

Das Kolonisationsgeschehen auf den jungen Nordseeinseln Memmert und Mellum am Beispiel der Zikaden

(Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha)

Marlies Stöckmann¹ und Rolf Niedringhaus¹

Kurzfassung: Zehn Jahre nach einer Erstuntersuchung wurde 1994 und 1995 eine erneute Arteninventur der Zikadenfauna auf den jungen Nordsee-Düneninseln Memmert und Mellum durchgeführt. Auf beiden Inseln war die Artenzahl annähernd gleich geblieben. Auf Memmert wurden 12 Arten neu festgestellt; darunter waren auch zwei Neufunde für die gesamten Ostfriesischen Inseln. Auf Mellum gab es 10 Neufunde. Mit einer Rate von 18 bzw. 20 % war der Arten-Turnover gering im Vergleich mit anderen Arthropodengruppen. Diese Befunde sind größtenteils durch temporäre Kolonisten zu erklären, außerdem durch Habitatveränderungen, insbesondere Gebüschaufwuchs, sowie durch Erfassungsmängel. Allerdings kann ein stochastischer Arten-Turnover im Sinne der Equilibrium-Theorie nicht bestätigt werden.

Abstract: The colonisation process of Auchenorrhyncha on the North Sea dune islands of Memmert and Mellum. – A decade after our first study an inventory control of the Auchenorrhyncha fauna on the North Sea dune islands of Memmert and Mellum was made in 1994 and 1995. On both islands the assessed species number has remained nearly constant. On Memmert 12 species were recorded as new, among them two new records for the chain of East Frisian islands. For Mellum there were 10 new records. With a rate of 18 and 20 %, respectively, the species turnover is low compared to other arthropod groups. These findings are mostly due to temporary colonist species. The remaining part can be assigned to changes in habitat parameters (particularly an increase in shrub growth) or flaws in the sampling. However, a stochastic species turnover in terms of the equilibrium theory cannot be substantiated.

Key words: Auchenorrhyncha, North Sea islands, species turnover, island biogeography

1. Einleitung

Auf einer Länge von ca. 100 km sind der niedersächsischen Nordseeküste zahlreiche Inseln vorgelagert, die im Gegensatz zu den Geestkerninseln der nordfriesischen Küste als sogenannte Wattrand-Düneninseln ohne Verbindung zum Festland entstanden sind. Diese Ostfriesische Inselkette besteht aus 7 bewohnten, ca. 2.000 Jahre alten Inseln und einigen kleineren und jüngeren Inseln und Sandplaten, darunter die erst vor etwa 100 Jahren entstandenen Inseln Memmert und Mellum. Aufgrund ihrer Entstehung und küstennahen Lage sind die Düneninseln, und dabei v.a. die jüngeren Gebilde, hervorragend geeignet, Besiedlungsprozesse und Kolonisationserfolge von Pflanzen und Tieren zu verfolgen und zu analysieren.

Memmert und Mellum waren bereits in den 1930er und 1980er Jahren Gegenstand umfassender faunistischer Untersuchungen mit dem Ziel, den jeweiligen Besiedlungsstand zu dokumentieren (Alfken 1924, 1930; Haeseler 1988). Die Zikadenfauna wurde erstmalig im Zeitraum 1984-86 umfassend erfasst (Niedringhaus 1988), mit dem Ziel, den Kolonisationserfolg dieser mobilen Insektengruppe zu untersuchen. Eine zweite intensive Erfassung der Zikadenfauna wurde zehn Jahre später (1994-95) durchgeführt, deren Auswertung im folgenden zusammenfassend dargestellt wird (Einzelheiten vgl. Stöckmann 2003). Durch den Ver-

¹ Marlies Stöckmann & Dr. Rolf Niedringhaus, Carl-von-Ossietzky-Universität Oldenburg, Fakultät V, Institut f. Biologie und Umweltwissenschaften, Postfach 2503, D-26111 Oldenburg; rolf.niedringhaus@uni-oldenburg.de

gleich der beiden Bestandsaufnahmen sollen genauere Erkenntnisse über den Fortgang des Besiedlungsgeschehens gewonnen werden. Im Mittelpunkt steht die Frage, inwieweit nach 10 Jahren ein Artenwechsel stattgefunden hat und er sich ggf. in Einklang mit der Equilibrium-Theorie der Inselbiogeographie (MacArthur & Wilson 1967) interpretieren lässt.

Zikaden sind eine gute Beispielgruppe für die Analyse der Besiedlung isolierter Lebensräume (z.B. Niedringhaus 1991), da sie in fast allen terrestrischen Habitaten arten- und individuenreich vorkommen, aufgrund ihrer oft starken Biotopbindung relativ leicht nachweisbar sind und meist über ein hohes Ausbreitungspotenzial verfügen (aktive Flüge, passive Windverfrachtung, vgl. z.B. Holzapfel & Perkins 1969; Waloff 1973).

2. Untersuchungsgebiet

Mellum und Memmert entwickelten sich erst gegen Ende des 19. Jahrhunderts aus Platenstadien zu vegetationsbedeckten Inseln. Bei fast gleicher Größe (Memmert 6,1 km², Mellum 6,3 km²) sind beide Inseln unterschiedlich isoliert (Abb. 1). Memmert liegt 1 km südwestlich von Juist, die Entfernung nach Borkum beträgt 5 km und zum Festland 13 km. Mellum ist mit 11 km nach Wangerooge und 6 km zum Festland hin stärker isoliert.

Beide Inseln besitzen die gleiche charakteristische Abfolge der Landschaftsformen (s.u.) wie die alten Ostfriesischen Inseln, allerdings z.T. in unvollständiger Ausprägung (Einzelheiten vgl. Haeseler 1988; Rose 2001). Auf Memmert ist die Dünensukzession bis hin zu hohen Tertiärdünen fortgeschritten; im Inneren existieren feuchte, ausgesüßte Dünentäler. Auf Mellum fehlen Tertiärdünen, hier besteht der hochwassergeschützte Bereich aus einem ca. 8 ha großen Areal, welches durch einen Ringdeich gesichert ist und v.a. durch trockene

