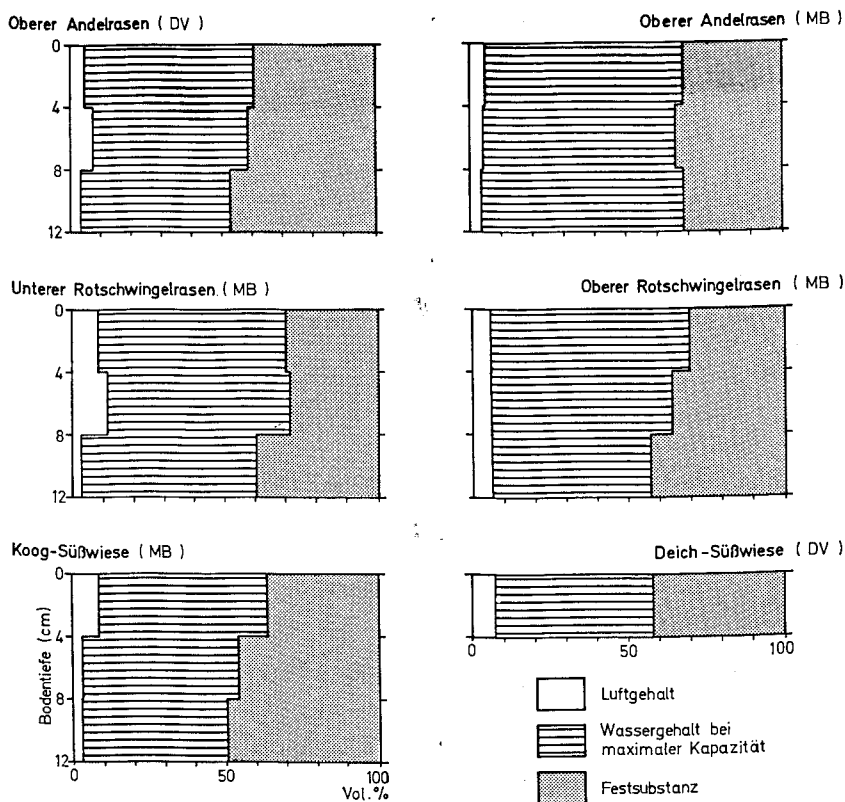


Abb. 4. Porenraumverteilung bei maximaler Wasserkapazität für die Böden untersuchter Standorte (DV = Dagebüll-Vorland, MB = Meldorfer Bucht, Vorland)

Luftporenvolumen entspricht etwa dem Anteil an Grobporen (über $50 \dots 100 \mu\text{m}$ Durchmesser, nur diese Poren sind von der Mesofauna im Boden bewohnbar!). Die obere Schicht (0...4 cm) war in Folge von häufiger Überflutung, Niederschlägen und schlechter Wasserdurchlässigkeit des Bodens in 14 von 24 monatlichen Stichproben wasserübersättigt! Die tieferen Bodenschichten (4...8 und

8...12 cm) waren fast immer wasseruntersättigt. („Wassergesättigt“ wird der Boden dann genannt, wenn gerade alle Poren gefüllt sind.) Daten über die Wassersättigung, die für die Existenzmöglichkeit terrestrischer Artropoden im Boden höchst bedeutsam ist, sind auf S. 306, Tab.18, zusammengestellt. Die Schwankungen des Wassergehaltes waren gering, leichte Minima im Sommer waren zu verzeichnen (Abb.5a). Die Mittelwerte für pH , Salzgehalt und organische Substanz zeigt Tab.2.

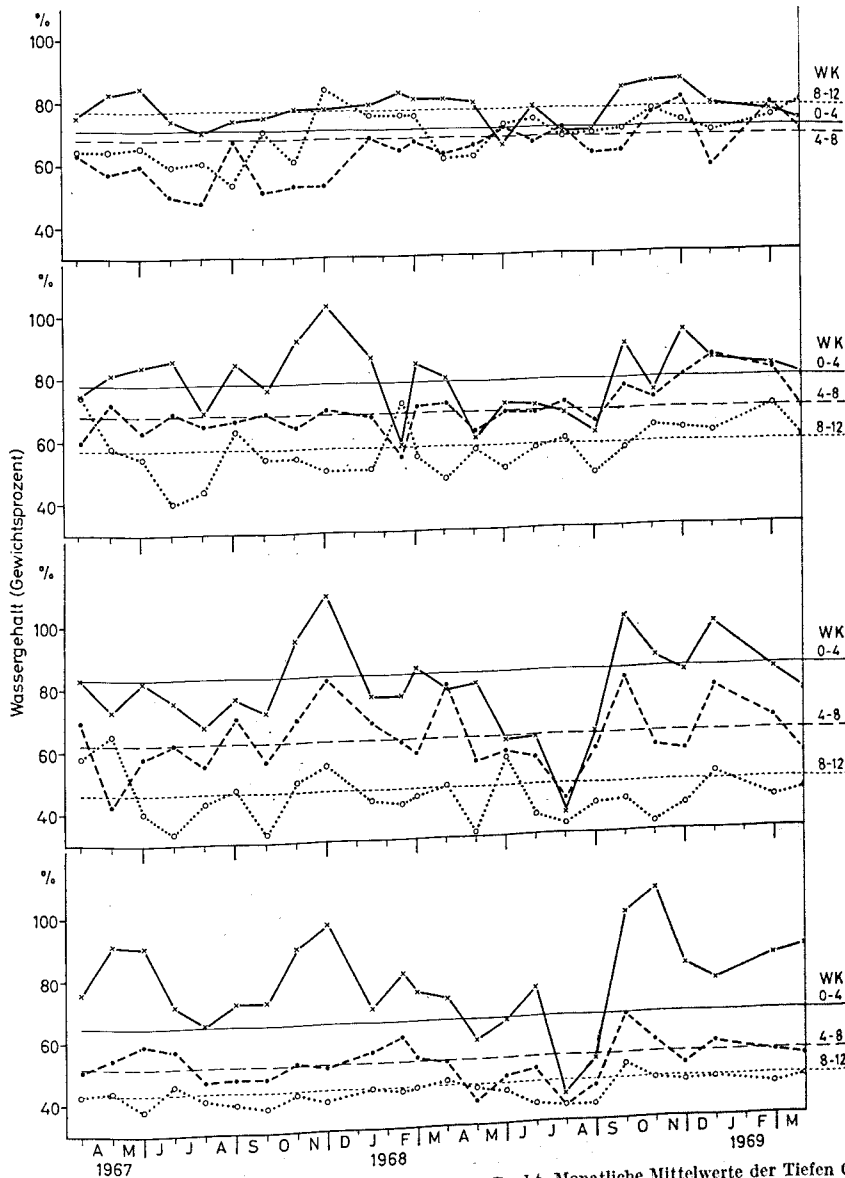


Abb. 5. Wassergehalts-Schwankungen in den Böden der Meldorfer Bucht. Monatliche Mittelwerte der Tiefen 0-4, 4-8, 8-12 cm. Dünne, waagerechte Linien gleicher Signatur geben zum Vergleich die Werte bei max. Wasserkapazität an.
a) Andelrasen; b) unterer Rotschwingelrasen; c) oberer Rotschwingelrasen; d) Sommerkoog-Süßwiese

Tabelle 2
pH, Salzgehalt und organische Substanz im Boden des Andelrasens
(Mittelwerte aus 12...24 Messungen)

Tiefe cm	pH	Salz ‰		Organische Substanz %	
		Mittel	Extreme	Total	Wurzelanteil
0... 4	7,3	13,7	6,8...26,8	3,5	3,3
4... 8	7,4	15,4	7,2...28,4	1,5	1,4
8...12	7,4	16,5	8,0...30,3	2,6	2,5

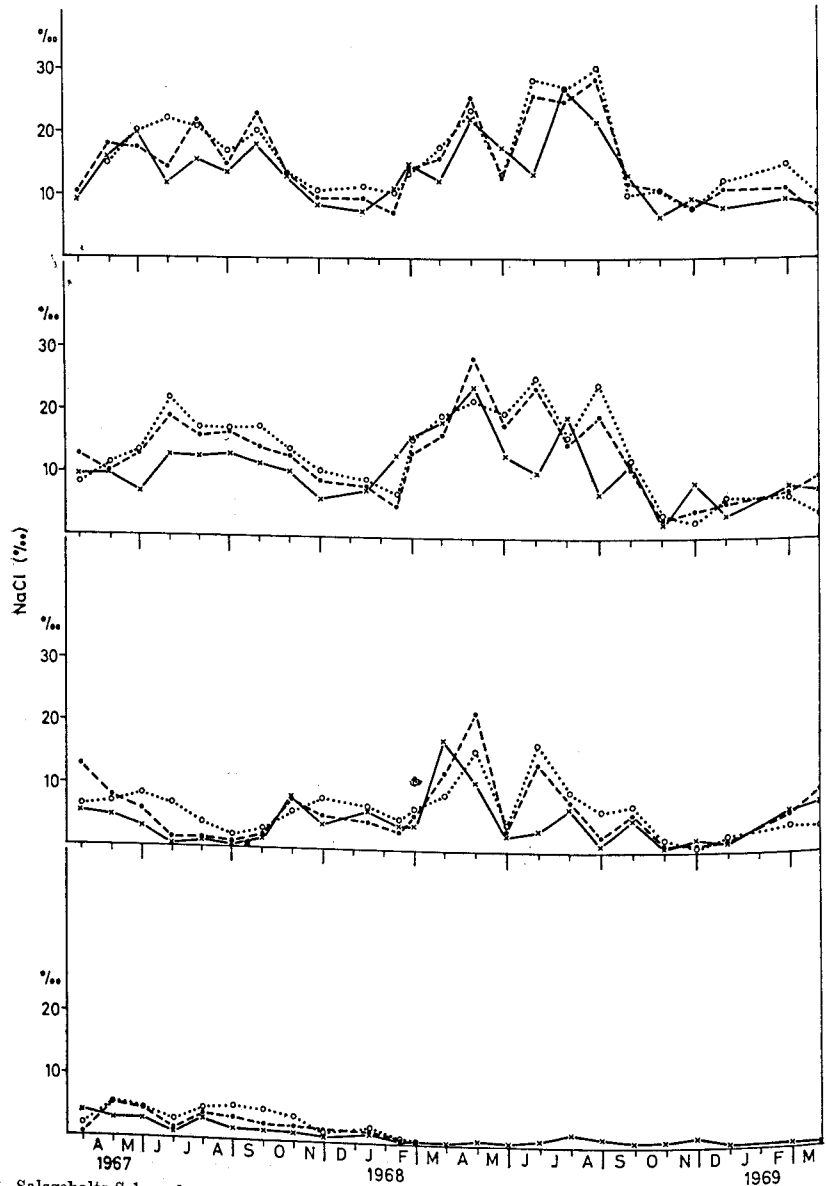


Abb. 6. Salzgehalts-Schwankungen in den Böden der Meldorfer Bucht. Standortsbezeichnungen wie in Abb. 5.
— 0...4 cm tief; --- 4...8 cm tief; 8...12 cm tief

Für pH und organische Substanz konnten jahresrhythmische Schwankungen nicht gefunden werden. Der Salzgehalt des Bodens ist im Winter erheblich niedriger als im Sommer (Abb. 6a), während sich die Überflutungen im Winter häufen (Abb. 3).

3.3.1.2. Unterer Rotschwingelrasen

Die Probenstelle in dieser Vegetationszone im Vorland der Meldorfer Bucht (unteres Juncetum, Facies von *Festuca*, Standort 16) liegt 50...55 cm über MThw. Die Übergangszone zwischen Puccinellietum und Juncetum ist etwa im Bereich von 35...45 cm über MThw vorzufinden. Der von Schafen intensiv beweidete Rotschwingelrasen ist kurz, aber sehr dicht. Neben dem bestandsbildenden *Festuca* sind noch *Plantago maritima*, *Juncus gerardi*, *Agrostis stolonifera*, *Glaux maritima* und *Armeria maritima* häufig, *Puccinellia* weniger häufig vertreten (Tab. 1, Nr. 18—21). In einem „Reservat“ auf gleichem Niveau, das gegen Beweidung eingezäunt ist, wird die Vegetation sehr hoch; durch den niederliegenden Rotschwingel werden stellenweise Arten zurückgedrängt (Tab. 1, Nr. 22—24). An anderen Stellen kommen jedoch Salzpflanzen wie *Aster tripolium*, *Cochlearia officinalis*, *Obione portulacoides* und *Triglochin maritima* zum Blühen, die außerhalb des Zaunes von den Schafen abgeweidet werden.

Der Boden ist hier ebenfalls ton- und schluffreich (80...91%). Auch hier ist der A-Horizont 12 cm mächtig. Das Gesamt-Porenvolumen nimmt mit etwa 60% in der Tiefe 8...12 cm gegenüber den oberen Schichten mit etwa 70% erheblich ab (Abb. 4c). Das Luftporenvolumen bei maximaler Wasserkapazität ist in der mittleren 4...8-cm-Schicht am höchsten (um 11,5%), in der oberen Schicht hoch (um 8,5%) und beträgt in 8...12 cm Tiefe nur etwa 3%. Diese Angaben umreißen wieder das Volumen der Grobporen. Nach der Berechnung des durchschnittlichen Wassergehaltes in den beiden Jahren sind normalerweise nur die feineren Poren wassergefüllt (Tab. 18). Die Oberflächenschicht war nur in 4 von 24 Proben wasserübersättigt. Dieser Standort ist demnach feucht und nicht naß. Die Schwankungen des Wassergehaltes können beträchtlich sein (Abb. 5b). Der Salzgehalt der Bodenlösung ist hier wenig niedriger als im Puccinellietum und von diesem nicht signifikant verschieden (statistisch geprüft, *t*-Test). Im Winter sind die Salzgehalte geringer als im Sommer (Abb. 6b). Die monatliche Überflutungshäufigkeit demonstriert Abb. 3.

Tabelle 3

pH, Salzgehalt und organische Substanz im Boden des unteren Rotschwingelrasens

Tiefe cm	pH	Salz ‰		Organische Substanz %	
		Mittel	Extreme	Total	Wurzelaanteil
0... 4	7,3	11,1	2,7...24,0	5,5	4,8
4... 8	7,3	12,9	3,2...28,6	2,9	2,0
8...12	7,4	13,5	2,8...25,5	1,8	1,2

Tabelle 18

Daten zum Poren-Volumen der Vorlandböden der Meldorfer Bucht (Alle Zahlen bedeuten Volumen-%)

	Maximale Wasser- kapazität	Luftgehalt bei max. W. K.	Gesamtes Poren- volumen	Mittlerer Wasser- gehalt	Mittlerer Luft- gehalt
Andelrasen					
0... 4 cm	63,3	5,0	68,3	69,4	—
4... 8	61,6	4,4	66,0	57,3	8,7
8...12	64,5	3,8	68,3	58,0	10,3
unterer Rotschwingelrasen					
0... 4 cm	61,8	8,2	70,0	63,0	7,0
4... 8	59,6	11,7	71,3	60,2	11,1
8...12	57,6	2,9	60,5	57,5	3,0
oberer Rotschwingelrasen					
0... 4 cm	63,3	6,1	69,4	59,4	10,0
4... 8	57,5	6,3	63,8	57,2	6,6
8...12	50,5	6,4	56,9	49,0	7,9
Süßwiese im Sommerkoog					
0... 4 cm	55,3	8,8	64,1	66,6	—
4... 8	51,1	3,5	54,6	50,2	4,4
8...12	47,4	3,2	50,6	45,0	5,6

3.3.1.3. Oberer Rotschwingelrasen

Durch die hohe Lage des oberen Rotschwingelrasens im Vorland der Meldorfer Bucht (Standort 20) von 80...85 cm über MThw ist der geringe Salzgehalt, die seltene Überflutung und die Existenzmöglichkeit für einige Nicht-Halophyten bedingt. Diese Vorlandzone, nach TÜXEN (1957) als „Subassoziaton von *Leontodon autumnalis* des Juncetum gerardi“ zu bezeichnen, kann darum als Salzwiesen-Süßwiesen-Übergangszone angesehen werden.

Neben dem auch hier noch dominierenden Rotschwingel kommen fast alle Halophyten des unteren Rotschwingelrasens vor, *Puccinellia* fehlt völlig. Zusätzlich findet man *Agropyron littorale*, *Plantago coronopus*, *Bupleurum tenuissimum* sowie *Leontodon autumnalis*, *Taraxacum officinale*, *Sagina*-Arten, *Lolium perenne* und andere (Tab.1, Nr.29, 30). Die Vegetation ist durch Beweidung kurz gehalten. In diesem Areal fallen kleine Hügel auf, die von der Ameise *Lasius flavus* aus Bodenpartikeln errichtet worden sind und besonders stark von *Agropyron*

besiedelt werden. Bodenproben wurden nur aus dem homogenen Rasen zwischen den Hügeln entnommen.

Der Humushorizont dieses Standortes reicht bis 12...13 cm Tiefe. Feine, sandreichere Schichten fallen auf, die als Sedimente bei Sturmfluten abgelagert wurden. Entsprechend ist der Ton-Schluff-Anteil geringer (58...84%).

Das Gesamt-Porenvolumen wird von der oberen Schicht (um 70%) bis zur unteren (um 57%) fortlaufend geringer. Der Grobporenanteil (Luftporen der Abb. 4d) liegt in allen drei Schichten bis 12 cm Tiefe gleichmäßig zwischen 6 und 7%. Die berechneten Mittelwerte für den Wassergehalt liegen etwas unter der maximalen Kapazität der Feinporen, was auf durchschnittlich mäßige Feuchtigkeit hindeutet. Die einzelnen Schichten waren nur 3...5mal von jeweils 24 Proben wasserübersättigt. Dieser Standort ist der trockenste unter den vier genau untersuchten. Die Saisonunterschiede des Wassergehaltes sind groß (Abb. 5c). Der niedrige mittlere Salzgehalt der Bodenlösung (Abb. 6c) unterscheidet sich signifikant von denen der anderen Biotope der Meldorfener Bucht (*t*-Test, *p* unter 5%). Überflutungen sind selten (Abb. 3).

Tabelle 4

pH, Salzgehalt und organische Substanz im Boden des oberen Rotschwingelrasens

Tiefe cm	pH	Salz ‰		Organische Substanz %	
		Mittel	Extreme	Total	Wurzelanteil
0... 4	7,2	4,5	0,4...17,7	7,6	5,3
4... 8	7,2	6,2	0,9...22,2	5,6	3,4
8...12	7,3	6,3	0,8...16,9	1,2	1,2

3.3.1.4. Weitere Vorlandstandorte

An einigen weiteren Salzwiesenstandorten im Vorland der Nordseeküste wurden vergleichshalber faunistische Proben genommen, welche eine Verallgemeinerung der Ergebnisse an den Serienstandorten der Meldorfener Bucht ermöglichen sollen. Die Standortfaktoren sollen, soweit sie als relevant erachtet werden, erst bei der vergleichenden Betrachtung der Fauna (Kapitel 5.1.1.5.) erwähnt werden.

Die Probenstellen liegen im Vorland bei Dagebüll (Standort 5, vgl. Liste S. 390), auf der Hallig Gröde (Standort 3 und 18), im Vorland der „Grünen Insel“ an der Eidermündung (Standorte 2 und 19, vor dem Bau des Staudammes 1972 im Überflutungsbereich), in Salzwiesen der Insel Sylt bei Kampen und List (Standorte 6, 7, 12, 13, 17), im Vorland nördlich des Hindenburgdammes nach Sylt (Standorte 10, 11, 15) auf der Hallig Habel (Standorte 9 und 14) und im Vorland der Halbinsel Skallingen in Dänemark (Standorte 4, 8).

3.3.2. Süßgraswiesen an der Nordseeküste

3.3.2.1. Sommerkoog

Der Sommerkoog in der Meldorfer Bucht wurde 1864 eingedeicht und damit der Überflutung durch Salzwasser entzogen, von gelegentlichen Wintersturmluten abgesehen (Standort 23). Die Vegetation stellt eine typische Weißklee-Fettwiese (*Lolio-Cynosuretum*) dar. Der Boden ist im Laufe der 100 Jahre offensichtlich entkalkt und reagiert schwach sauer ($pH\ 6,1 \dots 6,9$). Der als Rinderweide genutzte Sommerkoog wird durch eine kleine Schleuse entwässert, neigt jedoch zu Staunässe, da die Gräben nahezu dichtgewachsen sind. Der Ton-Schluff-Anteil des Bodens ist mit $53 \dots 61\%$ niedrig. Das Gesamt-Porenvolumen verringert sich von etwa 65% der oberen Schicht auf 50% in $8 \dots 12\text{ cm}$ Tiefe (Abb. 4e). Das Grobporen-Volumen ist nur an der Oberfläche hoch (9%) und in den Proben aus größerer Tiefe im Mittel unter 4% . Da jedoch auch Regenwurmgänge einen erheblichen Anteil davon ausmachen, ist der für die Mesofauna bewohnbare Porenraum noch geringer.

Die obere Bodenschicht ($0 \dots 4\text{ cm}$) enthielt im Durchschnitt so viel Wasser, daß der gesamte Porenraum wassergefüllt war. Dementsprechend wurde an 13 von 24 Proben Wasserübersättigung errechnet. Diese Bodenschicht war also naß, während die darunter liegenden meist wasseruntersättigt waren. Nur der Wassergehalt der Oberschicht schwankte stärker im Jahresverlauf (Abb. 5d).

Am 23. 2. 1967 setzte eine Sturmflut den Sommerkoog unter Wasser, das einzige Mal im Untersuchungszeitraum. Am 27. 2. 1967 war er wieder entwässert, Bodenanalysen ergaben eine Versalzung bis 3 cm Tiefe (die Untersuchung der Fauna begann Anfang April). Von einem anfänglichen Salzgehalt der Bodenlösung bis 5‰ süßte der Boden ab November 1967 schnell aus, von Februar 1968 bis März 1969 wurden nur noch Salzwerte zwischen 0 und $1,5\text{‰}$ gemessen (Abb. 6d).

Tabelle 5

pH , Salzgehalt und organische Substanz im Boden der Süßwiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht

Tiefe cm	pH	Salz‰		Organische Substanz %	
		Mittel	Extreme	Total	Wurzelanteil
0... 4	6,6	1,2	0,1...4,1	6,9	5,7
4... 8	6,4	1,8	0,1...5,3	4,7	2,3
8...12	6,5	2,0	0,1...5,3	3,5	1,7

3.3.2.2. Eingedeichtes Marschland

Neben einzelnen Untersuchungen auf drainierten Dauerweiden (Christianskoog, Hauke-Haien-Koog (Standorte 24–27) wurde besonders eine undrainierte Wiese des Hauke-Haien-Koogs studiert, da hier der rapide Wechsel vom salzigen

Vorlandboden zum ausgesüßten Acker- oder Weideland als Folge der Eindeichung nur unvollständig ablief (zur normalen Entwicklung vgl. WOHLBERG und SNUIS 1955; HEYDEMANN 1960). Das untersuchte Areal (Standorte 21, 22) liegt nämlich teilweise unter dem Niveau des MThw (früher unbewachsenes Watt) und wird nicht entwässert, was wochenlang anstehendes Wasser und Faulschlamm-entwicklung verursacht. Vermutlich durch salziges Grundwasser ist der Salzgehalt der Bodenlösung zwischen 1 und 20‰. Noch 10 Jahre nach der Eindeichung wächst hier *Puccinellia maritima*, *Juncus gerardi* und *Agrostis stolonifera* neben *Phragmites communis* und Süßgräsern.

3.3.2.3. Deiche, Warften und Küstendünen

Deiche unterscheiden sich durch ihr trockenes und warmes Mikroklima von den angrenzenden Vorland- und Koogböden sehr deutlich (HEYDEMANN 1960, 1962b, 1963), obgleich sie wie andere Süßwiesen der Marsch eine Weidelgras-Weißklee-Vegetation aufweisen. Seedeiche sind oft kürzer bewachsen als Altdeiche, sie bleiben durch gelegentliche Sturmfluten und durch Spritzwasser immer etwas salzig. Zum Vergleich wurden ein Altdeich (reiner Kleiboden, Hauke-Haien-Koog, Standort 28) und ein neuer Seedeich (mit Kleidecke über Sandkern, Hauke-Haien-Koog, 1959 gebaut, Standort 30) sowie ein alter Seedeich (voll aus Klei, Osewoldter Koog bei Dagebüll, Standort 29) und ein Sommerdeich (Meldorfer Bucht, Standort 31) auf die Milben- und Collembolenbesiedlung hin untersucht.

Einige Proben wurden auf der Kirchwarft der Hallig Gröde (Standort 32) und auf der Warft der Hallig Habel (Standort 33) genommen, wo im wesentlichen gleiche ökologische Bedingungen herrschen wie auf Seedeichen (Porenvolumen eines Deichbodens in Abb. 4f). Der trockenste untersuchte Standort (Nr. 34, 35) war eine Ammophila-Düne auf der Insel Sylt bei List.

4. Das Arteninventar und Identifikationsnachweis

Collembola

Die Bestimmung der Collembolen erfolgte nach den Werken von GISIN (1960) und PALISSA (1964), wenn nicht anders vermerkt.

1. *Archisotoma pulchella* (Moniez, 1890)
2. *Arrhopalites* sp.
3. *Bourletiella arvalis* (Fitch, 1863) — PALISSA 1964.
vgl. GISIN 1960: „*B. lutea*“.
4. *Brachystomella parvula* (Schäfer, 1896)
5. *Dicyrtoma minuta* (Fabricius, 1783)
6. *Entomobrya nivalis* (Linné, 1758)
7. *Entomobrya multifasciata* (Tullberg, 1871)
8. *Folsomia fimetaria* (Linné, 1758)

9. *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871)
10. *Folsomia sexoculata* (Tullberg, 1871)
11. *Friesea mirabilis* (Tullberg, 1871)
12. *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1835)
13. *Hypogastrura denticulata* (Bagnall, 1941)
14. *Hypogastrura viatica* (Tullberg, 1872)
15. *Isotoma maritima* Tullberg, 1871
16. *Isotoma notabilis* Schäfer, 1896
17. *Isotoma olivacea* Tullberg, 1871
18. *Isotoma viridis* Bourlet, 1839
19. *Isotomiella minor* (Schäfer, 1896)
20. *Isotomina bipunctata* (Axelson, 1903)
21. *Isotomodes gisini* Gama, 1963
Nach der Originalbeschreibung bestimmt. Trotz geringer Abweichungen in der Chätotaxie des Abd. IV hält Frau Dr. M. M. DA GAMA meine Individuen für *I. gisini* (briefl. Mitteilung).
22. *Isotomurus palustris* (Müller, 1776)
23. *Lepidocyrtus cyaneus* Tullberg, 1971
24. *Lepidocyrtus ruber* Schütt, 1902
25. *Megalothorax minimus* Willem, 1900
26. *Neanura* sp.
27. *Onychiurus armatus* (Tullberg, 1869) GISIN, 1952
28. *Onychiurus dedilis* (Moniez, 1980)
29. *Onychiurus* sp.
30. *Proisotoma minima* (Absolon, 1901)
31. *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871)
32. *Pseudosinella alba* (Packard, 1873)
33. *Pseudosinella petterseni* Börner, 1901
34. *Sminthurinus aureus* (Lubbock, 1862); + var. *atrata*
35. *Sminthurinus elegans* (Fitch, 1863); + var. *ornata*
36. *Sminthurus viridis* (Linne, 1758)
37. *Tullbergia affinis* Börner, 1902
38. *Tullbergia krausbaueri* (Börner, 1901)
39. *Tullbergia quadrispina* Börner, 1901
40. *Xenylla corticalis* Börner, 1901 (?)
41. *Xenylla humicola* (Fabricius, 1780)

Protura

Eosentomon germanicum Prell, 1912 (?)

Oribatei

Grundlage der Bestimmung der Oribatiden waren die Tabellen von BALOGH (1963), WILLMANN (1931) und SELLNICK (1960). Eine Anzahl von Arten wurde

nach neueren Revisionen bestimmt, die jeweils genannt werden (Bibliographie im Anschluß an die Artenliste), oder nach den Originalbeschreibungen (ohne zusätzliche Quellenangabe). Zu problematischen Arten werden Anmerkungen gegeben.

1. *Achipteria coleoprata* (Linné, 1758) — HAMMEN 1952 (112)
2. *Ameronothrus nigrofemoratus* (L. Koch, 1879) — WILLMANN 1937 (153)
Synonym hierzu ist *A. lineatus brevipes* Willmann, 1937 (syn. nov.!). Die Art zeigt einen ausgeprägten Sexualdimorphismus, der WILLMANN dazu verleitet, die ♀♀ mit deutlichen Längswülsten auf dem Notogaster als neue Unterart zu beschreiben.
3. *Ameronothrus schneideri* (Oudemans, 1904) — WILLMANN 1937 (158)
4. *Astegistes pilosus* (C. L. Koch, 1840) — WILLMANN 1931 (151)
5. *Autogneta longilamellata* (Michael, 1885) — FORSSLUND 1947 (113)
6. *Brachyththonius* sp.
7. *Camisia biverrucata* (Koch, 1840) — SELLNICK und FORSSLUND 1954 (482)
8. *Camisia spinifer* (Koch, 1836) — SELLNICK und FORSSLUND 1954 (493)
9. *Carabodes marginatus* (Michael, 1884) — SELLNICK und FORSSLUND 1952 (382)
10. *Carabodes minusculus* Berlese, 1923 — SELLNICK und FORSSLUND 1952 (388)
11. *Ceratozetes mediocris* Berlese, 1908 — MENKE 1966 (371)
12. *Eupelops plicatus* (C. L. Koch, 1836) — SELLNICK 1960 (49)
13. *Eupelops occultus* C. L. Koch, 1836 — SELLNICK 1960 (48)
14. *Galumna flagellata* Willmann, 1925
Meines Erachtens gehört die Art nicht in die Gattung *Pergalumna* (vgl. SELLNICK 1960:58), sondern in die Gattung *Galumna*, denn das Lamellarhaar steht auf der Lamelle.
15. *Galumna elimata* (C. L. Koch, 1841) — HAMMEN 1952 (114)
16. *Galumna lanceata* (Oudemans, 1900) — WILLMANN 1931 (176)
17. *Hermannia subglabra* Berlese, 1910 — FORSSLUND 1957 (592)
18. *Humerobates rostromellatus* Grandjean, 1936
19. *Hypochthonius rufulus* C. L. Koch, 1836 — WILLMANN 1931 (99)
20. *Liebstadia similis* (Michael 1888) — WILLMANN 1931 (153)
21. *Liochthonius* sp.
22. *Malaconothrus gracilis* Hammen, 1952
23. *Minunthozetes semirufus* (C. L. Koch, 1840) — WILLMANN 1931 (174)
24. *Multioppia excisa* Moritz, 1971
25. *Neoribates aurantiacus* (Oudemans, 1913) — WILLMANN 1931 (178)
26. *Oppia clavipectinata* (Michael, 1885) — WILLMANN 1931 (133)
27. *Oppia minus* (Paoli, 1908) — WILLMANN 1931 (132)
28. *Oppia neerlandica* (Oudemans, 1900) — HAMMEN 1952 (52)
Die von vielen Autoren als *neerlandica* bezeichnete Art ist *O. nova*.
29. *Oppia nova* (Oudemans, 1902) — HAMMEN 1952:51 (= *neerlandica* auct.)
30. *Oppia ornata* (Oudemans, 1900) — WILLMANN 1931 (130)

31. *Oribatella arctica litoralis* Strenzke, 1950
 32. *Oribatella quadricornuta* (Michael, 1884) — WILLMANN 1931 (180)
 33. *Oribatula* sp., aff. *tibialis* (Nicolet, 1855) aff. *venusta* Berlese, 1908. Möglicherweise sind die beiden Arten synonym. Dann wäre die Körperlänge sehr variabel. *O. tibialis* soll nach WILLMANN (1931) 460 μm lang sein, *O. venusta* nach BALOGH (1943) um 600 μm . Die Tiere von der Nordseeküste sind zwischen 520 und 590 μm lang.
 34. *Paraleius leontonycha* (Berlese, 1910) — TRAVÉ 1960 (226)
 35. *Passalozetes perforatus* (Berlese, 1910) — SELLNICK 1960 (92)
 36. *Peloptulus phaenotus* (C. L. Koch, 1844) — WILLMANN 1931 (188)
 37. *Pergalumna nervosa* (Berlese, 1914) — SELLNICK (1960) 57
 38. *Platynothrus peltifer* (C. L. Koch, 1840) — SELLNICK und FORSSLUND
 39. *Punctoribates hexagonum* Berlese, 1908 — WILLMANN (1931) 172
 40. *Punctoribates punctum* (C. L. Koch, 1839) — WILLMANN (1931) 173
 41. *Punctoribates quadrivertex* (Halbert, 1920) — WILLMANN (1937) 158
 42. *Quadroppia quadricarinata* (Michael, 1885) — WILLMANN (1931) 128
 43. *Scheloribates laevigatus* (C. L. Koch, 1836) — WEIGMANN (1969) 426
 44. *Scheloribates latipes* (C. L. Koch, 1844) — WEIGMANN (1969) 426
 45. *Scutovertex minutus* (C. L. Koch, 1836) — STRENZKE (1943) 66
 46. *Scutovertex sculptus* Michael, 1879 — STRENZKE (1943) 66
Unterschiede zu *S. minutus* wie von STRENZKE beschrieben. Intermediäre Formen wurden nicht gefunden, an keinem Fundort kamen beide Arten vor.
 47. *Sellnickochthonius* sp.
 48. *Sphaerobates gratus* (Sellnick, 1921) — WILLMANN (1931) 176
 49. *Suctobelba acutidens* Forsslund, 1941
 50. *Suctobelba subcornigera* Forsslund, 1941
 51. *Suctobelba reticulata* Moritz, 1970
Suctobelba spp.
 52. *Tectocephus tenuis* Knülle, 1954
 53. *Tectocephus velatus* (Michael, 1880) — KNÜLLE (1954) 286
 54. *Thyrisoma lanceolata* (Michael, 1888) — WILLMANN (1931)
 55. *Topobates holsaticus* Weigmann, 1969
 56. *Trichoribates novus* (Sellnick, 1928) — WILLMANN (1931) 170
 57. *Trichoribates trimaculatus* (C. L. Koch, 1836) — WILLMANN (1931) 169
 58. *Trichoribates incisellus* (Kramer, 1897) — WILLMANN (1931) 169
 59. *Trichoribates* sp. I., aff. *T. novus*. Möglicherweise n. sp.
 60. *Trimalacothonthrus* sp.
 61. *Zygoribatula terricola* Hammen, 1952
- FORSSLUND, K. H.: Zool. Bidrag Uppsala 25 (1947).
 FORSSLUND, K. H.: Arkiv Zool. 10 (1957).
 KNÜLLE, W.: Zool. Anz. 152 (1954).
 MENKE, H.-G.: Senck. biol. 47 (1966).

- SELLNICK und FORSSLUND: Arkiv Zool. (II) 4 (1952).
SELLNICK und FORSSLUND: Arkiv Zool. (II) 8 (1954).
STRENTZKE, K.: Arch. Hydrobiol. 40 (1943).
TRAVÉ, J.: Vie Milieu 11 (1960).
WEIGMANN, G.: Senck. biol. 50 (1969).
WILLMANN, C.: Abh. naturwiss. Ver. Bremen 30 (1937).

