

**Biologische und ökologische Untersuchungen zur
kryopelagischen Amphipodenfauna des arktischen
Meereises**

**Biology and Ecology of Cryopelagic Amphipods from
Arctic Sea Ice**

Michael Poltermann

**Ber. Polarforsch. 225 (1997)
ISSN 0176 - 5027**

Michael Poltermann

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung

Postfach 12 01 61

Columbusstraße

D - 27568 Bremerhaven

Die vorliegende Arbeit ist die im wesentlichen unveränderte Fassung einer Dissertation, die in der Sektion Biologie I bei Prof. Dr. W. Arntz angefertigt und 1996 dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie) der Universität Bremen vorgelegt wurde.

Inhaltsverzeichnis

ZUSAMMENFASSUNG.....	IV
SUMMARY.....	VII
1. Einleitung.....	1
2. Untersuchungsgebiet.....	3
2.1 Eisbedeckung, Hydrographie und Primärproduktion des Arktischen Ozeans.....	3
2.2 Probennahmegebiete.....	5
3. Lebensraum Meereis.....	10
3.1 Vorstellung der Arten.....	10
3.2 Material und Methoden.....	15
3.2.1 Fanggeräte.....	15
3.2.1.1 Qualitative Probennahmen.....	15
3.2.1.2 Quantitative Probennahmen.....	17
3.2.1.3 Bearbeitung des gefangenen Tiermaterials.....	18
3.2.2 Unterwasser-Videoaufzeichnungen.....	18
3.2.3 Analyse der Struktur von Eisunterseiten und Schollenrändern.....	20
3.2.4 Analyse abiotischer und biotischer Faktoren.....	20
3.2.5 Verhaltensbeobachtungen.....	21
3.2.5.1 Feldbeobachtungen.....	21
3.2.5.2 Laboruntersuchungen.....	21
3.3 Ergebnisse.....	24
3.3.1 Fangergebnisse und Artenspektrum eisassoziierter Amphipoden.....	24
3.3.2 Abundanz, Biomasse und kleinräumige Verteilung.....	26
3.3.3 Morphologie der Eisunterseiten und Schollenränder.....	31
3.3.4 Abiotische und biotische Faktoren.....	43
3.3.5 Verhalten.....	47
3.3.5.1 Aktivitäts- und Ruhephasen.....	47
3.3.5.2 Motorik.....	49
3.3.5.3 Inner- und zwischenartliches Verhalten.....	59
3.4 Diskussion.....	62
3.4.1 Methodendiskussion.....	62
3.4.1.1 Analyse von Eisunterseiten und Schollenrändern.....	62
3.4.1.2 Fanggeräte.....	63
3.4.1.3 Verhaltensuntersuchungen.....	64

3.4.2	Meereis als Lebensraum für Amphipoden.....	65
3.4.2.1	Artenspektrum, Abundanz und Biomasse.....	65
3.4.2.2	Meereismorphologie, abiotische und biotische Bedingungen sowie kleinräumige Verteilung kryopelagischer Amphipoden.....	69
3.4.2.3	Verhalten eisassoziierter Amphipoden.....	75
	Aktivitäts- und Ruhephasen.....	75
	Motorik.....	76
	Putzverhalten.....	81
	Intra- und interspezifisches Verhalten.....	82
4.	Populationsdynamische Untersuchungen.....	83
4.1	Material und Methoden.....	83
4.1.1	Vermessung, Gewichts- und Geschlechterbestimmung.....	83
4.1.2	Altersbestimmung.....	83
4.1.3	Wachstum, Produktion und Produktivität.....	84
4.1.4	Reproduktion.....	87
4.1.4.1	Fortpflanzung.....	87
4.1.4.2	Bestimmung der Anzahl und Größe von Oozyten, Eiern und Embryonen.....	87
4.2	Ergebnisse.....	88
4.2.1	Altersstruktur und Geschlechterverhältnis.....	88
4.2.1.1	Altersstruktur.....	88
4.2.1.2	Geschlechterverhältnis.....	92
4.2.2	Wachstum, Produktion und Produktivität.....	95
4.2.3	Reproduktion.....	99
4.2.3.1	Fortpflanzung.....	99
4.2.3.2	Anzahl und Größe von Oozyten, Eiern und Embryonen.....	99
4.3	Diskussion.....	102
4.3.1	Methodendiskussion.....	102
4.3.2	Altersstruktur und Geschlechterverhältnis.....	104
4.3.3	Wachstum, Produktion und Produktivität von <i>Gammarus wilkitzkii</i>	108
4.3.4	Reproduktion.....	113
5.	Nahrungsuntersuchungen.....	118
5.1	Material und Methoden.....	118
5.1.1	Untersuchungen des Magen- und Darminhalts und der Faeces.....	118
5.1.2	Untersuchungen zum Freßverhalten.....	119
5.1.3	Morphologie der Mandibeln.....	120
5.1.4	Versuche zur Faecesproduktion in vitro.....	120
5.1.5	Versuche zur Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces.....	120

5.2	Ergebnisse.....	122
5.2.1	Ernährung kryopelagischer Amphipoden.....	122
5.2.2	Freißverhalten.....	129
5.2.3	Morphologie der Mandibeln.....	131
5.2.4	Faecesproduktion in vitro.....	133
5.2.5	Sinkgeschwindigkeiten von Kadavern, Exuvien und Faeces.....	134
5.3	Diskussion.....	136
5.3.1	Methodendiskussion.....	136
5.3.2	Ernährung und Nahrungsaufnahme.....	138
5.3.3	Faecesproduktion und Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces.....	145
6.	Abschlußdiskussion.....	147
7.	Literaturverzeichnis.....	154
8.	Anhang.....	167
	Danksagung.....	170

Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit war die Untersuchung der Ökologie und Biologie der vier arktischen Eisamphipodenarten *Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *Onisimus glacialis* und *Apherusa glacialis*. Die Untersuchungen konzentrierten sich auf die Charakterisierung des Lebensraumes Meereis, die qualitative und quantitative Erfassung der Eisamphipodenfauna, deren kleinräumige Verteilung am Eis, verschiedene Verhaltensmuster sowie auf morphologische Strukturen dieser Flohkrebse. Die Populationsdynamik (Alter, Geschlechterverhältnis, Wachstum, Produktion, Reproduktion) und die Ernährung der einzelnen Arten bildeten weitere Schwerpunkte dieser Arbeit. Die Ergebnisse sollen klären, ob kryopelagische Flohkrebse speziell an ein Leben am Meereis angepaßt sind und welche Stellung sie innerhalb des arktischen Nahrungsnetzes einnehmen.

Das verwendete Probenmaterial stammt von zwei Arktis-Expeditionen mit FS „Polarstern“ in die Framstraße (März 1993), in die Barents- und Laptevsee (August/September 1993) und einer weiteren mit FS „Golitzyn“ nach Franz-Josef-Land (August 1994). Beprobt wurden sowohl einjähriges und mehrjähriges Packeis als auch einjähriges Festeis.

Zur Charakterisierung des Lebensraumes der Eisamphipoden wurde erstmals anhand von Videoaufzeichnungen und Tauchbeobachtungen ein Schema zur morphologischen Klassifizierung von Eisunterseiten erstellt. Für Schollenränder und Eisunterseiten wurden dabei insgesamt vier bzw. drei Haupttypen definiert. Mit Hilfe dieser Haupttypen, einer Reihe von Untertypen und des erstellten Bildmaterials kann in zukünftigen Arbeiten eine Einordnung der jeweils untersuchten Schollen erfolgen.

Insgesamt wurden 3028 Individuen unter dem Meereis gefangen. Quantitative Probennahmen ergaben bei Franz-Josef-Land eine mittlere Abundanz von 420 Tieren/m² und eine mittlere Biomasse von 10,93 g Feuchtgewicht/m². *G. wilkitzkii* hatte mit etwa 88 % aller dort gefangenen Flohkrebse die höchste Abundanz und mit ca. 86 % auch den größten Anteil an der Gesamtbiomasse der Eisamphipoden. Die Eisunterseite wurde von den Flohkrebsen nur fleckenhaft besiedelt, wobei die Eismorphologie und das Vorhandensein von Detritus-Algen-Aggregaten wichtige Kriterien für die Besiedlung bildeten. Abundanz und Biomasse waren am Schollenrand höher als unter dem Eis. *G. wilkitzkii*, *O. nanseni* und *O. glacialis* bevorzugten rauhe, *A. glacialis* dagegen ebene glatte Eisunterseiten.

Verhaltensuntersuchungen an *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* zeigten, daß beide Arten die meiste Zeit in Ruhe verbringen und auf diese Weise vermutlich Energie sparen. Beide Arten besitzen eine ausgeprägte positive Phototaxis, die ihnen das gerichtete Aufwärtsschwimmen sowie das

Zusammenfassung

sichere Auffinden der hellen Eisunterseiten, Schollenränder und lichtreicher Stellen (mit vermehrtem Eisalgenwachstum) ermöglicht. Von den beiden untersuchten Arten zeigte nur *G. wilkitzkii* ein Putzverhalten, womit sie ca. ein Fünftel ihrer Zeit am Eis verbringt. Das Putzen dient vermutlich dem Abstreifen von Suspensionspartikeln vom Körper, welche den Flohkrebse als zusätzliche Nahrung dienen.

In ihrer Motorik und der Morphologie der Gliedmaßen zeigen die Eisamphipoden keine Besonderheiten und gleichen vielen Amphipodenarten anderer Lebensräume, besonders des Benthals.

Die Altersabschätzung anhand der Längen-Häufigkeits-Verteilungen ergab für *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* ein erreichbares Mindestalter von zwei und für *G. wilkitzkii* von sechs Jahren. Bei *A. glacialis* und *O. nanseni* dominierten die Weibchen zahlenmäßig deutlich über die Männchen, bei *G. wilkitzkii* war das Geschlechterverhältnis annähernd gleich.

Für *G. wilkitzkii* wurde das Wachstum mit Hilfe der Gompertz-Funktion beschrieben. Die Wachstumsleistung (ψ) dieser Art unterscheidet sich kaum von der borealer *Gammarus*-Arten. Das zeigt, daß die Wachstumsleistung wahrscheinlich weniger durch die Lebensbedingungen als vielmehr durch genetisch festgelegte Programme bestimmt wird. Mit einer P/B-Rate von 0,36 pro Jahr weist *G. wilkitzkii* eine im Vergleich zu borealen Arten sehr niedrige somatische Produktivität auf. Die Ursachen dafür liegen vermutlich in einem geringen Reproduktionserfolg und in der Ernährungsweise dieser Art. Die somatische Produktion der untersuchten Population beträgt vor Franz-Josef-Land 0,525 g AFTG (aschefreies Trockengewicht) pro Quadratmeter Eisunterseite und Jahr.

O. nanseni, *O. glacialis* und *A. glacialis* erreichen vermutlich im Alter von ca. 1,5 Jahren die Geschlechtsreife, *G. wilkitzkii* mit ca. 2 Jahren. Alle vier Arten verfügen über ein hohes Reproduktionspotential, welches nur von wenigen anderen gammariden Amphipoden übertroffen wird. *O. nanseni*, *O. glacialis* und *G. wilkitzkii* produzieren große und dotterreiche Eier, was für eine mehrmonatige Entwicklungszeit der Nachkommen notwendig ist. *A. glacialis* bildet als einzige der vier Arten Eipakete mit zahlreichen kleinen Eiern. Die Eier der verschiedenen Eipakete entwickeln sich unterschiedlich schnell (Portionslaicher).

Die Begattung findet bei allen vier Arten im Spätsommer bis Winter statt. Das Entlassen der Jungtiere erfolgt zeitgleich mit der Eisalgenblüte und ist möglicherweise eine Anpassung des Reproduktionszyklusses an die extreme Saisonalität der Primärproduktion in der Arktis.

Alle untersuchten Eisamphipodenarten sind omnivor, wobei jedoch verschiedene Nahrungsquellen unterschiedlich stark genutzt werden. *G. wilkitzkii* ist räuberisch-detritivor-nekrophag-suspensionsfressend, *O. nanseni* und *O. glacialis* sind räuberisch-detritivor-

nekrophag und *A. glacialis* ist detritivor. Detritus bildet bei allen vier Arten die Hauptnahrung. Daher sind die herangewachsenen Flohkrebse nicht direkt an die in der Arktis nur im Sommer in großen Mengen verfügbare Biomasse der Primärproduktion gekoppelt.

G. wilkitzkii ernährt sich trotz großer Hungerfähigkeit (10 Monate) vermutlich das ganze Jahr hindurch. *O. nansenii* lebt dagegen in den Wintermonaten vorwiegend von seinen körpereigenen Reserven.

Um die Rolle der Eisamphipoden im vertikalen Partikelfluß der Arktis einschätzen zu können, sind besonders die Faecesproduktion und die Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces von Bedeutung. Die Faecesproduktion *in vitro* zeigte, daß adulte Individuen von *G. wilkitzkii* bei energiereicher Nahrung mindestens 0,13, die von *O. nansenii* mindestens 0,01-0,06 g Faeces (Feuchtgewicht) im Jahr produzieren. Für das Untersuchungsgebiet von Franz-Josef-Land ergibt das eine Mindestfaecesproduktion von ca. 18 g FG/m²/Jahr (*G. wilkitzkii*) bzw. 0,05-0,3 g FG/m²/Jahr (*O. nansenii*).

Versuche zur Sinkgeschwindigkeit zeigten, daß Kadaver, Exuvien und Faeces von Eisamphipoden wesentlich schneller größere Tiefen erreichen als die im Vergleich getesteten Copepodenkadaver. Von besonderer Bedeutung sind dabei die Faeces, da sie einerseits permanent produziert werden und andererseits durch ihre hohe Sinkgeschwindigkeit relativ schnell dem Benthos eisbedeckter Gebiete als Nahrung zur Verfügung stehen.

Bei den hier untersuchten vier Eisamphipodenarten wurde eine Reihe von Eigenschaften festgestellt, die für ein Leben am Eis sehr günstig sind. Die meisten dieser Eigenschaften finden sich aber auch bei Flohkrebse aus anderen Lebensräumen und stellen daher keine speziellen Anpassungen an ein Leben am Meereis dar. Vielmehr spiegeln sie die generell hohe Flexibilität und Anpassungsfähigkeit von Amphipoden an verschiedenartige Lebensräume wider. Als spezielle Anpassungen an das Meereis sind nur die positive Phototaxis, der Tarneffekt beim passiven Fluchtverhalten und das hohe Reproduktionspotential zu interpretieren.

Innerhalb des arktischen Nahrungsnetzes nehmen die kryopelagischen Amphipoden eine zentrale Stellung ein: Sie nutzen einerseits das Nahrungsangebot unter dem Meereis intensiv und vielfältig und dienen andererseits verschiedenen Organismen (Fischen, Vögeln etc.) als Nahrung. Von besonderer Bedeutung ist vor allem ihre Stellung innerhalb der kryopelagobenthischen Kopplung, da ihre Kadaver, Exuvien und Faeces einen wichtigen Bestandteil des vertikalen Partikelflusses im Arktischen Ozean darstellen.

Summary

The present study aims at the investigation of ecology and biology of four species of Arctic sea ice amphipods: *Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *Onisimus glacialis* and *Apherusa glacialis*. Topics are: sea ice biota structure, amphipod adaptations (behaviour, morphology), amphipod position in the community, population dynamics and feeding ecology. This study investigates (i) the role of ice amphipods within the Arctic food web and (ii) the features enabling the amphipods to colonize the Arctic sea ice permanently.

Samples were taken during two expeditions with RV „Polarstern“ in the Fram Strait (March 1993) and the Barents and Laptev Sea (August/September 1993) and on one expedition with RV „Golitzyn“ to Franz Josef Land (August 1994). Animals were collected from first and multi year pack ice and first year fast ice.

Investigation of the under ice biota by video techniques and diving observations provided a first morphological classification scheme for lower sea ice surfaces. Four main types of ice edges and three main types of lower surfaces were distinguished. This scheme and videoprints will enable further studies to classify ice floes.

In total 3028 animals were caught under the sea ice. At Franz Josef Land ice amphipods had a mean abundance of 420 ind./m² and a mean biomass of 10.93 g WW/m². *Gammarus wilkitzkii* was the most abundant species (88 %) with the highest biomass (86 %). Distribution of ice amphipods at the lower sea ice surface was extremely patchy. The small scale morphology of sea ice and detritus algal lumps were important criteria for amphipod occurrence. Abundance and biomass were generally higher at the ice edge than under the ice. *G. wilkitzkii*, *O. nanseni* and *O. glacialis* preferred rough surfaces, while *A. glacialis* was more abundant at flat, smooth surfaces.

Behavioural studies on *G. wilkitzkii* and *O. nanseni* showed that both species spend most time resting, probably to save energy. Both species have a positive phototaxis, which may enable them to find bright spots at the lower ice surface or the ice edge and hence places with intense algae growth. Only *G. wilkitzkii* showed a body cleaning behaviour. This species regularly uses about 20 % of its time to collect small particles from its body, using them probably as additional food.

Movements and limb morphology of the ice amphipods show no peculiarities and are very similar to gammaridean amphipod species from other biota, especially from the benthal.

The size frequency distribution showed that *O. nanseni*, *O. glacialis* and *A. glacialis* reach an age of at least two, *G. wilkitzkii* of at least six years. The sex ratio of *O. glacialis* and *A. glacialis* was dominated by females, whereas in *G. wilkitzkii* the ratio was close to one.

Growth of *G. wilkitzkii* was described by the Gompertz function. The growth performance (ψ) of this species is very similar to other boreal *Gammarus* species, hence the growth performance is probably genetically determined and less dependent on environmental conditions. The productivity of *G. wilkitzkii* (0.36/year) is very low compared to boreal species, probably due to their low reproduction success and their feeding strategy. The mean somatic production of *G. wilkitzkii* is 0.525 g AFDW/m²/year (Franz Josef Land).

O. nanseni, *O. glacialis* and *A. glacialis* achieve sexual maturation at about 1.5 years, *G. wilkitzkii* at 2 years of age. Fecundity of all four species is very high compared to other gammaridean amphipods. Eggs of *O. nanseni*, *O. glacialis* and *G. wilkitzkii* are large and rich of yolk, providing enough resources during the long development of the juveniles. Packages of eggs with subsequent development are only produced by *A. glacialis*.

All species mate from late summer to winter. Releasing of juveniles is simultaneous with the ice algal bloom and may be an adaptation of the reproduction to the seasonality of primary production in the Arctic.

All investigated species are omnivorous with a different exploitation of the available food resources. *G. wilkitzkii* is a predator with additional detritivoral, scavenging and suspension feeding. *O. nanseni*, *O. glacialis* are predators with additional detritivoral and scavenging feeding, whereas *A. glacialis* is exclusively detritivor. All species use detritus as the main food resource and are therefore largely uncoupled from the primary production cycle.

G. wilkitzkii is able to starve up to ten months but actually feeds the whole year round. Other species, e. g. *O. nanseni*, depend on internal energy stores during winter.

Fecal pellet production and the sinking rate of carcasses, exuvies and fecal pellets are important factors to evaluate the role of cryopelagic amphipods in the vertical flux of organic matter in the Arctic. In vitro fecal pellet production of adult *G. wilkitzkii* and *O. nanseni* under optimal food conditions is 0.13g WW/year and 0.01-0.06g WW/year, respectively. At Franz Josef Land the estimated total fecal production is 18g WW/m²/year (*G. wilkitzkii*) and 0.05-0.3g WW/m²/year (*O. nanseni*).

Sinking rates of carcasses, exuvies and fecal pellets of ice amphipods are higher compared to those of copepods. Most important in the vertical flux are the fecal pellets, since they are produced permanently and are quickly available for the benthos due to their high sinking rate.

Summary

Most of the characteristics of ice amphipods investigated in this study are advantageous for a life under the sea ice, but can also be found in amphipod species from other biota. Hence these features are no special adaptations to the sea ice, but reflect the general high flexibility and adaptability of amphipods. The positive phototaxis, the camouflage during the passive escape from predators and the high fecundity are probably the only special adaptations to the life under the sea ice.

Cryopelagic amphipods play a central role in the Arctic food web: On the one hand they use all available food sources under the sea ice and on the other hand they provide food for top predators as fish and birds. Ice amphipods are important links in the cryopelagobenthic coupling, since their carcasses, exuvies and fecal pellets contribute significantly to the vertical particle flux of the Arctic Ocean.

1. Einleitung

Der Arktische Ozean nimmt eine Fläche von etwa 14,7 Millionen km² ein, wovon je nach Jahreszeit ca. 6,9 bis 8,3 Millionen km² von Eis bedeckt sind. Diese eisbedeckte Fläche beträgt etwa 4 % der Gesamtfläche des Weltozeans. Obwohl dieser Flächenanteil gering erscheint, ist das Meereis für das Verständnis der Stoff- und Energieflüsse in der nördlichen Hemisphäre von großer Bedeutung (MELNIKOV 1989a).

Die Mehrzahl der Untersuchungen des arktischen Meereises beschäftigte sich vorwiegend mit Eisbildung, Eisbewegung und Eisphysik (z.B. EICKEN & PAC 1994, WADHAMS 1983, WEISSENBERGER et al. 1992). Biologische Aspekte wurden bisher nur unzureichend untersucht, obwohl seit mehr als hundert Jahren bekannt ist, daß das Meereis von einer Reihe sehr unterschiedlicher Organismen besiedelt wird (HORNER 1976). Dabei handelt es sich um Organismen verschiedenster taxonomischer Gruppen, angefangen von Bakterien, über Algen und Wirbellose bis hin zu Fischen (BRADSTREET & CROSS 1982). Der Schwerpunkt der bisherigen Untersuchungen lag jedoch in erster Linie auf der Primärproduktion durch Eisalgen (z.B. HORNER 1990, HORNER & SCHRADER 1982) und auf der eisbewohnenden Meiofauna (z.B. CAREY & MONTAGNA 1982, GRAINGER & HSIAO 1990). Über die eisassoziierte Makrofauna, abgesehen von Säugern und Vögeln, ist dagegen wenig bekannt.

Die Makrofauna (> 5,0 mm) an der Unterseite des Meereises wird gewöhnlich von gammariden Amphipoden (CAREY 1985, GULLIKSEN 1984) und vom Polardorsch (*Boreogadus saida*) (LØNNE & GULLIKSEN 1989) dominiert. Bei den Eisamphipoden wurden in den letzten Jahrzehnten verstärkt ihre systematische Zugehörigkeit (BARNARD 1959, GOLIKOV 1990, GURJANOVA 1951, MELNIKOV 1989a) und ihre physiologischen Eigenschaften (AARSET 1991, AARSET & AUNAAS 1987a,b, 1990a,b,c) untersucht. Über die Biologie und Ökologie dieser Flohkrebse ist jedoch bisher kaum gearbeitet worden (BRADSTREET & CROSS 1982, GULLIKSEN 1984, LØNNE 1992, MELNIKOV 1989a, TZVETKOVA 1977).

Ziel dieser Arbeit ist es daher, grundlegende Untersuchungen zur Ökologie und Biologie arktischer Eisamphipoden durchzuführen. In einem ersten Schritt sollen dafür die abiotischen und biotischen Bedingungen im Lebensraum dieser Tiere beschrieben werden, wobei die kleinräumige Struktur der Eisunterseite einen wichtigen Aspekt darstellt. Über die Abschätzung der Abundanz und Biomasse wird die Größenordnung der Besiedlung des Meereises durch verschiedene Amphipodenarten bestimmt. Untersuchungen zur kleinräumigen Verteilung an verschiedenen Eisstrukturen, zum Verhalten und zur Morphologie der einzelnen Arten geben Informationen darüber, welche Bereiche der Eisunterseite bevorzugt von den Tieren besiedelt werden.

Einleitung

Im zweiten Teil der Arbeit werden Altersstruktur, Wachstum, Produktion und Produktivität sowie Reproduktion der Eisamphipoden analysiert. Ziel dieser Untersuchungen ist es, festzustellen, ob es in der Populationsdynamik der Flohkrebse besondere Anpassungen an ein Leben am Meereis gibt.

Einen weiteren Teil dieser Arbeit stellen Nahrungsuntersuchungen an vier Eisamphipodenarten dar. Mageninhaltsanalysen geben einen Überblick über das Nahrungsspektrum der einzelnen Arten und ermöglichen außerdem eine Einschätzung der Bedeutung einzelner Nahrungskomponenten. Im Mittelpunkt steht die Frage, welche der an der Eisunterseite vorhandenen Nahrungsquellen von den Amphipoden genutzt werden und inwieweit diese Flohkrebse an die Saisonalität der Primärproduktion der Arktis gekoppelt sind.

Laboruntersuchungen zur Faecesproduktion und zur Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces sollen eine Einschätzung der Bedeutung der Eisamphipoden im marinen Stofffluß der Arktis ermöglichen.

Zusammenfassend lassen sich also folgende zwei übergreifende Fragen formulieren:

- **Sind kryopelagische Amphipoden speziell an das Leben am Meereis angepaßt?**
- **Welche Rolle spielen Eisamphipoden im Nahrungsnetz der Arktis?**

Zur besseren Übersicht wurde die Arbeit in drei in sich abgeschlossene Teile untergliedert:

- Lebensraum Meereis
- Populationsdynamische Untersuchungen
- Nahrungsuntersuchungen

2. Untersuchungsgebiet

Im folgenden Kapitel wird zunächst auf die Eisbedeckung und die Primärproduktion unter dem Eis der Arktis eingegangen. Im Anschluß erfolgt die Beschreibung der einzelnen Probennahmegebiete.

2.1 Eisbedeckung, Hydrographie und Primärproduktion des Arktischen Ozeans

- Eisbedeckung

Der Arktische Ozean besteht aus dem Arktischen Basin und einer Reihe von Randmeeren (Lincoln-, Beaufort-, Tschuktschen-, Ostsibirische, Laptev- und Karasee). Die Ausdehnung der eisbedeckten Fläche dieses Ozeans verändert sich in Abhängigkeit von den Jahreszeiten und beträgt zwischen 6,9 und 8,3 Millionen km² (MELNIKOV 1989a). Die Fläche des jährlich neu gebildeten bzw. geschmolzenen Meereises umfaßt somit 1,4 Millionen km².

- Eisbewegung

Das Meereis der Arktis befindet sich in ständiger Bewegung, wobei die Drift in erster Linie durch die Windverhältnisse bestimmt wird. Oberflächenströmungen spielen nur eine untergeordnete Rolle und passen sich vielfach der Eisbewegung an (EICKEN 1995). Man unterscheidet in der Arktis zwei große Driftsysteme, den Beaufortwirbel und die Transpolardrift (Abb. 2.1).

Der Beaufortwirbel ist ein gewaltiger antizyklonaler Wirbel, der Teile der Lincoln-, Beaufort- und Tschuktschensee einschließt (TRESCHNIKOV & BARANOV 1972). Für einen vollständigen Umlauf des Wirbels benötigt Meereis etwa fünf bis acht Jahre, doch kann sich das Eis nachweislich auch bis zu 30 Jahre in diesem Gebiet aufhalten (MELNIKOV 1989a).

Die Transpolardrift transportiert Meereis vom sibirischen Schelf über den Nordpol durch die Framstraße ins europäische Nordmeer. Die Driftdauer der 3 bis 5 m dicken Schollen beträgt etwa drei bis vier Jahre. Jährlich schmelzen in der Framstraße ca. 1,3 Millionen km² Meereis ab, was etwa 90 % des gesamten Meereisexports der Arktis entspricht (WADHAMS 1983).

Hauptgebiete der Meereisbildung sind die sibirischen Schelfmeere, wobei die Laptev-, Ostsibirische und Tschuktschensee eine besonders wichtige Rolle spielen (MELNIKOV 1989a).

- Alter und Dicke des Eises

70 bis 80 % des Arktischen Basins werden durch mehrjähriges Meereis bedeckt (SACHAROV 1981), was einer Fläche von etwa 6,5 Millionen km² entspricht. Einjähriges Meereis macht dagegen nur ca. 6 bis 17 % der Fläche dieses Gebietes aus (WITTMANN & SCHULE 1967). Der größte Teil des einjährigen Meereises befindet sich in der Laptev-, Ostsibirischen und Tschuktschensee, wo es zwischen 24 und 50 % der Oberfläche dieser Meere bedeckt.

Mehrjähriges Meereis erreicht in der Arktis eine mittlere Dicke von 3,9 bis 5,1 m, einjähriges von 1,6 bis 2,1 m (BUSUJEV 1966, 1968).

- Salzgehalt, Temperatur und Licht unter dem Meereis

Der Salzgehalt an der Eisunterseite unterliegt im Sommer starken Schwankungen. Schmelzwasser von der Eisoberseite ergießt sich unter das Eis und vermischt sich dort teilweise mit dem Meerwasser. Im Resultat bildet sich eine ausgesüßte Wasserschicht (<1 m) mit Salzgehalten zwischen 1,5 und 29,0 PSU (EICKEN 1994, MELNIKOV 1989a).

Im Winter kommt es zu keiner Ausbildung ausgesüßter Wasserschichten unter dem Eis, der Salzgehalt beträgt konstant 33 bis 34 PSU (MELNIKOV 1989a).

Die Wassertemperatur an der Eisunterseite ist das ganze Jahr hindurch relativ konstant und beträgt ca. -1,8°C. Ergießt sich im Sommer Schmelzwasser unter das Eis, kann die Temperatur kurzzeitig bis maximal 0°C steigen (MELNIKOV 1989a).

Wieviel Licht an die Eisunterseite gelangt, hängt von verschiedenen Faktoren ab, wie z.B. Eisdicke, Schneeauflage, Vorhandensein von Eisspalten, Jahreszeit etc. Unter mehrjährigem Meereis mit einer Dicke von 3 m beträgt der Anteil des auf die Eisoberseite fallenden Lichts (Polartag) z.B. nur noch ca. 1 % (MELNIKOV 1989a).

- Primärproduktion

Die Primärproduktion in der Arktis beschränkt sich aufgrund der starken Saisonalität der Lichtverhältnisse im wesentlichen auf das späte Frühjahr und den Sommer (HORNER 1990). Die Eisalgenblüte beginnt je nach Breitengrad im April bis Juni und erreicht ihre maximale Produktion in den Monaten Juli und August (HORNER 1990, MELNIKOV 1989a).

Bei den Eisalgen handelt es sich vorwiegend um pennate Diatomeen, wobei die Dominanz einzelner Arten im Laufe des Sommers wechselt. Viele der Arten am und im Eis sind auch in der Wassersäule zu finden (MELNIKOV 1989a). Die Chlorophyllwerte an der Eisunterseite liegen während der Blüte bei ca. 300 mg pro Quadratmeter (HORNER 1990). Die mittlere Primärproduktion (Sommer) an der Eisunterseite beträgt etwa 1 mg C/m²/Tag und entspricht

damit etwa der Produktion in der Wassersäule bis 50 m Tiefe. Die Primärproduktion (Sommer) im Meereis selbst übersteigt mit bis zu 16 mg C/m³/Tag wesentlich die Produktion an der Eisunterseite und in der Wassersäule. Meereis stellt somit einen bedeutenden Speicher organischen Materials im Pelagial des Arktischen Ozeans dar (MELNIKOV 1989a).

2.2 Probennahmegebiete

Die Probennahme für die vorliegende Arbeit erfolgte während dreier Expeditionen in die Framstraße (ARK IX/1a), die Barents- und Laptevsee (ARK IX/4, 1993, FS „Polarstern“) und nach Franz-Josef-Land (1994, FS „Golitzyn“) (Abb. 2.2).

Framstraße

Die Framstraße ist ca. 600 km breit und liegt zwischen Svalbard und Grönland. Das Untersuchungsgebiet befand sich nordwestlich von Svalbard zwischen 81°27'N / 07°22'E und 80°12'N / 00°16'E. Die Probennahme erfolgte im März während einer 10-tägigen Drift auf einer 2,40 m dicken mehrjährigen Scholle. Die Wassertiefe wechselte während der Drift von 472 auf 3094 m. Die Wassertemperatur unter dem Eis lag im Mittel bei -1,7°C, der Salzgehalt bei 33,6 PSU.

Barentssee

Der nördliche Teil der Barentssee, dem ersten Untersuchungsgebiet während ARK IX/4, liegt zwischen Svalbard und Franz-Josef-Land. Die Probennahme erfolgte im August im Seegebiet zwischen 81°40'N / 30°15'E und 82°45'N / 42°02'E. Beprobte wurde sowohl einjähriges als auch mehrjähriges Meereis mit Dicken zwischen 0,45 und 3,75 m. Die Wassertiefen lagen zwischen 185 und 2988 m. Die Wassertemperatur unter dem Eis betrug durchschnittlich -1,5°C, der Salzgehalt lag bei 32,0 PSU.

Laptevsee

Die Laptevsee, das zweite Probennahmegebiet während ARK IX/4, ist dem sibirischen Festland vorgelagert (Lenamündung) und wird im Westen (Severnaja Semlja) und Osten (Neusibirische Inseln) durch Inselgruppen begrenzt. Die Probennahme erfolgte im August im Seegebiet zwischen 77°16'N / 112°32'E und 79°16'N / 125°54'E. Das beprobte ein- und mehrjährige Meereis hatte eine Dicke von 1,0 bis 3,0 m. Die Wassertiefe betrug 242 bis 3420 m. Die Wassertemperatur an der Eisunterseite lag bei -1,5°C, der Salzgehalt bei durchschnittlich 32,5 PSU.

Franz-Josef-Land

Franz-Josef-Land ist eine hocharktische Inselgruppe und befindet sich östlich von Svalbard. Die Probennahme (August) erfolgte in der Tikhaja-Bucht an der Westseite der Hooker-Insel im Süden des Archipelags ($80^{\circ}20'N$ / $52^{\circ}41'E$) (Abb. 2.3). Im Inneren der Bucht endet ein Gletscher, der im Sommer Eisberge entläßt. Die Bucht ist maximal 60 m tief. Der Grund besteht aus Weichboden, nur in der Uferzone findet sich Geröll bis in 2 m Wassertiefe. Die Bucht ist den ganzen Winter hindurch mit Festeis bedeckt, das erst im Sommer aufbricht. Starke Gezeitenbewegungen (Tidenhub 0,3 bis 1,0 m) verursachen starke Eisbewegungen, bei denen auch mehrjähriges Treibeis aus dem Arktischen Basin und der Karasee in die Bucht transportiert wird (ABRAMOV & ZUBAKIN 1993). Die Dicke des beprobten Eises betrug 0,20 bis 2,0 m, die Wassertiefe unter dem Eis lag zwischen 0 und 60 m. Die Wassertemperatur unter dem Eis hatte durchschnittlich $-1,6^{\circ}C$, der Salzgehalt betrug 33,2 PSU.

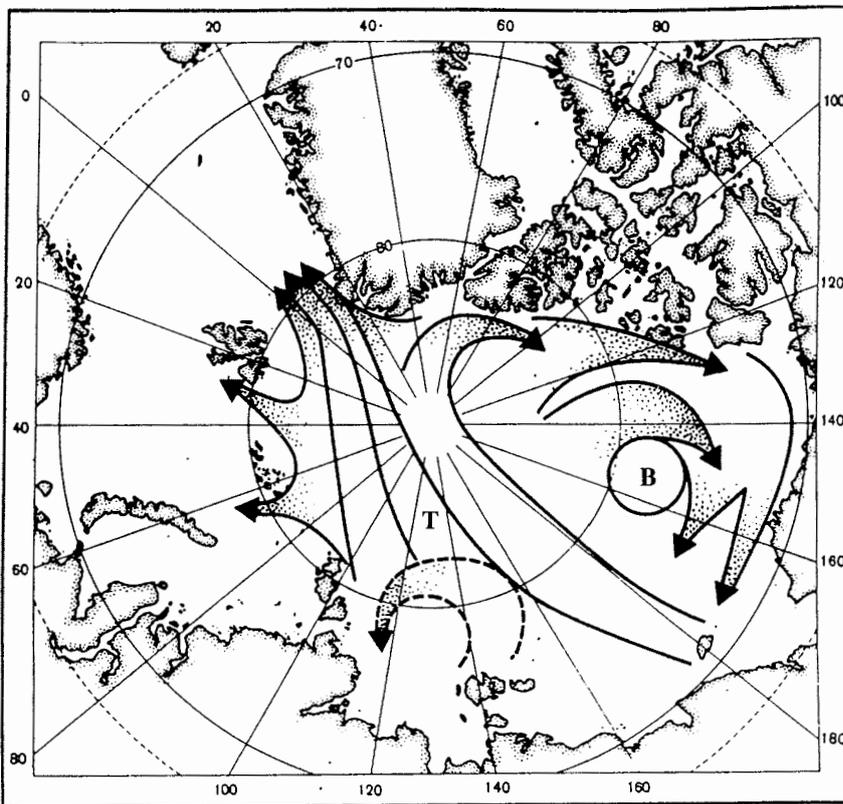


Abb. 2.1: Eisbewegung im Arktischen Ozean. B - Beaufortwirbel, T - Transpolardrift.

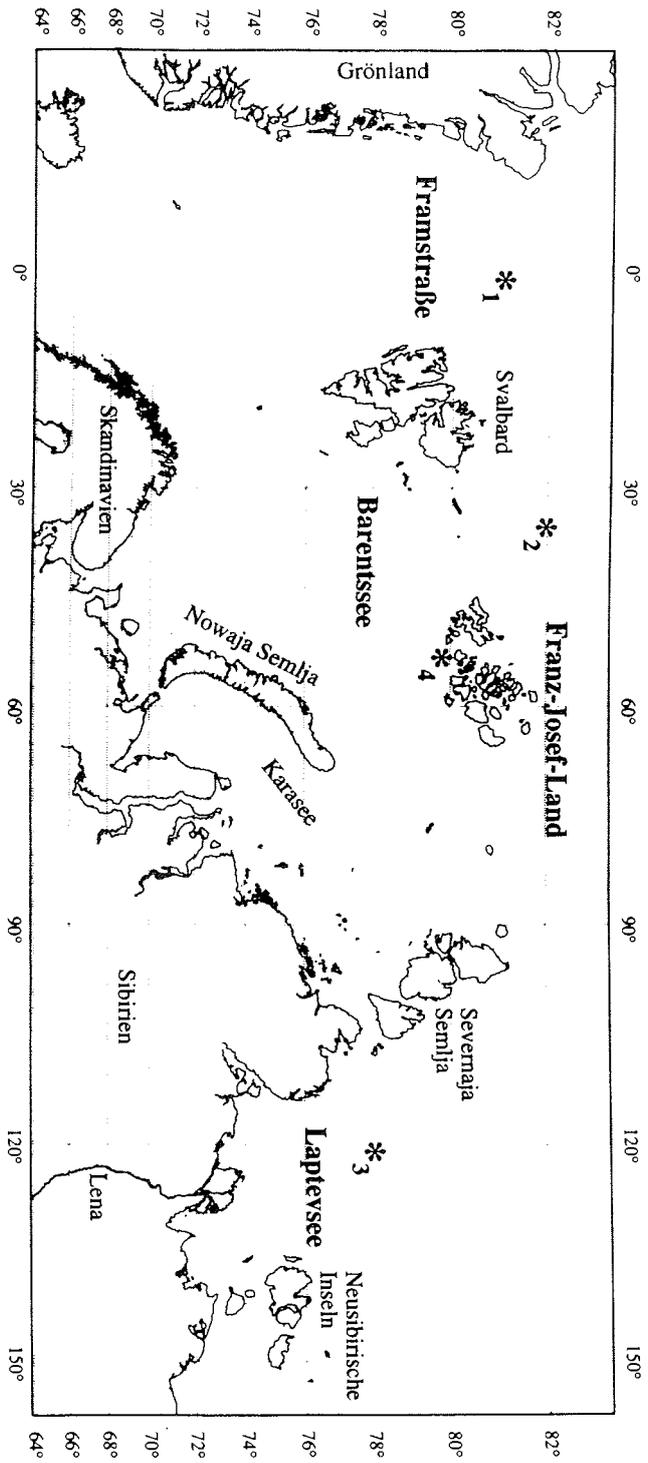


Abb. 2.2: Geographische Lage der Untersuchungsgebiete. Probenahmegebiete sind gekennzeichnet (Framstraße *1, Barentssee *2, Laptevsee *3, Franz-Josef-Land *4)

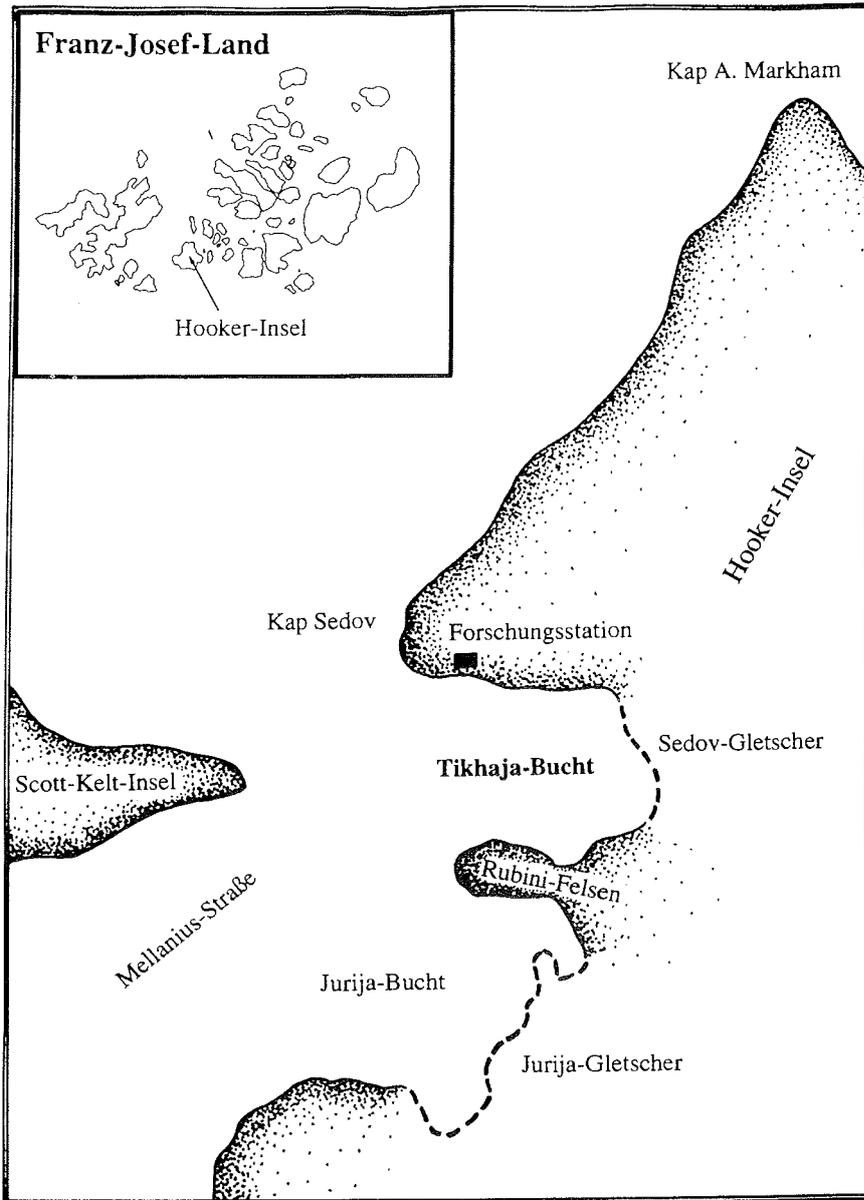


Abb. 2.3: Untersuchungsgebiet Tikhaja-Bucht, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land.

3. Lebensraum Meereis

Meereis stellt den Lebensraum für eine Reihe verschiedener Organismen dar. In diesem Teil der Arbeit werden die unter dem Meereis herrschenden Umweltbedingungen analysiert und auf die vorgefundene Amphipodenfauna und das Verhalten der einzelnen Arten eingegangen.

3.1 Vorstellung der Arten

Zwei der vier Arten von Eisamphipoden - *Gammarus wilkitzkii* Birula 1897 und *Apherusa glacialis* Hansen 1887 - konnten anhand der Literatur sicher bestimmt werden (STEPHENSEN 1938, GURJANOVA 1951). Die meereisbesiedelnden Vertreter der Gattung *Onisimus* sind dagegen in der Literatur oft nur mit Unsicherheit bis zum Artniveau zu bestimmen. Schwierigkeiten liegen hierbei vor allem in der großen Ähnlichkeit der Morphologie und der großen intraspezifischen Variabilität dieser Arten. In dieser Arbeit wurden deshalb die wesentlichen morphologischen Unterscheidungskriterien innerhalb der Gattung *Onisimus* unter Zuhilfenahme der Arbeit von HOLMQUIST (1965) noch einmal klar dargestellt, ergänzt und mit eigenen Zeichnungen dokumentiert.

Die systematische Einordnung der vier Arten kryopelagischer Amphipoden ist in Tabelle 3.1 dargestellt.

Tab. 3.1: Systematische Zugehörigkeit der untersuchten kryopelagischen Amphipodenarten.

Ordnung Unterordnung	Amphipoda Gammaridea			
Familie	Gammaridae	Calliopiidae	Lysianassidae	Lysianassidae
Gattung	<i>Gammarus</i>	<i>Apherusa</i>	<i>Onisimus</i>	<i>Onisimus</i>
Art	<i>Gammarus wilkitzkii</i>	<i>Apherusa glacialis</i>	<i>Onisimus nanseni</i>	<i>Onisimus glacialis</i>

Gammarus wilkitzkii Birula 1897

Verbreitung: hochboreal-arktisch, zirkumpolar, von der amerikanischen Arktis über Spitzbergen bis nach Sibirien, nach Süden im Atlantik bis Neufundland und im Pazifik bis ins Ochotskische Meer

Lebensweise: bewohnt in Küstennähe das Litoral und Sublitoral bis 100 m Tiefe, ansonsten an der Unterseite von Meereis lebend; dringt in die großen sibirischen Flüsse ein

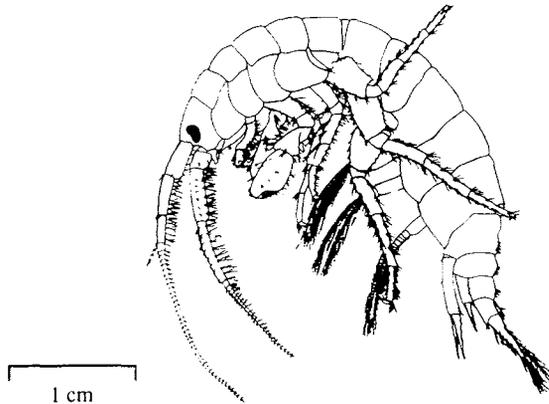


Abb. 3.1: *Gammarus wilkitzkii* Birula 1897.

***Apherusa glacialis* H.J. Hansen 1887**

Verbreitung: atlantisch-boreal-arktische Art, zirkumpolar in der Arktis

Lebensweise: halbpelagische Art, an der Oberfläche zwischen Meereis lebend, besonders häufig im Flachwasser hocharktischer Inselgruppen

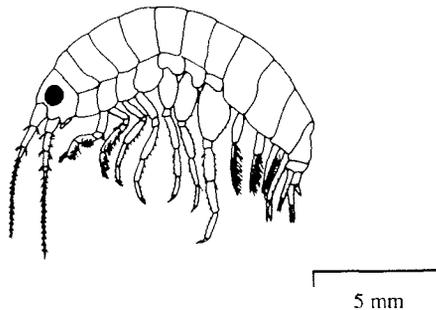


Abb. 3.2: *Apherusa glacialis* H.J. Hansen 1887.

***Onisimus (Pseudalibrotus) nanseni* & *Onisimus (Pseudalibrotus) glacialis* G.O. Sars 1900**

Da diese beiden Arten oft miteinander verwechselt wurden und nicht eindeutig bestimmt werden konnten, sind die Angaben zu Verbreitung und Lebensweise dieser Eisamphipoden in der Literatur meist zusammengefaßt (STEPHENSEN 1938, GURJANOVA 1951, GRIFFITHS & DILLINGER 1981).

Verbreitung: subarktisch bis arktisch, zirkumpolar, Alaska, Kanada, Grönland, Island, Sibirien

Lebensweise: pelagisch, oft in Verbindung mit Meereis

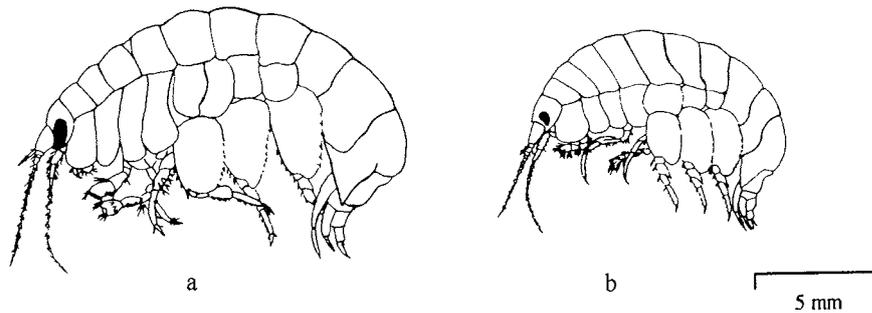


Abb. 3.3: *Onisimus nanseni* (a) & *Onisimus glacialis* (b) G.O. Sars 1900.

Eine dritte möglicherweise am Meereis vorkommende Art, *Onisimus litoralis* Kröyer 1845, wurde in den hier durchgeführten Untersuchungen nicht gefunden. Aus Gründen der Vollständigkeit ist diese Art jedoch in der folgenden Tabelle 3.2 mit eingeschlossen, in der die wesentlichen morphologischen Unterscheidungskriterien der drei Arten aufgelistet sind. Neu ist die Tatsache, daß *O. nanseni* am inneren Ramus des Uropoden II einen langen Stachel besitzt, der in der Arbeit von HOLMQUIST (1965) nicht erwähnt wird. Im Anschluß an die Tabelle 3.2 finden sich Zeichnungen zur Illustration der Merkmale.

Tab. 3.2: Morphologische Unterscheidungsmerkmale zwischen den am Meereis vorkommenden Arten der Gattung *Onisimus* (nach HOLMQUIST 1965).

Art	6. Segment Gnathopod II	Uropod II
<i>O. nanseni</i>	breit, Dactylus beginnt etwa in der Mitte des transversalen Randes, erreicht nicht den inneren Winkel des Segments	innerer Ramus mit Kerbe und langem Stachel
<i>O. glacialis</i>	schmal, Dactylus beginnt etwa ein Drittel von innerem Winkel des Segments und erreicht diesen	innerer Ramus ohne Kerbe und ohne langen Stachel
<i>O. litoralis</i>	schmal, Dactylus beginnt etwa ein Drittel von innerem Winkel des Segments und erreicht diesen	innerer Ramus mit Kerbe und auffallend langem Stachel

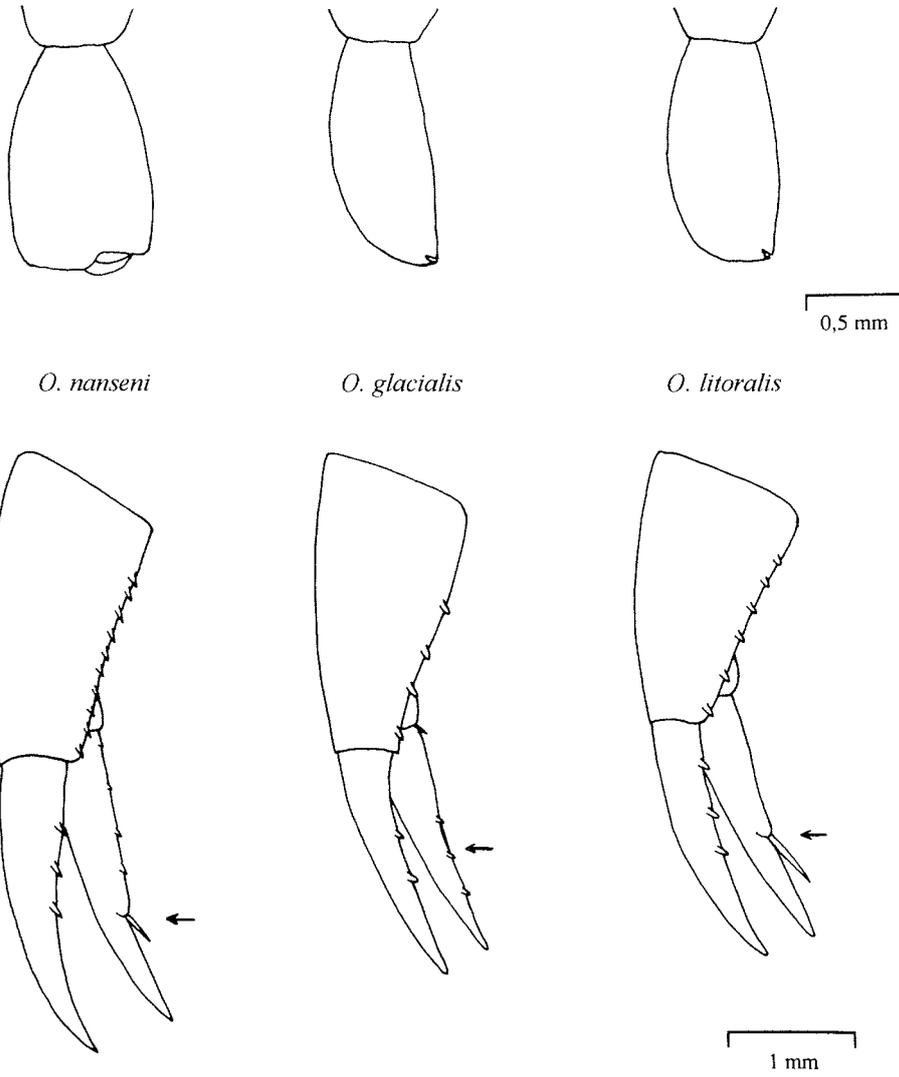
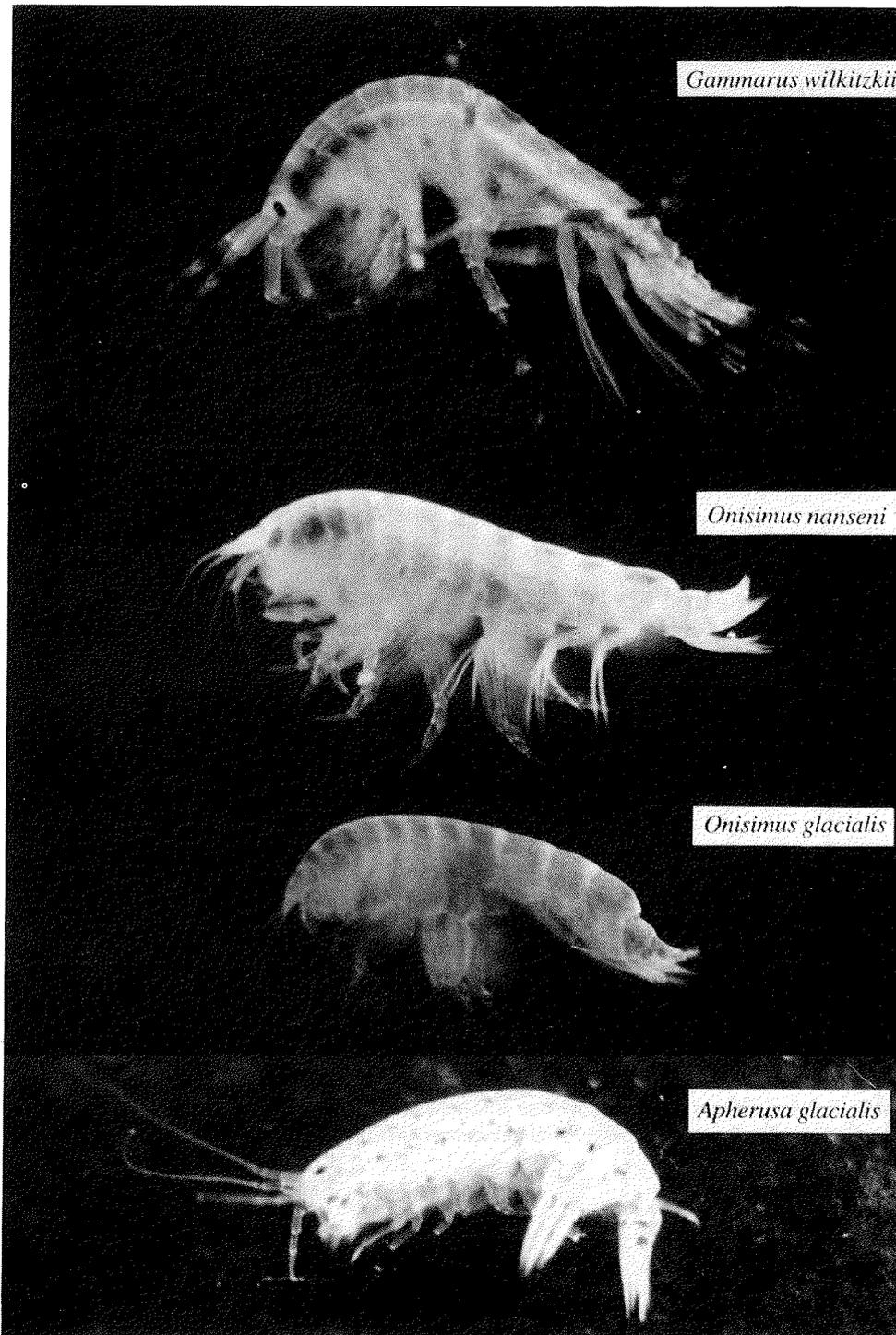


Abb. 3.4: 6. Segment des Gnathopoden II (oben) und Uropod II (unten) verschiedener Arten der Gattung *Onisimus*. Mit einem Pfeil gekennzeichnet ist das Vorkommen eines Stachels am Uropod.



Tafel 1: Kryopelagische Amphipoden der Arktis.

3.2 Material und Methoden

Im folgenden Kapitel werden die verschiedenen Methoden zur Untersuchung abiotischer und biotischer Faktoren des Lebensraumes Meereis erläutert sowie die für den Fang und die Beobachtung dieser Tiere angewandten Mittel und Methoden beschrieben.

3.2.1 Fanggeräte

Zur qualitativen Analyse der eisassoziierten Amphipodenfauna wurden beköderte Reusen und Fallen eingesetzt (Kap.3.2.1.1). Eine speziell entwickelte Saugpumpe (Kap.3.2.1.2) lieferte sowohl qualitative als auch quantitative Proben zur Verteilung der Amphipoden. Zum Fang von Flohkrebsen unter relativ glattem Meereis, an Schollenrändern und im Eulitoral hocharktischer Fjorde wurden Handnetze verschiedener Größe verwendet.

3.2.1.1 Qualitative Probennahmen

Viele Arten von Amphipoden können erfahrungsgemäß mit Hilfe von Ködern gefangen werden (z.B. RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1982, SAINTE-MARIE 1984, 1986). Da in der Literatur genaue Beschreibungen der speziell zum Fang von Eisamphipoden verwendeten Geräte nicht zu finden sind, wurden im Rahmen dieser Arbeit zum Teil eigene Konstruktionen entwickelt und auf ihre Fangeffektivität hin überprüft. Es handelt sich dabei um eine Reihe verschiedener Reusen und Fallen, die speziell an die Verhältnisse im Eis (Löcher, Spalten, Eisränder) angepaßt wurden. Als Köder dienten verwesende Fleisch- und Fischreste sowie mit Olivenöl getränkte Stofflappen. Die Fanggeräte wurden stets so ausgebracht, daß die Wasserströmung die austretenden Duftstoffe unter das Eis transportierte. Während der Dunkelheit wurden zeitweise wasserdichte Handlampen in den Reusen und Fallen plaziert, um Eisamphipoden möglicherweise durch Licht anzulocken. Die Fangzeit variierte in Abhängigkeit von der Länge der einzelnen Eisstationen und lag zwischen zwei Stunden und 12 Tagen.

Röhrenreuse

Ein Kunststoffrohr von 50 cm Länge und 15 cm Durchmesser bildete den Grundkörper dieses Reusentyps. An beiden Enden des Rohres waren Trichter eingesetzt; der Durchmesser der Eintrittsöffnung betrug 1 cm. Zur besseren Verbreitung der Duftstoffe der Köder wurde das Kunststoffrohr mit vielen kleinen Löchern (\varnothing 1 mm) versehen. Röhrenreusen wurden unmittelbar an der Eisunterseite und vor der Eiskante ausgebracht (Abb. 3.5).