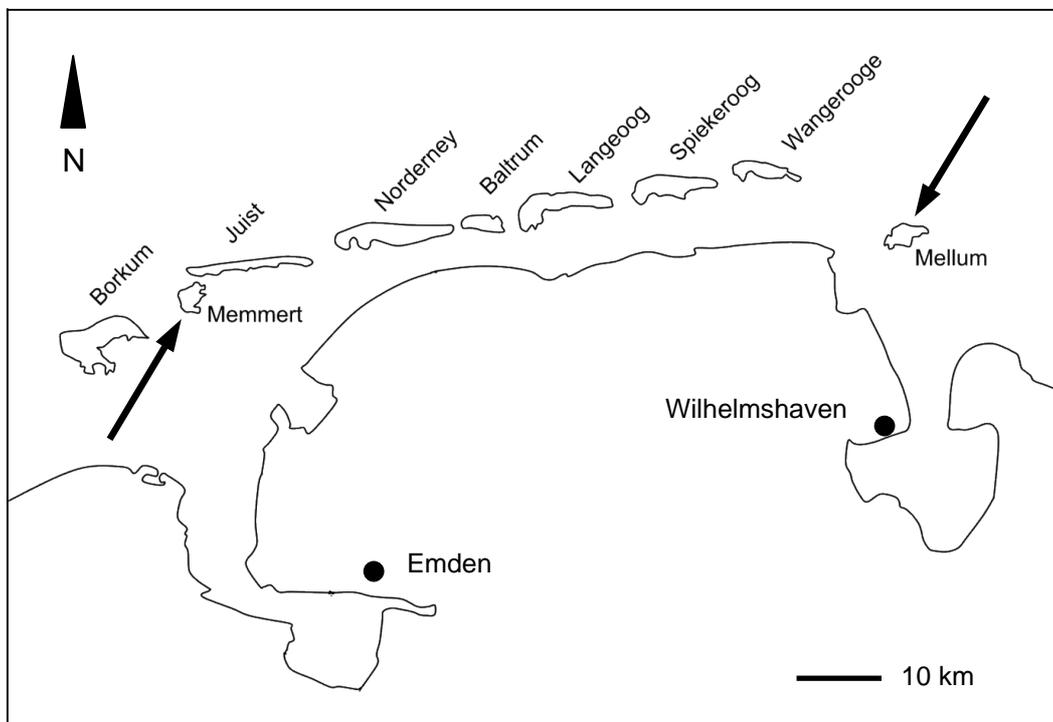


Abb. 1: Lage der jungen Düneninseln Memmert und Mellum an der nordwestdeutschen Küste

Grasflächen gekennzeichnet ist. Auf beiden Inseln existieren in den hochwassergeschützten Bereichen kleinflächige, inseltypische Gebüsch (Holunder, Sanddorn, Kriechweide), darüber hinaus wurden verschiedene Gehölze v.a. in der Umgebung der jeweils geschaffenen Kleingewässer angepflanzt (v.a. Weiden, Birken, Erlen). Die Flora Memmerts umfasst nach Oltmanns & Thannheiser (1996) 145 Arten. Auf Mellum kommen nach Kuhbier (1987) 234 Arten vor, was evtl. durch das Fehlen der Kaninchen zu erklären ist. Alle vorhandenen Biotoptypen wurden in die Untersuchung einbezogen: (i) Spülsäume und Primärdünen, (ii) Sekundärdünen, (iii) Tertiärdünen (nur Memmert: Grasflächen, Ruderale, feuchte ausgesüßte Täler), (iv) eingedeichter Bereich (nur Mellum: Grasflächen, Ruderale), (v) Gebüschbereiche und angepflanzte Bäume, (vi) Übergangsbereiche zwischen Dünen und Salzwiesen, (vii) Queckendominierte Flächen (nur Mellum: Silbermöwen-Brutgebiete), (viii) Röhrichte (meist salzbeeinflusst), (ix) höher und tiefer gelegene Salzwiesen. Die in den verschiedenen Bereichen dominierenden Pflanzenarten wurden von Niedringhaus (1988: 110 ff.) aufgelistet.

3. Material und Methoden

Die Erfassung der Zikadenfauna in den Jahren 1994-95 wurde wie in der vorangegangenen Kampagne 1984-86 durch Streiffang, Barberfallen und Farbschalen vollzogen. Die Erfassungsintensität konnte allerdings aufgrund ungleicher Rahmenbedingungen im Hinblick auf die jeweiligen Methoden nicht konstant gehalten werden (s.u.).

Auf repräsentativen, ca. 100 m² großen Probestellen wurde ein quantitativer Kescherfang (50 Schlag) durchgeführt. In der ersten Kampagne wurden auf Memmert 53 und auf Mellum 73 Probestellen abgefangen, in der zweiten auf Memmert 25 und auf Mellum 42 (Tab. 1). Die geringere Anzahl während des zweiten Durchlaufs fällt allerdings nicht sehr ins Gewicht, da der überwiegende Anteil der Mehr-Proben der ersten Kampagne Zusatzproben zur Abschätzung der Erfassungssättigung in den verschiedenen Biotopen waren: Die eigentliche Analyse umfasste damals 36 Flächen für Memmert und 46 für Mellum (Niedringhaus 1988: 106). Schwerwiegender ist die Tatsache zu werten, dass in der ersten Kampagne jede dieser Probestellen mindestens dreimal (verteilt auf die gesamte Vegetationsperiode) abgefangen wurde, in der zweiten dagegen lediglich ein- bis zweimal: auf Memmert Anfang Juli und Ende August, auf Mellum Mitte und Ende Juli. Dadurch verringerte sich die Anzahl der auswertbaren Einzelproben auf Memmert von 120 auf 36 und auf Mellum von 150 auf 59.

Neben den Streiffängen wurde in beiden Kampagnen umfangreiches Material aus Barberfallen und Farbschalen, die in erster Linie zur Erfassung anderer Arthropodengruppen von Mai bis Oktober aufgestellt worden waren, gewonnen und zur Auswertung herangezogen. Auf beiden Inseln wurde bei den Barberfallen durch Anhebung der Fallenzahl und verlängerte Standzeiten eine erhebliche Steigerung des Probenumfangs erzielt, die Anzahl der Farbschalenstandorte und der entsprechenden Proben blieb nahezu gleich.

Tab. 1: Umfang der Untersuchungen (* = incl. Methodenfänge)

Insel/Zeitraum	Netzfang		Barberfallen		Farbschalen	
	Standorte	Proben	Standorte	Proben	Standorte	Proben
Memmert						
1984-86	36 (53*)	120	21	315	14	669
1994-95	25	36	30	842	14	726
Mellum						
1984-86	46 (73*)	150	24	792	16	953
1994-95	42	59	37	1.111	18	928

Tab. 2: Ausbeuten des ersten und zweiten Erfassungsdurchlaufs im Vergleich. KF = Kescherschfang, BF = Bodenfallen, FS = Farbschalen, MA = Massenarten

Insel/ Zeitraum	Adulte					Larven	Gesamt
	KF*	BF*	FS*	Gesamt*	MA		
Memmert							
1984-86	6.000	130	1.400	7.500	14.400	600	22.500
1994-95	1.900	270	2.300	4.500	2.100		6.600
Mellum							
1984-86	7.500	1.100	2.500	11.100	14.800	3.000	28.900
1994-95	1.800	1.100	3.600	6.500	8.500		15.000
Gesamt							
1984-86	13.500	1.200	3.900	18.600	29.200	3.600	51.400
1994-95	3.700	1.400	5.900	11.000	10.600		21.600

