

Universität Bremen
Fachbereich 2: Biologie / Chemie

Bachelor-Thesis
Studiengang Biologie

**Effekte spezifischer Merkmale von Räuber
(*Carcinus maenas*) und Beute (*Littorina littorea*)
auf die Wirksamkeit von Risiko-Signalen**

Erstgutachter: Dr. Markus Molis
Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung

Zweitgutachter: Prof. Dr. Wilhelm Hagen
Universität Bremen

vorgelegt von:

Nils Sören Häfker

Matrikelnummer: 2224509
Arberger Heerstraße 114
28307 Bremen
E-Mail: soeren_haefker@web.de

Bremen, 22.07.2010



Inhaltsverzeichnis

I	Abkürzungsverzeichnis	I-1
II	Abstract	II-1
III	Zusammenfassung	III-1
1	Einleitung	1
2	Material & Methoden	9
2.1	Untersuchungsorte	9
2.1.1	Sylt	9
2.1.2	Helgoland	10
2.2	Versuchsorganismen	11
2.2.1	<i>Littorina littorea</i>	11
2.2.2	<i>Carcinus maenas</i>	13
2.3	Design und Aufbau des Versuchs	15
2.3.1	Versuch (1): Geographische Herkunft von Räuber und Beute	18
2.3.2	Versuch (2): Geschlecht und Ernährung des Räubers	18
2.3.3	Versuch (3): Größe der Beute	19
2.4	Antwortvariablen und Probennahme	20
2.4.1	Eiproduktion	20
2.4.2	Kopulationsverhalten	23
2.4.3	Konsumption	24
2.4.4	Schalendicke	25
2.5	Statistische Auswertung	25
3	Ergebnisse	27
3.1	Versuche	27
3.1.1	Versuch (1): Geographische Herkunft von Räuber und Beute	27
3.1.2	Versuch (2): Geschlecht und Ernährung des Räubers	29
3.1.3	Versuch (3): Größe der Beute	32
3.2	Zeitlicher Verlauf	34

4	Diskussion	36
4.1	Nachweis eines Risiko-Effekts.....	36
4.2	Geographische Herkunft von Räuber und Beute	37
4.2.1	Effekt bei Helgoländer Schnecken	37
4.2.2	Kein Effekt bei Sylter Schnecken	39
4.2.3	Unterschied zwischen Helgoländer und Sylter Kontrolle	40
4.2.4	Ursache des Unterschiedes zwischen Helgoland und Sylt	41
4.3	Geschlecht und Ernährung des Räubers	42
4.3.1	Einfluss auf Eizahl und Kopulationsverhalten	42
4.3.2	Faktor Krabbengeschlecht	43
4.3.3	Faktor Krabbenernährung	44
4.4	Größe der Beute	46
4.4.1	Kein Einfluss auf Eizahl und Kopulationsverhalten	46
4.4.2	Einfluss auf das Fraßverhalten	48
4.4.3	Zusammenhang: Schneckengröße und Schalendicke	48
4.5	Auswirkungen auf die Artengemeinschaft	49
4.6	Relevanz	51
4.7	Synthesis	52
4.8	Ausblick	52
5	Literaturverzeichnis	54
IV	Danksagung	IV-1
V	Eigenständigkeitserklärung	V-1
VI	Anhang.....	VI-1

I Abkürzungsverzeichnis

Im Folgenden sind die verschiedenen Versuchsansätze beschrieben. Ansätze mit Krabben sind als Behandlungen definiert, Ansätze ohne Krabben als Kontrollen. Sofern nicht anders gekennzeichnet, wurde Helgoländer *L. littorea* mit einer Größe von 20-25 mm verwendet.

L _H _C _H :	<i>L. littorea</i> und <i>C. maenas</i> aus Helgoland
L _H _C _S :	<i>L. littorea</i> aus Helgoland und <i>C. maenas</i> aus Sylt
L _H :	<i>L. littorea</i> aus Helgoland ohne <i>C. maenas</i> (Kontrolle)
L _S _C _H :	<i>L. littorea</i> aus Sylt und <i>C. maenas</i> aus Helgoland
L _S _C _S :	<i>L. littorea</i> und <i>C. maenas</i> aus Sylt
L _S :	<i>L. littorea</i> aus Sylt ohne <i>C. maenas</i> (Kontrolle)
C♂_M:	<i>Mytilus</i> -gefütterter männlicher <i>C. maenas</i> und <i>L. littorea</i>
C♀_M:	<i>Mytilus</i> -gefütterte weibliche <i>C. maenas</i> und <i>L. littorea</i>
C♂_L:	<i>Littorina</i> -gefütterter männlicher <i>C. maenas</i> und <i>L. littorea</i>
C♀_L:	<i>Littorina</i> -gefütterte weibliche <i>C. maenas</i> und <i>L. littorea</i>
K:	<i>L. littorea</i> ohne <i>C. maenas</i> (Kontrolle)
L _G _C+:	<i>L. littorea</i> (>24 mm) und <i>C. maenas</i>
L _G _C-:	<i>L. littorea</i> (>24 mm) ohne <i>C. maenas</i> (Kontrolle)
L _k _C+:	<i>L. littorea</i> (<20 mm) und <i>C. maenas</i>
L _k _C-:	<i>L. littorea</i> (<20 mm) ohne <i>C. maenas</i> (Kontrolle)
SD:	Standardabweichung
SE:	Standardfehler
ANOVA:	ANalysis Of VAriances
TMII:	Trait-Mediated Indirect Interaction
DMII:	Density-Mediated Indirect Interaction

II Abstract

Trait-mediated interactions are increasingly gaining relevance in the understanding of predator-prey-systems. However, in comparison to the field of density-mediated, consumptive interactions here the knowledge is very scarce. The causes for variation in the strength of such risk-effects are particularly little investigated.

This study investigates differences in the risk-reaction of common periwinkle *Littorina littorea* to the green crab *Carcinus maenas* which can vary among populations. The influence of the crab on *L. littorea* is reviewed in a manipulative laboratory-experiment with factorial design by means of the egg number, the mating- and feeding-behaviour and the shell thickness. Three experiments were run in spring of the year 2010 (24.04.-08.06.2010). The experimental organisms were kept in aquaria with the snails in a PVC-tube to exclude density-mediated effects between predator and prey. In the first experiment snails from Helgoland were kept in the presence of crabs from Helgoland or Sylt or in the absence of crabs. Additionally, snails from Sylt also were kept in the presence of crabs from both sites or without crabs. In the second experiment *L. littorea* was exposed to risk cues from male or female crabs which were fed either with the blue mussel *Mytilus edulis* or conspecifics of the snail. An additional approach dealt with snails not exposed to crabs. For the third experiment two sizes classes of snails (<20 mm and >24 mm) were chosen. These small and big snails were kept in the presence or absence of a crab.

Snails from a population of the island of Helgoland responded to risk cues by reducing egg number and mating behaviour significantly, while snails from the island of Sylt showed no such reaction. There was no difference in the reaction to crabs from Helgoland or Sylt. Furthermore, the egg number reduction in the snails from Helgoland was equally strong between snails exposed to male or female crabs fed with the blue mussel *Mytilus edulis* or with conspecifics of the snails. The reduction of mating behaviour was stronger in snails exposed to *Littorina*-fed crabs than in snails exposed to *Mytilus*-fed crabs. Egg number and mating behaviour were not significantly affected by risk cues and snail size in the third experiment. Algae consumption by snails was more intense in the snails from Sylt, nevertheless the feeding of both populations seemed to be unaffected by the presence of the risk cue. In the second experiment,

which assessed the influence of the crab's gender and diet, the feeding activity was only reduced by cues from *Littorina*-fed crabs. However, in the third experiment *Mytilus*-fed crabs also had an impact on the feeding of the snails.

It was shown that *C. maenas* can reduce the reproduction of *L. littorea*, although this effect cannot always be observed, as shown for the snails from Sylt. The fact that the origin of the crabs had no influence on the strength of the reduction shows that the difference between the sites of Helgoland and Sylt lies in the recipient (*L. littorea*) and not in the sender (*C. maenas*) of the risk cue. The decline of the egg number seems to be due to a reduction of mating behaviour and possibly also to a stress-related loss of energy in the presence of *C. maenas*. Female crabs, although apparently unable to break the snails' shells because of their weaker chela, can cause a risk-reaction, showing the importance of trait-mediated interactions relative to density-mediated interactions. *C. maenas* has an important impact on *L. littorea*, even though the real risk of predation is rather small. In the third experiment there is a lack of conclusive results concerning the influence of factor snail size on the reproduction. This is due to the end of the mating season, which occurred during the experiment and made it impossible to detect potential impact on this trait. Moreover, because the periwinkle is able to structure a habitat's algae mass and algal diversity, this predator-prey-interaction could have an important influence on the benthic community of the intertidal.

III Zusammenfassung

Merkmal-vermittelte Interaktionen gewinnen für das Verständnis von Räuber-Beute-Systemen zunehmend an Bedeutung. Dennoch ist der Wissensstand im Vergleich zum Gebiet der Dichte-vermittelten, konsumptiven Effekte hier noch sehr dürftig. Besonders über die Gründe für Variation in der Stärke solcher Risiko-Effekte ist kaum etwas bekannt.

Die Studie untersucht z.T. populationsspezifische Unterschiede in der Risiko-Antwort der Gemeinen Strandschnecke *Littorina littorea* auf die Gemeine Strandkrabbe *Carcinus maenas*. Diese Reaktion kann sich zwischen verschiedenen Populationen unterscheiden. Der Einfluss der Krabbe auf *L. littorea* wird anhand der Eizahl, dem Paarungs- und Fraßverhalten und der Schalendicke der Schnecke in einem manipulativen Laborexperiment mit faktoriellem Design untersucht. Es wurden hierbei drei Experimente im Frühjahr des Jahres 2010 (24.04.-08.06.2010) durchgeführt. Die Versuchstiere wurden in Aquarien gehalten, wobei sich die Schnecken in einer PVC-Röhre befanden, um Dichte-vermittelte Effekte zwischen Räuber und Beute auszuschließen. Im ersten Versuch wurden Helgoländer Schnecken mit Helgoländer oder Sylter Krabben bzw. ohne Krabben gehalten. Zusätzlich wurden Schnecken aus Sylt ebenfalls in der Gegenwart von Krabben beider Standorte sowie ohne Krabbe gehalten. Im zweiten Versuch wurde *L. littorea* den Risiko-Signalen männlicher und weiblicher Krabben ausgesetzt, die entweder mit der Miesmuschel *Mytilus edulis* oder Artgenossen der Schnecken gefüttert wurden. Ein zusätzlicher Ansatz beinhaltete Schnecken ohne Krabben. Für den dritten Versuch wurden zwei Größenklassen von Schnecken (<20 mm und >24 mm) gewählt. Diese kleinen und großen Schnecken wurden jeweils in der Anwesenheit oder Abwesenheit einer Krabbe gehalten.

Schnecken aus einer Helgoländer Population reagierten auf Risiko-Signale mit einer deutlichen Verringerung der Eizahl und des Paarungsverhaltens, während Sylter Exemplare von *L. littorea* keine solche Reaktion zeigten. Die Schnecken reagierten im gleichen Maße auf Krabben aus Helgoland oder Sylt. Zudem zeigten die Helgoländer Schnecken in der Gegenwart von *Mytilus*- oder *Littorina*-gefütterten Krabbenmännchen und -weibchen eine gleich starke Reduktion der Eizahl. Die Verringerung des Paarungsverhaltens war in der Gegenwart *Littorina*-gefütterter Krabben stärker als in

der Gegenwart *Mytilus*-gefütterter Krabben. Im dritten Versuch wurden Eizahl und Paarungsverhalten nicht signifikant beeinflusst. Bezüglich eines Einflusses auf das Fraßverhalten der Schnecken gab es verschiedene Ergebnisse. Der Algenfraß war bei Schnecken der Sylter Population stärker, jedoch war bei keiner der Populationen ein Einfluss des Risiko-Signals auf den Fraß zu beobachten. Im zweiten Versuch, der sich mit dem Einfluss des Krabbengeschlechts und der Krabbennahrung beschäftigte, wurde der Fraß nur in der Gegenwart *Littorina*-gefütterter Strandkrabben reduziert. Im dritten Versuch wurde dagegen auch ein Einfluss *Mytilus*-gefütterter Krabben auf den Fraß festgestellt.

Es wurde gezeigt, dass *C. maenas* die Reproduktion von *L. littorea* verringern kann, obwohl dieser Effekt, wie das Beispiel der Sylter Schnecken zeigt, nicht immer beobachtet werden kann. Die Tatsache, dass die Krabbenherkunft keinen Einfluss auf die Stärke dieser Verringerung hat, zeigt, dass der Unterschied zwischen den Standorten Helgoland und Sylt beim Empfänger (*L. littorea*) und nicht beim Sender (*C. maenas*) des Risiko-Signals liegt. Die Reduktion der Eizahl scheint in dieser Arbeit vornehmlich auf der Verringerung des Paarungsverhaltens und möglicherweise auch auf einem stressbedingten Energieverlust in der Gegenwart von *C. maenas* zu beruhen. Dass weibliche Strandkrabben eine Risiko-Reaktion auslösen, obwohl sie wegen ihrer schwächeren Scheren nicht in der Lage sind, die Schneckenschalen zu knacken, zeigt die Bedeutung Merkmal-vermittelter Interaktionen gegenüber Dichte-vermittelter Interaktionen. *C. maenas* hat einen wichtigen Einfluss auf *L. littorea*, selbst wenn das reale Fraßrisiko relativ gering ist. Der dritte Versuch erbrachte keine aussagekräftigen Ergebnisse zum Einfluss des Faktors Schneckengröße auf die Reproduktion. Dies ist dadurch zu erklären, dass die Paarungssaison zum Zeitpunkt dieses Experiments bereits fast zu Ende war und deshalb keine Einflüsse auf dieses Merkmal mehr detektiert werden konnten. Da die Strandschnecke in der Lage ist, die Algenmasse und -diversität eines Habitates zu strukturieren, könnte diese Räuber-Beute-Interaktion zudem einen wichtigen Einfluss auf die Benthosgemeinschaft des Gezeitenbereiches haben.

1 Einleitung

Eine der grundlegendsten Interaktionen zweier Tierarten ist die Beziehung zwischen Räuber und Beute (Brown et al. 2004). Prädation stellt oft den wichtigsten biotischen Faktor dar, der zur Strukturierung einer Biozönose beiträgt und auch deren Dynamik maßgeblich beeinflussen kann (Trussell et al. 2004). Der Fraßdruck ist für die Beute eine bedeutende Selektionskraft (Brown et al. 2004), die sich neben der Populationsdichte auch auf Verhalten (Rochette & Dill 2000), Morphologie (Appleton & Palmer 1988) und life-history (Pangle et al. 2007) einer Art auswirken kann.

Für die Organismen eines Räuber-Beute-Systems gibt es zwei grundlegende Arten der Interaktion. Die erste Möglichkeit besteht darin, dass der Prädator die Beute tötet und frisst, wodurch sich die Dichte der Beutepopulation um das getötete Individuum reduziert (Abb.1). Hierbei spricht man von Dichte-vermittelter Interaktion (Peacor & Werner 2001). Die zweite Möglichkeit der Interaktion besteht darin, dass der Räuber die Beute nicht letal beeinflusst. Das kann bedeuten, dass die Beute verletzt wird, aber überlebt oder dass die Beute den Räuber wahrnimmt und auf ihn reagiert. Als Reaktion auf solche Risiko-Signale kann die Beute dann eigene Merkmale wie Verhalten, Morphologie und life-history verändern (Brown et al. 2004), weswegen man hier von Merkmal-vermittelter Interaktion spricht (Peacor & Werner 2001) (Abb.1). Sowohl aktiver Fraß als auch Merkmal-vermittelte Effekte müssen nicht auf der Ebene der Beute Halt machen, sondern können sich in Form einer trophischen Kaskade auch auf weitere Organismen auswirken (Schmitz et al. 2008). Bei konsumptiven Effekten spricht man hierbei von Dichte-vermittelter indirekter Interaktion (DMII) und bei Risiko-Signalen von Merkmal-vermittelter indirekter Interaktion (TMII) (Abrams et al. 1996) (Abb.1).

Während sich früher mehr mit Dichte-vermittelten Effekten beschäftigt wurde, haben in jüngerer Zeit auch die Risiko-Effekte mehr Aufmerksamkeit erhalten (Miner et al. 2005). Der Grund für diese Entwicklung war, dass die frühere Annahme, Merkmal-vermittelte Effekte hätten generell einen schwächeren Einfluss als Konsumption, in vielen Fällen widerlegt werden konnte (Heithaus & Dill 2002, Schmitz et al. 2004, Pangle et al. 2007). Hierfür gibt es verschiedene Gründe. Anders als die Effekte durch direkte Konsumption, die immer nur kurzzeitig auf einzelne Beuteindividuen wirken, beeinflussen Merkmal-vermittelte Interaktionen alle Beuteorganismen, die die Signale des Räubers wahr-

nehmen. Diese Risiko-Signale bleiben zudem über den gesamten Zeitraum wirksam, in dem sich ein Räuber in der Nähe befindet (Peacor & Werner 2001). Auch können Risiko-Effekte scheinbar eher kaskadierende Effekte in weiteren trophischen Ebenen auslösen (Schmitz et al. 2008) und auch noch erhalten bleiben, wenn der Räuber bereits verschwunden ist (Trussell et al. 2002).

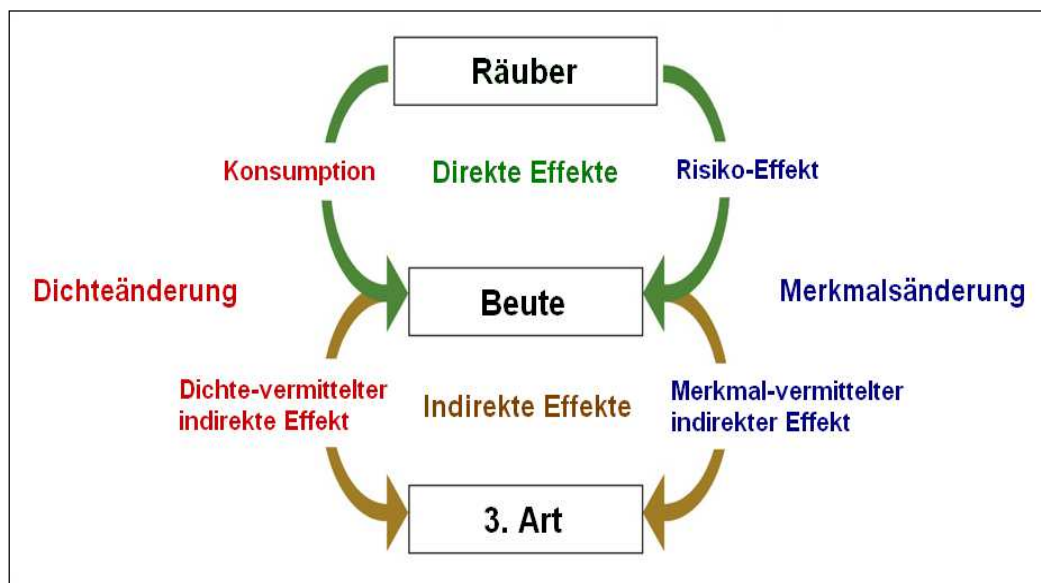


Abb. 1: Mögliche Interaktionen zwischen Räuber und Beute sowie Auswirkungen auf die nächste trophische Ebene. Dichteänderungen wirken über Reduktion der Beutedichte. Merkmalsänderungen wirken über einen Einfluss auf Merkmale der Beute. Verändert nach Creel & Christianson (2008).

Die Tatsache, dass Beuteorganismen als Reaktion auf einen Räuber bestimmte Merkmale von sich verändern können, beruht auf der phänotypischen Plastizität. Diese beschreibt die Möglichkeit eines Genotyps, durch Aktivierung bzw. Deaktivierung einzelner Gene verschiedene Phänotypen auszubilden (Pigliucci 2005). Die Fähigkeit, den Phänotyp an die jeweiligen Gegebenheiten anzupassen, erlaubt es Organismen, auf Änderungen ihrer biotischen und abiotischen Umwelt in ökologisch relevanten Zeiträumen zu reagieren (Miner et al. 2005). So wird sichergestellt, dass nur dann eine Verteidigung induziert wird, wenn Risiko-Signale anwesend sind (Miner et al. 2005).

Die Reaktion auf Risiko-Signale stellt für die Beute ein trade-off dar (Brown et al. 2004), da eine solche Reaktion auf einen Räuber stets mit energetischen Kosten einhergeht, wodurch auch die Fitness beeinflusst wird (Schmitz et al. 2008). Deswegen ist es für die Beute von großer Bedeutung, sich auf die Zuverlässigkeit der Risiko-Signale verlassen

zu können, damit angemessen reagiert werden kann (Kats & Dill 1998, Bourdeau 2010). Hierbei spielt auch die Qualität des Risiko-Signals eine wichtige Rolle, da unterschiedliche Arten von Signalen auch unterschiedlich aussagekräftig sein können. Während z.B. visuelle und taktile Signale sehr zuverlässig die unmittelbare Gegenwart eines Räubers ankündigen können, lassen chemische Signale nicht unbedingt auf die akute Anwesenheit eines Räubers schließen (Kats & Dill 1998, Trussell & Nicklin 2002). Roggatz (2010) hat z.B. festgestellt, dass die Strandschnecke *Littorina littorea* auch auf chemische Signale von Faeces der Strandkrabbe *Carcinus maenas* reagiert, obwohl keine Krabbe zugegen ist. Treten multiple Risiko-Signale gleichzeitig auf, ist dies oft ein sehr zuverlässiges Indiz für bestehende Gefahr, weswegen z.T. auch eine stärkere Risiko-Antwort ausgelöst wird (Smith & Belk 2001).

Manche Beuteorganismen scheinen zudem in der Lage zu sein, anhand wahrgenommener Risiko-Signale Rückschlüsse auf Merkmale des Räubers und dessen Gefahrenpotential zu ziehen. So wurde festgestellt, dass *L. littorea* weder auf hungrige, noch auf mit Fisch gefütterte Krabben reagiert (Jacobsen & Stabell 1999). In beiden Fällen stellte die Strandkrabbe *C. maenas* für die Schnecken keine reale Gefahr dar. Allerdings lösten Krabben, welche Artgenossen der Schnecke gefressen haben, wiederum eine Risiko-Reaktion aus (Beisiegel 2009, Roggatz 2010). Es ist jedoch nicht bekannt, ob die Risiko-Antwort von *L. littorea* gleichermaßen durch männliche und weibliche Exemplare von *C. maenas* ausgelöst wird. Dies wäre interessant, da weibliche Strandkrabben schwächere Scheren besitzen und damit scheinbar nicht in der Lage sind, die Schale der Schnecken zu knacken. Auch die Beschaffenheit des Habitats kann beeinflussen, welche Art von Risiko-Signalen wirksam sein kann und wie stark diese wirken (Kats & Dill 1998, Molis et al. unveröffentl.). So sind z.B. chemische Signale vor allem in marinen Systemen von Bedeutung, wo sie durch Strömungen im Wasser verbreitet, aber auch verdünnt werden können (Kats & Dill 1998). Im Allgemeinen kann gesagt werden, dass der Einfluss der Merkmal-vermittelten Interaktionen umso stärker ist, je mehr in die Verteidigung gegen den Räuber investiert wird, während die Bedeutung der Dichte-vermittelten Interaktionen entsprechend abnimmt (Creel & Christianson 2008).

