

# Watt krabbelt denn da? Ein Vergleich der drei küstenbewohnenden Krabbenarten *Carcinus maenas*, *Hemigrapsus takanoi* und *Hemigrapsus sanguineus* auf Sylt

Enge, Alexander; alexander.enge@gmx.de  
Griesbaum, Frederic; f.griesbaum@gmx.de

## Abstract

The green crab *Carcinus maenas* is a common littoral crab and belongs to the most invasive species on earth. Due to human transport systems across the oceans, this species had the opportunity to spread worldwide. But for several years new species from Asia invade the former home waters of *Carcinus maenas* and are threatening its own territory: *Hemigrapsus* spp. It is not clear yet how the impact of the alien crab influences the green crab, but worries exist because the number of *Carcinus maenas* has locally decreased while numbers of *Hemigrapsus* spp. increased enormously at the same time. Furthermore, the distribution of the species, respectively, varies strongly: *Hemigrapsus takanoi* seems to prefer oyster benches whereas *Hemigrapsus sanguineus* inhabits rocky groynes, only 650m separated from each other. In the experiments, no obvious competition between the crabs was seen, but *Hemigrapsus takanoi* tended to appear more aggressive.

## Introduction / Einleitung

Im Sylter Watt wird das Leben durch die Gezeiten stark beeinflusst. Das Wattenmeer zeichnet sich durch lange Trockenzeiten aus, die zweimal am Tag bei Niedrigwasser ihren Höhepunkt erreichen. Der tägliche Ablauf von Ebbe und Flut bewegt den Boden und sorgt für eine sich stetig verändernde Umwelt. Dies führt zu einer einzigartigen Flora und Fauna, die an den Gezeitenwechsel angepasst sind und neue Nischen besetzen. Viele Organismen sind bedeutend für das sensible Ökosystem und übernehmen eine Schlüsselrolle. Bivalvia wie Miesmuscheln *Mytilus edulis* bilden Muschelbänke und bieten somit Hartsubstrat, welches wiederum als Rückzugsmöglichkeit für Tiere verschiedenster Gattungen dient. Im juvenilen postlarvalen Stadium nutzen beispielsweise gemeine Strandkrabben *Carcinus maenas* diese Bänke, um sich vor Fraßfeinden und der Trockenheit zu schützen. Gleichzeitig ernähren sie sich unter anderem vom Fleisch junger Muscheln und grenzen so die Populationsgröße der Miesmuschel ein. Doch fressen die Krabben nicht nur, sondern gelten auch in sämtlichen Entwicklungsstadien als Nahrungsgrundlage weiterer Prädatoren. Die Larven sind Nahrungsgrundlage für viele Filtrierer, Jungtiere werden von adulten Artgenossen oder Fischen gefressen und die ausgewachsenen Exemplare gelten als Beute von Seevögeln, Fischen oder gar Säugetieren wie Seehund

und Mensch. Dementsprechend kommt der gemeinen Strandkrabbe immense Wichtigkeit im Sylter Wattenmeer-Ökosystem zu (Thiel & Dornedde, 1994).

Jedoch treten immer wieder Veränderungen auf und ein empfindliches Gleichgewicht droht zu kippen. Zum Beispiel wurde die europäische Auster *Ostrea edulis* durch menschliche Aufzuchten der pazifischen Auster *Magallana gigas* entlang der Atlantikküste stark verdrängt, gilt heutzutage als vom Aussterben bedroht und kommt im Sylter Watt sogar gar nicht mehr vor (Reise et al., 1989). Da auch die pazifische Felsenauster Bänke bildet und dafür wiederum Hartsubstrat benötigt, bewuchert sie Miesmuschelbänke und sorgt so auch für den Rückgang dieser Muschelart. Demzufolge hat diese Auster als Eindringling starken Einfluss auf die vorherrschende Ökosystem und wird als invasiv eingestuft, da sie bereits vorhandene Nischen beansprucht und Arten verdrängt (Gutow & Buschbaum, 2019). Ähnlich ist es seit Jahren bei der Einwanderung der Krabbenarten der asiatischen Strandkrabbe *Hemigrapsus sanguineus* und der asiatischen Pinselkrabbe *Hemigrapsus takanoi* in Europa und Nordamerika zu beobachten, die jetzt eine potentielle Gefahr für die im Wattenmeer vorkommende gemeine Strandkrabbe *Carcinus maenas* darstellt (Jungblut et al., 2017). An der amerikanischen Pazifikküste beispielsweise