* = ohne Massenarten

Insgesamt wurden 1994/95 mittels der drei genannten Methoden ca. 21.000 Zikaden gefangen (Tab. 2), was lediglich 41 % der 1984-86 erfassten Menge entspricht. Hierbei ist allerdings zu konstatieren, dass in der ersten Kampagne die Larven ab etwa Stadium III mitberücksichtigt wurden, diese aber keine zusätzlichen Arten erbrachten. Die Individuenmenge des ersten Durchlaufs reduziert sich bei Vernachlässigung der Larven auf weniger als 44.000. Außerdem wurden durch die in der ersten Kampagne durchgeführten Streiffänge zur Abschätzung der Erfassungssättigung (s.o.) mehrfach Massenentwicklungen von *Philaenus spumarius*, *Neophilaeus lineatus*, *Javesella pellucida* und *Eupteryx cyclops* mitberücksichtigt, was zu einem starken Anstieg der Individuenzahlen führte. Bei Vernachlässigung der Larven und der genannten Arten ergeben sich Individuenverhältnisse zwischen zweiter und erster Kampagne von 60 % für Memmert und 58% für Mellum, wobei die Defizite fast ausschließlich durch die Streiffänge verursacht werden. Die Barberfallen und Farbschalen erbrachten in der zweiten Kampagne z.T. deutlich höhere Ausbeuten.

4. Ergebnisse und Diskussion

4.1 Artenspektren und räumliche Verteilung

In den Jahren 1994/95 wurden auf beiden Inseln insgesamt 82 Arten erfasst (Tab. Anhang, s.a. Tab. 3). Dies entspricht einem Anteil von 18 % aller in Niedersachsen nachgewiesenen Arten (N = 446, Nickel & Remane 2003) und 45 % der Zikadenfauna der Ostfriesischen Inselkette (N = 182, Niedringhaus in Vorb.).

Tab. 3: Artenzahlen und Status der nachgewiesenen Zikadenarten

Status	1984-86		1994-95	
	Memmert	Mellum	Memmert	Mellum
Dauerhaft indigen	55	49	50	44
Temporär indigen	10	6	11	7
Nicht indigen	3	6	6	6
Summe	68	61	67	57

Im Vergleich zur Untersuchungsperiode 1984-86 (Niedringhaus 1988) wurden 3 Arten mehr erfasst. Die Artenzahlen auf beiden Inseln bleiben nahezu konstant (Memmert 68 : 67, Mellum 61 : 57). Erstmals auf den beiden jungen Inseln nachgewiesen wurden die folgenden 15 Arten:

- Cixius nervosus*: 1 Ind. Mellum, in gebüschbestandenen Ruderalbereich;
- Tachycixius pilosus*: 1 Ind. Mellum, in gebüschbestandenen Ruderalbereich;
- Anakelisia fasciata*: 2 Ind. Memmert, Ruderalfläche; neu für die Inselkette
- Conomelus anceps*: 6 Ind. Memmert, in höheren Salzwiesen und Übergangsbereichen;
- Muellerianella fairmaireri*: 1 ♂ Memmert, in feuchtem Tertiärdünental;
- Oncopsis subangulata*: 8 Ind. Memmert, auf *Betula*;
- Macropsis albae*: 14 Ind. (incl. Larven) Mellum, auf *Salix alba*;
- Macropsis prasina*: 1 ♂, 2 ♀♀ Mellum, an *Salix spec.*;
- Maropsis scutellata*: 1 ♂ Memmert, in einem feuchten Tertiärdünental;
- Aphrodes bicincta*: 12 Ind. Mellum, Grasland innen- und außendeichs;
- Aphrodes diminuta*: 10 Ind. Memmert, in höheren Salzwiesen;
- Balclutha rhenana*: 1 ♂ Memmert, in feuchtem Dünental, neu für die Inselkette
- Sagatus punctifrons*: 1 ♂ Memmert, im Übergangsbereich Düne/Salzwiese;
- Cicadula frontalis*: 4 Ind. Memmert, in Ruderalbereichen;
- Streptanus confinis*: 4 Ind. Mellum, auf verschiedenen (v.a. halomorphen) Grasflächen.

Die häufigsten Arten auf den jungen Inseln sind *Philaenus spumarius* und *Neophilaenus lineatus* (jeweils über 5.000 Individuen) sowie *Psammotettix sabulicola* (ca. 2.000, v.a. Mellum) und *Errastunus ocellaris* (ca. 1.500). Die einzelnen Landschaftstypen auf den Inseln, angefangen bei den jungen Dünen bis hin zu den Salzwiesen, beherbergen jeweils eine spezielle Zikadenfauna:

In den jungen Dünenbereichen sind erwartungsgemäß nur sehr wenige Arten vertreten: *Philaenus spumarius*, *Neophilaenus lineatus* sowie *Streptanus aemulans* und die auf *Elymus* und *Amphipila* spezialisierten *Psammotettix sabulicola* und *Gravesteiniella boldi*. Auf Mellum sind wegen Überalterung und Ruderalisierung der Dünen (v.a. Stickstoffeintrag durch Möwen) auch Besiedler nährstoffreicher Standorte wie *Errastunus ocellaris* zu finden.

Die Tertiärdünen (Memmert) und die eingedeichten Grasflächen (Mellum) weisen den größten Artenreichtum auf: Etwa 70 % aller auf den Inseln nachgewiesenen Arten sind hier zu finden, darunter zahlreiche Arten, die ausschließlich in diesen hochwassergeschützten Bereichen vorkommen. Hier dominieren v.a. Grasbesiedler, z. B. *Kelisia sabulicola* auf *Carex arenaria*, *Psammotettix nodosus* und *Arthaldeus striifrons*. Einige Arten der trockenen Tertiärdünen kommen nur auf Memmert vor, z. B. *Delphacinus mesomelas*, *Eupelix cuspidata* und *Mocydiopsis attenuata*. Besonders artenreich sind auch die feuchten, ausgesüßten Dünentäler auf Memmert, ausschließlich hier ist *Eupteryx thoulessi* zu finden.

In Ruderalbereichen auf beiden Inseln sind die auf Brennesseln lebenden Zikaden *Aphrodes makarovi*, *Eupteryx cyclops* und *E. urticae* in z.T. hohen Individuendichten vertreten. Die Gehölbewohnenden Zikaden spiegeln die unterschiedlichen Verhältnisse bei den (angepflanzten) Gehölzen auf beiden Inseln wieder: *Alnus*- und *Salix repens*-Besiedler auf Memmert, *Betula*- und *Salix alba*-Besiedler auf Mellum.

