

# Auswirkungen von Klimaänderungen auf Salzwiesen und ihre Fauna

*Dietrich Mossakowski*  
*Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie*  
*Universität Bremen*

## 1. Einleitung

Die Salzwiesen der Küsten sind ein einzigartiger Lebensraum, sie bilden den Übergang vom Meer zum Land (Heydemann 1967). Ihre Besiedlung durch Tiere ist außerordentlich artenreich, es tritt eine Fülle von hoch spezialisierten Arten auf, die nur hier existieren können, obwohl Überflutung und Salzgehalt extreme Anforderungen stellen.

Aus den derzeit diskutierten Klimaänderungsszenarien ergeben sich für die Salzwiesen besonders zwei Faktorengruppen, die Veränderungen in der Komposition der Fauna bewirken werden: 1. die vorausgesagte Erhöhung der Temperatur, die küstenunabhängig erfolgt und 2. der Anstieg des Meeresspiegels, mit dem eine Reihe von Einflüssen eng gekoppelt wirken: Zunahme des Tidenhubs, der Extremereignisse (Sturmfluten) und der Erosion. Dagegen wird der Salzgehalt wie schon bisher bewirken, daß nur Arten in den Salzwiesen siedeln können, die ihn wenigstens tolerieren.

Wenn man etwas über die Auswirkungen von Klimaänderungen auf die Fauna aussagen will, ergeben sich eine Reihe von Problemen: Können Einwirkungen des Menschen auf die Natur von den natürlicherweise ablaufenden Prozessen unterschieden werden? Wie sind kurzfristige und langfristige Populationschwankungen von klimabedingten Veränderungen zu trennen? Wie wirken sich die Veränderungen auf niederer Ebene in der Hierarchie biologischer Systeme für das gesamte System aus?

Veränderungen in Ökosystemen können auf unterschiedlichen Ebenen betrachtet werden. Eine Verschiebung in der Häufigkeit einer wichtigen Art, die selbst nur einen sehr geringen Stoffumsatz haben mag, kann erhebliche Veränderungen für das gesamte System auslösen. Eine Analyse der Veränderungen

in der Besiedlung von Salzwiesen durch Tiere kann daher nicht nur in dem Versuch einer Beschreibung auf der Ökosystemebene bestehen, da die Verhältnisse hier viel zu kompliziert sind, um ohne Kenntnis der Veränderungen bei konkreten Arten und Populationen fundierte Aussagen über zukünftige Entwicklungen abzuleiten.

Da die Salzwiesen früher großflächig eingedeicht und die modernen Deiche weit ins ehemalige Vorland hinaus gebaut wurden, sind die heutzutage bestehenden Flächen nur als Restbestand zu bezeichnen. Der größte Flächenanteil der in unserem Bereich existierenden Salzwiesen wurde bisher beweidet, was zu der "typischen" Golfraasen-Struktur führt. Nur sehr begrenzte Flächen weisen eine Vegetation und Artenzusammensetzung auf, wie sie ohne menschliche Eingriffe als natürliche Salzwiesen großflächig z.B. in der Ho-Bucht der Halbinsel Skallingen existieren.

Die Voraussagen über die zukünftigen Temperaturänderungen schwanken, überwiegend wird mit einer Zunahme der Temperaturen infolge des Treibhauseffektes gerechnet. Daß der Meeresspiegel ansteigt, ist ein säkulares Ereignis (Erchinger et al. 1994), diskutiert wird das künftige Ausmaß und der Anteil, der durch die anthropogenen Klimaveränderungen zustande kommt. Erosion von Salzwiesen ist an manchen Stellen offensichtlich, teilweise wachsen die Salzwiesen schneller auf als der Meeresspiegel ansteigt (Erchinger et al. 1994). Interessant erscheint in diesem Zusammenhang die Beobachtung am Neßmerheller: 1930 stieg das Gelände allmählich zum Deich hin an, 1984 existierte an dieser Stelle eine ca. 1,50 m hohe Abbruchkante (Erchinger et al. 1994). Bei vorgelagertem niedrigen Watt und ohne Lahnungen erfolgte der stärkste Abbruch in einem bis zu 2,5 m breiten Streifen pro Jahr.

Die Anzahl der Extremereignisse nimmt zu: an der Wurster Küste bei Arensch traten in den 60er Jahren eine, in den 70er zwei, in den 80er eine, dagegen von 1990 bis 1995 schon fünf Sturmfluten auf, die den Sommerdeich überfluteten (Schrödter 1993).

