

**Analyse der
Heteropterengemeinschaften
von süßen und brackigen
Gewässern auf küstennahen
Düneninseln**

(Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha)

Habilitationsschrift

Udo Bröring

Brandenburgische Technische Universität Cottbus

Fakultät 4 / LS Allgemeine Ökologie

Cottbus 2001

*Gleich mit jedem Regengusse
Ändert sich dein holdes Tal,
Ach, und in dem selben Flusse
Schwimmst du nicht zum zweitenmal.*
Goethe (Dauer im Wechsel, 1802)

Inhaltsverzeichnis

VERZEICHNIS DER TABELLEN	VI
VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN	VII
LISTE HÄUFIG VERWENDETER ABKÜRZUNGEN	IX
1 EINLEITUNG	1
2 UNTERSUCHUNGSGEBIET	2
3 MATERIAL UND METHODEN	4
4 ERGEBNISSE	6
4.1 Faunistisch ökologische Grundlagen, Artenspektrum der Nordseeinseln	6
4.2 Rekonstruktion der Entwicklung des faunistischen Kenntnisstandes	13
4.3 Ergebnisse der explorativen Datenanalyse	15
4.3.1 Indirekte Analysemethoden	15
4.3.1.1 Artenspektren und Artenzusammensetzungen auf den Ostfriesischen Inseln	15
4.3.1.2 Artenspektren und Artenzusammensetzungen in aquatischen Lebensräumen auf einzelnen Inseln	18
4.3.2 Direkte Gradientenanalysen	24
5 DISKUSSION	46
5.1 Allgemeines	46
5.2 Muster von Artenzusammensetzungen (patches und community patterns)	50
5.3 Temporale Aspekte (patch dynamics): Sukzession und Störung	66
5.4 Inter- und intraspezifische Interaktionen	74
5.5 Dispersion und Inselbiogeographie	87
5.6 Vergleich mit anderen Organismengruppen	96
5.7 Naturschutzfachliche Aspekte: Allgemeine Angaben, Gefährdungssituation und Hinweise zur Pflege und Entwicklung der aquatischen Lebensräume	107
6 AUSBLICK	111
7 ZUSAMMENFASSUNG	117
8 SUMMARY	120
9 DANKSAGUNG UND FÖRDERNACHWEIS	122
10 LITERATUR	123
ANHANG	131

Verzeichnis der Tabellen

Tab. 1	Größe der Ostfriesischen Inseln, Abstand zum Festland und Distanz zum nächsten terrestrischen Habitat.....	3
Tab. 2	Heteroptereenerfassungen auf den Ostfriesischen Inseln.....	5
Tab. 3	Zoologische und botanische Erfassungsdichte auf den Ostfriesischen Inseln zwischen 1992 und 1993.....	6
Tab. 4	Artenspektrum der Nepomorpha und Gerromorpha auf den küstennahen Düneninseln der südlichen Nordsee.....	7
Tab. 5	Artenliste der von 1979 bis 1994 auf den Ostfriesischen Inseln erfaßten aquatilen Heteropteren.....	11
Tab. 6	Verbreitung der Arten auf den alten Ostfriesischen Düneninseln.....	12
Tab. 7	Veröffentlichungen mit Angaben über Nachweise nepomorpher und gerromorpher Heteropteren auf den Ostfriesischen Inseln.....	14
Tab. 8	Entwicklung des Artenspektrums auf Borkum über einen Zeitraum von 100 Jahren mit Angabe der Turnover-Rate.....	15
Tab. 9	Korrelation zwischen den Variablen für Habitatfaktoren bzw. Umweltbedingungen der Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln.....	28
Tab. 10	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für die Gruppen der Nepomorpha.....	29
Tab. 11	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für die Corixidae.....	34
Tab. 12	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für die Nepomorpha auf Norderney.....	37
Tab. 13	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für die Nepomorpha auf Wangerooe.....	39
Tab. 14	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für die Nepomorpha in kleinen, süßen Gewässern.....	42
Tab. 15	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für die Nepomorpha in kleinen, süßen Dünentümpeln.....	44
Tab. 16	Marginale und konditionale Effekte verschiedener Umweltvariablen bei unterschiedlichen kanonischen Korrespondenzanalysen.....	46
Tab. 17	Grain und Extent für einzelne Beobachtungsebenen zur Erklärung von Mustern von Artenzusammensetzungen insularer aquatischer und semiaquatischer Heteropteren im Küstenbereich.....	51
Tab. 18	Klassifikation von Arten der Nepomorpha mit TWINSPAN unter Berücksichtigung der von 155 untersuchten Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln.....	53
Tab. 19	Artenzahlen im zeitlichen Verlauf von 1979 bis 1994 in 4 Gewässern auf Norderney.....	72
Tab. 20	Korrelationen zwischen Flächengrößen und Artenzahlen der Nepomorpha, Gerromorpha und beider Gruppen sowie Regressionskoeffizienten.....	89
Tab. 21	Pearsonsche Korrelationen zwischen Artenzahlen, Flächengröße der Inseln, Anzahl der untersuchten Gewässer bzw. Süßgewässer.....	90
Tab. 22	Korrelationen und Regressionskoeffizienten zwischen Artenzahlen der Nepomorpha und verschiedenen Umweltvariablen.....	92
Tab. 23	Partialkorrelationen zwischen verschiedenen Variablen der 1992 bis 1994 untersuchten Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln.....	94
Tab. 24	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für Mollusca in 41 von 1992 bis 1994 untersuchten Gewässern auf Borkum.....	99
Tab. 25	Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen für aquatische Coleopteren auf Norderney.....	103

Tab. 26	Effekte der Umweltvariablen auf die Lebensgemeinschaften der untersuchten Tiergruppen der Wanzen, Käfer und Weichtiere, sortiert nach konditionalen Effekten in Korrespondenzanalysen.....	105
---------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

Verzeichnis der Abbildungen

Abb. 1	Küstenregion Nordwestdeutschlands und Lage der Ostfriesischen Inseln im Bereich der südlichen Nordsee.....	3
Abb. 2	Vergleich der Artenspektren der West- Ost und Nordfriesischen Inseln.....	10
Abb. 3	Dendrogramm nach Clusteranalyse über Ähnlichkeiten der Artenzusammensetzungen auf den Ostfriesischen Inseln.	16
Abb. 4	Verbreitung der Nepomorpha auf den alten Ostfriesischen Inseln entsprechend der Hauptkomponentenanalyse.....	16
Abb. 5	Verbreitung der Gerromorpha auf den Ostfriesischen Inseln entsprechend Korrespondenzanalyse und Hauptkomponentenanalyse (excl. Memmert und Mellum).	17
Abb. 6	Verbreitung aller aquatilen Heteropteren bzw. der Nepomorpha nach Ordination auf Grundlage von DCA.	19
Abb. 7	Ordination der Erfassungsergebnisse für die Nepomorpha nach Korrespondenzanalyse nach den Untersuchungen für 155 untersuchte Gewässer auf allen Inseln.	19
Abb. 8	Verbreitung der Arten in den untersuchten Gewässern auf Borkum: Nepomorpha nach DCA, Gerromorpha nach PCA.	20
Abb. 9	Verbreitung der Nepomorpha in den untersuchten Gewässern auf Juist nach DCA.	21
Abb. 10	Verbreitung der Nepomorpha und Gerromorpha in Gewässern auf Norderney nach CA.	22
Abb. 11	Verbreitung der Nepomorpha in den untersuchten Gewässern auf Baltrum nach PCA. ..	22
Abb. 12	Verbreitung der Nepomorpha in den untersuchten Gewässern auf Langeoog.....	23
Abb. 13	N ₂ -Diversität der Nepomorpha-Arten auf Wangerooge auf Grundlage einer DCA und Arten-Diversität im Ordinationsraum.	24
Abb. 14	PCA der von 1992 bis 1994 botanisch und zoologisch untersuchten Standorte.	27
Abb. 15	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 155 Gewässern der Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.	30
Abb. 16	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 155 Gewässern der Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen und Visualisierung der N ₂ -Diversität der Arten.....	31
Abb. 17	Ordinationsdiagramm nach CCA für Gerromorpha auf Grundlage von 155 Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.	32
Abb. 18	Ordinationsdiagramm nach CCA für Corixidae auf Grundlage von 155 Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.	35
Abb. 19	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 30 Gewässern auf Borkum unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.....	36
Abb. 20	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 29 Gewässern auf Norderney unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.....	38
Abb. 21	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 53 Gewässern auf Wangerooge unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.	40
Abb. 22	Regression zwischen Individuenzahlen und Flächengrößen.....	41
Abb. 23	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 76 kleinen, süßen Gewässern unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.	43
Abb. 24	Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 88 kleinen, süßen Dünentümpeln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.....	45

Abb. 25	Dendrogramm nach Clusteranalyse über gemeinsames Auftreten von Nepomorpha in 155 Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln.	54
Abb. 26	Muster von Artzusammensetzungen der Nepomorpha in verschiedenen Gewässertypen der Inseln auf Grundlage von Korrespondenz-, Klassifikations- und Clusteranalysen.	56
Abb. 27	N2-Diversität nach CCA über 30 Nepomorpha-Arten, 155 untersuchte Gewässern und Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.	57
Abb. 28	Schematisiertes Muster von Artzusammensetzungen der Nepomorpha auf den Ostfriesischen Inseln für 30 Arten auf Grundlage von Korrespondenz-, Klassifikations- und Clusteranalysen.	58
Abb. 29	Schematisiertes Muster von Artzusammensetzungen der Nepomorpha nach Trophie, Tiefe, Vegetation und Sauerstoffgehalt von Gewässern.	59
Abb. 30	Rangordnungsdiagramm der Arten und Individuenrelation auf den Ostfriesischen Inseln für die Gruppen der Nepomorpha.	62
Abb. 31	Rangordnungsdiagramme für die Artzusammensetzungen in größeren vs. kleineren, süßen vs. brackigen Gewässern sowie für Gewässer mit hohem Deckungsgrad der Vegetation.	64
Abb. 32	Rangordnungsdiagramme für Artzusammensetzungen in Gewässern mit hohem vs. niedrigem Gehalt an organischem Material im Substrat bzw. im Gewässer.	65
Abb. 33	Vergleich der Rangordnungskurven für verschiedene aquatische Lebensräume.	65
Abb. 34	Korrespondenzanalyse über die zeitliche Entwicklung der Artzusammensetzung einzelner Gewässer auf Norderney.	70
Abb. 35	Zeitliche Entwicklung von Mustern von Artzusammensetzungen der Nepomorpha nach verschiedenen Veränderungen der Habitateigenschaften.	73
Abb. 36	Entwicklung der Gesamt-Artzahlen und Populationsstärken dominierender Arten in zwei Gewässern auf Norderney über 15 Jahre.	76
Abb. 37	Gemeinsames Vorkommen von je zwei Arten in Gewässern der Ostfriesischen Inseln nach erfaßten Individuenzahlen.	78
Abb. 38	Verbreitung von Subsigara-Arten im Ordinationsraum nach kriging, N2-Diversität der Arten und kriging der species richness nach CCA.	80
Abb. 39	Verbreitung von Subsigara-Arten im Ordinationsraum als scatter plot und als lineares Modell nach CCA.	80
Abb. 40	Verbreitung von Subsigara-Arten nach den Variablen Tümpelgröße und Salzgehalt als lineares Modell nach CCA.	81
Abb. 41	Verbreitung von Corixa Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA.	81
Abb. 42	Verbreitung von Corixa-Arten nach Sediment und Wasserführung, lineares Modell nach der CCA über die Dünentümpel.	82
Abb. 43	Verbreitung von Hesperocorixa-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA.	83
Abb. 44	Verbreitung von Hesperocorixa-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA über kleine, süße Gewässer.	83
Abb. 45	Verbreitung diverser Corixiden-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA über kleine süße Gewässer.	84
Abb. 46	Verbreitung diverser Sigara-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA.	85
Abb. 47	Verbreitung diverser Sigara-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA.	85
Abb. 48	Verbreitung von Notonecta-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA.	86
Abb. 49	Regressionsmodell für Artenzahlen der Nepomorpha und aller aquatilen Heteroptera und Flächengröße der Inseln.	89
Abb. 50	Abhängigkeiten von Artenzahlen der aquatilen Heteroptera bzw. Nepomorpha von der Flächengröße der Gewässer.	92
Abb. 51	Scatterplot der Artenzahlen von Nepomorpha und den Chloridgehalten auf Grundlage von 207 untersuchten Gewässern.	93

Abb. 52	Scatterplot der Artenzahlen von Nepomorpha und den Wuchsformendiversitäten auf Grundlage von 156 untersuchten Gewässern.....	93
Abb. 53	Scatterplot der Artenzahlen von Nepomorpha und den festgestellten Anzahlen der Pflanzenarten auf Grundlage von 156 untersuchten Gewässern.....	93
Abb. 54	Verbreitung der Mollusca im Ordinationsraum nach DCA.	98
Abb. 55	Ordination nach PCA für die Mollusca der Ostfriesischen Inseln.....	99
Abb. 56	Ordination nach CCA für die Mollusca der Ostfriesischen Insel Borkum.....	100
Abb. 57	Ordination nach CCA für die Mollusca der Ostfriesischen Insel Norderney.....	100
Abb. 58	Verbreitung der Coleoptera im Ordinationsraum nach DCA.....	101
Abb. 59	Ordination nach CCA für die Coleoptera der Ostfriesischen Insel Norderney.....	104
Abb. 60	Muster von Artenzusammensetzungen der aquatilen Heteropteren, Coleopteren und Mollusken in verschiedenen Gewässertypen auf den Ostfriesischen Inseln.....	106

Liste häufig verwendeter Abkürzungen

Artnamen werden insbesondere in Abbildungen mit den ersten drei bzw. vier Buchstaben des Gattungs- bzw. des Artnamens abgekürzt. Die Namen der Ostfriesischen Inseln werden gelegentlich mit den ersten beiden oder ersten drei Buchstaben abgekürzt, für Mellum wird „Me“ und für Memmert „Mt“ gesetzt.

Umweltvariablen:

AREA bzw. IAREA	(Logarithmierte) Gewässergröße
WF	Wasserführung des Gewässers von temporär bis perennierend
SED	Sediment von sandig bis sehr stark organisch durchsetzt
SALTYP	Salinitätsstufe
CHLQ bzw. ICHLQ	Chloridgehalt bzw. logarithmierter Chloridgehalt
PHQ	pH-Wert
DEPTH	Tiefe des Gewässers
OXYG	Sauerstoffsättigung
anSIDE	Relative Lage des Gewässers auf der Insel von zentral bis randlich
HYDRDECK	Deckung durch Hydrophyten
BRYODECK	Deckung durch Bryophyten
PHYCDECK	Deckung durch Phycophyten
GESDECK	Gesamtdeckung der Vegetation
PLSPEC	Anzahl Pflanzenarten
HYDRSPEC	Anzahl Hydrophytenarten
WUCHSF	Anzahl vertretener Wuchsformen im Gewässer
BESCHATT	Anteil der durch Bäume beschatteten Fläche des Gewässers

Innerhalb der Ordinationsdiagramme werden z.T. folgende Abkürzungen verwendet:

SUM = Summe der ungezwungenen Eigenwerte für das Modell; 1. A. bzw. 2. A. = 1. und 2. canonische Achse, die Angaben bezeichnen die Prozente der Erklärungsanteile der Varianz für die Individuenzahlen (kumulativ), bzw. in Klammern gesetzt für die Umweltvariablen; specvar = kumulativer Anteil der erklärten Varianz für die Individuenzahlen der Arten; envar = kumulativer Anteil der erklärten Varianz für die Umweltvariablen; transformiert/untransformiert gibt an, ob die Individuenzahlen logtransformiert wurden.; downweighting (of rare species) gibt an, ob ein downweighting vereinzelt auftretender Arten nach Hill (1979a) vorgenommen wurde.

Heteropterengemeinschaften von brackigen und süßen Kleingewässern des nordwestdeutschen Küstenraumes

1 Einleitung

Die Diskussion über Möglichkeiten, aufgrund von Analysen lokaler Lebensgemeinschaften generalisierend und typisierend Muster von Artenzusammensetzungen zu analysieren, die unter bestimmten Bedingungen wiederholt auftreten, wird in der Ökologie nach wie vor kontrovers geführt (vgl. z.B. Wilson 1991b, 1994, Keddy 1993, Palmer & White 1994, Mirkin 1994, Dale 1994). Sie reicht von grundsätzlichem Zweifel an der Abgrenzbarkeit, Erkennbarkeit und Beschreibbarkeit von "community patterns" (Peters 1980) bis zur Formulierung bestimmter Prinzipien der Bildung von Lebensgemeinschaften ("assembly rules", vgl. Diamond 1975, Keddy 1992). Allerdings hat es sich als schwierig wenn nicht als aussichtslos erwiesen, bestimmte Eigenschaften lokaler Ansammlungen von Populationen wie Artenzahl, Artenspektrum, Verhältnisse von Populationsdichten im Sinne des Hempel-Oppenheimer-Schemas zu erklären (Shrader-Frechette & McCoy 1990, Hesse 1997) oder allgemeine Gesetze zu finden, nach denen Populationen zu vorhersagbaren Lebensgemeinschaften zusammentreten, wie und unter welchen Bedingungen sie sich formieren, verändern und andere Muster bilden, und dies, obwohl zahlreiche mehr oder weniger elaborierte ökologische Konzepte, Theorien und Modellvorstellungen zu diesem ökologischen Grundproblem entwickelt worden sind (vgl. Peters 1991, Begon et al. 1996, Bröring & Wiegand 1998).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird versucht, am Beispiel aquatischer Lebensräume auf küstennahen Inseln Muster von Lebensgemeinschaften zu beschreiben und die Bildung bestimmter Lebensgemeinschaften der Heteropteren (hier: Nepomorpha, "Wasserwanzen i.w.S." und Gerromorpha, "Wasserläufer i.w.S.") für die räumlichen Betrachtungsebenen der Insel und des Habitates auf Inseln mit verschiedenen Umweltbedingungen und deren Veränderungen in Zusammenhang zu bringen. Insbesondere sollen folgende Fragen näher untersucht werden:

1. Lassen sich Muster von Artenzusammensetzungen für aquatische und semiaquatische Tiergruppen im Hinblick auf Artenvorkommen, Populationsdichten und Arten-Individuenrelationen bestimmen und Merkmale der Lebensgemeinschaft mit bestimmten abiotischen oder biotischen Habitatfaktoren und -bedingungen in Beziehung setzen?
 2. Lassen sich Abfolgen von Artenzusammensetzung entsprechend bestimmter Änderungen abiotischer oder biotischer Parameter bestimmen und im Sinne neuerer Ansätze zur Sukzessions- und Störungstheorie interpretieren?
 3. Welche Bedeutung haben interspezifische Interaktionen, insbesondere Konkurrenzmechanismen, für die Bildung von Lebensgemeinschaften?
 4. Lassen sich emergente Erscheinungen bei der Bildung von bestimmten Artenzusammensetzungen beschreiben, und welchen Anteil haben "noise", Fraktalität und andere Schlüsselkonzepte an der Erklärung von Mustern lokaler Lebensgemeinschaften?
-

5. Lassen sich bestimmte Theorien der Inselbiogeographie auf aquatische Lebensräume und deren Artenzusammensetzungen zum Zwecke der Erklärung von spezifischen Ausprägungen der Lebensgemeinschaft und der Prognose der Entwicklung unter bestimmten Bedingungen anwenden?

Zur Analyse solcher Fragen eignen sich besonders Lebensgemeinschaften auf Inseln, wie auch wichtige ökologische Konzepte und Theorien an Inselmodellen (MacArthur & Wilson 1963, 1967) entwickelt worden sind. In bezug auf bestimmte aquatische Lebensräume kann gewissermaßen von Inseln auf Inseln gesprochen werden, da sie doppelt isoliert sind, einerseits von anderen Gewässern derselben Insel, andererseits durch ihre Lage auf Inseln von Gewässern auf anderen Inseln oder dem angrenzenden Festland (vgl. Keddy 1976, Browne 1981). Der Versuch zur Klärung der Fragen erfolgt am Beispiel der Lebensgemeinschaften von aquatischen und semiaquatischen Heteropteren in Kleingewässern auf den küstennahen Düneninseln der südlichen Nordsee, die sich abgesehen von Brackgewässern in Marschen in dieser Ausprägung kaum im Festlandsbereich finden, unter Anwendung verschiedener auswertungsmethodischer Werkzeuge der explorativen Datenanalyse (insbesondere Modellierungen über Eigenvektor-Ordinationen und Regressionsmodelle).

Die Systematik, Verbreitung und Ökologie aquatischer und semiaquatischer Heteropteren ist seit vielen Jahrzehnten Gegenstand intensiver empirisch wissenschaftlicher Untersuchungen. Sowohl bei den Nepomorpha als auch bei den Gerromorpha ist die Systematik und Taxonomie seit Jahren relativ stabil und ausreichend in Form von Bestimmungsliteratur bearbeitet (vgl. u.a. Hungerford 1948, Jaczewski & Wróblewski 1978a,b, Tamanini 1979, Nieser 1982, Jansson 1986, Dunn 1979), so daß die Grundlage für biogeographische bzw. biochorologische, faunistische und ökologische Arbeiten vergleichsweise gut gegeben sind. Hinsichtlich der Verbreitung gibt es für verschiedene Regionen Europas differenzierte und gut recherchierte Faunenlisten (vgl. Nieser 1978), so z.B. für Polen (Jaczewski & Wróblewski 1978a,b), Österreich und Bulgarien (Heiss & Josifov 1990), Italien (Tamanini 1979), Frankreich und Spanien (Poisson 1957), Großbritannien (Southwood & Leston 1959), Skandinavien (Coulianos & Ossiannilsson 1976), die Niederlande (Aukema 1989, Nieser 1982, van Tol & van Nieukerken 1978) oder Belgien (Dethier & Bosmans 1979, Bosmans 1982). Auch faunistisch-ökologische Arbeiten liegen in großem Umfang vor, insbesondere auch für den Bereich Mitteleuropas, Deutschlands bzw. Nordwest-Deutschlands und den Küstenbereich der südlichen Nordsee.

2 Untersuchungsgebiet

Der Mitteleuropäischen Festlandküste ist im Bereich der südlichen Nordsee eine Nehrungsinselreihe aus "Schwemmland-Düneninseln" im Abstand von ca. 3 km bis 10 km vorgelagert, die zum Teil vor über 2500 Jahren unabhängig, d.h. ohne Landverbindung zum Festlandsokkel entstanden sind (Sindowski 1973, Fischer 1975, Doing 1983, Streif 1989, 1990), so daß alle Organismen über Watt und Meer einwandern mußten. Auf den sieben ca. 32 bis ca. 7 qkm großen Ostfriesischen Inseln (Borkum, Juist, Norderney, Baltrum, Langeoog, Spiekeroog, Wangerooge, Abb. 1) und den beiden vor etwas über 100 Jahren entstandenen jungen

Düneninseln Memmert und Mellum (vgl. Haeseler 1988) finden sich verschiedene, von der Meeresnähe geprägte Landschaftselemente in unterschiedlicher Ausprägung und Anordnung wie Dünenbereiche, Salzwiesen, Siedlungen und Agrarflächen (Bröring 1991, Niedringhaus 1991). Die Größen der Inseln variieren bei den "alten Ostfriesischen Inseln" zwischen 6 und 26 km², die Distanzen zum Festland bzw. den nächsten terrestrischen Lebensräumen zwischen 3 und 10 bzw. 1,5 und 9 km. Ihr Isolationsgrad ist damit leicht unterschiedlich.

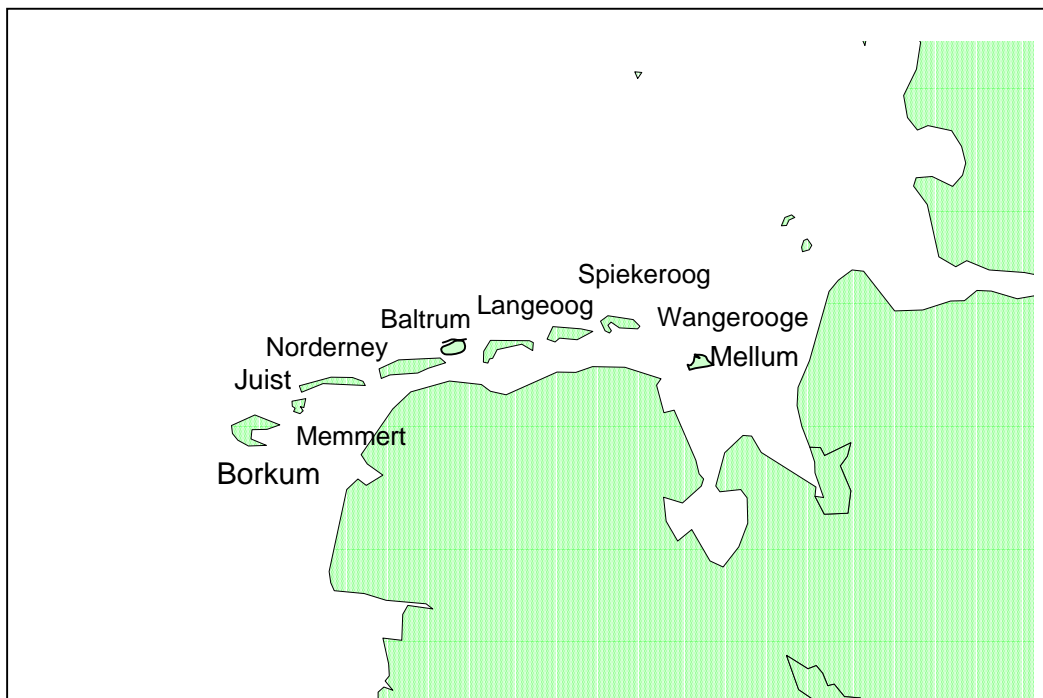


Abb. 1 Küstenregion Nordwestdeutschlands und Lage der Ostfriesischen Inseln im Bereich der südlichen Nordsee.

Tab. 1 Größe der Ostfriesischen Inseln, Abstand zum Festland und Distanz zum nächsten terrestrischen Habitat (bei Borkum Distanz zu Juist; in qkm bzw. km).

Insel	Größe	Distanz zum Festland	Distanz zum nächsten terrestrischen Biotop
Borkum	26	10,5	9,0
Memmert	2	13,0	1,0
Juist	9	8,0	4,5
Norderney	18	3,0	1,5
Baltrum	5	4,5	1,5
Langeoog	14	5,0	2,5
Spiekeroog	10	6,5	3,0
Wangerooge	6	6,5	4,0
Mellum	3	6,0	6,0

Auf den Inseln befinden sich mehr oder weniger viele, meist kleinere aber ökologisch sehr unterschiedliche, fast ausschließlich anthropogene aquatische Lebensräume, die von Regenwasser gespeist werden, das als Süßwasserlinse unter der Inseloberfläche liegt (Leentvaar 1981). Daneben gibt es einige größere Gewässer, die in den überwiegenden Fällen nach Meerwassereinbrüchen entstanden sind (Juist: Hammersee). Charakteristisch für alle aquatischen Lebensräume auf den Inseln sind extreme saisonale und längerfristige Schwankungen der Gewässerchemie (Salinität, Sauerstoffsättigung, Gehalt an organischem Material u.a.) und des Wasserstandes je nach Zugriff auf das Grundwasser und Niederschlagsmenge. Eine Kartierung und nähere Beschreibung der teils temporären, teils überdauernden, mehr oder weniger brackigen bzw. eutrophen Still- und Fließgewässer der großen Inseln findet sich im einzelnen in Bröring & Niedringhaus (1995) und Niedringhaus & Zander (1998), die der Inseln Mellum und Memmert in Hollwedel & Scharf (1988) und Niedringhaus & Bröring (1988).

Klimatisch gesehen gehören die Inseln aufgrund der Meeresnähe zu den winterwärmsten Gebieten Mitteleuropas. Kennzeichen des Klimas sind insbesondere die relativ geringen saisonalen Temperaturschwankungen, relativ geringe Niederschlagssummen und hohe mittlere Windgeschwindigkeiten (vgl. Niemeier 1972, Fischer 1975, Dijkema 1983). Trotz des im allgemeinen ausgeglichenen Klimas ergeben sich häufig Wechsel von eher trocken-warmen und eher feucht-milden Sommern, wie dies zwischen 1979 und 1983 beobachtet und dokumentiert worden ist (Bröring & Niedringhaus 1988a); deren spezielle Abfolgen haben erhebliche Auswirkungen auf die Entwicklung terrestrischer wie auch limnischer Lebensräume (ebd.). Der Witterungsverlauf zwischen 1982 und 1987, bzw. zwischen 1983 und 1992 ist bei Haeseler (1988) bzw. Ritzau (1995) im einzelnen angegeben (vgl. Schultz 1995). Demnach erreichte im Zeitraum zwischen 1982 und 1992 die mittlere monatliche Temperatur und die Sonnenscheindauer nur ausnahmsweise ihre langjährigen Mittel, während die Niederschlagssummen 1982, 1983 und 1988 eher höher, in den anderen Jahren eher niedriger als im langjährigen Mittel waren.

3 Material und Methoden

Die Erfassungen der Nepomorpha und Gerromorpha erfolgten zwischen 1979 und 1994 auf allen alten Ostfriesischen Inseln bei insgesamt 75 Exkursionen, wobei insgesamt ca. 250 Gewässer in die Untersuchungen einbezogen wurden (vgl. Tab. 2, 3 und Anhang). Die Untersuchungen auf Memmert und Mellum erfolgten zwischen 1985 und 1987: Hier wurden je ein Süßwassertümpel und einige Brackgewässer untersucht (Niedringhaus & Bröring 1988). Es wurde jeweils angestrebt, möglichst alle auffindbaren süßen und brackigen Gewässer, in denen Heteropteren zu erwarten sind, in die Untersuchungen einzubeziehen. Insbesondere auf Wangerooge mußte aber aufgrund der Vielzahl von Tümpeln eine Auswahl vorgenommen werden.

Die Erfassungsmethode ist im einzelnen bei Bröring & Niedringhaus (1988a) und Niedringhaus & Bröring (1988) beschrieben. Es wurden zunächst gewässertypische Abschnitte bestimmt und anschließend mit einem stabilen Netzkescher repräsentative Bereiche abgefangen. Repräsentative Anteile des Fanges wurden zur späteren Determination in Ethanol fixiert, ge-

legentlich in Fällen sehr hoher Abundanz bestimmter Arten, die im Freiland direkt angesprochen werden können (z.B. *Nepa cinerea*, z.T. *Corixa punctata*, *Sigara lateralis*), vor Ort ausgezählt. Insbesondere im Zeitraum zwischen 1992 und 1994 wurden zusätzlich die Gruppen der aquatilen Coleopteren und Mollusken sowie der Odonaten mit berücksichtigt (vgl. Bröring & Niedringhaus 1995). Die Determination der Heteropteren erfolgte nach den Standardschlüsseln (bei Corixiden nach Jansson 1986); für *Sigara iactans* lag Vergleichsmaterial vor. Larven wurden i.d.R. ab dem 3. Stadium berücksichtigt, werden aber im vorliegenden Rahmen in die Auswertungen nicht einbezogen. - Die Nomenklatur der Arten folgt Günther & Schuster (1990).

Tab. 2 Heteropterenerfassungen auf den Ostfriesischen Inseln (Datum und Anzahl untersuchter Gewässer; Bo = Borkum, Ju = Juist, No = Norderney, Ba = Baltrum, La = Langeoog, Sp = Spiekeroog, Wa = Wangerooge).

Datum	Insel	Anzahl	Datum	Insel	Anzahl	Datum	Insel	Anzahl
13.7.79	No	14	30.6.88	Ba	6	30.6.93	La	10
16.5.80	No	16	25.7.88	Ju	2	2.7.93	Ju	9
21.7.81	No	14	28.7.88	No	12	4.7.93	Bo	26
25.7.82	No	12	7.9.88	Sp	5	8.7.93	Sp	2
11.7.85	Sp	1	8.9.88	No	12	9.7.93	No	9
25.7.85	Wa	12	27.7.89	No	13	10.7.93	Wa	14
13.8.85	La	2	10.8.89	No	1	13.8.93	Wa	14
31.8.85	Sp	5	5.5.90	No	4	6.6.94	Wa	7
19.9.85	Ba	2	13.5.90	Ju	8	10.6.94	Bo	4
25.9.85	Ju	9	22.5.90	No	4	14.6.94	No	9
22.7.86	Ba	1	14.5.92	Bo	12	21.6.94	Ba	5
28.7.86	Sp	1	30.6.92	Bo	9	28.6.94	La	16
6.8.86	La	1	3.7.92	Sp	2	4.7.94	Bo	5
12.8.86	Bo	2	6.7.92	La	9	6.7.94	Ju	10
11.9.86	Ba	1	7.7.92	Wa	10	8.7.94	Sp	7
20.9.86	La	11	8.7.92	Ba	3	12.7.94	No	8
6.10.86	Sp	7	9.7.92	Ju	6	19.7.94	Bo	30
12.10.86	Wa	15	14.7.92	No	16	3.8.94	Ju	1
15.10.86	Ju	6	17.7.92	Bo	8	7.9.94	No	12
19.10.86	Ba	3	6.8.92	Wa	8	19.9.94	La	18
6.7.87	Wa	1	8.6.93	Bo	7	20.9.94	Bo	39
11.8.87	Sp	4	9.6.93	No	11	27.9.94	Ba	9
21.8.87	Ju	2	24.6.93	No	10	28.9.94	No	22
16.9.87	Wa	13	27.6.93	La	6	30.9.94	Wa	18
28.6.88	Wa	12	29.6.93	Ba	4	4.10.94	Sp	5

Botanische Untersuchungen wurden zwischen 1993 und 1994 an insgesamt 188 Gewässern durchgeführt (vgl. Niedringhaus & Zander 1998 und Tab. 3). Für die nachfolgenden Auswertungen werden folgende Variablen gebildet: Anzahl der nachgewiesenen Pflanzenarten = PLSPEC, Anzahl der vorgefundenen Hydrophyten = HYDSPEC, Anzahl der vorgefundenen Wuchsformen = WUCHSF, Deckung durch Hydrophyten in % = HYDRDECK, Deckung durch Bryophyten in % = BRYODECK, Deckung durch Phycophyten in % = PHYCDECK, Gesamtdeckung = GESDECK (vgl. im einzelnen ebd.).

Tab. 3 Zoologische und botanische Erfassungen auf den Ostfriesischen Inseln zwischen 1992 und 1993.

Insel	Anzahl untersuchter Gewässer	Botanische Erfassungen	Anzahl der bot. und zool. untersuchten Gewässer	Zoologische Erfassungen
Borkum	41	30	30	144
Memmert	6			24
Juist	16	9	9	57
Norderney	51	37	29	203
Baltrum	13	9	9	38
Langeoog	34	27	25	74
Spiekeroog	10	8	8	40
Wangerooge	91	69	54	126
Mellum	2			11
Summe	246	189	164	724

Im Zeitraum zwischen 1992 und 1994 wurden an allen untersuchten Gewässern Daten zur groben Einschätzung des Gewässerchemismus erhoben, in den Jahren davor nur zum Teil. Untersucht wurden insbesondere pH-Wert (halbquantitativ mit pH-Indikatorstäbchen, je Gewässer 4 Messungen im Jahresverlauf gemittelt = PHQ), Sauerstoffsättigung (titrimetrisch je Gewässer mindestens 2 Messungen mit Schnelltest = OXYG, wobei der minimale Wert genommen wurde), Chlorinität (titrimetrisch je Gewässer mindestens 4 mal mit Schnelltest = CHLQ, wobei der Durchschnitt gebildet wurde). Daneben erfolgte die Erfassung von Kenndaten der Gewässer wie insbesondere: maximale Gewässertiefe abgeschätzt = DEPTH, Wasserführung (perennierend, starke Wasserstandsschwankung, z.T. austrocknend und temporär) = WF, Sediment als Anhaltspunkt für den Anteil an organischem Material im Substrat (fein bis grobkörniger Sand, Sandschlamm, organisch durchsetzt, wattartig, lehmiger Sand, anmoorig, Faulschlamm) = SED, Lage bzw. Umgebung von Dünenbereich bis Salzwiesen in 7 Abstufungen = SITE und Gewässertyp nach Salinitätsstufen von limnisch bis halin in 5 Abstufungen = SALTYP (vgl. im einzelnen Bröring & Niedringhaus 1995, Niedringhaus & Zander 1998). - Durch diese Untersuchungen werden zweifelsohne nur grobe Anhaltspunkte über den Gewässerzustand erhalten, die allerdings für den vorliegenden Rahmen für die weiteren Auswertungen als ausreichend erachtet werden.

4 Ergebnisse

4.1 Faunistisch ökologische Grundlagen, Artenspektrum der Nordseeinseln

Auf den Nord-, Ost- und Westfriesischen Insel wurden bislang 38 Arten der Nepomorpha bzw. 13 Arten der Gerromorpha nachgewiesen (Aukema & Woudstra 1989, Aukema in lit. 1996, Bröring & Niedringhaus 1988a,b, Burghardt 1975, Bröring et al. 1993, incl. der vorliegenden Arbeit, vgl. Tab. 4). In Mitteleuropa kommen insgesamt 50 bzw. 23 Arten vor (Günther & Schuster 1990, Aukema 1989, Nieser 1982, Jansson 1886), so daß auf den genannten Inselgruppen 76 % bzw. 56 % des Artenbestandes vertreten sind.

Tab. 4 Artenspektrum der Nepomorpha und Gerromorpha auf den küstennahen Düneninseln der südlichen Nordsee.

T_A_X_O_N	W	O	N	Borkum	Memmert	Juist	Norderney	Baltrum	Langeoog	Spiekeroog	Wangerooge	Mellum																																				
NEPOMORPHA																																																
NEPIDAE																																																
<i>Nepa cinerea</i> LINNAEUS 1758	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Ranatra linearis</i> (LINNAEUS 1758)	*	*	*								+																																					
NAUCORIDAE																																																
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (LINNAEUS 1758)	*	*	*	+	+	+	+				+	+																																				
PLEIDAE																																																
<i>Plea minutissima</i> LEACH 1817	*	*	*	+	+	+	+	+		+	+																																					
NOTONECTIDAE																																																
<i>Notonecta glauca</i> LINNAEUS 1758	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Notonecta lutea</i> MÜLLER 1776	*	*	*	+				+			+																																					
<i>Notonecta maculata</i> FABRICIUS 1794	*																																															
<i>Notonecta obliqua</i> GALLEN 1787	*	*	*	+		+					+	+																																				
<i>Notonecta reuteri</i> HUNGERFORD 1928	*	*	*																																													
<i>Notonecta viridis</i> DELCOURT 1909	*	*	*	+	+		+	+		+	+	+																																				
CORIXIDAE																																																
<i>Cymatia bonsdorffii</i> (C.SAHLBERG 1819)	*	*	*		+		+																																									
<i>Cymatia coleoprata</i> (FABRICIUS 1794)	*	*	*		+			+				+																																				
<i>Cymatia rogenhoferi</i> (FIEBER 1864)	*	*	*		+																																											
<i>Glaenocoris propinqua</i> (FIEBER 1860)	*	*	*		+		+				+																																					
<i>Arctocoris gemari</i> (FIEBER 1848)	*	*	*		+		+			+	+	+																																				
<i>Callicorixa praeusta</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Corixa affinis</i> LEACH 1817	*	*	*		+		+	+	+	+	+	+																																				
<i>Corixa dentipes</i> (THOMSON 1869)	*	*	*		+		+	+	+	+	+	+																																				
<i>Corixa panzeri</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+		+	+	+	+	+	+																																				
<i>Corixa punctata</i> (ILLIGER 1807)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Hesperocorixa castanea</i> (THOMSON 1869)	*	*	*								+																																					
<i>Hesperocorixa linnaei</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Hesperocorixa moesta</i> (FIEBER 1848)	*																																															
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Paracorixa concinna</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara selecta</i> (FIEBER 1848)	*										+																																					
<i>Sigara stagnalis</i> (LEACH 1817)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara nigrolineata</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara limitata</i> (FIEBER 1848)	*	*	*								+																																					
<i>Sigara semistriata</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+			+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara striata</i> (LINNAEUS 1758)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara distincta</i> (FIEBER 1848)	*	*	*	+	+		+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara falleni</i> (FIEBER 1848)	*	*	?	+		+	+		?	+	+	+																																				
<i>Sigara fossarum</i> (LEACH 1817)	*	*	*			?																																										
<i>Sigara iactans</i> JANSSON 1983	*	*	*		+		+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara longipalis</i> (J.SAHLBERG 1878)	*	*	*			+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Sigara scotti</i> (DOUGLAS & SCOTT 1868)	*	*	*	+							+																																					
<i>Sigara lateralis</i> (LEACH 1817)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
GERROMORPHA																																																
MESOVELIIDAE																																																
<i>Mesovelia furcata</i> MULSANT & REY 1852	*	*	*					+																																								
HEBRIDAE																																																
<i>Hebrus ruficeps</i> THOMSON 1871	*	*	*	+	+	+		+			+																																					
<i>Hebrus pusillus</i> (FALLEN 1807)	*	*	*					+																																								
HYDROMETRIDAE																																																
<i>Hydrometra stagnorum</i> (LINNAEUS 1758)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
VELIIDAE																																																
<i>Microvelia reticulata</i> (BURMEISTER 1835)	*	*	*	+	+	+		+			+																																					
<i>Velia caprai</i> TAMANINI 1947	*	*	*	+	+																																											
GERRIDAE																																																
<i>Gerris rufoscutellatus</i> LATREILLE 1807	*																																															
<i>Gerris najas</i> (DEGEER 1773)	*			+																																												
<i>Gerris argentatus</i> SCHUMMEL 1832	?	*	?			?																																										
<i>Gerris gibbifer</i> SCHUMMEL 1832	*	*	*	+				+				+																																				
<i>Gerris lacustris</i> (LINNAEUS 1758)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Gerris odontogaster</i> (ZETTERSTEDT 1828)	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
<i>Gerris thoracicus</i> SCHUMMEL 1832	*	*	*	+	+	+	+	+	+	+	+	+																																				
Anzahl/Gesamt	48	43	40	21	0	25	0	34	1	10	0	0	16	10	1	0	0	27	1	0	2	0	35	0	1	0	0	21	2	0	0	25	3	0	0	0	26	0	0	0	0	33	0	1	1	0	23	
Anzahl/Nepomorpha	37	32	30	16	0	17	0	26	1	8	0	0	13	7	1	0	0	23	0	0	2	0	26	0	1	0	0	17	2	0	0	0	21	3	0	0	0	23	0	0	0	0	27	0	1	0	0	18
Anzahl/Gerromorpha	11	11	10	5	0	8	0	8	0	2	0	0	3	3	0	0	0	4	1	0	0	0	9	0	0	0	4	0	0	0	0	4	0	0	0	0	3	0	0	0	0	6	0	0	1	0	5	

W = Westfriesische Inseln, O = Ostfriesische Inseln, N = Nordfriesische Inseln. 1. Spalte = Erfassung bis 1900, 2. Spalte = bis 1925, 3. Spalte = bis 1950, 4. Spalte = bis 1975, 5. Spalte = bis 1995; ? = zweifelhafte Meldung; vgl. Text und Anmerkungen zur Artenliste.

Nicht auf den Inseln nachgewiesen wurden demnach bislang 12 bzw. 10 Arten:

Nepomorpha: *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius 1803), *Naucoris maculatus* Fabricius 1798, *Micronecta scholtzi* (Fieber 1851), *Micronecta carpatica* Wroblewski 1958, *Micronecta gri-seola* Horvath 1899, *Micronecta minutissima* (Linnaeus 1758), *Micronecta poweri* (Douglas & Scott 1869), *Arctocorisa carinata* (Sahlberg 1819), *Callicorixa producta* (Reuter 1880), *Sigara hellensii* (Sahlberg 1918), *Sigara venusta* (Douglas & Scott 1869), *Sigara dorsalis* (Leach 1817);

Gerromorpha: *Hydrometra gracilentata* Horvath 1899, *Microvelia buenoi* Drake 1920, *Microvelia pygmaea* (Dufour 1833), *Velia currens* (Fabricius 1794), *Velia saulii* Tamanini 1947, *Gerris paludum* Fabricius 1794, *Gerris asper* (Fieber 1860), *Gerris costae* (Herrich-Schäffer 1853), *Gerris lateralis* Schummel 1832, *Gerris sphagnetorum* Gaunitz 1947.

Bei diesen Arten handelt es sich z.T. um solche, die auf den Inseln keinen geeigneten Lebensraum finden (z.B. *Aphelocheirus aestivalis* am Grunde größerer Fließgewässer, *Naucoris maculatus* in Nordwestdeutschland selten und zerstreut in größeren stehenden Gewässern mit üppiger Macrophytenvegetation, *Sigara hellensii* rheophil meist in größeren Fließgewässern), deren Verbreitungsschwerpunkt eher im pannonischen (*Micronecta carpatica*), mediterranen, westatlantischen (Großbritannien: *Sigara dorsalis*) oder im nordeuropäischen (*Callicorixa producta*) Raum liegt (vgl. Jansson 1986) oder die allgemein selten sind (einige *Gerris*-, *Velia*- und *Microvelia*-Arten u.a.).

Bei dem größten Teil der auf den Inseln nachgewiesenen Arten handelt es sich um solche, die allgemein im Bereich des angrenzenden Festlandes (Belgien: Bosmans 1982, Niederlande: van Tol & van Nieukerken 1978, Nieser 1982, Aukema 1989, Nordwest-Deutschland: Wagner 1937, Wagner & Weber 1967, Niedringhaus 1997 u.a.) verbreitet sind und z.T. häufig in unterschiedlichen Habitaten vorkommen. Spezifisch für den Küstenbereich oder zumindest dort allgemein häufiger sind insbesondere *Notonecta viridis*, *Arctocorisa germari*, *Paracorixa concinna*, *Callicorixa praeusta* und *Sigara stagnalis*. *Sigara lateralis* ist deutlich verbreiteter und häufiger (z.T. massenhaft etwa in leicht brackigen Gewässern) als auf dem Festland.

Anmerkungen zur Artenliste (Tab 4):

Ranatra linearis (L.): Im anliegenden Festlandsbereich noch häufiger, Eier werden häufig in *Typha* abgelegt (Southwood & Leston 1959). Auf den Inseln bislang nur von Terschelling, Schiermonnikoog (Aukema in lit. 1996) und einmal auf Spiekeroog (4.10.94) nachgewiesen.

Notonecta lutea Müll.: Angabe für die nordfriesische Insel Amrum nach einem Nachweis von Weber (1941), auf den westfriesischen Inseln Terschelling und Schiermonnikoog (Aukema & Cuppen 1996, Aukema in lit. 1996) ebenfalls nachgewiesen. Im Untersuchungszeitraum auf Norderney, Spiekeroog und Wangeroog vertreten.

Cymatia rogenhoferi (Fieb.): Erstnachweis für Nordwestdeutschland und die Inseln, neuerdings auch in der Nähe von Lingen in verschiedenen Tümpeln gefunden (Niedringhaus in lit. 1999), nach Nieser 1982 auch bei Hamburg gefunden. Süd- bzw. südosteuropäische Art (Sti-

chel 1995, Poisson 1957, Jansson 1986), nächster gesicherter Fundort in Brandenburg (Wagner 1961, Jansson 1986). 1 ♂ am 17.7. 92 auf Borkum in einem brackigen Graben (Nr. 15).

Glaenocorisa propinqua (Fieb.): Die allgemein in Mitteleuropa nicht häufige Art scheint einen Verbreitungsschwerpunkt im Küstenbereich zu haben (vgl. Jansson 1986) und größere, tiefere Gewässer zu bevorzugen (Crisp & Heal 1958, McCarthy 1975). Auf Terschelling und Schiermonnikoog nachgewiesen (Aukema in lit. 1996), auf den Ostfriesischen Inseln nur 1 ♂ am 26.10.86 auf Juist, 1 ♀ 16.9.87 auf Wangerooge und 1 ♀ bzw. 1 ♂ am 19.7.94 bzw. 20.9.94 auf Borkum.

Sigara (Subsigara) *iactans* Jn.: Erst 1983 beschrieben, nach Jansson (1983, 1986) zwei disjunkte Verbreitungsgebiete im nördlichen Teil Zentraleuropas und in Südosteuropa, seitdem in Nordwestdeutschland (z.B. Niedringhaus 1997) bzw. den Niederlanden (vgl. Cuppen 1988, Aukema 1989) häufig gemeldet. Auf den Westfriesischen Inseln Terschelling und Schiermonnikoog nachgewiesen (Aukema & Cuppen 1996, Aukema in lit. 1998). Nach Jansson (in lit. 1987) fand sich in den Museen Berlin, Hamburg und München Material von Wangerooge und Fehmarn. Zwischen 1979 und 1994 auf allen Ostfriesischen Inseln häufiger angetroffen, z.T. in hohen Abundanzen, besonders auf Borkum und Norderney. - Nach Jansson (1986) kommt es gelegentlich zu *S. S. iactans* / *S. S. falleni* - Hybriden. In einer Gruppe von 3 nahe beieinander liegenden Tümpeln auf Norderney (Nr. 12, 13, 14), in denen zusätzlich *Sigara* (Subsigara) *distincta* (Fieb.) und in z.T. äußerst hoher Abundanz *S. (Subsigara) longipalis* (Sahlb.) auftraten, wurden sowohl ♂♂ als auch ♀♀ gefangen, die nicht sicher bestimmt werden konnten. Dabei handelte es sich um Exemplare, die nach verschiedenen Merkmalen (Form und Dornenreihe der Pala, Form des Kopfes und des Laterallobus, Längenverhältnisses bei den Mittelbeinen und -klauen, Jansson 1986, vgl. auch Höregott & Jordan 1954) zwischen *S. falleni* und *S. iactans* stehen. In einigen Fällen konnte auch *S. longipalis* nicht sicher abgetrennt werden, so daß ich vermute, daß Hybride zwischen allen drei Arten auftreten, insbesondere zwischen *S. falleni* und *S. iactans* sowie zwischen *S. falleni* und *S. longipalis*.

Mesovelgia furcata (Muls. & Rey): Nur im Zeitraum 1979 bis 1982 in einem Tümpel auf Norderney in höheren Individuendichten festgestellt. Seitdem nicht wiedergefunden. Vermutlich nicht mehr auf den Ostfriesischen Inseln vertreten.

Hebrus pusillus (Fall.): Von den Westfriesischen Inseln nur ein Fund (Terschelling). Im Untersuchungszeitraum nur ein Exemplar am 24. 6. 93 auf Norderney.

Gerris najas (Deg.): Nur einmal auf den Inseln nachgewiesen: 1 macr. ♀ am 4.7.94 auf Borkum.

Mit 48 Nepomorpha- und Gerromorpha-Arten weisen die Westfriesischen Inseln die höchsten Artenzahlen auf. Allerdings sind die Unterschiede in den Artenzahlen und dem Artenspektrum zwischen den drei unterschiedenen Inselgruppen gering, so daß von einer relativ gleichartigen Besiedlung der gesamten Inselkette auszugehen ist (vgl. Abb. 2). So betragen die Anteile der jeweils auf allen drei Inselgruppen gefundenen Arten ca. 70 %.

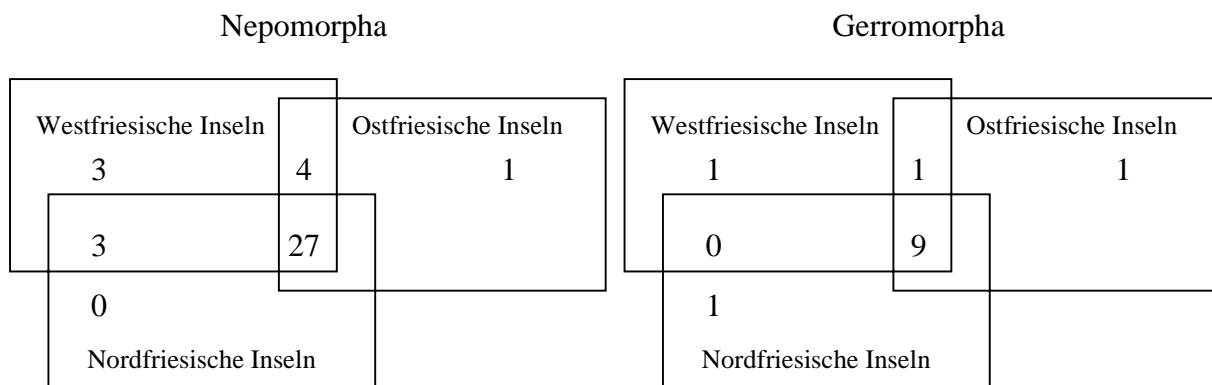


Abb. 2 Vergleich der Artenspektren West- Ost- und Nordfriesischer Inseln.

Auf den Ostfriesischen Inseln wurden zwischen 1979 und 1994 insgesamt 32 bzw. 11 Arten der Nepomorpha bzw. Gerromorpha nachgewiesen (Tab. 5). Das Artenspektrum dürfte damit weitestgehend erfasst sein (vgl. Niedringhaus & Bröring 1995). Die höchsten Artenzahlen wurden für Borkum (36) und Norderney (35) ermittelt, Baltrum wies mit 21 nachgewiesenen Arten das geringste Artenspektrum der alten Ostfriesischen Inseln auf. Exklusiv auf jeweils nur einer Insel wurden 8 Arten gefunden: auf Borkum *Cymatia rogenhoferi*, *Velia caprai* und *Gerris najas*, auf Norderney *Mesovelia furcata* und *Hebrus pusillus*, auf Wangerooge *Hesperocorixa castanea* und *Sigara scotti* und auf Spiekeroog *Ranatra linearis*. Demgegenüber kamen 14 Arten auf allen Inseln, 6 Arten auf 8 Inseln vor, nur auf Mellum und Memmert fehlten 2 Arten (*Sigara iactans*, *Gerris odontogaster*). Möglicherweise wurde die auf den Inseln verbreitete, aber nur in relativ geringen Individuenzahlen auftretende *Arctocorixa germari* auf Baltrum übersehen, vielleicht *Nepa cinerea* auf Juist und *Paracorixa concinna* auf Mellum.

Auf Helgoland wurden auf 4 Exkursionen (6.6.87, 18.8.88, 13.6.89, 21.7.89) insgesamt 10 Arten nachgewiesen. *Sigara lateralis* war die mit Abstand häufigste Art und wurde in allen Wasseransammlungen auf der Hauptinsel und der "Düne" nachgewiesen. Vereinzelt wurden jeweils einmal in einem Individuum *Hesperocorixa linnaei*, *Paracorixa concinna*, *Sigara longipalis* und *Gerris gibbifer* gefunden. Zusätzlich konnten *Notonecta glauca*, *Callicorixa praeusta*, *Corixa punctata*, *Sigara stagnalis* und *Sigara striata* erfasst werden.

Die Verbreitung und die Häufigkeit der einzelnen Arten auf den Ostfriesischen Inseln kommt durch die Zuordnung zu Frequenz- bzw. Dominanzklassen zum Ausdruck (Tab. 6). Verbreitet und häufig im Untersuchungszeitraum waren demnach *Notonecta glauca*, *N. viridis*, *Callicorixa praeusta*, *Corixa punctata*, *Paracorixa concinna*, *Sigara lateralis*, *S. stagnalis*, *S. striata*, *Gerris lacustris* und *G. thoracicus*. Verbreitet aber weniger oder nur stellenweise häufig waren *Corixa affinis*, *Hesperocorixa linnaei*, *H. sahlbergi*, *Sigara falleni*. Mittlere Verbreitungs- und Häufigkeitsgrade wiesen im Untersuchungszeitraum auf: *Plea minutissima*, *Nepa cinerea*, *Sigara distincta*, *Sigara iactans*. Nur stellenweise, aber lokal häufig bis massenhaft war nur *Sigara longipalis*.

Tab. 5 Artenliste mit Individuenzahlen der von 1979 bis 1994 auf den Ostfriesischen Inseln erfaßten aquatilen Heteropteren.

T A X O N	BOR	MEM	JUI	NOR	BAL	LAN	SPI	WAN	MEL	SUM	Anz.
NEPOMORPHA											
NEPIDAE											
<i>Nepa cinerea</i> LINNAEUS 1758	12	1		5012	13	2	1	3	2	5046	8
<i>Ranatra linearis</i> (LINNAEUS 1758)							1			1	1
NAUCORIDAE											
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (LINNAEUS 1758)	13			8						21	2
PLEIDAE											
<i>Plea minutissima</i> LEACH 1817	93			452		95	11	30		681	5
NOTONECTIDAE											
<i>Notonecta glauca</i> LINNAEUS 1758	192		17	288	85	64	20	212	8	891	8
<i>Notonecta lutea</i> MÜLLER 1776				8			1	3		12	3
<i>Notonecta obliqua</i> GALLEN 1787								60	1	61	2
<i>Notonecta viridis</i> DELCOURT 1909	570		2	421	17	68	36	73	1	1188	8
CORIXIDAE											
<i>Cymatia bonsdorffii</i> (C.SAHLBERG 1819)	5		1	1						7	3
<i>Cymatia coleoprata</i> (FABRICIUS 1794)	173			62					2	237	3
<i>Cymatia rogenhoferi</i> (FIEBER 1864)	1									1	1
<i>Glaenocoris propinqua</i> (FIEBER 1860)	2		1					1		4	3
<i>Arctocoris germari</i> (FIEBER 1848)	3	1	33	102		10	21	2	1	173	8
<i>Callicorixa praecusta</i> (FIEBER 1848)	383	48	34	885	13	117	58	117	59	1721	9
<i>Corixa affinis</i> LEACH 1817	119	21	10	165	9	21	5	136	1	487	9
<i>Corixa dentipes</i> (THOMSON 1869)	4		2	16	1	1	1	1	1	27	8
<i>Corixa panzeri</i> (FIEBER 1848)	10		12	4				3		29	4
<i>Corixa punctata</i> (ILLIGER 1807)	1761	55	63	1859	37	293	669	701	17	5464	9
<i>Hesperocorixa castanea</i> (THOMSON 1869)								148		148	1
<i>Hesperocorixa linnaei</i> (FIEBER 1848)	435	2	27	646	9	5	5	139	11	1280	9
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (FIEBER 1848)	429		39	389	55	46	29	166	11	1164	8
<i>Paracorixa concinna</i> (FIEBER 1848)	912	47	119	1136	1	220	1198	144		3778	8
<i>Sigara stagnalis</i> (LEACH 1817)	151	15	120	2257	67	274	295	187	45	3414	9
<i>Sigara nigrolineata</i> (FIEBER 1848)	5	4	6	5	33	42	41	17	3	156	9
<i>Sigara semistriata</i> (FIEBER 1848)	35		9	13	4	10	11	84	2	168	8
<i>Sigara striata</i> (LINNAEUS 1758)	1505	66	151	4923	36	575	201	551	27	8040	9
<i>Sigara distincta</i> (FIEBER 1848)	87		132	148		3	66	132		568	6
<i>Sigara falleni</i> (FIEBER 1848)	69	9	11	843	5	119	49	99	3	1207	9
<i>Sigara iactans</i> JANSOON 1983	230		1	534	3	148	11	16		943	7
<i>Sigara longipalis</i> (J.SAHLBERG 1878)			74	1294		4				1373	3
<i>Sigara scotti</i> (DOUGLAS & SCOTT 1868)								77		77	1
<i>Sigara lateralis</i> (LEACH 1817)	4364	814	5005	8949	283	2954	3872	3067	212	29569	9
GERRIDAE											
MESOVELIIDAE											
<i>Mesovelia furcata</i> MULSANT & REY 1852				600						600	1
HEBRIDAE											
<i>Hebrus ruficeps</i> THOMSON 1871	13			6				4		23	3
<i>Hebrus pusillus</i> (FALLEN 1807)				1						1	1
HYDROMETRIDAE											
<i>Hydrometra stagnorum</i> (LINNAEUS 1758)	13	2	2	19	4	4	2	4	1	51	9
VELIIDAE											
<i>Microvelia reticulata</i> (BURMEISTER 1835)	13			403				22		438	3
<i>Velia caprai</i> TAMANINI 1947	2									2	1
GERRIDAE											
<i>Gerris najas</i> (DEGEER 1773)	1									1	1
<i>Gerris gibbifer</i> SCHUMMEL 1832				2					1	4	2
<i>Gerris lacustris</i> (LINNAEUS 1758)	26	4	6	43	16	13	17	93	3	221	9
<i>Gerris odontogaster</i> (ZETTERSTEDT 1828)	64		5	47	1	5		12	2	136	7
<i>Gerris thoracicus</i> SCHUMMEL 1832	121	7	15	127	27	33	28	88	6	452	9
Artenzahl/Nepomorpha	26	12	22	26	17	21	22	26	18	32	9
Individuenzahl/Nepomorpha	11563	1083	5869	30420	671	5071	6602	6169	407	67936	9
Artenzahl/Gerromorpha	8	3	4	9	4	4	3	6	5	11	9
Individuenzahl/Gerromorpha	253	13	28	1248	48	55	47	223	13	1929	9

Tab. 6 Verbreitung der Arten auf den alten Ostfriesischen Düneninseln.

	BO	JU	NO	BA	LA	SP	WA	Inselkette			Lit.	Verbr	Ökol.
	Frequenzklassen (1-4)							FP	FQ	Dom			
NEPOMORPHA NOTONECTIDAE													
<i>Notonecta glauca</i> (L.)	4	2	4	4	4	4	4	151	4	3	*	4	eu,(hal)
<i>Notonecta lutea</i> MÜLL.	1		2				2	10	1	1	*		2
<i>Notonecta obliqua</i> GALL.								3	15	1	1	*	2
<i>Notonecta viridis</i> DELC.	4	1	4	3	4	3	4	102	4	3	*	3	eu,hal
NEPOMORPHA PLEIDAE													
<i>Plea minutissima</i> LEACH 1817	4		4		1	2	2	46	3	2	*	3	eu
NEPOMORPHA NEPIDAE													
<i>Nepa cinerea</i> L.	4	3	3	3	4	4	3	70	3	1	*	4	eu,(hal)
<i>Ranatra linearis</i> L.							2		1	1			2
NEPOMORPHA NAUCORIDAE													
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (L.)	3		2			2	1	15	1	1	*		2
NEPOMORPHA CORIXIDAE													
<i>Arctocoris germari</i> (FIEB.)	1	3	2		2	2	1	18	2	1	*		2
<i>Callicorixa praeusta</i> (FIEB.)	4	4	4	2	4	3	3	87	4	3	*	4	eu,(hal)
<i>Corixa affinis</i> LEACH	4	3	4	2	3	2	4	108	4	2	*		3
<i>Corixa dentipes</i> (THMS.)	1	1	1	2	1	2	1	12	1	1	*		3
<i>Corixa panzeri</i> (FIEB.)	1	1	1				1	7	1	1	*		2
<i>Corixa punctata</i> (ILL.)	4	4	4	4	4	4	4	179	4	4	*	4	eu
<i>Cymatia bondsdorffi</i> (C. SAHLB.)	2							4	1	1	*		2
<i>Cymatia coleoprata</i> (F.)	2							4	1	1	*		3
<i>Cymatia rogenhoferi</i> (FIEB.)	1							1	1	1			1
<i>Glaenocoris propinqua</i> (FIEB.)	1						1	3	1	1	*		2
<i>Hesperocoris castanea</i> (THOMS.)							2	8	1	1	*		2
<i>Hesperocoris linnaei</i> (FIEB.)	4	1	3	3	2	3	4	82	4	2	*	4	eu
<i>Hesperocoris sahlbergi</i> (FIEB.)	4	3	3	3	3	4	4	80	4	2	*	4	(eu)
<i>Paracorixa concinna</i> (FIEB.)	4	3	4	2	4	3	4	106	4	3	*	4	hal
<i>Sigara distincta</i> (FIEB.)	4	2	3		1	3	2	37	3	2	*	3	eu
<i>Sigara falleni</i> (FIEB.)	4	3	4	2	4	4	3	81	4	2	*	4	eu
<i>Sigara iactans</i> JN.	4	1	4	2	3	2	1	47	3	2	*	3	(eu)
<i>Sigara lateralis</i> LEACH	4	4	4	4	4	4	4	208	4	4	*	4	eu,hal
<i>Sigara longipalis</i> (J. SAHLB.)		3	2		1			11	1	3	*		3
<i>Sigara nigrolineata</i> (FIEB.)	2	2	1	3	3		3	28	2	1	*		3
<i>Sigara scotti</i> (FIEB.)							2	7	1	1	*		3
<i>Sigara semistriata</i> (FIEB.)	2	2	1		1	2	3	27	2	1	*		3
<i>Sigara stagnalis</i> LEACH	4	4	4	4	4	4	4	122	4	3	*	2	hal !
<i>Sigara striata</i> (L.)	4	4	4	4	4	4	4	178	4	4	*	4	eu,(hal)
GERROMORPHA GERRIDAE													
<i>Gerrus najas</i> DEG.	1							1	1	1			2
<i>Gerris lacustris</i> (L.)	3	1	3	2	3	4	4	70	3	1	*	4	eu
<i>Gerris odontogaster</i> (ZETT.)	3	1	2		2		3	33	2	1	*		3
<i>Gerris thoracicus</i> SCHUMM.	4	2	4	3	4	4	4	108	4	2	*	4	eu
GERROMORPHA HYDROMETRIDAE													
<i>Hydrometra stagnorum</i> (L.)	3	2	2	2	1	3	1	23	2	1	*		4
GERROMORPHA VELIIDAE													
<i>Microvelia reticulata</i> (BURM.)	1		2				2	14	1	1	*		3
<i>Velia caprai</i> TAM.	1							2	1	1	*		3
GERROMORPHA HEBRIDAE													
<i>Hebrus pusillus</i> (FALL.)			1					1	1	1			2
<i>Hebrus ruficeps</i> THMS.	2		1			2	1	11	1	1	*		2
Artenzahlen	35	25	31	19	25	26	33		41				

Legende s.u.

Der Vergleich mit allgemeinen Häufigkeiten im nordwestdeutschen und niederländischen Flachland zeigt, daß insbesondere *Hydrometra stagnorum* sowie die Hebrus- und übrigen Geris-Arten allgemein auf dem Festland häufiger sind. Die spezifische Inselfauna wird damit insbesondere in bezug auf die Nepomorpha wesentlich von im allgemeinen salztoleranteren Arten bestimmt. Insgesamt 9 Arten können als mehr oder weniger eurytop, 8 Arten als mehr oder weniger halobiont oder halophil angesehen werden.

