

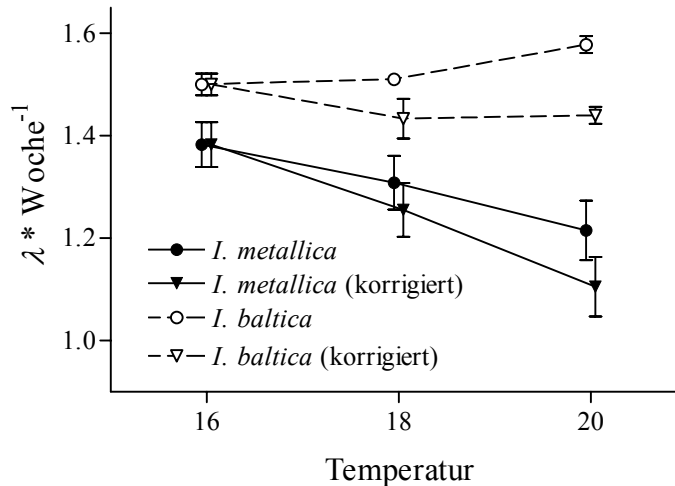
#### 4 Diskussion

Das Auftreten von *I. metallica* in der Deutschen Bucht korreliert zeitlich mit einer Periode milder Winter (Franke et al. 1999). Gutow & Franke (2001) konnten zeigen, dass die Art selbst unter den zur Zeit in der Nordsee auftretenden ungewöhnlich hohen Wintertemperaturen nicht in der Lage ist, eine Wintersaison in der Nordsee zu überdauern. Es war daher anzunehmen, dass diese Art an höhere Temperaturen adaptiert ist, sie also ihr Optimum bei höheren Temperaturen hat als in der Nordsee heimische Arten wie z.B. *I. baltica*. Die Untersuchungen zur Temperaturabhängigkeit der Populationswachstumsrate (und damit der Fitness) haben jedoch gezeigt, dass *I. metallica* durch eine Temperaturzunahme von 16 auf 20°C deutlich beeinträchtigt wurde, während für *I. baltica* die Populationswachstumsrate in diesem Temperaturbereich mit zunehmender Temperatur anstieg.

Bei der Untersuchung des Einflusses der Temperatur auf die Populationswachstumsraten ektothermer Organismen ist stets zu beachten, dass  $\lambda$  stark durch die temperaturbedingte Beschleunigung der Entwicklung der Tiere beeinflusst wird. Durch die schnellere Juvenilentwicklung erfolgt die Reproduktion früher. Zusätzlich entwickeln sich die Embryonen schneller, wodurch bei sich kontinuierlich reproduzierenden Arten die Reproduktionszyklen verkürzt werden. Bei beiden Arten hatte das Alter der Tiere bei der ersten Reproduktion ( $\alpha$ ), also die Dauer der Juvenilentwicklung einen deutlichen Einfluss auf die Populationswachstumsrate. Folglich wuchs der Beitrag dieses Faktors zum Unterschied in  $\lambda$  mit steigender Temperatur. Dieser Effekt war bei *I. baltica* stärker als bei *I. metallica*. Gleichzeitig war (vor allem bei *I. metallica*) zu beobachten, dass mit steigender Temperatur die Fertilität der Tiere sank. Nach einer Korrektur der Populationswachstumsrate durch Subtraktion des Beitrags von  $\alpha$  zum Unterschied in den temperaturspezifischen Populationswachstumsraten sinkt für beide Arten die Populationswachstumsrate mit steigender Temperatur (Abb. 53). Die Populationswachstumsrate ist somit als Maß der Fitness, also als Maß der Wahrscheinlichkeit der Weitergabe des eigenen Genotyps an nachfolgende Generationen, bei der Untersuchung zum Einfluss der Temperatur nur begrenzt aussagekräftig.

Die Nettofortpflanzungsrate ( $R_0$ ) bietet hier eine Alternative zur Populationswachstumsrate, da sie nicht von der Entwicklungsgeschwindigkeit der Tiere und somit von der Generationsdauer abhängig ist (Huey & Berrigan 2001). Der statistische

Vergleich der Nettoerproduktionsraten zeigte auf, dass die Temperatur  $R_0$  beeinflusst. Die Faktoren „Art“ und „Temperatur“ interagierten in diesem Fall statistisch nicht miteinander, woraus folgt, dass beide Arten in gleicher Weise auf Veränderungen der Temperatur im gewählten Bereich reagierten.



**Abb. 53: Temperaturabhängige Populationswachstumsraten von *I. metallica* und *I. baltica* vor und nach Korrektur um den temperaturabhängigen Beitrag von  $\alpha$  zum Unterschied in  $\lambda$ .**

*Idotea baltica* weist eine hohe Toleranz gegenüber Schwankungen über einen weiten Temperaturbereich auf. Bei 20°C war die Art zwar leicht beeinträchtigt, aber eine obere kritische Temperaturgrenze für *I. baltica* war mit dieser Temperatur offensichtlich noch nicht erreicht. Die Fertilität war statistisch nicht signifikant beeinträchtigt, und die beobachtete Verkürzung der durchschnittlichen Lebenserwartung ist eher die Konsequenz einer schnelleren Entwicklung als eine Beeinträchtigung der Tiere. Entsprechend der Nettoerproduktionsrate liegt die Optimaltemperatur für *I. baltica* bei ungefähr 18°C. Die untere Temperaturgrenze für Reproduktion beträgt für diese Art ungefähr 6°C (Kouwenberg et al. 1987). Aufgrund der hohen Temperaturtoleranz ist *I. baltica* gut an die Bedingungen in Küstengewässern angepasst. Hier sind die saisonalen Temperaturschwankungen aufgrund geringer Wassertiefe besonders stark (Pickard & Emery 1990). Auch ein häufiger Eintrag von Tieren dieser Art aus anderen Regionen könnte für die hohe Temperaturtoleranz verantwortlich sein. Ein intensiver genetischer Austausch zwischen Tieren unterschiedlicher geographischer Breiten könnte zur Entwicklung einer hohen Toleranz gegenüber Temperaturschwankungen beitragen. *Idotea baltica* besiedelt ebenfalls treibendes Material und verfügt somit über den gleichen effizienten Verbreitungsmechanismus wie

*I. metallica*. Obwohl die Art überwiegend Küstengewässer bewohnt, konnte mit molekularbiologischen Methoden nachgewiesen werden, dass die postglaziale Besiedlung der amerikanischen Ostküste durch Tiere europäischer Populationen erfolgte, was eine Verbreitung über den offenen Ozean voraussetzt (Wares 2001). Die Art ist über den Bereich des gesamten Nordatlantiks verbreitet, wobei beständige Populationen von der Karibik (Borowski 1987) und dem Mittelmeer (Fava et al. 1992, Guarino et al. 1993, Kouwenberg & Pinkster 1984) bis in die subarktischen Gewässer um Island (Ingólfsson 2000) zu finden sind. Die Konnektivität zwischen diesen Populationen ist bisher nur in Ansätzen geklärt.

Ebenso besteht keine Gewissheit über die Herkunft der in der Deutschen Bucht gefundenen *I. metallica*. Im Bereich des Nordatlantiks ist die Art in zwei Regionen ganzjährig anzutreffen: im Mittelmeer und vor der Ostküste Nordamerikas. Trotz einer kontinuierlichen nordwärts gerichteten Strömung entlang des europäischen Kontinentalabhangs (Reid et al 1998), die auch das Lusitanische Plankton nach Norden transportiert, ist es unwahrscheinlich, dass die Nordseetiere aus dem Mittelmeer stammen. Der Ausstrom aus dem Mittelmeer erfolgt in mehreren hundert Metern Tiefe, während an der Oberfläche ein Einstrom von Wasser aus dem Atlantik in das Mittelmeer erfolgt (Ott 1996). Da *I. metallica* ausschließlich an der Wasseroberfläche lebt, ist es unwahrscheinlich, dass die Tiere mit treibenden Objekten aus dem Mittelmeer in den Atlantik gelangen.

Auch die Ergebnisse zur Temperaturabhängigkeit der Populationsdynamik lassen an einer Herkunft der in der Nordsee gefangenen Tiere aus dem Mittelmeer zweifeln. Die Oberflächentemperaturen des Mittelmeeres sind im Sommer deutlich höher als 20°C. In den Experimenten aber sanken sowohl Populationswachstumsrate als auch Nettofortpflanzungsrate bei Temperaturen oberhalb von 16°C kontinuierlich ab. Bei einer Herkunft aus dem Mittelmeer wäre jedoch zu erwarten, dass die Tiere bei einer Temperatur von 20°C nicht so deutlich beeinträchtigt werden.

Die vorherrschenden Oberflächenströmungen im Nordatlantik legen nahe, dass die in der Nordsee gefangenen Tiere ursprünglich von Populationen der nordamerikanischen Ostküste abstammen. Der Golfstrom wäre dann für einen Transport der Tiere über den Atlantik in europäische Gewässer verantwortlich. Da *I. metallica* entlang der gesamten nordamerikanischen Küste von Florida bis Nova Scotia vorkommt (Naylor 1957), erschwert dies erneut die Klärung der Herkunft der Tiere anhand ihrer Temperaturtoleranz. Das Golfstromsystem ist ein Abfluss des tropischen Nord-

äquatorialstroms, der in der Karibik auf das amerikanische Festland trifft und nach Norden abgelenkt wird. Nach der Passage der Straße von Florida fließt der Florida-Strom nach Norden ab, bevor der als der eigentliche Golfstrom bezeichnete Teil des Golfstromsystems auf der Höhe von Cape Hatteras nach Osten schwenkt und über den Atlantik strömt. Im Bereich des Florida-Stromes beträgt die Oberflächentemperatur des Golfstromsystems zum Teil über 28°C (Abb. 54), was deutlich oberhalb des von den in der Nordsee gefundenen *I. metallica* tolerierten Temperaturbereichs liegt. Somit ist eine Herkunft der Nordseetiere aus der Florida-Region ebenfalls unwahrscheinlich.

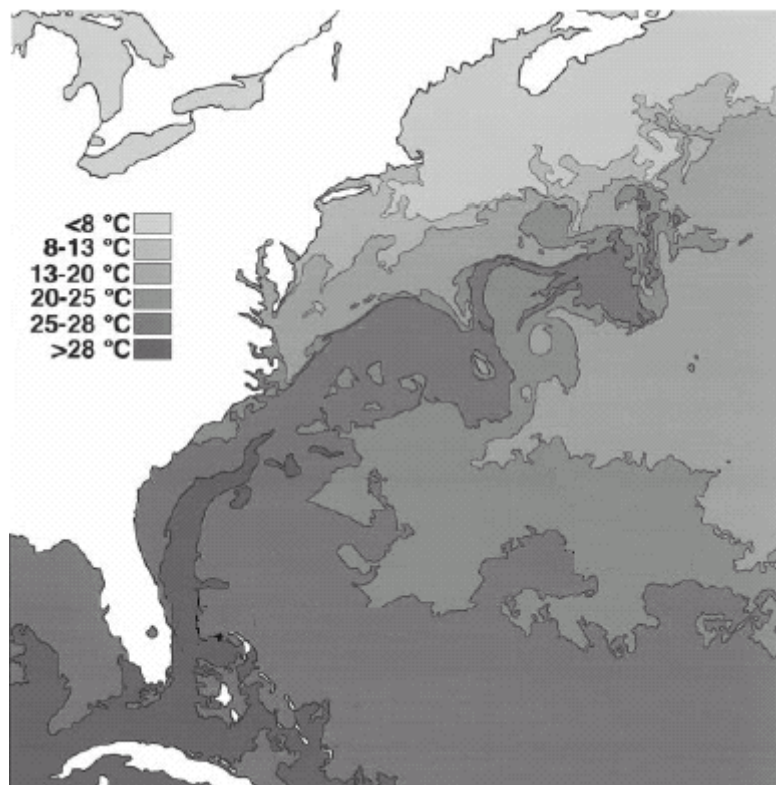


Abb. 54: Oberflächentemperaturprofil des Golfstromsystems vor der amerikanischen Ostküste (verändert nach Thurman 1997)

Cape Hatteras stellt eine effiziente Verbreitungsgrenze für zahlreiche Arten oder Populationen dar (Gaylord & Gaines 2000, Roy et al. 1998). Zum Beispiel ist für mehrere Arten der Gattung *Crepidula* anhand molekularbiologischer Methoden festgestellt worden, dass zwischen Populationen nördlich und südlich von Cape Hatteras nur ein geringer genetischer Austausch stattfindet (Collin 2001). Eine Erklärung für diese deutliche Abgrenzungen von Populationen und Arten ist die Existenz hydrographischer Barrieren, die von planktonischen Arten oder Stadien nicht überwunden werden können (Gaylord & Gaines 2000). Bei Cape Hatteras treffen der Golfstrom von Süden und ein südlicher Ausläufer des Labradorstroms von Norden aufeinander und

lenken sich gegenseitig ab, wobei eine Vermischung der beiden Wasserkörper aufgrund temperatur- und salinitätsbedingter Dichteunterschiede weitgehend ausbleibt. Ein steiler Temperaturgradient mit kaltem Wasser im Norden und warmem Wasser im Süden erschwert eine intensive Vermischung der jeweils an unterschiedliche Bedingungen angepassten Organismen zusätzlich. Da *I. metallica* rein passiv mit Meeresströmungen verbreitet wird, wäre in dieser Region auch für diese Art eine Trennung einer kaltadaptierten nördlichen Population von einer warmadaptierten südlichen Population denkbar. *Idotea metallica* ist an Seeschifffahrtszeichen vor der Küste Massachussets (Miller 1968) und in größerer Zahl am Eingang der Bay of Fundy gefunden worden (Locke & Corey 1989). Die Art ist somit für die Region nördlich des Golfstromes gesichert nachgewiesen worden. Hier entsteht aufgrund der Ablenkung des Labradorstromes nach Osten ein entgegen dem Uhrzeigersinn rotierender, langgestreckter Wirbel. Tiere auf der Südseite des Wirbels könnten im Grenzgebiet zum Golfstrom von diesem erfasst und über den Atlantik in europäische Gewässer transportiert werden. Nach dem Verlassen des amerikanischen Schelfs sinkt die Oberflächentemperatur des Golfstromes deutlich ab (Abb. 54), so dass an gemäßigte Temperaturen angepasste Organismen geeignete Bedingungen vorfinden. Im weiteren Verlauf sind die Temperaturen des Golfstromes relativ konstant (Abb. 55). Auch jahreszeitliche Schwankungen sind deutlich geringer als in stark kontinental beeinflussten Schelfmeeren wie zum Beispiel der Nordsee, was den relativ engen Temperaturtoleranzbereich von *I. metallica* erklären könnte.

