

Sonderdruck aus
DROSER
Naturkundliche Mitteilungen aus Nordwestdeutschland
Heft 1/2, 1988

Herausgegeben vom
Staatlichen Museum für Naturkunde und Vorgeschichte Oldenburg
in Verbindung mit der
terrestrisch-ökologischen Arbeitsgruppe an der Universität Oldenburg

Gedruckt mit finanzieller Unterstützung des Vereins zur Förderung naturkundlicher Untersuchungen in Nordwestdeutschland e.V.

Naturkundliche Mitteilungen aus Nordwestdeutschland

Herausgegeben vom Staatlichen Museum für Naturkunde und Vorgeschichte Oldenburg
in Verbindung mit der terrestrisch-ökologischen Arbeitsgruppe an der Universität Oldenburg

Redaktion: Dr. Karl Otto Meyer und Prof. Dr. Volker Haeseler

Manuskripte und Schriftentausch erbeten an:
Staatliches Museum Oldenburg, Damm 40-44, D-2900 Oldenburg

© Verlag Isensee, Oldenburg. Gedruckt bei Isensee in Oldenburg

International Standard Serial Number (ISSN) 0341-406X; ISBN 3-920557-80-8

Die Wanzen terrestrischer Habitats der jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Hemiptera: Heteroptera)*

Udo Bröring

Abstract: Terrestrial Heteroptera of the Young East-Frisian Dune Islands Memmert and Mellum (FRG). - From 1984-1987 on the ca. 100 years-old East-Frisian dune islands Memmert and Mellum 68 resp. 62 species of terrestrial Heteroptera were ascertained by pitfall and colour dish trapping as well as sweepnet sampling. 61 resp. 58 species were supposed to be indigenous at least during the time of investigation. These species compositions in relation to species numbers of older East Frisian islands and the adjacent mainland are discussed with regard to feeding habits and hibernation of species and their occurrence on grasses, herbs and shrubs. In this regard the young islands do not differ significantly from the old islands and the mainland respectively, however, a close relation between species composition on the islands and the shape of specific habitat structures is shown by analysing the patterns of dispersion according to dominance structures. The recent degree of colonization on the young islands and the specific species compositions are considered the result of different developments of the present biotopes: on Memmert the development of sundry, smaller sized habitats, on Mellum mainly the ruderalization of habitats. For the Heteroptera it is proposed, that the present biotops on the investigated islands, up to 6.5 km separated from the adjacent mainland, an adequate colonization was attained.

1. Einleitung

Der nordwestdeutschen Festlandsküste ist eine Reihe von Düneninseln vorgelagert; hierbei handelt es sich zum einen um die Reste der ehemals von Sturmfluten zerstörten Festlandsküste (Nordfriesische Inseln), zum anderen um die auf älteren Marsch- bzw. Wattresten nach der mittelatlantischen Transgression entstandenen Wattstrand-Düneninseln (Ostfriesische Inseln) (u. a. DOING 1983a). Im Gegensatz zu den „alten“ Ostfriesischen Inseln sind die jungen Inseln Memmert und Mellum erst vor gut 100 Jahren als vegetationsbedeckte Inseln aus ehemaligen Sandplaten hervorgegangen (u. a. LEEGE 1935, HARTUNG 1975), die nicht mehr vollständig überflutet wurden und somit terrestrischen Organismen dauerhaft Lebensraum bieten konnten. Zur Analyse des Besiedlungsgeschehens eignen sich gerade diese Inseln, da ihre Genese deutlicher und zeitlich genauer nachvollzogen werden kann, als dies etwa bei Inseln der Fall ist, die wesentlich früher entstanden sind.

Die Vertreter der in bezug auf Phänologie, Ernährung und Ansprüche an den Lebensraum recht heterogenen Gruppe der terrestrischen Heteropteren können fast alle als in hohem Grade biotopgebunden bezeichnet werden (vgl. SOUTHWOOD 1960, 1962); die zumeist relativ hohen Individuendichten ermöglichen es im allgemeinen in relativ kurzer Zeit, die Artenspektren einzelner Biotope weitgehend vollständig zu erfassen. Daher eignet sich diese Gruppe besonders, den Besiedlungsstand und die Artenzusammensetzung im Zusammenhang mit der spezifischen Ausgestaltung terrestrischer Habitats zu analysieren. Außerdem sollen die Ergebnisse im Hinblick auf das Kolonisationsgeschehen diskutiert werden, wobei versucht wird, die Dynamik der Biotopentwicklung im Zusammenhang mit der Besiedlung auf jungen Düneninseln zu berücksichtigen.

* Gefördert mit Hilfe von Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen

2. Untersuchungsgebiet, Witterungsverlauf

Die jungen Inseln Memmert und Mellum sind als Strandinseln in den letzten Jahrhunderten mehrfach (jeweils etwas versetzt) entstanden und wieder überschwemmt worden (vgl. LEEGE 1935, GOETHE 1987). Seit etwa 100 Jahren weisen beide Inseln dauerhafte Vegetationsbedeckung auf, wobei bis heute eine zunehmende Diversität der Vegetation (KUHBIER 1975, 1987, PRINS et al. 1983) und damit eine zunehmende landschaftliche Ausdifferenzierung beobachtet werden kann. Im Gegensatz zu den meisten alten Ostfriesischen Inseln entwickelten sich Memmert und Mellum u. a. aufgrund ihrer geringen Größe und Lage in der Nähe der Ems- bzw. Jademündung unter anderen Strömungsverhältnissen nicht zu Inseln mit West-Ost-Ausrichtung (vgl. DOING 1983a,c). Die relativ hohe Ortskonstanz beider Inseln während der letzten Jahrzehnte sind auf Dünenschutzmaßnahmen (Memmert, seit ca. 1910) bzw. auf die Aufschüttung eines Deiches (Mellum, ca. 1940) zurückzuführen.

Mit ca. 6 km² Größe ist Memmert heute etwas kleiner als Mellum, nur etwa ¼ der Fläche weist eine geschlossene Vegetationsdecke auf (ca. 1,5 km² ohne *Spartina*- bzw. *Salicornia*-Flächen). Die Insel liegt ca. 13 km entfernt vom niedersächsischen Festland und ca. 1 km südlich von Juist. Nur etwa halb so weit vom Festland entfernt liegt Mellum ca. 11 km östlich von Wangerooge am Ausgang des Jadebusens. Ohne die an der Ost- bzw. Westplate gelegenen *Salicornia*-Flächen beträgt die Fläche mit geschlossener Vegetation zwischen „Nord-“ und „Süddüne“ ca. 3 km² bei einer Gesamtgröße von ca. 6,3 km².

Die terrestrischen Bereiche auf Memmert sind im allgemeinen diverser gestaltet: Neben Tertiärdünenhängen finden sich dort ausgeprägte feuchte Dünentäler mit *Calamagrostis epigajos* und *Festuca arundinaceae* bzw. *Salix repens argentea*, die auf Mellum fehlen. Auf Mellum ist der überflutungssichere Ringdeichbereich zu erwähnen, innerhalb dessen u. a. Grasflächen und Gebüsche (*Salix*, *Alnus*, *Betula*) ausgebildet sind. In die vorliegenden Untersuchung wurden folgende Landschaftselemente einbezogen (vgl. Abb. 1):

- Primärdünen (Mt.,Me.)
- Sekundärdünen (Mt.,Me.)
- Tertiärdünen (Mt.)
- Tertiärdünentäler (Mt.)
- Gebüschbereiche (Mt.,Me.)
- eingedeichte Kraut-Grasflächen (Me.)
- Übergangsbereiche zwischen Dünen und Salzwiesen (Mt.,Me.)
- Röhrichtbereiche (Mt.,Me.)
- höher gelegene, z. T. übersandete Salzwiesenbereiche mit ruderalem Charakter ("Möwenbrutgebiete"), meist mit dominierenden *Agropyron* spp. (Me., auf Mt. nicht unters.)
- höher gelegene Salzwiesen (Mt.,Me.)
- tiefer gelegene Salzwiesen (Mt.,Me.)

Allgemeine klimatische Aspekte sind bei NIEMEIER (1972) und FISCHER (1975) diskutiert. Der Witterungsverlauf vor, während und nach dem Untersuchungszeitraum ist bei HAESELER (1988) angegeben. Hervorgehoben werden kann die im Vergleich zu langjährigen Mittelwerten geringe mittlere Tagestemperatur bzw. Sonnenscheindauer 1984, 1985 sowie 1987 und die relativ geringen Niederschlagssummen 1986 während der Vegetationsperioden.

3. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden während der Vegetationsperioden 1985, 1986 und 1987 durchgeführt. Sowohl für Memmert wie für Mellum wurde zunächst eine Einteilung der die Inseln prägenden Landschaftselemente in Anlehnung an DIJKEMA, WOLFF (1983) (vgl. DOING 1983b) vorgenommen. Als Grundlage dienten die Untersuchungen von KUHBIER (1975, 1987) und REISING (1979) sowie eigene Begehungen (vgl. auch NIEDRINGHAUS 1988). Insgesamt wurden 50 (Memmert) und 70 (Mellum) 100 m² große Probeflächen ausgewählt (vgl. Abb. 1).

Für die Auswahl waren folgende Gesichtspunkte leitend:

1. relativ gleichmäßige Berücksichtigung aller Biotoptypen;
2. Berücksichtigung möglichst vieler spezieller Ausgestaltungen innerhalb der Biotoptypen;
3. Erhalt von vergleichbaren Einheiten von ausreichender Größe, Exposition, Homogenität und Entfernung zueinander.

