

## Übergeordnete Systematik

**Animalia** (Reich)

**Arthropoda** (Phylum)

**Crustacea** (Subphylum) Brünnich, 1772

**Malacostraca** (Klasse) Latreille, 1802

**Eumalacostraca** (Unterklasse) Grobben, 1892

**Peracardia** (Überordnung) Calman, 1904

**Amphipoda** (Ordnung) Latreille, 1816

**Gammaridea** (Unterordnung) Latreille, 1802

**Gammarida** (Infraordnung) Latreille, 1802

**Gammaridae** (Familie) Latreille, 1802

*Dikerogammarus* (Gattung) Stebbing, 1899

*Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841)

→ ***Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894)**

*Echinogammarus* (Gattung) Stebbing, 1899

*Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899)

*Echinogammarus stoerensis* (Reid, 1938)

***Gammarus*** (Gattung) Fabricius, 1775

*Gammarus duebeni* Liljeborg, 1852

*Gammarus finmarchicus* Dahl, 1938

*Gammarus inaequicauda* Stock, 1966

*Gammarus locusta* (Linnaeus, 1758)

*Gammarus oceanicus* Segerstråle, 1947

*Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758)

*Gammarus roeseli* Gervais, 1835

*Gammarus salinus* Spooner, 1947

*Gammarus tigrinus* Sexton, 1939

*Gammarus zaddachi* Sexton, 1912

***Obesogammarus*** (Gattung) Stock, 1974

*Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894)

Die aufgelisteten Spezies und Gattungen sind Vertreter der Familie der Gammaridae, welche man bisher in der Ostsee gefunden hat. Die Arten wurden aus der durch das Institut für Ostseeforschung, Warnemünde bereitgestellten Datenbank (2011) entnommen.

## *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894)

### 1 Taxonomie und Systematik

**Deutscher Name:** Größer Höckerflohkrebs

**Englischer Name:** Killer shrimp

**Locus typicus:** Taganrog Bucht im Nordosten des Asowschen Meers

**Typenmaterial:** nicht bekannt

**Etymologie:** Der Gattungsname *Dikerogammarus* beschreibt einen „Hummer mit zwei Höckern“ (zusammengesetzt aus griechisch [díkeros] und [kámmaros]). Diese Beschreibung berücksichtigt die dorsalen Tuberkel auf den beiden ersten Urosomsegmenten, die bei größeren Exemplaren schon makroskopisch deutlich zu erkennen sind. *Villosus* (lat. „haarig, zottig, voll Zotten“) bezieht sich auf die kräftige Behaarung des Flagellums der Antenne II und der Gnathopoden (vor allem bei männlichen Tiere ausgeprägt).

**Synonyme:** *Gammarus marinus* var. *villosa* (Sowinski, 1894)

*Dikerogammarus villosus* morpha *fluviatilis* (Martynov, 1918)

*Dikerogammarus villosus* praenation *fluviatilis* (Martynov 1924)

*Dikerogammarus villosus* wurde 1894 in „Rakoobraznyia Azovskago Moria“ (Originaltitel in kyrillischer Schrift) von B. Sowinski als *Gammarus marinus* var. *villosa* erstmals beschrieben. Sowinski merkt jedoch an, dass Chernyavsky bereits 1867 von einigen auffällig behaarten Gammariden aus der Taganrog Bucht berichtete. Doch Chernyavsky ging seinem Fund nicht weiter nach und es bleibt fraglich, ob es sich bei den von ihm betrachteten Exemplaren wirklich um *D. villosus* gehandelt hat (Sowinski, 1894).

In die Gattung *Dikerogammarus* wird die Art schließlich 1919 von Martynov gestellt. Des Weiteren führt Martynov sechs Jahre später die Unterart *Dikerogammarus villosus bispinosus* Martynov, 1925 ein. Diese wurde bereits von Barnard & Barnard (1983) als eigene Art aufgeführt und auch jüngere genetische Untersuchungen unterstreichen die Eigenständigkeit von *D. bispinosus* (Müller & Schramm, 2001).

Die Gattung *Dikerogammarus* wurde zunächst in die Familie der Gammaridae gestellt. Bei der Betrachtung einiger morphologischer Merkmale von Gammaridae aus der pontokaspischen Region erwähnt Martynov schon 1924 eine „Pontogammarisation“ (Jazdzewski et al. 2002). Stock greift diese Überlegung 1974 auf und führt in Bezug auf die beiden populärsten Gattungen den Begriff „*Dikerogammarus-Pontogammarus-complex*“ ein.

In seinem umfassenden Werk „A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world“ überarbeitet Bousfield 1977 die Taxonomie der Amphipoden und stellt die

Gattung *Dikerogammarus* in die neue Familie Pontogammaridae, die in seinem System - ebenso so wie die Familie der Gammaridae – zur Superfamilie Gammaroidea gehört.

Auch genetische Untersuchungen von Cristescu & Hebert (2005) unterstützen ein Monophyllum der Familie Pontogammaridae.

In aktuellen Publikationen wird jedoch kein einheitlicher Familienname für die Gattung *Dikerogammarus* verwendet (so wird *D. villosus* manchmal als Vertreter der Gammaridae und manchmal als Art der Pontogammaridae bezeichnet).



Abbildung 1: *Dikerogammarus villosus* – Habitus ♂ lateral links. (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)



Abbildung 2: *Dikerogammarus villosus* – Habitus ♂ lateral rechts. (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)



Abbildung 3: *Dikerogammarus villosus* – Habitus ♀ lateral links. (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)



Abbildung 4: *Dikerogammarus villosus* – Habitus ♀ lateral rechts. (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

