
Morphologische und genetische Untersuchungen an den Probenarten Miesmuschel (*Mytilus edulis*) und Blasantang (*Fucus vesiculosus*) unter besonderer Berücksichtigung von Hybridisierungseffekten



im Auftrag des Umweltbundesamtes (Abt. IV 2)

Universität Trier, Fachbereich VI – Biogeographie

Universität Trier, FB VI - Biogeographie

**Morphologische und genetische Untersuchungen an
den Probenarten Miesmuschel (*Mytilus edulis*) und
Blasentang (*Fucus vesiculosus*) unter besonderer
Berücksichtigung von Hybridisierungseffekten**

von

Markus Quack & Joachim Kosuch

Trier, September 2005

Zusammenfassung

Bei beiden im Rahmen des vorliegenden Projektes betrachteten marinen Probenarten – Miesmuschel (*Mytilus edulis*) und Blasentang (*Fucus vesiculosus*) – handelt es sich um Arten, die auf spezielle Weise an die Bedingungen des Wattenmeeres angepasst sind. Diese Anpassung äußert sich unter anderem in einer hohen morphologischen Variabilität, die dazu führt, dass Populationen mit geringer räumlicher Distanz durch stark unterschiedliche "Ökotypen" charakterisiert sein können. Sie gehören des Weiteren phylogenetisch vergleichsweise jungen Gruppen an, deren Aufspaltung so schwach ausgeprägt ist, dass anhand morphologischer Parameter eine Differenzierung der Arten innerhalb der Gruppen nur sehr schwer möglich ist. Vor dem Hintergrund der Vergleichbarkeit von Umweltproben im Biomonitoring ist eine exakte Artdefinition für die UPB allerdings von enormer Bedeutung, da Unterschiede im Stoffwechsel die Vergleichbarkeit von Proben beeinträchtigen können. Ziel der Untersuchungen des vorliegenden Vorhabens war deshalb die Aufklärung der Artzugehörigkeit der UPB-Populationen mit Hilfe geeigneter morphologisch-biometrischer und populationsgenetischer Verfahren.

Für die Probenart Miesmuschel ist zur Zeit unbekannt, ob es sich bei den Individuen der UPB-Probenahmeflächen Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne (beide Nordsee) und Darßer Ort (Ostsee) um die Zielart ***Mytilus edulis*** handelt. Auf der Grundlage neuer populationsgenetischer Methoden wurde in jüngster Zeit aufgedeckt, dass sich die nordhemisphärischen Arten von *Mytilus* zu einem Spezies-Komplex aus *M. edulis*, *M. galloprovincialis* und *M. trossulus* zusammensetzen. Hinsichtlich der Nordsee-Probenahmeflächen kann zur Zeit nicht ausgeschlossen werden, dass eine Introgression bzw. eine Verdrängung von *M. edulis* durch die konkurrenzstärkere *M. galloprovincialis* stattfindet. Bezüglich der Ostsee ist bekannt, dass *M. trossulus* an niedrigere Salzgehalte besser angepasst zu sein scheint, weswegen ein Auftreten an der Probenahmefläche Darßer Ort ebenfalls nicht auszuschließen ist. Aus diesem Grund wurden in vorliegendem Vorhaben an den drei genannten Probenahmeflächen jeweils 100 Individuen morphologisch und 40 genetisch untersucht. Zur Interpretation der Ergebnisse wurden zusätzlich ebensoviele Individuen von Referenzpopulationen für *M. edulis* (Sotra, Norwegen), *M. galloprovincialis* (Sète, Süd-Frankreich) und *M. trossulus* (Tvärminne, Finnland) mittels beider Verfahren analysiert. Im Rahmen der DNA-Analytik wurden des Weiteren noch Populationen aus Bergen (Norwegen) und Monte Clérigo (Portugal) berücksichtigt.

Die Ergebnisse der **morphologisch-biometrischen Charakterisierung** zeigen, dass sich die Muscheln der Ostsee-Probenahmefläche Darßer Ort signifikant von denen der Nordsee-Probenahmeflächen unterscheiden und erstere eine sehr hohe Ähnlichkeit zu *M. trossulus* aufzeigen. Die beiden Populationen von Sylt und Eckwarderhörne lassen sich kaum

voneinander differenzieren, was allerdings auch für die beiden Referenzpopulationen von *M. edulis* (Sotra) und *M. galloprovincialis* (Sète) zutrifft. Wenn dies auch die Artdefinition erheblich erschwert, scheint die Population von Sylt vergleichsweise sicher als *M. edulis* angesprochen werden zu können. Die Individuen von Eckwarderhörne stehen im Verhältnis dazu zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis*.

Die Gesamtbetrachtung aller Ergebnisse der **genetischen Analyse** zeigt ebenso, dass eine große genetische Ähnlichkeit zwischen den Populationen von Sylt und Eckwarderhörne besteht, wohingegen die Population von Darßer Ort deutliche Differenzierungen aufweist. Die Ostsee-Population Darßer Ort lässt sich demnach der *non-target*-Art *M. trossulus* zuordnen, wenngleich nicht abschließend geklärt werden kann, ob es sich bei den Individuen dieser Probenahmeffläche um reinrassige *M. trossulus* oder um Hybride von *M. edulis* mit *M. trossulus* handelt. Im Gegensatz dazu können die beiden Populationen von Sylt und Eckwarderhörne als *M. edulis* zugehörig angesprochen werden. Es ist allerdings nicht auszuschließen, dass Individuen von *M. galloprovincialis* oder Hybride von *M. edulis* mit *M. galloprovincialis* auf den beiden Nordsee-Probenahmefflächen in sehr geringen Abundanzen bereits vertreten sind.

Aus diesen Ergebnissen leiten sich folgende **Empfehlungen** ab: Nach allen vorliegenden Erkenntnissen ist nicht davon auszugehen, dass die Zielart *M. edulis* an den deutschen Ostseeküsten zu beproben ist. Eine Exposition von *M. edulis* an der Ostsee-Probenahmeffläche Darßer Ort kann aufgrund lethaler Effekte bei Umsiedlung von *M. edulis* in Gewässer mit einer Salinität unter 15 psu nicht in Betracht gezogen werden. Es ist auch davon auszugehen, dass alle im UPB-Lager vorliegenden Proben von der Probenahmeffläche Darßer Ort ausschließlich aus Individuen von *M. trossulus* zusammengesetzt sind. Zum Erhalt der bisherigen Zeitreihen wird dennoch empfohlen, die Probenahme an der Ostsee-Probenahmeffläche Darßer Ort nach identischen Methoden beizubehalten, da im Augenblick nicht geklärt werden kann, inwieweit sich der Stoffwechsel von *M. trossulus* gegenüber dem von *M. edulis* unterscheidet. Zur Absicherung der Vermutung, dass bisher in der Ostsee lediglich *M. trossulus* beprobt wurde, wird empfohlen, die Homogenatproben diesbezüglich retrospektiv zu screenen. Bezüglich der Problematik der Einwanderung von *M. galloprovincialis*-Individuen oder -allelen und einer möglichen Verdrängung der heimischen Form in die Nordsee wird ebenfalls empfohlen, die Probenahme nach bestehender Richtlinie fortzuführen, die Populationen von Sylt und Eckwarderhörne aber in regelmäßigem Intervall mit den hier dargestellten populationsgenetischen Methoden zu beobachten. Um Kenntnisse darüber zu gewinnen, wann die Introgression von *M. galloprovincialis*-Allelen in die Populationen von Sylt und Eckwarderhörne erfolgt ist, wird außerdem ebenfalls empfohlen, die Homogenatproben von diesen Probenahmefflächen retrospektiv zu screenen.

In den Ausführungen zum Stand der Forschung zu ***Fucus vesiculosus*** wurde dargelegt, dass es sich bei *Fucus* um eine Gruppe aus mehreren Arten handelt, über die zur Zeit vergleichsweise wenige Kenntnisse vorliegen. Die Arten der Gattung zeichnen sich durch eine hohe morphologische Plastizität aus, was dazu führt, dass selbst artcharakteristische Merkmale unter Umständen nicht erkennbar sind. Durch neuere populationsgenetische Untersuchungen ist zwar bekannt, dass Hybridisierungen zwischen den Arten – insbesondere zwischen *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* – auftreten, aber es liegen keine Informationen darüber vor, ob es sich bei den Individuen der UPB-Probenahme­flächen Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne (beide Nordsee) und Rügen/Kap Arkona (Ostsee) um die Zielart *F. vesiculosus* handelt. Aus diesem Grund wurden in vorliegendem Vorhaben an den drei genannten Probenahme­flächen jeweils 40 Individuen morphologisch und genetisch untersucht. Zur Interpretation der Ergebnisse wurden zusätzlich ebensoviele Individuen von Referenzpopulationen für *F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. spiralis* (alle Helgoland) sowie *F. serratus* und *F. evanescens* (beide Kieler Bucht) mittels beider Verfahren analysiert.

Die Ergebnisse der **morphologisch-biometrischen Charakterisierung** zeigen, dass sich die Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen deutlich voneinander unterscheiden. Die klassischen Artmerkmale, wie die Vesikelbildung und das Auftreten geblähter, ellipsoidaler Rezeptakel, wurden lediglich an der Probenahme­fläche Eckwarderhörne vorgefunden. Die Individuen von Sylt und Rügen hingegen wiesen keine bzw. kaum Vesikel auf und zum Zeitpunkt der Probenahme waren in beiden Populationen auch keine Rezeptakel ausgebildet. Insbesondere die Population von Sylt-Königshafen zeichnet sich durch zahlreiche morphologische Besonderheiten aus. Aus diesem Grund war anhand der ausgewählten morphologischen Parameter eine sichere Zuordnung der Individuen der UPB-Probenahme­flächen von Sylt und Rügen zu *F. vesiculosus* nicht möglich.

Die letztlich auf lediglich zwei Markersystemen beruhenden Ergebnisse der **genetischen Analyse** machen hingegen deutlich, dass die Populationen aller UPB-Probenahme­flächen mit hoher Wahrscheinlichkeit als *F. vesiculosus* angesprochen werden können, wenngleich die Ergebnisse aufgrund der geringen Markerzahl sicherlich kritisch betrachtet werden müssen. Die geringe Markerzahl ist die Ursache dafür, dass Hybridisierungen mit *F. serratus* nicht ausgeschlossen werden können. Da sich aber *F. spiralis* und *F. evanescens* eindeutig differenzieren lassen und im Bereich der UPB-Probenahme­flächen keine *F. serratus*-Bestände nachzuweisen sind, liegen zur Zeit keine Anzeichen für Hybridisierungen oder Introgressionen der Gene dieser Arten in die Populationen der UPB-Probenahme­flächen vor. Bemerkenswert ist der mit einem Markersystem erbrachte Nachweis der genetischen Einheitlichkeit der Sylter Individuen. Diese Population ist für ein Allel monomorph, das ansonsten nur in den Helgoländer Individuen vorkommt. Dies deutet an, dass die Besiedlung der Sylter Population von Helgoland ausgehend erfolgte. Es ist davon auszugehen, dass bei der möglichen Verdriftung von Helgoland nach Sylt nur ein Teil des Genpools verdriftet

wurde und die heute in Sylt anzutreffenden Individuen einen vergleichsweise verarmten Genpool aufweisen. Dies ist möglicherweise mit dem Verlust einiger morphologischer Merkmale einhergegangen.

Aufbauend auf diesen Erkenntnissen wird **empfohlen**, die Probenahme nach der bestehenden Richtlinie fortzuführen. Vor dem Hintergrund der unterschiedlich starken Ausbildung der Rezeptakel muss die aktuell bestehende Probenahmetechnik allerdings kritisch beleuchtet werden, da sich das Jahreshomogenat der einzelnen Probenahmeflächen aus unterschiedlichen Kompartimenten zusammensetzt. Deshalb wird zweitens empfohlen, die Entwicklung der Rezeptakelbildung über den Jahresgang zu verfolgen und unter Umständen die Probenahmerhythmik hinsichtlich einer Standardisierung des Verfahrens anzupassen. Des Weiteren sollte angestrebt werden, solche Merkmale im Rahmen der biometrischen Charakterisierung der Proben detaillierter zu erfassen und die beschriebenen morphologischen Parameter bei zukünftigen Probenahmen zu erheben. Eine detailliertere morphologische Beschreibung der Individuen bei der Probenahme wird als dringend notwendig erachtet.

Summary

Both species studied – blue mussel (*Mytilus edulis*) and bladder wrack (*Fucus vesiculosus*) – are species with special adaptations to the conditions of the Wadden Sea. These adaptations result in a high morphological plasticity, whereby even populations of small geographic distances are represented by different ecotypes. Furthermore, these species belong to phylogenetically young groups, whose separation is too weak to define the species by morphologic data only. To compare environmental samples in the ESB, it is absolutely essential to identify target species clearly, because differences in metabolism may affect the comparability of specimen. Therefore, the aim of this study was to clarify by suitable morphologic and genetic methods, whether there are target or non-target species on the ESB sampling sites.

Currently we have no knowledge if the mussels of the ESB sampling sites from Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne (both North Sea) und Darßer Ort (Baltic Sea) actually are the target species ***Mytilus edulis***. Based on new population genetic analyses there is some evidence that mussels of the northern hemisphere can be unified in a species complex of *M. edulis*, *M. galloprovincialis* und *M. trossulus*. Concerning the North Sea sampling sites, it can't be excluded, that introgression or displacement of *M. edulis* is taking place, in favour of the competitive *M. galloprovincialis*. Concerning the Baltic Sea, we know about the adaptation of *M. trossulus* to low salinity, hence the appearance of this non-target species can't be excluded either. Therefore, we analysed individuals of the three sampling sites on the basis of morphological (n=100) and genetic (n=40) characteristics. To interpret these results we also analysed a similar number of individuals from the following reference populations: *M. edulis* (Sotra, Norway), *M. galloprovincialis* (Sète, South-France) und *M. trossulus* (Tvärminne, Finland). In addition, DNA analyses were conducted with mussels from Bergen (Norway) und Monte Clérigo (Portugal).

Analyses of **morphological data** show significant differences between mussels from the Baltic Sea site Darßer Ort and the North Sea sampling sites. The results also show a very high similarity of individuals from Darßer Ort to *M. trossulus*. Populations of Sylt and Eckwarderhörne can barely be distinguished, what also applies to reference populations of *M. edulis* (Sotra) und *M. galloprovincialis* (Sète). Even if this fact complicates the definition of species, the population of Sylt seems to be most likely *M. edulis*. The individuals of Eckwarderhörne resemble *M. galloprovincialis* und *M. edulis* in the same way.

Even if individually considered **genetic marker systems** produce diverging results, combined they show a high genetic similarity between the Sylt and Eckwarderhörne populations, whereas both populations are genetically different from the population of Darßer Ort. It has to be assumed, that individuals of Darßer Ort belong to the non-target species *M.*

trossulus, although we have no knowledge whether they are pedigreed or hybridized with *M. edulis*. In contrast to this, populations of Sylt and Eckwarderhörne certainly seem to be *M. edulis*, even if it can't be excluded that individuals of *M. galloprovincialis* or hybrids of *M. galloprovincialis* and *M. edulis* can already be found on the North Sea sampling sites in low frequencies.

These results lead to following **advice**: It cannot be assumed to collect *M. edulis* on German Baltic Sea shores. An exposition of *M. edulis* on the sampling site Darßer Ort will not be successful because of lethal effects of salinity under 15 psu. Furthermore, it is most likely that all existing ESB samples from Darßer Ort belong to *M. trossulus*. To keep the value of the long time series we suggest continuing the sampling in Darßer Ort in the same manner, because we have no knowledge about the differentiation of metabolism in *M. edulis* and *M. trossulus*. For the verification of the assumption that so far *M. trossulus* has been sampled in the Baltic Sea, we suggest to screen the existing ESB samples retrospectively. Concerning the possible immigration or introgression of *M. galloprovincialis* and the possible displacement of *M. edulis*, we also suggest continuing the sampling according to the current guideline, but also advise a regular monitoring of populations of Sylt and Eckwarderhörne with population genetics used here. To analyse the potential of initial introgression of *M. galloprovincialis* in the populations of Sylt and Eckwarderhörne we again suggest screening the existing ESB samples retrospectively.

According to the latest research results, the genus ***Fucus*** is a complex of several species not well-known. Species of this genus show a high morphologic plasticity, which leads to the fact that species specific criteria can't be identified in certain circumstances. Due to new population genetic methods we know about hybridisation between these species – especially between *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* –, but there is no knowledge whether the samples from the ESB sites Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne (both North Sea) and Rügen/Kap Arkona (Baltic Sea) are the target species *F. vesiculosus*. Therefore, we analysed 40 individuals from each sampling site on the basis of morphologic and genetic characteristics. To interpret these results, we also analysed a similar number of individuals from the following reference populations: *F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. spiralis* (all from Helgoland), *F. serratus* and *F. evanescens* (both Kiel Bay).

Analyses of **morphological data** reveal a significant differentiation between individuals of the three sampling sites. Species specific criteria as vesicles and inflated ellipsoidal receptacles were only found in Eckwarderhörne. Individuals from Sylt and Rügen showed no or only few vesicles and no receptacles were found at the date of sampling. Especially the Sylt-Königshafen population shows many morphologic peculiarities. Therefore, it can be concluded that a reliable classification of individuals as *F. vesiculosus* on the basis of morphological data is not possible at ESB sampling sites Sylt and Rügen.

Genetic analyses of merely two marker systems show, that the populations of all ESB sampling sites are most likely *F. vesiculosus*. The results must be seen critically because of the low number of markers and hybridisations with *F. serratus* can't be excluded . Due to the clear separation of *F. spiralis* and *F. evanescens* and because no populations of *F. serratus* were detected close to ESB sampling sites, there is no evidence of hybridisation or introgression of these species into ESB sampling sites. The detection of the genetic identity of individuals from Sylt with only one marker system is very remarkable. This population is monomorphic for one allele which only appears in individuals of Helgoland. This indicates, that the colonisation of the Sylt population started in Helgoland. We can assume that only a part of the gene pool drifting from Helgoland to Sylt was delivered and that individuals of Sylt possess a poor gene pool today. This may be the reason why individuals lost some morphologic characters.

According to these results we **suggest** to continue the sampling according to current guidelines. However, based on the different development of receptacles, sampling guideline must be reviewed critically. Because of these development differences ESB homogenate of each sampling site is composed of different compartments. Therefore we suggest monitoring the development of receptacles p.a. and adjust the sampling cycle for standardisation, if necessary. Furthermore, such characteristics should be recorded in more detail and measured routinely within the framework of biometric characterisation of specimen. A more comprehensive biometric characterisation of specimen is indispensable.

Inhalt

1 Miesmuschel (<i>Mytilus edulis</i>).....	1
1.1 Problemstellung und Zielsetzung	1
1.2 Stand der Forschung	5
1.2.1 Ökologie und Verbreitung	5
1.2.2 Morphologie/Biometrie	9
1.2.3 Systematik und genetische Differenzierung	11
1.3 Material und Methoden	16
1.3.1 Material	16
1.3.2 Methoden der biometrischen Analyse	17
1.3.3 Methoden der genetischen Analyse	21
1.3.3.1 Methode der DNA-Isolierung	21
1.3.3.2 PCR.....	22
1.3.4 Statistische Auswertung	24
1.4 Ergebnisse	25
1.4.1 Biometrische Analyse	25
1.4.1.1 Vergleichende Darstellung der Individuen der drei Probenahme- Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort.....	26
1.4.1.2 Vergleichende Darstellung aller Individuen unter besonderer Berück- sichtigung der Referenzstandorte	32
1.4.1.3 Zusammenfassende Bewertung über alle morphologischen Marker	43
1.4.2 Genetische Analyse	44
1.4.2.1 Auswahl geeigneter Markersysteme.....	44
1.4.2.2 Markersystem Efbis	46
1.4.2.3 Markersystem Me15/16	52
1.4.2.4 Markersystem <i>Glu-5'</i>	59
1.4.2.5 Zusammenfassende Bewertung über alle Markersysteme	65
1.4.3 Zusammenfassende Betrachtung der biometrischen und genetischen Analyse	71
1.5 Diskussion	72
1.5.1 Biometrische Analyse	72
1.5.2 Genetische Analyse	74
1.6 Schlussfolgerungen und Empfehlungen.....	79
1.7 Literatur.....	81

2	Blasentang (<i>Fucus vesiculosus</i>)	90
2.1	Problemstellung und Zielsetzung	90
2.2	Stand der Forschung	92
2.2.1	Ökologie und Verbreitung	92
2.2.2	Morphologie/Biometrie	98
2.2.3	Systematik und genetische Differenzierung	103
2.3	Material und Methoden	107
2.3.1	Material	107
2.3.2	Methoden der biometrischen Analyse	108
2.3.3	Methoden der genetischen Analyse	118
2.3.3.1	Methode der DNA-Isolierung	118
2.3.3.2	PCR	119
2.3.4	Statistische Auswertung	122
2.4	Ergebnisse	122
2.4.1	Biometrische Analyse	122
2.4.1.1	Vergleichende Darstellung der Individuen der drei Probenahme­flächen Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne und Rügen/Kap Arkona	122
2.4.1.2	Vergleichende Darstellung aller Individuen unter besonderer Berück­ sichtigung der Referenzstandorte	130
2.4.1.3	Zusammenfassende Bewertung über alle morphologische Marker	138
2.4.2	Genetische Analyse	139
2.4.2.1	Auswahl geeigneter Markersysteme	139
2.4.2.2	Markersystem <i>FsA198</i>	140
2.4.2.3	Markersystem <i>FsB128</i>	146
2.4.2.4	Zusammenfassende Bewertung über beide Markersysteme	152
2.4.3	Zusammenfassende Betrachtung der biometrischen und genetischen Analyse	157
2.5	Diskussion	158
2.5.1	Biometrische Analyse	158
2.5.2	Genetische Analyse	162
2.6	Schlussfolgerungen und Empfehlungen	165
2.7	Literatur	166

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1:	Ausgewählte schalenmorphologische Parameter der im Rahmen der UPB bisher in Nord- (Sylt, Eckwarderhörne) und Ostsee (Darßer Ort) beprobten Miesmuscheln.....	2
Abb. 2:	Verbreitung der Gattung <i>Mytilus</i> (verändert nach Hilbish et al. 2000)	7
Abb. 3:	Vergleichende Darstellung der Schalen von <i>Mytilus edulis</i> (links), <i>Mytilus trossulus</i> (Mitte) und <i>Mytilus galloprovincialis</i> (rechts).....	10
Abb. 4:	Schalenmorphologische Parameter zur morphologischen Differenzierung der drei <i>Mytilus</i> -Arten (aus McDonald et al. 1991)	11
Abb. 5:	Beispielhafte Darstellung eines Elektrophoresegels mittels Glu5'-Verfahren (links) bzw. Glu3'-Verfahren (rechts) zur Artdefinition von <i>M. edulis</i> , <i>M. galloprovincialis</i> , <i>M. trossulus</i> (verändert nach Rawson et al. 1996) (M = Längensstandard).....	14
Abb. 6:	Schematische Darstellung der Artdefinition von <i>M. edulis</i> , <i>M. galloprovincialis</i> , <i>M. trossulus</i> und ihrer Hybride nach der Methode von Inoue et al. (1995)	15
Abb. 7:	Schalenmorphologische Parameter bei <i>Mytilus spec.</i> (verändert nach McDonald et al. (1991) und Beaumont et al. (1989)).....	18
Abb. 8:	Beispielhafte Darstellung von Scatterplots zur Abhängigkeit ausgewählter morphologischer Parameter von der Schalenlänge bzw. der Schalenhöhe (n = 547).....	26
Abb. 9:	Breiten-Längen-Verhältnis und Höhen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln	27
Abb. 10:	Ligament-Längen- und Ligament-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln	28
Abb. 11:	aam-Längen-Verhältnisse und pad-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln	29
Abb. 12:	padp-Längen-Verhältnisse und padv-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln	29
Abb. 13:	lpr-Längen-Verhältnisse und wpr-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln	30
Abb. 14:	Muskulatur-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln	31
Abb. 15:	Volumen-Längen-Verhältnisse und Gewicht-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln.....	31
Abb. 16:	pa-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen gesammelten Miesmuscheln.....	32
Abb. 17:	Breiten-Längen-Verhältnis und Höhen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	33
Abb. 18:	Ligament-Längen- und Ligament-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	35
Abb. 19:	aam-Längen-Verhältnisse und pad-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	36
Abb. 20:	padp-Längen-Verhältnisse und padv-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	37
Abb. 21:	lpr-Längen-Verhältnisse und wpr-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	38
Abb. 22:	Muskulatur-Längen-Verhältnisse und wpr-lpr-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	39
Abb. 23:	Volumen-Längen-Verhältnisse und Gewicht-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	40
Abb. 24:	pa-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmefflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	42
Abb. 25:	Dendrogramm der morphologischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels aller verwendeten morphologischen Markern (UPGMA, Euklidische Distanzen)	44
Abb. 26:	Allelverteilung in den Populationen der Probenahmefflächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem Efbis.....	47
Abb. 27:	Genotypverteilung in den Populationen der Probenahmefflächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem Efbis	47

Abb. 28:	Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem Efbis	49
Abb. 29:	Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem Efbis	51
Abb. 30:	Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem EFbis.....	52
Abb. 31:	Allelverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem Me15/16.....	53
Abb. 32:	Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem Me15/16	53
Abb. 33:	Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem Me15/16.....	56
Abb. 34:	Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem Me15/16.....	57
Abb. 35:	Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem Me15/16.....	58
Abb. 36:	Allelverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem Glu-5'	59
Abb. 37:	Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem Glu-5'.....	60
Abb. 38:	Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem Glu-5'.....	61
Abb. 39:	Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem Glu-5'.....	63
Abb. 40:	Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem Glu-5'	64
Abb. 41:	Zusammenfassende Betrachtung der Allelverteilungen der untersuchten Populationen, getrennt nach Markersystemen.....	66
Abb. 42:	Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen, zusammengefasst über alle verwendeten Markersysteme	67
Abb. 43:	Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels aller verwendeten Markersysteme.....	69
Abb. 44:	Dendrogramm (NJ) der Gesamtgenotypen aller untersuchten Individuen (S = Sylt, E = Eckwarderhörne, D = Darß, So = Sotra, T = Tvärminne, G = Sète, P = Monte Clérigo, B = Bergen)	70
Abb. 45:	Verteilung der Arten des <i>Mytilus edulis</i> -Komplexes in Europa anhand von Allozymdaten (aus Hummel et al. 2004) (<i>M. galloprovincialis</i> = blau, <i>M. edulis</i> = grün, <i>M. trossulus</i> = rot)	75
Abb. 46:	phylogenetic tree (NJ) von Populationen europäischer <i>Mytilus</i> -Population anhand der Fst-Werte mitochondrialer Sequenzen (aus Hummel et al. 2004) [MEB = Mecklenburg, GDA = Danzig, ASK = Askö].....	76
Abb. 47:	Taxonomisches Profil von <i>Mytilus spec.</i> mit dem Markersystem EFbis nach BIOCOTBE (aus Hummel et al. 2004)	78
Abb. 48:	Taxonomisches Profil von <i>Mytilus spec.</i> mit dem Markersystem Me15/16 nach BIOCOTBE (aus Hummel et al. 2004)	78
Abb. 49:	Verbreitung von <i>Fucus vesiculosus</i> (aus Lüning 1985).....	95
Abb. 50:	Verbreitung von <i>Fucus serratus</i> (aus Lüning 1985)	95
Abb. 51:	Verbreitung von <i>Fucus spiralis</i> (aus Lüning 1985).....	95
Abb. 52:	Verbreitung von <i>Fucus (distichus) evanescens</i> (aus Lüning 1985)	96
Abb. 53:	Schematische Darstellung der <i>Fucus</i> -Individuen aus dem Wattenmeerbereich "Königshafen" auf Sylt (aus Nienburg 1927).....	101
Abb. 54:	Schematische Darstellung von <i>F. vesiculosus</i> (oben links), <i>F. serratus</i> (oben rechts), <i>F. spiralis</i> (unten links) und <i>F. (distichus) evanescens</i> (unten rechts) (aus Åsen 1980)	102
Abb. 55:	Querschnitt durch einen männlichen (links) und einen weiblichen Konzeptakel (rechts) von <i>F. vesiculosus</i> (Aufnahme: Joseph Fourier Universität, Grenoble).....	106
Abb. 56:	Morphometrische Kriterien zur Charakterisierung von <i>F. vesiculosus</i> (nach Bäck 1993).....	109
Abb. 57:	Thalluslänge und -breite der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	124
Abb. 58:	Strukturindex (Längen-Breiten-Verhältnis) der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	125

Abb. 59:	Anzahl Spitzen und Anzahl reproduktiver Spitzen der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Fucus-Proben	126
Abb. 60:	Verzweigungsindizes der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Fucus-Proben	127
Abb. 61:	Fertilitätsindex und Anzahl ausgebildeter Rezeptakel pro Wedel der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Fucus-Proben	128
Abb. 62:	Vesikelindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Fucus-Proben	129
Abb. 63:	Diskriminanzanalyse der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Fucus-Individuen	130
Abb. 64:	Thalluslänge und -breite der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Proben	132
Abb. 65:	Strukturindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Proben.....	133
Abb. 66:	Anzahl der Spitzen und Anzahl reproduktiver Spitzen der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Proben	134
Abb. 67:	Verzweigungsindizes der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Proben	135
Abb. 68:	Fertilitätsindex und Anzahl reifer Rezeptakel der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Proben.....	136
Abb. 69:	Anzahl Vesikel und Vesikelindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Proben.....	137
Abb. 70:	Diskriminanzanalyse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Fucus-Individuen.....	138
Abb. 71:	Allelverteilung der Individuen der Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem FsA198.....	140
Abb. 72:	Genotypverteilung der Individuen der Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem FsA198.....	141
Abb. 73:	Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem FsA198.....	142
Abb. 74:	Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem FsA198.....	143
Abb. 75:	Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem FsA198	145
Abb. 76:	Allelverteilung der Individuen der Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem FsB128	146
Abb. 77:	Genotypverteilung der Individuen der Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem FsB128	147
Abb. 78:	Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersystem FsB128	148
Abb. 79:	Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen am Markersyste FsB128.....	150
Abb. 80:	UPGMA-Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem FsB128 (Eukl. Distanzen).....	151
Abb. 81:	Zusammenfassende Betrachtung der Allelverteilungen der untersuchten Populationen, getrennt nach Markersystemen.....	152
Abb. 82:	Karte der Gesamtgenotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenz­flächen für beide Markersysteme	153
Abb. 83	Dendrogramm der genetischen Distanzen der untersuchten Populationen über alle verwendeten Markersysteme.....	155
Abb. 84	Dendrogramm (NJ) der Gesamtgenotypen aller untersuchten Individuen (S = Sylt, E = Eckw., R = Rügen, Hv = <i>F. vesiculosus</i> (Helgoland), Hs = <i>F. serratus</i> (Helgoland), Ks = <i>F. serratus</i> (Kiel), Ke = <i>F. evanescens</i> (Kiel), Hsp = <i>F. spiralis</i> (Helgoland)	156
Abb. 85:	Dendrogramm der evolutionären Beziehungen ausgewählter Taxa der Fucaceen anhand von Daten zur genetischen Identität (nach Nei 1972), genetischen Distanz (nach Nei 1972) und zur Heterozygotie (aus Davies 2002).....	164

Tabellenverzeichnis

Tab. 1:	Auswahl von Untersuchungen zu Hybridisierungen innerhalb des <i>M. edulis</i> -Artkomplexes	13
Tab. 2:	Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an <i>Mytilus spec.</i> (Teil 1 – UPB-Probenahme­flächen)	16
Tab. 3:	Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an <i>Mytilus spec.</i> (Teil 2 – Referenzmaterial).....	17
Tab. 4:	Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an <i>Mytilus spec.</i> (Teil 3 – Zusatzmaterial, Zusammensetzung der Population unsicher)	17
Tab. 5:	Schalenmorphologische Parameter bei <i>Mytilus spec.</i> nach McDonald et al. (1991) (Abk. fett markiert = in vorliegender Untersuchung verwendet)	20
Tab. 6:	Übersicht über die zur biometrischen Charakterisierung berechneten Verhältnisse	21
Tab. 7:	Eckdaten der verwendeten Primer- bzw. Primerkombinationen	23
Tab. 8:	Eckdaten der angewandten PCR-Bedingungen.....	24
Tab. 9:	Abhängigkeit ausgewählter morphologischer Parameter von der Schalenlänge	25
Tab. 10:	Abhängigkeit ausgewählter morphologischer Parameter von der Schalenhöhe	25
Tab. 11:	Einfaktorielle Anova der Breiten-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	34
Tab. 12:	Einfaktorielle Anova der Höhen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	34
Tab. 13:	Einfaktorielle Anova der Ligament-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	35
Tab. 14:	Einfaktorielle Anova der aam-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	36
Tab. 15:	Einfaktorielle Anova der lpr-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	38
Tab. 16:	Einfaktorielle Anova der wpr-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	38
Tab. 17:	Einfaktorielle Anova der Muskulatur-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	40
Tab. 18:	Einfaktorielle Anova der Volumen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	41
Tab. 19:	Einfaktorielle Anova der Gewicht-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln	41
Tab. 20:	Einfaktorielle Anova der pa-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln.....	42
Tab. 21:	Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem Efbis	49
Tab. 22:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen am Markersystem Efbis.....	51
Tab. 23:	Fragmentlängen der mittels Marker Me15/16 ermittelten Allele	54
Tab. 24:	Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem Me15/16.....	55
Tab. 25:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen am Markersystem Me15/16.....	57
Tab. 26:	Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem Glu-5'	61
Tab. 27:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen am Markersystem Glu-5	63
Tab. 28:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen über alle verwendeten Markersysteme.....	68
Tab. 29:	Optisch erfassbare Eckdaten zum Habitus der an den UPB-Probenahme­flächen beprobten <i>F. vesiculosus</i> -Individuen	90
Tab. 30:	Auswahl von Untersuchungen zu Hybridisierungen innerhalb der Gattung <i>Fucus</i>	105

Tab. 31:	Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an <i>Fucus spec.</i>	107
Tab. 32:	Referenzmaterial für Untersuchungen an <i>Fucus spec.</i>	108
Tab. 33:	Übersicht über die verwendeten morphologisch-biometrischen Merkmale (Erläuterungen siehe Text)	118
Tab. 34:	Eckdaten der Primer nach Coyer et al. (2002a)	121
Tab. 35:	Eckdaten der angewandten PCR-Bedingungen.....	121
Tab. 36:	Zusammenfassung der statistischen Kenngrößen sowie der diagnostischen Marker nach Anderson's Methode (vgl. Anderson 1936, Scott & Hardy 1994), angewandt auf die untersuchten Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen (jeweils n= 40)	123
Tab. 37:	Einfaktorielle Anova des Strukturindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	125
Tab. 38:	Einfaktorielle Anova des Verzweigungsindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	127
Tab. 39:	Einfaktorielle Anova des Fertilitätsindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	128
Tab. 40:	Statistische Kenngrößen zur Differenzierung der drei Arten (jeweils n= 40, <i>F. vesiculosus</i> und <i>F. serratus</i> von Helgoland und <i>F. evanescens</i> aus der Kieler Bucht)	131
Tab. 41:	Diagnostische Marker nach Anderson's Methode (vgl. Anderson 1936, Scott & Hardy 1994), angewandt auf die untersuchten Individuen der drei Referenzpopulationen.....	131
Tab. 42:	Einfaktorielle Anova des Strukturindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	133
Tab. 43:	Einfaktorielle Anova des Verzweigungsindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	135
Tab. 44:	Einfaktorielle Anova des Fertilitätsindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten <i>Fucus</i> -Proben.....	136
Tab. 45:	Kreuz-Amplifikation von <i>F. serratus</i> -Mikrosatelliten-Loci in <i>Fucus</i> spp. (aus Coyer et al. 2002a) [x = keine Amplifikation, - = nicht durchgeführt]	139
Tab. 46:	Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem FsA198	142
Tab. 47:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen am Markersystem FsA198	144
Tab. 48:	Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem FsB128	148
Tab. 49:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen am Markersystem FsB128	150
Tab. 50:	Genetische Distanzen nach Nei (1972) zwischen den untersuchten Populationen an beiden Markersystemen.....	154

Danksagung

Um diese Untersuchungen durchführen zu können, war die Kooperation mit zahlreichen ausländischen Wissenschaftlern äußerst hilfreich. Unserer besonderer Dank gilt Herrn Dr. Nicolas Bierne (Université de Montpellier, Station Méditerranéenne Littoral, Sète, France), Herrn Dr. Risto Väinölä (University of Helsinki, Natural History Museum, Finnland), Herrn Prof. Dr. Gunnar Naevdal (University of Bergen, Dept. of Biology, Norwegen) sowie Herrn Andreas Wagner, Herrn Dr. Markus Molis (beide Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Helgoland), Herrn Sven Rohde und Herrn Prof. Dr. Martin Wahl (beide Leibniz-Institut für Meereswissenschaften an der Universität Kiel – Abt. Marine Ökologie/Benthosökologie). Für die Überlassung der Miesmuschelproben aus Portugal sei darüber hinaus Herrn Jun.-Prof. Dr. Thomas Schmitt (Universität Trier, FB VI Biogeographie) gedankt.

Darüber hinaus gilt ein besonderes Dankeschön dem gesamten Team der Umweltprobenbank des Bundes an der Universität Trier sowie insbesondere den zahlreichen studentischen Mitarbeitern, die mit der Sektion und der biometrischen Vermessung der Muscheln sowie der sehr aufwändigen biometrischen Vermessung der Braunalgen beschäftigt waren. Insbesondere sei hier auch den Herren Prof. Dr. Roland Klein und Prof. Dr. Martin Paulus für die kritische Durchsicht gedankt.

Ein weiteres Dankeschön geht an Herrn Prof. Dr. Paul D. Rawson (Murray Hall University of Maine, School of Marine Sciences, USA), Herrn Dr. Roman Wenne (University of Hull, Dept. of Biological Sciences, England), Frau Dr. Cynthia Riginos (Duke University, Dept. of Biology) sowie an Frau Dr. Sabine Jacobsen (Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Wattenmeerstation List/Sylt) und Frau Marina Katolikova (St. Petersburg State University, Dept. of Hydrobiology and Ichthyology, Russland) deren wertvolle Hinweise zum Gelingen dieser Untersuchung beitrugen.

Abschließend sei selbstverständlich den Kollegen der Abteilung IV 2 des Umweltbundesamtes, Dessau, für die Finanzierung des Vorhabens und somit für die Ermöglichung der Durchführung dieser Untersuchungen gedankt.

Vorbemerkungen

Für beide im Rahmen des vorliegenden Projektes untersuchten Probenarten treffen folgende Beschreibungen zu:

- Es handelt sich um Arten, die auf spezielle Weise an die Bedingungen des Wattenmeeres angepasst sind. Diese Anpassung äußert sich unter anderem auch in einer hohen morphologischen Variabilität, die dazu führt, dass Populationen mit geringer räumlicher Distanz durch stark unterschiedliche "Ökotypen" charakterisiert sein können.
- Sie gehören einer phylogenetisch vergleichsweise jungen Gruppe an, deren Aufspaltung so schwach ausgeprägt ist, dass anhand morphologischer Parameter eine Differenzierung der Arten innerhalb der Gruppe nur sehr schwer vollzogen werden kann. Erst durch neue populationsgenetische Methoden wurden in jüngster Zeit Verfahren entwickelt, die zumindest ansatzweise eine Differenzierung der Arten erlauben.
- Die Aufspaltung ist offensichtlich bei beiden Gattungen auch noch nicht vollständig erfolgt. Mit Hilfe neuer genetischer Methoden gelang in den letzten Jahren zunehmend häufig der Nachweis von Hybridisierungen. Für beide Probenarten wird zum jetzigen Zeitpunkt davon ausgegangen, dass es sich um einen Spezies-Komplex bzw. eine Artengruppe handelt.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass eine exakte Artdefinition äußerst schwierig und unter Umständen nur mit Hilfe genetischer Methoden durchführbar ist. Aber gerade vor dem Hintergrund der Vergleichbarkeit von Proben im Biomonitoring ist eine exakte Artdefinition für die UPB von enormer Bedeutung. Im Falle der Berücksichtigung von *non-target*-Arten kann aufgrund von Unterschieden in Stoffwechsel oder Metabolismus die Vergleichbarkeit von Proben beeinträchtigt und die aus den Analyseergebnissen abgeleitete Information zu falschen Rückschlüssen führen.

Da es sich bei beiden Probenarten diesbezüglich um ein sehr komplexes Problemfeld handelt, wurden sie im Rahmen der vorliegenden Untersuchung unabhängig voneinander behandelt und die Untersuchungen getrennt voneinander dargestellt.

1 Miesmuschel (*Mytilus edulis*)

1.1 Problemstellung und Zielsetzung

Die Gattung *Mytilus* ist das biomassenreichste benthische Taxon der Meere der höheren Breiten. Aufgrund des sehr großen wissenschaftlichen und wirtschaftlichen Interesses an den Arten dieser Gattung (vgl. insbesondere SUCHANEK 1985) gelten sie – insbesondere aber die heimische *Mytilus edulis* – heute als sehr gut untersucht (z.B. BAYNE 1976, GOSLING 1992, NEHLS & THIEL 1993, JENNERICH et al. 1996, RUTH 1997, STRASSER et al. 2001, VENIER et al. 2003). Die Arten der im englischen Sprachgebrauch als *blue mussel* nicht näher differenzierten Gattung werden seit den 1980er Jahren in zahlreichen Umweltbeobachtungsprogrammen als Indikator verwendet (z.B. HUMMEL et al. 1989, WIDDOWS et al. 1995, Trilateral Monitoring and Assessment Group 1997, NEHLS 1998, O'LEARY & BREEN 1998, NEHLS & SACH 2000).

Die heimische *Mytilus edulis* wird seit 1985 als Probenart der Umweltprobenbank des Bundes (UPB) an den Probenahmeflächen Sylt, Eckwarderhörne (beide Nordsee) und Darßler Ort (Ostsee) als Vertreter der marinen Konsumenten beprobt. Betrachtet man die mittlerweile in der UPB vorliegenden Zeitreihen zur biometrischen Charakterisierung der beprobten Miesmuscheln, wird allerdings deutlich, dass sich die Muscheln der Nordsee hinsichtlich ihrer Größe (i.S.v. Länge, Breite, Höhe) und ihres Gewichtes signifikant von den in der Ostsee beprobten unterscheiden (vgl. Abb. 1). Der daraus abgeleitete und bei der Artdetermination der *Mytilidae* häufig verwendete biometrische Index des Breiten-Längen-Verhältnisses zeigt demnach ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen den Individuen der einzelnen Probenahmeflächen.

Die aufgrund neuer populationsgenetischer Methoden in den letzten Jahren zunehmende Zahl von Untersuchungen zur Ökologie, Taxonomie und Populationsgenetik der Gattung *Mytilus* thematisiert zudem ein Problemfeld, das zum einen für die Vergleichbarkeit von Umweltproben von höchster Bedeutung ist, zum anderen aber auch die oben beschriebene morphologische Differenzierung zusätzlich verkompliziert. In diesen Arbeiten wird beschrieben, dass es sich bei der Miesmuschel um einen sogenannten **Artenkomplex** (vgl. u.a. RAYMOND et al. 1997, DAGUIN et al. 2001, HILBISH et al. 2002, BIERNE et al. 2003) handelt. Dieser setzt sich aus drei Arten zusammen, *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis* und *M. trossulus*, die zum Teil sympatrisch vorkommen und dort hybridisieren. Wie in Kap. 1.2.2 detailliert dargestellt wird, lassen sich diese drei Arten morphologisch und somit optisch nur schwer voneinander unterscheiden.

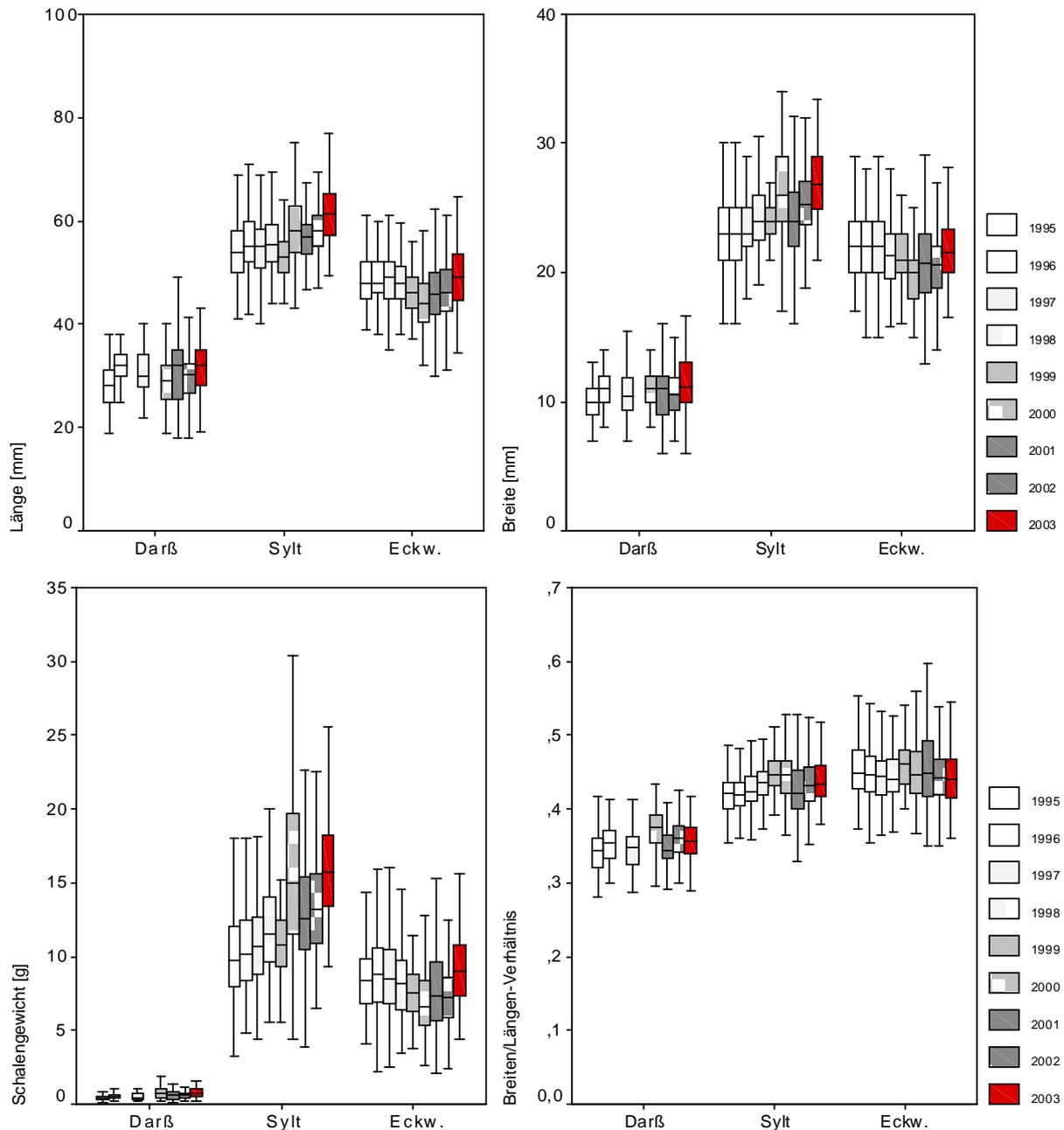


Abb. 1: Ausgewählte schalenmorphologische Parameter der im Rahmen der UPB bisher in Nord- (Sylt, Eckwarderhörne) und Ostsee (Darßer Ort) beprobten Miesmuscheln

Während bisher *M. edulis* als der einzige Vertreter des Artkomplexes in der Deutschen Bucht galt, führt eine in jüngerer Zeit zunehmend beschriebene Arealexpan- sion (z.B. WILHELM & HILBISH 1998, DAGUIN et al. 2001, BIERNE et al. 2003) der südlich des englischen Kanals und entlang der Mittelmeerküsten verbreiteten *M. galloprovincialis* zu einer Durchdringung des Verbreitungsgebietes von *M. edulis* im Bereich der niederländischen Nordseeküste und der Deutschen Bucht (vgl. LUTTIKHUIZEN et al. 2002). Aufgrund vergleichbarer ökologischer Ansprüche besiedelt *M. galloprovincialis* vergleichbare Substrate und bevorzugt somit auch

dieselben Habitate wie *M. edulis* (vgl. SKIBINSKI et al. 1983, SEED 1992, 1995). Dies kann sich zum einen in einer **individuellen Durchsetzung** der *M. edulis*-Populationen durch Individuen von *M. galloprovincialis* in bisher unbekannter Größenordnung äußern. Zum anderen kann dies aufgrund ihrer nahen Verwandtschaft zu **Hybridisierungen** führen, die im Rahmen des Artenkomplexes mittlerweile vergleichsweise häufig beschrieben wurden (vgl. insbesondere HILBISH et al. 2002, siehe Kap. 1.2.3). Im Rahmen dieser Hybridisierungsnachweise wird insbesondere die **genetische Durchmischung** von Populationen durch *M. galloprovincialis*-Gene diskutiert, da nachgewiesenermaßen eine Introgression der „konkurrenzstärkeren“ *M. galloprovincialis*-Gene in *M. edulis*-Individuen erfolgt (vgl. SECOR et al. 2001, BEAUMONT et al. 2004). Inwiefern in diesem Zusammenhang von einer **Verdrängung von *M. edulis*-Genen** innerhalb einer Population bzw. ganzer Populationen auszugehen ist, kann im Augenblick nicht befriedigend geklärt werden (vgl. HILBISH et al. 1994, SECOR et al. 2001). WILHELM & HILBISH (1998) vermuten am Beispiel einer Population aus dem Südwesten Englands, dass in Hybrid-Populationen die *M. edulis*-Genotypen innerhalb von drei Jahren eliminiert werden. Die Regionen, die im Rahmen der Untersuchungen von HILBISH et al. (2002), BIERNE et al. 2002, 2003a, 2003b) und GILG & HILBISH (2000, 2003a, 2003b) detailliert analysiert wurden, sind hauptsächlich die Küstenbereiche der Bretagne sowie von Südwest-England. **Zur deutschen Bucht liegen zur Zeit keine Untersuchungen vor.**

Wie darüber hinaus in Kap. 1.2.3 detaillierter erläutert wird, werden u.a. von SAAVEDRA et al. (1996), COMESAÑA et al. (1999) und PEDERSEN et al. (2000) Hybridisierungen auch zwischen *M. edulis* und *M. trossulus* beschrieben. Allerdings beschränken sich alle Untersuchungen auf die Küste von Halifax (Neu-Schottland, Kanada). **Verlässliche Daten zur Vermischung der beiden Arten im Bereich der deutschen Ostseeküste liegen zur Zeit ebenfalls nicht vor.**

Vor diesem Hintergrund, erscheint eine Neu-Bewertung der oben beschriebenen biometrischen Daten der UPB-Routine-Proben dringend geboten. Wie oben bereits erwähnt, weicht das errechnete Breiten-Längen-Verhältnis der Ostsee-Muscheln signifikant von den Werten der Muscheln der Nordsee-Probenahmeflächen Sylt-Königshafen und Eckwarderhörne ab. Nach Angaben von KÜHLMANN et al. (1993) und WESTERBOM et al. (2002) wird zwar angenommen, dass *Mytilus* in der Ostsee in Abhängigkeit vom Salzgehalt geringere Wüchsigkeit aufzeigt, es stellt sich aber die Frage, ob die nachgewiesenen Unterschiede zwischen den Individuen der UPB-Probenahmeflächen lediglich auf diese Tatsache gestützt erklärt werden können. Vielmehr erscheint es vor dem Hintergrund einer möglichen Hybridisierung von *M. edulis* und *M. trossulus* wichtig zu überprüfen, ob die Unterschiede nicht auf die Probenahme von Hybriden oder einer *non-target*-Art zurückzuführen sind. Der Verdacht, dass *M. trossulus* im Küstenbereich vor Darß anzutreffen ist, ist nicht auszuschließen, denn die morphologische Charakterisierung der Darßer Individuen (z.B. geringeres Breiten-Längen-Verhältnis) entspricht den Beschreibungen dieser als "schlanker" beschriebenen Art

(vgl. Kap. 1.2.2). Dementsprechend ist auch hier unklar, ob eine individuelle Durchsetzung der Bestände stattgefunden hat, oder ob sogar bereits eine genetische Durchmischung mit der Spätfolge des Verdrängens einer der beiden Arten stattfindet (vgl. auch COMESAÑA et al. 1999). Über die Konkurrenzverhältnisse der beiden Arten liegen zur Zeit keine Daten vor. Allerdings weist *M. trossulus* höhere Reproduktionsraten als *M. edulis* auf (TORO et al. 2002), was eine Verdrängung von *M. edulis* in gemeinsam genutzten Habitaten nach sich ziehen kann. In diesem Zusammenhang muss darauf hingewiesen werden, dass durch die Untersuchungen von HELLOU & LAW (2003) darüber Kenntnisse vorliegen, dass *M. edulis* im Vergleich zu *M. trossulus* toleranter auf PAK und andere Stressoren zu reagieren scheint. **Eine Vergleichbarkeit stoffanalytischer Daten wäre bei der Beprobung unterschiedlicher Arten, die sich darüber hinaus in ihrem Stoffwechsel und ihrem Metabolismus unterscheiden, stark eingeschränkt** (vgl. auch LARES & ORIANI 2002).

Aus diesen Problemfeldern lassen sich zusammenfassend folgende **Ziele** der vorliegenden Untersuchung formulieren:

- 1.) Zum einen soll im Rahmen dieser Untersuchung überprüft werden, inwieweit die in der Umweltprobenbank beprobten ***M. edulis*-Populationen in der Nordsee mit Individuen von *M. galloprovincialis* durchsetzt** sind, beziehungsweise inwieweit Hybridisierungseffekte im Genpool der Populationen nachweisbar sind.
- 2.) Zum zweiten soll überprüft werden, inwieweit die in der Umweltprobenbank beprobten ***M. edulis*-Populationen in der Ostsee mit Individuen von *M. trossulus* durchsetzt** sind, bzw. inwieweit Hybridisierungseffekte im Genpool der Populationen nachweisbar sind.
- 3.) Abschließend sollen aufbauend auf den gewonnenen Erkenntnissen **Empfehlungen für die weitere Vorgehensweise bei der Routine-Probenahme** der UPB ausgesprochen werden.

Zur Beantwortung dieser Fragen werden verschiedene etablierte populationsgenetische Verfahren angewandt und zahlreiche morphologisch-biometrische Parameter erhoben und ausgewertet. Neben den Populationen der UPB-Probenahmeflächen werden zusätzlich "Referenz-" und Vergleichspopulationen der drei Arten aus Frankreich, Portugal, Norwegen und Finnland mit in die Untersuchung einbezogen.

1.2 Stand der Forschung

Aufgrund der Komplexität der Problemstellung des vorliegenden Vorhabens wird an dieser Stelle der aktuelle Kenntnisstand zur Ökologie, Verbreitung, Morphologie sowie zum Stand der Systematik und genetischen Differenzierung der Arten des Artenkomplexes zusammengefasst.

1.2.1 Ökologie und Verbreitung

Aufgrund des großen wirtschaftlichen Interesses liegen seit den ersten morphologischen Untersuchungen (z.B. SOOT-RYAN 1955) zahlreiche Untersuchungen zur Gattung *Mytilus* vor. Wenn sich auch die meisten Untersuchungen auf *Mytilus edulis* beschränken, so gelten heute die **Ökologie** und **Populationsdynamik** der Gruppe (z.B. CHIPPERFIELD 1953, SEED 1969a, 1969b, SUCHANEK 1978, JÖRGENSEN 1981, MCGRATH et al. 1988, MCGRORTY et al. 1990, GARDNER 1992) sowie die **Physiologie** (z.B. BAYNE 1965, READ & CUMMING 1967, HRS-BRENKO & CALABRESE 1969, SEED 1969 a, 1969b, WILLIAMS 1970, WIDDOWS et al. 1979, DAVENPORT 1979, NEWELL et al. 1982, SPRUNG 1984, YOUNG 1985, TREMBLAY et al. 1998, WARNER & WAITE 1999, SUKHOTIN et al. 2002, WESTERBOM et al. 2002) und das **Wachstum** als gut untersucht (z.B. BAIRD 1966, SEED 1969 a, 1969b, THEISEN 1973, JÖRGENSEN 1981, ALMADA-VILLELA et al. 1982, ALMADA-VILLELA 1984, BEAUMONT & BUDD 1982, GRAY et al. 1997, KARAYÜCEL & KARAYÜCEL 2000, GILEK et al. 2001, PENNEY et al. 2002, WESTERBOM et al. 2002, TORO et al. 2004).

Aufgrund der in Kap. 1.2.3 detailliert beschriebenen und nach wie vor nicht vollständig geklärten Systematik, wurden lange Zeit kontroverse Diskussionen hinsichtlich der Verbreitung der einzelnen Arten geführt (vgl. GOSLING 1984, BEAUMONT et al. 1989). Insgesamt kann festgehalten werden, dass die Gattung *Mytilus* bipolar verbreitet ist. Während die südhemisphärischen Arten bisher nicht näher beschrieben sind und je nach Autor meist als Unterart der einen oder anderen nordhemisphärischen Art angesprochen werden, sind – nach aktueller Meinung – die Individuen der Nordhemisphäre ausschließlich den bereits beschriebenen drei Arten zuzuordnen. Nach der zusammenfassenden Übersicht von HILBISH et al. (2000) ist die den Komplex prägende Art, *Mytilus edulis*, an der nordamerikanischen Atlantikküste von North Carolina bis Maine und in Europa vom Ärmelkanal bis zur Kola-Halbinsel sowie in Island verbreitet (vgl. Abb. 2). *M. galloprovincialis* hat ihre bisher beschriebene Hauptverbreitung an der nordamerikanischen Pazifikküste (Baja California bis zur Bucht von San Francisco), im Mittelmeerraum (Golf von Biskaya bis zum Schwarzen Meer) sowie an der asiatischen Pazifikküste (Hainan, Gelbes Meer und Pazifikküste Japans). *Mytilus galloprovincialis* stellt unter den drei beschriebenen Arten die jeweils am südlichsten

verbreitete Art dar. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass für sie zur Zeit insbesondere an der französischen Atlantikküste eine nordwärts gerichtete Ausbreitungstendenz beschrieben wird. So wurden in Untersuchungen von LUTTIKHUIZEN et al. (2002) mittlerweile *M. galloprovincialis*-Typen an der niederländischen Küste nachgewiesen. ***M. trossulus*** zeigt im Vergleich zu den beiden anderen Arten die nördlichste Verbreitung. Dies beinhaltet den gesamten nördlichen Pazifik (Hokkaido bis Kalifornien), die Küste von Neufundland sowie die Ostsee. Am Beispiel der Ostsee zeigt sich, dass sie die einzige Art ist, die an geringere Salzgehalte angepasst zu sein scheint. Aktuelle Untersuchungen belegen, dass es sich bei *M. trossulus* um eine ältere Linie handelt, die vermutlich aus dem Nordpazifik stammt und nach Öffnung der Beringstraße im Pliozän in den Nordatlantik eingewandert ist. Dort wurde sie vermutlich von *M. edulis* verdrängt, die sich zeitgleich entlang der Küsten Europas und Nordamerikas ausbreitete. Die Anwesenheit von *M. trossulus* in West-Kanada und in der Ostsee entspricht jedenfalls dieser biogeographischen Interpretation. Bei *M. galloprovincialis* scheint es sich jedoch um eine in sehr viel jüngerem Zeitraum entwickelte Art zu handeln. Man geht davon aus, dass sie sich in wärmeren, halboffenen Meeresbereichen wie dem Mittelmeer von *M. edulis* abgespalten hat (SEED 1995).

Die heutige Verbreitung ist sicherlich stark von der **Ausbreitungsfähigkeit der Larven** und somit von äußeren Faktoren (z.B. anthropogener Verbringung, Salzgehalte) abhängig. ROY et al. (2002) beschreiben, dass insbesondere die Größe der *M. galloprovincialis*-Larven für eine erhöhte Ausbreitungsfähigkeit verantwortlich gemacht werden kann. So wurde von SUCHANEK et al. (1997) *M. galloprovincialis* 700 km nördlicher vorgefunden als ursprünglich angenommen. Der ursprünglich angenommene Punkt (Point Conception, Zentral-Kalifornien) ist eine für zahlreiche Mollusken-Arten angenommene Verbreitungsgrenze (VALENTINE 1966), sowohl südlich für kalt-adaptierte Arten, als auch die nördliche Grenze für an Warmwasser angepasste Arten. Die Ergebnisse zeigen, dass sich diese Art in einer extrem expansiven Phase befindet. Daneben stellt die zwischen den Arten unterschiedlich ausgeprägte Toleranz bezüglich geringer **Salzgehalte** einen Faktor dar, der wesentlich die Ausbreitung von *M. trossulus*-Larven begünstigt (vgl. INNES & HALEY 1977, VARVIO et al. 1988, VÄINÖLÄ 1990, VÄINÖLÄ & HVILSOM 1991, QIU et al. 2002, RIDGWAY & NAEVDAL 2004). Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass von RIDGWAY & NAEVDAL (2004) angenommen wird, dass Individuen von *M. trossulus* auch in süßwasserbeeinflussten Fjordbereichen Süd-Norwegens auftreten, obwohl dies weit von dem aktuell beschriebenen Verbreitungsgebiet der Art entfernt liegt (vgl. Abb. 2).

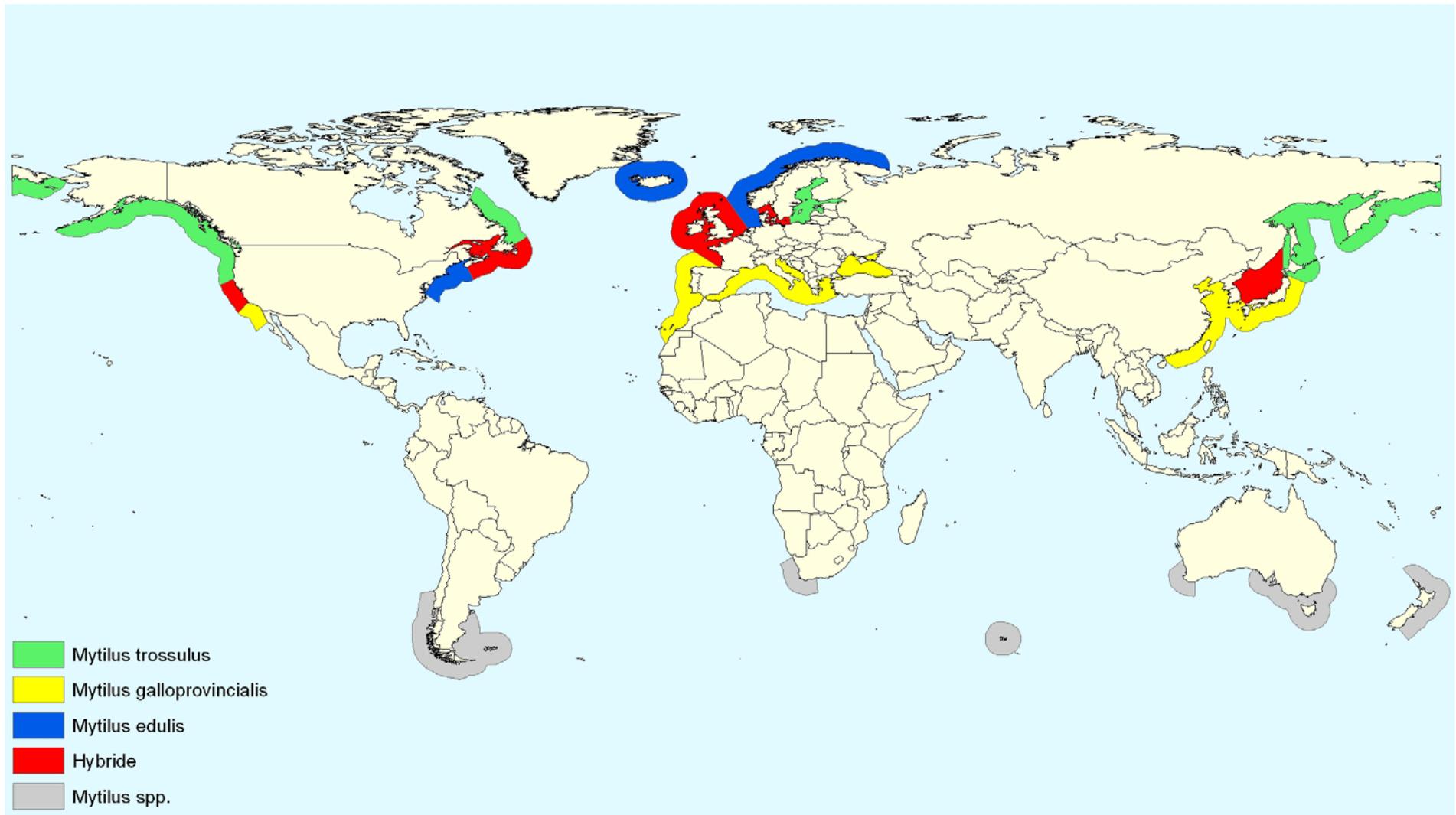


Abb. 2: Verbreitung der Gattung *Mytilus* (verändert nach HILBISH et al. 2000)

Dass die Verbreitung der Arten letztlich auch durch **physiologische Unterschiede** zwischen den Arten begründet ist, wird beispielsweise durch die Untersuchungen von LOOMIS (1995) deutlich, der in norwegischen *M. edulis*-Individuen Frostschutz-Proteine nachweisen konnte, während dies für Individuen der nordamerikanischen Atlantikküste (Connecticut und Massachusetts) nicht gelang. Nach Angaben von HILBISH et al. (2000) handelt es sich bei letzteren allerdings um *M. trossulus* bzw. um Hybride der beiden Arten. Bemerkenswert erscheint aber auch, dass bis heute kein Nachweis dieser Frostschutz-Proteine in der südlicher verbreiteten *M. galloprovincialis* vorliegt. Prinzipiell ist davon auszugehen, dass sich diese physiologischen Differenzierungen durchaus auch auf den **Stoffwechsel und den Metabolismus der Arten** auswirken können (vgl. auch LIVINGSTONE & PIPE 1992, PAGE et al. 1996). Deutlich wird dies zum Beispiel durch das deutlich schwächer ausgeprägte Größenwachstum und die geringere Schalendicke von *M. trossulus*, was nach aktueller Meinung auf den Salzgehalt und lokal fehlende Prädation zurückgeführt wird (vgl. KÜHLMANN et al. 1993, REIMER & HARMS-RINGDAHL 2001, PENNEY et al. 2002, WESTERBOM et al. 2002). Letztlich müssen allerdings auch physiologische Unterschiede zwischen den Arten bestehen, da in Untersuchungen von PENNEY et al. (2002) an der kanadischen Atlantikküste *M. edulis* und *M. trossulus* unter identischen Bedingungen **unterschiedliches Wachstum** aufzeigten. Nach Untersuchungen von LÓPEZ et al. (2002) ist des Weiteren bekannt, dass zumindest zwischen *M. edulis* und *M. galloprovincialis* Unterschiede in der Expression einzelner Proteine vorliegen. In diesem Zusammenhang erscheint es sehr bedeutsam, dass nach Angaben von LUCAS et al. (2002) bei den beiden letztgenannten Arten Unterschiede im Histidin-Anteil der Byssus-Fäden bestehen. Der höhere Histidin-Anteil in den Byssus-Fäden von *M. galloprovincialis* wird dabei von den Autoren für eine vergleichsweise höhere Stabilität der Fäden verantwortlich gemacht und als Selektionsvorteil in stark strömungsbeeinflussten Bereichen gesehen (vgl. auch SCHNEIDER et al. 2005).

Wie aus Abb. 2 deutlich wird, hybridisieren die beschriebenen Arten in den Kontaktzonen ihrer Verbreitungsgebiete. Die bedeutendsten **Hybridisierungsgebiete** sind in Kalifornien (*galloprovincialis/trossulus*), an der nordamerikanischen Westküste (Virginia bis Neufundland; *edulis/trossulus*), an der französischen und britischen Atlantikküste (*edulis/galloprovincialis*) sowie im Japanischen Meer (*galloprovincialis/trossulus*) zu finden (vgl. u.a. McDONALD & KOEHN 1988, HILBISH et al. 2000). Für die vorliegende Untersuchung ist insbesondere das europäische Hybridisierungsgebiet von Bedeutung. Das Auftreten der Hybride bzw. die Verteilung der beiden Arten ist im Bereich von südlich der Bretagne bis zur Normandie detailliert von COUSTEAU et al. (1991), COMESAÑA & SANJUAN (1997), DAGUIN et al. (2001) sowie von BIERNE et al. (2003a, 2003b) beschrieben worden. Bezüglich der Verteilung in Südwest-England (Cornwall bis Devon) liegen zahlreiche Untersuchungen von der Arbeitsgruppe um John Hilbish vor (vgl. GILG & HILBISH 2000, 2003a, 2003b, HILBISH et al. 2002). Mit Ausnahme der Annahme, dass das Übergangsgebiet zwischen *M. edulis* und

M. trossulus im Dänischen Belt mit einer Ausdehnung von 150 km als vergleichsweise klein angesehen wird, liegen kaum detaillierte Angaben über die Verteilung der Arten und ihrer Hybride in dem Hybridisierungsgebiet von *M. edulis* und *M. trossulus* im Bereich der westlichen Ostsee vor (vgl. BULNHEIM & GOSLING 1988, BORSA et al. 1999, VÄINÖLÄ 1990, VÄINÖLÄ & HVILSOM 1991, RIDGWAY & NAEVDAL 2004).

Festgehalten werden muss, dass zur Zeit **keine Kenntnisse darüber vorliegen, ob *M. galloprovincialis* die Küste der Niederlanden und der Deutschen Bucht bereits besiedelt, beziehungsweise ob Hybridisierungen stattfinden.** Ebenso ist der **Ausprägungsgrad der Durchmischung von *M. edulis* und *M. trossulus* im deutschen Ostseebereich unbekannt.** Dies ist insbesondere vor dem Hintergrund bedeutsam, dass mittlerweile zahlreiche Untersuchungen vorliegen, die sich mit der unterschiedlichen Konkurrenzkraft der drei Arten beschäftigen. So beschreibt GELLER (1999) für einen Bereich in Nord-Kalifornien, in dem *M. trossulus* und *M. galloprovincialis* gemeinsam vorkommen, ein Zurückdrängen von *M. trossulus* durch die wesentlich expansivere *M. galloprovincialis*. Ebenso konnten HEATH et al. (1995) nachweisen, dass eingeführte Individuen von *M. edulis* und *M. galloprovincialis* in der Lage waren in einer natürlichen *M. trossulus*-Population zu überleben und stabile Populationen hervorzubringen. Weitere Belege für die Konkurrenzkraft von *M. galloprovincialis* finden sich auch in Europa: So beschreiben HILBISH et al. (2003) sogar eine Selektion gegen *M. edulis*-Genotypen im südwest-englischen Hybridisierungsgebiet (vgl. auch SECOR et al. 2001, SCHNEIDER et al. 2005). SCHNEIDER et al. (2005) gehen in diesem Zusammenhang zwar von einer schnelleren Ausbreitungsgeschwindigkeit bei *M. edulis*-Typen aus, aber *M. galloprovincialis*-Typen dominieren aufgrund der geringeren Mortalität. Diese wird von den Autoren auf die oben bereits beschriebene stärker ausgeprägte Fähigkeit zur Anhaftung in stark wellenschlag-beeinflussten Bereichen zurückgeführt (vgl. auch COMESAÑA & SANJUAN 1997). Nach SECOR et al. (2001) wird dies hingegen den unterschiedlichen Laichzeiten und den unterschiedlichen Zyklen in der Anlage der Energiedepots zugeschrieben.

1.2.2 Morphologie/Biometrie

Wie aus dem vorhergehenden Kapitel bereits deutlich wurde, zeichnen sich die drei Arten durch eine **hohe Anpassungsfähigkeit** an sich ständig verändernde Umweltbedingungen aus. So adaptierten sich die Arten an episodisches Trockenfallen genauso wie an niedrige Salzgehalte. Die Komplexität äußerer Faktoren resultiert in einer **hohen morphologischen Plastizität** der einzelnen Arten, die auch lokal stark ausgeprägt sein kann. So weist insbesondere SEED (1992) darauf hin, dass jede der drei Arten hinsichtlich Größe und Form sowohl innerhalb als auch zwischen Populationen beträchtliche Unterschiede aufweist. Vor dem Hintergrund, dass Hybridisierungsgebiete von *M. edulis*, *M. galloprovincialis* bzw. *M.*

trossulus ausgebildet werden, ist zusätzlich zu berücksichtigen, dass dort die Individuen der beiden Semispezies bzw. deren Hybride kleinräumig verteilte Mischpopulationen bilden (BIERNE et al. 2002). Identische äußere Bedingungen erfordern hier gleichgerichtete Anpassungen. Dies führt dazu, dass sich die Taxa **optisch nur sehr schwer unterscheiden** und die vorgefundenen Individuen sich praktisch nicht den einzelnen Arten zuordnen lassen (vgl. Abb. 3). Als Faustregel gilt, dass *M. trossulus* im Verhältnis zu ihrer Höhe bzw. Breite eine etwas längere Schale aufweist, während *M. galloprovincialis* als vergleichsweise „hochkrückig“ ein deutlich geringeres Längen-Breiten-Verhältnis aufweist. *M. edulis* steht intermediär dazwischen (vgl. McDONALD et al. 1991, SEED 1992, INNES & BATES 1999).



Abb. 3: Vergleichende Darstellung der Schalen von *Mytilus edulis* (links), *Mytilus trossulus* (Mitte) und *Mytilus galloprovincialis* (rechts)

Wegen des Fehlens geeigneterer Methoden wurde die Artdetermination bisher hauptsächlich auf Unterschiede in der **Schalenmorphologie** bezogen (vgl. SEED 1968, McDONALD et al. 1991, GOSLING 1992, INNES & BATES 1999). Dabei verhalfen insbesondere die multivariaten Analysen morphologischer Schalenparameter von McDONALD et al. (1991) zur Aufdeckung der taxonomischen Gliederung der Gattung *Mytilus*. Im Rahmen dieser Untersuchungen gelang McDONALD et al. (1991) unter zusätzlicher Berücksichtigung isoenzymatischer Methoden erstmals eine Differenzierung der drei Arten auf Basis morphologischer Daten (vgl. Abb. 4). Weil aber auf Basis morphologischer Untersuchungen alleine eine Artunterscheidung meist nicht möglich ist und sich moderne populationsgenetische Verfahren als zielführender erwiesen haben, werden heute morphologische Analysen meist lediglich ergänzend durchgeführt.

