

Skallingen og insekterne

HANS DREISIG

Dreisig, Hans: The Skallingen peninsula and the insects.
Ent. Meddr 54: 9-32, Copenhagen, Denmark 1987. ISSN 0013-8851.

The Skallingen peninsula on the west coast of Jutland is the most northern part of the chain of islands which separates the northwest European Wadden Sea from the North Sea. It did not emerge until the 17th century, and was created by the deposition of sand from the sea and by the action of the wind. At the beginning of the present century it consisted of an imposing range of dunes along the North Sea and a 2-3 km wide, mostly naked, sand plain east of the dunes. The sand plain has since been covered by a salt marsh vegetation which can be divided into two zones: an inner zone which is inundated about 10 times each year and is influenced by fresh water, and an outer zone inundated more frequently and traversed by a system of tidal creeks.

In this paper, the different biotopes of Skallingen are described, with emphasis on the insects. They are characterized by harsh physical conditions: inundations, great variations in salinity and microclimate, strong winds and sand drift. They have a low diversity, but most of the species occur only in these biotopes and show many interesting adaptations to the physical environment. The following biotopes are treated. (1) Woods and heaths, which cover the dunes of the former coast-line. The two biotopes are compared with respect to vegetation, microclimate and the distribution of some of the beetles. (2) Outer salt marsh and tidal flats. These two biotopes are compared with respect to vegetation, microclimate, inundation and the distribution of a number of arthropod species. Special mention is made of the *Bledius spectabilis* community, the tidal rhythm of a collembolan, and the larvae of *Malacosoma castrensis*. (3) Inner salt marsh. The vegetation and a population of the ant *Lasius flavus* are described. (4) Sibiriens Havrending. A »havrending« is created when the North Sea flows through a gap in the dunes and deposits a sand flat behind them. A very simple community exists here, consisting of micro-algae, *Bledius arenarius*, a collembolan, two species of enchytraeids, and a few predators. (5) Foreshore and dunes. The distribution and diversity of the plants and some insects along a transect covering three zones of dune vegetation are described.

Hans Dreisig, Institut for Populationsbiologi, Universitetsparken 15, DK-2100 København Ø, Denmark.

Skallingens tilblivelse og naturgeografi

Fra Blåvandshuk i Danmark til Den Helder i Holland strækker sig et enestående naturområde, for en stor del skabt af havet, og overalt præget af dette. Det drejer sig om Vadehavet med omkransende marskområder samt klitterne ved de eksponerede kyster. Selve Vadehavet er omsluttet af fastlandet på den ene side og en bræmme af øer på den anden. Mellem øerne står det i forbindelse med Nordsøen ved dybe render, hvorigenem tidevandet strømmer frem og tilbage to gange i døgnet. Øerne er dels skabt af havets sand og vindens kræfter, dels af tidligere isti-

ders moræneaflejringer. På deres læside mod øst findes marskengene, altså ind mod Vadehavet, mens der på deres eksponerede side mod Nordsøen findes en bræmme af høje klitter.

Disse øer er dels rester af tidligere moræneaflejringer, dels opstået ved havets aflejringer af sand. I det sidste tilfælde er den sandsynlige udvikling, at det af havet aflejrede sand først har dannet en revle og dernæst et højsande, der normalt har ligget over havets overflade. I næste omgang er dannet klitter ud mod havet, og disse er vokset i højden ved havets og vindens forenede kræfter. På klitternes læside mod øst er dannet

en stor, ofte flere kilometer bred afblæsningsflade, i begyndelsen nøgen, men senere tilgroet som en strand- og marskeng.

Selvom Skallingen ikke er en ø, men en halvø, er den principielt dannet på samme måde som øerne. Den er nordligst i rækken, og den er dannet sidst af dem alle, formodentlig i 1600-tallet. Tidligere gik kystlinien fra Blåvandshuk omtrent østpå til Ho Bugt. Øen Langli, der nu ligger beskyttet midt inde i Vadehavet, lå eksponeret mod Vesterhavet, hvorom store klitformationer på øen endnu vidner. Den tidligere kystlinie markeres af en klitrække, der strækker sig fra Blåvand over Oksby til området syd for Ho, og som nu ligger mærkeligt inde i land. Den markeres så nogenlunde af klitplantagens grænse mod syd og af et vandløb, Havnegrøften.

Skallingen er formodentlig opstået som et højsande strækkende sig i sydøstlig retning fra Blåvandshuk. Afblæsningsfladen bag de senere opståede klitter var meget stor, 2-3 km bred. Endnu i begyndelsen af dette århundrede var den næsten uden vegetation. Langsomt har vegetationen bredt sig, dels fra klitternes fod, dels fra den yderste rand mod Vadehavet og indefter. Da de videnskabelige undersøgelser af Skallingen begyndte i 30'erne var halvøen inddelt i fire zoner på langs. Yderst mod havet var klitterne, og bag disse en strandeng præget af ferskvand. Denne kaldtes for indermarsken. Dernæst fulgte en zone, som var en slags indlands-vade, og derfor kaldtes for indervaden. Den overskylledes dagligt af tidevandet, som trængte ind fra Vadehavet (Ho Bugt) gennem et forgrenet system af loer. Disse ligner floder, men er ganske korte og ender i nogle grøftelignende forgreninger, hvorfra vandet strømmede ud over sandfladen. Vegetationen på indervaden var sparsom og bestod stort set af de samme karakterplanter, som fandtes ude på selve vaden.

Den yderste zone mod Vadehavet ligger på et noget højere niveau end indervaden, og selvom den gennemskæres af loerne, overskylles den kun ved kraftige højvander. Plantesamfundet består af karakteristiske salttolerante planter, og området kaldtes for

ydermarsken. Udviklingen på Skallingen har medført at inder- og ydermarsken har bredt sig ind mod halvøens midte over indervaden, idet aflejringen af klæg har medført et stadig højere niveau af denne. Indervaden er nu praktisk taget helt forsvundet. Nogle nøgne pletter, kaldet saltpander, ved de inderste forgreninger af loerne, er de sidste rester. De holdes nu kun åbne af kreaturernes trampen. I det følgende vil betegnelsen strandeng blive brugt om indermarsken og marskeng om ydermarsken.

Marskens grænse mod vaden markeres af en lav ca. 30 cm høj klint. Vadens øvre grænse, middelhøjvandslinien, svarer omtrent til foden af klinten, dvs. vaden repræsenterer de områder, som er vanddækket to gange daglig. For terrestriske organismer er vaden en ekstrem biotop, og kun ganske få arter har været i stand til at erobre en bræmme af de øverste få meter. Det drejer sig om tre arter af højere planter, et gravende bille-samfund, en collembol, og enkelte arter af dyr, som ved lavvande bevæger sig ud på vaden fra den beskyttende marsk.

Skallingmarsken er enestående, dels ved sin betydelige udstrækning, dels ved sin forholdsvis uberørthed. På de andre vadehavsoer er marsken langt smallere, i gennemsnit kun 100-200 m. Både på øerne og på fastlandet er marsken i høj grad inddiget og afvandet, samt intensivt græsset af kreaturer og får. På Skallingen har kvæget været forment adgang til de meste af ydermarsken (for deres egen sikkerheds skyld). Dette er heldigt, idet netop ydermarsken er meget følsom overfor afgræsning. Andre steder har man konstateret en formindskelse af antallet af dyre- og plantearter på 30-50% på grund af afgræsning. Dette er så meget værre, da de fleste af de arter, som findes her, er specifikke for biotopen. Strandengen på Skallingen har været udsat for et ret hårdt græsningstryk, som dog efter statens overtagelse er blevet noget reduceret. Det ser dog ud til, at en vis afgræsning er gavnlig, idet forsøg viser, at uden denne ville strandengen for en stor del omdannes til en bevoksning af tagrør. På Skallingen er der heller ikke foreta-



Fig. 1. Klitheden Lysbjærge øst for Ho Plantage er en del af kliterrænet langs den tidligere kystlinie.

Fig. 1. Lysbjærge heath east of Ho dune plantation is part of the dune area along the former coastline.

get inddigninger af selve marsken. Også dette ville have betydet en forarmelse af flora og fauna, idet de specielle salt-tolerante arter forsvinder og erstattes af mere ferske arter, især græsser og lignende.

Der er derfor al mulig grund til at bevare Skallingen i så uberørt en tilstand som muligt for at have et reference-område af en nogenlunde størrelse. Heraf følger, at det også er vigtigt at vide, hvilke planter og dyr der eksisterer på dens biotoper. De her publicerede oversigter over nogle af insektgrupperne er et bidrag til dette.

Når tidevand og vindstuvning af havmasserne i forening får vandstanden til at stige flere meter over det normale højvandsniveau, taler man om stormflod. I sådanne situationer kan det ske, at havets enorme kræfter slår hul på klitrækken og giver havet fri adgang til den bagvedliggende strandeng og marsk. Er der først gået hul, strømmer havet ind bag klitrækken ved hver storm og videre ind over engen og marsken, helt ud til

Ho Bugt. Herved aflejres en stor tunge af sand, hvor plantevæksten har svært ved at få fodfæste, dels fordi der stadig aflejres nyt sand, dels fordi vandet efter hver storm bliver stående og fordamper, hvorved saltholdigheden kan nå høje værdier. Denne biotop kaldes for en havrending, og frembyder ekstreme fysiske betingelser, som kun få organismer kan klare. Tidligere fandtes der to store havrendinger på Skallingen, Skomagersletten i nord og Sibiriens Havrending i syd. Begge er i dette århundrede blevet lukket med diger ud mod havet, og derefter langsomt groet til og knap mere at erkende som havrendinger. Heldigvis blev diget ved Sibiriens Havrending lagt et godt stykke inde i land, idet forstranden her var meget bred. Siden er der dannet en ny klitrække foran den oprindelige. Området mellem første og anden klitrække har derfor stadig fungeret som en havrending i mindre format, idet et hul i forreste klitrække tillader havet at trænge ind og overskylle området. Skønt det

således kun er en rest, der er tilbage, har det indtil fornylig været muligt her at få et indtryk af, hvordan en rigtig havrending ser ud.

Sydspidsen af Skallingen har gennemgået voldsomme forandringer i dette århundrede. En permanent vandførende tidevandsrende, Hobodyb, strækker sig langs Skallingens østside ned mellem halvøen og Langli, og videre ned til Grådyb ved Skallingens sydspids. Denne rende flytter stadig sit løb vestpå, og har derfor siden 1870 fjernet flere kilometer af Skallingens sydlige ende. Et stykke forsvinder ved hver stormflod, og klitrækken står nu, som var den skåret igennem med en kniv. Ingen ved, hvor længe denne proces vil fortsætte.

I det følgende vil de forskellige biotoper, der findes på Skallingen, blive nærmere omtalt. Der vil blive gjort rede for de betingelser, de giver levende organismer, specielt insekterne, og nogle karakteristiske arter vil blive omtalt. Det vil ikke være muligt, på den plads, der her er til rådighed, at give en udtømmende beskrivelse af insektlivet på de forskellige biotoper, men det er håbet, at omtalen af udvalgte arter vil give et indtryk af de generelle livsbetingelser på Skallingen.

Siden 1970 har Københavns Universitets Institut for Populationsbiologi afholdt sommerkurser på Skallingen i zoologisk terrestrisk økologi. Mange resultater ligger gemt i kursusrapporter. De originale data, som præsenteres i denne artikel, stammer fra disse rapporter, fra kurser, jeg selv har deltaget i. Der bringes hermed en tak til de mange studerende, som i årenes løb har været med til at indsamle disse data.