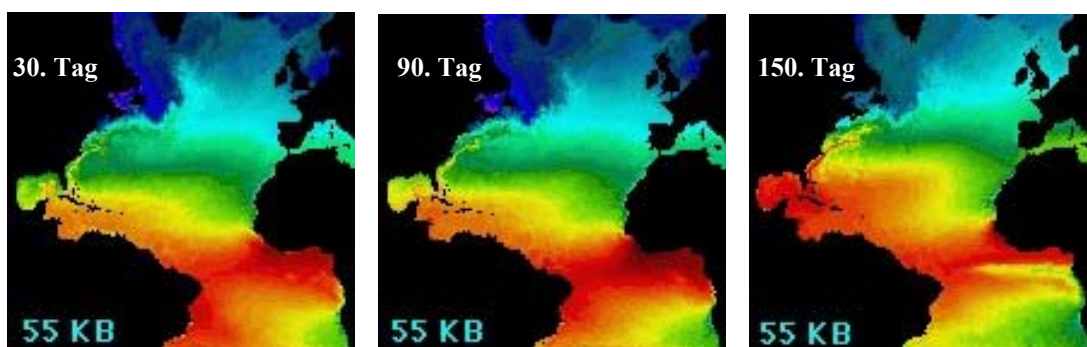


Abb. 55: Oberflächentemperatur des Golfstromes im Winter, Frühjahr und Sommer (Quelle: <http://www.psc.edu/science/OKeefe/OKeefe.html>)

Neustonisch lebende Organismen sind starken tageszeitlichen Temperaturschwankungen ausgesetzt. Die Toleranz von *I. metallica* gegenüber kurzzeitigen, starken Erwärmungen ist jedoch bisher nicht untersucht worden. Für *I. baltica* aus der

Nordsee ist gezeigt worden, dass die Tiere eine kurzzeitige Erwärmung auf 34°C überstehen (Hammrich 2003).

Die durchschnittliche Strömungsgeschwindigkeit des Golfstroms beträgt 105 - 140 cm/s (3,8 – 5,0 km/h) (Dietrich et al. 1980), wodurch eine Drift über den Nordatlantik etwa 2-3 Monate dauern würde. Häufig verbleiben mit dem Golfstrom transportierte Objekte und Organismen jedoch deutlich länger auf dem offenen Atlantik, da regelmäßig sogenannte Golfstromringe (s. u.) von mehreren hundert Metern Tiefe vom Hauptstrom abgetrennt werden und zum Teil für mehrere Jahre als geschlossene Wasserkörper mit der in ihnen enthaltenen Fauna und Flora im Nordatlantik bestehen bleiben (Backus et al. 1981). Bei einer durchschnittlichen Lebenserwartung der Tiere (unter optimalen Bedingungen) von rund 8 Wochen und unter Berücksichtigung erhöhter Mortalität aufgrund von Prädation erscheint es unwahrscheinlich, dass einzelne *I. metallica* die Passage über den Atlantik überleben. Somit ist eine erfolgreiche Reproduktion der Tiere und die Ausbildung kleiner beständiger Populationen auf den treibenden Objekten für die Ausbreitung der Art über den Nordatlantik unerlässlich. Aufgrund von Selektion werden sich während des langen Aufenthalts auf dem offenen Nordatlantik schließlich Tiere durchsetzen, die an die (Temperatur-) Bedingungen im östlichen Nordatlantik am besten angepasst sind. Endgültigen Aufschluss über die Herkunft von *I. metallica* können jedoch nur molekularbiologische Vergleiche zwischen den verschiedenen Populationen liefern.

Da *I. metallica* jedes Jahr erneut in die Nordsee eingetragen werden muss (Gutow & Franke 2001), erscheint die Existenz zahlreicher kleiner Populationen auf treibenden Objekten im Nordatlantik, die permanent in europäische Gewässer eingetragen werden, wahrscheinlich. Das Auffälligwerden von *I. metallica* in der Nordsee basiert auf einer Verlängerung der jährlichen reproduktiven Periode der Tiere in diesem Gebiet (Gutow & Franke 2001). Da die kritische untere Temperatur für Reproduktion aufgrund der milden Winter früher überschritten wird, haben die Tiere mehr Zeit unter günstigen Temperaturen auffällige Populationen auszubilden.

Die genauen Gründe für die ungewöhnlich milden Wintertemperaturen etwa seit Ende der 1980er Jahre sind bisher nicht eindeutig geklärt. Es könnte sich hierbei um eine Auswirkung der globalen Klimaerwärmung aufgrund des Eintrags von Treibhausgasen in die Atmosphäre handeln, der durch die industrielle Verbrennung fossiler Rohstoffe verursacht wird. Aber auch mittelfristige klimatische Phänomene könnten für die beobachtete Temperaturanomale verantwortlich sein. Die Nordatlantikoszillation

(NAO) ist eine Folge fluktuierender Druckunterschiede zwischen dem subtropischen Azoren-Hochdruckgebiet und dem subarktischen Island-Tiefdruckgebiet und wird im NAO-Index beschrieben. Diese beiden Drucksysteme haben einen entscheidenden Einfluss auf das Klima des Nordatlantiks (Hurrell et al. 2003). Ein hoher Druckunterschied, also ein hoher NAO-Index, hat häufige, starke Westwinde vor allem während des Winters zur Folge, was die ostwärts gerichtete Oberflächenströmung des Golfstroms beschleunigt und somit zu einem verstärkten Eintrag von warmem Atlantikwasser in die Nordsee führt. Bei einer permanenten Anwesenheit zahlreicher kleiner Populationen von *I. metallica* auf treibenden Objekten im Nordatlantik ist eine erhöhte Rate des Eintrages von Populationen bedeutend für die Abundanz von *I. metallica* in der Nordsee. Obwohl die NAO ein Winterphänomen ist, wirkt sie sich in Form von erhöhten Oberflächentemperaturen im östlichen Nordatlantik bis ins Frühjahr hinein aus. Aufgrund der kombinierten Wirkung von verstärkten Westwinden und erhöhten Oberflächentemperaturen kommt der NAO wahrscheinlich eine größere Bedeutung für den Eintrag und die saisonale Etablierung von *I. metallica* in der Nordsee zu als einer langfristigen Erwärmung aufgrund einer möglichen globalen Klimaveränderung, die nicht auch zusätzlich den ostwärts gerichteten Transport der Tiere unterstützt.

#### *Epipelagischer Transport mariner Organismen*

Zahlreiche Untersuchungen wurden durchgeführt zur räumlichen und zeitlichen Verteilung von Objekten, die an der Wasseroberfläche der Ozeane und ihrer angrenzenden Schelfmeere treiben (Dixon & Dixon 1983, Howard & Menzies 1969, Kingsford 1995, Moore et al. 2001). Dabei wurde häufig beobachtet, dass sowohl treibende Makroalgen als auch abiotische Objekte von verschiedenen Pflanzen und Tieren besiedelt sind, wobei Invertebraten nahezu aller größeren taxonomischen Gruppen auf Treibgut gefunden wurden. Allein die „*Sargassum*-Gemeinschaft“, die Artengemeinschaft, die auf treibenden *Sargassum*-Thalli im Nordatlantik anzutreffen ist, besteht aus über 100 wirbellosen Tierarten (Coston-Clements et al. 1991). Hinzu kommen zahlreiche Vertebraten (überwiegend Fische aber auch Schildkröten), die häufig (zumindest vorübergehend) mit dieser Gemeinschaft assoziiert sind, weil sie sich von Organismen der Gemeinschaft ernähren (Gorelova & Fedoryako 1986) oder Schutz vor Prädatoren suchen (Dooley 1972, Mitchell & Hunter 1970). Die meisten der besiedelnden Invertebraten leben überwiegend benthisch und sind daher eher zufällig in diesem

neustonischen Habitat vertreten (Ingólfsson 1995). Einige Arten jedoch, wie die Kolumbuskrabbe *Planes minutus* (Dellinger et al. 1997) und auch *I. metallica*, sind obligate Bewohner von Treibgut.

Die weltweite Verbreitung von *I. metallica* zeigt auf, dass die Art gut an diesen Lebensraum mit seinen häufig stark schwankenden Umweltparametern angepasst ist. Zum Beispiel verfügt *I. metallica* über eine unter den Idoteiden einmalige, charakteristische Körperpigmentierung, die von Herring (1969) als ein Schutz vor intensiver ultravioletter Sonneneinstrahlung interpretiert wurde, wie sie im Oberflächenwasser oligotropher Ozeane häufig vorherrscht. Neben den oft sehr extremen Bedingungen bietet dieses treibende Habitat aber auch positive Aspekte für die bewohnenden Organismen. So stellen treibende Algen nicht nur ein Substrat zum Besiedeln dar, sondern können gleichzeitig von herbivoren Organismen als Nahrung genutzt werden (Franke et al. 1999). Zusätzlich ermöglicht die Verdriftung mit großräumigen Oberflächenströmungssystemen eine effiziente Verbreitung von Organismen und die Möglichkeit der geographischen Expansion von Arten durch die Besiedlung neuer Gebiete.

Der epipelagische Transport von Organismen wird vor allem durch eine in den letzten Jahrzehnten dramatisch zunehmende Anzahl abiotischer treibender Objekte in den Weltmeeren gefördert (Barnes 2002). Da diese überwiegend anthropogenen Substrate sehr beständig gegen natürlichen Abbau und Verwitterung sind, haben sie eine hohe Verweildauer in der marinen Umwelt (Ebbesmeyer & Ingraham 1992, Gregory 1978). Den Großteil anthropogenen Treibguts stellen Plastikobjekte unterschiedlichster Form und Größe dar (Thiel et al. 2003). Der Eintrag anthropogenen Materials in die Weltmeere allein durch die Berufsschifffahrt wird auf täglich rund 7,9 Millionen Glas-, Plastik- und Metallgegenstände geschätzt, wobei es sich überwiegend um Verpackungsmaterial handelt (Horsman 1982). Dabei wurden die höchsten Dichten an größeren Plastikobjekten im Mittelmeer (Morris 1980) und im Südpazifik vor der chilenischen Küste (Thiel et al. 2003) gefunden. Anhand eines umfangreichen Sammelprogramms für Strandgut konnte Barnes (2002) eine ungleichmäßige Verteilung von abiotischem Material in den Weltmeeren feststellen. Generell war das Aufkommen von anthropogenem Treibgut an Stränden der nördlichen Hemisphäre größer als auf der südlichen Erdhalbkugel, was mit einer höheren menschlichen Besiedlungsdichte der Nordhemisphäre in Kombination mit einer kleineren Ozeanoberfläche begründet wird. Jedoch sind solche Aussagen kritisch zu bewerten, da unterschiedliche Erhebungs-



methoden zu widersprüchlichen Ergebnissen geführt haben. Außerdem unterliegt die Verteilung von Treibgut großen räumlichen und zeitlichen Variationen, die eine gesicherte Aussage nahezu unmöglich machen.

Während die Faunengemeinschaft und ihre Sukzession auf treibenden Makroalgen bereits hinreichend untersucht wurde (Edgar 1987, Ingólfsson 1998, Vásquez 1993), ist die Kenntnis der Artengemeinschaft auf abiotischem Material und der ihrer Dynamik zugrundeliegenden Prozesse bislang auf nur wenige Beispiele begrenzt. So ermöglicht die Fähigkeit des Bryozoen *Electra tenella*, auf abiotischem Treibgut beständige Kolonien auszubilden, dieser an der Küste Floridas sonst eher seltenen Art eine regionale Bestandsvergrößerung durch die Realisierung einer Nische mit geringem Konkurrenzdruck (Winston 1982). Das langfristige Bestehen auf abiotischen Substraten erfordert offensichtlich besondere Anpassungen, denn auch *I. metallica* war die einzige Isopodenart, die im Rahmen dieser Arbeit auf verschiedenen treibenden Objekten im Mittelmeer gefunden wurde.

Für eine sich sexuell reproduzierende Art, die keine planktonischen Larven aufweist, ist die Ausbildung beständiger Populationen auf diesen räumlich limitierten Substraten unerlässlich. In den Laborversuchen bildete *I. metallica* unter Ausschluss von Konkurrenz in räumlich begrenzten Habitaten (5-Liter Mikrokosmen) über eine Versuchsdauer von 24 Wochen beständige Populationen mit Kapazitäten von ungefähr 70 bis 150 Tieren aus. Wie diese Labor-Populationen wiesen auch die im Mittelmeer und in der Nordsee gesammelten Proben alle Entwicklungsstadien (Juvenile, adulte Männchen und adulte Weibchen) auf, was zeigt, dass die Tiere auf treibenden Objekten ihren kompletten Lebenszyklus durchlaufen und sich dabei auch erfolgreich reproduzieren. Somit liegen hier nicht nur kurzfristige Ansammlungen von Tieren vor, sondern vielmehr kleine, beständige Populationen mit einer eigenen Dynamik.

#### *Metapopulationseffekte*

Regionale Ansammlungen kleiner lokaler Populationen können in ihrer Gesamtheit eine Metapopulation darstellen. Seit Beginn der 1990er Jahre wird das Konzept der Metapopulation in Ökologie und Naturschutz zunehmend angewendet, da es durch Einbeziehung der landschaftlichen Strukturierung verdeutlicht, wie Fragmentierung des Lebensraumes den regionalen Bestand einer Art gefährden kann, aber auch, weil es Lösungsansätze für den Artenschutz beim Landschaftsmanagement bietet (Reich & Grimm 1996). Fälschlicherweise wird häufig die bloße räumliche

Strukturierung einer Population als Legitimierung für die Anwendung des Metapopulationskonzepts herangezogen. Dabei werden nicht selten die für die Definition einer Metapopulation nötigen lokalen populationsdynamischen Prozesse sowie die Interaktionen zwischen den Subpopulationen ignoriert. Hanski (1997) hat die für die Anwendung des Metapopulationskonzepts nötigen Merkmale einer Population definiert:

1. Das Habitat einer Art muß in Form von diskreten, lokalen Patches vorliegen.
2. Alle lokalen Populationen müssen ein gewisses Risiko der Extinktion aufweisen. Andernfalls würde die Metapopulation lediglich aufgrund des Bestandes der größten Population bestehen.
3. Die Habitat-Patches dürfen nicht zu isoliert voneinander sein, um eine (Re-) Kolonisierung freier Patches zu ermöglichen.
4. Lokale Populationen dürfen keine vollkommen synchrone Populationsdynamik aufweisen, da die Metapopulation sonst nicht länger existieren würde als die lokale Population mit dem höchsten Extinktionsrisiko.

