VIDENSKABELIG ARTIKEL
Vogensen TK m.fl. 2020: Klippekrabber i Vadehavet: en trussel mod den lokale flora og fauna?
– Flora og Fauna 125: 15-23.
ISSN 0015-3818

Klippekrabber i Vadehavet: en trussel mod den lokale flora og fauna?

Trine K. Vogensen[1], Martin B. Nielsen[1] & K. Thomas Jensen[1]

Der registreres hyppigt tilfældige fund af eksotiske planter og dyr i den danske natur. Mange af dem er ankommet ved menneskets hjælp som blinde passagerer i forbindelse med varetransporter og ballastvand. De fleste af disse arter har kun et kortvarigt ophold, og bliver ikke en integreret del af den danske flora og fauna. De har typisk ikke de rette tilpasninger til de herværende miljøforhold. Men nogle introducerede arter kan leve her, og en del lever så godt, at de ender med at blive invasive. Dette er fremmede arter, der har spredningsmæssig succes, og som har indflydelse på den lokale flora og fauna.

De to nye asiatiske krabbearter Stribet Klippekrabbe (*Hemigrapsus sanguineus*) og Pensel-klippekrabbe (*H. takanoi)*, der inden for det sidste årti har spredt sig i Vadehavet, er gode eksempler på invasive arter. Det anses for mest sandsynligt, at arterne er dukket op som blinde passagerer i ballastvand eller evt. over kortere afstande fasthæftet til bevoksninger på skibe (Gollasch 1999). Meget tyder på, at krabberne er introduceret til Europa ad flere omgange. De er første gang registreret i Danmark på Rømø i 2011 (Jensen 2017). Nu er de så dominerende på østersrev i Vadehavet, at spørgsmålet er, om ikke deres betydning som konsumenter allerede overgår Almindelig Strandkrabbe (*Carcinus maenas*) i dele af vadehavsområdet.

På det seneste er der også indberetninger om fund af Pensel-klippekrabbe fra Limfjorden og fra Østersøområdet ved Als ifølge oplysninger fra Miljøstyrelsen. Deres ankomst til det danske Vadehav er ikke uventet på baggrund af det spredningsforløb, der er iagttaget ved den europæiske atlanterhavskyst siden begyndelsen 1990'erne. Pensel-klippekrabbe blev første gang observeret ved La Rochelle i Frankrig i 1994, og Stribet Klippekrabbe blev første gang observeret i Le Havre, Frankrig, i 1999 (Dauvin 2009). Igennem det følgende årti blev begge arter observeret successivt i Holland, Tyskland og endelig i Danmark i 2011 (Landschoff et al. 2013). Siden er de også dukket op i Wales og Kent i Storbritannien (Wood et al. 2015). Inden den europæiske kolonisering begyndte, havde den ene af arterne (Stribet Klippekrabbe) kolonisereret en strækning fra North Carolina til Maine i USA, med start ved New Jersey i 1988 (McDermott 1998).

De to krabber er oprindeligt hjemmehørende ved den asiatiske Stillehavskyst i det Japanske og Østkinesiske hav mellem Sakhalin i nord og Hongkong og Taiwan i syd (d'Udekem 2006; Marin 2017). Ikke alene har de to krabbearter spredt sig med stor hastighed, de har også opbygget store bestandstætheder, hvor der lokalt på stillehavsøstersrev er registreret tætheder på op mod 150 ind m^{-2} alene af Stribet Klippekrabbe 7 år efter det første fund (Jungblut et al. 2017). De asiatiske klippekrabber bliver ikke så store som Almindelig Strandkrabbe, men da hannerne har en relativt større klosaks end strandkrabber, kan de forventes at håndtere større muslinger end strandkrabber af samme størrelse.

Det overordnede spørgsmål er nu, hvordan

Summary

Since 2011 the two Asian shore crabs *Hemigrapsus sanguineus* and *Hemigrapsus takanoi* have spread into the Danish Wadden Sea, where the European green crab (*Carcinus maenas*) otherwise has been the only crab species present. Both crabs have successfully colonized oyster reefs (*Magallana gigas* previously named *Crassostrea gigas*) and they do now occur in high densities on the studied reefs. The crabs inhabiting reefs are small with a range of carapace widths (cw) from 6 to 24 mm. We have analyzed specimens of the two Asian crabs together with other co-occurring invertebrates collected in winter 2018 for the stable isotopes ^{15}N and ^{13}C to examine their position in the food web on an oyster reef. On average the males of *H. takanoi* are positioned like the European green crab and the Common starfish at a trophic level (TL) close to 3. However, we found a positive correlation between cw and trophic level (R^2=0.78) of males suggesting that they become more carnivorous with size. The smaller female *H. takanoi* were close to a TL of 2.5 and *H. sanguineus* specimens were in between males and females of *H. takanoi*. Our stable isotope analysis does support *Mytilus edulis* as a potential food item to the Asian crabs as also confirmed by ongoing lab studies. Recognizing that *M. edulis* is experiencing competition from the invasive oyster, pressure from the voracious Asian crabs could further deteriorate the conditions for mussels in the Wadden Sea. Additional studies are needed to clarify the possible impact of the Asian crabs on recruitment of mussels. A declining stock of mussels could have negative consequences for Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) and Eiders (*Somateria molissima*) as both have mussels as an important component of their diets.

Keywords: invasive crabs, *Hemigrapsus sanguineus*, *H. takanoi*, Wadden Sea, habitat, position in food web.

[1] Akvatisk Biologi, Institut for Biologi, Aarhus Universitet, Ole Worms Allé 1, Bygn 1134, 8000 Aarhus C, Danmark

dette utilsigtede eksperiment med introduktion af to nye konsumenter vil påvirke den hjemmehørende flora og fauna. Er der plads til to arter, der tilsyneladende indtager samme position i fødenettet som Almindelig Strandkrabbe, eller udviser arterne en form for ressourcedeling, der muliggør sameksistens? Vi har beskrivelser af Stribet Klippekrabbes fødevalg fra andre geografiske områder, mens fødebiologien af Pensel-klippekrabbe ikke har været undersøgt. Pensel-klippekrabbe blev først udskilt fra *H. penicillatus* i 2005 (Asakura & Watanabe 2005), og denne arts biologi er langt mindre velbeskrevet end Stribet Klippekrabbers. På grund af den morfologiske lighed er det implicit antaget, at arterne har nogenlunde samme fødeemner. Det er dog vigtigt at få fastslået, hvilken betydning de har i det danske Vadehav, der principielt udgør et ny scenarie med de her herskende økologiske forhold (temperaturvariation og udbud af fødeemner).

