

Übergeordnete Systematik

Animalia (Reich)

Arthropoda (Phylum)

Crustacea (Subphylum) Brünnich, 1772

Malacostraca (Klasse) Latreille, 1802

Eumalacostraca (Unterklasse) Grobben, 1892

Peracardia (Überordnung) Calman, 1904

Amphipoda (Ordnung) Latreille, 1816

Gammaridea (Unterordnung) Latreille, 1802

Gammarida (Infraordnung) Latreille, 1802

Gammaridae (Familie) Latreille, 1802

Dikerogammarus (Gattung) Stebbing, 1899

Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald, 1841)

Dikerogammarus villosus Sowinsky, 1984

Echinogammarus (Gattung) Stebbing, 1899

Echinogammarus ischnus (Stebbing, 1899)

Echinogammarus stoerensis (Reid, 1938)

Gammarus (Gattung) Fabricius, 1775

Gammarus duebeni Liljeborg, 1852

Gammarus finmarchicus Dahl, 1938

Gammarus inaequicauda Stock, 1966

Gammarus locusta (Linnaeus, 1758)

Gammarus oceanicus Segerstråle, 1947

Gammarus pulex (Linnaeus, 1758)

Gammarus roeseli Gervais, 1835

Gammarus salinus Spooner, 1947

→ ***Gammarus tigrinus* Sexton, 1939**

Gammarus zaddachi Sexton, 1912

Obesogammarus (Gattung) Stock, 1974

Obesogammarus crassus (G.O. Sars, 1894)

Die aufgelisteten Spezies und Gattungen sind Vertreter der Familie der Gammaridae, welche man bisher in der Ostsee gefunden hat. Die Arten wurden aus der durch das Institut für Ostseeforschung, Warnemünde bereitgestellten Datenbank (2010) entnommen.

Gammarus tigrinus Sexton, 1939

1. Taxonomie & Systematik

Locus typicus: Droitwich district (River Salwarpe), Worcestershire, England

Typenmaterial: nicht bekannt

Etymologie: Der Artnamen *tigrinus* ist bezogen auf die außergewöhnliche Färbung, vorzufinden am lebenden Individuum, in Form von dunklen Streifen auf hellem Untergrund (Sexton 1939).

Synonyme: *Gammarus fasciatus* Say, 1818 partim.



Abbildung 1: *Gammarus tigrinus* - Habitus. (Stettiner Haff bei Kamminke; 22. April 2005; Tiefe= 0,4 m; S= 0‰ über Grund; IOW; leg./det.: M.L. Zettler) - Foto: Arne Peters (2010)

Der Amphipode *Gammarus tigrinus* wurde von E. W. Sexton (1939) das erste Mal in der Publikation „On a new species of *Gammarus* (*G. tigrinus*) from Droitwich district“ beschrieben. Bekannt war er jedoch schon 1931 durch Funde von Prof. H. Munro Fox, welche dieser nicht veröffentlichte. Es ist wahrscheinlich, dass die Spezies in den 30er Jahren im Ballastwasser von Schiffen aus Nordamerika in Großbritannien eingeschleppt wurde (Hynes, 1954, 1955; Rudolph, 1994a).

Unter Einbeziehung der Meinung von Dr. E. L. Bousfield revidierte Hynes (1954) fälschlicherweise die Identität von *Gammarus tigrinus*, indem er die Art mit Exemplaren von *Gammarus fasciatus* verglich. Er richtete seine Aufmerksamkeit unter anderem auf die im

lebenden Objekt gestreifte Färbung der beiden Arten. Er kam zu dem Ergebnis, dass beide Spezies als eine Art zu bezeichnen wären, namentlich *Gammarus fasciatus* Say, 1818.

Späteren Untersuchungen zufolge (Bousfield 1958, 1973; Nijssen & Stock 1960), sind *Gammarus fasciatus* Say, 1818 und *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 als zwei eigenständige Arten anzusehen. Bousfield (1958) beschrieb die von Dr. Henry O. Werntz festgestellten wesentlichen morphologischen und ökologischen Unterschiede zwischen diesen Arten.



Abbildung 2 - *Gammarus tigrinus* - Kopfreion. (Stettiner Haff bei Kamminke; 22. April 2005; Tiefe= 0,4 m; S= 0‰ über Grund; IOW; leg./det.: M.L. Zettler) - Foto: Arne Peters (2010)