5. Synökologische Analyse der Collembolen- und Oribatiden-Fauna

5.1. Die Fauna der einzelnen Biotope

Im folgenden werden für die Faunenanalyse zwei Artengruppen nach ihrer Vertikalverteilung in den Böden aufgestellt:

1. Hemiedaphische Oribatiden und Collembolen
2. Euedaphische Oribatiden und Collembolen

In Anlehnung an MORITZ (1963) wird die Einteilung empirisch durchgeführt, also nach der tatsächlichen Vertikalverteilung. Arten, die vorwiegend auf dem Boden und dicht unter der Oberfläche leben, werden als hemiedaphisch eingestuft. Arten mit hohem Anteil in Tiefen unter 4 cm werden zu den euedaphischen gerechnet, ohne daß dabei der „Lebensformtyp“ nach morphologischen Kriterien im strengen Sinne von GISIN (1943) und STRENTZKE (1952a) berücksichtigt wird.

Bei der Erarbeitung von typischen Artenkomplexen verschiedener Böden kamen GISIN (1943) für Collembolen und KLIMA (1959) für Oribatiden zu dem Ergebnis, daß Arten des Hemiedaphon und die des Euedaphon getrennt zu betrachten seien, da die Verteilung der Artenkomplexe der beiden Lebensformgruppen topographisch nicht übereinstimmt. Ein Faunenvergleich verschiedener Salzwiesenstandorte zeigt eindeutig, daß dieses Verfahren auch hier voll berechtigt ist. Für die Beurteilung eines Standortes auf Grund der Fauna müssen dann aber die Arten aller Schichten gemeinsam betrachtet werden.

Die Fauna der 4 Serienstandorte (Nr. 1, 16, 20, 23) der Meldorfer Bucht wird auf der Grundlage von 24 monatlichen Bodenproben dargestellt (monatliche Fangzahlen in Tab. 19—22, S. 314 ff.). Jede dieser Proben (aus 4 Teilproben bestehend) umfaßt eine Fläche von 100 cm² und bei einer Schichtdicke von 4 cm ein Volumen von 400 cm³.

5.1.1. Die Salzwiesen-Fauna im Vorland der Nordseeküste

Die Oribatiden- und Collembolenarten der Salzwiesen im Bereich der Nordseeküste sind aus Arbeiten von WILLMANN (1937, 1952), STRENTZKE (1949, 1952a, 1952b und weitere) und SCHUSTER (1966) weitgehend bekannt. Über die Ökologie und die Verteilung der Arten innerhalb der Salzwiesen werden jedoch kaum Angaben gemacht.

Tabelle 19a: Fauna im Andelrasen der Meldorfer Bucht

(Monatliche Fangzahlen, Proben aus 0...4 cm Tiefe; 400 cm³)

Datum: Tag/Monat	1967								
	1. 4.	3. 5.	31. 5.	3. 7.	1. 8.	31. 8.	2. 10.	1. 11.	29. 11.
<i>Ameronothrus schneideri</i> (Ad)	12	20	96	86	79	34	14	33	24
<i>Ameronothrus schneideri</i> (N 3)	14	15	3	2	1	—	2	6	19
<i>Ameronothrus schneideri</i> (N 2)	3	15	2	—	—	3	16	9	24
<i>Ameronothrus schneideri</i> (N 1)	1	3	—	—	3	20	10	6	15
<i>Ameronothrus schneideri</i> (Lv.)	1	—	—	5	23	14	5	2	4
<i>Punctoribat. quadriv.</i> (Ad.)	155	59	119	25	82	179	175	104	12
<i>Punctoribat. quadriv.</i> (Juv.)	49	6	13	25	87	62	51	27	32
<i>Hermannia subglabra</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platynothrus peltifer</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oppia neerlandica</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Oppia minus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	249	151	52	34	71	3	4	15	27
<i>Friesea mirabilis</i>	39	33	58	5	23	5	6	—	4
<i>Onychiurus debilis</i>	30	13	80	—	11	7	14	—	1
<i>Isotoma maritima</i>	11	1	8	—	3	—	1	—	—
<i>Isotoma viridis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Folsomia sexoculata</i>	1	1	6	—	1	—	—	—	—
<i>Hypogastrura denticulata</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Brachystomella parvula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Archisotoma pulchella</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 19b: Fauna im Andelrasen der Meldorfer Bucht (Proben aus 4...8 cm Tiefe)

<i>Ameronothrus schneideri</i>	—	—	—	—	2	—	—	—	—
<i>Punctoribat. quadrivertex</i>	—	—	2	—	4	—	2	—	—
<i>Oppia minus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	150	302	56	76	94	56	54	52	146
<i>Friesea mirabilis</i>	6	2	—	4	10	—	2	—	—
<i>Onychiurus debilis</i>	—	—	—	—	4	2	—	—	—
<i>Isotoma maritima</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 19c: Fauna im Andelrasen der Meldorfer Bucht (Proben aus 8...12 cm Tiefe)

<i>Ameronothrus schneideri</i>	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Punctoribat. quadrivertex</i>	—	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	182	176	36	116	102	88	168	156	354
<i>Friesea mirabilis</i>	4	—	—	—	6	—	—	—	—
<i>Onychiurus debilis</i>	—	2	—	2	12	—	—	—	—

Die Voruntersuchungen zur vorliegenden Bearbeitung ergaben, daß die Oribatiden in Küstensalzwiesen drei deutlich verschiedene Artenkomplexe bilden, welche in ähnlicher Weise wie die Pflanzen bestimmte Zonen im Vorland besiedeln (WEIGMANN 1967). Die einzige ökologische Bearbeitung von Milben in Salzwiesen

1968												1969		
19. 1.	13. 2.	3. 3.	29. 3.	2. 5.	26. 5.	27. 6.	2. 8.	2. 9.	30. 9.	6. 11.	29. 11.	3. 1.	7. 3.	2. 4.
23	12	7	28	22	57	46	56	10	13	19	9	15	16	19
15	27	29	37	24	8	2	—	1	8	24	27	39	50	75
49	59	31	33	8	1	1	—	19	18	23	51	35	38	42
34	18	7	12	1	2	—	9	20	26	19	7	8	12	12
9	2	2	10	—	—	12	26	22	10	1	—	1	3	1
47	23	31	907	568	154	155	54	108	152	339	49	35	54	367
34	135	42	26	3	5	224	163	92	96	39	83	130	14	9
—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	5	—	5	—	1	4	2	—	3	1	2	1	11	—
—	—	—	7	6	2	8	—	1	1	1	—	—	1	1
—	—	—	2	25	9	4	9	1	6	2	—	—	—	3
—	—	2	25	9	4	9	1	—	—	—	1	1	2	3
1	—	1	3	—	—	—	—	—	2	5	—	3	4	—
—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2	2	3	5	4
—	—	—	1	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	4	2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	4	4	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	16	2	14	2	10	20	6	—	6	2	4	—	38	16
—	—	2	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	2	2	—	—	30	—	—	—	—	—	—	2	—
—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	4	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
12	8	8	24	—	6	30	—	—	—	4	4	2	28	2
—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—

(LUXTON, mehrere Arbeiten 1964—1967) zeigt, daß dieselben Arten in Südeingland anders über die Vegetationszonen verteilt sind als in Norddeutschland. Für die Collembolenfauna auf Salzböden fehlt bisher eine ökologische Analyse; erste Anhaltspunkte geben ALTNER (1963) und GAMA (1968). Die Befunde über die

Tabelle 20a: Fauna im unteren Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht
(Monatliche Fangzahlen, Proben aus 0...4 cm Tiefe; 400 cm³)

Datum: Tag/Monat	1967								
	1. 4.	3. 5.	31. 5.	3. 7.	1. 8.	31. 8.	2. 10.	1. 11.	29. 11.
<i>Hermannia subglabra</i> (Ad.)	72	42	76	19	13	14	24	4	1
<i>Hermannia subglabra</i> (N 3)	22	14	3	3	1	—	6	2	4
<i>Hermannia subglabra</i> (N 2)	33	22	10	2	3	2	19	14	26
<i>Hermannia subglabra</i> (N 1)	19	17	1	5	5	47	19	5	10
<i>Hermannia subglabra</i> (Lv.)	2	—	72	21	28	19	27	3	5
<i>Punctoribat. quadrivertex</i>	16	8	3	7	2	2	1	4	2
<i>Thyrisoma lanceolata</i>	1	4	1	—	—	12	4	1	1
<i>Ameronothrus schneideri</i>	2	—	1	2	1	—	—	—	—
<i>Trichoribates incisellus</i>	5	4	—	—	—	—	2	—	4
<i>Scheloribates laevigatus</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Platynothrus peltifer</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tectocephus velatus</i>	—	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>Oppia clavipectinata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oppia minus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Suctobelba subcornigera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Folsomia sexoculata</i>	64	194	160	51	46	9	11	6	12
<i>Isotoma viridis</i>	—	—	—	—	2	200	139	7	5
<i>Isotoma maritima</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	464	342	266	87	154	281	299	375	544
<i>Friesea mirabilis</i>	46	72	35	26	17	32	23	25	23
<i>Onychiurus debilis</i>	1	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Brachystomella parvula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 20b: Fauna im unteren Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht
(Proben aus 4...8 cm Tiefe)

<i>Hermannia subglabra</i>	—	—	2	—	—	—	—	—	—
<i>Punctoribat. quadrivertex</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oppia minus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	7
<i>Tectocephus velatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	230	240	86	8	12	62	30	386	324
<i>Friesea mirabilis</i>	—	4	2	12	—	8	6	28	18
<i>Folsomia sexoculata</i>	—	—	32	30	—	—	—	—	2
<i>Isotoma viridis</i>	—	—	2	2	—	—	—	—	—

Tabelle 20c: Fauna im unteren Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht
(Proben aus 8...12 cm Tiefe)

<i>Ameronothrus schneideri</i>	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	126	40	36	6	26	48	54	188	290
<i>Friesea mirabilis</i>	—	4	—	2	—	—	—	4	2
<i>Folsomia sexoculata</i>	—	2	—	—	—	—	—	—	—

1968												1969		
19. 1.	13. 2.	3. 3.	29. 3.	2. 5.	26. 5.	27. 6.	2. 8.	2. 9.	30. 9.	6. 11.	29. 11.	3. 1.	7. 3.	2. 4.
8	—	6	22	14	9	13	33	23	20	14	20	14	16	21
3	3	6	17	10	20	4	1	1	1	2	11	8	7	15
30	16	18	18	12	11	1	1	3	8	19	43	36	37	59
5	11	11	10	1	6	—	11	12	41	52	109	60	71	55
1	3	—	2	—	—	17	27	30	54	10	28	13	29	27
—	1	2	36	32	13	4	9	7	8	9	6	11	14	10
—	3	—	—	—	1	1	1	1	3	2	3	5	13	—
—	—	1	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	6	1	2	—	3	1	6	4	—	5	1	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	3	—	—	—	—	4	3	1	1	—	—	2	—
—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	12	6	6	3	44	19	15	10	4	15	29	28	42	8
—	5	2	—	—	5	3	33	188	116	39	21	40	9	14
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
467	691	293	230	163	233	235	294	210	654	680	771	484	856	702
10	29	12	22	6	15	17	12	5	18	9	15	12	9	21
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	—

—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	—
714	362	518	122	50	112	58	118	332	356	536	694	694	498	158
8	8	20	2	4	—	4	16	8	10	12	12	10	8	—
4	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	18	—	—	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
406	234	254	20	18	18	24	18	50	322	382	362	212	212	118
6	6	6	—	2	—	2	—	2	4	2	2	2	2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2

[illegible]

<i>Oppia minus</i>	44	—	4	—	2	32	28	28	32
<i>Tectocephus velatus</i>	—	—	—	—	—	6	—	—	—
<i>Peloptulus phaenotus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trichoribates incisellus</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	4	10	2	2	4	6	6	8	2
<i>Friesea mirabilis</i>	—	—	—	—	2	30	—	10	2
<i>Folsomia sexoculata</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isotoma viridis</i>	—	—	—	—	4	—	—	—	—
<i>Isotoma maritima</i>	—	—	2	—	—	—	—	—	—

[illegible]

1968												1969		
19. 1.	13. 2.	3. 3.	29. 3.	2. 5.	26. 5.	27. 6.	2. 8.	2. 9.	30. 9.	6. 11.	29. 11.	3. 1.	7. 3.	2. 4.
18	2	15	2	1	10	12	3	4	30	1	5	2	—	1
18	10	13	11	—	6	7	—	—	1	2	—	2	1	—
—	1	—	—	2	—	—	—	1	2	—	1	—	—	1
14	5	36	16	15	13	6	4	13	25	11	36	17	10	18
24	7	7	12	8	39	7	15	31	22	24	102	15	19	44
—	—	—	—	—	—	—	1	21	—	—	—	1	—	—
5	2	18	6	8	2	3	5	6	—	5	22	10	2	13
16	—	10	2	4	3	15	3	32	24	12	60	12	6	28
—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	5	5	1	2	1	—	2	1	2	1	5	1	2	2
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
51	50	42	133	8	4	2	14	13	317	164	179	70	71	189
—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
2	2	2	1	22	9	—	6	—	6	3	2	2	1	1
93	39	118	47	25	11	39	25	37	26	32	47	51	38	34
—	—	—	—	—	—	23	5	30	12	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	7	2	—	7	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—

8	12	4	2	—	26	14	—	—	66	22	14	28	46	6
—	—	2	—	—	—	2	—	2	—	—	—	6	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	6	4	8	14	6	4	4	14	8	4	4	24	2	6
38	4	22	—	2	—	34	4	2	10	2	14	20	8	4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

—	—	2	2	—	4	2	—	—	—	—	2	—	28	2
—	—	—	4	12	12	12	4	12	—	—	4	32	2	8
2	—	6	—	2	—	—	—	—	—	—	6	6	8	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 22a: Fauna der Süßwiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht
(Monatliche Fangzahlen, Proben aus 0...4 cm Tiefe; 400 cm³)

Datum: Tag/Monat	1967								
	1. 4.	3. 5.	31. 5.	3. 7.	1. 8.	31. 8.	2. 10.	1. 11.	29. 11.
<i>Platynothrus peltifer</i> (Ad)	15	21	70	78	61	44	34	57	39
<i>Platynothrus peltifer</i> (N 3)	24	59	48	4	1	—	—	6	16
<i>Platynothrus peltifer</i> (N 2)	39	41	26	—	—	1	2	138	111
<i>Platynothrus peltifer</i> (N 1)	16	13	2	—	11	101	136	293	100
<i>Platynothrus peltifer</i> (Lv.)	—	—	—	11	105	364	47	6	2
<i>Achipteria coleoptrata</i>	36	18	13	5	11	7	16	7	22
<i>Liebstadia similis</i>	93	20	32	2	13	10	27	49	6
<i>Pelops occultus</i>	3	3	—	1	1	1	5	2	1
<i>Peloptulus phaenotus</i>	1	1	—	1	—	—	—	—	—
<i>Thyrisoma lanceolata</i>	2	5	3	—	—	1	—	3	—
<i>Trichoribates incisellus</i>	—	—	—	—	—	—	—	5	1
<i>Scheloribates laevigatus</i>	3	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oppia nova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tectocephus velatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	—
<i>Sellnickochthonius</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	7
<i>Trichoribates novus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isotoma viridis</i>	24	11	83	16	37	3	9	68	18
<i>Isotoma notabilis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Folsomia fimetaria</i>	21	24	12	5	5	2	6	—	30
<i>Isotomiella minor</i>	—	1	—	—	12	—	—	—	—
<i>Hypogastrura denticulata</i>	16	18	14	3	—	1	1	4	42
<i>Fullbergia krausbaueri</i>	1	2	7	—	11	11	8	9	10
<i>Friesea mirabilis</i>	6	7	5	2	4	7	—	10	13
<i>Onychiurus</i> sp.	—	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Proisotoma minima</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tullbergia quadrispina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sminthurinus elegans</i>	—	2	4	—	1	—	—	17	43
<i>Sminthurinus aureus</i> atr.	—	—	—	—	—	—	1	2	2
<i>Sminthurus viridis</i> (+ Juv ?)	35	29	9	21	24	8	32	26	15

Tabelle 22b: Fauna der Süßwiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht
(Proben aus 4...8 cm Tiefe)

<i>Trichoribates incisellus</i>	—	—	—	—	—	—	2	—	—
<i>Thyrisoma lanceolata</i>	—	—	—	—	2	—	—	—	—
<i>Platynothrus peltifer</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Liebstadia similis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isotoma viridis</i>	—	—	—	—	—	—	—	4	—
<i>Hypogastrura denticulata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isotomiella minor</i>	—	—	—	—	10	—	—	—	—
<i>Proisotoma minima</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Folsomia fimetaria</i>	2	2	—	—	16	—	—	—	2
<i>Friesea mirabilis</i>	—	—	—	—	24	2	2	10	8
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	6	4	6	—	30	4	6	24	24
<i>Tullbergia quadrispina</i>	—	—	—	—	2	—	—	—	—

1968												1969		
19. 1.	13. 2.	3. 3.	29. 3.	2. 5.	26. 5.	27. 6.	2. 8.	2. 9.	30.9.	6.11.	29. 11.	3. 1.	7. 3.	2. 4.
25	25	36	31	35	24	98	158	76	64	63	78	87	69	62
3	3	16	28	79	86	13	—	—	—	5	3	2	7	13
181	130	166	137	65	21	1	—	7	12	208	187	208	233	162
142	68	108	55	11	3	—	5	110	137	323	254	180	173	148
2	—	—	—	—	—	—	118	415	145	113	34	24	40	16
31	20	18	15	—	4	11	15	4	15	15	27	91	19	30
28	49	65	24	17	30	42	20	37	21	29	19	48	65	23
8	2	6	5	4	4	2	10	11	9	9	9	29	8	13
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—
3	—	7	1	—	2	2	1	1	4	7	—	3	8	4
—	—	3	—	—	1	1	2	—	4	5	18	18	—	3
1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	28	24	4	78	6	42	35	8	3	29	16	22	14	17
—	—	—	—	—	—	3	8	10	5	—	3	3	3	—
—	4	—	—	2	—	1	2	9	2	—	—	—	1	—
—	1	—	1	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	—
28	9	113	2	38	22	3	—	3	—	1	3	7	—	—
12	—	3	6	3	7	2	15	7	5	20	4	6	2	14
5	8	—	3	3	—	2	8	6	—	1	1	1	—	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	5	2	—	15	17	1	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	12	9	21	11	17	34	—	—	19	6	6	—	—	2

[illegible]

Tabelle 22 b (Fortsetzung)

Datum: Tag/Monat	1967								
	1. 4.	3. 5.	31. 5.	3. 7.	1. 8.	31. 8.	2. 10.	1. 11.	29. 11.

Tabelle 22 c: Fauna der Süßwiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht
(Proben aus 8...12 cm Tiefe)

<i>Platynothrus peltifer</i>	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>Isotoma viridis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hypogastrura denticulata</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Isotomiella minor</i>	—	—	—	—	2	—	2	—	—
<i>Folsomia fimetaria</i>	2	2	4	—	4	—	—	2	—
<i>Friesia mirabilis</i>	—	2	8	—	8	—	2	2	10
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	—	8	4	6	10	4	12	24	16
<i>Arrhopalites sp.</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Fauna an der Ostseeküste und im Binnenland Norddeutschlands, die zusammen mit den vorliegenden erarbeitet wurden, sind bereits publiziert (WEIGMANN 1971).

Im folgenden wird zuerst die Fauna von drei Sukzessionsstadien aus dem Vorland der Meldorfer Bucht dargestellt, wo über zwei Jahre monatlich Proben genommen wurden. An Hand von Vergleichsproben aus Salzwiesen anderer Orte kann dann geprüft werden, inwieweit die Fauna der Hauptstandorte als repräsentativ für die Fauna bestimmter Salzwiesenstadien gelten kann (Kapitel 5.2.).

5.1.1.1. Andelrasen

Dieser Standort (Nr. 1) in der Meldorfer Bucht — mit 20...25 cm über MThw zum oberen Puccinellietum gehörend — ist in bezug auf Vegetation, Bodeneigenschaften und Überflutungshäufigkeit in Kapitel 3.3.1.1. charakterisiert worden.

Die Oribatiden- und Collembolenfauna (Tab. 6) umfaßt nur 9 hemiedaphische und 5 euedaphische Arten. Von den hemiedaphischen sind 6 Arten stenotope Bewohner salzhaltiger Böden; die beiden häufigsten Arten, *Punctoribates quadrivertex* und *Ameronothrus schneideri*, haben eine gemeinsame Dominanz von 98% und sind in jeder Probe vertreten. Neben diesen typischen Salzwiesenarten werden nur die eurytopen Arten *Isotoma viridis* und *Platynothrus peltifer* sowie die salztolerante *Brachystomella parvula* gefunden. Die Collembolen spielen in quantitativer Hinsicht eine untergeordnete Rolle.

Die juvenilen Oribatiden aus den Bodenproben, 1463 Larven und Nymphen von *P. quadrivertex* und 1320 von *A. schneideri*, sowie eine adulte *Oribatula tibialis* aus einer Bodenfalle sind in der Tab. 6 nicht enthalten.

Es fällt auf, daß im Gegensatz zur hemiedaphischen Fauna die euedaphische fast ausschließlich durch Collembolen repräsentiert wird. Alle drei Collembolenarten sind quantitativ von Bedeutung. Nur *O. debilis* ist stenotop thalassicol und möglicherweise halobiont. *T. krausbaueri*, *F. mirabilis* und *O. minus* sind eurytop;

1968												1969		
1 9. 1.	13. 2.	3. 3.	29. 3.	2. 5.	26. 5.	27. 6.	2. 8.	2. 9.	30. 9.	6. 11.	29. 11.	3. 1.	7. 3.	2. 4.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—
—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
—	—	2	—	2	—	10	4	—	—	2	2	2	—	4
8	10	—	22	8	4	18	26	32	26	22	8	12	6	4
—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 6
Tiefenverteilung der Arten im Andelrasen (Meldorfer Bucht)

Probentiefe (cm)	Anzahl in 24 Proben			Anzahl pro m ² (0...4)
	0...4	4...8	8...12	
Hemiedaphische Oribatei				16506
<i>Punctoribates quadrivertex</i>	3962	18	10	3125
<i>Ameronothrus schneideri</i>	750	4	2	12
<i>Hermannia subglabra</i>	3			4
<i>Platynothrus peltifer</i>	1			
4 Arten, zusammen:	4716			
Hemiedaphische Collembola:		2		150
<i>Isotoma maritima</i>	36			125
<i>Folsomia sexoculata</i>	30			62
<i>Isotoma viridis</i>	15			50
<i>Brachystomella parvula</i>	12			4
<i>Archisotoma pulchella</i>	1			
5 Arten, zusammen:	94			20038
Summe Oribatei + Collembola:	4810	(nur 0...4 cm)		
Euedaphische Oribatei:				(0...12 cm)
<i>Oppia minus</i>	1	2		12
<i>Oppia neerlandica</i>	1			4
2 Arten, zusammen:	2	2		
Euedaphische Collembola:				14114
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	644	1238	1506	1150
<i>Onychiurus debilis</i>	216	42	18	1037
<i>Friezea mirabilis</i>	201	36	12	
3 Arten, zusammen :	1061	1316	1536	
Summe Oribatei + Collembola:		3917	(0...12 cm)	16318

damit wird die überwiegende Individuenzahl von Ubiquisten gestellt — wiederum ein Gegensatz zum hemiedaphischen Artenkomplex.

Oppia neerlandica (sensu HAMMEN 1952) kann ökologisch noch nicht eingeordnet werden. Es gibt erst sehr wenige sichere Funde (OUDEMANS 1900, HAMMEN 1952, SITNIKOVA 1962, KRIVOLUCKIJ 1966). Sie wird zum Euedaphon gerechnet, weil sie im Andelrasen bei Dagebüll (Standort 5) mehrfach aus größerer Tiefe nachgewiesen wurde.

Die Proben (bis 12 cm Tiefe) umfassen den gesamten schwach humosen A-Horizont des Bodens, auf den das Vorkommen der Milben und Collembolen beschränkt ist.

Tabelle 7
Tiefenverteilung der Arten im unteren Rotschwingelrasen (Meldorfer Bucht)

Probentiefe (cm)	Anzahl in 24 Proben			Anzahl pro m ² (0...4)
	0...4	4...8	8...12	
Hemiedaphische Oribatei:				
<i>Hermannia subglabra</i>	498	2		2075
<i>Punctoribates quadrivertex</i>	209	2		871
<i>Thyrisoma lanceolata</i>	57			237
<i>Trichoribates incisellus</i>	49			204
<i>Tectocepheus velatus</i>	17	6		71
<i>Ameronothrus schneideri</i>	11		2	46
<i>Platynothrus peltifer</i>	5			21
<i>Oppia clavipectinata</i>	2			8
<i>Scheloribates laevigatus</i>	1			4
9 Arten, zusammen:	849			
Hemiedaphische Collembola:				
<i>Isotoma viridis</i>	828	4		3449
<i>Folsomia sexoculata</i>	821	94	4	3420
<i>Brachystomella parvula</i>	5			21
<i>Isotoma maritima</i>	3			12
4 Arten, zusammen:	1657			
Summe Oribatei + Collembola:	2506	(nur 0...4 cm)		10439
Euedapkische Oribatei:				(0...12 cm)
<i>Oppia minus</i>	2	2		17
<i>Suctobelba subcornigera</i>	1			4
2 Arten, zusammen:	3	2		
Euedaphische Collembola:				
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	9775	6702	3464	83066
<i>Friesia mirabilis</i>	511	200	48	3162
<i>Onychiurus debilis</i>	3			12
3 Arten, zusammen:	10289	6902	3512	
Summe Oribatei + Collembola:		20708	(0...12 cm)	86261

5.1.1.2. Unterer Rotschwingelrasen

Mit einem Niveau von 50...55 cm über MThw liegt dieser Standort (Nr.16) in der Meldorfer Bucht (*Juncetum gerardi typicum*, Facies von *Festuca rubra litoralis*) 30 cm über dem benachbarten Andelrasen. Die wesentlichen Merkmale wie Vegetation, Bodeneigenschaften und Überflutungshäufigkeit wurden im Kap. 3.3.1.2. zusammenhängend dargestellt. Einen Überblick über die Fauna gibt Tab.7 (monatliche Fangzahlen S. 316, Tab.20a—c).

Fünf der 13 hemiedaphischen Arten sind typische Meeresküstenbewohner, sind also stenotop thalassicol. Von diesen fünf Arten stellen *Folsomia sexoculata*, *Hermannia subglabra* und *Punctoribates quadrivertex* einen wesentlichen Anteil der Gesamtindividuenmenge (61%). Dagegen sind *Ameronothrus schneideri* und *Isotoma maritima* zahlenmäßig wie prozentual viel schwächer vertreten als im angrenzenden Andelrasen (vgl. Tab.6). *Isotoma viridis* ist die einzige eurytope hemiedaphische Art mit quantitativer Bedeutung. Im Rotschwingelrasen dominieren die Collembolen vor den oribatiden, im Andelrasen ist es umgekehrt.

Im Euedaphon dieser Salzwiese ist *Onychiurus debilis* die einzige stenotope Küstenart, allerdings wurden in zwei Jahren nur 3 Individuen gefunden. Die Collembolen *Tullbergia krausbaueri* und *Friesea mirabilis* sind hier viel zahlreicher als im Andelrasen und sind in allen Proben vorhanden. Die Oribatiden sind bedeutungslos; die Fauna des Euedaphon im unteren Rotschwingelrasen unterscheidet sich — bis auf die Individuenzahl — nur unwesentlich von der im Andelrasen.

Die in Tab.7 nicht erfaßten juvenilen Oribatiden sind 1623 *Hermannia subglabra* und 70 *Punctoribates quadrivertex*. Außerhalb der Probenserien wurden hier folgende zusätzliche Arten nachgewiesen: 5 *Scutovertex minutus*, 2 *Liebstadia*, 1 *Paraleius leontonycha*, 1 *Trichoribates novus* und an Collembolen 2 *Hypogastrura denticulata*, 1 *Xenylla corticalis* (?), 2 *Sminthurinus* sp. (juvenil).

5.1.1.3. Oberer Rotschwingelrasen

Diese Salzwiese in der Meldorfer Bucht (Standort 20), von der Vegetation her als „Subassoziation von *Leontodon autumnalis*“ des *Juncetum gerardi* anzusehen, liegt im Niveau von 80...85 cm über MThw, also 30 cm höher als der Standort im unteren Rotschwingelrasen. Von den im Kapitel 3.3.1.3. genannten Standortmerkmalen ist der geringe Salzgehalt am stärksten zu beachten. Tab.8 führt die Individuenmenge der Arten aus der Bodenprobenserie summarisch auf (monatliche Fangzahlen in Tab.21a—c).

Die hemiedaphischen Arten des oberen Rotschwingelrasens sind zum größten Teil eurytop und euryök. Bis auf die vereinzelt auftretenden stenotopen Salzwiesenarten *Folsomia sexoculata*, *Punctoribates quadrivertex*, *Ameronothrus schneideri*, *Isotoma maritima* und die wenig häufigere *Hermannia subglabra* wurden nur Ubiquisten gefunden, die auf Wiesen regelmäßig vorkommen. Das trifft vermutlich auch für *Topobates holsaticus* zu, die erst kürzlich beschrieben

wurde. Eine Ausnahme ist *Camisia biverrucata*, die bisher nicht häufig in der Literatur erwähnt wurde und wohl bevorzugt trockene Biotope bewohnt. Verallgemeinernd kann gesagt werden, daß die Fauna in diesem schwach salzigen Boden aus salzverträglichen Ubiquisten besteht.

Tabelle 8
Tiefenverteilung der Arten im oberen Rotschwingelrasen (Meldorfer Bucht)

Probentiefe (cm)	Anzahl in 24 Proben			Anzahl pro m ² (0...4)
	0...4	4...8	8...12	
Hemiedaphische Oribatei:				
<i>Tectocephus velatus</i>	408	18		1700
<i>Platynothrus peltifer</i>	368			1533
<i>Topobates holsaticus</i>	362			1508
<i>Camisia biverrucata</i>	239			996
<i>Scheloribates laevigatus</i>	184			767
<i>Trichoribates incisellus</i>	44	2		183
<i>Thyrisoma lanceolata</i>	34			142
<i>Peloptulus phaenotus</i>	31	2		129
<i>Oppia clavipectinata</i>	28			117
<i>Hermannia subglabra</i>	23			96
<i>Liebstadia similis</i>	14			58
<i>Puncoribates quadrivertex</i>	5			21
<i>Ameronothrus schneideri</i>	3			12
13 Arten, zusammen:	1743			
Hemiedaphische Collembola:				
<i>Isotoma viridis</i>	1679	6		6995
<i>Sminthurinus aureus atrata</i>	87			362
<i>Folsomia sexoculata</i>	6	2		24
<i>Isotoma maritima</i>		2		
<i>Bourletiella sp.</i>	39			162
5 Arten, zusammen:	1811			
Summe Oribatei + Collembola:	3554	(nur 0...4 cm)		14805
Euedaphische Oribatei:				
<i>Oppia minus</i>	621	209	84	(0...12 cm) 3808
Euedaphische Collembola:				
<i>Friesea mirabilis</i>	994	208	54	5232
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	108	152	192	1883
<i>Onychiurus sp.</i>			6	25
<i>Megalothorax minimus</i>	1			4
4 Arten, zusammen:	1103	360	252	
Summe Oribatei + Collembola:		2629	(0...12 cm)	10952

Die häufigen Arten des Euedaphon werden gleichfalls in den anderen Vorlandstandorten nachgewiesen. Auffällig ist hier jedoch das Vorherrschen von *Friesea mirabilis* und *Oppia minus*. Dieser Standort ist der einzige, wo eine Oribatide, *O. minus*, zahlreich in tieferen Bodenschichten auftritt. Bemerkenswert ist, daß hier ein Protüre lebt (*Eosentomon germanicum*?, 2 Exemplare in der 8–12-cm-Schicht); dieser ist in tieferen Zonen von Wiesenböden verbreitet, aber nie häufig (TUXEN 1931; PETERSEN 1965; PALISSA 1964).

Die juvenilen Oribatiden sind in Tab. 8 nicht enthalten: 853 von *Platynothrus peltifer*, 142 von *Camisia biverrucata* und 837 unbestimmte. Die Individuen von *Bourletiella* sp. sind fast alle Jungtiere und deshalb nicht bestimmbar. Durch Streiffänge wurde hier *Bourletiella arvalis* nachgewiesen. Dieser Collembole gehört zum Lebensformtyp des Atmobios, zumindest als Adultus.

5.1.1.4. Übergangszone vom Andel- zum Rotschwingelrasen

Die klaren Unterschiede der Artenkomplexe der Bodenklinarthropoden im Andel- und Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht fordern die Prüfung heraus, wo diese Artenkomplexe ineinander übergehen und ob die Mischzone der Fauna mit derjenigen der Vegetation übereinstimmt.

Dazu wurden an der normalen Probenstelle im Rotschwingelrasen (Nr. 16) sowie im Mischbereich von Andel und Rotschwingel jeweils 10 Bodenproben von 100 cm² Fläche entnommen. Die beiden Areale liegen 10...15 m voneinander entfernt und sind durch einen Graben getrennt. Der Niveauunterschied wurde durch Nivellieren bestimmt und beträgt etwa 10 cm. Das Areal der Übergangszone (40...45 cm über MThw) war zu 60% mit *Puccinellia* und zu 10% mit *Festuca* bewachsen; die Indikatorarten für das Juncetum, *Glaux maritima* (6%) und *Armeria maritima* (15%), waren vorhanden (vgl. Tab. 2, Nr. 16).

Der Faunen-Vergleich der beiden Salzwiesen-Areale ergibt eine deutliche Dominanz von *Puncctoribates quadrivertex* und *Ameronothrus schneideri* in der Mischzone bei signifikant höheren Mittelwerten gegenüber der Rotschwingelzone, in der reinen Andelzone (vgl. Tab. 6). *Folsomia sexoculata* ist in der Mischzone wesentlich stärker vertreten als in der Andelzone. *Hermannia subglabra*, *Isotoma viridis* und *F. sexoculata* sind im unteren Rotschwingelrasen eindeutig zahlreicher als in der Mischzone. *Trichoribates incisellus* ist im Rotschwingelareal etwa doppelt so häufig als im Übergangsbereich.

Der Artenkomplex des Andelrasens geht also im Bereich der Übergangszone der Vegetation ebenfalls in den typischen Artenkomplex des Rotschwingelrasens über.

Vom oberen Bereich des reinen Andelrasens bis zum unteren Rotschwingelrasen wurden an vier weiteren Orten Proben genommen: Vorland bei Dagebüll (Standort 5), Vorland nördlich des Hindenburg-Dammes nach Sylt (St. 10, 11, 15), auf der Hallig Habel (St. 9, 14) und im Vorland der Halbinsel Skallingen, Dänemark (St. 4, 8). Die Originalfangdaten können aus Platzgründen hier nicht dar-

gestellt werden (s. dazu: WEIGMANN 1970), die gefundenen Arten sind jedoch in den Übersichtstabellen 12 und 13 aufgeführt.