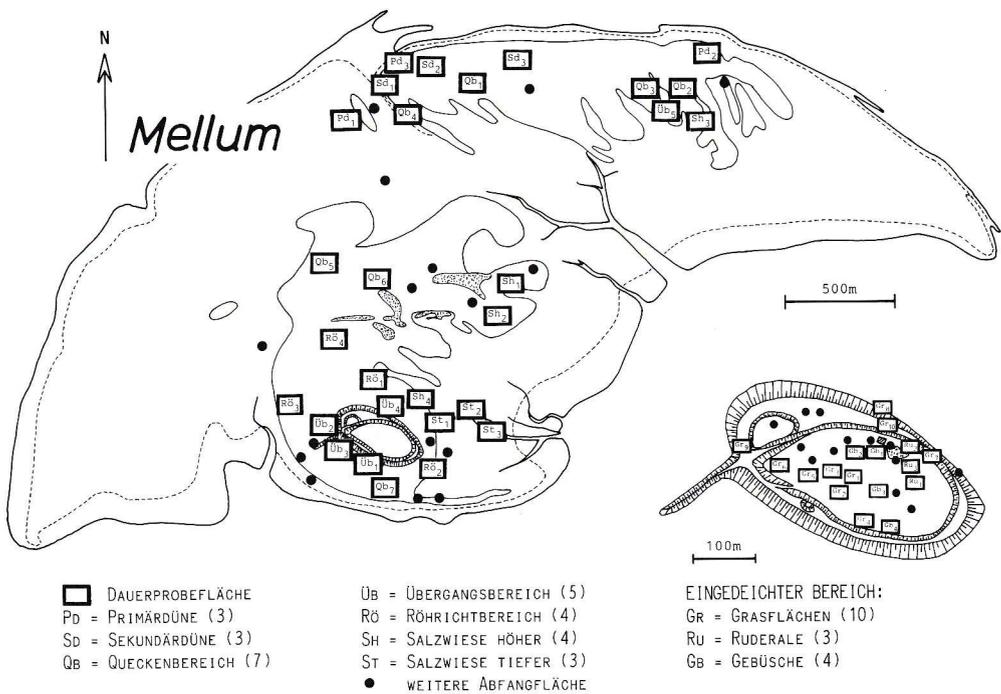
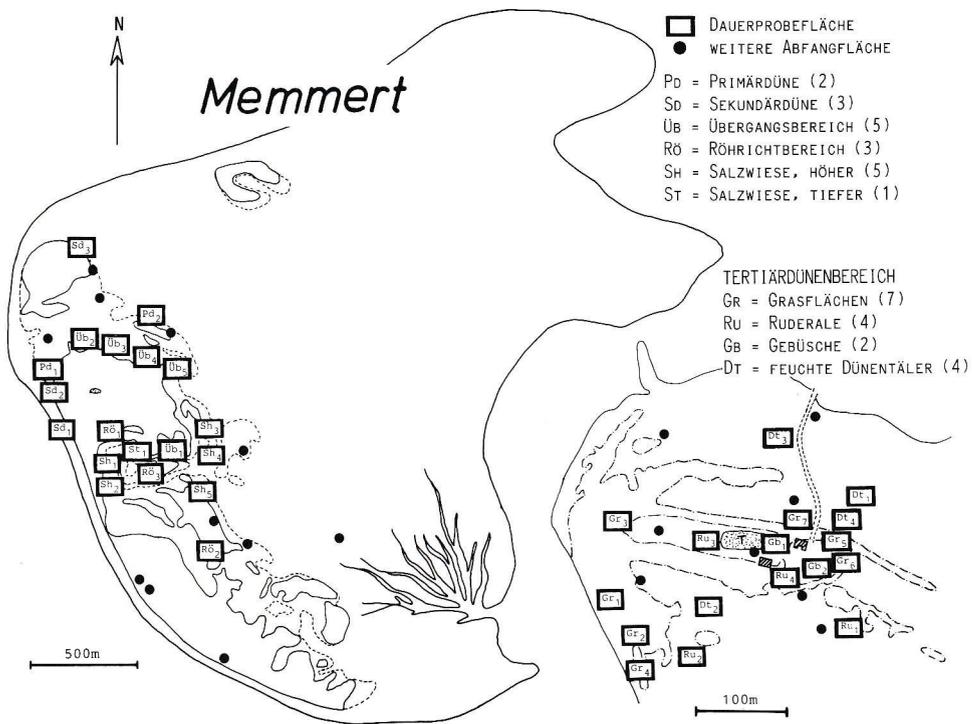


Abb. 1: Lage der untersuchten Probeflächen auf Memmert und Mellum (nach RESING 1979, KUHBIER 1975, 1987, HAESELER 1988, verändert und ergänzt). — Fig. 1: Outline of Memmert and Mellum and position of the sweepnet sampling places (according to RESING 1979, KUHBIER 1975, 1987, HAESELER 1988, modified and completed).

Die Erfassung der Heteropteren (mit den Auchenorrhyncha u. a. Gruppen) erfolgte 1985 und 1986 je 4 mal so, daß für die Monate zwischen Juni und September mindestens eine Aufnahme pro Probefläche für die Auswertung zur Verfügung stand (Juni-Aufnahme auf Memmert erfolgte 1987). Zur Bearbeitung spezieller Aspekte wurden auf einigen Probeflächen bis zu 9 Erfassungen vorgenommen, für die vorliegenden Auswertungen wurden einige Probeflächen (wegen Unergiebigkeit u. a.) fortgelassen (je 2 *Hippophaë*-, je eine *Salicornia*- bzw. *Spartina*-Fl. u. a.), so daß 32 bzw. 44 Probeflächen mit insgesamt ca. 280 Aufnahmen berücksichtigt sind.

Auf den abgegrenzten Probeflächen wurden jeweils zwischen 11.00 und 17.00 Uhr MESZ bei guter Witterungslage mit einem stabilen Kescher (\varnothing = ca. 42 cm) 50 Schläge ausgeführt. Der Netzhalt wurde in Plastiktüten gegeben, mit Chloroform versetzt und später ausgelesen (zur Methodik vgl. WITSACK 1975). - Außerdem wurde das Material aus Farbschalen und Bodenfallen, die 1984-1986 in verschiedenen Biotopen über die Insel verteilt in durchschnittlich 7- bzw. 14-tägigen Abständen geleert worden waren, ausgewertet (i. e. HAESELER 1988).

Die Nomenklatur der Arten richtet sich bei Nabidae nach KERZHNER (1981), bei Tingidae und Berytidae nach PÉRICART (1983, 1984), bei Anthocoridae nach PÉRICART (1972), bei Miridae u. a. meist nach WAGNER (1966, 1970/71, 1973, 1975). Die i. d. R. ab dem 3. Stadium einbezogenen Larven wurden unter Verwendung verstreut publizierter Tabellen und Abbildungen (vgl. GAEDICKE 1981 u. a.) bestimmt.

4. Artenspektrum

Auf Memmert und Mellum wurden 1984-1987 durch Netzfänge, Farbschalen und Bodenfallen insgesamt ca. 20000 Individuen aus der Gruppe der terrestrischen Heteropteren (Geocorisae) erfaßt; damit wurden 68 bzw. 62 Arten aus insgesamt 11 Familien nachgewiesen:

Acanthosomatidae (0/1), Rhopalidae (3/1), Lygaeidae (11/9/), Berytidae (3/1), Saldidae (6/6), Miridae (28/32), Cryptostemmatidae (1/0), Nabidae (7/4), Anthocoridae (4/4), Microphysidae (1/0), Tingidae (4/4).

Das gegenwärtige Artenspektrum dürfte hinreichend erfaßt sein, obwohl der Erfassungsstand auf Mellum wohl vollständiger ist und auf Memmert insbesondere noch die eine oder andere epigäische Tertiärdünen- bzw. Salzwiesenart präsent sein dürfte; mit 49 gemeinsamen von insgesamt 81 erfaßten Arten ist das Artenspektrum auf beiden Inseln relativ ähnlich (Sörensen-Index 75,4). Bei den nachgewiesenen Arten handelt es sich zum großen Teil um solche, die in Nordwestdeutschland im allgemeinen verbreitet und häufig sind.

Anmerkungen zur Artenliste (vgl. Tab. 1):

Elasmotethus interstinctus (L.). - Meist an *Betula*, findet daher auf Memmert keinen Lebensraum, auch auf Mellum nicht indigen, nur 2 Totfunde.

Stenodema virens (L.). - 1 ♂ auf Mellum, 27.8.85 auf einer Grasfläche innerhalb des Ringdeichs; bislang für die Ostfriesischen Inseln nicht angegeben.

Trigonotylus ruficornis (GEOFFR.), *T. coelestialium* (KIRK.). - Auf beiden Inseln, gelegentlich im selben Habitat nebeneinander zwischen Ende Juni und Anfang August (vgl. BOZDCHOVA 1973, RIEGER 1978); *T. ruficornis* ist etwas verbreiteter und häufiger, während *T. coelestialium* eventuell eine etwas breitere Saisonalverteilung aufweist.

Orthotylus moncreaffi (DGL. et SC.). - Auch die gelegentlich gefangenen rötlichen Larven und Imagines wurden nach umfangreicheren Genitaluntersuchungen (vgl. WAGNER 1975) zu dieser Art gestellt, *O. rubidus* (FIEB. in PUT.) konnte trotz intensiver Nachsuche an *Salicornia* und *Suaeda* (vgl. SOUTHWOOD, LESTON 1957, 1959) nicht nachgewiesen werden.

Systellonotus triguttatus (L.). - Auf den Ostfriesischen Inseln vermutlich verbreitet, aber wegen der Lebensweise (bei Ameisen) häufig übersehen; auf beiden Inseln nur durch Bodenfallen nachgewiesen.

Stalia boops (SCHIÖDTE). - 1 ♀ in einer Bodenfalle im Übergangsbereich auf Memmert (4.9.84); bislang für die Ostfriesischen Inseln nicht angegeben.

Tab. 1: Die Wanzen terrestrischer Habitate auf Memmert und Mellum (Erfassung 1985-1987, NF = Netzfang, BF = Bodenfallen, FS = Farbschalen; * = Larven eingerechnet; Ernährung: (p),phy = phytophag; (z),zoo = zoophag; ? = unklar; Überwinterung: Im = als Imago, La = als Larve, Ei = als Ei; Indigenität: + = indigen, - = nicht indigen, ? = Reproduktion z. Zt. der Untersuchung anzunehmen; Literatur: A1 = ALFKEN 1924, A2 = ALFKEN 1930, S = SCHUMACHER 1912, W = WAGNER 1937, B = BURGHARDT 1975). — Table 1: Heteroptera of terrestrial habitats on Memmert and Mellum according to pitfall and colour dish trapping (BF, FS) and sweepnet sampling (NF).