Übergangsbereiche zwischen Salzwiese und Düne sind durch das Vorkommen von Arten aus diesen beiden Habitaten charakterisiert, daraus ergibt sich hier eine relativ hohe Artenzahl. *Cercopis vulnerata*, *Anoscopus flavostriatus*, *A. serratulae* und *Rhopalopyx adumbrata* wurden fast ausschließlich auf Mellum in diesen Bereichen gefangen. Die Übergangsbereiche auf Memmert sind stellenweise durch Kriechweiden-Bestände (mit *Macropsis impura*, *Kybos butleri* und *Idiocerus lituratus*) gekennzeichnet. Ein Sonderfall sind die großflächigen Queckenbestände (nur auf

Mellum beprobt). Die wenigen dort vorkommenden Zikadenarten (v.a. *Philaenus spumarius*, *Neophilaenus lineatus*) treten z.T. in großen Massen auf.

In den kleinen, meist salzbeeinflussten Röhrichten dominiert *Chloriona glaucescens* auf *Phragmites* und *Paramesus obtusifrons* auf *Bolboschoenus maritimus*. Spezialisten der Salzwiese sind *Psammotettix putoni*, *Eupteryx artemisiae*, *Anoscopus limicola*, *A. albiger* und *Aphrodes aestuarina* mit jeweils unterschiedlichen Häufigkeiten auf beiden Inseln.

4.2 Veränderungen der Arteninventare innerhalb von 10 Jahren

Auf Memmert wurden 13 Zikadenarten im Zeitraum 1994/95 nicht mehr nachgewiesen, für Mellum konnten 14 Arten nicht bestätigt werden. In den meisten Fällen handelt es sich dabei um Arten, die schon in der ersten Untersuchungsperiode nur in wenigen Individuen auftraten und nicht als indigen eingestuft waren. Den nicht mehr nachgewiesenen Arten stehen 12 neue Arten für Memmert und 10 für Mellum gegenüber (Tab. 4).

Die Veränderungen der Artenspektren sind in der Bilanz auf beiden Inseln nahezu identisch: Auf Memmert ist das Verhältnis von nicht mehr zu erstmalig festgestellten Arten 13 : 12, auf Mellum 14 : 10, so dass sich Artenwechsel-Raten für das 10-jährige Zeitintervall von 18,5 % für Memmert und 20,3 % für Mellum ergeben. Es muss allerdings davon ausgegangen werden, dass es sich im vorliegenden Fall nur um einen scheinbaren Turnover (*apparent turnover*, Diamond & May 1977) handelt, der nicht mit dem in der Equilibrium-Theorie (MacArthur & Wilson 1967) geforderten rein stochastischen Turnover in Einklang steht (vgl. Lynch & Johnson 1974; Simberloff 1976; Wright 1985): Für etliche Arten ist ein Übersehen in beiden Erfassungen (s.o.) als sehr wahrscheinlich anzusehen. Des Weiteren muss berücksichtigt werden, dass der überwiegende Teil der nicht mehr bzw. neu festgestellten Arten durch *vagrants*, Einzeltiere ohne Kolonisationsmöglichkeit, verursacht wird (Memmert: 11, Mellum: 10 Arten). In diesen Fällen spricht man von einem Pseudo-Turnover. Die Neuansiedlung bzw. das Verschwinden der restlichen Arten dürfte in den meisten Fällen durch Habitatveränderungen (z.B. Dünensukzession, Dünenabbrüche, Gehölzaufwuchs, Veränderung der Kraut- und Vegetation durch Kaninchenfraß u.a.) zu erklären sein.

Ein weiteres Problem bei der Interpretation von Turnover-Raten über größere Intervallzeiten ist der sogenannte Crypto-Turnover, der durch zwischenzeitlich (unbeobachtet) einwandernde und wieder aussterbende Arten entsteht (*in-and-out effect*). Im vorliegenden Fall wurden z.B. auf Memmert von 1994 auf 1995 insgesamt 18 neue Arten erfasst, eine Art wurde nicht bestätigt, auf Mellum war das Verhältnis 9 : 5. So dürften gerade bei den dispersionsaktiven Zikaden kontinuierlich Arten von den Nachbarinseln und dem nahegelegenen Festland zuwandern und z.T. anschließend wieder aussterben. Permanente Wiederbesiedlungen (nach erfolgter Extinktion) könnten darüber hinaus stabilisierend wirken (*rescue effect*, Brown & Kodric-Brown 1977), so dass sich im Gegensatz zur Equilibrium-Theorie mehr oder weniger deterministische Artenzusammensetzungen einstellen würden.

Inwieweit doch ein gewisser stochastischer Anteil im Sinne der Equilibrium-Theorie am scheinbaren Turnover beteiligt ist, wie Untersuchungen von Bröring & Niedringhaus (1992) bei einem 50-jährigen Vergleich der Zikaden- und Wanzenfauna Borkums nahelegen, kann mit dem vorliegenden Datenmaterial nicht eindeutig geklärt werden.

4.3 Veränderungen der Populationsstärken

Die bei einem Artenvergleich zu berücksichtigenden Einschränkungen (s.o.) gelten bei einem Vergleich der Populationsgrößen in noch stärkerem Maße, so dass auch in diesen Fällen nur von scheinbaren Änderungen (in Anlehnung an Diamond & May 1977) gesprochen werden sollte. Um methodisch bedingte Fehler zu minimieren, wurden nur vergleichbare Proben aus beiden Erfassungszeiträumen herangezogen (identischer Standort, gleiche Probenzahl).

