

Leben am Limit

Die Evolutionsgeschichte antarktischer Zehnfußkrebse

SVEN THATJE | KLAUS ANGER | WOLF E. ARNTZ

Zehnfußkrebse (Decapoda) gehören zu den artenreichsten Gruppen der Makrofauna. Etwa 90 Prozent aller Decapoda leben im Salzwasser der Meere oder in küstennahen Brackwassergebieten, und etwa 1000 Arten sind im Süßwasser beheimatet. Weniger als 100 Arten haben im Verlauf ihrer Evolution festes Land besiedelt. Auffallend ist die Artenarmut polarer Decapoda, weshalb es sich lohnt, ihre Evolutionsgeschichte genauer zu betrachten.

Die meisten Decapoda haben eine benthische Lebensweise und einen komplexen Lebenszyklus [1]. Nur wenige Arten weisen einen direkten Fortpflanzungsmodus auf, bei dem aus Eiern Miniaturkopien der Adulten schlüpfen. Die meisten Arten produzieren jedoch planktische Larvenstadien, die sich morphologisch und in ihrer Lebensweise gänzlich von ihren bodenlebenden Eltern unterscheiden. In weit stärkerem Maß als die Adulten müssen solche Larven anpassungsfähig sein, um im hochgradig variablen, pelagischen Lebensraum überleben zu können.

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar erklärt.

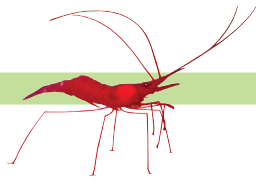


ABB. 1 Steinkrabben sind von erheblicher fishereilicher Bedeutung in hohen Breitengraden. Sie gelten als Delikatesse und sind die Basis vieler Arbeitsplätze in der regionalen Fischerei und Gastronomie. Das Foto zeigt einen Taucher mit den im subantarktischen Beagle-Kanal Feuerlands häufigen Arten *Lithodes santolla* (großes Tier) und *Paralomis granulosa* (kleines Tier). Bild: H. Monsalve

Ihre planktische Entwicklung umfasst oft eine Vielzahl von Stadien, die sich grundlegend in ihrer Morphologie, aber auch in ihrem Verhalten und in ihrer Physiologie voneinander unterscheiden können [1].

Der Erfolg der Decapoden zeigt sich nicht nur in ihrer Formen- und Artenvielfalt, sondern auch in der Eroberung so unterschiedlicher Lebensräume wie beispielsweise offene Ozeane, Tiefsee, Binnengewässer oder Wipfel des Regenwaldes, wo die Bromelienkrabbe ihren Nachwuchs in eine Handvoll Regenwasser entlässt, das sich in Blattschalen der Bromelien gesammelt hat.

In den lebensfeindlichen Polarmeeren konnten sich die Decapoda anscheinend noch nicht durchsetzen: Betrachten wir beispielsweise die Subantarktis (dazu zählen Neuseeland, die Magellanregion Südamerikas sowie viele Inseln, die den antarktischen Kontinent nördlich von etwa 55° S umgeben), so finden wir hier noch weit über 120 Decapodenarten aus nahezu allen bekannten Familien [9]. Im Gegensatz dazu sind die Gewässer südlich der Polarfront, welche die eigentliche Antarktis ozeanographisch und klimatisch isoliert, nur von etwa zwei Dutzend benthischen und pelagischen Garnelenarten sowie einigen erst kürzlich beschriebenen benthischen Steinkrabben (Lithodidae, Abbildungen 1, 2a, 7a) besiedelt [9, 16]. Auf dem hochantarktischen Kontinentalschelf des Weddell- und Rossmeeres bei etwa 72° S werden die Decapoda nur noch von etwa fünf benthischen Garnelenarten (Abbildungen 3a und b, 6a) vertreten, die ganzjährig niedrige Wassertemperaturen von -1,4 bis -1,9° C überstehen [3, 8, 9]. Zusätzlich zu diesen frostigen Lebensbedingungen bewirken die kurzen Sommer der Antarktis eine zeitlich sehr beschränkte Verfügbarkeit von frischer Nahrung aus Algenblüten. Auf dieser Primärproduktion basiert jedoch überwiegend das marine Nahrungsnetz, von der Kieselalge über den Krill und die decapoden Krebse bis hin zu den warmblütigen Prädatoren. Im Vergleich zur klimatisch durch die Polarfront isolierten Antarktis sind die klimatischen Übergänge im arktischen Ozean sehr viel gradueller, was eine Erklärung von Verbreitungsmustern erschwert. Auch wenn die grundlegenden ökologischen und physiologischen Mechanismen auch für die Arktis anwendbar sein dürften, so werden wir uns im Verlauf dieses Artikels auf das Antarktismodell beschränken.



Polare Temperaturen haben einen verlangsamen Einfluss auf den Stoffwechsel und somit auf jede organische Aktivität [5]. Im Falle der Decapoda wurde nachgewiesen, dass hohe Magnesiumkonzentrationen in der Hämolymphe, die die hohen Magnesiumgehalte des Meerwassers übernimmt, insbesondere in Kombination mit niedrigen Temperaturen narkotisierend wirken können [8]. Dies schränkt auch lebenswichtige Prozesse wie Häutung, Wachstum, Fortpflanzung, Nahrungsaufnahme oder Brutpflege ein oder macht sie sogar unmöglich. Garnelen können diesem kombinierten Effekt in polaren Gewässern entgegenwirken, indem sie die Magnesiumkonzentration der Hämolymphe aktiv herabregulieren. Die meisten anderen Decapoden, beispielsweise ► brachyure und ► anomure Krabben, verfügen jedoch nicht über einen effizienten Regulationsmechanismus, was ihre Abwesenheit in polaren Gewässern erklären könnte [8].