Die Analyse der lokalen Populationsstrukturen von *I. metallica* im Mittelmeer haben deutlich gezeigt, dass die Dynamiken untereinander nicht synchron sind. Die jeweiligen Anteile der Geschlechter und der verschiedenen Altersklassen variierten zwischen den Populationen.

Vor allem die Bedingung der isolierten Patches führt bei der Anwendung des Metapopulationskonzepts auf marine Populationen häufig zu Schwierigkeiten. Viele marine Invertebraten weisen in ihrem Lebenszyklus planktonische Larven auf, die passiv mit Meeresströmungen über zum Teil große Distanzen verdriftet werden. Während die lokalen Populationen aufgrund der vergleichsweise eingeschränkten Mobilität der adulten Tiere scheinbar voneinander isoliert sind, stellen die planktonischen Larven eine kontinuierliche Verbindung zwischen den benthischen Beständen her, was eine Trennung der einzelnen Populationen weitgehend verhindert. Zusätzlich werden auf diese Weise die Dynamiken der lokalen Bestände synchronisiert. Isopoden hingegen weisen als Gruppe der Peracarida eine direkte Entwicklung ohne planktonische Larve auf. Verbindungen lokaler Populationen treten somit nur vereinzelt auf und erfolgen ausschließlich aufgrund aktiver Migration der Tiere. Isopoden stellen

somit potentiell geeignete Objekte für die Untersuchung mariner Metapopulationsstrukturen dar.

Für *I. metallica* existieren diskrete, lokale Patches in Form von treibenden Objekten, die von der Art besiedelt werden und die durch eine für die Art unwirtliche Matrix (das umgebende freie Wasser) voneinander getrennt sind, in der eine langfristige Existenz der Tiere nicht möglich ist. Untersuchungen zur Schwimmfähigkeit von *I. metallica* sind bisher nicht durchgeführt worden, jedoch kann davon ausgegangen werden, dass die Art nicht in der Lage ist, frei schwimmend längere Strecken zurückzulegen. Die Tiere haben eine enge räumliche Beziehung zu ihrem Substrat und der Schwimmstil wirkt sehr unökonomisch (pers. Beob.). Sind die Tiere auch in der Lage, kürzere Strecken zu schwimmen, so entsprechen diese sicher nicht den Distanzen, die von planktonischen oder nektonischen Organismen passiv bzw. aktiv zurückgelegt werden. Es ist somit ausgeschlossen, dass die lokalen Populationen kontinuierlich miteinander verbunden sind.

Das Risiko der Extinktion lokaler Populationen von *I. metallica* kann bisher nur abgeschätzt werden. Empirische Daten sind in diesem Fall schwierig zu erheben, da die Untersuchung lokaler Populationen im Freiland ohne eine gleichzeitige Zerstörung derselben technisch sehr schwierig ist. Generell existieren zwei unterschiedliche Ursachen für Populationsextinktionen (Caughley 1994): Jede Population weist zunächst ein inneres, stochastisches Extinktionsrisiko auf, das von den artspezifischen, der Populationsdynamik zugrundeliegenden Mechanismen abhängig ist („small-population paradigm“). Eine Art verfügt über dichteabhängige Regulationsmechanismen, die die Populationsdichte innerhalb einer oberen und einer unteren kritischen Grenze, im Optimalfall nahe der Kapazität ( $K$ ), regulieren. Gewöhnlich basieren diese Regulationsmechanismen auf direkter intraspezifischer Interaktion wie z.B. Kannibalismus. Die Effizienz der Regulation entscheidet über das Ausmaß der Abweichungen der Populationsdichte vom Optimalwert der Kapazität. Je höher diese Variabilität ist, desto höher ist das stochastische Risiko der Populationsextinktion. Stochastische Extinktionsrisiken werden in der Regel unter der simplifizierenden Annahme konstanter Umweltbedingungen ermittelt. Unter solchen konstanten Bedingungen konnte für *I. metallica* in Reinkulturen keine Extinktion beobachtet werden. Alle Laborpopulationen bestanden über die gesamte Versuchsdauer unabhängig von der Nahrungsqualität und der Temperatur. Auch hatte die Temperatur keinen Einfluß auf die Variabilität der Populationsdichte. Bei rein tierischer Ernährung

hingegen waren die Oszillationen der Populationsdichte stärker als bei Mischnahrung, was auf ein erhöhtes Extinktionsrisiko der Populationen schließen lässt.

Des Weiteren wird das Risiko der Populationsextinktion durch die (häufig zufällige) Variabilität der Umwelt bestimmt („declining-population paradigm“). Eventuell auftretende Katastrophen können die Umweltbedingungen derart verschlechtern, dass lokale Populationen ausgelöscht werden. Hierbei ist die Anfälligkeit einer Population stark von ihrer Größe abhängig. Je größer eine Population ist, desto wahrscheinlicher ist es, dass sie aufgrund der genotypischen Vielfalt Individuen enthält, die unter veränderten Umweltbedingungen bestehen können. Ludwig (1996) zeigt, dass große Populationen ein geringeres Risiko der Extinktion aufweisen als kleinere. Dabei ist die Größe einer Population direkt abhängig von der Größe des Patches, den sie bewohnt („extinction-area relationship“). Größere Habitate weisen gewöhnlich eine höhere Habitatkomplexität auf, wodurch die Auswirkungen der Umweltvariabilität zusätzlich abgepuffert werden kann. In einem großen Habitat ist es wahrscheinlicher, dass einzelne Bereiche des Habitats von der Katastrophe verschont bleiben (Ehrlich & Murphy 1987). Dies erfordert jedoch eine beachtliche Größe des Patches, die von den durch *I. metallica* besiedelten Substraten nicht erreicht wird, so daß Umweltveränderungen hier stets die gesamte lokale Population betreffen.

Franke et al. (1999) fanden nach dem strengen Winter 1995/96 keine *I. metallica* in der Nordsee. In Laborexperimenten konnte nachgewiesen werden, dass Populationen dieser Art aufgrund ausbleibender Reproduktion eine Wintersaison in der Deutschen Bucht nicht überstehen können (Gutow & Franke 2001). Die niedrigen Wintertemperaturen stellen somit eine Katastrophe dar, die (unabhängig von der Größe der lokalen Population) unweigerlich zu einer Extinktion führt.

Im Mittelmeer variierten lokale Populationsgrößen von *I. metallica* zwischen 1 und 55 Individuen pro Objekt. Ein einzelnes trächtiges Weibchen reicht dabei vermutlich aus, um eine neue lokale Population zu gründen. Die durchschnittliche Anzahl weiblicher Nachkommen pro Weibchen betrug in den Versuchen je nach Nahrungsqualität und Temperatur 12 bis 48 Tiere, wobei Maximalwerte von zum Teil über 100 Jungtieren pro Weibchen und Reproduktionszyklus zu verzeichnen waren. Dies entspricht etwa der Größe lokaler Populationen von *I. metallica* im Mittelmeer von bis zu 55 Tieren. Abelló & Frankland (1997) zählten im Mittelmeer sogar bis zu 180 Embryonen pro Weibchen.

Sollte es sich bei einem isolierten Tier jedoch um ein Männchen handeln, so wäre eine Extinktion dieser „Population“ unausweichlich, sofern dieses Tier nicht in Folge von Migrationsprozessen auf Artgenossen trifft.

Die Kapazitäten der Labor-Populationen schwankten zwar unter dem Einfluß unterschiedlicher Nahrungsqualität und Temperaturen, wobei diese Unterschiede aber statistisch nicht zu belegen waren. Jedoch konnte eine Abnahme der Kapazität um rund 35 % mit steigender Temperatur von 16 auf 20°C beobachtet werden. Somit ist innerhalb des untersuchten Temperaturbereiches das Risiko der Populationsextinktion für *I. metallica* bei niedrigeren Temperaturen geringer. Unter dem Einfluß rein tierischer Nahrung war die Kapazität um ca. 45 % höher als bei Mischnahrung. Vermutlich war dies jedoch weniger ein Effekt der Nahrung als der Substratqualität. Die Jungtiere konnten zwischen den Fasern der Netze, die den Tieren als Substrat geboten wurden, dem Fraßdruck der Adulten besser entgehen als zwischen den *Fucus*-Thalli, die durch die adulten Tiere gefressen wurden. Dieser Effekt konnte bei *I. baltica* nicht beobachtet werden. Hier war die Kapazität durch das Fehlen pflanzlicher Nahrung deutlich um ungefähr 25 % herabgesetzt. Bei dieser Art konnte die verminderte Fertilität bei rein tierischer Ernährung selbst durch einen reduzierten Fraßdruck auf die Jungtiere aufgrund besserer Versteckmöglichkeiten nicht kompensiert werden.

Die vermutlich größte Bedrohung geht für lokale *I. metallica*-Populationen von einer Habitatzerstörung aus. Der Verlust des treibenden Substrats kann dabei verschiedene Ursachen haben. Während im offenen Ozean die Driftrichtung überwiegend durch großräumige, unidirektionale Strömungssysteme bestimmt wird (Helmuth et al. 1994, Wong et al. 1974), verbleiben treibende Objekte in Küstengewässern meist aufgrund turbulenter Strömungen in Landnähe, wo die meisten Objekte früher oder später an den Strand gespült werden. An der kalifornischen Küste entkommen nur rund 55 % der treibenden Algen den Küstengewässern. 45 % der Pflanzen werden nach durchschnittlich 10 Tagen an die Küste gespült nachdem sie durchschnittlich 56 km zurückgelegt haben (Hobday 2000). Aquatische Organismen, die auf diesen Objekten siedeln, sterben unweigerlich an der Luft, auch weil sie häufig von Seevögeln gefressen werden, die den Spülsaum der Strände nach Nahrung absuchen.

Im Wasser befindliche Objekte werden von sessilen Organismen wie Bryozoen und Entenmuscheln bewachsen. Diese erhöhen das spezifische Gewicht des Substrats, was häufig zum Absinken des Objektes führt (Hentschel 1922, Parr 1939). Substrate,

die auf diese Weise in ihrer Schwimmfähigkeit beeinträchtigt sind, werden leicht durch Downwelling-Phänomene von der Wasseroberfläche in größere Tiefen transportiert (Barstow 1983). Konvergenzen großer Langmuir-Zirkulationen (s.u.) können pelagische *Sargassum*-Thalli für längere Zeit in einer für diese Pflanzen kritischen Tiefe von ungefähr 100 Metern festhalten (Johnson & Richardson 1977). Folglich kollabieren die Pneumatocysten der Algen, was einen endgültigen Verlust der Schwimmfähigkeit zur Folge hat. Die Pflanzen sinken auf den Meeresgrund ab, was durch Fotos von scheinbar intakten *Sargassum*-Thalli in über 5000 Metern Tiefe im Atlantischen Ozean belegt wurde (Schoener & Row 1970).

Pflanzliche Objekte werden von auf ihnen lebenden herbivoren Organismen gefressen. Hölzerne Objekte sind hiergegen relativ resistent, da nur wenige marine Organismen wie limnoriide Isopoden oder der Schiffsbohrwurm *Teredo navalis* auf den Abbau von Holz spezialisiert sind. Makroalgen hingegen sind anfälliger für biologischen Abbau. Dabei ist die Geschwindigkeit, mit der die Zerstörung der Algen erfolgt, stark temperaturabhängig. Der Zerfall von *Macrocystis pyrifera* an der Kalifornischen Küste ist bei Temperaturen von über 20°C dramatisch beschleunigt (Hobday 2000). In kalten isländischen Gewässern hingegen wies treibendes *Ascophyllum nodosum* auch nach 43-tägiger Drift noch keine erkennbaren Spuren von Zerstörung auf, obwohl die Pflanzen durch herbivore Tiere wie *Idotea granulosa* besiedelt waren (Ingólfsson 1998). Auch in den subpolaren Gewässern des Antarktischen Zirkumpolarstromes (West-Wind-Drift) sind die dort zum Teil sehr großen treibenden Algen sehr beständig, wodurch auf ihnen siedelnde Organismen oft über sehr weite Distanzen verdriftet werden (Arnaud et al. 1976, Helmuth et al. 1994).

In den vorliegenden Versuchen reduzierte sowohl *I. baltica* als auch *I. metallica* das Frischgewicht des angebotenen pflanzlichen Habitats. Dabei wurden die beiden Braunalgenarten *Fucus vesiculosus* und *A. nodosum* in gleichem Maße reduziert. Da Braunalgen ein wichtiger Bestandteil der Nahrung von *I. baltica* sind (Engkvist et al. 2000; Hemmi & Jormalainen 2002), dienen treibende Makroalgen den Tieren nicht nur als Habitat sondern zusätzlich als Nahrungsquelle (Franke et al. 1999).

Es konnte gezeigt werden, dass *I. baltica* durch das Fehlen pflanzlicher Nahrung stark beeinträchtigt wurde. Zwar wies die Art auch bei rein tierischer Ernährung ein positives Populationswachstum auf, jedoch war die Rate des Populationswachstums, die hier als Maß der Fitness der Tiere herangezogen wurde, deutlich herabgesetzt. Dies war

vor allem auf eine stark verminderte Reproduktion und eine verzögerte Geschlechtsreife der Weibchen zurückzuführen. Zusätzlich war eine deutlich geringere Lebenserwartung zu verzeichnen als bei Tieren, denen pflanzliche Nahrung zur Verfügung stand. Die Ergebnisse zeigen jedoch, dass auch die tierische Komponente der Nahrung für *I. baltica* nicht ganz unbedeutend ist. Tiere, denen in den Experimenten keine *Artemia*-Nauplien zur Verfügung standen, wiesen, verglichen mit Tieren denen Mischnahrung angeboten wurde, ebenfalls eine verminderte Populationswachstumsrate auf, die auch auf eine geringere Fertilität der Weibchen vor allem während der frühen Reproduktionszyklen und auf ein späteres Erreichen der Geschlechtsreife zurückzuführen war. Jedoch war  $\lambda$  nicht so stark vermindert wie bei rein tierischer Ernährung. Das zeigt deutlich, dass *I. baltica* omnivor ist, wobei die Art eine starke Tendenz zur Herbivorie aufweist. Auffällig war, dass die Tiere bei rein tierischer Ernährung, obwohl sie bei dieser Behandlung ganz offensichtlich am stärksten beeinträchtigt waren, früher geschlechtsreif wurden als bei rein pflanzlicher Ernährung. Das deutet darauf hin, dass tierischer Nahrung vor allem bei der Entwicklung der Jungtiere eine große Bedeutung zukommt. In dieser Entwicklungsphase ist das stärkste prozentuale Wachstum der Tiere zu verzeichnen. Die Proteinbiosynthese zum Aufbau von Biomasse (Anabolismus), wird durch die Aufnahme proteinreicher Nahrung begünstigt. Vor allem tierische Nahrung ist durch einen hohen Proteingehalt charakterisiert, während pflanzliche Nahrung überwiegend Kohlenhydrate enthält, die von Tieren überwiegend für den Energiestoffwechsel (Katabolismus) verwendet werden.