wurde bereits eine abnehmende Zahl von *Carcinus maenas* in Zusammenhang der ansteigenden Zahl der *Hemigrapsus* spp. festgestellt (Jensen et al., 2002). 1993 wurden erstmals einzelne Tiere von *Hemigrapsus takanoi* in Deutschland gesichtet (Geburzi et al., 2015), reproduktive Populationen stammen allerdings von später aus Frankreich über die Niederlande eingewanderten Tieren ab. Selbiges gilt analog auch für die Schwesterart *Hemigrapsus sanguineus* (Geburzi et al., 2015). Beide leben seit 2007 auch im norddeutschen Wattenmeer, verbreiten sich kontinuierlich und bilden große Populationen (Geburzi et al., 2015). Daher stellt sich nun die Frage, ob die

Sylter *Carcinus maenas* unter den eingewanderten Tieren als direkte Konkurrenten zu leiden hat. Hinweise, dass eingewanderte *Hemigrapsus sanguineus* einen negativen Einfluss auf die einheimische Fauna nehmen kann, wurde beispielhaft bereits an *Mytilus edulis* in Frankreich nachwiesen (Brousseau et al., 2014).

In dieser Studie soll nun untersucht werden, in welchen Dichten die verschiedenen Krabbenarten zahlenmäßig an verschiedenen Standorten im Watt auftreten und ob die Neozoen ernst zu nehmende Konkurrenz um Nahrung darstellen.

## Material & Methods / Material & Methoden

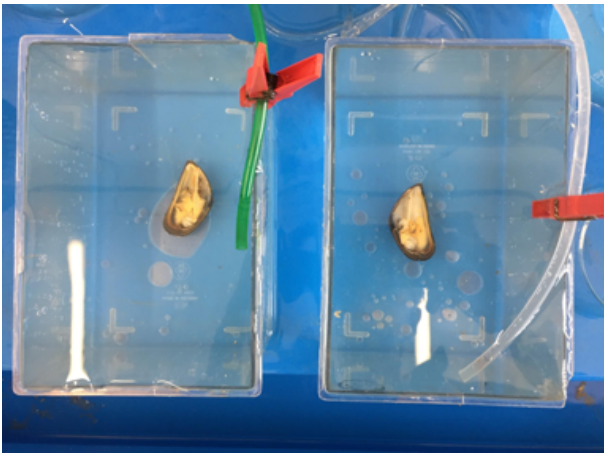
### Beprobung

Um die Populationsdichten der europäischen Strandkrabbe *Carcinus maenas*, der asiatischen Strandkrabbe *Hemigrapsus sanguineus* und der asiatischen Pinselkrabbe *Hemigrapsus takanoi* zu bestimmen, wurden Ende September 2019 an zwei verschiedenen Standorten des Lister Watts bei Niedrigwasser Bestandsaufnahmen vorgenommen (Abb. 1). Die Uhrzeit variierte und richtete sich nach dem niedrigsten Wasserstand. Vor Ort wurde zufällig ein Quadratmeter bestimmt und auf Krabben untersucht. Dafür wurde der abgesteckte Bereich zunächst oberflächlich abgesucht und danach sämtliches Hartsubstrat wie

Muscheln oder Steine ausgehoben und umgewälzt. Dabei wurden nur Krabben gewählt, deren Carapaxdurchmesser (CPD) mindestens 10mm groß war, und in einem Eimer gesammelt. Dieser Vorgang wurde je Standort fünfmal wiederholt. Danach wurden sie im Labor gezählt, die Art bestimmt, das jeweilige Geschlecht identifiziert, der CPD ausgemessen und die zu kleinen Individuen aussortiert. Für spätere Versuche wurden geeignete Krabben mit einem CPD von zwei bis drei Zentimetern in artspezifischen Kunststoff-Aquarien aufbewahrt (ca. 8l-Fassungsvolumen, mit permanenter Frischwasserzufuhr aus der



**Abb. 1.** Positionen der Standorte zur Ermittlung der Populationsdichten. Die grüne Markierung zeigt die Austernbank, die orangene die Steinbühne am Königshafen in List auf Sylt, Deutschland. Oben rechts wird die komplette Insel Sylt dargestellt. Der rote Kasten markiert den Beprobungsort. Das Bild wurde mithilfe von Satellitenaufnahmen erstellt (© Google Earth).



