

Successionsstudier i et havrendingsområde, Skomagersletten, Skallingen.

Af Ellinor Bro Larsen.

Med store mellemrum gennembrydes klitrækken langs Skallingens vestkyst af stormfloder, og der dannes de såkaldte „havrendinger“, der sætter Vesterhavet i forbindelse med Ho Bugt. Talrige steder bærer klitsystemet spor af gamle havrendinger, som med årene er groet til og blevet til „slunner“.

Den største havrending på Skallingen ligger i halvøens nordligste del, den kaldes Skomagersletten. Brudet i klitrækken var her meget stort, og for at forhindre nye oversvømmelser byggede man flere diger efter hinanden, det største i 1932, dette har siden spærret af for Vesterhavet. (Fig. 1).

Den normale udvikling vilde da have været, at overskylningerne ophørte, og havrendingen fik et mere og mere fersk præg; fra siderne blæste sand ned i læ, en tilgroning begyndte, som endte med at gøre havrendingen til en Calluna-Empetrum eng eller slunne. Denne udvikling fulgtes også de første år; der skete en udsaltning af de rene sandflader, og en tilgroning begyndte, bredende sig fra tuer og småkitter på fladen; dette var især udpræget i den sydvestlige del af havrendingen, hvor der nu næsten aldrig kom vand ind. I den østlige del bevaredes det salte præg længere, idet der især om vintrene, når marskengene var oversvømmede, kom havvand ind over sletten fra Ho Bugt.

Efter nogle års forløb skete der imidlertid et brud på denne udvikling, idet de loer, som afvander „indervaden“, havde eroderet sig baglæns og var nået gennem højere liggende partier ind til sletten, således at store højvander oftere og oftere dækkede Skomagersletten; yderligere byggedes en cementvej tværs over sletten, som forsinkede afvandingen af dens vestlige del. Følgen heraf var, at der

aflejredes et tyndt lag klæg på den hvide sandflade, og at tilgroningen skiftede karakter og blev mere saltpræget.

I 1934 undersøgte jeg første gang Skomagerslettens dyreliv. Havrendingen var da præget af en tiltagende udferskning, der fortsatte også i de næste år. Krigen gjorde, at der kom en mere end ti-årig pause i observationerne. I 1949 sås en tydelig forandring i vegetationen, og udpræget salttolerante dyr fandtes ikke alene i den østlige del, men også spredt langt mod vest på sletten, og i 1952, hvor en generel analyse af Skomagersletten blev påbegyndt, var den væ-

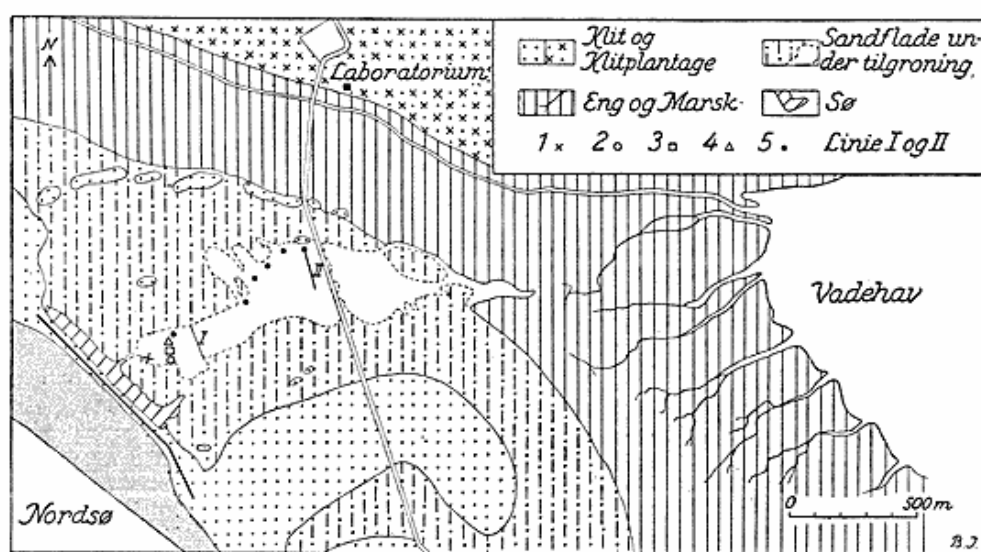


Fig. 1. Nordlige del af Skallingen med Skomagerslettens prøvelinjer og prøveflader: Linje I og II, 1. *Bl. diota* lokalitet, 2. *Bl. arenarius* lokalitet, 3. Prøveflade med 10 prøver fra blandingspopulation af *Bl. diota* og *Bl. arenarius*, 4. Prøveflade fra *Bl. taurus*, *Bl. diota* zone (se tabel III), 5. Seks prøveflader langs Skomagerslettens nordrand (se tabel II).

Fig. 1. Northern part of Skallingen with the sample-lines and sample-areas of Skomagersletten: Sections I and II. — 1. *Bl. diota* locality, 2. *Bl. arenarius* locality, 3. Sample area with 10 samples from mixed *Bl. diota* and *Bl. arenarius* population, 4. Sample area from *Bl. taurus*, *Bl. diota* zone (see table III), 5. Six sample areas along the northern border of Skomagersletten (see table II).

sentlig befolket af „halobionte“ dyr, ofte i tætte populationer; de ferske faunaelementer havde kun holdt sig på tørre tuer, som ikke udsættes for vanddækning, selv ikke om vinteren.

De iagttagelser, som hermed forelægges, drejer sig om forandringer, der er sket med sammensætningen af sandlevende billesamfund som følge af udviklingen, samt om hvilke barrierer de nyindvandrede „halobionte“ dyr har mødt på de jomfruelige lokaliteter. Det sidste spørgsmål har en vis interesse; man kan ved en analyse af de fysiske faktorer opstille en række forskelligheder mellem for-



Fig. 2. Overvintringstuer for Skomagerslettens insektfauna. Øverst tuerne i 1934, bevokset med hjelme, nederst tuerne i 1952, bevokset med *Puccinellia*.
Fig. 2. Hibernation quarters for the insectfauna of Skomagersletten. Upper picture from 1934 showing hillocks with turfts of *Psamma arenaria*, lower picture from 1952, the hillocks now covered with *Puccinellia*.

holdene på sletten i 1934 og i 1952, og man kan iagttage, at faunaen har skiftet, således at dyr, der oftest findes under forhold, der ligner dem, der nu hersker på sletten, er begyndt at vandre ind; endvidere kan man experimentelt udskille de enkelte faktorer og se, at de pågældende dyr stillet overfor valget i en gradient samler sig under forhold, som svarer nogenlunde til dem, der nu hersker nogle steder på sletten (og på dyrenes typiske bopladser). Man kan heraf slutte, at fra at være sub-optimal tenderer biotopen i retning af at byde de pågældende arter optimale kår og således begunstige

en persisteren af de til enhver tid med mellemrum invaderende pionérarter.