## 2 Morphologie

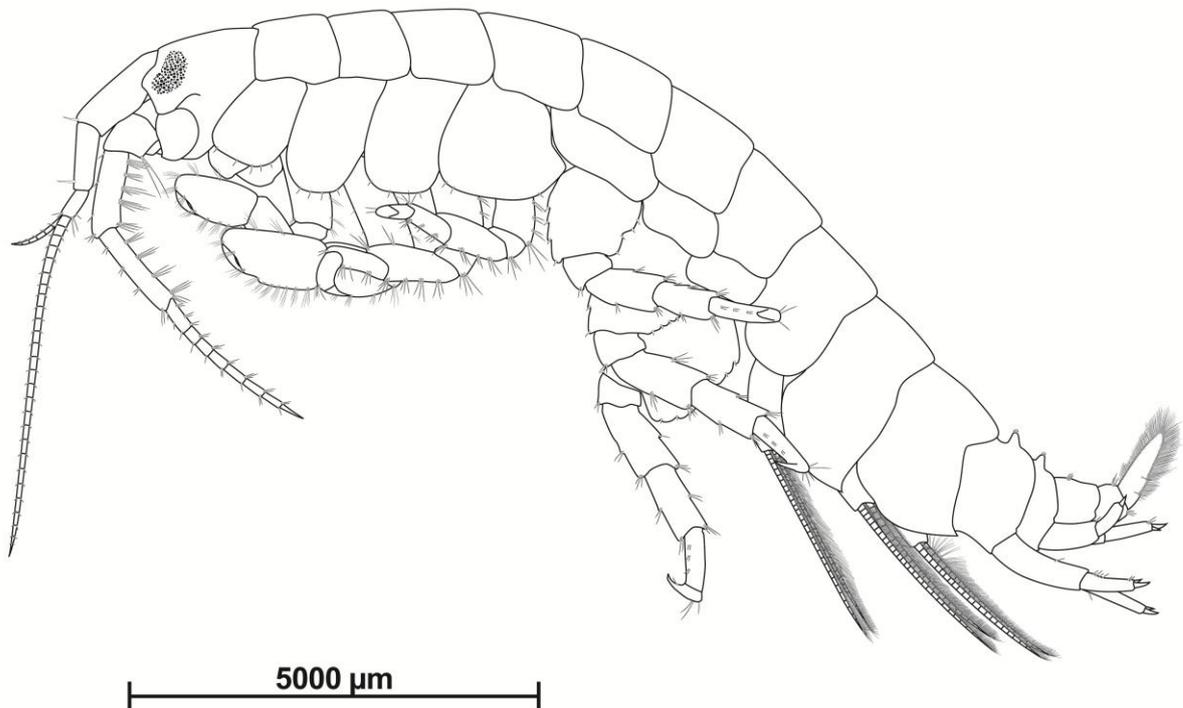


Abbildung 5: *Dikerogammarus villosus* – Habitus ♀ lateral links. (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

Die Beschreibung der Morphologie von *D. villosus* basiert auf den Publikationen von Sowinski (1894), Cărăușu (1943), Ponyi (1956), Stock (1974), Neumann et al. (1995), Eggers & Martens (2001) und eigenen Beobachtungen. Wenn nicht anders hervorgehoben, sind die Beschreibungen auf die männlichen Tiere bezogen.

**Größe:** In der Regel erreichen die Weibchen eine Größe von etwa 16 mm; männliche Tiere werden mit bis zu 23 mm deutlich größer. Neumann et al. (1995) berichten sogar von 30 mm großen Exemplaren. Das in den Abbildungen 1 und 2 gezeigte Männchen misst von Rostrum bis Telsonbasis ungefähr 14 mm und das Weibchen (Abb. 3 und 4) etwa 15 mm.

**Farbe:** Amphipoden der Art *D. villosus* können in unterschiedlichen Farbvarianten in ein und demselben Gebiet gleichzeitig vorgefunden werden. Es gibt relativ einheitlich graubraun gefärbte Exemplare ebenso wie Individuen mit einem helleren Rückenstreifen bzw. hellen Flecken. Auch Tiere mit beigen Querstreifen sind vertreten (siehe Abb. 3). Ebenfalls ist in Abbildung 3 die typische rötliche Färbung der Antennen zu sehen. Juvenile Tiere erscheinen im Allgemeinen blasser; eventuell ist eine weniger intensive Färbung bei älteren Individuen

auf eine frisch vollzogene Häutung zurückzuführen. Bei der Lagerung in 70%igem Ethanol verschwindet die Farbe der Tiere innerhalb weniger Stunden.

Die anschließend verwendeten morphologischen Begrifflichkeiten beziehen sich auf die grundlegende Morphologie eines Gammariden nach Lincoln (1979: British marine amphipoda: Gammaridea: S. 14; Abb. 2).

Der Habitus eines Weibchens ist in Abbildung 5 dargestellt. Das Rostrum am **Kopf** des Amphipoden ist verhältnismäßig klein, die Laterallappen sind vorne eher leicht eingedrückt als gerundet. Die **Augen** sind groß und nierenförmig. Das accessorische Flagellum an der **ersten Antenne** ist doppelt so lang wie das dritte Pedunculussegment und das Hauptflagellum ist fast halb so lang wie der gesamte Pedunculus der Antenne. Die **zweite Antenne** ist kürzer als die erste aber erreicht noch immer mindestens die halbe Körperlänge. Die Pedunculussegmente sind kräftig ausgebildet und am unteren Rand beborstet. Die Segmente des Flagellums weisen jedoch ungleich dichtere Borstengruppen auf. Die haarähnlichen Borsten sind merklich länger als die Flagellumsegmente und z.T. ineinander verknäult (siehe Abb. 6). Sie sind ein wichtiges Merkmal um *D. villosus* schon mit bloßem Auge von den anderen *Dikerogammarus*-Arten unterscheiden zu können. Dabei ist allerdings zu beachten, dass bei den Jungtieren und auch bei adulten Weibchen die Beborstung des Flagellums deutlich schwächer ausgeprägt ist.

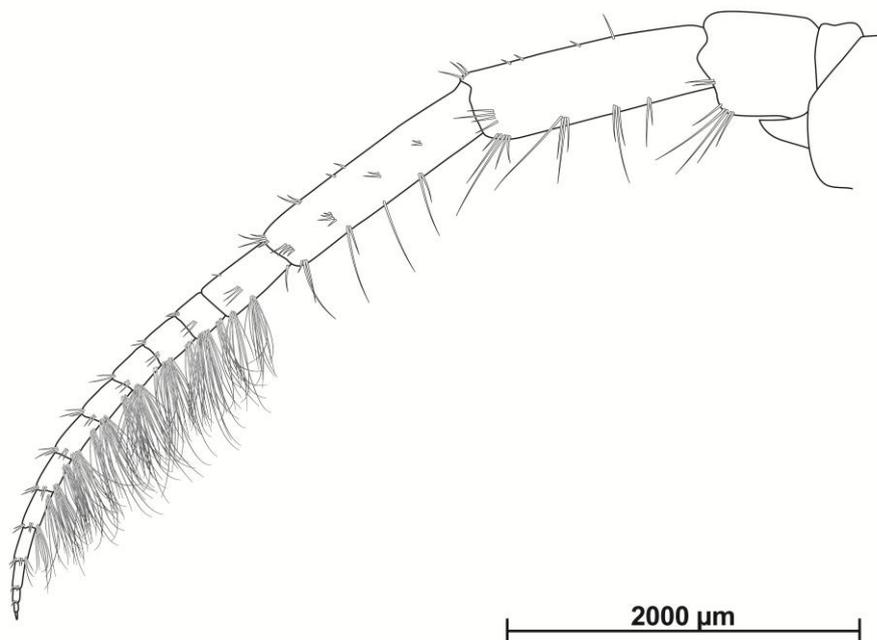


Abbildung 6: *Dikerogammarus villosus* – 2. Antenne ♂ (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

Die **Coxalplatten 1-4** sind marginal fast frei von Borsten. Die Segmente des ersten **Gnathopoden** sind kräftig ausgeprägt. Merus, Carpus und Propodus weisen posterior Gruppen langer Fiederborsten auf. Beim Merus sind es 2 Gruppen, bei Carpus und Propodus 3 bzw. 5 Borstengruppen. Die einzelnen Borsten sind ebenso lang oder länger als die Segmente selbst. Der Propodus ist birnenförmig und verbreitert sich proximal. Die Palma ist schräg und mit einem Dorn abgegrenzt. Die Borstengruppen im Bereich des Dactylus sind nicht befiedert. Auch der zweite Gnathopod hat distal Bündel mit unbefiederten und kürzeren Borsten. Auch hier ist der Propodus birnenförmig, besitzt aber am Hinterrand 8 Gruppen dichtstehender Fiederborsten; bei Weibchen können es sogar 9 sein. Allgemein erscheinen die Gnathopoden der männlichen Tiere aber stärker beborstet.