	Über- wint.	Ernäh- rung	Memmert			Mellum			Lit.	indigen	
			NF	BF	FS	NF	BF	FS		MEM	MEL
<i>Elasmotethus interstinctus</i> (L.)	Im	phy			1	2			A1	-	-
<i>Rhopalus parumpunctatus</i> (SCHILL.)	Im	phy								-	-
<i>Myrmus miriformis</i> (FALL.)	Ei	phy	78*							+	-
<i>Chorosoma schillingi</i> (SCHILL.)	Ei	phy	180*		2	361*		6*	A1	+	+
<i>Nysius thymi</i> (WFF.)	La	phy	Z*			888*		2	A1	+	+
<i>Kleidocerys resedae</i> (PANZ.)	Im	phy	21	1	6	332*	1	4		+	+
<i>Cymus clavicolus</i> (FALL.)	Im	phy		1	1			1		?	-
<i>Cymus glandicolor</i> (HHN.)	Im	phy	237*							+	-
<i>Ischnodemus sabuleti</i> (FALL.)	Im	phy	738*			7*	1			+	+
<i>Stygnocoris pedestris</i> (FALL.)	Im	phy				3		1	A1	-	+
<i>Stygnocoris fuliginosus</i> (GEOFFR.)	Im/La	phy	1	1	1					?	+
<i>Peritrechus geniculatus</i> (HHN.)	Im	phy	1							?	-
<i>Drymus silvaticus</i> (F.)	Im	phy	1					1	A1	-	-
<i>Scolopostethus affinis</i> (SCHILL.)	Im	phy	35*	75*	1	18*	8*	2	A1	+	+
<i>Scolopostethus thomsoni</i> REUT.	Im	phy	2			10*			A1	+	+
<i>Scolopostethus decoratus</i> (HHN.)	Im	phy		1		1				-	-
<i>Berytinus minor</i> (H.-S.)	Im	phy	5							+	-
<i>Berytinus signoreti</i> (FIEB.)	Im	phy	4			11*		1		+	+
<i>Berytinus crassipes</i> (H.-S.)	Im	phy	2							+	-
<i>Chiloxanthus pilosus</i> (FALL.)	Im(Ei)	zoo	10*			16*	418*		A1A2	+	+
<i>Halosalda lateralis</i> (FALL.)	Im(Ei)	zoo	Z*			3*			A1A2	+	+
<i>Salda littoralis</i> (L.)	Im(Ei)	zoo	6*			9*	59*		A1	+	+
<i>Saldula saltatoria</i> (L.)	Im	zoo	3			1			A1	+	+
<i>Saldula pallipes</i> (F.)	(Im)	zoo	2						A1	?	-
<i>Saldula palustris</i> (DGL. et SC.)	(Im)	zoo	1			8*	2			+	+
<i>Chartoscirta elegantula</i> (FALL.)	(Im)	zoo				1	9			-	+
<i>Dicyphus epilobii</i> REUT.	Ei	phy	2			1059*				+	+
<i>Pithanus maerkeli</i> (H.-S.)	Ei	phy	43*	4*		3*	3	1	A1A2	+	+
<i>Leptopterna ferrugata</i> (FALL.)	Ei	phy	374*		2	1301*		9*		+	+
<i>Teratocoris saundersi</i> (DGL. et SC.)	Ei	phy	75*			23*		1		+	+
<i>Stenodema calcaratum</i> FALL.	Im	phy	327*		1	7*			A1	+	+
<i>Stenodema trispinosum</i> (REUT.)	Im	phy	55*							+	-
<i>Stenodema virens</i> (L.)	Im	phy				1				-	-
<i>Stenodema laevigatum</i> (L.)	Im	phy				1			A1	-	-
<i>Notostira elongata</i> (GEOFFR.)	Im	phy	507*		5*	355*	1	7*		+	+
<i>Trigonotylus elymi</i> (THMS.)	Ei	phy	544*		1	2809*	1	3	S,A1	+	+
<i>Trigonotylus ruficornis</i> (GEOFFR.)	Ei	phy	111*		2*	93*		2	A1A2	+	+
<i>Trigonotylus coelestialium</i> (KIRK.)	Ei	phy	8			27*		1*		+	+
<i>Adelphocoris lineolatus</i> (GZ.)	Ei	(phy)	36*		2	61*		1*	A1	+	+
<i>Calocoris norvegicus</i> (GMEI.)	Ei	p(z)?	859*		15*	833*	2	46*	A1A2	+	+
<i>Lygus pabulinus</i> (L.)	Ei	(phy)	26*		68*					+	-
<i>Lygus lucorum</i> (MEY.-D.)	Ei	phy	60*			94*		1	A1	+	+
<i>Exolygus rugulipennis</i> POPP.	Im	phy				2			A1	-	?
<i>Exolygus maritimus</i> WAGN.	(Im)	phy				104*		2		-	+
<i>Orthops campestris</i> (L.)	Im	?				3*			A1	-	+
<i>Orthops kalmi</i> (L.)	Im	?			1	3*		1		?	+
<i>Liocoris tripustulatus</i> (F.)	Im	(phy)				3	1			-	+
<i>Capsus ater</i> (L.)	Ei	?	2			24*	3	13*		+	+
<i>Heterotoma meriopterum</i> (SCOP.)	Ei	z(p)?	34		2	3	1			+	+
<i>Orthotylus marginalis</i> (REUT.)	Ei	p(z)?	134*		4	73*		2	A1	+	+
<i>Orthotylus flavosparus</i> (SAHLB.)	Ei	phy	512*		2	139*			A1	+	+
<i>Orthotylus moncreaffi</i> (DGL. et SC.)	Ei	(phy)	40*			111*				+	+
<i>Blepharidopterus angulatus</i> (FALL.)	Ei	phy	3*							+	-
<i>Pilophorus clavatus</i> (L.)	Ei	zoo	1*							?	-
<i>Systemonotus triguttatus</i> (L.)	Ei	?		2			1			+	?
<i>Plagiognathus arbustorum</i> (F.)	Ei	phy	700*		24	3				+	+
<i>Plagiognathus litoralis</i> WAGN.	Ei	(phy)	184*			479*		6		+	+
<i>Monosynamma maritima</i> WAGN.	Ei	phy	92*		24	2*			B	+	+
<i>Chlamydatus saltitans</i> (FALL.)	Ei	phy				40*				+	+
<i>Psallus alni</i> (F.)	Ei	p(z)?	986*		1	3*				+	+
<i>Megalocoleus molliculus</i> (FALL.)	Ei	phy				12		1		-	+
<i>Conostethus friscus</i> WAGN.	Ei	(phy)	43			365*		5*		+	+
<i>Ceratombus coleoptratus</i> (ZETT.)	??	?		3						+	-
<i>Aptus mirmicoides</i> (O.COSTA)	Im	zoo	8*	1*	10*					+	-
<i>Anaptus major</i> (A.COSTA)	Ei	zoo	5		5	12*	3	2		+	+
<i>Stalida boops</i> (SCHIOEDTE)	Ei	zoo		1						-	-
<i>Nabicula flavomarginata</i> (SZ.)	Ei	zoo	15*			387*	16*	12*	W(A)	+	+
<i>Nabicula limbata</i> (DAHLB.)	Ei	zoo	59*		8	15*		5*	A1	+	+
<i>Nabicula lineata</i> (DAHLB.)	Ei	zoo	53*		1					+	-
<i>Nabis ferus</i> (L.)	Im	zoo	1			1			A1	?	?
<i>Anthocoris confusus</i> REUT.	Im	zoo	1							-	-
<i>Anthocoris nemoralis</i> (F.)	Im	zoo	295*		11*	120*		1	A1	+	+
<i>Anthocoris nemorum</i> (L.)	Im	zoo	87*		7*	37*	1*		A1	+	+
<i>Orius majusculus</i> (REUT.)	Im	zoo				14*			A1	-	+
<i>Orius niger</i> WFF.	Im	zoo	1					2		-	?
<i>Myrmedobia coleoptrata</i> (FALL.)	(Ei)	zoo		1						?	+
<i>Acalypta parvula</i> (FALL.)	Im	phy	8	1	1	23	20*			+	+
<i>Xalama tricornis</i> (SCHRANK)	(Im)	phy				1	6			+	+
<i>Derephysia foliacea</i> (FALL.)	Im	phy	13	15	1	3	11	1		+	+
<i>Tingis ampliata</i> (H.-S.)	Im	phy	192*		4	23*	1			+	+
<i>Tingis cardui</i> (L.)	Im	phy			1				A1	+	-
(indet.)			(2)	(2)	(1)	(13)	(10)	(3)			
81 Arten			60	13	31	58	22	31			
Arten für Memmert und Mellum:			-----	68	-----	-----	62	-----			
19238 Individuen			7828	109	222	10356	579	146		53	54

Die Effektivität der zur Anwendung gelangten Erfassungsmethoden kann anhand der in Abbildung 2 angegebenen Artenzahlen und der Verhältnisse von Arten- und Individuenzahlen veranschaulicht werden: Nur 8 bzw. 4 Arten wurden demnach ausschließlich durch Farbschalen oder Bodenfallen gefangen, dies entspricht einem Anteil von ca. 12% bzw. ca. 6,5% der Artenspektren. Ein Großteil dieses Anteils setzt sich aus Arten zusammen, die nicht oder nicht dauerhaft auf den Inseln indigen sein dürften (s. u.), allerdings auch aus einigen Arten, die aufgrund ihrer Lebensweise auf oder unmittelbar am Boden durch Netzfänge nur unzureichend erfaßt werden können. Das Individuen-Arten-Verhältnis auf Memmert und Mellum beträgt für Farbschalen 7:1 bzw. 5:1, für Bodenfallen 8:1 bzw. 26:1, für Netzfänge 130:1 bzw. 178:1. Dabei wurden durchschnittlich 0,24 Individuen in 7 Tagen durch eine Farbschalenkombination, 6,64 Individuen in 14 Tagen durch eine Bodenfalle und ca. 65 Individuen durch 50 Schläge auf einer Probefläche erfaßt. Die Ausbeute an Individuen aus Farbschalen und Bodenfallen ist somit relativ gering, die Effektivität in bezug auf das Arten-/Individuenverhältnis relativ hoch; durch Netzfänge wird bei Berücksichtigung einer genügenden Anzahl von Probeflächen und hinreichend häufigem Abfang das Artenspektrum mit Ausnahme ausgesprochener Bodenarten weitestgehend erfaßt. Dem niedrigen Arten-Individuenverhältnis in den Farbschalen und Bodenfallen und der hohen Ungleichverteilung der hierdurch erfaßten Individuenzahlen entspricht auch das in hohem Grade unterschiedliche Arteninventar in den verschiedenen Jahren; der Zufall spielt hier bei der Erfassung eine große Rolle. Während durch Netzfänge für Memmert und Mellum mit der hier angewandten Methodik in einem Jahr jeweils ca. 80% des durch Netzfang erfaßten Gesamtartenspektrums bzw. ca. 90% des entsprechenden Artenspektrums der indigenen Arten erhalten wurde, liegen die Anteile sowohl für Bodenfallen als auch für Farbschalen meist deutlich unter 50%.