Udover at give en karakteristik af de observerede populationers køns- og størrelsessammensætning er det formålet med nærværende undersøgelse at give en beskrivelse af de to arters trofiske placering i forhold til konkurrenter, samt mere specifikt at vurdere deres potentielle betydning for rekruttering af blåmuslinger. Konsumption af blåmuslinger kunne bidrage til yderligere pres på Almindelig Blåmusling (*Mytilus edulis*), der i forvejen kan forventes at være presset af føde- og pladskonkurrence fra Stillehavsøsters (*Magellana gigas*), der i vid udstrækning har etableret sig på blåmuslingebanker. Det kan få betydning for fødegrundlaget for de vandfugle, der som Ederfugl (*Somateria molissima*) og Strandskade (*Haematopus ostralegus*) er afhængige af blåmuslinger (Laursen et al. 2010; Cervencl et al. 2015).

Krabbers fødevalg under naturlige forhold kan være vanskelig at afdække, idet maveanalyser hos krabber kan et give et fejlagtigt billede af fødens sammensætning. Krabber konsumerer typisk ikke hele organismer, men derimod fragmenterede vævsstykker. Fortærede muslinger og andre skalbærende organismer, som krabber ofte indtager, vil typisk være umulige at identificere i maveindholdet, da væv fra muslinger og snegle bliver fortæret uden skaldele. Laboratorieforsøg med krabber kan være velegnede til at afklare deres konsumption af udvalgte fødeemner, men giver ikke isoleret set en dækkende beskrivelse af fødevalget *'in situ'*. Vi har valgt at benytte naturligt forekommende kvælstof- og kulstofisotoper (^{15}N og ^{13}C), der har vist sig at være nyttige til at afdække organismers placering i et fødenet (Layman et al. 2012). Isotop-markørerne giver et billede af den trofiske placering af de undersøgte organismer integreret over tid (måneder), og de bidrager således med mere end det øjebliksbillede, som maveanalyser typisk giver.

METODER

Indsamling af klippekrabber og andre invertebrater til isotopanalyse blev foretaget 22.03.18 og 10.04.18 på et østersrev ved Rømøs nordøstkyst (55°11'17.9 N, 8°35'41.0 E) (Fig. 1a). Desuden indgår individer af Stribet Klippekrabbe indsamlet 17.02.18 sydøst for Mandø (55°15'52.9 N, 08°38'28.5 E). Foruden indsamling af krabber til isotopanalyse er der indsamlet krabber til analyse af artssammensætning samt størrelses- og kønsfordeling. Udover krabber indsamlet ved østersrevet ved Rømø er der suppleret med klippekrabber indsamlet af Emil Vesterager (Naturvejleder, Vadehavscentret) fra andre østersrev i tidevandsområdet mellem Mandø Lånings-vej og Rømødæmningen i vintermånederne 2017-18. Krabberne er typisk fundet skjult mellem østersskaller under lavvande. Skjoldbredden af de indsamlede krabber er blevet målt på det bredeste stykke af rygskjoldet med en elektronisk skydelære. Krabberne blev arts- og kønsbestemt efter opmålingen. Alt indsamlet dyre- og plantemateriale til isotopbestemmelse er efter identifikation blevet anbragt individuelt i en fryser ved -20° C.

Identifikation af de to krabbearter

De to klippekrabbearter har et firkantet rygskjold med 3 torne på begge sider (Fig. 1b), hvor Almindelig Strandkrabbe har et mere trapezformet rygskjold med 5 torne på begge sider. Stribet Klippekrabbe har fået sit danske navn efter de lyse ben med mørke striber. Derudover er den kendetegnet ved at have et rygskjold med farvenuancer, der spænder fra purpur over brun til grøn. Hanner har større klosakse end hunner, der er kendetegnet ved en bred og mere rund bagkrop i kontrast til hannernes spidse til trekantede bagkrop (Fig. 1c). Pensel-klippekrabbe har typisk mindre tydelige striber på benene end Stribet Klippekrabbe (Fig. 1b). Pensel-klippekrabbe har sit danske navn efter hannens lysebrune til gullige børster ved basis af klosaksens yderste led (dactylus), hvor Stribet Klippekrabbes hanner samme sted har en læderagtig udposning/pude (Asakura & Watanabe 2005) (Fig. 1d og 1e). Både hunner og hanner af de to arter kan kendes fra hinanden på udseendet af en forhøjet kant bag øjet (Fig. 1f og 1g), der hos Pensel-klippekrabbe er delt i 3 uens segmenter, men som er sammenhængende hos Stribet Klippekrabbe (Wood et al. 2015).

Isotopanalyse

I nærværende undersøgelse vil vi beskrive klippekrabbernes placering i fødenettet i forhold til konkurrerende predatorer på basis af de to naturligt forekommende stabile isotoper ^{15}N og ^{13}C. Den relative forekomst af kvælstofisotopen ^{15}N i forhold til ^{14}N i dyre- og plantevævsprøver kan sammenholdt med referenceværdier give oplysninger om organismens trofiske niveau (primærproducenter = 1, primærkonsumenter = 2, sekundærkonsumenter = 3, tertiærkonsumenter = 4), idet der sker en fraktionering mellem de to isotoper. Den tungere ^{15}N isotop udskilles langsommere end ^{14}N isotopen. Typisk vil man finde, at der sker en relativ øgning i forholdet mellem ^{15}N og ^{14}N isotoperne med godt 3.4 ‰ fra byttedyr til rovdyr (Minagawa & Wada 1984). Kulstofisotopen ^{14}C ændrer sig ikke i samme omfang som kvælstofisotopen

Figur 1.

a Østersrev ved Rømøs nordøstkyst (horisontlinien er Juvre diget) ved ebbe 10.04.2018. På det indsatte foto ses sammenhængende skaller efter døde østers. Ofte ses klippekrabber skjult i sådanne skaller ved lavvande.

b Dorsalsiden af Pensel-klippekrabbe (*H. takanoi*) (tv) og Stribet Klippekrabbe (*H. sanguineus*) (th).

c Ventralsiden af hun (tv) og han (th) af Pensel-klippekrabbe (*H. takanoi*).

d Klosaks med pude ved basis af dactylus hos Stribet Klippekrabbe (*H. sanguineus*).

e Klosaks med gullige børster ved basis af dactylus hos Pensel-klippekrabbe (*H. takanoi*).

f Sammenhængende forhøjet kant (markeret med hvid pil) under øjet hos Stribet Klippekrabbe (han) (*H. sanguineus*).

g Tredelt kant (markeret med tre pile) under øjet hos Pensel-klippekrabbe (han) (*H. takanoi*).