Det, man direkte måler, er imidlertid kun dette, at hvis f. ex. saltholdigheden stiger, bliver tætheden og bestandigheden af en eller anden arts population større; men hvad et stigende saltindhold i virkeligheden betyder for en arts trivsel, siger sådanne målinger ikke noget om. Derimod vil der på overgangsområderne, hvor en mindre „saltkrævende“ fauna viger for en mere „saltkrævende“, ofte afsløres forhold, som giver fingerpeg om de fronter, hvorpå kampen for tilværelsen føres.

Faunaelementerne, som er behandlet i denne undersøgelse, er billesamfund tilhørende de fugtige sandflader. De vigtigste medlemmer tilhører slægten *Bledius*, som er repræsenteret med en halv snes arter og *Heterocerus* med tre arter. De enkelte medlemmer lever oftest nedgravede i tunneler og gange i sandet, de ernærer sig af sandets alger og diatomeer, og de forekommer sammen med andre Coleopterer, som er specielt tilpassede predatorer. Her tænkes især på de mange arter af *Dyschirius*, men også *Bembidion* og *Dichirotrichus* optræder.

Nærmere oplysninger om de enkelte arter, der omtales nedenfor, vil være at finde i to af forfatterens tidligere arbejder (Bro Larsen, 1936, 1952).

Forandringen i retning af en større saltprægning fra 1934—1952 ses især tydeligt på en række prøver fra overvintringslokaliteterne, hvor individtætheden er størst. Da sletten i det sene efterår og om vinteren ofte er oversvømmet i lange perioder, må de fleste dyr, der om sommeren lever på den, søge højere op på tuer og knolde indtil foråret. Der er i den følgende tabel skelnet mellem tætbevoksede tuer med *Armeria*, *Sagina*, *Festuca*, mos o. s. v. og mere sandede tuer, som i 1934 væsentlig bestod af sandede småklitter med lidt hjelme og marehalm og i 1952 af paddehatformede tuer med *Puccinellia* og *Festuca*. (Fig. 2). I tabel I er mostuer fra 1934 sammenlignet med mostuer fra 1952 (p. 186).

Det fremgår af fordelingen på tabel I af de overvintrende gæster, at såvel med hensyn til arter som med hensyn til individer, er der sket en forskydning i retning af større saltprægning; udelades antallet af de to *Dyschirius* arter, *D. obscurus* og *D. thoracicus*, som er vanskelige at placere, fordi de forekommer både på salte og ferske lokaliteter, omend aldrig på ekstremt salte (se side 194), bliver forholdet mellem 1934 og 1952 endnu grellere. På de mere sandede tuer, som i 1934 væsentlig var overvintringspladser for *Bledius are-*

Tabel I. Sammenligning mellem billefaunaen i vinterkvarter
1934 og 1952.

Table I. Comparison of composition of the beetle fauna in the
hibernation localities — hillocks — in 1934 and 1952.

	Armeria-Mostuer		Hjelme, Festuca, Puccinellia-tuer	
	1934 15 prøver	1952 32 prøver	1934 13 prøver	1952 11 prøver
Bledius tricornis.....	0	15	0	12
o Bl. spectabilis.....	0	11	0	331
o Bl. diota.....	0	0	0	1
Bl. opacus.....	8	47	0	4
Bl. longulus.....	1	0	0	0
o Bl. arenarius.....	3	14	42	0
Bl. rastellus.....	519	18	10	0
Oxypoda exigua.....	32	0	38	0
o Heterocerus flexuosus.....	0	233	1	17
Het. hispidulus.....	15	0	98	0
o Bembidion minimum.....	0	0	0	1
Bem. pallidipenne.....	3	0	102	0
o Dysch. thoracicus + obscurus.....	137	27	178	367
o Dysch. salinus.....	0	1	0	0
Dysch. globosus.....	0	18	0	3
o Dysch. chalceus.....	0	1	0	4
Dysch. impunctipennis.....	0	0	0	2
Dysch. angustatus.....	0	1	0	0
o Dichirotrichus pubescens.....	0	1	0	6
Elaphrus riparius.....	1	0	0	0
Hister aeneus.....	0	0	3	0
Ægialia arenaria.....	1	0	9	0
Psammobius sulcicollis.....	3	0	0	0
Liodes ciliaris.....	0	0	5	0
Aphodius plagiatus.....	0	4	3	8
Melanimon tibiale.....	22	0	2	0
Cneorrhinus plagiatus.....	2	1	0	0
Antal individer.....	747	392	491	755
Antal arter.....	13	14	12	11
Antal salttolerante arter.....	3	7	4	7
% salttolerante individer.....	19	73	45	96
1952/1934.....	3.9		2.03	
% salttolerante Bl. indiv.	0.6	6	81	95
1952/1934.....	3.3		2.31	
÷ Dysch. thoracicus og Dysch. obscurus				
Antal individer.....	610	365	313	387
% salttolerante.....	0.5	79	14	93
Antal arter.....	12	13	11	10
Antal salttolerante.....	1	6	2	6

narius, *Heterocerus hispidulus* og *Bembidion pallidipenne* er forandringen tydeligst, hvilket skyldes, at de mosbevoksede tuer har deres egen persisterende fauna bestående af sandgravende, xerofile arter som *Bl. rastellus*, *Bl. opacus*, *Bl. trichornis*, medens de rent sandede tuer er omtrent uden peristerende sandgravende biller.

Medens sammensætningen af arterne i vintertuerne i 1934 næsten fuldstændig dækker sommerpopulationen, mangler der i de få undersøgte vintertuer fra 1952 vigtige salttolerante arter, f. eks. *Bledius taurus*, *Bl. diota* (dog een enkelt repræsentant) og *Throgophloeus schneideri*, hvis vinterkvarter det ikke lykkedes at finde.

Den bestand, der nu beboer selve sletten, der før blandt *Bledius*-arterne praktisk taget udelukkende var befolket af *Bledius arenarius*, består dels af nogle arter, som er i stand til at tåle store svingninger i saltholdigheden, f. ex. *Bledius taurus* og *Bl. diota*, samt arter, der let fornyes ved oversvømmelser, som *Bl. spectabilis*. Endelig vil der på de mest sandede steder stadig være små kolonier af *Bl. arenarius*.