4.2 Rekonstruktion der Entwicklung des faunistischen Kenntnisstandes

Der gegenwärtige Artenbestand der Inseln ist zweifellos das Ergebnis eines langandauernden Besiedlungsprozesses, bei dem Migrations- und Dispersionsaktivität von der Organismenseite, andererseits Angebot, und Verfügbarkeit (Erreichbarkeit) von angemessenen Lebensräumen auf den Inseln entscheidend sind. Dabei erfolgt die Besiedlung nicht kontinuierlich, sondern, abhängig von der Entwicklung und Genese der einzelnen Inseln bzw. deren aquatischer Lebensräume, eher unregelmäßig. Zur Beantwortung von Fragen nach der Entwicklung der Artenzusammensetzung bis heute, für die Analyse der Sukzession und für die Entwicklung von Prognosemodellen kann zunächst eine Rekonstruktion der Entwicklung des Kenntnisstandes angegeben werden. Zu beachten ist aber, daß frühere Untersuchungen oft unter anderen Zielstellungen und mit anderen Methoden erfolgt sind, so daß die Ergebnisse für weitergehende Auswertungen entsprechend vorsichtig beurteilt werden müssen.

Aus Tabelle 7 geht die historische Entwicklung der faunistischen Erforschung der einzelnen Inseln bezüglich Wanzen im aquatischen Bereich hervor. Es wurden insgesamt 20 Veröffentlichungen ermittelt, in denen sich Angaben über Vorkommen oder Verbreitung von aquatischen und semiaquatischen Heteropteren finden (s.o. Tab. 4, vgl. auch Bröring et al. 1993). In 4 Publikationen sind Datengrundlagen für die vorliegenden Auswertungen enthalten, eine umfaßt die Revision von Sammlungsmaterial.

Die ersten Erfassungen wurden in der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts zunächst auf Spiekeroog, Juist und Borkum vorgenommen. Die Erfassungen waren zunächst wenig systematisch, eine vollständige Erfassung des gesamten Artenspektrums wurde offenbar zunächst nicht angestrebt. Schneider (1898) versuchte erstmals eine vollständige Erfassung der Inselfauna von Borkum und gibt eine Zusammenfassung der bis dato gesammelten Kenntnisse. Sein Ziel war es nachzuweisen, daß die Inselfauna nicht artenärmer ist als die Festlandsfauna (vgl. ebd.: 6-13). Weitere umfangreicher angelegte Untersuchungen erfolgten anschließend auf den jungen Inseln Mellum und Memmert (Alfken 1924, 1930) und in den 30er Jahren auf Borkum (vgl. Bröring 1989). Für vergleichende Betrachtungen eignen sich aufgrund der Datendichte nur die Ergebnisse von Memmert (vgl. Niedringhaus & Bröring 1988) und Borkum.

Legende zu Tab. 6: BO = Borkum, MT = Memmert, JU = Juist, NO = Norderney, BA = Baltrum, LA = Langeoog, SP = Spiekeroog, WA = Wangerooge, ME = Mellum; Frequenzklassen: 1 = > 0 - < 8, 2 = 8 - < 16, 3 = 16 - < 32, 4 = > 32 [%]; FP = Anzahl der Fundpunkte; FQ = Frequenzklasse für die Inselkette; DOM = Dominanzklasse für die Inselkette, 1 = > 0 - < 8, 2 = 8 - < 16, 3 = 16 - < 32, 4 = > 32 [%]; Lit. = vor 1990 bereits gemeldet; Verbr. = allgemeine Verbreitung in Nordwestdeutschland, 1 = sehr geringe Nachweishäufigkeit, nur vereinzelte Vorkommen, 2 = geringe NH, mehrere Vorkommen, z.T. nur in bestimmten Gegenden, 3 = mittlere NH, zahlreiche, z.T. weit gestreute Vorkommen, 4 = hohe NH, flechendeckendes Vorkommen; Ökol. = allgemeines ökologisches Verhalten, eu = eurytop, hal! = halobiont, hal = halophil, (hal) = salztolerant; nach Niedringhaus & Bröring 1995, verändert.

Tab. 7 Veröffentlichungen mit Angaben über Nachweise nepomorpher und gerromorpher Heteropteren auf den Ostfriesischen Inseln.

	Aufnahme	BO	MT	JU	NO	BA	LA	SP	WA	ME
Hess 1881	19. Jahrh.							●		
Poppe 1891	19. Jahrh.							●		
Alfken 1891	19. Jahrh.			●						
Schneider 1898	19. Jahrh.	●		●	●		●	●		
Schumacher 1911	bis 1910					●				
Schumacher 1912a	bis 1910					●				
Schumacher 1912b	Kompilation	●		●	●		●	●		
Alfken 1924	1918-19		●							
Priesner 1926	Bis 1925							●		
Alfken 1930	20er Jahre									●
Wagner 1937	diverse	●	●	●	●	●		●		
Struve 1937a	1933-36	●								
Struve 1939b	1936-43	●								
Wagner & Weber 1967	Kompilation	●								
Burghardt 1975	Kompilation	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Bröring & Niedringhaus 1988a	ab 1979				●					
Bröring & Niedringhaus 1988b	ab 1979	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Bröring 1989	1933-43, Revision	●								
Niedringhaus & Bröring 1988	ab 1984		●							●
Niedringhaus & Bröring 1995	ab 1990	●	●	●	●	●	●	●	●	●

BO = Borkum, MT = Memmert, JU = Juist, NO = Norderney, BA = Baltrum, LA = Langeoog, SP = Spiekeroog, WA = Wangerooge, ME = Mellum

Sowohl auf Memmert wie auf Borkum ist eine Zunahme der Artenzahlen im Zeitraum zwischen den 20er und den 80er Jahren (Memmert) bzw. im Laufe der letzten ca. 100 Jahre (Borkum) zu erkennen. Für Borkum können die Ergebnisse von 3 Erfassungen differenzierter analysiert werden.

Schneider (1898) wies in den 1880er und 1890er Jahren zunächst 21 Arten (16 Nepomorpha und 5 Gerromorpha) nach. Die Erfassungen von Struve in den 1930er Jahren erbrachten 25 Arten (17 Nepomorpha und 8 Gerromorpha, vgl. Bröring 1989). Damit konnten außer *Notonecta obliqua*, *Corixa panzeri*, *Sigara nigrolineata* und *S. semistriata* alle Meldungen von Schneider (1898) bestätigt werden. Andere zwischenzeitliche Extinktionen sind unwahrscheinlich, da sich das Gewässersystem in bezug auf die generellen Möglichkeiten zur Heteropterenbesiedlung offenbar nicht einschneidend verändert hat. Auch für die genannten Arten gilt (außer für *N. obliqua*), daß eine zeitweise Extinktion wenig wahrscheinlich ist, denn zum einen wurden diese in den 80er Jahren wiedergefunden zum anderen wurden die aquatischen Lebensräume von Struve weniger intensiv untersucht als die terrestrischen. Im Untersuchungszeitraum von 1992 bis 1994 konnten außer *Notonecta lutea*, *Sigara fossarum*, *S. scotti* und *Gerris gibbifer* alle Arten, die in den 30er Jahren gefunden wurden, erneut nachgewiesen

werden. Zwischenzeitliche Extinktionen sind damit bei *Sigara fossarum* und *Sigara scotti* eher wahrscheinlich, bei *Notonecta obliqua* und *N. lutea* möglich, *Gerris gibbifer* ist eventuell neuerdings übersehen worden. Die Bilanz ergibt das in Tabelle 8 präsentierte Bild (turnover-Berechnung nach Diamond 1969). Im Intercensus-Intervall 1979 bis 1994 ist die Population von *Mesovelia furcata* vermutlich erloschen.

Tab. 8 Entwicklung des Artenspektrums auf Borkum über einen Zeitraum von 100 Jahren mit Angabe der Turnover-Rate (TR Nepo- bzw. Gerromorpha).

1885-1895	1930-1940	1979-1994
16 Nepo-, 5 Gerromorpha	17 Nepo-, 8 Gerromorpha	26 Nepo-, 8 Gerromorpha
TR = 5,5 bzw. 0 %		TR = 10,3 bzw. 11,1 %
<i>Notonecta obliqua</i>	<i>Notonecta lutea</i> <i>Sigara fossarum</i> , <i>S. scotti</i> <i>Gerris gibbifer</i>	10 Nepomorpha und 1 Gerromorpha neu

4.3 Ergebnisse der explorativen Datenanalyse

4.3.1 Indirekte Analysemethoden

4.3.1.1 Artenspektren und Artenzusammensetzungen auf den Ostfriesischen Inseln

Die Ostfriesischen Inseln können als relativ gleichmäßig durch aquatile Heteropteren besiedelt gelten. Dies zeigt sich an dem hohen Grad an Übereinstimmung der Artenspektren der im Untersuchungszeitraum von 1979 bis 1994 untersuchten Inseln. So wurden insgesamt 20 Arten auf mindestens 8 Inseln festgestellt. Nur wenige Arten können als spezifisch für bestimmte Inseln bzw. deren Gewässersysteme gelten. Unter Einbeziehung der Abundanzen der Arten können charakteristische Artenzusammensetzungen einzelner Inseln bestimmt werden. Dazu wurden Cluster- bzw. Korrespondenz- und Hauptkomponentenanalysen durchgeführt (vgl. Abb. 3, 4 und 5, alle Berechnungen mit SPSS bzw. CANOCO [ter Braak & Šmilauer 1998]). Zu berücksichtigen ist dabei allerdings die unterschiedliche Erfassungsintensität auf den einzelnen Inseln; so wurden etwa Norderney und Borkum intensiver besammelt, Norderney über einen längeren Zeitraum. Dennoch lassen sich einige Grundmuster aufzeigen.

Hinsichtlich der Artenzahlen, Artenspektren und Abundanzverhältnisse sind die beiden jungen Düneninseln sowie auch die beiden Inseln Langeoog und Baltrum wegen ihres eingeschränkten Angebots an limnischen Lebensräumen sehr ähnlich besiedelt. Ähnliches gilt für Juist und Spiekeroog, auf denen abgesehen von *Glaenocoris propinqua* und *Ranatra linearis* nur die auf allen Inseln häufigen Arten vorkommen. Im Dendrogramm (Abb. 3) werden diese Inseln als eine Gruppe ausgeschieden und den artenreichen Inseln Borkum, Wangerooge und Norderney gegenübergestellt.

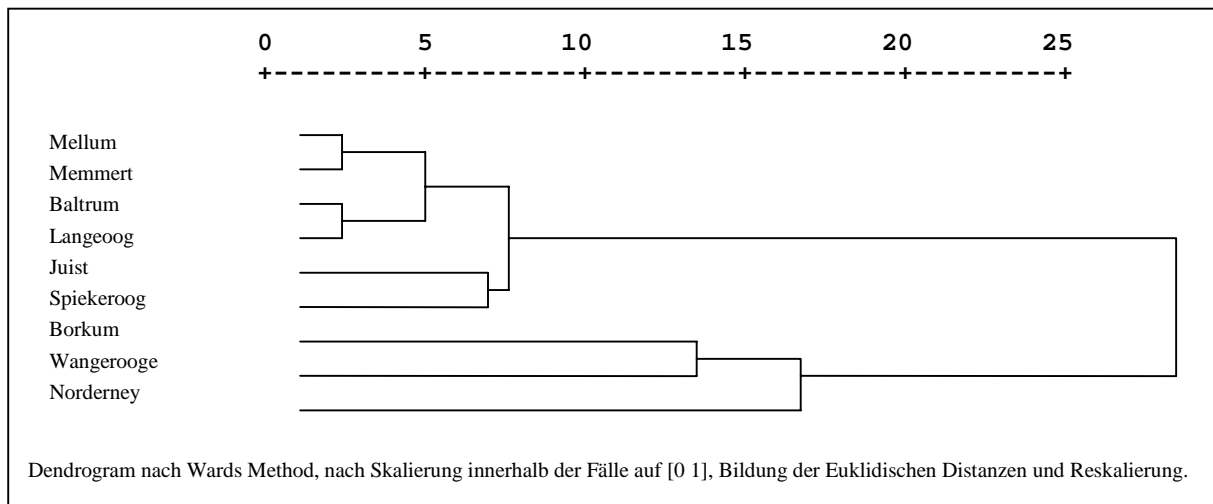


Abb. 3 Dendrogramm nach Clusteranalyse über Ähnlichkeiten der Artzusammensetzungen der Nepomorpha auf den Ostfriesischen Inseln.

Die Hauptkomponentenanalyse (PCA) über die Artzusammensetzungen der Nepomorpha auf den 7 alten Ostfriesischen Inseln (Abb. 4) führt zu ähnlichen Ergebnissen wie die Clusteranalyse. Mit wenigen Ausnahmen ergeben sich lange Pfeile in den Ordinationsbereich

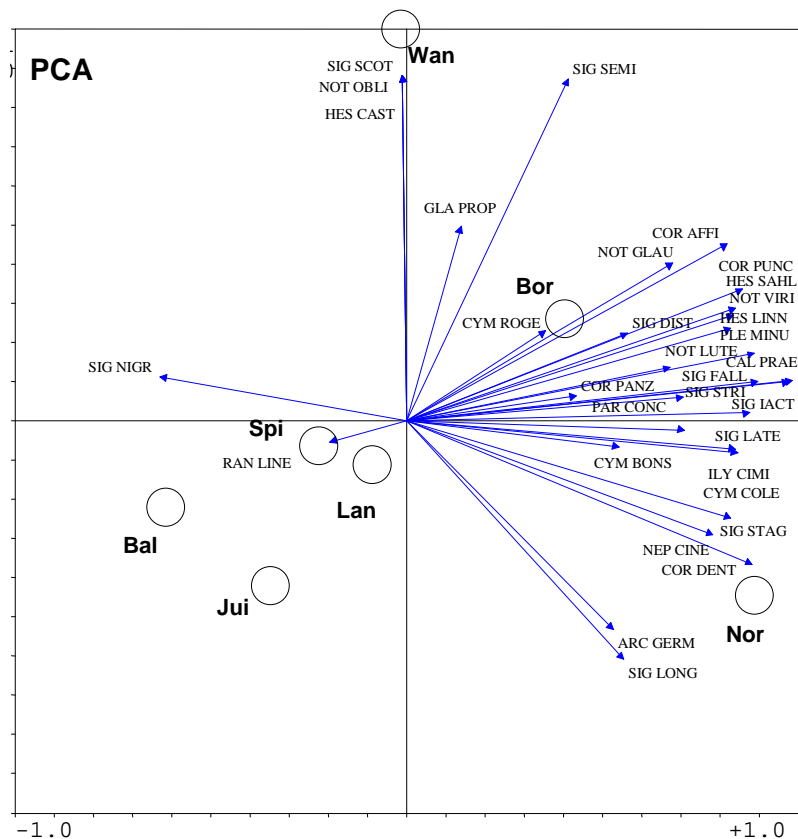


Abb. 4 Verbreitung der Nepomorpha auf den alten Ostfriesischen Inseln entsprechend der Hauptkomponentenanalyse (PCA, logtransformierte Daten).

zwischen Borkum und Norderney; Juist, Baltrum, Spiekeroog und Langeoog werden ausgeschlossen, ebenso Wangerooge aufgrund der Präsenz von exklusiven Arten (*Hesperocorixa castanea* und *Sigara scotti*). *Sigara nigrolineata* ist auf Baltrum, Langeoog und Spiekeroog deutlich häufiger als auf den übrigen Inseln. Durch die PCA werden 52,9 % bzw. 69,9 % der Varianzen der Individuenzahlen (bei Logtransformation) durch die erste bzw. die ersten beiden Achsen erklärt.

Für die Gruppe der Gerromorpha ergibt sich ein ähnliches Bild (Abb. 5). Nach der Korrespondenzanalyse werden ebenfalls Borkum, Norderney und Wangerooge aufgrund einiger nur auf diesen Inseln vorkommender Arten separiert; bei untransformierten Individuenzahlen werden 54,1 % durch die erste, 81,1 % durch die ersten beiden Achsen erklärt (Summe der ungezwungenen Eigenwerte = 0,501), wenn alle untersuchten Inseln berücksichtigt sind. Die Ordination nach der Hauptkomponentenanalyse (PCA) unter Berücksichtigung der 7 alten ostfriesischen Inseln zeigt, dass alle Arten Verbreitungsschwerpunkte auf Borkum, Wangerooge und Norderney haben.

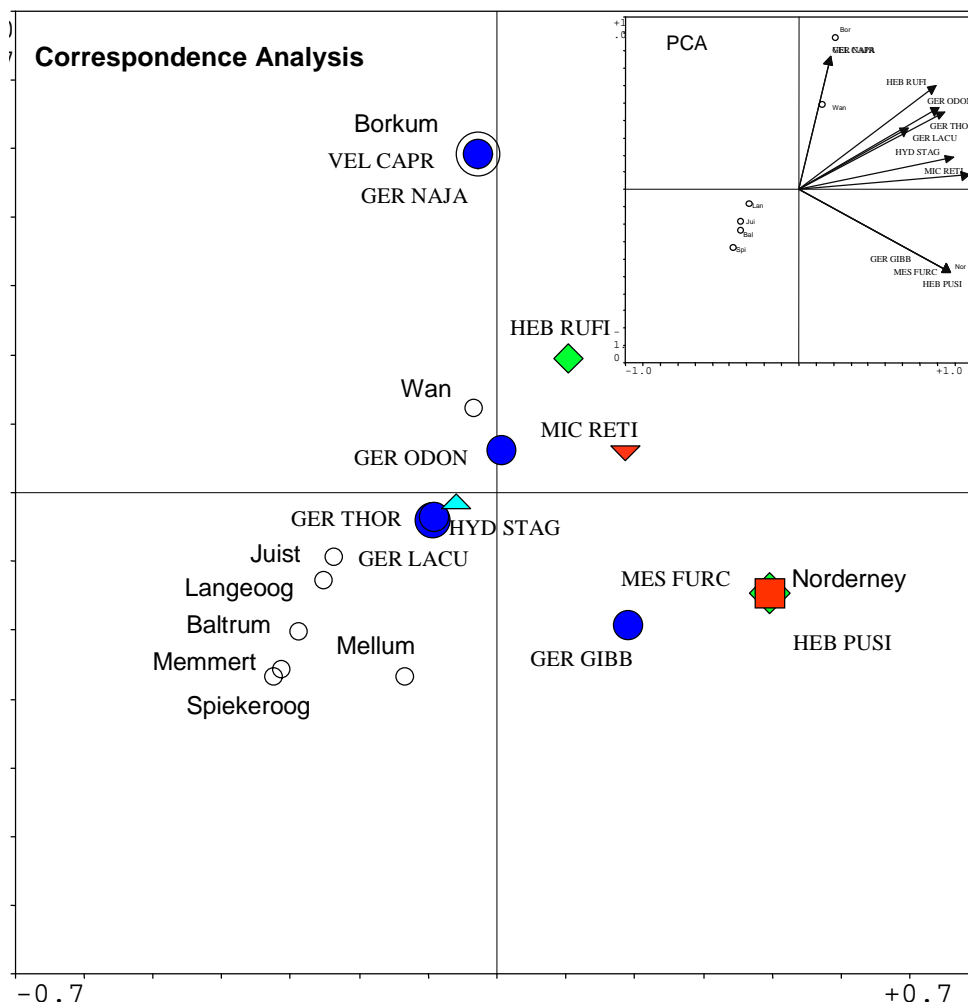


Abb. 5 Verbreitung der Gerromorpha auf den Ostfriesischen Inseln entsprechend der Korrespondenzanalyse (CA) und der Hauptkomponentenanalyse (PCA, excl. Memmert und Mellum).

Die Ergebnisse der Datenanalysen zeigen für die aquatischen Gewässersysteme einiger Inseln charakteristische Artenzusammensetzungen, besonders im Hinblick auf Artenspektren und Artenzahlen. Dabei bilden die limnischen Lebensräume auf den beiden größeren Inseln Borkum und Norderney aufgrund ihres Umfangs und ihrer Differenziertheit offenbar Besiedlungsschwerpunkte für viele Arten und sind als wichtiger Rückzugsraum und Ausgangspunkt für permanente Neubesiedlung anderer Inseln bzw. anderer Tümpel auf verschiedenen Inseln anzusehen. Dies gilt sowohl für die Nepomorpha, als auch für die Gerromorpha. Wangerooge zeigt aufgrund des differenzierten und umfangreichen Gewässersystems und der Präsenz einer Vielzahl von untereinander ähnlichen Gewässern (besonders im Dünenbereich) eine besonders vielfältige und artenreiche Fauna mit einer Reihe nur hier vorkommender Arten.

4.3.1.2 Artenspektren und Artenzusammensetzungen in aquatischen Lebensräumen auf einzelnen Inseln

Die einzelnen aquatischen Lebensräume auf den Inseln sind hinsichtlich Arten- und Individuenzahlen sehr ungleichmäßig besiedelt. Zur weiteren Analyse für die Ebene der Standorte wurden zunächst indirekte Gradientenanalysen (PCA, CA, DCA) durchgeführt, um sowohl für die Betrachtungsebene der gesamten Inselkette als auch für die der Gewässersysteme auf einzelnen Inseln Artengruppen mit ähnlichen Verbreitungen und Häufigkeiten und Gruppen von Gewässern mit ähnlichem Artenbesatz zu bilden. Dabei wurden unterschiedliche Teilmatrizen verwendet, zunächst der gesamte Datensatz der zwischen 1979 und 1994 erfaßten Daten für alle Inseln (Abb. 6), dann ein eingeschränkter Datensatz, der nur die Untersuchungen an Standorten beinhaltet, für die auch vegetationskundliche Untersuchungsergebnisse vorliegen (155 Gewässer, Abb. 7). Anschließend erfolgten die Analysen für bestimmte Gewässersysteme einzelner Inseln, wieder unter schrittweiser Einschränkung des verwendeten Datensatzes. Bei der vergleichenden Beurteilung der Ordinationsergebnisse ist zu beachten, daß die "estimation efficiency [increases] monotonically with increasing plot size" (Kenkel & Podani 1991), wie dies für die Vegetation in Wäldern für PCAs aufgezeigt wurde, so daß sich Unterschiede auch aus rein statistischen Gründen ergeben können.

Die Ordinationen reflektieren zunächst erneut eher Verbreitungsschwerpunkte auf einzelnen Inseln, als daß sich Gruppen von Gewässern oder Artengruppen zusammen vorkommender Populationen in bestimmten Lebensräumen abbilden (Abb. 6). Im übrigen werden die weniger verbreiteten bzw. nur vereinzelt gefundenen Arten z.T. am Rande angesiedelt. Immerhin werden 27,8 % (Nepomorpha) bzw. 24,1 % (Nepo- und Gerromorpha) der Varianzen durch die ersten beiden Achsen bei der Ordination erklärt. Die Korrespondenzanalyse über den eingeschränkten Datensatz ergibt ein differenzierteres Bild (Abb. 7). Nach Logtransformation und "down-weighting rare species" (vgl. Hill 1979a) werden etwa 30 % der Varianzen durch die ersten beiden Achsen erklärt. Im Ordinationsraum lassen sich 4 Felder abtrennen: Artenbesatz in brackigen Gewässern (links oben, hier auch die überall verbreitete *Sigara lateralis*), verbreitete Arten (Mitte, hier aber auch *Notonecta lutea*), sowie zwei weitere Gruppen von Gewässern und Arten, die offenbar bestimmte Präferenzen für die optimale Entwicklung ihrer Populationen haben. - Die mit dem gleichen Datensatz vergleichsweise durchgeführte DCA mit DECORANA (Hill 1979a) ergibt ähnliche Ergebnisse wie die Berechnung mit CANOCO.

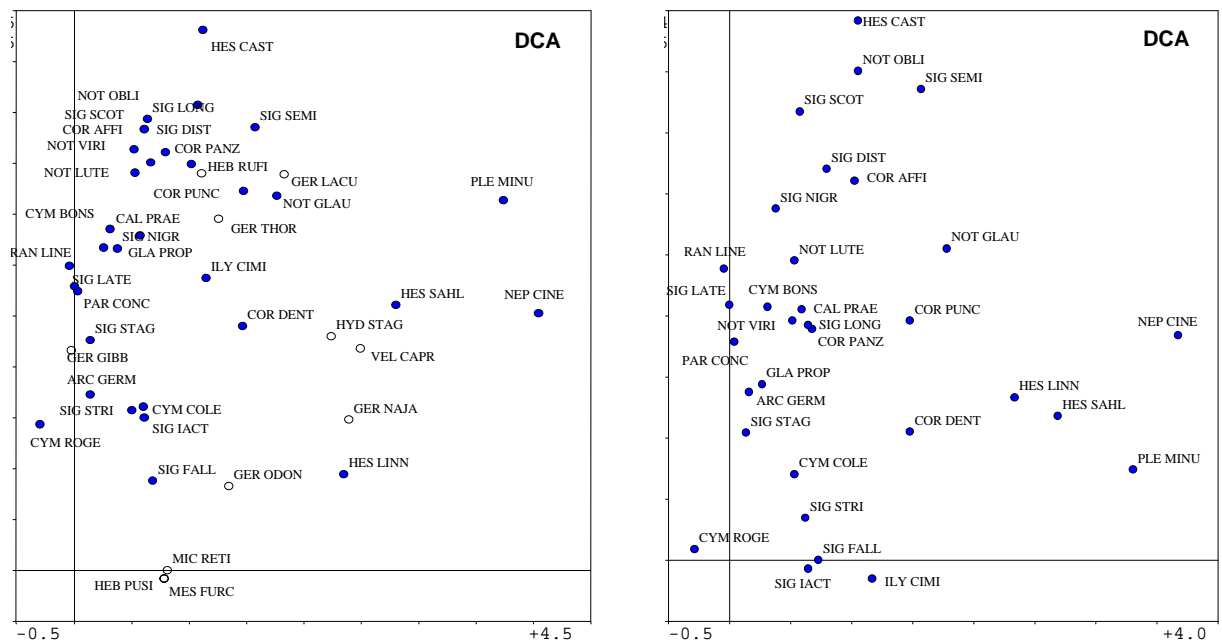


Abb. 6 Verbreitung aller aquatilen Heteropteren (links) bzw. der Nepomorpha (rechts) nach Ordination auf Grundlage von DCA (alle Erfassungen zwischen 1979 und 1994 berücksichtigt).

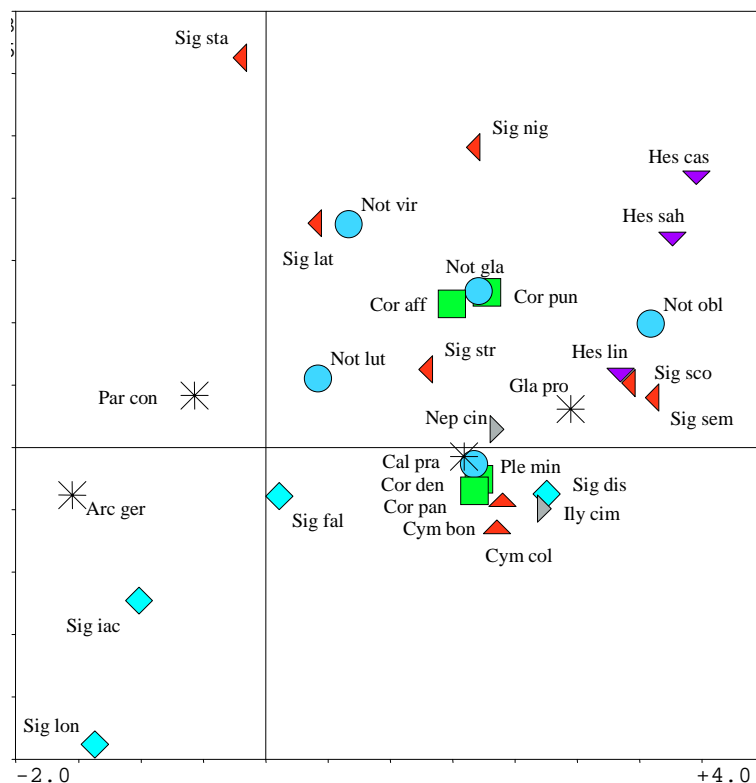


Abb. 7 Ordination der Erfassungsergebnisse für die Nepomorpha nach Korrespondenzanalyse (CA) nach den Untersuchungen für 155 botanisch und zoologisch untersuchte Gewässer auf allen Inseln nach 1990 (Symbole für die Arten grob nach systematischer Zugehörigkeit).

Das Vorkommen bzw. Fehlen der Arten auf bestimmten Inseln ist bei allen Berechnungen über Datensätze verschiedener Inseln offenbar von großer Bedeutung. Generell wird eher die spezifische Ausprägung der Gewässersysteme durch die Anordnung der Arten bei den Ordinationen reflektiert als Muster von Artenzusammensetzungen in einzelnen Gewässern.

Die Verbeitung der Nepomorpha bzw. Gerromorpha in den untersuchten Gewässern auf Borkum wurde getrennt mit DCA bzw. PCA untersucht (Abb. 8). Nach der DCA für die Nepomorpha werden durch die Achse 18,5, durch die ersten beiden Achsen 29,1 % der Varianzen erklärt. Die x-Achse korrespondiert offenbar mit der Salztoleranz der Arten bzw. der Salinitätsstufe der Gewässer, während für die y-Achse keine offensichtlichen Zusammenhänge mit Präferenzen von Arten deutlich werden. Die Spezifität der Arten scheint mit zunehmender Entfernung vom Zentrum des Ordinationsraumes abzunehmen. Für die Gerromorpha erklären die beiden ersten Achsen nach der Hauptkomponentenanalyse 72,9 % der Varianzen. Der Ordinationsraum wird im wesentlichen von den drei häufigsten Arten *Gerris thoracicus*, *Gerris odontogaster* und *Gerris lacustris* aufgespannt; die beiden letztgenannten kommen häufiger gemeinsam vor. Die vereinzelt Nachweise anderer Arten sind spärlich, ihre Habitatansprüche sind offenbar differenzierter.

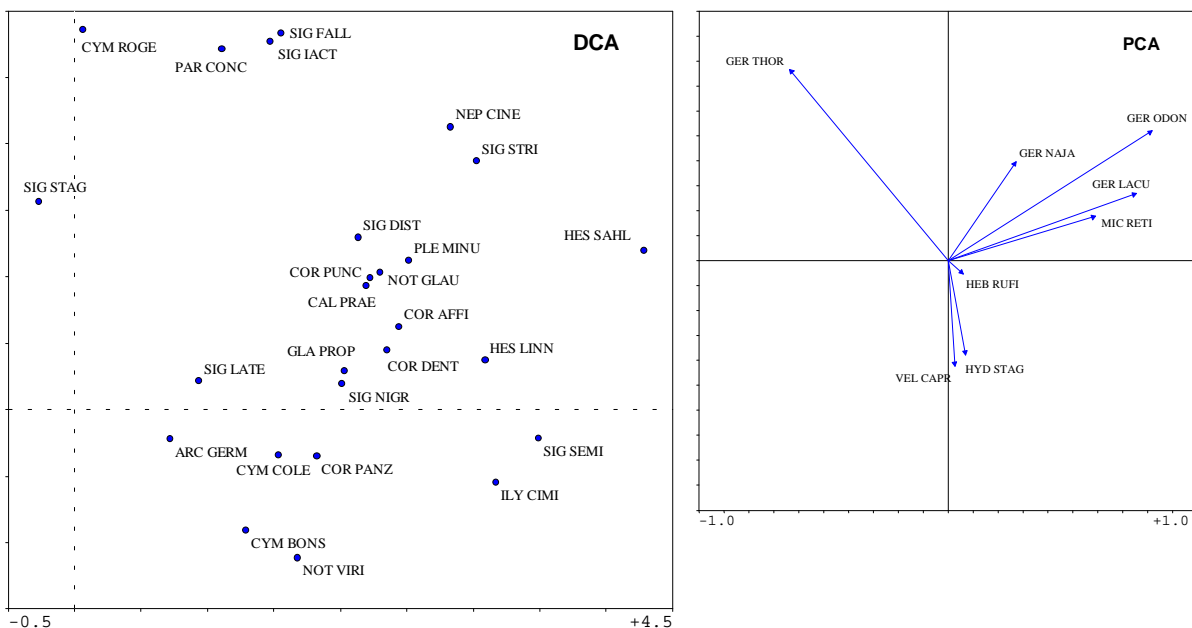


Abb. 8 Verbreitung der Arten in den untersuchten Gewässern auf Borkum: Nepomorpha nach DCA (links), Gerromorpha nach PCA (rechts).

Entsprechend der Ordination für die Gewässerfauna der Nepomorpha auf Juist nach DCA (Abb. 9) lassen sich 2 Gruppen von Arten von den übrigen, meist weit verbreiteten Arten trennen, wobei 22,9 % durch die erste, 33,0 %, durch die ersten beiden Achsen erklärt werden. Eine Gruppe wird von *Notonecta viridis*, *Glaenocoris propinqua*, *Cymatia bonndorfii*, *Corixa dentipes*, *Hesperocoris linnaei* und *Sigara distincta*, die andere von *Arctocoris germari*, *Corixa panzeri* und *Sigara longipalis* gebildet. In jeder Gruppe ist jede Gattung nur einmal vertreten. Die erste der genannten Gruppen ist charakteristisch für den Feuerlöschtümpel

im Westen der Insel, die zweite für bestimmte Abschnitte im Hammersee. *Hesperocorixa sahlbergi* war in einem Waldtümpel abundant und ansonsten nur vereinzelt vertreten, *Sigara stagnalis* trat in stärker brackigen Gewässern vermehrt auf.

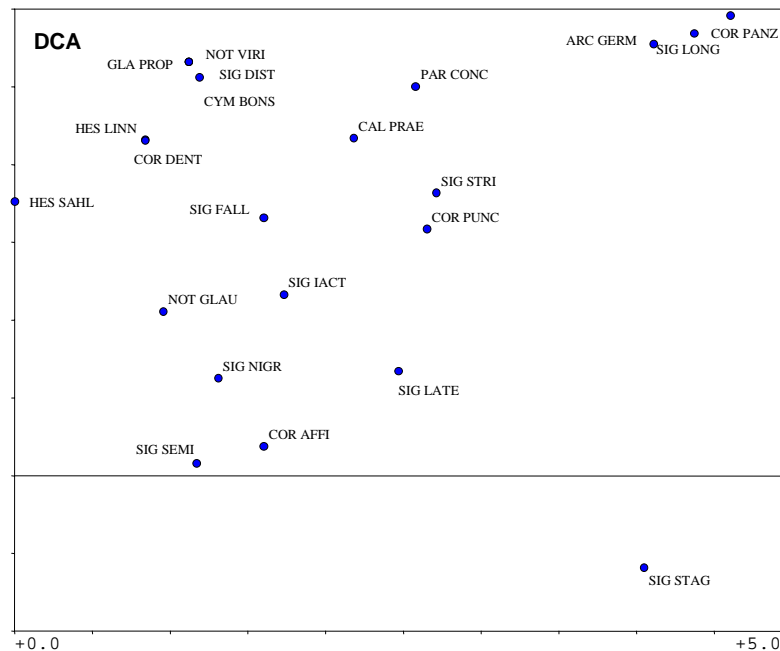


Abb. 9 Verbreitung der Nepomorpha in den untersuchten Gewässern auf Juist nach DCA.

Für die Artenzusammensetzung des Gewässersystems auf Norderney wurde eine Korrespondenzanalyse über Nepo- und Gerromorpha zusammen durchgeführt. Durch die ersten beiden Achsen werden knapp 30 % der Varianzen erklärt, es ergeben sich aber keine auffälligen Gruppierungen von Arten oder Standorten (Abb. 10). Allenfalls können salztolerantere Arten abgetrennt werden. Die Gerromorpha finden sich alle auf der rechten Seite im Ordinationsraum.

Für Baltrum ergibt sich entsprechend der durchgeführten PCA für die Nepomorpha eine deutliche Trennung zusammen vorkommender Arten in drei Gruppen (Abb. 11). Die in den nur sehr spärlich vorhandenen süßen, artenreicheren Gewässern ausschließlich vorkommenden *Sigara semistriata*, *Sigara iactans*, *Calicorixa praeusta*, *Corixa dentipes*, *Paracorixa concinna* und die auf Baltrum am schwächsten von allen untersuchten Inseln vertretene *Sigara striata* bilden eine Gruppe von in vergleichsweise geringen Individuendichten vertretenen Arten. *Notonecta glauca*, *N. viridis*, *Corixa affinis* und *Sigara stagnalis* waren auf Baltrum auch in stärker brackigen Gewässern vertreten.

Für die ca. 30 von Langeoog einbezogenen Gewässer werden durch eine DCA relativ hohe Varianzen der Individuenzahlen erklärt (35,1 % bzw. 43,4 % durch die erste bzw. die ersten beiden Ordinationsachsen, Abb. 12). Weniger salztolerante Arten werden auf die rechte Seite des Ordinationsraumes geordnet, ansonsten ergeben sich augenscheinlich keine Gruppierungen von Arten nach bestimmten Präferenzen für einzelne Lebensräume. *Corixa affinis* und *Hesperocorixa sahlbergi* werden aufgrund individuenreichen Vorkommens in bestimmten Ge-

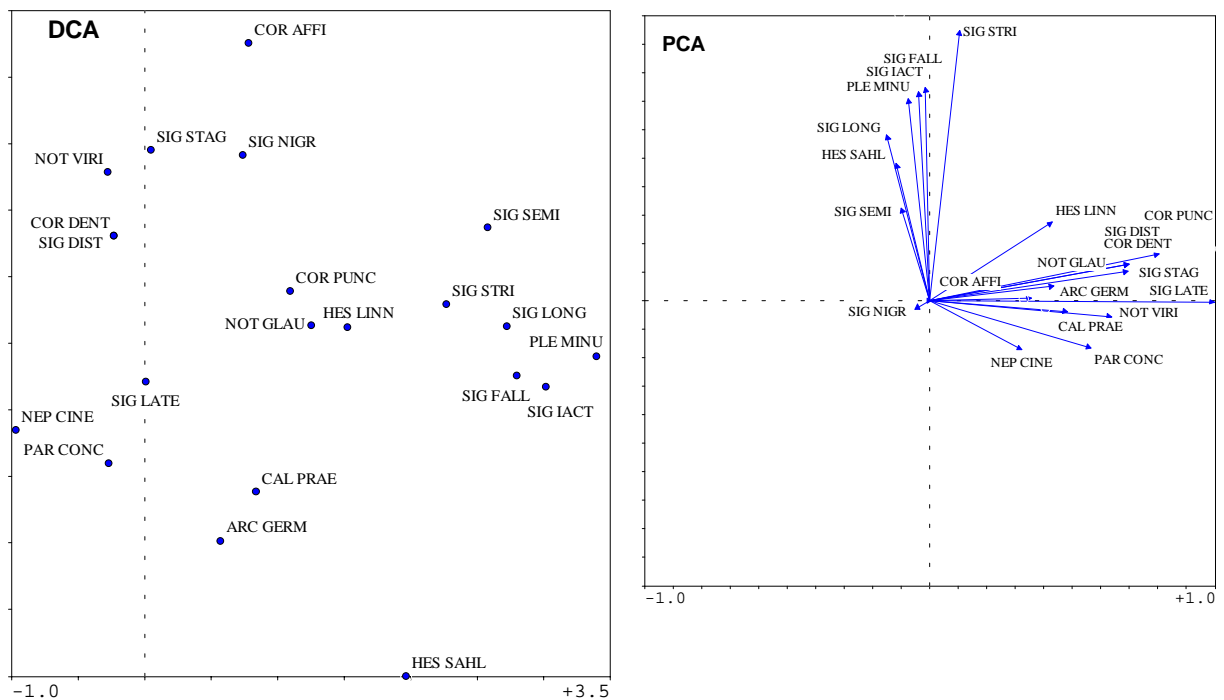


Abb. 12 Verbreitung der Nepomorpha in den untersuchten Gewässern auf Langgeog nach DCA und PCA.

wässern separiert, *Corixa dentipes* und *Sigara distincta* in die Nähe der salztoleranteren Arten gestellt. Die PCA ergibt eine deutliche Trennung des Artenbestandes in zwei Gruppen, die jeweils mit einer der beiden kanonischen Achsen korrelieren. Bemerkenswert ist, daß die beiden morphologisch sehr ähnlichen *Sigara* (*Subsigara*) *iactans* und *S. (S.) falleni* im Ordinationsdiagramm wie auch schon bei anderen Ordinationen relativ nahe beieinander erscheinen. Offenbar weisen diese beiden Arten auch ähnliche ökologische Ansprüche an Habitateigenschaften auf.

Verschiedene Ordinationen nach unterschiedlichen Analyseverfahren (PCA, CA, DCA mit untransformierten bzw. logtransformierten Individuenzahlen und mit oder ohne "downweighting rare species") für Wangerooge führen zu ähnlichen Ergebnissen wie die Analysen für die Artenzusammensetzungen der Gewässer auf anderen Inseln. Durch die visuelle Umlegung der N_2 -Diversitäten nach Hill (1973) wird die Stellung und Dominanz der einzelnen Arten im Ordinationsraum deutlich, durch einen "kriging-plot" über die Artendiversität nach Shannon-Wiener (vgl. Šmilauer 1992, Jongmann et al. 1995) die Schwerpunkte und "hot spots" der Diversität im gebildeten Ordinationsraum (Abb. 13).

Im mittleren oberen Bereich ist die Artendiversität am höchsten, hier sind *Sigara striata*, *Notonecta glauca*, *N. viridis*, *Corixa punctata* und *C. affinis* (auf Wangerooge am zweithäufigsten) dominierend. *Sigara lateralis* ist nicht so stark dominierend wie auf den meisten anderen Inseln, die Art wird weiter randständig angesiedelt. *Notonecta obliqua* ist relativ individuenstark vertreten und trägt wie die Präsenz von *Hesperocorixa castanea* und *Sigara scotti* (alle nur auf Wangerooge) zum speziellen Muster der Verteilung im Ordinationsraum bei. *Sigara*

falleni und *S. iactans* liegen wie in anderen Ordinationsdiagrammen nahe beieinander, wobei die erstgenannte auf Wangerooge verbreiteter und häufiger ist.

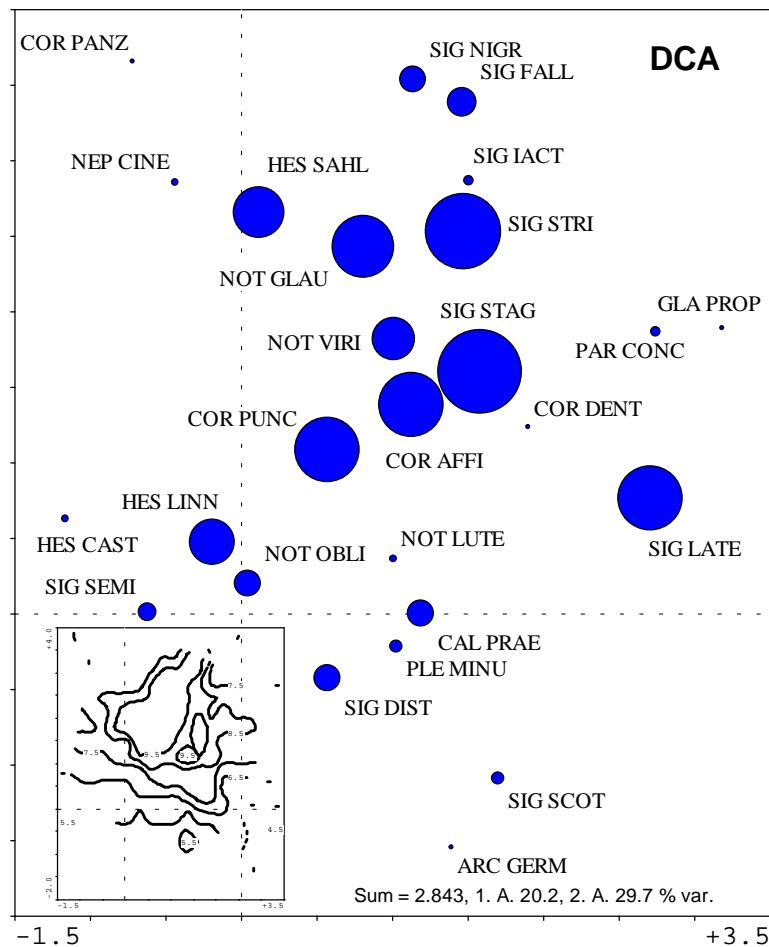


Abb. 13 N2-Diversität der Nepomorpha-Arten auf Wangerooge nach Hill (1973) auf Grundlage einer DCA und Arten-Diversität im Ordinationsraum (kriging plot über die Shannon-Entropie).

Abgesehen von den nur auf bestimmten Inseln präsenten Arten ergeben sich für die verschiedenen untersuchten Ostfriesischen Inseln spezielle Muster von Artenverteilungen in den Ordinationsräumen nach PCA, CA oder DCA, zum einen je nach dem, welche Arten jeweils häufiger oder verbreiteter auf einzelnen Inseln auftreten, zum anderen zeigen sich verschiedentlich bestimmte Gruppierungen von Arten nach gemeinsamem Auftreten in bestimmten Gewässern. Als Ursachen für Gruppierungen von Arten in den Ordinationsräumen kann im allgemeinen zunächst nur die unterschiedliche Salztoleranz verschiedener Arten angeführt werden.

4.3.2 Direkte Gradientenanalysen

Im Hinblick auf aquatische Artenzusammensetzungen werden von empirischer Seite her für die verschiedenen Gruppen der Heteropteren die Rolle des organischen Materials im Gewässer oder im Substrat (Macan 1938, 1949, 1954a, 1962, Brown 1943, Popham 1949), sowie

gegebenenfalls der Salinität (Leentvaar & Higler 1962, 1966, Scudder 1976), topographische Verhältnisse wie Tiefe (Higler & Duffels 1965) oder der Verfügbarkeit organischen Materials als Nahrungsquellen (für Corixiden: Macan op. cit., Sutton 1951, Reynolds 1975, Bakonyi 1978) für kürzerfristige Änderungen der Artenbestände diskutiert, während Änderungen auf größerer Zeitskala über klimatische Faktoren (als top-down Mechanismen) analysiert wurden (Bröring & Niedringhaus 1988a, 1997, Niedringhaus & Bröring 1988). Aufgrund der unterschiedlichen Lebens- bzw. Ernährungsweise verschiedener Artengruppen (Nepidae, Naucoridae, Notonectidae: zoophag; Corixidae: phytophag, detritophag, saprophag, zoophag oder gemischt; Gerridae: zoophag) können auch unterschiedliche Kombinationen von Habitatfaktoren und -bedingungen zu unterschiedlichen Artenzusammensetzungen führen.

Zur Klärung des Einflusses von einzelnen Habitatfaktoren und -bedingungen auf die Ausprägung bestimmter Muster von Artenzusammensetzungen wurden kanonische Korrespondenzanalysen mit CANOCO (CCA: vgl. Jongmann et al. 1995, ter Braak & Šmilauer 1998 und Beiträge in ter Braak 1996) durchgeführt. Bei diesen direkten Gradientenanalysen werden die Umweltvariablen der untersuchten Gewässer zu den jeweils vorkommenden Arten bzw. deren Individuenzahlen unmittelbar in Beziehung gesetzt, so daß Arten, Standorte und Umweltvariablen zusammen in Form von Ordinationsdiagrammen dargestellt werden können. Vorausgesetzt wird eine unimodale Beziehung zwischen dem Vorkommen von Arten in bestimmten Individuendichten und den betrachteten Umweltvariablen (Gauch & Whittaker 1972). Das Verfahren eignet sich im Gegensatz zu den indirekten multivariaten Gradientenanalysen, die diskontinuierliche Einflüsse besser beschreiben, eher zur Modellierung des Einflusses räumlich kontinuierlicher Gradienten (vgl. Whittaker 1967). In den Ordinationsdiagrammen werden die Umweltvariablen als Pfeile dargestellt. Deren Richtung und Länge repräsentiert den Einfluß der entsprechenden Variablen auf Arten, die im entsprechenden Quadranten positioniert sind (ter Braak 1985, 1986). Durch die Bildung der Orthogonalen wird der relative Einfluß des Gradienten im Vergleich zu anderen Arten deutlich (dagegen ist die Lage zum Endpunkt des Pfeiles in dieser Hinsicht ohne Bedeutung, vgl. Jongmann et al. 1995).

Aufgrund des bekanntermaßen hohen "noise"-Anteils der Individuenzahlen, der nicht ausschließlich aus den zweifellos immer vorhandenen Methodenartefakten resultiert (z.B. Macan 1974, Weizbauer 1976), sondern von Zufällen oder chaotischem Verhalten des Systems abhängig ist oder einfach aus der Historizität bzw. der Individualität der Lebensgemeinschaft folgt (vgl. Gauch 1982b), ergeben sich häufig nur geringe Erklärungsanteile durch die kanonischen Achsen (Gauch 1982a, Jongmann et al. 1995); in diesen Fällen bildet das Ordinationsdiagramm kaum mehr als eine Visualisierung der Daten mit geringer statistischer Absicherung, ist gleichwohl oft informativ zumindest im Hinblick auf die Klärung der relativen Bedeutung von Umweltvariablen für die Verteilung der Arten. Ordinationsdiagramme, bei denen 20 % oder mehr durch die ersten beiden kanonischen Achsen erklärt werden, können als besser abgesichert gelten.

In einem ersten Schritt können die Gewässersysteme der Inseln mit den gemessenen Umweltvariablen näher charakterisiert werden, indem mittels Hauptkomponentenanalyse (PCA) die von 1992 bis 1994 untersuchten Gewässer aller Inseln, für die auch vegetationskundliche Daten vorliegen, ein Ordinationsdiagramm erstellt wird (Abb. 14). Einbezogen wurden die fol-

genden Variablen zu den Habitatbedingungen: Gewässergröße (AREA), Wasserführung des Gewässers von temporär bis perennierend (WF), Sediment von sandig bis sehr stark organisch durchsetzt (SED), Salinitätsstufe (SALTYP), sowie Chloridgehalt (CHLQ), pH-Wert (PHQ), Tiefe des Gewässers (DEPTH) und Sauerstoffsättigung (OXYG). Zusätzlich wurde eine Variable berücksichtigt, durch die die relative Lage des Gewässers auf der Insel, von zentral (in Tertiärdünenbereichen) bis randlich in tiefer gelegenen Salzwiesen (anSITE) zum Ausdruck kommt. An weiteren Variablen für die Habitatfaktoren wurden einbezogen: HYDRDECK = Deckung durch Hydrophyten, BRYODECK = Deckung durch Bryophyten, PHYCDECK = Deckung durch Phycophyten, GESDECK = Gesamtdeckung, jeweils in %, PLSPEC = Anzahl Pflanzenarten, HYDRSPEC = Anzahl Hydrophytenarten, WUCHSF = Anzahl verteilter Wuchsformen im Gewässer, BESCHATT = Anteil der durch Bäume beschatteten Fläche des Gewässers (vgl. im einzelnen Niedringhaus & Zander 1998 und Anhang).

Es lassen sich zum einen Gruppen von Gewässern bestimmen, die aufgrund ihrer Lage in bestimmten Quadranten durch bestimmte, untereinander durchaus korrelierte Variablen charakterisiert werden können, wobei eine Reihe von Gewässern Zwischenstellungen einnehmen, andere mit den vorhandenen Umweltvariablen nicht angemessen klassifiziert werden können und somit zusätzlich durch andere Eigenschaften als den hier unterlegten wesentlich charakterisiert werden müssen. Bei diesen handelt es sich oft um schwach brackige, nahezu vegetationsfreie Lebensräume. Eine relativ gut abgrenzbare Gruppe wird charakterisiert durch einen relativ hohen Salzgehalt. Oft handelt es sich um größere und tiefere Gewässer mit geringer Neigung zur Austrocknung, die eher randlich auf den Inseln liegen und oft einen höheren Anteil von organischem Material im Substrat und im Wasser bzw. einen relativ hohen Eutrophierungsgrad aufweisen. Eine zweite Gruppe ist durch hohe Gesamtbedeckung an Vegetation gekennzeichnet. Die Gruppe umfaßt sowohl brackigere und süße, als auch floristisch diverse Gewässer. Die dritte Gruppe von Gewässern auf den Inseln ist durch hohe floristische Diversität ausgewiesen und umfaßt insbesondere Standorte, die mindestens z.T. durch umliegende Gehölzvegetation beschattet sind; bei diesen handelt es sich hier meist um weniger salzhaltige Dünentümpel.

Tümpel der letzteren Gruppe finden sich in Vielzahl vor allem auf Wangerooge. Auf Norderney und Borkum sind ebenfalls einige Dünentümpel dieser Art vorhanden, während dieser Typus auf den anderen Inseln kaum repräsentiert ist. Randlich gelegene, oft größere Gewässer mit höheren Salzgehalten finden sich häufig auf allen Inseln, besonders natürlich auf den kleineren Inseln Baltrum und der sehr langgestreckten Insel Juist. Gewässer mit hoher Gesamtbedeckung und hohem Anteil an Phycophyten an der Gesamtbedeckung finden sich in Vielzahl vor allem auf Borkum und Norderney, aber auch auf Langeoog.

Aufgrund der spezifischen Verteilung der Gewässer im Ordinationsraum zeigt sich, daß Wangerooge nicht nur über die meisten aquatischen Lebensräume, sondern auch über das diverseste Gewässersystem verfügt. Auf den beiden größeren Inseln Borkum und Norderney findet sich ebenfalls eine Vielzahl von Gewässern unterschiedlichster Ausgestaltung, während die Gewässersysteme der kleineren Inseln Baltrum, Spiekeroog und Juist aus relativ einheitlichen Tümpeln besteht, die meist sehr brackig und hinsichtlich der Gewässervegetation weniger

vielfältig sind. Auf Langeoog fehlen insbesondere Gewässer mit vielfältiger Makrophytenvegetation, während andere Gewässertypen reichhaltiger vertreten sind.

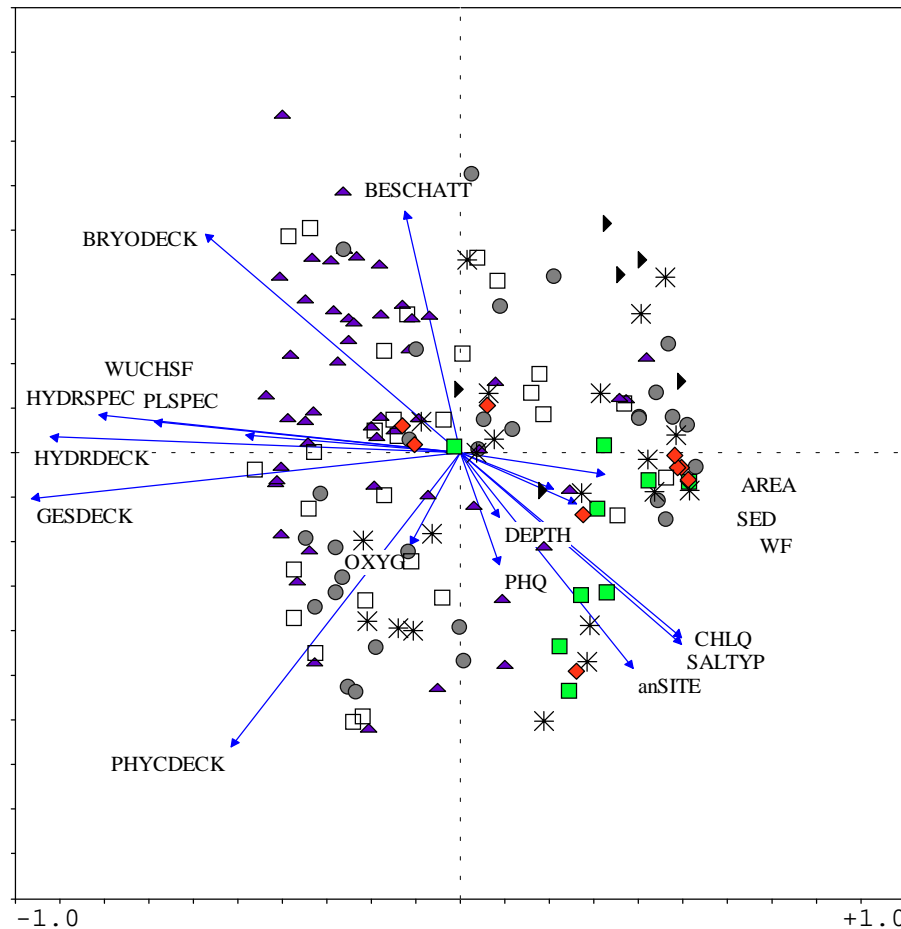


Abb. 14 PCA der von 1992 bis 1994 botanisch und zoologisch untersuchten Standorte (offene Quadrate: Norderney, ausgefüllte Quadrate: Juist, dunkle Dreiecke mit Spitze nach oben: Wangerooe, graue Kreise: Borkum, dunkle Rauten: Baltrum, Sterne: Langeoog, schwarze Dreiecke Spitze nach rechts: Spiekeroog; Notation der Umweltvariablen vgl. Text).

Die nachfolgend für die direkten Gradientenanalysen verwendeten Variablen sind z.T. hochgradig miteinander korreliert (Tab. 9). Dies gilt natürlich insbesondere für die Variablen, die die Lage, den Salzgehalt und die Salinitätsstufe betreffen. Gewässer mit hohen Salinitäten finden sich meist in randlich gelegenen Salzwiesenbereichen der Inseln in offenem Gelände. Die Gewässervegetation ist hier meist spärlich, der Untergrund oft schlammig-morastig mit hohem Anteil an organischem Material. Auch die die Architektur der Gewässervegetation kennzeichnenden Parameter korrelieren untereinander z.T. sehr hoch. Auf den Inseln findet sich eine üppigere pflanzliche Besiedlung in kleineren Gewässern. Die gemessenen pH-Werte korrelieren nur mit den Parametern, die mit dem Salzgehalt zusammenhängen, die gemessenen Sauerstoffgehalte der Gewässer mit der Beschattung, der Gewässertiefe und der Verlandungsneigung.

Tab. 9 Korrelation zwischen den Variablen für Habitatfaktoren bzw. Umweltbedingungen der Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln (155 Datensätze der 1992 bis 1994 zoologisch und botanisch untersuchten Standorte; hochsignifikante Korrelationen [$p < 0.01$, zweiseitig] unterlegt).

	ANSITE	BESCHATT	BRYODECK	DEPTH	GESDECK	HYDRDECK	HYDRSPEC	LAREA	LCHLQ	OXYG	PHQ	PHYCDECK	PLSPEC	SALTYP	SED	WF	WUCHSF
ANSITE	1,00																
BESCHATT	-0,34	1,00															
BRYODECK	-0,24	0,12	1,00														
DEPTH	-0,14	-0,04	-0,28	1,00													
GESDECK	-0,24	0,00	0,43	-0,16	1,00												
HYDRDECK	-0,23	-0,02	0,19	-0,08	0,91	1,00											
HYDRSPEC	-0,28	-0,08	0,16	0,01	0,56	0,61	1,00										
LAREA	-0,01	0,16	-0,20	0,49	-0,29	-0,25	-0,11	1,00									
LCHLQ	0,70	-0,26	-0,21	-0,10	-0,30	-0,27	-0,38	0,06	1,00								
OXYG	0,08	-0,31	-0,04	0,28	0,05	0,05	0,06	0,16	0,03	1,00							
PHQ	0,47	-0,16	-0,12	0,12	0,02	0,06	0,01	0,07	0,45	-0,06	1,00						
PHYCDECK	0,02	-0,05	-0,04	-0,06	0,44	0,17	0,08	-0,10	-0,09	0,07	0,02	1,00					
PLSPEC	-0,20	-0,03	0,15	0,00	0,30	0,30	0,65	0,07	-0,27	0,06	0,06	0,04	1,00				
SALTYP	0,68	-0,28	-0,21	-0,08	-0,32	-0,29	-0,39	0,06	0,96	0,07	0,38	-0,09	-0,27	1,00			
SED	0,25	-0,04	-0,22	-0,16	-0,24	-0,20	-0,30	0,02	0,16	-0,10	0,11	-0,05	-0,27	0,12	1,00		
WF	-0,06	0,09	-0,38	0,68	-0,21	-0,07	-0,01	0,44	0,02	0,22	-0,07	-0,13	-0,04	0,03	-0,09	1,00	
WUCHSF	-0,34	0,05	0,24	-0,06	0,55	0,53	0,83	-0,11	-0,41	0,07	-0,02	0,17	0,79	-0,42	-0,27	-0,07	1,00

In die kanonischen Korrespondenzanalysen werden die o.g. Variablen einbezogen bzw. deren Erklärungsanteil getestet. Die CCAs werden getrennt für Nepomorpha und Gerromorpha auf Grundlage von Datenerhebungen zwischen 1992 und 1994 an 155 Gewässern durchgeführt, an denen auch botanische Untersuchungen erfolgten, wobei einige wenig ergiebige Standorte vernachlässigt wurden, ebenso wie einige wenige "Ausreißer" (z.B. Standort Wa44 aufgrund des auffälligen Moosbesatzes). Zunächst wurden die Erklärungsanteile der einzelnen einbezogenen Variablen (marginale Effekte: λ_1) für die Verbreitung und Abundanz der vorkommenden Populationen, und die kumulativen Erklärungsanteile bei schrittweiser Hinzunahme von Variablen in das Modell ("conditional effects" nach "forward selection": λ_A) geprüft (vgl. im einzelnen ter Braak & Šmilauer 1998: 98f.). Des Weiteren wurde die Signifikanz des F-Wertes der besten 12 Variablen nach Monte Carlo Permutationstest mit 199 Permutationen bestimmt (Tab. 10).

Flächengröße, Tiefe, Beschattung, Lage und Chloridgehalt des Wassers weisen die höchsten Marginalwirkungen (einzeln jeweils über 15 % Erklärungsanteil) bei der CCA mit untransformierten Individuenzahlen auf. 15,1 % der Varianzen werden durch die ersten beiden kanonischen Achsen erklärt. Dabei tragen die Variablen Gesamtdeckung, Sediment, pH-Wert, Besiedlung durch Bryophyten, Anzahl der im Gewässer vorhandenen Wuchsformen der Pflan-

zen, Anzahl der Pflanzenarten, Wasserführung im Jahresverlauf und Lage auf der Insel wesentlich bei; die Signifikanz der F-Statistik liegt in jedem Falle unter 0,01.

Tab. 10 **Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes der besten 12 Variablen nach Monte Carlo Permutationstest mit 199 Permutationen für die Gruppen der Nepomorpha (untransformierten Daten von 155 Aufnahmen von allen alten Ostfriesischen Inseln).**

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
IAREA	0.22	IAREA	0.22	0.005
DEPTH	0.20	BESCHATT	0.14	0.005
BESCHATT	0.19	GESDECK	0.13	0.005
anSITE	0.16	ICHLQ	0.12	0.005
ICHLQ	0.15	DEPTH	0.08	0.010
SALTYP	0.13	SED	0.09	0.005
WF	0.13	PHQ	0.08	0.005
GESDECK	0.13	BRYODECK	0.06	0.010
SED	0.13	WUCHSF	0.06	0.005
HYDRSPEC	0.11	PLSPEC	0.07	0.005
PHQ	0.11	WF	0.05	0.005
WUCHSF	0.11	anSITE	0.04	0.005
HYDRDECK	0.10			
BRYODECK	0.10	Summe der ungezwungenen Eigenwerte = 3.789		
PHYCDECK	0.10		specvar	envvar
OXYG	0.05	1. Achse	9.8 %	32.6 %
PLSPEC	0.05	2. Achse	15.1 %	50.2 %

Unter Einbeziehung der Variablen LAREA, BESCHATT, GESDECK, ICHLQ, DEPTH, SED, PHQ, BRYODECK, WUCHSF, PLSPEC, WF, anSITE, HYDRSPEC, HYDRDECK und PHYCDECK werden 14,4 % der Varianzen der Individuenzahlen erklärt. Das Ordinationsdiagramm ist in Abb. 15 wiedergegeben. Der Reihe nach wurden LAREA, BESCHATT, GESDECK, ICHLQ, SED, WF, BRYODECK, PLSPEC, WUCHSF, DEPTH, PHQ, anSITE, OXYG, HYDRSPEC, HYDRDECK und PHYCDECK in das Modell einbezogen. Eine bessere Visualisierung der Artenverteilung nach Häufigkeiten und Abhängigkeiten von Umweltvariablen ergibt die CCA unter Einbeziehung der Variablen BRYODECK, HYDRDECK, PLSPEC, SED, anSITE, PHQ, ICHLQ, OXYG, LAREA, DEPTH, WF und WUCHSF (vgl. Abb. 16). Für die Ordinationsdiagramme wurden die Arten entsprechend systematischer Verwandtschaft gruppiert und die Gruppen mit unterschiedlichen Markierungen ausgewiesen; die Arten *Glaenocorisa propinqua*, *Arctocorisa germari*, *Callicorixa praeusta* und *Paracorixa concinna* habe ich dabei in einer Gruppe belassen.

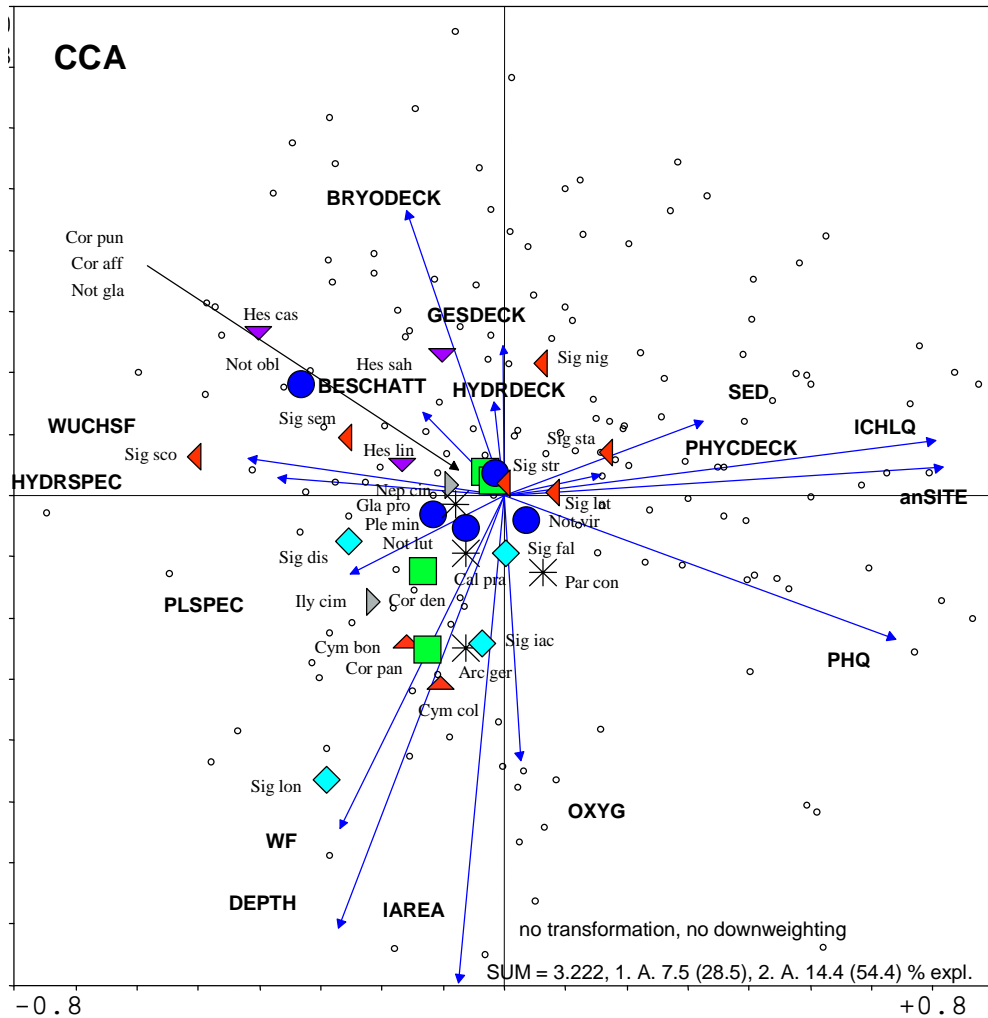


Abb. 15 Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 155 Gewässern der Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.