Die Bedeutung der tierischen Nahrungskomponente wurde bei Untersuchungen zur Nahrungsökologie von *I. baltica* häufig vernachlässigt. Aufgrund morphologischer Untersuchungen der Mundwerkzeuge von *Idotea emarginata* stufte Naylor (1955) die Gattung *Idotea* als prinzipiell omnivor ein, wobei die einzelnen Arten entsprechend dem qualitativen Nahrungsangebot in den jeweils bewohnten Habitaten unterschiedliche Präferenzen herausgebildet haben dürften. Neuere Untersuchungen beziehen sich jedoch überwiegend auf die Bedeutung von *I. baltica* als einen wichtigen Konsumenten benthischer Braunalgen wie z.B. *Fucus vesiculosus* (Engkvist et al. 2000; Hemmi & Jormalainen 2002; Jormalainen et al. 2001). Vor allem in der Ostsee kommt *I. baltica* eine wichtige Funktion bei der Bestandsregulierung eu- und sublitoraler Bestände von Braunalgen wie *F. vesiculosus* zu (Engkvist et al. 2000; Hemmi & Jormalainen 2002; Jormalainen et al. 2001). Deutliche Reduzierung von *Fucus*-Beständen wurde in enger zeitlicher Verbindung mit Massenaufreten von *I. baltica* beobachtet (Kangas et al.

1982). In Laborexperimenten konnten hohe Fressraten für *I. baltica* an *F. vesiculosus* ermittelt werden (Engkvist et al. 2000). Dabei wurde ein Grenzwert von 80 Tieren pro 100 g Algenmaterial bestimmt, ab dem der Verlust an Biomasse durch Fraß bei Temperaturen von 14 bis 19°C nicht mehr von den Pflanzen durch Primärproduktion kompensiert werden konnte. Dabei ist nicht eindeutig erwiesen, ob *I. baltica* spezielle Pflanzenteile als Nahrung bevorzugt. 90 % der Biomasse von *Fucus*-Thalli im dänischen Öresund bestehen aus Gewebe, das jünger als ein Jahr alt ist, wobei 55 % des Pflanzenmaterials allein im Frühjahr des jeweiligen Jahres gebildet werden (Carlson 1991). Sollte *I. baltica* bevorzugt an jungem Pflanzenmaterial fressen, wären die Schäden an der Pflanze somit erheblich. Jedoch wären noch größere Schäden an den benthischen Algenbeständen zu erwarten, wenn die Tiere die älteren, basalen Teile der Pflanzen bevorzugen würden, wie es von Salemaa (1987) beobachtet wurde. Dies würde zwangsläufig zu einem Abtrennen vollständiger Pflanzen bzw. Pflanzenteile führen. Im Südosten Schwedens waren Fraßspuren von *I. baltica* gleichmäßig über die gesamte Pflanze verteilt, was darauf schließen lässt, dass die Tiere überwiegend junge Pflanzenteile fressen (Engkvist et al. 2000). Dabei scheinen von den Algen als Fraßschutz produzierte und überwiegend in den apikalen Pflanzenteilen lokalisierte Polyphenole wie das Phlorotannin keinen Einfluss auf die Nahrungswahl von *I. baltica* zu haben. Im Gegensatz zu anderen Grazern wie *Littorina obtusata* scheint *I. baltica* ebenso wie die nahe verwandte Art *Idotea granulosa* unempfindlich gegenüber Polyphenolen zu sein (Pavia et al. 1997). Möglicherweise verfügen diese Isopoden über ein Darm-Surfactant, das die komplexbildende Wirkung der Polyphenole mit Proteinen aufhebt (Tugwell & Branch 1992) und diese so für die Tiere verwertbar macht. Hemmi (pers. Mitt.) konnte keinen Einfluss unterschiedlicher Phlorotannin-Konzentrationen auf Wachstum und Fertilität weiblicher *I. baltica* beobachten.

Über die Nahrungsansprüche von *I. metallica* war bisher wenig bekannt. Kenntnisse über das Nahrungsspektrum dieser Art basieren überwiegend auf Untersuchungen der Darminhalte im Freiland gefangener Tiere (Dow & Menzies 1958; Herring 1969). Die Funde ließen darauf schließen, dass sich *I. metallica* ebenfalls omnivor ernährt, jedoch gaben sie keine Auskunft über die Bedeutung der einzelnen Nahrungskomponenten. Die Omnivorie von *I. metallica* konnte in dieser Arbeit bestätigt werden. Die Tiere wiesen wie *I. baltica* unter Mischfutterbedingungen die höchste Populationswachstumsrate auf. Allerdings war  $\lambda$  durch das Fehlen pflanzlicher Nahrung nur geringfügig beeinträchtigt, was überwiegend auf eine verminderte Ferti-



lität der Weibchen bei rein tierischer Ernährung zurückzuführen war. Die Juvenilen entwickelten sich bei fehlender pflanzlicher Nahrung zwar langsamer, wodurch die Tiere später geschlechtsreif wurden, jedoch wirkte sich diese Verzögerung nur geringfügig auf die Populationswachstumsrate aus. Die Beeinträchtigung in Abwesenheit pflanzlicher Nahrung könnte auf Vitaminmangel zurückzuführen sein. Das Ausbleiben der Geschlechtsreife bei *I. metallica* in Abwesenheit tierischer Nahrung zeigt eindeutig, dass für diese Art eine tierische Ernährung obligat ist, sie also, im Gegensatz zu *I. baltica*, in ihrer Omnivorie eine deutliche Tendenz zur Karnivorie aufweist. Ungeklärt ist, ob tierische Nahrung für *I. metallica* während der gesamten Lebensdauer oder nur während der Juvenilphase obligat ist. Auffällig war, dass die adulten Weibchen unter dem Einfluss von Mischfutter, also bei optimaler Ernährung, eine höhere Mortalität (ca. 8 % pro Woche) aufwiesen als bei rein tierischer Ernährung (ca. 6 % pro Woche). Diese erhöhte Mortalität setzte mit der 6. Woche ein. Die ersten Weibchen wurden bei Mischfütterernährung mit der 6. Woche geschlechtsreif, um sich dann beim ersten Reproduktionszyklus mit einer deutlich höheren Anzahl an Jungtieren zu reproduzieren als bei rein tierischer Ernährung. Die erhöhte Mortalität der adulten Weibchen bei Mischfütterernährung kann als „survival cost of reproduction“ interpretiert werden. Die zusätzliche Energie, die den Tieren aufgrund qualitativ besserer Nahrung zur Verfügung steht, wird verstärkt in die Oogenese investiert, was schließlich auf Kosten der Überlebenswahrscheinlichkeit geht. Die frühe intensive Reproduktion führt zu einer höheren Reproduktionsrate und damit für das einzelne Tier zu einer höheren Wahrscheinlichkeit der erfolgreichen Weitergabe des eigenen Genotyps an die folgende Generation. Zusätzlich ist durch eine frühe, intensive Reproduktion die Wahrscheinlichkeit höher, eine größere Anzahl von Jungtieren zu produzieren, bevor das Tier eventuell von Räubern gefressen wird.

Für *I. baltica* war ein solcher energetischer Trade-off nicht zu beobachten. Optimale Nahrungsqualität bewirkte zwar auch bei dieser Art eine frühere Reproduktion, die jedoch nicht auf Kosten der Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere erfolgte. Auch Tuomi et al. (1988) konnten keine erhöhte Mortalität weiblicher *I. baltica* in Folge von Reproduktion feststellen. Auch hatten Weibchen, die eine hohe Anzahl von Jungtieren produzierten keine kürzere Lebenserwartung als Weibchen, die sich nur mit einer geringen Rate reproduzierten. Die Autoren folgerten daher, dass statt der Überlebenswahrscheinlichkeit der Tiere vielmehr die Produktion der Oozyten den energetischen Bedingungen angepasst wird. Diese Folgerung wurde damit begründet,

dass die Embryonen direkt von dem Überleben des Weibchens abhängig sind, da die Embryonalentwicklung vollständig im mütterlichen Marsupium erfolgt. Unter Berücksichtigung der vorliegenden Ergebnisse erscheint diese Begründung jedoch zweifelhaft, da auch bei *I. metallica* die Überlebenswahrscheinlichkeit der Embryonen vom Überleben des Muttertieres abhängt. Vielmehr kann die unterschiedliche Allokation der Energie mit der Verteilung der Reproduktion über die Lebensspanne der Weibchen und mit der unterschiedlichen quantitativen Nahrungsverfügbarkeit in den von der jeweiligen Art überwiegend bewohnten Mikrohabitaten begründet werden. *Idotea metallica* hat eine kürzere Lebenserwartung als *I. baltica* und durchläuft dabei nur eine geringe Anzahl von Reproduktionszyklen. Während die Tiere in den ersten ein bis zwei Reproduktionszyklen noch eine relativ hohe Anzahl von Nachkommen produzieren, nimmt die Fertilität von *I. metallica* mit zunehmendem Alter deutlich ab. Somit ist die Wahrscheinlichkeit der erfolgreichen Weitergabe des eigenen Genotyps höher, wenn die zur Verfügung stehende Energie überwiegend in die frühe Reproduktion investiert wird. *Idotea baltica* hingegen bringt auch im hohen Alter noch eine große Anzahl an Nachkommen hervor. Zwar trägt diese späte Reproduktion kaum noch zum Populationswachstum bei, da die Wahrscheinlichkeit, dieses hohe Alter zu erreichen, relativ gering ist und diese Altersklassen somit nur einen geringen Anteil an der gesamten Population darstellen. Das einzelne Tier jedoch, das dieses hohe Alter erreicht, erzielt auch eine hohe Reproduktionsrate.

Ebenso könnte die verstärkte Investition der Energie in die frühe Reproduktion bei *I. metallica* eine Anpassung an quantitativ limitierte Nahrungsbedingungen darstellen. Auf den von *I. metallica* verstärkt besiedelten abiotischen Objekten ist die Nahrung limitiert. Kleine, einzellige oder fädige Algen, die vereinzelt auf abiotischen Substraten wachsen, bieten nur eine geringe Menge an Biomasse, die wahrscheinlich ebenso schnell konsumiert wie produziert wird. Ebenso steht tierisches Material als Hauptkomponente der Nahrung von *I. metallica* nur in begrenztem Umfang zur Verfügung. Auf den räumlich stark limitierten treibenden Objekten ist die Anzahl möglicher Beuteorganismen begrenzt.

Neben Artgenossen dürften passiv treibende Organismen aus dem umgebenden Wasser die bedeutendste Nahrungsquelle für *I. metallica* darstellen. Diese sind jedoch sehr unregelmäßig („patchy“) im Meer verteilt, was überwiegend auf der Trennung von Wasserkörpern (mit den darin enthaltenen Planktonorganismen) aufgrund hydrographischer Phänomene basiert. Die räumlichen und zeitlichen Ausmaße dieser

Phänomene variieren von lokalen, kurzlebigen Turbulenzen an geologischen Strukturen wie z.B. Inseln (Wolanski & Hamner 1988) sowie Konvergenzen im Bereich von Langmuir-Zirkulationen (Hamner & Schneider 1986) bis hin zu beständigen, großräumigen Zirkulationssystemen wie Golfstromringen oder zentralozeanischen Wirbeln (Parson et al. 1984). Die ungleichmäßige Verteilung von Nahrungsorganismen im Meer hat zur Folge, dass *I. metallica* nicht einem gleichmäßigen, permanenten Nahrungsangebot sondern vielmehr längeren, unregelmäßig auftretenden Phasen des Hungerns ausgesetzt ist. Durch die verstärkte Investition der somit nur temporär zur Verfügung stehenden Energie in die Nachkommenschaft könnte die Reproduktion gesichert werden, bevor eine erneute Phase der Nahrungslimitierung eintritt.

Für *I. baltica* hingegen ist Nahrung gewöhnlich nicht limitiert. Im benthischen Lebensraum stehen sowohl Algen als auch mögliche tierische Nahrungsorganismen im Überfluss zur Verfügung. Auch werden die von den Tieren bevorzugt als Besiedlungssubstrat genutzten treibenden Makroalgen als Nahrung genutzt. Nach Aufzehrung des treibenden Algenhabitats können die Tiere (zumindest vorübergehend) zu einer benthischen Lebensweise wechseln oder auf andere treibende Algen ausweichen. Bei ständiger Verfügbarkeit großer Mengen hochqualitativer Nahrung über die gesamte Lebensdauer der Tiere, erscheint eine Reduzierung der Überlebenswahrscheinlichkeit zugunsten der Reproduktion nicht erforderlich.

In Anpassung an diese habitatbedingten Unterschiede in der quantitativen Nahrungsverfügbarkeit können juvenile *I. metallica* deutlich längere Hungerphasen überstehen als juvenile *I. baltica*. Während bereits nach rund vier Tagen des Hungerns die Hälfte aller neugeborenen *I. baltica* starb, bevor sie die dritte Häutung absolvieren konnten, starben 50 % der jungen *I. metallica* erst nach über einer Woche ohne Nahrung. *Idotea metallica*-Jungtiere sind also bereits beim Schlüpfen mit einer größeren Menge an Reservestoffen ausgestattet, was auch die Größenunterschiede zwischen frischgeschlüpfen *I. metallica* und *I. baltica* erklären könnte. Auch konnten junge *I. metallica* während einer anfänglichen Phase der Nahrungsverfügbarkeit schneller die körpereigenen Reserven auffüllen, um dann eine anschließende Hungerphase besser zu überstehen als *I. baltica*.