**Pereopod 7** ist in Abbildung 7 zu sehen und erscheint sehr kräftig und die Segmente sind deutlich verkürzt. So ist der Carpus nur zweimal so lang wie breit. Die Segmente sind bedornt und besitzen am hinteren Rand nur sehr kurze Borsten (Abb. 7).

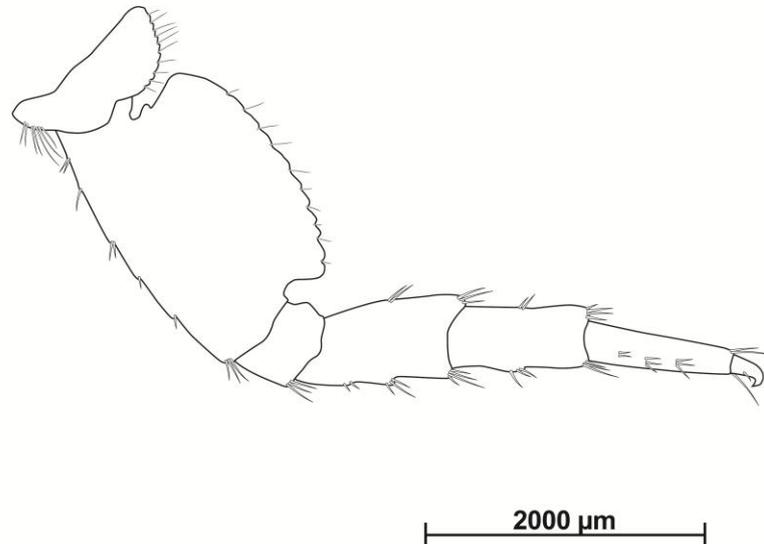


Abbildung 7: *Dikerogammarus villosus* – Pereopod 7 ♂ (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

Die zweite **Epimeralplatte** läuft spitz aus und trägt auf der Oberseite Gruppen verhältnismäßig langer Borsten (siehe auch Abb. 8). Auch die dritte Epimeralplatte ist posterior spitz verlängert. Sie trägt am hinteren Rand nur sehr wenige kurze Borsten.

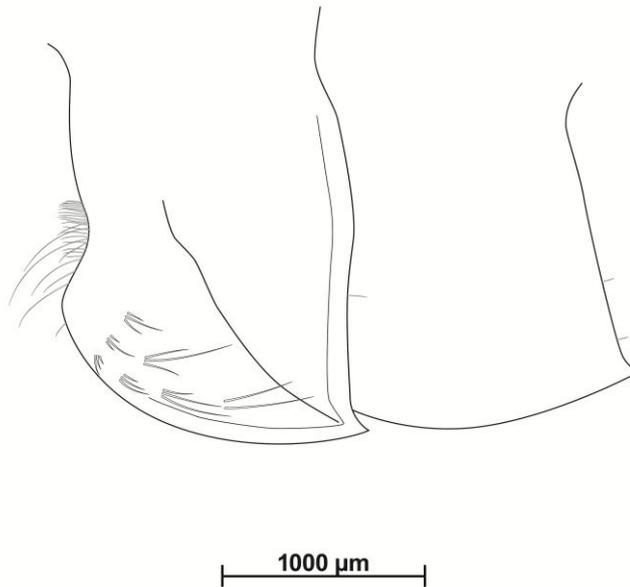


Abbildung 8: *Dikerogammarus villosus* – Epimeralplatten 2&3 ♂ (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

Ein wichtiges Bestimmungsmerkmal befindet sich auf den ersten beiden **Urosomsegmenten**. Bereits makroskopisch sind dorsal in der Mitte der Segmente hohe Tuberkel zu erkennen. Diese sind konisch zulaufend oder zylindrisch und weisen in der Regel 3-5 Dornen und wenige Borsten auf (Abb. 9). Die ebenfalls bedornete Erhebung auf dem dritten Urosomsegment ist nicht ganz so auffallend. Die Höcker auf den Urosomsegmenten sind ganz charakteristisch für *D. villosus*; bei sehr jungen Tieren fällt die Bestimmung der Art anhand dieses Merkmals allerdings schwer.

Wie in Abbildung 10 zu erkennen ist, übersteigt die Länge des Exopoditen von **Uropod 3** die des Pedunculus um mehr als das Doppelte. Am äußeren Rand sind 3 Dornengruppen zu finden, die am inneren Rand fehlen. Der Endopodit ist viermal kürzer als der Exopodit und trägt apikal einen Dorn, der bei manchen Individuen von einer langen Fiederborste begleitet ist. Bei weiblichen Tieren ist das letzte Uropodenpaar in einigen Fällen merklich kürzer als das Urosom.

Die Lappen des **Telsons** sind annähernd oval und besitzen 1-2 terminale Dornen und 2-7 kurze Borsten, die feinbefiedert sind.

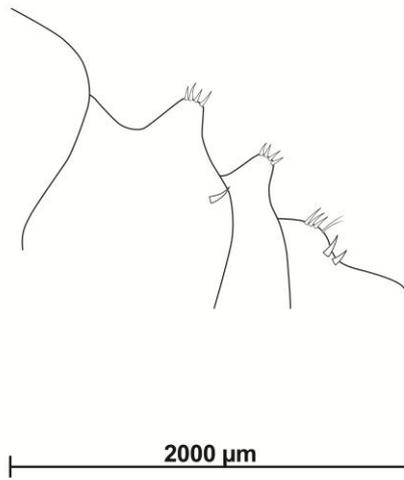


Abbildung 9: *Dikerogammarus villosus* – Urosomenhöcker ♂ (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