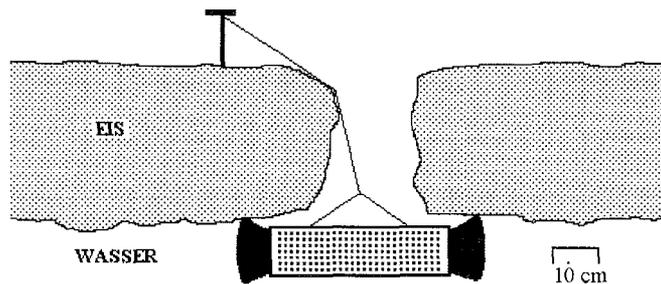


Abb. 3.5: Röhrenreue an der Eisunterseite.

Bohrloch-Reuse

Dieses Fanggerät wurde durch Bohrlöcher hindurch an der Unterseite von Eisschollen befestigt. Weithals-Kunststoffbehälter wurden im oberen Teil mit relativ schmalen Eintrittsöffnungen versehen und die ausgeschnittenen Kunststoffstücke nach innen geklappt, so daß die gefangenen Amphipoden kaum entfliehen konnten (Abb. 3.6,a). An den Seitenwänden waren große Öffnungen mit Gaze (500 μm) bespannt (Abb. 3.6,b), die ein ungehindertes Ausbreiten der Duftstoffe nach allen Seiten hin ermöglichten.

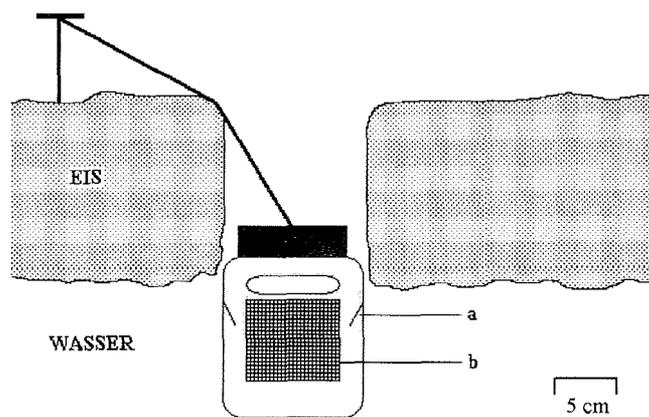


Abb. 3.6: Reue in einem Meereis-Bohrloch. a-eingeklapptes Kunststoffstück; b-mit Gaze bespannte Duftstoffaustrittsöffnung.

Kanisterfalle

Den Grundkörper der Kanisterfallen bildeten rechteckige Kunststoff-Kanister von 5 - 10 l Volumen. Große, mit Gaze (500 μ m) bespannte Fenster und eine breite Eingangsöffnung machten ein Ausbreiten von Duftstoffen der Köder möglich und gewährleisteten ein leichtes und schnelles Eindringen der Eisamphipoden (Abb. 3.7).

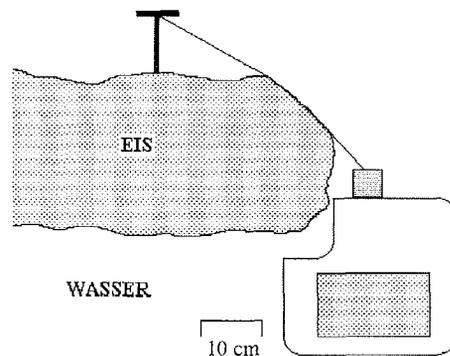


Abb. 3.7: Kanisterfalle am Schollenrand.

Neben den oben genannten neu entwickelten Fanggeräten kamen auch herkömmliche Rundreusen zur Anwendung. Eine ausführliche Beschreibung findet sich bei KLAGES (1991). An Schollenrändern und im Flachwasser wurden Handnetze verschiedener Größe (10 x 10 cm; 20 x 20 cm, 500 μ m Gaze) benutzt, um Eisamphipoden zu fangen, welche sich nicht durch Köder anlocken ließen.

3.2.1.2 Quantitative Probennahmen

Zur quantitativen Beprobung der eisassoziierten Amphipodenfauna wurde eine autonome Handsaugpumpe benutzt (Abb. 3.8). Diese bestand aus einer handelsüblichen akkugetriebenen Bootslenzpumpe in einem wasserdichten Gehäuse. Auswechselbare gazebespannte Filterbecher (500 μ m) ermöglichten eine kontinuierliche Probennahme verschiedener Sammelquadrate während eines Tauchganges. Beprobt wurden Flächen von je 25 cm x 25 cm entlang von Untereis-Transekten. Die Probennahmen erfolgten am unmittelbaren Schollenrand, im Bereich von 1 - 4 m und in 10 m Abstand vom Schollenrand. Mit Hilfe einer Varianzanalyse (ANOVA) und eines Post-Hoc-Tests nach Games-Howell (SACHS 1978) wurde auf 95%igem

Signifikanzniveau getestet, ob die Eisamphipodenfauna Besiedlungspräferenzen für bestimmte Bereiche innerhalb der Proben transekte besitzt.

Die ausführliche Beschreibung einer Handsaugpumpe findet sich in LÖNNE (1988).

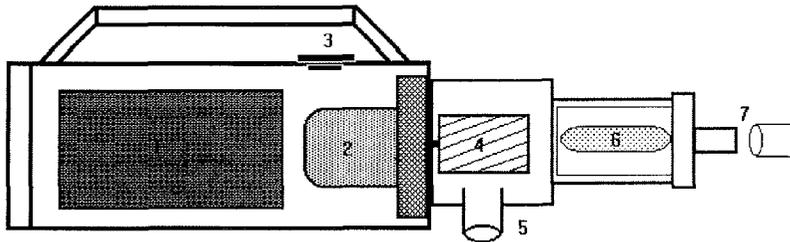


Abb. 3.8: Schematische Darstellung der autonomen Handsaugpumpe.

1- Akkumulator; 2- Lenzpumpe; 3- Magnetschalter; 4- Flügelrad; 5- Ausströmkanal; 6- Filterbecher; 7- Ansaugstutzen mit Schlauch.

3.2.1.3 Bearbeitung des gefangenen Tiermaterials

Unmittelbar nach dem Fang wurden die Eisamphipoden sortiert und die Arten bestimmt. Während der Expeditionen ARK IX/1a und ARK IX/4 im Jahre 1993 konnten jeweils etwa 60 Individuen der Arten *Gammarus wilkitzkii* und *Onisimus nanseni* (*Apherusa glacialis* und *O. glacialis* überlebten eine längere Hälterung nicht) an Bord von FS „Polarstern“ gehalten und in ein Kaltlabor des Alfred-Wegener-Instituts in Bremerhaven überführt werden. Das gesamte Probenmaterial der Franz-Josef-Land-Expedition sowie etwa zwei Drittel des gefangenen Tiermaterials der „Polarstern“- Expeditionen wurde für weiterführende Untersuchungen in 4-%igem mit Hexamethylentetramin gepufferten Formaldehyd fixiert. Die restlichen Tiere wurden bei -30°C eingefroren.

Die Bestimmung des Feuchtgewichts der fixierten Amphipoden erfolgte mit einer Meßgenauigkeit von 0,01 Gramm. Abundanz und Biomasse der quantitativen Proben (Franz-Josef-Land-Expedition) wurden auf einen Quadratmeter Fläche hochgerechnet.

3.2.2 Unterwasser-Videoaufzeichnungen

Während zweier Expeditionen mit FS „Polarstern“ (ARK-IX/1a, ARK-IX/4) wurden die Feinstruktur von Eisunterseiten, abiotische und biotische Faktoren unter dem Meereis, die kleinräumige Verteilung und das Verhalten kryopelagischer Amphipoden untersucht

(Kap.3.2.3-3.2.5). Mit einem speziell entwickelten UW-Videosystem („ELSE“) wurden Untersuchungen über längere Zeiträume und ohne Störung des Systems durchgeführt.

Der an einer Stange angebrachte Kamerakopf des Videosystems „ELSE“ wurde durch ein Bohrloch an die Eisunterseite geführt. In einer transportablen Kiste waren Kamera-Steuerpult, Heizquelle, Monitor sowie ein Videorecorder zur Aufzeichnung der gemachten Beobachtungen untergebracht. Der an der Stange vertikal um 90° schwenkbare Kamerakopf erlaubte sowohl einen Blick entlang der Eisunterseite als auch die direkte Aufsicht. Der Kamerakopf war um 360° drehbar, so daß der gesamte Bereich der unmittelbaren Bohrloch-Umgebung beobachtet werden konnte (Abb. 3.9).

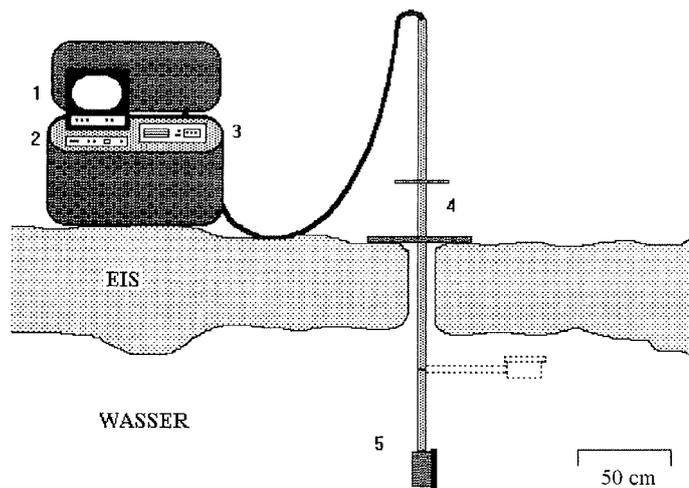


Abb. 3.9: Schematische Darstellung des UW-Videosystems „ELSE“.

1- Monitor; 2- Kamera-Steuerpult; 3- Videorecorder; 4- Stangenkonstruktion mit Basisplatte; 5- schwenkbarer Kamerakopf.

Während einer Expedition nach Franz-Josef-Land im Sommer 1994 war es mir erstmals möglich, mit Hilfe eines autonomen Leichttauchgerätes unter arktischem Meereis zu arbeiten. Dies ermöglichte zum einen die Beschreibung der Strukturen von Eisunterseiten und Schollenrändern (s. Kap.3.2.3-3.2.4), zum anderen konnten auch gezielte qualitative und quantitative Probennahmen von Eisamphipoden durchgeführt werden (s. Kap.3.2.1).

3.2.3 Analyse der Struktur von Eisunterseiten und Schollenrändern

Ziel dieser Untersuchungen war es, durch eine Kombination der Aufnahmen des UW-Videosystems „ELSE“ (vgl. Kap.3.2.2) und von direkten Tauchbeobachtungen ein Schema zur Klassifizierung der Struktur von Eisunterseiten und Schollenrändern arktischen Meereises zu entwickeln. Hierzu wurden die verschiedenen Eisunterseiten und Schollenränder morphologisch differenziert und ihnen bestimmte Eigenschaftskategorien zugeordnet. Zu diesen Eigenschaftskategorien gehören: Gesamtprofil (Rauhheit) der Eisunterseite; Häufigkeit, Anordnung und Größe von Löchern, Mulden, Trichtern und Erhebungen; das Vorhandensein oder Fehlen dreidimensionaler Labyrinth. Da die Videoaufzeichnungen nur indirekte Beobachtungen zuließen, konnten Angaben zu Länge, Tiefe und Durchmesser verschiedener Strukturen nur als Schätzwerte aufgeführt werden. In Ergänzung zu den Beschreibungen der Eisunterseiten und Schollenränder wurden außerdem Standbilder von den Videos angefertigt. Die in Franz-Josef-Land durch Taucheinsätze untersuchten Eisschollen befanden sich alle in unmittelbarer Nähe zum Land und wiesen Durchmesser von 15 bis 100 m auf. Zur Analyse der Feinstruktur der Eisunterseiten wurden jeweils mehrere Transekte vom Schollenrand bis zu 20 m weit unter das Eis geschwommen. Veränderungen im Eisprofil wurden registriert und festgehalten. Tiefe und Ausdehnung verschiedener Eislöcher oder andere Strukturen (untergeschobene Schollenbruchstücke, Preßeisrücken) an der Eisunterseite konnten größtmäßig mit einem Meßstab erfaßt werden.

3.2.4 Analyse abiotischer und biotischer Faktoren

Um sich ein genaueres Bild von den am und unter dem Meereis herrschenden Umweltbedingungen machen zu können, wurden abiotische und biotische Faktoren analysiert. Die Messung der Temperatur der unmittelbar unter dem Eis gelegenen Wasserschicht erfolgte während der Expeditionen ARK IX/1a und ARK IX/4 (FS „Polarstern“) in Wasserproben aus frisch gebohrten Eislöchern. Der Salzgehalt in diesen Proben wurde nicht bestimmt, da die Bohrarbeiten eine Vermischung der Wasserschichten zur Folge hatten und keine aussagekräftige Messung zuließen.

Mit Plastikspritzen wurden bei Taucharbeiten vor Franz-Josef-Land Wasserproben aus dem unmittelbaren Lebensraum der Eisamphipoden gezogen und die Temperatur und der Salzgehalt (Handrefraktometer; Firma Krüss) bestimmt.

Aufgrund sehr variabler Verhältnisse und technischer Schwierigkeiten wurde auf direkte Licht- und Strömungsmessungen unter dem Eis verzichtet.

UW-Videoaufzeichnungen sowie Beobachtungen während des Tauchens bildeten die Grundlage für die Analyse einiger biotischer Faktoren, wie die Menge von Eisalgen oder

Detritus-Algen-Aggregaten. Außerdem wurden auf diese Weise andere eisassoziierte Faunenelemente registriert.

3.2.5 Verhaltensbeobachtungen

Für die Untersuchung spezieller Anpassungen der Lebensweise kryopelagischer Amphipoden an den Lebensraum Meereis wurden verhaltensbiologische Studien sowohl unter Feld- als auch unter Laborbedingungen durchgeführt.

3.2.5.1 Feldbeobachtungen

Ziel der Untersuchungen war es, das Wissen zur Motorik, zu periodisch und unperiodisch verlaufenden Verhaltens- und Bewegungsabläufen und zu inner- und zwischenartlichen Wechselbeziehungen der Eisamphipoden zu erweitern. Außerdem sollte das Fortpflanzungs- und Freßverhalten untersucht werden, auf das in den Kapiteln 4.2.3.1 und 5.2.2 eingegangen wird. Für die Feldbeobachtungen kam das UW-Videosystem „ELSE“ zum Einsatz (s. Kap.3.2.2), unterstützt durch direkte Beobachtungen während des Tauchens unter dem Eis. Das UW-Videosystem „ELSE“ wurde jeweils an mehreren Stellen der untersuchten Eisschollen installiert, um eine möglichst große Anzahl verschiedener Amphipodenarten und Individuen erfassen zu können. Die Zeiten für die Videoaufzeichnungen richteten sich in der Regel nach der Stationsdauer und betragen zwischen zwei und sechs Stunden. Beobachtungen während des Tauchens erwiesen sich als sehr effektiv, weil dabei die Eisamphipoden gezielt aufgesucht werden konnten. So war es möglich, direkt vor Ort verschiedene Fortbewegungsweisen (Motorik des Schwimmens und des Laufens, Art des Festhaltens am Eis) zu beobachten. Es konnten außerdem gezielte Experimente zur Reaktion auf Störungen (mechanische Reizung) und auf verschiedene Geruchsstoffe (chemische Reizung; s. Kap.5.1.2) durchgeführt werden. Außerdem wurde das inner- und zwischenartliche Interaktionsverhalten untersucht.

3.2.5.2 Laboruntersuchungen

Lebende arktische Eisamphipoden wurden vom Fangort in ein Kühllabor des AWI in Bremerhaven überführt. Die Unterbringung der Amphipoden erfolgte in zwei 100 l- und acht 40 l-Aquarien, wobei in jedes Aquarium nicht mehr als 20 (*Onisimus nansenii*) bzw. 10 (*Gammarus wilkitzkii*) Tiere eingesetzt wurden. Die Hälterungstemperatur betrug 0°C, eine Umstellung auf Nordseewasser erfolgte im Verlauf von mehreren Wochen. Kleine Styroporplatten dienten als mechanischer Eisersatz zum Festhalten für die Amphipoden.

Für die Untersuchungen des Verhaltens der Eisamphipoden unter Laborbedingungen wurde ein spezielles Aquarium eingerichtet. Durch das Abdunkeln von drei Beckenseiten und eine nur sehr schwache Beleuchtung (15 Watt, 12 h Licht täglich, außer während der 24 h-Aufzeichnung) wurden arktische Lichtbedingungen simuliert. Meerwasser wurde bei -20°C gefroren und so das Aquarium mit einer „echten Eisscholle“ versehen. Nach dem Hinzufügen dieser „Eisscholle“ erhielten die in dieses Becken eingesetzten Flohkrebse (6 x *G. wilkitzkii*, 9 x *O. nansenii*) eine Eingewöhnungszeit von 2 Wochen. Danach wurde in dieser Versuchsanordnung mit den Videoaufzeichnungen begonnen (SONY-Farbvideokamera, SONY DXC-3000P mit Zoomobjektiv VCL-1012BY; SONY-VHS-Videorecorder NV 8500). Die „Eisschollen“ wurden wöchentlich erneuert, da in dieser Zeit der Großteil des Eises geschmolzen war.

Die mehrstündigen kontinuierlichen Aufzeichnungen erfolgten unregelmäßig an insgesamt 18 Tagen in den Monaten Februar und März 1994. Bis auf die 24 h-Aufzeichnung wurden alle Aufnahmen am Tage zwischen 8.00 und 20.00 Uhr gemacht.

Anhand der Videoaufzeichnungen (Labor- und Untereisvideos) wurden Aktivitäts- und Ruhephasen, das Putzverhalten, die Putzrhythmik, die Motorik und das inner- und zwischenartliche Interaktionsverhalten einer eingehenden Analyse unterzogen. Die einzelnen Verhaltensmuster wurden beschrieben und die Aktivitäts- und Ruhephasen sowie die Putzrhythmik statistisch ausgewertet (Computerprogramm BEHAVIOR 2.2, Dr. K.Hammerschmidt & L.Schneider, Scientific Software Products).

Bei der Analyse der Aktivitätsphasen wurden die Häufigkeiten und Zeiten gemessen, die die Amphipoden in Bewegung verbringen, und denen der Ruhephasen gegenübergestellt. Ziel der Untersuchung war es, festzustellen, ob die untersuchten Arten eine Rhythmik in ihrem Aktivitätsverhalten zeigen oder ob dieses einem bestimmten Programmablauf folgt. Unter Aktivität wurde jegliche Art von Bewegung verstanden, welche mit einem Ortswechsel der Tiere einherging. Eine einmalig durchgeführte 24 h-Aufzeichnung sollte zeigen, ob die untersuchten Arten circadiane Aktivitätsrhythmen besitzen und ob sich Ruhephasen auch über mehr als 12 Stunden hinziehen können. Das Putzen als Aktivität ohne Ortsveränderung wurde gesondert betrachtet.

Ein weiterer Aspekt bei den Untersuchungen zum Aktivitätsverhalten war die Prüfung auf Phototaxis bei Eisamphipoden. Dazu wurden starke Lichtquellen in Aquariennähe plaziert und die Reaktionen der Amphipoden subjektiv eingeschätzt.

Untersuchungen zum Putzverhalten konzentrierten sich auf die Bewegungsabläufe und auf die Dauer und die Rhythmik dieses Verhaltensmusters.

Bei der Motorik stand die Analyse der Festhalte-, Lauf- und Schwimmtechnik der einzelnen Amphipodenarten im Vordergrund. Dabei wurden neben den motorischen auch morphologische und verhaltensspezifische Aspekte berücksichtigt.

Untersuchungen zum intra- und interspezifischen Verhalten bezogen sich hauptsächlich auf Reaktionen bei körperlichem Kontakt zwischen Einzeltieren (Aggressions- und Fluchtverhalten).

Fortpflanzungs- und Freßverhalten wurden anhand der Videoaufzeichnungen in Verbindung mit verschiedenen Experimenten untersucht und sind in den Kapiteln 4.2.3.1 und 5.2.2 ausführlich beschrieben.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Fangergebnisse und Artenspektrum eisassoziierter Amphipoden

Für diese Arbeit fand Probenmaterial aus vier verschiedenen Untersuchungsgebieten Verwendung (s.Kap.2). Der Fang von Flohkrebsen während der Expeditionen ARK IX/1a und ARK IX/4 in die Framstraße und in die Barents- und Laptevsee erfolgte mit Hilfe von Köderfallen und Handnetzen (s. Kap.3.2.1.1) an 16 Stationen. Ein stationäres Eiscamp während des Fahrtabschnittes ARK IX/1a bot die Möglichkeit, Tiermaterial von der selben Scholle über eine Zeitspanne von mehr als einer Woche zu erhalten. Insgesamt 37 quantitative Proben wurden mit Hilfe einer Saugpumpe (s.Kap.3.2.1.2) an neun Stationen vor Franz-Josef-Land genommen.

Die Wassertiefe an den Stationen schwankte zwischen 0 und 60 m (Franz-Josef-Land) bzw. 185 und 3420 m (Framstraße, Barents- und Laptevsee).

Insgesamt wurden 3028 Eisamphipoden gefangen und auf ihre Artzugehörigkeit untersucht. Etwa 120 Tiere der Arten *Gammarus wilkitzkii* und *Onisimus nanseni* wurden zur Durchführung von Verhaltensstudien und Experimenten (s. Kap.3.2.5.2) lebend gehältert. Aus den Fängen jedes Untersuchungsgebiets wurden Unterproben entnommen und die Länge, das Feuchtgewicht und das Geschlecht von insgesamt 1459 Amphipoden bestimmt (s. Kap.4.1.1).

Tab. 3.3: Übersicht über das gesammelte Tiermaterial aus den verschiedenen Untersuchungsgebieten.

Untersuchungsgebiet und Zeit		Gefangene Tiere			
		<i>G. wilkitzkii</i>	<i>O. nanseni</i>	<i>O. glacialis</i>	<i>A. glacialis</i>
Framstraße	März 1993	193	444	-	-
Barentssee	August 1993	76	58	3	3
Laptevsee	September 1993	48	942	31	105
Franz-Josef-Land	August 1994	938	31	15	141
gesamt		1255	1475	49	249

Es wurden vier Arten eisassoziierter Amphipoden gefangen - *Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *Onisimus glacialis* und *Apherusa glacialis*. *O. glacialis* und *A. glacialis* konnten allerdings während der Spätwinter-Expedition ARK IX/1a in der Framstraße nicht

nachgewiesen werden. In den übrigen Untersuchungsgebieten waren hingegen alle vier Arten präsent. Zahlenmäßig dominierten in den Fängen *G. wilkitzkii* und *O. nanseni*. *O. glacialis* war in den Proben generell nur spärlich vertreten (Tab. 3.3).

Detaillierte Angaben zu den Stationsorten und Fangergebnissen sind in Tabelle 3.4 wiedergegeben.

Tab. 3.4: Detaillierte Stationsdaten und Fangergebnisse aus den verschiedenen Untersuchungsgebieten.
G. w.- *Gammarus wilkitzkii*; *O. n.*- *Onisimus nanseni*; *O. g.*- *Onisimus glacialis*;
A. g.- *Apherusa glacialis*.

Gebiet & Datum	geogr. Länge	geogr. Breite	Eisdicke (m)	Amphipodenzahl				Fangmethode
				<i>G. w.</i>	<i>O. n.</i>	<i>O. g.</i>	<i>A. g.</i>	
<u>Framstraße</u>								
08.03.1993 bis 22.03.1993	81°27,3'N (Drift) 80°11,7'N	07°22,2'E (Drift) 00°16,1'E	2,40	193	444	-	-	Köder
<u>Barentssee</u>								
13.08.1993	81°39,5'N	30°15,2'E	2,60-2,70	17	51	-	-	Köder
15.08.1993	82°11,6'N	34°29,9'E	2,50	6	1	3	-	Köder
16.08.1993	82°29,0'N	37°42,9'E	3,50-3,75	2	2	-	-	Köder
18.08.1993	82°45,4'N	40°12,2'E	1,90-2,00	7	-	-	1	Köder
19.08.1993	82°23,2'N	40°54,9'E	0,45-1,30	8	-	-	1	Köder
20.08.1993	82°09,7'N	42°02,7'E	2,50	36	4	-	1	Köder
<u>Laptevsee</u>								
08.09.1993	77°28,4'N	125°54,1'E	1,00-1,60	2	17	-	76	Handnetz/Köd.
10.09.1993	77°43,7'N	125°45,8'E	1,20-1,60	3	69	-	26	Handnetz/Köd.
11.09.1993	78°07,2'N	125°02,6'E	1,60-2,20	-	16	-	-	Köder
12.09.1993	79°15,6'N	122°53,4'E	1,00-1,70	3	28	26	3	Köder
13.09.1993	79°11,3'N	119°54,3'E	1,80-1,90	3	-	-	-	Köder
14.09.1993	78°40,1'N	118°43,5'E	1,20-1,40	13	807	5	-	Köder
16.09.1993	77°33,5'N	118°25,8'E	1,60	11	4	-	-	Köder
18.09.1993	77°15,9'N	118°31,8'E	1,20-1,50	10	-	-	-	Köder
21.09.1993	78°41,5'N	112°31,8'E	3,00	3	1	-	-	Köder
<u>Franz-Josef-Land</u>	80°19,6'N	52°41,3'E						
13.08.1994	Buktha Tikhaja, Hooker-Insel (Stille Bucht)		1,50-1,80	42	1	-	-	Saugpumpe
14.08.1994			0,20-1,20	72	2	-	-	Saugpumpe
14.08.1994			1,00	96	8	-	2	Saugpumpe
16.08.1994			0,10-1,00	54	-	-	10	Saugpumpe
16.08.1994			0,50-1,00	37	-	2	21	Saugpumpe
18.08.1994			0,15-0,20	17	-	-	3	Saugpumpe
18.08.1994			1,60	65	3	5	34	Saugpumpe
19.08.1994			2,00	189	8	3	4	Saugpumpe
19.08.1994			0,50-0,70	158	-	4	1	Saugpumpe

3.3.2 Abundanz, Biomasse und kleinräumige Verteilung

Es war nur während der Franz-Josef-Land-Expedition 1994 möglich, den zur quantitativen Probennahme notwendigen Speziaisauger (s. Kap.3.2.1.2) bei Taucharbeiten unter dem Meereis einzusetzen. Sämtliche Daten zur Abundanz und Biomasse kryopelagischer Amphipoden beziehen sich demnach ausschließlich auf dieses Meeresgebiet. Weder die Daten aus den beköderten Fallen noch die Videoaufzeichnungen sind für quantitative Untersuchungen geeignet.

In der Tikhaja-Bucht (Hooker-Insel) wurden insgesamt 37 Saugerproben ($A = 25\text{cm} \times 25\text{cm}$) an neun verschiedenen Stationen genommen (s. Anhang, Tab. A-1). 36 Proben enthielten Eisamphipoden, eine Probe war leer. Über alle Stationen gemittelt lag die Abundanz bei 420 Tieren/ m^2 Eisfläche, die Biomasse bei 10,93 g Feuchtgewicht/ m^2 . Maximal wurden 1888 Eisamphipoden/ m^2 mit einer Biomasse von 65,12 g Feuchtgewicht/ m^2 gefunden.

Die großen Unterschiede in den mittleren Abundanz und Biomassen zwischen den einzelnen Stationen zeigen, daß die Amphipoden das Meereis im Untersuchungsgebiet nur ungleichmäßig besiedelten (Abb. 3.10).

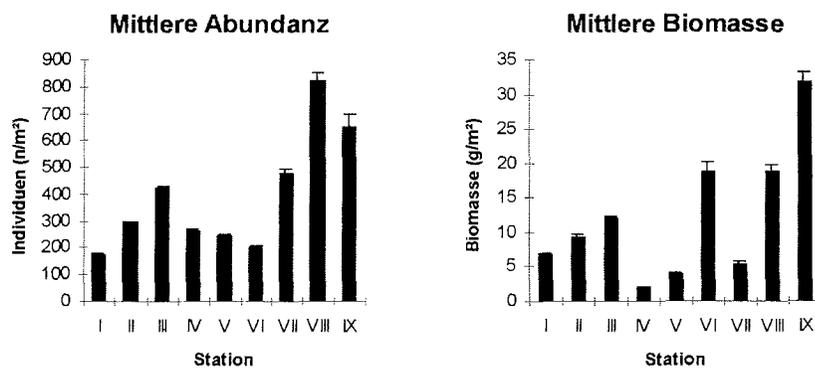


Abb. 3.10: Mittlere Abundanz und Biomasse (FG, einschließlich Standardabweichung) kryopelagischer Amphipoden an den einzelnen Stationen, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.

Abundanz und Biomasse waren am Schollenrand am höchsten (Abb. 3.11), ein signifikanter statistischer Zusammenhang zwischen der Abundanz/Biomasse und der Entfernung zum Schollenrand ließ sich jedoch nicht nachweisen ($\alpha = 0,05$).

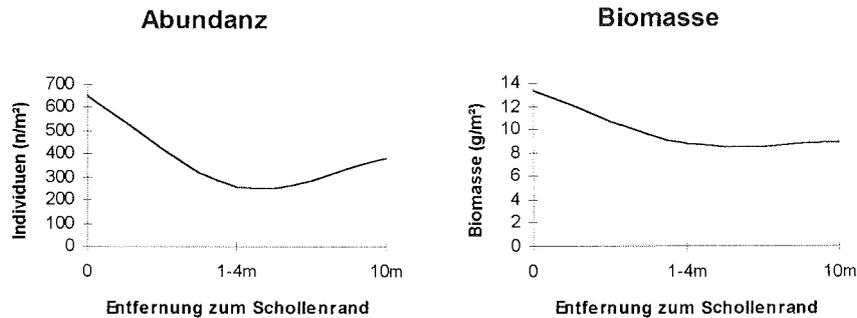


Abb. 3.11: Mittlere Abundanz und Biomasse (FG) der Eisamphipodenfauna entlang von Untereis-Transekten (alle Proben und Stationen), Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.

Nach der Häufigkeit des Vorkommens (Präsenz) nahm *Gammarus wilkitzkii* eine dominierende Stellung ein (Abb. 3.12). *Apherusa glacialis* und *Onisimus nansenii* waren regelmäßig in den Proben vertreten, *O. glacialis* dagegen nur selten.

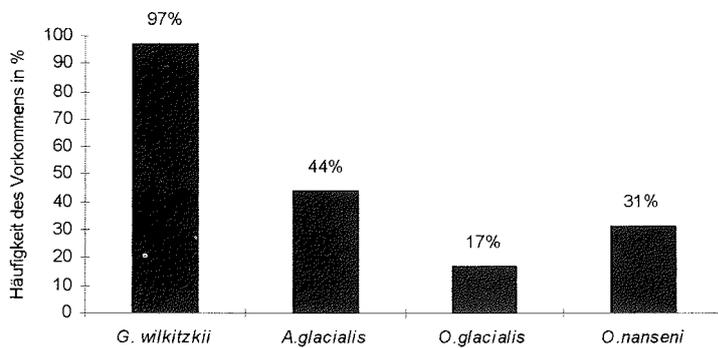


Abb. 3.12: Häufigkeit des Vorkommens kryopelagischer Amphipodenarten in den Saugerproben, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.

G. wilkitzkii hatte auch den höchsten Anteil an Abundanz und Biomasse im Untersuchungsgebiet. *A. glacialis*, *O. nansenii* und *O. glacialis* spielten nur eine untergeordnete Rolle (Abb. 3.13).

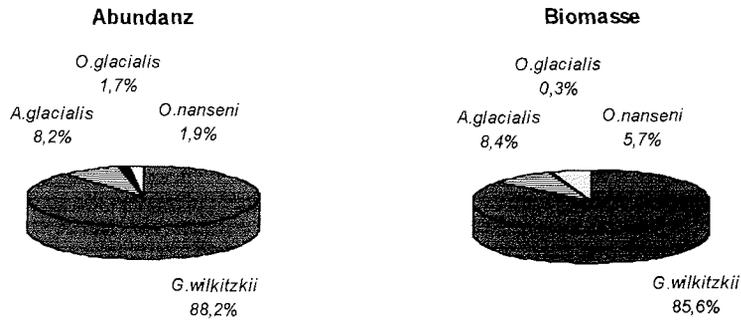


Abb. 3.13: Abundanz und Biomasse kryopelagischer Amphipodenarten (n = 985), Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.

Ein weiterer Aspekt bei der Analyse der Transektproben war die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen der Abundanz/Biomasse einzelner Arten und der Entfernung zum Schollenrand besteht (Abb. 3.14). Dazu wurden die Abundanz und Biomasse der Transektpunkte mit einer ANOVA und einem Post-Hoc-Test nach Games-Howell gegeneinander getestet. Nur bei *A. glacialis* war ein signifikanter Unterschied in der Biomasse am Schollenrand und im 10 m-Bereich festzustellen.

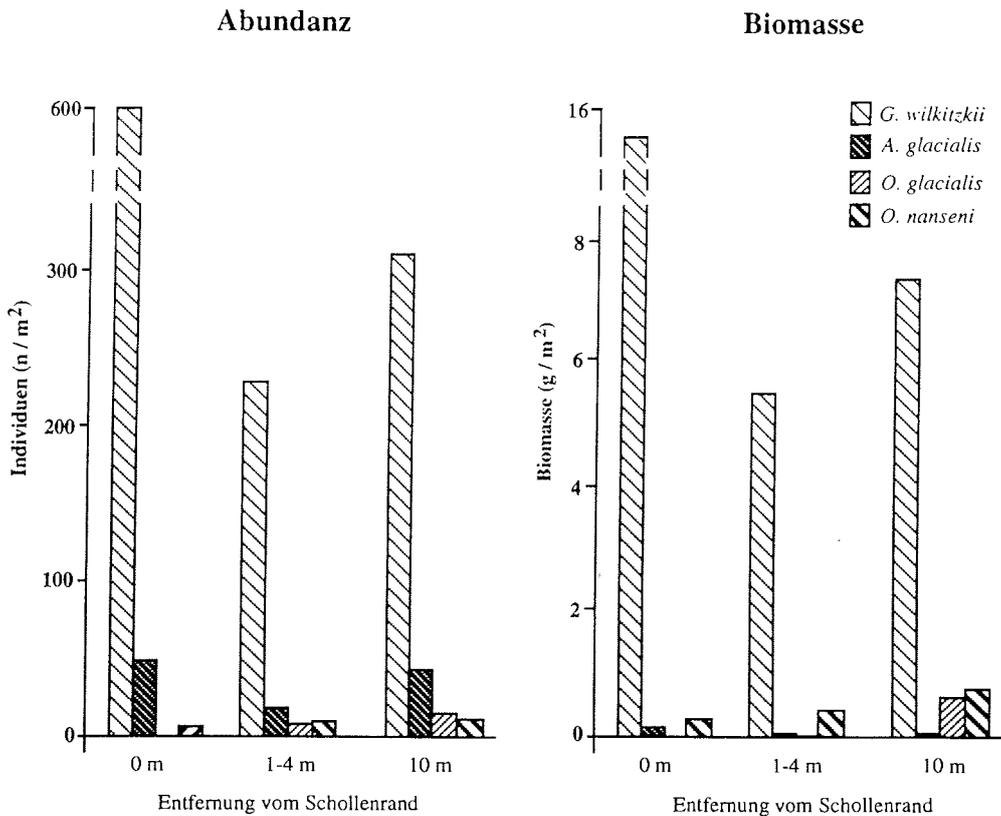


Abb. 3.14: Mittlere Abundanz und Biomasse (FG) verschiedener Arten kryopelagischer Amphipoden entlang von Untereis-Transekten, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.

Detaillierte Angaben der in diesem Kapitel dargestellten Ergebnisse zur quantitativen Analyse der Saugerproben sind in Tabelle A-2 des Anhangs wiedergegeben.

Ein wichtiger Aspekt bei der Untersuchung kryopelagischer Amphipoden war deren kleinräumige Verteilung im und am Meereis. Dazu wurden Videoaufzeichnungen von ARK IX/4 und direkte Beobachtungen während des Tauchens vor Franz-Josef-Land ausgewertet.

Generell war das Meereis in den untersuchten Gebieten nur sehr fleckhaft von Eismphipoden besiedelt. Alle vier Arten wurden im Sommer stets gemeinsam an den

untersuchten Schollen angetroffen, Unterschiede bestanden jedoch in der Besiedlung verschiedener Eisstrukturen (vgl. Kap.3.3.3).

G. wilkitzkii war vorwiegend an zerklüftetem Meereis zu finden (s. Kap.3.3.3, Tab. 3.5), wobei die Flohkrebse meist den unmittelbaren Schollenrand besiedelten. Weitere häufige Aufenthaltsorte dieser Art waren auch vertikale Wände von sogenannten Untereis-Schmelztümpeln sowie untergeschobene Schollenbruchstücke. Bei den letzteren wurden stets die Randbereiche und die nach oben gerichteten Flächen bewohnt. An glatten Eisunterseiten wurden nur vereinzelt adulte Tiere sowie frisch entlassene Jungtiere gefunden. Eine Ausnahme bildete die glatte Neueisdecke überfrorener Eisspalten zwischen dicken Schollen, wo oftmals eine Vielzahl auch adulter *G. wilkitzkii* beobachtet wurde.

G. wilkitzkii trat häufig in Gruppen von einigen wenigen bis zu mehreren hundert Tieren unterschiedlicher Größenklassen auf. Größere Individuen saßen meist im Abstand von 2-10 cm voneinander entfernt, doch konnten auch bis zu 20 Tiere in einem einzigen Eisloch beobachtet werden.

Von *G. wilkitzkii* wurden vorwiegend Löcher sowie größere Solekanäle bewohnt. Der Durchmesser solcher Kanäle überstieg meist nur wenig die Größe der darin befindlichen Flohkrebse. Die Amphipoden saßen gewöhnlich unmittelbar im Eingangsbereich der Solekanäle, doch waren auch Tiere weiter im Inneren des Eises (bis zu 30 cm) zu finden.

Das Auftreten von *G. wilkitzkii* korrelierte nicht mit dem Diatomeen- und Detritusvorkommen am und im Eis.

A. glacialis war einerseits oft an vertikalen Eisrändern zu finden, andererseits besiedelte diese Art aber auch regelmäßig große Flächen relativ ebener und vor allem glatter Eisunterseiten (vgl. Kap.3.3.3). Besonders häufig wurde *A. glacialis* an Stellen mit starkem Algenwachstum beobachtet, vor allem am Eisrand und unter relativ dünnen und somit lichtdurchlässigen Schollen. Ein weiterer bevorzugter Aufenthaltsort waren mit Detritus-Algen-Aggregaten (DAA) gefüllte Eislöcher und Solekanäle, in denen diese Amphipodenart oft in Schwärmen (> 20 Tiere) vorkam. *A. glacialis* wurde vorwiegend direkt an der Eisunterseite sitzend beobachtet. Nur selten drangen größere Individuen einige Zentimeter weit in kleine Solekanäle des Meereises ein. Eine Vielzahl größerer Tiere (bis zu 80/m²) wurde auch an gestrandeten Eisbergen gefunden.

O. nanseni und *O. glacialis* wurden nur selten beobachtet. Ihre große morphologische Ähnlichkeit (einschließlich Färbung) machte eine Unterscheidung während der in situ-Beobachtungen unmöglich. Deshalb müssen sie an dieser Stelle gemeinsam dargestellt werden.

Bevorzugte Aufenthaltsgebiete dieser Arten waren dreidimensionale Eisunterseiten (s. Kap.3.3.3; 3.3.4) und vor allem mit DAA gefüllte Eislöcher und größere Solekanäle. Meist waren die Amphipoden einzeln anzutreffen, nur in einem Fall konnte auch ein größerer Schwarm von *Onisimus sp.* beobachtet werden (ARK IX/4). Manchmal wurden *O. nanseni* und *O. glacialis* auch inmitten von *G. wilkitzkii*-Ansammlungen in der Nähe von Untereis-Schmelztümpeln und untergeschobenen Schollenbruchstücken gefunden. Der unmittelbare Schollenrand und vertikale Eiswände wurden von den beiden *Onisimus*-Arten nur selten bewohnt.

Beide Arten saßen stets unmittelbar an der Eisunterseite, nur wenige Individuen waren in kleineren Solekanälen zu finden.

Alle vier Arten wurden mit Ausnahme von *A. glacialis* im Untersuchungsgebiet von Franz-Josef-Land bis in einen Meter Wassertiefe auch im Geröll des Litorals häufig angetroffen. In größeren Tiefen (> 1 m) waren diese Flohkrebse jedoch nicht auf dem Meeresboden zu finden.

3.3.3 Morphologie der Eisunterseiten und Schollenränder

Um sich ein detailliertes Bild vom Lebensraum der arktischen Eisamphipoden machen zu können, wurde die Morphologie der Unterseite des Meereises sowie der Schollenränder analysiert. Dazu dienten neben den unmittelbaren Beobachtungen während des Tauchens vor allem mehrstündige Aufzeichnungen mit dem UW-Videosystem „ELSE“. Das aus diesen Untersuchungen erstellte Schema zur Klassifizierung von Eisunterseiten und Schollenrändern kann in fortführenden Arbeiten als Basis für vergleichende qualitative und quantitative Untersuchungen zur kryopelagischen Fauna dienen.

Vor der Darstellung der verschiedenen Typen von Eisunterseiten und Schollenrändern sollen zum besseren Verständnis zunächst einige typische Strukturen an Eisunterseiten erklärt werden.

Beim Gefrieren von Meerwasser bildet sich innerhalb des Eises eine hochkonzentrierte Salzlösung, die das Meereis aufgrund ihres spezifischen Gewichtes durch sogenannte Solekanäle verläßt. Deshalb befinden sich an der Eisunterseite eine Vielzahl verschieden großer Ausflußöffnungen. Durch physikalische Einflüsse wie z.B. Strömung und Temperatur bilden sich aus diesen Öffnungen trichter- und muldenförmige Vertiefungen. Diese Trichter und Mulden sind in ihrem Inneren in der Regel durch Löcher und Erhebungen noch weiter strukturiert. Trichterartige Vertiefungen haben einen im Querschnitt weiten Eingangsbereich (\varnothing 10-30 cm). Der obere, oft verzweigte Teil dieser Gebilde ist relativ eng (\varnothing < 5 cm) und

kann bis zu 80 cm tief ins Eis hineinreichen. Mulden sind dagegen sehr flache Gebilde ($\varnothing < 20$ cm) ohne einen engen oberen Bereich. Eine schematische Darstellung dieser Strukturen ist in Abbildung 3.15 wiedergegeben.

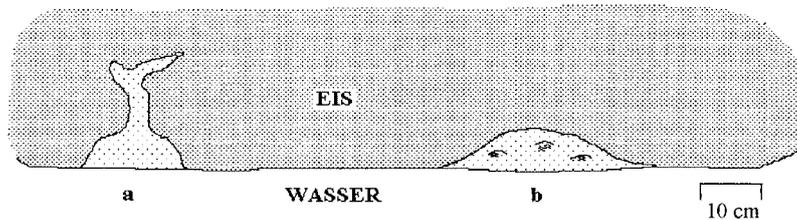


Abb. 3.15: Schema einer trichterartigen Vertiefung (a) und einer Mulde (b) an der Unterseite von arktischem Meereis.

Einige Eisunterseiten weisen Hohlräume auf, die miteinander verbunden sein und in mehreren Etagen liegen können. Die Höhe dieser Hohlräume liegt meist bei 10-15 cm, aufgrund der geringen Zahl von Vertikalwänden können sie mehrere Meter Länge erreichen. Die Horizontal- und Vertikalwände zwischen diesen Hohlräumen sind meist sehr dünn (< 1 cm) und von einer Vielzahl kleiner Löcher ($\varnothing < 2$ cm) durchsetzt (Abb. 3.16).

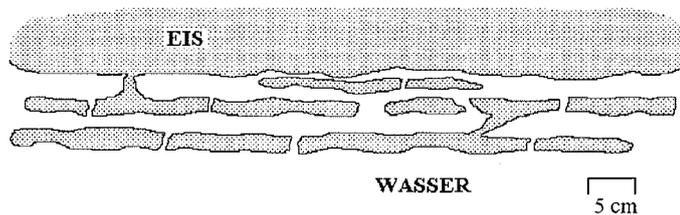


Abb. 3.16: Schematische Darstellung einer Eisunterseite mit mehreren übereinanderliegenden dünnen und perforierten Eisschichten, welche eine Vielzahl von Hohlräumen bilden.

Eisunterseiten können über ein unregelmäßiges dreidimensionales Labyrinthsystem verfügen. Dieses Labyrinthsystem kann aus einer Vielzahl miteinander verbundener und verschieden großer, unregelmäßig geformter Hohlräume bestehen. Es können sich aber auch durch etwa gleichhohe Hohlräume (bis 30 cm) zwei horizontale Ebenen bilden. Die Dicke der Horizontal- und Vertikalwände zwischen den Hohlräumen beträgt in der Regel mehr als einen Zentimeter (Abb. 3.17).

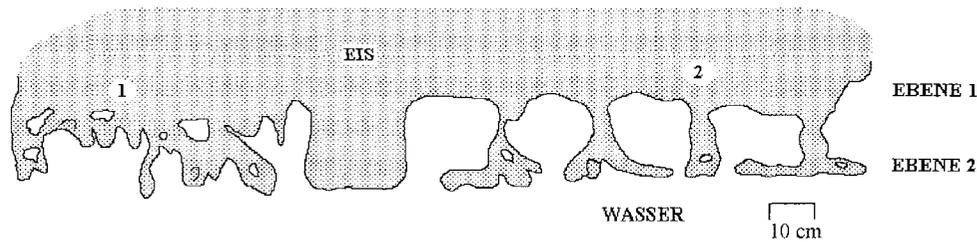


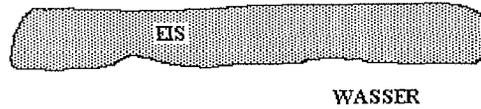
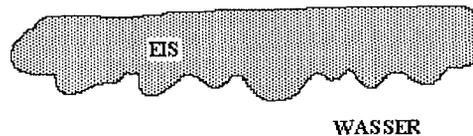
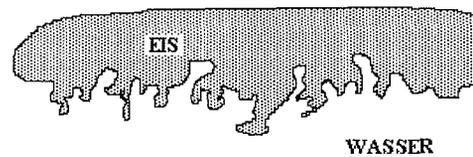
Abb. 3.17: Schematische Darstellung eines unregelmäßigen dreidimensionalen (1) und eines Zwei-Ebenen-Labyrinths (2).

Eisberge wurden nicht in die Klassifizierung von Eisunterseiten und Schollenrändern einbezogen, da sie im Vergleich zum Meereis selten und somit nicht als typischer Lebensraum für Eisamphipoden zu betrachten sind. Es wird an dieser Stelle eine kurze Beschreibung der Oberflächenstruktur gegeben, da im Sommer 1994 vor Franz-Josef-Land vereinzelt Eisamphipoden auch an Eisbergen nachgewiesen wurden.

Der Unterwasserteil des Eises war vollkommen glatt und ohne poröse Strukturen. Vereinzelt kamen Löcher mit Durchmessern von etwa 4 bis 5 cm und einer Tiefe von 3 bis 4 cm vor. Der obere Bereich des unter Wasser gelegenen Teils der Eisberge zeigte eine grobe wellenartige, vertikal verlaufende Oberflächenstruktur, während im unteren Bereich Überhänge mit einer relativ ebenen Oberfläche vorherrschten.

Typisierung der Eisunterseiten

Das horizontale Gesamtprofil bildet das grundlegende Kriterium bei der morphologischen Klassifizierung von Eisunterseiten. Folgende Grundtypen von Eisunterseiten (U) werden unterschieden:

U I - ebene Eisunterseiten**U II - runzelige Eisunterseiten****U III - zerklüftete Eisunterseiten**

10 cm

Da innerhalb dieser Grundtypen eine Vielzahl von Varianten existiert, erfolgt auf der Grundlage ausgewählter Kriterien eine weitere Einteilung in Untertypen. Als Kriterien werden dabei berücksichtigt:

1. Löcher, Mulden, Trichter - Häufigkeit, Anordnung und Größe
2. Erhebungen - Häufigkeit, Anordnung, Form und Größe
3. Vorhandensein von Hohlräumen und dreidimensionalen Labyrinthsystemen
4. sonstige spezifische Merkmale

Die Ergebnisse der Untersuchungen sind in Tabelle 3.5 dargestellt und sollen in Verbindung mit Tafel 2 eine ökologische Klassifizierung von Eisunterseiten arktischen Meereises ermöglichen.

Typisierung der Schollenränder

Zur Charakterisierung der Grundtypen von Schollenrändern arktischen Meereises werden folgende Kriterien berücksichtigt:

1. Löcher - Häufigkeit, Anordnung und Größe
2. Erhebungen - Häufigkeit, Anordnung, Form und Größe
3. sonstige spezifische Merkmale

Vier Grundtypen von Schollenrändern (R) werden unterschieden:

- R I - runzelige Schollenränder
- R II - Schollenränder mit rinnenartigen Strukturen
- R III - poröse Schollenränder
- R IV - kombinierte Schollenränder

Ähnlich den Eisunterseiten ergibt sich auch bei den Schollenrändern eine weitere Einteilung in Untertypen. Als Kriterien dienen spezifische morphologische Eigenschaften des entsprechenden Schollenrandes. Übersichten über die Schollenrandtypen und entsprechende Abbildungen sind in Tabelle 3.6 und Tafel 3 wiedergegeben.

Generell kann jede Eisunterseite mit jeder Art von Schollenrand kombiniert vorkommen. Um eine Eisscholle insgesamt charakterisieren zu können, sind also unbedingt Kenntnisse sowohl über den Schollenrand als auch über die Eisunterseite notwendig.

Tab. 3.5-1: Klassifizierung der Eisunterseiten arktischen Meereises (Vergleiche auch Tafel 2-1).

Grundtyp	Hauptmerkmal	Untertyp	Eigenschaften
U I ebene Eisunterseiten	horizontales Gesamtprofil <u>eben</u> , unzerklüftet	U I-A	<ol style="list-style-type: none"> 1. wenige ungleichmäßig angeordnete kleine Löcher ($\varnothing < 1-2$ cm); keine Mulden und Trichter 2. keine Erhebungen; Oberfläche sehr eben 3. kein dreidimensionales Labyrinthsystem 4. sehr glatte Eisunterseite
		U I-B	<ol style="list-style-type: none"> 1. - vereinzelte ungleichmäßig angeordnete mittelgroße Löcher, Mulden und Trichter ($\varnothing 5-80$ cm) - Löcher oftmals mit unregelmäßigen Umrissen - Fläche zwischen den Vertiefungen glatt 2. keine Erhebungen 3. kein dreidimensionales Labyrinth
		U I-C	<ol style="list-style-type: none"> 1. - zahlreiche gleichmäßig angeordnete Löcher, Mulden und Trichter ($\varnothing 20-70$ cm) - zwischen den Vertiefungen viele kleine Löcher ($\varnothing 0,5-3$ cm) 2. keine Erhebungen 3. kein dreidimensionales Labyrinth 4. Oberfläche erinnert an „Kraterlandschaft“
		U I-D	<ol style="list-style-type: none"> 1. - schmale (< 2 cm) rinnenartige Vertiefungen bis ca. 50 cm Länge - viele regelmäßig angeordnete winzige Löcher ($\varnothing < 1$ cm) zwischen den Rinnen; keine Mulden und Trichter 2. keine Erhebungen; Oberfläche sehr eben (ähnlich U I-A) 3. kein dreidimensionales Labyrinth
		U I-E	<ol style="list-style-type: none"> 1. viele unregelmäßig angeordnete kleine Löcher ($\varnothing < 5$ cm); keine Mulden und Trichter 2. keine Erhebungen - Oberfläche sehr eben (ähnlich U I-A) 3. mehrere übereinanderliegende dünne Eisschichten bilden Hohlräume mit einer Vielzahl von Durchbrüchen (dreidimensionales Labyrinth)

Tab. 3.5-2: Klassifizierung der Eisunterseiten arktischen Meereises (Fortsetzung) (Vergleiche auch Tafel 2-2).

Grundtyp	Hauptmerkmal	Untertyp	Eigenschaften
U II runzelige Eisunterseiten	horizontales Gesamtprofil <u>uneben</u> , unzerklüftet	-	<ol style="list-style-type: none"> 1. - vereinzelte ungleichmäßig angeordnete mittelgroße Löcher, Mulden und Trichter (\varnothing 5-70 cm) - viele kleine Löcher zwischen den Erhebungen und Vertiefungen (\varnothing < 5 cm) 2. zahlreiche gleichmäßig angeordnete abgerundete mittelgroße (< 20 cm) Erhebungen 3. häufig dreidimensionales Labyrinth
U III zerklüftete Eisunterseiten	horizontales Gesamtprofil <u>uneben</u> , <u>zerklüftet</u>	U III-A	<ol style="list-style-type: none"> 1. viele ungleichmäßig angeordnete Löcher, Mulden und Trichter verschiedenster Form und Größe (\varnothing 1-70 cm) 2. viele gleichmäßig angeordnete rundliche Erhebungen (\varnothing 10-20 cm; 10-15 cm Länge) 3. kein dreidimensionales Labyrinth 4. gleichmäßig und mittelstark zerklüftete Eisunterseite
		U III-B	<ol style="list-style-type: none"> 1. - viele gleichmäßig angeordnete größere Löcher, Mulden und Trichter (\varnothing 5-70 cm) - viele kleine Löcher in den Erhebungen (\varnothing 1-3 cm) 2. viele gleichmäßig angeordnete rundlich abgeschliffene Erhebungen (\varnothing 10-20 cm; 10-20 cm Länge) 3. kein dreidimensionales Labyrinth 4. ungleichmäßig und stark zerklüftete Eisunterseite; erinnert an „Kraterlandschaft“
		U III-C	<ol style="list-style-type: none"> 1. - sehr viele regelmäßig angeordnete Löcher, Mulden und Trichter (\varnothing 1-20 cm) - viele kleine Löcher in den Erhebungen (\varnothing 1-5 cm) 2. sehr viele relativ spitz auslaufende dünne und gleichmäßig angeordnete Erhebungen (\varnothing 1-10 cm) bis 30 cm Länge 3. unzählige Hohlräume sowie eine Vielzahl horizontaler, vertikaler und schräger Durchbrüche bilden ein unregelmäßiges dreidimensionales Labyrinth 4. extrem stark zerklüftete Eisunterseite; erinnert an die Struktur eines Badeschwammes

Tab. 3.6: Klassifizierung der Schollenränder arktischen Meereises (Vergleiche auch Tafel 3).

Grundtyp	Hauptmerkmal	Untertyp	Eigenschaften
R I runzelige Schollenränder	<ol style="list-style-type: none"> 1. Löcher selten 2. viele mittelgroße (\varnothing 5-15 cm; 5-10 cm Länge) gleichmäßig angeordnete abgerundete Erhebungen 	-	-
R II Schollenränder mit Vertikalrinnen	<ol style="list-style-type: none"> 1. viele gleichmäßig angeordnete kleine (\varnothing 1-3 cm) Löcher 2. keine Erhebungen, jedoch Bereiche zwischen den Rinnen oft wulstig 3. vertikal verlaufende Rinnen; Abstand der Rinnen sehr variabel (4-20 cm); Bereich zwischen den Rinnen meist glatt 	-	-
R III poröse Schollenränder	<ol style="list-style-type: none"> 1. unzählige dicht beieinander liegende kleine Löcher (\varnothing <3 cm) 2. keine Erhebungen 3. sehr poröses Eis 	R III-A	• Schollenrand in Form einer dicken porösen Wulst
		R III-B	• Schollenrand besitzt tiefen horizontalen Spalt (bis 2 m tief) und bildet <u>zwei</u> poröse Wülste
R IV kombinierte Schollenränder	<ol style="list-style-type: none"> 3. Kombination verschiedener Eisstrukturen (s. Untertypen) 	R IV-A	<ul style="list-style-type: none"> • Vertikalrinnen im oberen Teil des Schollenrandes • glatter unterer Schollenrand • Löcher im oberen Teil meist kleiner als im unteren
		R IV-B	<ul style="list-style-type: none"> • unterer Schollenrand bildet poröse Wulst (\varnothing < 3 cm) • teilweise vertikale Rinnenstruktur im oberen Bereich des Schollenrandes • Vielzahl von Löchern verschiedener Größe am gesamten Schollenrand (\varnothing 5-40 cm)

38

Lebensraum Meereis

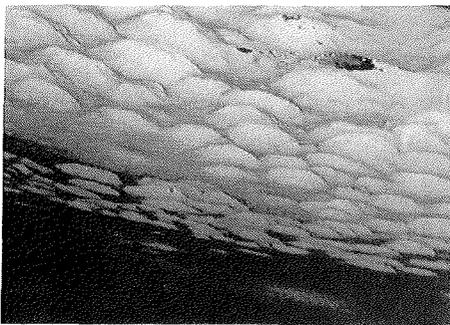
Ergebnisse



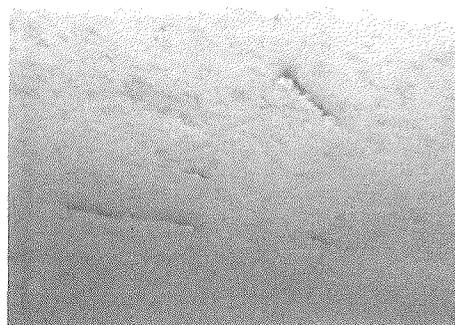
Ebene Eisunterseite U I-A



Ebene Eisunterseite U I-B



Ebene Eisunterseite U I-C



Ebene Eisunterseite U I-D

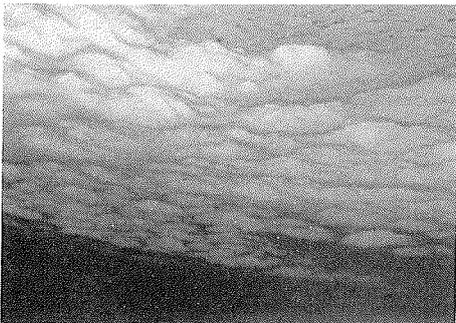


Ebene Eisunterseite U I-E

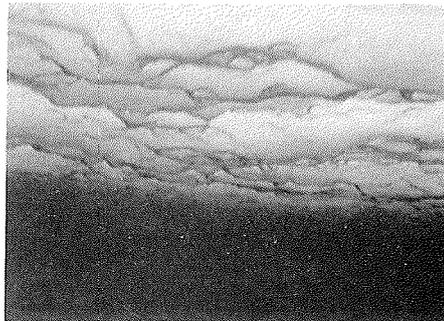
Tafel 2-1: Morphologie von Unterseiten arktischen Meereises: Untertypen ebener Eisunterseiten.



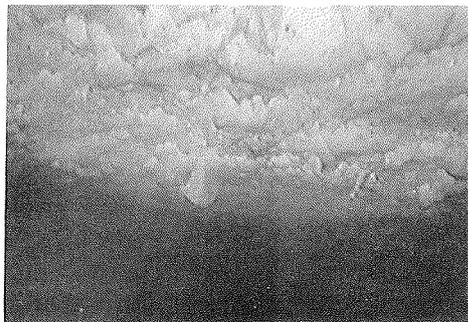
Runzelige Eisunterseite U II



Zerklüftete Eisunterseite U III-A



Zerklüftete Eisunterseite U III-B

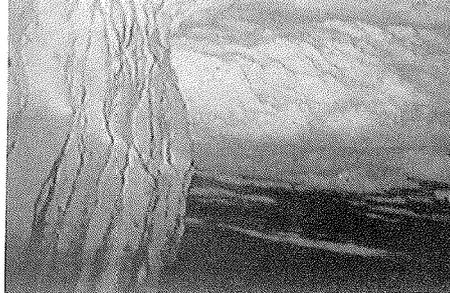


Zerklüftete Eisunterseite U III-C

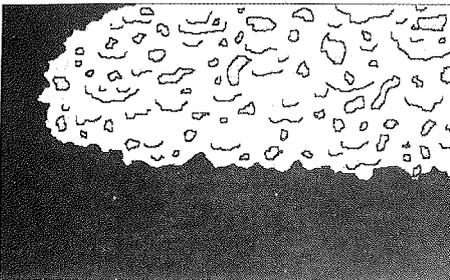
Tafel 2-2: Morphologie von Unterseiten arktischen Meereises: runzelige Eisunterseite und Untertypen zerklüfteter Eisunterseiten.



