

Erfolgreiche Einwanderin aus Übersee – Die Amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* im Wattenmeer

Vor rund 70 Jahren berichtete ANKEL in „Natur und Volk“, wie „Natur und Museum“ zeitweilig hieß, erstmals über das Auftreten der Amerikanischen Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* (L.) an der deutschen Küste (Abb. 1; ANKEL 1935, 1936). Er hatte 1934 im Rahmen einer Exkursion einige lebende Tiere auf den Sylter Austernbänken (*Ostrea edulis*) vor List gefunden. Dorthin waren die Tiere vermutlich mit Saataustern aus den Niederlanden gelangt, die man zu Kulturzwecken in den vorangegangenen Jahren ausgelegt hatte. Die ursprünglich von der Ostküste Nordamerikas stammende Art hatte somit durch unabsichtliche Einbringung mit Austern nun nach England und den Niederlanden auch die deutschen Gewässer erreicht.

Die Meldung ANKELS führte damals zu großer Besorgnis, da man aufgrund der filtrierenden Ernährungsweise von Pantoffelschnecke und Auster eine Nahrungskonkurrenz der beiden Arten befürchtete. Keine guten Aussichten für die damalige Austernfischerei, die die begehrte Delikatessens an Abnehmer in ganz Europa lieferte. Aus anderen Austernkulturen in Europa waren bereits regelrechte Massenvorkommen von Pantoffelschnecken bekannt geworden, und man befürchtete nun ebenfalls eine Bestandsexplosion in Sylter Gewässern, in der man eine große Gefahr für den Fortbestand des ohnehin schon stark rückgängigen deutschen Austernvorkommens sah. Solche Befürchtungen drückten sich in einer damals immer wiederkehrenden Bezeichnung für die Pantoffelschnecke aus: „Die Austernpest“.

Ende der vierziger Jahre verschwand die Sylter Auster, allerdings nicht aufgrund der eingeführten Pantoffelschnecken, sondern vermutlich durch Raubbau. Seitdem ist es – zumindest in Deutschland – ruhig geworden um die „Austernpest“. Was aber ist aus der Pantoffelschnecke geworden? Gut 70 Jahre nach ihrem ersten Auftreten und ihrer erstmaligen Erwähnung in „Natur und Volk“ soll dieser Artikel einen Einblick in das Leben der

Pantoffelschnecke und ihre heutige Verbreitung im nördlichen Wattenmeer geben.

Die Pantoffelschnecke

Die Pantoffelschnecke, die ihren Namen erhielt, weil ihre Schale von unten gesehen wie ein Pantoffel aussieht, gelangte erstmals 1870 mit zu Kulturzwecken eingeführten Austern von Nordamerika nach Europa (BLANCHARD 1997). Auch in andere Regionen der Welt wurde die Pantoffelschnecke auf diesem Wege eingeführt, aber nirgendwo ist sie heute so häufig und verbreitet wie in Europa, wo man sie von Südnorwegen bis Spanien findet (BLANCHARD 1997).

Was ihre Lebensgewohnheiten anbelangt, so ist die Pantoffelschnecke ein ungewöhnliches Tier. Die Weibchen bilden Eigelege, die sie einige Wochen in einem Hohlraum zwischen Fuß und Kopf verwahren (Abb. 2). Nach dem Schlupf der zu diesem Zeitpunkt schon recht entwickelten Larven verbringen diese 2–4 Wochen im Plankton und siedeln sich dann – vorzugsweise auf Artgenossen – auf dem Meeresboden an. In diesem Stadium sind alle Tiere Männchen. Anfangs noch mobil können sie auf ihrem Substrat kurze Strecken zurücklegen und suchen dann ein Weibchen auf, um sich auf dessen Schale niederzulassen. Die Männchen verbleiben auf den Weibchen, wandeln sich im Laufe ihrer Entwicklung zu Weibchen um und beginnen eine sessile (seßhafte) Lebensweise. Ursachen und Mechanismen dieses protandrischen Hermaphroditismus (Zwittertum, Umwandlung über männlich zu weiblich) sind bis heute nicht abschließend geklärt (HOAGLAND 1978; COLLIN 1995). Durch weitere Tiere, die sich auf bereits vorhandene Individuen niederlassen, entstehen regelrechte Ketten von bis zu 14 Tieren (Abb. 1 zeigt eine 4 Tiere lange Kette). Zuunterst in einer solchen Kette befinden sich große Weibchen, zuoberst kleine Männchen. Zwischen diesen beiden befinden sich Individuen, die sich in der Umwandlungsphase vom männ-