Die in meiner Arbeitsgruppe laufenden Untersuchungen werden an der Wurster Küste in enger Kooperation mit den Vegetationskundlern um Prof. H. Cordes durchgeführt. Zunächst konzentrierten sich die Untersuchungen auf die Salzwiesen des Ästuarbereichs bei Weddewarden (Hildebrandt 1990), ab 1991 werden zwei Teilgebiete weiter im Norden untersucht: - bei Arensch die Salzwiesen des Vorlandes vor dem Sommerdeich und der Binnengroden mit ver-

schiedenen, mehr oder minder stark ausgesüßten Vegetationseinheiten. Das Vorland wurde begrüppt und mit Schafen beweidet. Teilflächen sind seit kurzem aus der Nutzung genommen. - bei Cappel Salzwiesen im Vorland als Referenzfläche, die 60 Jahre alt ist und nicht begrüppt und nicht beweidet wurde und wird.

Wir bearbeiten die Avifauna und verschiedene Arthropodengruppen, die zahlreiche Arten hochgradiger Spezialisten der Salzwiesen enthalten. In meinen Ausführungen werden Laufkäfer als Beispiel eine besondere Rolle spielen. Lindroth (1949) hat in seiner epochalen Bearbeitung gezeigt, daß Carabiden in ihrer Verbreitung und Verteilung besonders von abiotischen Faktoren, insbesondere von Temperatur und Feuchtigkeit, abhängen. Das läßt sie besonders geeignet erscheinen für die Beantwortung der anstehenden Fragen.

Im folgenden sollen vier Gesichtspunkte behandelt werden:

1. der historische Aspekt: es sollen nur relativ kurzfristige Änderungen berücksichtigt werden, d.h. solche, die in Jahren bzw. Jahrzehnten ablaufen. Längerfristige Klimaschwankungen wie das eiszeitliche und postglaziale Auf und Ab der Temperatur mit Meeresspiegelschwankungen von über 100 m werden hier nicht berücksichtigt. Sie zeigen uns, daß das Auftreten von Klimaänderungen "normal" ist.
2. Welche Faktoren wirken und wie können sie voneinander isoliert werden?
3. Was ist für die Fauna prognostizierbar?
4. Wo besteht der dringlichste Forschungsbedarf?

## **2. Historischer Aspekt: Welche Effekte auf Populationen und Arten lassen sich nachweisen, die durch Klimaänderungen der letzten Jahrzehnte interpretiert werden können?**

Es ist eine triviale Feststellung: Veränderungen der Lebensräume, der Vegetation und Fauna sind überall dort zu beobachten, wo man regelmäßig und genauer hinschaut. Eine Veränderung als Klimafolge zu interpretieren, ist eine ganz andere Sache. In der Regel werden Biologen für die vielfältigen Veränderungen in der Natur zunächst die Hypothese aufstellen, daß sie durch unmittelbare Einwirkung des Menschen zustande gekommen sind, d. h. durch die

Veränderung und Zerstörung der Lebensräume. Und diese Hypothese wird meistens auch bestätigt werden.

Ein eindeutiges Beispiel dafür bietet der Laufkäfer *Carabus nodulosus* (früher: *C. variolosus*), ein Bewohner von Bitterschaumkraut-Quellfluren auf Schwemmkegeln an Hängen (Gries et al. 1973). Die Art hatte früher ihr nördlichstes Vorkommen in den Harburger Bergen vor den Toren Hamburgs. Heute ist kaum mehr vorstellbar, daß die Art dort einmal gesiedelt hat, die Drainage der Wälder erweist sich als sehr wirkungsvoll.

Klimaveränderungen können zur Ausbreitung, zum Verschwinden einer Art oder zur Verlagerung ihres Areals führen. Dabei treten unterschiedliche Reaktionsmuster von Populationen und Arten auf. Es ist z. B. zu erwarten, daß wärmeliebende Arten ihr südlich gelegenes Areal nach Norden ausweiten, wenn die Temperaturen in der Saison steigen, in der die Arten aktiv sind. Kälteliebende Arten werden gleichzeitig verschwinden.