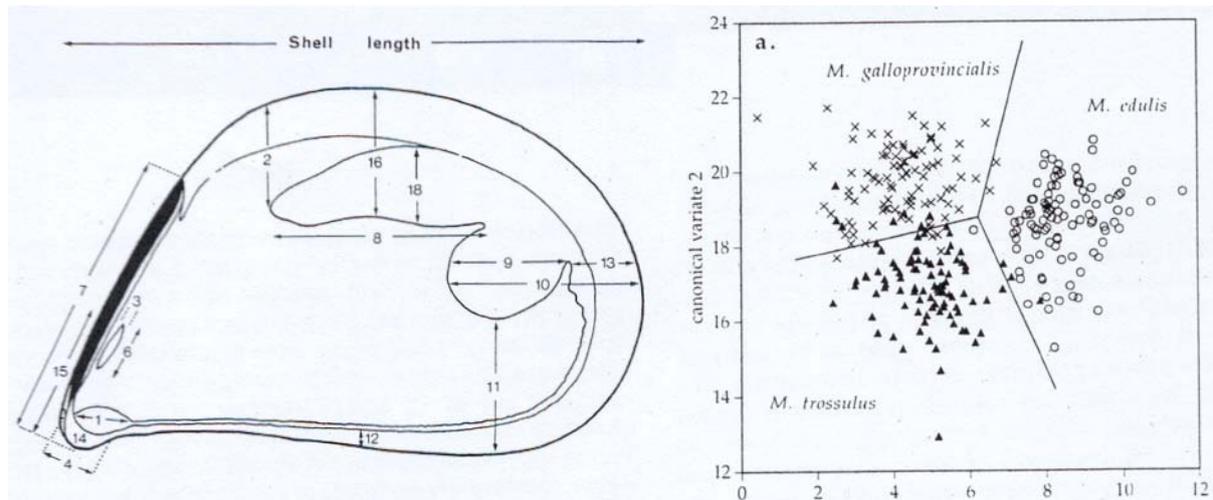


Abb. 4: Schalenmorphologische Parameter zur morphologischen Differenzierung der drei *Mytilus*-Arten (aus McDONALD et al. 1991)

Auf eine detailliertere Darstellung der von McDONALD et al. (1991) erarbeiteten und verwendeten Parameter wird hier verzichtet, da eine Auswahl dieser Parameter im Rahmen der biometrischen Charakterisierung der in vorliegender Untersuchung analysierten Individuen ebenfalls verwendet wurde. Die Beschreibung der McDONALD'schen Kriterien findet sich in Kap. 1.4.1.

1.2.3 Systematik und genetische Differenzierung

Wenn auch bereits seit Beginn des 20. Jahrhunderts kontroverse Diskussionen um den taxonomischen Status lokaler *Mytilus*-Populationen geführt wurden (vgl. BEAUMONT et al. 1989, HILBISH et al. 1994, SEED 1995, HILBISH et al. 2000), stellt die Zusammenstellung von SOOT-RYEN (1955) die erste umfassende taxonomische Studie zur Gattung *Mytilus* dar. Aktualisiert wurden diese Untersuchungen insbesondere durch die Reviews von GOSLING (1984), KOEHN (1991) und GARDNER (1992), die sich mit der Taxonomie der gesamten Gattung bzw. von *M. galloprovincialis* beschäftigten, dabei erste Ergebnisse isoenzymatischer Untersuchungen präsentierten und damit die bestehenden Kenntnisse revolutionierten. Auch wenn nach Angaben von SEED (1995) selbst heute das taxonomische Niveau von *M. edulis*, *M. galloprovincialis* und *M. trossulus* nicht vollständig geklärt ist, werden sie meist als eigene Arten behandelt. Nach der Liste des Integrated Taxonomic Information System (ITIS), die von dem United States Department of Agriculture (USDA), der Environmental Protection Agency (EPA), der National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) und dem Smithsonian Institute geführt wird, ergibt sich folgender taxonomischer Status der Gattung *Mytilus*:

- Stamm **Mollusca**
- Klasse **Bivalvia** LINNAEUS 1758
- Unterklasse **Pteriomorphia** BEURLEN 1944
- Ordnung **Mytiloida** FERRUSAC 1822
- Familie **Mytilidae** RAFINESQUE 1815
- Gattung **Mytilus** LINNAEUS 1758.

Für die Gattung *Mytilus* werden nach ITIS zur Zeit folgende Arten beschrieben (Taxonomische Serien-Nr. 79452, Stand 2004):

- ***Mytilus californianus*** CONRAD 1837 (California mussel)
- ***Mytilus edulis*** LINNAEUS 1857 (blue mussel, edible mussel)
- ***Mytilus galloprovincialis*** LAMARCK 1819 (Mediterranean mussel)
- ***Mytilus trossulus*** GOULD 1815 (foolish mussel).

Während im Taxonomy Browser des National Center for Biotechnology Information (NCBI) des Weiteren *M. chilensis* und *M. corucsus* als eigene Arten geführt werden, wird *M. californianus* dort nicht als eigene Art erwähnt. Die Mehrheit der wissenschaftlichen Veröffentlichungen geht jedoch ungeachtet dieser Listen von lediglich drei Arten auf der Nordhemisphäre aus: *M. edulis*, *M. galloprovincialis* und *M. trossulus*.

Wie aus den vorhergehenden Kapiteln deutlich wird, konnte die viel diskutierte Taxonomie der *Mytilus*-Gruppe anhand morphologischer Parameter nicht umfassend geklärt werden (vgl. SEED 1992). Letztlich haben aber insbesondere die oben beschriebenen neuen Erkenntnisse der biochemischen und molekularen Systematik das Verständnis der Ökologie, der Evolution und der Biogeographie der Gattung *Mytilus* wesentlich verändert (vgl. McDONALD & KOEHN 1988, KOEHN 1991, SEED 1992, RAWSON & HILBISH 1995). Insbesondere sei in diesem Zusammenhang die detaillierte Beschreibung des **Artenkomplexes** erwähnt (vgl. u.a. RAYMOND et al. 1997, DAGUIN et al. 2001, HILBISH et al. 2002, BIERNE et al. 2003). Hybridisierungen zwischen den Semispezies dieses Komplexes wurden mittlerweile zahlreich veröffentlicht (vgl. Tab. 1).

Während in der Zeit, in der alleine morphologische Parameter für die Artdefinition herangezogen wurde, eine sichere Artansprache und der Nachweis des Komplexes nicht möglich war, erleichterten neuere Methoden auf Enzym-Basis ab Anfang der 1980er Jahre wesentlich die taxonomische Analyse (SUCHANEK et al. 1997). In dieser Phase gelang der Nachweis sehr hoher genetischer Variation, sowohl innerhalb und zwischen Populationen als auch zwischen den Arten **auf Basis von Allozymen** (vgl. AHMAD et al. 1977, SKIBINSKI et al. 1983, KOEHN et al. 1984, BULNHEIM & GOSLING 1988, McDONALD & KOEHN 1988, McDONALD

& SIEBENALLER 1989, VARVIO et al. 1988, VÄINÖLÄ 1990, COUSTEAU et al. 1991, VÄINÖLÄ & HVILSON 1991, BEAUMONT 1994, COMESAÑA & SANJUAN 1997, GARDNER & KATHIRAVETPILLAI 1997, RAYMOND et al. 1997, GARDNER & PALMER 1998, PEDERSEN et al. 2000, HUMMEL et al. 2001, RIDGWAY 2001, RIDGWAY & NAEVDAL 2004).

Tab. 1: Auswahl von Untersuchungen zu Hybridisierungen innerhalb des *M. edulis*-Artkomplexes

Hybridisierung zwischen	beschrieben von
<i>M. edulis</i> und <i>M. galloprovincialis</i>	SKIBINSKI & BEARDMORE 1979, Skibinski et al. 1978, 1983, GOSLING & WILKINS 1981, SKIBINSKI 1983, KOEHN 1991, COMESANA & SANJUAN 1997, RAWSON & HILBISH 1998, WILHELM & HILBISH 1998, RAWSON et al. 1999, GILG & HILBISH 2000, DAGUIN et al. 2001, SECOR et al. 2001, HILBISH et al. 2002
<i>M. edulis</i> und <i>M. trossulus</i>	MCDONALD & SIEBENALLER 1989, SAAVEDRA et al. 1996, COMESANA et al. 1999, PEDERSEN et al. 2000, CHICHVARKHIN et al. 2000, PENNEY et al. 2002, TORO et al. 2004
<i>M. galloprovincialis</i> und <i>M. trossulus</i>	MCDONALD & KOEHN 1988, INOUE et al. 1995, INOUE et al. 1997, RAWSON et al. 1999, SKURIKHINA et al. 2001
Hybridisierung aller drei Arten	MCDONALD et al. 1991, MARTINEZ-LAGE et al. 1995, 1996, RAWSON et al. 1996a, 1996b, RAWSON & HILBISH 1998

Aufbauend auf diesen Erkenntnissen und mit Hilfe sich rasch entwickelnder populations- und molekulargenetischer Verfahren wurde die taxonomische Analyse insbesondere durch die Verwendung von DNA-Markern wesentlich vereinfacht (vgl. GELLER et al. 1993, INOUE et al. 1995, RAWSON & HILBISH 1995, TORO 1998, REGO et al. 2002). Zum einen vereinfachten sie die Identifizierung von Arten und deren Hybride, zum anderen wurde mit Ihnen die Analyse großer Stichproben in klein- und in großräumigen Untersuchungen möglich (vgl. SUCHANEK et al. 1997). So wurden beispielsweise von RAWSON & HILBISH (1995) diagnostische mtDNA-Marker etabliert, mit denen die Verteilung von *M. galloprovincialis* und *M. trossulus* an der nordamerikanischen Pazifikküste (San Diego bis Seattle) beschrieben werden konnte. Die Artdefinition auf Basis mitochondrialer Marker ist allerdings bei der Familie der Mytilidae erschwert, da **mtDNA** sowohl paternal als auch maternal vererbt wird (vgl. SKIBINSKI et al. 1994, ZOUROS et al. 1994, QUESADA et al. 1995, 1996, 1998a, 1998b, 1999, RAWSON & HILBISH 1995, 1998, STEWART et al. 1995, 1996, HOEH et al. 1997, RAWSON et al. 1996a, SAAVEDRA et al. 1996, 1997, KENCHINGTON et al. 2000, 2002, LADOUKAKIS & ZOUROS 2001, LADOUKAKIS et al. 2002, KENCHINGTON et al. 2002, BURZÝNSKI et al. 2003, WOOD et al. 2003, ZBAWICKA et al. 2003, CAO et al. 2004b, KREBS 2004). Durch die Entwicklung **diagnostischer codominanter Marker** gegen Mitte der 1990er Jahre konnte dieses Problemfeld umgangen werden (vgl. INOUE et al. 1995, 1997, RAWSON et al. 1996, 1999).

Insbesondere durch die von RAWSON et al. (1996a) etablierten *Glu3'*- und *Glu5'*-Marker-systeme wurde ein Verfahren entwickelt, mit dessen Hilfe eine Unterscheidung der drei Arten mit vergleichsweise wenig Aufwand möglich wurde (vgl. Abb. 5). Die Autoren beschrieben erstmals einen diagnostischen Längenpolymorphismus in einem DNA-Abschnitt, der für ein sogenanntes "adhesive"-Protein codiert, welches für die Ausbildung der Byssus-Fäden verantwortlich gemacht wird. *M. edulis*, *M. galloprovincialis* und *M. trossulus* lassen sich mit Hilfe der *Glu5'*-Methode vergleichsweise einfach identifizieren, da für die drei Arten distinkt unterschiedliche Fragmentgrößen ermittelt werden können. Mit Hilfe dieses Verfahrens konnten beispielsweise auch von BORSA et al. (1999) *M. edulis*-Individuen in einer *M. trossulus*-Population nachgewiesen werden. Ebenso wurde diese Methode mittlerweile von COMESAÑA et al. (1999), HILBISH et al. (2002) sowie GILG & HILBISH (2003a, 2003b) erfolgreich angewandt.

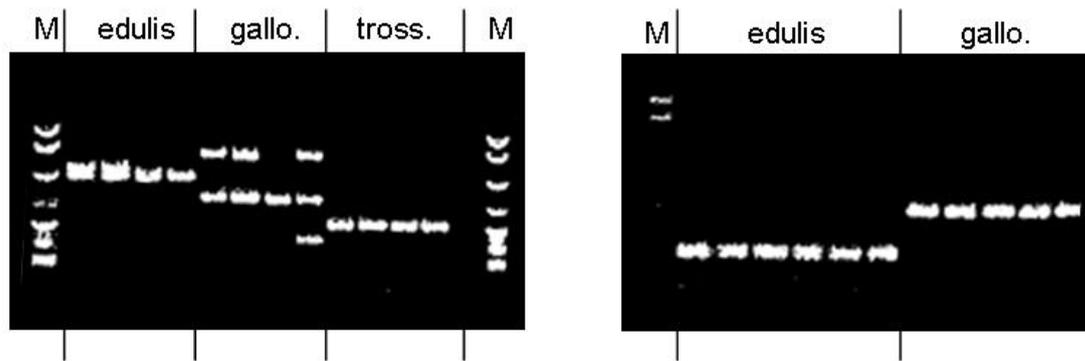


Abb. 5: Beispielhafte Darstellung eines Elektrophoresegels mittels *Glu5'*-Verfahren (links) bzw. *Glu3'*-Verfahren (rechts) zur Artdefinition von *M. edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. trossulus* (verändert nach RAWSON et al. 1996) (M = Längenstandard)

INOUE et al. (1995, 1997) entwickelten darauf aufbauend ein optimiertes Verfahren, das neben der Differenzierung der drei genannten Arten auch deren Hybride abbildet. Das nach den eingesetzten PCR-Primern mit *Me15/16* bezeichnete Verfahren weist für *M. edulis* ein DNA-Fragment mit 180 bp aus, während *M. galloprovincialis* und *M. trossulus* durch Fragmente von 128 bp bzw. 168 bp charakterisiert werden. Die entsprechenden Hybride sind im Elektrophoresegel durch jeweils zwei distinkte Banden gekennzeichnet (vgl. Abb. 6). Auch dieses Verfahren ist mittlerweile in mehreren Regionen zur Differenzierung der Arten und ihrer Hybride erfolgreich angewandt worden (vgl. SKURIKHINA et al. 2001, HUMMEL 2004).

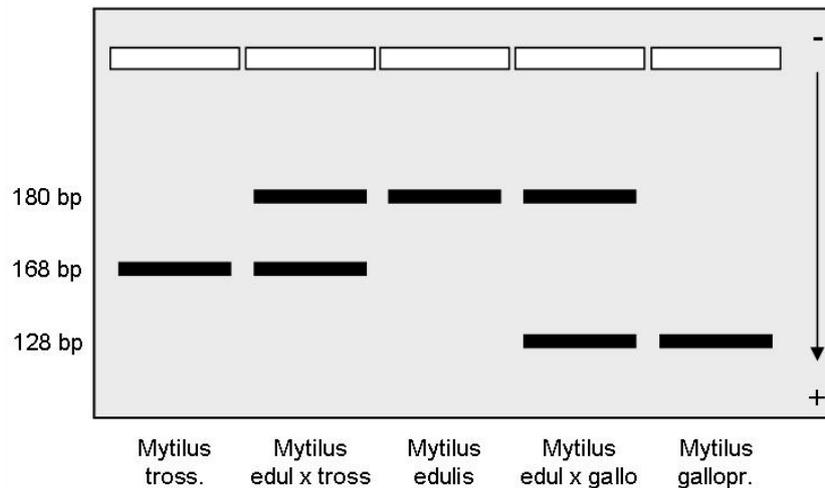


Abb. 6: Schematische Darstellung der Artdefinition von *M. edulis*, *M. galloprovincialis*, *M. trossulus* und ihrer Hybride nach der Methode von Inoue et al. (1995)

Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang des Weiteren die von SUCHANEK et al. (1997) auf *Mytilus* übertragene Anwendung des *cmg93*-Locus (vgl. KARL et al. 1996). Dabei gelang den Autoren mit Hilfe von für *Calyptogena magnifica* entwickelten Primern eine sichere Bestimmung von *M. trossulus* an der nordamerikanischen Pazifikküste. Der Nachweis erfolgte über ein amplifiziertes Fragment mit einer Länge von 750 bp, das bei *M. galloprovincialis* nicht detektiert werden konnte. Neben diesen Verfahren wurden in den 1990er Jahren zahlreiche weitere Verfahren entwickelt, die auf unterschiedlichsten Markersystemen beruhen. Neben der später noch erwähnten Methode auf Basis des Actin-Gen-Locus *mac-1* (OHRESSER et al. 1997, DAGUIN & BORSA 1999, DAGUIN et al. 2001) sind insbesondere das ITS-Marker-System von HEATH et al. (1995, 1996) und COMESAÑA et al. (1999) sowie das Mikrosatelliten-Verfahren *Apa1* nach RUIZ-LARA et al. (1992) und MARTÍNEZ-LAGE et al. (2002) zu nennen. Von GELLER et al. (1993) bzw. GELLER (1999) wurde schließlich ein Verfahren entwickelt, mit dessen Hilfe *M. trossulus* von den beiden anderen Semispezies mittels 16S rDNA differenziert werden konnte.

Wie aus den Ausführungen deutlich wird, wurden insbesondere durch die in den letzten Jahren ständig zunehmende Zahl an populationsgenetischen Untersuchungen die Verfahren zur Differenzierung der Arten des *Mytilus edulis*-Spezieskomplexes in immer kürzeren Zeitabständen revolutioniert und optimiert. Gerade die kürzliche Entwicklung von **EST-Markern** für *M. galloprovincialis* (VENIER et al. 2003) sowie die **DNA-Sequenzierung von Kern-** (XU et al. 2000, 2001, LÜDEKING & KÖHLER 2002) **bzw. mitochondrialer DNA** (HOFFMANN et al. 1992, BOORE et al. 2004) lassen vermuten, dass wichtige Informationen zur Aufklärung des Genoms bzw. von Abschnitten, die für physiologisch bedeutsame Gene codieren, in naher Zukunft gewonnen werden.

1.3 Material und Methoden

1.3.1 Material

An allen in der Folge genannten Standorten wurden mindestens 100 Muscheln gesammelt und entweder bis zur Überführung ins Labor in Habitatwasser gehältert (max. 48h) oder – wenn möglich – vor Ort direkt eingefroren. Bei beiden Behandlungsmethoden wurde nach Ankunft im Labor der Weichkörper von der Schale getrennt und bei -20°C bis zur weiteren Analyse gelagert. Die Weichkörper der Frischproben wurden nach der Trennung von der Schale z.T. auch in 70%igen Ethanol überführt und so bis zur weiteren Analyse gelagert. Hinsichtlich der Auswahl der Proben für die genetische Analyse erfolgte eine Zufallsauswahl von jeweils mindestens 40 Individuen. Die beschreibenden Daten zu den Proben der Routine-Probenahmeflächen finden sich in Tab. 2.

Tab. 2: Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an *Mytilus spec.* (Teil 1 – UPB-Probenahmeflächen)

PNF	n	Gewässer	Fundort	Methode	Datum
Sylt	112	nordfriesische Inseln, Nordsee	Königshafen nördlich List	Handbesammlung nach SOP	03.08.2004
Eckwarderhörne	124	östl. Jadebusen, Nordsee	Steinschüttung vor Eckwarderhörne	Handbesammlung nach SOP	04.08.2004
Darßer Ort	119	Ostsee	nördlich der Insel Darß	Dredge nach SOP (WT 7,0-8,4 m)	10.11.2004

Als Referenzmaterial wurden mit Unterstützung von Dr. Nicolas Bierne (Université de Montpellier, La station méditerranéenne de l'environnement littoral, Sète, Frankreich), Dr. Risto Väinölä (University of Helsinki, Finnish Museum of Natural History, Helsinki, Finnland) und Prof. Dr. Gunnar Naevdal (University of Bergen, Institutt for Fiskeri og Marinbiologi, Bergen, Norwegen) jeweils mindestens 100 Individuen von vermutlich reinrassigen *Mytilus*-Arten gesammelt. Die entsprechenden Eckdaten sind in Tab. 3 aufgeführt.

Zusätzlich wurden zwei weitere Populationen als Vergleichsproben in die Untersuchungen einbezogen. Zum einen handelt es sich um eine im natürlichen Verbreitungsgebiet von *M. edulis* beheimatete Population aus dem stark süßwasserbeeinflussten Fjordbereich Bergens. Nach Allozymuntersuchungen von RIDGWAY & NAEVDAL (2004) handelt es sich hierbei um Individuen von *M. trossulus*. Zum anderen wurde eine natürliche Population von *M. galloprovincialis* aus dem Südwesten Portugals untersucht. Die Eckdaten der entsprechenden Proben sind in Tab. 4 aufgeführt.

Tab. 3: Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an *Mytilus spec.* (Teil 2 – Referenzmaterial)

Art	n	Gewässer	Fundort	Methode	Datum
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	113	Cote de Languedoc, Mittelmeer	Steinschüttungen südlich Sète bzw. Muschelfarm	Handbesammlung	29.09.2004
<i>Mytilus edulis</i>	101	Nordsee, Küste von Bergen	Steinschüttungen, Insel Sotra	Handbesammlung	03.02.2005
<i>Mytilus trossulus</i>	129	Finn. Meerbusen, Ostsee	südlich Tvärminne (SW-Finnland)	Dredge (WT 3,0-10,0 m)	30.11.2004

Tab. 4: Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an *Mytilus spec.* (Teil 3 – Zusatzmaterial, Zusammensetzung der Population unsicher)

Art	n	Gewässer	Fundort	Methode	Datum
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	113	West-Algarve, Atlantik	Felsküste, Monte Clérigo	Handbesammlung	15.10.2004
<i>Mytilus trossulus</i>	110	Nordsee, Küste von Bergen	Bergen, Store Lungegaardsvann	Handbesammlung	03.02.2005

1.3.2 Methoden der biometrischen Analyse

Wesentlicher Schwerpunkt einer morphologisch-biometrischen Analyse von Individuen und Populationen muss die Verwendung von die Taxa differenzierenden Merkmalen sein. Bei der Umsetzung der aktuell gültigen aber stark überarbeitungsbedürftigen Richtlinie zur Probenahme und Probenbearbeitung von Miesmuscheln (BACKHAUS & SCHLADOT 1993) werden für die biometrische Charakterisierung der gesammelten Muscheln zur Zeit lediglich die Länge, Breite und Höhe der Schale sowie das Schalen- und das Weichkörpergewicht erhoben. Durch die Kenntnis der Durchmischung und Hybridisierung der drei *Mytilus*-Arten liegen mittlerweile allerdings einige Untersuchungen vor, die sich mit der morphologischen Differenzierung der Arten beschäftigen und detailliertere Kriterien anwenden (z.B. BEAUMONT et al. 1989, SEED 1992, GARDNER 1996, INNES & BATES 1999). Insbesondere von McDONALD et al. (1991) wurden zahlreiche schalenmorphologische Parameter erarbeitet, mit denen eine Differenzierung atlantischer und pazifischer Populationen auf rein morphologischer Ebene angestrebt wurde (vgl. Abb. 7 und Tab. 5). Wenn mit der alleinigen Verwendung der McDONALD'schen schalenmorphologischen Parameter auch keine Differenzierung der drei untersuchten Arten möglich war, so wurde mittlerweile auch von MALLET & CARVER (1995),

TORO (1998) sowie INNES & BATES (1999) eine Auswahl dieser Parameter für Differenzierungsanalysen an *Mytilus*-Arten verwendet.

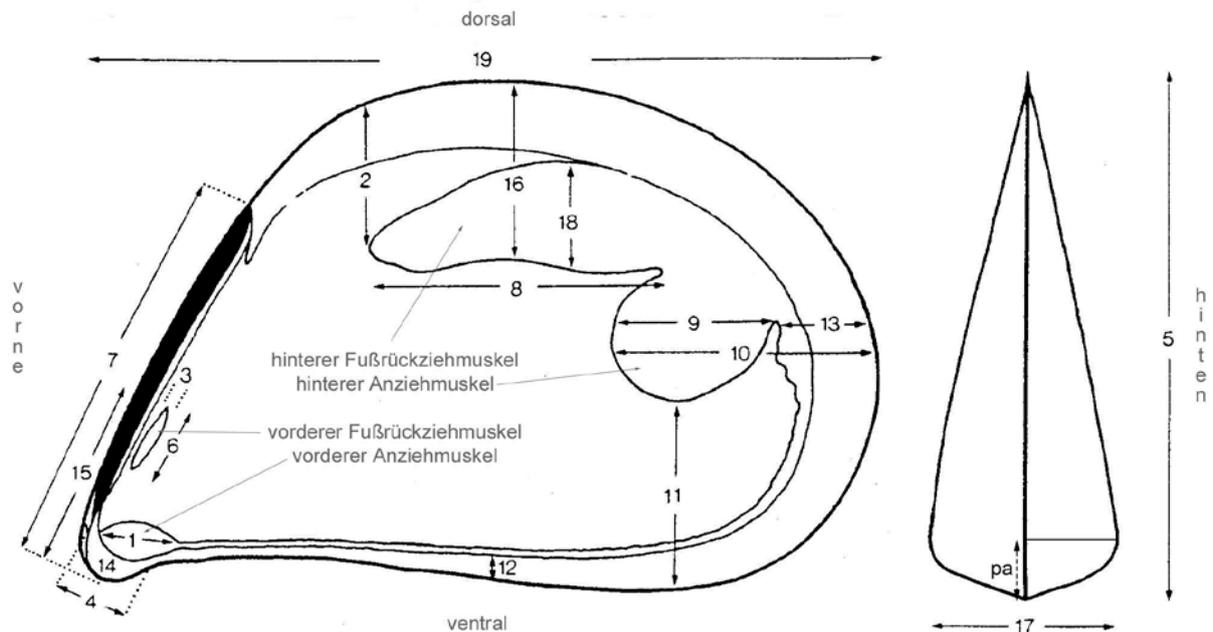


Abb. 7: Schalenmorphologische Parameter bei *Mytilus spec.* (verändert nach McDONALD et al. (1991) und BEAUMONT et al. (1989))

Im Rahmen der vorgenommenen biometrischen Analyse – und in Anlehnung an TORO (1998) und INNES & BATES (1999) – erschien es nicht angebracht, alle in Abb. 7 bzw. Tab. 5 beschriebenen morphologischen Parameter zu erheben. Zum Ersten sind nicht alle McDONALD'schen Parameter sinnvoll begründbar: Es erscheint zum Beispiel logisch, dass die Länge des hinteren Muskelansatzes (pad) Aufschluss über die muskuläre Konstitution eines Individuums gibt und der Abstand dieses Ansatzpunktes bis zum Schalenrand (padp) ebenfalls Informationen über dessen Wuchsform enthält. Welche zusätzliche Information aus dem Abstand vom hinteren Ende des Muskelansatzes bis zum Schalenrand (ppad) gewonnen werden kann, kann allerdings nicht befriedigend geklärt werden. Zum zweiten konnte festgestellt werden, dass aufgrund der stark unterschiedlichen Größe der untersuchten Individuen und der stark unterschiedlichen Ausprägung des *Hypostracums* einige Parameter nicht fehlerfrei erhoben werden konnten. Gerade bei Parametern, deren Messpunkte nur wenige Millimeter auseinander liegen (z.B. war, hp, lar, pal), erscheint eine rein optische Vermessung mittels digitaler Schieblehre als zu ungenau. Wenn dies bei großen Exemplaren aus der Nordsee bzw. dem Mittelmeer auch problemlos durchführbar war, so zeichnten sich die aus der Ostsee gesammelten Miesmuscheln prinzipiell durch ein wesentlich geringeres Größenwachstum aus. Um zu vermeiden, dass diesbezüglich syste-

matische Fehler die Ergebnisse überlagern, wurde auf diese schwierig zu messenden Parameter verzichtet.

Wohl auch aus diesen Gründen schränkten TORO (1998) und INNES & BATES (1999) die Anzahl der von ihnen verwendeten McDONALD'schen Parameter auf acht bzw. neun ein. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden letztlich die folgenden zehn und in Tab. 5 fett markierten Parameter nach McDONALD et al. (1991) verwendet: **aam, ht, lig, lpr, pad, padp, padv, wid, wpr, lgth**. Darüber hinaus wurde in Anlehnung an BEAUMONT et al. (1989) bzw. an SEED (1992) die Position der maximalen Schalenbreite auf der dorso-ventralen Achse (**pa**) ermittelt. Gemäß den Vorgaben der zur Zeit gültigen UPB-Richtlinie wurde zusätzlich das **Schalengewicht (weight)** der trockenen und von Seepocken befreiten Muscheln bestimmt. Auf die Erhebung des Weichkörpergewichtes wurde verzichtet, da dieses von der jeweiligen aktuellen Ernährungssituation stark abhängige Merkmal sicherlich für eine Differenzierung von Arten nicht zielführend gewesen wäre.

Alle morphologischen Messungen erfolgten mittels digitaler Schieblehre auf 1/10 mm (Messgenauigkeit 1/100 mm), die Gewichtsbestimmung mittels Präzisionswaage (Sartorius, Göttingen) auf 1/100 g (Messgenauigkeit 1/1000 g).

Da die im Rahmen dieser Untersuchung verwendeten Muscheln deutliche Größenunterschiede aufwiesen (z.B. Nordseemuscheln > Ostseemuscheln) und ein direkter Vergleich davon abhängiger Parameter nicht zielführend gewesen wäre – die Ligamentlänge oder die Muskelansatzgrößen hängen beispielsweise direkt von der Größe der Muscheln ab – wurden aus den elf schalenmorphologischen Parametern sowie dem einen Gewichtsmaß insgesamt 14 biometrische Parameter errechnet und für die weitere biometrische Analyse verwendet (vgl. Tab. 6). Weil die Varianz der erhobenen Parameter in den meisten Fällen größer als der Mittelwert war, wurden in Anlehnung an MALLETT & CARVER (1995) die ermittelten Quotienten einer LOG-Transformation unterzogen (vgl. auch McDONALD et al. 1991, INNES & BATES 1999).

Tab. 5: Schalenmorphologische Parameter bei *Mytilus spec.* nach McDONALD et al. (1991) (Abk. fett markiert = in vorliegender Untersuchung verwendet)

Nr.	Abk.	engl. Erläuterung	dt. Erläuterung
1	aam	length of anterior adductor muscle scar	Länge des vorderen Anziehmuskelansatzpunktes
2	dpr	distance between the anterior end of posterior retractor muscle scar and dorsal shell margin	Abstand zwischen dem vorderen Ende des hinteren Fußrückziehmuskelansatzpunktes und dem dorsalen Schalenrand
3	war	width of anterior retractor muscle scar	Breite des vorderen Fußrückziehmuskelansatzpunktes
4	hp	length of hinge plate	Länge des Wirbels
5	ht	shell height	Schalenhöhe
6	lar	length of anterior retractor muscle scar	Länge des vorderen Fußrückziehmuskelansatzpunktes
7	lig	distance between umbo and posterior end of ligament	Abstand zwischen der Wirbelspitze und dem hinteren Ende des Ligaments
8	lpr	length of posterior retractor muscle scar	Länge des hinteren Fußrückziehmuskelansatzpunktes
9	pad	length of posterior adductor muscle scar	Länge des hinteren Anziehmuskelansatzpunktes
10	padp	distance between anterior edge of posterior adductor muscle scar and posterior shell margin	Abstand zwischen dem vorderen Ende des hinteren Anziehmuskelansatzpunktes und dem hinteren Schalenrand
11	padv	distance between ventral edge of posterior adductor muscle scar and ventral shell margin	Abstand zwischen dem ventralen Ende des hinteren Anziehmuskelansatzpunktes und dem ventralen Schalenrand
12	pal	distance between pallial line and ventral shell margin midway along shell	Abstand zwischen der Palliallinie und dem ventralen Schalenrand, gemessen in der Schalenmitte
13	ppad	distance between posterior edge of posterior adductor muscle scar and posterior shell margin	Abstand zwischen dem hinteren Ende des hinteren Anziehmuskelansatzpunktes und dem hinteren Schalenrand
14	teeth	number of major teeth on hinge plate	Anzahl der Hauptzähne auf dem Wirbel
15	ular	distance between umbo and posterior end of anterior retractor scar	Abstand zwischen der Wirbelspitze und dem hinteren Ende des vorderen Fußrückziehmuskelansatzpunktes
16	vpr	distance between ventral edge of posterior retractor muscle scar and dorsal shell margin	Abstand zwischen dem ventralen Ende des hinteren Fußrückziehmuskelansatzpunktes und dem dorsalen Schalenrand
17	wid	shell width	Schalenbreite
18	wpr	width of posterior retractor muscle scar	Breite des hinteren Fußrückziehmuskelansatzpunktes
19	lgth	shell length	Schalenlänge

Tab. 6: Übersicht über die zur biometrischen Charakterisierung berechneten Verhältnisse

Bezeichnung der Parameter	Beschreibung	Erläuterung/Bemerkung
Breite-Längen-Verhältnis	wid/lgth	-
Höhe-Längen-Verhältnis	ht/lgth	-
lig-Längen-Verhältnis	lig/lgth	} wg. Ausrichtung des Ligaments sowohl in } Relation zu L als auch zur H berechnet
lig-Höhen-Verhältnis	lig/ht	
aam-Längen-Verhältnis	aam/lgth	-
pad-Längen-Verhältnis	pad/lgth	-
padp-Längen-Verhältnis	padp/lgth	-
padv-Höhen-Verhältnis	padv/ht	wg. Vertikalausrichtung auf Höhe bezogen
lpr-Längen-Verhältnis	lpr/lgth	-
wpr-Höhen-Verhältnis	wpr/ht	wg. Vertikalausrichtung auf Höhe bezogen
Muskulatur-Längen-Verhältnis	(aam+lpr+pad)/lgth	-
Volumen-Längen-Verhältnis	lgth*wid*ht/weight	Vol vereinfacht als L*B*H berechnet
Gewicht-Längen-Verhältnis	weight/lgth	-
pa-Höhen-Verhältnis	pa/ht	wg. Vertikalausrichtung auf Höhe bezogen

1.3.3 Methoden der genetischen Analyse

1.3.3.1 Methode der DNA-Isolierung

Schwierigkeiten bei der Isolierung von Kern-DNA mit ausreichender Reinheit aus Mollusken sind seit mehreren Jahren bekannt und wurden bereits umfassend diskutiert (vgl. WINNENPENNINCKX et al. 1993, YANICK & HEATH 2000, XIAO LI MA et al. 2000). Zurückgeführt werden diese auf hohe Anteile an Mucopolysacchariden, die parallel zur DNA-Isolierung freigelegt werden und die Aktivität vieler Enzyme, wie z.B. Polymerasen, Ligasen und Restriktionsendonukleasen, behindern (vgl. SOKOLOV 2000).

Für die DNA-Isolierung bei *Mytilus* wurde die einfache und aufgrund ihrer Schnelligkeit auch für große Stichproben einzusetzende Methode nach QIAGEN (Hilden) verwendet. Die Extraktion erfolgte mittels QIAGEN DNeasy®-Tissue-Kit. Im Gegensatz zu anderen Extraktionsverfahren (z.B. Phenol-Chloroform-Extraktion) hatten bei diesem Extraktionskit die oben erwähnten Mucopolysaccharide keinen wesentlich störenden Effekt.

Für die Extraktion wurde ein etwa 2 mm³ großes Gewebestück (Muskulatur oder Kieme) des über LIN gelagerten Probenmaterials in ein steriles 1,5 ml Eppendorf-Gefäß übertragen und mit 180 µl ATL-Lysis-Puffer und 40 µl Proteinase K-Lösung versetzt. Nach Inkubation für ca. drei Stunden bei 55°C wurden nach kurzer Behandlung mit RNase 200 µl Bindungspuffer

ATL und 200 µl 100% Ethanol hinzugegeben. Das Gemisch wurde auf die DNeasy®-Säule übertragen und bei 8000 rpm 1 min zentrifugiert. Nach Reinigung der Säule mit 2x500 µl Waschpuffer für jeweils 2 min bei 14000 rpm wurde die DNA mit 100 µl Elutionspuffer in ein steriles 1,5 ml Eppendorf-Gefäß eluiert.

Im Anschluss an die Isolierung erfolgte eine elektrophoretische Reinheits- und Konzentrationsbestimmung der DNA auf einem Agarosegel (Agarose 1; SERVA, Heidelberg). Dabei wurde der DNA-Gehalt des Extraktes nach Anfärben mit Ethidiumbromid (1 µg/ml; Boehringer, Ingelheim) mit dem bekannten Gehalt der als Längenstandard aufgetragenen DNA-Leiter (GOLD 100 bp Plus; peqlab, Erlangen) optisch verglichen. Entsprechend der auf diese Weise ermittelten DNA-Konzentration wurde die für die nachgeschaltete PCR benötigte DNA-Menge angepasst.

1.3.3.2 PCR

Wie in Kap. 1.2.3 bereits ausgeführt wurde, sind heute bereits zahlreiche genetische Untersuchungen zu Artdiagnostik, Hybridisierung und Phylogenie bei der Gattung *Mytilus* beschrieben. Da sich mitochondriale Marker nicht zur artdiagnostischen Untersuchung in stark hybridisierenden Artkomplexen eignen, wurden zur Analyse die nukleären Markersysteme aus den Arbeiten von INOUE et al. (1995) (*Me13/14*, *Me15/16*, *Me15/17*), SUCHANEK et al. (1997) (*cmg93*), RAWSON et al. (1996a) (*Glu-3'*, *Glu-5'*), DAGUIN & BORSA (1999) (*mac-1*) und BIERNE et al. (2002, 2003a) (*Efbis*) ausgewählt und mit einer Auswahl von Proben getestet.

Gleichzeitig wurden die in den Originalarbeiten angegebenen PCR-Bedingungen hinsichtlich der Eignung zur Beantwortung der eingangs gestellten Fragen getestet und gegebenenfalls an die vorhandenen Laborbedingungen angepasst und optimiert.

Die PCR wurde mit den Thermocyclern *Cg-1* (Corbett Research, Sydney) und *TGradient* (Biometra, Göttingen) durchgeführt. Hierbei wurden in einem 25 µl-Ansatz PCR-Beads (PURETAQ RTG PCR; Amersham, Freiburg) verwendet, die sich durch eine hohe Reaktionsstabilität und große Produktausbeute auch unter schwierigen Bedingungen auszeichneten. In die PCR wurden je nach geschätzter DNA-Menge aus der Extraktion 3-5 µl DNA und je 50 pmol Primer eingesetzt.

Die Kontrolle und Auswertung der mit Ethidiumbromid angefärbten PCR-Produkte erfolgte auf einem 3%igen Agarosegel (Saekem LE Agarose; Cambrex, New Jersey) mit Hilfe einer 20 bp Leiter (SimplyLoad DNA; Biozym, Hess. Oldendorf) als Längenstandard. Anschließend erfolgte die Bewertung und Auswahl der für die Untersuchung geeigneten Markersysteme. Besonderer Wert wurde dabei auf das Vorhandensein von genetischer Variabilität als potenzieller populations- und/oder artdiagnostischer Marker und auf deren

Reproduzierbarkeit gelegt. Mit den ausgewählten Markern wurde anschließend eine Stichprobe von mindestens 40 Individuen pro Standort untersucht. Die pro Individuum gewonnenen Amplifikationsmuster wurden vergleichend interpretiert und die Fragmente der Größe nach aufsteigend mit Buchstaben benannt. Die so erhaltenen Genotypen wurden sowohl für jeden Genort separat als auch in der Kombination der drei Genorte ausgewertet.

Tab. 7: Eckdaten der verwendeten Primer- bzw. Primerkombinationen

Primer	Primersequenz (5'-3')	Ta [°C]	Allelzahl	Allelgröße
<i>mac1-F</i>	CGTCTAGCGTAGTACTTATG	46	20	250-315
<i>mac1-R</i>	CGAAAATTGTAGTCTAGTTTTGTG			
<i>mac1-F</i>	CGTCTAGCGTAGTACTTATG	46	13	250-315
<i>mac1-F2</i>	GCTGTATTTCCATCAATTGTTGG			
<i>Efbis-F</i>	ACAAGATGGACAATACCGAACCACC	53	15	350-500
<i>Efbis-R</i>	CTAAATCATGTTGTCTCCATGCC			
<i>Me13</i>	CCACTTGCAAAGAAGCTGTCATCT	56	4	2,2-2,8 kb
<i>Me14</i>	ACAAACGTTAAAATGTGTAGTACAGTA			
<i>Me15</i>	CCAGTATACAAACCTGTGAAGAC	56	3	126-180
<i>Me16</i>	TGTTGTCTTAATAGGTTTGTAAGA			
<i>Me15</i>	CCAGTATACAAACCTGTGAAGAC	54	k.A.	k.A:
<i>Me17</i>	CTGGTGGATAATTTGTCTTTGC			
<i>cmg93-F</i>	TAAACCGAGGGCTGTGTCAACGAAT	50	1	750
<i>cmg93-R</i>	CTGGTTTCTTTCCACAAGGATGCC			
<i>Glu-3'-F</i>	CTTTCAAATGTTTCATCTGTTCTC	45	2	214-220
<i>Glu-3'-R</i>	AAGCCAAGTTATCCTCCAAC			
<i>Glu-5'-F</i>	GTAGGAACAAAGCATGAACCA	53	5	240-500
<i>Glu-5'-R</i>	GGGGGGATAAGTTTTCTTAGG			

k.A. = keine Angaben (nach BIERNE et al. 2002)

Tab. 8: Eckdaten der angewandten PCR-Bedingungen

	Init. Denatur.	Denaturierung	Annealing	Synthese	Zyklen
Me13/14	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	54°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
Me15/16	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	56°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
Me15/17	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	54°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
Glu-3'	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	54°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
Glu-5'	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	53°C - 30 sec	72°C - 45 sec	30
cmg93	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	54°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
Efbis	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	54°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
mac1	94°C - 3 min	94°C - 90 sec	46°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30
mac1(F2)	94°C - 3 min	94°C - 90 sec	46°C - 30 sec	72°C - 30 sec	30

1.3.4 Statistische Auswertung

Die im Rahmen der biometrischen Charakterisierung dargestellten Diagramme sind in Form von Box- und Whiskerplots erstellt. Dabei handelt es sich um Diagramme auf der Grundlage des Medians (quer über die Box gelegte Linie), der Quartile und Extremwerte. Die Box stellt den Interquartilbereich mit 50% der Werte dar. Die von der Box ausgehenden Linien führen jeweils bis zum höchsten und niedrigsten Wert, ohne Ausreißer und Extreme zu berücksichtigen, die gegebenenfalls als Punkte bzw. mit Stern-Symbolen dargestellt sind.

Tests auf Mittelwertunterschiede erfolgen durch die Einfaktorielle ANOVA. Diese Prozedur führt eine einfaktorielle Varianzanalyse für eine quantitative abhängige Variable mit einer einzelnen (unabhängigen) Faktorvariablen durch. Damit wird die Hypothese überprüft, dass mehrere Mittelwerte gleich sind. Dieses Verfahren ist eine Erweiterung des T-Tests bei zwei Stichproben. Der Test auf Mittelwertunterschiede beruht dabei auf Mehrfachvergleichen mittels Post-Hoc-Tests nach Duncan.

Um die im Rahmen der genetischen Analyse ermittelten Beziehungen der einzelnen Standorte zu visualisieren wurde mit dem Programmpaket PHYLIP 3.6 (FELSENSTEIN 1989) eine Clusteranalyse durchgeführt und diese dann in einem auf der Neighbor-Joining-Methode basierenden Ähnlichkeitsdendrogramm dargestellt. Dazu wurden die individualspezifischen Ergebnisse einer jeden Population zusammengefasst, die Allelfrequenzen ermittelt und daraus genetische Distanzen nach NEI (1972) berechnet. Die Berechnungen erfolgten mit Hilfe des Programmes ARLEQUIN 2.0 (SCHNEIDER et al. 2000). Die in Kap. 1.4.2.5 dargestellte Clusteranalyse auf Individualniveau wurde mit dem Softwarepaket PAUP* 4.0 (Sinauer Ass., Sunderland) durchgeführt.

Die graphischen Darstellungen der Allel- und Genotypenverteilungen in Kap. 1.4.2 basieren auf Microsoft Excel. Die Beschriftung der Diagramme zeigt jeweils die Individuenzahl, bei der das betreffende Allel bzw. der Genotyp nachgewiesen wurde.

1.4 Ergebnisse

1.4.1 Biometrische Analyse

Wie in Kap. 1.2.2 erläutert wurde, unterschieden sich die morphologisch analysierten Individuen bezüglich ihrer Größe stark. Da die meisten morphologischen Kriterien stark von der Länge der Schale abhängig sind (vgl. Tab. 9 und Abb. 8), wurden die verwendeten biometrischen Parameter als Quotient aus dem entsprechenden Kriterium und der Schalenlänge berechnet. Bei Merkmalen mit eher senkrechtem Bezug wurden die jeweiligen Maße (lig, padv, wpr, pa) in Bezug zur Schalenhöhe gesetzt (vgl. Tab. 10). Wie in Kap. 1.3.2 bereits erläutert wurde, werden jeweils LOG-transformierte Werte präsentiert.

Tab. 9: Abhängigkeit ausgewählter morphologischer Parameter von der Schalenlänge

	d.f.	r ²	Sign
wid	547	0,879	0,000
ht	547	0,899	0,000
lig	547	0,893	0,000
aam	547	0,324	0,000
pad	547	0,656	0,000
padp	547	0,869	0,000
lpr	547	0,882	0,000
Gewicht	547	0,722	0,000

Tab. 10: Abhängigkeit ausgewählter morphologischer Parameter von der Schalenhöhe

	d.f.	r ²	Sign
lig	592	0,891	0,000
padv	592	0,778	0,000
wpr	592	0,569	0,000
pa	592	0,551	0,000

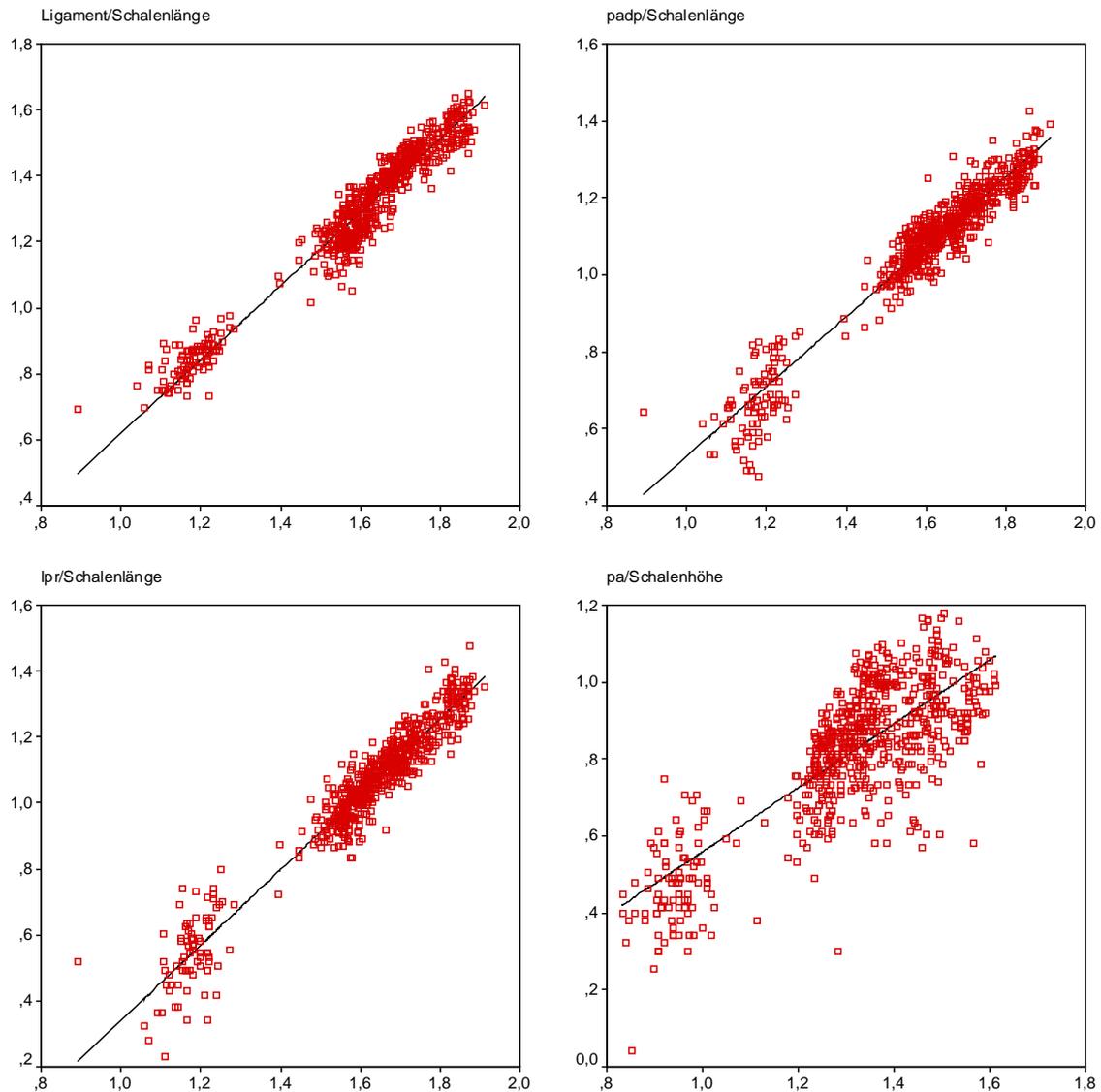


Abb. 8: Beispielhafte Darstellung von Scatterplots zur Abhängigkeit ausgewählter morphologischer Parameter von der Schalenlänge bzw. der Schalenhöhe (n = 547)

1.4.1.1 Vergleichende Darstellung der Individuen der drei Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort

Das **Verhältnis von Höhe bzw. Breite der Schale zur Schalenlänge** stellt das am häufigsten eingesetzte Merkmal zur Charakterisierung von *Mytilus*-Populationen sowie zur Differenzierung von Populationen und Arten dar. Während sich die Muscheln der beiden Nordsee-Probenahme­flächen hinsichtlich des Breiten-Längen-Verhältnisses nicht signifikant unterscheiden, bestehen bei beiden in Abb. 9 dargestellten Relationen signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen den Individuen der Nordsee-Probenahme­flächen und

denjenigen der Ostsee. Die Muscheln der Probenahme­fläche Darßer Ort sind im Vergleich zu Sylt und Eckwarderhörne signifikant weniger breit und hochrückig.

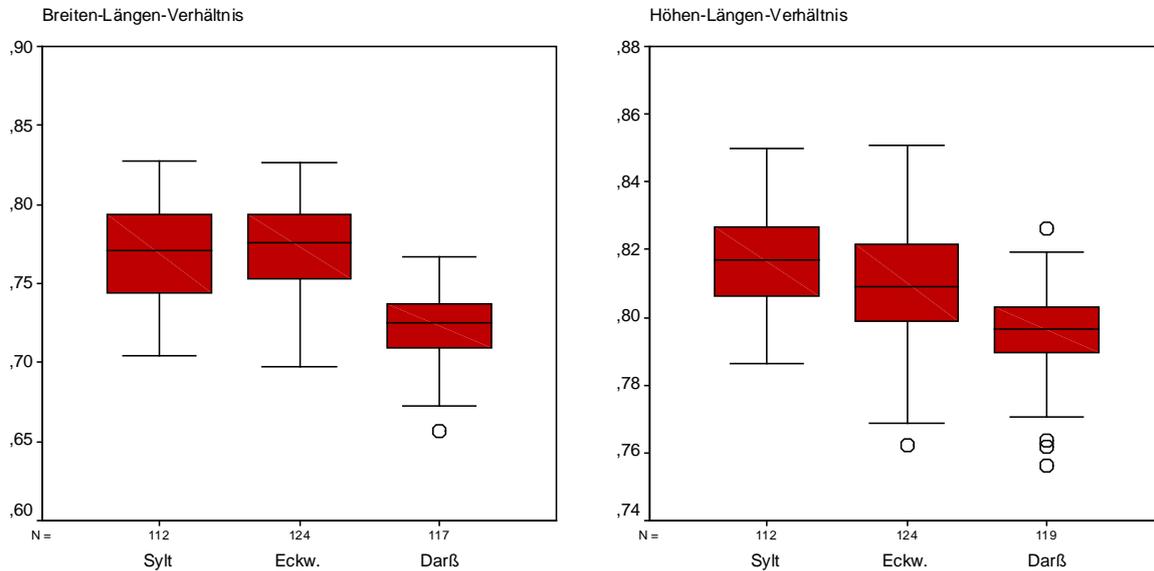


Abb. 9: Breiten-Längen-Verhältnis und Höhen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Miesmuscheln

Das **Ligament** hat als dehnbarer Bindegewebsstrang die wichtige Aufgabe die Schalenklappen im Schloss zusammenzuführen. Es handelt sich um einen einfach messbaren Parameter, der auch in der vorliegenden Untersuchung berücksichtigt wurde. Da das Ligament den gesamten vorderen, dorsalen Bereich der Muschel einnimmt, wurden seine Maße sowohl in Relation zur Länge als auch in Relation zur Höhe der Schale dargestellt. Aus Abb. 10 wird deutlich, dass sich die beiden Nordsee-Populationen anhand dieses Merkmals entsprechen, während auch hier signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zur Ostsee-Population von Darßer Ort deutlich werden. Die Ligamente der Ostseemus­cheln sind im Verhältnis zu den Schalenmaßen deutlich kleiner ausgebildet.

Biometrische Maße, die auf die Ausbildung des Weichkörpers zurückgeführt werden können, sind zur Charakterisierung der Individuen besonders bedeutsam. Denn es ist theoretisch anzunehmen, dass sich physiologische Unterschiede zwischen Populationen schneller im Weichkörper manifestieren als in der Schale. Aus diesem Grund erscheint gerade die Betrachtung einzelner Muskelansatzpunkte besonders geeignet.

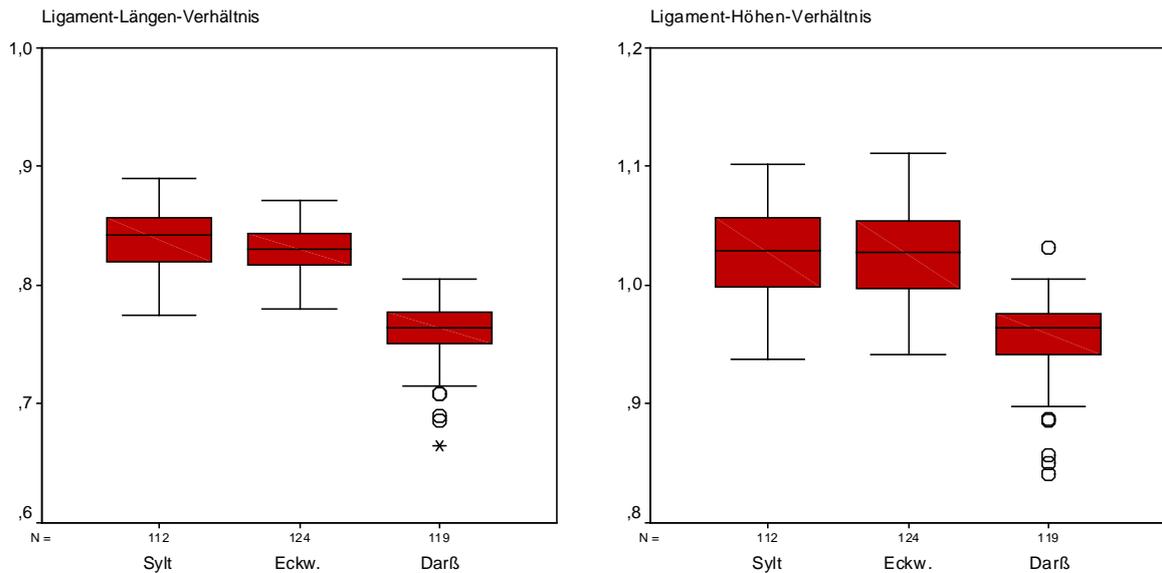


Abb. 10: Ligament-Längen- und Ligament-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmeeflächen gesammelten Miesmuscheln

So zeigt die Betrachtung der **Länge des vorderen (aam) bzw. des hinteren (pad) Anziehmuskel(Schließmuskel)-Ansatzes**, dass signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen allen drei Populationen bestehen. Aus Abb. 11 geht hervor, dass die Population von Sylt bezüglich beider Muskel-Ansatzpunkte die größten Werte aufweist. Daraus ist zu schließen, dass die Schließmuskeln der Sylter Muscheln signifikant kräftiger ausgeprägt sind. Während die entsprechenden Ansatzpunkte der Muscheln von Eckwarderhörne nur etwas kleiner sind, scheinen die Schließmuskeln der Ostsee-Muscheln von Darßer Ort deutlich schwächer ausgebildet zu sein.

Bezogen auf den Ansatzpunkt des hinteren Schließmuskels wurde zusätzlich der Abstand des Muskelansatzes vom hinteren Rand in Relation zur Länge bzw. der Abstand des Muskelansatzes vom ventralen Rand in Relation zur Höhe der Muschel gemessen. Diese beiden Maße beschreiben die **Position des Muskelansatzpunktes**. Dabei wird deutlich, dass bezüglich des waagerechten Maßes keine Differenzierung zwischen den Individuen der drei Populationen deutlich wird, sich die Stichproben allerdings bezüglich des Verhältnisses von "padv" und Schalenhöhe signifikant unterscheiden lassen (vgl. Abb. 12). Aus diesen Ergebnissen ist abzuleiten, dass der entsprechende Muskelansatzpunkt bei den Individuen der drei Populationen entweder in unterschiedlichen Höhen liegt, oder die Muscheln sich hinsichtlich ihrer Schalenhöhe und somit ihrer Form im hinteren Bereich der Schale wesentlich unterscheiden.

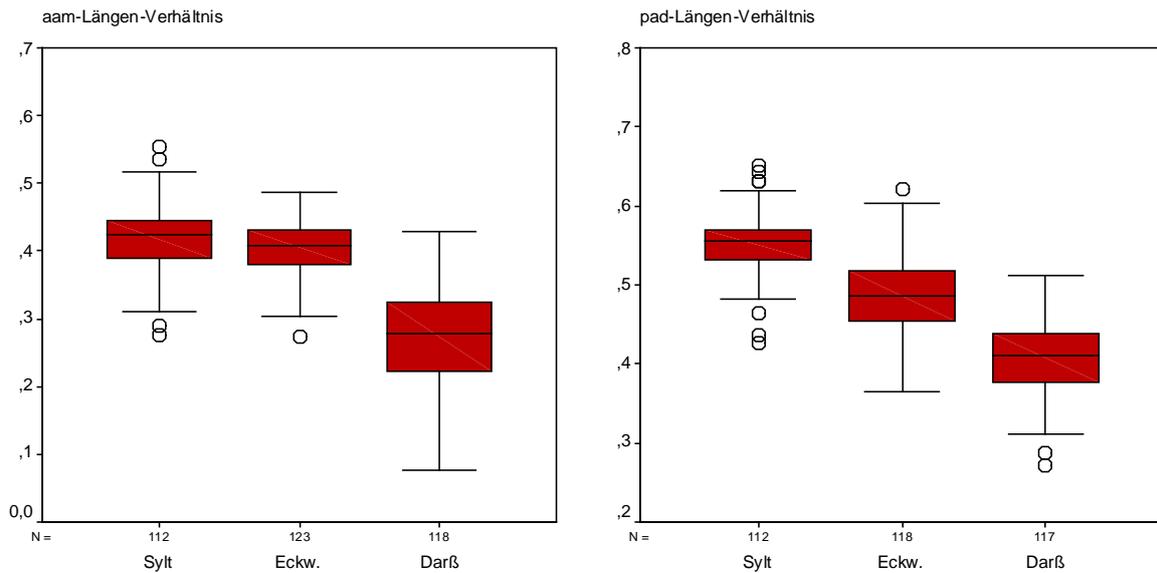


Abb. 11: aam-Längen-Verhältnisse und pad-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Miesmuscheln

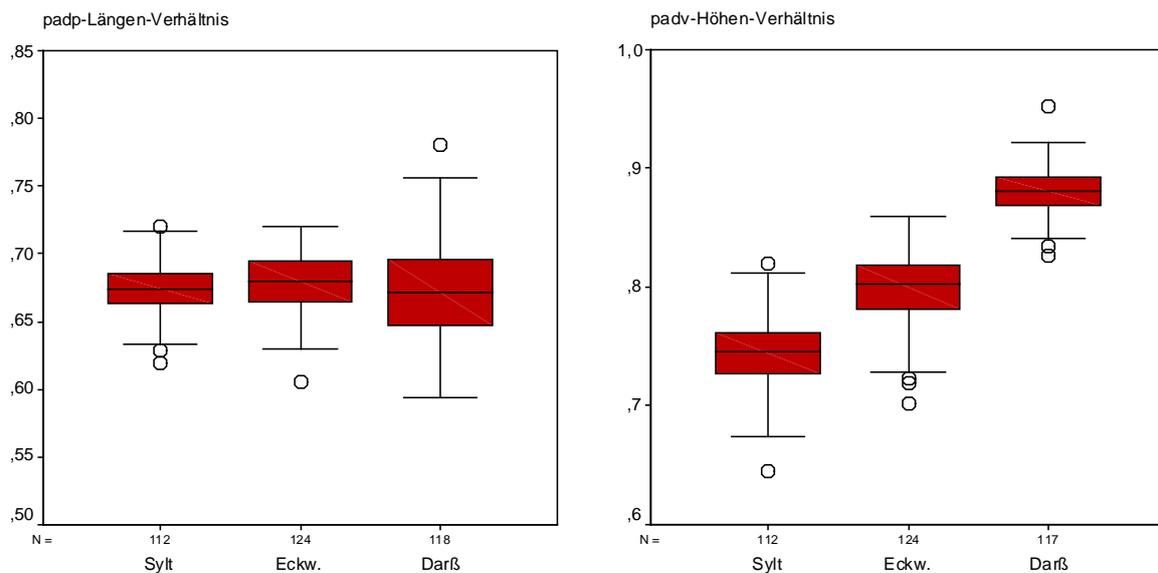


Abb. 12: padp-Längen-Verhältnisse und padv-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Miesmuscheln

Ein weiteres Maß zur Beschreibung der Ausbildung der Muskulatur ist der **Ansatzpunkt des hinteren Fußrückziehmuskels**. In Abb. 13 sind die Verhältnisse von Länge des Muskelansatzes in Relation zur Schalenlänge sowie die Breite des Muskelansatzes in Relation zur Höhe der Muschel dargestellt. Es zeigt sich, dass sich die betrachteten Populationen bezüglich beider Merkmale signifikant ($p < 0,05$) unterscheiden lassen. Vorausgesetzt, dass ein Zusammenhang zwischen der Ausdehnung des Muskel-Ansatzpunktes und der Aus-

prägung des Muskels selbst besteht, kann aus diesen Ergebnissen geschlossen werden, dass die Sylter Muscheln die vergleichsweise kräftigsten Fußrückziehmuskel ausgebildet haben, während die Ostsee-Muscheln durch eine vergleichsweise schwach ausgeprägte Muskulatur charakterisiert sind.

Diese Ergebnisse werden in der **Gesamtbetrachtung aller Muskelansatzpunkte** in Relation zur Schalenlänge erneut deutlich. Dazu wurden die Längen der Messpunkte *aam*, *pad* und *lpr* addiert und in Relation zur Schalenlänge gesetzt. Wie aus Abb. 14 deutlich wird, bestehen hochsignifikante Unterschiede zwischen den Populationen. Die Population von Sylt zeichnet sich dabei durch die am kräftigsten ausgebildeten Muskelansatzpunkte aus.

Die **Volumen- bzw. Gewicht-Längen-Verhältnisse** zeigen, dass auch Unterschiede im Wachstum bzw. in der Wuchsform der Muscheln der drei Probenahme­flächen bestehen. Aus Abb. 15 geht hervor, dass sich die Sylter Muscheln in Relation zu ihrer Länge durch einen signifikant größeren Volumenindex auszeichnen. Dieser wurde in Ermangelung geeigneter Volumen-Schätz-Modelle als Produkt aus Schalenlänge, Schalenbreite und Schalenhöhe berechnet. Das bedeutet, dass sich die Muscheln der Probenahme­fläche Sylt bezogen auf ihre jeweilige Länge durch ein sowohl größeres Höhenwachstum als auch ein ausgeprägteres Breitenwachstum auszeichnen. Die Darßer Muscheln hingegen sind verhältnismäßig langgestreckt, schmal und flach gebaut. Aus dem Gewicht-Längen-Verhältnis geht zudem hervor, dass Letztere durch ein wesentlich geringeres spezifisches Gewicht charakterisiert sind ($p < 0,05$). Daraus kann geschlossen werden, dass die Schalen der Ostsee-Muscheln vergleichsweise dünn ausgebildet sind.

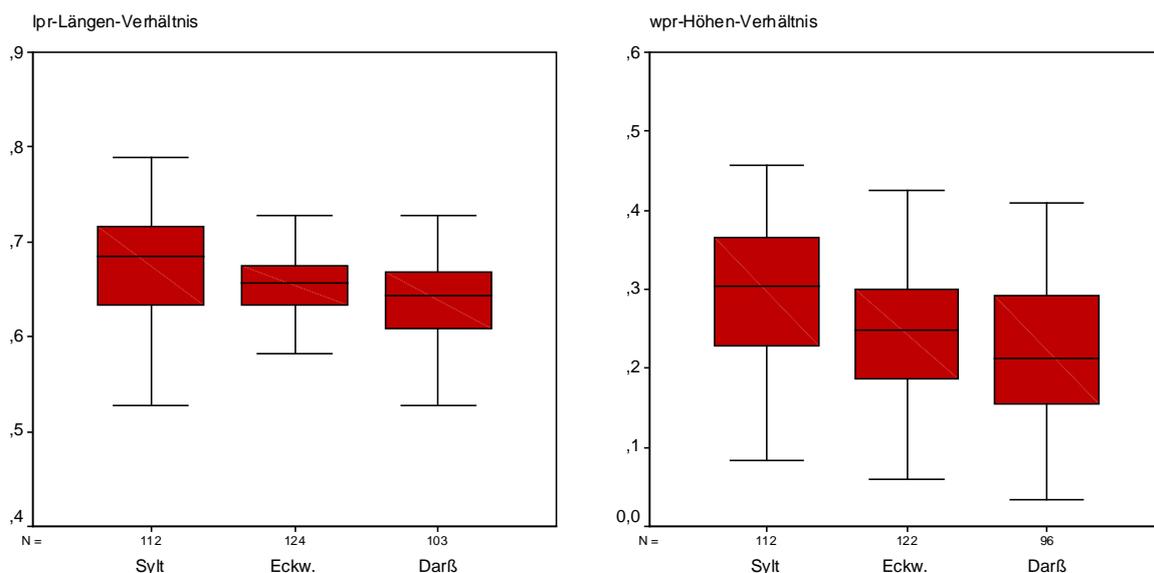


Abb. 13: lpr-Längen-Verhältnisse und wpr-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten Miesmuscheln

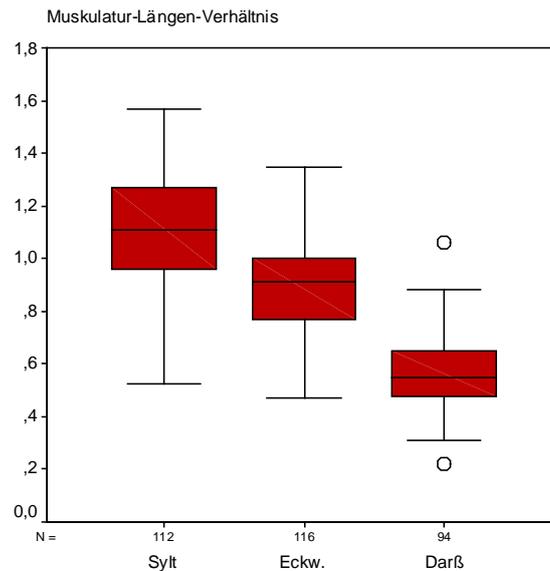


Abb. 14: Muskel-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme-Flächen gesammelten Miesmuscheln

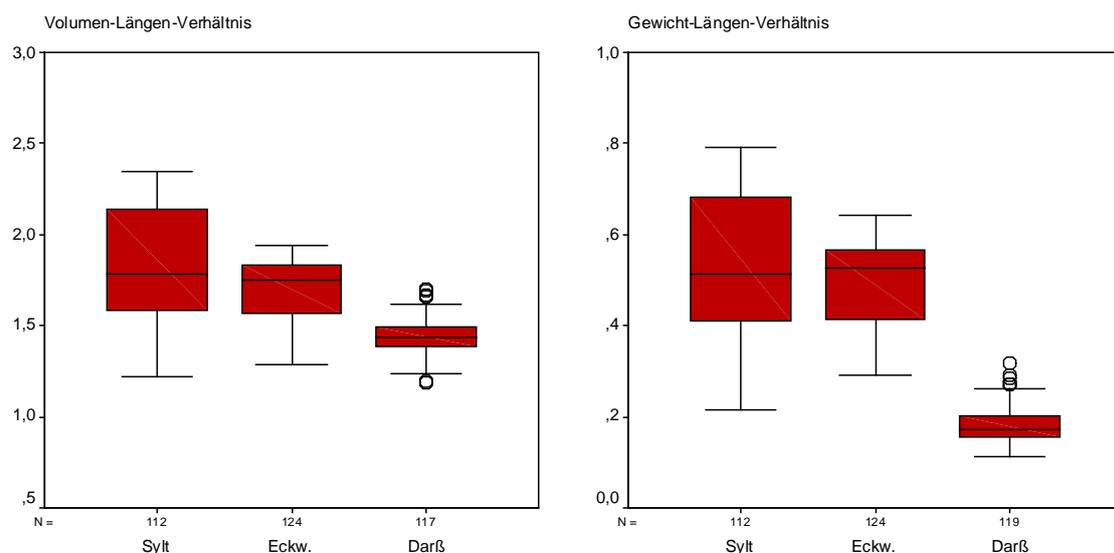


Abb. 15: Volumen-Längen-Verhältnisse und Gewicht-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme-Flächen gesammelten Miesmuscheln

Als weiteres Charakterisierungsmerkmal hinsichtlich der Wuchsform wurde zusätzlich die von BEAUMONT et al. (1989) bzw. SEED (1992) beschriebene **Position der maximalen Schalenbreite auf der dorso-ventralen Achse** ermittelt (vgl. Abb. 16). Hierbei handelt es sich eigentlich um ein Merkmal zur Differenzierung verschiedener *Mytilus*-Arten, da in diesen Untersuchungen belegt werden konnte, dass sich die Arten hinsichtlich der Höhenpositionierung der maximalen Breite unterscheiden. Es zeigt sich, dass zwar signifikante Unterschiede zwischen den Individuen der drei Probenahme-Flächen bestehen, diese aber im

Gegensatz zu den bisherigen Darstellungen in einer anderen Reihenfolge ausgeprägt sind. Die Stelle maximaler Breite liegt bei den Muscheln von Eckwarderhörne am höchsten, die Sylter Muscheln und insbesondere die Ostsee-Muscheln von Darßer Ort haben ihren Schwerpunkt deutlich niedriger.

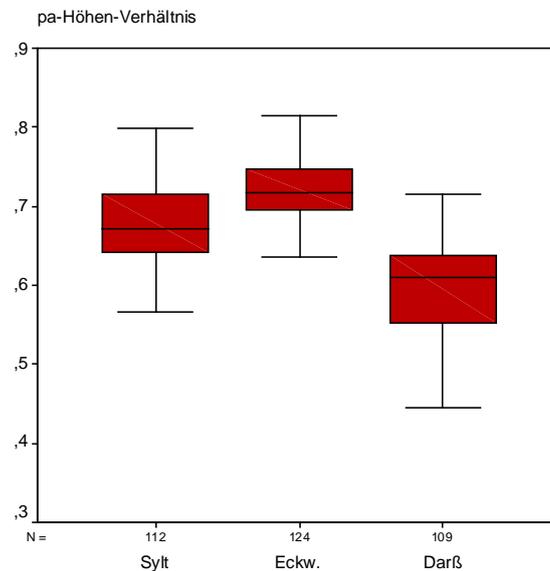


Abb. 16: pa-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmeeflächen gesammelten Miesmuscheln

1.4.1.2 Vergleichende Darstellung aller Individuen unter besonderer Berücksichtigung der Referenzstandorte

Um die ermittelten biometrischen Ergebnisse umfassend bewerten zu können, erscheint ein Vergleich mit Individuen von Vergleichsstandorten empfehlenswert. Wie bereits in Kap. 1.3.1 erläutert wurde, wurden dazu folgende Populationen beprobt:

- **Sotra** (SW-Norwegen) als Repräsentant für eine reinrassige *M. edulis*-Population (RIDGWAY & NAEVDAL 2004),
- **Sète** (Süd-Frankreich) als Repräsentant für eine reinrassige *M. galloprovincialis*-Population (BIERNE et al. 2002, 2003a, 2003b),
- **Tvärminne** (SW-Finnland) als Repräsentant für eine reinrassige *M. trossulus*-Population (VÄINÖLÄ 1990, VÄINÖLÄ & HVILSOM 1991).

Bei Berücksichtigung des **Breiten-Längen-Verhältnisses** wird deutlich, dass signifikante Unterschiede zwischen den drei Arten bestehen (vgl. Abb. 17 und Tab. 11). Während sich *M. trossulus* als die Population mit den geringsten Schalenbreiten charakterisieren lässt, stellt die *M. edulis*-Population von Sotra die Individuen mit dem größten Breitenwachstum. Die Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen werden zwischen diese Gruppen eingruppiert. Es wird deutlich, dass die Individuen von Darßer Ort ebenfalls eher als "schmal" angesehen werden können und deshalb in Nähe der Individuen von Tvärminne gruppiert werden. Wie schon in Kap. 1.4.1.1 erwähnt, lassen sich die Muscheln der beiden Nordsee-Probenahme­flächen nicht signifikant voneinander unterscheiden. Durch den Mittelwertsvergleich werden diese Individuen zwischen diejenigen von Sète und Sotra eingruppiert. Aus der Betrachtung des **Höhen-Längen-Verhältnisses** geht hervor, dass sich *M. galloprovincialis*, die in zahlreichen Veröffentlichungen eigentlich als die "hochrückigste" Art bezeichnet wird, nicht von *M. edulis* differenzieren lässt (vgl. Abb. 17 und Tab. 12). Insgesamt sind die Unterschiede in diesem Merkmal nicht so deutlich ausgeprägt, wenngleich festgehalten werden muss, dass sich gerade die Muscheln von Darßer Ort durch ein besonders geringes Höhenwachstum auszeichnen. Dieses ist noch schwächer ausgeprägt als das der Tvärminne-Population, die als klassisches Beispiel einer "niedrigrückigen" *M. trossulus*-Population ausgewählt wurde.