Neben den verschiedenen Risiko-Signalen und ihren Variationen sind auch die Reaktionen der Beute auf diese Signale sehr vielfältig. So haben Heithaus & Dill (2002)

herausgefunden, dass Populationen des Indopazifischen Großen Tümmlers (*Tursiops aduncus*) in der Wahl ihres Lebensraumes durch die Anwesenheit von Tigerhaien (*Galeocerdo cuvier*) beeinflusst werden und deswegen Gebiete mit viel Nahrung, aber auch Haien meiden. Diese Verhaltensänderung ist umso wichtiger, da der große Tümmler scheinbar nicht zum Nahrungsspektrum des Tigerhaies zählt (Heithaus & Dill 2002). Von einem Beispiel für eine Veränderung in der Morphologie der Beute durch Risiko-Signale berichten Van Buskirk & Schmidt (2000). Sie haben herausgefunden, dass die Kaulquappen des Bergmolches *Triturus alpestris* in Gegenwart ihres Fressfeindes, der Larve der Libelle *Aeshna cyanea*, größere und stärker pigmentierte Schwanzflossen sowie größere Köpfe entwickeln. Eine morphologische Risiko-Antwort zeigte ebenfalls die marine Schnecke *Nucella emarginata* in einer Studie von Appleton & Palmer (1988). Hier konnte nachgewiesen werden, dass die Schnecke auf Signale eines Räubers mit einer Verdickung ihrer Schale reagiert. In einer anderen Arbeit haben Pangle et al. (2007) gezeigt, dass die Anwesenheit des invasiven Wasserfloh *Bythotrephes longimanus* in den Großen Seen der USA die Wachstumsrate anderer Wasserfloharten signifikant senkt und somit dessen life-history beeinflusst. Bereits 1994 hat Rawlings herausgefunden, dass *Nucella emarginata* in der Gegenwart von Fressfeinden weniger Eier legt, was ebenfalls einen Einfluss auf die life-history darstellt.

Ein weiteres Forschungsgebiet, das noch wenig Beachtung erhalten hat, sind die Unterschiede, die sich bei der Reaktion auf Risiko-Signale zwischen verschiedenen Populationen zeigen können. Diese können bei einer Art zwischen verschiedenen Standorten sowohl in ihrer Quantität als auch in ihrer Qualität variieren (Behrens Yamada et al. 1998, Rochette et al. 1999). Für diese Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen kann es verschiedene Gründe geben. Harsche Standortbedingungen können morphologische oder Verhaltensänderungen nötig machen und die Reaktion auf Risiko-Signale beeinflussen (Freeman & Hamer 2009). Die physikalische Beschaffenheit eines Standortes kann zudem die Räuber-Beute-Interaktion verändern, indem der Lebensraum viele Versteckmöglichkeiten oder im Gegensatz dazu kaum Schutz bietet (Hadlock 1980). Die Anpassung der Organismen muss hierbei nicht genetisch begründet sein, sondern kann wie die Risiko-Reaktion auf phänotypischer Plastizität beruhen. Somit können sich auch genetisch identische Populationen in ihren Phänotypen voneinander unterscheiden (Wilhelmsen 1999, Molis et al. unveröffentl.). Auch die Beutegröße, die ebenfalls zwischen Standorten variieren

kann (Molis et al. unveröffentl.) hat das Potential, Beute-Reaktionen zu beeinflussen. So haben Rochette et al. (1996) gezeigt, dass große Exemplare der Wellhornschnecke *Buccinum undatum* stärker auf Risiko-Signale reagieren als kleine Schnecken. Im Gegensatz dazu hat Preuss (2009) nachgewiesen, dass die Strandkrabbe *C. maenas* bei der Nahrungswahl kleine Schnecken der Art *L. littorea* bevorzugt. Die Interaktion zweier Arten kann zudem durch ihre Populationsdichte im jeweiligen Gebiet beeinflusst werden (Kats & Dill 1998, Peacor & Werner 2000), ein weiterer Faktor, der standortspezifisch variieren kann (Molis et al. unveröffentl.). Es ist im Übrigen wichtig zu beachten, dass im natürlichen Lebensraum stets noch andere Organismen zugegen sind, die mögliche Wechselbeziehungen mit beeinflussen können. Die An- bzw. Abwesenheit solcher Arten in verschiedenen Habitaten kann ebenfalls zu Unterschieden in der Interaktion zwischen Räuber und Beute führen (Peacor & Werner 2001).

Ein marines System, zu dem relativ viel bekannt ist, bilden die bereits erwähnte Gemeine Strandschnecke *Littorina littorea* und ein wichtiger Fressfeind der Schnecke, die Gemeine Strandkrabbe *Carcinus maenas*. Das Risiko-Signal wird hier vermutlich größtenteils durch chemische, ins Wasser abgegebene Stoffe übertragen (Aschaffenburg 2008, Beisiegel 2009). Es gibt Studien über Veränderungen des Verhaltens (Dewitt et al. 1999, Jacobsen & Stabell 1999), der Fraßaktivität (Trussell et al. 2002, Ellrich 2010) und der Schalendicke (Trussell & Smith 2000) der Schnecke durch Risiko-Signale der Krabbe. Über einen Einfluss auf die life-history von *L. littorea* ist dagegen nur wenig bekannt. Zwar hat Beisiegel (2009) gezeigt, dass die Gegenwart von *C. maenas* die Zahl der von *L. littorea* gelegten Eier senkt, jedoch stellt eine Reduktion der Eizahl alleine keine effektive Verteidigung da. Ein Problem hierbei ist, dass Studien oft nur einzelne Aspekte einer Risiko-Antwort untersuchen, während andere unbeachtet bleiben. Es ist jedoch wichtig, verschiedene Teile einer Risiko-Antwort zusammenhängend zu betrachten, da nur so die Bedeutung der Einzelaspekte richtig bewertet werden kann (Miner et al. 2005). So könnte es sein, dass eine Reduktion der Eizahl bei *L. littorea* auf einer verringerten Energieaufnahme durch eine Änderung des Fraßverhaltens beruht (Ellrich 2010). Es könnte auch sein, dass die aufgenommene Energie nicht in die Eiproduktion, sondern in eine Verdickung der Schale investiert wurde (Trussell & Smith 2000). Koch et al. (2007) haben zudem gezeigt, dass die Paarungshäufigkeit bei *L. plena*, einer mit *L. littorea* verwandten Art,

durch Risiko-Signale beeinflusst wird, was sich ebenfalls auf die Zahl der gelegten Eier auswirken könnte. Für *L. littorea* ist diesbezüglich jedoch nichts bekannt.

Dass die Wirksamkeit der Risiko-Effekte von *C. maenas* auf *L. littorea* ebenfalls zwischen verschiedenen Standorten variieren kann, haben Molis et al. (unveröffentl.) für Populationen von den deutschen Inseln Helgoland und Sylt sowie für den Standort Kiel nachgewiesen. Während Schnecken vom Standort Helgoland bei Anwesenheit von *C. maenas* signifikant weniger Eier legten, konnte diese Reaktion weder vor Sylt noch vor Kiel beobachtet werden (Molis et al. unveröffentl.). Es konnte jedoch nicht geklärt werden, ob die Ursache für das Fehlen des Effekts vor Sylt und Kiel beim Sender (*C. maenas*) oder beim Empfänger (*L. littorea*) des Risiko-Signals liegt, geschweige denn was der Grund für den Unterschied zwischen den Standorten ist. Es ist bekannt, dass sich die Orte bezüglich der Größe der Schnecken und dem Nahrungsangebot für die Krabbe unterscheiden (Eschweiler et al. 2009, Molis et al. unveröffentl.), jedoch bleibt unklar, welcher Faktor für die Variation zwischen den Standorten verantwortlich ist.

Sowohl *L. littorea* (Fretter & Grahame 1980) als auch *C. maenas* (Trussell & Smith 2000) sind in vielen Küstengebieten der Welt verbreitet. Zudem spiegelt die Interaktion zwischen Schnecke und Krabbe eine Situation wieder, wie sie z.T. mit anderen Arten auch im Gezeitenbereich anderer Regionen zu finden ist. Die Untersuchung der Interaktion zwischen den beiden Arten ist deshalb für verschiedene Küstenregionen der Welt relevant. Da *L. littorea* zudem oft den wichtigsten Weidegänger eines Habitates darstellt (Lubchenco 1978), könnten Merkmalsänderungen durch die Anwesenheit der Krabbe indirekt auch den Algenbestand und dessen Diversität mit beeinflussen.

Diese Arbeit soll dazu beitragen, ein besseres Verständnis für die Bedeutung und die Wirkungsweise Merkmal-vermittelter Interaktionen zu schaffen. Auch das Wissen über geographische Unterschiede in ihrer Effektivität soll durch die Studie erweitert werden. Es sollen standortspezifische Unterschiede bei Risiko-Signalen aufgezeigt und die Gründe dafür untersucht werden. Hierbei wird geprüft, welchen Einfluss die Größe der Beute sowie Geschlecht und Nahrungspräferenz des Räubers auf die Interaktion haben. Es ist zudem Ziel dieser Arbeit, die Wichtigkeit der gemeinsamen Betrachtung möglichst vieler Merkmale der Beute in einem solchen Räuber-Beute-System zu betonen. Es soll untersucht werden, ob Veränderungen der Eizahl bei *L. littorea* im

Zusammenhang mit Veränderungen des Paarungs- und Fraßverhaltens oder auch der Schalendicke stehen. Eine zuverlässige Aussage über die Bedeutung von Risiko-Signalen bei der Interaktion von *L. littorea* und *C. maenas* kann nur dann getroffen werden, wenn das komplexe Beziehungsgeflecht zwischen den verschiedenen Merkmalen der Schnecke richtig verstanden wird.

Es wurden folgende Hypothesen aufgestellt und überprüft:

1. Nur *Littorina littorea* vom Standort Helgoland zeigt eine Reaktion auf die Risiko-Signale von *Carcinus maenas* egal welches Standortes.
2. Der Einfluss männlicher Strandkrabben ist stärker als der Einfluss weiblicher Strandkrabben.
3. Der Einfluss mit *Littorina littorea* gefütterter Strandkrabben ist stärker als der Einfluss mit *Mytilus edulis* gefütterter Strandkrabben.
4. In Gegenwart von *Carcinus maenas* ändert *Littorina littorea* verschiedene Merkmale (Kopulationsverhalten, Fraßverhalten, Schalendicke), um ihre Überlebenschance zu erhöhen.
5. Große Schnecken reagieren stärker auf Risiko-Signale als kleine Schnecken.

2 Material & Methoden

2.1 Untersuchungsorte

Die Versuche wurden bei der Biologischen Anstalt auf Helgoland durchgeführt. Die verwendeten Organismen stammten aus Habitaten vor Helgoland und der Insel Sylt, die weniger als 100 km nordöstlich von Helgoland liegt. Beide Standorte liegen im Südosten der Nordsee, in der Deutschen Bucht (Abb.2a), besitzen halbtägige Gezeiten und sind voll marin (Eschweiler et al. 2009). Aufgrund der vorherrschenden Strömungen ist eine Verdriftung planktonischer Larven von Helgoland nach Sylt sehr wahrscheinlich (Eschweiler et al. 2009).

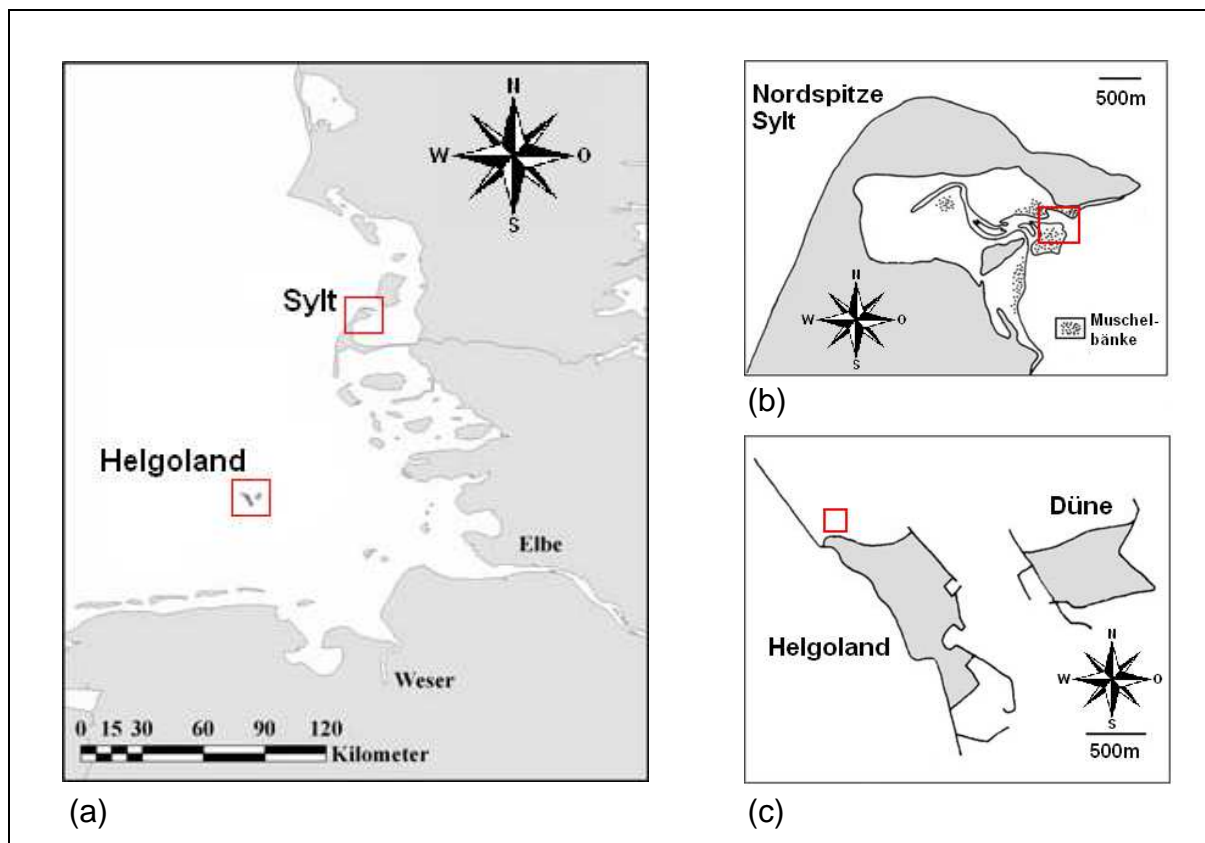


Abb. 2: (a) Geographische Lage der Inseln Sylt und Helgoland in der Deutschen Bucht. Verändert nach Reichert et al. (2008). (b) Lage des Ursprungshabitats der Sylter Organismen. (c) Lage des Ursprungshabitats der Helgoländer Organismen. Beide verändert nach Eschweiler et al. (2009). Die roten Quadrate markieren die genaue Lage der Ursprungshabitate.

2.1.1 Sylt (55°02'N, 8°26'E)

Der Sylter Standort liegt innerhalb einer Bucht gut geschützt und besteht aus ebenen Flächen mit sandigem Substrat, das täglich zweimal trocken fällt (Abb.2b). Der

durchschnittliche Tidenhub beträgt 2 m. Bei relativ konstanter Salinität von 30 schwanken die Wassertemperaturen zwischen durchschnittlich 15°C im Sommer und 5°C im Winter (Jahresmittel: 9°C). (Eschweiler et al. 2009, Molis et al. unveröffentl.)

Die Flora der Sylter Wattflächen wird durch Grünalgenmatten der Gattungen *Ulva*, *Chaetomorpha* und *Ulva* dominiert (Reise et al. 2008). Auf den Sandflächen findet man gemischte Ansammlungen der pazifischen Auster *Crassostera gigas* und der Miesmuschel *Mytilus edulis*. Auf diesen Aggregationen ist auch die Strandschnecke *Littorina littorea* häufig anzutreffen, wo sie sich vor der Strandkrabbe *Carcinus maenas* verstecken kann. *L. littorea* tritt vor Sylt in Dichten von mehr als 900 Individuen / m² auf und erreicht eine durchschnittliche Größe von 9,8 mm (Eschweiler et al. 2009). Die Strandkrabbe ist neben den Muschelbänken auch auf den Sandflächen zu finden, wo sie sich z.T. auch eingräbt. Insgesamt erreicht *C. maenas* am Standort Sylt Dichten von 6 Individuen / m² (Eschweiler et al. 2009). Weitere häufig vertretene Arten sind der Wattwurm *Arenicola marina* sowie die Herzmuschel *Cerastoderma edule* und die Muschel *Mya arenaria*. Neben *L. littorea* ist noch eine andere Gastropodenart, die Wattschnecke *Hydrobia ulvae* in größeren Dichten anzutreffen (Reise et al. 1994).

2.1.2 Helgoland (54°11'N, 7°52'E)

Am Nordende der Insel gelegen, besitzt dieser semi-exponierte Standort einen Tidenhub von 2,5 m und fällt ebenfalls zweimal am Tag trocken (Reichert et al. 2008) (Abb.2c). Das Substrat besteht aus aufgeschobenen Platten aus rotem Sandstein, die Tieren viele Möglichkeiten zum Verstecken bietet. Die Schwankungen der Wassertemperatur sind mit durchschnittlich 13°C im Sommer und 7°C im Winter geringer als vor Sylt. Der Salzgehalt von 32 ist geringfügig höher (Eschweiler et al. 2009).

Der Versuchsort ist im Vergleich zu den umliegenden Bereichen arm an Arten und spärlich mit Makroalgen bewachsen. Zu finden sind hier filamentöse Grünalgen der Art *Cladophora rupestris* sowie die Krustenrotlage *Phymatholithon lenormandii*. Angrenzend finden sich dichte Bestände des Sägetang *Fucus serratus* (Fucales, Phaephyceae), in deren Unterwuchs man neben den zuvor erwähnten Algenarten auch den zu den Rotalgen zählenden Knorpeltang *Chondrus crispus* findet (Bartsch & Tittley 2004). Die Gemeinschaft wird dominiert von *L. littorea*, die jedoch in den Bereichen, die den Versuchsort umgeben, weniger häufig ist (Janke 1986). Die Strandschnecke

erreicht anders als vor Sylt nur geringere Dichten von 300 Individuen / m² (Eschweiler et al. 2009). Die durchschnittliche Größe liegt bei 21,5 mm und somit höher als bei der Sylter Population (Eschweiler et al. 2009), jedoch sind beide Schneckenpopulationen genetisch identisch (Wilhelmsen 1999, Ellrich 2010). *Mytilus edulis* ist am Versuchsort vor Helgoland vereinzelt anzutreffen. Der wichtigste Prädator im Habitat ist *Carcinus maenas*, die sich bei Ebbe unter Steine oder in Gezeitentümpel zurückzieht. Mit einer Dichte von 3 Individuen / m² ist die Strandkrabbe vor Helgoland deutlich seltener als vor Sylt (Eschweiler et al. 2009). Über genetische Unterschiede zwischen den beiden Krabbenpopulationen ist nichts bekannt.

2.2 Versuchsorganismen

2.2.1 *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758), Littorinidae, Gastropoda

Die Gemeine Strandschnecke *Littorina littorea* (engl. common periwinkle) ist an den Küsten des Nordatlantiks weit verbreitet. Auf der Westseite des Atlantiks findet man sie von Neufundland bis Virginia und im Osten von der Weißen See (Russland) bis zur Küste Portugals (Reid 1996). Die Art bevorzugt felsige Habitate, wobei Standorte mit starker Exposition gemieden werden (Fretter & Grahame 1980). Auf Schlick- und Sandböden ist *L. littorea* ebenfalls, wenn auch oft in geringeren Dichten zu finden (Janke 1986). Die vertikale Verbreitung an der Küste reicht vom oberen Eulitoral bis einige Meter ins Sublitoral hinab (Erlandsson & Johannesson 1994).

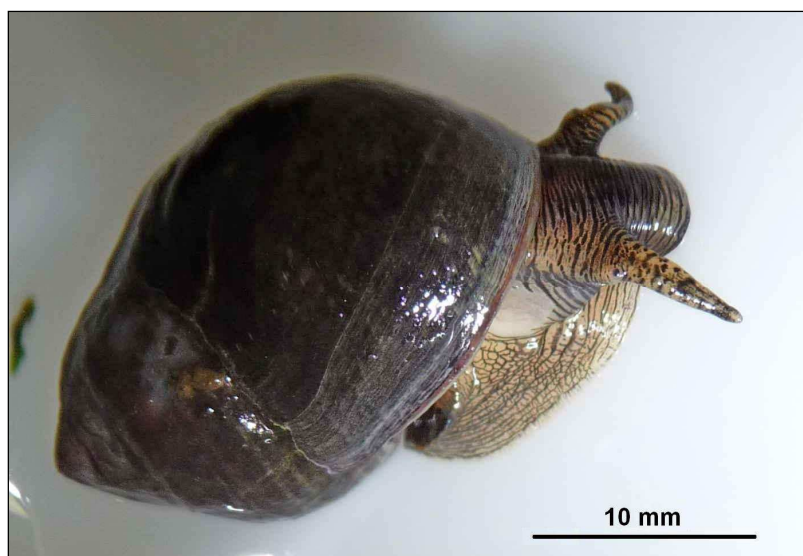


Abb. 3: Gemeine Strandschnecke *Littorina littorea*.

L. littorea hat gewöhnlich eine bräunliche Färbung, die jedoch variieren kann (Abb.3). Ausgewachsene Tiere haben eine Größe von 11-53 mm (Reid 1996) und die Geschlechtsreife wird durchschnittlich bei einer Größe von 13 mm erreicht (Grahame 1973). Da es sich um eine perennierende Art handelt, bei der die Weibchen älter werden als die Männchen, sind Erstere oft größer (Erlandsson & Johannesson 1994). Im Freiland ist für gewöhnlich ein ausgewogenes Geschlechterverhältnis zu beobachten (Fretter & Grahame 1980, Ellrich 2010).

Es wird sexuelle Vermehrung praktiziert, bei der Paarungen promiskuitiv stattfinden, und zudem auch versuchte Kopula zwischen Männchen zu beobachten sind (Linke 1933). Bei der Paarung kriecht das Männchen auf die Schale des passiven Tieres und bewegt sich anschließend zum rechten Schalenrand. Dort wird der anschwellende Penis in die Mantelhöhle des Weibchens eingeführt (Linke 1933). Die Angaben über die Paarungsdauer variieren von 5-10 min (Linke 1933) bis hin zu ~25 min (Beisiegel 2009). Versuchte Paarungen zwischen zwei Männchen sind durchschnittlich um ein Drittel kürzer als echte getrenntgeschlechtliche Kopula (Saur 1990). Paarungen finden vor allem nachts statt (Fretter & Grahame 1980), jedoch gibt es widersprüchliche Informationen darüber, ob Kopulationen hauptsächlich bei Flut (Fretter & Grahame 1980) oder Ebbe (Linke 1933) auftreten. Die Reproduktionsphase in den untersuchten Populationen von Helgoland und Sylt ist auf den Zeitraum von Januar bis Mai beschränkt (Linke 1933). Der Beginn dieser Reproduktionsphase und auch ihr Ausmaß sind von den saisonalen Veränderungen unterschiedlicher Umweltfaktoren und hierbei speziell von der Wassertemperatur abhängig (Chase & Thomas 1995). Selbiges gilt für das Ende der Paarungszeit. Die Reproduktion erreicht bei einer durchschnittlichen Wassertemperatur von ~10°C ihr Maximum (Chase & Thomas 1995).

Nach der Kopulation vergehen ~1-2 h, bevor das Weibchen die Eikapseln freisetzt (Fretter & Grahame 1980). Hierbei werden etwa 500 Kapseln abgegeben, die wiederum jeweils 1-5 Eier enthalten (Fretter & Grahame 1980). Die Kapseln, die meist 2 Eier enthalten, haben eine durchschnittliche Länge von 1000 µm und eine Breite von 400 µm (Fretter & Grahame 1980). Insgesamt kann ein großes Weibchen mit einer Schalengröße von 27 mm bis zu 100.000 Eier pro Jahr legen (Grahame 1973). In dieser Studie wurde zudem festgestellt, dass die Eizahl der Schnecken größenabhängig ist und mit zunehmender Schneckengröße steigt (Grahame 1973, Beisiegel unveröffentl.).