Zehnfußkrebse im geo-klimatischen Wandel der Antarktis

Noch in der späten Kreidezeit, vor etwa 70 Millionen Jahren, wurde die Südprovinz des durch tektonische Kräfte zerfallenden Superkontinents Gondwana durch ein gemäßigtes Klima geprägt [6]. Die Antarktis war zu diesem Zeitpunkt noch über Land-, Flachwasser- und Inselbrücken mit den Kontinenten Australien und Südamerika verbunden; eine zirkumpolare Meeresströmung war wegen dieser topographischen Hindernisse noch nicht möglich [6]. Der reiche Fund an Decapodenfossilien aus dieser Epoche (Fossilienfunde aus der Antarktis sind ansonsten eher selten) bestätigt, dass die damalige klimatische Situation noch eine Decapodenfauna förderte [6]. Als Hauptursache für die spätere Faunenverarmung, die schließlich sogar zum völligen Verschwinden der Krabben bis zum mittleren Miozän vor etwa 15 Millionen Jahren führte, wird die schrittweise Abkühlung der Antarktis angenommen [6]. Dieser Prozess begann vor etwa 35 Millionen Jahren, nachdem der Tasmannische Rücken – eine Landverbindung zwischen Australien und der Ostantarktis – durch die Kontinentaldrift geöffnet wurde. Vermutlich deutlich später öffnete sich aufgrund tektonischer Aktivität die Drakepassage zwischen der Antarktischen Halbinsel und der Südspitze Südamerikas [6]. Beide Prozesse ermöglichten die Ausbildung des Zirkumantarktischen Stroms, der die hydrographische Isolierung und kontinuierliche Abkühlung der Antarktis verursacht hat (Abbildung 4). Auch wenn der Zeitpunkt der Öffnung der Drakepassage kontrovers diskutiert wird, ist man sich heute doch einig, dass die Isolation der Antarktis vor mindestens 15 Millionen Jahren weitgehend abgeschlossen war. Einhergehend mit diesen Veränderungen ist eine Abnahme der Funde fossiler Decapoda zu verzeichnen.

Die geringe physiologische Anpassungsfähigkeit brachyurer Krabben an niedrige Temperaturbedingungen in Kombination mit hohen Magnesiumkonzentrationen im Blut war möglicherweise ausschlaggebend für ihr Verschwinden [8]. Ein indirekter Hinweis darauf könnte der Umstand

sein, dass diese Gruppe noch in der warmen Kreidezeit sehr verbreitet war [13]. In ihrer Blütezeit bestand für die brachyuren Krebse keine Notwendigkeit einer physiologischen Anpassung an polare Temperaturen.

Eine andere Gruppe krabbenartiger Decapoden, die Anomuren, insbesondere die Lithodiden (Königskrabben oder Steinkrabben, Abbildungen 1, 2a, 7a) sind heute ein charakteristisches Faunenelement des Benthos hoher Breitengrade und der Tiefsee [15, 16]. Sie sind von großer Bedeutung für die Fischerei [20]. Die Lithodidae gehören vermutlich zu den jüngsten Familien der Zehnfußkrebse. Soweit bekannt, geht ihre Evolutionsgeschichte etwa 15 bis 23 Millionen Jahre zurück [7] und beginnt zu einem Zeitpunkt, an dem das Klima, insbesondere auf der Südhemisphäre, dramatische Veränderungen durchlief [6].

Nicht nur die Abkühlung der Antarktis dürfte für die Verarmung ihrer Decapodenfauna verantwortlich gewesen

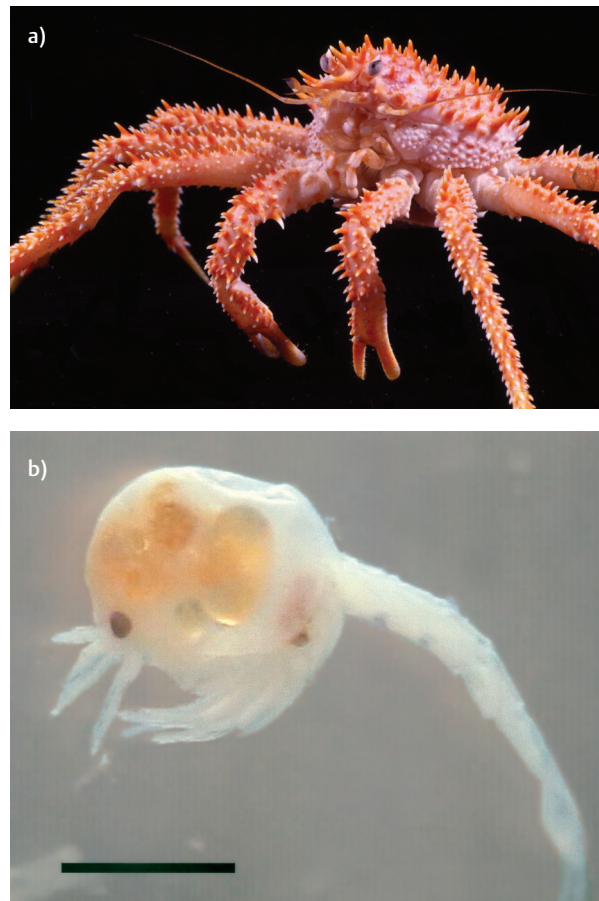


ABB. 2 a) Die Steinkrabbe *Lithodes confundens* vom argentinischen Kontinentalschelf im südwestlichen Atlantik. Mit ihren kräftigen Scheren können die Lithodiden auch hartschalige Muscheln und mit langen Stacheln besetzte Seeigel knacken. Körperlänge: 5 cm. Bild: M. Rauschert
b) Die Larve der in antarktischen Gewässern um Südgeorgien verbreiteten Steinkrabbe *Paralomis formosa* (Maßstab = 1 mm) durchläuft eine nahrungsunabhängige (lecithotrophe) Entwicklung. Die globulären Strukturen stellen Fettreserven (Lipide) dar, die die Larve über mehrere Monate nahrungsunabhängig machen. Bild: J. Dickson, British Antarctic Survey

sein: die wiederholte Ausdehnung der Eiskappe über den Kontinentalschelf hinaus könnte diesen Prozess noch beschleunigt haben. Arten mit einer weiten Tiefenverbreitung hatten allerdings die Möglichkeit, der Vereisung des Flachwassers in die Tiefsee auszuweichen und den Schelf in klimatischen Warmphasen wieder zu besiedeln. Dies mag auch erklären, warum viele rezente Evertebraten der Antarktis in einem ausgedehnten Tiefenspektrum vorkommen [4]. Auch wenn wir fossile Decapoden vermehrt bis vor etwa 15 Millionen Jahren finden, wissen wir nicht, wie lange diese Arten wirklich noch existiert haben. Verein-