Figure 1.

a Oysterreef (Magellana gigas) *at the Northeast coast of Rømø (Danish Wadden Sea) at low water 10 April 2018. Insert: coherent shells after dead oysters. Many Asian crabs find a hide within the dead shells of oysters.*

b Dorsal view of H. takanoi *(left) and H. sanguineus (right)*

c Ventral view of a male H. takanoi *(left) and a female* H. takanoi *(right)*

d Cheliped with a fleshy vesicle at the base of dactylus of H. sanguineus

e Cheliped with setal patch (yellow setae) at the base of dactylus of H. takanoi

f Continuous suborbital ridge (arrow) of H. sanguineus *(male)*

g Suborbital ridge divided in 3 unequal segments (arrows) of H. takanoi *(male)*

gennem fødekæden. Fraktionering i forhold til ^{13}C-isotopen er omkring 1 ‰ per trofisk niveau (DeNiro & Epstein 1978). Den relative forekomst af denne isotop afspejler basis i fødekæden, idet autotrofe organismer (planter og alger) typisk udviser forskellige værdier af forholdet mellem ^{14}C- og ^{13}C-isotoperne bl.a. betinget af deres fotosyntesesystem (Layman et al. 2012). Betegnelserne δ^{15}N og δ^{13}C angiver den relative forskel mellem isotopforholdet i en prøve og i en standard i promille.

Vi har analyseret prøver fra de to klippekrabbearter for at fastlægge deres position i fødekæden (trofisk niveau) og for at undersøge om den trofiske placering er afhængig af køn, størrelse og krabbeart. Samtidig har vi foretaget tilsvarende analyser af Almindelig Strandkrabbe og Almindelig Søstjerne (*Asterias rubens*). De forventede føde-

emner for klippekrabberne er arter, som er knyttet til østersrevet, og som udviser beskeden mobilitet. I analysen har vi bl.a. inkluderet data fra Stillehavsøsters, Almindelig Blåmusling og Tøffelsnegl (*Crepidula fornicata*) indsamlet på et østersrev ved Rømø, hvor også de analyserede individer af Pensel-klippekrabbe er blevet indsamlet (marts og april 2018). Til sammenligning har vi undersøgt Stribet Klippekrabbe indsamlet fra et østersrev ved Mandø (indsamlet 17. 02.18).

De indsamlede og nedfrosne prøver til isotopanalyse blev frysetørret og herefter opbevaret i eksikator indtil efterfølgende tørring ved 60°C i et døgn. Efter endt frysetørring og varmebehandling blev hver prøve knust i en agatmorter, og 300-500 µg væv blev afvejet og pakket i små tinkapsler. For hver række af prøver til analyse indgik også en gelatinestandard med kendt isotopværdi som kontrol. Prøverne blev analyseret i et atomabsorptionsspektrofotometer på Syddansk Universitet (IRMS, Isotope Ratio MS, med en Elemental Analyzer, Flash 2000, fra Thermo Scientific).

Da der ikke blev fundet individer af Stribet Klippekrabbe på østersrevet ved Rømø, blev tidligere indsamlede og ethanolkonserverede individer af disse benyttet til isotopanalysen. En sammenligning af frosne og ethanolkonserverede Pensel-klippekrabbeindivider viste ingen signifikant forskel i $\delta^{15}N$ og $\delta^{13}C$ værdier.

RESULTATER

Forekomst og bestandskarakteristik

De to klippekrabbearter er udbredt på rev domineret af Stillehavsøsters i Vadehavet, men forekommer også på blåmuslingebanker. Ved lavvande skjuler de sig bl.a. i efterladte skaller fra Stillehavsøsters og i sprækker og hulrum under Stillehavsøsters. Der er endnu ikke foretaget en systematisk gennemgang af østersrev i Vadehavet, men vi har undersøgt rev i tidevandsområdet mellem Rejsby og Rømødæmningen. På disse er der tætte bestande af klippekrabber. Mens Pensel- klippekrabbe er fundet på alle de undersøgte banker, er Stribet Klippekrabbe ikke observeret på banken nord for Rømødæmningen (Juvrebanken, Tabel 1). Blandt de indsamlede krabber er der omtrent en ligelig fordeling af hanner og hunner for begge arter. Den største skjoldbredde af de indsamlede krabber er 24 mm og 21 mm for henholdsvis Pensel-klippekrabbe og Stribet Klippekrabbe (Fig. 2). Som det ses af størrelsesfordelingen af de to krabbearter, domineres bestandene af individer med skjoldbredder fra 9 til 20 mm i vintermånederne og det tidlige forår, hvor indsamlingerne er foretaget.

Position i fødenettet

Til analyse af krabbernes ^{15}N og ^{13}C signaturer er anvendt forholdsvis små krabber, som er repræsentative for krabbepopulationerne i vintermånederne og det helt tidlige forår på de undersøgte østersrev. Som det fremgår af Fig. 3 har Pensel-klippekrabbehanner et lidt højere trofisk niveau end hunner baseret på $\delta^{15}N$ værdierne. For Stribet Klippekrabbe er hanner og hunner puljet, idet de ikke udviste forskelle i isotopsignatur. De placerer sig mellem Pensel-klippekrabbehanner og -hunner. $\delta^{15}N$ værdierne for Almindelig Strandkrabbe og Almindelige Søstjerne er helt overlappende med Pensel-klippekrabbehanner. Idet vi antager, at Almindelig Blåmusling i langt overvejende grad lever af planteplankton, har den et trofisk niveau på 2. Det indebærer, at klippekrabbernes trofiske niveau varierer fra gennemsnitlig 2.2 til 3.3 afhængig af art, størrelse og køn. Tilsvarende er det trofiske niveau for Almindelig Søstjerne og Almindelig Strandkrabbe på henholdsvis 2.8 og 2.9.