I det følgende skal gennemgås et par snit tværs over Skomager-sletten; de kan vanskeligt sammenlignes direkte med det ene snit fra 1934, dels lå dette i det nu afspærrede mineterrain, dels var prøvefladerne ikke afbildet ækvidistant for oversigtens skyld. [De to snit svarer nærmest til stykket (P XIII—P XV) i diagram 8, side 61, Bro Larsen 1936]. De to snit fra 1952 er lagt tværs over sletten på et sted, der i 1934 kun var beboet af *Bl. arenarius* samfundet. Sandet lå dengang i et tykt, stenfrit lag med mange små temporære barkanklitter i randen ofte med en dusk *Agropyrum* eller *Psamma* på toppen. De nye forhold har bevirket, at sandet er blæst bort, så sletten er blevet stenet, og en erosion omkring tuerne har helt udslettet de fleste af de ubevoksede og givet de bevoksede en knoldagtig karakter med erosionshuller omkring, som længe efter en oversvømmelse står vandfyldt, og som hindrer den jævne udbredelse af plantetæppet (se fig. 2). Et tyndt sandalgelag dækker pletvis fladen, men normal marskdannelse finder ikke sted. Med afblæsningen og erosionen er grundvandsspejlet kommet nærmere overfladen, så vandindholdet i sandet bliver væsentligt større, især i den østlige del af sletten.

På fig. 1 og 3 ses de to snit. Det første ligger vestligst, hvor den nøgne del af sletten er smallest og længst fjernet fra Vadehavets indflydelse. I den sydlige del er den sandede karakter endnu bevaret; men længere mod nord er pålejringen af klæg og algebevoks-

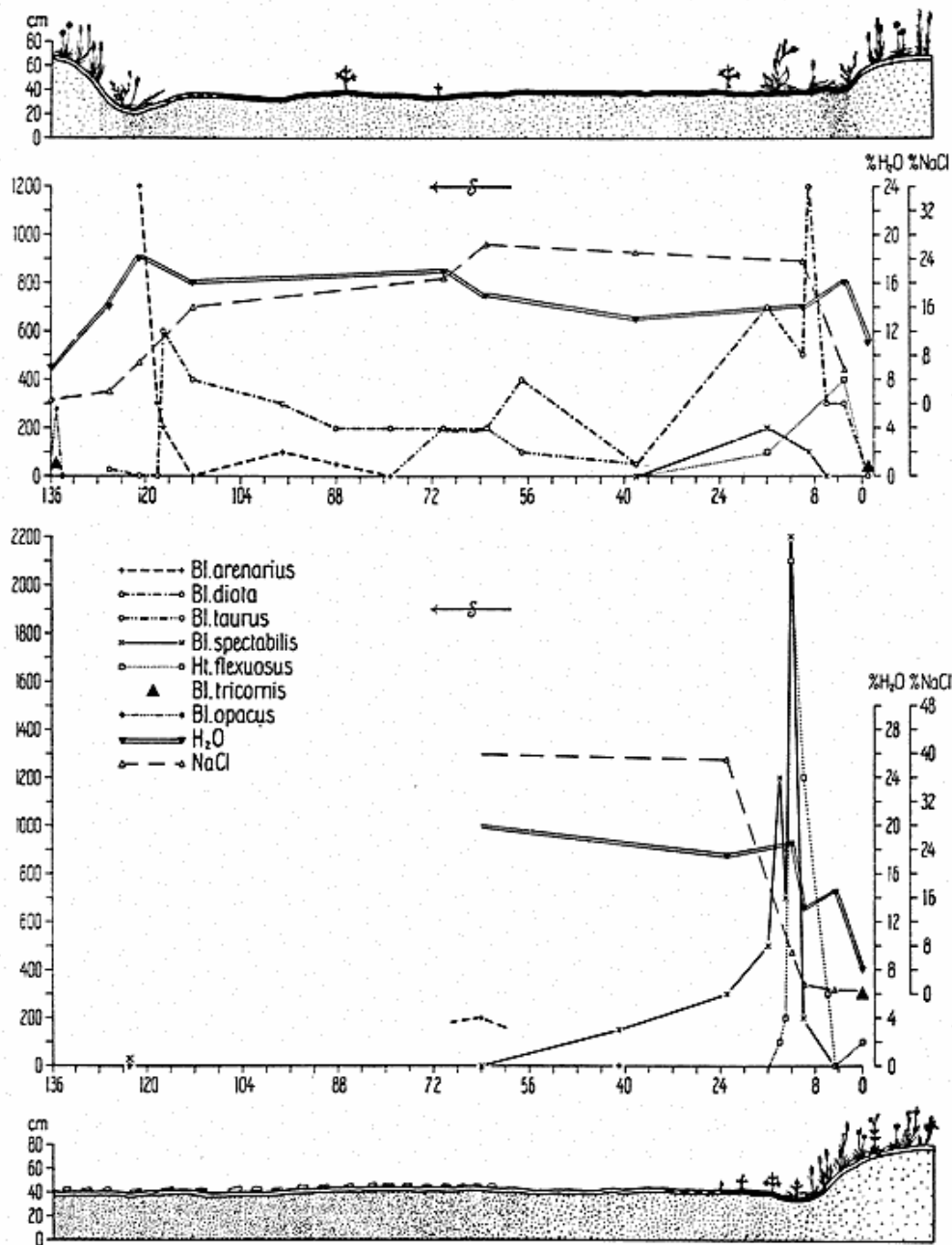


Fig. 3. Snit tværs over Skomagersletten (se fig. 1), foroven det vestlige, for-neden det østlige; øverst og nederst er de tilhørende landsokler vist. Punk-teringens tæthed angiver vandindholdet i sandet. Overfladelinjen er åben, hvor der er rent sand, plettet hvor der er sand- og klægslag blandet, og sort, hvor der er et klæg-algelag. I diagrammet viser abscissen prøvelinjen i meter, ordi-naten til venstre angiver antallet af individer af de forskellige arter pr. kva-dratmeter. Kurverne for NaCl og H₂O angiver salt- og vandindhold i sandets øverste 5 cm, målt i %.