zelte Funde aus jüngeren Epochen zeigen, dass einige Arten länger überlebt haben müssen, möglicherweise in nicht vergletscherten Gebieten des Kontinentalschelfs, der vermutlich nie vollständig zirkumpolar vereist war. Eine verstärkte Konkurrenz um ökologische Nischen, beispielsweise mit den sprunghaft an Bedeutung zunehmenden ▶ peracariden Krebsen (dazu gehören Asseln und Flohkrebse), könnte ebenfalls zum Verschwinden der Zehnfußkrebse beigetragen haben [12]. Fest steht, dass bereits im mittleren Miozän, also vor etwa 15 Millionen Jahren, kaum noch eine nennenswerte Zahl carnivorer Decapoden in antarktischen Gewässern zu finden war, was indirekt auch durch fossile Seesterne ohne Anzeichen für angefressene und regenerierte Arme belegt wird [15].

Garnelen – physiologisch im Vorteil und ökologisch fit

Die Ursache für den Erfolg der Garnelen in antarktischen Gewässern (Abbildungen 3a-c, 6a) ist nicht nur auf ihre physiologische Anpassungsfähigkeit zurückzuführen, sondern basiert auch auf ihrer ökologischen Fitness. Garnelen besitzen generell eine große Flexibilität in ihrer Larvalentwicklung, die durch eine starke Variabilität in der Anzahl der Stadien charakterisiert ist [1, 15]. In einer hochgradig variablen Umwelt mit starken Schwankungen beispielsweise in der Temperatur oder in der Nahrungsverfügbarkeit ist diese Flexibilität vermutlich vorteilhaft. Der Bedarf an Energie aus der Nahrung ist unter solchen Bedingungen allerdings sehr hoch, beispielsweise für zusätzliche Häutungen und lang anhaltende Schwimmaktivität, was eine hohe Abhängigkeit von planktischer Nahrung vermuten lässt [17, 18].

Die Plastizität in der Entwicklung von Garnelenlarven ist eine gute Voraussetzung dafür, auch energetisch günstige Lebensstrategien zu entwickeln, wenn niedrige, den Metabolismus einschränkende Temperaturen sowie limitierte Nahrungsverfügbarkeit auf abgekürzte und teilweise nahrungsunabhängige Larvalzyklen selektieren [1, 17]. Sowohl bei intra- als auch bei interspezifischen Vergleichen wurden an Garnelenarten Tendenzen beobachtet, die das belegen („latitudinale Reproduktionsmuster“). Hierzu gehören insbesondere, vom Äquator zu den Polen, ein Anstieg der Eigröße und eine Zunahme der Energiereserven pro Embryo sowie in der Größe der Larven (Abbildung 5) [15, 17]. Die Zahl der Eier pro Weibchen nimmt gleichzeitig ab, das Alter bei Erreichen der Geschlechtsreife nimmt zu [3, 10, 15].

Die Anpassung an polare Temperaturen und an sehr kurze Perioden der Primärproduktion haben die ursprünglich große Flexibilität und Vielfalt der Entwicklungszyklen bei Garnelen allerdings stark eingeschränkt (Abbildung 6). Extrem abgekürzte Entwicklungsmodi mit nur zwei beziehungsweise vier ▶ Zoeastadien in den Gattungen *Campylonotus* und *Chorismus* (Abbildung 5) erhöhen die Wahrscheinlichkeit einer mit der Primärproduktion synchronisierten Larvalentwicklung im kurzen Südsommer [3, 17].

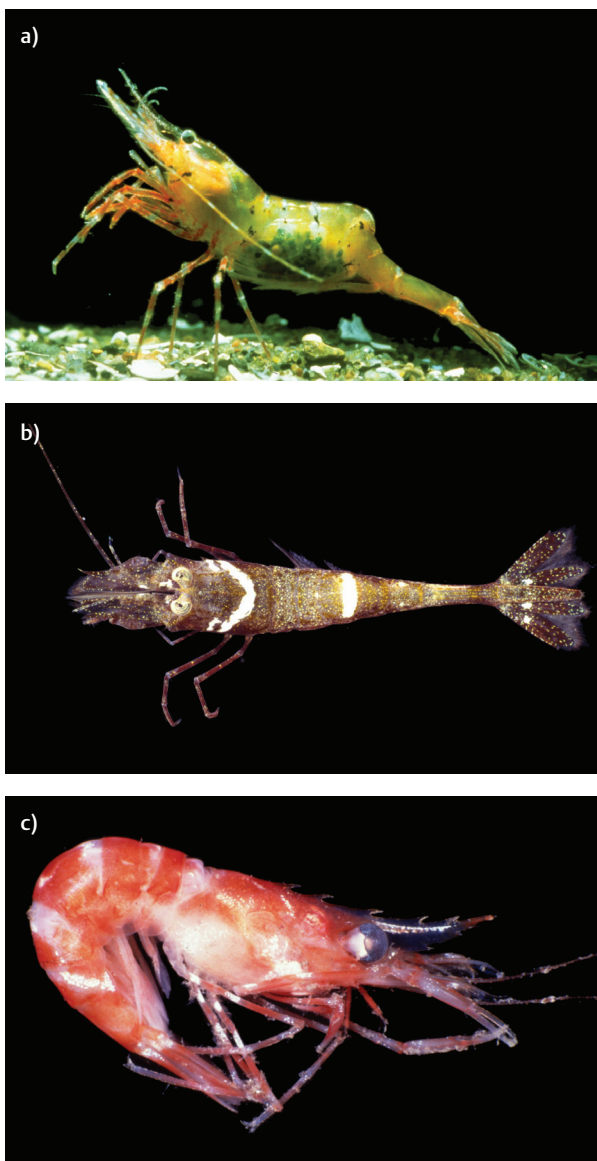
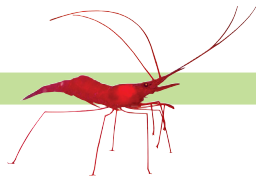


