

**Ökophysiologische Ursachen der limitierten
geographischen Verbreitung reptanter decapoder
Krebse in der Antarktis**

**Ecophysiological limits to the geographical
distribution of reptant decapod crustaceans in the
Antarctic**

Markus Frederich

**Ber. Polarforsch. 335 (1999)
ISSN 0176 - 5027**

Markus Frederich

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
Columbusstraße
27576 Bremerhaven

Die vorliegende Arbeit ist die im wesentlichen unveränderte Fassung einer kumulativen Dissertation, die in der Sektion Ökologie und Ökophysiologie bei Prof. Dr. H.O. Pörtner angefertigt und 1999 dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie) der Universität Bremen vorgelegt wurde.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Abkürzungsverzeichnis	III
Zusammenfassung	IV
Abstract	V
1. Einleitung	1
1.1. Systematik.....	1
1.2. Vorstellung der untersuchten Arten.....	3
1.3. Temperaturanpassung.....	6
1.4. Ionenregulation.....	8
1.5. Einfluß von Magnesium.....	9
1.6. Ziel der Arbeit.....	9
2. Material und Methoden	10
2.1. Tiere.....	10
2.2. Inkubation bei verschiedenen Magnesiumkonzentrationen.....	11
2.3. Sauerstoffverbrauch.....	11
2.4. Herz- und Atemfrequenz.....	11
2.5. Hämolympffluß, Herz-Schlag- und Herz-Minuten-Volumen.....	11
2.6. Sauerstoffpartialdruck in der Hämolymphe.....	12
2.7. Aktivität.....	12
2.8. Anaerobe Endprodukte und Laktat-Dehydrogenase-Aktivität.....	13
2.9. Kernspintomographie.....	13
2.10. Statistik.....	14
3. Publikationen	15
Liste der beabsichtigten Publikationen und Erklärung über den von mir geleisteten Anteil.....	15
I Life in cold oceans: activity constrained by extracellular magnesium?.....	16
II Haemolymph magnesium regulation in decapod crustaceans: physiological correlates and ecological consequences in polar areas.....	35
III Thermal tolerance and the regulation of cardiac performance and haemolymph distribution in <i>Maja squinado</i> (Crustacea: Decapoda).....	58
IV Cardiac and ventilatory performance at critical temperatures in the spider crab, <i>Maja squinado</i> (Decapoda).....	79

4. Diskussion	97
4.1. Temperatur.....	97
4.2. Wirkung von Magnesium auf kritische und Pejus-Temperaturen	110
4.3. Larven und Eier.....	113
4.4. Zusammenfassende Betrachtung.....	115
4.5. Ausblick: <i>Halicarcinus planatus</i> als möglicher Pionier?	118
5. Literatur	122
Danksagung	133

Abkürzungsverzeichnis

ATP	Adenosin-5`-triphosphat
DNA	Desoxyribonukleinsäure
EDTA	Ethylen-Diamin-Tetra-Acetat
g	Erdbeschleunigung
I.O.	Infraordnung
LDH	Laktat-Dehydrogenase
$[Mg^{2+}]_{HL}$	Magnesiumkonzentration in der Hämolymphe
$[Mg^{2+}]_W$	Magnesiumkonzentration im Wasser
NMR	Kernspin-Tomograph
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
PO_2	arterieller Sauerstoffpartialdruck
Q_{10}	Temperaturquotient, Maß der Beschleunigung physiologischer Prozesse bei Temperaturerhöhung um 10 °C
Tp I	untere Pejus-Temperatur, definiert durch Übergang vom Optimum- zum Pejus-Bereich
Tp II	obere Pejus-Temperatur, definiert durch Übergang vom Optimum- zum Pejus-Bereich
Tc I	untere kritische Temperatur, definiert durch Akkumulation anaerober Endprodukte
Tc II	obere kritische Temperatur, definiert durch Akkumulation anaerober Endprodukte
U.O.	Unterordnung

Zusammenfassung

Reptante decapode Krebse sind in der Antarktis trotz vielfältiger fossiler Funde rezent nicht mehr vertreten, obwohl sie sehr erfolgreich die verschiedensten aquatischen Lebensräume besiedeln. Natante Garnelen hingegen besiedeln auch die konstant kalten Gewässer des antarktischen Schelfs. Beide Gruppen unterscheiden sich in der Regulationseffizienz ihrer Magnesiumkonzentrationen in der Hämolymphe ($[Mg^{2+}]_{HL}$). Reptantia regulieren die $[Mg^{2+}]_{HL}$ meist nur gering gegen die $[Mg^{2+}]$ des Seewassers, wohingegen Natantia dieses sehr effektiv tun. Es wurde die Hypothese überprüft, ob niedrige Temperaturen generell, und insbesondere zusammen mit der relaxierenden Wirkung einer hohen $[Mg^{2+}]_{HL}$ die Aktivität der Reptantia soweit reduziert, daß die Besiedlung des antarktischen Schelfs verhindert wurde.

Hierfür wurden Spontanaktivität, Sauerstoffverbrauch, Herzfrequenz, Hämolympffluß, Herz-Minuten- und Herz-Schlagvolumen, arterieller Hämolympf- PO_2 und die Akkumulation anaerober Endprodukte bei verschiedenen brachyuren Arten mit normaler und reduzierter $[Mg^{2+}]_{HL}$ bei verschiedenen Temperaturen untersucht. Eine experimentelle Reduktion der $[Mg^{2+}]_{HL}$ von brachyuren Krebsen auf Werte der natanten Garnelen resultierte in einer Steigerung der Spontanaktivität, des Sauerstoffverbrauchs und der Herzfrequenz vor allem bei niedrigen Temperaturen.

In der Literatur bereits beschriebene kritische Temperaturen, bei denen die Tiere vom aeroben zum anaeroben Stoffwechsel übergehen und anaerobe Stoffwechsel-Endprodukte akkumulieren, begrenzen den physiologischen Toleranzbereich. Schon bevor die Tiere diese kritischen Schwellenwerte erreichen, sinkt der Spielraum aerober Aktivität. Die in dieser Arbeit über Herz-Kreislauf-Parameter zusätzlich definierten oberen und unteren Pejus-Temperaturen begrenzen den ökologischen Toleranzbereich, in dem durch maximalen Hämolympf- PO_2 auch maximale aerobe Aktivität möglich ist. Beide über Akkumulation anaerober Endprodukte und über Herz-Kreislauf-Parameter definierten oberen und unteren Übergangstemperaturen werden in das ökologische Toleranzkonzept mit Optimum-, Pejus- und Pessimium-Bereich eingeordnet. Sie ermöglichen erstmals die Charakterisierung der Übergänge zwischen den Toleranzbereichen mit Hilfe physiologischer Parameter.

Bei der warm angepaßten Art *Maja squinado* konnte durch Reduktion der $[Mg^{2+}]_{HL}$ eine Verschiebung der Pejus-Temperatur um 2 °C zu niedrigeren Werten gezeigt werden, die wahrscheinlich von einer entsprechenden Abnahme der unteren kritischen Temperatur begleitet ist. Es wird diskutiert, daß durch Reduktion der $[Mg^{2+}]_{HL}$ der physiologische und der ökologische Toleranzbereich zu niedrigeren Temperaturen verschoben werden kann. Den verschiedenen Crustacea der Antarktis (z.B. Caridea, Amphipoda und Isopoda) ist dies durch die effektive Regulation der $[Mg^{2+}]_{HL}$ gelungen, und sie besetzen dort die ökologischen Nischen, um die in nicht-polaren Gewässern auch reptante Decapoda erfolgreich konkurrieren.

Abstract

Reptant decapod crustaceans are mostly absent in the recent Antarctic fauna despite a rich fossil record while natant shrimps successfully colonized the Antarctic shelves. Both crustacean groups differ in the efficiency of haemolymph magnesium ($[Mg^{2+}]_{HL}$) regulation. Reptantia usually regulate $[Mg^{2+}]_{HL}$ only slightly below the $[Mg^{2+}]$ of sea water. In contrast, Natantia regulate $[Mg^{2+}]_{HL}$ to very low levels. A hypothesis is tested that low temperatures in general, but especially combined with elevated $[Mg^{2+}]_{HL}$ of reptant decapods minimizes their scope for activity owing to the effect of Mg^{2+} as a relaxant. This may prevent them to compete with more active species which regulate $[Mg^{2+}]_{HL}$ at low levels. Accordingly, measurements of spontaneous activity, oxygen consumption, heart rate, haemolymph flow, cardiac output, stroke volume, arterial haemolymph- PO_2 and anaerobic endproduct levels were carried out in different brachyuran species at normal and reduced $[Mg^{2+}]_{HL}$. Experimental reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ in poorly $[Mg^{2+}]_{HL}$ -regulating Brachyura to shrimp-like levels resulted in an increase of spontaneous activity and a rise in oxygen consumption and heart rate especially at low temperatures.

The formation of anaerobic endproducts beyond extreme temperatures suggests that thermal tolerance can be characterized by oxygen limitation. Thus, critical temperatures defined by the transition from aerobic to anaerobic metabolism identify the physiological tolerance range. This range extends beyond the limits characterizing the ability to survive actively in the natural environment. A narrower temperature window limits the range of maximum haemolymph- PO_2 and therefore maximum scope for activity. These threshold values were named pejus temperatures and may actually represent the ecological tolerance range as suggested by equivalent minimum and maximum temperatures in the natural environment. In consequence, critical and pejus temperatures may encompass optimum, pejus and pessimum ranges within the ecological law of tolerance. Transitions between these ranges may now be defined by use of physiological parameters.