1. Kette von vier Amerikanischen Pantoffelschnecken (*Crepidula fornicata*) auf einer lebenden Miesmuschel (*Mytilus edulis*), dem bevorzugten Substrat im Wattenmeer.



lichen zum weiblichen Geschlecht befinden. Über mögliche evolutive Ursachen dieser Kettenbildung herrscht bislang keine Einigkeit. Manche Autoren nehmen an, daß sie mit der Notwendigkeit einer inneren Befruchtung zusammenhängt (z.B. HOAGLAND 1978), andere Autoren hingegen halten sie für einen Vorteil bei der Nahrungsgewinnung (z. B. ORTON 1912).

Neben ihrer Fortpflanzung ist auch die Ernährungsweise der Pantoffelschnecke ungewöhnlich. Im Gegensatz zu fast allen anderen Schnecken, die sich raspelnd ernähren, ist die Pantoffelschnecke ein Filtrierer. Die Filtrierung erfolgt mit Hilfe zweier Schleimfilter, ein erster

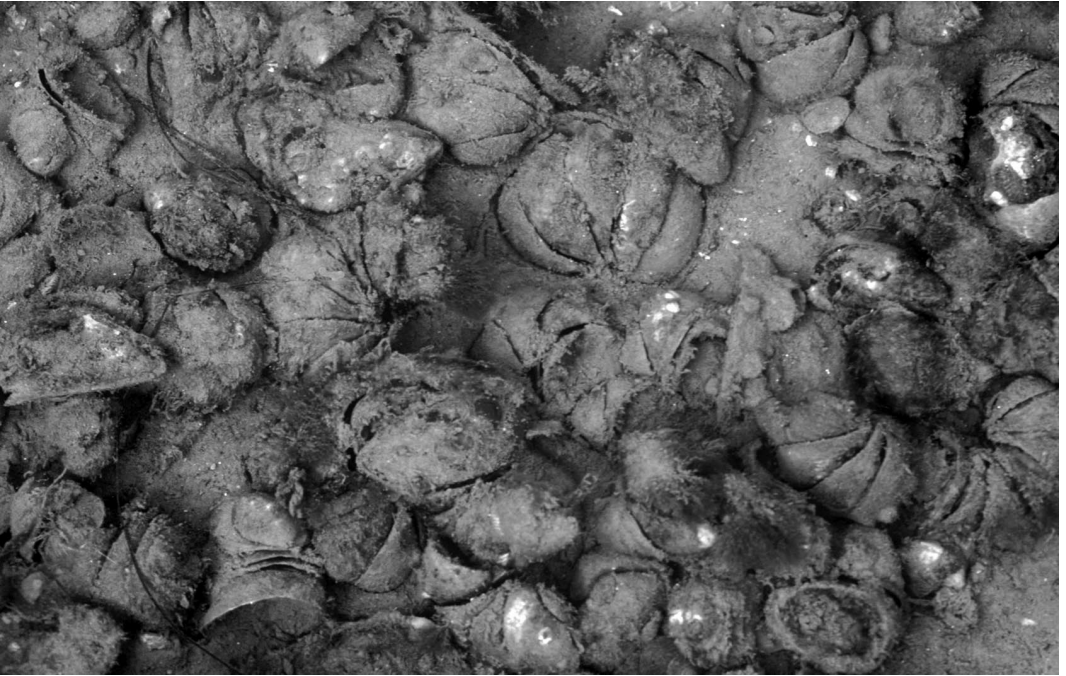
an der Einstromöffnung zum Kiemenraum, der zweite im Kiemenraum selbst. Mit der Kieme wird ein Wasserstrom erzeugt, der auf der linken Seite des Tieres ein- und auf der rechten Seite austritt und aus dem die Nahrungspartikel ausgefiltert werden (WERNER 1953).