Die Artenzahlen betragen unter Einrechnung der Angaben von ALFKEN (1924) für Memmert 74 bzw. für Mellum 62, wobei Totfunde im Spülsaum und einige offensichtlich fehldeterminierte Arten vernachlässigt wurden. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen nicht wiedergefunden wurden 6 Arten: *Thyreocoris scarabaeoides* (L.), *Pionosomus varius* (WFF.), *Orthops campestris* (L.), *Orthotylus flavinervis* (KB.), *Orius majusculus* (REUT.) und *O. minutus* (L.). Aufgrund extensiverer Erfassungstätigkeit ist davon auszugehen, daß das Artenspektrum zur damaligen Zeit (auch auf Memmert) nur sehr lückenhaft erfaßt worden ist. Es ergibt sich folgende Bilanz: Für Memmert und Mellum wurden in den 20er Jahren 58 bzw. 8 Arten gemeldet, davon beziehen sich die Angaben für 40 bzw. 6 Arten auf Lebendfunde, von denen 8 Arten von Memmert wahrscheinlich fehlbestimmt waren; es verbleiben 32 bzw. 6 Arten, von denen 26 bzw. 6 in den 80er Jahren wiedergefunden werden konnten, sowie zusätzlich 36 bzw. 56 Arten. Bei der Interpretation dieser Zahlenangaben muß der jeweilige Stand der Habitatentwicklung auf den Inseln damals und heute sowie die Indigenität nachgewiesener Arten berücksichtigt werden.

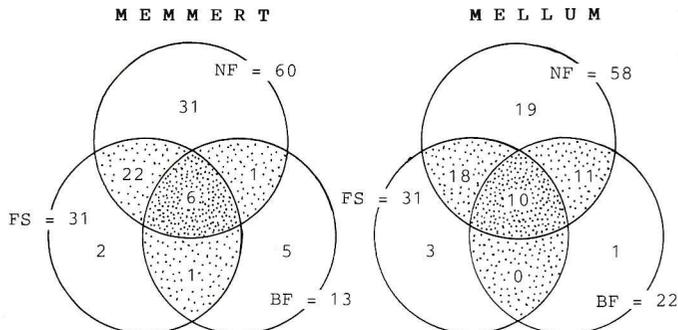


Abb. 2: Artenzahlen terrestrischer Wanzen nach Erfassungen durch Netzfänge (NF), Farbschalen (FS) und Bodenfallen (BF). — Fig. 2: Number of species ascertained by different methods (NF = sweepnet sampling, BF = pitfall trapping, FS = colour dish trapping).

Von einer dauerhaften Indigenität über mehrere Jahre bzw. Jahrzehnte kann aufgrund von Larvenfunden oder der Feststellung hinreichend großer Populationsstärken unter Berücksichtigung der vorgefundenen Habitatstrukturen auf Memmert und Mellum bei 53 bzw. 54 Arten ausgegangen werden; zeitweise indigen - zumindest während des Untersuchungszeitraumes - waren 8 bzw. 4 Arten, nicht indigen vermutlich 7 bzw. 4 Arten (vgl. Tab. 1), wobei allerdings davon auszugehen ist, daß der Nachweis der „Nicht-Indigenität“ im Einzelfall nur schwer zu führen ist. Im Vergleich dazu wurden 1982-1983, 1986-1987 auf Norderney 126 Arten nachgewiesen, wovon 110 als indigen angegeben werden können (vgl. NIEDRINGHAUS, BRÖRING 1986, ergänzt durch weitere Erfassungen). Wenn als „Besiedlungserfolg“ einer Art (wie im folgenden) die Reproduktion dieser Art in mindestens zwei aufeinander folgenden Vegetationsperioden gewertet wird, so kann dies demnach mit hoher Wahrscheinlichkeit für 61 (Memmert) bzw. 58 (Mellum) Arten gelten, d. s. 89,7% bzw. 93,5% aller im Untersuchungszeitraum nachgewiesenen Arten, die jeweils über 99% der Individuenanteile repräsentieren. Für die folgenden Ausführungen werden nur diese Arten zugrundegelegt.

Für das Nordwestdeutsche Flachland kann (abzüglich der parasitären Cimicidae und einiger weniger Einzelnachweise) nach vorläufigen, allerdings gut begründeten Schätzungen auf Grundlage der Durchmusterung von Literaturangaben (WAGNER 1937, WAGNER, WEBER 1967) und eigenen Erfassungen von 520 terrestrischen Heteropterenarten ausgegangen werden, von denen ca. 210 Arten (ca. 40%) auch auf den Ostfriesischen Inseln vorkommen (nach BURGHARDT 1975, NIEDRINGHAUS, BRÖRING 1986 und weiteren Erfassungen). Demnach haben bislang ca. 29% bzw. ca. 27% aller auf den Ostfriesischen Inseln vorkommenden Arten auch die beiden jungen Düneninseln Memmert und Mellum erfolgreich besiedelt (Abb. 3a).

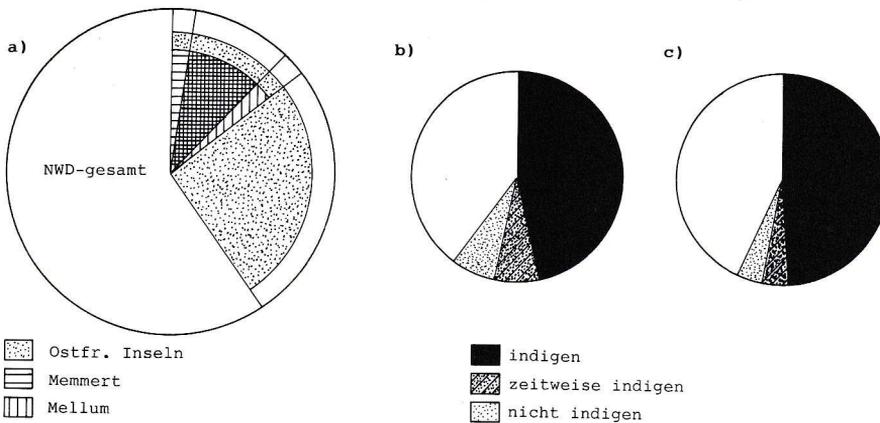


Abb. 3: Besiedlung der Inseln Memmert und Mellum durch terrestrische Wanzen; a) Vergleich der Artenzahlen mit denen der Ostfriesischen Inseln und dem Festland; b) und c) Besiedlungsstand auf Memmert und Mellum im Vergleich zur Anzahl potentieller Besiedler (vgl. Text). — Fig. 3: Colonization of Memmert and Mellum by terrestrial Heteroptera; a) comparison of the species numbers of Memmert and Mellum and the adjacent mainland resp. the old East-Frisian islands; b) and c) degree of colonization on Memmert and Mellum according to the number of potential colonists.

Der Besiedlungsstand auf den beiden jungen Düneninseln kann differenzierter beurteilt werden, wenn die spezifischen Habitatausbildungen berücksichtigt werden: so finden sich auf den alten Ostfriesischen Inseln Habitatstrukturen (trockene und feuchte Heiden, genutzte Grodenbereiche u. a.) und Vegetationen (Staudenfluren im Bereich von Wegrandruderalen, *Quercus*-, Coniferen-Bestände u. a.), die es auf Memmert und Mellum nicht gibt. Aufgrund der vorhandenen Habitatausprägungen können 115 bzw. 110 Arten angegeben werden, die die beiden Inseln besiedeln könn-

ten. Auch bei diesen Zahlen handelt es sich um vorläufige Angaben, die auf den derzeitigen Erfassungsstand auf den alten Ostfriesischen Inseln zurückzuführen sind.

Mit etwas über der Hälfte aller potentiellen Besiedler ist der Besiedlungsstand auf den jungen Düneninseln angesichts der geringen Arealgrößen mit dauerhafter Vegetationsbedeckung als relativ hoch einzuschätzen (vgl. Abb. 3b,c). Mit 53,1% bzw. 52,7% ist der Besiedlungsstand beider Inseln trotz der unterschiedlichen Habitat- ausprägungen als sehr ähnlich anzusehen, obwohl der Prozentsatz auf Memmert tatsächlich noch etwas höher liegen dürfte. Die Anzahl nachgewiesener, aber vermutlich nicht indigener Arten ist mit 8% bzw. 4,4% niedrig, wobei der höhere Anteil für Memmert auf die geringere Isolation der Insel zurückgeführt werden könnte. Die relativ niedrigen Anteile könnten im übrigen darauf hinweisen, daß Ankömmlinge die Inseln in kurzer Zeit entweder erfolgreich besiedeln oder recht schnell wieder verschwinden.

Aus Abbildung 4 geht die Besiedlung von Memmert und Mellum entsprechend bestimmter Gruppierungen hervor; aufgetragen sind jeweils die Anteile zoophager und phytophager (bzw. monophager) Arten, sowie die Anteile der Imaginal-, Larval- und Eiüberwinterer am Gesamtartenspektrum; es zeigt sich:

1. Die Verhältnisse von Imaginal- zu Larval- bzw. Eiüberwinterern sowie von zoophagen zu phytophagen Arten sind auf Memmert und Mellum außerordentlich ähnlich.
2. Der Vergleich der Relationen mit denen vom anliegenden Festland und den alten Ostfriesischen Inseln ergibt kaum signifikante Unterschiede.
3. Der Anteil von Ei- und Imaginalüberwinterern ist auf den Inseln und auf dem Festland nahezu gleich groß, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß für eine Reihe von Arten die Überwinterung nur unzureichend bekannt ist.
4. Das Verhältnis von phytophagen zu zoophagen Arten ist auf den beiden jungen Düneninseln nahezu gleich groß; auf den alten Ostfriesischen Inseln ist der Anteil zoophager Arten etwas geringer, der Anteil monophager etwas höher.

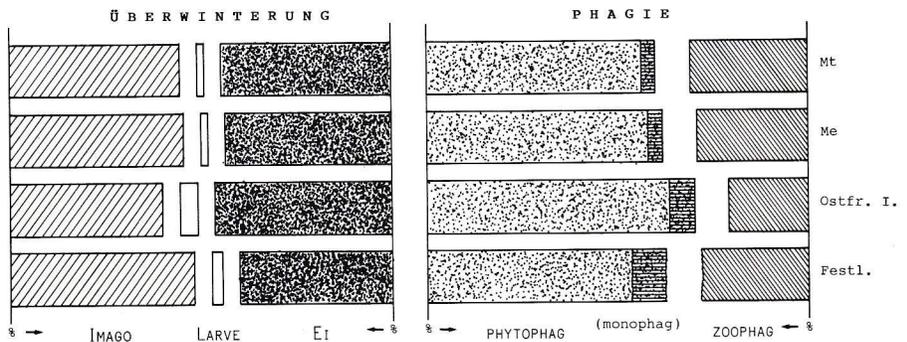


Abb. 4: Überwinterung und Phagie terrestrischer Wanzen auf Memmert und Mellum im Vergleich zu alten Ostfriesischen Inseln und zum Festland. — Fig. 4: Hibernation and feeding of the species of Memmert and Mellum compared to the ratios in North West Germany and old East-Frisian islands.