Bei den angegebenen und verschiedenen anderen kanonischen Korrespondenzanalysen, die mit wechselnden Umweltvariablen mit oder ohne Transformationen der Individuenzahlen durchgeführt wurden, ergaben sich meist Erklärungsanteile von 12 % bis 15 % durch die ersten beiden kanonischen Achsen. Insbesondere ergaben sich häufig folgende Artengruppen nach Vorkommen unter bestimmten ökologischen Bedingungen in den Gewässern je nach Lage in bestimmten Quadranten des Ordinationsraumes:

- *Sigara stagnalis*, *S. lateralis* und oft auch *Sigara nigrolineata* in flachen, oft kleineren Gewässern mit höherem Salzgehalt, geringer Wuchsformendiversität und hoher Neigung zur Verlandung;
- im diagonal gegenüber liegenden Quadranten formieren sich *Ilyocoris cimicoides*, *Nepa cinerea*, *Cymatia coleoptrata*, *Sigara scotti*, *S. semistriata*, *S. striata*, *S. distincta*, *S. falleni*, *Corixa panzeri*, *C. dentipes*, *C. punctata*, *Notonecta lutea* in oft größeren Gewässern mit niedrigem Salzgehalt, hoher Wuchsformendiversität und geringer Neigung zur Verlandung;

- *Plea minutissima*, *Notonecta glauca*, *N. viridis*, *N. obliqua*, *Hesperocorixa castanea*, *H. sahlbergi*, *H. linnaei*, *Corixa affinis*, *Cymatia bonndorffi* treten oft in in Gewässern mit hoher Bryophyten-, Hydrophyten- und Phycophytendeckung auf;
- im diagonal gegenüber liegenden Quadranten *Sigara iactans*, *Sigara longipalis*, *Paracorixa concinna*, *Glaenocorisa propinqua*, *Callicorixa praeusta* *Arctocorisa germari* in Gewässern mit geringer Vegetationsbedeckung.

Gleichzeitig ergaben sich bei bestimmten Artengruppen deutliche Präferenzen für größere Gewässer mit geringen Wasserstandsschwankungen (*Sigara longipalis*, *S. falleni*, *S. iactans*, *Corixa panzeri*, *Ilyocoris cimicoides*, *Paracorixa concinna*, *Callicorixa paeusta* und *Arctocorisa germari*). Die Bestimmung der N_2 -Diversitäten (Hill 1973) ergibt ein deutlich gehäuftes Auftreten von verbreiteten Arten bzw. solchen mit offenbar höherer ökologischer Amplitude in den Bereichen im Ordinationsraum, in denen die Gewässer mit vielfältigem Pflanzenbesatz und einem hohen Grad an Pflanzenbedeckung angeordnet sind (Abb. 16). Diese Arten bevorzugen offenbar eher kleinere Gewässer mit geringem Salzgehalt.

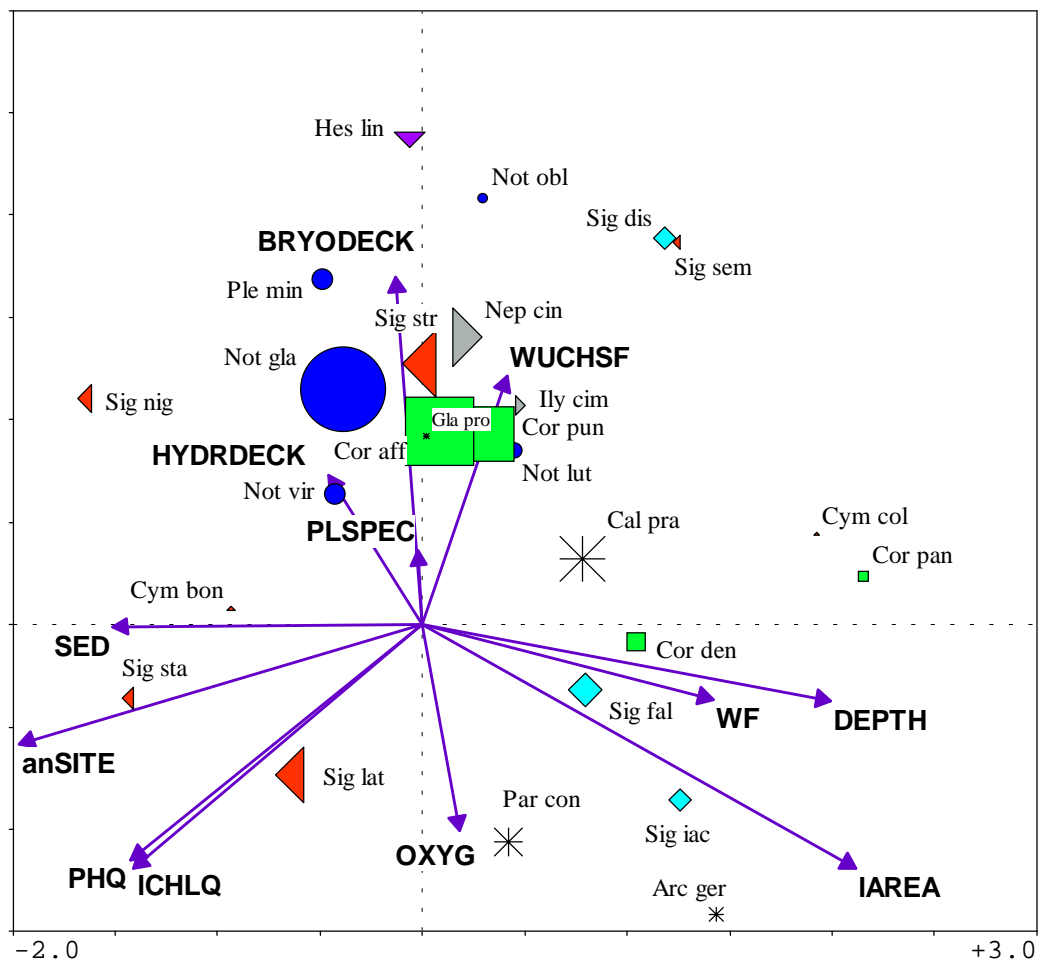


Abb. 16 Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 155 Gewässern der Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen und Visualisierung der N_2 -Diversität der Arten.

Es zeigt sich, daß die Variablen, die die Vegetation der Gewässer beschreiben, nicht unerheblich sind für die Besiedlung der Gewässer durch aquatische Heteropteren. Dies gilt offenbar besonders für die Gesamtdeckung, die Wuchsformendiversität eines Standortes und die pflanzliche Biodiversität. Daneben spielt die Beschattung und die topographische Lage der Gewässer eine wichtige Rolle für die Ausbildung bestimmter Artenzusammensetzungen bei den Nepomorpha.

Für die Gruppen der Gerromorpha wurden alle Umweltvariablen auf ihren Erklärungsanteil für die Verbreitung und Abundanz getestet. Bei der "forward selection" wurden folgende Variablen schrittweise in das Modell einbezogen: HYDRODECK, anSITE, PLSPEC, LAREA, OXYG (jeweils $p = 0,005$), DEPTH ($p = 0,02$), PHQ, PHYDECK, WF, BESCHATT, LCHLQ (letztgenannte nicht signifikant auf 0,05-Niveau). Das entsprechende Ordinationsdiagramm (Abb. 17) zeigt, daß *Gerris odontogaster*, *Hydrometra stagnorum* und *Hebrus pusillus* auf den Inseln eher größere und tiefere Gewässer zu bevorzugen scheinen, im übrigen lassen sich kaum Präferenzen ausmachen. Die beiden ersten kanonischen Achsen erklären 23,5 % der Varianzen. Für die Gruppe der zoophag auf der Gewässeroberfläche lebenden Gerromorpha zeigt sich, daß die Faktoren Lage auf der Insel, Pflanzenbesiedlung (vermutlich auch des Uferbereiches) und Gewässergröße die Verteilungen am besten erklären, während die Salinität und der pH-des Gewässers offenbar von untergeordneter Bedeutung ist. Wahrscheinlich spielt das Nahrungsangebot für diese Gruppen eine größere Rolle.

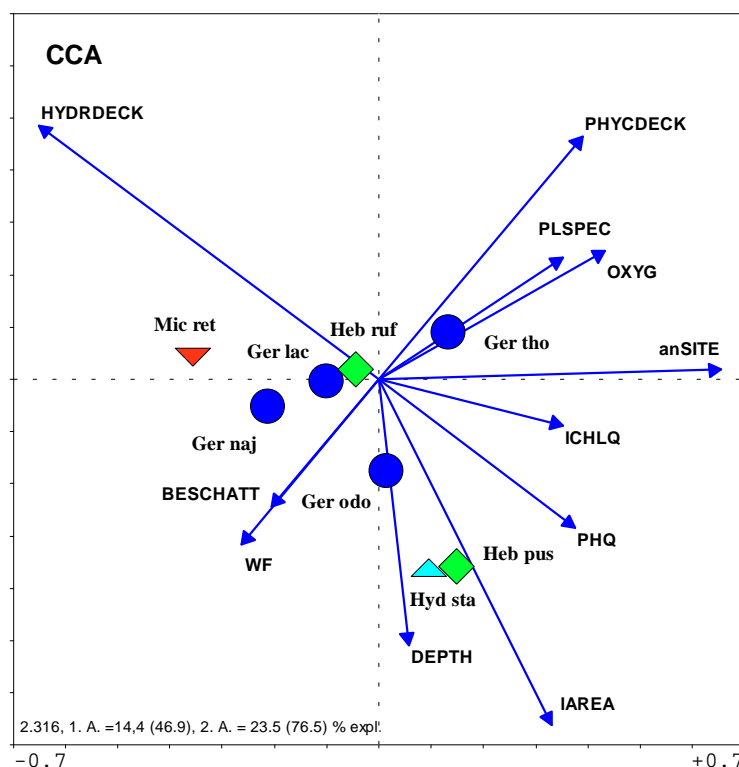


Abb. 17 Ordinationsdiagramm nach CCA für Gerromorpha auf Grundlage von 155 Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.

Für die Gruppen der Nepomorpha ergaben sich wechselhafte Anordnungen der Arten, so daß geschlossen werden kann, daß die Toleranzbreiten für bestimmte ökologische Bedingungen im allgemeinen bei vielen Arten relativ hoch sind oder daß ständige Kolonisationen bzw. hohe Migrationsaktivitäten die Formierung scharf begrenzter Artenspektren und Artenzusammensetzungen verhindern. Dabei wird immer entscheidend sein, ob eine Art nach Kolonisation bzw. Rekolonisation nach Extinktion in der Lage ist, sich zu reproduzieren und damit (wenn auch kurzfristig) eine indigene Population zu bilden.

Um den Einfluß verschiedener Habitatfaktoren noch differenzierter bestimmen zu können, erfolgten kanonische Korrespondenzanalysen für bestimmte Teilmatrizen des Gesamtdatensatzes: für die Gruppe der Corixiden, für die Gewässersysteme bestimmter Inseln und für Gewässer mit bestimmten Eigenschaften auf der Inselkette. Einbezogen wurden jeweils alle Standorte, die zwischen 1992 und 1994 untersucht wurden und über die Daten zur Gewässervegetation vorliegen. Dabei wurden unterschiedliche Kombinationen von Habitatfaktoren getestet und vorab die Kombination von Habitatfaktoren über automatische "forward selection" - Prozeduren und Monte-Carlo-Permutationstests bestimmt, die (in Kombination) die Varianzen am besten erklären.

Für die Gruppe der Corixidae ergibt die CCA, daß mit den 16 "besten" Variablen 17,6 % der Varianzen der Individuenzahlen erklärt werden können (Tab. 11). Ähnlich wie für die Analysen über alle Nepomorpha insgesamt ergibt sich eine Abfolge der Variablen nach dem kumulativen Anteil der Varianzerklärung bei der "stepwise forward selection" von Variablen für das Modell. Den größten Anteilen an der Varianzerklärung kommt den Variablen Gewässergröße, Beschattung, Salinität und Gesamtdeckung durch Vegetation zu. Weiterhin tragen die Variablen Sediment, Gewässertiefe, pH-Wert wesentlich zur Varianzerklärung bei, während die Lage des Gewässers offenbar nur sekundär über andere, mehr oder weniger stark korrelierte Variablen eine Rolle spielt. Die Ordination unter Berücksichtigung von 15 Umweltvariablen nach Logtransformation der Individuenzahlen (Abb. 18) ergibt Artengruppen entsprechend ihrer Präferenzen für

- Gewässer mit hoher Gesamtdeckung bzw. hoher Deckung durch Bryophyten (meist kleinere, flachere Gewässer) und mehr oder weniger hohem Salzgehalt,
 - größere und kleinere Gewässer mit relativ hohem Salzgehalt, hohem pH-Wert und hohem Anteil an organischem Material im Substrat,
 - größere und tiefere Gewässer mit weniger starken Wasserstandschwankungen (Verlandungsneigung), relativ hoher Sauerstoffsättigung, geringer Gesamtdeckung und mehr oder weniger hohem Salzgehalt,
 - süße, mehr oder weniger große und tiefe, meist in Dünenbereichen gelegene Gewässer mit hoher Wuchsformendiversität, hohen Anzahlen vorhandener Pflanzenarten und hoher Hydrophytendeckung.
-

Tab. 11 Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes der besten 16 Variablen nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für Corixidae (untransformierte Daten von 155 Aufnahmen von allen „alten“ Ostfriesischen Inseln).

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
IAREA	0.20	IAREA	0.20	0.005
BESCHATT	0.18	BESCHATT	0.14	0.005
DEPTH	0.17	ICHLQ	0.12	0.005
anSITE	0.16	GESDECK	0.10	0.005
ICHLQ	0.16	SED	0.08	0.005
SALTYP	0.13	DEPTH	0.07	0.005
SED	0.12	PHQ	0.07	0.005
WF	0.12	BRYODECK	0.05	0.015
PHQ	0.11	HYDRSPEC	0.05	0.010
BRYODECK	0.09	WF	0.04	0.010
GESDECK	0.09	OXYG	0.04	0.015
HYDRSPEC	0.08	PLSPEC	0.03	0.020
WUCHSF	0.07	WUCHSF	0.05	0.005
PHYCDECK	0.07	anSITE	0.03	0.020
HYDRDECK	0.07	SALTYP	0.03	0.135
OXYG	0.05	HYDRDECK	0.01	0.360
PLSPEC	0.03			
		Specvar	envvar	
SUM	1. Achse	11.1 %	32.7 %	
3.296	2. Achse	17.6 %	52.1 %	

Entsprechend der Gewässerklassifikation werden die Gruppen von folgenden Arten gebildet:

1. Gruppe: *Hesperocorixa castanea*, *H. sahlbergi*, *Sigara nigrolineata*, auch unter anderen Bedingungen häufig sind *Corixa punctata*, *C. affinis* und *Sigara striata*.
2. Gruppe: *Sigara stagnalis*, überall auch häufig auf den Inseln ist *Sigara lateralis*.
3. Gruppe: *Sigara longipalis*, *S. falleni*, *S. iactans*, *Cymatia coleoptrata*, *C. bonsdorffii*, *Corixa panzeri*, *Arctocorisa germari*, *Paracorixa concinna* und *Callicorixa praeusta*.
4. Gruppe: *Sigara scotti*, *S. semistriata*, *S. distincta*, *Hesperocorixa linnaei*, *Glaenocorisa propinqua* und *Corixa dentipes*.

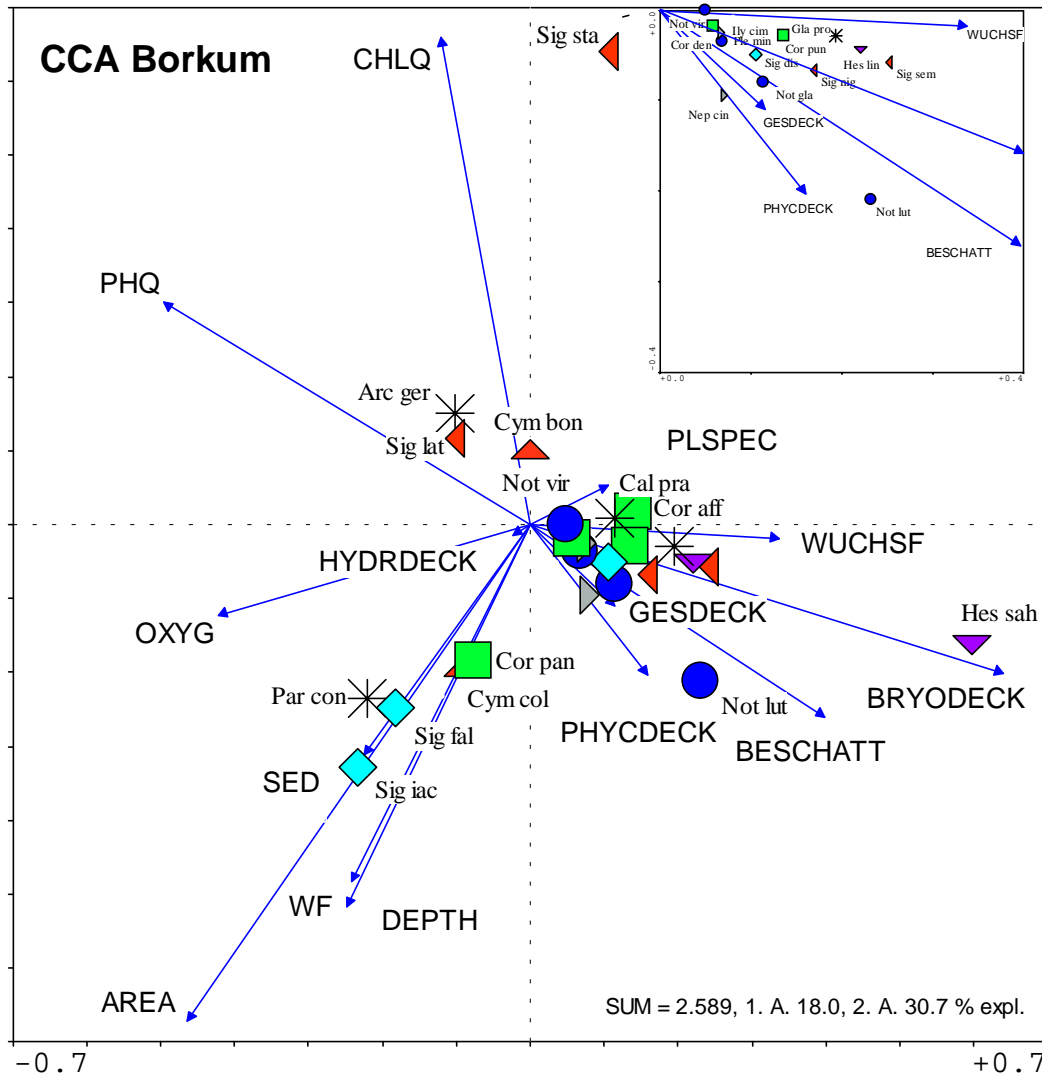


Abb. 19 Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 30 Gewässern auf Borkum unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen (Daten untransformiert).

Die Analyse der konditionalen Effekte der einbezogenen Umweltvariablen ergibt die Reihenfolge (in Klammern die Signifikanz des F-Wertes bei sukzessiver Inklusion der Variablen in das Modell) AREA (0,005), BRYODECK (0,015), PHYCODECK (0,005), CHLQ (0,005), BESCHATT (0,015), PHQ (0,03), WF (0,066), HYDRODECK (0,005), WUCHSF (0,005), PLSPEC (0,055), OXYG (0,035), SED (0,055), DEPTH (0,21) für das Modell mit untransformierten Individuenzahlen. Unter Einbeziehung auch der nicht signifikanten 15 besten Umweltvariablen ergibt sich ein Erklärungsanteil von ca. 35 % durch die ersten beiden kanonischen Achsen.

Für das Gewässersystem Norderneys erklären die besten 15 Variablen 44 % der Varianzen mit den ersten beiden kanonischen Achsen (Tab. 12), 6 Variablen (anSITE, HYDRSPEC, CHLQ, SED, DEPTH, PHQ) ergeben hohe Erklärungsanteile im Modell. Bemerkenswert ist der hohe Erklärungsanteil der Variablen, die die Lage der Tümpel auf der Insel und die Ausprägung der Makrophytenvegetation sowie den Salzgehalt beschreiben.

Tab. 12 **Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes der besten 15 Variablen nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für Nepomorpha auf Norderney (untransformierten Daten von 29 Aufnahmen).**

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
anSITE	0.49	anSITE	0.49	0.005
DEPTH	0.45	HYDRSPEC	0.21	0.005
SED	0.38	CHLQ	0.18	0.015
PHQ	0.33	SED	0.11	0.030
BESCHATT	0.32	DEPTH	0.10	0.030
HYDRSPEC	0.31	PHQ	0.09	0.060
GESDECK	0.30	HYDRDECK	0.08	0.020
HYDRDECK	0.29	SALTYP	0.07	0.085
CHLQ	0.21	AREA	0.07	0.120
WF	0.21	BESCHATT	0.04	0.240
SALTYP	0.20	BRYODECK	0.05	0.340
AREA	0.13	PHYCDECK	0.03	0.495
PHYCDECK	0.12	PLSPEC	0.03	0.520
BRYODECK	0.10	WUCHSF	0.03	0.505
WUCHSF	0.08	WF	0.03	0.580
OXYG	0.08			
PLSPEC	0.07	SUM = 2.115	specvar	envvar
		1. Achse	29.0 %	38.8 %
		2. Achse	44.0 %	58.7 %

Auch bei der CCA über das Gewässersystem und die Artenzusammensetzung auf Norderney werden Standorte bzw. Artengruppen nach Vorkommen in größeren bzw. salzhaltigeren Gewässern getrennt (Abb. 20). Die Besiedlung der Gewässer ist alles in allem einheitlicher, aber ebenfalls sehr divers. Im Gegensatz zur CCA von Borkum korrespondieren hier die Variablen Wasserführung und Tiefe sowie Größe bzw. Größe und Sediment nicht in der gleichen Weise, wodurch sich etwas andere Gruppierungen ergeben. Insbesondere *Sigara falleni*, *S. iactans*, *S. distincta*, *Corixa dentipes* und *C. affinis* waren in pflanzenreichen Gewässern abundant, *Sigara nigrolineata* auch in Gewässern mit höherer Salinität. Im Rahmen der angegebenen Ordination werden 41,1 % der Varianzen durch die ersten beiden kanonischen Achsen erklärt (Summe der ungezwungenen Eigenwerte = 2,058), wobei insbesondere die Variablen Wasserführung, Gewässergröße und -tiefe mit der ersten, Anzahl der Pflanzenarten und Wuchsförderdiversität mit der 2. Kanonischen Achse korrespondieren.

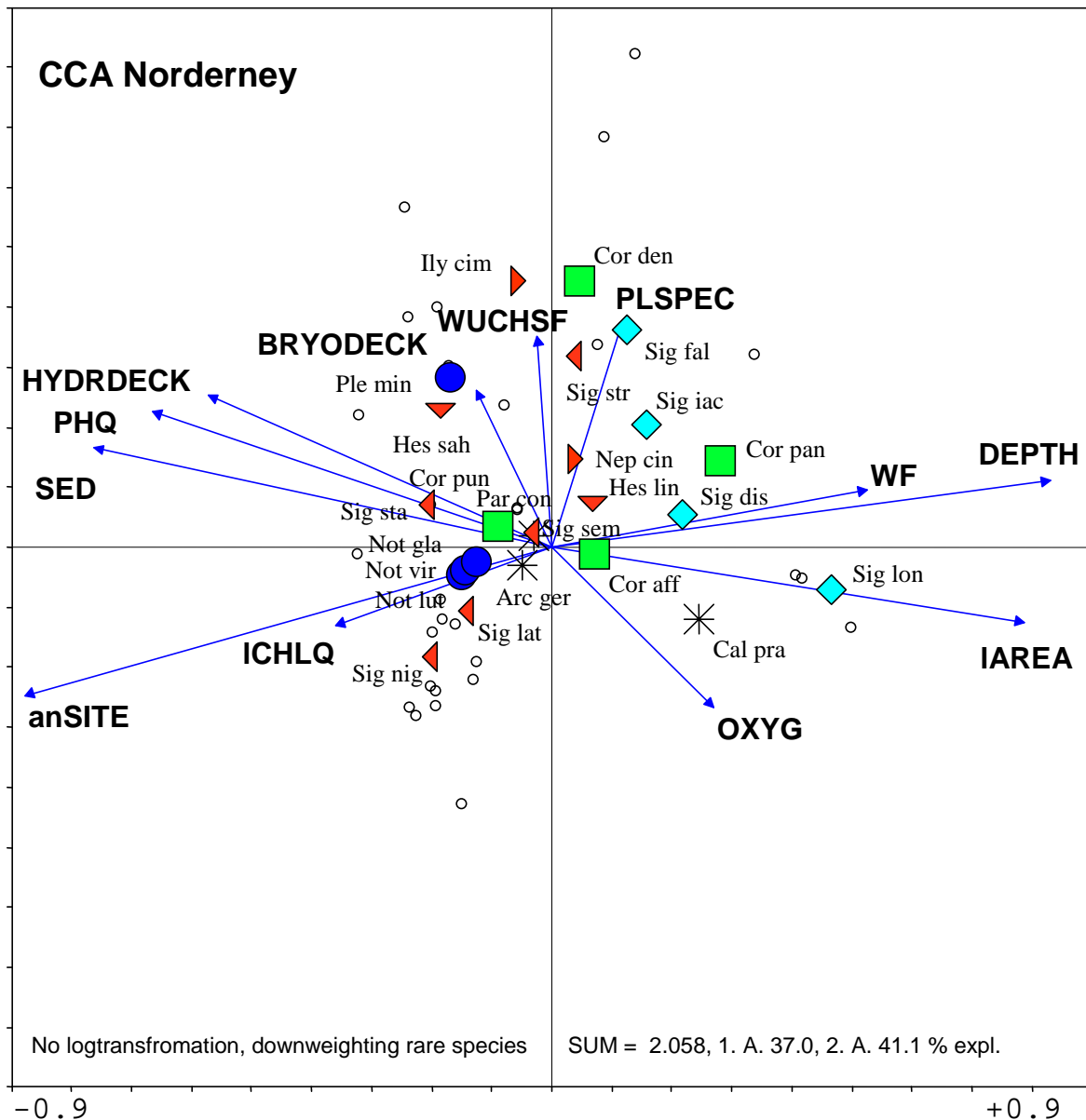


Abb. 20 Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 29 Gewässern auf Norderney unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen (Daten nicht logtransformiert, downweighting rare species).

Für die Besiedlung der Gewässersysteme auf Wangerooge ergibt sich ein etwas anderes Bild. Durch verschiedene CCAs werden zwischen 21 und 30 % der Varianzen der Individuenzahlen über die ersten beiden kanonischen Achsen erklärt. Die marginalen und konditionalen Effekte der Variablen anSITE, HYDRSPEC, PHQ, DEPTH, BRYODECK sind hoch; insbesondere Gewässergröße, Beschattung und auch Salinität sind dagegen für die ausgebildeten Lebensgemeinschaften der Nepomorpha auf Wangerooge von geringerer Bedeutung (Tab. 13). Die marginalen Effekte der verschiedenen Vegetationsbedeckungsvariablen sind im allgemeinen gering für die Artenzusammensetzungen der Gewässer, wobei die konditionalen Effekte der Variablen HYDRDECK und WUCHSF noch signifikant sind.

Tab. 13 Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes der besten 16 Variablen nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für *Nepomorpha* auf Wangerooge (untransformierten Daten von 53 Aufnahmen).

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
anSITE	0.24	anSITE	0.24	0.005
PHQ	0.24	HYDRSPEC	0.09	0.005
HYDRSPEC	0.15	PHQ	0.08	0.035
WF	0.12	DEPTH	0.08	0.020
BRYODECK	0.11	BRYODECK	0.07	0.085
CHLQ	0.11	WUCHSF	0.07	0.020
SALTYP	0.10	HYDRDECK	0.03	0.340
WUCHSF	0.09	PLSPEC	0.03	0.585
DEPTH	0.08	AREA	0.03	0.370
SED	0.07	BESCHATT	0.02	0.680
PLSPEC	0.06	SED	0.02	0.750
OXYG	0.05	CHLQ	0.02	0.690
HYDRDECK	0.05	WF	0.03	0.500
GESDECK	0.05	SALTYP	0.03	0.465
PHYCDECK	0.05	PHYCDECK	0.03	0.460
BESCHATT	0.03	OXYG	0.02	0.830
AREA	0.03			

Das Ordinationsdiagramm über die auf Wangerooge einbezogenen 53 Aufnahmen, 25 *Nepomorpha*-Arten und 16 Umweltvariablen, mit dem 22,0 % der Varianzen der Individuenzahlen erklärt werden, ergibt eine deutliche Trennung nach Artengruppen entsprechend der Lage der Artenpunkte in den einzelnen Quadranten (Abb. 21).

- Die erste Gruppe von Arten ist charakteristisch für tiefere Gewässer in Dünenbereichen mit weniger starken Wasserstandsschwankungen und geringem Salzgehalt. In dieser Gruppe sind die Notonectiden durch *Notonecta lutea*, Corixiden durch *Sigara distincta* und *Sigara scotti* aus der Gattung *Sigara* Untergattung *Subsigara* sowie *Arctocorisa germar*, *Corixa panzeri* und die übrigen *Nepomorpha* durch *Ilyocoris cimicoides* vertreten.
- In der zweiten Gruppe finden sich Gewässer mit üppiger Makrophytenvegetation oder hoher Bryophytenbesiedlung und hoher Wuchsformendiversität. In diesen meist kleineren Lebensräumen sind *Notonecta obliqua*, *Plea minutissima*, *Corixa dentipes*, *Sigara semistriata*, *Callicorixa praeusta*, die *Hesperocorixa*-Arten sowie *Nepa cinerea* in hoher Stetigkeit und z.T. hoher Abundanz vertreten.
- In einer kleineren dritten Gruppe finden sich Arten, die weitgehend auf flachere, eher zur Verlandung neigende Tümpel der höheren und tiefer gelegenen Salzwiesenbereiche

mit höheren Salzgehalten des Gewässers beschränkt sind: *Sigara stagnalis*, *S. striata*, *S. nigrolineata* und *Paracorixa concinna*.

- Die in der Nähe des Ordinationszentrums gelegenen Artenpunkte von *Notonecta glauca*, *N. viridis*, *Corixa affinis*, *Sigara falleni*, *S. iactans* und *Sigara lateralis* fügen sich nicht in die genannten Gruppen. Diese Arten kommen zusammen auf Wangerooe in den größeren Gewässern mit üppiger Phycophytenbesiedlung und höherem Eutrophierungsgrad vor. *Sigara iactans* fällt heraus wegen ihres nahezu ausschließlichen Vorkommens in zwei hinsichtlich der Vegetation sehr unterschiedlichen Gewässern mit geringen Individuendichten.

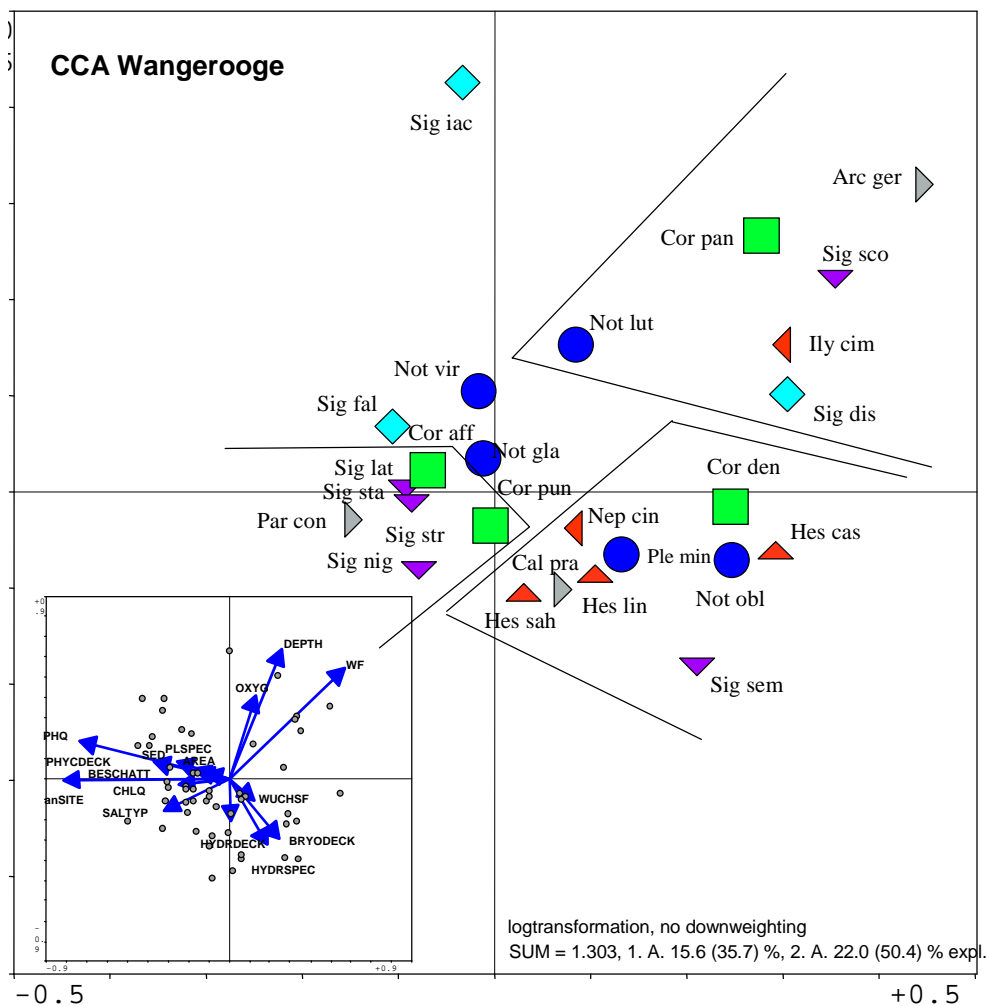


Abb. 21 Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 53 Gewässern auf Wangerooe unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen (Daten logtransformiert).

Überlagert wird die Einteilung nach der Lage der Artenpunkte in verschiedenen Quadranten durch eine Gruppierung recht nahe beieinander, allerdings zentrumsnah platzierter Arten mit hoher Toleranz gegenüber dem Salzgehalt der Gewässer. Diese Gruppe wird von *Sigara stagnalis*, *S. lateralis*, *S. striata*, *S. nigrolineata*, *Paracorixa concinna* und *Corixa affinis*, aber auch *C. punctata* gebildet.

Die Ordinationen nach CCA über die Artenzusammensetzungen und Gewässersysteme der einzelnen Inseln unter Berücksichtigung unterschiedlicher Kombinationen von Umweltvariablen ergibt, daß die Gewässersysteme der einzelnen Inseln sehr unterschiedlich sind und dementsprechend auch unterschiedlich durch Heteropteren besiedelt sind. Das gilt nicht nur für die Präsenz und Abundanz einzelner Arten auf bestimmten Inseln, sondern auch für die Bildung von charakteristischen Artenzusammensetzungen unter bestimmten Bedingungen. Auf allen Inseln sind unterschiedliche Kombinationen von Umweltvariablen für die Artenzusammensetzung und deren spezifische Ausprägung wichtig.

Zur eingehenderen Klärung des Einflusses der Variablen auf die Artenzusammensetzungen der Gewässersysteme der Inselgruppe wurden weitere kanonische Korrespondenzanalysen durchgeführt, wobei Gruppen von Gewässern mit bestimmten Eigenschaften getrennt zu berücksichtigen waren. Insbesondere sollte der Einfluß des Salzgehaltes und der Gewässergröße, aber auch der Lage auf den Inseln ausgeschaltet werden. Es wurde folgende Gruppierung vorgenommen:

1. Kleinere Gewässer (Größe < 1000 qm) mit geringem Salzgehalt ($\text{Cl}^- < 160 \text{ mg/l}$);
2. Kleinere und eher süße Gewässer nur in Dünenbereichen.

Andere Zusammenstellungen bzw. Gruppierungen führten nicht zu weitergehenden aussagekräftigen Ergebnissen. Bei diesem Vorgehen ist zu bedenken, daß es eine signifikante Korrelation zwischen Gesamtindividuenzahlen und der logarithmierten Flächengröße der Tümpel gibt ($R^2 = 0,253$, $p = 0,002$, für alle Gewässer kleiner 1000 qm und weniger als 1000 Individuen $R^2 = 0,0642$, $p < 0,002$, Abb. 22). Kleinere Gewässer weisen also statistisch geringere Individuenzahlen und geringere Artenzahlen auf (vgl. auch Kap. 5.6), so daß die Ordinationsdiagramme über Teilmengen der untersuchten Standorte nicht unmittelbar mit denen über den gesamten Datensatz verglichen werden können.

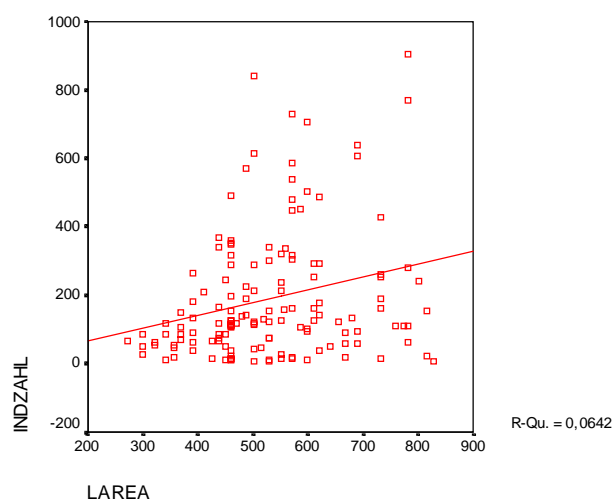


Abb. 22 Regression zwischen Individuenzahlen und Flächengrößen aller Standorte < 1000 qm und < 1000 Individuen. (Gewässergröße: logtransformierte Daten * 100).

Unter Berücksichtigung von Daten der untersuchten kleineren, höchstens geringfügig brackigen Gewässern ($N = 76$) ergeben sich bei der CCA hinsichtlich der konditionalen Effekte der Umweltvariablen hohe Erklärungsanteile der Variablen pH-Wert der Gewässer, Verlandungsneigung, Anzahl der vorhandenen Hydrophytenarten, Gewässergröße und -tiefe (Tab. 14). Bei der schrittweisen Hinzunahme weiterer Variablen werden für andere Variablen ebenfalls noch signifikante Erklärungsanteile erreicht. Während die mit dem Faktor Salinität korrelierten Variablen anSITE, SALTYP (hier ausgeschlossen) und CHLQ erwartungsgemäß keine signifikanten Effekte auf die Ordination aufweisen, wird der Faktor AREA bereits an 4. Stelle in das Modell aufgenommen und ist damit auch für die Gruppe der kleineren Gewässer von Bedeutung. Im Rahmen verschiedener Varianten der CCA werden jeweils um 15 % der Varianzen der Individuenzahlen erklärt.

Tab. 14 Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes der besten 15 Variablen nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für *Nepomorpha* in kleinen, süßen Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln (untransformierte Daten von 76 Gewässern mit Area < 1000 qm, Cl- < 160 mg/l).

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
PHQ	0.16	PHQ	0.16	0.005
WF	0.12	WF	0.13	0.005
DEPTH	0.12	HYDRSPEC	0.11	0.005
HYDRSPEC	0.11	AREA	0.10	0.040
BRYODECK	0.11	DEPTH	0.08	0.010
HYDRDECK	0.10	PLSPEC	0.06	0.070
AnSITE	0.09	anSITE	0.07	0.035
GESDECK	0.08	SED	0.06	0.035
WUCHSF	0.08	WUCHSF	0.06	0.065
OXYG	0.08	PHYCDECK	0.06	0.040
PHYCDECK	0.08	HYDRDECK	0.06	0.040
AREA	0.07	OXYG	0.05	0.045
PLSPEC	0.07	BRYODECK	0.04	0.210
SED	0.06	BESCHATT	0.04	0.285
CHLQ	0.05	CHLQ	0.02	0.605
BESCHATT	0.04			
			specvar	envvar
Summe ungezwungener Eigenwerte =		1. Achse	8.8 %	23.6 %
2.958		2. Achse	15.1 %	40.4%

Das Ordinationsdiagramm unter Berücksichtigung der 11 besten Umweltvariablen ergibt zunächst einen Grundartenbestand der kleineren, süßen Gewässer (im Zentrum des Ordinationsdiagramms Abb. 23). Diese Artengruppe mit sehr regelmäßig in diesen Lebensräumen vorkommenden Vertretern wird aus *Notonecta glauca*, *Plea minutissima*, *Sigara striata*, *S. lateralis*, *Corixa punctata* und *C. affinis* gebildet, die jeweils auf nahezu allen Inseln vertreten sind.

Innerhalb einer weiteren Gruppe von 88 in Dünenbereichen gelegenden, ebenfalls kleineren und wenig brackigen Gewässern ergaben sich im Rahmen der CCA ähnliche konditionale Effekte der Umweltvariablen. Für die Artenzusammensetzungen dieser Standorte ist der Einfluß der Faktoren Gewässergröße und Salinität kaum mehr nachweisbar (Tab. 15). Es zeigt sich, daß der Salzgehalt des Gewässers ab einer bestimmten Grenze (etwa zwischen 180 und 120 mg Cl/l) für die Artenzusammensetzungen des Gewässers nur noch eine sehr untergeordnete Rolle spielt. Alle Arten der Inseln können sich offenbar unter Salzgehalten dieser Größenordnung reproduzieren und Populationen bilden, gleichwohl gibt es Auswirkungen des Streßfaktors Salzgehalt auf die zu erreichenden Populationsdichten. Dagegen kommt in diesen Gewässern den die Vegetation beschreibenden Parametern eine größere Rolle zu.

Tab. 15 Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes der besten 12 Variablen nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für *Nepomorpha* in kleinen, süßen Dünentümpeln auf den Ostfriesischen Inseln (untransformierte Daten von 88 Gewässern mit Area < 1000 qm, Cl⁻ < 160 mg/l und Lage im Dünenbereich).

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
PHQ	0.14	PHQ	0.14	0.005
DEPTH	0.12	DEPTH	0.12	0.005
WF	0.11	HYDRSPEC	0.11	0.005
BRYODECK	0.10	PLSPEC	0.08	0.020
HYDRSPEC	0.10	BRYODECK	0.08	0.035
GESDECK	0.09	WUCHSF	0.07	0.030
HYDRDECK	0.09	OXYG	0.07	0.010
WUCHSF	0.08	PHYCDECK	0.07	0.045
OXYG	0.07	IAREA	0.05	0.045
IAREA	0.07	WF	0.05	0.065
PHYCDECK	0.06	SED	0.06	0.015
PLSPEC	0.06	HYDRDECK	0.05	0.100
SED	0.04			
ICHLQ	0.03	Summe ungezwungener Eigenwerte = 3.152		
SALTYP	0.02		specvar	specenv
		1. Achse	8.6 %	27.0 %
		2. Achse	14.0 %	44.0 %

Das Ordinationsdiagramm mit den besten 12 Variablen (Abb. 24) zeigt, daß der Grundartenbestand in den Dünentümpeln und damit im allgemeinen auch die Artendiversität größer ist als es sich für die kleineren, süßen Gewässern unabhängig von ihrer Lage ergab. Die Trennung in unterschiedliche, jeweils hinzutretende Arten ist hier deutlicher, entspricht aber im wesentlichen der o.a. Gruppierung.

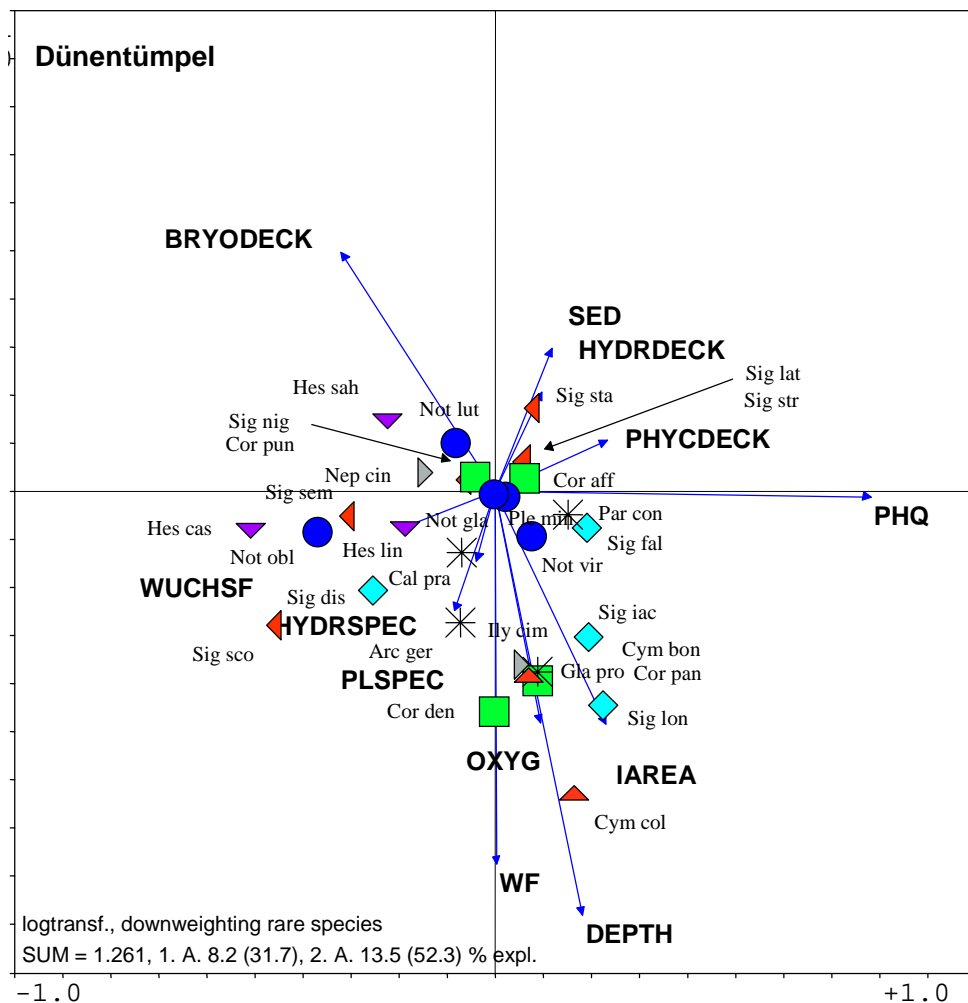


Abb. 24 Ordinationsdiagramm nach CCA für Nepomorpha auf Grundlage von 88 kleinen, süßen Dünentümpeln unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen (Daten logtransformiert).

Aufgrund der mit unterschiedlichen Kombinationen von Umweltvariablen durchgeführten kanonischen Korrespondenzanalysen für die Nepomorpha-Artenszusammensetzungen der Gewässer auf den Inseln insgesamt, der einzelnen Inseln und verschiedener, durch bestimmte Eigenschaften charakterisierter Gewässer auf den Inseln können zusammenfassend die wichtigsten Habitatfaktoren und Bedingungen für die Artenverteilungen angegeben werden (Tab. 16). Es zeigte sich, daß im allgemeinen die Faktoren Gewässergröße und -tiefe, Lage auf den Inseln und Salzgehalt, Vegetationsbedeckung und Beschattung durch die Uferrandvegetation die wichtigsten Variablen sowohl für die Charakterisierung der Standorte (wie durch Hauptkomponentenanalyse gezeigt) als auch für die Artenszusammensetzungen der aquatischen Heteropteren sind (wie durch verschiedene CCAs gezeigt). Wichtige Umweltvariablen sind in verschiedenen Fällen im einzelnen Sediment (Substrat) des Gewässers, pH-Wert, Verlandungsneigung sowie verschiedene Faktoren, die die Vegetation der Gewässer charakterisieren. Deren Bedeutung wird insbesondere deutlich, wenn die Gewässerfauna einzelner Inseln oder ausschließlich die für die Gesamtdiversität der Insel wichtigen Dünentümpel betrachtet werden.

Tab. 16 Marginale und konditionale Effekte verschiedener Umweltvariablen bei unterschiedlichen kanonischen Korrespondenzanalysen unter Einbeziehung verschiedener Gewässersysteme (1 bis 7 = Reihenfolge nach den Effekten, jeweils erste Zeile = marginale Effekte, linksbündig, jeweils 2. Zeile = konditionale Effekte, rechtsbündig).

1	2	3	4	5	6	7
155 Gewässer auf allen Inseln - Nepomorpha						
IAREA	DEPTH	BESCHATT	anSITE	ICHLQ	SALTYP	WF
IAREA	BESCHATT	GESDECK	ICHLQ	DEPTH	SED	PHQ
155 Gewässer auf allen Inseln - Corixidae						
IAREA	BESCHATT	DEPTH	anSITE	ICHLQ	SALTYP	SED
IAREA	BESCHATT	ICHLQ	GESDECK	SED	DEPTH	PHQ
29 Gewässer auf Norderney - Nepomorpha						
anSITE	DEPTH	SED	PHQ	BESCHATT	HYDRSPEC	GESDECK
anSITE	HYDRSPEC	CHLQ	SED	DEPTH	PHQ	HYDRDECK
53 Gewässer auf Wangerooge - Nepomorpha						
anSITE	PHQ	HYDRSPEC	WF	BRYODECK	CHLQ	SALTYP
anSITE	HYDRSPEC	PHQ	DEPTH	BRYODECK	WUCHSF	HYDRDECK
76 kleinere, süße Gewässer auf allen Inseln - Nepomorpha						
PHQ	WF	DEPTH	HYDRSPEC	BRYODECK	HYDRDECK	anSITE
PHQ	WF	HYDRSPEC	AREA	DEPTH	PLSPEC	anSITE
88 Dünentümpel auf allen Inseln - Nepomorpha						
PHQ	DEPTH	WF	BRYODECK	HYDRSPEC	GESDECK	HYDRDECK
PHQ	DEPTH	HYDRSPEC	PLSPEC	BRYODECK	WUCHSF	OXYG

Die Kombination insbesondere dieser genannten Umweltvariablen führt auf den unterschiedlichen Inseln jeweils zu unterschiedlichen Artenzusammensetzungen in den Gewässern, so daß sich sowohl charakteristische Artenzusammensetzungen bestimmter Tümpel mit bestimmten Kombinationen von Eigenschaften bestimmen lassen als auch charakteristische Artenzusammensetzungen bestimmter Tümpel auf bestimmten Inseln.

5 Diskussion

5.1 Allgemeines

Für die verschiedenen räumlichen Betrachtungsebenen erscheinen die Habitatbedingungen und -faktoren der Gewässersysteme und der einzelnen Gewässer auf den Inseln als Rahmenbedingungen für die Ansiedlung von Organismen bestimmter Arten aus einem im umliegenden Bereich vorhandenen Artenpool, wobei biotische Interaktionen zwischen den lokalen Populationen das tatsächliche Erscheinungsbild der Biozönose mitbestimmen können. Für die Muster von Artenzusammensetzungen sind drei verschiedene räumliche Skalen zu unterscheiden, die Inselgruppe, einzelne Inseln und einzelne Gewässer auf bestimmten Inseln. Die Regulative sind im übrigen dynamisch konzipiert, und es lassen sich langfristige (mehrere Jahre umfassende), mittelfristige (etwa saisonale) und kurzfristige Veränderungen und Entwicklungen unterscheiden. Dabei können größerskalige Prozesse z.T. mit kleinskaligen in Wechselwirkung stehen. Als wichtigste strukturierende Aspekte ergeben sich somit räumliche

Aspekte (Ort einer lokalen Population oder Lebensgemeinschaft, Patch einer dominanten Art), Aspekte des Austausches zwischen lokalen Populationen und ihrem Kontext (Metapopulation) und zeitliche Aspekte (demographische Kontinuität einer Population). Des weiteren ergeben sich unmittelbar Fragen nach der Abgrenzung (Grain) des jeweiligen Untersuchungsobjektes sowie der Homogenität der Standortfaktoren bzw. auch der biotischen Interaktionen und damit den treibenden Kräften für die kleinräumige Differenzierung und Musterbildung nach Artenbesatz und Abundanz. Austauschprozesse zwischen vorab abgrenzbaren Einheiten (Gewässer, Insel) definieren den Extent der Untersuchungen. Hier ergibt sich die Frage nach der Stabilität der beobachteten Objekte (Artenzusammensetzungen) bzw. den Stabilitätsgrenzen und -kriterien sowie den Mechanismen der Stabilisierung und der Instabilisierung, sofern sie einer mechanistischen Modellierung zugänglich sind.

In der Ökologie wurden verschiedene Ansätze entwickelt, um mit der Komplexität und Dynamik ökologischer Objekte wie der Lebensgemeinschaften umzugehen. Neben rein mathematischen Ansätzen stehen sich der Ansatz der Prozeßmodellierung (Ökosystemforschung), der vergleichende Ansatz (Ansatz der Analogieschlüsse) und der Ansatz über empirische Modellierung (explorative Datenanalyse, pluralistische Datenanalyse) gegenüber. Im vorliegenden Rahmen wird der Ansatz der "empirischen Modellierung" (Wiegleb 1992, Michener 1997) verfolgt. Unter "empirischer Modellierung" verstehen wir die Kombination verschiedener statistischer Ansätze wie räumlicher Statistik ("Geostatistik"), Zeitreihenanalyse, Clusteranalyse, kanonische Korrespondenzanalyse u.a. multivariater Techniken, die den Vorteil haben, daß sie zu unterschiedlichen Erkenntniszwecken eingesetzt werden können (Mustererkennung in komplexen Situationen, Klassifikation, Hypothesenbildung, Erstellung von Prognosen). Entscheidend für den Erfolg eines solchen Ansatzes ist die Auswahl der geeigneten Deskriptoren und Beobachtungsebenen (Allen & Hoekstra 1992, Ehrenfeld & Toth 1997).

Zur Erklärung und Vorhersage der "community patterns" sind zunächst die ökologischen Eigenschaften der an den lokalen Artenzusammensetzungen beteiligten Arten zu berücksichtigen. Dies betrifft das Spektrum der ökologischen Ansprüche einzelner Arten und Bedingungen, unter denen sie vorkommen bzw. unter denen optimale Entwicklungsmöglichkeiten der Populationen gegeben sind (Toleranzbreiten für bestimmte Standortbedingungen und Habitatfaktoren). Anschließend können die auftretenden und beobachteten Muster von Artenzusammensetzungen unter bestimmten Bedingungen modelliert und Eigenschaften der Lebensgemeinschaften weitergehend analysiert werden. Dies erfolgt insbesondere unter Berücksichtigung der Ergebnisse der explorativen Datenanalysen und (indirekt) über Interpretationen von Arten-Individuen-Relationen. Im Anschluß können Aspekte der Störung und Sukzession diskutiert werden. Auch hier sind die verschiedenen räumlichen und zeitlichen Skalen zu berücksichtigen, wobei eine räumliche und zeitliche Hierarchisierung von Mustern und Prozessen angestrebt wird (Allen et al. 1987). Es verbleibt zu prüfen, inwieweit interspezifische Interaktionen wie Konkurrenz das Erscheinungsbild der Artenzusammensetzungen mitbestimmen, und ob die Inselfauna nach Artenzahl und Artenzusammensetzung mit den gängigen Theorien zur Inselbiogeographie in Einklang gebracht werden kann. - Aus den Ergebnissen der Diskussion können einige Vergleiche mit anderen aquatischen Tiergruppen durchgeführt und Folgerungen im Hinblick auf verschiedene Aspekte des Naturschutzes abgeleitet werden.

Für die Inselkette der südlichen Nordsee wurden Artenzusammensetzungen der Nepomorpha unter dem Blickwinkel des Vorkommens von Arten in bestimmten Habitaten und unter bestimmten Bedingungen verschiedentlich diskutiert (für die Niederländischen Inseln vgl. Zwart 1959, Higler & Duffels 1965, Higler 1964, 1965, 1968, Leentvaar & Higler 1962, 1966, für anliegende Festlandbereiche vgl. auch Nieser 1978, 1982, van Nieuwerkerken & van Tol 1978, van Tol & van Nieuwerkerken 1978 sowie Dethier & Bosmans 1979, Bosmans 1982; für die Ostfriesischen Inseln Bröring & Niedringhaus 1988a,b, 1997, Niedringhaus & Bröring 1988, vgl. Bröring & Wiegleb 1998). Dabei wurden im allgemeinen Gewässergröße und -tiefe, Salinität und Anteil organischen Materials im Substrat und im Gewässer als wesentliche Faktoren für die Ausbildung spezieller Muster von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha diskutiert; verschiedentlich, aber weniger häufig wurde auch auf die Rolle der Vegetation der Gewässer hingewiesen. Demgegenüber scheinen Faktoren wie Eutrophierungsgrad und allgemeine "Verschmutzung" für die stehenden Gewässern im Bereich des anliegenden Festlandes eine bedeutendere Rolle zu spielen als auf den Inseln.

Über die Salztoleranz aquatischer Heteropteren liegen umfangreiche Untersuchungen vor (für Ruderwanzen vgl. Scudder 1976 und die dort angegebene Literatur, sowie Savage 1979, 1982). Im Hinblick auf die auf den Ostfriesischen Inseln vorkommenden Arten kann demnach eine Gruppierung der Arten nach grundsätzlichen Toleranzbreiten der einzelnen Arten angegeben werden (vgl. auch Lindberg 1935). In höchstens schwach brackigem Wasser (Salinität bis ca. 5 ‰) leben demnach *Cymatia bonndorffii*, *C. coleoprata*, *Sigara distincta*, *S. semi-striata*, besonders empfindlich auf Salzgehalt reagiert *Hesperocorixa linnaei*. Mittlere Salinitäten (bis ca. 10 ‰) ertragen *Callicorixa praeusta*, *Corixa punctata*, *C. affinis*, *Hesperocorixa sahlbergi* und *Sigara striata*. Deutlich höhere Toleranzbreiten gegenüber dem Salzgehalt weisen *Paracorixa concinna*, *Sigara falleni* sowie *S. lateralis* und *S. stagnalis* auf, wobei für die beiden letztgenannten Salinitäten unter 5 ‰ ungünstig sind (vgl. auch Claus 1958). Nach den hier vorgelegten Ergebnissen sind Salinitäten über ca. 10 ‰ für *Sigara falleni* suboptimal (reproduziert wahrscheinlich nicht, vgl. auch Bosmans 1982: "never in brackish waters"), während *Corixa affinis* auch in Bereichen mit höherem Salzgehalt offenbar günstige Entwicklungsmöglichkeiten vorfindet. Das gleiche gilt für *Arctocorixa germari* (vgl. Savage 1979), und auch *Sigara nigrolineata* wurde gelegentlich in Gewässern mit erhöhten Salzgehalten gefunden. *Sigara striata* ersetzt im mitteleuropäischen Bereich offenbar *Sigara dorsalis* (vgl. Macan 1954b, Jansson 1979), hier insbesondere unter Bedingungen mit höherem Salzgehalt. - Für die Variablen Chloridgehalt und pH-Wert sind die im vorliegenden Rahmen gefundenen Toleranzbreiten der Nepomorpha im Anhang angegeben.

Während die Ernährungsweise der gerromorphen Gruppen sowie der Notonectiden, Pleiden, Naucoriden und Nepiden eindeutig als zoophag angegeben werden kann, war dies für die Corixiden lange umstritten. Es zeigte sich aber, daß sich verschiedene Vertreter der Ruderwanzen sowohl detritophag als auch herbivor (vornehmlich Algen) und carnivor ernähren können, so daß die tatsächliche Ernährungsweise vermutlich vom Nahrungsangebot abhängt, und von den meisten Arten alles genommen wird, was erreichbar ist (vgl. Sutton 1951, Bakonyi 1978, Reynolds 1975, Reynolds & Scudder 1987, vgl. Scudder 1976). Möglicherweise ist die Ernährungsweise im einzelnen leicht unterschiedlich (*Cymatia*-Arten eher zoophag, *Corixa*-

Arten eher phytophag), nach Reynolds (1975) treten einige Arten gelegentlich als Top-Prädatoren im Gewässer auf (vgl. Henrikson & Oscarson 1981). Auch Ei-Kannibalismus, der dann als intraspezifischer Regulationsfaktor nicht auszuschließen ist, wurde beobachtet (Crisp 1960, Pajunen 1970). Im übrigen wurden auch unterschiedliche tageszeitliche Aktivitäten im Hinblick auf die Nahrungsaufnahme beobachtet (z.B. nachtaktive Nahrungsaufnahme bei *Glaenocoris propinqua*, vgl. Southwood & Leston 1959). Im allgemeinen ergab sich vielfach: "saline species mainly feed on algae" (Scudder 1976, vgl. Pearse 1932, Kanyukova 1973, Reynolds 1975).

Aufgrund des reichhaltigen Angebotes in den Gewässern der Ostfriesischen Inseln und der wenig selektiven Ernährungsweise der Corixiden ist nicht davon auszugehen, daß das Nahrungsangebot ein Limitationsfaktor für die Populationsentwicklung darstellt (Scudder 1976). Für die rein zoophagen Gruppen kann dies jedoch nicht von vornherein ausgeschlossen werden.

Die bedeutende Rolle des organischen Materials im Substrat und im Wasser für die Präsenz verschiedener Corixidenarten und für die Ausprägungen von Lebensgemeinschaften wird seit langem diskutiert (z.B. Macan 1938, 1954a, Popham 1949, Savage 1979, 1981, Savage & Pratt 1976). Es zeigte sich, daß viele Arten besonders verbreitet und häufig in Gewässern mit hohen Anteilen an organischer Substanz vorkommen. Dies gilt insbesondere für *Callicorixa praeusta*, *Paracorixa concinna*, *Hesperocorixa linnaei*, *H. sahlbergi* und *Sigara falleni* (z.B. Bosmans 1982, Macan 1954a), während z.B. *Sigara distincta*, *Cymatia coleoptrata* und *C. bonsdorffii* in ihrem Vorkommen weitgehend auf oligotrophe Habitate mit geringem Anteil an organischer Substanz beschränkt zu sein scheinen (Bosmans 1982).

Demgegenüber wurde die Rolle der Vegetationsarchitektur und des Vorkommens bestimmter Pflanzenarten für die Besiedlung durch Wasserwanzen weniger intensiv untersucht. *Hesperocorixa castanea* und *Notonecta obliqua* sowie auch etwa *Cymatia bonsdorffii* kommen nach den vorliegenden Ergebnissen eher in pflanzenreichen Gewässern vor (vgl. Macan 1977, Bosmans 1982), *Hesperocorixa castanea*, *Sigara nigrolineata* und *S. scotti* dagegen eher in Bereichen mit geringerer Vegetation (Macan 1954a, Bosmans 1982). Im übrigen mag die Ufervegetation in vielen Fällen eine Rolle spielen, da ein wesentlicher Faktor für die erfolgreiche Reproduktion die Möglichkeiten zur Eiablage darstellt (Scudder 1976). Dagegen scheint die eingeschränkte Sichtbarkeit von Gewässern durch umgebende Gehölzvegetation von untergeordneter Bedeutung zu sein (Macan 1962). Dieser Faktor ist eher bedeutsam im Hinblick auf die Beschattung der Gewässer und damit auf diurnalen Temperaturverlauf und Helligkeit im Gewässer. Bekannt ist, daß z.B. *Hesperocorixa sahlbergi* oft in beschatteten Waldtümpeln vorkommt (z.B. Macan 1954b).

Von besonderer Bedeutung für die Besiedlung von Inselgewässern, den Austauschraten, Rekolonisationen nach Störungen u.a. sind die Kolonisations- und Migrationsaktivitäten der an den Lebensgemeinschaften der Heteropteren beteiligten Arten. Die Migrationsneigung ist im allgemeinen, besonders bei den Corixiden sehr hoch. Neuentstehende Gewässer werden in kürzester Zeit besiedelt, und es erfolgt eine ständige Einwanderung aus bereits länger bestehenden Lebensräumen (z.B. Weber 1955, 1964, Southwood 1960). In der Anfangsphase ist

die Besiedlung der Gewässer durch bestimmte Arten vielfach zufallsbedingt (ebd., Macan 1962, Popham 1964), wobei aber Arten, die suboptimale Bedingungen vorfinden, sofort wieder abwandern (Macan 1962). Nach Untersuchungen von Popham (1964) beträgt die Flugweite bei Corixiden ca. 80 km, wobei Wanderungen vornehmlich bei Hochdrucklagen gegen Mittag (Popham 1964), z.T. auch gegen Abend (Weber 1955) erfolgen. Es ergab sich im übrigen, daß "migration rates of different species were found to be correlated with the types of habitat which they normally frequent; those normally found in temporary habitats migrate much, while those found in permanent habitats migrate relatively little" (Brown 1951: 545, vgl. Southwood 1960, Popham 1964).

Besonders hohe Wanderneigungen ("flight capacities") ergaben sich für *Paracorixa concinna* und *Sigara lateralis*, die neuentstehende oder gestörte Lebensräume sehr schnell rekolonisieren, ebenso für *Sigara nigrolineata* (Bosmans 1982). Untersuchungen in England ergaben besonders hohe Migrationsraten für *Sigara nigrolineata*, *S. lateralis*, *Callicorixa paeusta*, *Corixa punctata*, *Hesperocorixa sahlbergi*, geringere für *Sigara striata* und *S. falleni* (Brown 1951).

Im allgemeinen ist davon auszugehen, daß die Toleranzbereiche der Nepomorpha relativ groß sind und viele Arten auch unter für sie suboptimalen Bedingungen vorkommen. Dies gilt insbesondere für die Ruderwanzen, bei denen die Migrationsneigung und Kolonisationspotenz sehr hoch sind. Demgegenüber zeigen die Gerromorpha im allgemeinen eine geringere Migrationsneigung, bei einigen Arten sind brachyptere Formen innerhalb der Populationen (innerhalb der ersten oder zweiten Generation im Jahr) häufig (vgl. z.B. Brinkhurst 1959a, Vepsäläinen & Nieser 1977, Bosmans 1985). Das Vorkommen der Arten ist weniger vom Gewässerchemismus abhängig (aufgrund des Nahrungsspektrums z.T. sekundär), als vielmehr von Lage, Verlandungsneigung, Topographie und Architektur der Ufervegetation sowie Nahrungsangebot (z.B. Brinkhurst 1959b, Vepsäläinen & Nummelin 1986, Vepsäläinen 1973, Jamieson & Scudder 1977, vgl. Angaben in Nieser 1982).