Tabelle 9
Faunenvergleich von unterem Rotschwingelrasen (R) und Übergangszone
Andel-Rotschwingelrasen (A/R)

	Abundanz (100 cm ²) Mittelwerte $\pm$ Standard- abweichung		Sign. ¹	Konstanz %		Dominanz %	
	A/R	R		A/R	R	A/R	R
<i>P. quadrivertex</i>	57,6 $\pm$ 20	18,1 $\pm$ 6,1	xxx	100	100	76,1	32,6
<i>A. schneideri</i>	5,9 $\pm$ 3,9	1,2 $\pm$ 3,9	xx	90	60	7,8	2,1
<i>I. maritima</i>	0,3			20	0	0,4	0
<i>H. subglabra</i>	3,5 $\pm$ 2,8	9,6 $\pm$ 4,0	xxx	90	100	4,6	17,0
<i>F. sexoculata</i>	7,7 $\pm$ 7,1	23,1 $\pm$ 15	xxx	90	100	10,3	40,9
<i>I. viridis</i>	0	2,1 $\pm$ 2,7		0	60	0	3,7
<i>T. incisellus</i>	0,6 $\pm$ 1,3	1,3 $\pm$ 1,1	x	30	70	0,8	2,3

Auch an diesen Untersuchungsstellen dominieren vom Andelbereich bis hinauf in die Übergangszone *Ameronothrus schneideri*, *Punctoribates quadrivertex* und *Isotoma maritima*. Auch hier bevorzugen die drei anderen typischen Salzwiesenarten, *Hermannia subglabra*, *Folsomia sexoculata* und *Oribatella arctica litoralis*, offensichtlich höher gelegene Stellen mit Rotschwingel. Eine Besonderheit ist für Skallingen zu vermelden. Dort ist im Andelrasen neben *Ameronothrus schneideri* die zweite Salzwiesenart dieser Gattung, *A. nigrofemoratus*, zahlreich.

Die Faunenkomplexe dieser Standorte bestätigen das Verteilungsbild, das für die unteren Salzwiesen zonen der Meldorfer Bucht entworfen werden kann, weitestgehend.

5.1.1.5 Faunenvergleich mit weiteren Vorlandstandorten

Nachdem sich in den vorigen Abschnitten die drei Oribatiden-Collembolen-Gesellschaften von drei Salzwiesen zonen in der Mehdorfer Bucht als recht unterschiedlich erwiesen haben, soll nun an der Fauna weiterer Vorlandstandorte geprüft werden, wie weit die bisherigen Ergebnisse verallgemeinert werden können. Das ist besonders deswegen wünschenswert, weil die Untersuchungen von LUXTON über die Zonierung der Milben in süden glischen Salzwiesen für wichtige Arten (*Punctoribates quadrivertex*, *Ameronothrus*-Arten, *Liebstadia similis*) eine deutlich andere Verteilung ergaben.

¹ Signifikanz der Abundanzunterschiede nach Student-Test: signifikant bei $p = 5\%$; x, $p = 1\%$; xx, $p = 0,1\%$; xxx.

Die Untersuchungsstellen auf der Hallig Gröde, im Vorland der „Grünen Insel“ und auf der Insel Sylt wurden im Kapitel 3.3.1.4. kurz bezeichnet. Die Fangergebnisse sind summarisch in die Tab. 12 und 13 eingegangen. Die Originalfangzahlen sind WEIGMANN (1970) zu entnehmen.

Die Andelrasen-Fauna ist an allen untersuchten Orten, in Übereinstimmung mit den Ergebnissen aus dem Meldorfer Andelrasen (Tab. 7), durch *Puncctoribates quadrivertex*, *Isotoma maritima* und *Ameronothrus schneideri* charakterisiert. Auf Sylt wird *A. schneideri* jedoch völlig durch *A. nigrofemoratus* ersetzt (Standorte 6, 7, 13, 17 in Tab. 12). Offensichtlich vikariieren die beiden Arten, *A. nigrofemoratus* besiedelt skandinavische bis arktische Salzwiesen und ist im deutschen Bereich der Nordsee selten. (Wenige Tiere fand ich auf den Halligen Gröde und Langeness; WILLMANN (1937) nennt sie für die Ostfriesischen Inseln unter dem Synonym *A. lineatus brevipes*.)

Der untere Bereich des Juncetum *gerardi* wird außer bei List auf Sylt (St. 13), wo *Juncus gerardi* vorherrscht, vom Rotschwingel als dominante Pflanze bewachsen. Auf die Fauna wirkt sich dieser verschiedene Pflanzenwuchs nicht aus: In dieser Zone sind regelmäßig die Milben *Hermannia subglabra* und *Oribatella arctica litoralis* und der Collembolen *Folsomia sexoculata* anzutreffen, oft als dominierende Arten. Im euedaphischen Bereich zeigt der Salzwiesencollembolen *Onychiurus debilis* eine Bevorzugung der Andelwiese, wenn er auftritt (Standorte 2, 3, 12). Damit sind alle stenotopen Salzwiesenarten, also die Charakterarten, überall entweder in der Andel- oder in der Rotschwingel-Zone wesentlich häufiger als in der anderen, sie sind nie in beiden Zonen häufig. In der Tendenz entspricht die Verteilung überall derjenigen in den Meldorfer Salzwiesen zonen, die also als Modellareale gelten können.

Von den salztoleranten Arten der Begleitfauna finden sich besonders oft die Collembolen *Isotoma viridis*, *Tullbergia krausbaueri* und *Friesia mirabilis* und die Oribatiden *Trichoribates incisellus*, *Scheloribates laevigatus*, *Liebstadia similis* und *Peloptulus phaenotus*. Sie sind die charakteristischen Begleiter und können wie andere weniger häufig hier vorkommende Arten als salztolerante Ubiquisten und als verbreitete Grünland-Arten angesprochen werden (vgl. mit Kapitel 5.1.2.).

5.1.2. Die Süßgraswiesen-Fauna an der Nordseeküste

5.1.2.1. Sommerkoog

Die Wiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht (Standort 23) ist eine typische Weißklee-Fettweide (*Lolio-Cynosuretum*), die seit der Eindeichung vor über 100 Jahren ein ausgesüßtes Dauergrünland darstellt. Da sie jedoch nur durch einen Sommerdeich geschützt ist, der Wintersturmfluten nicht abhalten kann, muß die Fauna und Flora gelegentliche Salzzufuhr vertragen können (Bodeneigenschaften und Vegetation wurden in Kapitel 3.3.2.1. charakterisiert). Hier wurden wie im benachbarten Vorland 2 Jahre hindurch monatliche Bodenproben genommen (mo-

natliche Fangzahlen in Tab. 22, S. 320). Die Arten werden in Tab. 10 wie für die 3 Vorlandstandorte der Meldorfer Bucht (Tab. 6...8) zusammengestellt.

Tabelle 10
Tiefenverteilung der Arten der Süßwiese im Sommerkoog (Meldorfer Bucht)

Probentiefe (cm)	Anzahl in 24 Proben			Anzahl pro m ² (0...4)
	0...4	4...8	8...12	
Hemiedaphische Oribatei:				
<i>Platynothrus peltifer</i>	1340	4	2	5582
<i>Liebstadia similis</i>	769	2		3204
<i>Achipteria coleoptrata</i>	448			1866
<i>Eupelops occultus</i>	155			646
<i>Trichoribates incisellus</i>	62	2		258
<i>Thyrisoma lanceolata</i>	57	4		237
<i>Peloptulus phaenotus</i>	12			50
<i>Oppia nova</i>	12			50
<i>Scheloribates laevigatus</i>	5			21
<i>Tectocepheus velatus</i>	2			8
<i>Trichoribates novus</i>	2			8
11 Arten, zusammen:	2864			
Hemiedaphische Collembola:				
<i>Isotoma viridis</i>	605	12	2	2520
<i>Hypogastrura denticulata</i>	328	6	2	1366
<i>Isotoma notabilis</i>	42			175
<i>Sminthurinus elegans ornata</i>	107			446
<i>Sminthurinus aureus atrata</i>	6			25
<i>Sminthurus viridis</i>	14			58
<i>Sminthurus sp. (juv.)</i>	332			1383
6 Arten, zusammen:	1434			
Summe Oribatei + Collembola:	4298	(nur 0...4 cm)		17903
Euedaphische Oribatei:				(0...12 cm)
<i>Sellnickochthonius sp.</i>	13			54
Euedaphische Collembola:				
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	171	314	186	2795
<i>Folsomia fimetaria</i>	125	30	18	721
<i>Friesea mirabilis</i>	27	94	60	754
<i>Isotomiella minor</i>	28	12	4	183
<i>Tullbergia quadrispina</i>	1	10		46
<i>Proisotoma minima</i>	4	6		42
<i>Onychiurus sp.</i>	2			8
<i>Arrhopalites sp.</i>			2	8
8 Arten, zusammen:	358	566	270	
Summe Oribatei + Collembola:	1107			4612

Diesem Standort fehlen stenotope Bewohner von Salzböden völlig. Es sind nahezu ausschließlich Ubiquisten gefunden worden! Dabei ist erwähnenswert, daß fast alle eurytopen Arten des benachbarten oberen Rotschwingelrasens auch in dieser Süßwiese vorkommen. Dagegen sind in der Süßwiese mehrere eurytope Arten vorhanden, die dem oberen Rotschwingel fehlen. Die beiden Standorte sind in zwei Merkmalen unterschiedlich, die auffallen und für wesentlich gelten können: Der Sommerkoog ist kaum salzhaltig ($0 \cdots 5\text{‰}$) und oft naß, der obere Rotschwingelrasen ist stärker salzhaltig ($1 \cdots 20\text{‰}$) und selten wassergesättigt, im Sommer oft sogar trocken. Da die beiden Untersuchungsstellen nur etwa 100 m voneinander entfernt sind, wird man annehmen müssen, daß für die unterschiedliche Artenzusammensetzung ökologische Faktoren maßgebend sind. Es erscheint zweckmäßig im Rahmen dieser Arbeit über die Fauna von Salzböden die eurytopen Oribatiden und Collembolen in zwei Valenz-Gruppen in bezug auf den Faktor „Salz“ zu unterteilen (ausführlicher in Kapitel 5.2.2.):

1. Salztolerante, eurytope Arten
2. Salzmeidende, mehr oder weniger eurytope Arten.

Als eurytope Arten des Hemiedaphon, die offensichtlich Salzböden meiden, sind für den Sommerkoog zu nennen: *Achipteria coleoptrata*, *Eupelops occultus*, *Oppia nova* und *Isotoma notabilis*. In der Süßwiese und im oberen Salzwiesenbereich sind die salztoleranten *Platynothrus peltifer*, *Isotoma viridis* und *Liebstadia similis* häufig (*L. similis* nicht in der Meldorfer Bucht, jedoch auf der Hallig Gröde, St. Nr. 3, 18).

Nur in der Süßwiese sehr zahlreich ist allein *Achipteria coleoptrata*.

Noch interessanter ist die Liste der euedaphischen Arten, die ebenfalls nur Ubiquisten umfaßt. Neben den salztoleranten Arten, die überall im Vorland häufig sind, kommen hier *Folsomia fimetaria*, *Isotomiella minor*, *Tullbergia quadrispina* und *Proisotoma minima* vor. Von diesen salzmeidenden eurytopen Wiesenarten des Euedaphon zeichnet sich *F. fimetaria* durch höhere Dominanz aus.

Sminthurus viridis wird in Tab. 10 bei den hemiedaphischen Arten aufgeführt. Sie ist die einzige Art, die nach GISIN (1943) zur Lebensformgruppe des „Atmobios“ gehört. Im Material überwiegen aber Jungtiere, die auch hemiedaphisch leben. In der Tabelle sind Larven und Nymphen der Oribatei nicht enthalten: 6313 juvenile *Platynothrus peltifer*, 1196 undeterminierte. Durch Streiffänge wurde außer *Sminthurus viridis* auch *Dicyrtoma minuta* gefangen, beide sind Sminthuriiden der Vegetationsschicht.

5.1.2.2. Eingedeichtes Marschland

Es wurden nicht so viele Proben gewonnen wie in den Vorland-Salzwiesen. Grünlandstandorte sind jedoch schon vielfach von Bodenökologen bearbeitet worden, wodurch die Beurteilung der eigenen Befunde leicht möglich ist. Genannt seien z.B. DHILLON und GIBSON (1962), HAARLOV (1960), KNÜLLE (1957), LEB-

RUN (1965), NOSEK (1963), STRENZKE (1949, 1952a), WEIS-FOGH (1948), WINK (1969) und WOOD (1967). In Tab. 11 werden die Arten nach ihrer Toleranz gegenüber Salzgehalt des Bodens in Gruppen eingeteilt. Die Grundlage dazu geben die Befunde der eben zitierten Literatur (vollständigere Literaturliste in WEIGMANN, 1970, S. 47), verglichen mit denen der vorliegenden Arbeit und anderen Untersuchungen in Salzwiesen (SCHWEIZER 1926; WILLMANN 1949; PALISSA 1959; SCHUSTER 1959; HALBERT 1915; LUXTON 1967a). Begründung und Besprechung der Gruppeneinteilung erfolgt in einem späteren Kapitel (5.2.2.).

Während die besprochene Wiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht topographisch gesehen eine intermediäre Stellung zwischen Vorland und reifem Marschland einnimmt, sie wird hin und wieder überflutet, sind die Böden der festen Köge gegen das Meer völlig geschützt. Es soll nun durch den Vergleich der Wiesenfauna in alten und jungen Kögen Aufschluß darüber gewonnen werden, welche Zeit die Bodenfauna benötigt, um sich in ihrer Artenzusammensetzung zur typischen Süßwiesen-Synusie zu wandeln.

Die untersuchten Wiesen im alten Christians-Koog (Tab. 11, Standorte 26 und 27) weisen eine verhältnismäßig große Zahl an „salzmeidenden Arten“ (Gruppe IV) auf, die außerdem einen beträchtlichen Anteil der Individuen ausmachen. Die ausgesüßten Wiesen im jungen Hauke-Haien-Koog (Standorte 24 und 25) enthalten im wesentlichen nur eurytope Arten, die gegen Salz indifferent sind (Gruppe III). Die beiden Arten der Gruppe IV, die hier häufiger sind, *Sminthurinus elegans* und *Bourletiella arvalis*, gehören zu den salzmeidenden Smithuriden, die stärker bewegungsaktiv sind und die sich wohl relativ schnell verbreiten. *B. arvalis* lebt vorwiegend in der Vegetation. Es ist deshalb nicht überraschend, daß sie nach über 5 Jahren seit der Entstehung der Süßwiese hier zahlreich angetroffen wird. Das gleiche gilt für die stark oberflächenaktiven eurytopen Collembolen *Isotoma viridis*, *Isotomurus palustris*, *Lepidocyrtus ruber*, *Sminthurus viridis*. Erwähnenswert ist das Erscheinen von *Folsomia quadrioculata* auf der trockeneren der beiden jungen Süßwiesen (25). Obgleich sie zu den euryöken und extrem unspezialisierten Arten gerechnet wird, meidet sie Salzböden an der Nordseeküste, kommt dagegen in benachbarten Süßwiesen, Dünen und auf Deichen vor. Sie kann nach meinen Befunden als „Vikariante“ (sensu GISIN) zu *Folsomia sexoculata* gelten. *F. sexoculata* könnte nach den vorliegenden Untersuchungen sogar als Charakterart für Süßwiesen betrachtet werden. PALISSA (1959) fand sie jedoch bei Greifswald auch in Binnenland-Salzwiesen.

Bei den euedaphischen Arten fällt auf, daß *Folsomia fimentaria* nur im alten Koog angetroffen wurde (auch im alten Sommerkoog, vgl. Tab. 10). Sie scheint Salzwiesen zu meiden und hat die jungen Süßwiesen offensichtlich noch nicht erreicht.

Im jungen Hauke-Haien-Koog ist in grundwassernahen Senken ein Rest der Salz-Vegetation erhalten geblieben (*Puccinellia*, *Glaux*, *Agrostis stolonifera* u. a.). Die beiden untersuchten Standorte dieses Typs (Tab. 11, Orte 21, 22) liegen in der Nähe des Seedeichs jeweils benachbart zu den Süßwiesen 24 und 25. Vermutlich

Tabelle 11

Süßwiesen-Fauna aus Kögen an der Nordseeküste

(Zahlen sind Dominanz-%, „!“ zeigt Funde außerhalb der Bodenproben an. Collembolen sind mit „C“ vor dem Namen versehen)

Koogtyp: Standort-Nr.:	Ausgesüßte Wiesen				Grundwasser salzhaltig junger Koog	
	alter Koog		junger Koog		21	22
	26	27	24	25		
Hemiedaphische Arten						
I. Valenzgruppe						
<i>Punctoribates quadrivertex</i>					+!	+
III. Valenzgruppe						
<i>Liebstadia similis</i>	3	3	4			
<i>Tectocephus velatus</i>	7		+	+		+
<i>Trichoribates incisellus</i>			6		+!	
<i>Punctoribates hexagonus</i>			1		43!	
<i>Platynothrus peltifer</i>			40		39	
<i>Scheloribates laevigatus</i>		+				
C <i>Isotoma viridis</i>	27	22	33	20	9!	+
C <i>Hypogastrura denticulata</i>	31	2	2	4		+
C <i>Isotomurus palustris</i>			2		4!	
C <i>Sminthurus viridis</i>	3			16	+!	+
IV. Valenzgruppe						
<i>Oppia nova</i>	+	+			!	
C <i>Lepidocyrtus ruber</i>				+	5!	
C <i>Entomobrya nivalis</i>					!	+
C <i>Sminthurinus elegans orn.</i>	18	19	11	44		
<i>Scheloribates latipes</i>	+	+				
<i>Punctoribates punctum</i>	2					
<i>Autogneta longilamellata</i>		+				
<i>Eupelops occultus</i>	5					
C <i>Isotoma olivacea</i>	+					
C <i>Isotoma notabilis</i>	3	46		3		
C <i>Folsomia quadrioculata</i>				10		
C <i>Bourletiella arvalis</i>	+					
V. Valenzgruppe						
<i>Oribatella quadricornuta</i>	+	+				
<i>Trichoribates novus</i>			+!		!	
<i>Scutovertex minutus</i>						
Individuenzahl:	229	238	189	70	458	27
Euedaphische Arten						
III. Valenzgruppe						
<i>Oppia minus</i>		+	+	++		
C <i>Tullbergia krausbaueri</i>	+		+			+
<i>Friesia mirabilis</i>						
IV. Valenzgruppe						
C <i>Folsomia fimetaria</i>	++	++				
Individuenzahl:	22	31	6	57	—	1

erreicht salziges Grundwasser, das unter dem Deich hindurchgedrückt wird, an diesen Stellen die Bodenoberfläche. Am Standort 21 wurden für das Bodenwasser Salzgehalte zwischen 1 und 190/100 berechnet. An beiden Stellen lebt noch die Salzwiesenart *Punctoribates quadrivertex* neben mehreren salzindifferenten Arten. Vertreter der salzmeidenden Artengruppe IV spielen keine Rolle.

Wie mag nun die Besiedlung der neu geschaffenen Süßwiesen abgelaufen sein? Keine der Untersuchungsstellen im Hauke-Haien-Koog entwickelte sich ungestört aus einer Salzwiese zu einer Süßwiese des reifen Marschlandes. Die Orte 22 und 25 im Norden des Kooges (Eindeichung 1959) wurden in den ersten Jahren durch Rapsanbau genutzt und sind erst seit 1965 durch Aussaat eine selten beweidete Mähwiese. Im Bereich der Standorte 21 und 24 im Süden des Koogs war vor der Eindeichung unbewachsenes Watt. Die angesäte Süßwiese (24) ist verhältnismäßig trocken. Standort 21 wird nicht drainiert und bewuchs ohne menschliche Einflußnahme vorwiegend mit Halophyten (salziges Grundwasser!).

Nach HEYDEMANN (1960, 1962b) ist in neuen Kögen die Aussüßung in 3 Jahren nach der Eindeichung annähernd abgeschlossen. Etwa vom 6. Jahr an kann der Koogboden als reifes Marschland angesehen werden. Die Besiedlung durch Spinnen und Käfer aus älteren Kögen erfolgt nach HEYDEMANN ebenfalls in diesem Zeitraum. Für Milben und Collembolen müßte auf Grund ihrer geringeren Laufaktivität eine längere Besiedlungszeit erwartet werden.

Nach den anfangs beschriebenen Artenkomplexen in Süßwiesen des jungen Koogs kann als sicher gelten, daß salztolerante Arten mit größerer Verbreitungsaktivität die wesentlichen Primärbesiedler stellen (Artengruppe III in Tab.11). Da die untersuchten Biotope nach der Eindeichung auf unbewachsenem bzw. umgepflügtem Schlickboden entstanden, können die Arten nur aus der Nachbarschaft eingewandert sein. Die nächsten Biotope mit einer entwickelten Süßwiesenflora und -fauna sind die angrenzenden alten Seedeiche. Tatsächlich sind die Oribatiden und Collembolen der neuen Süßwiesen nahezu alle auf Deichen verbreitet (vgl. nächstes Kapitel). Die Zeit von 5...8 Jahren reicht also aus, um in einer Entfernung von 100...200 m bis zum Deich eine primäre Süßwiesenfauna entstehen zu lassen. Ein Klimaxstadium der Lebensgemeinschaft im Boden ist jedoch noch nicht erreicht, da mehrere zu erwartende Arten noch fehlen.

5.1.2.3. Deiche, Warften, Küstendünen

Oberhalb der salzhaltigen Spülsaumzone tragen Deiche und Warften die gleiche Vegetation (Lolio-Cynosuretum) wie das Dauergrünland in den Kögen der Marsch. Das Mikroklima ist jedoch in der Regel erheblich trockener und wärmer, was durch die Hanglage und Exposition gegen Sonne und Wind bedingt ist. Demzufolge konnte HEYDEMANN (1962b, 1962a) eine Anzahl xerophiler Coleopteren auf Deichen nachweisen, die dem feuchten Marschland fehlen.

Das Artenspektrum der Oribatiden und Collembolen stimmt weitgehend mit dem der Süßwiesen in Sommerkögen und im reifen Marschland überein. Vor-

herrschend sind die eurytopen Arten mit nachweislich hoher bis mittlerer Toleranz gegen Salz (s. dazu Tab. 12, 13: Standorte 28–33). Die Anzahl der salzempfindlichen Süßwiesenarten ist jedoch deutlich geringer als in den Wiesen von alten Kögen. Hierin stimmt die Deichfauna mit derjenigen der höchsten Vorlandzone, des Sommerkoogs und jungen Koogwiesen überein. Diesen Biotopen gemeinsam ist ein mittlerer Salzgehalt von $1 \dots 5\text{‰}$. Seedeiche und Warften behalten durch gelegentliches Spritzwasser einen niedrigen Salzgehalt.

Die Deiche und Warften weisen sich jedoch durch die Anwesenheit einiger xerophiler Arten als trockenere Variante der Fettweiden-Fauna aus. Einige der Arten der salzmeidenden Gruppe kommen bevorzugt auf trockenen Wiesen, Heiden, auf Bäumen oder in der Vegetationsschicht vor. *Trichoribates novus* wird zwar auch aus nassen Wiesen gemeldet (z.B. STRENZKE 1952a), aber sie wurde hier auf den trockenen Deichen in großer Zahl aus der Grasschicht gestreift, was wenigstens eine gewisse Trockenheitsresistenz verrät.

Unter den Arten des Euedaphon sind *Heteromurus nitidus*, *Pseudosinella alba* und *P. petterseni* typisch für Wiesen geringerer Feuchtigkeit. Sie zählen zwar zu den euryöken Collembolenarten (vgl. GISIN 1943), fehlen aber den feuchten Wiesen im Vorland und in den Kögen.

Im Bereich des Spülsaumes der Warften und an der Außenböschung der Deiche wurden erwartungsgemäß nur salztolerante Arten neben Salzwiesentieren angetroffen, wie *Punctoribates quadrivertex* und *Folsomia sexoculata*. Die Proben aus dieser Zone werden nicht in die Tabellen aufgenommen. Ähnlich gemischt ist die Fauna des Sommerdeichs in der Meldorfen Bucht (Tab. 12, Standort 31).

Die Proben im Bereich der Küstendüne bei List (Sylt, Orte 34, 35) setzen das Salzwiesenprofil (Orte 7 und 13 in Kap. 5.1.1.5.) nach oben hin fort. Sowohl unten in der Mischzone von Strandhafer mit der Bottenbinse und weiteren Salzpflanzen sowie in der reinen Dünenvegetation auf Sand wurden verbreitete Grünlandarten angetroffen aber auch xerophile Oribatiden wie *Camisia spinifer*, *Passalozetes perforatus*, *Carabodes minusculus* und *marginatus* und *Tectocephus tenuis*. Diese xerophilen Arten konnten auch auf Deichen nicht nachgewiesen werden.

5.1.3. Faunen-Vergleich mit Salzwiesen an der Ostseeküste und im Binnenland

An der Ostseeküste Schleswig-Holsteins wurde an zwei Orten die Salzwiesenfauna untersucht. Auf dem Bottsand (Kieler Außenförde) wurde ein Profil vom wasserübersättigten unteren Puccinellietum bis ins trockene Juncetum gerardi gelegt (Standorte 36, 38...40 und 43 in Tab. 12 und 13) wie auch an der Schleinahe Maasholm (Orte 37, 41, 42 in Tab. 12 und 13). Die Proben von Binnenlandsalznahe Maasholm (Orte 37, 41, 42 in Tab. 12 und 13). Die Proben von Binnenlandsalznahe Maasholm (Orte 37, 41, 42 in Tab. 12 und 13) stellen stammen aus einem salzigen Niederungsmoor bei Oldesloe (Orte 44...46) und aus einer Salzwiese bei Barnstorf (Niedersachsen, Ort 47). Die Ergebnisse wurden detailliert von WEIGMANN (1971) dargestellt. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Collembolen- und Oribatidenfauna in Salzwiesen an der Ostseeküste prinzipiell der an der Nordseeküste entspricht, obgleich der Salz-

[illegible]

Tabelle 12 (Fortsetzung)

Standort-Nr.																				
	Andel							Nordseeküste												
								Rotschwinkel							unterer					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Trimalaconothrus</i> sp.																				
C <i>Dicyrtoma minuta</i>																				
<i>Galumna elimata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Paraleius leontonycha</i>																!				
C <i>Xenylla corticalis</i> (?)																!				
<i>Neoribates aurantiacus</i>															1					
C <i>Sminthurinus elegans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
C <i>Isotoma notabilis</i>																				
<i>Achipteria coleoptrata</i>																				
<i>Eupelops occultus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Oppia uova</i>																				
<i>Autogneta longilamellata</i>																				
C <i>Folsomia quadrioculata</i>																				
<i>Minunthozetes semirufus</i>																				
<i>Galumna lanceata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pergalumna nervosa</i>																				
<i>Ceratozetes mediocris</i>																				
<i>Hypochthonius rufulus</i>																				
<i>Oribatella quadricornuta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eupelops plicatus</i>																				
<i>Punctoribates punctum</i>																				
C <i>Isotoma olivacea</i>																				
<i>Trichoribates novus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	!	.	.	.	.
<i>Trichoribat. trimaculatus</i>																				
<i>Scutovertex minutus</i>							1						5		!			1		
<i>Scutovertex sculptus</i>																				
<i>Zygribatula terricola</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Camisia biverrucata</i>																				3
<i>Camisia spinifer</i>																				
<i>Passalozetes perforatus</i>																				
<i>Carabodes minusculus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carabodes marginatus</i>																				
<i>Tectocephus tenuis</i>																				
<i>Astegistes pilosus</i>													1							

gehalt im Boden durchweg geringer ist und die Gezeitenüberflutung fehlt. Von den salzgebundenen Arten wurden *Punctoribates quadrivertex*, *Ameronothrus schneideri* und *nigrofemoratus*, *Hermannia subglabra* und *Folsomia sexoculata* ebenfalls dort gefunden. Auch die salztoleranten Begleitarten sind weitgehend dieselben. An den Binnenlandsalzstellen wurden *H. subglabra* und *F. sexoculata* wiedergefunden.

[illegible]

5.2. Zonierung der Artenverbindungen

5.2.1. Übersicht zur Verteilung der Arten

Die Artenkomplexe der untersuchten Standorte wurden im vorhergehenden Teil im einzelnen beschrieben und kommentiert. Zwei Übersichtstabellen zeigen die Verteilung der Arten: Tab.12 für die hemiedaphisch lebenden Arten (ein-

schließlich Vegetationsbewohner) und Tab.13 für die vorwiegend euedaphisch lebenden Arten. Der Anteil der Arten an der Fauna einer Lebensformgruppe wird in Dominanz-Klassen ausgedrückt. Bei der Bildung von Dominanz-Klassen folge ich HEYDEMANN (1960).

Es bedeutet: 5 = eudominant = über 30% der Individuen
 4 = dominant = 10...30% der Individuen
 3 = subdominant = 5...10% der Individuen
 2 = rezedent = 1... 5% der Individuen
 1 = subrezedent = unter 1% der Individuen

Die Reihenfolge der Arten wird bestimmt durch ihre Präsenz und Dominanz in den Böden verschiedener Salinität. Arten mit ähnlicher Verteilung stehen in den Tabellen nahe beieinander. Die stenotopen Salzwiesenarten werden an den Anfang gestellt (Gruppe I, II), es folgen die eurytopen Arten mit größerer Salztoleranz (Gruppe III) und schließlich diejenigen, die nur schwach salzige oder völlig salzfreie Böden bewohnen. Nur bei wenigen Arten wird ihre erkennbare Reaktion auf Bodenfeuchtigkeit berücksichtigt (Dünen, Deiche). Die Bewertungsprinzipien werden im Kapitel 5.2.2. („Artengruppen ähnlicher ökologischer Valenz“) näher erläutert, sie beeinflussen nicht die Anordnung in den Tabellen.

Die Standorte wurden ebenfalls nach ihrer Ähnlichkeit zueinander geordnet. Von links nach rechts folgen die weniger salzigen Wiesen der Nordseeküste auf die salzigeren, beginnend mit den Andelstandorten. Die Binnenlandsalzstellen und Salzwiesen der Ostseeküste stehen am Ende der Tabellen und nicht neben den Nordsee-Salzwiesen. Durch diese Anordnung sind sowohl die Gegensätze wie Ähnlichkeiten im Artenspektrum der geographisch getrennten Salzstellen besser erkennbar. Die Tab.12 und 13 fassen Artenbestände und Dominanzverhältnisse der einzelnen Standorte noch einmal zusammen. Hieran anschließend soll im folgenden vergleichend auf die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit der Artenspektren verschiedener Biotop-Typen und auf die Verteilung der einzelnen Arten im Faktorengefälle der Küste eingegangen werden.

5.2.2. Artengruppen ähnlicher ökologischer Valenz

KNÜLLE (1957) hat in die Synökologie den Begriff der „isovalenten Gruppen“ eingeführt. Arten mit ähnlichen oder gleichen ökologischen Ansprüchen werden als isovalent angesehen. Sie treten mit gewisser Regelmäßigkeit gemeinsam in denjenigen Biotopen auf, die die geforderte spezifische Faktorenkombination aufweisen. Sie bilden also eine relativ einheitliche ökologische Gruppe. In der Regel setzt sich die Synusie eines Standortes aus mehreren solcher Artengruppen zusammen.

Je enger Arten oder Artengruppen an spezielle Standorteigenschaften gebunden sind oder je empfindlicher sie auf bestimmte Faktoren reagieren, desto größer ist ihr diagnostischer Wert für eine Standortbeurteilung. Diese Kriterien, meist auf einzelne Arten angewendet, benutzten andere Bodenzooologen (wie GISIN 1943;

Tabelle 13

Verteilung der euedaphischen Arten in den untersuchten Standorten
(Zahlen sind Dominanz-Klassen. + = vorhanden, Menge nicht erfaßt, 0" vor dem Namen = Collembolen)

[illegible]

STRENZKE 1949, 1952a; MACFADYEN 1954) schon vorher zur Bewertung von Charakterarten, Differenzialarten oder Begleitern bestimmter Zoozönosen. KLIMA (1956, 1959) und MORITZ (1963) zeigten darüber hinaus, daß sich bei den Oribatiden die Verbreitungsbilder der Valenz-Gruppen verschiedener Lebensformtypen (Hemiedaphon, Euedaphon bzw. Oberflächenformen, Strukturfolger, Tiefenformen sensu MORITZ) topographisch nicht decken müssen. Diese Erfahrung wurde auch beim Vergleich der Artenverbindungen verschieden salziger Böden der Nordseeküste gemacht, und deshalb werden die Arten des Eudaphon getrennt besprochen. Arten der Vegetationsschicht (= Atmobios) werden hingegen nicht von den hemiedaphischen abgesondert, weil erstens die Zahl der als Vegetationsbewohner in Frage kommenden Arten sehr gering ist und weil außerdem erwartet werden kann, daß oft dieselben ökologischen Faktoren auf beide Lebensformgruppen wirken. Es können sowohl Arten der Vegetationsschicht (Sminthuriden wie *Bourletiella*, *Sminthurus*) auf dem Boden angetroffen werden als auch hemiedaphische Arten (Oribatiden wie *Scheloribates*, *Ameronothrus* u.a.) in der Vegetation. Im übrigen war die Probennahme nur für die quantitative Erfassung der Bodenbewohner geeignet.

Alle ausgewerteten Proben stammen von Grünlandstandorten. Deshalb erübrigt sich eine multivariante Gruppierung, wie sie von KNÜLLE (1957) und KLIMA (1959) durchgeführt wurde. Hier werden Artengruppen gebildet, die sich in den zonierten Faktorenkonstellationen an der Küste isovalent verhalten. Am bedeutsamsten ist dabei die Valenz gegen den Faktor Salz. Die Salzempfindlichkeit der Arten wird aus ihrer Verteilung hergeleitet aber nicht bewiesen. Bei der Fauna der Dünen und Deiche wird zusätzlich die Bodenfeuchte berücksichtigt und eine Artengruppe abgetrennt, die offensichtlich trockenheitsliebend ist. Nur diese Standorte unterscheiden sich durch besondere Trockenheit von den anderen untersuchten. Auch die Valenzgruppen I und II müssen noch auf andere Faktoren empfindlich reagieren (Nässe, Überflutungshäufigkeit?), denn Anedel- und untere Rotschwingelzone sind nicht signifikant verschieden bezüglich Salzgehalt.

5.2.2.1. Artengruppen des Hemiedaphon

Valenz-Gruppe I: Die Arten dieser Gruppen sind ausschließlich stenotope Arten salziger Böden. Sie haben ihr Optimum eindeutig im Anedelrasen, und die Zonen des Rotschwingelrasens werden seltener und nur in geringer Abundanz besiedelt (Tab. 12). Dieser Befund gilt für die Nordseeküste wie auch für die Ostseeküste Schleswig-Holsteins. Es rechnen hierzu die Oribatiden *Punctoribates quadriverter*, *Ameronothrus schneideri* und *nigrofemoratus* sowie der Collembole *Isotoma maritima*.