2. Morphologie

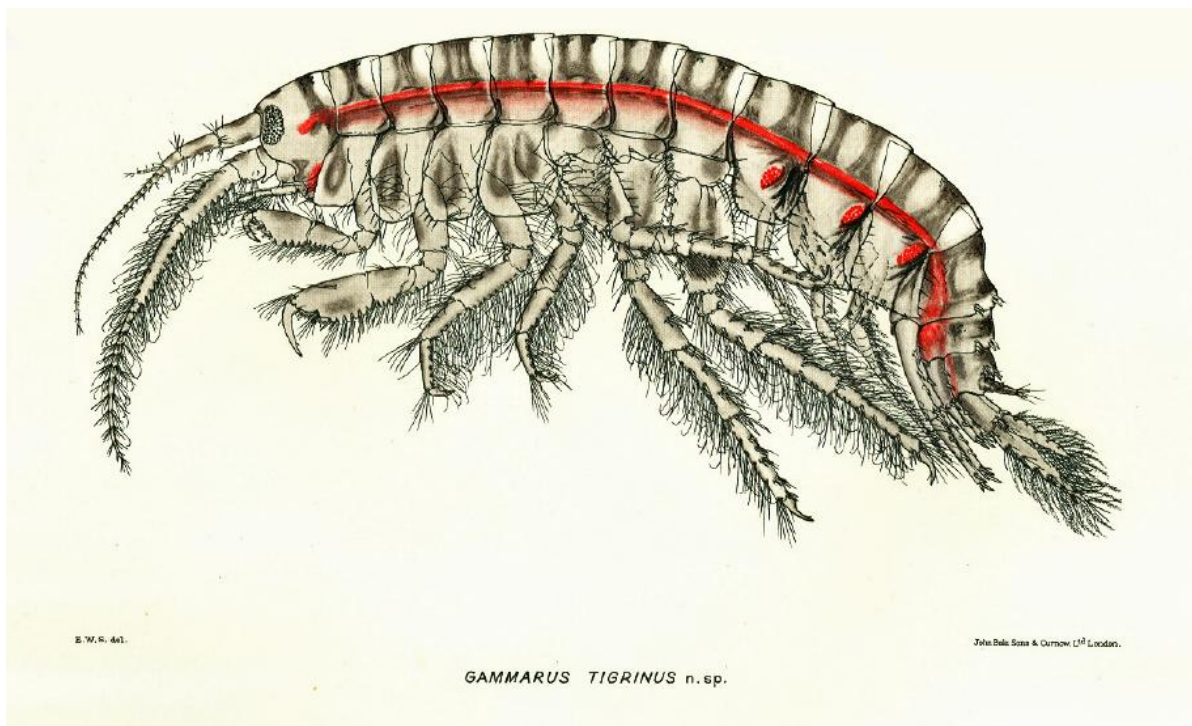


Abbildung 3: *Gammarus tigrinus* - Habitus. (Sexton E. W. (1939): On a new species of *Gammarus* (*G. tigrinus*) from Droitwich district. - Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom 23: 543-551, Plate IV)

Größe: *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 kann Größen von 8,5-14,5 Millimeter erreichen (Sexton, 1939; Bousfield, 1958; Nijssen & Stock, 1966; Rudolph, 1994a). Nach Sexton (1939) messen die Weibchen im Durchschnitt etwa 2 mm weniger als die Männchen. Im Vergleich zu anderen Arten derselben Gattung, wie z.B. *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912 (maximal 22 mm), *Gammarus oceanicus* Segerstråle, 1947 (maximal 27 mm) oder *Gammarus salinus* Spooner, 1947 (maximal 22 mm) ist *Gammarus tigrinus* eine relativ kleine Spezies.

Farbe: Die auffällige Färbung, welche stark variieren kann, wurde ausführlich von Sexton (1939) und Lincoln (1979) beschrieben. Die Männchen besitzen eine blass-grüne bis gelbgrüne Färbung, während die Weibchen im Allgemeinen bläulicher erscheinen. Die Farbgebung der „tigerähnlich“ transversalen Streifen reicht von blassem Grün mit Dunkelblau bis Schwarz mit Gold. Nach dem Tod des Tieres verschwindet die Färbung vollständig.

Die folgenden Beschreibungen des Aufbaus, der Form und der geschlechtsspezifischen Merkmale liegen den Arbeiten von Sexton (1939), Bousfield (1958), Nijssen & Stock (1966),

Lincoln (1979) und Rudolph (1994) zugrunde und beschreiben, wenn nicht anders angegeben die Morphologie des Männchens.

Der Amphipode besitzt eine schlanke **Körperform** und die dorsale Seite ist gleichmäßig abgerundet. Die **Augen** des sind groß, nierenförmig und schwarz. Seine Kopfseitenplatten springen winklig hervor. Die Schaftglieder 1-3 der **Antenne 1** (kürzer bis genauso lang wie Antenne 2) weisen ventral 0-1, 2 und 4 Büschel mit je 3 geraden Haaren auf. Die folgenden 12-17 Glieder tragen ventral kurze Borsten, die nicht länger als die Gliedstärke sind. Insgesamt besitzt die Antenne 26-27 Glieder. Die Nebengeißel der Antenne 1 ist 4- bis 6-gliedrig.