Generelt for biotoperne på Skallingen gælder, at de fysiske forhold er så ekstreme, at kun få arter er tilpasset til at kunne tåle dem. Dette medfører, at de forskellige samfunds diversitet er lav, at de arter, der findes, er specifikke, og at trævækst ikke findes naturligt. Det sidste er vigtigt, idet skov har en overordentlig modererende virkning på mikroklimaet. De fysiske forhold, der først og fremmest er af betydning, er oversvømmelser fra havet, salinitet, blæst og sandflugt, samt store svingninger i temperatur og

fugtighed. Det er klart, at Skallingen er velegnet til studier af dyrs og planter tolerance overfor fysiske faktorer, og hvad dette betyder for deres antal og udbredelse.

Plantage og klithede

I området nord for den middelalderlige kystlinie var klitterne ikke kun begrænset til en bræmme langs kysten, men forekom langt inde i land på grund af sandflugten, ofte i form af vandreklitter. Her fandtes et enormt ørkenagtigt område, Kallesmærsk Hede, bestående af afblæsningsflader og klitter. Området indeholdt således Danmarks største vandreklit. For at dæmpe sandflugten, har klitvæsenet siden midten af forrige århundrede for en stor del tilplantet området, som i dag består af en blanding af klitplantager og hedestrækninger. Selvom et betagende stykke natur derved er gået tabt, er der skabt en ny biotop, skoven, med nye muligheder for dyr og planter. Plantagen giver også en behagelig kontrast til det ofte barske klima på stranden og i marsken.

I denne faunaundersøgelse indgår også Ho klitplantage. Den er den yngste beplantning i området, først anlagt i tiden 1920-1940. Den ligger umiddelbart nord for det egentlige Skallingen, og indeholder bl.a. en gammel vandreklit, Jens Jessens sande. Flere steder findes klitheder (Figur 1). Skov og klithede behandles samlet i dette afsnit, da klitheden kun er et successionsstadium på vej mod skoven, hvad der kan konstateres flere steder, hvor heden springer i skov. Beplantningen består fortrinsvis af bjergfyr, men der findes også en del østrigsk fyr, klitfyr og sitkagran. På klitheden er de dominerende arter hede-lyng, revling og gråris, med klokkelyst, møsebølle og bølget bunke på mere fugtige steder. På toppen af klitterne findes ofte typiske klitplanter som marehalm, hjælme, sandskæg og rensdyrlav.

Klitheden Lysbjerge ligger øst for Ho Plantage. Ca 1/10 af arealet brændte i 1975, hvilket gav mulighed for at sammenligne en ung og en gammel hede. I de første år voksede hedelyngen op og dannede et fint grønt

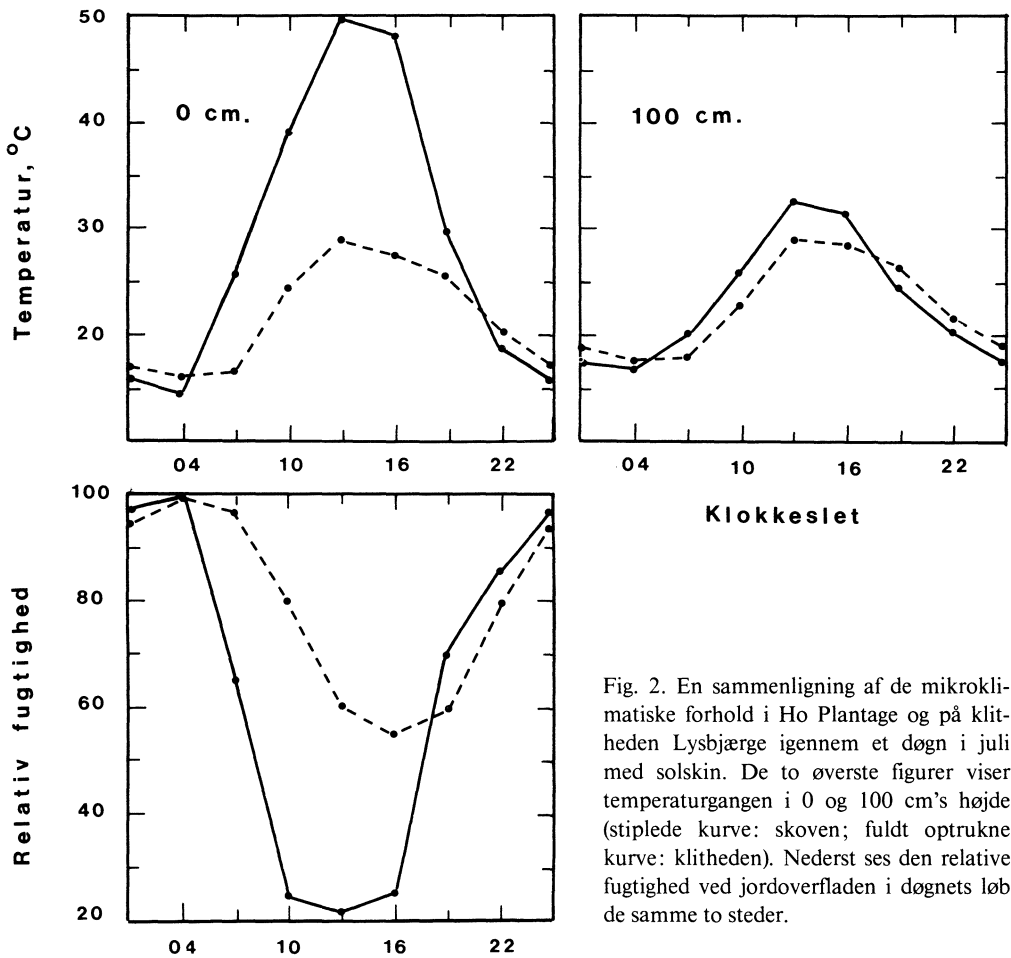


Fig. 2. En sammenligning af de mikroklimatiske forhold i Ho Plantage og på klitheden Lysbjærge igennem et døgn i juli med solskin. De to øverste figurer viser temperaturgangen i 0 og 100 cm's højde (stiplede kurve: skoven; fuldt optrukne kurve: klitheden). Nederst ses den relative fugtighed ved jordoverfladen i døgnets løb de samme to steder.

Fig. 2. A comparison of the microclimates of Ho Plantage and Lysbjærge heath on a sunny day in July. The two upper figures show the 24-hr temperature cycle at the ground surface and at a height of 1 m. Below is shown the relative humidities at the ground. Stippled curve: the plantation; fully drawn curve: the heath.

tæppe iblandet sandstar og mosser. På den gamle hede derimod var hedelyngen for en stor del afløst af revling. Endelig er der sidst sket en indvandring af bjergfyfyr. Artsdiversiteten og plantebiomassen var størst på den gamle hede.

De betydelige klimatiske forandringer, som hedens forvandling til skov medfører, fremgår af figur 2. Generelt er døgnvariationen i temperatur og luftfugtighed større på heden end inde i plantagen. På åbne steder mellem lyngen nås over 50°C midt på dagen, og luftfugtigheden falder til næsten

20% relativ fugtighed. I skoven er udsvingene mere dæmpede, og de ekstreme værdier, der måles på heden om dagen, nås slet ikke. Om natten er forholdene derimod praktisk taget ens de to steder. De største forskelle optræder ved jordoverfladen på grund af indstrålingen. Allerede i 1 meters højde er der kun små forskelle i temperaturen.

I skoven er temperaturen mere moderat, fugtigheden højere og vinden svagere end ude på heden. Dette påvirker også de organismer, der lever de to steder, og gør, at artsammensætningen er ret forskellig. Similari-



Fig. 3. To sommerfuglelarver fra klitheden, gaffelhalen, *Dicranura vinula*, på gråris (t.v.) og lynguglens larve, *Anarta myrtilli*, på hedelyng (t.h.). Begge har camouflagfarver og -mønstre. Bemærk æggene af en snyltehveps på gaffelhalen.

Fig. 3. Two caterpillars from the dune heath, the puss moth, *Dicranura vinula*, at left on *Salix arenaria*, and the Beautiful Yellow Underwing, *Anarta myrtilli*, at right on *Calluna vulgaris*. Both possess camouflage colours and patterns. Note the eggs of an Ichneumonid wasp on the puss moth caterpillar.

tetsindeks viste, at kun 58% af planterne og 60% af arthropoderne (fanget i nedgravede fangglas) var fælles for de to biotoper, selvom de to prøvelfelter lå mindre end 50 m fra hinanden.

Fordelingen af løbebiller har været undersøgt på de to biotoper. Dyrene blev fanget i nedgravede fangglas i to områder tæt ved hinanden, som dog var adskilt af et brandbælte. I skoven fangedes 181 individer fordelt på 19 arter, og i klitheden 463 individer ligeledes fordelt på 19 arter. Individttætheden var altså størst på heden, men alligevel er diversitetsindeks (H) større i skoven end på heden, henholdsvis 1.10 og 0.77. Dette er dog ikke generelt. Hvis man beregner diversitetsindeks på planterne eller på alle insekterne, er artsdiversiteten størst på klitheden. Grunden til, at det er omvendt for løbebil-

lernes vedkommende, er, at to arter er meget dominerende på klitheden, *Calathus melanocephalus* (151) og *C. erratus* (137), mens artsfordelingen er mere jævn i skoven. Også *C. fuscipes* er meget almindelig, men mere ligeligt fordelt på de to biotoper. *C. microp-terus* er den almindeligste løbebille i skoven (34). *Carabus violaceus*, *C. problematicus* og *C. hortensis* er mest almindelige i skoven, og det samme gælder *Pterosticus niger* og *Agonum obscurum*. *Brosicus cephalotes* og *Cicindela hybrida* forekommer derimod kun på klitheden. De øvrige arter er så fåtallige, at man ikke kan udtale sig om deres habitatpræferens.

En karakteristisk bille for klitheden er lyngens blad-bille, *Lochmaea suturalis*. Både voksne og larver æder af hedelyngen og kan omtrent fortære deres egen vægt i døgn (ca

6 mg tørvægt). Normalt er bestanden dog lille, et år fandtes således 184 individer pr. m², hvilket svarer til en konsumtion på lidt over 1 g per m² per døgn. Dette skal sammenlignes med, at hedelyng har en biomasproduktion på 10-20 g per m² per døgn, så normalt gør disse biller ingen nævneværdig skade. De foretrak tydeligt unge lyngplanter, idet bestanden var langt større på den afbrændte hede end på den gamle hede.

Selvom kvantitative data ikke foreligger, må man formode, at de arter som findes i skoven foretrækker moderate fysiske forhold, mens arterne på heden er sådanne, som kan tåle udtørring, og som udnytter forholdene til at regulere deres kropstemperatur på et højt niveau ad adfærdsmæssig vej. Typiske dyr for klitheden er således sandspringerne, af hvilke der findes to arter, *Cicindela hybrida* og *C. silvatica*. De udnytter de åbne områder til skiftevis at solbade og jage efter andre insekter.