Die „Austernpest“

Eben diese besondere Ernährungsweise hat immer wieder zu der Annahme einer Nahrungskonkurrenz zwischen Austern und Pantoffelschnecken geführt (u. a. ORTON 1927; ANKEL 1935; SCHUSTER 1951; LINKE 1947; WERNER 1948; KORRINGA 1951; BLANCHARD 1997). Empirische Bele-

2. Pantoffelschnecke (*C. fornicata*) von unten gesehen mit gelben Eigelegen zwischen Fuß (rechts) und Kopf mit Fühlern (links).





3. Akkumulation von Feinsediment bei hoher Dichte von Pantoffelschnecken (*C. fornicata*).

ge hierfür sind aber rar und neuere Studien konnten keine direkte Nahrungskonkurrenz nachweisen (MONTAUDOUIN et al. 1999; THOUZEAU et al. 2000). Neben einer fraglichen Nahrungskonkurrenz sind noch eine Vielzahl weiterer ökologischer Folgeerscheinungen aus Gebieten mit hohen Bestandsdichten bekannt. So führen die filtrierende Tätigkeit und in die Strömung hineinragende Ketten zu einer Akkumulation von Pseudofaeces (unverdaut wieder ausgestoßene Partikel) und feinem Sediment, was zu einer Veränderung der bodennahen Strömungsverhältnisse und Sedimentzusammensetzung führt (Abb.3; EHRHOLD et al. 1998). Außerdem kann es zu einer Veränderung der Artengemeinschaft am Meeresboden kommen, indem Pantoffelschnecken auf ansonsten substratarmen Weichböden als Ansatzmaterial für andere Arten fungieren (BARNES et al. 1973; MONTAUDOUIN & SAURIAU 1999; MONTAUDOUIN et al. 1999). Auch Auswirkungen auf das Plankton werden vermutet (CHAUVAUD et al. 2000; HILY 1991). In Muschelkulturen wie der Austernzucht hat ein starker Bewuchs mit Pantoffelschnecken auf den Zuchttieren einen hohen Reinigungsauf-

wand vor der Vermarktung zur Folge, der aus Gründen der Wirtschaftlichkeit zur Aufgabe von Kulturflächen führen kann (BLANCHARD 1997). Die Pantoffelschnecke ist daher heute wie damals bei Muschelzüchtern ausgesprochen unbeliebt.

Entwicklung des Bestandes

Im Sylter Wattenmeer kam die Pantoffelschnecke in den Jahren nach ihrem erstmaligen Auftreten vornehmlich auf Austern (*Ostrea edulis*) vor, wie aus Sorge um den Austernbestand angestellte Untersuchungen ergaben (WERNER 1948). Genaue Zahlen zu Bestandsdichten liegen aus dieser Zeit leider nicht vor, aus den genannten Untersuchungen läßt sich aber schließen, daß es sich um relativ kleine Vorkommen handelte. Die Austernbänke und somit auch die Pantoffelschnecken befanden sich damals im Sublitoral, dem auch bei Niedrigwasser nicht trockenfallenden Bereich. Nach dem Aussterben der Auster wurde Substrat im Sublitoral rar und man findet Pantoffelschnecken heute nur noch vereinzelt auf Gehäusen von Einsiedlerkrebsen (*Pagurus bernhardus*) und auf einzelnen sublitoralen Miesmuscheln (*Mytilus edulis*). Der Großteil der lokalen Population lebt



4. Der heutige Lebensraum der Pantoffelschnecke (*C. fornicata*) im Wattenmeer – die Miesmuschelbank (*M. edulis*).

heute auf Miesmuscheln eulitoraler Muschelbänke (Abb. 4). Hier besiedelt die Pantoffelschnecke den Übergang vom Gezeitenbereich (Eulitoral) zum Sublitoral und erreicht im Mittel eine Dichte von 140 Ind/m² (THIELTGES et al. 2002). Da seit ihrem ersten Auftreten ein durchgängiges Vorkommen nachgewiesen ist und die Bestände zudem zugenommen haben, gilt die Pantoffelschnecke heute als eine etablierte eingeführte Art, die zum festen Bestandteil der Aufwuchsfauuna von Miesmuschelbänken geworden ist. Sie ist auch nicht mehr auf das Sylter Seegebiet beschränkt, sondern im ganzen Wattenmeer verbreitet.