Lipide gehören zu den wichtigsten organischen Speicherstoffen der Crustacea und werden von Isopoden im Hepatopankreas und in Apidocythen gespeichert, die unterhalb des Integuments, im Pericardium und im gesamten Hämocoel lokalisiert sind und deren

Gesamtheit als „Fat body“ bezeichnet wird (Biesiot et al. 1999). Romestand & Trilles (1976) untersuchten die organische Nährstoffzusammensetzung der Hämolymphe und des Hepatopankreas zweier unterschiedlicher, parasitischer Isopodengruppen. Die untersuchten Buccalparasiten sind während ihres gesamten Lebens mit dem Wirt assoziiert und daher niemals Phasen der Nahrungslimitierung ausgesetzt. Ektoparasiten hingegen wechseln gelegentlich den Wirt und nehmen währenddessen keine Nahrung auf. Während der ersten Woche einer künstlichen Hungerphase nahm in der Hämolymphe beider Parasitengruppen die Kohlenhydrat- und die Lipidkonzentration ab. Bei den Buccalparasiten nahm zusätzlich die Proteinkonzentration ab. Auch im Hepatopankreas sank bei dieser Gruppe die Proteinkonzentration, während die Ektoparasiten hier nur Lipide abbauten. Auch der Süßwasserisopod *Asellus aquaticus* verbraucht während vorübergehender Phasen des Hungerns schnell alle organischen Körperreserven. Die unterirdisch lebende und damit an Nahrungslimitierung angepasste *Stenasellus virei* hingegen baut die körpereigenen Reserven langsamer und in mehreren Stufen ab, wobei zunächst Kohlenhydrate und danach Lipide verbraucht werden. Als letztes greift der Metabolismus hier auf die körpereigenen Proteine zurück (Hervant & Renault 2002). Auch kann diese Art die Reserven bei anschließendem Fressen durch optimale Nutzung der Nahrung schneller wieder auffüllen. Die Schonung von Proteinreserven auf Kosten von Kohlenhydraten und Lipiden und das schnelle Anlegen von Reserven durch effiziente Nutzung temporär zur Verfügung stehender Nahrung stellt somit eine Anpassung an häufige Nahrungslimitierung dar.

Bei männlichen *I. metallica* nahm zu Beginn der Hungerphase der Lipidanteil an der Gesamtkörpermasse ab, während bei *I. baltica* keine signifikante Veränderung des Gesamtlipidgehalts der Tiere festgestellt werden konnte. Nach drei Tagen des Hungerns wies *I. metallica* den gleichen prozentualen Lipidgehalt auf wie *I. baltica*, der sich auch während weiteren Hungerns nicht verringerte. Wie *I. baltica* von Beginn an, nutzt somit auch *I. metallica* ab dem dritten Tag zusätzliche körpereigene Energiereserven wie Proteine in gleichem Maße wie Lipide.

Der große Tiefsee-Isopode *Bathynomus giganteus* weist mit einem Anteil von rund 17 % des Trockengewichts einen ähnlichen Gesamtlipidgehalt auf wie adulte *I. metallica*, die nicht gehungert haben (Biesiot et al. 1999). Über den Ernährungszustand war jedoch nichts bekannt, so dass die Tiere als Bewohner der Tiefsee möglicherweise zuvor für längere Zeit keine Nahrung zu sich genommen hatten. Obwohl in polaren Regionen generell ein hoher Lipidgehalt der Tiere erwartet werden kann (Steeves 1969),

hatten adulte Männchen der arktischen Art *Mesidotea entomon* mit rund 8 % des Körpertrockengewichts (Korczynski 1989) einen deutlich geringeren Gesamtlipidgehalt als adulte *I. metallica*.

*Idotea baltica* dezimierte angebotene Braunalgen deutlich schneller als *I. metallica*. Selbst in Abwesenheit zusätzlicher tierischer Nahrung in Form von *Artemia*-Larven wurden die Algen von *I. metallica* nicht verstärkt dezimiert, was belegt, dass Algen für diese Art keinen adäquaten Ersatz für tierische Nahrung darstellen, und dass *I. metallica* treibende Algenhabitate somit nur langsam zerstört. Für *I. baltica* stellt die Zerstörung pflanzlicher Substrate eine eher geringe Bedrohung dar, was durch eine weitere Erhöhung der bereits hohen Zerstörungsrate um ungefähr 50 % durch den Entzug tierischer Nahrung verdeutlicht wird. Dabei deckt sich die beobachtete Fressrate für *I. baltica* ( $38\text{-}57 \text{ mg} \cdot \text{Ind}^{-1} \cdot \text{Tag}^{-1}$ ) sehr gut mit der von Salemaa (1987) in der Ostsee ermittelten Rate von  $22\text{-}71 \text{ mg} \cdot \text{Ind}^{-1} \cdot \text{Tag}^{-1}$ .

Obwohl *I. baltica* sehr häufig und oft auch in großen Mengen auf treibenden Algen angetroffen wird, stellen diese doch nur ein Habitat minderer Qualität für diese Art dar. Benthische Ansammlungen lebender oder verrottender Algen bieten den Tieren neben einer relativ guten Nahrungsversorgung zusätzlich Schutz vor pelagischen Prädatoren (Franke, im Druck). *Idotea baltica* weicht z.B. in Folge von Konkurrenzunterlegenheit gegenüber der benthischen Art *Idotea emarginata* (Franke & Janke 1998) auf treibende Algen aus, oder sie wird mit Algen, die von ihrem Substrat losgelöst wurden, passiv an die Oberfläche transportiert. Zwar wird *I. baltica* auch im offenen Ozean auf Algen gefunden (Coston-Clements et al. 1991), doch in hohen Abundanzen wird sie überwiegend in relativ abgeschlossenen Schelfmeerregionen wie der Nordsee oder in Küstennähe angetroffen. In Verbindung mit hohen Fressraten bewirken hohe Dichten von *I. baltica* auf den Algen, dass diese zerstört werden, bevor sie von Strömungen weit von der Küste entfernt werden. Bei fortgeschrittener Zerstörung des Substrats können die Tiere in flachen Küstengewässern die Wassersäule überwinden und (zumindest vorübergehend) zu einer benthischen Lebensweise wechseln oder auf benachbarte Treibalgen ausweichen, die in Küstengewässern in hohen Dichten vorkommen.

Die Konnektivität zwischen lokalen Population sowie die Kolonisierungsrate freier Patches ist abhängig von der Distanz zwischen den Patches und der Mobilität der

Tiere. In terrestrischen sowie aquatisch-benthischen Lebensräumen sind Habitat-Patches gewöhnlich räumlich fixiert, so dass Migration zwischen den Patches allein über die Mobilität der Tiere definiert ist und daher mit einer determinierbaren Wahrscheinlichkeit erfolgt. Schwankungen in der Patchdichte treten allenfalls temporär auf, da einzelne Patches den Tieren aufgrund vorübergehend unwirtlicher Bedingungen (lokale Katastrophen) als Habitat nicht zur Verfügung stehen.

Im Falle von *I. metallica* sind Migrations- und Kolonisierungsraten (zwei fundamentale Prozesse der Dynamik von Metapopulationen) nur sehr schwierig zu bestimmen. Da *I. metallica* schwimmend nur sehr kurze Strecken zurücklegt, kann Migration zwischen zwei Patches nur erfolgen, wenn zwei treibende Objekte direkt zusammentreffen. Die Tiere verteilen sich dann, z.B. auf der Suche nach Nahrung, über die akkumulierten Substrate. Die Folge ist die Vermischung lokaler Populationen bzw. die Kolonisierung zuvor unbewohnter Patches. Somit ist die Migrationsrate direkt von der Wahrscheinlichkeit der Akkumulation treibender Objekte abhängig, welche durch die Patchdichte in einem Gebiet bestimmt wird. Diese ist einer permanenten Dynamik unterworfen, da sowohl biotische als auch abiotische Objekte ständig in den marinen Lebensraum eingebracht, ihm aber auch aufgrund der bereits beschriebenen Prozesse der Habitatzerstörung wieder entzogen werden. Hinzu kommen starke räumliche und zeitliche Schwankungen in der Dichte treibender Objekte aufgrund hydrographischer Phänomene (Parr 1939, Butler 1975).

Levins (1969) Metapopulationskonzept besagt, dass die Wahrscheinlichkeit des Metapopulationsbestandes (hier ausgedrückt als Anteil besetzter Patches  $P$ ) hoch ist, wenn die Kolonisationsrate leerer Patches ( $c$ ) höher ist als die Extinktionsrate lokaler Populationen ( $e$ ):

$$P = 1 - \frac{e}{c}.$$

Da für *I. metallica* die Kolonisationsrate durch die Wahrscheinlichkeit der Patchakkumulation definiert ist, kann eine hohe Wahrscheinlichkeit des Metapopulationsbestandes in Küstengewässern angenommen werden, wo die Dichte treibender Objekte besonders hoch ist. Benthische Makroalgen stammen überwiegend aus Küstengewässern, da sie meist in der euphotischen Zone flacher Gewässer wachsen. Auch werden große Mengen abiotischen Materials von menschlichen Siedlungen und den sich davor konzentrierenden Hauptschiffahrtsrouten in die Küstengewässer

eingetragen (Thiel et al. 2003). Zusätzlich akkumuliert Treibgut verstärkt an Strömungskanten, die häufig in Küstengewässern aufgrund des Einflusses geologischer Formationen auf regelmäßig einsetzende Gezeitenströme entstehen. Dennoch wird *I. metallica* nur in sehr geringen Abundanzen in Küstennähe gefunden. Während Populationen auf Treibgut, das im Mittelmeer in beachtlicher Entfernung von der Küste gesammelt wurde, gut ausgebildet waren, wurden in der Deutschen Bucht bei Helgoland und vor der Europäischen Atlantikküste überwiegend nur einzelne Tiere gefunden. Da sich die Tiere aber landwärts gerichteten Strömungen nicht aktiv widersetzen können (Olivar et al. 1998), muss von einem permanenten Eintrag von Tieren in Küstengewässer ausgegangen werden. Somit können nur biologische Prozesse für die weitgehende Abwesenheit der Art in Küstengewässern verantwortlich sein.

### *Konkurrenz*

In der Deutschen Bucht ist die einheimische Art *I. baltica* die dominierende Isopodenart auf treibendem Material. Aufgrund der engen phylogenetischen Verwandtschaft mit *I. metallica* und der sehr ähnlichen Lebensweise beider Arten ist das Entstehen von Konkurrenz bei gleichzeitiger Anwesenheit auf einem treibenden Objekt wahrscheinlich. In den experimentellen Untersuchungen wurde *I. metallica* in Mischkulturen aus beiden Arten stets von *I. baltica* verdrängt. Da den Tieren während der gesamten Versuchsdauer Nahrung im Überfluss zur Verfügung stand, kann eine Konkurrenz um Ressourcen hier weitgehend ausgeschlossen werden. Vielmehr liegt hier eine direkte Interferenzkonkurrenz vor, wie sie auch von Franke und Janke (1998) für die beiden Arten *I. baltica* und *I. emarginata* beschrieben wurde. Obwohl die Interferenz zwischen *I. metallica* und *I. baltica* ebenfalls auf Prädation frischgeborener Jungtiere durch arteigene und artfremde (sub-) adulte Tiere beruht, liegen den beiden Konkurrenzbeziehungen doch jeweils verschiedene Mechanismen zugrunde.

Zunächst konnte konkretisiert werden, dass der höchste Fraßdruck auf die Jungtiere nicht, wie von Franke & Janke (1998) vereinfachend dargestellt, von adulten Weibchen ausgeht, sondern von subadulten Weibchen. Diese Tiere befinden sich im letzten Entwicklungsstadium vor der Geschlechtsreife. Die qualitativen und quantitativen Nahrungsansprüche in diesem Stadium sind hoch, da sich die Tiere einerseits noch in der exponentiellen Phase des Körperwachstums befinden, andererseits aber bereits Oozyten produzieren, die unmittelbar nach der folgenden Parturialhäutung für die Reproduktion zur Verfügung stehen. Auch adulte Weibchen produzieren noch Oozyten,

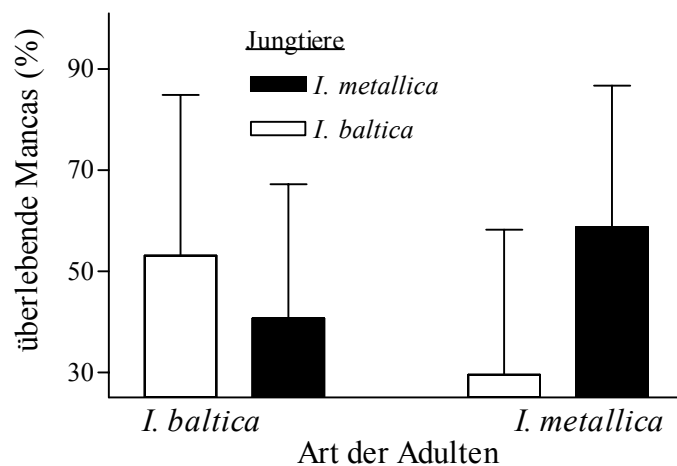
jedoch ist der Anabolismus adulter Tiere und damit der Bedarf an proteinreicher Nahrung aufgrund geringeren Wachstums deutlich niedriger. Daher übten adulte Weibchen generell sowohl auf arteigene als auch artfremde Jungtiere nur einen relativ geringen Fraßdruck aus. Die für die Oogenese und den Aufbau eigener Körpermasse förderliche proteinreiche Nahrung stand den Tieren in den Experimenten zum einen in Form von Zooplankton (*Artemia*-Larven), aber auch in Form arteigener Jungtiere zur Verfügung. Ein hoher Energiebedarf kann auch für adulte Männchen angenommen werden, da diese eine größere Körpermasse als die Weibchen aufweisen und zusätzlich viel Energie in das komplexe Paarungsverhalten (Präkopula) investieren müssen. Dennoch fraßen adulte Männchen weniger Jungtiere als die subadulten Weibchen, was vermuten lässt, dass die Männchen ihren hohen Energiebedarf überwiegend aus kohlenhydratreicher pflanzlicher Nahrung decken. Auch erfordert die Spermatogenese der Männchen von Arten mit innerer Befruchtung weniger Proteine als die Oogenese der Weibchen. Trotz dieser alters- und geschlechtsspezifischen Unterschiede in den Fraßaktivitäten werden subadulte und adulte Tiere zur Vereinfachung im folgenden als adulte Tiere zusammengefasst.