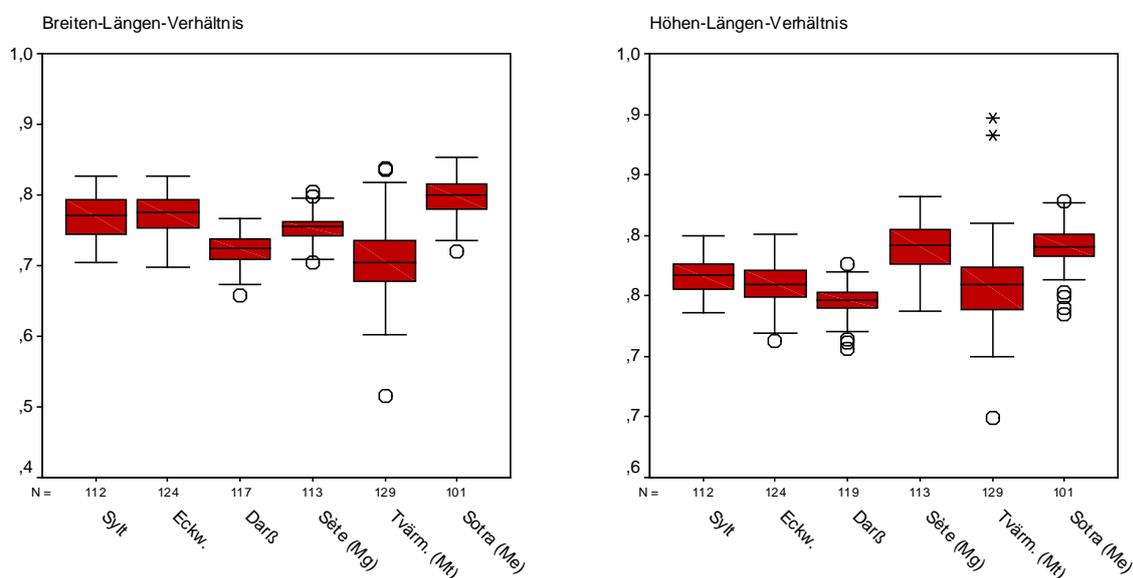


Abb. 17: Breiten-Längen-Verhältnis und Höhen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 11: Einfaktorielle Anova der Breiten-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Untertyp für $\alpha=0,05$				
		1	2	3	4	5
Tvärn(M)	129	,7083				
Darß	117		,7228			
Ste(M)	113			,7562		
Sylt	112				,7682	
Eckw	124				,7735	
Sotra(M)	101					,7974
Signifikanz		1,000	1,000	1,000	,237	1,000

Tab. 12: Einfaktorielle Anova der Höhen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Untertyp für $\alpha=0,05$			
		1	2	3	4
Darß	119	,7926			
Tvärn(M)	129		,8039		
Eckw	124		,8008		
Sylt	112			,8159	
Ste(M)	113				,8152
Sotra(M)	101				,8079
Signifikanz		1,000	,562	1,000	,917

Das **Verhältnis von Ligament zur Schalenlänge** zeigt ebenfalls, dass sich die drei Arten signifikant voneinander differenzieren lassen ($p < 0,05$) und dass die Extreme von den Populationen Sotra und Tvärminne gebildet werden (vgl. Abb. 18 und Tab. 13). Auch bezüglich dieses Merkmals wird die Population von Darß näher zu *M. trossulus* gruppiert, während die beiden Nordsee-Populationen von Sylt und Eckwarderhörne hinsichtlich dieses Merkmals zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis* eingruppiert werden. Durch das **Verhältnis von Ligament zur Schalenhöhe** lassen sich die sechs Populationen weniger gut unterscheiden, weswegen auf eine weitergehende statistische Auswertung verzichtet wird.

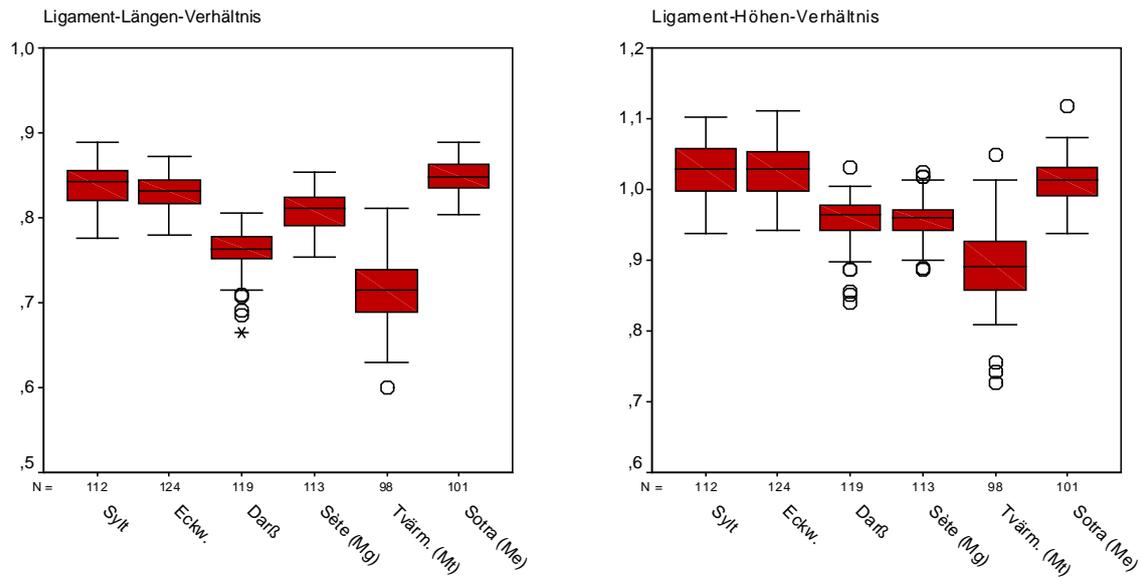


Abb. 18: Ligament-Längen- und Ligament-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 13: Einfaktorielle Anova der Ligament-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Unterguppe für $\alpha=0,05$					
		1	2	3	4	5	6
Tvärm.(M)	98	,71694					
Darß	119		,76146				
Säte(Mg)	113			,83592			
Eckw	124				,83027		
Sylt	112					,83628	
Sotra(Me)	101						,84663
Sgrillkerz		1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Die Betrachtung der Maße, die auf die Ausbildung des Weichkörpers zurückgeführt werden können, zeigt am Beispiel der **Länge des vorderen (aam) bzw. des hinteren (pad) Schließmuskel-Ansatzes**, dass auch hier signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) zwischen den drei Arten bestehen. Aus Abb. 19 und Tab. 14 geht hervor, dass *M. trossulus* die am kleinsten ausgebildeten Ansatzpunkte des vorderen Schließmuskels aufweist und für *M. edulis* die größten Ansatzpunkte angenommen werden können. Der Vergleich der drei UPB-Routine-Probenahme­flächen zeigt, dass die Populationen von Sylt und Eckwarderhörne nicht von der *M. edulis*-Population aus Sotra signifikant unterschieden werden können, während die Population von Darßer Ort erneut zwischen den Populationen von *M. trossulus* und *M. galloprovincialis* eingruppiert wird.

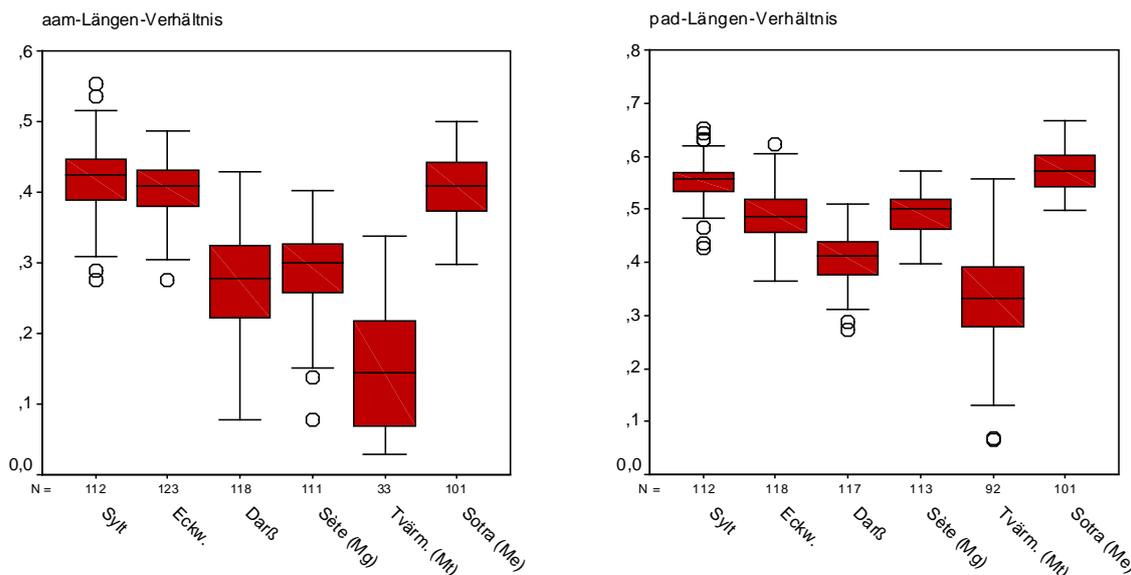


Abb. 19: aam-Längen-Verhältnisse und pad-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 14: Einfaktorielle Anova der aam-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PF	N	U-Test für $\alpha=0,05$			
		1	2	3	4
Tvärm(M)	33	,166			
Darß	118		,245		
Sêle(Mg)	111			,223	
Eckw	123				,427
Sotra(M)	101				,464
Sylt	112				,477
Sylt/az		1,00	1,00	1,00	,15

Bezogen auf den **Ansatzpunkt des hinteren Schließmuskels** wurden zusätzlich der Abstand des Muskelansatzes vom hinteren Rand in Relation zur Länge bzw. der Abstand des Muskelansatzes vom ventralen Rand in Relation zur Höhe der Muschel gemessen. Daraus geht hervor, dass bezüglich des waagerechten Messpunktes lediglich *M. trossulus* wesentlich abweicht und alle übrigen Populationen durch annähernd identische Maße charakterisiert sind (vgl. Abb. 20). Hinsichtlich des Verhältnisses von padv zu Schalenhöhe lassen sich zwar alle untersuchten Populationen signifikant unterscheiden ($p < 0,05$), eine Erklärung hierfür ist jedoch zum jetzigen Zeitpunkt nicht auszumachen.

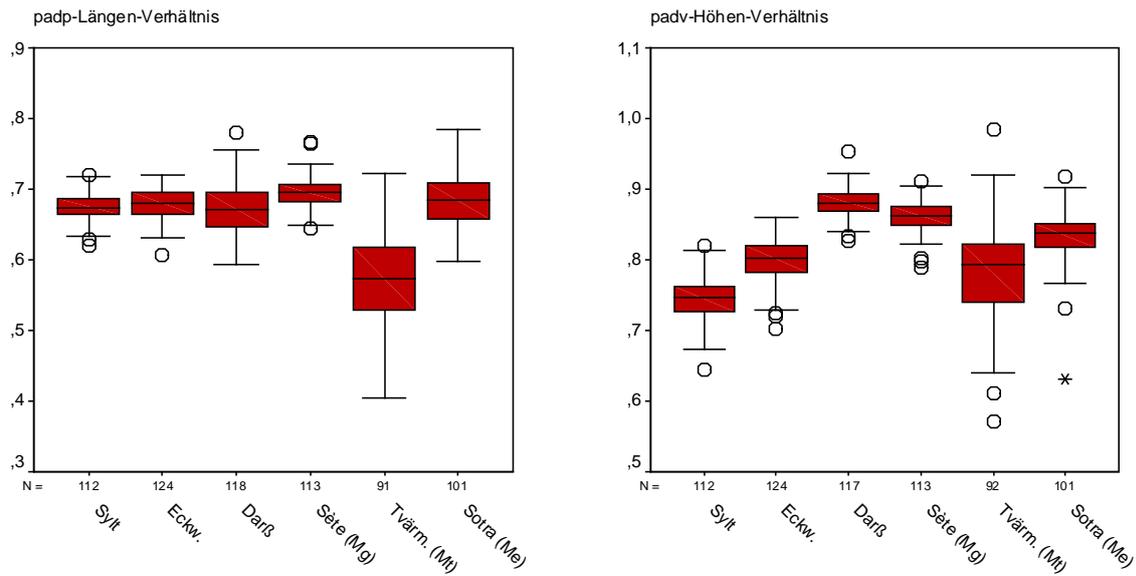


Abb. 20: padp-Längen-Verhältnisse und padv-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Ein weiteres Maß zur Beschreibung der Ausbildung der Muskulatur ist der **Ansatzpunkt des hinteren Fußrückziehmuskels**. In Abb. 21 sind die Verhältnisse von Länge des Muskelansatzes in Relation zur Schalenlänge sowie die Breite des Muskelansatzes in Relation zur Höhe der Muschel dargestellt. Es zeigt sich auch hier, dass bezüglich beider Messpunkte lediglich die *M. trossulus*-Population von Tvärminne von den übrigen Populationen differenziert werden kann (vgl. Tab. 15 und Tab. 16). Vorausgesetzt, dass ein Zusammenhang zwischen der Ausdehnung des Muskel-Ansatzpunktes und der Ausprägung des Muskels selbst besteht, kann aus diesen Ergebnissen geschlossen werden, dass sich insbesondere *M. trossulus* durch einen vergleichsweise schwach ausgeprägten Rückziehmuskel auszeichnet.

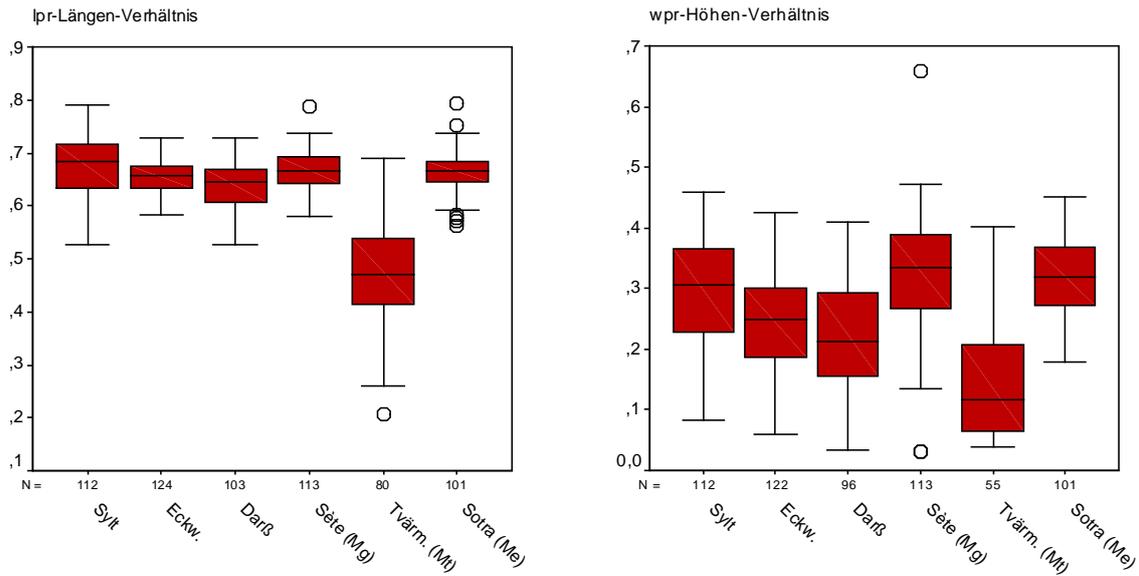


Abb. 21: lpr-Längen-Verhältnisse und wpr-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 15: Einfaktorielle Anova der lpr-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Utegruppfür Alpha=05			
		1	2	3	4
Tvärm(Mt)	80	,680			
Darß	103		,680		
Eckw	124			,550	
Sotra(Me)	101			,668	,668
Säte(Mg)	113			,666	,666
Sylt	112				,669
Signifikanz		1,00	1,00	,16	,15

Tab. 16: Einfaktorielle Anova der wpr-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Utegruppfür Alpha=05			
		1	2	3	4
Tvärm(Mt)	55	,124			
Darß	96		,285		
Eckw	12		,254		
Sylt	12			,290	
Säte(Mg)	113				,308
Sotra(Me)	101				,320
Signifikanz		1,00	,51	1,00	,92

Die bisher dargestellten Ergebnisse werden in der **Gesamtbetrachtung aller Muskelsatzpunkte** in Relation zur Schalenlänge erneut deutlich. Es bestehen, wie aus Abb. 22 und Tab. 17 hervorgeht, hochsignifikante Unterschiede zwischen den drei Arten. Wenn die Angaben zu *M. trossulus* aufgrund der kleinen Stichprobe auch nicht überbewertet werden dürfen – es handelt sich hier um sehr kleine Individuen, von denen das Kriterium *aam* nicht in allen Fällen bestimmt werden konnte – zeigt sich zum einen erneut, dass die Individuen von Darßer Ort als einzige eine hohe morphologische Ähnlichkeit zu *M. trossulus* aufweisen. Zum anderen wird aber auch deutlich, dass beide Nordsee-Populationen der UPB-Probenahmeflächen zusammen genommen anhand dieses Merkmals weder *M. edulis* noch *M. galloprovincialis* zugeordnet werden können. Die Population von Eckwarderhörne clustert mit *M. galloprovincialis*, während die Population von Sylt mit *M. edulis* zusammengeführt wird.

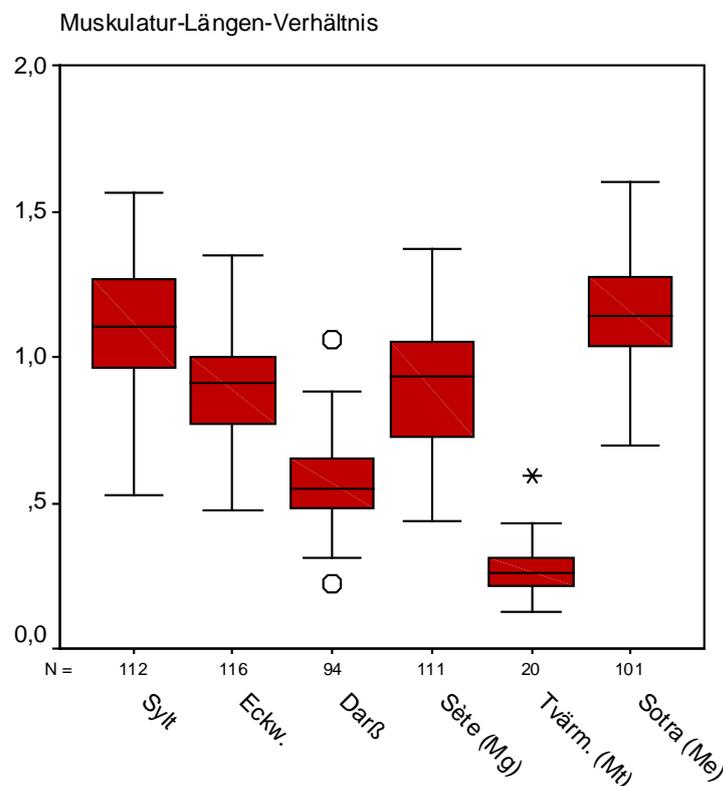


Abb. 22: Muskulatur-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahmeflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 17: Einfaktorielle Anova der Muskulatur-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	U-Gruppe für $\alpha=0,05$			
		1	2	3	4
Tvärm (M)	20	2,42			
Darß	94		,5682		
Eckw	16			,865	
Säte (M)	111			,922	
Sylt	12				1,1111
Sotra (M)	101				1,1423
Sylt/Referenz		1,00	1,00	,86	,24

Die **Volumen- bzw. Gewicht-Längen-Verhältnisse** zeigen, dass zwischen den drei Arten z.T. nur geringe Unterschiede im Wachstum bzw. in der Wuchsform bestehen. *M. trossulus* zeichnet sich dabei als die Art mit dem im Verhältnis zu ihrer Länge deutlich geringsten Volumenindex aus. Darüber hinaus weisen diese Individuen auch die deutlich geringsten spezifischen Schalgewichte auf. Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen werden, dass sich *M. trossulus* zum einen durch eine vergleichsweise langgestreckte, schmale und flache Form charakterisieren lässt und darüber hinaus durch eine wesentlich geringere Schalendicke ausgezeichnet ist. Während die Population von Darßer Ort diesem Wuchstyp am meisten ähnelt, lassen sich die beiden Nordsee-Populationen nur schwer einer der beiden Referenzpopulationen zuordnen.

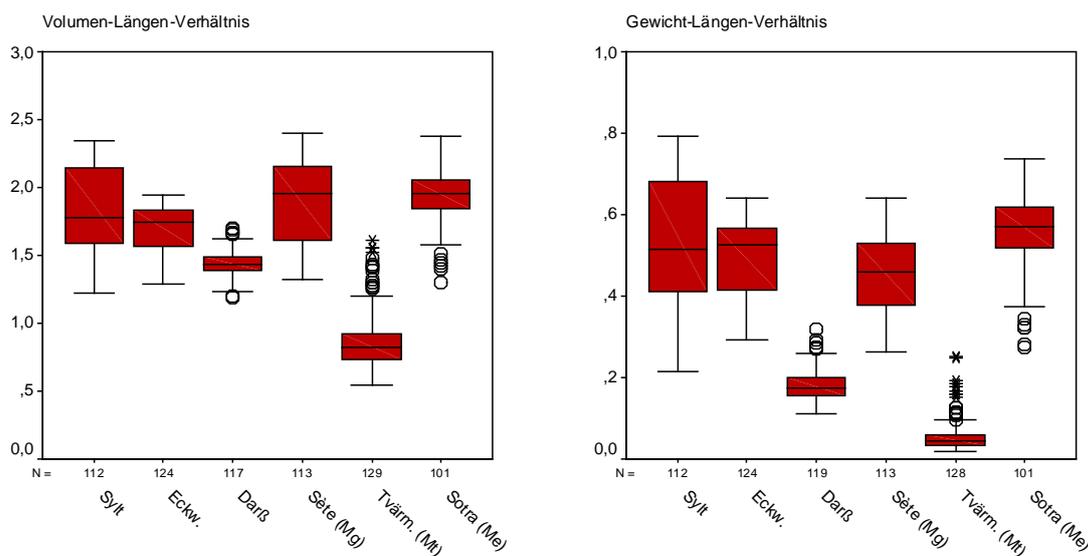


Abb. 23: Volumen-Längen-Verhältnisse und Gewicht-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 18: Einfaktorielle Anova der Volumen-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Untergruppe für Alpha=05				
		1	2	3	4	5
Törn(M)	129	,8823				
Darß	117		1,44103			
Eckw	124			1,7004		
Sylt	112				1,8353	
Ste(M)	113					1,9221
Strö(M)	101					1,9246
Grillenz		1,00	1,00	1,00	1,00	,411

Tab. 19: Einfaktorielle Anova der Gewicht-Längen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten Miesmuscheln

PNF	N	Untergruppe für Alpha=05				
		1	2	3	4	5
Törn(M)	128	,0888				
Darß	119		,1825			
Ste(M)	113			,4509		
Eckw	124				,4834	
Sylt	112					,5362
Strö(M)	101					,5465
Grillenz		1,00	1,00	1,00	1,00	,101

Die von BEAUMONT et al. (1989) bzw. SEED (1992) beschriebene **Position der maximalen Schalenbreite auf der dorso-ventralen Achse** zeigt ebenfalls signifikante Unterschiede zwischen den drei Arten (vgl. Abb. 24 und Tab. 20). Wenn auch signifikante Unterschiede zwischen den Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen bestehen, so fällt eine Zuordnung der UPB-Individuen zu den drei Arten äußerst schwer, da insbesondere die Populationen von Sylt und Eckwarderhörne signifikant höher liegende Schwerpunkte aufweisen.

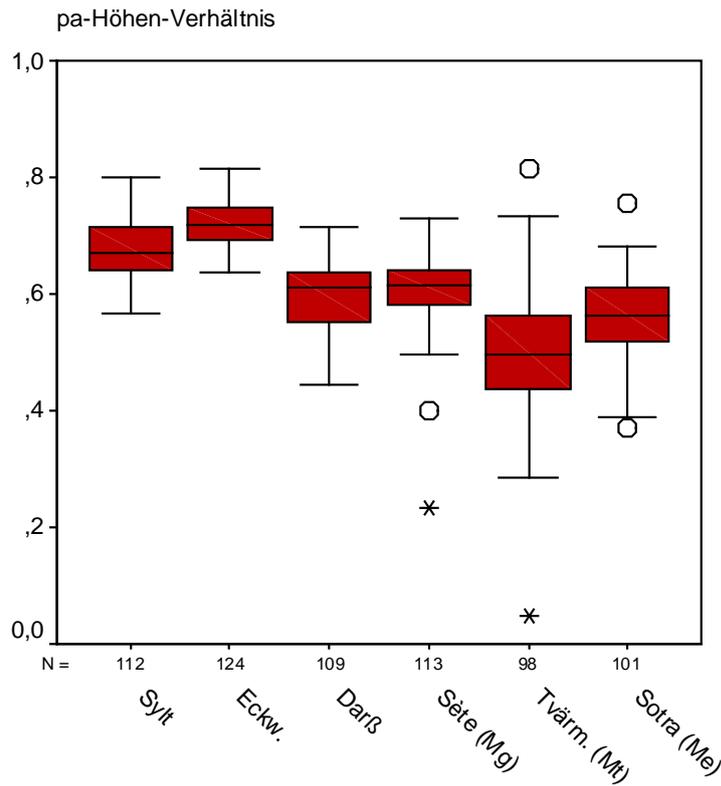


Abb. 24: pa-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Miesmuscheln

Tab. 20: Einfaktorielle Anova der pa-Höhen-Verhältnisse der an den drei UPB-Probe­nahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten Miesmuscheln

P/NF	N	Untergruppe für $\alpha=0,05$				
		1	2	3	4	5
Tvärm.(M)	98	,4991				
Sotra(Me)	101		,5588			
Darß	109			,5983		
Sète(Mg)	113			,6190		
Syt	112				,6769	
Eckw.	124					,7283
Sgrillenz		1,000	1,000	,131	1,000	1,000

1.4.1.3 Zusammenfassende Bewertung über alle morphologischen Marker

Wie aus den beiden vorhergehenden Kapiteln deutlich wurde, zeigen die ausgewählten morphologischen bzw. biometrischen Marker nicht alle ein einheitliches Bild. Anhand der präsentierten Längen- und Höhenmaße sowie den Ausdehnungen und Abständen unterschiedlicher Muskelansatzpunkte konnte gezeigt werden, dass es sich um individuell stark variierende Merkmale handelt. Bemerkenswert ist, dass im Vergleich der Populationen der drei UPB-Probenahmeeflächen die Population von Darßer Ort meist durch die kleinsten Werte charakterisiert ist und deshalb die am geringsten ausgeprägten Merkmale aufweist. Wie in Kap. 1.5.1 beschrieben, existieren zur Zeit verschiedene Theorien zur Erklärung dieses Phänomens. Die Konsequenz ist, dass sich die **Muscheln der Ostsee** mit Hilfe zahlreicher morphologischer Merkmale **signifikant von denen der Nordsee unterscheiden** lassen. Im Gesamtvergleich der Populationen der UPB-Probenahmeeflächen mit denen der Referenzstandorte wird deutlich, dass die schwache Merkmalsausprägung insbesondere auch für die als Repräsentant für *M. trossulus* ausgewählte Population von Tvärminne zutrifft. Anhand der verwendeten morphologischen Merkmale kann deshalb festgehalten werden, dass zahlreiche Individuen von **Darßer Ort** eine **sehr hohe Ähnlichkeit mit *M. trossulus*** aufzeigen. Die Gruppe von Tvärminne und Darßer Ort ist meist signifikant von den übrigen untersuchten Populationen abtrennbar. Innerhalb dieser zweiten Gruppe lassen sich die beiden Populationen von Sylt und Eckwarderhörne nur selten voneinander differenzieren. Dies trifft des Weiteren auch auf die beiden Referenzpopulationen von *M. edulis* (Sotra) und *M. galloprovincialis* (Sète) zu. Dies erschwert die auf morphologischen Parametern beruhende Artdefinition erheblich. In der Gesamtbetrachtung aller Parameter scheint allerdings die Population von **Sylt** etwas näher zu der als Referenz für ***M. edulis*** ausgewählten Population von Sotra gruppiert zu werden. Die Individuen von **Eckwarderhörne** stehen im Verhältnis dazu **zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis***. Betrachtet man das Dendrogramm der Clusteranalyse auf Basis aller verwendeten morphologischen Marker, wird sogar deutlich, dass höhere morphologische Ähnlichkeiten zwischen der Nordsee-Population von Eckwarderhörne zu *M. galloprovincialis* bestehen als im Vergleich zu den Individuen der Probenahmeefläche Sylt (vgl. Abb. 25).

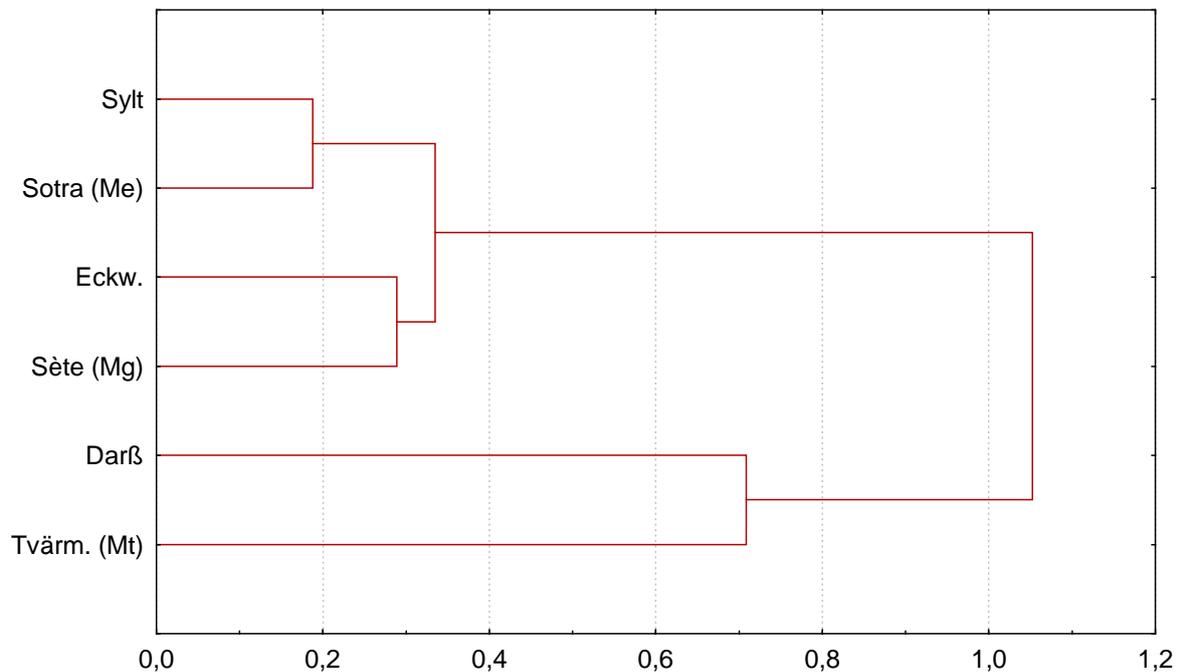


Abb. 25: Dendrogramm der morphologischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels aller verwendeten morphologischen Marker (UPGMA, Euklidische Distanzen)

1.4.2 Genetische Analyse

1.4.2.1 Auswahl geeigneter Markersysteme

Wie bereits in Kap. 1.2.3 detailliert beschrieben wurde, existieren zur Zeit zahlreiche Verfahren zur Beschreibung des Genpools von *Mytilus*-Populationen. Die in Kap. 1.3.3.2 detailliert beschriebenen PCR-Verfahren wurden zur Beantwortung der oben genannten Fragen auf ihre Eignung getestet. Lediglich diejenigen Markersysteme, die sich durch eine hohe Reproduzierbarkeit und eine gute Auswertbarkeit auszeichneten und gleichzeitig ein Mindestmaß an genetischer Variabilität abbildeten, erschienen für die Anwendung geeignet.

Die von INOUE et al. (1995) vorgeschlagenen Primerkombinationen **Me13/14** und **Me15/16** amplifizieren unterschiedliche Teile des Anheftungsproteins (*adhesive protein*) der Miesmuschel. Dabei beinhaltet das Amplifikat des Markers *Me13/14* einen Ausschnitt der hochvariablen und repetitiven Region, während das des Markers *Me15/16* einen Teil der nicht-repetitiven Region abbildet. Nach INOUE et al. (1995) ist die repetitive Region auch innerhalb der Arten hochvariabel, was die eindeutige Artunterscheidung wesentlich erschwert. Eigene Tests bestätigten diese Aussagen. Zudem war die Qualität der erzielten Ergebnisse im Vergleich zu den anderen getesteten Markern nicht überzeugend, weswegen

das Markersystem *Me13/14* nicht weiter Berücksichtigung fand. Die Problematik der hohen Variabilität umgehend, haben BIERNE et al. (2003a, 2003b) den Primer *Me17* neu entwickelt, der in der Kombination ***Me13/17*** in ihren Untersuchungen reproduzierbare und gute Ergebnisse erbrachte. Dies konnte durch eigenen Untersuchungen nicht bestätigt werden. Da sich mit Hilfe des Markersystems *Me15/16* nach INOUE et al. (1995) und SUCHANEK et al. (1997) *M. edulis*, *M. trossulus* und *M. galloprovincialis* durch charakteristische Fragmentlängen (180bp, 168bp und 126bp) unterscheiden lassen und dies in eigenen Tests weitgehend bestätigt werden konnte, wurde dieser Marker für die Untersuchungen angewendet (vgl. auch WOOD et al. 2002).

DAGUIN & BORSA (1999) konnten mit Hilfe des Markersystems ***mac-1*** in den drei *Mytilus*-Arten und in deren Hybriden 26 verschiedene Allele nachweisen. Trotz des Mangels an diagnostischen Allelen wurde dieser Marker der Vollständigkeit halber in der vorliegenden Untersuchung ebenfalls getestet. Die amplifizierten Fragmente waren qualitativ nicht ausreichend, um eine eindeutige Interpretation der gewonnenen Daten zu gewährleisten. Dieses Ergebnis konnte auch unter Zuhilfenahme des von BIERNE et al. (2003b) neu entwickelten Forward-Primers *mac-1-F2* nicht verbessert werden. Aus diesen Gründen wurde das Markersystem *mac-1* für die vorliegende Untersuchung nicht weiter berücksichtigt.

Der von KARL et al. (1996) für *Calyptogena magnifica* entwickelte Marker ***cmg93*** wurde von SUCHANEK et al. (1997) auf *Mytilus* übertragen und zusätzlich zu *Me15/16* verwendet, da mit ihm eine sichere Bestimmung der *M. trossulus*-Individuen möglich war. Der Nachweis erfolgte über ein amplifiziertes Fragment von einer Länge von 750 bp, das bei *M. edulis* und *M. galloprovincialis* nicht nachgewiesen werden konnte. Wenn durch die eigenen Tests dieses Ergebnis auch bestätigt werden kann, wurde die Aussagekraft dieses Ansatzes letztlich als zu beschränkt angesehen. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Fragmentes kann theoretisch auf eine Vielzahl von Ursachen zurückgeführt werden. Aus diesem Grund wurde der Marker für die vorliegende Untersuchung nicht weiter berücksichtigt.

RAWSON et al. (1996a) untersuchten mit den Markern ***Glu-3'*** und ***Glu-5'*** Teile des ca. 2,5 kb langen Exons des Anheftungsproteins (*adhesive protein*) der Miesmuschel. Ihre Ergebnisse zeigten, dass sich mit dem Marker *Glu-3'* nur zwei (*M. edulis* und *M. galloprovincialis*) der drei für diese Untersuchung relevanten Arten unterscheiden ließen. Mit Hilfe des Markers *Glu-5'* dagegen konnten RAWSON et al. (1996a) sechs Allele nachweisen, mit denen alle drei Arten unterscheidbar waren. Eigene Tests bestätigten die Aussagen von RAWSON et al. (1996) zu der unterschiedlichen Verwendbarkeit der beiden Marker *Glu-3'* und *Glu-5'*. Da die Reproduzierbarkeit der Amplifikate mit *Glu-3'* aber nicht zufriedenstellend war, wurde nur *Glu-5'* für die weiterführenden Untersuchungen verwendet.

BIERNE et al. (2003a) konnte mit dem Markersystem ***Efbis*** *M. edulis* und *M. galloprovincialis* anhand diagnostischer Allele unterscheiden. In den hier durchgeführten Tests konnten die

PCR-Bedingungen erfolgreich an die existierenden Laborgegebenheiten angepasst und die Eignung als Markersystem für alle drei *Mytilus*-Arten nachgewiesen werden.

Deshalb wurden die Markersysteme *Me15/16* (INOUE et al. 1995), *Glu-5'* (RAWSON et al. 1996a) und *Efbis* (BIERNE et al. 2003a) für die populationsgenetischen Untersuchungen ausgewählt. Im Folgenden werden die Allel- und Genotypverteilungen der untersuchten Populationen getrennt nach genetischen Markern dargestellt.

1.4.2.2 Markersystem Efbis

Nach BIERNE et al. (2002, 2003a, 2003b) ist der Marker *Efbis* geeignet, *M. edulis* und *M. galloprovincialis* zu differenzieren. In diesen Untersuchungen konnte entlang der spanisch-französischen Atlantikküste eine Hybridzone zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis* nachgewiesen werden. Hierbei wurden bis zu zwölf verschiedene Allele für *M. galloprovincialis* und sechs für *M. edulis* detektiert. Da sich diese anhand ihrer Fragmentlängen nur sehr geringfügig unterschieden, wurden sie von den Autoren zu einem für die jeweilige Art diagnostischen Allel zusammengefasst.

In der vorliegenden Untersuchung konnten mit diesem Markersystem in den ausgewählten Muscheln der Probenahmeflächen Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne und Darßer Ort insgesamt vier Allele und sechs Genotypen unterschieden werden. Die Allel- und Genotypverteilung der untersuchten Populationen auf den Probenahmeflächen wird im Folgenden detailliert dargestellt.

In der Population der Probenahmefläche **Sylt** bzw. **Eckwarderhörne** treten mit dem sehr häufigen Allel D (93% bzw. 86%) und dem seltenen Allel E (7% bzw. 5%) **identische Allele** auf (vgl. Abb. 26). In Eckwarderhörne konnte zusätzlich das seltene Allel C (9%) nachgewiesen werden. Dagegen ist für die Population der Probenahmefläche **Darßer Ort** das mit 97% dominierende **Allel A charakteristisch**. Zusätzlich konnte, wie auch in der Population von Eckwarderhörne, das seltene Allel C (3%) nachgewiesen werden.

Die daraus sich ergebende Genotypverteilung zeigt, dass an den Probenahmeflächen Sylt und Eckwarderhörne Genotyp 1 (DD; 92% bzw. 82%) dominiert, während der Genotyp 2 (DE) mit 8% bzw. 3% selten auftritt (vgl. Abb. 27). In Eckwarderhörne ließen sich durch Kombinationen der Allele D und E mit dem nur auf dieser Probenahmefläche auftretenden Allel C zusätzlich die vergleichsweise seltenen Genotypen 3 (CC, 3%) und 4 (CD, 12%) nachweisen. In beiden Populationen dominiert jedoch ein identischer Genotyp. Die Population von **Eckwarderhörne** zeigt sich an diesem Marker aber **genetisch variabler** als die Populationen der anderen beiden Probenahmeflächen. Aus Abb. 27 geht zudem hervor, dass die Population aus Darßer Ort im Gegensatz zu den beiden Nordsee-Probenahme-

flächen durch den Genotyp 5 (AA, 97%) charakterisiert werden kann. Lediglich in einem Individuum konnte der Genotyp 6 (AC, 3%) nachgewiesen werden.

Zusammenfassend bleibt festzuhalten, dass sich anhand der Ergebnisse des Markersystems *Efbis* die Populationen von **Sylt und Eckwarderhörne stark ähneln**, während die Population der Ostsee-Probenahme­fläche **Darßer Ort davon genetisch stark differenziert** zu sein scheint.

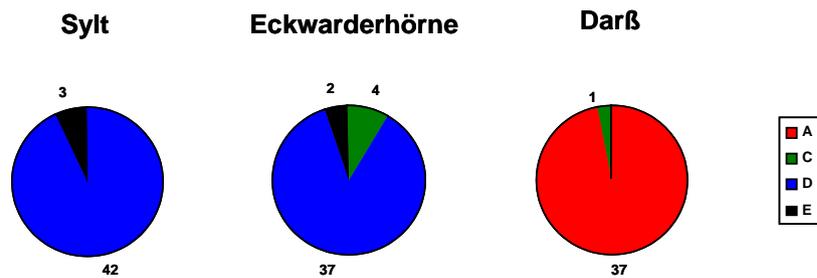


Abb. 26: Allelverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem *Efbis*

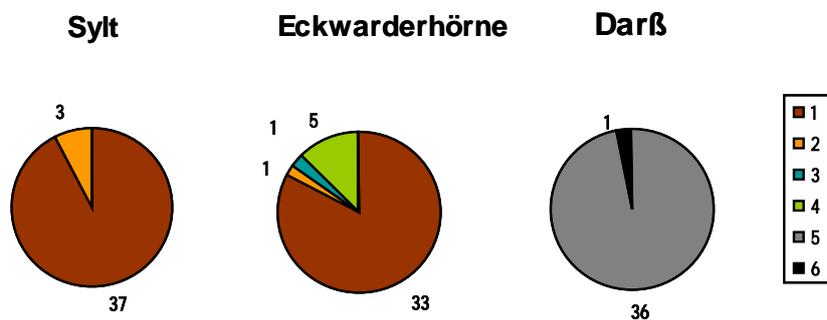


Abb. 27: Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem *Efbis*

Um die im Rahmen dieser Untersuchung gewonnenen Ergebnisse bewerten zu können, ist ein Abgleich der Daten mit Referenzwerten notwendig. Dazu wurden die in Kap. 1.3.1 beschriebenen, vermutlich reinrassigen Populationen von Sotra (*M. edulis*), Sète (*M. gallo-provincialis*) und Tvärminne (*M. trossulus*) ausgewählt, sowie zusätzlich Populationen aus Portugal (Monte Clérigo) und Norwegen (Bergen) berücksichtigt, deren Analyse die Interpretationsfähigkeit der gewonnenen Daten erhöhen sollte. Die Darstellung in Abb. 28 macht deutlich, dass die als reinrassiger "edulis-Typ" ausgewählte Population von Sotra ebenfalls das für Sylt und Eckwarderhörne beschriebene Allel D aufweist, wenngleich hier das Allel A dominiert. Die in Darßer vorgefundene Allelverteilung zeigt sich annähernd

identisch auch in der Population von Tvärminne, die als *trossulus*-Repräsentant ausgewählt worden war. Zur Absicherung der Ergebnisse wurde zusätzlich die Population von Bergen berücksichtigt, die nach Angaben von RIDGWAY & NAEVDAL (2004) ebenfalls dem "*trossulus*-Typ" entsprechen soll. Aus Abb. 28 geht hervor, dass dies weitestgehend bestätigt werden kann, wenngleich in dieser Population zusätzlich das Allel E nachgewiesen wurde, dass als dominant für den "*galloprovincialis*-Typ" von Sète angesehen werden muss. Die Hypothese, dass an der portugiesischen Algarve-Küste ebenfalls *M. galloprovincialis* anzutreffen ist, wird durch die mit der Population von Sète annähernd identischen Allelverteilung erfüllt.

Aus diesem Vergleich kann geschlossen werden, dass es sich bei den Populationen von **Sylt und Eckwarderhörne überwiegend um Individuen von *M. edulis*** handelt, während die Population von **Darßer Ort** anhand dieses Markersystems **vermutlich als *M. trossulus***-Population angesprochen werden muss. Ob es sich bei der Population von Sotra tatsächlich um eine reinrassige *M. edulis*-Population handelt, kann anhand dieser Ergebnisse nicht befriedigend geklärt werden. Aus Abb. 28 geht weiterhin hervor, dass die für den "*galloprovincialis*-Typ" als charakteristisch angesehenen Allele C und E in Eckwarderhörne in geringen Prozentsätzen ebenfalls auftreten. Das Allel E ist darüber hinaus sogar weiter nördlich, in der Population von Sylt, nachweisbar. Nach diesem Befund ist eine **Introgression von *galloprovincialis*-Allelen in die beiden Nordsee-Populationen nicht auszuschließen**. Abschließend bleibt festzuhalten, dass das in annähernd gleicher Häufigkeit ausgeprägte Auftreten der Allele A und D in der Population Sotra darauf schließen lässt, dass es sich hier um eine durchmischte Population oder um Hybride von *M. edulis* und *M. trossulus* handeln könnte.

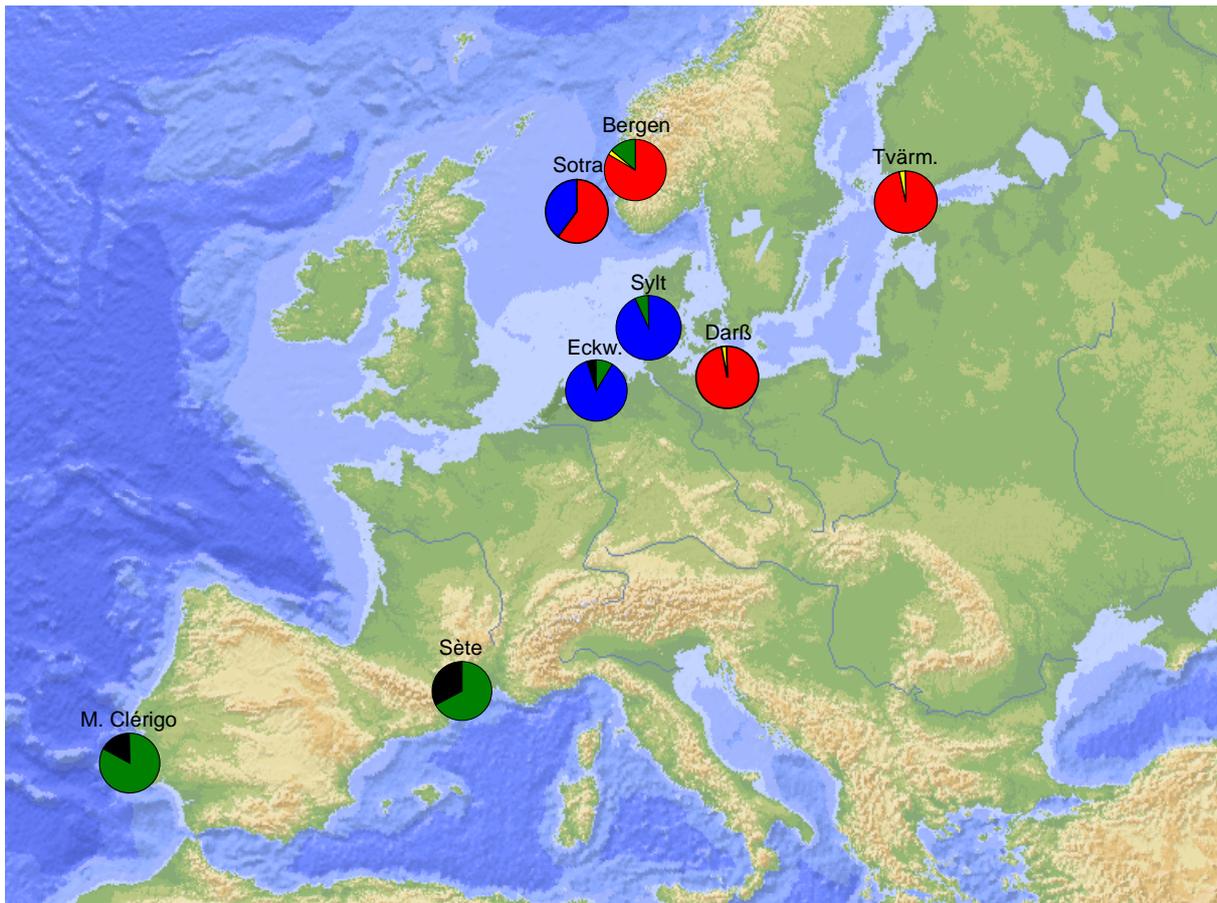


Abb. 28: Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenzflächen am Markersystem *Efbis*

Tab. 21: Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem *Efbis*

	A	B	C	D	E
Sylt	-	-	-	0.65	0.35
Eckwarderhörne	-	-	0.09	0.86	0.05
Darßer Ort	0.97	-	0.03	-	-
Sète (Mg)	-	-	0.67	-	0.33
Tvärminne (Mt)	0.97	-	0.03	-	-
Sotra (Me)	0.60	-	-	0.40	-
Bergen	0.83	0.02	0.15	-	-
Mt. Clérigo	-	-	0.85	-	0.15

Betrachtet man die daraus abgeleitete Genotypenverteilung an den untersuchten Populationen (vgl. Abb. 29) wird unter Nicht-Berücksichtigung der beiden norwegischen Standorte eine deutliche Dreigliederung deutlich. Während die Populationen von Darß und Tvärminne durch die Kombination AA dominiert werden, werden die beiden süd-europäischen Populationen von Sète und Monte Clérigo durch die Genotypen CC und CE charakterisiert. Die dritte Gruppe wird von den beiden Nordsee-Probenahmeeflächen Sylt und Eckwarderhörne gebildet, da hier der Genotyp 1 (DD) dominiert. Theoretisch wäre diese Genotypenverteilung ohne Weiteres den drei Arten zuzuordnen, wenn nicht die Ergebnisse der beiden norwegischen Populationen dies in Frage stellen würden. Wenn auch die Population von Bergen erwartungsgemäß durch den "*trossulus*-Typ" geprägt zu sein scheint, tritt der für Sylt und Eckwarderhörne als charakteristisch beschriebene Typ DD in Sotra nur mit ca. 20% Häufigkeit auf. Dominanter sind die *M. trossulus*-Kombination (AA) sowie der aus den Allelen A und D gebildete Typ, der – wie oben bereits beschrieben – möglicherweise Hybride von *M. edulis* und *M. trossulus* charakterisiert. Abschließend kann angemerkt werden, dass der in beiden *M. galloprovincialis*-Populationen nachgewiesene Genotyp CC nur in einem Individuum in der Population Eckwarderhörne auftritt, der zweite charakteristische Genotyp (CE) aber in keiner der anderen untersuchten Populationen vorkommt. Diese charakteristischen Allele für *M. galloprovincialis* sind dort, wo sie in anderen Populationen auftreten, mit den Hauptallelen A und D der anderen Arten kombiniert.

Die Darstellung der genetischen Distanzen zwischen den Populationen (vgl. Tab. 22) macht deutlich, dass zwischen einzelnen Populationen vergleichsweise geringe genetische Distanzen bestehen, während zwischen anderen eine deutliche genetische Differenzierung ausgeprägt ist. Das diese Ergebnisse visualisierende Dendrogramm (vgl. Abb. 30) stellt die große Ähnlichkeit der genetischen Eigenschaften der Populationen von Sète und Monte Clérigo einerseits und Tvärminne und Darß andererseits dar. Alle anderen Populationen werden auf unterschiedlichen Ästen angeordnet und sind damit stärker genetisch differenziert. Auffallend ist, dass Sotra zwischen einem Cluster von Tvärminne/Darß und Bergen auf der einen Seite und Sylt und Eckwarderhörne auf der andern Seite steht, was das Vorkommen der beiden Hauptallele A und D in der Population Sotra widerspiegelt und sie, auch gemäß ihrer Genotypen, als mögliche Hybridpopulation charakterisiert.

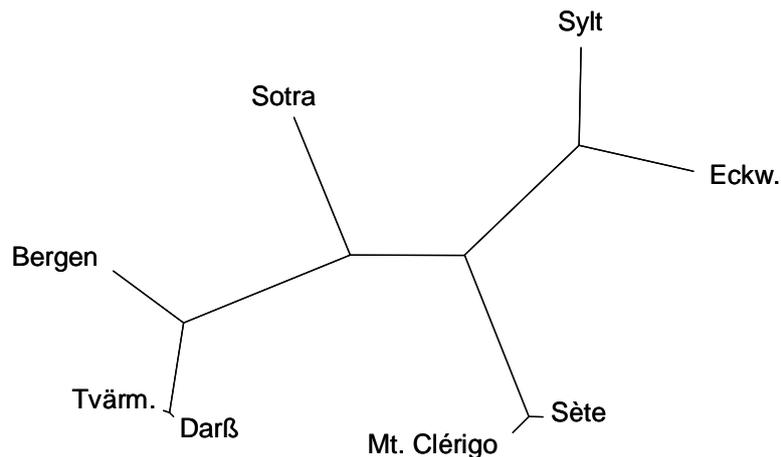


Abb. 30: Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem *EFbis*

Insgesamt gestaltet sich die Definition der an den UPB-Probenahme­flächen vorgefundenen Populationen aufgrund der Stellung der Referenzpopulation für *M. edulis* (Sotra) schwierig. Trotzdem lassen sich die Ergebnisse bei diesem Marker dahingehend interpretieren, dass die Individuen der Probenahme­fläche **Darßer Ort** wie auch der Populationen von Bergen und Tvärminne vermutlich der Art *M. trossulus* zugeordnet werden können, während die Individuen der Populationen von **Sylt und Eckwarderhörne** eher *M. edulis* zuzordnen sind. Unter der Annahme, dass die Allele A und D die jeweiligen charakteristischen Allele dieser beiden Arten darstellen, können folgende Schlüsse gezogen werden:

- Die Population von Sylt setzt sich überwiegend aus *M. edulis* zusammen. Von etwa 15% der Proben kann nicht ausgeschlossen werden, dass es sich um Hybride von *M. edulis* mit *M. galloprovincialis* handelt.
- Die Population von Eckwarderhörne besteht überwiegend aus *M. edulis*. Etwa 10% der Individuen enthalten *M. galloprovincialis*-Allele. Bei einem der untersuchten Individuen liegt der Verdacht nahe, dass es sich um *M. galloprovincialis* handeln könnte.
- Die Population Darßer Ort besteht annähernd vollständig aus *M. trossulus*. Bei 3% der Individuen handelt es sich vermutlich um Hybride zwischen *M. edulis* und *M. trossulus*.

1.4.2.3 Markersystem Me15/16

Mit Hilfe des Markersystems *Me15/16* können nach INOUE et al. (1995) und SUCHANEK et al. (1997), wie bereits in Kap. 1.2.3 detailliert erläutert wurde, *M. edulis*, *M. trossulus* und *M. galloprovincialis* durch charakteristische Fragmentlängen von 180bp, 168bp bzw. 126bp

zweifelsfrei unterschieden werden. Nach INOUE et al. (1995) lassen sich darüber hinaus mögliche Hybride zweier Arten durch die entsprechenden beiden Allele definieren.

In den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort konnten über alle untersuchten Individuen insgesamt lediglich drei Allele und zwei Genotypen unterschieden werden. Aus Abb. 31 geht hervor, dass sowohl in Sylt als auch in Eckwarderhörne lediglich das Allel C nachgewiesen werden. Allel C stellt auch in der Population der Ostsee-Probenahme­fläche Darßer Ort mit 82% das dominierende Alle dar. Hier finden sich neben dem Hauptallel C allerdings noch zwei weitere Allele in geringeren Frequenzen (B, 9%; D, 9%).

Für die Populationen von **Sylt und Eckwarderhörne** kann demnach nur der aus dem Allel C gebildete Genotyp 1 postuliert werden (vgl. Abb. 32). Beide Populationen sind uniform und **anhand dieses Markersystems nicht zu differenzieren**. Der Genotyp 1 konnte auch in der Population der Probenahme­fläche Darßer Ort mit 90% als der dominierende nachgewiesen werden. Bemerkenswert ist in Darß das Auftreten einer Kombination dreier Allele, die als Genotyp 2 (BCD, Häufigkeit 10%) definiert werden konnte. Die beiden seltenen Allele B und D treten somit nur in Kombination mit dem Hauptallel C auf.

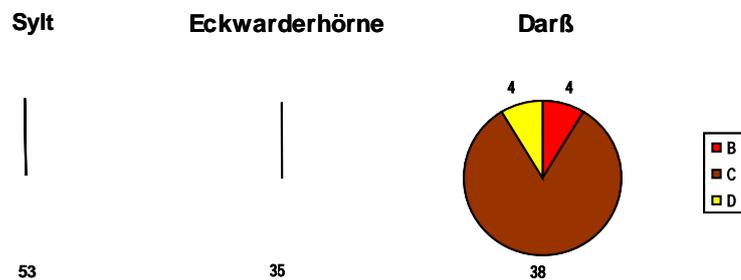


Abb. 31: Allelverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem *Me15/16*

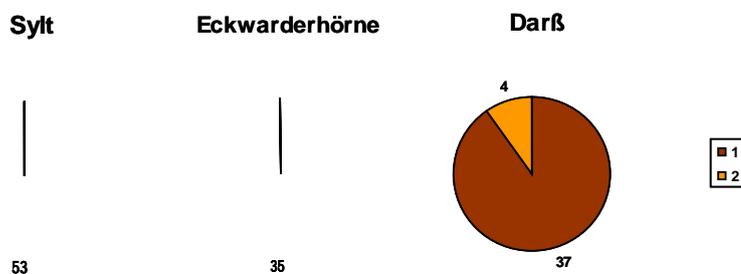


Abb. 32: Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem *Me15/16*

Um diese geringen Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen bewerten zu können, soll auch für dieses Markersystem eine vergleichende Analyse mit den als Referenzpopulationen ausgewählten Beständen von Sotra (*M. edulis*), Sète (*M. galloprovincialis*) und Tvärminne (*M. trossulus*) durchgeführt werden. Auch hier werden zusätzlich die beiden Populationen von Monte Clérigo und Bergen in die Untersuchung einbezogen. Die Darstellung in Abb. 33 macht deutlich, dass das für Sylt und Eckwarderhörne charakteristische Hauptallel C mit Ausnahme von Sète in allen Populationen nachzuweisen war. In der als Repräsentant für *M. trossulus* ausgewählten Population von Tvärminne treten zusätzlich auch die Allele B (35%) und D (19%) auf, womit die **finnische *M. trossulus*-Population dieselben Allele aufweist wie** die Population der Ostsee-Probenahme­fläche **Darßer Ort**. Unterschiede bestehen lediglich in der Häufigkeit der Allele. Dies gilt auch für die von RIDGWAY & NAEVDAL (2004) als *M. trossulus* definierte Population aus Bergen. Im Gegensatz dazu sind die *M. galloprovincialis* repräsentierenden Populationen von Sète (100%) und Monte Clérigo (94%) durch hochfrequentes Auftreten des Alleles A charakterisiert. Allel A tritt aber auch in der norwegischen Population von Sotra auf (15%).

Betrachtet man die Fragmentlängen der detektierten Allele, dann wird deutlich, dass eine Zuordnung der Allele zu den Vorgaben von INOUE et al. (1995) und SUCHANEK et al. (1997) problemlos möglich ist, auch wenn mit Allel D ein zusätzliches Amplifikat ermittelt wurde (vgl. Tab. 23). Aus den ermittelten Ergebnissen kann in Kombination mit den Vorgaben von INOUE et al. (1995) geschlossen werden, dass die Populationen von **Sylt und Eckwarderhörne** monomorph für das Allel C sind und deshalb vermutlich ausschließlich aus *M. edulis*-Individuen bestehen. Im Gegensatz dazu konnte in **vier Individuen der Darßer Population** auch das Allel B nachgewiesen werden, dass als charakteristisch für *M. trossulus* beschrieben wird. Zusätzlich konnte in weiteren vier Individuen der Darßer Population ein bisher unbekanntes Amplifikat (Allel D) nachgewiesen werden, dass nur in Kombination mit den Allelen B und C, also bei Hybriden, auftrat. In diesem Fall sind die **vier Individuen als *M. edulis*-*M. trossulus*-Hybride anzusprechen**. Das für *M. galloprovincialis* charakteristische Allel A konnte in keiner der drei UPB-Populationen nachgewiesen werden, wenngleich es in der Population Sotra als Genotyp AC auftrat.

Tab. 23: Fragmentlängen der mittels Marker *Me15/16* ermittelten Allele

Allel	bp	Artdefinition nach INOUE et al. (1995)
A	128	<i>Mytilus galloprovincialis</i>
B	168	<i>Mytilus trossulus</i>
C	180	<i>Mytilus edulis</i>
D	200	-

Tab. 24: Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem Me15/16

	A	B	C	D
Sylt	-	-	1.00	-
Eckwarderhörne	-	-	1.00	-
Darßer Ort	-	0.09	0.83	0.09
Sète (Mg)	1.00	-	-	-
Tvärminne (Mt)	-	0.35	0.44	0.21
Bergen	-	0.72	0.28	-
Sotra (Me)	0.15	-	0.85	-
Monte Clérigo	0.91	-	0.09	-

Werden die Allelkombinationen in Form von Genotypen umgesetzt, wird ersichtlich, dass die Populationen der drei UPB-Probenahme­flächen von einem identischen Genotyp (CC) dominiert werden (vgl. Abb. 34). Das Auftreten von Hybriden in Sotra (Genotyp AC, 17%), und sowohl von Hybriden (BCD, 32%) als auch von reinen *M. edulis*-Genotypen (CC, 44%) in Tvärminne stellt nach den Ergebnissen dieses Markers die Eignung dieser beiden Populationen als Referenzen für die jeweilige Art in Frage. Es bleibt zumindest festzuhalten, dass sie dort jedenfalls nicht in der von INOUE *et al.* (1995) und SUCHANEK *et al.* (1997) geforderten reinerbigen Form vorkommen. Diese Ergebnisse sprechen des Weiteren für eine Introgression entlang von Hybridzonen zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis*, aber auch zwischen *M. edulis* und *M. trossulus*. Legt man die genetische Artcharakterisierung von INOUE *et al.* (1995) und SUCHANEK *et al.* (1997) zugrunde, treten in **Monte Clérigo und Sotra Hybridgenotypen (AC) zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis*** auf. In **Darß, Bergen und Tvärminne** konnten dagegen **Hybride (Genotyp BCD) von *M. edulis* und *M. trossulus*** nachgewiesen werden.

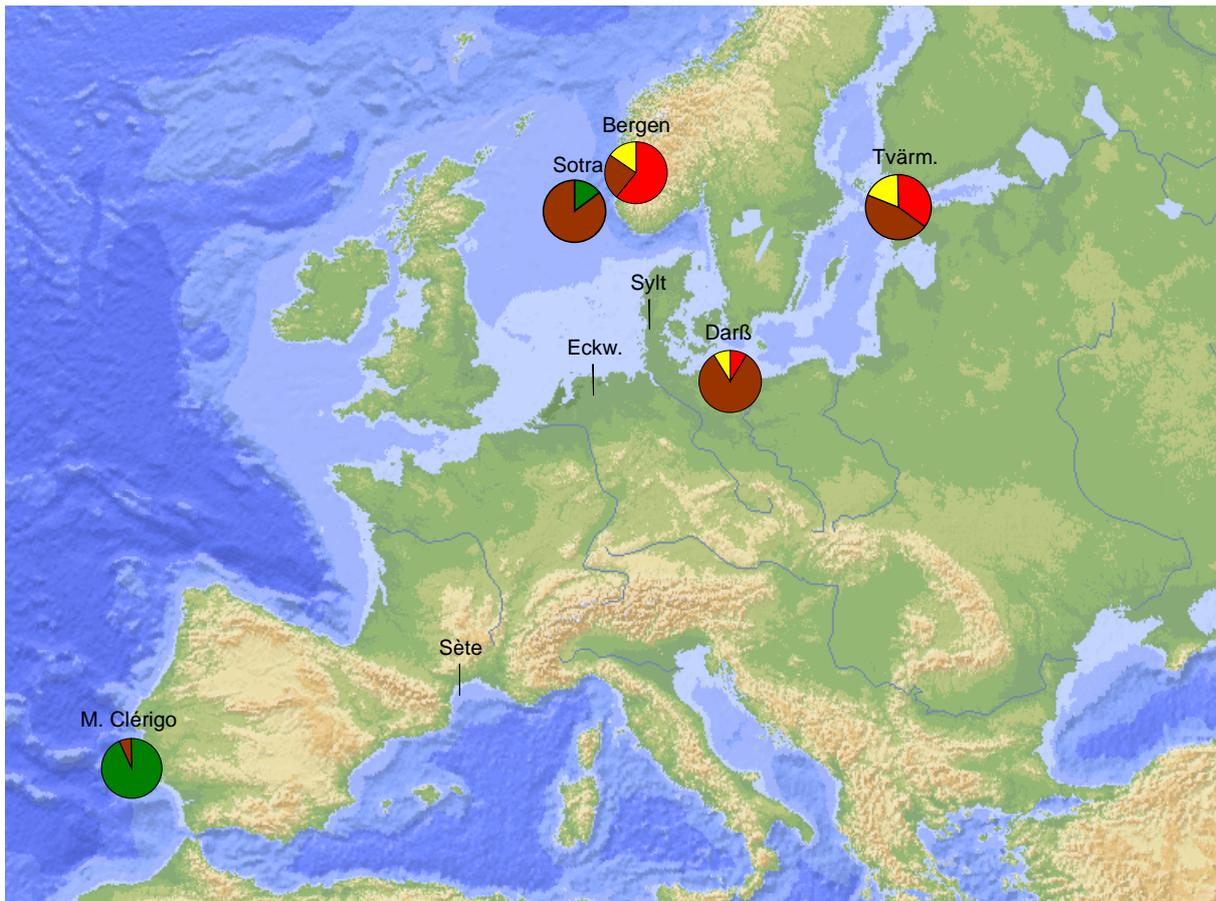


Abb. 33: Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenzflächen am Markersystem *Me15/16*

Die in Tab. 25 dargestellten Distanzmaße sowie das daraus abgeleitete Dendrogramm für diesen Marker zeigt eine große Ähnlichkeit der drei Populationen der Probenahme­flächen zur Referenzpopulation für *M. edulis*, Sotra (vgl. Abb. 35). Das Vorkommen von zwei eigenen, neben dem allen Nord- und Ostseepopulationen gemeinsamen Hauptallel C in den Populationen Tvärminne und Bergen differenziert diese sowohl von den Populationen der UPB-Probenahme­flächen als auch von Sotra. Genetisch am weitesten entfernt von allen anderen Populationen sind die Populationen Monte Clérigo und Sète.

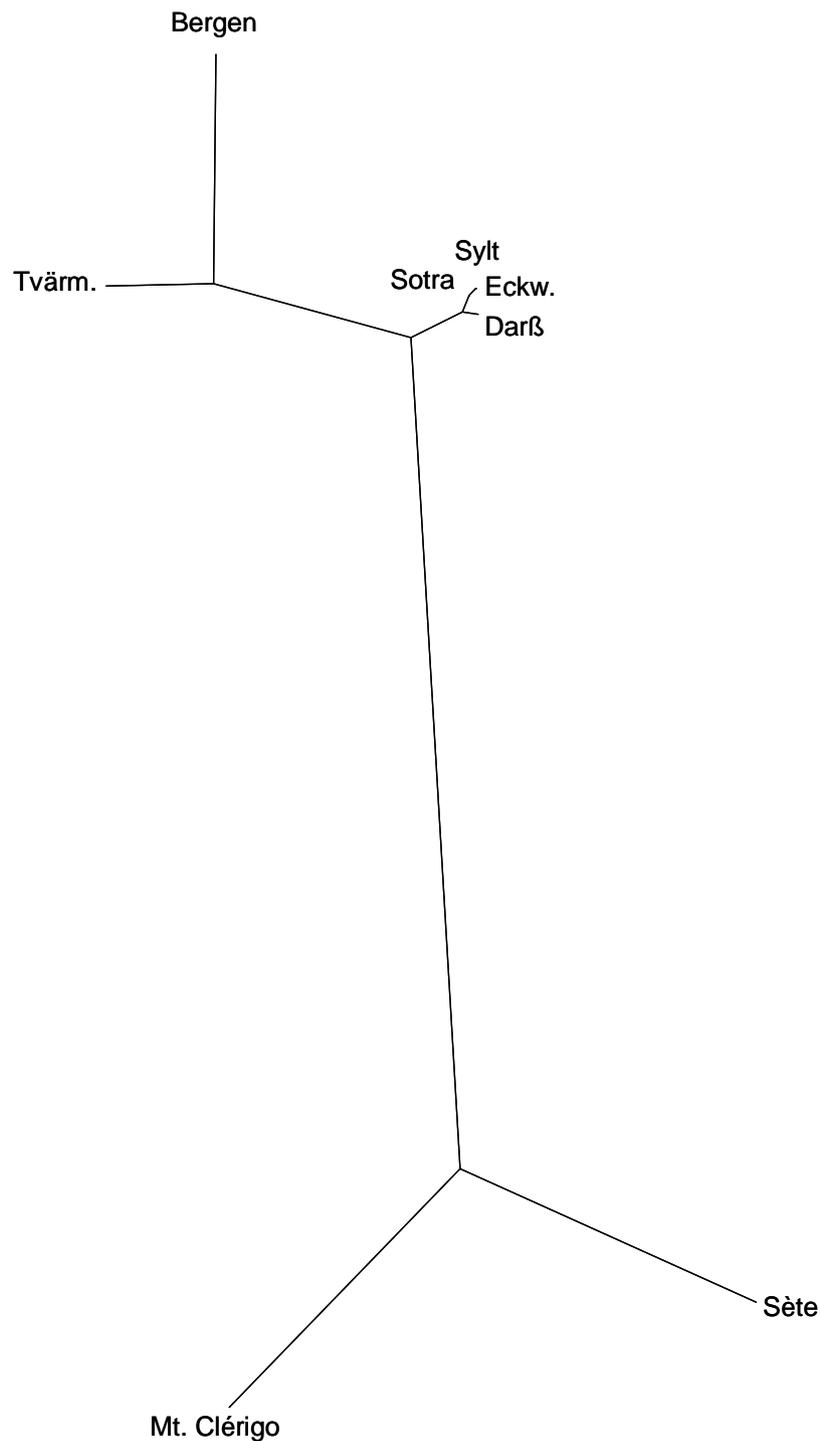


Abb. 35: Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem *Me15/16*

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass mit Hilfe des Markersystems *Me15/16* eine nahe Verwandtschaft der Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen deutlich wird. Während es sich nach diesen Ergebnissen bei allen untersuchten Individuen der Probenahme­flächen **Sylt und Eckwarderhörne** ausnahmslos um *M. edulis* zu handeln scheint, ist die Ostsee-Population von **Darßer Ort** mit *M. trossulus* bzw. mit Hybriden von *M. edulis*

und *M. trossulus* durchsetzt (10%). Das nicht-reinerbige Auftreten des "edulis-Typs" in Sotra und des "trossulus-Typs" in Tvärminne stellt zum einen die Verwendung dieser Populationen als Referenzen in Frage, zeigt zum anderen aber auch eine über die angenommenen Hybridzonen hinausgehende Introgression.

1.4.2.4 Markersystem *Glu-5'*

RAWSON et al. (1996) untersuchten mit dem Marker *Glu-5'* Teile des ca. 2,5 kb langen Exons des Anheftungsproteins (*adhesive protein*) der Miesmuschel. Sie konnten sechs Allele nachweisen, mit denen alle drei *Mytilus*-Arten unterschieden werden konnten. Individuen von *M. edulis* wiesen DNA-Fragmente von 350 bp und 380 bp auf, die auch kombiniert vorkamen. Individuen, die *M. trossulus* zuzuordnen waren, zeigten Fragmente der Länge 240 bp und Individuen der Art *M. galloprovincialis* waren durch teilweise kombiniert auftretende Fragmente von 300 bp bzw. 500 bp charakterisiert.

Im Vergleich zu den beiden zuvor beschriebenen Markersystemen lässt sich dieser Marker mit dem Auftreten von acht unterschiedlichen Allelen, die zu insgesamt 18 Genotypen zusammengeführt werden können, als wesentlich polymorpher bezeichnen. Wie aus Abb. 36 ersichtlich wird, äußert sich diese Polymorphie in den Populationen der UPB-Probenahme-flächen vor allem darin, dass zwar drei Hauptallele (B, E und G) definiert werden können, aber keine populationspezifisch dominanten Allele zu detektieren waren. Für alle drei Populationen gilt, dass diese Hauptallele in annähernd gleicher Häufigkeit auftreten (vgl. Abb. 36). Ebenso sind die als selten zu bezeichnenden Allele C und F in geringen Häufigkeiten in allen drei Populationen vertreten. Die **geringen Unterschiede zwischen den drei Populationen** bestehen lediglich darin, dass das Allel H in Sylt nicht nachgewiesen werden konnte und in der Darßer Population ein zusätzliches Allel D auftrat.

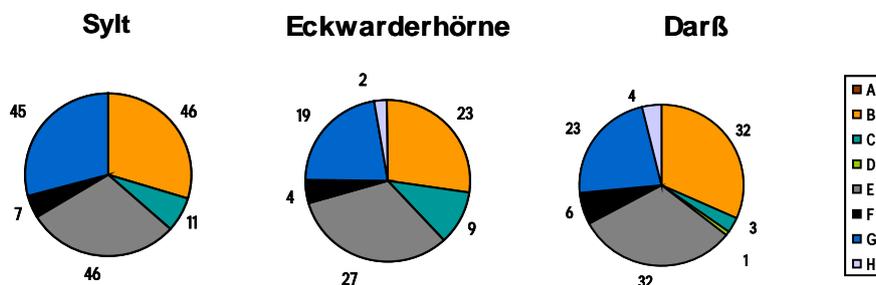


Abb. 36: Allelverteilung in den Populationen der Probenahme-flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem *Glu-5'*

Als häufigster Genotyp tritt in allen Populationen die Allelkombination 3 (BEG; 66%, 45%, 69%) auf, alle weiteren Genotypen sind sehr selten und in ihren Allelen variabel kombiniert (vgl. Abb. 37). Während die seltenen Genotypen 5 (BEFG; 7%, 3%, 6%), 6 (BE; 4%, 9%, 3%) und 8 (B; 4%, 6%, 3%) ebenfalls in allen Populationen nachgewiesen werden konnten, fanden sich die seltenen Genotypen 2 (CF; 4%, 6%) und 4 (CEG; 7%, 9%) lediglich in den beiden Nordseeprobenahme­flächen. Ergänzt werden diese durch die in Eckwarderhörne und Darßer Ort nachgewiesenen seltenen Typen 11 (E; 9%, 3%) und 12 (BEFH; 1%, 9%).

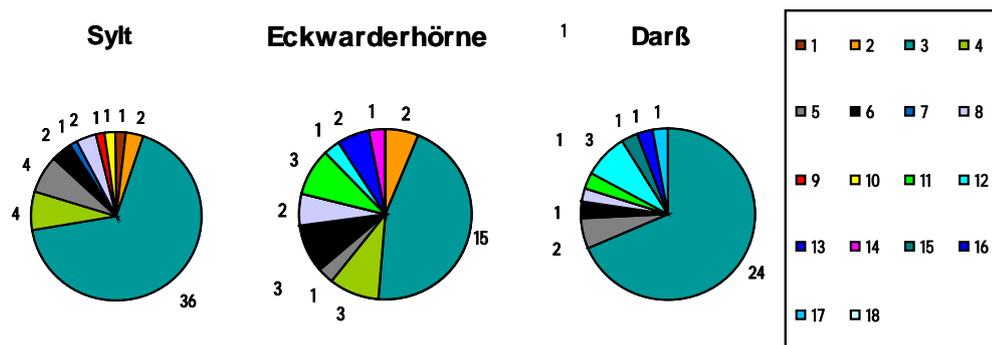


Abb. 37: Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort beim Markersystem *Glu-5'*

Der Vergleich der an den drei Probenahme­flächen vorgefundenen Alleltypen mit denen der zuvor bereits mehrfach beschriebenen Referenzflächen macht deutlich, dass mit Hilfe des Markers *Glu-5'* durchaus Unterschiede zwischen den Populationen nachgewiesen werden können, aber nur geringe Unterschiede zwischen den Populationen der drei UPB-Probenahme­flächen bestehen (vgl. Abb. 38). Die Übersichtskarte zeigt, dass die als Repräsentant für *M. edulis* ausgewählte Population von **Sotra** eine annähernd **identische Allelverteilung** aufweist, **wie die UPB-Routine-Probenahme­flächen**. Auch die *M. trossulus* repräsentierende Population aus Tvärminne ist durch eine ähnliche Verteilung charakterisiert. Hier ist zusätzlich noch das Allel A- (10%) vertreten, das in Bergen mit 55% sogar als dominant nachgewiesen werden konnte. Unter der von RIDGWAY & NAEVDAL (2004) geäußerten Annahme, dass es sich bei der Population von Bergen um *M. trossulus* handelt, kann das Allel A- wahrscheinlich als spezifisch für *M. trossulus* bezeichnet werden. Die Populationen der beiden südlichen Probenahme­punkte **Sète und Monte Clérigo** sind anhand dieses Markersystems durch die Allele A und D charakterisiert und somit **von den übrigen Populationen klar differenziert**.