Gründe für erfolgreiche Etablierung

Was könnte die erfolgreiche Etablierung der Pantoffelschnecke im Wattenmeer begünstigt haben? Ein geringer Fraßdruck durch Seesterne (*Asterias rubens*) und Strandkrabben (*Carcinus maenas*) sowie Fische und Vögel und das Fehlen spezifischer Parasiten dürften dabei eine Rolle gespielt haben (WERNER 1948; THIELTGES, STRASSER & REISE, in Vorbereitung). Die Pantoffelschnecke zeigt zudem sowohl hinsichtlich des Salzgehaltes (euryhalin) als auch der Wassertem-

peratur (eurytherm) keine hohen Ansprüche (BLANCHARD 1997), was den Tieren ermöglicht, mit den oft stark schwankenden Salzgehalten und Temperaturen im Wattenmeer zurechtzukommen. Möglicherweise war nach dem Einbringen der ersten Pantoffelschnecken auch die Art und Weise der Fortpflanzung von großem Vorteil, um von den auf die Austerbänke eingeschleppten Tieren ausgehend eine sich selbst erhaltende Population aufzubauen: Die innere Befruchtung und Brutpflege könnte den eingeschleppten Ketten auf Austern – unabhängig von der insgesamt vorhandenen Anzahl der Schnecken – eine erfolgreiche Gründung einer Population ermöglichen. Die planktischen Larven sowie eine lange Fortpflanzungszeit von Frühjahr bis Herbst sorgten dann vermutlich in der Anfangsphase der Ausbreitung für eine Besiedlung weiterer Bänke.

Winterlimitierung und Ausblick

Zu der ursprünglich vorausgesagten Explosion der Pantoffelschneckenbestände ist es aber im Wattenmeer trotz dieser begünstigenden Faktoren bisher nicht gekommen. Deshalb sind die Auswirkungen der Pantoffelschnecke auf andere Ar-

ten sowie auf das gesamte Ökosystem auch als gering anzusehen. Ganz im Gegensatz zu südlicheren Bereichen ihrer Verbreitung in Europa wie in Frankreich, wo sie regelrechte Teppiche von bis zu 9000 Ind/m² bildet und zum Beispiel Probleme in Muschelkulturen bereitet (BLANCHARD 1997). Was aber führt zu einer Limitierung des Bestandes der Pantoffelschnecke im Wattenmeer im Vergleich zu südlicheren Vorkommen? Untersuchungen auf Sylter Muschelbänken in den letzten Jahren haben gezeigt, dass die Pantoffelschnecke sehr empfindlich auf kalte Winter reagiert und eine hohe Sterblichkeit in den Wintermonaten zeigt (THIELTGES, STRASSER & REISE, in Vorbereitung). Andere mögliche Faktoren wie Räuber und Parasiten sowie möglicherweise eingeschränkte Fortpflanzung und Wachstum durch niedrigere Temperaturen spielen Untersuchungen zufolge eine vernachlässigbare Rolle (THIELTGES, STRASSER & REISE, in Vorbereitung). Vermutlich ist es also der Einfluss regelmäßig auftretender strenger Winter, der den Bestand im Wattenmeer bisher limitiert hat. Auch die nördliche Verbreitungsgrenze der Art in Europa (Südnorwegen) hat hierin vermutlich ihre Ursache.

Vor dem Hintergrund globaler Klimaveränderungen könnte sich diese Situation aber verändern. In Küstengewässern wird es in Zukunft voraussichtlich zu einer Erhöhung der mittleren Wassertemperaturen sowie zu einer Abnahme der Winterintensitäten kommen (BEUKEMA 1992). Dies wird allgemein (1) die Verschiebung von Verbreitungsgrenzen kälteempfindlicher Arten nach Norden und (2) Bestandszunahmen bisher marginaler Populationen nach sich ziehen, wofür es bereits aktuelle Beispiele gibt (CARLTON 2000). Auch für die Pantoffelschnecke sind vor dem Hintergrund der oben beschriebenen Situation beide Entwicklungen denkbar. Somit ist in Zukunft vermutlich sowohl mit einer Verschiebung der Verbreitungsgrenze nach Norden als auch mit einer Zunahme bisher eher geringer Bestände zu rechnen. Eine solche Entwicklung könnte dann auch im Wattenmeer die aus Frankreich bekannten ökologischen und ökonomischen Folgeerscheinungen nach sich ziehen.