5.2 Muster von Artenzusammensetzungen (patches und community patterns)

Artenzusammensetzungen sind keine abstrakten Objekte, sondern historisch gewachsene Ansammlungen von Organismen und Populationen, die ihre spezifische Individualität aufweisen und räumlich sowie zeitlich (wenn auch oft nicht scharf) umgrenzt werden können. Die Beobachtung erfolgt innerhalb eines bestimmten, durch einen gewissen Grad an Heterogenität gekennzeichneten Raumes ("patchiness") und weist eine zeitliche Komponente auf; beides wird zur näheren Beschreibung und Analyse zum Zwecke von Erklärung und Prognose vom Beobachter subjektiv gesetzt und ist vom Auflösungsvermögen desselben abhängig. Artenzusammensetzungen sind somit real verwirklichte Objekte mit bestimmten Eigenschaften, die durch Merkmale wie Artenspektrum, Artenzahl, Verteilung der Individuen der beteiligten Populationen und Interaktionen untereinander zum Ausdruck kommen.

Die Analyse der Lebensgemeinschaften zum Zwecke von Erklärung und Prognose erfolgt über die Erkennung von Mustern und die zu den Mustern führenden ökologischen Prozesse ("pattern and process"), womit ganz klar die epistemologische Grundhaltung empirischer Forschung (im Gegensatz zu ontologischen Spekulationen) in den Vordergrund gerückt wird.

Daraus folgt, daß zunächst eine deutliche Eingrenzung des "grain" und "extent" entwickelt werden muß und klar wird, für welches zeitlich und räumlich dimensioniertes Objekt Erklärung und Prognose erfolgt (Jax et al. 1998). Des weiteren wird möglichst angestrebt, eine räumliche und zeitliche Hierarchisierung der Untersuchungsobjekte (Objekte von wissenschaftlichem Interesse) im Sinne von Allen et al. (1987) zu erreichen (vgl. Wiegleb 1996). Die Extraktion von Mustern über die gesetzten zeitlichen und räumlichen Domänen, die hier mit dem Begriff des "patches" im Verbindung gebracht werden (hier als wiederholt wiedererkennbares, dynamisch konzipiertes Muster einer Artenzusammensetzung in Verbindung mit bestimmten Konstellationen von Habitatfaktoren und -bedingungen, vgl. Beiträge in Pickett & White 1985) erfolgt über explorative Datenanalyse, Datenreduktion und Generalisierung.

Hinsichtlich der Artenzusammensetzung auf den küstennahen Inseln sind vier verschiedene räumliche Skalen zu unterscheiden, die zwanglos hierarchisiert werden können, wobei gewissermaßen der grain der einen zum extent der anderen wird (Tab. 17). Eine weitere Ebene ergibt sich aus der Klassifikation der Inselgewässer etwa in größere und kleinere, süßer und brackige Gewässer, die ebenfalls Gegenstand gesonderter Analysen sein können. Dabei sind alle Skalen dynamisch konzipiert, und die Gegenstände der Erklärung umfassen die Prozesse, die zur Bildung und Veränderung von Eigenschaften des Lebensraumes und der Artenzusammensetzung führen. In diesem Sinne können Muster und Prozesse der verschiedenen Ebenen miteinander verbunden werden (top down-Ansatz, downward causation).

Tab. 17 Grain und Extent für einzelne Beobachtungsebenen zur Erklärung von Mustern insularer Artenzusammensetzungen der Heteropteren im Küstenbereich.

Beobachtungsebene	Grain	Extent	Gegenstand des Interesses für Erklärung und Prognose
Inselkette	Einzelne Insel	Alle Gewässersysteme der Inselkette	Charakterisierung aquatischer Lebensräume auf den Inseln, Artenspektrum der Inselkette im Vergleich zu anderen Inseln und dem Festland
Insel	Einzelnes Inselgewässer	Gewässersystem der Insel	Charakterisierung des Gewässersystems, Artenspektrum der Insel
Inselgewässer	Gewässerabschnitt	Einzelnes Gewässer	Charakterisierung des Gewässers, Artenspektrum des Gewässers
Gewässerabschnitt	Probepunkt der Datenerfassung	Bereich innerhalb eines Gewässers	Charakterisierung des Abschnittes, räumliche Verteilung von Populationen innerhalb eines einzelnen Gewässers, „habitat segregation“

Neben dieser Einteilung nach räumlichen Skalen kann eine Einteilung nach zeitlichen Skalen erfolgen, die weitgehend mit den unterschiedenen räumlichen Skalen kompatibel ist. Für die Ebene der Inselkette sind langfristige Entwicklungen eher maßgeblich und interessant, für die Ebene der Inseln mittelfristige (annuell bis saisonal), für einzelne Gewässer kurzfristige (saisonal bis Tage und Wochen umfassend) und für bestimmte Gewässerabschnitte sehr kurzfristige (saisonal bis diurnal) Entwicklungen. Dabei können Prozesse, die auf größeren Zeitskalen beobachtet werden, maßgeblich auf die unteren Ebenen wirken und sind insofern einzubeziehen (vgl. Kap. 5.3).

Eigenschaften der Gewässersysteme der Inseln, deren Genese eng mit der Entstehung der Inseln und der Entwicklung verschiedener Dünen- (seeseitig) und Salzwiesenbereiche (landseitig) verbunden ist (Leentvaar 1981, Kiauta 1968, Niedringhaus & Bröring 1988, Niedringhaus & Zander 1998), sind im allgemeinen die Abhängigkeit von z.T. stark wechselnden Wasserständen und der mehr oder weniger hohe Salzgehalt durch Spritzwasser oder gelegentliche Überflutungen. Es handelt sich jeweils um diverse Ansammlungen meist kleinerer stehender Gewässer, die durch starke Schwankungen hinsichtlich Topographie, Wasserchemismus und Artenbesatz an Pflanzen und Tieren gekennzeichnet sind. Daraus resultiert das spezifische Artenspektrum der Heteropteren dieser Lebensräume, wie dies auch für andere Tiergruppen herausgestellt wurde (vgl. z.B. Leentvaar 1981, de Kroon et al. 1985, Higler 1964, 1968, für Cladocera: Hollwedel 1981, 1988, für andere Gruppen: Niedringhaus & Zander 1998). Das Artenspektrum der Heteropteren besteht entsprechend im wesentlichen aus den migrationsaktivsten, im angrenzenden Festlandsbereich häufigeren, großenteils salztoleranteren Arten, wobei die Arten der Fließgewässer und größerer Seen keine Besiedlungsmöglichkeiten auf den Inseln vorfinden. Dabei ist der Besiedlungsgrad verglichen mit dem anderer Insektengruppen als vergleichsweise hoch einzuschätzen (vgl. Bröring 1992, Bröring et al. 1993, Bröring & Niedringhaus 1997).

Die indirekten Gradientenanalysen für die Artenzusammensetzungen der Inselkette ergeben sowohl spezifische und unterscheidbare Ansammlungen von Arten auf einzelnen Inseln als auch spezifische Artenspektren für Systeme von einander ähnlichen Lebensräumen auf verschiedenen Inseln. Es zeigte sich, daß spezifische Muster der Arten- und Individuenverteilungen auf einzelnen Inseln und in Lebensräumen auf Inseln mit der Ausprägung des Gewässersystems erklärt werden können. Verschiedene Arten bilden auf einzelnen Inseln Schwerpunkte, und die Verteilungen in den Ordinationsräumen wird bestimmt durch unterschiedliche Populationsdichten einzelner Arten je nach Ausprägungen der Gewässersysteme. Als wichtigste Faktoren wurden Gewässergröße und -tiefe, Lage auf den Inseln und Salzgehalt, Vegetationsbedeckung und Beschattung durch die Uferrandvegetation sowie in verschiedenen Fällen Sediment, pH-Wert, Verlandungsneigung und verschiedene Faktoren, die die Vegetation der Gewässer beschreiben, herausgestellt.

Ergänzende Charakterisierungen der Artengemeinschaften auf qualitativer Ebene können mit diversen Klassifikationsanalysen vorgenommen werden. Für 30 Arten der Nepomorpha ergibt eine Klassifikation nach TWINSPAN (Two-Way Indicator Species Analysis nach Hill 1979b) auf der Grundlage von 155 untersuchten Gewässern im wesentlichen eine Einteilung in 10

Gruppen (Tab. 18), eine Clusteranalyse über gemeinsames Vorkommen der Organismen in ähnlichen Individuendichten eine Einteilung in 4 Gruppen (Abb. 25).

Tab. 18 **Klassifikation von Arten der Nepomorpha mit TWINSPAN (Hill 1979b) unter Berücksichtigung von 155 zoologisch und vegetationskundlich untersuchten Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln.**

Ily cim	Cor den	Not lut	Arc ger	Ple min	Not vir	Sig lat	Not gla	Not obl	Hes cas
Gla pro	Cym bon	Sig iac	Par con	Cal pra	Nep cin	Sig nig	Cor pan	Hes lin	Hes sah
	Cym col		Sig lon	Cor aff	Sig str	Sig sta	Cor pun	Sig sco	
				Sig fal			Sig dis	Sig sem	

Die Klasseneinteilung unter TWINSPAN kann mit den Ergebnissen der (kanonischen) Korrespondenzanalysen analogisiert werden (z.B. Abb. 8 und 9), so daß die gebildeten Artengruppen in den Ordinationsdiagrammen wiedererkannt werden können. In den Klassen 7 und 8 finden sich die häufigen, überall verbreiteten Arten (in den Ordinationsdiagrammen meist zentral angeordnet), in den anderen Klassen die für bestimmte Gewässereigenschaften charakteristischen Arten. Überlagert wird die Anordnung nach Umweltparametern durch die allgemeine Häufigkeit und Verbreitung der einzelnen Arten. Dies gilt noch extremer für das Ergebnis der Clusteranalyse, obwohl hier eine Normierung der Individuenzahlen vor Bildung der Distanzmatrix erfolgte. Es ergibt sich eine vergleichbare Anordnung in ähnliche Klassen wie bei der TWINSPAN-Klassifikation. Im wesentlichen werden 5 Cluster getrennt, wobei eine aus mindestens 3 Unterklassen zusammengesetzt ist. Nach Häufigkeit und gemeinsamem Auftreten bilden danach *Corixa punctata* und *Sigara striata* für alle Gewässer charakteristische Arten, in den brackigen tritt *Sigara stagnalis* dazu, während *Sigara lateralis* praktisch in allen vorhandenen und beprobten Lebensräumen auftritt. Dies entspricht, allerdings mit einigen Unterschieden, der von TWINSPAN gebildeten Gruppe 6, 7 und 8, während die Gruppen 1 und 2 sich im wesentlichen im ersten gebildeten Cluster wiederfinden. Diese Klasse wird nach der Clusteranalyse von den auf den Inseln weniger verbreiteten Arten mit offenbar spezifischeren, auf den Inseln weniger häufig realisierten Habitatanforderungen gebildet.

Auf der Grundlage der durchgeführten Hauptkomponenten-, Korrespondenz-, Klassifikations- und Clusteranalysen können nunmehr bestimmte Muster von Artenszusammensetzungen für verschiedene Kombinationen von spezifischen, typisierbaren Habitatausprägungen angegeben werden. Modelliert wurden diese Muster zunächst für Habitate, die sich im Hinblick auf die Größe, die Salinität und die Vegetationsbedeckung unterscheiden. Dazu wurden die in hohem Maße gleichmäßig durchgeführten Aufnahmen an 156 Gewässern der Inseln einbezogen und in bezug auf die genannten Habitatfaktoren unterteilt: Gewässer < 200 qm vs. Gewässer > 200 qm, Gewässer < 132 mg Cl/l vs. Gewässer > 132 mg Cl/l, Gewässer < 16,9 % Deckung vs. Gewässer > 16,9 % Deckung (jeweils so gewählt, daß immer 50 % der Fälle in jeder Klasse

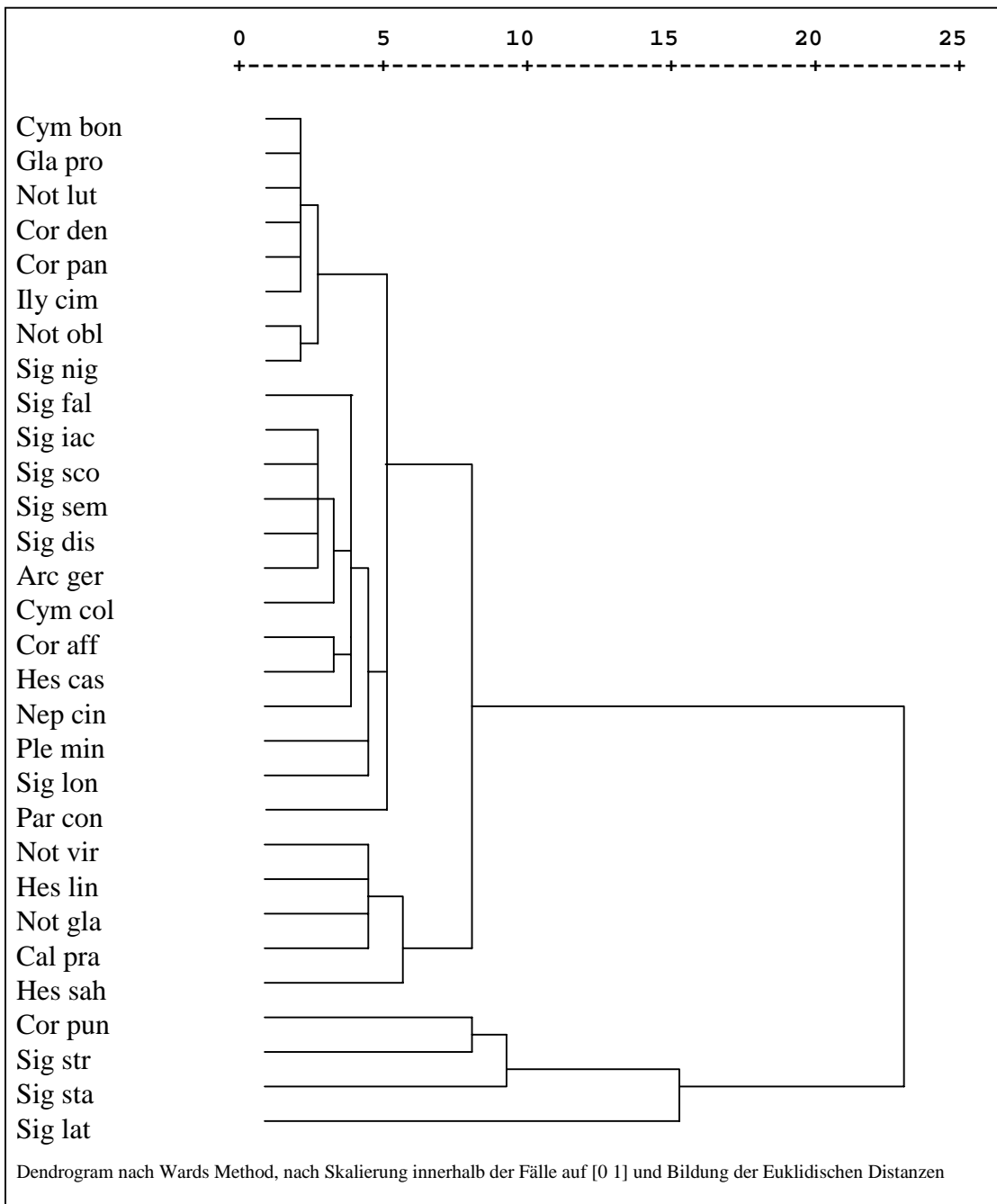


Abb. 25 Dendrogramm nach Clusteranalyse über gemeinsames Auftreten von *Nepomorpha* in 155 Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln.

liegen). Es ergeben sich somit 8 Klassen. Für die Individuendichten wurden folgende Klassen gebildet: 1 - 3 Individuen = 1, 4 - 15 Individuen = 2, 16 - 63 = 3, 64 bis 255 Individuen = 4, ab 256 = 5. Für alle Arten wurde die Präsenz in den Gewässern der jeweiligen Klasse bestimmt (in %) und die Abundanzklasse für die weitere Modellierung verwendet, in der die entsprechende Art am häufigsten auftritt.

Für die Darstellung der Muster von Artenzusammensetzungen (Abb. 26) wurden zunächst diejenigen Arten verwendet, für die sich Präsenzen von über 50 % ergaben. Dies ergibt sich für insgesamt 12 Arten mindestens einmal, in der bei weitem überwiegenden Zahl der Fälle ergeben sich deutlich höhere Präsenzen bis zu 100 %, im Mittel ca. 75 %. Die Abundanz, in der die Art innerhalb eines Typs am häufigsten auftritt, wurde durch geeignete Schrift ausgewiesen. Arten, die besonders häufig in bestimmten Abundanzklassen (über 50 % aller Fälle) auftreten, wurden unterstrichen, bei den übrigen Arten liegt dieser Anteil der in der ausgewiesenen Abundanzklasse auftretenden Arten fast ausnahmslos deutlich über 30 %. Im übrigen konnten nach den Korrespondenzanalysen einige "Begleiter" angegeben werden, die sich als sehr spezifisch für einen bestimmten Lebensraumtyp erwiesen haben.

Die Artenzusammensetzungen sind hinsichtlich der insgesamt dominanten Arten in den unterschiedenen Gewässertypen sehr ähnlich. Es ergeben sich aber augenfällige Unterschiede in den Abundanzen, in denen die einzelnen Arten unter bestimmten Bedingungen meist auftreten. Als arten- und individuenreich erweisen sich die eher süßen Gewässer, aber auch die größeren, vegetationsreichen Brackgewässer, während die Artendiversität besonders in vegetationsarmen (bis -freien) Brackgewässern sehr niedrig ist. Unter Extrembedingungen in bezug auf die hier gewählten Habitatbedingungen ergeben sich allgemein erwartungsgemäß niedrigere Artenzahlen, aber u.U. hohe Individuenzahlen bestimmter Arten. Deutliche Schwerpunkte zeigen *Sigara falleni* für größere, vegetationsarme Gewässer unterschiedlicher Salinität, *Hesperocorixa sahlbergi* und *H. linnaei* für kleinere, süße Gewässer unterschiedlicher Vegetationsbedeckung sowie *Callicorixa praeusta* für größere Gewässer mit nicht zu hohem Salzgehalt.

Aufgrund der relativ homogenen Besiedlung der Inselgewässer durch den dargestellten "Grundartenbesatz" kann aus der Artenzusammensetzung nach den verbreiteten bzw. häufigen Arten nicht auf räumliche Gegebenheiten geschlossen werden (Indikatorfunktion). Es ist im übrigen zu berücksichtigen, daß die Verhältnisse in den Gewässern besonders in Bezug auf die Salinität, Gewässertopographie (und damit Größe) sehr schnell wechseln können (s.u. Kap. 5.3) und die Besiedlung der Gewässer durch *Nepomorpha* zwar sehr schnell, aber doch mit gewisser Zeitverzögerung erfolgt, wodurch sich Übereinanderlagerungen bestimmter Muster von Artenzahlen und Arten-Individuenrelationen ergeben können (vgl. Bröring & Niedringhaus 1988a). Dennoch kann das Modell als Prognoseinstrument verwendet werden. Es zeigt sich dabei, daß die Trefferwahrscheinlichkeit qualitativ relativ hoch (Vorhersage der Artenzusammensetzung nach den häufigen Arten), quantitativ (Vorhersage des Auftretens einer Art in einer bestimmten Abundanz) deutlich niedriger ist. Zur Absicherung von Vorhersagen quantitativer Verhältnisse sind zusätzliche Aspekte wie Zeitpunkt innerhalb der Saison, Witterungsverlauf sowie weitere Eigenschaften der Gewässer notwendig, aber auch dann besonders aufgrund eben der schnell wechselnden Verhältnisse nur eingeschränkt möglich.

Unter Verwendung einer Ordination nach CCA mit einer geeigneten Wahl von Umweltparametern und Bestimmung der Diversitäten, die als Häufigkeits- und Verbreitungsindikatoren interpretiert werden können (Abb. 27), sind die gebildeten Muster um zusätzliche Angaben erweiterbar, so daß sich ein differenzierteres Modell von community patterns ergibt.

<p>GEWÄSSER GROß, SALINITÄT GERING DECKUNGSGRAD DER VEGETATION HOCH</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> Callicorixa praeusta <u>Corixa punctata</u> Corixa affinis Paracorixa concinna Hesperocorixa linnaei Sigara lateralis <u>Sigara striata</u> (Hesperocorixa sahlbergi, Sigara distincta)</p>	<p>GEWÄSSER KLEIN, SALINITÄT GERING DECKUNGSGRAD DER VEGETATION HOCH</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> <u>Corixa punctata</u> Corixa affinis Hesperocorixa linnaei Hesperocorixa sahlbergi <u>Sigara lateralis</u> <u>Sigara striata</u> Sigara stagnalis (Sigara semistriata Hesperocorixa castanea Sigara distincta)</p>
<p>GEWÄSSER GROß, SALINITÄT GERING DECKUNGSGRAD DER VEGETATION NIEDRIG</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> <i>Nepa cinerea</i> Callicorixa praeusta <u>Corixa punctata</u> Corixa affinis Paracorixa concinna Sigara falleni <u>Sigara lateralis</u> <u>Sigara striata</u> (Ilyocoris cimicoides)</p>	<p>GEWÄSSER KLEIN, SALINITÄT GERING DECKUNGSGRAD DER VEGETATION NIEDRIG</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> Corixa affinis <u>Corixa punctata</u> Hesperocorixa linnaei Hesperocorixa sahlbergi <u>Sigara lateralis</u> <u>Sigara striata</u> <u>Sigara stagnalis</u></p>
<p>GEWÄSSER GROß, SALINITÄT HOCH DECKUNGSGRAD DER VEGETATION HOCH</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> Callicorixa praeusta <u>Corixa punctata</u> Corixa affinis Paracorixa concinna <u>Sigara lateralis</u> Sigara stagnalis <u>Sigara striata</u> (Plea minutissima <i>Nepa cinerea</i>)</p>	<p>GEWÄSSER KLEIN, SALINITÄT HOCH DECKUNGSGRAD DER VEGETATION HOCH</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> <u>Corixa punctata</u> Corixa affinis Hesperocorixa linnaei Hesperocorixa sahlbergi <u>Sigara lateralis</u> <u>Sigara striata</u> Paracorixa concinna Sigara stagnalis</p>
<p>GEWÄSSER GROß, SALINITÄT HOCH DECKUNGSGRAD DER VEGETATION NIEDRIG</p> <p><i>Notonecta glauca</i> <i>Notonecta viridis</i> Callicorixa praeusta Corixa punctata Paracorixa concinna Sigara falleni <u>Sigara lateralis</u> <u>Sigara stagnalis</u> Sigara striata</p>	<p>GEWÄSSER KLEIN, SALINITÄT HOCH DECKUNGSGRAD DER VEGETATION NIEDRIG</p> <p><i>Notonecta glauca</i> Corixa punctata Sigara lateralis Sigara stagnalis Sigara striata</p>

Abb. 26

Muster von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha in verschiedenen Gewässertypen der Inseln auf Grundlage von Korrespondenz-, Klassifikations- und Clusteranalysen (sehr hohe Abundanzen: sehr groß/ fett, abundant: normal, in geringen Individuendichten: klein, geklammert = begleitend mit einzelnen Individuen aber reproduktionsaktiv, rein zoophage kursiv; unterstrichen = hohe Frequenz; vgl. Text).

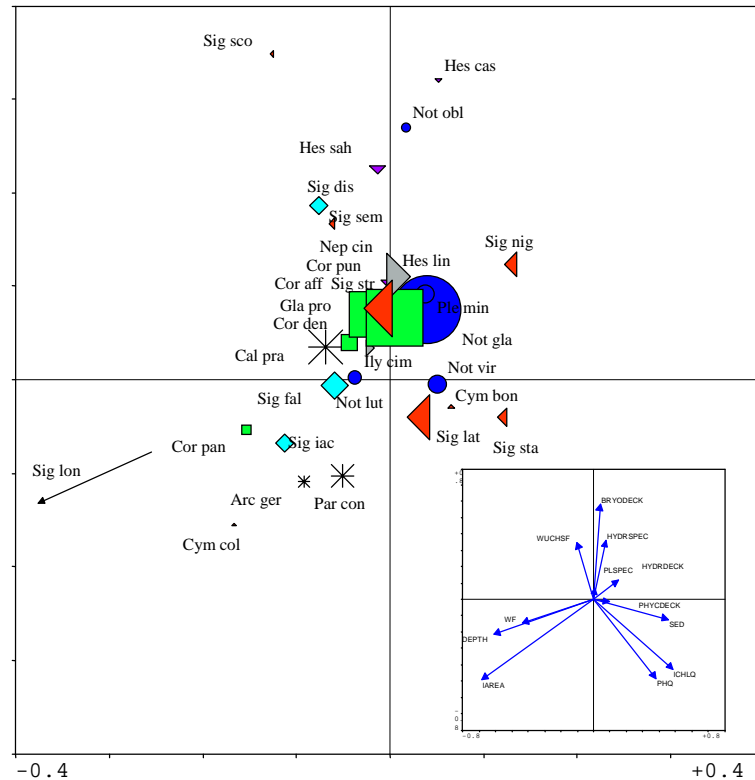


Abb. 27 **N_2 -Diversität (Hill 1973) nach CCA über 30 Nepomorpha-Arten, 155 zoologisch und botanisch untersuchten Gewässern und unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen.**

Es werden 4 Artengruppen je nach Präferenzen für die unterschiedenen Habitattypen gebildet, die als zusätzlicher Artenbestand jeweils ausgewiesen werden können (Abb. 28), wobei sich die Anordnung der Arten z.T. an die Ergebnisse der TWINSPAN-Klassifikation orientiert. Aufgrund der Anordnung der Klassen (Tab. 18) wurden Verbindungen zwischen den Mustern postuliert, die sehr grob als häufig sich ergebende "Hauptentwicklungslinien" bei Änderungen der Gewässerverhältnisse in Bezug auf die gewählten Parameter interpretiert werden können.

Für alle berücksichtigten 30 Arten können nunmehr aufgrund der modellierten Muster Verteilungsschwerpunkte angegeben werden. Hohe Artendiversitäten ergeben sich besonders für Gewässer mit üppiger Vegetation und geringem Salzgehalt des Wassers, hohe Individuendichten oft in größeren Gewässern auch unter extremeren Bedingungen, wobei die rein zoophagen Arten im allgemeinen nicht so hohe Populationstärken erreichen und bessere Entwicklungsmöglichkeiten in weniger salzhaltigen Gewässern vorfinden.

Das Vorkommen der zusätzlichen Arten in bestimmten Gewässern ist weit weniger gut prognostizierbar. Für eine Voraussage der Präsenz sind zusätzliche Informationen über weitere Habitatbedingungen und -faktoren der Gewässer notwendig. So treten *Notonecta obliqua*, *Hesperocorixa castanea* und *Sigara scotti* nur in Gewässern auf bestimmten Inseln auf, *Sigara longipalis* besonders in sehr großen Gewässern und *Sigara nigrolineata* aufgrund ihrer hohen Migrationskraft oft in Gewässern mit höherer Verlandungsneigung, andere Arten in Gewässern mit Anreicherungen von organischem Material.

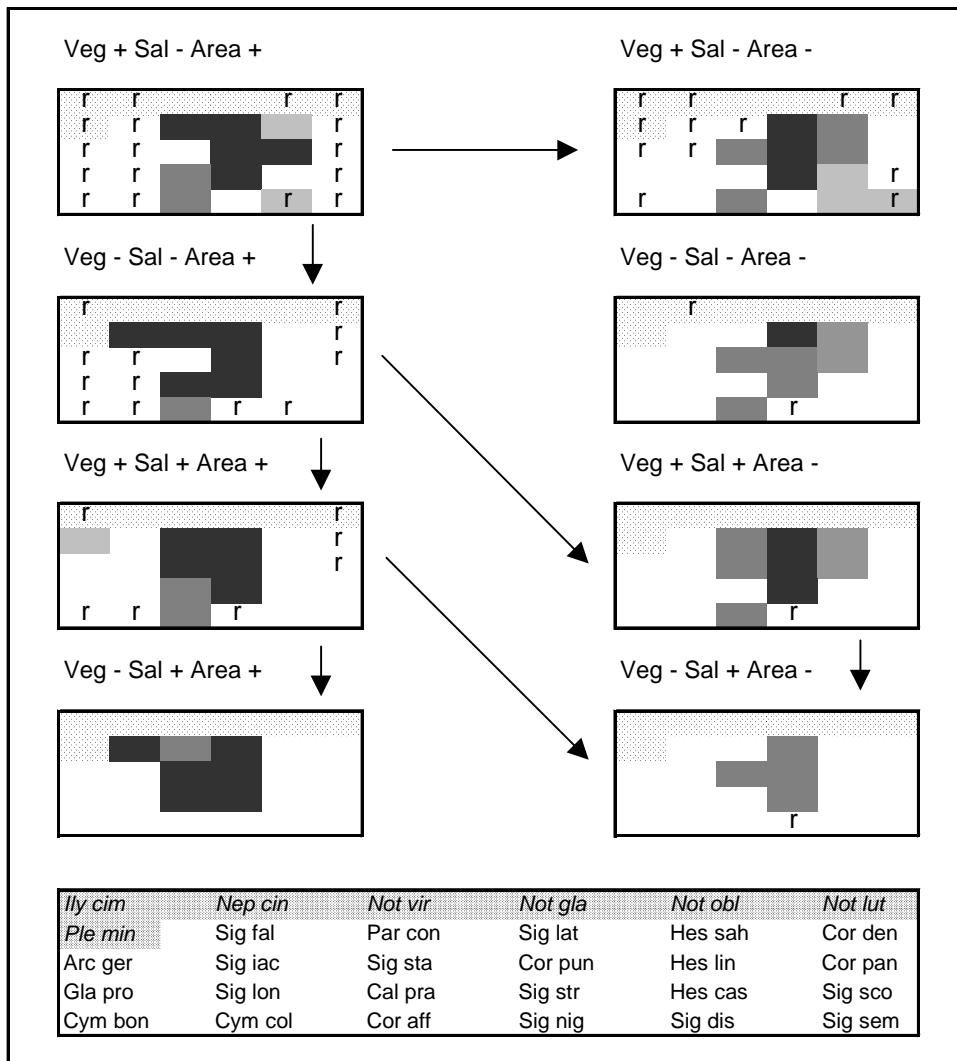


Abb. 28

Schematisiertes Muster von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha auf den Ostfriesischen Inseln für 30 Arten auf Grundlage von Korrespondenz-, Klassifikations- und Clusteranalysen (sehr hohe Abundanz: dunkel, abundant: dunkelgrau, in geringen Individuendichten: grau, vereinzelt = hellgrau, r =begleitend mit einzelnen Individuen aber reproduktionsaktiv, rein zoophage Arten kursiv; Pfeile = Abfolge der Artenklassen nach TWINSpan; vgl. Text).

Das Modell entspricht in Teilen dem bei Bröring & Niedringhaus (1988a, 1997) für die Gewässer der Insel Norderney entwickelten, wobei dort neben der Salinität Eigenschaften wie Anreicherung mit organischem Material, Tiefe (und damit Verlandungsneigung) sowie Substrat (Gewässergrund und Lage auf der Insel) zur Klassifikation der Gewässer und der Artenzusammensetzungen herangezogen worden waren. Es können nach dem o.a. Verfahren weitere Muster von Artenzusammensetzungen unter Verwendung dieser Klassifikationskriterien für Eigenschaften von Gewässern modelliert werden (Abb. 29), wobei wieder Ergänzungen durch die Ergebnisse von Ordinationen nach CCA Verwendung finden. Dazu wurde eine zusätzliche

Variable eingeführt, die alle Gewässer nach weniger stark, stark und sehr stark eutrophiert einteilt (vgl. Niedringhaus & Zander 1998: Tab. A 1). Es zeigt sich auch hier, daß im allgemeinen die Abundanz der vorkommenden Arten geringer, die Artendiversität bzw. das Artenspektrum größer wird bei zunehmender Eutrophierung oder abnehmender Tiefe der Gewässer. Die gleiche Tendenz zeigt sich im Hinblick auf die zunehmende Diversifizierung und den zunehmenden Bedeckungsgrad der Vegetation. Unter extremem Sauerstoffmangel überleben nur noch 5 oder 6 Arten, wobei sich unter diesen Bedingungen vermutlich nur noch *Hesperocorixa sahlbergi* reproduzieren kann.

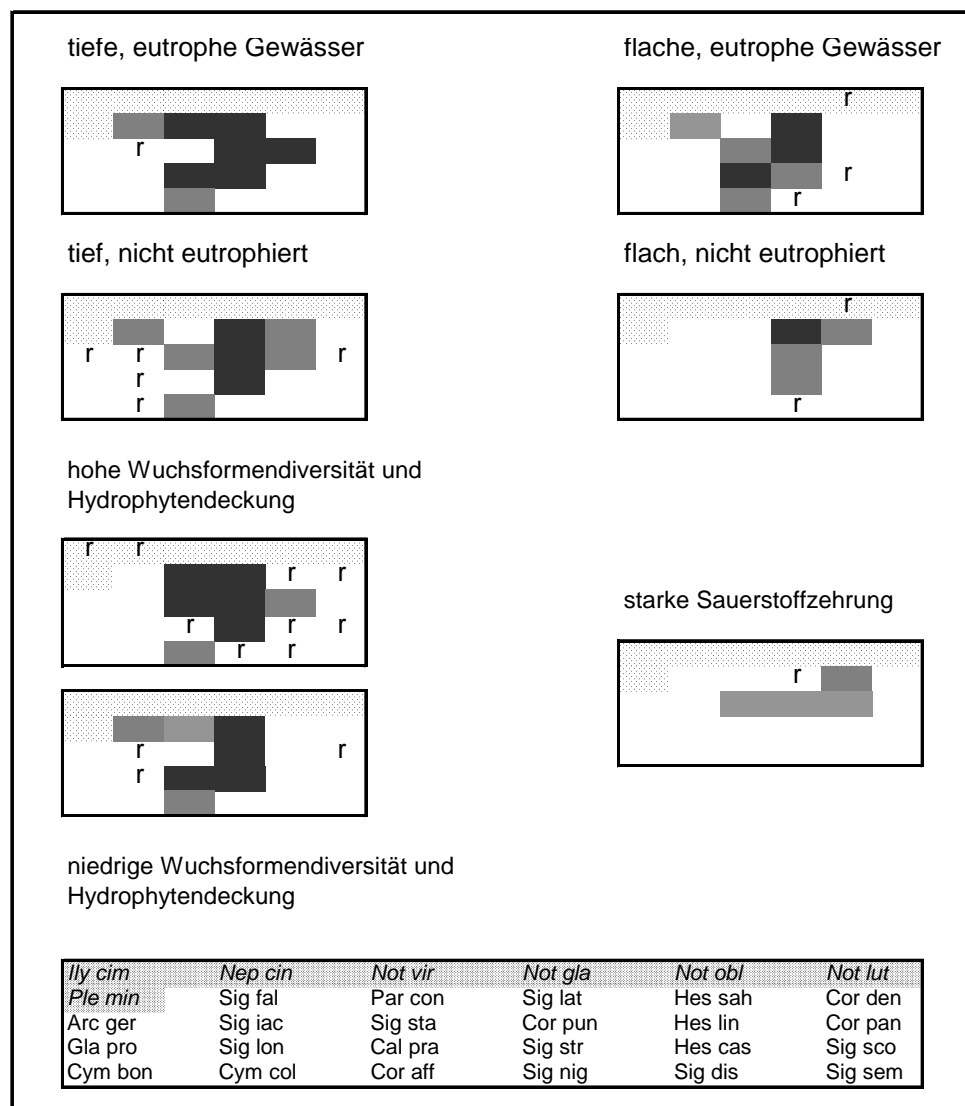


Abb. 29 Schematisiertes Muster von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha nach Trophie, Tiefe, Vegetation und Sauerstoffgehalt von Gewässern (vgl. Abb. 28 und Text).

Nach diesen Darstellungen ergeben sich ausgesprochene Präferenzen von *Nepa cinerea*, *Notonecta viridis*, *Hesperocorixa linnaei* und *H. sahlbergi* für tiefere Gewässer, *Sigara stagnalis* bildet Populationen nur bei flachen und eutrophen bzw. tiefen und nicht eutrophen Verhältnissen oder auch bei üppiger Macrophytenvegetation. *Plea minutissima*, *Notonecta viridis* und *Paracorixa concinna* sind ebenfalls in Gewässern mit dichten Beständen von Macrophyten oft sehr abundant vertreten, während *Sigara falleni* (oft auch *Sigara iactans*) und *Callicorixa praeusta* eher in vegetationsfreieren Gewässern vorkommen. Tiefe und eutrophe Verhältnisse führen oft zu einer starken Besiedlung und Populationsentwicklung von *Paracorixa concinna* und *Callicorixa praeusta*.

Für die Gruppe der Gerromorpha lassen sich kaum Muster von Artenzusammensetzungen für die unterschiedenen Gruppen von Gewässern nach bestimmten Habitatfaktoren und -bedingungen angeben. In höherer Stetigkeit und Abundanz kommen nur *Gerris lacustris* und *G. thoracicus* vor. Letztere ist regelmäßig in mittleren Individuendichten auf allen hier klassifizierten Gewässertypen vertreten, bevorzugt aber möglicherweise größere und tiefere, vegetationsreichere und allgemein weniger belastete Gewässer (vgl. auch Abb. 60).

Muster von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha in den Kleingewässern der Inseln sind im wesentlichen durch die 12 häufigsten und verbreitetsten Arten sowie durch für bestimmte Inseln und bestimmte Kombinationen von Habitatfaktoren und -bedingungen charakteristische Arten gekennzeichnet. Für solche unterschiedlichen Konstellationen von Standorteigenschaften der Gewässer lassen sich wiederholt vorkommende Muster auf Grundlage der Ergebnisse explorativer Datenanalysen abstrahieren und modellhaft gegenüberstellen. Vorkommen und Abundanz der allgemein verbreiteten und häufigen Arten können relativ zuverlässig prognostiziert werden, wenn wichtige Charakteristika der Lebensräume wie Größe, Tiefe, Vegetation Eutrophierungsgrad, Salzgehalt u.a. gegeben sind. Eingeschränkte (weniger zuverlässige) Prognosen sind möglich, wenn Informationen über Verlandungsneigung, Lage auf einer bestimmten Insel o.a. vorhanden sind. Die Zuverlässigkeit der Prognosen ist für Gewässer unter extremeren Bedingungen sowohl im Hinblick auf Artenspektrum als auch Vorkommen in bestimmten Abundanzen höher als umgekehrt.

Die Funktion und Bedeutung der einzelnen zum Kern der Artenzusammensetzungen unter bestimmten Umständen hinzutretenden Arten kann im Zusammenhag mit dem Konzept der Unterscheidung von "opportunistic" und "equilibrium species" (MacArthur 1960) und der Unterscheidung von "fugitive species" (Hutchinson 1957) diskutiert werden. Demgemäß wären die hinzukommenden Arten die "equilibrium species" (später im Rahmen der Theorie zur Inselbiogeographie als K-Selektionisten im Gegensatz zu den r-Selektionisten identifiziert, vgl. MacArthur & Wilson 1967), bei denen die Erhöhung der Populationsdichte einer bestimmten Art die Absenkung der Populationsdichte einer anderen zur Folge hätte (MacArthur 1960: 26ff, 33), so daß die Wahrscheinlichkeit der Extinktion und damit auch eines relativ hohen Artenaustausches ("species turnover") im Gewässer steigt (vgl. Seagle & Shugart 1985). Daraus folgt u.a., daß nicht alle der ein bestimmtes Muster bildenden Arten gleichzeitig in einzelnen Gewässern Populationen bilden, sondern nur ein Teil, entsprechend der speziellen Ausgestaltung der Standortverhältnisse. Auch die schnellen Wechsel der Artenzusam-

mensetzungen und die eingeschränkte Prognosefähigkeit der genauen Artenzusammensetzung sind in diesem Rahmen z.T. erklärbar.

Hinsichtlich der Besiedlung oder Rekolonisation von Gewässern zeigen die "equilibrium species" Eigenschaften der "fugitive species", also von Arten, die über sehr geringe Konkurrenz-kraft ("competitive ability") verfügen, u.U. leere Nischen (hier vornehmlich "empty space") sehr schnell besiedeln und Massenentwicklungen nach Neubesiedlung aufweisen; die Populationen dieser Arten würden schnell wieder zusammenbrechen, wenn andere, konkurrenzstärkere Arten hinzutreten (vgl. auch Macan 1962: 228f.). Solche Arten finden sich eingestreut in allen Gewässern, besonders aber unter bestimmten o.a. Bedingungen. In diesem Sinne wären sie "fugitive" im Hinblick auf bestimmte Konstellationen von Habitateigenschaften. Gradationen solcher Arten wurden allerdings auf den Inseln nicht beobachtet.

Hohe Artenzahlen der Nepomorpha im Gewässer werden vor allem dann erreicht, wenn die Lebensbedingungen allgemein mannigfaltig sind und durch starke Fluktuationen besonders im Hinblick auf hohe Verlandungsneigung oder Sauerstoffmangel gekennzeichnet sind (Macan 1962, in Anlehnung an das erste "Grundprinzip der Biozönotik" von Thienemann 1950, vgl. Bröring & Niedringhaus 1988a). Dies ist nicht gegeben, wenn ein Faktor dominierend wird, was für die Gewässer der Ostfriesischen Inseln etwa für die Faktoren Salzgehalt, Sauerstoffmangel oder Gehalt an organischem Material gilt. Unter solchen Verhältnissen sind die Artenzahlen eher geringer, es werden aber u.U. durchaus hohe Populationsdichten erreicht.

Die Artenzusammensetzungen sind nicht nur durch Artenspektren und Abundanzen der vertretenen Arten charakterisiert, sondern auch durch Eigenschaften wie z.B. Persistenz, Störungsanfälligkeit, Bedeutung von interspezifischen Interaktionen, Abhängigkeit von bestimmten dominierenden Habitatfaktoren. Diese Eigenschaften der Artenzusammensetzungen (species assemblages, communities) können mit Einschränkungen und dem Trend nach aus spezifischen Arten-Individuen-Relationen indirekt erschlossen werden; sie ergeben sich aus der spezifischen Verteilung der Individuenzahlen in "Rangordnungsdiagrammen" (rank order plots) oder Häufigkeitsdiagrammen (vgl. May 1975, Bröring 1991). Theoretisch sind für die Arten-Individuen-Verhältnisse abgesehen von speziellen Fällen (vgl. Wilson 1991a) und grob eingeteilt entweder Annäherungen an die Lognormalverteilung (Preston 1948, 1962, vgl. Wissel 1989), die Logseries-Verteilung (Negative Binomialverteilung, Fisher, Corbet & Williams 1944, Williams 1964) oder die Broken-Stick-Verteilung (MacArthur 1957, 1960, 1965, Webb 1974, Whittaker 1972, 1975) je nach Eigenschaften der community zu erwarten (vgl. ausführliche Diskussion in Pielou 1975, May 1975, Bröring 1981, Schulz 1995).

Bei umfangreichen theoretischen und empirischen Arbeiten ergab sich, daß artenreiche Artenzusammensetzungen mit einer Vielzahl von Wechselwirkungen (interspezifische Interaktionen, Wechselwirkungen zwischen biotischen und abiotischen Faktoren) und einer hohen Dynamik (schnelle Wechsel) eine Arten-Individuenrelation mit annähernder Lognormalverteilung aufweisen (vgl. Bröring 1991). Im Rangordnungsdiagramm (logarithmierte Individuenzahlen auf der Ordinate, Rang auf der Abszisse) ergibt sich eine S-förmige Kurve. Bei sehr hoher Dynamik, geringeren Artenzahlen oder geringer Diversität, Dominanz eines oder weniger Umweltfaktoren ergibt sich eine Logseries-Verteilung, die als Gerade im Rangordnungs-

diagramm erscheint. Diese Verteilung ist ebenfalls charakteristisch für Artenzusammensetzungen in der Phase der Besiedlung oder Erstbesiedlung und wird der "niche-preemption hypothesis" unterlegt. Demgegenüber ist die Broken-Stick- (oder MacArthur-) Verteilung, die als "gekippte" und langgestreckte S-Kurve erscheint, charakteristisch für "gereifte" Artenzusammensetzungen geringerer Dynamik, bei denen interspezifische Interaktionen (Konkurrenz) eine größere Rolle spielen und oft wenige Habitatfaktoren dominieren ("assortative equilibrium", vgl. Wilson 1969, Williamsson 1981); unter diesen Bedingungen sind die Artenzusammensetzungen meist ebenfalls weniger divers als in lognormalverteilten.

Entsprechend dieser groben Einteilung können die gefundenen Artenzusammensetzungen auf den Inseln im Hinblick auf die Bedeutung interspezifischer Interaktionen im allgemeinen, der Vielfältigkeit der Standorteigenschaften, die die Artenzusammensetzungen bestimmen, und die allgemeine Persistenz der Lebensgemeinschaften charakterisiert werden. Für die Artenzusammensetzungen der einzelnen Inseln ergeben sich in dem Rangordnungsdiagramm in jedem Falle deutliche S-Kurven, wobei zur besseren Visualisierung ein Fitting mit einer kubischen Funktion durchgeführt wurde, womit im mittleren Bereich des Diagramms ein grober, für den vorliegenden Zweck aber ausreichender Vergleich mit der theoretischen Lognormalverteilungskurve möglich wird (Abb. 30).

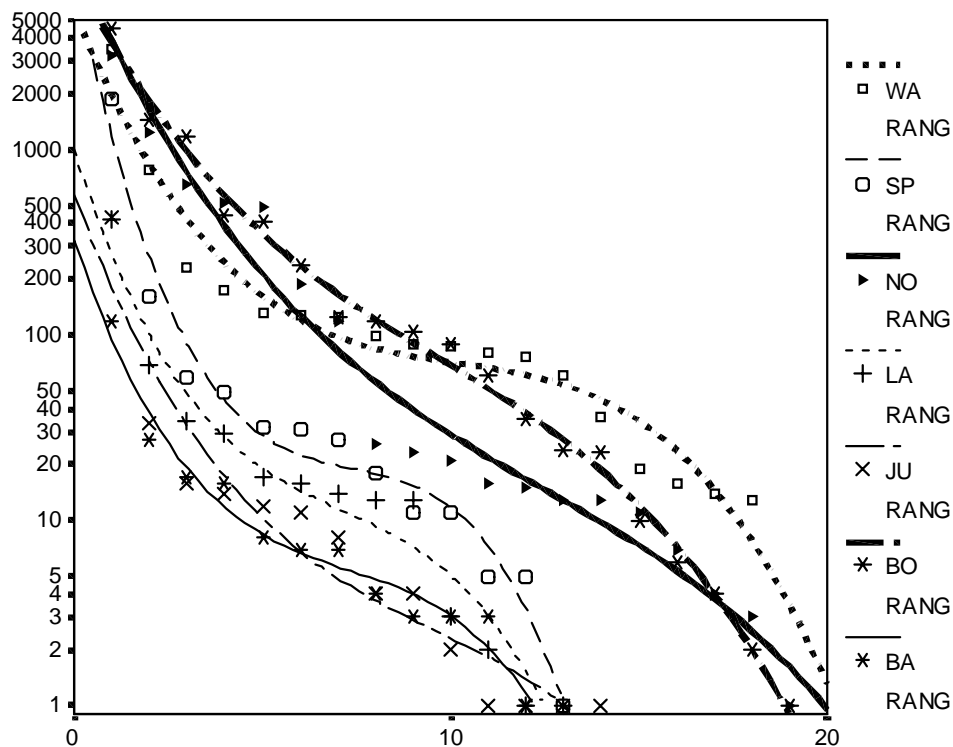


Abb. 30 Rangordnungsdiagramm der Arten und Individuenrelation auf den Ostfriesischen Inseln für die Gruppen der Nepomorpha unter Berücksichtigung von Aufnahmen aus 156 Gewässern (Ordinate: Individuenzahlen, Abszisse: Rangordnung; vgl. Text).

Die Arten-Individuen-Relationen der Inseln sind damit im wesentlichen lognormalverteilt. Die Relationen der Inseln Juist, Baltrum, Langeoog und Spiekeroog unterscheiden sich untereinander wenig, die Artenzusammensetzungen auf Borkum und Norderney sind diverser und insgesamt betrachtet persistenter aufgrund des Umfangs und der Vielfältigkeit des Gewässersystems, der Einfluß der ansonsten sehr stark vorherrschenden einzelnen Faktoren (besonders der Salinität) ist hier etwas weniger dominant. Das gleiche gilt für die Artenzusammensetzung auf Wangerooge, wobei die Arten-Individuen-Relation eine gewisse Tendenz in Richtung auf die Broken-Stick Verteilung aufweist. Hier sind die Verhältnisse insgesamt ausgeglichener. Das Artenspektrum der einzelnen Inseln ist wahrscheinlich seit geraumer Zeit durch vergleichsweise hohe Konstanz ausgezeichnet.

Der abgewandelte Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung (vgl. Hartung et al. 1991: 184ff.) ergibt für die Arten-Individuen-Relationen der einzelnen Inseln (nach "Oktavenbildung" i.e. Logarithmierung der Individuenzahlen zur Basis 2 entsprechend Preston 1962), daß die Testhypothese auf Vorliegen einer Normalverteilung in jedem Fall auf sehr hohem Niveau nicht abgelehnt werden kann.

Zur weiteren Charakterisierung wurden Rangordnungsdiagramme für bestimmte Gewässertypen erstellt (Abb. 31 und 32). Dabei erfolgte ein Fitting der Datenpunkte für bestimmte Gewässer getrennt nach den einzelnen Inseln aktualistisch so, daß sich ein visuell interpretierbarer Kurvenverlauf ergibt. Dadurch können grobe Anhaltspunkte über Eigenschaften der Lebensgemeinschaften gewonnen werden.

Größere und kleinere Gewässer auf den Inseln unterscheiden sich demnach nur geringfügig im Hinblick auf die Arten-Individuen-Relationen (Abb. 31). Für alle Inseln werden logseries-verteilte Relationen ermittelt, die auf schnelle Wechsel hindeuten, bei den kleineren Gewässern durch häufigere Extinktionen und gelegentliche Entwicklungen hoher Populationsdichten einzelner Arten je nach Änderung der Verhältnisse, bei den größeren Gewässern durch häufige Neubesiedlungen durch bestimmte Arten. Artenzusammensetzungen der Süßgewässer zeigen auf einigen Inseln eher Eigenschaften der Lognormalverteilung, brackige eher einen Trend zur Logseries-Verteilung. Demgegenüber sind die Arten-Individuen-Relation in Gewässern mit höherem Deckungsgrad der Vegetation deutlicher lognormalverteilt. In diesen Gewässern sind die Lebensbedingungen manigfaltiger, und die Artenzusammensetzungen werden von verschiedenen Faktoren maßgeblich beeinflusst. Im allgemeinen scheinen interspezifische Interaktionen in nach den verwendeten Kriterien extremen Gewässern nur eine sehr untergeordnete Rolle zu spielen. Die Artenzusammensetzungen sind durch ständige Wechsel besonders der Populationsverläufe gekennzeichnet.

Gewässer mit eher höheren Gehalten an organischem Material im Substrat und im Wasser, die durch höhere Artenzahlen und höhere Diversität gekennzeichnet sind, weisen im allgemeinen eher lognormalverteilte Arten-Individuen-Relationen auf, während Gewässer mit niedrigerem Gehalt eher logseries-verteilte Artenzusammensetzungen haben (Abb. 32). Letztere scheinen labiler mit höheren Fluktuationen (turnover) im Artenbestand.

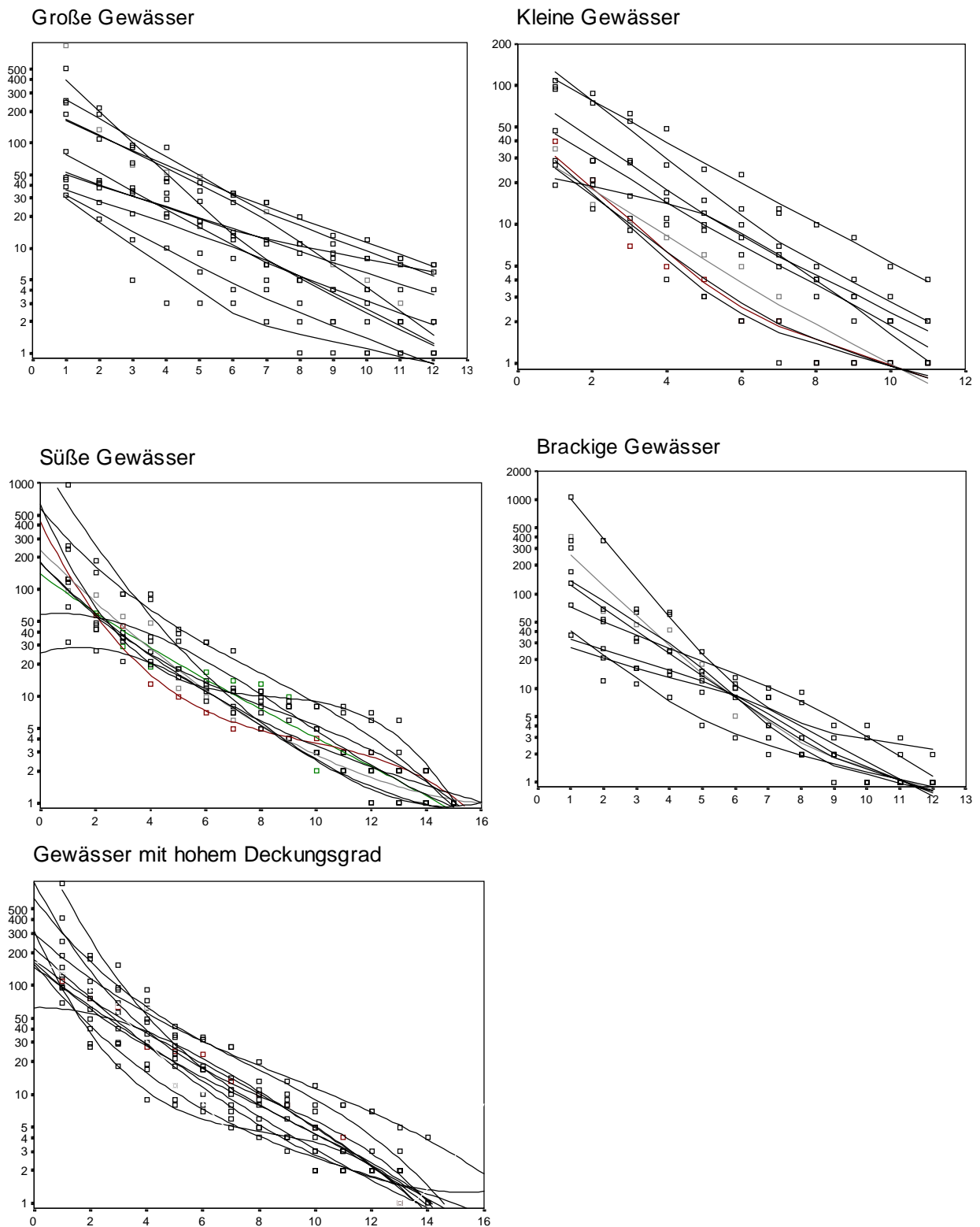


Abb. 31

Rangordnungsdiagramme der Artenzusammensetzungen für die einzelnen Inseln in größeren vs. kleineren, süßen vs. brackigen Gewässern sowie für Gewässer mit hohem Deckungsgrad der Vegetation (vgl. Text und Abb. 30).

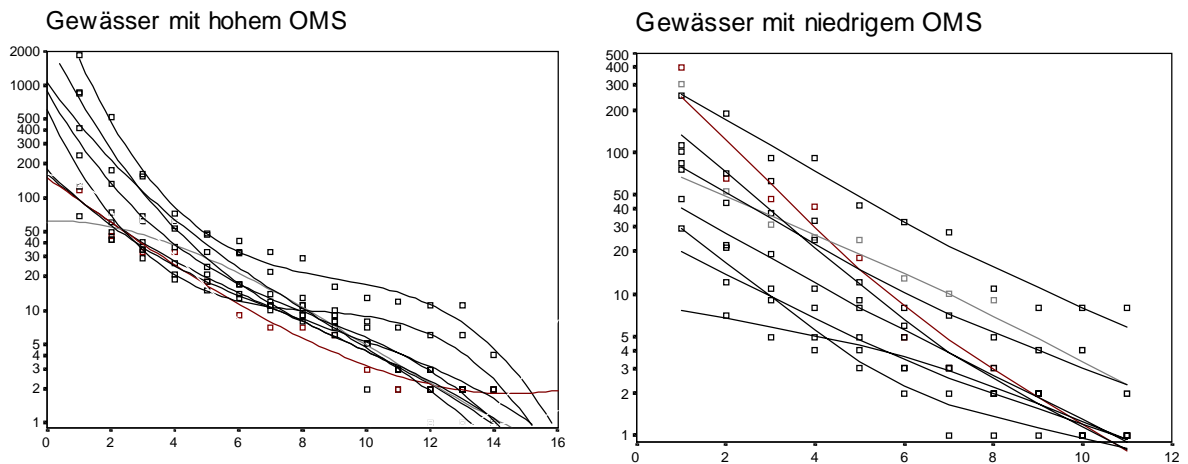


Abb. 32 Rangordnungsdiagramme für Artenzusammensetzungen in Gewässern der einzelnen Inseln mit hohem vs. niedrigem Gehalt an organischem Material im Substrat bzw. im Gewässer (OMS; vgl. Text und Abb. 30).

Unter Einbeziehung der Gewässer aller Inseln und Klassifikation nach den Merkmalen Gehalt an organischem Material, Größe, Deckungsgrad der Vegetation und Salinität ergeben sich lognormalverteilte Arten-Individuenrelationen (Abb. 33). Dabei wird von den spezifischen Ausbildungen auf den einzelnen Inseln abstrahiert. Durch die Einbeziehung größerer Daten-

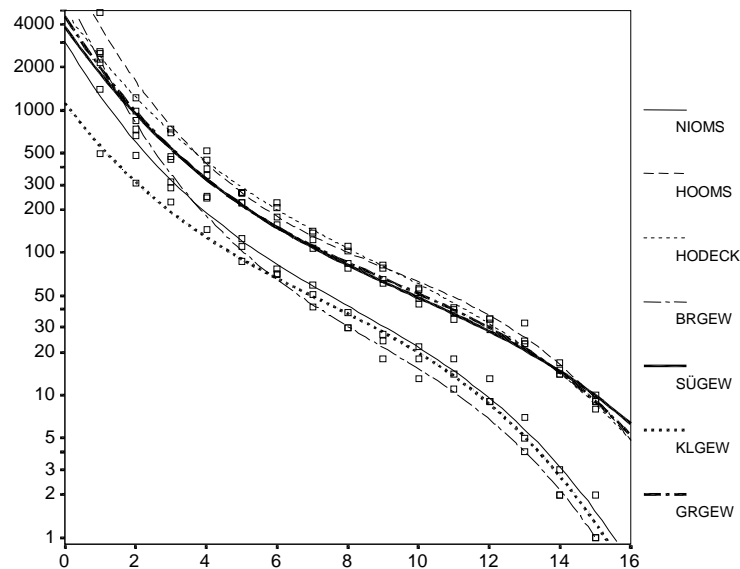


Abb. 33 Vergleich der Rangordnungskurven für verschiedene aquatische Lebensräume (NIOMS, HOOMS = Gewässer mit niedrigem bzw. hohem Gehalt an organischem Material, HODECK = Gewässer mit hohem Deckungsgrad der Vegetation, BRGEW = sehr brackige Gewässer, SÜGEW = Süßgewässer, KLGEW, GRGEW = kleine bzw. große Gewässer; Ordinate = Individuenzahlen, Abszisse = Rang).

mengen werden aus statistisch-mathematischen Gründen möglicherweise Trends zur Logseries-Verteilung verdeckt (Gesetz der großen Zahl, vgl. May 1975). Die gebildeten Gruppen von Gewässern bilden allerdings wiederum zwei deutlich unterscheidbare Trends. Die S-Kurven der Arten-Individuen-Relationen sind flacher (weiter gekippt) für Süßgewässer, größere Gewässer und solche mit höherem Gehalt an abgestorbenem organischem Material oder üppigerer Vegetationsbedeckung, zeigen eher einen Trend zur Broken-Stick-Verteilung und sind damit weniger labil. Kleinere Gewässer und solche mit höheren Salzgehalten oder niedrigerem Gehalt an organischem Material verlaufen steiler mit größeren Ähnlichkeiten zur Logseries-Verteilung und scheinen hinsichtlich der Artenzusammensetzungen variabler und weniger persistent.

Die Arten-Individuen-Relationen in den Gewässern der Inseln zeigen in Rangordnungsdiagrammen insgesamt gesehen meist mehr oder weniger große Ähnlichkeiten zur Lognormalverteilung mit mehr oder weniger deutlichen Trends zur Logseries-Verteilung. Labilität, schnelle Wechsel und Übereinanderlagerungen von Artenzusammensetzungen, die charakteristisch für bestimmte Habitatkonstellationen sind, sowie häufige Abhängigkeiten von bestimmten Habitatfaktoren wie dem Salzgehalt des Gewässers werden damit erneut verdeutlicht. Nur in Einzelfällen bzw. unter bestimmten Bedingungen (Süßgewässer in Dünenbereichen oder Gewässer mit üppiger, diverser Vegetation) kann von konstanteren Verhältnissen, weniger starken Abhängigkeiten von einem oder wenigen bestimmenden Habitatfaktoren und möglicherweise der Wirksamkeit interspezifischer Interaktionen ausgegangen werden.

5.3 Temporale Aspekte (patch dynamics): Sukzession und Störung

Muster von Artenzusammensetzungen sind zunächst weitgehend statisch konzipiert. Es handelt sich um „ökologische Einheiten“ (Jax et al. 1998), die als patches sowohl an verschiedenen Orten als auch gegebenenfalls zu verschiedenen Zeiten wiedererkannt werden können ("self-identity in time", vgl. ebd.: 255). Solche "Flecken" innerhalb eines weitgehend heterogenen Lebensraumes können auf den unterschiedlichen räumlichen Skalen festgestellt und beschrieben werden, sie unterliegen einer mehr oder weniger großen Dynamik, die von unterschiedlichen biotischen und abiotischen Veränderungen beeinflusst wird. Es ergibt sich damit eine Verbindung zu verschiedenen Aspekten des patch-dynamics-Konzeptes (Pickett & White 1985, vgl. Begon et al. 1996, Jax 1994), der Theorie zur Entwicklung ökologischer bzw. räumlicher Heterogenität (Kolasa & Pickett 1991) sowie zu verschiedenen Störungs- (vgl. Jax 1999) und Sukzessionskonzepten (Bröring & Wiegleb 1998).

Für das Gebiet der küstennahen Inseln können die unterschiedenen räumlichen Skalen zwanglos hierarchisiert werden. Abgrenzbare Muster von Artenzusammensetzungen ergeben sich insbesondere für die räumlichen Skalen (Betrachtungsebenen) "Gewässersystem der Inselkette", "Gewässersystem einzelner Inseln" und die der Gewässer. Eine Hierarchisierung von Prozessen mit maßgeblichem Einfluß auf die biotischen und abiotischen Faktoren (Allen & Hoekstra 1984, Allen et al. 1987, vgl. Wiegleb 1996) ergibt sich aus den grundsätzlichen, die Lebensräume des Küstengebietes beeinflussenden Vorgängen.

Die Entwicklung aquatischer Gewässersysteme auf den Inseln im Zusammenhang mit der Besiedlung durch Heteropteren wurde anhand der Entwicklung auf den jungen Düneninseln Mellum und Memmert diskutiert (Niedringhaus & Bröring 1988); die Entstehung und Entwicklung des Gewässersystems auf den einzelnen Inseln ist eng mit der Inselgenese selbst verknüpft und abhängig von verschiedenen Besonderheiten. In Dünentälern und Dellen des Salzwiesenbereiches entstehen unter natürlichen Bedingungen feuchtere Bereiche. Zu mehr oder weniger temporären Wasseransammlungen in den Senken kommt es, wenn eine ausreichende Speisung durch süßes Grundwasser aus der Süßwasserlinse, die sich aus versickerndem Regenwasser unter der Inseloberfläche über dem schwereren Salzwasser bildet, oder wenn (in feuchteren Jahren) eine genügende Regenwasserzufuhr erfolgt (vgl. Leentvaar 1981). Im übrigen kommt es gelegentlich zu Überflutungen größerer Bereiche der Insel und damit zur Speisung besonders der tiefer gelegenen Bereiche durch Salzwasser.

Abhängig von den Niederschlagsmengen bilden sich somit mehr oder weniger temporäre Wasseransammlungen, die alle mehr oder weniger brackig sind und sowohl in den seeseitigen Dünenbereichen als auch in den landseitigen Salzwiesen natürlicherweise sehr starken Veränderungen im Hinblick auf ihre Topographie unterliegen. Anthropogene Maßnahmen (Festlegungen, Eindeichungen) führen zu einer gewissen Stabilisierung des Gewässersystems. Bereits frühzeitig (wohl schon im Spätmittelalter) erfolgte die Anlage von Süßwasserreservoirs etwa zur Trinkwasserversorgung vornehmlich in geschützteren Dünenbereichen der Inseln (vgl. im einzelnen Niedringhaus & Zander 1998: 3). Heute ist bei allen vorhandenen Gewässern mit Ausnahme von temporären Wasseransammlungen in (tiefer gelegenen) Salzwiesenbereichen anthropogene Entstehung oder doch anthropogene Einflußnahme anzunehmen.

Langfristige Entwicklungen und Veränderungen der Gewässersysteme auf den Inseln lassen sich hinsichtlich der Betrachtungsebene des Gewässersystems der gesamten Inselkette damit relativ gut prognostizieren, wenn die Rahmenbedingungen bekannt sind (Inselentstehung, mittlere Niederschlagssummen, anthropogene Maßnahmen u.a.). Ein allgemeines und grobes Schema ist bei Niedringhaus & Bröring (1988) angegeben. Aus dem allgemeinen Verbreitungsbild der in Mitteleuropa vertretenen Heteropterenarten kann unter Einschränkungen das Artenspektrum der Inselkette im wesentlichen vorausgesagt werden. Das gleiche gilt für die Besiedlung der Gewässersysteme einzelner Inseln (vgl. ebd.), wieder unter Kenntnis der Rahmenbedingungen (Größe der Inseln, Witterungsverlauf, anthropogene Maßnahmen).