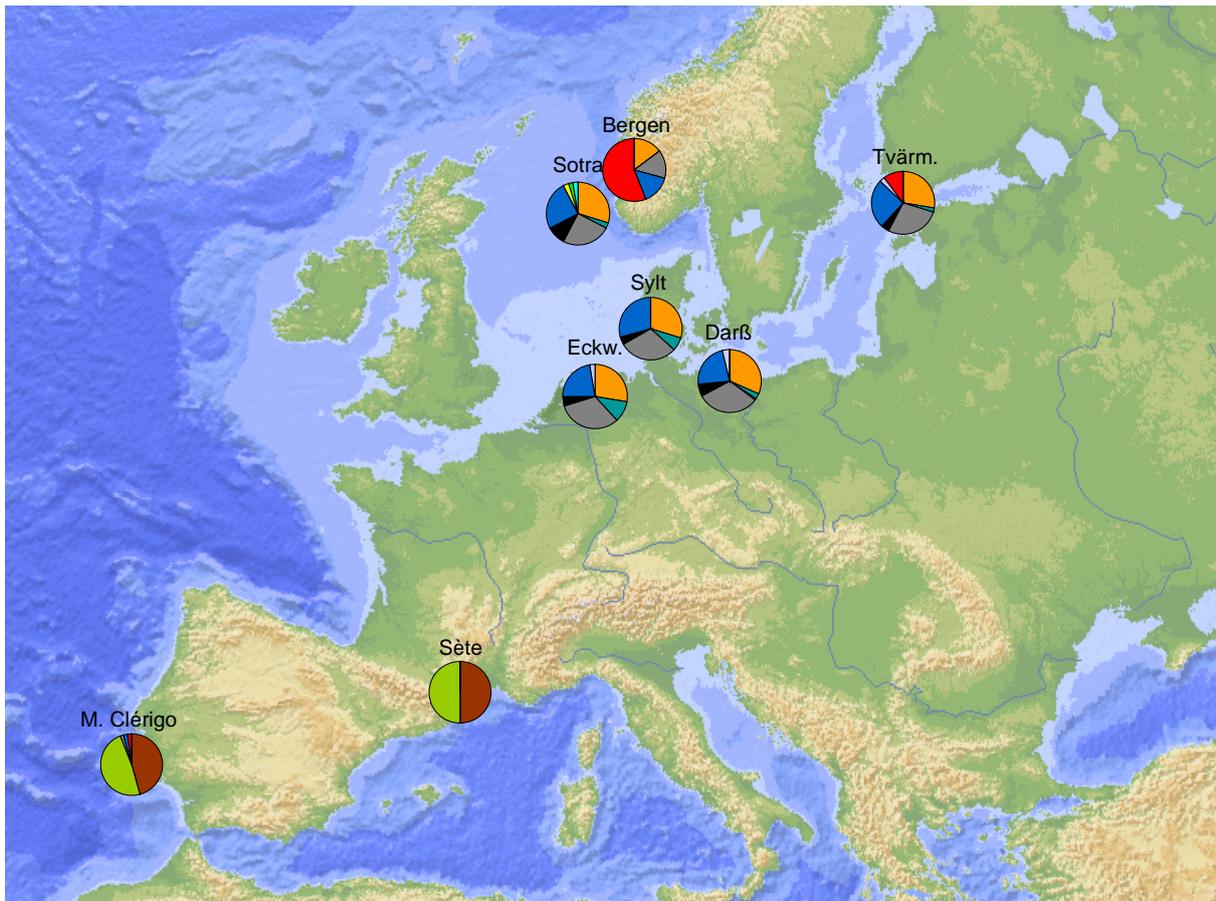


Abb. 38: Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenzflächen am Markersystem *Glu-5'*

Tab. 26: Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem *Glu-5'*

	A	B	C	D	E	F	G	H	A-	A2	F-	D-
Sylt	-	-	-	0.29	0.08	-	-	0.30	0.05	-	0.28	0
Eckwarderhörne	-	-	-	0.27	0.11	-	-	0.32	0.05	-	0.23	0.02
Darßer Ort	-	-	-	0.30	0.02	-	0.01	0.31	0.07	0.01	0.25	0.03
Sète (Mg)	-	0.50	-	-	-	0.50	-	-	-	-	-	-
Tvärminne (Mt)	-	-	0.11	0.28	0.01	-	-	0.28	0.037	-	0.26	0.02
Bergen	-	-	0.56	0.15	-	-	-	0.15	-	-	0.15	-
Sotra (Me)	0.02	0	-	0.36	0.02	0.09	0.02	0.21	0.04	0.04	0.21	-
Mt. Clérigo	0.02	0.48	-	-	-	0.48	-	0.02	-	-	0.02	-

Die Darstellung der Genotypverteilung zeigt die Dominanz der Allelkombination BEG bei allen nördlichen Populationen (vgl. Abb. 39). Wie aus den vorhergehenden Ausführungen deutlich wurde, ist die **große Übereinstimmung** der Allelverteilungen und der daraus resultierenden Genotypenverteilung zwischen den Populationen **von Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort** sehr bemerkenswert. Lediglich in Bergen tritt diese Allelkombination zu Gunsten des Genotyps A- zurück. In den Populationen von Sète und Monte Clérigo konnte fast ausschließlich der vermutlich *M. galloprovincialis*-spezifische Genotyp AD nachgewiesen werden. Alle weiteren vorkommenden Genotypen stellen vergleichsweise seltene Allelkombinationen dar, die keinen wesentlichen Beitrag zur Charakterisierung von Populationen leisten.

Die Annahmen von RAWSON et al. (1996a) bezüglich der artspezifischen Fragmentlängen konnten im Rahmen der vorliegenden Untersuchung zum Großteil bestätigt werden, auch wenn einige abweichende Ergebnisse erzielt wurden. So entsprechen die nach RAWSON et al. (1996a) *M. galloprovincialis*-spezifischen Allele der Länge 300 bp und 500 bp nicht den Allelen A und D dieser Untersuchung. Hier zeigten die als charakteristisch definierten Allele Fragmentlängen von 200 bp bzw. 300 bp; das 500 bp-Fragment konnte nicht nachgewiesen werden. Auch können die Ergebnisse von RAWSON et al. (1996a) zur Uniformität von *M. trossulus* nicht bestätigt werden. Die für *M. trossulus* als charakteristisch beschriebene Fragmentlänge von 240 bp kann zwar bestätigt werden, allerdings wird dieser Genotyp (A-) in den Populationen Tvärminne und Bergen anscheinend introgressiv zu Gunsten anderer, *M. edulis*-spezifischer Allele (BEG) verdrängt. Des Weiteren konnten in vorliegender Untersuchung mit den Allelen B, C, E, F und G weitaus mehr Allele im Größenbereich von etwa 500 bp nachgewiesen werden, als dies bei RAWSON et al. (1996a) der Fall war.

Aus der Berechnung der Ähnlichkeitsmaße (vgl. Tab. 28) sowie der daraus abgeleiteten Dendrogrammdarstellung (vgl. Abb. 40) geht hervor, dass die Populationen der drei UPB-Probenahmeflächen anhand dieses Markersystems in einem engen Cluster zusammengefasst werden und nicht voneinander zu differenzieren sind. Die nächsten Populationen zu diesem Cluster sind die den "*edulis*-Typ" repräsentierende Population von Sotra sowie die als "*trossulus*-Typ" ausgewählte Population von Tvärminne, während die Population von Bergen etwas separiert dargestellt wird. Da die genetischen Distanzen der Populationen der UPB-Probenahmeflächen zu den beiden Referenzpopulationen Sotra und Tvärminne fast identisch sind, ist auf diese Weise nicht zu ermitteln, welcher der beiden Arten die Populationen der Probenahmeflächen zuzuordnen sind. Aufgrund der großen genetischen Distanz ist ein Einfluss von *M. galloprovincialis* auf die Populationen der Probenahmeflächen mit diesem Marker nicht nachzuweisen.

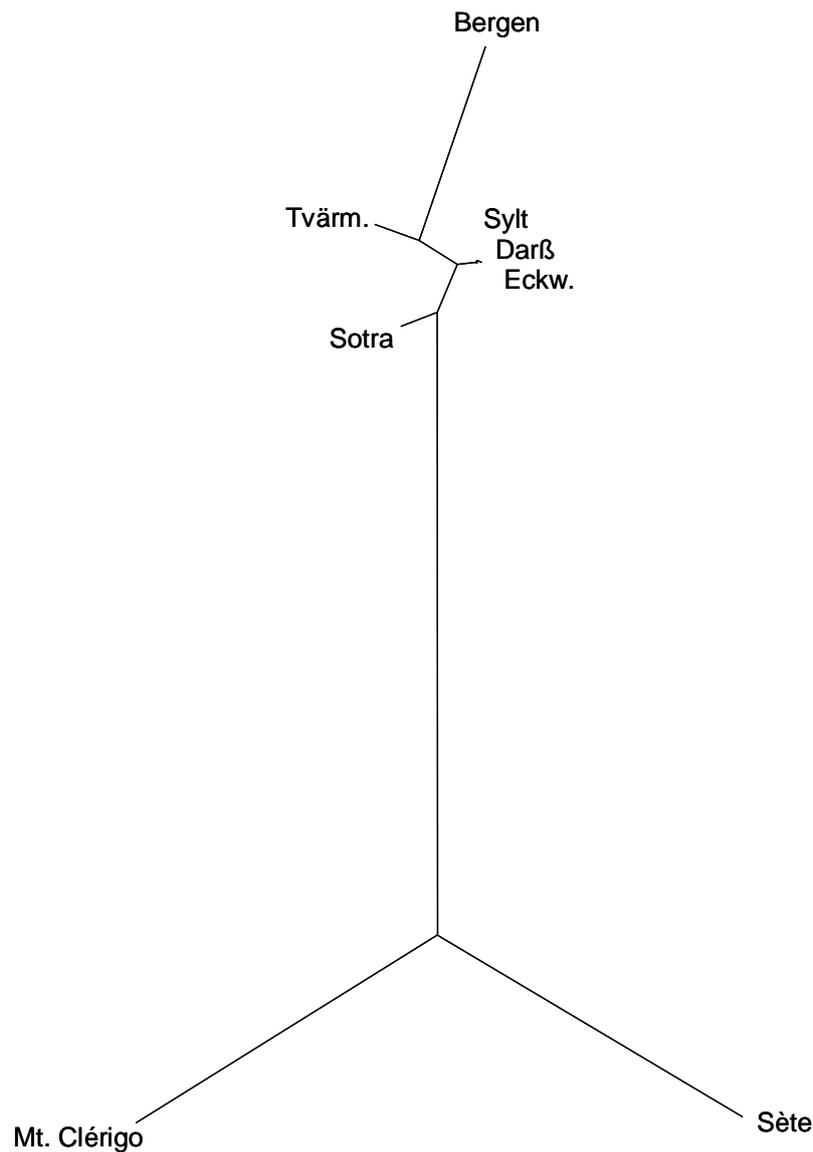


Abb. 40: Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem *Glu-5'*

Im Gegensatz zu den Aussagen, die mit den Markersystemen *EFbis* und *Me15/16* getroffen werden konnten, sind die anhand von *Glu-5'* ermittelten Ergebnisse vergleichsweise schwierig zu interpretieren. Wenn auch ein **Einfluss von *M. galloprovincialis* auf die Populationen der UPB-Probenahme­flächen anhand dieses Markersystems sicher auszuschließen** ist, kann **keine Aussage** darüber getroffen werden, ob es sich bei den Populationen von **Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort** um Individuen von *M. edulis* oder *M. trossulus* handelt. Die differenzierenden Eigenschaften dieses Markersystems müssen zur Beantwortung dieser Frage als nicht ausreichend betrachtet werden. Aufgrund des geringen Vorkommens des wahrscheinlich *M. trossulus*-spezifischen Allels A- lässt sich die Referenzpopulation aus Tvärminne nicht eindeutig von den restlichen Populationen des

Nord- und Ostseeraumes abgrenzen, da die ansonsten *M. edulis*-spezifische Allelverteilung überwiegt.

1.4.2.5 Zusammenfassende Bewertung über alle Markersysteme

Ziel der populationsgenetischen Untersuchung war mit Hilfe geeigneter Markersysteme zu definieren, welche Arten des *M. edulis*-Spezies-Komplexes – bzw. deren Hybride – auf den UPB-Probenahmeflächen Sylt, Eckwarderhörne und Darßer Ort anzutreffen sind. Zum einen ist festzuhalten, dass sich anhand der drei ausgewählten Markersysteme die drei für die Untersuchung relevanten Arten ***M. edulis*, *M. trossulus* und *M. galloprovincialis*** insgesamt **gut unterscheiden** lassen, **insbesondere *M. galloprovincialis* ist an jedem Marker eindeutig zu identifizieren**. Die Differenzierung von *M. edulis* und *M. trossulus* fällt ungleich schwerer. Wenn auch mit allen verwendeten Systemen charakteristische *M. trossulus*-Allele nachgewiesen werden konnten, war dies für *M. edulis* nicht der Fall.

Bezogen auf die Beantwortung der eingangs gestellten Fragen zeigen die Markersysteme im Einzelnen kein ganz einheitliches Bild. Während durch das ***EFbis***-System eine **starke Differenzierung der UPB-Populationen von Nord- und Ostsee** vollzogen wird, werden durch ***Me15/16*** lediglich **geringe Unterschiede zwischen den Populationen von Nord- und Ostsee** abgebildet. Anhand von ***Glu-5'*** ist **keine Unterscheidung der Populationen der UPB-Probenahmeflächen möglich**. Erschwert wird die Zuordnung der Individuen zu den genannten Arten durch Hybridisierungs- und Introgressionseffekte, die insbesondere in der Population von Darß erkennbar sind (Marker *Me15/16* und Marker *Glu-5'*). Trotzdem bleibt festzuhalten, dass durch den Marker *Efbis*, mit dessen Hilfe die Populationen von Sylt und Eckwarderhörne deutlich von der Population von Darß differenziert werden, wahrscheinlich gemacht wird, dass die Individuen von Darßer Ort sich genetisch von denen der anderen beiden – genetisch vergleichsweise einheitlichen und nicht zu differenzierenden – Populationen unterscheiden (vgl. Abb. 41). Betrachtet man die Allelverteilungen der als Referenzproben besammelten Populationen von Sotra, Tvärminne und Sète wird deutlich, dass die Differenzierung der Darßer Population gegenüber den Populationen der beiden Nordsee-Probenahmeflächen wahrscheinlich auf Allelen beruht, die als für *M. trossulus* charakteristisch eingestuft werden können (Marker *Efbis* und *Me15/16*). Während mit *Glu-5'* keine Aussagen hinsichtlich der artspezifischen Zusammensetzung der Populationen bzw. hinsichtlich des Auftretens von Hybriden getroffen werden können, lassen die Ergebnisse der beiden erstgenannten Marker darauf schließen, dass in der Population von **Darßer Ort** sicherlich **sowohl Individuen von *M. trossulus* als auch Hybride von *M. edulis* und *M. trossulus* anzutreffen** sind. Lediglich durch das Markersystem *Efbis* wird der Verdacht erhärtet, dass der expansive **"galloprovincialis-Typ"** auf den Probenahmeflächen von **Sylt und Eckwarderhörne in geringen Abundanzen vertreten** sein kann. Dabei kann allerdings

keine Aussage darüber getroffen werden, ob es sich um eingewanderte Individuen von *M. galloprovincialis* oder um Hybride von *M. edulis* und *M. galloprovincialis* handelt.

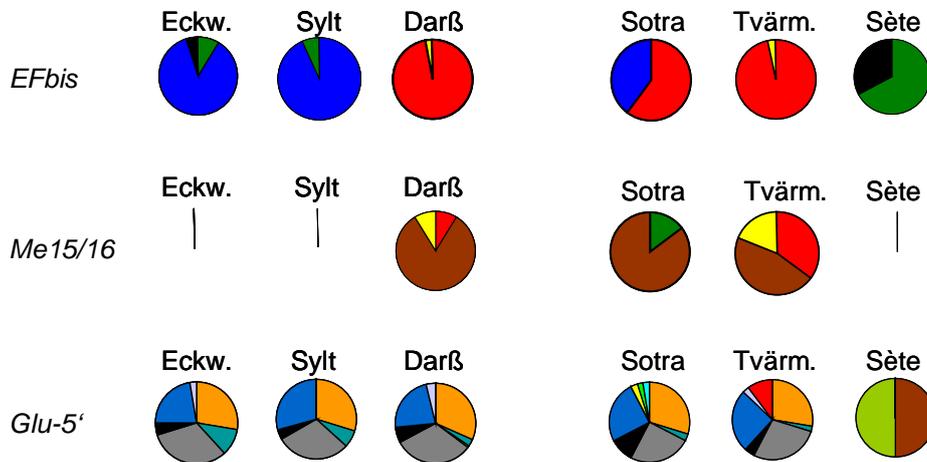


Abb. 41: Zusammenfassende Betrachtung der Allelverteilungen der untersuchten Populationen, getrennt nach Markersystemen

Um eine umfassendere Populationscharakterisierung über alle Markersysteme durchführen zu können, wurde im Folgenden durch Zusammenfassen der Einzelgenotypen jedes Individuums zusätzlich ein Gesamtgenotyp ermittelt. Über die Gesamtgenotypen lassen sich die Ergebnisse der Einzelanalysen zusammenfassen, wobei angemerkt werden muss, dass die Informationen eines jeden Markers gleichwertig in den Gesamtgenotyp eingeht, auch wenn die Informationen der drei Marker nicht gleichgerichtet sein sollten. Da sich deshalb einzelne Tendenzen gegenseitig aufheben können, dürfen die durch diese Zusatzinformation gewonnenen Ergebnisse nicht überinterpretiert werden. Gesamtgenotypen, die nur einmal vorkamen, wurden aufgrund ihrer mangelnden Aussagekraft bezüglich der Artzuordnung nicht weiter berücksichtigt.

Wie aus Abb. 42 ersichtlich wird, lassen sich anhand der Gesamtgenotypverteilungen drei unterschiedlich stark assoziierte Gruppen unterscheiden. Sowohl die Populationen von Monte Clérigo und Sète als auch die beiden Populationen der Probenahmefflächen Sylt und Eckwarderhörne weisen jeweils starke Ähnlichkeiten in der Genotypverteilung auf, während die Populationen von Sotra, Darß und Tvärminne sich insbesondere durch einen gemeinsamen Genotyp (Typ 03.01.05, grau) zusammenfassen lassen. In Bergen, Tvärminne und Darß kommt überdies der Genotyp 03.02.05 (hellgrün) vor, während sich die Populationen Bergen und Tvärminne durch das gemeinsame Auftreten des Gesamtgenotyps 19.04.05 (violett) ähneln.

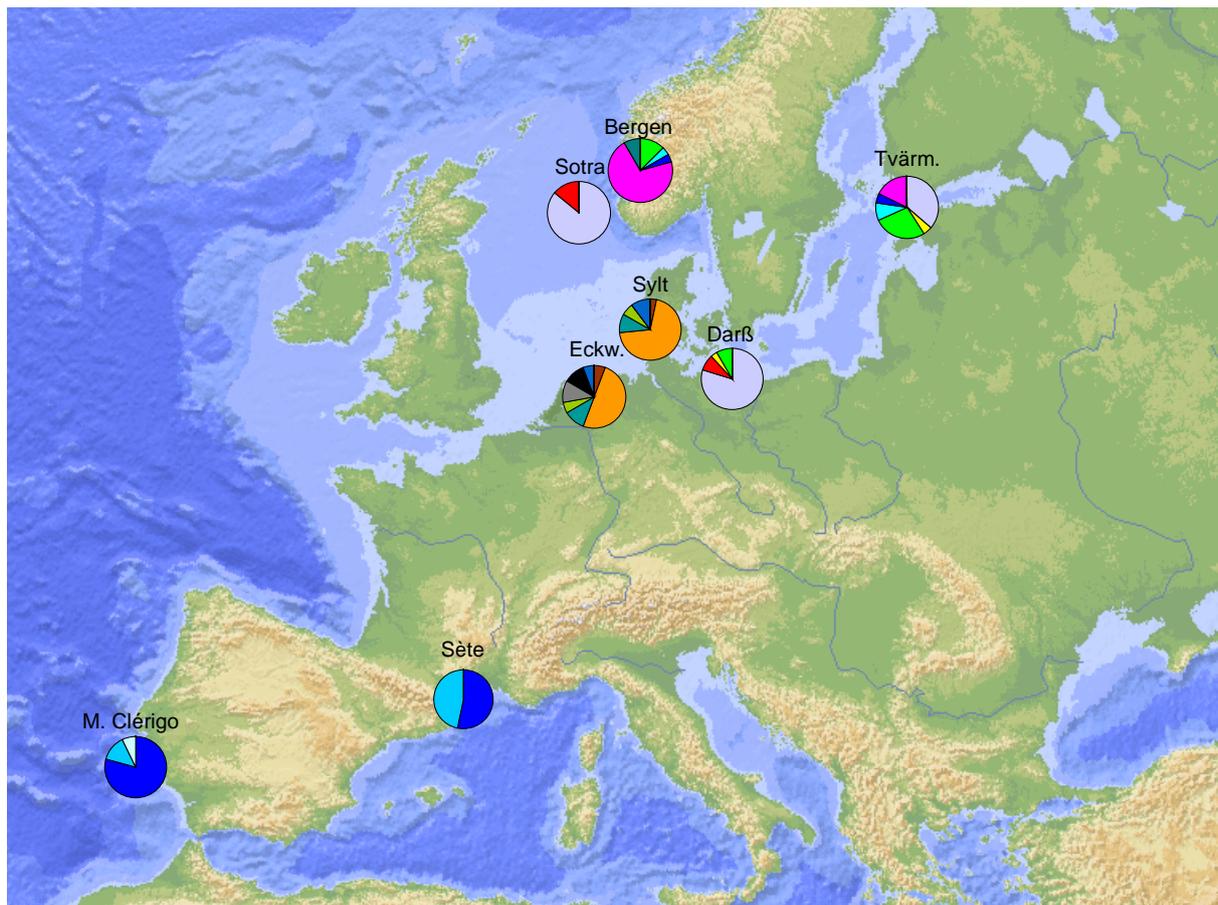


Abb. 42: Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme-flächen sowie den Referenzflächen, zusammengefasst über alle verwendeten Markersysteme

Die über alle Markersysteme berechneten Distanzmaße (vgl. Tab. 28) und das darauf basierende Dendrogramm (vgl. Abb. 43) zeigt die Populationen Darß und Tvärminne einerseits und Eckwarderhörne und Sylt andererseits in je einem engen Cluster. Die Population Bergen clustert zu der Gruppe von Darß und Tvärminne, während die Population Sotra keine so enge Affinität zu dem Cluster aus den Populationen von Sylt und Eckwarderhörne besitzt. Damit wird zum einen die Ähnlichkeit der beiden Populationen der Probenahme-flächen Sylt und Eckwarderhörne hervorgehoben und zum anderen die Zugehörigkeit der Population von Darß zu *M. trossulus* bekräftigt. Bemerkenswert im Dendrogramm ist die Stellung von Bergen als differenzierteste der nördlichen Populationen, und Sotra – eigentlich direkter geographischer Nachbar von Bergen – als ähnlichste aller nördlichen Populationen zu *M. galloprovincialis*. Aus dieser Darstellung kann demnach geschlossen werden, dass sich die Population von **Darßer Ort, Tvärminne und Bergen** als "**trossulus-Typ**" zusammenfassen lassen, während die Population von **Sylt, Eckwarderhöhe und Sotra** als "**edulis-Typ**" und die von **Monte Clérigo und Sète** als "**galloprovincialis-Typ**" angesprochen werden

können. Hinsichtlich der Differenzierung der drei Arten wird darüber hinaus deutlich, dass die Zusammenführung der drei Markersysteme insbesondere zu einer weiteren Separierung des "galloprovincialis-Typs" führt. Dies ist insbesondere darauf zurückzuführen, dass die Separierung dieser Gruppe von allen Markersystemen angezeigt wird. Die genetischen Differenzierungen zwischen *M. edulis* und *M. trossulus* scheinen hingegen nicht so stark ausgeprägt zu sein.

Tab. 28: Genetische Distanzen nach NEI (1972) zwischen den untersuchten Populationen über alle verwendeten Markersysteme

	Sylt	Eckw.	Darß	Sète	Tvärminne	Bergen	Sotra	Mt. Clér.
Sylt	-	0.040	0.537	2.804	0.887	1.446	0.204	2.512
Eckwarderhörne		-	0.595	3.261	0.951	1.482	0.201	2.366
Darß			-	4.722	0.067	0.372	0.106	2.891
Sète (Mg)				-	4.472	2.943	2.201	0.021
Tvärminne (Mt)					-	0.166	0.256	3.142
Bergen						-	0.622	2.472
Sotra (Me)							-	1.883
Mt. Clérigo								-

Ergänzt werden soll diese Darstellung durch ein auf den Gesamtgenotypen der Einzelindividuen basierendes Dendrogramm (vgl. Abb. 44). Aufgabe dieses individualspezifischen Baumes ist die Visualisierung der Zuordnung der Individuen zu Gruppen. Die fünf größeren Cluster zeigen Gruppen genetisch ähnlicher Individuen, während die zentraler an der Basis zwischen den Großclustern eingeordneten Individuen durch seltene Gesamtgenotypen charakterisiert sind und sich deshalb nicht eindeutig den Großclustern zuordnen lassen. Von den Großclustern umfasst Cluster 1 die Individuen der Populationen **Sylt und Eckwarderhörne**, das Cluster 2 die meisten Individuen der Populationen **Sotra, Darß, und Tvärminne**. Das Cluster 3 wird größtenteils durch Individuen aus **Bergen** gebildet, während in den Clustern 4 und 5 die Individuen von Monte Clérigo und Sète zusammengefasst werden (vgl. Abb. 44). Es wird deutlich, dass die als Referenzpopulationen für *M. edulis* und *M. trossulus* ausgewählten Populationen von Sotra und Tvärminne relativ zentral angeordnet sind, da sie durch zahlreiche seltene Genotypen charakterisiert sind. Allerdings dürfen die Ergebnisse zu Sotra nicht überbewertet werden, da nach Ausschluss seltener Gesamtgenotypen nur wenige Individuen in dieser Analyse berücksichtigt wurden.

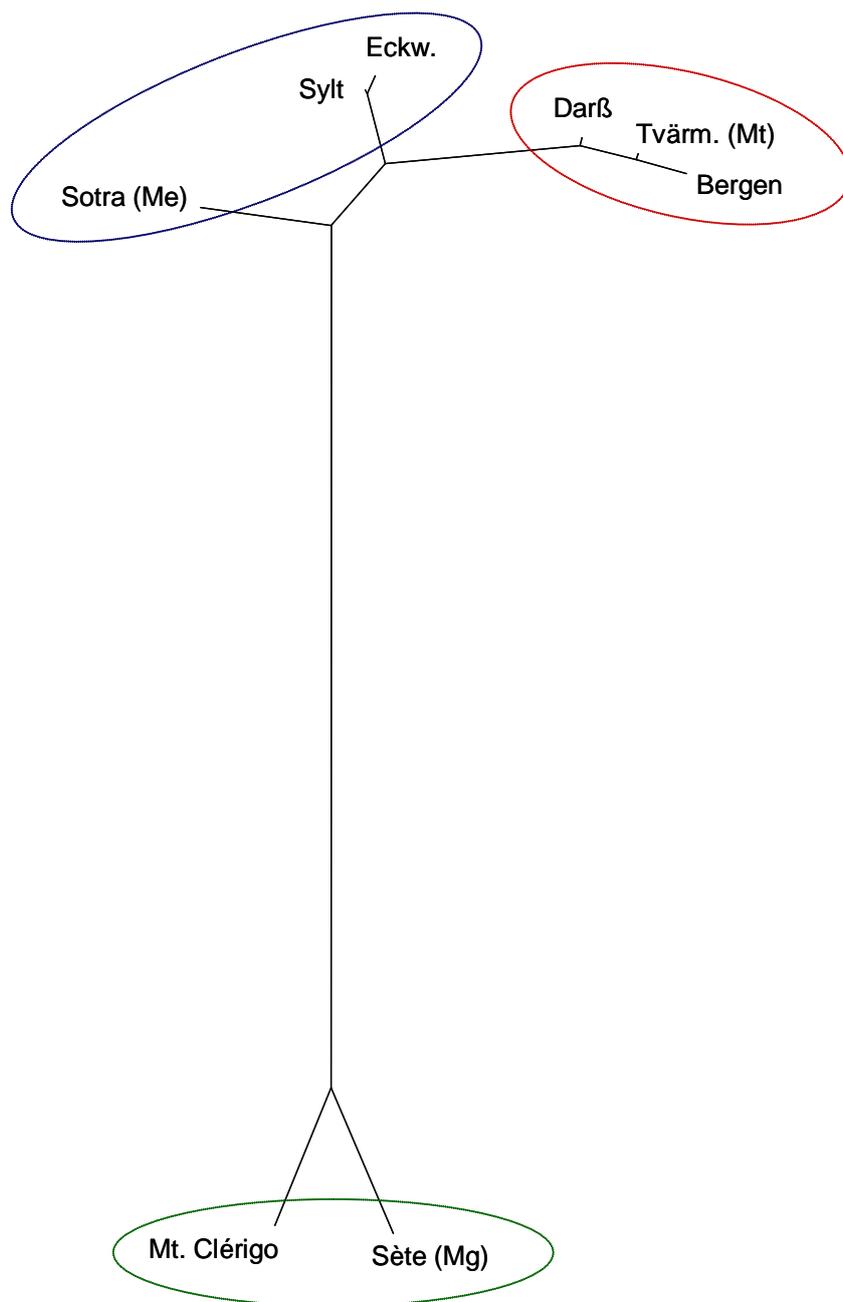


Abb. 43: Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels aller verwendeten Markersysteme

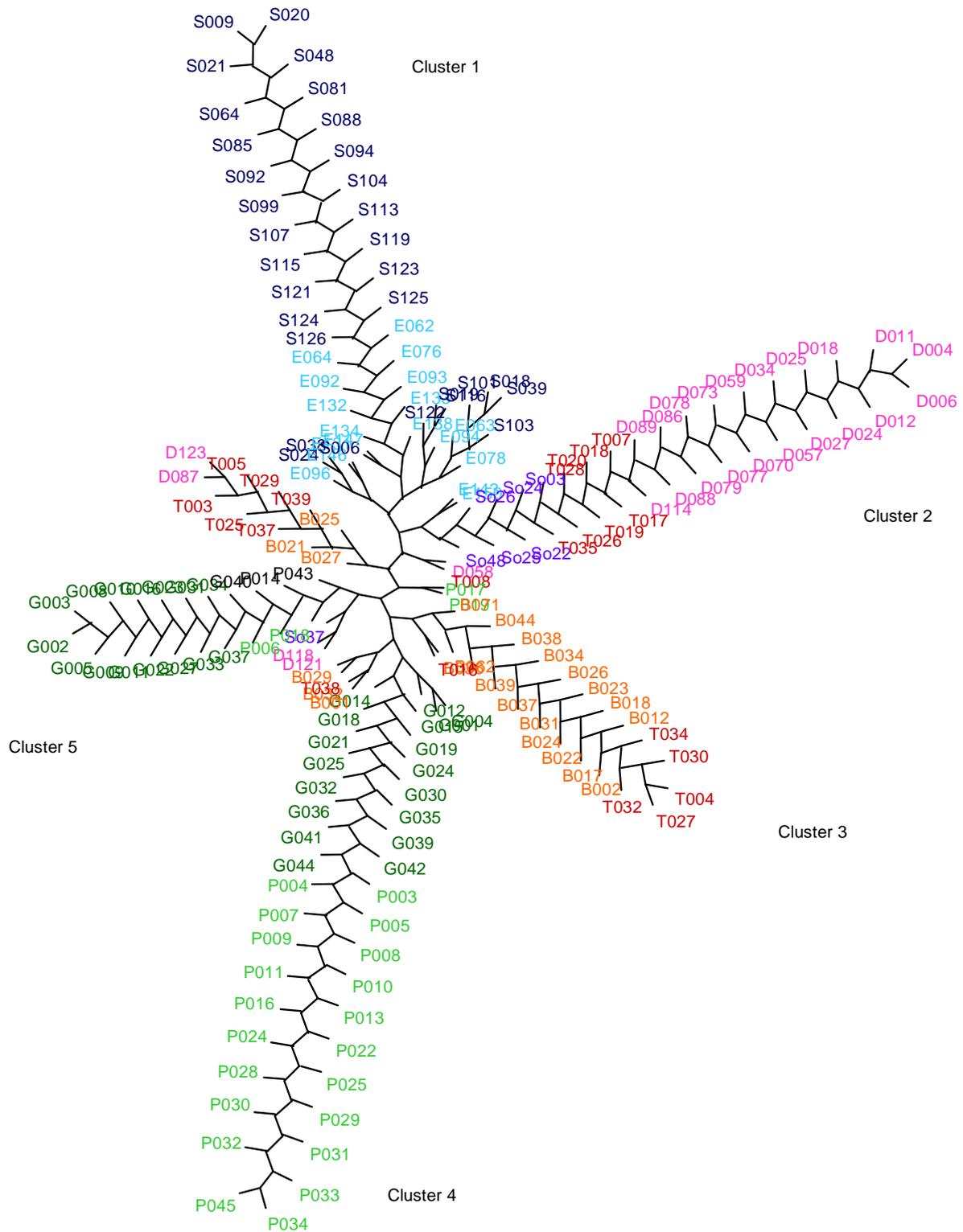


Abb. 44: Dendrogramm (Neighbour-Joining) der Gesamtgenotypen aller untersuchten Individuen (S = Sylt, E = Eckwarderhörne, D = Darß, So = Sotra, T = Tvärminne, G = Sète, P = Monte Clérigo, B = Bergen)

Insgesamt zeigt sowohl die Analyse der Verteilung der Gesamtgenotypen als auch das Dendrogramm über alle Marker aufgrund der uneinheitlichen Aussagen der einzelnen Marker kein eindeutiges Ergebnis zur Artzuordnung der Populationen der UPB-Probenahme­flächen. Die **große Ähnlichkeit der Populationen von Sylt und Eckwarderhörne** gegenüber der **sehr differenzierten Population von Darßer Ort** lässt sich aber dennoch deutlich erkennen. Die **Ostsee-Population Darßer Ort** lässt sich demnach ***M. trossulus*** zuordnen, wenngleich nicht abschließend geklärt werden kann, ob es sich bei den Individuen der Probenahme­fläche Darßer Ort um *M. trossulus* oder um Hybride von *M. edulis* mit *M. trossulus* handelt. Im Gegensatz dazu können die beiden Populationen von **Sylt und Eckwarderhörne** mit hoher Wahrscheinlichkeit als ***M. edulis*** angesprochen werden, was aber aufgrund der mangelnden Eignung der Population aus Sotra als Referenzpopulation für *M. edulis* nicht abgesichert werden konnte. Außerdem kann nicht ausgeschlossen werden, dass der expansive "**galloprovincialis-Typ**" **auf den beiden Nordsee-Probenahme­flächen in sehr geringen Abundanzen bereits vertreten** ist. Ob es sich dabei um eingewanderte Individuen von *M. galloprovincialis* oder um Hybride von *M. edulis* und *M. galloprovincialis* handelt, konnte nicht geklärt werden.

1.4.3 Zusammenfassende Betrachtung der biometrischen und genetischen Analyse

Aus den **morphologischen Analysen** konnte abgeleitet werden, dass die Population der Ostsee-Probenahme­fläche Darßer Ort sich stark von denen der Nordsee-Probenahme­flächen Sylt und Eckwarderhörne differenzieren lässt. Die Individuen von Darß zeigten eine hohe morphologische Ähnlichkeit zu *M. trossulus*, während sich die Populationen von Sylt, Eckwarderhörne sowie die Referenzpopulationen von Sète und Sotra nicht differenzieren ließen. Die Clusteranalyse über alle verwendeten Marker ergab für die Population von Eckwarderhörne sogar eine größere Ähnlichkeit zu *M. galloprovincialis* als zu *M. edulis*.

Die Differenzierung der Darßer Individuen von denen der Nordsee-Probenahme­flächen konnte auch durch die **genetische Analyse** belegt werden. Auch hier zeigte die Population von Darßer Ort eine hohe Ähnlichkeit zu *M. trossulus*. Im Gegensatz dazu lässt die Gesamtheit aller verwendeten Marker den Schluss zu, dass es sich bei den Individuen von Sylt und Eckwarderhörne vermutlich um *M. edulis* handelt. Allerdings bleibt zu vermuten, dass die Alleltypen von *M. galloprovincialis* bereits in beiden Nordsee-Probenahme­flächen schwach vertreten sind.

Beide Markersysteme bekräftigen somit die Vermutung, dass es sich bei den Individuen der Probenahme­fläche **Darßer Ort** vermutlich um die Art ***M. trossulus*** handelt und sich diese Individuen sowohl morphologisch als auch genetisch von denen der beiden Nordsee-

Probenahme­flächen unterscheiden. Während anhand morphologischer Merkmale die Gruppe von **Sylt, Eckwarderhörne**, Sotra und Sète nicht zu differenzieren ist, zeigt die genetische Analyse, dass beide UPB-Populationen eine **höhere genetische Ähnlichkeit zu *M. edulis*** aufweisen. Da aber auch die genetische Analyse bekräftigt, dass der Genotyp von *M. galloprovincialis* nachgewiesen werden konnte, erhärtet sich der **Verdacht des Auftretens von *M. galloprovincialis*** auf der Muschelbank von **Eckwarderhörne**.

1.5 Diskussion

1.5.1 Biometrische Analyse

Wie in Kap. 1.4.1 gezeigt werden konnte, lassen sich die Muscheln der Ostsee-Probenahme­fläche Darßer Ort von denen der beiden Nordsee-Probenahme­flächen morphologisch differenzieren und als "*trossulus*"-Typ charakterisieren. Diese Erkenntnis kann durch die Ergebnisse anderer Untersuchungen bestätigt bzw. auch erklärt werden. REIMER & HARMS-RINGDAHL (2001) weisen in diesem Zusammenhang für *M. trossulus* darauf hin, dass Individuen dieser Art aus der **Ostsee** durch eine vergleichsweise **dünnere Schale, schwächere Byssus-Fäden** und **schwächer ausgeprägte Muskulatur** charakterisiert werden können. Während diese Kriterien häufig pauschal auf den niedrigeren Salzgehalt der Ostsee zurückgeführt wurden (vgl. KÜHLMANN et al. 1993, PENNEY et al. 2002, WESTERBOM et al. 2002), führen REIMER & HARMS-RINGDAHL (2001) dies insbesondere auf das Fehlen von Prädatoren zurück. Nach diesem Ansatz wären die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nachgewiesenermaßen lediglich schwach ausgeprägten Merkmale der Darßer Population vergleichsweise einfach zu erklären: Während hier – im westlichen Bereich der Ostsee – zwar etwas höhere Salinitäten nachgewiesen werden als in den östlicheren Regionen, fehlen auch hier Prädatoren, die erfordern würden, dass die Muscheln fester an ihrem Substrat haften oder durch stärker ausgeprägte Muskulatur ihre Schalen rascher und fester schließen können. In diesem Zusammenhang ist des Weiteren bedeutsam, dass insbesondere die Muscheln der Probenahme­fläche **Sylt** durch eine verhältnismäßig **starke Muskulatur** (i.S.v. Länge und Breite der Muskelansatzpunkte) ausgezeichnet sind. Erklärt werden könnte dieses Phänomen durch die Erkenntnisse von FRANDSEN & DOLMER (2002), die in ihren Untersuchungen ebenfalls feststellten, dass es einen Zusammenhang von Muskulatur und Prädation zu geben scheint. Sie führten die Ausbildung von dickeren Schalen und größeren hinteren Anziehmuskeln auf das Vorhandensein von Prädatoren bei vergleichsweise unstrukturiertem Habitat zurück. Da es sich bei dem Sylter Königshafenwatt

um ein tatsächlich sehr strukturarmes Habitat handelt, könnte dieser Zusammenhang denkbar sein.

Trotz dieser Übereinstimmung mit anderen Untersuchungen erscheint hier eine **kritische Betrachtung der angewandten Methode** angebracht, da eine Differenzierung von *M. edulis* und *M. galloprovincialis* auf Basis rein morphologisch-biometrischer Parameter nicht erreicht werden konnte, obwohl dies McDONALD et al. (1991) – in Kombination mit Isoenzymdaten – gelang. Diesbezüglich muss festgehalten werden, dass auch nicht das gesamte Set der McDonald'schen Parameter verwendet wurde, sondern lediglich die von BEAUMONT et al. (1989) bzw. von INNES & BATES (1999) empfohlenen Kriterien ausgewählt wurden (vgl. Kap. 1.3.2). BEAUMONT et al. (1989) geben in diesem Zusammenhang ebenfalls an, dass die Anwendung eines einzelnen morphologischen Parameters keine Differenzierung von *M. edulis* und *M. galloprovincialis* erlaubte. Sie geben eine mittels Isoenzymanalyse überprüfte Fehlklassifizierung von – je nach untersuchtem Parameter – 2 bis 17% an. Anhand dieser Bewertung wurden die Merkmale *aam*, *hp*, *pa*, *lpr* und *wpr* als die verlässlichsten charakterisiert, aber auch darauf hingewiesen, dass die jeweiligen diagnostischen Werte sowohl im Vergleich der Arten als auch hinsichtlich der Differenzierung verschiedener Populationen derselben Art zum Teil stark variierten. Die Verwendung dieser Parameter erbrachte bei der vorliegenden Stichprobe dennoch keine Differenzierung.

Hinsichtlich des morphologischen Vergleichs verschiedener Arten soll an dieser Stelle allerdings noch ein allgemeiner Hinweis eingefügt werden. Wie bereits SEED (1968) andeutete und INNES & BATES (1999) nachweisen konnten, sind – ungeachtet der jeweiligen Art – kleinere Muscheln grundsätzlich eher durch eine gedrungene Form, größere Muscheln hingegen durch eine längliche Form gekennzeichnet. Die **Schalenform** ist somit **abhängig vom individuellen Alter** der Muschel. Wenn diese Beschreibung auch im Adultstadium einen deutlichen Hinweis auf die Artbestimmung zulässt – *M. trossulus* als länglicher Typ, *M. edulis* im Vergleich dazu gedrungener – muss dennoch berücksichtigt werden, dass es sich bei den in der vorliegenden Untersuchung analysierten Muscheln der Ostsee (Darßer Ort, Tvärminne) um zum Teil juvenile bzw. präadulte Individuen handelt, deren Schalencharakteristika unter Umständen noch nicht vollständig ausgebildet sind. Da aber im Gegensatz zu BEAUMONT et al. (1989) nicht die allgemeine Schalenform als Charakteristikum herangezogen wurde, darf diese Problematik auch nicht überbewertet werden.

Wie zuvor bereits mehrfach angedeutet wurde, sind schalenmorphologische Parameter nachweislich zu einem großen Teil von den Umweltbedingungen und den Strukturparametern der jeweiligen Standorte abhängig. INNES & BATES (1999) geben zum Beispiel an, dass die Schalenform in Kombination mit der stärkeren Anhaftung am Substrat die Dominanz von *M. galloprovincialis* im Vergleich zu *M. edulis* an Strandabschnitten mit starker Exposition gegenüber Wellenschlag erklären kann (vgl. GOSLING & WILKINS 1981, SKIBINSKI

et al. 1983). Deswegen wird für weiterführende morphologische Untersuchungen empfohlen, Individuen von exponierten und weniger exponierten Standorten vergleichend zu untersuchen um somit gezielt die morphologische Variabilität der Individuen eines Standortes berücksichtigen zu können. Aber auch im Rahmen weiterführender Untersuchungen bleibt festzuhalten, dass morphologische Merkmale nicht die differenzierende Eigenschaft genetischer Marker zu erreichen scheinen (vgl. auch FERSON et al. 1985, BATES & INNES 1995, INNES & BATES 1999). Gerade bei nah verwandten Arten bzw. Semispezies eines Artkomplexes sind aufgrund stattfindender Hybridisierung mögliche morphologische Differenzierungen nicht sehr ausgeprägt und stellen ein generelles Problem hinsichtlich der Differenzierung von Populationen dar.

1.5.2 Genetische Analyse

Durch die Anwendung bereits etablierter populationsgenetischer Methoden, war davon auszugehen, dass die eingangs gestellten Fragen umfassend beantwortet werden können. Wie aus Kap. 1.4.2 deutlich wurde, unterscheiden sich die verwendeten genetischen Markersysteme zum einen aber durch ihre Eignung zur Differenzierung der drei *Mytilus*-Arten und dementsprechend zum anderen durch ihre Eignung zur Artdefinition. Während sich der Marker *EFbis* gut zur Differenzierung der Arten eignet und diagnostische Allele für alle drei Arten bestimmt werden konnten, lässt sich mit *Me15/16* und *Glu-5'* lediglich *M. galloprovincialis* gut von den anderen beiden Arten unterscheiden.

Dies mag darauf zurückzuführen sein, dass nicht alle von den Erstbeschreibern definierten Allele amplifiziert werden konnten. RAWSON et al. (1996a) beschrieben beispielsweise sechs Allele und sechs auftretende artcharakteristische Genotypen. Sie fanden in den von ihnen untersuchten Populationen keine Hinweise auf potenzielle Hybride. Da in der vorliegenden Untersuchung acht Allele mit im Vergleich zu RAWSON et al. (1996a) zum Teil unterschiedlichen Längen und 18 verschiedene Genotypen (inkl. Hybride) unterschieden werden konnten, erscheint die Vergleichbarkeit der eigenen Ergebnisse mit denen der Erstbeschreiber eingeschränkt. Probleme mit der teilweise sehr hohen Allelzahl beschäftigten bereits BIERNE et al. (2003a), die zur Artzuordnung die von ihnen nachgewiesenen 18 Allele zu zwei diagnostischen zusammenfassten. Der Einsatz von feiner auflösenden Methoden, wie z.B. die Auftrennung der erhaltenen Fragmente durch Kapillarsequenziersysteme erlaubt zwar die Detektion einer größeren Anzahl von Allelen, erschwert aber auch die Artzuordnung.

Trotz dieser methodischen Schwierigkeiten werden die erhaltenen Ergebnisse durch mehrere Untersuchungen inhaltlich bestätigt. Aus diesem Grund erscheint ein Vergleich der erzielten Ergebnisse mit denen vergleichbarer Untersuchungen angebracht.

Insbesondere erscheinen die Ergebnisse des zur Zeit in Abschluss befindlichen BIOCOMBE-Projektes (HUMMEL 2004) für die Bewertung der im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Ergebnisse geeignet. Ziel des entsprechenden Arbeitspaketes ist – am Beispiel von *Mytilus edulis* und *Macoma balthica* – den Grad der durch die globale Klimaveränderung verursachten Veränderung in der Zusammensetzung benthischer Lebensgemeinschaften zu erfassen. Dies beinhaltet neben einer möglichst lückenlosen Besammlung der Arten auch die Entwicklung bzw. Anwendung geeigneter molekularer Marker, die die Erfassung genetischer Differenzierungen in großräumlichen Maßstab erlauben. Im Rahmen einer initialen Allozymanalyse wurden erste Ergebnisse über die Verteilung der Arten des *Mytilus edulis*-Spezies-Komplexes gesammelt. Aus Abb. 45 geht hervor, dass die untersuchten Populationen vom Schwarzen Meer bis zur Biskaya der Art *M. galloprovincialis*, die Individuen von Nord-Frankreich, den Niederlanden und von Island *M. edulis* und die beiden Populationen von Polen (Danzig) und Schweden (Askö) *M. trossulus* zugeordnet werden konnten. Für die Populationen von Ile de Ré (südliche Bretagne) und von Mecklenburg wurde angenommen, dass es sich um Hybridpopulationen von *M. galloprovincialis* bzw. *M. trossulus* mit *M. edulis* handelt. Wenn mit Ausnahme der Mecklenburger Population auch keine Bestände aus dem Bereich der deutschen Küsten untersucht wurden und auch Süd-Norwegen nicht berücksichtigt wurde, lässt sich dennoch festhalten, dass die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung mit denen von HUMMEL (2004) in Einklang zu bringen sind.

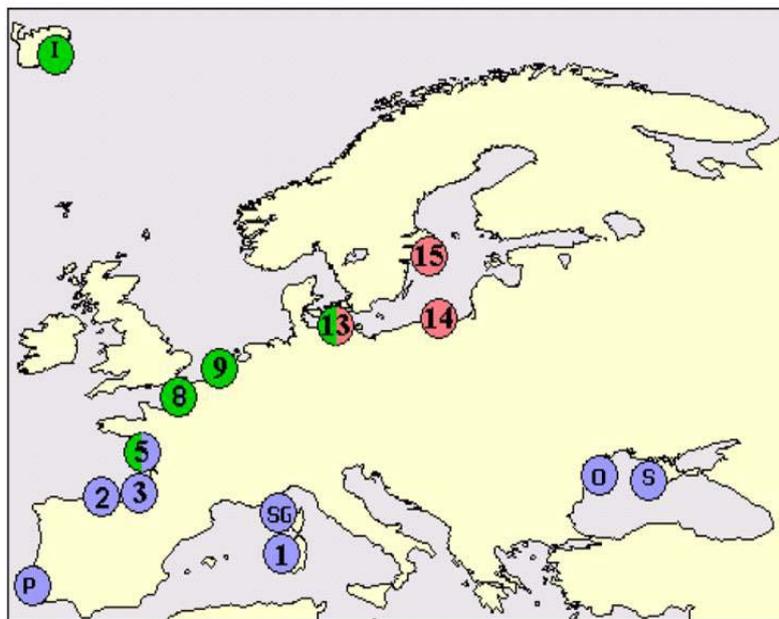


Abb. 45: Verteilung der Arten des *Mytilus edulis*-Komplexes in Europa anhand von Allozydaten (aus HUMMEL 2004) (*M. galloprovincialis* = blau, *M. edulis* = grün, *M. trossulus* = rot)

Im Rahmen von BIOCOMBE wurden die anhand der Allozym-Analysen ermittelten Daten des Weiteren mit Hilfe molekularer Marker überprüft bzw. detaillierter untersucht. Dabei wurde zum einen die Sequenz eines nicht codierenden mt-DNA-Abschnittes (D-Loop) untersucht und die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Populationen zueinander dargestellt. Wie aus Abb. 46 hervorgeht, wurde die ostdeutsche Population von Mecklenburg (MEB) zu den beiden *M. trossulus*-Populationen Danzig (GDA) und Askö (ASK) zugeordnet.

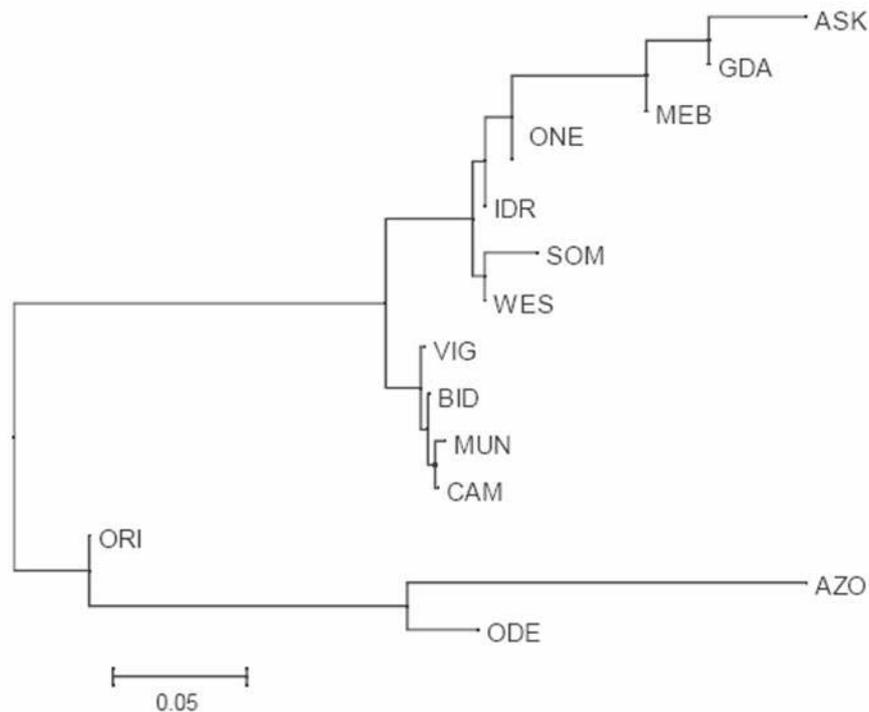


Abb. 46: *phylogenetic tree* (NJ) von Populationen europäischer *Mytilus*-Populationen anhand der *Fst*-Werte mitochondrialer Sequenzen (aus HUMMEL 2004) [MEB = Mecklenburg, GDA = Danzig, ASK = Askö]

In einem zweiten Schritt analysierte HUMMEL (2004) die codierende mitochondriale ND2-COIII-Region. Da allerdings im Rahmen dieser Analyse lediglich neun Populationen untersucht werden konnten und sich die Ergebnisse nicht von denen des D-Loops unterscheiden, werden die Ergebnisse dieser Analyse hier nicht weiter betrachtet. Zur Bewertung der im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Ergebnisse erscheint im Gegensatz dazu die Berücksichtigung der im Rahmen des BIOCOMBE-Projektes ebenfalls analysierten Markersysteme *Efbis* und *Me15/16* wesentlich geeigneter zu sein.

Die in vorliegender Untersuchung am Marker *Efbis* erzielten Ergebnisse werden durch die Ergebnisse von HUMMEL (2004) bestätigt (vgl. Abb. 47). Nach deren Ergebnissen ist für den gesamten Bereich der Ostsee von *M. trossulus* auszugehen, wobei im westlichen Bereich

der Ostsee (Mecklenburg) in geringer Häufigkeit Alleltypen auftreten, die als charakteristisch für *M. edulis* angesehen werden können. Das Verbreitungsgebiet von *M. edulis* beinhaltet demnach lediglich die beiden Probenahmepunkte in Nord-Frankreich und den Niederlanden, während alle südlicheren Populationen durch für *M. galloprovincialis* charakteristische Allele dominiert sind. Aus diesen Ausführungen geht hervor, dass anhand des Markers *EFbis* von einer intensiven Introgression bzw. Hybridisierung auszugehen ist. So konnten beispielsweise auch in den *M. edulis*-Populationen von Nord-Frankreich und den Niederlanden Allele von *M. galloprovincialis* nachgewiesen werden.

Im selben Maße werden die eigenen Ergebnisse des Markers *Me15/16* durch die entsprechenden Analysen von HUMMEL (2004) bestätigt. Während sowohl die *M. galloprovincialis*-Populationen als auch die *M. edulis*-Populationen fast ausschließlich durch das jeweils charakteristische Hauptallel dominiert werden, sind die *M. trossulus*-spezifischen Allele in Danzig und Askö nur untergeordnet ausgeprägt. Diese Ergebnisse stimmen mit den eigenen Untersuchungen überein, da auch in vorliegender Untersuchung beispielsweise die Populationen von Sète und die von Sylt und Eckwarderhörne jeweils durch ein einziges Allel geprägt werden, während die Population von Tvärminne die für *M. trossulus* charakteristischen Allele nur untergeordnet enthält.

HUMMEL (2004) schließt aus allen ermittelten Ergebnissen, dass für den Bereich der Bretagne sowie für die ostdänischen Inseln Übergangsgebiete zwischen den jeweiligen Arten anzunehmen sind und dass insbesondere der klinale Übergang im Bereich der westlichen Ostsee sehr rasch verläuft. Im Gegensatz dazu erscheint das Übergangsgebiet zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis* wesentlich weiträumiger. Er erklärt das Phänomen des kleinräumigen Artenübergangs mit den großen Salinitätsunterschieden zwischen östlicher Nordsee und westlicher Ostsee.

Die sowohl in vorliegender Untersuchung als auch in der Untersuchung von HUMMEL (2004) postulierte Hybridisierungszone zwischen *M. edulis* und *M. trossulus* im Bereich der westlichen Ostsee wurde schon von VÄINÖLÄ (1990) UND VÄINÖLÄ & HVILSOM (1991) mittels Enzymmarkern untersucht. Die Autoren fanden hier eine graduelle Veränderung der Allelfrequenzen mit einem Zentrum bei den ostdänischen Inseln. Diese konnte von BULNHEIM & GOSLING (1988) sowie BORSA et al. (1999) ebenfalls bestätigt werden.

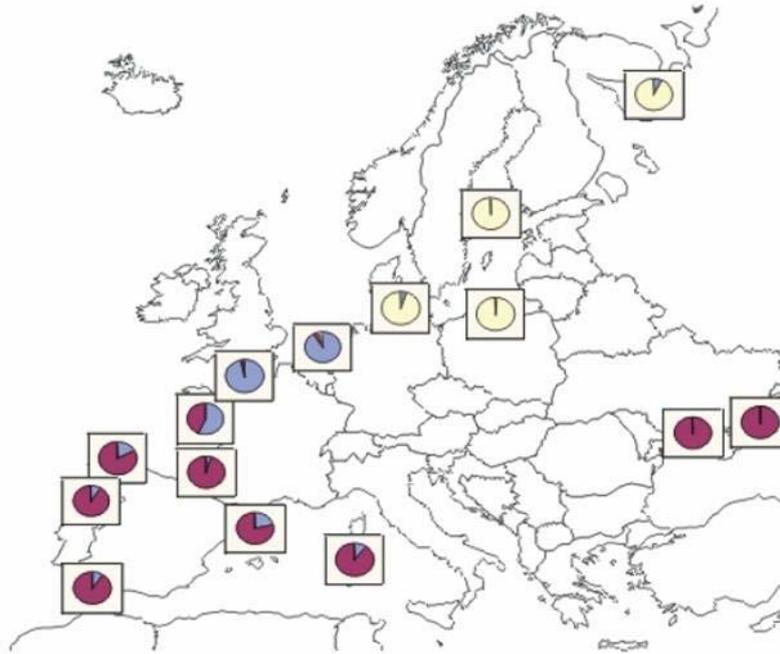


Abb. 47: Taxonomisches Profil von *Mytilus* spec. mit dem Markersystem *EFbis* nach BIOCOTBE (aus HUMMEL 2004) [rot: *galloprovincialis*-Typ, blau: *edulis*-Typ, gelb: *trossulus*-Typ]

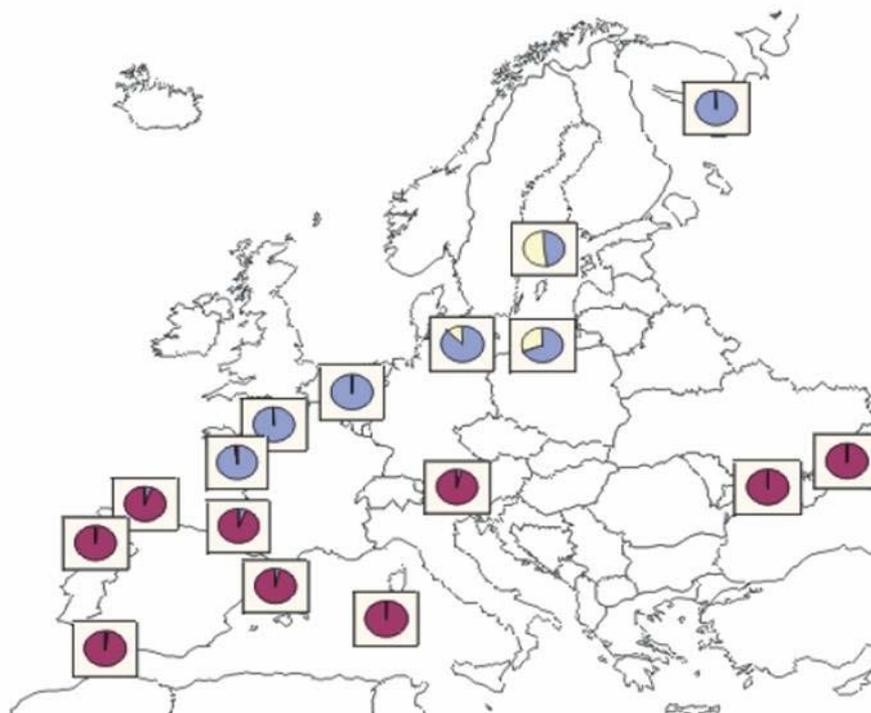


Abb. 48: Taxonomisches Profil von *Mytilus* spec. mit dem Markersystem *Me15/16* nach BIOCOTBE (aus HUMMEL 2004) [Erläuterung der Farben in Abb. 47]

Die wesentlich weitläufigere Hybridzone zwischen *M. galloprovincialis* und *M. edulis* an der Atlantikküste untersuchten BIERNE et al. (2003a) im Detail. Auch diese Autoren fanden deutliche Hinweise auf Introgression, allerdings wurden die entsprechenden "galloprovincialis"-Allele in den Individuen von *M. edulis* nur bis Nord-Frankreich (Grand-Fort-Philippe, Nähe Calais) gefunden. Für die ebenfalls berücksichtigte Population aus Helgoland (n=20) konnte kein Nachweis eines "galloprovincialis"-Allels erfolgen. Da solche Allele aber im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nachgewiesen wurden, kann zum einen geschlossen werden, dass das Probenahmeraster von BIERNE et al. (2003a) zu grob gewählt wurde, oder aber zum anderen, dass sich die *M. galloprovincialis*-Allele sehr rasch nach Norden ausbreiten und damit die Hybridzone erst in jüngster Zeit verschoben bzw. ausgedehnt wurde. Der Verdacht des am Nordrand zu wenig detaillierten Rasters wird insbesondere durch die Ergebnisse der von LUTTIKHUIZEN et al. (2002) durchgeführten Untersuchung bekräftigt, die eine sehr kurzfristige Einwanderung von *M. galloprovincialis*-Allelen nicht ausschließen können.

Abschließend muss angemerkt werden, dass sich die gewonnenen Erkenntnisse in Kombination der Ergebnisse anderer Untersuchungen durch einen weiteren Aspekt bestätigen lassen. Der gleiche Verbreitungs- und Differenzierungstyp der drei *Mytilus*-Arten findet sich auch bei der marinen Muschel *Macoma balthica*, deren Haplotypenverteilung deutliche Differenzierungen zwischen Nord- und Ostsee aufzeigt (VÄINÖLÄ & VARVIO 1989, LUTTIKHUIZEN et al. 2003, HUMMEL 2004).

1.6 Schlussfolgerungen und Empfehlungen

Im Wesentlichen sind aus den im Rahmen der vorliegenden Untersuchung gewonnenen Erkenntnissen zwei Aspekte abzuleiten.

Zum einen bekräftigen sowohl die morphologisch-biometrische Untersuchung als auch die populationsgenetische Analyse, dass es sich bei den Individuen der Probenahme fläche Darßer Ort nicht um die Zielart *M. edulis* handelt, sondern um *M. trossulus*. Es konnte allerdings deutlich gemacht werden, dass es sich bei *M. edulis* und *M. trossulus* trotzdem um nah verwandte Schwesterarten handelt und eine Differenzierung zwar nachweisbar ist, aber nicht als fortgeschritten bezeichnet werden kann: Wenn anhand der morphologischen Analyse auch Unterschiede zwischen den beiden Semispezies nachgewiesen werden konnten, waren diese im Rahmen der populationsgenetischen Untersuchung nur schwer zu trennen. Dies lässt in Kombination mit anderen aktuell durchgeführten Untersuchungen zur Taxonomie und Phylogenie der Gattung *Mytilus* den Schluss zu, dass eine Abspaltung der

Ostsee-Miesmuscheln erst vor kurzer Zeit erfolgt sein kann. Darüber hinaus liegen zur Zeit nur sehr wenige Kenntnisse über Stoffwechsel und Metabolismus von *M. trossulus* vor, so dass auch keine Aussage darüber getroffen werden kann, ob diesbezüglich Differenzierungen zwischen den beiden Arten ausgeprägt sind, die einen Vergleich stoffanalytischer Daten erschweren würden. Deshalb wird für zukünftige Probenahmen folgende Vorgehensweise empfohlen: Nach allen vorliegenden Erkenntnissen bezüglich Konkurrenz und ökologischer Valenz gegenüber geringen Salinitätsgraden ist nicht davon auszugehen, dass die Zielart *M. edulis* an den deutschen Ostseeküsten zu beproben ist. Eine Exposition von *M. edulis* an der Ostsee-Probenahme­fläche Darßer Ort – wie sie im Rahmen der UPB mit *Dreissena polymorpha* durchgeführt wird – kann aufgrund lethaler Effekte bei Umsiedlung von *M. edulis* in Gewässer mit einer Salinität unter 15 psu nicht in Betracht gezogen werden. Rückblickend ist ebenfalls davon auszugehen, dass es sich bei allen zur Zeit im UPB-Lager vorliegenden Proben der Probenahme­fläche Darßer Ort um Proben handelt, die ausschließlich aus Individuen von *M. trossulus* zusammengesetzt sind. **Es wird empfohlen die Probenahme an der Ostsee-Probenahme­fläche Darßer Ort nach identischen Methoden beizubehalten.** Zur Absicherung der Vermutung, dass bisher in der Ostsee lediglich *M. trossulus* beprobt wurde, wird empfohlen, die **Homogenatproben diesbezüglich retrospektiv zu screenen.** Da dies im Augenblick im Rahmen einer Diplomarbeit an der Universität Trier, Fachbereich VI Biogeographie, bereits durchgeführt wird, werden die entsprechenden Ergebnisse nachgereicht und gegebenenfalls weitere Empfehlungen ausgesprochen.

Zum zweiten konnte deutlich gemacht werden, dass, wenn auch die Muscheln der beiden Probenahme­flächen Sylt-Königshafen und Jadebusen-Eckwarderhörne der Zielart *M. edulis* zugeordnet werden konnten, ein Auftreten von *M. galloprovincialis*-Individuen, -Genen oder -Allelen nicht ausgeschlossen werden kann. Im Rahmen der morphologischen Analyse wurde gezeigt, dass hohe Ähnlichkeiten insbesondere zwischen der UPB-Population von Eckwarderhörne und der als Referenzprobe für *M. galloprovincialis* ausgewählten Population von Sète bestehen. Durch die populationsgenetische Analyse mit dem Markersystem *EFbis* wurden bis zu 3% der in Eckwarderhörne untersuchten Individuen der *non-target*-Art *M. galloprovincialis* zugeordnet. Darüber hinaus besteht der Verdacht, dass es sich sowohl in Sylt als auch in Eckwarderhörne bei etwa 10% der Individuen um Hybride von *M. edulis* mit *M. galloprovincialis* handelt. Da dieser Hybridtyp auch in der norwegischen Population von Sotra nachgewiesen werden konnte, können die aktuell häufig diskutierten Vermutungen über die stark ausgeprägte Ausbreitungstendenz von *M. galloprovincialis* bestätigt werden. Da die Introgression von *M. galloprovincialis* in die Populationen der beiden UPB-Probenahme­flächen offensichtlich noch nicht weit fortgeschritten ist, kann zur Zeit keine Aussage darüber getroffen werden, ob eine Verdrängung zu Ungunsten von *M. edulis* stattfindet. Da zahlreiche Autoren eine Verdrängung von *M. edulis* durch *M. galloprovincialis*

beschreiben (vgl. Kap. 1.2), ist es unabdingbar dieses Phänomen weiter zu beobachten. Wie aus den Ausführungen zur morphologisch-biometrischen Analyse hervorgeht, ist eine Artdefinition anhand rein morphologischer Merkmale im Freiland nicht möglich. Deshalb können bei der Probenahme Individuen von *M. galloprovincialis* bzw. Hybride von *M. edulis* mit *M. galloprovincialis* nicht ausgeschlossen werden. **Aufbauend auf diesen Erkenntnissen wird empfohlen die Probenahme nach bestehender Richtlinie fortzuführen, die Populationen von Sylt und Eckwarderhörne aber in regelmäßigem Intervall mit den hier dargestellten populationsgenetischen Methoden zu beobachten.**

1.7 Literatur

- AHMAD, M.; SKIBINSKI, D.O.F. & BEARDMORE, J.A. (1977): An estimate of the amount of genetic variation in the common mussel *Mytilus edulis*. *Biochemical Genetics* 15(9/10): 833-846.
- ALMADA-VILLELA, P.C. (1984): The effects of reduced salinity on the shell growth of small *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64: 171-182.
- ALMADA-VILLELA, P.C.; DAVENPORT, J. & GRUFFYDD, L.L.D. (1982): The effects of temperature on the shell growth of young *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 59: 275-288.
- BACKHAUS, F. & SCHLADOT, J.D. (1993): Richtlinie zur Probenahme und Probenbearbeitung Miesmuschel (*Mytilus edulis*). In: Umweltbundesamt (1996) (Hrsg.): Umweltprobenbank des Bundes – Verfahrensrichtlinien für Probenahme, Transport, Lagerung und chemische Charakterisierung von Umwelt- und Human-Organproben. Erich-Schmidt-Verlag, Berlin.
- BAIRD, R.H. (1966): Factors affecting the growth and condition of mussels (*Mytilus edulis*). Fishery Investigations. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Series II, Band 25. 1-33.
- BATES, J.A. & INNES, D.J. (1995): Genetic variation among populations of *Mytilus* spp. In eastern Newfoundland. *Mar Biol* 124: 417-424.
- BAYNE, B.L. (1965): Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia* 2: 1-47.
- BAYNE, B.L. (1976): Marine mussels - their ecology and physiology. International Biological Programme 10. Cambridge University Press. Cambridge.
- BEAUMONT, A.R. & BUDD, M.D. (1982): Delayed growth of mussel (*Mytilus edulis*) and scallop (*Pecten maximus*) veligers at low temperatures. *Marine Biology* 71: 97-100.
- BEAUMONT, A.R. (1994): Linkage studies in *Mytilus edulis*, the mussel. *Heredity* 72: 557-562.
- BEAUMONT, A.R.; SEED, R. & GARCIA-MARTINEZ, P. (1989): Electrophoretic and morphometric criteria for the identification of the mussels *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. In: RYLAND, J.S. & TYLER, P.A. (Hrsg.): Reproduction, genetics and distribution of marine organisms. Olsen & Olsen, Fredensborg, Dänemark. S. 251-258.
- BEAUMONT, A.R.; TURNER, G.; WOOD, A.R. & SKIBINSKI, D.O.F. (2004): Hybridisations between *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis* and performance of pure species and hybrid veliger larvae at different temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 302: 177-188.
- BEUKEMA, J.J. (1992): Expected change in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 73-79.
- BIERNE, N.; BORSA, P.; DAGUIN, C.; JOLLIVET, D.; VIARD, F.; BONHOMME, F. & DAVID, P. (2003a): Introgression patterns in the mosaic hybrid zone between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Molecular Ecology* 12: 447-461.
- BIERNE, N.; DAGUIN, C.; BONHOMME, F.; DAVID, P. & BORSA, P. (2003b): Direct selection on allozymes is not required to explain heterogeneity among marker loci across a *Mytilus* hybrid zone. *Molecular Ecology* 12: 2505-2510.

- BIERNE, N.; DAVID, P.; LANGLADE, A. & BONHOMME, F. (2002): Can habitat specialisation maintain a mosaic hybrid zone in marine bivalves? *Marine Ecology Progress Series* 245: 157-170.
- BOORE, J.L.; MEDINA, M. & ROSENBERG, L.A. (2004): Complete sequences of highly rearranged molluscan mitochondrial genomes of the scaphopod *Graptacme eborea* and the bivalve *Mytilus edulis*. *Mol Biol Evol* 21(8): 1492-1503.
- BORSA, P.; DAGUIN, C.; CAETANO, S.R. & BONHOMME, F. (1999): Nuclear-DNA evidence that northeastern Atlantic *Mytilus trossulus* mussels carry *M. edulis* genes. *J Moll Stud* 65: 504-507.
- BULNHEIM, H.P. & GOSLING, E. (1988): Population genetic structure of mussels from the Baltic Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 42: 113-129.
- BURZŹYŃSKI, A.; ZBAWICKA, M.; SKIBINSKI, D.O.F. & WENNE, R. (2003): Evidence for recombination of mtDNA in the marine mussel *Mytilus trossulus* from the Baltic. *Mol Biol Evol* 20(3): 388-392.
- CAO, L.; KENCHINGTON, E. & ZOUROS, E. (2004a): Differential segregation patterns of sperm mitochondria in embryos of the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Genetics* 166(2): 883-894.
- CAO, L.; KENCHINGTON, E.; ZOUROS, E. & RODAKIS, G.C. (2004b): Evidence that the large noncoding sequence is the main control region of maternally and paternally transmitted mitochondrial genomes of the marine mussel (*Mytilus* spp.). *Genetics* 167(2): 835-850.
- CHICHVARKHIN, A.; KARTAVTSEV, I. & KAFANOV, A. (2000): Genetic connections between some species of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia) from the northern part of the Pacific Ocean. *Genetica* 36(9): 1206-1220.
- CHIPPERFIELD, P.N.J. (1953): Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in British waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 32: 449-476.
- COMESAÑA, A.S. & SANJUAN, A. (1997): Microgeographic allozyme differentiation in the hybrid zone of *Mytilus galloprovincialis* Lmk. and *M. edulis* L. on the continental European coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 51: 107-124.
- COMESAÑA, A.S.; TORO, J.E.; INNES, D.J. & THOMPSON, R.J. (1999): A molecular approach to the ecology of a mussel (*Mytilus edulis* - *M. trossulus*) hybrid zone on the east coast of Newfoundland, Canada. *Marine Biology* 133: 213-221.
- COUSTEAU, C.; RENAUD, F. & DELAY, B. (1991): Genetic characterization of the hybridization between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* on the Atlantic coast of France. *Marine Biology* 111: 87-93.
- DAGUIN, C. & BORSA, P. (1999): Genetic characterisation of *Mytilus galloprovincialis* Lmk. in North West Africa using nuclear DNA markers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235: 55-65.
- DAGUIN, C.; BONHOMME, F. & BORSA, P. (2001): The zone of sympatry and hybridization of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*, as described by intron length polymorphism at locus mac-1. *Heredity* 86: 342-354.
- DAVENPORT, J. (1979): The isolation response of mussels (*Mytilus edulis*) exposed to falling sea water concentrations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59: 124-132.
- FELSENSTEIN, J. (1989): PHYLIP – phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics* 5: 164-166.
- FERSON, S.; ROHLF, F.J. & KOEHN, R.K. (1985): Measuring shape variation of two-dimensional outlines. *Syst Zool* 34: 59-68.
- FRANSEN, R.P. & DOLMER, P. (2002): Effects of substrate type on growth and mortality of blue mussels (*Mytilus edulis*) exposed to the predator *Carcinus maenas*. *Marine Biology* 141: 253-262.
- GARDNER, J.P.A. & KATHIRAVETPILLAI, G. (1997): Biochemical genetic variation at a leucine aminopeptidase (LAP) locus in blue (*Mytilus galloprovincialis*) and greenshell (*Perna canaliculus*) mussel populations along a salinity gradient. *Marine Biology* 128: 619-625.
- GARDNER, J.P.A. & PALMER, N.L. (1998): Size-dependent, spatial and temporal genetic variation at a leucine aminopeptidase (LAP) locus among blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) populations along a salinity gradient. *Marine Biology* 132: 275-281.
- GARDNER, J.P.A. (1992): *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Bivalvia, Mollusca) – The taxonomic status of the Mediterranean mussel. *Ophelia* 35: 219-243.
- GARDNER, J.P.A. (1996): The *Mytilus edulis* species complex in southwest England – Effects of hybridization and introgression upon interlocus associations and morphometric variation. *Marine Biology* 125: 385-399.
- GELLER, J.B. (1999): Decline of a native mussel masked by sibling species invasion. *Conservation Biology* 13(3): 661-664.
- GELLER, J.P.; CARLTON, J.T. & POWERS, D.A. (1993): Interspecific and intrapopulation variation in mitochondrial ribosomal DNA sequences of *Mytilus* spp. (Bivalvia: Mollusca). *Mol Mar Biol Biotechnol* 2(1): 44-50.