Während jedoch die Helgoländer Schnecken eine tägliche Eiproduktion von ca. 500 Eiern pro Weibchen zeigen, wurden für die Sylter Population ungefähr fünfmal so hohe Eizahlen berichtet (Molis et al. unveröffentl.) Die 130-200 µm großen Eier (Fretter & Grahame 1980) gehen ins Plankton über, wo sie nach 5-6 Tagen schlüpfen und noch 4-5 Wochen als Veliger in der Wassersäule verbleiben (Smith & Newell 1955). Aus der planktonischen Verbreitung und dem damit verbundenen Austausch zwischen verschiedenen Populationen resultiert eine oftmals geringe genetische Varianz zwischen einzelnen Populationen (Reid 1996).

Zum Finden von Nahrung oder eines Paarungspartners verlässt sich *L. littorea* neben dem Tastsinn vor allem auf die ausgeprägte Fähigkeit zur Chemorezeption. Zudem ermöglicht es dieser Sinn der Schnecke, mögliche Fressfeinde bereits aus größerer Entfernung wahrzunehmen und ggf. ihr Verhalten anzupassen. (Rochette et al. 1998). Chemische Signale werden dabei größtenteils über das Osphradium, ein rezeptorisches Organ in der Mantelhöhle, wahrgenommen (Rochette et al. 1998). Die Augen spielen aufgrund ihrer relativ geringen Leistungsfähigkeit vermutlich eine untergeordnete Rolle bei der Wahrnehmung der Umwelt. Auf Basis der eingehenden Signale entscheidet die Schnecke, ob bestimmte Reize gesucht oder gemieden werden.

L. littorea ernährt sich von verschiedensten Arten benthischer Algen. Als herbivore Schnecke weidet sie Diatomeen ab (Beisiegel 2009) oder frisst an filamentösen Algenhalli wie *Ulva* oder *Porphyra*. Auch widerstandsfähigere Algen wie *Fucus serratus* oder *Laminaria spp.* werden gefressen (Lubchenco 1978). Junge, noch wenig geschützte Algenrekuten werden bevorzugt (Beisiegel 2009). Da *L. Littorea* im mittleren und unteren Eulitoral in großen Dichten auftreten und dort erheblichen Fraßdruck ausüben kann (Eschweiler et al. 2009), ist die Art für die Zusammensetzung des mittleren Gezeitenbereiches von großer Bedeutung (Lubchenco 1978). Variationen in der Dichte oder dem Verhalten dieser Art können deshalb Auswirkungen auf die gesamte Gemeinschaft haben (Lubchenco 1978, Trussell et al. 2002).

2.2.2 *Carcinus maenas* (Linnaeus 1758), Portunidae, Crustacea

Ursprünglich aus Europa stammend wurde die Gemeine Strandkrabbe *Carcinus maenas* (engl. green crab / shore crab) vermutlich durch menschlichen Einfluss über die ganze Welt verbreitet (Trussell & Smith 2000). *C. maenas* bewohnt das Eu- und das

obere Sublitoral, wobei stark exponierte Standorte gemieden werden (Ropes 1968). Die Tiere wandern mit den Gezeiten oder ziehen sich bei Ebbe in Gezeitentümpel und Höhlen zurück (Ropes 1968, Cohen et al. 1995). Im Nordatlantik ist zudem ein saisonales Wanderverhalten zu beobachten. Im Winter ziehen sich die Tiere aufgrund sinkender Temperaturen ins Sublitoral zurück. Erst im Frühjahr wandern sie wieder in den Gezeitenbereich hinauf (Ropes 1968, Molis et al. unveröffentl.). Von März bis Oktober ist *C. maenas* somit am Standort Helgoland der häufigste Räuber im Eulitoral (Molis et al. unveröffentl.).



Abb. 4: Gemeine Strandkrabbe *Carcinus maenas*.

Der Carapax von *C. maenas* erreicht durchschnittlich eine Breite von 37 mm (Cohen et al. 1995). Die Farbe der Schale variiert von grün über braun bis ins Rötliche und ist oft fleckig (Abb.4). Die Geschlechter lassen sich am eingeklappten Hinterleib unterscheiden. Dieser ist bei den Weibchen deutlich breiter als bei den Männchen. Die Strandkrabbe ist vor allem nachts und bei Flut aktiv (Naylor 1958, Ropes 1968). Aktivität (Aagaard et al. 1995) und Fraßverhalten (Ropes 1968) sind außerdem temperaturabhängig und nehmen bei steigenden Temperaturen zu.

C. maenas ist ein Omnivor, zu dessen breitem Nahrungsspektrum neben anderen Krebsen, Muscheln, Aas und gelegentlich Algen (Ropes 1968) auch die Strandschnecke *Littorina littorea* zählt (Trussell et al. 2003). Die Strandschnecke scheint jedoch nicht von weiblichen Strandkrabben gefressen zu werden (Molis unveröffentl.). Dies könnte damit zusammenhängen, dass Krabbenweibchen schwächere Scheren besitzen und die Schneckenschale u.U. nicht knacken können (Elner 1980). *C. maenas*

ist sowohl vor Sylt (Reise et al. 1994) als auch vor Helgoland (Molis et al. unveröffentl.) der wichtigste Fressfeind der Strandschnecke. Die bevorzugte Beute ist jedoch die Miesmuschel *Mytilus edulis* (Ropes 1968, Hadlock 1980, Molis et al. unveröffentl.). Bei der Nahrungssuche spürt die Strandkrabbe potentielle Beute mittels ihres Geruchsinnes, ihres Tastsinnes und ihrer Augen auf (Ropes 1968, Cohen et al. 1995). Krabben aller Größenklassen fressen ungefähr die gleiche Nahrung, wobei weibliche Krabben mehr fressen als männliche (Ropes 1968). Werden Männchen jedoch separat gehalten, so fressen sie laut Ropes (1968) allerdings genauso viel wie Weibchen. Die Größe der gefressenen Beute nimmt mit der Größe der Krabbe zu (Elner 1980, Molis unveröffentl.). Das Fraßverhalten ist zudem abhängig von der Größe des Nahrungsangebotes (Ropes 1968).

2.3 Design und Aufbau des Versuchs

Die Studie war in drei separate Versuche (1-3) unterteilt, die im Zeitraum von Ende April bis Anfang Juni 2010 nacheinander durchgeführt wurden (Abb.5). Alle Versuche besaßen ein zweifaktorielles Design, in dem die manipulierten Faktoren fest definiert waren. Gemessen wurden die Zahl der gelegten Eier, die Häufigkeit der Kopulationen und der Fraß an der Braunalge *Fucus serratus*. Im ersten Versuch wurde zudem die Veränderung der Schalendicke über die Versuchszeit gemessen.

Die Experimente wurden in einem Nasslabor der Biologischen Anstalt Helgoland (Alfred-Wegener-Institut) durchgeführt. Der Raum hatte eine durchschnittliche Lufttemperatur von 16°C und beinhaltet insgesamt 120 Aquarien, von denen jedes eine experimentelle Einheit darstellt (Abb.6). Die Aquarien bestanden aus transparentem PVC und besaßen ein Fassungsvermögen von 10,5 L ($32,5 * 18,5 * 17,5 \text{ cm}^3$). Die Wassertemperatur wurde mit neun Temperatur-Loggern (HOBO Pendant temp/light Part # UA-002-64) gemessen, die zum Versuchsstart zufällig auf die verwendeten Aquarien verteilt wurden und stündlich Werte aufnahmen. Die Beleuchtung erfolgte in einem Tag-Nacht-Rhythmus (12:12 h) durch Leuchtstoffröhren mit einer durchschnittlichen Lichtstärke (\pm SD) von $12,5 \pm 5,9 \mu\text{mol} / \text{m}^2 * \text{s}$. Diese wurde stichprobenartig mit einem wasserdichten Lichtmesser (LI-COR model LI-1400) im Bereich von 400-700 nm gemessen. Zwecks Wasseraustauschs wurde ein diskontinuierlicher Durchfluss mit einer durchschnittlichen Durchflussrate (\pm SD) von $6,0 \pm 0,6 \text{ L/h}$ erzeugt. Hierbei waren

die Aquarien parallel geschaltet, um eine Übertragung wasserlöslicher Stoffe zwischen den Becken zu vermeiden. Es wurden keine Gezeiten simuliert.

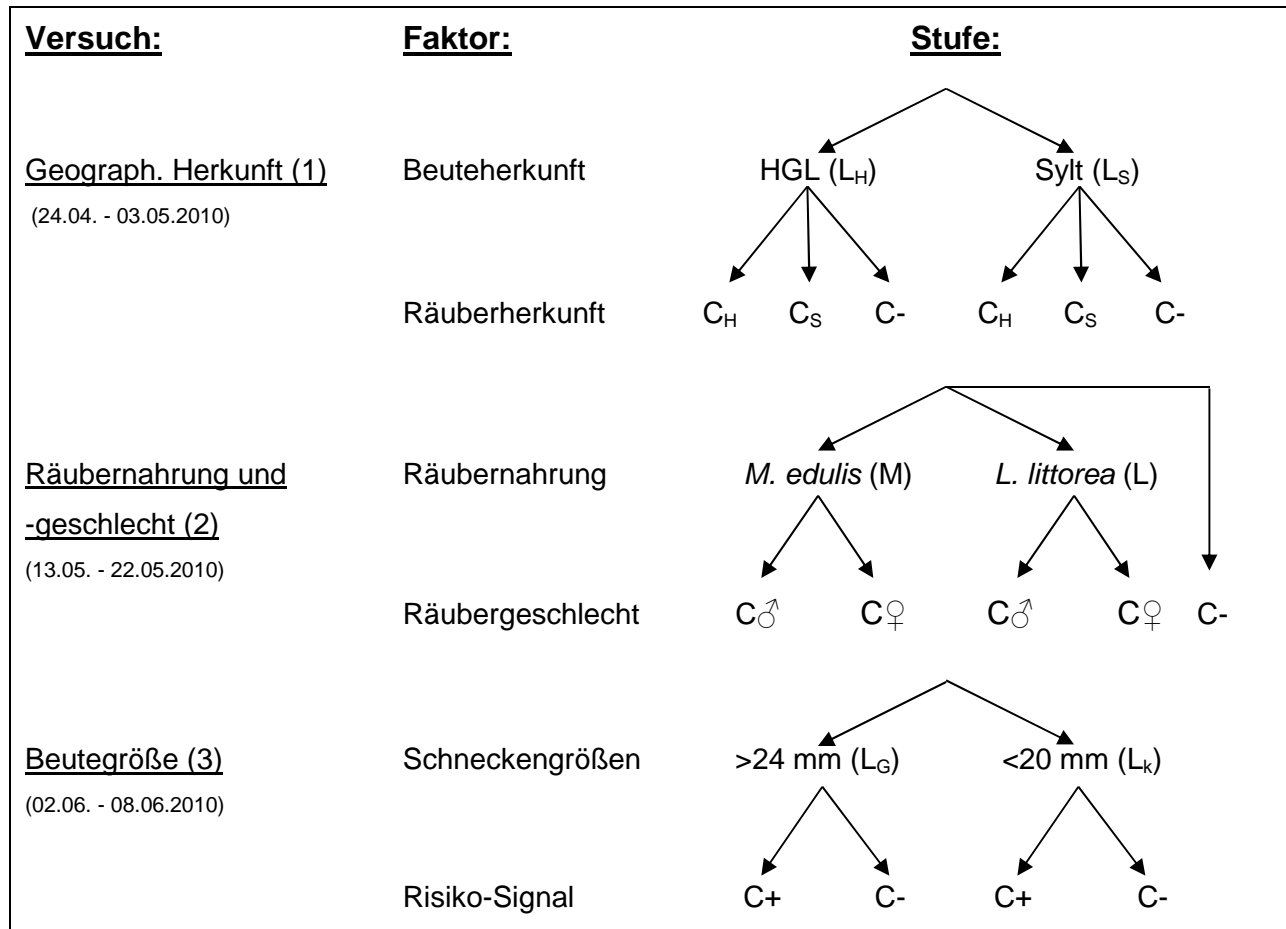


Abb. 5: Design der durchgeführten Versuche (1-3). **Versuch (1):** Der Faktor Beuteherkunft wurde in den Stufen Helgoländer (HGL) und Sylter (Sylt) Schnecken getestet. Der Faktor Räuberherkunft wurde in den Stufen Helgoländer (C_H) und Sylter (C_S) Krabbe sowie keine Krabbe (C-) getestet. **Versuch (2):** Der Faktor Räubernahrung wurde in den Stufen *Mytilus*-gefüttert (M) und *Littorina*-gefüttert (L) getestet. Der Faktor Räubergeschlecht wurde in den Stufen Männchen (C♂) und Weibchen (C♀) getestet. Es gab zudem einen Ansatz ohne Krabbe (C-) als Kontrolle. **Versuch (3):** Der Faktor Schneckengröße wurde in den Stufen >24 mm (L_G) und <20 mm (L_k) getestet. Der Faktor Risiko-Signal wurde in den Stufen mit Krabbe (C+) und ohne Krabbe (C-) getestet. Bei allen Versuchen wurde zwischen Behandlungen (mit Krabbe) und Kontrollansätzen (ohne Krabbe) entschieden.

Jedes der verwendeten Aquarien enthielt eine Kopulationsröhre aus transparentem PVC (Länge: 155 mm, Ø: 90 mm, Volumen: 780 mL), die an den Enden durch Gaze mit einer Maschenweite von 125 µm verschlossen war. An einem Ende war die Gaze an einem wiederverschließbaren Deckel befestigt. Eine Röhre enthielt jeweils drei Männchen und drei Weibchen von *Littorina littorea* sowie ein Stück der Alge *F. serratus*, das

den Schnecken als Nahrung diente (Mittlere Masse \pm SD: 1,21 \pm 0,36 g). Ein Algenstück gleicher Größe befand sich außerhalb der Kopulationsröhre im Aquarium und diente als autogene Kontrolle zur Bestimmung des Fraßes der Schnecken (Mittlere Masse \pm SD: 1,23 \pm 0,35 g). Ein weiteres größeres Algenstück (20-25 g) war enthalten, um den Krabben in den Aquarien als Versteck zu dienen. Bei den Ansätzen mit Risiko-Signal befand sich zudem ein Exemplar von *Carcinus maenas* im Aquarium (Abb.6). Die Breite des Krabben-Carapax wurde mithilfe einer elektronischen Schieblehre (TESA CAL IP67) auf 0,01 mm genau bestimmt. Durch eine zufällige Verteilung der Krabben auf die Ansätze sollte verhindert werden, dass sich der Faktor Krabbengröße zwischen den Ansätzen signifikant unterscheidet (Mittlere Größe \pm SD: 48,5 \pm 10,5 mm). Ein signifikanter Größenunterschied der Krabben bestand nur im zweiten Versuch zwischen den Behandlungen C♂_M und C♀_L (Abb.5). Dieser Unterschied war von geringer Bedeutung, da diese Behandlungen nicht direkt miteinander verglichen wurden.

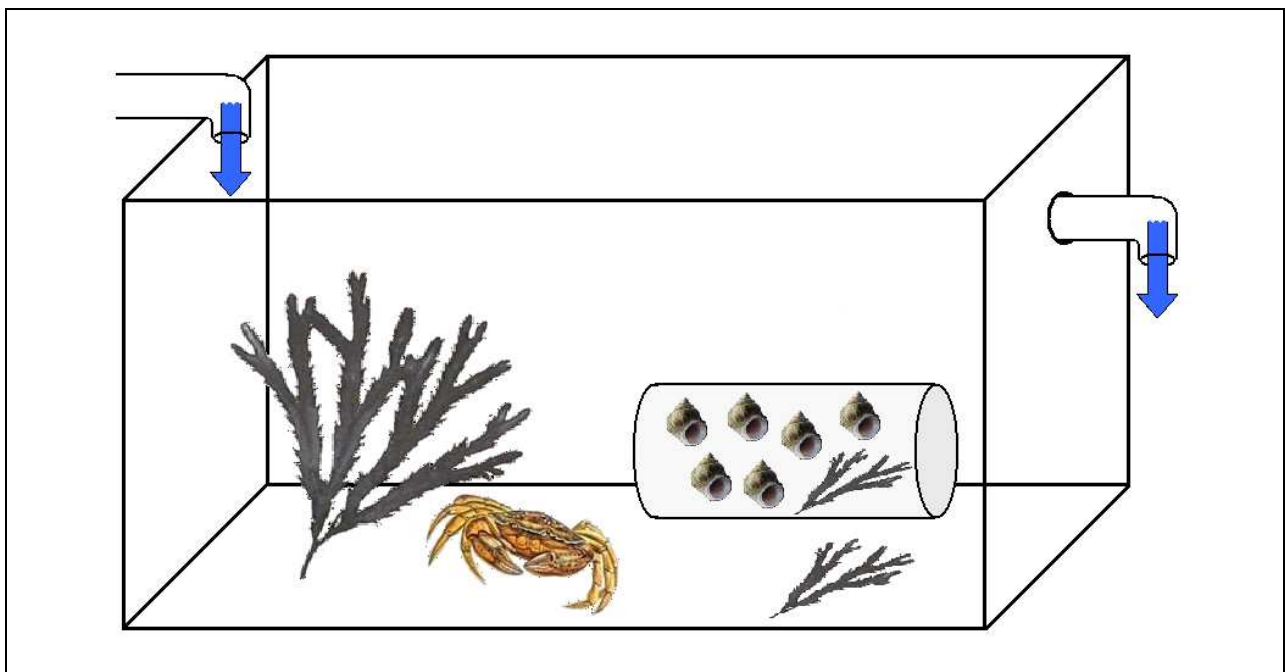


Abb. 6: Experimentelle Einheit (Schematischer Aufbau). Jedes Aquarium beinhaltete: Eine Kopulationsröhre mit sechs Schnecken (3 ♂, 3 ♀) und einem Stück *Fucus serratus* als Nahrung, ein weiteres Algenstück außerhalb der Kopulationsröhre als autogene Kontrolle zur Berechnung des Fraßes (siehe 2.4.3), ein größeres Algenstück als Versteckmöglichkeit für die Krabbe. Zusätzlich war in den Aquarien der Ansätze mit Risiko-Signal eine Krabbe enthalten. Die blauen Pfeile zeigen die Durchflussrichtung des Seewassers.

Die Replikate der einzelnen Versuchsansätze wurden zufällig auf die Aquarien verteilt. Die Krabben wurde zur Akklimatisierung mindestens 24 h vor Versuchsstart in die

Aquarien gesetzt. Die Versuche wurden mit dem Einsetzen der mit Schnecken gefüllten Kopulationsröhren gestartet.

2.3.1 Versuch (1): Geographische Herkunft von Räuber und Beute

Es sollte geprüft werden, ob die Stärke der Risiko-Effekte von der Herkunft der beteiligten Arten abhängig ist und ob der Grund für den Unterschied beim Sender (Krabbe) oder beim Empfänger (Schnecke) des Risiko-Signals liegt. Der Versuch dauerte vom 24.04. bis zum 03.05.2010 (10 Tage) und wurde mit sechs verschiedenen Ansätzen durchgeführt, die je zehn Replikate umfassten (insgesamt 60 experimentelle Einheiten). Die Helgoländer Exemplare von *Littorina littorea* hatten eine Größe von 20-25 mm, die Sylter Exemplare eine Größe von 17-20 mm. Es wurden ausschließlich männliche Krabben verwendet, die jeden zweiten Tag das Fleisch einer Miesmuschel (*Mytilus edulis*) als Nahrung erhielten.

Die Hälfte der 60 Aquarien enthielt *L. littorea* aus Helgoland. Von diesen 30 Aquarien enthielten 10 eine Helgoländer Krabbe (L_H_C_H), 10 eine Sylter Krabbe (L_H_C_S) und 10 keine Krabbe (L_H_C₋). In den übrigen 30 Aquarien waren Schnecken vom Standort Sylt mit wiederum jeweils 10 Aquarien mit Krabben aus Helgoland (L_S_C_H), Sylt (L_S_C_S) und ohne Krabbe (L_S_C₋). Variiert wurden somit die Faktoren Räuberherkunft [3 Stufen: Krabbe aus Helgoland (C_H), Krabbe aus Sylt (C_S), Krabbe abwesend (C₋)] und Beuteherkunft [2 Stufen: Schnecke aus Helgoland (L_H), Schnecke aus Sylt (L_S)] (Abb.5).

2.3.2 Versuch (2): Geschlecht und Ernährung des Räubers

In diesem Versuch wurde untersucht, welche Bedeutung das Geschlecht der Krabben für die Wirksamkeit von Risiko-Signalen hat. Weibliche Krabben sind zwar gefräßiger (Ropes 1968), scheinen jedoch *Littorina littorea* nicht zu fressen (Preuss 2009, Molis unveröffentl.). Da die Weibchen von *Carcinus maenas* also u.U. keine Gefahr für die Schnecken darstellen, könnte es sein, dass diese nicht auf die weiblichen Krabben reagieren. Auch die Ernährung der Krabben war von Belang, da *Mytilus edulis*, ihre bevorzugte Beute, vor Sylt wesentlich häufiger ist als vor Helgoland und sich die Diät der beiden Populationen deshalb unterscheiden könnte. Der Versuch dauerte vom 13.05. bis zum 22.05.2010 (10 Tage) und wurde mit fünf verschiedenen Ansätzen durchgeführt, die je zehn Replikate umfassten (insgesamt 50 experimentelle Einheiten). Die Größenspanne der verwendeten Schnecken reichte von 20-25 mm. Es wurden

Helgoländer Krabben verwendet, wobei bei den Krabbenweibchen darauf geachtet wurde, dass diese nicht trächtig waren. Die Fütterung der Krabben erfolgte an jedem zweiten Tag mit dem Fleisch einer Miesmuschel bzw. mit einer geknackten Schnecke.

Alle 50 verwendeten Aquarien enthielten Schnecken vom Standort Helgoland. 20 dieser Aquarien enthielten männliche Krabben, von denen jeweils 10 mit *L. littorea* (C♂_L) und 10 mit *M. edulis* (C♂_M) gefüttert wurden. 20 weitere Aquarien enthielten weibliche Krabben, von denen ebenfalls jeweils 10 mit *L. littorea* (C♀_L) und 10 mit *M. edulis* (C♀_M) gefüttert wurden. Die übrigen 10 Aquarien dienten als Kontrolle (K) und enthielten keine Krabbe. Variiert wurden die Faktoren Risiko-Signal [2 Stufen: Krabbe anwesend (umfasste alle Behandlungen), Kontrolle ohne Krabbe (K)], Räubergeschlecht [2 Stufen: männliche Krabbe (C♂), weibliche Krabbe (C♀)] und Nahrung der Krabben [2 Stufen: *M. edulis* als Futter (M), *L. littorea* als Futter (L)] (Abb.5).

2.3.3 Versuch (3): Größe der Beute

Der Versuch sollte zeigen, ob ein möglicher Unterschied in der Risiko-Antwort zwischen den Populationen darauf beruht, dass *Littorina littorea* vor Sylt durchschnittlich kleiner bleibt als vor Helgoland. *Carcinus maenas* könnte bei der Nahrungssuche kleine Schnecken bevorzugen (Preuss 2009), weswegen die Krabbe für kleinere Exemplare von *L. littorea* auch dann eine große Gefahr darstellt, wenn sich die Schnecken nicht paaren. Um die Weitergabe ihrer Gene zu sichern, könnten kleine Schnecken deshalb die „Flucht nach vorne“ antreten und auch in der Gegenwart von *C. maenas* Reproduktion betreiben. Der Versuch dauerte vom 02.06. bis zum 08.06.2010 (7 Tage) und wurde mit vier Ansätzen durchgeführt, die je zehn Replikate umfassten (insgesamt 40 experimentelle Einheiten). Die Zahl der Versuchstage wurde auf 7 reduziert, da sich in den ersten beiden Versuchen gezeigt hatte, dass in den letzten Versuchstagen weniger Eier gelegt wurden und mögliche Effekte schwächer wurden. Die Ansätze beinhalteten *L. littorea* aus der Helgoländer Population. Für die Ansätze mit Krabben wurden ebenfalls Helgoländer Exemplare verwendet, die alle zwei Tage mit dem Fleisch einer Miesmuschel (*Mytilus edulis*) gefüttert wurden.