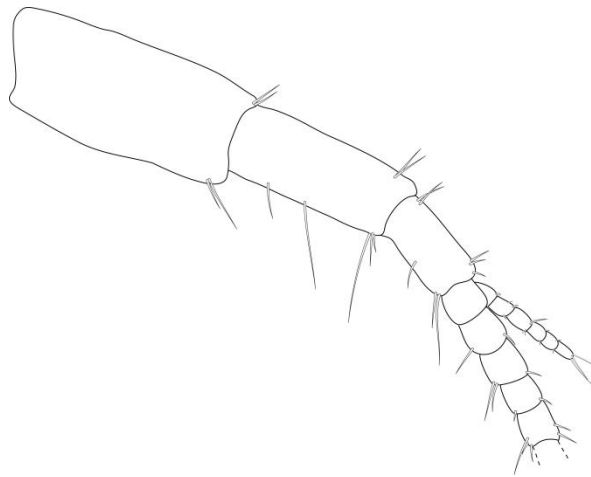


Abbildung 4: *Gammarus tigrinus* - Ausschnitt Antenne 1. (Stettiner Haff bei Kamminke; 22. April 2005; Tiefe= 0,4 m; S= 0‰ über Grund; IOW; leg./det.: M.L. Zettler) - gezeichnet: Arne Peters (2010)

Antenne 2 besitzt 14 Glieder. Sie sticht hervor durch die ventrale Beborstung der Schaftglieder 3-5 mit 1, 4 und 4 Büscheln mit je (meistens) 3 unterschiedlich langen Haaren, wovon mehrere gelockt sind. Sexton (1939) bezeichnet diese als Sinnesborsten. Dorsal finden sich nur wenige kurze Borstengruppen. Calceoli fehlen. Die restlichen 9 Glieder danach, die ventral unterschiedlich lange und dorsal nur 1-2 kurze Borsten tragen, sind zusammen genommen kürzer als der vorangehende 5 Segmente lange Schaft. Bei den Schaftsegmenten ist noch auffällig, dass Segment 4 kürzer als Segment 5 ist. Das Endsegment (Segment 3) des **Mandibularpalpus** besitzt ventral, neben unregelmäßig langen Borsten am Rand eine Endgruppe langer, steifer und gefiederter Borsten. Auf der dorsalen Oberfläche finden sich 2 Gruppen mit jeweils 3-6 bzw. 0-3 Borsten. Segment 2 ist unregelmäßig und Segment 1 überhaupt nicht behaart.

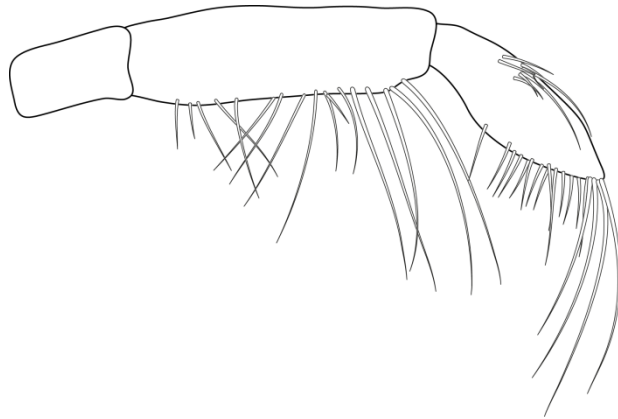


Abbildung 5: *Gammarus tigrinus* - Mandibularpalpus. (Stettiner Haff bei Kamminke; 22. April 2005; Tiefe= 0,4 m; S= 0‰ über Grund; IOW; leg./det.: M.L. Zettler) - gezeichnet: Arne Peters (2010)

Die ersten 3 **Coxalplatten** tragen am Vorderrand der distalen Ecken 4-6 relativ lange Borsten. Der Propodus von **Gnathopod 1** ist oval. Sein Ballen ist abgestuft schräg, leicht sinusförmig und besitzt mittig einen abgestumpften Stachel. Dort wo der Dactylus abschließt befindet sich eine weitere Gruppe, dieser Stacheln. Diese sind jedoch kleiner, vollständig und zudem nach hinten abgegrenzt mit ungefähr 4 Borstengruppen. **Gnathopod 2** ist breiter als der erste, aber vom Ballen her ähnlich. Nach hinten wird dieser jedoch durch 7-8 statt nur 4 Borstengruppen abgegrenzt. Die Gnathopoden besitzen keine gelockten Sinnesborsten. Die Sinneshaare auf den inneren, distalen Segmenten der **Peraeopoden 3-7** sind beim Männchen wieder gelockt. **Peraeopod 7** besitzt am hinteren Rand eine Reihe von zahlreichen, langen Borsten. Auffällig ist, nach Sexton (1939), die neue Art von Stacheln „stiletto spines“, welche Stilett-ähnlich, unter Anderem, an den Begrenzungen der Peraeopoden-Segmente zu finden sind.

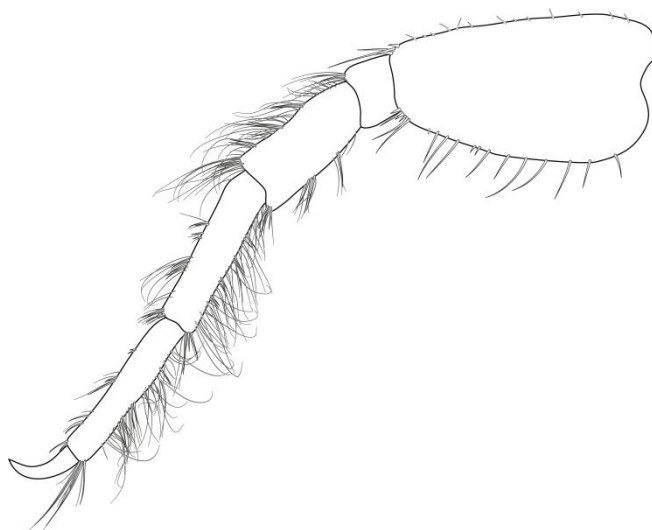


Abbildung 6: *Gammarus tigrinus* – Peraeopod 7. (Stettiner Haff bei Kamminke; 22. April 2005; Tiefe= 0,4 m; S= 0‰ über Grund; IOW; leg./det.: M.L. Zettler) - gezeichnet: Arne Peters (2010)