ABB. 3 *Chorismus antarcticus* (a) und *Notocrangon antarcticus* (b) sind die häufigsten Garnelenarten auf dem hochantarktischen Kontinentalschelf. c) Arten der Gattung *Campylonotus* sind typische Vertreter subantarktischer Gewässer; die hier abgebildete und erst kürzlich entdeckte Art *C. arntzianus* ist die einzige aus antarktischen Gewässern (Sandwich-Inseln) bekannte Art der Gattung. Körperlängen: a) 5 cm, b) 7 cm, c) 5,5 cm). Bilder: M. Klages, M. Rauschert

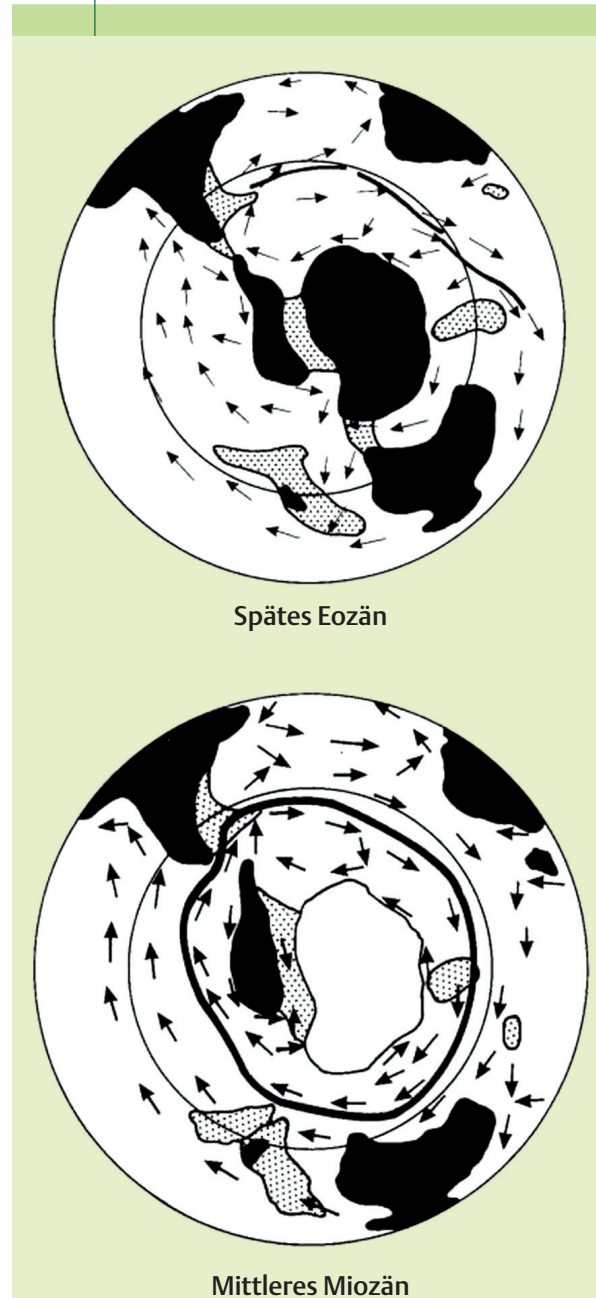


Hinzu kommt, dass die frühen Larvenstadien Hunger gut ertragen können. Die erhöhte Energieinvestition pro Nachkomme erklärt wahrscheinlich, warum die Garnelen des hochantarktischen Weddellmeeres nur zu einem zweijährigen Reproduktionszyklus in der Lage sind [3, 10]. Eine unzureichende Energieverfügbarkeit könnte auch das Fehlen völlig nahrungsunabhängiger (lecithotropher) Larven bei den marinen Garnelen hoher Breitengrade erklären (Abbildung 5) [15, 18], während lecithotrophe Larvalentwicklung bei tropischen limnischen Garnelen durchaus häufig anzutreffen ist. Im Meer ist bislang nur eine Ausnahme bekannt, die in ihrer Lebensweise insgesamt einzigartig ist: Die subarktische Art *Sclerocrangon boreas* produziert lecithotrophe Larven, die eine stark abgekürzte, nahezu direkte Entwicklung durchlaufen. Ein hoher Grad an elterlicher Brutpflege mag hier ebenfalls eine erhöhte energetische Investition auf Kosten der Anzahl an Nachkommen darstellen.

Die Rückkehr – antarktische Steinkrabben im Vormarsch

In den vergangenen Jahren wurden vermehrt größere Ansammlungen an Königs- oder Steinkrabben (Lithodidae) in antarktischen Gewässern gefangen (Abbildung 7a), allerdings meist in größeren Tiefen und unterhalb des Kontinentalhangs [16]. Dadurch wurde die Diskussion um die – möglicherweise durch globale Erwärmung begünstigte – Rückkehr der Krabben erneut entfacht [15]. Seit langem wird angenommen, dass ökophysiologische Anpassungen in der Reproduktion und insbesondere der Larvalentwicklung eine Schlüsselrolle für den Erfolg in polaren Gewässern darstellen [15, 19]. Wir haben in mehrjährigen Studien gezeigt, dass Steinkrabbenlarven (Abbildung 2b) sehr gut an die Bedingungen der Subantarktis angepasst sind, was eine Einwanderung zumindest in die Randgebiete der Hochantarktis prinzipiell ermöglicht [2]. Die Entwicklungsdauer der Eier ist mit bis zu zwei Jahren bemerkenswert lang und lässt vermuten, dass die Embryonalentwicklung auf einem sehr niedrigen Stoffwechselliveau abläuft. Auffällig ist auch eine ausgedehnte Schlupfperiode: Über einen Zeitraum von bis zu zwei Monaten schlüpfen Larven aus der Eimasse der Weibchen [15]. Diese zeitliche Streuung des Larvenschlupfes macht eine Synchronisierung mit den kurzen Primärproduktionsphasen hoher Breitengrade geradezu unmöglich. Doch auch gegen den zu erwartenden Nahrungsmangel im Plankton haben die Lithodiden vorgesorgt: Jedes Ei – und somit jede daraus schlüpfende Larve – wird von den Weibchen reichlich mit Fetten, Proteinen und anderen Reservestoffen ausgestattet (Abbildung 2b). Diese Energiereserven ermöglichen der Larve eine völlig nahrungsunabhängige Entwicklung vom Schlüpfen bis in das erste Juvenilstadium [2, 11, 15]. Um Energie zu sparen, durchlaufen diese Larven eine stark abgekürzte Entwicklung mit nur zwei bis drei Zoeastadien und einer Megalopa, die zu einer rein benthischen und sehr inaktiven Lebensweise übergeht [2]. Zudem sind die bei der Häutung