Tabel 1: Karakteristik af Stribet Klippekrabbe og Pensel-klippekrabbe populationer på forskellige lokaliteter (WGS-koordinater) i det danske Vadehav. Kønsratio, minimum-maksimum skjoldbredde og forholdet mellem antallet af de to arter er angivet. Alle data er baseret på indsamling i perioden: 12-01-2018 til 10-04-2018.

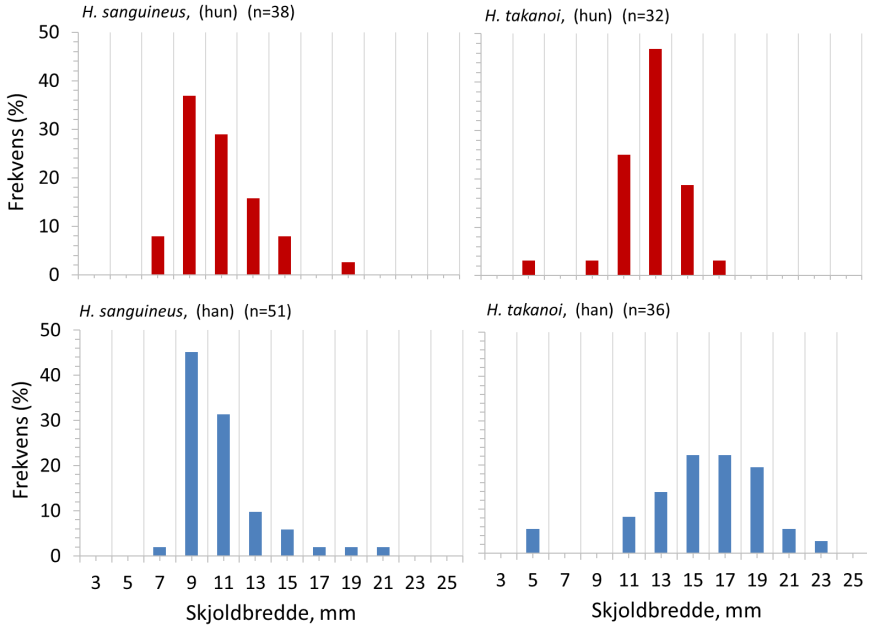
Characteristics of H. sanguineus *and* H. takanoi *populations from sampling sites in the Danish Wadden Sea. All data are based on samples collected in the period from January 12 to April 10 2018. Kønsratio: Sex ratio F/M; Skjoldbredde: carapace width (mm); Hs/Ht: ratio between numbers collected of the two species.*

Lokalitet	**Position**	**Stribet Klippekrabbe** *(H. sanguineus)*		**Pensel-klippekrabbe** *(H. takanoi)*		**Arts-ratio**
Østersrev	WGS – koordinater	Køns-ratio (F/M)	Skjold-bredde (mm)	Køns-ratio (F/M)	Skjold-bredde (mm)	(Hs / Ht)
Vester Vedsted	N(55°29,304) E(08°65,266)	(11/25)	8,0 - 17,4	(11/9)	9,1 – 24,0	(36/20)
SØ Mandø	N(55°15,529) E(08°36,285)	(20/22)	5,4 - 20,7	(19/14)	8,9 - 15,6	(42/33)
Rømø NØ	N(55°11,386) E(08°35,29)	(0/0)	---	(32/36)	4,3- 22,4	(0/68)

Forskydning i forhold til det relative niveau for $\delta^{14}C$-værdierne afspejler, at klippekrabberne og de andre predatorer udviser en vis differentiering i fødevalget. Vi har ikke på nuværende tidspunkt fået en tilstrækkelig dækkende indsamling af de autotrofe organismer, til at vi kan klarlægge, hvilke autotrofe organismer, der måtte indgå i føden for klippekrabberne, men da Stribet Klippekrabbe og Pensel-klippekrabbehunner har trofisk niveau på under 3, indgår der en vis mængde i deres føde. En mere nuanceret analyse af det blandingsforhold, hvormed forskellige fødeemner indgår i krabbernes fødevalg, forudsætter isotopdata for alle potentielle fødeorganismer på den undersøgte lokalitet.

Ud fra de her præsenterede data er det plausibelt, at Tøffelsnegl og Blåmusling udgør en del af fødegrundlaget for klippekrabberne, mens det er mindre oplagt at Stillehavsøsters også er et fødeemne. Igangværende laboratorieforsøg med klippekrabber bekræfter, at Almindelig Blåmusling er et vigtigt fødeemne for klippekrabber uanset art og køn, men størrelsen af de blåmuslinger, som de kan håndtere, er afhængig af krabbestørrelse (Rebecca J. Nielsen, pers. comm. 2019)

Forskellen mellem hanner og hunner hos Pensel-klippekrabben kan være et resultat af størrelsesforskelle trods det beskedne størrelsesspektrum af de undersøgte krabber, idet der er en positiv sammenhæng mellem krabbestørrelse (skjoldbredde) og trofisk niveau for hanner (Fig. 4). Det ses således, at 78 % af variationen i trofisk niveau kan forklares med krabbestørrelse, der for krabber mellem 10 og 18 mm i skjoldbredde varierer fra 2,4 til 3. En tilsvarende sammenhæng ses ikke hos hunner (R^2 = 0,04) inden for det størrelsesspektrum, hvor vi har data. For de mindste Pensel-klippekrabbehanner ser det således ud til, at alger må udgøre en større del af fødegrundlaget end for de største, der må beskrives som rene carnivorer på nærværende habitat. Hos hunnerne er der ikke en sådan sammenhæng.