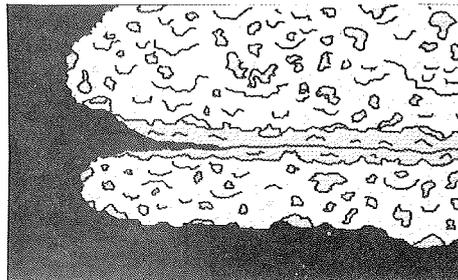
Runzeliger Rand R I



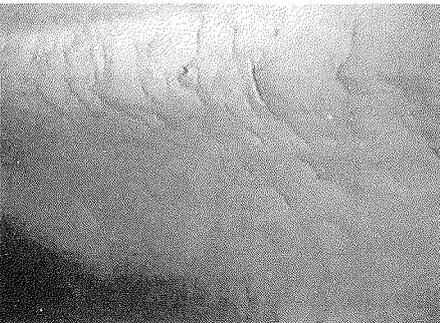
Vertikal strukturierter Rand R II



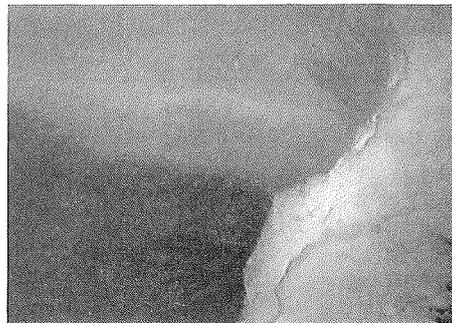
Poröser Rand R III-A (Schema)



Poröser Rand R III-B (Schema)



Kombinierter Rand R IV-A



Kombinierter Rand R IV-B

Tafel 3: Morphologie von Schollenrändern arktischen Meereises.

Eine Übersicht zur Eisdicke und morphologischen Struktur der Eisunterseite aller im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Meereisschollen wird in Tabelle 3.7 gegeben.

Tab. 3.7: Eisstationen während der Expeditionen mit FS „Polarstern“ 1993 (ARK IX/1a; ARK IX/4) und vor Franz-Josef-Land 1994. Angaben zur analysierten Eisdicke und Eisstruktur.

Gebiet & Datum	geogr. Länge	geogr. Breite	Eisdicke (m)	Strukturtyp nach Eisunterseite/Schollenrand
<u>ARK IX/1a</u> 08.03.1993 bis 22.03.1993	81°27,3'N (Drift) 80°11,7'N	07°22,2'E (Drift) 00°16,1'E	1,40	U I-B / R II
<u>ARK IX/4</u> 12.08.1993 13.08.1993 15.08.1993 16.08.1993 17.08.1993 18.08.1993 19.08.1993 03.09.1993 08.09.1993 10.09.1993 11.09.1993 12.09.1993 13.09.1993 14.09.1993 15.09.1993 16.09.1993 18.09.1993	81°12,2'N 81°39,5'N 82°11,6'N 82°29,0'N 82°33,7'N 82°45,4'N 82°23,2'N 79°38,7'N 77°28,4'N 77°43,7'N 78°07,2'N 79°15,6'N 79°11,3'N 78°40,1'N 78°00,2'N 77°33,5'N 77°15,9'N	30°34,9'E 30°15,2'E 34°29,9'E 37°42,9'E 39°18,9'E 40°12,2'E 40°54,9'E 130°33,0'E 125°54,1'E 125°45,8'E 125°02,6'E 122°53,4'E 119°54,3'E 118°43,5'E 118°33,5'E 118°25,8'E 118°31,8'E	2,60-2,80 2,60-2,70 2,50 3,50-3,75 3,20 1,90-2,00 0,45-1,30 0,30-1,00 1,00-1,60 1,20-1,60 1,60-2,20 1,00-1,70 1,80-1,90 1,20-1,40 2,20-2,50 1,60 1,20-1,50	U I-C U I-C R IV-B U I-A U I-A U I-B R II / R IV-A / R IV-B U I-E / U III-C U III-A U I-C U I-C U III-B U I-A / U III-C / R I U II U I-B / R II U I-D U III-B
<u>Franz-Josef-Land</u> 10.08.1994 13.08.1994 14.08.1994 14.08.1994 14.08.1994 16.08.1994 16.08.1994 17.08.1994 18.08.1994 18.08.1994 19.08.1994 19.08.1994 19.08.1994 23.08.1994	80°19,6'N Buktha Tikhaja, Hooker-Insel	52°41,3'E	4,00 1,50-1,80 0,20 1,20 1,00 0,10-1,00 0,50-1,00 2,00-2,20 0,15-0,20 1,60 2,00 0,50-0,70 0,50-0,60 1,30	U III-B / R III-A U III-A / R III-A U III-B / R III-A U II / R III-A U III-C / R III-B U III-B / R III-A U II / R III-B U II / R III-A U III-C / R III-A U II / R III-A U II / R III-A U I-E / R III-A U I-A / R III-A U III-A / R III-B

3.3.4 Abiotische und biotische Faktoren

Abiotische Faktoren

Folgende abiotische Faktoren wurden untersucht: Temperatur, Salzgehalt sowie Licht- und Strömungsverhältnisse unter dem Eis.

Die in Eisnähe gemessenen Wassertemperaturen lagen stets unter 0°C und unterschieden sich nur wenig voneinander (Tab. 3.8).

Die direkte Messung des Salzgehaltes unmittelbar an der Eisunterseite war während der Fahrtabschnitte ARK IX/1a und ARK IX/4 nicht möglich (s. Kap.3.2.4). Schlieren, welche mit Hilfe des UW-Videosystems „ELSE“ unter dem Eis beobachtet wurden, deuten jedoch darauf hin, daß unter dem Eis eine Wasserschicht mit reduziertem Salzgehalt existierte. Die Stärke dieser Schicht reichte von einigen Millimetern bis zu ca. 50 cm. Die in Tabelle 3.8 wiedergegebenen Salzgehalte aus der Framstraße, der Barentssee und der Laptevsee basieren auf regulären Messungen der Oberflächenwasserschicht durch FS „Polarstern“. Sie bieten einen Überblick der dort herrschenden Salinitätsverhältnisse.

Wasserschichten mit stark reduziertem Salzgehalt wurden während der Arbeiten vor Franz-Josef-Land nicht festgestellt. Der Salzgehalt betrug in diesem Gebiet 31-35 PSU.

Tab. 3.8: Temperatur und Salzgehalt der Untereis-Wasserschicht in den verschiedenen Untersuchungsgebieten. Die mit * versehenen Angaben sind reguläre Daten von FS „Polarstern“ und beruhen auf Messungen des Oberflächenwassers während des Eisbrechens. MW - Mittelwert, Stabw - Standardabweichung.

Expedition	Zeitraum	Temperatur (°C)	Salzgehalt (PSU)
		MW ± Stabw. {Min; Max}	MW ± Stabw. {Min; Max}
Fram Straße	08. - 23.03. 93	-1,71 ± 0,08 {-1,64; -1,81}	* 33,61 ± 0,62 {33,12; 34,09}
Barentssee	12. - 19.08. 93	-1,50 ± 0,10 {-1,67; -0,78}	* 31,96 ± 1,99 {19,47; 33,71}
Laptevsee	03. - 18.09. 93	-1,49 ± 0,20 {-1,75; -0,33}	* 32,45 ± 1,02 {27,05; 33,61}
Franz-Josef-Land	10. - 23.08. 94	-1,62 ± 0,13 {-1,57; -1,68}	33,24 ± 1,14 {31,00; 35,00}

Wie Beobachtungen während des Tauchens und UW-Videoaufzeichnungen (mit „ELSE“) zeigten, waren die Lichtverhältnisse unter dem Meereis der Arktis sehr variabel. Generell wurde die Helligkeit unter dem Eis durch die Eisdicke und Schneeauflage limitiert. Lokal jedoch ließen Schmelztümpel, Eislöcher, Risse und Spalten relativ viel Licht an die

Eisunterseite dringen. Besonders Mulden und trichterartige Vertiefungen können dabei eine lichtleitende Wirkung besitzen. Sehr gute Lichtverhältnisse fanden sich an Schollenrändern, die häufig direkter Sonneneinstrahlung ausgesetzt waren. Eine besondere Rolle kam Eisbergen zu, da sie aufgrund ihrer Größe und Eisstruktur (Süßwassereis) inmitten der Meereisschollen wie Lichtleiter wirkten.

Die Strömungsverhältnisse unter dem Meereis wurden nur indirekt untersucht. Anhand von Driftfauna (Ctenophora, Copepoda) und Driftflora (Algen-Aggregaten) wurde beobachtet, daß die Strömung unter dem Eis nicht laminar verläuft, sondern weitestgehend dem Relief der Eisunterseite folgt. So kam es an trichterartigen Vertiefungen und Mulden meist zu Verwirbelungen. An Stellen mit untergeschobenen Schollenresten waren dagegen vertikale Bewegungen des Wasserstromes zu erkennen. Enge Tunnel und überflossene Eisspalten verursachten häufig eine Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit.

Biotische Faktoren

Bei der Analyse der biotischen Faktoren im Lebensraum Meereis wurden die Meiofauna, die Driftfauna sowie die Eis- und Driftflora in die Betrachtungen einbezogen.

Von der Eis-Meiofauna wurden nur die größeren und optisch (Binokular) relativ leicht erkennbaren Vertreter untersucht. Da die Bestimmung dieser eisassoziierten Arten ausgesprochen schwierig bis unmöglich war, wurde nur eine grobe systematische Einordnung vorgenommen. An der Eisunterseite und in Detritus-Algen-Aggregaten (s.u.) fanden sich in erster Linie Vertreter der Muschelkrebse (Ostracoda), Strudelwürmer (Turbellaria), Rädertiere (Rotatoria), Fadenwürmer (Nematoda) und verschiedene Entwicklungsstadien (Nauplien) calanoider und harpacticoider Ruderfußkrebse (Copepoda).

Mehrstündige Beobachtungen mit dem UW-Videosystem „ELSE“ erlaubten eine Analyse der Untereis-Driftfauna. Auch hier war nur eine grobe systematische Einordnung möglich. In unmittelbarer Eisnähe wurden Vertreter folgender Tiergruppen registriert: zwei Arten von Rippenquallen (Ctenophora - wahrscheinlich *Beroe cucumis* und *Mertensia ovum*), Pfeilwürmer (Chaetognatha), Flügelschnecken (Pteropoda - *Limacina sp.*) und Ruderfußkrebse (Copepoda - *Calanus spp.*).

Die Flora bestand einerseits aus verschiedenen Algenarten, die direkt auf der Eisunterseite wuchsen. Andererseits wurden Aggregate aus Algen und abgestorbenem organischem Material (Detritus) gefunden, welche in unmittelbarer Eisnähe vorbeidrifteten oder in Eisvertiefungen Ansammlungen bildeten.

Bei den unmittelbar auf dem Eis wachsenden Algen handelte es sich hauptsächlich um verschiedene Arten von Kieselalgen (Diatomeen). Diese Algen kamen an allen Typen von Eisunterseiten vor, doch war die Besiedlungsdichte von Scholle zu Scholle sehr variabel. Eine generelle Korrelation zwischen der Rauheit des Eises und der optisch erkennbaren Diatomeendichte bestand nicht. Besonders häufig waren Diatomeen jedoch an scharfkantigen Erosionsspitzen von relativ stark zerklüfteten Eisunterseiten und an den Außenkanten von Eislöchern zu finden. Dort bildeten sie teilweise Fäden von mehreren Zentimetern Länge. Solche Algenfäden bis zu 10 cm Länge und etwa 0,2 - 0,4 cm Breite wuchsen auch an vertikalen Eiswänden und in Eiskanälen zwischen untergeschobenen Schollenresten.

Oftmals gab die Färbung der Eisunterseite Hinweise auf das Vorhandensein von Eisalgen. Die Palette der Farben reichte in Abhängigkeit von der Art und Masse der Algen von schwach gelblich über kräftig grün bis hin zu dunkelbraun. Durch den ungleichmäßigen Bewuchs wirkten die Schollenunterseiten marmoriert und erweckten den Eindruck von „schmutzigem“ Eis. An der Eisunterseite einer Scholle vor Franz-Josef-Land wurde aber auch ein gleichmäßig dicker (ca. 1 mm) und in sich geschlossener gelblich-grüner Diatomeenrasen gefunden. Schollenränder wiesen in Oberflächennähe vielfach Einschlüsse von kleinen Algenklümpchen auf.

Unter dem arktischen Meereis fanden sich neben den dort wachsenden Algen noch Detritus-Algen-Aggregate, im folgenden kurz DAA genannt. Diese waren Zusammenballungen aus abgestorbenem organischem Material (Detritus) und noch lebenden Algen (meist Diatomeen). Der Durchmesser dieser gelblichen bis braunen Aggregate reichte von 1 bis 100 mm. Diese DAA trieben oft wenige Zentimeter entfernt von der Eisunterseite oder „rollten“ unter den Eisschollen.

War die Eisunterseite strukturiert, so blieben DAA gewöhnlich in Eislöchern und -mulden hängen. An Stellen, die im Strömungsschatten lagen, waren meist größere DAA-Ansammlungen zu finden. Besonders an Schollenrändern zeigte sich, daß diese DAA oftmals im Meereis einfroren. In Tümpeln an der Schollenoberseite wurden durch Schmelzprozesse freigesetzte DAA nachgewiesen.

Wie Aufnahmen mit dem UW-Videosystem „ELSE“ zeigten, waren die Ansammlungen von DAA nicht sehr stabil. Schon geringe Veränderungen der Strömungsrichtung oder ein Drehen der Eisscholle zerstörten diese Ansammlungen und entfernten sie aus Eislöchern und -mulden. Eine Ausnahme bildeten tiefe, enge Löcher an der Eisunterseite. Aus diesen wurden die DAA durch die Strömung nicht mehr herausgespült (Abb. 3.18).

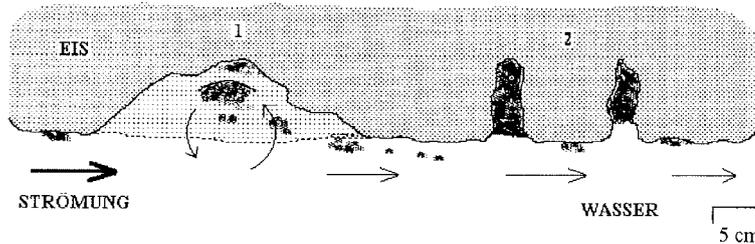


Abb. 3.18: Detritus-Algen-Aggregate in Mulden (1) und engen tiefen Löchern (2) an der Eisunterseite.

Bei den Formen der Ansammlungen von Eisalgen und DAA ließen sich prinzipiell folgende Typen charakterisieren:

- „schmutzige“ Stellen
- unregelmäßige Löcher mit „schmutzigem“ Rand
- tiefe enge Löcher mit DAA
- DAA in muldenartigen Vertiefungen im Eis

„Schmutzige“ Stellen waren Ansammlungen intakter Eisalgen, die im Zentrum einen dichteren Bewuchs als an der Peripherie aufwiesen (\varnothing 0,5-5 cm).

Unregelmäßige Löcher (\varnothing 2-10 cm) mit „schmutzigem“ Rand wiesen im Inneren keine DAA auf, zeigten aber ein Eisalgenvorkommen am unmittelbaren Lochrand.

Tiefe enge Löcher (\varnothing 3-8 cm; Tiefe 8-20 cm) mit einem nahezu gleichförmigen Eisrand enthielten im Inneren DAA. Am Lochrand war nur ein schwaches Eisalgenvorkommen zu erkennen.

In muldenartigen Vertiefungen ($\varnothing > 8$ cm) fanden sich an den tiefsten Stellen meist DAA, die jedoch häufig bei Änderung der Strömungsverhältnisse fortgespült wurden. Innerhalb der Mulden waren vielfach auch „schmutzige“ Stellen zu finden.

Abbildung 3.19 soll die vier oben genannten Strukturen im Schema veranschaulichen.

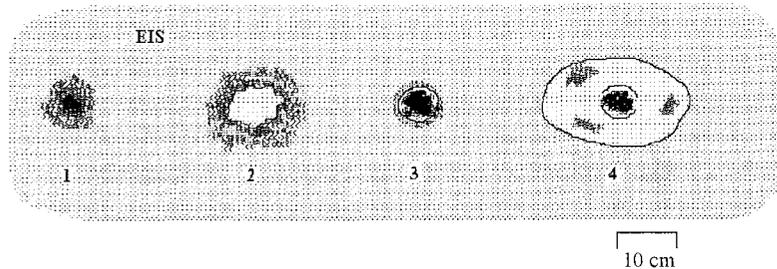


Abb. 3.19: Typen von Eisalgen- und DAA-Ansammlungen an der Eisunterseite (Schema, Aufsicht). 1- „schmutzige“ Stelle (Eisalgen); 2- unregelmäßiges Eisloch mit Eisalgenwachstum am Rand; 3 - tiefes enges Eisloch mit DAA; 4- Eismulde mit DAA und Eisalgen.

3.3.5 Verhalten

Neben Morphologie, Physiologie, Fortpflanzung und Ernährung spielt besonders auch das Verhalten von Eisorganismen in der Anpassung an den Lebensraum Meereis eine wichtige Rolle. Beobachtungen im Freiland und unter Laborbedingungen sowie Experimente ermöglichten eine Analyse verschiedener Verhaltensweisen der einzelnen Amphipodenarten. Schwerpunktmäßig wurden hierbei Aktivitäts- und Ruhephasen, Motorik, zwischen- und innerartliches Interaktionsverhalten sowie fortpflanzungs- und ernährungsspezifisches Verhalten untersucht. Die Ergebnisse zum Fortpflanzungs- und Freßverhalten sind in den Kapiteln 4.2.3.1 und 5.2.2 aufgeführt und werden daher hier nicht dargestellt.

3.3.5.1 Aktivitäts- und Ruhephasen

Ziel dieser Untersuchungen war es, festzustellen, welche zeitlichen Verhältnisse zwischen den Aktivitäts- und Ruhephasen bei *Gammarus wilkitzkii* und *Onisimus nansenii* bestehen und ob diese Arten eine Rhythmik ihrer Aktivitätsphasen besitzen. Unter Ruhe werden in den hier durchgeführten Untersuchungen Phasen verstanden, in denen die Tiere ihren Aufenthaltsort nicht veränderten.

Insgesamt wurden 94 separate Videoaufzeichnungen über insgesamt 87 Stunden vom Verhalten der Aquarientiere gemacht. Die Dauer der einzelnen Beobachtungen umfaßte Zeitspannen von 1 bis 24 Stunden. Beobachtet wurden sechs Individuen von *G. wilkitzkii* und neun von *O. nansenii*.

G. wilkitzkii war bei Zusammenfassung aller gemessenen Aktivitätsphasen (ohne Einbeziehung des 24 h-Versuchs) in 7,9 % der Gesamtbeobachtungszeit aktiv. Die Ruhezeit überstieg somit die Aktivzeit um das 12-fache. Im Vergleich dazu waren die Tiere im 24 h-Versuch nur in 1,6 % der Zeit aktiv. Die längste ununterbrochene Ruhephase eines Tieres betrug annähernd 12 Stunden.

Die Ergebnisse zeigen, daß *G. wilkitzkii* den größten Teil seiner Zeit ruhend verbrachte. Die Dauer der Aktivitäts- und Ruhephasen unterlag großen Schwankungen und ließ keine Regelmäßigkeit erkennen (Tab. 3.9).

Tab. 3.9: Dauer der Aktivitäts- und Ruhephasen von *G. wilkitzkii* unter Laborbedingungen (Zeitangaben in Sekunden). Stabw - Standardabweichung.

		Dauer (s) von Aktivitäts- und Ruhephasen		
		Mittelwert \pm Stabw.	Minimum	Maximum
		<u>1 bis 10 h Aufzeichnungen</u>		
Aktivphasen		78,4 \pm 89,2	3	758
Ruhephasen		585,2 \pm 1685,3	2	15998
		<u>24 h-Aufzeichnung</u>		
Aktivphasen		81,2 \pm 89,5	2	472
Ruhephasen		3698,4 \pm 8547,4	5	42847

O. nansenii war bei Zusammenfassung aller registrierten Aktivitätsphasen (ausgenommen den 24 h-Versuch) in 21,2 % der gesamten Beobachtungszeit aktiv. Die Zeit der Ruhephasen überstieg die aktiver Bewegungen somit um das ca. 5-fache. Sowohl die Dauer der Ruhephasen als auch die der Aktivphasen war starken Schwankungen unterworfen, eine Periodizität der Aktivität ließ sich nicht erkennen.

Von den vier während des 24 h-Versuchs noch lebenden *O. nansenii* blieben zwei während der gesamten Zeit gänzlich ohne Bewegung, die beiden anderen zeigten mit 0,5 % nur eine geringe Aktivität (Tab. 3.10).

Tab. 3.10: Dauer der Aktivitäts- und Ruhephasen von *O. nanseni* unter Laborbedingungen (Zeitangaben in Sekunden). Die Angaben zur 24 h-Aufzeichnung beziehen sich nur auf die Tiere, welche Aktivitäten zeigten. Stabw - Standardabweichung.

Dauer (s) von Aktivitäts- und Ruhephasen			
	Mittelwert \pm Stabw.	Minimum	Maximum
<u>1 bis 10 h Aufzeichnungen</u>			
Aktivphasen	526,7 \pm 873,5	2	6142
Ruhephasen	1162,0 \pm 2523,6	2	17398
<u>24 h-Aufzeichnung</u>			
Aktivphasen	76,7 \pm 39,7	37	116
Ruhephasen	93341,0 \pm 389,0	92952	93730

G. wilkitzkii und *O. nanseni* konnten oftmals kurze Zeit nach dem Bohren von Eislöchern an den Öffnungen beobachtet werden. Um festzustellen, ob dieses Verhalten in einer Phototaxis begründet liegt, wurde unter Laborbedingungen ihre Reaktion auf eine Lichtquelle getestet. Sowohl *G. wilkitzkii* als auch *O. nanseni* bewegten sich nach Einschalten des Lichtes auf dieses zu, zeigten also eine positive Phototaxis. Die Flohkrebse verblieben ruhend oder schwimmend nahe der Lichtquelle.

Laborbeobachtungen bei Dunkelheit ergaben, daß sowohl *G. wilkitzkii* als auch *O. nanseni* in dieser Zeit sehr oft aktiv waren und sich an der Eisunterseite oder frei schwimmend bewegten.

3.3.5.2 Motorik

Mit dem Meereis als schwimmendes Substrat sind für die unter dem Eis lebenden Organismen die Begriffe „unten“ und „oben“ vertauscht. Die physikalischen und morphologischen Eigenschaften des Eises (s. Kap.3.3.3 und 3.2.4) sowie spezifische abiotische und biotische Faktoren (s. Kap.3.3.4) können außerdem die Herausbildung spezieller Bewegungsabläufe erfordern, die ein Leben in dieser Umgebung ermöglichen. In diesem Kapitel sollen verschiedene Aspekte zur Motorik von Eismiphipoden betrachtet und analysiert werden.

Schwerpunktmäßig wurden dabei folgende Gesichtspunkte berücksichtigt:

- Festhalten am Eis
- Fortbewegung am Eis
- Putzen

Da *O. glacialis* kaum beobachtet und nicht lebend gehältert werden konnte, war für diese Art eine Analyse der genannten Muster nicht möglich.

- Festhalten am Eis

Das Festhalten von Amphipoden am Eis wurde anhand folgender Kriterien untersucht: allgemeine Körperlage zur Eisunterseite, eingenommene Körperhaltung, Extremitäten zum Anheften am Eis, Morphologie des Dactylus dieser Extremitäten.

Gammarus wilkitzkii

G. wilkitzkii nimmt an der Eisunterseite stets eine Lage ein, bei der die laterale Körperseite dem Eis zugewandt ist. An vertikalen Eiswänden bildet der Kopf immer den tiefstgelegenen Teil des Körpers (Abb. 3.20).

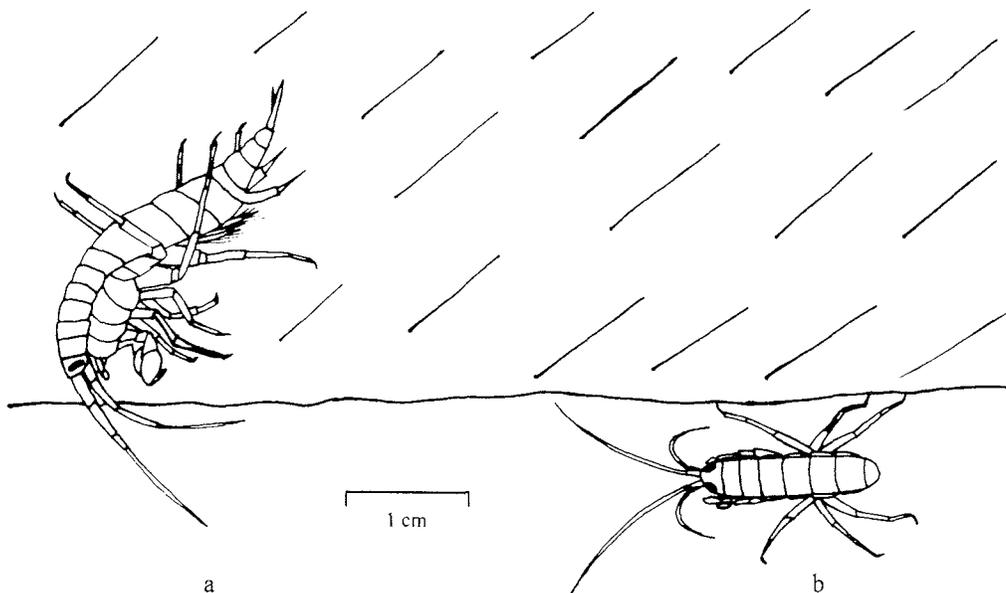


Abb. 3.20: Festhalteposition von *G. wilkitzkii* an Vertikalwänden (a) und an Eisunterseiten (b).

In Eisspalten sitzende Flohkrebse haben die Körperunterseite dem offenen Wasser zugewandt, von Tieren in Löchern und Kanälen sind meist nur Kopf und Antennen zu sehen. Der Körper ist in Ruhe gekrümmt, die Antennen leicht gebogen. Das Festhalten am Eis erfolgt mittels der Pereiopoden III bis V, wobei der Körper selbst keinen Kontakt zum Eis hat. In Eislöchern und -spalten krallt sich *G. wilkitzkii* mit den Pereiopodenpaaren III bis V sehr fest ins Eis hinein.

Die Pereiopodenpaare I und II werden unter dem Körper gehalten, während die Pereiopodenpaare III bis V seitlich vom Körper abstehen. Das Pereiopodenpaar III ist fast senkrecht nach oben gerichtet und überragt den Rücken etwa um die Hälfte seiner Länge. Zwischen Pereiopodenpaar I und III wird zum Körperende hin ein Winkel von 180° abgedeckt. Pereiopod IV liegt ungefähr bei 45° , Pereiopod V bei ca. 90° und Pereiopod II zwischen 175° und 180° . Der Dactylus ist kurz, stark gekrümmt und sehr spitz auslaufend. Bei den Pereiopodenpaaren I und II zeigt er unter einem Winkel von ca. 45° nach hinten außen. Bei den Pereiopodenpaaren III bis V ist er im rechten Winkel vom Körper weggerichtet. Der Winkel zwischen Dactylusspitze und Propodus beträgt bei allen Pereiopoden annähernd 90° (Abb. 3.21).

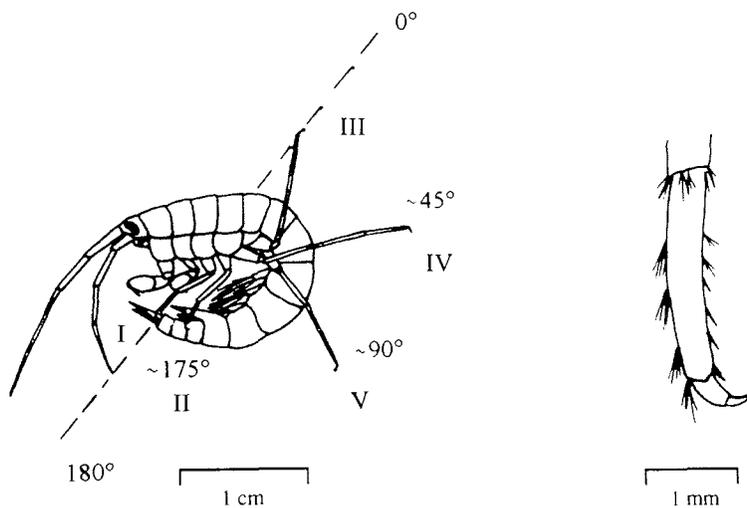


Abb. 3.21: Haltung der Pereiopoden I bis V und Morphologie des Dactylus von *G. wilkitzkii*.

Onisimus nanseni

Diese Amphipodenart wendet in Ruhestellung generell die Körperunterseite dem Eis zu. Nur an vertikalen Eiswänden heften sich diese Flohkrebse in seltenen Fällen auch mit einer Körperseite ans Eis. *O. nanseni* befindet sich immer sehr eng am Eis, klappt das Urosoma über die Pleopoden und dreht den auf diese Weise „kleingemachten“ Körper mit dem Kopfteil gegen die Strömung. Das Antennenpaar I wird stark abgespreizt (Abb. 3.22).

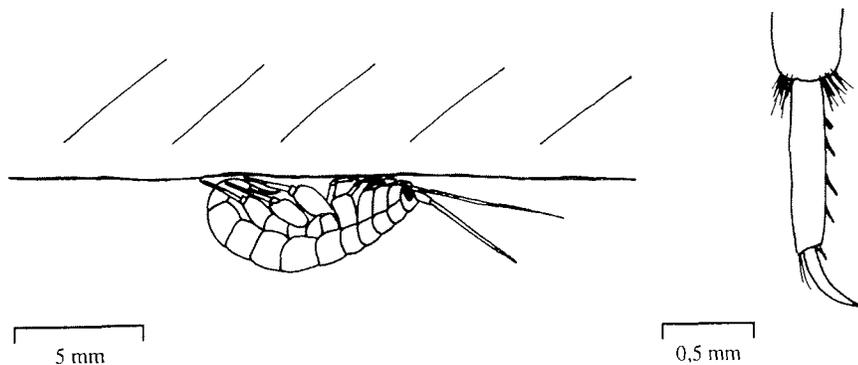


Abb. 3.22: Festhalteposition von *O. nanseni* an der Eisunterseite und Morphologie des Dactylus.

In Eislöchern, wo die Tiere selten angetroffen wurden, ist der Kopf in allen Fällen zur Öffnung gerichtet. Aufgrund des engen Kontaktes von *O. nanseni* mit der Eisunterseite konnte nicht festgestellt werden, mit welchen Pereiopodenpaaren sich diese Art festhält. An vertikalen Eiswänden wurde jedoch beobachtet, daß beim seitlichen Festhalten beide Pereiopoden eines Paares beteiligt sind. Alle Pereiopodenpaare werden vor der Bauchseite gehalten und stehen nicht vom Körper ab. Der Dactylus ist leicht gekrümmt, schmal und steht in einem Winkel von ca. 135° zum Propodus (Abb. 3.22). Bei den Pereiopodenpaaren I und II zeigt der Dactylus zum Körperende, bei Pereiopodenpaar III bis V dagegen in Kopfrichtung.

Apherusa glacialis

A. glacialis heftet sich auf ähnliche Weise wie *O. nanseni* an der Eisunterseite fest, d.h. die Rückenseite der Amphipoden ist immer dem offenen Wasser zugewandt. Das Urosoma wird an die Pleopoden geklappt und der so gekrümmte Körper eng ans Eis gezogen (Abb. 3.23). Die Tiere nehmen stets eine Stellung ein, die der Strömung den geringsten Widerstand bietet. Das Antennenpaar I wird abgespreizt und ist nicht gekrümmt. In kleinen Eislöchern und Solekanälen hat *A. glacialis* eine gestreckte Körperhaltung, wobei Kopf und Antennen immer

aus der Öffnung schauen. Anhand der durchgeführten Beobachtungen konnte nicht ermittelt werden, mit welchen Pereiopodenpaaren sich die Tiere am Eis festhalten. Alle Pereiopoden liegen direkt vor dem Bauch und stehen nicht zur Seite ab. Der Dactylus ist relativ kurz und dick und läuft sehr spitz aus. Bei den Pereiopodenpaaren I und II zeigt der Dactylus zum Körperende, bei Pereiopodenpaar III bis V dagegen zum Kopf. Der Winkel zwischen Dactylusspitze und Propodus beträgt ca. 90° (Abb. 3.23).

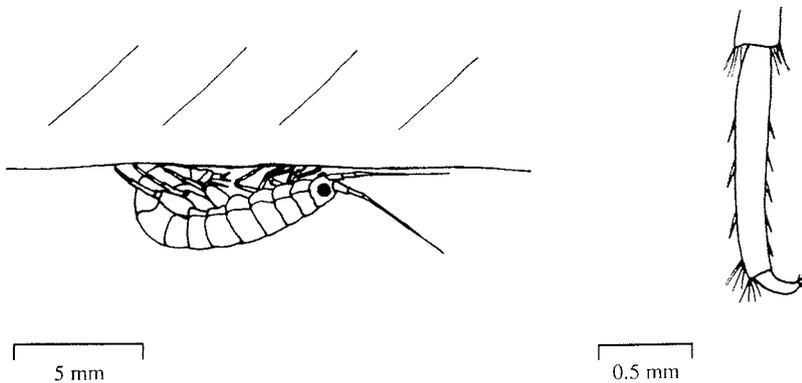


Abb. 3.23: Festhalteposition von *A. glacialis* an der Eisunterseite und Morphologie des Dactylus.

- Fortbewegung am Eis

Zur Beschreibung der Fortbewegung der Amphipoden am Eis wurden untersucht: Lage des Körpers beim Laufen und Schwimmen, Lauf- und Schwimmtechnik, Schwimgeschwindigkeit, Körperhaltung beim Schwimmen, Richtungsänderungen und Fluchtverhalten.

Gammarus wilkitzkii

Beim Laufen entlang der Eisunterseite nimmt *G. wilkitzkii* eine seitliche Körperstellung ebenso wie beim Festhalten ein. Dabei werden alle fünf Pereiopoden der zum Eis gerichteten Körperseite benutzt. Herrscht eine starke Gegenströmung, so wird ein permanenter Kontakt zum Eis gehalten und durch intensives Schlagen der Pleopoden ein zusätzlicher Vortrieb erreicht. Die Pleopodenpaare schlagen synchron, so daß die Vorwärtsbewegung der Tiere insgesamt ruckartig ist. Ein Laufen mit der Ventralseite zum Eis wurde bei *G. wilkitzkii* nicht beobachtet. Oftmals nutzt *G. wilkitzkii* bei der Fortbewegung am Eis auch eine Kombination aus Schwimmen und Laufen: Die Flohkrebse lösen sich maximal zehn Zentimeter von der

Eisunterseite, schwimmen ein Stück und heften sich dann wieder ans Eis. Laufen und Schwimmen wechseln so einander ab, wobei sowohl beim Schwimmen als auch beim Laufen die laterale Körperseite immer dem Eis zugewandt ist. Eine andere Art des Ortswechsels am Eis besteht darin, sich von der Strömung ca. 10-50 cm weit verdriften zu lassen und danach erneut ans Eis zu schwimmen.

Allmähliche Richtungsänderungen erfolgen meist aus dem Laufen heraus. Für größere Änderungen der Bewegungsrichtung (bis zu 180°) an der Eisunterseite oder in Solekanälen, rollen die Tiere ihren Körper so eng wie möglich zusammen und drehen sich über den Kopf nach hinten weg. Die Antennen sind dabei eng an den Körper gelegt, der Drehpunkt befindet sich in Höhe des Pereiopodenpaares III (Abb. 3.24). In Kanälen und Löchern mit sehr dünnem plättchenartigem Eis (< 1 mm) führen die Flohkrebse mehrfach vollständige Rückwärtsdrehungen durch.

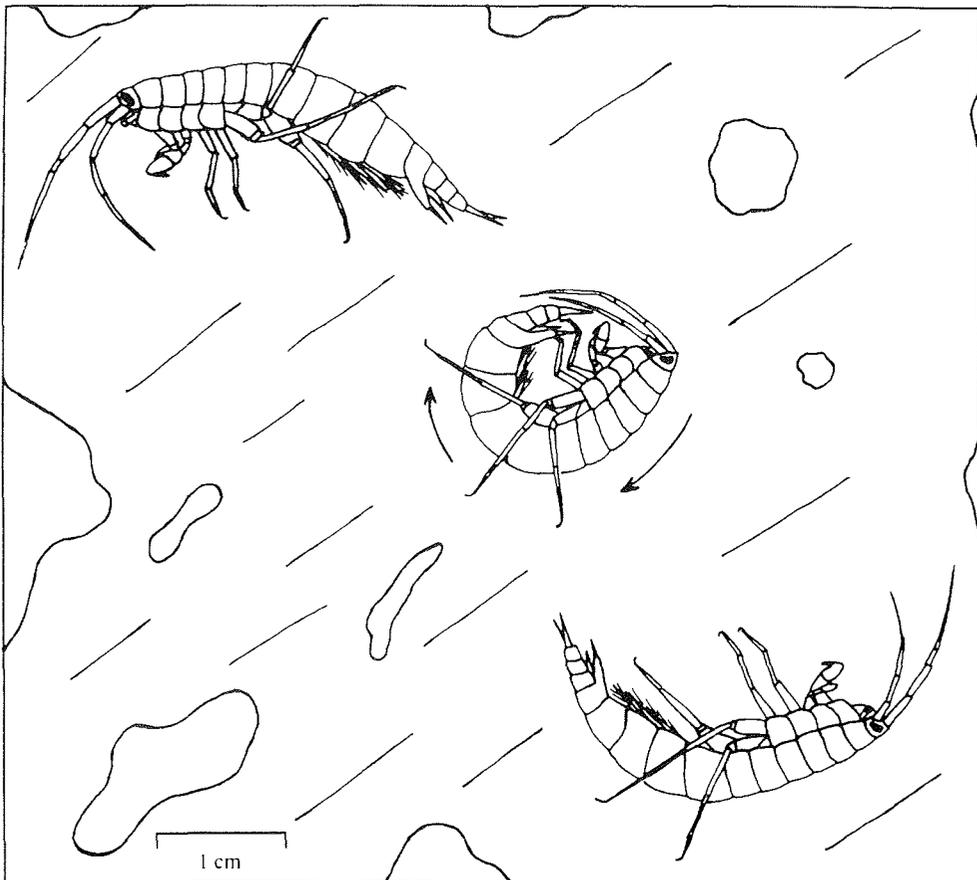


Abb. 3.24: Wendebewegung von *G. wilkitzkii* an der Eisunterseite.

Beim Schwimmen in größerer Entfernung (> 10 cm) zum Eis sind entweder der Rücken, die Ventralseite oder der Kopf der Eisunterseite zugewandt (Abb. 3.25). Zum Verlassen des Eises läßt sich *G. wilkitzkii* zunächst fallen und erst bei einigen Zentimetern Abstand zum Eis setzt eine intensive Pleopodenbewegung ein. Die Schlagfrequenz der Pleopoden beträgt bei ruhigem Schwimmen und ohne Strömung etwa zwei Schläge pro Sekunde, die Schwimgeschwindigkeit liegt bei 4 - 5 cm pro Sekunde. Bei Strömung erfolgt ein intensives Schlagen der Pleopoden und ein ruckartiges Krümmen des Urosomas.

Während des Schwimmens werden generell beide Antennenpaare gespreizt und die Gnathopoden I und II nach vorn gestreckt. Die Pereiopodenpaare I und II sind gekrümmt, die Pereiopoden III bis V stehen seitlich vom Körper ab.

Plötzliche Richtungsänderungen beim Schwimmen erfolgen, wenn die Amphipoden unerwartet Antennenkontakt mit irgend etwas haben und daraufhin flüchten. Ähnlich wie bei Richtungsänderungen am Eis (s.o.) krümmt sich *G. wilkitzkii* sehr schnell zusammen, zieht die Antennen an den Körper und vollführt die beschriebene Rückwärtsdrehung über den Kopf. Bei Störung in Löchern und Solekanälen läßt sich *G. wilkitzkii* in eng eingerollter Körperhaltung aus den Löchern herausfallen und völlig bewegungslos bis auf ca. einen Meter unter das Eis sinken. Dort öffnen sich die Tiere ruckartig aus dieser Haltung und schwimmen schnell an die Eisunterseite zurück.

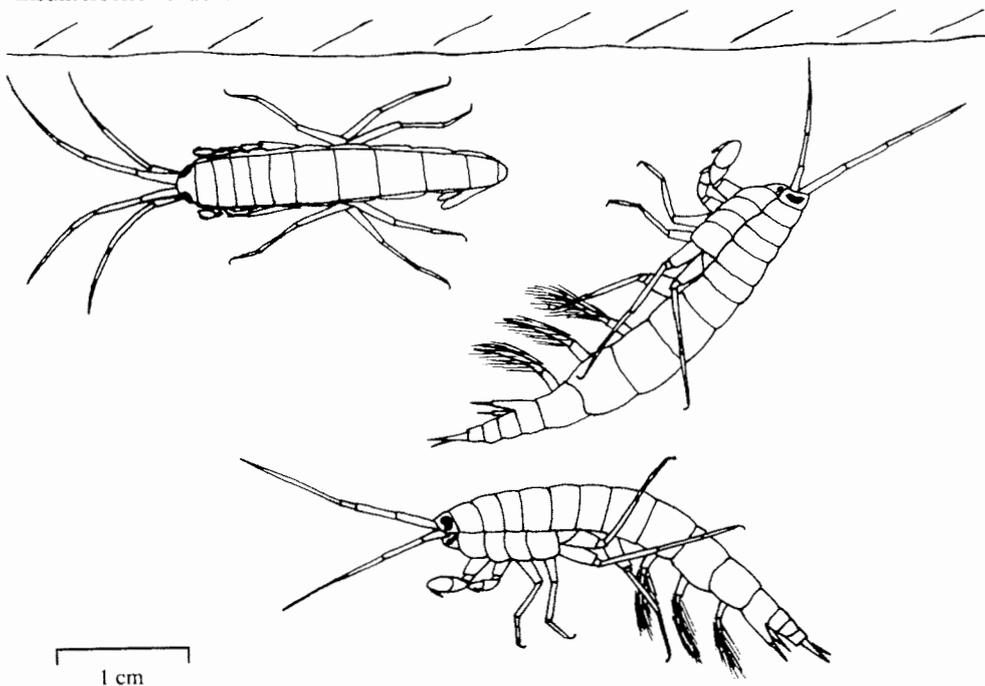


Abb. 3.25: Verschiedene Schwimmhaltungen von *G. wilkitzkii*.

Onisimus nanseni

Beim Laufen an der Eisunterseite bewegt sich *O. nanseni* im Vergleich zu *G. wilkitzkii* nur sehr langsam vorwärts, wobei die Bauchseite stets dem Eis zugewandt ist. Die zurückgelegten Entfernungen betragen meist nur wenige Zentimeter. Das Urosoma bleibt an den Hinterkörper geklappt, der Abstand des Körpers zum Eis ist immer sehr gering. Spontane Richtungsänderungen am Eis oder ein völliges Drehen um Körperachsen wurden bei *O. nanseni* nicht beobachtet.

Bei starker Strömung nutzen die Tiere zur Fortbewegung an der Eisunterseite eine Kombination aus Schwimmen und Laufen. *O. nanseni* schwimmt dabei ca. 7 - 8 cm gegen die Strömung, geht dann ans Eis und läuft ca. 1 - 2 cm. Danach setzt ein erneutes Schwimmen ein. Ein Driften mit der Strömung wurde bei dieser Art nicht beobachtet.

Beim Schwimmen hat *O. nanseni* stets den Rücken der Eisunterseite zugewandt, der Vortrieb wird durch das Schlagen der Pleopoden erzeugt. Der Körper ist fast gestreckt, wobei der Kopf leicht nach oben zeigt (Abb. 3.26). Die Antennen werden stark abgespreizt, das Antennenpaar I nach oben, die Antennen II nach unten. Außer den Pleopoden sind alle Gliedmaßen eng an den Körper gezogen. Berühren die Antennen das Eis, werden die Gnathopoden und Pereiopoden nach vorn geschoben und so das Festhalten am Eis vorbereitet.

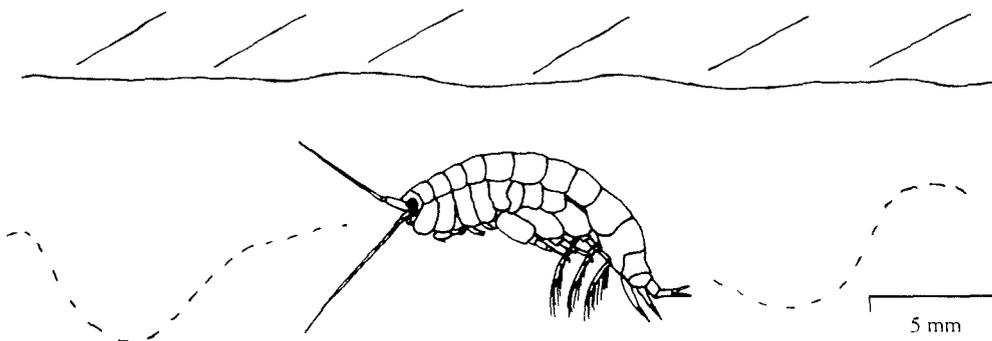


Abb. 3.26: Schwimmhaltung von *O. nanseni* unter dem Meereis.

Vom Eis stoßen sich die Flohkrebse kräftig mit dem zuvor eingeklappten Urosoma ab. Ohne Strömung schwimmt *O. nanseni* geradlinig, bei Strömung jedoch entlang einer in der vertikalen Ebene ausgerichteten sinusförmigen Linie (Abb. 3.26). Werden Duftstoffe von Ködern wahrgenommen, folgen die Tiere einer in der horizontalen Ebene ausgerichteten sinusförmigen Linie (s. Kap.5.2.2). Die ungestörte Schwimmggeschwindigkeit beträgt 3 - 4 cm pro Sekunde, die Pleopoden werden dazu drei bis vier Mal geschlagen. Eine Richtungsänderung vor

Hindernissen erfolgt fließend aus der Schwimmbewegung heraus. Dazu drehen die Tiere stets nach oben ab und beschreiben eine enge 180°-Kurve (Rückwärtsrolle). Bei Störungen am Eis läßt sich *O. nanseni* ähnlich wie *G. wilkitzkii* in gekrümmter Körperhaltung völlig bewegungslos vom Eis fallen. Nach ca. einem Meter schwimmt sie wieder zügig an die Eisunterseite zurück.

Apherusa glacialis

Ebenso wie *O. nanseni* läuft *A. glacialis* nur sehr langsam und über Entfernungen von wenigen Zentimetern an der Eisunterseite entlang. Dabei läßt sich ein gewisser Bewegungsrhythmus erkennen: Die Tiere laufen zuerst etwa einen Zentimeter, verharren einige Minuten in Ruhe und laufen dann weiter. Das Urosoma ist genau wie in der Ruhelage beim Laufen am Eis unter den Körper gezogen, der Abstand zur Eisunterseite ist auf ein Minimum reduziert. Richtungsänderungen erfolgen nur während des langsamen Laufens. Vollständige Drehungen um Körperachsen wurden nicht beobachtet.

Zur Überwindung größerer Abstände wechselt auch diese Amphipodenart zwischen Schwimmen und Laufen am Eis. Die geschwommenen Entfernungen betragen ca. 10 - 30 cm, die durch Laufen zurückgelegten Strecken an der Eisunterseite etwa 1 cm. Ein Driften mit der Strömung ist bei dieser Art nicht zu beobachten.

A. glacialis schwimmt unter dem Eis immer auf dem Rücken, d.h. mit dem Bauch zur Eisunterseite (Abb. 3.27). Der Vortrieb erfolgt durch schnelles und rhythmisches Krümmen der hinteren Körperhälfte. Da die Flohkrebse sehr schnell schwimmen, konnte nicht festgestellt werden, ob die Pleopoden an der Schwimmbewegung teilhaben. Gnathopoden, Pereiopden sowie Antennen I und II werden beim Schwimmen eng an die Körperunterseite angelegt. *A. glacialis* erwies sich von allen drei untersuchten Eisamphipodenarten als die schnellste. Genaue Angaben zur Schwimgeschwindigkeit und zur Änderung der Bewegungsrichtung können an dieser Stelle nicht gemacht werden, da diese Art nicht gehältert werden konnte und sich für Beobachtungen in situ zu schnell bewegte. Bei Störungen am Eis stoßen sich die Tiere kräftig vom Eis ab (untergeklapptes Urosoma) und flüchten aktiv schwimmend bis zu drei Meter tief ins offene Wasser; danach steigen sie wieder zur Eisunterseite auf.

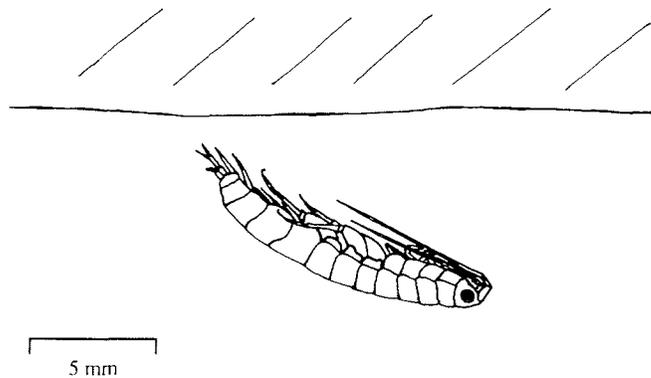


Abb. 3.27: Schwimmhaltung von *A. glacialis* unter dem Meereis.

- Putzen

Von den zwei unter Laborbedingungen gehälterten Eisamphipodenarten (*G. wilkitzkii*, *O. nansenii*) wurde nur bei *G. wilkitzkii* das Putzen als Verhaltensmuster beobachtet.

Für die Untersuchung der Putzaktivität von *G. wilkitzkii* wurden von verschiedenen Individuen insgesamt 13 Videoaufzeichnungen zwischen 3 und 307 Minuten Dauer gemacht. Kontinuierliche Aufnahmen über festgelegte längere Zeitspannen waren nicht möglich, da die Tiere oftmals den gefilmten Bereich am Eis verließen.

Die Flohkrebse verwenden etwa ein Fünftel (21,7 %) der Zeit während ihres Sitzens am Eis für das Putzen verschiedener Körperteile. Putzdauer und zeitlicher Abstand zwischen den einzelnen Putzphasen besitzen nur eine geringe individuelle Schwankungsbreite. (Tab. 3.11; Abb. 3.28).

Tab. 3.11: Putzdauer und zeitlicher Abstand zwischen den Putzphasen von *G. wilkitzkii* unter Laborbedingungen (Zeitangaben in Sekunden). Stabw - Standardabweichung.

	Mittelwert \pm Stabw.	Minimum	Maximum
Dauer der Putzphasen (s)	25,2 \pm 9,5	17	24
Zeitlicher Abstand zwischen den Putzphasen (s)	80,2 \pm 25,9	33	131

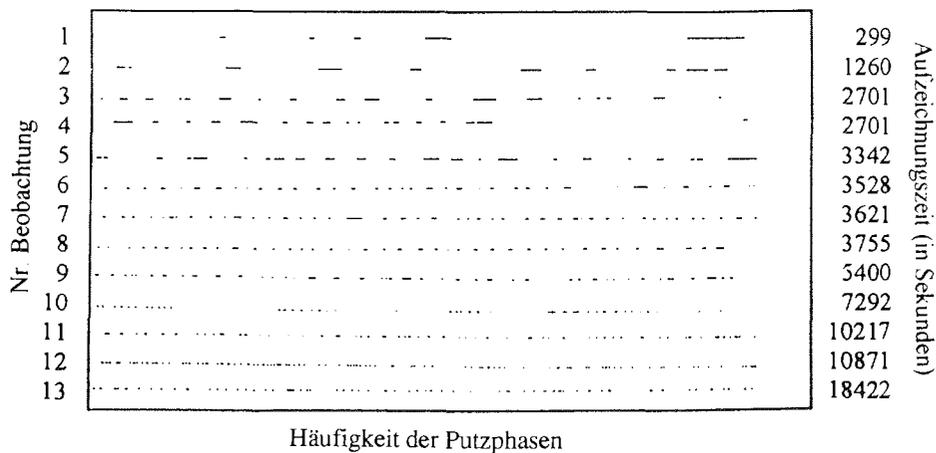


Abb. 3.28: Grafische Darstellung der Putzsequenzen bei Einzelindividuen ($N_{ind} = 6$) von *G. wilkitzkii* (Zeitangaben in Sekunden).

Das Putzen beginnt immer mit kurzen Bewegungen der Mandibeln und Maxillen. Die Antennen I und II werden dann an beiden Gnathopodenpaaren abgestreift. Im weiteren Verlauf werden mehrmals (zwei bis fünf Mal) die nicht zum Festhalten benutzten Pereiopoden, die Uropoden I bis III und die Antennen I und II mit den Gnathopoden abgestreift. Manchmal werden auch die Pereiopoden und Antennen direkt an den Mundwerkzeugen vorbeigeführt. Zur Reinigung der Uropoden wird der hintere Teil des Körpers stark nach vorn gebogen. Während und nach dem Putzvorgang säubern die Tiere ihre Gnathopoden mehrfach mit den Maxillen und Mandibeln. Intensive Bewegungen der Maxillen und Mandibeln am Ende jeder Putzphase lassen die gegenseitige Reinigung dieser Mundwerkzeuge erkennen.

3.3.5.3 Inner- und zwischenartliches Verhalten

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten vier Arten arktischer Eisamphipoden waren am Meereis stets gemeinsam auf engem Raum zu finden. Dabei kam es sowohl zu kurzzeitigen Kontakten zwischen Individuen einer Art als auch verschiedener Arten. Die Beobachtungen dieser Interaktionen im Freiland und im Labor werden im folgenden Kapitel dargestellt. *O. glacialis* wurde nur sehr selten gefunden und nicht lebend gehältert und wurde deshalb nicht in diese Untersuchungen mit einbezogen.

Innerartliches Verhalten***Gammarus wilkitzkii***

Bei der Berührung zweier gleich großer Tiere stürzen diese meist sofort aufeinander zu und versuchen, sich gegenseitig mit den Gnathopoden zu ergreifen. Sie verhaken sich dabei zusätzlich mit ihren Pereiopoden, und es kommt mitunter zu heftigen „Kämpfen“. Diese sind von schnellen ruckartigen Körperkrümmungen der Flohkrebse charakterisiert. Nach weniger als einer Minute trennen sich die Tiere meist wieder und entfernen sich in verschiedenen Richtungen. Treffen zwei unterschiedlich große Individuen aufeinander, so versucht das größere Tier das kleinere mit den Gnathopoden am Rücken zu ergreifen und in eine praecopula-ähnliche Position zu bringen (s. Kap.4.2.3.1; 5.2.2). Aus einer solchen Position kann das kleinere Tier meist nicht von selbst entkommen, wird jedoch in der Regel nach einigen Minuten wieder losgelassen.

In seltenen Fällen reagieren die Amphipoden völlig ruhig bei Berührung mit Artgenossen. Nach einem kurzen Abtasten mit den Antennen trennen sich die Tiere wieder oder bleiben für einige Minuten nebeneinander sitzen.

Onisimus nanseni

Die Kontakte von *O. nanseni* mit Artgenossen verlaufen ohne auffällige Reaktionen. Die Tiere tasten sich kurz mit den Antennen ab und trennen sich dann wieder.

Apherusa glacialis

Individuen von *A. glacialis* können oft in einem Abstand von nur wenigen Millimetern zueinander beobachtet werden. Bei gegenseitiger Berührung tasten sich die Tiere mit den Antennen ab und entfernen sich anschließend wieder voneinander.

Zwischenartliches Verhalten***Gammarus wilkitzkii* - *Onisimus nanseni***

Bei *G. wilkitzkii* wurde sowohl im Labor als auch im Freiland beobachtet, wie Individuen von *O. nanseni* aktiv angegriffen und mit den Gnathopoden gepackt wurden. *O. nanseni* wird dann

in der Regel von *G. wilkitzkii* über längere Zeit herumgeschleppt und schließlich aufgefressen (s. Kap.5.2.2). Mitunter wird *O. nanseni* aber auch schon nach wenigen Minuten wieder losgelassen.

Am Eis sitzende *O. nanseni* reagieren in der Regel auf einen Kontakt mit *G. wilkitzkii*, indem sie sich in zusammengekrümmter Haltung sofort fallen lassen. In Einzelfällen jedoch reagieren sie nicht auf eine Berührung. Gelegentlich flüchten beide Arten nach Berührung auch spontan in verschiedene Richtungen.

Gammarus wilkitzkii* - *Apherusa glacialis

Bisweilen kam es vor, daß *G. wilkitzkii* auf eine Gruppe von *A. glacialis* traf und die Tiere mit seinen Antennen berührte. *A. glacialis* flüchtete stets sofort; eine Verfolgung durch *G. wilkitzkii* wurde nicht beobachtet.

Onisimus nanseni* - *Apherusa glacialis

Interaktionen zwischen diesen beiden Arten wurden nicht beobachtet.

3.4 Diskussion

Im ersten Teil der folgenden Diskussion werden die Methoden erörtert, die der Untersuchung von Eisstrukturen, dem Fang kryopelagischer Amphipoden und den Verhaltensstudien dieser Flohkrebse dienten (Kap.3.4.1). Im zweiten Teil werden die in Kap.3.3 dargestellten Ergebnisse inhaltlich diskutiert.

3.4.1 Methodendiskussion

3.4.1.1 Analyse von Eisunterseiten und Schollenrändern

Für die Untersuchung von Eisunterseiten und Schollenrändern sind aus der Literatur folgende Methoden bekannt: Fernabtastung unter Verwendung von Sidescan Sonar, indirekte Beobachtungen mittels Foto- und Videotechnik sowie direkte Beobachtungen während des Tauchens.

Sidescan-Sonargeräte (WADHAMS 1988, WADHAMS & DAVIS 1991) geben das grobe Profil von Eisunterseiten wieder (> 10 m), doch reicht ihre Auflösung nicht zur Analyse der Feinstruktur des Eises aus. Diese Geräte sind jedoch sehr geeignet, in Kombination mit anderen Methoden (Video, Foto, Tauchen) die Gesamtstruktur von Eisschollenunterseiten zu charakterisieren und sollten daher nach Möglichkeit in zukünftigen Untersuchungen eingesetzt werden. Da einerseits ein entsprechendes Gerät nicht zur Verfügung stand und andererseits das Hauptinteresse der Feinstruktur des Eises galt, wurden die Großstrukturen im Rahmen dieser Arbeit nicht eingehend untersucht.

Das UW-Videosystem „ELSE“ (s.Kap.3.2.2) erlaubte Videoaufzeichnungen durch Bohrlöcher hindurch. Auf diese Weise war es möglich, die Unterseite von Eisschollen in einem Radius von ca. 20 m an einer Vielzahl verschiedener Stellen auch während der oft recht kurzen Stationszeiten zu filmen. Damit konnte ein Großteil der Schollenunterseite analysiert und zu einem Gesamtbild zusammengefügt werden. „ELSE“ war allerdings nicht mit einem System zum Vermessen der Größen der gefilmten Objekte und Strukturen ausgestattet. Exakte Größenangaben fehlen daher. Der stationäre Betrieb des Kamerasystems machte ungestörte Beobachtungen der Bohrlochumgebung über längere Zeiträume hinweg möglich (PIKE & WELCH 1990), was besonders für Verhaltensstudien an Eisamphipoden von großer Wichtigkeit war.