Es kann angenommen werden, daß diese Arten in hohem Maße überflutungsresistent und möglicherweise auch halobiont sind. Ob sie obligatorisch an das marine Litoral gebunden sind (= thalassobiont), ist kaum zu entscheiden. Jedenfalls sind sie für Binnenlandsalzstellen bisher nicht nachgewiesen (Ausnahme ist

I. maritima; SCHALLER (1960) zitiert den fragwürdigen Fund bei Braunschweig durch PAGEL 1953). An diese Gruppe angeschlossen wird *Archisotoma pulchella*. Sie lebt an der Nordseeküste auf den *Vaucheria*-Rasen im Watt unterhalb der MThw-Linie und dringt selten in die untere Andelzone vor.

Valenz-Gruppe II: Auch die Arten dieser Gruppe sind stenotope Salzwiesenbewohner. Ihr Optimum liegt jedoch im Rotschwingelrasen, der seltener überflutet wird und im Sommer eher austrocknet. Die Arten sind die Oribatiden *Hermannia subglabra*, *Oribatella arctica litoralis* und der Collembole *Folsomia sexoculata*.

An den Binnenland-Salzstellen von Oldesloe wurden *H. subglabra* und *F. sexoculata* angetroffen. *O. arctica litoralis* bevorzugt an der Nordseeküste offenbar den trockeneren oberen Rotschwingelrasen, nur dort ist sie häufig. Der Andelrasen an der Ostsee wird von den drei Arten jedoch zahlreich besiedelt, wodurch erkennbar wird, daß nicht die Pflanzen direkt die Zonierung der Mesofauna bedingen, sondern eher abiotische Faktoren wie Überflutung und Salzgehalt. Die Arten sind vermutlich halobiont oder halophil.

Valenz-Gruppe III: Die Gruppe umfaßt alle Arten mit einer deutlichen Salztoleranz, die aber nicht auf Salzbiotope beschränkt sind. Sie beweisen durch ihre Existenz im Vorland, daß sie zeitweise Salzgehalte von mehr als 10‰ ertragen. Hierzu zählen viele Ubiquisten und weit verbreitete Wiesentiere. Die häufigsten mit teilweise hoher Dominanz im Vorland sind folgende Oribatiden: *Liebstadia similis*, *Platynothrus peltifer*, *Trichoribates incisellus*, *Oppia clavipectinata*, *Scheeloribates laevigatus*, *Tectocephus velatus*, *Thyrisoma lanceolata*, *Peloptulus phaenotus*, *Punctoribates hexagonus* und die Collembolen *Isotoma viridis*, *Sminthurinus aureus* und *Brachystomella parvula*.

Dazu kommt eine größere Zahl von weniger häufigen Arten (Tab.12). Die Oribatiden *T. incisellus*, *P. phaenotus* und *P. hexagonus* werden so häufig aus Salzwiesen gemeldet, daß z.B. STRENZKE (1952a) und KNÜLLE (1957) in Salzstellen einen bevorzugten Biotop vermuten. Allerdings bringt STRENZKE klar zum Ausdruck, daß nicht der Salzgehalt ausschlaggebend zu sein braucht. Die Arten sind an Salzstellen des Binnenlandes häufig: Oldesloe, Barnstorf; Neusiedler See (SCHUSTER 1959); Salinen von Ciechocinek in Polen (WILLMANN 1949). Sie leben aber auch in salzfreien Wiesen.

Valenz-Gruppe IV: Diese Arten wurden nur in völlig oder fast salzfreien Böden nachgewiesen. Gegenüber anderen Faktoren, wie pH, Humusmenge des Bodens usw., können die Arten dieser Gruppe nicht als isovalent angesehen werden.

Einige von ihnen sind ausgesprochen häufige Ubiquisten, für die man deshalb keinen optimalen Biotop nennen kann, z.B. die Oribatiden *Oppia nova*, *Achipteria coleoptrata* und die Collembolen *Isotoma notabilis* und *Folsomia quadrioculata*. Andere sind weit verbreitete Wiesenarten: *Eupelops occultus*, *Ceratozetes medioris*, *Punctoribates punctum* (Orib.) und *Sminthurinus elegans* (Coll.). Selbstverständlich gibt es gleitende Übergänge zwischen salztoleranten und salzempfind-

lichen Arten, die hier nach formalen Kriterien („vorhanden“ in stärker salzigem Vorland oder nicht) einer Gruppe zugeordnet wurden. Es handelt sich dabei jedoch immer um Arten mit sehr geringer Dominanz und Konstanz (vgl. Tab. 12), so daß ihre Zuordnung quantitativ bedeutungslos ist.

Valenz-Gruppe V: Die Arten dieser Gruppe heben sich gegen die der anderen dadurch ab, daß ihr ökologisches Optimum an trockenen Standorten liegt. Alle Arten sind Oribatiden, die im Rahmen dieser Untersuchungen fast nur auf Dünen und Deiche beschränkt waren. Folgende Arten sind typisch für Heide- und Dünenböden: *Camisia biverrucata*, *C. spinifer*, *Passalozetes perforatus*, *Carabodes minusculus* und *marginatus* und *Tectocephus tenuis*.

Die Arten dieser Gruppe, welche als Differentialarten der Deichfauna gegen die Fauna der Koogwiesen in Frage kommen, sind durchweg weniger stenotope Bewohner trockener Böden, obwohl dort ihr Optimum liegt. Es sind: *Trichoribates novus* und *trimaculatus*, *Scutovertex minutus* und *sculptus* und *Zygoribatula terricola*.

Insgesamt sind diese Arten zwar nicht in jeder Hinsicht als streng isovalent zu bezeichnen, wie beispielsweise die Studien von STRENZKE (1952a) und KNÜLLE (1957) zeigen. Sie bilden jedoch für den Standortvergleich an der Nordseeküste eine Hilfsgruppe von bedeutendem diagnostischen Wert.

5.2.2.2. Artengruppen des Euedaphon

Die Abgrenzung der Valenz-Gruppen des Euedaphon erfolgt nach denselben Gesichtspunkten wie für das Hemiedaphon. Es wurden ebenfalls dieselben Bezeichnungen gewählt.

Valenz-Gruppe I: Zu den stenotopen Arten der Salzböden zählt allein der Collembolen *Onychiurus debilis*. Er kommt nur im Andelrasen der verschiedenen Orte regelmäßig und zahlreich vor, besiedelt dagegen kaum Rotschwingelrasen. DÜRKOP (1935) fand ihn auch im feuchten Sandstrand der Ostsee. Stenotope Salzwiesenarten mit einem Optimum im Rotschwingelrasen, entsprechend der Valenz-Gruppe II des Hemiedaphon, fehlen völlig.

Valenz-Gruppe III: Drei salztolerante Arten des Euedaphon besiedeln vom Andelrasen bis zum Deich und reifen Marschland alle Böden, die nicht gerade extrem naß sind: *Oppia minus* (Orib.), *Tullbergia krausbaueri* und *Friesea mirabilis* (Coll.). Durch die Häufigkeit dieser Arten in allen Wiesen macht die euedaphische Fauna insgesamt einen recht homogenen Eindruck. Die Arten sind echte Ubiquisten und leben auch in Waldböden. Alle anderen Arten dieser Gruppe sind nur sporadisch anzutreffen und in den untersuchten Wiesen selten zahlreich (meist *Suctobelba*-Arten, s. Tab. 13).

Valenz-Gruppe IV: Die meisten euedaphischen Arten traten nur in Proben aus nicht oder schwach salzigen Böden auf, weshalb sie als salzempfindlich angesehen werden. Nur sehr selten erreichen diese Arten hohe Dominanzzahlen, weil die Ubiquisten der Gruppe III so individuenreich sind.

Es gehören einige allgemein verbreitete Wiesencollembolen hierher: *Folsomia fimeraria*, *Isotomiella minor*, *Proisotoma minima*, *Onychiurus armatus*, *Tullbergia quadrispina*. Oribatiden spielen eine untergeordnete Rolle, die wenigen Vertreter der Familie Brachychthoniidae konnten nicht sicher bestimmt werden. Nach meinem Probenmaterial sind einige euedaphische Collembolen nur auf trockenere Böden der Deiche und Dünen beschränkt: *Tullbergia affinis*, *Heteromurus nitidus*, *Pseudosinella alba*, *P. petterseni* und *Isotomina bipunctata*.

Die Literaturangaben (zitiert in WEIGMANN 1970: S. 69) zum Feuchtigkeitsbedürfnis dieser Arten sind jedoch widersprüchlich, weshalb auf eine Abtrennung xerophiler Arten verzichtet werden muß. Es scheint, daß euedaphische Lebensweise und Xerophilie bei Collembolen nicht kombiniert verwirklicht ist. Möglicherweise sind die mäßig feuchten Böden der Deiche und Dünen jedoch wärmer als die der feuchten Wiesen, ohne daß die Luftfeuchtigkeit im Bodeninneren verschieden ist.

5.2.3. Arten- und Dominantenidentität der Biotope

Für die Beurteilung der Faunen-Ähnlichkeit von Biotopen werden verschiedene statistische Methoden verwendet. Die Berechnung der Artenidentität von verschiedenen Bodentiergemeinschaften wurde schon wiederholt durchgeführt und hat sich als brauchbar erwiesen, Ähnlichkeiten oder Unterschiede von Standorten oder Biotopen auf Grund der Fauna zu dokumentieren. Dabei werden die quantitativen Merkmale der Artenkomplexe (Dominanz, Abundanz) ebensowenig beachtet wie ökologische Ansprüche einzelner Arten.

Es wird hier der Ähnlichkeitsquotient Q/S (= Quotient of Similarity) des Botanikers SØRENSEN (1948) zugrunde gelegt, der sich nach HAARLOV (1960), FRANZ (1963), MORITZ (1963) und NOSEK (1963) bewährt hat. Er leistet annähernd das gleiche, wie die Jaccard-Zahl (Anwendung z.B. durch BALOGH 1958; LOKSA 1956 und SCHALK 1968) und andere Indizes.

Die Berechnungsformel ist $Q/S = \frac{c}{a + b - c}$

c ist die Zahl der gemeinsamen Arten der beiden zu vergleichenden Populationen, a und b sind die Gesamt-Artenzahlen der Populationen. Multipliziert man Q/S mit 100, so ergibt sich die Artenidentität in %.

Die Dominantenidentität Re (= Renkonensche Zahl) wird berechnet, indem die Dominanzwerte der gemeinsamen Arten paarweise geordnet und die jeweils kleineren Werte addiert werden. (Zur Berechnung und Anwendung vgl. BALOGH 1958; LOKSA 1956.)

5.2.3.1. Hemiedaphische Fauna

Für den Vergleich der Artenidentitäten (Abb. 7) und Dominantenidentitäten (Abb. 8) wurden nur die summierten Proben von Standorten verwendet, die eine ausreichend hohe Individuenmenge erbrachten. Zonen mit gemischter Vegetation wurden nicht berücksichtigt.

Alle An-del-Standorte haben in bezug auf Arten- und Dominantenidentität miteinander eindeutig mehr Ähnlichkeit als mit allen anderen Standort-Typen. Die mittlere Ähnlichkeit mit einigen Rotschwingelwiesen besteht nur in der Artenidentität.

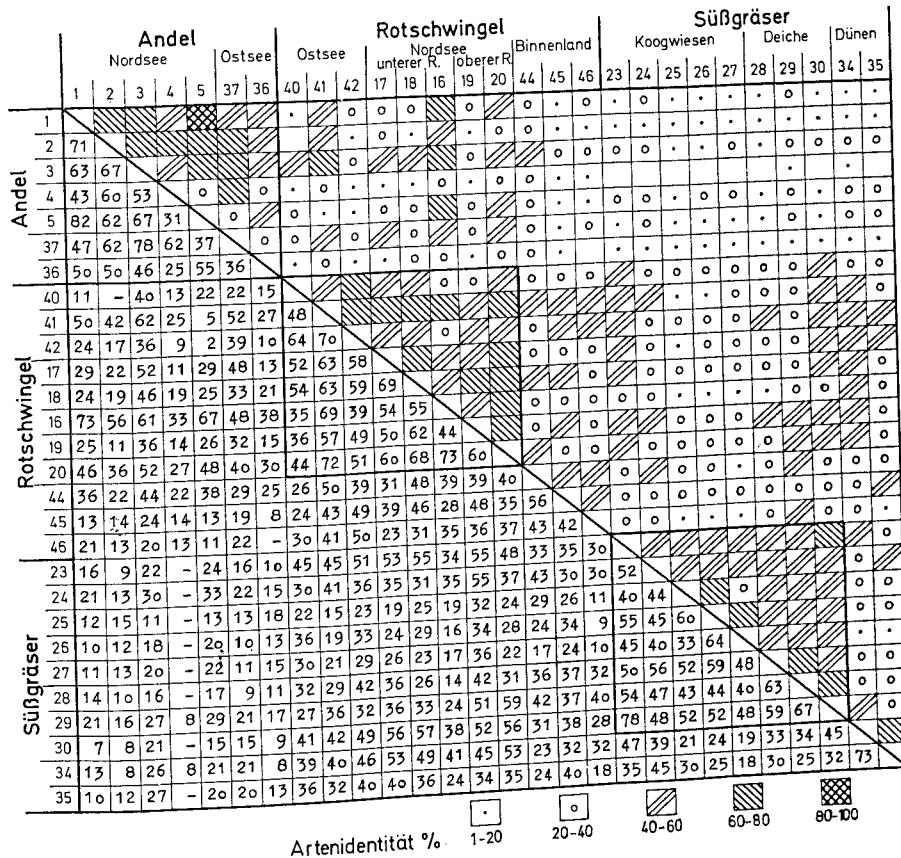
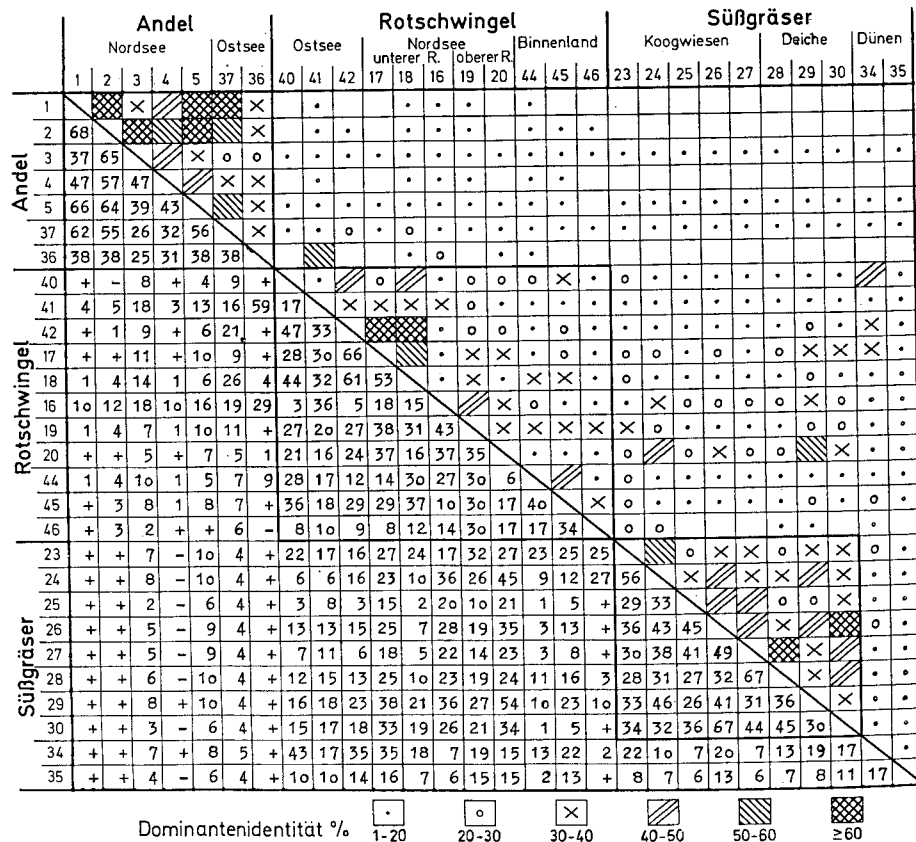


Abb. 7. Artenidentitäten

Die Populationen der Deiche und Süßwiesen heben sich ebenfalls gut gegen die der anderen Biotope ab und sind untereinander ziemlich ähnlich. Die beiden benachbarten Dünenstandorte, der eine schwach salzig (Nr. 35), der andere salzfrei (Nr. 34), zeigen nur in der Artenidentität große Übereinstimmung, während die geringe Dominantenidentität die Unterschiedlichkeit deutlich macht.

Die Gruppe der Rotschwingel-Standorte im Mittelfeld der Diagramme (Abb. 7, 8) — von der Nord- und Ostseeküste und den Oldesloer Binnenland-Salzstellen — läßt in sich keine eindeutige Gliederung zu, die mit geographischer Lage oder Niveau gut korreliert. Zwar sind die Artenidentitäten der Küstenwiesen miteinander größer als von diesen mit Salzwiesen des Binnenlandes. Die Dominantenidentitäten zeigen aber insgesamt eine gewisse Inhomogenität an. Dennoch kann

diese Gruppe als Ganzes bei Berücksichtigung beider Identitäts-Indizes als hinreichend verschieden von den angrenzenden Andel- bzw. Süßwiesen angesehen werden.



5.2.3.2. Euedaphische Fauna

Durch die notwendige Beschränkung auf euedaphische Populationen mit hinreichend großen Individuenzahlen ist die Zahl der miteinander statistisch vergleichbaren Standorte geringer als bei der Besprechung der hemiedaphischen Fauna. Es können nur die besser untersuchten Standorte der Nordseeküste berücksichtigt werden. Die Population im Andelrasen der Hallig Gröde (Abb. 9, 10: Nr. 3) ist fast allen anderen völlig unähnlich. Dort kam nur die stenotope *Onychiurus debilis* vor; der Rasen hat extrem ungünstige Eigenschaften: sehr salzig und staunäß.

Alle anderen Vorland-Standorte sind in erheblichem Maß artenidentisch (Abb. 9) und dominantenidentisch (Abb. 10). Die Artenidentität der Süßwiesen ist weder miteinander noch mit den Vorlandsalzwiesen hoch. Dagegen ist die Dominantenidentität aller Salz- und Süßwiesen erstaunlich, die einzige Ausnahme bildet der obere Rotschwingel der Meldorfer Bucht (Abb. 10, Nr. 20.).

Eine Gliederung der Standorte nach euedaphischen Lebensgemeinschaften auf der Grundlage von Arten- und Dominantenidentität läßt sich nicht durchführen. Die Begründung dieser Tatsache kann aus den Ausführungen über die Valenzgruppen des Euedaphon (Kapitel 5.2.2.) im Vergleich mit der Übersicht zur Artenverteilung (Tab.13) leicht hergeleitet werden: Die Dominantenidentität spiegelt im wesentlichen nur das Zahlenverhältnis der drei stets zu findenden Ubiquisten wider, die fast immer dominieren und besonders salztolerant sind (*Tullbergia krausbaueri*, *Friesea mirabilis*, *Oppia minus*). Die abweichend niedrigen Dominanzidentitäten für Vergleiche mit dem oberen Rotschwingelrasen (Abb.10, Nr. 20) beruhen auf einer Dominanzverschiebung zugunsten von *Oppia minus*,

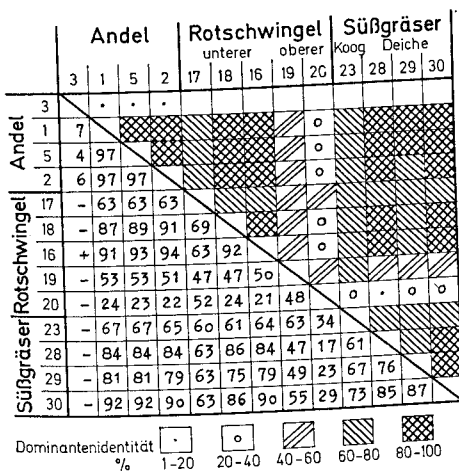


Abb. 9.

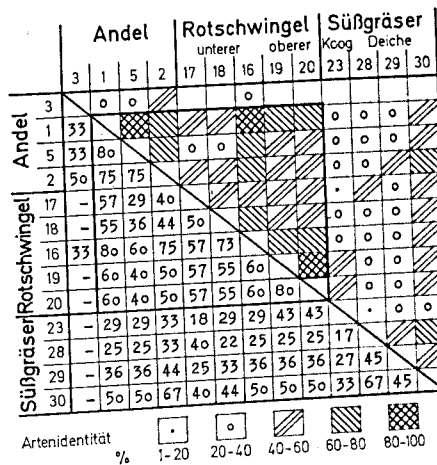


Abb. 10.

Abb. 9. Artenidentitäten

Abb. 10. Dominantenidentitäten der euedaphischen Artenkomplexe. (Standort-Nr. s. Verzeichnis im Anhang)

woraus keine Sonderstellung dieses Standortes hergeleitet werden sollte. Die niedrigen Artenidentitätswerte der Süßwiesen beruhen auf der relativ hohen Zahl salzempfindlicher Arten, die im Vorland fehlen.

Die Aussagekraft und Trennschärfe der Identitätsberechnungen ist begrenzt. Neben methodischen Fehlermöglichkeiten (subjektive Wahl der Standorte, Probenzahl und -größe, Auslesetechnik) scheint mir von Bedeutung zu sein, welche Arten vorkommen, wieviele davon stenotop oder eurytop sind, wieviele Arten durchschnittlich an den Standorten vorkommen und ob relativ viele oder wenige Arten dominant sind. So sind prozentual mehr Collembolenarten eurytop als Oribatidenarten. Die Verteilungsmuster von Käfern und Spinnen im Vorland, von HEYDEMANN (1960, 1962b) am selben Fallenmaterial untersucht, würden nach statistischen Kriterien erheblich verschieden ausfallen, weil eben nur die Käfer durch eine große Zahl halophiler und halobionter Arten vertreten sind. Deswegen halte ich eine These von FRANZ (1963) nicht für allgemeingültig, die besagt, daß die Gruppierungen von Standorten auf Grund der biozönotischen

Ähnlichkeit ihrer terrikolen Bewohner aus verschiedenen Tiergruppen — unabhängig voneinander durchgeführt — weitgehend übereinstimmen, und „daß sich die Bodenfauna in ihrer Gesamtheit nach weitgehend gleichen Gesetzen zu alle Tiere umfassenden Lebensgemeinschaften gruppiert“. Auch FRANZ beschränkt die Gültigkeit dieser These auf das Euedaphon.

Der Wert dieser statistischen Tests liegt in der orientierenden Sichtung umfangreichen Probenmaterials. Die Ergebnisse stellen keine „objektiven biologischen Aussagen“ dar, als die sie offenbar manchmal angesehen werden, sondern bedürfen einer Deutung nach wertenden Kriterien (Valenz der einzelnen Arten, Faktorenanalysen, Korrelation zwischen Faktoren und einzelnen Arten usw.). Denn die Arten, als biologische Grundeinheiten, sind eben nicht gleichwertige Größen, wie zur statistischen Verarbeitung zu fordern wäre.

Eine Deutung der eigenen Ergebnisse in diesem Sinne wird in den nächsten Abschnitten unternommen, was zu einer gewissen Synthese von Statistik und wertender Analyse der Freilandbefunde führen soll.

5.2.4. Die Artenverbindungen der Küstensalzwiesen und der ausgesüßten Marsch

Für die vergleichende Analyse der charakteristischen Artenverteilung über verschieden salzige Wiesen der Nordseeküste werden die Standorte der Meldorfer Bucht verwendet. Sie können in faunistischer Sicht in etwa als repräsentativ für jeweils eine Vegetationszone der Küste gelten, wie der vorangegangene Gesamtvergleich ergab.

Es sind:

A = oberer Andelrasen der Meldorfer Bucht

R = unterer, typischer Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht

oR = oberer Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht

S = Süßwiese im Sommerkoog der Meldorfer Bucht

In den Übersichtstabellen 12 und 13 wurden sie mit den Standortsnummern 1, 16, 20, 23 aufgeführt. Von allen 4 Standorten wurden gleichviele und gleichartige Serienproben aus 2 Jahreszyklen ausgewertet (Einzelheiten in Kapitel 5.1.).

5.2.4.1. Quantitativer Vergleich

Arten- und Individuendichte: Der Andelrasen kann als ein Extrembiotop für terrestrische Arthropoden angesehen werden (hohe Salinität, häufige Überflutung), der unter den hier untersuchten Standorten am ehesten spezielle Anpassungen oder Resistenz erfordert. Demzufolge überrascht es nicht, wenn im Andelrasen die geringste Zahl hemiedaphischer Arten (4 Oribatei, 5 Collembola) angetroffen wurde (Abb. 11). Während die Artenzahl der Collembolen an allen Standorten etwa gleich ist (4...5), nimmt die Zahl der Oribatidenarten im Vorland mit steigendem Niveau kontinuierlich zu. Die Süßwiese des Sommerkoogs gleicht in der Artenzahl dem oberen Rotschwingelrasen.

Von allen Vorland-Wiesen hat der Andelrasen die höchste Individuenzahl (Abb. 12), woran zu über 70% *Punctoribates quadrivertex* (Adulte und Juvenile) beteiligt ist. Diese Tatsache scheint das „zweite biozönotische Grundprinzip“ von THIENEMANN (1920) zu bestätigen: „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biozönose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf.“

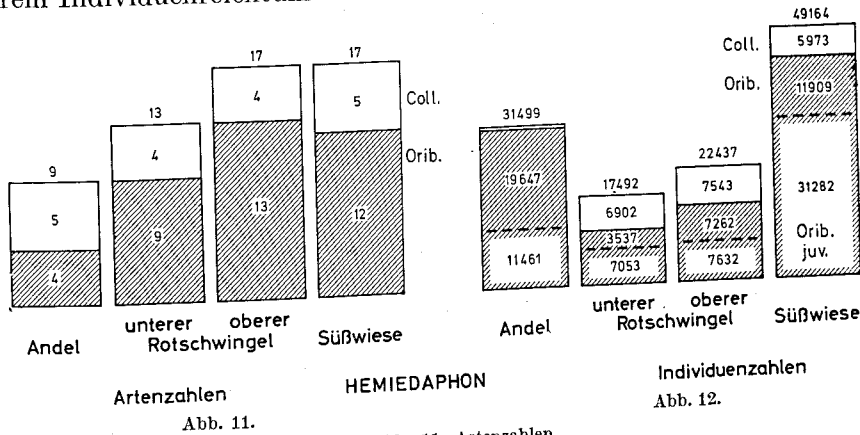


Abb. 11. Artenzahlen

Abb. 12. Individuenzahlen des Hemiedaphon der vier Standorte der Meldorfer Bucht. Mittelwerte pro m². (Weiß = Collembolen, schraffiert = Oribatiden, davon der untere Teil mit Fenster = Anteil der juvenilen Oribatiden)

In der Süßwiese war die Gesamtindividuenzahl mit fast 50000/m² noch höher als im Andelrasen. Auch hier macht eine Art, *Platynothrus peltifer*, den Hauptanteil aus (Juvenile und Adulte zusammen über 60%). Es überwiegen überall die Oribatiden, die Anzahl der Collembolen ist im Andelrasen sehr gering (391 pro m²), an den anderen drei Standorten etwa gleich hoch. Welche Erklärungsmöglichkeiten für die quantitativen Unterschiede in Betracht kommen, wird in Kapitel 5.3. besprochen.

Die Fauna des Euedaphon zeigt ein völlig anderes Bild. Alle Salzwiesen-Standorte (Andel- bis oberer Rotschwingelrasen) weisen nur 5 Arten auf, wobei das Übergewicht bei den Collembolen liegt (Abb. 13). In der Sommerkoog-Süßwiese ist die Anzahl der Collembolenarten etwa doppelt so hoch (8). Nur im oberen Rotschwingel sind die Oribatiden mit einer hohen Individuenzahl vertreten (Abb. 14), an allen anderen Stellen sind sie zahlenmäßig unbedeutend (höchstens 54 Tiere auf 1 m²). Die Individuendichte der Collembolen in der unteren Rotschwingelzone übersteigt die der übrigen Zonen um ein Mehrfaches. Überall dominiert *Tullbergia krausbaueri*, deshalb sind offensichtlich die Unterschiede im Niveau der Bodenoberfläche und im Salzgehalt keine Ursache für die hiermit nicht korrelierende Individuendichte des Euedaphon. Entscheidende Faktoren mögen Bodenfeuchte und Porenvolumen sein, wie noch zu diskutieren sein wird.

Eine Korrelation zwischen Arten- und Individuendichte, wie sie von NAGLITSCH (1962) für Collembolen in Abhängigkeit von Bodeneigenschaften gefunden

wurde, ist nicht gegeben. Sie ist wohl mehr oder weniger zufällig, was die negativen Ergebnisse von WOOD (1967) vermuten lassen, der eine allgemeine, mathematisch faßbare Beziehung nicht herstellen konnte (vgl. auch SCHALK 1968).

Arten- und Dominantenidentität: Wie schon besprochen, lassen die Identitätsberechnungen für eine größere Zahl von Standorten eine grobe Differenzierung der hemiedaphischen Fauna in Korrelation zu Vegetationszonen erkennen, bei der euedaphischen Fauna jedoch nicht. Aus den Abb. 7 bis 10 werden die Werte der Hauptstandorte (Meldorfer Bucht) für eine vergleichende Betrachtung entnommen.

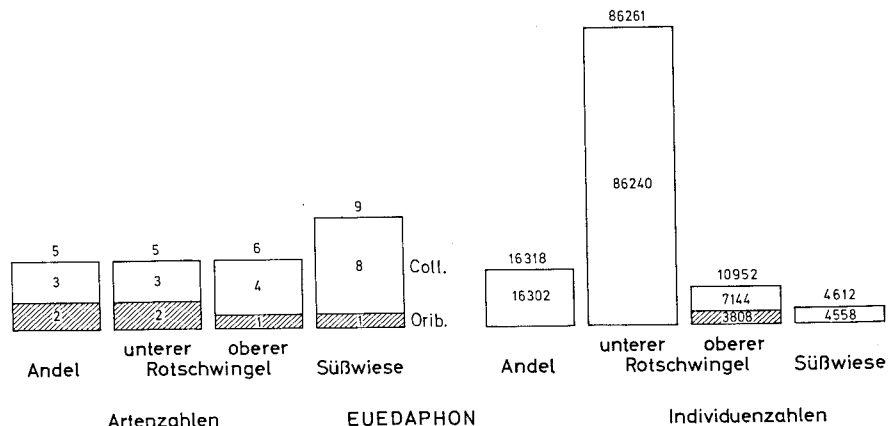


Abb. 13. Artenzahlen. Abb. 14. Individuenzahlen des Euedaphon der vier Standorte der Meldorfer Bucht. Mittelwerte pro m². (Weiß = Collembolen, schraffiert = Oribatiden)

Die Darstellungen der Ähnlichkeitswerte für die hemiedaphischen Arten (einschließlich Atmobios) in einem Beziehungsschema¹ demonstrieren, daß sowohl nach der Artenidentität als nach der Dominantenidentität jeweils die benachbarten Standorte größte Ähnlichkeit aufweisen (Abb. 15a, b). Die Reihenfolge ist A—R—oR—S. Die Salzwiesen-Populationen sind im Artenbestand recht ähnlich, aber im Hinblick auf die Dominantenidentität klar voneinander isoliert. (Es scheint sinnvoll, den Grenzbereich für große Ähnlichkeit bei Artenidentität auf 50...60%, bei Dominantenidentität auf 40...50% festzulegen.)

Im Artenbestand des Euedaphon weicht nur die Population der Süßwiese von den untereinander sehr ähnlichen Populationen der Salzwiesen ab (Abb. 15c, d). Das Schema der Dominantenähnlichkeit weist allein den oberen Rotschwingelrasen als abweichend aus. Insgesamt ist die Übereinstimmung der euedaphischen Faunenkomponenten miteinander beträchtlich.

Konstanz: Nach der Konstantenregel (BALOGH 1958) haben in homogenen Beständen mehr Arten eine hohe oder niedrige Konstanz als eine mittlere, wodurch bei graphischer Auswertung U- oder J-förmige Kurven zustande kommen. Die Konstanz (= „Frequenz“ sensu TISCHLER 1947) gibt die %-Zahl der Proben eines Areals an, in denen die Art vorkommt. Konstanz ist also ein Maß für die Homogenität der Verteilung. Für die vier benachbarten Areale an der Küste werden

¹ Identitätszahlen (%) aus Abb. 7 und 8 entnommen.

jeweils 24 Proben aus 0...4 cm Tiefe berücksichtigt (Daten der Tab.19 bis 22, S. 314 ff.) und ergeben die oberen Kurven der Abb.16. Alle vier Areale zeigen eine hinreichende Homogenität der Oribatiden-Collembolen-Fauna.

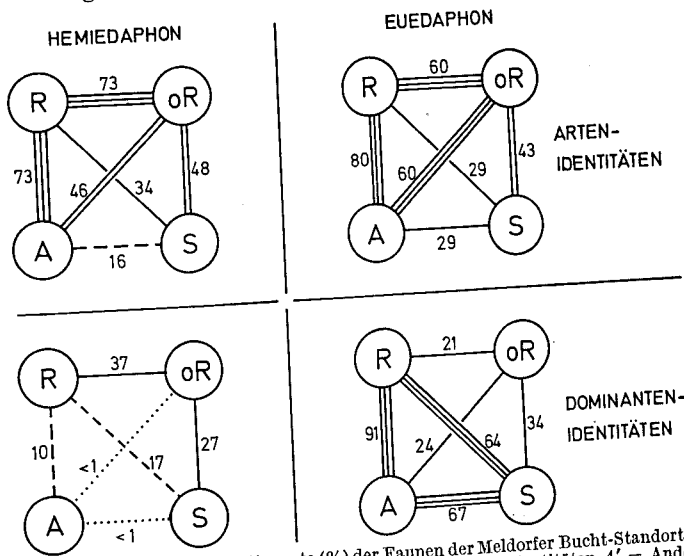


Abb.15a.-d. Graphische Übersicht der Identitätswerte (%) der Faunen der Meldorfer Bucht-Standorte. a, b: Hemiedaphon (links) c, d: Euedaphon (rechts), oben: Artenidentitäten unten: Dominantenidentitäten A' = Andelrasen; R = unterer Rotschwingelrasen; S = Süßwiese; oR = oberer Rotschwingelrasen

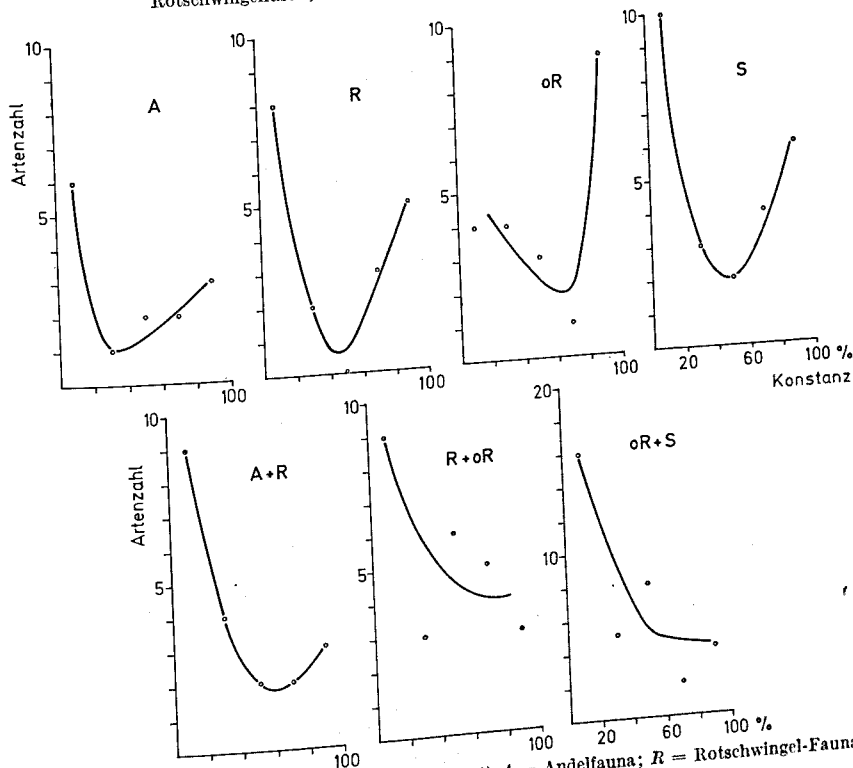


Abb.16. Konstanten-Kurven nach BALOGH (Erklärung im Text) A = Andelfauna; R = Rotschwingel-Fauna; S = Süßwiesen-Fauna; oR = Obere-Rotschwingel-Fauna

Diese graphische Schnellmethode erweist sich darüber hinaus auch als geeignet, zu testen, ob eventuell die benachbarten Areale so ähnlich im Artenbestand und ihrer Konstanz sind, daß bei paarweiser Zusammenfassung immer noch das Bild eines homogenen Areals entsteht. Die entsprechenden Kurven der unteren Reihe in Abb.16 zeigen jedoch Inhomogenität an (anomale Zunahme der niedrigen und mittleren Konstanzklassen und Abnahme der hohen). Alle 4 Bestände sind demnach hinreichend verschieden.