Danksagung

Für die kritische Durchsicht des Manuskriptes sowie für viele andere Dinge danke ich DÖRTE POSZIG und KARSTEN REISE.

Verfasser: D. W. THIELTGES, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Wattenmeerstation Sylt, Hafenstraße 43, D-25992 List.

Email: dthieltges@awi-bremerhaven.de

Schriften: ANKEL, W.E. (1936): Die Pantoffelschnecke auf deutschen Austernbänken. – *Natur und Volk*, **66**: 11–13. * ANKEL, W. E. (1935): Die Pantoffelschnecke, ein Schädling der Auster. – *Natur und Volk*, **65**: 173–176. * BARNES, R.S.K., COUGHLAN, J. & HOLMES, N.J. (1973): A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Osireia edulis*. – *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **40**: 253–275. * BEUKEMA, J.J. (1992): Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: Lessons from periods with mild winters. – *Neth. J. Sea Res.*, **30**: 73–79. * BLANCHARD, M. (1997): Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. – *Sci. mar.*, **61**: 109–118. * CARLTON, J.T. (2000): Global change and biological invasions in the oceans. – In: MOONEY, H.A. & HOBBS, R.J., Hrsg.: *Invasive species in a changing world*. – 31–53; Island Press, Washington. * CHAUVAUD, L., JEAN, F., RAGUENEAU, O. & THOZEAU, G. (2000): Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem: benthic-pelagic coupling revisited. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **200**: 35–48. * COLLIN, R. (1995): Sex, size, and position: a test of models predicting size at sex change in the protandrous gastropod *Crepidula fornicata*. – *Am. Nat.*, **146**: 815–831. * EHRHOLD, A., BLANCHARD, M., AUFFRET, J.-P. & GARLAN, T. (1998): Conséquences de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont-Saint-Michel (Manche, France). – *C. R. Acad. Sci. Paris, Earth & Planetary Sciences*, **327**: 583–588. * HILY, C. (1991): Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? – *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **69**: 179–188. * HOAGLAND, K. E. (1978): Protandry and the evolution of environmentally-mediated sex change: a study of the mollusca. – *Malacologia*, **17**: 365–391. * KORRINGA, P. (1951): *Crepidula fornicata* as an oyster-pest. – *Cons. Per. Internat. Explor. Mers*, part II, **128**: 55–59. * LINKE, O. (1947): Die „Austern-Pest“ auf den Muschelbänken des ostfriesischen Watts. – *Natur u. Volk*, **77** (1): 27–29. * MONTAUDOUIN, X. DE, AUDEMARD, C. & LABOURG, P.-J. (1999): Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **135**: 105–124. * MONTAUDOUIN, X. DE & SAURIAU, P.G. (1999): The proliferating gastropod *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. – *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **79**: 1069–1077. * ORTON, J.H. (1912): An account of the natural history of the slipper-limpet. – *J. Mar. Biol. Ass. Plym.*, **9**: 437–443. * ORTON, J.H. (1927): Is the American slipper-limpet an oyster pest? – *Nautilus*, **40**: 102–103. * SCHUSTER, O. (1951): Zur Ausbreitung der Pantoffelschnecke (*Crepidula fornicata*) in der Nordsee. – *Natur u. Mus.*, **81** (10): 256–259. * THIELTGES, D.W., STRASSER, M. & REISE, K. (2002): The American slipper-limpet *Crepidula fornicata* (L.) in the Northern Wadden Sea 70 years after its introduction. – *Helgol. Mar. Res.*, DOI 10.1007/s10152-002-0119-X. * THOUZEAU, G., CHAUVAUD, L., GRALL, J. & GUÉRIN, L. (2000): Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. – *C. R. Acad. Sci. Sciences de la vie*, **323**: 815–825. * WERNER, B. (1948): Die amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L. im nordfriesischen Wattenmeer. – *Zool. Jahrb., Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere*, **77**: 449–488. * WERNER, B. (1953): Über den Nahrungserwerb der Calyptraeidae (Gastropoda Prosobranchia): Morphologie, Histologie und Funktion der am Nahrungserwerb beteiligten Organe. – *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **4**: 260–315.