Marsk og vade

Som omtalt ovenfor, overskylls vaden to gange i døgnet af tidevandet, mens marsken kun overskylls et par gange per måned. Begge samfund består af salttolerante planter, men forholdene på vaden er så ekstreme, at kun få terrestriske organismer har kunnet invadere de øverste få meter af den. For planternes vedkommende drejer det sig på Skallingen om følgende: kveller (bl.a., *Salicornia europaea*), vadegræs (*Spartina townsendii*) og annelgræs (*Puccinellia maritima*). Vadegræsset når længst ud, fordi det kan tåle vanddækning i længst tid (Fig. 6). Det er en ret ny plante på Skallingen, opstået som en hybrid ved Southampton i forrige århundrede, og udplantet ved Ho Bugt fra 1931. Siden har den bredt sig ned langs Skallingens østkyst, og danner nu et mere eller mindre sammenhængende bælte, som visse steder kan nå en bredde på op til 50 m. På lidt højere niveau, nærmere ved forlandsklinten, er det annelgræssets tætte tuer, der dominerer. Her foregår en konkurrence mellem de to arter, som annelgræsset vil vinde i



Fig. 4. Larver af bladhvepsen *Neodiprion sertifer* findes i plantagen. Foto: Bo Vest Pedersen.

Fig. 4. The larvae of the sawfly *Neodiprion sertifer* found in the dune plantation.

det lange løb, fordi det favoriseres af en hævnning af niveauet.

Syd for Storelo er vegetationsbæltet endnu ret åbent, og på de åbne felter findes en spredt bevoksning af kveller, - samt et interessant samfund af gravende biller. Dets vigtigste medlem er den subsociale rovbille, *Bledius spectabilis*. En subsocial adfærd forekommer, når den enkelte hun laver en rede eller gang, hvori æggene lægges, og når hun forbliver hos afkommet for at tage sig af det på en eller anden måde. *B. spectabilis* hunnen graver en op til 20 cm dyb gang, hvor æggene lægges i små sidekamre. Dyrene lever af de alger, som vokser på overfladen, og som hunnen bringer ned i gangen til larverne. Larverne forpupper sig i sidestillede kamre og klækkes i begyndelsen af august. Yngelplejen består dels i fodringen af larverne, dels i at hunnen sørger for ventilation i

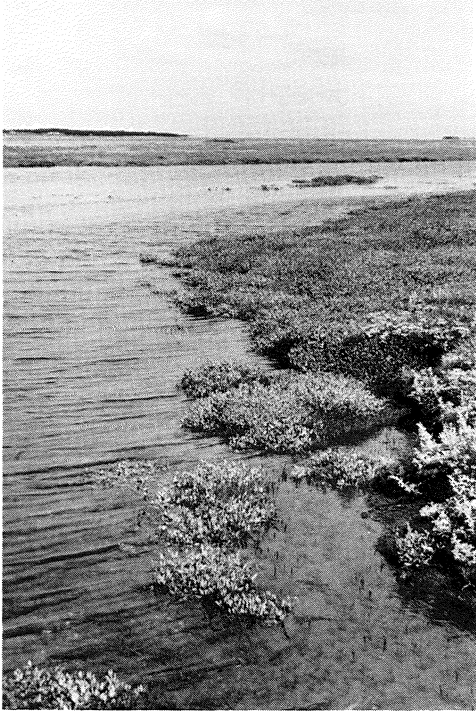


Fig. 5. Grænsen mellem marsk og vade ved højvande.

Fig. 5. The boundary between the salt marsh and the tidal flat at high tide.

gangen og kamrene, da afkommet ellers ville dø af iltmangel. Efter hvert højvande udgraves gangen, og sandet anbringes på overfladen i en lille bunke. Disse sandbunker afslører straks, hvor man kan finde billerne (Figur 10). Samfundet omfatter desuden flere arter af løbebiller (*Bembidion laterale*, *Dicheirotrichus gustavi* og *Dyschirius* spp.), som præderer på *Bledius*, især på larverne, samt en Heteroceride, *Heterocerus flexuosus*.

På figur 7 ses fordelingen af *B. spectabilis* (imago og larver) på en transekt fra foden af forlandsklinten (højvandslinien) og 10 m ud på vaden. Det er tydeligt, at dyrene findes i en zone på ca 4 m's bredde, og at der ingen dyr findes på de øverste 1-2 m eller nedenfor ca 7 m. Der er en tydelig top omkring 4 m fra højvandslinien. Man kan spekulere over, hvad der begrænser dyrenes udbredelse ind-

efter og udefter. Det er mest sandsynligt, at de udefter er begrænsede af den tid, der er til rådighed til fouragering, dvs. hvor lang tid biotopen er tørlagt. På figur 7 er også indtegnet, hvor lang tid vanddækningen varer per tidevandsperiode. Det ses, at hvis biotopen er vanddækket i mere end ca 4 1/2 time per tidevandsperiode, er der ingen dyr (tallene for vanddækningen er ikke et gennemsnit, men en enkelt observation).

Hvad der begrænser udbredelsen indefter er mere usikkert. Hvis der sker en nedbrydning af klinten, er det måske for farligt at leve i denne zone. Andre steder ser det imidlertid snarere ud, som om der sker en aflejring af sand i denne zone. Måske bevirker dette, at kornstørrelsen af sedimentet er ugunstig for *B. spectabilis*. Man kan også forestille sig at mængden af alger er for lille, eller at prædatortrykket er større. Det sidste skyldes måske, at prædatorerne ikke tåler så lang tids vanddækning som *B. spectabilis*. I så fald skyldes den totale fordeling af *B. spectabilis*, at prædatortrykket falder og vanddækningstiden stiger udefter. *B. arenaarius* ses ofte grave gange i det lyse sand ved foden af klinten, men dette er en betydelig mindre art, med ganske smalle gange.

Mange dyr, som lever i tidevandszonen, har en udpræget tidevandsrytme i deres aktivitet. Et godt eksempel på dette, er collem-bolen, *Archisotoma pulchellum*, som lever, hvor algedækket på vaden er særligt frodigt. Den kan her opnå meget tætte populationer. Ved lavvande kravler dyrene rundt på overfladen og græsser af algerne, men i god tid inden floden når stedet, kravler de ned i hulrum og sprækker under jorden. Figur 8 A viser den typiske to-toppede aktivitetskurve med aktivitet ved lavvande. Dyrene er mest dagaktive, idet der er betydeligt flere dyr på overfladen, når lavvandet forekommer om dagen, end når det forekommer om natten. Da dyrene forsvinder, inden det stigende vand når stedet, vaktet mistanken om, at en indre rytme, et »biologisk ur«, styrer deres tidevandsrytme. Dette undersøgtes ved at tage dyrene ind i laboratoriet i et glasakvarie med en skive af sub-



Fig. 6. Den eksponerede vade ved lavvande med en bevoksning af vadegræs, *Spartina townsendii*.
 Fig. 6. The exposed tidal flat at low tide with a stand of *Spartina townsendii*.

strat og algelag i bunden. Dyrene befandt sig dels i en naturlig lys-mørke cyklus, dels i konstant lys, og i begge tilfælde selvfølgelig uden tidevand. Som figur 8 B-C viser, bevarede dyrene den to-toppedede aktivitetskurve med aktivitet på de tidspunkter, der svarede til lavvande ude i naturen. Dyrene er altså i besiddelse af en tydelig endogen tidevandsrytme. Disse forhold er blevet undersøgt af Ellinor Bro Larsen, men hun nåede ikke at publicere resultaterne inden sin død.

En endogen tidevandsrytme er fundet hos mange marine organismer fra tidevandszonen, men disse er normalt aktive ved højvande. Der er også andre terrestriske dyr, foruden *Archisotoma*, der har en tidevandsrytme, men i disse tilfælde ved man ikke, om den er endogent betinget. Mange dyr vandrer udefter på vaden ved lavvande, formodentlig for at fouragere, og indefter igen når floden kommer. Dette gælder fx salttægerne, *Salda littoralis*, *S. pilosa* og *Halosalda lateralis*, tanglopper og flere arter af

edderkopper. Også de ovenfor omtalte løbebiller har en tidevandsvandring.

Saltmarsken på Skallingen omfatter en ca 1 km bred zone, som er ret skarpt afgrænset fra den mere ferske strandeng. Når man fra vejen bevæger sig østpå mod Ho Bugt, kommer man kort før kreaturhegnet til et område med de såkaldte saltpander. Her optræder de første marskplanter, først spredt, siden dannende et sammenhængende tæppe. Der er ikke nogen egentlig zoner af plantsamfundene i marsken i forhold til kysten, men samfundene er bestemt af lokale niveauforskelle. Den dominerende plante i Skallingemarsken er stilkløs kilebæger (*Obione portulacoides*), en dværgbusk, som hører til salturtfamilien. Den vokser normalt på ret lavt niveau (0-35 cm over middelhøjvandslinien), hvilket viser, at Skallingemarsken endnu er en lavtliggende marskeng. På lavere niveau befinder sig kun kvellerzonen, der foruden på vaden, er begrænset til saltpanderne og loerne. Obionen tåler ikke

græsning, og Obionesamfundet er derfor ikke udviklet flottere noget andet sted end på Skallingen. På samme niveau vokser også annelgræs (*Puccinellia maritima*), og på lidt højere niveau strandasters (*Aster tripolium*) og tæt hindebæger (*Limonium vulgare*). Den sidste er også meget smukt udviklet på Skallingen, og kan give hele marsken en lilla farvetone, når den blomstrer i august.

På lidt højere niveau finder man rød svingel (*Festuca rubra*), strandgåsefod (*Suaeda maritima*), strandmalurt (*Artemisia maritima*), strandvejbred (*Plantago maritima*) og strandtreflage (*Triglochin maritimum*). Det er dette samfund, som om nogle år formodentlig vil dominere Skallingens marsk i takt med aflejringen af klæg og niveauhævningen. Mange steder er Obionen ved at gå ud, men om det skyldes en hævnning af niveauet, eller om den har en naturlig cyclus, vides ikke

med sikkerhed. Det er vigtigt, at Skallingemarsken friholdes for græsning, idet det er et af de få steder, hvor dette økosystem endnu findes i sin uberørte tilstand. Ved afgræsning forsvinder de fleste af planterne, og forskellige græsser (krybhvene, rød svingel og annelgræs) samt Harrilgræs (*Juncus Gerardi*) kommer til at dominere.

De fysiske forhold er ekstreme både i marsken og på vaden, men mest på vaden. Vanddækningen er allerede nævnt, men også saltholdigheden er et problem. Vandet i jorden har omtrent samme indhold af NaCl som havvandet, men der er store svingninger. På varme dage sker en fordampning, hvorved saltholdigheden øges, mens der i regnvejr sker et fald på grund af fortyndningen. Iltforholdene i jordbunden er ringe, især på vaden, hvilket kan ses af det sorte svovljernholdige sand, som findes blot 0.5-1 cm

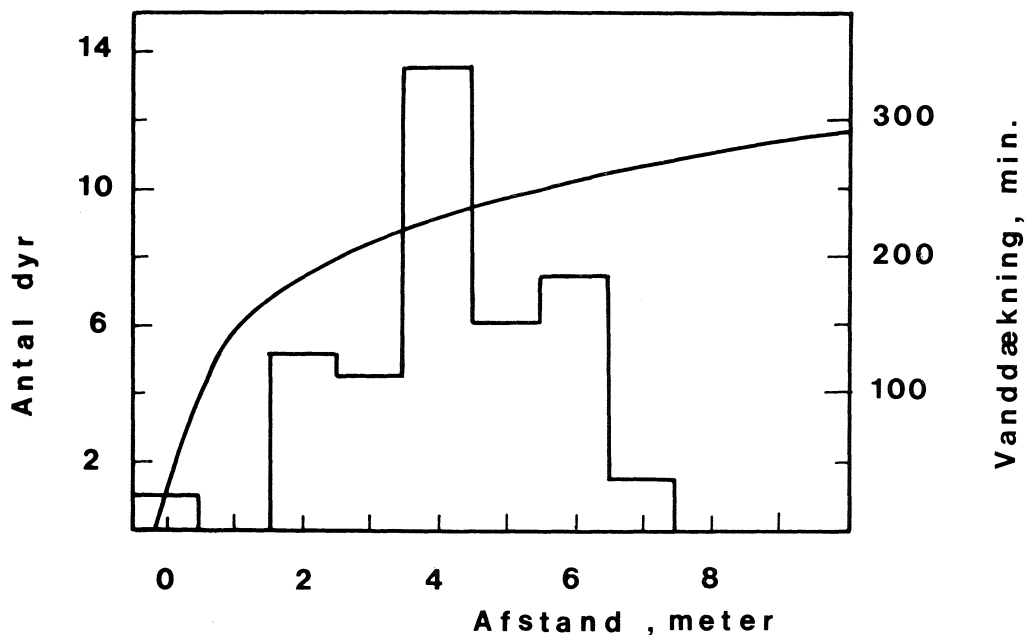


Fig. 7. Fordelingen af *Bledius spectabilis* langs en transekt på vaden vinkelret på grænsen mellem marsk og vade. Abscissen viser afstand fra middelhøjvandslinien og ordinaten det gennemsnitlige antal dyr (larver, pupper og imago) i prøver med et areal på 100 cm² og en dybde på 20 cm (4 prøver på hver station). Yderligere er vist, hvor længe stationerne var vanddækkede per tidevandsperiode. August 1985.