A 2 °C downward shift of the lower pejus temperature occurred by $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction in the warm acclimated *Maja squinado*. This emphasizes that efficient $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulation is suitable to cause a shift of ecological and physiological tolerance ranges to cold temperatures. This may explain why Natantia, Amphipoda and Isopoda occupy an ecological niche in the Antarctic which is usually dominated by reptant decapods in non-polar waters.

1. Einleitung

Die Gruppe der brachyuren decapoden Krebse ist in der Besiedlung verschiedenster aquatischer und terrestrischer Lebensräume äußerst erfolgreich. So findet man diese Krabben vor allem in den Schelfgebieten tropischer, borealer und subpolarer Meere (Squires 1990; Kästner 1993), in den Randgebieten der Arktis (*Hyas araneus*, *Chionoecetes opilio*; Zenkevitch 1963; Squires 1990), aber unter anderem auch an Hydrothermalquellen in der Tiefsee (*Austinograea williamsi*, *Cyanograea praedator*; Hessler und Martin 1989; Chausson und Lallier 1997). Landkrabben sind durch entsprechende morphologische Anpassungen der Kiemen auch zur Luftatmung befähigt, wodurch sie sogar Bäume in Mangrovenwäldern besiedeln konnten (*Sesarma leptosoma*; Vannini und Ruwa 1994; Cannicci *et al.* 1996). In der Antarktis, südlich der antarktischen Konvergenz, ist die gesamte Gruppe der Reptantia, zu der die Brachyura gehören, nahezu abwesend (Yaldwyn 1965; Kirkwood 1984; Ausnahmen siehe Diskussion), während die natanten Garnelen (Caridea) dort mit 24 Arten vertreten sind (Arntz und Gorny 1991; Arntz *et al.* 1994; Gorny 1999).

1.1. Systematik

Die systematische Einteilung der Decapoda in Reptantia und Natantia geht zurück auf Boas (1880) und Borradaile (1907). Sie entspricht jedoch nicht dem aktuellen Stand der Systematik. Die von Kästner (1993) bevorzugte Einteilung in U.O. Dendrobranchiata (I.O. Penaeidea) und U.O. Pleocyemata (I.O. Stenopodidea, I.O. Caridea, I.O. Astacidea, I.O. Thalassinidea, I.O. Palinura, I.O. Anomura und I.O. Brachyura) löst die Unterordnungen Reptantia und Natantia auf. Diese neuere Einteilung berücksichtigt, daß es sich bei den Natantia um eine paraphyletische Gruppe handelt (Abele 1991; Scholtz und Richter 1995). Sie berücksichtigt aber nicht, daß die Reptantia sicher monophyletischen Ursprungs sind (Scholtz und Richter 1995). Da die natürliche Systematik der Decapoda bis heute nicht eindeutig geklärt ist, wird in dieser Arbeit weiterhin Reptantia und Natantia zur Unterscheidung der beiden Gruppen verwendet. In Tabelle 1 sind die im Text erwähnten Krebse der Ordnung Decapoda entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu den verschiedenen Gruppen (mit ihren [Mg²⁺]_{HL}) aufgelistet.

Einleitung

Tabelle 1: Systematische Einordnung im Text erwähnter Arten decapoder Krebse mit ihren $[Mg^{2+}]_{HL}$ in $mmol \cdot l^{-1}$ (soweit bekannt). Die Bezeichnung der einzelnen Gruppen als Unter- oder Infraordnung ist noch strittig (Kästner 1993), weshalb hier darauf verzichtet wurde.

(¹: eigene Messungen, ²: Mantel und Farmer 1983, ³: Robertson 1953, ⁴: Gondko *et al.* 1981, ⁵: Mackay und Prosser 1970, ⁶: Campbell und Jones 1989, ⁷: Sartoris und Pörtner 1997, ⁸: F. Chausson, persönliche Mitteilung)

Natantia

Penaeidea

Stenopodidea

Caridea

<i>Chorismus antarcticus</i> (Pfeffer, 1887)	5-12 ¹
<i>Crangon crangon</i> Linnaeus, 1758	9.9 ⁷
<i>Eualus kinzeri</i> Tiefenbacher, 1990	
<i>Notocrangon antarcticus</i> (Pfeffer, 1887)	6-12 ¹
<i>Nematocarcinus lanceopes</i> Bate, 1888	
<i>Palaemon longirostris</i> Milne Edwards, 1837	4.1 ⁶
<i>Pandalus borealis</i> Kroeyer, 1838	3 ⁷
<i>Rimicaris exoculata</i> Williams & Rona, 1986	40 ⁸

Reptantia

Astacidea

<i>Astacus leptodactylus</i> (Nordmann, 1842)	3.5 ⁴
<i>Homarus vulgaris</i> Milne Edwards, 1837	7.4 ²
<i>Panulirus japonicus</i> (von Siebold, 1824)	

Palinura

Anomura

<i>Chionoecetes bairdi</i> Rathbun, 1924	
<i>Chionoecetes opilio</i> (Fabricius, 1788)	45 ⁵
<i>Chionoecetes tanneri</i> Rathbun, 1924	45 ⁵
<i>Lithodes antarcticus</i> Jacquinet, 1842-47	
<i>Lithodes maja</i> (Linnaeus, 1758)	50 ³
<i>Lithodes murrayi</i> Henderson, 1888	
<i>Munida subrugosa</i> (White, 1847)	35-47 ¹
<i>Paralithodes camtschatica</i> (Tilesius, 1815)	37 ⁵
<i>Paralithodes platypus</i> (Brandt, 1850)	
<i>Paralomis granulosa</i> (Jacquinot, 1842-1847)	17-24 ¹
<i>Paralomis spectabilis</i> Hansen, 1908	

Brachyura

<i>Acanthocyclus albatrossis</i> Rathbun, 1898	18-24 ¹
<i>Austinograea williamsi</i> Hessler & Martin, 1989	
<i>Cancer magister</i> Dana, 1852	12 ²
<i>Cancer pagurus</i> Linnaeus, 1758	30 ²
<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	12-20 ¹
<i>Cyanagraea praedator</i> de Saint Laurent, 1984	30 ⁸
<i>Dromia vulgaris</i> (Milne Edwards, 1837)	54 ³
<i>Eurypodius latreillei</i> Guérin, 1828	36-48 ¹
<i>Halilcarcinus planatus</i> (Fabricius, 1775)	9-12 ¹
<i>Hyas araneus</i> (Linnaeus, 1758)	39-51 ¹
<i>Maja squinado</i> (Herbst, 1788)	38-51 ¹
<i>Peltarion spinosulum</i> (White, 1843)	34-46 ¹
<i>Sesarma leptosoma</i> Hilgendorf, 1869	

1.2. Vorstellung der untersuchten Arten

Weltweit sind etwa 10.000 Arten decapoder Krebse beschrieben, von denen einige sehr intensiv untersucht sind, von anderen hingegen nur sehr wenig über ihre Biologie bekannt ist. Für diese Arbeit wurden die Arten nach den Kriterien der Verbreitung, Verfügbarkeit und Größe ausgewählt. Es sollten Vertreter von den warm-gemäßigten bis hin zu subpolaren Breiten verwendet werden. Im folgenden werden die Arten mit ihrer geographischen Verbreitung, Lebensraumtemperatur und einigen weiteren Charakteristika kurz vorgestellt.

Die boreal-subarktische Art *Hyas araneus* kommt vom Barentsmeer über Skandinavien und Spitzbergen bis in den Ärmelkanal vor (Christiansen 1969) und ist damit sehr kältetolerant (0-14 °C Jahresmittel im Verbreitungsgebiet; LEVITUS 94). *Hyas araneus* besiedelt bevorzugt Weichböden zwischen 0 und 50 m Tiefe, lebt aber auch bis in 360 m Tiefe. Sie ist eine der häufigsten Crustaceenarten des Nordatlantiks.

Mit der Verbreitung von der nordafrikanischen Küste bis in den Ärmelkanal (9-19 °C im Jahresmittel; LEVITUS 94) ist der Lebensraum von *Maja squinado* auf wärmere Gewässer beschränkt (Christiansen 1969; Kästner 1993, Hines *et al.* 1995). Somit eignet sich diese Art besser zur Charakterisierung von Toleranzgrenzen als die kaltangepaßten Arten. *Maja squinado* weidet Algen, Bryozoen und Hydrozoen vom Sublitoral bis in 75 m Tiefe ab. Vor allem in der Bretagne und in Nordspanien wird *Maja squinado* kommerziell befischt.

Die Strandkrabbe *Carcinus maenas* ist ein Bewohner der Gezeitenzone zwischen Norwegen und Holland (5-18 °C im Jahresmittel; LEVITUS 94), wurde aber auch bis nach Australien, Panama und Hawaii verschleppt (Kästner 1993). Diese Krabbe ist die weltweit am weitesten verbreitete brachyure Art und besitzt sehr niedrige $[Mg^{2+}]_{HL}$ (12-20 mmol·l⁻¹). Sie wurde ausgewählt, da sie bereits ein sehr hohes Aktivitätsniveau aufweist und somit geprüft werden konnte, ob eine weitere Senkung der $[Mg^{2+}]_{HL}$ hier ebenfalls einen aktivitätssteigernden Effekt hat (siehe Abschnitt 1.5.). Im Gegensatz zu den beiden vorher beschriebenen Arten jagt *Carcinus maenas* auch aktiv nach Beute und fängt hierbei Garnelen und kleine Fische.