Fig. 3. Sections across Skomagersletten (see fig. 1), western line above, eastern line below; at the top and at the bottom the corresponding land profiles are shown. The shading with small dots represents the water content of the soil.

ningen tydeligere. Vegetationen er på selve fladen meget spredt, ofte samlet på tuer: 136—126 m tæt *Plantago-Armeria-Festuca*, 126—121 m tæt *Puccinellia-Sueda*, 121—118 m rent sand, 118—88 m vegetationsløs, algeklædt sandflade, 88—70 m algeflade med spredt kveller, 70—18 m nogen algeflade, 18—4 m tuer med tæt bevoksning af *Puccinellia*, *Glaux*, *Statice* imellem spredt *Salicornia*bevoksning — mod nord tættere, 4—÷1 m tæt vegetation af *Salicornia-Puccinellia-Glaux* og ÷1—÷11 m *Armeria-Plantago-Festuca*. Populationen består længst mod syd næsten udelukkende af *Bl. arenarius* samfundet, men den større saltholdighed og marskens indflydelse på sandalaget tillader tillige tilstedeværelsen af to andre arter: *Bl. diota* og *Bl. taurus*.

Langs hele den nordlige rand af sletten er oversvømmelserne mere regelmæssige, algetæppet jævner og tilvoksningen, især af *Salicornia*, også jævner; her stiger antallet af *Bl. diota*, og samtidig optræder *Heterocerus flexuosus*, især hvor plantedækket er tættest og tillige en ny salttolerant *Bledius*art: *Bl. spectabilis*, der er den dominerende art langs Vadehavet og i lobredderne; den forekommer her kun i ganske ringe antal og skifter ofte lokalitet. Prøvelinjen ender, ligesom den begyndte, ved en tør bevokset tue med en sparsom population af *Bl. opacus* og *Bl. tricornis*.

Den østlige linje begynder i nord ved en lignende tue, den er her kun afbildet til midten af sletten, hvor denne bliver stærkt stenet og uden gravende biller. Vegetationen er særdeles spredt undtagen ved udgangspunktet, hvor den består af *Armeria*, *Plantago*, *Sedum*, *Centaureum* og andre xerophile planter (0—4,5 m), 4,5—10 m tæt *Puccinellia-Salicornia-Sueda*, 10—14 m ren, tæt *Salicornia*, 14—23 m spredt *Salicornia*, 23—64 m nogen sandflade med spredte sand-algepletter og 64—225 m stenet sandflade.

Tuen mod nord rummer den sædvanlige fauna; *Bl. tricornis*, *Bl. opacus*, men også *Bl. rastellus* forekommer. Den regelmæssige bræmme af *Salicornia* og *Puccinellia* giver straks anledning til et maximum af *Heterocerus flexuosus*, og derefter følger en tæt bestand af *Bl. spectabilis*, som her finder bedre kår end mod vest, den tynder ud, samtidig med at algalaget bliver tyndere; udenfor denne zone er jordbunden rent sand, og en svag bestand af *Bl. arenarius*

The double surface-line is open where we have pure sand, open with dots when sand and clay are mixed and black when covered with clay and algae. In the diagram the abscissae represents the sample line in meters and the ordinate, to the left, the number of individuals pr. square meter of the various species. The curves for NaCl and H₂O shows the salt and water content within the uppermost 5 cm of the sand, measured in %.

Tabel II. Fordelingen af *Bl. spectabilis* og *Bl. diota* på prøveflader langs Skomagerslettens nordside fra øst til vest.

Table II. Relation between *Bl. spectabilis* and *Bl. diota* from six localities on the northside of Skomagersletten from East to West. (Fig. 1, text no. 5).

Pøve Nr. ÷	Bl. spectabilis	Bl. diota	0/0 Bl. spectabilis	Bl. spectabilis		
				imago	larve	puppe
5—0	48	0	100	4	44	8
0—5	38	0	100	4	38	10
5—10	32	0	100	11	21	34
10—20	24	8	75	6	18	25
20—25	4	28	14	2	2	50
25—30	3	30	10	3	0	100

Tabel III. Fordelingen af billefaunaen på prøveflader langs den vestlige side af Skomagersletten.

Table III. Composition of beetle communities on various localities along western side of Skomagersletten.

	5 prøver fra vestlige del af sletten 9/8 1952, fig. 1, nr. 1. 5 samples from the western part, fig. 1, text no. 1.	10 prøver fra sydlig del af sletten 9/8 1952, fig. 1, nr. 2. 10 samples from the southern part, fig. 1, text no. 2.	10 prøver fra overgangszone 7/8 1952, fig. 1, nr. 3. 10 samples from the transition-zone, fig. 1, text no. 3.	10 prøver fra Bl. taurus-Bl. diota zone 7/8 1952, fig. 1, nr. 4. 10 samples from Bl. taurus-Bl. diota-zone, fig. 1, text no. 4.
<i>Bl. spectabilis</i>	—	—	—	1
<i>Bl. taurus</i>	—	—	—	6
<i>Bl. diota</i> , imago.....	167	—	9	10
— — larve	4	—	2	6
— — puppe	20	—	7	12
<i>Bl. arenarius</i> , imago	—	57	4	1
— — larve	—	29	—	—
— — puppe	—	18	—	—
<i>Trogophloeus schneideri</i>	18	—	—	—
<i>Dyschirius</i>	5	—	—	—
Fluelarve	—	—	1	—
Fluepupper	4	—	—	3
<i>Scatella</i> , pupper	—	2	—	—

træffes. (64 m med 2 i 1/100 m² prøve er en tilfældighed), og de næste 200 m er praktisk taget uden billesamfund og gør et meget „sterilt“ indtryk.

Grunden til, at *Bl. spectabilis* er så talrig på denne linje i forhold

til linje 1 er bl. a. (se senere), at tilførselen fra de permanente bopladser ved Ho Bugt er større, fordi området ligger nærmere; der vil derfor kunne forventes en jævn aftagen i tæthed mod vest og en stedse større iblanding af *Bl. diota*. Tabel II belyser dette forhold fra seks lokaliteter op langs nordsiden af sletten (se fig. 1, tekst nr. 5).

Foruden denne prøveserie og de to prøvelinjer er fladens fauna undersøgt på enkelte andre steder.

I den vestligste del langs vegetationsranden findes et område, fig. 1, nr. 1, med særlig tæt population af *Bl. diota*; gennemsnit af 5 prøver var 38 pr. 1/100 m² (Tabel III), tillige fandtes *Trogophloeus schneideri* talrigt. Fra et område mod sydvest med rent sand stammer 10 prøver (fig. 1, nr. 2), der viser en ren bestand af *Bl. arenarius*, medens de to næste prøvetagninger er fra mere blandede områder (fig. 1, nr. 3 og 4), hvor individantallet bliver ringere, medens artsantallet stiger.