Die **Epimeralplatten** 2 und 3 sind nach hinten leicht spitz ausgezogen, die Hinterränder schwach beborstet und die Unterränder bestachelt. Die **Urosomsegmente** 2 und 3 sind nicht höckerig aufgetrieben und tragen am Hinterrand Stachelgruppen. Exo- und Endopodit von **Uropod** 3 sind beide auf der Außenseite beborstet, letzterer jedoch nur spärlich. Am proximalen Ende finden sich keine Borsten. Das **Telson** ist tief gespalten, jederseits mit 2 Endstacheln, umgeben von langen Borsten (zusätzlich 1-2 subapikale), und einem proximalen Randstachel mit 1-2 Borsten.

Die **geschlechtsspezifischen Merkmale** sind in *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 wesentlich auffälliger als in anderen Arten dieser Gattung. Die Extremitäten allgemein sind, relativ gesehen, beim Männchen wesentlich größer. Die Gnathopoden des Männchens unterscheiden sich in der Größe. Beim Weibchen sind diese nahezu gleichgroß. Die Peraeopoden des Weibchens besitzen keine gelockten Sinneshaare und die Stilett-Stacheln sind kaum ausgeprägt. Die Sinneshaare auf der 2. Antenne fehlen ebenfalls komplett. Zudem sind die Beborstung und die Ausprägung der Stacheln beim Weibchen allgemein schwächer. An den Peraeon-Segmenten 2-5 finden sich zudem zwei große und zwei kleine Paare von Brutplatten, welche von 1 bis 4 immer weniger fransige Haare (auf der ersten ungefähr 49) aufweisen. Dieses Marsupium ist für die Gattung *Gammarus* ungewöhnlich klein und sitzt weiter vorn als normal üblich.

Als **Bestimmungsmerkmale** dieser Art nutzen Tesch & Fries (1963) die auffällige Färbung. Nijssen & Stock (1966) waren jedoch der Ansicht, dass die Farbgebung so sehr variiere, dass diese als ein absolutes Bestimmungsmerkmal hinfällig sei. Sie konzentrierten sich auf den Mandibularpalpus, da dieser äußerst interessante Charakteristika aufwies. Die äußersten, langen Borsten auf der ventralen Seite des Endsegments sind unterschiedlich lang. Zudem ist die Anzahl der auf der lateralen Seite sitzenden langen Borsten charakteristisch. Diese Eigenarten sind in beiden Geschlechtern und unabhängig deren Reife zu finden. Ein anderes Merkmal stellt das erste Segment von Antenne 1 dar. Hier finden sich auf der ventralen Seite, und nur an der Grenze zum zweiten Segment, 0-2 Gruppen von Borsten, oft mit nur einer Borste pro Gruppe.

3. Ökologie

Salinität

Gammarus tigrinus Sexton, 1939 ist eine euryhaline Brackwasserspezies, die jedoch auch in Süßwasserbereichen überleben kann. Ein erhöhter Ionengehalt des Wassers kommt der Art dabei zugute, ist aber nicht zwingend erforderlich (Bassindale, 1946; Bulnheim, 1976). Sexton (1939) erwähnte bereits in der Erstbeschreibung von *G. tigrinus* eine Salzgehalts-Präferenz von 7‰. Diese Angabe konnte später bestätigt werden, indem man dem Amphipoden beste Entfaltungsmöglichkeiten in oligohalinen Gewässern zusprach (Pinkster, 1975; Bulnheim, 1976). Einen Bereich für optimales Wachstum, in Form von Leitfähigkeitswerten, stellte Savage (1982) durch Laborexperimente fest: „1500-15000 $\mu\text{S}/\text{cm}^2$ “. Das entspricht in etwa einem Salzgehalt von 1-10‰. Zusammenfassend kann man demnach einen durchschnittlichen präferierten Salzgehaltsbereich von 5-7‰ vermuten.

Die Salzgehaltstoleranz ist einer der wichtigsten Faktoren für die Ausbreitung dieser Art. Bousfield (1973) beschreibt einen Toleranzbereich von 1-25‰. Sexton (1939) stellte eine hohe Anpassungsfähigkeit an Salzgehaltsschwankungen fest, wobei sie diese nur bei langsamer Überführung in unterschiedliche Salinitäten beobachten konnte. Wertz (1963) hingegen berichtet von einer 50-prozentigen Überlebensrate bei einem direkten Transfer in Süß- oder Meerwasser. Normant et al. (2007) bestätigen die von Wertz beobachtete schnelle Anpassung an extreme Schwankungen. Der Gammaride kann also, innerhalb seines Toleranzbereiches, in Süß- und Salzwasser überleben.