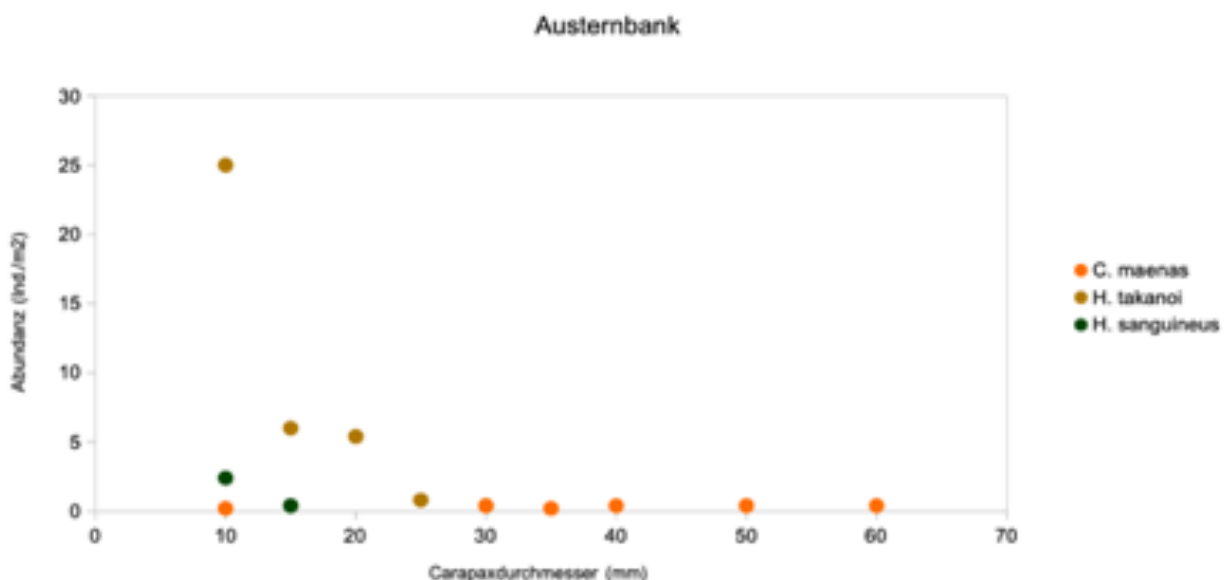
**Abb. 2.** Aufsicht auf die beiden “Arena”-Becken für die Verhaltensversuche. Zu erkennen sind die Schläuche zur Frischwasserversorgung sowie die angebotene Miesmuschel (*Mytilus edulis*) als Nahrungsquelle.

Nordsee, Sediment, Unterschlupfmöglichkeiten wie Muschelschalen und einigen Makroalgen).

#### Verhaltensexperiment

Um eine mögliche Konkurrenz zwischen der einheimischen und den beiden invasiven Krabben festzustellen, wurden die Tiere in verschiedenen interspezifischen Artenkonstellationen in Arenen beobachtet. Dabei wurde eine einzige Nahrungsressource (hier: frisch aufgebrochene und halbierte Miesmuschel *Mytilus edulis*) zum Fraß angeboten. Zuerst wurde eine Art ins Becken platziert, dann abgewartet, bis diese zum Fraß ansetzt und anschließend mit einem Individuum einer anderen Art

konfrontiert. Entweder wurde zu einer fressenden *Carcinus maenas* eine *Hemigrapsus takanoi* oder eine *Hemigrapsus sanguineus* gesetzt. Zu einer *H. takanoi* oder einer *H. sanguineus* wurde jeweils eine *C. maenas* platziert. Wurde nach fünf Minuten der Fraß nicht aufgenommen, wurde das Experiment abgebrochen und neue Tiere auf Konkurrenzverhalten getestet. Als Konkurrenzverhalten und Zeichen der Verdrängung wurde ein “displacement” betrachtet, wobei die zuerst eingesetzte und fressende Krabbenart durch die später zugesetzte, artfremde Krabbe von der Nahrungsquelle so vertrieben wird, dass eine Wiederaufnahme des Fressens wenigstens kurzzeitig nicht möglich ist. War ein displacement erfolgreich, wurde der Versuch beendet und die getesteten Tiere in die artspezifischen Aquarien zurückgesetzt. Fand nach fünf Minuten ununterbrochenen Fraßes des ersten Individuums kein displacement statt, wurde der Durchlauf abgebrochen. Je Artenkonstellation wurde der Versuchsaufbau 12 oder 13 mal wiederholt. Zwei Arenen wurden vorbereitet. Diese wurden mit Frischwasser versorgt. Weder Sediment noch Unterschlupfmöglichkeiten wurde den Tieren angeboten, um möglichst wenig Ablenkung zu schaffen. Die Beobachtungen selbst fanden aus 0,5m-Distanz statt, um die Tiere nicht zusätzlich zu stressen. Damit der Fraß garantiert werden konnte, wurde den Krabben wenigstens 24h vor Versuchsdurchführung keine Nahrung zur Verfügung gestellt. Nachdem alle Artenzusammensetzungen ausreichend getestet wurden, wurden die Tiere gefüttert.