Fig. 7. The distribution of *B. spectabilis* along a transect on the tidal flat perpendicular to the boundary between the salt marsh and the tidal flat. The abscissa shows the distance from the mean high water mark, and the ordinate the mean number of animals (larvae, pupae and imagoes) in four samples of 100 cm² and a depth of 20 cm. Also shown is the duration of the tidal submergence per tidal cycle.

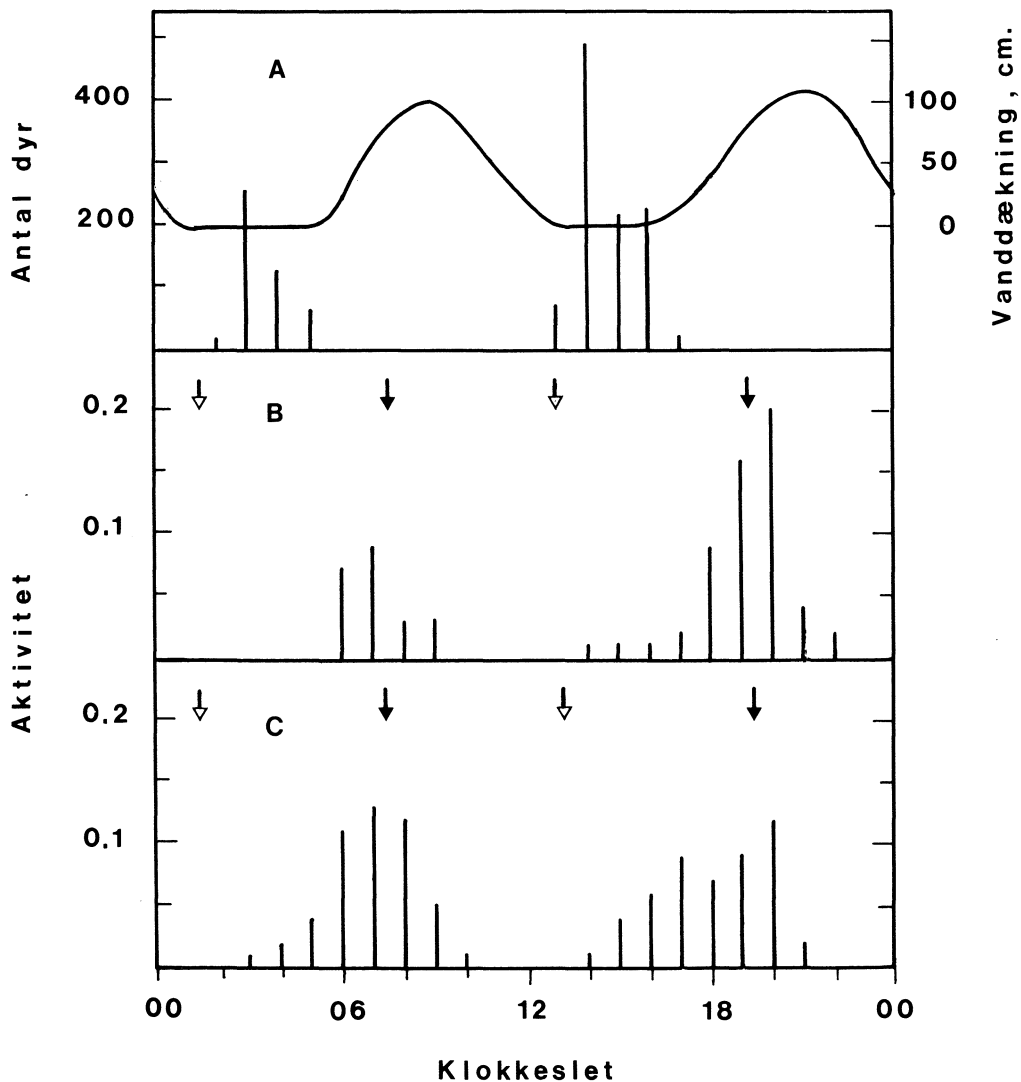


Fig. 8. Døgn- og tidevandsrytmen hos collembolen *Archisotoma pulchellum*. (A) Antallet af dyr på overfladen i et afgrænset område på 38 cm², samt vanddækningens højde over stationen (15-16/7 1975). (B) Antal dyr kravlende på siden af et glasakvarium i laboratoriet. Naturlige lysforhold med mørke ca. kl. 22-02. N=427. (C) Det samme, men i konstant kunstig belysning. N=754. Udfyldte pile angiver det samtidige lavvande i felten, tomme pile angiver højvande.

Fig. 8. The daily and tidal rhythm in a collembolan, *Archisotoma pulchellum*, living on the tidal flats. (A) Number of animals on the surface (field) caught with a pooter within an area of 38 cm². Also shown is the height of the tidal submergence. (B) Number of animals crawling on the side of a glass aquarium in the laboratory. Natural light conditions with darkness from about 22 to 02 hrs. N=427. (C) The same, except that the animals were kept in continuous light. N=754. Filled arrows: times of high tide in the field. Empty arrows: times of low tide.

under overfladen. De mikroklimatiske forhold fremgår af figur 9. Det ses, at forholdene i marsken er mere moderate end på vaden på grund af det beskyttende plantedække. På vaden nås de højeste temperaturer på selve overfladen, mens maximum i marsken er i ca 15 cm's højde. Det skyldes, at indstrålingslaget er flyttet op i den øverste del af vegetationslaget. Nede i vegetationen fås lavere temperaturer om dagen, mens det er omvendt om natten, idet udstrålingen da dæmpes af plantedækket. Det ses, at høje temperaturer nås i solskin på den nøgne vade. Figuren viser også, at plantedækket dæmper vinden og øger den relative fugtighed sammenlignet med den eksponerede vade.

De mere moderate fysiske forhold, samt den større plantebiomasse og -diversitet, bevirker, at der findes flere arter af dyr i marsken end på vaden. En optælling af dyr fanget i nedgravede fangglas og udvasket eller uddrevet af jordprøver gav 410 individer fordelt på 41 arter i marsken og 370 individer fordelt på 22 arter på vaden. Opstillinger af dyrene gennem fem år har givet et gennemsnitligt diversitetsindeks (H) på 0.94 for marsken og 0.64 på vaden. Planterne har stor betydning for dyrenes diversitet, og det er tydeligt, at kun meget få insekter er knyttet til de tre plantearter på vaden. Dette skyldes dels planternes høje saltholdighed, dels den daglige overskylning, som gør det farligt at leve frit på vegetationen. De dyr, som findes på vaden, lever nedgravede og ernærer sig af alger, eller de er rovdyr. I marsken er der derimod mange insekter knyttet til de højere planter. Blandt de mest iøjnefaldende er fx et møl knyttet til Obionen, *Scrobipalpa instabiella*, en cikade *Strongylocephalus agrestis*, samt den nedenfor nærmere omtalte spindel larve.

Fordelingen af nogle almindelige dyr, der lever omkring grænsen mellem marsk og vade, fremgår af figur 12. Dyrene er fanget i nedgravede fangglas, hvilket gør, at antallet af fangne dyr er en kombination af deres antal og aktivitet. Der ses tydelige forskelle i dyrenes fordeling. Cikaden *Strongylocephalus*

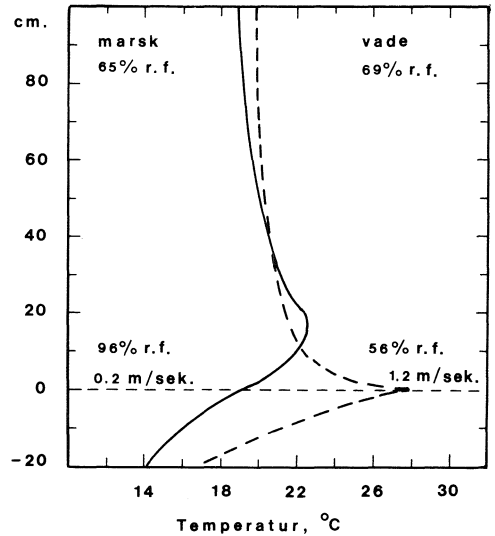


Fig. 9. En sammenligning af de mikroklimatiske forhold i marsken og på vaden ved lavvande en sommerdag med solskin (18. juni 1975, kl. 13.30). Den stiplede kurve viser det vertikale temperaturprofil over og under jordoverfladen på vaden, den fuldt optrukne kurve det samme i marsken (0 cm. svarer til jordoverfladen). Yderligere er vist den relative fugtighed ved jordoverfladen og i 1 m's højde, samt vindhastigheden nær jordoverfladen på de to stationer.

Fig. 9. The microclimates of the salt marsh and the tidal flat at low tide on a sunny day in June. The curves show the vertical temperature profiles above and below the ground surface in the salt marsh (fully drawn curve) and on the tidal flat (stippled curve). 0 cm corresponds to the ground surface. Also shown are the relative humidities at the ground and at a height of 1 m, and the speed of wind close to the ground, at the two places.

lus agrestis findes kun i marsken, idet den er knyttet til Obionen. Jagtedderkopper findes også næsten kun inde i marskvegetationen, med enkelte strejfer ud på vaden ved lavvande. De små *Erigone*-edderkopper findes især omkring højvandslinien, fordi de er knyttet til opskyl af tang. De to *Salda*-arter er tydeligt forskellige. *S. littoralis* findes over hele transekten, helt ud til 8-9 m fra højvandslinien, men er talrigst inde i marsken. *S. pilosa* findes derimod kun på vaden med et maximum omkring højvandslinien. Af de to løbebiller, som præderer på *Bledius spec-*



Fig. 10. Sandhobe på vaden stammende fra *Bledius spectabilis*' udgravning af gangene efter højvande.

Fig. 10. The tidal flat with small heaps of sand made by the digging beetle *B. spectabilis* when cleaning out its burrows after the high tide.

tabilis, følger *Bembidion laterale* ret nøje fordelingen af *Bledius* (cf. figur 7), mens *Dicheirotichus pubescens* er mest talrig omkring højvandslinien og aftager både ind i marsken og ud på vaden. Formodentlig er den ikke så godt tilpasset vanddækning som *Bembidion*.