Demnach ist die Besiedlung der beiden Inseln durch Arten mit unterschiedlicher Phagie bzw. Überwinterung relativ gleichmäßig erfolgt, die höheren Anteile zoophager Arten auf Memmert und Mellum lassen sich eventuell darauf zurückführen, daß sich im allgemeinen euryöke Arten bei der Inselbesiedlung früher einstellen (z. B. PIELOU 1979: 174f.) und über eine gewisse Dauer die Artenspektren beeinflussen.

Deutliche Unterschiede ergeben sich bei der vergleichenden Analyse der Anteile phytophager Wanzenarten, die an Gräsern und Binsen, Kräutern und Farnen sowie Bäumen und Sträuchern vorkommen (Abb. 5): Auf den jungen Inseln sind besonders die Anteile der „Grasarten“ sowie die der „Krautarten“ wesentlich höher, während nur

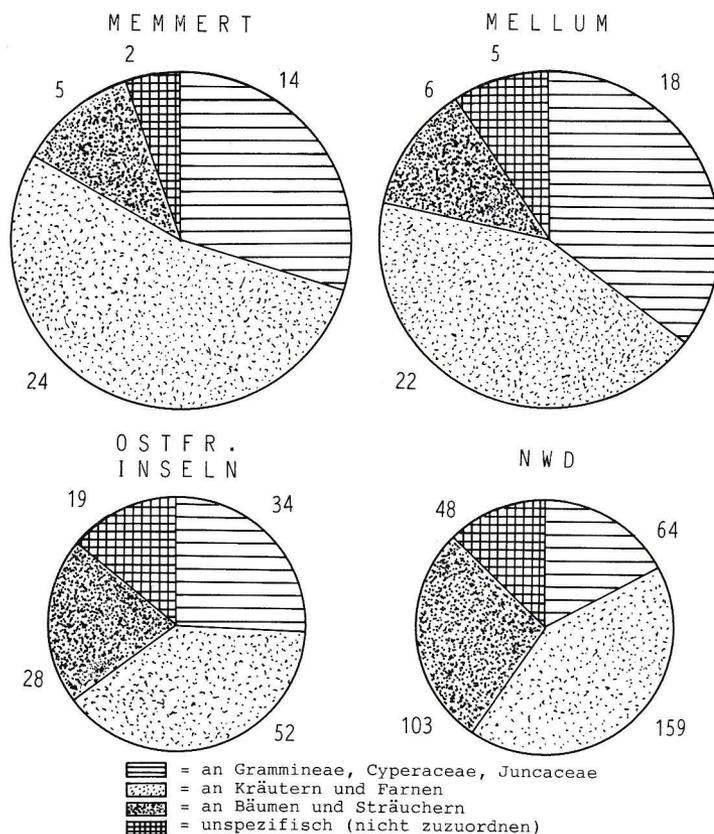


Abb. 5: Anteil phytophager Wanzenarten auf durch Gras, Kraut und Gebüsch dominierten Flächen auf Memmert und Mellum im Vergleich zu den alten Ostfriesischen Inseln und zum Festland. — Fig. 5: Share of species living on grasses, herbs and shrubs on Memmert, Mellum, old East Frisian islands and mainland (numbers = numbers of species).

wenige „Baum-Strauch-Arten“ nachgewiesen wurden. Diese Verhältnisse spiegeln den Stand der Ausdifferenzierung und die spezielle Ausgestaltung der Biotope auf Memmert und Mellum wider: vorherrschend sind offenere, durch Kräuter und Gräser dominierte Bereiche (Salzwiesen, Grasflächen im Tertiärdünenbereich bzw. im und am Ringdeich); außer *Salix* spp. und vereinzelt Beständen von *Alnus* (Memmert) und *Betula* (Mellum) sind geschlossener Gebüschbereiche, die von Heteropteren besiedelt werden können, nicht vorhanden (an *Hippophaë*, *Sambucus*, *Rubus* und *Rosa* finden sich kaum Wanzen). Die alten Ostfriesischen Inseln nehmen eine gewisse Zwischenstellung in bezug auf die Heteropterenzusammensetzungen zwischen den jungen Inseln und dem Festland entsprechend der jeweiligen Habitatausdifferenzierungen ein. Demnach nähern sich die Relationen (auch in bezug auf Artenzahlen, Anteile monophager zu polyphagen bzw. zoophagen zu phytophagen Wanzen) auf Memmert und Mellum bei weiter fortschreitender Ausdifferenzierung der Habitatstrukturen den Relationen auf älteren Inseln.

6. Horizontale Verteilungen

Zur Beurteilung des Standes der Besiedlung auf Memmert und Mellum durch terrestrische Heteropteren kann der Vergleich der Artenspektren bestimmter Biotoptypen dienen (vgl. Tab. 2). Dabei werden geeigneterweise nur die in mindestens einem Biotoptyp über einen längeren Zeitraum indigenen Arten („biotopeigene Arten“) berücksichtigt (vgl. auch MACARTHUR 1960).

Tab. 2: Dominanzstrukturen terrestrischer Heteroptera auf Memmert und Mellum (Dominanzklassen: r = < 1%, 1=1-4%, 2=4-16%, 3=16-32%, 4=32-64%, 5= > 64%, z = Zusatzfang. Einzelfunde und Nicht-Strukturarten vernachlässigt; Mt = Memmert, Ml = Mellum). — Table 2: Distribution patterns of terrestrial Heteroptera according to the dominances in characteristic biotopes on Memmert and Mellum.

Biototyp	Primär-dünen		Sek. dünen		Ter-dü Grasfl		Ge-büsche		Überg. ber.		Röh-richte		Salzw. höher		Salzw. tiefer	
	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml
Memmert/Mellum	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml	Mt	Ml
Anzahl der Probeflächen	2	3	3	4	11	13	2	4	5	5	3	4	5	4	1	3
<i>Trigonotylus elymi</i>	5	6	3	3												
<i>Orthotylus flavosparsus</i>			5	1												
<i>Exolygus maritimus</i>			0	2										2	2	
<i>Chlamydatus saltitans</i>			0	1												
<i>Nysius thymi</i>			0	1												
<i>Lygus lucorum</i>			0	1												
<i>Tingis ampliata</i>					1	r										
<i>Scolopostethus affinis</i>					2	r										
<i>Heterotoma meriopterum</i>					1	r										
<i>Dicyphus epilobii</i>					r	4										
<i>Scolopostethus thomsoni</i>					r	r										
<i>Capsus ater</i>					r	r										
<i>Anaptus major</i>					r	r										
<i>Myrmus miriformis</i>					1	0										
<i>Aptus mirmicoides</i>					r	0										
<i>Orthops kalmi</i>					r	0										
<i>Stygnocoris pedestris</i>					0	r										
<i>Liocoris tripustulatus</i>					0	r										
<i>Megalocoleus molliculus</i>					0	r										
<i>Exolygus rugulipennis</i>					0	1										
<i>Notostira elongata</i>					2	2										
<i>Chorosoma schillingi</i>					1	2										
<i>Adelphocoris lineolatus</i>					r	r										
<i>Acalypta parvula</i>					r	r										
<i>Trigonotylus coelestialium</i>					r	r										
<i>Berytinus minor</i>					r	0										
<i>Berytinus crassipes</i>					r	0										
<i>Cymus glandicolor</i>					2	0										
<i>Stenodema calcaratum</i>					2	0										
<i>Nabicula flavomarginata</i>					r	2										
<i>Anthocoris nemoralis</i>			1	r	2	1										
<i>Anthocoris nemorum</i>			1	1	1	1										
<i>Plagiognathus arbustorum</i>			3	r	1	0										
<i>Lygus pabulinus</i>			r	0	1	0										
<i>Orius majusculus</i>			0	r	0	1										
<i>Kleidocerys resedae</i>					2	5										
<i>Orthotylus marginalis</i>					2	3										
<i>Blepharidopterus angulatus</i>					1	0										
<i>Psallus alni</i>					3	1										
<i>Monosynamma maritima</i>					2	1										
<i>Pilophorus clavatus</i>					r	0										
<i>Leptopterna ferrugata</i>			0	r	1	2										
<i>Ischnodemus sabuleti</i>			2	r	2	r										
<i>Conostethus friscus</i>																
<i>Pithanus maerkeli</i>			1	r												
<i>Trigonotylus ruficornis</i>					r	r										
<i>Nabicula limbata</i>					r	0										
<i>Stenodema trispinosum</i>					r	0										
<i>Berytinus signoreti</i>					0	r										
<i>Teratocoris saundersi</i>					1	0										
<i>Calocoris norvegicus</i>			r	r	2	3										
<i>Plagiognathus litoralis</i>			0	3	2	r										
<i>Nabicula lineata</i>																
<i>Orthotylus moncreaffi</i>																
<i>Derephysia foliacea</i>																
<i>Halosalda lateralis</i>																
<i>Chiloxanthus pilosus</i>																
<i>Salda littoralis</i>																
<i>Saldula palustris</i>																
<i>Chartoscirta elegatula</i>																

■ / ▽ auf beiden Inseln vorhanden mit gleichen bzw. unterschiedlichen Dominanzen; ▽ auf entsprechenden Biototyp auf einer Insel fehlend; ▽ auf einer Insel fehlend

Unter Vernachlässigung einiger nur als Rezedente auftretender Arten wurden die nachgewiesenen Heteropteren beider Inseln entsprechend ihres Vorkommens und ihrer Dominanzen angeordnet (Dominanzberechnung nach SCHIEMENZ 1969); zu berücksichtigen ist hier bei einer zusammenfassenden Darstellung von punktuellen Erfassungen in mehrwöchigen Abständen über mehrere Jahre, daß differenzierte Populationsverläufe verschiedener Arten (unterschiedliche Maturitätsgipfel) die Aussagekraft einschränken können. Den Tertiärdünen auf Memmert wurden die eingedeichten Bereiche auf Mellum gegenübergestellt, da beide Biotope hochwassergeschützt sind. Die untersuchten Möwenbrutgebiete auf Mellum, die keine weiteren Arten erbrachten, wurden fortgelassen. Unterschiede und Übereinstimmungen in der Besiedlung einzelner Biotope durch spezielle Arten bzw. Artengarnituren wurden durch geeignete Zeichen innerhalb der entstehenden Matrix hervorgehoben.