Figur 2. Størrelsesfordelinger (skjoldbredde) af hanner og hunner af indsamlede Stribet Klippekrabbe og Pensel-klippekrabbe på rev af Stillehavsøsters ved Rømø og Mandø i januar-marts 2018.
Frequency of sizes (carapace width) of males and females of H. sanguineus *and* H. takanoi *collected from the oysterreefs at Rømø and Mandø from January to March 2018.*

DISKUSSION

De østersrev vi har undersøgt ligger alle i Juvre Dybs tidevandsområde (mellem Rømø- dæmningen og Mandø Ebbevej). Mens Pensel-klippekrabbe er fundet på de tre rev, fandt vi ikke Stribet Klippekrabbe på revet ved østsiden af den nordlige del af Rømø. Hvorvidt det skyldes en tilfældighed eller kan tilskrives nogle miljøfaktorer, er uafklaret, men i det tyske vadehavsområde har man fundet, at de to arter udviser en vis habitatdifferentiering betinget af bl.a. eksponeringsgrad og substrattype (Landschoff et al. 2013). Af de to arter dominerer Stribet Klippekrabbe typisk på de mere eksponerede lokaliteter, mens Pensel-klippekrabbe foretrækker mere beskyttede områder (Dauvin 2009; Landschoff et al. 2013). Vi har ikke målinger, der kan understøtte, om det kan være en forklaring på den observerede fordeling af krabberne.

De undersøgte populationer af Stribet Klippekrabbe er domineret af forholdsvis små individer i betragtning af, at de kan opnå en skjoldbredde på 44 mm og 36 mm for henholdsvis hanner og hunner (McDermott 1998). Pensel-klippekrabbe er repræsenteret af individer, der både for hanner og hunner er lidt større end tilsvarende hos Stribet Klippekrabbe. Ifølge litteraturen er maksimalstørrelsen af Pensel-klippekrabbe angivet til 45 og 35 mm for henholdsvis hanner og hunner (Marin 2017).

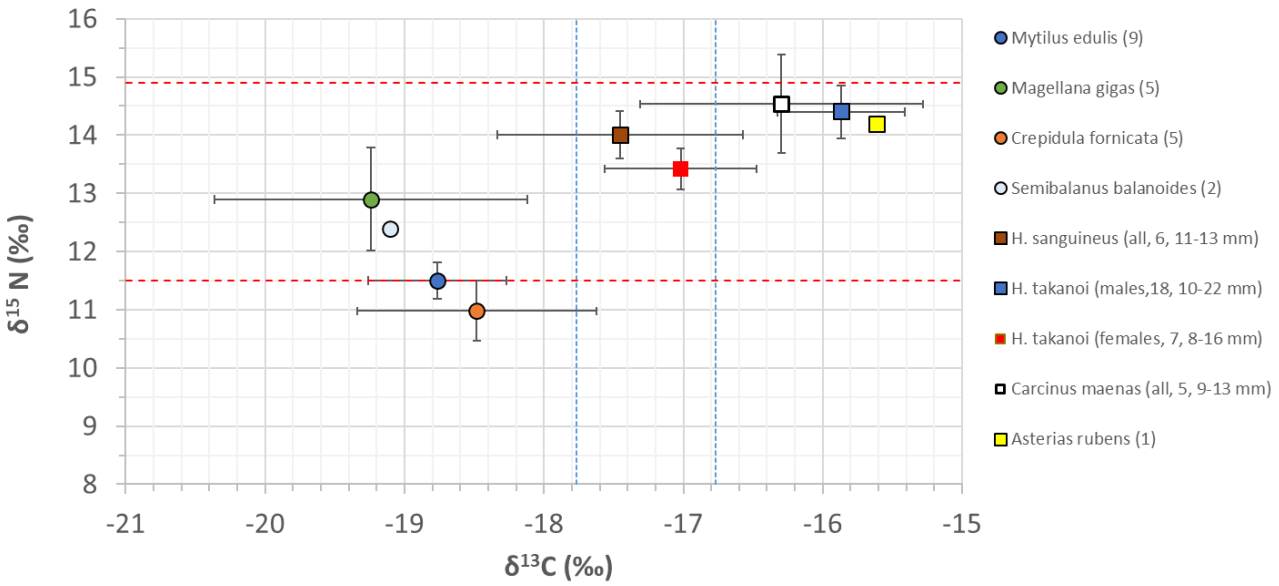
Uagtet at det er forholdsvis små individer af klippekrabber, vi har fundet i det tidlige forår, kan krabberne dog allerede være kønsmodne. Vi har en tidligere observation af Stribet Klippekrabbe med skjoldbredde på 15 mm, der blev indsamlet på østersrevet ved Vester Vedsted (december 2015),

med ca. 4300 æg. Pensel-klippekrabbe kan allerede ved skjoldbredde på kun 6-7 mm være ægbærende (van den Brink & Hutting 2017), og for Stribet Klippekrabbe er 12 mm minimumstørrelsen af ægbærende hunner (Klassen 2012).

Af de to klippekrabbearter er det især Stribet Klippekrabbe, der er velbeskrevet med hensyn til fødebiologi, idet Pensel-klippekrabbe først blev udskilt fra *H. penicillatus* i 2005 (Asakura & Watanabe 2005). Stribet Klippekrabbe er en alsidig konsument, der kan ernære sig af et bredt spektrum af de alger og dyr, der lever på klippekyster og østersrev, omend der ser ud til at være en præference for animalsk føde (Griffen *et al.* 2015). Fastsiddende eller langsomt bevægende muslinger og snegle udgør en dominerende del af fødens sammensætning. Med deres relativt kraftige klosaks kan især hanner forventes at være i stand til at knuse større muslinger end en strandkrabbehan af samme størrelse. I nærværende undersøgelse har der især været fokus på Pensel-klippekrabbe, da den i vinteren og det tidlige forår 2018 var den eneste af de to klippekrabbearter på det undersøgte østersrev ved Rømøs nordøstkyst. Selv om vi ikke har en kvantitativ opgørelse af de potentielle fødeemner på østersrev, er der ikke tvivl om, at på de undersøgte rev er Tøffelsnegl og forskellige arter af rurer og strandsnegle foruden Stillehavsøsters de vigtigste, omend de ikke vedvarende alle er tilstede i de størrelser, der matcher, hvad

Figur 3. δ^{15}N (‰) og δ^{13}C (‰) i udvalgte organismer fra østersrev (*Magallana gigas*) ved Rømø (bortset fra Stribet Klippekrabbe, indsamlet d 17. februar sydøst fra Mandø). Spredningen angiver 95%-konfidensinterval (under antagelse af at værdierne er normalfordelt) (et datapunkt for én hun Pensel-klippekrabbe viste en δ^{15}N værdi på 19,71 og betragtes som outlier og er derfor ikke medtaget). I parentes for de forskellige undersøgte arter er angivet antal replika samt for krabberne minimum- og maksimumstørrelse af undersøgte individer. De to blå stiplede linier angiver forventet δ^{13}C for henholdsvis trofisk niveau (TN) 3 og 4 med udgangspunkt i, at Almindelig Blåmusling repræsenterer TN = 2, og at den trofiske fraktionering af ^{13}C isotopen er på 1 ‰. De røde stiplede linier angiver δ^{15}N for henholdsvis TN 2 og 3 under antagelse en trofisk fraktionering på 3.4‰. Cirkel: primærkonsumenter; firkant: sekundærkonsumenter.