- GILEK, M.; LITTORIN, B. & SAETRE, P. (2001): Spatial patterns of abundance and growth of *Mytilus edulis* on boulders in the Northern Baltic Sea proper. *Hydrobiologia* 452: 59-68.
- GILG, M.R. & HILBISH, T.J. (2000): The relationship between allele frequency and tidal height in a mussel hybrid zone: a test of the differential settlement hypothesis. *Marine Biology* 137: 371-378.
- GILG, M.R. & HILBISH, T.J. (2003a): Patterns of larval dispersal and their effect on the maintenance of a blue mussel hybrid zone in southwestern England. *Evolution* 57(5): 1061-1077.
- GILG, M.R. & HILBISH, T.J. (2003b): Spatio-temporal patterns in the genetic structure of recently settled blue mussels (*Mytilus* spp.) across a hybrid zone. *Marine Biology* 143: 679-690.
- GOSLING, E.M. & WILKINS, N.P. (1981): Ecological genetics of the mussels *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* on Irish coasts. *Marine Ecology Progress Series* 4: 221-227.
- GOSLING, E.M. (1984): The systematic status of *Mytilus galloprovincialis* in western Europe - a review. *Malacologia* 25: 551-568.
- GOSLING, E.M. (1992a): Systematics and geographic distribution of *Mytilus*. In: GOSLING, E.M. (Hrsg.): The mussel *Mytilus* – ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam. S. 1-20.
- GOSLING, E.M. (1992b): Genetics of *Mytilus*. In: GOSLING, E.M. (Hrsg): The mussel *Mytilus* – ecology, physiology, genetics and culture. Elsevier, Amsterdam. S. 309-382.
- GRAY, A.P.; SEED, R. & RICHARDSON, C.A. (1997): Reproduction and growth of *Mytilus edulis chilensis* from the Falkland Islands. *Scientia Marina* 61(S2): 39-48.
- HEATH, D.D.; HATCHER, D.R. & HILBISH, T.J. (1996): Ecological interaction between sympatric *Mytilus* species on the west coast of Canada investigated using PCR markers. *Molecular Ecology* 5: 443-447.
- HEATH, D.D.; RAWSON, P.D. & HILBISH, T.J. (1995): PCR-based nuclear markers identify alien blue mussel (*Mytilus* spp.) genotypes on the west coast of Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 52: 2621-2627.
- HELLOU, J. & LAW, R.J. (2003): Stress on stress response of wild mussels, *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus*, as an indicator of ecosystem health. *Environmental Pollution* 126: 407-416.
- HILBISH, T.J.; CARSON, E.W.; PLANTE, J.R.; WEAVER, L.A. & GILG, M.R. (2002): Distribution of *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, and their hybrids in open-coast populations of mussels in southwestern England. *Marine Biology* 140: 137-142.
- HILBISH, T.J.; DAY, A. & BAYNE, B.L. (1994): Genetics of physiological variation within the mussel genus *Mytilus*. *Evolution* 48: 267-286.
- HILBISH, T.J.; MULLINAX, A.; DOLVEN, S.I.; MEYER, A.; KOEHN, R.K. & RAWSON, P.D. (2000): Origin of the antitropical distribution pattern in marine mussels (*Mytilus* spp.): routes and timing of transequatorial migration. *Marine Biology* 136: 69-77.
- HILBISH, T.J.; TIMMONS, J.; AGRAWAL, V.; SCHNEIDER, K.R. & GILG, M.R. (2003): Estuarine habitats protect hybrid mussels from selection. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292: 177-186.
- HOEH, W.R.; STEWART, D.T.; SAAVEDRA, C.; SUTHERLAND, B.W. & ZOUROS, E. (1997): Phylogenetic evidence for role-reversals of gender-associated mitochondrial DNA in *Mytilus* (Bivalvia: Mytilidae). *Mol Biol Evol* 14(9): 959-967.
- HOFFMANN, R.J.; BOORE, J.L. & BROWN, W.M. (1992): A novel mitochondrial genome organization for the blue mussel *Mytilus edulis*. *Genetics* 131: 397-412.
- HRS-BRENKO, M. & CALABRESE, A. (1969): The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology* 4: 224-226.
- HUMMEL, H. (Hrsg.) (2004): BIOCOTBE – The impact of biodiversity changes in coastal marine benthic ecosystems. Second Periodic Report and Fourth Management Report, Yerseke. 62 Seiten.
- HUMMEL, H.; COLUCCI, F.; BOGAARDS, R.H. & STRELKOV, P. (2001): Genetic traits in the bivalve *Mytilus* from Europe, with an emphasis on Arctic populations. *Pater Biol* 24: 44-52.
- HUMMEL, H.; GROENEVELD, J.P.; NIEUWENHUIZE, J.; VAN LIERE, J.M.; BOGAARDS, R.H. & DE WOLF, L. (1989): Relationship between PCB concentrations and reproduction in mussels *Mytilus edulis*. *Marine Environmental Research* 28: 489-493.
- INNES, D.J. & BATES J.A. (1999): Morphological variation of *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus* in eastern Newfoundland. *Marine Biology* 133: 691-699.
- INNES, D.J. & HALEY, L.E. (1977): Genetic aspects of larval growth under reduced salinity in *Mytilus edulis*. *Biol Bull* 153: 312-321.

- INOUE, K.; ODO, S.; NODA, T.; NAKAO, S.; TAKEYAMA, S.; YAMAHA, E.; YAMAZAKI, F. & HARAYAMA, S. (1997): A possible hybrid zone in the *Mytilus edulis* complex in Japan revealed by PCR markers. *Marine Biology* 128: 91-95.
- INOUE, K.; WAITE, J.H.; MATSUOKA, M.; ODO, S. & HARAYAMA, S. (1995): Interspecific variations in adhesive protein sequences of *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis* and *M. trossulus*. *Biol Bull* 189: 370-375.
- JENNERICH, H.J.; W. JANSEN, S.; SCHULZ, U.; BÖTTCHER, A.; KORDIAN, A.; BLADT & HAGEMANN, E. (1996): Die Miesmuschelbestände (*Mytilus edulis* L.) in den Küstengewässern Mecklenburg-Vorpommerns – Untersuchungsergebnisse der Jahre 1991 und 1994. Mitteilungsheft der Landesforschungsanstalt für Landwirtschaft und Fischerei Mecklenburg-Vorpommern. 24 Seiten.
- JØRGENSEN, C.B. (1981): Mortality, growth, and grazing impact on a cohort of bivalve larvae, *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 20: 185-192.
- KARAYÜCEL, S. & KARAYÜCEL, I. (2000): The effect of environmental factors, depth and position on the growth and mortality of raft-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* L.). *Aquaculture Research* 31: 893-899.
- KARL, S.A.; SCHUTZ, S.; DESBRUSJÈRES, D.; LUTZ, R. & VRIJENHOEK, R.C. (1996): Molecular analysis of gene flow in the hydrothermal vent clam (*Calyptogena magnifica*). *Mol Mar Biol Biotechnol* 5: 193-202.
- KENCHINGTON, E.; FREEMAN, K.R.; MACQUARRIE, S.P. & ROBINSON, S.M. (2000): Use of DNA markers to detect differential larval settlement patterns of *Mytilus edulis* and *M. trossulus*. National Shellfisheries Association, Annual Meeting, March 19-23. Seattle. S. 640.
- KENCHINGTON, E.; MACDONALD, B.; CAO, L.; TSAGKARAKIS, D. & ZOUROS, E. (2002): Genetics of mother-dependent sex ratio in blue mussels (*Mytilus* spp.) and implications for doubly uniparental inheritance of mitochondrial DNA. *Genetics* 161: 1579-1588.
- KOEHN, R.K. (1991): The genetics and taxonomy of species in the genus *Mytilus*. *Aquaculture* 94: 125-145.
- KOEHN, R.K.; HALL, J.G.; INNES, D.J. & ZERA, A.J. (1984): Genetic differentiation in *Mytilus edulis* in eastern North America. *Marine Biology* 79: 117-126.
- KREBS, R.A. (2004): Combining paternally and maternally inherited mitochondrial DNA for analysis of population structure in mussels. *Molecular Ecology* 13: 1701-1705.
- KÜHLMANN, D.; KILIAS, R.; MORITZ, M. & RAUSCHERT, Z. (1993): Wirbellose Tiere Europas. Neumann Verlag. Radebeul. 444 Seiten.
- LADOUKAKIS, E.D. & ZOUROS, E. (2001): Direct evidence for homologous recombination in mussel (*Mytilus galloprovincialis*) mitochondrial DNA. *Mol Biol Evol* 18(7): 1168-1175.
- LADOUKAKIS, E.D.; SAAVEDRA, C.; MAGOULAS, A. & ZOUROS, E. (2002): Mitochondrial DNA variation in a species with two mitochondrial genomes: the case of *Mytilus galloprovincialis* from the Atlantic, the Mediterranean and the Black Sea. *Molecular Ecology* 11: 755-769.
- LARES, M.L. & ORIANI, K.J. (2002): Differences in Cd elimination from *Mytilus californianus* and *Mytilus trossulus* soft tissues. *Environ Pollut* 112(2): 201-207.
- LIVINGSTONE, D.R. & PIPE, R.K. (1992): Mussels and environmental contaminants - Molecular and cellular aspects. In: Gosling, E.M. (Hrsg.): The mussel *Mytilus*: Ecology, physiology, genetics and culture. Developments in Aquaculture and Fisheries Science, Band 25. Elsevier Science Publ., Amsterdam. S. 425-464.
- LOOMIS, S.A. (1995): Freezing tolerance of marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology* 33: 337-350.
- LÓPEZ, J.L.; MARINA, A.; VÁZQUEZ, J. & ALVAREZ, G. (2002): A proteomic approach to the study of the marine mussels *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Marine Biology* 141: 217-223.
- LUCAS, J.M.; VACCARO, E. & WAITE, J.H. (2002): A molecular, morphometric and mechanical comparison of the structural elements of byssus from *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. *The Journal of Experimental Biology* 205: 1807-1817.
- LÜDEKING, A. & KÖHLER, A. (2002): Identification of six mRNA Sequences of genes related to multixenobiotic resistance (MXR) and biotransformation in *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 238: 115-124.
- LUTTIKHUIZEN, P.C.; DRENT, J. & BAKER, A.J. (2003): Disjunct distribution of highly diverged mitochondrial lineage clade and population subdivision in a marine bivalve with pelagic larval dispersal. *Molecular Ecology* 12: 2215-2229.
- LUTTIKHUIZEN, P.C.; KOHLHAAS, A.; BOL, A. & PIERSMA, T. (2002): *Mytilus galloprovincialis*-type foot-protein-1 alleles occur at low frequency among mussels in the Dutch wadden sea. *Journal of Sea Research* 48: 241-245.

- MALLET, A.L. & CARVER, C.E. (1995): Comparative growth and survival patterns of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* in Atlantic Canada. *Can J Fish Aquat Sci* 52: 1873-1880.
- MARTINEZ-LAGE, A.; GONZALEZ-TIZON, A. & MENDEZ, J. (1995): Chromosomal markers in three species of the genus *Mytilus* (Mollusca: Bivalvia). *Heredity* 74: 369-375.
- MARTINEZ-LAGE, A.; GONZALEZ-TIZON, A. & MENDEZ, J. (1996): Chromosome differences between European mussel populations (genus *Mytilus*). *Caryologia* 49: 343-355.
- MARTINEZ-LAGE, A.; RODRIGUEZ, F.; GONZÁLEZ-TIZÓN, A.; PRATS, E.; CORNUDELLA, L. & MÉNDEZ, J. (2002): Comparative analysis of different satellite DNAs in four *Mytilus* species. *Genome* 45: 922-929.
- MCDONALD, J.H. & KOEHN, R.K. (1988): The mussels *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* on the Pacific coast of North America. *Marine Biology* 99: 111-118.
- MCDONALD, J.H. & SIEBENALLER, J.F. (1989): Similar geographic variation at the lap locus in the mussels *Mytilus trossulus* and *M. edulis*. *Evolution* 43(1): 228-231.
- MCDONALD, J.H.; SEED, R. & KOEHN, R.K. (1991): Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the Northern and Southern hemispheres. *Marine Biology* 111: 323-333.
- MCGRATH, D.; KING, P.A. & GOSLING, E.M. (1988): Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* L. larvae on adult mussel beds. *Marine Ecology Progress Series* 47: 103-106.
- MCGRORTY, S.; CLARKE, R.T.; READING, C.J. & GOSS, C.J.D. (1990): Population dynamics of the mussel *Mytilus edulis* – Density changes and regulation of the population in the Exe Estuary, Devon. *Marine Ecology Progress Series* 67: 157-169.
- MYRAND, B. TREMBLAY, R. & SÉVIGNY, J.M. (2002): Selection against blue mussel (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions. *Journal of Heredity* 93(4): 238-248.
- NEHLS, G. & SACH, G. (2000): Miesmuschelmonitoring – die Miesmuschelgemeinschaft. In: Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer (Hrsg.): Wattenmeermonitoring 1999. Schriftenreihe des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, S. 9-11.
- NEHLS, G. & THIEL, M. (1993): Large-scale distribution pattern of the mussel *Mytilus edulis* in the Wadden Sea of Schleswig-Holstein - Do storms structure the ecosystem? *Neth J Sea Res* 31: 181-187.
- NEHLS, G. (1998): Miesmuschelmonitoring – Erste Erfahrungen aus Schleswig-Holstein. In: Landesamt für den Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer (Hrsg.): Wattenmeermonitoring 1997. Schriftenreihe des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer, S. 11-13.
- NEI, M. (1972). Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- NEWELL, R.I.E.; HILBISH, T.J.; KOEHN, R.K. & NEWELL, C.J. (1982): Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the east coast of the USA. *Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Band 162*. 299-310.
- OHRESSER, M.; BORSA, P. & DELSERT, C. (1997): Intron-length polymorphism at the actin gene locus mac-1 – A genetic marker for population studies in the marine mussels *Mytilus galloprovincialis* Lmk. and *M. edulis* L.. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 6(2): 123-130.
- O'LEARY, C. & BREEN, J. (1998): Seasonal variation of heavy metals in *Mytilus edulis*, *Fucus vesiculosus* and sediment from the Shannon Estuary. *Biology and Environment - Proceedings of the Royal Irish Academy* 98B(3): 153-169.
- PAGE, D.S.; DASSANAYAKE, T.M.; GILFILLAN, E.S. (1996): Relationship between tissue concentrations of tributyltin and shell morphology in field populations of *Mytilus edulis*. *Bull Environ Contam Toxicol* 56: 500-504.
- PEDERSEN, E.M.; HUNT, H.L. & SCHEIBLING, R.E. (2000): Temporal genetic heterogeneity within a developing mussel (*Mytilus trossulus* and *M.edulis*) assemblage. *J Mar Biol Ass UK* 80: 843-854.
- PENNEY, R.W.; HART, M.J. & TEMPLEMAN, N. (2002): Comparative growth of cultured blue mussel, *Mytilus edulis*, *M. trossulus* and their hybrids, in naturally occurring mixed-species stocks. *Aquaculture Research* 33: 693-702.
- QIU, J.W.; TREMBLAY, R. & BOURGET, E. (2002): Ontogenetic changes in hyposaline tolerance in the mussels *Mytilus edulis* and *M. trossulus* – Implications for distribution. *Marine Ecology Progress Series* 228: 143-152.
- QUESADA, H.; BEYNON, C.M.; SKIBINSKI, D.O.F. (1995): A mitochondrial DNA discontinuity in the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. – Pleistocene vicariance biogeography and secondary intergradation. *Mol Biol Evol* 12(3): 521-524.
- QUESADA, H.; SKIBINSKI, D.A.G.; SKIBINSKI, D.O.F. (1996): Sex-biased heteroplasmy and mitochondrial DNA inheritance in the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. *Curr Genet* 29: 423-426.

- QUESADA, H.; WARREN, M. & SKIBINSKI, D.O.F. (1998a): Nonneutral evolution and differential mutation rate of gender-associated mitochondrial DNA lineages in the marine mussel *Mytilus*. *Genetics* 149: 1511-1526.
- QUESADA, H.; WENNE, R. & SKIBINSKI, D.O.F. (1999): Interspecies transfer of female mitochondrial DNA is coupled with role-reversals and departure from neutrality in the mussel *Mytilus trossulus*. *Mol Biol Evol* 16(5): 655-665.
- QUESADA, H.; GALLAGHER, C.; SKIBINSKI, D.A.G. & SKIBINSKI, D.O.F. (1998b): Patterns of polymorphism and gene flow of gender-associated mitochondrial DNA lineages in European mussel populations. *Molecular Ecology* 7: 1041-1051.
- RAWSON, P.D. & HILBISH, T.J. (1995): Evolutionary relationship among the male and female mitochondrial DNA lineages in the *Mytilus edulis* species complex. *Mol Biol Evol* 12(5): 893-901.
- RAWSON, P.D. & HILBISH, T.J. (1998): Asymmetric introgression of mitochondrial DNA among European populations of blue mussels (*Mytilus* spp.). *Evolution* 52(1): 100-108.
- RAWSON, P.D., AGRAWAL, V. & HILBISH, T.J. (1999): Hybridization between the blue mussel *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* along the Pacific coast of North America: evidence for limited introgression. *Marine Biology* 134: 201-211.
- RAWSON, P.D.; JOYNER, K.L.; MEETZE, K. & HILBISH, T.J. (1996a): Evidence for intragenic recombination within a novel genetic marker that distinguishes mussels in the *Mytilus edulis* species complex. *Heredity* 77: 599-607.
- RAWSON, P.D.; SECOR, C.L. & HILBISH, J. (1996b): The effects of natural hybridization on the regulation of doubly uniparental mtDNA inheritance in blue mussels (*Mytilus* spp.). *Genetics* 144: 241-248.
- RAWSON, P.D.; SLAUGHTER, C. & YUND, P.O. (2003): Patterns of gamete incompatibility between the blue mussels *Mytilus edulis* and *M. trossulus*. *Marine Biology* 143: 317-325.
- RAYMOND, M.; VÄÄNTO, R.L.; THOMAS, F.; ROUSSET, F.; DE MEES, T. & RENAUD, F. (1997): Heterozygote deficiency in the mussel *Mytilus edulis* species complex revisited. *Marine Ecology Progress Series* 156: 225-237.
- READ, K.R.H. & CUMMING, K.B. (1967): Thermal tolerance of the bivalve mollusc *Modiolus modiolus* (L.), *Mytilus edulis* (L.) and *Brachiodontes demissus* (Dillwyn). *Comparative Biochemistry and Physiology* 22: 149-155.
- REGO, I.; MARTÍNEZ, A.; GONZÁLEZ-TIZÓN, A.; VIEITES, J.; LEIRA, F. & MÉNDEZ, J. (2002): PCR technique for identification of mussel species. *J Agric Food Chem* 50: 1780-1784.
- REIMER, O. & HARMS-RINGDAHL, S. (2001): Predator-inducible changes in blue mussels from the predator-free Baltic Sea. *Marine Biology* 139: 959-965.
- RIDGWAY, G. & NAEVDAL, G. (2004): Genotypes of *Mytilus* from waters of different salinity around Bergen, Norway. *Helgol Mar Res* 58: 104-109.
- RIDGWAY, G. (2001): Interpopulation variation in blue mussels, *Mytilus edulis* L., over short distances. *Sarsia* 86: 157-161.
- ROY, K.; JABLONSKI, D. & VALENTINE, J.W. (2002): Body size and invasion success in marine bivalves. *Ecology Letters* 5(2): 163-167.
- RUIZ-LARA, S.; PRATS, E.; SAINZ, J. & CORNUDELLA, L. (1992): Cloning and characterization of a highly conserved satellite DNA from the mollusc *Mytilus edulis*. *Gene* 117: 237-242.
- RUTH, M. (1997): Untersuchungen zur Biologie und Fischerei von Miesmuscheln im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer. UBA-Texte 73/97.
- SAAVEDRA, C.; REYERO, M.I. & ZOUROS, E. (1997): Male-dependent uniparental inheritance of mitochondrial DNA and female-dependent sex-ratio in the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Genetics* 145: 1073-1082.
- SAAVEDRA, C.; STEWART, D.T.; STANWOOD, R.R. & ZOUROS, E. (1996): Species-specific segregation of gender-associated mitochondrial DNA types in an area where two mussel species (*Mytilus edulis* and *M. trossulus*) hybridize. *Genetics* 143: 1359-1367.
- SCHNEIDER, K.R.; WETHEY, D.S.; HELMUTH, B.S.T. & HILBISH, T.J. (2005): Implications of movement behavior on mussel dislodgement – Exogenous selection in a *Mytilus* spp. Hybrid zone. *Marine Biology* 146: 333-343.
- SCHNEIDER, S.; ROESSLI, D. & EXCOFFIER, L. (2000): ARLEQUIN 2.0 - A software for population genetics data analysis. Genf.
- SECOR, C.L.; DAY, A.J. & HILBISH, T.J. (2001): Factors influencing differential mortality within a marine mussel (*Mytilus* spp.) hybrid population in southwestern England: reproductive effort and parasitism. *Marine Biology* 138: 731-739.

- SEED, R. (1968): Factors influencing shell shape in the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48: 561-584.
- SEED, R. (1969a): The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores - 1. Breeding and settlement. *Oecologia* 3: 277-316.
- SEED, R. (1969b): The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores - 2. Growth and mortality. *Oecologia* 3: 317-350.
- SEED, R. (1992): Systematics evolution and distribution of mussels belonging to the genus *Mytilus* - an overview. *American Malacological Bulletin* 9: 123-137.
- SEED, R. (1995): Speciation and geographical distribution within the genus *Mytilus*. *Bulletin of the Malacological Society of London*, Band 24/4. London.
- SKIBINSKI, D.O.F. & BEARDMORE, J.A. (1979): A genetic study of intergradation between *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. *Experientia* 35: 1442-1444.
- SKIBINSKI, D.O.F. (1983): Natural selection in hybrid mussel populations. In: OXFORD, G.S. & ROLLINSON, D. (Hrsg.): Protein polymorphisms – Adaptive and taxonomic significance. Academic Press, London. S. 283-298.
- SKIBINSKI, D.O.F.; AHMAD, M. & BEARDMORE, J.A. (1978): Genetic evidence for naturally occurring hybrids between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Evolution* 32: 354-364.
- SKIBINSKI, D.O.F.; BEARDMORE, J.A. & CROSS, T.F. (1983): Aspects of the population genetics of *Mytilus* (Mytilidae; Mollusca) in the British isles. *Biological Journal of the Linnean Society* 19: 137-183.
- SKIBINSKI, D.O.F.; GALLAGHER, C. & BEYNON, C.M. (1994): Sex-limited mitochondrial DNA transmission in the marine mussel *Mytilus edulis*. *Genetics* 138: 801-809.
- SKURIKHINA, L.A.; KARTAVTSEV, I.; CHICHVARKHIN, A. & PANKOVA, M.V. (2001): Study of two species of mussels, *Mytilus trossulus* and *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia, Mytilidae) and their hybrids, using PCR markers, in Peter the Great Bay of the Sea of Japan. *Genetica* 37(12): 1717-1720.
- SOKOLOV, E.P. (2000): An improved method for DNA isolation from mucopolysaccharide-rich molluscan tissues. *J Moll Stud* 66: 573-575.
- SOOT-RYEN, T. (1955): A report of the family Mytilidae (Pelecypoda). *Allan Hancock Pacif Exped* 20: 1-75.
- SPRUNG, M. (1984): Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. *Marine Ecology Progress Series* 17: 295-305.
- STEWART, D.T.; KENCHINGTON, E.R.; SINGH, R.K. & ZOUROS, E. (1996): Degree of selective constraint as an explanation of the different rates of evolution of gender-specific mitochondrial DNA lineages in the mussel *Mytilus*. *Genetics* 143: 1349-1357.
- STEWART, D.T.; SAAVEDRA, C.; STANWOOD, R.R.; BALL, A.O. & ZOUROS, E. (1995): Male and female mitochondrial DAN lineages in the blue Mussel (*Mytilus edulis*) species group. *Mol Biol Evol* 12(5): 735-747.
- STRASSER, M.; HERTLEIN, A. & REISE, K. (2001a): Differential recruitment of bivalve species in the northern Wadden Sea after the severe winter of 1995/96 and of subsequent milder winters. *Helgol Mar Res* 55: 182-189.
- STRASSER, M.; REINWALD, T. & REISE, K. (2001b): Differential effects of the severe winter of 1995/96 on the intertidal bivalves *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria* in the Northern Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 55: 190-197.
- SUCHANEK, T.H. (1978): The ecology of *Mytilus edulis* L. in exposed rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 105-120.
- SUCHANEK, T.H. (1985): Mussels and their role in structuring rocky shore communities. In: MOORE, P.G. & SEED, R. (Hrsg.): The ecology of rocky coasts. Hodder & Stoughton, Sevenoaks. S. 70-96.
- SUCHANEK, T.H.; GELLER, J.B.; KREISER, B.R. & MITTON, J.B. (1997): Zoogeographic distributions of the sibling species *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* (Bivalvia: Mytilidae) and their hybrids in the North Pacific. *Biol Bull* 193: 187-194.
- SUKHOTIN, A.A.; ABELE, D. & PÖRTNER, H.O. (2002): Growth, metabolism and lipid peroxidation in *Mytilus edulis* - age and size effects. *Marine Ecology Progress Series* 226: 223-234.
- THEISEN, B.F. (1973): The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thule district, Greenland. *Ophelia* 12: 59-77.
- TORO, J.; INNES, D.J. & THOMPSON, R.J. (2004): Genetic variation among life-history stages of mussels in a *Mytilus edulis*-*M. trossulus* hybrid zone. *Marine Biology* 145: 713-725.
- TORO, J.E. (1998): PCR-based nuclear and mtDNA markers and shell morphology as an approach to study the taxonomic status of the Chilean blue mussel, *Mytilus chilensis* (Bivalvia). *Aquat Living Resour* 11(5): 347-353.

- TORO, J.E.; THOMPSON, R.J. & INNES, D.J. (2002): Reproductive isolation and reproductive output in two sympatric mussel species (*Mytilus edulis*, *M. trossulus*) and their hybrids from Newfoundland. *Marine Biology* 141: 897-909.
- TREMBLAY, R.; MYRAND, B. & GUDERLEY, H. (1998): Temporal variation of lysosomal capacities in relation to susceptibility of mussels, *Mytilus edulis*, to summer mortality. *Marine Biology* 132: 641-649.
- Trilateral Monitoring and Assessment Group [TMAP] (1997): Assessment of the Wadden Sea Ecosystem. Wadden Sea Ecosystem No. 7. Wilhelmshaven. 40 Seiten.
- VÄINÖLÄ, R. & HVILSOM, M.M. (1991): Genetic divergence and a hybrid zone between Baltic and North Sea *Mytilus* populations (Mytilidae: Mollusca). *Biol J Linn Soc* 43: 127-148.
- VÄINÖLÄ, R. & VARVIO, S.L. (1989): Biosystematics of *Macoma balthica* in northwestern Europe. In: RYLAND, J.S. & TYLER, P.A. (Hrsg.): Reproduction, genetics and distribution of marine organisms. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. S. 309-316.
- VÄINÖLÄ, R. (1990): Allozyme differentiation between Baltic and North Sea *Mytilus* populations – A reassessment of evidence from transplantations. *Mar Ecol Prog Ser* 67: 305-308.
- VALENTINE, J.W. (1966): Numerical analysis of marine molluscan ranges on the extratropical northeastern Pacific shelf. *Limnol Oceanogr* 11: 198-211.
- VARVIO, S.L.; KOEHN, R.K. & VÄINÖLÄ, R. (1988): Evolutionary genetics of the *Mytilus edulis* complex in the North Atlantic region. *Marine Biology* 98: 54-60.
- VENIER, P.; PALLAVICINI, A.; DE NARDI, B. & LANFRANCHI, G. (2003): Towards a catalogue of genes transcribed in multiple tissues of *Mytilus galloprovincialis*. *Gene* 314: 29-40.
- WARNER, S.C. & WAITE, J.H. (1999): Expression of multiple forms of an adhesive plaque protein in an individual mussel, *Mytilus edulis*. *Marine Biology* 134: 729-734.
- WESTERBOM, M.; KILPI, M. & MUSTONEN, O. (2002): Blue mussels, *Mytilus edulis*, at the edge of the range: population structure, growth and biomass along a salinity gradient in the north-eastern Baltic Sea. *Marine Biology* 140: 991-999.
- WIDDOWS, J.; BAYNE, B.L.; LIVINGSTONE, D.R.; NEWELL, R.I.E. & DONKIN, P. (1979): Physiological and biochemical responses of bivalve molluscs to exposure to air. *Comparative Biochemistry and Physiology* 62A: 301-308.
- WIDDOWS, J.; DONKIN, P.; BRINSLEY, M.D.; EVANS, S.V.; SALKELD, P.N.; FRANKLIN, A.; LAW, R.J. & WALDOCK, M.J. (1995): Scope for growth and contaminant levels in North Sea mussels *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* 127: 131-148.
- WILHELM, R. & HILBISH, T.J. (1998): Assessment of natural selection in a hybrid population of mussels: evaluation of exogenous vs endogenous selection models. *Marine Biology* 131: 505-514.
- WILLIAMS, R.J. (1970): Freezing tolerance in *Mytilus edulis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 35: 145-161.
- WINNENPENNINGKX, B.; BACKLEJAU, T. & DE WACHTER, R. (1993): Extraction of high molecular weight DNA from molluscs. *Trends in Genetics* 9: 407.
- WOOD, A.R.; BEAUMONT, A.R.; SKIBINSKI, D.O.F. & TURNER, G. (2002): Analysis of nuclear-DNA marker for species identification of adults and larvae in the *Mytilus edulis* complex. *J Moll Stud* 69: 61-66.
- WOOD, A.R.; TURNER, G.; SKIBINSKI, D.O. & BEAUMONT, A.R. (2003): Disruption of doubly uniparental inheritance of mitochondrial DNA hybrid mussels (*Mytilus edulis* x *M. galloprovincialis*). *Heredity* 91(4): 354-360.
- XIAO LI MA; COWLES, D.L. & CARTER, R.L. (2000): Effect of pollution on genetic diversity in the bay mussel *Mytilus galloprovincialis* and the acorn barnacle *Balanus glandula*. *Marine Environment Research* 50: 559-563.
- XU, B.; HELLMAN, U.; ERSSON, B. & JANSON, J.C. (2000): Purification, characterization and amino-acid sequence analysis of a thermostable, low molecular mass endo- β -1,4-glucanase from blue mussel *Mytilus edulis*. *Eur J Biochem* 267: 4970-4977.
- XU, B.; HELLMAN, U.; JANSON, J.C. & SELLOS, D. (2001): Cloning and sequencing of a molluscan endo- β -1,4-glucanase gene from the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Eur J Biochem* 268: 3718-3727.
- YANICK, J.F. & HEATH, D.D. (2000): Survival and growth of mussels subsequent to hemolymph sampling for DNA. *Journal of Shellfish Research* 19(2): 991-993.
- YOUNG, G.A. (1985): Byssus thread formation by the mussel *Mytilus edulis* - Effects of environmental factors. *Marine Ecology Progress Series* 24: 261-271.
- ZBAWICKA, M.; SKIBINSKI, D.O.F. & WENNE, R. (2003): Doubly uniparental transmission of mitochondrial DNA length variants in the mussel *Mytilus trossulus*. *Marine Biology* 142: 455-460.

ZOUROS, E.; OBERHAUSER-BALL, A.; SAAVEDRA, C. & FREEMAN, K.R. (1994): An unusual type of mitochondrial DNA inheritance in the blue mussel *Mytilus*. *Proc Natl Acad Sci USA* 91: 7463-7467.

2 Blasentang (*Fucus vesiculosus*)

2.1 Problemstellung und Zielsetzung

Fucoide Algen dominieren die Biomasse warmer und kühl temperierter Küsten der nördlichen Hemisphäre (LÜNING 1985). Als sessile und weit verbreitete Arten werden fucoide Algen – und hier insbesondere *Fucus vesiculosus* – in unterschiedlichsten Bioindikationsprogrammen als Indikator verwendet (vgl. u.a. FOWLER 1979, FORSBERG et al. 1987, SÖDERLUND et al. 1988, ICES 1991, KANE et al. 1991, AMER 1998, O'LEARY & BREEN 1998, GIUSTI 2001, BARREIRO et al. 2002, WALLBERG & MOBERG 2002). 1985 wurde der Blasentang als Vertreter der Trophiestufe der Primärproduzenten für die Umweltprobenbank des Bundes als Probenart ausgewählt. *Fucus vesiculosus* wird seitdem an den Probenahme­flächen Sylt/Königshafen, Jadebusen/Eckwarderhörne (beide Nordsee) sowie Rügen/Kap Arkona (Ostsee) zur Charakterisierung des Umweltzustandes gesammelt, aufbereitet, stoffanalytisch charakterisiert und über Flüssigstickstoff für retrospektive Fragestellungen eingelagert.

Auch wenn nach der aktuell gültigen Richtlinie zur Probenahme und Probenbearbeitung von Blasentang (BACKHAUS & SCHLADOT 1993) bisher keine morphologisch-biometrische Charakterisierung der Proben-Individuen vorgenommen wird und deswegen derzeit keine Daten hierzu vorliegen, wird bereits durch optische Begutachtung der Bestände deutlich, dass zwischen den Individuen der drei Probenahme­flächen **große morphologische Unterschiede** bestehen (vgl. Tab. 29). Es kann zwar vermutet werden, dass lokale Standortbedingungen ursächlich für die Ausbildung des jeweiligen Habitus (z.B. Vorhandensein von Vesikeln) verantwortlich sind, es erscheint aber äußerst fraglich, ob sie sich auch in einem Fehlen von Haftfüßen oder Reproduktionsorganen äußern können wie sie beispielsweise im Sylter Königshafen angetroffen werden.

Tab. 29: Optisch erfassbare Eckdaten zum Habitus der an den UPB-Probenahme­flächen beprobten *F. vesiculosus*-Individuen

	Zahl der Vesikel	Haftfuß vorhanden	Reproduktionsorgane vorhanden
Eckwarderhörne/Jadebusen	sehr viele	ja	ja
Königshafen/Sylt	keine	nein	nein
Kap Arkona/Rügen	meist wenige	ja	ja

Wie in Kap. 2.2.2 detailliert beschrieben wird, zeichnet sich nicht nur *F. vesiculosus*, sondern die gesamte Gruppe der fucoiden Algen durch eine hohe morphologische Variabilität aus. So beschreiben beispielsweise JORDAN & VADAS (1972), RUSSELL (1987) und BÄCK (1993) eine

starke Variation in Phylloidlängen und -breiten bei zahlreichen Algenarten. Auch das Fehlen der ansonsten für *F. vesiculosus* charakteristischen Vesikel und der Haftscheibe ist mittlerweile mehrfach detailliert beschrieben worden (u.a. NIENBURG 1925, JORDAN & VADAS 1972, LECLERC et al. 1998). Für die beiden nah verwandten Arten *F. serratus* und *F. spiralis* liegen ebenfalls Beschreibungen von einzelnen Populationen vor, bei denen die klassischen Charakteristika, die Zähnung des Thallusrandes bzw. der Drehwuchs, nicht vorhanden waren (vgl. u.a. ANDERSSON & SCOTT 1998, SCOTT et al. 2001). Aus diesen Ausführungen kann abgeleitet werden, dass die hohe morphologische Plastizität eine exakte Artdefinition wesentlich erschwert. In diesem Zusammenhang ist darüber hinaus besonders erwähnenswert, dass in neueren populationsgenetischen Untersuchungen innerhalb der Gruppe der *Fucaceen* **Hybridisierungen** zwischen den zum Teil sympatrisch siedelnden Arten beobachtet wurden. Hierbei werden insbesondere Hybridisierungen von *F. vesiculosus* mit dem ihm nah verwandten *F. serratus* diskutiert (vgl. Kap. 2.2.3).

Da im Bereich der deutschen Nord- und Ostseeküste alle drei Arten vorkommen, muss davon ausgegangen werden, dass diese **Hybridbildung auch im Bereich der Probenahmeflächen der Umweltprobenbank** stattfinden kann, wenngleich sie bisher noch nicht beschrieben wurde. Die bereits erwähnte morphologische Variabilität der Individuen der drei UPB-Probenahmeflächen (vgl. Tab. 29) könnte demnach auch durch eine **genetische Durchmischung der drei Arten** begründet sein.

Die genannten Problemfelder machen deutlich, dass zur Zeit **keine Kenntnis** darüber vorliegt, **ob an den drei UPB-Probenahmeflächen tatsächlich ausschließlich die Zielart *F. vesiculosus* auftritt**. Aus diesem Grund ist ebenfalls **unsicher, ob die bereits eingelagerten bzw. aktuell gesammelten UPB-Proben ausschließlich aus *F. vesiculosus* bestehen oder ob non target-Arten in der Probe enthalten sind**. Dies ist insbesondere vor dem Hintergrund problematisch, dass andere Arten sich durch einen unterschiedlichen Stoffwechsel auszeichnen und deswegen auch durch einen veränderten Metabolismus gekennzeichnet sein können (vgl. auch BARREIRO et al. 2002). So beschreiben ANDERSSON et al. (1992) beispielsweise, dass sie für Ostsee-Individuen davon ausgehen, dass diese im Vergleich zu den Individuen der Nordsee eine erhöhte Sensitivität gegenüber Stoffbelastungen aufweisen. Nach THOMAS et al. (1987) kann dies durch Unterschiede in der Aufnahme der Nährstoffe begründet sein, da letztlich alle stoffwechselbedingten Faktoren von der Trockenfalldauer abhängig sind (vgl. SCHONBECK & NORTON 1978, CHAPMAN 1995). Für zwergwüchsige Boddenformen ist beispielsweise durch Untersuchungen von MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH (1956) eine Störung der normalen Stoffwechselfähigkeit bekannt. Diese Problematik könnte sich negativ auf die Vergleichbarkeit der an den einzelnen Probenahmeflächen gewonnenen Proben auswirken. Gerade vor dem Hintergrund, dass die Individuen der Nordsee-Probenahmeflächen bei Ebbe trocken fallen und sich dies bei unterschiedlichen

Arten nachweislich wesentlich auf den Stoffwechsel auswirkt (vgl. Kap. 2.2.1), muss diesem Punkt besondere Beachtung geschenkt werden.

Aus diesen Problemfeldern lassen sich folgende Fragestellungen für die vorliegende Untersuchung formulieren:

- 1.) Sind die in der Umweltprobenbank beprobten ***F. vesiculosus*-Populationen in der Nord- und Ostsee mit Individuen von *non-target*-Arten durchsetzt** bzw. sind Hybridisierungseffekte im Genpool der Populationen nachweisbar?
- 2.) Sind zwischen den in der Umweltprobenbank beprobten charakteristisch ausgebildeten *F. vesiculosus*-Populationen und dem „blasenlosen Blasentang“ der Probenahme­fläche Sylt **genetische Differenzierungen** nachweisbar?
- 3.) Welche **Empfehlungen für die weitere Vorgehensweise bei der Routine-Probenahme** der UPB ergeben sich aus den gewonnenen Erkenntnissen?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden für *F. serratus* entwickelte populationsgenetische Verfahren (COYER et al. 2002a, 2002b) auf ihre Eignung getestet und angewandt. Darüber hinaus wurden zur detaillierteren biometrischen Beschreibung ausgewählte morphologische Parameter erhoben und ausgewertet. Neben den Populationen der UPB-Probenahme­flächen wurden zusätzlich "Referenzpopulationen" von *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* aus Helgoland sowie aus Kiel (*F. serratus*, *F. evanescens*) mit in die Untersuchung einbezogen.

2.2 Stand der Forschung

Aufgrund der Komplexität der Problemstellung des vorliegenden Vorhabens wird an dieser Stelle der aktuelle Kenntnisstand zur Ökologie, Verbreitung, Morphologie sowie zur Systematik und genetischen Differenzierung der beschriebenen Taxa zusammengefasst.

2.2.1 Ökologie und Verbreitung

Wie oben bereits erwähnt wurde, sind fucoide Algen die dominierende Artengruppe warmer und kühl temperierter Küsten der nördlichen Hemisphäre (LÜNING 1985). Dennoch existieren zur Zeit vergleichsweise wenige Untersuchungen zur Ökologie dieser Gruppe (vgl. VOGT &

SCHRAMM 1991, CHAPMAN 1995). Wie aus den folgenden Ausführungen ersichtlich wird, sind aber gerade die ökologischen Faktoren für die Verbreitung der Arten verantwortlich.

Die Gattung *Fucus* wird nach LÜNING (1985) den arktisch-kaltgemäßigten Algenarten zugeordnet. Für Mitteleuropa werden zur Zeit sechs Arten beschrieben, von denen *Fucus vesiculosus*, *F. serratus*, *F. spiralis* sowie *F. evanescens* im Bereich der Deutschen Bucht und der westlichen Ostsee verbreitet sind (vgl. LÜNING 1985, KAMINSKI et al. 1996, KORN-MANN & SAHLING 1977, 1983, 1994) und deshalb im Rahmen der vorliegenden Untersuchung von besonderem Interesse sind.

Der im Rahmen der Umweltprobenbank als Zielart gesammelte ***Fucus vesiculosus*** ist in Mitteleuropa von der galizischen Küste bis in den Bereich des Weißen Meeres verbreitet (vgl. Abb. 49). Ebenso werden die Küsten Großbritanniens und Islands besiedelt. In der Ostsee tritt *F. vesiculosus* bis ca. 62° nördlicher Breite auf. KALVAS & KAUTSKY (1998) geben als Ursache dieser nördlichen Verbreitungsgrenze im Baltikum eine Salinität von unter 4,5 ‰ an, ab der sich *F. vesiculosus* nicht mehr sexuell fortzupflanzen vermag. Das lückenlose Auftreten an den sonstigen Küsten Mitteleuropas wird nach Angaben von MCLACHLAN & BIDWELL (1983) auf einen Anpassungsmechanismus der Eier zurückgeführt. Die Tatsache, dass die Eier Photosynthese betreiben und deshalb für mehrere Tage überleben können sowie die Eigenschaft, dass die Antherozoiden ebenfalls mehrere Stunden überleben können, ermöglicht eine vergleichsweise weite und effektive Verdriftung der Nachkommen. Aufgrund seines starken Rückgangs und derzeit lückigen Vorkommens im deutschen Bereich der Ostsee wird *F. vesiculosus* nach der Roten Liste der Makroalgen der Ostsee mittlerweile als gefährdet (Kategorie 3) eingestuft (KAMINSKI et al. 1996, SCHORIES et al. 1996).

Fucus serratus weist eine sehr ähnliche Verbreitung auf. Allerdings siedelt *F. serratus* etwas tiefer als *F. vesiculosus*, was insbesondere in flachen Wattenmeerbereichen zu einer lückigeren Verbreitung führt. Auch *F. serratus* besiedelt die europäischen Küsten zwischen Galizien und dem Nordkap, wenngleich er im Bereich der Biskaya, SW-Englands, Nordirlands, der Deutschen Bucht sowie östlich der dänischen Inseln nicht bzw. nur sehr vereinzelt anzutreffen ist (vgl. Abb. 50). Mit Ausnahme der sehr großen Bestände von *F. serratus* in Helgoland (vgl. MUNDA & KREMER 1997) und kleinerer Vorkommen in der Kieler Bucht sind an der deutschen Küste nur sehr selten Individuen von *F. serratus* nachzuweisen. Dementsprechend wird er zur Zeit auf der Roten Liste der Makroalgen der Ostsee als stark gefährdet kategorisiert (Kategorie 2) (KAMINSKI et al. 1996, SCHORIES et al. 1996). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass *F. serratus* beispielsweise von ARRONTES (2002) als sehr expansive Art beschrieben wird, die sich zur Zeit in Nord-Spanien stark ausbreitet und hier *F. vesiculosus* zu verdrängen vermag (vgl. auch STEEN & SCROSATI 2004).

Die dritte Art dieser nah verwandten Gruppe, ***Fucus spiralis***, zeigt im Vergleich zu *F. serratus* ein wesentlich stetigeres Vorkommen (vgl. BÖRGESEN 1902, 1909). Abb. 51 gibt eine annähernd lückenlose Verbreitung von *F. spiralis* von Nordafrika bis zum Nordkap an, inklusive Großbritannien und Island. Unterbrochen wird diese Linie im Bereich der dänischen Inseln und Süd-Schwedens, was noch Mitte der 1980er dazu führte, dass *F. spiralis* nicht für die Ostsee beschrieben wurde (vgl. LÜNING 1985). Diese Darstellung entspricht auch den Angaben von MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH (1956), die für Mitte der 1950er lediglich *F. vesiculosus* und *F. serratus* als in der Ostsee heimisch angeben. Obwohl genaue Daten hierzu fehlen, geht man aufgrund von Einzelfunden heute davon aus, dass *F. spiralis* zumindest in den westlichen Bereich der Ostsee eingewandert ist. Aufgrund ihrer geringen Individuendichte wird sie auf der Roten Liste der Makroalgen der Ostsee als gefährdet (Kategorie 3) geführt (KAMINSKI et al. 1996, SCHORIES et al. 1996).

Als Sonderfall muss im Rahmen dieser Aufzählung der nach LÜNING (1985) dem amphiozeanischen Verbreitungstyp zugeordnete ***Fucus evanescens*** gelten. Wie in Kap. 2.2.3 erläutert werden wird, galt *F. evanescens* lange Zeit als Unterart von *Fucus distichus* (vgl. Rice & Chapman 1985). Wenngleich auch die systematische Zuordnung dieser Art bzw. Unterart nicht hinreichend geklärt ist, gehen die meisten Autoren heute davon aus, dass es sich um eine eigenständige Art handelt. Wie aus Abb. 52, die die Verbreitung des gesamten *F. distichus*-Komplexes aufzeigt, hervorgeht, ist *F. evanescens* an den Küsten Europas nur partiell verbreitet. Dichtere Vorkommen beschränken sich nach LÜNING (1985) auf den Bereich von Süd-Schweden bis zum Weißen Meer sowie auf Island. Einzelfunde sind für die dänischen Inseln, Nord-Dänemark sowie den Norden Großbritanniens beschrieben. Aber auch hier entsprechen die Verbreitungskarten nicht mehr dem aktuellen Stand der Forschung. SCHUELLER & PETERS (1994) beschreiben nämlich einen Mitte der 1990er Jahre stattfindenden Einwanderungsschub von *F. evanescens* im Bereich der Kieler Bucht. Die Autoren machen hierfür insbesondere die Toleranz der Art gegenüber niedrigen Salzgehalten verantwortlich. Sie geben an, dass *F. evanescens* auch bei Salinitäten von 11 psu (*practical salinity units*) reproduziert. Da *F. evanescens* bisher lediglich in den schleswig-holsteinischen Bereich der Ostsee eingewandert ist und bisher noch kein Nachweis für den Bereich von Mecklenburg-Vorpommern vorliegt, wird er auf der aktuellen Roten Liste der Makroalgen der Ostsee nicht geführt und gilt somit als zur Zeit nicht gefährdet (KAMINSKI et al. 1996, SCHORIES et al. 1996).

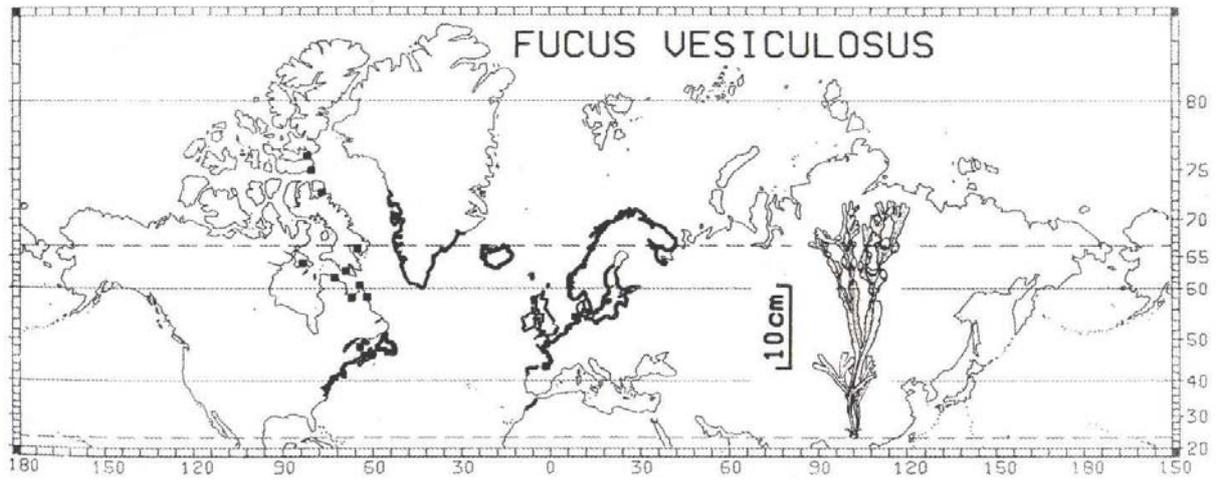


Abb. 49: Verbreitung von *Fucus vesiculosus* (aus LÜNING 1985)

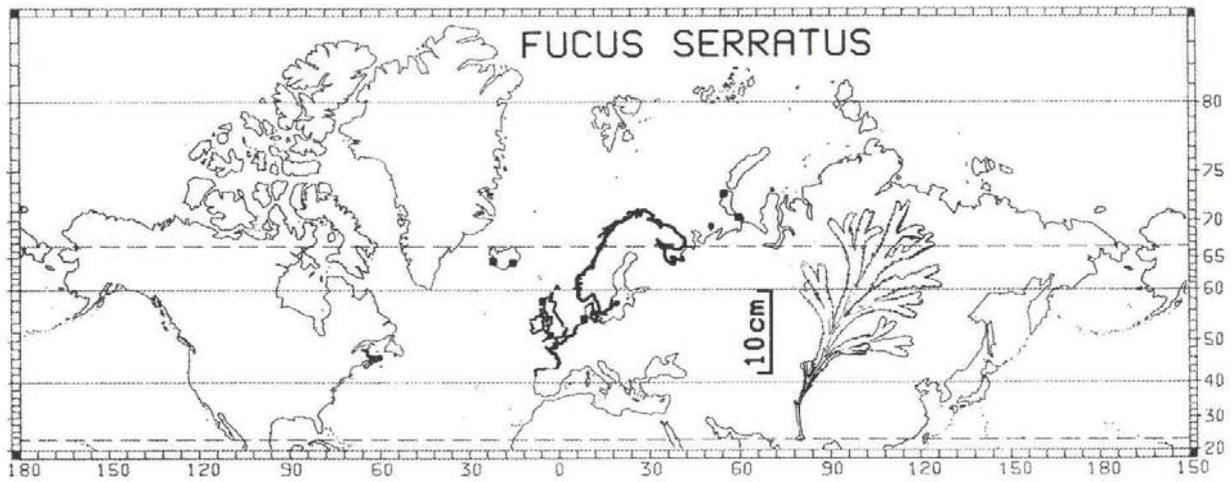


Abb. 50: Verbreitung von *Fucus serratus* (aus LÜNING 1985)

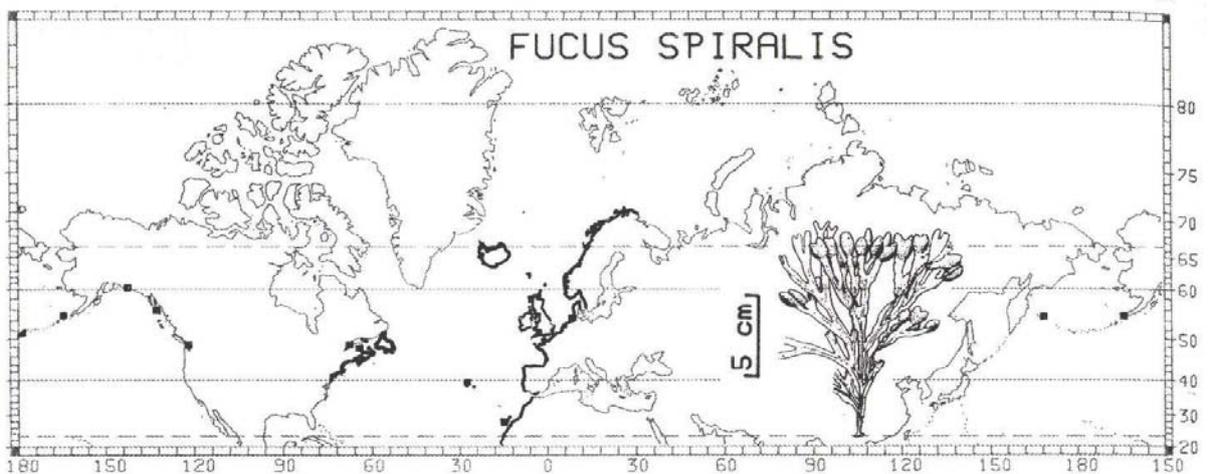


Abb. 51: Verbreitung von *Fucus spiralis* (aus LÜNING 1985)

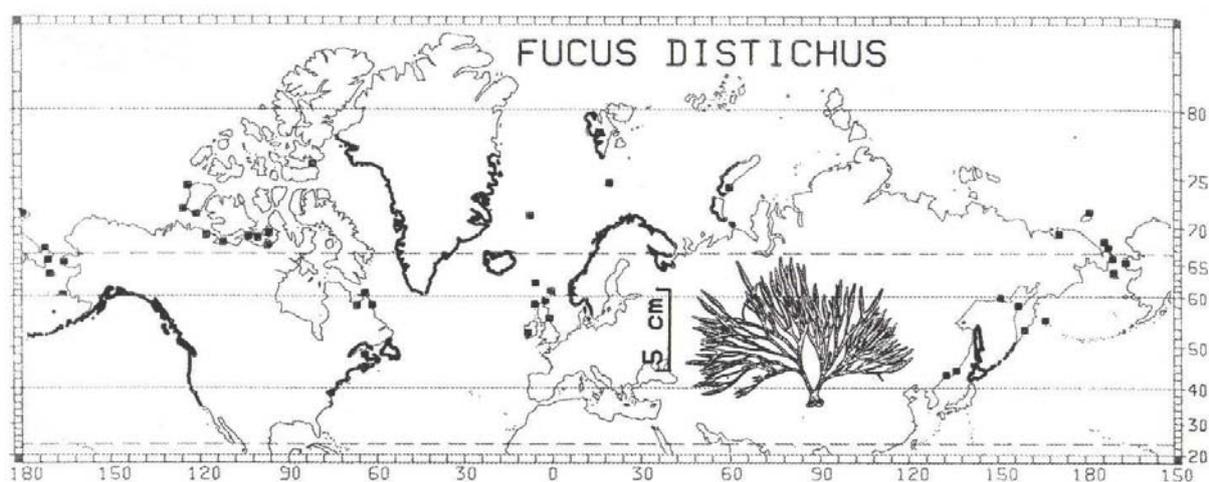


Abb. 52: Verbreitung von *Fucus (distichus) evanescens* (aus LÜNING 1985)

Wenn die einzelnen Arten sich auch hinsichtlich ihrer Siedlungstiefe unterscheiden, kommen sie lokal an gemeinsamen Küstenabschnitten vor. Im Falle sympatrischen Auftretens siedeln die drei erstgenannten Arten – insbesondere in felsigen und somit steileren Küstenabschnitten – in charakteristischen **Zonierungen** auf (vgl. SCHONBECK & NORTON 1978). *F. vesiculosus* gilt dabei als typische Art der Wasserwechselzone ab 0,5 m unterhalb der Flutlinie (vgl. EBLING et al. 1960). Im ständig überfluteten Bereich fehlt er, da er hier entweder durch *Laminaria spec.* oder durch *F. serratus* verdrängt bzw. ersetzt wird (vgl. ZANEVELD 1937, KALVAS & KAUTSKY 1993, MALM & KAUTSKY 2003). *F. spiralis* hingegen wird meist in die höchsten Lagen der Wasserwechselzone abgedrängt (vgl. GIBB 1950, HAYWARD et al. 1966). Erwähnt werden muss aber in diesem Zusammenhang, dass gerade in stark süßwasserbeeinflussten Küstenabschnitten und zudem in der Ostsee aufgrund fortschreitender Eutrophierung die vertikale Verbreitung der Arten stark beeinträchtigt wurde. Für *F. vesiculosus* ist beispielsweise für die Ostsee bekannt, dass die Siedlungstiefe wesentlich von der Lichtdurchflutung abhängig ist (vgl. BÄCK & RUUSKANEN 2000) und deswegen heute lediglich Flachwasserbereiche mit ausreichender Lichtdurchflutung besiedelt werden (vgl. KAUTSKY et al. 1986, VOGT 1988, MALM et al. 2001).

Wenn auch durch Untersuchungen von WAERN (1952) sowie MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH (1956) detaillierte Kenntnisse über das Wachstum und die Geotypen von *F. vesiculosus* sowie den anderen Arten der Gruppe vorliegen, wurde die Autökologie der Gruppe nur sehr selten beachtet. Wie aus den vorangehenden Beschreibungen deutlich wurde, hängt sowohl die großräumige als auch die lokale Verbreitung der Arten von einigen wesentlichen **ökologischen Kriterien** ab, die in der Folge beschrieben werden.

Gerade vor dem Hintergrund des Vergleichs von Arten, die in Atlantik, Nord- und Ostsee auftreten, stellt die Ostsee einen Sonderfall hinsichtlich der Verbreitungskriterien dar. Zum

einen sind die Individuen hier einem deutlich geringeren **Salzgehalt** ausgesetzt und zum anderen sind sie annähernd zeitlebens submers, was letztlich beides Einfluss sowohl auf die Verbreitung als auch auf den Stoffhaushalt und somit auch auf die Morphologie der Thalli hat (vgl. auch Kap. 2.2.2). So beschreibt beispielsweise CHAPMAN (1995), dass die geringere Salinität der Ostsee eine geringere Photosyntheserate von *F. vesiculosus* im Vergleich zur Nordsee nach sich zieht (vgl. auch SKENE 2004). Nach BÄCK et al. (1991) beeinflusst dies aber nicht allein die Stoffwechselraten, sondern generell die Lebensfähigkeit von *Fucus*-Individuen. So zeigte sich in Transplantationsversuchen, dass Individuen sowohl der Nord- als auch der Ostsee, die in entsprechende Salinitäten transplantiert wurden, mit starkem Rückgang im Wachstum reagierten. Die den geringeren Salinitäten der Ostsee ausgesetzten Nordsee-*Fucaceen* starben sogar ab (vgl. BÄCK et al. 1991). RUSSEL (1987) geht in diesem Zusammenhang davon aus, dass sich die Ostsee-Individuen an die Bedingungen mittlerweile evolutiv angepasst haben müssen. Dabei bezieht er sich nicht nur auf die Anpassung an geringere Salzgehalte, sondern auch an die kürzeren Wachstumsperioden und die geringere Lichtintensität (vgl. KALVAS & KAUTSKY 1993). Aktuell geht man davon aus, dass die Ostsee-*Fucaceen* versprengte Randgruppen der Nordsee-Populationen darstellten, die sich im Laufe ihrer Evolution an die Brackwasserbedingungen angepasst haben. Dies äußert sich nach ANDERSSON et al. (1992) heute in einem **geringeren Grad der Zygotenreifung** und in **geringeren Wachstumsraten der Embryos**. Vor dem Hintergrund des Vergleichs von Stoffgehalten dieser Populationen ist besonders bemerkenswert, dass ANDERSSON et al. (1992) für die Ostsee-Populationen von einer **erhöhten Sensitivität für zusätzliche Stressfaktoren**, wie beispielsweise der Stoffbelastung, ausgeht.

Dass die in der **Ostsee** siedelnden Individuen annähernd **zeitlebens submers** leben, die der **Nordsee** aber größtenteils **periodisch trocken fallen**, stellt ein weiteres zu beachtendes Kriterium dar. Wesentlich ist dabei, dass das Trockenfallen physiologischen Stress bedeutet. Nach Untersuchungen von CHAPMAN (1995) erhöht sich aber die Photosyntheserate der feuchten Pflanzen, die der Sonne direkt ausgesetzt sind, um das bis zu 6-fache (vgl. SKENE 2004). Verkompliziert wird dieses Phänomen dadurch, dass ab einem bestimmten Austrocknungsgrad die Photosynthese komplett eingestellt wird, da fucoide Algen keine Wasserrückhaltemechanismen haben. *F. vesiculosus* verlor in diesbezüglichen Untersuchungen innerhalb von dreißig Minuten 92% des Gewebewassers (vgl. BEER & KAUTSKY 1992). DRING & BROWN (1982) geben in diesem Zusammenhang an, dass sich *F. serratus* und *F. vesiculosus* desselben Standortes hinsichtlich des „Erholens“ der **Photosyntheseraten** nach Trockenfallen signifikant unterscheiden (vgl. CHAPMAN 1995, KAWAMITSU & BOYER 1999). Des Weiteren konnten HURD & DRING (1990, 1991) insbesondere im Vergleich von *F. spiralis* und *F. serratus* neben Unterschieden im Photosynthese-Apparat auch Unterschiede in der Phosphataufnahme-Kapazität und somit im **Phosphat-Kreislauf** nachweisen. Vor diesem Hintergrund scheint es nur allzu verständlich, dass THOMAS et al. (1987) sogar

von **Unterschieden in der Aufnahme mineralischer Nährstoffe** ausgehen. Letztlich sind alle stoffwechselbedingten Faktoren somit von der Standorthöhe und dadurch von der Trockenfalldauer abhängig (vgl. SCHONBECK & NORTON 1978, CHAPMAN 1995).

Letztlich ist die Verbreitung der Fucaceen auch stark von den **Wassertemperaturen** bzw. dem Zusammenspiel von Wassertemperatur und Salzgehalt abhängig. *F. vesiculosus* zählt beispielsweise zu der amphiatlantischen temperaten Gruppe, bei der die Resistenz der Algen wesentlich von der Salinität abhängig ist. RUSSELL (1987) gibt in Untersuchungen zum Temperaturoptimum einen tolerierbaren Bereich von 5°C bis 20°C (August-Isotherme) an. Extremere Temperaturen können allerdings bei optimaler Salzkonzentration (34 Promille) ebenfalls überlebt werden. Bemerkenswert ist, dass die Frostresistenz bei trockenfallenden Individuen ansteigt (vgl. RUSSELL 1987).

2.2.2 Morphologie/Biometrie

Die Arten der Fucaceen zeichnen sich durch eine große phänotypische Variabilität aus, was insgesamt für die Gruppe der Makroalgen als typisch angesehen wird (vgl. u.a. BAKER & BOHLING 1916, NAYLOR 1936, FRITSCH 1959, RUSSELL 1979, 1987, NORTON et al. 1981, KALVAS & KAUTSKY 1993, CHAPMAN 1995, MUNDA & KREMER 1997, RUUSKANEN et al. 1999, RUUSKANEN & BÄCK 1999). Bereits von COTTON (1912) wurde beschrieben, dass strandnahe Individuen von *F. vesiculosus* sich durch wenige oder überhaupt keine Vesikel auszeichnen, was ihn dazu veranlasste, die Form als *Fucus var. evesiculosus* zu beschreiben (vgl. auch KNIGHT & PARKE 1950). Insbesondere die **Zahl der Vesikel**, die **Thallusform** sowie das **Fehlen einer Haftscheibe** führten dazu, unterschiedliche Phänotypen zu beschreiben. Mittlerweile liegen zahlreiche Untersuchungen zu Faktoren vor, die für Unterschiede in der morphologischen Ausprägung eines Thallus verantwortlich gemacht werden, generell gültige kausale Zusammenhänge sind allerdings nicht bekannt. Im Folgenden werden die wesentlichsten Kriterien beschrieben.

Charakterisiert ist *F. vesiculosus* durch die namensgebenden, mit einem Gas-Gemisch gefüllten Vesikel, von denen vermutet wird, dass sie dem Thallus genügend Auftrieb verleihen sollen, um ihn vor Verletzungen durch Reibung auf dem Untergrund zu schützen. Hierbei handelt es sich allerdings um ein sehr variables Merkmal, das nicht in allen Fällen eine exakte Artdetermination erlaubt. So unterliegt es – ähnlich der allgemeinen **Thallusform** – in hohem Maße äußeren Faktoren. Als verantwortliche Faktoren werden hauptsächlich die Salinität des umgebenden Gewässers und die Exposition der Algen gegenüber dem Wellenschlag angegeben. So beschreiben beispielsweise JORDAN & VADAS (1972) und RUSSELL (1979), dass die **Salinität** die Morphologie von *F. vesiculosus* wesentlich zu beeinflussen vermag. Nach ihren Untersuchungen sind sowohl die Anzahl der Vesikel als

auch der Grad der Verästelung der Phylloide von der Salinität abhängig. Die Konsequenz dieser Erkenntnis war die Neubeschreibung zweier als *F. vesiculosus linearis* bzw. *F. v. vesiculosus* bezeichneten Unterarten. KALVAS & KAUTSKY (1998) weisen in diesem Zusammenhang darauf hin, dass eine geringe Salinität sich dahingehend auswirkt, dass die Individuen durch kürzere Thalli und kürzere Stängel gekennzeichnet sein sollen. Wesentlich häufiger wird die Abhängigkeit des Phänotyps von der **Exposition** der Alge gegenüber dem Wellenschlag diskutiert (vgl. MOSS 1948, 1950, BURROWS & LODGE 1951, JORDAN & VADAS 1972). Wenn MUNDA & KREMER (1997) diese Theorien für Helgoländer *Fucus*-Individuen auch nicht belegen konnten, beschreiben zahlreiche Autoren einen solchen Zusammenhang. Stellvertretend sei die schwedische Arbeitsgruppe um S. Bäck genannt, die feststellte, dass sich an höher gelegenen Standorten meist kleinere Pflanzen mit schmälere Wedel fanden, die sich zusätzlich meist durch das Fehlen der charakteristischen Vesikel auszeichneten (BÄCK 1993). Nach RUSSEL (1987) weist der exponiertere Typ eine wesentlich stärkere Verzweigung auf (vgl. auch DAVIES 2002). Weitergehende Betrachtungen zur morphologischen Variation von *F. vesiculosus* finden sich bei KALVAS & KAUTSKY (1993).

Demnach kann die **Variation in der Vesikelbildung** sowohl auf unterschiedliche **Salzgehalte** als auch auf die jeweilige **Exposition** zurückgeführt werden. Verkompliziert wird dieser Zusammenhang dadurch, dass sich die blasenlose Form von *F. vesiculosus* von **Helgoland** morphologisch von der blasenlosen Form Westeuropas, wie sie von BURROWS & LODGE (1951) beschrieben wird, unterscheidet und eher Gemeinsamkeiten mit der Ostsee, die dauerhaft submers ist und geringere Salzgehalte ertragen muss, zeigt (vgl. LEVRING 1940, WAERN 1952, MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH 1956, OVERBECK 1956, KAUTSKY et al. 1986, 1992). Nach MUNDA & KREMER (1997) wird dieser Typus aufgrund seiner schmälere Wedel als eigenständig betrachtet. Wie bereits angemerkt, sind die Fucaceen der **Ostsee** anderen Umweltbedingungen ausgesetzt als die der Nordsee. Die Gesamtheit der Faktoren (Salzgehalt, Überflutung, Eutrophierung u.a.) führt letztlich auch dazu, dass die Ostsee-Populationen morphologische Eigenheiten entwickelt haben (vgl. BÄCK et al. 1991, KALVAS & KAUTSKY 1993). Am Beispiel von *F. vesiculosus* werden von MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH (1956) für strandnahe Populationen blasenarme bis -lose Typen beschrieben, obwohl sie dauerhaft überflutet sind. Im Gegensatz dazu zeichnen sich Tiefenwasserformen durch Blasenreichtum aus und sind entgegen den Nordsee-Populationen durch zwei Fruktifikationsphasen (Herbst und Frühjahr) gekennzeichnet. Die Frühjahrsfruktifikation fehlt bei der Strandform und bei der zusätzlich beschriebenen "Boddenform", die als zwergwüchsig, rein vegetativ vermehrend und vermutlich endemisch beschrieben wird (MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH 1956). Diese Boddenformen zeichnen sich zudem auch durch einen erhöhten Gehalt an "fetten Ölen" aus, was wahrscheinlich auf einer Störung der normalen Stoffwechselfähigkeit beruht (MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH 1956).

Ein weiteres Merkmal morphologischer Differenzierung stellen **Ausbildung und Reiferythmus** der für die Reproduktion zuständigen **Rezeptakel** dar. BÄCK et al. (1993), die sich mit der morphologischen und biologischen Variation der Rezeptakel von *F. vesiculosus* beschäftigten, waren in der Lage, wesentliche Unterschiede in deren Morphologie zwischen Nord- und Ostsee-Populationen nachzuweisen. Die Autoren nahmen diese Variationen zum Anlass, auf eine genetische Differenzierung der Art in den beiden Meeren rückzuschließen.

Neben Thallusform, fehlenden Vesikeln und der unterschiedlichen Ausbildung der Rezeptakel sind aber auch weitere morphologische Varianten beschrieben. Ein Extremfall stellt sicherlich die auch im Rahmen der Routine-Probenahmen der Umweltprobenbank des Bundes berücksichtigte Population von **Sylt-Königshafen** dar (vgl. Abb. 53). Hier siedelt *F. vesiculosus* ausnahmslos auf Miesmuschelbänken, wo der Thallus an den Byssusfäden der Miesmuscheln anhaftet und die ansonsten charakteristische **Haftscheibe nicht ausgebildet** wird. Des Weiteren zeichnet sich diese Population durch **rein vegetative Vermehrung** aus, die nur selten angelegten Rezeptakel erreichen nicht das Reifestadium. Diese Vermehrungsstrategie funktioniert hier, weil die Algen im unteren Thallus-Bereich überdurchschnittlich viele **Adventivsprosse** verschiedener Größe ausbilden (vgl. NIENBURG 1927). Die Funktion der lediglich hier anzutreffenden **punktartigen Wucherungen** an den Adventivsprossen ist bisher ungeklärt. Zuletzt **fehlen** auch hier die **namengebenden Vesikel**. NIENBURG (1927) beschreibt schließlich auch noch eine starke Tendenz zum **schraubigen Drehen** des Thallus, was prinzipiell für *F. vesiculosus* als unüblich angesehen werden kann (vgl. Abb. 53). Wenn auch durch die Untersuchungen von NIENBURG (1925, 1927, 1930) und JORDAN & VADAS (1972) deutlich gemacht werden konnte, dass diese eigentümliche Morphologie auf die Lebensgemeinschaft von *F. vesiculosus* mit *Mytilus edulis* zurückzuführen ist, steht eine umfassende Erklärung für diese spezielle morphologische Variante zur Zeit noch aus. Es konnte bisher auch nicht geklärt werden, ob diese "morphologische Andersartigkeit" genetischen Ursprungs ist und somit genetische Differenzierungen zwischen diesem und den sonstigen „Ökotypen“ bestehen (vgl. u.a. NIENBURG 1925, JORDAN & VADAS 1972, LECLERC et al. 1998). Bemerkenswert sind jedenfalls die Ergebnisse von PARUSEL (1991), der belegt, dass die Individuen des Sylter Königshafens von der Lebensgemeinschaft mit *M. edulis* profitieren. Die durch die Filtriertätigkeit der Muscheln hervorgerufene Nährstoffanreicherung führt im vergleichsweise nährstoffarmen Sommer zu einem deutlich erhöhten Wachstum der Algen.

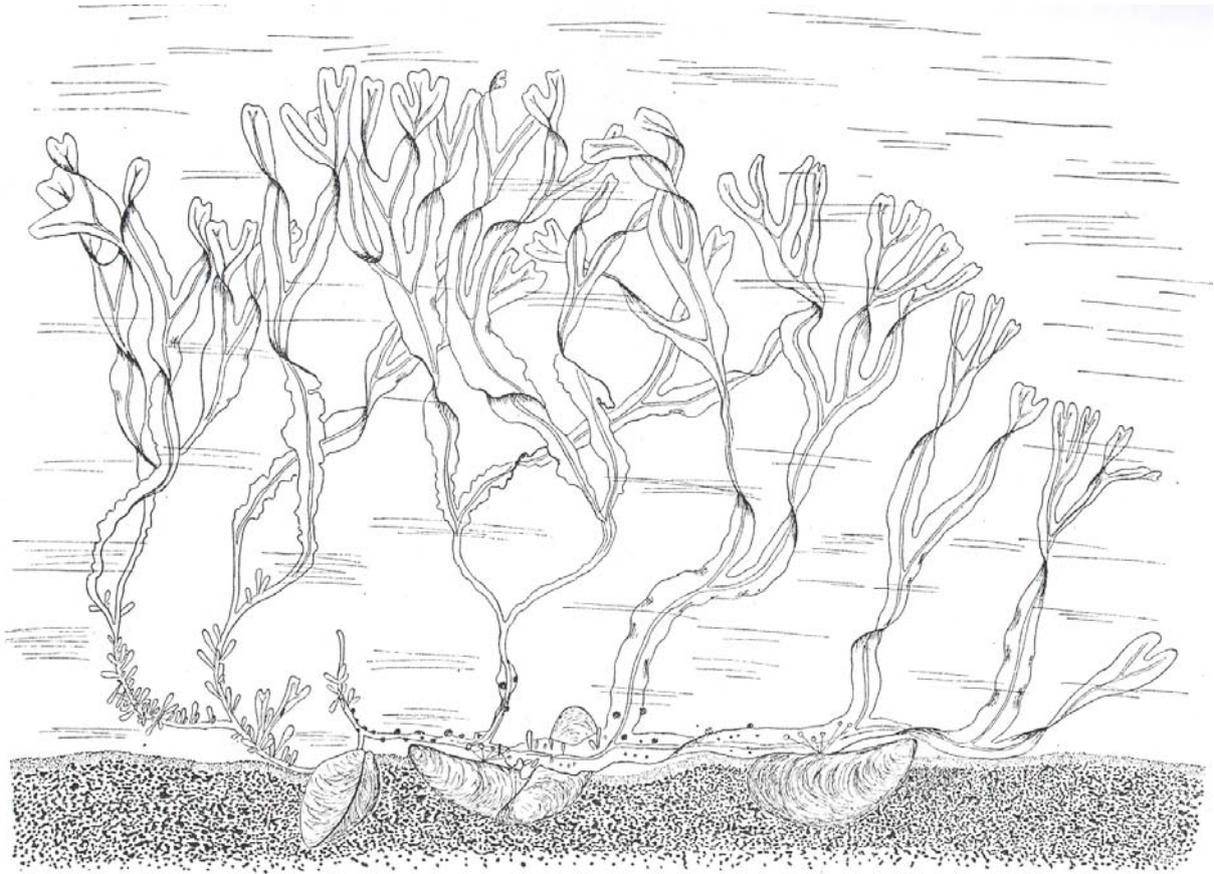


Abb. 53: Schematische Darstellung der *Fucus*-Individuen aus dem Wattenmeerbereich "Königshafen" auf Sylt (aus NIENBURG 1927)

Wenn sich die meisten morphologischen Untersuchungen zu fucoiden Algen auch mit *F. vesiculosus* beschäftigen, sind auch die übrigen Vertreter dieser Gruppe für ihre große morphologische Plastizität bekannt. So sei hier zumindest erwähnt, dass für *F. serratus* Individuen von Helgoland beschrieben wurden, bei denen die charakteristische Zähnung nicht nachgewiesen werden konnte und somit hier ein "ungezählter" Ökotyp auftritt (MUNDA & KREMER 1997).