Als entsprechende Vertreter der Subantarktis standen *Eurypodius latreillei* und *Peltarion spinosulum* zur Verfügung, die von Uruguay auf der atlantischen Seite Südamerikas über die Magellanstraße bis nach Peru auf der pazifischen Seite zu finden sind (Retamal 1981) (6-15 °C im Jahresmittel; LEVITUS 94). Beide Arten besiedeln bevorzugt Weichböden. *Eurypodius latreillei* tarnt sich hier wie *Maja squinado* mit Algen, die sich in den vielen Borsten auf dem Carapax verfangen. *Peltarion spinosulum* gräbt sich zur Tarnung so weit in den Sand ein, daß nur noch die Augen heraus schauen und die Tiere so auf Beute lauern können. Für *Eurypodius latreillei* ist die Anzahl der Larvenstadien schon länger bekannt (2 Zoea- und ein Megalopa-Stadium unter Laborbedingungen, Campodónico und Guzman 1972), weiteres zur Reproduktionsbiologie beider Arten ist zur Zeit Gegenstand einzelner Arbeiten (Morrison in

Vorbereitung; Gorny und Morrison in Vorbereitung). Da beide Arten wirtschaftlich nicht genutzt werden, sind sie bislang wenig untersucht.

Während *Acanthocyclus albatrossis* an der chilenischen Küste von Talcahuano bis in die Magellanstrasse vertreten ist (6-13 °C im Jahresmittel; LEVITUS 94), erstreckt sich die Verbreitung von *Halicarcinus planatus* über die Falklandinseln, Kerguelen, Neuseeland und in Südamerika von Taltal an der chilenischen Küste bis in die Magellanstrasse (Retamal 1981) und weiter südlich bis in den Beagle-Kanal bei Ushuaia, Argentinien (G. Lovrich, persönliche Mitteilung) (4-11 °C im Jahresmittel; LEVITUS 94). *Acanthocyclus albatrossis* und *Halicarcinus planatus* besetzen in der Gezeitenzone eine ähnliche ökologische Nische wie in der Nordsee *Carcinus maenas*. *Halicarcinus planatus* ist die häufigste brachyure Krabbe der Gezeitenzone auf den zirkum-antarktischen Inseln und jagt hier aktiv nach Beute (Gorny 1999). Zur weiteren Biologie der beiden Arten ist bisher wenig bekannt. Erste vorläufige Ergebnisse zu Anzahl und Größe der Eier sind in der Diskussion in Abbildung 18 dargestellt.

Paralomis granulosa ist (gemeinsam mit *Lithodes antarcticus*) die fischereiwirtschaftlich wichtigste Art an der chilenischen Südküste und um Feuerland. Ihr gemeinsamer Anteil am Marktwert aller exportierten Meeresprodukte beträgt über 90% (Campodónico 1981; Penailillo und Henriquez 1991). *Paralomis granulosa* ist von der Insel Chiloé bis in den Beagle Kanal und vor den Falklandinseln verbreitet (4-10 °C im Jahresmittel; LEVITUS 94) (Retamal 1981). Entsprechend ihrer wirtschaftlichen Bedeutung konzentriert sich die bisherige Forschung auf Bestandserfassungen und reproduktionsbiologische Untersuchungen einschließlich der Larvenaufzucht. Wichtige Parameter sind dabei die Dauer der Embryonalentwicklung (18-22 Monate, Lovrich und Vinuesa 1993), der Einfluß verschiedener Faktoren wie Temperatur oder Salinität auf die Dauer der Larvalentwicklung (Campodónico und Guzman 1981; Comoglio und Vinuesa 1991), die Dauer der Wachstumsphase, bis die Tiere befishet werden können (8 Jahre, Lovrich und Vinuesa 1995) oder auch der Befall von Parasiten oder Kommensalen (Balbontin *et al.* 1979; Vinuesa 1989). Die genaue Kenntnis der Reproduktionsbiologie dieser Art soll dabei helfen, die Fangquoten so festzulegen, daß trotz maximalen Ertrags eine stabile Population gewährleistet bleibt.

Die beiden Garnelenarten *Chorismus antarcticus* und *Notocrangon antarcticus* sind zirkum-antarktisch verbreitet (-1.9-4 °C; LEVITUS 94) und werden auch nördlich der antarktischen Polarfront bis in die Magellanregion gefunden (Retamal 1981). Beide Arten leben als benthische Räuber, dominieren häufig die Fauna des Benthos (Gutt *et al.* 1991) und zeigen eine Tiefenzonierung. *Chorismus antarcticus* findet in geringerer Tiefe (155-782 m) seine größte Verbreitung, *Notocrangon antarcticus* ist dominant in Tiefen von 227-831 m vertreten (Arntz *et al.* 1994). *Chorismus antarcticus* ist ein protandrischer Zwitter, der mit etwa 10 mm Carapaxlänge vom männlichen zum weiblichen Geschlecht wechselt (Maxwell 1977). Näheres zur Reproduktionsbiologie beider Arten ist in der Diskussion (4.3.) erläutert.

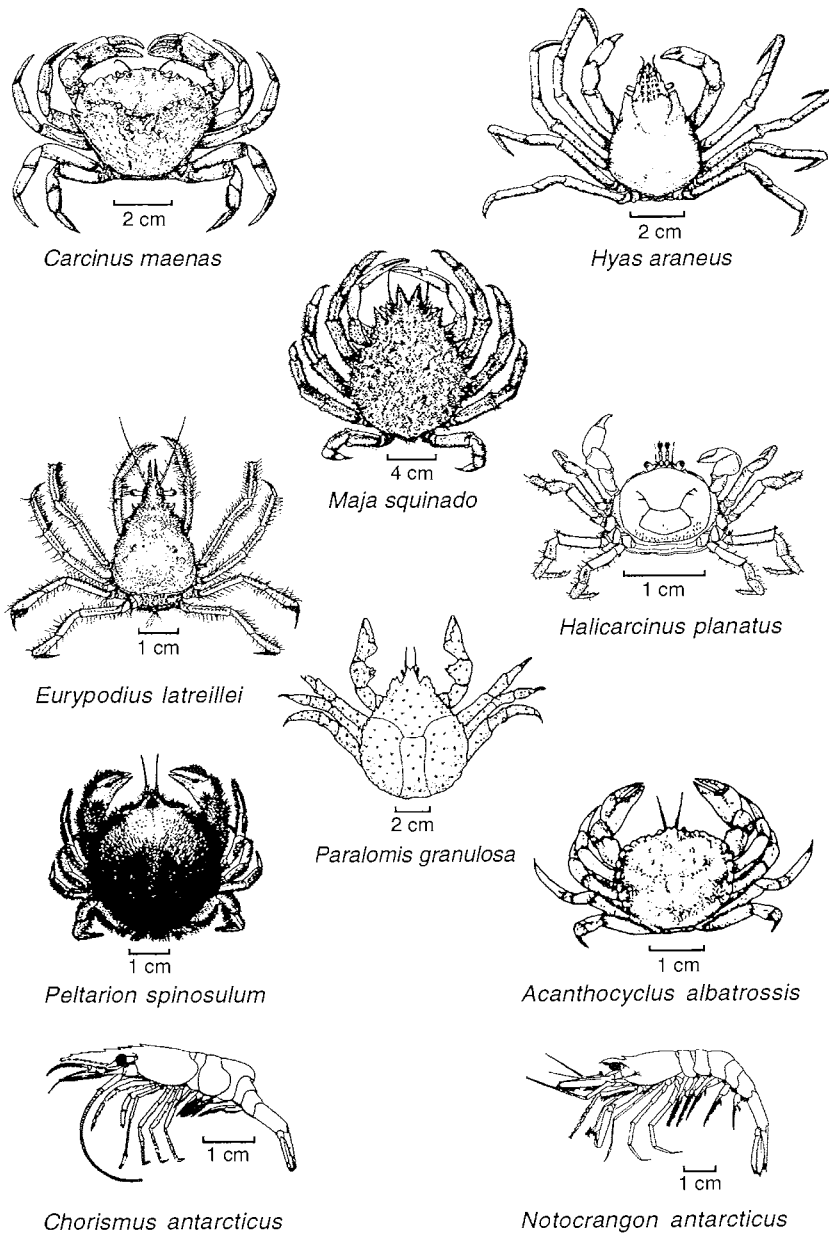


Abbildung 1: Zusammenstellung der in dieser Arbeit verwendeten Arten decapoder Krebse (Grafiken von *C. maenas*, *H. araneus* und *M. squinado* aus Christiansen 1969, *E. latreillei*, *H. planatus*, *P. spinosulum*, *A. albatrossis*, *P. granulosa*, *C. antarcticus* und *N. antarcticus* aus Retamal 1981).

Unterschiede in Ökologie und Reproduktionsbiologie zwischen den natanten Garnelen der Antarktis und den dort nicht vorkommenden Reptantia sind auf die Problematik der unterschiedlichen Verbreitung hin gut untersucht (z.B. Clarke 1979; Maxwell und Ralph 1985; Clarke 1985; Gorny *et al.* 1992; Arntz *et al.* 1994). Antarktische Natantia können demnach mit ihren wenigen großen dotterreichen Eiern, langsamer Embryonalentwicklung und langsamerem Wachstum tendenziell als K-Strategen klassifiziert werden. Im Vergleich hierzu sind subantarktische Reptantia tendenziell als r-Strategen anzusehen (viele kleine dotterarme Eier, schnellere Embryonalentwicklung schnelleres Wachstum). Diese Unterschiede alleine können die Abwesenheit der Reptantia in der Antarktis jedoch nicht erklären (Arntz *et al.* 1994). In der vorliegenden Arbeit wurde daher untersucht, ob die extrem niedrigen Temperaturen des antarktischen Schelfs (im Weddellmeer konstant $-1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, Seabrooke *et al.* 1971; Arntz *et al.* 1992) die Verbreitung beeinflussen, und ob Unterschiede in der Ionenregulation zwischen den beiden decapoden Gruppen Reptantia und Natantia zu einer Erklärung beitragen können.