ABB. 4 ENTWICKLUNG DES ZIRKUMANTARKTISCHEN STRÖMUNGSSYSTEMS



Noch bis in das Späte Eozän (bis vor ca. 43 Millionen Jahren) stand die Antarktis über Flachwasserbrücken mit den durch Plattentektonik auseinander gedrifteten Nachbarcontinenten Südamerika (oben links) und Australien (unten rechts) in Kontakt, wodurch eine antarktische zirkumpolare Tiefenwasserströmung zunächst unmöglich wurde. Erst ab etwa dem Mittleren Miozän (vor ca. 17-14 Millionen Jahren) konnte sich das zirkumantarktische Strömungs- und Polarfrontensystem ausbilden und die heutigen Klimaverhältnisse prägen (Polarfront = dicke schwarze Linie; gepunktete Flächen stellen den Kontinentalschelf oder ozeanische Krusten dar = Flachwassergebiete). Bild: verändert nach [6]

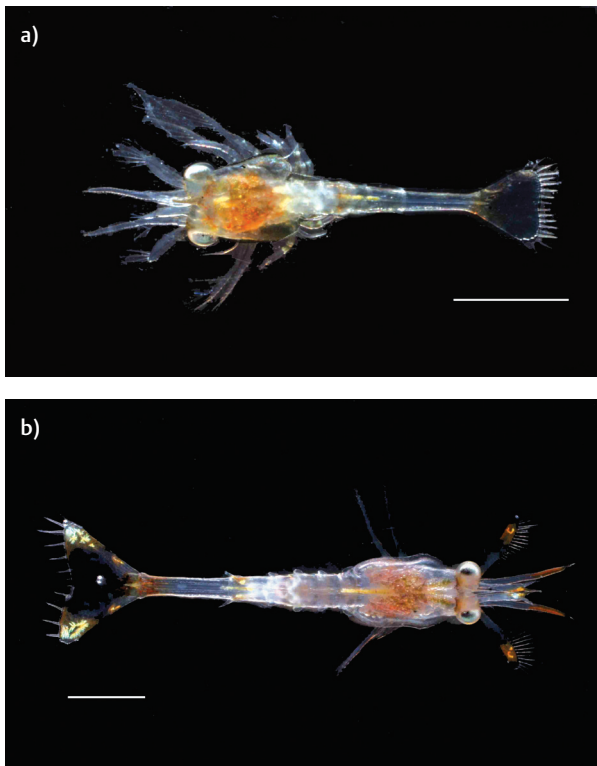


ABB. 5 Die Larven der Garnelen *Chorismus antarcticus* (a) (Maßstab = 1 mm) und *Notocrangon antarcticus* (b) (Maßstab = 1 mm) durchlaufen eine stark abgekürzte Entwicklung. Schon beim Schlupf ist das erste Zoeastadium morphologisch in seiner Entwicklung weit vorangeschritten. In diesem Stadium sind die Larven noch hungerfähig, was ihnen eine bessere Synchronisierung mit der Primärproduktion (= Nahrungsverfügbarkeit) erlaubt. Bilder: M. Rauschert

GLOSSAR

Agassiztrawl: benthisches Schleppnetz, das durch einen Baum offen gehalten wird.

anomure Krabben: Ordnung der Zehnfußkrebse (z. B. Lithodiden).

brachyure Krabben: Ordnung der Zehnfußkrebse (Echte Krabben).

Krill: Leuchtgarnelen.

Majiden: Meerspinne (zu Brachyuren).

Megalopa: fortgeschrittenes (benthisches) Larvalstadium der Zehnfußkrebse.

peracaride Krebse: Ordnung der Malacostracen (höhere Krebse); durchweg Brutpflegend.

Polarfront: oder Antarktische Konvergenz. Zone abrupter Temperaturänderung zwischen Antarktis und Subantarktis.

Polynja: durch Fallwinde offen gehaltene, küstennahe Wasserstelle.

Zoea: frühes Larvalstadium der Zehnfußkrebse.

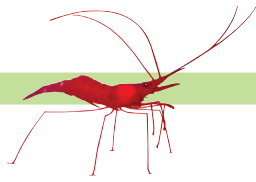
verlorenen Exuvien extrem dünn und minimieren, im Vergleich zu Decapodenlarven in tropischen oder gemäßigten Breiten, ebenfalls den Energieverlust [2, 15]. Ausschlaggebend für den Erfolg der Steinkrabben in subpolaren und polaren Gewässern ist neben der Lecithotrophie ihrer Larven auch deren Toleranz gegenüber niedrigen Temperaturen, die noch bei etwa 1 - 3° C Wassertemperatur eine erfolgreiche Larvalentwicklung ermöglicht [2, 15].

Außer den - zu den Anomuren gehörenden - Lithodiden sind unter den Brachyuren vermutlich auch die ► Majiden (Abbildung 7b) in ihrem Lebenszyklus ähnlich angepasst und kommen somit als potenzielle Einwanderer in Polargebiete in Frage [18]. Die nördlich bis Spitzbergen verbreitete Art *Hyas araneus* ist in diesem Zusammenhang erwähnenswert: Im Südozean lebt als vergleichbares Gegenstück auch *Eurypodius latreillei*, eine Krabbe, die über die Magellanregion hinaus schon in der Nähe Südgeorgiens gefunden wurde [18]. Die große Gruppe der brachyuren Krabben hat in ihrer Evolution jedoch nur selten lecithotrophe Larvalentwicklungen hervorgebracht. Obwohl diese Gruppe in der subantarktischen Magellanregion artenreich ist [10], dürfte ihr weiteres Vordringen in den polaren Süden an den derzeit vorherrschenden Antarktisbedingungen und an der Magnesiumfrage scheitern [18].