Während des Tauchens ist eine direkte Untersuchung von Eisunterseiten und Schollenrändern möglich (LONNE & GULLIKSEN 1991a, MELNIKOV 1979). Einzelne Eisstrukturen wurden

sowohl registriert als auch vermessen und quantifiziert. Die Schollen konnten auf diese Weise großflächig analysiert und gezielt beprobt werden (s.Kap.3.4.1.2).

3.4.1.2 Fanggeräte

Die klassische Methode zum qualitativen Fang von Eisamphipoden ist die Verwendung von beköderten Reusen und Fallen (BARNARD 1959, KLAGES 1991). Durch die Entwicklung spezieller Pumpsysteme ist in den letzten Jahren auch ein gezieltes und quantitatives Absammeln dieser Tiere unmittelbar aus ihrem Lebensraum möglich geworden (AARSET & WILLUMSEN 1986, LONNE 1988).

Die Eisbedingungen in der Hocharktis können räumlich und zeitlich sehr variieren und erfordern eine Anpassung der zum Fang von Eisamphipoden verwendeten Geräte (s.Kap.3.2.1). Große Reusen und Fallen (z.B. Rundreusen) können nur ausgebracht werden, wenn freie Schollenränder vorhanden sind. Schmale Risse und Spalten im Eis sowie durchgeschmolzene Tümpel und Bohrlöcher ermöglichen dagegen den Einsatz vieler kleiner Reusen und Fallen. Als besonders effektiv erweisen sich Bohrloch- und Röhrenreusen, da sie sehr schnell und leicht ausgebracht und somit auch bei kurzen Eisstationen eingesetzt werden können.

Ein wichtiger Aspekt für den Fang von Eisamphipoden ist auch das richtige Positionieren der Fanggeräte. Die herrschende Strömung sollte die Duftstoffe der Köder unter das Eis und nicht in Richtung eisfreies Wasser treiben. Die Reusen und Fallen sollten auch immer direkten Kontakt zur Eisunterseite haben, so daß die dort sitzenden Amphipoden die ausströmenden Duftstoffe genau lokalisieren und die Reusen- oder Falleneingänge leicht finden können (THURSTON 1990).

Nicht alle Arten von Eisamphipoden werden durch Köder angelockt. So wurde *Apherusa glacialis* nur selten in Reusen und Fallen gefunden. Aber auch der Fang sowohl dieser als auch einiger anderer Arten mittels Handnetz erwies sich als sehr zeitaufwendig und ineffektiv. Als wirksame Fangmethode für *A. glacialis* kommt daher nur die Verwendung einer Saugpumpe in Frage.

Reusen und Fallen geben zwar Aufschluß über das Vorkommen bestimmter Amphipodenarten, eine vollständige qualitative und quantitative Erfassung ist auf diese Weise aber nicht möglich. Quantitative Untersuchungen sind vor allem durch die Verwendung von autonomen Handsaugpumpen möglich, mit denen während des Tauchens Flächen quantitativ beprobt werden können. Mit Hilfe dieser Pumpen können auch Flohkrebse gesammelt werden, die sich tief ins Innere von Löchern und Solekanälen zurückgezogen haben (AARSET & AUNAAS

1987a, LÖNNE & GULLIKSEN 1991a). Nachteilig wirkt sich bei dieser Sammelmethode allerdings die Ausatemluft der Taucher aus, die ans Eis aufsteigt und dort eine Störung der Amphipodenfauna verursacht (CROSS 1982, GAMBLE 1984, LÖNNE & GULLIKSEN 1991b, VINOGRADOV & MELNIKOV 1980). Die Verwendung von Tauchgeräten mit geschlossenem Atemkreislauf könnte diesem Nachteil Abhilfe leisten.

3.4.1.3 Verhaltensuntersuchungen

Untersuchungen zum Verhalten von Eisamphipoden in situ sind sehr schwierig durchzuführen und oft nur über relativ kurze Zeiträume möglich. Die Hälterung unter Laborbedingungen ermöglicht es dagegen, die Tiere über längere Zeit unter kontrollierten Bedingungen zu beobachten. Veränderungen verschiedener Verhaltensmuster durch die Laborbedingungen sind jedoch nicht auszuschließen, auch wenn den Organismen eine längere Phase der Eingewöhnung zur Minimierung des Stressfaktors gegeben wird (KLAGES 1991).

Ein Problem bei den Untersuchungen zum Aktivitätsverhalten von Eisamphipoden lag in der Auswahl eines geeigneten Lichtregimes. Optimal wären die natürlichen Lichtverhältnisse und Tag-Nacht-Rhythmen, die zur entsprechenden Zeit in den Fanggebieten herrschen. Da diese aber nur schwer zu simulieren sind und kontinuierliche Messungen und Videoaufzeichnungen dabei nicht möglich sind, wurde deshalb ein 12- und 24-Stunden-Lichtregime gewählt und in dieser Zeit das Aktivitätsverhalten der Tiere studiert. Eine dauerhafte Beobachtung während totaler Dunkelheit (simulierte Polarnacht) war aus technischen Gründen (fehlende Infrarot-Videotechnik) nicht möglich.

Ergänzend zu den unter Laborbedingungen gemachten Beobachtungen zur Aktivität und Motorik und zum Interaktions-, Fortpflanzungs- und Freßverhalten wurden bei der Auswertung die Ergebnisse aus den in situ-Beobachtungen (UW-Videosystem „ELSE“, Tauchen) hinzugezogen und bei der Beurteilung der genannten Verhaltensweisen berücksichtigt.

3.4.2 Meereis als Lebensraum für Amphipoden

3.4.2.1 Artenspektrum, Abundanz und Biomasse

Durch die Anwendung neuer Fang- und Sammelmethode sowie den Einsatz von Tauchern konnte das Wissen über das Artenspektrum kryopelagischer Amphipoden in den letzten Jahrzehnten erweitert werden. Untersuchungen fanden sowohl in Schelfgebieten (AVERINTZEV 1993, BRADSTREET 1982, CAREY & BOUDRIAS 1987, CROSS 1982, GOLIKOV 1974, GRAINGER 1985, GRIFFITHS & DILLINGER 1981, GULLIKSEN 1984, GULLIKSEN & LÖNNE 1989, 1991, LÖNNE & GULLIKSEN 1991a,b,c, NEWBURY 1983, PIKE & WELCH 1990, WESLAWSKI 1994) als auch im zentralen Bereich der Hocharktis statt (BARNARD 1959, MELNIKOV 1984, 1989a,b, VINOGRADOV & MELNIKOV 1980).

In der Literatur wird häufig eine ökologische Unterscheidung der Eisamphipoden in autochthone und allochthone Arten vorgenommen. MELNIKOV (1989b) definiert Eisorganismen als autochthon, wenn sie permanent die Eisunterseite besiedeln oder in deren unmittelbarer Nähe zu finden sind. Allochthone Organismen befinden sich dagegen nur temporär an der Eisunterseite. Bei der Unterscheidung zwischen diesen ökologischen Gruppen werden von MELNIKOV (1989b) folgende Kriterien berücksichtigt:

Autochthone Eisorganismen

- Vorhandensein von Individuen beiderlei Geschlechts und aller Entwicklungsstadien an der Eisunterseite im Verlaufe eines ganzen Jahres
- Fehlen dieser Arten im Plankton
- permanente Wechselbeziehungen dieser Arten mit dem Eis während der Drift durch unterschiedliche Gebiete des Arktischen Ozeans

Allochthone Eisorganismen

- temporärer Aufenthalt verschiedener Arten am Eis während der Wachstums- und Fortpflanzungsphase zu unterschiedlichen Jahreszeiten
- Vorhandensein dieser Arten im Pelagial

Die Zuordnung einzelner kryopelagischer Amphipodenarten zur autochthonen oder allochthonen Fauna ist in der Literatur sehr widersprüchlich. MELNIKOV (1989a) gibt sieben Arten von Eisamphipoden als autochthon an: *Gammarus wilkitzkii*, *Apherusa glacialis*, *Onisimus nanseni*, *Gammaracanthus loricatus* Sabine, *Metopa* cf. *wiesei* Gurjanova, *Neopleustes* sp. und *Parathemisto libellula* Mandt. AVERINTZEV (1993) bezeichnet nur

G. wilkitzkii und *A. glacialis* als autochthon, wogegen GULLIKSEN & LÖNNE (1991) *G. wilkitzkii*, *A. glacialis*, *O. nansenii* und *Onisimus glacialis* als „echte“ Eisarten charakterisieren. GRIFFITHS & DILLINER (1981) wiesen *A. glacialis* und *O. glacialis* auch in größeren Wassertiefen nach, was darauf hindeutet, daß diese Arten in ihrem Lebenszyklus nicht immer ans Eis gebunden sein müssen, d.h. allochthon sind.

Das Wissen über die Biologie und Ökologie kryopelagischer Amphipoden ist noch sehr unzureichend. Für eine Einordnung der Amphipoden in die ökologischen Gruppen autochthon und allochthon fehlen offensichtlich noch entscheidende Grundkenntnisse. Deshalb halte ich an dieser Stelle eine solche Unterscheidung nicht für sinnvoll und habe darauf verzichtet.

Am Meereis der Arktis wurden insgesamt bisher etwa 15-20 Amphipodenarten gefunden. Die tatsächliche Artenvielfalt ist wahrscheinlich noch umfangreicher, da auch viele benthische Arten in arktischen Flachwassergebieten zeitweise das Meereis besiedeln oder ihre Jugendphase dort verbringen (CAREY 1985, MELNIKOV 1989a). Einzelne Arten sind in verschiedenen Eisgebieten der Arktis so zahlreich, daß man von Charakterarten sprechen kann. So stellt nach CAREY (1985) *G. loricatus* in geschützten Buchten und Lagunen der amerikanischen Arktis den typischen Vertreter der Eisamphipodenfauna dar, wogegen am Küsten-Festeis *Onisimus litoralis* dominiert. Befinden sich unter dem Festeis größere Wassertiefen, stellt *A. glacialis* den Hauptanteil der am Eis lebenden Amphipodenfauna. *G. wilkitzkii* und *A. glacialis* sind charakteristisch für mehrjähriges Meereis und erreichen dort ihre größten Dichten (GULLIKSEN 1984, GULLIKSEN & LÖNNE 1989, LÖNNE & GULLIKSEN 1991a,b,c, MELNIKOV 1978a,b,1989a,b).

Die vier im Rahmen dieser Arbeit (Kap.3.3.1) nachgewiesenen arktischen Amphipodenarten (*G. wilkitzkii*, *A. glacialis*, *O. nansenii*, *O. glacialis*) können alle als typische und weit verbreitete Vertreter der kryopelagischen Amphipodenfauna eingestuft werden (GULLIKSEN & LÖNNE 1989). Bei der Zusammenfassung der Fangergebnisse aus Reusen und Fallen aus den Untersuchungsgebieten Framstraße, Barentssee und Laptevsee dominierten zahlenmäßig jedoch nur zwei Arten: *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* (s.Tab 3.4 - Kap.3.3.1). Beide Arten lassen sich sehr gut durch tierische Köder auch aus größerer Entfernung anlocken. *A. glacialis* war zwar nur selten oder auch gar nicht in den Fanggeräten zu finden, doch schien diese Art aufgrund direkter Beobachtungen recht häufig zu sein. Die geringe Fangquote von *O. glacialis* weist entweder auf eine relative Seltenheit dieser Art in den genannten Untersuchungsgebieten hin, oder aber die Tiere lassen sich nur sehr schwer mittels Köder fangen (SCHANZ 1995). Letzteres würde auch das gänzliche Fehlen dieser Art in den Fängen der Winterexpedition (Framstraße, ARK IX/1a) erklären. *G. wilkitzkii*, *O. nansenii* und *A. glacialis* sind somit als dominante Arten in den genannten Untersuchungsgebieten

anzusehen. Unterschiede in der Individuenzahl innerhalb der Fänge sind methodisch begründet und lassen daher keine Aussage über die absolute Dominanz der einen oder anderen Art zu.

Da Reusen und Fallen keine umfassende qualitative und quantitative Analyse der Eisamphipodenfauna zulassen, wurde auf eine Betrachtung von Abundanz und Biomasse der vier Arten in den genannten Untersuchungsgebieten verzichtet.

Abundanz und Biomasse kryopelagischer Amphipoden wurden dagegen in der Tikhaja-Bucht vor Franz-Josef-Land auf der Grundlage von Fängen mit einer Handsaugpumpe bestimmt. Die mittlere Abundanz lag bei 420 Tieren/m², die mittlere Biomasse bei fast 11 g Feuchtgewicht/m². Entsprechende Angaben zur mittleren Abundanz aus anderen Untersuchungsgebieten fehlen in der Literatur oder können nicht mit meinen Ergebnissen verglichen werden. Für die mittlere Biomasse im Gebiet der Tikhaja-Bucht gibt AVERINTZEV (1993) einen Wert von 2,5-3 g Feuchtgewicht/m² an; CROSS (1982) ermittelte für das Festeis von Pond Inlet (Kanadische Arktis) eine mittlere Biomasse von 0,127 g Feuchtgewicht/m². Beide Angaben basieren allerdings ausschließlich auf Netzfängen (s.Kap.3.4.1.2) und sind dadurch sicherlich unterschätzt. GULLIKSEN & LÖNNE (1989) und LÖNNE & GULLIKSEN (1991c) ermittelten bei Probennahmen mit einer Handsaugpumpe in der Barentssee für ein- und mehrjähriges Eis mittlere Biomassen von 9,6 bzw. 8,3 g Feuchtgewicht/m². Diese Werte sind vergleichbar groß wie die hier ermittelten Ergebnisse. Sowohl in der Barentssee als auch in den Buchten und Fjorden von Franz-Josef-Land werden ein- und mehrjähriges Eis stets gemeinsam angetroffen. Ähnliche Eisbedingungen in den Gebieten können also eine mögliche Ursache dafür sein, daß vergleichbare Biomassen gefunden wurden. Die großen Unterschiede der mittleren Abundanz und Biomasse zwischen den einzelnen Probenstationen werden in Kapitel 3.4.2.2 zur kleinräumigen Verteilung ausführlich diskutiert.

Wie die Analyse der Häufigkeit des Vorkommens, der Abundanz und der Biomasse zeigte, erwies sich *G. wilkitzkii* als dominante Amphipodenart am Meereis der Tikhaja-Bucht. GULLIKSEN & LÖNNE 1989 und LÖNNE & GULLIKSEN (1991a,b,c) charakterisieren *A. glacialis* und *G. wilkitzkii* als häufigste kryopelagische Amphipodenarten in der Barentssee, wobei das Vorherrschen jeweils einer Art jahreszeitlich bedingt ist. Die Ursache für diesen jahreszeitlichen Wechsel in der Dominanz wird jedoch von den Autoren nicht diskutiert. Beide Arten zeigen auch Präferenzen gegenüber verschiedenen Eistypen - so dominiert an mehrjährigem Eis *G. wilkitzkii*, an einjährigem Meereis dagegen *A. glacialis*. Als Ursache für letzteres wird die hohe Mobilität von *A. glacialis* angeführt, die es dieser Art erlaubt, Neueis besonders schnell zu besiedeln (LÖNNE & GULLIKSEN 1991a). Die Dominanz von *G. wilkitzkii* am Meereis vor Franz-Josef-Land kann folgendermaßen erklärt werden: Im Verlaufe des Sommers findet aufgrund der Gezeiten ein starker Austausch des Meereises zwischen den

Inseln und dem offenen Meer statt. Mit dem aus der offenen Barentssee stammenden mehrjährigen Eis werden dadurch ständig neue Tiere herangeführt. Strandet Meereis oder beträgt die Wassertiefe weniger als einen Meter, verläßt *G. wilkitzkii* in großer Zahl das Eis und geht zu einer benthischen Lebensweise über (Kap.3.3.2). Wird dieser Flachwasserbereich mit Einsetzen der Eisbildung im Herbst unbewohnbar, so wandern die Flohkrebse vermutlich wieder ans Eis und erhöhen auf diese Weise die Individuendichte dort erheblich. Auch entläßt ein Großteil der Weibchen von *G. wilkitzkii* in den Sommermonaten die Jungtiere aus dem Marsupium (TZVETKOVA 1977, VINOGRADOV & MELNIKOV 1980), was sich in einem sprunghaften Anstieg der Abundanz widerspiegelt.

Quantitative Untersuchungen zur kleinräumigen Verteilung von Eisamphipoden in Bezug zur Eisstruktur (s.Kap.3.4.2.2) und in Abhängigkeit von der Entfernung zum Schollenrand wurden in bisherigen Arbeiten nicht durchgeführt. Angaben zur Besiedlungspräferenz bestimmter morphologischer Strukturen der Eisunterseite durch die verschiedenen Amphipodenarten sind in der Literatur meist rein beschreibend (GULLIKSEN 1984, LØNNE & GULLIKSEN 1991a,b, MELNIKOV 1989a).

Die Ergebnisse der Transekt-Proben (Abb. 3.14) lassen die Tendenz erkennen, daß sowohl mittlere Abundanz als auch Biomasse der Eisamphipodenfauna mit zunehmender Entfernung vom Schollenrand abnehmen. *G. wilkitzkii* war auf allen Transektpunkten dominant, mittlere Abundanz und Biomasse zeigen, daß diese Art bevorzugt den Schollenrand besiedelt. *A. glacialis* wies entlang der Transekte zwar eine relativ gleichmäßige Abundanz auf, doch deutet der signifikante Unterschied in der mittleren Biomasse zwischen dem Schollenrand und dem 10 m-Bereich darauf hin, daß jüngere Individuen randfernere Bereiche als Aufenthaltsort bevorzugen. Die höhere Abundanz und Biomasse bei *O. nansenii* und *O. glacialis* an der Eisunterseite im Gegensatz zum Schollenrand zeigen, daß diese Arten den Schollenrand eher meiden.

Im folgenden Kapitel sollen die Morphologie, die abiotischen und biotischen Bedingungen des Meereises diskutiert werden, bevor auf die Bedeutung dieser Faktoren für die räumliche Verteilung der einzelnen Amphipodenarten an verschiedenen Eisstrukturen näher eingegangen wird.

3.4.2.2 Meereismorphologie, abiotische und biotische Bedingungen sowie kleinräumige Verteilung kryopelagischer Amphipoden

Untersuchungen zur **Morphologie, Struktur und Dynamik arktischen Meereises** sind bisher fast ausschließlich auf der Grundlage von Flugzeug- und Satellitenbeobachtungen gemacht worden und geben somit keine Auskunft über dessen Feinstruktur (SHUCHMAN et al. 1987, UNTERSTEINER 1990). WADHAMS (1988) und WADHAMS & DAVIS (1991) führten auch Untersuchungen der Eisunterseiten von Bord eines Unterseebootes aus durch, doch lassen die dabei gewonnenen Ergebnisse nur Aussagen zur Untereisstruktur im mesoskalen Bereich (> 10 m) zu. Bisherige Arbeiten zur Feinstruktur der Eisunterseite beschränken sich meist auf oberflächliche Beschreibungen von Löchern, Kavernen, Spalten, Solekanälen usw. (MELNIKOV 1989a) oder unterscheiden nur zwischen rauhen und glatten Eisunterseiten (AVERINTZEV 1993, LÖNNE & GULLIKSEN 1991a). Diese Einteilung ist jedoch nicht ausreichend, wenn man die große Vielfalt von Eisunterseitentypen berücksichtigt.

Um die Eisunterseite und den Schollenrand als unmittelbaren Lebensraum der Amphipodenfauna charakterisieren zu können, muß eine kleinskalige Analyse der Feinstruktur des Eises unternommen werden. Im Rahmen dieser Arbeit wurde als Ergebnis einer solchen Analyse ein Schema zur Klassifizierung von Eisunterseiten und Schollenrändern erstellt (Tab. 3.5, 3.6). Dieses Schema basiert ausschließlich auf eigenen Beobachtungen in einem begrenzten Gebiet und kann daher keinen Anspruch auf absolute Vollständigkeit erheben. Es schafft jedoch die Möglichkeit, Grundtypen klar zu unterscheiden und diese mit Hilfe der Untertypen genauer zu beschreiben. Eine Zuordnung der Untertypen kann schwierig sein, da zwischen diesen, bedingt durch die Dynamik des Meereises, oft fließende Übergänge zu beobachten sind. Eine genaue Beschreibung der Eisstrukturen in Kombination mit anderen abiotischen und biotischen Faktoren ist jedoch unbedingt notwendig, um detaillierte Informationen zu den herrschenden Lebensbedingungen im jeweiligen Untersuchungsgebiet zu erhalten.

Bei der Entstehung verschiedener mikroskaliger Strukturen (0-2 m) an der Eisunterseite und am Schollenrand spielen unterschiedliche physikalische Prozesse eine Rolle. Löcher, Mulden, trichterartige Vertiefungen und Labyrinth entstehen infolge des Ausflusses von hochkonzentrierter Salzsole, die sich aufgrund von Gefrierprozessen innerhalb des Meereises bildet. Eiserhebungen dagegen sind die Folge von gefrierendem Süßwasser, welches sich in den Sommermonaten von der Eisoberfläche kommend unter das Meereis ergießt. Strömungen unter dem Eis sowie Schmelz- und Gefrierprozesse beeinflussen im weiteren Form und Größe

dieser Strukturen und sorgen insgesamt für eine sehr inhomogene und dynamische Eisstruktur (EICKEN 1994, WADHAMS 1988).

Auch im mesoskalen Bereich unterliegt das Meereis ständigen Veränderungen. Beim Zusammentreffen von Eisschollen entstehen Unterwasser-Preßeisrücken; intensive Schmelzprozesse an der Eisoberseite bedingen dagegen die Entstehung auch von Untereis-Schmelztümpeln (WADHAMS 1988). Meereis stellt somit kein starres Gebilde dar, sondern unterliegt ständigen Veränderungen. Mit diesen Veränderungen ändert sich auch fortlaufend die Einteilung einer Eisscholle innerhalb des Schemas zur Klassifizierung von Eisunterseiten und Schollenrändern. Das Schema kann also - bezogen auf eine Eisscholle - nur eine Momentaufnahme der Lebensbedingungen für Eisamphipoden liefern. Langfristige Klassifizierungen einer Meereisscholle sind aufgrund der genannten Dynamik nicht möglich.

Nicht nur die Morphologie des Eises ist für die Besiedlung durch Amphipoden von besonderer Bedeutung, sondern auch andere **abiotische Faktoren** spielen eine Rolle. In den Sommermonaten bilden sich Schmelztümpel auf der Eisoberseite, die bei fortschreitenden Schmelzprozessen ihren Inhalt unter das Eis ergießen. Dadurch kommt es zur Ausbildung einer ausgesüßten Wasserschicht unter dem Meereis. Der Salzgehalt dieser Schicht ist sehr gering und kann Minimalwerte von 1,5 PSU erreichen (EICKEN 1994). Krypipelagische Amphipoden sind also extremen Schwankungen des Salzgehaltes ausgesetzt und müssen daher in der Lage sein, mit dem auftretenden osmotischen Streß fertig zu werden. In umfangreichen Experimenten konnte von AARSET (1991), AARSET & AUNAAS (1987a,b,1990a,c) und GEORGE & PAUL (1970) nachgewiesen werden, daß sich *Gammarus wilkitzkii* und *Onisimus glacialis* ohne Probleme an einen Salzgehalt von minimal 3-4 PSU anpassen können. Eine Anpassungszeit von nur drei bis vier Stunden bei einer plötzlichen Veränderung des Salzgehaltes um 12 PSU zeigt, daß diese beiden Arten auch plötzlich auftretende stärkere Schwankungen tolerieren können.

Eine umgekehrte Situation der Salzgehaltsverhältnisse herrscht in den Wintermonaten unter dem Eis. Durch niedrige Temperaturen kommt es zu einem Meereis-Wachstum an der Unterseite der Schollen. Die entstehende hochkonzentrierte Salzsole verläßt das Eis durch Löcher und Kanäle, die auch von den Eisamphipoden bewohnt werden. Versuche an *G. wilkitzkii* haben gezeigt (AARSET 1991, AARSET & AUNAAS 1987b), daß diese Art in der Lage ist, einen Salzgehalt von bis zu 60 PSU zu tolerieren. Die Regulierung des Wasser- und Ionenhaushaltes erfolgt sowohl bei *G. wilkitzkii* als auch bei *O. glacialis* hauptsächlich über die Kiemen und über eine erhöhte oder reduzierte Urinausscheidung (AARSET & AUNAAS 1987a,1990a,c).

Die Salinitätswerte, die im Rahmen dieser Arbeit in den einzelnen Fanggebieten registriert wurden (Kap.3.3.4), liegen in all ihrer Spannbreite im physiologischen Toleranzbereich der Eisamphipoden und stellen somit keinen limitierenden Faktor für eine Besiedlung des Meereises dar. Kryopelagische Amphipoden können also, wie gezeigt wurde, hohe und niedrige Salinitäten tolerieren, meiden aber vermutlich starke Schwankungen.

Schwankende Salzgehaltsverhältnisse stellen hohe physiologische Belastungen für Organismen am Eis dar und spiegeln sich dementsprechend in den Metabolismusraten wider. Wie Untersuchungen von AARSET (1991) zeigen, weisen *A. glacialis* und *O. glacialis* die niedrigsten Metabolismusraten bei einem Salzgehalt von 35 PSU auf. Annähernd konstante Metabolismusraten bei *G. wilkitzkii* im Bereich von 25-48 PSU zeigen, daß diese Amphipodenart über eine höhere Toleranz gegenüber Salzgehaltsveränderungen verfügt als die beiden anderen Arten. Wie diese Arbeit zeigte, dringt *G. wilkitzkii* im Vergleich zu *A. glacialis* und *O. glacialis* erheblich tiefer ins Innere des Eises vor. Auf diese Weise wird *G. wilkitzkii* wesentlich häufiger mit unterschiedlichen Salzgehalten konfrontiert, so daß sich die hohe Toleranz gegenüber Salinitätsschwankungen als ökologisch sinnvoll erweist. Salinitäten unter 20 PSU werden von *G. wilkitzkii* zwar gut ertragen, führen aber zu einem erhöhten Energieverbrauch (AARSET & AUNAAS 1990b). Um diesen zu kompensieren, ist eine erhöhte Energiezufuhr in Form von Nahrung notwendig.

Ein weiterer wichtiger Umweltfaktor im Lebensraum Meereis ist die Temperatur. Zwar sind die jährlichen Temperaturschwankungen des Meerwassers in den von Eisamphipoden bewohnten Gebieten mit maximal 4°C (AARSET & AUNAAS 1990b) verhältnismäßig gering, doch bergen die extrem niedrigen Temperaturen (-1,8°C; MELNIKOV 1989a) während der Wintermonate die Gefahr in sich, daß die Körperflüssigkeit der Eisamphipoden gefriert. Kryopelagische Amphipoden können zudem während des intensiven winterlichen Eiswachstums durchaus in ihren Löchern und Kanälen eingeschlossen und Temperaturen unter dem Gefrierpunkt von Meerwasser ausgesetzt werden. Untersuchungen zur Kälteresistenz von *G. wilkitzkii*, *O. nanseni* und *A. glacialis* zeigten, daß diese Arten in der Lage sind, den Gefrierpunkt der Körperflüssigkeiten zu senken (AARSET 1991, AARSET & AUNAAS 1987b). Temperaturen von -3°C wurden so über mehrere Stunden unbeschadet überstanden. Besondere Schutzsubstanzen (Antifreeze, Gefrierschutzproteine) konnten bei *G. wilkitzkii* und *O. glacialis* nicht nachgewiesen werden, Untersuchungen an *A. glacialis* wurden bisher nicht durchgeführt. Die Senkung des Gefrierpunktes erfolgt bei *G. wilkitzkii* und *O. glacialis* durch eine Erhöhung der Ionenkonzentration in den Körperflüssigkeiten, wodurch die Bildung von Eiskristallen verhindert wird (AARSET 1991, AARSET & AUNAAS 1987b). Arktische Eisamphipoden sind also relativ gut an Temperaturen unter dem Gefrierpunkt angepaßt. AARSET & ZACHARIASSEN (1988) zeigte am Beispiel von *Gammarus oceanicus*, daß einige

Amphipoden auch noch niedrigere Temperaturen (-6°C) überleben und sogar für längere Zeit im Meereis einfrieren können. *G. wilkitzkii*, *A. glacialis* und *O. glacialis* sind dazu nicht in der Lage und meiden daher die unmittelbare Eisbildungsfront durch stete Veränderung des Aufenthaltsortes (AARSET 1991).

Amphipoden sind als Poikilotherme nicht in der Lage, ihre Körpertemperatur zu kontrollieren, ihre Metabolismusraten variieren also in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. AARSET (1991) und AARSET & AUNAAS (1990b) führten Messungen der Metabolismusraten bei *G. wilkitzkii* und *O. glacialis* bei Temperaturen von 0, +5 und +10 °C durch und stellten fest, daß beide Arten bei 0°C die niedrigsten Werte aufweisen. Erst bei +5°C kommt es zu einem signifikanten Anstieg der Stoffwechselraten, welcher sich bei +10°C in abgeschwächter Form fortsetzt. Da die Wassertemperaturen in eisbedeckten Gebieten jedoch nur sehr geringen Schwankungen (3-4°C) unterliegen und kaum einen Wert von +5°C erreichen, befinden sich die Eisamphipoden in ihrem Lebensraum immer in einem physiologisch günstigen Temperaturbereich.

Neben den abiotischen Bedingungen (Morphologie des Eises, Temperatur und Salzgehalt) spielen auch **biotische Faktoren** bei der Charakterisierung des Lebensraums Meereis eine wichtige Rolle. Algen am Meereis sind fester Bestandteil arktischer Kryozönosen und haben eine große Bedeutung im Nahrungsgefüge der marinen Hocharktis (GUTT 1995, HEGSETH 1992, HORNER 1990, HORNER & SCHRADER 1982, HORNER et al. 1992, MEDLIN & PRIDDLE 1990, MELNIKOV 1989a, MELNIKOV & BONDARCHUK 1987, OKOLODKOV 1992,1993, VINOGRADOV & MELNIKOV 1980). Es sind mehr als 100 Algenarten bekannt, zum größten Teil Diatomeen. Trotz dieser großen Vielfalt sind nur wenige Arten in Massenansammlungen unter dem Eis zu finden (MEDLIN & PRIDDLE 1990). Eisalgen sind oft nicht gleichmäßig an der Eisunterseite verteilt und können in Abhängigkeit von den Umweltfaktoren verschiedene Ausbreitungsformen bilden. Gewöhnlich wachsen Eisalgen direkt an der Eisunterseite und besiedeln mikroskopisch kleine Solekanäle an der Eisunterseite und an Schollenrändern (HORNER et al. 1992, WEISSENBERGER et al. 1992). Dabei können sich mitunter regelrechte Algenmatten bilden (MELNIKOV 1989a), die sogar mehrere Millimeter Dicke erreichen. MELNIKOV (1989a) unterteilt makroskopische Zustandsformen von Eisalgen in einen „benthischen“ und einen „plankto-benthischen“ Typus: „Benthische“ Eisalgen wachsen in Form langer Fäden und erinnern in ihrem äußeren Erscheinungsbild an Makrophyten aus dem Litoralbereich. Diese Algenfäden finden sich oft entlang von Eisspalten oder an Eisunterseiten in strömungsberuhigten Zonen (Preßeisrücken, Untereisschmelztümpel) und können dort Längen von mehreren Metern erreichen (GUTT 1995, MELNIKOV 1989a). In diesen Zonen herrschen gewöhnlich gute Lichtverhältnisse, die ein intensives Wachstum der Algen fördern.

Solche Algenfäden werden hauptsächlich von der zentrischen Kieselalgenart *Melosira arctica* gebildet, deren Vorkommen sowohl an einjährigem als auch an mehrjährigem Meereis nachgewiesen wurde (GUTT 1995, MELNIKOV 1989a, VINOGRADOV & MELNIKOV 1980). Die bei den hier durchgeführten Untersuchungen gefundenen, nur wenige Zentimeter langen Algenfäden deuten darauf hin, daß die vorherrschenden Strömungsverhältnisse ein größeres Längenwachstum nicht zuließen oder längere Fäden bereits von der Strömung abgerissen und fortgetragen wurden.

Beim „pelago-benthischen“ Typ handelt es sich um Aggregate verschiedener Diatomeenarten, deren Zellen verschleimte Klumpen unregelmäßiger Form bilden. Der Durchmesser dieser Gebilde kann dabei bis zu 20 cm betragen. Bei den Algen handelt es sich hauptsächlich um pennate Diatomeen, wobei die Gattungen *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Navicula* und *Nitzschia* den Hauptteil der Biomasse bilden (MELNIKOV 1989a). Als Ursache für die Entstehung solcher Aggregate nennen HORNER & SCHRADER (1982) das Ablösen von Eisalgen von der Eisunterseite während der Sommerperiode, da aufgrund des verringerten Salzgehaltes unter dem Eis (Schmelzwasserschicht) die dort wachsende Algenflora nicht länger lebensfähig ist. Wie die hier durchgeführte Untersuchung dieser Aggregate zeigte, bestehen diese nicht nur aus Diatomeen, sondern sind ein Gemisch aus abgestorbenem organischem Material, Kieselalgen und sicherlich auch Bakterien. Diese Detritus-Algen-Aggregate (DAA) sind in keiner Weise mit dem Eis verbunden, so daß ihre räumliche Verteilung ausschließlich durch die Strömungsverhältnisse und die morphologischen Feinstrukturen der Eisunterseite bestimmt wird. Eine besondere Rolle kommt dabei den Löchern und Mulden zu, in denen sich ein Großteil der vorbeitreibenden DAA verfängt. Gute Lichtverhältnisse innerhalb dieser Strukturen bieten außerdem den noch lebensfähigen Algen die Möglichkeit, zu wachsen, sich erneut am Eis anzusiedeln und auszubreiten.

Frieren DAA in den Wintermonaten infolge des Eiswachstums an der Unterseite von Schollen ein, so bleiben sie in konservierter Form als potentielle Nahrungsquelle erhalten. Einsetzende Schmelzprozesse im Frühjahr machen diese Aggregate dann erneut zugänglich und gewährleisten somit noch vor Beginn der Eisalgenblüte eine Versorgung der Amphipoden mit Nahrung (s.Kap.5).

Die abiotischen und biotischen Faktoren unter dem Meereis bestimmen in entscheidendem Maße das Leben und die **kleinräumige Verteilung** der Amphipoden. Die Lebensbedingungen an den Eisunterseiten und Schollenrändern sind sehr variabel und führen zu einer fleckenhaften Besiedlung (vgl. Kap.3.4.2.1). Kleine Löcher, Solekanäle, Kavernen, Risse und Spalten werden als typische Aufenthaltsorte kryopelagischer Amphipoden genannt (AVERINTZEV 1993, CAREY 1985, GULLIKSEN 1984, GULLIKSEN & LØNNE 1989, MELNIKOV 1989a). Wie in dieser Arbeit

gezeigt, haben die einzelnen Arten jedoch Besiedlungspräferenzen für verschiedene Eisstrukturen. Für *Gammarus wilkitzkii* wurden bisher Löcher und Solekanäle zerklüfteter Eisunterseiten als häufigste Wohnstätten beschrieben (CROSS 1982, LÖNNE & GULLIKSEN 1991a,b). Die hier durchgeführte Untersuchung jedoch zeigte, daß stark poröse Schollenränder, untergeschobene Schollenbruchstücke und vertikale Wände von Untereis-Schmelztümpeln die besonders bevorzugten Aufenthaltsorte waren. Das läßt sich dadurch erklären, daß *G. wilkitzkii* aufgrund seiner Körpergröße (s.Kap. 4.) recht große Löcher und Solekanäle als Wohnort benötigt. Solche Strukturen finden sich vor allem an Schollenrändern und Vertikalwänden von Untereis-Schmelztümpeln, da in diesen Bereichen infolge der intensiven Sonneneinstrahlung Schmelzprozesse besonders schnell verlaufen und sich eine Vielzahl großer Löcher bildet. Schollenränder und Eiswände befinden sich außerdem meist im Strömungsschatten, was ein Verdriften dieser relativ schlecht schwimmenden Amphipodenart verhindert. Vertikale Eisstrukturen sind zudem von der sommerlichen Süßwasserschicht an der Eisunterseite relativ unbeeinflusst und weisen damit für *G. wilkitzkii* physiologisch optimale Salzgehaltsbedingungen auf (s.o.). Nicht zuletzt bietet der Aufenthalt in Solekanälen und Eislöchern auch Schutz vor Freßfeinden, vor allem vor Polardorschen, Meeresvögeln und Robben.

Als bevorzugte Aufenthaltsgebiete für *Apherusa glacialis* werden in der Literatur ebene Eisunterseiten relativ dünner Schollen und der unmittelbare Schollenrand angegeben. Die Tiere befinden sich meist direkt an der Eisunterseite und dringen nur selten in Löcher und Solekanäle ein (LÖNNE & GULLIKSEN 1991a,b,c). Stark frequentiert werden auch Orte mit Ansammlungen von Eisalgen und mit DAA gefüllte Eislöcher und Solekanäle (CAREY 1985, CROSS 1982). Diese Angaben stimmen gut mit den in dieser Arbeit gefundenen Ergebnissen überein. *A. glacialis* ist vermutlich im Unterschied zu *G. wilkitzkii* in der Lage, auch stärkeren Strömungen unter dem Eis zu widerstehen. Das Vorhandensein von Eisalgen (Nahrung) ist offensichtlich ein weiteres entscheidendes Kriterium bei der Wahl des Aufenthaltsortes. *A. glacialis* kann zudem als schneller Schwimmer vor Freßfeinden fliehen, ist also weniger auf einen äußeren Schutz in Form von Hohlräumen angewiesen.

Zur kleinräumigen Verteilung von *Onisimus nanseni* und *O. glacialis* werden in der Literatur recht unterschiedliche Angaben gemacht. CROSS (1982) und LÖNNE & GULLIKSEN (1991a,b) nennen Eislöcher und Solekanäle als bevorzugte Aufenthaltsorte für beide Arten; CAREY (1985), GULLIKSEN (1984) und GRIFFITHS & DILLINGER (1981) beschreiben dagegen, daß sie hauptsächlich an der Eisunterseite zu finden sind und nur selten ins Innere des Eises vordringen. In dieser Arbeit wurden *O. nanseni* und *O. glacialis* unabhängig von der Eisstruktur meist in unmittelbarer Nähe von Eisalgen und DAA gefunden. Diese Beobachtung bestätigt die Ergebnisse beider Autorengruppen: Befinden sich nämlich die Amphipoden

unmittelbar an der Eisunterseite, so weiden sie vermutlich darauf wachsende Eisalgen und Detritus ab (s.Kap.5.1.2). Sind sie eher in Löchern und Solekanälen anzutreffen, so fressen die Tiere an DAA oder befinden sich in einer Phase der Ruhe. Die nur sehr schwache Besiedlung des Schollenrandes liegt vermutlich darin begründet, daß beide Arten DAA als Hauptnahrungsquelle nutzen (s. Kap.5.1.1). Da sich DAA vorwiegend an Eisunterseiten und nicht an Schollenrändern konzentrieren, sind auch *O. nanseni* und *O. glacialis* bevorzugt in deren unmittelbaren Nähe an der Eisunterseite zu finden.

3.4.2.3 Verhalten eisassoziierter Amphipoden

Aktivitäts- und Ruhephasen

Untersuchungen zur Aktivität von Amphipoden wurden bisher kaum durchgeführt und beziehen sich meist nur auf die Analyse langfristiger (z.B. saisonaler) Rhythmiken bestimmter Bewegungsabläufe (z.B. Wanderverhalten) (BREGAZZI 1973, RETALLACK & CLIFFORD 1980, STEELE & STEELE 1986). Circadiane oder noch kürzere Zeiträume umfassende Verhaltensweisen bezüglich der lokomotorischen Aktivität wurden bisher kaum erforscht. Die Untersuchungen beschränken sich im Wesentlichen auf Veränderungen des Aktivitätsverhaltens in Abhängigkeit von den Licht- und Temperaturbedingungen (BREGAZZI 1973, SCHWEDHELM 1980).

Das Meereis als Lebensraum weist für Amphipoden eine Reihe besonderer und sich ständig verändernder Umweltparameter auf. Zum einen werden die dort lebenden Flohkrebse mit den bereits diskutierten extremen Salzgehalts- und Temperaturverhältnissen konfrontiert (vgl. Kap.3.4.2.2). Zum anderen limitiert die über mehrere Monate andauernde Dunkelheit im Winter die Primärproduktion und damit auch die Nahrungsversorgung (CAREY & BOUDRIAS 1987). Diese Tatsache läßt vermuten, daß sich Eisamphipoden im Umgang mit ihren Energiereserven an diese Bedingungen angepaßt haben (SCHANZ 1995). Eine physiologische Möglichkeit, ungünstige Ernährungsbedingungen zu überstehen, besteht im Anlegen körpereigener Energiereserven. Die Einschränkung von Bewegungsaktivität gewährleistet zudem einen sparsamen Umgang mit diesen Energiereserven (SMITH & BALDWIN 1982) und kann somit die Überlebenschancen wesentlich erhöhen.

Zu den wenigen Amphipodenarten, bei denen das Aktivitätsverhalten näher untersucht wurde, gehören boreale Caprelliden (CAINE 1976, VOLBEHR 1995). Diese Caprelliden verbringen mit ca. 25 % einen beachtlichen Teil ihrer Zeit in Bewegung; bei den hier untersuchten Eisamphipoden lagen die Werte mit ca. 8 % (*Gammarus wilkitzkii*) und 21 %

(*Onisimus nanseni*) niedriger. Mit Beobachtungszeiten an Caprelliden von jeweils nur 5-10 min lassen sich jedoch Aussagen zur Aktivität dieser Flohkrebse nicht generalisieren. *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* wurden in dieser Arbeit über wesentlich längere Zeiträume beobachtet. Die Ergebnisse zeigen zwar starke Schwankungen in der Aktivitätsdauer und lassen auch keine Rhythmik in den Bewegungsaktivitäten erkennen, doch konnte festgestellt werden, daß beide Arten den überwiegenden Teil der Zeit in Ruhe verbringen. Es läßt sich darauf basierend die Hypothese aufstellen, daß *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* durch lange Ruhephasen ihren Energieverbrauch gering halten können. Nach TEMBROCK (1982) müssen Ruhephasen bei Crustaceen jedoch nicht unbedingt ein Ausdruck der allgemeinen Aktivitätsverminderung sein, sondern sind sehr oft mit anderen Verhaltensmustern gekoppelt, z.B. der Körperpflege. Erst weiterführende detaillierte Untersuchungen zum Energieverbrauch während der Aktivitäts- und Ruhephasen der Eisamphipoden können darüber Auskunft geben, ob die bei den hier untersuchten Arten festgestellten Ruhephasen eine tatsächliche Reduzierung des Energieverbrauchs bewirken, vor allem unter winterlichen Bedingungen (Nahrungslimitierung, Temperaturveränderung).

Hauptursachen für lokomotorische Aktivitäten der Eisamphipoden sind Nahrungssuche und Partnersuche während der Fortpflanzungszeit. Ein Ortswechsel kann auch erforderlich sein, wenn es zu einer Verschlechterung der Umweltverhältnisse kommt oder Feinde auftauchen. Schwimm- und Laufbewegungen während der Dunkelphasen in den hier durchgeführten Untersuchungen deuten darauf hin, daß die Eisamphipoden auch nachts aktiv sind. Die Frage nach der lokomotorischen Aktivität dieser Flohkrebse während der Polarnacht kann auf diese Weise jedoch nicht beantwortet werden und erfordert speziellere Untersuchungen.

Die ausgeprägte positive Phototaxis gibt *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* die Möglichkeit, stets diejenigen Stellen mit den besten Lichtverhältnissen am Eis zu finden. An diesen Stellen (z.B. Mulden, Trichter) sammeln sich sehr oft DAA oder findet ein besonders intensives Algenwachstum statt, so daß die Amphipoden optimale Nahrungsbedingungen finden. Dank der positiven Lichtreaktion wird außerdem ein sicheres Wiederfinden der im Unterschied zum Wasserkörper relativ hellen Eisunterseite gewährleistet.

Motorik

Bei der folgenden Diskussion zur Motorik von Eisamphipoden steht die Frage im Vordergrund, welche morphologischen und bewegungsspezifischen Eigenschaften die Flohkrebse als günstige Voraussetzungen für ein Leben am Meereis besitzen.

Gammarus wilkitzkii

Gammarus wilkitzkii hat in seinem Körperbau und Verhalten viele ursprüngliche Merkmale der Amphipoda: Die Art liegt in Ruhe ventral eingekrümmt auf der Seite und klammert sich mit den Pereiopoden am Substrat fest (DAHL 1977). Das Substrat - das Meereis - befindet sich oberhalb des Körpers. Im Zuge dieser „umgekehrten“ Orientierung ist *G. wilkitzkii* von einer liegenden zu einer hängenden Lebensweise übergegangen, ohne dabei jedoch die ursprüngliche seitliche Körperlage aufzugeben. Weit abstehende Pereiopodenpaare in Kombination mit spitz auslaufenden und vom Körper abstehenden Dactyli bieten beste Voraussetzungen, um sich in jeder Lage am Eis oder in den winzigen Solekanalöffnungen festkrallen zu können (WEISSENBERGER et al. 1992). Das Festkrallen ist, wie auch bei vielen anderen Amphipodenarten (VADER 1983), offensichtlich rein mechanisch und verläuft ohne jeglichen Kraftaufwand. Das zeigt sich auch daran, daß selbst tote Tiere am Eis hängen blieben. Eine wichtige Rolle spielt hierbei der annähernd 90° umfassende Winkel zwischen Dactylus und Propodus, der ein fast „automatisches“ Einhängen an feinen Eisstrukturen gewährleistet. Mit den Pereiopoden III bis V hält *G. wilkitzkii* immer einen gewissen Abstand vom Körper zur Eisunterseite. Dies kann möglicherweise einer Optimierung der vermutlich zum Teil filtrierenden Ernährungsweise dienen (Kap.5.3.2): In dieser Stellung kann der Wasserstrom den gesamten Körper der Tiere umspülen, wodurch sich die Fläche für das Hängenbleiben von Schwebeteilchen insgesamt vergrößert. Auch unterstützt das In-die-Strömung-Halten beider Antennenpaare während des Aufenthaltes in Eislöchern und Solekanälen diese Hypothese des Suspensionsfressens.

Die seitliche Lage des Körpers zur Eisoberfläche kann unter Umständen auch nachteilig sein. So ist es *G. wilkitzkii* damit nur sehr schwer möglich, die Mundwerkzeuge direkt ans Eis zu führen und die dort wachsenden Eisalgen abzuweiden. Inwiefern sich dies aber tatsächlich als Nachteil erweist und ob diese Art überhaupt auf Eisalgen als Nahrung angewiesen ist, wird im Kapitel zur Ernährungsweise (Kap.5.3.2.) kryopelagischer Amphipoden näher diskutiert.

Viele Amphipoden sind in der Lage, auf dem Substrat zu laufen, was bei den *Gammarus*-Arten in seitlicher Körperlage geschieht. Sie schieben sich dabei mit Hilfe der dritten bis fünften Pereiopoden vorwärts, wobei die anderen Gliedmaßen an den Körper angelegt sind (GRUNER et al. 1993). Diese Bewegungsform konnte bei *G. wilkitzkii* ebenfalls beobachtet werden, allerdings wurden zur Fortbewegung alle fünf Pereiopoden der dem Eis zugewandten Körperseite eingesetzt. Dadurch befinden sich immer mindestens drei Pereiopoden im ständigen Kontakt zur Eisfläche, was wegen der Schwerkraftverhältnisse erforderlich und bei starken Strömungen vorteilhaft ist und ein Verdriften verhindert. Ein solches „hangeln“ dient in erster Linie dem Überwinden kurzer Entfernungen. Der halb passive Transport mittels

Strömung erlaubt es dagegen, auch größere Distanzen in sehr ökonomischer Weise zu überwinden (MELNIKOV 1989b). Der geringe Abstand von nur wenigen Zentimetern zum Eis gibt den Tieren jederzeit die Möglichkeit, den Driftvorgang abubrechen und die Eisunterseite aufzusuchen, was besonders beim Auffinden von potentiellen Nahrungsquellen und bei der Begegnung mit Freißfeinden wichtig ist.

Das Wenden mittels einer „Rückwärtsrolle“ um 180° stellt eine sehr raumsparende und schnelle Möglichkeit der Richtungsänderung dar und erweist sich vor allem in den Gangsystemen der Eisunterseite als sehr vorteilhaft. Diese Drehbewegung zerstört zudem relativ dünnes Eis innerhalb der Solekanäle und schafft somit mehr Raum für das einzelne Tier. Eine ähnliche Verhaltensweise wurde auch bei anderen, vorwiegend im Sediment und unter Steinen grabenden Amphipodenarten nachgewiesen (ATKINSON et al. 1982, COLEMAN 1989, GRUNER et al. 1993).

G. wilkitzkii wurde bei Beobachtungen unter dem Eis nie längere Zeit permanent schwimmend oder in größerer Entfernung zur Eisunterseite gesehen (LØNNE & GULLIKSEN 1991a). Die im Vergleich zu anderen Amphipodenarten nur geringe Schwimmggeschwindigkeit (LAVER et al. 1985, SAINTE-MARIE 1986) und das Bestreben, die Eisunterseite möglichst nicht zu verlassen, zeichnet diese Eisamphipodenart als relativ schlechte Schwimmer aus. Das „passive“ Fluchtverhalten durch Lösen vom Eis und Absinken deutet auf eine Anpassung an das Meereis hin: Die Flohkrebse bilden durch ihre Körperfärbung einen deutlichen Kontrast zu dem oft sehr hellen Eis und können so von Freißfeinden (z.B. Polardorsch) gut erkannt werden. Befinden sich die Amphipoden dagegen in einigem Abstand zur Eisunterseite, so bietet der dunkle Hintergrund des Wasserkörpers einen gewissen Schutz vor Entdeckung.

Onisimus nansenii

Onisimus nansenii hat im Gegensatz zu *Gammarus wilkitzkii* während des Festhaltens am Eis immer die Ventralseite der Eisunterseite zugewandt. Diese Art des Festhaltens entspricht dem typischen Verhalten lysianassider Amphipodenarten (GRUNER et al. 1993). Während des Schwimmens ist bei *O. nansenii* immer der Rücken dem Eis und die Bauchseite dem offenen Wasser zugewandt. Die Tiere müssen also erst den Körper drehen, um sich nach dem Schwimmen an der Eisunterseite festsetzen zu können. Das ventrale Festhalten mit allen Pereiopoden am Eis ist sehr strömungsgünstig, ermöglicht ein direktes Abweiden von Eisalgen mit den Mundwerkzeugen (s.Kap.5.2.3) und erschwert Freißfeinden ein Ablösen der Amphipoden vom Eis. Der Winkel zwischen Propodus und Dactylus ist mit ca. 135° im Vergleich zu den anderen Eisamphipodenarten (ca. 90°) zwar wesentlich größer, doch

ermöglicht der schmale und relativ lange Dactylus ein sehr tiefes Eindringen in kleinste Solekanäle und erhöht somit die Effektivität des Festhaltens.

Die nur sehr langsame Fortbewegungsweise von *O. nanseni* am Eis kann darauf hindeuten, daß die Amphipoden während des Laufens Eisalgen abweiden. Größere Distanzen werden wie bei der Mehrzahl lysianassider Amphipoden schwimmend überwunden (LAVIER et al. 1985, SAINTE-MARIE 1986, SAINTE-MARIE & BRUNEL 1985). Wie die Analyse der Aktivphasen zeigte, ist *O. nanseni* ein wesentlich ausdauernderer Schwimmer als z.B. *G. wilkitzkii* und kann auch stärkere Strömungen durch eine spezielle Schwimmtechnik (sinusförmige Schlangellinie) überwinden. Das bei *O. nanseni* beobachtete Schwimmen in einigem Abstand zum Substrat gilt als typische Verhaltensweise für omnivore Amphipoden (SAINT-MARIE 1986). Die Tiere erhalten bei einem sogenannten kritischen Abstand von der Eisunterseite einen besseren „chemosensorischen Überblick“ und können auf diese Weise auch weiter entfernt liegende Nahrungsquellen registrieren. *O. nanseni* ist omnivor, die Ernährungsweise wird jedoch erst in Kapitel 5.3.2 ausführlich diskutiert.

Das Schutzverhalten von *O. nanseni* gegenüber Freißfeinden ist ebenso, wie bereits bei *G. wilkitzkii* diskutiert.

Apherusa glacialis

Die Motorik des Festhalten und der Fortbewegung am Eis ist bei *Apherusa glacialis* der von *Onisimus nanseni* sehr ähnlich. In der Form des Dactylus und dessen Winkel zum Propodus läßt sich dagegen eine große Übereinstimmung zu *Gammarus wilkitzkii* erkennen. Der unter einem Winkel von ca. 90° zum Propodus stehende Dactylus ermöglicht ein gutes Festhalten besonders an kleinsten Eisstrukturen (z.B. Solekanälen), die besonders häufig an glatten Eisunterseiten - dem bevorzugten Aufenthaltsort von *A. glacialis* - zu finden sind.

Im Unterschied zu *O. nanseni* hat *A. glacialis* beim Schwimmen immer die Ventralseite zum Eis gekehrt, so daß für das Festsetzen am Eis der Körper nicht gedreht werden muß.

A. glacialis weist innerhalb der untersuchten Eisamphipoden die eindeutig höchste Schwimmgeschwindigkeit auf, was sich auch in seinem aktiven Fluchtverhalten mittels ruckartiger Schwimmbewegungen widerspiegelt.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die betrachteten morphologischen Eigenschaften sowie motorischen Verhaltensweisen der untersuchten Amphipoden eine Reihe günstiger Voraussetzungen für die Besiedlung des Meereises und damit eines „umgekehrten“ Substrats darstellen. Tabelle 3.12 gibt diese günstigen Voraussetzungen noch einmal in verallgemeinerter Form wieder und stellt den entsprechenden Bezug zum Meereis dar.

Tab. 3.12: Morphologische und bewegungsspezifische Voraussetzungen, die eine Besiedlung von Meereis durch Amphipoden begünstigen.

Eigenschaft	Bezug zum Meereis
<ul style="list-style-type: none"> • abstehende Pereiopoden • spitze, abgewinkelte Dactyli der Pereiopoden • gute Schwimm- und Laufeigenschaften • Wendevermögen auf engem Raum 	<ul style="list-style-type: none"> • leichtes Festhaken am/im Eis in jeder Körperlage • Halten am Eis auch bei starken Strömungen • Überwinden eisfreier Räume; Nahrungs- und Partnersuche auch über größere Distanzen • Bewegung innerhalb von Solekanälen und Labyrinthsystemen des Eises

Als Anpassung an ein „umgekehrtes“ Substrat lassen sich bei den verschiedenen Eisamphipodenarten folgende Verhaltensweisen interpretieren:

- hängende statt liegende Haltung am Substrat (*G. wilkitzkii*, *A. glacialis*, *O. nansenii*, *O. glacialis*)
- „hangelnde“ Fortbewegungsweise (*G. wilkitzkii*)
- Fluchtverhalten durch Sinkenlassen (passiv) anstelle von Schwimmen (aktiv) (*G. wilkitzkii*, *O. nansenii*, *O. glacialis*)
- permanentes Schwimmen mit der Ventralseite des Körpers nach oben, also zum Substrat (*A. glacialis*)

Die im Ergebnis der hier durchgeführten Untersuchungen bei Eisamphipoden gefundenen morphologischen Eigenschaften und motorischen Verhaltensweisen sind auch bei vielen anderen Amphipodenarten vorhanden (GURJANOVA 1951, SCHANZ 1995, VADER 1983). Sie sind daher weniger als spezielle Anpassungen an den Lebensraum Meereis zu bewerten, vielmehr spiegeln sie die generell hohe Flexibilität und Anpassungsfähigkeit von Amphipoden an verschiedenartige Lebensräume wider. Lediglich die positive Phototaxis und der Tarneffekt beim Fluchtverhalten durch Sinkenlassen stellen möglicherweise spezielle Anpassungen an das Meereis dar.

Putzverhalten

Putzen ist ein sogenanntes Komfortverhalten und dient vor allem der Beseitigung von Fremdkörpern sowie der Instandhaltung und Ordnung von Körperanhängen. Das Putzverhalten zeigt oftmals einen stark determinierten Ablauf und ist wahrscheinlich genetisch festgelegt (TEMBROCK 1982). Anhand von Verhaltens-Sequenzanalysen wurde festgestellt, daß dieses Verhaltensmuster in der Regel nach einem festen Rhythmus abläuft, unabhängig ob sich auf dem Körper Fremdpartikel befinden oder nicht. Selbst ein chirurgisches Entfernen von Körperteilen löst häufig keine Veränderung des Putzverhaltens aus (TEMBROCK 1982).

Bei Amphipoden wird intensives Putzen meist bei solchen Arten beobachtet, die sich von Detritus oder als Filtrierer von organischen Schwebeteilchen ernähren (CAINE 1974, 1976, 1977, 1979, WAGNER 1987). Charakteristisch für diese Ernährungstypen ist das Vorhandensein einer Vielzahl langer Borsten auf den Antennen und Gliedmaßen. Von den in dieser Arbeit untersuchten Amphipodenarten zeigte *G. wilkitzkii* als einzige ein ausgeprägtes Putzverhalten. Diese Art verfügt auch über lange Borsten auf Antennen und Pereiopoden, was auf eine zum Teil suspensionssammelnde Ernährungsweise dieser Art schließen läßt (s.Kap.5.3.1.2). Insgesamt verbringt diese Art fast 22 % der Zeit am Eis mit dem Reinigen von Körperteilen. Ausgeprägte Filtrierer, wie z.B. einige Caprelliden, verwenden im Vergleich dazu bis zu 50 % ihrer Zeit für die Körperreinigung (CAINE 1976). *G. wilkitzkii* liegt somit noch wesentlich unter diesen Werten und ernährt sich daher möglicherweise nicht vorrangig von suspendierten Partikeln. Sowohl die mittlere Dauer des Putzens als auch der zeitliche Abstand zwischen einzelnen Putzvorgängen haben nur eine geringe Schwankungsbreite und lassen vermuten, daß das Putzverhalten bei *G. wilkitzkii* einem genetisch festgelegten Programm folgt.

CAINE (1976) hat bei Caprelliden eine funktionelle Unterteilung der Putzorgane für verschiedene Körperbereiche vorgenommen. Als Putzorgane fungieren hierbei:

- die Gnathopoden I und Maxillipeden für die Antennen
- die Mundwerkzeuge für sich selbst
- die Gnathopoden I für den Körper

Dieses Schema läßt sich auch auf *G. wilkitzkii* übertragen, allerdings werden bei der Reinigung der Antennen und des Körpers noch zusätzlich die Gnathopoden II benutzt.

Intra- und interspezifisches Verhalten

Als einzige der untersuchten Amphipodenarten zeigt *Gammarus wilkitzkii* aggressive Verhaltensweisen, welche sich besonders in kurzen, heftigen Kämpfen widerspiegeln. Es sind hierfür verschiedene Gründe denkbar: Bei starker Nahrungslimitierung ist für Prädatoren Kannibalismus eine Möglichkeit für den Erhalt des Individuums (MATTSON & CEDHAGEN 1989, s.Kap.5.2.2). Oft wurden gefangene kleine Individuen jedoch nach kurzer Zeit von den relativ großen Männchen wieder losgelassen. Möglicherweise handelt es sich dabei um Verwechslungen in der Partnerwahl. HARTNOLL & SMITH (1980) führten Verhaltensuntersuchungen an *Gammarus duebeni* durch und stellten fest, daß bei dieser Amphipodenart die Männchen die Weibchen bei der Partnersuche nicht chemisch „fernfühlen“ können und ein physischer Kontakt für die Paarbildung unbedingt notwendig ist. Möglicherweise müssen auch die Männchen von *G. wilkitzkii* erst in direkten Körperkontakt mit einem anderen Tier kommen, um feststellen zu können, ob es sich um eine geeignete Partnerin handelt.

Die Individuen von *G. wilkitzkii* sitzen am Eis stets in sehr geringen Abständen voneinander und verfügen vermutlich über Kleinstterritorien (Nahrungserwerb, Schutz bietende Eisstruktur usw.). Die intraspezifische Aggressivität könnte daher auch die Mikroverteilung im Biotop regulieren (HAZLETT 1975 in TEMBROCK 1982).