I slutningen af juli og begyndelsen af august er larver af spinderen, *Malacosoma castrensis*, meget almindelige i marsken. De store, hårede larver ses overalt, og planterne kan være ribbede af dem (figur 14). En undersøgelse i 1984 viste, at der i gennemsnit fandtes 0.68 larver per m². Imidlertid er larverne stærkt klumpede fordelt ($s^2/\bar{x} = 5.95$), hvilket hovedsagelig skyldes, at de foretrakker visse planter fremfor andre. De store larver fandtes på så godt som alle plantearter i marsken, men selv en overfladisk iagttagelse viste tydeligt, at de foretrak hindebæger. Tabel 1 viser de frekvenser, hvor med larverne fandtes på de syv almindeligste planter i marsken. For at undersøge dette

nærmere, udførtes et fødepræferensforsøg, hvor larvernes konsumtion af disse syv plante-arter blev målt. Tabel 1 viser, at der ikke er helt overensstemmelse mellem larvernes konsumtion af de forskellige planter og de planter de fandtes på i naturen. Larverne spiste klart mest af hindebæger og strandrehage, resten spiste de kun lidt af, og af kilebæger og rød svingel praktisk taget intet. Det kan derfor undre, at så mange larver fandtes på de to sidstnævnte planter. Det kan skyldes, at larverne vandrer ret meget omkring, f.eks. når de har spist op ét sted, eller når de skal forpuppe sig. Man vil derfor finde en del vandrende larver på kilebæger og rød svingel, selvom de måske ikke spiser af dem. Det bør også nævnes at larverne foretrak de samme planter, uanset hvilken plante de var fundet på.

En interessant iagttagelse var, at larverne sad højere oppe på planterne om natten ($\bar{x} = 20.5$ cm, $n = 124$), end de gjorde om dagen ($\bar{x} = 11.5$ cm, $n = 124$). Dette kan skyldes, at

larverne er nataktive, og sidder længere nede i vegetationen om dagen for at undgå prædatorer. Vandringerne er ikke korrelerede med tidevandet.

Strandeng

Mellem den egentlige marsk og klitterne findes en zone på ca 1 km's bredde med en mere fersk strandeng, som kun overskyldes ved særligt kraftige højvander. Plantesamfundet er her helt forskelligt fra ydermarskens, en af de få planter, som er fælles, er rød svingel. Der findes adskillige arter af græsser, samt det græslignende siv Harrilgræs (*Juncus Gerardi*), som er ret dominerende i denne zone. Af blomsterplanter kan nævnes sandkryb (*Glaux maritima*), jordbærkløver (*Trifolium fragiferum*), hvid kløver (*T. repens*), vingefrøet hindeknæ (*Spergularia marginata*), engelskgræs (*Armeria maritima*), og gåsepotentil (*Potentilla anserina*). Der findes flere isolerede klitområder, formodentlig dannet af flyvesandet. På disse findes en almindelig klitvegetation (se nedenfor).

Som nævnt, bliver dette område afgræsset ret intensivt. Dette bevirker, at planternes

biomasse mere end halveres sammenlignet med et tilsvarende ugræsset område, samt at både dyrs og planters diversitet går ned, hvis græsningstryk er hårdt. Endvidere bevirker dyrenes trampen, at der opstår mere anaerobe forhold i jordbunden, hvilket påvirker plantesamfundenes sammensætning. Til gengæld tilføjer dyrenes ekskrementer en rig fauna af dyr, der lever af gødning, f.eks. gødningsbiller, vandkærer, rovbiller, fluer og skarnbasser, bl.a. den trehornede skarnbasse (*Typhoeus typhoeus*), der lever af fåregødning. Et område, der afgræsses, holdes på et intermediært successionsstadium, som kan have en højere diversitet end slutstadiet. På Skallingen er slutstadiet måske en strandrørsump med tagrør og kogleaks. For lidt og for meget græsning kan give suboptimale betingelser, set fra et diversitetssynspunkt.

Et af de mest karakteristiske elementer på strandengen er tuerne af den gule engmyre, *Lasius flavus*. Mogens Gissel Nielsen har undersøgt den gule engmyre på Skallingen og har givet de følgende oplysninger. De ca 20 cm høje vegetationsbevoksede tuer forekommer meget tæt, 59 per 100 m², i en ret snæver zone bestemt af niveauet. Hver tue har et territorium på 1.7 m² og indeholder i

Tabel 1. Fødepræferens hos larver i sidste og næstsidste stadium af spinderen Malacosoma castrensis. Tabellen viser dels frekvens af larver fundet i felten på de forskellige planter ved tilfældig prøvetagning, (n=134), dels larvernes fødeindtagelse af syv forskellige planter i laboratoriet (hvert forsøg er gennemsnit af 30-40 larver).

Table 1. Food preference experiment with last and second last instar larvae of Malacosoma castrensis (Lasiocampidae). The table shows the fractions of larvae found on different plants in the saltmarsh by random sampling (n=134), and the consumption of the larvae in the laboratory of seven different plants (each experiment comprised 30-40 larvae).

Plante	Frekvens af larver	Konsumtion g/g larve/døgn
Tæt hindebæger (<i>Limonium vulgare</i>)	0.31	0.26
Rød svingel (<i>Festuca rubra</i>)	0.20	0.004
Stilkløs kilebæger (<i>Obione portulacoides</i>)	0.18	0
Strandrehage (<i>Triglochin maritimum</i>)	0.16	0.20
Strandmalurt (<i>Artemisia maritima</i>)	0.08	0.03
Strandvejbred (<i>Plantago maritima</i>)	0.04	0.04
Strandasters (<i>Aster tripolium</i>)	0.03	0.05

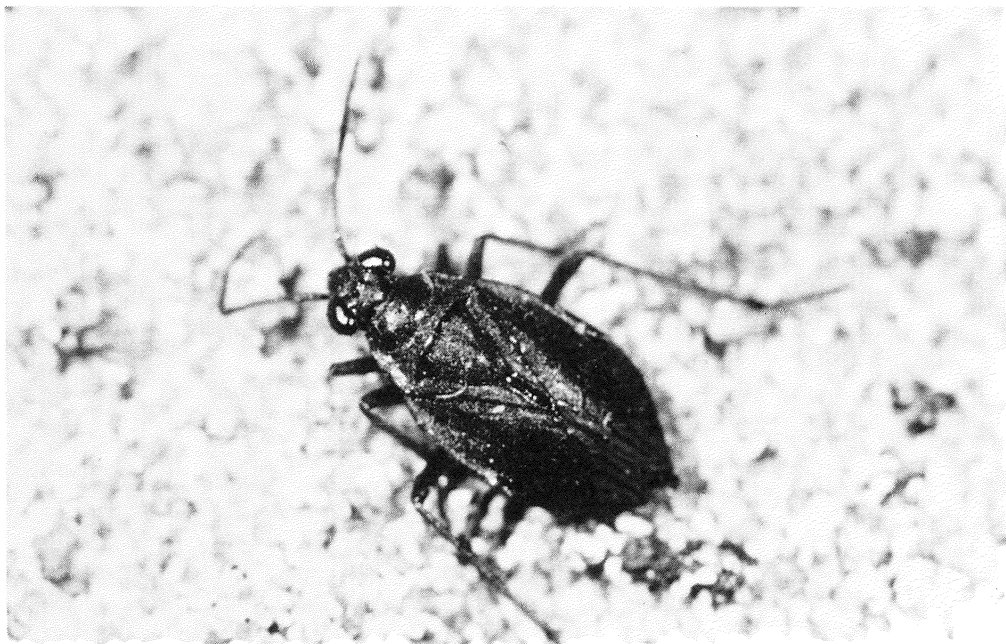


Fig. 11. Springtægen *Salda littoralis* er et rovdyr, der løber omkring på den eksponerede vade. Den spættede overflade gør den svær at få øje på. Foto: Bo Vest Pedersen.

Fig. 11. The shore bug, Salda littoralis is a predator living on the tidal flats. Its mottled appearance makes it difficult to see.

gennemsnit 15.500 arbejdere. Den zone, hvor myrerne kan eksistere, er mættet med tuer, og en succesfuld grundlæggelse af et nyt samfund kan derfor kun ske, hvis der er plads i en allerede eksisterende tue. Udefter mod havet er zonen begrænset af den tid, som samfundet kan tåle vanddækning, hvilket svarer til et niveau på 148 cm over middelhøjvandslinien. Indefter begrænses den af jordbundens struktur og fugtighed. Tuerne er lukkede, dvs. arbejderne, som er blinde, kommer ikke op på overfladen, undtagen i forbindelse med de kønnede individers sværmning i august. Det er tvivlsomt, om de lukkede tuer er en tilpasning til oversvømmelser, idet hele tuen sandsynligvis fyldes med vand. Derimod kan den gule engmyre overleve 5 døgn neddykning i vand, hvilket er længere tid end andre myrer. Fra tuen går der gange ud i alle retninger, og både i selve tuen og i gangene sidder rodlus på planternes rødder. Myrerne lever af rodlusenes ekskrementer. Det drejer sig om flere forskellige

arter, som kun findes i forbindelse med myrer og er afhængige af disse. Derimod ser det ikke ud til, at myrerne er totalt afhængige af rodlusene, idet de også æder en del jordbundsdyr. Iøvrigt æder de også rodlusene. Myrerne flytter rundt på rodlusene ved at bære dem i kindbakkerne, f.eks. flytter de dem ind i selve tuen om vinteren. Mange dyr forekommer i forbindelse med disse tuer, også andre arter af myrer. Når hertil kommer, at tuernes vegetation indeholder adskillige arter, som ellers ikke findes i området, må man sige, at den gule engmyre i høj grad medvirker til at forøge diversiteten på strandengen.

Havrendinger

En havrending er en yderst ekstrem biotop. Der er store svingninger i saltholdigheden, fordi den overskyldes af havet og udvaskes af regnen. Også fugtigheden varierer, idet sandet kun har ringe evne til at binde