5.2.4.2. Qualitativer Vergleich

Der qualitative Vergleich soll die Unterschiede der Bodenfauna an den vier Standorten der Meldorfer Bucht auf der Basis der ökologischen Wertigkeit der

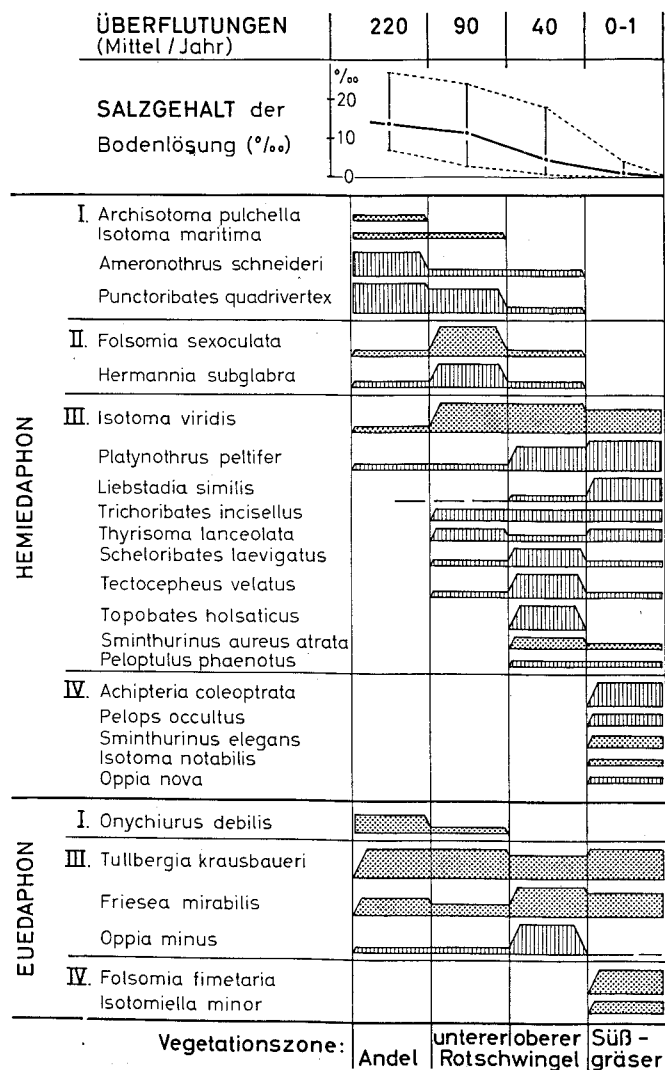


Abb. 17. Verteilung der wichtigen Arten über die Vegetationszonen Balkenbreiten entsprechen Dominanzklassen 1-5.
Collembolen: gerastert, Oribatei: schraffiert

einzelnen Arten deutlich machen. Hierbei wird auf die Zuordnung der Arten zu den Valenz-Gruppen zurückgegriffen, die auf dem Vergleich der Artenverteilung im gesamten Untersuchungsgebiet beruht. Diese Übersicht führte zur Aufstellung von Valenz-Gruppen. Die Arten einer Gruppe verteilen sich gemäß ihrer ökologischen Valenz im Faktorengefälle der Küsten etwa gleich. Die wichtigsten verteilungsregulierenden Faktoren sind hier höchstwahrscheinlich Salzgehalte der Böden und Überflutungshäufigkeit.

Für die Standorte der Melderfer Bucht wird in Abb. 17 die Verteilung und Häufigkeit der wichtigeren Arten schematisch dargestellt. Dieser qualitative Vergleich auf der Basis der ökologischen Wertigkeit der Arten macht die statistisch belegten Faunenunterschiede der Küstenzonen definierbar. Die Population jeder Zone weist jeweils ein anderes Artenspektrum auf, das sich in charakteristischer Weise aus Vertretern der 4 Valenz-Gruppen zusammensetzt.

Die stenotopen Küstenarten der Valenz-Gruppen I und II charakterisieren durch ihre Anwesenheit alle Vorland-Salzwiesen. Wie die Funde solcher Arten aus Binnenlandsalzstellen wahrscheinlich machen, sind sie halophil. Von der Andelzone zur oberen Rotschwingelzone nimmt die Zahl der salztoleranten Arten erheblich zu (Gruppe III). Die Zusammenstellung (Abb. 17) gibt die Arten dieser Gruppe an, die regelmäßig Salzstandorte besiedeln. Die genannten „salzmeidenenden“ Arten der Gruppe IV stehen stellvertretend für eine größere Artenanzahl, die auf salzfreien Wiesen häufig sind, aber Grünland mit nennenswertem Salzgehalt auch dann nicht besiedeln, wenn sie allgemein als euryök gelten (vgl. Kapitel 5.2.2. und Tab. 12, 13).

5.2.4.3. Charakteristik der Artenverbindungen nach kombinierten quantitativen und qualitativen Merkmalen

Zur Abgrenzung von Zoozönosen oder Synusien werden meist Differenzial- oder Charakterarten oder Vikarianten als wertvollste Kriterien angesehen (GISIN 1943, 1955; FRANZ 1945; STRENZKE 1952a u. a.). Je stärker dabei das Gewicht auf einzelne Arten gelegt wird, desto eher sind aus weiteren Untersuchungen an „gleichen“ oder ähnlichen Standorten Widersprüche zu erwarten, daß also etwa vikariierende Arten (sensu GISIN 1943) gemeinsam angetroffen werden oder die typische Art fehlt, wo sie zu erwarten wäre. So fehlt z. B. in der Melderfer Bucht in allen Probenreihen die Charakterart der Salzwiesen, *Oribatella arctica litoralis* (Nominatform der entsprechenden Synusie nach STRENZKE 1952a). Besondere Schwierigkeiten sind bei der synökologischen Bearbeitung von systematischen Gruppen zu erwarten, die reich an eurytopen Arten sind, was bei Collembolen nach AGRELL (1941) der Fall ist. Die Schwierigkeiten in der biozönotischen Gliederung werden keineswegs vermieden, wenn man statt einer wertenden Analyse nur statistische Methoden einsetzt, sie werden eher größer.

Nach HEYDEMANN (1956) und BALOGH (1958) „ist dort die Grenze der Biozönose zu suchen, wo die meisten Populationen der hinreichend dominanten Arten

einer Biozönose ein deutliches Gefälle in der Abundanz zum angrenzenden Lebensraum hin aufweisen“. Je kleinräumiger bzw. ähnlicher im Faktorengefüge die betrachteten Standorte sind, desto notwendiger sind neben den Artenspektren die Abundanz- oder Dominanzverschiebungen der Faunenkomplexe zu berücksichtigen. Besondere Bedeutung haben dabei quantitative Verschiebungen, die Arten mit nachweislicher Präferenz oder Empfindlichkeit gegenüber Faktoren betreffen, welche an den Standorten verschieden ausgeprägt sind.

Zur Charakterisierung der Artenverbindungen im bekannten Faktorengefälle der Küste scheint darum eine Valenzgruppen-Dominanz besonders geeignet. Sie soll ausdrücken, mit welcher gemeinsamen relativen Abundanz (= Dominanz-%) Arten der definierten Valenzgruppen die unterschiedlichen Standort-Typen

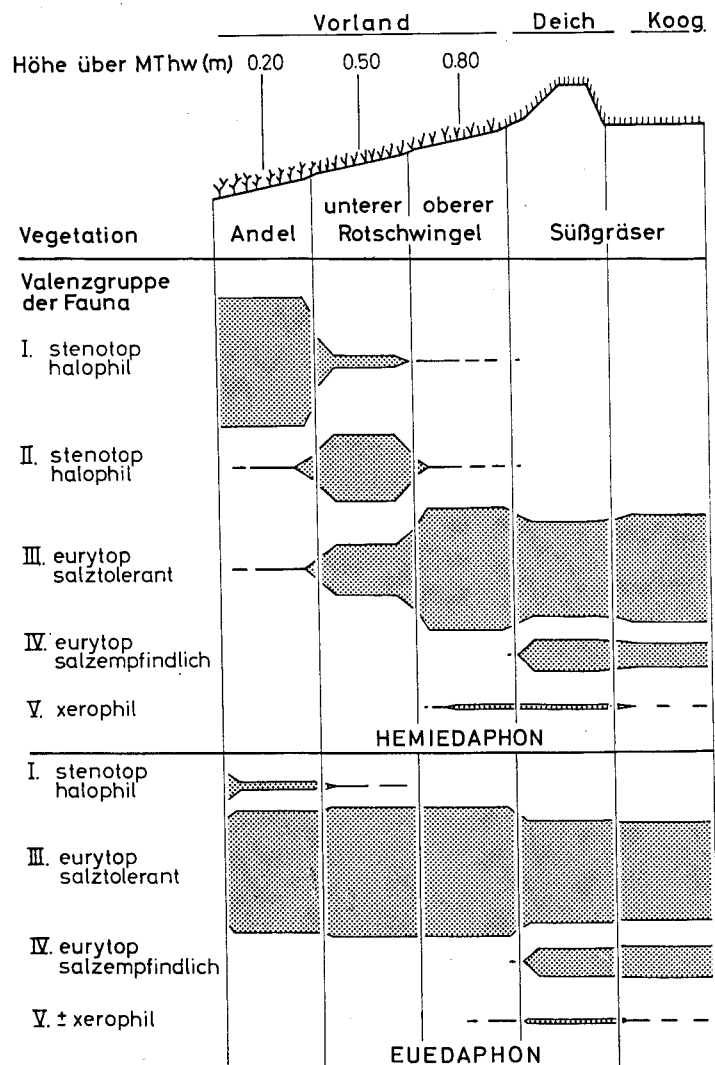


Abb. 18. Dominanz-Verschiebung der Valenzgruppen (= alle Arten mit ähnlicher ökologischer Valenz) im Faktorengefälle (Maximale Balkenbreite = 100% Dominanz)

besiedeln. In der graphischen Darstellung (Abb. 18) werden die Populationen der Standorte von der Meldorfer Bucht als Modellfall verwendet. Die Werte für die „Deichpopulation“ sind durch Addition der Bodenproben-Fänge von den drei Deichen (Hauke-Haien-Koog, Osewoldter Koog, vgl. Kapitel 5.1.2.3.) ermittelt worden.

Die Faunencharakteristik auf dieser Grundlage gilt generell für die Salzwiesen der Nordseeküste. Sie läßt sich auch, wenig variiert, auf Ostseesalzwiesen und Binnenlandsalzstellen anwenden.

Die Artenverbindungen lassen sich auf der Basis der Valenzgruppen-Dominanz allgemein charakterisieren.

1. *Die Fauna des Andelrasens*: Den Andelrasen im Einflußbereich der Gezeiten an der Nordsee besiedeln nur die Arten der Gruppe I zahlreich. Sie haben hier ihr Abundanzmaximum. Ihr Vorkommen ist ebenso wie das der Gruppe II auf Salzböden beschränkt. Sie sind stenotop, halophil oder halobiont. Die halophilen Arten der Gruppe II und die salztoleranten hemiedaphischen Arten (Gruppe III) sind höchstens schwach vertreten (überflutungsempfindlich?). Euedaphische, salztolerante Arten leben im Andelrasen, wenn er nicht staunäß ist.

2. *Die Fauna des unteren Rotschwingelrasens*: Die Artenverbindung ist durch die stenotopen Arten der Gruppe II als „Salzwiesenfauna“ gekennzeichnet. Salztolerante Arten (Gruppe III) machen meist einen bedeutenden Individuenanteil aus, während Arten der Gruppe I keine wesentliche Rolle spielen.

3. *Die Fauna des oberen Rotschwingelrasens*: Die Charakterarten der Salzwiesen (Gruppe I, II) sind höchstens in einzelnen Exemplaren vertreten. Die salzmeidenden Arten (Gruppe IV) fehlen auch. Neben den verbleibenden, salztoleranten Arten (Gruppe III) werden manchmal xerophile Arten angetroffen (Gruppe V), die dann aber auch salztolerant sein müssen. Die Fauna ist eine charakteristische Fragmentvariante einer Süßwiesenfauna. Sie ist gekennzeichnet durch das Fehlen ökologischer Spezialisten ($\pm$ stenotope, salzliebende und salzmeidende Arten).

4. *Die Fauna der Süßwiesen*: Die stenotopen Salzwiesenarten kommen nie vor, wenn die Süßwiese nicht erst seit kurzer Zeit salzfrei ist (junge Köge) oder in unmittelbarer Nachbarschaft von Salzstellen liegt. Aber dann sind solche Arten Irrgäste (sensu TISCHLER 1947) und entsprechend selten. Die schweren Marschböden in den Kögen der Nordseeküste sind normalerweise feucht, so daß xerophile Arten kaum angetroffen werden, auf Deichen mit trockenerem Mikroklima kommen sie jedoch mit geringer Dominanz vor.

5.2.5. Die topographische Übereinstimmung der Bodentiergesellschaften mit den Pflanzengesellschaften

Es überrascht nicht, im Grenzbereich des terrestrischen Lebensraums Pflanzen und Bodentiere zu finden, die sich im zonierten Faktorengefälle vom extrem salzigen und nassen zum „normal terrestrischen“ auf einen gleichen oder ähnlichen Bereich einstellen. Das gilt hier für einige Collembolen, obgleich in Binnen-

landbiotopen nach AGRELL (1941) eine Bindung von Collembolenarten an bestimmte Pflanzengesellschaften in Schweden nicht feststellbar ist, weil sie mehr oder weniger eurytop sind.

Wenn man an Stelle von „Pflanzengesellschaften“ „abiotische und biotische Standorteigenschaften“ setzt — nach HEYDEMANN (1956) prägen und bedingen abiotische Mikroklima- und Bodenmerkmale und die Vegetation sich wechselseitig und bilden den für die Fauna relevanten Ökoklimakomplex —, so wird die Ansicht von AGRELL durch Befunde anderer Autoren in Frage gestellt oder wenigstens eingeschränkt. Denn bei großräumigen Vergleichen der Collembolenfauna fanden GISIN (1943, 1948a), FRANZ (1945), NOSEK (1963) und andere trotz der großen Zahl eurytoper Arten charakteristische Unterschiede, die mit den Pflanzengesellschaften unterschiedlich korrelierten. Schwierigkeiten im Erkennen der Kausalzusammenhänge sind wohl auch bei scheinbar eurytopen, tatsächlich jedoch mikrostenotopen Arten zu erwarten — z.B. enge Habitatgebundenheit in Mosaikbiotopen — sowie bei mehr oder weniger plastischer Bindung an schlecht entwirrbare Faktorenkomplexe. Denn „ein Zusammenhang zwischen Einzeltier und Pflanzenart besteht im allgemeinen nicht, wohl aber zwischen Collembolengesellschaft und Pflanzengesellschaft“ (PALISSA 1962).

Gegensätzliche Ansichten verschiedener Autoren in der biozönotischen Gliederung der Faunenkomplexe sind häufig durch unterschiedliche theoretische Ansätze und unterschiedliche Auswertungsmethoden bedingt (AGRELL 1948; GISIN 1948b). In der vorliegenden Arbeit wurden verschiedenartige Auswertungen vorgenommen und auf Übereinstimmung und Aussagekraft geprüft. Das Fazit ist, daß statistische Methoden allein unzureichend sind, auch wenn die Mengenverhältnisse der Arten berücksichtigt werden. Auf der anderen Seite ist die Präsenz von stenotopen Charakterarten zwar wichtig, prägt jedoch nicht in jedem Fall die Fauna in quantitativer Hinsicht. Die Kombination beider Kriterien in Form der Valenz-Gruppen-Dominanz führt zur klaren Unterscheidbarkeit der Tiergesellschaften in den Küstenbiotopen, die jeweils nur an einem floristisch gekennzeichneten Standort angetroffen werden.

Die topographischen Grenzen der drei Oribatiden-Collembolen-Gesellschaften der Salzwiesen stimmen recht gut mit den Grenzen der Pflanzenassoziationen oder Subassoziationen überein, wenn die Bestände homogen sind. Die Übergangszone vom Puccinellietum zum Juncetum ist gleichzeitig Übergangszone der beiden Faunenkomplexe (Kapitel 5.1.1.4.).

Deich- und Koogwiesen der Marsch sind lediglich verschieden feucht ausgeprägte Varianten des Lolio-Cynosuretum. Auch die Bodenfauna ist unwesentlich verschieden: Auf den Deichen kommen zusätzlich Arten mit Optimum in Trockenbiotopen vor, sie sind rezedent (meist Oribatiden!). Hier deutet sich schon an, daß unter den Oribatiden eher Arten mit empfindlicher Reaktion auf geringe Milieuunterschiede zu finden sind als unter den Collembolen.

Von den terrestrischen Arthropoden anderer systematischer Gruppen sind im untersuchten Areal die Coleopteren und Araneen am besten untersucht (Hex-

DEMANN 1960, 1962b). Es fällt auf, daß von diesen epigäischen Bodenarthropoden wenige Arten im Vorland so klar auf eine bestimmte Vegetationszone konzentriert sind wie die stenotopen Collembolen und Oribatiden. Sicherlich ist das in ihrer bedeutend größeren Laufaktivität begründet, die es einigen von ihnen auch ermöglicht, im Jahreszyklus den Standort zu wechseln und den jeweils günstigeren aufzusuchen. SCHAEFER (1970) fand auch für den Collembolen *Hypogastrura viatica* eine jahreszeitliche Verschiebung des Besiedlungsareals: im Sommer fand er den Collembolen fast ausschließlich im Strandanwurfsaum, im Winter auch auf benachbarten trockenen Dünenzonen („pulsierendes Verteilungsareal“). Eine Übersicht auch über weitere Arthropoden-Gruppen des Vorlands gibt HEYDEMANN (1967b). Insgesamt muß festgestellt werden, daß trotz großer Übereinstimmungen die Verteilungsbilder für die Tiergesellschaften verschiedener systematischer Gruppen im Vorland nicht gleich sind, sondern nur in der Tendenz ähnlich. Außer durch die verschiedene, teils gruppenspezifische Lebensweise mag dies durch die unterschiedlichen Zahlenverhältnisse von stenotopen zu eurytopen Arten (Individuen) erklärt werden können. Es liegt auf der Hand, daß die neueren Ergebnisse über die Verteilung von pflanzenparasitischen Blatt- und Wurzelläusen in denselben Salzwiesen (REGGE 1972) mit den Untersuchungen an freilebenden Bodentieren schlecht verglichen werden können; viele Arten sind mono- und oligophag und entsprechend wie die Futterpflanzen verbreitet.

5.3. Verteilungsregulierende Faktoren

Betrachtet man das Vorland einschließlich der angrenzenden Deiche und Süßwiesen als eine Faktorenorgel großen Ausmaßes, in welcher die Fauna unterschiedliche Belastungen ertragen muß („Resistenzversuch“), positive Faktorenkomplexe aufsuchen und negativen ausweichen kann („Präferenzversuch“) und durch Vermehrung die Population erhalten muß („Zuchtversuch“), so kann durch Registrieren der Faktorenintensitäten und -verteilung auf die ökologische Potenz der Arten geschlossen werden (Beziehungen zu den Faktoren kausal oder korrelativ). Laboruntersuchungen geben hingegen meist Hinweise auf die physiologische Potenz. Die Laborexperimente zum Einfluß dieser Faktoren werden nicht hier, sondern in einem späteren Kapitel behandelt.

5.3.1. Meerwasserüberflutung

Zusammen mit dem Salzgehalt und dem Wassergehalt des Bodens bildet die Überflutung im Vorland einen eng verknüpften Faktorenkomplex. Primär ist der Salzgehalt der Küstenböden von der Überflutungshäufigkeit abhängig, da neben spielen Grundwasserstand, Niederschläge und Verdunstungsintensität eine entscheidende Rolle. Da die Salzgehalte im Andel- und unteren Rotschwingelrasen der Meldorfer Bucht unerheblich differieren, kann die Wirkung der unterschiedlichen Überflutungshäufigkeit unabhängig vom Salzfaktor betrachtet werden.

Tabelle 14
Anzahl der Überflutungen pro Jahr

	1967	1968
oberer Andelrasen (20...25 cm über MThw)	254	194
unterer Rotschwingelrasen (50...55 cm über MThw)	112	66
oberer Rotschwingelrasen (80...85 cm über MThw)	52	19
Süßwiese im Sommerkoog	1	0

Der Andelrasen wird also mehr als doppelt so oft überflutet wie der untere Rotschwingelrasen, der obere Rotschwingelrasen dagegen ausgesprochen selten. Die Überflutungen dauern jeweils etwa 1...4 Stunden, nur in extremen Fällen länger (BILIO 1964).

Rhythmische Überflutungen können Bodentiere in verschiedenartiger Weise beeinflussen, besonders durch

1. physiologisch-chemische Wirkungen,
2. mechanische Wirkungen,
3. indirekte Wirkungen biotischer und abiotischer Art.

Die physiologische Wirkung des Meereswassers, beruhend auf dem Gehalt an Salzionen und auf dem osmotischen Wert, wird hier nicht sehr ins Gewicht fallen, da die Überflutungen nur kurze Zeit dauern, und da dieselbe Wirkung von der salzigen Bodenlösung ausgeht (vgl. „Salzgehalt“ Kapitel 5.3.2.). Es ist kaum vorstellbar, daß die Bodenklinarthropoden bei genügend feuchtem Boden keinen Kontakt mit der Bodenlösung haben. (Genauerer dazu und zu langfristiger Überflutung wird im Kapitel 6 im Zusammenhang mit Laborexperimenten mitgeteilt.)

Die mechanische Wirkung der Überflutung ist sicherlich ein gewichtiger Grund, daß salztolerante Collembolen der Bodenoberfläche, hier besonders *Isotoma viridis*, den Andelrasen so spärlich besiedeln, während sie im unteren Rotschwingel und in höheren Zonen häufig sind. Die Collembolen sind nicht benetzbar; das bedeutet, daß sie auf der Wasseroberfläche schwimmen und bei Flut verdriftet werden, wenn es ihnen nicht gelingt, sich zu verkriechen.

Ihre Fähigkeit, sich etwa an der Vegetation festzuklammern, ist offenbar gering. *Isotoma maritima* und *Folsomia sexoculata* sind durch ihre geringe Körpergröße im Vorteil, besonders *F. sexoculata* fand sich mehrfach auch in größerer Bodentiefe.

Die Oribatiden sind morphologisch hinreichend gut an die mechanische Wirkung der Gezeiten angepaßt (SCHUSTER 1962). Die hemiedaphischen Küstenarten *Ameronothrus schneideri*, *A. nigrofemoratus* und *Hermannia subglabra* halten sich bei Überflutungen mit Hilfe ihrer kräftigen Krallen fest und können sogar unter Wasser in der Vegetation und auf dem Boden laufen (eigene Beobachtungen im Freiland und im Aquarium). Sie überstehen langfristige Überflutung. Die anderen Oribatiden der unteren Salzwiesenzone sind klein und eher in der Lage, in schmalen Bodenhohlräumen Schutz zu suchen. Sminthuriden der Vegetationsschicht treten erst im oberen Rotschwingelbereich auf. Sie sind sicherlich besonders überflutungsgefährdet.

Es liegen keine Hinweise vor, daß Collembolen oder Oribatiden der Salzwiesen auf regelmäßige Überflutung angewiesen sind. Das gilt nach HEYDEMANN (1967a) auch für alle anderen terrestrischen Arthropoden dieses Areal. Eine relativ große Zahl von Arten verschiedener Arthropodengruppen des Eulitorals (unter MThw-Linie) ist nur im Felslitoral zu finden (Übersichten in HEYDEMANN 1967a; SCHUSTER 1962, 1965; GLYNNE-WILLIAMS und HOBART 1952; MORTON 1954). Es ist wahrscheinlich, daß sie nur indirekt an Überflutung gebunden sind, indem der Hartboden höherer Zonen, ohne Flut, zu trocken wird. Die Frage der Salzbindung wird davon nicht berührt. Jedenfalls ist im Salzwiesenbereich die Gefahr der Austrocknung geringer, denn der Schlickboden speichert Wasser sehr gut. Überhaupt kann eine indirekte Wirkung der Überflutung auf die Fauna darin gesehen werden, daß der Boden und die Vegetation regelmäßig durchnäßt werden. Der Andelrasen der Meldorfer Bucht zeigt von den untersuchten Standorten die ausgeglichene Wasserbilanz (vgl. Kurven von Wasser- und Salzgehalt für 2 Jahresgänge, Abb. 5a, 6a). Dieser Effekt der Überflutung scheint sich positiv auf *A. schneideri* und *P. quadrivertex* auszuwirken.

Die euedaphischen Arten werden offensichtlich höchstens indirekt und dann negativ von der Überflutung beeinflusst, nämlich durch anhaltende Staunässe.

5.3.2. Salzgehalt des Bodens

Der Salzgehalt der Bodenlösung in den gezeitenbeeinflussten Salzwiesen wird in komplexer Weise von vielen Faktoren reguliert: z.B. Überflutung, Klima, Profil, Bodengefüge. CHAPMAN (1960) gibt eine graphische Darstellung dieser Beziehungen.

Ganz allgemein ist in den Küstenböden der Salzgehalt im Sommer höher als im Winter. Die Salzgehaltsschwankungen korrelieren nicht mit der Überflutungshäufigkeit (im Herbst und Winter zahlreicher), sondern eher mit der temperaturabhängigen Verdunstungsintensität und dem damit verbundenen Wasserverlust. Die Bodenlösung im unteren Rotschwingelrasen erreicht im Sommer wegen der stärkeren Austrocknung annähernd so hohe Salzgehalte (20...30‰) wie der Andelrasen, der mit der Salzzufuhr bei Überflutungen gleichzeitig feucht gehalten wird. Die Unterschiede der Oribatiden- und Collembolenfauna der beiden Salzwiesen zonen sind also nicht durch Salzgehalte bedingt, was schon bei der Diskussion der Überflutung erwähnt wurde. Salzgehalt und Nässe im Boden nehmen vom unteren zum höheren Niveau gleichermaßen ab. Die Kombination von starkem Salzgehalt und anhaltender Nässe scheint für die Charakterarten des Andelrasens (*Ameronothrus schneideri*, *A. nigrofemoratus*, *Punctoribates quadrivertex*, *Isotoma maritima*) optimale Bedingungen zu schaffen, ob direkt oder indirekt sei dahingestellt. Alle Funde der typischen Rotschwingelarten *Hermannia subglabra* und *Folsomia sexoculata* deuten ebenfalls auf eine Bindung an Salzstellen, dort besiedeln sie jedoch nur einen Bereich mittlerer Feuchtigkeit. Sie meiden weitgehend die nasse Andelzone im Einflußbereich der Gezeiten (Nordseeküste!) sowie

die schwächer salzige obere Rotschwingelzone. Diese Deutung wird bestärkt durch die stellenweise dichte Besiedlung des Andels an der Ostseeküste durch *H. subglabra*. Dort wechseln lange „Trockenzeiten“ mit niedrigem Wasserstand mit Perioden andauernder Überschwemmung. An den Binnenlandsalzstellen von Oldesloe wurden *H. subglabra* und *F. sexoculata* weder an salzigen, überschwemmten Stellen noch am schwach salzigen, trockenen Rand des „Brenner Moores“ angetroffen. *Oribatella arctica litoralis*, bisher nur aus deutschen Küstensalzwiesen nachgewiesen, bevorzugt offensichtlich wenig feuchte Salzwiesen im mittleren bis oberen Rotschwingelbereich.

Alle hier aufgezählten Arten sind wahrscheinlich halobiont oder wenigstens halophil. Bemerkenswert ist deshalb, daß sie an Binnenlandsalzstellen (außer Collembolen bei Braunschweig: SCHALLER 1960) bisher nicht gefunden wurden (PALISSA 1959/60; SCHUSTER 1959; WILLMANN 1949). Das kann auf die geographische Isolation der Salzstellen zurückgeführt werden, aber wahrscheinlich sind diese Wiesen auch zu trocken. Die trockenen Böden am Neusiedler See enthalten Soda (Na_2CO_3) an Stelle von Kochsalz und sind stark alkalisch (pH bis über 10, SCHUSTER 1959). Die physiologische Wirkung von verschiedenen Salzen und von pH auf die Bodentiere ist weitgehend unbekannt.

5.3.3. Bodenfeuchtigkeit

Die Bodenfeuchtigkeit wird von Bodenzooologen meist als wichtiger, verteilungsregulierender Faktor angesehen. Dementsprechend zahlreich sind Beiträge dazu in der bodenökologischen Literatur. Die vielfältigen positiven und negativen Einflüsse des Bodenwassers auf die Fauna wurden von KÜHNELT (1950), DUNGER (1964) und anderen zusammengestellt. Hier soll nur auf einige direkte Wirkungen eingegangen werden, soweit vorliegende Untersuchungen darüber Aufschluß geben.

Der Wassergehalt eines Bodens beeinflußt unter anderem die relative Luftfeuchtigkeit auf und in dem Boden. Die gleichen Gegebenheiten wirken dabei auf die euedaphische Fauna anders als auf die hemiedaphische und atmobiotische. Auch sind nach den Trockenheitsresistenzversuchen an Collembolen (DAVIES 1928; AGRELL 1941; SCHALLER 1951) euedaphische Arten empfindlicher gegen Trockenheit als hemiedaphische. Steigender Wassergehalt im Boden engt in erster Linie den Lebensraum (= Luftporen) der euedaphischen Arten ein. Um nun Wiederholungen zu vermeiden, wird der Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die euedaphische Fauna im folgenden Abschnitt über „Porenvolumen“ behandelt.

Wassergehalts-Angaben in Gewichtsprozenten geben schlechte oder sogar irreführende Vorstellungen von der Feuchtigkeit verschiedener Standorte, wie besonders VANNIER (1970) ausführt. Sogar gleichartige Böden können bei gleichem Wassergehalt (Vol.-% oder Gew.-%) sehr unterschiedlich wassergesättigt sein (vgl. Tab. 18), denn der Sättigungsgrad, und damit die wirksame „Feuchtigkeit“, hängt wesentlich von der Wasserkapazität und dem gesamten Porenvolumen ab.

„Nur die Menge des verfügbaren Wassers besitzt einen ökologischen Wert“, schreibt VANNIER in seiner Arbeit über dieses Thema. Die Porenvolumina der Meldorfer Standorte sind in Abb. 4 dargestellt. Zur exakten Charakteristik der Bodenfeuchte müssen folgende Größen bekannt sein:

1. *Wasserkapazität*: Sie gibt an, wieviel Wasser (in Vol.-%) der Boden gegen die Schwerkraft maximal halten kann (mittels Adhäsion, Quellung usw.). Es wurde im Labor an 3 Parallelproben die „maximale Wasserkapazität“ nach SCHLICHTING und BLUME (1966) ermittelt. Sie beschreibt etwa das Fein- und Mittelporenvolumen. Die Grobporen (größer als etwa $50 \cdots 100 \mu\text{m}$) sind dabei luftgefüllt.

2. *Sättigungspunkt*: Er ist erreicht, wenn alle Poren wassergefüllt sind. Der Wassergehalt (Vol.-%) entspricht dann — nach dieser Definition — dem gesamten Porenvolumen. Wird er überschritten, so ist der Boden wasserübersättigt, und das Wasser steht auf der Oberfläche. (Der tonreiche Klei der Nordseeküsten quillt bei Nässe und enthält dann mehr Wasser als das errechnete Porenvolumen angibt!)

3. *Luftkapazität*: Sie ergibt sich aus der Differenz von Gesamt-Porenvolumen und Wasserkapazität und entspricht etwa dem Grobporenvolumen, dem Lebensraum der luftatmenden Tiere des Euedaphon.

Aus der Häufigkeit und dem Grad der Unter- und Überschreitung der Wassergehaltsgrenzgrößen (Wasserkapazität und Sättigungspunkt) kann meines Erachtens recht gut auf die Feuchtigkeitsverhältnisse eines Bodens geschlossen werden. Für die Standorte der Meldorfer Bucht sind die entsprechenden Werte in Tab. 18 zusammengefaßt (Abb. 19).

Die hemiedaphische Fauna der Vorlandsalzwiesen und des Sommerkoogs konzentriert sich auf die Bodenoberfläche, denn eine Streuauflage ist kaum ausgebildet (meist weit unter 1 cm Mächtigkeit). Deshalb wird auf die Oberflächenfauna der Wassergehalt der oberen Bodenschicht als Nässe wirken, wenn der Wassersättigungspunkt überschritten wird. Fällt der Wassergehalt deutlich unter die Wasserkapazität, dann sinkt in den Luftporen und auf der Bodenoberfläche die relative Luftfeuchte mit dem Dampfdruck (steigende Kapillarkräfte vermindern den Dampfdruck). Die relative Luftfeuchte schwankt natürlich im Tagesgang mit der Temperatur. Für die Standorte der Meldorfer Bucht werden Vergleichszahlen der Feuchteverhältnisse mit den Abundanzzahlen einiger hemiedaphischer Arten in Tab. 15 zusammengestellt.

Die Wassergehaltsdaten kennzeichnen den oberen Rotschwingelrasen als relativ trocken (Mittelwert von 2 Jahren liegt unter der Wasserkapazität), die Süßwiese als feucht bis naß (im Mittel etwa wassergesättigt) und den unteren Rotschwingelrasen als ausgeglichen feucht (im Mittel wenig über Wasserkapazität, vgl. Tab. 18 im Anhang).