Das aggressive Auftreten von *G. wilkitzkii* gegenüber anderen Amphipodenarten liegt in seiner räuberischen Ernährungsweise begründet und wird an späterer Stelle ausführlich diskutiert (Kap.5.3.2).

4. Populationsdynamische Untersuchungen

In diesem Teil der Arbeit werden Altersstruktur, Geschlechterverhältnis, Wachstum, Produktion, Produktivität und Reproduktion kryopelagischer Amphipoden analysiert und die Ergebnisse mit Daten zur Populationsdynamik nicht kryopelagischer Amphipoden verglichen.

4.1 Material und Methoden

In den folgenden Kapiteln wird dargestellt, wie Länge, Gewicht, Geschlecht und Alter der Amphipoden bestimmt und das Wachstum und die Produktivität ausgewählter Arten analysiert wurden. Im weiteren werden die Methoden zur Bearbeitung reproduktionsspezifischer Fragestellungen wie Fortpflanzung und Fruchtbarkeit erläutert.

4.1.1 Vermessung, Gewichts- und Geschlechterbestimmung

Zur Bestimmung von Alter, Wachstum und Produktion mußten die Länge, das Gewicht und das Geschlecht der Individuen ermittelt werden. Die Vermessung der Körperlänge erfolgte bei allen vier untersuchten Arten (*Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *O. glacialis*, *Apherusa glacialis*) entlang der Dorsallinie von der Rostrumspitze bis zum Ende des Telsons. Als Meßinstrument diente das halbautomatische Bildanalysesystem VIDS III (Firma MOBREY BESTOBELL) mit einer Meßgenauigkeit von 0,001 mm.

Zur Bestimmung des Feuchtgewichts wurden die in Formaldehyd konservierten Tiere mit Filterpapier kurz abgetrocknet und dann mit einer Feinwaage (Meßgenauigkeit 0,001 g) gewogen.

Das Geschlecht der Amphipoden wurde über das Vorhandensein oder Fehlen von Oostegiten bestimmt. Da bei kleinen Männchen die Genitalpapille kaum ausgebildet ist, wurden Individuen ohne Oostegiten, die kleiner als das kleinste gefundene Weibchen der jeweiligen Art waren, als juvenil eingestuft.

4.1.2 Altersbestimmung

Zur Bestimmung der Altersstruktur der untersuchten Populationen und zur Abschätzung des erreichbaren Alters der einzelnen Amphipodenarten wurden Längen-Häufigkeits-Verteilungen mit 1-mm-Längenklassen erstellt. Hierzu wurden für jede Art die Daten aus allen Expeditionen zusammengefaßt, um über einen möglichst großen Stichprobenumfang ein repräsentatives Ergebnis zu erhalten. Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen der Männchen und der Weibchen

waren sehr ähnlich, so daß alle gefangenen Tiere bei der Analyse der Altersstruktur gemeinsam betrachtet wurden.

Unter der Annahme, daß sich die untersuchten Arten nur einmal pro Jahr reproduzieren, wurde als zeitliche Differenz zwischen den einzelnen Kohorten von Längenklassen jeweils ein Jahr angenommen. Den deutlich differenzierbaren Größenklassen wurde ein hypothetisches absolutes Alter zugeordnet.

Mit dem Ziel, einen zeitlichen Ausgangswert für das Längenwachstum von *Gammarus wilkitzkii* zu erhalten, wurden im Aquarium vom Muttertier entlassene Jungtiere über mehr als ein Jahr gehältert und vermessen.

4.1.3 Wachstum, Produktion und Produktivität

Zur Untersuchung des Wachstums von *Gammarus wilkitzkii* wurden zunächst Längen-Gewichts-Beziehungen aufgestellt. Die Daten wurden getrennt nach Sommer- und Winterfängen sowie Männchen und Weibchen analysiert und mit Hilfe einer Varianzanalyse (ANOVA) auf signifikante Unterschiede getestet. Waren die Unterschiede nicht signifikant, wurden die Daten zusammengefaßt und gemeinsam betrachtet.

Die Längen-Gewichts-Beziehung wird durch die Formel

$$W = a \cdot L^b$$

W = Gewicht, L = Länge,
a = Konstante, b = Konstante

beschrieben. Verschiedene Computerprogramme ermöglichen auf der Grundlage iterativer Anpassungsalgorithmen, wie z.B. Newton oder Simplex (RICE 1983, PRESS et al. 1986), eine direkte Anpassung von Funktionen (ohne Linearisierung) an Längen-Gewichts-Daten.

Zur Beschreibung des asymptotischen Längenwachstums wurden in dieser Arbeit zwei Wachstumsmodelle getestet:

Wachstumsmodell nach v.Bertalanffy:

$$L_t = L_\infty \cdot (1 - e^{-k \cdot (t-t_0)})$$

Wachstummodell nach Gompertz:

$$L_t = L_\infty \cdot e^{-k \cdot (t-t_0)}$$

L_t = Länge, L_∞ = asymptotische Endgröße, k = Wachstumskonstante, t_0 = Alter bei Länge 0, t = Alter

Die Schätzung der Wachstumsparameter k und L_∞ erfolgte mit einem Ford-Walford-Plot (RICKER 1975):

$$\begin{array}{ll} \text{nach v.Bertalanffy: } L_{t+1} = a + b \cdot L_t & \Rightarrow k = -\ln(b); L_\infty = a/(1-b) \\ \text{nach Gompertz: } \log e(L_{t+1}) = a + b \cdot \log e(L_t) & \Rightarrow k = -\ln(b); L_\infty = e^{a/(1-b)} \end{array}$$

k gibt Auskunft darüber, „wie schnell“ ein Tier wächst, L_∞ stellt die asymptotische Endlänge dar, die theoretisch nach einer unendlich langen Wachstumsperiode erreicht werden kann.

Produktion und Produktivität sind wichtige Parameter der Energiebilanz in biologischen Systemen, wie z.B. in Individuen, in Gruppen von Tieren oder in Populationen.

Unter Produktion (P) ist der Teil der aufgenommenen Nahrung oder Energie zu verstehen, der von den Organismen zum Aufbau von Biomasse verwendet wird (CRISP 1984).

Die Produktion ist somit eine Veränderung der Biomasse pro Zeit:

$$P = dB/dt \quad [g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}]$$

Die Produktivität (P/B -Verhältnis) beschreibt die Veränderung der Biomasse pro Zeit und Biomasse.

$$P/B = dB/(B \cdot dt) \quad [a^{-1}]$$

Ist eine zuverlässige Trennung der Altersklassen innerhalb einer Population nicht möglich, so können Produktion und Produktivität mit der „Gewichtsspezifischen Wachstumsraten-Methode“ nach CRISP (1984) berechnet werden. Hierfür sind eine Längen-Häufigkeits-Verteilung, eine Wachstumsfunktion und eine Längen-Gewichts-Beziehung notwendig.

Die gewichtsspezifische Wachstumsrate (GSWR) bezieht das Wachstum auf das bereits vorhandene Gewicht und wird aus der Wachstumfunktion $L_t = f(t)$ und der Längen-Gewichts-Beziehung $W = a \cdot L^b$ berechnet.

$$GSWR_t = (1/W) \cdot (dW/dt)$$

$$GSWR_t = b \cdot (1/L_t) \cdot 1. \text{ Ableitung von } f(t) \text{ zur Zeit } t$$

bzw. bei der Länge L_i

$$GSWR_i = b \cdot (1/L_i) \cdot 1. \text{ Ableitung von } f(t) \text{ bei Länge } L_i$$

Die gewichtsspezifische Wachstumsrate kann folgendermaßen berechnet werden:

nach v. Bertalanffy: $GSWR_i = b \cdot k \cdot (L_\infty - L_i)$

nach Gompertz: $GSWR_i = b \cdot k \cdot \log_e (L_\infty/L_i)$

Mit Hilfe der Längen-Häufigkeits-Verteilung ist es möglich, für jede Längenkategorie die Produktion zu berechnen:

$$P_i = GSWR_i \cdot W_i \cdot N_i$$

i = Längenkategorie (LK) i

$GSWR_i$ = Gewichtsspezifische Wachstumsrate pro LK $_i$

W_i = Mittleres Individualgewicht bei mittlerer Länge der LK $_i$

N_i = Anzahl der Tiere in LK $_i$

Die Summe der Produktion aller Längenkategorien ergibt die Gesamtproduktion:

$$P = \sum P_i$$

Die jährliche P/B-Rate errechnet sich aus der Gesamtproduktion und der Biomasse:

$$P/B = \sum P_i / \sum W_i \cdot N_i$$

Die flächenbezogene Produktion wurde aus der P/B-Rate und der mittleren Biomasse pro Fläche berechnet (s. Anhang Tab. A-2).

4.1.4 Reproduktion

In diesem Kapitel werden die Untersuchungen zur Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeit der einzelnen Amphipodenarten dargestellt.

4.1.4.1 Fortpflanzung

In diesen Untersuchungen sollte festgestellt werden, wann die Fortpflanzung der einzelnen Arten stattfindet und zu welchem Zeitpunkt das Entlassen der Jungtiere aus dem Marsupium der Muttertiere erfolgt. Hierzu wurden sowohl die gesamten Videoaufzeichnungen aus den Labor- und Freilandbeobachtungen (UW-Videosystem „ELSE“; s. Kap.3.2.2) analysiert als auch die Beobachtungen aus den Tauchgängen hinzugezogen. Um den Zeitpunkt des Entlassens der Jungtiere aus dem Marsupium festzustellen, wurden mehrere eiertragende Weibchen von *Gammarus wilkitzkii* in Einzelbecken (s. Kap.3.2.5.2) über längere Zeit gehalten und regelmäßig kontrolliert.

4.1.4.2 Bestimmung der Anzahl und Größe von Oozyten, Eiern und Embryonen

Durch das Zählen der Oozyten einerseits und der Eier und Embryonen im Marsupium der Muttertiere andererseits wurde die Fruchtbarkeit aller vier Eisamphipodenarten bestimmt. Trächtige Weibchen wurden sofort nach dem Fang aussortiert und einzeln fixiert, um ein Verlieren von Eiern und Jungtieren zu verhindern. Die Weibchen wurden unter dem Binokular mit einer chirurgischen Augenschere entlang der Rückenlinie aufgeschnitten und die Ovarien herauspräpariert.

Die Oozyten wurden unter dem Binokular gezählt; auf eine Vermessung wurde verzichtet, da die Oozyten durch die Fixierung stark deformiert waren. Mit Hilfe des halbautomatischen Bildanalyse-Systems VIDS III (s. Kap.4.1.1) erfolgte die Vermessung der Eier (\emptyset) und der Embryonen (Länge) aus dem Marsupium.

4.2 Ergebnisse

Im folgenden werden zuerst die Ergebnisse zur Altersstruktur und zum Geschlechterverhältnis (Kap.4.2.1) dargestellt, bevor auf das Wachstum, die Produktion und die Produktivität eingegangen wird (Kap.4.2.2). Im Anschluß folgen die Ergebnisse der Untersuchungen zur Reproduktion von Eismphipoden (Kap.4.2.3).

4.2.1 Altersstruktur und Geschlechterverhältnis

4.2.1.1 Altersstruktur

Zur Analyse der Altersstruktur wurden Längen-Häufigkeits-Verteilungen benutzt und den erkennbaren Häufigkeitspeaks jeweils ein hypothetisches Alter zugeordnet. Inwiefern diese willkürliche Zuordnung die wirkliche Altersstruktur der Population wiedergibt, wird in Kap.4.3.1 diskutiert.

Gammarus wilkitzkii

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung dieser Amphipodenart zeigt bei Zusammenfassung der Fänge aus den Monaten März, August und September (Abb. 4.1) insgesamt sieben Größenklassen. Die geringe Individuenzahl bei den größeren Tieren erschwert die Abgrenzung der letzten Kohorten. Für die einzelnen Kohorten wurde eine Altersabschätzung durchgeführt: Der Großteil der Jungtiere wird nach MELNIKOV (1989a) im April/Mai mit einer Länge von ca. 2,5 mm aus dem Marsupium der Muttertiere entlassen. Damit liegen zwischen dem Schlupf und dem Fang der Tiere (August/September) mindestens zwei Monate. Diese zeitliche Differenz zwischen dem Schlupf- und dem Fangmonat wird in der Altersangabe mit einem + gekennzeichnet. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen: Ein Tier der ersten Größenklasse (0+) ist durchschnittlich bereits zwei Monate alt, ein Tier der zweiten Größenklasse (1+) durchschnittlich ein Jahr und zwei Monate (14 Monate). *G. wilkitzkii* kann demnach ein Lebensalter von sechs und mehr Jahren erreichen.

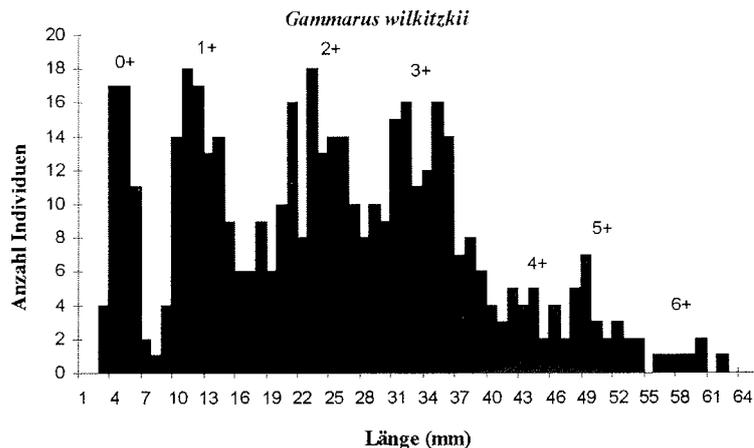


Abb. 4.1: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *G. wilkitzkii* mit Altersabschätzung (in Jahren) der einzelnen Kohorten (n = 463). + = Tiere sind im Mittel zwei Monate älter als Jahresangabe.

Frisch aus dem Marsupium entlassene Jungtiere konnten nicht für mindestens ein Jahr gehalten werden, da der Großteil der Tiere bereits nach kurzer Zeit starb. Ein Jungtier lebte jedoch 18 Monate und erreichte in dieser Zeit eine Körperlänge von 8,7 mm.

Das kleinste gefangene Weibchen hatte eine Länge von 19,5 mm, das größte war 49,7 mm lang. Das größte gefangene Männchen hatte eine Länge von 62,3 mm. Die minimale Körperlänge von geschlechtsreifen Männchen konnte nicht festgestellt werden, da sich in diesem Größenbereich Männchen und Juvenile aufgrund fehlender geschlechtsspezifischer Merkmale nicht unterscheiden lassen. Die kleinsten frei lebend angetroffenen Juvenilen hatten eine Körperlänge von 3,2 mm.

Onisimus nanseni

Die Längen-Häufigkeits-Verteilungen von *O. nanseni* aus den Sommer- (August/September) und den Winterfängen (März) sind signifikant unterschiedlich ($\alpha = 0,05$) und wurden deshalb getrennt analysiert. In den Winterfängen waren ausschließlich juvenile Individuen vorhanden. Insgesamt sind bei den Wintertieren eine und bei den Sommertieren drei Kohorten erkennbar (Abb. 4.2 und 4.3).

Die meisten Jungtiere von *O. nanseni* werden im Januar bei einer Körpergröße von 4,5 - 5,0 mm aus dem Marsupium entlassen (GEORGE & PAUL 1970, MELNIKOV 1989a). Zwischen Schlupf und Fang liegt also eine zeitliche Differenz von durchschnittlich sieben (Sommerfänge)

bzw. zwei Monaten (Winterfänge). *O. nanseni* kann nach den vorliegenden Ergebnissen mehr als zwei Jahre alt werden.

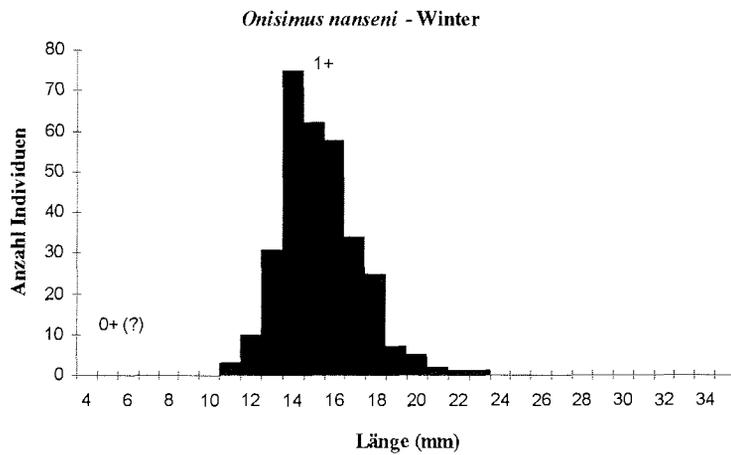


Abb. 4.2: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *O. nanseni* aus den Winterfängen mit Altersabschätzung (in Jahren) der Kohorte (n = 314). + = Tiere sind im Mittel zwei Monate älter als die Jahresangabe.

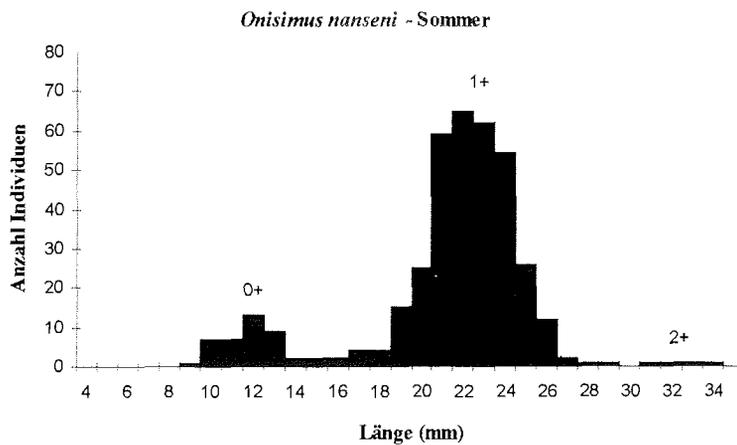


Abb. 4.3: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *O. nanseni* aus den Sommerfängen mit Altersabschätzung (in Jahren) der einzelnen Kohorten (n = 377). + = Tiere sind im Mittel sieben Monate älter als die Jahresangabe.

Das größte Weibchen hatte eine Länge von 34,1 mm, das kleinste von 13,2 mm. Das größte gefangene Männchen war 25,8 mm lang. Das kleinste juvenile Tier maß 8,2 mm.

Unter Laborbedingungen wurden insgesamt 18 Exemplare von *O. nanseni* erfolgreich zwischen sieben und acht Monaten gehältert. Eine regelmäßige Vermessung der Flohkrebse

war jedoch nicht möglich, da sie sehr empfindlich auf jegliche Art von Berührung reagierten und meist kurze Zeit später starben. Die größte erreichte Körperlänge eines Weibchens aus der Hälterung betrug 28,9 mm.

Onisimus glacialis

Die geringe gefangene Individuenzahl (nur Sommerfänge, August/September, $n = 42$) erschwerte die Altersabschätzung für diese Amphipodenart. In der Längen-Häufigkeits-Verteilung sind insgesamt zwei Größenklassen erkennbar (Abb. 4.4). Die Jungtiere von *O. glacialis* werden im Februar bei einer Länge von 2 bis 3 mm aus dem Marsupium entlassen (GRIFFITHS & DILLINGER 1981). Zwischen Schlupf- und Fangmonat liegen bei dieser Art also mindestens fünf Monate. Aus der Längen-Häufigkeits-Verteilung läßt sich damit auf ein erreichbares Lebensalter von mehr als einem Jahr (d.h. 1+ = 17 Monate) schließen. Unter Berücksichtigung, daß zumindest die Weibchen für eine einmalige erfolgreiche Reproduktion noch bis zum Februar des folgenden Jahres leben müssen (s.o., GRIFFITHS & DILLINGER 1981), kann *O. glacialis* also wenigstens zwei Jahre alt werden.

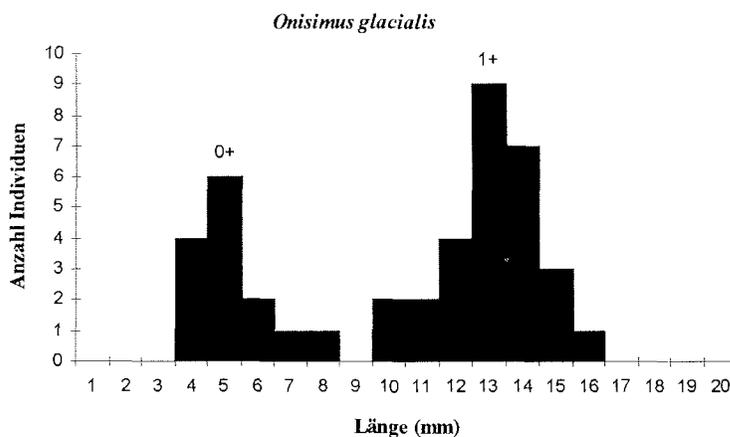


Abb. 4.4: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *O. glacialis* (Sommerfänge) mit Altersabschätzung (in Jahren) der einzelnen Kohorten ($n = 42$). + = Tiere sind im Mittel fünf Monate älter als die Jahresangabe.

Das kleinste gefangene Weibchen wies eine Länge von 9,9 mm auf, das größte war 15,6 mm lang. Die Länge des größten gefangenen Männchens betrug 14,6 mm, das kleinste juvenile Tier hatte eine Körperlänge von 4,1 mm.

Apherusa glacialis

Bei dieser Amphipodenart lassen sich zwei Kohorten innerhalb der Längen-Häufigkeits-Verteilung unterscheiden (Abb. 4.5). Das Entlassen der Jungtiere aus dem Marsupium erfolgt im März bei einer Körperlänge von etwa 2 bis 3 mm (MELNIKOV 1989a). Damit beträgt die zeitliche Differenz zwischen dem Schlupf und dem Fang mindestens vier Monate. Die ältesten gefangenen Tiere waren also über 16 Monate alt. Unter Berücksichtigung einer erfolgreichen Reproduktion (vgl. *O. glacialis*) kann *A. glacialis* mindestens zwei Jahre alt werden.

Das größte Weibchen in den untersuchten Proben war 17,2 mm lang, das kleinste 6,4 mm. Das größte gefangene Männchen hatte eine Körperlänge von 16,3 mm, das kleinste juvenile Tier hatte eine Länge von 3,1 mm.

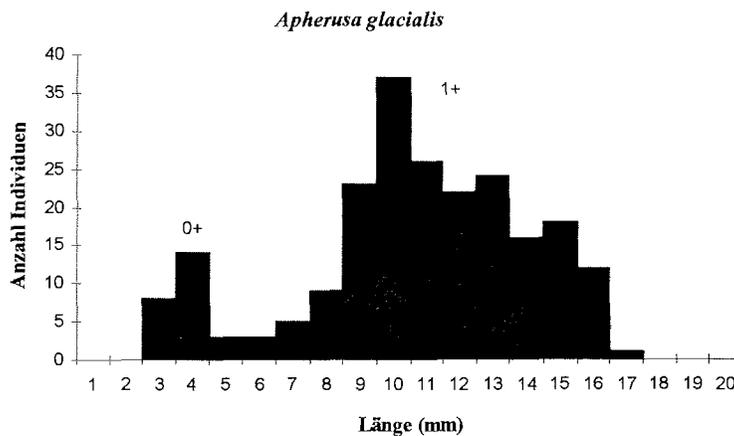


Abb. 4.5: Längen-Häufigkeits-Verteilung von *A. glacialis* (Sommerfänge) mit Altersabschätzung (in Jahren) der einzelnen Kohorten ($n = 221$). + = Tiere sind im Mittel vier Monate älter als die Jahresangabe.

4.2.1.2 Geschlechterverhältnis

Zur Untersuchung der Geschlechterstruktur der einzelnen Populationen von drei untersuchten Amphipodenarten wurden das zahlenmäßige Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen festgestellt und die Anteile der beiden Geschlechter innerhalb der Größenverteilung analysiert. Der Anteil der beiden Geschlechter am Gesamtfang war bei *G. wilkitzkii* etwa gleich groß, es kamen nur geringfügig mehr Männchen vor (Abb. 4.6). Bei *O. nanseni* und *A. glacialis* herrschten dagegen Weibchen in den Fängen vor. *O. glacialis* wurde nicht in die

Untersuchungen einbezogen, da bei einer Gesamtanzahl von 26 adulten Individuen der Probenumfang für eine aussagekräftige Analyse zu gering war. Die Ergebnisse aus den Untersuchungen zum Geschlechterverhältnis der einzelnen Arten sind in Tabelle 4.1 zusammenfassend dargestellt.

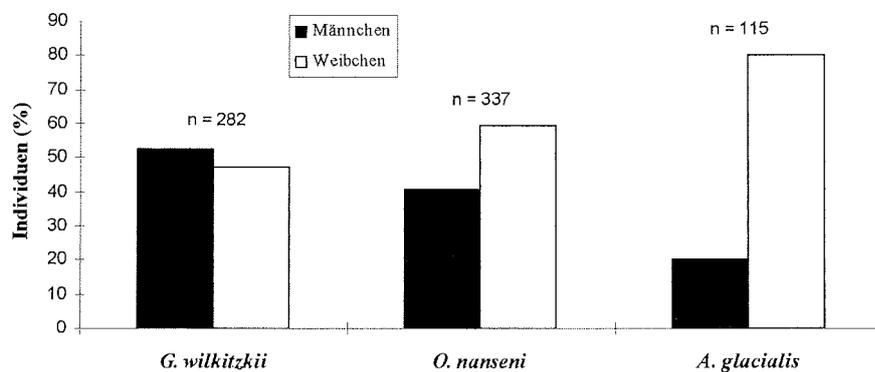


Abb. 4.6: Prozentuales Geschlechterverhältnis dreier kryopelagischer Amphipodenarten. Die Fänge aus allen Untersuchungsgebieten wurden zusammengefaßt.

Tab. 4.1: Ergebnisse aus den Untersuchungen zum Geschlechterverhältnis kryopelagischer Amphipoden (M - Männchen, W - Weibchen).

Art	Gesamtanzahl	Anzahl pro Geschlecht		Verhältnis
	n	M	W	M : W
<i>G. wilkitzkii</i>	282	148	134	1 : 0,9
<i>O. nanseni</i>	337	137	200	1 : 1,5
<i>A. glacialis</i>	115	23	92	1 : 4,0

Ein Vergleich der Geschlechterverteilung mit der Längen-Häufigkeits-Verteilung bei *G. wilkitzkii* zeigt, daß beide Geschlechter bis zu einer Körperlänge von ca. 44 mm etwa gleich häufig vorkommen (Abb. 4.7). Bei den größeren Tieren nimmt der Anteil der Weibchen deutlich ab. Die größten gefundenen Exemplare dieser Art waren ausschließlich Männchen.

Bei *O. nanseni* haben beide Geschlechter bis zu einer Größe von 22 mm einen vergleichbar großen Anteil innerhalb der einzelnen Längensklassen. Danach ist die Anzahl der Männchen im Vergleich zu den Weibchen deutlich geringer (Abb. 4.7). Alle gefangenen Tiere über 26 mm waren Weibchen.

Bei *A. glacialis* war in jeder Längensklasse die Anzahl der Weibchen höher als die der Männchen. Bis zu einer Länge von 8 mm waren keine Männchen in den Fängen vorhanden (Abb. 4.7).

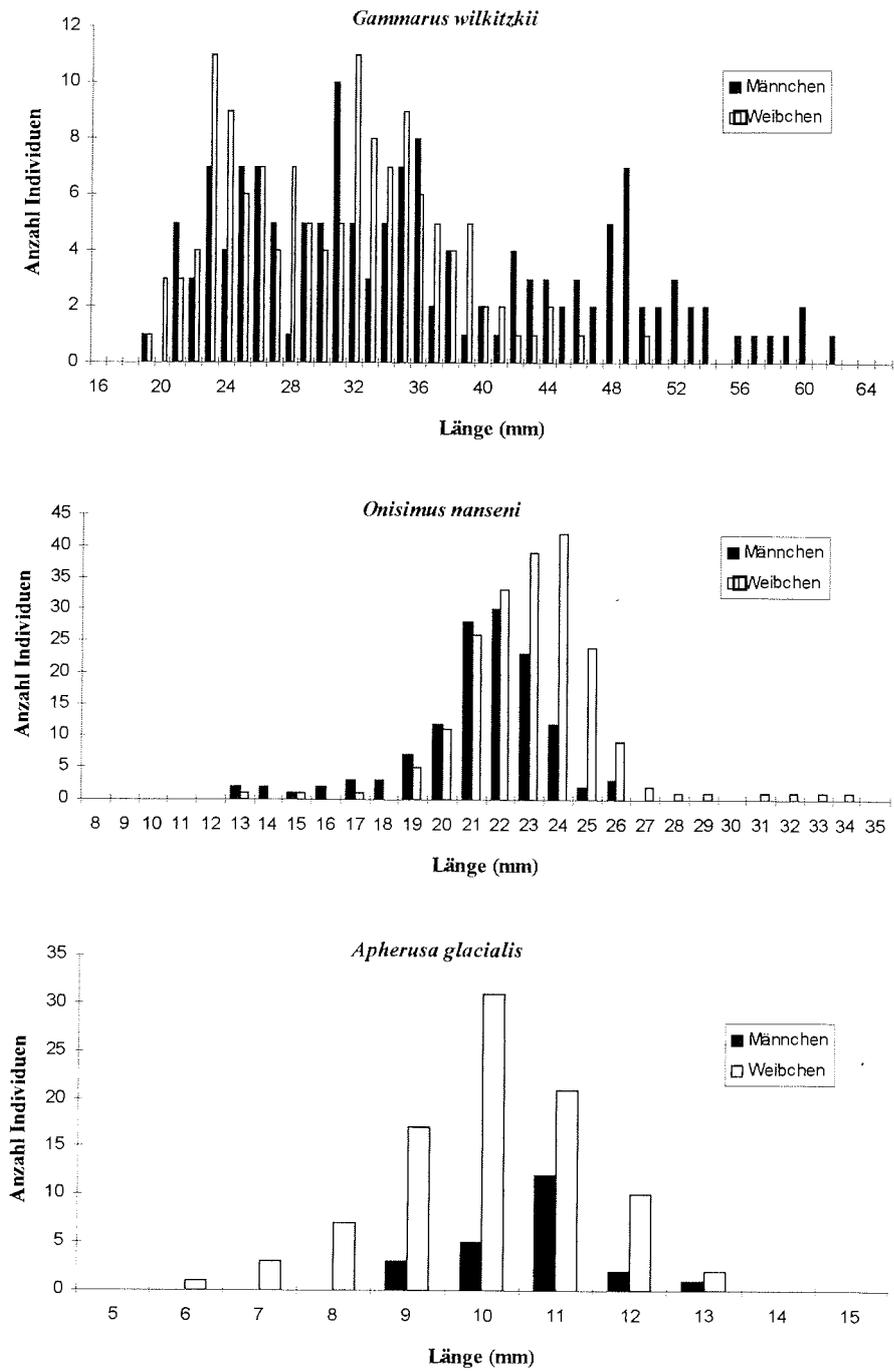


Abb. 4.7: Längen-Häufigkeits-Verteilung kryopelagischer Amphipoden, aufgetrennt nach Geschlechtern.

4.2.2 Wachstum, Produktion und Produktivität

Längen-Gewichts-Beziehungen wurden für *Gammarus wilkitzkii* und *Onisimus nanseni* aufgestellt, da nur für diese beiden Amphipodenarten ausreichend Probenmaterial zur Verfügung stand. Für *G. wilkitzkii* war es außerdem möglich, ausgehend von der Längen-Häufigkeits-Verteilung, das Wachstum zu analysieren. Unter Einbeziehung der Längen-Gewichts-Beziehung wurden die somatische Produktion und die Produktivität dieser Eisamphipodenart berechnet (s. Kap.4.1.3).

Bei *O. nanseni* weisen die Längen-Gewichts-Beziehungen zwischen Männchen und Weibchen keine signifikanten Unterschiede auf. Die Längen-Gewichts-Beziehungen der Tiere aus den Sommer- und Winterfängen (Abb. 4.8) sind dagegen signifikant unterschiedlich ($\alpha = 0,05$) und wurden getrennt betrachtet. Die Sommertiere ($n = 150$) hatten im Vergleich zu den Wintertieren ($n = 111$) bei gleicher Länge ein größeres Körpergewicht.

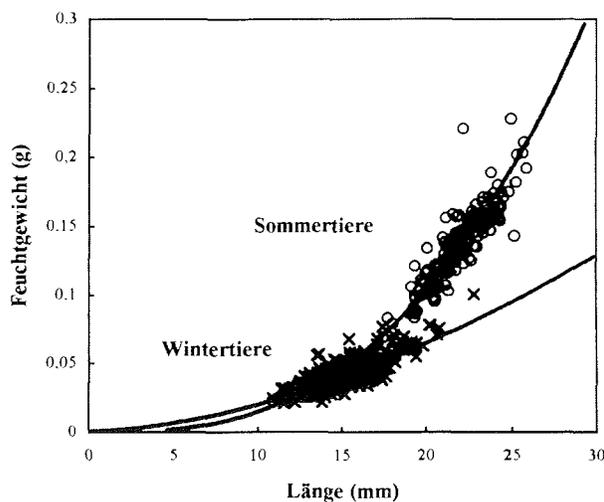


Abb. 4.8: *Onisimus nanseni*. Längen-Gewichts-Beziehung der Tiere aus den Sommer- und Winterfängen.

Die Längen-Gewichts-Beziehungen werden durch folgende Formeln beschrieben:

Sommertiere: $W = 0.000061 \cdot L^{2.493}$ $r^2 = 0.992$ $n = 150$

Wintertiere: $W = 0.000209 \cdot L^{1.929}$ $r^2 = 0.972$ $n = 111$

W = Feuchtgewicht [g]

L = Länge [mm]

Bei *Gammarus wilkitzkii* sind die Längen-Gewichts-Beziehungen (Abb. 4.9) zwischen Männchen (n = 129) und Weibchen (n = 132) signifikant unterschiedlich ($\alpha = 0,05$), wobei die Weibchen bei gleicher Körperlänge ein größeres Gewicht als die Männchen haben. Signifikante Unterschiede zwischen den Sommer- und Wintertieren (beide Geschlechter) und innerhalb der Männchen und Weibchen aus den Sommer- und Winterfängen wurden nicht festgestellt.

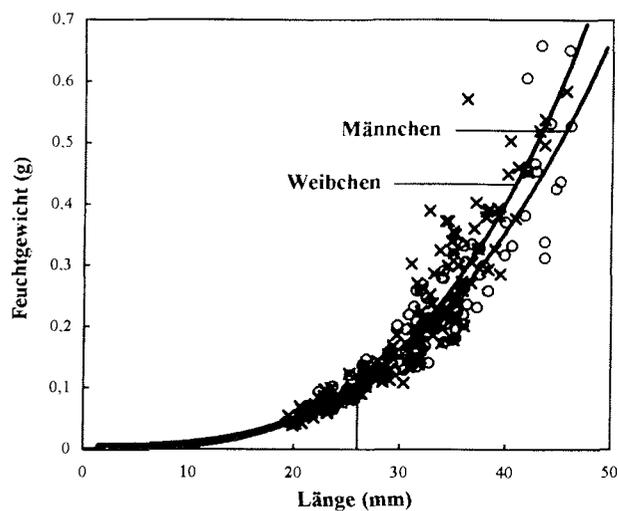


Abb. 4.9: *Gammarus wilkitzkii*. Längen-Gewichts-Beziehung der Männchen und Weibchen.

Die Längen-Gewichts-Beziehungen werden durch folgende Formeln beschrieben:

Männchen: $W = 0.000010 \cdot L^{2.835}$ $r^2 = 0.958$ $n = 129$

Weibchen: $W = 0.000005 \cdot L^{3.064}$ $r^2 = 0.960$ $n = 132$

W = Feuchtgewicht [g]

L = Länge [mm]

Das Wachstum von *G. wilkitzkii* wird durch die Gompertz-Wachstumsfunktion am besten beschrieben (Abb. 4.10). Da die Längen-Zuwachsraten zwar bekannt sind, das absolute Alter dieser Eisamphipodenart jedoch nicht, ist eine Berechnung von t_0 nicht möglich.

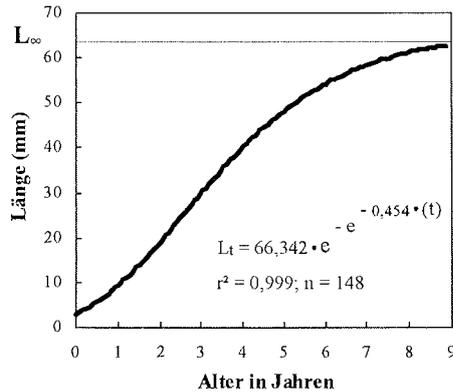


Abb. 4.10: *Gammarus wilkitzkii*. Wachstumskurve nach dem Modell von Gompertz.

Die Formel für die Wachstumsfunktion nach dem Modell von Gompertz lautet:

$$L_t = 66,342 \cdot e^{-0,454 \cdot (t)}$$

Der Grenzwert L_{∞} für die maximale Körperlänge von *G. wilkitzkii* beträgt also 66,342 mm.

Auf der Grundlage der Längen-Häufigkeits-Verteilung, der Längen-Gewichts-Beziehung und der Wachstumsparameter wurde die somatische Produktion für *G. wilkitzkii* berechnet (s. Kap.4.1.3). Für die Berechnung wurde die Längen-Gewichts-Beziehung der Männchen benutzt, um eine Beeinflussung durch das stärker variable Gonadengewicht der Weibchen zu vermeiden. Die Ergebnisse sind in Abb. 4.11 dargestellt:

In der obersten Grafik ist die Längen-Häufigkeits-Verteilung von *G. wilkitzkii* (LK = 1 mm Abstand) mit den sieben Kohorten dargestellt (vgl. Kap.4.2.1.1). Die höchsten Individuenzahlen sind in der LK 11 und LK 23 mm (jeweils 18 Individuen) zu finden.

Die Kurve P_{ind} beschreibt die Veränderung der individuellen somatischen Produktion mit der Länge. Die höchsten Produktionswerte zeigen die Tiere aus den LK 46, 47 und 48 mm mit einem maximalen Zuwachs von 0,017 g AFTG/Jahr (aschefreies Trockengewicht, Konversionsfaktoren: TG = 21,7 % des FG; AFTG = 71,2 % des TG, RUMOHR et al. 1987).

Die untere Kurve P_i beschreibt die somatische Produktion pro Längenklasse im Gesamtfang. Die höchsten Produktionswerte zeigen die LK 31, 35, 36, 48 und 49 mm. Trotz zum Teil großer Unterschiede der Produktion der einzelnen Längenklassen läßt sich erkennen, daß mittelgroße Tiere (21 bis 54 mm Körperlänge) die höchsten Werte aufweisen.

Die P/B-Rate von *G. wilkitzkii* beträgt 0,363 /Jahr, die somatische Produktion der untersuchten Population (Gesamtfang) 3,284 g AFTG/Jahr. Mit Hilfe der mittleren Biomasse pro Quadratmeter Eisfläche wurde für das Untersuchungsgebiet von Franz-Josef-Land eine Produktion von 0,525 g AFTG /m²/Jahr berechnet.

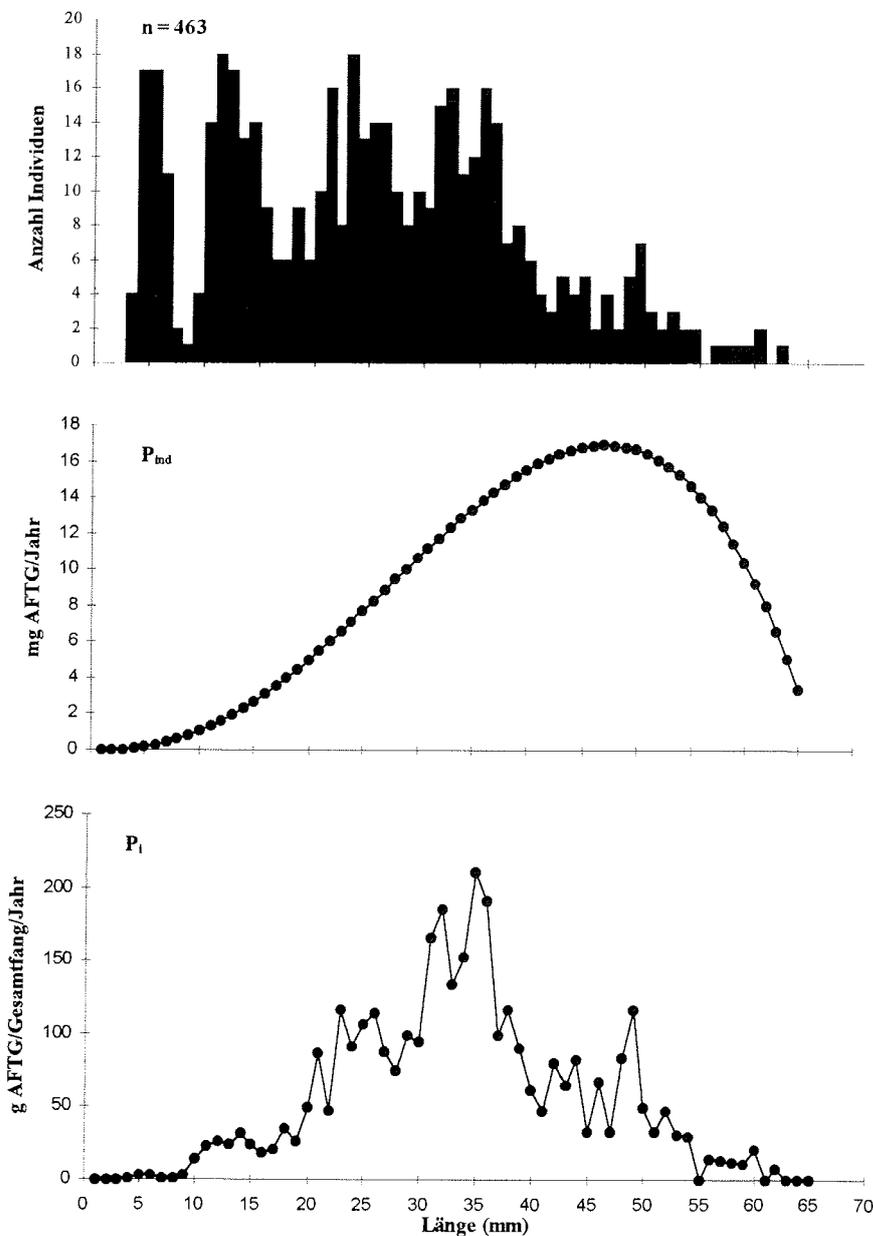


Abb. 4.11: *Gammarus wilkitzkii*. Anzahl Individuen pro LK_i im Gesamtfang, individuelle Produktion (P_i) und Produktion pro LK_i. Gewichtsangabe in g AFTG.

4.2.3 Reproduktion

4.2.3.1 Fortpflanzung

Von den vier in dieser Arbeit untersuchten Eisamphipodenarten konnten nur bei *Gammarus wilkitzkii* Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie gemacht werden. Bei den anderen Arten waren während des Untersuchungszeitraums weder im Freiland (*Onisimus glacialis*, *Apherusa glacialis*) noch in der Laborhaltung (*O. nanseni*) Anzeichen für eine Fortpflanzung festzustellen.

Die Auqarienhaltung von *G. wilkitzkii* über einen Zeitraum von mehr als zwei Jahren zeigte, daß die Praecopula unter Laborbedingungen in den Monaten Juni bis November stattfindet. Bei gehaltenen eiertragenden Weibchen war eine erste deutliche morphologische Differenzierung der Eier ab Anfang Januar zu erkennen. Das Entlassen der Jungtiere aus dem Marsupium erfolgte portionsweise über einen Zeitraum von sechs Wochen von Anfang April bis Mitte Mai. In situ-Beobachtungen mit dem UW-Videosystem „ELSE“ und während des Tauchens zeigten, daß sich unter natürlichen Bedingungen ein Großteil der geschlechtsreifen Tiere in den Monaten August und September in Praecopula befindet.

Im August wurden vor Franz-Josef-Land Weibchen gefunden, die noch Jungtiere in ihrem Marsupium trugen, sich aber bereits in Praecopula mit einem Männchen befanden. Eiertragende Weibchen wurden im September registriert, Juvenile im Marsupium waren in den Monaten von März bis August zu finden.

4.2.3.2 Anzahl und Größe von Oozyten, Eiern und Embryonen

Gammarus wilkitzkii

Bei den Weibchen von *G. wilkitzkii* wurden in den Gonaden zwischen 58 und 198 Oozyten und im Marsupium zwischen 149 und 187 Eier gefunden. Die Zahl der Embryonen im Marsupium lag zwischen 73 und 299. Die Anzahl der Oozyten, Eier und Embryonen korrelierte nicht mit der Weibchenlänge. Das kleinste eiertragende Weibchen hatte eine Körperlänge von 33,8 mm, das kleinste embryonentragende Tier war 26,5 mm lang. Das kleinste Weibchen mit voll ausgebildeten Oostegiten war 26,5 mm lang. Nicht alle Weibchen bis zu einer Körperlänge von ca. 33 mm wiesen fertig entwickelte Oostegiten auf.

Der mittlere Eidurchmesser betrug bei den untersuchten Individuen 0,827 mm, die Länge der in den Marsupien gefundenen Jungtiere lag zwischen 2,27 und 5,74 mm.

Onisimus nanseni

Eier und Embryonen wurden bei den gefangenen weiblichen Tieren von *O. nanseni* nicht nachgewiesen. Die Zahl der Oozyten in den Gonaden lag zwischen 48 und 189. Es gab keine Korrelation zwischen Oozytenanzahl und Weibchenlänge. Das kleinste Weibchen mit gut entwickelten Oozyten hatte eine Länge von 18,9 mm. Voll ausgebildete Oostegiten wurden ab einer Körperlänge von 19,7 mm gefunden. Alle im Labor gehälterten Weibchen (n = 47) wiesen voll entwickelte Oostegiten auf und besaßen zum Zeitpunkt der Untersuchung (Mai bis Juni) prall gefüllte Gonaden. Eine Differenzierung und damit Quantifizierung der einzelnen Oozyten war jedoch nicht möglich, da sich diese wahrscheinlich schon in der Phase der Resorption befanden.

Apherusa glacialis

Im Unterschied zu den anderen untersuchten Arten liegen bei *A. glacialis* die Eier im Marsupium in sogenannten Eipaketen zusammen. Bei einzelnen Weibchen wurden zwischen zwei und acht Eipakete gefunden. Jedes Eipaket enthielt zwischen 24 und 224 Eier, die Eizahl pro Tier lag damit insgesamt bei 370 bis 727. Eine Korrelation zwischen Eizahl und Körperlänge bestand nicht. Das kleinste eiertragende Weibchen hatte eine Länge von 11,9 mm, das kleinste Tier mit voll ausgebildeten Oostegiten war 10,5 mm lang.

Der Durchmesser der Eipakete lag zwischen 0,7 und 1,8 mm, der Eidurchmesser betrug durchschnittlich 0,192 mm. Bei einzelnen Weibchen wurden gleichzeitig in einigen Eipaketen Eier und in anderen Embryonen im Frühstadium gefunden.

Onisimus glacialis

Von *O. glacialis* wurden keine Weibchen mit Eiern oder Embryonen gefunden. Bei dem einzigen Weibchen mit gut entwickelten Gonaden wurden 161 Oozyten gezählt; die Körperlänge des Tieres betrug 12,2 mm.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur Reproduktion sind in Tabelle 4.2 zusammenfassend dargestellt.

Tab. 4.2: Ergebnisse zur Reproduktionsbiologie kryopelagischer Amphipoden.
 Stabw - Standardabweichung, n - Anzahl.

<i>Gammarus wilkitzkii</i>				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Weibchen
n / Eier	168,0 \pm 19,0	149	187	2
n / Oozyten	138,1 \pm 64,6	58	198	13
n / Juvenile im Marsupium	154,3 \pm 69,7	73	299	16
n / Oozyten + Eier	142,1 \pm 61,4	58	198	15
n / Oozyten + Eier + Juvenile	145,3 \pm 48,3	58	299	31
<i>Onisimus nanseni</i>				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Eier
Eidurchmesser (mm, 2 Weibchen)	0,83 \pm 0,01	0,81	0,84	100
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Juvenile
Länge Juvenile im Marsupium (mm, 16 Weibchen)	3,2 \pm 0,7	2,3	5,7	100
<i>Apherusa glacialis</i>				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Weibchen
n / Oozyten	87,4 \pm 36,4	48	189	13
<i>Apherusa glacialis</i>				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Weibchen
n / Eipakete	-	3	8	4
Eizahl pro Tier (Eipaketzahl)	554,8 \pm 150,7		727 (8) 677 (8) 445 (3) 370 (5)	
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Eipakete
n / Eier pro Eipaket	92,3 \pm 46,4	24	224	24
Eipaket-Durchmesser (mm)	0,99 \pm 0,23	0,71	1,84	24
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n Eier
Eidurchmesser (mm)	0,19 \pm 0,01	0,19	0,23	100

4.3 Diskussion

Im folgenden Kapitel werden zunächst die Methoden diskutiert, die bei den Untersuchungen zur Altersstruktur, zur Geschlechterbestimmung und zum Wachstum der Amphipoden angewandt wurden (Kap.4.3.1). Im Anschluß folgt die inhaltliche Diskussion der in Kapitel 4.2 dargestellten Ergebnisse.

4.3.1 Methodendiskussion

Die **Körperlänge** von Amphipoden wurde in der Mehrzahl der bisherigen wissenschaftlichen Arbeiten mit Hilfe eines Binokular-Mikrometers (z.B. BOUDRIAS & CAREY 1988, HILL 1988, INGRAM & HESSLER 1987) bestimmt. Da Amphipoden einen gekrümmten Körper besitzen, ist eine genaue Vermessung mit dieser Methode jedoch nicht möglich. Das erschwert einen Vergleich von Daten erheblich. Mit dem in dieser Arbeit verwendeten halbautomatischen Bildanalyse-System VIDS III können auch gekrümmte Strecken mit einer sehr hohen Genauigkeit vermessen werden. Ein solches System sollte daher in zukünftigen Untersuchungen standardmäßig eingesetzt werden. Uneinigkeit herrscht auch bei der Definitionen der Körperlänge von Amphipoden. So sind in der Literatur folgende Meßpunkte für die Ermittlung der Körperlänge zu finden:

1. Rostrumspitze - Telsonende

(BOUDRIAS & CAREY 1988, LAFRANCE & RUBER 1985, INGRAM & HESSLER 1987, RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1972, RAKUSA-SUSZCZEWSKI & KLEKOWSKI 1973, THURSTON 1970)

2. Rostrumspitze - Telsonbasis

(BONE 1972, KANNEWORF 1965, KLAGES 1993)

3. Rostrumspitze - Ende Urosoma I

(KOCH et al. 1981)

In dieser Arbeit wurde der Abstand zwischen der Rostrumspitze und dem Telsonende gemessen, da die Mehrzahl der Literaturangaben auf einer solchen Messung basiert und die Ergebnisse somit am besten vergleichbar sind.

Das **Körpergewicht** der Amphipoden wurde ausschließlich als Feucht- und nicht als Trockengewicht bestimmt (Konversionsfaktoren: TG = 21,7 % des FG; AFTG = 71,2 % des TG, RUMOHR et al. 1987), da die begrenzte Anzahl gefangener Tiere noch für andere Untersuchungen wie z.B. die Oozytenzählung und die Nahrungsanalyse zur Verfügung stehen mußte.

Bei der Ermittlung der **Geschlechterzugehörigkeit** waren Männchen und Weibchen aufgrund morphologischer Merkmale gut voneinander zu unterscheiden. Eine Trennung zwischen kleinen Männchen und Juvenilen war dagegen wegen fehlender äußerer Unterscheidungsmerkmale unmöglich. Um den genauen Zeitpunkt der geschlechtlichen Differenzierung und das Eintreten der Geschlechtsreife bestimmen zu können, müssen in zukünftigen Arbeiten anatomische und histologische Untersuchungen der Gonadenentwicklung durchgeführt werden.

Alter und **Wachstum** werden bei marinen Evertebraten oftmals auf der Grundlage von Zuwachsringen bestimmt, die durch saisonale Wachstumsschwankungen auf festen Körperstrukturen entstehen. Beispiele hierfür sind u.a. die Gelenknöchelchen von Ophiuroiden (DAHM 1996), die Schalen von Bivalviern (z.B. SALZWEDEL 1979) oder die Zähne von Polychaeten (STILLER 1996). Diese Methode läßt sich jedoch nicht bei Crustaceen anwenden, da sich diese regelmäßig häuten und keine festen inneren Strukturen besitzen. Unter bestimmten Voraussetzungen ist es jedoch möglich, das Alter und das Wachstum von Crustaceen anhand von Längen-Häufigkeits-Verteilungen zu analysieren. Nach GRANT et al. (1987) kann die Abschätzung des Wachstums aufgrund der Trennung der Längen-Häufigkeits-Verteilung einer Population in einzelne Altersklassen erfolgen. Hierbei wird allerdings vorausgesetzt, daß sich die Rekrutierung der Population als jährliche Kohorten ausdrückt, die auch in den nachfolgenden Jahren voneinander unterschieden werden können. Mit dieser Methode kann das Alter der Individuen bestimmt werden, solange deutliche Altersklassen vorliegen und es zu keinen oder nur schwachen Überlappungen der jährlichen Kohorten kommt. Da *G. wilkitzkii* nur einen Reproduktionszyklus pro Jahr besitzt (STEELE & STEELE 1975a) und die Längen-Häufigkeits-Verteilung die oben genannten Voraussetzungen anscheinend erfüllt, war für diese Amphipodenart eine Altersabschätzung und eine Wachstumsuntersuchung möglich.

Können anhand der Längen-Häufigkeits-Verteilung von Crustaceen keine Kohorten unterschieden werden, so ist es nach GORNY (1992) auch möglich, die Individuen auf der Grundlage morphologischer Veränderungen während der geschlechtlichen Reifung (z.B. des *Appendix masculina* bei Dekapoden) verschiedenen Entwicklungsstadien und somit einzelnen

Kohorten zuzuordnen. Kombiniert mit Informationen zum Reproduktionszyklus und mit Hilfe von Aufzuchtexperimenten ist es dann möglich, das Alter der jeweiligen Entwicklungsstadien und Kohorten zu bestimmen.

Biochemische Methoden eröffneten in jüngster Zeit die Möglichkeit, auch interne Wachstumsmarker für die Altersbestimmung bei Crustaceen zu nutzen. Es handelt sich hierbei um den quantitativen Nachweis von Lipofuscin, einem fluoreszierenden Pigment, welches sich im Laufe des Lebens infolge oxidativer Stoffwechselprozesse in allen Zellen anreichert (ETTERSHANK 1983,1984,1985, SHEEHY 1990a,b, HILL 1991, MULLIN & BROOKS 1988). Bei diesem Pigment handelt es sich um ein Nebenprodukt der Peroxydation von mehrfach ungesättigten Fettsäuren, welches sich in intrazellulären Vakuolen anreichert. Da z.B. Muskeln und Gehirn im Unterschied zum Exoskelett bei der Häutung erhalten bleiben, bieten sich diese Gewebe für einen quantitativen Lipofuscin-Nachweis an. Bei den hier durchgeführten Untersuchungen war eine Anwendung dieser Methode aus technischen Gründen nicht möglich. Lipofuscin-Untersuchungen zur genauen Altersbestimmung sollten jedoch in zukünftigen Arbeiten unbedingt durchgeführt werden. Damit ist auch eine Kontrolle der Zuverlässigkeit der Methode zur Altersabschätzung anhand von Längen-Häufigkeits-Verteilungen möglich.

4.3.2 Altersstruktur und Geschlechterverhältnis

Anhand der Längen-Häufigkeits-Verteilung von *Gammarus wilkitzkii* wurden insgesamt sieben Kohorten identifiziert, denen jeweils ein hypothetisches Alter zugeordnet wurde. Die einzelnen Kohorten lassen sich gut voneinander trennen, Überlappungen liegen jedoch besonders zwischen den Altersgruppen 1+ und 2+ sowie 2+ und 3+ vor. Diese Überlappungen können folgendermaßen interpretiert werden:

1. Der Zeitraum für die Entlassung der Juvenilen aus dem Marsupium der Weibchen erstreckt sich über sechs bis acht Monate, so daß vor allem die Individuen der ersten Generationen eine relativ große Längenvariabilität zeigen.
2. Die Weibchen von *G. wilkitzkii* werden mit etwa zwei Jahren geschlechtsreif. Nach der Eiablage häuten sie sich für mindestens sechs bis sieben Monate nicht (BARNARD 1959) und weisen dadurch kein Längenwachstum auf.
3. Individuen wachsen unterschiedlich schnell.

Das erreichbare Lebensalter für *G. wilkitzkii* wird von BARNARD (1959) auf mindestens sechs Jahre geschätzt, was mit der hier durchgeführten Altersabschätzung für diese Art übereinstimmt. Die von einigen Autoren geschätzte maximale Lebensdauer von drei Jahren

(MELNIKOV 1989a, TZVETKOVA 1977, VINOGRADOV & MELNIKOV 1980) ist wenig wahrscheinlich: Einzelne Tiere wurden von mir über zwei Jahre gehältert und waren zum Zeitpunkt ihres Todes noch weit von der erreichbaren Maximalgröße dieser Art entfernt. *G. wilkitzkii* erreicht somit ein für Amphipoden relativ hohes Alter, was nur noch von einigen Arten, wie z.B. *Eurythenes gryllus* aus der Tiefsee (8 Jahre, INGRAM & HESSLER 1987) und *Eusirus perdentatus* aus der Antarktis (9 Jahre, KLAGES 1991) übertroffen wird. Diese beiden Arten gehören auch zu den wenigen Amphipoden, deren maximale Körperlänge die von *G. wilkitzkii* (62,3 mm) übersteigt. Es bestätigt sich am Beispiel von *G. wilkitzkii* somit die allgemeine Tendenz, daß in Lebensräumen mit permanent niedrigen Temperaturen (z.B. Polargebiete, Tiefsee) die Körpergröße und das Lebensalter im Vergleich zu höher temperierten Gebieten zunehmen (ARNTZ et al. 1994). Als Ursache für diese Zunahme der Körpergröße und der Verlängerung der Lebenszeit wird der Erhalt einer konstanten Reproduktionsrate angenommen (SAINTE-MARIE 1991). *G. wilkitzkii* kann in der relativ kurzen Ernährungsphase während des arktischen Sommers (Phytoplankton- und Eisalgenblüte) nur begrenzt Energiereserven zur Bildung von Oozyten anlegen. Da die Eier bei dieser Art relativ groß sind, kann auch nur eine begrenzte Anzahl Eier pro Reproduktionszyklus produziert werden (s. Kap.4.3.4). Für den gesicherten Erhalt der Population sind bei *G. wilkitzkii* also mehrere Reproduktionszyklen im Leben nötig, was wiederum eine relativ lange Lebensdauer dieser Art voraussetzt.

Bei allen untersuchten Weibchen von *G. wilkitzkii* waren die Oostegiten ab einer Körperlänge von ca. 20 bis 26 mm ausgebildet. Dies und eine Divergenz in der Längen-Gewichts-Beziehung zwischen Männchen und Weibchen deuten auf eine erste Reifung der weiblichen Gonaden bei dieser Körpergröße hin (Abb. 4.9, Kap.4.2.2). Demnach erreichen die Weibchen die Geschlechtsreife bei einer Länge von ca. 20 bis 26 mm, was einem geschätzten Alter von zwei Jahren entspricht. TZVETKOVA (1977) gibt für das Erreichen der Geschlechtsreife bei *G. wilkitzkii* eine Körperlänge von 15 bis 19 mm an, was nach meiner Altersabschätzung einem Alter von etwa 1,5 Jahren entsprechen würde. Aus der Arbeit dieser Autorin geht jedoch nicht hervor, wie das Eintreten der Geschlechtsreife bei dieser Art festgestellt wurde, so daß die Daten nicht vergleichend diskutiert werden können.