Die Hälfte der 40 verwendeten Aquarien enthielt große Schnecken (>24 mm). In 10 dieser Aquarien befand sich zudem eine Krabbe (L_G_C+), während die anderen 10 Aquarien keine Krabbe enthielten (L_G_C-). Die übrigen 20 Aquarien enthielten kleine

Schnecken (<20 mm). Auch hier enthielten 10 der Aquarien eine Krabbe (L_k C+) und die übrigen 10 nicht (L_k C-). Die Aquarien ohne Krabbe dienten jeweils als Kontrollen, um die relative Veränderung der Eizahl zu ermitteln. Dies war nötig, da die Zahl der Eier bei *L. littorea* von der Größe der Weibchen abhängig ist (Grahame 1973). Variiert wurden die Faktoren Risiko-Signal [2 Stufen: Krabbe anwesend (C+), Krabbe abwesend (C-)] und Schneckengröße [>24 mm (L_G), <20 mm (L_k)] (Abb.5).

2.4 Antwortvariablen und Probennahmen

Die Anwesenheit von *Carcinus maenas* als Risiko-Signal könnte bei *Littorina littorea* verschiedene Reaktionen auslösen. Dabei kann es sich um Änderungen in der life-history, im Verhalten oder in der Morphologie handeln. Im Versuch wurden deshalb verschiedene Antwortvariablen gemessen. Der wichtigste Messparameter war die Eizahl. Es ist bekannt, dass die Anwesenheit von *C. maenas* die Zahl der von *L. littorea* gelegten Eier verringert (Beisiegel 2009). Da jedoch die bloße Reduktion der Eizahl keine wirksame Verteidigung gegen die Strandkrabbe darstellt, ist die Verbindung zum Risiko-Signal noch unklar. Ein möglicher Zusammenhang könnte darin bestehen, dass Paarungen für die Schnecken ein Risiko sind und sie sich deshalb in der Gegenwart von Krabben weniger paaren und auch weniger Eier legen. Es könnte auch sein, dass *L. littorea* in Anwesenheit von *C. maenas* weniger frisst und somit weniger Energie für die Eiproduktion zur Verfügung hat. Es wäre auch möglich, dass die Schnecken die aufgenommene Energie als Reaktion auf Krabben in eine morphologische Verteidigung investieren und ihre Schale verdicken. Die hier verbrauchte Energie stünde nicht mehr für die Fortpflanzung zur Verfügung.

2.4.1 Eizahl

Die Entnahme der Eier aus den Kopulationsröhren erfolgte alle 24 h, beginnend einen Tag nach dem Start des Versuchs. Hierzu wurden zunächst sämtliche Röhren eines Ansatzes im geschlossenen Zustand aus den Becken geholt. Das Öffnen der einzelnen Röhren geschah über einem Sieb mit einer Maschenweite von 125 μ m. Daraufhin wurde die Röhre mitsamt Inhalt (Schnecken, Algenstück) über dem Sieb mit Seewasser ausgespült, sodass die enthaltenen Eier und Faeces in das Sieb gespült wurden. Nach dem Spülen wurden Schnecken und *Fucus*-Stück wieder in die Kopulationsröhre gesetzt und der Deckel geschlossen. Der Siebinhalt wurde anschließend mithilfe einer mit Seewasser gefüllten Spritzflasche in ein Becherglas (400 mL) überführt.

Um die Eier von Faeces zu trennen, wurde die Flüssigkeit im Glas kurz durch Schwenken in Rotation versetzt, wodurch sich die schwereren Faeces am Boden in der Mitte des Glases konzentrierten, während die leichteren Eier in der Wassersäule verblieben. Nun wurde die Eisuspension in ein Rührgefäß dekantiert, wobei möglichst alle Faeces im Becherglas verblieben. Diese Aufreinigung war nötig, um beim späteren Auszählen der Eier den Fehler, der durch die Überlagerung mit Faeces oder das falsche Mitzählen von Faeces als Eier entstand, möglichst gering zu halten. Bei diesem Vorgang konnte ein Verlust von Eiern auftreten, der jedoch laut der Arbeit von Bendel (2010) mit ~1% gering war. Da der Verlust zudem bei allen Proben gleichermaßen auftrat, änderten sich die relativen Eizahlen nicht.

Das Volumen der Eisuspension wurde durch Wiegen auf 0,01 g genau ermittelt (Sartorius Mechatronik). Aus der Suspension wurde eine Probe mit einem Gesamtvolumen von 3 mL anhand von sechs Unterproben zu je 0,5 mL entnommen, wobei die Eier in der Suspension durch einen Magnetrührer homogen verteilt wurden. Das Probenvolumen wurde in ein Well einer 12er-Multititerplatte übertragen. Die anderen Wells wurden mit den Proben der neun restlichen Replikate des Ansatzes befüllt, sodass am Ende zwei Wells frei blieben. Abschließend wurde jede einzelne Probe unter dem Abzug mit einem Milliliter 4%-igen Formaldehyd fixiert.

Nach Versuchsende wurden die fixierten Eiprobe in den Wells mit einem Kamera-Binokular (Olympus) mit dem Programm „Cell^D“ bei einer Vergrößerung von 7 fotografiert und das Bild abgespeichert (Abb.7). Während des zweiten und dritten Versuchs erfolgte das Fotografieren stets am selben Tag wie die Probennahme, wodurch eine Fixierung mit Formaldehyd überflüssig wurde. Die Bilder der Eier wurden anschließend mithilfe des Programms „ImageJ“ digital aufbereitet (Type: 8-Bit, Process: Binary) und für jedes Well automatisch ausgezählt. Hierbei wurde die Funktion „Analyze Particles“ verwendet (Size: 0,003-0,02 mm², Circularity: 0,5-1,0). Die gewählten Einstellungen sollten nochmals sicherstellen, dass möglichst keine noch enthaltenen Faeces fälschlicherweise als Eier mitgezählt werden. Es wurde zudem darauf geachtet, dass der ausgezählte Bereich das Well nicht überragte, da sonst Reflexionen an den Wänden des Wells ebenfalls gezählt worden wären. Dass die automatisch ausge-

zählten Eizahlen zuverlässig waren, konnte in einer anderen Studie durch manuelles Auszählen von Eiprobe bestätigt werden (Beisiegel 2009).



Abb. 7: Well mit Eiprobe. Der rote Pfeil markiert Faeces, die nach dem Dekantieren noch enthalten waren und in die fotografierte Probe gelangten. Der blaue Kreis markiert eine Eikapsel mit zwei Eiern. Der Maßstab (unten-rechts) wurde mithilfe von „Cell^D“ nachträglich eingefügt.

Zur Bestimmung der Eizahl wurde die Eimenge jeder Probennahme für jedes Replikat zuerst von den 3 mL Probevolumen auf das ursprüngliche Gesamtvolumen hochgerechnet. Dafür wurde folgende Formel verwendet:

$$Eizahl_{Gesamt} = \frac{Eizahl_{Probe}}{Volumen_{Probe}} * Volumen_{Gesamt}$$

Hierbei war $Eizahl_{Probe}$ die mittels „ImageJ“ bestimmte Eizahl im Well, $Volumen_{Probe}$ das vom Ursprungsvolumen entnommene Volumen von 3 mL und $Volumen_{Gesamt}$ das zuvor gravimetrisch gemessene Ursprungsvolumen.

Die Gesamtzahl der Eier einer täglichen Probe wurde durch 3 geteilt, um die Zahl der Eier pro Weibchen und Tag zu erhalten (drei Weibchen pro Kopulationsröhre). Anschließend wurde aus den einzelnen Eizahlen eines Replikates über den Versuchszeitraum (10 bzw. 7 Tage) der Mittelwert der Eizahl für dieses Replikat bestimmt. Dies geschah separat für jedes einzelne Replikat.

2.4.2 Kopulationsverhalten

Zur Quantifizierung des Paarungsverhaltens wurden alle im Versuch verwendeten Kopulationsröhren visuell auf sich paarende Schnecken kontrolliert. Dies geschah während des ersten Experiments an jedem Morgen (gegen 9:30-10:00 Uhr). Da auf diese Weise nicht genügend Daten für die Feststellung möglicher Effekte gesammelt werden konnten, wurde die Zahl der Probennahmen später erhöht. Für das zweite und dritte Experiment wurde das Paarungsverhalten deshalb morgens (8 Uhr), zur Mittagszeit (13:30-14 Uhr) und abends (18-19 Uhr) kontrolliert. Als Paarung wurde nach Linke (1933) eine Situation definiert, in der eine Schnecke am rechten seitlichen Rand einer anderen Schnecke saß (Abb.8a,b). Ob der Paarungsversuch erfolgreich war, war unbedeutend, da lediglich die Häufigkeit des Verhaltens bestimmt werden sollte. Da in jeder Röhre sechs Schnecken enthalten waren und für eine Paarung zwei Schnecken vonnöten sind, konnten pro Röhre 0, 2, 3, 4, 5 oder 6 Schnecken als paarungsaktiv gewertet werden. Die ungeraden Zahlen kamen durch Situationen zustande, in denen mehrere Männchen versuchten, sich mit einem Weibchen oder miteinander zu paaren (siehe 2.2.1).

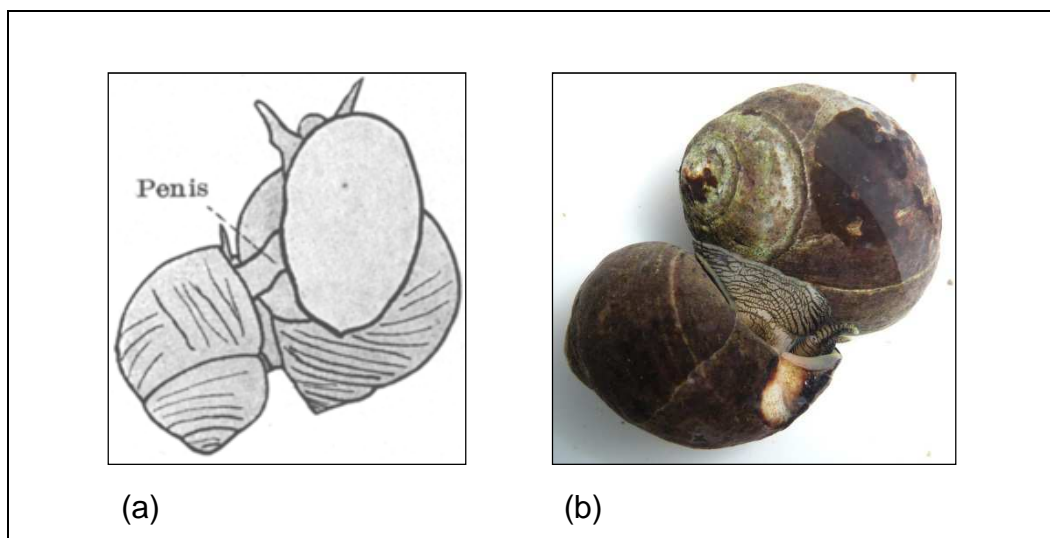


Abb. 8: (a) Schemazeichnung der Kopulation bei *Littorina littorea* (Unteransicht). ♂ links, ♀ rechts (Linke 1933). (b) Paarung zweier Individuen von *Littorina littorea* (Oberansicht). ♂ unten-links, ♀ oben-rechts.

Die Häufigkeit des Kopulationsverhaltens ergab sich für jedes Replikat aus der Zahl der pro Röhre gezählten kopulierenden Schnecken über den Versuchszeitraum, geteilt durch die maximal mögliche Zahl der Kopulationen. Maximal möglich waren im ersten Versuch bei sechs Schnecken pro Röhre, einer Probennahme pro Tag und 10 Tagen

Versuchsdauer, jeweils 60 paarungsaktive Schnecken pro Replikat. Im zweiten Versuch waren es bei sechs Schnecken pro Röhre, drei Probennahmen pro Tag und 10 Tagen Versuchsdauer jeweils 180 paarungsaktive Schnecken pro Replikat. Im dritten Versuch waren es bei sechs Schnecken pro Röhre, drei Probennahmen pro Tag und 7 Tagen Versuchsdauer jeweils 126 paarungsaktive Schnecken pro Replikat. Der aus der Division resultierende Wert gab an, wie viel Prozent der Schnecken bei der Datenaufnahme Paarungsverhalten zeigten ($1 \hat{=} 100\%$). Um eine Gleichverteilung der Messwerte zu erreichen, wurden die Daten nach folgender Formel transformiert:

$$Y = \text{Arcsin} \left(\sqrt{\frac{(x * 100)}{100}} \right) * \frac{180}{\pi}$$

Hierbei war X der Quotient aus der realen Zahl der Paarungen und der maximal möglichen Anzahl und Y der Wert für die weitere Auswertung.

2.4.3 Konsumption

Eine mögliche Verhaltensantwort auf Risiko-Signale kann mit einer Veränderung des Fraßverhaltens einhergehen. So werden Schnecken, die versuchen aus dem Aquarium zu flüchten, weniger Zeit mit dem Fressen von *Fucus serratus* verbringen. Außerdem lässt sich anhand der Fraßaktivität abschätzen, wie viel Energie aufgenommen wurde. Dies ist in Verbindung mit der Zahl der gelegten Eier von Bedeutung, da so bestimmt werden kann, wie groß der Anteil der Energie ist, der in die Reproduktion investiert wird.

Die Masse der *Fucus*-Stücke in den Röhren sowie der autogenen Kontrollen wurde mit einer Waage (MC1 Research RC210P) auf 0,001 g genau bestimmt. Dabei wurden die Algenstücke zuvor mit Küchenpapier gereinigt und trocken getupft. Das Wiegen geschah am Tag des Versuchstarts und am Tag der letzten Probennahme (Zeitraum: 10 bzw. 7 Tage).

Um den Fraß zu bestimmen, wurden die Massen der *Fucus*-Stücke innerhalb und außerhalb (autogene Kontrolle, nicht Versteck-*Fucus*) der Kopulationsröhre und ihre Veränderungen über die Versuchszeit wie folgt verrechnet:

$$\text{Fraß} = \text{Fucus(Röhre)}_{\text{vorher}} * \frac{\text{Fucus(außerhalb)}_{\text{nachher}}}{\text{Fucus(außerhalb)}_{\text{vorher}}} - \text{Fucus(Röhre)}_{\text{nachher}}$$

Wurde das Algenstück in der Kopulationsröhre im Laufe der Versuchsdauer komplett aufgefressen, so wurde ein neues Algenstück nachgelegt. In diesem Fall wurden die Anfangs- und Endmasse des neuen Algenstückes in der oben genannten Formel verwendet, wobei die Anfangsmasse des ersten, ursprünglichen Stückes zum so bestimmten Fraß hinzuaddiert wurde. Auf diese Weise ließ sich der Fraß für jedes einzelne Replikat in Gramm *Fucus* berechnen.

2.4.4 Schalendicke

Ob sich die Dicke der Schale über die Versuchzeit ändert, wurde über die Masse der Schale bestimmt. Da der Körper der Schnecken nahezu die gleiche Dichte wie Meerwasser hat, erhielt man, wenn man die Schneckenmasse in Wasser wog, die ungefähre Masse der Schale (Trussell & Nicklin 2002). Zu diesem Zweck wurde die zu messende Schnecke auf einem Schälchen liegend in ein Wasserbad gelassen. Hierdurch wurde verhindert, dass die Masse des Wassers, das durch die Schnecke verdrängt wurde, in die Messung eingeht. Das Schälchen hing an einem Stativ, welches auf einer Waage (Sartorius LE 323S) stand, die dann die Schalenmasse auf 0,001 g genau anzeigte. Bei jedem Ansatz wurde bei fünf Replikaten die kleinste und bei den restlichen fünf die größte Schnecke gewogen. Dies geschah wiederum vor dem Versuchstart und am Tag der letzten Probennahme (Zeitraum: 10 bzw. 7 Tage). Die größten bzw. kleinsten Schnecken wurden gewählt, da diese auch nach dem Versuch relativ leicht identifiziert werden konnten. Die Messung der Schalendicke wurde nur für im Versuch (1) verwendete Schnecken durchgeführt. Der Grund dafür waren die stark variierenden Ergebnisse des ersten Versuchs, die eine zu starke Messungenauigkeit vermuten ließen. Auch war die Versuchzeit für eine merkliche Veränderung der Schalendicke u.U. zu kurz.

Um Veränderungen der Schalendicke zu bestimmen, wurde die Schalenmasse vor dem Versuch von der Masse nach dem Versuch subtrahiert, um so die Änderung über den Versuchszeitraum zu erhalten. Dies geschah einzeln für jedes Replikat.

2.5 Statistische Auswertung

Die Analyse der Daten erfolgte mithilfe des Programms „Statistica 9.1“. Dabei wurden die, wie zuvor beschrieben, formatierten Daten aller Antwortvariablen eines Versuchs auf dieselbe Weise untersucht. Um die Homogenität der Varianzen zu bestätigen,

wurde der Cochran's-Test verwendet. Lagen heterogene Varianzen vor, wurde versucht die Homogenität durch eine Logarithmierung der Daten oder, wenn möglich, durch eine Senkung des Signifikanzniveaus auf $\alpha = 0,01$ wiederherzustellen. Hatte dies keinen Erfolg, konnten heterogene Varianzen z.T. aufgrund des komplexen Versuchsdesigns vernachlässigt werden (Underwood 1997).

Die Daten des ersten Versuchs wurden mittels einer mehrfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) für die festen Faktoren Räuberherkunft (3 Stufen) sowie Beuteherkunft (2 Stufen) ausgewertet, die auf ihre Interaktionen hin überprüft werden sollten. Das Signifikanzniveau lag bei $\alpha = 0,05$. Die Homogenität der Varianzen konnte für die Eizahl nicht bestätigt werden, jedoch ist dies aufgrund des komplexen Versuchsdesigns nicht von Bedeutung.

Für Versuch (2) wurde zuerst eine einfaktorielle Varianzanalyse mit allen Ansätzen durchgeführt, gefolgt von einer mehrfaktoriellen Varianzanalyse für die vier Behandlungen mit Krabbe. Hier wurde getestet, ob es ein Zusammenspiel zwischen den festen Faktoren Räubergeschlecht (2 Stufen) und Nahrung der Krabben (2 Stufen) gab. Zur Sicherung der Varianzhomogenität wurde für beide Analysen ein Signifikanzniveau von $\alpha = 0,01$ gewählt.

Die Datenanalyse des dritten Versuchs geschah über eine mehrfaktorielle Varianzanalyse bei einem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$, um mögliche interaktive Effekte der festen Faktoren Risiko-Signal (2 Stufen) und Schneckengröße (2 Stufen) aufzudecken. Zur Sicherung der Varianzhomogenität wurden die Messwerte der Antwortvariable Fraß zur Basis 10 logarithmiert.

Zum Prüfen auf signifikante Unterschiede wurde für alle Versuche ein Post-hoc multiple means comparison mithilfe des Fisher-Tests bei einem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ (beim zweiten Versuch $\alpha = 0,01$) verwendet.

3 Ergebnisse

3.1 Versuche

3.1.1 Versuch (1): Geographische Herkunft von Räuber und Beute

Eizahl: Die Eizahlen der Replikate aller Ansätze lagen im Bereich von 1400-3500 Eiern pro Weibchen und Tag. Der Faktor Räuberherkunft allein beeinflusste die Eizahl nicht signifikant, genauso wie die geographische Herkunft der Schnecken alleine keinen signifikanten Unterschied ausmachte (Tab.1a). Die Kombination der beiden Faktoren Räuber- und Beuteherkunft hatte einen signifikanten Einfluss (Tab.1a).

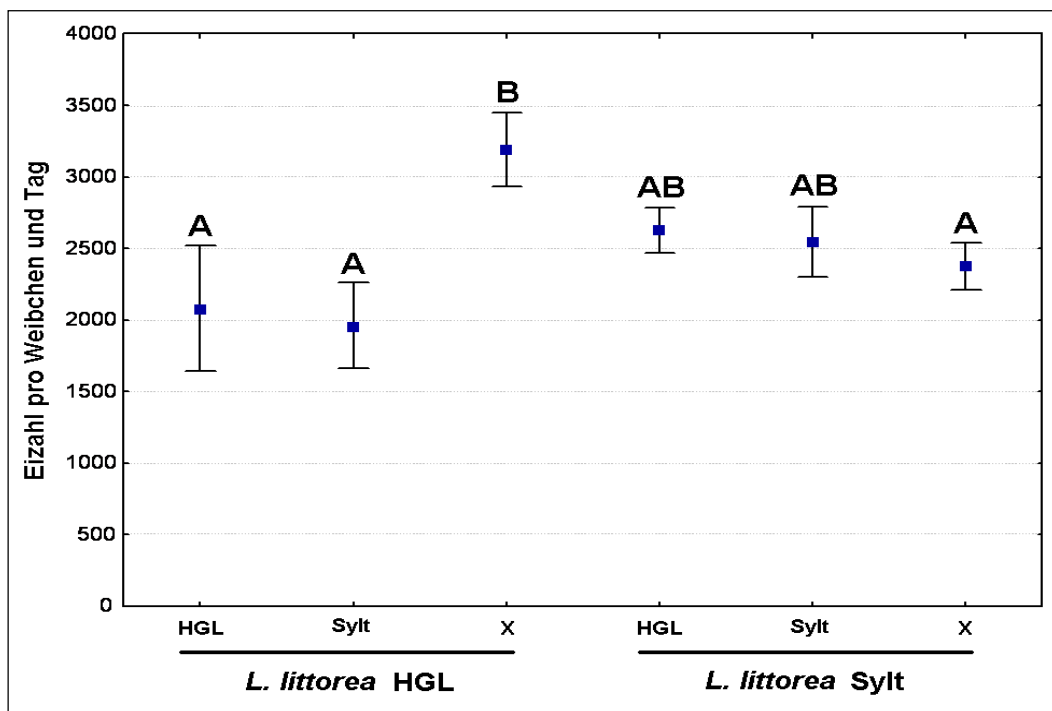


Abb. 9: Einfluss von Beute- (*L. littorea*) und Räuberherkunft (*C. maenas*) auf die Eizahl im Versuch (1). Durchschnittliche Eizahl pro Ansatz \pm 1 SE. HGL = Helgoländer Krabbe (C_H), Sylt = Sylter Krabbe (C_S), X = Krabbe abwesend. Verschiedene Buchstaben (A, B) geben signifikante Unterschiede an.

Für die Helgoländer Exemplare von *Littorina littorea* wurde in den Behandlungen mit Krabben ($L_H C_H$ und $L_H C_S$) eine signifikante Reduktion der Eizahl pro Weibchen und Tag gefunden (Abb.9). Gegenüber der Kontrolle mit Helgoländer Schnecken (L_H) war die Zahl der Eier pro Weibchen und Tag in den beiden Ansätzen durchschnittlich um ~34% ($L_H C_H$) bzw. ~39% ($L_H C_S$) verringert. Bei den Sylter Exemplaren von *L. littorea*

zeigte sich dagegen kein signifikanter Unterschied zwischen den Behandlungen mit Krabben ($L_S_C_H$ und $L_S_C_S$) und der Kontrolle (L_S) (Abb.9). Die Eizahlen der Sylter Kontrolle (L_S) waren signifikant (~25%) geringer als die Zahlen der Helgoländer Kontrollen (L_H) (Abb.9).