Diese Prozesse können aber im einzelnen unterschiedlich bewirkt sein und unterschiedlich ablaufen:

#### *Arealausweitung durch Besiedlung neuentstandener Lebensräume*

Die Besiedlung neuer Lebensräume hängt von der Ausbreitungsfähigkeit der Arten ab, die für viele Salzwiesen-Arten von den meisten Autoren als groß eingeschätzt wird. Das beruht aber für viele Arten auf Annahmen, oder es liegen nur Einschätzungen des potentiellen Ausbreitungsvermögens vor (den Boer 1970, Desender et al. 1984). Aussagen zum tatsächlichen Ausbreitungserfolg betreffen besonders die flugfähigen Arten der Carabiden (Heydemann 1967, Meyer 1973, 1980, Mook 1971), von Spinnen ist der Flug am Faden bekannt. Daß eine potentiell gute Ausbreitungsfähigkeit wenig aussagt über das Ausmaß, in dem sie genutzt wird, zeigte Tischler (1985). Er fand bei phytophagen Käfern in Salzwiesen, daß trotz guter Flugfähigkeit nur ein Bruchteil (< 1%) der Tiere wanderte und das nur über eine relativ geringe Distanz.

Die tatsächliche Ausbreitungsfähigkeit von nur an Salzstellen auftretenden Carabiden konnten Gersdorf & Kuntze (1948) belegen: Im niedersächsischen Binnenland entstanden durch Ablagerung von Abraum neue Salzstellen an Orten, die vorher salzfrei und nicht in unmittelbarer Nähe anderer Binnenlandsalzstellen gelegen waren. Binnen weniger Jahre waren diese Plätze von spezifischen Salzstellen-Arten besiedelt.

Neben der aktiven Migration spielt für die großräumige Dispersion nach Heydemann (1967) bei vielen Arten Verdriftung eine Rolle.

#### *Klimabedingte Arealausweitung*

Seit einigen Jahren wird an verschiedenen Spinnen und Insekten beobachtet, daß sie ihr Areal in Mitteleuropa nach Norden ausweiten. Es handelt sich dabei um wärmeliebende, südeuropäische Arten.

*Argiope bruennichi*, die Zebraspinne, ist heute im südlichen und mittleren Deutschland verbreitet und häufig. Sie erreicht inzwischen auch Nordrhein-Westfalen (Bussmann & Feldmann 1995),

die Wanze *Graphosoma italicum* tritt seit 1992 zahlreicher in Sachsen auf,

die Libelle *Hemianax ephippiger* ist eine Art, die aus Nordafrika nach Südfrankreich verdriftet wird. In der Camargue kann man frisch geschlüpfte Tiere fangen und nur dort gelingt es der Art, die zweite Generation im Jahr in Europa erfolgreich abzuschließen (Peters 1987). Diese Art hat in den letzten Jahren nachweislich in Sachsen gebrütet (Klausnitzer mdl.).

Diesen Beispielen ist gemein, daß es sich jeweils um auffällige Arten handelt, deren Auftreten mit großer Sicherheit bemerkt worden wäre, wenn sie früher vorhanden gewesen wären. Bei der Mehrzahl der Arten wissen wir dagegen fast nichts über derartige Prozesse. Das gilt auch für viele Salzwiesen-Insekten.

#### *Arealverlust durch lokales Aussterben*

Als Beispiel für den klimatisch bedingten Rückgang einer Art in einem größeren Gebiet, kann nach Gries et al. (1973) eine Art der Gattung *Carabus* gelten: während dieses Jahrhunderts ist *Carabus intricatus*, ein blaugefärbter Großlaufkäfer, im atlantischen Bereich von Nord- und Westdeutschland zurückgegangen. Diese Art kam in Westfalen im 19. Jahrhundert in fast allen gebirgigen und hügeligen Gegenden vor, seit Beginn des 20. Jahrhunderts ging sie überall zurück. Seit 1950 sind nur vier Funde aus Westfalen bekannt, eine Nachsuche nach dieser mehr südlich verbreiteten, wärmeliebenden Art blieb erfolglos.

Das korreliert eng mit der Zunahme des atlantischen Charakters des Klimas in Nordwestdeutschland. Ringleb (1940) beschrieb, daß die Sommertemperaturen ab- und die Wintertemperaturen zunahmen, beginnend vor der Jahrhundertwende.

### *Klimaeinfluß oder Fluktuation*

Für zahlreiche Carabiden-Arten hat den Boer (1977) in einer Langzeitstudie nachgewiesen, daß die Bestände mit der Witterung korreliert schwanken. Folgt die Witterung im Mittel einem Klimatrend, sind daher tendenzielle Veränderungen der Populationen zu erwarten. Hiervon müssen populationsdynamische Prozesse unterschieden werden, die nicht auf Klimawirkungen beruhen (z. B. langfristige Zyklen der Populationsgröße). Die Unterscheidung ist im konkreten Fall jedoch schwierig.

Bei dem Carabiden *Bembidion aeneum* ist eine sehr starke Zunahme in der Häufigkeit beobachtet worden, die am Beispiel unserer Fänge an der Wurster Küste (Tab. 1) belegt sei.