Der Anteil an Männchen und Weibchen war in den untersuchten Populationen von *G. wilkitzkii* etwa gleich groß, jedoch zeigt die Längen-Häufigkeits-Verteilung, daß die Männchen wesentlich größer werden als die Weibchen. Eine Ursache dafür könnte sein, daß bei den Weibchen nach der Geschlechtsreife durch die hohe Gametenproduktion eine Verlangsamung des somatischen Wachstums eintritt und sich die Tiere deshalb seltener häuten. Möglicherweise ist auch generell die Lebenserwartung der Weibchen geringer als die der Männchen. Eine

endgültige Antwort können nur Langzeit-Hälterungsexperimente und eine exakte Altersbestimmung mittels biochemischer Methoden (z.B. quantitativer Lipofuscin-Nachweis, s. Kap.4.3.1) geben.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung der Sommerfänge von *Onisimus nanseni* zeigt insgesamt drei Kohorten von Längensklassen. Nach GEORGE & PAUL (1970) und MELNIKOV (1989a) werden die Jungtiere im Januar aus dem Marsupium der Weibchen entlassen. Die Individuen der ersten Kohorte (0+) wiesen zum Zeitpunkt des Fanges im August folglich bereits ein Alter von etwa 7 Monaten auf. Bei nur einem Reproduktionszyklus pro Jahr, beträgt das Alter der Tiere der beiden folgenden Längengruppierungen 19 und 31 Monate. Die 19 Monate alten Weibchen tragen nach der Begattung im Spätherbst die sich entwickelnde neue Generation noch bis zum Januar des folgenden Jahres aus. Sie erreichen also ein Alter von mindestens zwei Jahren. Da generell nur sehr wenig große und damit alte Weibchen (> 30 mm) in den Fängen vorhanden waren, stirbt vermutlich der Großteil der Weibchen nach dem Austragen der ersten Brut. Der Fang von ca. 31 Monate alten Weibchen zeigt, daß sie durchaus ein Alter von etwa 2,5 Jahren erreichen können. Ein zweiter Reproduktionszyklus einiger Weibchen ist damit durchaus denkbar, wurde aber bisher nicht nachgewiesen. Die größten gefundenen Männchen waren nach der hier durchgeführten Altersabschätzung 19 Monate alt. Ob die Männchen ebenfalls ein Mindestalter von zwei Jahren erreichen oder ob sie unmittelbar nach der Fortpflanzungsperiode im Herbst zugrunde gehen, wie das z. B. bei der nahe verwandten Art *O. litoralis* aus der kanadischen Arktis der Fall ist (SAINTE-MARIE et al. 1990), konnte hier nicht geklärt werden. Literaturangaben zufolge erreicht *O. nanseni* (VINOGRADOV & MELNIKOV 1980) ebenso wie eine Reihe anderer arktischer Arten der gleichen Gattung (*O. litoralis*, SAINTE-MARIE et al. 1990; *O. glacialis*, GRIFFITHS & DILLINGER 1981; *O. edwardsi*, KLEKOWSKI & WESLAWSKI 1991) ein maximales Lebensalter von 2 bis 2,5 Jahren. Diese Angaben stimmen gut mit der hier gemachten Altersabschätzung überein.

Vergleicht man die in dieser Arbeit für *O. nanseni* festgestellte Maximallänge von 34,1 mm mit den Längenangaben zu 17 anderen *Onisimus*-Arten (GURJANOVA 1951), so läßt sich auch hier - wie schon bei *G. wilkitzkii* - die Tendenz feststellen, daß in Lebensräumen mit permanent niedrigen Temperaturen die Körpergröße zunimmt (s.o.).

Eine Unterscheidung der Geschlechter war bei *O. nanseni* erst ab einer Länge von 19 mm möglich. Bei dieser Größe, die einem Alter von 1,5 Jahren entspricht, erreichen die Tiere vermutlich die Geschlechtsreife. Diese Angaben stimmen gut mit den Ergebnissen von VINOGRADOV & MELNIKOV (1980) überein, nach denen *O. nanseni* die Geschlechtsreife bei einer Körperlänge von 19 bis 20 mm erreicht.

Die nach Geschlechtern getrennte Längen-Häufigkeits-Verteilung zeigt, daß die Männchen ab einer Größe von 23 mm zahlenmäßig in den Fängen stark abnehmen und ab 27 mm gar nicht

mehr vorkommen. Diese Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zugunsten großer Weibchen liegt wahrscheinlich darin begründet, daß diese eine Mindestkörpergröße besitzen müssen, um genügend viele und ausreichend große Eier produzieren zu können. Der generell höhere Anteil von Weibchen gegenüber Männchen dient vermutlich der Gewährleistung eines hohen Reproduktionspotentials und dem Erhalt der Population.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung von *Onisimus glacialis* zeigt insgesamt zwei Kohorten von Längensklassen. Nach GRIFFITHS & DILLINGER (1981) werden die Jungtiere im Februar aus dem Marsupium der Weibchen entlassen. Die Individuen der ersten Kohorte waren zum Zeitpunkt des Fanges im August also bereits 5 Monate alt. Bei Annahme von nur einem Reproduktionszyklus pro Jahr betrug das Alter der Tiere der zweiten Längengruppierung 17 Monate. Da die Fortpflanzung im Herbst (GRIFFITHS & DILLINGER 1981) stattfindet und die Weibchen die Brut bis zum Februar des folgenden Jahres austragen, kann diese Amphipodenart mindestens zwei Jahre alt werden. Zur gleichen Altersabschätzung kommen auch CROSS (1982), GRIFFITHS & DILLINGER (1981) und KOCH et al. (1981), die Untersuchungen an *O. glacialis* im Flachwasser der amerikanischen Arktis durchführten.

Bis zu einer Länge von etwa 10 mm war eine äußere Unterscheidung der Geschlechter nicht möglich, danach werden die Tiere vermutlich geschlechtsreif (Alter = 1,5 Jahre). Auch GRIFFITHS & DILLINGER (1981) und KOCH et al. (1981) stellten fest, daß *O. glacialis* die Geschlechtsreife bei einer Körperlänge von 10 mm erreicht.

Im Unterschied zu *O. nansenii* gehört *O. glacialis* mit einer hier festgestellten Maximalgröße von 15,6 mm nicht zu den großen Arten innerhalb der Gattung *Onisimus* (GURJANOVA 1951). Die Tendenz, daß in Lebensräumen mit permanent niedrigen Temperaturen die Körpergröße zunimmt (s.o.), gilt demnach nicht für *O. glacialis*.

Die Längen-Häufigkeits-Verteilung von *Apherusa glacialis* zeigt wie die von *O. glacialis* zwei Kohorten von Längensklassen innerhalb der untersuchten Population. Bei einer Entlassungszeit der Jungtiere im März (MELNIKOV 1989a) beträgt das Alter der Individuen aus der ersten Kohorte somit ca. 4 Monate, das der zweiten ca. 16 Monate. Die Tiere der zweiten Längengruppierung pflanzen sich erst im Winter fort, und die Weibchen tragen die Brut bis zur Entlassung der Jungtiere aus dem Marsupium im darauffolgenden Frühjahr aus (KLEKOWSKI & WESLAWSKI 1991, MELNIKOV 1989a). Diese Art muß damit ein Alter von mindestens zwei Jahren erreichen, was gut mit der Altersabschätzung von CROSS (1982) übereinstimmt.

Angaben über den Zeitpunkt des Erreichens der Geschlechtsreife fehlen bisher in der Literatur. Das kleinste gefangene Weibchen hatte bei ca. 10 mm Länge schon voll ausgebildete

Oostegiten, so daß die Gonadenreifung bei dieser Größe bereits einsetzt hat. Das Alter der Tiere beträgt zu diesem Zeitpunkt etwa 16 Monate.

Ein wesentlicher Unterschied gegenüber den anderen untersuchten Eisamphipodenarten ist im Geschlechterverhältnis bei *A. glacialis* festzustellen. Die Zahl der Weibchen übersteigt sowohl insgesamt als auch innerhalb der einzelnen Längenklassen die Anzahl der Männchen erheblich. Ein hoher Anteil von Weibchen in der Population kann möglicherweise eine im Vergleich zu anderen Eisamphipodenarten erhöhte Sterblichkeitsrate durch Feinde (z.B. Polardorsch) ausgleichen. Außerdem ist es denkbar, daß sich die Männchen von *A. glacialis* mit mehreren Weibchen paaren und daher generell weniger Männchen zum Erhalt der Population nötig sind. In der Literatur wird für *A. glacialis* eine Maximalgröße von ca. 20 mm angegeben (GURJANOVA 1951, KLEKOWSKI & WESLAWSKI 1991); das größte hier gefundene Tier hatte eine Länge von 17,2 mm. Ein Größenvergleich innerhalb der Gattung *Apherusa* (GURJANOVA 1951) bestätigt auch für *A. glacialis* - wie schon bei *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* - die allgemeine Tendenz, daß die Körpergröße in Lebensräumen mit permanent niedrigen Temperaturen zunimmt.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß sich die vier in dieser Arbeit untersuchten Amphipodenarten mit einem erreichbaren Mindestalter von zwei (*O. nanseni*, *O. glacialis*, *A. glacialis*) und sechs (*G. wilkitzkii*) Jahren in ihrer Lebenserwartung deutlich von Arten aus gemäßigten Breiten unterscheiden. Ein umfassender Vergleich zeigte, daß die Mehrzahl der Arten aus gemäßigten Breiten sehr kurzlebig (0,5 bis 1,5 Jahre) ist und nur wenige ein Alter von zwei Jahren erreichen (BREY 1994). Die relative Langlebigkeit der Eisamphipoden ist vermutlich auf die extreme Saisonalität im Nahrungsangebot polarer Gebiete und die damit verbundene Anpassung der Reproduktionszyklen für einen gesicherten Populationserhalt zurückzuführen (s. Kap.4.3.4).

4.3.3 Wachstum, Produktion und Produktivität von *Gammarus wilkitzkii*

In der Literatur wird häufig die Frage diskutiert, ob polare Organismen einzigartige Anpassungen an ihren Lebensraum aufweisen, durch die sie sich von nicht-polaren Tieren unterscheiden (z.B. BREY & CLARKE 1993). Die bisherige Diskussion in dieser Arbeit zeigte, daß *Gammarus wilkitzkii* im Vergleich zu borealen Amphipodenarten sehr groß wird und ein hohes Alter erreicht. Diese Tatsache ist jedoch nicht außergewöhnlich, da Gigantismus und Langlebigkeit bei vielen Taxa für polare Vertreter typisch sind (DE BROYER 1977). Mögliche

Anpassungen müssen daher auch in anderen Eigenschaften, z.B. im Wachstum, gesucht werden.

Für *G. wilkitzkii* wird das Wachstum am besten durch die Gompertz-Funktion beschrieben. Der mit dieser Wachstumsfunktion geschätzte Wert für die erreichbare Maximallänge (L_{∞}) von 66,3 mm erscheint durchaus realistisch, wenn man berücksichtigt, daß das größte gefangene Tier eine Körperlänge von 62,3 mm hatte. Nach dem Wachstumsmodell von v. Bertalanffy beträgt die asymptotische Endlänge für *G. wilkitzkii* unrealistische 235,3 mm.

G. wilkitzkii erreicht somit eine für Amphipoden beträchtliche Körpergröße, benötigt aber eine relativ lange Zeit (ca. 6 Jahre), um diese zu erreichen. Diese Art zeigt also eine geringe Wachstumsgeschwindigkeit, was ein typisches Phänomen bei Organismen polarer Gebiete ist (ARNTZ et al. 1994). Nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand ist die geringe Wachstumsgeschwindigkeit vieler polarer Poikilothermer sowohl auf das saisonal limitierte Nahrungsangebot als auch auf niedrige Stoffwechselraten durch die niedrigen Temperaturen zurückzuführen (BONE 1972, BREGAZZI 1972, BREY & CLARKE 1993, CLARKE 1988, KANNEWORFF 1965, PERCY 1993, RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1972, SAGAR 1980).

Wachstumsfunktionen sind nichtlineare Funktionen und eignen sich deshalb nicht für einen Vergleich des Wachstums verschiedener Arten. Daher wird hier die Wachstumsleistung als Vergleichsparameter verwendet. Die Wachstumsleistung drückt aus, in welcher Zeit ein Tier seine maximale Körpermasse erreicht, d.h. wie „gut“ ein Organismus wächst. Für die Berechnung der Wachstumsleistung wurde ein Index benutzt, der unabhängig von Wachstumsmodellen ist und die maximale Wachstumsleistung selbst als Maß verwendet (BREY 1994).

$$\psi = \log (M_{\max}/A_{\max})$$

M_{\max} = maximales Körpergewicht in kJ
 A_{\max} = maximales Alter

Abbildung 4.12 stellt die individuelle Wachstumsleistung von *G. wilkitzkii* im Vergleich zu Amphipodenarten aus dem Süß- und Salzwasser polarer und borealer Gebiete dar (aus BREY 1994). Die eingezeichneten Isolinien kennzeichnen Bereiche gleicher Wachstumsleistung.

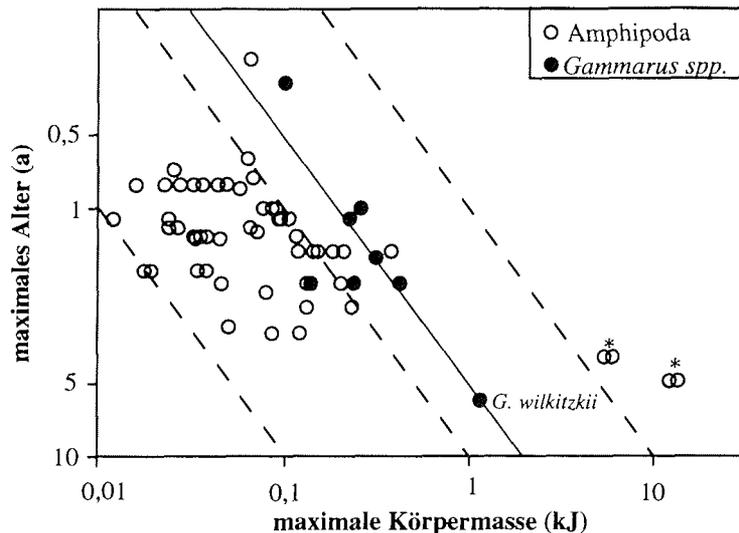


Abb. 4.12: Individuelle Wachstumsleistung von *G. wilkitzkii* im Vergleich zu anderen Amphipodenarten. * - *Bovallia gigantea*, - - - Isolinie = Bereiche gleicher Wachstumsleistung; — Isolinie *Gammarus spp.*

Die untersuchten Arten der Gattung *Gammarus* haben im Vergleich zu anderen Amphipodentaxa eine generell hohe Wachstumsleistung. *G. wilkitzkii* unterscheidet sich innerhalb dieser Gattung nicht signifikant von den borealen Arten ($\alpha = 0,05$). Die hohe Wachstumsleistung von *G. wilkitzkii* bestätigt die von BREY (1994) formulierte Annahme, daß die Wachstumsleistung weniger durch die Lebensbedingungen als vielmehr durch genetisch festgelegte Programme bestimmt wird.

Die gleich hohe oder höhere Wachstumsleistung polarer Arten (*G. wilkitzkii*, *Bovallia gigantea* (Abb. 4.12, *)) innerhalb der untersuchten gammariden Amphipoden entspricht nicht dem von ARNTZ et al. (1994) aufgezeigten Trend, daß polare (antarktische) Arten eine geringere Wachstumsleistung haben als Arten aus temperierten Gebieten. Die Ursache hierfür könnte darin liegen, daß bei dem von ARNTZ et al. (1994) durchgeführten Vergleich der Wachstumsleistung von Arten aus temperierten und antarktischen Gebieten die jeweilige taxonomische Komposition zu unterschiedlich war und deshalb ein signifikanter Unterschied festgestellt wurde (Brey, pers. Mitt.).

In Abbildung 4.13 wird die somatische Produktivität von *G. wilkitzkii* im Vergleich zu anderen Amphipodenarten (aus BREY 1994) betrachtet. In diesem Vergleich weist *G. wilkitzkii* die geringste somatische Produktivität auf.

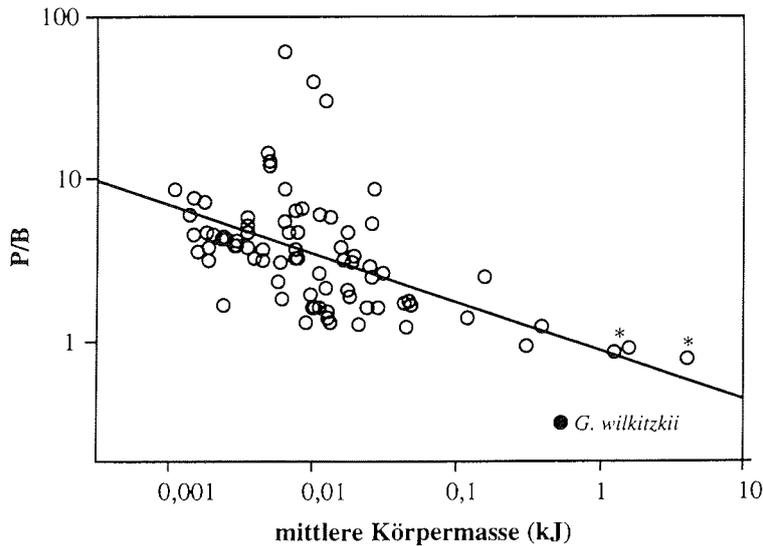


Abb. 4.13: Somatische P/B-Rate von *G. wilkitzkii* im Vergleich mit der Produktivität von Populationen anderer Amphipodenarten. * - *Bovallia gigantea*.

Ursachen für unterschiedliche P/B-Raten können in einer unterschiedlichen Altersstruktur der betrachteten Populationen, im Temperaturregime und den Nahrungsbedingungen liegen.

Altersstruktur:

Ein großer Anteil an Jungtieren, die einen hohen Zuwachs an Körpermasse pro Zeit haben, ergibt eine hohe P/B-Rate einer Population. Sind in einer Population jedoch viele ältere Tiere vorhanden, ist die P/B-Rate vergleichsweise geringer.

Die niedrige P/B-Rate der untersuchten Population von *G. wilkitzkii* kann also auf einer geringen Anzahl von Jungtieren beruhen. Betrachtet man die Längen-Häufigkeits-Verteilung dieser Art (Abb. 4.1, Kap.4.2.1.1), so erkennt man, daß die Anzahl kleiner Individuen innerhalb der untersuchten Population vergleichsweise gering ist. Drei mögliche Ursachen sind hierfür denkbar:

1. Kleine Tiere wurden bei der Probennahme nicht quantitativ erfaßt.
2. *G. wilkitzkii* produziert jährlich nur eine relativ geringe Anzahl von Nachkommen.
3. Die Sterblichkeitsrate von Jungtieren ist sehr hoch.

Die Probennahme erfolgte durch eine Kombination verschiedener Fanggeräte (Reusen, Fallen, Saugpumpe), wobei der Großteil der Flohkrebse mit der Saugpumpe gesammelt wurde. Diese Pumpe arbeitet nicht selektiv, d.h. kleine Tiere werden im gleichen Maß erfaßt wie große. Die

geringe P/B-Rate von *G. wilkitzkii* hängt also nicht mit der Probennahme zusammen. Da die geringe P/B-Rate nicht methodisch bedingt ist, kann die Ursache möglicherweise in der Reproduktion von *G. wilkitzkii* liegen. Das würde bedeuten, daß innerhalb der Population jährlich nur eine relativ geringe Nachkommenschaft produziert wird. In dieser Arbeit wurde jedoch festgestellt, daß *G. wilkitzkii* mit einer durchschnittlichen Anzahl von etwa 145 Oozyten, Eiern und Juvenilen pro Weibchen pro Jahr über eine sehr hohe Fruchtbarkeit im Vergleich zu anderen Amphipodenarten verfügt (s. Kap.4.3.4). *G. wilkitzkii* produziert also eine relativ hohe Anzahl von Nachkommen. Eine geringe P/B-Rate läßt sich dadurch nicht erklären.

Die Ursache für die niedrige P/B-Rate dieser Art muß also in einem geringen Reproduktionserfolg, d.h. einer hohen Sterblichkeit der Jungtiere, liegen. Welche Faktoren können für eine hohe Sterblichkeit der Jungtiere von *G. wilkitzkii* verantwortlich sein?

- Die Jungtiere werden zu Zeiten suboptimaler Nahrungsbedingungen aus dem Marsupium der Weibchen entlassen.
- Es herrscht ein hoher Feinddruck, z.B. durch Polardorsche oder Kannibalismus.
- Die Jungtiere besitzen eine hohe physiologische Sensibilität gegenüber instabilen Umweltbedingungen.

Temperatur:

Bei den meisten marinen Evertebraten korreliert die Stoffwechselrate, und damit die P/B-Rate, positiv mit der Temperatur (BREY 1994, CLARKE 1991). Dies kann die niedrigere P/B-Rate der arktischen Art *G. wilkitzkii* gegenüber Arten aus temperierten Gebieten erklären, nicht aber gegenüber der antarktischen Art *Bovallia gigantea* (Abb. 4.13, *). Die unterschiedlichen P/B-Raten dieser beiden polaren Arten müssen demzufolge andere Ursachen (z.B. Nahrung) haben.

Nahrung:

Nahrungsverfügbarkeit stellt einen wichtigen Faktor für das individuelle Wachstum und somit auch die Produktivität einer Population dar. Starke saisonale Schwankungen im Nahrungsangebot könnten also bei polaren Organismen zu einer im Vergleich zu borealen Arten niedrigeren P/B-Rate führen. Dies trifft zwar für die arktische Art *G. wilkitzkii* zu, nicht aber für die antarktische Art *B. gigantea*. Die höhere P/B-Rate von *B. gigantea* gegenüber *G. wilkitzkii* liegt demzufolge wahrscheinlich weniger in der Nahrungsmenge als vielmehr in der Nahrungsqualität begründet. *B. gigantea* hat eine überwiegend räuberische Ernährungsweise und damit eine ganzjährig relativ hohe Energiezufuhr (BONE 1972, IKEN 1995). *G. wilkitzkii* ernährt sich dagegen vorwiegend von Detritus unter dem Eis, der einen deutlich niedrigeren Nährwert besitzt (vgl. Kap.5.2.1).

Zusammenfassend betrachtet liegen die Ursachen für die niedrigere P/B-Rate von *G. wilkitzkii* gegenüber denen borealer Amphipoden wahrscheinlich in einem niedrigen Reproduktionserfolg, in der permanent niedrigen Umgebungstemperatur und in der Ernährung. Im Vergleich der P/B-Raten von *G. wilkitzkii* und der antarktischen Art *B. gigantea* scheidet der Faktor Temperatur aus, so daß hier die Ursachen für die unterschiedliche Produktivität möglicherweise in einem verschiedenen Reproduktionserfolg und vor allem in der Ernährungsweise dieser Arten liegen.

4.3.4 Reproduktion

Bei den Untersuchungen zur Reproduktion stand die Frage im Vordergrund, wie die hier untersuchten Amphipodenarten in ihrer Reproduktionsstrategie dem Leben unter arktischen Bedingungen angepaßt sind und ob sie sich in ihrer Reproduktionsbiologie von anderen, nicht am Meereis lebenden, Amphipodenarten unterscheiden. Fortpflanzungszeit, Zeitpunkt des Entlassens der Jungtiere, Fruchtbarkeit und Eigröße bilden hierbei die Schwerpunkte der Diskussion.

Als einzige der vier untersuchten Arten wurde *Gammarus wilkitzkii* in Praecopula beobachtet. Die zeitliche Übereinstimmung des Auftretens dieser Verhaltensweise im Labor und im Freiland zeigt, daß der Zeitraum für die Fortpflanzung offenbar genetisch festgelegt ist und weniger durch äußere Einflüsse, wie z.B. Photoperiode und Wassertemperatur, bestimmt wird (WILDISH 1982, STEELE & STEELE 1986). Literaturangaben zufolge findet die Eiablage bei *G. wilkitzkii* in den Monaten Juli bis Dezember statt (BARNARD 1959, MELNIKOV 1989a). Der Fang eiertragender Weibchen im September bestätigt diese Aussage. Die Entwicklung der Embryonen findet in den Wintermonaten statt; die neue Generation verläßt das Marsupium der Muttertiere in der Zeit von April bis August des darauffolgenden Jahres (BARNARD 1959, MELNIKOV 1989a, STEELE & STEELE 1986). Die hier durchgeführte Laborhaltung eiertragender Weibchen zeigte, daß die vollständige Embryonalentwicklung mindestens sechs bis sieben Monate dauert, da erst nach dieser Zeitspanne die Jungtiere aus dem Marsupium entlassen wurden. Diese Beobachtung stimmt gut mit den Ergebnissen von BARNARD (1959) und MELNIKOV (1989a) überein, die die gleiche Zeitspanne für die vollständige Embryonalentwicklung dieser Art abgeschätzt haben. Die embryonale Entwicklungsphase von *G. wilkitzkii* unterscheidet sich damit nicht wesentlich von der anderer univoltiner (eine Reproduktion pro Jahr) benthischer Amphipodenarten polarer Gebiete (BONE 1972, BREGAZZI 1972, GRIFFITHS & DILLINGER 1981, INGRAM & HESSLER 1987, KLAGES

1993, KLEKOWSKI & WESLAWSKI 1991, KOCH et al. 1981, RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1972, SAGAR 1980, SAINTE-MARIE 1991, STEELE & STEELE 1975b, THURSTON 1970). Boreale Arten haben dagegen eine deutlich kürzere Embryonalentwicklung, die nur selten zwei Monate überschreitet (BREGAZZI 1972, DAUVIN 1989, SKADSHEIM 1984).

Die Fruchtbarkeit von *G. wilkitzkii* ist mit einer mittleren Anzahl von etwa 145 Nachkommen pro Reproduktionsphase im Vergleich zu den meisten anderen gammariden Amphipodenarten sehr hoch. Innerhalb der Gattung *Gammarus* weist *G. wilkitzkii* sogar die höchste Eizahl überhaupt auf (SAINTE-MARIE 1991). Geht man davon aus, daß diese Art ein Alter von sechs Jahren erreichen und sich drei bis vier Mal im Leben fortpflanzen kann, so beträgt das Reproduktionspotential von *G. wilkitzkii* insgesamt etwa 400 bis 600 Nachkommen pro Weibchen. Nach SAINTE-MARIE (1991) wird diese Anzahl nur noch von einer boreal-polaren gammariden Amphipodenart - *Anonyx nugax* - übertroffen, die bis zu 630 Eier pro Weibchen produzieren kann. Wenn die Annahme zutrifft, daß sich die Weibchen jedes Jahr fortpflanzen, so gehört *G. wilkitzkii* zu einer der fruchtbarsten Arten innerhalb der gesamten gammariden Amphipodenfauna überhaupt. Um diese Hypothese zu bestätigen, sind jedoch unbedingt weiterführende Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie (z.B. Langzeithälterung, Untersuchung der Oostegitenentwicklung) von *G. wilkitzkii* erforderlich.

Ein Vergleich der mittleren Eigröße von *G. wilkitzkii* mit der anderer Amphipodenarten zeigt, daß der mittlere Eidurchmesser von rund 0,8 mm sehr groß ist. Größere Eier finden sich nur noch bei einigen ebenfalls aus polaren Regionen oder der Tiefsee stammenden Arten, wie z.B. *Bovallia gigantea* (Antarktis) und *Eurythenes gryllus* (Tiefsee) (SAINTE-MARIE 1991).

Eiertragende Weibchen von *Onisimus nanseni* wurden in dieser Arbeit nicht gefunden. BARNARD (1959) wies in den Monaten November bis Februar im zentralen Bereich der Hocharktis eiertragende Tiere nach. Die Fortpflanzung dieser Art findet somit im Winter statt. Ein Entlassen der Jungtiere aus dem Marsupium der Weibchen beginnt bereits im Januar (MELNIKOV 1989a) und erstreckt sich wahrscheinlich bis in den Frühling hinein. Zeitangaben zur Embryonalentwicklung sind in der Literatur nicht zu finden.

Die hier festgestellte mittlere Oozytenzahl von 87 entspricht gleichzeitig dem Reproduktionspotential von *O. nanseni*, da sich die Weibchen nur einmal im Leben fortpflanzen (MELNIKOV 1989a). Ein Vergleich mit anderen lysianassiden Amphipoden zeigt, daß *O. nanseni* über eine verhältnismäßig hohe Fruchtbarkeit verfügt, welche nur durch einzelne Arten, wie z.B. *Anonyx nugax* (630) und *Eurythenes gryllus* (194), deutlich übertroffen wird (SAINTE-MARIE 1991). Innerhalb der Gattung *Onisimus* hat *O. nanseni* die höchste mittlere Oozytenzahl (SAINTE-MARIE 1991).

Literaturangaben zufolge pflanzt sich *Onisimus glacialis* in der Zeit von September bis Oktober fort (amerikanische Arktis) (GRIFFITHS & DILLINGER 1981). Ein Entlassen der Jungtiere aus dem Marsupium der Weibchen erfolgt im Frühling (GRIFFITHS & DILLINGER 1981). Die mittlere Eizahl wird mit etwa 11 angegeben (GRIFFITHS & DILLINGER 1981), was deutlich niedriger als die hier gefundene Oozytenzahl (161) ist. Das Reproduktionspotential der Tiere liegt also wesentlich höher, als es ein Eigelege vermuten läßt. Möglicherweise handelt es sich bei *O. glacialis* um Portionslaicher, so daß die Zahl der Eier im Marsupium nicht die Fruchtbarkeit dieser Art widerspiegelt.

Der Eidurchmesser bei *O. glacialis* ist mit 0,7 bis 0,8 mm (GRIFFITHS & DILLINGER 1981) für lysianasside Amphipoden verhältnismäßig groß (SAINTE-MARIE 1991) und deutet auf eine vergleichsweise lange Entwicklungsphase der Embryonen hin.

Die Fortpflanzung von *Apherusa glacialis* findet nach KLEKOWSKI & WESLAWSKI (1991) in den Wintermonaten statt. Über die Entlassungszeit der Jungtiere aus dem Marsupium der Weibchen werden in der Literatur recht unterschiedliche Angaben gemacht. MELNIKOV (1989a) datiert das Entlassen der Jungtiere in den März, KLEKOWSKI & WESLAWSKI (1991) dagegen in den Mai und Juni. Da einige von mir gefangene Weibchen im August noch Eier trugen, erstreckt sich der Zeitraum für das Entlassen der Jungtiere offensichtlich über den gesamten Frühling und Sommer. Über die Dauer der Embryonalentwicklung finden sich in der Literatur keine Angaben.

A. glacialis besitzt als einzige der hier untersuchten Amphipodenarten Eipakete. Die mittlere Eizahl von 554 zeigt an, daß *A. glacialis* über ein sehr hohes Reproduktionspotential verglichen mit anderen gammariden Amphipodenarten verfügt (SAINTE-MARIE 1991). Vergleichbare Angaben zur Fruchtbarkeit von *A. glacialis* und anderen Arten der Gattung *Apherusa* fehlen in der Literatur fast völlig. Für *A. bispinosa* aus dem Mittelmeer wird eine Eizahl von 3 bis 6 angegeben (KRAPP-SCHICKEL 1978), wobei unklar bleibt, ob es sich dabei tatsächlich um Eier oder aber um Eipakete handelt.

Der Eidurchmesser ist mit durchschnittlich knapp 0,2 mm der kleinste, der bei gammariden Amphipoden bisher festgestellt wurde. Unterschiedliche Entwicklungsstadien der Embryonen in den verschiedenen Eipaketen eines einzigen Weibchens deuten darauf hin, daß ein portionsweises Entlassen der Jungtiere über einen längeren Zeitraum erfolgt. Dies würde auch das Anlegen von Eipaketen erklären.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Fortpflanzung der untersuchten Eisamphipodenarten vom Spätsommer bis in den Winter stattfindet, und daß die Jungtiere in der Zeit von Januar bis August aus dem Marsupium der Weibchen entlassen werden. Das

Freisetzen der Jungtiere erfolgt somit kurz vor oder zeitgleich mit dem Beginn der Phytoplankton- und Eisalgenblüte, was optimale Ernährungsbedingungen für die neue Generation garantiert (BONE 1972, BREGAZZI 1972, KOCH et al. 1981, SAGAR 1980, STEELE & STEELE 1986). Eine große Anzahl von Eiern pro Brut stellt ebenso wie der Zeitpunkt des Entlassens eine Anpassung an die Saisonalität der Nahrungsressourcen in polaren Gebieten dar (NELSON 1980). Das gleichzeitige Freisetzen einer großen Zahl von Jungtieren in der kurzen Phase optimaler Nahrungsbedingungen erhöht deren Überlebenschancen erheblich und sichert so den Erhalt der Population. Aufgrund der relativ kurzen intensiven Primärproduktionsphase kann in der Regel nicht mehr als eine neue Generation pro Jahr reproduziert werden.

Nach KLAGES (1991) steht die Eigröße in erster Linie mit der Saisonalität der Nahrungsressourcen und der permanent niedrigen Wassertemperatur in Zusammenhang. Durch die Produktion großer Eier, wie es bei *G. wilkitzkii* und *O. glacialis* der Fall ist, kann die Dauer der Embryonalentwicklung so angepaßt sein, daß der Schlupf der Juvenilen mit dem Beginn der Primärproduktion übereinstimmt. Dotterreiche Eier gewährleisten außerdem den Schlupf von konditionell gut entwickelten Jungtieren, was deren Überlebenschance gerade in den ersten Wochen nach Verlassen des Marsupiums erhöht (KLAGES 1991). Gut entwickelte Jungtiere sind außerdem in der Lage, zeitliche Schwankungen (z.B. ein Verspäten) im Einsetzen der Primärproduktion zu überstehen (Hungervermögen).

A. glacialis unterscheidet sich durch seine extrem große Anzahl von sehr kleinen Eiern deutlich von den anderen untersuchten Eisamphipodenarten. Die Nachkommen befinden sich in einem vergleichsweise schlechteren Entwicklungszustand als die Nachkommen aus großen, dotterreichen Eiern. Durch die große Anzahl jedoch wird eine erhöhte Sterblichkeit ausgeglichen. Damit kann unter gleichen Umweltbedingungen offensichtlich genauso erfolgreich der Erhalt der Population gewährleistet werden, wie mit weniger Nachkommen in einem fortgeschrittenen Entwicklungszustand (z.B. *G. wilkitzkii*).

SAINTE-MARIE (1991) führte eine umfassende Analyse der Reproduktionsbiologie gammarider Amphipoden durch und unterschied dabei zwischen K-, r- und A-Strategie. K-Strategen weisen eine mittlere Lebensdauer, eine mittlere Zeit des Erreichens der Geschlechtsreife und eine mittlere Fruchtbarkeit auf. r-Strategen sind dagegen kurzlebig, reifen früh und besitzen eine hohe Fruchtbarkeit. A-Strategen erreichen ein hohes Alter, reifen erst relativ spät und besitzen nur eine geringe Fruchtbarkeit.

Betrachtet man allein das Lebensalter und den Zeitpunkt des Eintretens der Geschlechtsreife bei den untersuchten Eisamphipodenarten, so wären sie aufgrund ihrer Langlebigkeit und der relativ späten Reifung zu den A-Strategen zu rechnen. Im Widerspruch dazu steht allerdings ihre hohe Fruchtbarkeit, wonach diese Arten eher zu den r-Strategen zu zählen wären. Eine

eindeutige Zuordnung der Eisamphipoden zu den oben angeführten Reproduktionsstrategien ist daher nicht möglich.

Abschließend läßt sich feststellen, daß kryopelagische Amphipoden wie auch viele benthische Arten ihre Reproduktionszyklen den saisonal auftretenden Nahrungsressourcen in polaren Breiten angepaßt haben. Die Beschränkung auf höchstens einen Reproduktionszyklus pro Jahr ist notwendig, um einerseits in der kurzen Zeit intensiver Primärproduktion ausreichend Energie in Form von Nahrung für die Bildung von Eiern aufzunehmen und um andererseits ein Heranwachsen der neuen Generation in der Periode optimaler Ernährungsbedingungen zu gewährleisten.

Eine vergleichsweise große Nachkommenschaft pro Brut und ein sehr hohes Reproduktionspotential dieser Arten zeigen eine Anpassung an die sehr variablen Umweltbedingungen unter dem Meereis und sichern so den Fortbestand der Population.

5. Nahrungsuntersuchungen

In diesem Teil der Arbeit wird die Ernährung der untersuchten Eisamphipodenarten analysiert und ihre Stellung innerhalb des arktischen Nahrungsnetzes betrachtet.

5.1 Material und Methoden

In diesem Kapitel werden zuerst die Methoden zur Untersuchung der Nahrungszusammensetzung, des Freßverhaltens und der Mandibelmorphologie der Eisamphipoden beschrieben. Danach erfolgt die Darstellung der Laborversuche zur Faecesproduktion und zur Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces.

5.1.1 Untersuchungen des Magen- und Darminhalts und der Faeces

Die Untersuchung des Magen-Darminhalts der vier Eisamphipodenarten erfolgte an jeweils 20 Tieren pro Art, Untersuchungsgebiet und Jahreszeit. Von den Litoraltieren von Franz-Josef-Land wurden jedoch nur 10 Exemplare pro Art (zwei Arten: *Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*) untersucht. Die Geschlechterverteilung bei den Untersuchungen war zufällig.

Zur Präparation des Magen-Darm-Trakts wurde bei den Tieren eine Körperseite geöffnet und der Magen-Darm-Trakt komplett entnommen. Magen und Darm sind bei Amphipoden nicht deutlich voneinander getrennt, daher wurde der gesamte Verdauungstrakt in die Nahrungsanalyse einbezogen.

In einem ersten Schritt erfolgte eine prozentuale Abschätzung des Füllungsgrades vom Pharynx bis zum After. Der Verdauungstrakt wurde hierfür mit einem Mikrometer optisch in 10 gleich große Abschnitte unterteilt und der gefüllte Anteil abgeschätzt (Zehner-Skala).

Im zweiten Schritt wurden der Magen-Darminhalt mikroskopisch untersucht und die Volumenanteile der einzelnen Nahrungskomponenten am Gesamtvolumen abgeschätzt. Im Anschluß erfolgte die Korrektur der Volumenanteile mit dem Füllwert des Magen-Darm-Trakts. Dazu wurden die Einzelanteile der Nahrungskomponenten bei jedem Individuum mit dem jeweiligen Füllwert aus der Zehner-Skala multipliziert. Ein Beispiel soll das Vorgehen verdeutlichen:

Bei einem vollständig gefüllten Magen-Darm-Trakt, der nur Detritus enthält, beträgt der Gesamtfüllwert 1 und der Einzelanteil Detritus 100 %. Ist der Verdauungstrakt aber nur zu

3/10 gefüllt, enthält jedoch ebenfalls nur Detritus, beträgt der Detritusanteil nur noch 30 % (Rechnung: $100 \% \cdot 3/10 = 30 \%$).

Neben den Volumenanteilen wurde auch die Präsenz (%) der einzelnen Nahrungsbestandteile in den Verdauungstrakten aller untersuchten Individuen bestimmt. Die Bestimmung der Diatomeen erfolgte nach MEDLIN & PRIDDLE (1990).

Faeces von *Gammarus wilkitzkii* wurden im Untersuchungsgebiet von Franz-Josef-Land gesammelt. An Schollenrändern sammelten sich die ausgeschiedenen Faeces auf hervorstehenden Eisstrukturen und konnten tauchend mit Hilfe einer Spritze abgesaugt und fixiert werden.

Insgesamt 20 Faecesstücke wurden auf ihre Einzelkomponenten hin untersucht und die Volumenanteile und die Präsenz der einzelnen Bestandteile bestimmt.

Um das Nahrungsspektrum der untersuchten Arten mit der Verfügbarkeit einzelner Nahrungskomponenten unter dem Meereis zu vergleichen, wurden je 10 Detritus-Algen-Aggregate (DAA) und Eisalgenklumpen auf ihre Bestandteile analysiert. Ebenso wie bei den Untersuchungen der Magen-Darminhalte und der Faeces wurden das qualitative Spektrum, die Volumenanteile und die Präsenz der einzelnen Komponenten bestimmt.

5.1.2 Untersuchungen zum Freißverhalten

In Freilandbeobachtungen (UW-Videosystem „ELSE“, Tauchen) wurde überprüft, ob ein Zusammenhang zwischen dem Aufenthaltsort der Flohkrebse und dem Vorhandensein von DAA und Eisalgen besteht. Mit „ELSE“ wurde außerdem das Such- und Annäherungsverhalten der Eisamphipoden an tierische Köder (verwesendes Rind- und Schweinefleisch, Fisch) und an DAA und Eisalgen beobachtet und aufgezeichnet.

Den Labortieren (*Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nansenii*) wurden verschiedene Futterquellen (Fisch, Rindfleisch, Garnelenfleisch, Diatomeen, *Fucus sp.*) gleichzeitig angeboten, um zu testen, ob diese Amphipodenarten einzelne dieser Nahrungsquellen bevorzugen. *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* wurden außerdem bei reichlichem Futterangebot gemeinsam in Aquarien gehältert, um Räuber-Beute-Beziehungen zwischen und innerhalb dieser beiden Arten zu studieren.

Sowohl in Labor- als auch in Freilandversuchen (Tauchen) wurde die Reaktion von *G. wilkitzkii* auf mechanische und chemische Reize getestet. Die Flohkrebse wurden mit einer

Pinzette leicht berührt oder verschiedenen Geschmacksstoffen (sauer (Essig), süß (Zucker), salzig (NaCl), Meer- und Süßwasser, verwesender Fisch) ausgesetzt.

In einem Hungerexperiment mit zwei adulten *G. wilkitzkii* wurde getestet, wie lange diese Art ohne Nahrungsaufnahme überleben kann. Die Hälterungsbedingungen im Experiment entsprachen den in Kap. 3.2.5.2 beschriebenen.

5.1.3 Morphologie der Mandibeln

Die Mandibeln aller vier Eisamphipodenarten wurden funktionsmorphologisch untersucht, indem sie präpariert, unter dem Mikroskop fotografiert und anschließend gezeichnet wurden.

5.1.4 Versuche zur Faecesproduktion in vitro

Verschieden große Individuen von adulten *Onisimus nanseni* und *Gammarus wilkitzkii* wurden sowohl einzeln (je Art n=9) als auch in Gruppen pro Art (*G. wilkitzkii* n=9, *O. nanseni* n=33) gehältert, um die Größenordnung der Faecesproduktion pro Tier und Zeiteinheit zu erfassen. Außerdem sollte festgestellt werden, ob Einzel- oder Gruppenhälterung Einfluß auf die Faecesproduktion haben. Einzelversuche mit *G. wilkitzkii* mußten allerdings abgebrochen werden, da viele Tiere bereits nach kurzer Zeit starben.

Gefüttert wurde mit Rind- und Garnelenfleisch, wobei immer ein Nahrungsüberfluß garantiert wurde (entsprechend den Sommerbedingungen unter dem Meereis). Das Absammeln der Faeces mit einer Pasteurpipette erfolgte alle zwei Wochen über einen Zeitraum von insgesamt 83 Tagen. Tote Tiere wurden sofort entfernt und durch lebende ersetzt. Die Faeces-Proben wurden bei 60 °C 24 Stunden lang getrocknet und dann gewogen.

5.1.5 Versuche zur Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces

Die Sinkgeschwindigkeit von organischer Materie kryopelagischen Ursprungs ist ein wichtiger Parameter in der Untersuchung von trophischen Flüssen, da sie eine Hochrechnung erlaubt, wie schnell und in welchem Zustand diese Partikel die tieferen Bereiche des Meeres erreichen. In einem Laborversuch wurde die Sinkgeschwindigkeit von verschiedenen großen Kadavern (*Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *Apherusa glacialis*), Exuvien (*G. wilkitzkii*,

O. nansenii) und Faeces (*G. wilkitzkii*) gemessen. Zu Vergleichszwecken wurde außerdem die Sinkgeschwindigkeit von Copepodenkadavern (*Calanus sp.*) ermittelt. Die Versuche (je 10 Partikel pro Typ) wurden in einem mit Meerwasser ($T = 20^{\circ}\text{C}$) gefüllten Meßzylinder von 50 cm Höhe durchgeführt, wobei die Zeit gemessen wurde, die ein Partikel für die Strecke von 40 cm (10 cm unter der Oberfläche bis Zylinderboden) benötigte.

5.2 Ergebnisse

Im folgenden werden zuerst die Ergebnisse zur Nahrungszusammensetzung, zum Freißverhalten und zur Morphologie der Mandibeln dargestellt (Kap.5.2.1-5.2.3). Im Anschluß folgen die Ergebnisse zur Faecesproduktion und zur Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces (Kap.5.2.4-5.2.5).

5.2.1 Ernährung kryopelagischer Amphipoden

An insgesamt 197 Individuen von *Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *Onisimus glacialis* und *Apherusa glacialis* aus drei Untersuchungsgebieten (Framstraße, Laptev-/Barentssee, Franz-Josef-Land) wurden qualitative und quantitative Nahrungsanalysen durchgeführt.

Der prozentuale Anteil leerer Magen-Darm-Trakte in den Sommerfängen (Laptev- und Barentssee, Franz-Josef-Land) von der Eisunterseite war bei *G. wilkitzkii* (n = 40) mit 0 % am geringsten, bei *A. glacialis* (n = 40) mit ca. 23 % am höchsten. Die Anteile leerer Verdauungstrakte lagen bei *O. nanseni* (n = 39) und *O. glacialis* (n = 18) bei ca. 13 und 6 %.

Die vergleichende Untersuchung von Mageninhalten, Detritus-Algen-Aggregaten (DAA) und Eisalgenklumpen brachte folgende Ergebnisse:

Tab. 5.1: Nahrungsspektrum von *G. wilkitzkii*, *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* und qualitative Zusammensetzung von Detritus-Algen-Aggregaten und Algenklumpen.

Magen-Darm-Trakte und Faeces	Detritus-Algen-Aggregate	Algenklumpen
Sedimentkörnchen	Sedimentkörnchen	Detritus
Detritus	Detritus	Diatomeen
Diatomeen	Diatomeen	
Dinoflagellaten-Zysten	Tintinniden	
Tintinniden	Crustaceenteile	
Crustaceenteile (Amphipoden, Copepoden)	(Amphipoden, Copepoden)	

Bei den in den Magen-Darm-Trakten, DAA und Algenklumpen gefundenen Diatomeen handelte es sich vorwiegend um Vertreter der im Meereis recht häufigen Gattungen *Diploneis*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Coscinodiscus* und *Melosira*. Copepoden- und Amphipodenteile waren weitestgehend zerstört und konnten nicht näher systematisch zugeordnet werden.

Für die quantitative Nahrungsanalyse wurden die gefundenen Nahrungskomponenten in drei Kategorien zusammengefaßt: Detritus, Diatomeen und Tierreste. Die Volumenanteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung und ihre Präsenz bei den im Sommer an der Eisunterseite gefangenen Amphipoden sind in Abbildung 5.1 dargestellt. Die Differenz zu 100 % bedeutet jeweils, daß der restliche Teil der Magen-Darm-Trakte leer war.

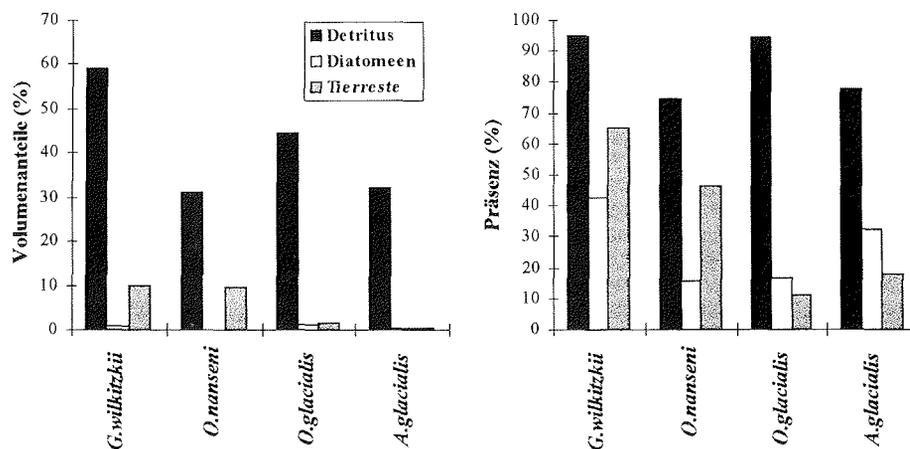


Abb. 5.1: Volumenanteile und Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten kryopolagischer Amphipoden (Sommertiere von der Eisunterseite).

Bei allen vier Eisamphipodenarten hatte Detritus den größten Anteil an der Nahrung. Tierische Komponenten waren bei *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* mit etwa 10 % an der Nahrung beteiligt. Diatomeen waren zwar bei allen Arten präsent, spielten aber quantitativ wegen ihres geringen Volumens nur eine untergeordnete Rolle.

Ein Vergleich der Untersuchungsgebiete (Sommer, Abb. 5.2) zeigte, daß sowohl in der Laptev- und Barentssee als auch vor Franz-Josef-Land Detritus den Hauptbestandteil der Nahrung von *G. wilkitzkii* und *A. glacialis* bildete. *O. nanseni* ernährte sich in der Laptev- und Barentssee hauptsächlich von Detritus; vor Franz-Josef-Land war bei dieser Art der Anteil tierischer Komponenten mit dem des Detritus vergleichbar.

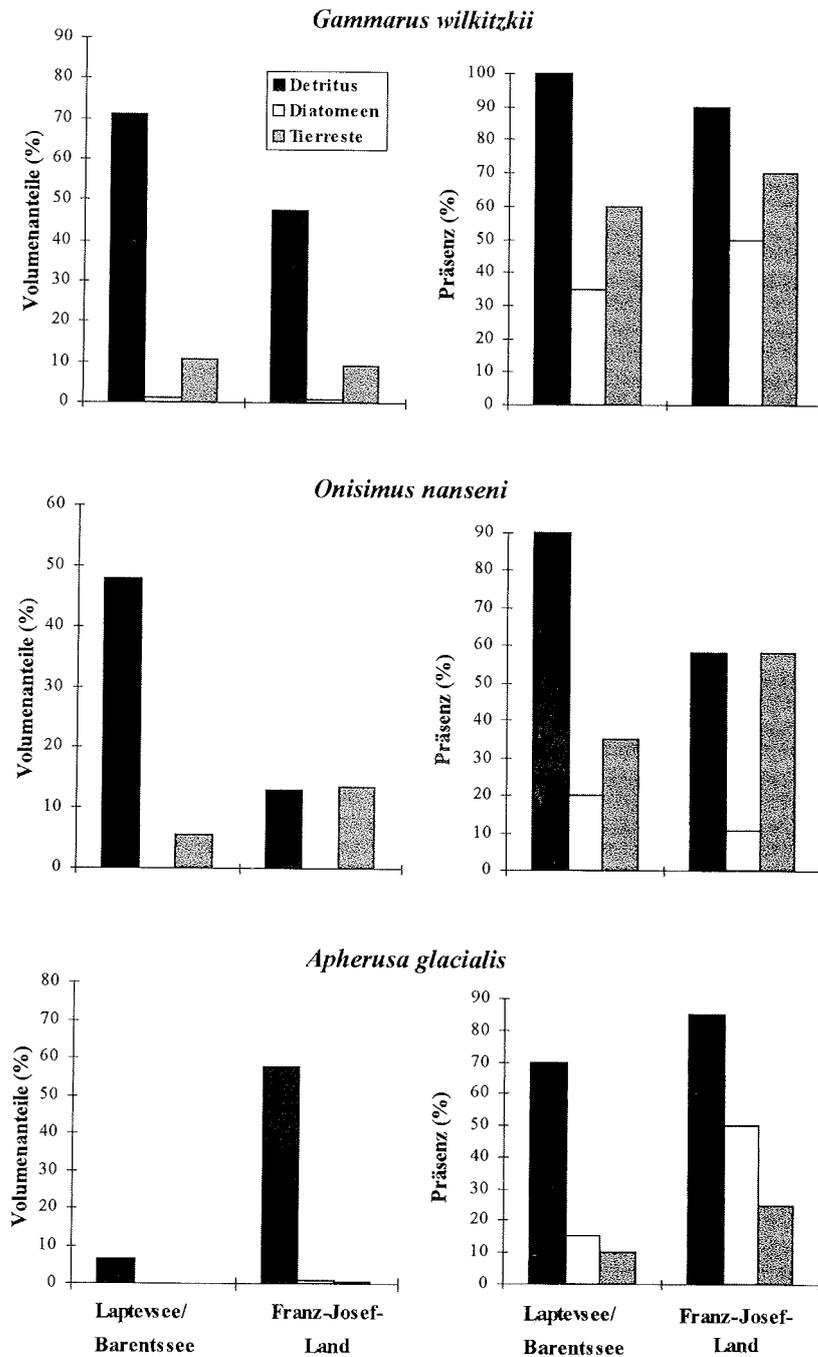
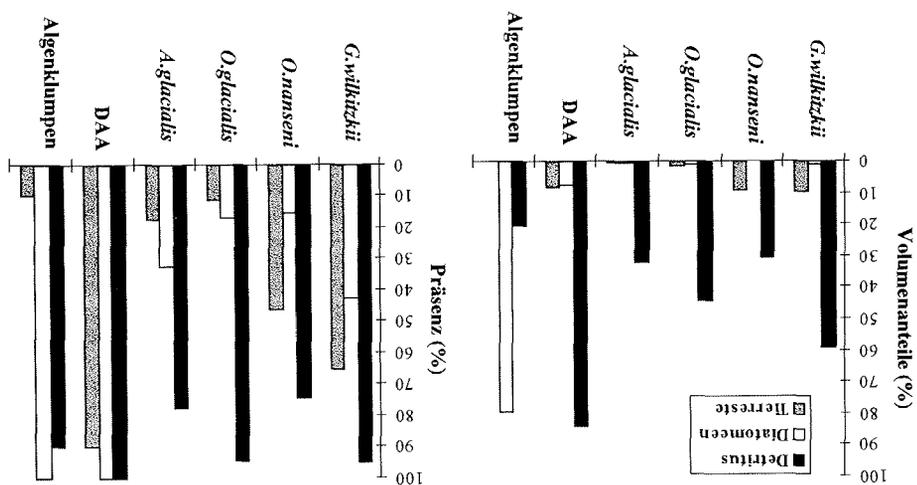


Abb. 5.2: Volumenanteile und Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten kryopelagischer Amphipoden aus verschiedenen Untersuchungsgebieten (Sommertiere / Eisunterseite).

Zwei Arten - *G. wilkizkii* und *O. nansenii* - wurden sowohl im Sommer im Litoral (s. Kap. 3.3.2) als auch im Sommer und Winter an der Eisunterseite gefangen. Für diese beiden Arten wurde die Nahrungszusammensetzung aus unterschiedlichen Lebensräumen und zu verschiedenen Jahreszeiten verglichen. Bei beiden Arten zeigten sich keine Unterschiede in der qualitativen Nahrungszusammensetzung, weder in den beiden Lebensräumen noch zu den verschiedenen Jahreszeiten.

Der hohe Volumenanteil an Detritus in DAA und Algenklumpen spiegelt sich in der Nahrungszusammensetzung der vier Amphipodenarten wider. Der Anteil tierischer Komponenten bei *G. wilkizkii* und *O. nansenii* entspricht etwa dem in den DAA, bei *O. glacialis* und *A. glacialis* ist er jedoch deutlich geringer. Die Algenklumpen weisen mit ca. 80 % einen weit höheren Anteil an Diatomeen als die Mageninhale auf.

Abb. 5.3: Volumenanteile und Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten kryopolagischer Amphipoden (Sommer / Eisunterseite) im Vergleich zu den Bestandteilen von Detritus-Algen-Aggregaten (DAA) und Algenklumpen von der Eisunterseite (Sommer).



Zur Untersuchung der Nahrungsverfügbarkeit an der Eisunterseite (Sommer) wurden die Volumenanteile und die Präsenz einzelner Komponenten von Detritus-Algen-Aggregaten und Algenklumpen bestimmt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5.3 im Vergleich mit der Nahrungszusammensetzung der untersuchten Amphipodenarten dargestellt.

Ergebnisse
Nahrungsuntersuchungen

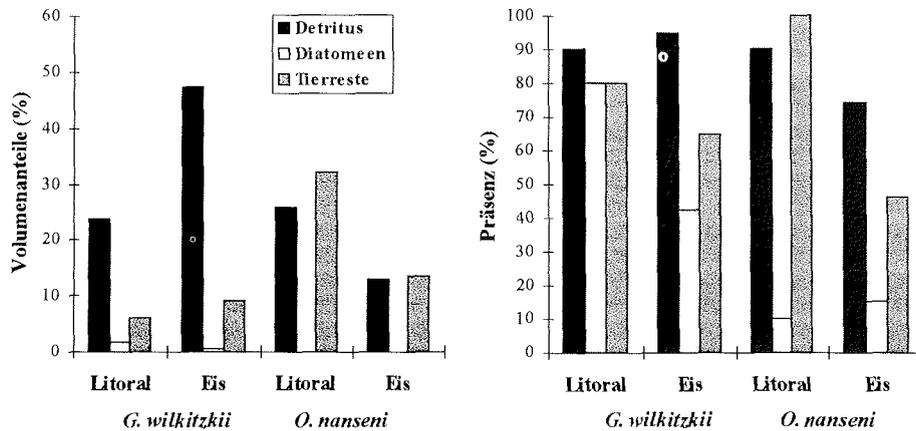


Abb. 5.4: Volumenanteile und Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten von *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* aus dem Littoral und von der Eisunterseite (Sommer).

Bei fast allen Individuen von *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* aus dem Littoral und von der Eisunterseite waren die Verdauungstrakte gefüllt. Den höchsten Anteil leerer Magen-Darm-Trakte hatte *O. nansenii* von der Eisunterseite (13 %, n = 39).

Detritus war bei *G. wilkitzkii* aus dem Littoral und von der Eisunterseite etwa gleich präsent, Diatomeen und Tierreste waren bei Littoraltieren häufiger zu finden (Abb. 5.4). Bei *O. nansenii* war die Präsenz von Detritus und Diatomeen in beiden Lebensräumen etwa gleich, Individuen aus dem Littoral hatten häufiger Tierreste in ihren Verdauungstrakten als Individuen von der Eisunterseite.

Der Vergleich der Volumenanteile der einzelnen Nahrungskomponenten zeigte, daß bei *G. wilkitzkii* von der Eisunterseite der Anteil an Detritus vergleichsweise höher war als im Littoral. Die jeweiligen Anteile an Diatomeen und an tierischen Komponenten in beiden Lebensräumen waren etwa gleich groß, spielten mengenmäßig für *G. wilkitzkii* aber nur eine untergeordnete Rolle. Bei *O. nansenii* von der Eisunterseite waren die Anteile an Detritus und an tierischen Komponenten etwa gleich groß, während bei den Tieren aus dem Littoral die tierischen Komponenten mengenmäßig leicht überwogen. Diatomeen machten in beiden Lebensräumen einen nur sehr geringen Teil der Nahrung von *O. nansenii* aus.

Der Vergleich der Sommer- und Winterfänge zeigte, daß bei *G. wilkitzkii* die Verdauungstrakte fast aller untersuchten Tiere sowohl im Sommer als auch im Winter mit Nahrung gefüllt waren. *O. nansenii* hatte dagegen im Winter deutlich mehr leere Magen-Darm-Trakte als im Sommer (Abb. 5.5).

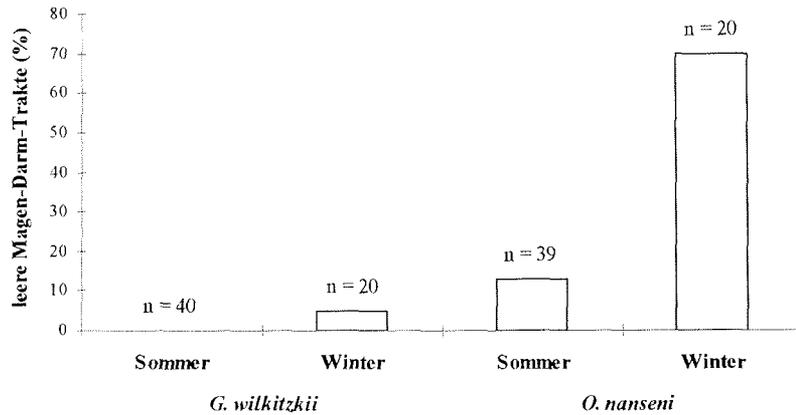


Abb. 5.5: Prozentualer Anteil leerer Magen-Darm-Trakte von *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* aus den Sommer- und Winterfängen (Eisunterseite). n = Anzahl untersuchter Individuen.