Kopulationsverhalten: Die relative Häufigkeit der Paarungen lag für alle Ansätze im Bereich von 20-30%. Räuberherkunft, Beuteherkunft sowie die Interaktion beider Faktoren hatten keinen signifikanten Einfluss auf die Häufigkeit der Paarungen (Tab.1b).

Tab. 1: Mehrfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) zu Versuch (1): Geographische Herkunft von Räuber und Beute. Signifikanzniveau $\alpha = 0,05$, bei signifikanten Effekten ist der p-Wert rot markiert. Heterogene Varianzen sind durch einen *kursiven* p-Wert markiert. SQ = Summe der Abweichungsquadrate, FG = Freiheitsgrade, MQ = mittleres Abweichungsquadrat.

Variable	Faktor	SQ	FG	MQ	F-Wert	p-Wert
(a) Eizahl	Konstante	364029559	1	364029559	474,58	<0,001
	Beuteherkunft (1)	171727	1	171727	0,2239	0,638
	Räuberherkunft (2)	3163813	2	1581907	2,0623	0,137
	Interaktion 1 * 2	6374536	2	3187268	4,1552	0,021
	Fehler	41420889	54	767053		
(b) Kopulation	Konstante	38162,06	1	38162,06	1190,465	<0,001
	Beuteherkunft (1)	29,24	1	29,24	0,912	0,344
	Räuberherkunft (2)	193,72	2	96,86	3,022	0,057
	Interaktion 1 * 2	131,19	2	65,59	2,046	0,139
	Fehler	1731,05	54	32,06		
(c) Fraß	Konstante	75,03649	1	75,03649	502,6623	<0,001
	Beuteherkunft (1)	7,58908	1	7,58908	50,8385	<0,001
	Räuberherkunft (2)	0,14055	2	0,07027	0,4708	0,627
	Interaktion 1 * 2	0,21344	2	0,10672	0,7149	0,494
	Fehler	8,06102	54	0,14928		

Konsumption: Über die Versuchszeit wurden pro Kopulationsröhre 0,6-1,6 g der Algen *Fucus serratus* gefressen. Der Faktor Beuteherkunft hatte einen signifikanten Einfluss auf den Fraß (Tab.1c). Bei dem Faktor Räuberherkunft und der Interaktion der beiden Faktoren konnte dagegen kein signifikanter Einfluss auf den Fraß festgestellt werden (Tab.1c). In allen Ansätzen mit Sylter Schnecken ($L_S_C_H$ und $L_S_C_S$ und L_S) war dabei der Fraß signifikant höher als in den Ansätzen mit Helgoländer Schnecken ($L_H_C_H$ und $L_H_C_S$ und L_H).

Schalendicke: Die Veränderungen der Schalendicke über die Versuchszeit schwankte zwischen einer Zunahme um $\sim 0,08$ g und einer Abnahme um $\sim 0,02$ g der Feuchtmasse. Die mehrfaktorielle Varianzanalyse zeigte weder für Herkunft der Beute noch des Räubers einen signifikanten Einfluss. Auch die Interaktion der Faktoren hatte keinen Einfluss.

3.1.2 Versuch (2): Geschlecht und Ernährung des Räubers

Eizahl: Die Eizahl lag zwischen 1600 und 3000 Eiern pro Weibchen und Tag. Es wurde eine signifikant verringerte Eizahl in allen Behandlungen gegenüber der Kontrolle festgestellt (einfaktorielle ANOVA: $F_{4,45} = 4,11$, $p = 0,006$).

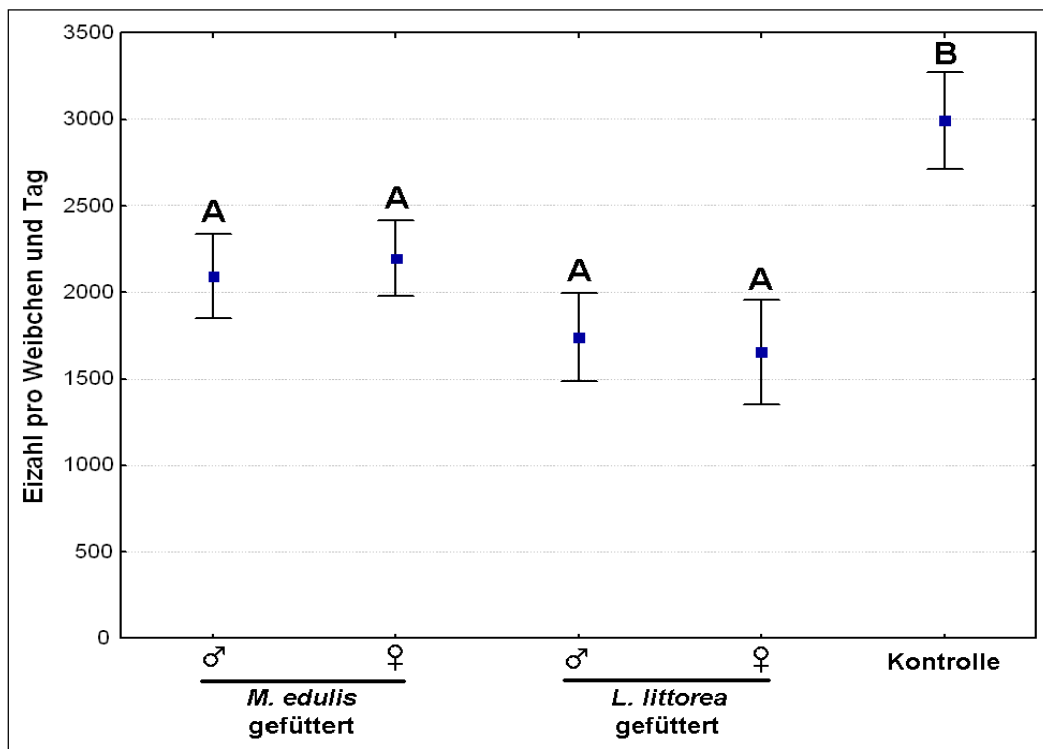


Abb. 10: Einfluss von Krabbengeschlecht und -nahrung auf die Eizahl im Versuch (2). Durchschnittliche Eizahl pro Ansatz ± 1 SE. ♂ = männliche Krabbe ($C_{\text{♂}}$), ♀ = weibliche Krabbe ($C_{\text{♀}}$). Die Kontrolle enthielt keine Krabbe. Verschiedene Buchstaben (A, B) geben signifikante Unterschiede an.

Die mehrfaktorielle Varianzanalyse zeigte keinen signifikanten Einfluss der Faktoren Krabbennahrung und Krabbengeschlecht sowie der Interaktion beider Faktoren (Tab.2a). Die Reduktion der Eizahl relativ zur Kontrolle betrug bei den mit Miesmuscheln gefütterten Exemplaren von *Carcinus maenas* ($C_{\text{♂}_M}$ und $C_{\text{♀}_M}$) $\sim 27\%$. Bei

den mit Schnecken gefütterten Krabben ($C_{\text{♂}}_L$ und $C_{\text{♀}}_L$) lag die Reduktion bei ~40% (Abb.10).

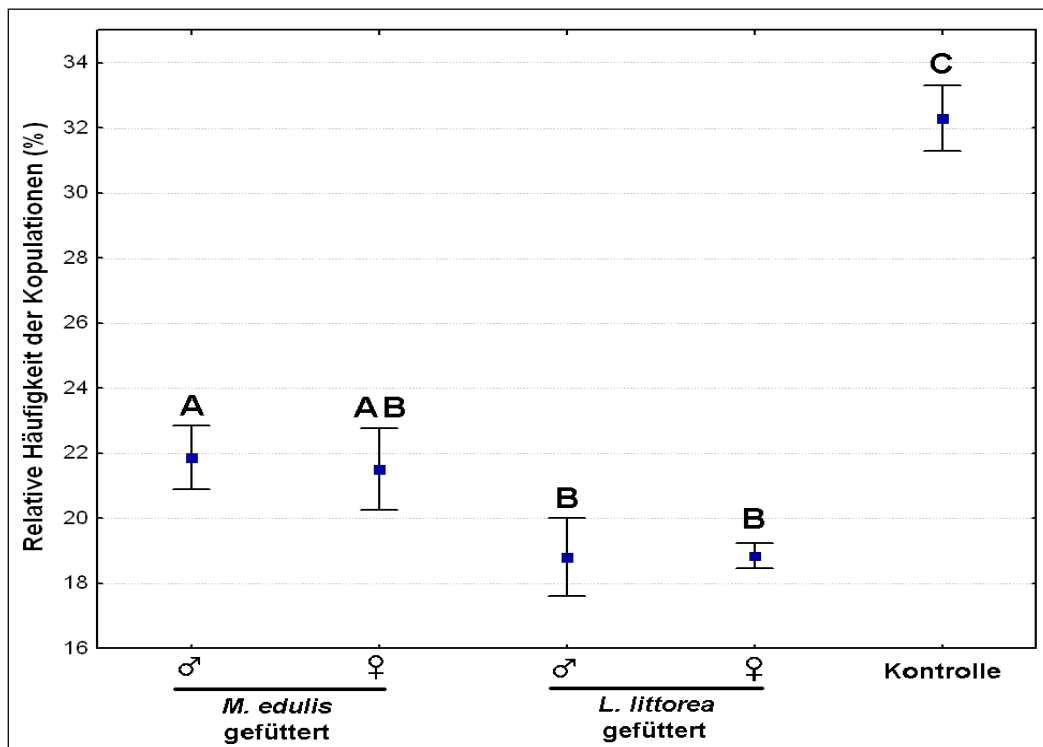


Abb. 11: Einfluss von Krabbgeschlecht und -nahrung auf das Paarungsverhalten im Versuch (2). Relative Kopulationshäufigkeit pro Ansatz \pm 1 SE. ♂ = männliche Krabbe ($C_{\text{♂}}$), ♀ = weibliche Krabbe ($C_{\text{♀}}$). Die Kontrolle enthielt keine Krabbe. Verschiedene Buchstaben (A, B, C) geben signifikante Unterschiede an.

Kopulationsverhalten: Die Schnecken kopulierten in den Behandlungen signifikant und um ~1/3 weniger als in der Kontrolle (einfaktorielle ANOVA: $F_{4,45} = 30,22$, $p < 0,001$) (Abb.11). Die mehrfaktorielle Varianzanalyse zeigte einen signifikanten Einfluss des Faktors Krabbennahrung, während der Faktor Krabbgeschlecht sowie die Interaktion der Faktoren keinen Einfluss auf die Kopulation hatten (Tab.2b). Während bei Abwesenheit einer Krabbe (K) ~32% der Schnecken kopulierten, lag der Anteil der Schnecken in der Gegenwart mit *M. edulis* gefütterter Krabben ($C_{\text{♂}}_M$ und $C_{\text{♀}}_M$) bei ~22% (Abb.11). In den Behandlungen mit Krabben, die *Littorina littorea* als Nahrung erhielten ($C_{\text{♂}}_L$ und $C_{\text{♀}}_L$) betrug der Anteil ~19% (Abb.11).

Tab. 2: Mehrfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) zu Versuch (2): Geschlecht und Ernährung des Räubers. Signifikanzniveau $\alpha = 0,01$, bei signifikanten Effekten ist der p-Wert rot markiert. SQ = Summe der Abweichungsquadrate, FG = Freiheitsgrade, MQ = mittleres Abweichungsquadrat.

Variable	Faktor	SQ	FG	MQ	F-Wert	p-Wert
(b) Eizahl	Konstante	147586163	1	147586163	222,7632	<0,001
	Räubernahrung (1)	2006235	1	2006235	3,0282	0,090
	Räubergeschlecht (2)	708	1	708	0,0011	0,974
	Interaktion 1 * 2	87994	1	87994	0,1328	0,718
	Fehler	23850893	36	662525		
(b) Kopulation	Konstante	16425,15	1	16425,15	1593,956	<0,001
	Räubernahrung (1)	81,48	1	81,48	0,025	0,008
	Räubergeschlecht (2)	0,26	1	0,26	0,025	0,875
	Interaktion 1 * 2	0,43	1	0,43	0,042	0,839
	Fehler	370,97	36	10,30		
(c) Fraß	Konstante	11,89912	1	11,89912	177,9809	<0,001
	Räubernahrung (1)	2,93843	1	2,93843	43,9516	<0,001
	Räubergeschlecht (2)	0,04296	1	0,04296	0,6462	0,428
	Interaktion 1 * 2	0,00475	1	0,00475	0,0710	0,791
	Fehler	2,40682	36	0,06686		

Konsumption: Der Fraß pro Kopulationsröhre lag im Bereich von 0,2-1,0 g der Alge *F. serratus*. Die einfaktorielle Varianzanalyse bestätigte einen generellen signifikanten Unterschied zwischen den Behandlungen (einfaktorielle ANOVA: $F_{4,45} = 18,92$, $p < 0,001$). Dass der Faktor Krabbennahrung einen signifikanten Einfluss auf den Fraß hatte, wurde durch die mehrfaktorielle Varianzanalyse gezeigt (Tab.2c). Der Faktor Krabbengeschlecht und die Interaktion der Faktoren hatten dagegen keinen signifikanten Einfluss auf den Fraß. In den Behandlungen mit *Littorina*-gefütterten Krabben ($C_{\text{♂}}_L$ und $C_{\text{♀}}_L$) war der Fraß signifikant (um ~35%) niedriger als in der Kontrolle (K) und den Behandlungen mit *Mytilus*-gefütterten Krabben ($C_{\text{♂}}_M$ und $C_{\text{♀}}_M$). Die Eizahl war bei Anwesenheit von *Mytilus*-gefütterten Krabbenweibchen knapp signifikant unterschiedlich von der Kontrolle. Die *Mytilus*-gefütterten Männchen zeigten ebenfalls einen tendenziell reduzierten Fraß, wobei der Unterschied zur Kontrolle jedoch nicht signifikant war.

3.1.3 Versuch (3): Größe der Beute

Eizahl: Der Wert für die Reproduktion lag zwischen 500 und 1000 Eiern pro Weibchen und Tag. Die mehrfaktorielle Varianzanalyse erbrachte keinen signifikanten Einfluss der Faktoren Schneckengröße, Krabbengegenwart bzw. deren Interaktion (Tab.3a).

Tab. 3: Mehrfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) zu Versuch (3): Größe der Beute. Die Analyse für die Antwortvariable Fraß wurde mit zuvor logarithmierten (\log_{10}) Daten durchgeführt. Signifikanzniveau $\alpha = 0,05$, bei signifikanten Effekten ist der p-Wert rot markiert. SQ = Summe der Abweichungsquadrate, FG = Freiheitsgrade, MQ = mittleres Abweichungsquadrat.

Variable	Faktor	SQ	FG	MQ	F-Wert	p-Wert
(a) Eizahl	Konstante	21141922	1	21141922	143,2405	<0,001
	Risiko-Signal (1)	221945	1	221945	1,5037	0,228
	Schneckengröße (2)	9696	1	9696	0,0657	0,799
	Interaktion 1 * 2	506455	1	506455	3,4313	0,072
	Fehler	5313504	36	662525		
(b) Kopulation	Konstante	10149,16	1	10149,16	484,0614	<0,001
	Risiko-Signal (1)	17,93	1	17,93	0,8550	0,361
	Schneckengröße (2)	14,34	1	14,34	0,6840	0,414
	Interaktion 1 * 2	22,07	1	22,07	1,0524	0,312
	Fehler	754,80	36	20,97		
(c) Fraß	Konstante	31,28677	1	31,28677	202,5257	<0,001
	Risiko-Signal (1)	0,85960	1	0,85960	5,5644	0,024
	Schneckengröße (2)	1,05571	1	1,05571	6,8339	0,013
	Interaktion 1 * 2	0,02861	1	0,02861	0,1852	0,670
	Fehler	5,40690	35	0,15448		

Kopulationsverhalten: Die relative Häufigkeit der Kopulationen betrug 14-17%. Die Faktoren Risiko-Signal, Schneckengröße und die Interaktion der Faktoren hatten keinen signifikanten Einfluss auf die Paarung (Tab.3b). Im Ansatz mit großen Schnecken in Gegenwart einer Krabbe (L_G_C+) war der Kopulationsanteil um ~17% im Vergleich zu den übrigen Ansätzen (L_G_C- , L_k_C+ , L_k_C-) reduziert, jedoch war keiner der Ansätze von den anderen signifikant verschieden.

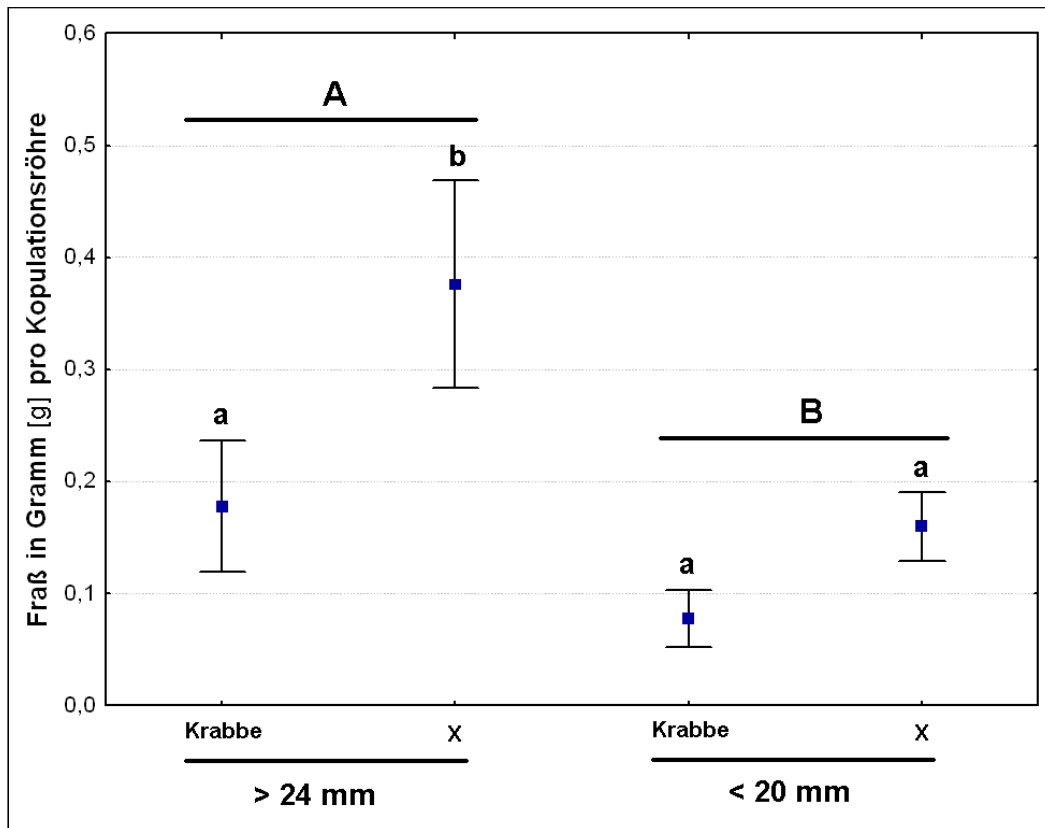


Abb. 12: Einfluss der Schneckengröße auf den Fraß im Versuch (3). Durchschnittlicher Fraß pro Ansatz \pm 1 SE. Krabbe = Krabbe anwesend, X = Krabbe abwesend. Die Größen (>24 mm, <20 mm) beziehen sich auf die jeweils verwendeten Exemplare von *Littorina littorea*. Verschiedene Großbuchstaben (A, B) geben signifikante Unterschiede zwischen den Schneckengrößen an. Verschiedene Kleinbuchstaben (a, b) geben signifikante Unterschiede innerhalb einer Schneckengröße an.

Konsumption: Der Fraß pro Kopulationsröhre betrug zwischen 0,1 g und 0,4 g *F. serratus*. Durch die mehrfaktorielle Varianzanalyse konnte ein signifikanter Einfluss der Faktoren Risiko-Signal und Schneckengröße auf den Fraß festgestellt werden. Die Interaktion beider Faktoren beeinflusste den Fraß dagegen nicht signifikant (Tab.3c). Gegenüber den Ansätzen mit Schnecken >24 mm (L_G_C+ und L_G_C-) war der Fraß bei den Ansätzen mit Schnecken <20 mm (L_k_C+ und L_k_C-) um knapp 55% signifikant reduziert (Abb.12). Innerhalb der Größenklassen war der Fraß in den Behandlungen (L_G_C+ bzw. L_k_C+) in beiden Fällen um ~50% geringer als in der jeweiligen Kontrolle (L_G_C- bzw. L_k_C-). Dieser Unterschied war jedoch nur für die Schnecken >24 mm signifikant (Abb.12).

3.2 Zeitlicher Verlauf

Über den Zeitraum aller Versuche konnte eine generelle Abnahme der Eizahl beobachtet werden. Auch die Stärke des Risiko-Effekts wurde im zeitlichen Verlauf schwächer. Die Entwicklung wurde anhand der Ansätze mit Helgoländer Schnecken und einer *Mytilus*-gefütterten Helgoländer Krabbe bzw. anhand der Ansätze mit Helgoländer Schnecken ohne Krabbe deutlich. Diese Ansätze waren in jedem Versuch vorhanden und erlaubten somit, einen zeitlichen Verlauf zu bestimmen. Es sei erwähnt, dass die Größenklasse der Schnecken im dritten Versuch (hier >24 mm) von den Schnecken im ersten und zweiten Versuch (jeweils 20-25 mm) abwich. Es wurden für den dritten Versuch die größeren Schnecken gewählt, da generell eine Verringerung der Eizahl beobachtet wurde. Durch das Wählen der größeren Schnecken konnte ausgeschlossen werden, dass die Eizahlreduktion auf der Korrelation zwischen Schneckengröße und Reproduktionsvermögen beruht (siehe 2.2.1).

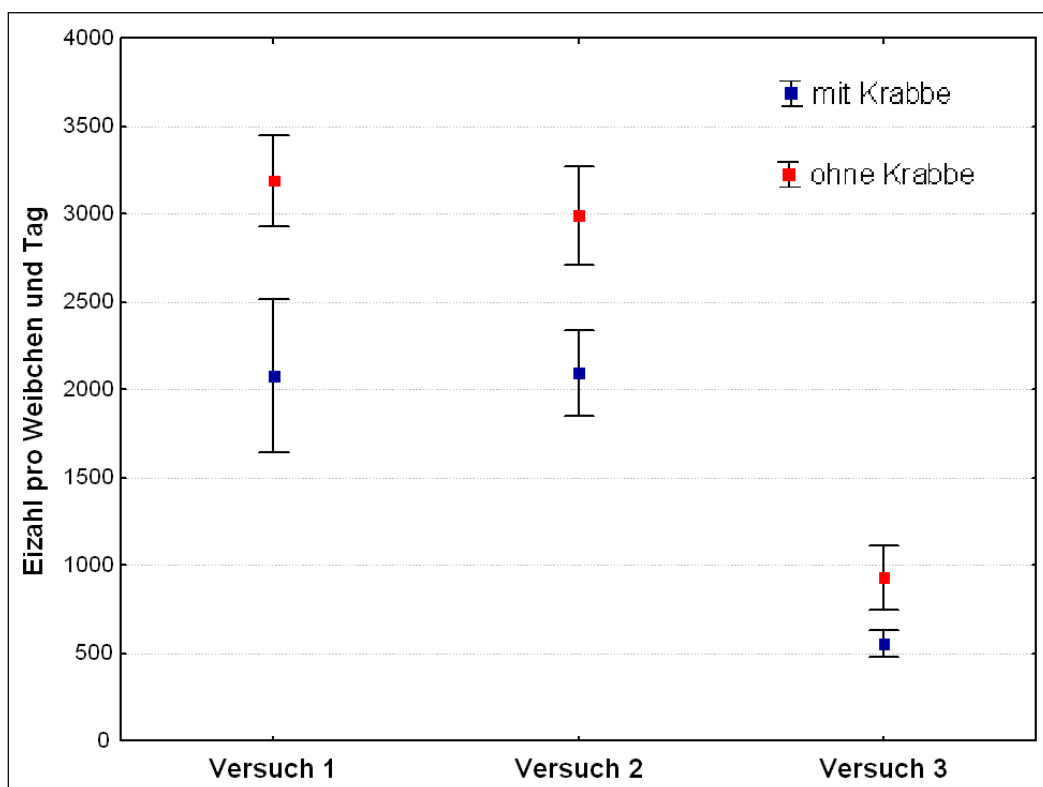


Abb. 12: Zeitlicher Verlauf der durchschnittlichen Eiproduktion pro Weibchen und Tag. Gezeigt sind die Ansätze mit Helgoländer Schnecken, mit und ohne Krabbe (♂, *Mytilus*-gefüttert).