Von den insgesamt 60 in bestimmten Biotopen z. Zt. der Untersuchung fest etablierten Arten waren 29 auf einen Biotoptyp, 18 auf zwei und 6 auf drei Biotoptypen beschränkt; neben diesen eher stenöken Arten kamen 5 Arten in vier und je eine Art in sechs (*Leptopterna ferrugata*) bzw. sieben (*Calocoris norvegicus*) Biotopen vor, womit die für Norderney vorgelegten Ergebnisse bestätigt werden (vgl. NIEDRINGHAUS, BRÖRING 1986).

Insgesamt waren 24 (19 bzw. 19) Arten ausschließlich in hochwassergeschützten Bereichen dominant. Des weiteren sind hier einige Arten präsent, deren Dispersionszentren in den Übergangsbereichen oder in den Salzwiesen liegen. Damit können die Tertiärdünenhabitate und Ringdeichflächen Rückzugsgebiete und Ausgangspunkte für einige Populationen bei der Rekolonisation überschwemmter oder neuentstehender Bereiche sein. Besonders den Übergangsbereichen kommt in bezug auf die Wanzenarnituren eine Zwischenstellung zu: die Artenspektren dominanter Arten setzen sich zu etwa gleichen Teilen aus Arten der Salzwiesen und der hochwassergeschützten Bereiche zusammen. Damit wird erneut der enge Zusammenhang zwischen Habitatstruktur bzw. -entwicklung und Heteropterenbesiedlung demonstriert. Noch deutlicher wird dies beim Vergleich der Besiedlung der verschiedenen Biotope auf beiden Inseln unter weiterer Berücksichtigung der in einzelnen Bereichen nachgewiesenen Individuenzahlen (vgl. Abb. 6); es zeigt sich u. a.:

1. 10 Arten kamen auf den beiden Inseln in jeweils anderen Biotoptypen vor (schwarz/grauere Symbole in Tab. 2), 22 Arten waren nur auf einer Insel fest etabliert (schwarz/weiße Symbole), 20 Arten kamen auf beiden Inseln mindestens einmal im gleichen Biotop mit ähnlichen Dominanzanteilen vor (schwarze Rechtecke).
2. In den Sekundärdünen auf Mellum, die z. T. ruderalen Charakter aufweisen (durchsetzt mit *Atriplex litoralis*, *A. glabra*, sowie *Senecio*, *Oenothera*, *Stellaria* u. a.) wurden entsprechend mehr Arten festgestellt als auf Memmert.
3. Trotz des unterschiedlichen Charakters von Tertiärdünenbereichen und eingedeichten Grasflächen sind die festgestellten Artenzahlen etwa gleich hoch, allerdings sind deutliche Unterschiede in den Artenspektren zu erkennen.
4. Bei einer weiteren Unterteilung der überflutungssicheren Bereiche in Tertiärdünenhänge bzw. eingedeichtes Grasland, Tertiärdünetäler und Gebüsch (Abb. 6) zeigt sich die unterschiedliche Besiedlung. Es ergeben sich deutlich höhere Arten- und Individuenzahlen in den landschaftlich differenzierteren Habitaten auf Memmert, wobei hier allerdings die Möglichkeit außer acht gelassen wird, daß auf beiden Inseln unterschiedliche Populationsverläufe in bestimmten Habitaten nicht völlig auszuschließen sind.

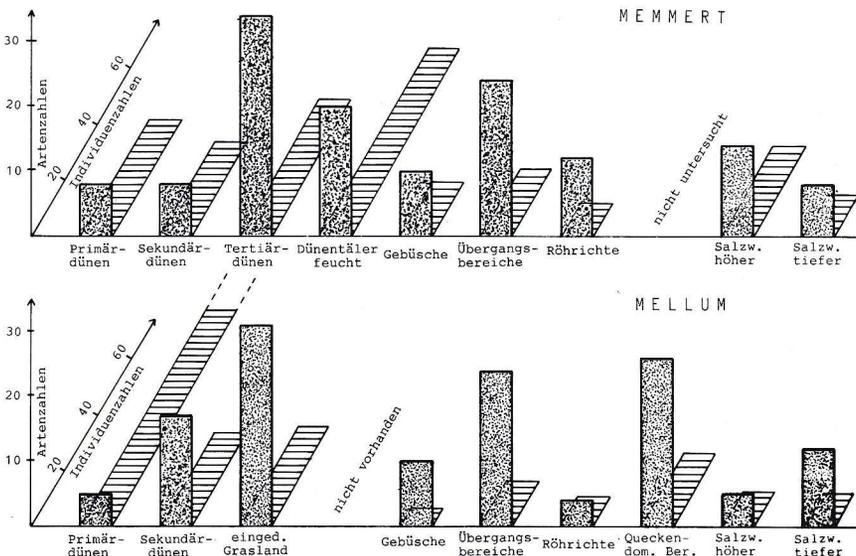


Abb. 6: Arten- und Individuenzahlen terrestrischer Wanzen in verschiedenen Biotoptypen auf Memmert und Mellum. — Fig. 6: Numbers of species ascertained and mean individual densities in different habitats on Memmert and Mellum.

5. Den an sich artenarmen Flächen (bes. auf Memmert, daher dort nicht näher berücksichtigt) in den Möwenbrutgebieten kommt ähnlich den Übergangsbereichen eine Zwischenstellung zu; auf ihnen finden sich je nach Ausprägung Arten der Salzwiesen bzw. höher gelegener Bereiche und keine zusätzlichen Arten; bei hinreichend häufigem Abfang (bes. in Bereichen mit vielen Ruderalpflanzen) können hohe Artenzahlen erzielt werden.

Die Bilanz im Hinblick auf die Artenzahlen der einzelnen Biotoptypen auf Memmert und Mellum ergibt somit auf der Grundlage der Horizontalverteilung fest etablierter Arten bei ähnlich hohen Artenzahlen strukturelle Unterschiede; die relativ hohen Artenzahlen werden auf Memmert durch diverse, kleinräumige Habitatausbildungen erreicht, auf Mellum durch den ruderalen Charakter insbesondere der Sekundärdünen und Ringdeichbereiche. Insgesamt gesehen werden dabei de facto auf Memmert höhere Artenzahlen erreicht.

7. Kolonisationsgeschehen auf jungen Düneninseln unter Berücksichtigung der Biopotentwicklungen

Die Analyse des aktuellen Besiedlungsstandes der jungen Düneninseln Memmert und Mellum bzw. der einzelnen Biotope auf beiden Inseln kann im Hinblick auf das Kolonisationsgeschehen ausgewertet werden, indem die Genese einzelner Landschaftselemente aneinandergereiht und spezielle Entwicklungen sowie anthropogene Eingriffe berücksichtigt werden (i. e. HAESLER 1988). Im übrigen liegen für Heteropteren Meldungen aus den 20er Jahren und Erfassungen von anderen, z. T. noch jüngeren Düneninseln vor (Rottumeroog nach AUKEMA in lit., Trischen nach WEBER 1964, Oldeoog, Lütje Hörn), sowie allgemeine Beobachtungen zur Initialphase der Inselentstehung und deren Besiedlung durch Arthropoden aus neuerer Zeit ("Hoher Knechtsand", vgl. RIEGER 1979, TOPP 1975, JOSWIG 1984). Für terrestrische Heteropteren kann somit das Kolonisationsgeschehen in groben Zügen nachvollzogen werden.

Die Besiedlung dürfte bis ca. 1908 auf Memmert und Mellum ähnlich verlaufen sein. Nach ersten Ansätzen zur Bildung von Dünen und tiefer gelegenen Salzwiesen seit 1880 sowie der weiteren Entwicklung von Primär- und Sekundärdünen bzw. von diversen Salzwiesenbereichen waren beide Inseln nur von wenigen im Küstenbereich verbreiteten Arten besiedelt: neben einigen (zoophagen) Saldiden und *Trigonotylus elymi* (Abb. 7) kommen als Erstbesiedler *Conostethus friscus* und *Orthotylus moncreaffi* sowie in etwas trockeneren Bereichen *Nysius thymi* und *Leptopterna ferrugata* in Betracht. Während es auf Memmert im Anschluß an diese Phasen durch anthropogene Eingriffe (insb. Dünenschutzmaßnahmen) zu einem starken Anstieg der



Abb.: 7: links *Trigonotylus elymi* und rechts charakteristisches Habitat im Primär-/Sekundärdünenbereich. – Fig. 7: right *Trigonotylus elymi* and left a characteristic habitat in the young yellow dune area.

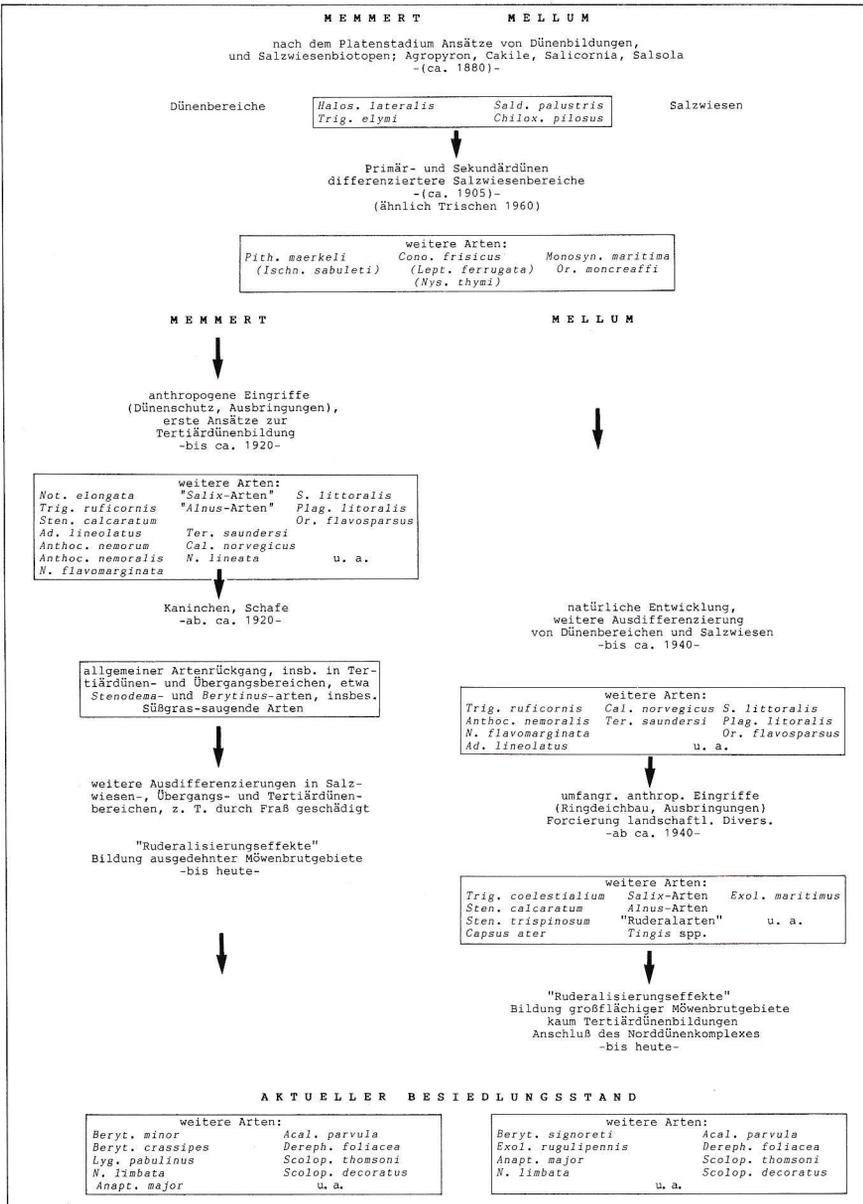


Abb. 8: Kolonisationsgeschehen auf Memmert und Mellum, schematisch (landschaftliche Entwicklung in enger Anlehnung an HAESLER 1988). — Fig. 8: Colonization of Memmert and Mellum in relation to the temporal development of specific habitat structures (development according to HAESLER 1988; simplified).