Wasserregime und Wasserchemismus der einzelnen Gewässer sind langfristig insbesondere abhängig von den Niederschlagsmengen und dem Verhältnis Niederschlag zu Verdunstung bzw. der Sonnenscheindauer sowie von verschiedenen, auf anthropogene Aktivitäten zurückführbaren Verhältnissen. Die im allgemeinen dominierenden Habitatbedingungen in den Gewässern der Inseln sind Topographie (Größe, Tiefe, Struktur des Ufers), Lage (und damit Exposition zu Meerwassereinfluß, anthropogenen Einflüssen), Salinität und Gehalt an abgestorbener organischer Substanz. Diese Bedingungen sind auf einer zeitlich kleineren Skala betrachtet extremen Veränderungen ausgesetzt. So wird bei bestimmten klimatischen Verhältnissen (Windaufkommen) salziges Spritzwasser in die Gewässer gebracht, temporäre Überflutungen führen zu sprunghaftem Anstieg des Salzgehaltes, geringe Niederschläge und hohe Sonnenscheindauer führen zu Verlandungserscheinungen, zur Verringerung des Wasserkörpers

mit entsprechenden Auswirkungen auf die Wasserchemie und die Gewässertopographie. Daneben ist die Wasserentnahme (besonders in Sommermonaten bei verstärktem Tourismusbetrieb) durch den Menschen von großer Bedeutung. Zeitweise extrem hoher Eintrag von organischem Material durch Vögel, Vieh und Laubfall verstärken oft die Verlandungsneigung und führen zu eutrophen Verhältnissen mit Sauerstoffzehrung und entsprechenden Auswirkungen auf die Vegetation. Hohe Niederschläge wirken anschließend wieder ausgleichend. Diese Vorgänge ziehen entsprechende Veränderungen der Artenzusammensetzungen innerhalb der Lebensgemeinschaften nach sich (vgl. Bröring & Niedringhaus 1988a: 569, 1997).

Klimatische Faktoren (Niederschläge, Winde, Sonnenscheindauer) und anthropogene Maßnahmen (Grundwasserentnahme, Gewässermanagement, Verschmutzung), die sich gegenseitig verstärken und in verschiedener Hinsicht synthetisch betrachtet werden können, sind somit entscheidend für die spezifische Entwicklung einzelner Gewässer und bilden somit gewissermaßen einen "top-down-Mechanismus" für die aquatischen Lebensräume und die Prozesse auf der räumlichen Betrachtungsebenen der einzelnen Gewässer und einzelner Abschnitte innerhalb der Gewässer (vgl. Bröring & Niedringhaus 1988a). Sie führen zu dauerhaften und z.T. zu extremen Veränderungen des Gewässersystems und einzelner Gewässer mit einschneidenden Auswirkungen auf die Lebensgemeinschaften und machen die Gewässer zu relativ labilen Habitaten. Dabei sind Prozesse auf verschiedenen zeitlichen Betrachtungsebenen (saisonale Schwankungen, säkulare Schwankungen) zu unterscheiden, die Auswirkungen auf Topographie, Wasserchemismus und damit auf Dynamik und Entwicklung der Heteropterengemeinschaften haben.

Verschiedene Vorkommnisse bzw. Veränderungen dieser Art können als Störungen (disturbance) sowohl im Sinne von diskreten Ereignissen, die die momentane Struktur von Populationen oder Lebensgemeinschaften (patches) zerreissen und zu Veränderungen der Umgebung etwa im Hinblick auf Ressourcen führen (vgl. & White & Pickett 1985: 7, White 1979), als auch im Sinne der eher effektbezogenen Auffassung der Störung als Zerstörung von Biomasse (Grime 1979) interpretiert werden (vgl. Jax 1999). Aufgrund der allgemein hohen Migrationsneigung der Heteropteren kann davon ausgegangen werden, daß sehr schnell auf solche Störungen mit Extinktionen bzw. Abwanderungen reagiert wird, allerdings mit einer gewissen Zeitverzögerung aufgrund der großen Toleranzbreiten vieler Arten im Hinblick auf verschiedene Habitatbedingungen. Bei einigen Arten ist die Migrationsneigung auch eingeschränkt (Cymatia-Arten), bei anderen beinhaltet die Population nicht-fliegende Imagines (einige Sigara-Arten), wobei unter bestimmten Habitatbedingungen bei Vertretern dieser Arten Flugmuskulatur ausgebildet wird und damit Emigrationen erfolgen können (vgl. Scudder 1976: 278). Insofern ist mit gewissen Überlagerungen von Mustern der Artenzusammensetzungen je nach Störungsregime zu rechnen. Hingegen sind saisonale Schwankungen des Wasserstandes und der Gewässerchemie (Salzgehalt), die innerhalb eines gewissen Ausmaßes liegen, eher als Stress aufzufassen, auf den die verschiedenen an den Lebensgemeinschaften beteiligten Populationen in unterschiedlicher Weise reagieren. Solche erratischen Schwankungen im Hinblick auf Änderungen abiotischer Verhältnisse wurden verschiedentlich festgestellt (im Hinblick auf Salinität und Leitfähigkeit des Wassers vgl. Savage 1985).

Inwieweit Entwicklungen des Gewässersystems, einzelner Lebensräume oder Lebensgemeinschaften als Sukzessionen im Sinne gerichteter Veränderungen evtl. auf einen bestimmten Zustand hin aufgefaßt werden können (Bröring & Wiegler 1998), ist nicht für alle räumlichen und zeitlichen Betrachtungsebenen allgemein anzugeben. Gerichtete Veränderungen lassen sich auf größerer räumlich-zeitlicher Skala feststellen (Diversifizierung des Gewässersystems der Inselkette und der einzelnen Inseln und generelle Eutrophierung je nach Besonderheiten und anthropogenen Maßnahmen, Erhöhung der Artenzahlen entsprechend der Darstellung in Niedringhaus & Bröring (1988)). Für die Ebene der einzelnen Gewässer lassen sich unter den gegebenen Ausgangsbedingungen der stark wechselnden Verhältnisse kaum Hinweise auf eine "Reifung" und die Entwicklung zu einem "Klimax" erhalten. Allerdings kann vermutet werden, daß die Lebensgemeinschaften je nach Konstellation der Habitatfaktoren und -bedingungen bestimmten Mustern zustreben und sich bei ausgeglichenen und über längere Zeiträume konstanteren Verhältnissen (mittlerer Gehalt an organischem Material, Stabilisierung der Salinität auf nicht zu hohem Niveau u.a.) eine Diversifizierung der Lebensgemeinschaften ohne ausgesprochene Massenentwicklungen ergibt.

Für einzelne Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln, die über einen relativ langen Zeitraum untersucht worden sind, lassen sich zunächst die vorgefundenen Zustände hinsichtlich der Entwicklung abiotischer und biotischer Faktoren im Zusammenhang mit der Entwicklung der Wasserwanzen garnituren nachzeichnen. Dazu wurden Korrespondenzanalysen auf der Grundlage der zu verschiedenen Zeiten vorgefundenen Artenzusammensetzungen durchgeführt (Abb. 34), mit denen sich ca. 50 % bis 60 % der Varianzen der Individuenzahlen erklären lassen. Über eine Betrachtungszeit von 15 Jahren ergaben sich in den 4 beispielhaft herangezogenen Gewässern auf Norderney gravierende Veränderungen in Abhängigkeit vom Witterungsverlauf und daraus resultierenden Veränderungen von Habitatfaktoren und -bedingungen, die mit Veränderungen der Artenzusammensetzungen in Zusammenhang gebracht werden können.

1. Brackwassertümpel auf Norderney ("No44" = T1 in Bröring & Niedringhaus 1988a)

Es handelt sich um einen im Übergangsbereich zwischen Dünen- und Salzwiesenbereichen gelegenen, ca. 300 qm großen und ca. 2 m tiefen, fast runden Tümpel, der durch *Ruppia maritima* besiedelt ist und unter bestimmten Bedingungen zeitweise starken Algenbewuchs aufweist. Bei mittlerem Salzgehalt wurden 1979 *Sigara lateralis*, *S. striata*, *S. stagnalis* und *Corixa punctata* festgestellt. Deutliche Erhöhung des Salzgehaltes 1980 führte zur starken Populationsentwicklung von *Sigara stagnalis* und zum Rückgang der Abundanz von *Corixa punctata*, Absenkung des Salzgehaltes 1981 wieder zum Rückgang von *Sigara stagnalis*, während *Corixa punctata* nicht mehr vertreten war. Extreme Erhöhung des Salzgehaltes 1982 auf deutlich über 10.000 mg Cl₂/l führte zur Extinktion aller Arten außer *Sigara stagnalis*, bei der aber die Population eingebrochen ist. Auch die zwischenzeitlich vertretenen *Cymatia coleoptrata*, *Corixa affinis* und *Paracorixa concinna* konnten sich unter diesen Bedingungen nicht mehr halten. Der Salzgehalt verblieb anschließend auf hohem Niveau, im September 1994 konnten 6 Arten incl. *Notonecta glauca* und *N. viridis* nachgewiesen werden.

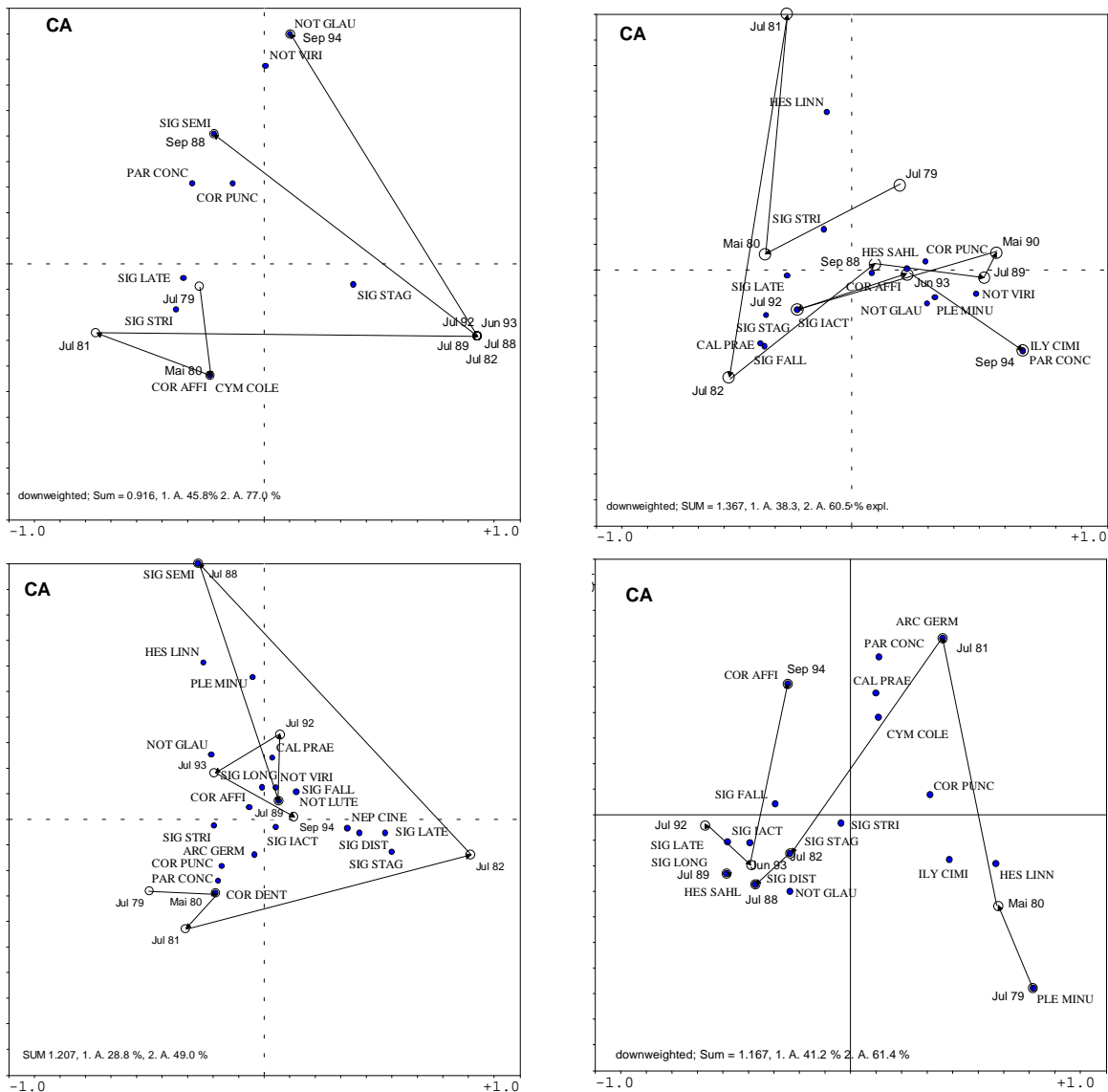


Abb. 34 Korrespondenzanalyse (CA) über die zeitliche Entwicklung der Artenzusammensetzung einzelner Gewässer auf Norderney (links oben: Brackgewässer No44 = T1, rechts oben: DünenGewässer No42 = T5, links unten: DünenGewässer No12 = T8, rechts unten: DünenGewässers No30 = T13).

2. Süßgewässer im Innengrodenbereich ("No42"= T5 in Bröring & Niedringhaus 1988a)

In diesem kleinen, ca. 80 qm großen und 1 m tiefen Gewässer waren am Beginn des Untersuchungszeitraumes 1979 nur *Corixa punctata* und *Sigara striata* in höheren Abundanzen und vereinzelt *Corixa affinis*, *Hesperocorixa linnaei* und *H. sahlbergi* vertreten. Ohne deutliche Zunahme der Salinität des Gewässers erfolgte eine Besiedlung durch *Sigara stagnalis* und *S. lateralis*, während die Population von *Corixa punctata* einbrach. 1982 wurde eine starke Eutrophierung und Verdreifachung der Salinität (auf 180 mg Cl₂/l) beobachtet. Es ergab sich eine Besiedlung mit *Sigara falleni* sowie Rekolonisationen durch *Corixa punctata* sowie (unter Massenentwicklungen) mit *Sigara stagnalis* und *Callicorixa praeusta*, während im Vorjahr nur

3 Arten aufgefunden wurden (*Sigara lateralis*, *S. striata* sowie *Hesperocorixa linnaei* in sehr hohen Abundanzen). In der Folge wurden wiederholt Extinktionen und Rekolonisationen durch verschiedene Arten mit Anstieg der Gesamtartenzahlen beobachtet, bis sich 1992 Verhältnisse ähnlich wie im trockenen Jahr 1982 eingestellt hatten, wonach wieder eine Erhöhung der Artenzahlen festzustellen war. Alles in allem ergaben sich extreme Schwankungen der Artenzusammensetzungen und Arten-Individuen-Relationen je nach Zu- bzw. Abnahme der Salinität und des Gehaltes an organischem Material.

3. Süßgewässer im Dünenbereich ("No12" = T8 in Bröring & Niedringhaus 1988a)

Zwischen 1979 und 1981 zeigte dieses ca. 800 qm große und ca. 1 m tiefe Gewässer auf sandigem Substrat relativ stabile Verhältnisse in Bezug auf Topographie, Salinität und Gehalt an organischem Material sowie hinsichtlich der Vegetation (*Potamogeton trichoides*, *Ranunculus aquatilis*, *R. circinatus*, *Callitriche platycarpa*). Die Artenzusammensetzung der *Nepomorpha* war geprägt durch *Corixa punctata*, *Sigara striata* und besonders im 2. Jahr zusätzlich durch *S. falleni* und *Paracorixa concinna*. Bis 1982 ergab sich eine Verschiebung der Artenzusammensetzung: Bei *Sigara falleni* und *S. lateralis* kam es zu Massenentwicklungen, bei *Corixa punctata* zum Einbruch der Population, bei *Sigara stagnalis* und *S. distincta* zu individuenstärkeren Populationen. Diese Veränderungen können mit der zunehmenden Verlandungsneigung, dem stark angestiegenen Salzgehalt und der Sauerstoffzehrung in Zusammenhang gebracht werden. Zwischen 1983 und 1988 wurden Umgestaltungen am Gewässer mit umfangreichen Uferbepflanzungen, Anlagen von Wegen und Befestigungen, Einzäunungen u.a. vorgenommen. Im übrigen wurden Fische eingesetzt, und das Gewässer wurde für den Angelsport genutzt. Diese Veränderungen führten zu einem Anstieg der Artenzahlen und in der Folge zu hohen Artenwechselraten. Extinktionen aufgrund der Prädationen durch Fische können in keinem Falle nachgewiesen werden, es ergeben sich allerdings im allgemeinen deutlich niedrigere Individuenzahlen (s.u.). Zwischen 1989 und 1994 ergaben sich etwas weniger extreme Veränderungen des Artenbesatzes und der Dominanzverhältnisse. Einige Arten haben sich fester etabliert, etwa die *Subsigara*-Arten *Sigara falleni*, *S. iactans* und *S. longipalis*.

4. Großes Süßgewässer im feuchten, anmoorigen Tertiärdünenbereich ("No30" = T13 in Bröring & Niedringhaus 1988a)

Bis 1980 wurden insgesamt nur 6 *Nepomorpha*-Arten nachgewiesen, wobei möglicherweise Arten aufgrund der schlechten Zugänglichkeit des Gewässers (steile Uferkante, Morast, Ufervegetation) übersehen wurden. Abundant waren zunächst nur *Hesperocorixa linnaei* (in den ersten 3 Untersuchungsjahren in hoher Abundanz) und *Sigara striata* (in hoher Abundanz während des gesamten Untersuchungszeitraumes), sowie *Notonecta glauca*, *Plea minutissima* und *Ilyocoris cimicoides*. Bis 1981 erfolgte die Besiedlung durch insgesamt 5 weitere Arten, die Bestände insbesondere von *Hesperocorixa linnaei* gingen zurück (nach 1981 nicht mehr gefunden). Zunehmende Versalzung führte 1982 zur leichten Abnahme der Artenzahlen und zur Besiedlung durch *Sigara stagnalis* und *S. lateralis*, aber auch *S. falleni* trat verstärkt auf. Zwischen 1988 und 1994 stabilisierte sich die Lebensgemeinschaft, 1994 kam nur noch *Corixa affinis* hinzu.

Nicht alle Veränderungen der Artenzusammensetzungen lassen sich auf bestimmte Veränderungen des Lebensraumes zurückführen. Es zeigt sich, daß sich die Artenzahlen der Gewässer auf den Inseln sehr schnell extrem ändern können, wie hier für 4 Gewässer beispielhaft gezeigt (Tab. 19). Hohe Artenwechselraten aufgrund von speziellen Entwicklungsrichtungen lassen sich mit bestimmten Veränderungen der Habitateigenschaften verbinden, aber nur zum Teil erklären. Somit sind die Möglichkeiten zur Prognose von Entwicklungen der Lebensgemeinschaften eingeschränkt.

Tab. 19 Artenzahlen im zeitlichen Verlauf von 1979 bis 1994 in 4 Gewässern auf Norderney.

Zustand	Jul 79	Mai 80	Jul 81	Jul 82	Jul 88	Sep 88	Jul 89	Jul 92	Jun 93	Sep 94
No44 (T1)	4	6	4	1	1	6	1	1	1	6
No42 (T5)	5	7	3	6	n.u.	12	6	8	5	9
No12 (T8)	5	11	4	5	9	n.u.	7	12	7	13
No30 (T13)	3	3	8	7	n.u.	7	7	5	3	6

In diesem Sinne können bestimmte Muster von Lebensgemeinschaften für verschiedene Kombinationen von Habitatfaktoren und -bedingungen, verbunden mit den grundsätzlichen Mechanismen und möglichen Entwicklungsrichtungen der Lebensräume zeitlich angeordnet und interpretiert werden. Die Entwicklungsrichtungen der Lebensgemeinschaften sind beschreibbar sowohl bezüglich des Artenbesatzes als auch bezüglich der Arten-Individuen-Relationen und verschiedener Trends der Populationsentwicklungen der an den Lebensgemeinschaften beteiligten Arten. Dies ist vornehmlich im Hinblick auf Änderungen der Topographie, des Salzgehaltes, des Eutrophierungsgrades und unter Einschränkung (nur bei extremen Zehrungen) für Änderungen des Sauerstoffgehaltes möglich (vgl. Abb. 35).

Für die spezielle Beschreibung der zeitlichen Änderungen insbesondere der Artenzusammensetzungen in größerem Kontext mit mehreren, z.T. parallel verlaufenden Prozessen sind Generalisierungen notwendig, einzelne Prozesse können aber auch unter Verwendung der Ergebnisse der kanonischen Korrespondenzanalysen und anderer Befunde speziell modelliert werden. Unter Zunahme des Salzgehaltes bzw. Abnahme der Vegetationsbedeckung bzw. zunehmendem Gehalt an organischem Material ergeben sich jeweils deutliche Veränderungen der Muster. Andere, vielfach einhergehende Veränderungen der Habitateigenschaften wie Verringerung der Gewässergröße, Abflachung des Gewässers jeweils bei weiterer Zunahme des Salzgehaltes oder auch starke Sauerstoffzehrungen führen im Prinzip zu den dargestellten Veränderungen der Wasserwanzen-garnituren und -abundanzen. Weitergehende Analysen im Hinblick auf Veränderungen der Populationsentwicklungen bestimmter Arten können im Zusammenhang mit möglichen interspezifischen Interaktionen besonders zwischen eng verwandten Arten erfolgen.

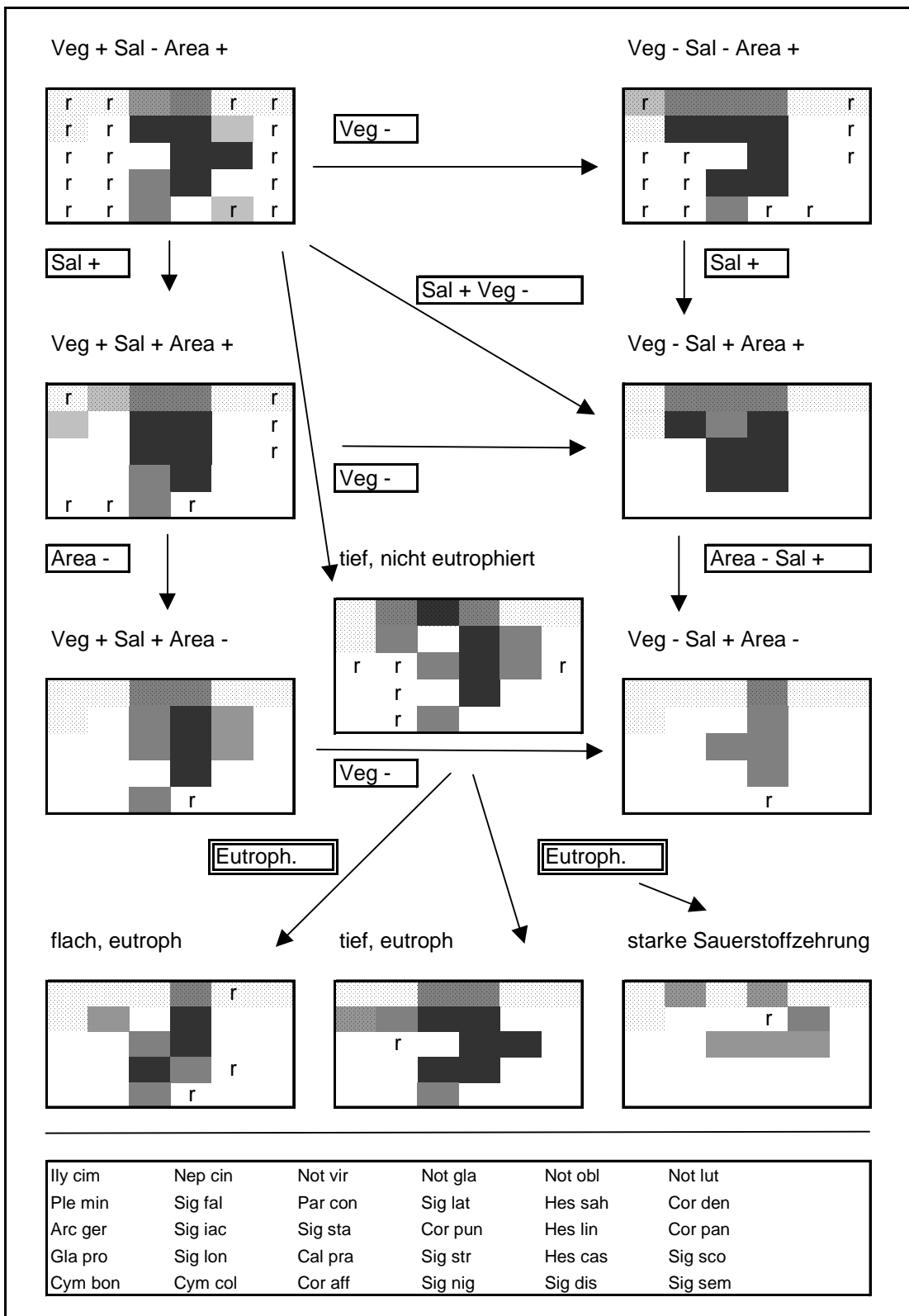


Abb. 35 Zeitliche Entwicklung von Mustern von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha nach verschiedenen Veränderungen der Habitateigenschaften (schematisch, vgl. Abb. 28 und Text).

5.4 Inter- und intraspezifische Interaktionen

Durch die direkten Gradientenanalysen unter Einbeziehung verschiedener Umweltvariablen, die die Standortbedingungen bzw. Habitatfaktoren der Inselgewässer beschreiben, konnten im allgemeinen zwischen ca. 10 % und 20 % der Varianzen der Individuenzahlen der Nepomorpha unter Einbeziehung der Gewässer aller Inseln sowie zwischen ca. 20 % und 45 % der Varianzen für die Gewässersysteme einzelner Inseln oder bestimmter Gewässertypen erklärt werden. Es verbleibt somit jeweils ein z.T. nicht geringer Rest der durch die Korrespondenzanalysen nicht erklärbaren Varianzen. Zur Erklärung dieser Restvarianzen kommen u.a. Mechanismen im Zusammenhang mit biotischen Interaktionen in Frage.

Interspezifische Interaktionen wurden insbesondere für die Gruppe der Ruderwanzen bereits ausführlich diskutiert. Im Vordergrund der Untersuchungen stand die Bedeutung des Parasitismus besonders durch Milben (vgl. Scudder 1976), der Prädation (z.B. Scudder 1976, Henrikson & Oscarson 1981, 1985, Oscarson 1987) und der Konkurrenz (z.B. Istock 1977, Vepsäläinen 1978, Pajunen 1979a,b, 1982).

Inwieweit der auch für die auf den Ostfriesischen Inseln vertretenen Arten festgestellte Parasitismus die Populationsentwicklung deutlich beeinflusst, ist nicht ganz klar, aber wenig wahrscheinlich. Hinsichtlich der Prädation zeigte sich, daß u.U. eine Aufteilung von Habitaten zwischen verschiedenen Nepomorpha-Arten unter dem Einfluß von Prädatoren (Fische) innerhalb größerer Gewässer erfolgen kann ("habitat segregation": Henrikson & Oscarson 1985, Oscarson 1987). Im übrigen wurden meßbare, z.T. deutliche Dezimierungen der Populationsgrößen, kaum aber Extinktionen unter Einfluß von Prädation festgestellt (Popham 1943, Macan 1965a,b, 1966, Scudder 1976), so daß im allgemeinen geschlossen wurde, daß "fish predation is not very significant" (Scudder 1976), und daß "absence of predation is not one of the main reasons why some pieces of water harbour many species" (Macan 1965a).

Die Rolle der Konkurrenz für die Ausbildung bestimmter Artenzusammensetzungen, ihr Einfluß auf Populationsentwicklung und damit auf das Erscheinungsbild der Populationen und der Lebensgemeinschaften, ist im allgemeinen nach wie vor umstritten (z.B. Keddy 1989, Begon et al. 1996, Trepl 1994). Die Einschätzungen der Bedeutung reichen von extrem bedeutend (z.B. MacArthur 1972, Roughgarden 1988) bis bedeutungslos für das tatsächliche Erscheinungsbild (vgl. Connor & Simberloff 1979, Simberloff 1983, Connell 1980, Strong et al. 1979). Für die Gruppe der Corixiden konnte gezeigt werden, daß unter bestimmten Umständen Konkurrenzeffekte zu einem "seasonal switching of dominance" (Istock 1977) führen können, ökologische Homologien auftreten (ebd., untersucht bei *Hesperocorixa*- und *Sigara*-Arten) oder Nahrungskonkurrenz wirksam ist (untersucht bei *Arctocorisa carinata* und *Callicorixa producta*, Vepsäläinen 1978). Dennoch werden allgemein Konkurrenzmechanismen zu den schwachen ökologischen Wechselwirkungen gezählt, die zu schwachen Nischendifferenzierungen führen können (Istock 1977). Nach Pajunen (1982) ergeben sich allenfalls instabile Konkurrenz-Interaktionen (unstability of competitive interaction). Konkurrenzmechanismen wurden für Gerris-Arten z.T. als bedeutender Faktor für die Populationsentwicklungen angegeben (z.B. Jamieson & Scudder 1979).

Intraspezifische Interaktionen wurden ebenfalls verschiedentlich diskutiert, besonders im Hinblick auf Ei-Kanibalismus (Crisp 1960, Pajunen 1970, Scudder 1976, Pajunen & Ukkonen 1987). Unter welchen Umständen dieser Faktor für die Populationsentwicklung einzelner Arten bestimmend sein kann, ist noch nicht erkennbar und im vorliegenden Rahmen nicht weiter nachvollziehbar. Hierzu sind spezielle Untersuchungen notwendig.

Einige Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln wiesen Fischbesatz auf (mindestens No12, No13, No14, No30, Wa7, vgl. Niedringhaus & Bröring 1995). In zwei Süßgewässern des Dünenbereichs von Norderney, die seit 1979 untersucht wurden, kann der Einfluß des Fischbesatzes direkt nachvollzogen werden (Abb. 36). Zwischen 1982 und 1988 wurden die beiden Gewässer (No12 und No14) vollständig umgestaltet (vgl. Kap 5.3) und Fische eingesetzt. Während bei dem einen Gewässer eine Erhöhung der Artenzahl festgestellt wurde (No12, vgl. auch Tab. 19) ergab sich für das andere eine leichte Absenkung der Artenzahl. Inwieweit diese Veränderungen auf Prädation durch Fische zurückzuführen sind, ist nicht nachweisbar, da sich gleichzeitig Wasser- und Ufervegetation und andere Lebensbedingungen einschneidend verändert hatten. Die Populationsentwicklungen der dominanten Arten zeigten eine extreme Zunahme der Populationsdichten der Subsigara Arten (besonders *Sigara longipalis* und *S. iactans*). Larven dieser Arten wurden nach 1988 in hohen Abundanzen erfaßt. Möglicherweise ist die Larvalmortalität aufgrund der Prädation höher, allerdings erfolgt dann evtl. eine Kompensation durch vermehrte Reproduktionsaktivität dieser Arten.

Mit den vorliegenden Daten können weder Abnahmen der Artenzahlen, noch der Individuenzahlen, noch Extinktionen aufgrund der Prädation durch Fische nachgewiesen werden. Unter Berücksichtigung der Daten von anderen Gewässern ergibt sich vielmehr, daß der Einfluß der Prädation durch Fische allenfalls gering ist. Die Gesamtindividuenzahlen sind geringer als in vergleichbaren Gewässern ohne Fischbesatz. Habitat-Segregation aufgrund von Prädation (wie von Henrikson & Oskarson 1985 für größere Seen festgestellt) scheint in den relativ kleinen Lebensräumen der Inseln ebenfalls ausgeschlossen. Hinweise auf eine wichtige Rolle der Prädation durch die rein zoophagen Nepomorpha ergeben sich nicht.

Die Rolle der Konkurrenz für das Erscheinungsbild der Lebensgemeinschaft kann durch Korrelations- bzw. Regressionsanalysen näher analysiert werden. Es wurden Korrelationen jeweils zwischen zwei Arten bestimmt (Poisson, Kendall's tau [Kontingenz], Spearman), wobei jeweils immer nur die Gewässer einbezogen wurden, in denen mindestens eine der beiden Arten vorkam (Datengrundlage: Ergebnisse von 156 zwischen 1992 bis 1994 gleichartig untersuchten Gewässern). Positive Korrelationen zeigen an, daß die Arten oft in ähnlichen Individuendichten gemeinsam vorkommen, negative Korrelationen, daß eine räumliche Trennung vorliegt, die dann mit unterschiedlichen Habitateigenschaften oder Konkurrenzeffekten erklärt werden können.

Für die Gruppe der zoophagen Notonecta-Arten ergeben sich signifikant positive Korrelationen für *Notonecta glauca* und *N. viridis*, signifikant negative für *Notonecta obliqua* und *N. lutea* bzw. *N. viridis* und *N. obliqua*. In beiden Fällen negativer Korrelationen ergibt sich allerdings eine deutlich niedrigere Partialkorrelation, wenn (im ersten Fall) z.B. die Wuchsförmen- oder die Salinitätsdiversität oder das Ausmaß der Bryophytenbedeckung bzw. (im zweiten Fall) die Salinität

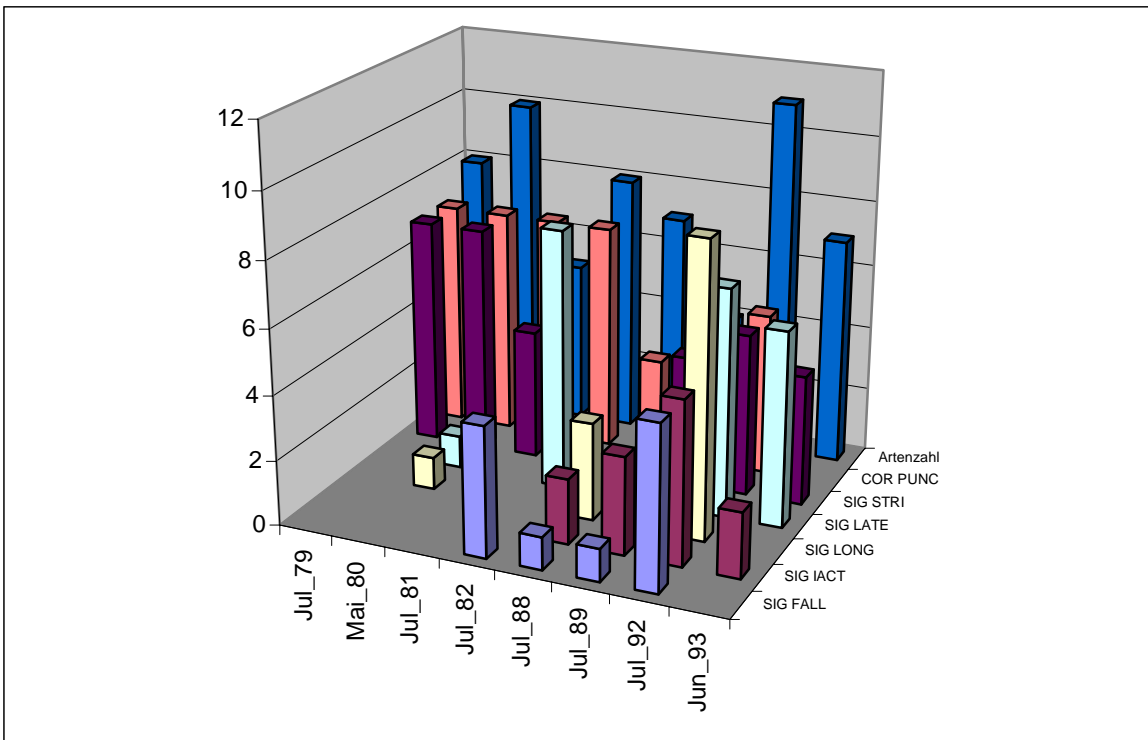
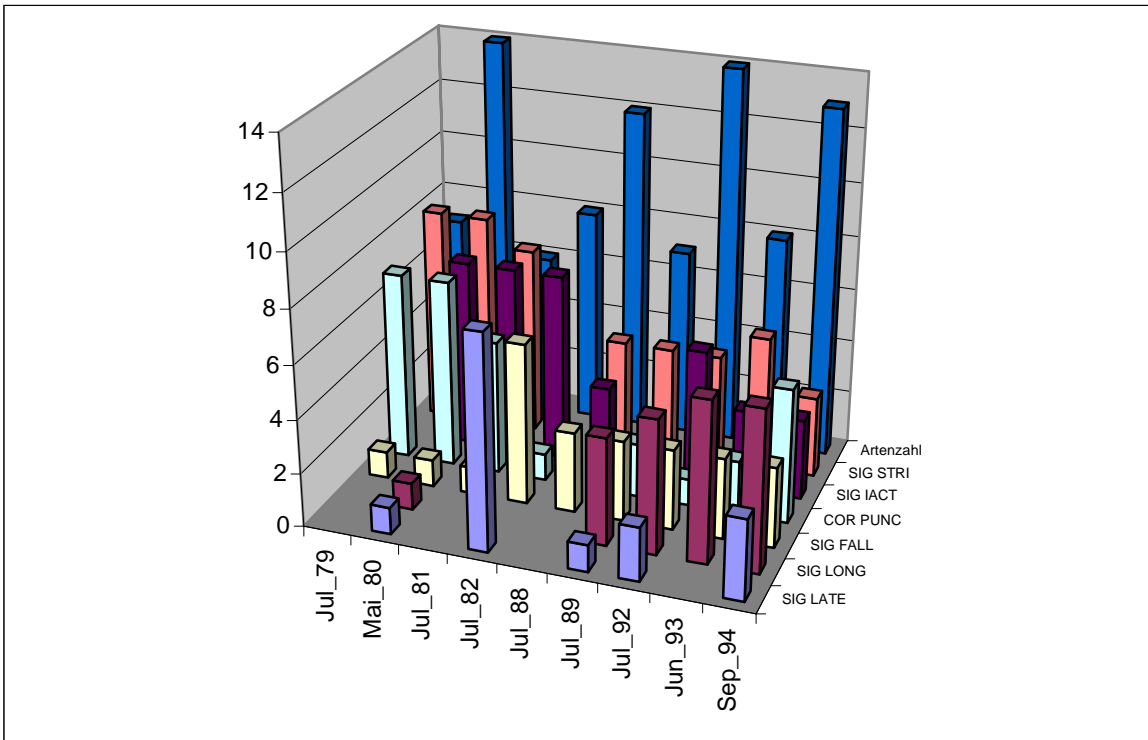


Abb. 36 Entwicklung der Gesamt-Artenzahlen (incl. Gerromorpha) und Populationsstärken dominierender Arten in zwei Gewässern auf Norderney (No12 oben und No14 unten) über 15 Jahre (vgl. Text).

kontrolliert wird, so daß (trotz unregelmäßiger Verteilung der Daten!) der Schluß naheliegt, daß eine Nischendifferenzierung aufgrund unterschiedlicher Habitatbedingungen erfolgt und Konkurrenzfaktoren eine allenfalls sehr geringe Rolle zukommt.

Für die *Corixa*-Arten ergaben sich keine Korrelationen außer für die Kombination *Corixa punctata* und *C. affinis*, deren Individuenzahlen signifikant positiv korrelieren, somit oft gemeinsames Vorkommen in ähnlichen Individuendichtenverhältnissen angenommen werden kann. Das gleiche ergibt sich für die *Hesperocorixa*-Arten, hier korrelieren die Individuenzahlen für *H. linnaei* und *H. sahlbergi* signifikant positiv. Die vier größeren Arten der Gattung *Sigara* Untergattung *Subsigara* zeigten signifikante Korrelationen nur für gemeinsames Auftreten von *S. falleni* und *S. iactans*. Berechnungen für andere *Sigara* Arten ergaben signifikant positive Korrelationen für die Kombinationen *S. lateralis* und *S. striata* sowie *S. lateralis* und *S. stagnalis*. Für diese drei Arten lassen sich Konkurrenzeffekte ausschließen. Eine signifikant negative Korrelation ergibt sich für die Kombination *S. stagnalis* und *S. nigrolineata* (nur bei nicht-parametrischen Berechnungen). In diesem Falle dürften aber Habitatbedingungen für das unterschiedliche Auftreten der Arten die entscheidende Rolle spielen. Des weiteren ergaben sich bei nicht-parametrischen Zusammenhangsmaßen signifikant positive Werte für die Kombination *Sigara striata* und *S. falleni*, signifikant negative für *S. falleni* und *S. stagnalis* bzw. für *S. falleni* und *S. nigrolineata* sowie *S. semistriata* und *S. scotti*, hoch signifikant negative für *S. semistriata* und *S. nigrolineata*. Für die letztgenannten Fälle läßt sich ein Einfluß von Konkurrenzeffekten nicht ausschließen. Dagegen brachten die Korrelationsberechnungen für *Glaenocorisa propinqua*, *Arctocorisa germari*, *Callicorixa praeusta* und *Paracorixa concinna* keinerlei signifikante Beziehungen.

Im Hinblick auf die Gerromorpha zeigten Korrelationsberechnungen keine signifikanten Zusammenhänge. Sowohl die Berechnungen mit dem parametrischen als auch mit den nichtparametrischen Verfahren ergaben negative Korrelationskoeffizienten.

Graphische Darstellungen des gemeinsamen Vorkommens von je 2 Arten visualisieren die Ergebnisse einiger Korrelationsanalysen (Abb. 37). Oftmals ergibt sich eine auffällige Häufung der Datenpunkte im Bereich des carthesischen Nullpunktes. Unter Vernachlässigung dieser Datenpunkte (geringe Individuendichte bzw. Nicht-Indigenität von Arten in bestimmten Gewässern) ergeben sich möglicherweise signifikante negative Korrelationen zwischen *Corixa affinis* und *C. punctata* oder zwischen anderen Kombinationen mit *Sigara*-Arten, die aber statistisch schwierig zugänglich sind (Entfernung von der Normalverteilung, Anzahl der verbleibenden Datenpunkte). - Berechnungen und Darstellungen unter Logarithmierung der Individuenzahlen ergeben im Prinzip die gleichen Trends.

Konkurrenzeffekte, die dazu führen, daß bestimmte Arten nicht nebeneinander im gleichen Gewässer vorkommen oder die Individuenzahlen signifikant negativ korreliert sind, was nicht durch Habitatfaktoren erklärt werden kann, wurden somit abgesehen von den 4 *Sigara* Arten *S. falleni*, *S. scotti*, *S. nigrolineata* und *S. semistriata* nicht ermittelt. Daher sind für die Artenzusammensetzungen in den Gewässern der Inseln insgesamt betrachtet ebenfalls höchstens schwache Wechselwirkungen und Nischendifferenzierungen zu postulieren. Konkurrenzeffekte sind insbesondere interessant bei morphologisch sehr ähnlichen Arten, die ähnliche Ni-

schen besetzen, wie dies etwa für die Arten der Untergattung *Subsigara* oder *Corixa*-Arten zutrifft sowie für die Arten, bei denen sich signifikante negative Korrelationen der Individuenzahlen ergeben. Auf der Grundlage der durchgeführten Korrespondenzanalysen lassen sich Verbreitungsplots im Ordinationsraum unter Anwendung verschiedener Verfahren für einzelne Arten oder Artengruppen erstellen.

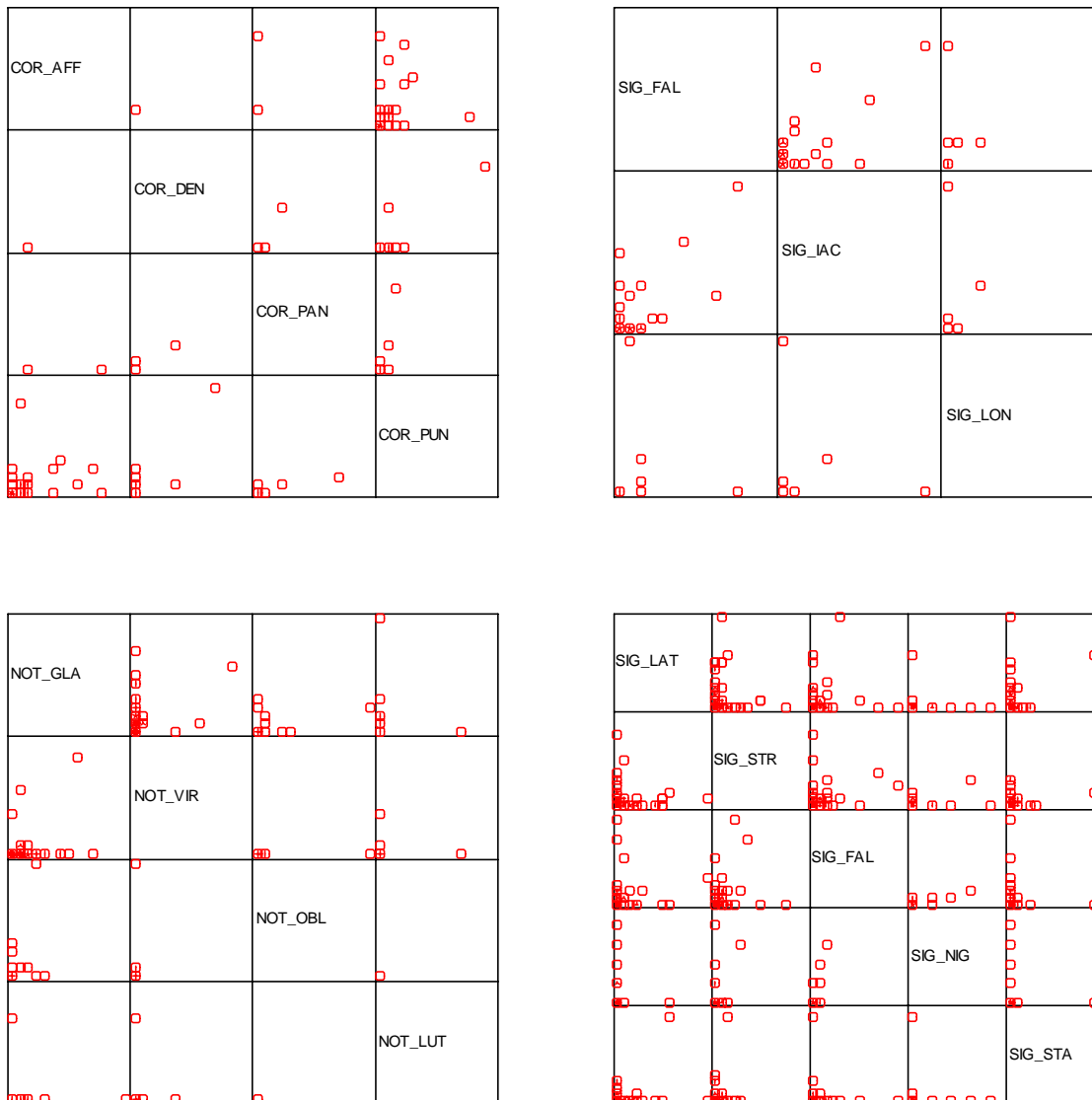


Abb. 37 **Gemeinsames Vorkommen von je zwei Arten in Gewässern der Ostfriesischen Inseln nach erfaßten Individuenzahlen.**

Zur weiteren Analyse der möglicherweise vorhandenen Konkurrenzeffekte wurde auf Grundlage verschiedener CCAs vergleichend die Präsenz von Arten mit einem Kriging- oder einem erweitertem Least-Square-Regression-Verfahren („lineares Modell“) modelliert (Abb. 38 bis

48, vgl. im einzelnen vgl. Šmilauer 1992). Dabei läßt CANODRAW eine Darstellung als „contour plot“, der Schwerpunkte der Verbreitung mit Linien („contour levels“) visualisiert, oder als Scatterplot, in dem Verbreitungsschwerpunkte durch die Größe der Markierungen deutlich werden, zu (vgl. ebd.: 64 ff.).

Es zeigte sich, daß mehrere *Subsigara*-Arten (bis zu 4 Arten) gleichzeitig in bestimmten Gewässern in höheren Individuenzahlen auftreten können, gelegentlich mit Hybriden zwischen *S. falleni*, *S. iactans* und *S. longipalis*. Nach der für 155 botanisch und zoologisch untersuchte Gewässer der Inseln durchgeführten CCA ergaben sich insbesondere 3 relativ gut abtrennbare Gewässertypen (Gewässer mit üppiger Vegetation oberhalb der 1. kanonischen Achse, Gewässer mit hoher Salinität unten rechts bzw. größere und tiefere Gewässer unten links vom Ordinationszentrum, vgl. Abb. 27). Im Ordinationsraum erscheint *Sigara distincta* oben links und *S. longipalis* unten links (herausgerückt), während *S. falleni* und *S. iactans* relativ nahe beieinander unten links in der Nähe des Ordinationszentrums plaziert werden.

Es läßt sich ein Kriging-Plot für diese 4 Arten erstellen (Abb. 38), aus der die Verbreitung im Ordinationsraum nach verschiedenen Umweltvariablen differenzierter hervorgeht. Des Weiteren wurden Verbreitungsdiagramme nach CCA über eine andere Kombination von Variablen erstellt und zwar als scatter plot und nach Bildung eines linearen Modells (vgl. ebd., Abb. 39); ergänzend erfolgte eine Modellierung des Verbreitungsbildes nach den Variablen Gewässergröße und Salinität (Abb. 40). - Der Kriging-Plot für die *Subsigara*-Arten ergibt zunächst unterschiedliche Verbreitungsbilder der Arten einerseits, andererseits aber auch deutliche Überschneidungen in bestimmten Bereichen (Abb. 38). *Sigara iactans* und *S. falleni* sind im Ordinationsraum ähnlich verbreitet und zwar in Bereichen mit hoher Gesamtdiversität. Beide Arten meiden sehr kleine Gewässer mit höherem Salzgehalt und üppigerer Vegetation. Eine räumliche Nischendifferenzierung ist nicht erkennbar. Demgegenüber sind *Sigara longipalis* eher in vergleichsweise größeren Gewässern und *S. distincta* insbesondere in Habitaten mit differenzierter Vegetationsarchitektur vertreten. Dabei ist das Verbreitungsbild der letztgenannten Art nicht einheitlich, besonders *S. longipalis* meidet Gewässer mit höherer Salinität. Zum Vergleich erstellte Verbreitungsplots als Scatterplot und nach linearer Modellierung mit anderen Faktorenkombinationen bestätigen das Gesamtbild (Abb. 39). Eine differenzierte Auftragung des Vorkommens nach den Merkmalen Tümpelgröße und Salinität zeigt auch weitgehende Ähnlichkeiten des Toleranzbereiches zwischen *Sigara falleni* und *S. iactans*, *S. longipalis* kommt nur in einem bestimmten Wertebereich des Salzgehaltes vor (Abb. 40).

Die Verbreitung und Nischendifferenzierung der *Corixa*-Arten wurden auf Grundlage derselben CCA näher untersucht (Abb. 41). Für alle 4 Arten ergeben sich nach linearer Modellierung der Verbreitung Schwerpunkte in größeren und tieferen, weniger zur Verlandung neigenden Gewässern, wobei *C. affinis* und *C. punctata* extreme Überschneidungen aufweisen. Dabei ist *Corixa punctata* in Gewässern mit üppiger Vegetation häufiger, *C. affinis* in Bereichen mit höherer pflanzlicher Diversität. Letzteres scheint auch für *Corixa dentipes* zu gelten. Alle *Corixa*-Arten meiden höhere Salinitäten und besiedeln eher die Dünengewässer. Dies wird deutlich, wenn die Verbreitung der Populationen nach den Merkmalen Wasserführung und Sediment analysiert wird (modelliert nach CCA über die Dünengewässer, Abb. 42).

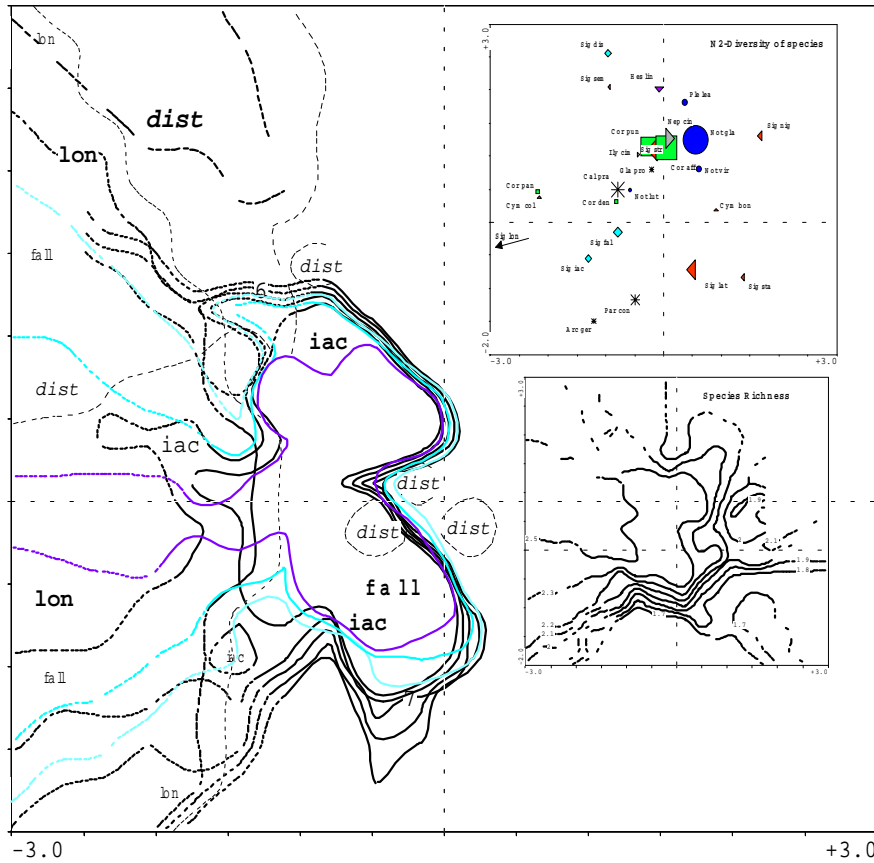


Abb. 38 Verbreitung von Subsigara-Arten im Ordinationsraum nach Kriging, N_2 Diversity der Arten und kriging der species richness nach CCA (vgl. Abb. 27 und Text).

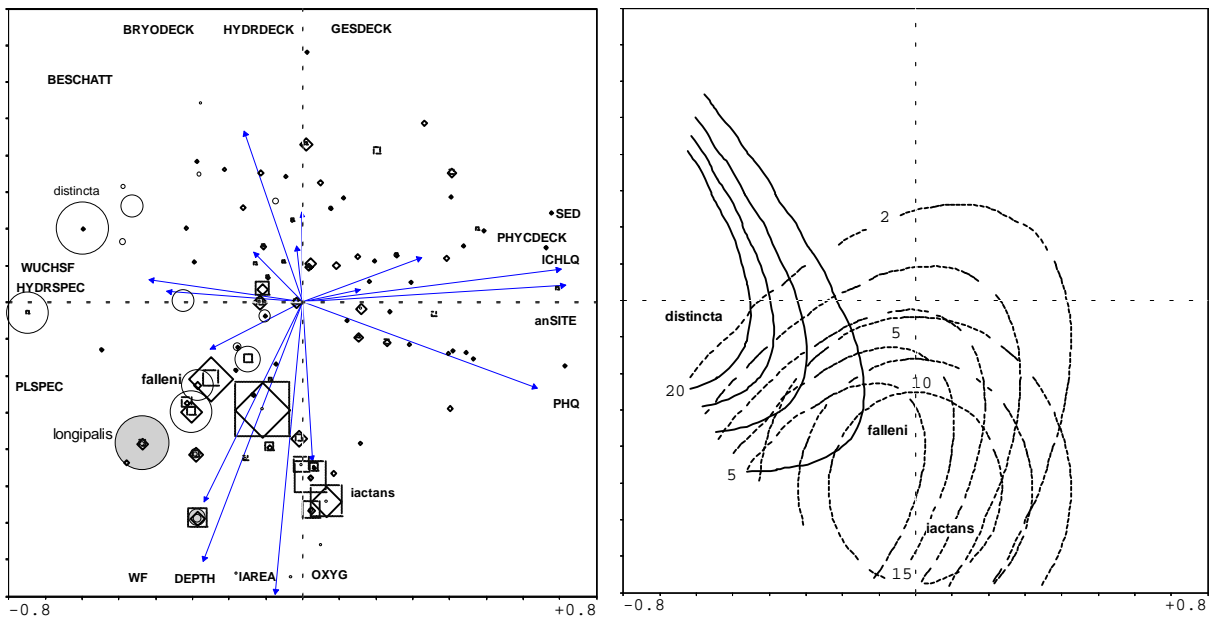


Abb. 39 Verbreitung von Subsigara-Arten im Ordinationsraum als scatter plot (links) und als lineares Modell (rechts) nach CCA (vgl. Abb. 16 und Text).

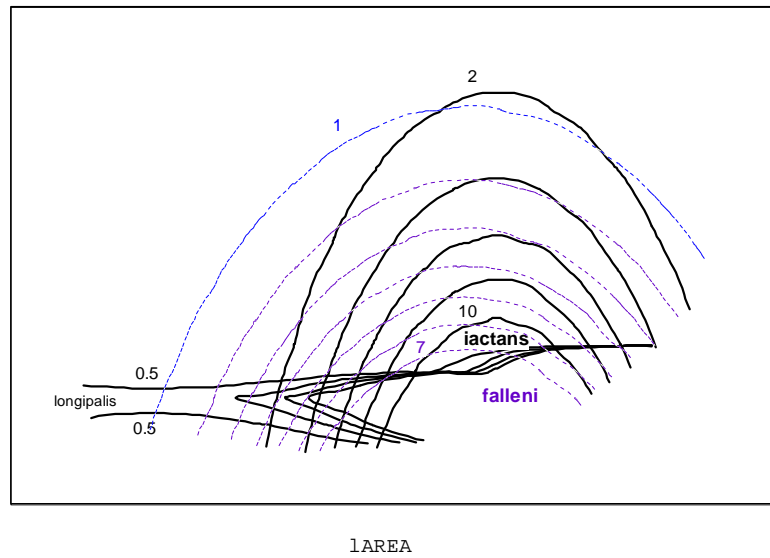


Abb. 40 Verbreitung von Subigara-Arten nach den Variablen Tümpelgröße und Salzgehalt als lineares Modell nach CCA (vgl. Abb. 16 und Text).

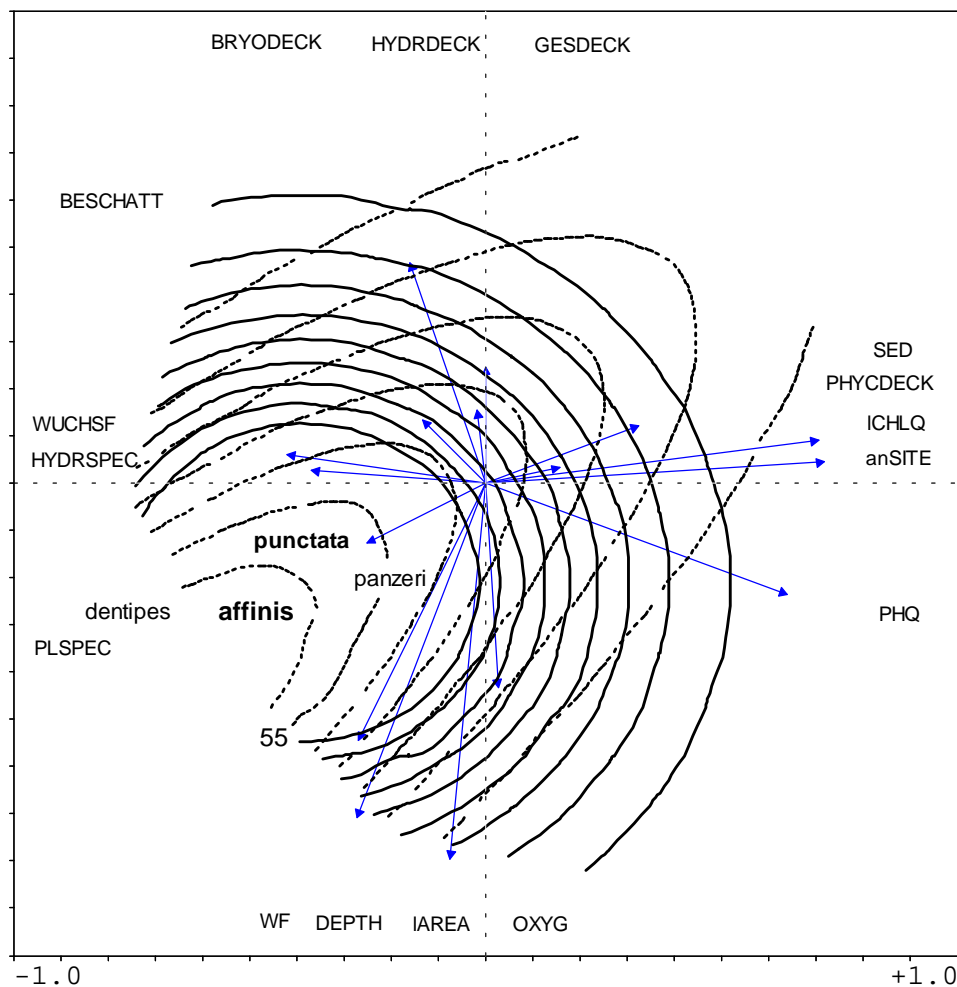


Abb. 41 Verbreitung von Corixa-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA (vgl. Abb. 16 und Text).

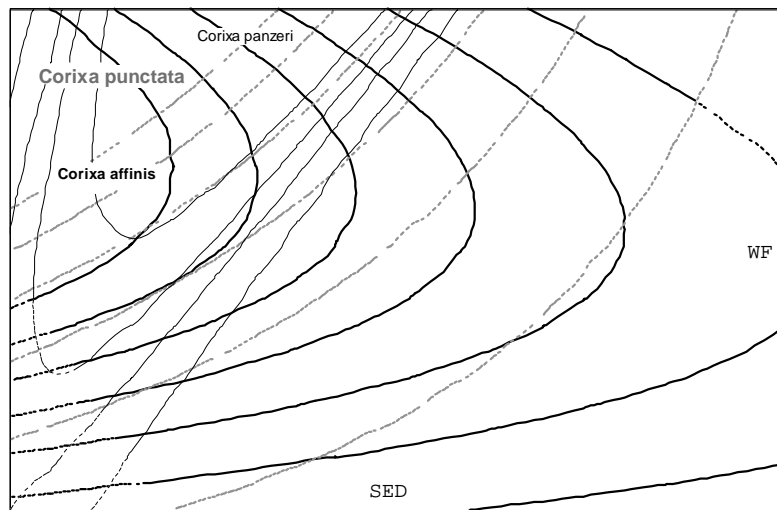


Abb. 42 Verbreitung von *Corixa*-Arten nach Sediment und Wasserführung, lineares Modell nach der CCA über die Dünentümpel (vgl. Abb. 24 und Text).

Für die *Hesperocorixa*-Arten *H. linnaei* und *H. sahlbergi* ergeben sich ebenfalls überlappende Verbreitungsbilder in Gewässern mit geringer Salinität unter linearer Modellierung. Trotz der signifikant positiven Korrelation der Individuenzahlen zeigt sich, daß *H. linnaei* eher in größeren und tieferen, vegetationsärmeren Gewässern vertreten ist, während *H. sahlbergi* einen etwas anderen Schwerpunkt in Gewässern mit höherer Vegetationsbedeckung oder zeitweisem Sauerstoffmangel bzw. in stark beschatteten Gewässern aufweist (Abb. 43). Allgemein scheint *H. linnaei* verbreiteter zu sein und höhere Toleranzbreiten außer in Bezug auf Sauerstoffgehalt aufzuweisen. *Hesperocorixa castanea* kommt in ähnlichen Bereichen mit relativ hoher Diversität und Deckung der Vegetation wie *H. sahlbergi* vor. Bestätigt werden diese Befunde unter entsprechender Auswertung der CCA-Ordination ausschließlich kleinerer und süßerer Gewässer (Abb. 44) mit anderen Kombinationen von Habitatfaktoren. Dabei zeigt sich des weiteren, daß sowohl *H. sahlbergi* als auch *H. castanea* Gewässer meiden, die eher zur Verlandung neigen. Vermutlich bevorzugen alle drei Arten weniger saures Wasser.

Derselben Korrespondenzanalyse liegt eine Auswertung über die Verbreitung und Nischendifferenzierung diverser *Corixiden*arten zugrunde (Abb. 45), wobei *Glaenocorisa propinqua*, *Arctocorisa germari*, *Callicorixa praeusta* und *Paracorixa concinna* berücksichtigt sind. Bei diesen Arten ergibt sich jeweils eine große Bandbreite des Vorkommens hinsichtlich pH-Wert (*G. propinqua*) sowie hinsichtlich Wasserführung und Gewässertiefe (*P. concinna* und *C. praeusta*, evtl. auch *G. propinqua*); weitere Nischendifferenzierungen erfolgen bei diesen Arten über den Salzgehalt und über die Gewässergröße. Alle Arten bevorzugen eher sandiges Sediment (besonders *A. germari*). Es läßt sich eine Abfolge erkennen nach Vorkommen in Gewässern mit den genannten Eigenschaften und Toleranzbreiten nach dem Muster *G. propinqua*, *A. germari*, *P. concinna*, *C. praeusta*; die letztgenannte Art ist demnach am ehesten in der Lage, stärkere Wasserstandsschwankungen zu überdauern und in flacheren Gewässern Populationen zu bilden.

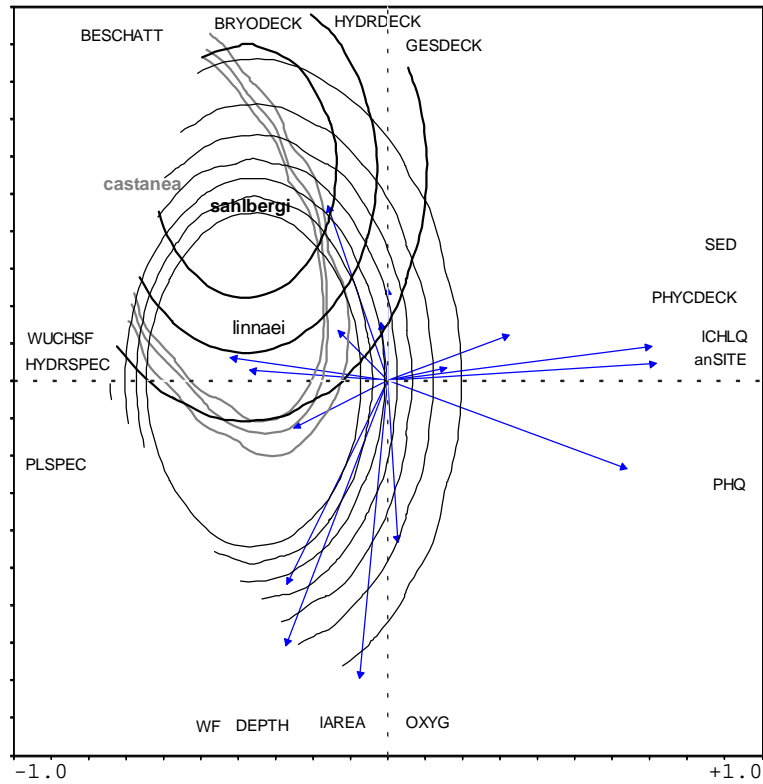


Abb. 43 Verbreitung von *Hesperocorixa*-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA (vgl. Abb. 16 und Text).