Untersuchungsjahr	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991
Fallentage	2117	1470	0	2520	4419	5800	5713
<b><i>Bembidion aeneum</i></b>	<b>6</b>	<b>202</b>	<b>-</b>	<b>862</b>	<b>1072</b>	<b>2763</b>	<b>4679</b>

Tab. 1: Zunahme der Häufigkeit von *Bembidion aeneum* im Vorland von Weddewarden (Ästuarwiesen, Wurster Küste, nördlich Bremerhaven; aus Mossakowski, 1991)

Bemerkenswert ist, daß diese Art auch im Binnenland stark zunahm und dabei ihr Biotopspektrum erweiterte (Handke 1992). In der Zwischenzeit sind die Bestände im Bremer Raum wieder zurückgegangen (Dülge 1996), was ebenfalls für die Wurster Küste für die meisten Standorte zutrifft (Främbis 1995). Hier kann die Abnahme der Fangzahlen dieser Art teilweise durch die Veränderung der Lebensräume bedingt sein, denn zunehmende Höhe des Grasbewuchses korreliert mit dem Rückgang der Anzahlen (Främbis 1995).

### **3. Welche Faktoren wirken und wie können sie voneinander isoliert werden?**

Für die terrestrisch lebenden Salzwiesentiere sind insbesondere Salzgehalt, Überflutung, Temperatur und Vegetationsstruktur (Bewirtschaftung) als Faktoren wichtig. Die Veränderungen des Klimas werden sich hauptsächlich auf

- die Temperaturen, die nach den angenommenen Szenarien generell zunehmen sollen und

- den Meeresspiegel auswirken, der ebenfalls steigen wird und dessen Anstieg einen küstenspezifischen Komplex von Veränderungen nach sich ziehen wird: die Zunahme in der Höhe der Fluten, die Zunahme des Tidenhubs und die Zunahme von Extremereignissen (Sturmfluten).

Zum Einfluß der Bewirtschaftung auf die Fauna liegen Untersuchungen vor (Irmiler & Heydemann 1987, Olbrich 1995), umfangreiche Laborexperimente zu Temperatur und Überflutung führte Heydemann (1967) durch, dagegen versuchte Lohse (1987) durch die Analyse von Felddaten, die wirkenden Faktoren zu trennen. Die Möglichkeiten zur Trennung unterschiedlicher Einflußgrößen werden an Carabiden von Müller-Motzfeld (1995) ausführlich dargestellt. Im folgenden sollen zwei Gesichtspunkte behandelt werden: die Temperaturwirkungen und die Bedeutung der Extremereignisse.

### *Temperaturanstieg*

Die Kenntnis physiologischer Reaktionen bietet die entscheidende Voraussetzung zur kausalen Interpretation z. B. der Verschiebung einer Verbreitungsgrenze, die durch das Aussterben lokaler Populationen entsteht. Solange keine Analyse der Kausalität vorliegt, muß man sich mit Hengeveld (1990) bewußt sein, daß es sich nur um Indizien handelt.

Die Wirkung von Klimaveränderungen kann besonders gut an der Reaktion auf die Temperatur beschrieben werden. Dabei ergibt sich sofort die Frage, was heißt Temperatur? Organismen reagieren ja kaum auf Mittelwerte abstrakter Klimagrößen. Es ist wichtig, die Reaktionen von Warmblütlern und Wechselwarmen getrennt zu betrachten. An 51 nordamerikanischen Singvogelarten konnte Root (1988) zeigen, daß die Nordgrenzen der Verbreitung durch die Minimaltemperaturen des Januars bedingt sind. Sie lag von Art zu Art unterschiedlich, aber die Stoffwechselrate lag an dieser Grenze jeweils beim 2,5-fachen der basalen Rate.

Im Gegensatz zu diesen Warmblütlern werden für Wechselwarme allgemein die niedrigen Temperaturen des Sommers als für die Verbreitung begrenzend angesehen. Das erschloß für Carabiden bereits Lindroth (1949). Experimentelle Untersuchungen führte Rykena (1987) an Eidechsen durch, die fand, daß deren

Eizeitigungs-Temperaturen sehr gut mit den sommerlichen Temperaturen an der Nordgrenze der Verbreitung übereinstimmen.