Während die Eizahlen der Versuche (1) und (2) im Bereich zwischen 2000 und 3300 Eiern pro Weibchen und Tag lagen, war die Zahl im dritten Versuch mit 500-800 Eiern

pro Weibchen und Tag deutlich geringer (Abb.12). Des Weiteren lag die Differenz im ersten Versuch zwischen dem Ansatz mit Krabbe ($L_H_{C_H}$) und dem Ansatz ohne Krabbe (L_H) bei ~35%. Im zweiten Versuch war der Unterschied zwischen den entsprechenden Ansätzen ($C_{\text{♂}}_M, K$) auf ~28% gesunken. Im dritten Versuch betrug die Differenz zwischen den Ansätzen mit (L_{k_C+}) und ohne Krabbe (L_{k_C-}) ~31%. Die Differenzen zwischen Behandlung mit Krabbe und Kontrollansatz ohne Krabbe lagen somit in allen Versuchen im gleichen Größenbereich, jedoch war dieser Unterschied im dritten Versuch aufgrund der hier insgesamt niedrigeren Eizahl nicht signifikant (Abb.12).

Die Wassertemperatur in den Aquarien nahm unabhängig von schwachen tageszeitlichen Schwankungen über den Zeitraum der Versuche kontinuierlich zu. Im ersten Versuch (24.04.-03.05.2010) lag die Durchschnittstemperatur bei 10,82°C und im zweiten Versuch (13.05.-22.05.2010) bei 10,94°C. Zur Zeit des dritten Versuchs (02.06.-08.06.2010) war die Temperatur auf durchschnittlich 13,87°C angestiegen.

4 Diskussion

Die Versuche haben gezeigt, dass Helgoländer Exemplare der Strandschnecke *Littorina littorea* auf die Gegenwart von Strandkrabbe *Carcinus maenas* von den Standorten Helgoland und Sylt mit einer Reduktion der Eizahl reagieren. Sylter Schnecken zeigten dagegen keine Risiko-Reaktion. Des Weiteren wurde festgestellt, dass männliche und weibliche sowie *Mytilus*- und *Littorina*-gefütterte Krabben die Eiproduktion und die Paarungshäufigkeit der Schnecken gleichermaßen senken. Ein Einfluss von Risiko-Signalen auf das Fraßverhalten konnte nur mit *Littorina*-gefütterten Krabben und im dritten Versuch nachgewiesen werden. Der Einfluss der Krabbengegenwart auf die Eizahl und das Paarungsverhalten war von der Größe der Schnecken unabhängig.

4.1 Nachweis eines Risiko-Effekts

Im Rahmen dieser Arbeit konnte nachgewiesen werden, dass die Anwesenheit von *Carcinus maenas* einen negativen Einfluss auf die Zahl der von *Littorina littorea* gelegten Eier hat. Hiermit konnten die Ergebnisse von Beisiegel (2009) bestätigt werden, was vermuten lässt, dass der Einfluss der Krabbe auf die Reproduktion der Schnecke ein jährlich wiederkehrendes Phänomen ist. Die Reaktion von *L. littorea* beruht darauf, dass *C. maenas* für die Schnecke eine Gefahr darstellt, welche die Schnecken zu meiden versucht. Jedoch stellt eine Reduktion der Eizahl, wie sie in dieser und anderen Arbeiten (Beisiegel 2009, Bendel 2010, Roggatz 2010) beobachtet wurde, keine effektive Reaktion zur Vermeidung des Fressfeindes dar. Eine bloße Verringerung der Eizahl erhöht nicht die Überlebenschancen der Schnecke. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass sich eine Veränderung anderer Beute-Merkmale in Reaktion auf den Räuber negativ auf die Zahl der Eier auswirkt. So wurde im zweiten Versuch gezeigt, dass die Paarungshäufigkeit in ähnlichem Maße reduziert war wie die Eizahl, was auf eine Verbindung der beiden Antwortvariablen hindeuten könnte. Des Weiteren könnte eine Veränderung im Fraßverhalten in der Gegenwart von *C. maenas*, wie sie im dritten und z.T. auch im zweiten Versuch beobachtet wurde, Auswirkungen auf die Eizahl haben. Wird weniger Energie durch die Nahrung aufgenommen, kann auch nur weniger in die kostenintensive Eiproduktion investiert werden (Perron 1981). Es ist auch möglich, dass die aufgenommene Energie nicht in die Eiproduktion, sondern in eine Verdickung der Schneckenschale investiert wurde (Trussell & Smith 2000), wobei die Ergebnisse hierfür keinen Beleg liefern.

4.2 Geographische Herkunft von Räuber und Beute

4.2.1 Effekt bei Helgoländer Schnecken

Im ersten Versuch zeigten die Schnecken aus der Helgoländer Population in der Gegenwart von Krabben eine deutliche Verringerung der Eizahl. Es wurden ~37% weniger Eier freigesetzt als im Ansatz mit Helgoländer Schnecken ohne Krabbe. Für diese Änderung des Reproduktionserfolgs kann es mindestens vier Gründe geben. Erstens könnte es sein, dass *Littorina littorea* aufgrund von Veränderungen im Fraßverhalten weniger Energie aufgenommen hat, die nun für die kostenintensive Produktion der Eier fehlt (Grahame 1973, Perron 1981). Dass eine solche Änderung des Fraßverhaltens möglich ist, haben Arbeiten von Trussell et al. (2002) und Ellrich (2010) gezeigt, jedoch konnte dieser Effekt trotzdem nicht immer gefunden werden (Beisiegel 2009). Da im ersten Versuch kein Einfluss auf das Fraßverhalten gefunden wurde, scheint die Energieversorgung hier nicht der entscheidende Faktor zu sein. Es ist jedoch zu beachten, dass das Fehlen eines Effekts beim Fraß auch auf den Nahrungspräferenzen von *L. littorea* beruhen könnte, die die Ergebnisse u.U. beeinflusst haben. *Fucus serratus* ist nicht die bevorzugte Nahrung der Strandschnecke (Lubchenco 1978) und im Versuch konnte beobachtet werden, dass die Algenstücke in den Kopulationsröhren bei den Ansätzen mit Krabben z.T. bis ~3 Tage vor Versuchsende unangetastet blieben. Dass im ersten Versuch kein Einfluss auf das Fraßverhalten von *L. littorea* gefunden werden konnte, lag deshalb u.U. daran, dass die Schnecken trotz der Anwesenheit eines Risiko-Signals fraßen, um nicht zu verhungern.

Zweitens besteht die Möglichkeit, dass sich *L. littorea* in der Gegenwart von *Carcinus maenas* wegen dem damit verbundenen Risiko (Koch et al. 2007) weniger häufig paart, was sich auch in einer Reduktion der Eizahl niederschlagen könnte. Die Ergebnisse des ersten Versuchs sind diesbezüglich nicht aussagekräftig, da zwar kein Effekt auf das Kopulationsverhalten gefunden wurde, dies jedoch auf einer unzureichenden Datenaufnahme beruhen könnte. Ein einmaliges tägliches Auszählen der Paarungen könnte ungenügend sein, um zuverlässige Daten zu erhalten, weswegen die Zahl der Datenaufnahmen in den Versuchen (2) und (3) auf dreimal täglich erhöht wurde.

Eine dritte Möglichkeit ist, dass die Energie in eine Erhöhung der Überlebenschancen investiert wurde und deshalb nicht zur Eiproduktion verfügbar war. So wurde berichtet,

dass *L. littorea* in der Gegenwart von *C. maenas* die Schale verdickt, was ebenfalls energetische Kosten mit sich bringt (Trussell & Smith 2000). Auch Fluchtverhalten wie es von Hadlock (1980) und Dewitt et al. (1999) beschrieben wurde, verursacht zusätzliche energetische Kosten und verringert zudem die Zeit, in der Kopulationen stattfinden können. Es konnte kein Einfluss von Risiko-Signalen auf die Schalendicke gefunden werden, was aber auf einer nicht ausreichend präzisen Messmethode beruhen könnte. Da in diesem Versuch weder für die Schalendicke noch für das Paarungs- und Fraßverhalten ein Einfluss des Risiko-Signals gefunden werden konnte, wurde Hypothese 4 für den ersten Versuch abgelehnt. Bei der Messung der Schneckenmasse zur Ermittlung der Schalendicke gab es große Ungenauigkeiten aufgrund von Luft- oder Wassereinschlüssen im Inneren der Schneckengehäuse. Zudem war der Versuchszeitraum (10 Tage) vermutlich zu kurz gewählt, als dass eine merkliche Veränderung der Schalendicke stattfinden konnte. Trussell & Smith (2000) konnten zwar eine Schalenverdickung feststellen, allerdings geschah dies über einen Zeitraum von mindestens 45 Tagen. Da im Rahmen der Bachelorarbeit keine solche Zeitspanne zur Verfügung stand, wurde in den Folgeversuchen auf die Ermittlung der Schalendicke verzichtet.

Die vierte Möglichkeit wäre, dass die Anwesenheit einer Krabbe die Schnecken in Stress versetzt und deshalb weniger Eier gelegt werden. Da in Krabbengegenwart nicht weniger Energie durch Fraß aufgenommen wurde als in der Abwesenheit von Krabben und eine Energieinvestition in eine Schalenverdickung nicht festgestellt werden konnte, könnte der Energieverlust auf einer Erhöhung der Stoffwechselrate beruhen. Rawlings (1994) hat hierzu berichtet, dass *Nucella emarginata* in der Gegenwart von Risiko-Signalen von Krabben einen erhöhten Metabolismus hat und deutlich an Körpermasse verliert. Diese verlorene Energie könnten die weiblichen Schnecken nicht mehr in die Eiproduktion investieren. Dass eine solche Reduktion der Fitness (hier in Form einer reduzierten Eiproduktion) durch Stress ausgelöst werden kann, wurde bereits gezeigt (Schmitz et al. 2008). Zusammenfassend ist zu vermuten, dass die Verringerung der Eizahl auf einem Zusammenspiel von Merkmalsänderungen beruht, bei dem auch der Stoffwechsel eine Rolle zu spielen scheint. Wie stark hierbei der relative Einfluss der verschiedenen Antwortvariablen (Paarungshäufigkeit, Fraß, Schalendicke) auf die Eizahl ist, kann für den ersten Versuch nicht mit Sicherheit gesagt werden. Allerdings zeigte der zweite Versuch, dass eine Verbindung zwischen Kopulationshäufigkeit und

Eizahl besteht, sodass neben Stress auch das Paarungsverhalten einen Einfluss auf die Zahl der von *L. littorea* gelegten Eier zu haben scheint.

4.2.2 Kein Effekt bei Sylter Schnecken

Eine Reduktion der Eizahl, wie sie bei der Helgoländer Schneckenpopulation auftrat, war bei den Sylter Exemplaren von *Littorina littorea* nicht festzustellen. Somit konnte Hypothese 1, die vorhersagt, dass nur Helgoländer Strandschnecken auf Risiko-Signale reagieren, bestätigt werden. Da beide Populationen genetisch gleich sind (Wilhelmsen 1999, Ellrich 2010), muss der Unterschied in der Risiko-Reaktion auf anderen Ursachen beruhen. Es könnte ein Zusammenhang zwischen dem Fehlen des Effekts und der relativ hohen Dichte an Strandkrabben auf den Sylter Wattflächen bestehen (Eschweiler et al. 2009). Arbeiten von Rochette et al. (1998, 1999) haben gezeigt, dass die Wellhornschncke *Buccinum undatum* bei einem permanent anwesenden Risiko-Signal eine Gewöhnung zeigt und daraufhin keine Risiko-Reaktion mehr sichtbar ist. Diese Reaktion deckt sich mit der von Lima & Bednekoff (1999) aufgestellten „risk allocation hypothesis“. Diese besagt, dass Beuteorganismen schwächer auf Risiko-Signale reagieren, wenn diese über längere Zeit permanent anwesend sind. Dagegen lösen kurzzeitige unregelmäßige Risiko-Signale eine stärkere Risiko-Antwort aus (Lima & Bednekoff 1999).

Vor Sylt könnte *Carcinus maenas* von *L. littorea* zwar als Gefahr wahrgenommen werden, die Schnecken jedoch trotzdem weiter Eier legen. Der Grund dafür könnte ein Konflikt zwischen dem Überleben und der Weitergabe der Erbinformation sein. Wenn, wie vor Sylt, permanent Krabben in der Nähe sind, müssten die Schnecken das Risiko-Signal ignorieren, um sich überhaupt paaren zu können. Die Gefahr gefressen zu werden, die bei der Kopulation deutlich höher ist, wird hierbei in Kauf genommen (Koch et al. 2007). Die ständige Gegenwart eines Fressfeindes könnte die Schnecke zudem in Dauerstress versetzen, durch den sich der Metabolismus und damit auch der Energieverbrauch erhöht. Die beobachtete hohe Fraßaktivität der Sylter Schnecke könnte ein Versuch sein, einen möglichen stressbedingten Energieverlust durch zusätzliche Energieaufnahme zu kompensieren.

Variationen einer Risiko-Reaktion können nicht nur auf phänotypischer Plastizität innerhalb einer Generation beruhen, sondern könnten durch maternale Effekte in die

nächste Generation weitergegeben werden (Agraval et al. 1999). Dies hätte für *L. littorea* zur Folge, dass die Nachkommen an Feinde gewöhnter Schnecken von vornherein schwächer auf Risiko-Signale reagieren. So könnte verhindert werden, dass eine Gewöhnung an die Risiko-Signale in jeder Generation von neuem nötig ist und es eine Verzögerungsphase zwischen der Detektierung des Risiko-Signals und der Induzierung der Risiko-Antwort gibt. Derartige maternale Effekte können über eine Modifizierung der DNA (z.B. Methylierung) funktionieren, wobei jedoch der genetische Code unverändert bleibt. Solche Modifikationen ermöglichen es, die Expression verschiedener Gene zu steuern und so schnell auf Umweltgegebenheiten zu reagieren, ohne dass ein langwieriger Selektionsprozess vonnöten ist (Agraval et al. 1999).

Eine andere Möglichkeit wäre, dass der Unterschied in der Risiko-Reaktion zwischen den Populationen Helgoland und Sylt auf der Größe der im Versuch verwendeten Schnecken beruht. Entsprechend dem natürlichen Größenunterschied der Schnecken wurden bei den Helgoländer Schnecken größere Exemplare (20-25 mm) verwendet als bei den Sylter Schnecken (17-20 mm) (Eschweiler et al. 2009). Es wurde für Helgoland gezeigt, dass die dortigen Krabben vor allem kleinere Schnecken als Nahrung präferieren (Preuss 2009). Sollten sich Sylter Krabben ebenso verhalten, könnte es sein, dass die kleineren Sylter Schnecken aufgrund des starken Fraßdrucks die „Flucht nach vorne“ antreten und auch in Anwesenheit von Risiko-Signalen kopulieren, um wenigstens die Weitergabe ihrer Gene in die nächste Generation zu sichern. Es könnte in diesem Fall jedoch auch ein Umkehrschluss vorliegen, da Sylter Schnecken möglicherweise nur deshalb kleiner sind, weil sie in ständiger Gegenwart von Krabben aufwachsen (Eschweiler et al. 2009). Die permanente Anwesenheit von *C. maenas* vor Sylt könnte, wie bereits erwähnt, für die dortigen Schnecken einen Energieverlust durch Stress bedeuten, wodurch auch weniger Energie in das Wachstum investiert werden kann.

4.2.3 Unterschied zwischen Helgoländer und Sylter Kontrolle

Im ersten Versuch bestand zwischen den Kontrollansätzen ohne Krabben ein signifikanter Unterschied in der Eizahl. Die Sylter Schnecken hatten deutlich weniger (~25%) Eier gelegt als die Helgoländer. Diese Differenz lässt sich mit hoher Wahrscheinlichkeit auf den bereits erwähnten Größenunterschied zwischen den verwendeten Schnecken zurückführen. Die Eiproduktion ist bei *Littorina littorea* direkt von der Größe

der Schneckenweibchen abhängig, weswegen größere Schnecken mehr Eier legen können (Erlandsson & Johannesson 1994). Dass der Unterschied in der Eizahl auf dem Größenunterschied der Schnecken beruht, wird durch eine von Beisiegel (unveröffentl.) erstellte Regressionskurve für die Abhängigkeit der Eizahl von der Schneckengröße bei Sylter Schnecken gestützt. Hierin zeigte sich, dass Helgoländer und Sylter Schnecken gleicher Größe im untersuchten Größenbereich (17-25 mm) etwa gleich viele Eier legen. Dass Sylter Schnecken generell mehr Eier legen als Helgoländer, konnte indes nicht bestätigt werden (Molis et al. unveröffentl.). Derartige Ergebnisse vorangegangener Studien könnten auf verschiedenen Bedingungen an den jeweiligen Versuchsstandorten beruhen. Da alle Experimente der vorliegenden Arbeit am selben Standort unter gleichen Bedingungen stattfanden, konnte dieser Faktor hier ausgeschlossen werden.

4.2.4 Ursache des Unterschiedes zwischen Helgoland und Sylt

Der erste Versuch hat gezeigt, dass *Littorina littorea* egal welcher Population auf *Carcinus maenas* von sym- und allopatrischen Standorten in gleicher Weise reagiert. Helgoländer Schnecken wurden im gleichen Maße durch Helgoländer und Sylter Krabben verängstigt, womit die Ergebnisse von Beisiegel (2009) und Buschbaum (unveröffentl.) bezüglich der Reaktion auf Krabben von diesen Standorten bestätigt wurden. Somit muss der Unterschied zwischen den Standorten auf *L. littorea*, also dem Empfänger des Risiko-Signals beruhen. Dagegen scheint die Herkunft von *C. maenas*, dem Sender des Risiko-Signals, keine Rolle zu spielen, was auch dadurch bestätigt wurde, dass Helgoländer Krabben keine Risiko-Antwort bei Sylter Schnecken auslösten. Wäre die Krabbenherkunft für Risiko-Reaktion der Helgoländer Schnecken entscheidend, so müsste Helgoländer *C. maenas* bei Sylter Schnecken ebenfalls eine Risiko-Antwort auslösen.

Es ist anzunehmen, dass *L. littorea* nicht zwischen Strandkrabben aus verschiedenen Populationen unterscheidet bzw. dazu nicht in der Lage ist. Eine Risiko-Reaktion ist auf jeden Fall sinnvoll, da auch allopatrische Krabben eine reale Bedrohung darstellen. Ähnliches wurde bereits für die verwandte Schnecke *Littorina irrorata* berichtet, die ebenfalls auf verschiedene Räuberpopulationen einer Art gleichermaßen reagiert (Dix & Hamilton 1993). Dass *L. Littorea* jedoch nicht auf jeden potentiellen Fraßfeind reagiert, wurde am Beispiel des allopatrischen Taschenkrebsses *Cancer pagurus* nachgewiesen

(Beisiegel 2009). Somit steht fest, dass der populationsspezifische Unterschied in der Interaktion zwischen *L. littorea* und *C. maenas* nicht beim Sender (Krabbe) liegt, sondern auf einer standortabhängigen Risiko-Reaktion des Empfängers (Schnecke) beruht.

4.3 Geschlecht und Ernährung des Räubers

4.3.1 Einfluss auf Eizahl und Kopulationsverhalten

Im zweiten Versuch konnte neben einer Reduktion der Eizahl auch eine Verminderung des Paarungsverhaltens bei Anwesenheit von Risiko-Signalen beobachtet werden. Die Reduktion des Paarungsverhaltens war zudem von der Krabbendiät abhängig. Für beide Antwortvariablen waren die Werte der vier Behandlungen im Vergleich zur Kontrolle um durchschnittlich $\sim 1/3$ reduziert. Wie bereits zuvor konnte auch im zweiten Versuch eine Verringerung der Eizahl in der Gegenwart von *Carcinus maenas* beobachtet werden. Die Vermutung, dass diese Reduktion nicht allein auf einem durch Stress erhöhten Metabolismus beruht, konnte nun bestätigt werden. Eizahl und Kopulationen waren in den Behandlungen im gleichen Maße gesenkt, was auf eine Verbindung zwischen den beiden Antwortvariablen hindeutet. Eine Korrelationsanalyse zeigte, dass die Eizahl zu $\sim 35\%$ durch die Veränderung im Paarungsverhalten erklärt wird (Spearman Rangkorrelation: $R = 0,348$, $p = 0,013$). Somit wurde bewiesen, dass Risiko-Signale auch die Häufigkeit von Paarungen bei *Littorina littorea* beeinflussen, was sich wiederum auf die Zahl der gelegten Eier auszuwirken scheint. Somit wurde Hypothese 4 für das Kopulationsverhalten im zweiten Versuch bestätigt. Ein solcher Einfluss macht Sinn, da Koch et al. (2007) berichtet haben, dass sich paarende Schnecken einem höheren Prädationsrisiko ausgesetzt sind. Für die Schnecken wäre es deshalb für das Überleben von Vorteil, die Kopulationen in der Gegenwart von Risiko-Signalen zu reduzieren.

Es besteht zudem die Möglichkeit, dass besonders große Schnecken vom erhöhten Risiko bei der Paarung betroffen sind, da Kopulationen bei diesen Exemplaren länger dauern als bei kleinen Schnecken (Erlandsson & Johannesson 1994). Hier könnte u.U. ein Zusammenhang zur geringeren Schneckengröße vor Sylt bestehen, wo *L. littorea* scheinbar auch in der Gegenwart von Strandkrabben Reproduktion betreibt. Große

Schnecken wären hier wegen der längeren Paarungen besonders gefährdet gefressen zu werden.

4.3.2 Faktor Krabbengeschlecht

Der zweite Versuch erbrachte keinen Unterschied zwischen den Behandlungen mit männlichen und weiblichen Strandkrabben. Keines der Geschlechter hatte einen stärkeren oder schwächeren Einfluss auf die gemessenen Antwortvariablen, weswegen Hypothese 2 abgelehnt wurde. Diese sagte einen unterschiedlich starken Einfluss der beiden Krabbengeschlechter voraus. *Littorina littorea* nimmt sowohl männliche als auch weibliche Strandkrabben als Bedrohung wahr und reagiert darauf mit einer Reduktion der Eizahl und des Paarungsverhaltens. Dass weibliche Krabben keine reale Gefahr darstellen, da sie die Schneckenschale scheinbar nicht knacken können, wird von den Schnecken nicht beachtet (Elner 1980, Molis unveröffentl.). Anhand des Einflusses des Tigerhaies (*Galeocerdo cuvier*) auf die Habitatsnutzung des Tümmlers (*Tursiops aduncus*) wurde bereits gezeigt, dass Beuteorganismen z.T. auch auf potentielle Räuber reagieren, obwohl diese die Beute in der Realität fast nie fressen (Heithaus & Dill 2002).