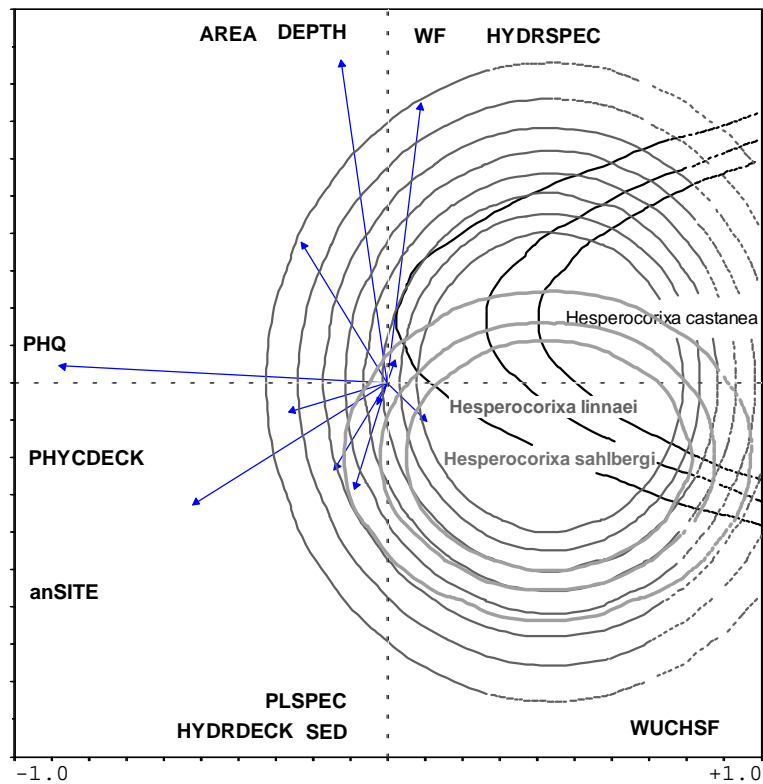


Abb. 44 Verbreitung von *Hesperocorixa*-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA über kleine, süße Gewässer (vgl. Abb. 23 und Text).

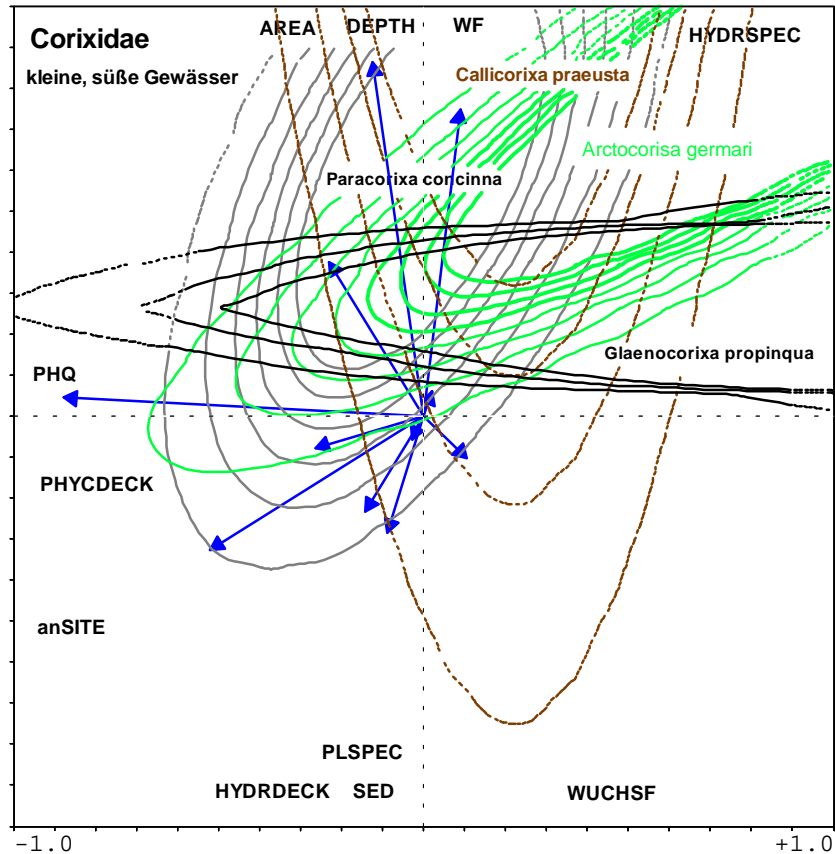


Abb. 45 Verbreitung diverser Corixiden-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA über kleine, süße Gewässer (vgl. Abb. 23 und Text).

Deutlich versetzte Verbreitungsbilder, die als Abfolge interpretiert werden können, ergeben sich für die drei Sigara-Arten *S. stagnalis*, *S. striata* und *S. semistriata* insbesondere je nach Salinität des Gewässers (Abb. 46). *S. semistriata* bildet nur Populationen in Gewässern mit geringen Salzgehalten und üppiger Makrophytenbesiedlung, *S. striata* ist in allen Gewässern mit unterschiedlichen Kombinationen von Habitateigenschaften vertreten, bildet aber unter sehr hohem Salzgehalt in Salzwiesengewässern weniger individuenreiche Populationen aus. *S. stagnalis* ist extrem salztolerant und weist einen Schwerpunkt der Verbreitung in makrophytenarmen Bereichen auf. Dieses Bild wird nach Auswertung unter anderen Korrespondenzanalysen wiederum bestätigt; die CCA bei ausschließlicher Berücksichtigung der Corixidenarten mit einer ähnlichen Kombination von Habitatfaktoren ergibt die gleiche Abfolge (Abb. 47). Die lineare Modellierung zeigt hier eine weitgehende Raumaufteilung zwischen *S. stagnalis* einerseits und *A. semistriata* bzw. *S. scotti* andererseits je nach Salinität und Vegetation. Konkurrenzeffekte können zwischen *S. scotti*, *S. semistriata* und *S. striata* nicht ausgeschlossen werden. *Sigara lateralis* zeigt eine Verbreitung in fast allen Lebensräumen, die Populationsentwicklung ist offenbar nur in sehr großen und tiefen Gewässern sowie besonders hoher Gesamtdeckung (mit hohem Bryophytenanteil) eingeschränkt. Für *S. nigrolineata* führt die lineare Modellierung für den vorliegenden Fall nicht zu interpretierbaren Ergebnissen, der Scatterplot deutet auf eine uneinheitliche, zersplitterte Verteilung in unterschiedlichen Gewässern hin. Die migrationskräftige Art benötigt offenbar Rückzugsgewässer mit für sie günstigen Habitatkonstellationen, wie etwa kleine Gewässer mit nicht zu hoher Salinität.

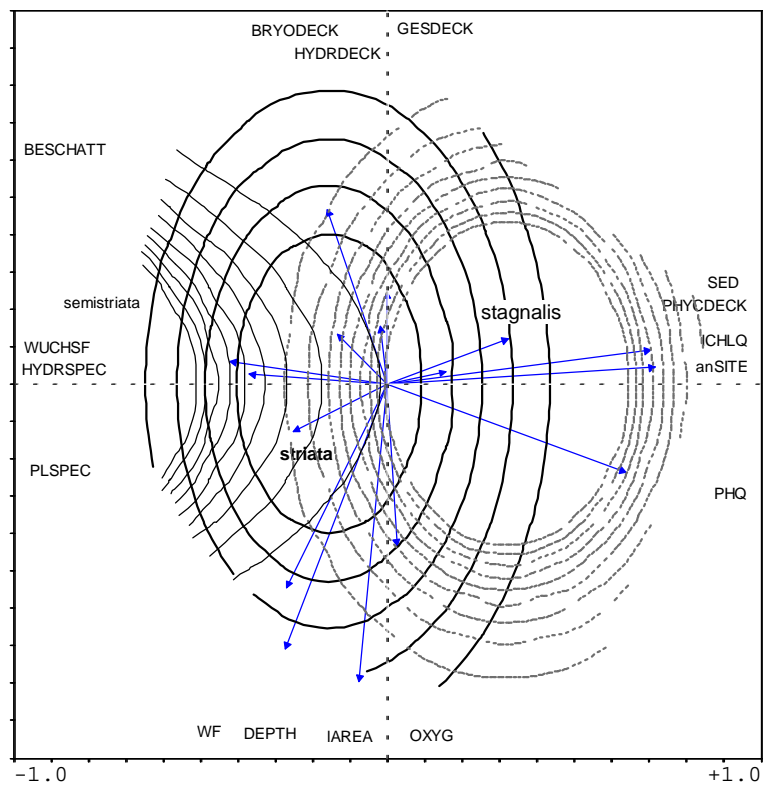


Abb. 46 Verbreitung diverser Sigara-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA (vgl. Abb. 16 und Text).

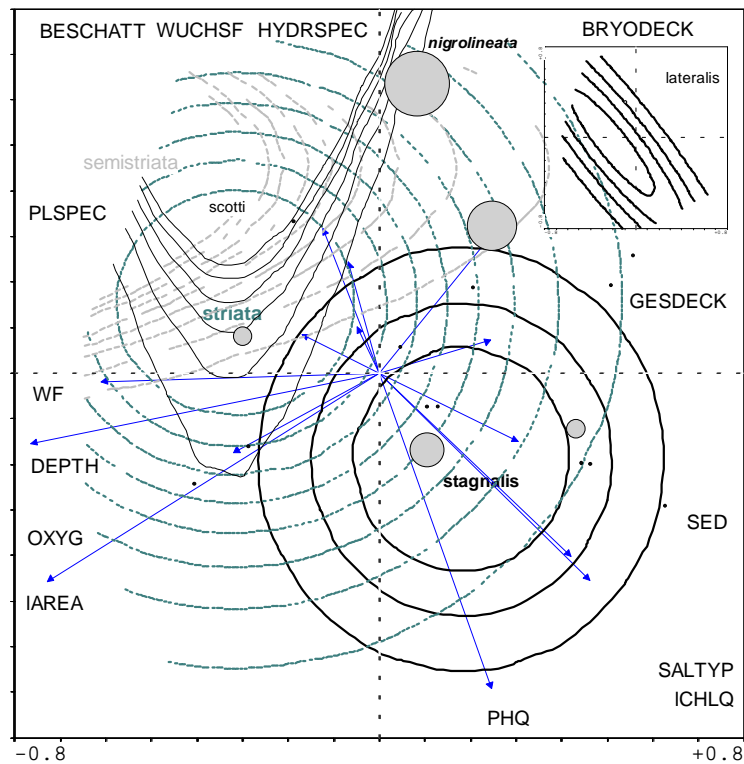


Abb. 47 Verbreitung diverser Sigara-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA über Corixidenvorkommen (ausgefüllte Kreise = Sigara nigrolineata; vgl. Abb. 18 und Text).

Für die vorkommenden Notonecta-Arten ergibt eine entsprechende Darstellung (Abb. 48) eine sehr ähnliche Abfolge wie bei den drei untersuchten Sigara-Arten *S. semistriata*, *S. striata* und *S. stagnalis*: gemeinsam kommen demnach *N. obliqua* und *S. semistriata*, *N. glauca* und *S. striata* bzw. *N. viridis* und *S. stagnalis* in ähnlichen Verhältnissen der Individuendichten vor. Unter Umständen treten jeweils entsprechend *Paracorixa concinna* bzw. *Arctocorisa germari* bzw. *Paracorixa concinna* sowie auch in der gleichen Reihenfolge *Corixa dentipes*, *C. punctata* und *C. affinis* hinzu. Die relativ selten und in geringen Individuendichten fast ausschließlich in Dünengewässern erfaßte *N. lutea* erscheint nur in etwas größeren Gewässern mit eher ausgeglichenen Verhältnissen. Vermutlich meidet diese Art flache Gewässer mit höheren Salinitäten und tritt kaum neben *N. obliqua* auf.

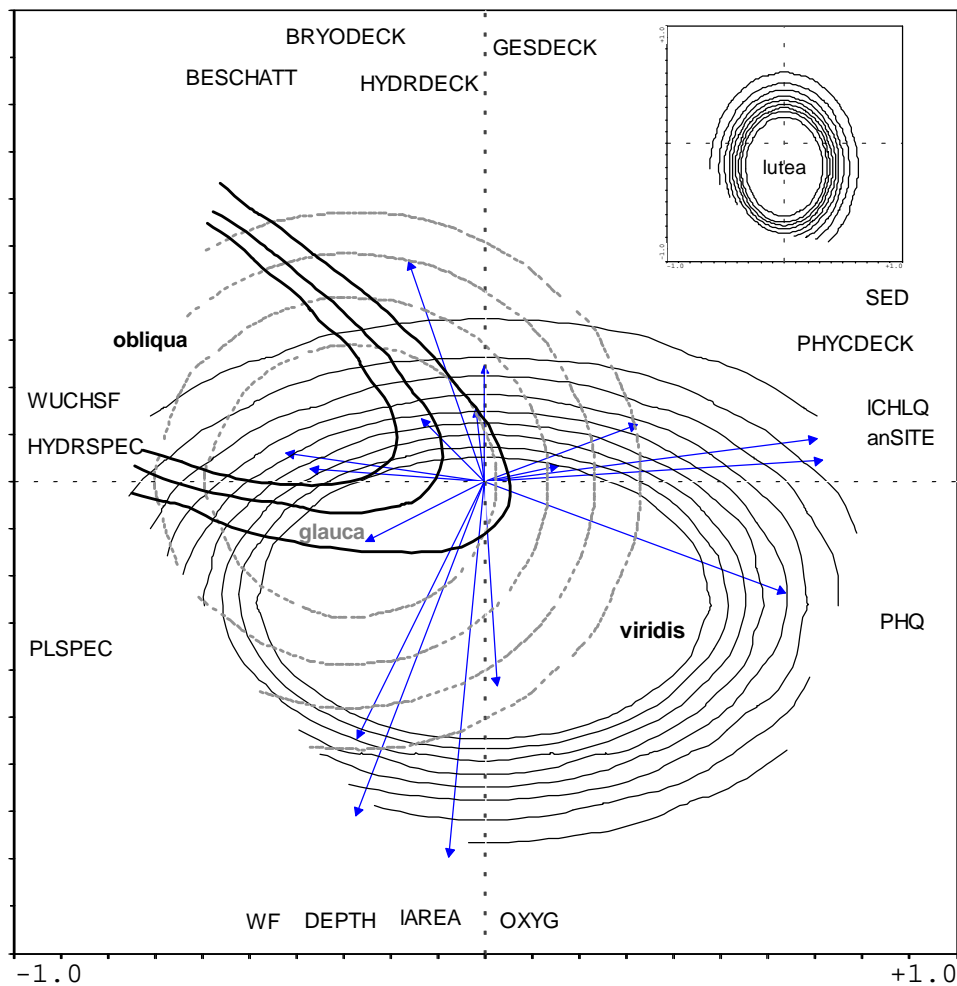


Abb. 48 **Verbreitung von Notonecta-Arten im Ordinationsraum, lineares Modell nach CCA (vgl. Abb. 16 und Text).**

Störungsregime und Einfluß von Stressfaktoren wurden zur Einteilung von Lebensräumen verwendet und Strategien postuliert, nach denen Artengruppen jeweils unter extremen Störungen oder extremem Stress reagieren (CSR-Modell nach Grime 1979, vgl. Begon et al. 1996 im Gegensatz zu den r- und k-Strategien nach MacArthur & Wilson 1967). Entscheidend dafür sei die Konkurrenzkraft der die jeweiligen Lebensgemeinschaften bildenden Arten unter Störung und Stress. Stressfaktoren wären in diesem Sinne neben verschiedenen Habitat-

faktoren auch Prädation oder die Anwesenheit von Konkurrenten in Bezug auf bestimmte Ressourcen. Es ergibt sich die Frage, ob die Arten jeweils nach den drei unterschiedenen Strategien ("ruderal, tolerant, competitive strategy") klassifiziert werden können und sich damit in das CSR-Modell einfügen.

Die Ergebnisse der Analysen zur Wirksamkeit von Konkurrenzmechanismen zeigen, daß nur in Ausnahmefällen geringe Effekte auf das Erscheinungsbild der Populationen einzelner Gewässer angenommen werden können. Nischenaufteilungen erfolgen eher nach den Toleranzbreiten der an den Lebensgemeinschaften beteiligten Arten und den für die Populationsentwicklungen optimalen Habitatfaktoren und -bedingungen. Die meisten Arten sind konkurrenzstark bzw. von Konkurrenzmechanismen weitgehend unabhängig. Mindestens für *Cymatia*-, *Corixa*- (außer u.U. *C. punctata*) und *Hesperocorixa*-Arten gilt, daß sie auf Stress durch erhöhte Salinität empfindlicher reagieren. Auch die Stresstoleranz bezüglich Sauerstoffzehrung ist unterschiedlich: nur *Hesperocorixa sahlbergi*, *H. linnaei*, *Corixa punctata*, *Notonecta glauca* und *Nepa cinerea* vertragen extreme Verhältnisse. *Hesperocorixa sahlbergi* und *Notonecta viridis* fehlen weitgehend in stark eutrophierten Gewässern. Der größte Teil der *Nepomorpha*-Arten ist somit mehr oder weniger stresstolerant in Bezug auf verschiedene Stressfaktoren. Dies ist neben der im allgemeinen hohen Migrationsaktivität und Besiedlungsneigung der Arten der Grund dafür, daß oftmals Überlagerungen von verschiedenen Mustern von Artenzusammensetzungen auftreten und abgegrenzte Lebensgemeinschaften oft nicht scharf einander gegenübergestellt werden können. Demgegenüber ist die Reaktion der Arten auf plötzliche (auf den Inseln oft starke) Störungen (Überflutungen durch Meerwasser) wahrscheinlich oft mit extremen Populationseinbrüchen begleitet, die aber relativ schnell wieder durch vermehrte Reproduktion nach Ausgleich der Verhältnisse und Zuwanderung ausgeglichen werden können. Die einzelnen Arten unterscheiden sich also hauptsächlich durch den Grad ihrer Stresstoleranz bezüglich verschiedener Parameter.

Für einige Arten lassen sich deutlichere Auswirkungen von Konkurrenzmechanismen auf die Populationsentwicklungen nicht ausschließen. Dies gilt für *Sigara nigrolineata*, *S. semistriata*, *S. scotti* und vielleicht *Hesperocorixa castanea*, *Corixa dentipes* und *Sigara distincta*. Welche spezifische Form der Konkurrenz allerdings vorliegen könnte, kann nicht angegeben werden. Aufgrund des Überangebotes im weit überwiegenden Teil der Gewässer auf den Inseln scheidet Nahrungskonkurrenz aus. Am ehesten wäre Konkurrenz um Eiablageplätze besonders in kleineren Gewässern anzunehmen. Auch für die genannten Arten sind solche Effekte aber eher gering im Vergleich zu anderen die Populationsentwicklungen regulierenden Faktoren zu veranschlagen.

5.5 Dispersion und Inselbiogeographie

Die Besiedlung der ostfriesischen Düneninseln durch aquatische und semiaquatische Heteropteren erfolgte aufgrund der allgemein hohen Migrationsneigungen der Arten, der relativ geringen Distanzen zum anliegenden Festland und den vielfältigen Möglichkeiten der Distanzüberwindung relativ schnell nach der Entstehung geeigneter Lebensräume und entsprechend der Ausdifferenzierung des insularen Gewässersystems. Im Rahmen der verschiedenen

Theorien der Inselbiogeographie steht neben der Besiedlungsdynamik und Entwicklung der Artenzahlen insbesondere die Frage im Vordergrund, wodurch auf bestimmten Inseln die Höhe der Artenzahlen determiniert wird. Im Rahmen der "Equilibrium-Theorie der Inselbiogeographie" gilt in diesem Zusammenhang das "area-per-se"-Postulat (MacArthur & Wilson 1963, 1967), nach dem die Artenzahl auf Inseln im Zustand des den Isolationsgrad der Insel berücksichtigenden Gleichgewichtes ausschließlich von der Inselgröße abhängt. Im Zustand des Gleichgewichtes sind Immigrations- und Emigrationsraten gleich und die Artenzahl konstant. Das "area-per-se"-Postulat konnte in der überwiegenden Anzahl dazu durchgeführter empirischer Untersuchungen bestätigt werden, die Gleichgewichtstheorie war aber über lange Zeit Gegenstand intensiver Diskussionen (z.B. Connor & McCoy 1979, Gilbert 1980, Williamson 1981, Gilpin & Diamond 1984, Boomsma et al. 1987, Nielsson et al. 1988, Bröring 1991, Begon et al. 1996). Insbesondere wurden alle biologischen Implikationen des "area-per-se"-Postulates nachdrücklich bestritten und hohe Korrelationen zwischen Artenzahlen und Flächengrößen auf rein statistische Artefakte zurückgeführt (Connor & McCoy 1979, Williamson 1981, dagegen aber Sugihara 1981). Im Rahmen der "passive sampling theory" (Connor & McCoy 1979, Coleman 1981) wurde geltend gemacht, daß sich auf größeren Inseln rein statistisch betrachtet mehr Individuen ansammeln; aufgrund der Arten-Individue-Relation des gesamten Umfeldes ergeben sich daraus höhere Artenzahlen für größere Inseln.

Die auf C. Williams und später D. Lack zurückgehende "habitat-heterogeneity theory" (vgl. im einzelnen Williamson 1981) geht im Gegensatz zur Equilibrium-Theorie davon aus, das nicht die Inselgröße entscheidend ist für die Höhe der zu erreichenden Artenzahlen, sondern die Vielfältigkeit der Habitatbedingungen. Das "area-per-se-Postulat" bestätige sich oftmals, weil Habitatheterogenität meistens mit der Flächengröße korreliert und auf größeren Inseln damit mehr ökologische Nischen zu erwarten sind. In der Folge drehten sich empirische Untersuchungen u.a. um die Frage, ob die "habitat-within heterogeneity" oder die "habitat-between-heterogeneity" die Höhe der Artenzahlen bestimmt (z.B. Nielsson et al 1988, vgl. Whittaker 1972).

Aufgrund der doppelten Isolation der einzelnen Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln können "area-per-se"- bzw. "passive sampling"- bzw. Habitatheterogenitätseffekte auf die Artenzahlen für zwei verschiedene räumliche Betrachtungsebenen durchgeführt werden. Dabei ist zum einen zu fragen, welche Faktoren die Artenzahlen auf den einzelnen Inseln bestimmen, zum anderen zu klären, warum sich die Artenzahlen in den einzelnen Gewässern unterscheiden.

Regressionen und Korrelationen über Artenzahlen der 9 untersuchten Ostfriesischen Inseln ergaben sowohl für den einfach als auch für den doppelt logarithmierten Plot (vgl. Connor & McCoy 1979) hochsignifikante Zusammenhänge zwischen Artenzahlen aller aquatilen Heteropteren bzw. Nepomorpha und Flächengröße; für die Gruppe der Gerromorpha ergaben sich keine signifikanten Zusammenhänge (Tab. 20, Abb. 49).

Tab. 20 Korrelationen zwischen Flächengrößen und Artenzahlen der Nepomorpha, Gerromorpha und beider Gruppen für den einfach (log Artenzahl/Flächengröße) und den doppelt logarithmierten (log Artenzahl/log Flächengröße) Plot sowie Regressionskoeffizienten (z) (** = signifikant auf $p < 0,01$).

Gruppe	einfach logarithm.	doppelt logarithmiert	
		Korr.	z
Heteroptera	Korr. = 0,808**	Korr. = 0,831**	$z = 0,235, p_z = 0.006$
Nepomorpha	Korr. = 0,811**	Korr. = 0,832**	$z = 0,224, p_z = 0.005$
Gerromorpha	nicht sign.	nicht sign.	nicht sign.

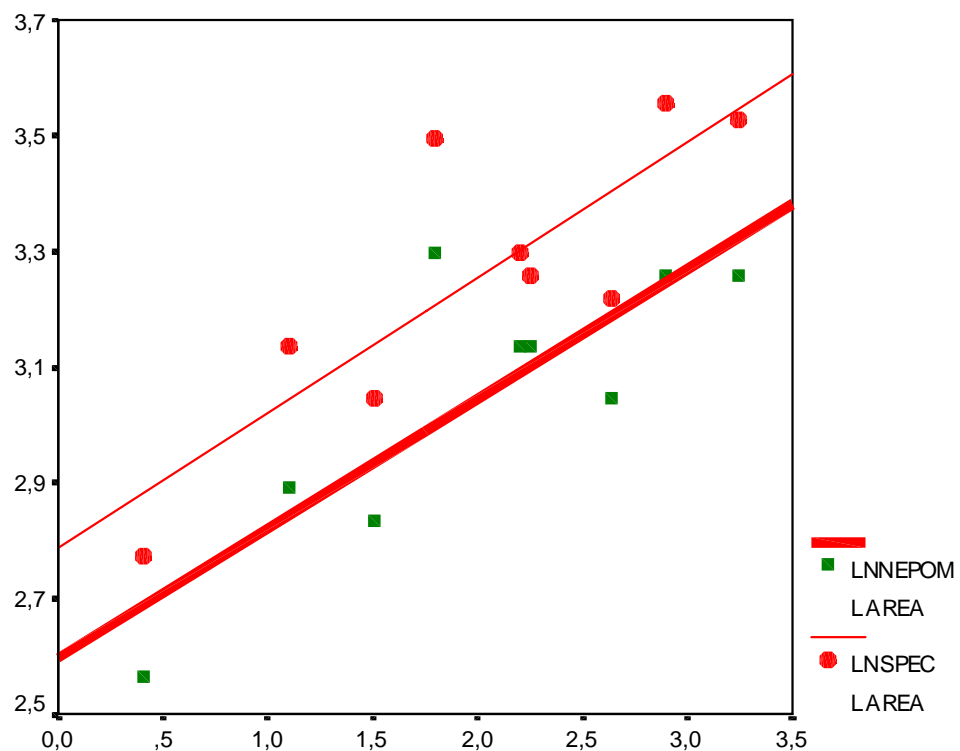


Abb. 49 Regressionsmodell für Artenzahlen der Nepomorpha und aller aquatischen Heteroptera und Flächengröße der Inseln (Ordinate: log Artenzahl, LNNEPOM bzw. LNSPEC für Nepomorpha bzw. all Arten; Abszisse: log Flächengröße).

Die ermittelten Regressionskoeffizienten (Arten-Flächengrößen-"Slopes") sind signifikant für alle Heteropteren und die Nepomorpha. Die Werte liegen mit 0,235 bzw. 0,224 knapp unter den theoretisch in lognormalverteilten Artenzusammensetzungen von Inseln zu erwartenden und im Rahmen des area-per-se-Postulates geforderten Wertes 0,25 (Preston 1962, MacArthur & Wilson 1967, Connor & McCoy 1979, Sugihara 1981, Wissel 1989).

Die auf den einzelnen Inseln ermittelten Artenzahlen (außer Gerromorpha) korrelieren im übrigen hochsignifikant mit der Anzahl der untersuchten Gewässer bzw. der Anzahl der untersuchten Süßgewässer (für die doppelt logarithmierten Daten vgl. Tab. 21). Wenn die Anzahl der untersuchten Standorte bzw. insbesondere die Anzahl der vorhandenen und untersuchten Süßgewässer als Maß für die "habitat between diversity" (Habitatheterogenität) gewertet wird, so ist zu prüfen, welche Korrelationen bestimmend sind.

Tab. 21 **Pearsonsche Korrelationen zwischen Artenzahlen (Heteroptera und Nepomorpha, LNSPEC, LNNEPOM), Flächengröße der Inseln (LAREA), Anzahl der untersuchten Gewässer (LNPROB) bzw. Süßgewässer (LNSW) (alle Daten logarithmiert).**

	LNSPEC	LNNEPOM	LAREA	LNPROB	LNSW
LNSPEC		0,977**	0,831**	0,776*	0,835**
LNNEPOM			0,832**	0,779*	0,804**
LAREA				0,715*	0,687*
LNPROB					0,933**

** signifikant auf dem Niveau von 0,01, * signifikant auf dem Niveau von 0,05.

Zunächst ergibt sich, daß die Arten-Flächengrößen Korrelationen mit einer Ausnahme höher sind als die Korrelationen zwischen Artenzahlen und Anzahl Proben bzw. Anzahl Süßgewässer. Die Korrelationskoeffizienten können (unter Vorbehalt bei nur 9 Fällen) mit den Partialkorrelationskoeffizienten unter jeweiliger Kontrolle anderer Variablen verglichen werden:

S(Nep) / Anzahl untersuchter Standorte kontrolliert durch Flächengröße: 0,4737 (p = 0,236).

S(Nep) / Flächengröße kontrolliert durch Anzahl untersuchter Standorte: 0,6281 (p = 0,095).

S(Nep) / Anzahl Süßgewässer kontrolliert durch Flächengröße: 0,5758 (p = 0,135).

S(Nep) / Flächengröße kontrolliert durch Anzahl Süßgewässer: 0,6476 (p = 0,083).

(Artenzahlen Nepomorpha [S(Nep)] und Flächengröße logarithmiert)

Es zeigt sich, daß unter Kontrolle sowohl durch die Anzahl der untersuchten Gewässer als auch durch die Anzahl der untersuchten Süßgewässer in keinem Falle signifikante Korrelationen verbleiben. Die Partialkorrelationen sind aber in den betrachteten Fällen immer deutlich höher bei der Kontrolle durch die Anzahl der Gewässer oder die Anzahl der Süßgewässer. Die Anzahlen der untersuchten Gewässer bzw. der untersuchten Süßgewässer sind ihrerseits signifikant mit der Flächengröße korreliert (nur bei der Berechnung mit doppelter Logarithmierung, vgl. Tab. 21). Demnach ist die Artenzahl eher von der Flächengröße der Inseln abhän-

gig, aber auch von der Anzahl untersuchter Gewässer bzw. der Ausgestaltung und Diversität des Gewässersystems.

Multiple Regressionsanalysen ergaben dementsprechend folgende Ergebnisse: Bei der "stepwise forward multiple regression" wird von den angebotenen Variablen nur die logarithmierte Flächengröße zur Erklärung der Varianz der Nepomorpha-Artenzahlen herangezogen, nicht aufgenommen werden (logarithmierte) Anzahl der Gewässer bzw. der Süßgewässer. Das unter "stepwise backward" erstellte Regressionsmodell beläßt die (logarithmierte) Flächengröße und die (logarithmierte) Anzahl der untersuchten Süßgewässer. Das gleiche gilt für die Erklärung der logarithmierten Variablen für die Artenzahlen der Nepomorpha. Das verbleibende Modell mit (logarithmierten) Flächengrößen und der Anzahl der Süßgewässer ist mit einem F-Wert von $F = 13,926$ hochsignifikant ($p = 0.006$). In diesem Falle wird bei der "stepwise forward" -Methode nur die (logarithmierte) Anzahl der Süßgewässer aufgenommen.

Für die Gruppe der Nepomorpha ergeben sich signifikante Korrelationen nur für die Artenzahlen und die Anzahl der untersuchten Süßgewässer (einfach logarithmiert: $Korr. = 0,715$, doppelt logarithmiert: $Korr. = 0,712$, jeweils signifikant auf dem Niveau von 0,05). Die Artenzahl dieser Gruppe ist demnach allenfalls schwach abhängig von der Präsenz diverser Süßgewässer auf den Inseln.

Für die räumliche Betrachtungsebene der Inselkette bzw. der Inseln zeigt sich somit eine Bestätigung der area-per-se-Hypothese mit Einschränkungen: Unterschiedlich hohe Artenzahlen lassen sich in hohem Grade mit der Inselgröße erklären. Allerdings gibt es hohe Korrelationen zwischen Artenzahlen und Diversität des Gewässersystems der Inseln, insbesondere der Anzahl der Süßgewässer. Diese Variablen können als Maßzahlen für die Heterogenität landschaftsräumlicher Ausprägungen gelten und sind ihrerseits mit der Flächengröße korreliert. Bei der Berechnung der Partialkorrelationen verbleiben keine signifikanten Abhängigkeiten, so daß die Bedeutungen von Flächengröße und Habitatvielfalt nicht hinreichend getrennt werden können.

Für hohe Artenzahlen von Corixiden in Gewässern war vor allem die "Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen" zur Erklärung herangezogen worden (Macan 1962, dort als Konnotation von "instability"). Allgemein kann natürlich gesagt werden, daß das Gesamtniveau des Artenreichtums einer Insel das Niveau der Artenzahlen in einem bestimmten Gewässer bedingt; so wurden in Gewässern auf insgesamt artenreicheren Inseln im Mittel auch mehr Arten gefunden. Im weiteren ist zu prüfen, welche Faktoren die Artenzahlen in den Gewässern der Inseln, die ihrerseits mehr oder weniger isoliert von "Besiedlungsquellen" und somit durch eine doppelte Isolation gekennzeichnet sind, bestimmen.

Regressions- bzw. Korrelationsberechnungen ergaben zunächst keine signifikanten Beziehungen zwischen Artenzahlen der Gewässer und der Gewässergröße, weder bei den Nepomorpha noch bei den Gerromorpha (Datengrundlage: Datenerhebungen von 1992 bis 1994 in 156 Gewässern, Abb. 50). Es ergibt sich eine Häufung der Datenpunkte innerhalb eines bestimmten Intervalls für die Gewässergrößen.

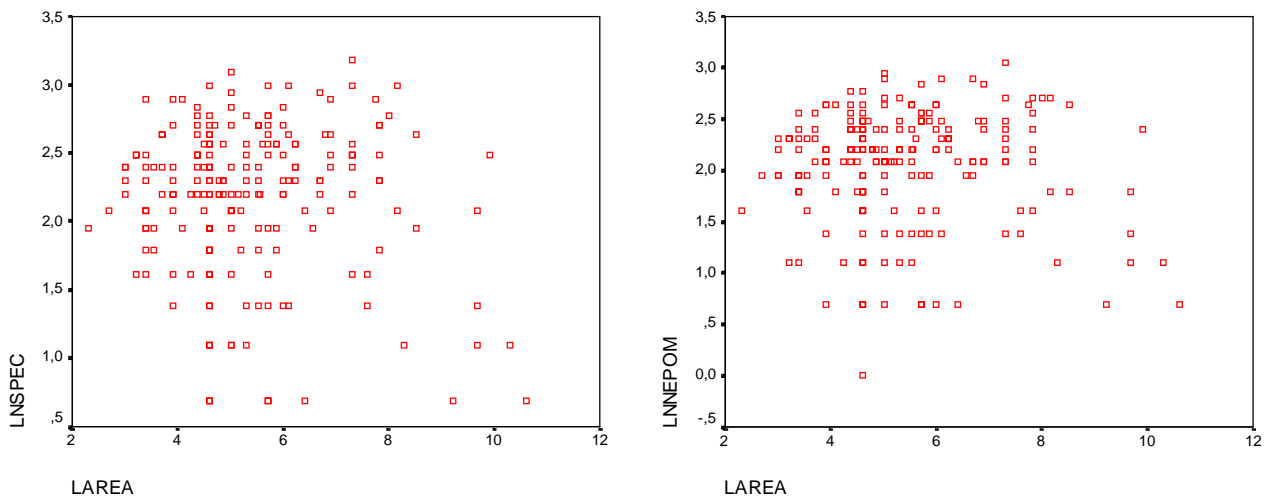


Abb. 50 **Abhängigkeiten von Artenzahlen der aquatilen Heteroptera (links) bzw. Nepomorpha (rechts) von der Flächengröße der Gewässer.**

Dagegen ergaben sich hochsignifikante Korrelationen zwischen den Artenzahlen der Nepomorpha und anderen Umweltvariablen (Tab. 22), insbesondere der Salinität (vgl. Abb. 51), den Anzahlen der festgestellten Wuchsformen der Pflanzen (vgl. Abb. 52) und der Anzahlen der Pflanzenarten (vgl. Abb. 53). Weitere hochsignifikante Korrelationen ergeben sich zur Sauerstoffsättigung und dem pH-Wert (sowie auch für die Anzahl der Hydrophytenarten), nicht hingegen zu verschiedenen Explikationen der Vegetationsbedeckung. Die Regressionskoeffizienten sind als relativ gering anzusehen, aber z.T. hochsignifikant.

Für die Gruppe der Gerromorpha ergaben sich signifikante Korrelationen nur zwischen (logarithmierten) Artenzahlen und Chloridgehalt des Wassers ($R = -0,416$, $p = 0,000$), Anzahl der Pflanzenarten (logarithmiert, $R = 0,181$, $p = 0,024$), Anzahl der festgestellten Wuchsformen der Pflanzen im Gewässer ($R = 0,242$, $p = 0,02$) sowie dem pH-Wert ($R = 0,290$, $p = 0,000$).

Tab. 22 **Korrelationen und Regressionskoeffizienten (Slopes) zwischen Artenzahlen der Nepomorpha und verschiedenen Umweltvariablen (log = logarithmierte Variablen; ** = signifikant auf dem Niveau von 0,01).**

Nepomorpha (log)	Pearson	Spearman	N	Slope	Slope (sign.)
Flächengröße (log)	-0,33	0,08	207	-0,012	n.s.
Salinität (log)	-0,353**	-0,351**	207	-0,135	0,000
Pflanzenarten (log)	0,292**	0,251**	154	0,300	0,000
Sauerstoffsättigung	0,183**	0,216**	207	0,003	0,008
pH-Wert	-0,179**	-0,219**	207	-0,117	0,010
Gesamtdeckung	-0,52	-0,040	117	-0,0005	n.s.
Wuchsformen	0,385**	0,377**	154	0,071	0,000

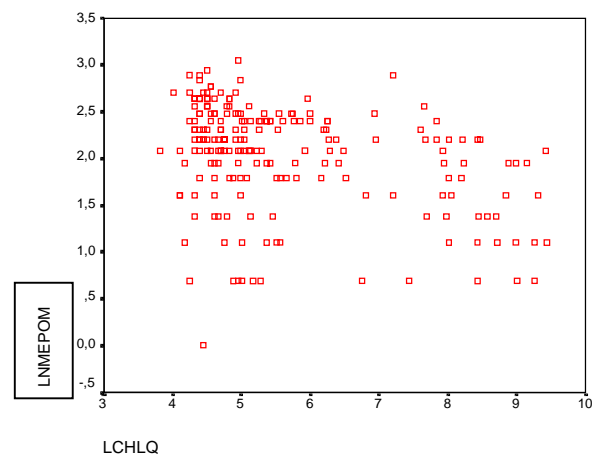


Abb. 51 Scatterplot für die Artenzahlen der Nepomorpha und den Chloridgehalten auf der Grundlage von 207 untersuchten Gewässern.

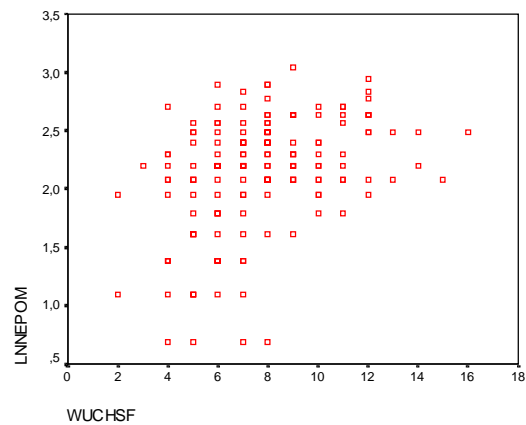


Abb. 52 Scatterplot für die Artenzahlen der Nepomorpha und den Wuchsförderdiversitäten auf der Grundlage von 156 zwischen 1992 und 1994 untersuchten Gewässern.

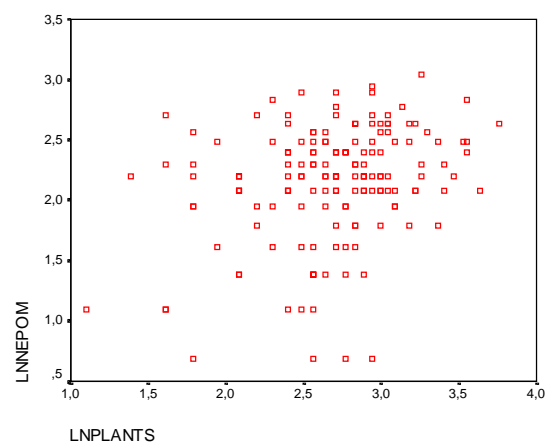


Abb. 53 Scatterplot für die Artenzahlen der Nepomorpha und den festgestellten Anzahlen der Pflanzenarten auf der Grundlage von 156 zwischen 1992 und 1994 untersuchten Gewässern.

Die Berechnungen der Partialkorrelationen ergeben jeweils hochsignifikante Beziehungen zwischen Artenzahlen der Nepomorpha und der Salinität bei Kontrolle durch die Variablen zur Flächengröße, Pflanzenarten, Wuchsformen, pH-Wert und Sauerstoffsättigung, generell keine zur Flächengröße bei Kontrolle durch unterschiedliche Variablen (Tab. 23). Die jeweils verbleibenden Korrelationen zeigen den extremen Einfluß der Variablen Anzahl der Pflanzenarten und Wuchsformendiversität auf den Artenreichtum der Wasserwanzen im Gewässer. Geringer ist in dieser Hinsicht der Einfluß der Variablen Sauerstoffsättigung und pH-Wert.

Tab. 23 Partialkorrelationen zwischen verschiedenen Variablen der 1992 bis 1994 untersuchten Gewässern auf den Ostfriesischen Inseln.

Kontrolle	Salinität		Flächengröße		Pflanzenarten
LAREA	-0,0996	OXYG	0,2396**	OXYG	0,1917*
OXYG	0,2490**	PHQ	-0,1152	PHQ	-0,1401
PHQ	0,0891	WUCHSF	0,3772**	WUCHSF	0,2633**
WUCHSF	0,2646**	LNPLANTS	0,2953**	LCHLQ	-0,3499**
LNPLANTS	0,2067*	LCHLQ	-0,3983**	LAREA	-0,1233
Kontrolle	Wuchsformen		pH-Wert		Sauerstoffsättigung
OXYG	0,2043*	OXYG	0,2126**	LCHLQ	-0,4178**
PHQ	-0,1215	LCHLQ	-0,3947**	LAREA	-0,1545
LCHLQ	-0,2902**	LAREA	-0,1089	LNPLANTS	0,2746**
LAREA	-0,0778	LNPLANTS	0,3000**	WUCHSF	0,3790**
LNPLANTS	-0,0195	WUCHSF	0,3855**	PHQ	-0,1124

Um den Einfluß der Flächengröße der einzelnen Gewässer differenzierter einschätzen zu können, wurden zusätzlich Korrelationskoeffizienten für Artenzahlen der Nepomorpha und bestimmte Gewässertypen bestimmt. Es zeigte sich, daß die Flächengröße höhere Anteile der Varianzen der Artenzahlen erklären, wenn der Datensatz unter verschiedenen Bedingungen eingeschränkt wird. Insbesondere ergab sich, das sich für salzhaltigere ($Cl^- > 150$ mg/l) und süßere ($Cl^- < 150$ mg/l) Gewässer signifikante Korrelationen ergeben. Die Slopes sind in diesen Fällen relativ klein (0,036 bzw. 0,049).

Demnach ist allgemein betrachtet die Flächengröße nicht entscheidend für die Artenzahlen sowohl der Nepomorpha als auch der Gerromorpha der Gewässer. Dies entspricht den Ergebnissen anderer Untersuchungen (vgl. z.B. Clifton 1984: Isle of Rum, Inner Hebrides). Allgemein gilt vielmehr, daß Stress durch Salzgehalt bzw. Diversität der Vegetation die Artenzahlen bestimmen. Andere Variablen spielen im übrigen kaum eine Rolle für die Artenzahlen der Gewässer, soweit von gewissen Extrema abgesehen wird (z.B. extremer Sauerstoffmangel).

Bestätigt wird dieser Befund auch durch die Analysen der multiplen Regressionen. Bei den Analysen verschiedener Modelle ergab sich für die Artenzahlen der Nepomorpha:

1. Modell: stepwise backward multiple regression: abhängig log Nepomorpha, log Flächengröße und log Pflanzenarten entfernt bei Wahrscheinlichkeit des F-Wertes von $p < 0,1$, belassen log Salinität (Slope negativ) und Wuchsformendiversität ($R = 0,47$, $F = 21,3$, $p < 0,000$).

2. Modell: stepwise backward multiple regression: abhängig log Nepomorpha, log Flächengröße und Wuchsformendiversität entfernt bei Wahrscheinlichkeit des F-Wertes von $p < 0,1$, belassen log Salinität (Slope negativ), Hydrophytendeckung (Slope negativ), log Anzahl der Hydrophytenarten ($R = 0,394$, $F = 6,91$, $p < 0,000$).

Andere explorativ durchgeführte Regressionsanalysen (stepwise forward Modellierung, andere Variablenkombinationen) führten nicht zu anderen Ergebnissen. In keinem Falle konnte ein größeres multiples R als 0,47 erreicht werden. Berechnungen unter ausschließlicher Berücksichtigung süßer oder brackiger Gewässer ergaben einen größeren, z.T. signifikanten Anteil der Flächengröße an der Erklärung der Varianzen der Artenzahlen.

Für die beiden unterschiedenen räumlichen Skalen der Inseln und der Gewässer auf den Inseln zeigt sich somit der unterschiedliche Einfluß von Flächengrößen und Habitatdiversität auf die differierenden Artenzahlen der Inseln und deren Gewässer. Während auf der Ebene der Inseln das area-per-se-Postulat gilt und Habitatheterogenität (i.S. von Vielfalt, habitat between heterogeneity) entscheidend ist für die Artenzahlen, gilt dies für die Ebene der Gewässer allenfalls für bestimmte Gewässertypen. Auf dieser Ebene sind Salinität, Artenzahlen der Pflanzen (besonders Hydrophytenbesiedlung) und Wuchsformendiversität, mithin "Manigfaltigkeit der Lebensbedingungen" entscheidend. Skalenübergänge sind beschreibbar im Hinblick auf den evidenten Befund, daß auf artenreicheren Inseln artenreichere Gewässer vorhanden sind und artenreichere Gewässer zu höheren Artenzahlen auf den Inseln führen.

Die Dynamik der Inselbesiedlung auf der räumlichen Betrachtungsebene der Inseln und der Gewässer ist aus dem Blickwinkel der Equilibrium-Theorie der Inselbiogeographie schwerlich nachzuzeichnen, da trotz doppelter Isolation der Isolationsgrad der Gewässer relativ zur Invasionspotenz der Heteropteren als gering zu veranschlagen ist. Zweifellos werden die einzelnen Gewässer vornehmlich von nahe gelegenen Gewässern aus besiedelt, denn andernfalls wären exklusive Arten von bestimmten Inseln gelegentlich auch auf benachbarten Inseln gefunden worden (z.B. *Hesperocorixa castanea* oder *Sigara scotti* von Wangerooge auch auf Spiekeroog oder Langeoog).

Im Zusammenhang mit der Entwicklung der Artenzahlen mehr oder weniger isolierter Räume verbleibt zu klären, wie sich die Lebensgemeinschaften im Zuge des Kolonisationsgeschehens verändern. Dabei sind neben dem Aspekt des Wechsels der Artenzusammensetzungen in Verbindung mit dem Wechsel der Lebensbedingungen vor allem Änderungen der Arten-Individuen-Relationen und die im Laufe der Entwicklung möglicherweise zunehmende Bedeutung von interspezifischen Interaktionen für das Erscheinungsbild der Lebensgemeinschaft von besonderem Interesse. Im Rahmen der Equilibrium-Theorie der Inselbiogeographie (MacArthur & Wilson 1967) wurden hinsichtlich der Dynamik der Inselbesiedlung Abfolgen von Artenzusammensetzungen mit bestimmten Eigenschaften postuliert (Wilson 1969, vgl. Williamson 1981). Dabei führe ich hier für die nachfolgenden Interpretationen verschiedene (umstrittene) Konnotationen des Gleichgewichtsbegriffes nicht mit, sondern verstehe darunter einfach einen über einen gewissen Zeitraum gleichbleibenden species-turnover (Immigrationsrate nach der Zeit = Emigrationsrate nach der Zeit) und damit eine gleichbleibende Artenzahl. Nach diesem Modell erfolgt nach der Frühphase der Besiedlung ("non-interactive equi-

librium"), in der besonders viele Arten versuchen, den freien Raum zu besiedeln und in der noch keine interspezifischen Interaktionen das Kolonisationsgeschehen beeinflussen ("scramble competition", vgl. Whittaker 1975), unter leichter Absenkung der Artenzahlen der Zustand des "interactive-equilibrium", in dem interspezifische Interaktionen das Erscheinungsbild der Artenzusammensetzungen mitbestimmen. Es schließt sich die Phase des "assortative equilibrium" an, in der eine gewisse Konstanz der Lebensgemeinschaft erreicht wird und sich eine der Broken-Stick-Verteilung ähnliche Arten-Individuen-Relation ergibt (später folgt das „evolutionary equilibrium“, das die Entwicklung der Artenzahlen in evolutionären Zeiträumen mit Artenbildungen unter Isolation beschreibt).

Nach den hier vorliegenden Ergebnissen wird die Phase des "assortative equilibrium" mit gleichbleibenden Lebensbedingungen nur in sehr speziellen Fällen erreicht, da sich die Lebensbedingungen in den Gewässern fortwährend und schnell ändern, worauf die aquatischen Heteropteren gegebenenfalls prompt mit Abwanderungen bzw. Extinktionen oder Rekolonisationen reagieren. Aufgrund einer gewissen Zeitverzögerung ergeben sich oft Überlagerungen von Mustern von Artenzusammensetzungen, so daß die Ausbildung von sichtbaren Verdrängungseffekten etwa durch Konkurrenz verhindert wird. In einem Großteil der Gewässer sind ein oder wenige Umweltfaktoren dominierend, und in ihnen herrscht, verglichen mit Gewässern im Binnenland, in den weit überwiegenden Fällen mindestens Stress durch erhöhten Chloridgehalt vor. Daraus folgt, daß immer ein Trend zur Ausbildung von Arten-Individuenrelationen zur Logseries-Verteilung virulent ist. Gleichbleibendere Verhältnisse werden nur in nicht zu kleinen oder tieferen Gewässern erreicht, die weniger stark zur Verlandung neigen und durch niedrigere Salzgehalte, diverse Wasservegetationsarchitektur und ansonsten durch ausgeglichene Verhältnisse gekennzeichnet sind. Auch in bestimmten Gewässern mit höherem Salzgehalt, in denen nur wenige Arten vorkommen, könnte sich die Lebensgemeinschaft weiter vom Zustand des "non-interactiv equilibrium" entfernen.

5.6 Vergleich mit anderen Organismengruppen

Die Besiedlung der Ostfriesischen Inseln mit bestimmten Insektengruppen war wiederholt Gegenstand verschiedener biogeographischer Untersuchungen (z.B. Boomsma et al. 1989: Ameisen, diverse Hymenoptera: Haeseler 1983, 1985, 1990, Bröring et al. 1989: Geradflügler, Bröring 1991: Wanzen, Niedringhaus 1991: Zikaden, Schultz 1995: Spinnen, Ritzau 1995: Pflanzenwespen; vgl. auch die Arbeiten in Meyer & Haeseler 1988). Dabei wurden vornehmlich terrestrische Gruppen untersucht, aber auch etwa Libellen (Bröring & Niedringhaus 1981), Köcherfliegen (Bröring 1998) und Wasserwanzen (s.o. und vgl. Übersichten in Bröring et. al. 1993). Es zeigte sich, daß die Artenzahlen einzelner Tiergruppen oftmals signifikant mit der Inselgröße korrelieren, andererseits die Habitatdiversität wesentlich zur Erklärung unterschiedlicher Artenzahlen auf den Inseln beiträgt (Pflanzenwespen, vgl. Ritzau 1995), während kaum Abhängigkeiten zum im übrigen wenig unterschiedlichen Isolationsgrad der Inseln nachgewiesen werden konnten. In diesem Zusammenhang wurden allgemeine Disposition und Besiedlungsneigung der einzelnen Arten im "source pool" zur Erklärung der erreichten und zu erreichenden Artenzahl auf den Inseln analysiert (Niedringhaus 1991 am Beispiel der Zikaden). Für die aquatischen und merolimnischen Gruppen wurde jeweils die

spezifische Ausprägung bzw. die Diversität des Gewässersystems auf den Inseln für die Erklärung der Artenvielfalt herangezogen. Dies gilt auch für die Gruppen der Heteroptera. Generell zeigte sich im übrigen, daß die Besiedlung der Inseln mit den unterschiedlichen Gruppen offenbar sehr schnell erfolgt; neuentstehende Lebensräume werden schnell von angrenzenden oder naheliegenden Bereichen aus besiedelt, wie auch im Zuge ständiger Rekolonisationen vom Festland oder anderen Inseln.

Im Rahmen der Erfassungskampagne von 1992 bis 1994 wurden in den aquatischen Bereichen neben der Gruppe der Heteropteren u.a. auch die Gruppen der Mollusca und der Coleoptera einbezogen (Niedringhaus & Bröring 1995), so daß die Artenzusammensetzungen der Gewässer direkt verglichen werden können.

Für die **Mollusken** ergab sich eine Artenzahl von insgesamt 17 (14 Gastropoda, 3 Bivalvia). Borkum (11 Arten), Norderney (14), Langeoog (10) erwiesen sich als die artenreichsten Inseln. Als halobiont oder halophil können 2 Arten eingestuft werden, nämlich *Hydrobia ulvae* (Penn.) und *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith). Das Artenspektrum besteht zum weit überwiegenden Teil aus euryöken, allgemein in Nordwestdeutschland verbreiteten und häufigen Arten (vgl. im einzelnen Niedringhaus & Bröring 1995).

Eine „detrended correspondence analysis“ über alle Daten aus der Erfassungskampagne 1992 bis 1994 ergibt kaum auffällige Gruppierungen von Arten nach ihren allgemeinen Habitatansprüchen (Abb. 54). *Hydrobia ulvae* erscheint abseits aufgrund ihrer hohen Salztoleranz und Verbreitung in Brackgewässern. Mindestens *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith), *Lymnaea stagnalis* (L.), *Physella acuta* (Drap.) und *Musculinum lacustre* (O.F. Müll.) scheinen über ähnliche Habitatansprüche zu verfügen und kommen relativ häufig gemeinsam vor. Über die ersten beiden kanonischen Achsen werden 30 % der Varianzen der Individuenzahlen erklärt. Eine über denselben Datensatz durchgeführte Hauptkomponentenanalyse (PCA) erklärt 41,9 % der Varianzen (Abb. 55).

Kanonische Korrespondenzanalysen wurden mit denselben Umweltvariablen wie für die Wanzen durchgeführt. Für Borkum ergibt sich unter Verwendung von 14 Variablen ein Erklärungsanteil von 34,3 % der Varianzen der Individuenzahlen durch die ersten beiden kanonischen Achsen. Die marginalen Effekte von Umweltvariablen (Tab. 24) zeigen, daß die Artenverbreitung am besten mit den Variablen Flächengröße, Salinität, Tiefe und Verlandungsneigung der Gewässer sowie dem Sediment und damit (indirekt) über den Gehalt an organischem Material erklärt werden kann. Die Auflistung der konditionalen Effekte ergibt die Reihenfolge Flächengröße, Salinität, Sediment, Verlandungsneigung, Artenzahl der Hydrophyten im Gewässer, wobei der Einfluß der letzten beiden Variablen hinsichtlich des F-Wertes nach Monte-Carlo-Test mit 199 Permutationen nicht mehr signifikant ist. Die Ordination nach Verwendung von 14 Variablen läßt eine Gruppierung der auf Borkum vertretenen Arten entsprechend einer Gruppierung der Habitate nach Eigenschaften des Lebensraumes in 4 Gruppen zu, wobei *Radix ovata* (Drap.) allgemein sehr verbreitet und häufig ist (Abb. 56):

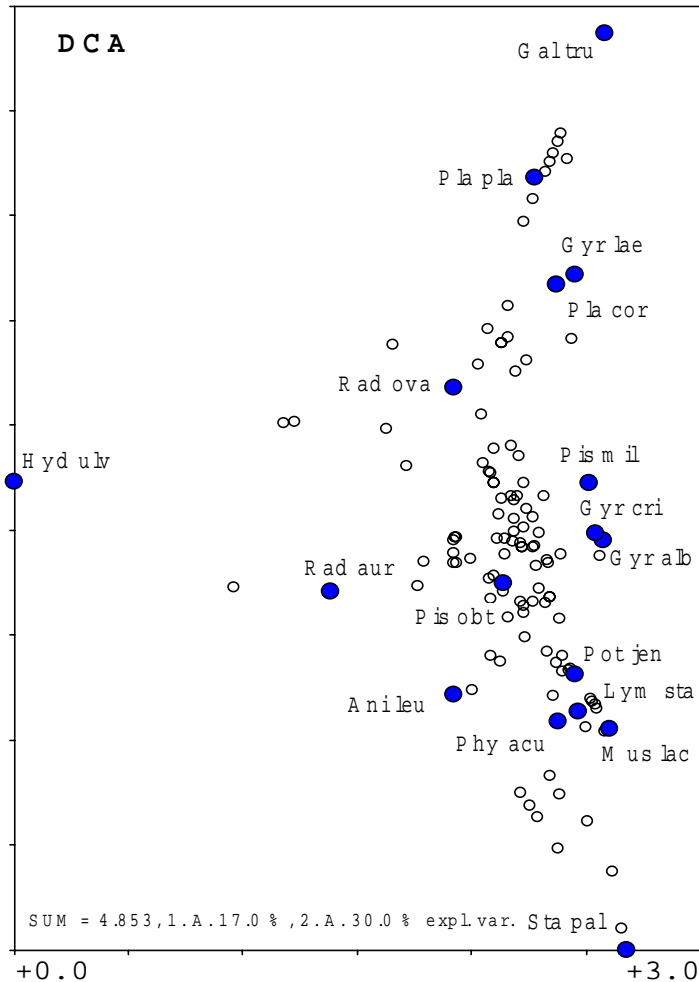


Abb. 54 Verbreitung der Mollusca im Ordinationsraum nach DCA über alle faunistischen Untersuchungsergebnisse zwischen 1992 und 1994 auf den Ostfriesischen Inseln (Daten logtransformiert, downweighting rare species, Notation der Arten mit jeweils den ersten 3 Zeichen der Gattungs- und Artbezeichnung nach Niedringhaus & Bröring 1995).

1. Größere, tiefere Gewässer mit geringer Verlandungsneigung und spärlicher Vegetation aber unterschiedlichen jedoch nicht zu hohen Salinitäten mit *Potamopyrgus jenkensi* (Smith), *Galba truncatula* (O.F.Müll.) und *Radix auricularia* (L.).
2. Brackigere Gewässer unterschiedlicher Topographie, deren Vegetation eher spärlicher ist, mit *Hydrobia ulvae* (Penn.), *Gyraulus cristata* (L.) und *Stagnicola palustris* (O.F.Müll.).
3. Kleinere, flachere Gewässer mit vielen Pflanzenarten und nicht zu hohen Salinitäten mit *Anisus leucostomus* (Mill.).
4. Vegetationsreiche, vornehmlich in Dünenbereichen gelegene Süßgewässer unterschiedlicher Größe und Tiefe mit *Physella acuta* ((Drap.) und *Radix ovata* (Drap.). Die beiden auf Borkum gefundenen Bivalviaarten *Musculinum lacustre* (O.F.Müll.) und *Pisidium obtusale* (Lamarck) waren nur in solchen Gewässern vertreten.

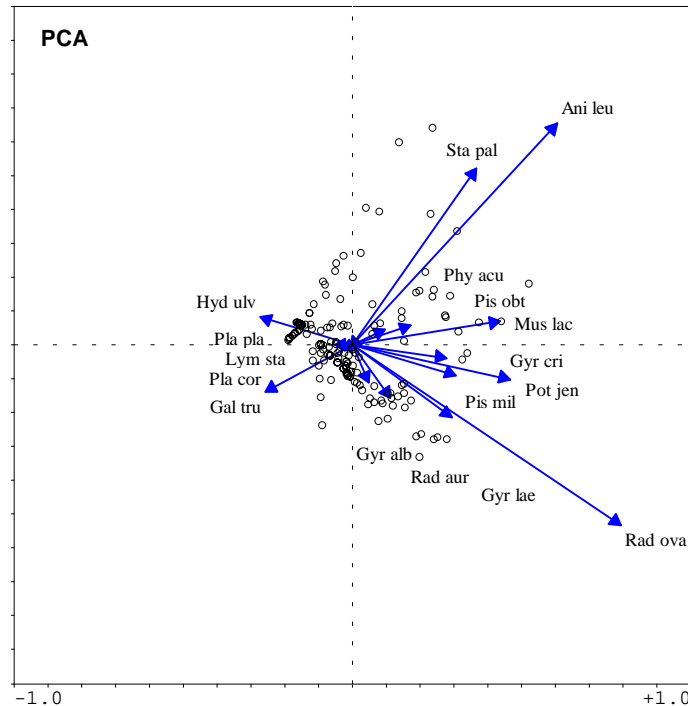


Abb. 55 Ordination nach PCA für die Mollusca der Ostfriesischen Inseln auf Grundlage aller faunistischen Untersuchungsergebnisse zwischen 1992 und 1994 (Daten logtransformiert, 1. kan. Achse erklärt 25,9 %, 2. kan. Achse erklärt 41,9 % der Varianzen, Notation vgl. Abb 54).

Tab. 24 Marginale und konditionale Effekte der in der CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz des F-Wertes nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für Mollusca in 41 von 1992 bis 1994 untersuchten Gewässern auf Borkum (Downweighting rare species, Notation der Variablen vgl. Kap. 4.3.2).

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
AREA	0.29	AREA	0.29	0.010
CHLQ	0.27	CHLQ	0.27	0.020
DEPTH	0.25	SED	0.19	0.030
WF	0.25	WF	0.18	0.065
SED	0.20	HYDRSPEC	0.15	0.085
OXYG	0.17	PHQ	0.13	0.130
HYDRSPEC	0.17	HYDRDECK	0.12	0.105
PHYCDECK	0.16	PHYCDECK	0.12	0.130
PHQ	0.15	OXYG	0.10	0.235
PLSPEC	0.15	SALTYP	0.08	0.345
anSITE	0.14	DEPTH	0.07	0.475
WUCHSF	0.14	PLSPEC	0.05	0.565
SALTYP	0.12	WUCHSF	0.07	0.385
HYDRDECK	0.09	BRYODECK	0.05	0.710
BRYODECK	0.05	anSITE	0.05	0.670

CCA werden hier 36,1 % der Varianzen der Individuenzahlen durch die ersten beiden kanonischen Achsen erklärt. Die Berechnung der marginalen und konditionalen Effekte einzelner Variablen führt zu ähnlichen Ergebnissen wie im Falle Borkums.

Im Zuge der Erfassungen von 1992 bis 1994 wurden insgesamt 114 Arten aquatiler **Coleopteren** festgestellt, darunter 66 Vertreter der Hydradephaga und 48 Vertreter der Hydrophiloidea; das Artenspektrum umfaßt demnach mindestens 46 % der in Nordwestdeutschland vertretenen Arten (Niedringhaus & Bröring 1995, vgl. auch Niedringhaus & Bröring 1988, Niedringhaus 1994, 1995, 1997). Auch für diese Gruppe gilt, daß der weitaus überwiegende Teil der Arten zu den eher euryöken Vertretern zu zählen ist. Insgesamt 20 der im Untersuchungszeitraum nachgewiesenen Arten können als salztolerant, halophil oder halobiont gelten. Letzteres gilt für *Agabus conspersus* (Marsh.), *Ochthebius auriculatus* Rey, *O. dilatatus* Stph., *O. marinus* (Payk.) und *Parascymus aeneus* (Germ.). Die Toleranz verschiedener auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum erfaßter Arten gegenüber Salzgehalten wurde aufgrund der im Rahmen der seinerzeitigen Untersuchungen erhaltenen Daten analysiert (Bröring & Niedringhaus 1997). Der Anteil der im allgemeinen selteneren Arten ist höher als bei den Heteropteren und Mollusken.

Die DCA über Coleopterenvorkommen auf den alten Ostfriesischen Inseln (Abb. 58) ergibt ebenfalls keine auffälligen Gruppierungen der an den Lebensgemeinschaften beteiligten Ar-

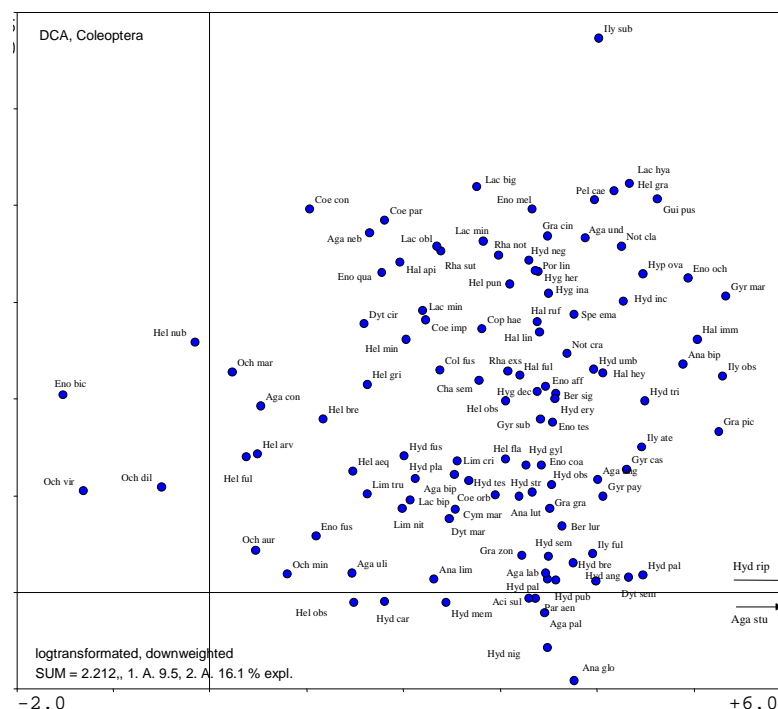


Abb. 58 Verbreitung der Coleoptera im Ordinationsraum nach DCA über alle faunistischen Untersuchungsergebnisse zwischen 1992 und 1994 auf den Ostfriesischen Inseln (Daten logtransformiert, downweighting rare species, Notation der Arten mit jeweils den ersten 3 Zeichen der Gattungs- und Artbezeichnung nach Niedringhaus & Bröring 1995).

ten. Über die ersten beiden kanonischen Achsen werden nur 16,1 % der Varianzen der Individuenzahlen erklärt. Halobionte und halophile Arten werden im Ordinationsraum eher linksseitig angeordnet, weniger salztolerante Arten eher rechts. Die Anordnung entspricht in etwa der Einteilung, die für die auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum erfaßten Arten vorgeschlagen wurde (Niedringhaus & Bröring 1988): Es konnte ebenfalls grob in 4 Gruppen unterteilt werden, wonach Artengruppen nach verbreitetem Vorkommen in verschiedenen Habitaten (euryöke bzw. eurytope Arten), Vorkommen in Brackgewässern (wenigstens salztolerante Arten), Vorkommen in unterschiedlichen Süßgewässern (weniger salztolerant, aber ansonsten verbreitete Arten) und Vorkommen in Gewässern mit speziellen Lebensbedingungen (salzempfindliche Arten mit speziellen Habitatanforderungen) gebildet wurden.