Selvom den endnu ikke tilgroede del af Skomagersletten gør et meget ensartet indtryk, vil stikprøver som de i tabel II og III anførte være meget forskellige, og flere andre kombinationer kan fås ved prøvetagninger på andre pletter, som i små, men karakteristiske træk økologisk afviger fra hinanden; men hovedtendensen vil være, som de to ovenfor omtalte prøvelinjer angiver.

En arts succes på en ny lokalitet afhænger af, i hvor høj grad de faktorer, der udgør det nye miljø, nærmer sig artens optimum.

Skomagerslettens miljø forandrer sig så hurtigt, at de arter, som for få år siden levede under optimale kår, nu må give plads for andre, for hvem biotopen nu nærmer sig tilstande, der tillader en persisterende optræden. Med hensyn til de dyr, der behandles i denne undersøgelse, vil sådanne tilstande bestå i den rigelige og tilstrækkelige føde, at fjender og parasitter ikke udgør en katastrofal faktor, med hensyn til *Bledius*arterne tillige, at substratet har en sådan konsistens, at dyrene kan tilfredsstille deres instinkter for den meget komplicerede yngelpleje, de har, og endelig, at de fysiske faktorer svinger indenfor de grænser, som tolereres af den pågældende art.

Betragtes to af pionerarterne på Skomagersletten, *Bledius diota*, som nu danner persisterende kolonier og *Bl. spectabilis*, hvor nye individer stadig føres ind på sletten fra Ho Bugt, kan man udlede forskellige begrænsede faktorer af deres optræden her.

Ernæringen: Dyrene lever af grønalger, blågrønalger og diatomeer, som de rasper og slikker af sandskornene ved hjælp af særlig

tilpassede munddele. Tages der sandalgeprøver fra de forskellige lokalitetsprøver [1. Ho Bugts algeflader (*Bl. spectabilis* karakterhabitat), 2. Skomagerslettens algeflader, 3. overvintringstuer, 4. lavninger med fint sand fra marginalklitterne, 5. tilgroede xerophile marginaltuer], og anbringes ufodrede dyr ved hver prøve, får man ved at tælle de afgivne ekskrementer et begreb om intensiteten af fødeoptagelsen fra de forskellige sandalgesamfund.

Tabel IV. Forsøg over fødeoptagelse hos *Bledius spectabilis*.

Table IV. Feeding experiments with *Bl. spec.* offered algae from different types of biotopes. 1. Sand-algal layer from Ho Bugt, (*Bl. spectabilis* characterhabitat). 2. Sand-algal layer from Skomagersletten. 3. Hibernation localities. 4. Fine sand from marginal dunes. 5. Hillocks with dense vegetation and thick algal layer.

	1	2	3	4	5
Antal ekskrementer	363	355	169	33	437
Feeding activity (i. e. number of excrements)					

Tallene viser, at alger fra alle 5 lokaliteter ædes af *Bl. spectabilis*, men at intensiteten er forskellig. Lokalitet 4 har kun en intensitet på 33, sandet er så fint og algebevoksningen så ringe, at denne arts grove munddele ikke er i stand til at afraspe tilstækkelig føde. Lokalitet 4 beboes aldrig om sommeren af *Bl. spectabilis*, men kun af slægtens mindste arter *Bl. baudii* og *Bl. longulus*.

Lokalitet 3 har intensiteten 169; her er sandet tilstrækkelig groft, men algebevoksningen er så ringe, at dyrene normalt ikke har nogen mulighed for at skaffe sig føde nok; når tallet alligevel bliver så stort som 169, skyldes det, at prøven blev dyrket under glas og algerne derfor voksede ekstraordinært. *Bledius spectabilis* bliver aldrig her om sommeren.

En analyse af sandalgeprøverne viser, at der er en karakteristisk forskel på næringsindholdet i de tre prøver, som giver den største ædeintensitet, idet lokalitet 1 og 2 kendetegnes ved et meget stort indhold af diatomeer, medens disse mangler på lokalitet 5. Prøver af tarmindehold viser, at diatomeer spiller en stor rolle i ernæringen. Diatomeer er et værdifuldt næringsmiddel på grund af deres oljeindhold, og man kunne måske forestille sig, at den større ædeintensitet på lokalitet 5 simpelthen skyldes, at næringsstoffet her er mindre værdifuldt, og derfor kræves større optagelse af det. Kolonier af *Bledius*arter bliver heller aldrig så tætte på lokalitet 5 som på 1 og 2.

Løvrigt er der lighed i artssammensætningen af alger på de fem

lokaliteter, men voksemåden og udformningen af algetæppet er forskelligt, både *Phormidium* og *Nostoc* findes på lok. 1, 2, 3, 4 og 5; men på lok. 1 er algetæppet blødt og slimet, på lok. 2 fedt og slimet og på lok. 5 bulet og skorpeagtigt med tykke slimkapper om algetrådene. Lok. 3 har ofte udformet lange algetråde og lok. 4 små, enkelte, fine tråde og slimetræk på de enkelte sandskorn.

Lokalitet 2 har intensitet 355. Sand og tæthed af alger tillader arten at anvende det specialiserede mundværktøj, og de trives ubegrænset på denne kost. Lokalitet 2 er artens naturlige yngleplads på Skomagersletten. Lokalitet 1 er derimod den naturlige yngleplads ved Ho Bugt, hvor arten udfolder sig rigest.

Lokalitet 5 har 437 ekskrementer. Sandet er meget fint, men det tykke algelag egner sig særdeles godt til næring og behandles let af munddelene. *Bl. spectabilis* findes imidlertid aldrig her om sommeren, lokaliteten optages af små arter som *Bl. rastellus*, *Bl. opacus* og den større *Bl. tricornis*. Årsagen hertil er bl. a., at lokaliteten er for tør; først i meget stor dybde vilde sandet nå den fasthed, der er betingelsen for, at den komplicerede rede kan bygges, og i den dybde anlægges ingen reder, og den periodiske skorpeagtige, tørre overflade tillader ikke dyrene i sommermånederne at samle tilstrækkeligt forråd.

Disse forsøg viser, at Skomagerslettens algeflader skulde byde *Bl. spectabilis* gode ernæringsforhold og således for den sags skyld være velegnet til permanent boplads.

Forsøg på at fodre *Bl. spectabilis* med alger med forskellig saltindhold viser, at skønt algelaget på de permanente bopladser ofte har høj saltprocent, 20—30—40 ‰, er ædeaktiviteten størst ved det laveste saltindhold (Tabel V). Dyrene kan ikke undgå i perioder at få meget salt føde, men de er da i stand til at udskille salt i høj koncentration.