Der Vergleich der Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten bei den Sommer- und Wintertieren zeigte, daß bei *G. wilkitzkii* Detritus zu beiden Jahreszeiten etwa gleich häufig vorkam (Abb. 5.6). Diatomeen und Tierreste waren dagegen im Sommer öfter zu finden als im Winter. Bei *O. nanseni* waren Detritus, Diatomeen und Tierreste im Sommer häufiger präsent als im Winter.

Der Vergleich der Volumenanteile der einzelnen Nahrungskomponenten zeigte, daß sich bei *G. wilkitzkii* die Anteile von Detritus und tierischen Komponenten in den Sommer- und Wintermonaten nur geringfügig voneinander unterschieden. *O. nanseni* hatte dagegen im Sommer einen deutlich höheren Detritusanteil als im Winter, während der Anteil tierischer Nahrungskomponenten zu beiden Jahreszeiten etwa gleich groß war. Diatomeen spielten weder im Sommer noch im Winter eine quantitativ wichtige Rolle in der Ernährung beider Amphipodenarten.

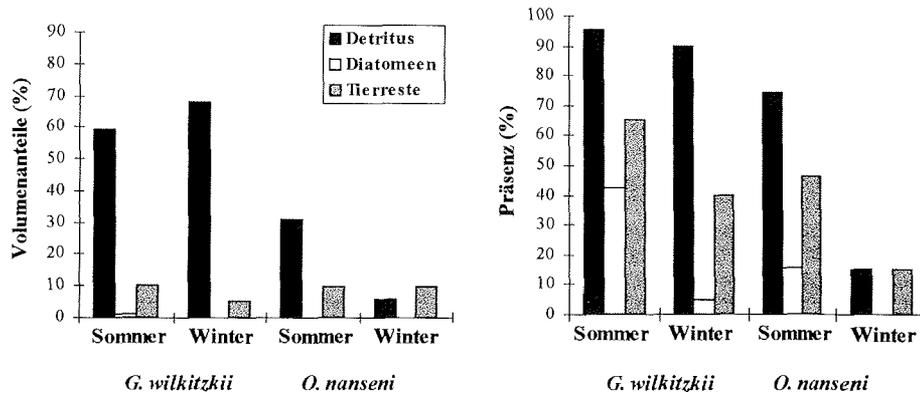


Abb. 5.6: Volumenanteile und Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten von *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* aus Sommer- und Winterfängen (Eisunterseite).

Faeces von *G. wilkitzkii* wurden im Sommer von der Eisunterseite gesammelt und die Bestandteile analysiert (s. Kap.5.1.1). In Abbildung 5.7 sind die Volumenanteile und die Präsenz der einzelnen Faeces-Komponenten im Vergleich zu den Bestandteilen aus den Magen-Darm-Trakten und den DAA dargestellt.

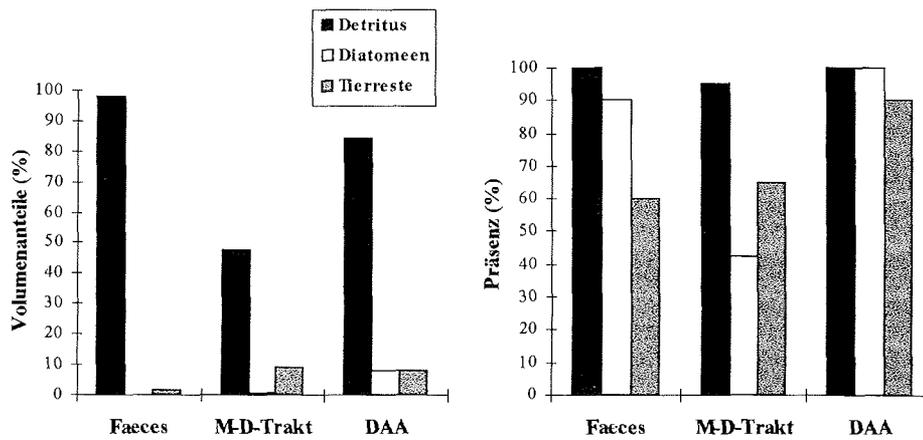


Abb. 5.7: Volumenanteile und Präsenz der einzelnen Nahrungskomponenten in den Faeces, Magen-Darm-Trakten (M-D-Trakt) von *G. wilkitzkii* und Detritus-Algen-Aggregaten (DAA) (Sommer / Eisunterseite).

Sowohl in den Faeces als auch in den Magen-Darm-Trakten war ebenso wie in den DAA ein hoher Anteil an Detritus vorhanden. Der Anteil an tierischen Komponenten in den Faeces war deutlich geringer als in den DAA, wohingegen dieser Anteil in den Magen-Darm-Trakten etwa dem in den DAA entsprach. Der Anteil an Diatomeen aus den DAA spiegelte sich nicht in den Faeces und den Magen-Darm-Trakten von *G. wilkitzkii* wider.

5.2.2 Freßverhalten

Mit Hilfe des UW-Videosystems „ELSE“ und bei Taucharbeiten wurden vor allem die Aufenthaltsorte und das Verhalten der einzelnen Amphipodenarten bei Vorhandensein von DAA und sichtbarem Eisalgenbewuchs untersucht.

Gammarus wilkitzkii war an der Eisunterseite häufig in mit DAA gefüllten Löchern und Mulden zu finden (vgl. Kap. 3.3.2). Die Tiere waren sehr mobil und wechselten oft im Abstand von wenigen Minuten ihren Aufenthaltsort. In der Regel tasteten sie zunächst die DAA mit beiden Antennenpaaren ab, bevor ein kleines Stück davon mit den Gnathopoden abgerissen und davongetragen wurde. Größere DAA wurden manchmal längere Zeit mit den Gnathopoden „durchsucht“. An Eisunterseiten mit deutlich erkennbarem Diatomeenbewuchs (marmoriertes Eis, Diatomeenmatten, *Melosira*-Vorhänge) wurde *G. wilkitzkii* nur selten angetroffen.

Onisimus nansenii, *Onisimus glacialis* und *Apherusa glacialis* kamen sehr oft bei DAA- und Eisalgenansammlungen vor. Teilweise hielten sich diese Flohkrebse auch im Inneren der DAA auf. Waren Eisalgen vorhanden, so saßen die Tiere oft lange bewegungslos an der Eisunterseite. Nur ab und zu veränderten sie ihre Position um einige Zentimeter. *A. glacialis* war besonders häufig an dicht mit Diatomeen bewachsenen Eisunterseiten und an *Melosira*-Vorhängen anzutreffen.

An Köder (verwesendes Rindfleisch etc.) näherte sich *G. wilkitzkii* in der Regel auf der Körperseite laufend an (vgl. Kap. 3.3.5.2). Von Zeit zu Zeit drehten sich die Tiere um ihre eigene Achse, um dann mit schnellem Pleopodenschlagen weiter in Richtung Köder zu laufen. *O. nansenii* und *O. glacialis* näherten sich den Ködern immer schwimmend, wobei beide Antennenpaare weit gespreizt wurden. Beide Arten bewegten sich dabei entlang einer in der horizontalen Ebene ausgerichteten sinusförmigen Linie (vgl. Kap. 3.3.5.2). *A. glacialis* reagierte nicht auf Köder.

Im Laborversuch fraßen *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* Fisch, Rind- und Garnelenfleisch sowie tote Artgenossen. *G. wilkitzkii* fraß auch nach einiger Zeit des Hungerns weder Diatomeen

noch Blasentang (*Fucus sp.*). *O. nanseni* fraß die angebotenen Diatomeen, aber ebenfalls nicht Blasentang.

Die gemeinsame Hälterung mehrerer Individuen beider Arten zeigte ein räuberisches Verhalten von *G. wilkitzkii*. Im Versuch wurden trotz ausreichenden Nahrungsangebots sowohl Individuen von *O. nanseni* als auch Artgenossen angegriffen, in einer praecopula-ähnlichen Haltung gepackt und anschließend aufgefressen. In einigen Fällen ließ *G. wilkitzkii* die gefangenen Tiere jedoch bereits nach wenigen Minuten wieder los. Es wurde auch unter dem Meereis beobachtet, daß *O. nanseni* von *G. wilkitzkii* gepackt und herumgetragen wurde.

Die während des Tauchens und im Labor durchgeführten Versuche zur Reaktion von *G. wilkitzkii* auf verschiedene Reize zeigten, daß die Flohkrebse auf jegliche körperliche Berührung reagieren und versuchen, mit den Gnathopoden den Reizauslöser (Pinzette, Finger etc.) zu ergreifen. Flucht als Reaktion auf eine mechanische Reizung kam nicht vor.

In Tabelle 5.2 sind die Reaktionen von *G. wilkitzkii* auf verschiedene chemische Reize zusammengefaßt.

Tab. 5.2: Reaktionen von *G. wilkitzkii* (10 Individuen je 1 Versuch) auf verschiedene chemische Reize.

Flüssigkeit	Reaktionen
süß (Zuckerlösung)	- intensive Gnathopodenbewegung, keine Flucht
sauer (Essig)	- Flucht
salzig (konz. NaCl-Lösung)	- Flucht
Süßwasser	- Zuwenden des Abdomens zur Reizquelle, keine Flucht
Meerwasser (Strömung)	- intensive Gnathopodenbewegung, häufiges Putzen der Antennen, keine Flucht
Meerwasser - verwesender Fisch	- intensive Gnathopoden- und Pleopodenbewegung, Laufen zur Reizquelle

Um festzustellen, wie lange *G. wilkitzkii* ohne Nahrung unter Laborbedingungen überleben kann, wurde mit zwei adulten Individuen (Weibchen - 32,4 mm; Männchen - 56,2 mm) ein Hungereperiment durchgeführt. Das Weibchen häutete sich nach 87 Tagen Hungern. Beide Tiere hatten nach 127 Tagen die orange Färbung des Blutes (orange Lipidtröpfchen im Blut) verloren, nach 143 Tagen war ihr Körper transparent, wobei die einzelnen Körpersegmente eine dunkle Schattierung an den Rändern aufwiesen. Das Weibchen starb nach 233 Tagen, das Männchen nach 316 Tagen.

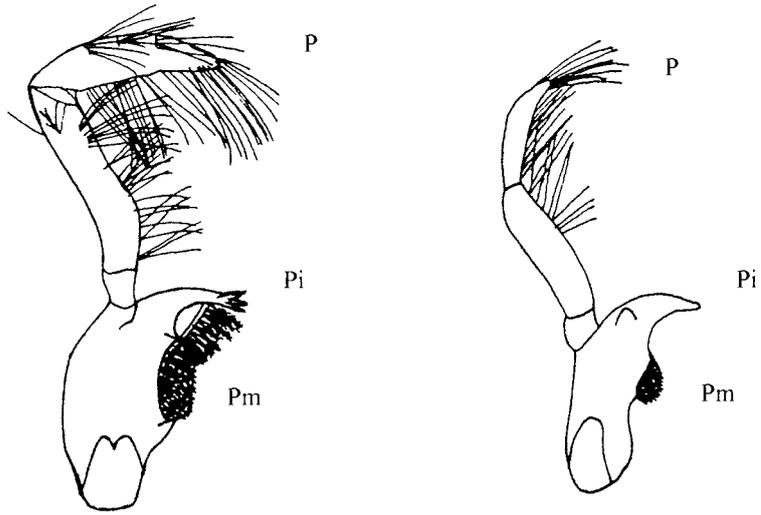
5.2.3 Morphologie der Mandibeln

In diesem Kapitel werden die zur Interpretation der Ernährungsweise wichtigen Charakteristika der Mandibeln der untersuchten Amphipodenarten beschrieben und in vereinfachten Zeichnungen dargestellt (Abb. 5.8).

Die Mandibeln von *G. wilkitzkii* besitzen einen in drei bis vier dicke Stacheln auslaufenden Incisivfortsatz (Pars incisiva), auf dem sich zum Molarfortsatz (Processus molaris) hin gefiederte Borsten befinden. Der Molarfortsatz ist kräftig ausgebildet und besitzt eine raspelartige Oberfläche. Der schlanke, dreigliedrige Mandibelpalpus ist am zweiten und dritten Glied mit vielen langen Borsten besetzt.

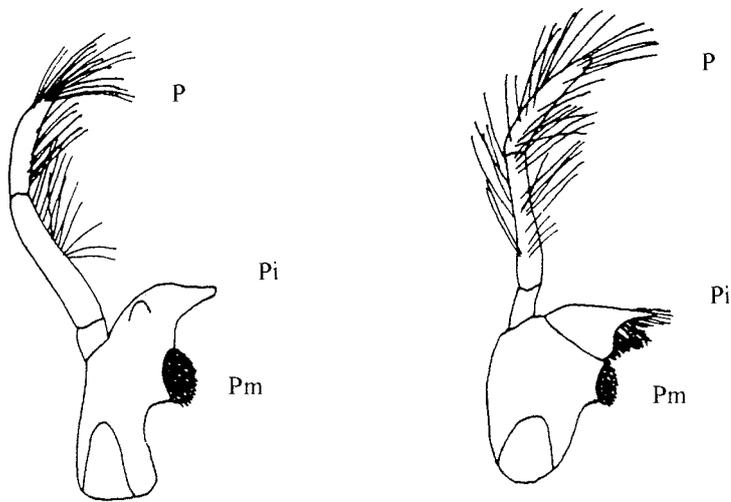
Die Mandibeln von *O. nanseni* und *O. glacialis* sind morphologisch sehr ähnlich. Der Incisivfortsatz läuft bei beiden Arten stumpf aus und besitzt weder Stacheln noch Borsten. Der Molarfortsatz hat eine raspelartige Oberfläche und ist kräftig ausgebildet. Das zweite und dritte Glied des Mandibelpalpus sind mit zahlreichen langen Borsten besetzt.

Bei *A. glacialis* läuft der Incisivfortsatz der Mandibeln spitz aus und besitzt kräftige Borsten. Diese Borsten sind leicht gefiedert und werden zum Molarfortsatz hin immer kleiner. Der Molarfortsatz ist gut ausgebildet und hat eine raspelartige Oberfläche. Der schlanke Mandibelpalpus besitzt eine Vielzahl langer Borsten auf dem zweiten und dritten Glied.



Gammarus wilkitzkii

Onisimus nansenii



Onisimus glacialis

Apherusa glacialis

Abb. 5.8: Mandibeln der vier untersuchten Amphipodenarten. Pi - Incisivfortsatz, Pm - Molarfortsatz, P - Mandibelpalpus.

5.2.4 Faecesproduktion in vitro

Laborversuche zur Faecesproduktion (Einzel- und Gruppenhaltung) wurden an den zwei Arten *Gammarus wilkitzkii* und *Onisimus nanseni* durchgeführt. Die Dauer der Versuche bei Einzelhaltung von *O. nanseni* betrug 77 Tage, die bei Gruppenhaltung von *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* 83 Tage. Die Ergebnisse aus den Versuchen sind in Tabelle 5.3 dargestellt.

Tab. 5.3: Mittlere tägliche Faecesproduktion pro Individuum von *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* aus der Gruppen- und Einzelhaltung einschließlich der Gewichts- und Längenangabe der Versuchstiere. Stabw - Standardabweichung, n = Anzahl der Individuen, Konversationsfaktor: TG = 21,7 % des FG (nach RUMOHR et al. 1987).

Faecesproduktion <i>Gammarus wilkitzkii</i> - Gruppenhaltung (n = 9)			
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum
Faecesgewicht (mg TG/Tag/Ind.)	0,075 \pm 0,026	0,040	0,102
Versuchstiere			
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum
Körpergewicht (g FG)	0,24 \pm 0,13	0,05	0,66
Körperlänge (mm)	31,2 \pm 6,2	20,9	45,8
Faecesproduktion <i>Onisimus nanseni</i> - Gruppenhaltung (n = 33)			
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum
Faecesgewicht (mg TG/Tag/Ind.)	0,008 \pm 0,005	0,002	0,015
Versuchstiere			
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum
Körpergewicht (g FG)	0,15 \pm 0,03	0,10	0,23
Körperlänge (mm)	22,9 \pm 1,2	20,2	25,1
Faecesproduktion <i>Onisimus nanseni</i> - Einzelhaltung (n = 9)			
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum
Faecesgewicht (mg TG/Tag/Ind.)	0,038 \pm 0,017	0,018	0,073
Versuchstiere			
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum
Körpergewicht (g FG)	0,17 \pm 0,03	0,10	0,21
Körperlänge (mm)	22,9 \pm 0,7	21,8	24,0

G. wilkitzkii hatte mit 0,075 mg Trockengewicht (TG) eine im Vergleich zu *O. nanseni* (0,008 mg TG, Gruppenhaltung) fast zehnfach höhere mittlere Faecesproduktion pro Tag und Individuum. Die Faecesproduktion von *G. wilkitzkii* aus der Gruppenhaltung (0,075 mg TG) ist dagegen nur etwa doppelt so hoch wie die von *O. nanseni* (0,038 mg TG) aus der Einzelhaltung.

Eine Umrechnung des Faeces-Trockengewichts auf Feuchtgewicht ($\cdot 4,59$, RUMOHR et al. 1987) pro Jahr ergibt für *G. wilkitzkii* (Gruppenhaltung, Körperlänge 21 bis 46 mm) eine mittlere Faecesproduktion von etwa 0,13 g Feuchtgewicht pro Tier und Jahr. Individuen von *O. nanseni* mit einer Körperlänge von 20 bis 25 mm (Gruppenhaltung) produzieren pro Tier und Jahr hochgerechnet etwa 0,01 g Faeces (FG). Der Wert für die Tiere aus der Einzelhaltung (Körperlänge 22 bis 24 mm) liegt dann bei etwa 0,06 g Feuchtgewicht pro Tier und Jahr.

Für *G. wilkitzkii* errechnet sich mit der vor Franz-Josef-Land festgestellten mittleren Abundanz von ca. 140 Individuen (21 bis 46 mm) pro Quadratmeter Eisunterseite eine Faecesproduktion von etwa 18 g Feuchtgewicht pro Quadratmeter und Jahr. Bei einer Abundanz von ca. 5 Individuen pro Quadratmeter beträgt die Faecesproduktion von *O. nanseni* (Körperlänge 20 bis 25 mm) etwa 0,05 bis 0,3 g Feuchtgewicht pro Quadratmeter und Jahr.

5.2.5 Sinkgeschwindigkeiten von Kadavern, Exuvien und Faeces

Die Kadaver aller drei Amphipodenarten sanken schneller als die von *Calanus sp.*, mit 2,9 cm pro Sekunde zeigte *O. nanseni* die höchste Sinkgeschwindigkeit (Tab. 5.4).

Die mittlere Sinkgeschwindigkeit der Exuvien von *G. wilkitzkii* (1,7 cm/s) und *O. nanseni* (1,8 cm/s) war sehr ähnlich, während die Faeces von *G. wilkitzkii* schneller absanken (2,5 cm/s).

Innerhalb der Art *G. wilkitzkii* sanken Faeces am schnellsten und Exuvien am langsamsten.

Tab. 5.4: Sinkgeschwindigkeiten (v) von Kadavern, Exuvien und Faeces kryopelagischer Amphipoden und *Calanus sp.* In der Tabelle sind außerdem das Feuchtgewicht und die Länge der Versuchstiere bzw. -partikel angegeben. Stabw - Standardabweichung, n = Anzahl untersuchter Kadaver, Exuvien und Faeces.

<i>G.wilkitzkii</i> - Kadaver				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Körpergewicht (g FG)	0,33 \pm 0,258	0,01	0,84	10
Körperlänge (mm)	32,5 \pm 11,754	10,9	51,9	10
v (cm / s)	2,0 \pm 0,627	0,9	2,9	10
<i>O.nanseni</i> - Kadaver				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Körpergewicht (g FG)	0,12 \pm 0,063	0,02	0,22	10
Körperlänge (mm)	20,1 \pm 4,778	11,5	25,4	10
v (cm / s)	2,9 \pm 0,524	1,8	3,5	10
<i>A.glacialis</i> - Kadaver				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Körpergewicht (g FG)	0,009 \pm 0,008	0,0005	0,0223	10
Körperlänge (mm)	7,7 \pm 3,283	3,8	12,8	10
v (cm / s)	1,1 \pm 0,414	0,6	1,8	10
<i>Calanus sp.</i> - Kadaver (Adulte + C5 Nauplien)				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Körpergewicht (g FG)	0,003 \pm 0,005	0,001	0,018	10
Körperlänge (mm)	3,9 \pm 1,916	2,8	9,6	10
v (cm / s)	0,6 \pm 0,273	0,3	1,3	10
<i>G.wilkitzkii</i> - Exuvien				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Exuviengewicht (g FG)	0,05 \pm 0,029	0,01	0,09	10
Exuvienlänge (mm)	3,9 \pm 0,853	2,6	5,2	10
v (cm / s)	1,7 \pm 0,199	1,2	2,0	10
<i>O.nanseni</i> - Exuvien				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Exuviengewicht (g FG)	0,005 \pm 0,001	0,004	0,007	10
Exuvienlänge (mm)	2,1 \pm 0,102	1,9	2,2	10
v (cm / s)	1,8 \pm 0,252	1,4	2,2	10
<i>G.wilkitzkii</i> - Faeces				
	Mittelwert \pm Stabw	Minimum	Maximum	n
Faeceslänge (mm)	3,3 \pm 1,032	1,5	7,3	48
v (cm / s)	2,5 \pm 0,672	1,3	4,0	48

5.3 Diskussion

In der folgenden Diskussion werden zunächst die Methoden erörtert (Kap.5.3.1), die bei den Untersuchungen zur Ernährung, zur Faecesproduktion und zum Sinkverhalten von Kadavern, Exuvien und Faeces kryopelagischer Amphipoden verwendet wurden. Im zweiten Teil (Kap.5.3.2 ff) folgt die inhaltliche Diskussion der in Kapitel 5.2 dargestellten Ergebnisse.

5.3.1 Methodendiskussion

Im Vordergrund der Untersuchungen zur Ernährung von Eisamphipoden stand die qualitative und quantitative Analyse der in den Magen-Darm-Trakten und im Faeces gefundenen Bestandteile. Damit sollte geklärt werden, wovon sich die am Meereis lebenden Amphipoden ernähren und ob es sich bei den einzelnen Arten um Generalisten oder Spezialisten handelt.

Die rein qualitative Erfassung von Nahrungskomponenten gibt noch keine Information über die Bedeutung einzelner Komponenten für die Ernährung der untersuchten Individuen. Eine Quantifizierung dieser Bestandteile ist daher unbedingt notwendig. HYSLOP (1980) schlägt folgende Untersuchungsmethoden für quantitative Nahrungsanalysen vor:

1. Methode des Vorkommens - Bestimmung der Präsenz (%) einzelner Nahrungskomponenten in der Gesamtprobe
2. Numerische Methode - Bestimmung der Anzahl einzelner Nahrungskomponenten und ihre Darstellung als prozentualer Anteil an der Gesamtanzahl von Nahrungsorganismen
3. Volumetrische Methode - Bestimmung des Volumens einzelner Nahrungskomponenten
4. Gravimetrische Methode - Bestimmung des prozentualen Anteils des Frisch- oder Trockengewichts einzelner Nahrungskomponenten am Gesamtgewicht der Nahrung
5. Subjektive Methoden - prozentuale Abschätzung einzelner Nahrungskomponenten nach Augenmaß; Darstellung als Volumenprozent

In dieser Arbeit wurden die Methode des Vorkommens (Präsenz) und die subjektive Abschätzung der Volumenanteile der einzelnen Nahrungskomponenten verwendet (s. Kap.5.1.1). Diese Methoden ließen sich mit einem vertretbaren zeitlichen und gerätetechnischen Aufwand durchführen und lieferten die notwendigen Informationen zur

Ernährungsweise der untersuchten Amphipodenarten. Zusätzlich zur Bestimmung der Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten am Gesamtinhalt des Verdauungstrakts wurden die Füllung des Magen-Darm-Trakts abgeschätzt und die Anteile der Einzelkomponenten proportional darauf bezogen (FROST 1943, ROBOTHAM 1977, beide in HYSLOP 1980). Da der Füllwert des Magen-Darm-Trakts bei den einzelnen Individuen sehr variierte, ermöglichte diese Korrektur eine realistischere Einschätzung der Bedeutung der einzelnen Nahrungskomponenten.

Quantitative Nahrungsuntersuchungen wurden bei *Gammarus wilkitzkii* nicht nur an Magen-Darminhalten sondern auch an Faeces durchgeführt. Die Ergebnisse bestätigen den von QUINGLEY & VANDERPLOEG (1991) bei Faecesanalysen aufgezeigten Nachteil, daß einzelne Nahrungskomponenten in Amphipodenfaeces teilweise nicht mehr zu identifizieren sind und es dadurch zu einer Unterschätzung der Bedeutung einzelner Komponenten in der Ernährung von Amphipoden kommen kann. Zur genauen Interpretation wurden deshalb in dieser Arbeit die Ergebnisse aus den Faecesuntersuchungen und den Untersuchungen des Magen-Darm-Trakts miteinander verglichen (Kap.5.1.1) und gemeinsam analysiert.

Eine ausführliche Diskussion der Methoden quantitativer Nahrungsanalysen sowie der Faktoren, die bei Mageninhaltsuntersuchungen und der Interpretation der gewonnenen Ergebnisse beachtet werden müssen, findet sich in den Arbeiten von DAHM (1996) und IKEN (1995).

Im Rahmen der Untersuchungen zur Ernährung wurden verschiedene Laborversuche durchgeführt (chemische Reizbarkeit, räuberische/kannibalistische Ernährung, Faecesproduktion, Sinkgeschwindigkeit). Generell ist zu diesen Versuchen anzumerken, daß durch die Laborbedingungen Artefakte nicht auszuschließen und daher Verallgemeinerungen und Bezüge zu den natürlichen Verhältnissen mit der nötigen Vorsicht zu betrachten sind. Laborversuche sind dennoch zur Zeit meist die einzige Möglichkeit, überhaupt grundlegende Informationen zu den untersuchten Parametern zu bekommen.

Im einzelnen sind besonders folgende Punkte zu beachten:

- chemische Reizbarkeit: Die genaue chemische Zusammensetzung und Konzentration der eingesetzten Geschmacksstoffe war unbekannt, es konnte nur eine allgemeine Reaktion auf den jeweiligen Reiz festgestellt werden. Um die physiologischen Ursachen für das spezifische Verhalten der Eisamphipoden zu ermitteln, sind weiterführende Untersuchungen notwendig, bei denen die Zusammensetzung und die Konzentration der verwendeten Geschmacksstoffe genau bekannt sein sollten (z.B. SCHANZ 1995).

- Faecesproduktion: Das im Versuch angebotene Futter entspricht nicht der natürlichen Nahrung, zudem können Gruppen- und Einzelhaltung das Freßverhalten offensichtlich stark beeinflussen (Tab. 5.3).

Das Absammeln der produzierten Faeces erfolgte in einem Abstand von zwei Wochen. In dieser Zeitspanne wurden die Faeces einerseits nicht sichtbar durch Bakterien und Pilze zersetzt, andererseits wurden die Versuchstiere nicht mehr als notwendig beunruhigt.

- Sinkgeschwindigkeit: Die Versuche wurden ausschließlich mit formolfixierten Kadavern, Exuvien und Faeces durchgeführt. Formaldehyd bewirkt eine Extraktion von Lipiden, der Auftrieb der untersuchten Partikel ohne Fixierung wäre demnach vermutlich größer. Die Ergebnisse geben daher wahrscheinlich eine erhöhte Sinkgeschwindigkeit wieder. Da aber alle Kadaver, Exuvien und Faeces der untersuchten Arten formolfixiert waren, sind die Daten untereinander vergleichbar.

Das Sinkverhalten von Partikeln ist unter natürlichen Bedingungen außerdem von einer Vielzahl physikalischer (Volumen, Form, Körperanhänge, Strömungen, Konvektionen von Wassermassen etc.) und biologischer (Mikroorganismen) Parameter abhängig, die die Sinkgeschwindigkeit positiv oder negativ beeinflussen können (NOJI 1989).

5.3.2 Ernährung und Nahrungsaufnahme

Die Ernährung arktischer kryopelagischer Amphipoden ist bisher nur sehr unzureichend untersucht worden. Die wenigen existierenden Arbeiten stammen ausschließlich aus Festeisgebieten der amerikanischen Arktis (BRADSTREET & CROSS 1982, CAREY & BOUDRIAS 1987, CAREY 1985, CROSS 1982, GRIFFITHS & DILLINGER 1981) und geben meist nur Auskunft über die qualitative Nahrungszusammensetzung. Quantitative Angaben, die die Bedeutung der einzelnen Nahrungskomponenten widerspiegeln, fehlen fast völlig. Die Ernährung von *Onisimus nanseni* wurde bisher gar nicht untersucht.

Meereis wird von vielen Diatomeenarten (GUTT 1995, HEGSETH 1992, HORNER & SCHRADER 1982, HORNER 1990, MELNIKOV & BONDARCHUK 1987, OKOLODKOV 1993) und einer großen Anzahl Protozoen und kleiner Evertebraten (Meiofauna) - Rotatorien, Nematoden, Turbellarien, Copepoden, Ostracoden, Amphipoden, Isopoden und Polychaeten - besiedelt (CROSS 1982, GRADINGER et al. 1992, GRAINGER et al. 1985, GRAINGER & HSIAO 1990, MELNIKOV 1989a, SPINDLER & DIECKMANN 1991, WEISSENBERGER 1994). Alle diese Organismen sowie die Detritus-Algen-Aggregate und Algenklumpen stellen potentielle Nahrungsquellen für Eisamphipoden dar. Der geringe Anteil leerer Magen-Darm-Trakte bei

den in dieser Arbeit untersuchten Arten (*Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus nanseni*, *Onisimus glacialis* und *Apherusa glacialis*) zeigt, daß diese Flohkrebse im Sommer intensiv an der Eisunterseite fressen. Das Nahrungsspektrum war bei allen vier Amphipodenarten ähnlich und spiegelt die in den Detritus-Algen-Aggregaten (DAA) und Algenklumpen gefundenen Komponenten qualitativ wider. Bei den in den Magen-Darm-Trakten und in den Faeces gefundenen Diatomeen handelte es sich vorwiegend um Vertreter der Gattungen *Diploneis*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Coscinodiscus* und *Melosira*, die am arktischen Meereis häufig sind und oft in großen Mengen vorkommen (GUTT 1995, HEGSETH 1992, HORNER 1976, 1985, 1990, MELNIKOV & BONDARCHUK 1987, OKOLODKOV 1993). Tierreste waren in der Regel Gliedmaßen und Körperteile von Amphipoden und von harpacticoiden, cyclopoiden und calanoiden Copepoden. Es kann jedoch an dieser Stelle nicht entschieden werden, ob die Crustaceen von den Eisamphipoden aktiv erjagt wurden oder ob es sich um Kadaver- bzw. Exuvienfraß handelt.

Nicht alle taxonomischen Gruppen der meereisbesiedelnden Fauna (s.o.) wurden in den Magen-Darm-Trakten und im Faeces der hier untersuchten Eisamphipoden nachgewiesen. Kleine Organismen werden vermutlich sehr schnell verdaut, eine Bestimmung vor allem von Fragmenten ist daher oft nur schwer möglich. Außerdem sind die Menge und auch das Artenspektrum der Meereisfauna saisonalen Schwankungen unterworfen, so daß sie den Amphipoden nicht permanent als Nahrungsquelle zur Verfügung stehen. Das tatsächliche Nahrungsspektrum kryopelagischer Flohkrebse ist also möglicherweise noch wesentlich breiter, als es in der hier durchgeführten Untersuchung nachgewiesen wurde.

Die bei allen untersuchten Individuen sowohl in den Magen-Darm-Trakten als auch in den Faeces gefundenen Sedimentkörnchen stammen vermutlich aus den DAA und dem Meereis und sind ein gutes Indiz dafür, daß Eisamphipoden einerseits DAA fressen und andererseits bei der Nahrungsaufnahme das Eis mechanisch mit den Mundwerkzeugen bearbeiten (s.u.).

Die qualitativen Untersuchungen zur Ernährung von *G. wilkitzkii*, *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* zeigten, daß es sich bei allen vier Arten um Generalisten handelt.

BRADSTREET & CROSS (1982) fanden in den Magen-Darm-Trakten von *G. wilkitzkii*, *O. glacialis* und *A. glacialis* vom Festeis der kanadischen Arktis vornehmlich pennate und zentrische Diatomeen sowie Mikroflagellaten. Crustaceenreste wurden von diesen Autoren nur bei *G. wilkitzkii* festgestellt. GRIFFITHS & DILLINGER (1981) fanden dagegen im Festeis der Beaufort-See auch bei *O. glacialis* und *A. glacialis* Crustaceenreste in den Verdauungstrakten, was gut mit den Ergebnissen der hier durchgeführten Untersuchungen übereinstimmt. Detritus, der bei allen vier untersuchten Arten in den Magen-Darm-Trakten und in den Faeces gefunden wurde, wird von keinem der oben genannten Autoren erwähnt.

Die quantitative Analyse der Magen-Darminhalte und der Faeces zeigte, daß Detritus bei allen vier untersuchten Arten den Hauptbestandteil der Nahrung bildet. Auch Tierreste haben bei *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* einen relativ großen Anteil an der Nahrung, sind aber bei *O. glacialis* und *A. glacialis* kaum vorhanden. Eine mögliche Ursache könnte die im Vergleich zu *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* geringere Körpergröße von *O. glacialis* und *A. glacialis* sein. SAINTE-MARIE & LAMARCHE (1985) stellten bei Nahrungsuntersuchungen an lysianassiden Amphipoden fest, daß sich sowohl vergleichsweise kleine Arten als auch kleine Individuen einer Art mehr von Detritus als von Tierresten ernähren. Begründet wird dieses Verhalten damit, daß relativ kleine Arten bzw. Individuen möglicherweise rein physisch nicht in der Lage sind, große und massive Crustaceenreste mit ihren Mundwerkzeugen zu zerlegen.

Diatomeen waren in der Nahrung aller vier Amphipodenarten immer präsent, doch war ihr prozentualer Anteil im Vergleich zum Vorkommen an der Eisunterseite gering. Die von vielen Autoren vertretene Meinung, daß sich kryopelagische Amphipoden im Sommer hauptsächlich von Eisalgen ernähren (BRADSTREET & CROSS 1982, CAREY 1985, GRIFFITHS & DILLINGER 1981, HORNER 1990), hat sich für *G. wilkitzkii*, *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* nicht bestätigt. Die hier durchgeführten Untersuchungen zeigten, daß Detritus gegenüber Diatomeen eine viel größere Rolle in der Ernährung spielt. Detritus enthält neben pflanzlichen auch tierische Anteile und ist deshalb energetisch hochwertiger als Diatomeen. Außerdem sind die pflanzlichen Anteile im Detritus meist schon durch Bakterien und Pilze vorverdaut und dadurch für die Amphipoden vermutlich leichter nutzbar. Diese Bakterien und Pilze können auch selbst Nahrung für die Flohkrebse sein.

In den verschiedenen Untersuchungsgebieten (Laptev-/Barentssee, Franz-Josef-Land) unterschied sich die quantitative Zusammensetzung der Nahrung im Sommer bei den betrachteten Amphipodenarten nur geringfügig. Es ist daher anzunehmen, daß das Nahrungsangebot für Amphipoden unter dem Meereis in der Arktis, abgesehen von kleinräumigen Schwankungen, generell relativ gleichförmig ist.

Bei den beiden Arten *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* wurde die Nahrungszusammensetzung von Tieren aus dem Litoral und von der Eisunterseite, sowie aus Sommer- und Winterfängen verglichen.

Bei *G. wilkitzkii* unterschied sich die quantitative Nahrungszusammensetzung im Litoral nicht wesentlich von der an der Eisunterseite. Individuen von *O. nanseni* aus dem Litoral hatten dagegen einen deutlich höheren Anteil an Tierresten in der Nahrung als Tiere vom Meereis. Nach SAINTE-MARIE et al. (1989) und STEELE & STEELE (1993) sind die meisten lysianassiden Amphipodenarten (so auch *O. nanseni*) nekrophag. Sie sind oft auf toten Tieren zu finden und

lassen sich leicht durch Fleischköder anlocken. Tote Organismen kommen im Litoral von Franz-Josef-Land vermutlich häufiger vor als an der Eisunterseite, was bei einer nekrophagen Ernährung von *O. nanseni* den vergleichsweise hohen Anteil an Tierresten in den Verdauungstrakten erklären würde.

Die vergleichenden Nahrungsuntersuchungen an Tieren aus den Sommer- und Winterfängen zeigten, daß *G. wilkitzkii* sowohl im Sommer als auch im Winter mit Nahrung gefüllte Magen-Darm-Trakte hatte. Bei *O. nanseni* hatte dagegen der überwiegende Teil (70%) der im Winter gefangenen Tiere leere Verdauungstrakte. *O. nanseni* scheint also im Gegensatz zu *G. wilkitzkii* im Winter weniger zu fressen oder weniger Nahrung vorzufinden. Diese Hypothese wird auch dadurch gestützt, daß es in den Längen-Gewichts-Beziehungen von *O. nanseni* signifikante Unterschiede zwischen den Sommer- und Wintertieren gibt. Die im Winter gefangenen Individuen von *O. nanseni* haben bei gleicher Größe ein geringeres Körpergewicht als die Tiere aus den Sommerfängen. Ein solcher Unterschied existiert bei *G. wilkitzkii* nicht (s. Kap.4.2.2). RAKUSA-SUSZCZEWSKI (1972) stellte für die temporär an der Eisunterseite lebende antarktische Amphipodenart *Paramoera walkeri* fest, daß auch diese im Winter an Körpergewicht verliert. Der Autor interpretiert dies so, daß *P. walkeri* in den Wintermonaten vornehmlich von körpereigenen Reservestoffen lebt und das reichhaltige Nahrungsangebot im antarktischen Sommer zu deren Regenerierung nutzt. Für *O. nanseni* läßt sich analog vermuten, daß die Art im Winter in erster Linie von körpereigenen Reservestoffen lebt und die Nahrungsaufnahme in dieser Zeit vermutlich aus energetischen Gründen einschränkt. *G. wilkitzkii* und *O. nanseni* würden damit zwei verschiedene Ernährungsstrategien repräsentieren: Während *G. wilkitzkii* auch im Winter Energie zur Nahrungssuche einsetzt und offensichtlich erfolgreich seine Energiereserven hochhalten kann, verzichtet *O. nanseni* in dieser Zeit auf eine aufwendige, mit Bewegung verbundene Nahrungssuche.

Die quantitative Nahrungszusammensetzung bei *G. wilkitzkii* unterschied sich im Sommer nicht von der im Winter. Der niedrigere Detritusanteil bei *O. nanseni* im Winter läßt vermuten, daß die Amphipoden in dieser Jahreszeit bei eingeschränkter Ernährung energiereiche Nahrung (Tierreste) bevorzugen.

Neben der qualitativen und quantitativen Untersuchung der Magen-Darminhalte und von Faeces geben die Morphologie der Mundwerkzeuge und oftmals auch spezifische Verhaltensweisen der Amphipoden wichtige Hinweise auf die Art der Ernährung.

Wie oben gezeigt, ernähren sich die hier untersuchten Flohkrebse hauptsächlich von Detritus. Das stimmt gut mit der Beobachtung überein, daß sich alle vier Arten oft in unmittelbarer Nähe oder sogar in DAA aufhalten. *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* waren oft auch bei

Eisalgenansammlungen zu finden, doch zeigten die Nahrungsanalysen, daß diese Amphipodenarten Eisalgen nicht in größeren Mengen fressen. Eine Spezialisierung der Amphipoden auf Diatomeen liegt demnach nicht vor. Vielmehr deuten die Nahrungsanalysen darauf hin, daß *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* unselektiv alles organische und anorganische Material - so auch Detritus und Sedimentkörnchen - von der Eisunterseite abraspeln. In diesem Zusammenhang läßt sich auch der Bau der Mundwerkzeuge der genannten Arten funktionsmorphologisch interpretieren: Die Mandibeln von *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* besitzen einen kräftig entwickelten und mit einer raspelartigen Oberfläche versehenen Molarfortsatz, eine Struktur, die sich nach KRUMBACH (1927) und CAINE (1974) besonders zum Zerkleinern und Zermahlen harter (z.B. Eis) und zäher Objekte eignet. Die drei Amphipodenarten sind also auch morphologisch in der Lage, die Eisunterseite direkt zu beweiden. Hilfreich dabei ist, daß die Tiere ihre ventrale Körperseite immer direkt dem Eis zugewandt haben (vgl. Kap. 3.3.5.2), sich mit allen Pereiopoden festhalten können und so einen optimalen Winkel und Widerstand zum Beweiden der Eisunterseite haben.

Anders bei *G. wilkitzkii*: Auch diese Art hat kräftige Mandibeln, dennoch ist es unwahrscheinlich, daß *G. wilkitzkii* Detritus und Diatomeen direkt von der Eisunterseite abraspelt. *G. wilkitzkii* hat im Gegensatz zu *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* stets die laterale Körperseite zum Eis gerichtet, so daß der Einsatz der Mandibeln am Eis erschwert ist. Der Großteil des von *G. wilkitzkii* aufgenommenen Detritus stammt, wie in situ Beobachtungen bestätigten, demnach aus lockeren DAA in Vertiefungen und Löchern der Eisunterseite.

Die hier durchgeführten Freiland- und Laborversuche zeigten, daß *G. wilkitzkii*, *O. nanseni* und *O. glacialis* tierische Nahrung gegenüber pflanzlicher bevorzugen. Alle drei Arten näherten sich binnen kurzer Zeit den angebotenen Fleischködern, jedoch nicht den pflanzlichen. Ein zwischenzeitliches Anhalten (*G. wilkitzkii*) bzw. das Schwimmen entlang einer in der horizontalen Ebene ausgerichteten sinusförmigen Linie (*O. nanseni*, *O. glacialis*) dient wahrscheinlich der Orientierung und chemosensorischen Lokalisation der Köder. Dieses Verhalten ist typisch für viele lysianasside (SAINTE-MARIE et al. 1989, SLATTERY & OLIVER 1986, STEELE & STEELE 1993, THURSTON 1979, WATLING 1993) und gammaride (WATLING 1993) Amphipodenarten. Dadurch ist den Flohkrebsen ein gezieltes Auffinden von energiereicher Nahrung (verwesendes Tiermaterial) möglich. Bei *A. glacialis* ist Nekrophagie wahrscheinlich nicht sehr stark ausgebildet, da die Tiere nicht auf Fleischköder reagierten und auch in beköderten Fallen nur selten gefangen wurden.

Räuberische Ernährungsweisen und Kannibalismus wurden bei *O. nanseni*, *O. glacialis* und *A. glacialis* im Rahmen dieser Arbeit nicht festgestellt, sind aber aus der Literatur für *O. nanseni* (GEORGE & PAUL 1970), *O. glacialis* (GRIFFITHS & DILLINGER 1981) und andere

arktische *Onisimus*-Arten (CAREY & BOUDRIAS 1987, SAINTE-MARIE 1986) bekannt. *G. wilkitzkii* wurde als einzige der untersuchten Arten sowohl in situ als auch in vitro mehrfach beim Fangen von *O. nanseni* und auch Artgenossen beobachtet. Teils wurden die erbeuteten Tiere aufgefressen, in einigen Fällen aber bereits nach wenigen Minuten wieder losgelassen. Es könnte sich bei diesem Verhalten neben einer räuberischen Ernährung auch um Verwechslungen mit möglichen Geschlechtspartnern handeln (vgl. Kap.3.4.2.3). Auch die Reaktion von *G. wilkitzkii* auf mechanische Reizung spricht für eine räuberische Ernährungsweise dieser Art: Bei Körperkontakt greifen die Amphipoden in Richtung Reizquelle, die vermutlich als potentieller Beuteorganismus interpretiert wird. Ein ähnliches Verhalten wurde auch bei der vorwiegend räuberisch lebenden, antarktischen Amphipodenart *Eusirus perdentatus* beobachtet (KLAGES & GUTT 1990).

Die Reaktionen von *G. wilkitzkii* auf chemische Reizung zeigten, daß diese Art zwischen verschiedenen Substanzen unterscheiden kann und offensichtlich eine empfindliche Sensorik gegenüber solchen Reizen entwickelt hat. Die positive Reaktion auf verwesenden Fisch bestätigt die bereits oben diskutierte Nekrophagie dieser Art. Die relativ schwache Reaktion auf Süßwasser deutet an, daß *G. wilkitzkii* dieses zwar toleriert (keine Flucht, vgl. Kap.3.4.2.2), durch das Zuwenden des Abdomens in die Süßwasserströmung aber möglicherweise die empfindlichen, mit Chemorezeptoren besetzten Antennen schützt. Das häufige Putzen der Antennen als Reaktion auf eine leichte Meerwasser-Strömung kann zudem mit einer zum Teil suspensionsfressenden Ernährungsweise von *G. wilkitzkii* zusammenhängen, die bereits in Kapitel 3.4.2.3 diskutiert wurde. Diese Ernährungsweise, die neben räuberischer Ernährung, Nekrophagie und Detritovorie wahrscheinlich eine zusätzliche Möglichkeit der Nahrungsaufnahme darstellt, ist auch von anderen gammariden Amphipodenarten bekannt (CAINE 1974,1976,1977, COLEMAN 1989, MATTSON & CEDHAGEN 1989, MCGROUTHER 1983). Funktionsmorphologisch ist diese suspensionsfressende (filtrierende) Ernährungsweise mit der kammartigen Borstenreihe zwischen dem Incisiv- und dem Molarfortsatz der Mandibeln verbunden. Diese Borsten gewährleisten einerseits den Transport der Partikel vom Incisiv- zum Molarfortsatz (DITTRICH 1992, WATLING 1993), andererseits dienen sie vermutlich dem Zurückhalten kleiner Partikel beim Abstreifen der Antennen, Gnathopoden und Mundwerkzeuge.

G. wilkitzkii verfügt somit über eine sehr komplexe omnivore Ernährungsweise, die als räuberisch-detritivor-nekrophag-suspensionsfressend bezeichnet werden kann. Eine solche kombinierte Ernährungsweise ermöglicht es *G. wilkitzkii*, alle möglichen verfügbaren Nahrungsquellen unter dem Eis zu nutzen. Dadurch können saisonal bedingte Schwankungen im Vorkommen einzelner Nahrungsressourcen (z.B. Eis-Meiofauna) ausgeglichen werden. Davon abgesehen ist *G. wilkitzkii* aber auch in der Lage, längere Zeiten ungünstiger

Nahrungsbedingungen (ca. 8 bis 10 Monate) zu überleben, wie die hier durchgeführten Hungerexperimente zeigten. Die Häutung eines Weibchens nach dreimonatiger Hungerphase zeigt, daß die Flohkrebse bei Nutzung eigener Energiereserven (Verbrauch der Lipidtröpfchen im Blut) sogar noch einige Zeit weiterwachsen.

Zusammenfassend lassen sich zur Ernährung kryopelagischer Amphipoden folgende Schlüsse ziehen:

1. *G. wilkitzkii*, *O. nansenii*, *O. glacialis*, und *A. glacialis* sind ihrer Ernährung nach Generalisten.

Als Generalisten können die hier untersuchten Arten das gesamte vorhandene Nahrungsangebot unter dem Meereis unabhängig von saisonalen und lokalen Schwankungen optimal nutzen.

2. Vom Ernährungstyp sind die vier Arten folgendermaßen einzuordnen:

G. wilkitzkii - omnivor: räuberisch-detritivor-nekrophag-suspensionsfressend
O. nansenii - omnivor: räuberisch-detritivor-nekrophag
O. glacialis - omnivor: räuberisch-detritivor-nekrophag
A. glacialis - omnivor: detritivor

Die vier Arten zeigen keine spezielle Anpassung an bestimmte Nahrungsquellen, sondern können die meisten verfügbaren Ressourcen nutzen. Dadurch sind sie wiederum an das saisonal sehr unterschiedliche Nahrungsvorkommen und auch an energiearme Nahrung gut „angepaßt“. Ein sehr breites Nahrungsspektrum verringert in einem Lebensraum mit limitierten Ressourcen außerdem sowohl die intra- als auch die interspezifische Nahrungskonkurrenz.

3. Hauptnahrungsquelle unter dem Meereis ist für alle vier Arten Detritus.

Die vorwiegende Ernährung mit Detritus bietet den Amphipoden folgende Vorteile: Detritus ist permanent und meist in großer Menge unter dem Meereis vorhanden. Detritus hat durch einen Anteil an tierischen Komponenten (Crustaceenreste, Meiofauna) und an Pilzen und Bakterien einen relativ hohen Energiewert und ist im Gegensatz zu rein pflanzlicher Nahrung (Diatomeen) leichter verdaubar.

5.3.3 Faecesproduktion und Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces

Kryopelagische Amphipoden stellen ein wichtiges Bindeglied innerhalb des arktischen Nahrungsnetzes dar. Einerseits nutzen sie das Nahrungsangebot an der Eisunterseite, andererseits dienen ihre herabsinkenden Kadaver, Exuvien und Faeces vielen Organismen im Benthos und Pelagial als Nahrung (GAGE & TYLER 1991). Aus diesem Grund ist erstens von Interesse, wieviele (Masse) solcher Amphipoden-Partikel von der Eisunterseite herabsinken und zweitens, wie schnell dieses Material die Konsumenten im Pelagial und Benthos erreicht.

Der Eintrag der von Eisamphipoden stammenden Materie in das pelagische und benthische System wurde am Beispiel der Faecesproduktion von *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* untersucht. Die mittlere Faecesproduktion *in vitro* war in der Gruppenhaltung bei *G. wilkitzkii* fast zehnmal höher als bei *O. nansenii*, was wohl vor allem am deutlichen Größenunterschied zwischen beiden Arten liegt.

Aus den mittleren Abundanzen von *G. wilkitzkii* und *O. nansenii* im Untersuchungsgebiet (Franz-Josef-Land) und der mittleren Faecesproduktion der beiden Arten wurde die mittlere jährliche Faecesproduktion pro Quadratmeter berechnet. Mit ca. 18 g Feuchtgewicht pro Quadratmeter übersteigt die jährliche Faecesproduktion von *G. wilkitzkii* erheblich die von *O. nansenii* (0,05 bis 0,3 g FG/m²). Die Bedeutung von *G. wilkitzkii* für benthische und pelagische Faecesfresser im Nahrungsnetz von Franz-Josef-Land ist also wesentlich höher als die von *O. nansenii*. Über die Bedeutung beider Arten in der Laptevsee, Barentssee und Framstraße können an dieser Stelle keine Aussagen getroffen werden, da Abundanzdaten aus diesen Untersuchungsgebieten fehlen.

Tierkadaver, Exuvien und Faeces spielen eine wichtige Rolle im vertikalen Partikelfluß der Ozeane (FOWLER & KNAUER 1986, GAGE & TYLER 1991). Dem Parameter Sinkgeschwindigkeit kommt dabei eine besondere Bedeutung zu, da er entscheidend dafür ist, wieviel und in welchem Zustand herabsinkendes organisches Material die tieferen Bereiche der Meere erreicht.

Kadaver, Exuvien und Faeces der untersuchten Eisamphipodenarten hatten eine bis zu fünffach höhere Sinkgeschwindigkeit (1,1 - 2,9 cm/s) als die im Vergleich getesteten Copepodenkadaver (*Calanus sp.*, 0,6 cm/s). Die hier ermittelten Sinkgeschwindigkeiten liegen somit in der gleichen Größenordnung wie die Angaben von FOWLER & KNAUER (1986), die für Crustaceen-Exuvien und Makrozooplankton-Kadaver Sinkgeschwindigkeiten von ca. 1,7 bis 4,6 cm/s und für Makrozooplankton-Faeces von ca. 0,5 bis 3,1 cm/s nennen.

Um an einem Beispiel zu verdeutlichen, wie groß die Unterschiede in den Sinkgeschwindigkeiten sein können, wurde die Zeit berechnet, die die Crustaceen-Partikel benötigen, um auf eine Wassertiefe von 1000 m (ohne Strömung etc.) abzusinken: Kadaver von *O. nanseni*, Faeces von *G. wilkitzkii* - 10 bis 12 h, Kadaver und Exuvien von *O. nanseni*, *G. wilkitzkii* - 16 bis 17 h, Kadaver von *A. glacialis* - 31 h, Kadaver von *Calanus sp.* - 55 h.

Durch die hohe Sinkgeschwindigkeit von Kadavern, Exuvien und Faeces kryopelagischer Amphipoden ist die Zeitspanne, in der das Material von Mikroorganismen zersetzt oder bereits in den obersten Wasserschichten gefressen werden kann, relativ kurz. Als Folge kann ein Großteil dieser Materie in die Tiefsee gelangen und dem dort lebenden Benthos als Nahrung zur Verfügung stehen.

Eine besonders wichtige Rolle im vertikalen marinen Partikelfluß spielen die Faeces von Zooplankton (FOWLER & KNAUER 1986) und von Eisamphipoden. Faeces von Crustaceen sind ein Komprimat aus verschiedenen organischen Bestandteilen (z.B. Diatomeen, Crustaceenreste, Detritus etc.), welches, geschützt durch eine peritrophe Chitinmembran (GAGE & TYLER 1991) und - bei Eisamphipoden - mit Sediment aus dem Eis beladen (Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit), besonders schnell und relativ unversehrt die Tiefsee erreichen kann. Faeces werden außerdem permanent produziert und übersteigen deshalb möglicherweise den Eintrag von Kadavern und Exuvien. Die Bedeutung von Amphipodenfaeces läßt sich gut am Beispiel von *G. wilkitzkii* (Franz-Josef-Land) demonstrieren: Diese Art produziert bei einer mittleren Biomasse von ca. 34 g FG pro m² jährlich eine Faecesmenge von etwa 18 g FG pro m². Dieser aus Laborversuchen errechnete Wert stellt wahrscheinlich nur die mindestens produzierte Menge an Faeces dar: Natürliche Nahrung (Detritus) ist energieärmer als die im Labor gefütterte (Fleisch), so daß die Amphipoden unter natürlichen Bedingungen mehr fressen müssen, um in gleichem Maße ihren Energiebedarf zu decken. Die Faecesproduktion in situ wäre damit also auch höher.

Amphipoden sind demnach nicht nur ein wichtiger Bestandteil des Lebensraums Meereis, sondern spielen auch eine wichtige Rolle im vertikalen Partikelfluß (kryopelago-benthische Kopplung) und damit im pelagischen und benthischen Nahrungsnetz der Arktis.

6. Abschlußdiskussion

In der vorliegenden Arbeit wurden Untersuchungen zur Ökologie und Biologie arktischer kryopelagischer Amphipoden durchgeführt. Folgende Aspekte standen dabei im Mittelpunkt: Meereismorphologie, biotische und abiotische Faktoren unter dem Meereis, Artenspektrum, Abundanz und Biomasse der Eisamphipoden, kleinräumige Verteilung der Flohkrebse unter dem Meereis, Verhalten, Populationsdynamik, Ernährung, Faecesproduktion, Sinkgeschwindigkeiten von Kadavern, Exuvien und Faeces eisassoziiierter Amphipoden.

Auf der Grundlage der hier gewonnenen Ergebnisse werden abschließend folgende übergreifenden Fragen diskutiert:

- Welche Eigenschaften der Eisamphipoden begünstigen eine erfolgreiche Besiedlung des Meereises, und handelt es sich dabei um spezifische Anpassungen an diesen Lebensraum?

- Welche Stellung nehmen kryopelagische Amphipoden innerhalb des arktischen Nahrungsnetzes ein?

Meereis ist ein sehr komplexer Lebensraum, der von einer Vielzahl Parameter beeinflusst wird. Physikalische Faktoren, wie z.B. Temperatur, Strömung und Salzgehalt, wirken auf die Eisunterseite und führen im Laufe der Zeit zur Bildung einer dreidimensionalen Struktur (AVERINTZEV 1993, EICKEN 1994, WADHAMS 1988). Schmelz- und Gefrierprozesse unter dem Eis bedingen ständige Veränderungen der Salinitätsverhältnisse (AVERINTZEV 1993, EICKEN 1994), durch niedrige Lufttemperaturen und das Eis selbst liegt die Wassertemperatur an der Eisunterseite permanent im negativen Bereich (MELNIKOV 1989a). Eine nur kurze Periode intensiver Primärproduktion im arktischen Sommer (HORNER 1990, MELNIKOV 1989a) begrenzt quantitativ die Nahrungsressourcen (Eisalgen) für Organismen an der Eisunterseite. Meereis ist somit ein sehr dynamischer Lebensraum, der kurzfristigen und extremen Schwankungen der abiotischen und biotischen Faktoren unterliegt und daher spezielle Anforderungen an die dort lebenden Organismen stellt.

Wie in dieser Arbeit gezeigt wurde, besitzen Eisamphipoden eine Reihe von Eigenschaften, die eine Besiedlung des Meereises begünstigen: Morphologisch erlauben die vom Körper abstehenden Pereiopoden und deren spitze, abgewinkelte Endglieder (Dactyli) ein sicheres Festhalten am Eis, gutes Schwimm- und Laufvermögen gestatten das Überwinden eisfreier Räume und damit die Partner- und Nahrungssuche auch über größere Distanzen hinweg. Eisamphipoden können sich auf engem Raum bewegen (Wendevermögen), was im dreidimensionalen System der Eisunterseite z.B. für die Nahrungs- oder Schutzsuche von

Abschlußdiskussion

Vorteil ist. Ihre physiologischen Eigenschaften ermöglichen es, auch extreme Salzgehaltsschwankungen und permanent negative Wassertemperaturen zu tolerieren (AARSET 1991, AARSET & AUNAAS 1987a,b, 1990a,b,c). Mit ihrer generell omnivoren Ernährungsweise sind die Flohkrebse in der Lage, alle an der Eisunterseite vorhandenen Nahrungsressourcen (Detritus, Diatomeen, Meiofauna, Aas) zu nutzen.

Alle diese Eigenschaften bieten den kryopelagischen Amphipoden also günstige Voraussetzungen für ein Leben an der Eisunterseite. Handelt es sich dabei um spezielle Anpassungen an den Lebensraum Meereis oder sind solche Eigenschaften auch bei Amphipoden in anderen Lebensräumen zu finden?

Flohkrebse besiedeln fast alle marinen Lebensräume, z.B. die Tiefsee (GAGE & TYLER 1991, GEORGE 1979, INGRAM & HESSLER 1987, LAVER et al. 1985, SAINTE-MARIE 1992), das Flachwasser (GOLIKOV 1990, SAINTE-MARIE 1986), Hartsubstrate (GURJANOVA 1951, WESLAWSKI 1990), Weich- und Sandböden (COLEMAN 1989, DAUVIN 1989, KLAGES 1991, NICOLAISEN & KANNEWORFF 1969) und das Pelagial (AARSET & AUNAAS 1987a, BARNARD 1959, MOORE & RAINBOW 1989). Ein Vergleich der Eigenschaften von Amphipoden aus den verschiedenen Lebensräumen zeigt, daß vor allem Arten aus dem Gezeitenbereich (CAREY & BOUDRIAS 1987, LaFRANCE & RUBER 1985, LUPPOVA & PONOMAREVA 1986, PONOMAREVA 1989, VADER 1983, WESLAWSKI 1990) ähnliche Charakteristika aufweisen wie Amphipoden von der Eisunterseite (s.o.). Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in den sehr ähnlichen Bedingungen dieser beiden Lebensräume: Geröll, Makroalgen und sessiles Benthos im Gezeitenbereich bilden eine dreidimensionale Struktur, die der an der Eisunterseite vergleichbar ist. Gezeitenbewegungen in Verbindung mit sehr wechselhaften und niedrigen Lufttemperaturen verursachen insbesondere in den Gezeitentümpeln, ähnlich wie die Schmelz- und Gefrierprozesse unter dem Meereis, extreme Salzgehalts- und Temperaturschwankungen. Abgestorbenes organisches Material (Detritus) sammelt sich vorwiegend in Gezeitentümpeln, zwischen Geröll und sessilem Benthos, da es dort kaum, wie auch aus Mulden und Löchern an der Eisunterseite, von der Strömung fortgetragen werden kann. Steine, Makroalgenthalli und Sedimentoberflächen sind ebenso wie die Eisunterseite Substrate, die von Diatomeen besiedelt werden.