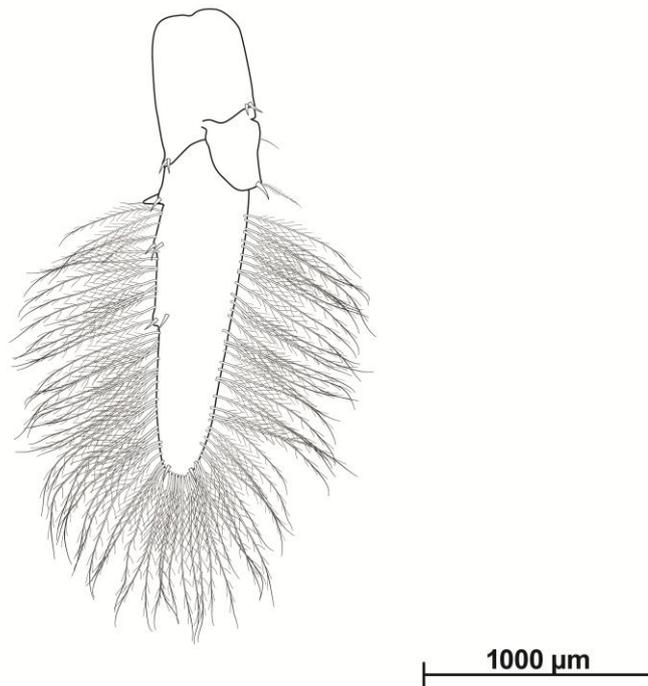


Abbildung 10: *Dikerogammarus villosus* – Uropod 3 ♂ (Stettiner Haff bei Kamminke; 53° 52,066 N; 14° 12,453 E; 04. April 2011; Tiefe: 0,5-1 m; Sal.: 0,3‰; IOW; leg./det.: K. Rudolph)

### 3 Ökologie

#### Salinität

*D. villosus* ist eine euryhaline Art (Bij de Vaate et al. 2002). In ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet kommt sie sowohl in Flüssen als auch in deren brackischen Mündungsgebieten vor (Jażdżewski & Konopacka, 1988).

In Laborexperimenten konnten Bruijs et al. (2001) feststellen, dass der Amphipode eine Salinität von 0,3‰ präferiert. Ein Anstieg des Salzgehalts auf 5 bzw. 10‰ hatte keine gravierenden Auswirkungen auf den Flohkrebs. Höhere Salinitäten (von bis zu 20‰) waren hingegen für einen Großteil der getesteten Individuen lethal; jedoch konnten einige Tiere auch unter diesen Bedingungen mehrere Wochen überleben. Erst eine Salinität von mehr als 25‰ übte sich auf den ponto-kaspischen Einwanderer umgehend tödlich aus.

In gefiltertem Wasser mit einem Salzgehalt von 0‰ und einer daraus resultierenden niedrigen Leitfähigkeit war die Überlebensrate der Krebse nicht ganz so hoch wie in ungefiltertem Habitat Wasser (mit 0,3‰). Ergänzend berichten Wijnhoven et al. (2003) von einer negativen Auswirkung von ionenarmen Wasser auf die Toleranz von *D. villosus* gegenüber hohen Temperaturen. In Wasser mit einer Salinität von 0,3‰ zeigte der Amphipode allerdings eine große Toleranz gegenüber unterschiedlichen Temperaturen (bei 1-25 °C ohne merkliche Beeinträchtigungen) (Bruijs et al. 2001). Daher lässt sie sich *D. villosus* auch als eurytherme Art bezeichnen.

#### Habitat

*Dikerogammarus villosus* ist in vielen verschiedenen Lebensräumen anzutreffen. Bevorzugt hält sich der Gammarid unter und zwischen Steinen, Kies und Geröll auf (Müller et al. 2001; MacNeil et al. 2010). An den Steinen klammert sich der Flohkrebs regelrecht fest und kriecht auch gerne in die Freiräume löchriger Steinen bzw. in Ritzen von vergossenen Steinschüttungen (Nesemann et al. 1995; Grabow et al. 1998). In reinem Sand oder Schlack ist in der Regel kein Vorkommen der Art zu beobachten (Devin et al. 2003; MacNeil et al. 2010); Grabow et al. (1998) konnten sie aber in Sand mit einzelnen Steinen finden.

Meist hält sich *D. villosus* in der Nähe von Buhnen und anderen Uferbefestigungen oder im Spülsaum auf (Zettler 1999a; Müller et al. 2001). MacNeil et al. (2010) berichten allerdings auch von Funden unter Bojen im offenen Wasser. Ebenso wurden Exemplare an Schiffsrümpfen gefunden (Nesemann et al. 1995). Auch das Aufsuchen von Algenbewuchs an Steinen und Spundwänden ist zu beobachten (Grabow et al. 1998; Müller et al. 2001).

Vor allem Jungtiere halten sich häufig im Bereich von Wurzeln und Makrophyten auf; diese dienen ihnen einerseits als Futter, bieten andererseits aber auch Schutz vor Prädatoren (Devin et al. 2003). Da ältere Tiere auch auf anderen Substraten vorkommen, wird so die intraspezifische Konkurrenz und vielleicht auch das Auftreten von Kannibalismus reduziert (Devin et al. 2003).

Laut Tittizer (1996) kommt der Amphipode in Seen und in langsamen und schnellen Fließgewässern vor, sucht aber zum Teil gerne strömungsärmere Bereiche hinter Buhnen auf (Zettler 1999a). Des Weiteren wurde der Krebs in Schwammkörpern des Gemeinen Schwamms (*Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1758)) und in den Schalen abgestorbener Seepocken (*Balanus improvisus* Darwin, 1854) gefunden (Grabow et al. 1998). Darüber hinaus war *D. villosus* in Ansammlungen der Gemeinen Kugelmuschel (*Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758)) und in den Gespinst-Anlagen von Köcherfliegenlarven der Art *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865 anzutreffen (Müller et al. 2001). Besonders häufig wurde das Auftreten bei Kolonien der Zebrauschel (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)) beobachtet (Müller et al. 2001; Gruszka & Woźniczka 2008).

### Ernährung

Ausführliche Laborexperimente zur Ernährung von *D. villosus* liefern Platvoet et al. (2007). Diese konnten zeigen, dass der omnivore Amphipode in der Lage ist, sich je nach Nahrungsangebot extrem vielseitig zu ernähren. Er trat als Detritus-Verwerter auf und bevorzugte die bereits faulenden Bereiche des dargebotenen Kamm-Laichkrauts (*Potamogeton pectinatus* L.). Ebenso konnte das Abgrasen des Biofilms von Kieselsteinen und die Aufnahme von Mikroalgen beobachtet werden. Letzteres wird anscheinend vermehrt von den Jungtieren durchgeführt, dadurch könnte die innerartliche Konkurrenz verringert werden (siehe auch Platvoet et al. 2006).