Tab. 4: Individuenzahlen der 1994/95 neuen und der nicht mehr gefundenen Arten

Art	Neu		Nicht mehr		Interpretation
	Memmert	Mellum	Memmert	Mellum	
<i>Cixius nervosus</i>		1			kein Kolonist
<i>Tachycixius pilosus</i>		1			kein Kolonist
<i>Stenocranus major</i>			1		kein Kolonist
<i>Anakelisia fasciata</i>	2				Temporärkolonist
<i>Conomelus anceps</i>	6				übersehener Kolonist
<i>Euconomelus lepidus</i>				1	kein Kolonist
<i>Euides speciosa</i>				2	übersehener Kolonist
<i>Gravestiniella boldi</i>		11			Habitatveränderung
<i>Muellerianella fairmairei</i>	1				kein Kolonist
<i>Javesella obscurella</i>				4	übersehener Kolonist
<i>Aphrophora pectoralis</i>	1			1	kein Kolonist
<i>Oncopsis subangulata</i>	8	1			Habitatveränderung / kein Kolonist
<i>Maropsis albae</i>		14			Habitatveränderung
<i>Macropsis prasina</i>		3			Temporärkolonist
<i>Macropsis scutellata</i>	1				kein Kolonist
<i>Anaceratagallia ribauti</i>				1	kein Kolonist
<i>Idiocerus lituratus</i>				3	Temporärkolonist
<i>Aphrodes aestuarina</i>	1				kein Kolonist
<i>Aphrodes diminuta</i>	10	1			Übersehener Kolonist
<i>Stroggylocephalus agrestis</i>		1			kein Kolonist
<i>Cicadella viridis</i>				1	kein Kolonist
<i>Eupelax cuspidata</i>				4	übersehener Kolonist
<i>Notus flavipennis</i>			1	1	kein Kolonist
<i>Kybos lindbergi</i>	1				kein Kolonist
<i>Empoasca vitis</i>			3	10	Temporär-/ überse- hener Kolonist
<i>Edwardsiana crataegi</i>				2	Temporärkolonist
<i>Eupteryx artemisiae</i>			816		übersehener Kolonist
<i>Eupteryx atropunctata</i>			5		Habitatveränderung
<i>Eupteryx aurata</i>				2	Temporärkolonist
<i>Balclutha calamagrostis</i>			4		Temporärkolonist
<i>Balclutha punctata</i>			4		Temporärkolonist
<i>Balclutha rhenana</i>	1				kein Kolonist
<i>Macrosteles horvathi</i>				101	übersehener Kolonist
<i>Macrosteles laevis</i>			1		kein Kolonist
<i>Macrosteles sordidipennis</i>			11		übersehener Kolonist
<i>Sagatus punctifrons</i>	1				kein Kolonist
<i>Recilia coronifer</i>		1			kein Kolonist
<i>Doratura homophyla</i>				2	kein Kolonist
<i>Rhopalopyx adumbrata</i>			2		Temporärkolonist
<i>Cicadula persimilis</i>			22		übersehener Kolonist
<i>Cicadula frontalis</i>	4				Temporärkolonist
<i>Streptanus confinis</i>		4			Temporärkolonist
<i>Streptanus sordidus</i>			34		übersehener Kolonist
<i>Psammotettix maritimus</i>			26		Habitatveränderung

Auf Memmert zeigen mindestens 6 Arten deutlich höhere Fangsummen (Tab. 5). Günstige Bedingungen lagen anscheinend für einige Grasbesiedler vor (*Psammotettix nodosus*, *Recilia coronifer*, *Errastunus ocellaris*, *Elymana sulphurella*), was mit der Entwicklung von krautreichen Ruderalflächen hin zu Grasflächen zu erklären sein könnte (vgl. Oltmanns & Thannheiser 1996). *Macropsis fuscula* wurde vermutlich durch die Ausbreitung ihrer Nährpflanze, der stickstoffliebenden Kratzbeere (*Rubus caesius*), in die von Kaninchen gestörten Dünen begünstigt (Pott 1995). Auf Mellum haben ebenfalls einige Grasbesiedler stark zugenommen, die v.a. von der Ausbreitung der Queckenfluren außerhalb des eingedeichten Bereichs profitierten. Die deutliche Zunahme von *Cercopis vulnerata* auf Mellum könnte im Zusammenhang mit einer erst in den letzten Jahrzehnten erfolgten nördlichen Arealerweiterung und der erst in den 1970er Jahren erfolgten Inselbesiedlung stehen (Niedringhaus 1991). Auch Konkurrenz-Effekte könnten eine Rolle spielen, wie die gegenläufigen Entwicklungen der beiden syntop an *Urtica* lebenden Arten *Eupteryx cyclops* und *E. urticae* nahelegen.

4.4 Kolonisationserfolg

Um die Kolonisationsrate bzw. den -erfolg zu beurteilen, bildet man das Verhältnis zwischen der Anzahl der (auch temporär) erfolgreichen und der potentiellen Kolonisten. Als Rekrutierungsareal, aus dem die potentiellen Besiedler stammen (source pool), werden das Nordwestdeutsche Tiefland und Teile der Niederlande berücksichtigt (vgl. Niedringhaus 1991: 66 f.). Vor dem Hintergrund der jeweiligen Habitatausstattung wurde für die 80er Jahre von 92 potentiellen Kolonisten für Memmert und von 76 für Mellum ausgegangen. Für den Zeitraum der Mitte der 90er Jahre wurden in Anbetracht der leicht geänderten Habitatausstattung für Memmert 96 Arten und für Mellum 79 Arten berücksichtigt. Die entsprechenden Kolonisationsraten ändern sich dementsprechend nur wenig: für Memmert von 67,4 zu 63,5, auf Mellum von 69,7 auf 64,6 (vgl. Niedringhaus 1991). In erster Linie dürften die leicht geringe-

Tab. 5: Abundanzänderungen einiger Zikadenarten bei vergleichbarer Probengröße

Art	Memmert		Mellum		Trend
	1984/86	1994/95	1984/86	1994/95	
<i>Kelisia sabulicola</i>	35	275			+
<i>Javesella pellucida</i>	777	146	321	92	-
<i>Cercopis vulnerata</i>			2	236	+
<i>Neophilaenus lineatus</i>			285	1033	+
<i>Macropsis fuscula</i>	9	147			+
<i>Idiocerus lituratus</i>	124	14			-
<i>Eupteryx cyclops</i>	581	136			-
<i>Eupteryx urticae</i>	38	154	20	140	+
<i>Recilia coronifer</i>	29	159			+
<i>Elymana sulphurella</i>			189	315	+
<i>Conosanus obsoletus</i>			304	165	-
<i>Arocephalus punctum</i>			286	84	-
<i>Psammotettix confinis</i>			38	1	-
<i>Psammotettix nodosus</i>	63	510			+
<i>Psammotettix putoni</i>	49	211			+
<i>Psammotettix sabulicola</i>			141	1422	+
<i>Arthaldenus pascuellus</i>			343	40	-