Eine kanonische Korrespondenzanalyse wurde für Norderney auf der gleichen Datengrundlage unter Berücksichtigung von 16 Umweltvariablen durchgeführt. Es werden durch die ersten beiden kanonischen Achsen für 114 Arten immerhin 21,7 % der Varianzen der Individuenzahlen der Coleopteren erklärt. Die Berechnung der marginalen und konditionalen Effekte der einzelnen einbezogenen Variablen ergibt im allgemeinen mit Blick auf die vergleichsweise hohen Artenzahlen erwartungsgemäß relativ niedrige Werte für die Varianzerklärung der Individuenzahlen (Tab. 25). Als relativ betrachtet besonders hoch ist der Einfluß der Lage des Gewässers auf den Inseln (eher randständig landseitig oder zentral in Dünenbereichen) zu bewerten. Die konditionalen Effekte weisen die Variablen Verlandungsneigung, Artenzahl der Hydrophyten und Salinitätstyp als signifikant auf 0,01-Niveau für den F-Wert aus. Bei vergleichsweise durchgeführten kanonischen Korrespondenzanalysen waren Sediment, Flächengrößen und pH-Wert ebenfalls signifikant; diese Faktoren treten aber in ihrer Bedeutung für die Erklärung der Varianzen der Individuenzahlen in den Hintergrund. Der Einfluß des Salzgehaltes ist nicht signifikant, allerdings sekundär (über Lage, Salinitätstyp und pH-Wert) von Bedeutung. Andere z.T. für die Verbreitung der Heteropteren oder Mollusken bedeutende Habitatfaktoren sind für die Artenzusammensetzungen der Coleopteren möglicherweise weniger entscheidend, signifikante Erklärungsanteile konnten jedenfalls bei verschiedenen, explorativ durchgeführten Korrespondenzanalysen für einzelne Inseln nicht gefunden werden.

Die Ordination ergibt eine Klassifikation der Habitats auf Norderney in 3 Klassen, denen jeweils eine Reihe von Arten zugeordnet werden können (Abb. 59):

1. Brackige bis sehr brackige, meist kleinere und flachere Gewässer in randständigen Lagen der Inseln.

Charakteristisch für diese Gewässer sind neben *Agabus nebulosus* (Forst.) und *Enochrus affinis* (Thbg.) 15 weitere mehr oder weniger salztolerante Arten.

2. Vegetationsreiche Gewässer unterschiedlicher Lage und Größe mit nicht zu hohen Salzgehalten.

In dieser artenreichen Gruppe von Gewässern sind insbesondere *Haliphus lineatocollis* (Marsh.), *H. heydeni* Wehn., *Noterus clavicornis* (Deg.), *N. crassicornis* (Müll.), *Hyphydrus ovatus* (L.), *Hydroporus angustatus* Sturm, *H. memnionius* Nicol., *H. neglectus* Schaum, *H.*

nigrita (F.), Porhydrus lineatus (F.), Copelatus haemorrhoidalis (F.), Ilybius fluigioides (F.), Helophorus flavipes F. und Helochaes punctatus (Müll.) nebst weiteren 10 Arten vertreten.

3. Größere und tiefere Süßgewässer der Dünenbereiche mit geringer Verlandungsneigung und unterschiedlicher Vegetationsarchitektur.

In diesen Gewässern kommen die Gyrimus-Arten, Hygrotus decoratus Gyll., Hydroporus gyllenhali Schioedte, Helophorus obscurus Muls., Coelostoma orbiculare (F.), Anacaena bipustulata (Marsh.), Enochrus quadripunctatus (Hbst.) und 15 weitere Arten vor.

Tab. 25 **Marginale und konditionale Effekte der in die CCA einbezogenen Variablen und Signifikanz der F-Werte der besten 16 Variablen nach Monte-Carlo-Permutationstest mit 199 Permutationen für aquatische Coleopteren auf Norderney (logtransformierte Daten, downweighting rare species).**

Marginal Effects		Conditional Effects		
Variable	Lambda1	Variable	LambdaA	P
anSITE	0.15	anSITE	0.15	0.005
DEPTH	0.10	WF	0.11	0.005
ICHLQ	0.10	HYDRSPEC	0.08	0.025
PLSPEC	0.10	SALTYP	0.08	0.015
WF	0.10	IAREA	0.06	0.060
IAREA	0.10	PHQ	0.06	0.110
WUCHSF	0.10	SED	0.06	0.195
SALTYP	0.10	PHYCDECK	0.04	0.235
PHQ	0.09	ICHLQ	0.06	0.260
HYDRSPEC	0.09	BESCHATT	0.05	0.225
BRYODECK	0.08	DEPTH	0.05	0.240
SED	0.08	OXYG	0.04	0.340
BESCHATT	0.08	BRYODECK	0.06	0.140
HYDRDECK	0.07	HYDRDECK	0.04	0.380
PHYCDECK	0.07	PLSPEC	0.05	0.310
OXYG	0.05	WUCHSF	0.06	0.070

Die nicht genannten, nahe des Ordinationszentrums platzierten Arten sind schwieriger zuzuordnen und kommen gelegentlich auch unter anderen Bedingungen vor. Des weiteren fügen sich einige Arten nicht in die angegebene Klassifikation (evtl. Arten von vegetationsarmen Gewässern unterschiedlicher Größe mit mittleren Salinitäten). - Für eine weitere, differenziertere Klassifikation sind für die aquatischen Coleopteren umfangreichere explorative Datenanalysen erforderlich.

Tab. 26 **Effekte der Umweltvariablen auf die Lebensgemeinschaften der untersuchten Tiergruppen der Wanzen, Käfer und Weichtiere, sortiert nach konditionalen Effekten in Korrespondenzanalysen (stark schematisiert).**

Het.: Nepomorpha	Het.: Gerromorpha	Coleoptera	Mollusca
Flächengröße	Lage auf der Insel	Lage auf der Insel	Flächengröße
Salinität	Gewässer- und Ufervegetation	Verlandungsneigung	Salinität
Gewässertiefe	Flächengröße und Gewässertiefe	Hydrophyten	Sediment
Beschattung	(Verlandungsneigung - Salinität - pH-Wert - Beschattung)	Salinitätstyp	Verlandungsneigung
Vegetationsbedeckung (Vegetationsdiversität - Sediment - pH-Wert)		(Flächengröße - pH-Wert - Sediment - Verlandungsneigung)	Hydrophyten

Entsprechend der Vorgehensweise für die Nepomorpha können für die Gruppen der aquatilen Mollusken und Käfer Muster von Artenszusammensetzungen entsprechend einer groben Einteilung von Gewässern und typischen Artengarnituren bestimmt und zusammen mit den anderen berücksichtigten Gruppen dargestellt werden, wobei versucht wurde, auf der Grundlage der Einteilung in Abb. 28 und der Ergebnisse der Korrespondenzanalysen die Artenszusammensetzungen zu modellieren (Abb. 60). Berücksichtigt sind dabei 5 Molluskenarten und (in der entsprechenden Abfolge) für die Käfer: *Gyrinus substriatus* Stph., *Haliplus ruficollis* (Deg.), *Haliplus apicalis* Thoms., *Noterus clavicornis* (Deg.), *Hygrotus inaequalis* (F.), *Hydroporus erythrocephalus* (L.), *Hydroporus planus* (F.), *Laccophilus minutus* (L.), *Agabus bipustulatus* (L.), *Colymbetes fuscus* (L.), *Helophorus aequalis* Thoms., *Helophorus brevipalpis* Bedel, *Ochthebius marinus* Payk., *Ochthebius minimus* (F.), *Laccobius minutus* (L.), somit 10 Adepaga und 5 Hydrophiloidea.

Die gebildeten Muster bleiben zunächst in Teilen hypothetisch und berücksichtigen nur die verbreiteteren und häufigen Vertreter der einzelnen Gruppen. Modifikationen ergeben sich insbesondere nach entsprechender Differenzierung hinsichtlich Verlandungsneigung und der Spezifizierung nach Artendiversität und Bedeckungsgrad der Vegetation in den Gewässern.

Auch für die hinsichtlich verschiedener untersuchter Tiergruppen angegebenen Muster lassen sich mit Blick auf die empirischen Datensätze häufig Übergänge zwischen den typischen Artenkombinationen und Abundanzverhältnissen erkennen. In Bezug auf die aquatilen Mollusken und Käfer gilt, daß Veränderungen der Habitatbedingungen zu Veränderungen der Lebensgemeinschaften führen, wie sie aus den dargestellten Mustern abgeleitet werden können. Dabei sind die Käfer bekanntermaßen ähnlich wie die Wanzen sehr migrationsaktiv und besiedeln neuentstehende Lebensräume sehr schnell bzw. wandern nach Entwicklungen hin zu ungünstigeren Lebensbedingungen relativ schnell ab (z.B. Schäflein 1962, Fichtner 1970, 1972, Heuss 1975, Klausnitzer 1984). Besiedlungen durch Mollusken dauern dagegen wahrscheinlich länger, die Arten sind insgesamt betrachtet etwas empfindlicher und daher vermehrt in etwas stabileren Lebensräumen ohne oder nur mit zeitlich sehr begrenzt auftretenden

extremen Stresssituationen anzutreffen. Aufgrund ihrer eingeschränkten Migrationsmöglichkeiten sterben die Populationen nach extremen Veränderungen in einem Gewässer aus.

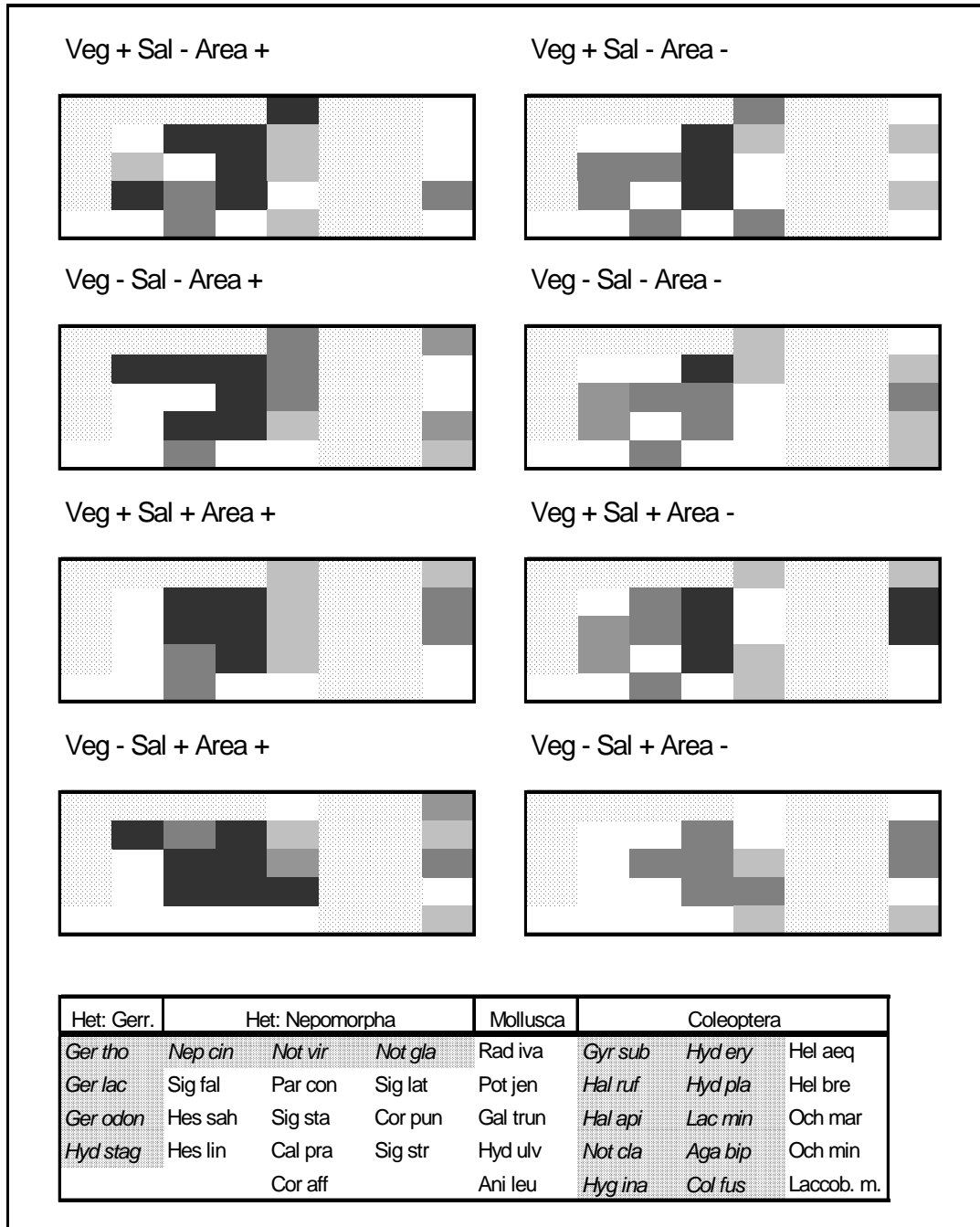


Abb. 60 Muster von Artenzusammensetzungen der aquatilen Heteropteren, Coleopteren und Mollusken in verschiedenen Gewässertypen auf den Ostfriesischen Inseln (hypothetisch, stark schematisiert; sehr hohe Abundanzen: dunkel, abundant: dunkelgrau, in geringen Individuendichten: grau, vereinzelt = hellgrau, rein bzw. vornehmlich zoophage Arten kursiv; vgl. Abb. 28 und Text).

5.7 Naturschutzfachliche Aspekte: Allgemeine Angaben, Gefährdungssituation und Hinweise zur Pflege und Entwicklung der aquatischen Lebensräume

Allgemeine Aspekte

Für eine erfolgreiche naturschutzfachliche Arbeit sind akzeptable bzw. konsensfähige Zielvorstellungen ("Leitbilder") notwendig, die sowohl aus fachlichen (ökologisch-naturwissenschaftlichen) als auch aus ethischen (normativen) Aspekten gespeist werden. Bewertungen von ökologischen Objekten erfolgen dann im Prinzip durch einen Abgleich zwischen (gegebenem) Ist-Zustand und (normativ gesetzten) Soll-Zustand; aus dem Abgleich können mehr oder weniger spezifische Handlungskonzeptionen abgeleitet werden, je nachdem, wie differenziert die Leitbilder ausformuliert sind.

Normative Inputs wiederum werden im Prinzip aus gewissen allgemeinen "Grundmotiven" des Naturschutzes (allgemeine Wertvorstellungen, Natur- und Menschenbilder, allgemeines Erfahrungswissen, gesetzliche Grundlagen, planerische Vorgaben, internationale Vereinbarungen u.a.) gespeist. Sie lassen sich für den Bereich des Niedersächsischen Wattenmeeres aus dem Schutzzweck nach der Verordnung vom 13. 12. 1985 ableiten, wonach "die natürlichen Abläufe (...) mit ihrem artenreichen Pflanzen- und Tierbestand" fortbestehen sollten (§ 2 Zeile 4f.) - Demnach sind Aspekte des Artenschutzes, des Biotopschutzes und des Prozeßschutzes (auch "naturnahe Entwicklung") als Grundmotive für die Pflege und Entwicklung vorgegeben (für den vorliegenden Rahmen vgl. Bröring 1992, Bröring et al. 1993, Niedringhaus & Zander 1998, Niedringhaus et al. 1997).

In fast allen der auf den Ostfriesischen Inseln untersuchten ca. 260 aquatischen Lebensräumen wurden Vertreter aus der Gruppe der Heteropteren gefunden (sogar in einer Regentonnen, die zur Tränkung von Pferden auf der Weide aufgestellt war); nur in 8 Gewässern, die von 1992 bis 1994 untersucht wurden, waren keine Heteropteren vorhanden. Die Ostfriesischen Inseln sind somit durch aquatische Lebensräume mit einer reichhaltigen Heteropterenfauna gekennzeichnet: Das Artenspektrum umfaßte im genannten Zeitraum mindestens 70 % bzw. 43 % der in Nordwestdeutschland vorkommenden Nepo- bzw. Gerromorpha, und die Lebensgemeinschaften sind in verschiedener Hinsicht durch besondere Eigenschaften sowohl im Hinblick auf ihre Dynamik als auch nach ihrer Struktur zu charakterisieren. Der Schutzzweck kann somit auf lokale Populationen verschiedener Arten, auf charakteristische Lebensgemeinschaften der Inseln und bestimmter Gewässer bezogen werden.

Aus den vorliegenden Ergebnissen lassen sich einige allgemeine Folgerungen für die Gefährdungssituation von Arten und Lebensgemeinschaften und für die Pflege und den Schutz der Habitate sowie im Hinblick auf den Prozessschutz ableiten.

Gefährdungssituation

Unter dem naturschutzfachlichen Grundmotiv des Arten- und Diversitätsschutzes ist die Einschätzung der tatsächlichen gegenwärtigen Gefährdungssituation der an den Lebensgemeinschaften der Ostfriesischen Inseln beteiligten Arten vorzunehmen. Dazu sind Erfassungsgrad und Indigenität der auftretenden Arten zu beurteilen.

Der Erfassungsgrad der tatsächlich im Untersuchungszeitraum vorkommenden Arten ist als relativ hoch anzusehen. Aufgrund der 15-jährigen Erfassungstätigkeit und der Analyse der Arten-Arealerfassungsbeziehungen sowie Jackknife-Berechnungen (vgl. Bröring & Niedringhaus 1995: 25ff.) kann davon ausgegangen werden, daß mit hoher Wahrscheinlichkeit für den genannten Untersuchungszeitraum nur sehr wenige Arten für die räumliche Betrachtungsebene der Inselkette oder der Inseln übersehen wurden. Mit wenigen Ausnahmen waren alle nachgewiesenen Arten zumindest zeitweise auf den einzelnen Inseln indigen. Bei den Arten *Ranatra linearis*, *Cymatia rogenhoferi*, *Hebrus pusillus* und *Gerris najas*, von denen im Zuge der Erfassungskampagne 1992 bis 1994 jeweils nur ein Individuum erfaßt wurde, kann nicht von Indigenität ausgegangen, diese gleichwohl aber auch nicht ausgeschlossen werden (vgl. Diskussion in Niedringhaus & Bröring 1995); *Mesovelia furcata*, in den Jahren 1979 bis 1982 häufig in einem Gewässer auf Norderney vorhanden, ist zwischenzeitlich sehr wahrscheinlich ausgestorben.

Außer den genannten sind alle nachgewiesenen Arten gegenwärtig indigen und in ihrem Bestand unter den vorherrschenden Bedingungen grundsätzlich nicht gefährdet für die Inseln. Species-turnover-Analysen (s.o.) haben gezeigt, daß eine Zunahme der Artenzahlen im Laufe der letzten ca. 100 Jahre zu verzeichnen ist und nur vereinzelt Arten, deren zeitweilige Indigenität im übrigen z.T. nicht gesichert ist, ausgestorben sind. Somit ist von einem gegenwärtigen Artenspektrum von mindestens 30 Nepomorpha und 6 Gerromorpha auszugehen.

Rote Listen, aus denen die allgemeine Gefährdungssituation der Heteropterenarten hervorgeht, liegen für den nördlichen Teil der Bundesrepublik neuerdings vor (Melber 1999). In dieser Hinsicht waren Baden-Württemberg, Bayern, Berlin, Brandenburg, Hessen und Sachsen-Anhalt bereits früher bearbeitet (vgl. Jedicke 1997). Der von Günther et al. (1998) bearbeitete Abschnitt in der Roten Liste für die Bundesrepublik Deutschland (alte Länder) wird regionalen Besonderheiten nicht gerecht. Nach Durchsicht der faunistischen Literatur für Nordwestdeutschland und die Niederlande und Ergebnissen eigener Sammeltätigkeit sowie unter Zugrundelegung der Liste in Melber (1999) lassen sich allerdings einige Arten aufgrund ihrer Seltenheit als mehr oder weniger gefährdet herausstellen.

Von den auf den Ostfriesischen Inseln nachgewiesenen Arten können aufgrund ihrer allgemeinen Verbreitung und Häufigkeit, sowie aus ihrem schwerpunktmäßigen und hier nur vereinzelt Vorkommen im Küstenbereich folgende Arten als potentiell gefährdet bzw. gefährdet für das Gebiet Nordwestdeutschlands oder für den Küstenbereich angegeben werden:

Nepomorpha: *Notonecta lutea*, *Notonecta obliqua*, *Cymatia bonsdorffii*, *Cymatia rogenhoferi*, *Glaenocoris propinqua*, *Arctocoris germari*, *Hesperocorixa castanea*, *Sigara scotti*, *Sigara semistriata*.

Gerromorpha: *Gerris gibbifer*, *Gerris najas*, *Hebrus pusillus*, *Hebrus ruficeps*.

Für *Ranatra linearis*, *Mesovelia furcata* und *Microvelia reticulata* ist die Situation für den Küstenbereich unklar. *Sigara stagnalis* ist zwar auf brackige Habitate des Küstenbereichs be-

schränkt, aufgrund ihrer Häufigkeit in diesen Bereichen aber gegenwärtig kaum gefährdet. Das gleiche gilt für *Notonecta viridis* und *Paracorixa concinna*.

Den aquatischen Lebensräumen der küstennahen Inseln kommt damit eine gewisse Bedeutung im Hinblick auf den Artenschutz der aquatilen Heteropteren zu. Immerhin bieten sie einigen mehr oder weniger gefährdeten Arten Lebensraum und können u.U. den dauerhaften Bestand in Nordwestdeutschland sichern.

Aspekte der Pflege und Entwicklung aquatischer Lebensräume auf den Inseln

Ich begründe die Managementvorschläge für die Pflege und Entwicklung nachfolgend ausschließlich mit den hier vorgelegten Ergebnissen und beschränke mich dabei auf die Ergebnisse für die Gruppe der Nepomorpha. Für die Erarbeitung differenzierterer Pflege- und Entwicklungspläne sind Ergebnisse anderer biologisch-ökologischer Untersuchungen und verschiedener Randbedingungen weitergehend einzubeziehen. Für den normativen Input im Zusammenhang mit der Leitbildentwicklung, an dem die Zielrichtung der Entwicklung zu orientieren ist, lehne ich mich ganz allgemein an die Bestimmungen der Nationalparkverordnung und die allgemeine Naturschutzgesetzgebung incl. bestimmter internationaler Vereinbarungen (FFH-Richtlinie) wie o.a. an (vgl. insbesondere Niedringhaus & Zander 1998, Niedringhaus et al. 1997). Zielrichtung der Vorschläge sind entsprechend Erhalt des Artenreichtums des Bestandes für die verschiedenen räumlichen Betrachtungsebenen, besonderer Schutz repräsentativer und seltener Arten sowie der Diversität der Artenzusammensetzung. Dabei berücksichtige ich verschiedene in anderem Zusammenhang entwickelte allgemeine Aspekte der Pflege und Entwicklung von Gewässertypen (vgl. z.B. Savage 1985) und weitere umfangreiche Analysen der Artenbestände in den aquatischen Habitaten der Inseln (Niedringhaus & Zander 1998, Niedringhaus et al. 1997). Es ergeben sich folgende Managementvorschläge:

1. Erhalt und besonderer Schutz von mindestens einem, besser mehreren (besonders auf Wangerooge, Norderney und Borkum) süßen Gewässern mit Makrophytenvegetation, das aufgrund seiner Lage nicht austrocknungsgefährdet ist bzw. relativ geringe Verlandungsneigung zeigt, somit als "Rückzugsgewässer" z.B. in trockenen Sommern oder bei plötzlichen Störungen einzelner Gewässer oder des Gewässersystems und somit zur Stabilisierung von Populationen und des Artenbestandes auf der Insel dienen kann. Unter bestimmten Umständen sind dabei Eutrophierungen durch verschiedene Umstände (Nährstoffeintrag durch Vögel oder Weidevieh u.a.) durch geeignete ("sanfte") Maßnahmen entgegenzuwirken. - Zielrichtung dieser Maßnahme ist u.a. der Artenschutz für die räumliche Betrachtungsebene der Insel und (im Hinblick auf einige für bestimmte Inseln exklusive Arten) der Inselkette. Von diesen Rückzugsgewässern aus kann ggf. eine rasche Rekolonisation anderer Habitats erfolgen.

2. Erhalt und besonderer Schutz bestimmter artenreicher Gewässer auf Wangerooge (Eisteiche und die im umliegenden Bereich liegenden kleinen, aber tiefen Bombentrichter mit *Sigara scotti*, *Hesperocorixa castanea* und *Notonecta obliqua*), Norderney und Borkum, in denen sonst nicht vorkommende Arten mit größeren Populationsdichten präsent sind. In das Schutzkonzept sollten im Sinne des "single large and several small" besonders auch größere Gewässer integriert werden. - Zielrichtung der ggf. notwendigen Maßnahmen ist Diversitätsschutz

auf der räumlichen Betrachtungsebene der Inselkette und der Inseln sowie der Schutz charakteristischer Lebensgemeinschaften in den Gewässern der Inseln.

3. Belassung der temporären mehr oder weniger brackigen Kleingewässer, so daß möglichst ungestörte Entwicklungen ablaufen können. Hier sind keine spezifischen Maßnahmen erforderlich, nur in Einzelfällen kann einer sehr extremen Eutrophierung und Verschmutzung etwa durch ("sanfte") Entschlammung entgegengewirkt werden. - Zielrichtung ist der Schutz bestimmter typischer und charakteristischer Lebensgemeinschaften eutrophierter oder salzhaltiger Gewässer, die repräsentativ für den mitteleuropäischen Küstenraum und aufgrund ihrer Besonderheit besonders schützenswert sind.

4. Schutz des insularen Gewässersystems insgesamt und Erhalt der Vielfalt der aquatischen Lebensräume hinsichtlich verschiedener Standortfaktoren und -bedingungen durch geeignetes Wassermanagement auf den einzelnen Inseln. Prüfung von Möglichkeiten mit dem Ziel, den Zugriff auf süßes Grundwasser zu begrenzen bzw. einzuschränken (Sparmaßnahmen beim Wasserverbrauch, Wasserversorgung vom Festland u.a.). - Zielrichtung ist der Schutz der Habitatdiversität und die Gewährleistung des für eine Stabilisierung der Artenbestände ausreichenden Individuenaustausches innerhalb der insularen Metapopulationen.

5. Zusätzliche, über die gegenwärtigen spezifischen Nutzungen hinausgehende oder diese erweiternde, zu weiteren Belastungen führende Einflüsse vermeiden, Fischbesatz, Vogelfütterung, Einleitungen nur in speziellen Fällen zulassen und "Verschmutzung" durch Tierfäkalien einschränken bzw. in speziellen Fällen verhindern. - Zielrichtung ist gegebenenfalls der allgemeine Habitatschutz und der Schutz bestimmter Lebensräume sowie von Populationen und Lebensgemeinschaften.

Die Landschaft der Ostfriesischen Inseln wie sie sich uns heute präsentiert ist einschließlich des Oberflächengewässersystem Ergebnis natürlicher Entwicklungen und vielfältiger anthropogener Aktivitäten. Bereits mit dem Beginn der Besiedlung durch den Menschen erfolgten nachhaltige Einflußnahmen, besonders in der Zeit nach Anlage von Küstenbefestigungen seit dem Hochmittelalter auf die Lebensräume, die somit in jeder Hinsicht stark anthropogen überformt sind. Eine neue Qualität anthropogener Einflüsse ergab sich durch den besonders im Laufe der letzten 50 Jahre zunehmenden Tourismus auf den Inseln mit vielfältigen Konsequenzen für Landschaft, Lebensräume und Lebensgemeinschaften.

Nahezu alle Gewässer sind anthropogen, ein Großteil wird für verschiedene Zwecke genutzt. Sie sind damit direkt (Nutzung, Umgestaltung) oder indirekt (Wassermanagement) vom Menschen beeinflußt. Zusammen mit natürlichen Prozessen ergab sich eine letztendlich künstlich erzeugte Vielfalt an aquatischen Lebensräumen. Obwohl sie in diesem Sinne nicht "natürlich" entstanden sind und de facto auch keine "natürlichen Entwicklungen" gewährleistet werden können, sind sie trotzdem vordringlich erhaltenswert im Hinblick auf verschiedene naturschutzfachliche Gesichtspunkte.

Die Gefahren für den Erhalt der Vielfalt aquatischer Habitate liegen heute insbesondere in den Wasserverlusten in den Sommermonaten und dies besonders in niederschlagsarmen Zeiträu-

men, der durch den Zugriff auf das Grundwasser zur Wasserversorgung in den Touristenzentren der Inseln verstärkt wird. Mit einer anhaltenden Verschlechterung in diesem Sinne ist zu rechnen, wenn das Grundwasserreservoir nicht nachhaltig genutzt wird; die Auswirkungen sind deutlich. Verschiedene Managementmaßnahmen können besonders in den unter Schutz gestellten Bereichen des Nationalparks helfen, die Lebensräume zu sichern. Dies gilt sicher für verschiedene Tiergruppen und nicht nur im Hinblick auf die aquatilen Heteropteren.

6 Ausblick

Unter Anwendung verschiedener Methoden der explorativen Datenanalyse ließen sich für die Gruppen der aquatilen Heteroptera Muster von Artenzusammensetzungen beschreiben und in ihrer Dynamik analysieren. Von besonderer Bedeutung ist dabei das Werkzeug der direkten und indirekten Korrespondenzanalyse (CA, DCA und CCA), mit deren Hilfe sich Klassifikationen von Gewässern und Artenzusammensetzungen nach Artengarnituren und Individuendichten vornehmen, statistisch charakterisieren und als Ordinationsdiagramme visuell umsetzen lassen. Dabei verbleiben oft sehr hohe Restvarianzen, also mit den gebildeten Modellen nicht erklärbare Unterschiede der Individuendichten der an den Lebensgemeinschaften beteiligten Arten.

Möglichkeiten und Grenzen von Ordinationstechniken nach Korrespondenzanalysen wurden seit den 80er Jahren oft und in verschiedener Hinsicht erprobt (z.B. Fließgewässervegetation: Wiegand et al. 1989, Laufkäfer-Verbreitung: Luff et al. 1989) und eingehend diskutiert (z.B. allgemein: Jongmann et al. 1995, ter Braak 1996, Dutilleul & Legendre 1993, mit Weiterentwicklungen hinsichtlich nicht-symmetrischer CA: Gimaret-Carpentier et al. 1998, für die Spinnenfauna der Ostfriesischen Inseln: Schultz 1995, hinsichtlich Vegetationsentwicklung und Prozeßschutz: Felinks & Wiegand 1998). Es zeigte sich generell, daß zwar sinnvoll interpretierbare Ergebnisse für Lebensgemeinschaften erhalten werden, sehr oft aber extrem hohe Restvarianzen der Individuenzahlen, -dichten bzw. Vegetationsbedeckungen verbleiben, die sich mit den vorgegebenen Methoden einer weiteren Analyse entziehen. Anteile solcher verbleibenden Restvarianzen werden gelegentlich als "noise" angesprochen, das allen faunistisch-vegetationskundlichen Daten anhaften würde (z.B. Gauch 1982b, ter Braak & Šmilauer 1998), andererseits als Zufälle (randomness oder perceived randomness, Wimsatt 1980) angesehen. Daneben sind immer Erfassungsartefakte aufgrund von Schwierigkeiten bei der Abundanzenerhebung im Freiland nicht auszuschließen, wobei es aber verfehlt erscheint, die mit der verwendeten explorativen Datenanalyse nicht erklärbaren Varianzen überwiegend oder ausschließlich auf methodische Artefakte zu schieben. Vielmehr scheinen Eigenschaften von ökologischen Einheiten selbst für weitergehende Analysen heranzuziehen zu sein. Die für den Einzelfall zu entwickelnden Probenahmestrategien wie auch die gewählten Auswertungsverfahren werden u.a. erwartete Skaleneffekte für die Beschreibung der räumlichen Heterogenität (bzw. Heteroscedastizität, i.e. Heterogenität bezüglich der Varianzen) berücksichtigen, sowie allgemeines Vorwissen (Erfahrungswissen) über angemessene Methodik einbringen müssen (Dutilleul & Legendre 1993).

Ungeklärt bleibt weiterhin der Erklärungsanteil, der auf die Fraktalität von Lebensräumen und Lebensgemeinschaften (z.B. Frontier 1984, Palmer 1988, With et al. 1997) zurückzuführen ist, und wie dieser operational zu fassen ist. Fraktale Eigenschaften ökologischer Objekte wurden gelegentlich postuliert und können als nachgewiesen gelten (ebd.). Die relativen Anteile deterministischer, zufälliger bzw. chaotischer (auf Änderungen räumlich fraktaler Muster bezogene) Prozesse (Kolasa & Rollo 1991), die zur Ausbildung bestimmter Artenzusammensetzungen führen, sind im einzelnen schwierig zu trennen. Die Schwierigkeit besteht bekanntlich u.a. darin, daß Ursache-Wirkungs-Relationen in der Ökologie aufgrund von Freilanduntersuchungen (in situ) schwerlich erklärbar sind (aus logisch-epistemologischen Gründen fehlendes Vermögen, von der Wirkung auf die Ursache zu schließen), in Laborversuchen (in vitro) aber andererseits Ergebnisse erzielt werden, die nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse in realen Ökosystemen übertragen werden können. Im übrigen gilt für ökologische Objekte, daß hier Erklärung (im Sinne des H-O-Modells) und Prognose nicht symmetrisch sind, und daß aus einer gültigen Ursache-Wirkung-Ableitung nicht unmittelbar Voraussagen für künftige Entwicklungen konzipiert werden können (vgl. Wiegleb 1989, Shrader-Frechette & McCoy 1990).

Die Möglichkeiten, Noise (Rauschen), Randomness (Zufall) und Fraktalität ökologischer Daten mit emergenten Eigenschaften ökologischer Einheiten (Jax et al. 1998) in Zusammenhang zu bringen, sind noch nicht erschöpfend diskutiert (Emmeche et al. 1994, Wiegleb & Bröring 1997). Es wurden u.a. neben temporalen ("event-based") skalenbezogene emergente Eigenschaften ökologischer Objekte unterschieden und Verbindungen insbesondere zu Ansätzen der Hierarchietheorie (vgl. Allen & Hoekstra 1984, 1992, Allen et al. 1987, Wiegleb 1989, 1996) hergestellt (Wiegleb & Bröring 1996).

Im vorliegenden Rahmen wurden verschiedene Hierarchieebenen (integration levels) unterschieden und die zugehörigen Auflösungen (grain) und Untersuchungsmaßstäbe (extent) vorab definiert. Es zeigte sich, daß die ineinandergeschachtelten Hierarchieebenen (levels) jeweils verbindende, z.T. aber auch unterschiedliche, die räumlichen Integrationsebenen trennende Eigenschaften aufweisen, die mit emergenten Eigenschaften ("scale emergent properties") in Zusammenhang gebracht werden können. Mechanistische Erklärungen reichen weitgehend aus, das Artenspektrum der ostfriesischen Inselkette zu erfassen, indem auf die Artenspektren der einzelnen Inseln rekuriert wird; das gleiche gilt für die Artenspektren einzelner Inseln unter Bezugnahme auf die Artenspektren einzelner Gewässer auf den Inseln: Die spezifischen Eigenschaften der vorhandenen Gewässersysteme der Inseln lassen nur die Besiedlung durch einen bestimmten Anteil der mitteleuropäischen Fauna zu. Somit bildet natürlich die Gesamtheit der Arten aller Gewässer der Insel das Artenspektrum der gesamten Insel und entsprechend der Inselkette und in diesem Sinne ist dies auch weitgehend zuverlässig vorhersagbar. Hinsichtlich der Quantitäten sind die Verteilungen nicht ohne weiteres mechanistisch erklärbar. Mechanistische Erklärungen reichen allerdings bei weitem nicht, die Artenzusammensetzungen einzelner Gewässer auf bestimmten Inseln auf die Artenspektren derselben zurückzuführen. Auch unter Berücksichtigung der speziellen Eigenschaften der Lebensräume sind Artengarnituren und Abundanzverhältnisse bei weitem nicht vollständig erklärbar.

Wie gezeigt, spielt z.B. ganz allgemein die Flächengröße eine große Rolle hinsichtlich der Artenzahl auf der Ebene der Insel, nicht aber für die Artenzahl einzelner Gewässer.

Es sind unterschiedliche Eigenschaften für die verschiedenen räumlichen Betrachtungsebenen zu unterscheiden, die zu den jeweils auf ihnen beobachteten Artenzusammensetzungen führen und die nicht vollständig aufeinander reduzierbar sind. Hier werden emergente Eigenschaften im Vergleich der Ergebnisse auf den verschiedenen räumlichen Betrachtungsebenen, also bei Skalenübergängen deutlich. Der Vergleich der Gradientenanalysen über Artenzusammensetzungen aller Gewässer der Ostfriesischen Inseln bzw. über die Gewässer bestimmter Inseln zeigen erhebliche Unterschiede in den Anteilen der jeweils erklärten Varianzen der Individuenzahlen und Unterschiede in der relativen Bedeutung einzelner gewässerkundlicher Parameter für die Modelle (marginale und konditionale Effekte). Insbesondere zeigte sich, daß der Anteil der erklärten Varianzen für die Artenzusammensetzungen unter verschiedenen Umweltparametern sehr deutlich höher ist bei ausschließlicher Berücksichtigung von Gewässersystemen einzelner Inseln (Erklärungsanteil durch die ersten beiden kanonischen Achsen z.T. $\ll 20\%$ bzw. bis $> 40\%$), was nicht ausschließlich auf die berücksichtigte Datenmenge zurückgeführt werden kann. Für die Varianzerklärung bei Berücksichtigung von Daten aller untersuchter Inseln ergab sich eine Reihenfolge der konditionalen Effekte nach Gewässergröße, Salinität, Beschattung, Gesamtdeckung der Vegetation, Sediment und Gewässertiefe, für die kleinere Betrachtungsebene nach relativer Lage auf den Inseln, Hydrophytenbedeckung, Salinität, Sediment und Gewässertiefe, während die Flächengröße der Gewässer hier in den Hintergrund tritt (vgl. auch Tab. 16). Unterschiede zwischen den Skalen ergaben sich ebenfalls im Hinblick auf die Arten-Individuen-Relationen. Allerdings dürften hier statistisch-methodische Aspekte eine größere Rolle spielen.

Für das tatsächliche Erscheinungsbild der Lebensgemeinschaften und für die Erklärung der Restvarianzen der Individuenzahlen bei Modellierung von Mustern nach Gradientenanalysen lassen sich interspezifische Interaktionen vorab als konstitutiv postulieren. Allerdings setzen die verwendeten Analysemethoden der Gradienten-, Klassifikations- und Clusteranalysen unabhängige, nicht autokorrelierte Variablen (hier der Individuenzahlen) voraus bzw. berücksichtigen solche Korrelationen nicht entsprechend direkt in Bezug auf solche Effekte. Im Hinblick auf die Rolle der Konkurrenz bei der Etablierung der Artenzusammensetzungen ließ sich hier zeigen, daß die Wechselwirkungen insgesamt gesehen allenfalls schwach und nur im Hinblick auf bestimmte, allgemein weniger verbreitete Arten maßgeblich sein können. Dieser Faktor spielt für die weitere Varianzerklärung bzw. für die Analyse der Lebensgemeinschaften somit eine im allgemeinen eher untergeordnete Rolle.

Aufgrund der z.T. hohen Restvarianzen, die nach Gradientenanalysen verblieben, waren die Muster von Artenzusammensetzungen der aquatischen Heteropteren, bei denen Artenzusammensetzungen, Populationsdichten und Arten-Individuen-Relationen berücksichtigt wurden, elastisch zu konzipieren, sowohl im Hinblick auf ihre Struktur als auch hinsichtlich ihrer Dynamik im Zusammenhang mit Änderungen der Habitatfaktoren und -bedingungen. Eine Erklärung dafür ist in den im allgemeinen hohen Toleranzbreiten der betrachteten, die Lebensgemeinschaften bildenden Arten der Heteropteren und in dem hohen Invasionspotential zu suchen, wodurch es oftmals zu Übereinanderlagerungen von bestimmten Mustern von Arten-

zusammensetzungen entsprechend der z.T. schnell wechselnden Verhältnisse in den Gewässern kommt (vgl. Bröring & Niedringhaus 1988b). Ein Teil der in den Gradientenanalysen nicht erklärten Restvarianzen ist somit auf die zunächst statische Konzeption der patches zurückzuführen.

Abfolgen von Artenzusammensetzungen ließen sich entsprechend bestimmter Änderungen abiotischer oder biotischer Parameter der Lebensräume in Beziehung setzen. Insofern ist die Vorhersage der Artenzusammensetzung eines bestimmten Lebensraumes bei genauerer Kenntnis der Umweltbedingungen eingeschränkt, besonders, wenn unmittelbar vorausgegangene Entwicklungen (etwa plötzliche Erhöhung der Salinität) nicht bekannt sind. Auch die Prognosesicherheit hinsichtlich der mittelfristigen Entwicklung von Artenzusammensetzungen ist eingeschränkt, da Habitatänderungen in Bezug auf Topographie, Wasserchemismus und andere Eigenschaften vergleichsweise schwierig vorauszusehen sind. Daneben sind fraktale und emergente Eigenschaften sowie allgemeines "Rauschen" neben stochastischen Effekten (Zufall) zu berücksichtigen (s.o.). Dagegen spielt die relative Lage und Entfernung zu anderen Lebensräumen, von denen eine Rekolonisation ausgehen könnte, aufgrund des Invasionsvermögens nur insofern eine Rolle, als daß das spezifische Artenspektrum einer Insel die genaue Artengarnitur der Gewässer mitbestimmt, besonders im Hinblick auf die "Begleiter", d.h. nur auf bestimmten Inseln vorkommende, weniger verbreitete Arten.

Sukzession gilt seit langem als ein zentrales Paradigma der Ökologie von Lebensgemeinschaften (Connell & Slatyer 1977, Cherrett 1989, Begon et al. 1996, Bröring & Wiegleb 1997). Die Entwicklung des Systemes aquatischer Lebensräume auf den im vorliegenden Rahmen betrachteten Inseln ist in engem Zusammenhang mit der Inselgenese unter speziellen klimatischen und geomorphologischen Bedingungen zu sehen. Die Entwicklung verläuft wahrscheinlich nur unter anthropogenem Einfluß hin zur Ausdifferenzierung bzw. Diversifizierung bzw. Stabilisierung des Gewässersystems (Niedringhaus & Bröring 1988), wobei die Inselgröße für die Sukzession (aber auch für das Störungsregime) sicher eine nicht unerhebliche Rolle spielt (vgl. Pickett & Thompson 1978, Seagle & Shugart 1985). Ohne Küstensicherungsmaßnahmen und Landbefestigungen würden die geomorphologischen Prozesse zu Verlagerungen der Inseln, häufigen Durchbrüchen u.a. führen. Klimatische Aspekte (Witterungsverlauf, Ereignisse, die zu Meereseinbrüchen führen) und anthropogenes Management besonders hinsichtlich des Gewässerhaushaltes auf den Inseln können als wichtigste Top-down Mechanismen angesehen werden, die die speziellen Veränderungen der einzelnen Habitate bestimmen bzw. in Gang halten. "Reifung" oder "Bildung stabilerer Stadien" sind unter diesen Bedingungen nicht erreichbar, es sei denn, man integriert in diese Vorstellung den Wandel durch klimatische Effekte bzw. anthropogene Einflüsse (Verschmutzung, Nutzung, Grundwasserzugriff u.a.) und konzipiert die Stadien elastisch und dynamisch. Auch auf der Ebene der einzelnen Gewässer der Inseln lassen sich wegen der Top-down-Mechanismen keine über längere Zeiträume konstanteren Verhältnisse beobachten. Gerichtete Sukzessionen lassen sich somit allenfalls auf einer größeren räumlichen Betrachtungsebene unter Berücksichtigung anthropogener Einflüsse beschreiben.

Prozesse, die auf größeren zeitlichen Skalen beobachtbar sind, determinieren Prozesse auf kleineren Zeitskalen, führen zu Veränderungen auf verschiedenen räumlichen Betrachtungse-

benen (Gewässersystem, Gewässer, Abschnitte in Gewässern) und beeinflussen das Erscheinungsbild ökologischer Objekte verschiedener Integrationsebenen (Populationen, Lebensgemeinschaften). Dabei sind Störungen (plötzliche starke Niederschläge, Meerwassereinbrüche, plötzliche Einleitungen, Managementmaßnahmen) und kontinuierliche Veränderungen von Stressfaktoren (besonders hinsichtlich Salinität, Sauerstoffzehrung, Wassermangel) zu unterscheiden. Unter diesen Regimes können bestimmte Veränderungen der Artenzusammensetzungen modelliert werden. Eine mechanistische Erklärung für das Zusammentreten lokaler Lebensgemeinschaften unter "assembly rules" (Diamond 1975, vgl. Connor & Simberloff 1979, Wilson 1991b, Palmer & White 1994, Keddy 1992) für die aquatischen Heteropterenlebensgemeinschaften der Inselgewässer kann entsprechend grundsätzlich angegeben werden, allerdings nur mit Blick auf abiotische Wechselwirkungen unter Einbeziehung von Migrationen, Extinktionen und Toleranzbreiten der Arten, weniger auf biotische Wechselwirkungen wie Konkurrenz oder Prädation. Der Fokus liegt somit weniger auf der Alternative „chance or competition“ (Connor & Simberloff 1979, Martin 1981), sondern auf „chance and response“ (hinsichtlich Migrationsverhalten und Extinktion) und der Wirksamkeit von "environmental filters" (Keddy 1992, vgl. Niemalä 1993) in Gestalt bestimmter Eigenschaften der Lebensräume bzw. deren Veränderungen: Wie gezeigt treten Konkurrenzmechanismen als Erklärungen für das Erscheinungsbild der Lebensgemeinschaften dabei in den Hintergrund, Zufälle und Reaktionen auf Veränderungen der Lebensräume in den Vordergrund.

Die Ergebnisse der Heteropterenuntersuchungen wurden im Zusammenhang mit einschlägigen Theorien der Inselbiogeographie (area per se und equilibrium theory, passive sampling, habitat-heterogeneity theory) diskutiert. Im Rahmen der entwickelten Konzepte ist die Arten-Flächengröße- bzw. Arten-Individuen-Relation von besonderer Bedeutung. Es konnte gezeigt werden, daß die Artenzahlen der Nepomorpha auf den Inseln mit den Flächengrößen derselben steigen (area per se), auf größeren Inseln im Mittel größere Gewässer vorhanden sind, Gewässer auf größeren Inseln im Mittel höhere Artenzahlen aufweisen, aber keine signifikanten Korrelationen zwischen Gewässergröße und Artenzahl bestehen. Im übrigen ergibt die Berechnung der Partialkorrelationen zwischen Artenzahlen und Gewässergrößen bei Kontrolle durch die Inselgrößen (bei logarithmierten Variablen) eine hochsignifikante negative Korrelation (Part.-Korr. = -0,225, $p < 0,005$), d.h. daß die Artenzahlen in Gewässern auf Inseln, die sich nicht durch ihre Flächengröße unterscheiden, mit Abnahme der Gewässergrößen steigen. Des weiteren besteht eine lineare signifikante Korrelation zwischen Individuenzahlen der Nepomorpha und Gewässergröße. Wenn die Gewässer der Inseln selbst als Inseln aufgefaßt werden, ergibt sich hinsichtlich der unterschiedlichen räumlichen Betrachtungsskalen: „area per se“ und „passive sampling“ für die Inseln, „habitat-heterogeneity“ erweitert um die Hypothese der Bedeutung von „environmental filters“ und der „species pool sizes“ (Seagle & Shugart 1985) für Gewässerinseln.

Während für die Gruppe der Nepomorpha relativ differenzierte Modelle zur Bildung von Lebensgemeinschaften in den aquatischen Lebensräumen der Ostfriesischen Inseln entsprechend verschiedener Habitatbedingungen und -faktoren entwickelt werden konnten, zeigte sich für die auf der Wasseroberfläche lebenden Arten der Gerromorpha, daß die einbezogenen Habitatparameter weniger geeignet sind, spezifische Verteilungen der Populationen zu modellie-

ren. Für eine differenzierte Analyse auf der Ebene der Artenzusammensetzungen sind weitere spezielle Untersuchungen, besonders im Hinblick auf Nahrungsangebot, Gewässertopographie und Architektur der Uferbereiche nötig. Für die zu Vergleichszwecken herangezogenen Ergebnisse von Coleopteren- und Molluskenerfassungen konnten ebenfalls nur vorläufige, sehr hypothetische Ergebnisse erhalten werden, die aber zur Konturierung der Ergebnisse für die Heteropteren in das Modell einbezogen werden konnten.

Der häufig auf diversen Foren und (indirekt) in Publikationen vorgetragene Einwand, mit Hilfe elaborierter und aufwendiger explorativer Datenanalyse ließen sich kaum mehr als Evidenzen reproduzieren und bereits vorher mit einfachen Mitteln (sammeln, beobachten) sowie Erfahrungswissen gewonnene Erkenntnissen bestätigen, muß mit allem Nachdruck zurückgewiesen werden. Zum einen bezieht sich der Einwand häufig nur auf mehr oder weniger bekannte ökologische Eigenschaften bzw. Habitatpräferenzen einzelner Arten und nicht auf Charakteristika auf der Ebene der Lebensgemeinschaft. Zum zweiten ist ein wichtiges Ziel ökologischer Untersuchungen die Erklärung von Mustern und die Prognose von Veränderungen entsprechend verschiedener Habitateigenschaften sowohl auf der Ebene der Populationen als auch auf der Ebene der Lebensgemeinschaften. Dies kann nicht ohne weiteres durch Integrationen von Beobachtungen und Erfahrungswissen für einzelne Arten geleistet werden. Im übrigen dienen die Datenanalysen der Strukturierung und Aggregation umfangreicher Daten, der Bestimmung von Unschärfen und Übergangswahrscheinlichkeiten sowie der Quantifizierung der Stärke von Umwelteinflüssen. Aufklärungen von Ursache-Wirkungs-Beziehungen lassen sich ebenfalls nicht ohne weiteres ohne explorative Datenanalyse leisten, wenn von *in vitro*-Experimenten abgesehen wird: Ein kaum bestrittenes wissenschaftliches Grundprinzip ist, daß (mit meinen Worten und ohne mich hier auf weitergehende Erörterungen der wissenschaftstheoretischen Implikationen einzulassen) eingeführte Begriffe zunächst als explikan-dum anzusehen sind, solange sie skalar sind, und als explanans bzw. Explikat erst, wenn der quantitative Charakter des Begriffes expliziert bzw. die Quantität dimensioniert ist (vgl. Carnap & Stegmüller 1959). In diesem Sinne ist die explorative Datenanalyse unerläßlich, so gering auch letztendlich Vorteile und Fortschritte im Einzelfall einzuschätzen sein mögen; allerdings sind (idem caveat!) die Grenzen der Möglichkeiten gleichfalls evident. - Mit Blick auf die moderne Ökologie, die sich nach wie vor im Zustande der Elaborierung von Forschungsprogrammen mit spezifischen Methoden, Theorien und Denkweisen befindet, die raum-zeitliche Umgrenzung ihrer Objekte definieren muß und damit ihre spezifische Stellung im Rahmen des Kanons quantitativ naturwissenschaftlich arbeitender Disziplinen sucht, ist die Situation gegenwärtig ambivalent:

*Allein bedenkt,
der Berg ist heute zaubertoll
und wenn ein Irrlicht euch die Wege weisen soll,
so müßt ihr´s so genau nicht nehmen.*

(Irrlicht in Goethe, Faust I, Walpurgisnacht)

7 Zusammenfassung

Auf den küstennahen ostfriesischen Schwemmland-Düneninseln der südlichen Nordsee wurden zwischen 1979 und 1994 etwa 250 süße und mehr oder weniger brackige aquatische Lebensräume auf die Artenzusammensetzungen von aquatilen Heteropteren (Nepomorpha und Gerromorpha) untersucht. Diese Tiergruppen besiedeln fast alle Gewässer der insularen Gewässersysteme. Insgesamt wurden 32 Arten der Nepomorpha und 11 Arten der Gerromorpha auf den alten ostfriesischen Inseln Borkum, Juist, Norderney, Baltrum, Langeoog, Spiekeroog und Wangeroog sowie den jungen Inseln Memmert und Mellum festgestellt, von denen mindestens 30 bzw. 9 Arten im Untersuchungszeitraum mindestens zeitweise indigen waren. Ergänzende Erfassungen erfolgten auf der Insel Helgoland. Das gefundene Artenspektrum wurde mit dem der West- und Nordfriesischen Inseln sowie mit dem Artenspektrum des anliegenden Festlandes verglichen. Die Artenspektren der Inselgruppen bestehen zum einen aus allgemein im Bereich des angrenzenden Festlandes verbreiteten, zum anderen aus den für den Küstenbereich charakteristischen, mehr oder weniger brackige bzw. kleinere Stillgewässer besiedelnden Vertretern. Species turnover Berechnungen ergaben hinsichtlich der zeitlichen Abfolge der Besiedlung der Inselkette eine Zunahme der Artenzahlen während der letzten 100 Jahre und einen relativ geringen Artenaustausch.

Artenzusammensetzungen der Gewässersysteme der Inselgruppe und einzelner Inseln sowie bestimmter Habitattypen wurden mit Hilfe verschiedener Korrespondenz- und Hauptkomponentenanalysen (PCA, CA, DCA, CCA) untersucht, ergänzend erfolgten Klassifikationen mit Cluster- und Two-Way-Indicator-Species-Analysen. Dabei wurde zwischen verschiedenen räumlichen und zeitlichen Betrachtungsebenen (Inselkette, Inseln, Gewässer auf Inseln) unterschieden und zugehörige grains und extents zugeordnet. Die einzelnen Inseln unterscheiden sich in ihrem Artenspektrum entsprechend der spezifischen Ausgestaltung des gesamten Systems aquatischer Lebensräume auf diesen Inseln, also Anzahl vorhandener Gewässer, Vorhandensein süßer Gewässer mit geringer Verlandungsneigung, allgemeine Diversität aquatischer Lebensräume. In den Ordinationsdiagrammen wird eine Gruppierung vornehmlich nach Verbreitung und Häufigkeit sowie Salztoleranz der Arten deutlich. Verschiedene, unter Einbeziehung unterschiedlicher Umweltvariablen durchgeführte kanonische Korrespondenzanalysen (CCA) und Monte-Carlo-Permutationstests ergaben für die Gruppe der Nepomorpha eine Reihenfolge der konditionalen Effekte für die gebildeten Modelle nach Gewässergröße, Salinität, Beschattung, Gesamtdeckung der Vegetation, Sediment und Gewässertiefe für die räumliche Skala der Gewässersysteme der Inselgruppe und für die kleinere Betrachtungsebene der Gewässersysteme einzelner Inseln nach relativer Lage auf den Inseln, Hydrophytenbedeckung, Salinität, Sediment und Gewässertiefe, während die Bedeutung der Flächengröße der Gewässer hier in den Hintergrund tritt. Im allgemeinen wurde für die Ebene der Inseln durch die verschiedenen CCA-Modelle ca. 10 bis 20 % der Varianzen der Individuenzahlen durch die ersten beiden kanonischen Achsen erklärt, für die Gewässersysteme der einzelnen Inseln bis über 40 %. Hinsichtlich der Gruppe der auf der Gewässeroberfläche lebenden Gerromorpha erwiesen sich die Variablen Hydrophytenbesiedlung, relative Lage auf der Insel, Gesamtzahl der Pflanzenarten, Gewässergröße, und -tiefe als wichtigste der untersuchten Faktoren, die die Artenzusammensetzungen qualitativ und quantitativ bestimmen; für differenziertere

Analysen ist die Einbeziehung anderer, im vorliegenden Rahmen nicht weiter untersuchter Parameter erforderlich.

Die Ergebnisse wurden im Hinblick auf die allgemeinen Toleranzbreiten bzw. verschiedenen ökologischen Eigenschaften der Arten diskutiert. Im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Korrespondenz- und Klassifikationsanalysen konnten für verschiedene Gewässertypen mit bestimmten Konstellationen von Habitatfaktoren und -bedingungen abgrenzbare Muster von Artenzusammensetzungen der Nepomorpha abgeleitet werden. Diese waren elastisch zu konzipieren, weil oft Übergänge zwischen verschiedenen Mustern aufgrund der oft starken bzw. schnellen Wechsel der Lebensbedingungen, Störungsregimes, Stressfaktoren und der dadurch hervorgerufenen Migrationsaktivitäten der Arten vorgefunden werden. Die zunächst statisch formulierten "community patterns" wurden im Hinblick auf zeitliche Entwicklungen analysiert und Abfolgen von Artenzusammensetzungen nach qualitativen und quantitativen Merkmalen der Lebensgemeinschaften modelliert. Als Top-down-Mechanismen, die die Entwicklung der einzelnen Gewässer nachhaltig beeinflussen und das Störungs- und Stressregime bilden, konnten klimatische Faktoren (Witterungsverlauf) und anthropogene Maßnahmen (Wassermanagement, Nutzung, Gestaltungsmaßnahmen) herausgestellt werden, die maßgeblich auf den Wasserhaushalt der Gewässer wirken und mehr oder weniger plötzlich wechselnde Verhältnisse durch Wasserverlust, Sauerstoffmangel und Eutrophierung induzieren. Aufgrund der schnellen Wechsel und der Übereinanderlagerungen können Prognosemodelle für die Bildung von Artenzusammensetzungen im Einzelfall nur begrenzt zuverlässig sein. Der Vergleich mit anderen, im gleichen Rahmen untersuchten Tiergruppen (aquatile Mollusca und Coleoptera) ergab z.T. differierende Ergebnisse hinsichtlich der relativen Einflüsse bestimmter Umweltvariablen auf die Artenzusammensetzungen. Mehrere Tiergruppen umfassende Muster konnten nur stark schematisiert und hypothetisch modelliert werden.

Die im Zusammenhang mit der Klärung der Rolle von intraspezifischen Interaktionen (Konkurrenz) analysierten Vorkommen einzelner Arten bzw. Artengruppen unter bestimmten Habitatbedingungen ergab einerseits mehr oder weniger differenzierte Nischen bzw. Toleranzbreiten und Präferenzen einzelner Arten bezüglich bestimmter Habitatfaktoren, andererseits konnte gezeigt werden, daß zumindest im Hinblick auf die Nepomorpha Konkurrenzmechanismen allenfalls von untergeordneter Bedeutung für das tatsächliche Erscheinungsbild der Lebensgemeinschaften ist. Im übrigen konnten auch keine signifikanten Effekte von Prädationen nachgewiesen werden. Die Analyse der Arten-Individuen-Relation, die im Hinblick auf inselbiogeographische Aspekte und eine allgemeine Charakterisierung der Lebensgemeinschaften erfolgten, ergaben für die Ebene der Inselkette Hinweise auf labile Lebensbedingungen, Dominanz mehrerer abiotischer Wechselwirkungen bzw. Einfluß unterschiedlicher Habitatfaktoren auf die Lebensgemeinschaften (Lognormalverteilung), für die Ebene der einzelnen Inseln z.T. Hinweise auf weniger labile Verhältnisse (für größere Inseln mit sehr diversem Gewässersystem) und für die Ebene einzelner Gewässer oder Gewässertypen wechselnde Eigenschaften je nach Dominanz bestimmter Stressfaktoren. Nur in Einzelfällen bzw. unter bestimmten Bedingungen (Süßgewässer in Dünenbereichen oder Gewässer mit üppiger, diverser Vegetation) kann von konstanteren Verhältnissen, weniger starken Abhängigkeiten von einem oder wenigen bestimmenden Habitatfaktoren und möglicherweise der (schwachen)

Wirksamkeit interspezifischer Interaktionen ausgegangen werden. "Assembly rules", die allgemein zur mechanistischen Erklärung des tatsächlichen Erscheinungsbildes von Lebensgemeinschaften postuliert wurden, können nach den vorliegenden Ergebnissen im Prinzip angegeben werden, allerdings nur mit Blick auf abiotische Wechselwirkungen unter Einbeziehung von Artenaustausch, Toleranzbreite und Habitatpräferenz einzelner Arten, weniger auf biotische Wechselwirkungen wie Konkurrenz. Von Bedeutung sind somit "chance" und "response" sowie die Wirksamkeit von "environmental filters" in Gestalt von bestimmten Eigenschaften der Lebensräume bzw. deren Veränderungen.

Zur weiteren Erklärung der Restvarianzen der Individuenzahlen nach Gradientenanalysen wurde die Bedeutung von Konzepten zur Emergenz, Fraktalität, Zufall und "noise" herangezogen. Skalenbezogene emergente Eigenschaften der Lebensräume und Lebensgemeinschaften wurden nach Vergleich der ambivalenten Ergebnisse für verschiedene Skalen postuliert. Effekte von Zufall, „noise“ und Fraktalität für das Erscheinungsbild der Artenzusammensetzungen waren weder auszuschließen noch nachzuweisen.

Im Hinblick auf verschiedene Theorien zur Inselbiogeographie konnte gezeigt werden, daß auf den Inseln die Artenzahlen der Nepomorpha signifikant mit den Flächengrößen steigen, wobei der theoretisch zu erwartende Regressionskoeffizient für den doppelt logarithmierten Plot von 0,25 mit ca. 0,23 nur geringfügig unterschritten wird; auf größeren Inseln sind im Mittel größere Gewässer vorhanden, Gewässer auf größeren Inseln weisen im Mittel höhere Artenzahlen auf, aber es bestehen keine signifikanten Korrelationen zwischen Gewässergröße und Artenzahl. Im übrigen besteht eine lineare signifikante Korrelation zwischen Individuenzahlen der Nepomorpha und der Gewässergröße. Des weiteren ergeben sich signifikante Korrelationen zwischen Artenzahlen der Nepomorpha und der Anzahl vorhandener Süßgewässer auf den Inseln, was als Merkmal der Habitatheterogenität interpretiert werden kann. Für die Betrachtungsebene der einzelnen Gewässer ergaben Berechnungen der Korrelationen, der multiplen Korrelationen und der partiellen Korrelationen eine signifikante Abhängigkeit der Artenzahlen insbesondere von den Faktoren Anzahl der vorhandenen Pflanzenarten und Wuchsformen, sowie eine negative Korrelation mit dem Salzgehalt. Wenn die Gewässer der Inseln selbst als Inseln aufgefaßt werden, ergibt sich hinsichtlich der unterschiedlichen räumlichen Betrachtungsskalen eine Bestätigung der area-per-se- und passive-sampling-Postulate für die Ebene der Inseln, des habitat-heterogeneity-Postulates erweitert um die Hypothese der „environmental filters“ und der Hypothese von der Bedeutung des Umfanges des Artenausgangspools der Besiedlung für die Gewässerinseln.

Aus den Ergebnissen konnten einige Folgerungen im Hinblick auf naturschutzfachliche Aspekte abgeleitet werden, wobei auf die Grundmotive Arten- und Habitatschutz sowie Prozessschutz abgehoben wurde. Die aquatischen Lebensräume bieten einigen mehr oder weniger gefährdeten Arten Lebensraum. Management- bzw. Pflegemaßnahmen sollten auf bestimmte Gewässer (permanente Süßwasserhabitate, artenreichere Gewässer) konzentriert werden. Im Mittelpunkt steht jedoch die nachhaltige Bewirtschaftung des Wasserhaushaltes auf den einzelnen Inseln, wodurch eine Sicherung der Vielfalt aquatischer Lebensräume und damit eine dauerhafte Sicherung der spezifischen Artenspektren und Lebensgemeinschaften der Heteropteren auf den Inseln gewährleistet werden kann.

8 Summary

Species distribution and abundance of the Heteroptera Nepomorpha and Gerromorpha have been studied on the coastal young and old East Frisian Islands Borkum, Memmert, Juist, Norderney, Baltrum, Langeoog, Spiekeroog, Wangerooge and Mellum situated at the south part of the North Sea. Between 1979 and 1994 in total about 250 freshwater and more or less brackish water habitats of different area sizes have been included. Nearly all of the studied aquatic habitats have been invaded by Heteroptera, 32 and 11 species of Nepomorpha and Gerromorpha, respectively, have been found during the time of investigation, which is about 64 and 73 % of the species number of the adjacent mainland, respectively. Species compositions of the islands have been compared to species compositions of other north sea islands and the mainland source pool. The islands are colonized mainly by the abundant and widespread distributed species of the adjacent mainland and by a set of species with special ecological requirements, while other species had no chance to maintain island populations due to their special requirements as to habitat conditions. By including data sets of former studies species turnover calculations give evidence for the increase of species numbers on the islands during the last 100 years and reasonably small fluctuations in species compositions.

Species assemblages of aquatic environments on the archipelago and single islands as well as types of habitats are studied with the aid of several methods of correspondence and principal component analyses (PCA, CA, DCA, CCA), additionally classification analyses with cluster algorithms and two-way indicator species analyses have been carried out. Different levels of scale have been defined (archipelago, island, aquatic environment), and, subsequently, different grains and extents are assigned for each of the levels. It is shown, that differences as to species compositions of single islands refer to the special patterns of the entire set of the system of aquatic habitats on islands (number of ponds, number of freshwater habitats, presence of permanent habitats, diversity of the set of habitats) and special features of different ponds available on the islands. Grouping of species and sites in ordination plots is due to general abundance and distribution as well as tolerance towards salinity of the species. Based on 155 data sets from the investigations between 1992 and 1994 for the Nepomorpha several canonical correspondence analyses and Monte-Carlo permutation tests by inclusion of different sets of environmental variables reveal various marginal and sequences of conditional effects of the environmental variables for different scales. Including the entire set of all systems of aquatic environments the sequence of environmental factors in the order size of habitat, salinity, shading by surrounding trees, percentage of vegetation cover, sediment, and water depth is found. For habitats on special islands a ranking is found according to position on the island (central up to peripheral), percentage of hydrophyte cover, salinity, sediment and water depth, respectively, while in this case area sizes of sides were not of main importance. By inclusion of all archipelago sites about between 10 % and 20 % of species variances have been explained by the first two canonical axes of the advanced response models, for the level of single islands up to more than 40 % is explained. For the Gerromorpha, living on the surface of the waters, percentage of hydrophyte cover, position of sites, species numbers of plants as well as size and depth of habitats have been found to be important for species distributions,

however, some of the included variables seem to be inadequate and further studies are necessary.