**Abb. 3.** Darstellung der Populationsdichten am Standort “Austernbank”. Je Krabbenart werden die Abundanzen der Individuen pro m<sup>2</sup> nach jeweiligem CPD ab 10mm aufgetragen.

## Results / Ergebnisse

### Populationsdichten der Krabben an ausgewählten Standorten

Im Folgenden sind die Abundanzen pro Quadratmeter gegen die jeweilige Größe der Tiere, dargestellt durch den Carapaxdurchmesser, aufgetragen, um einen Überblick über die Populationsdichte und -zusammensetzung darzustellen.

Für entsprechende Wertetabellen, siehe Anhang (Tab. 1).

Alle drei Arten kommen sowohl in der Austernbank als auch an der Steinbühne, den beiden untersuchten Habitaten, vor. Allerdings gibt es deutliche Unterschiede hinsichtlich der Populationsdichten sowohl zwischen den zwei Standorten als auch den Krabbenarten selbst (Abb. 3, 4). Während *C. maenas* in beiden Habitaten recht selten, dafür aber in teils beachtlichen Größen (60mm CPD) zu finden war, trat je Habitat eine der beiden invasiven Arten massig auf.

*H. takanoi* dominierte die Austernbank und *H. sanguineus* war auf der Steinbühne sehr abundant. Beide Arten zeigen allerdings mit zunehmender Größe abnehmend häufiges Vorkommen, Tiere mit mehr als 15mm CPD waren eher selten (siehe Abb. 3 und 4). An der Gesamtdichte gemessen trat *H. sanguineus* auf der Steinbühne am häufigsten auf (entspricht ca. 94% der vorgefundenen Tiere). Mit 54,6 Tieren pro Quadratmeter übertreffen sie damit auch die Dichte von *H. takanoi* auf der Austernbank (29,8 Ind./m<sup>2</sup>). Diese machen dort 83% aller Krabben aus.

### Verhaltensexperiment

In den Laborversuchen zur Nahrungskonkurrenz wurde deutlich, dass *H. takanoi* im Großteil der Durchführungen gegen *C. maenas* dominant war (10 von 13 Malen), während sie sich im Gegenzug von dieser auch in 50% der Fälle (6 von 12 Malen) vertreiben ließ (siehe Abb. 5).

*H. sanguineus* hingegen konnte *C. maenas* nur in 3 von 13 Versuchen vertreiben, und zeigte grundsätzlich weniger Interesse am angebotenen Futter. Zuerst ins Becken zur Muschel gegeben war die Art in 9 Versuchen nicht ein einziges Mal zum Fressen zu bewegen.

Beruhend auf der Anzahl der Versuchsreplikationen ergeben sich keine auffälligen Diskrepanzen im Verhalten der verschiedenen Geschlechter (siehe Anhang, Tab. 2) Bei allen Arten gab es sowohl inter- als auch intrageschlechtliche "displacements". Die einzige Ausnahme hierbei bilden männliche *H. sanguineus*, welche es in 5 Versuchen nicht vermochten, ein *C. maenas*-Männchen von der Muschel zu drängen (siehe Anhang, Tab. 2).