Abb. 54: Schematische Darstellung von *F. vesiculosus* (oben links), *F. serratus* (oben rechts), *F. spiralis* (unten links) und *F. (distichus) evanescens* (unten rechts) (aus ÅSEN 1980)

2.2.3 Systematik und genetische Differenzierung

Die Familie der **Fucaceae** setzt sich nach der Liste des Integrated Taxonomic Information System (ITIS), das von dem United States Department of Agriculture (USDA), der Environmental Protection Agency (EPA), der National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) und dem Smithsonian Institute geführt wird, neben der Gattung *Fucus* LINNÉ 1758 (Phaeophyceae, Fucales) aus den mit jeweils zwei Arten auftretenden Gattungen *Ascophyllum*, *Hesperophycus*, *Pelvetia* und *Pelvetiopsis* zusammen. Aufbauend auf zahlreichen morphologischen und ökologischen Kriterien werden der Gattung ***Fucus*** (Taxonomische Serien-Nr. 11334 nach ITIS 2004) folgende Arten zugeordnet¹:

- *Fucus ceranoides*
- *Fucus distichus*
- *Fucus evanescens*
- *Fucus gardneri*
- *Fucus lutarius*
- *Fucus muscoides*
- *Fucus serratus*
- *Fucus spiralis*
- *Fucus vesiculosus*

Die sehr ausgeprägte morphologische Variation der Arten hat zu zahlreichen taxonomischen Unsicherheiten und Ungeklärtheiten geführt (vgl. FRITSCH 1959, POWELL 1960, 1963, NORTON & MATHIESON 1983), was letztlich auch dadurch deutlich wird, dass WALLACE et al. (2004) trotz der ITIS-Liste von lediglich acht Arten ausgehen. Die heutige Artbeschreibung beruht nach POWELL (1963) auf der Unterscheidung monözischer und diözischer Arten. SERRÃO et al. (1999a) argumentieren dagegen, dass sexuelle Charakteristika als zu simple Mechanismen, die sich zudem auch im Laufe der Evolution mehrmals geändert haben können, nicht zur systematischen Beschreibung herangezogen werden dürfen (vgl. DAVIES 2002).

Neben der zuvor bereits beschriebenen **morphologischen Vielfalt** scheinen aber auch **genetische Unterschiede** zwischen den Arten bzw. Populationen eine Rolle zu spielen. So haben zum Beispiel ANDERSON & SCOTT (1998) einige unterscheidbare Morphotypen von *F. spiralis* in einer einzigen britischen Population vorgefunden und angenommen, dass sie eher genetisch distinkte Formen zu sein scheinen als phänotypische Varianten. MUNDA & KREMER

¹ im Taxonomy Browser des National Center for Biotechnology Information (NCBI) wird des Weiteren noch *Fucus virsoides* als eigenständige Art geführt.

(1997) schlossen Ähnliches bei der Untersuchung von *F. vesiculosus* von Helgoland, als sie Individuen eines blasenlosen bzw. mit wenigen Blasen versehenen Typs gemeinsam mit Individuen eines normalwüchsigen, mit vielen Blasen ausgestatteten Typs vorfanden.

Aufgrund der Tatsache, dass verschiedene *Fucus*-Arten häufig sympatrisch auftreten, kann auch eine **Hybridisierung** zwischen Arten eine mögliche Erklärung für die beobachtete morphologische Vielfalt darstellen. Wie von EVANS (1962) nachgewiesen, weisen alle *Fucus*-Arten eine identische Chromosomenanzahl auf ($2n = 64$). Dies kann als Hinweis für eine erfolgreiche Introgression der Gruppe gewertet werden (vgl. EVANS 1962, SCOTT & HARDY 1994). Dies brachte beispielsweise auch MCLACHLAN et al. (1971) dazu anzunehmen, dass die morphologische Variation von vier untersuchten *Fucus*-Arten zu einem größeren Anteil auf Hybridisierungen zurückzuführen war als auf die ursächlich verantwortlich gemachten Umweltbedingungen. Diese Aspekte belegen, dass die taxonomische Gliederung der Gattung noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden kann, sondern, dass es sich um eine **Artengruppe** handelt. Durch genetische Arbeiten wurde weiterhin belegt, dass es sich um eine in jüngster Zeit entwickelte Gruppe handelt, deren vollständige Aufsplitterung noch nicht abgeschlossen ist (vgl. auch BURROWS & LODGE 1951, POWELL 1960, 1963, LECLERC et al. 1998, SERRÃO et al. 1999b, DAVIES 2002). Bekräftigt werden diese Annahmen durch zahlreiche erfolgreiche Kreuzungsversuche, wie sie von BOLWELL et al. (1977), MATHIESON et al. (1981) und COYER (2002a, 2002b) beschrieben wurden. Diese Studien lassen den Schluss zu, dass gewisse Barrieren Hybridisierungen zwar behindern, diese aber mit zunehmendem Alter des Eies uneffektiver werden (BOLWELL et al. 1977). BONEY (1966) und GREEN et al. (1990) geben in diesem Zusammenhang an, dass außerdem die von den Eiern freigesetzten Spermien-Lockstoffe nicht bloß artspezifisch agieren, sondern artübergreifend wirksam sind (vgl. COOK et al. 1951). Ein weiterer Aspekt wurde von BERNDT et al. (2002) betrachtet: Nach Untersuchungen von SERRÃO et al. (1996) ist bekannt, dass die Gameten-Entlassung unter besonders turbulenten Wasserbedingungen beschränkt ist. BERNDT et al. (2002) fanden aber diesbezüglich heraus, dass das Potenzial zur Hybridisierung gerade bei diesen lange zurückgehaltenen und überreifen Gameten besonders hoch ist. Somit scheint dieses Hybridisierungspotenzial zur Strategie der Weitergabe der Erbinformation zu gehören.

Der Nachweis von **Hybridisierungen im Freiland** ist mittlerweile durch eine Vielzahl unterschiedlicher Untersuchungsmethoden erbracht worden: Morphologisch (vgl. u.a. THURET 1854, KNIEP 1925, BURROWS & LODGE 1951, SCOTT & HARDY 1994, ANDERSSON & SCOTT 1998), chemisch (vgl. HARDY et al. 1998) und mittels genetischer Untersuchungen (vgl. u.a. COYER et al. 2002a, 2002b, 2003). Trotz dieser Studien ist die Häufigkeit von Hybridisierungen und das Ausmaß des Genflusses zwischen verschiedenen *Fucus*-Arten größtenteils unbekannt, auch wenn Hybridisierungen zwischen *F. vesiculosus* und den beiden mit ihm nah verwandten Arten *F. serratus* und *F. spiralis* mittlerweile häufig diskutiert

und beschrieben werden (vgl. MATHIESON et al. 1981, SERRÃO et al. 1999a, 1999b, DAVIES 2002, vgl. Tab. 30).

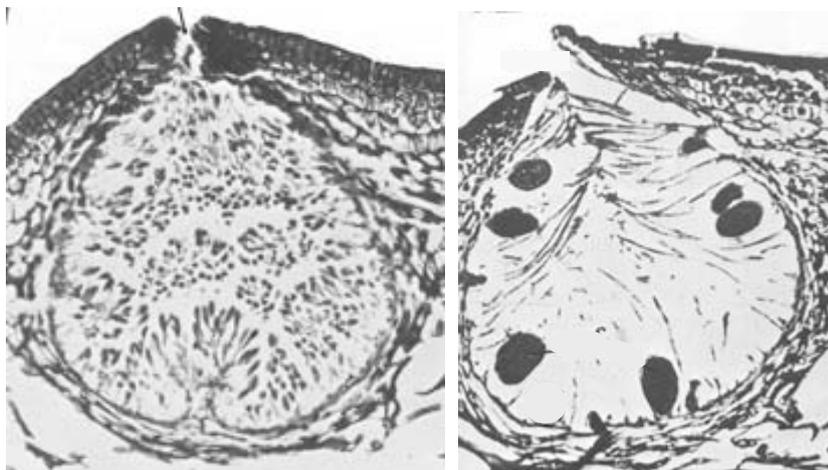
Tab. 30: Auswahl von Untersuchungen zu Hybridisierungen innerhalb der Gattung *Fucus*

Hybridisierung zwischen	beschrieben von
<i>F. vesiculosus</i> und <i>F. serratus</i>	THURET 1854, SAUVAGEAU 1909, KNIEP 1925, BURROWS & LODGE 1951, SEOANE-CAMBA 1966, BOLWELL et al. 1977, SCOTT & HARDY 1994, MARSDEN et al. 1984, HULL et al. 2001, EDWARDS et al. 1997, ROUSSEAU et al. 1997, LECLERC et al. 1998, COYER et al. 2002a, 2002b
<i>F. vesiculosus</i> und <i>F. spiralis</i>	SAUVAGEAU 1909, STOMPS 1911, KNIEP 1925, BURROWS & LODGE 1951, SCOTT & HARDY 1994, WALLACE et al. 2004
<i>F. serratus</i> und <i>F. spiralis</i>	BURROWS & LODGE 1951
<i>F. serratus</i> und <i>F. evanescens</i>	COYER et al. 2002a, 2002b
<i>F. spiralis</i> und <i>F. ceranoides</i>	SAUVAGEAU 1908, GARD 1910
allg. Beschreibung der Hybridisierung verschiedener Arten	LEVRING 1940, MOSS 1948, 1950, KNIGHT & PARKE 1950, BURROWS & LODGE 1951, WAERN 1952, BAUCH 1954, MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH 1956, OVERBECK 1956, POWELL 1963, KAUTSKY et al. 1986, 1992, BÄCK et al. 1991, KALVAS & KAUTSKY 1993

Aufgrund der großen morphologischen Variabilität der Arten wird heute allgemein anerkannt, dass eine Artdefinition nach rein morphologischen Gesichtspunkten nicht eindeutig zielführend ist. In diesem Zusammenhang nehmen beispielsweise SCOTT & HARDY (1994) an, dass Hybride wahrscheinlich häufiger anzutreffen sind als „richtige“ Arten (vgl. auch BURROWS & LODGE 1951).

Wenn auch ein Gen-Austausch zwischen den einzelnen *Fucus*-Arten durch den hohen Grad an Selbstbefruchtung und durch zeitliche Unterschiede im Zeitpunkt der Gametenreife und -entlassung theoretisch gehemmt ist (KALVAS & KAUTSKY 1993), werden reproduktionsfähige Hybride nachgewiesen. Die Besonderheit in der **Reproduktionsbiologie** besteht darin, dass bei der diözischen Art *F. vesiculosus* die Gametenbildung im Wesentlichen im Frühjahr und im Sommer erfolgt, bei *F. serratus* im Herbst und Winter; somit bleiben sie saisonal voneinander isoliert (vgl. KNIGHT & PARKE 1950, COOK et al. 1951, BÄCK et al. 1991). Letztere zeigen aber eine größere Variabilität hinsichtlich der Zeiten und eine größere Abhängigkeit vom Standort, da in geschützter Lage die Reproduktion früher beginnt (KNIGHT & PARKE 1950). Auch MALM et al. (2001) weisen darauf hin, dass dieses Phänomen lokal sehr unterschiedlich ausgeprägt sein kann (vgl. auch SCOTT & HARDY 1994, DAVIES 2002).

Abb. 55: Querschnitt durch einen männlichen (links) und einen weiblichen Konzeptakel (rechts) von *F. vesiculosus* (Aufnahme: Joseph Fourier Universität, Grenoble)



Trotz der Kenntnis von häufigen Hybridisierungen liegen zur Zeit nur wenige Untersuchungen vor, in denen mit Hilfe moderner populationsgenetischer Methoden Freilandpopulationen hinsichtlich ihrer artspezifischen Zusammensetzung analysiert werden. DAVIES (2002) stellt in einer Gesamtübersicht aktueller Untersuchungen die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Fucus*-Gruppe mittels **Isoenzymanalyse** dar. Auf Basis der Enzymsysteme AAT, EST, MDH, GPI und PGM clusterten *F. serratus* und *F. vesiculosus* zusammen, ebenso *F. spiralis* und *F. distichus*, die den beiden anderen als eigene Gruppe gegenüberstehen. Dass *F. vesiculosus* und *F. serratus* nähere Verwandtschaft zeigen und nur selten zu differenzieren sind, *F. spiralis* aber als eigene Gruppe definiert wird, konnte auch von HULL et al. (2001) bestätigt werden. Die Autoren verwendeten die Cellulose Acetat-Elektrophorese (AAT, GPI, PGM, EST, MDH) und empfahlen sie als zur Aufklärung populationsgenetischer Muster in den drei *Fucus*-Arten geeignet. Die Ergebnisse enzymatischer Untersuchungen werden auch durch die **Pyrolyse-Massenspektrometrie** (PyMS) von HARDY et al. (1998) bekräftigt. Sie widerlegten mit Hilfe dieser Methode die von POWELL (1963) aufgestellte und lange geltende Hypothese, dass der nächste *F. vesiculosus*-Verwandte *F. ceranoides* sei und stellten erstmals den Bezug zu *F. serratus* her (vgl. DAVIES 2002). Wie kompliziert die Verwandtschaftsverhältnisse und wie wenig differenziert die Arten zu sein scheinen, wird durch die Untersuchungen von SERRÃO et al. (1999b) deutlich. Sie versuchten die genetischen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Fucaceen mit Hilfe von **ITS-Sequenzen ribosomaler DNA** aufzuklären. Dabei identifizierten sie innerhalb der Gattung *Fucus* zwei Linien: die eine mit *F. serratus* und der nicht näher zu differenzierenden Gruppe von *F. gardneri*, *F. distichus* und *F. evanescens*, die andere mit *F. vesiculosus*, *F. spiralis*, *F. ceranoides* und *F. virsoides*. Aus diesen Ergebnissen geht hervor, dass die ITS-Sequenzen den Ergebnissen der anderen Verfahren widersprechen. SERRÃO et al. (1999b)

geben des Weiteren an, dass das ITS-Verfahren nicht geeignet zu sein scheint, um Populationen von *F. vesiculosus* zu differenzieren. Dementsprechend bemerkenswert sind die Ansätze, die von COYER et al. (2002a, 2002b) verfolgt wurden. Von diesen wurden im Rahmen von Untersuchungen zur Hybridisierung von *F. serratus* und *F. evanescens* **PCR-Verfahren auf Basis nukleärer DNA** entwickelt. Einige der entwickelten PCR-Primer zeigten eine *cross*-Amplifikation bei *F. vesiculosus* und *F. spiralis* und stellten somit die erste Grundlage dar, auf Basis nicht-codierender Merkmale *F. vesiculosus* auf Populationsniveau zu untersuchen. Die aktuellsten Untersuchungen beschäftigen sich mit der genetischen Differenzierung der beiden mit unterschiedlichen Fortpflanzungssystemen ausgestatteten *Fucus*-Arten *F. vesiculosus* und *F. spiralis* auf Basis von **STR-Markern** (WALLACE et al. 2004, ENGEL et al. 2005). Wenn ENGEL et al. (2005) auch die beiden letztgenannten Arten als distinkte genetische Einheiten beschreiben, kommen beide Arbeitsgruppen zu dem Schluss, dass zwischen den beiden Taxa intensive Hybridisierungen stattfinden. Die Autoren konstatieren, dass auch mit molekularen Markern die phylogenetischen Beziehungen bei Braunalgen bis heute nicht zufriedenstellend gelöst werden konnten. Bemerkenswert sind die neuesten Entwicklungen, mit denen es gelang durch STR-Analyse der RUBISCO-Region (Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/-oxygenase) die genetische Differenzierung einer zwergwüchsigen *F. vesiculosus*-Varietät der nördlichen Ostsee von der Nominatform zu belegen (vgl. BERGSTRÖM et al. 2005, TATARENKOV et al. 2005).

2.3 Material und Methoden

2.3.1 Material

An allen in der Folge genannten Standorten wurden jeweils 40 Thalli gesammelt und bis zur Überführung ins Labor in Habitatwasser gehältert (max. 48h). Die Thalli wurden unmittelbar nach Ankunft im Labor in frischem Zustand vermessen und biometrisch charakterisiert. Für die genetische Analyse wurde anschließend ein circa 5 cm langer Phylloidabschnitt separat verpackt und bis zur Analyse bei -18°C eingefroren. Die beschreibenden Daten zu den Proben der Routine-Probenahmeflächen finden sich in Tab. 31.

Tab. 31: Beschreibung des Probenmaterials für Untersuchungen an *Fucus spec.*

PNF	n	Gewässer	Standort	Datum
Sylt	40	nordfriesische Inseln, Nordsee	Königshafen nördlich List	03.08.2004

Eckwarderhörne	40	östlicher Jadebusen, Nordsee	Steinschüttung vor Eck- warderhörne	04.08.2004
Rügen	40	Ostsee	Kap Arkona	10.11.2004

Als Referenzmaterial wurden Ende Oktober 2004 mit Unterstützung des Alfred-Wegener-Instituts für Polar- und Meeresforschung (AWI; Herr Andreas Wagner) jeweils 40 Individuen von *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* im Felswatt von Helgoland gesammelt. Darüber hinaus wurden von Herrn Sven Rohde und Herrn Prof. Dr. Martin Wahl (Leibniz-Institut für Meereswissenschaften an der Universität Kiel – Abt. Marine Ökologie/Benthosökologie) je 40 Proben von *F. serratus* und *F. evanescens* aus der Kieler Bucht zur Verfügung gestellt. Die Daten sind in Tab. 32 aufgeführt.

Tab. 32: Referenzmaterial für Untersuchungen an *Fucus spec.*

Art	n	Gewässer	Standort	Datum
<i>Fucus vesiculosus</i>	40	Deutsche Bucht, Nordsee	Helgoland, Ufer des Nordosthafens	30.11.2004
<i>Fucus serratus</i>	40	Deutsche Bucht, Nordsee	Helgoland, Ufer des Nordosthafens	30.11.2004
<i>Fucus spiralis</i>	40	Deutsche Bucht, Nordsee	Helgoland, südliches Ende der Binnenreede	01.12.2004
<i>Fucus serratus</i>	40	Kieler Bucht, Ostsee	Bülk, Kiel-Strande	01.02.2005
<i>Fucus evanescens</i>	40	Kieler Bucht, Ostsee	Bülk, Kiel-Strande	01.02.2005

2.3.2 Methoden der biometrischen Analyse

In überwiegend skandinavischen Untersuchungen der 1990er Jahre wurden zahlreiche biometrische Parameter zur Charakterisierung fucoider Algen und ihrer Populationen beschrieben (vgl. BÄCK 1993, BÄCK et al. 1990, 1991, KALVAS & KAUTSKY 1993, 1998, BONS-DORF & NELSON 1996, MUNDA & KREMER 1997). Allerdings bestehen hinsichtlich der Eignung dieser Parameter zur vergleichenden Analyse verschiedener *F. vesiculosus*-Populationen und verschiedener *Fucus*-Arten starke Unterschiede, da sie von unterschiedlichen Bearbeitern zum Teil auch unterschiedlich definiert wurden und nicht immer einheitlich ausgewertet werden können. In der Folge sind die bisher beschriebenen morphologischen Parameter und biometrischen Indizes in loser Reihenfolge aufgeführt, inhaltlich erläutert und hinsichtlich ihrer Eignung für die vorliegende Fragestellung bewertet.

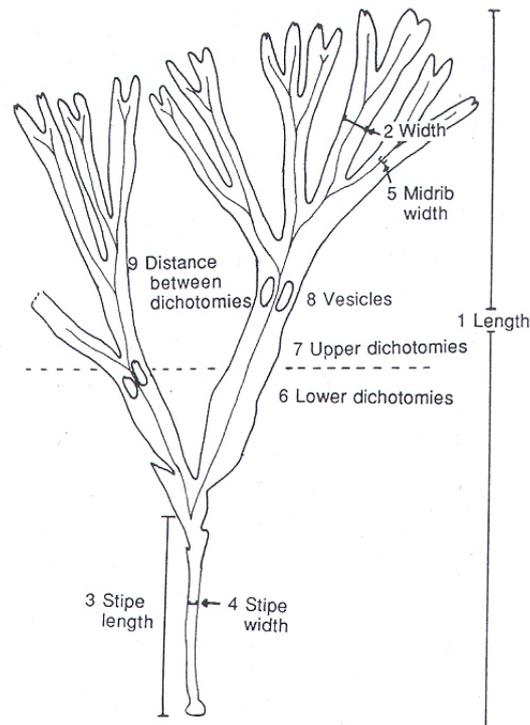


Abb. 56: Morphometrische Kriterien zur Charakterisierung von *F. vesiculosus* (nach BÄCK 1993)

Thalluslänge

Plant length nach BÄCK et al. (1991) und BÄCK (1993) bzw. *thallus length* nach MUNDA & KREMER (1997) und KALVAS & KAUTSKY (1998): Länge des Thallus gemessen von der Basis des Fußes bis zur am weitesten entfernten Spitze. (siehe Nr. 1 in Abb. 56)

Die Thalluslänge stellt sicherlich den optisch hervorstechendsten und den am einfachsten zu messenden morphologischen Parameter dar. Aus diesen Gründen wurde sie auch in nahezu allen Untersuchungen zur Morphologie von *Fucus*-Individuen verwendet (vgl. u.a. BÄCK et al. 1991, BÄCK 1993, KALVAS & KAUTSKY 1993, 1998, MUNDA & KREMER 1997, SCOTT et al. 2001). Sie stellt ein wesentliches Merkmal hinsichtlich der Wuchsform und der Wachstumsleistung an den jeweiligen Standorten dar und sollte deshalb unbedingt berücksichtigt werden. Nichtsdestotrotz müssen folgende beiden Problemfelder angesprochen werden:

- KALVAS & KAUTSKY (1993) empfehlen die Längenvermessung "in der Mitte der Pflanze" vorzunehmen. Die Individuen wachsen allerdings standortbedingt nicht immer unbedingt senkrecht zur Hauptachse und die Thallusspitzen in der Senkrechten stellen auch häufig nicht unbedingt die größte Entfernung zum Haftfuß dar. Aus diesem Grund sollte die Längenvermessung senkrecht zur Hauptachse (vgl. KALVAS & KAUTSKY 1993) zu Gunsten der Messung der Entfernung von Haftfuß bis zur weitest entfernten Spitze aufgegeben werden.

- Die oben beschriebene Messmethode verlangt das Vorhandensein eines Haftfußes. Dieser ist in zahlreichen Populationen (z.B. Sylt-Königshafen, vgl. auch NIENBURG 1925, 1927, 1930) nachweislich nicht vorhanden. Darüber hinaus konnten bei der Probenahme an der Probenahmefläche Rügen die Individuen strömungs- und wellenschlagbedingt nicht mitsamt Haftfuß abgelöst werden. Aus diesem Grund sind die im Rahmen der Längenmessung erhobenen Daten zu diesen Populationen sicherlich kritisch zu diskutieren.

Da die Thalluslänge aber eines der markantesten und wesentlichsten Merkmale zur Beschreibung der Wuchsform von Makroalgen darstellt (vgl. LÜNING 1985), wurde sie im Rahmen der vorliegenden Untersuchung dennoch als morphologisches Merkmal herangezogen und lediglich äußerst vorsichtig interpretiert.

Thallusbreite

Plant width nach BÄCK (1993) bzw. *thallus width* nach MUNDA & KREMER (1997), KALVAS & KAUTSKY (1998) und SCOTT et al. (2001): Breite des Thallus gemessen am Mittelpunkt zwischen der jüngsten und zweitjüngsten Verzweigung des längsten Wedels.

Die Thallusbreite stellt sicherlich – ähnlich der Thalluslänge – einen der offensichtlich am einfachsten zu ermittelnden morphologischen Parameter dar. Problematisch ist allerdings die exakte Lokalisierung der oben beschriebenen Messlinie. Während KALVAS & KAUTSKY (1993) die Vermessung "in der Mitte der Pflanze" empfehlen, verfolgen MUNDA & KREMER (1997) die Strategie, "die minimale und die maximale Thallusbreite" getrennt voneinander zu erheben. Sie erläutern allerdings nicht näher, wie die Erhebung dieser Merkmale erfolgen soll.

Aufgrund der Bedeutung des Merkmals zur Erhebung der Biomasse der Individuen eines Standortes wurde dieses Merkmal in die vorliegende Untersuchung einbezogen. Aufgrund der wuchsformbedingten Unterschätzung der tatsächlichen Biomasse durch Messung der Breite in mittlerer Thallushöhe (vgl. KALVAS & KAUTSKY 1993) erfolgte die Vermessung auf einer senkrecht zur Hauptachse der Pflanze verlaufenden Linie, die in Anlehnung an BÄCK (1993) an der Grenze zum oberen Drittel des Thallus gelegt wurde.

Stängellänge und Stängelbreite

Stipe length nach BÄCK (1993), MUNDA & KREMER (1997), KALVAS & KAUTSKY (1998), SCOTT et al. (2001): Länge des Stängels gemessen von der Basis des Fußes bis zur ältesten Verzweigung. (siehe Nr. 3 in Abb. 56)

Stipe width nach BÄCK (1993), KALVAS & KAUTSKY (1998), SCOTT et al. (2001): Breite des Stängels gemessen am Mittelpunkt zwischen der Basis des Fußes und der ältesten Verzweigung. (siehe Nr. 4 in Abb. 56)

Die Stängelmaße werden von den genannten Autoren als bedeutende Merkmale zur morphologischen Charakterisierung von fucoiden Algen beschrieben. Dies ist sicherlich auch darauf zurückzuführen, dass die Morphologie des Stängels wesentliche Rückschlüsse auf die den Thallus umgebenden Umweltbedingungen erlaubt. Es kann davon ausgegangen werden, dass die morphologische Ausprägung des Stängels abhängig von den jeweiligen Strömungsverhältnissen und dem Wellenschlag ist und deswegen als gutes Merkmal zur Charakterisierung von Individuen und somit zur Differenzierung von Populationen herangezogen werden kann.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung trat allerdings das Problem auf, dass zum einen die Individuen eines Standortes keinen Haftfuß aufweisen (Sylt-Königshafen) und zum anderen, bedingt durch Wellenschlag und Strömung, eine Probenahme kompletter Individuen inkl. Haftfuß nicht möglich war (Rügen/Kap Arkona). Da sich das Fehlen des Haftfußes bei diesen Proben wesentlich auf das Maß der Stängellänge ausgewirkt hätte, wurde dieser Parameter nicht für die morphologische Analyse der Proben verwendet.

Da die Stängellänge nicht erhoben werden konnte und somit ein wesentliches Merkmal zur Charakterisierung des Stängels fehlt (Berrechnung des Stängelvolumens), wurde auf die Erhebung der Stängelbreite ebenfalls verzichtet. Inwiefern dieser Parameter zur Differenzierung der untersuchten Populationen und Arten beigetragen hätte, kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht abgeschätzt werden. Sollte in zukünftigen Untersuchungen die Stängellänge Berücksichtigung finden, erscheint die Erhebung der Stängelbreite ebenfalls sinnvoll.

Mittelrippenbreite

Midrib width nach BÄCK (1993) und KALVAS & KAUTSKY (1998): Breite der Mittelrippe gemessen am Mittelpunkt zwischen der jüngsten und zweitjüngsten Verzweigung. (siehe Nr. 5 in Abb. 56)

Bei der Mittelrippenbreite handelt sich um ein Maß von nur wenigen Millimetern, dessen Erhebung mit Standardmethoden (z.B. Schieblehre) sicherlich zu fehlerhaft ist, um eine statistisch einwandfreie Verwendung zu finden. Darüber hinaus wurde bei den untersuchten

Individuen von *F. serratus* keine Mittelrippe diagnostiziert. Aus diesen Gründen wurde auf die Erhebung der Mittelrippenbreite in vorliegender Untersuchung verzichtet.

Anzahl der Verzweigungen

Number of dichotomies nach JORDAN & VADAS (1972) und KALVAS & KAUTSKY (1998): Anzahl der Verzweigungen am längsten Wedel einer Pflanze.

Number of ramifications bzw. *number of branches* nach MUNDA & KREMER (1997) bzw. SCOTT et al. (2001): Anzahl der Verzweigungen der gesamten Pflanze.

Wie aus den beiden Beschreibungen hervorgeht, existieren unterschiedliche Definitionen für diesen morphologischen Parameter. Während mit der Methode nach KALVAS & KAUTSKY (1998) wesentliche Information verloren geht, handelt es sich nach der Erhebungsmethode von MUNDA & KREMER (1997) um eine extrem arbeitsaufwändige Herangehensweise. Wesentlich ist aber, dass die Anzahl der Verzweigungen ein fehlerfrei zu bestimmendes Kriterium hinsichtlich der morphologischen Charakterisierung von Individuen, Populationen und Arten darstellt. Es wird diskutiert, dass sie wesentlich von exogenen Faktoren wie Salzgehalt, Wellenschlag etc. geprägt wird (vgl. Kap. 2.5.1). Gerade der Verdacht der Standortabhängigkeit macht dieses Merkmal hinsichtlich der Differenzierung von Populationen zu einem besonders bedeutenden Kriterium.

Problematisch ist allerdings die exakte Definition des Kriteriums. Während die meisten Autoren keine Angaben darüber machen, welche Phylloidentwicklung als separate Verzweigung zu bewerten ist, definiert BÄCK (1993) eine Verzweigung ab einer Astlänge von mindestens 0,5 cm. Diese Schwierigkeiten umgehend und in Anlehnung an SCOTT et al. (2001) wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung statt der Anzahl der Verzweigung die Anzahl der Spitzen gezählt (siehe nächstes Kriterium). Dies basiert auf der Annahme, dass bei (mehr oder weniger) dichotomen Verzweigungstypen die Anzahl der Verzweigungen annähernd vergleichbar mit der Anzahl an Spitzen ist (z.B. Anzahl der Verzweigungen = Anzahl der Spitzen + 1). Die Vorgehensweise zur Erhebung dieses Kriteriums ist unter "Anzahl der Spitzen" erläutert.

Anzahl der Spitzen

Total number of tips nach BÄCK et al. (1993): Anzahl aller (vegetativer und reproduktiver) Spitzen an einer Pflanze.

Wie bei der Beschreibung zur Anzahl der Verzweigungen bereits beschrieben, ist die Anzahl der Spitzen ein sehr informatives Kriterium hinsichtlich der Wuchsform (z.B. "Buschigkeit") eines Individuums. Das Wachstum der Fucales erfolgt durch Teilungen einer Scheitelzelle,

die in einer Grube an den Enden wachsender Thallusabschnitte liegt. Aus diesem Grund besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der Anzahl der Spitzen und der Anzahl der Verzweigungen eines Thallus. Im Gegensatz zur Verzweigungszahl ist die Anzahl der Spitzen aus rein methodischen Gründen vergleichsweise einfach zu erheben. In vorliegender Untersuchung wurden alle Spitzen eines Individuums unabhängig von ihrem reproduktiven Status und ihres Alters gezählt. Zusätzliche Information erhält man durch die Untergliederung der hier erhobenen Spitzen in vegetative und reproduktive Spitzen (siehe nächstes und übernächstes Kriterium).

Anzahl vegetativer Spitzen

Number of vegetative tips nach BÄCK et al. (1991, 1993) und KALVAS & KAUTSKY (1998): Anzahl vegetativer (nicht reproduktiver) Spitzen an einer Pflanze.

In vorliegender Untersuchung wurden unter diesem Kriterium alle Spitzen gezählt, die kein Anzeichen einer Rezeptakelbildung aufwiesen.

Anzahl reproduktiver Spitzen

Number of reproductive tips nach BÄCK et al. (1991, 1993) bzw. *number of receptacles* nach KALVAS & KAUTSKY (1998): Anzahl reproduktiver Spitzen an einer Pflanze (Rezeptakel sichtbar).

Hierbei handelt es sich um ein wesentliches Kriterium zur Beschreibung der Reproduktionsfähigkeit und Konkurrenzkraft eines Individuums. Unter diesem Kriterium wurden alle reproduktiven Spitzen ungeachtet ihres Reifezustandes berücksichtigt. Zusätzliche Informationen zur Charakterisierung eines Individuums ergeben sich aus dem zu errechnenden Verhältnis der Anzahl reproduktiver Spitzen zur Anzahl vegetativer Spitzen (siehe "Fertilitätsindex") sowie der Anzahl ausgereifter Rezeptakel.

Vesikelzahl

Number of vesicles nach JORDAN & VADAS (1972), BÄCK (1993), MUNDA & KREMER (1997) und KALVAS & KAUTSKY (1998): Anzahl der Vesikel an einer Pflanze. (siehe Nr. 8 in Abb. 56)

Bei der Vesikelzahl handelt es sich sicherlich um ein objektiv sehr einfach zu erhebendes Kriterium, das in zahlreichen Untersuchungen, die sich spezifisch mit *F. vesiculosus* beschäftigten, verwendet wurde. Die daraus ableitbare Information fußt auf der Annahme, dass die Vesikel wesentlich für den Auftrieb des Thallus und somit für die Verhinderung von strömungsbedingten Schäden verantwortlich sind. Die Ausprägung des Kriteriums ist somit

stark von lokalen Standortfaktoren abhängig. Da von Individuen oberhalb der Niedrigwasserlinie bekannt ist, dass sie unter Umständen keine Vesikel ausbilden bzw. durch eine geringe Vesikelzahl charakterisiert sind (vgl. Kap. 2.2.2), erscheint die Vesikelzahl als geeignetes Kriterium hinsichtlich der Differenzierung von Populationen mit zum Teil unterschiedlichsten Standortbedingungen.

Während JORDAN & VADAS (1972) hierbei zwischen den Vesikeln in einem 10 cm breiten *top segment* und einem ebenfalls 10 cm breiten *bottom segment* unterscheiden, wird diese Untergliederung von anderen Autoren nicht durchgeführt. Aufgrund der nicht näher nachvollziehbaren Ursache dieser Unterscheidung wurde in vorliegender Untersuchung die einfache Vesikelzahl pro Thallus als Kriterium für die morphologische Charakterisierung der untersuchten Individuen verwendet.

Abstand zwischen Verzweigungen

Distance between dichotomies nach BÄCK (1993): Mittel von fünf gemessenen Abständen zwischen der zweitältesten und drittältesten Verzweigung – gemessen jeweils von/bis zur Verzweigung der Mittelrippe. (siehe Nr. 9 in Abb. 56)

Nach BÄCK (1993) repräsentiert dieses Merkmal ein klassisches Wachstumsmaß und bildet somit die Wuchsbedingungen an einem Standort ab. Allerdings muss dies kritisch beurteilt werden, weil das Wachstum fucoider Algen mit zunehmendem Alter (insbesondere bei Individuen >3 Jahre) sukzessive nachlässt. Untersucht man bei einer vergleichenden morphologischen Analyse unterschiedlich alte Individuen, so ist das Merkmal des Verzweigungsabstandes sicherlich stark fehlerbehaftet und einem Vergleich nicht weiter zuträglich. Aus ähnlichen Beweggründen haben KALVAS & KAUTSKY (1998) als Wachstumsmaß eine etwas abgewandelte Variante vorgeschlagen: Sie berechneten einen Wachstumsindex über das Verhältnis der Anzahl der Verzweigungen zu der Länge des längsten Wedels.

Dieser Vorgabe folgend wurde in vorliegender Untersuchung auf die Erhebung nach der Methode von BÄCK (1993) verzichtet und als Wachstumsmaß der "Verzweigungsindex" als das Verhältnis der Anzahl der Spitzen zur Gesamtlänge des Thallus herangezogen.

Fertilitätsindex

Fertility Index (FI) nach BÄCK et al. (1991): Verhältnis der Anzahl der Rezeptakel pro Wedel zu der Anzahl aller Spitzen desselben Wedels.

Da in vorliegender Untersuchung sowohl alle reproduktiven Spitzen als auch alle vegetativen Spitzen gezählt wurden, wurde im Gegensatz zu den oben genannten Autoren nicht nur ein Wedel für die Erhebung dieses Parameters verwendet, sondern jeweils der gesamte Thallus.

Der Fertilitätsindex errechnet sich somit aus dem Verhältnis der reproduktiven Spitzen zur Gesamtspitzenzahl des Thallus.

Reproduktionsindex

Reproductive allocation (RA) nach BÄCK et al. (1991): Trockengewicht (75°C bis zur Gewichtskonstanz) der Rezeptakel im Verhältnis zum Trockengewicht des gesamten Thallus.

Auf eine Erhebung des Reproduktionsindexes wurde verzichtet, da ein Teil der Probe für die populationsgenetische Analyse unmittelbar nach der Vermessung frisch eingefroren wurde und somit eine Bestimmung des Trockengewichtes des gesamten Thallus nicht möglich war.

Rezeptakellänge, -breite und Rezeptakeloberfläche

Receptacle length bzw. *receptacle width* nach KALVAS & KAUTSKY (1998) und *receptacle surface area* nach BÄCK et al. (1991): Länge bzw. Breite des längsten Rezeptakels der Pflanze und Oberfläche ausgewählter Rezeptakel.

Die hellen angeschwollenen Thallusspitzen fucoider Algen sind die sogenannten Rezeptakel. Die Länge dieser Ausbildung wurde bei mehreren *Fucus*-Arten als differenzierendes Kriterium für unterschiedliche Populationen nachgewiesen. Da unterschiedliche Arten durch unterschiedliche Rezeptakel-Formen charakterisiert sind (vgl. Abb. 54, S. 102), stellt die Erhebung dieses Kriteriums sicherlich einen bedeutenden Parameter bei der Artdifferenzierung dar und könnte auch bei der Populationsdifferenzierung von *F. vesiculosus* hilfreich sein.

Aufgrund der Tatsache, dass im Rahmen dieser Untersuchung verschiedene Arten berücksichtigt wurden, die zu unterschiedlichen Jahreszeiten fruktifizieren (vgl. Kap. 2.2.3) und darüber hinaus die einzelnen Probenahmezeitpunkte auch leicht variierten, ist davon auszugehen, dass sich die untersuchten Individuen zum jeweiligen Probenahmezeitpunkt in einem unterschiedlichen Reifestadium befanden. Des Weiteren handelt es sich bei den Individuen der Probenahmefläche Sylt-Königshafen um Pflanzen mit nachweislich rein vegetativer Vermehrung. Dieser Population fehlen somit reife Rezeptakel, weswegen die Rezeptakellänge kein geeignetes Kriterium für die Differenzierung der Routine-Individuen darstellen würde. Aus diesen Gründen musste auf die Erhebung der Rezeptakellänge als Kriterium für die morphologische Charakterisierung der untersuchten Individuen verzichtet werden.

Bezogen auf die Rezeptakeloberfläche ist darüber hinaus der Informationsgehalt des Kriteriums nicht abschätzbar. Wenn über Rezeptakellänge und -breite die Oberfläche auch annähernd geschätzt werden könnte, stellt die von BÄCK et al. (1991) vorgeschlagene

Methode eine vergleichsweise komplexe Herangehensweise dar. Dabei wird die Oberfläche ermittelt, indem der Rezeptakel-Umriss auf einen Film bekannter Dichte übertragen wird. Da es sich zudem um "ausgewählte" Rezeptakel handelt, erscheint eine standardisierbare und repräsentative Auswahl nicht möglich.

Konzeptakel-Rezeptakel-Verhältnis

Conceptacles/receptacles nach BÄCK et al. (1991): Verhältnis der Anzahl der Konzeptakel pro Rezeptakel – gemessen an 20 Rezeptakeln

Die oben beschriebenen Rezeptakel tragen Gruben mit Sexualorganen, sogenannte Konzeptakel. Da zu den hier festgelegten Probenahmezeitpunkten bei verschiedenen Arten keine vergleichbaren Reifestadien der Rezeptakel anzunehmen sind, wurde auf die Zählung der Konzeptakel verzichtet. Darüber hinaus bildet die im Fokus der Untersuchung stehende Population von Sylt-Königshafen keine reifen Rezeptakel aus (vgl. NIENBURG 1925, 1927, 1930), weswegen auch lediglich ein Vergleich der *F. vesiculosus*-Populationen von Eckwarderhörne und Rügen in Frage kommen würde.

Thallus-Frischgewicht bzw. -Trockengewicht

Fresh weight of individual plant nach MUNDA & KREMER (1997) bzw. *biomass* nach KALVAS & KAUTSKY (1998): Frischgewicht des gesamten Thallus einer Pflanze.

Thallus drwt nach BÄCK et al. (1991, 1993): Trockengewicht des Thallus (Trocknung bei 75°C bis zur Gewichtskonstanz).

Gewichtsangaben sind wesentliche Parameter für die Biomassenbestimmung und stellen sicherlich ein hochinformatives Merkmal dar. Bezüglich dieses Parameters bestehen aber folgende Schwierigkeiten: Zum einen sind die *F. vesiculosus*-Exemplare von Sylt-Königshafen, wie oben bereits erwähnt wurde, unter anderem dadurch charakterisiert, dass sie keine kalkhaltigen Haftfüße ausbilden sondern sich über Adventivprosse vegetativ vermehren. Somit stellt bereits die Identifikation eines Einzel-Individuums ein Problem dar, dessen Gesamtgewicht sicherlich nicht fehlerfrei – und aufgrund des Fehlens der Haftscheibe – im Vergleich zu den anderen Populationen unterschätzt werden würde. Da darüber hinaus die Probenahme gemäß der Richtlinie zur Probenahme und Probenbearbeitung für Blasentang erfolgte (vgl. BACKHAUS & SCHLADOT 1993), wurden an den beiden übrigen Probenahmeflächen die Individuen ab etwa 2 cm oberhalb des Haftfußes beprobt, weswegen keine vollständigen Individuen vorlagen. Eine weitere Problematik ergibt sich in der Erfassung des Frischgewichtes, da dieses stark abhängig vom Wassergehalt des Individuums ist. In Tests von BEER & KAUTSKY (1992) verlor *F. vesiculosus* bei starker

Sonneneinstrahlung innerhalb von 30 min bis zu 92% des Gewebewassers, da die Fucaceen keine Wasserrückhalte­mechanismen besitzen (vgl. CHAPMAN 1995). Da die Probenbearbeitung in Abhängigkeit von Sonneneinstrahlung, Umgebungstemperatur und Dauer der Aufarbeitung nicht einheitlich durchführbar ist, wären Angaben zum Frischgewicht sicherlich sehr fehlerbehaftet. Da ohne Berücksichtigung des Haftfußes demgemäß auch die Erhebung des Trockengewichtes fehlerhaft sein muss – es sind bis zu 30% anzunehmen – wurde auf die Erhebung von Gewichtsangaben verzichtet.

Aus den oben genannten morphologischen Merkmalen wurden in Anlehnung an BÄCK (1993), MUNDA & KREMER (1997) und KALVAS & KAUTSKY (1998) außerdem folgende biometrische Parameter berechnet:

- der **Strukturindex** eines Thallus, berechnet als das Verhältnis von Thalluslänge zu Thallusbreite,
- der **Verzweigungsindex** ("Buschigkeit") eines Thallus, berechnet aus dem Verhältnis von Anzahl der Spitzen eines Thallus zur Thalluslänge (verändert nach KALVAS & KAUTSKY 1998),
- der **Fertilitätsindex** eines Thallus, berechnet als der prozentuale Anteil reproduktiver Spitzen bezogen auf alle Spitzen eines Thallus (verändert nach BÄCK 1991, 1993),
- der **Vesikelindex** eines Thallus, berechnet als Quotient aus Vesikelzahl und Thalluslänge.

Neben diesen Merkmalen wurden zur detaillierteren Charakterisierung weitere Merkmale für die morphologische Beschreibung der untersuchten Individuen und Populationen herangezogen. Aufbauend auf der von zahlreichen Autoren zitierten und angewandten **Methode der Analyse von Hybridpopulationen nach ANDERSON** (vgl. ANDERSON 1936, BURROWS & LODGE 1951, SCOTT & HARDY 1994) wurden hinsichtlich der Artdifferenzierung zusätzlich folgende diagnostische Marker verwendet:

- **Vesikelbildung** (ja/nein),
- **spiraliger Thallus** (ja/nein),
- **Randzählung** (ja/nein),
- **Form der Rezeptakel** (ellipsoidal / rund / ausgedehntes Wachstum) sowie
- **Blähung der Rezeptakel** (ja/nein),
- **Vorhandensein eines sterilen Randes an den Rezeptakeln** (ja/nein).

Das von ANDERSON ebenfalls berücksichtigte Merkmal der "hermaphroditischen oder diözischen Rezeptakeln" konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung aufgrund unterschiedlicher Reifestadien der gesammelten Individuen nicht betrachtet werden.

In Tab. 33 sind alle im Rahmen der vorliegenden Untersuchung verwendeten morphologischen Merkmale und biometrischen Parameter aufgeführt.

Tab. 33: Übersicht über die verwendeten morphologisch-biometrischen Merkmale (Erläuterungen siehe Text)

ANDERSON's diagnostische Merkmale
– Vesikelbildung (ja/nein)
– Spiraliger Rand (ja/nein)
– Randzählung (ja/nein)
– Form der Rezeptakel (ellipsoidal/rund/ausgedehntes Wachstum)
– Blähung der Rezeptakel (ja/nein)
– Vorhandensein eines sterilen Randes an den Rezeptakeln (ja/nein)
morphologische Merkmale
– Thalluslänge
– Thallusbreite
– Anzahl der Spitzen (als Vertreter der Anzahl der Verzweigungen)
– Anzahl vegetativer Spitzen
– Anzahl reproduktiver Spitzen
– Vesikelzahl
biometrische Parameter
– Strukturindex (Längen-Breiten-Verhältnis)
– Verzweigungsindex (Anzahl der Spitzen in Relation zur Thalluslänge)
– Fertilitätsindex (Prozentualer Anteil reproduktiver Spitzen)
– Vesikelindex (Anzahl Vesikel in Relation zur Thalluslänge)

2.3.3 Methoden der genetischen Analyse

2.3.3.1 Methode der DNA-Isolierung

Die Isolierung von Kern-DNA aus Algen ist aufgrund komplexbildender Inhaltsstoffe komplizierter als bei herkömmlichem Pflanzenmaterial (vgl. JIN et al. 1997, PHILLIPS et al. 2001). Bei Fucaceen beeinträchtigen die aus verschiedenen Uronsäuren zusammengesetzte Alginsäure sowie deren Salze, die Alginat, aufgrund von Komplexbildungen während der

DNA-Isolierung die DNA-Reinheit. Die Alginat der Braunalgen kommen sowohl in der Zellwand als auch in der Interzellulärschicht mit Anteilen von bis zu 40% der Trockenmasse vor. Sie haben eine hohe Affinität zu divalenten Kationen (Calcium, Strontium, Barium, Magnesium) und die Eigenschaft zu gelieren, was bei Säulen-Isolierungsverfahren zu einer Blockade der Säule führen kann. Im Rahmen dieses Projektes wurden deshalb verschiedene Isolierungsmethoden getestet, die auf unterschiedlichen Verfahren beruhen und sowohl alkoholfixiertes Material als auch tiefgefrorene Proben berücksichtigen (QIAGEN DNeasy®-Plant-Mini-Kit, CTAB-Extraktion nach DOYLE & DOYLE 1990, Extraktion nach MOGG & BOND 2003, PrestoSpin D Plant®-Kit der Fa. Molzym). Die besten Ergebnisse wurden auf Basis gefrorenen Materials mit dem PrestoSpin D Plant®-Kit der Fa. Molzym, Bremen, erzielt.

Dabei wurden ca. 150 mg des gefrorenen Probenmaterials mit Hilfe von LIN zu einem feinen Pulver zermörsert und in einem sterilen 1.5 ml Eppendorf-Gefäß mit 250 µl Lysepuffer PB und 40 µl Proteinase K versetzt. Nach 30 min Inkubation bei 52°C wurde 5 min bei 1300 rpm zentrifugiert, der klare Überstand der Proben abpipettiert und in jeweils einem frischen 1.5 ml Eppendorf-Gefäß unter Zusatz von 350 µl eines Gemisches der beiden Puffer EX und CH gevortext und anschließend 30 min bei 70°C inkubiert. Nach 5 min Zentrifugation bei 13000 rpm wurde den Proben je 250 µl Puffer AB zugefügt, gevortext, die Mischung auf die Filtersäulen übertragen und 1 min bei 13000 rpm zentrifugiert. Der Säulendurchlauf wurde verworfen und die Säule anschließend nacheinander mit 400 µl des Puffers WB und 400 µl 70% Ethanol gewaschen. Die Elution der DNA aus der Filtersäule erfolgt durch Zugabe von 100 µl des auf 70°C erhitzten Puffers EB und 5 min Zentrifugation bei 13000 rpm in ein frisches 1.5 ml Eppendorf-Gefäß.

Im Anschluss daran erfolgte eine gelelektrophoretische Reinheits- und Konzentrationsbestimmung der DNA (vgl. Kap. 1.3.3.1).

2.3.3.2 PCR

Trotz des bereits seit mehreren Jahren bestehenden Interesses an der Biologie und der Biogeographie der Fucaceen sowie ihres vielfachen Einsatzes als Bioindikator (vgl. Kap. 2.1) liegen bisher kaum Untersuchungen zur Populationsgenetik dieser Gruppe vor. Da mit Ausnahme der Untersuchungen von LECLERC et al. (1998), COYER et al. (2002a, 2002b), ENGEL et al. (2003) und WALLACE et al. (2004) bisher keine molekulargenetischen Grundlagenarbeiten mit *Fucus*-Arten bekannt sind, besteht zur Zeit nur sehr geringe

Kenntnis zum Genom von *F. vesiculosus* und zu für solche Fragestellungen geeigneten Markersystemen auf DNA-Ebene².

LECLERC et al. (1998) und SERRÃO et al. (1999b) sequenzierten in ihren phylogenetischen Arbeiten ribosomale DNA (ITS). Diese Marker sind aufgrund sehr geringer Polymorphiegrade zwischen den einzelnen Arten der Gattung *Fucus* nicht geeignet, populationsgenetische Fragestellungen innerhalb von *F. vesiculosus* aufzuklären und konnten daher hier keine Verwendung finden.

ENGEL et al. (2003) stellten in einer *Primer Note* sechs zum Teil stark polymorphe Mikrosatellitenloci für *F. vesiculosus* und *F. serratus* vor, die bis zum Zeitpunkt des Abschlusses der vorliegenden Untersuchung jedoch noch in keiner populationsgenetischen Studie verwendet wurden. Nach den Angaben der Autoren unterschieden sich die ermittelten Allele auch zwischen den Arten nur minimal in ihrer Länge, sodass sie mit den hier angewandten Methoden nur schwer zu detektieren wären. Zudem war aufgrund des hohen Polymorphiegrades davon auszugehen, dass die Separation der Arten lediglich über Allelfrequenzen und nicht über artdiagnostische Allele möglich sein würde, woraufhin den etablierteren und potenziell bei allen Arten zu untersuchenden diagnostischeren Systemen von COYER 2002a, 2002b, 2003) der Vorzug gegeben wurde.

In der bereits mehrfach erwähnten Untersuchung von COYER et al. (2002a) wurden Primer für *F. serratus* und *F. evanescens* entwickelt, die auch auf ihre Übertragbarkeit auf andere *Fucus*-Arten überprüft wurden. Mit drei dieser Primer konnten nach Angaben der Autoren auch polymorphe Muster in *F. vesiculosus* erzielt werden. Aus diesem Grund wurde auf weitere Voruntersuchungen zur Auswahl geeigneter Marker verzichtet und die bereits erfolgreich getesteten Primer ausgewählt. Die Eckdaten der ausgewählten Primer sind in Tab. 34 aufgeführt.

WALLACE et al. (2004) entwickelten des Weiteren kürzlich vier polymorphe Mikrosatellitenloci für *F. vesiculosus* und *F. spiralis*. In ihrer Untersuchung war die Differenzierung der Arten nur über geringfügige Unterschiede in den Allelfrequenzen möglich; es wurden keine artdiagnostischen Allele gefunden. Zudem erfolgten von den Autoren keine Tests für die hier ebenfalls als Referenzarten benötigten *F. serratus* und *F. evanescens*. Diese vier Markersysteme wurden aber dennoch in die Testreihe einbezogen (vgl. Tab. 34).

Die in der Originalarbeit angegebenen PCR-Bedingungen wurden hinsichtlich der Eignung zur Beantwortung der eingangs gestellten Fragen getestet und gegebenenfalls an die Laborbedingungen angepasst und optimiert.

² Anmerkung: Ungeachtet der Tatsache, ob die Verwendung der Mikrosatelliten-Analyse nach BERGSTRÖM et al. (2005), ENGEL et al. (2005) und TATARENKOV et al. (2005) zielführend gewesen wäre, konnten diese Verfahren im Rahmen des Zeitplanes dieses Vorhabens leider nicht mehr berücksichtigt werden, da diese Untersuchungen erst im Oktober 2005 veröffentlicht wurden. Diese Methoden waren allerdings auch nicht Gegenstand des Antrags.

Die PCR wurde mit in den Thermocyclern *Cg-1* (Corbett Research) und *TGradient* (Biometra) durchgeführt. Hierbei wurden in einem 25 µl Ansatz die PCR-Beads der Fa. Amersham verwendet, die sich u.a. mit ihrem erhöhten Gehalt an Polymerase durch hohe Reaktionsstabilität und große Produktausbeute auch unter schwierigen Bedingungen auszeichnen, die – trotz größtmöglicher Standardisierung der Extraktion – durch die stark schwankenden DNA-Gehalte und DNA-Qualitäten der Proben gegeben waren. Die auf die vorhandenen Thermocycler optimierten PCR-Bedingungen sind in Tab. 35 aufgeführt. Bei allen Systemen wurden 50 pmol der jeweiligen Primer und 1 µl DNA eingesetzt.

Tab. 34: Eckdaten der Primer nach COYER et al. (2002a)

Primer	Primersequenz (5'-3')	Ta [°C]	Motiv	Allel- zahl	Allel- größe
<i>FsA198</i>	AACGGCTCAACTTGCCTC GACGAGTGACGCTCTCTCC	57	(TG) ₂ TA(TG) ₄ (TA) ₂ (TG) ₁ 3	1	153-189
<i>FsB113</i>	TCTTGCCTTCCTTTCTG ACTCCGTTCTTGACGAA	55	(CT) ₂₂ A(CT) ₁	8	112-148
<i>FsB128</i>	CGCTGCTCTCTGACTGAA GGTGATGGTGACGGTGAC	56	(CT) ₁₂ TTTT(CT) ₃	3	171-191
<i>F26II</i>	TGCGAGTGGCATATATAATGACTA GCAACGCCGAAGTATCTATTG	54	k.A.	15	340-400
<i>F90</i>	CTTCGCTTCTGCTATGATATG AATCGGGTTCATGTGAAGAAA	46	k.A.	10	120-155
<i>F227</i>	CGGCAGAGACATCCACCAT TTCTTGGCACTACAGCGAAAC	52	k.A.	9	116-146
<i>F300</i>	GCATGTGGCGTATAATGACTG CCGCTCACAAATCCTTCCCTGG	56	k.A.	16	118-235

Tab. 35: Eckdaten der angewandten PCR-Bedingungen

	Init. Denatur.	Denaturierung	Annealing	Synthese	Zyklen
<i>FsA198</i>	95°C - 3 min	95°C - 40 sec	52°C - 40 sec	72°C - 40 sec	40
<i>FsB128</i>	95°C - 3 min	95°C - 40 sec	50°C - 40 sec	72°C - 40 sec	40
<i>FsB113</i>	95°C - 3 min	95°C - 40 sec	50°C - 40 sec	72°C - 40 sec	40
<i>F26IIF</i>	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	54°C - 30 sec	72°C - 40 sec	40
<i>F90</i>	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	46°C - 30 sec	72°C - 40 sec	40
<i>F227</i>	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	52°C - 30 sec	72°C - 40 sec	40

<i>F300</i>	95°C - 3 min	95°C - 30 sec	56°C - 30 sec	72°C - 40 sec	40
-------------	--------------	---------------	---------------	---------------	----

Die Kontrolle und Auswertung der mit Ethidiumbromid angefärbten PCR-Produkte erfolgte auf einem 3%igen Agarosegel (Saekem LE Agarose; Cambrex, New Jersey) mit Hilfe einer 20 bp Leiter (SimplyLoad DNA; Biozym, Hess. Oldendorf) als Längenstandard. Anschließend erfolgte die Bewertung und Auswahl der für die Untersuchung geeigneten Markersysteme. Besonderer Wert wurde dabei auf das Vorhandensein von genetischer Variabilität als potenzieller populations- und/oder artdiagnostischer Marker und auf deren Reproduzierbarkeit gelegt. Mit den ausgewählten Markern wurde anschließend eine Stichprobe von mindestens 40 Individuen pro Standort untersucht. Die pro Individuum gewonnenen Amplifikationsmuster wurden vergleichend interpretiert und die Fragmente der Größe nach aufsteigend mit Buchstaben benannt. Die so erhaltenen Genotypen wurden sowohl für jeden Genort separat als auch in der Kombination der drei Genorte ausgewertet.

2.3.4 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung entspricht der Vorgehensweise im Teilprojekt *Mytilus* und ist dem Kap. 1.3.4 (S. 24) zu entnehmen.

2.4 Ergebnisse

2.4.1 Biometrische Analyse

2.4.1.1 Vergleichende Darstellung der Individuen der drei Probenahmeflächen Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne und Rügen/Kap Arkona

Die Eckdaten aller erhobenen Parameter sind in Tab. 36 zusammengefasst. Aus der detaillierteren Betrachtung geht hervor, dass sich die untersuchten Individuen der drei Probenahmeflächen hinsichtlich ihrer Thalluslänge nicht nennenswert unterscheiden, die Sylter Individuen aber durch ein schwächer ausgeprägtes Breitenwachstum charakterisiert sind. Die Algen aus Rügen sind durch wenige Verzweigungen charakterisiert und deshalb ebenfalls als vergleichsweise schlank zu beschreiben. Beide letztgenannten Populationen unterscheiden sich von der aus Eckwarderhörne durch das vollständige Fehlen bzw. durch einen sehr geringen Anteil vesikeltragender Individuen und durch die Nicht-Ausbildung reproduktiver Spitzen, auch wenn bei den Sylter Individuen unreife Ansätze zu verzeichnen waren.

Wenn ANDERSON's Methode der morphologischen Charakterisierung von Individuen der *Fucus*-Gruppe auch ursprünglich lediglich für die Artunterscheidung konzipiert war, wurde sie aufgrund der sehr differenzierten Ausprägung ihrer Merkmale in den Populationen der Probenahmeflächen zur allgemeinen Charakterisierung ebenfalls berücksichtigt. AusTab. 36 geht dementsprechend auch hervor, dass zwischen den Individuen der drei berücksichtigten Populationen diesbezüglich wesentliche morphologische Unterschiede bestehen. Während sich die Sylter Individuen insbesondere durch das Fehlen der eigentlich für *F. vesiculosus* charakteristischen Vesikel auszeichnen, sind die Individuen an der Küste Rügens als einzige durch den eigentlich für *F. spiralis* als typisch beschriebenen Spiralwuchs charakterisiert. Wenn Randzählung – als klassisches Merkmal für *F. serratus* – auch bei keiner Population nachgewiesen werden konnte, unterscheiden sich die Individuen von Eckwarderhörne von den beiden anderen Populationen insbesondere auch dadurch, dass sie als einzige Rezeptakel ausbildeten.

Tab. 36: Zusammenfassung der statistischen Kenngrößen sowie der diagnostischen Marker nach ANDERSON's Methode (vgl. ANDERSON 1936, SCOTT & HARDY 1994), angewandt auf die untersuchten Individuen der drei UPB-Probenahmeflächen (jeweils n= 40)

	Sylt		Eckwarderhörne		Rügen	
	Min-Max	MW±Stab	Min-Max	MW±Stab	Min-Max	MW±Stab
Länge	21-59	33,0 ± 9,7	12-61	30,0 ± 12,3	21-41	28,1 ± 4,9
Breite	7-41	20,8 ± 9,3	8-49	26,3 ± 8,8	14-47	29,2 ± 9,2
Spitzen (n)	11-614	132,4 ± 147,9	19-719	197,1 ± 152,4	10-168	41,3 ± 32,1
veget. Spitzen (n)	1-611	117,3 ± 153,1	0-99	29,3 ± 26,0	10-168	41,3 ± 32,2
reprod. Spitzen (n)	0-121	15,2 ± 26,3	6-667	167,8 ± 148,8	0	0
Vesikel (n)	0	0	4-283	60,2 ± 57,2	0-4	0,1 ± 0,6
Strukturindex	0,73-4,63	1,85 ± 0,88	0,57-3,05	1,21 ± 0,52	0,72-1,63	1,03 ± 0,26
Verzweigungsindex	0,04-0,53	0,16 ± 0,12	0,09-0,52	0,25 ± 0,12	0,02-0,12	0,05 ± 0,02
Fertilitätsindex	0-0,97	0,25 ± 0,32	0,09-1	0,78 ± 0,25	n.b.	n.b.
Vesikelindex	n.b.	n.b.	0,01-0,19	0,07 ± 0,05	n.b.	n.b.
Vesikelbildung	nein		ja		ja	
Spiralwuchs	nein		nein		ja	
Randzählung	nein		nein		nein	
Rezeptakelform	-		ellipsoidal		-	
Rezeptakelblähung	nein		ja		nein	
steriler Rand	nein		nein		nein	

Zur Charakterisierung aller biologischen Systeme eignet sich im einfachsten Fall die Darstellung ihrer Größe: die **Länge** und die **Breite**. Wie aus Abb. 57 hervorgeht, bestehen hinsichtlich des Längenwachstums der Thalli lediglich geringe Unterschiede zwischen den

gesammelten Proben. Bei durchschnittlichen Längen von ca. 30 cm ist an allen drei Probenahme­flächen von reproduktionsfähigen Individuen auszugehen. Aus Abb. 57 geht ebenfalls hervor, dass sich die gesammelten Bestände allerdings hinsichtlich ihrer durchschnittlichen Thallusbreite etwas unterscheiden. Die Individuen von Sylt sind schmaler, während die Individuen nördlich der Insel Rügen das größte Breitenwachstum aufweisen.

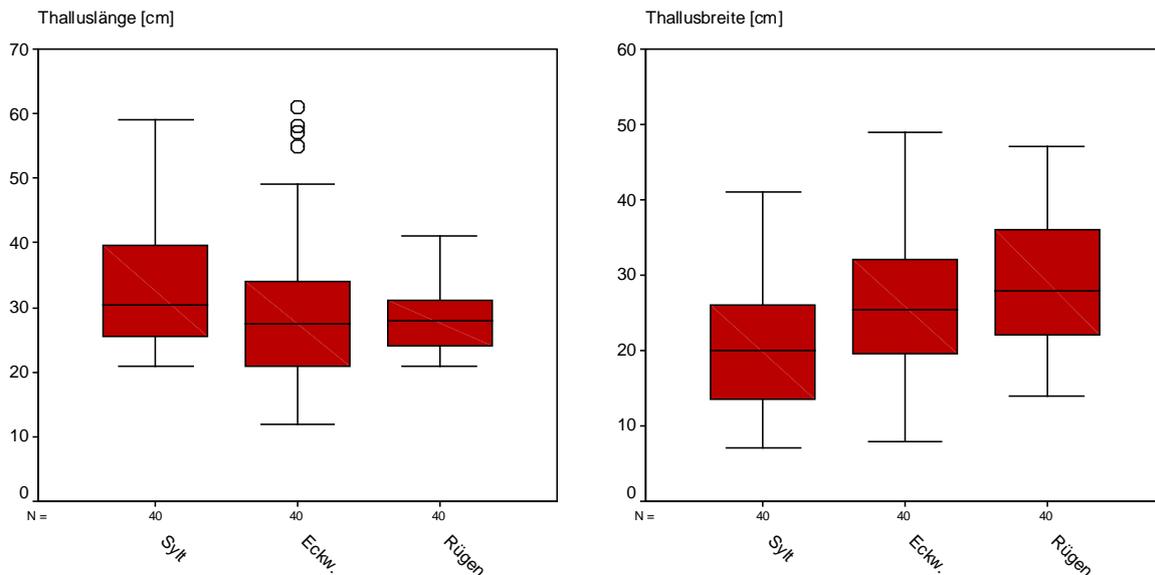


Abb. 57: Thalluslänge und -breite der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Setzt man diese beiden Kriterien in Relation zueinander, wird deutlich, dass sich die Individuen der drei Probenahme­flächen hinsichtlich ihres Habitus differenzieren lassen (vgl. Abb. 58). Insbesondere die Sylter Braunalgen weisen ein signifikant höheres **Längen-Breiten-Verhältnis** auf (vgl. Tab. 37), was dazu führt, dass sie durch ein wesentlich ausge­dehnteres Längenwachstum charakterisiert werden können, und dieses ihnen ein "schlankes" Aussehen verleiht. Die Individuen von Rügen können eher als "gedrungen" beschrieben werden, wengleich ihr Längen-Breiten-Verhältnis durchschnittlich annähernd 1:1 ist.

Neben Thalluslänge und -breite stellt die Anzahl an Verzweigungen bei dichotomen Gebilden ein weiteres wesentliches Kriterium zur morphologischen Beschreibung dar. Wie in Kap. 2.3.2 erläutert, wird dieser Parameter in vorliegender Untersuchung über die **Anzahl der Spitzen** eines Thallus erhoben. Abb. 59 zeigt, dass insbesondere die Population von Eckw. durch stark verzweigte Individuen ausgezeichnet ist ($n_{\max} = 719$). Es wird deutlich, dass Individuen beider Nordsee-Populationen wesentlich mehr Spitzen aufweisen als die Ostsee-Population von Rügen ($n_{\max} = 168$). Wenn die **Anzahl der reproduktiven Spitzen** auch wesentlich vom Entwicklungsstand der Populationen abhängig ist, erlauben

die annähernd identischen Probenahmeterminen einen Vergleich der Populationen bezüglich dieses Kriteriums. Aus Abb. 59 wird weiterhin ersichtlich, dass lediglich die Population von Eckwarderhörne einen hohen Anteil reproduktiver Spitzen aufweist. Auf die graphische Darstellung der **Anzahl der vegetativen Spitzen** wurde verzichtet, da es sich dabei lediglich um die Differenz der Anzahl aller Spitzen zur Anzahl der reproduktiven Spitzen handelt. Die Tab. 36 (S. 123) beinhaltet alle gemessenen Werte.

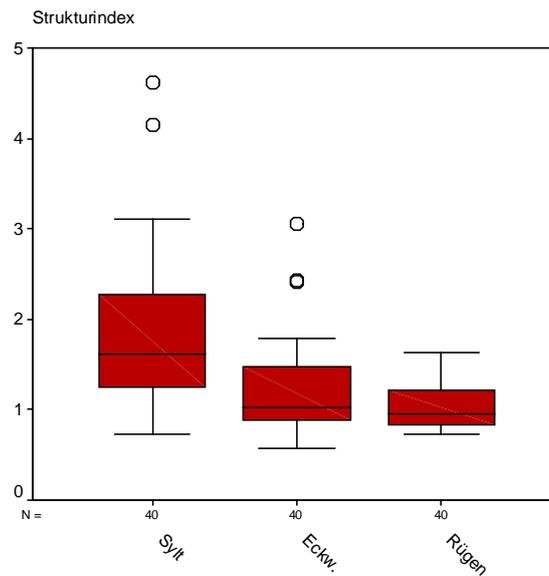


Abb. 58: Strukturindex (Längen-Breiten-Verhältnis) der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Tab. 37: Einfaktorielle Anova des Strukturindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

P/F	N	Unterguppe für Alpha = 0,05	
		1	2
Rügen	40	1,0255	
Eckw	40	1,2063	
Sylt	40		1,8533
Sgriffkerz		,187	1,000

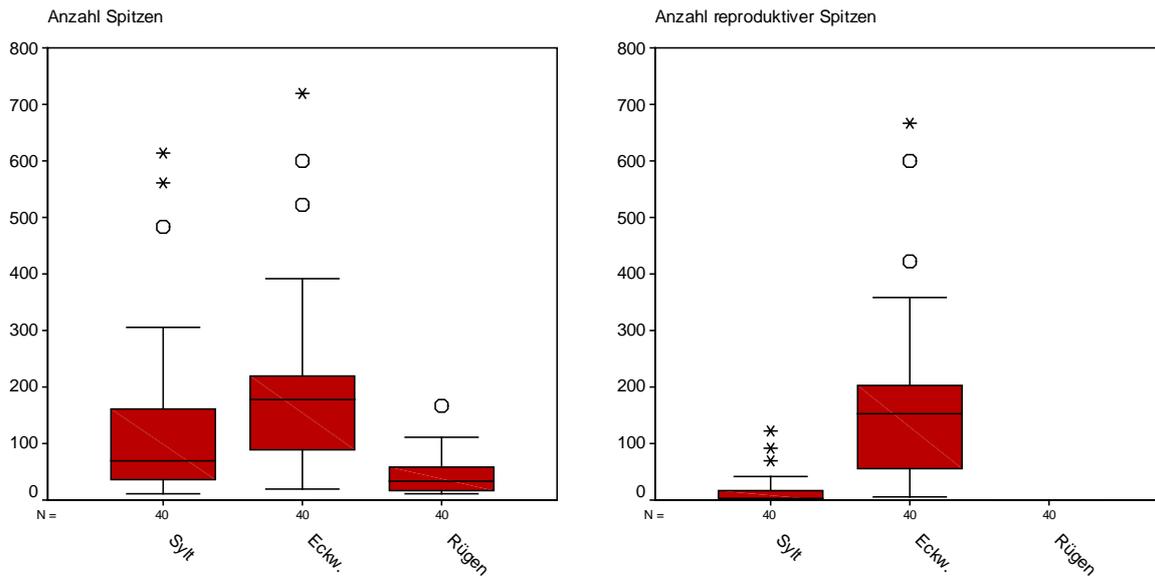


Abb. 59: Anzahl Spitzen und Anzahl reproduktiver Spitzen der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Wird die Anzahl der pro Thallus ermittelten Spitzen in Beziehung zu einer Längen- oder Flächeneinheit gesetzt, ermöglicht dies eine detailliertere Beschreibung der Struktur eines Thallus. Da sich je nach Verzweigungsgrad eine stark unterschiedliche, charakteristische Wuchsform einstellen kann (z.B. "Buschigkeit" der Individuen) stellt der **Verzweigungsindex** ein sehr gutes Maß für die morphologische Beschreibung von Fucaceen dar. Dieser Index wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung, wie bereits in Kap. 2.3.2 beschrieben, über die Anzahl der Spitzen pro Länge des Thallus errechnet. Aus Abb. 60 geht hervor, dass sich die deutlich höhere Anzahl an Spitzen bei den Individuen der Probenahme­fläche Eckwarderhörne bei vergleichsweise mittlerer Thalluslänge in einem signifikant höheren Verzweigungsindex äußert (vgl. Tab. 38). Daraus kann geschlossen werden, dass die Algen von Eckwarderhörne durch ein wesentlich "buschigeres" Wachstum charakterisiert sind. Die sehr geringe Anzahl von Spitzen bei den Individuen der Insel Rügen führt dazu, dass sie eher als vergleichsweise kleine, schlanke, wenig verzweigte Algen beschrieben werden können. Auch hier bestehen signifikante Unterschiede zu den Braunalgen von Sylt-Königshafen (vgl. Tab. 38).

Da, wie aus Abb. 57 und Abb. 58 hervorgeht, die Sylter Individuen schlanker sind, wurde zusätzlich der **Verzweigungsindex pro Thallusfläche** ermittelt. Die Thallusfläche wurde dabei vereinfacht als Produkt aus Thalluslänge und -breite angenähert. Durch diese Darstellung werden die Unterschiede zwischen den Populationen noch deutlicher hervorgehoben (vgl. Abb. 60).

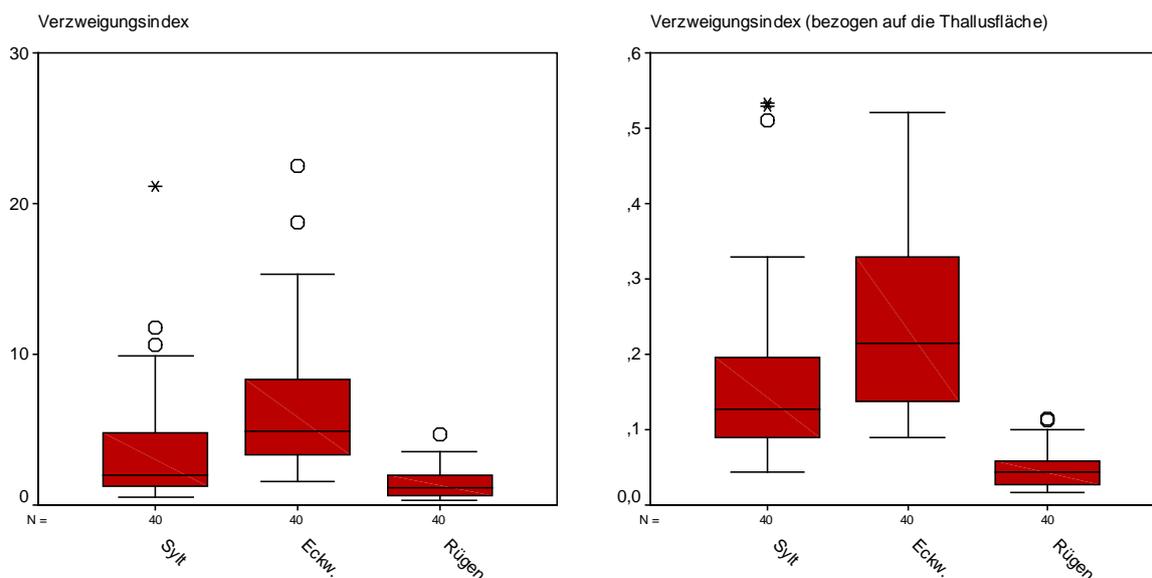


Abb. 60: Verzweigungsindizes der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Tab. 38: Einfaktorielle Anova des Verzweigungsindexes der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

PF	N	Wahrsch. für $\alpha=0,05$		
		1	2	3
Rügen	40	0,02		
Sylt	40		0,65	
Eckw.	40			0,20
Sylt/Eckw.		1,00	1,00	1,00

Der als Kriterium herangezogene **Fertilitätsindex** errechnet sich als prozentualer Anteil reproduktiver Spitzen pro untersuchtem Thallus. Als reproduktive Spitzen wurden dabei alle Spitzen berücksichtigt, die als leicht aufgebläht zu bestimmen waren und deswegen als sich entwickelnde Rezeptakel interpretiert werden konnten. Abb. 61 zeigt, dass die Mehrheit der Individuen aus Eckwarderhörne durch äußerst hohe Anteile an reproduktiven Spitzen charakterisiert werden können. Über 90% aller in Eckwarderhörne gezählten Spitzen konnten als in reproduktivem Zustand beschrieben werden. Während in Rügen aufgrund des Fehlens reproduktiver Organe die Berechnung eines Fertilitätsindex nicht möglich war, zeigt sich in Sylt, dass einige Individuen durchaus höhere Anteile an reproduktiven Spitzen aufweisen. Dass es sich hierbei allerdings nur um Rezeptakel-Vorstufen handelt, die nach Aussage von NIENBURG (1927, 1939) niemals das Reifestadium erreichen, geht aus Abb. 61 hervor, in der zusätzlich die pro Thallus erhobene Anzahl ausgebildeter Rezeptakel bezogen

auf die Gesamtzahl der Spitzen dargestellt wurde. Sie verdeutlicht, dass zum Zeitpunkt der Probenahme lediglich an der Probenahme­fläche Eckwarderhörne reife Rezeptakel ausgebildet waren. Die signifikanten Unterschiede im Fertilitätsindex zwischen den Individuen der drei Probenahme­flächen beruhen letztlich auch auf diesem Phänomen (vgl. Tab. 39).