Ebenso wichtig, so stellte Ruoff (1965, 1968) in verschiedenen Experimenten fest, ist hier die Temperatur. Während die Salinität keinerlei Einfluss auf die Temperaturtoleranz hat, so kann die Temperatur die Salzgehaltstoleranz immens beeinflussen und einschränken. Bei einer Temperatur über 15 °C beginnt die Überlebensrate rapide zu sinken. Ergo kann der Amphipode Salinitäten von bis zu 25‰ am besten im kälteren Wasser von weniger als 15 °C vertragen.

Habitat

Gammarus tigrinus besiedelt eine Vielzahl von verschiedenen Habitaten. Man findet die Art häufig unter Steinen und Felsen. In den Binnengewässern lebt sie auch im Phytal, z.B. auf *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton* und den Wurzeln von *Oenanthe* (Sexton, 1939; Zettler & Röhner, 2004). In Küstengewässern bevorzugt der Amphipode größtenteils das Subtidal, in wenigen Fällen aber auch das untere Intertidal, zum Beispiel an felsigen Stränden mit

Abflüssen. Zu finden war die Art in Geröll- und Schuttablagerungen, auf *Enteromorpha* und ebenso auf dem Brackwasserpolyphen *Cordylophora* (Bousfield, 1973). Desweiteren stellte man fest, dass von *Gammarus tigrinus* im Allgemeinen Aufwuchs von Hartsubstrat als geeigneter Lebensraum ausgewählt wird. Zudem besiedelt der Flohkrebs ebenso Holzbruch und Schilfröhricht. Besonders präferierte Standorte sind poly- bis hypertrophe Bereiche in Küstengewässern der Ostsee. Offene Flächen mit sandigem oder schlickigem Substrat werden gemieden (Zettler, 1995; Zettler & Röhner, 2004). Die vornehmlich besiedelte Wassertiefe des Amphipoden liegt ungefähr bei 0,5 m. Man fand jedoch auch Exemplare in Tiefen von 10,6 m (Pommernbucht) und 15,4 m (Oderbank). Letzterer Wert entspricht der maximalen Tiefe in der diese Art gefunden wurde (Daten bereitgestellt vom Institut für Ostseeforschung, Warnemünde, 2010).

Ernährung

G. tigrinus ist eine omnivore Spezies. Sie ernährt sich von totem und lebendem Material. Als ideales Lebendfutter stellten sich Cladoceren und Tubificiden heraus (Ruoff, 1968). Hierbei macht es keinen Unterschied, ob es sich um juvenile oder ausgewachsene Gammariden handelt. Beide ernähren sich gleichermaßen (Poje, et al. 1988). Die Art wurde jedoch ebenso auf Makrophyten gefunden. Hier frisst die Art hauptsächlich *Pilayella littoralis*, im Mittelmaß *Enteromorpha intestinalis* und *Furcellaria lumbricalis* und weniger *Fucus vesiculosus*, *Ceramium tenuicorne* und *Cladophora glomerata*. Die Algen gehören ebenfalls zum Nahrungsspektrum von *G. salinus* (Kotta, et al. 2008). Genaueres hierzu im Abschnitt „Wechselwirkungen mit der Umwelt“. Der Amphipode war außerdem in großer Anzahl in Bereichen mit *Cordylophora caspia* (Hydrozoa) zu finden, was es möglich macht diese ebenso als Nahrungsressource anzusehen (Daunys & Zettler, 2006). Eine ausschließliche Ernährung von Algen und/oder Detritus ist bei *G. tigrinus* möglich, dennoch zeigen Reproduktion und Wachstum bei zusätzlicher Aufnahme tierischer Nahrung weitaus mehr Effizienz (Ruoff, 1968; Poje, et al. 1988). Es ist desweiteren bekannt, dass die Amphipoden, auch bei übermäßiger Anwesenheit tierischen Materials, trotzdem Wasserpflanzen und Algen gefressen werden. Auch Detritus und sehr schwache lebende, sowie kürzlich gestorbene Artgenossen, scheinen nicht bloß als Ausweichressource zu gelten (Ruoff, 1968).

Über das speziellere Ernährungsverhalten des Amphipoden hat Ruoff (1968), auf der Basis von Tesch und Fries (1963), durch verschiedene Experimente weitere Informationen sammeln können: So vollführt der Flohkrebs auf der Futter- und ebenso auf der Partnersuche ungerichtete Suchbewegungen, was zeigt, dass der chemische Sinn hier wichtiger als der

optische zu sein scheint oder zumindest stärker ausgebildet ist. Besonders ausschlaggebend ist hier der taktile Reiz. Meist war dem Suchenden nur ein Erfolg vergönnt, wenn er die Futterpartikel oder den potentiellen Partner berührte.

Bei einer 1963 in der Weser stattgefundenen Massenvermehrung von *Gammarus tigrinus* wurden in den Fischreusen und Hamen gewaltige Massen des Amphipoden gefunden, die anscheinend auch große Fische bis auf das Skelett abnagten. Dies fand man hauptsächlich bei Fangapparaten, die länger als einen Tag nicht geleert worden waren. Der Algenbewuchs und abgelagerte organische Sinkstoffe an den Netzen wurden ebenso vertilgt (Tesch und Fries 1963). Offensichtlich ändert sich das Verhalten des Amphipoden unter extremem Konkurrenzdruck erheblich.