1.3. Temperaturanpassung

Die verwendeten Arten decken ein breites Temperatur- und Lebensraumspektrum brachyurer Krebse bis an den Rand der Antarktis ab. Temperatur beeinflusst den Stoffwechsel von poikilothermen Tieren, indem eine Temperaturerhöhung um $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ den Stoffwechsel, wie mit dem Q_{10} -Modell beschrieben, meistens um den Faktor 2 bis 4 steigert (Krogh 1914). Tiere, die Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, müssen Mechanismen besitzen, um damit verbundene Folgen zu tolerieren oder zu kompensieren. Neben der Ausbildung verschiedener temperaturabhängiger Enzym-Isoformen, wie z.B. die der Cytochrom-c-Oxidase bei *Carassius auratus* (Hazel und Prosser 1974) und Aalmuttern, *Zoarces viviparus* (Hardewig *et al.* 1999) ändert sich auch die Membranfluidität (Übersichtsartikel bei Hochachka und Somero 1980; Cossins und Bowler 1987; Prosser 1991). Eine weitere Möglichkeit ist die Anpassung der aeroben mitochondrialen Kapazität durch Variieren der Mitochondriendichte. Beschrieben ist dies im latitudinalen Gradienten für *Arenicola marina* (Sommer und Pörtner 1999) und für perciforme Fische (Johnston *et al.* 1997). Auch die Anpassung der aeroben Kapazität einzelner Mitochondrien durch Zu- oder Abnahme des nicht-ATP-bildenden Protonenflusses durch "proton leaks" der inneren Mitochondrienmembran wird diskutiert (Pörtner *et al.* 1999a). Weitere Schutzmechanismen wie Hitzeschockproteine, die Proteinstrukturen stabilisieren (Lindquist 1981), und Gefrierschutzproteine, die ein Einfrieren der Körperflüssigkeiten verhindern oder auf den Extrazellulärraum beschränken (DeVries 1970), können bei extremen Temperaturen notwendig werden. Diese Mechanismen sind bei verschiedenen Arten bzw. Populationen jeweils unterschiedlich ausgeprägt. Derjenige Mechanismus, der bei Temperaturänderungen zuerst an seine Grenzen stößt, setzt somit Extremwerte fest, zwischen denen die Tiere überleben können. Systemphysiologische Messungen helfen die beteiligten Mechanismen zu identifizieren, ohne jeden einzelnen Prozeß

separat untersuchen zu müssen. So konnten z.B. Nakamura *et al.* (1994) an der japanischen Languste *Panulirus japonicus* signifikante Unterschiede zwischen Sommer- und Wintertieren in der Herzfrequenz bei gleicher Temperatur und unterschiedliche Q_{10} -Werte während einer Abnahme der Temperatur messen. Die Autoren vermuten als Grund für die Unterschiede eine Temperaturanpassung der Herzschrittmacher-Neurone. Untersuchungen wie diese erfolgten bisher meist im physiologischen Temperaturbereich, weshalb die Identifizierung der limitierenden Faktoren an den Extremwerten erschwert ist.

Die Begrenzung des Temperaturbereichs, in dem Überleben möglich ist, konnte für einige marine Evertibraten durch kritische Temperaturen beschrieben werden, oberhalb bzw. unterhalb derer aerober Stoffwechsel nicht mehr möglich ist und anaerobe Endprodukte akkumulieren. Durch unzureichende Ventilation oder Verteilung des aufgenommenen Sauerstoffs in den Tieren entsteht ein Sauerstoffdefizit an den Mitochondrien, und der Metabolismus muß auf Anaerobiose umgestellt werden. Hatten die Tiere keine Möglichkeit, diesen kritischen Temperaturen auszuweichen oder sie durch Anpassung zu verschieben, starben sie in Folge (Tabelle 2, Publikation IV). Die Anpassung an wärmere oder kältere Temperaturen bedingt eine Veränderung der aeroben Kapazität der Mitochondrien (siehe oben).

Tabelle 2: Obere und untere kritische Temperaturen mariner Evertibraten. *L. uva*, *N. concinna*, *L. elliptica*, *P. charcoti* und *L. marionensis* sind antarktische Arten. *S. nudus*, *A. marina* und *L. brevis* hingegen kommen aus borealen Breiten. Nur für *A. marina* ist sowohl die obere, als auch die untere kritische Temperatur beschrieben.

Art	Tc (°C)		Parameter	Quelle
	untere	obere		
<i>Liothyrella uva</i> (Brachiopode)		4.5	Letalität	Peck 1989, 1998
<i>Nacella concinna</i> (Napfschnecke)		9	Letalität	Peck 1989
<i>Laternula elliptica</i> (Muschel)		9	Herzfrequenz, O ₂ -Verbrauch	L. Peck, I. Hardewig, H.O. Pörtner, unveröffentlicht
<i>Sipunculus nudus</i> (Sipunculide)	0 - 4		Acetat, Succinat, Propionat	Zielinski & Pörtner 1996
<i>Arenicola marina</i> (Polychaet)	5	20	Acetat, Propionat	Sommer <i>et al.</i> 1997
<i>Pareledone charcoti</i> (Oktopode)		8 - 10	Octopin	Pörtner & Zielinski 1999
<i>Lolliguncula brevis</i> (Kalmar)		26 - 31	Octopin	Pörtner & Zielinski 1999
<i>Limopsis marionensis</i> (Muschel)		2 - 4	Succinat, Acetat	Pörtner <i>et al.</i> 1999b

1.4. Ionenregulation

Mg^{2+} ist das am stärksten regulierte Ion in der Hämolymphe sehr vieler Crustaceen, die für andere Ionen in der Regel nahezu isoionisch zu Meerwasser ist (Robertson 1960; Mantel und Farmer 1983). Da es hier offensichtlich Unterschiede zwischen den Reptantia und den Natantia gibt (siehe unten), soll zunächst die Ionenregulation der Crustaceen allgemein kurz betrachtet werden. Die Ionen- und Osmoregulation erfolgt über aktive Prozesse hauptsächlich an den Kiemen und in der Antennendrüse (Mantel und Farmer 1983; Graszynski und Bigalke 1986; Siebers *et al.* 1986). An den Kiemen werden vor allem Na^+ und Cl^- reguliert, die den größten Anteil an der Osmoregulation haben. Zur Regulation von Na^+ besitzen Krebse zwei verschiedene Transporterproteine. Beschrieben sind sowohl ein elektrogener $2Na^+/1H^+$ - als auch ein elektroneutraler $1Na^+/1H^+$ -Antiport. Cl^- wird über einen Cl^-/HCO_3^- -Antiport und auch als $2Cl^-$ mit $1Na^+$ und $1K^+$ im Symport transportiert. Der Ca^{2+} -Regulation kommt vor allem während der Häutungsphasen besondere Bedeutung zu, da vor der Häutung Ca^{2+} aus dem Carapax gelöst und in der Hämolymphe transportiert wird. Die Speicherung des Ca^{2+} erfolgt in Epithelzellen des Hepatopankreas in Verbindung mit SO_4^{2-} und PO_4^{2-} bei vielen Brachyura oder bei den Astacidea und einigen Landkrabben als Gastrolithen zwischen der Epidermis und der Kutikula des Magens. Die neugebildete weiche Haut wird durch anschließende Kalzifizierung wieder gehärtet, wozu das eingelagerte Ca^{2+} verwendet wird. Für den Transport von Ca^{2+} durch die entsprechenden Zellmembranen besitzen Crustaceen sowohl einen ATP-abhängigen Ca^{2+} -Transport, als auch einen $1Ca^{2+}/3Na^+$ Antiporter (Übersichtsartikel zur Ionenregulation bei Mantel und Farmer 1983 und Ahearn *et al.* 1999). Die Konzentration von Mg^{2+} in der Hämolymphe wird mit Hilfe der Antennendrüse reguliert. Mg^{2+} wird mit anderen meist organischen Exkretionsprodukten im Harn über den Nephroporus an der Antennenbasis ausgeschieden, aber auch wieder aus dem Urin reabsorbiert (Roesijadi *et al.* 1979; Holliday 1980; Holliday und Miller 1984). Wahrscheinlich regulieren einige Arten die Effektivität der Magnesiumexkretion mit dem Medulla-terminalis-X-Organ im Augenstiel über Neurohormone. Hier scheint es Unterschiede zwischen Reptantia und Natantia zu geben, denn die Entfernung des Augenstiels zeigt bei natanten Garnelen einen deutlichen Einfluß auf die Magnesiumexkretion, der bei brachyuren Krebsen nicht auftritt (Holliday 1980). Der zelluläre und molekulare Mechanismus des Magnesiumtransports ist immer noch unklar, so daß Ahearn *et al.* (1999) in ihrem aktuellen Übersichtsartikel über Ionentransportmechanismen bei Crustaceen den Magnesiumtransport mangels entsprechender Daten (G. A. Ahearn, persönliche Mitteilung) nicht erwähnen. Die hierzu an verschiedenen Evertibraten und Fischen durchgeführten Untersuchungen führten bisher zur Postulierung eines ATP-verbrauchenden elektrogenen Antiports mit Na^+ , der noch nicht genauer spezifiziert ist. (Übersichtsartikel bei Bijvelds *et al.* 1998).