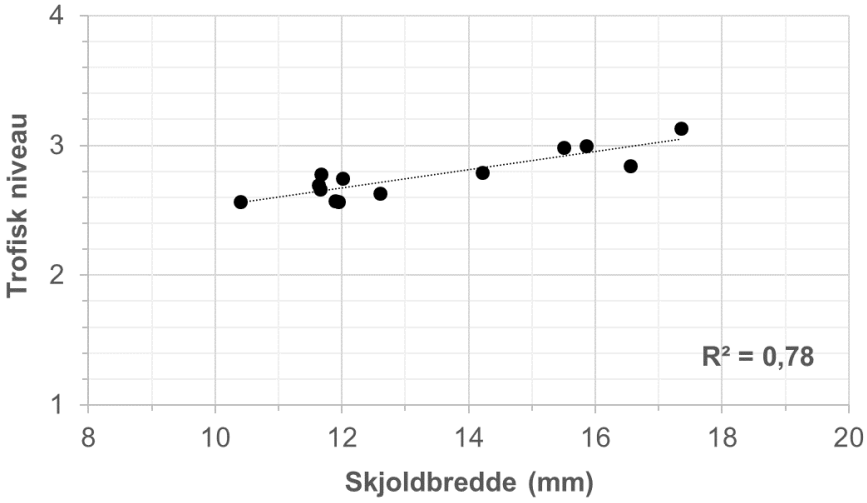
Figure 3. *δ^{15}N (‰) og δ^{13}C (‰) of selected invertebrates from the oysterreef* (Magallana gigas) *at Rømø (except specimens of* H. sanguineus *collected on 17 February Southeast of Mandø). Error bars indicate 95%-confidence intervals (assuming that data follow a normal distribution). One female* H. takanoi *showing a δ^{15}N = 19,71 is considered as an outlier and not included in the analysis. In brackets for each species: number of replicates and size range (carapace width) of the examined specimens. Blue dotted lines: expected δ^{13}C for trophic level (TL) 3 and 4, respectively, assuming that* Mytilus edulis *is at TL 2, and a trophic fractionation at 1 ‰. Red dotted lines: expected δ^{15}N for TL 2 and 3 assuming a trophic fractionation at 3.4 ‰. Circles: Primary consumer; Squares: Secondary consumers.*



klippekrabberne kan håndtere. Selvom begge klippekrabbearter kan konsumere alger, viser forsøg, at det er konsumption af dyr, der giver energetisk overskud og som også bidrager til opbygning af lipidlaget i hepatopancreas, der er et vigtig bidrag til afkomsproduktion (Griffen et al. 2015).

Baseret på vores isotopanalyser af krabber indsamlet i det tidlige forår tyder alt på, at Almindelig Strandkrabbe har fået et par fødekonkurrenter med de to klippekrabber. Selvom signaturen af de stabile isotoper afspejler fødevalget gennem en længere periode end det øjebliksbillede, som maveanalyser giver, så kan signaturen dog sagtens ændre sig mellem sæsoner, idet udbuddet af tilgængelige fødeemner for krabber kan forventes at udvise sæsonmæssig variation. Værdierne for kulstofisotopen i Pensel-klippekrabbehanner og Almindelig Strandkrabbe viser en større forskel (fraktionering) end ventet, hvis enten Tøffelsnegl eller Almindelig Blåmusling skulle være eneste fødekilde for dem, selvom isotopfraktioneringsgraden også er underlagt en vis variation. Det tyder på, at der i deres føde må indgå organismer på samme trofiske niveau som blåmuslinger men med en større $\delta^{13}C$-værdi.

Sammenhængen mellem skjoldbredde og trofisk niveau tyder på, at andelen af alger i føden aftager med krabbestørrelsen. Men der er ingen tvivl om, at de to krabbers succes beror på, at de er alsidige konsumenter, der kan udnytte mange af de organismer, der er knyttet til blåmuslingebanker og østersrev. For Stribet Klippekrabbe, der som angivet ovenfor, er den bedst undersøgte art, ser det ud til, at blåmuslingearter både i klippekrabbernes oprindelsesområde og i de koloniserede områder er et vigtigt byttedyr (Lohrer et al. 2000; Brousseau et al. 2014). Nærværende undersøgelse tyder også på, at blåmusling er et vigtigt byttedyr for Pensel-klippekrabbe, og det bekræftes af igangværende laboratorieforsøg (Rebecca J. Nielsen, pers. comm. 2019). Spørgsmålet er så, om der nu med tre blåmuslingeædende krabbe-



Figur 4. Sammenhæng mellem skjoldbredde og trofisk niveau hos Pensel-klippekrabbe hanner. Beregnet under antagelse af at Almindelig Blåmusling repræsenterer et trofisk niveau på 2. Hunner af Pensel-klippekrabbe viser ikke en tilsvarende sammenhæng (R^2 = 0, 04).
Trophic level versus carapace width of H. takanoi *males. For estimating the trophic level from* $\delta^{15}N$*-values it is assumed that the mean* $\delta^{15}N$ *of* Mytilus edulis *specimens represents a trophic level equal to 2. For female* H. takanoi *there is no correlation between carapace width and trophic level probably due to the limited size range.*

arter på østersrev og blåmuslingebanker i Vadehavet er et større predationstryk på Almindelig Blåmusling?