Artenzahlen gekommen ist, vollzog sich die eher natürliche Entwicklung auf Mellum langsamer; ein stärkerer Anstieg der Artenzahlen wurde hier erst durch den Ringdeichbau ab ca. 1940 und die Ausbringung zahlreicher Pflanzen ausgelöst. Dagegen dürfte auf Memmert ein leichter Artenrückgang durch Kaninchen-Fraß ab ca. 1920 eingetreten sein, zumindest wurden die Habitatstrukturen und deren Heteropteren-garnituren in Tertiärdünen- und Übergangsbereichen in ihrer Entwicklung zunächst gebremst, später allerdings durch Nährstoffzufuhr wieder beschleunigt. Auf Mellum kam es bislang nicht zur Ausbildung von Tertiärdünen. Im Verlauf der Entwicklung sind neben weiteren, oft kleinräumigen Ausdifferenzierungen „Ruderalisierungseffekte“ durch anthropogene Eingriffe und die Bestandentwicklung von *Larus argentatus* eingetreten, die die Besiedlung durch weitere Arten erlaubten (vgl. Abb. 8).

Im Hinblick auf die einschlägigen Theorien zur Inselbiogeographie und verschiedene Einwände (vgl. PIELOU 1979, WILLIAMSON 1983) müssen im vorliegenden Rahmen einige Fragen offen bleiben:

1. Auf welche Weise erfolgte die Besiedlung im einzelnen und welche Rolle spielt der Zufall für die Entwicklung spezieller Artenzusammensetzungen auf den Inseln? Ein grundlegendes Hindernis für die Besiedlung stellen die (geringen) Entfernungen zwischen Inseln und Festland bzw. älteren Inseln für die hier behandelten Gruppen offensichtlich nicht dar; Untersuchungen auf landferneren Inseln legen die Vermutung nahe, daß Besiedlungen vornehmlich auf anemochorem Wege und relativ schnell erfolgen (vgl. FARROW 1984, EDWARDS 1986 u. a.), obwohl die Heteropteren allgemein als eher invagil angesehen werden können (SOUTHWOOD 1960).
2. Inwieweit spielen „competition effects“ bei der Kolonisation der Inseln durch die hier berücksichtigten Insektengruppen eine Rolle (vgl. SIMBERLOFF 1978, CONNOR, SIMBERLOFF 1979), etwa bei *Trigonotylus*-, *Saldula*-, *Berytinus*- oder *Scolopostethus*-Arten?
3. Inwieweit spielen ökologische Plastizität, spezielle Überlebensstrategien (MACARTHUR, WILSON 1967, PIANKA 1972) oder „Opportunismusgrade“ (MACARTHUR 1960, MAY 1975) von Arten eine Rolle bei der Besiedlung bzw. dessen Verlauf und wie groß ist die „turnover-rate“ (im Sinne von SIMBERLOFF 1969) für die hier behandelten Gruppen?
4. Inwieweit kann das Besiedlungsgeschehen auf neuentstehenden Inseln durch die vorhandenen Theorien zur Inselbiogeographie (LACK 1976, MACARTHUR, WILSON 1963, 1967) erklärt werden? Zu bedenken ist hier, daß die Anzahl der potentiellen Besiedler, die bislang bei Modellrechnungen meist konstant gehalten worden ist, bei weiter fortschreitenden Ausdifferenzierungen der Habitatstrukturen, wie besonders auf Memmert und Mellum zu beobachten, stark ansteigt.

Dagegen kann nach vorliegenden Untersuchungen von einer engen Beziehung zwischen der Entwicklung eines heterogenen insularen Lebensraumes und dem Besiedlungsgeschehen ausgegangen werden (vgl. MACARTHUR 1965, zu Freilanddaten auch SCHAEFER 1970, TOPP 1975); für die Kolonisation neuentstehender Düneninseln in küstennahen Schelfgebieten durch Heteropteren spielt der Zeitfaktor offensichtlich nur sekundär über die zeitliche Entwicklung bzw. Ausdifferenzierung der Biotope eine Rolle.

8. Zusammenfassung

Auf den ca. 100 Jahre alten ostfriesischen Düneninseln Memmert und Mellum wurden 1984-1987 durch Netzfänge, Bodenfallen und Farbschalen 68 bzw. 62 terrestrische Heteropterenarten festgestellt, von denen 61 bzw. 58 Arten wenigstens während des Untersuchungszeitraumes als indigen anzusehen sind. Die Artenzusammensetzungen auf den Inseln werden im Vergleich zu den Artenspektren der älteren Ostfriesischen Inseln bzw. dem anliegenden Festland analysiert. 53,1% bzw. 52,7% aller aufgrund der vorhandenen Habitatstrukturen möglichen potentiellen Besiedler wurden nachgewiesen. Während sich hinsichtlich der Relationen verschiedener Überwinterungsstrategien und Phagien der Arten kaum Unterschiede angeben lassen, konnten enge Beziehungen zwischen der spezifischen Ausgestaltung bzw. -entwicklung terrestrischer Habitats auf den Inseln und den vorhandenen Heteroptere ngarnituren aufgezeigt werden. Die Analyse des aktuellen Besiedlungsstandes in einzelnen Biotopen über die Darstellung von Dominanzstrukturen wird zur Rekonstruktion des Kolonisationsgeschehens seit Entstehung beider Inseln ausgewertet. Übereinstimmungen und Unterschiede der speziellen Artenzusammensetzungen lassen sich auf Memmert auf die kleinräumigere Ausdifferenzierung der Biotope, insbesondere die Entstehung divers gestalteter Tertiärdünenbereiche, auf Mellum vornehmlich auf Ruderalisierungen insbesondere in Ringdeich- und Sekundärdünenbereichen zurückführen. - Auf den hier untersuchten, bis zu 6,5 km vom Festland entfernten Inseln hat sich eine den bestehenden Habitats adäquate Besiedlung durch Heteropteren eingestellt.

9. Danksagung

Ich danke allen Institutionen, die diese Untersuchungen möglich gemacht haben, insbesondere dem Mellumrat e. V., Oldenburg und dem Bauamt für Küstenschutz, Norden, sowie allen Mitarbeitern der Arbeitsgruppe „Terrestrische Ökologie“ an der Universität Oldenburg für die gute Zusammenarbeit, speziell Frau R. Kallenbach für technische Unterstützung. Besonderer Dank ergeht an den Vogelwart auf Memmert, Herrn R. Schopf, für seine Unterstützung.

- ALFKEN, D. (1924): Die Insekten des Memmert (...). - Abh. naturw. Ver. Bremen **25**: 358-481.
- ALFKEN, D. (1930): Die Insektenfauna der Mellum (...). - Abh. naturw. Ver. Bremen **28**: 31-56.
- BOZDECHOVA, J. (1973): Diagnostische Merkmale der Arten *Trigonotylus ruficornis* und *T. coelestialium* (Heteroptera, Miridae). - Folia Musei R. Nat. Boh. Occid., Ser. Zool. **3**: 3-18.
- BURGHARDT, G. (1975): Die Heteropterenfauna der nordfriesischen Insel Sylt. - Mitt. dtsh. ent. Ges. **1975**: 1-16.
- CONNOR, E. F., SIMBERLOFF, D. (1979): The assembly of species communities: chance or competition? - Ecology **60**: 1132-1140.
- DIJKEMA, K.S., WOLFF, W.J. (eds.) (1983): Ecology of the Wadden Sea, Appendix to Report **9**: Landscape & vegetation maps. Leiden.
- DOING, H. (1983a): Geomorphology and soil of dunes. - In: DIJKEMA, K. S., WOLFF, W. J. (eds.), Flora and vegetation of the wadden sea islands and coastal areas. - Report **9**. Leiden: 12-26.
- DOING, H. (1983b): The vegetation of the wadden sea islands in Niedersachsen and the Netherlands. - In: DIJKEMA, K. S. & WOLFF, W. J. (eds.), op. cit.: 165-185.
- DOING, H. (1983c): Landscape and Island Types. - In: DIJKEMA, K. S., WOLFF, W. J. (eds.), op. cit.: 241-266.
- EDWARDS, J. S. (1986): Derelicts of Dispersal: Arthropod Fallout on Pacific Northwest Volcanoes. - In: DANTHANARAYANA, W. (ed.), Insect Flight - Dispersal and Migration, Berlin etc.: 196-203.
- FARROW, R. A. (1984): Detection of transoceanic migration of insects to a remote island in the Coral Sea, Willis Island. - Austr. J. Ecology **9**: 253-272.
- FISCHER, H. (1975): Aufbau, Standortverhältnisse und Pflanzenverbreitung der ostfriesischen Inseln. - Naturwissenschaftliche Rundschau **28**: 109-115.
- GAEDICKE, R. (1981): Bibliographie der Bestimmungstabellen europäischer Insekten (...). - Beitr. Ent. **31**: 235-304.
- GOETHE, F. (1987): Das Vogelleben auf Mellum. - In: GERDES, G. et al. (eds.): Mellum. Frankfurt: 293-309.
- HAESSELER, V. (1988): Entstehung, heutige Situation sowie Stand der Untersuchungen zur Besiedlung der jungen Düneninseln Memmert und Mellum. - Drosera **'88**: 5-46.
- HARTUNG, W. (1975): Mellum als werdende Nordseeinsel. - in: HARTUNG, W. (ed.), Naturschutzgebiete im Oldenburger Land, Oldenburg: 11-27.
- KERZHNER, N. M. (1981): Nabidae. - Fauna SSSR, XIII.(2). Leningrad.
- JOSWIG, W. (1984): Zur Käferfauna des „Hohen Knechtsand“ 1973-1979: Veränderungen nach sechs Jahren. - Beitr. Naturk. Nieders. **37**: 9-19.
- KUHBIER, H. (1975): Das Pflanzenkleid der Insel Mellum. - in: HARTUNG, W. (ed.), op. cit.: 11-27.
- KUHBIER, H. (1987): Die Entwicklung des Grünlandes auf Mellum. - In: GERDES, G. et al. (eds.), Mellum. Frankfurt: 234-261.
- LACK, D. (1976): Island biology illustrated by the land birds of Jamaica. Oxford.
- LEEGE, O. (1935): Werdendes Land an der Nordsee. - Schr. dt. Naturkundever. N.F. **2**: 1-84.
- MACARTHUR, R. H. (1960): On the relative abundance of species. - Am. Nat. **94**: 25-36.
- MACARTHUR, R. H. (1965): Patterns of species diversity. - Biol. Rev. **40**: 510-533.
- MACARTHUR, R. H., WILSON, E. O. (1963): An equilibrium theory of insular zoogeography. - Evolution **17**: 373-387.
- MACARTHUR, R. H., WILSON, E. O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton, New York.
- MAY, R. M. (1975): Patterns of species abundance and diversity. - In: CODY, M. L., DIAMOND, J. M. (eds.), Ecology and evolution of communities. Cambridge, etc.: 81-120.
- NIEDRINGHAUS, R. (1988): Kolonisationserfolg der Zikaden auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Hemiptera: Auchenorrhyncha). Drosera **'88**: 105-122.
- NIEDRINGHAUS, R., BRÖRING, U. (1986): Wanzen und Zikaden terrestrischer Habitats der ostfriesischen Insel Norderney. - Drosera **'86**: 21-40.
- NIEMEIER, G. (1972): Ostfriesische Inseln. Berlin, Stuttgart.
- PÉRICART, J. (1972): Hémiptères - Anthocoridae, Cimicidae et Microphysidae de l'Ouest Paléarctique. Paris.
- PÉRICART, J. (1983): Hémiptères - Tingidae Euro-Méditerranéens. - Faune de France **69**. Paris.
- PÉRICART, J. (1984): Hémiptères - Berytidae Euro-Méditerranéens. - Faune de France **70**. Paris.
- PIANKA, E. (1972): On r- and K-selection. - Am. Nat. **104**: 592-597.
- PIELOU, E. C. (1979): Biogeography. New York, Chichester, Brisbane, Toronto.