1.5. Einfluß von Mg^{2+}

Eine Korrelation zwischen der Mg^{2+} -Konzentration in der Hämolymphe ($[Mg^{2+}]_{HL}$) und der Aktivität verschiedener Evertibraten ist schon mehrfach beschrieben, wobei erhöhte $[Mg^{2+}]_{HL}$ immer mit niedrigerer Aktivität der Tiere einhergehen (Robertson 1953; Kayser 1961; Walters und Uglow 1981; Spicer *et al.* 1994; Publikation I, II und III). Mg^{2+} wirkt allgemein als starkes Anästhetikum (Pantin 1946), und entsprechend sind reptante Arten wie *Dromia vulgaris*, *Lithodes maja* und *Maja squinado* mit $[Mg^{2+}]_{HL}$ von 38-54 $mmol \cdot l^{-1}$ als "living in a semi-narcotized state" beschrieben (Robertson 1953). Die meisten reptanten Decapoden regulieren die $[Mg^{2+}]_{HL}$ auf 30-50 $mmol \cdot l^{-1}$, während natante Garnelen $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Werte von 6-15 $mmol \cdot l^{-1}$ aufweisen (Walters und Uglow 1981; Mantel und Farmer 1983; Tentori und Lockwood 1990; Publikation I und II; Tabelle 1). Eine der wenigen Ausnahmen ist die an Hydrothermalquellen endemische Tiefseegarnele *Rimicaris exoculata* mit etwa 40 $mmol \cdot l^{-1}$ $[Mg^{2+}]_{HL}$ (F. Chausson, persönliche Mitteilung). Unter Berücksichtigung der Beobachtung, daß die Wirkung von verschiedenen Anästhetika wie Halotan, Enfluran und Ethanol, sowie auch erhöhter $[Mg^{2+}]_{HL}$ bei niedrigen Temperaturen zunimmt (McKenzie *et al.* 1992; Lagerspetz und Tiiska 1996), wurde postuliert, daß die Kombination von hoher $[Mg^{2+}]_{HL}$ und niedriger Temperatur die Aktivität der Tiere stark reduziert und die zum Überleben notwendige Aktivität minimiert. (Publikation I). Der bei niedrigen Temperaturen erhöhte passive Einstrom von Mg^{2+} (Campbell und Jones 1989; Ramirez de la Isla Hernandez und Taylor 1985; Sartoris und Pörtner 1997) kann diesen Effekt noch weiter verstärken.

1.6. Ziel der Arbeit:

Sowohl die in der Antarktis verbreiteten natanten Garnelen als auch die dort nicht verbreiteten reptanten Decapoden müssen an die jeweiligen Temperaturen ihres Lebensraums angepaßt sein. Da sowohl die Temperatur als auch die $[Mg^{2+}]_{HL}$ der Krebse einen Einfluß auf die Aktivität haben, ist es nahe liegend, beide Parameter zusammen zu untersuchen. Mit der vorliegenden Arbeit sollten die folgenden Fragen geklärt werden:

- Können für brachyure Krebse Grenzen der Kältetoleranz definiert werden, und wenn ja, welches sind hierfür die geeigneten Parameter?
- Sind diese Toleranzgrenzen durch Reduktion der $[Mg^{2+}]_{HL}$ zu verschieben?
- Welchen Einfluß haben solche Toleranzgrenzen, ggf. in Abhängigkeit von der $[Mg^{2+}]_{HL}$, auf die Verbreitung der Decapoda in der Antarktis?

2. Material und Methoden

Die in dieser Arbeit verwendeten Methoden werden in der folgenden Übersicht kurz vorgestellt. Eine genauere Beschreibung erfolgte bereits in den einzelnen Publikationen.

2.1. Tiere

Neun Arten decapoder Krebse (Abbildung 1) wurden für die durchgeführten Experimente verwendet:

Acanthocycclus albatrossis und *Halicarcinus planatus*: Die Tiere wurden von Hand im Gezeitenbereich von Bahía Laredo und am Seno Otway nahe Punta Arenas, Chile, gesammelt.

Carcinus maenas und *Hyas araneus*: Die bei Helgoland gefangenen Strandkrabben und Seespinnen wurden von der Biologischen Anstalt Helgoland bezogen.

Eurypodius latrellei und *Peltarion spinosulum*: Ein Teil der Tiere wurde 1994 während der "Joint Chilean-German-Italian Magellan Victor Hensen Campaign" in der Magellan Strasse mit Agassiz-Trawls gefangen (Arntz *et al.* 1996) und an Bord von "FS Victor Hensen" nach Bremerhaven transportiert. Ein weiterer Teil der verwendeten Tiere wurde 1997 durch Tauchen und mit einer vom Schlauchboot aus betriebenen Dredge in Bahía Laredo gesammelt und für Versuche am Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes in Punta Arenas, Chile, verwendet bzw. per Luftfracht nach Bremerhaven transportiert.

Maja squinado: Diese Tiere wurden von der Station Biologique de Roscoff, Frankreich, und von einem kommerziellen Händler (Viviers de Roscoff) bezogen und für Versuche an der Station Biologique de Roscoff verwendet, bzw. nach Bremerhaven transportiert.

Chorismus antarcticus und *Notocrangon antarcticus*: Von diesen während der Polarsternexpedition ANT XV/3 im Weddellmeer und nahe der antarktischen Halbinsel gefangenen Garnelen wurden Hämolympfproben zur $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Messung verwendet.

Paralomis granulosa: Die eiertragenden Weibchen wurden mit Hilfe von G. Lovrich (CADIC, Ushuaia) in Fallen im Beagle-Kanal bei Ushuaia, Argentinien, gefangen und per Luftfracht nach Bremerhaven transportiert.

Alle Tiere wurden in belüftetem natürlichem Seewasser bei 5 oder 12 °C und 32 ‰ Salinität gehältert. Die Fütterung erfolgte ein- bis zweimal pro Woche mit Muschelfleisch (*Mytilus edulis*, *Mytilus* sp.), lebenden Garnelen (*Crangon crangon*) oder Dorschstücken (*Gadus morhua*).

2.2. Inkubation bei verschiedenen Magnesiumkonzentrationen

Die experimentelle Veränderung der $[Mg^{2+}]_{HL}$ erfolgte durch mindestens dreitägige Inkubation der Tiere in künstlichem Seewasser mit reduzierter Mg^{2+} -Konzentration (Aquarium Systems, Sarrebourg, Frankreich, Ionenzusammensetzung in $mmol \cdot l^{-1}$: Na^+ 487, K^+ 10, Ca^{2+} 10, Cl^- 490, SO_4^{2-} 27, Mg^{2+} 6 bis 15, pH 8.0). Zur Kontrolle wurden den Tieren jeweils etwa 50 μl Hämolymphe an der Coxamembran des letzten Laufbeines entnommen und die $[Mg^{2+}]_{HL}$ photometrisch (Merckotest Magnesium, Merck, Darmstadt) bestimmt.

2.3. Sauerstoffverbrauch

Der Sauerstoffverbrauch wurde für *Carcinus maenas*, *Eurypodius latreillei*, *Peltarion spinosulum* und *Hyas araneus* bei Temperaturen zwischen -1 und 12 °C in einen Durchflußrespirometer nach DeWachter *et al.* (1997) gemessen. Wegen des geringen Sauerstoffverbrauchs der sehr kleinen Arten *Halicarcinus planatus* und *Acanthocycclus albatrossis* wurde für diese ein *Stop-Flow*-Respirometer konstruiert, bei dem vier Kammern über Ventile abwechselnd vom offenen zum geschlossenen Kreislauf mit einer polarographischen Sauerstoffelektrode umgeschaltet werden können. Die Messung des Sauerstoffverbrauchs der Eier von *Maja squinado* und *Paralomis granulosa* erfolgte mit polarographischen Elektroden in kleinen temperierten Kammern im geschlossenen System. Die ermittelten Werte wurden unter Berücksichtigung der Löslichkeit von Sauerstoff bei unterschiedlichen Temperaturen in $nmol \cdot min^{-1} \cdot g$ Frischgewicht⁻¹ umgerechnet.

2.4. Herz- und Atemfrequenz

Für die Messung der Herz- und Atemfrequenz wurde in Zusammenarbeit mit der Firma isiTEC, Bremerhaven, ein photoelektrischer Plethysmograph nach der Idee von Depledge (1984) entwickelt. Die Sensoren wurden zur Herzfrequenzmessung direkt über dem Herz auf dem Carapax der Tiere mit Dentalwachs befestigt. Gemessen wurde hierbei die durch den Herzschlag sich ändernde Reflektion des eingestrahlteten Infrarotlichts. Bei *Maja squinado* konnten diese Sensoren wegen der Größe der Tiere auch zur Ventilationsfrequenzmessung verwendet werden. Die Sensoren wurden hierfür unterhalb des Scaphognathiten befestigt, der den Atemwasserstrom in der Kiemenhöhle erzeugt. Ventilationsmessungen mit den kleineren Arten zeigten hier nur selten auswertbare Signale.