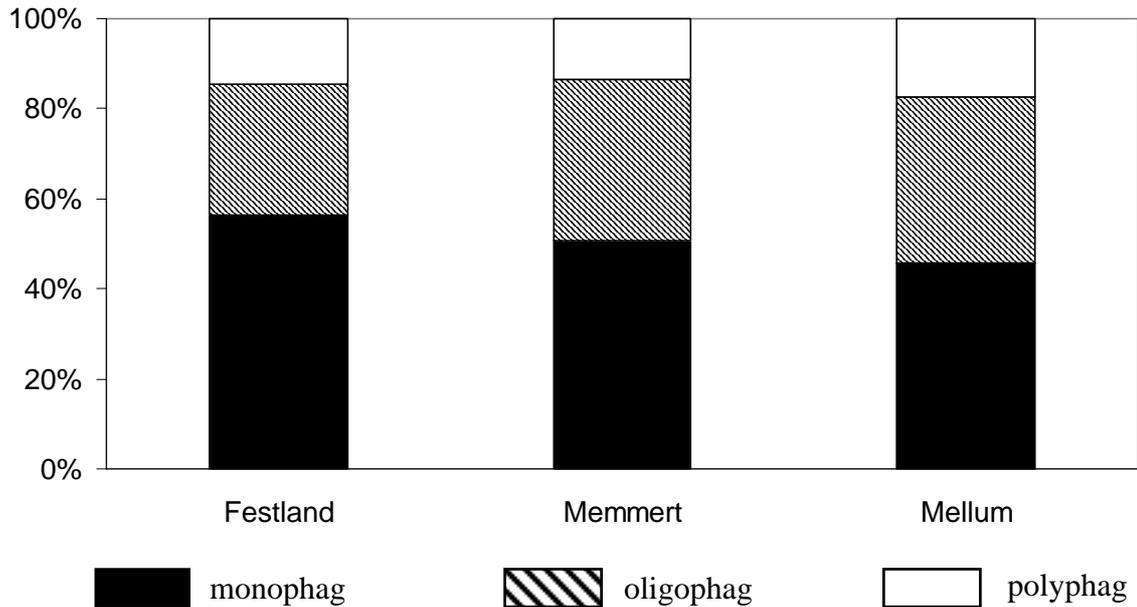


Abb. 2: Nahrungsbreiten der Zikadenarten der Inseln und des Festlandes. Einstufungen nach Nickel (2003), zusammengefasst

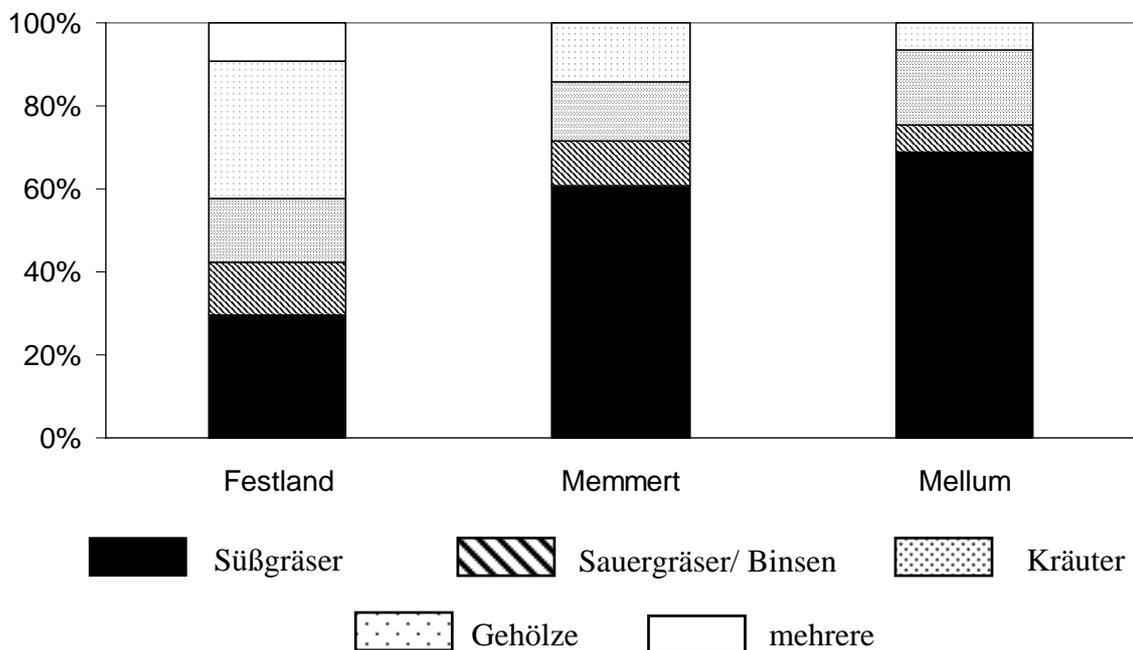


Abb. 3: Nährpflanzenspektrum der Zikadenarten der Inseln und des Festlandes. Zuordnungen nach Nickel (2003)

ren Raten in der zweiten Untersuchung methodisch bedingt sein (s.o.) und sollten nicht als Negativtrend des tatsächlichen Kolonisationsgeschehens interpretiert werden.

Der Anstieg der Gehölzbesiedler unter den Kolonisten lässt vermuten, dass, einhergehend mit den Verbuschungstendenzen auf beiden Inseln, in Zukunft noch weitere Arten zu erwarten sind. Eine Analyse der Nahrungspräferenzen zeigt, dass bei der Kolonisierung der

jungen Inseln monophage Arten gegenüber dem Festland unterrepräsentiert, die oligophagen und, zumindest auf Mellum, die polyphagen jedoch überrepräsentiert sind (Abb. 2). Hinsichtlich der Nährpflanzengruppen ist festzustellen, dass die Grasbesiedler einen deutlichen Vorteil gegenüber den Gehölzbesiedlern haben (Abb. 3).

Insgesamt betrachtet liegen die Werte der Kolonisationsraten auf den jungen Inseln Memmert und Mellum im Vergleich zu denen der alten Ostfriesischen Inseln (von 49 % auf Juist bis 59 % auf Norderney; vgl. Niedringhaus 1991) etwas höher, was durch höhere Anteile allgemein häufiger und/oder eurytoper Arten auf den jungen Inseln (mit jeweils höherem Kolonisationspotential) zu erklären ist.