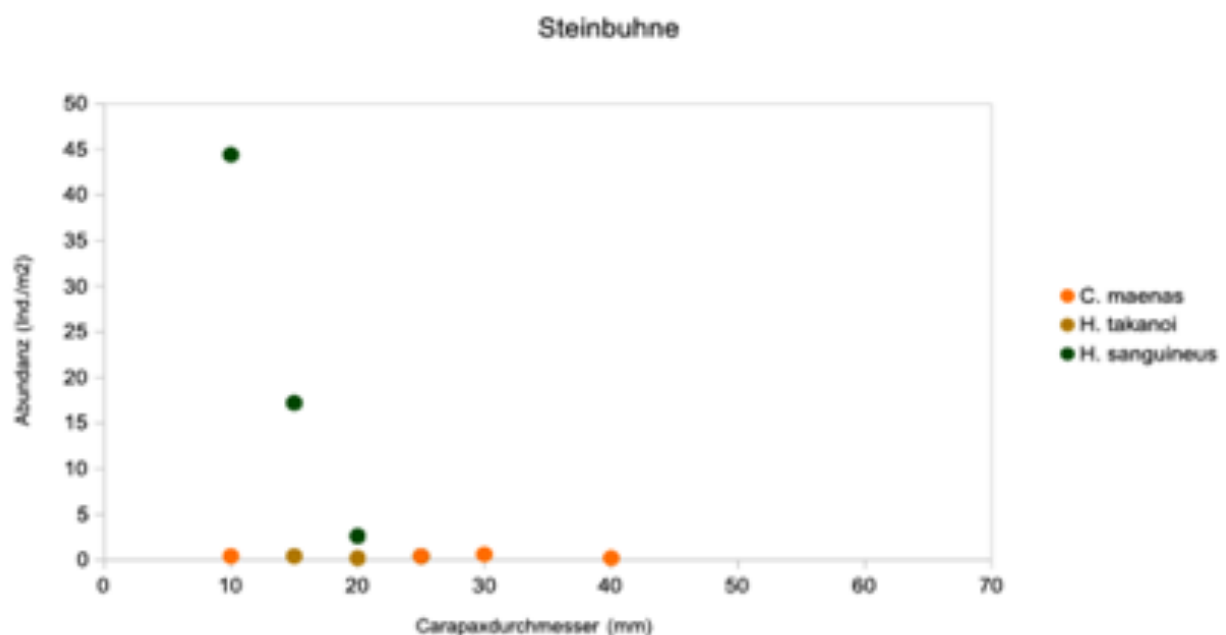


Abb. 4. Darstellung der Populationsdichten am Standort "Steinbühne". Je Krabbenart werden die Abundanzen der Individuen pro m<sup>2</sup> nach jeweiligem CPD ab 10mm aufgetragen.

## Discussion / Diskussion

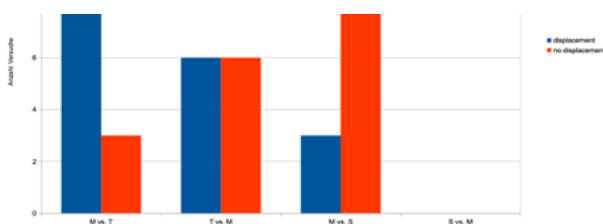
Während der Beprobungen im Sylter Watt fielen zu aller erst erhebliche Unterschiede in den Abundanzen der drei Krabbenarten auf. Insbesondere zeichnete sich eine klare Zonierung des Aufkommens der asiatischen Krabben ab. Die asiatische Pinselkrabbe *Hemigrapsus takanoi* zeigte eine deutliche Präferenz für Austernbänke als Habitat, während die asiatische Strandkrabbe *Hemigrapsus sanguineus* steinige, nicht schlammige Untergründe, wie an der Steinbühne zu finden, bevorzugt. Die gemeine Strandkrabbe *Carcinus maenas* hingegen war überall in geringen Dichten anzutreffen, ob auf der Austernbank, auf der Steinbühne oder auf offenen Sandflächen.

Vergleicht man die Verteilung der asiatischen Krabben auf die Habitate mit den bisher festgestellten Verbreitungsgebieten in Europa, stimmen diese stark miteinander überein. Dauvin et al. (2009) untersuchte in seiner Studie die Habitatspräferenzen beider Arten und zeigte, dass *Hemigrapsus takanoi* gering hydrodynamische Habitate bevorzugen, die einen schlammigen Untergrund und viele Rückzugsmöglichkeiten bieten. Daher waren sie häufig in Häfen anzutreffen. Im Sylter Watt stellen Austernbänke genau diese Bedingungen bereit. Im flachen Sediment fließt das Wasser während der Gezeiten seicht ab, zwischen den Austern sammelt sich der Schlamm und die Austern selbst bieten geeignete Verstecke. Man geht sogar davon aus, dass die ersten Pinselkrabben über den Import der pazifischen Felsenauster *Magallana gigas* 1993 nach Europa kamen und sich von Frankreich aus kontinuierlich in ganz Europa an den Küsten verbreiteten (Geburzi et al., 2007).

Für *Hemigrapsus sanguineus* wurden Habitate beobachtet, die sich durch starke Hydrodynamik und Felsigkeit auszeichnen und von sandigen Boden dominiert werden (Dauvin et al., 2009). Am untersuchten Standort bietet die Steinbühne als Wellenbrecher besagte Hydrodynamik, zwischen den großen Steinblöcken sammelt sich grobkörniger Sand und die Steine selbst sind gute Klettermöglich-

keiten für die auch Felsenkrabbe genannte asiatische Strandkrabbe. Beide Arten kommen stets in hohen Dichten vor.