Tabel V. Fodringsforsøg med *Bl. spectabilis* med alger med forskellig saltkoncentration.

Table V. Feeding experiments on *Bl. spectabilis* offered algae of different salt-concentration.

	‰ NaCl	49	34	22	10	0
Antal ekskrementer		173	241	282	326	458
Feeding activity (i. e. number of excrements)						

De indvandrede arters succes betinges desuden af antallet af fjender. To typer kommer her særlig i betragtning: *Dyschirius*arterne og deres larver samt angreb af svampe af *Laboulbiliales*gruppen.

Fra sandede ferske til moderat salte lokaliteter kendes fra Skallingen *Dyschirius thoracicus*, *D. obscurus*, *D. politus*, *D. impunctipennis*, *D. globosus*, *D. angustatus*, medens de salte, klægholdige lokaliteter kun rummer *D. chalceus* og *D. salinus*. *D. angustatus*, *D. politus* og *D. aeneus* er nu sjældne, men *D. thoracicus*, *D. obscurus* og *D. globosus* er særdeles hyppige arter. *D. salinus* er ret almindelig på salte lokaliteter, men *D. chalceus* er altid en sjælden art. Alle de nævnte arter findes nu på Skomagersletten; forholdet mellem arterne fremgår bl. a. af optællinger fra vinterkvartererne, hvor dyrene koncentrerer:

D. thoracicus + *D. obscurus* 375, *D. politus* 0, *D. impunctipennis* 2, *D. globosus* 19, *D. angustatus* 1, *D. æneus* 0, *D. chalceus* 5, *D. salinus* 2.

Medens en art som *Bl. spectabilis* og i endnu højere grad *Bl. diota* og *Bl. taurus* på de permanente bopladser ved Ho Bugt og i indervaden kun har *D. chalceus* og *D. salinus* i kolonierne — og kun ca. 1 pr. 100 individer, vil de, når de skal invadere de nye områder på Skomagersletten, møde en langt større tæthed af deres fjender. F. eks. var der på en prøvelinje i 1951 1 *Dyschirius* for hver 11 *Bledius* (*Bl. arenarius* medregnet), på lokaliteterne i 1952 var f. eks. i en prøveserie (25 prøver), 1 for hver 16 *Bledius*, og i en anden (10 prøver), 1 for hver 37, hvilket kunne tyde på, at lokaliteterne nu er mere gunstige for invasion af *Bledius*; men dette er sikkert en forhastet slutning, for vel er de gentagne salte oversvømmelser ugunstige for de almindelige *Dyschirius*-arter, men de mange tuer spredt over hele sletten tjener som tilflugtssted, hvorfra ekskursioner foretages af det letbevægelige overfladedyr, såsnart vejret tillader det. Det er almindeligt om sommeren på disse tuer at finde mere end 10 *Dyschirius obscurus* og *D. thoracicus* pr. prøve (1/100 m³), og forholdet mellem *Bledius* og *Dyschirius* f. eks. på *Bl. spectabilis*' overvintringslokaliteter (328 *Bledius* til 359 *Dyschirius* fra 7 prøver den 9/11 1952) tyder ligeledes på, at de er langt almindeligere, end sommerprøverne på fladerne viser.

Det må indrømmes, at *Dyschirius*-arterne, måske med undtagelse af *D. chalceus* ikke betyder nogen fare for voksne *Bl. spectabilis* og *Bl. taurus*, de store arter, men for deres larver betyder de en reel fare, når disse er udover den alder, hvor de beskyttes af moderen, og *Bl. diota* og de mindre arter bukker let under også som imagines.

I 1950 indsamledes *Bl. diota* og *Bl. taurus* på Skomagersletten. Det viste sig, at langt mere end halvdelen var angrebet af svampe, også på *Bl. spectabilis* fandtes de. Dette fænomen er aldrig trods

flere tusind fund iagttaget på dyrenes normale bopladser på østsiden af Skallingen [i 1951 fandtes dog 1 eksemplar af *Bl. diota* fra indervaden med *Laboulbiliales* på, men det er det eneste iagttagne]. Næste år, i 1951, var i en række prøver 40 % af de hærtnede individer af *Bl. diota* på Skomagersletten inficerede, medens de nyklæk-



Fig. 4. Hoved af *Bledius spectabilis* med bevoksninger af svampe på antenner og munddele.

Fig. 4. Head of *Bledius spectabilis* overgrown by fungi on antennae and mouth parts.

kede individer ingen svampe havde. I 1952 og 1953 var angrebet meget ringe.

Det er ofte blevet sagt, at svampeangreb af *Laboulbiliales* ingen gener har for værten, og at denne nærmest må betragtes blot som bærer af svampekolonierne; hvor ubegrundet denne påstand er, ved jeg ikke, men for arter af slægten *Bledius* kan et svampeangreb

ofte få katastrofale følger, fordi svampekolonierne sidder på munddele og på antenner (fig. 4). I første tilfælde hindres den meget specialiserede funktion af munddelene, og dyret dør simpelthen af sult, og i sidste tilfælde hindres orienteringen for dyrene, de bliver rastløse, løber omkring på overfladen og søger at rense følehornene; fødeoptagelsen standser, og dyrene dør i løbet af kort tid. Effekten af angreb på bagkrop og under dækvingerne er ikke iøjnefaldende, men det er mit indtryk, at disse dyr dør hurtigt i kulturer. Måske var disse angreb årsag til, at det mislykkedes for en stor del af populationen af *Bl. diota* i 1951 at nå vinterkvartererne; de fandtes som døde rester i oktober på sommerlokaliteterne, så forårspopulationen blev stærkt decimeret.

Bl. diota har stadig været den hårdest angrebne, men i de to sidste år er angrebet både på *Bl. diota*, *Bl. taurus* og *Bl. spectabilis* faldet til noget betydningsløst, samtidig med at populationerne af disse arter er blevet tættere. Det er min opfattelse, at de salttolerante arter fortrinsvis angribes af *Laboulbiliaceer*, når de invaderer mere ferske biotoper med stærkt svingende saltholdighed, medens de til ferske lokaliteter tilpassede arter ikke angribes. Følgen vil da være, at de arter, der som pionerer trænger frem på en lokalitet, der endnu er mere fersk end de optimale biotoper, vil møde en ekstra modstand, fordi nogle af deres fjender: Snyltesvampe og de almindelige *Dyschirius*-arter trives bedre her end ved de saltholdigheder, som findes på dyrenes normale bopladser. Det er ikke — synes det — den store saltholdighed i sig selv på disse bopladser, der begunstiger trivselen af *Bl. spectabilis* og *Bl. diota*, idet dyrene tværtimod har foranstaltninger til at undgå saltet (Bro Larsen, 1952), men de salttolerante arter er mere konkurrencedygtige her på grund af saltholdighedens selektive virkning på arternes fjender.