Anders als in der vorliegenden Arbeit treffen mit *I. baltica* und *I. emarginata* zwei Arten aufeinander, die jeweils den gleichen Fraßdruck auf Jungtiere ausüben. Franke & Janke (1998) konnten keinen signifikanten Unterschied in der Fraßaktivität der adulten Tiere dieser Arten feststellen. In der vorliegenden Untersuchung hingegen fraßen adulte *I. metallica* insgesamt weniger Jungtiere als adulte *I. baltica*. Dabei verminderte auch hier die Anwesenheit zusätzlicher tierischer Nahrung die Verlustrate der juvenilen Tiere. Vor allem adulte *I. metallica* reduzierten bei gleichzeitigem Angebot von *Artemia*-Larven den Fraßdruck auf die Jungtiere um durchschnittlich ungefähr 35 %. Das Fressen von Jungtieren durch die adulten Tiere stellt somit nicht primär einen direkten Angriff auf einen Konkurrenten dar, sondern muss vielmehr als Nahrungsaufnahme interpretiert werden. Die Jungtiere beider Arten passen aufgrund ihrer Größe in das Nahrungsspektrum der adulten Tiere.

Franke & Janke (1998) konnten zeigen, dass ein wahrscheinlich chemischer Abwehrstoff („Repellent“) der juvenilen *I. emarginata* der entscheidende Mechanismus für die Konkurrenzüberlegenheit von *I. emarginata* über *I. baltica* ist. Dieser Fraßschutz bewirkt, dass die Jungtiere, unmittelbar nachdem sie von den Adulten ergriffen wurden, vehement zurückgestoßen werden. Der Abwehrstoff wird aktiv sezerniert und ist daher bei toten Jungtieren unwirksam. Ein solcher Mechanismus konnte weder bei *I. baltica*



noch bei *I. metallica* beobachtet werden. Dennoch können die Adulten beider Arten anscheinend zwischen arteigenen und artfremden Jungtieren unterscheiden. In den Versuchen zum Fraßdruck der Adulten auf die Jungtiere zeigte eine statistisch signifikante Interaktion zwischen den Faktoren „Art der Adulten“ und „Art der Jungtiere“ auf, dass adulte Tiere jeweils die artfremden Jungtiere stärker dezimierten als die arteigenen (Abb. 56). Dabei ist ungeklärt, wie diese Erkennung erfolgt. Möglich wäre hierbei eine chemische Kommunikation zwischen den Tieren oder eine Erkennung über das Verhalten.



**Abb. 56: Selektiver Fraßdruck durch adulte *I. metallica* und *I. baltica***

Die Versuche zur Fraßpräferenz der subadulten Weibchen trugen hierbei nur wenig zum Verständnis bei, da am Ende dieses Experiments die Jungtiere beider Arten unabhängig von der Artzugehörigkeit der Weibchen in gleichem Maße (rund 85 %) reduziert waren. Juvenile *I. metallica* wurden jedoch deutlich schneller von den subadulten Weibchen beider Arten reduziert als junge *I. baltica*. Während die Verlustrate von *I. baltica* über den Versuchszeitraum konstant blieb, wurden nahezu alle *I. metallica* innerhalb der ersten 60 Minuten gefressen. Der auffälligste Unterschied zwischen den Jungtieren der beiden Arten liegt in ihrer Größe. Frisch geschlüpfte *I. metallica* sind ungefähr einen halben Millimeter länger als junge *I. baltica* (~2,5 mm statt ~2,0 mm), wodurch die kleineren *I. baltica* Verstecke nutzen können, die den *I. metallica*-Jungtieren verschlossen bleiben. Zusätzlich ist *I. baltica* aktiver, was sie für die adulten Tiere schwieriger zu finden und zu ergreifen macht. *Idotea baltica* entzieht sich dem Fraßdruck somit nicht aktiv aufgrund eines von dem Tier produzierten Abwehrstoffes, vielmehr ist der Fraßdruck auf *I. baltica*-Jungtiere in Anwesenheit von

*I. metallica*-Jungtieren durch die leichtere Verfügbarkeit der letzteren vermindert. Wurde zuerst ein *I. baltica*-Jungtier von einem adulten Tier ergriffen, so wurde dieses ebenfalls umgehend gefressen, was bei 15 % der *I. metallica*-Weibchen und bei rund 27 % der *I. baltica*-Weibchen erfolgte. Dieses Verhältnis spiegelt auch die unterschiedlichen Verhaltensweisen der adulten Tiere wider. *Idotea metallica* ist weniger aktiv als *I. baltica*. Aktives Umherschwimmen von *I. baltica* in den Versuchsgefäßen erhöht die Wahrscheinlichkeit, auf ein aktives Jungtier zu treffen. Dies bewirkte im Gegenzug, dass junge *I. metallica* von den artfremden Weibchen langsamer weggefangen wurden als von den arteigenen.

Selbst wenn junge *I. baltica* durch die adulten Tiere schwieriger zu erbeuten sind, so verfügen sie doch über keinerlei effizienten Schutz, der den Ausgang der in den Mikrokosmen beobachteten Konkurrenz hinreichend erklären könnte. *Idotea metallica*-Jungtiere wurden zwar schneller gefressen, aber am Ende waren die Jungtiere beider Arten zu gleichen Anteilen von den subadulten Weibchen dezimiert. Da unter natürlichen Bedingungen der Fraßdruck auf die Jungtiere kontinuierlich andauert, ist nicht davon auszugehen, dass *I. baltica*-Jungtiere verschont bleiben, nachdem die leichter erbeuteten *I. metallica*-Jungtiere beseitigt wurden.

Der entscheidende Faktor für den Ausgang dieser Konkurrenzbeziehung muss vielmehr in den unterschiedlichen Populationswachstumsraten und Kapazitäten der beiden Arten unter Berücksichtigung der Fähigkeit zur Unterscheidung von arteigenen und artfremden Jungtieren gesucht werden. Obwohl der Fraßdruck auf die Juvenilen stark ist, kann davon ausgegangen werden, dass die Jungtiere im Nahrungsspektrum der arteigenen Adulten nur eine untergeordnete Rolle spielen. Kannibalismus wird zwar permanent stattfinden, jedoch nur in einem Maße, das den Bestand der jeweiligen Population nicht gefährdet. Da sich *I. baltica* mit einer deutlich höheren Rate reproduziert als *I. metallica*, ist ihre Kapazität unter dem gegebenen Fraßdruck höher. Eine hohe Anzahl von adulten *I. baltica* üben also einen hohen Druck auf juvenile *I. metallica* und einen geringeren Druck auf juvenile *I. baltica* aus. Da *I. metallica* eine geringere Reproduktionsrate aufweist, können diese hohen Verluste nicht kompensiert werden. Auf juvenile *I. baltica* wird ein geringerer Fraßdruck ausgeübt, da aufgrund der geringeren Kapazität von *I. metallica* weniger adulte *I. metallica* einen hohen Fraßdruck auf junge *I. baltica* ausüben können. Die Wahrscheinlichkeit des Erreichens einer kritischen Populationsgröße, unterhalb derer der Bestand der Population nicht mehr möglich ist („minimum viable population size“) ist somit für die Art mit der geringeren

Abundanz höher als für die zahlenmäßig überlegene Art. Das Resultat ist die beobachtete Extinktion von *I. metallica* in den Kulturen.

Bei der Konkurrenzbeziehung zwischen *I. baltica* und *I. emarginata* (Franke & Janke 1998) ist der Ausgang der Konkurrenz unabhängig vom Dichteverhältnis der Anfangspopulationen. Selbst bei einer deutlichen numerischen Überlegenheit von *I. baltica* setzte sich *I. emarginata* schließlich stets durch. Der interspezifische Druck, den *I. emarginata* auf *I. baltica* ausübt ist hoch und entspricht etwa dem hohen intraspezifischen Druck, der von adulten *I. baltica* auf arteigene Jungtiere ausgeübt wird. Aufgrund des effizienten Fraßschutzes der Jungtiere ist sowohl der intra- als auch der interspezifische Druck auf juvenile *I. emarginata* niedrig, so dass für die Jungtiere eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit besteht. Verfügen die Jungtiere beider konkurrierenden Arten nicht über einen entsprechenden Fraßschutz, so werden beide Arten mit ähnlicher Rate gefressen, so dass schließlich die zahlenmäßig überlegene Art übrig bleibt. In den vorliegenden Experimenten wurde *I. metallica* zwar stets aus den Mikrokosmen verdrängt, jedoch zeigte das Lotka-Volterra-Modell auf, dass (bei Realisierung der diesem Modell zugrundeliegenden, simplifizierenden Annahme der konstanten Umwelt und des Equilibriumzustandes der Populationen) unter bestimmten Temperatur- und Nahrungsbedingungen Dichtekombinationen existieren, die eine Koexistenz der beiden Arten theoretisch ermöglichen. Da jedoch der interspezifische Druck auf beide Arten höher ist als der intraspezifische, sind diese Dichtekombinationen sehr instabil. Geringste Abweichungen von dem Dichteverhältnis führen unweigerlich zur Verdrängung der einen Art durch die andere. In diesen Dichteverhältnissen stand stets einer relativ geringen Anzahl *I. metallica* eine hohe Zahl *I. baltica* gegenüber, was bei einer nur geringfügigen Abundanzänderung, die bei *I. baltica* prozentual zu vernachlässigen ist, in der *I. metallica*-Population eine dramatische Reaktion auslösen kann. Unter Berücksichtigung der hohen Reproduktionsraten von *I. baltica* ist eine deutliche Verschiebung der Dichteverhältnisse zugunsten von *I. baltica* sehr wahrscheinlich, so dass eine Konfrontation der beiden Arten miteinander meist auf eine Verdrängung von *I. metallica* hinauslaufen wird.

Die direkt aus den Populationsdynamiken in den Mikrokosmen ermittelten Konkurrenzkoeffizienten, die den interspezifischen Druck von *I. baltica* relativ zum intraspezifischen Druck bei *I. metallica* beschreiben, sind durchschnittlich 1,4 Mal höher als die auf der Basis der Konkurrenzmechanismen vorausgesagten Koeffizienten. Da die gemessenen und die vorausgesagten Koeffizienten jeweils auf unterschiedlichem

Wege ermittelt wurden, sind sie nur begrenzt miteinander vergleichbar. Die Unterschiede spiegeln jedoch in gewissem Maße auch die verschiedenen Kapazitäten der beiden Arten in den Mikrokosmen wider. Während die Konkurrenzmechanismen für beide Arten basierend auf einer Kombination von 5 Adulten mit 25 Jungtieren untersucht wurden, wurde in den Mikrokosmen der Fraßdruck von einer deutlich höheren Anzahl von adulten *I. baltica* auf juvenile *I. metallica* ausgeübt. Die gemessenen Konkurrenzkoeffizienten für den interspezifischen Druck von *I. metallica* auf *I. baltica* hingegen sind durchschnittlich 0,6 Mal geringer als die vorausgesagten, was der geringeren Kapazität von *I. metallica* in den Kulturen verglichen mit *I. baltica* entspricht. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass der Interferenzkonkurrenz zwischen den beiden Arten noch weitere, bisher nicht untersuchte Mechanismen zugrunde liegen. Die Abweichung der beobachteten von den anhand der untersuchten Mechanismen vorhergesagten Konkurrenzkoeffizienten um das jeweils 0,6- bzw. 1,4-fache lässt die Konkurrenz jedoch bei einer durchschnittlich 6,2-fach höheren Kapazität von *I. baltica* mit diesen Mechanismen hinreichend erklärt erscheinen. Allerdings ist diese Einschätzung rein intuitiv und daher nicht abgesichert.

Zwar kann die Situation in den Mikrokosmen nur mit größter Vorsicht auf die Freilandsituation übertragen werden. Dennoch stellen die Mikrokosmen hinsichtlich ihrer Habitatstruktur (Oberfläche, Volumen, Heterogenität) eine geeignete Simulation der im Freiland vorkommenden treibenden Objekte dar. Die für eine Koexistenz der Arten erforderlichen Abundanzen von *I. metallica* entsprechen grob den im Mittelmeer beobachteten lokalen Populationsgrößen dieser Art. Somit kann nicht ausgeschlossen werden, dass diese lokalen Populationen in der Lage sind, gegen eine geringe Anzahl immigrierender *I. baltica* zu bestehen und diese zu verdrängen. Unter den getesteten Temperatur- und Nahrungsbedingungen war eine (theoretische) Koexistenz beider Arten nur bei rein tierischer Ernährung oder (wenn den Tieren Mischfutter angeboten wurde) bei einer Temperatur von 20°C möglich.

Eine rein tierische Ernährung über eine Dauer von mehreren Monaten ist unter natürlichen Bedingungen unwahrscheinlich. Pflanzliche Nahrung ist jedoch auf abiotischen Habitaten stark limitiert, so dass bei einem sich überwiegend herbivor ernährenden Organismus mit Mangelercheinungen zu rechnen wäre. Diese Mangelercheinungen äußern sich bei *I. baltica* unter anderem in einer geringeren Fertilität der Weibchen und einer erhöhten Mortalität, was zwangsläufig eine verminderte Kapazität zur Folge hat. Die geringere Anzahl artfremder Adulti erhöht die

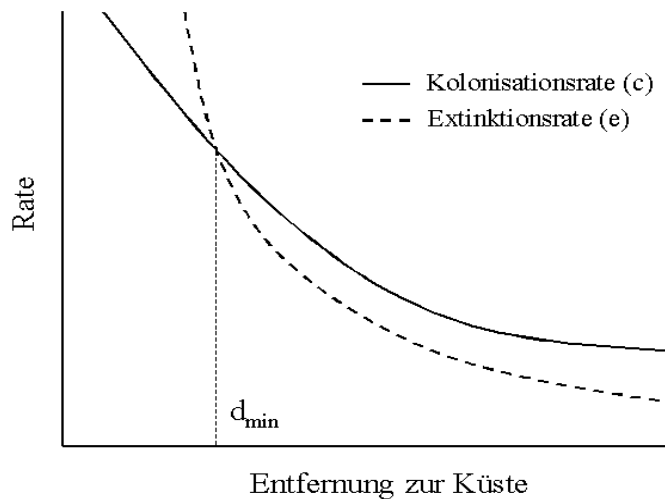
Überlebenswahrscheinlichkeit von Juvenilen und damit die Wahrscheinlichkeit des lokalen Populationsfortbestandes für *I. metallica*. Zusätzlich bietet ein abiotisches Habitat beständige Versteckmöglichkeiten für Jungtiere, was die Überlebenswahrscheinlichkeit zusätzlich erhöht.