6. Literatur

- Alfken, J. D. (1924): Die Insekten des Memmert. – Abh. Naturw. Ver. Bremen 25: 358-481.
- Alfken, J. D. (1930): Die Insektenfauna der Mellum. – Abh. Naturw. Ver. Bremen 28: 31-56.
- Bröring, U., Niedringhaus, R. (1992): Artenwechsel auf einer Düneninsel im Zeitraum von 50 Jahren am Beispiel zweier Insektengruppen (Heteroptera et Auchenorrhyncha). – Verh. Ges. Ökologie 21: 421-425.
- Brown, J.H.; Kodric-Brown, A. (1977): Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. – Ecology 58: 445-449.
- Diamond, J.M.; May, R.M. (1977): Species turnover rates on islands: dependence of census interval. – Science 197: 266-270.
- Haeseler, V. (1988): Entstehung und heutiger Zustand der jungen Düneninseln Memmert und Mellum sowie Forschungsprogramm zur Besiedlung durch Insekten und anderer Gliederfüßer. – Drosera '88: 5-46.
- Holzapfel, E. P.; Perkins, B.D. (1969): Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific, part 7. – Pacific insects 11: 455-476.
- Kuhbier, H. (1987): Die Entwicklung des Grünlandes auf Mellum. – In: Gerdes, G.; Krumbein, W.E.; Reineck, H.E. (Hrsg.): Mellum - Portrait einer Insel. Kramer, Frankfurt. pp. 234-261.
- Lynch, J.F.; Johnson, N.K. (1974): Turnover and equilibria in insular avifaunas, with special reference to the California channel islands. – Condor 76: 370-384.
- MacArthur, R.; Wilson, E.O. (1967): The theory of island biogeography. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 203 pp.
- Nickel, H. (2003): The leafhoppers and planthoppers of Germany (Hemiptera, Auchenorrhyncha): Patterns and strategies in a highly diverse group of phytophagous insects. Pensoft, Sofia. 460 pp.
- Nickel, H.; Remane, R. (2002): Artenliste der Zikaden Deutschlands, mit Angabe von Nährpflanzen, Nahrungsbreite, Lebenszyklus, Areal und Gefährdung (Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha). – Beitr. Zikadenkunde 5: 27-64.
- Nickel, H.; Remane, R. (2003): Fauna Germanica – Verzeichnis der Zikaden (Auchenorrhyncha) der Bundesländer Deutschlands. – In: Klausnitzer, B. (Hrsg.): Entomofauna Germanica 6. – Ent. Nachrichten und Berichte, Beiheft 8: 130-154.
- Niedringhaus, R. (1988): Kolonisationserfolg der Zikaden auf den jungen Düneninseln Memmert und Mellum (Hemiptera: Auchenorrhyncha). – Drosera '88: 105-122.
- Niedringhaus, R. (1991): Analyse isolierter Artengemeinschaften am Beispiel der Zikadenfauna der Ostfriesischen Düneninseln (Hemiptera: Auchenorrhyncha). – Dissertation, Universität Oldenburg. 153 pp.
- Niedringhaus, R. (in Vorb.): Zikaden auf den Ostfriesischen Inseln. – In: Niedringhaus *et al.* (Hrsg.): Bestandskatalog zur Flora und Fauna der Ostfriesischen Inseln.
- Oltmanns, B.; Thannheiser, D. (1996): Vegetation der Insel Memmert unter besonderer Berücksichtigung der Veränderungen der letzten 16 Jahre. – Vechtaer Studien zur angewandten Geographie und Regionalwissenschaft 18: 65-75.
- Pott, R. (1995): Farbatlas Nordseeküste und Nordseeinseln. Ulmer, Stuttgart. 288 pp.

- Rose, A. (2001): Räumliche und zeitliche Verteilungsmuster der Kurzflügelkäfer (Coleoptera, Staphylinidae) auf Nordsee-Düneninseln unterschiedlicher Sukzessionsstadien. – Archiv zoologischer Publikationen 5: 1-220.
- Simberloff, D.S. (1976): Species turnover and equilibrium island biogeography. – Science 194: 572-578.
- Stöckmann, M. (2003): Das Kolonisationsgeschehen auf jungen Nordseeinseln am Beispiel einer mobilen Insektengruppe – Untersuchungen zur Zikadenfauna von Memmert und Mellum. – Diplomarbeit, Universität Oldenburg. 82 pp.
- Waloff, N. (1973): Dispersal by flight of leafhoppers (Auchenorrhyncha: Homoptera). – J. appl. Ecology 10: 705-730.
- Wright, S.J. (1985): How isolation affects rates of turnover of species on islands. – Oikos 44: 331-340.

Tab. Anhang: Fangsummen der auf Memmert und Mellum in den Zeiträumen 1984-86 und 1994-95 nachgewiesenen Zikadenarten (Netzfang, Barberfallen und Farbschalen). ● = indigen, ○ = temporär indigen, + = nicht indigen. Nomenklatur nach Nickel & Remane (2002)

Art	1984-86			1994-95		
	Memmert	Mellum	Σ	Memmert	Mellum	Σ
<i>Cixius nervosus</i> (L.)					1 +	1
<i>Tachycixius pilosus</i> (Ol.)					1 +	1
<i>Kelisia sabulicola</i> W. Wg.	101 ●	56 ●	157	279 ●	17 ●	296
<i>Anakelisia fasciata</i> (Kbm.)				2 ○		2
<i>Stenocranus major</i> (Kbm.)	1 +		1			
<i>Conomelus anceps</i> (Germ.)				6 ○		6
<i>Delphacinus mesomelas</i> (Boh.)	21 ●		21	13 ●		13
<i>Eurysula lurida</i> (Fieb.)	11 ●		11	8 ●		8
<i>Euconomelus lepidus</i> (Boh.)		1 +	1			
<i>Delphax pulchellus</i> (Curt.)	9 ●	5 ●	14	3 ●	5 ●	8
<i>Euides speciosa</i> (Boh.)	10 ●	2 ●	12	2 ●		2
<i>Chloriona glaucescens</i> Fieb.	151 ●	494 ●	645	40 ●	3 ●	43
<i>Gravestiniella boldi</i> (Scott)	9 ●		9	11 ●	5 ●	16
<i>Muellerianella faimairei</i> (Perr.)				1 +		1
<i>Kosswigianella exigua</i> (Boh.)	28 ●	215 ●	243	33 ●	70 ●	103
<i>Criomorphus albomarginatus</i> Curt.	13 ●	81 ●	94	9 ●	4 ●	13
<i>Javesella pellucida</i> (F.)	1764 ●	1219 ●	2983	189 ●	113 ●	302
<i>Javesella dubia</i> (Kbm.)	20 ●	14 ●	34	15 ●	4 ●	19
<i>Javesella obscurella</i> (Boh.)	8 ●	4 ●	12	1 ○		1
<i>Cercopis vulnerata</i> Rossi	65 ●	8 ●	73	32 ●	240 ●	272
<i>Neophilaenus lineatus</i> (L.)	5027 ●	2067 ●	7094	1251 ●	1955 ●	3206
<i>Aphrophora pectoralis</i> Mats.		1 +	1	1 +		1
<i>Philaenus spumarius</i> (L.)	5514 ●	9541 ●	15055	623 ●	6736 ●	7359
<i>Megophthalmus scanicus</i> (Fall.)	100 ●	24 ●	124	119 ●	35 ●	154
<i>Oncopsis tristis</i> (Zett.)		52 ●	52		7 ●	7

Tab. Anhang (Fortsetzung):