Doch wie bereits der englische Name „Killer shrimp“ vermuten lässt, zeigte *D. villosus* in den Experimenten auch räuberisches Verhalten. Eine Vielzahl von Makroinvertebraten (sowohl freischwimmende als auch benthische - von Parasiten bis Prädatoren) dienten dem Flohkrebs als Beute. So wurden beispielsweise Wasserasseln (*Asellus aquaticus* (Linné, 1758)), Zuckmückenlarven (*Chironomus* sp.), Fischegel (*Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761)), Puppen der Großen Pechlibelle (*Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820)) und auch andere Gammariden (siehe auch Dick et al. 2002) von *D. villosus* angegriffen. Van Riel et al. (2009) konnten anhand von Isotop-Analysen feststellen, dass sich der Große Höckerflohkrebs auf einer hohen trophischen Ebene befindet. Auch Fischeier etwa von der Großen Maräne

(*Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758)) oder der Groppe (*Cottus gobio* Linnaeus, 1758) blieben nicht von dem Amphipoden verschont (siehe auch Casellato et al. 2007). Oftmals wurde die jeweilige Beute auch nur angegriffen und nicht oder nur teilweise gefressen. Ebenso berichten Platvoet et al. (2007) vom Verzehr frischproduzierter Byssusfäden von *D. polymorpha*. Des Weiteren konnte die Wiederaufnahme der eigenen Fäkalien (Koprophagie) beobachtet werden. Darüber hinaus gibt es Berichte von Kannibalismus und der Verwertung von Häutungsüberresten und Kadavern (Bruijs et al. 2001; Van Riel et al. 2009).

### Reproduktion

Die Reproduktion betreffend sind bei der Art einige Aspekte vorzufinden, die für erfolgreiche invasive Arten typisch sind (Bij de Vaate et al. 2002).

So tragen die Weibchen eine teilweise große Anzahl verhältnismäßig kleiner Eier (Kley & Maier, 2003). Pöckl (2009) berichtet von einem Weibchen mit 194 Eiern im Marsupium. Die Entwicklung der Eier ist Temperatur abhängig, vollzieht sich aber z.T. deutlich schneller als bei heimischen Gammariden (Pöckl, 2007). Beim Schlupf sind die Jungtiere etwa 1,8 mm groß (Devin et al., 2004). Anschließend ist eine hohe Wachstumsrate zu beobachten. Je nach Geschlecht und Jahreszeit kommt es zu einer Größenzunahme von bis zu 1,6 mm pro Woche (Pöckl, 2009). Im Verhältnis zu der Größe adulter Tiere sind die Jungtiere sehr früh geschlechtsreif (Devin et al., 2004). In den warmen Monaten wird die Geschlechtsreife nach nur vier Wochen erreicht. Bei 10-15 °C dauert es einen Monat länger. Devin et al. (2004) konnten eiertragende Weibchen finden, die nur 6 mm groß waren. Laut Pöckl (2009) sind tragende Weibchen in dieser Größe aber eher selten zu finden. Gerade wenn im Winter weniger weibliche als männliche Tiere in der Population vorhanden sind, werden die größeren Weibchen bevorzugt zur Reproduktion gewählt (Pöckl, 2009). Von einem jahreszeitlichen Wechsel der Geschlechterverhältnisse berichtet auch Ciolpan (1987). Die beiden letztgenannten Autoren beschäftigten sich mit aus der Donau stammenden *D. villosus* - Populationen.

Innerhalb einer Population aus der Mosel waren das gesamte Jahr über mehr Weibchen als Männchen zu finden (Devin et al., 2004). Auch konnten bei dieser Population das gesamte Jahr über tragende Tiere beobachtet werden. Jedoch war die Reproduktion im Winter niedriger als in den anderen Monaten des Jahres. Besonders viele Jungtiere konnten Mitte April, im August und Mitte Oktober gefunden werden. Diese Tatsache spricht dafür, dass es drei Generationen pro Jahr gibt (Devin et al., 2004). Auch bei der Population aus der Donau berichtet Pöckl (2009) von drei Generationen und bis zu 14 Cohorten. Bei dieser und den von

Ciolpan (1987) und Kley & Maier (2003) beschriebenen Populationen ist – im Gegensatz zu der Population aus der Mosel – eine Unterbrechung in der jährlichen Reproduktion zu sehen gewesen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass *D. villosus* aufgrund der frühen Geschlechtsreife und des schnellen Wachstums eine kurze Generationszeit hat. Der Amphipode ist sehr reproduktiv und es kommt im Laufe des Jahres zu mehreren Generationen. Auch dass in den für die Fortpflanzung wichtigen Monaten das Geschlechterverhältnis z.T. deutlich auf Seite der Weibchen liegt und die große Zahl an Nachkommen pro Weibchen, sind relevante Faktoren für einen hohen Fortpflanzungserfolg (Devin et al., 2004; Pöckl, 2009).

### Wechselwirkungen mit der Umwelt

In der Regel ist das invasive Auftreten von *D. villosus* in einem neuen Areal mit gravierenden Folgen für die dortige Biozönose verbunden. Andere Gammaridae werden beispielsweise aus ihren angestammten Habitaten gedrängt, wenn sich die ökologischen Nischen zu sehr überschneiden (Devin et al., 2003). Manche Arten verschwinden auch ganz aus dem jeweiligen Verbreitungsgebiet (Devin et al., 2003). Doch nicht nur die auftretende Konkurrenz, sondern auch das prädatorische Verhalten von *D. villosus* spielt hier eine wesentliche Rolle (Platvoet et al., 2007).

Tendenziell können eher invasive als heimische Arten mit *D. villosus* koexistieren (Grabow et al., 1998; Baçela et al., 2008). Jedoch wird z.B. auch der nordamerikanische Einwanderer *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 aus manchen Gebieten verdrängt (Grabowski et al. 2007; Fiedler et al. 2009). Ebenso scheint es relevant zu sein, wie lange sich *D. villosus* schon in dem neubesiedelten Gebiet etablieren konnte. So kommen *D. villosus* und *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) manchmal in demselben Gebiet vor, obwohl die beiden Arten verhältnismäßig ähnliche ökologische Nischen bilden (Müller et al., 2001); an anderen Orten wurde *D. haemobaphes* jedoch bereits von *D. villosus* verdrängt (Van der Velde et al., 2000). Ebenso kann der Fischbestand durch das Auftreten von *D. villosus* beeinflusst werden. Zum einen dient der Flohkrebs z.B. für Flussbarsche (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) als mögliche Nahrungsquelle (Eckmann et al., 2008), zum anderen kann er aber auch selbst Prädationsdruck auf Fische ausüben. Dies geschieht indem der Amphipode die Eier der Fische frisst bzw. beschädigt (Casellato et al., 2007; Platvoet et al., 2007).