Die Konkurrenz zwischen *I. metallica* und *I. baltica* bedient sich der Mechanismen einer Räuber-Beute-Beziehung, da hier wechselseitige Prädation stattfindet. Jedoch kann diese Interaktion nicht im strengen Sinne als Räuber-Beute-Beziehung bezeichnet werden, in der die eine Art die Beute der anderen Art darstellt, zumal Prädation auch innerhalb der Arten in Form von Kannibalismus stattfindet. Konkurrerieren Arten nicht direkt um eine gemeinsame Ressource sondern teilen sich einen oder mehrere Räuber, so wird diese Form der (indirekten) interspezifischen Interaktion als „apparent competition“ bezeichnet (Abrams 2000). Dabei hat diejenige Beuteart einen Konkurrenzvorteil, die sich dem Fraßdruck durch den/die Räuber besser entziehen kann. Bei einer konstanten Fressrate des Räubers wird die weniger gut geschützte Beute zwangsläufig verstärkt gefressen. Im Gegenzug wird der Fraßdruck auf die besser geschützte Beuteart vermindert, da der Räuber seinen Bedarf an Nahrung (Biomasse) überwiegend auf Kosten der weniger geschützten Beuteart deckt. Im vorliegenden Fall repräsentieren die Jungtiere die zwei Beutearten und die Gesamtheit der adulten Tiere beider Arten den „Räuber“. Wie gezeigt wurde, ist keine der Beutearten besser gegen Fraß geschützt. Aber aufgrund der Fähigkeit der adulten Tiere, die Jungtiere zu unterscheiden und die arteigenen Jungtiere zu schonen, ist der Fraßdruck des „Räubers“ je nach numerischer Zusammensetzung aus Angehörigen der beiden Arten asymmetrisch, was schließlich in der Verdrängung einer Beuteart resultiert. Wie die Versuche gezeigt haben, variiert die Kapazität beider Arten mit den Umweltbedingungen (Temperatur und Nahrungsqualität), so dass auch die Zusammensetzung der Räuberpopulation und somit ihre „Netto-Fraßpräferenz“ durch die Umweltbedingungen bestimmt werden. Daraus erklären sich die verschiedenen Wahrscheinlichkeiten des lokalen Populationsfortbestandes für *I. metallica* unter verschiedenen Umweltbedingungen.

Zwischen *I. metallica* und *I. baltica* sind ähnliche Mechanismen wirksam, wie sie auch der Konkurrenzbeziehung zwischen den beiden Mehlkäferarten *Tribolium castaneum* und *Tribolium confusum* zugrunde liegen (Park et al. 1965). Adulte und Larven beider Arten fressen arteigene und artfremde Eier und Puppen. Auch hier ist für beide Arten der interspezifische Druck höher als der intraspezifische, so dass der

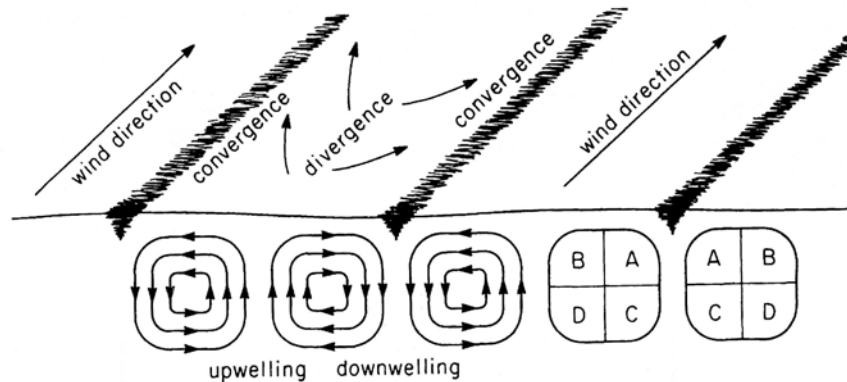
Ausgang der Interaktion von den relativen Abundanzen der beiden Arten abhängig ist. Dabei ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass sich *T. castaneum* aufgrund einer höheren Populationswachstumsrate und eines höheren Fraßdrucks auf die artfremden Jungtiere gegenüber *T. confusum* durchsetzt

Die Konkurrenzunterlegenheit gegenüber küstennah verbreiteten Organismen und die hohe Rate der Patch-Zerstörung können für eine hohe Wahrscheinlichkeit der Extinktion lokaler Populationen und somit für die weitgehende Abwesenheit von *I. metallica* in Küstengewässern verantwortlich gemacht werden. Die Zerstörung der Patches aufgrund von Anlandung oder Fraß durch küstenbewohnende, herbivore Organismen stellt hierbei eine unmittelbare Gefahr dar, da sie schnell erfolgt und dabei komplette lokale Populationen auslöscht. Sollten vereinzelte Tiere nach der Zerstörung des treibenden Patches in der Lage sein, ein benachbartes treibendes Objekt aufzufinden, so verbleiben sie doch in einem Küstensystem, aus dem sie langfristig durch überlegene Konkurrenten wie *I. baltica* verdrängt werden. Das Modell in Abb. 57 stellt die Wahrscheinlichkeit des Metapopulationsbestandes für *I. metallica* (und Arten die unter gleichen Bedingungen leben) als eine Funktion der Entfernung zur Küste dar. Die Kolonisationsrate ( $c$ ) freier Patches ist in Küstengewässern aufgrund der hohen Dichte treibenden Materials hoch. Sie wird jedoch von der hohen Extinktionsrate ( $e$ ) überragt, wodurch die Wahrscheinlichkeit des Metapopulationsbestandes für *I. metallica* in Küstengewässern gering ist. Mit zunehmender Entfernung zur Küste sinkt die Extinktionsrate unter den Wert der Kolonisationsrate. Im Schnittpunkt der beiden Kurven erfolgt die Kolonisation leerer Patches mit der gleichen Rate wie die Extinktion lokaler Populationen ( $c = e$ ). Dieser Schnittpunkt markiert die Mindestentfernung zur Küste ( $d_{min}$ ), die für den Metapopulationsbestand nötig ist.



**Abb. 57: Modell zum Metapopulationsfortbestand als Funktion der Entfernung zur Küste**

Da für *I. metallica* aufgrund der weltweiten Verbreitung ein Transport über ganze Ozeane angenommen werden kann, scheint eine Offshore-Beschränkung für den Metapopulationsbestand nicht zu bestehen. Die Dichte treibenden Materials muss somit auf dem offenen Ozean hoch genug sein, um die stets gegenwärtige Gefahr lokaler Populationsextinktionen zu kompensieren. Da die Dichte an Treibgut mit zunehmender Entfernung zur Quelle (Land) abnimmt, müssen Mechanismen existieren, die die Wahrscheinlichkeit der Akkumulation treibender Objekte erhöht. Hydrographische Phänomene wie die in Küstennähe durch Gezeitenströmungen hervorgerufenen Strömungskanten, an denen sich treibende Objekte verstärkt ansammeln, entstehen auch auf dem offenen Ozean. Oberflächenkonvergenzen treten dort auf, wo zwei Wasserkörper aufeinanderstoßen und sich gegenseitig in die Tiefe ablenken. Dabei verbleiben Körper, die aufgrund eigenen Auftriebs nicht mit nach unten transportiert werden an der Oberfläche im Bereich der Konvergenz. Treibgut ordnet sich oft in sogenannten „Windrows“ an (Barstow 1983). Dies sind Konvergenzzonen zwischen Langmuir-Zirkulationen. Bereits bei geringen Windgeschwindigkeiten beginnen horizontale, walzenförmige Wasserkörper im rechten Winkel zur Windrichtung zu rotieren. Benachbarte Wasserkörper rotieren entgegengesetzt zueinander, was zur alternierenden Ausbildungen von Konvergenzen und Divergenzen an der Wasseroberfläche führt (Abb. 58). Der Durchmesser einer Langmuir-Zelle, der das Einzugsgebiet der Konvergenz bestimmt, kann je nach Windgeschwindigkeit bis zu 300 Meter betragen (Barstow 1983).



**Abb. 58: Langmuir-Zirkulation (verändert nach Hamner & Schneider 1986)**

Neben relativ kleinen und kurzlebigen Strukturen wie den Langmuir-Zirkulationen führen auch großräumige hydrographische Strukturen zu einer Akkumulation von treibenden Objekten. Der nordatlantische Golfstrom trennt die warme Sargasso See von dem relativ kalten „Slope water“ des nordamerikanischen Schelfs. Dabei fließt der Golfstrom nicht geradlinig von West nach Ost sondern mäandriert ungleichmäßig. In sehr engen Mäandern vereinen sich gegenläufig strömende Arme zu Ringen und schnüren sich vom Golfstrom ab (Abb. 59). Dabei entstehen entweder nördlich des Golfstromes „Cold-core rings“, in denen warmes Wasser der Sargasso See von einem Mantel kälteren Golfstromwassers umgeben ist, oder „Warm-core rings“, die südlich des Golfstroms einen Kern kalten Slope waters enthalten. Golfstromringe haben einen Durchmesser von 150 bis 300 km und können mehrere Jahre bestehen. Die permanente Rotation der Ringe bewirkt eine Konzentration treibenden Materials in ihrem Zentrum wie sie auch in den großen zentralozeanischen Wirbeln des Atlantischen und Pazifischen Ozeans beobachten werden (Parson et al. 1984), was schließlich die Wahrscheinlichkeit der Migration und damit der Kolonisation freier Patches für *I. metallica* erhöht.



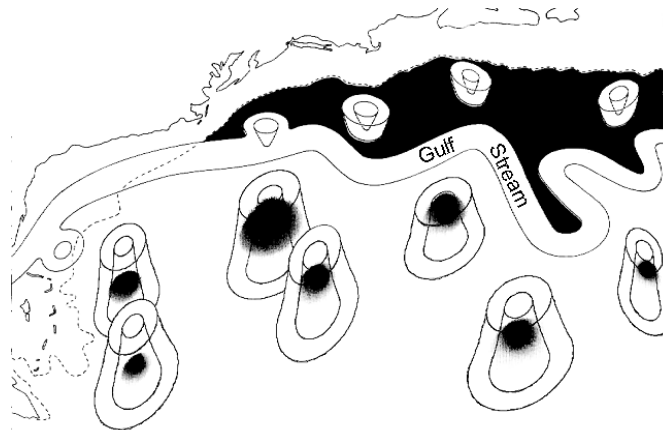


Abb. 59: Golfstromringe (verändert nach Wiebe 1982)

### *Habitatsegregation*

Obwohl vereinzelt Tiere in allen Teilen der Welt gefunden werden, können mit dem Mittelmeer und dem Nordwest-Atlantik vor der Ostküste Nordamerikas doch zwei Hauptverbreitungsgebiete von *I. metallica* identifiziert werden, in denen die Art permanent anzutreffen ist. Bezüglich der Oberflächenströmungen stellt das Mittelmeer ein recht geschlossenes System dar, in dem sich *I. metallica* aufgrund des subtropischen Klimas das ganze Jahr über reproduzieren kann. Hartmann (1976) konnte keine jahreszeitlichen Abundanzschwankungen von *I. metallica* im Golf von Neapel beobachten. Mit einer entgegen dem Uhrzeigersinn gerichteten Zirkulation werden die Tiere über das gesamte Mittelmeer von den Balearen (Abelló & Frankland 1997) bis in das Levantinische Becken (Müller 1989) verteilt. Aufgrund dieser hydrographischen und klimatischen Bedingungen erscheint (grob betrachtet) die mediterrane Metapopulation von *I. metallica* verglichen mit der atlantischen sowohl räumlich als auch zeitlich sehr homogen. Während *I. metallica* permanent vor der Ostküste Nordamerikas (und wahrscheinlich entlang des gesamten Golfstroms) vorkommt (Baan & Holthuis 1969; Naylor 1957), wird die Art nur vorübergehend in europäischen Gewässern gefunden. Obwohl *I. metallica* aufgrund des kontinuierlichen, ostwärts gerichteten Transports von Treibgut permanent eingetragen wird, können lokale Populationen aufgrund zu geringer Wintertemperaturen eine Wintersaison nicht überstehen. Die saisonale Extinktion lokaler Populationen in Nordwest-Europa bewirkt regelmäßige Fluktuationen in der räumlichen Ausdehnung der Metapopulation. *Idotea metallica* ist im Mittelmeer jedoch nicht nur aufgrund der vorherrschenden Temperaturen erfolgreich. In den Freilanduntersuchungen war *I. metallica* dort die einzige Isopodenart auf treibendem Material. Das Fehlen von *I. baltica* auf Treibgut ist

nicht darauf zurückzuführen, daß diese Art im Mittelmeer nicht vorkommt. *Idotea baltica* lebt in hohen Abundanzen in Seegraswiesen des Mittelmeeres wie zum Beispiel im Golf von Neapel (Guarino et al. 1993) und in der Lagune von Venedig (Fava et al. 1992). Allerdings fehlt die Art im Mittelmeer gänzlich auf treibenden Substraten, wodurch *I. metallica* dort deutlich höhere Individuendichten aufweist als in anderen Teilen der Erde. Wahrscheinlich ist die Qualität des Treibguts im Mittelmeer für das Fehlen von *I. baltica* verantwortlich. Die im Mittelmeer gefundenen Objekte waren überwiegend abiotisch und anthropogen. Im Atlantik und seinen Randmeeren hingegen besteht ein relativ hoher Anteil des Treibguts aus Braunalgen (Phaeophyta), während diese, wie auch in der vorliegenden Arbeit gezeigt wurde, im Neuston des Mittelmeeres fast vollständig fehlen (Dow & Menzies 1958). Während nur wenige Arten wie das atlantische „Golfkraut“ (Timmermann 1932), bestehend aus den beiden Arten *Sargassum natans* und *Sargassum fluitans*, rein pelagisch sind, wachsen die meisten Makroalgenarten benthisch. Eine effiziente Photosynthese der Pflanzen wird durch die Besiedlung überwiegend flacher Küstengewässer ermöglicht. Gasgefüllte Pneumatocysten richten die Pflanze in der Wassersäule auf, damit die photosynthetisch aktiven Teile in die euphotische Zone hineinreichen. Diese Pneumatocysten sind schließlich auch für die Schwimmfähigkeit abgetrennter Pflanzen oder Pflanzenteile verantwortlich. Starker Wellenschlag während heftiger Stürme ist die Hauptursache für das Losreißen der Pflanzen von ihrem Substrat, was häufig durch ein besonders hohes Aufkommen treibender Algen während stürmischer Jahreszeiten verdeutlicht wird (Seymour et al. 1989). Die Abtrennung der Algen von ihrem Substrat wird zusätzlich durch die Fraßaktivität auf ihnen lebender, herbivorer Organismen begünstigt. So verursacht der Seeigel *Strongylocentrotus franciscanus* starke Schäden an den Rhizoiden des Riesentanges *Macrocystis pyrifera* an der kalifornischen Küste, was schließlich das Abreißen der Pflanzen erleichtert (Tegner et al. 1995). Auch im Mittelmeer wachsen Braunalgen, die dort jedoch nicht in flachen Küstengewässern anzutreffen sind. Aufgrund geringer Eutrophierung ist das Wasser des Mittelmeeres nur schwach getrübt, was ein tieferes Eindringen schädlicher ultravioletter Strahlung ermöglicht. Diese schädigende Wirkung verhindert die Besiedlung flacher Gewässer durch die Algen (Wiencke et al. 2000). In tieferen Gewässern ist die mechanische Beanspruchung durch Wellen geringer, wodurch weniger Pflanzen von ihrem Substrat abgetrennt werden. Da *I. baltica* einen großen Bedarf an pflanzlicher Nahrung hat, ist