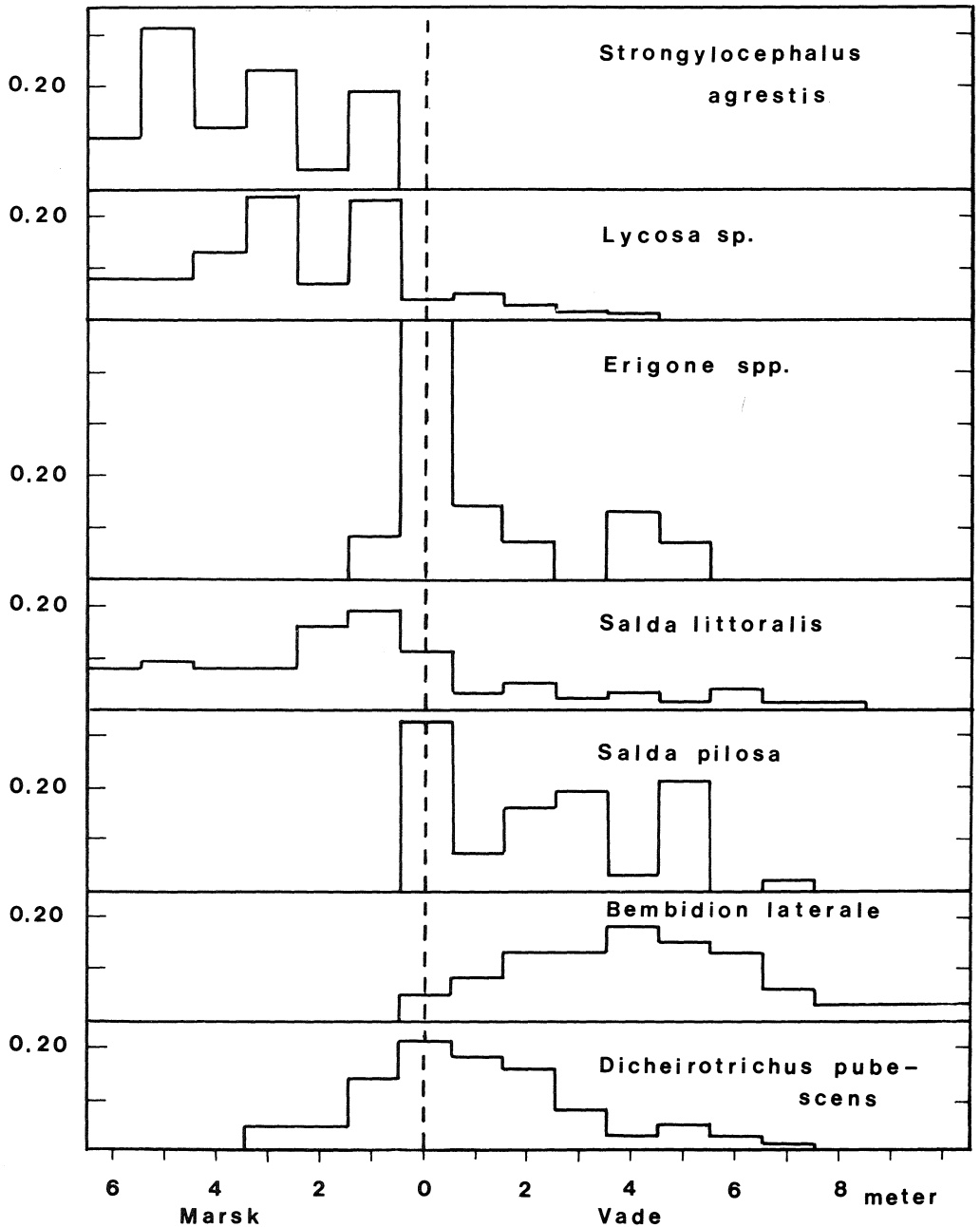


Fig. 12. Fordelingen af et antal arthropoder langs en transekt vinkelret på grænsen mellem marsk og vade. Den stiplede linie angiver middelhøjvandslinien. Dyrene blev fanget i nedgravede fangglas. Ordinaten viser fraktion af det totale antal individer per art (nævnt fra oven var dette: 52, 128, 15, 408, 58, 376 og 147).

Fig. 12. The distribution of a number of arthropod species along a transect perpendicular to the boundary between salt marsh and tidal flat. The stippled line represents the mean high water mark. The animals were caught in pitfalls. The ordinate shows the fractions of the total number of individuals caught per species. From the top, the total numbers were: 52, 128, 15, 408, 58, 376, and 147.

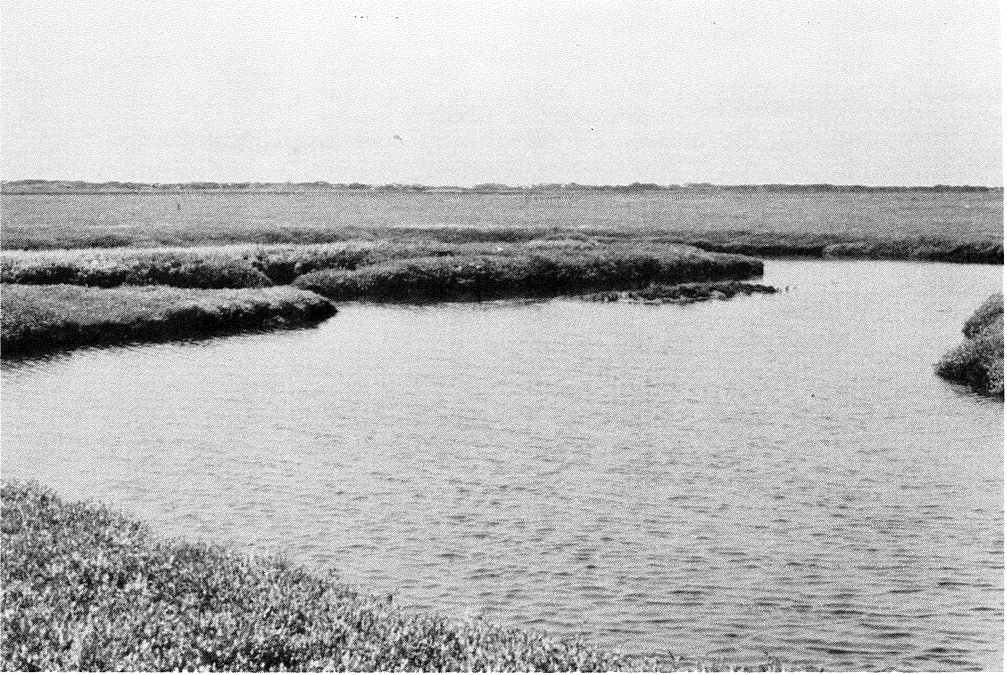


Fig. 13. En lo i Skallingmarsken.

Fig. 13. A tidal creek in the salt marsh of Skallingen.

vandet. Der er jævnligt sandflugt, og man kan tit se en lagdeling af sandet, hvor det ene lag er føjet hen over det andet. Det er kun få organismer, der kan eksistere her, og stort set kun sådanne, som er gravende eller har andre tilpasninger, der beskytter dem mod vinden og sandflugten.

Disse organismer udgør et yderst simpelt økosystem. Som eksempel kan tages Sibiriens Havrending. Det første trofiske niveau udgøres af forskellige trådformede alger, der vokser mellem sandkornene. De giver overfladen en grønlig farvetone, men går højst nogle få mm ned i sandet. Længere nede er lysforholdene for dårlige til at de kan eksistere. Enkelte kvellerplanter kan også findes, samt karakteristiske tuer med annelgræs. Det 2. trofiske niveau udgøres af rovbillen *Bledius arenarius* og to arter af enchytræer, der alle lever af algerne. Collembolen, *Hypogastrura viatica*, kan også være uhyre almindelig, men det vides ikke, om den lever af algerne eller af detritus. Det samme

gælder forskellige fluelarver, hvoraf de almindeligste tilhører slægten *Scatella*. Det 3. trofiske niveau udgøres af flere arter af løbebilleslægten *Dyschirius* samt edderkopper af slægten *Erigone*. Der er mange strandtudser i området, som fouragerer på bl.a. *Bledius*. Der er også en del måge- og vadefugle, men om de spiser nogle af de ovennævnte dyr, vides ikke.

Sibiriens Havrending er for det meste omgivet af hvide klitter, undtagen mod nord, hvor den fortsætter som en fugtig klitlavning. Figur 16 viser en transekt lagt fra den hvide klit (første 5 m) og ud på havrendingens nøgne sandflade. Der er en tydelig gradient m.h.t. vandindholdet i sandet. I den hvide klit er vandindholdet lavt, men det stiger, jo længere ud mod havrendingens midte man kommer, idet havrendingens nærmest er en flad skål i tværsnit. Figuren viser også, at indholdet af alger i sandet stort set følger kurven for vandprocenten (kurven viser ikke den absolutte algemængde, men kun et rela-



Fig. 14. Larve af *Malacosoma castrensis* (Lasiocampidae) findes på marsk- og strandenge. Bemærk hvor afnavet hindebægerplanten er.

Fig. 14. Caterpillar of the Ground Lackey moth (*Malacosoma castrensis*) The plant (*Limonium vulgare*) has been severely defoliated.

tivt mål for denne, et indeks).

Bledius arenarius graver gange af et par cm's dybde i sandet og lever af overfladelagets alger. Figuren viser tydeligt, at *Bledius* ikke findes i den hvide klit, men har sin største populationstæthed ligeså snart man kommer ud på havrendingen. Derefter aftager antallet af dyr gradvist ind mod havrendingens midte. Det er sandsynligvis sandets vandindhold, der er bestemmende for dette udbredelsesmønster, idet *Bledius arenarius* foretrækker at grave i sand med et intermedært vandindhold. I den hvide klit er sandet for tørt til at gangene bliver stående, eller måske er mængden af algen for lille. Ved et vandindhold på ca 10-15% har sandet en tilpas fasthed til at grave i. Ved en højere vandprocent er det muligt, at iltforholdene bliver for dårlige. Antallet af dyr går derfor ned, på trods af at algemængden fortsætter med at stige.

Mens antallet af *Beldius arenarius* er ret konstant fra år til år, varierer antallet af collemboler og enchytræer enormt. Visse år forekommer de i fantastiske mængder, andre år er det svært at finde blot nogle få individer. Dette skyldes, at disse dyr er følsomme overfor udtørring. I tørre somre forsvinder de næsten helt, men overlever i spredte refugier, som under drivtømmer og andet opskyl. Her kan de overleve og siden brede sig, når forholdene igen bliver gunstige. Dette er karakteristisk for dyr, der lever på ekstreme biotoper: de udsættes for store bestands-svingninger, men kan til gengæld hurtigt opformere bestanden og sprede sig. Figur 16 viser antallet af collemboler langs transekten en sommer, hvor de var usædvanligt talrige. Fordelingsmønstret er ikke så entydigt som for *Bledius arenarius*, hvilket nok skyldes, at det er bestemt af lokale mikro-topografiske forhold og af tilstedeværelsen af opskyl,



Fig. 15. Sibiriens Havrending ved sydenden af Skallingen.
 Fig. 15. Sibiriens Havrending in the southern part of Skallingen.

som dyrene kan søge ly under. Der er dog en tendens til, at de kun findes, hvor sandets fugtighed er højest (over 15%).

Det er interessant at sammenligne orienteringen i forhold til lys hos *Hypogastrura viatica* fra havrendingen og *Archisotoma pulchellum* fra vaden. Mange dyr bevæger sig i en bestemt retning i forhold til retningen til solen, når de forstyrres eller udsættes for en katastrofe. Dette skal sikre, at de hurtigt kommer hen, hvor forholdene er gunstige, og hvor deres chancer for at overleve er bedre. Dyr kan bevæge sig direkte imod eller væk fra solen, eller i en vinkel i forhold til solen. Det sidste kræver, at de kan kompensere for solens bevægelse v.hj. af et »indre ur«. Orienteringen hos de to arter af collem-boler blev undersøgt ved at samle dyr op med en sugeflaske og derefter hælde dem ud på midten af en cirkelformet arena. Når dyrene når ud til arenaens periferi, falder de ned i små glas, der er anbragt hele vejen

rundt langs kanten. Figur 17 viser, at *Archisotoma* bevæger sig imod lyset, mens *Hypogastrura* går væk fra lyset. Den adaptive forklaring på denne forskel kunne være, at på vaden består en katastrofe i, at de gange og hulrum, hvori dyrene lever, bryder sammen, hvorfor det gælder om at komme op på overfladen så hurtigt som muligt. På havrendingen består en katastrofe i, at dyrene blæses væk og måske kommer hen, hvor de risikerer at tørre ud. Derfor gælder det om hurtigt at komme ned i sandet eller ind under brædder og lignende, d.v.s. væk fra lyset.