2.5. Hämolympffluß, Herz-Schlag- und Herz-Minuten-Volumen

Das Herz-Minuten-Volumen von Krebsen konnte lange Zeit aufgrund des offenen Herz-Kreislaufsystems nur indirekt berechnet bzw. gemessen werden (Fick'sches Prinzip und "thermodilution technique", Burnett *et al.* 1981; McMahon und Wilkens 1983). Erst die Verwendung eines Ultraschall-Dopplers (545C-4, University of Iowa, USA) erlaubte die *on-line*-Messung des Hämolympfflusses durch alle das Herz verlassenden Arterien (Airriess *et al.* 1994). Hierzu wurden die piezoelektrischen Kristalle der Dopplersensoren für

die Messung der lateralen und der anterioren Arterien über den Gefäßen auf dem Carapax mit Dentalwachs fixiert. Für die außerhalb der Reichweite des Dopplersignals (ca. 1 cm) liegende sternale und hepatische Arterie mußten diese Sensoren invasiv mit Hilfe von Katheterschlauch zu den Arterien herangeführt werden. Die dadurch vor allem an der Mitteldarmdrüse entstandenen Verletzungen waren gering und alle Tiere überlebten die durchgeführten Eingriffe. Die Umrechnung der analogen Signale in Hämolympffluß erfolgte mit den später an Gefäßausgüssen mit Batsons No. 17 Polymer (Polysciences, USA) bestimmten Arterienmessern (anterior: 1.0 ± 0.1 mm, lateral: 1.2 ± 0.1 mm, sternal: 2.3 ± 0.1 mm, hepatisch: 1.1 ± 0.1 mm) und der Dopplergleichung ($V = (Fd \cdot C) / (2 \cdot Fo \cdot \cos \alpha)$; V = Geschwindigkeit des Blutes in mm/s; Fd = Dopplerfrequenz-Verschiebung in kHz; C = Schallgeschwindigkeit in Blut, 1.565.000 mm/s; Fo = Transmitterfrequenz, 20.000 kHz; α = Winkel zwischen Schallquelle und Geschwindigkeitsvektor, 45°). Eine Summierung des Flusses durch alle Gefäße führte zum Herz-Minuten-Volumen, dessen Division durch die gleichzeitig gemessene Herzfrequenz zum Herz-Schlag-Volumen. Alle Werte wurden wegen der unterschiedlichen Größe der Tiere (376 ± 86 g) auf $\text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ bzw. $\text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{Herzschlag}^{-1}$ normalisiert.

2.6. Sauerstoffpartialdruck in der Hämolymphe

Die Implantation faseroptischer Sauerstoffsensoren in den Pericardialsinus von *Maja squinado* ermöglichte zum ersten Mal die *on-line*-Messung des arteriellen Hämolympf PO_2 in nicht fixierten Krebsen. Die kalibrierten Optoden wurden mit Hilfe einer Glaskapillare durch ein Loch im Carapax direkt hinter dem Herz im Pericardialsinus mit Dentalwachs fixiert und somit von arterieller Hämolymphe umspült. Die präparierten Tiere waren durch die Optoden in ihrer Beweglichkeit kaum eingeschränkt. Zur Temperaturkorrektur der gemessenen Werte wurden mit den verschiedenen Optoden Eichgeraden für den 100% Wert in O_2 -gesättigtem Seewasser und für den 0% Wert in O_2 -freier Ascorbinsäure bei Temperaturen zwischen 0 und 40°C erstellt. Die Signaländerung verläuft wegen der Eigenschaften des sauerstoffsensitiven Fluorophors linear mit der Temperatur (Klimant *et al.* 1997), wodurch eine Temperaturkorrektur ausgehend von den bei 12°C ermittelten Kalibrierwerten möglich war. Die angezeigten Meßwerte (in Volt) wurden über ein MacLab System (AD Instruments, Australien) aufgezeichnet und in Sauerstoffpartialdruck umgerechnet.

2.7. Aktivität

Die Erfassung der spontanen Laufaktivität bei *Eurypodius latrellei* erfolgte durch Videoüberwachung der Tiere in verschiedenen Aquarienbecken. Als Maß diente ein 4×4 cm großes Raster am Boden, wobei gezählt wurde, wieviele Quadrate die Tiere pro Zeit passierten. Die Messungen erfolgten bei vier verschiedenen Temperaturen (10 , 2.5 , 1 und -1°C) und drei $[\text{Mg}^{2+}]_{\text{HL}}$ (50 , 30 und $15 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$).

Die erzwungene Aktivität bei *Eurypodius latreillei*, *Hyas araneus* und *Halicarcinus planatus* wurde als die Zeit ermittelt, die die Tiere benötigten, wieder zurück auf die Beine zu kommen, nachdem sie auf den Rücken gedreht wurden. Dieser Versuch war mit *Maja squinado*, *Peltarion spinosulum* oder *Acanthocyclus albatrossis* nicht möglich, da sich diese Tiere nicht wieder sofort auf die Beine drehen, sondern unterschiedlich lange auf dem Carapax liegen bleiben.

2.8. Anaerobe Endprodukte und Laktat-Dehydrogenase-Aktivität

Das Hauptendprodukt des anaeroben Stoffwechsels bei Krebsen ist L-Laktat (Gäde 1983; Albert und Ellington 1985; Gäde und Meinardus-Hager 1986; Spicer *et al.* 1990a), zusätzlich bilden einige Arten bei Hypoxie auch geringe Mengen Succinat (Zebe 1982; Albert und Ellington 1985; Gäde und Meinardus-Hager 1986; Hervant *et al.* 1995; Jahn *et al.* 1996). Bei verschiedenen Temperaturen wurde Laktat in der Hämolymphe von *Eurypodius latreillei* und Laktat sowie Succinat in der Hämolymphe, der Beinmuskulatur, dem Herz und im Hepatopankreas von *Maja squinado* gemessen. Den Tieren wurden hierzu nach der Temperaturinkubation Hämolymphe- bzw. Gewebeprobe entnommen und sofort in flüssigem Stickstoff eingefroren. Der Aufschluß der Gewebe erfolgte mit einem Mörser in flüssigem Stickstoff und anschließender Proteinfällung mit $0.6 \text{ mol} \cdot \text{l}^{-1}$ Perchlorsäure. Nach der Neutralisierung mit $5 \text{ mol} \cdot \text{l}^{-1}$ KOH und dem Abzentrifugieren des ausgefallenen KClO_4 erfolgte die L-Laktat- und Succinat-Bestimmung mit photometrischen Standardmethoden nach Bergmeyer (1985).

Die Enzymaktivität der Laktat-Dehydrogenase (LDH) wurde in Gewebeprobe der Beinmuskulatur verschiedener Krebse gemessen. Das Muskelgewebe wurde nach der Präparation sofort in flüssigem Stickstoff mit einem Mörser aufgeschlossen, in Homogenisationspuffer (Triethanolamin $50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, EDTA $1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, MgCl_2 $2 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, Mercaptoethanol $30 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, pH 7.4) überführt und anschließend mit einem Ultraturax homogenisiert. Nach Zentrifugation (20 min bei 20.000 g erfolgte die LDH-Aktivitätsbestimmung im Überstand photometrisch bei verschiedenen Temperaturen nach Bergmeyer (1985).

2.9. Kernspintomographie

Zur nichtinvasiven Messung des Hämolympfflusses bei *Maja squinado* wurde eine flußgewichtete bildgebende NMR-Methode angewendet. Die Tiere wurden hierfür in einer 5 l großen Plexigaskammer über eine Schiene am Carapax mit Dentalwachs fixiert, um Bewegungsartefakte zu vermeiden. Die Kammer wurde im Zentrum des Magneten plziert und kontinuierlich mit belüftetem Seewasser (1.5 l/min) aus einem temperierten Reservoir (50 l , Temperatur zwischen 0 und $30 \text{ }^\circ\text{C}$) durchströmt. Die Temperatur in der Kammer wurde mit einem faseroptischen Thermometer (Luxtron) kontinuierlich kontrolliert. Die Position des Tieres wurde im NMR-Tomographen (Bruker Biospec 4.7 T) mittels Gradienten-Echo-Bildern in allen drei Raumrichtungen

optimiert. Die Signalaufnahme erfolgte über einen ^1H -Zylinder-Resonator (20 cm Durchmesser), der auf die hohe Leitfähigkeit von Meerwasser abgestimmt war. Flußsensitive Bilder in axialer und coronaler Richtung wurden mit einer T_1 -gewichteten Gradienten-Echo-Sequenz aufgenommen (Parameter: Bildmatrix 256*192, Repititionszeit 100 ms, Echozeit 12 ms, sichtbares Feld 12 x 12 cm, Anregungswinkel 80°, Schichtdicke 2.2 mm, Aufnahmezeit 1.5 min für jeweils 6 Schichten). Während der Messungen wurde der Wasserfluß durch die Kammer gestoppt um das flußgewichtete Signal von Seewasser außerhalb der Tiere zu reduzieren.

2.10. Statistik

Unterschiede wurden mit der Varianzanalyse (ANOVA, Abacus concepts 1991) und anschließend dem Students-Newman-Keuls-Test (Signifikanzniveau 95 %) bzw. der Covarianzanalyse (ANCOVA, Abacus concepts 1991) auf Signifikanz getestet. Lagen plötzliche Änderungen im Verlauf der Daten vor, wurde mit einem Q-BASIC Programm zur Identifizierung kritischer Punkte (Yeager und Ultsch 1989; Nickerson *et al.* 1989) die beiden besten linearen Regressionen und deren Schnittpunkt errechnet. Die statistische Signifikanz der beiden Regressionen wurde mit ANCOVA (siehe oben) getestet. Die Daten sind als arithmetische Mittel \pm Standardabweichung angegeben. Das Herzschlag- und Herz-Minuten-Volumen wurde aus Mittelwerten des Hämolympflusses durch die einzelnen Arterien und einer mittleren Herzfrequenz errechnet. Die Standardabweichungen hierzu ergaben sich mit der Gauß-Fehlerfortpflanzung (Kreyszig 1973).