Isotoma viridis war in der trockensten Wiese am zahlreichsten und in der nassen Süßwiese am schwächsten vertreten. Dieser Befund steht im Einklang mit der geringen Überflutungsresistenz in Laborexperimenten (Kapitel 6). Die Reihen-

folge der Abundanzzahlen für *I. viridis* korreliert negativ mit der Feuchtigkeit und nicht mit dem Salzgehalt der Standorte. Im Andelrasen, ebenso naß wie die Süßwiese, war die Art kaum vorhanden. Auch *Tectocephus velatus* bevorzugt den trockenen oberen Rotschwingel und reagiert damit deutlicher auf die Feuchte als auf den Salzgehalt im Faktorengefälle (vgl. STRENZKE 1952a; PSCHORN-WALCHER 1953; MADGE 1965; SCHALK 1968). Für *Scheloribates laevigatus* scheint ähnliches

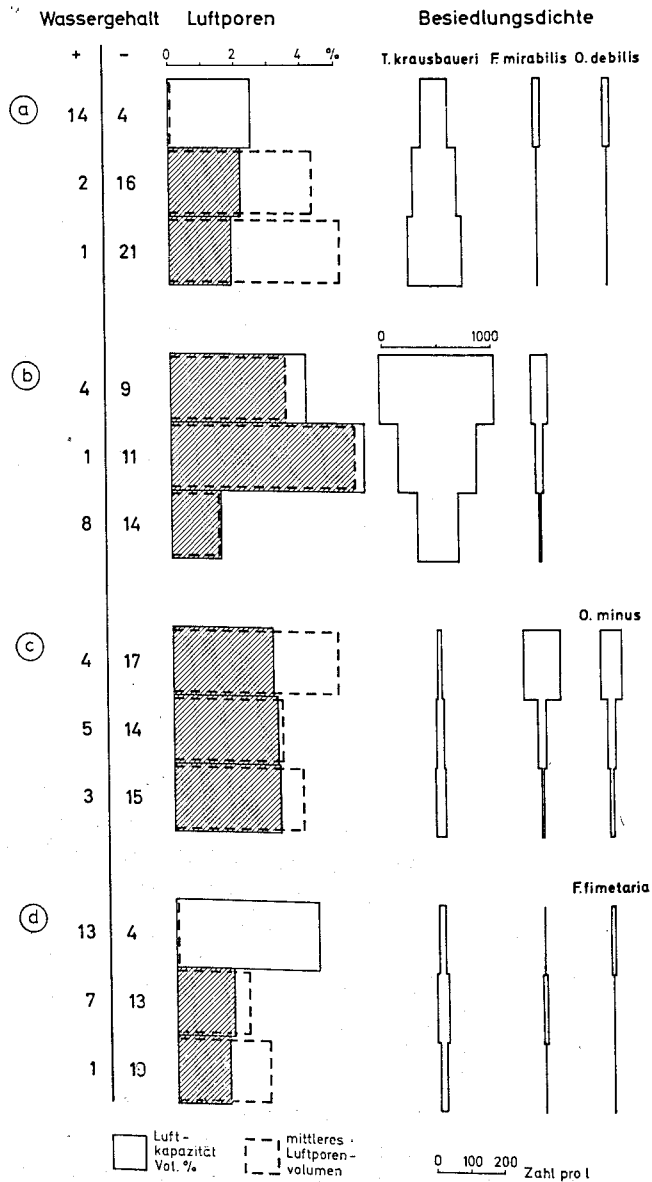


Abb. 19. Besiedlungsdichte euedaphischer Arten im Vergleich mit Wassergehalts-Kennwerten (vgl. Tab. 15) und mittleren Luftporenvolumina (Luftkapazität etwa = Grobporen; schraffiert ist der durchschnittlich luftgefüllte Grobporenanteil = bewohnbare Poren der 3 Tiefen 0–4, 4–8, 8–12 cm) a) Andelrasen; b) unterer Rotschwingelrasen; c) oberer Rotschwingelrasen; d) Süßgraswiese

Tabelle 15

Angaben zum Wassergehalt der Böden und zur Abundanz einiger Arten
(Erklärung im Text. Wassergehalte nach je 24 Proben von 0...4 cm Tiefe aus 2 Jahrgängen,
Abundanzen sind Mittelwerte des gleichen Zeitraums)

	unterer Rotschwingel	oberer Rotschwingel	Sommerkoog Süßwiese
Anzahl der Proben (0...4 cm) mit einem Wassergehalt:			
über dem Sättigungspunkt	4	4	13
unter der Wasserkapazität	9	17	4
(zwischen beiden Grenzwerten)	(11)	(3)	(7)
	24	24	24
Mittlere Abundanz pro m ² der Arten:			
<i>Isotoma viridis</i>	3449	6995	2520
<i>Tectocephus velatus</i>	71	1700	8
<i>Platynothrus peltifer</i>	21	1533	5582
<i>Liebstadia similis</i>	—	38	3204

zu gelten, obgleich die Milbe euryök ist und häufig in Wiesen sehr unterschiedlicher Feuchte gefunden wird. *Camisia biverrucata*, die einzige xerophile Art im Vorland der Meldorfer Bucht, war ebenfalls nur im oberen Rotschwingelrasen häufig. *Platynothrus peltifer* und *Liebstadia similis* haben ihr Abundanzmaximum in der nassen Süßwiese. Sie sind recht euryök und leben außer in Wiesen auch in Mooren und Sumpfwiesen und in mäßig feuchten Wäldern. WEIS-FOGH (1948) hält *P. peltifer* für feuchteliebend. Die Präferenz für die feuchte Wiese an der Nordseeküste ist nicht eindeutig von der Reaktion auf Salz zu trennen. Obgleich beide Arten salztolerant sind, ist ein Einfluß des Salzgehalts auf die Besiedlungsdichte denkbar.

5.3.4. Porenvolumina

Luftatmende Bodentiere besiedeln im Boden nur die hinreichend großen Poren und davon nur den Anteil, der nicht häufig wassergefüllt ist. Anhaltende Nässe wirkt auf sie wie eine Überflutung, außerdem schwindet im durchnässten Boden durch mikrobielle Tätigkeit schnell der Sauerstoff. Die euedaphischen Collembolen und Milben werden dadurch stark dezimiert oder völlig vernichtet, was im Andelrasen der Meldorfer Bucht im Winter 1967/68 beobachtet wurde. Die Ursache dafür waren Eisschollen, die diese Zone bedeckten und die während mehrerer Wochen abtauten und solange anhaltende Staunässe bewirkten.

Viele Autoren fanden übereinstimmend, daß sich in Wiesenböden die Milben- und Collembolenfauna in den oberen Zentimetern konzentriert. Weniger klar als der Tatbestand der vertikalen Abnahme der Besiedlungsdichte ist die Ursache dafür. HAARLÖV (1960) findet eine deutliche Beziehung zur abnehmenden mittleren Porengröße (ohne auf Wasser- und Luftgehalt der Poren einzugehen), KRIVOLUCKIJ (1962) und WEIS-FOGH (1948) halten den Gehalt an organischer

Substanz und die Wurzelmenge für bedeutsam, während besonders SCHMITSCHEK (1938), LEUTHOLD (1961) und NAGLITSCH (1962) eine Abhängigkeit der Besiedlungsdichte von Luftporenvolumen oder Luftkapazität annehmen und das Gesamtporenvolumen bzw. die Wasserkapazität nebensächlich halten. Es scheinen Struktur und Wassergehalt des Bodens in sehr komplexer Weise auf die Wohndichte der Bodenkleinarthropoden einzuwirken, so daß keine allgemeingültige Korrelation zu einem isoliert betrachteten Faktor erwartet werden kann. Für die Böden im Vorland und im Sommerkoog wurden die Porenvolumina und der Wassergehalt im Verlauf von 2 Jahreszyklen verfolgt. Es können die Strukturcharakteristika und die Individuenzahlen der 3 Teilschichten jedes Standortes miteinander sowie mit denen verschiedener Standorte verglichen werden. Als charakteristische Merkmale werden angesehen:

1. Luftkapazität (= Luftgehalt bei maximaler Wasserkapazität)
2. Mittleres Luftporenvolumen (von 24 monatlichen Proben)
3. Anzahl der Proben, deren Wassergehalt über dem Sättigungspunkt lag (d.h. naß, Luftporenvolumen 0) = „Wassergehalt +“ in Abb. 19.
4. Anzahl der Proben, deren Wassergehalt unter der Wasserkapazität lag (d.h. trocken, Luftporenvolumen größer als Luftkapazität). (pF-Werte konnten nicht bestimmt werden, wie in der landwirtschaftlichen Bodenkunde üblich.) = „Wassergehalt –“ in Abb. 19.

Durch diese vier Größen werden sowohl die mittleren Bedingungen als auch die Schwankungen im Jahreszyklus grob angezeigt und sind miteinander vergleichbar. Definitionen der Termini wurden im vorigen Abschnitt über die „Bodenfeuchtigkeit“ gegeben. Detaillierte Angaben über monatliche Wassergehalte sind den Abb. 5a–d zu entnehmen, über Porenvolumina Abb. 4. Sie sind die Berechnungsgrundlage der Mittelwerte (vgl. auch Tab. 18, S. 306).

Die Struktur und Feuchte der Böden sollen zuerst im Zusammenhang mit der mittleren Besiedlungsdichte von *Tullbergia krausbaueri* besprochen werden. Dieser Collembole wurde an allen vier Standorten angetroffen und besiedelt alle 3 Bodenschichten (bis etwa 12 cm Tiefe). Der Boden des Andelrasens hat eine von oben bis in 12 cm Tiefe abnehmende Luftkapazität (entspricht etwa dem Grobporenvolumen). Das mittlere Luftporenvolumen war jedoch in der oberen Schicht fast gleich Null und in den tieferen Schichten höher als die Luftkapazität, bis über 10% (Abb. 19a). Damit war der Porenraum, der für eine Besiedlung in Frage kommt, in den unteren Bodenschichten hoch, etwa gleich dem Grobporenvolumen, und nahe der Oberfläche sehr gering und durchweg wassergefüllt. Durch die Nässe der oberen Schicht (häufig wasserübersättigt) ist sehr wahrscheinlich die Bodenluft der unteren Zonen immer feucht gewesen, obgleich die Wassergehalte meist unter der Wasserkapazität lagen. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Sauerstoffversorgung erschwert war. *T. krausbaueri* war in den Tiefen unter 4 cm zahlreicher als in der nassen Schicht darüber (67...157 Individuen/l, Abb. 19a). Die Wohndichte nimmt also mit dem Luftporenvolumen zu.

Im unteren Rotschwingelrasen ist die Luftkapazität bis 8 cm Tiefe sehr hoch (8,2 bzw. 11,7%), darunter mit 2,9% nur gering. Das mittlere Luftporenvolumen entspricht etwa der Kapazität, was wohl optimalen Bedingungen nahekommt, denn die bewohnbaren Grobporen waren meist luftgefüllt und durch die Wasserfüllung der feineren Poren regelmäßig feucht (Abb. 19b). Hier wurde eine überragende mittlere Besiedlungsdichte von *T. krausbaueri* festgestellt, am höchsten in der oberen Schicht (1020 Individuen/l), in der 8–12-cm-Schicht aber mit 366 Individuen/l noch wesentlich höher als in der entsprechenden Schicht des Andelrasens, wo das Porenvolumen etwas größer war.

Im oberen Rotschwingelrasen ist die Luftkapazität in allen 3 Schichten etwa gleich (um 6%). Das Luftporenvolumen war in den beiden Jahren sehr oft wesentlich größer als die Kapazität, was eine gewisse Trockenheit andeutet, die dem Boden auch anzusehen war. Besonders in der oberen Schicht war der Wassergehalt relativ gering, ganz im Gegensatz zu den anderen Standorten. Die niedrigen Besatzzahlen von *T. krausbaueri* sind sicherlich darauf zurückzuführen (Abb. 19c).

Die Oberschicht der Süßwiese im Sommerkoog war meist wassergefüllt (wie im Andel), und die tieferen Schichten enthielten durchschnittlich mehr Luft als der Luftkapazität entspricht (Abb. 19d). Die Besiedlungsdichte von *T. krausbaueri* war entsprechend nahe der Oberfläche am geringsten, aber in den tieferen Schichten ebenfalls niedrig. Auffällig ist besonders, daß trotz ähnlicher Luftvolumen- und Wassergehaltsdaten im Sommerkoog eine wesentlich schwächere Besiedlung durch den Collembolen zu beobachten war als im Andelrasen.

Es ist offensichtlich, daß auch relativ detaillierte Untersuchungen zur Bodenstruktur und zum Luft- und Wassergehalt, wie sie im vorliegenden Fall durchgeführt wurden, keine hinreichende Erklärung für die unterschiedliche Besiedlungsdichte in sonst ähnlichen Böden und ihren Tiefenschichten liefern. Zwar wurde deutlich, in welchem Bereich zwischen Nässe und Trockenheit das Feuchteoptimum liegt, aber sicherlich müssen weitere Faktoren (z. B. organische Substanz, mikrobielle Tätigkeit u. a.) zusätzlich in günstiger Form und Intensität gegeben sein, um eine optimale Entwicklung zu ermöglichen.

Friesea mirabilis gehört zu den wenigen Collembolen, die sowohl in großer Tiefe im Boden als auch auf der Oberfläche gefunden werden (AGRELL 1941; STRENZKE 1949; PALISSA 1959; HAARLØV 1960).

In Wiesen- und Waldböden verhält sie sich unterschiedlich (FRANZ 1945), weswegen sie von manchen Autoren zum Hemiedaphon (GISIN 1943) und von anderen zum Euedaphon gerechnet wird. In den Böden des Vorlandes besiedelt sie die humushaltigen Schichten bis hinab zu 12 cm Tiefe, wobei sie regelmäßig im oberen Bereich zahlreicher ist. In bezug auf die Tiefenverteilung läßt sich keine Abhängigkeit zu Luftporenraum und Feuchtigkeit erkennen, d. h. sie ist sowohl in der nassen Oberflächenschicht im Andel als auch in der relativ trockenen Oberflächenschicht im oberen Rotschwingel häufiger als jeweils in den tieferen Zonen. Die Gesamtmenge an den Standorten (alle Tiefen zusammengefaßt) läßt jedoch erkennen, daß sie mit abnehmender Feuchtigkeit zahlreicher wird,

ihr Maximum liegt also im oberen Rotschwingelrasen. *Onychiurus debilis* besiedelt vorzugsweise die obere Bodenschicht im Andelrasen. Sie meidet keineswegs nasse Böden.

Die Faunenschichtung dieser 3 Arten, *T. krausbaueri*, *F. mirabilis*, *O. debilis*, ist in den Salzwiesen von Gröde und Dagebüll etwa übereinstimmend mit der bei Meldorf. In der Vertikalverteilung verhält sich *Oppia minus* ähnlich wie *F. mirabilis*.

LEUTHOLD (1961) stimmt mit KÜHNELT (1950) darin überein, „daß Trockenheit ein Ansteigen der Milbendichte und Zurückdrängen der Collembolen, hohe Feuchtigkeit jedoch das Gegenteil verursacht“. Als Grund für diese „Wechselbeziehungen“ wird Raumkonkurrenz angenommen. Meine Befunde bestätigen diese These nicht. Wohl zeigt allein der trockenste Standort eine nennenswerte euedaphische Milbenfauna (neben *O. minus* nur wenige Rhodacariden), jedoch hat die feuchte Sommerkoogwiese eine geringere Besatzzahl an Collembolen als der obere Rotschwingel, wo allein das Konkurrenzphänomen bemerkbar sein könnte. Gerade dort ist aber der Lebensraum (luftgefüllte Grobporen) sehr reichlich. Die unterschiedliche Artenzusammensetzung ist sehr wahrscheinlich allein durch verschiedene ökologische Ansprüche der einzelnen Arten bedingt, ohne daß eine Wechselbeziehung anzunehmen ist. Überhaupt sollte man bei derartigen Betrachtungen nicht die Collembolen oder die Milben miteinander in Beziehung setzen, sondern höchstens die dominanten Arten jeder Gruppe unter Berücksichtigung ihrer Autökologie.

5.3.5. Azidität des Bodens

Es ist sehr umstritten, ob die Azidität (pH) des Substrats einen wesentlichen Einfluß auf die Verteilung von Bodentieren hat. Eine direkte Wirkung des pH ist bisher kaum nachgewiesen, nur MACLAGAN (1933) fand unterschiedliche Entwicklungszeit und Eiproduktion von *Sminthurus viridis* in Abhängigkeit von pH . STRENZKE (1952a) faßt die vorherrschende Meinung in dem Sinne zusammen, daß die Azidität möglicherweise direkt oder indirekt Bodentiere beeinflusst, daß sie aber auf jeden Fall als Indikator für bestimmte Böden und Bodenzustände sowie für die dort lebende, oft charakteristische Fauna brauchbar ist. LUXTON (1967a) berechnete Rangkorrelationen von der Abundanz einzelner Arten sowie systematischer Milbengruppen einer englischen Salzwiese zu pH , Salz, Bodenniveau und Bodenfeuchte. Danach nimmt er an, „daß die Azidität (pH) ein wichtiger regulierender Faktor ist“, der einige Milben „sowohl direkt als auch indirekt beeinflusst“.

Besonders signifikant ist dort die Korrelation vom pH innerhalb des Andelbereichs (pH 7,5...8,5) zur Abundanz der Milben dieser Zone, ungesichert ist sie jedoch für den Rotschwingelbereich (pH etwa 7...8), für die Juncus-maritimus-Zone oberhalb der beiden anderen (pH bis unter 5) sowie für die Probenkette als Ganzes.

Im Andelrasen der Melderfer Bucht schwankte der pH zwischen 7,1 und 7,7, im unteren Rotschwingelrasen zwischen 7,0 und 7,6, im oberen Rotschwingelrasen zwischen 6,9 und 7,6. Die drei Zonen sind also unwesentlich verschieden. Bemerkenswert ist nun, daß die Milbenzonierung in meinem Untersuchungsgebiet trotz fast gleicher Azidität in den Zonen sehr viel klarer ausgeprägt ist als an der englischen Küste (Llanrhidian, Wales) bei deutlichen Unterschieden in der Azidität. Im Prinzip ist die Verteilung der Milben in beiden Salzwiesengefällen bei abweichenden Aziditätsverhältnissen gleich. Ich schließe daraus, daß der pH keinen kausalen Einfluß auf die Milbenzonierung hat.

6. Versuche zur Überflutungsresistenz und Osmoregulation der Oribatiden und Collembolen

Terrestrische Arthropoden sind an der Meeresküste im Überflutungsbereich verschiedenen physiologischen Belastungen ausgesetzt, die in erster Linie durch den Salzgehalt im Boden und durch das Meerwasser selbst verursacht werden. Wenigstens die Arten im unteren Salzwiesenbereich müssen zeitweiligen Aufenthalt unter oder auf dem Wasser vertragen können. Die physiologische Belastung kann einmal vom Wasser als solchem ausgehen, d.h. es wirkt schädlich, ohne daß die Salzkonzentration oder O_2 -Armut dafür verantwortlich gemacht werden kann (diese Wirkungsweise ist z.B. an *Isotoma viridis* erkennbar, wie im folgenden dargestellt wird). Auf der anderen Seite kann das Wasser die Luftatmung behindern, und insbesondere wirkt es osmotisch auf die Tiere ein, wie natürlich auch die Bodenlösung. Das Meerwasser der Nordsee ist in der Regel ein hypertonisches Medium gegenüber der Hämolymphe terrestrischer Arthropoden.

Die mechanische Wirkung des Meerwassers im Freiland wurde im Kapitel 5.3.1. besprochen. Laborexperimente zu diesem Problemkreis wurden nicht durchgeführt. Zwei Fragenkomplexe werden in den Vordergrund gestellt:

1. Überflutungs- bzw. Wasserresistenz
2. Osmoregulation

Dabei ist es besonders aufschlußreich, die Reaktion stenotop thalassicoler Collembolen und Oribatiden mit der Reaktion von eurytop thalassicolen und „thalassoxenen“ Arten zu vergleichen. Für stenotope Litoralbewohner ist entweder eine allgemeine Resistenz gegenüber dem Meerwassereinfluß oder eine spezielle physiologische Anpassung zu erwarten. Morphologische Anpassung an das Leben im Gezeitenbereich sind weder bei Milben noch bei Collembolen feststellbar.

Wegen der versuchstechnischen Schwierigkeiten, bedingt durch die geringe Körpergröße der Oribatiden und Collembolen, konnten nur wenige Arten untersucht werden, die sowohl häufig als auch relativ groß sind. Bei der Auswahl wurde darauf geachtet, daß ökologisch unterschiedliche Typen berücksichtigt wurden:

Stenotope Litoralbewohner sind

Hermannia subglabra (Oribatide)

Archisotoma pulchella (Collembolen)

Eurytoper Litoralbewohner ist

Isotoma viridis (Collembolen)

Binnenlandart ist

Isotomurus palustris (Collembolen)

Außer auf Einzelbeobachtungen an weiteren Arten kann bei der Diskussion der Ergebnisse auf die Befunde von SCHUSTER (1962, 1965, 1966) an Milben verschiedener Herkunft zurückgegriffen werden.

6.1. Überflutungs- und Wasserresistenz

Eine Reihe von inneren und äußeren Faktoren ist nach HEYDEMANN (1967b) für die Überflutungsresistenz einer Art maßgebend. Ein Ziel dieser Untersuchungen ist es, die physiologische Reaktion der Arten auf verschiedene Überflutungsbedingungen zu prüfen. Es wurden dafür nur ausgewachsene Collembolen bzw. adulte Oribatiden verwendet, die während der Versuche nicht gefüttert wurden.

6.1.1. Dauerüberflutung und Aufenthalt auf der Wasseroberfläche

Die Hornmilbe *Hermannia subglabra* ist in ihrem Lebensraum (unterer Rot-schwingelrasen) oft von einem Wasserfilm überzogen. Bei steigendem Wasser hält sie sich mit ihren starken Krallen am Substrat fest und gerät dadurch unter Wasser. Setzt man sie vorsichtig auf eine Wasseroberfläche, so sinkt sie nach kurzer Zeit oder sofort unter. Sie wurde in den Laborversuchen dauerüberflutet. Die untersuchten Collembolen sind nicht benetzbar, sie bleiben infolgedessen auf der Wasseroberfläche. Die großen *Isotoma*- und *Isotomurus*-Arten wurden mit Hilfe von Gaze unter Wasser gehalten. *Archisotoma* ist jedoch so klein und schlank, daß sie sich durch die Gaze hindurchzwängen kann.

Methodik: *Archisotoma pulchella* wurde deshalb auf Wasseroberflächen in Marmeladengläsern der Wirkung verschiedener Salzkonzentrationen ausgesetzt. Ein Fettring an der Glaswand verhinderte ein Entweichen. Die anderen Collembolen-Arten wurden zu je 20 Exemplaren in Tablettenröhrchen gebracht, diese wurden mit Gaze verschlossen und in belüftete Aquarien getaucht. Die Röhrchen mußten zur täglichen Kontrolle entleert werden. Beide Versuchsanordnungen wurden vergleichshalber mit *Isotoma viridis* durchgeführt. Es zeigte sich, daß weder in der Überlebensdauer noch in der Blutkonzentration (s. Kapitel 6.2.) der Collembolen Unterschiede zwischen Dauerüberflutung und Daueraufenthalt auf dem Wasser bestanden! *Hermannia subglabra* wurde in Marmeladengläsern mit 100 cm³ Versuchswasser überflutet. Als Substrat zum Festhalten diente Papier. Das Wasser wurde nicht belüftet, aber einmal wöchentlich gewechselt. Für alle Versuche wurde Kieler Leitungswasser als „Süßwasser“ verwendet und das Salzwasser mit käuflichem künstlichem Meersalz angesetzt. Alle Kontrollen wurden unter dem Binokular vorgenommen.

Isotomurus palustris verträgt Dauerüberflutung schlechter als alle anderen untersuchten Arten. Sie ist die einzige Art, die nicht im Vorland gefunden wurde, aber Deiche und schwach salzige Wiesen im Hinterland (Hauke-Haien-Koog) besiedelt. In Süßwasser scheint *I. palustris* eine wenig längere Lebensdauer, maximal

4 Tage, als in Salzwasser zu haben. Doch ist der Unterschied zur Resistenz gegen Salzwasser von 30‰ keineswegs deutlich (Abb. 20). Man kann wohl zu Recht aus diesem Versuch eine Empfindlichkeit gegen Wasser ableiten, gleich welche Salinität gegeben ist. Da die Art sich im Vorland weder vor der Verdriftung durch Wasser schützen kann (unbenetzbar, keine starken Krallen zum Festhalten, kaum Möglichkeiten zum Verkriechen im Biotop vorhanden) noch Überflutung verträgt, scheint hinreichend geklärt, warum sie im Vorland nicht existiert.

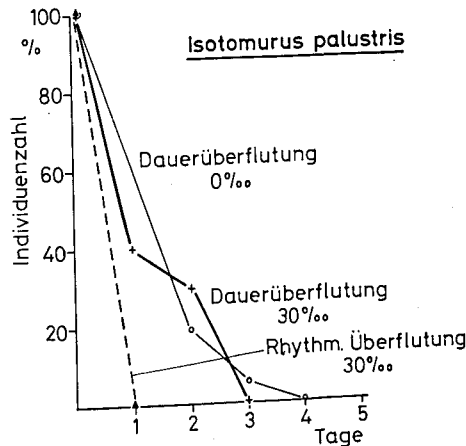


Abb. 20. Überflutungsresistenz von *Isotomurus palustris* gegen Süß- und Salzwasser bei rhythmischer und andauernder Überflutung (10°C). %-Zahl der überlebenden Tiere

Isotoma viridis überlebt Dauerüberflutungen reichlich doppelt so lange wie *I. palustris*, was in gleichem Maß durch die mittlere wie maximale Resistenzzeit zum Ausdruck kommt (Tab. 16). Vergleichbar sind für diese beiden Collembolenarten nur die Überflutungsversuche bei 10°C. Bei 15°C lebte *I. viridis* durchschnittlich nur 1,3...3,3 Tage in Wasser verschiedener Salinität. Aus dem zeitlichen Verlauf der Resistenzversuche (Abb. 22) ist erkennbar, daß geringe Salinitäten von 0 oder 15‰ am besten vertragen werden und keine wesentlichen Unterschiede der Lebensdauer bewirken, daß mit steigenden Salzgehalten, bei 30 und 45‰, die Tiere jedoch eher sterben.

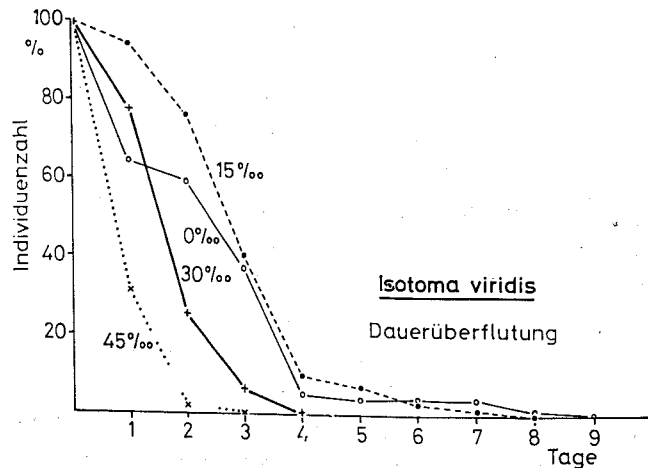
Überraschend waren die Ergebnisse der Versuche, bei denen *I. viridis* auf die Wasseroberfläche gebracht wurden. Es zeigte sich keine Verlängerung der Lebensdauer gegenüber den Dauerüberflutungsversuchen! Innerhalb von 8 Tagen waren auch die Tiere auf Wasser von 0 und 15‰ Salzgehalt sämtlich tot, auf konzentrierterem Salzwasser entsprechend eher (je Serie 30 Tiere). Daraufhin wurden einige *I. viridis* in Plastikschaalen gebracht, deren Böden einmal mit Sand und zum anderen mit Löschpapier bedeckt waren, jeweils mit Leitungswasser voll durchtränkt. Auch diese Versuchsanordnung ergab keine längere Lebensdauer.

Diese verschiedenen Versuche beweisen, daß *I. viridis* bei Dauerüberflutung nicht etwa wegen Sauerstoffmangel stirbt oder eher stirbt. Sehr wahrscheinlich

Tabelle 16

Resistenz gegenüber Süß- und Salzwasser (Lebensdauer in Tagen)

	Salzgehalt ‰	Mittlere Resistenz	Maximale Resistenz	Individuen/ Versuch
<i>Hermannia subglabra</i> (bei $15 \pm 2^\circ\text{C}$)	0	107	210	20
	15	93	182	30
	30	87	168	28
	45	26	56	24
<i>Archisotoma pulchella</i> (bei $15 \pm 2^\circ\text{C}$)	0	1,7	4	113
	15	17	36	142
	30	16	34	121
	45	15	34	157
<i>Isotoma viridis</i> (bei $15 \pm 2^\circ\text{C}$)	0	2,8	9	100
	15	3,3	8	100
	30	2,1	4	100
	45	1,3	3	100
<i>Isotoma viridis</i> (bei 10°C)	0	5,5	9	60
	30	4,3	8	60
<i>Isotomurus palustris</i> (bei 10°C)	0	2,2	4	60
	30	1,7	3	60

Abb. 22. Überflutungsresistenz von *Isotoma viridis* gegen Wasser verschiedener Salinität (Temp. 15°C)

funktioniert die dünne Luftschicht der Collembolen unter Wasser als physikalische Kieme. Die Kutikula ist nicht benetzbar, sie ist also hydrophob. Allein der Ventralatubus ist hydrophil (WIGGLESWORTH 1959) und wichtigstes Organ der Hautatmung (RUPPEL 1953). Über den Ventralatubus (und über den Magen-Darm-Trakt ?) muß das Wasser also in die Tiere eingedrungen sein, die auf der Wasseroberfläche saßen. Daß auch die Versalzung der Hämolymphe auf diese Weise

und in kurzer Zeit vonstatten geht, wird im Abschnitt über Osmoregulation dargestellt.

Zwar überlebt *I. viridis* Überflutungen länger als *I. palustris*, aber sie muß auch als empfindlich gegen Süß- und Salzwasser angesehen werden. Sie ist genügend überflutungsresistent, um den Rotschwingelrasen im Vorland zu besiedeln. Der tiefer gelegene obere Andelrasen, mit etwa 200...250 Überflutungen im Jahr mehr als doppelt so häufig unter Wasser (Tab. 14) wie der untere Rotschwingelrasen, wird hingegen nicht mehr besiedelt, abgesehen von einzelnen hier angetroffenen adulten Tieren. Auch im Rotschwingelrasen geht die Besiedlungsdichte im Winter stark zurück, vermutlich weil sich die Überflutungen dann häufen. Im Vorland muß in erster Linie mit Verlusten durch Verdriftung und Fortschwemmen bei Sturmfluten gerechnet werden. Denn die Überflutungsresistenz reicht aus, um kurzzeitigen Aufenthalt unter Wasser, z. B. in Bodenlücken, zu überstehen. Auf der anderen Seite sind der Andelstandort bei Meldorf und die Süßwiese im Sommerkoog etwa gleich naß; im Koog ist im Winter und Frühjahr dennoch eine zahlreiche Population vorhanden, im Andelbereich wegen der Fluthäufigkeit nicht. Für die Überflutungsversuche bei 10°C wurden Tiere aus Vorlandsalzwiesen und aus dem Binnenland getrennt untersucht, Unterschiede waren nicht festzustellen. Für die Versuche bei 15°C wurden nur Vorlandindividuen verwendet.

Archisotoma pulchella ist der einzige Collembole, der im Untersuchungsgebiet den Weichboden (Watt) des Eulitorals vorzugsweise bewohnt. Er ist nur unterhalb der MThw-Linie häufig. Seine Lebensweise wurde von WILLEM (1925, als „A. besselsi“) und von STRENZKE (1955) geschildert.

Wie eingangs bei der Beschreibung der Versuchsmethodik erwähnt, konnten Dauerüberflutungsversuche nicht in kontrollierbarer Weise durchgeführt werden. Sie scheinen aber, wie bei *I. viridis*, etwa gleiche Überlebenszeiten wie die Versuche mit *A. pulchella* auf der Oberfläche verschieden konzentrierter Salzlösungen zu ergeben. Nur diese Versuchsserien werden hier ausgewertet.

Auf Salzwasser von 15, 30 und 45‰ Salzgehalt lebte diese Art im Mittel 15...17 Tage und in Extremfällen 34...36 Tage (Tab. 16). Die längste Lebensdauer wurde auf Wasser von 15‰ erzielt, die Differenzen zu den anderen beiden Konzentrationen sind jedoch unwesentlich (Abb. 23). Die Tiere wurden nicht gefüttert; mit Fütterung wären die Überlebenszeiten unter Umständen noch länger gewesen. Die Tiere auf Süßwasser waren sämtlich nach 4 Tagen tot, und die mittlere Resistenzzeit betrug nur 1,7 Tage! Diese klaren Unterschiede in der Reaktion auf Salz- und Süßwasser zeigen an, daß *A. pulchella* ein halobionter Collembole ist. Die hier beschriebenen Untersuchungsergebnisse sind ein experimenteller Beweis dieser Tatsache.

STRENZKE (1955) bezeichnet *A. pulchella* als „thalassobionte Art“, also als stenotope Meeresstrandform. STRENZKE vermutet außerdem, daß die Art wegen ihres lamellenförmig-verbreiterten Mucros zur Lebensformgruppe des hydrophilen Hemiedaphon (sensu GISIN 1943) zu rechnen sei. Ein Test der Trockenheitsresistenz ergab Werte, die sonst nur von euedaphischen Collembolen bekannt

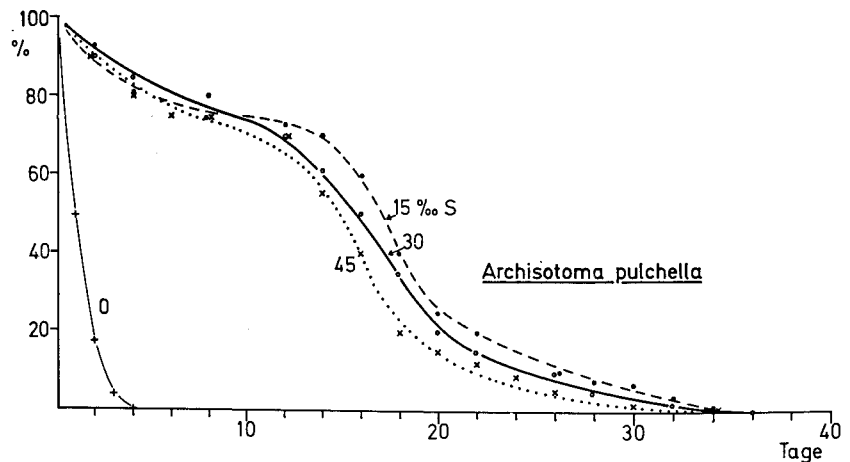


Abb. 23. Resistenz von *Archisotoma pulchella* gegen Wasser verschiedener Salinität bei Aufenthalt auf der Oberfläche (Temp. 15°C)

sind, und die eine Bindung an hohe Luftfeuchtigkeit, wenn nicht sogar an Nässe, anzeigen.