Som nævnt, er Sibiriens Havrending det eneste sted på Skallingen, hvor man idag kan studere, hvorledes en »aktiv« havrending fungerer og hvilke organismer, der lever på den. Den nordlige havrending, Skomagersletten, blev adskilt fra Vesterhavet ved et dige i 1932. Forinden, og endnu i 1934, da den blev undersøgt af Ellinor Bro Larsen, så den ud, som Sibiriens Havrending

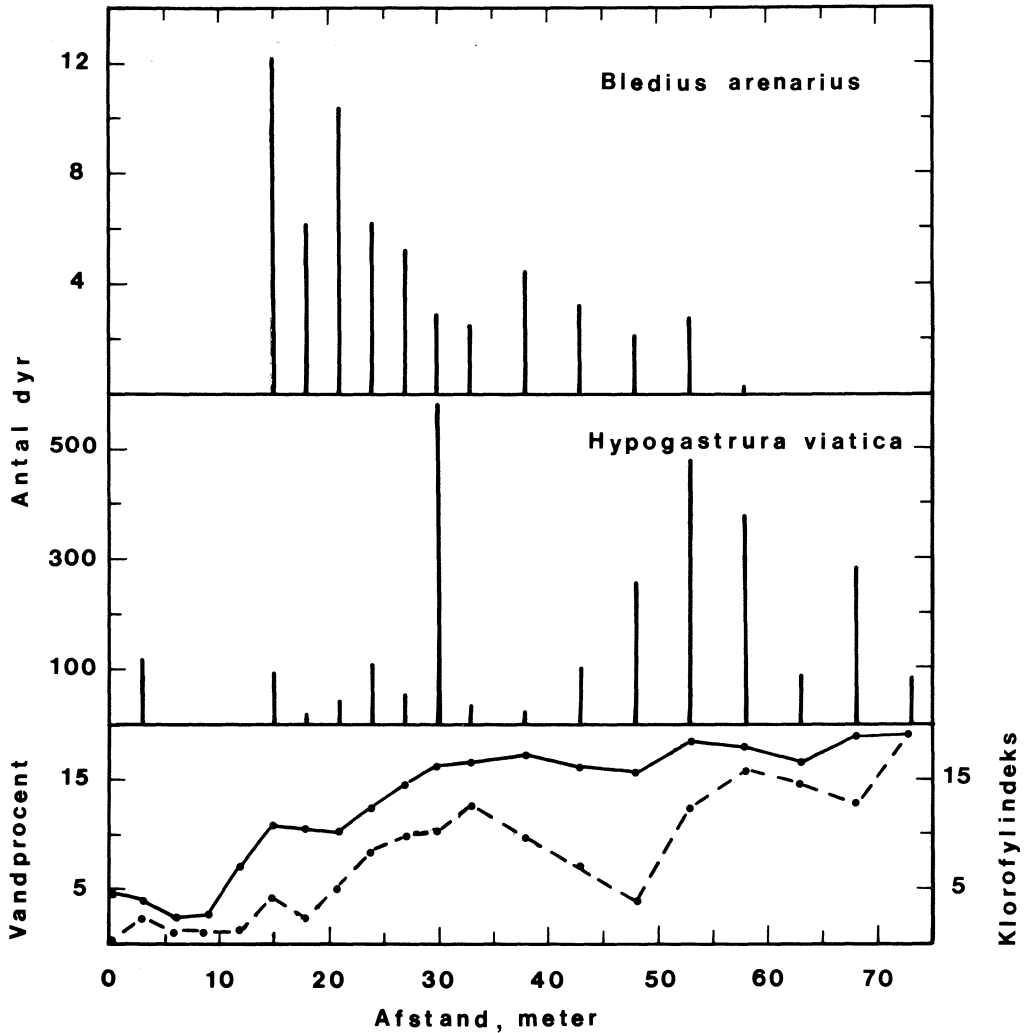


Fig. 16. Fordelingen af *B. arenarius* og *H. viatica* langs en transekt på Sibiriens Havrending. De første fire stationer er i den omgivende hvide klit, resten på selve havrendingen. 24. august 1979. Dyrene blev udvasket af prøver på 100 cm² (*B. arenarius*) eller 38 cm² (*H. viatica*). Antallet af *B. arenarius* omfatter både larver og imago. Der blev taget 5 prøver per station med *B. arenarius* og 1 prøve per station med collem-boler. Bemærk at der er 3 m mellem stationerne på de første 35 m, derefter 5 m. Nederst er vist vandindholdet i sandet (vægtprocent) samt klorofylindeks (stiplet kurve), som er et mål for algemængden i sandet.

Fig. 16. The distribution of *B. arenarius* and *H. viatica* along a transect in Sibirien's Havrending. The first four stations are in the surrounding dunes, while the rest are on the sand flat. (A »havrending« is a sand plain created when the North Sea breaks through the range of dunes and deposits sand behind the dunes.) The animals were sorted out in water from samples covering 100 cm² (*B. arenarius*, n=5 per station) or 38 cm² (*H. viatica*, n=1 per station). The distance between the stations is 3 m for the first 35 m, and then 5 m for the rest. Below is shown the water content of the sand and a chlorophyll-index which is a measure of the amount of algae in the sand.

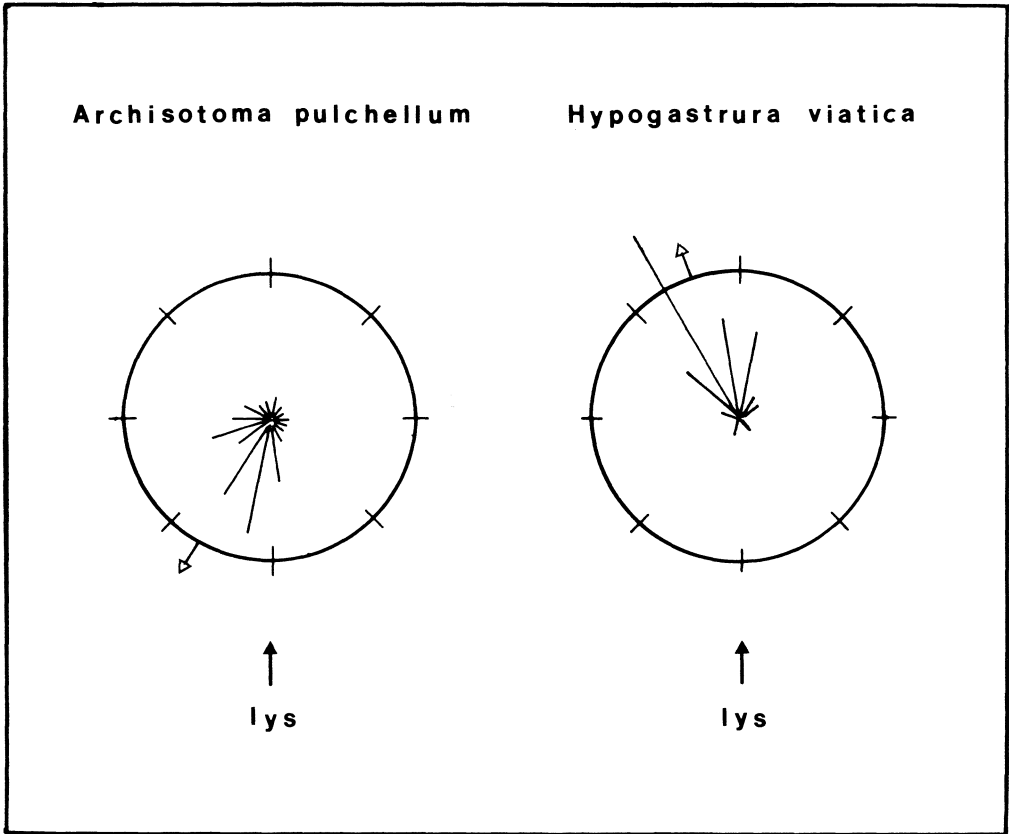


Fig. 17. Orienteringen hos to arter af collemboler. Dyrene blev anbragt midt på en arena, der blev belyst fra siden. Dyrenes retningsvalg er vist som streger, hvis længde svarer til fraktionen af det totale antal dyr, der går i den pågældende retning (arenaen var inddelt i 18 sektorer). Pilen på cirkelperiferien angiver gennemsnitsretningen. *A. pulchellum*: $N=576$; $r=0.54$; *H. viatica*: $N=202$; $r=0.73$.

Fig. 17. The orientation in two species of Collembola, *A. pulchellum* from the tidal flats (cf. Fig. 8) and *H. viatica* from Sibriens Havrending. The animals were placed in the middle of an arena illuminated by a light from the side. The choice of direction is shown as lines, the lengths of which represent the fraction of the total number of animals which chooses a given direction. Mean directions are shown as arrows on the circles. *A. pulchellum*: $N=576$; $r=0.54$; *H. viatica*: $N=202$; $r=0.73$.

ser ud idag. Da hun undersøgte biotopen igen i 1952, var der sket det paradoksale, at den var blevet endnu mere saltpræget end tidligere. Dette skyldtes dels, at loerne fra Vadehavet havde eroderet sig så langt vestpå, at større højvander overskyllede sletten, dels at den af tyskerne byggede betonvej besværliggjorde vandets afløb ved ebbe. Biotopen domineredes af kveller og annelgræs og af de mest halobionte *Bledius*-arter, bl.a. *B. spectabilis*. Idag er Skomagersletten vegetationsmæssigt set meget lig strandengen, hvil-

ket hovedsagelig skyldes aflejringen af klæg og udsivningen af ferskvand fra klitterne. Hvilken skæbne Sibriens Havrending får, kan man kun gætte på. Til forskel fra Skomagersletten er diget bygget mellem den resterende del af havrendingen og Ho Bugt, d.v.s. oversvømmelser fra Ho Bugt er udelukket. Fornylig er hullet i klitrækken mellem Vesterhavet og havrendingen blevet lukket og tilplantet. Dette vil formodentlig bewirke, at vegetationen i den nordlige ende breder sig over hele havrendingen, d.v.s. den

bliver til en fugtig klitlavning, nærmest med karakter af et rigkær. Imidlertid er der sket det, at havets omfattende erosion af Skallingens sydspids har nået Sibiriens Havrending og har fjernet klitrækken, der skilte den fra havet mod syd. Havet trænger derfor nu ind sydfra, men det er formodentlig kun et spørgsmål om tid, hvornår havrendingen er helt forsvundet i havet.

Forstrand og klit

Forstranden og klitterne er de områder på Skallingen, som turisterne mest skifter bekendskab med, og som derfor er de biotoper, der udsættes for det største slid og flest forstyrrelser. Alligevel er det et betagende naturområde med den hundrede meter brede strand, havet, der hele tiden skifter karakter, og de imponerende høje klitter, der strækker sig kilometer efter kilometer.

I et tværsnit vinkelret på kysten kan biotopen ret tydeligt inddeles i 4 zoner: forstrand, hvid klit, grønsværsklit, og grå klit (se Fig. 18). Forstranden er i entomologisk henseende ikke særlig interessant, idet kun få dyr kan leve på denne meget barske biotop. I en zone ved foden af den hvide klit kan man finde *Bledius arenarius*, og i den opskyllede tang larverne af forskellige fluer. De voksne fluer kan ses flyve i lave buer henover sandet i et forsøg på at undgå at blive revet med af vinden. I tangen kan man finde mange andre insekter, men det drejer sig formodentlig om dyr, der er blæst ud i havet og derpå skyllet op på land, ikke om dyr, der bebor forstranden permanent. Det dominerende dyr på stranden er tangloppen *Talitrus saltator*, der er nedgravet om dagen, men som kommer frem i tusmørket og kravler rundt på stranden i enorme mængder. Der er stor set ingen højere planter på forstranden. Den meget ringe diversitet skyldes ekstreme fysiske forhold: overskylninger, høj saltholdighed, store svingninger i mikroklimaet, og først og fremmest blæsten og sandflugten.