Die Tiefsee-Connection

Man vermutet, dass sich die Lithodidae im Flachwasser des Nordpazifiks entwickelt und von dort ausgebreitet haben [20]. Die Lithodiden der Südhemisphäre (Abbildungen 1, 2a, 7a) mussten demnach den Weg durch die Tiefsee nehmen, da sie die warmen Temperaturen im Flachwasser niedriger Breitengrade nicht vertragen hätten. Dies würde erklären, warum diese Krabbenfamilie, anders als ihre Verwandten, gut für polare Bedingungen prädisponiert war, sind doch sowohl Tiefsee als auch Polarregionen durch niedrige Temperaturen und Nahrungsknappheit charakterisiert [5]. Eine Ausbreitung der Lithodiden über die Nordhemisphäre könnte dagegen auch über Flachwassergebiete erfolgt sein. Dies mag auch die im Norden augenscheinlich größere Variabilität in den Larvalentwicklungstypen der Lithodidae erklären. So ist die Art *Paralithodes camtschaticus* in ihrer Larvalentwicklung auf Primärproduktion angewiesen; bei vielen anderen Arten ist der Entwicklungsmodus allerdings kaum oder gar nicht bekannt [20].

Wir vermuten, dass die Evolution larvaler Nahrungsunabhängigkeit der Schlüssel für die Eroberung der Antarktis über die zirkumantarktische Tiefsee gewesen ist, die im Durchschnitt über 3000 Meter tief ist und für die meisten benthischen Organismen eine bathymetrische Barriere darstellt [15]. Auch wenn einige Inseln, wie zum Beispiel der Scotia-Bogen zwischen Südamerika und der Antarktischen Halbinsel, Trittsteine für eine Faunenausbreitung über Flachwassergebiete darstellen könnten, so würde dies pelagische und mobile Larven voraussetzen. Tatsache ist jedoch, dass die lecithotrophen Larven der Lithodiden eher schwerfällig am Meeresboden herumdriften und die Was-



säule vermutlich auch aus Fraßschutzgründen meiden, so dass ihr Verbreitungspotenzial über Larven als gering einzuschätzen ist [15]. Die weite Tiefenverbreitung der in antarktischen Gewässern gefundenen Lithodiden, insbesondere im Vergleich mit einigen in Südamerika verbliebenen Verwandten, unterstützt dagegen die Hypothese einer Einwanderung von Adulten über die Tiefsee [15, 20].

Die Zukunft des antarktischen Benthos – Wandel im Klima

Das Beispiel der Steinkrabben wirft die Frage nach der zukünftigen Entwicklung des antarktischen Benthos auf. Eine weitere globale Erwärmung könnte die durchschnittlichen Wassertemperaturen auf dem antarktischen Schelf über die für Lithodiden kritische Schwelle von etwa 1° C anheben, wodurch dieser aus physiologischer Sicht zur Besiedlung freigegeben wäre. Solche Temperaturveränderungen sind gemäß derzeitigen Klimamodellen nur eine Frage der Zeit. Die Rückkehr benthischer Top-Prädatoren (Abbildungen 2a, 7a) in die Antarktis, die sich seit mindestens 15 Millionen Jahren weitgehend unbeeinflusst von diesem Element entwickelt hat, würde nachhaltige Veränderungen in der Struktur der Benthosgemeinschaften des Kontinentalschelfs mit sich bringen. Heute stehen noch die Seesterne an der Spitze der benthischen Nahrungspyramide in der Antarktis, während die ökologische Nische der Krabben (Abbildung 7c) seit dem mittleren Miozän teilweise von peracariden Krebsen besetzt wurde [12]. Hinzu kommt, dass Stachelhäuter und peracaride Krebse einen wichtigen Nahrungsbestandteil lithodider Krebse darstellen (Abbildung 2a). Die Rückkehr der Lithodiden würde sich, bedingt durch ihre Stellung im Nahrungsnetz, negativ auf andere Taxa im Ökosystem der Hochantarktis auswirken – ein Prozess, der nach unserer Hypothese unterhalb des antarktischen Schelfs offenbar bereits begonnen hat [15, 16].

Auch wenn Steinkrabben die Antarktis höchstwahrscheinlich durch die zirkumpolare Tiefsee wiederbesiedeln [15], so ist das nicht das einzig mögliche Szenario einer zukünftigen Beeinflussung der antarktischen Meeresfauna. Erst kürzlich wurden in küstennahen Gewässern vor der König Georg-Insel, an der nördlichen Spitze der Antarktischen Halbinsel, Decapodenlarven gefunden. Sie entstammten subantarktischen Gewässern und gehörten zu Arten, die keine Adultpopulationen in antarktischen Gewässern unterhalten [15]. Auch wenn eine Verschleppung dieser Larven über das Ballastwasser der während des Südsommers häufig verkehrenden Touristenschiffe theoretisch möglich ist, so ist doch eher ein ozeanographisches Phänomen dahinter zu vermuten. Unter bestimmten Strömungs- und Windbedingungen können sich im Ozean Wirbel ausbilden. Satellitenuntersuchungen im Falklandstrom vor der Ostküste Argentiniens haben gezeigt, dass diese Wirbelbildung – vielleicht als Folge der engen Drake-Passage – beständiger und häufiger ist als bislang angenommen. In der stürmischen, unwirtlichen See des Südozeans könnten solche Wasserwirbel, die im Vergleich zur umgebenden See

ein relativ homogenes Temperatur- und Salinitätsmilieu aufweisen, für die in ihr gefangene, wenig mobile Planktonfauna als Transportmedium dienen. Wie lang diese Wasserwirbel erhalten bleiben, ist unbekannt; vermutlich bleiben sie aber nur wenige Tage bestehen. Einzelne Wasserzellen sind in der Lage, den zirkumantarktischen Strom, der die Antarktis klimatisch und hydrographisch isoliert, zu durchbrechen und Plankton aus anderen Regionen einzuschleppen. Die meisten Organismen sind vermutlich nach Auflösung solcher Wirbel in antarktischen Gewässern zum Tode verurteilt, da ihre Physiologie nicht an die dortigen Umweltbedingungen angepasst ist [15]. Im Falle weiterer Klimaerwärmung, wie sie an der Antarktischen Halbinsel