Vi ved ikke om, den samlede tæthed af juvenile krabber er større nu, end da Almindelig Strandkrabbe var eneste krabbeart. Det er muligt, at klippekrabber kan fortrænge juvenile strandkrabber fra klippekrabbernes foretrukne habitat som påvist i flere studier (Lohrer et al. 2000; Landschoff et al. 2013). Eksperimenter har vist, at juvenile strandkrabber kan fortrænges af Pensel-klippekrabbe af samme størrelse. Modsat kan voksne strandkrabber fortære klippekrabber, men det betyder formentlig mindre i vadehavet, idet voksne strandkrabber især forekommer uden for tidevandszonen. Vores observationer viser, at klippekrabber findes på østersrev hele året, mens juvenile strandkrabber migrerer fra rev og banker i det sene efterår (Thiel & Dernedde 1994). Vi har ikke informationer, der viser, at Pensel-klippekrabbe, som i oprindelsesområdet i det japanske hav, også forekommer på egentlige blødbundslokaliteter (Marin 2017). Det er muligt, at krabbetætheden ikke i gennemsnit er større i de enkelte habitater nu, hvor tre arter er i spil, end da Almindelig Strandkrabbe var eneste art, men til gengæld er der en permanent tilstedeværelse af krabber på østersrev.

Selvom en stor del af de tilstedeværende klippekrabber er små, betyder det ikke desto mindre, at de i kraft af en stor tæthed potentielt kan udøve et betydeligt predationstryk på blåmuslinger fra deres settling i maj-juni (Jensen & Jensen 1985) til de opnår en skallængde på 20 mm (Rebecca J. Nielsen, pers. comm.). Laboratorieforsøg har afhængigt af bl.a. temperatur, krabbe- og muslingestørrelse vist predationsrater per krabbe per døgn fra 10 til over 100 individer. Med bestandstætheder af klippe-

krabber på 100 ind pr m^2 kan krabberne selv med en konsumptionsrate på kun 10 ind per krabbe per døgn nå at fortære en betydelig andel af en årgang muslinger, inden de når et eventuelt størrelsesrefugium. Men et er, hvad laboratoriemålinger viser, noget andet er, hvad der sker under naturlige forhold, hvor en række faktorer har indflydelse på konsumptionsraten, herunder alternative fødeemner og byttedyrenes tilgængelighed i forhold til krabbernes lokalisering. Dertil kommer at konsumptionsraten kan påvirkes af svingninger i temperatur, vanddækning og andre miljøforhold. Flere undersøgelser peger på, at Stribet Klippekrabbe kan kontrollere rekruttering af blåmuslinger (DeGraaf & Tyrrell 2004; Brousseau et al. 2014). Dog kan vi ikke uden videre ekstrapolere dette til forholdene på de danske østersrev. Her må vi nøjes med at fastslå, at klippekrabbearterne har et potentiale til at kunne kontrollere blåmuslingebestanden.

Krabberne ser ikke ud til i større udstrækning at være begrænset af lokale miljøforhold og fjender i de koloniserede områder. Der er dog grænser for deres udbredelse langs salinitetsgradienter. Mens Pensel-klippekrabbe kan forekomme i områder med en salinitet ned til 12 psu, er Stribet Klippekrabbe kun observeret på lokaliteter, hvor saliniteten er større end 19 psu (baseret på undersøgelser i Holland) (Gittenberger et al. 2010). I det tyske Vadehav er de observeret at have overlevet 3 vintre i træk med isdække og temperaturer ned til -2 C (Landschoff et al. 2013), så de gennemsnitlige fysiske forhold i Vadehavet vil næppe for alvor begrænse klippekrabberne.

Der er observeret få parasitter i klippekrabbe-populationer og et lavere infektionsniveau end i konkurrerende strandkrabbe-populationer i de nykoloniserede områder (Goedknegt et al. 2017). For så vidt klippekrabberne kun anvender østersrev, blåmuslingebanker og kunstige hårdbundsubstrater som habitat, har de formentlig relativt få predatorer. Disse habitater - og ikke mindst østersrev med de mange revner, sprækker og hulrum og revstrukturen i det hele taget, yder krabberne god beskyttelse mod de krabbeædende fugle og fisk, der på sandbundshabitater kan fortære strandkrabber. Her ser især fladfisk som f.eks. skrubber ud til at kunne reducere krabbebestanden gennem deres konsumption af juvenile strandkrabber (Jensen & Jensen 1985). Flere vadefugle og måger kan også fortære krabber, men østersrevet gør sandsynligvis krabberne utilgængelige. Strandkrabber ser også ud til at benytte rev og banker som refugium for predatorer, mens de er juvenile (Thiel & Dernedde 1994). Inter- og intraspecifikke interaktioner (predation, kannibalisme, interferens konkurrence) mellem de 3 krabberarter kan resultere i en vis dødelighed, og de større strandkrabber kan fortære de mindre klippekrabbeindivider (Lohrer 2002).

Idet klippekrabber i vid udstrækning er knyttet til østersrev kan der være grund til se nærmere på dette biogene revs struktur. I kontrast til hårdbundshabitater som klipper og sten er biogene rev ikke statiske strukturer. Østersrev vokser eller udvikler sig med østersbestanden. Ifølge nyere tyske undersøgelser er der foregået en udvikling i strukturen af de oprindelige blåmuslingebanker i Vadehavet, der er blevet koloniseret af Stillehavsøsters (Reise et al. 2017). I første fase udgjorde blåmuslinger det substrat som østerslarverne i overvejende grad etablerede sig på og det med negative konsekvenser for blåmuslinger, der blev overvokset af Stillehavsøsters. Efter flere års eksponentiel vækst i Stillehavsøstersbestanden, er de nu selv blevet det dominerende substrat for nysettlende østerslarver (Reise et al. 2017).

Der har på nogle rev udviklet sig en tredimensionel matrix bestående af sammenhængende efterladte østersskaller og levende østers. I denne struktur forekommer blåmuslinger ved basis mellem østers. Det er foreslået, at disse rev, hvor Almindelig Blåmusling og Stillehavsøsters sameksisterer, bliver kaldt 'oyssel reefs' (Reise et al. 2017). Det ser ud til, at reduceret vækst hos blåmuslinger er prisen for at leve beskyttet i forhold til predatorer. Med klippekrabbearters kolonisering af østersrev og deres refugier i den matrix af østersskaller, der er opstået på udviklede rev, ser det ud til, at blåmuslinger nu ikke længere undgår predatorer her.

Det er vanskeligt at forudsige, hvordan samspillet mellem de oprindelige og nyetablerede arter vil udvikle sig. Der er i Vadehavet opstået en blanding af arter, der har forskellig evolutionær forhistorie. Som i et utilsigtet eksperiment er de nu bragt sammen på et biogent habitat, der udvikler sig.