De meget store svingninger i salt- og vandindhold, som karakteriserer Skomagersletten, tåles bedst af arter som *Bl. taurus* og *Bl. diota*, som trods alt hører hjemme på lokaliteter med lignende dårlige afvandingsforhold, og som graver meget dybe gange og har mindre komplicerede yngleforhold; disse dyr vil derfor findes længst mod vest og sende udløbere ind i den vigende *Bl. arenarius* population. De ferske perioder synes at betyde den største fare, fordi svampeangreb da bliver hyppigere.

Bl. spectabilis forekommer stadig strøgvis, bl. a. fordi dens komplicerede redebygning kræver fast sand, som det dannes ved tidevandets daglige sugning langs vadehavskysten; den trænger derfor frem langs hjulspor og indstrømningssteder, hvor mulighederne

for nye tilførsler er størst, og sandet suges fastere sammen. Imidlertid er hele denne arts rytme tilpasset til daglig submersion ved flodtid og dræning ved ebбетid; under submersion lukkes fodergangene, og dyrene sidder stille uden at æde. På Skomagersletten findes en sådan regelmæssighed ikke, både perioder med submersion og perioder med udtørring er ofte langvarige og fødesamling hindres i længere tid, enten fordi lokaliteten er vanddækket, eller fordi algerne er tørret ind; disse forhold kan få indflydelse på populationens trivsel. F. eks. var sommeren 1952 meget kølig og solfattig, og larveudviklingen blev overalt stærkt forsinket, endnu 8/11 fandtes enkelte uklækkede pupper på Ho Bugt lokaliteterne; de var endnu levende, og det lykkedes i kulturer at klække nogle (11/12 og 20/12); men på Skomagerslettens rigeste *Bl. spectabilis* lokalitet XIII var endnu *talrige* larver og pupper under vandet; en del så friske ud og var nylig døde, medens andre var brunlige og døde før længst. De mange, lange oversvømmelser denne våde sommer har her under de dårlige afdræningsforhold forsinket udviklingen abnormt længe, indtil de faldende efterårstemperaturer (-5° ved overfladen den 8/11) har umuliggjort en klækning, så passende vinterkvarterer kunde opsøges; der fandtes ikke en eneste imago tilbage på sommerlokaliteterne, og hele denne bestand af ikke færdigudviklede individer må være gået tabt. I tabel III, kolonne 4, belyses det samme forhold, idet de østlige bestande på grund af oftere og længere vanddækning rummer en større procentdel af larver på et givet tidspunkt.

Et andet karakteristisk træk er, at populationen er usædvanlig pletvis og strøgvis fordelt og er stærkt svingende fra år til år; dette skyldes, at afdræningen er så dårlig, således at der pletvis opstår meget høje saltkoncentrationer. Dette er ganske vist også tilfældet på indervaden, hvor *Bl. diota* og *Bl. taurus* hører til, men her betyder en stigning i saltholdigheden oftest en udtørring og sænkning af grundvandet, således at dyrene kan opholde sig dybt i gangene, hvor sandet er mindre saltholdigt; men på Skomagersletten er saltholdigheden ofte oppe på over 50 %, inden grundvandet er sunket under sandets overflade. Dyrene kan derfor ikke grave sig dybere ned, men må afvente overfladens tørring, således at de, der endnu lever, kan grave sig op og forlade lokaliteten og søge sig en ny, lidt højere beliggenhed, som måske kort tid efter bliver for tør og ikke har føde nok, hvorefter igen andre lokaliteter opsøges. Den stadige skiften og de ugunstige forhold, som periodevis rammer yngelen, som ikke kan undfly, gør, at store dele af bestanden

går tabt. Helt hen i oktober-november flytter dyrene, endnu ved 7° så jeg talrige af dem sværme i luften over Skomagersletten på et tidspunkt, hvor de vandmættede lokaliteter målte 50 ‰ NaCl (24/10).

Den ovenfor beskrevne analyse af udviklingen på Skomagersletten er langt fra færdig, idet det bl. a. fortrinsvis er forandringerne på de ubevoksede, sandede områder, der er behandlet. De meget store dele af den gamle havrending, som nu er meget tyndt bevokset med marskengens planter, og som før var rent sanddækkede flader beboede af *Bledius arenarius*, er ikke færdigundersøgte; de beboes af en tynd bestand af *Heterocerus flexuosus* og *Bl. spectabilis* samt *Bl. tricornis*, som også optræder visse steder i den egentlige marskeng.

Tilgroningen af Skomagerslettens havrending begyndte normalt med en udferskning, da digespærringen blev effektiv, men overgik i en anden fase, da oversvømmelserne med saltvand fra Ho Bugt siden begyndte. Denne forandring reflekteredes hurtigt i faunaen, således at salttolerante dyr vandrede ind med de store højvander og i højere grad formåede at danne persisterende kolonier på bekostning af den oprindelige fauna, som oftere og oftere blev udsat for ugunstige kår.

De arter, der først koloniserede sletten efter dens saltprægning, var arter som *Bl. diota* og *Bl. taurus*, der er bedst tilpassede til de store svingninger i salt- og vandindhold, som periodiske oversvømmelser giver.

Bl. spectabilis, hvis normale biotop er den øverste del af tidevandszonen, har sværere ved at manifestere sig og er afhængig af tilførsler fra biotoperne ved Ho Bugt, hvilket ses af populations-tæthedens dalen fra øst til vest (tabel V). *Bl. spectabilis* er tilpasset til de forhold, som korte, regelmæssige submersioner giver, og de langvarige oversvømmelser eller udtørninger vil være ugunstige og udløse en aktivitet, der får dyrene til at vandre bort og søge nye bopladser, hvorved yngelen atter og atter ledes tilbage på ugunstige steder og går tabt.

Den modstand, som pionererne møder på de nye lokaliteter, er sammensat af flere faktorer; en vigtig faktor synes saltholdigheden at være. Ganske vist ser det ikke ud, som om selve saltet er nødvendigt for dyrene, idet de f. eks. samler deres føde, når saltholdigheden er ringest; stillet overfor fødeprøver med forskellig saltholdighed viser de størst ædeaktivitet overfor de mest ferske (tabel

V), og endelig er de i besiddelse af osmoregulatoriske tilpasninger til at skaffe sig af med saltet, når de har indtaget særlig salt kost. Når imidlertid saltholdigheden er stor, formindskes konkurrencen mellem arter indenfor samme slægt, antallet af fjender blandt *Dyschirius*-arterne bliver ringere og angrebene af parasiter færre.