Reproduktion

Gammarus tigrinus hat einen jährlichen Lebenszyklus. Die Weibchen tragen von April bis Oktober Eier (Bousfield, 1973). Es gibt jedoch eine Hauptreproduktionszeit in den Sommermonaten, wenn die Temperaturen am höchsten sind (Pinkster, 1975). Zu dieser Zeit ist eine Individuendichte von bis zu 24000 Individuen/m² möglich - hier im Tjeukemeer, Holland (Chambers, 1977). In einem Jahreszyklus kann der Amphipode theoretisch 15-16 Generationen hervorbringen (Pinkster, 1975; Chambers, 1977), von denen jede, Laboruntersuchungen zufolge, bis zu 50 Jungtiere umfassen kann (Sexton, 1939). Die Weibchen werden bei 15° (meist im Sommer) und 4-6 Wochen nach der Geburt mit einer Größe von 4 mm geschlechtsreif und können sich noch im selben Jahr weiter reproduzieren. Die Ei-Inkubationsdauer beträgt zu dieser Jahreszeit 10 Tage (Ruoff, 1968; Bousfield, 1973; Pinkster, 1975; Chambers 1977). Die Auslösung eines Ruhestadiums ist wesentlich vom Jahresgang der Temperatur und weniger vom jahreszeitlichen Lichtrhythmus abhängig. Ein langer Winter und Kälteeinbrüche können also den Reproduktionszyklus, durch Hemmung des Wachstums und der Geschlechtsreife, erheblich beeinflussen. Die Länge der Reproduktionsperiode hängt jedoch nicht nur von der Temperatur ab. Auch der Salzgehalt spielt eine Rolle (Ruoff, 1968; Pinkster, 1975).

Die durchschnittliche Rate des Metabolismus wurde von Normant et al. (2007) genau untersucht: Sie kamen beim Männchen auf einen Durchschnittswert von 1.67 ± 0.86 mW/g Frischgewicht bei einem Salzgehalt von 7‰ (Präferenz-Bereich). Das Weibchen hat, aufgrund seiner, im Vergleich zum Männchen, nur geringen Größe und des Dimorphismus, eine zweimal so hohe metabolische Rate. *G. tigrinus* ist zudem in der Lage seine metabolische Rate bei einer Salinität von 3‰ (weniger als seine Präferenz) um 42,5% zu

steigern und sie bei 19,5‰ (wesentlich mehr als präferiert) um 37,5% zu senken. Dieser flexible Metabolismus könnte die enorme Anpassungsfähigkeit der Brackwasser-Spezies an Salinitätsschwankungen erklären.

Die Wachstumsrate des Amphipoden ist direkt mit der Temperatur und der Größe des Individuums gekoppelt. Steigt die Temperatur, so steigt auch die Wachstumsrate (Ruoff, 1968; Chambers, 1977). Dies begünstigt folglich das Populationswachstum im Sommer und hemmt es im Winter.

Wechselwirkungen mit der Umwelt

Gammarus tigrinus hat sich bereits in den Untersuchungen von Tesch und Fries (1963) als wertvolle Fischnahrung erwiesen. Daunys und Zettler (2006), sowie Grabowski et al. (2007) bestätigten dies. Zudem fressen Libellenlarven, unter Laborbedingungen, die juvenilen Individuen dieser Art (Hynes, 1956 in Daunys & Zettler, 2006).

In Bezug auf die Bedeutung von *G. tigrinus* als Nahrungstier für Fische spielt der Amphipode noch eine besondere Rolle, da er auch industriell versalztes Wasser bewohnen kann, fördert er damit die potentielle Neubesiedlung von durch Abwasser verödeter Gewässer (Schmitz, 1960).

Die Hauptkonkurrenz für *G. tigrinus* bilden *Gammarus pulex* Linnaeus, 1758, *Gammarus zaddachi* Sexton, 1912 und *Gammarus duebeni* Liljeborg, 1852 (Ruoff, 1965; Nijssen & Stock, 1966; Pinkster et al., 1975, 1977; Bulnheim, 1976, 1980; Herkül, 2006). Die ersten grundlegenden Erkenntnisse bezüglich des Konkurrenzverhaltens zwischen *Gammarus tigrinus* und den drei oben genannten, einheimischen Spezies, erlangten Nijssen und Stock (1966): Der Tigerflohkrebs kann ohne weiteres in die Gewässer der einheimischen Arten eindringen, ob es sich nun um die euryhalinen Brackwasserarten *G. zaddachi* und *G. duebeni* handelt oder um den Süßwasser bewohnenden Amphipoden *G. pulex*, welchem er oft im Verhältnis von 1:10 überlegen ist und ihn und ihn womöglich sogar vollständig ersetzen kann. Pinkster et al. (1975, 1977) bestätigten diesen erheblichen Einfluss des immigrierten Gammariden und fügten hinzu, dass die anderen Arten dem Konkurrenzdruck nur standhalten können, wenn *G. tigrinus* unpassende Lebensumstände vorfindet. Diese nicht geeigneten Lebensumstände sind:

- Süß- und Fließgewässer → *G. pulex* hält dem Konkurrenzdruck stand.
- Gewässer mit zu hoher Salinität → Hier kann sich *G. zaddachi* das ganze Jahr über reproduzieren und ist zahlenmäßig mit der nordamerikanischen Art gleichauf oder übertrifft diese noch.