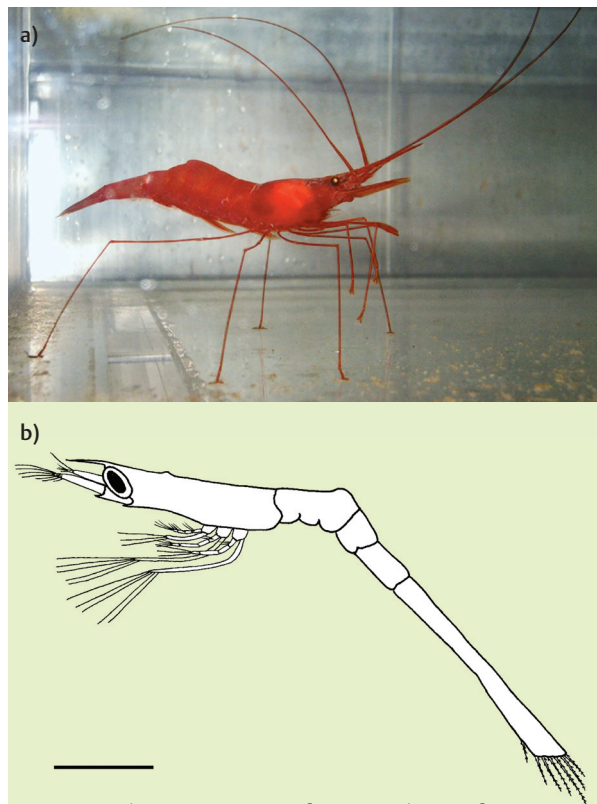


ABB. 6 a) *Nematocarcinus lanceopes* (Körperlänge: 10,5 cm), die häufigste Garnelenart der antarktischen Tiefsee, wird auf dem antarktischen Kontinentalhang ab etwa 850 m Tiefe in großen Ansammlungen gefunden und erreicht mindestens 4000 m Tiefe. Ihr Larvalzyklus wurde erst im Südsommer 2003/04 während der Expedition ANT XXI/2 auf der „Polarstern“ entschlüsselt. b) Die Zoea I (Maßstab = 1 mm) schlüpft bereits in den ersten Tagen des Südfrühjahrs, wenn sich das flächendeckende Meereis, von südlichen Fallwinden angetrieben, in einer so genannten Polynja öffnet. *Nematocarcinus*-Larven sind auf die in der Polynja auftretenden Frühjahrsalgenblüten angewiesen und müssen deshalb ihren Larvalzyklus exakt mit der kurzen Zeit ausreichender Nahrungsverfügbarkeit synchronisieren. Dazu müssen ihre Larven aus der Tiefsee in das produktive Oberflächenwasser der Polynja transportiert werden. Vermutlich handelt es sich dabei um einen passiven Transport über den Auftrieb der Polynja. Bild: A. Rose, Zeichnung: S. Thatje

bereits seit längerem registriert wird, könnte aber eine Etablierung solcher Neuzugänge möglich werden. Derartige Prozesse könnten dann sehr viel schneller ablaufen als die Einwanderung von Arten durch die Tiefsee.



ABB. 7 a) Auf halber Strecke zwischen Kapstadt (Südafrika) und der Hochantarktis wurde im Südsommer 2003/04, während der Expedition ANT XXI/2 der „Polarstern“, eine bis dahin unbekannte Steinkrabbe der Gattung *Paralomis* entdeckt. Mehrere Exemplare dieser neuen Art konnten im eher subantarktischen Klima des Spiess-Seamount nahe der Insel Bouvet (ca. 54°S, 03°W) mit Hilfe eines Agassiztrawls gefangen werden (Maßstab = 5 cm).

b) Die Majide *Libidoclaea granaria* kommt noch bis in die subantarktische Magellanstraße der Südspitze Südamerikas vor. Sie zählt zu den brachyuren Decapoden, die den Sprung in polare Gewässer bislang nicht geschafft haben. Körperlänge: 5,5 cm.

c) Die Krabbe *Homalaspis plana* ist ein typischer Vertreter der Brachyura, die im Laufe klimatischer Abkühlung aus der Antarktis verschwunden sind. Körperlänge: 7 cm.

Bilder: M. Rauschert, W. Arntz, S. Thatje

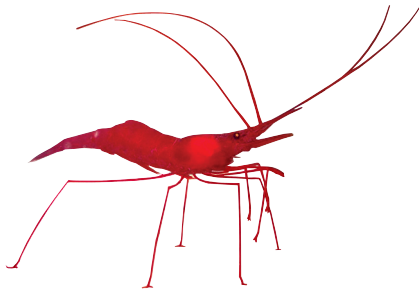
Zusammenfassung

Garnelen sind die einzigen Vertreter der artenarmen hochantarktischen Decapodenfauna. Ihre Präsenz wurde ihrer physiologischen Fähigkeit zugesprochen, Magnesiumkonzentrationen in der Hämolymphe unter polaren Temperaturen regulieren zu können. Das Fehlen dieser Fähigkeit wurde als Ursache für die Auslöschung der Krabben während der Abkühlungsprozesse der Antarktis angenommen. Garnelen zeichnen sich durch eine bemerkenswerte Plastizität in ihren frühen Lebensstadien als Konsequenz zu den mit steigendem Breitengrad abnehmenden Wassertemperaturen aus. Energie einsparende Eigenschaften in Richtung einer stark abgekürzten Larvalentwicklung können beobachtet werden. Die Notwendigkeit planktotropher Nahrung und eine verlängerte Larvalentwicklung der verwandten reptanten Decapoda wird als ein Selektionsmechanismus gegen die brachyuren Krabben angenommen. Im Gegensatz dazu haben Steinkrabben eine komplett nahrungsunabhängige und stark abgekürzte Larvalentwicklung in demersalen Larven hervor gebracht und weisen zudem eine hohe Toleranz gegenüber niedrigen Temperaturen auf. Unter gegebenen Klimaverhältnissen könnten die Lithodiden eine reptante Decapoden-gruppe darstellen, die in der Lage ist, die Polargebiete wieder zu besiedeln.