A. pulchella lebte im Labor bei 52% relativer Luftfeuchte (17°C) auf trockenem Untergrund nur zwischen 3 und 7 Minuten! Zum Vergleich einige Daten für andere Arten bei ähnlicher Luftfeuchte:

Isotoma viridis (hemiedaphisch): 26—42 min. (AGRELL 1941)
maximal 60 min (DAVIES 1928)

Typhlogastrura balazuci (hemiedaph.): maximal 6...8 h (THIBAUD 1968)

Isotoma notabilis (eu- bis hemiedaph.): 3...4 min. (AGRELL 1941)

Tullbergia krausbaueri (euedaphisch): 5...7 min (AGRELL 1941)

Im Biotop, Watt und unterer Anedelrasen, regulieren die täglichen Überflutungen sowohl Nässe als auch Salzgehalt auf einem relativ gleichmäßig hohen Niveau. Man kann sagen, daß *A. pulchella* in ihrem Lebensraum auf regelmäßige Überflutung (Vernässung) des Substrats angewiesen ist. Sie ist nicht nur halobiont, sondern auch „hygrobiont“. Die notwendige Faktorenkombination findet sie fast nur an der Meeresküste, und *A. pulchella* kann mit Recht als thalassobiont bezeichnet werden. Im Labor konnte *A. pulchella* über mehrere Monate in verschlossenen Glasgefäßen auf feuchtem Schlick vom Fundort gehalten werden, ohne daß Überflutungen oder Wasserzugaben nötig waren.

Hermannia subglabra wurde schon von SCHUSTER und Mitarb. (SCHUSTER 1966) auf ihre Überflutungsresistenz hin untersucht. Diese stenotop thalassicole Oribatide lebte in den zitierten Versuchen in Meerwasser von 32‰ maximal 81...85 Tage, in Süßwasser länger als 59 Tage (Versuch vorzeitig beendet).

In den eigenen Versuchen wurde *H. subglabra* Dauerüberflutungen in Wasser von 0, 15, 30 und 45‰ Salzgehalt ausgesetzt (Tab. 16 und Abb. 24). Die geringste Lebensdauer, im Mittel 29 Tage, hatte die Milbe in Salzwasser von 45‰ (maximal

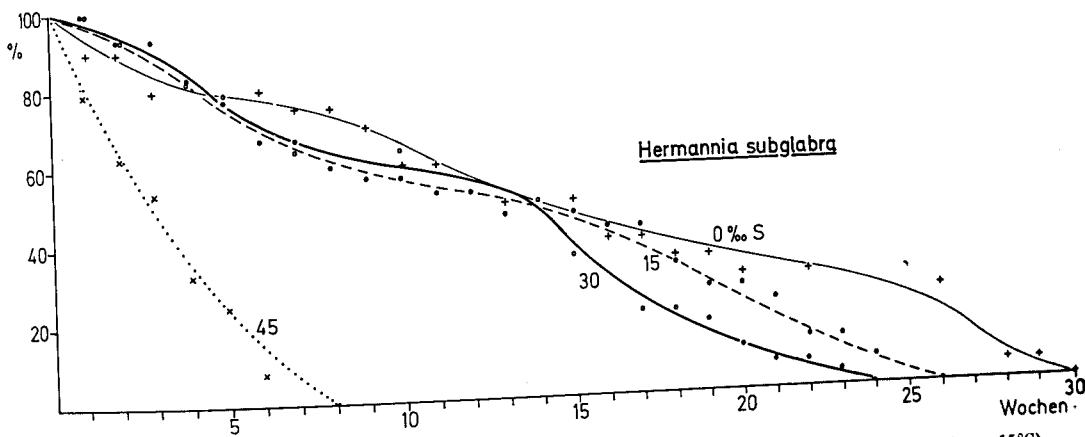


Abb. 24. Überflutungsresistenz von *Hermannia subglabra* gegen Wasser verschiedener Salinität (Dauerüberflutung, 15°C)

56 Tage). Am verträglichsten war Süßwasser, in dem sie durchschnittlich 107 Tage (maximal 210 Tage!) überlebte. Bei mittlerem Salzgehalt nahm die Lebensdauer etwas ab, die Extremwerte bei 15‰ waren 182 Tage und bei 30‰ noch 168 Tage.

Daraus läßt sich entnehmen, daß *H. subglabra* in hohem Maß wasserresistent ist und in unbelüftetem Wasser ohne Nahrung lange Zeit lebend übersteht. Die gut vertragenen Salzgehalte von 0 bis 30‰ stimmen grob mit denen überein, die im Freiland für den ökologischen Existenzbereich der Art als normale Grenzwerte gelten können, was aus den Salzgehaltsangaben über den unteren Rotschwingelerasen (Abb. 6b) entnommen werden kann. Noch an der finnischen Ostseeküste auf schwach salzigem Wiesenboden wurde *H. subglabra* durch KARPPINEN (1966) nachgewiesen. Beobachtungen von LUXTON (1964) ergaben keine Präferenz für salziges Substrat vor salzfreiem bei den Adulten. Sie legten die Eier sogar bevorzugt (zufällig?) auf das salzfreie Substrat; vermutlich sind sie nicht in der Lage, den Salzgehalt wahrzunehmen.

Auf jeden Fall zeigen die verschiedenen Versuche und Beobachtungen an, daß *H. subglabra* höchstwahrscheinlich nicht halobiont ist. Ihre Anpassungen an das Leben im marinen Litoral kommt durch ausgeprägte Salz- und Überflutungsresistenz zum Ausdruck. Auch die Resistenz gegen Wasser von 45‰ muß noch als sehr hoch angesehen werden, sie übertrifft sogar die Resistenz der halobionten *A. pulchella* im optimalen Medium (Tab. 16).

Zum Vergleich mit diesen Befunden können die Überflutungsversuche von SCHUSTER (1962, 1965, 1966) an verschiedenen anderen Milben herangezogen werden. Die litoralbewohnenden Oribatiden *Ameronothrus marinus* und *Ameronothrus maculatus* sind danach ebenfalls gegen Überflutung mit Salz- und Süßwasser sehr resistent, wobei sich Süßwasser etwas ungünstiger auswirkte (Lebensdauer unter 100 Tagen). Binnenland-Arten vertrugen Überflutungen mit Salzwasser erheblich schlechter, mit Süßwasser aber lange Zeit (2...7 Monate; vgl. auch TRÄGARDH 1910, zit. von STRENNKE 1952a). Halobionte Milben des mediterranen

Eulitorals, wie *Hydrogamasus*-Arten (Gamasides) und *Urosternella neptuni* (Uropodina) überdauerten den Aufenthalt in Süßwasser nur bis 10 Tage, in Meerwasser dagegen 100 Tage (SCHUSTER 1962). Sie reagierten also nicht wie *H. subglabra*, sondern wie der ebenfalls halobionte Collembolen *A. pulchella*.

Platynothrus peltifer gehört zu den Oribatiden, die Salzwasserüberflutung nicht lange überstehen. Im Vorland der Nordseeküste lebt sie nur im höchsten Salzwiesenbereich.

6.1.2. Abhängigkeit der Überflutungsresistenz von der Temperatur

Nur *Isotoma viridis* wurde Dauerüberflutungen bei verschiedenen Temperaturen ausgesetzt. Sie lebte bei 10°C im Durchschnitt doppelt so lange wie bei 15°C, während die Extremwerte nur in 30‰ Salzgehalt unterschiedlich waren (Tab. 16; vgl. Abb. 21 und 22). Eine längere Lebensdauer bei niedrigeren Versuchs-

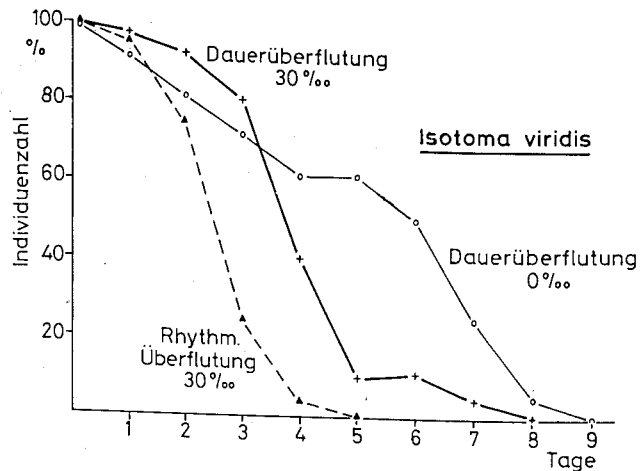


Abb. 21. Überflutungsresistenz von *Isotoma viridis* gegen Süß- und Salzwasser bei rhythmischer und andauernder Überflutung (Temp. 10°C)

temperaturen fand HEYDEMANN (1967b, 1968) für viele terrestrische Arthropoden. Offensichtlich ist die erhöhte Resistenz in der herabgesetzten Stoffwechselintensität begründet.

6.1.3. Überflutung im Gezeiten-Rhythmus

Methodik: Die Versuche wurden in einer Apparatur durchgeführt, die von ABRAHAM konstruiert wurde (Beschreibung in ABRAHAM 1970).

Die Versuchstiere befinden sich in kleinen Kunststoffbehältern, deren Boden und Deckel mit Perlongaze bespannt ist. Bei „Flut“ sind die Behälter völlig unter Wasser, welches schwach bewegt und belüftet wird.

In den Versuchen betrug die Überflutungszeit jeweils 4 Stunden und die „Ebbezeit“ 8 Stunden. Die Rhythmik entsprach also mit 12 Stunden etwa derjenigen der natürlichen Gezeiten. Das Überflutungswasser hatte eine Salinität von 30‰, die Temperatur war 10°C.

Isotomurus palustris überlebt höchstens 2 Überflutungen, also 1 Tag. Die Lebensdauer bei rhythmischer Überflutung ist wesentlich kürzer als bei Dauerüberflutung, maximal 4 Tage bei 30‰ (Abb. 20).

Isotoma viridis ist auch in diesem Fall resistenter als die vorige Art. Doch bleiben die Resistenzzeiten mit durchschnittlich 3 Tagen und maximal 5 Tagen ebenfalls unter denen der Dauerüberflutungs-Versuche (Abb. 21).

Nach HEYDEMANN (1967b) vertragen nahezu alle von ihm untersuchten Arthropoden Dauerüberflutung schlechter als rhythmische. Bei den Collembolen-Arten ist der Befund aber eindeutig umgekehrt. Dieser scheinbare Widerspruch ist sicherlich dadurch zu erklären, daß von HEYDEMANN nur tracheenatmende Arthropoden untersucht wurden, die bei Dauerüberflutung unter Sauerstoffmangel leiden. Deshalb ist für sie rhythmische Flut besser verträglich als andauernde, und deshalb leben sie unter Wasser auch wesentlich länger, wenn es belüftet wird.

Die untersuchten Collembolen haben jedoch ausschließlich Hautatmung. Es wurde schon ausgeführt, daß sie unter Wasser nicht eher sterben als auf Wasser. Atmungsschwierigkeiten sind also sicher nicht gegeben. Hingegen ergaben Beobachtungen an den Tieren während der Versuche, daß sie sich beim Wechsel des Wasserstandes jedesmal sehr heftig bewegen, bei Dauerüberflutung aber nur wenig am Anfang und auf der Wasseroberfläche auch nur wenig stark.

Wie durch Temperaturerhöhung scheint auch durch Überflutungsrhythmik der Stoffwechsel intensiviert und die Lebenszeit verkürzt zu werden.

6.2. Osmoregulation

Auf Binnenlandböden und im Süßwasser sind die Tiere einem Medium konfrontiert, das eine geringe Ionenkonzentration aufweist und demzufolge gegenüber der Körperflüssigkeit der Tiere hypotonisch ist. Terrestrische und limnische Arthropoden haben eine Hämolymphe, deren osmotischer Wert normalerweise dem einer Kochsalzlösung von 8...15‰ entspricht (WIGGLESWORTH 1959; SHAW und STOBART 1963; FLORKIN und SCHEER 1970). Terrestrische Arthropoden haben also die Fähigkeit zur Hypotonieregulierung, was ihnen ermöglicht, die Körperflüssigkeit auf einem konzentrierteren Niveau zu halten, als das Konzentratwasser im Lebensraum aufweist. Gleichzeitig stellt der hohe osmotische Wert des Blutes einen wirksamen Verdunstungsschutz dar. Landtiere sind deswegen echten Meerestieren, die meist poikilosmotisch sind (SCHLIEPER 1958), im Litoral mit Substratsalinitäten unter 10...15‰ auch im Hinblick auf die Osmoregulation im Vorteil, und sie besiedeln das Supralitoral in großer Artenfülle. HEYDEMANN (1968) spricht von osmoregulatorischer Präadaptation der Landarthropoden. Es ist nun zu fragen, wie sie sich gegenüber hypertonen Lösungen verhalten, mit denen sie im unteren Salzwiesenbereich in Kontakt kommen, etwa wenn Überflutungen mit Meerwasser oder Salzanreicherungen der Bodenlösung stattfinden.

Methodik: Es wurden einige Collembolen- und Oribatidenarten mit Süßwasser und Salzwasser verschiedener Konzentration überflutet bzw. auf solche Lösungen gesetzt (Versuchsanordnung wie

bei Überflutungsresistenzversuchen beschrieben). Um die Fähigkeit zur Osmoregulation zu prüfen, wurde die Konzentration der Blutflüssigkeit der so behandelten Tiere durch Messung der Gefrierpunkterniedrigung bestimmt. Das hierbei verwendete Mikrokryoskop gleicht in der Grundkonstruktion dem von KESSELER (1958) beschriebenen und entwickelten Gerät. Herr Dr. H. KESSELER, List auf Sylt, ermöglichte durch seine persönliche Einweisung in Konstruktion und Handhabung des Kryoskops den Nachbau. Wir danken ihm für die großzügige Hilfe.

Zur Entnahme des Blutes wurden die Tiere unter dem Binokular in Paraffinöl präpariert: Die Collembolen wurden an der Furka oder am 4.—6. Abdominalsegment mit einer Nadel verletzt, den Oribatiden wurde ein 4. Bein entfernt. Von der austretenden Hämolymphe wurden möglichst mehrere Parallelproben (jeweils etwa 10^{-3} μ l) je Individuum in Glaskapillaren von 60...100 μ m Durchmesser gezogen, wobei die Proben voneinander durch Paraffinöl getrennt waren. Die Salinität des Außenmediums wurde ebenfalls kryoskopisch bestimmt. Mit jeder Serie (bis 15 Kapillaren mit maximal je 10 Proben) wurde eine $n/10$ NaCl-Lösung gefroren und aufgetaut und daraus wurde der Temperaturnullpunkt errechnet. Die Gefrierpunkte der Lösungen sind auf $\pm 0,01^\circ\text{C}$ bestimmbar.

Vor Versuchsbeginn mit verschieden salzigem Wasser wurden die osmotischen Werte (als Gefrierpunkterniedrigung Δt in $^\circ\text{C}$) im Blut der Arten bestimmt, wie sie sich auf dem Original-Substrat aus dem Biotop eingestellt hatten. Diese Ausgangswerte (Δt) werden in Tab. 17 auch als dazu isotonische NaCl-Lösung angegeben: $\Delta t = -1,00^\circ\text{C} \triangleq 293$ mmol NaCl (KROGH 1939). Beachte: $S^\circ/_{00}$ Meeressalinität, wie in den Versuchen verwendet (Abb. 25), hat eine andere Gefrierpunkterniedrigung als gleiches $^\circ/_{00}$ NaCl!

Tabelle 17
Blutkonzentration einiger Collembolen (C.) und Oribatiden (O.) aus Salzwiesen

	Substrat- wasser $\Delta^\circ\text{C}$	Blutkonzentration (Mittelwerte)		
		$\Delta^\circ\text{C}$	mmol NaCl	NaCl $^\circ/_{00}$
<i>Isotoma viridis</i> (C.)	0,06	0,72	211	12,3
<i>Isotoma viridis</i>	0,70	0,73	214	12,5
<i>Folsomia sexoculata</i> (C.)	0,70	0,74	217	12,7
<i>Archisotoma pulchella</i> (C.)	1,69	1,71	502	29,4
<i>Hermannia subglabra</i> (O.)	0,70	0,83	243	14,2
<i>Ameronothrus schneideri</i> (O.)	0,70	0,75	220	12,9

Die Schwankungen der Konzentrationen im Innenmedium der Tiere auf dem Originalsubstrat waren beträchtlich: *F. sexoculata* 0,70—0,78 $\Delta^\circ\text{C}$; *A. schneideri* 0,69—0,84 (für die anderen Arten s. Abb. 25). Diese beiden Arten stellen in ihrer Körpergröße das Minimum dar, das kryoskopisch bearbeitet werden kann. Es gelang nur, pro Tier eine einzige Blutprobe zu nehmen, und bei vielen Exemplaren scheiterte auch dies. Sie konnten deshalb nicht serienmäßig bearbeitet werden, und über ihre Osmoregulation kann nichts Genaues mitgeteilt werden.

Isotoma viridis: Die Konzentration der Hämolymphe nicht überfluteter *I. viridis* auf salzfreiem Boden entspricht etwa derjenigen einer Kochsalzlösung von $12 \dots 14^\circ/_{00}$ (Δt etwa $0,7 \dots 0,8^\circ\text{C}$). Auch auf dem Originalsubstrat von der Mel-

dorfer Bucht, dem Boden des unteren Rotschwingelrasens mit einem Salzgehalt entsprechend 12,0‰ NaCl, lag die Konzentration des Blutes in diesem Bereich, war also schwach hypertonisch (Tab.17).

Die Änderung der Gefrierpunktserniedrigung der Hämolymphe wurde bei dauerüberfluteten Tieren täglich geprüft, wobei erkennbar wurde, daß nach 2 Tagen

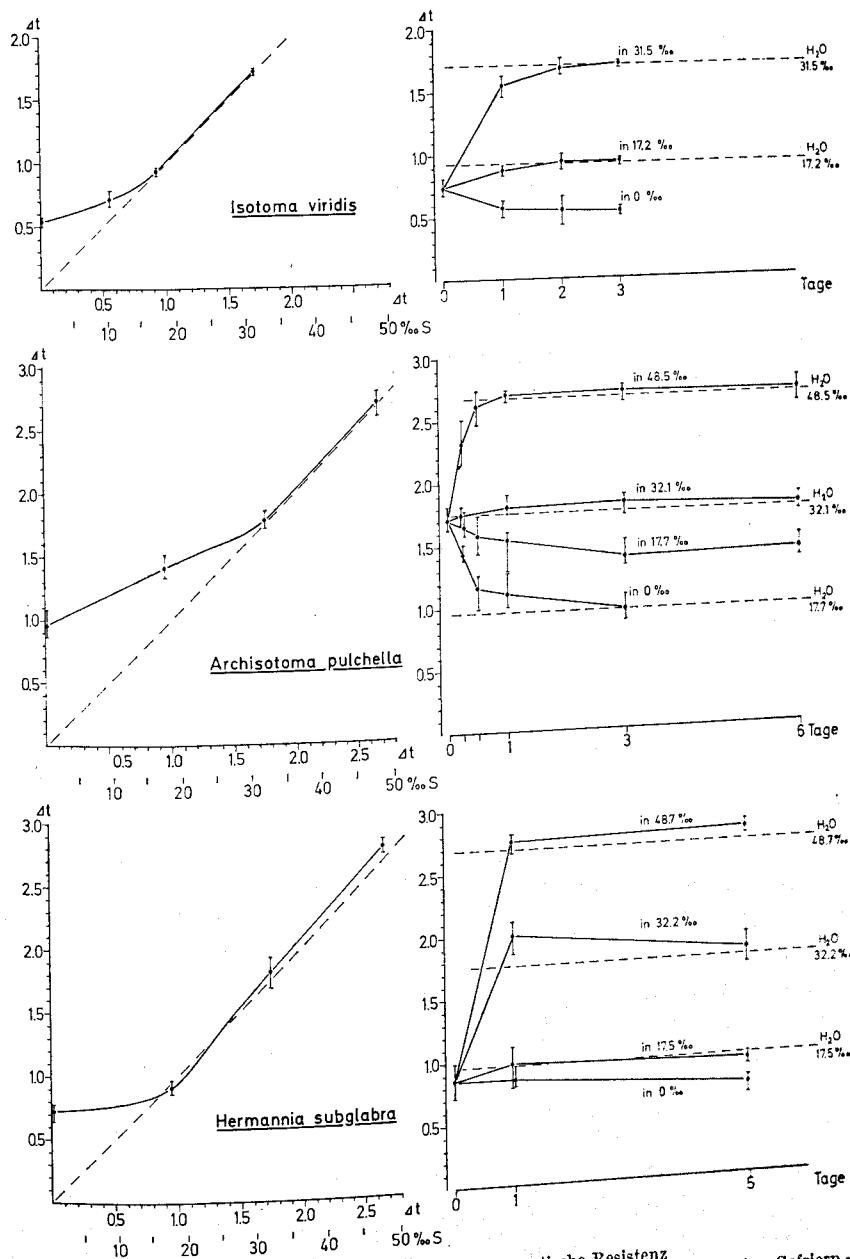


Abb. 25. Osmoregulation und osmotische Resistenz
a, links: Osmoregulation. Auf der Ordinate: Gefrierpunktniedrigung des Blutes. Auf der Abszisse Gefrierp.-Erniedr. Δt und Salinität S des Außenmediums. Diagonale = Isotonielinie b, rechts: Osmotische Resistenz in Zeitabhängigkeit

der Endwert etwa erreicht ist (Abb. 25b). Wegen der geringen Lebensdauer überfluteter *I. viridis* wurde der Versuch nach 3 Tagen beendet und die Blutkonzentrationen dieses Zeitpunktes als Endwerte angesehen. Von einer Adaptation der Tiere an die verschiedenen Salinitäten kann natürlich nicht gesprochen werden, sondern höchstens von einem Klimaxzustand (Abb. 25). *I. viridis* hat keine Hypertonieregulierung. Das bedeutet, daß die Hämolymphe bei einem konzentrierteren Außenmedium durch passive Aufnahme von Ionen dem Außenmedium etwa isotonisch wird. Gegen hypertonische Salzlösungen verhält sich *I. viridis* poikil-osmotisch!

In Salzlösungen geringer Konzentration, d.h. unter der Hämolymphe-Konzentration nicht überfluteter Tiere, wird die Hypertonieregulierung wirksam, die jedoch nur unvollkommen wirkt und die Blutkonzentration nicht konstant hoch halten kann. Der osmotische Wert der Hämolymphe bleibt deutlich über dem des Außenmediums. Bei Überflutung mit Süßwasser entspricht er dem osmotischen Wert einer Kochsalzlösung von 9,00/100 im Mittel (8,3 als Maximum). Aus dem Kurvenverlauf aus Abb. 25a kann auf die „Normalkonzentration“ der Hämolymphe geschlossen werden; sie liegt dort, wo die Kurve die Isotonielinie (Diagonale) verläßt. In diesem Bereich — bei etwa 12...14/100 Salinität des Außenmediums — findet weder eine passive Erhöhung der Ionenkonzentration statt, noch wird der Collembole physiologisch belastet durch Hypertonieregulierung.

Aus den Überflutungsversuchen geht hervor, daß die Überlebensdauer in Süßwasser und bei 15/100 gleich ist, in Wasser von 30/100 jedoch deutlich abnimmt. Die passive Erhöhung des Salzgehaltes in der Hämolymphe wirkt sich also schädlich aus. Dagegen wird die Resistenzzeit nicht verkürzt, wenn durch Süßwasserbehandlung die Innenkonzentration gesenkt wird und der Collembole durch notwendig werdende Osmoregulation belastet wird. Eingangs wurde schon darauf hingewiesen, daß auch nicht überflutete Tiere Hypertonieregulierung vollziehen müssen. Sie sind deshalb auf diese Art der physiologischen Beanspruchung eingestellt.

Archisotoma pulchella: Das Originalsubstrat der Versuchstiere, Schlickwatt von der Meldorfer Bucht, war fast wassergesättigt. Die Salinität des Substratwassers lag bei 31/100 (kryoskopisch bestimmt; $\Delta t = 1,69^\circ\text{C}$). Die Tiere wiesen nach dreitägigem Aufenthalt auf diesem Substrat im Labor eine annähernd isotonische Konzentration der Hämolymphe auf (Tab. 17).

Die Konzentration der Hämolymphe bei Haltung der Tiere auf der Oberfläche verschieden salziger Lösungen, entsprechend der Versuchsanordnung in Kapitel 8.1.1., wurde nach 6 und 12 Stunden sowie nach 1, 3 und 6 Tagen gemessen. Auf Salzlösungen über 30/100 erreicht die Hämolymphe schon nach 24 Stunden die endgültige Konzentration, während auf schwächer salziger Lösung und auf Süßwasser die Blutkonzentration erst nach 1...3 Tagen den Endwert erreicht (Abb. 25). Diese Verzögerung ist durch osmoregulatorische Tätigkeit bedingt.

Aus Abb. 25a, welche die Endwerte im Innenmedium bei verschiedenem Außenmedium darstellt, geht hervor, daß die Hämolymphe gegenüber Salzlösun-

gen isotonisch ist, welche mehr als 30‰ Salz enthalten. Dieser Schwellenwert entspricht etwa den normalen Freilandbedingungen bzw. der Hämolymphe-konzentration nicht behandelter *A. pulchella*. Die Art verhält sich also gegen hypertonsche Lösungen poikilosmotisch.

Wie *I. viridis* hat auch *A. pulchella* die Fähigkeit, bei Behandlung mit hypotonischem Salzwasser die Hämolymphe auf eine höhere Konzentration einzuregulieren. Auch bei diesem Collembolen ist die Hypertonieregulierung nicht ausreichend, um die Blutkonzentration konstant zu halten. Der entscheidende Unterschied in der physiologischen Reaktion der Arten zeigt sich in den verschiedenen Konzentrationsschwellenwerten des Außenmediums, unterhalb denen die Hypertonieregulierung einsetzt: Für *I. viridis* etwa bei 13‰, für *A. pulchella* etwa bei 30‰. Der gleiche Wert der Blutkonzentration muß jeweils als das physiologische Optimum angesehen werden, als die „normale“ Konzentration, die mittels Hypertonieregulierung möglichst erhalten werden soll, wenn von außen her eine Verdünnung stattfindet. Der Kurvenverlauf (Abb. 25a) erlaubt demnach, den Sollwert zu erkennen, an den der Organismus vermutlich adaptiert ist. Dieses Optimum liegt am unteren Ende des poikilosmotischen Bereichs und gerade oberhalb des Bereichs, in dem Hypertonieregulierung einsetzt. Daß gerade hier der physiologisch normale Konzentrationsbereich der Hämolymphe liegt, wird dadurch bestätigt, daß frisch gefangene Individuen diese Blutkonzentration ebenfalls aufweisen. Die Untersuchung dieser Tiere allein ist nicht Beweis genug, denn der Einfluß von Substratfeuchte und Verdunstung ist kaum abzuschätzen. Besonders bei den untersuchten *A. pulchella* vom Substrat mit etwa 30‰ Salzgehalt könnte der isotonische Blutwert oberhalb des Optimums liegen.

Aus dem Vergleich der Normalwerte der Blutkonzentrationen für die beiden Collembolenarten ist der Mechanismus der physiologischen Anpassung von *A. pulchella* an das marine Litoral zu erschließen: Bei *A. pulchella* ist die normale Blutkonzentration auf das Niveau der Meeressalinität verschoben. Euhalines Meerwasser, das für normal terrestrische Arthropoden eine extreme physiologische Belastung darstellt, ist für *A. pulchella* optimal konzentriertes Milieu. Süßwasser, in dem normale terrestrische Arthropoden (z.B. *I. viridis*) länger überleben als in Salzwasser, wirkt auf *A. pulchella* dagegen so ungünstig, daß die Überlebenszeit auf fast 1/10 sinkt (Abb. 23). Offensichtlich reicht die Osmoregulation nicht aus, um die notwendige Blutkonzentration (Salzkonzentration?) aufrecht zu erhalten. Eine passive Versalzung (Gesamtkonzentration entsprechend 30...45‰) des Blutes scheint sich jedoch nicht negativ auszuwirken!

Hermannia subglabra: Die Hornmilbe wurde bisher ausschließlich auf salzigem Untergrund angetroffen. Ihr ökologisches Optimum findet sie im unteren Rot-schwingelrasen, für den in der Meldorfer Bucht ein mittlerer Salzgehalt von etwa 11‰ gemessen wurde. Nicht überflutete Tiere sind gegenüber ihrem Substrat, im Versuch mit 12‰ S, deutlich hypertonsch (Tab. 17).

Die Konzentration der Hämolymphe wurde nach 1 und 5 Tagen Dauerüberflutung gemessen (Abb. 25). In hypertonischem Medium ist schon nach einem

Tag die Konzentration des Blutes über derjenigen der Salzlösungen. *H. subglabra* hat demnach keinen wirksamen Schutz, der das Eindringen von Salzionen verhindern oder verzögern könnte. Im Wasser mit 32,2‰ ist nach 5 Tagen die Hämolympfen-Hypertonie deutlich geringer als nach einem Tag; im Wasser mit 17,9‰ zeigt sich nach einem Tag im Mittel annähernd Isotonie der Hämolymphe bei erheblicher Streuung der Einzelwerte, während nach 5 Tagen vier von fünf untersuchten Individuen eine schwache Hypertonie des Blutes aufweisen! In Süßwasser nimmt die Wirksamkeit der Hypertonieregulierung vom 1. bis zum 5. Tag deutlich ab.

H. subglabra ist also gegenüber hypertonischen Salzlösungen poikilosmotisch, wobei die Konzentration der Hämolymphe meist über der des Außenmediums liegt (Abb. 25a). In schwach hypertonischem Medium, etwa zwischen 15 und 20‰, scheint sie sogar in geringem Maß zur Hypotonieregulierung fähig zu sein! Bei Behandlung mit hypotonischen Lösungen bis hinab zu Süßwasser ist eine sehr wirkungsvolle Hypertonieregulierung nachweisbar. Nach 5tägigem Einwirken von Süßwasser entspricht die Konzentration des Innenmediums noch einer Salzlösung von 13,5‰ als Mittelwert! Das Blut ist also nicht sehr viel weniger konzentriert als bei unbehandelten Tieren. Nach den Kriterien, die bei der Besprechung der Versuche mit den beiden Collembolenarten erläutert wurden, kann man für *H. subglabra* eine Hämolympfen-Konzentration entsprechend etwa 15‰ S als normal ansehen. Ein Außenmedium bzw. Substrat mit einer Salinität von 13...15‰ könnte als optimal betrachtet werden, da es weder eine passive Versalzung des Blutes verursacht noch Osmoregulation notwendig macht. Die Dauerüberflutungsversuche (Abb. 24) ergaben allerdings eine erstaunliche Resistenz gegenüber Salzlösungen von 0...30‰. Dazu ergibt der Versuch mit Süßwasser die längste Resistenzzeit (die Unterschiede sind nicht hoch zu bewerten, sie sind nicht signifikant). Erst die Salzkonzentration von 45‰ ist eindeutig schädlich.

In bezug auf die Osmoregulation ist für *H. subglabra* keine physiologische Anpassung an salziges Substrat nachzuweisen, wie es für *A. pulchella* der Fall war. Obgleich *H. subglabra* ein stenotoper Bewohner von Salzböden ist, wird in dieser Hinsicht kein Unterschied zu normalen terrestrischen Arthropoden erkennbar, die nur auf salzfreiem Boden leben. Die wirkungsvolle Hypertonieregulierung kann höchstens als günstiger Mechanismus gewertet werden, um die Wirkung von Salinitätsschwankungen im Bereich unter 15‰ sowie von Schwankungen der Substratnässe und Luftfeuchtigkeit auszugleichen.

6.3. Diskussion zur Osmoregulation und Überflutungsresistenz

Wesentliche Voraussetzungen für das Überleben terrestrischer Tiere im Tidenbereich des Meeres sind Überflutungsresistenz, Salzverträglichkeit und Fortpflanzungsfähigkeit bei den speziellen Umweltbedingungen. Die Fortpflanzungsfähigkeit auf salzigem Boden wurde für die experimentell untersuchten Arten nicht

direkt geprüft, sie ergibt sich jedoch aus den dargelegten Freilandbefunden, die die Indigenität der Arten beweisen.

Die Laborversuche zur Überflutungsresistenz und Osmoregulation geben Aufschluß über die physiologische Potenz einiger Arten. Die Collembolen *Isotoma viridis* und *Archisotoma pulchella* sowie die Hornmilbe *Hermannia subglabra* besitzen prinzipiell die gleichen osmoregulatorischen Fähigkeiten wie terrestrische Arthropoden ganz allgemein (WIGGLESWORTH 1959; SHAW und STOBART 1963), nämlich

1. eine deutliche Hypertonieregulierung gegenüber Außenmedien mit geringer Gesamtkonzentration als die Hämolymphe aufweist und
2. Poikilosmotie gegenüber hypertonischen Lösungen.

Eine Hypotonieregulierung ist nicht vorhanden oder — bei *H. subglabra* — nur schwach angedeutet und auf einen unwesentlichen, engen Bereich beschränkt.

Der Regulationspegel, der durch Hypertonieregulierung mehr oder weniger gut eingehalten wird, liegt für *I. viridis* und *H. subglabra* im normalen Konzentrationsbereich der Hämolymphe landbewohnender Arthropoden, ist also isotonisch mit einer Salzlösung von 12 bis 15‰. Dagegen ist der Regulationspegel von *A. pulchella* auf das Niveau der normalen Meerwasserkonzentration verschoben. *A. pulchella* ist damit an den Salinitätsbereich des Eulitorals an der Nordseeküste bestens angepaßt. Auffallend und interessant ist die weitgehende Übereinstimmung der Osmoregulationsfähigkeit von *A. pulchella* mit Eulitoralbewohnern bzw. Brackwasserarten mariner Herkunft, wie z.B. *Carcinus maenas*, *Gammarus duebeni* und *Nereis diversicolor* (SCHLIEPER 1958). Alle diese Arten haben keine Hypotonieregulierung, jedoch eine Hypertonieregulierung bei einem Außenmedium von weniger als 30...35‰ Salzgehalt! Diese Arten können nebeneinander im euhalinen und brackigen Eulitoral leben. Während die ursprünglich marinen Arten im Laufe ihrer ökologischen Geschichte die Hypertonieregulierung vermutlich neu erworben haben — echt marine Wirbellose sind weitgehend poikilosmotisch — und dadurch überhaupt nur das wechselhaline Litoral erobern konnten (REMMERT 1968, 1969), ist *A. pulchella* vom Land her in diesen Biotop eingedrungen. Das war ihr nur dadurch möglich, daß der Regulationspegel nach oben verschoben wurde. Diese Möglichkeit der Adaptation terrestrischer Einwanderer in marine Lebensräume hat REMMERT (1968) schon erwähnt. *A. pulchella* ist jedoch der erste Arthropode, für den dieser Mechanismus tatsächlich nachgewiesen ist!

Andere Insekten, die im Meer und Brackwasser leben, besitzen einen erheblich niedrigeren Regulationspegel und sind homoiosmotisch. Im Meerwasser halten sie die Hämolymphenkonzentration unterhalb der Konzentration des Außenmediums (Hypotonie), was meist durch Salzexkretion erreicht wird. Beispiele dafür sind *Chironomus*-, *Clunio*-, *Ephydra*- und *Coelopa*-Larven (NEUMANN 1961; SHAW und STOBART 1963; REMMERT 1968). Bei der Halacaride *Halacarus batteri* liegt der Regulationspegel ebenfalls auf dem Niveau der Meeressalinität.