I Vadehavet er Almindelig Blåmusling et vigtig byttedyr for ikke mindst Ederfugl og Strandskade, og svingninger i blåmuslingebestanden har haft betydning for disse fuglearter, for hvilke Vadehavet udgør en vigtig del af deres habitat (Laursen et al. 2010). Da blåmuslinger i forvejen er presset af Stillehavsøsters som følge af både plads- og fødekonkurrence fra Stillehavsøsters, vil klippekrabbernes konsumption af blåmuslinger potentielt kunne blive kritisk for de muslingeædende fugle i Vadehavet, der er afhængige af blåmuslinger som føderessource.

TAK

Vi vil gerne takke naturvejleder Emil Vesterager på Vadehavscentret (Vester Vedsted, Ribe) for indsamling af klippekrabber.

CITERET LITTERATUR

Asakura A & Watanabe S (2005) *Hemigrapsus takanoi*, new species, a sibling species of the common Japanese intertidal crab *H. penicillatus* (Decapoda: Brachyura: Grapsoidea. J. Crust. Bio. 25: 279-292.

Brousseau DJ, Goldberg R & Garza C (2014). Impact of predation by the invasive crab *Hemigrapsus sanguineus* on survival of juvenile blue mussels in

Western Long Island Sound. Northeastern Natur. 21: 119-133.
Cervencl A, Troost K, Dijkman E, Jong de M, Smit CJ, Leopold MF, Ens B (2015). Distribution of wintering Common Eider *Somateria mollissima* in the Dutch Wadden Sea in relation to available food stocks. Mar. Biol. 162: 153-168.
Dauvin JC (2009) Establishment of the invasive Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) (Crustacea: Brachyura: Grapsoidea) from the Cotentin Peninsula, Normandy, France. Aqua. Invas. 4 (3): 467-472.
DeGraaf JD & Tyrrell MC (2004) Comparison of the feeding rates of two introduced crab species, *Carcinus maenas* and *Hemigrapsus sanguineus*, on the blue mussel, *Mytilus edulis*. Northeastern Natur. 11 (2): 163-167.
DeNiro MJ & Epstein S (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta 42: 495-506.
d'Udekem, dC (2006) First record of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) in Belgium (Crustace, Brachyura, Grapsoidea). De Strandvlo 26(3): 74-82.
Gittenberger A, Rensing M, Stegenga H & Hoeksema B (2010) Native and non-native species of hard substrata in the Dutch Wadden Sea. Nederland. Fauni. Medel. 33: 21-76.
Goedknegt MA, Havermans AM, Waser PC, Luttikhuizen EV, Kees CJ, Camphuysen Jvd Meer, Thieltges DW (2017) Cross-species comparison of parasite richness, prevalence, and intensity in a native compared to two invasive brachyuran crabs. Aqua. Invas. 12: 201-212.
Gollasch S (1999) The Asian decapod *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan, 1835) (Grapsidae, Decapoda) introduced in European waters: status quo and future perspective. Helgol. Meeresuntersuch. 52: 359-366.
Griffen BD, Vogel M, Goulding L & Hartman R (2015) Energetic effects of diet choice by invasive Asian shore crabs: implications for persistence when prey are scarce. Mar. Ecol. Prog. Ser. 522: 181-192.
Jensen K (2017) Invasive krabber Kaskelot 215: 29-31.
Jensen KT & Jensen JN (1985) The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. J.Exp. Mar.Biol.Ecol. 89: 157-174.
Jungblut S, Beermann J, Boos K, Saborowski R & Wilhelm H (2017) Population development of the invasive crab *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1853) and its potential native competitor *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) at Helgoland (North Sea) between 2009 and 2014. Aqua. Invas. 12: 85-96.
Klassen G (2012) Biological synopsis of the Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus*. Can. manus. rep. fish. aqua. sci. 297: 43, 13-16
Landschoff J, Lackschewitz D, Kesy K & Reise K (2013) Globalization pressure and habitat change: Pacific rocky shore crabs invade armored shorelines in the Atlantic Wadden Sea. Aqua. Invas. 8 (1): 77-87.
Laursen K, Kristensen PS & Clausen P (2010) Assessment of Blue Mussel *Mytilus edulis* Fisheries and waterbird shellfish-predator management in the Danish Wadden Sea. AMBIO 39: 476-485.
Layman CA, Marcio SA, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E et al. (2012) Applying stable isotopes to examine food-web strcture: an overview of analytical tools. Bio. Rev. 87: 545-562.
Lohrer A, Whitlatch RB, Wada K & Fukui Y (2000) Home and away: comparisons of resource utilization by a marine species in native and invaded habitats. Biol. Invas 2: 41-57.
Lohrer AM & Whitlatch RB (2002) Interactions among aliens: apparent replacement of one exotic species by another. Ecology 83(2): 719-732.
Marin IN (2017). Estuarine crabs of the Okhotsk Sea and the Sea of Japan: rare species and new records. Ukranian J. Eco. 7(4): 444-452.
McDermott JJ (1998). The western Pacific brachyuran (*Hemigrapsus sanguineus:* Grapsida), in its new habitat along the Atlantic coast of the United States: geographic distribution and ecology. ICES J. Mar. Sci. 55: 289-298.
Minagawa M & Wada E (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. Geochimica et Cosmochimica Acta 48: 1135-1140.
Reise K, Buschbaum C, Büttiger H & Wegner KM (2017) Invading oysters and native mussels: from hostile takeover to compatible bedfellows. Ecosphere 8(9):1-14.
Thiel M & Dernedde T (1994) Recruitment of shore crabs *Carcinus maenas* on tidal flats: mussel clumps as an important refuge for juveniles. Helgol. Meeresuntersuch. 48: 321-332.
Van den Brink A & Hutting S (2017) Clash of the crabs: Interspecific, inter-cohort competition between the native European green crab, *Carcinus maenas* and the exotic brush clawed crab *Hemigrapsus takanoi* on artificial oyster reefs. J. Sea Res. 128: 41-51.
Wood CA, Bishop JDD, Davies CJ, Delduca EL, Hatton JC, Herbert JH, Clark PF (2015) *Hemigrapsus takanoi* Asakura and Watanabe, 2005 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Grapsoidea): first records of the brush-clawed shore crab from Great Britain. BioInvasions Rec. 4(2): 109-113.