Literatur

- [1] K. Anger, The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean Issues 14, A.A. Balkema, Lisse 2001, The Netherlands.
- [2] K. Anger, S. Thatje, G. A. Lovrich, J. A. Calcagno, Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes, Mar. Ecol. Prog. Ser. **2003**, 253, 243-251.
- [3] W. E. Arntz, T. Brey, D. Gerdes, M. Gorny, J. Gutt, S. Hain, M. Klages, Patterns of life history and population dynamics of benthic invertebrates under the high Antarctic conditions of the Weddell Sea (Hrsg.: G. Colombo, I. Ferrari, V. U. Ceccherelli, R. Rossi), Marine Eutrophication and Population Dynamics: Proc. 25th Europ. Mar. Biol. Symp. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, 1992, 221-230.
- [4] T. Brey, C. Dahm, M. Gorny, M. Klages, M. Stiller, W. E. Arntz, Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy?, Antarctic Sci. **1996**, 8, 3-6.
- [5] A. Clarke, Life in cold waters: the physiological ecology of polar marine ectotherms, Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. **1983**, 21, 341-453.
- [6] J. A. Crame, An evolutionary perspective on marine faunal connections between southernmost South America and Antarctica, Sci. Mar. **1999**, 63, 1-14.
- [7] C. W. Cunningham, N. W. Blackstone, L. W. Buss, Evolution of king crabs from hermit crab ancestors, Nature **1992**, 355, 539-542.
- [8] M. Frederich, F. J. Sartoris, H. O. Pörtner, Distribution patterns of decapod crustaceans in polar areas: a result of Magnesium regulation?, Polar Biol. **2001**, 24, 719-723.
- [9] M. Gorny, W. E. Arntz, A. Clarke, D. J. Gore, Reproductive biology of caridean decapods from the Weddell Sea, Polar Biol. **1992**, 12, 111-120.
- [10] M. Gorny, On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna, Sci. Mar. **1999**, 63, 367-382.
- [11] G. Kattner, M. Graeve, J. A. Calcagno, G. A. Lovrich, S. Thatje, K. Anger, Lipid, fatty acid and protein utilization during lecithotrophic larval development of *Lithodes santolla* (Molina) and *Paralomis granulosa* (Jacquinot), J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **2003**, 292, 61-74.

- [12] A.-N. Lörz, C. Held, A preliminary molecular and morphological phylogeny of the Antarctic Epimeriidae and Iphimediidae (Crustacea, Amphipoda), *Molec. Phyl. Evol.* **2004**, 31, 4-15.
- [13] F. R. Schram, The fossil record and evolution of Crustacea, In: *The Biology of Crustacea*, vol. 1, L. G. Abele (Hrsg.), Academic Press, New York, London, 1982, 93-147.
- [14] C. D. Schubart, R. Diesel, S. B. Hedges, Rapid evolution to terrestrial life in Jamaican crabs, *Nature* **1998**, 393, 363-365.
- [15] S. Thatje, Reproductive trade-offs in benthic decapod crustaceans of high southern latitudes: tolerance of cold and food limitation, *Berichte Polarforsch. Meeresforsch.* **2004**, 483, 1-183.
- [16] S. Thatje, W. E. Arntz, Antarctic reptant decapods: more than a myth?, *Polar Biol.* **2004**, 27, 195-201.
- [17] S. Thatje, G. A. Lovrich, G. Torres, W. Hagen, K. Anger, Changes in biomass, lipid, fatty acid and elemental composition during abbreviated larval development of the subantarctic shrimp *Campylonotus vagans*, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2004**, 301, 159-174.
- [18] S. Thatje, S. Schnack-Schiel, W. E. Arntz, Developmental trade-offs in Subantarctic meroplankton communities and the enigma of low decapod diversity in high southern latitudes, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **2003**, 260, 195-207.
- [19] G. Thorson, The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas, *Medd. Om Grönland* **1936**, 100, 1-155.
- [20] S. D. Zaklan, Review of the family Lithodidae (Crustacea: Anomura: Paguroidea): Distribution, biology, and fisheries, (Hrsg.: A. J. Paul, E. G. Dawe, R. Elnor, G. S. Jamieson, G. H. Kruse, R. S. Otto, B. Sainte-Marie, T. C. Shirley, D. Woodby), *Crabs in Cold Water Regions: Biology, Management and Economics*, University of Alaska Sea Grant College Program AK-SG-02-01, Fairbanks, AK, USA, **2002**, 751-845.



Die Autoren



Sven Thatje, geb. 1974, Studium der Biologie und Meereskunde in Kiel und Bremen, Promotion 2003. Spezialgebiete: Benthosökologie, Reproduktionsstrategien mariner Evertebraten unter Klimaeinfluss, nacheinander in der Nordsee, Antarktis und insbesondere Südamerika. Derzeit wissenschaftlicher Leiter eines EU-Projektes zu Auswirkungen des Klimaphänomens „El Niño“ auf Küstenökosysteme in Lateinamerika. Teilnahme an fünf Antarktisexpeditionen; das nächste Ziel heißt „Südgeorgien“. Das Foto zeigt den Autor mit der südlichen Königskrabbe *Lithodes santolla* aus dem Beagle-Kanal Feuerlands.



Klaus Anger, geb. 1947, Studium der Zoologie und Meereskunde in Gießen und Kiel, Promotion 1975, Wissenschaftler an der Biologischen Anstalt Helgoland seit 1975. Spezialgebiete: Benthosökologie, Larvalbiologie mariner Evertebraten, insbesondere der decapoden Krabbe. Langjährige Erfahrungen in der Forschungskooperation, insbesondere mit lateinamerikanischen Ländern.



Wolf E. Arntz, geb. 1942, Studium der Biologie und Meereskunde in Heidelberg, Tübingen und Kiel, Promotion 1970, Habilitation 1978, C4-Professor an der Universität Bremen seit 1984. Leiter des Fachbereichs „Benthische Ökosysteme“ am Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung. Spezialgebiet: Benthosökologie, nacheinander in der Ostsee, im Auftriebsgebiet des Humboldtstroms („El Niño“) sowie in der Magellanregion und der Antarktis. Langjährige Erfahrung in der Forschungskooperation insbesondere mit Lateinamerika, Teilnahme an acht Antarktisexpeditionen.

Korrespondenz:

Dr. Sven Thatje und Prof. Dr. Wolf E. Arntz, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Am Handelshafen 12, D-27568 Bremerhaven, sthatje@awi-bremerhaven.de, warntz@awi-bremerhaven.de

Dr. Klaus Anger, Biologische Anstalt Helgoland, Stiftung Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Helgoland, Email: kanger@awi-bremerhaven.de