- extrem variable Standorte, wie z.B. das obere Litoral von großen Seen, wo der Wasserspiegel und der Salzgehalt extrem schwanken → *G. duebeni* vermag hier ohne Weiteres mitzuhalten.

Trotz des Widerstandes der einheimischen Arten scheint *Gammarus tigrinus* diese förmlich zu überrennen. Die Gründe hierfür sind vielfältig:

- *G. tigrinus* benötigt, für erfolgreiche Reproduktion viel weniger spezielle Habitate, wie z.B. sehr flache offene Sandböden (in Binnengewässern) oder durch Abwässer verschmutzte Areale (Nijssen & Stock, 1966).
- Die Art besitzt eine größere Reproduktionsfähigkeit (Pinkster, 1975):
 - Die Reproduktion findet in den günstig warmen Sommermonaten statt.
 - Die Ei-Inkubationszeit ist sehr kurz.
 - Die Weibchen erreichen schon sehr früh die Geschlechtsreife.
- *Gammarus tigrinus* ist verhältnismäßig klein für die Gattung und kann die einheimischen Lebensräume effizienter nutzen (Poje et al., 1988).
- Die Spezies besitzt eine hohe Wachstumsrate (Chambers, 1977).

Ein weiteres Konkurrenzverhalten findet sich mit *Gammarus salinus* Spooner, 1947. Die Arten (als Herbivore betrachtet) ernähren sich beide bevorzugt vom Makrophyten *Pilayella littoralis*, wobei *G. tigrinus* wesentlich erfolgreicher dabei ist und die einheimische Gammariden-Art damit verdrängt (Kotta et. al., 2008).

Ein besonderes Beispiel, welches von Bailey et al. (2006) in Nord-Irland untersucht wurde, zeigen die Interaktionen zwischen *G. tigrinus* und *Mysis relicta* Lovén, 1862, einer Spezies, die zur Ordnung der Schwebegarnelen (Mysida) gehört. Während *G. tigrinus* adulte, juvenile und vor allem weibliche *M. relicta* frisst, so ernährt sich diese nur von den juvenilen Gammariden – das aber zur Genüge. Bei dieser gegenseitigen Prädation scheint es eine gewisse Balance zu geben, die die Verdrängung einer der Arten verhindert.

4. Verbreitung

Aufgrund der außergewöhnlichen Verbreitung von *Gammarus tigrinus*, wird hier die genaue Verbreitungsgeschichte verdeutlicht.

Gammarus tigrinus wurde das erste Mal im Droitwich District im Brackwasser des Flusses Severn gefunden (Sexton, 1939), wonach die Art von Bassindale (1946) weiter flussabwärts im Bereich der Wasserscheide von Severn und Avon beobachtet werden konnte.

Der Ursprungsort des Amphipoden liegt jedoch in Nord-Amerika, wo er vom südlichen Labrador bis an die Ostküste Virginias verbreitet ist und sporadisch auch südlich von Florida gefunden werden kann (Bousfield, 1973). Hynes (1955a) und Rudolph (1994b) vermuten, dass der Gammaride über Ballastwasser der großen Ozeanschiffe nach Großbritannien gelangt ist.

Schmitz (1960) startete 1957 einen Einbürgerungsversuch von *G. tigrinus* in die Weser, um das genaue Ausbreitungsverhalten festzustellen. Seine Wahl der Weser begründete er damit, dass das Wasser durch Industrieabwässer bereits stark verbracket war und es möglich gewesen wäre, dass der Amphipode, wegen seiner soliden Salztoleranz, dort annehmbare Lebensbedingungen vorfindet. 1959 kam es dann zu der gewollten Vermehrung und Ausbreitung in der Weser und in der Werra. Tesch & Fries (1963) sprachen damals von einer „Masseninvasion“.

Eine zweite Ausbreitungsquelle fanden Nijssen & Stock (1966) im Ijsselmeer (Holland), wo regelmäßig Ballastwasser abgeladen wurde. Aufmerksam wurde man darauf, wegen verschiedenen Meldungen von Fischern 1964, die den Amphipoden zu Hauf in ihren Netzen hatten.

Herhaus (1978) fand den Gammariden im Einzugsgebiet der Ems. Bulnheim (1976, 1980) berichtete nach der Entdeckung im Hafen von Schleswig, auch Funde im Nord-Ostseekanal, was wohl einen der Eingänge zur Ostsee darstellt. Auch er vermutete die Verschleppung durch Schiffe in deren Ballastwasser. Berndt (1984) erwähnte das erste Vorkommen von *G. tigrinus* am unteren Niederrhein 1982 und Nehring & Leuchs (2000) berichteten von der Besiedlung der deutschen Nordseeküste. Jedoch schien sich die Art ebenfalls nach Süden hin auszubreiten, wo sie Himmeröder (1993) im saarländischen Teil der Saar 1990 wiederfand. Im Osten Deutschlands tauchte der Gammaride dann 1992/93 in zwei Havelseen auf (Rudolph, 1994a).