*Carcinus maenas* gilt als Gezeitenkrabbe, die je nach Entwicklungsstadium in verschiedenen Wassertiefen vorkommt. Jungkrabben beispielsweise ziehen sich gerne zurück und halten sich die meiste Zeit auf Austernbänken oder zwischen Felsen auf (Thiel & Dornedde, 1994). Adulte Tiere sind mobiler und sind weit verteilt im ganzen Watt vorzufinden. Dies kann durch die ausgearbeiteten Ergebnisse bestätigt werden. Die für die Versuche genutzten *C. maenas* mit einem CPD von zwei bis drei Zentimetern wurden zwischen Muscheln an beiden Standorten gefunden. Ausgewachsene Tiere wanderten entweder über die Bänke oder eben frei umher im Wasser in Ufernähe. Bei einem solch weiten Verbreitungsgebiet sind geringe Populationsdichten anzunehmen, welche durch unsere Befunde ebenfalls bestätigt werden können! Während die asiatischen Krabben im Sylter Watt mit Dichten von über 29 Individuen pro Quadratmeter auftreten, ist die maximal ermittelte Populationsdichte von >2 Individuen pro Quadratmeter verschwindend gering. Zwar treten saisonale Unterschiede auf und *C. maenas* ist während der kalten Wintermonate, welche bereits Ende September / Anfang Oktober eingeläutet werden, eher im Sublittoral vorzufinden doch zeigen Bestandsaufnahmen aus dem Hochsommer diesen Jahres, dass *C. maenas* im Sylter Watt nie sonderlich abundant ist. Im Juli 2019, zum Höhepunkt der Besiedlungsdichten der gemeinen Strandkrabbe, wurden durchschnittlich drei Männchen und sechs Weibchen pro Quadratmeter gefunden (persönliche Mitteilung von Annika Cornelius, PHD, AWI List, 2019). Dass *C. maenas* nicht so abundant im Gegensatz zu *H. takanoi* und *H. sanguineus* zu sein scheint, könnte auch damit zusammenhängen, dass *C. maenas* bereits länger im Watt-Ökosystem etabliert ist, somit aber auch anfälliger für spezifische Parasiten ist. So fanden Goedknecht et al. (2016) heraus, dass *C. maenas* von 18 verschiedenen Parasitenarten befallen wird, während die Neozoen je Art von 3 parasitären Arten befallen werden. Den Aufzeichnungen zufolge wurde mit den asiatischen Arten kein neuer Parasit eingeschleppt, doch haben sich Krabbenparasiten der in Europa beheimateten gemeinen Strandkrabbe an die asiatischen Eindringlinge angepasst. Dies könnte jedoch wiederum zu einem negativen shiftback führen, da die invasiven Krabben in Massen auftreten, so die Reproduktion der Parasiten fördern und diese wiederum gehäuft *C. maenas* befallen, was einen erhöhten Rückgang in der Populationsdichte bewirken könnte.



**Abb. 5:** Balkendiagramm zur Auswertung des Verhaltensexperimentes. Die Anzahl der Versuchsdurchläufe mit oder ohne displacement wird für die jeweiligen Artenkonstellationen angezeigt. M steht für *Carcinus maenas*, T für *Hemigrapsus takanoi* und S für *Hemigrapsus sanguineus*.

Die durchgeführten Verhaltensversuche liefern teils überraschende Unterschiede im Verhalten der drei auf Nahrungskonkurrenz untersuchten Arten. So zeigte sich *C. maenas* durchweg als gefräßig, *H. takanoi* war ebenfalls stets am angebotenen Futter interessiert, während sich *H. sanguineus* im besagten Versuchsaufbau als sehr zurückhaltend erwies und statt zu fressen eher nach Unterschlupf und Deckung suchte. Beide pazifischen Arten tragen, zumindest die Männchen, bei gleichem Carapaxdurchmesser deutlich massigere Scheren als *Carcinus maenas* und sollten diesen daher erwartungsgemäß im Duell kräftemäßig überlegen sein, was sich bei *H. takanoi* sehr deutlich zeigte. In 77% der Fälle, in denen *C. maenas* zuerst zum Fraß ansetzte, konnte *H. takanoi* den Konkurrenten erfolgreich verdrängen. Das Verhalten ihrer Schwesternart hingegen lässt vermuten, dass die einfach strukturierten Versuchsbecken ohne Sediment und Sichtschutz und das wiederholte Umsetzen per Hand zu stressig sind, um hier ein natürliches Verhalten beobachten zu können. Andererseits könnte das weniger "mutige" Verhalten von *H. sanguineus* auch darauf hindeuten, dass sie selbst unter stressfreien Bedingungen den Konflikt mit *Carcinus maenas* scheuen würde.