- PRINS, D., KUHBIER, H., PEDERSEN, A., MENNEMA, J., WEEDA, E. J. (1983): Main list with indigenous or naturalized Phanerogams of the Wadden Sea area. - In: DIJKEMA, K. S. & WOLFF, W. J. (eds.), op. cit.: 323-339.
- RIEGER, C. (1975): Zur Verbreitung von *Trigonotylus coelestialium* (KIRKALDY), 1902 (Heteroptera, Miridae). - Nachr.-bl. bayer. Ent. **27** (5): 83-90.
- RIEGER, K. (1979): Topographie und Geomorphologie der Turminsel auf dem hohen Knechtsand (NSG Großer Knechtsand). - Beitr. Naturk. Nieders. **32** (4): 97-105.
- RESING, E. (1979): Vegetationskundliche Kartierung der Vogelinsel Memmert. - Staatsexamensarbeit/Inst. f. Landeskultur u. Pflanzenökologie. (n. v.).
- SCHAEFER, M. (1970): Einfluß der Raumstruktur in Landschaften der Meeresküste auf das Verteilungsmuster der Tierwelt. - Zool. Jb. Syst. **97**: 55-124.
- SCHIEMENZ, H. (1969): Die Zikaden der mitteleuropäischen Trockenrasen (Homoptera-Auchenorrhyncha). - Ent. Abh. St. Mus. Tierk., Dresden **36**: 201-280.
- SCHUMACHER, F. (1912): Über die Zusammensetzung der Hemipteren-Fauna der Ostfriesischen Inseln. - Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin **1912**: 389-411.
- SIMBERLOFF, D. (1969): Experimental zoogeography of islands: a model for insular colonization. - Ecology **50**: 296-314.
- SIMBERLOFF, D. (1978): Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic. - Am. Nat. **112**: 713- 726.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1960): The Flight Activity of Heteroptera. - Trans. R. Ent. Soc. London **112** (8): 173-220.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1962): Migration of Terrestrial Arthropods in Relation to Habitat. - Biol. Rev. **37**: 171-214.
- SOUTHWOOD, T. R. E., LESTON, D. (1957): Notes on the nomenclature and zonal occurrence of the *Orthotylus* species (Hem. Miridae) of British Salt Marshes. - Ent. Month. Mag. **93**: 166-168.
- SOUTHWOOD, T. R. E., LESTON, D. (1959): Land and Water Bugs of the British Isles. London, New York.
- TOPP, W. (1975): Zur Besiedlung einer neuentstehenden Insel. Untersuchungen am „Hohen Knechtsand“. - Zool. Jb. Syst. **102**: 215-240.
- WAGNER, E. (1937): Die Wanzen der Nordmark und Nordwest-Deutschlands. - Verh. nat. Heimaf. Hamburg, **25**: 1-68.
- WAGNER, E. (1966): Wanzen oder Heteroptera. I. Pentatomorpha. - Die Tierwelt Deutschlands, 54. Teil, VI + 235 S., Jena.
- WAGNER, E. (1970/71, 1973, 1975): Die Miridae HAHN, 1831, des Mittelmeerraumes und der Makronesischen Inseln (Hemiptera, Heteroptera) Teil 1-3. - Ent. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden **37.**, **39.**, **40**. Suppl. Leipzig.
- WAGNER, E. & WEBER, H. H. (1967): Die Heteropterenfauna Nordwestdeutschlands. - Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst., **37**: 5-35.
- WEBER, H. H. (1964): Heteropterologische Beobachtungen auf der Vogelschutzinsel Trischen. - Faun. Mitt. Norddeutshl. **2** (7/8): 204-206.
- WILLIAMSON, M. (1983): Island populations. Oxford.
- WITSACK, W. (1975): Eine quantitative Keschermethode zur Erfassung der epigäischen Arthropoden-Fauna. - Ent. Nachr. **8**: 123-128.

Adresse des Autors:

Dipl.-Biol. Udo Bröring, Universität Oldenburg, Fachbereich 7 (AG Terr. Ökologie),
Postfach 2503, D-2900 Oldenburg.

Inhalt

- 5 Entstehung und heutiger Zustand der jungen Düneninseln Memmert und Mellum sowie Forschungsprogramm zur Besiedlung durch Insekten und andere Gliederfüßer - (VOLKER HAESELER)
- 47 Besiedlung junger Düneninseln der südlichen Nordsee durch Spinnen (Araneida) und Weberknechte (Opilionida) - (WALTER SCHULTZ)
- 69 Zur Besiedlung junger Düneninseln durch Lauf- und Aaskäfer (Coleoptera: Carabidae, Silphidae) - (FRIEDHELM PLAISIER)
- 83 Zur Besiedlung der Nordseeinseln Memmert und Mellum durch phytophage Käfer (Coleoptera) - (HEINER KRUMMEN)
- 99 Geradflügler der Nordseeinseln Memmert und Mellum (Blattodea, Dermaptera, Saltatoria) - (VOLKER HAESELER)
- 105 Kolonisationserfolg der Zikaden auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Hemiptera: Auchenorrhyncha) - (ROLF NIEDRINGHAUS)
- 123 Die Wanzen terrestrischer Habitats der jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Hemiptera: Heteroptera) - (UDO BRÖRING)
- 139 Zur Pflanzenwespenfauna junger Düneninseln der südlichen Nordsee (Hymenoptera: Symphyta) - (CARSTEN RITZAU)
- 155 Analyse der Fauna der Erzwespenfamilien Eulophidae und Tetracampidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) der Nordseeinseln Mellum und Memmert nach Farbschalenfängen - (STEFAN VIDAL)
- 175 Die Besiedlung der jungen Düneninseln Memmert und Mellum durch Heloridae und Proctotrupidae (Hymenoptera) - (KARL OTTO MEYER)
- 183 Die Schlupfwespenfauna der Nordsee-Inseln Mellum und Memmert (Hymenoptera, Ichneumonidae) - (KLAUS HORSTMANN)
- 207 Kolonisationserfolg von Ameisen, Wespen und Bienen auf jungen Düneninseln der südlichen Nordsee (Hymenoptera: Aculeata) - (VOLKER HAESELER)

- 237 Zur Besiedlung der Insel Mellum durch Schmetterlinge (Lepidoptera) - unter Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes - (ÜLRICH LOBENSTEIN)
- 253 Pilzmücken der Nordseeinseln Mellum und Memmert (Insecta, Diptera, Nematocera, Mycetophilidae) - (EBERHARD PLASSMANN)
- 257 Zusammensetzung der Haarmückenfauna der Nordseeinseln Mellum und Memmert (Diptera: Bibionidae) - (CHRISTIANE HÜSING und RENATE KOOPMANN)
- 263 Zum Vorkommen von Schwebfliegen auf den jungen Nordseeinseln Mellum und Memmert (Dipt., Syrphidae) - (WERNER BARKEMEYER)
- 287 Die Drosophiliden-Fauna von Mellum und Memmert - (GERHARD BÄCHLI)
- 293 Die Sciomyzidae-Fauna auf den Nordseeinseln Mellum und Memmert (Diptera) - (MARTIN REINHARD SCHNEIDER)
- 303 Die Tethiniden der Nordseeinseln Mellum und Memmert (Diptera: Tethinidae) - (HARALD GORCZYTA)
- 311 Lauxaniidae (Diptera) der Nordseeinseln Mellum und Memmert - (HANS-MARKUS OELERICH)
- 321 Zur Landschneckenfauna von Memmert und Mellum - (ANDREAS SCHOLZ)
- 323 Die Ektoparasitenfauna (Siphonaptera, Anoplura, Ixodidae) der Kleinsäuger der Inseln Mellum und Memmert - (GOTTFRIED WALTER)
- 329 Die Wanzen und Käfer der süßen und brackigen Gewässer auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Heteroptera, Coleoptera) - (ROLF NIEDRINGHAUS und UDO BRÖRING)
- 341 Süßwassercladoceren und -ostracoden (Crustacea) auf den niedersächsischen Nordseeinseln Mellum und Memmert - (WERNER HOLLWEDEL und BURKHARD W. SCHARF)