Vielseitige Wechselwirkungen treten zwischen *D. villosus* und der Zebramuschel (*D. polymorpha*) auf. Da die Muschel ebenfalls aus dem ponto-kaspischen Raum stammt, konnten sich beide Arten über lange Zeit wechselseitig anpassen (Devin et al., 2003). Auf diese Co-

Evolution könnte beispielweise die Farbgebung des Amphipoden zurückzuführen sein. Cărașu (1943) merkt an, dass die dunkle Färbung mit den gelben Streifen den Muschelschalen von *D. polymorpha* und den Gehäusen von Schnecken der Gattung *Neritina* sehr ähnlich sieht.

*D. villosus* kommt oft in Zebrauschel-Kolonien vor (z.B. Müller et al. 2001; Gruszka & Woźniczka 2008). Gerade auf sandigen Böden, die der Amphipode sonst nicht häufig besiedelt, bieten die Muscheln ein abwechslungsreiches Habitat und Schutz vor Fraßfeinden (Devin et al., 2003; Gruszka & Woźniczka 2008). Des Weiteren werden durch die Biodeposition von *D. polymorpha* mögliche Beutetiere für den Flohkrebs angelockt (Gergs & Rothhaupt, 2008). In Laborexperimenten von Gergs & Rothhaupt (2008) wurden lebendige Zebrauscheln teilweise von *D. villosus* gemieden. Möglicherweise ist diese Tatsache darauf zurückzuführen, dass die Muschel Ammonium-Ionen ausscheiden (Gergs & Rothhaupt, 2008). Hierbei ist allerdings anzumerken, dass die Experimente in abgeschlossenen Behältern durchgeführt wurden und die Ammonium-Ionen sich in einem natürlichen Gewässer wahrscheinlich nicht lokal so stark ansammeln würden.

Umgekehrt kann auch der Amphipode als Habitat für *D. polymorpha* dienen. Die Muschel kann sich mit ihren Byssusfäden an den Krebs anheften (Cărașu, 1943). Ebenso kann die Muschel davon profitieren, dass *D. villosus* mitunter *C. curvispinum* dezimiert (in Van Riel et al., 2006; Fiedler et al. 2009).

Doch die Anwesenheit des Amphipoden kann auch negative Auswirkungen auf die Muschel haben. Es kann vorkommen, dass *D. villosus* die frischproduzierten Byssusfäden von *D. polymorpha* frisst (Platvoet et al., 2007). Ebenfalls wird von Platvoet et al. (2007) vermutet, dass der Flohkrebs die Larven von *D. polymorpha* konsumieren könnte.

#### 4 Verbreitung

Ursprünglich stammt *D. villosus* aus dem pontokaspischen Raum. Dort besiedelt die Art vor allem die Unterläufe der ins Kaspische und Schwarze Meer mündenden Flüsse Wolga, Dniepr und Donau sowie das Asowsche Meer (Mordukhai-Boltovskoi 1964). Aus einer Bucht im Asowschen Meer stammen auch die ersten von Sowinski (1894) beschriebenen Exemplare.

Im letzten Jahrhundert breitete sich die Art entlang des sogenannten ‚southern migration corridor‘ aus und konnte immer weiter stromaufwärts der Donau gefunden werden (Muskó 1994; Bij de Vaate et al. 2002). Ende der achtziger Jahre gelang es Nesemann et al. (1995) *D. villosus* im österreichischen Donauabschnitt und 1992 erstmals im deutschen Teil des Flusses nachzuweisen. Nachdem 1992 der Main-Donau-Kanal geöffnet wurde, konnte sich der Einwanderer rasch über Main und Rhein nach Norden hin ausbreiten (Tittizer 2001). So war *Dikerogammarus villosus* schon zwei Jahre nach der Öffnung des Kanals im niederländischen Rhein vertreten (Bij de Vaate & Klink 1995).

Anschließend begann sich der Gammarid nach Osten über den Mittelland-Kanal in die norddeutschen Flüsse Weser, Elbe und Havel auszubreiten (Grabow et al. 1998; Zettler 1999a; Rudolph 2000). Über den Oder-Spree- und den Oder-Havel-Kanal gelangte *D. villosus* in die Oder (Müller et al. 2001). Der erste Fund in einer Ostsee-Lagune folgte 2002 im Stettiner Haff (Gruszka & Woźniczka 2008).

Doch *D. villosus* verbreitete sich nicht nur aus westlicher Richtung bis hin zu den Küstengewässern der Ostsee, auch der ‚central migration corridor‘, der das Schwarze Meer über das Flusssystem Mitteleuropas mit der Ostsee verbindet (Bij de Vaate et al. 2002), wurde von der Art genutzt. Über Dnjepr, Prypjat, den Dnjepr-Bug-Kanal, und den Bug breitete sich die Art bei in die Weichsel (2007) aus (Baćela et al. 2008). In der Weichselmündung konnte der Krebs im September 2009 bei der Stadt Swibno, die etwa 500 m von der Ostsee entfernt liegt, gefunden werden (Jażdżewski & Grabowski 2011; Konopacka A, 2011, persönliche Mitteilung).

Ein Jahr später berichten Dobrzycka-Krahel & Rzemykowska (2010) von einem Fund aus der Danziger Bucht. Dieser wurde jedoch nach einer Flut verzeichnet, bei der wahrscheinlich Individuen aus der Weichselmündung in die Danziger Bucht gelangt sind (Konopacka A, 2011, persönliche Mitteilung) und es ist fraglich ob auf Dauer wirklich schon stabile *D. villosus*-Population in der Danziger Bucht anzutreffen ist.

In anderen Teilen Europas schreitet die Ausbreitung von *D. villosus* derweilen immer weiter fort. Sowohl in Weißrussland (Mastitsky & Makarevich, 2007) und der Tschechischen

Republik (Berezina & Ďuriš, 2008), als auch in den großen Flüssen Frankreichs und den alpinen Seen (bis hin nach Italien) (Devin et al. 2001; Bollache et al. 2004; Casellato et al. 2006) ist der Amphipode zu finden. Im letzten Jahr schaffte der Krebs sogar den Sprung auf eine der Britischen Inseln (MacNeil et al. 2010).

Eine auf das Verbreitungsgebiet in der Ostsee bezogenen Karte ist in Abbildung 11 zu sehen.