Eine andere Überlegung ist, dass sich manche der Pinselkrabben kurz vor der Häutung befunden haben könnten. In diesem Zustand stellt das Tier krebstypisch seine Fraßaktivität zurück. Möglicherweise könnte *H. sanguineus* eher Konkurrenz auf räumlicher Ebene für Jungtiere der *C. maenas* darstellen, da sich die asiatische Strandkrabbe häufig versteckt und artfremde Tiere eventuell weniger wegen Nahrung, jedoch eher aus Unterschlüpfen vertreibt. In diesem Zusammenhang sollten zukünftige Studien versuchen, die Versuchsbecken, naturnaher zu gestalten, ohne aber dabei den Versuchsablauf, durch eventuell nahrungsreiches Substrat oder bewachsene Muschelschalen als Unterschlupf, zu gefährden. Interessant wäre ebenfalls zu sehen, ob umfangreichere Versuchsreihen zu ähnlichen Ergebnissen führen. Insbesondere eine Mehrfachverwendung von Individuen sollte dabei vermieden werden, um eine eventuelle Sättigung der Tiere auszuschließen. Auch ein anderer Versuchsaufbau zur Überprüfung der räumlichen Konkurrenz um Versteckplätze könnte zukünftig weitere Auskunft geben.

Schlussfolgernd lässt sich sagen, dass zwar die

Nahrungspräferenzen und die Populationsdichten der Krabben für eine mögliche Konkurrenz untereinander sprechen, da alle Arten opportunistische Allesfresser sind, sich unter anderem von Muschelfleisch ernähren und die Neozoen in vielfach höheren Dichten auftauchen. Doch deuten die verschiedenen Habitatspräferenzen daraufhin, dass die Arten nicht in dem Maße konkurrieren, wie zunächst angenommen. Ebenfalls im Aspekt der Nahrungskonkurrenz lässt sich sagen, dass diese nur schwer auftreten kann, da das Wattenmeer als eines der produktivsten Ökosysteme gilt (International Maritime Organization, 2002) und somit Nahrung gerade für die Opportunisten keinen limitierenden Faktor darstellt.

Durch die nun gesammelten Daten, auch im Abgleich mit den von Annika Cornelius (mündliche Mitteilung, 2019) erhobenen Daten der letzten Jahre, lässt sich für den Moment keine tatsächliche Verdrängung der gemeinen Strandkrabbe am untersuchten Küstenabschnitt feststellen. Zwar konnten Thiel & Dornedde 1994 im norddeutschen Wattenmeer Populationsdichten von >10 Individuen pro 500cm<sup>2</sup> vorfinden, doch dies nur bei Hochwasser und mit einem Fokus auf juvenile Tiere, welche durch einen Carapaxdurchmesser von mindestens einem Zentimeter teilweise ausgeschlossen und nicht bei der Zählung dieser Studie berücksichtigt wurden. Bei Niedrigwasser konnten auch sie kaum mehr als 5 Individuen pro 500cm<sup>2</sup> finden (Thiel & Dornedde, 1994). Weitere Beobachtungen in den nächsten Jahren sind allerdings unerlässlich, um die fortschreitende Entwicklung zu verfolgen. Gerade die hohen Bestandsdichten der beiden invasiven Arten könnten, wie weiter oben bereits aufgeführt, unter parasitologischen Gesichtspunkten in Zukunft noch zu Problemen für *Carcinus maenas* führen.

Um die Gesundheit des wichtigen Ökosystems Wattenmeer weiterhin untersuchen und gegebenenfalls schützen zu können, sollten Institutionen wie das Alfred-Wegener-Institut beständig daran arbeiten, Zusammenhänge und ganz besonders Veränderungen wie Invasionen zu verstehen. In Zeiten des globalen Klimawandels mehr denn je!