Aus der großen Ähnlichkeit der Eigenschaften von Amphipoden aus dem Gezeitenbereich und von der Eisunterseite läßt sich folgende Vermutung ableiten: Mit der Vereisung des Nordpolarmeeres vor etwa 4 Millionen Jahren oder nach der letzten Eiszeit vor etwa 8000 Jahren (MELNIKOV 1989a) gingen einige benthische Amphipodenarten aus dem flachen Gezeitenbereich zunächst nur temporär zu einem Leben am Festeis über. Im Laufe der Evolution entwickelten sich daraus permanent am Festeis lebende Amphipodenarten, die im weiteren auch das Packeis eroberten. Der Ursprung der Meereisbesiedlung durch Flohkrebse

ist also möglicherweise im Gezeitenbereich arktischer Flachwassergebiete zu suchen. Hinweise zur Unterstützung dieser Vermutung geben einige rezente Arten (z.B. *Onisimus litoralis*, CAREY 1985) aus dem arktischen Gezeitenbereich, die zeitweilig von einer benthischen zu einer kryopelagischen Lebensweise übergehen. Genetische Methoden (DNA/RNA-Sequenzanalysen) könnten Aufschluß über den erdgeschichtlichen Zeitpunkt der Besiedlung des Meereises durch die hier untersuchten Amphipodenarten geben.

Die oben genannten und diskutierten Charakteristika kryopelagischer Amphipoden stellen also keine spezielle Anpassung an ein Leben am Meereis dar. Fast alle der untersuchten Eigenschaften sind auch bei vielen Flohkrebsarten aus dem Gezeitenbereich in dieser Kombination vorhanden.

Die populationsdynamischen Untersuchungen (Wachstum, Alter, Reproduktion) haben gezeigt, daß die untersuchten Amphipodenarten in der Regel dem von ARNTZ et al. (1994) aufgezeigten Trend entsprechen, daß bei Tieren in Lebensräumen mit permanent niedrigen Temperaturen Alter und Körpergröße zunehmen. Aus großen dotterreichen Eiern (*Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus glacialis*) schlüpfen gut entwickelte Jungtiere, die in der Lage sind, saisonale Schwankungen im Nahrungsangebot zu überstehen. Diese Eigenschaften finden sich auch bei Amphipoden anderer polarer Lebensräume (z.B. BREY 1994, SAINTE-MARIE 1991) und sind damit ebenfalls keine spezifischen Anpassungen an den Lebensraum Meereis.

Als spezielle Anpassungen an ein Leben am Meereis können demnach nur folgende Merkmale interpretiert werden:

Positive Phototaxis - gewährleistet ein sicheres Wiederfinden der hellen Eisunterseite

Tarneffekt beim Fluchtverhalten durch Sinkenlassen - bietet Schutz vor Freßfeinden

Hohes Reproduktionspotential - kompensiert eine hohe Mortalität durch Freßfeinde und Verluste bei der Eisschmelze (s.u.)

Die Frage, ob Eisamphipoden darüber hinaus noch andere Eigenschaften besitzen, die sie speziell für ein Leben am Meereis befähigen, kann also mit dem bisherigen Wissensstand noch nicht beantwortet werden. Dazu müßten in zukünftige Arbeiten insbesondere vergleichende Untersuchungen an Amphipodenarten von der Eisunterseite und aus dem Gezeitenbereich durchgeführt werden.

Kryopelagische Amphipoden sind ein wichtiger Bestandteil der Meereis-Lebensgemeinschaften in der Arktis. Von besonderem Interesse ist daher ihre Stellung innerhalb des Nahrungsnetzes.

Eisamphipoden nutzen einerseits als Konsumenten das Nahrungsangebot an der Eisunterseite, andererseits dienen sie selbst und das von ihnen produzierte bzw. umgeformte organische Material (Exuvien, Faeces) anderen Organismen als Nahrung.

Eisamphipoden sind in der Regel omnivor und ernähren sich vorwiegend von Detritus, Tierresten und suspendiertem Material. Hauptnahrungskomponente ist bei allen untersuchten Arten Detritus, der in vergleichsweise großer Menge an der Eisunterseite vorkommt. Den Ursprung dieses Detritus bilden vermutlich abgestorbene Eisalgenmatten (HORNER & SCHRADER 1982), die sich in den Sommermonaten von der Eisunterseite ablösen. Die noch lebenden Diatomeen sondern in den sich bildenden Aggregaten weiterhin Schleim und Sauerstoff ab und halten sie auf diese Weise zusammen bzw. in der Schwebelage. Gleichzeitig wird, bedingt durch die schleimige Konsistenz, auch suspendiertes Material aus der Wassersäule gesammelt. In einer fortgeschrittenen Phase führen Fäulnisprozesse innerhalb der Aggregate zur Bildung weiterer Gasbläschen, die den Aggregaten einen positiven Auftrieb geben und diese so an der Eisunterseite konzentrieren.

Detritus stellt aufgrund seines Anteils an tierischem Material (tote Tiere und lebende Meiofauna, z.B. Rotatorien, Turbellarien, Nematoden etc.) und Bakterien und Pilzen energiereichere Nahrung dar als z.B. Diatomeen. Das Vorkommen von Detritus unterliegt außerdem nur geringen saisonalen Schwankungen, er ist das ganze Jahr hindurch an der Eisunterseite als Nahrung verfügbar. Durch die vorwiegende Nutzung von Detritus ist die Ernährung der Eisamphipoden also von der direkten Primärproduktion (Eisalgenentwicklung) abgekoppelt. Anders sind die Verhältnisse möglicherweise bei den Jungtieren einer jeweils neuen Generation: Das zeitgleiche Entlassen der Jungtiere aus dem Marsupium der Muttertiere mit dem Beginn der Eisalgenblüte deutet an, daß die Juvenilen vermutlich mehr auf Eisalgen angewiesen sind als ältere Tiere. Nahrungsuntersuchungen an Jungtieren kurz nach dem Verlassen des Marsupiums könnten in zukünftigen Arbeiten diese Hypothese bestätigen. Untersuchungen stabiler Isotopenverhältnisse ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) bieten außerdem die Möglichkeit, auch Aufschluß über langfristige Nahrungsbeziehungen kryopelagischer Amphipoden zu erhalten (HOBSON & WELCH 1992).

Eisamphipoden stellen eine wichtige Nahrungsquelle für verschiedene arktische Vertebraten dar. Polardorsche (*Boreogadus saida*) verbringen einen Teil ihres Lebens am Meereis der Hocharktis und ernähren sich dort vorwiegend von Copepoden und Amphipoden (BARNARD 1959, BRADSTREET & CROSS 1982, CAREY 1985, CRAIG et al. 1982, LOWRY 1981, LONNE & GULLIKSEN 1989). In hohem Maße werden dabei besonders *Apherusa glacialis* und *Onisimus glacialis* gefressen (CRAIG et al. 1982, LOWRY 1981, LONNE & GULLIKSEN 1989). Obwohl *Gammarus wilkitzkii* nach LONNE & GULLIKSEN (1989) bis zu 80 % der gesamten Eisamphipodenfauna in der Barentssee ausmacht, wird diese Art offensichtlich von

Polardorschen gemieden oder nur in geringen Mengen gefressen. Die Autoren geben an, daß *G. wilkitzkii* vermutlich durch den „stacheligen“ Habitus (abstehende Pereiopoden) vor Fraß durch Polardorsche geschützt ist.

Ebenso wie bei Polardorschen gehören Eisamphipoden auch bei vielen hocharktischen Seevögeln zum Nahrungsspektrum. Magenanalysen bei Dreizehenmöwen (*Rissa tridactyla*), Gryllteisten (*Cepphus grylle*), Dickschnabellummen (*Uria lomvia*), Krabbentauchern (*Alle alle*), Eissturmvögeln (*Fulmarus glacialis*) und Küstenseeschwalben (*Sterna paradisaea*) zeigten, daß für diese Vögel *G. wilkitzkii*, *O. glacialis* und *A. glacialis* eine wichtige Rolle in der Ernährung spielen (BRADSTREET 1980, BRADSTREET & CROSS 1982, GULLIKSEN & LÖNNE 1989, HANEY 1988, LÖNNE & GABRIELSEN 1992, WESLAWSKI & SKAKUJ 1992, WESLAWSKI et al. 1994). Der Amphipodenanteil an der Gesamtnahrung der Vögel kann dabei bis zu 45 % betragen (BRADSTREET 1980). Um die Amphipoden zu erbeuten, tauchen die Vögel an der Eisunterseite entlang, oder sie suchen die Flohkrebse, wie vor Franz-Josef-Land beobachtet wurde, zwischen dem Geröll des Flachwassers (< 1 m).

Ringelrobben (*Phoca hispida*) und Sattelrobben (*Phoca groenlandica*) ernähren sich in eisbedeckten Gebieten vorwiegend von Polardorschen, doch gehören auch Eisamphipoden, insbesondere *G. wilkitzkii* und *A. glacialis*, zu ihrer Beute (ANGANTYR & KAPEL 1991, KAPEL 1993, KAPEL & ANGANTYR 1989, NILSSEN et al. 1992, SIEGSTAD 1988, SMITH 1987). Die Menge der gefressenen Flohkrebse ist zwar meist gering, doch kommen sie mit einer Präsenz von bis zu 42 % (NILSSEN et al. 1992, SMITH 1987) regelmäßig in der Nahrung von Robben vor.

Eisamphipoden spielen nicht nur als Beute größerer Räuber eine Rolle im arktischen Nahrungsnetz. Auch dem von ihnen produzierten bzw. neu geformten organischen Material (Faeces, Exuvien) und ihren Kadavern kommt eine wichtige Bedeutung zu.

Einen besonders wichtigen Anteil am Nahrungseintrag ins Pelagial und Benthos haben die von den Flohkrebse kontinuierlich produzierten Faeces. Durch eingeschlossene Sedimentkörner und ihre kompakte Form erreichen Faeces hohe Sinkgeschwindigkeiten und transportieren dadurch die organische Faeces-Substanz sehr schnell vom Eis in die Tiefe. Dadurch sind Wegfraß und biologische Abbauprozesse in der Wassersäule verringert, und das Material steht auch benthischen Organismen zur Verfügung.

Neben Faeces und Exuvien sinken auch tote Tiere vom Eis ab und stellen eine Nahrungsquelle für andere Organismen dar. Die Bestimmung der Mortalität der Flohkrebse könnte in weiterführenden Untersuchungen eine quantitative Abschätzung dieses Stoffeintrags in das pelagische und benthische System ermöglichen. Eine solche Abschätzung wäre besonders interessant für die Randzonen des arktischen Meereises. Jährlich werden etwa 10 % des

Abschlußdiskussion

arktischen Meereises durch die Framstraße in den Nordatlantik exportiert und schmelzen ab. Was passiert dabei mit den am Meereis lebenden Organismen? GULLIKSEN & LØNNE (1989) berechneten, ausgehend von 1 g Feuchtgewicht pro Quadratmeter Eisunterseite, für die gesamte Eisfauna der Arktis (7×10^6 km², MAYKUT 1985) eine Biomasse von 7 Millionen Tonnen. Bei der genannten Eisschmelze würde das eine Freisetzung von jährlich 0,7 Millionen Tonnen Eisfauna bedeuten. Es ist bisher nicht bekannt, ob die Eisorganismen, z.B. Amphipoden, in der Lage sind, längere Zeit in der Wassersäule zu überleben. Falls die Tiere absterben und absinken, so würde das, besonders in den Sommermonaten, zu einem sprunghaften und gewaltigen Nahrungseintrag in das Pelagial und Benthos der Eisrandgebiete führen. Wer davon profitiert, ist bisher nicht bekannt, denkbar wären sowohl schwarmbildende Fische (Dorsch, Lodde etc.) als auch Konsumenten im Benthos.

In dieser Arbeit wurde gezeigt, daß Eisamphipoden ein fester Bestandteil der arktischen Meereisgemeinschaft und auch des arktischen Nahrungsnetzes sind. Außerdem spielen sie eine wichtige Rolle im Stoff- und Energiefluß der kryopelago-benthischen Kopplung. Ihre Stellung kann in einem vereinfachten Modell des arktischen Nahrungsnetzes (Abb. 6.1) folgendermaßen dargestellt werden:

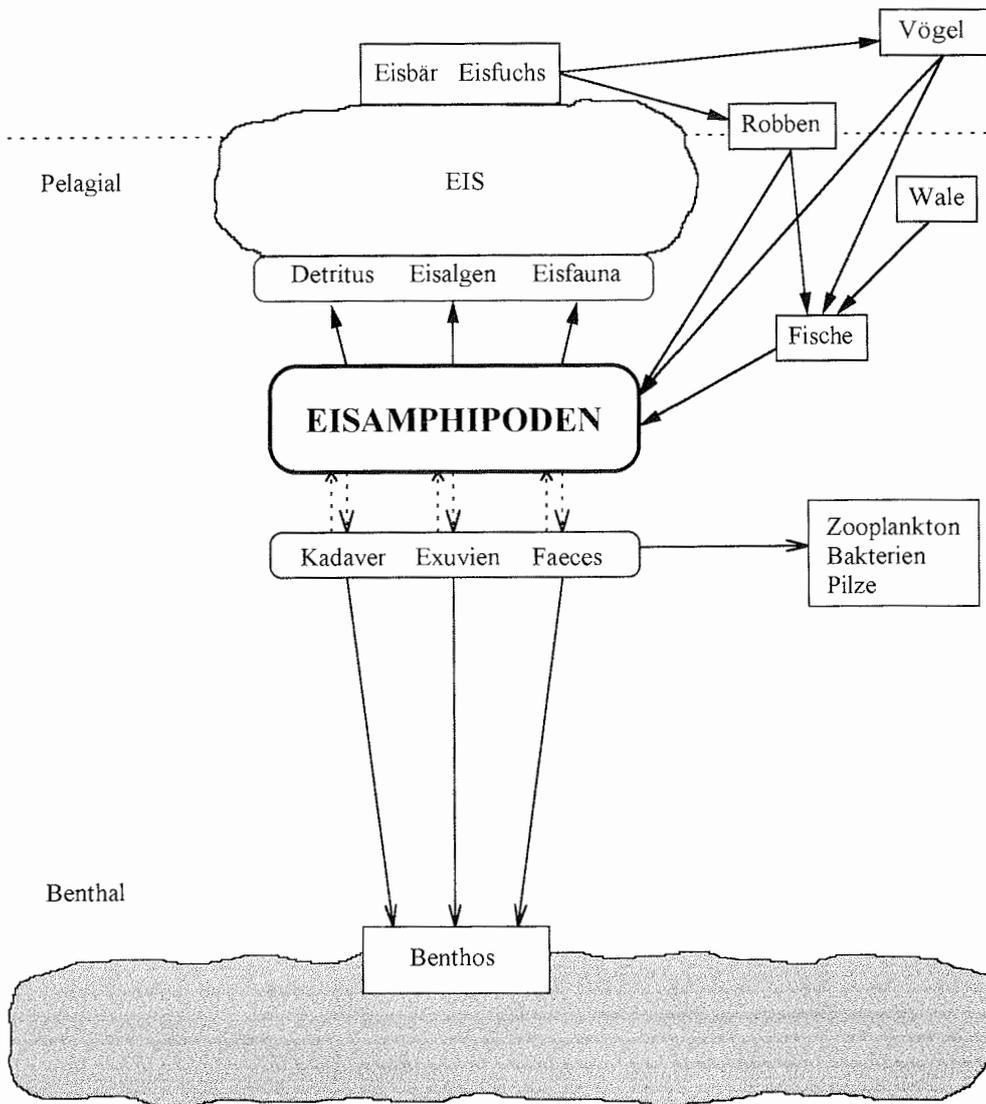


Abb. 6.1: Stellung der Eismamphipoden innerhalb des arktischen Nahrungsnetzes (vereinfachtes Modell).

7. Literaturverzeichnis

- AARSET A.V., 1991. The ecophysiology of under-ice fauna. Pp. In: Sakshaug, E. Hopkins, C.C.E. & Öritsland, N.A. (eds.): Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim. 12-16 May 1990. Polar Research 10 (1): 309-324.
- AARSET A.V., AUNAAS T., 1987a. Osmotic responses to hyposmotic stress in the amphipods *Gammarus wilkitzkii*, *Onisimus glacialis* and *Parathemisto libellula* from Arctic waters. Polar Biol. 7: 189-193.
- AARSET A.V., AUNAAS T., 1987b. Physiological adaptations to low temperature and brine exposure in the circumpolar Amphipod *Gammarus wilkitzkii*. Polar Biol. 8: 29-133.
- AARSET A.V., AUNAAS T., 1990a. Influence of environmental salinity on oxygen consumption and ammonia excretion of the Arctic under-ice amphipod *Onisimus glacialis*. Marine Biology 107: 9-15.
- AARSET A.V., AUNAAS T., 1990b. Metabolic responses of the sympagic amphipods *Gammarus wilkitzkii* and *Onisimus glacialis* to acute temperature variations. Marine Biology 107: 433-438.
- AARSET A.V., AUNAAS T., 1990c. Effects of osmotic stress on oxygen consumption and ammonia excretion of the Arctic sympagic amphipod *Gammarus wilkitzkii*. Mar.Ecol. Prog. Ser. 58: 217-224.
- AARSET A.V., WILLUMSEN F.V., 1986. Hydraulic based sampling equipment for under-ice fauna. Polar Research 3 n.s.: 253-255.
- AARSET A.V., ZACHARIASSEN K.E., 1988. Low temperature tolerance and osmotic regulation in the amphipod *Gammarus oceanicus* from Spitsbergen waters. Polar Research 6: 35-41.
- ABRAMOV V.A., ZUBAKIN G.K., 1993. Marine ice. In: Environment and ecosystems of the Franz-Josef-Land (archipelago and shelf), Russ. Acad. Sci., Apatity: 38-41.
- ANGANTYR L.A., KAPEL F.O., 1991. Harp Seal feeding habits in Greenland. Technical Report, extract. Greenland Fisheries Research Institute, 1-4.
- ARNTZ W.E., BREY T., GALLARDO V.A., 1994. Antarctic zoobenthos. Oceanography and Marine Biology: an Annual Review 1994, 32: 241-304.
- ATKINSON R., MOORE P.G., MORGAN P.J., 1982. The burrows and burrowing behaviour of *Maera loveni* (Crustacea: Amphipoda) J. Zool., Lond. 198: 399-416.
- AVERINTZEV V.G., 1993. Cryopelagic life at Franz-Josef-Land. In: Environment and ecosystems of the Franz-Josef-Land (archipelago and shelf), Russ. Acad. Sci., Apatity: 171-187.

- BARNARD J.L., 1959. Epipelagic and under-ice Amphipoda of the Central Arctic Basin. Scientific studies at Fletcher's Ice Island T-3, 1952-1955. Geophys. Res. Pap. 63: 115-153.
- BONE D.G., 1972. Aspects of the biology of the Antarctic amphipod *Bovallia gigantea* Pfeffer at Signy Island, South Orkney Islands. Br. Antarct. Surv. Bull. 27: 105-22.
- BOUDRIAS M.A., CAREY A.G., 1988. Life history pattern of *Pseudalibrotus litoralis* (Crustacea: Amphipoda) on the inner continental shelf, SW Beaufort Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 49: 249-257.
- BRADSTREET M.S.W., 1980. Thick-billed murre and black guillemots in the Barrow Strait area, N.W.T., during spring: diets and food availability along ice edges. Can. J. Zool. 58: 2120-2140.
- BRADSTREET M.S.W., CROSS W.E., 1982. Trophic relationships at high Arctic ice edges. Arctic 35 (1): 1-12.
- BREGAZZI P.K., 1972. Life cycles and seasonal movements of *Cheirimedon femoratus* (Pfeffer) and *Tryphosella kergueleni* (Miers) (Crustacea: Amphipoda). Br. Antarct. Surv. Bull. 30: 1-34.
- BREGAZZI P.K., 1973. Locomotor activity rhythms in *Tryphosella kergueleni* (Miers) and *Cheirimedon femoratus* (Pfeffer) (Crustacea, Amphipoda). Br. Antarct. Surv. Bull. 33 & 34: 17-32.
- BREY T., 1994. Empirische Untersuchungen zur Populationsdynamik makrobenthischer Evertibraten. Habil. draft: 1-123.
- BREY T., CLARKE A., 1993. Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and subantarctic environments: are there unique adaptations? Antarctic Science 5(3): 253-266.
- BUSUJEV A. J., 1966. Nutzung von Strukturfunktionen für die Bestimmung der räumlichen Veränderlichkeit der Eisdicke. Trudy AARI T. 277: 132-137 (in russian).
- BUSUJEV A. J., 1968. Einige statistische Gesetzmäßigkeiten der Dickenverbreitung von mehrjährigem Eis. Trudy AARI T. 287: 76-84 (in russian).
- CAINE E.A., 1974. Comparative functional morphology of feeding in three species of caprellids (Crustacea, Amphipoda) from the northwestern Florida gulf coast. J. exp. mar. Biol. Ecol. 15: 81-96.
- CAINE E.A., 1976. Claensing mechanisms of caprellid amphipods (Crustacea) from North America. Mar. Behav. Physiol. 4: 161-169.
- CAINE E.A., 1977. Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA. Marine Biology 42: 331-336.
- CAINE E.A., 1979. Functions of swimming setae within caprellid amphipods (Crustacea). Biol. Bull. 156: 169-178.

Literatur

- CAREY A.G., 1985. Marine ice fauna: Arctic. In: Horner R.A., 1985. Sea ice biota. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 173-190.
- CAREY A.G., BOUDRIAS M.A., 1987. Feeding ecology of *Pseudalibrotus (Onisimus) litoralis* Kröyer (Crustacea: Amphipoda) on the Beaufort Sea inner continental shelf. *Polar Biol.* 8: 29-33.
- CAREY A.G., MONTAGNA P.A., 1982. Arctic sea ice faunal assemblage: First approach to description and source of the under-ice meiofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 1-8.
- CLARKE A., 1988. Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comp. Biochem. Physiol.* 90 B: 461-473.
- CLARKE A., 1991. What is cold adaptation and how should we measure it? *Amer. Zool.* 31: 81-92.
- COLEMAN CH. O., 1989. Burrowing, grooming, and feeding behaviour of *Paraceradocus*, an Antarctic amphipod genus (Crustacea). *Polar Biol.* 10: 43-48.
- CRAIG P.C., GRIFFITHS W.B., HALDORSON L., McELRRY H., 1982. Ecological studies of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 395-406.
- CRISP D.J., 1984. Energy flow measurements. In: *Methods for the study of marine benthos* (ed. by N.A. Holme and A.D. McIntyre), Blackwell Scientific publications, Oxford: 284-372.
- CROSS W.E., 1982. Under-ice biota at the Pond Inlet ice edge and in adjacent fast ice areas during spring. *Arctic* 35 (1): 13-27.
- DAHL E., 1977. The amphipod functional model and its bearing upon systematics and phylogeny. *Zoologica Scripta* 6: 221-228.
- DAHM C., 1996. Ökologie und Populationsdynamik antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata). Dissertation, Universität Bremen, Berichte zur Polarforschung 194: 1-332.
- DAUVIN J.-C., 1989. Life cycle, dynamics and productivity of Crustacea-Amphipoda from the western English Channel. 5. *Amplesia sarsi* Chevreux. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 128: 31-56.
- DE BROYER C., 1977. Analysis of the gigantism and dwarfness of Antarctic and subantarctic gammaridean Amphipoda. In: Llano G.A. (Ed.) *Adaptations within Antarctic ecosystems*: 327-334.
- DITTRICH B.U., 1992. Functional morphology of the mouthparts and feeding strategies of the parasitic amphipod *Hyperia galba* (Montagu, 1813). *Sarsia* 77: 11-18.
- EICKEN H., 1994. Structure of under-ice melt ponds in the central Arctic and their effect on the sea-ice cover. *Limnol. Oceanogr.* 39 (3): 682-694.

- EICKEN H., 1995. Wie polar wird ein Polarmeer durch das Meereis ? In: Hempel I., Hempel G.: Biologie der Polarmeere. Gustav Fischer Verlag: 58-76.
- EICKEN H., PAC R., 1994. Thickness, structure and properties of sea ice. Berichte zur Polarforschung 149: 51-55.
- ETTERSHANK G., 1983. Age structure and cyclical annual size change in the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. Polar Biol. 3: 189-193.
- ETTERSHANK G., 1984. A new approach to the assessment of longevity in the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. J. Crust. Biol. 4: 295-305.
- ETTERSHANK G., 1985. Population age structure in males and juveniles of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. Polar Biol. 4 (4): 199-201.
- FOWLER S.W., KNAUER G.A., 1986. Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. Prog. Oceanogr. Vol. 16: 147-194.
- FROST W.E., 1943. The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. J. Anim. Ecol. 12: 61-86.
- GAGE J.D., TYLER P.A., 1991. Deep-sea biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press, 1-504.
- GAMBLE J.C., 1984. Diving. In: Methods for the study of marine benthos (ed. by N.A. Holme and A.D. McIntyre), Blackwell Scientific publications, Oxford: 99-139.
- GEORGE R.Y., 1979. Behavioral and metabolic adaptations of Polar and Deep-Sea crustaceans: A hypothesis concerning physiological basis for evolution of cold adapted crustaceans. Bull. Biol. Soc. Wash. 3: 283-296.
- GEORGE R.Y., PAUL A.Z., 1970. USC - FSU Biological Investigations from the Fletcher's Ice Island T-3 on deep-sea and under-ice benthos of the Arctic Ocean. Technical Report #1, Univ. of Southern California, Los Angeles, 41-69.
- GOLIKOV A.A., 1990. Amphipods of the Laptev Sea and adjacent waters. In: Ecosystems of the New Siberian shoal and the fauna of the Laptev Sea and adjacent waters. Acad. Sci. USSR, Leningrad „Nauka“: 235-257 (in russian).
- GORNY M., 1992. Untersuchungen zur Ökologie antarktischer Garnelen (Dekapoda, Natantia). Dissertation, Universität Bremen: 1-129
- GRADINGER R., SPINDLER M., WEISSENBERGER J., 1992. On the structure and development of Arctic pack ice communities in Fram Strait: a multivariate approach. Polar Biol. 12: 727-733.
- GRAINGER E.H., HSIAO S.I., 1990. Trophic relationships of the sea ice meiofauna in Frobisher Bay, Arctic Canada. Polar Biol. 10: 283-292.

Literatur

- GRAINGER E.H., MOHAMMED A.A., LOVRITY J.E., 1985. The sea ice fauna of Frobisher Bay, Arctic Canada. *Arctic* 38 (1): 23-30.
- GRANT A., MORGAN P.J., OLIVE P.J. W., 1987. Use made in marine ecology of methods for estimating demographic parameters from size/frequency data. *Mar. Biol.* 95: 201-208.
- GRIFFITHS W.B., DILLINGER R.E., 1981. Invertebrates. In: Environmental assessment of the Alaskan continental shelf. Final reports of principal investigators. Vol. 8: Biological studies: 1-179.
- GRUNER H.-E., MORITZ M., DUNGER W., 1993. Lehrbuch der speziellen Zoologie - Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und New York: 1-1279.
- GULLIKSEN B., 1984. Under-ice fauna from Svalbard waters. *Sarsia* 69: 17-23.
- GULLIKSEN B., LØNNE O.J., 1989. Distribution, abundance, and ecological importance of marine sympagic fauna in the Arctic. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 188: 133-138.
- GULLIKSEN B., LØNNE O.J., 1991. Sea ice macrofauna in the Antarctic and Arctic. *Journal of Marine Systems*, 2: 53-61.
- GURJANOVA E.F., 1951. Beach hoppers of the seas of the USSR and adjacent waters (Amphipoda - Gammaridea). *Acad. Sci. USSR, Moscow and Leningrad*: 1-1029 (in russian).
- GUTT J., 1995. The occurrence of sub-ice algal aggregations off northeast Greenland. *Polar Biol.* 15: 247-252.
- HANEY J.C., 1988. Foraging by Northern Fulmars (*Fulmaris glacialis*) at a nearshore, anticyclonic tidal eddy in the northern Bering Sea, Alaska. *Colonial Waterbirds* 11(2): 318-321.
- HARTNOLL R.G., SMITH S.M., 1980. An experimental study of sex discrimination and pair formation in *Gammarus duebenii* (Amphipoda). *Crustaceana* 38 (3): 253-264.
- HAZLETT B.A., 1975. Agonistic behavior of two sympatric species of xanthid crabs, *Leptodius floridanus* and *Hexapanopsis angustiformes*. *Mar. Behav. Physiol.* 4: 107-119.
- HEGSETH E.N., 1992. Sub-ice algal assemblages of the Barents Sea: species composition, chemical composition, and growth rates. *Polar Biol.* 12: 485-496.
- HILL C., 1988. Life cycle and spatial distribution of the amphipod *Pallasea quadrispinosa* in a lake in northern Sweden. *Holarctic Ecology* 11: 298-304.
- HILL K.T., 1991. Critical aspects of lipofuscin methodologies for the accurate determination of aging in aquatic organisms. *Pacific Science* 45: 90-91.

- HOBSON K.A., WELCH H.E., 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84: 9-18.
- HOLMQUIST, CH., 1965. The amphipod genus *Pseudalibrotus*. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 3 (1/2): 19-46.
- HORNER R.A., 1976. Sea ice organisms. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 167-182.
- HORNER R.A., 1985. Sea ice biota. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, 173-190.
- HORNER R., 1990. Ice-associated ecosystems. In: Medlin L.K., Priddle J., *Polar Marine Diatoms*, 1990, 9-14.
- HORNER R., SCHRADER G.C., 1982. Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic* 35 (4): 485-503.
- HORNER R., ACKLEY S.F., DIECKMANN G.S., GULLIKSEN B., HOSHIAI T., LEGENDRE L., MELNIKOV I.A., REEBURGH W.S., SPINDLER M., SULLIVAN C.W., 1992. Ecology of sea ice biota. 1. Habitat, terminology, and methodology. *Polar Biol.* 12: 417-427.
- HYSLOP E.J., 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17: 411-429.
- IKEN K., 1995. Trophische Beziehungen zwischen Makroalgen und Herbivoren in der Potter Cove (King George-Insel, Antarktis). Dissertation, Universität Bremen: 1-188.
- INGRAM C.L., HESSLER R.R., 1987. population biology of the Deep-Sea amphipod *Eurythenes gryllus*: interferences from instar analyses. *Deep-Sea Research* 34 (12): 1889-1910.
- KANNEWORF E., 1965. Life cycle, food and growth of the amphipod *Ampelisca macrocephala* Liljeborg from the Oresund. *Ophelia*, 2 (2): 305-318.
- KAPEL F.O., 1993. Additional data on variation in the feeding of Harp Seals (*Phoca groenlandica*) in Southwest Greenland waters. Joint ICES/NAFO Working Group on Harp and Hooded Seals. Greenland Fisheries Research Institute, 1-21.
- KAPEL F.O., ANGANTYR L.A., 1989. Feeding patterns of Harp Seal (*Phoca groenlandica*) in coastal waters of West Greenland, with a note on offshore feeding. ICES, C.M. No.6., 29 pp.
- KLAGES M., 1991. Biologische und populationsdynamische Untersuchungen an ausgewählten Gammariden (Crustacea; Amphipoda) des südöstlichen Weddellmeeres, Antarktis. Dissertation, Universität Bremen: 1-240.
- KLAGES M., 1993. Distribution, reproduction and population dynamics of the Antarctic gammaridean amphipod *Eusirus perdentatus* Chevreux, 1912 (Crustacea). *Antarctic Science* 5 (4): 349-359.

Literatur

- KLAGES M., GUTT J., 1990. Observations on the feeding behaviour of the Antarctic gammarid *Eusirus perdentatus* Chevreux, 1912 (Crustacea: Amphipoda) in auqaria. *Polar Biol.* 10: 359-364.
- KLEKOWSKI R.Z., WESLAWSKI J.M., 1991. Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen - Vol. 2 Invertebrates, Part I. *Pol. Acad. Sci.*, Gdansk: 1-550.
- KOCH H., ZEHR J., CHILDERS M., 1981. Preliminary population statistics on some major nearshore and inshore invertebrate species of the Beaufort and Chukchi Seas. In: *Environmental Assessment of the Alaskan Continental Shelf. Annual Report. Vol. I: Receptors - Birds, Fish, Marine Mammals, Plankton, Littoral.* 553-587.
- KRAPP-SCHICKEL G., 1978. Die Formengruppe um *Apherusa bispinosa* (Bate) (Calliopiidae, Amphipoda). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona* 5: 581-592.
- KRUMBACH T., KÜKENTHAL W., 1927. *Handbuch der Zoologie.* Verlag Walter de Gruyter, Berlin und Leipzig: 1-1158.
- LaFRANCE K., RUBER E., 1985. The life cycle and productivity of the amphipod *Gammarus mucronatus* on a northern Massachusetts salt marsh. *Limnol. Oceanogr.* 30 (5): 1067-1077.
- LAVER M.B., OLSSON M.S., EDELMAN J.L., SMITH K.L., 1985. Swimming rates of scavenging deep-sea amphipods recorded with a free-vehicle video camera. *Deep-Sea Research* 32 (9): 1135-1142.
- LØNNE O.J., 1988. A diver-operated electric suction sampler for sympagic (= under-ice) invertebrates. *Polar Research* 6: 135-133.
- LØNNE O.J., 1992. Distribution, abundance and trophic role of the sympagic macro-fauna in Svalbard waters. *Dr. scient. Thesis, Univ. of Tromsø.*
- LØNNE O.J., GABRIELSEN G.W., 1992. Summer diet of seabirds feeding in sea-ice-covered waters near Svalbard. *Polar Biol.* 12: 685-692.
- LØNNE O.J., GULLIKSEN B., 1989. Size, age and diet of Polar Cod, *Boreogadus saida* (Lepechin 1773), in ice covered waters. *Polar Biol.* 9: 187-191.
- LØNNE O.J., GULLIKSEN B., 1991a. On the distribution of sympagic macro-fauna in the seasonally ice covered Barents Sea. *Polar Biol.* 11: 457-469.
- LØNNE O.J., GULLIKSEN B., 1991b. Source, density and composition of sympagic fauna in the Barents Sea. *Polar Research* 10(1): 289-294.
- LØNNE O.J., GULLIKSEN B., 1991c. Sympagic macro-fauna from multiyear sea-ice near Svalbard. *Polar Biol.* 11: 471-477.
- LOWRY L.F., 1981. Distribution, growth and foods of Arctic Cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi, and Beaufort Seas. *Can. Field Nat.* 95: 186-191.

- LUPPOVA E.N., PONOMAREVA E.E. 1986. Reproduction cycle and fertility of *Gammarus (Lagunogammarus) oceanicus* in the Jarnyshnaja Bay (Barents Sea). In: Ecology and biological productivity of the Barents Sea. Acad. Sci. USSR. 132-135 (in russian).
- MATTSON S., CEDHAGEN T., 1989. Aspects of the behaviour and ecology of *Dyopetos monocanthus* (Metzger) and *D. porrectus* Bate, with comparative notes on *Dulichia tuberculata* Boeck (Crustacea: Amphipoda: Podoceridae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 127: 253-272.
- MAYKUT G.A., 1985. The ice environment. In: Horner R.: Sea ice biota. CRC Press Florida: 21-82.
- MCGROUTHER M.A., 1983. Comparison of feeding mechanisms in two intertidal gammarideans, *Hyale rupicola* (Haswell) and *Paracalliope australis* (Haswell) (Crustacea: Amphipoda). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 34: 717-726.
- MEDLIN L., PRIDDLE J., 1990. Polar marine diatoms. British Antarctic Survey, Cambridge: 1-214.
- MELNIKOV I.A., 1978a. Hydrobiological research in the Central Arctic Basin (spring, 1978). Oceanology (Okeanologia) 18 (6): 748.
- MELNIKOV I.A., 1978b. Hydrobiological studies in the Northern Arctic Ocean on NP- 23 (May-October 1977). Oceanology (Okeanologia) 18 (2): 246-247.
- MELNIKOV I.A., 1979. Cryobiological observations in the Central Arctic Basin (method and some results of studies). Oceanology (Okeanologia) 19 (1): 93-96.
- MELNIKOV I.A., BONDARCHUK L.L., 1987. Ecology of mass accumulations of colonial diatom algae under drifting arctic ice. Oceanology (Okeanologia), 27 (2): 233-236.
- MELNIKOV I.A., 1989a. Ecosystem of the Arctic sea ice. Acad. Sci. USSR, Moscow, 1-191 (in russian).
- MELNIKOV I.A., 1989b. Ecology of Arctic Ocean Cryopelagic Fauna. In: The Arctic Seas- Climatology, Oceanography, Geology, and Biology. ed. by Y. Herman, VAN NOSTRAND REINHOLD COMPANY, New York, 1989, 235-255.
- MOORE P.G., RAINBOW P.S., 1989. Feeding biology of the mesopelagic gammaridean amphipod *Parandania boeckii* (Stebbing, 1888) (Crustacea: Amphipoda: Stegocephalidae) from the Atlantic Ocean. Ophelia 30 (1): 1-19.
- MULLIN M.M., BROOKS E.R., 1988. Extractable lipofuscin in larval marine fish. Fishery Bulletin 86 (2): 407-415.
- NELSON W.G., 1980. Reproductive patterns of gammaridean amphipods. Sarsia 65: 61-71.
- NICOLAISEN W., KANNEWORFF E., 1969. On the burrowing and feeding habits of the amphipods *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin. Ophelia 6: 231-250.

Literatur

- NILSSEN K.T., HAUG T., POTELOV V., TIMOSHENKO Y., 1992. Preliminary data and condition of Barents Sea Harp Seals (*Phoca groenlandica*) throughout the year. ICES, C.M. No.5., 23 pp.
- NOJI T., 1989. The influence of zooplankton on sedimentation in the Norwegian Sea. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, Nr.17: 1-183.
- OKOLODKOV J.B., 1992. Some remarks on the algae in the annual sea ice at Hooker Island, Franz-Josef-Land. Meddelelser 120: 19-21.
- OKOLODKOV Y.B., 1993. Algae in the annual sea ice at Hooker Island, Franz-Josef-Land, in August 1991. Polish Polar Res. 14 (1): 25-32.
- PERCY J.A., 1975. Ecological physiology of Arctic marine invertebrates. Temperature and salinity relationships of the Amphipod *Onisimus affinis* H.J. Hansen. J. exp. mar. Biol. Ecol. 20: 99-117.
- PIKE G.P., WELCH H.E., 1990. Spatial and temporal distribution of sub-ice macrofauna in the Barrow Strait area, Northwest Territories. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 81-91.
- PONOMAREVA E.E., 1989. Feeding of the amphipod *Gammarus oceanicus* from the littoral of the Barents Sea. Biologija Morja 4: 45-49 (in russian).
- PRESS W.H., FLANNERY B.P., TEUKOLSKI S.A., VETTERLING W.T., 1986. Numerical recipes. The art of scientific computing. Univ. Press, Cambridge.
- QUIGLEY M.A., VANDERPLOEG H.A., 1991. Ingestion of live filamentous diatoms by the Great Lakes amphipod, *Diporeia* sp.: a case study of the limited value of gut contents analysis. Hydrobiologia 223: 141-148.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1972. The biology of *Paramoera walkeri* Stebbing (Amphipoda) and the Antarctic sub-fast ice community. Pol. Arch. Hydrobiol. 19 (1): 11-36.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., 1982. The biology and metabolism of *Orchomene plebs* (Hurley 1965) (Amphipoda: Gammaridea) from McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctic. Polar Biol. 1: 47-54.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI S., KLEKOWSKI R.Z., 1973. Biology and respiration of the Antarctic amphipoda *Paramoera walkeri* Stebbing in the summer. Pol. Arch. Hydrobiol. 20 (3): 475-488.
- RESTALLACK J.T., CLIFFORD H.F., 1980. Periodicity of crustaceans in a saline prairie stream of Alberta, Canada. The American Midland Naturalist 103 (1): 123-132.
- RICE J.R., 1983. Numerical methods, software and analysis. McGraw-Hill Book Co., Singapore.
- RICKER W.E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 191.

- ROBOTHAM P.W.J., 1977. Feeding habits and diet in two populations of spined loach *Cobitis taenia* (L.). *Freshw. Biol.* 7: 469-477.
- RUMOHR H., BREY T., ANKAR S., 1987. A compilation of biometric conversation factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea. *The Baltic Marine Biologists* 9: 1-47.
- SACHS L., 1984. *Angewandte Statistik*. Springer Verlag, Berlin.
- SAGAR P.M., 1980. Life cycle and growth of the Antarctic gammarid amphipod *Paramoera walkeri* (Stebbing, 1906). *J. Royal Soc. New Zealand* 10 (3): 259-270.
- SAINTE-MARIE B., 1984. Morphological adaptations for carrion feeding in four species of littoral or circalittoral lysianassid amphipods. *Can. J. Zool.* 62: 1668-1674.
- SAINTE-MARIE B., 1986. Effect of bait size and sampling time on the attraction of the lysianassid amphipods *Anonyx sarsi* Steele & Brunel and *Orchomenella pinguis* (Boeck). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 99: 63-77.
- SAINTE-MARIE B., 1986. Feeding and swimming of lysianassid amphipods in a shallow cold-water bay. *Marine Biology* 91: 219-229.
- SAINTE-MARIE B., 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. L. Watling (ed.). VIIth International Colloquium on Amphipoda. *Hydrobiologia* 223: 189-227.
- SAINTE-MARIE B., 1992. Foraging of scavenging deep-sea lysianassoid amphipods. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.), *Deep-sea food chains and the global carbon cycle*, 105-124.
- SAINTE-MARIE B., BRUNEL P., 1985. Suprabenthic gradients of swimming activity by cold-water gammaridean amphipod Crustacea over a muddy shelf in the Gulf of Saint Lawrence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 23: 57-69.
- SAINTE-MARIE B., LAMARCHE G., 1985. The diets of six species of the carrion-feeding lysianassid amphipod genus *Anonyx* and their relation with morphology and swimming behavior. *Sarsia* 70: 119-126.
- SAINTE-MARIE B., LAMARCHE G., GAGNON J.-M., 1990. Reproductive bionomics of some shallow-water lysianassoids in the Saint Lawrence Estuary, with a review on the fecundity of the Lysianassoidea (Crustacea, Amphipoda). *Can. J. Zool.* 68: 1639-1644.
- SAINTE-MARIE B., PERCEY J.A., SHEA J.R., 1989. A comparison of meal size and feeding rate of the lysianassid amphipods *Anonyx mugax*, *Onisimus* (= *Pseudalibrotus*) *litoralis* and *Orchomenella pinguis*. *Marine Biology* 102: 361-368.
- SALZWEDEL H., 1979. Reproduction, growth, mortality and variations in abundance and biomass of *Tellina fabula* (Bivalvia) in the German Bight in 1975/76. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* 18: 111-202.

Literatur

- SCHANZ A., 1995. Untersuchungen zur Chemorezeption nekrophager Lysianassiden (Crustacea; Amphipoda) der Arktis am Beispiel von *Anonyx nugax* (Phipps, 1774). Diplomarbeit, Univ. Bremen. 1-108.
- SCHWEDHELM E., 1980. Thermopräferenz, Schwimmaktivität, Mortalität und Häutungsfrequenz von *Gammarus fossarum* und *Gammarus roeselii* in Abhängigkeit von Temperaturschocks. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band VIII: 295-303.
- SHEEHY M.R.J., 1990a. Crustacean brain lipofuscin: An examination of the morphological pigment in freshwater crayfish *Cherax cuspidatus* (Parastacidae). J. Crust. Biol. 9 (3): 387-391.
- SHEEHY M.R.J., 1990b. Widespread occurrence of fluorescent morphological lipofuscin in the crustacean brain. J. Crust. Biol. 10 (4): 613-622.
- SHUCHMAN R.A., BURNS B.A., JOHANNESSEN O.M., JOSBERGER E.G., CAMPBELL W.J., MANLEY T.O., LANNELONGUE N., 1987. Remote sensing of the Fram Strait marginal ice zone. Science 236: 429-431.
- SIEGSTAD H., 1988. Ringsælens (*Phoca hispida*) fødevalg i Vestgrønland. 1-4, unpublished.
- SKADSHEIM A., 1984. Life cycles of *Gammarus oceanicus* and *G. salinus* (Amphipoda) in the Oslofjord, Norway. Holarctic Ecology 7: 262-270.
- SLATTERY P.N., OLIVER J.S., 1986. Scavenging and other feeding habits of lysianassid amphipods (*Orchomene* spp.) from McMurdo Sound, Antarctica. Polar Biol. 6: 171-177.
- SMITH T.G., 1987. The Ringed Seal, *Phoca hispida*, of the Canadian Western Arctic. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 216: 43-47.
- SMITH K.L., BALDWIN R.J., 1982. Scavenging deep-sea amphipods: Effects of food odor on oxygen consumption and a proposed metabolic strategy. Mar. Biol. 68: 287-298.
- SPINDLER M., DIECKMANN G.S., 1991. Das Meereis als Lebensraum. Spektrum der Wissenschaft, Februar 1991: 48-57.
- STEELE D.H., STEELE V.J., 1975a. Egg size and duration of embryonic development in Crustacea. Int. Revue ges. Hydrobiol. 60 (5): 711-715.
- STEELE D.H., STEELE V.J., 1975b. The biology of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) in the northwestern Atlantic, XI. Comparison and discussion. Can. J. Zool. 53: 1116-1126.
- STEELE V.J., STEELE D.H., 1986. The influence of photoperiod on the timing of reproductive cycles in *Gammarus* species (Crustacea, Amphipoda). Amer. Zool. 26: 459-465.
- STEELE D.H., STEELE V.J., 1993. Biting mechanisms of the amphipod *Anonyx* (Crustacea: Amphipoda: Lysianassoidea). J. Nat. Hist. 27: 851-860.

- STEPHENSEN K., 1938. The Amphipoda of N. Norway and Spitsbergen with adjacent waters. Tromsø Mus. Skrifter, Vol. 3.
- STILLER M., 1996. Verbreitung und Lebensweise der Aphroditiden und Polynoiden (Polychaeta) im östlichen Weddellmeer und im Lazarevmeer (Antarktis). Dissertation, Universität Bremen, Berichte zur Polarforschung 185: 1-200.
- TEMBROCK G., 1982. Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere - Band I-II. Gustav Fischer Verlag Jena: 1-1040.
- THURSTON M.H., 1970. Growth in *Bovallia gigantea* Pfeffer (Crustacea: Amphipoda). In: M.W. Holdgate (ed.): Antarctic Ecology, 269-278.
- THURSTON M.H., 1979. Scavenging abyssal amphipods from the North-East Atlantic Ocean. *Marine Biology* 51: 55-68.
- THURSTON M.H., 1990. Abyssal necrophagous amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the northeast and tropical Atlantic Ocean. *Prog. Oceanogr.* 24: 257-274.
- TRESCHNIKOV A.F., BARANOV G.I., 1972. The structure of the water circulation in the Arctic Basin. *Gidrometeoizdat. Leningrad*: 1-158 (in russian).
- TZVETKOVA N.L., 1977. Some peculiarities of ecology, growth and production of two species of gammarids (Amphipoda, Gammaridea) in high latitudes of the Arctic. In: Biocoenoses of the shelf of Franz-Josef-Land and the fauna of adjacent waters. *Acad. Sci. USSR, Moscow „Nauka“*: 291-298 (in russian).
- UNTERSTEINER N., 1990. Structure and dynamics of the Arctic Ocean ice cover. The Geology of North America, Vol. L, Grantz A., Johnson L., Sweeney J.F. (eds.): The Arctic Ocean Region, The Geological Society of America, 37-51.
- VADER W., 1983. Prehensile pereopods in gammaridean Amphipoda. *Sarsia* 68: 139-148.
- VINOGRADOV M.E., MELNIKOV I.A., 1980. Biology of the Central Arctic Basin. *Acad. Sci. USSR, Moscow „Nauka“*: 1-251 (in russian).
- VOLBEHR U., 1995. Zur Ökologie und Vergesellschaftung von *Pariambus typicus* (Crustacea, Amphipoda) und *Ophiura*-Arten (Echinodermata, Ophiuroidea) in der Deutschen Bucht. Diplomarbeit, Universität Heidelberg, 1-131.
- WADHAMS P., 1983. Sea ice thickness distribution in Fram Strait. *Nature* Vol. 305, No. 5930: 108-111.
- WADHAMS P., 1988. The underside of Arctic sea ice imaged by sidescan sonar. *Nature* 333: 161-164.
- WADHAMS P., DAVIS N.R., 1991. Concurrent remote sensing of Arctic sea ice from submarine and aircraft. *Int. J. Remote Sensing* 12 (9): 1829-1840.

Literatur

- WAGNER V.T., 1987. A comparative study of the maxillary setae for two coexisting species of *Hyalella* (Amphipoda), a filter feeder and a detritus feeder. *Arch. Hydrobiol.* 109(3): 409-419.
- WATLING L., 1993. Functional morphology of the amphipod mandible. *J. Nat. Hist.* 27: 837-849.
- WEISSENBERGER J., 1994. Observations of sea ice organisms in the field using of endoscope. *Berichte zur Polarforschung* 149: 64-68.
- WEISSENBERGER J., DIECKMANN G., GRADINGER R., SPINDLER M., 1992. Sea ice: A cast technique to examine and analyze brine pockets and channel structure. *Limnol. Oceanogr.* 37 (1): 179-183.
- WESLAWSKI J.M., 1990. Distribution and ecology of south Spitsbergen coastal marine Amphipoda (Crustacea). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 37 (4): 503-519.
- WESLAWSKI J.M., SKAKUJ M., 1992. Summer feeding of seabirds in Tikhaia Bay, Franz Josef Land. In: Gjertz I., Mørkved B.: *Environmental studies from Franz Josef Land, with emphasis on Thikaia Bay, Hooker Island.* Meddelelser Nr. 120: 55-62.
- WESLAWSKI J.M., STEMPNIEWICZ L., GALAKTIONOV K., 1994. Summer diet of seabirds from the Franz-Josef-Land archipelago, Russian Arctic. *Polar Research* 13 (2): 173-181.
- WILDISH D.J., 1982. Evolutionary ecology of reproduction in gammaridean Amphipoda. *International Journal of Invertebrate Reproduction* 5: 1-9.
- WITTMANN W.I., SCHULE J.J., 1967. Comments on the mass budget of Arctic pack ice. *Informal Report IR N 67-17 Naval Oceanographic Office.* Washington D.C.: 1-30.

8. Anhang

Tab. A-1: Fangergebnisse aus den Saugerproben, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.
FG - Feuchtgewicht.

Probe Nr.	Datum	Abstand zum Schollenrand	Anzahl pro Art				Gesamtanzahl A= 25x25 cm	Biomasse g FG A= 25x25 cm
			<i>G. wilkitzkii</i>	<i>A. glacialis</i>	<i>O. nanseni</i>	<i>O. glacialis</i>		
1	13.08.94	1 m	18	0	0	0	18	0,677
2	13.08.94	1 m	10	0	1	0	11	0,293
3	13.08.94	4 m	2	0	0	0	2	0,02
4	13.08.94	4 m	12	0	0	0	12	0,676
5	14.08.94	4 m	22	0	0	0	22	0,327
6	14.08.94	4 m	17	0	2	0	19	1,418
7	14.08.94	1 m	20	0	0	0	20	0,118
8	14.08.94	1 m	13	0	0	0	13	0,436
9	14.08.94	3 m	21	1	1	0	23	0,883
10	14.08.94	3 m	20	0	0	0	20	0,33
11	14.08.94	4m	31	1	5	0	37	1,029
12	14.08.94	10 m	24	0	2	0	26	0,783
13	16.08.94	2 m	12	6	0	0	18	0,053
14	16.08.94	2 m	16	1	0	0	18	0,198
15	16.08.94	10 m	21	3	0	0	24	0,24
16	16.08.94	10 m	5	0	0	0	6	0,005
17	16.08.94	10 m	14	0	0	2	16	0,476
18	16.08.94	10 m	2	11	0	0	14	0,026
19	16.08.94	0.5-1 m	2	5	0	0	7	0,056

Tab. A-1 (Fortsetzung): Fangergebnisse aus den Saugerproben, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994.
FG - Feuchtgewicht.

Probe Nr.	Datum	Abstand zum Schollenrand	Anzahl pro Art				Gesamtanzahl A= 25x25 cm	Biomasse g FG A=25x25 cm
			<i>G. wilkitzkii</i>	<i>A. glacialis</i>	<i>O. nanseni</i>	<i>O. glacialis</i>		
20	16. 08. 94	0,5-1 m	19	5	0	0	24	0,446
21	17. 08. 94	10 m	95	0	1	2	98	1,594
22	18. 08. 94	10 m	8	3	0	0	11	0,062
23	18. 08. 94	10 m	9	0	0	0	9	0,802
24	18. 08. 94	3 m	0	0	0	0	0	0
25	18. 08. 94	1 m	-	-	-	-	30	3,814
26	18. 08. 94	10 m	6	1	1	3	11	0,05
27	18. 08. 94	10 m	2	17	0	2	22	0,061
28	18. 08. 94	1 m	46	13	1	0	60	0,782
29	18. 08. 94	1 m	21	3	1	0	26	0,453
30	19. 08. 94	10 m	28	0	6	3	38	0,202
31	19. 08. 94	10 m	23	0	1	0	24	1,394
32	19. 08. 94	2 m	31	2	1	0	34	0,605
33	19. 08. 94	1 m	107	2	0	0	109	2,519
34	19. 08. 94	10 m	20	0	0	0	20	2,054
35	19. 08. 94	10 m	15	1	0	0	16	0,565
36	19. 08. 94	2 m	5	0	0	4	9	1,271
37	19. 08. 94	1 m	118	0	0	0	118	4,069
Gesamtsumme			835	75	23	16	985	28,787

Tab. A-2: Mittlere Abundanzen und Biomassen kryopelagischer Amphipoden, Hooker-Insel, Franz-Josef-Land 1994. Stabw - Standardabweichung.

	Mittelwert \pm Stabw {Minimum; Maximum}	Mittelwert \pm Stabw {Minimum; Maximum}
	Gesamtbiomasse (g / m²)	Gesamtabundanz (n / m²)
alle Arten	10,93 \pm 2,30 {0; 13,472}	420 \pm 432 {0; 1888}
<i>G. wilkitzkii</i>	10,12 \pm 2,56 {0; 13,472}	368 \pm 439 {0; 1888}
<i>A. glacialis</i>	0,99 \pm 0,11 {0; 0,356}	34 \pm 64 {0; 272}
<i>O. glacialis</i>	0,04 \pm 0,14 {0; 0,459}	7 \pm 16 {0; 48}
<i>O. nanseni</i>	0,67 \pm 1,15 {0; 3,434}	8 \pm 16 {0; 80}
alle Arten		
0-1m Abstand	13,30 \pm 2,52 {0,007; 13,472}	650 \pm 625 {112; 1888}
1-4m Abstand	8,76 \pm 2,38 {0; 12,800}	257 \pm 144 {0; 544}
10m Abstand	8,88 \pm 2,10 {0,005; 10,528}	383 \pm 352 {96; 1568}
	Biomasse (g / m²)	Abundanz (n / m²)
<i>G. wilkitzkii</i>		
0-1m Abstand	15,34 \pm 2,95 {0,048; 13,472}	598 \pm 625 {32; 1888}
1-4m Abstand	5,50 \pm 2,10 {0; 5,344}	230 \pm 144 {0; 496}
10m Abstand	7,42 \pm 2,86 {0,064; 10,528}	311 \pm 368 {32; 1520}
<i>A. glacialis</i>		
0-1m Abstand	0,14 \pm 0,11 {0; 0,357}	45 \pm 64 {0; 208}
1-4m Abstand	0,08 \pm 0,10 {0; 0,275}	15 \pm 32 {0; 96}
10m Abstand	0,04 \pm 0,06 {0; 0,262}	41 \pm 80 {0; 272}
<i>O. glacialis</i>		
0-1m Abstand	0,00 \pm 0,00 {0; 0}	0 \pm 0 {0; 0}
1-4m Abstand	0,01 \pm 0,00 {0; 0,021}	5 \pm 16 {0; 48}
10m Abstand	0,66 \pm 0,12 {0; 0,398}	14 \pm 16 {0; 48}
<i>O. nanseni</i>		
0-1m Abstand	0,37 \pm 1,19 {0; 2,936}	5 \pm 8 {0; 16}
1-4m Abstand	0,51 \pm 1,07 {0; 2,523}	6 \pm 16 {0; 32}
10m Abstand	0,75 \pm 0,98 {0; 2,766}	12 \pm 16 {0; 80}

Danksagung

Bedanken möchte ich mich in erster Linie bei Herrn Prof. W. Arntz, der mir die Möglichkeit gab, diese Arbeit zu verwirklichen und der durch seine kritische Durchsicht des Manuskripts wesentlich zu deren Gelingen beitrug.

Dr. Rachor danke ich für die Betreuung dieser Arbeit, seine Hilfsbereitschaft und nicht zuletzt für die stets unkomplizierte Lösung von anstehenden Problemen.

Dr. Tom Brey war mir eine große Hilfe in „statistischen Fragen“. Ich danke ihm für die unendliche Geduld beim Lesen meiner Arbeit und für seine überaus konstruktiven Anmerkungen.

Dr. Katrin Iken leistete Pionierarbeit, indem sie meine Erstfassungen las und Ordnung in das Geschriebene brachte. Ihr unerschütterliches Vertrauen und all die guten Diskussionen haben großen Anteil am Gelingen dieser Arbeit.

Was wäre unser Labor ohne Elke Barwich? Ob dienstlich oder privat, Elke war immer für mich da. Ihre Fröhlichkeit und ihr unerschöpflicher Elan ließen meinen Optimismus nie abklingen. Elke, Dir ein ganz besonderes Dankeschön!

Ohne die Hilfe vieler Kollegen und Freunde im In- und Ausland wäre diese Arbeit kaum möglich gewesen. Herr Duncker und Klaus Haupt kamen mir bei meinen Bastelversuchen immer sehr entgegen und halfen aus so mancher „technischen Klemme“. Kerstin Beyer, Corinna Dahm, Barbara Niehoff, Carmen-Pia Günther, Jürgen Weissenberger, Renate Thomzik und Hendrik Deubel standen mir stets mit helfender Hand zur Seite und scheuten keine Mühe. Danken möchte ich auch meinen Forschungstaucherkollegen/innen Stephan Kühne, Katrin Iken und Heinz Klöser, die mir eine große Hilfe bei den Taucharbeiten waren. Meinen russischen Kollegen/innen in St. Petersburg, Murmansk und Moskau gilt mein besonderer Dank. Ihre hohe Fachkompetenz und unvergleichliche Gastfreundlichkeit haben tiefe Spuren in mir hinterlassen.

Bedanken möchte ich mich auch bei den Besatzungen der Forschungsschiffe „Polarstern“ und „Golitzyn“, die mir eine große Hilfe bei der Beschaffung von Eisflohkrebsen waren.

Der größte Dank gilt meiner Familie in Erfurt und Seebach, die in jeder Phase mit mir fühlte und ohne die ich diese Arbeit nie hätte schreiben können.

Meinen Tauchkameraden/innen aus Cuxhaven danke ich dafür, daß sie mich nie vergaßen und durch ihre Fröhlichkeit und ihren Humor auch immer meine Stimmung hoben.

Katrin, Du warst jederzeit für mich da und hast mir immer die Zuversicht gegeben, daß sich alles finden wird. Die vielen unvergeßlichen Erlebnisse in der doch recht knappen Freizeit haben mir oft geholfen, Tiefpunkte zu überwinden. Es ist schön, daß es Dich gibt!

Mein ganz spezieller Dank gilt dem Meer, daß es mich immer wieder gesund und munter entlassen hat!