Wendet man diese Befunde auf das oben geschilderte Beispiel von *C. intricatus* an, liegt der Schluß nahe, daß die sommerlich niedrigeren Temperaturen im atlantischen Bereich den Grund für den Rückgang dieser Art darstellen können. Andererseits ist für verschiedene Carabiden bekannt (Thiele 1977), daß sie zur Eireifung Kälteperioden während der Winterruhe benötigen, diese können bei *Carabus*-Arten erstaunlich lang sein (Malausa 1977: 5 Monate bei 5 °C für *C. intricatus*). Das heißt, während der Aktivitätsphase der Imagines braucht diese Art relativ hohe Temperaturen, für das Vorkommen ist aber ebenso wichtig, welche Temperaturen während der Überwinterung der Tiere herrschen. Die Art wird am Nordrand ihres Verbreitungsgebietes daher nicht von einem allgemeinen Temperaturanstieg profitieren, da hier für das Vorkommen kältere, längere Winter der entscheidende Faktor sind. Mit diesem Beispiel soll gezeigt werden, daß entscheidend für eine Prognose über die Auswirkungen des erwarteten Temperaturanstiegs die Kenntnis der genauen Wirkungsmechanismen ist.

Bei Salzwiesentieren ist nicht einmal die Kausalität der Salzbindung geklärt. Man kann nur sagen, daß diese Arten an Salz-Habitate gebunden sind, ob die Habitatbindung ursächlich auf den Salzfaktor zurückzuführen ist, bleibt für die meisten Arten weitgehend ungeklärt.

#### *Extreme Überflutungen*

Am Beispiel der Überflutungen läßt sich zeigen, daß experimentelle Labordaten allein für eine Aussage über die Wirkung von Klimänderungen nicht ausreichen. Heydemann (1967) konnte zeigen, daß Salzwiesenarten z. T. erstaunlich lange Überflutungszeiten im Labor überleben konnten. Diese Fähigkeit können diese Tiere bei Überschwemmung ihres Lebensraumes nutzen, sofern sie nicht verdriftet werden. Erste Erfahrungen bei Sturmfluten zeigen, daß viele Salzwiesenarten verdriftet und in nicht unerheblichen Anzahlen fernab von der Salzwiese durch den Wellenschlag verfrachtet werden (Främb 1995).

#### **4. Was ist für die Fauna prognostizierbar?**

Neben den direkten Wirkungen der veränderten Klimabedingungen auf die Fauna sind indirekte durch die Pflanzenwelt zu erwarten: Veränderungen der Häufigkeit von Pflanzenarten und der Artenzusammensetzung der Salzwiesen werden die Struktur des Lebensraumes für Tiere umgestalten. Dominanzver-



schiebungen und Veränderungen im Arteninventar der Zoozöosen können wiederum zu erheblichen Auswirkungen auf das Gefüge des gesamten Ökosystems führen.

In den anders strukturierten Salzwiesen der nordamerikanischen Küsten lebt eine häufige Zikade der Gattung *Porkolesia*. Trotz eigener geringer Biomasse und eines niedrigen Energieflusses durch diese Tiere wird das Wachstum der Spartina-Bestände durch das Saugen der Zikade stark beeinflusst (Pomeroy & Wiegert 1981). Die Nutzung der pflanzlichen Biomasse durch herbivore Tiere kann bis zu 90% (Mattson & Addy 1975) betragen. Eine Verschiebung in der Häufigkeit einer solchen Art kann die Struktur des ganzen Lebensraumes nachhaltig beeinflussen. Vor dem Hintergrund unseres sehr begrenzten Wissens und der Komplexität der Ökosysteme bleibt die Möglichkeit für Vorausagen eng begrenzt.

Eine Temperaturerhöhung kann zu erheblichen Veränderungen der Zoozönose führen. Neben Arten, deren Toleranz sehr breit ausgebildet ist und die daher eher wenig Reaktion erwarten lassen, ist potentiell bei Spezies mit niedriger Vorzugstemperatur ein Zurückweichen, bei wärmeliebenden Formen eine Ausweitung ihrer Populationsgröße und ihres Areals zu erwarten. Da Populationsgrößen nur schwierig und mit großem Aufwand zu messen sind, ist es sinnvoll, zunächst die Areale der Arten zu betrachten.

Aussagen zu denkbaren Arealverschiebungen als Folge der Temperaturerhöhung sind für Tiere des Salzwiesenbereiches bisher nur in Einzelfällen möglich: Der südwestlich verbreitete, wärmeliebende Laufkäfer *Notiophilus substriatus* wird sich nach Norden ausbreiten, er erreicht in Schleswig-Holstein die Nordgrenze seiner Verbreitung und kann dort nach Heydemann (1962) nur auf den exponierten Deichflächen leben. Weiter südlich im Bereich von Bremen lebt er auch noch relativ deichnah, aber auch im Binnenland. In Holland tritt diese Art bereits weiter verbreitet auf.