3. Publikationen

Liste der beabsichtigten Publikationen und Erklärung über den von mir geleisteten Anteil

Publikation I

F.J. Sartoris, M. Frederich , H.O. Pörtner. Life in cold oceans: activity constrained by extracellular magnesium?

Die dieser Theorie zugrunde liegende Idee stammt vom Erstautor. Sie wurde mit gemeinsam durchgeführten Experimenten (siehe Publikation II) überprüft und erweitert. Das Manuskript wurde vom Erstautor geschrieben und von mir und dem Drittautor überarbeitet.

Publikation II

M. Frederich, F.J. Sartoris, W.E. Arntz, H.O. Pörtner. Haemolymph magnesium regulation in decapod crustaceans: physiological correlates and ecological consequences in polar areas.

Der experimentelle Ansatz entstand in Zusammenarbeit mit dem Zweitautor (siehe Publikation I). Die Experimente wurden zum Teil von mir alleine, aber zum Teil auch zusammen mit dem Zweitautor durchgeführt. Das Manuskript wurde von mir geschrieben und mit dem Zweit-, Dritt- und Viertautor überarbeitet.

Publikation III

M. Frederich, B. DeWachter, Franz Josef Sartoris, H.O. Pörtner. Thermal tolerance and the regulation of cardiac performance and haemolymph distribution in *Maja squinado* (Crustacea: Decapoda).

Der diesen Experimenten zugrunde liegende Ansatz entstand in Zusammenarbeit mit dem Viertautor. Die Experimente wurden nach Einführung in die Methode durch den Zweitautor von mir geplant und durchgeführt. Das Manuskript wurde von mir geschrieben und mit dem Zweit- und Viertautor überarbeitet.

Publikation IV

M. Frederich, H.O. Pörtner. Cardiac and ventilatory performance at critical temperatures in the spider crab, *Maja squinado* (Decapoda).

Die Idee der Versuche entstand in Zusammenarbeit mit dem Zweitautor. Die Experimente wurden von mir geplant und durchgeführt. Das Manuskript habe ich geschrieben und mit dem Coautor überarbeitet.

**Crustacean life in cold oceans: activity and distribution
constrained by extracellular magnesium?**

By F. J. SARTORIS*, M. FREDERICH and H. O. PÖRTNER

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Postfach 120161,
Columbusstraße, D-27568 Bremerhaven (FRG).

Running Head: Extracellular Mg²⁺ and the lower thermal limits of crustaceans

Key words: Mg²⁺, anaesthetics, polar regions, activity, thermal limits,
crustacea, molluscs, cephalopoda, geographical distribution

* To whom correspondence and reprint requests should be sent.
Sartoris F. J., Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung,
Columbusstraße, 27568 Bremerhaven, Germany
Tel.: 0471 4831 312
FAX: 0471 4831 149
EMail: fsartoris@awi-bremerhaven.de

Abstract

In the extremely cold waters of the Antarctic shelf, where temperature ranges between 0 and -1.9 °C with only little seasonal variation, crustaceans with low extracellular magnesium levels ($[Mg^{2+}]_e$) like the natant decapoda, amphipoda and isopoda dominate in the crustacean fauna. Crustaceans with high levels of extracellular Mg^{2+} like the reptant decapoda are absent. In this paper we summarize evidence that the capacity to regulate extracellular magnesium concentrations is likely to be crucial in determining the lower thermal limits of decapod crustaceans. The mechanisms of magnesium extrusion are more potent in the natantia. Activity levels in decapod crustaceans are related to $[Mg^{2+}]_e$ since extracellular magnesium is a calcium channel blocker and inhibits transmitter release at the neuromuscular junction. $[Mg^{2+}]_e$ increases with falling temperatures in most crustaceans and, in addition, available evidence suggests that the anaesthetic potency of magnesium increases with decreasing temperature. Critical temperature thresholds are found just above 0 °C in reptant decapods. We therefore propose that the biogeography of marine crustaceans in cold oceans is related to the combined effects of $[Mg^{2+}]_e$ and low temperature.

Introduction

The particularly marked temperature gradient from the low latitudes towards Antarctic waters developed with the opening of the Drake Passage in the Oligocene (25-30 Ma B.P.) and is a consequence of the formation of the polar front. Temperatures in surface and bottom waters of the Antarctic are very low, between 2 (summer surface temperature) and -1.9 °C with only minor seasonal variations. Owing to the absence of a distinct temperature seasonality organisms have to deal with very low temperatures during their whole life cycle including periods of moulting and hatching, the release of larvae and larval development. In boreal seas these life stages often depend on warmer summer temperatures while during winter lowering of the metabolic rate may result in dormancy (Morritt, 1989; Spicer *et al.*, 1990; Thebault & Raffin, 1991). The Antarctic fauna is rich in biomass despite low temperatures and the sometimes expressed seasonality of food availability. Species diversity is generally high and characterised by a high level of endemism (Clarke & Crame, 1989, Clarke, 1990, Brey *et al.*, 1994). However, there are a few groups with a markedly reduced diversity such as decapod crustaceans (Yaldwyn, 1965), teleost fishes (Eastman & Grande, 1989) gastropods and bivalve molluscs (Stehli *et al.*, 1967). The reasons for the low diversity of these phyla are unclear although there are a few hypotheses on this topic (see below). First of all one could assume that temperature itself is responsible for the observed phenomenon. This is supported by the fossil record of the Antarctic which shows that during warmer periods fishes and decapod crustaceans have been quite diverse (Feldmann & Tshudy, 1989). Furthermore, the disappearance of the reptant decapod crustacea coincides with the temperature decrease in the Tertiary. However, Clarke & Crame (1989) and Clarke (1990) stated that the decline in temperature during the Cenozoic "has not presented severe evolutionary problems". In fact, Clarke (1983) and Clarke (1990) presented the hypothesis that cost of maintenance

is lower in polar organisms allowing for higher growth efficiencies and reflecting a distinct energetic advantage over warmer water forms. This theory is mainly based on the fact that standard metabolic rate (usually measured as oxygen consumption in unstressed resting animals) rises exponentially with temperature. Clarke (1987) suggested that basal metabolism largely represents energy that is ecologically wasted in the sense that it cannot be used for growth, activity or reproduction. Therefore, ecological growth efficiencies should be higher in polar waters. However, if living conditions are favourable, the question arises why there is a decline in diversity in some groups. This strongly indicates that there must be limitations to life in the cold.

Currently we cannot explain why some taxa can deal with very low temperatures and others cannot. There appears to be no theory which conclusively and comprehensively explains why the modern Antarctic fauna could overcome these constraints and why the missing groups could not. This review tries to give an answer for one group, the decapod crustaceans, by looking at one specific issue, the relevance of magnesium regulation in relation to temperature. It attempts to evaluate this explanation in comparison to alternative hypotheses available in the literature.

Alternative hypotheses

The isolating barrier of the polar front

It is not questionable that the species composition differs between the regions north and south of the polar front. This is not surprising considering the large temperature gradient maintained by the circumpolar current. However, this barrier is not invincible for reptant decapod crustaceans since in 1995 stone crabs (*Lithodes murrayi*) were found close to the Antarctic continent at 68°51'S (Klages *et al.*, 1995). The authors raised the question whether lithodids are really absent from the Antarctic continental shelf or whether this observation is mostly related to the scarce amount of sampling undertaken in the Bellingshausen and Amundsen Seas. In the Weddell Sea continental shelf area where a large number of bottom stations have been sampled during the last decade only decapod natantia like the shrimps *Chorismus antarcticus* and *Notocrangon antarcticus* occur in large numbers (Arntz & Gorny, 1991) while reptant decapod crustaceans are totally absent. The Weddell Sea shelf, however, is characterised by more extreme water temperatures (as low as -1.9 °C, Hain & Melles, 1994); while the temperature was + 1.8 °C close to the sea floor in the Bellingshausen Sea, where the stone crabs occurred (Klages *et al.*, 1995).

The isolating barrier of deep sea rift valleys

The Antarctic continent is surrounded by various deep sea rift valleys and no shallow land bridge connects the Antarctic continent with the Australian, African or South American land masses. But again the occurrence of anomuran decapods in the Bellingshausen Sea (Klages *et al.*, 1995) indicates that reptant decapods or their pelagic larvae are capable to overcome these restrictions. The same holds true for the brachyuran crabs found close to the hot deep sea vents (often below 3000m) (Hessler & Martin, 1989) which

convincingly demonstrate that deep sea *per se* is not limiting reptant crustacean distribution.

Glacial-interglacial cycles on the Antarctic shelf

Brey *et al.* (1996) suggested that glacial-interglacial cycles may have been the trigger for the development of eurybathy in Antarctic benthic invertebrates and that species without this ability are likely to become extinct. However, no evidence exists that glaciation has ever covered the entire shelf area. The fact that a typical shelf fauna still exists (Brey *et al.*, 1996) indicates that this has never been the case. It is therefore likely that the disappearance of reptant crustaceans from the Antarctic shelf is not due to glaciation cycles.