Von 25 bis 45‰ Außensalinität ist die Hämolympphen-Konzentration konstant, unter und über diesem Bereich ist Poikilosmotie nachgewiesen (KIRCHNER 1969). Der halobionte Carabide *Dichirotrichus pubescens* kann nur kurzzeitig das Innenmedium hypotonisch halten, die normale Blutkonzentration entspricht 12...13‰ (HEYDEMANN 1968).

Archisotoma pulchella ist eindeutig halobiont. Bei ständigem Kontakt mit Salzwasser zwischen 15 und 45‰ S lebt sie im Mittel 15...17 Tage, auf Süßwasser nur knapp 2 Tage. Die Art kommt nur im marinen Litoral vor.

Isotoma viridis ist nur halotolerant. Sie verträgt Überflutung mit Wasser von 0...15‰ besser als mit höher konzentriertem Salzwasser. Sowohl wegen der geringen Überflutungsresistenz als auch wegen des niedrigen osmotischen Regulationspegels kann sie nicht im marinen Eulitoral existieren und bewohnt nur Salzwiesen im Supralitoral und salzfreie Böden.

Hermannia subglabra zeigt in bezug auf die Osmoregulation keine Anpassung an Salzböden, obwohl sie nur diese besiedelt. Sie ist jedoch gegen Salz- und Süßwasser gleichermaßen unempfindlich und in hohem Maß salz- und überflutungsresistent. Auf welchen physiologischen oder biologischen Anpassungen ihre offensichtliche Halophilie beruht, kann zur Zeit nicht gesagt werden.

7. Zusammenfassung

1. Im Verlauf von 2 Jahren wurde die Collembolen- und Oribatiden-Fauna an 3 ökologisch unterschiedlichen Salzwiesenstandorten im Vorland (Land vor den Deichen) und an einem Süßwiesenstandort hinter dem Deich in der Meldorfer Bucht an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins untersucht. Zum Vergleich wurde die Fauna an weiteren Orten im Vorland, in Kögen, auf Deichen, Warften und Dünen der Nordseeküste sowie in Salzwiesen der Ostseeküste und des Binnenlandes bearbeitet.

2. Das Material umfaßt 84000 Individuen von 103 Arten, davon 41 Collembolen-Arten, 61 Oribatiden-Arten und 1 Protüre. Mit den Bodenproben wurden regelmäßig chemische und physikalische Bodeneigenschaften registriert.

3. Die vier Vegetationszonen vom Meer zum Land, der nasse salzige *Ändelrasen* (*A*), der salzige *untere Rotschwingelrasen* (*R*), der schwach salzige, trockene *obere Rotschwingelrasen* (*oR*) und die *Süßwiese* (*S*) hinter dem Deich beherbergen jeweils eine Fauna, die sich von den anderen statistisch und hinsichtlich charakteristischer Arten unterscheiden läßt. Die Artenzahlen sind: in *A* 14, in *R* 18, in *oR* 23 und in *S* 26. Als statistische Vergleichszahlen wurden Artenidentitäten und Dominantenidentitäten bestimmt, getrennt für die Artenkomplexe des Hemiedaphon und Euedaphon. Die hemiedaphischen Faunen der vier Standorte bei Meldorf lassen sich auf Grund beider Identitätsindizes gut trennen, die höchste Dominantenidentität (*R* zu *oR*: 37%) ist gering. Die euedaphischen Faunen sind einander relativ ähnlich.

4. Die Arten mit ähnlicher ökologischer Valenz werden zu Valenzgruppen zusammengefaßt. Dabei findet die ökologische Valenz Ausdruck in der Verteilung der Arten in den zonierten Faktorenkomplexen der Küstenbiotope.

Valenzgruppe I: Die Oribatiden *Punctoribates quadrivertex*, *Ameronothrus schneideri*, *A. nigrofemoratus* und die Collembolen *Isotoma maritima* und *Onychiurus debilis* sind stenotope Bewohner salzhaltiger Küstenböden und haben in den Salzwiesen ihr ökologisches Optimum im häufig überfluteten Andelrasen.

Valenzgruppe II: Die Oribatiden *Hermannia subglabra*, *Oribatella arctica littoralis* und der Collembolen *Folsomia sexoculata* bewohnen ebenfalls nur Salzböden. Sie leben jedoch vorwiegend im unteren Rotschwingelrasen.

Valenzgruppe III: Sie umfaßt alle Arten mit einer nachweisbaren Salztoleranz, die aber nicht auf Salzbiotope beschränkt sind. Viele Ubiquisten und Grünlandbewohner rechnen hierzu.

Valenzgruppe IV: Die Arten dieser Gruppe besiedeln nur salzfreie oder salzarme Böden, meist vorzugsweise feuchte Wiesen. Charakterarten der Salzwiesen sind die Arten der Gruppen I und II.

5. Die quantitative Verteilung der Valenzgruppen des Hemiedaphon über die Standorte ist folgendermaßen: Im Andelrasen herrschen die typischen Salzwiesen-Arten der Gruppe I vor (über 90%), im unteren Rotschwingelrasen sind sowohl die Salzwiesen-Arten der Gruppe II wie die salztoleranten Ubiquisten der Gruppe III stark vertreten, im oberen Rotschwingelrasen nur die Arten der Gruppe III. Die Süßwiesen beherbergen Vertreter der III und IV.

6. Topographisch stimmen die hemiedaphischen Collembolen-Oribatiden-Gesellschaften mit den Pflanzengesellschaften an der Küste gut überein. Die euedaphische Fauna reagiert ökologisch andersartig; hier dominieren in allen Vegetationszonen die salztoleranten Ubiquisten (Gruppe III), besonders die Collembolen *Tullbergia krausbaueri* und *Friesia mirabilis*.

7. Von den abiotischen ökologischen Faktoren der Küstenböden haben besondere Bedeutung für die Faunenzonierung: Salzgehalt, Bodennässe, Überflutungsfrequenz. Diese drei Parameter nehmen zum Deich hin stark ab. Die unterschiedliche Besiedlung vom Andelrasen (A) und unterem Rotschwingelrasen (R) ist offensichtlich durch abweichende Überflutungshäufigkeit bedingt (A: etwa 200mal, R: etwa 100mal pro Jahr); die Salzgehalte im Boden dieser Zonen sind dagegen fast gleich hoch (A: 15,2 und R: 12,5‰ S im Mittel). Im oberen Rotschwingelrasen mit geringerer Feuchte, geringerem Salzgehalt und seltener Überflutung ist die Artenverbindung eine charakteristische Fragmentvariante der Süßwiesenfauna. Die Azidität der Böden, in den Salzwiesen pH 7,2...7,4 und in der Süßwiese pH 6,4...6,6, hat keinen Einfluß auf die Artenverteilung im Vorland.

8. Die Besiedlungsdichte der euedaphischen Fauna korreliert mit keinem einzelnen Umweltfaktor: sie ist am größten bei mittlerer Bodenfeuchte, etwa bei einem Wassergehalt nahe der Wasserkapazität. Das Dichtemaximum in den untersuchten Wiesen lag im unteren Rotschwingelrasen mit 86 000 euedaphischen Collembolen pro m², trotz hoher Salinität zwischen 3 und 30‰ und niedrigem

Gehalt an organischer Substanz (um 3,4%), bei einem günstigen Luft/Wasserporen-Verhältnis.

9. Laborexperimente zur Wasser- und Überflutungsresistenz und zur Osmoregulation geben Aufschluß über die physiologische Potenz einiger Arten. *Isotomurus palustris* und *Isotoma viridis* überleben Überflutung und Aufenthalt auf Salzwasser im Durchschnitt nur 1–4 Tage, Süßwasser wird nicht besser ertragen als Salzwasser. *Archisotoma pulchella* lebt auf Salzwasser von 15–45‰ im Mittel 15–17 Tage, auf Süßwasser weniger als 2 Tage! Adulte *Hermannia subglabra* überdauern Süßwasserüberflutung durchschnittlich 107 Tage (maximal 210), Salzwasserüberflutung (bei 15 bis 30‰) im Mittel etwa 90 Tage, bei 45‰ nur noch 26 Tage.

10. Die Osmoregulation der Collembolen *A. pulchella*, *I. viridis* und der Milbe *Hermannia subglabra* wurde untersucht. Sie besitzen prinzipiell die gleichen osmoregulatorischen Fähigkeiten wie terrestrische Arthropoden ganz allgemein: Hypertonie-Regulierung gegenüber Außenmedien, die geringere Konzentration als die Hämolymphe aufweisen, und Poikilosmotie gegenüber konzentrierteren Lösungen. Aber der Regulationspegel, der durch Hypertonie-Regulierung mehr oder weniger gut eingehalten wird, ist bei *A. pulchella* auf das Niveau der Seewasserkonzentration verschoben. Der halobionte *A. pulchella* ist der erste Arthropode terrestrischer Herkunft, für den diese besondere Art der physiologischen Adaptation an das marine Litoral erwiesen ist. Für die anderen Arten liegt der Regulationspegel normal (entspricht 10–15‰ S). *I. viridis* ist salztolerant, aber überflutungsempfindlich. *H. subglabra* ist halophil und überflutungsresistent.

Summary

The studied localities are situated along the shore of the North Sea in Schleswig-Holstein. Three of these are salt meadows differently influenced by tidal activity. They are compared with salt free meadows behind and on dikes and with salt meadows in other regions.

84000 specimens of 103 species have been studied: 41 species of Collembola, 61 of Oribatid mites and 1 Protura. The samples were taken monthly during two years.

There is a distinct zonation of the fauna, caused by environmental gradients at the sea shore. The lowest area is the Puccinellia zone (vegetation of Puccinellietum maritimae) followed by the lower and upper Festuca rubra litoralis zone (Juncetum gerardi) and the salt free Lolio-cynosuretum on dikes and in marsh meadows.

Species with similar ecological valence have been grouped together. These groups are based on the following characteristics: the sensitiveness of the species mainly to overflow by sea water and salinity and wetness of the soil.

Valence group I: The Oribatids *Punctoribates quadrivertex*, *Ameronothrus schneideri* and *A. nigrofemoratus* as the Collembola *Isotoma maritima* and *Onychiurus*

debilis are stenotopic species of salty soils at the sea shore. Their ecological optimum is the salty and wet Puccinellia zone.

Valence group II: The Oribatids *Hermannia subglabra*, *Oribatella arctica litoralis* and the Collembolan *Folsomia sexoculata* are also confined to salty soils. The optimum area is the lower Festuca zone, less wet than the Puccinellia zone.

Valence group III: These species are salt tolerant, but they are not confined to salty soils.

Valence group IV: The species are obviously not able to inhabit salty soils.

Characteristic species of salt meadows are the species of group I and II.

Three salt marsh zones can be distinguished by their flora and hemiedaphic fauna: In the fauna of the Puccinellia zone species of the valence group I predominate, the lower Festuca zone is characterized by stenotopic species of group II and salt tolerant eurytopic species of group III. In the upper Festuca zone only species of group III are important. Salt free meadows in the marsh land and on dikes are only inhabited by species of group III and IV. The euedaphic fauna is not as clearly zonated as the hemiedaphic one. The Collembola *Tullbergia krausbaueri* and *Friesea mirabilis* are dominant everywhere in deeper soil layers.

The most important environmental factors are salinity, wetness of the soil and frequency of overflow by sea water. These factors decrease from high water marks (H. W. M.) to the dike. The faunal differences between the Puccinellia zone and the lower Festuca zone are caused by different wetness and by tidal influence, not by different salinities (no significant difference). The fauna of the upper Festuca zone with low salinity and wetness is a characteristic fragmental fauna of that from salt free meadows. Acidity is similar in all areas and obviously has no influence on the zonation.

The abundance of euedaphic Collembola is not correlated to one single environmental factor. Despite high salinity ($3 \cdots 30\text{‰}$) a maximum of 86 000 individuals is found in 1 m^2 of the lower Festuca zone with medium wetness and a water content of the soil which is near the water capacity value.

Experiments on the resistance against water of different salinities and on osmoregulation of the blood have been carried out. *Isotomurus palustris* and *Iso-toma viridis* cannot live longer than only a few days on or in water, whether fresh or salt water. *Archisotoma pulchella* supports to water of a salinity of $15\text{--}45\text{‰}$ for about $15 \cdots 17$ days (medium), fresh water for two days only. The values for adult *Hermannia subglabra* are 107 days (maximum 210) in fresh water, about 90 days in $15 \cdots 30\text{‰}$ S, 26 days in 45‰ S.

The ability of the Collembola *A. pulchella* and *I. viridis* and the mite *H. subglabra* to osmoregulate is not different from that of all terrestrial arthropods: Hypotonic regulation to water of lower osmotic values as the blood, and no regulation (poikilosmotic) to high concentrations. The salinity level below which hypotonic regulation is taken up by *A. pulchella* equals that of the North Sea water ($30 \cdots 33\text{‰}$ S). The other species have a normal level of about $12 \cdots 15\text{‰}$ S. Thus *A. pulchella* is the first terrestrial arthropod for which this particular

physiological adaptation to marine environments could be demonstrated. *I. viridis* tolerates salinity but is sensitive to overflow, *H. subglabra* is halophile and indifferent to overflow.

8. Schrifttum

- ABRAHAM, R.: Ökologische Untersuchungen an Pteromaliden (Hym., Chalcidoidea) aus dem Grenzraum Meer-Land Diss. Kiel (1970).
- AGRELL, I.: Zur Ökologie der Collembolen. Untersuchungen im schwedischen Lappland. Opusc. Ent. Suppl. **3** (1941) 1—236.
- A dubious biocoenological method. Opusc. Ent. **13** (1948) 57—58.
- ALTNER, H.: Beiträge zur Systematik und Ökologie der Collembolen Norwegischer Küsten. Sarsia **10** (1963) 35—55.
- BALOGH, J.: Magyarországi Páncélosatkái (Conspectus Oribateorum Hungariae). Mat. Termész. Közlem. **39**, 5 (1943) 1—202.
- Lebensgemeinschaften der Landtiere. Berlin 1958.
- Identification keys of holarctic Oribatid mites (Acari) families and genera. Acta Zool. hung. Budapest **9** (1963) 1—60.
- BILIO, M.: Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. I. Biotop und ökologische Faunenanalyse: Turbellaria. Int. Revue ges. Hydrobiol. **49** (1964) 509—562.
- BRÜMMER, G.: Untersuchungen zur Genese der Marschen. Diss. Kiel (1968).
- CHAPMAN, V. J.: Salt marshes and salt desert of the world. New York 1960.
- CHRISTIANSEN, W.: Die Außendeichsvegetation von Schleswig-Holstein mit besonderer Berücksichtigung von Föhr. Föhrer Heimatbücher **16** (1927) 3—29.
- DAVIES, W. M.: The effect of variation in relative humidity on certain species of Collembola. J. exp. Biol. **6** (1928) 79—86.
- DHILLON, B. S. and N. H. E. GIBSON: A study of the Acarina and Collembola of agricultural soils. 1. Numbers and distribution in undisturbed grassland. Pedobiologia **1** (1962) 189—209.
- DUNGER, W.: Tiere im Boden. Wittenberg 1964.
- DÜRKOP, H.: Collembolen der unterirdischen Feuchtzone am Meeresstrande der Kieler Bucht. Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein **21** (1935) 133—135.
- FLORKIN, M., und B. T. SCHEER: Chemical Zoology V. Arthropoda A. New York, London 1970, 255—319.
- FRANZ, H.: Untersuchungen über die Kleintierwelt ostalpiner Böden. II. Die Collembolen. Zool. Jahrb. Syst. **77** (1945) 81—162.
- Biozönotische und synökologische Untersuchungen über die Bodenfauna und ihre Beziehungen zur Mikro- und Makroflora. In: DOEKSEN und VAN DER DRIFT; Soil organisms. Amsterdam 1963, 345—367.
- GISIN, H.: Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Revue suisse Zool. **50** (1943) 131—224.
- Etudes écologiques sur les Collembolés épigés. Mitt. schweiz. ent. Ges. **21** (1948a) 485—515.
- Divergences à propos de la méthode biocénétique. Opusc. Ent. **13** (1948b) 125.
- Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collembolés et les qualités agronomiques de sols viticoles. Revue suisse Zool. **62** (1955) 601—648.
- Collembolenfauna Europas. Genf 1960.
- GLYNNE-WILLIAMS, J., und J. HOBART: Studies on the crevice fauna of a selected shore in Anglesey. Proc. zool. Soc. London **122** (1952) 797—824.
- HAARLOV, N.: Microarthropods from Danish soils Ecology, Phenology. Oikos Suppl. **3** (1960) 1—176.
- HALBERT, I. N.: Acarinida II. Terrestrial and marine Acarina. Proc. R. Ir. Acad. (B) **31** (1915) 45—136.

- HAMMEN, L. VAN DER: The Oribatei of the Netherlands. Zool. Verh. Leiden **17** (1952) 1—139.
- HEYDEMANN, B.: Die Frage der topographischen Übereinstimmung des Lebensraumes von Pflanzen- und Tiergesellschaften. Verh. dt. zool. Ges. Erlangen **1955** (1956) 444—452.
- Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. 1. Teil: Spinnen (Araneae). Abh. math. naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz **1960**, 11 (1960) 747—913.
- Der Einfluß des Deichbaues an der Nordsee auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. Ber. 9. Wanderversamm. dt. Ent. Berlin **1961** (1962a) 237—274.
- Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog 2. Teil: Käfer (Coleoptera). Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz **1962**, 11 (1962b) 771—964.
- HEYDEMANN, B.: Über die epigäische Aktivität terrestrischer Arthropoden der Küstenregion im Tagesrhythmus. In: GRAFF: Progress in Soil Biology. Braunschweig 1967a, 249—263.
- Die biologische Grenze Land—Meer im Bereich der Salzwiesen. Wiesbaden 1967b.
- Das Freiland- und Laborexperiment zur Ökologie der Grenze Land—Meer. Verh. dt. zool. Ges. Heidelberg **1967** (1968) 256—309.
- IVERSEN, J.: The Zonation of the salt marsh vegetation of Skallingen in 1931—1934 and in 1952. Geogr. Tidskr. **52** (1952) 113—118.
- KARPPINEN, E.: Investigations on the oribatid fauna (Acar.) of the seashore and archipelago of Finland. Ann. Ent. Fenn. **32** (1966) 22—43.
- KESSELER, H. W.: Eine mikrokryoskopische Methode zur Bestimmung des Turgors von Meeresalgen. Kieler Meeresforsch. **14** (1958) 23—41.
- KIRCHNER, W. P.: Zur Biologie und Ökologie von Halacarus basteri basteri Johnson 1839 (Acari, Trombidiformes). Oecologia, Berlin **3** (1969) 56—69.
- KLIMA, J.: Strukturklassen und Lebensformen der Oribatiden (Acari). Oikos **7** (1956) 227—242.
- Die Zönosen der Oribatiden in der Umgebung von Innsbruck. Schlern-Schriften, Innsbruck **188** (1959) 197—208.
- KNÜLLE, W.: Die Verteilung der Acari: Oribatei im Boden. Z. Morphol. Ökol. Tiere **46** (1957) 397—432.
- KRIVOLUCKIJ, D. A.: Hornmilben (Oribatiden) in Böden des W. W. Alechin-Naturschutzgebietes in der zentralen Tschernosem-Zone (Streletzki-Abteilung, Gebiet Kursk). Pedobiologia **2** (1962) 53—65.
- Oribatoid mites in the soils of the tundra zone. Pedobiologia **6** (1966) 277—280.
- KÜHNELT, W.: Bodenbiologie. Wien 1950.
- LEBRUN, P.: Quelques caractéristiques des communautés d'Oribates (Acari: Oribatei) dans trois biocénoses de Moyenne-Belgique. Oikos **16** (1965) 100—108.
- LEUTHOLD, R.: Vergleichende Untersuchungen der Tierwelt verschiedener Wiesenböden im oberbayrischen Raum, unter besonderer Berücksichtigung der Collembolen. Z. angew. Ent. **49** (1961) 1—49.
- LOKSA, I.: Die zöologische Untersuchung von Collembolen in einer ungarischen Querceto-Potentilletum albae-Assoziation. Acta Zool., Budapest **2** (1956) 199—243.
- LUXTON, M.: Some aspects of the biology of salt-marsh Acarina. Acarologia, fasc. h. s. (C. R. 1^{er} Congres Int. d'Acarologie 1963) (1964) 172—182.
- The Acarine fauna of Blakeney Point, Norfolk. Ann. Mag. nat. Hist. (13) **9** (1966b) 519—530.
- The zonation of saltmarsh Acarina. Pedobiologia **7** (1967a) 1—14.
- The ecology of saltmarsh Acarina. J. Anim. Ecol. **36** (1967b) 87—117.
- MACFADYEN, A.: The invertebrate fauna of Jan Mayen Island (East Greenland). J. Anim. Ecol. **23** (1954) 261—297.
- MACLAGAN, D. S.: The ecological significance of soil reaction (pH value) in relation to terrestrial animals. Proc. R. phys. Soc. Edinb. **22** (1933) 107—122.
- MADGE, D. S.: A study of the arthropod fauna of four contrasting environments. Pedobiologia **5** (1965) 289—303.

- MORITZ, M.: Über die Oribatidengemeinschaften (Acari: Oribatei) norddeutscher Laubwaldböden, unter besonderer Berücksichtigung der die Verteilung regelnden Milieubedingungen. *Pedobiologia* **3** (1963) 142—243.
- MORTON, J. E.: The crevice fauna of the upper intertidal zone at Wembury. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **33** (1954) 187—224.
- NAGLITSCH, F.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Individuen- und Artenzahl der Collembolen auf leichten und schweren Böden. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, math.-nat. R.* **11** (1962) 328.
- NEUMANN, D.: Osmotische Resistenz und Osmoregulation aquatischer Chironomidenlarven. *Biol. Zentralbl.* **80** (1961) 693—715.
- NOSEK, J.: Zur Kenntnis der Apterygoten der kleinkarpathischen Wald- und Dauergrünlandböden. *Pedobiologia* **2** (1963) 108—131.
- OUDEMANS, A. C.: New list of Dutch Acari. 1. Part. *Tijdschr. Ent.* **43** (1900) 150—171.
- PALISSA, A.: Beiträge zur Ökologie und Systematik der Collembolen von Salzwiesen. 1. Teil. *Dt. ent. Z., N. F.* **6** (1959) 273—321.
- Beiträge zur Ökologie und Systematik der Collembolen von Salzwiesen. 2. Teil. *Dt. ent. Z., N. F.* **7** (1960) 357—413.
- Über den Einfluß abiotischer und biotischer Faktoren auf Collembolen. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, math.-nat. R.* **11** (1962) 325—326.
- Apterygota. In: BROHMER, EHRMANN, ULMER: *Die Tierwelt Mitteleuropas. IV. Bd., Lief. 1a: Insekten, 1. Teil.* Leipzig 1964.
- PETERSEN, H.: The Collembola of the Hansted Reserve, Thy North Jutland. *Taxonomy Ecology. Ent. Meddr.* **30** (1965) 313—395.
- PSCHORN-WALCHER, H.: Zur Biologie und Systematik terricoler Milben (II). Xerophil-hemiedaphische Oribatiden. *Bonn. zool. Beitr.* **4** (1953) 327—332.
- RAABE, E.-W.: Über den „Affinitätswert“ in der Pflanzensoziologie. *Vegetatio* **4** (1952) 53—68.
- REGGE, H.: Zur Bionomie und Ökologie der Aphioidea-Arten des Gezeitenbereichs. *Diss. Kiel* (1972).
- REMMERT, H.: Die Überwindung der Salinitätsschranke zwischen Meer und Land. *Verh. dt. zool. Ges., Heidelberg* **1967** (1968) 310—316.
- Der Wasserhaushalt der Tiere im Spiegel ihrer ökologischen Geschichte. *Naturwissenschaften* **56** (1969) 120—124.
- RUPPEL, H.: Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collembolen. *Zool. Jahrb. Physiol.* **64** (1953) 429—469.
- SCHAEFER, M.: Einfluß der Raumstruktur in Landschaften der Meeresküste auf das Verteilungsmuster der Tierwelt. *Zool. Jahrb. Syst.* **97** (1970) 55—124.
- SCHALK, V.: Zur Bodenfauna von Wiesen und Luzernebeständen unterschiedlicher Standorte unter besonderer Berücksichtigung der Oribatiden. *Pedobiologia* **8** (1968) 424—506.
- SCHALLER, F.: Zur Ökologie der Collembolen des Mainzer Sandes. *Zool. Jahrb. Syst.* **79** (1951) 449—513.
- Über die von H. PAGEL (1953) eingereichte Dissertation „Ökologisch-faunistische Untersuchungen über Collembolen in der weiteren Umgebung von Braunschweig“. *Beitr. Naturkd. Niedersachs.* **13** (1960) 14—18.
- SCHIMITSCHEK, E.: Einfluß der Umwelt auf die Wohndichte der Milben und Collembolen im Boden. *Z. angew. Ent.* **24** (1938) 216—247.
- SCHLIEFER, C.: Physiologie des Brackwassers.: In: REMANE und SCHLIEFER: *Die Biologie des Brackwassers.* Stuttgart 1958.
- SCHLICHTING, E., und H.-P. BLUME: *Bodenkundliches Praktikum.* Hamburg, Berlin 1966.
- SCHROEDER, D., und G. BRÜMMER: Zur Genese und Klassifizierung der Marschen. *Mitt. dt. bodenkundl. Ges.* **8** (1968) 243—245.

- SCHUSTER, R.: Ökologisch faunistische Untersuchungen an bodenbewohnenden Kleinarthropoden (speziell Oribatiden) des Salzlachengebietes im Seewinkel. Sitzungsber. öst. Akad. Wiss., math.-nat. Kl. Abt. I, **168** (1959) 27—78.
- Das marine Litoral als Lebensraum terrestrischer Kleinarthropoden. Int. Revue ges. Hydrobiol. **47** (1962) 359—412.
- Die Ökologie der terrestrischen Kleinfafa des Meeresstrandes Verh. dt. zool. Ges. Kiel **1964** (1965) 492—521.
- Hornmilben (Oribatei) als Bewohner des marinen Litorals. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., Sonderb. **2** (1966) 319—328.
- SCHWEIZER, J.: Landmilben aus Salzquellen bzw. Salzwiesen von Oldesloe (Holstein). Mitt. geogr. Ges. Naturh. Mus. Lübeck (2) **31** (1926) 27—33.
- SELLNICK, M.: Hornmilben, Oribatei (Nachtrag). In: BROHMER, EHRLICH, ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas **III**, 4. 1960 (Ergänzung).
- SHAW, J., und H. STOBART: Osmotic and ionic regulation in insects. In: BEAMENT, TREHERLE, WIGGLESWORTH: Advances in Insect Physiology **I**. London, New York 1963, 315—399.
- SITNIKOVA, L. G.: List of the Oribatid mites (Acariformes, Oribatei) of the Leningrad region. Trudy Inst. Zool., A. N. SSSR, Leningrad **31** (1962) 429—451.
- SØRENSEN, TH.: A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity so species content and its application to analyses of the vegetation of Danish commons. Da. Biol. Skr. **5** 4 (1948) 1—34.
- STRENZKE, K.: Ökologische Studien über die Collembolengesellschaften feuchter Böden Ost-Holsteins. Arch. Hydrobiol. **42** (1949) 201—303.
- Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. Zoologica **104** (1952a) 1—173.
- Bemerkenswerte Milben- und Collembolenfunde aus Schleswig-Holstein. Faun. Mitt. Nord-deutschl. **1**, (1952b) 4—5.
- Collembola. In: GRIMPE und WAGLER: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Lf. 36, Teil XI f₂. Leipzig 1955.
- THIBAUD, J.-M.: Contribution à l'étude de l'action des facteurs température et humidité sur la durée du développement postembryonnaire chez les Collemboles Hypogastruridae. Rev. Ecol. Biol. Sol. **5** (1968) 265—281.
- THIENEMANN, A.: Die Grundlagen der Biozönotik und Monards faunistische Prinzipien. Festschr. für Zschokke Nr. 4. Basel 1920.
- TISCHLER, W.: Über die Grundbegriffe synökologischer Forschung. Biol. Zentralbl. **66** (1947) 49—56.
- TUXEN, S. L.: Monographie der Proturen. I. Morphologie nebst einigen Bemerkungen über Systematik und Ökologie. Z. Morphol. Ökol. Tiere **22** (1931) 672—721.
- TÜXEN, R., et al.: Die Pflanzengesellschaften des Außendeichslandes von Neuwerk. Mitt. flor.-soz. Arb. Gemein., N. F. **6/7** (1957) 205—234.
- VANNIER, G.: Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol. Edit. Centre nat. Rech. Sci. (1970) 23—258.
- WEIGMANN, G.: Faunistisch-ökologische Bemerkungen über einige Oribatiden der Nordseeküste (Acari, Oribatei). Faun.-ökol. Mitt. **3** (1967) 173—178.
- Zur Ökologie der Collembolen und Oribatiden im Grenzbereich Land—Meer (Collembola, Insecta — Oribatei, Acari) Diss. Kiel (1970).
- Collembolen und Oribatiden in Salzwiesen der Ostseeküste und des Binnenlandes von Norddeutschland (Insecta: Collembola — Acari: Oribatei). Faun.-ökol. Mitt. **4** (1971) 11—20.
- WEIS-FOGH, T.: Ecological investigations on mites and collembolids in the soil. Natura jutl. **1** (1948) 139—270.
- WIGGLESWORTH, V. B.: Physiologie der Insekten. Basel 1959.
- WILLEM, V.: Les Collembolés marins de Wimereux. Trav. Stn zool. Wimereux **9** (1925) 275—283.

- WILLMANN, C.: Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei). In: DAHL: Die Tierwelt Deutschlands **22**. Jena 1931, 79—200.
- Beitrag zur Kenntnis der Acarofauna der Ostfriesischen Inseln. Abh. naturw. Ver. Bremen **30** (1937) 152—169.
- Beiträge zur Kenntnis des Salzlachengebietes von Ciechocinek. 1. Milben aus den Salzwiesen und Salzmooren von Ciechocinek an der Weichsel. Veröff. Mus. Bremen (A) **1** (1949) 106—135.
- Die Milbenfauna der Nordseeinsel Wangerooge. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **1** (1952) 139—186.
- WINK, U.: Die Collembolen- und Oribatidenpopulationen einiger saurer Auböden Bayerns in Abhängigkeit von der Bodenfeuchtigkeit. Z. angew. Ent. **64** (1969) 121—136.
- WOHLENBERG, E.: Sinkstoff, Sediment und Anwachs am Hindenburgdamm. Küste **2** (1954). 33—94.
- WOHLENBERG, E., und H. SNUIS: Anwachs, Landgewinnung und Deichbau in Nordfriesland. Schr. Nissenhaus. Husum **3** (1955) 1—40.
- WOOD, T. G.: Acari and Collembola of moorland soils from Yorkshire, England. I. Description of the sites and their populations. Oikos **18** (1967) 102—117.

9. Anhang

Verzeichnis der Probenorte

(Wenn nicht anders angegeben: an der Nordseeküste Schleswig-Holsteins)

- 1: Andelrasen, Ort der Serienfänge in der Meldorfer Bucht, Vorland.
- 2: Andelrasen, „Grüne Insel“, Vorland in der Eidermündung.
- 3: Andelrasen, auf der Hallig Gröde, staunaß, vor normal hohen Fluten durch niedrigen Sommerdeich geschützt.
- 4: Andelrasen, Halbinsel Skallingen, Dänemark.
- 5: Andelrasen, Vorland vor dem Osewoldter Koog bei Dagebüll.
- 6: Andelrasen, Vorland der Insel Sylt, bei Kampen.
- 7: Andelrasen, Vorland der Insel Sylt, bei List.
- 8: Andel-Rotschwingel-Mischzone, Halbinsel Skallingen, Dänemark.
- 9: Andel-Rotschwingel-Mischzone, Hallig Habel.
- 10: Andelrasen, mit Rotschwingel durchsetzt, Vorland nördlich vom Hindenburgdamm nach Sylt.
- 11: Andel-Rotschwingel-Mischzone, Ort wie 10.
- 12: Andel-Rotschwingel-Mischzone, neben 6, bei Kampen auf Sylt.
- 13: *Juncus gerardi*-Bestand auf Sand, am Fuß einer Düne, Ort wie 7.
- 14: Rotschwingelrasen, Hallig Habel.
- 15: Rotschwingelrasen, Ort wie 10.
- 16: Rotschwingelrasen, untere Zone, Vorland der Meld. Bucht.
- 17: Rotschwingelrasen, neben 6 und 12, Kampen auf Sylt.
- 18: Rotschwingelrasen, Hallig Gröde. Trockener Standort.
- 19: Oberer Rotschwingelrasen, Ort wie 2. Vorland.
- 20: Oberer Rotschwingelrasen, Vorland der Meld. Bucht, (Serienstandort).
- 21: Junger Koog, fest eingedeicht, salziges Grundwasser, sehr naß, im Süden des Hauke-Haien-Kooges.
- 22: Ähnlich wie 21, weniger naß, salzig, im Norden des Kooges.
- 23: Sommerkoog mit ausgesüßter Weide, Meldorfer Bucht (Serienstandort).
- 24: Süßgraswiese neben 21, südl. Hauke-Haien-Koog.
- 25: Süßgraswiese neben 22, nördl. Hauke-Haien-Koog.
- 26: Dauerweide, salzfrei, im Christianskoog bei Meldorf. 1854 eingedeicht.

- 27: Dauergrünland, nicht beweidet, Christianskoog hinter Seedeich.
- 28: Schlafdeich, südl. Hauke-Haien-Koog zum Ockholmer Koog.
- 29: Seedeich, Osewoldter Koog bei Dagebüll.
- 30: Seedeich, Hauke-Haien-Koog, 1958—1959 gebaut.
- 31: Sommerdeich, Meldorfer Bucht, Vegetation wie auf Seedeichen.
- 32: Warft auf der Hallig Gröde. Süßgräser.
- 33: Warft der Hallig Habel. Süßgräser.
- 34: *Juncus gerardi*-*Ammophila arenaria*-Mischzone, Dünenfuß, Ort wie 7.
- 35: Dünenvegetation, *Ammophila* u.a., salzfrei, neben 34.
- 36: Andelrasen, Bottsand Kieler Förde, Ostseeküste.
- 37: Andelrasen, Schleimünde nahe Maasholm, Ostseeküste.
- 38: Andelrasen mit wenig *Agrostis* und *Juncus gerardi*. Ort wie 36.
- 39: Rotschwingelrasen, unterer Bereich. Ort wie 36.
- 40: Rotschwingelrasen, oberer Bereich. Ort wie 36.
- 41: Rotschwingelrasen. Ort wie 37.
- 42: Rotschwingelrasen, oberer trockener Bereich, Ort wie 37.
- 43: Bult von *Agrostis stolonifera*, am Rand von Trockenrasen, kaum salzig. Ort wie 36.
- 44: Rotschwingel-Schilf-Bestand, naß, salzig. Binnenlandsalzstelle im Brenner Moor bei Oldesloe.
- 45: Rotschwingelrasen, trocken, wenig salzig. Ort wie 44.
- 46: Salzwiese im Kurpark von Oldesloe. Binnenland-Salzstelle.
- 47: Binnenland-Salzstelle bei Barnstorf/Niedersachsen. Vorwiegend mit *Puccinellia distans*, sehr salzig.