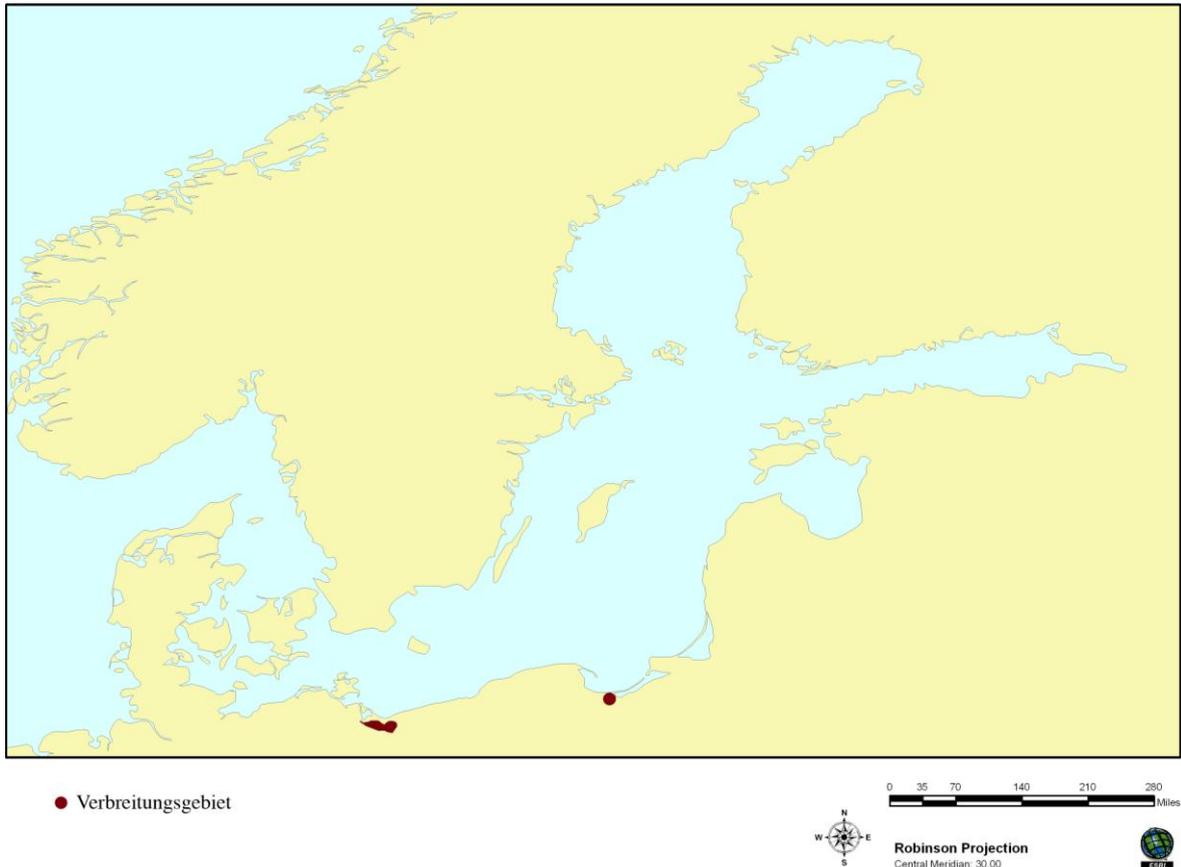


Abbildung 11: *Dikerogammarus villosus* – Verbreitung in der Ostsee

## 5 Literaturverzeichnis

- Baçela K.; M. Grabowski and A. Konopacka (2008): *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda) enters Vistula – the biggest river in the Baltic basin. – Aquatic Invasions (2008) Volume 3, Issue 1: 95-98
- Barnard, J.L. & C.M. Barnard (1983): Freshwater Amphipoda of the World II. Handbook and Bibliography. - Hayfield Associates Mt. Vernon, Virginia: 537-538
- Bij de Vaate, A. and A. G. Klink (1995). *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. *Lauterbornia* 20:51–54
- Bij de Vaate, A.; K. Jazdzewski; H. A.M Ketelaars; S. Gollasch, and G. Van der Velde (2002): Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(7): 1159-1174
- Berezina, N.A. & Z. Ďuriš (2008): First record of the invasive species *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Vltava River (Czech Republic). – *Aquatic Invasions* Vol. 3, Issue 4: 455-460
- Bollache, L.; S. Devin; R. Wattier; M. Chovet; J.-N. Beisel; J.-C. Moreteau & T. Rigaud (2004): Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. – *Arch. Hydrobiol.* 160 1: 57-66
- Bousfield, E.L. (1977): A new look at the systematics of gammaroidean amphipods of the world. – *Crustaceana Suppl.* 4: 282-316
- Brujjs, M. C. M., B. Kelleher, G. Van der Velde, and A. Bij de Vaate (2001). Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: indicators of further dispersal via ballast water transport. *Archiv für Hydrobiologie* 152:633–646
- Casellato, S.; G. La Piana, L. Latella & S. Ruffo (2006): *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda, Gammaridae) for the first time in Italy', *Italian Journal of Zoology*, 73: 1, 97 — 104
- Casellato, S.; A. Visentin and G. La Piana (2007): The predatory impact of *Dikerogammarus villosus* on fish. – *Gherardi: Biological Invaders in Inland Waters*, ch 27, pg 495-506

- Cărăușu, S. (1943): Amphipodes de Roumanie: I. Gammaridés de type caspien. *Institutul de Cercetari Piscicole al Romaniei. Monographia*, 1. Imprimeria Nationala Bucuresti: Bucarest, Romania. 293, LXXXV plates pp (bestellt)
- Ciolpan, O. (1987): Zur Fortpflanzung von *Dikerogammarus villosus* (Sow.) Mart. (Crustacea – Amphipoda) im „Eisernes Tor“-Stausee (Bahna-Golf, 1983-1984). - *Revue roumaine de biologie - Série de biologie animale* 32: 71-74
- Cristescu, M.E.A. & D.N. Hebert (2005): The “Crustacean Seas“ – an evolutionary perspective on the Ponto-Caspian peracarids. – *Can. J. Aquat. Sci.* 62: 505-517
- Devin, S.; J.N. Beisel; V. Bachmann & J.C. Moreteau (2001): *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): another invasive species newly established in the Moselle river and French hydrosystems. – *Ann. Limnol.* 37 (1): 21-27
- Devin, S.; C. Piscart; J-N. Beisel and J. C. Moreteau (2003). Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. *Archiv für Hydrobiologie* 158:43–56
- Devin, S.; C. Piscart; J.-N. Beisel and J.-C. Moreteau (2004): Life History Traits of the Invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. - *Internat. Rev. Hydrobiol.* **89** 2004 1 21–34
- Dick, J. T. A.; D. Platvoet, and D. W. Kelly (2002): Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(6): 1078-1084
- Dobrzycka-Kraheil, A. & H. Rzemykowska (2010): First records of Ponto-Caspian gammarids in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). - *Oceanologia*, **52** (4): 727–735.
- Eckmann, R.; M. Mörtl; D. Baumgärtner; C. Berron; P. Fischer; D. Schleuter & A. Weber (2008): Consumption of amphipods by littoral fish after the replacement of native *Gammarus roeseli* by invasive *Dikerogammarus villosus* in Lake Constance. - *Aquatic Invasions* Vol. 3, Issue 2: 187-191
- Eggers, T. O. & A. Martens (2001): Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. *Lauterbornia* 42: 1-68
- Fiedler, S.; W. Kleinstüber; M. Krech & E. Arndt (2009): Aktuelle Ausbreitung von Neozoen in Elbe-Zuflüssen Sachsen-Anhalts. – *Lauterbornia* **67**: 163-179
- Gergs, R. & K.-O. Rothhaupt (2008): Effects of zebra mussels on a native amphipod and the invasive *Dikerogammarus villosus* : the influence of biodeposition and structural complexity. - *Journal of the North American Benthological Society* 27, 3: 541-548