The results are discussed as to the general tolerances of species towards environmental conditions and various ecological properties of species, respectively. Including the results of correspondence and classification analyses special patterns of species communities of Nepomorpha have been derived according to different combinations of special environmental conditions. The patterns have been prepared elastically, because actually often overlays of different patterns can be observed due to permanent and strong variations of environmental conditions, disturbance regimes and stress factors and the resulting extinctions and migration activities of species. Subsequently, the community patterns are analysed as to the temporal development of stages according to qualitative and quantitative aspects of the included populations. Top-down mechanisms represented by climate (course of weather conditions, precipitation regime, invasion of brackish water) and human impact (groundwater and environmental management) can be detected which have a strong influence on the development of habitat conditions, disturbance regime and changing of stress factors. These top-down mechanisms strongly influence the water regime of sites and induce sudden change of different factors like oxygen content or content of organic matter, and, especially fluctuations of the water level. Due to the permanent variations of conditions and overlays of different community patterns predictions on the actual species compositions are less reliable. Studies on the distribution and abundance of aquatic Mollusca and Coleoptera carried out mainly in order to compare community patterns of different animal groups under different environmental conditions reveal only schematic and hypothetical models of such patterns.

Occurrences of species and groups of species are analyzed as to the role of intraspecific competition for the actually perceived species assemblages under different conditions. It is shown that habitat segregation is due to habitat preferences and tolerance amplitudes of species. However, competition as well as predation effects are generally of less importance at least for most of the species, so that the communities are build up mainly by the effects of abiotic conditions. Analyses of species-abundance relations have been done in view of various concepts of island biogeography, and in order to characterize general features of communities. For the level of the archipelago it is concluded that habitats and species assemblages are labile and dominated by several interferences (lognormal distribution), while for the level of single islands in special cases (larger islands with diverse system of aquatic habitats) less labile conditions can be observed. The properties of special habitats or types of habitats are different, only in some cases more stable conditions are achieved (permanent freshwaters in the dune area densely covered with vegetation), often the communities are dominated by single environmental factors, and, however, weak effects of competition cannot be excluded in all cases. Assembly rules, advanced in order to give mechanistic explanations of the formation of communities can be proposed for the Nepomorpha of the East Frisian islands only with respect to abiotic interferences including species turnover, tolerance amplitudes and habitat preferences of the species. Thus, chance and response as well as the effects of environmental filters as to special properties of the habitats and their variations are of central importance.

Various approaches of ecological theory have been stressed in order to explain remaining variances of species abundances in different types of habitats. Concepts of determinism, chance and randomness, emergence, fractality, and noise are proven to be of general importance. Island biogeographic theory is also important for the interpretation of the present results. Evidence is given for emergent properties of sites and communities which are detected after the ambivalent interpretations of patterns and processes for different scales, these properties are not completely to be reduced to collective properties, and thus explanation value of the concept of emergence as to different interpretations on different scales are assigned. Fractal properties of communities cannot be excluded, however, could not be detected in the present framework in detail. Effects of chance and randomness on the formation of special species assemblages could also not be excluded.

Species numbers of Nepomorpha of the islands increase significantly with area sizes and the species-area slope reaches 0.23 which is slightly different from the generally proposed 0.25 slope for the double log plot. On larger sized islands in average larger aquatic habitats are available, habitats situated on larger islands inhabit more species, but there are no significant correlations between size of habitats and species numbers of habitats. Furthermore there is a significant linear correlation between the number of individuals of Nepomorpha and the area size of habitats. Significant correlations have also been detected between species number of Nepomorpha and number of insular freshwater habitats, which can be considered to be an expression of habitat heterogeneity. For the level of single habitats calculations of single, multiple and partial correlation reveal significant correlations between number of Nepomorpha species and number of plant species, diversity of vegetation architecture, and (negative) salinity, respectively. Taking aquatic habitats as islands by themselves it is concluded, that for the level of islands the results fit in the concepts of area per se and passive sampling, for the level of aquatic habitats results fit in the concepts of habitat-heterogeneity. For this scale the importance of properties of the species source pool size and environmental filters is outlined.

The results have also been discussed as to some aspects of conservation management. Protection of species and habitats as well as protection of natural processes have been considered to be the main objectives. Aquatic environments on the islands are inhabited by a reasonable number of more or less endangered species, and the aquatic environments are shown to bear various communities of animal species, which cannot be found elsewhere. The necessity of protection is claimed especially for these reasons. Environmental protection should mainly refer to the management of the water regime of the islands and the protection of special habitats, species and communities.

9 Danksagung und Fördernachweis

Ich danke allen Kollegen aus der Arbeitsgruppe terrestrische Ökologie der Universität Oldenburg, insbesondere den Herren Rolf Niedringhaus und Volker Haeseler, sowie Frau Barbara Zander (Neubrandenburg) für die jahrelange gute Zusammenarbeit. Besonderer Dank ergeht an die Herren Berend Aukema, Wageningen, für die Überlassung unpublizierter Daten zur Verbreitung von Heteropteren auf den Westfriesischen Inseln und Antti Jansson, Helsinki, für

die Überlassung von Vergleichsmaterial von *Sigara iactans* Jn. und Informationen zur Verbreitung dieser Art. Für die Durchsicht früherer Fassungen des Manuskriptes bzw. konstruktive Kritik danke ich Jadranka Mrzljak, Jörn Vorwald, Gerhard Wiegleb (alle Cottbus) sowie Josef Settele (Leipzig) und Volker Haeseler (Oldenburg). Ich danke meiner Frau Bärbel Bröring für mannigfaltige Unterstützung, Ansporn und Ermutigung während der Abfassung der Arbeit. - Teile der Untersuchungen wurden finanziert mit Mitteln des Nationalparks Niedersächsisches Wattenmeer, Wilhelmshaven, des Landes Niedersachsen, Hannover, des Umweltbundesamtes, Berlin, und des Bundesministers für Umwelt, Natur und Reaktorsicherheit, Bonn (Kennzeichen 108 02 085/02).

10 Literatur

- Alfken, J.D. 1891. Erster Beitrag zur Insektenfauna der Nordseeinsel Juist. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 12: 97-130.
- Alfken, J.D. 1924. Die Insekten des Memmert. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 25: 358-481.
- Alfken, J.D. 1930. Die Insektenfauna der Mellum. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 28: 31-56.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1984. Nested and non-nested hierarchies. A significant distinction for ecological systems. In: Smith, A.W. (ed.), System Methodologies and Isomorphies. I. Proc. SGSR Intern. Conf. NYC Intersyst., Seaside, CA: 175-180.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. 1992. Towards a Unified Ecology. Columbia. Univ Press, Columbia.
- Allen, T.F.H., O'Neill, R.V. & Hoekstra, T.W. 1987. Interlevel relations in ecological research and management: some working principles from hierarchy theory. USDA, Forest Service, General Technical Report RM-110: 11 pp.
- Aukema, B. & Cuppen, J. 1996. Nieuwe wantsen voor Schiermonnikoog (Heteroptera). Ent. Ber. Amsterdam 53: 91.
- Aukema, B. 1989. Annotated checklist of Hemiptera-Heteroptera of the Netherlands. Tijdschr. Entomol. 132: 1-104.
- Aukema, B. in lit. 1996. Wantsen van de Waddeneilanden. unpublished.
- Aukema, B. & Woudstra, J.H. 1989. Wantsen van de Nederlandse Waddeneilanden (Hemiptera Heteroptera). Entomol. Ber. (Amst.) 49: 121-132.
- Bakonyi, G. 1978. Contribution to the knowledge of the feeding habits of some water boatmen: *Sigara* spp. (Heteroptera: Corixidae). Folia Entomologica Hungarica, Rovartani Közlemények 31 (1978), Nr. 2: 19-21.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1996. Ecology - Individuals, Populations and Communities. 3rd edition. Blackwell Science, Oxford.
- Boomsma, J., Mabeles, A., Verbeek, M. & Los, E. 1987. Insular biogeography and distribution ecology of ants on the Frisian islands. J. Biogeogr. 14: 21-37.
- Bosmans, R. 1982. Distribution and ecology of belgian Corixidae (Hemiptera). Acad. Anal. 44 (2): 22-60.
- Bosmans, R. 1985. Distribution, actual state and alary polymorphism of semi-aquatic water bugs (Hemiptera: Gerroidea) in East and West Flanders (Belgium). Bull. Anns. Soc. R. Belge Ent. 121 (7-8): 213-232.
- Brinkhurst, R. O. 1959. The habitats and distribution of British Gerris and Velia species. J. of the Soc. for British Entomology 6 (2): 37-44.
- Brinkhurst, R.O. 1959. Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera - Heteroptera). J. Anim. Ecol. 28: 211-230.
- Bröring, U. 1989. Die Wanzen der Sammlung F. und R. Struve von Borkum (Hemiptera: Heteroptera). Natur und Heimat 49: 65-79.
- Bröring, U. 1991. Die Heteropteren der Ostfriesischen Inseln. Ein Beitrag zur Inselbiogeographie. Isensee Verlag, Oldenburg: 96pp.
- Bröring, U. 1992. Dokumentation floristischer und faunistischer Daten der terrestrischen Systeme im Niedersächsischen Wattenmeer. Berichte aus der Ökosystemforschung Wattenmeer 1/1992. 2. Symp. Ökosystemforschung Wattenmeer in Büsum: 88-90.
- Bröring, U. 1998. Die Köcherfliegen der Ostfriesischen Inseln. Drosera '98: 31-38.
- Bröring, U., Dahmen, R., Haeseler, V., Lemm, R. Von, Niedringhaus, R. & Schultz, W. 1993. Dokumentation der Daten zur Flora und Fauna terrestrischer Systeme im niedersächsischen Wattenmeer. Band 1 und 2. Berichte aus der Ökosystemforschung Wattenmeer 4/1992. 119 + 207 pp.
- Bröring, U. & Niedringhaus, R. 1981. Zur Odonatenfauna der ostfriesischen Insel Norderney. Drosera '81: 1-16.

- Bröring, U. & Niedringhaus, R. 1988a. Zur Ökologie aquatischer Heteropteren (Hemiptera: Nepomorpha) in Kleingewässern der ostfriesischen Insel Norderney. *Arch. Hydrobiol.* 111: 559-574.
- Bröring, U. & Niedringhaus, R. 1988b. Die Verbreitung aquatischer und semiaquatischer Heteroptera (Hemiptera: Nepomorpha, Gerromorpha) auf küstennahen Düneninseln der Nordsee. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 41: 7-16.
- Bröring, U. & Niedringhaus, R. 1993. Ökologische Kartierung von Kleingewässern im Küstenbereich. Libellen, Käfer, Wanzen und Süßwassermollusken. - Gutachten für die Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer. - Oldenburg (Polykopie).
- Bröring, U. & Niedringhaus, R. 1997. Colonization of aquatic habitats on the North Sea islands by different groups of insects (Insecta: Odonata, Heteroptera, Coleoptera). In: Garcia Novo, F., Crawford, R.M.M., Cruz Dias Barradas, M. (eds.), *The Ecology and Conservation of European Dunes*. Sevilla: 211-217.
- Bröring, U., Niedringhaus, R. & Ritzau, C. (1989): Die Heuschrecken, Ohrwürmer und Schaben der Ostfriesischen Inseln (Orthopteroidea: Saltatoria, Dermaptera, Blattodea). *Abh. naturw. Ver. Bremen* 42: 87-96.
- Bröring, U. & Wiegler, G. 1998. Pattern and process of succession in relation to ecological orientators. In: Müller, F. & Leupelt, M. (eds.): *Eco Targets, Goal Functions and Orientators*. Springer, Heidelberg: 34-62.
- Brown, E.S. 1943. A contribution towards an ecological survey of the aquatic and semi-aquatic Hemiptera-Heteroptera (water-bugs) of the British isles. *Transactions of the society for British entomology* 8 (1943), Nr. 6: 169-230.
- Brown, E.S. 1951. The relation between migration-rate and type of habitat in aquatic-insects, with special reference to certain species of Corixidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 121 (1951): 539-545.
- Browne, R.A. 1981. Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central New York. *J. Biogeogr.* 8: 75-83.
- Burghardt, G. 1975. Die Heteropterenfauna der nordfriesischen Insel Sylt. *Mitt. dtsh. entomol. Ges.* 1975: 1-16.
- Carnap, R. & Stegmüller, W. 1959. *Induktive Logik und Wahrscheinlichkeit*. Wien.
- Cherrett, J.M. 1989. Key concepts: the result of a survey of our member's opinion. In: Cherrett, J.M. (ed.), *Ecological Concepts*. Blackwell, Oxford: 16pp.
- Claus, A. 1958. Vergleichend-physiologische Untersuchungen zur Ökologie der Wasserwanzen mit besonderer Berücksichtigung der Brackwasserwanze. *Zool. Jahrb., Abteil. f. allgem. Zool. und Physiol.* 58: 365-433.
- Clifton, S. 1984. The distribution and habitats of Amphibicorisae and Hydrocorisae (Hemiptera) of the island of Rhum (inner Hebrides). *Entomologist's Gazette* 35: 201-205.
- Coleman, B.D. 1981. On random placement and species-area relations. *Math. Biosci.* 54: 191-215.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.* 122: 791-833.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. 1979. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology* 60: 1132-1140.
- Coulianos, C.-C. & Ossiannilsson, F. 1976. *Catalogus Insectorum Sueciae*. VII. Hemiptera-Heteroptera. 2nd Ed. *Ent. Tidskr.* 97: 135-173.
- Crisp, T.D. & Heal, O.W. 1958. The Corixidae (Hemiptera), Gyrinidae (Coleoptera) and Cladocera (Crustacea) of a bog in Western Ireland. *Ir. Nat. J.* 1958: 213-218.
- Crisp, T.D. 1960. A study of egg mortality in *Corixa germari* Fieb. (Hem., Corixidae). *Entomol. Mon. Mag.* 96: 131-132.
- Cuppen, J.G.M. 1988. *Sigara iactans* nieuw voor Nederland (Heteroptera: Corixidae). *Ent. Ber. Amst.* 48: 94-96.
- Dale, M.B. 1994. Do ecological communities exist? *J. Veg. Sci.* 5: 285-286.
- De Kroon, H., De Jong, H. & Verhoeven, J.T.A. 1985. The Macrofauna Distribution in Brackish Inland Waters in Relation to Chlorinity and Other Factors. *Hydrobiologia* 127: 265-271.
- Dethier, M. & Bosmans, R. 1979. Les Hétéroptères aquatiques de Belgique. *Bull. Ann. Soc. r. belge Ent.* 115: 272-303.
- Diamond, J.M. 1969. Avifaunal equilibria and species turnover rates on the Channel Islands of California. *Proc. nat. Acad. Sci. US* 64: 57-63.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. Cody, M.L. & Diamond, J.M. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, etc.: 342-444.
- Dijkema, K.S. 1983. Outline of landscape and vegetation types. In: Dijkema, K.S. & Wolff, W.J. (eds.), *Flora and Vegetation of the Wadden Sea Islands and Coastal Areas*. Report 9 of the Wadden Sea Working Group. Leiden: 116-133.

- Doing, H. 1983. Geomorphology and soil of dunes. Dijkema, K.S. & Wolff, W.J. (eds.), Flora and Vegetation of the Wadden Sea Islands and Coastal Areas. Report 9 of the Wadden Sea Working Group. Leiden: 12-26.
- Dunn, C.E. 1979. A revision and phylogenetic study of the Genus *Hesperocorixa* Kirkaldy (Hemiptera: Corixidae). Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 131: 158-190.
- Dutilleul, P. & Legendre, P. 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.
- Ehrenfeld, J.G. & Toth, L.A. 1997. Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restoration Ecol.* 5: 307-317.
- Emmeche, C., Køppe, S. & Stjernfelt, F. 1994. Emergence and the ontology of levels. In search of the unexplainable. Arbejdsrapport 11 Afdeling for Literaturvindenskab. Dept. Of Comp. Lit., Univ. Copenhagen: 47pp.
- Felinks, B. & Wiegand, G. 1998. Welche Dynamik schützt der Prozessschutz? Aspekte unterschiedlicher Maßstabebenen - dargestellt am Beispiel der Niederlausitzer Bergbaufolgelandschaft. *Naturschutz u. Landschaftsplanung* 30: 298-303.
- Fichtner, E. 1970. Flugvermögen und Lichtfang von Wasserkäfern. *Ent. Nachr.* 14: 172-174.
- Fichtner, E. 1972. Flugvermögen und Lichtfang von Wasserkäfern (Nachtrag). *Ent. Nachr.* 16: 47-50.
- Fischer, H. 1975. Aufbau, Standortverhältnisse und Pflanzenverbreitung der ostfriesischen Inseln. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 28: 109-115.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. 1944. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12: 42-58.
- Frontier, S. 1984. Applications of fractal theory to ecology. In: Legendre, P. & Legendre, L. (eds.), *Developments in Numerical Ecology*. Berlin etc.: 335-378.
- Gauch, H.G. 1982a. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gauch, H.G. 1982b. Noise reduction by eigenvector ordination. *Ecology* 63:1643-1649.
- Gauch, H.G. & Whittaker, R.H. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53: 446-451.
- Gimaret-Carpentier, C., Chessel, D. & Pascal, J.-P. 1998. Non symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrence data. *Plant Ecology* 138: 97-112.
- Gilbert, F. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.* 7: 209-235.
- Gilpin, M.E. & Diamond, J.M. 1984. Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology? In: Abele, L.G., Simberloff, D.S., Strong, D.R. & Thistle, A.B. (eds.), *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton: 297-315.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation process*. Chichester: Wiley & Sons.
- Günther, H. & Schuster, G. 1990. Verzeichnis der Wanzen Mitteleuropas (Heteroptera). *Dtsch. ent. Z., N.F.* 37: 361-396.
- Günther, H., Hoffmann, H.-J., Melber, A., Remane, R., Simon, H. & Winkelmann, H. 1984. Rote Liste der Wanzen (Heteroptera). In: Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.), *Rote Liste der gefährdeten Tiere Deutschlands*. Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch. 55: 235-242.
- Haeseler, V. 1983. Zur heutigen Besiedlung der Ostfriesischen Inseln durch Ameisen (Hym.: Formicidae). *Abh. Naturw. Ver. Bremen* 40: 23-38.
- Haeseler, V. 1985. Zum Kolonisationserfolg der Grabwespen (Hymenoptera Sphecidae) auf den Ostfriesischen Inseln. *Verh. Ges. Ökol.* 13: 569-578.
- Haeseler, V. 1988. Entstehung, heutige Situation sowie Stand der Untersuchungen zur Besiedlung der jungen Düneninseln Memmert und Mellum. *Drosera Suppl.* 88: 5-46.
- Haeseler, V. 1990. Wildbienen der ostfriesischen Insel Norderney (Hymenoptera: Apoidea). *Faun.-Ökol. Mitt.* 6: 125-146.
- Hartung, J., Elpelt, B. & Klösener, K.-H. 1991. *Statistik. Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik*. München, Wien: 975pp.
- Heiss, E. & Josifov, M. 1990. Vergleichende Untersuchungen über Artenspektrum, Zoogeographie und Ökologie der Heteropteren-Fauna in Hochgebirgen Österreichs und Bulgariens. *Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck* 77: 123-161.
- Henrikson, L. & Oscarson, H.G. 1981. Corixids (Hemiptera-Heteroptera), the new top predators in acidified lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 1616-1620.
- Henrikson, L. & Oscarson, H.G. 1985. Waterbugs (Corixidae, Hemiptera-Heteroptera) in acidified lakes: Habitat selection and adaptations. *Ecological Bulletins* 37: 232-238.
- Hess, W. 1881. Beiträge zu einer Fauna der Insel Spiekerooge. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 7: 133-138.
- Hesse, G. 1997. Erklären und Verstehen in der Ökologie. *BTUC Aktuelle Reihe* 4/97: 9-30.
- Heuss, K. 1975. Die Entwicklung der Besiedlung in einem neu entstandenen Gewässer, dargestellt an den Ciliaten und Wasserkäfern. *Symp. Biol. Hung.* 15: 265-272.
- Higler, L.W.G. 1964. Terschelling als milieu voor waterwantsen. *Schylgemyntantse* 2: 8-11.
-

- Higler, L.W.G. 1968. Makro-Organismen in de Dodemanskisten op Terschelling. Meded. Hydrobiol. Ver. 2: 10-19.
- Higler, L.W.G. & Duffels, J.P. 1965. Waterwantsenonderzoek op Terschelling. De levende Natuur 68: 108-113.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. Ecology 54: 426-432.
- Hill, M.O. 1979a. Decorana - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and Systematics. Cornell University Ithaca, New York: 36pp.
- Hill, M.O. 1979b. Twinspan - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Ecology and Systematics. Cornell University Ithaca, New York: 60pp.
- Hollwedel, W. 1981. The distribution of Cladocera on the East Frisian Islands. In: Smit, C.J., den Hollander, J., van Wingerden, W.K.R.E. & Wolff, W.J. (eds.), Terrestrial and Freshwater Fauna of the Wadden Sea Area. Report 10 of the Wadden Sea Working Group. Leiden: 146-156.
- Hollwedel, W. 1984. Zur Verbreitung der Süßwassercladoceren auf den Ostfriesischen Inseln. Veröff. Naturwiss. Ges. Emden 1984: 1-24.
- Hollwedel, W. & Scharf, B.W. 1988. Süßwassercladoceren und -ostracoden (Crustacea) auf den Niedersächsischen Nordseeinseln Mellum und Memmert. Drosera Suppl. '88: 341-369.
- Höregott, H. & Jordan, K.H.C. 1954. Bestimmungstabelle der Weibchen deutscher Corixiden (Heteroptera: Corixidae). Beiträge zur Entomologie 4: 578-594.
- Hungerford, H.B. 1948. The Corixidae of the Western Hemisphere. The University of Kansas Science Bulletin 32: 820pp.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology 22. 415-425.
- Istock, C.A. 1977. Logistic interaction of natural populations of two species of waterboatmen. Am. Nat. 111: 279-287.
- Jaczewski, T. & Wróblewski, A. 1978a. Pluskwiaki różnoszydte - Heteroptera Zeszyt 2. Polskie towarzystwo entomologiczne 18: 3-68.
- Jaczewski, T. & Wróblewski, A. 1978b. Pluskwiaki różnoszydte - Heteroptera Zeszyt 4. Polskie towarzystwo entomologiczne 18: 3-31.
- Jamieson, G.S. & Scudder, G.G.E. 1977. Food Consumption in Gerris (Hemiptera). Oecologia (Berl.) 30: 23-41.
- Jamieson, G.S. & Scudder, G.G.E. 1979. Predation in Gerris (Hemiptera): Reactive Distances and Locomotion Rates. Oecologia (Berl.) 44: 13-20.
- Jansson, A. 1979. Experimental hybridization of *Sigara striata* and *S. dorsalis* (Heteroptera, Corixidae). Ann. Zool. Fennici 16 (1979): 105-114.
- Jansson, A. 1983. Three new palaeartic species of *Sigara* (Subsigara) (Heteroptera, Corixidae). Annales Entomol. Fennici 49: 65-70.
- Jansson, A. 1986. The Corixidae (Heteroptera) of Europe and adjacent regions. Ann. Zool. Fenn. 6: 289-312.
- Jax, K. 1994. Mosaik-Zyklus und Patch-dynamics: Synonyme oder verschiedene Konzepte? - Eine Einladung zur Diskussion. Z. Ökol. Natursch. 3: 107-112.
- Jax, K. 1999. Natürliche Störungen: Ein wichtiges Konzept für Ökologie und Naturschutz? Z. Ökol. Natursch. 7: 241-253.
- Jax, K., Jones, C.G. & Pickett, S.T.A. 1998. The self-identity of ecological units. Oikos 82: 253-264.
- Jedicke, E. 1997. Die Roten Listen. Gefährdete Pflanzen, Tiere, Pflanzengesellschaften und Biotope in Bund und Ländern. Stuttgart: hier Kap. 27 Land- und Wasserwanzen: 483-494.
- Jongmann, R.H.G., ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. (eds.) 1995. Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Cambridge University Press: 299pp.
- Kanyukova, V. 1973. Notes on the water bug fauna (Heteroptera) of western Siberia and on their biology. Entomological Review, Washington 52: 519-523.
- Keddy, P.A. 1976. Lakes as islands: The distributional ecology of two aquatic plants, *Lemna minor* L. and *L. trisulca* L. Ecology 57: 353-359.
- Keddy, P.A. 1989. Competition. Chapman & Hall, London.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. J. Veg. Sci. 3: 157-164.
- Keddy, P.A. 1993. Do ecological communities exist? A reply to Bastow Wilson. J. Veg. Sci. 4: 135-136.
- Kenkel, N. C. & Podani, J. 1991. Plot size and estimation efficiency in plant community studies. J. Veg. Sci. 2: 539-544.
- Kiauta, B. 1968. Additions to the list of Odonata of the Dutch wadden islands, with an account of water quality data of larval habitats, and a review of the dragonfly fauna of the Dutch and German northsea islands. Biol. Jaarb. 1968: 88-113.
- Klausnitzer, B. 1984. Käfer am und im Wasser. Wittenberg Lutherstadt.
- Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (eds.) 1991. Ecological Heterogeneity. Ecological Studies 86. New York etc. 332pp.

- Kolasa, J. & Rollo, C.D. 1991. The heterogeneity of heterogeneity. A glossara. In: Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (eds.), op cit.: 1-23.
- Leentvaar, P. & Higler, L.W.G. 1962. Hydrobiologische Waarnemingen op Ameland. *Levende Nat.* 65: 257-262.
- Leentvaar, P. 1981. The freshwater fauna of the wadden sea islands. *Hydrobiology of dune waters*. In: Smit, C.J., den Hollander, J., van Wingerden, W.K.R.E. & Wolff, W.J. (eds.), *Terrestrial and Freshwater Fauna of the Wadden Sea Area*. Report 10 of the Wadden Sea Working Group. Leiden: 128-146.
- Leentvaar, P. & Higler, L.W.G. 1966. Duinplas de Muy op Texel. *Levende Nat.* 69: 110-115.
- Lindberg, H. 1935. Halophile und halobionte Hemiptera. In: Grimpe & Wagler (Hrsg.), *Tierwelt der Nord- und Ostsee*. Bd. 9: 103-124.
- Luff, M.L., Eyre, M.D. & Rushton, S.P. 1989. Classification and ordination of habitats of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in north-east England. *J. Biogeogr.* 16: 121-130.
- Macan, T.T. 1938. Evolution of aquatic habitats with special reference to the distribution of Corixidae. *J. Anim. Zool.* 7 Nr. 1: 1-19.
- Macan, T.T. 1949. Corixidae (Hemiptera) of an evolved Lake in the English Lake District. *Hydrobiologia* 2 (1949), Nr. 1: 1-23.
- Macan, T.T. 1954a. A contribution to the study of the ecology of Corixidae (Hemipt.). *J. Anim. Ecol.* 23: 115-141.
- Macan, T.T. 1954b. The Corixidae (Hemipt.) of some Danish lakes. *Hydrobiologia* 6 (1954): 44-69.
- Macan, T.T. 1962. Why do some pieces of water have more species of Corixidae than others? *Arch. Hydrobiol.* 58 (1962), Nr. 2: 224-232.
- Macan, T.T. 1965a. Predation as a factor in the ecology of water. *J. Anim. Ecol.* 34: 691-698.
- Macan, T.T. 1965b. The fauna in the vegetation of a moorland fishpond. *Arch. Hydrobiol.* 61: 273-310.
- Macan, T.T. 1966. The influence of predation on the fauna of a moorland fishpond. *Arch. Hydrobiol.* 61: 432-452.
- Macan, T.T. 1974. *Freshwater Ecology*. 2nd Edition. London.
- Macan, T.T. 1977. A twenty-one-year study of the water-bugs in a moorland fishpond. (1977): 913-922.
- MacArthur, R.H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 43: 293-295.
- 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. 1972. *Geographical Ecology*. Princeton: 269pp.
- MacArthur, R. & Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- MacArthur, R. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. New York.
- Martin, T.E. 1981. Limitation in small habitat islands: Chance or competition. *The Auk* 98: 715-734.
- 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.
- McCarthy, T.K. 1975. Some records of the glacial relict water-boatman *Glaenocoris propinqua* (Fieber) (Hemiptera, Corixidae) in Ireland. *Entomologist's Gazette* 26: 65-66.
- Melber, A. 1999. Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Wanzen mit Gesamtartenverzeichnis (Insecta: Heteroptera). *Inform. D. Naturschutz Nieders.* 19, 5 (Suppl.): 44pp.
- Meyer, K.O. & Haeseler, V. (Red.) 1988. *Zoologische Beiträge zur Besiedlung der jungen Düneninseln Memmert und Mellum*. Drosera Suppl. '88: 369pp.
- Michener, W.K. 1997. Quantitatively evaluating restoration experiments: research design, statistical analysis, and data management considerations. *Restoration Ecol.* 5: 324-337.
- Mirkin, B.M. 1994. Which plant communities exist? *J. Veg. Sci.* 5: 283-284.
- Niedringhaus, R. 1991. Analyse isolierter Artengemeinschaften am Beispiel der Zikadenfauna der ostfriesischen Düneninseln (Hemiptera: Auchenorrhyncha). *Dissertation Universität Oldenburg*: 153pp.
- Niedringhaus, R. 1994. Die aquatischen Adephega der Sammlung Struve von der Nordseeinsel Borkum (...). *Ent. Blätter, Krefeld* 90: 69-76, 182-194.
- Niedringhaus, R. 1995. Die Hydrophiloidea der Sammlung Struve von der Nordseeinsel Borkum (...). *Ent. Blätter, Krefeld* 92: 64-77.
- Niedringhaus, R. 1997. Die Limnofauna (Mollusken, Libellen, Köcherfliegen, Wasserkäfer, Wasserwanzen) eines durch Agrarnutzung stark gestörten Gewässersystems in Nordwestdeutschland. *Abh. Westf. Mus. Naturk.* 59: 209-236.
- Niedringhaus, R. & Bröring, U. 1988. Die Wanzen und Käfer der süßen und brackigen Gewässer auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Heteroptera, Coleoptera). *Drosera Suppl.* '88: 329-340.
- Niedringhaus, R. & Bröring, U. 1995. Zustandsanalyse und ökologische Bewertung der limnischen Lebensräume auf den Ostfriesischen Inseln anhand der Flora/Vegetation und der Wirbellosenfauna. *Gutachten im Auftrag der Nationalparkverwaltung Niedersächsisches Wattenmeer Wilhelmshaven*. Oldenburg (Polykopie): 298pp.
-

- Niedringhaus, R., Bröring, U., Finch, O.-D. & Zander, B. (1997): Leitbildorientierte Bewertung von Kleingewässern im Nationalpark "Niedersächsisches Wattenmeer". Verh. Ges. Ökol. 27: 475-481.
- Niedringhaus, R. & Zander, B. 1998. Die Kleingewässer der Ostfriesischen Inseln. Schr.-Reihe Nationalpark Niedersächsisches Wattenmeer 3: 270pp.
- Nielsson, S.G. & Bengtsson, J. & As, S. 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. J. Anim. Ecol. 57: 685-704.
- Niemeier, G. 1972. Ostfriesische Inseln. Berlin, Stuttgart.
- Niemelä, J. 1993. Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? Oikos 66: 325-335.
- Nieser, N. 1978. Heteroptera. In: Illies, J. (ed.), Limnofauna Europaea. Stuttgart, New York, Amsterdam: 280-283.
- Nieser, N. 1982. De Nederlandse Water- en Oppervlakte Wantsen (...). Wetensch. Meded. K. Nederl. Naturhist. Ver. 155: 103pp.
- Oscarson, H.G. 1987. Habitat segregation in a water boatmen (Corixidae) assemblage - the role of predation. Oikos 49: 133-140.
- Pajunen, V.I. & Ukkonen, M. 1987. Intra- and interspecific predation in rock-pool corixids (Hemiptera, Corixidae). Ann. Zool. Fenn. 24: 295-304.
- Pajunen, V.I. 1970. Adaptation of *Arctocorisa carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) population to a rock pool environment. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.), Dynamics of Populations. Poc. Adv. Study Inst. Dynamics numbers Popul., Osterneck: 148-158.
- Pajunen, V.I. 1979a. Competition between rock pool corixids. Ann. Zool. Fenn. 16: 138-143.
- Pajunen, V.I. 1979b. Quantitative analysis of competition between *Arctocorisa carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) (Hemiptera, Corixidae). Ann. Zoo. Fenn. 16: 195-200.
- Pajunen, V.I. 1982. Replacement analysis of non-equilibrium competition between rock pool corixids (Hemiptera, Corixidae), Oecologia (Berl.) 52: 153-155.
- Palmer, M.W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. Vegetatio 75: 91-102.
- Palmer, M.W. & White, P.S. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. Am. Nat. 144: 717-740.
- Pearse, A.S. 1932. Animals in brackish water ponds and pools. Publ. Carnegie Inst. 435: 132-142.
- Peters, R. 1980. Useful concepts for predictive ecology. Synthese 43: 257-269.
- Peters, R. 1991. A critique of Ecology. Cambridge: 366pp.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.) 1985. The Ecology of Natural Disturbance as Patch Dynamics. Academic Press, New York.
- Pielou, E.C. 1975. Ecological Diversity. New York etc. 165pp.
- Poisson, R. 1957. Hétéroptères Aquatiques. Faune de France 61, Paris: 261pp.
- Popham, E.J. 1943. Further experimental studies on the selective action of predators. Proc. Zool. Soc. London 112: 105-117.
- Popham, E.J. 1949. A contribution towards an ecological survey of the aquatic and semi-aquatic Hemiptera-Heteroptera (water-bugs) of the British isles (...). Trans. Soc. British Ent. 10: 1-44.
- Popham, E.J. 1964. The migration of aquatic bugs with special reference to the Corixidae (Hemiptera Heteroptera). Arch. Hydrobiol. 60: 450-496.
- Poppe, S.A. 1891. Beiträge zur Fauna der Insel Spiekerooge. Abh. Naturwiss. Ver. Bremen 12: 59-64.
- Preston, F.W. 1948. The commonness, and rarity of species. Ecology 29: 254-283.
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity, Part I and II. Ecology 43: 185-215, 410-432.
- Priesner, H. 1926. Hemipteren von der Insel Spiekeroog. Ent. Jahrb. Leipzig 35: 133-136.
- Reynolds, J.D. 1975. Feeding in corixids (Heteroptera) of small alkaline lakes in central B.C. Verh. Int. Ver. Limnol. 19: 3073-3078.
- Reynolds, J.D. & Scudder, G.G.E. 1987. Experimental evidence of the fundamental feeding niche in *Cenocorixa* (Hemiptera: Corixidae). Can. J. Zool. 65: 967-973.
- Ritzau, C. 1995. Pflanzenwespen (Hymenoptera: Symphyta) einer Küstenlandschaft untersucht am Beispiel der Ostfriesischen Inseln. Cullivier Verlag, Göttingen: 149pp.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. Am. Nat. 122: 583-601.
- Savage, A.A. 1979. The Corixidae of an inland saline lake from 1970 to 1975. Arch. Hydrobiol. 86: 355-370.
- Savage, A.A. 1981. The Gammaridae and Corixidae of an inland saline lake from 1975 to 1978. Hydrobiologia 76: 33-44.
- Savage, A.A. 1982. Use of water boatmen (Corixidae) in the classification of lakes. Biological Conservation 23: 55-70.
- Savage, A.A. 1985. The biology and management of an inland saline lake. Biological conservation 31: 107-123.

- Savage, A.A. & Pratt, M.M. 1976. Corixidae (Water Boatmen) of the North-West Midland Meres. *Field Studies* 1976(4): 465-476.
- Schäfflein, H. 1971. Käferfauna einer mit Regenwasser gefüllten Wagenspur. *Bachr.-bl. Bayer. Ent.* 10: 89-90.
- Schneider, O. 1898. Die Tierwelt der Nordseeinsel Borkum unter Berücksichtigung der von den übrigen ostfriesischen Inseln bekannten Arten. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 16: 1-174.
- Schultz, W. 1995. Verteilungsmuster der Spinnenfauna (Arthropoda, Arachnida, Araneida) am Beispiel der Insel Norderney und weiterer friesischer Inseln. *Dissertation Universität Oldenburg*: 230pp.
- Schumacher, F. 1911. Hemipterologische Studien in Oldenburg, Ostfriesland und auf der Insel Baltrum. *Entomol. Rundschau* 28: 153-158, 165-168, 176.
- Schumacher, F. 1912a. Homopteren aus Oldenburg, Ostfriesland und von der Insel Baltrum. *Entomol. Rundschau* 29: 94-95, 106.
- Schumacher, F. 1912b. Über die Zusammensetzung der Hemipteren-Fauna der Ostfriesischen Inseln. *Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berl.* 7: 389-411.
- Scudder, G.G.E. 1976. Water-boatmen of saline waters (Hemiptera: Corixidae). In: Cheng, L. (ed.), *Marine Insects*. North-Holland Publishing Company: 263-289.
- Seagle, S.W. & Shugart, H.H. 1985. Faunal richness and turnover on dynamic landscapes: a simulation study. *J. Biogeogr.* 12: 499-508.
- Simberloff, D. 1983. Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *Am. Nat.* 122: 626-635.
- Shrader-Frechette, K.S. & McCoy, E. 1990. Theory reduction and explanation in ecology. *Oikos* 58: 109-114.
- Sindowski, H. 1973. Die Ostfriesischen Inseln. Berlin, Stuttgart.
- Šmilauer, P. 1992. *CanoDraw*. Microcomputer Power, Ithaca, New York: 118pp.
- Southwood, T.R.E. & Leston, D. 1959. Land and water bugs of the british isles. London, New York: 436pp.
- Southwood, T.R.E. 1960. The Flight Activity of Heteroptera. *Trans. R. Ent. Soc. London* 112: 173-220.
- Stichel, W. 1955. *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen*. Hier: Heft 1, S. 27-167. Berlin.
- Streif, H. 1989. Barrier islands, tidal flats, and coastal marshes resulting from a relative rise of sea level in East Frisia on the German North Sea coast. *Proc. KNGMG Symp. 'Coastal Lowlands, Geology and Geotechnology' 1987*: 213-223.
- Streif, H. 1990. *Das ostfriesische Küstengebiet*. 2. Auflage. Berlin, Stuttgart.
- Strong, D. Jr., Szyska, L. & Simberloff, D. 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution* 33: 897-913.
- Struve, R. 1937. Ein Beitrag zur Hemipterenfauna der Nordseeinsel Borkum. *Entomol. Rundschau* 54: 299f., 326f., 336ff., 384f.
- Struve, R. 1939a. Ein weiterer Beitrag zur Hemipterenfauna der Nordseeinsel Borkum. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 31: 86-101.
- Struve, R. 1939b. Ein weiterer Beitrag zur Hemipterenfauna der Nordseeinsel Borkum. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 31: 102-105.
- Sugihara, G. 1981. $S = CAZ$, $Z = 1/4$: A reply to Connor and McCoy. *Am. Nat.* 117: 790-793.
- Sutton, M. 1951. On the food, feeding mechanism and alimentary canal of Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). *Proc. Zool. Soc. London* 121: 465-499.
- Tamanini, L. 1979. *Etteroteri acquatici (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha)*. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. 6. *Cons. Naz. delle Ric. Verona* 6: 106pp.
- Ter Braak, C.J.F. 1985. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41: 859-873.
- Ter Braak, C.J.F. 1996. *Unimodal models to relate species to environment*. DLO-Agricultural Mathematics Group, Wageningen: 266pp.
- Ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 1998. *CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination*. Microcomputer Power Ithaca, New York: 352pp.
- Thienemann, A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Die Binnengewässer* 18 (1-16): 809pp.
- Trepl, L. 1994. Competition and coexistence. On the historical background in ecology and the influence of economy and social sciences. *Ecol. Modelling* 75/76: 99-100.
- Van Nieuwerkerken, E.J. & van Tol, J. 1978. Meijndel als milieu voor waterorganismen. *Fauna van de wateren in Meijndel, II. Zoologische Bijdragen* 23:38-69.
- Van Tol, J. & van Nieuwerkerken, E.J. 1978. Lijst van water- en oppervlaktewantsen van Meijndel (Heteroptera). *Fauna van de wateren in Meijndel, II. Zoologische Bijdragen* 23:70-91.
- Vepsäläinen, K. 1978. Coexistence of two competing corixid species (Heteroptera) in an archipelago of temporary rock pools. *Oecologia (Berl.)* 37: 177-182.
- Vepsäläinen, K. & Nieser, N. 1977. Life cycles and alary morphs of some dutch Gerris species (Heteroptera, Gerridae). *Tijd. Entomol.* 120: 199-212.
-

- Vepsäläinen, K. & Nummelin, M. 1986. Habitat selection by waterstrider larvae (Heteroptera: Gerridae) in relation to food and imagoes. *Oikos* 47: 374-381.
- Vepsäläinen, K. 1973. The distribution and habitats of *Gerris* Fabr. Species (Heteroptera, Gerridae). *Ann. Zool. Fenn.* 10: 419-444.
- Wagner, E. 1937. Die Wanzen der Nordmark und Nordwest-Deutschlands. *Verh. Ver. naturwiss. Heimatforsch. Hamburg.* 25: 1-68.
- Wagner, E. 1961. 1. Unterordnung: Ungleichflügler, Wanzen, Heteroptera (Hemiptera). Brohmer, P., Ehrmann, P. & Ulmer, G. (Hrsg.), *Die Tierwelt Mitteleuropas* 4 Lief. 3 (Heft 10a). Leipzig: 173pp.
- Wagner, E. & Weber, H.H. 1967. Die Heteropterenfauna Nordwestdeutschlands. *Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst.* 37: 5-35.
- Webb, D.J. 1974. The statistics of relative abundance and diversity. *J. Theor. Biol.* 43: 277-292.
- Weber, H.H. 1941. Beitrag zur Kenntnis der Hemipterenfauna der Nordseeinsel Amrum. *Kieler Meeresf.* 4: 109-158.
- Weber, H.H. 1955. Zum Wohngewässerwechsel der Corixiden (Hem. Het. Corixidae). *Verh. Ver. Naturwiss. Heimatf. Hamburg* 32: 5-10.
- Weber, H.H. 1964. Heteropterologische Beobachtungen auf der Vogelschutzinsel Trischen. *Faun. Mitt. Norddeutschl.* 2(7/8): 204-206.
- Weizbauer, W. 1976. Zur Problematik der Abundanzenerhebung von Wasserinsekten (...). *Sitz.-ber. Österr. Acad. Wiss. (Abt. 1)* 185: 259-276.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.
- White, P.S. & Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.), *op. cit.*: 3-13.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* 42: 207-264.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. 2. Ed. New York: 387pp.
- With, K.A., Gardner, R.H. & Turner, M.G. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151-169.
- Wiegand, G. 1989. Explanation and prediction in vegetation science. *Vegetatio* 83: 17-34.
- Wiegand, G. 1992. Explorative Datenanalyse und räumliche Skalierung - eine kritische Evaluation. *Verh. Ges. Ökol.* 21: 327-338.
- Wiegand, G. 1996. Konzepte der Hierarchietheorie in der Ökologie. In Mathes, K., Breckling, B. & Ekschmitt, K. eds., *Systemtheorie in der Ökologie*, 7-24. Ecomed, Marburg.
- Wiegand, G. & Bröring, U. 1996. The position of epistemological emergentism in ecology. *Senckenbergiana Maritima*. Frankfurt 27 3/6: 179-193.
- Wiegand, G., Herr, W. & Todeskino, D. 1989. Ten years of vegetation dynamics in two rivulets in Lower Saxony. *Vegetatio* 82: 163-178.
- Williams, C.B. 1964. *Patterns in the balance of nature and related problems*. London.
- Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford: 286pp.
- Wilson, E.D. 1969. The species equilibrium. *Bookhaven Symp. Biol.* 22: 38-47.
- Wilson, J.B. 1991a. Methods for fitting dominance/diversity curves. *J. Veg. Sci.* 2: 35-46.
- Wilson, J.B. 1991b. Does vegetation science exist? *J. Veg. Sci.* 2: 289-290.
- Wilson, J.B. 1994. Who makes the assembly rules? *J. Veg. Sci.* 5: 275-278.
- Wimsatt, W.C. 1980. Randomness and perceived-randomness in ecology. *Synthese* 43: 287-329.
- Wissel, C. 1989. *Theoretische Ökologie*. Berlin etc.: 299pp.
- Zwart, K.W.R. 1959. Hydrobiologische waarnemingen op Terschelling. *De levende Natuur* 62: 33-37.
-

Anhang

Die Ergebnisse der Heteropterenaufsammlungen sind nahezu ausnahmslos publiziert in Bröring & Niedringhaus (1988a,b), Niedringhaus & Bröring (1988), Bröring et al. (1993) und Niedringhaus & Bröring (1995). Die Daten zur Mollusken- und Coleopterenfauna sind Niedringhaus & Bröring (1995), die zur Vegetation der Gewässer und seiner Ufer Niedringhaus & Zander (1998) zu entnehmen. Gewässerökologische Kenndaten bzw. topographische, chemische Daten und Karten, aus denen die Lage der einzelnen Gewässer hervorgeht, finden sich ebenfalls in Niedringhaus & Zander (1998).

Nachfolgend ist eine Liste mit den im Rahmen der vorliegenden Arbeit verwendeten topographischen, physikalischen und chemischen Daten der Gewässer, die zwischen 1992 und 1994 untersucht wurden, und auf denen die meisten Auswertungen beruhen, reproduziert.

Im zweiten Teil des Anhangs sind die Toleranzbreiten fast aller auf den Inseln nachgewiesener Nepomorpha in Bezug auf Chloridgehalt und pH-Wert aufgrund des tatsächlichen Vorkommens angegeben. Aufgetragen sind dabei jeweils gemittelte Individuenzahlen (auf logarithmierter Achse) für gebildete Klassen nach Chloridgehalt (mg Cl⁻/l * 100 in Oktaven eingeteilt nach = 32 - 63 = 6, 64 - 127 = 7, 128 - 255 = 8 usw.), bzw. pH-Wert (pH < 5 = 5, pH 5,1 bis 6 = 6, pH 6,1 bis 7 = 7, pH 7,1 bis 8 = 8, pH > 8 = 9).

Anhang-Tabelle: Liste der untersuchten Gewässer auf den Ostfriesischen Inseln mit topographischen, physikalischen und chemischen Daten (Bo = Borkum, Ju = Juist, No = Norderney, Ba = Baltrum, La = Langeoog, Sp = Spiekeroog, Wa = Wangerooge, TNR = Gewässernummer, AREA = Flächengröße, DEPTH = Tiefe des Gewässers zur Zeit der Untersuchung, WF = Wasserführung, 1 = perennierende Gewässer, geringe Wasserstandsschwankungen, 2 = relativ starke Wasserstandsschwankungen, 3 = temporäres Gewässer mit regelmäßiger Austrocknung im Sommer, Site = relative Lage vom Inselkern in Dünen zu Außengrodenbereichen, SALTYP = Salinitätstypen von 1 = limnisch bis 8 = halin, SED = Sediment von 1 = Sand bis 6 = Faulschlamm, PHQ = pH Wert gemittelt, OXYG = O₂-Gehalt, gemittelt, CHLQ = Chloridgehalt, gemittelt, HYDRDECK = Deckung durch Hydrophyten, BRYODECK = Deckung durch Bryophyten, PHYCDECK = Deckung durch Phycophyten, jeweils in %, PLSPEC = Anzahl Pflanzenarten, HYDRSPEC = Anzahl Hydrophytenarten, WUCHSF = Anzahl vertretener Wuchsformen im Gewässer; Daten nach Niedringhaus & Bröring 1995 bzw. Niedringhaus & Zander 1998, vgl. im einzelnen ebd.). Verzeichnet sind nur die Gewässer, in denen Heteropteren nachgewiesen wurden.

Insel	TNR	AREA	DEPTH	WF	SITE	SALTYP	SED	PHQ	OXYG	CHLQ	HYDR- DECK	BRYO- DECK	PHYC- DECK	PLSPEC	HYDR- SPEC	WUCHSF
Bo	1	450	2	2	4	1	2	7,75	86	100	50	2	10	29	7	12
Bo	2	900	2	3	4	3	4	7,75	55	400	45	4	6	35	6	14
Bo	3	2000	2	3	5	4	2	7,75	96	2900	0	0	0	16	0	4
Bo	4	2500	2	3	5	4	2	7,75	88	2750	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	5	1000	2	3	5	3	3	7,5	84	375	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	6	2500	2	3	4	1	5	6,5	122	85	70	0	30	15	3	10
Bo	7	100	1	1	4	1	4	6,75	88	135	5	0	0	12	2	8
Bo	8	300	1	1	4	1	4	5,75	50	90	0,1	20	0	21	1	8
Bo	9	100	0,5	2	4	1	4	7,25	62	140	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	10	3500	2	3	2	1	4	5,25	63	55	1	0	0	9	1	7
Bo	11	500	0,5	2	4	1	4	6,25	75	110	15	1	0	26	3	8
Bo	13	100	0,5	1	4	1	3	7,75	31	85	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	14	800	1	2	4	1	4	6,25	101	70	15	0	2	19	4	8
Bo	15	400	1	2	2	1	2	5,75	69	60	50	4	0	17	3	9
Bo	16	3000	2	3	4	1	6	6,5	132	110	0	0	0	5	0	4
Bo	17	50	2	3	5	2	4	7	98	850	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	18	5000	0,5	1	6	4	4	6,5	66	3050	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	19	700	1	2	6	6	3	7,75	87	9500	0	0	0	6	0	2
Bo	20	100	1	2	5	2	1	6,75	40	390	15	0,1	15	17	2	9
Bo	21	300	1	2	5	2	4	7,5	63	205	3	0	0	24	3	8
Bo	22	400	2	3	4	1	1	7,25	97	100	40	0	10	24	7	12
Bo	23	300	2	3	1	1	1	7,25	62	80	2	0,1	0,1	10	2	7
Bo	25	300	2	3	4	1	4	6,5	97	90	20	0	35	27	3	11
Bo	27	100	0,5	1	5	5	5	8	65	4550	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Bo	28	400	2	3	1	1	1	7	97	75	65	0	3	43	5	12
Bo	29	1000	1	3	4	1	3	6,75	50	145	25	0,1	0,1	35	4	12
Bo	30	500	1	2	4	1	3	5,5	86	110	5	0	0,1	35	3	10
Bo	31	2500	2	3	4	1	5	6,75	80	170	0	0	0	15	0	5
Bo	32	1500	2	3	4	1	4	7	61	170	0,1	0	0	8	1	5
Bo	33	2500	2	3	4	1	4	7,25	77	165	0,1	0	0	20	1	6
Bo	34	250	1	2	4	1	4	5,25	82	90	1	0	10	17	1	8
Bo	35	170	0,5	1	4	1	4	5,5	58	75	0,1	0	30	8	1	6
Bo	36	300	0,5	1	4	1	5	6	60	75	0	0	0	13	0	6
Bo	37	250	1	2	4	1	4	6,25	95	75	15	1	25	25	4	12
Bo	38	120	1	1	5	4	3	8,25	76	2550	0	0	0,1	8	0	6
Bo	39	100	0,5	2	5	2	6	7,25	66	325	25	0	25	14	2	7
Bo	40	180	1	2	6	6	3	7,25	36	6950	0	0	0,1	16	0	6
Bo	41	2000	0,5	1	7	7	4	8	73	11100	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	1	250	0,5	1	6	4	5	6,75	55	2180	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	2	100	1	2	4	1	4	6,25	18	145	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	3	350	1	3	1	1	4	5,25	16	140	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	4	450	0,5	1	6	6	3	6,75	90	4680	0	0	0	8	0	4
Ju	5	200	1	2	4	2	6	7,5	19	1020	0	0	2	7	1	5
Ju	7	100	0,5	2	7	3	3	7,5	85	900	0	0	0,1	13	0	5
Ju	8	16000	2	3	2	2	5	6,25	65	245	0	0	7	3	0	2
Ju	9	16000	2	3	2	2	5	6,25	95	245	0	0	1	20	0	5
Ju	11	16000	2	3	2	2	5	6,25	90	235	0	0,1	1	13	1	6
Ju	12	150	0,5	2	6	6	6	7,75	75	8220	0	0	5	16	0	5
Ju	13	100	0,5	2	6	4	6	7,5	80	3150	0	0	1	10	0	5
Ju	15	100	0,5	2	5	3	2	8	6	675	15	0	0	15	1	6
Ju	16	1500	0,5	2	3	2	6	7,25	10	255	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	17	100	0,5	1	7	6	6	7,75	85	8000	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	18	300	2	3	6	6	5	7,75	120	10500	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ju	19	150	2	3	6	6	5	7,75	100	10500	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	1	10000	1	3	6	4	5	7,5	110	1700	0	0	1	13	0	7
No	4	1500	2	3	3	1	5	6,25	41	70	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	5	1500	1	2	4	1	4	5,75	66	90	85	0	0	8	3	7
No	6	100	0,5	1	4	1	6	7	100	150	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	7	350	1	2	4	1	4	6,25	29	100	1	0,2	0	18	2	7
No	8	350	0,5	1	4	1	6	5,5	56	140	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	9	100	1	2	4	1	4	6,25	70	120	30	0,1	0,1	6	2	5
No	10	20000	1	3	6	3	6	7,25	165	315	0	0	0,1	13	0	6
No	11	30000	1	3	6	3	6	7,25	110	260	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	12	1500	2	3	1	1	2	6,25	115	90	2	0	0	11	1	6
No	13	2300	2	3	1	1	2	5,75	105	80	2	1	1	21	2	9
No	14	5000	2	3	1	1	1	5,75	85	75	5	0,2	0	19	1	9
No	15	500	1	3	4	1	4	6,5	81	80	15	0	0	13	2	7
No	16	100	1	2	4	1	6	6,25	76	80	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	17	50	1	2	4	1	5	6,25	84	80	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	18	1000	1	1	1	1	6	6,5	85	95	25	4	20	20	2	10
No	22	200	1	3	4	1	2	6,5	105	70	80	0	10	19	4	11
No	23	300	0,5	2	4	1	6	7	70	130	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	24	270	1	2	4	1	4	7	82	110	60	0,1	25	17	2	9
No	25	100	0,5	1	4	1	5	6,75	39	80	100	0,1	15	18	4	10
No	27	600	0,5	1	5	2	6	7,5	91	195	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.

Insel	TNR	AREA	DEPTH	WF	SITE	SALTY	SED	PHQ	OXYG	CHLQ	HYDR- DECK	BRYO- DECK	PHYC- DECK	PLSPEC	HYDR- SPEC	WUCHSF
No	28	450	1	2	5	2	4	7,75	75	505	30	0	35	13	2	9
No	29	130	1	2	5	2	2	7,75	59	350	45	0	3	16	2	8
No	30	1500	2	3	2	1	4	7	65	90	2	0,3	0,1	30	2	11
No	31	150	1	1	4	1	4	7	100	125	5	0	10	21	3	10
No	33	100	1	2	4	1	4	6,5	78	85	40	0	0	15	3	7
No	34	250	1	2	4	1	6	7,75	66	190	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	36	100	1	1	4	1	5	7,25	77	120	0,1	0	0	10	1	5
No	37	120	2	3	1	1	5	6,75	44	100	30	0	0	4	1	3
No	38	100	0,5	1	2	1	3	6,5	77	100	60	20	0	22	6	13
No	39	450	2	3	1	1	2	7	90	80	1	0	0,1	15	1	8
No	41	100	1	3	5	2	4	7,5	74	225	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	42	80	1	2	4	1	4	7,25	58	95	60	1	15	23	6	12
No	44	300	2	3	6	5	4	7,25	74	8050	15	0,1	1	10	2	6
No	45	50	0,5	1	1	1	3	6,75	80	95	85	20	0,1	22	3	10
No	46	40	0,5	1	1	1	2	7	30	75	90	10	10	30	4	11
No	47	100	0,5	1	3	1	5	7,25	25	70	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
No	48	400	0,5	1	3	2	6	7	18	1050	50	0,1	0,1	18	3	11
No	49	130	1	3	5	2	5	7,5	85	655	60	0	0,1	17	3	8
No	50	400	1	3	5	4	4	7,25	93	2550	45	0	15	16	3	9
Ba	2	30	1	3	3	1	5	7,5	16	160	10	0,1	3	9	1	6
Ba	3	150	0,5	1	2	1	6	7,25	19	170	0	4	5	14	0	6
Ba	4	30	0,5	1	6	4	5	7,5	21	2800	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ba	5	200	0,5	1	2	1	2	6	37	150	0	20	35	11	0	7
Ba	6	600	0,5	1	6	5	5	7,5	100	12450	0	0,1	4	13	0	8
Ba	7	100	0,5	1	2	1	5	6,75	45	105	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Ba	8	100	0,5	1	6	4	5	8	57	3050	0	0	0	5	0	4
Ba	9	20	1	3	6	4	5	7,5	45	3050	0	0,2	1	12	0	7
Ba	10	30	1	3	6	4	5	7,25	33	3700	0	0	0	6	0	4
Ba	11	35	1	3	6	4	5	7,25	23	2000	0	0	0	5	0	4
Ba	12	200	1	2	6	5	6	7,5	37	5250	0	0	0	8	0	4
La	1	2500	2	3	3	1	3	7,5	87	105	0	0	0,1	8	0	5
La	2	150	1	2	6	2	6	6,75	24	330	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
La	3	1500	1	3	3	1	5	6,25	18	155	0	0	0	6	0	4
La	4	400	1	3	1	1	6	6,75	45	115	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
La	5	100	1	3	5	3	6	7,25	42	1350	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
La	6	250	1	2	2	1	6	5	28	45	15	0	20	11	1	8
La	7	100	0,5	3	5	2	4	3,75	100	520	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
La	8	300	0,5	2	3	1	6	6,25	19	100	1	0,1	2	12	1	8
La	9	50	1	2	4	2	4	6,5	45	165	5	0	0,1	18	2	8
La	11	250	0,5	1	4	1	2	5	89	115	0	50	0	12	1	6
La	12	800	1	1	1	1	2	7	70	105	28	0	0	6	2	5
La	13	40000	1	3	5	4	3	7,5	91	4550	0	0	5	19	0	8
La	14	100	0,5	1	5	2	4	7,25	21	590	0,1	0,3	0	32	1	8
La	15	80	0,5	2	5	2	6	6	153	270	35	0	5	20	1	7
La	16	70	0,5	1	6	5	3	7,5	121	6100	0	0	10	5	0	5
La	22	4000	1	2	6	5	4	7	66	12650	60	0	0	13	1	5
La	23	30	1	1	4	2	5	7,5	33	500	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
La	24	250	1	2	6	6	3	7,25	91	7200	0	0	0	12	0	4
La	25	350	1	2	6	4	4	6,5	176	2100	0	0	2	13	0	6
La	26	150	1	2	6	3	4	6,5	110	1350	0	0	0,1	12	0	6
La	27	150	1	1	6	5	5	7,5	86	4750	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
La	28	250	2	3	6	5	4	7,5	125	4600	1	0	0	14	1	5
La	29	300	2	3	4	1	4	6,5	142	80	10	0	10	14	2	7
La	30	1000	1	2	6	2	4	7,5	92	400	15	0	5	19	2	7
La	31	300	1	2	4	2	5	6,5	67	310	5	0	0	17	3	8
La	32	300	1	2	6	2	5	7	48	305	0	0	0,1	13	0	6
Sp	1	1500	1	3	1	1	2	5,5	83	140	0	1	2	26	1	9
Sp	2	1500	0,5	3	3	1	6	6,5	87	120	0	0,1	0	13	0	7
Sp	3	100	0,5	1	5	4	5	7,5	0	3650	0	0	0	17	0	6
Sp	4	100	0,5	2	3	1	4	5	37	60	0	0,3	0	7	0	5
Sp	5	800	0,5	1	4	1	5	6,5	15	60	3	0,1	2	25	2	9
Sp	8	50	0,5	3	3	1	6	5,25	0	175	0	0,1	0,1	6	0	4
Sp	9	400	2	3	6	3	4	7,5	70	6000	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Sp	10	100	1	1	6	3	6	6,75	36	3750	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	1	30	0,5	1	4	2	4	7	74	225	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	2	30	0,5	2	4	2	4	7	125	250	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	3	80	0,5	2	4	2	4	7	89	215	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	4	30	0,5	1	4	2	4	7	43	225	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	5	30	0,5	1	4	2	4	7	65	260	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	6	60	0,5	1	4	2	4	7	45	285	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	7	500	2	3	4	1	4	6,75	136	135	0,1	0	1	14	1	6
Wa	8	100	0,5	1	4	2	5	6	64	190	3	0	0,1	17	3	9
Wa	9	150	0,5	1	4	2	5	6	47	215	10	7	2	11	2	7
Wa	10	150	0,5	1	4	2	5	6	82	185	12	5	1	18	2	9
Wa	12	35	0,5	1	4	2	4	6,5	63	215	15	1	80	9	1	7
Wa	13	200	1	2	4	2	4	7,25	36	520	2	0	20	11	2	7
Wa	14	180	1	1	4	2	4	7,25	63	535	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa	15	100	1	2	4	2	6	7,25	89	490	70	0	0,1	18	3	10

Insel	TNR	AREA	DEPTH	WF	SITE	SALTYP	SED	PHQ	OXYG	CHLQ	HYDR- DECK	BRYO- DECK	PHYC- DECK	PLSPEC	HYDR- SPEC	WUCHSF
Wa 16	16	30	1	1	4	2	5	7,5	78	475	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 17	17	120	0,5	1	4	3	5	8	138	2165	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 18	18	150	1	2	5	4	5	8	147	2750	2	0	2	15	1	7
Wa 20	20	15	0,5	1	4	2	6	5,75	87	185	1	15	1	16	1	8
Wa 21	21	40	0,5	2	4	2	1	2,75	132	200	0	0	15	11	0	4
Wa 22	22	35	0,5	1	1	1	6	5,75	99	145	55	7	1	15	1	7
Wa 23	23	80	1	2	1	1	4	6,5	110	125	35	10	30	20	3	11
Wa 25	25	25	0,5	1	1	1	2	5,25	52	75	10	50	2	11	1	7
Wa 26	26	25	1	2	1	1	2	5,25	29	85	70	0,2	3	12	1	8
Wa 27	27	25	0,5	1	1	1	2	5,25	37	65	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 28	28	150	0,5	1	1	1	3	6	88	135	45	20	15	21	4	11
Wa 30	30	10	0,5	1	1	1	2	5,25	27	75	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 31	31	100	1	3	1	1	4	5,25	79	95	2	0,1	1	13	1	8
Wa 32	32	130	1	3	1	1	4	5,5	113	80	20	0,3	0	19	1	9
Wa 33	33	40	1	3	1	1	4	5,5	121	75	20	0,2	0	13	2	8
Wa 34	34	150	2	3	1	1	4	5,5	136	90	7	1	0,1	19	3	12
Wa 35	35	90	1	3	1	1	4	5,25	94	80	22	1	0,1	19	3	11
Wa 37	37	50	1	3	1	1	5	7,25	79	90	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 39	39	100	1	3	1	1	1	6,5	97	95	60	1	0	15	4	8
Wa 42	42	60	1	2	2	1	4	5,25	84	90	45	2	0	11	4	8
Wa 43	43	500	0,5	1	2	1	6	6	50	75	25	30	0	20	2	7
Wa 44	44	30	1	2	2	1	3	5,25	73	90	20	85	0	14	2	7
Wa 45	45	40	1	2	2	1	3	5,25	87	75	30	4	0	15	4	8
Wa 46	46	110	1	3	2	1	3	5,75	29	80	80	1	2	14	4	8
Wa 47	47	20	0,5	1	2	1	6	6,25	75	90	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 48	48	20	0,5	1	2	1	2	6,25	84	100	70	45	0	16	3	10
Wa 49	49	800	0,5	2	2	1	2	7	50	145	25	3	3	38	10	15
Wa 50	50	1000	0,5	2	2	1	2	6,5	71	145	35	4	1	34	10	16
Wa 52	52	90	0,5	1	2	1	6	5,75	42	145	15	1	3	15	2	9
Wa 53	53	20	0,5	1	2	1	2	5,75	85	65	15	5	1	22	3	12
Wa 62	62	30	2	3	3	1	6	6	10	215	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 63	63	200	0,5	1	2	1	3	7,25	5	115	20	15	2	17	1	9
Wa 64	64	3500	0,5	1	2	1	3	7,25	45	130	2	35	2	29	2	10
Wa 66	66	50	0,5	1	4	1	5	7,25	79	115	0,1	0	0	15	1	5
Wa 67	67	100	1	2	4	1	3	7,25	45	150	60	0	30	18	2	8
Wa 68	68	80	1	1	4	1	2	7,25	56	195	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 69	69	130	1	2	4	1	2	7,25	77	110	50	1	10	14	2	9
Wa 70	70	90	0,5	1	4	1	2	7	70	125	40	45	2	24	3	11
Wa 71	71	200	1	2	4	1	2	7,25	123	110	60	2	25	22	2	10
Wa 72	72	2500	2	3	4	1	5	7,75	56	135	0	0	0,1	11	0	6
Wa 73	73	80	1	2	4	1	5	7,25	97	125	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 74	74	80	1	2	4	1	4	7,5	82	95	50	30	1	19	5	12
Wa 75	75	150	1	2	4	1	4	7,5	49	125	40	4	0,1	25	5	13
Wa 76	76	50	1	1	4	1	4	7,75	141	115	40	20	5	20	4	10
Wa 77	77	80	1	1	4	1	4	7,75	88	140	2	2	4	21	1	8
Wa 78	78	90	1	2	4	1	4	7,75	132	155	65	1	15	15	4	10
Wa 79	79	80	1	2	4	1	6	7,75	97	155	100	3	5	26	6	14
Wa 80	80	70	1	2	4	1	3	7,75	88	165	90	30	2	20	4	12
Wa 82	82	100	1	1	4	1	6	7,75	47	100	0,1	0	2	17	1	7
Wa 83	83	260	0,5	1	4	1	6	7,75	81	105	0,1	0	0	15	1	6
Wa 85	85	200	1	1	5	3	4	8	103	530	15	0	40	21	1	7
Wa 86	86	150	0,5	1	5	3	4	8	81	610	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.	n.g.
Wa 89	89	50	1	1	4	1	5	7	95	155	45	0	0	11	1	4
Wa 90	90	80	1	1	4	1	4	7,5	36	115	25	0	0	12	1	6
Wa 91	91	50	1	1	4	1	4	7	22	85	3	0	1	14	1	8