Auch wenn die Prognose, daß *Notiophilus substriatus* sein Areal nach Norden ausweiten wird, relativ leicht zu treffen ist, bleibt die Frage, welche Lebensräume dabei besiedelt werden, wesentlich schwerer zu beantworten. Die Verschiebung des Areals nach Norden muß nicht bedeuten, daß die betrachtete Art ihre Lebensansprüche dort im gleichen Biotop realisiert finden wird (Kühnelt'sches Prinzip der regionalen Stenotopie). Vor diesem Hintergrund zeigt sich, daß Prognosen im Detail viel umfassendere Kenntnisse voraussetzen, als sie selbst für als gut untersucht geltende Organismen wie Carabiden vorliegen.

Wie schwer es fällt, sich von der Vorstellung einer simplen Verschiebung zu verabschieden, zeigt die Betrachtung der Verhältnisse während der Eiszeiten. Nettmann (1995) wies eindrucksvoll daraufhin, wie aus einer Veränderung der Areale verschiedener Arten eine grundlegende Umstrukturierung des Lebensraumes bewirkt wird und daß uns eine eiszeitliche Kältesteppe schwer vorstellbar ist, in der tatsächlich Leoparden Moschusochsen jagen und Hyänen Rentiere verfolgen konnten.

## **5. Forschungsbedarf**

### *Gibt es die Fauna der Salzwiese?*

Die Artenzusammensetzung ist qualitativ unterschiedlich entlang der Nord- und Ostseeküste. Die bekannten Unterschiede im Salzgehalt, im Überflutungsgeschehen und im Klima können als Freilandexperiment genutzt werden, um ihren Einfluß auf die Verteilung der Tiere zu analysieren. Dazu ist eine quantitative Beschreibung der Salzwiesen-Fauna unterschiedlicher Regionen mit identischer Methodik notwendig, die bisher fehlt. Selbst die Zonierung zwischen Watt und Deich ist hinsichtlich der Fauna noch sehr unzureichend bekannt!

Das Niveau vergleichbarer Salzwiesen-Vegetationseinheiten kann erheblich differieren. An der Wurster Küste fand Kinder (1995) deutliche Höhenunterschiede in Bezug zum mittleren Tidehochwasser zwischen genutzten Salzwiesen, die auch begrüpft waren - und solchen, die langfristig ungenutzt und unbegrüpft aufwachsen konnten (Abb. 1).

Das Auftreten der gleichen Pflanzenvergesellschaftungen in diesen unterschiedlichen Höhen, die auch Differenzen der Überflutungshäufigkeit bedeuten, kann folgendermaßen interpretiert werden: In der genutzten Salzwiese besteht durch das Grüppensystem eine Drainage, die zu einer anderen Wasserversorgung und besseren Durchlüftung des Bodens führt. Damit verbunden ist eine verbesserte Nährstoffversorgung. Dadurch können vergleichbare Pflanzengesellschaften in der anthropogen geformten Salzwiese auf niedrigerem Niveau zu MThw angesiedelt sein als in der natürlichen Salzwiese (Kinder 1995). Ein erster Test an der Wirbellosenfauna ergab für Carabiden keine signifikanten Differenzen zwischen den in Abb. 1 dargestellten Flächen vergleichbarer Vegetation, aber unterschiedlicher Beweidung (Olbrich 1995).

### *Konsequenz hinsichtlich der Klimafolgen*

Bei steigendem Meeresspiegel - und wer zweifelt daran, daß er steigt! - wird zunächst die in Nutzung stehende Salzwiese überflutet. Es ist anzunehmen, daß Unterschiede in den Sedimentationsbedingungen innerhalb dieses Abschnitts der Wurster Küste keine große Rolle spielen, da beide Gebiete in einem Bereich mit geringer Verlandungsneigung liegen (Stephan 1985; Aufwachs beiderseits des Cappelers Tiefs 25 cm in 20 Jahren). Will man die

frühzeitige Überflutung durch Aufgabe der Nutzung vermeiden und eine naturnahe Salzwiese entwickeln, ist allerdings zu bedenken, daß dies nicht allein durch Beenden der Schafbeweidung erreichbar ist. Statt der Begrüppung muß eine natürliche hydrologische Dynamik zugelassen werden, statt der Schafbeweidung wird von manchen Autoren eine extensive Rinderbeweidung befürwortet, um eine artenreichere Salzwiese zu erhalten (Bakker 1993, Kinder 1995), die erst längerfristig in einen natürlichen Zustand ohne Nutzung zurückgeführt werden kann.