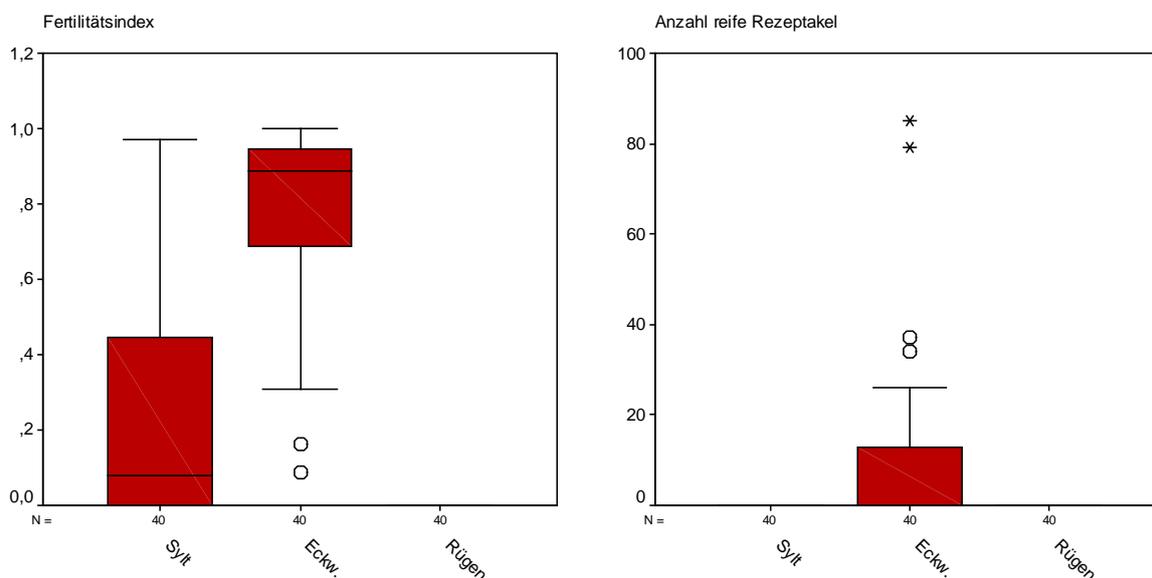


Abb. 61: Fertilitätsindex und Anzahl ausgebildeter Rezeptakel pro Wedel der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Tab. 39: Einfaktorielle Anova des Fertilitätsindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

NF	N	Unterschiede (p-Werte)		
		1	2	3
Rügen	40	,000		
Sylt	40		,253	
Eckw.	40			,776
Sylt vs Rügen		1,000	1,000	1,000

Ein sehr charakteristisches Merkmal für *F. vesiculosus* sind die namensgebenden Vesikel. Unter der Kenntnis, dass die Bildung der Vesikel in Abhängigkeit von lokalen Standortbedingungen stark unterschiedlich ausgeprägt sein kann, wurde der **Vesikelindex** als ein die Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen beschreibendes Kriterium ausgewählt. Wie aus Abb. 62 hervorgeht, wurden an den Individuen der Probenahme­fläche Sylt-Königshafen erwartungsgemäß (vgl. Kap. 2.2.2) keine Vesikel nachgewiesen. Dies war mit Ausnahme

eines Individuums, das vier Vesikel aufwies, auch in Rügen der Fall, wenngleich hier zu früheren Probenahmeterminen im Routinebetrieb höhere Anteile an vesikeltragenden Individuen festgestellt wurden. Diese Ergebnisse führen dazu, dass lediglich für die Population Eckwarderhörne der Vesikelindex berechnet werden konnte, mit einem Maximum von neun Vesikeln pro Zentimeter Thallus.

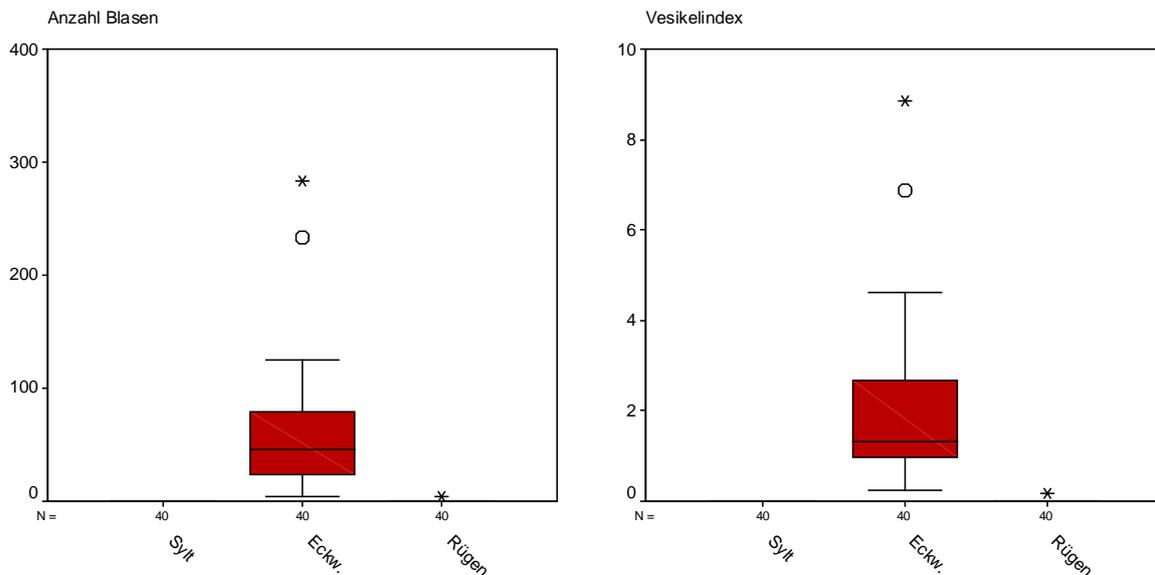


Abb. 62: Vesikelindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Zur graphischen Erläuterung der erhobenen Daten wurde zusätzlich eine Diskriminanzanalyse durchgeführt (vgl. MARSDEN et al. 1983). Als Kriterien wurden folgende morphologische Parameter ausgewählt: Thalluslänge, Thallusbreite, Anzahl vegetativer Spitzen, Anzahl reproduktiver Spitzen, Anzahl Vesikel, Strukturindex, Verzweigungsindex, Fertilitätsindex, Vesikelindex sowie die diagnostischen Marker nach ANDERSON (1936): Vesikelbildung, Spiralwuchs, Randzählung, Rezeptakelform und Blähung der Rezeptakel. Aus Abb. 63 geht hervor, dass alle Individuen aus Eckwarderhörne von den Populationen aus Sylt und Rügen deutlich separiert werden können. Ein Individuum aus Rügen wurde aufgrund des Vorhandenseins von vier Vesikeln in die Punktwolke von Eckwarderhörne mit eingruppiert. Die Populationen von Sylt und Rügen sind auf Basis der verwendeten morphologischen Kriterien nicht zu differenzieren. Dies ist insbesondere auf das in beiden Populationen zu verzeichnende Fehlen von Vesikeln und Rezeptakeln zurückzuführen, da diese Parameter über die diagnostischen Parameter mehrfach eingehen.

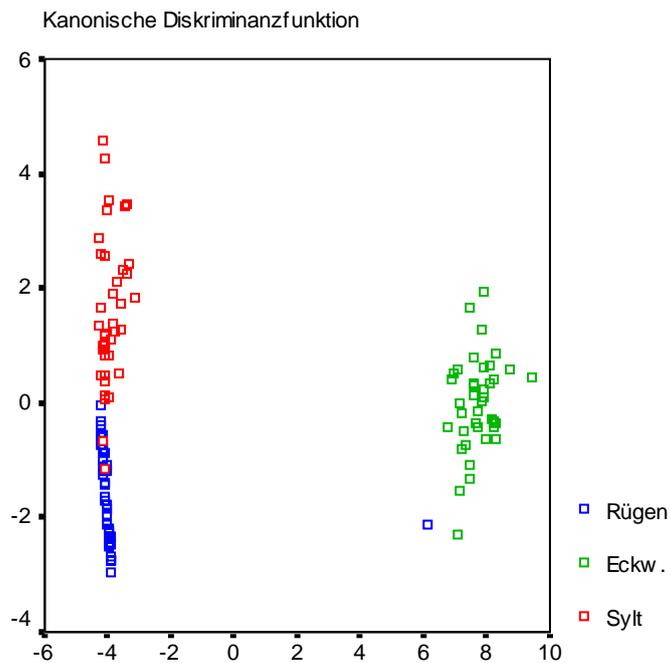


Abb. 63: Diskriminanzanalyse der an den drei UPB-Probenahme­flächen gesammelten *Fucus*-Individuen

2.4.1.2 Vergleichende Darstellung aller Individuen unter besonderer Berücksichtigung der Referenzstandorte

Um die ermittelten biometrischen Ergebnisse der Individuen der UPB-Probenahme­flächen umfassend bewerten zu können, erscheint ein Vergleich mit Populationen von Vergleichs­standorten empfehlenswert. Wie bereits in Kap. 2.3.1 erläutert wurde, wurden dazu folgende Populationen bzw. Arten als Referenz beprobt:

- *F. vesiculosus* (Helgoland),
- *F. serratus* (Helgoland),
- *F. evanescens* (Kiel).

Auf *F. spiralis* (Helgoland), der in der genetischen Analyse berücksichtigt wurde (vgl. Kap. 2.4.2), musste im Rahmen der morphologischen Analyse verzichtet werden, da die Individuen zum Zeitpunkt der Probenahme ungewöhnlich kleinwüchsig waren und es sich nicht um adulte Individuen handelte (A. WAGNER, mündl. Mitteilung). Auf die morphologische Analyse der zweiten *F. serratus*-Population aus Kiel wurde ebenfalls verzichtet, da daraus kein zusätzlicher Erkenntnisgewinn zu erwarten gewesen wäre.

Die Eckdaten aller erhobenen Parameter sind in Tab. 40 zusammenfassend dargestellt. Aus der detaillierteren Betrachtung geht hervor, dass sich die untersuchten Arten hinsichtlich ihrer äußeren Form nicht nennenswert unterscheiden, wenngleich *F. evanescens* sowohl hinsichtlich der Thalluslänge und -breite als auch bezüglich der Anzahl der Spitzen durch deutlich schwächer ausgeprägte Werte charakterisiert ist. *F. vesiculosus* erscheint im Vergleich der drei Arten eine vergleichsweise stark ausgeprägte Verästelung aufzuweisen. Dass deutliche Unterschiede im Fertilitätsindex bestehen, muss wahrscheinlich auf den unterschiedlichen Reiferhythmus der einzelnen Arten zurückgeführt werden. Vesikel konnten erwartungsgemäß bei *F. serratus* und bei *F. evanescens* nicht nachgewiesen werden.

Tab. 40: Statistische Kenngrößen zur Differenzierung der drei Arten (jeweils n= 40, *F. vesiculosus* und *F. serratus* von Helgoland und *F. evanescens* aus der Kieler Bucht)

	<i>Fucus vesiculosus</i>		<i>Fucus serratus</i>		<i>Fucus evanescens</i>	
	Min-Max	MW±Stab	Min-Max	MW±Stab	Min-Max	MW±Stab
Länge	16-60	30,5 ± 10,9	23-60	39,4 ± 9,0	14-34	25,6 ± 5,5
Breite	19-67	36,7 ± 10,4	20-68	45,6 ± 13,0	8-46	29,3 ± 8,9
Spitzen (n)	25-880	207,3 ± 202,0	27-365	115,7 ± 73,2	13-268	98,5 ± 63,7
veget. Spitzen (n)	8-680	126,0 ± 153,1	25-345	106,1 ± 66,2	0	0
reprod. Spitzen (n)	11-400	81,3 ± 69,7	0-54	9,6 ± 13,4	13-268	98,5 ± 63,7
Vesikel (n)	0-202	47,9 ± 46,2	0	0	0	0
Strukturindex	0,51-2,32	0,86 ± 0,35	0,39-1,52	0,92 ± 0,27	0,58-1,94	0,93 ± 0,29
Verzweigungsindex	0,05-0,58	0,17 ± 0,11	0,02-0,15	0,06 ± 0,03	0,05-0,22	0,12 ± 0,04
Fertilitätsindex	0,08-0,93	0,47 ± 0,19	0-0,29	0,07 ± 0,07	1	1
Vesikelindex	0-0,18	0,04 ± 0,03	n.b.	n.b.	n.b.	n.b.

Tab. 41: Diagnostische Marker nach ANDERSON's Methode (vgl. ANDERSON 1936, SCOTT & HARDY 1994), angewandt auf die untersuchten Individuen der drei Referenzpopulationen

	<i>F. vesiculosus</i> (Helgoland)	<i>F. serratus</i> (Helgoland)	<i>F. evanescens</i> (Kiel)
Vesikelbildung (typ. für <i>F. ves.</i>)	ja	nein	nein
Spiralwuchs (typ. für <i>F. spir.</i>)	nein	nein	nein
Randzählung (typ. für <i>F. serr.</i>)	nein	ja	nein
Rezeptakelform (-)	ellipsoidal	ausgedehnt	ausgedehnt
Rezeptakelblähung (untyp. für <i>F. serr.</i>)	ja	nein	ja
steriler Rand (-)	nein	nein	nein

Zur allgemeinen Beschreibung der drei Referenzpopulationen wurde außerdem ANDERSON's Methode der morphologischen Charakterisierung angewandt. Aus Tab. 41 (S. 131) geht hervor, dass die artspezifischen Charakteristika auch in den als Referenz ausgewählten Populationen ausgebildet sind.

Hinsichtlich der **Thalluslänge** und **-breite** wird im Vergleich der drei als Referenz ausgewählten Arten aus Abb. 64 deutlich, dass es sich bei *F. serratus* um die größten Individuen handelt. Wenn die ausgewählten Individuen von *F. vesiculosus* und *F. evanescens* sich auch nicht hinsichtlich ihrer Thalluslänge wesentlich unterscheiden, geht aus Abb. 64 dennoch hervor, dass *F. evanescens* durch ein geringeres Breitenwachstum gekennzeichnet ist. Anhand dieser beiden Kriterien kann sicherlich keine Zuordnung der drei UPB-Populationen zu einzelnen Arten erfolgen, es wird jedoch zumindest deutlich, dass die Individuen der Probenahmeflächen durchschnittlich wesentlich kleiner sind als die Individuen von *F. serratus*.

Betrachtet man den aus diesen beiden Größenparametern abgeleiteten **Strukturindex**, sind zwischen den Arten keine Differenzierungen zu verzeichnen (vgl. Abb. 65 und Tab. 42). Im Vergleich zu den Referenzproben zeichnen sich die Populationen der beiden Nordsee-Probenahmeflächen durch signifikant schmaleres Wachstum aus.

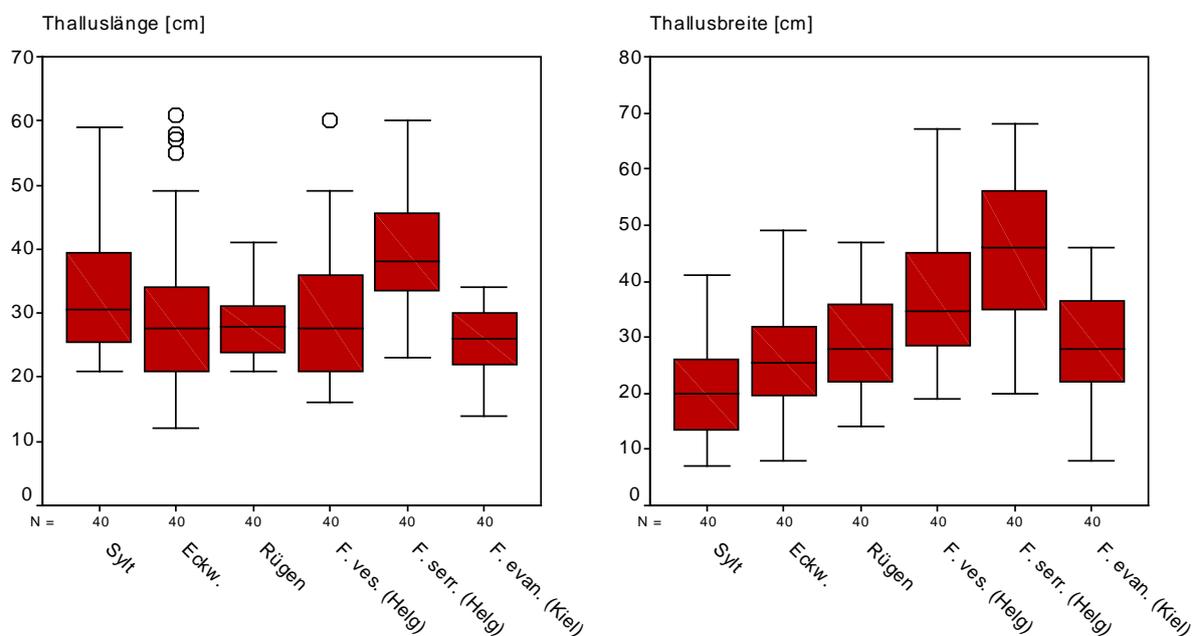


Abb. 64: Thalluslänge und -breite der an den drei UPB-Probenahmeflächen sowie an den Referenzflächen gesammelten *Fucus*-Proben

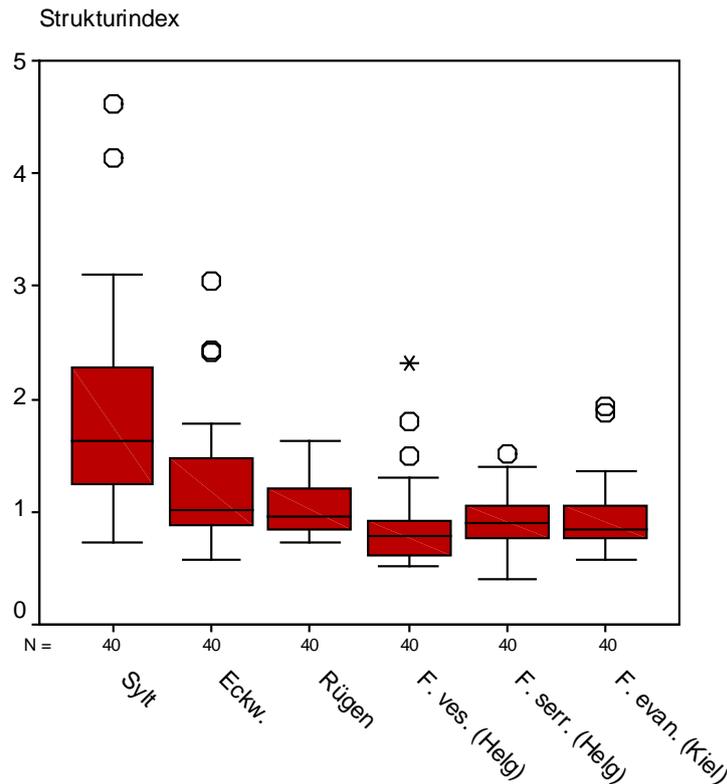


Abb. 65: Strukturindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Tab. 42: Einfaktorielle Anova des Strukturindexes der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

PNF	N	Utegrup für $\alpha=0.05$		
		1	2	3
F. ves. (Helg)	40	,862		
F. serr. (Helg)	40	,914		
F. evan. (Kiel)	40	,928		
Rügen	40	1,025	1,025	
Eckw	40		1,233	
Sylt	40			1,533
Sgtikaz		,164	,065	1,000

Bezüglich der **Anzahl an Verzweigungen bzw. Spitzen** wird im Vergleich der drei Arten ersichtlich, dass einige Individuen von *F. vesiculosus* aus Helgoland besonders viele Spitzenverzweigungen aufweisen ($n_{max} = 880$) (vgl. Abb. 66). Da allerdings auch hier Individuen anzutreffen sind, die nur wenige Spitzen haben ($n_{min} = 25$), eignet sich auch dieses Kriterium nicht für die Differenzierung der drei Arten und die Zuordnung der UPB-

Populationen zu diesen Arten. Im Vergleich aller untersuchten Populationen zeigt sich, dass die Individuen von Rügen unterdurchschnittlich schwach verzweigt sind. Es kann vermutet werden, dass dies weniger mit der Artzugehörigkeit als mit Anpassung an lokale Standortbedingungen zu erklären ist.

Die Betrachtung der Anzahl **reproduktiver Spitzen** macht deutlich, dass sich die stark fruktifizierenden Individuen von *F. vesiculosus* nicht von denen von *F. evanescens* unterscheiden lassen. Im Gegensatz dazu wiesen zum Zeitpunkt der Probenahme die Individuen von *F. serratus* vergleichsweise wenige reproduktive Spitzen auf (vgl. Abb. 66).

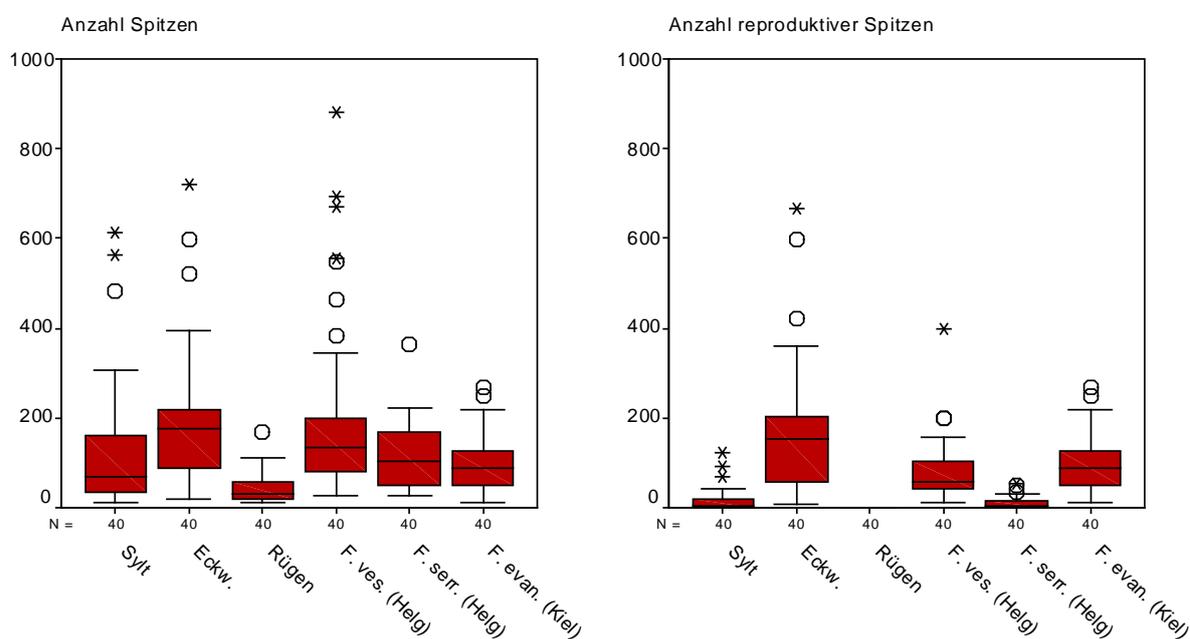


Abb. 66: Anzahl der Spitzen und Anzahl reproduktiver Spitzen der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten *Fucus*-Proben

Wie aus der Zahl der Spitzen bereits hervorgegangen ist, wird auch aus der Darstellung des **Verzweigungsindex**, der sich als Anzahl der Spitzen bezogen auf die Thalluslänge berechnet, deutlich, dass *F. vesiculosus* im Vergleich der drei Arten die durchschnittlich stärkste Verzweigung aufweist (vgl. Abb. 67 bzw. Tab. 43). Wenn dies auch bei den Individuen von Sylt und Rügen nicht so sehr ausgeprägt ist, lassen doch zumindest die Individuen von Eckwarderhörne vermuten, dass es sich nach diesem Kriterium um *F. vesiculosus* handelt. Aus Tab. 43 geht des Weiteren hervor, dass bezüglich des Verzweigungsindex keine signifikanten Unterschiede zwischen den Arten bestehen, wenn auch die Nordsee-Populationen von *F. vesiculosus* grundsätzlich stärker verzweigt sind als die Individuen der beiden anderen Arten.

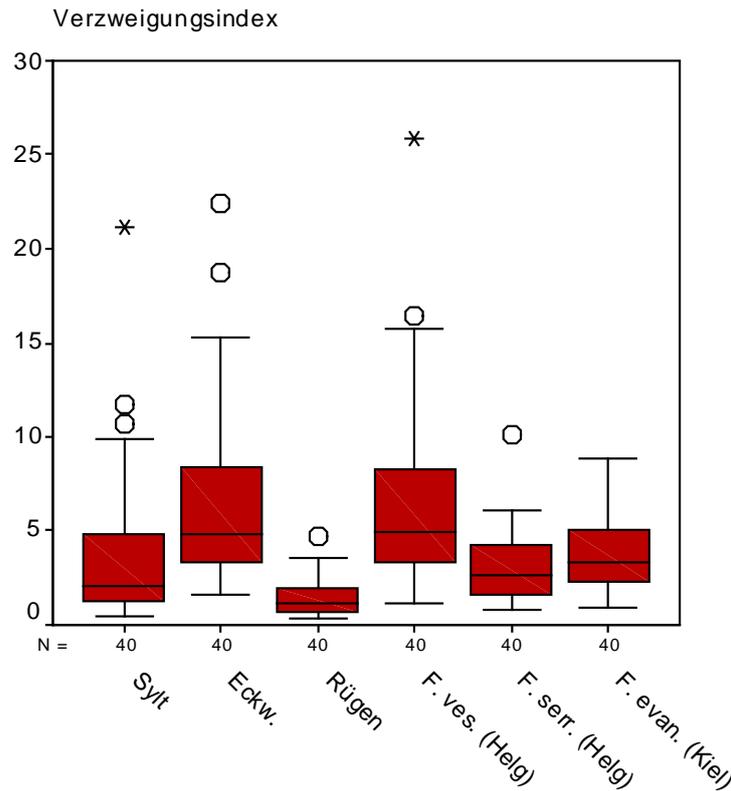


Abb. 67: Verzweigungsindizes der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

Tab. 43: Einfaktorielle Anova des Verzweigungsindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten *Fucus*-Proben

P/NF	N	Unterguppe für Alpha=0,05		
		1	2	3
Rügen	40	1,4255		
F. serr. (Helg)	40	2,9171	2,9171	
F. evan. (Kiel)	40		3,6688	
Sytt	40		3,8292	
F. ves. (Helg)	40			6,6016
Eckw	40			6,6536
Signifikanz		,068	,275	,947

Ebenso wie die Betrachtung der Anzahl reproduktiver Spitzen (vgl. Abb. 66) macht auch der **Fertilitätsindex** deutlich, dass zum Zeitpunkt der Probenahme insbesondere die UPB-Population von Eckwarderhörne, die helgoländische Referenzpopulation für *F. vesiculosus* und *F. evanescens* aus Kiel reife Reproduktionsorgane ausgebildet hatten (vgl. Abb. 68). Besonders bemerkenswert ist, dass alle Individuen von *F. evanescens* Rezeptakel auf-

wiesen, was bei keiner der anderen Populationen der Fall war. Aufgrund der stark unterschiedlichen Ausprägung dieses Merkmals bei den Individuen der drei UPB-Probenahme-
flächen und der wahrscheinlich hohen Abhängigkeit des Merkmals von lokalen Standort-
faktoren ist eine direkte Zuordnung der UPB-Populationen zu den Arten nicht möglich, auch
wenn sich alle drei Arten hinsichtlich des Fertilitätsindex signifikant unterscheiden (vgl.
Tab. 44).

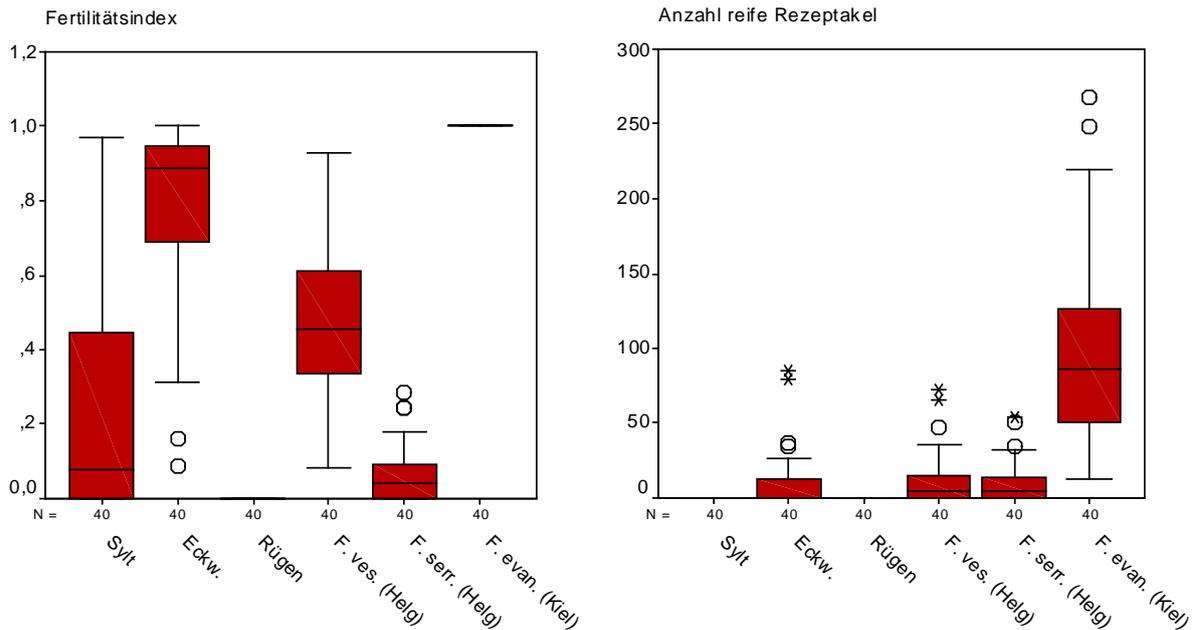


Abb. 68: Fertilitätsindex und Anzahl reifer Rezeptakel der an den drei UPB-Probenahme-
flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten *Fucus*-Proben

Tab. 44: Einfaktorielle Anova des Fertilitätsindex der an den drei UPB-Probenahme-
flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten *Fucus*-Proben

PNF	N	Unterguppe für Alpha=05				
		1	2	3	4	5
Rügen	40	,0000				
F.serr. (Helg)	40	,0670				
Sylt	40		,2523			
F.ves (Helg)	40			,4683		
Eckw.	40				,7765	
F.evan (Kiel)	40					1,0000
Signifikanz		,108	1,000	1,000	1,000	1,000

Das Vorhandensein luftgefüllter Vesikel stellt das klassische Merkmal zur Artdefinition von *F. vesiculosus* dar. Wie in Kap. 2.4.1.1 bereits dargestellt wurde und auch aus Abb. 69 hervorgeht, fehlt dieses Merkmal den untersuchten Individuen von Sylt-Königshafen. Auch in der Population von Rügen konnten, im Gegensatz zu vorhergehenden Probenahmen, nur bei einem einzigen Individuum Vesikel nachgewiesen werden. Erwartungsgemäß wiesen die Individuen von *F. serratus* und *F. evanescens* keine Vesikel auf. Anhand dieses Merkmals können also lediglich die Individuen der Probenahme­fläche Eckwarderhörne als *F. vesiculosus* charakterisiert werden. Für die Populationen von Sylt und Rügen kann keine Aussage getroffen werden.

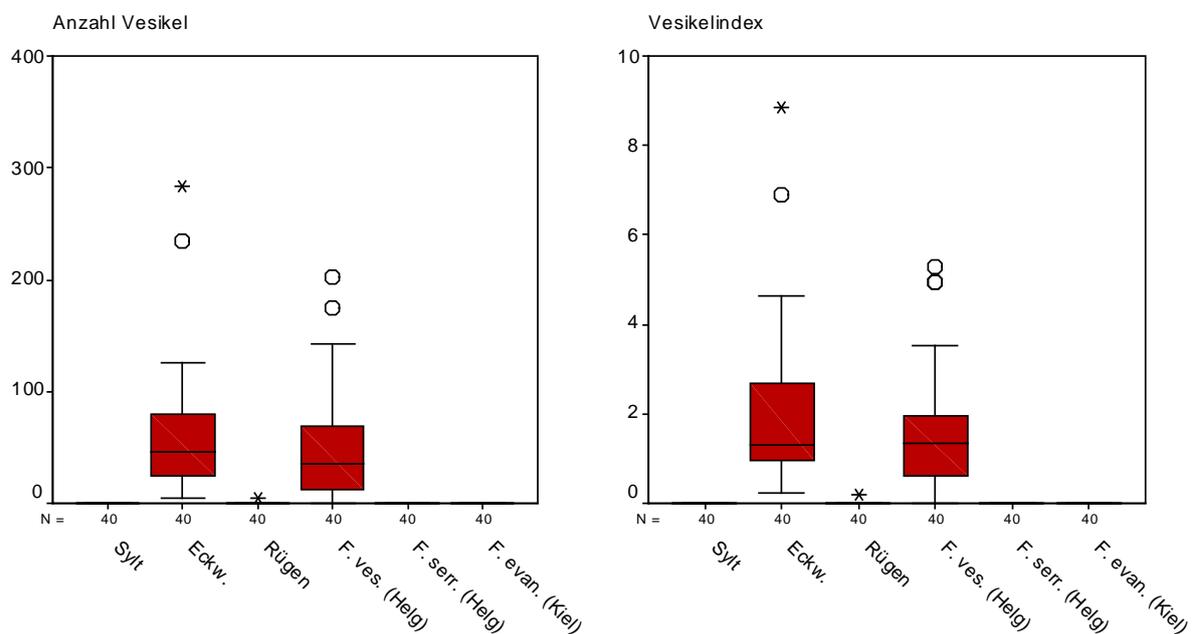


Abb. 69: Anzahl Vesikel und Vesikelindex der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenzflächen gesammelten *Fucus*-Proben

Zur graphischen Erläuterung der Daten wurde, wie auch bereits in Kap. 2.4.1.1, zusätzlich eine Diskriminanzanalyse durchgeführt (vgl. MARSDEN et al. 1983). Als Kriterien wurden folgende morphologische Parameter ausgewählt: Thalluslänge, Thallusbreite, Anzahl vegetativer Spitzen, Anzahl reproduktiver Spitzen, Anzahl Vesikel, Strukturindex, Verzweigungsindex, Fertilitätsindex, Vesikelindex sowie die diagnostischen Marker nach ANDERSON (vgl. ANDERSON 1936, SCOTT & HARDY 1994): Vesikelbildung, Spiralwuchs, Randzählung, Rezeptakelform und Blähung der Rezeptakel. Aus Abb. 70 geht hervor, dass aufgrund der morphologischen Besonderheit der Populationen von Sylt und Rügen durch die Diskriminanzanalyse lediglich die Population von **Eckwarderhörne** sicher der als Repräsentant von *F. vesiculosus* ausgewählten Population von Helgoland **zugeordnet** werden kann. Die

morphologische Eigenart des Fehlens von Rezeptakeln und des Fehlens der ansonsten charakteristischen Vesikel führt zu einer Gruppierung der Populationen von Sylt und Rügen in Nähe der anderen blasenlosen *Fucus*-Arten. Dennoch sind beide *non-target*-Arten, insbesondere aber *F. evanescens*, anhand dieser morphologischen Kriterien klar zu differenzieren.

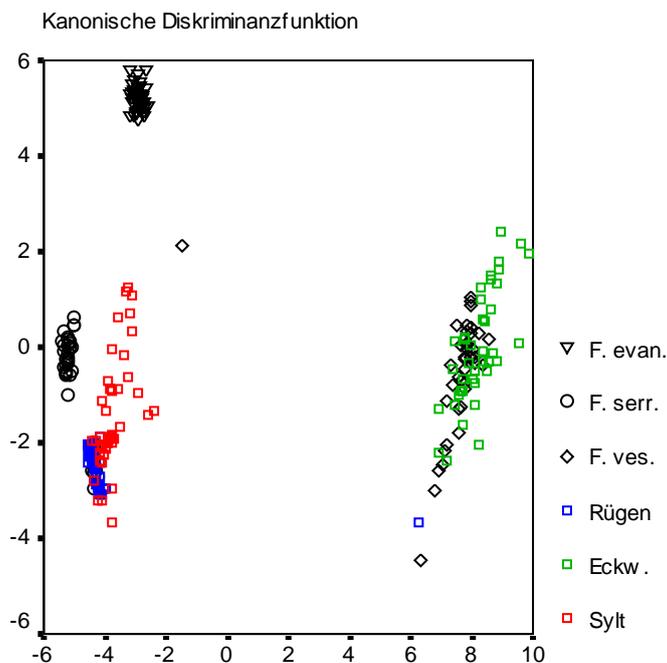


Abb. 70: Diskriminanzanalyse der an den drei UPB-Probenahme­flächen sowie an den Referenz­flächen gesammelten *Fucus*-Individuen

2.4.1.3 Zusammenfassende Bewertung über alle morphologischen Marker

Die ausgewählten morphologischen bzw. biometrischen Marker zeigen kein einheitliches Bild. Da es sich mit den präsentierten Längen- und Höhenmaßen sowie den Ausprägungen von Vesikeln oder Rezeptakeln um individuell stark variierende Merkmale handelt, war aber auch nicht von einem über alle Marker einheitlichen Ergebnis auszugehen.

Bereits unter Betrachtung der diagnostischen, artcharakteristischen Marker nach ANDERSON (1936) wurde deutlich, dass sich die Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen je nach Standort deutlich unterscheiden. **Die klassischen Artmerkmale, wie die Vesikelbildung und das Auftreten geblähter, ellipsoidaler Rezeptakel, wurden lediglich an der Probenahme­fläche Eckwarderhörne vorgefunden.** Die Individuen von Sylt und Rügen hingegen wiesen keine bzw. kaum Vesikel auf und zum Zeitpunkt der Probenahme waren in

beiden Populationen auch keine Rezeptakel ausgebildet. Während man bei der Sylter Population seit den Untersuchungen von NIENBURG (1925, 1927, 1930) davon ausgeht, dass es sich hierbei zwar um *F. vesiculosus* handelt, dieser aber aus unbekanntem Gründen blasenlos ist und sich rein vegetativ vermehrt, liegen zu der Population von Rügen keine Informationen vor. Wie in Kap. 2.5.1 diskutiert wird, sind blasenlose Formen auch für den Bereich der Ostsee beschrieben worden, aber letztlich bleibt festzuhalten, dass **anhand der ausgewählten morphologischen Parameter eine sichere Zuordnung der Individuen der UPB-Probenahme­flächen von Sylt und Rügen zu *F. vesiculosus* nicht möglich ist.**

2.4.2 Genetische Analyse

2.4.2.1 Auswahl geeigneter Markersysteme

Im Gegensatz zur wirtschaftlich bedeutenden Gattung *Mytilus* wurden zur *Fucus*-Gruppe bisher nur wenige populationsgenetische Untersuchungen durchgeführt (vgl. Kap. 2.2.3). Während für *F. vesiculosus* bis heute keine Kenntnisse zur genetischen Konstitution vorliegen, wurden von COYER et al. (2002a) insgesamt zehn PCR-Primer entwickelt, die die Detektion von Mikrosatelliten (STRs) in dem nah verwandten *F. serratus* erlauben. Die Autoren überprüften im Rahmen dieser Studie die Übertragbarkeit von sieben dieser zehn Primer auf *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *F. evanescens* und *F. spiralis*. Wie aus Tab. 45 hervorgeht, konnten an drei der untersuchten Loci (*FsA198*, *FsB113*, *FsB128*) gute Amplifikationsergebnisse mit *F. vesiculosus* und *F. spiralis* erzielt werden.

Tab. 45: Kreuz-Amplifikation von *F. serratus*-Mikrosatelliten-Loci in *Fucus* spp. (aus COYER et al. 2002a) [x = keine Amplifikation, - = nicht durchgeführt]

	<i>FsA198</i>	<i>FsB113</i>	<i>FsB128</i>	<i>FsD39</i>	<i>FsE6</i>	<i>FsE9</i>	<i>FsF4</i>
<i>F. vesiculosus</i> (n=16)	1	8	3	x	-	-	-
<i>F. distichus</i> (n=8)	1	2	1	1	-	-	-
<i>F. evanescens</i> (n=376)	4	2	4	2	x	x	2
<i>F. spiralis</i> (n=46)	1	3	2	2	7	x	3

Dabei konnten die Loci *FsB113* und *FsB128* auch bei *F. vesiculosus* als polymorph charakterisiert werden, während der Locus *FsA198* in *F. vesiculosus* und *F. spiralis* nur ein Allel aufwies. Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung durchgeführten Tests bestätigten die Verwendbarkeit dieser Loci für die Beantwortung der eingangs gestellten Fragen. Da die Reproduzierbarkeit der Amplifikate am Locus *FsB113* allerdings nicht zufriedenstellend

war, wurde dieser Primer von den weiteren Untersuchungen ausgeschlossen. Somit wurden nur die Loci *FsA198* und *FsB128* verwendet.

Die Anwendung der von WALLACE et al. (2004) für *F. vesiculosus* und *F. spiralis* entwickelten Primer erbrachte keine zufriedenstellenden Ergebnisse. Zum einen konnten weder die angegebenen Allelzahlen noch die angegebenen Größenbereiche im Rahmen dieser Untersuchung wiederholt werden. Zum anderen schlug die Übertragung auf die beiden verbleibenden Arten *F. serratus* und *F. evanescens* fehl, so dass diese Markersysteme für die weiteren Untersuchungen nicht berücksichtigt wurden.

Im Folgenden werden die Allel- und Genotypverteilungen der untersuchten Populationen, getrennt nach den beiden verwendeten genetischen Markern, dargestellt.

2.4.2.2 Markersystem *FsA198*

In den drei untersuchten Populationen der Probenahmeflächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen wurden – im Gegensatz zu den Angaben von COYER et al. (2002a) – jeweils zwei Allele nachgewiesen. Da diese mit 81%, 86% bzw. 90% (Allel A) und 19%, 14% bzw. 10% (Allel B) in annähernd identischen Verhältnissen vorkommen, zeichnen sich die Populationen hinsichtlich dieses Markers durch eine **sehr ähnliche genetische Zusammensetzung** aus (vgl. Abb. 71).



Abb. 71: Allelverteilung in den Populationen der Probenahmeflächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem *FsA198*

Die daraus abgeleiteten Genotypen weisen dementsprechend ebenfalls hohe Übereinstimmungen auf. Alle Populationen sind durch zwei Genotypen zu charakterisieren: Typ AA (76%, 84%, 89%) und AB (24%, 16%, 11%), wobei das Allel B nur heterozygot in Kombination mit dem Allel A auftritt; der Genotyp BB konnte nicht nachgewiesen werden. Die mittels *FsA198* ermittelte annähernd identische Genotypverteilung der untersuchten Individuen auf allen drei Probenahmeflächen bekräftigt die Annahme, dass **es sich bei allen drei Populationen um dieselbe Art handelt**.



Abb. 72: Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem *FsA198*

Um die genetische Identität der Populationen der Probenahme­flächen einordnen zu können, ist ein Abgleich der Daten mit Referenzwerten notwendig. Dazu wurden, wie in Kap. 2.3.1 beschrieben, vermutlich reinrassige Populationen von *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* (alle aus dem Felswatt von Helgoland) sowie zusätzlich von *F. serratus* und *F. evanescens* aus der Kieler Förde ausgewählt, deren Analyse die Interpretationsfähigkeit der gewonnenen Daten erhöhen sollte.

Wie aus Abb. 73 hervorgeht, konnten in diesen Referenzproben ebenfalls nur die Allele A und B nachgewiesen werden (vgl. Tab. 46). Unterschiede zwischen den Populationen bzw. Arten bestehen lediglich in der Frequenz des Auftretens der beiden Allele. Während in der Referenzpopulation für *F. vesiculosus* (Helgoland; A 92%, B 8%) eine ähnliche Allelverteilung wie in den Populationen der drei oben beschriebenen UPB-Probenahme­flächen zu beobachten ist, wurde bei *F. spiralis* (Helgoland) und *F. evanescens* (Kiel) jeweils nur das ansonsten seltenere Allel B nachgewiesen. *F. serratus* zeigt in den beprobten Populationen Helgoland und Kiel beide Allele etwa gleich häufig (61% bzw. 51%). Unter der Annahme, dass die Frequenz des Auftretens der beiden Allele eine Artdifferenzierung erlaubt, handelt es sich bei den Individuen **aller drei UPB-Probenahme­flächen** um *F. vesiculosus*.

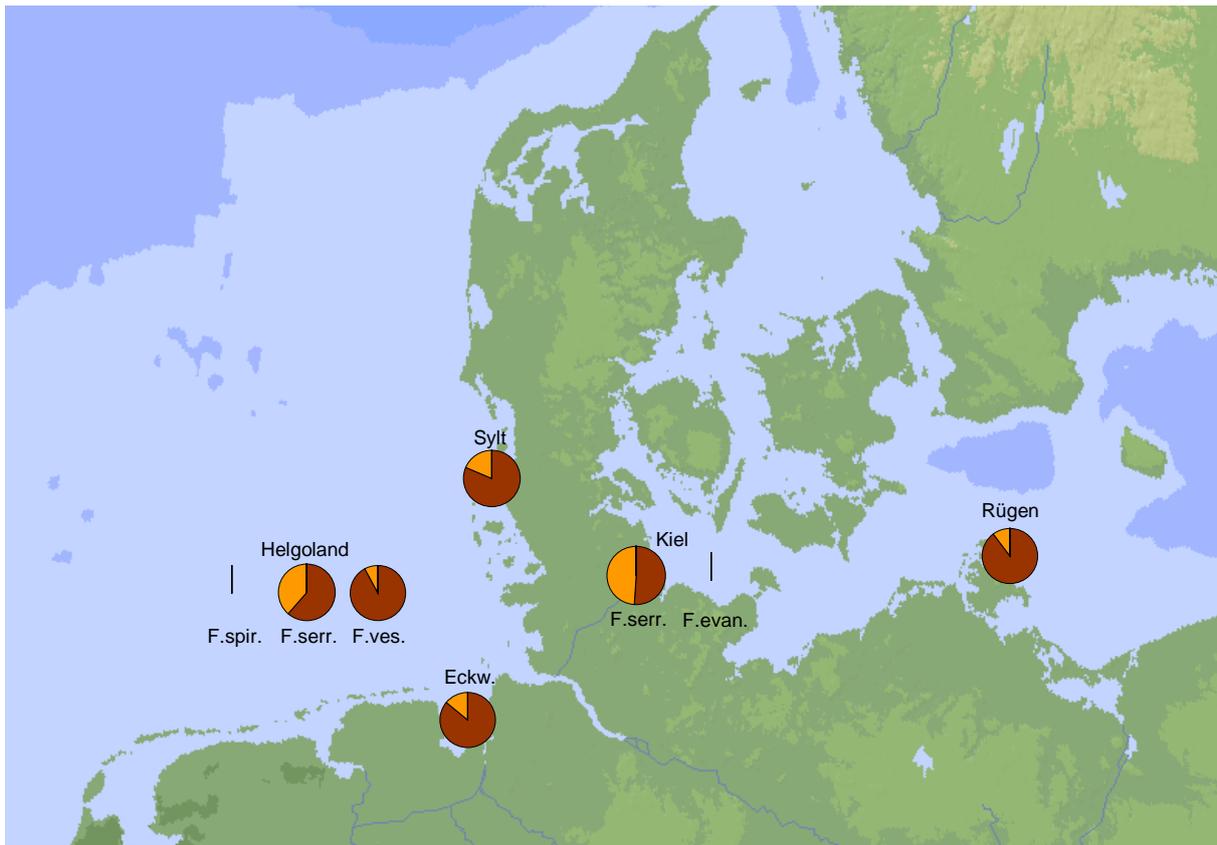


Abb. 73: Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie der Referenzflächen am Markersystem *FsA198*

Tab. 46: Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem *FsA198*

	A	B
Sylt	0.81	0.19
Eckwarderhörne	0.86	0.14
Rügen	0.80	0.20
<i>F. vesiculosus</i> (Helg)	0.92	0.08
<i>F. spiralis</i> (Helg)	0.00	1.00
<i>F. serratus</i> (Helg)	0.61	0.39
<i>F. serratus</i> (Kiel)	0.51	0.49
<i>F. evanescens</i> (Kiel)	0.00	1.00

Hinsichtlich der zu definierenden Genotypen zeigt sich, dass alle aus den Allelen A und B zu bildenden Genotypenkombinationen auftreten (vgl. Abb. 74). Bei der als Repräsentant für *F. vesiculosus* ausgewählten Population von Helgoland wurden die Genotypen AA (92%) und AB (8%) in einer ähnlichen Verteilung wie in den Populationen der drei UPB-

Probenahme­flächen gefunden, was die oben bereits auf­gestellte Hypothese bekräftigt, dass es sich bei den Populationen von Sylt, Eckwarderhörne und Rügen um *F. vesiculosus* handelt. Alle Individuen von *F. spiralis* (Helgoland) und *F. evanescens* (Kiel) werden mit Hilfe dieses Markers zu 100% durch den Genotyp BB charakterisiert. Das heißt, mittels *FsA198* sind diese beiden Arten nicht zu differenzieren. Für die beiden Populationen von *F. serratus* wurden alle möglichen Genotypen­kombinationen nachgewiesen. Aus Abb. 74 geht hervor, dass in beiden Populationen die Genotypen in jeweils sehr ähnlichen Frequenzen auftreten (Helgoland: AA 48%, BB 17%, AB 35%; Kiel: AA 31%, BB 26%, AB 43%).

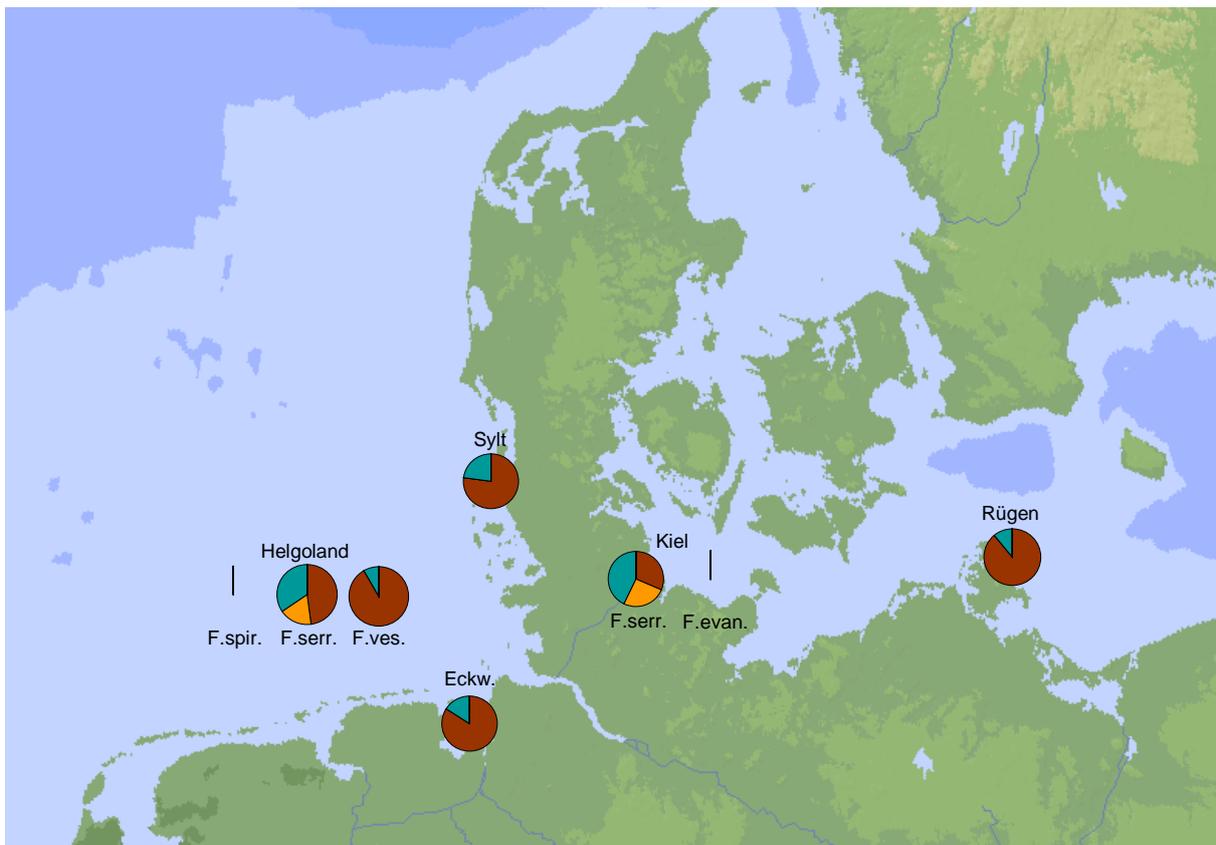


Abb. 74: Karte der Genotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie den Referenzflächen am Markersystem *FsA198*

Betrachtet man die genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen, wird eine Zuordnung der Populationen der drei UPB-Probenahme­flächen mit der Helgoländer Referenzpopulation von *F. vesiculosus* deutlich, während die anderen Populationen größere Unterschiede zu dieser Gruppe aufweisen (vgl. Tab. 47, Abb. 75). Überraschenderweise zeigen sich ebenfalls Unterschiede zwischen den Nord- und Ostsee-Populationen von *F. serratus*, wobei die Helgoländer *F. serratus*-Referenzpopulation den *F. vesiculosus*-Populationen der UPB-Probenahme­flächen ähnlicher ist als der *F. serratus*-

Referenzpopulation aus Kiel. Die beiden anhand dieses Markers genetisch nicht unterscheidbaren Populationen von *F. evanescens* und *F. spiralis* zeigen die größten genetischen Unterschiede zu den UPB-Proben.

Tab. 47: Genetische Distanzen nach NEI (1972) zwischen den untersuchten Populationen am Markersystem *FsA198*

	Sylt	Eckw.	Rügen	<i>F. ves.</i> (Helg)	<i>F. spir.</i> (Helg)	<i>F. serr.</i> (Helg)	<i>F. serr.</i> (Kiel)	<i>F. evan.</i> (Kiel)
Sylt	-	0.002	0.000	0.010	1.501	0.058	0.153	1.501
Eckwarderhörne		-	0.004	0.003	1.845	0.084	0.200	1.845
Rügen			-	0.013	1.147	0.051	0.142	1.147
<i>F. ves.</i> (Helg)				-	2.487	0.120	0.253	2.487
<i>F. spiralis</i> (Helg)					-	0.627	0.367	0.000
<i>F. serratus</i> (Helg)						-	0.020	0.627
<i>F. serratus</i> (Kiel)							-	0.367
<i>F. evan.</i> (Kiel)								-

Zusammenfassend bleibt festzuhalten, dass mit dem Markersystem *FsA198* sowohl in den Populationen der Probenahmeflächen als auch in allen Referenzpopulationen lediglich zwei Allele differenziert werden konnten. Da die einzelnen Arten demnach nicht über diagnostische Allele zu differenzieren sind, können sie nur über jeweils charakteristische Allel- bzw. Genotypverteilungen unterschieden werden. Hierbei zeigt sich für die Populationen der UPB-Probenahmeflächen eine gegenüber der als Referenz für *F. vesiculosus* ausgewählten Population von Helgoland sehr ähnliche Allel- und Genotypverteilung. Weder in dieser Referenzpopulation noch in den UPB-Populationen konnte der Genotyp BB nachgewiesen werden, was die *F. vesiculosus*-Populationen in ihrer Gesamtheit von allen übrigen untersuchten Populationen unterscheidet. **Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen werden, dass es sich bei den Populationen auf den Probenahmeflächen Sylt-Königshafen, Eckwarderhörne und Rügen/Kap Arkona mit großer Wahrscheinlichkeit um *F. vesiculosus* handelt.**

Wenn auch mittels *FsA198* die Unterscheidung der beiden nah verwandten *F. spiralis* und *F. evanescens* nicht möglich war, wird dennoch deutlich, dass dieser Marker zur Differenzierung innerhalb der restlichen *Fucus*-Gruppe geeignet ist. Denn bemerkenswert ist auch, dass die beiden *F. serratus*-Populationen hinsichtlich ihrer Allel- und Genotypverteilung in Nord- und Ostsee eine ebenso hohe Ähnlichkeit untereinander aufweisen, wie dies bereits für *F. vesiculosus* beschrieben wurde.

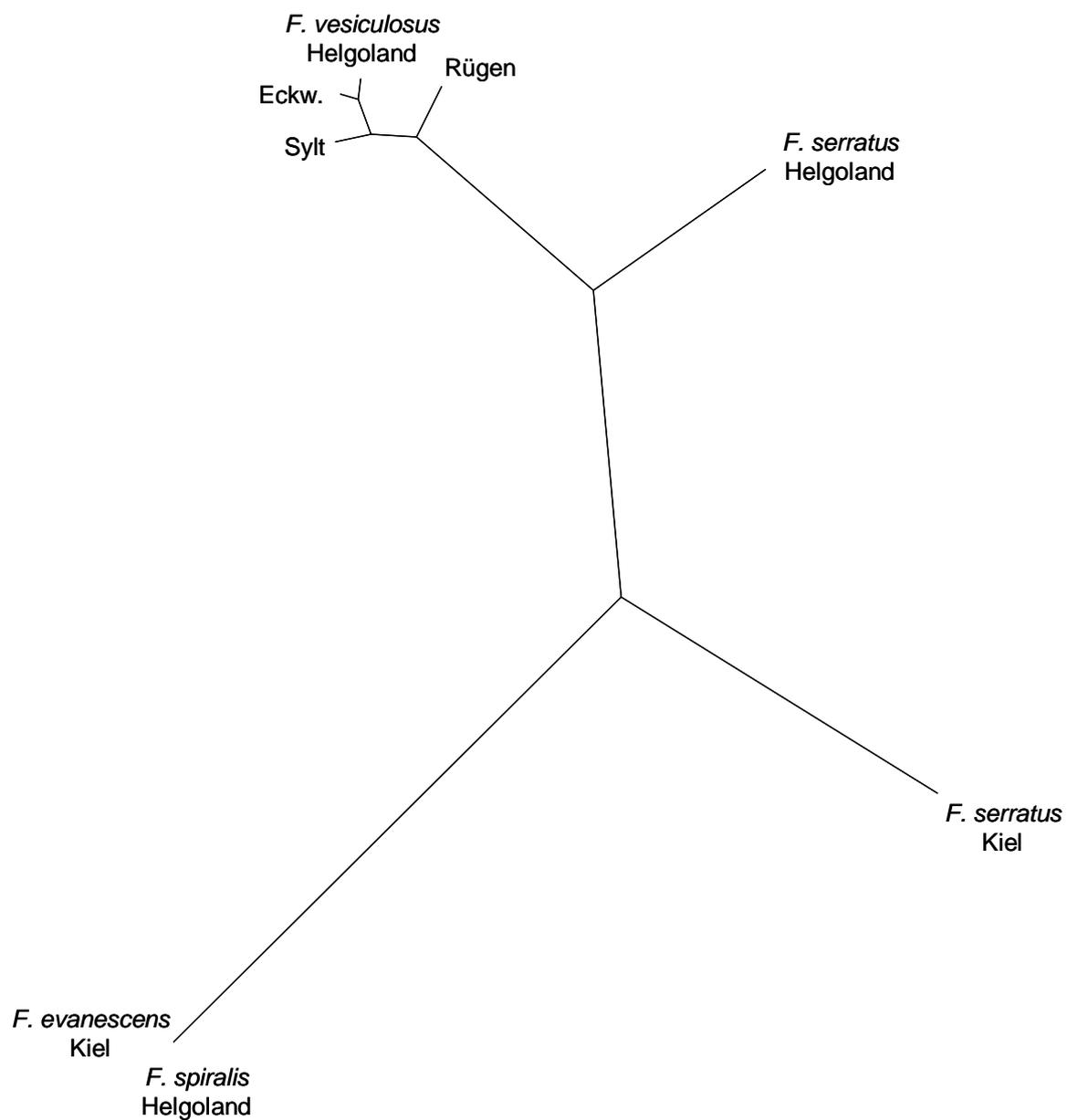


Abb. 75: Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem *FsA198*

2.4.2.3 Markersystem *FsB128*

In den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen konnten fünf verschiedene Allele nachgewiesen werden. In den Populationen von Eckwarderhörne und Rügen wurden die Allele A (31%, 27%), F (31%, 35%) und H (38%, 27%) in ähnlich hohen Frequenzen nachgewiesen. Die Population Rügen weist zudem noch das Allel G (11%) auf, das in keiner der beiden anderen Populationen nachgewiesen werden konnte. Im Gegensatz zu den sich **sehr ähnlichen Populationen von Eckwarderhörne und Rügen** werden die Individuen von Sylt ausschließlich durch das Allel B (100%) charakterisiert. Neben der Tatsache, dass sich die **Sylter Population** dadurch **stark** von den beiden anderen **unterscheidet**, scheint es sich nach den Ergebnissen dieses Markersystems um eine **genetisch absolut einheitliche Population** zu handeln.

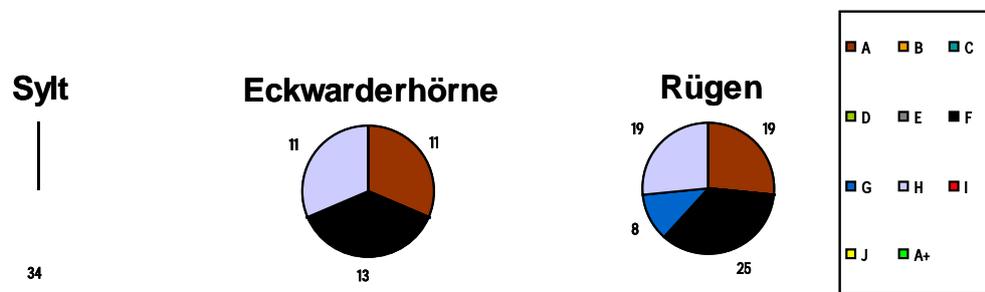


Abb. 76: Allelverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem *FsB128*

Die sich aus der Allelzusammensetzung der untersuchten Individuen ergebende Genotypverteilung der Populationen der Probenahme­flächen zeigt ein ähnliches, aber stärker differenzierendes Bild. Die Populationen von Rügen und Eckwarderhörne ähneln sich aufgrund ihrer Allelzusammensetzung, während sich die Sylter Population durch einen anderen Genotyp (B, 100%) stark von ihnen unterscheidet. Die Populationen von Rügen und Eckwarderhörne unterscheiden sich lediglich durch die nur in Rügen vorkommenden Genotypen AFH (19%) und FGH (19%).

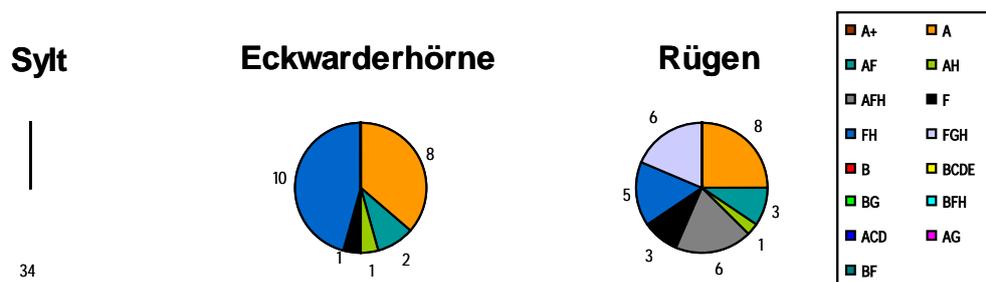


Abb. 77: Genotypverteilung in den Populationen der Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen am Markersystem FsB128

Um die Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen bewerten zu können, soll auch für dieses Markersystem eine vergleichende Analyse mit den als Referenzpopulationen ausgewählten Beständen der Arten *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* von Helgoland und der Arten *F. serratus* und *F. evanescens* aus Kiel durchgeführt werden. Wie aus Abb. 78 hervorgeht, sind die Allele F und H, die die Populationen von Eckwarderhörne und Rügen dominieren, in einer annähernd identischen Häufigkeit auch in der für *F. vesiculosus* ausgewählten Referenzpopulation von Helgoland vertreten. Allerdings setzt sich diese Population zum Dritten auch aus dem für die Sylter Individuen charakteristischen Allel B zusammen, das in den beiden zuvor genannten Populationen nicht nachgewiesen werden konnte. Dieses Allel B ist des Weiteren aber in allen drei untersuchten Helgoländer Arten vertreten, scheint also ein **charakteristisches Allel für die Nordsee-Fucaceen** darzustellen (Ausnahme Eckwarderhörne). Dies wird durch die Allelverteilung der beiden *F. serratus*-Populationen bekräftigt, da auch hier das Allel B in der Nordsee-Population das dominante Allel darstellt, in der Ostsee aber durch das Allel A ersetzt wird. Beide Populationen von ***F. serratus*** sind durch die beiden diagnostischen Allele C und D von allen anderen Arten zu unterscheiden. Ebenso lässt sich ***F. evanescens*** durch das absolut dominante diagnostische Allel A+ (95%) **deutlich von den übrigen Arten differenzieren**.

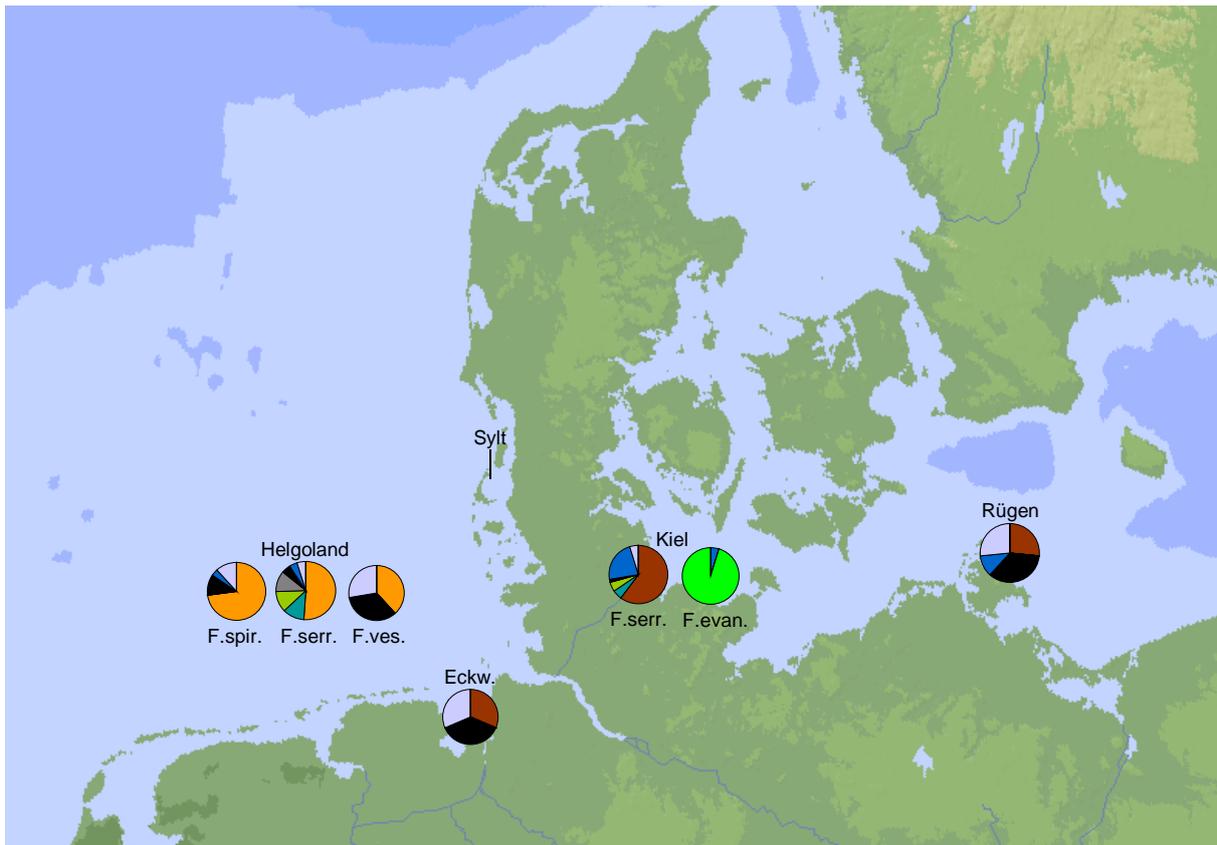


Abb. 78: Karte der Allelverteilungen in den Populationen der UPB-Probenahme­flächen sowie der Referenzflächen am Markersystem *FsB128*

Tab. 48: Im Rahmen der Untersuchung aller Individuen nachgewiesene Allelfrequenzen am Markersystem *FsB128*

	A+	A	B	C	D	E	F	G	H
Sylt	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Eckwarderhörne	-	0.31	-	-	-	-	0.38	-	0.31
Rügen	-	0.27	-	-	-	-	0.35	0.11	0.27
<i>F. ves.</i> (Hel.)	-	-	0.38	-	-	-	0.35	-	0.27
<i>F. spiralis</i> (Hel.)	-	-	0.73	-	-	-	0.11	0.05	0.11
<i>F. serr.</i> (Hel.)	-	-	0.52	0.11	0.11	0.11	0.05	0.05	0.05
<i>F. serr.</i> (Kiel)	-	0.64	-	0.05	0.05	-	0.02	0.24	-
<i>F. evan.</i> (Kiel)	0.95	-	-	-	-	-	-	0.05	-

Diese komplizierte Allelverteilung wird durch die Zusammenfassung der Alleltypen zu Genotypen nicht verständlicher. Dies ist insbesondere darauf zurückzuführen, dass einzelne Allele nur in bestimmten Genotypen vorkommen, also nicht frei kombiniert sind. Wie aus Abb. 79 hervorgeht, kann keine der an den drei Probenahmeflächen vorgefundene Genotypenverteilungen der Referenzpopulation für *F. vesiculosus* direkt zugeordnet werden. Dies wird unter anderem auch durch das gemeinsame, hochfrequente Auftreten gemeinsamer Genotypen bei allen drei Fucaceen, die in Helgoland gesammelt wurden, erschwert. Wenn auch der Sylter Genotyp in der Helgoländer *F. vesiculosus*-Population vorgefunden wird, ist gleichzeitig lediglich der FH-Genotyp aus Eckwarderhörne bzw. Rügen in der Referenzpopulation enthalten. Die Populationen von Rügen und Eckwarderhörne weisen durch das gemeinsame Auftreten von jeweils einem Genotyp darüber hinaus sogar eher Ähnlichkeiten mit *F. serratus* aus Kiel auf.

Sehr problematisch sind des Weiteren zwei Aspekte: Zum einen werden mit Hilfe dieses Markersystems alle **Arten, die in Helgoland gesammelt wurden**, durch **annähernd identische Genotypen** charakterisiert und zwischen diesen bestehen lediglich Unterschiede in der Häufigkeit der Typen. Insbesondere *F. serratus* und *F. spiralis* zeigen hohe Übereinstimmungen (vgl. auch Tab. 49). Zum zweiten werden die beiden Populationen von *F. serratus* durch jeweils völlig unterschiedliche Genotypen charakterisiert. Wenn auch *F. evanescens* eindeutig abgetrennt werden kann, ist die **Eignung des Primers für die Artdefinition** innerhalb der *Fucus*-Gruppe deshalb **fraglich**.

Dennoch werden, wie aus Tab. 49 bzw. Abb. 80 hervorgeht, die UPB-Populationen von Eckwarderhörne und Rügen im Dendrogramm der genetischen Distanzen zusammen gruppiert und der Referenzpopulation für *F. vesiculosus* zugeordnet. Diese Gruppe wird gemeinsam der "serratus-Gruppe" gegenübergestellt, während die beiden anderen berücksichtigten Arten, *F. spiralis* und *F. evanescens*, als Außengruppe differenziert werden. Die mit dem Markersystem *FsB128* schwierig zu fassende Population von Sylt wird mittels UPGMA-Methode intermediär eingeordnet (vgl. Abb. 80).

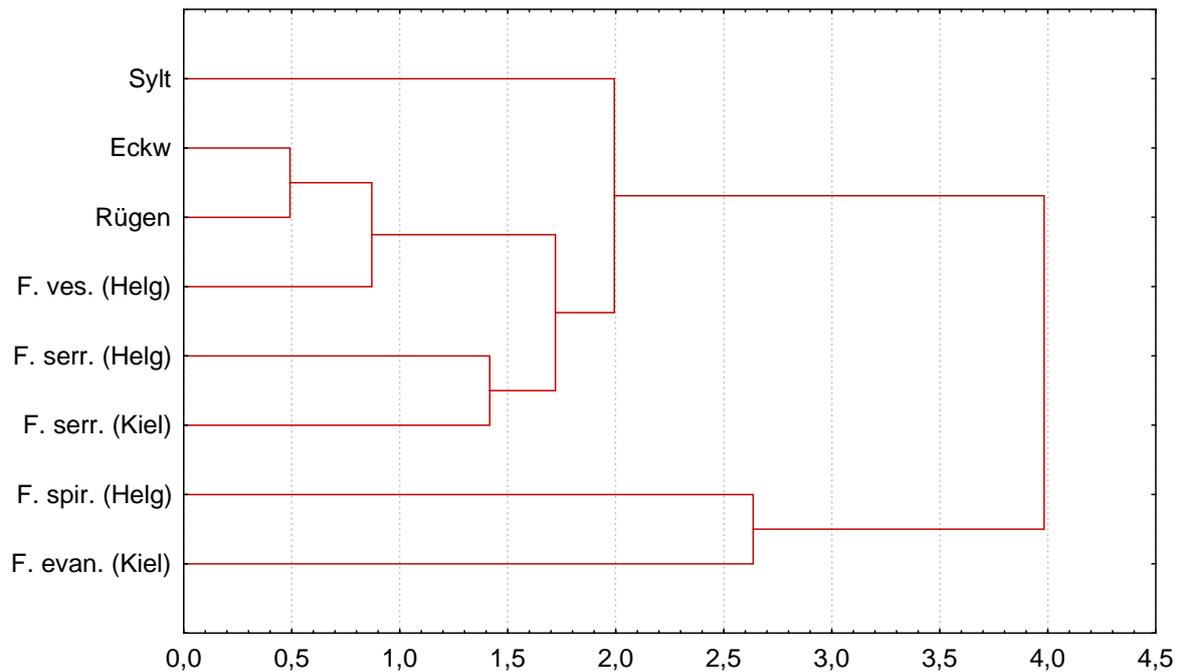


Abb. 80: UPGMA-Dendrogramm der genetischen Distanzen zwischen den untersuchten Populationen mittels Markersystem *FsB128* (Eukl. Distanzen)³

Zusammenfassend bleibt festzuhalten, dass auf Basis des Markersystems *FsB128* **die Populationen der drei UPB-Probenahme­flächen nicht sicher der Art *F. vesiculosus* zugeordnet** werden können, wenn auch **größere Gemeinsamkeiten mit der Zielart** bestehen als zu den übrigen im Rahmen der Untersuchung berücksichtigten Arten. Prinzipiell muss die Eignung dieses Markersystems zur Artdifferenzierung in Frage gestellt werden, auch wenn im Dendrogramm der genetischen Distanzen lediglich die Sylter Population separiert wird. Bemerkenswert ist, dass anhand dieses Markers aufgezeigt werden konnte, dass es sich bei den Individuen der **Sylter Population um rein vegetativ vermehrte** und somit um **genetisch einheitliche Individuen** handelt. Es kann vermutet werden, dass es sich bei den Sylter Individuen um Nachfahren eines Helgoländer Vorfahren handelt, da das vorgefundene Allel ansonsten nur in *F. vesiculosus* von Helgoland detektiert werden konnte.