Den hvide klit på Skallingen står med en meget stejl front mod havet, fordi efterårs-

stormene eroderer klitterne. På toppen og på læsiden vokser marehalm, hjælme, musevikke, sandstar, og enkelte steder strandsennep. I den grønne og den grå klit stiger diversiteten betydeligt, der er mange flere arter af planter (figur 18), f.eks. revling, engelsød, gul snerre, fåresvingel, bølget bunke, kællingetand, kongepen, sandskæg, bakkenellike, blåmunke, harekløver, klitlimurt, havtorn og gråris. Dyrenes diversitet ændrer sig tilsvarende, d.v.s. lav diversitet i hvid klit, en betydelig højere diversitet i grøn og grå klit, og ingen forskel i diversitet mellem de to sidste. På en transekt med nedgravede fangglas fangedes i løbet af et døgn 14 individer fordelt på 7 arter i den hvide klit, 82 individer fordelt på 14 arter i den grønne klit, og 81 individer fordelt på 15 arter i den grå klit. Fangst af dyr ved ketsjning eller ved manuelt at fjerne alle dyr inden for en ring, gav stort set det samme resultat. Uddrivning af jordbundsdyrene i Berlese-tragte viste, at der er meget få jordbundsdyr i den hvide klit, og at den grønne klit indeholder betydeligt flere jordbundsdyr end den grå klit. Den hvide klits fattigdom på jordbundsdyr skyldes det løse og tørre sand (nedsivning) og et ringe organisk indhold. Forskellen mellem grøn og grå klit skyldes formodentlig jordens pH, idet de fleste jordbundsdyr ikke bryder sig om sure omgivelser. pH blev målt langs transekten og var i gennemsnit 7.5 både på forstranden og i den hvide klit, 6.3 i den grønne klit, men kun 4.4 i den grå klit.

Figur 18 viser også fordelingen af tre løbebiller i klitterne. *Calathus erratus* har den bredeste fordeling, idet den findes udbredt både i hvid og grøn klit, med enkelte individer i grå klit. Der er en top på grænsen mellem hvid og grøn klit. *Brosicus cephalotes* er tydeligt knyttet til den hvide klit. Den er et meget aktivt rovdyr, der bevæger sig over store strækninger, og kan derfor bedst lide ret åbne områder. Fig. 18 viser også planternes dækningsgrad, og det ses, at denne stiber, jo længere ind i land man kommer. En korrelationsanalyse viser, at antallet af *Brosicus cephalotes* falder med stigende dækningsgrad. *Carabus problematicus* forekom-

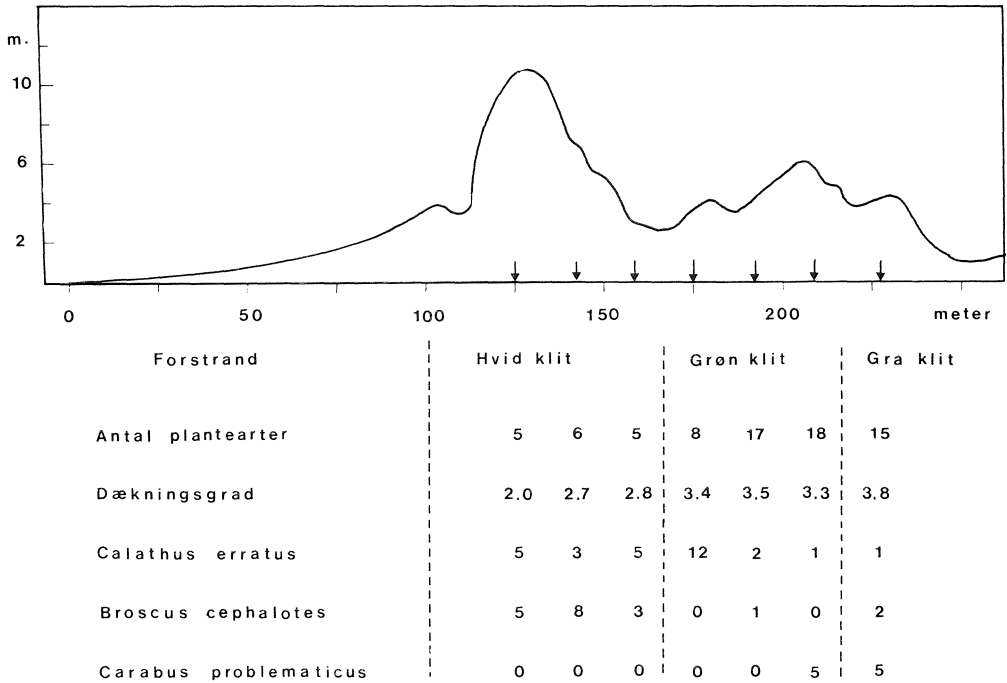


Fig. 18. Profil af forstrand og klit ved Høje Knolde på Skallingen vinkelret på kystlinien. Bemærk at der er en vertikal overhøjning på 5x. Abscissen viser afstand fra middelhøjvandslinien og pilene viser stationernes beliggenhed på en transekt. Foruden er vist de højere planters diversitet (antal arter) og dækningsgrad (Hult-Sernander analyse, skala 1-5), samt fordelingen på transekten af tre arter af løbebiller fanget i nedgravede fangglas i løbet af et døgn.

Fig. 18. Profile of the forshore and the dune area Høje Knolde at Skallingen perpendicular to the coast of the North Sea. The vertical scale has been exaggerated 5 times. The abscissa shows the distance from the mean high water mark, and the arrows indicate the positions of the stations along the transect. Below is shown the diversity (number of species) and coverage (Hult-Sernander analysis, scale 1-5) of the higher plants, and the distribution of three species of carabid beetles caught in pitfalls during a 24-hr period.

mer i den grå klit, men noget nærmere om årsagen til dette foreligger ikke. Det skal nævnes, at to af vores smukkeste løbebiller, *Carabus nitens* og *C. clathratus*, også er knyttet til den tæt bevoksede klit.

Et dominerende dyr i den hvide klit er *Broscus cephalotes*, og da denne har været genstand for flere undersøgelser, skal den omtales lidt nærmere. Dyrene er natakive, kommer frem omkring solnedgang, og graver sig ned i sandet eller kravler ind under drivtømmer, når der igen bliver lyst. De jager andre insekter, men da de ser dårligt, skal de formodentlig nærmest »falde« over deres bytte for at opdage det. Til gengæld bevæger de sig over store strækninger med

en hastighed på 50-100 m i timen. Da de desuden tilsyneladende ikke er territoriale eller vender tilbage til den samme retræte, betyder det, at der sker en stor udskiftning af dyr inden for et givet område. Det blev beregnet, at på et kvadratisk område af den hvide klit på 400 m² er der 58 procent sandsynlighed for, at et individ, der er tilstede i populationen en given nat, også vil være der den følgende nat. Dette betyder f.eks., at chancen for at et individ stadig er i området efter 5 døgn, kun er ca. 10 procent. Disse tal er afhængige af temperaturen. Antallet af dyr fanget i fangglas stiger med temperaturen, hvilket skyldes, at dyrene er mere aktive, jo varmere det er. Dette betyder igen, at

udskiftningen af dyr på et område vil være større, jo højere temperaturen er.

Antallet af dyr per areal varierer ret meget fra sted til sted og fra år til år. Der er fundet værdier for populationstørrelsen på mellem 0.14 og 0.85 individer per m², med en gennemsnit på 0.35. Eller med andre ord, der er 1 *Brosicus* per 2.8 m². Dette er en betydelig tæthed, og må betyde, at *Brosicus* har stor indflydelse på økosystemets struktur. Forsøg med *Brosicus*' prædation af tanglopper har vist, at hver bille maksimalt kan fortære ca. 15 tanglopper per nat (fourageringsraten afhænger af byttedyrstætheden).

Afsluttende bemærkninger

Vadehavet og marsken er truet på mange fronter af menneskelig virksomhed: inddigning, udnyttelse til landbrug, industri og militære formål, forurening og turisme. Flere og flere indser dog, at denne ødelæggelse af naturen må høre op, både for naturens skyld og for menneskets egen skyld. Der er nu foretaget omfattende fredninger. Således blev den danske del af Vadehavet i 1982 fredet og udnævnt til naturreservat, og en række restriktioner indført. Men der er stadig langt igen, bl.a. er forureningen fra omgivende industrier og byer alt for stor, ligesom den rekreative udnyttelse er for høj. Ikke blot Vadehavet bør fredes, men så meget af den omgivende marsk som muligt.

Som nævnt er Skallingens vader og marskenge de bedst bevarede i hele området. Dette forpligter til at give Skallingens biotoper en særlig beskyttelse, fordi de kan bruges som referenceområder, der viser, hvorledes disse naturtyper ser ud i deres naturlige tilstand. Samtidig giver det fortrinlige muligheder for mange forskningsprojekter. Det er derfor heldigt, at der i mange år har eksisteret en feltstation, Skallingelaboratoriet, som har været basis for mange glimrende videnskabelige undersøgelser. Jeg håber, at denne

artikel kan bidrage til at vise de mange muligheder for spændende projekter, der eksisterer på Skallingen. Dette gælder ikke mindst for insekterne, som i kraft af deres antal og utroligt diverse tilpasninger er meget velegnede til sådanne projekter.

Forslag til supplerende læsning:

- Abrahamse, J., Joenje, W. og Leeuwen-Seelt, N. van, 1976: Vadehavet. Forlaget Bygd.
- Heydemann, B. 1968: Das Freiland- und Labor-experiment zur Ökologie der Grenze Land-Meer. - Verh. Deut. Zool. Ges., Heidelberg 1967: 256-309.
- Heydemann, B., 1981: Wattenmeer - Bedeutung, Gefährdung, Schutz. 49 pp. Deutscher Naturschutzring.
- Jacobsen, B., 1953: Landskabsudviklingen i Skallingmarsken. Geogr. Tidsskr. 52: 147-158.
- Larsen, E. B., 1936: Biologische Studien über die tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. - Meddr dansk naturh. Foren. 100: 1-231.
- Larsen, E. B., 1951: Studies on the soil fauna of Skallingen. - Oikos 3: 166-192.
- Larsen, E. B., 1953: Successionsstudier i et havrendingsområde, Skomagersletten, Skallingen. - Geogr. Tidsskr. 52: 182-200.
- Larsen, E. B., 1969: »Strandens dyreliv« og »Klittens dyreliv«. - I: Danmarks Natur bd. 4 (red. Nørrevang og Meyer): 223-253 og 294-331. Politikens Forlag.
- Meesenburg, H., 1975: Spartinas kolonisation og udbredelse langs Ho Bugt. - Geogr. Tidsskr. 71: 37-45.
- Meesenburg, H. og Tougaard, S. 1976: Vadehavets økologi. Haases Forlag.
- Nielsen, M. G., 1981: The ant fauna on the high salt marsh. - I: Smith, C. J. et al. (eds.): Terrestrial and freshwater fauna of the Wadden Sea area 10: 68-70.
- Nielsen, M. G., 1986: Ant nests on tidal meadows in Denmark. - Entomol. Gener. 11 (in press).
- Ranwell, D. S., 1972: Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall.
- Warming, E., 1904: Bidrag til vadernes, sandenes og marskens naturhistorie. - Kgl. D. Vid. Selsk. Skr. 7, afd. II: 1-56.