### *Ausbreitungsvermögen*

Die Mehrzahl der Untersuchungen benutzt das potentielle Ausbreitungsvermögen der Arten, wichtig für Voraussagen ist aber die Kenntnis der tatsächlichen Verhältnisse. Im lokalen Maßstab kann das durch Markierungsexperimente untersucht werden, für großräumigere Aussagen können genetische Marker (Enzym- und DNA-Varianten) sehr gut eingesetzt werden, um Fragen der Populationsabgrenzung (Metapopulationen) zu beurteilen, die von besonderem Naturschutzinteresse sind. Außerdem können mit diesen Daten zurückliegende Ausbreitungsvorgänge rekonstruiert werden.

Wie schon angedeutet wurde, bedarf es vertiefter Kenntnisse der Biologie von spezifischen Arten, ihrer Populationsökologie und Ökophysiologie, um kausale Wirkungen zu klären und auf dieser Grundlage die Auswirkungen der Klimaveränderungen auf die Fauna abschätzen zu können.

### *Schaffung von Ersatzflächen für Salzwiesen*

Ein wichtiger Aspekt, der verstärkt untersucht werden muß, ist die Rückverlagerung bzw. Öffnung von Deichen, um neue Flächen für Salzwiesen zu gewinnen, wie das bereits an verschiedenen Stellen der Nord- und Ostsee erfolgt: Holland: Lauwerszee; Niedersachsen: Wurster Küste bei Spieka; Schleswig-Holstein: Stakendorf, Beltringharder Koog; Mecklenburg-Vorpommern: Karrenderfer Wiesen. Nur durch solche Maßnahmen und ihre begleitende wissen-

schaftliche Untersuchung können fundierte Vorschläge für ein zukünftiges Management mit dem Ziel der Erhaltung dieser Lebensräume ausgearbeitet werden, die eine Abstimmung der verschiedenen Ansprüche der Gesellschaft an die Salzwiesen (Küstenschutz, Naturschutz, Nutzung, Fremdenverkehr) ermöglicht.

## **Literatur**

- Bakker JP 1993: Strategies for grazing management on salt marshes. - Wadden Sea Newsletter 1993:1-2.
- Bussmann M & Feldmann R 1995: Aktueller Nachweis thermophiler Tierarten in Westfalen und angrenzenden Gebieten.- Natur und Heimat 55: 107-118.
- Den Boer PJ 1970: On the significance of dispersal power for populations of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). - Oecologia (Berl.) 4: 1-28.
- Den Boer PJ 1977: Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. - Miscellaneous papers, Wageningen 14, 190pp.
- Desender K, Malfait JP & Vaneeschoutte M 1984: Allometry and evolution of hind wing development in macropterous carabid beetles. - In: den Boer PJ et al. (Edts.) Carabid Beetles. Fischer, Stuttgart, 101-112.
- Dijkema KS 1992: Sea level rise and management of salt marshes. - Wadden Sea Newsletter 1992(2): 7-10.
- Dülge R 1996: Laufkäferuntersuchungen (Coleoptera: Carabidae) im Bremer Grünland - ein Überblick. - Bremer Beiträge für Naturkunde und Naturschutz 1: 75-81.
- Erchinger HF, Coldewey HG, Frank U, Manzenrieder H, Meyer C, Schulze M & Steinke W 1994: Erosionsfestigkeit von Hellern. - KFKI-Forschungsbericht, Norden.
- Främb's H 1995: Laufkäfer (Carabiden).- In: Kinder M, Främb's H, Bach L et al. 1995: Salzwiesenprojekt Wurster Küste. Abschlußbericht zu den wissenschaftlichen Begleituntersuchungen 1992-1995.
- Gersdorf E & Kuntze K 1948: Künstliche Salzstellen um Hannover als Fundorte halobionter und halophiler Carabiden. - Beitr. Naturkd. Niedersachsens 4: 15-18.