Denne undersøgelse er udført på Skallingen, og jeg skylder professor Niels Nielsen tak for de gode arbejdsmuligheder her. Undersøgelsen er betalt af Universitetets zoologiske Laboratorium, ligesom det eksperimentelle arbejde er udført på dette; jeg er professor Ragnar Späreck taknemmelig for den støtte, han på disse områder har ydet mig.

En række kolleger har hjulpet mig med arbejdet, også til dem står jeg i taknemmelighedsgæld. Det gælder adjunkt Hans Rævs-kjær og cand. mag. Sten Rasmussen, der har hjulpet mig med prøvetagningen, cand. mag. Thyge Christensen, der har foretaget bestemmelserne af alger og diatomeer i sandet, cand. mag. Børge Jakobsen, der har tegnet et kort over Skomagerslettens nuværende udseende og Universitetets kemiske Laboratorium, der har foretaget saltholdighedsbestemmelserne.

Tegnearbejdet er udført af hr. W. Hobel og fru B. Strubberg.

LITERATUR

- Bro Larsen, Ellinor*, 1936: Biologische Studien über die tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. Vidensk. Medd. fra Dansk nat. Foren. Bd. 100.
Bro Larsen, Ellinor, 1951: Studies on the soil fauna of Skallingen. Oikos. 3: II. Copenhagen.
Bro Larsen, Ellinor, 1952: On subsocial beetles from the salt-marsh, their care of progeny and adaptation to salt and tide. Trans. Ninth. Ent. Congr. Vol. 1. Amsterdam.

ABSTRACT

This paper describes an analysis of part of the Skallingen peninsula — Skomagersletten — where once the North Sea broke through and swept away the coast dunes, so that the North Sea water united with the water behind the peninsula, in Ho Bugt (fig. 1). After this flood-wave a dike was built across the hole in the dune-row in order to prevent the North Sea water to come in again.

The area behind the dike began to fresh out, vegetation covered the white sand and the beetle communities living here were of fresh character. This was the situation in 1934.

Later on the creeks in the marsh land along Ho Bugt have eroded themselves backwards (fig. 1) so that also the area so far west as behind the dike more and more often was covered by the tide coming in from the Ho Bugt side. This means that the soil got more and more salt and that the sand was covered by a layer of clay. Conditions are now sub-optimal for the formerly persisting beetle communities, and the invading salt-tolerating species more often succeed in establishing themselves. The dominating species have now in 1952 changed to typical salt-tolerating species.

Table 1 shows the change of the fauna in the hibernation quarters from 1934 to 1952, and the diagrams (fig. 3) give two sections from Skomagersletten showing the area which in 1934 was inhabited by the *Bledius arenarius* community only, now being invaded by *Bl. diota*, *Bl. taurus*, *Heterocerus flexuosus* and *Bl. spectabilis*, true salt-tolerating species.

Bl. diota and *Bl. taurus* are the most adapted species being able to tolerate great fluctuations in salt and water content as a consequence of longlasting periodical submersion.

Bl. spectabilis which belongs to the innermost part of the true tidal zone has to face more difficulties and is dependant on new introduction from the biotopes along Ho Bugt, a thing which is shown by the sinking population-density from east to west (table V). *Bl. spectabilis* is adapted to shortlasting, regular submersions, such which are produced by the tide, and longlasting submersion and drying-up is unfavourable and releases an activity, which sets the animals to wander away and to seek new dwelling places, wherewith the progeny over and over again is led back to unfavourable localities and thus is lost.

The resistance met by the pioneers on the new localities comprises several factors; an important factor seems to be the salinity. That is to say, it does not look as if the salt in itself is necessary for the animals, as they f. inst. collect their food, when the salinity is at its lowest; offered food samples with various content of salt they show the greatest eating activity towards the freshest (table V), and finally they are in possession of osmo-regulatoric adaptations to get rid of the salt, when they have taken in particularly salt food. When, however, the salinity is great, the competition among species from the same genus diminishes, the number of enemies among the *Dyschirius* species gets smaller and the attacks of parasites scarcer.

V), og endelig er de i besiddelse af osmoregulatoriske tilpasninger til at skaffe sig af med saltet, når de har indtaget særlig salt kost. Når imidlertid saltholdigheden er stor, formindskes konkurrencen mellem arter indenfor samme slægt, antallet af fjender blandt *Dyschirius*-arterne bliver ringere og angrebene af parasiter færre.

Denne undersøgelse er udført på Skallingen, og jeg skylder professor Niels Nielsen tak for de gode arbejdsmuligheder her. Undersøgelsen er betalt af Universitetets zoologiske Laboratorium, ligesom det eksperimentelle arbejde er udført på dette; jeg er professor Ragnar Spärek taknemmelig for den støtte, han på disse områder har ydet mig.

En række kolleger har hjulpet mig med arbejdet, også til dem står jeg i taknemmelighedsgæld. Det gælder adjunkt Hans Rævs-kjær og cand. mag. Sten Rasmussen, der har hjulpet mig med prøvetagningen, cand. mag. Thyge Christensen, der har foretaget bestemmelserne af alger og diatomeer i sandet, cand. mag. Børge Jakobsen, der har tegnet et kort over Skomagerslettens nuværende udseende og Universitetets kemiske Laboratorium, der har foretaget saltholdighedsbestemmelserne.

Tegnearbejdet er udført af hr. W. Hobel og fru B. Strubberg.

LITERATUR

- Bro Larsen, Ellinor*, 1936: Biologische Studien über die tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. Vidensk. Medd. fra Dansk nat. Foren. Bd. 100.
Bro Larsen, Ellinor, 1951: Studies on the soil fauna of Skallingen. Oikos. 3: II. Copenhagen.
Bro Larsen, Ellinor, 1952: On subsocial beetles from the salt-marsh, their care of progeny and adaptation to salt and tide. Trans. Ninth. Ent. Congr. Vol. 1. Amsterdam.

ABSTRACT

This paper describes an analysis of part of the Skallingen peninsula — Skomagersletten — where once the North Sea broke through and swept away the coast dunes, so that the North Sea water united with the water behind the peninsula, in Ho Bugt (fig. 1). After this flood-wave a dike was built across the hole in the dune-row in order to prevent the North Sea water to come in again.

The area behind the dike began to fresh out, vegetation covered the white sand and the beetle communities living here were of fresh character. This was the situation in 1934.