³ Der Rechen-Algorithmus der Dendrogramm-Berechnung durch PHYLIP 3.6 (FELSENSTEIN 1992) war nicht in der Lage den auf nur einem Allel basierenden Sonderfall der Sylt-Population sinnvoll zu verarbeiten, weswegen in dieser Darstellung das klassische UPGMA-Dendrogramm bevorzugt wurde.

2.4.2.4 Zusammenfassende Bewertung über beide Markersysteme

Ziel der genetischen Untersuchung war mit Hilfe geeigneter Markersysteme zu definieren, welche Arten des *Fucus*-Spezies-Komplexes – bzw. deren Hybride – auf den UPB-Probenahme­flächen Sylt, Eckwarderhörne und Rügen anzutreffen sind. Dazu bedurfte es zunächst der Herausarbeitung von artcharakteristischen Merkmalen anhand der Referenzpopulationen aller in die Untersuchung einbezogenen Arten. Eindeutig gelang dies nur bei *F. evanescens*, der durch artcharakteristische Allele (*FsB128*) klar von den anderen Arten abgegrenzt werden konnte. Die anderen Arten ließen sich bei beiden Markern oft nur durch Allelfrequenzunterschiede differenzieren. Insbesondere die Helgoländer Referenzpopulationen zeichnen sich über Artgrenzen hinweg durch gemeinsam vorhandene Allele aus, was die Artunterscheidung deutlich erschwert. Trotz dieser Schwierigkeiten ließen sich die Individuen der **Populationen der UPB-Probenahme­flächen** insbesondere unter Verwendung des Markers *FsA198* aufgrund von charakteristischen Allelfrequenzen der Art ***F. vesiculosus* zuordnen**, was bei dem Marker *FsB128* nur eingeschränkt gelang (vgl. Abb. 81). Diese Einschränkung gilt insbesondere für die Individuen von **Sylt-Königshafen**, die sich durch **absolute genetische Einheitlichkeit** an diesem Locus auszeichneten. Dies kann als Beleg dafür gewertet werden, dass innerhalb dieser Population die Reproduktion vollständig über vegetative Vermehrung stattfindet (vgl. NIENBURG 1925, 1927, 1930).

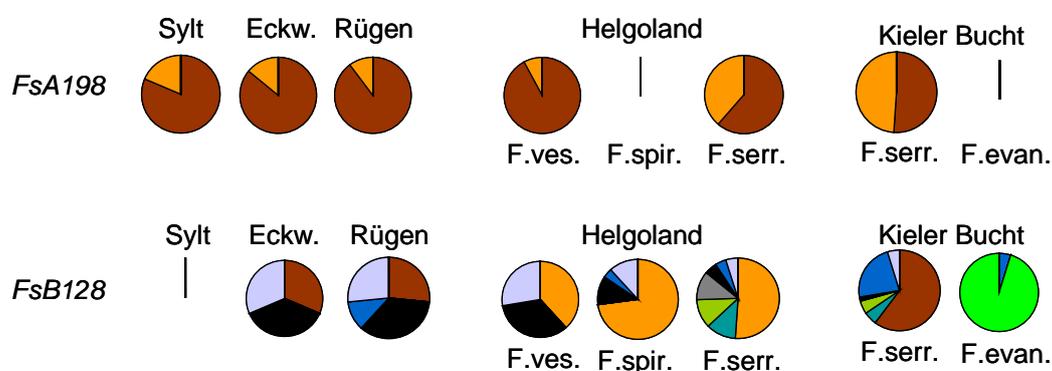


Abb. 81: Zusammenfassende Betrachtung der Allelverteilungen der untersuchten Populationen, getrennt nach Markersystemen

Um eine umfassendere Populationscharakterisierung über beide Markersysteme durchführen zu können, wurde – wie zuvor auch bei *Mytilus* (vgl. Kap. 1.4.2.5) – versucht, durch Zusammenfassen der Einzelgenotypen eines jeden Individuums zusätzlich einen Gesamtgenotyp zu ermitteln. Gesamtgenotypen, die nur einmal vorkamen, wurden aufgrund ihrer mangelnden Aussagekraft bezüglich der Artzuordnung nicht weiter berücksichtigt. Wie aus Abb. 82 ersichtlich wird, zeigt eine solche Darstellung nur wenige in mehreren Populationen

vorkommende Genotypen. Die meisten Populationen sind durch viele individuelle Gesamtgenotypen gekennzeichnet, was eine Zuordnung der Populationen der UPB-Probenahme­flächen zu einer entsprechenden Referenzpopulation erschwert. Es bleibt lediglich festzu­stellen, dass höhere Ähnlichkeiten zwischen den Populationen von Rügen und Eckwarder­hörne bestehen als zwischen diesen und der Population aus Sylt. Desweiteren kann aufgrund des Vorkommens der Genotypen der Sylter Population in der Helgoländer Population von *F. serratus* einerseits und aufgrund des Vorkommens von Genotypen der Populationen von Eckwarderhörne und Rügen in der Kieler Referenzpopulation für *F. serratus* andererseits eine **Hybridisierung zwischen *F. vesiculosus* bzw. *F. serratus* nicht ausgeschlossen** werden. Da sich *F. spiralis* und *F. evanescens* über den Gesamtgenotyp eindeutig erkennen lassen und keine Gemeinsamkeiten mit den Gesamtgenotypen der Populationen der Probenahme­flächen aufweisen, gibt es **keine Anzeichen für Hybridisierung oder Introgression der Gene von *F. spiralis* und *F. evanescens* in die Populationen der UPB-Probenahme­flächen.**



Abb. 82: Karte der Gesamtgenotypenverteilungen in den Populationen der UPB-Probe­nahme­flächen sowie der Referenzflächen für beide Markersysteme

Tab. 50: Genetische Distanzen nach NEI (1972) zwischen den untersuchten Populationen an beiden Markersystemen

	Sylt	Eckw.	Rügen	<i>F. ves.</i> (Helg)	<i>F. spir.</i> (Helg)	<i>F. serr.</i> (Helg)	<i>F. serr.</i> (Kiel)	<i>F. evan.</i> (Kiel)
Sylt	-	0.630	0.620	0.620	2.170	0.090	0.930	2.270
Eckwarderhörne		-	0.010	0.010	1.070	0.440	0.370	2.350
Rügen			-	0.020	0.950	0.400	0.300	1.880
<i>F. ves.</i> (Helg)				-	1.160	0.470	0.350	2.970
<i>F. spiralis</i> (Helg)					-	1.050	0.240	0.540
<i>F. serr.</i> (Helg)						-	0.540	1.170
<i>F. serr.</i> (Kiel)							-	0.990
<i>F. evan.</i> (Kiel)								-

Das aus den in Tab. 50 dargestellten genetischen Distanzen abgeleitete Dendrogramm über beide Markersysteme macht deutlich, dass insbesondere die Populationen der UPB-Probenahme­flächen **Eckwarderhörne und Rügen** eine hohe genetische Ähnlichkeit aufweisen (vgl. Abb. 83). Aus der weiteren Anordnung der Äste wird ersichtlich, dass diese beiden Populationen **mit hoher Wahrscheinlichkeit als *F. vesiculosus*** angesprochen werden können. Selbst die auf Basis des Markersystems *FsB128* völlig isolierte **Sylter Population** zeigt in der Gesamtbetrachtung der genetischen Distanzen eine immer noch **sehr hohe Ähnlichkeit zu dieser *F. vesiculosus*-Gruppe**, auch wenn sie intermediär zwischen dieser und den Helgoländer Individuen von *F. serratus* gruppiert wird. Die in Kap. 2.2.2 beschriebene vegetative Vermehrung führt normalerweise zu großen, genetisch einheitlichen Beständen und damit oft zu einer Fixierung derjenigen Allele, die mit den Gründerindividuen an den Standort gelangt sind. Durch die fehlende sexuelle Vermehrung unterliegt eine solche Population nicht mehr den möglichen Schwankungen in den Allelfrequenzen wie die umliegenden Populationen und zeigt daher nur selten die für die Art charakteristischen genetischen Muster. Daher ist es wahrscheinlich, dass **die Population der Probenahme­fläche Sylt -wie die beiden anderen UPB-Populationen- *F. vesiculosus* zuzuordnen ist**. Daneben wird trotz der großen Differenzierungen der beiden *F. serratus*-Populationen mit Marker *FsB128* in der Gesamtbetrachtung deutlich, dass sich auch diese beiden Populationen genetisch nahe stehen. Der Abschluss und damit das andere Ende des Dendrogrammes wird von *F. spiralis* und *F. evanescens* gebildet, von denen **ausgeschlossen** werden kann, **dass sie oder gemeinsame Hybride auf den UPB-Probenahme­flächen anzutreffen sind**.

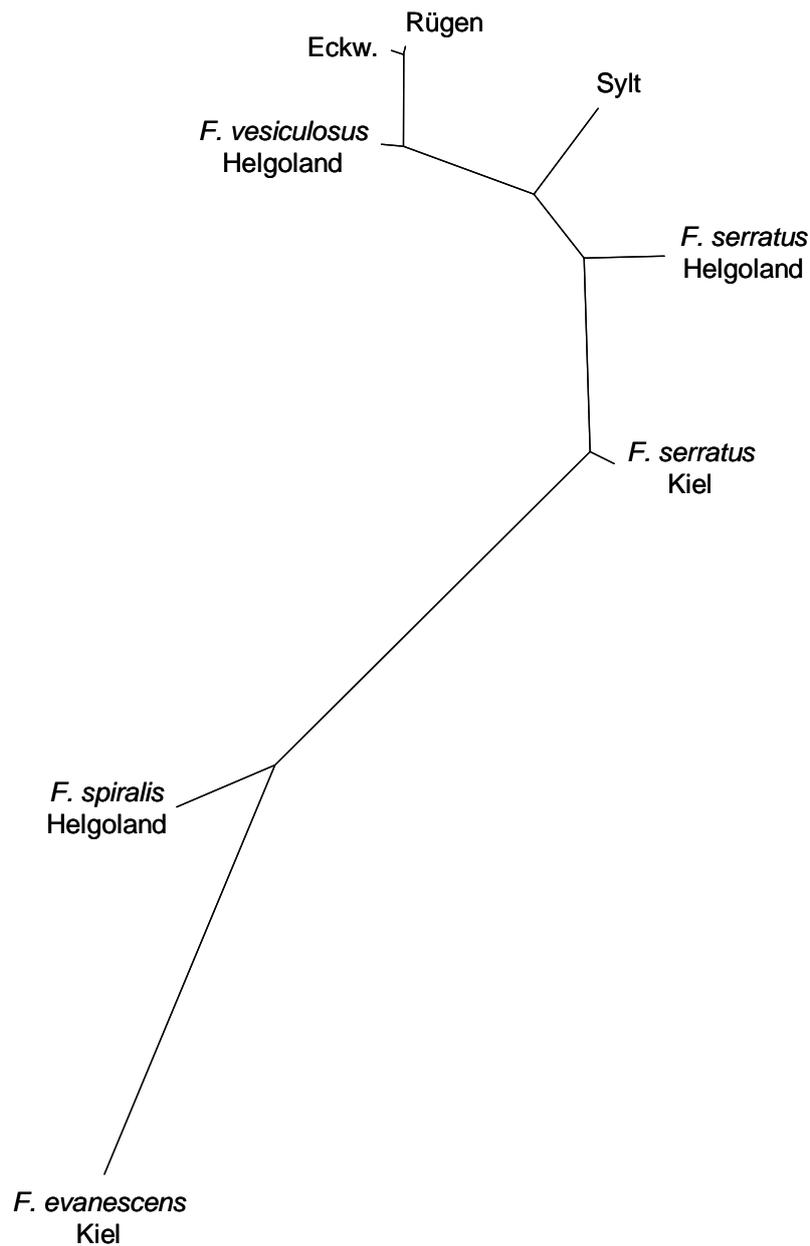


Abb. 83 Dendrogramm der genetischen Distanzen der untersuchten Populationen über alle verwendeten Markersysteme

Ergänzt werden soll diese Darstellung durch ein auf den Gesamtgenotypen der Einzelindividuen basierendes Dendrogramm (vgl. Abb. 84). Aufgabe dieses individualspezifischen Baumes ist die Visualisierung der Zuordnung der Individuen zu Gruppen. Es lässt sich hier jedoch nur ein größeres Cluster von Individuen deutlich abgrenzen. Es beinhaltet Individuen von Helgoland (*F. vesiculosus*, *F. serratus*) und Sylt. Die restlichen, wesentlich kleineren Cluster zeigen entweder die Populationen separat (*F. evanescens*, *F. spiralis*), oder die Individuen sind aufgrund identischer Genotypen in unterschiedlichen Populationen in den Clustern bunt gemischt. Die mangelnde Separierung der einzelnen Populationen zu Clustern zeigt hier eine große Durchmischung der Allele innerhalb der Populationen und Individuen,

was unter Umständen auf eine mögliche Hybridisierung zwischen *F. vesiculosus* und *F. serratus* zurückgeführt werden kann.

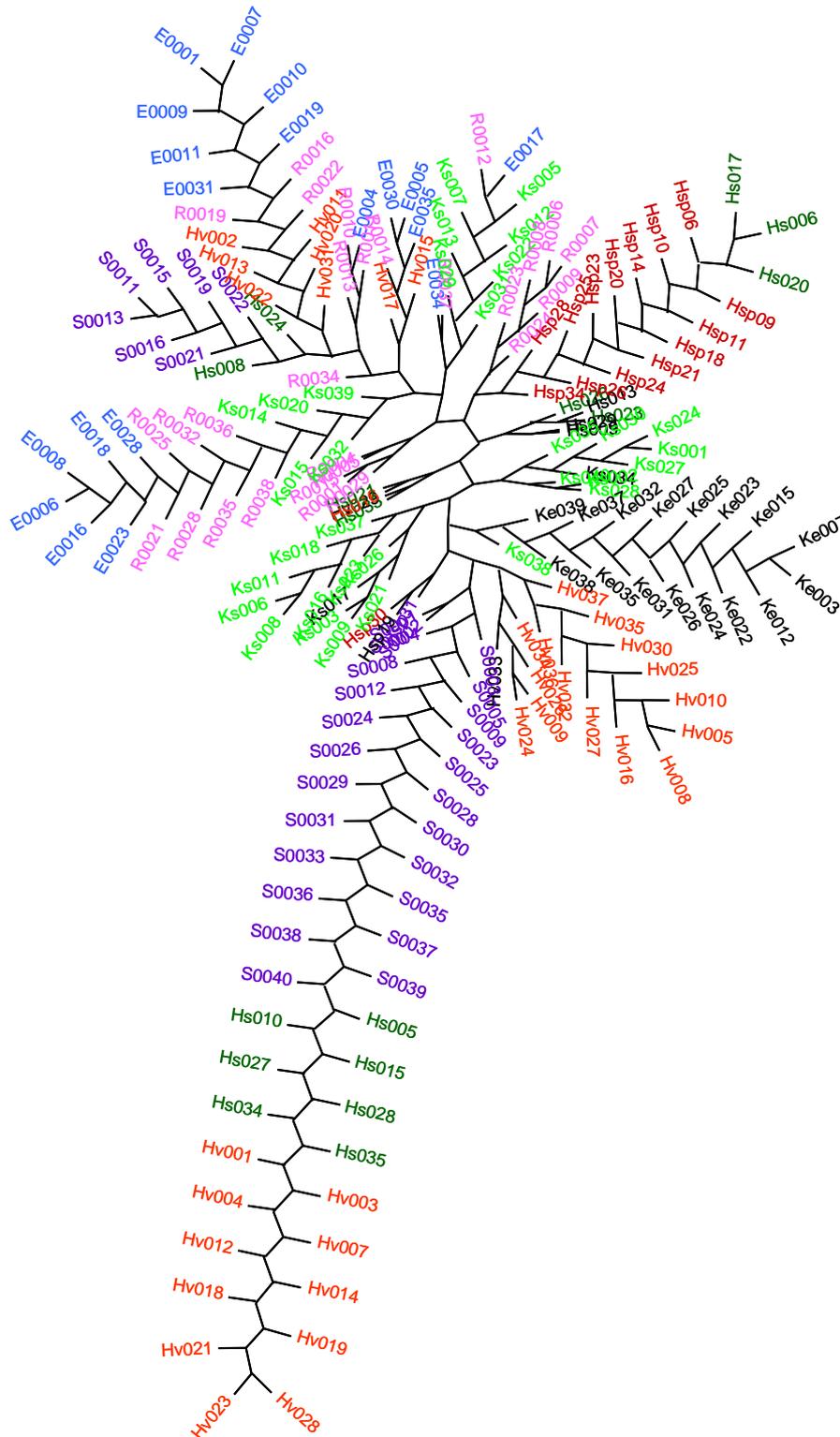


Abb. 84 Dendrogramm (NJ) der Gesamtgenotypen aller untersuchten Individuen (S = Sylt, E = Eckw., R = Rügen, Hv = *F. vesiculosus* (Helgoland), Hs = *F. serratus* (Helgoland), Ks = *F. serratus* (Kiel), Ke = *F. evanescens* (Kiel), Hsp = *F. spiralis* (Helgoland))

2.4.3 Zusammenfassende Betrachtung der biometrischen und genetischen Analyse

Aus den **morphologischen Analysen** konnte abgeleitet werden, dass lediglich die Individuen der UPB-Probenahme­fläche Eckwarderhörne die klassischen Merkmale von *F. vesiculosus* aufweisen und dementsprechend lediglich diese sicher als Population der Zielart angesprochen werden können. Die morphologische Eigenart des Fehlens von Rezeptakeln und des Fehlens der ansonsten charakteristischen Vesikel führt im Falle von Sylt und Rügen zu einer Gruppierung der Populationen in Nähe der anderen blasenlosen *Fucus*-Arten. Dennoch sind beide *non-target*-Arten, *F. serratus* und *F. evanescens*, anhand der verwendeten morphologischen Kriterien klar zu differenzieren.

Aus der zusammenfassenden Übersicht in Kap. 2.4.2.4 geht hervor, dass die Ergebnisse der **genetischen Analyse** stark markerabhängig sind. Anhand der Analyse des Markers *FsA198* konnte deutlich gemacht werden, dass es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit an allen drei Probenahme­flächen um Populationen von *F. vesiculosus* handelt. Im Gegensatz dazu konnten auf Basis des Markersystems *FsB128* die UPB-Populationen nicht sicher der Zielart zugeordnet werden, auch wenn im Vergleich mit den Referenzpopulationen die größten Übereinstimmungen mit *F. vesiculosus* nachgewiesen wurden. Bemerkenswert ist jedoch, dass anhand dieses Markers gezeigt werden konnte, dass es sich bei den Individuen der Sylter Population um rein vegetativ vermehrte und somit um genetisch einheitliche Individuen handelt.

Aus allen Ergebnissen kann geschlossen werden, dass es sich bei den Individuen der drei UPB-Probenahme­flächen um Individuen der Zielart *F. vesiculosus* handelt. Insbesondere die Individuen der Probenahme­fläche **Eckwarderhörne** weisen **sowohl morphologisch als auch genetisch die Muster** auf, die aufgrund der für *F. vesiculosus* ausgewählten Referenzpopulation aus Helgoland zu erwarten gewesen wären. Hinsichtlich der Population von **Sylt-Königshafen** muss angenommen werden, dass die heute zu beobachtende morphologische Ausprägung der Individuen auf einen stark reduzierten Genpool zurückzuführen ist. Es kann vermutet werden, dass einzelne Thalli oder Teile von Thalli aus dem Bereich von Helgoland in die Sylt-Rømø-Bucht eingetragen wurden und sich diese im Königshafen etablieren konnten. Ob das Fehlen von Haftfüßen und die rein vegetative Vermehrung die Konsequenz dieser Entwicklung ist oder lediglich eine Anpassung an das mit Miesmuscheln durchsetzte Sandwatt darstellt (vgl. NIENBURG 1925), kann nicht geklärt werden. Ebenso bleibt ungeklärt, ob das Fehlen der Vesikel – wie auch in anderen flachen, strömungsberuhigten Mulden – lediglich auf lokale Standortbedingungen zurückzuführen ist. Alles in allem liegt allerdings auch **kein Hinweis** vor, dass es sich bei den Ökotypen des Königshafens um eine **andere Art als *F. vesiculosus*** handeln könnte. Dasselbe gilt für die im Rahmen der UPB-Routine besammelte Population nördlich der Insel **Rügen**. Wenn auch

keine Zuordnung dieser Individuen auf Basis morphologischer Parameter zu *F. vesiculosus* erfolgen konnte, so bekräftigen die Ergebnisse der genetischen Untersuchung die Annahme, dass es sich um *F. vesiculosus* handelt. Da auf der Basis beider Markersysteme die **Zugehörigkeit zu anderen Arten ausgeschlossen** werden kann, muss es sich auch hier um einen **lokal adaptierten Ökotypen von *F. vesiculosus*** handeln.

2.5 Diskussion

2.5.1 Biometrische Analyse

Wie aus den Ergebnissen der morphologisch-biometrischen Analyse hervorgeht, konnten die Individuen der Probenahme­fläche Eckwarderhörne zweifelsfrei der Art *F. vesiculosus* zugeordnet werden, während dies für die Populationen von Sylt-Königshafen und Rügen nicht gelang. Wenn bei den Thalli der Algen aus **Eckwarderhörne auch alle artcharakteristischen Merkmale klassisch ausgebildet** sind, geht aus den jeweiligen Schwankungsbreiten der erhobenen Parameter hervor, dass *F. vesiculosus* auch in der Deutschen Bucht eine **sehr hohe morphologische Variabilität** aufweist (vgl. Tab. 40, S. 131). Diese hohe "morphologische Plastizität" wurde bereits von zahlreichen Autoren beschrieben (vgl. u.a. RUSSELL 1979, 1987, NORTON et al. 1981, BÄCK et al. 1991, BÄCK 1993, KALVAS & KAUTSKY 1993). Bestätigt wird dies unter anderem auch durch das bemerkenswerte Beispiel von KNIGHT & PARKE (1950), die angeben, dass sie an einzelnen *F. vesiculosus*-Individuen des britischen Küstenbereiches bis zu 3269 Rezeptakel zählen konnten, während in unmittelbarer Nachbarschaft auch Individuen auftraten, die fast keine Rezeptakel aufwiesen. Dass die Population von **Sylt-Königshafen** auf Basis der ausgewählten morphologisch-biometrischen Parameter **nicht der Zielart *F. vesiculosus* zugeordnet werden konnte**, wurde in Kap. 2.4.1 bereits auf das Fehlen von Vesikeln und Rezeptakeln zurückgeführt. Dass diese Population einen vom Normaltyp abweichenden Habitus aufweist, ist möglicherweise durch lokale Standortbedingungen erklärbar. Wenn auch die Ursachen für die rein vegetative Vermehrung, für die ausbleibende Reifung der Rezeptakel und für den Verzicht auf die Ausbildung eines Haftfußes nach wie vor ungeklärt sind (vgl. NIENBURG 1925, 1927, 1930), kann die besondere Lage des ostwärts geneigten, vergleichsweise flachen Sandwatts die Ursache für das Fehlen der Vesikel darstellen. Nach Angaben von KALVAS & KAUTSKY (1993, 1998) stellt gerade die **Exposition** ein sehr wichtiges Kriterium für den Habitus der Thalli und die Menge und Verteilung der Vesikel dar. So beschreiben zahlreiche Untersuchungen, dass die namensgebenden Vesikel beispielsweise an sehr exponierten Stellen fehlen, weswegen in älteren Arbeiten häufig die Varietät *F. vesiculosus*

vesiculosus beschrieben wurde (vgl. u.a. KYLIN 1907, COTTON 1912, RICHARD 1925, KNIGHT & PARKE 1950, BURROWS & LODGE 1951, KALVAS & KAUTSKY 1993). Im Gegensatz dazu werden von BURROWS & LODGE (1951) in ruhigem Wasser Formen beschrieben, bei denen dieses Merkmal stark ausgeprägt ist weshalb sie als Varietät *F. vesiculosus vadorum* bezeichnet werden. Wenn im Sylter Königshafen auch keine steile Felsküste vorhanden ist, an der starke Strömungen die Thallusform prägen können, erscheint insbesondere der Ebbebedingte Strömungszug in Verbindung mit dem umgebenden flachen Sandwatt für den Verzicht auf Vesikel ausschlaggebend zu sein (vgl. NIENBURG 1925). In diesem Zusammenhang sollte aber abschließend auch darauf verwiesen werden, dass die morphologischen Eigenheiten der Population von Sylt-Königshafen auch auf genetischen Ursachen beruhen könnten (vgl. Kap. 2.5.2). Für den nach den angelegten morphologischen Gesichtspunkten **ebenfalls nicht der Nominatform zuzuordnenden Morphotyp** der Probenahmefläche **Rügen** muss auch die Salinität in Betracht gezogen werden (vgl. KALVAS & KAUTSKY 1993, 1998). So sind nach Angaben von SEOANE-CAMBA (1966) die Thalluslänge, die Zahl der vesikeltragenden Pflanzen und auch der Vesikelindex stark von der **Salinität** abhängig (vgl. auch JORDAN & VADAS 1972, RUSSELL 1979). SEOANE-CAMBA (1966) beschreibt dies zwar am Beispiel eines nordspanischen Flussästuars, die Ergebnisse sind nach RUSSELL (1979) aber auch auf andere Regionen übertragbar, wobei nach dessen Studie auch die Biomasse der Rezeptakel im süßwasserbeeinflussten Ästuarbereich größer ist als in rein marinen Populationen.

Wenn somit auch mögliche Ursachen für die morphologische Variabilität der untersuchten Populationen bekannt sind, kann anhand der ausgewählten morphologischen bzw. biometrischen Merkmale im Falle der beiden letztgenannten Probenahmeflächen nicht nur **keine Zuordnung zu *F. vesiculosus*** sondern **auch nicht zu einer der vergleichend dargestellten *Fucus*-Arten** vollzogen werden. Möglicherweise handelt es sich bei den ausgewählten Merkmalen um nicht genügend differenzierende Kriterien bzw. sind die Merkmale nicht geeignet, um eine Artdifferenzierung anzuzeigen. Dies ist wohl auch darauf zurückzuführen, dass bei dem vergleichsweise einfachen Aufbau der Fucaceen nur **sehr wenige morphologische Merkmale zur Verfügung** stehen. Während bei den in Teilprojekt 1 beschriebenen Miesmuscheln zahlreiche schalenmorphologische Parameter verwendet werden konnten, sind bei Braunalgen lediglich die in Kap. 2.3.2 beschriebenen Merkmale mess- und für eine Differenzierungsanalyse verwertbar. Wie in Kap. 2.3.2 des Weiteren dargestellt wurde, handelt es sich hierbei auch vornehmlich um Merkmale die im Rahmen von Untersuchungen zur Artdifferenzierung von Fucaceen verwendet wurden (vgl. BÄCK et al. 1991, BÄCK 1993, KALVAS & KAUTSKY 1993). Wenn auch jedes Merkmal im Einzelnen detailliert auf seine Eignung zur Differenzierung getestet werden müsste, bleibt im Allgemeinen festzuhalten, dass mit hoher Wahrscheinlichkeit die **hohe Plastizität solcher Merkmale** die Artzuordnung verhindert. So erscheint es nur plausibel, dass beispielsweise

anhand des Strukturindexes eine Zuordnung nicht möglich ist, wenn bezüglich Länge und Breite der Thalli solche Schwankungsbreiten vorliegen (vgl. Tab. 36, S. 123 und Tab. 40, S. 131), auch wenn unter anderem diese Parameter von BÄCK (1993) als die am besten diskriminierenden beschrieben wurden.

Diese Erkenntnisse zusammenfassend muss vermutet werden, dass die wesentlich grobere, auf wenigen artcharakteristischen Merkmalen beruhende **Differenzierungsmethode nach ANDERSON** robuster und geeigneter ist, da sie sich deutlicherer Merkmale bedient. Aber auch hier bleibt festzuhalten, dass damit die Populationen von Sylt-Königshafen und Rügen zu keiner *Fucus*-Art zuzuordnen gewesen wären, da diesen Individuen die Vesikel und Rezeptakel fehlten.

Vor diesem Hintergrund sollten außerdem folgende methodische Schwierigkeiten erwähnt werden: Inwiefern sich die **Stichprobengröße** von 40 Individuen pro Standort negativ auf die Differenzierungsanalyse auswirkt, kann nicht abschließend geklärt werden. Diesbezüglich muss allerdings darauf hingewiesen werden, dass zahlreiche Untersuchungen, bei denen eine morphologische Differenzierung von Populationen möglich war, auf Basis kleinerer Stichproben gearbeitet haben (vgl. u.a JORDAN & VADAS 1972, BÄCK et al. 1993, SCOTT et al. 2001). Hinsichtlich des exakten **Probenahmezeitpunktes** ergibt sich folgende Problematik: KNIGHT & PARKE (1950) belegen in einem Freilandversuch, dass bei einem Individuum, das zu Beginn des Monitorings 16 Spitzen aufwies, innerhalb von 377 Tagen die Zahl der Spitzen auf 1777 gestiegen ist. Dabei wurde ein Längenzuwachs von 40 cm erreicht. Der durchschnittliche Längenzuwachs wird von KNIGHT & PARKE (1950) mit etwa 22,4 cm pro Jahr angegeben. Dieses sehr schnelle Wachstum, das zum einen lokal und zum anderen bei verschiedenen Arten sicherlich stark unterschiedlich ausgeprägt sein kann, erschwert den Vergleich morphologischer Parameter. Auch wenn die hier gewählten Probenahmetermine nur maximal drei Monate auseinander liegen, kann dies demnach wesentlichen Einfluss auf die Vergleichbarkeit haben. Bezüglich des Problemfeldes der **repräsentativen Auswahl der Probenindividuen** sind die Untersuchungen von KALVAS & KAUTSKY (1998) zu berücksichtigen. Nach Angaben der Autoren sind bei großen Beständen von *F. vesiculosus* zentrale Individuen geschützter als randständige und deswegen unter Umständen morphologisch anders strukturiert. Insbesondere die Bestände von Darß und Sylt sind lückig und erscheinen vor diesem Hintergrund nicht mit den übrigen direkt vergleichbar zu sein. Abschließend muss auch die **Auswahl der Referenzpopulationen** kritisch betrachtet werden. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden als Referenzpopulationen Individuen von *Fucus*-Arten herangezogen, die überwiegend von der Insel Helgoland stammen. Nach Untersuchungen morphologischer Variationen Helgoländer Populationen von *F. vesiculosus*, *F. serratus* und *F. spiralis* ist mittlerweile allerdings bekannt, dass die einzelnen einen Thallus aufbauenden Wedel durchschnittlich länger und schmaler sind als die anderer westeuropäischer Populationen (vgl. MUNDA & KREMER 1997). Dies könnte

ebenfalls eine Ursache dafür darstellen, dass eine Zuordnung auf Basis morphologischer Parameter erschwert war. Allerdings wurde am Beispiel von *F. serratus* eine zweite Referenzpopulation aus der Ostsee (Kieler Bucht) in die Untersuchung einbezogen. Wenn die Ergebnisse der morphologischen Analyse dieser Population im Rahmen des Berichtes auch nicht vorgestellt wurden, so war zwischen den beiden *F. serratus*-Populationen bezüglich keines der verwendeten Merkmale eine signifikante Differenzierung auszumachen. Die deutlichere Merkmalsausprägung bei den Helgoländer *Fucus*-Beständen, wie sie von MUNDA & KREMER (1997) beschrieben wird, darf aber auch nicht überinterpretiert werden, da auch in Helgoland blasenarme Formen (bis 20 Vesikel) von *F. vesiculosus* auftreten und diese nach Angaben der Autoren sogar höhere Dominanzen erreichen. Die Varietät *F. vesiculosus evesiculosus* von Helgoland wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht berücksichtigt, da lediglich eine Referenz für die Nominatform vonnöten war.

Da es sich bei der Studie von KALVAS & KAUTSKY (1993) um eine der wenigen Untersuchungen zur morphologischen Differenzierung von *F. vesiculosus*-Populationen in Nord- und Ostsee handelt, sollen diese Ergebnisse vergleichend dargestellt werden. Die Autoren untersuchten an jeweils 120 Individuen zweier südschwedischer Populationen im Wesentlichen dieselben morphologischen Parameter wie in vorliegender Untersuchung. Darüber hinaus wurde das Trockengewicht der Individuen (48 h bei 75°C), die Anzahl der Konzeptakel (auf 100 zufällig ausgewählten Rezeptakel) und das Trockengewicht der Konzeptakel (48 h bei 75°C) erhoben. Die Studie erbrachte signifikante Unterschiede in Länge und Gewicht der Individuen, Breite der Thalli, Anzahl an Verzweigungen und Anzahl der Rezeptakel bzw. deren Gewicht zwischen den untersuchten Populationen. Allerdings nicht nur zwischen den beiden Meeren sondern insbesondere auch zwischen Standorten, die sich bezüglich ihrer Exposition unterschieden. Bei unruhigerem Gewässer waren die Individuen beider Meere kleiner und weniger verzweigt. Als Hauptursachen werden von den Autoren letztlich die Exposition und unter Umständen auch die Salinität angegeben. Dass diese Differenzierung in vorliegender Untersuchung nicht in diesem Maße erbracht werden konnte, muss deshalb wohl auch darauf zurückgeführt werden, dass mit der Population aus Sylt tatsächlich ein Sonderfall repräsentiert ist. Betrachtet man die Ergebnisse von KALVAS & KAUTSKY (1993) etwas detaillierter, wird deutlich, dass die Individuen in der Ostsee durch ein buschigeres Wachstum gekennzeichnet sind, dass es sich um signifikant größere und schwerere Individuen mit größerer Biomasse handelt und sich diese durch eine größere Zahl an Verzweigungen und deswegen mehr Thallusenden (sowohl vegetative als auch reproduktive) auszeichnen. Dies widerspricht den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung und muss deshalb auf lokalen Anpassungen der Populationen zurückgeführt werden.

2.5.2 Genetische Analyse

Wie in Kap. 2.2.3 dargestellt wurde, liegen zur Zeit **keine Verfahren** vor, die sich speziell mit der genetischen Differenzierung von *Fucus*-Populationen und mit der Artdefinition einzelner *Fucus*-Individuen beschäftigen. Leider konnte – ungeachtet der Tatsache, ob ihre Verwendung überhaupt zielführend gewesen wäre – der Mikrosatelliten-Ansatz nach BERGSTRÖM et al. (2005), ENGEL et al. (2005) und TATARENKOV et al. (2005) im Rahmen des Zeitplanes dieses Vorhabens nicht mehr berücksichtigt werden, da diese Untersuchungen erst im Oktober 2005 veröffentlicht wurden. Insofern erschien das von *F. serratus* auf *F. vesiculosus* übertragene Verfahren nach COYER et al. (2002b, 2003) als die zur Zeit am besten zur Beantwortung der eingangs gestellten Fragen geeignete Methode. Allerdings wird die Interpretation der gewonnenen Daten durch folgende Probleme erschwert: Wegen der geringen **Anzahl verfügbarer Markersysteme** konnten nur vergleichsweise wenige Abschnitte des Fucaceen-Genoms betrachtet werden. Dies ist zum einen darauf zurückzuführen, dass durch die Untersuchung von COYER et al. (2002a) überhaupt nur sieben PCR-Primer vorlagen und von diesen von den Autoren vier nicht auf *F. vesiculosus* angewendet bzw. als nicht übertragbar klassifiziert wurden. Von den drei als geeignet eingestuften konnten wiederum lediglich zwei erfolgreich in der vorliegenden Untersuchung angewendet werden, da der Marker *FsB113* eine zu geringe Reproduzierbarkeit aufwies. Bezüglich der tatsächlich durchführbaren Analysen sind als sicherlich größter Kritikpunkt die niedrigen ermittelten **Allelzahlen** zu nennen. Insbesondere mit dem Markersystem *FsA198* konnten bei vier verschiedenen Arten lediglich zwei Allele nachgewiesen werden. Diagnostische Allele konnten nicht identifiziert werden. Es war zwar möglich, über die Häufigkeiten der beiden Allele die Arten zu definieren, aber eine größere Allelzahl hätte sicherlich mehr Gewissheit erbracht. Mit dem Markersystem *FsB128* konnten im Gegensatz dazu neun Allele ermittelt werden, wobei eines für *F. evanescens* als diagnostisch beschrieben werden konnte. Aus diesem Grund war auch eine eindeutige Differenzierung der Individuen dieser Population von den übrigen möglich, was für die anderen Arten nicht gelang. Wenngleich für *F. serratus* zwar zwei diagnostische Allele ermittelt werden konnten, waren diese beide niederfrequent und trugen nur unwesentlich zur Differenzierung der Arten bei. Aufgrund dieser Problematik ist es nicht verwunderlich, dass sich die beiden verwendeten Markersysteme hinsichtlich der Beantwortung der eingangs gestellten Fragen unterschiedlich stark eignen. Trotz dieser Schwierigkeiten ist es umso bemerkenswerter, dass die Fragen mit den eingesetzten Markersystemen weitestgehend beantwortbar waren.

So konnte gezeigt werden, dass mit **Marker *FsA198*** die Allel- und Haplotypverteilungen der drei Populationen der UPB-Probenahmeflächen dem *F. vesiculosus*-Typ entsprechen und diese Bestände mit hoher Wahrscheinlichkeit als *F. vesiculosus* anzusprechen sind. Für die Güte des Markers zur Artunterscheidung spricht ebenfalls die gleiche Allel- und Haplotypverteilung der beiden untersuchten *F. serratus*-Populationen in Nord- und Ostsee,

die trotz ihrer großen geographischen Entfernung und den unterschiedlichen Bedingungen (z.B. Salzgehalt) ermittelt wurden. Gegen die Güte des Markers spricht die genetische Identität der beiden Referenzpopulationen für *F. spiralis* und *F. evanescens*. Beide Arten weisen jedoch eine so unterschiedliche Allel- und Haplotypverteilung zu den anderen Populationen auf, dass auch auf diesem Wege die Sicherheit der Zuordnung der Populationen der UPB-Probenahmefflächen zu *F. vesiculosus* gewährleistet zu sein scheint. Aufgrund der geringen Allelzahl und der geringen Unterschiede zwischen den untersuchten Populationen sind weitergehende Interpretationen nicht möglich.

Ein ganz anderes Szenario zeichnet der **Marker FsB128**. Hier lässt sich keine eindeutige Zuordnung der Populationen der UPB-Probenahmefflächen zu einer der Referenzarten vornehmen, da die einzelnen Referenzpopulationen der Arten mit Ausnahme von *F. evanescens* nicht ausreichend unterschieden werden können. An diesem Marker weisen die Individuen von Rügen annähernd die gleiche Allelverteilung auf wie die von Eckwarderhörne, während die Individuen der Population Sylt genetisch völlig identisch sind, aber ein anderes Allel aufweisen als die anderen beiden UPB-Populationen. Die Populationen von Rügen und Eckwarderhörne sind nach der Allelverteilung der Referenzpopulation von *F. vesiculosus* noch am ähnlichsten, wobei eines der drei Hauptallele nicht übereinstimmt. Die Individuen von Sylt könnten ihrer genetischen Ausstattung nach allen Helgoländer Referenzproben zugeordnet werden, da das einzige in der Sylter Population vorkommende Allel sich in allen Helgoländer Referenzpopulationen in hohen Frequenzen findet. Die beiden Populationen von *F. serratus* zeigen im Gegensatz zu dem Marker *FsA198* eine sehr unterschiedliche genetische Ausstattung, was die Artzuordnung der UPB-Individuen erschwert. Eine **Introgression von Allelen in andere Arten** lässt sich mit dem Marker *FsB128* in der vorliegenden Untersuchung überall dort nachweisen, wo zwei oder mehrere Arten sympatrisch vorkommen (vgl. auch ENGEL et al. 2005, WALLACE et al. 2004). In den Nordsee-Populationen von Helgoland scheint dies sehr stark ausgeprägt zu sein. Bei diesen Populationen könnte vermutet werden, dass es sich, da entsprechende Allele nicht in den anderen Populationen von *F. vesiculosus* und insbesondere nicht in der Kieler Population von *F. serratus* vorkommen, wahrscheinlich um eine gerichtete Introgression von *F. spiralis* über *F. serratus* zu *F. vesiculosus* handelt. In den Kieler Populationen von *F. serratus* und *F. evanescens* ist Introgression dagegen kaum nachweisbar. Dieser **unterschiedliche Hybridisierungsgrad** zwischen den Arten lässt sich unter anderem mit deren unterschiedlichen Verwandtschaftsgrad erklären, wie er von DAVIES (2002) angenommen wird (vgl. Abb. 85). In *F. evanescens* konnte, übereinstimmend mit COYER et al. (2002b), nur eine geringe genetische Variation nachgewiesen werden. Nach DAVIES (2002) ist *F. evanescens* genetisch am stärksten von den anderen untersuchten Arten differenziert (vgl. Abb. 85) und phylogenetisch am ältesten, daher ist die Hybridisierung mit den anderen untersuchten Arten am unwahrscheinlichsten. Trotzdem ist in der Kieler Population ein Allel in geringer Frequenz

nachweisbar, dass sich auch in der Kieler Population von *F. serratus* und vor Rügen/Kap Arkona findet, was zumindest ein Indiz für die Möglichkeit des **Genflusses** auch bei *F. evanescens* in der Ostsee darstellt. Auch dieses Ergebnis deckt sich mit den Resultaten von COYER et al. (2002b), die die Hybridisierung zwischen *F. serratus* und *F. evanescens* im Kattegat nachweisen konnten. Zwischen den näher verwandten *F. spiralis* und *F. vesiculosus* konnten WALLACE et al. (2004) und ENGEL et al. (2005) kürzlich ebenfalls unsymmetrische, introgressive Hybridisierung nachweisen.

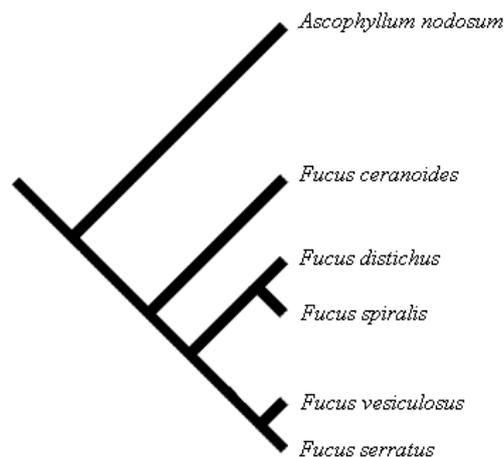


Abb. 85: Dendrogramm der evolutionären Beziehungen ausgewählter Taxa der Fucaceen anhand von Daten zur genetischen Identität (nach NEI 1972), genetischen Distanz (nach NEI 1972) und zur Heterozygotie (aus DAVIES 2002)

Ebenso könnte das Auftreten von großer genetischer Diversität rund um Helgoland wahrscheinlich mit der **Besiedlungsgeschichte** nach der letzten Eiszeit und den Strömungsgegebenheiten in der Nordsee erklärt werden. COYER et al. (2003) fanden bei *F. serratus* rund um Großbritannien die höchste Alleldiversität und postulierten dieses Gebiet als glaziales Refugium, von wo aus mit den dort vorherrschenden Meeresströmungen die nacheiszeitliche Rückbesiedlung des restlichen Nordseeraumes durch diese Art begann. Aufgrund der vergleichbar großen genetischen Diversität, ähnlicher ökologischer Ansprüche und des häufigen sympatrischen Vorkommens aller untersuchten *Fucus*-Arten kann somit die Hypothese für ein gemeinsames glaziales Refugium aller Arten im britannischen Raum abgeleitet und die Besiedlung Helgolands durch die drei Arten aus diesem Refugium heraus postuliert werden.

Aufgrund der charakteristischen Allelverteilung beim Marker *FsA198* waren – wie bereits erläutert – die Populationen aller drei Probenahmeflächen Rügen/Kap Arkona, Eckwarderhörne und Sylt-Königshafen der Art *F. vesiculosus* zuzuordnen. Der Marker *FsB128* zeigt dagegen nur noch eine geringere Übereinstimmung der Allelverteilung der beiden Popula-

tionen von Rügen und Eckwarderhörne mit der Helgoländer Referenzpopulation von *F. vesiculosus*, die Population des Sylter Königshafens dagegen ist nach den Ergebnissen dieses Markers für ein anderes Allel monomorph und ähnelt damit weder den Referenzpopulationen noch den beiden Populationen der Probenahmeflächen. Die Population von Sylt-Königshafen zeigt dabei das gleiche Allel, wie es in allen Helgoländer Arten in höheren Frequenzen vorkommt, was darauf hindeutet, dass dieses Allel und damit die **Besiedlung der Sylter Population von Helgoland ausgehend** erfolgte (vgl. COYER et al. 2003). Da anhand dieses Markers nur ein Allel in der Sylter Population nachweisbar war, während in den anderen Populationen mehrere Allele auftraten, muss dies als Zeichen einer **genetischen Verarmung** dieser Population interpretiert werden. Es ist davon auszugehen, dass bei der möglichen Verdriftung von Helgoland nach Sylt nur ein Teil des Genpools verdriftet wurde und die heute in Sylt anzutreffenden Individuen einen vergleichsweise verarmten Genpool aufweisen. Dies ist möglicherweise mit dem Verlust einiger morphologischer Merkmale einhergegangen.

Abschließend soll nochmals darauf hingewiesen werden, dass mit Hilfe der verwendeten Verfahren zwar Introgression zwischen den Arten angenommen werden kann, ein Nachweis einer möglichen Hybridbildung jedoch nicht erbracht werden konnte. Wenn ENGEL et al. (2005) im Rahmen ihrer Mikrosatellitenanalyse zwar auch keine diagnostischen Allele für *F. vesiculosus* und *F. spiralis* nachweisen konnten, konnten sie dennoch einen Hybridanteil von ca. 10% in den von ihnen untersuchten französischen und portugiesischen Populationen annehmen. **Bezüglich des Hybridisierungsgrades erlauben die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung keine Aussagen.** Die Ergebnisse zur Introgression werden jedoch durch ENGEL et al. (2005) bekräftigt, die die nachgewiesenen Hybride durch eine erst jüngst erfolgte Trennung der Arten zu erklären versuchen, bei der vererbte Polymorphismen in beiden Spezies möglicherweise noch enthalten sind bzw. bei der eine noch intensive Introgression stattfindet.

Unter Berücksichtigung aller Schwierigkeiten kann abschließend festgehalten werden, dass die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung ermittelten Ergebnisse bezüglich der **Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Fucaceen** die Ergebnisse anderer Untersuchungen **bestätigen** (vgl. u.a. HARDY et al. 1998, HULL et al. 2001, DAVIES 2002).

2.6 Schlussfolgerungen und Empfehlungen

Unter gemeinsamer Betrachtung der Ergebnisse der morphologisch-biometrischen und der genetischen Analyse konnte deutlich gemacht werden, dass es sich bei den **Populationen**

der drei UPB-Probenahme­flächen mit höchster Wahrscheinlichkeit um die Zielart *F. vesiculosus* handelt. Es wurde ebenfalls deutlich, dass es sich bei den Fucaceen um eine nah verwandte und erst kürzlich aufgetrennte Gruppe handelt, in der Introgression und Hybridisierung, insbesondere zwischen *F. vesiculosus* und *F. serratus*, stattfindet. Wenn methodenbedingt auch keine Aussagen über das Auftreten von Hybriden auf den Flächen getroffen werden können, so ist das Auftreten von *non-target*-Arten auszuschließen. Bezüglich der Population von **Sylt-Königshafen** ist jedoch nach den Erkenntnissen der vorliegenden Untersuchung davon auszugehen, dass es sich um eine unter Umständen **genetisch verarmte und morphologisch an lokale Standortbedingungen angepasste Population** handelt. Warum Individuen, die außerhalb des Königshafens auftreten, diese morphologischen Besonderheiten (z.B. Fehlen von Haftfuß, Fehlen von Vesikeln, Nicht-Reifung der Rezeptakel, rein vegetative Vermehrung etc.), nicht aufweisen, kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht befriedigend erklärt werden.

Vor dem Hintergrund der probenahme­flächen­spezifisch unterschiedlich starken Ausbildung der Rezeptakel muss die aktuell bestehende **Probenahmetechnik** kritisch beleuchtet werden: Wenn – im Gegensatz zu Sylt und Rügen – die Rezeptakel in Eckwarderhörne zum Zeitpunkt der Probenahme stark ausgebildet sind, setzt sich das jeweilige Jahreshomogenat der drei Probenahme­flächen aus unterschiedlichen Kompartimenten zusammen. Aus Untersuchungen von RUSSELL (1979) ist bekannt, dass die Rezeptakel eines Thallus bei starker Ausbildung eine größere Biomasse erreichen können als der Rest des Thallus (vgl. auch KALVAS & KAUTSKY 1993). Dies ist zudem stark abhängig vom Alter der Algen, da sie bekanntermaßen im dritten Jahr ihre größte Biomasse erreichen (vgl. REES 1935, MÜLLER-STOLL & KÜNZENBACH 1956). Deshalb wird **empfohlen, die Entwicklung der Rezeptakelbildung über den Jahrgang zu verfolgen und** unter Umständen die **Probenahme­rhythmik** hinsichtlich einer Standardisierung des Verfahrens **anzupassen**. Des Weiteren wird empfohlen, solche Merkmale im Rahmen der biometrischen Charakterisierung der Proben detaillierter zu erfassen und deshalb die in Kap. 2.3.2 beschriebenen Kriterien bei zukünftigen Probenahmen zu erheben. **Eine detailliertere morphologische Beschreibung der Individuen bei der Probenahme wird als dringend notwendig erachtet.**

2.7 Literatur

- AMER, H. (1998): Investigation of the bioindicator *Fucus vesiculosus* and its application in biomonitoring programs. Berichte des Forschungszentrums Jülich, Jül 3557. Jülich.
- ANDERSON, E. (1936): Hybridization in American tragescantias. *Ann Missouri Bot Gdn* 23: 511-525.
- ANDERSSON, C.I.H. & SCOTT, G.W. (1998): The occurrence of distinct morphotypes within a population of *Fucus spiralis*. *J Mar Biol Assoc UK* 78: 1003-1006.

- ANDERSSON, S.; KAUTSKY, L. & KAUTSKY, N. (1992): Effects of salinity and bromine on zygotes and embryos of *Fucus vesiculosus* from the Baltic sea. *Marine Biology* 114: 661-665.
- ARRONTES, J. (2002): Mechanisms of range expansion in the intertidal brown alga *Fucus serratus* in Northern Spain. *Marine Biology* 141: 1059-1067.
- Åsen, P.A. (1980): *Illustrert Algeflora*. Cappelen Forlag.
- BÄCK, S. & RUUSKANEN, A. (2000): Distribution and maximum growth depth of *Fucus vesiculosus* along the Gulf of Finland. *Marine Biology* 136: 303-307.
- BÄCK, S. (1993): Morphological variation of northern Baltic *Fucus vesiculosus* along the exposure gradient. *Ann Bot Fennici* 30: 275-283.
- BÄCK, S., COLLINS, J.C. & RUSSELL, G. (1993): Comparative reproductive biology of the Gulf of Finland and the Irish Sea *Fucus vesiculosus* L. *Sarsia* 78: 265-272.
- BÄCK, S.; COLLINS, J.C. & RUSSELL, G. (1991): Aspects of reproductive biology of *Fucus vesiculosus* from the coast of SW Finland. *Ophelia* 34: 129-141.
- BÄCK, S.; COLLINS, J.C.C. & RUSSELL, G. (1990): Reproductive biology of Baltic *Fucus vesiculosus*. *British Phycological Society* 25: 84.
- BACKHAUS, F. & SCHLADOT, D. (1993): Richtlinie zur Probenahme und Probenbearbeitung Blasentang (*Fucus vesiculosus*). In: Umweltbundesamt (Hrsg.) (1996): Umweltprobenbank des Bundes – Verfahrensrichtlinien für Probenahme, Transport, Lagerung und chemische Charakterisierung von Umwelt- und Human-Organproben. Erich Schmidt Verlag, Berlin.
- BAKER, S.M. & BOHLING, M.H. (1916): The brown seaweeds of the salt marsh. Part 2 – Their systematic relationships, morphology, and ecology. *Bot J Linn Soc* 43: 325-380.
- BARREIRO, R.; PICADO, L. & REAL, C. (2002): Biomonitoring heavy metals in estuaries – A field comparison of two brown algae species inhabiting upper estuarine reaches. *Environ Monit Assess* 75(2): 121-134.
- BAUCH, R. (1954): Biologisch-ökologische Studien an der Gattung *Fucus* L. *Flora* 142: 1-24.
- BEER, S. & KAUTSKY, L. (1992): The recovery of net photosynthesis of three *Fucus* species from the Swedish west coast following exposure to air. *Botanica Marina* 35: 487-491.
- BERGSTRÖM, L.; TATARENKOV, A.; JOHANNESSON, K.; JÖNSSON, R.B. & KAUTSKY, L. (2005): Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) in the brackish Baltic Sea. *Journal of Phycology* 41(5): 1025-1038.
- BERNDT, M.L.; CALLOW, J.A. & BRAWLEY, S. (2002): Gamete concentrations and timing and success of fertilization in a rocky shore seaweed. *Mar Ecol Prog Ser* 226: 273-285.
- BOLWELL, G.P.; CALLOW, J.A.; CALLOW, M.E. & EVANS, L.V. (1977): Cross-fertilization in fucoid seaweeds. *Nature* 268: 626-627.
- BONEY, A.D. (1966): *A biology of marine algae*. Hutchinson Educational Ltd., London. 216 Seiten.
- BONSDORF, E. & NELSON, W.G. (1996): Apical growth-measurements of *Fucus vesiculosus* L. – Limited value in monitoring. *Botanica Marina* 39: 129-132.
- BÖRGESEN, F. (1902): *Marine algae*. Botany of Faroes, Part 2. Copenhagen. S. 339-352.
- BÖRGESEN, F. (1909): *Fucus spiralis* LINNE or *Fucus platycarpus* THURET – A question of nomenclature. *J Linn Soc* 39: 105-119.
- BURROWS, E.M. & LODGE, S.M. (1951): Autecology and the species problem in *Fucus*. *J Mar Biol Assoc UK* 30: 161-176.
- CHAPMAN, A.R.O. (1995): Functional ecology of fucoid algae – Twenty-three years of progress. *Phycologia* 34(1): 1-32.
- COOK, A.H.; ELVIDGE, J.A. & BENTLEY, R. (1951): Fertilization in the Fucaceae - Investigations on the nature of the chemotactic substance produced by eggs of *Fucus serratus* and *F. vesiculosus*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 138(890): 97-114.
- COTTON, A.D. (1912): *Marine algae*. *Proc Roy Irish Academy* 31: 1-178.
- COYER, J.A.; PETERS, A.F.; HOARAU, G.; STAM, W.T. & OLSEN, J.L. (2002a): Hybridization of the marine seaweeds, *Fucus serratus* and *Fucus evanescens* (Heterokontophyta: Phaeophyceae) in a 100-year-old zone of secondary contact. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 269: 1829-1834.
- COYER, J.A.; PETERS, A.F.; STAM, W.T. & OLSEN, J.L. (2003): Post-ice recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucaceae) populations in Northern Europe. *Molecular Ecology* 12: 18170-1829.

- COYER, J.A.; VELDSINK, J.H.; JONES, K.; STAM, W.T. & OLSEN, J.L. (2002b): Characterization of microsatellite loci in the marine seaweed, *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Heterokontophyta, Fucaceae). *Mol Ecol Notes* 2: 35-37.
- DAVIES, A. (2002): Genetic variation and relatedness within the genus *Fucus* L.. (<http://www.freakinfucus.co.uk/research/FucoidVar.html>; 01.06.2005)
- DOYLE, J.J. & DOYLE, J.L. (1990): Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12(1): 13-15.
- DRING, M.J. & BROWN, F.A. (1982): Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion – A renewed search for physiological causes of zonation. *Marine Ecology Progress Series* 8: 301-308.
- EBLING, F.J., SLEIGH, M.A.; SLOANE, J.F. & KITCHING, J.A. (1960): The ecology of Lough Ine – Distribution of some common plants and animals in the littoral and shallow sublittoral regions. *Journal of Ecology* 48(1): 29-53.
- EDWARDS, G.O.; CALLOW, J.A. & BROWNEE, C. (1997): Cross-fertilization in *Fucus* – A molecular approach. *Phycologia* 36S: 28.
- ENGEL, C.R.; BRAWLEY, S.H.; EDWARDS, K.J. & SERRÃO, E. (2003): Isolation and cross-species amplification of microsatellite loci from the fucoid seaweeds *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* and *Ascophyllum nodosum* (Heterokontophyta, Fucacea). *Molecular Ecology Notes* 3: 180-182.
- ENGEL, C.R.; DAGUIN, C. & SERRÃO, A. (2005): Genetic entities and mating system in hermaphroditic *Fucus spiralis* and its close dioecious relative *F. vesiculosus* (Fucaceae, Phaeophyceae). *Molecular Ecology* 14: 2033-2046.
- EVANS, L.V. (1962): The biology and biochemistry of reproduction and early development in *Fucus*. *Progr Phycol Res* 1: 67-110.
- FORSBERG, A.; SÖDERLUND, S.; FRANK, A.; PETERSSON, L.R. & PEDERSEN, M. (1987): Studies on metal content in the brown seaweed, *Fucus vesiculosus*, from the archipelago of Stockholm. *Environ Pollut* 49: 245-263.
- FOWLER, S.W. (1979): Use of macroalgae as a reference material for pollutant monitoring and specimen banking. In: LUEPKE, N.P. (Hrsg.) *Monitoring environmental materials and specimen banking*. Martinus Nijhoff Publishers, Den Haag. S. 247-260.
- FRITSCH, F.E. (1959): *The structure and reproduction of the algae*. Vol. 2. Cambridge University Press, Cambridge. 939 Seiten.
- GARD, N. (1910): Sur un hybride des *Fucus platycarpus* et *Fucus ceranoides*. *C R Acad* 31(15): 1-178.
- GIBB, D.C. (1950): A survey of commoner Fucoid algae on Scottish shores. *Journal of Ecology* 38(2): 253-269.
- GIUSTI, L. (2001): Heavy metal contamination of brown seaweed and sediments from the UK coastline between the Wear river and the Tees river. *Environ Int* 26(4): 275-286.
- GREEN, J.R.; JONES, J.L.; STAFFORD, C.J. & CALLOW, J.A. (1990): Fertilization in *Fucus* – Exploring the gamete cell surfaces with monoclonal antibodies. In: DALE, B. (Hrsg.): *Mechanism of fertilization*. NATO ASI Series, Vol. H45. Springer, Berlin. S. 189-202.
- HARDY, F.G.; SCOTT, G.W.; SISSON, P.R.; LIGHTFOOT, N.F. & MULYADI, S. (1998): Pyrolysis mass spectrometry as a technique for studying inter- and intraspecific relationships in the genus *Fucus*. *Mar Biol Assoc UK* 78: 35-42.
- HAYWARD, P.; NELSON-SMITH, T. & SCHIELDS, C. (1966): *Seashore of Britain and Europe*. Herper Collins, London. 352 Seiten.
- HULL, S.L.; SCOTT, G.W. & JOHNSON, L.J. (2001): An investigation of the genetic variation in four *Fucales* species using cellulose acetate electrophoresis. *Botanica Marina* 44: 119-123.
- HURD, C.L. & DRING, M.J. (1990): Phosphate uptake by intertidal fucoid algae in relation to zonation and season. *Marine Biology* 107: 281-289.
- HURD, C.L. & DRING, M.J. (1991): Desiccation and phosphate uptake by intertidal fucoid algae in relation to zonation. *British Phycological Journal* 26: 327-333.
- ICES, MCWG (Marine Chemistry Working Group) (1991): *Advice for the use of benthic algae for contaminant monitoring*. Copenhagen. 67 Seiten.
- JIN, H.J.; KIM, J.H.; SOHN, C.H.; DEWREEDE, R.E.; CHOI, T.J.; TOWERS, G.H.N.; HUDSON, J.B. & HONG, Y.K. (1997): Inhibition of Taq DNA polymerase by seaweed extracts from British Columbia, Canada and Korea. *Journal of Applied Phycology* 9(4): 383-388.
- JORDAN, A.J. & VADAS, R.L. (1972): Influence of environmental parameters on intraspecific variation in *Fucus vesiculosus*. *Marine Biology* 14: 248-252.

- KALVAS, A. & KAUTSKY, L. (1993): Geographical variation in *Fucus vesiculosus* morphology in the Baltic and North sea. *Eur J Phycol* 28: 85-91.
- KALVAS, A. & KAUTSKY, L. (1998): Morphological variation in *Fucus vesiculosus* populations along temperature and salinity gradients in Iceland. *J Mar Biol Ass UK* 78: 985-1001.
- KAMINSKI, E.; KELL, V.; KÜHNER, E.; PANKOW, H. & SCHORIES, D. (1996): Rote Liste und Artenliste der Makroalgen des deutschen Meeres- und Küstenbereichs der Ostsee. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 48: 15-28.
- KANE, A.G.; MAGWICK, J & BROWN, C. (1991): Seaweeds as bioindicator of heavy metal concentration in the marine environment. *Australian J of Biotechnology* 5: 113-116.
- KAUTSKY, H.; KAUTSKY, L.; KAUTSKY, N.; KAUTSKY, U. & LINDBLAD, C. (1992): Studies on the *Fucus vesiculosus* community in the Baltic sea. *Acta Phytographica Suecica* 78: 33-48.
- KAUTSKY, N.; KAUTSKY, H.; KAUTSKY, U. & WAERN, M. (1986): Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicate eutrophication in the Baltic sea. *Mar Ecol Prog Ser* 28: 1-20.
- KAWAMITSU, Y. & BOYER, J.S. (1999): Photosynthesis and carbon storage between tides in a brown alga, *Fucus vesiculosus*. *Marine Biology* 133: 361-369.
- KNIEP, H. (1925) Über *Fucus*-Bastarde. *Flora* 118: 331-338.
- KNIGHT, M. & PARKE, M. (1950): A biological study of *Fucus vesiculosus* and *Fucus serratus*. *J Mar Biol Ass UK* 29: 439-514.
- KORNMANN, P. & SAHLING, P.H. (1977): Meeresalgen von Helgoland. *Helgol Wiss Meeresunters* 29: 1-289.
- KORNMANN, P. & SAHLING, P.H. (1983): Meeresalgen von Helgoland – Ergänzung. *Helgol Wiss Meeresunters* 36: 1-65.
- KORNMANN, P. & SAHLING, P.H. (1994): Meeresalgen von Helgoland – Zweite Ergänzung. *Helgol Meeresunters* 48: 365-406.
- KYLIN, H. (1907): Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Akad Afhandl, Uppsala.
- LECLERC, M.C.; BARRIEL, V.; LECOINTRE, G. & DE REVIERS, B. (1998): Low divergence in rDNA ITS sequences among five species of *Fucus* (Phaeophyceae) suggests a very recent radiation. *J Mol Evol* 46: 115-120.
- LEVRING, T. (1940): Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Dissertation, Universität Kalmar. 30 Seiten.
- LÜNING, K. (1985): Meeresbotanik – Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen. Georg Thieme, Stuttgart. 375 Seiten.
- MALM, T. & KAUTSKY, L. (2003): Differences in life-history characteristics are consistent with the vertical distribution pattern of *Fucus serratus* and *Fucus vesiculosus* (Fuciales, Phaeophyceae) in the central Baltic sea. *Journal of Phycology* 39(5): 880-887.
- MALM, T.; KAUTSKY, L. & ENKVIST, R. (2001): Reproduction, recruitment and geographical distribution of *Fucus serratus* L. in the Baltic sea. *Botanica Marina* 44: 101-108.
- MARSDEN, W.J.N.; EVANS, L.V. & CALLOW, J.A. (1983): Analysis of character variation in *Fucus* L. – Discriminant analysis of morphometric estimates. *Bot Mar* 26: 383-392.
- MARSDEN, W.J.N.; EVANS, L.V.; CALLOW, J.A. & KEEN, J.N. (1984): A preliminary electrophoretic comparison of *Fucus serratus* and *Fucus vesiculosus*. *Botanica Marina* 27: 79-83.
- MATHIESON, A.C.; NORTON, T.A. & NEUSHUL, M. (1981): The taxonomic implications of genetic and environmentally induced variations in seaweed morphology. *The Botanical Review* 47: 313-347.
- MCLACHLAN, J. & BIDWELL, R. (1983): Photosynthesis of eggs, sperm, zygotes, and embryos of *Fucus serratus*. *Can J Bot* 56: 371-373.
- MCLACHLAN, L.; CHEN, C.M. & EDELSTEIN, T. (1971): The culture of four species of *Fucus* under laboratory conditions. *Can J Bot* 49: 1463-1469.
- MOGG, R.J. & BOND, J.M. (2003): A cheap, reliable and rapid method of extracting high-quality DNA from plants. *Molecular Ecology Notes* 3: 666-668.
- MOSS, B. (1948): Studies in the genus *Fucus*. – I. On the structure and chemical composition of receptacles of *Fucus vesiculosus* from three Scottish localities. *Ann Bot NS* 12: 267-279.
- MOSS, B. (1950): Studies in the genus *Fucus*. – II. The anatomical structure and chemical composition of *Fucus vesiculosus* from three contrasting habitats. *Ann Bot NS* 14: 395-410.

- MÜLLER-STOLL, W.R. & KÜNZENBACH, R. (1956): Über die standortbedingten Wuchsformen von *Fucus vesiculosus* in den Gewässern der Insel Hiddensee. *Arch Protistenkunde* 101: 289-334.
- MUNDA, I.M. & KREMER, B.P. (1997): Chemical composition and physiological properties of fucoids under conditions of reduced salinity. *Marine Biology* 42: 9-15.
- NAYLOR, G.L. (1936): The fucoids of St. Johns Lake, Plymouth, including a hitherto undescribed form of *Fucus spiralis*. *Rev Algol* 7: 425-439.
- NEI, M. (1972). Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- NIENBURG, W. (1925): Eine eigenartige Lebensgemeinschaft zwischen *Fucus* und *Mytilus*. *Deutsche Botanische Gesellschaft* 45: 292-298.
- NIENBURG, W. (1927): Zur Ökologie der Flora des Wattenmeeres – 1. Teil. Der Königshafen bei List auf Sylt. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 20(2): 145-200.
- NIENBURG, W. (1930): *Fucus mytili spec. nov.* *Deutsche Botanische Gesellschaft (Festschrift)* 50a: 28-41.
- NORTON, T.A. & MATHIESON, A.C. (1983): The biology of unattached seaweeds. *Prog Phycol Res* 2: 333-386.
- NORTON, T.A.; MATHIESON, A.C. & NEUSHUL, M. (1981): Morphology and environment. In: LOBBAN, C.S. & WYNNE, M.J. (Hrsg.): The biology of seaweeds. Botanical Monograph no. 17. University of California Press, Berkeley. S. 421-455.
- O'LEARY, C. & BREEN, J. (1998): Seasonal variation of heavy metals in *Mytilus edulis*, *Fucus vesiculosus* and sediment from the Shannon Estuary. *Proceedings of the Royal Irish Academy* 98B(3): 153-169.
- OVERBECK, J. (1956): Untersuchungen über die Standortverhältnisse an den Wuchsorten von *Fucus vesiculosus* in den Gewässern von Hiddensee und Rügen. *Arch Protistenkunde* 101: 401-442.
- PARUSEL, E.S. (1991): Brown algae (*Fucus vesiculosus f. mytili*) entangled by blue mussel (*Mytilus edulis*) – a beneficial status of nutrient supply? *British Phycological Journal* 26: 93.
- PHILLIPS, N.; SMITH, C.M. & MORDEN, C.W. (2001): An effective DNA extraction protocol for brown algae. *Phycological Research* 49(2): 97-102.
- POWELL, H.T. (1960): The typification of *Fucus spiralis* L. *British Phycological Bulletin* 2: 17.
- POWELL, H.T. (1963): Speciation in the genus *Fucus* L., and related genera. *Syst Assoc Publ* 5: 63-77.
- REES, T.K. (1935): The marine algae of Lough Ine. *Journal of Ecology* 23(1): 69-133.
- RICE, E. & CHAPMAN, A.R.O. (1985): A numerical taxonomic study of *Fucus distichus*. *J Mar Biol Ass UK* 65: 433-459.
- RICHARD, J. (1925): Les aerocystes et les boursouflures des *Fucus*. *Rev Alg* 2: 135-147.
- ROUSSEAU, F.; LECLERC, M.C. & DE REVIERS, B. (1997): Molecular phylogeny of European *Fucales* (Phaeophyceae) based on partial large-subunit rDNA sequence comparisons. *Phycologia* 36(6): 438-446.
- RUSSELL, G. (1979): Heavy receptacles in estuarine *Fucus vesiculosus* L. *Estuarine Coastal Mar Sci* 9: 659-661.
- RUSSELL, G. (1987): Spatial and environmental components of evolutionary change – Interactive effects of salinity and temperature on *Fucus vesiculosus* as an example. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 41: 371-376.
- RUUSKANEN, A. & BÄCK, S. (1999): Morphological variation of Northern Baltic Sea *Fucus vesiculosus* L. *Ophelia* 50: 43-59.
- RUUSKANEN, A.; BÄCK, S. & REITALU, T. (1999): A comparison of two cartographic exposure methods using *Fucus vesiculosus* as an indicator. *Marine Biology* 134: 139-145.
- SAUVAGEAU, C. (1908): Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*Fucus platycarpus* et *F. lutarius*). *Trav Lab Soc Sci Arcachon* 11: 65-224.
- SAUVAGEAU, C. (1909): Une question de nomenclature botanique, *Fucus platycarpus* ou *Fucus spiralis*. *Bull Soc Sci Arcachon* 12: 291-295.
- SCHONBECK, M.W. & NORTON, T.A. (1978): Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 31: 303-313.
- SCHORIES, D.; HÄRDLE, W.; KAMINSKI, E.; KELL, V.; KÜHNER, E. & PANKOW, H. (1996): Rote Liste der marinen Makroalgen (Chlorophyceae, Rhodophyceae et Fucophyceae) Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28: 577-607.
- SCHUELLER, G.H. & PETERS, A.F. (1994): Arrival of *Fucus evanescens* (Phaeophyceae) in Kiel Bight (Western Baltic). *Botanica Marina* 37: 471-477.

- SCOTT, G.W. & HARDY, F.G. (1994): Observations of the occurrence of hybrids between two sympatric species of fucoid algae. *Cryptogamie Algol* 15(4): 297-305.
- SCOTT, G.W.; HULL, S.L.; HORNBY, S.E.; HARDY, F.G. & OWENS, N.J.P. (2001): Phenotypic variation in *Fucus spiralis* (Phaeophyceae) – Morphology, chemical phenotype and their relationship to the environment. *Eur J Phycol* 36: 43-50.
- SEOANE-CAMBA, J. (1966): Sobre la variabilidad morfológica de *Fucus vesiculosus* en las rías gallegas. *Inv Pesq* 30: 561-576.
- SERRÃO, E.; KAUTSKY, L. & BRAWLEY, H.S. (1996): Distributional success of the marine seaweed *Fucus vesiculosus* L. in the brackish Baltic sea correlates with osmotic capabilities of Baltic gametes. *Oecologia* 107: 1-12.
- SERRÃO, E.A.; ALICE, L.A. & BRAWLEY, S.S. (1999b): Evolution of the Fucaceae (Phaeophyceae) inferred from nrDNA-ITS. *Journal of Phycology* 35(2): 382-394.
- SERRÃO, E.A.; BRAWLEY, S.H.; HEDMAN, J.; KAUTSKY, L. & SAMUELSON, G. (1999a): Reproductive success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic sea. *Journal of Phycology* 35(2): 254-269.
- SKENE, K.R. (2004): Key differences in photosynthetic characteristics of nine species of intertidal macroalgae are related to their position on the shore. *Can J Bot* 82(2): 177-184.
- SÖDERLUND, S.; FORSBERG, A. & PEDERSEN, M. (1988): Concentrations of cadmium and other metals in *Fucus vesiculosus* from the northern Baltic sea and the southern Botnian sea. *Environ Pollut* 51: 197-212.
- STEEN, H. & SCROSATI, R. (2004): Intraspecific competition in *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Phaeophyceae: Fucales) germlings - Effects of settlement density, nutrient concentration, and temperature. *Marine Biology* 144: 61-70.
- STOMPS, T.J. (1911): Études topographiques sur la variabilité des *Fucus vesiculosus* L., *platycarpus* Thur., et *ceranoides* L. *Rec Inst Bot Léo Errera, Bruxelles* T8: 326-377.
- TATARENKOV, A.; BERGSTRÖM, L.; JÖNSSON, R.B.; SERRÃO, E.A.; KAUTSKY, L. & JOHANNESSEN, K. (2005): Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Molecular Ecology* 14(2): 647-651.
- THOMAS, T.E.; TURPIN, D.H. & HARRISON, P.J. (1987): Desiccation enhanced nitrogen uptake rates in intertidal seaweeds. *Marine Biology* 94: 293-298.
- THURET, G. (1854): Recherches sur la fécondation des Fucacées, etc. *Ann Sci Nat* 4: 197-214.
- VOGT, H. & SCHRAMM, W. (1991): Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic) - What are the causes? *Marine Ecology Progress Series* 69: 489-494.
- VOGT, H. (1988): Kartierung der *Fucus*-Bestände an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste. Diplomarbeit, Universität Kiel. 80 Seiten.
- WAERN, M. (1952): Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago. Dissertation, Universität Uppsala. 298 Seiten.
- WALLACE, A.L.; KLEIN, A.S. & MATHIESON, A.C. (2004): Determining the affinities of salt marsh fucoids using microsatellite markers – Evidence of hybridization and introgression between two species of *Fucus* (Phaeophyta) in a Maine estuary. *J Phycol* 40: 1013-1027.
- WALLBERG, P. & MOBERG, L. (2002): Evaluation of 20 years of environmental monitoring data around Swedish nuclear installations. *J Environ Radioact* 63(2): 117-133.
- ZANEVELD, J.S. (1937): The littoral zonation of some Fucaceae in relation to desiccation. *Journal of Ecology* 25(2): 431-468.