- Gries B, Mossakowski D & Weber F 1973: Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera Cychrus, Carabus und Calosoma. - Abh. Landesmus. Naturkd. Münster 35: 1-80.
- Handke K 1992: Zur Ausbreitung von *Bembidion aeneum* Germ (Col., Carabidae) in der Bremer Wesermarsch. - Z. Ökol. Naturschutz 1: 72-74.
- Hildebrandt J 1990: Terrestrische Tiergemeinschaften der Salzwiesen im Ästuarbereich. - Diss. Universität Bremen. 290 pp.
- Heydemann B 1962: Der Einfluß des Deichbaus an der Nordseeküste auf Larven und Imagines von Carabiden und Staphyliniden. - Ber. Wandervers. Dt. Ent. 9: 237-274.
- Heydemann B 1967: Die biologische Grenze Land - Meer im Bereich der Salzwiesen. - Steiner, Wiesbaden. 200 pp.
- Hengeveld R 1990: Dynamic Biogeography. - Cambridge University Press. 249pp.
- Irmeler U & Heydemann B 1987: Die ökologische Problematik der Beweidung von Salzwiesen an der niedersächsischen Küste am Beispiel der Leybucht. - Beih. Natursch. Landsch.pfl. Niedersachsen 15.
- Kinder S 1995: Vergleichende vegetationskundliche Untersuchungen an beweideten und unbeweideten Salzwiesen im Außengroden der Wurster Küste. - Diplomarbeit Universität Bremen. 159pp.
- Lindroth CH 1949: Die fennoskandischen Carabiden. III. Allgemeiner Teil. - Göteborgs kungl. vetensk. Vitterh.-Samh. Handl. B4, 3: 1-911.
- Lohse GA 1987: Ökologische Faktoren, die das Vorkommen von Küstenkäfern bestimmen. - Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. 5: 66-68.
- Malausa JC 1977: Etude écophysiological de la diapause hivernale chez les adultes de *Chaetocarabus intricatus* L. Coleoptera, Carabidae).- Ann. Zool. Ecol. Animal. 9: 637-647.
- Mattson WJ & Addy ND 1975: Phytophagous insects as regulators of forest primary production. - Science 190: 515-521.
- Meijer J 1973: Die Besiedlung des neuen Lauwerszeepolders durch Laufkäfer (Carabidae) und Spinnen (Araneae). - Faun.-ökol. Mitt. 4: 169-184.
- Meijer J 1980: The development of some elements of the arthropod fauna of a new polder. - Oecologia (Berl.) 45: 220-235.
- Mook JH 1971: Observations on the colonization of the new IJsselmeer-polders by animals. - In: den Boer PJ (Ed.): Dispersal and dispersal power of carabid beetles.- Misc. papers (Wageningen) 8: 13--31.
- Mossakowski D 1991: Zur Verbreitung der Laufkäfer (Carabidae) im Lande Bremen.- Abh. naturwiss. Ver. Bremen 41:543-639.

- Müller-Motzfeld G 1995: Klimatisch bedingter Faunenwechsel am Beispiel der Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae). - Angew. Landschaftsökol. 4: 135-154.
- Nettmann HK 1995: Klimawandel und Fauna in Mitteleuropa: Beispiele aus dem Wirbeltierbereich und Aufgaben des Naturschutzes. - Angew. Landschaftsökol. 4:155-164.
- Olbrich B 1995: Überflutung, Salzgehalt und Beweidung als Faktoren für Carabiden im Gradienten des Vorlandes der Wurster Küste. - Diplomarbeit Universität Bremen. 80pp.
- Peters G 1987: Die Edellibellen Europas. - Neue Brehm Bücherei 585. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt. 140pp.
- Pomeroy LR & Wiegert RG 1981: The Ecology of a Salt Marsh. - Ecological Studies 28. Springer, New York.
- Ringleb F 1940: Klimaschwankungen in Nordwestdeutschland (seit 1835). - Arb. geogr. Komm. 3, Coppenrath, Münster.
- Root T 1988: Environmental factors associated with avian distributional boundaries. - J. Biogeogr. 15: 489-505.
- Rykena S 1987: Egg incubation time and northern distribution boundary in green lizard species (*Lacerta s.str.*). - Proc. 4th Ord. Gen. Meeting Societas Europaea Herpetologica. (van Geldern JJ, Strijbosch H & Bergers PJM, Edts.) 339-342.
- Schrödter 1993: Salzwiesenprojekt Wurster Küste. - Rahmenentwurf zur Regelung wasserwirtschaftlicher Belange, Heft 1, 39 pp. u. Anlagen
- Stephan HJ 1985: Zur Vorlandentwicklung an der Wurster Küste. - Jahresber. Forschungsstelle Küste, Niedersächsisches Landesamt für Wasserwirtschaft 36: 11-28.
- Thiele HU 1977: Carabid beetles in their environments. - Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 369 pp.
- Tischler Th 1985: Freilandexperimentelle Untersuchungen zur Ökologie und Biologie phytophager Käfer (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) im Litoral der Nordseeküste. - Faun.-ökol. Mitt. Suppl. 6: 1-180.