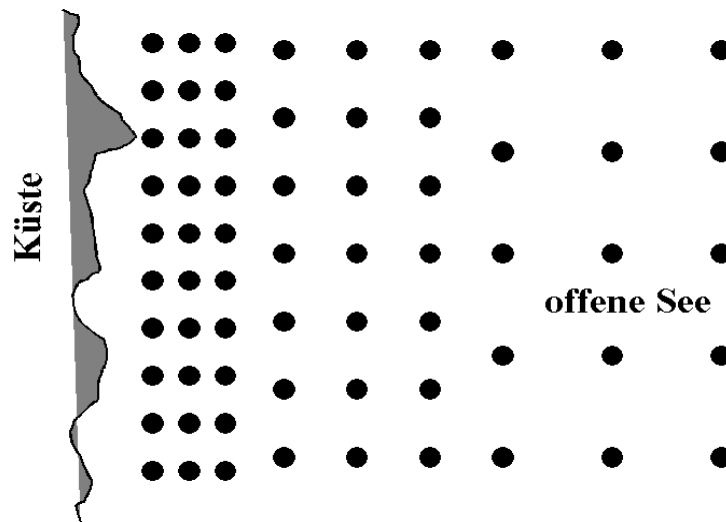
die Limitierung dieser Nahrungsquelle wahrscheinlich für die Abwesenheit von *I. baltica* auf abiotischem Treibgut im Mittelmeer verantwortlich.

Distinkte lokale Populationen auf treibenden Habitat-Patches müssen als ein Sonderfall für eine Metapopulation angesehen werden, der wohl nur im marinen Lebensraum realisiert ist. Auch in limnischen Systemen werden Tiere auf treibendem Material siedeln, doch aufgrund der räumlichen Begrenzung der meisten Seen dürfte eine hohe Akkumulationsrate treibender Objekte mit einhergehender hoher Migrationsrate die räumliche Trennung lokaler Populationen weitgehend aufheben, so dass dort eher eine große heterogene Population als eine Metapopulation vorliegt. Vergleichbar wäre ein System lokaler Populationen eines Parasiten, der einen mobilen Wirt bewohnt, wie es z.B. für Flöhe zutrifft, die auf Säugetieren parasitieren. Allerdings erfolgt die „Patch“-Akkumulation in diesem Fall deutlich weniger zufällig, da Wirtsorganismen z.B. zur Paarung aktiv zusammenkommen, sich aber auch gegenseitig aktiv meiden.

Das grundlegende Problem bei der Bestimmung der für die Metapopulationsdynamik relevanten Parameter wie Extinktionsrate, Kolonisationsrate oder dem Anteil besetzter Patches ist das fehlende Wissen über die Verbreitung treibender Objekte. Die Zahl der treibenden Objekte in einer Region schwankt unregelmäßig. Oberflächenströmungen fluktuieren besonders in Küstengewässern mit der Windrichtung, der Windstärke und der Tide. Strömungskanten, die die Akkumulation von Treibgut fördern sind ebenso unbeständig in ihrer Lage und Ausprägung. Langzeituntersuchungen zur Dichte und Verteilung treibender Objekte in einer Region könnten eine grobe Abschätzung der durchschnittlichen Entfernungen zwischen den Patches und somit der Wahrscheinlichkeit der Patch-Akkumulation liefern. Diese Informationen könnten dann genutzt werden, um ein „räumlich explizites Metapopulationsmodell“ (Hanski & Simberloff 1997) zu entwickeln. Einem räumlich expliziten Metapopulationsmodell liegt eine gleichmäßige Anordnung von Patches entsprechend einem Gitternetz zugrunde. Im Falle von *I. metallica* würden die mittleren Abstände zwischen den Knotenpunkten des Gitternetzes entsprechend der mittleren lokalen Patchdichte variieren (Abb. 60).

Die Ermittlung der Wahrscheinlichkeit des Metapopulationsbestandes für Arten, die an der Wasseroberfläche treibende Objekte besiedeln, könnte für die Biodiversitätsforschung von großer Bedeutung sein. Da dieses Habitat einen effizienten Verbreitungsvektor für zahlreiche Arten darstellt, könnte mit Hilfe der Informationen

über die Metapopulation Rückschlüsse auf die Wahrscheinlichkeit, die Mechanismen und die Konsequenzen der Einwanderung gebietsfremder Arten gezogen werden.



**Abb. 60: Mögliches Schema eines räumlich expliziten Metapopulationsmodells für *I. metallica*. Die Punkte markieren die Patches.**

Biologische Prozesse wie Konkurrenz haben einen starken Einfluss sowohl auf die kleinräumige als auch auf die großräumige Verbreitung von Arten. Würde sich *I. metallica* so verbreiten, dass ihre Bedürfnisse optimal befriedigt würden, also die „physiologische Nische“ realisieren, so würde die Art (nach den vorliegenden Ergebnissen) in gemäßigten Klimazonen treibende Algen besiedeln, auf denen die Tiere optimale qualitative Nahrungsbedingungen vorfinden. Interaktionen mit anderen Arten wie *I. baltica* jedoch lassen *I. metallica* auf Habitate minderer Qualität ausweichen. Die tatsächlich realisierte „ökologische Nische“ stellt einen Kompromiss dar zwischen den physiologischen Ansprüchen der Art, der Gefahr der Habitatzerstörung und der Beeinträchtigung aufgrund biologischer Interaktionen wie zum Beispiel der Konkurrenz mit *I. baltica*. Der realisierte Kompromiss stellt die Kombination dieser Faktoren dar, unter der die Wahrscheinlichkeit des Populationsfortbestandes für *I. metallica* am höchsten ist. Aufgrund des hohen Konkurrenzdrucks durch *I. baltica* kann sich *I. metallica* auf treibenden Makroalgen in Küstengewässern nicht durchsetzen. Daher bleibt die Verbreitung der Art auf küstenferne, abiotische bzw. (im Falle von treibendem Holz) beständige Substrate beschränkt, auf denen die Tiere mit suboptimalen Nahrungsbedingungen konfrontiert sind. Diese lokale Habitatsegregation ermöglicht eine regionale Koexistenz der beiden Arten.

Damit fügt sich *I. metallica* in ein System aufgrund von Habitatsegregation koexistierender *Idotea*-Arten bei Helgoland ein (Franke, im Druck). Alle vier Arten

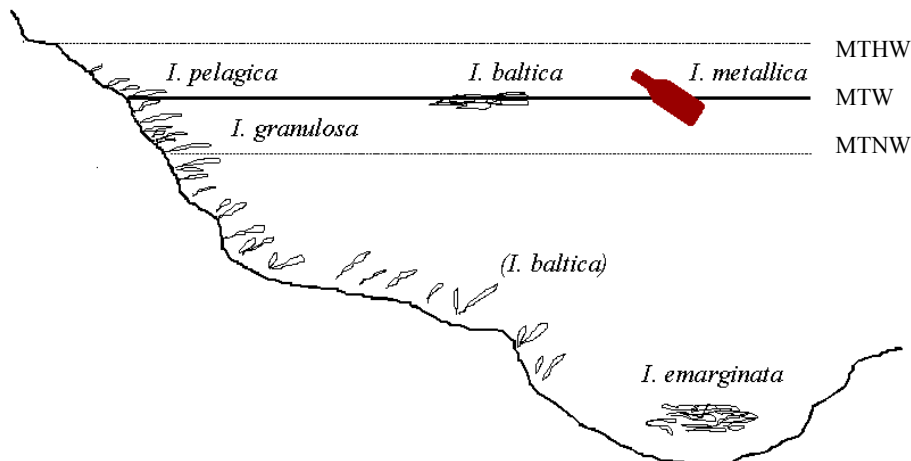
dieses Systems (*I. emarginata*, *I. baltica*, *I. granulosa* und *I. pelagica*) besiedeln bevorzugt Ansammlungen verrottender Makroalgen am Meeresgrund flacher Küstengewässer, die den Tieren uneingeschränkt Nahrung und effizienten Schutz vor Räubern wie Fischen und Krabben bieten. Bei gleichzeitigem Vorkommen zweier oder mehrerer dieser sich phylogenetisch nahe stehenden Arten im gleichen Habitat entsteht aufgrund sehr ähnlicher ökologischer Ansprüche eine intensive Konkurrenz wie sie für *I. emarginata* und *I. baltica* (Franke & Janke 1998) beschrieben wurde. Entsprechend der Dominanz der Arten in diesen Konkurrenzbeziehungen ergibt sich eine Hierarchie, in der *I. emarginata* vor *I. baltica* der stärkste und *I. pelagica* der schwächste Konkurrent ist. Dabei wird der jeweils schwächere Konkurrent von der überlegenen Art verdrängt und weicht auf ein Habitat minderer Qualität aus. Auf diese Weise hat sich ein charakteristisches Verteilungsmuster dieser Arten für die Insel Helgoland herausgebildet, in dem *I. emarginata* als stärkster Konkurrent das von allen bevorzugte Habitat besiedelt (Abb. 61). Von dort weicht *I. baltica* auf treibende Algen aus, die den Tieren zwar ausreichend Nahrung aber weniger Schutz vor pelagischen Räubern bieten.

Dass Algen-Patches nicht das optimale Habitat für *I. baltica* darstellen, war auch an der Populationsdynamik dieser Art unter den räumlich limitierten Bedingungen in den Mikrokosmen zu erkennen. Die Dynamik wies große, ungedämpfte Schwingungen um den Wert der Kapazität auf. Diese treten auf, wenn die Anzahl der Tiere aufgrund einer hohen Populationswachstumsrate unter starker räumlicher Begrenzung weit über den Wert der Kapazität hinaus ansteigt, bevor dichteabhängige Regulationsmechanismen wirksam werden. Vor allem in den langen Tälern dieser großen Oszillationen sind die Populationen einem verstärkten Risiko der Extinktion aufgrund (zufälliger) Umweltveränderungen ausgesetzt, die in den vorliegenden Experimenten durch konstante Versuchsbedingungen vermieden wurden.

*Idotea granulosa* besiedelt das Eulitoral, das den Tieren Nahrung und Schutz bietet, wo sie aber aufgrund tidaler Trockenphasen in ihrer Aktivität eingeschränkt sind und verstärkt Temperatur- und Salinitätsschwankungen ausgesetzt sind. *Idotea pelagica* weicht als schwächster Konkurrent auf das obere Eulitoral aus, das mit seinen langen Trockenphasen und dem limitierten Angebot an Nahrung und Schutz den extremsten Lebensraum darstellt.

Als weiteres Element dieser Hierarchie besiedelt *I. metallica* aufgrund der Konkurrenzunterlegenheit gegenüber *I. baltica* küstenferne, abiotische Objekte (Abb. 61). Wie genau die Art in das gesamte Beziehungsgefüge dieser Arten bei Helgoland

integriert ist, ist bisher nicht geklärt, da noch keine Informationen über mögliche Konkurrenzbeziehungen zu den benthischen Arten bestehen. Diese sind jedoch wahrscheinlich zu vernachlässigen, da *I. metallica* euneustonisch lebt, und die benthischen Arten nur in geringer Zahl auf Treibgut anzutreffen sind.



**Abb. 61: Mögliche Einbindung von *I. metallica* in das System koexistierender *Idotea*-Arten bei Helgoland (MTHW = mittleres Tidenhochwasser, MTW = mittleres Tidenwasser, MTNW = mittleres Tidenniedrigwasser) (verändert nach Franke, im Druck)**

Dass *I. metallica* zur Zeit nur ein temporär auftretender Sommerimmigrant in der Nordsee ist (Gutow & Franke 2001), ist für das Beziehungsgefüge unbedeutend. *Idotea granulosa* und *I. pelagica* werden im Winter im Eulitoral nicht gefunden. Auch *I. baltica* verlässt bei niedrigen Temperaturen die Wasseroberfläche und geht zu einer benthischen Lebensweise über (Locke & Corey 1989), um den extremen Oberflächentemperaturen zu entgehen. Somit scheinen die Konkurrenzmechanismen im Winter (wahrscheinlich aufgrund des verlangsamten Metabolismus der Tiere) nicht oder zumindest nur in einem Maße wirksam zu sein, das den Bestand der jeweils unterlegenen Arten nicht gefährdet.

Die vier bei Helgoland etablierten Arten weisen zum Teil bereits artspezifische Anpassungen an die jeweils bewohnten Habitate auf. So könnte die Reduzierung der Körpergröße von *I. pelagica* und *I. granulosa* eine Anpassung an das Leben im Eulitoral sein. Weiterhin liegen für *I. granulosa* Hinweise auf eine semilunare Synchronisation der Fortpflanzung vor (Franke im Druck). Auch *I. metallica* zeigt mit ihrer Tendenz zur Karnivorie Anpassungen an das Leben auf küstenfernen, beständigen (abiotischen) Substraten, auf denen pflanzliche Nahrung nur begrenzt verfügbar ist. Habitatsegregation als ein Mittel zur Verminderung interspezifischen Konkurrenz-

drucks, erlaubt somit regionale Koexistenz von Arten und kann langfristig zur Erhöhung der ökologischen Diversität beitragen.