- Grabow, K.; Eggers, T. O. & Martens, A. (1998): *Dikerogammarus villosus* Sovinsky (Crustacea: Amphipoda) in norddeutschen Kanälen und Flüssen. – *Lauterbornia* 33: 103-107
- Grabowski, M.; K. Bacela & A. Konopacka (2007): How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. - *Hydrobiologia* 590:75–84
- Gruszka, P. & A. Woźniczka (2008): *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1894) in the River Odra estuary – another invader threatening Baltic Sea coastal lagoons. – *Aquatic Invasions* Volume 3, Issue 4: 395-403
- Institut für Ostseeforschung, Warnemünde (2011): Datenbank – AG Ökologie benthischer Organismen
- Jażdżewski, K. & A. Konopacka (1988): Notes on the Gammaridean Amphipoda of the Dniester River Basin and eastern Carpathians. – *Crustaceana Supplement* 13: Studies on Amphipoda: 72-89
- Jażdżewski, K.; A. Konopacka & . Grabowski (2002): Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea, Amphipoda) recently invading Polish waters. - *Contributions to Zoology*, 71 (4) (2002)
- Jażdżewski K. & M. Grabowski (2011): Alien Crustaceans Along the Southern and Western Baltic Sea. – *In the Wrong Place - Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts Invading Nature*. - Springer Series in Invasion Ecology, 2011, Volume 6, Part 3, 323-344
- Kley, A. & G. Maier (2003): Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal. – *Archiv für Hydrobiologie* **156** 4: 457-469
- Lincoln, R.J. (1979): *British marine amphipoda: Gammaridea* – British Museum (Natural History) London
- MacNeil, C; D. Platvoet; J.T.A. Dick; N. Fielding; A. Constable; N. Hall; D. Aldridge; T. Renals & M. Diamond (2010): The Ponto-Caspian ‘killer shrimp’, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), invades the British Isles. - *Aquatic Invasions* Volume 5, Issue 4: 441–445
- Martynov, A.V. (1919): Sur les Crustacés superieurs des environs de Rostov sur Don. - *Protokoly zasėdaniĵ Obščestva Estestvoispytatelej pri Severo-Kavkazskom Gosudarstvennom Universitete*: 39-53

- Martynov, A.V. (1925): Gammarids of the lower reaches of the Dnieper - Trudy Vseukrainskoj Gosudarstvennoj Cernomorsko-Azovskoj Naučno-Promyšlovoj Opytnoj Stancii : 133-153
- Mastitsky, S.E. & O.A. Makarevich (2007): Distribution and abundance of Ponto-Caspian amphipods in the Belarusian. - Aquatic Invasions Vol. 2, Issue 1: 39-44
- Mordukhai-Boltovskoi, FD (1964): Caspian Fauna Beyond the Caspian Sea. – Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie **49** 1: 139-176
- Müller, J. & S. Schramm (2001): A third *Dikerogammarus* invader is located in front of Vienna – Lauterbornia 41: 49-52
- Müller, O.; M. L. Zettler und P. Gruszka (2001): Verbreitung und Status von *Dikerogammarus villosus* (Sovinski 1894) (Crustacea: Amphipoda) in der mittleren und unteren Strom-Oder und den angrenzenden Wasserstraßen. – Lauterbornia 41: 105-112
- Muskó, I.B. (1994): Occurrence of Amphipoda in Hungary since 1853. – *Crustaceana* **66** (2): 144-152
- Nesemann, H.; M. Pöckl and K. J. Wittmann (1995): Distribution of epigeal Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). – *Miscellanea Zoologica Hungarica* 10: 49-68
- Platvoet, D.; J.T.A. Dick, N. Konijnendijk & G. van der Velde (2006): Feeding on microalgae in the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). - *Aquatic Ecology* 40:237 –245
- Platvoet, D.; G. van der Velde & J.T.A. Dick (2007): Flexible omnivory in *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Amphipoda). – In: Platvoet, D. (2007): *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) an amphipod with a bite: 31-52
- Pöckel, M. (2007): Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. – *Freshwater Biology* (2007) 52: 50-63
- Pöckel, M. (2009): Success of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* by life history traits and reproductive capacity. – *Biol Invasions* (2009) 11: 2021-2041
- Ponyi, E. (1956): Ökologische, ernährungsbiologische und systematische Untersuchungen an verschiedenen *Gammarus*-Arten. – *Archiv für Hydrobiologie* 52 (3): 367-387

- Rudolph, K. (2000): Gebietsfremde malakostrake Krebse im mittleren Teil Brandenburgs. Aktueller Stand der Verbreitung. – Neozoen 3: 10-11
- Sowinski, B., 1894. Rakoobraznyia Azovskago Moria. Zapiski Kievskago Obscestva Estestvoispytatelej **13**: 289-405 (auf Russisch)
- Stock, J. H., (1974): The systematics of certain Ponto-Caspian Gammaridae (Crustacea, Amphipoda). - Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut, 70: 75-95
- Tittizer, T. (1996): Vorkommen und Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den Bundeswasserstraßen.: - In Gebhardt, H.; R. Kinzelbach & S. Schmidt-Fischer (eds.): Gebietsfremde Tierarten – Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope - Situationsanalyse: 49-86, Landsberg
- Tittizer, T. (2001): Neozoen in mitteleuropäischen Gewässern. – Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Bd 22, S. 59-74
- Van Riel, M. C.; G. van der Velde & A. bij de Vaate (2009): Interference competition between alien invasive gammaridean species. – Biol Invasions 11: 2119-2132
- Van der Velde, G., S. Rajagopal; B. Kelleher; I.B. Musko & A. Bij de Vaate (2000): Ecological impact of crustacean invaders: General considerations and examples from the Rhine River. – In: Von Vaupel Klein, I.C. & F.R. Schram (eds), The biodiversity crisis and Crustacea. Crustacean Issues **12**: 3–33.
- Wijnhoven, S. M.C. van Riel and G. van der Velde (2003): Exotic and indigenous freshwater gammarid species: physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water. - Aquatic Ecology 37: 151-158, 2003
- Zettler, M.L. (1999a): Erstnachweis von *Dikerogammarus villosus*. (Sowinski, 1894) und Wiederfund von *Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975 in Mecklenburg-Vorpommern (Crustacea: Amphipoda). – Arch. Freunde Naturg. Mecklenb. XXXVIII