Für die Ostsee wurden von Leppäkoski & Olenin (2000) und Gruszka (1999) die ersten verzeichneten Funde im Jahr 1975 bzw. 1991 erwähnt.

Eindeutige Beschreibungen dieser Art in der Ostsee veröffentlichten dann Rudolph (1994b) für den Peenestrom und das Achterwasser, Gruszka ((1995) in Zettler, 2010, persönliche Mitteilung) für das Oderhaff, sowie Zettler (1995) für die Darß-Zingster-Boddenkette. Bald darauf berichtete man von Funden in allen deutschen Bodden und Haffen (Zettler, 1998), im gesamten Oderästuar (Gruszka, 1999), in der Bucht von Puck (Szaniawska, 2003) und im Brackwasser des Vistula Deltas (Jazdzewski et al., 2004). Der Amphipode schien sich immer weiter nach Osten zu verbreiten, als er erstmalig an der Küste Estlands (Herkül, 2006), im Kurischen Haff (Daunys & Zettler, 2006), an der finnischen Küste (Pienimäki, 2004; Packalén et al., 2008) und schlussendlich im östlichsten Teil der Ostsee im Neva-Ästuar (Berezina, 2007) gefunden wurde.

Gammarus tigrinus ist dennoch, trotz seiner rasanten Ausbreitung, auf die Küstengewässer beschränkt und meidet off-shore-Bereiche. Im Bereich von Flussmündungen sind Verdriftungen allerdings denkbar (Zettler & Röhner, 2004).

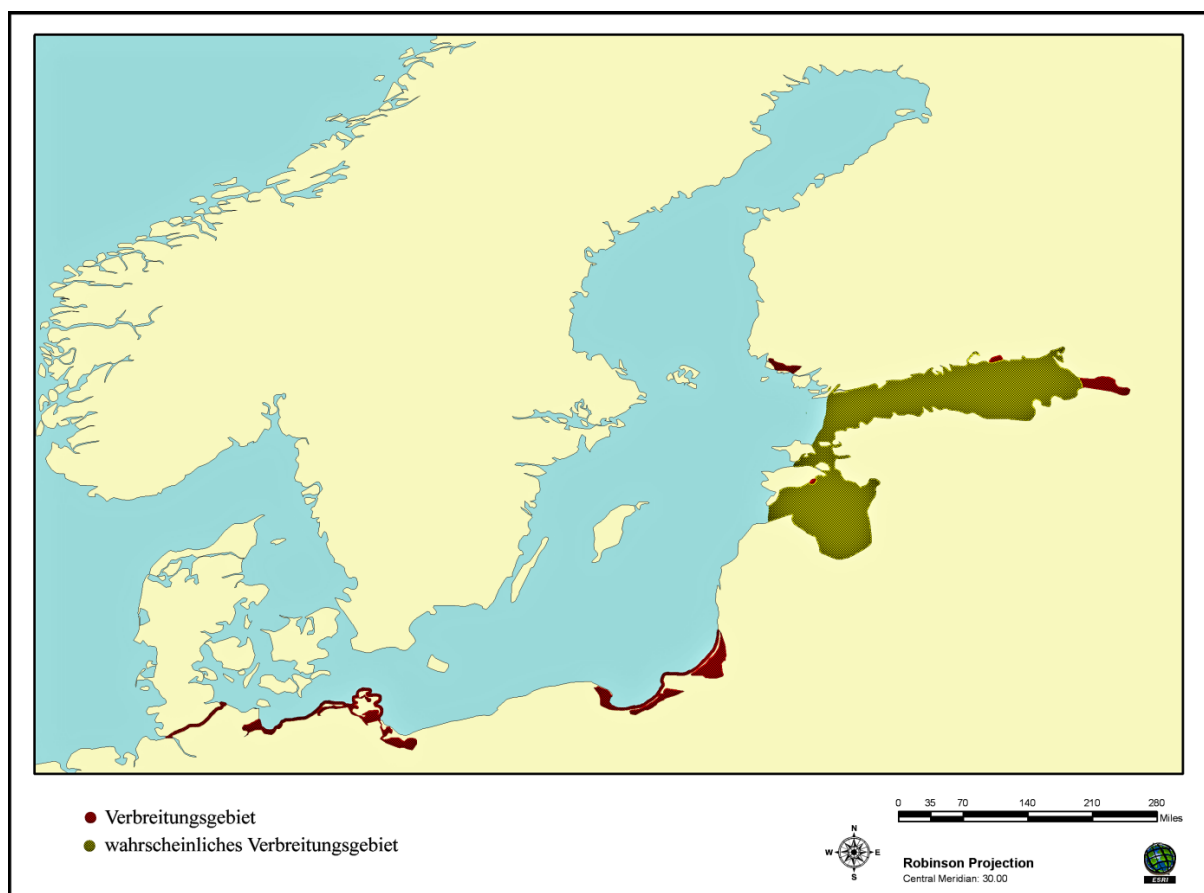


Abbildung 7: *Gammarus tigrinus* - Verbreitung in der Ostsee. - angefertigt von: Arne Peters (2010)