Art	1984-86			1994-95		
	Memmert	Mellum	Σ	Memmert	Mellum	Σ
<i>Oncopsis subangulata</i> (J. Shlb.)				8 ●	1 +	9
<i>Macropsis albae</i> W. Wg.					14 ●	14
<i>Macropsis prasina</i> (Boh.)					3 ○	3
<i>Macropsis impura</i> (Boh.)	396 ●	30 ●	426	180 ●	2 ○	182
<i>Macropsis fuscula</i> (Zett.)	21 ●		21	389 ●		389
<i>Macropsis scutellata</i> (Boh.)				1 +		1
<i>Anaceratagallia ribauti</i> (Oss.)		1 +	1			
<i>Idiocerus lituratus</i> (Fall.)	295 ●	3 ○	298	15 ●		15
<i>Eupelix cuspidata</i> (F.)	64 ●	4 ●	68	21 ●		21
<i>Aphrodes aestuarina</i> (Edw.)		2 ○		1 ●	164 ●	165
<i>Aphrodes bicincta</i> (Schrk.)		3 ○	3		12 ●	12
<i>Aphrodes diminuta</i> Rib.				10 ●	1 +	11
<i>Aphrodes makarovi</i> Zachv.	193 ●	541 ●	734	154 ●	50 ●	204
<i>Anoscopus limicola</i> (Edw.)	10 ●	164 ●	174	9 ●	26 ●	35
<i>Anoscopus albiger</i> (Germ.)	76 ●		76	32 ●		32
<i>Anoscopus flavoatriatus</i> (Don.)		24 ●	24		78 ●	78
<i>Anoscopus bistrionicus</i> (F.)	5 ●		5	5 ●		5
<i>Anoscopus serratulae</i> (F.)	11 ●	246 ●	257	25 ●	49 ●	74
<i>Stroggylocephalus agrestis</i> (Fall.)	1 ○		1	3 ○	1 +	4
<i>Cicadella viridis</i> (L.)		1 +	1			
<i>Dikraneura variata</i> Hardy	11 ●		11	16 ●		16
<i>Notus flavipennis</i> (Zett.)	1 +	1 +	2			
<i>Kybos smaragdula</i> (Fall.)	3 ○		3	11 ●		11
<i>Kybos lindbergi</i> (Lnv.)		43 ●	43	1 +	8 ●	9
<i>Kybos butleri</i> (Edw.)	350 ●	3 ○	353	127 ●	1 ○	128
<i>Empoasca vitis</i> (Göthe)	3 ○	10 ●	13			
<i>Edwardsiana crataegi</i> (Dgl.)		2 ○	2			
<i>Ribautiana tenerrima</i> (H.-S.)	18 ●		18	14 ●		14
<i>Eupteryx atropunctata</i> (Goeze)	5 ○	15 ●	20		2 ○	2
<i>Eupteryx aurata</i> (L.)	6 ○	2 ○	8	1 ○		1
<i>Eupteryx artemisiae</i> (Kbm.)	816 ●	414 ●	1230		160 ●	160
<i>Eupteryx cyclops</i> Mats.	2166 ●	1936 ●	4102	163 ●	91 ●	254
<i>Eupteryx urticae</i> (F.)	148 ●	161 ●	309	157 ●	145 ●	302
<i>Eupteryx thoulessi</i> Edw.	195 ●		195	109 ●		109
<i>Alnetoidia alneti</i> (Dhlab.)	5 ○		5	3 ○		3
<i>Balclutha calamagrostis</i> Oss.	4 ○		4			
<i>Balclutha punctata</i> (F.)	4 ○		4			
<i>Balclutha rhenana</i> W. Wg.				1 +		1
<i>Macrosteles horvathi</i> (W.Wg.)		101 ●	101			
<i>Macrosteles laevis</i> (Rib.)	1 +		1			
<i>Macrosteles sexnotatus</i> (Fall.)	42 ●	8 ●	50	12 ●	1 ○	13
<i>Macrosteles sordidipennis</i> (Stal)	11 ●		11			
<i>Sagatus punctifrons</i> (Fall.)				1 +		1
<i>Deltocephalus pulicaris</i> (Fall.)	31 ●		31	2 ○		2
<i>Recilia coronifer</i> (Marsh.)	75 ●		75	234 ●	1 +	235

Tab. Anhang (Fortsetzung):

Art	1984-86			1994-95		
	Memmert	Mellum	Σ	Memmert	Mellum	Σ
<i>Doratura stylata</i> (Boh.)	141 ●	264 ●	405	127 ●	166 ●	293
<i>Doratura homophyla</i> (Fl.)		2 +	2			
<i>Graphocraerus ventralis</i> (Fall.)		87 ●	87		21 ●	21
<i>Rhytistylus proceps</i> (Kbm.)	28 ●	43 ●	71	25 ●	19 ●	44
<i>Rhopalopyx adumbrata</i> (C. Shlb.)	2 ○	388 ●	390		61 ●	61
<i>Rhopalopyx preysleri</i> (H.-S.)		51 ●	51		7 ●	7
<i>Elymana sulphurella</i> (Zett.)	222 ●	578 ●	800	198 ●	444 ●	642
<i>Cicadula persimilis</i> (Edw.)	22 ●	273 ●	295		13 ●	13
<i>Cicadula frontalis</i> (H.-S.)				4 ○		4
<i>Mocydiopsis attenuata</i> (Germ.)	66 ●		66	37 ●		37
<i>Athysanus argentarius</i> Metc.	82 ●	73 ●	155	34 ●	40 ●	74
<i>Conosanus obsoletus</i> (Kbm.)	1064 ●	1062 ●	2126	55 ●	529 ●	584
<i>Streptanus aemulans</i> (Kbm.)	14 ●	173 ●	187	22 ●	142 ●	164
<i>Streptanus confinis</i> (Reut.)					4 ○	4
<i>Streptanus sordidus</i> (Zett.)	34 ●	7 ●	41		11 ●	11
<i>Paramesus obtusifrons</i> (Stål)	250 ●	969 ●	1219	58 ●	1 ●	59
<i>Paralimnus phragmitis</i> (Boh.)	66 ●	14 ●	80	9 ●	2 ●	11
<i>Arocephalus punctum</i> (Fl.)	21 ●	997 ●	1018	2 ○	107 ●	109
<i>Psammotettix maritimus</i> (Perr.)	26 ●		26			
<i>Psammotettix sabulicola</i> (Curt.)	391 ●	889 ●	1280	152 ●	1863 ●	2015
<i>Psammotettix putoni</i> (Then)	734 ●	790 ●	1524	209 ●	88 ●	297
<i>Psammotettix nodosus</i> (Rib.)	129 ●	5 ●	134	491 ●	9 ●	500
<i>Psammotettix confinis</i> (Dhlb.)	145 ●	198 ●	343	5 ○	1 ○	6
<i>Errastunus ocellaris</i> (Fall.)	533 ●	2991 ●	3524	317 ●	1178 ●	1495
<i>Arthaldeus striifrons</i> (Kbm.)	697 ●	66 ●	763	432 ●	20 ●	452
<i>Arthaldeus pascuellus</i> (Fall.)	1 ○	1434 ●	1435	4 ○	63 ●	67