## Cited Literature / Literaturverzeichnis

- Brousseau, D. J., Goldberg, R., & Garza, C. (2014). Impact of Predation by the Invasive Crab *Hemigrapsus sanguineus* on Survival of Juvenile Blue Mussels in Western Long Island Sound. *Northeastern Naturalist*. 21(1):119–133.
- Dauvin, Jean-Claude & Rius, Armonie & Ruellet, Thierry. (2009). Recent expansion of two invasive crabs species *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) and *H. takanoi* Asakura and Watanabe 2005 along the Opal Coast, France. *Aquatic Invasions*. 4. 451-465.
- Geburzi, J., Graumann, G., Köhnk, S., & Brandis, D. (2015). First record of the Asian crab *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005 (Decapoda, Brachyura, Varunidae) in the Baltic Sea. *BioInvasions Records*, 4, 103–107.
- Global Invasive Species Database (2019) Species profile: *Carcinus maenas*. Downloaded from <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=114> on 02-10-2019.
- Goedknecht, Anouk & Feis, Marieke & Wegner, Mathias & Luttikhuisen, Pieterella & Buschbaum, Christian & Camphuysen, Cornelis & van der Meer, Jaap & Thielges, David. (2016). Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. *Journal of Sea Research*. 113. 11-27.
- Gutow, Lars & Buschbaum, Christian. (2019). Invasion of the Wadden Sea by the Pacific Oyster (*Magallana gigas*): A Risk to Ecosystem Services?: Drivers, Risks, and Societal Responses. 10.1007/978-3-319-96229-0\_36.
- International Maritime Organization. (2002). Identification and Protection of special areas and particularly sensitive sea areas, MEPC 48/7.
- Jensen, G. C., McDonald, P. S., & Armstrong, D. A. (2002). East meets west : competitive interactions between green crab *Carcinus maenas*, and native and introduced shore crab *Hemigrapsus* spp., 225, 251–262.
- Jungblut, Simon; Beermann, Jan; Boos, Karin; Saborowski, Reinhard & Hagen, Wilhelm. (2017). Population development of the invasive crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1853) and its potential native competitor *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) at Helgoland (North Sea) between 2009 and 2014. *Aquatic Invasions*. 12. 85 - 96.
- Landschoff, J., Lackschewitz, D., Keszy, K., & Reise, K. (2013). Globalization pressure and habitat change : Pacific rocky shore crabs invade armored shorelines in the Atlantic Wadden Sea, 8(1), 77–87.
- Reise, K., Herre, E., & Sturm, M. (1989). Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea \*, 433(November 1988), 417–433.
- Thiel, M., & Dornedde, T. (1994). Recruitment of shore crabs *Carcinus maenas* on tidal flats: Mussel clumps as an important refuge for juveniles. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 48(2), 321–332.

# Appendix / Anhang

Tabelle 1. Rohdaten.

**maenas – takanoi**

	displacement	no displacement
M-M	3	0
M-W	2	0
W-M	3	1
W-W	2	2

**takanoi – maenas**

	displacement	no displacement
M-M	2	1
M-W	1	2
W-M	1	2
W-W	2	1

**maenas – sanguineus**

	displacement	no displacement
M-M	0	5
M-W	1	1
W-M	1	3
W-W	1	1

**sanguineus – maenas**

	displacement	no displacement
M-M	-	-
M-W	-	-
W-M	-	-
W-W	-	-

(9 mal kein Ergebnis)

Tabelle 2. Rohdaten.

Austernbank			
Größe	C. maenas	H. takanoi	H. sanguineus
10		0,2	25
15			6
20			5,4
25			0,8
30	0,4	0,4	
35	0,2		
40	0,4		
45			
50	0,4		
55			
60	0,4		
Populationsdichte	2,0/m <sup>2</sup>	29,8/m <sup>2</sup>	2,8/m <sup>2</sup>
Männlich	50,00%	50,00%	29,00%
Weiblich	50,00%	50,00%	71,00%
	n=10	n=149	n=14

Steinbuhne			
Größe	C. maenas	H. takanoi	H. sanguineus
10		0,4	44,4
15		0,4	17,2
20		0,2	2,6
25	0,4		0,4
30	0,6		
35			
40	0,2		
45			
50			
55			
60			
Populationsdichte	2,4/m <sup>2</sup>	0,6/m <sup>2</sup>	54,6/m <sup>2</sup>
Männlich	33,30%	100,00%	45,00%
Weiblich	66,60%		55,00%
	n=12	n=3	n=273

Sandfläche mit Tang			
Größe	C. maenas	H. takanoi	H. sanguineus
10		1	6
15	0,33	0,33	
20	0,33	1,33	
25			
30			
35			
40			
45			
50			
55			
60			
Populationsdichte	1,66	7,6	
Männlich	60,00%	43,00%	
Weiblich	40,00%	57,00%	
	n=5	n=23	