Ein solcher Fall scheint, bezogen auf die Weibchen von *Carcinus maenas*, auch hier vorzuliegen. Helgoländer Krabbenweibchen scheinen die Strandschnecke nicht zu fressen (Molis unveröffentl.), wobei dies für weibliche Strandkrabben anderer Standorte (Plymouth, England) nicht bestätigt werden konnte (Spooner et al. 2007). Es stellt sich die Frage, warum *L. littorea* auch auf Signale weiblicher Krabben reagiert. Möglich wäre, dass männliche und weibliche Krabben denselben Geruch haben oder dass die chemosensorischen Fähigkeiten der Schnecke nicht ausreichen, um zwischen möglichen unterschiedlichen Gerüchen der Krabbengeschlechter zu unterscheiden. Es ist hierbei wahrscheinlicher, dass beide Geschlechter identisch riechen, da das Risiko-Signal auch durch die Krabbenfaeces übertragen werden kann (Roggatz 2010). Ein unterschiedlicher Geruch von Faeces männlicher und weiblicher Krabben ist nicht anzunehmen.

Die unnötige Risiko-Reaktion auf weibliche Strandkrabben bedeutet für *L. littorea* einen Verlust an Fitness, da Maßnahmen zur Sicherung des Überlebens getroffen werden, obwohl keine wirkliche Gefahr besteht. Derartige Maßnahmen sind immer mit Kosten

verbunden, die sich in diesem Fall in einer verringerten Eizahl widerspiegeln (Creel & Christianson 2008). Es wird hier deutlich, wie groß der Einfluss Merkmal-vermittelter Effekte gegenüber Dichte-vermittelter Effekte sein kann. Arbeiten, welche die Bedeutung von Risiko-Effekten gegenüber der Konsumption betonen, konnten hiermit bestätigt werden (Werner & Peacor 2003, Trussell et al. 2004). Obwohl kein realer Fraß besteht, haben die Weibchen von *C. maenas* einen signifikanten Einfluss auf *L. littorea*.

4.3.3 Faktor Krabbenernährung

Es wurde im zweiten Versuch deutlich, dass sowohl *Littorina*-gefütterte als auch *Mytilus*-gefütterte Krabben von der Strandschnecke als Risiko wahrgenommen werden. Hierbei wurden die Eizahl und die Häufigkeit der Kopulationen in beiden Fällen gesenkt. Das Fraßverhalten wurde nur durch *Littorina*-gefütterte Exemplare von *Carcinus maenas* negativ beeinflusst und auf das Paarungsverhalten hatten *Littorina*-gefütterte Krabben einen stärkeren Einfluss als *Mytilus*-gefütterte. Deshalb wurde Hypothese 3, die einen stärkeren Einfluss *Littorina*-gefütterter Krabben vorhersagt, angenommen. *Littorina littorea* ist scheinbar in der Lage, zu erkennen, ob eine Krabbe Artgenossen oder andere Nahrung gefressen hat. Dadurch kann die Schnecke abschätzen, ob der Räuber eine Gefahr darstellt. Es wurde z.B. gezeigt, dass die Strandschnecke nicht auf Fisch-gefütterte oder hungernde Krabben reagiert (Jacobsen & Stabell 1999, Beisiegel 2009, Roggatz 2010). Dagegen haben diese und andere Arbeiten gezeigt, dass *L. littorea* *Mytilus*-gefütterte Krabben sehr wohl als Gefahr wahrnimmt (Beisiegel 2009). Der Grund dafür könnte die relativ nahe Verwandtschaft der beiden Mollusken sein, wegen der die entsprechend gefütterten Krabben einen ähnlichen Geruch haben könnten. Dies gilt besonders für die Faeces der mit Mollusken gefütterten Krabben, die ebenfalls eine Risiko-Reaktion auslösen können (Roggatz 2010).

Dass jedoch ein qualitativer Unterschied zwischen den Signalen *Littorina*-gefütterter und *Mytilus*-gefütterter Krabben besteht, wird bei der Betrachtung des Fraßes in diesem Versuch klar. Hier ist der Fraß nur bei den Behandlungen der Krabben signifikant reduziert, die *L. littorea* als Nahrung erhielten, weswegen Hypothese 4 für den Fraß nur bei den *Littorina*-gefütterten Krabben angenommen wurde. Bei der Kopulation hatte der Faktor Räubernahrung zudem einen signifikanten Einfluss, wobei *Littorina*-gefütterte Krabben das Paarungsverhalten stärker reduzierten. Bei der Eizahl zeigte sich zwar ebenfalls eine Tendenz zur stärkeren Reduktion in der Gegenwart *Littorina*-gefütterter

Krabben, jedoch war diese nicht signifikant. Möglicherweise gab es bei der Antwortvariable Eizahl eine Kompensation, sodass sich *L. littorea* zwar weniger häufig paarte, die Paarungen jedoch intensiver waren. Somit könnte es letztendlich deshalb keinen Unterschied in der Zahl der gelegten Eier zwischen *Littorina*-gefütterten und *Mytilus*-gefütterten Krabben gegeben haben. Da es jedoch zu einer möglichen Kompensation keine Studien gibt, bleibt dies Spekulation. Für die genannten Ergebnisse kann es zwei verschiedene Gründe geben.

Die erste Möglichkeit wäre, dass der Grund für die Fraßreduktion nicht bei den Krabben alleine liegt, sondern bei den zuvor geknackten Schnecken, die als Nahrung in die Aquarien gegeben wurden und z.T. nicht sofort gefressen wurden. Einige Arbeiten haben gezeigt, dass *L. littorea* auf verletzte Artgenossen mit Fluchtverhalten reagiert (Hadlock 1980, Roggatz 2010). Allerdings haben Schnecken in anderen Studien bei Konfrontation mit verletzten Artgenossen keine Risiko-Reaktion gezeigt (Bourdeau 2010, Beisiegel 2009). In diesem Versuch war die Anwesenheit einer verletzten Schnecke vermutlich nicht der entscheidende Faktor, da der Versuchsaufbau dem von Beisiegel (2009) entsprach, wobei in der Arbeit von Beisiegel (2009) mit gleich drei verletzten Schnecken gearbeitet wurde. Trotz der höheren Konzentration an Signalstoffen konnte hier kein Effekt gefunden werden (Beisiegel 2009), weswegen es unwahrscheinlich ist, dass die geringere Konzentration von Signalstoffen in der aktuellen Arbeit einen entscheidenden Einfluss hatte. Es könnte höchstens sein, dass die Signale verletzter Schnecken additiv zum Risiko-Signal Krabben wirkten und eine Kombination beider Signale einen stärkeren Einfluss hatte als das Signal *Mytilus*-gefütterter Krabben allein. Dass multiple Risiko-Signale einen besonders starken Einfluss haben können, wurde bereits von Smith & Belk (2001) gezeigt.

Als zweite Möglichkeit könnten die *Littorina*-gefütterten Krabben durch das Fressen der Schnecken chemisch markiert worden sein und dadurch als besondere Gefahr wahrgenommen werden. Von einem derartigen „chemical labelling“ berichtet Hadlock (1980) in einer Freilandstudie und auch Roggatz (2010) in einem Laborversuch. Ein Verzehr der Schnecken führt hierbei dazu, dass bestimmte Stoffe der Schnecke den Krabben anhaften, wodurch diese über eine gewisse Zeit einen bedrohlichen Geruch annehmen. Diese Stoffe könnten dabei auch erst durch eine chemische Umwandlung im Laufe der

Verdauung aktiv werden und später auch in den Faeces der Krabbe enthalten sein (Roggatz 2010).

Dass manche Tiere in der Lage sind, abgestufte Risiko-Antworten zu zeigen, wurde bereits am Beispiel eines Fisches, des Glühlichtsalmlers *Hemigrammus erythrozonus* belegt (Brown et al. 2004). Die Fische zeigten bei geringen Konzentrationen von Signalstoffen eines Fressfeindes keine offensichtliche Verhaltensreaktion, jedoch war ihre Aufmerksamkeit nachweislich erhöht. Es wurden also die geringen Kosten für die erhöhte Aufmerksamkeit toleriert, um so trotz der Anwesenheit von Risiko-Signalen weiterhin normales Verhalten zeigen zu können. Eine kostenintensivere, offensichtliche Risiko-Reaktion wurde so vermieden, wobei sie bei höheren Konzentrationen von Risiko-Signalen auch auftritt (Brown et al. 2004). Beuteorganismen können somit durch Konzentrationsunterschiede von Risiko-Signalen teilweise abschätzen, wie groß die Gefahr ist, die durch Risiko-Signale vermittelt wird. Dies könnte es auch der Strandschnecke ermöglichen, nur bei *Littorina*-fressenden Krabben eine volle Risiko-Antwort zu zeigen. Bei dieser würde dann neben dem Paarungsverhalten auch das Fraßverhalten, das ebenfalls mit höherem Prädationsrisiko verbunden ist, reduziert (Trussell et al. 2003).

4.4 Größe der Beute

4.4.1 Kein Einfluss auf Eizahl und Kopulationsverhalten

Im dritten Versuch wurde weder die Eizahl noch das Paarungsverhalten in Gegenwart von Krabben signifikant gesenkt. Dies gilt für beide verwendeten Schneckengrößen gleichermaßen. Hypothese 5, die eine unterschiedlich starke Reaktion großer und kleiner Schnecken vorhersagt, wurde damit abgelehnt. Das Fehlen eines Effekts im letzten Versuch könnte auf das Ende der Paarungszeit von *Littorina littorea* zurückzuführen sein. Diese dauert laut Linke (1933) von Januar bis Mai, wobei Anfang und Ende der Paarungszeit der Strandschnecke von der Wassertemperatur abhängen (Chase & Thomas 1995). Innerhalb dieser Zeitspanne nimmt die Eizahl erst kontinuierlich zu und fällt gegen Ende der Saison rapide ab (Grahame 1975). Eine genaue Temperatur, bei der die Fortpflanzung eingestellt wird, konnte nicht ermittelt werden, jedoch scheint diese Temperatur im Bereich von 11-13°C zu liegen. Vermutlich aufgrund des langen und harten Winters von 2009/2010 begann die Paarungszeit in

diesem Jahr erst Mitte Februar (Molis unveröffentl.) und damit relativ spät, schien dafür aber sehr intensiv. Sie erreichte im Zeitraum der Versuche (1) und (2) (24.4.-22.5.) ihr Maximum (vgl. Abb.12). Im dritten Versuch (2.6.-8.6.) war die Eizahl dagegen in allen Ansätzen deutlich geringer. Eine Verlängerung der Paarungszeit in den Sommer hinein konnte somit nicht beobachtet werden.

Dass der Risiko-Effekt, der auf die Reproduktion von *L. littorea* wirkt, im Laufe der Paarungssaison abnimmt, wurde bereits von Beisiegel (2009) festgestellt und konnte in dieser Arbeit bestätigt werden. Da *Carcinus maenas* erst am Ende des Frühjahres bis ins Eulitoral wandert, ist es möglich, dass die Reproduktionsphase von *L. littorea* in der Zeit davor liegt, um bei der Paarung dem Fraßdruck durch die Strandkrabbe zu entgehen (Molis et al. unveröffentl.). Zudem nimmt die Fraßaktivität von *C. maenas* zum Sommer hin zu, weswegen es für die Strandschnecken von Vorteil wäre, die Paarungszeit im Jahr nach vorne zu verschieben (Jacobsen & Stabell 1999). Dass eine solche Verschiebung der Fortpflanzungsperiode prinzipiell möglich ist, wurde am Beispiel der Braunalge *Fucus vesiculosus* gezeigt, deren Reproduktionsphase ebenfalls in einer Zeit liegt, in der es relativ wenig Fressfeinde gibt (Worm et al. 2001).

Ob der Faktor Schneckengröße einen Einfluss auf die Wirksamkeit des Risiko-Signals hat, konnte im Rahmen des dritten Versuchs nicht ermittelt werden. Dass ein solcher Effekt bestehen könnte, lassen die Ergebnisse des Kopulationsverhaltens erahnen. Bei den Schnecken >24 mm ist in der Behandlung mit Krabbe eine tendenzielle Reduktion zu erkennen. Die Schnecken <20 mm zeigen in der Gegenwart von Krabben dagegen keinen solchen Trend. Auch in anderen Studien zeigten Schnecken verschiedener Größen unterschiedlich starke Risiko-Antworten (Dewitt et al. 1999). Für Helgoland wurde gezeigt, dass vor allem kleine Schnecken einem großen Fraßrisiko ausgesetzt sind (Preuss 2009). Dass im dritten Versuch speziell große Exemplare von *L. littorea* mit einer Verringerung der Paarungen zu reagieren scheinen, wirkt deshalb widersprüchlich. Es passt jedoch zu der Vermutung, dass die Fortpflanzung wegen der längeren Dauer für die großen Schnecken besonders gefährlich ist (Erlandsson & Johannesson 1994).

4.4.2 Einfluss auf das Fraßverhalten

Der Faktor Risiko-Signal hatte einen signifikanten Einfluss auf das Fraßverhalten und sorgte für eine Reduktion des Fraßes. Somit konnten ein Einfluss auf das Merkmal Fraßverhalten und auch Hypothese 4 bestätigt werden. Die Fraßminderung war dabei unabhängig von der Größe der Schnecken, weswegen Hypothese 5 auch für den Fraß abgelehnt wurde. Dass ein Einfluss auf das Fraßverhalten erstmals im letzten Versuch für alle Behandlungen gefunden werden konnte, während die übrigen Antwortvariablen hier unbeeinflusst blieben, erscheint zuerst paradox. Allerdings konnte dieselbe Entwicklung bereits in früheren Studien gefunden werden (Ellrich 2010). Der Grund könnte mit den hohen energetischen Kosten zusammenhängen, welche die Reproduktion mit sich bringt. Während der Paarungszeit müssen die Schnecken viel Nahrung aufnehmen, um genügend Energie für die teure Eiproduktion zur Verfügung zu haben (Grahame 1973, Perron 1981). Das Fraßverhalten wird zu dieser Zeit scheinbar nur dann reduziert, wenn, wie bei *Littorina*-gefütterten Krabben, ein besonders starkes Risiko-Signal anwesend ist. Geht die Fortpflanzungsphase zu Ende, ist der Energiebedarf womöglich geringer und die Schnecken können es sich eher leisten, auf die Nahrungsaufnahme zugunsten der eigenen Sicherheit zu verzichten. Somit könnte *Littorina littorea* nun vermehrt Vermeidungs- und Fluchtverhalten zeigen, um bis zur nächsten Paarungszeit zu überleben (Hadlock 1980, Trussell et al. 2003).

4.4.3 Zusammenhang: Schneckengröße und Schalendicke

Das Schalenwachstum von *Littorina littorea* findet kontinuierlich statt und ist dabei scheinbar nahezu unabhängig vom Wachstum des Schneckenkörpers (Palmer 1981). Dies führt dazu, dass die Schale von Schnecken, die z.B. wegen der Anwesenheit von Risiko-Signalen ein schwächeres Wachstum des Weichkörpers zeigen, trotzdem weiter wächst (Rawlings 1994). Dies zeigt sich jedoch nicht in einer Vergrößerung der Schale, sondern in der Auflagerung von Material und somit in einer Schalenverdickung. Eine solche Verdickung kann durchaus auch als Reaktion auf die zuvor erwähnten Risiko-Signale gewertet werden (Trussell et al. 2003). Da sowohl das Schalenwachstum als auch das Wachstum des Schneckenkörpers ab dem Erreichen der Geschlechtsreife stark verringert sind, finden sich nennenswerte Veränderungen der Schalendicke nur bei juvenilen Exemplaren von *L. littorea* (Rawlings 1994). So arbeiteten auch Trussell et al. (2003) in ihrer Studie mit juvenilen Strandschnecken. Adulte Schnecken sind

dagegen scheinbar nicht mehr in der Lage, auf Risiko-Signale mit einer Veränderung der Schalendicke zu reagieren (Cotton et al. 2004).

Während also juvenile Schnecken auf Risiko-Signale mit einer Schalenverdickung reagieren können, ist dies bei erwachsenen Schnecken nicht der Fall (Trussell et al. 2003). Dagegen scheinen adulte Exemplare von *L. littorea* auf Risiko-Signale eher mit einer Verhaltensänderung zu reagieren als junge, kleinere Schnecken. Dies deuten die Ergebnisse des Fraßes im dritten Versuch an. Es wäre somit möglich, dass *L. littorea* im Rahmen der Ontogenese von einer morphologischen Risiko-Reaktion im juvenilen Stadium zu einer Verhaltensreaktion im adulten Stadium wechselt. Dass nicht beide Formen der Verteidigung simultan auftreten, könnte dabei darauf beruhen, dass eine solche doppelte Abwehr unnötig hohe Energiekosten mit sich bringen würde. Diesbezüglich haben Cotton et al. (2004) gezeigt, dass morphologische und Verhaltensreaktion in mehreren Fällen bei marinen Gastropoden negativ korreliert sind. Hier findet sich eine mögliche Erklärung für die geringere Größe der Sylter Schnecken. Da vor Sylt aufgrund der hohen Krabbendichte ständig Risiko-Signale zugegen sind, könnten die dortigen Exemplare von *L. littorea* weniger stark wachsen (Rawlings 1994). Dazu käme eine Verdickung der Schneckenschale im juvenilen Stadium als Risiko-Reaktion auf die Krabben. Dewitt et al. (1999) haben gezeigt, dass die Risiko-Antwort von Schnecken von den bisherigen Erfahrungen mit einem Räuber und von der Morphologie abhängen können. Es bestünde deshalb die Möglichkeit, dass Sylter Schnecken keine Reaktion auf Risiko-Signale zeigen, weil sie als Juvenile permanent mit Krabben konfrontiert wurden und dadurch eine dicke Schale entwickelt haben. Diese starke Verteidigung könnte eine Verhaltensreaktion bei adulten Schnecken unnötig werden lassen. Um dies zu überprüfen, könnte man Helgoländer Schnecken in permanenter Anwesenheit eines Risiko-Signals aufziehen, und später testen, ob diese als adulte, wie die Sylter Schnecken, keine Risiko-Antwort zeigen.

4.5 Auswirkungen auf die Artengemeinschaft

Es ist bekannt, dass die Strandschnecke *Littorina littorea* innerhalb ihres Verbreitungsgebietes oft der wichtigste Grazer im Gezeitenbereich ist (Lubchenco 1978). Die Schnecke kann durch ihre Fraßaktivität nicht nur die Bestandsdichte einer Algen-gemeinschaft kontrollieren, sondern auch deren Artzusammensetzung und Diversität (Trussell et al. 2003). So können die Nahrungspräferenz und die Fraßaktivität von *L.*

littorea dafür sorgen, dass filamentöse, schnell wachsende Algen wie der Meersalat *Ulva lactuca* eine Gemeinschaft nicht komplett dominieren (Lubchenco 1978). Dies kann auch die Rekrutierung einzelner Algenarten betreffen.

Aufgrund der zuvor genannten Bedeutung von *L. littorea* können Faktoren, die einen Einfluss auf Merkmale der Strandschnecke haben, von großer Wichtigkeit für eine Artengemeinschaft sein (Schmitz et al. 1997). So haben Rochette & Dill (2000) berichtet, dass die Verbreitung einer Art auch von der Prädation abhängt, der sie ausgesetzt ist. Somit kann auch *L. littorea* nur dort einen Einfluss ausüben, wo sie durch starken Fraß oder Merkmal-vermittelte Effekte nicht komplett verdrängt oder ihre Aktivität zu stark eingeschränkt wird. Wie wichtig Risiko-Effekte in diesem Zusammenhang sein können, wurde auch in der vorliegenden Arbeit erneut deutlich. Die Schnecken reagierten auf weibliche Krabben, obwohl diese für sie keine reale Gefahr darzustellen scheinen (Elnor 1980). Es wurde bereits gezeigt, dass keine echte Konsumtion vonnöten ist, damit Beuteorganismen auf Risiko-Signale reagieren (Heithaus & Dill 2002). Während also keine Dichte-vermittelte Interaktion stattfindet, ist sehr wohl eine Merkmal-vermittelte Interaktion zu beobachten. Ein ähnlicher Fall könnte bei *L. littorea* in Habitaten mit hohen Dichten der Miesmuschel *Mytilus edulis* vorliegen. Die Muschel ist die bevorzugte Beute von *Carcinus maenas*, weswegen für Schnecken in solchen Gebieten kaum eine Gefahr besteht, da den Krabben stets genügend Miesmuscheln zur Verfügung stehen (Molis unveröffentl.). Findet sich in solchen Fällen ein Einfluss der Krabbe auf *L. littorea*, könnte dieser rein auf Merkmal-vermittelten Effekten beruhen.

Merkmal-vermittelte Effekte, die auf *L. littorea* und indirekt auch auf die Nahrungsressourcen der Schnecke wirken, können auf zwei verschiedene Weisen wirken. Die erste, „direkte“ Möglichkeit besteht darin, dass als Reaktion auf Risiko-Signale das Fraßverhalten der Schnecke verändert wird. Ein solcher Einfluss kann sich im großen Maße auf die Biomasse der Algen auswirken, die *L. littorea* als Nahrung dienen (Trussell et al. 2002). Für solche Merkmal-vermittelten indirekten Interaktionen (TMIs) wurde bereits ein direkter Zusammenhang zwischen der Dichte an Krabben und der Algendichte vermutet, bei dem der Algenbestand parallel zur Zahl der Krabben zunimmt (Beisiegel 2009).

Eine zweite „indirekte“ Möglichkeit der Merkmal-vermittelten indirekten Interaktion zwischen *C. maenas* und Algen besteht darin, dass die Anwesenheit der Krabbe die Populationsdynamik der Vermittlerart *L. littorea* beeinflusst. Dass dies denkbar ist, zeigt sich an der durch die Krabbe ausgelösten Reduktion der Eizahl. Werden weniger Eier gelegt, ist zu vermuten, dass deshalb auch die Rekrutierung der Schnecken und somit ihre Populationsdichte abnimmt. Sind weniger Schnecken vorhanden, so ist dementsprechend auch der Fraßdruck auf die Algengemeinschaft geringer. Es ist im Übrigen sehr wahrscheinlich, dass eine solche Kaskade Merkmal-vermittelter indirekter Interaktionen nicht auf der Ebene der Schneckennahrung Halt macht. Algen dienen verschiedensten epibiotischen Organismen als Siedlungssubstrat. Auch im Rahmen der Sukzession einer Artengemeinschaft kann ein Einfluss auf den Algenbestand wichtig sein, da die Thalli der Pflanzen verschiedenen Tieren und neu angesiedelten Rekruten als Schutz dienen (Janke 1986). TMIs könnten somit für die Strukturierung einer Artengemeinschaft von großer Bedeutung sein (Peacor & Werner 2001) und stellen ein viel versprechendes zukünftiges Forschungsgebiet da (Schmitz et al. 2008).

4.6 Relevanz

Die Interaktionen zwischen der Strandkrabbe *Carcinus maenas* und der Strandschnecke *Littorina littorea* sind für das Verständnis des Habitats Gezeitenbereich von Bedeutung. Beide Arten sind weit verbreitet (Reid 1996, Trussell & Smith 2000), weswegen das System für viele verschiedene Standorte repräsentativ ist. Wie zuvor gezeigt, sind *L. littorea* und *C. maenas* und die durch sie ausgelösten TMIs für die Strukturierung und das Beziehungsgeflecht der Arten des Gezeitenbereichs von großem Belang (Lubchenco 1978, Trussell et al. 2003, Eschweiler 2009). Dies gilt besonders für Situationen, in denen Dichte-vermittelte Interaktionen eine untergeordnete Rolle spielen, wie im Fall der weiblichen Strandkrabben.

Bei einem Laborversuch stellt sich immer die Frage, welche Aussagekraft die Ergebnisse für die reale Situation im natürlichen Lebensraum haben. Manipulative Experimente bergen stets die Gefahr, dass die gewonnenen Erkenntnisse durch Einwirkungen des Experimentators verfälscht wurden. Für die vorliegende Arbeit wurde versucht, diese Einflüsse möglichst gering zu halten, indem verschiedene Ansätze, abgesehen von zu variierenden Faktoren, so identisch wie möglich behandelt wurden. Dass *L. littorea* indes in der Lage ist, Risiko-Signale auch im Freiland zu detektieren,

haben bereits verschiedene andere Studien u.a. auch für den Standort Helgoland gezeigt (Hadlock 1980, Trussell et al. 2002, Ellrich 2010). Z.T. wurde im Freiland auch speziell der Einfluss auf die Reproduktion untersucht (Bendel 2010). Die im Versuch verwendeten Aquarien sind zudem mit der Situation in einem Gezeitentümpel zu vergleichen, in dem das Wasser nur bei Flut ausgetauscht wird und sich Signalstoffe, selbst wenn diese nur von Krabbenfaeces stammen, aufkonzentrieren können. Es ist deshalb anzunehmen, dass die im Labor gewonnenen Erkenntnisse auch für das natürliche Habitat relevant sind.

4.7 Synthesis

Anhand der gewonnenen Erkenntnisse lässt sich vermuten, dass die Strandkrabbe *Carcinus maenas* für die Strandschnecke *Littorina littorea* einen wichtigen Risiko-Faktor darstellt, auf den die Schnecke mit einer Veränderung der Reproduktion oder auch des Fraßverhaltens reagiert. Diese Merkmal-vermittelte Interaktion ist abhängig von verschiedenen exo- und endogenen Faktoren, wie Krabbendiät oder Schneckengröße, und kann auch zwischen Populationen variieren. Sie findet auch im Freiland statt und könnte dort Auswirkungen auf die gesamte Artengemeinschaft haben. Ihre Bedeutung ist vor allem dann besonders groß, wenn Dichte-vermittelte Effekte eine untergeordnete Rolle spielen.

Die Risiko-Reaktion von *L. littorina* ist nicht auf ein einzelnes Merkmal beschränkt, sondern scheint aus einem Zusammenspiel von Veränderungen in Morphologie, Verhalten und life-history zu bestehen. Wie diese Merkmale miteinander in Verbindung stehen, muss genauer untersucht werden, um einschätzen zu können, wie stark *C. maenas* die Strandschnecke beeinflusst und welche Auswirkungen das auf andere Arten hat. Nur so kann ein möglichst umfassendes Verständnis des Lebensraums Gezeitenbereich erlangt werden, welches auch für die Durchführung wirkungsvoller Schutzmaßnahmen in diesem Habitat essentiell ist.

4.8 Ausblick

Die durchgeführte Studie hat viele neue Erkenntnisse erbracht, jedoch sind auch viele Fragen unbeantwortet geblieben oder sogar neu entstanden. So konnte nicht ausführlich geklärt werden, was der genaue Grund für das Fehlen der Risiko-Reaktion bei den Sylter Exemplaren von *Littorina littorea* ist. Der Faktor Größe konnte hier als

mögliche Ursache weder bestätigt noch abgelehnt werden, da die Paarungssaison zur Zeit des entsprechenden Versuchs zu Ende ging und somit keine aussagekräftigen Ergebnisse erlangt wurden. Um einen möglichen Einfluss der Schneckengröße abzuklären, wäre es angebracht, den Versuch innerhalb der Paarungszeit von *L. littorea* zu wiederholen.

Laborergebnisse sind im Übrigen nur dann relevant, wenn die Wirksamkeit der untersuchten Effekte auch im natürlichen Habitat bestätigt werden kann. Obwohl auch hierzu bereits Studien existieren (Hadlock 1980, Trussell et al. 2002, 2004), ist es nötig die speziellen Gegebenheiten im Freiland mehr ins Versuchsdesign mit einzubeziehen, um festzustellen, wie die Interaktion zwischen Räuber und Beute durch solche Faktoren beeinflusst wird. Ob die Risiko-Reaktion von *L. littorea* im Zusammenhang mit Stress und einem erhöhten Stoffwechsel steht, bedarf ebenso weiterer Untersuchungen. Hier bestünde die Möglichkeit, die Respirationsrate der Schnecken bei An- und Abwesenheit von Risiko-Signalen zu messen und so den jeweiligen Energieverbrauch zu bestimmen. Wenn ein durch *Carcinus maenas* induzierter Stresszustand vorliegt, so sollte die Respirationsrate in der Gegenwart von Risiko-Signalen der Krabbe erhöht sein.

Um herauszufinden, worauf die unterschiedliche Reaktion der genetisch identischen Schneckenpopulationen von Helgoland und Sylt beruht, ist ebenfalls weitere Forschung nötig. Es wäre beispielsweise interessant festzustellen, ob Schnecken aus einem Habitat bei einem Verpflanzungsexperiment auch am anderen Standort ihre Reaktion beibehalten, oder ob sie nach einer gewissen Zeit wie einheimische Schnecken reagieren. So könnte untersucht werden, ob die Risiko-Reaktion auf einer Einstellung auf eine bestimmte Situation im juvenilen Stadium beruht und von da an festgelegt ist. Alternativ könnte es auch sein, dass die phänotypische Plastizität in der Risiko-Reaktion über die gesamte Lebensspanne erhalten bleibt. Hierfür wäre eine kontrollierte Aufzucht der Schnecken am jeweiligen Standort von Vorteil, um möglichst einheitliche Ausgangsbedingungen zu schaffen. Bei der Aufzucht könnte auch bereits durch das Hinzufügen einer Krabbe der Faktor Risiko-Signal variiert werden.

5 Literaturverzeichnis

Aagaard, A., Warman, C. G., Depledge, M. H., Naylor, E. (1995) Dissociation of heart rate and locomotor activity during the expression of rhythmic behaviour in the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 26: 1-10

Abrams, P. A., Menge, B. A., Mittlebach, G. G., Spiller, D., Yodzis, P. (1996) The role of indirect effects in food webs. G. Polis and K. Winemiller, editors *Food web: dynamics and structure* Chapman and Hall, New York, USA, 371-395

Agrawal, A. A., Laforsch, C., Tollrian, R. (1999) Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401: 60-63

Appleton, R. D., Palmer, A. R. (1988) Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85: 4387-4391

Aschaffenburg, M. D. (2008) Different crab species influence feeding of the snail *Nucella lapillus* through trait-mediated indirect interactions. *Marine Ecology* 29: 348-353

Bartsch, I., Tittley, I. (2004) The rocky intertidal biotopes of Helgoland: present and past. *Helgoland Marine Research* 58: 289-302

Behrens Yamada, S., Navarrete, S. A., Needham, C. (1998) Predation induced changes in behaviour and growth rate in three populations of the intertidal snail, *Littorina sitkana* (Philippi). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220: 213-226

Beisiegel, K. (2009) Einfluss von Risiko-Signalen der Strandkrabbe *Carcinus maenas* auf den Paarungserfolg der gemeinen Strandschnecke *Littorina littorea*. (Bachelorarbeit)

Bendel, D. S. (2010) Risiko-Effekte der Strandkrabbe *Carcinus maenas* auf die Strandschnecke *Littorina littorea*. (Bachelorarbeit)

- Bourdeau, P. E. (2010) Cue reliability, risk sensitivity and inducible morphological defense in a marine snail. *Oecologia* 162: 987-994
- Brown, G. E., Poirier, J. F., Adrian, J. C. (2004) Assessment of local predation risk: the role of subthreshold concentrations of chemical alarm cues. *Behavioral Ecology* 15: 810-815
- Chase, M. E., Thomas, M. L. H. (1995) The effect of the rate and onset of temperature increase on spawning of the periwinkle, *Littorina littorea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 186: 277-287
- Cohen, A. N., Carlton, J. T., Fountain, M. C. (1995) Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San Francisco Bay, California. *Marine Biology* 122: 225-237
- Cotton, P. A., Rundle, S. D., Smith, K. E. (2004) Trait compensation in marine gastropods: Shell shape, avoidance behaviour and susceptibility to predation. *Ecology* 85: 1581-1584
- Creel, S., Christianson, D. (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *TRENDS in Ecology & Evolution* 23: 194-201
- Dewitt, T. J., Sih, A., Hucko, J. A. (1999) Trait compensation and cospeziation in a freshwater snail: size, shape and antipredator behaviour. *Animal Behaviour* 58: 397-407
- Dix, T. L., Hamilton, P. V. (1993) Chemically mediated escape behaviour in the marsh periwinkle *Littorina irrorata* Say. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 166: 135-149
- Ellrich, J. (2010) Effekte von Prädationsrisiken molluskivorer Krabben auf die Weideaktivität der Strandschnecke. (Masterarbeit)
- Elnor, R. W. (1980) The influence of temperature, sex and chela size in the foraging strategy of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 7: 15-24

- Erlandsson J, Johannesson K (1994) Sexual selection on female size in a marine snail, *Littorina littorea* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 145-157
- Eschweiler, N., Molis, M. & Buschbaum, C. (2009) Habitat-specific size structure variations in periwinkle populations (*Littorina littorea*) caused by biotic factors. *Helgoland Marine Research* 63: 119-127
- Freeman, A. S., Hamer, C. E. (2009) The persistent effect of wave exposure on TMlls and crab predation in *Nucella lapillus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 372: 58-63
- Fretter, V., Grahame, A. (1980) The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. *Journal of Molluscan Studies Supplement* 7: 241-248
- Grahame, J. (1973) Breeding energetics of *Littorina littorea* (L.) (Gastropoda: Prosobranchiata). *Journal of Animal Ecology* 42: 391-403
- Grahame, J. (1975) Spawning in *Littorina littorea* (L.) (Gastropoda: Prosobranchiata). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 18: 185-196
- Hadlock, R. P. (1980) Alarm response of the intertidal snail *Littorina littorea* (L.) to predation by the crab *Carcinus maenas* (L.). *Biological Bulletin* 159: 269-279
- Heithaus, M. R., Dill, L. M. (2002) Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. *Ecology* 83: 480-491
- Jacobsen, H. P., Stabell, O. B. (1999) Predator-induced alarm responses in the common periwinkle, *Littorina littorea*: dependence on season, light conditions, and chemical labelling of predators. *Marine Biology* 134: 551-557
- Janke, K. (1986) Die Makrofauna und ihre Verteilung im Nordost-Felswatt von Helgoland. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 40: 1-55
- Kats, L. B., Dill, L. M. (1998) The scent of death: Chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Écoscience* 5: 361-394

Koch, N., Lynch, B., Rochette, R. (2007) Trade-off between mating and predation risk in the marine snail, *Littorina plena*. *Invertebrate Biology* 126: 257-267

Lima, S. L., Bednekoff, P. A. (1999) Temporal Variation in Danger Drives Antipredator Behaviour: The Predation Risk Allocation Hypothesis. *The American Naturalist* 153: 649-659

Linke, O. (1933) Beiträge zur Sexualbiologie der Littorinen. Aus der Staatlichen Biologischen Anstalt Helgoland und dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig

Lubchenco, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities *American Naturalist* 112: 23-39

Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., Relyea, R. A. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20: 685-692

Naylor, E. (1958) Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas* (L.). *Experimental Biology* 35: 602-610

Palmer, A. R. (1981) Do carbonate skeletons limit the rate of body growth ?. *Nature* 292: 150-152

Pangle, K. L., Peacor, S. D., Johannsson, O. E. (2007) Large nonlethal effects of an invasive invertebrate predator on zooplankton population growth rate. *Ecology* 88: 402-412

Peacor, S. D., Werner, E. E. (2000) Predator Effects on an Assemblage of Consumers through induced Changes in Consumer Foraging Behaviour. *Ecology* 81: 1998-2010

Peacor, S. D., Werner, E. E. (2001) The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 3904-3908

Perron, F. E. (1981) The partitioning of reproductive energy between ova and protective capsules in marine gastropods of the genus *Conus*. *American Naturalist* 118: 110-118

Pigliucci, M. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now ?. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20: 481-486

Preuss, I.-M. (2009) Do risk cues of green crabs (*Carcinus maenas*) change periwinkles' (*Littorina littorea*) behavioural traits and indirectly facilitate survival of brown algal (*Fucus serratus*) recruits? (Diplomarbeit)

Rawlings, T. A. (1994) Effect of elevated predation risk on the metabolic rate and spawning intensity of a rocky shore marine gastropod. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 181: 67-79

Reichert, K., Buchholz, F., Gimenez, L. (2008) Community composition of the rocky intertidal at Helgoland (German Bight, North Sea). *Helgoland Marine Research* 62: 357-366

Reid, D. G. (1996) *Systematics and Evolution of Littorina*. The Ray Society, London, UK, 113pp

Reise, K., Herre, E., Sturm, M. (1994) Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 48: 201-215

Reise, K., Herre, E., Sturm, M. (2008) Mudflat biota since the 1930s: change beyond return ?. *Helgoland Marine Research* 62: 13-22

Rochette, R., Arsenault, D. J., Justome, B., Himmelman, J. H. (1998) Chemically-mediated predator-recognition learning in a marine gastropod. *Écoscience* 5: 353-360

Rochette, R., Dill, L. M. (2000) Mortality, behaviour and the effects of predators on the intertidal distribution of littorinid gastropod. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 253: 165-191

Rochette, R., Maltais, M.-J., Dill, L. M., Himmelman, J. H. (1999) Interpopulation and context-related differences in response of a marine gastropod to predation risk. *Animal Behaviour* 57: 977-987

Rochette, R., McNeil, J. N., Himmelman, J. H. (1996) Inter and intra-population variations in the response of the welk, *Buccinum undatum* L., to the predatory asteroid *Leptasterias polaris* (Müller & Troshel). *Marine Ecology Progress Series* 142: 193-201

Roggatz, C. C. (2010) Quelle und Qualität von Risikosignalen in der Interaktion der Strandschnecke *Littorina littorea* mit der Strandkrabbe *Carcinus maenas* (Bachelorarbeit)

Ropes, J. W. (1968) The feeding habits of the green crab, *Carcinus maenas* (L.). *Fishery Bulletin* 67: 183- 203

Saur, M. (1990) Mate discrimination in *Littorina littorea* (L.) and *L. saxatilis* (Olivi) (Mollusca: Prosobranchia). *Hydrobiologia* 193: 261-270

Schmitz, O. J., Beckerman, A. P., O'Brien, K. M. (1997) Behaviourally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399

Schmitz, O. J., Krivan, V., Ovadia, O. (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153-163

Schmitz, O. J., Grabowski, J. H., Peckarsky, B. L., Preisser, E. L., Trussell, G. C., Vonesh, J. R. (2008) From individuals to ecosystem function: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology* 89: 2436-2445

Smith, M. E., Belk, M. C. (2001) Risk assessment in western mosquitofish (*Gambusia affinis*): do multiple cues have additive effects?. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 51: 101-107

Smith, J. E., Newell, G. E. (1955) The dynamics of the zonation of the common periwinkle (*Littorina littorea* (L.)) on a stony beach. *Journal of Animal Ecology* 24: 35-56

- Spooner, E. H., Coleman, R. A., Attrill, M. J. (2007) Sex differences in body morphology and multitrophic interactions involving the foraging behaviour of the crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology* 28: 394-403
- Trussell, G. C., Ewanchuk, P. J., Bertness, M. D. (2002) Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecology letters* 5: 241-245
- Trussell, G. C., Ewanchuk, P. J., Bertness, M. D. (2003) Trait-mediated effects in rocky intertidal food chains: predator risk cues alter prey feeding rates. *Ecology* 84: 629-640
- Trussell, G. C., Ewanchuk, P. J., Bertness, M. D., Silliman, B. R. (2004) Trophic cascades in rocky shore tide pools: distinguishing lethal and nonlethal effects. *Oecologia* 139: 427-432
- Trussell, G. C., Nicklin, M. O. (2002) Cue sensitivity, inducible defense, and trade-offs in a marine snail. *Ecology* 83: 1635-1647
- Trussell, G. C., Smith, L. D. (2000) Induced defenses in response to an invading crab predator: An explanation of historical and geographic phenotypic change *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 97: 2123-2127
- Underwood, A. J. (1997) *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 504pp
- Van Buskirk, J., Schmidt, B. R. (2000) Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: Trade-off, selection and variation in nature. *Ecology* 81: 3009-3028
- Werner, E. E., Peacor, S. D. (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083-1100
- Wilhelmsen, U. (1999) Rapid colonization of new habitats in the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 52: 325-335
- Worm, B., Lotze, H. K., Sommer, U. (2001) Algal propagule banks modify competition, consumer and resource control on Baltic rocky shores. *Oecologia* 128: 281-293

IV Danksagung

Mein wichtigster Dank gilt Markus Molis, der mir während der Bachelorarbeit als Erstbetreuer stets mit Rat und Tat zur Seite stand. Er nahm sich immer die Zeit, bei Problemen weiterzuhelfen sowie die anderen Mitglieder der Arbeitsgruppe und mich zu unterstützen. Man hat deutlich gemerkt, dass ihm viel an dem guten Gelingen unserer Arbeit gelegen war.

Meiner Kommilitonin Christina Roggatz, mit der ich während der Zeit auf Helgoland zusammengearbeitet habe, möchte ich ebenfalls danken. Wir haben uns bei der Durchführung der Versuche prächtig ergänzt, was uns eine Menge Zeit und Mühe gespart hat.

Ich danke zudem meinen Zweitbetreuer Wilhelm Hagen für die Begleitung der Bachelorarbeit und für neue Denkanstöße bei der Planung.

Den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland gebührt mein Dank für die vielfältige Unterstützung. Sei es bei der Bereitstellung von Versuchstieren (Aquariumsteam), bei der Anfertigung von Arbeitsmaterial (Werkstattteam) oder bei all den vielen Kleinigkeiten, die im Laufe einer Arbeit so anfallen. Hierbei danke ich besonders meinen Kollegen Kolja Beisiegel, Daniela Bendel, Thomas Lesniowski und Andreas Wagner.

Ich möchte zudem meiner Kommilitonin Lisa Mertens danken, die mich, obwohl sie zur Zeit der Arbeit in Israel weilte, stets bei Laune gehalten hat und mich als gutes Gewissen auch daran erinnert hat, dass man hin und wieder eine Pause machen muss.

Mein abschließender Dank gilt meinen Eltern und meinem Bruder, durch die ich auf der Insel immer das Gefühl hatte, ein Stück Heimat bei mir zu tragen. Ich danke ihnen dafür, dass sie mich bei allem, was ich tue, unterstützen und mir die Möglichkeit gegeben haben, meiner Leidenschaft, der Meeresbiologie, auch im Studium treu zu bleiben.

V Eigenständigkeitserklärung

Ich bestätige hiermit, dass die vorliegende Arbeit selbstständig und ohne die Zuhilfenahme anderer als der angegebenen Mittel angefertigt wurde. Abschnitte, die in Wortlaut und Sinn aus anderen Arbeiten entnommen wurden, sind unter Angabe der jeweiligen Quelle kenntlich gemacht worden. Die Arbeit ist bisher noch keiner Prüfungsbehörde in dieser oder abgewandelter Form vorgelegt worden.

Sören Häfker

Bremen, den 22.07.2010

VI Anhang

A 1: Versuch (1), 24.04.-03.05.2010. Mittlere Eizahl jedes Replikats über die gesamte Versuchsdauer (10 Tage).

Ansatz	Replikat	Eizahl pro Weibchen und Tag
L _H _C _H	1	701
L _H _C _H	2	346
L _H _C _H	3	1233
L _H _C _H	4	2558
L _H _C _H	5	2024
L _H _C _H	6	564
L _H _C _H	7	4031
L _H _C _H	8	2157
L _H _C _H	9	4177
L _H _C _H	10	3006
L _H _C _S	1	1587
L _H _C _S	2	3563
L _H _C _S	3	1774
L _H _C _S	4	492
L _H _C _S	5	1487
L _H _C _S	6	1457
L _H _C _S	7	2354
L _H _C _S	8	1082
L _H _C _S	9	2952
L _H _C _S	10	2845
L _H	1	4039
L _H	2	3096
L _H	3	3694
L _H	4	3044
L _H	5	4378
L _H	6	2736
L _H	7	1926
L _H	8	3069
L _H	9	3861
L _H	10	2057
L _S _C _H	1	3414
L _S _C _H	2	1738
L _S _C _H	3	2941
L _S _C _H	4	2909
L _S _C _H	5	2403
L _S _C _H	6	1919
L _S _C _H	7	2930
L _S _C _H	8	2524
L _S _C _H	9	2619
L _S _C _H	10	2874
L _S _C _S	1	3877
L _S _C _S	2	2035
L _S _C _S	3	2212

Ls_Cs	4	2127
Ls_Cs	5	3279
Ls_Cs	6	2235
Ls_Cs	7	1861
Ls_Cs	8	1481
Ls_Cs	9	3203
Ls_Cs	10	3164
Ls	1	2073
Ls	2	2688
Ls	3	2188
Ls	4	2901
Ls	5	1088
Ls	6	2396
Ls	7	2826
Ls	8	2651
Ls	9	2351
Ls	10	2592

A 2: Versuch (2), 13.54.-22.05.2010. Mittlere Eizahl jedes Replikats über die gesamte Versuchsdauer (10 Tage).

Ansatz	Replikat	Eizahl pro Weibchen und Tag
C♂_M	1	2196
C♂_M	2	1128
C♂_M	3	2333
C♂_M	4	2791
C♂_M	5	3338
C♂_M	6	1564
C♂_M	7	1588
C♂_M	8	1556
C♂_M	9	1353
C♂_M	10	3091
C♀_M	1	2879
C♀_M	2	1732
C♀_M	3	2782
C♀_M	4	1061
C♀_M	5	3037
C♀_M	6	2919
C♀_M	7	2105
C♀_M	8	2234
C♀_M	9	1447
C♀_M	10	1762
C♂_L	1	2817
C♂_L	2	1682
C♂_L	3	797
C♂_L	4	2530
C♂_L	5	1848
C♂_L	6	608
C♂_L	7	2843

C♂_L	8	1123
C♂_L	9	1269
C♂_L	10	1878
C♀_L	1	2383
C♀_L	2	1781
C♀_L	3	364
C♀_L	4	3014
C♀_L	5	805
C♀_L	6	1208
C♀_L	7	1124
C♀_L	8	2306
C♀_L	9	634
C♀_L	10	2923
K	1	3399
K	2	1958
K	3	1579
K	4	2850
K	5	2615
K	6	3899
K	7	4475
K	8	2425
K	9	3566
K	10	3165

A 3: Versuch (3), 02.06.-08.06.2010. Mittlere Eizahl jedes Replikats über die gesamte Versuchsdauer (7 Tage).

Ansatz	Replikat	Eizahl pro Weibchen und Tag
L _G _C+	1	799
L _G _C+	2	991
L _G _C+	3	586
L _G _C+	4	297
L _G _C+	5	522
L _G _C+	6	581
L _G _C+	7	224
L _G _C+	8	704
L _G _C+	9	252
L _G _C+	10	599
L _k _C+	1	1468
L _k _C+	2	417
L _k _C+	3	926
L _k _C+	4	1374
L _k _C+	5	1238
L _k _C+	6	701
L _k _C+	7	390
L _k _C+	8	245
L _k _C+	9	2010
L _k _C+	10	527
L _G _C-	1	740
L _G _C-	2	642

L _G -C-	3	505
L _G -C-	4	749
L _G -C-	5	1147
L _G -C-	6	646
L _G -C-	7	645
L _G -C-	8	463
L _G -C-	9	1266
L _G -C-	10	692
L _K -C-	1	793
L _K -C-	2	323
L _K -C-	3	431
L _K -C-	4	1320
L _K -C-	5	1203
L _K -C-	6	286
L _K -C-	7	698
L _K -C-	8	648
L _K -C-	9	312
L _K -C-	10	720