As a corollary, none of the existing theories concerning the distribution limits of reptantia provides convincing evidence. This led us to the question of whether temperature and $[Mg^{2+}]_e$ may be key factors in determining the distribution limits of reptantia in the Antarctic.

$[Mg^{2+}]_e$ regulation in marine crustaceans

With the assumption that elevated $[Mg^{2+}]_e$ reduces activity and that low temperature increases $[Mg^{2+}]_e$ as well as its anaesthetic potency (see below) we postulate that crustaceans with high steady state $[Mg^{2+}]_e$ may be constrained in their ability to invade cold environments. However, it is clear from the beginning that low $[Mg^{2+}]_e$ might be a prerequisite but as a single factor is not sufficient to explain the colonisation of subzero waters. For example, lobsters do not occur in polar regions in spite of low $[Mg^{2+}]_e$.

Mg^{2+} is an essential co-factor for many enzymes especially those involved in phosphorylation reactions like synthesis and consumption of ATP, the energy currency of the cell. It plays an important role in protein synthesis and regulates ionic co-transport systems (Flatman, 1991). In addition, extracellular magnesium is "Nature's physiological calcium blocker" (Iseri & French, 1984). It reduces neurotransmitter release (Madeira & Autunes, 1973) and has regulatory functions in hibernating animals (Reidesel & Fold, 1956). In hamsters, for example, the entrance into hibernation is associated with an increase in blood plasma concentrations of magnesium resulting in a depression of synaptic transmission at low temperatures. This is interpreted as an important factor supporting a general depression of the brain during entrance into hibernation (Igelmund, 1995; Igelmund & Heinemann, 1995). In crustaceans and cephalopods magnesium has an additional effect as it modulates the oxygen binding of the respiratory pigment haemocyanin (Mangum, 1983). Regarding the multifunctional importance of magnesium it is not surprising that magnesium homeostasis is crucial for the proper function of any organism.

The importance of the regulation of $[Mg^{2+}]_e$ in crustaceans is apparent from a statement by Engelhardt & Dehnelt (1993) who wrote that "Hyporegulation of magnesium is the most universal feature of ionic regulation in crustacean blood". It has long been known that some marine crustaceans

regulate extracellular magnesium at lower than sea water concentrations ($\sim 50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1} \text{ Mg}^{2+}$) suggesting the existence of active mechanisms for magnesium excretion (Robertson, 1939, 1949, 1953). Despite this, little work has been done on the mechanisms of $[\text{Mg}^{2+}]_e$ regulation. Cornell (1979) demonstrated that the reduction of magnesium permeability and the adjustment of magnesium concentration in the urine via the antennal gland are the underlying processes. In addition, Franklin et al. (1978) have shown that hormonal control is involved in magnesium secretion into the urine in the prawn *Palaemon serratus*. They identified the eyestalk as the responsible organ. This is not the case in the brachyuran crab *Cancer magister*, where eyestalk ablation has no significant effect on magnesium levels in the urine. Holliday (1980) concluded that there may be a basic difference in the mode of magnesium regulation between natant and reptant crustaceans.

These differences in the mode of magnesium regulation may be reflected in different capacities of magnesium excretion in the two groups. Low magnesium levels have not only been found in natantians but also in marine amphipods and isopods (Tentori & Lockwood, 1990; Morritt & Spicer, 1993). No information is available on the contribution of eyestalk hormones to magnesium regulation in the latter two groups. In general there is some evidence that $[\text{Mg}^{2+}]_e$ is above the optimum level in animals exposed to 100% sea water even in those crustaceans which downregulate their magnesium concentration. The fiddler crab *Uca rapax* maintained haemolymph magnesium at concentrations below ambient at all salinities investigated suggesting that the crabs prefer hypo-regulation of magnesium even in diluted sea water (Zanders & Rojas, 1996). This pattern has also been observed in the shore crab *Carcinus maenas* (Sartoris, unpublished), in four species of talitrid amphipods (Morritt, 1989) and in the estuarine prawn *Palaemon longirostris* (Campbell & Jones, 1989). Terrestrial crabs are able to reduce their $[\text{Mg}^{2+}]_e$ to very low levels (see below). As a corollary it appears that the capacity of $[\text{Mg}^{2+}]_e$ regulation is limiting the adjustment of haemolymph magnesium to optimum levels.

The influence of temperature on $[\text{Mg}^{2+}]_e$.

The steady state magnesium level in the haemolymph is the result of both, active extrusion and passive influx along the electrochemical gradient. Pump and diffusion processes are differentially affected by a temperature change (for a recent review see Pörtner *et al.*, 1998). In the context of this paper it is important to note that diffusion is relatively temperature insensitive while the thermal sensitivity of active ion pumping may increase at low temperatures (Ellory & Hall, 1987; Raynard & Cossins, 1991). Especially at temperatures close to freezing pronounced differences prevail between the Q_{10} values of active and passive processes. This could lead to an excess of dissipative ion fluxes over active ion pumping in cold environments resulting in increased magnesium values at low temperatures, unless the animal is able to compensate for the different thermal sensitivities of these pathways. Magnesium levels in fish stay constant or increase with decreasing temperature (Burton, 1986) and the same holds true for crustaceans. Low temperature (4 °C) caused an increase in blood chloride, calcium and

magnesium concentrations in the palaemonid prawn *Palaemon longirostris* (Campbell & Jones, 1989). A similar effect was reported for *P. elegans* (Ramírez de Isla Hernandez & Taylor, 1985) and *Pandalus borealis* (Sartoris & Pörtner, 1997b) but temperature had no effect on blood magnesium regulation of the intertidal crabs *Hemigrapsus nudus* and *H. oregonensis* (Dehnel & Carefoot, 1965). Magnesium was also increased at 15 °C in two mangrove crabs *Goniopsis cruentata* and *Ucides cordatus* compared to 30 °C (Zanders & Martelo, 1984). The concentration of magnesium in the haemolymph of *Talitrus saltator* immersed in sea water increased more than 3 fold when the temperature was reduced from 10 to 3 °C (Spicer *et al.*, 1994). Information on magnesium regulation in Antarctic crustaceans is limited to the natantian shrimps *Notocrangon antarcticus* ($[Mg^{2+}]_e = 5.5-11.6 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) and *Chorismus antarcticus* ($[Mg^{2+}]_e = 5.0-12.3 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) (Frederich *et al.*, submitted). In conclusion, crustaceans with well developed magnesium extrusion mechanisms are likely to be favoured in the cold compared to their counterparts with less effective mechanisms.

Magnesium also affects the temperature dependance of oxygen transport by haemocyanin. High blood magnesium levels as well as low temperature increase the affinity of haemocyanin for oxygen. The release of oxygen in the tissues might be hampered by the synergistic effects of magnesium and low temperature.

Relationships between $[Mg^{2+}]_e$ and activity levels of crustaceans

Already more than 100 years ago Jolyet and Cahours (1869) discovered the anaesthetic potency of magnesium on nerve transmission in the shore crab *Carcinus maenas* (cited from Morritt & Spicer, 1983). This early report of an inverse correlation between $[Mg^{2+}]_e$ and activity was confirmed by the work of Katz (1936) and Waterman (1941) who pointed out that high extracellular levels of Mg^{2+} block neuromuscular transmission in *Carcinus maenas*. In addition, Boardman & Collier (1946) reported that neuro-muscular transmission in the crab *Carcinus maenas* is facilitated by a reduction in $[Mg^{2+}]_e$. This phenomenon is not restricted to the shore crab. Waterman (1941) demonstrated that the mechanical response to nerve stimulation varies inversely with $[Mg^{2+}]_e$ in three other decapods: *Maja squinado*, *Palinurus argus*, and *Cambarus clarkii*. Accordingly, artificial sea water with elevated $[Mg^{2+}]_e$ has been used for decades to immobilise marine invertebrates (Pantin, 1946). The relationship between extracellular $[Mg^{2+}]_e$ and the activity level of decapod crustaceans led Robertson (1953) to the conclusion that decapods with high $[Mg^{2+}]_e$ such as *Maja squinado*, *Hyas araneus*, *Lithodes maja* and *Dromia* sp., are living in a 'semi-narcotised' state. Walters & Uglow (1981) used the heart rate to define the "activity" of decapod species. Despite pronounced inter- and intraspecific variability they clearly demonstrated a close inverse correlation of heart rate and haemolymph magnesium levels (Fig. 1A).

In their comprehensive paper Morritt & Spicer (1993) summarised our current knowledge on the relationship between the level of activity and haemolymph $[Mg^{2+}]_e$ in crustaceans resulting in the conclusion that a correlation between activity levels and magnesium can clearly be seen

especially when a change in $[Mg^{2+}]_e$ occurs over time. Exposure to low temperatures in the sandhopper *Talitrus saltator* was characterised by elevated $[Mg^{2+}]_e$ and the onset of inactivity was paralleled by a reduction of oxygen uptake (Spicer *et al.*, 1994). This finding is in general agreement with field investigations, where winter animals remaining inactive in high shore burrows had significantly higher Mg^{2+} levels (about $15 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) than active animals collected during summer (about $5 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) (Morritt, 1989; Spicer *et al.*, 1990). In the fresh water crab *Oziotelphusa senex* daily variations in haemolymph magnesium levels could be correlated with activity phases (Sreenivasula Chetty *et al.*, 1984).

In the life cycle of crustaceans periods of inactivity during the moulting cycle are correlated with elevated Mg^{2+} concentrations in the haemolymph (Hagerman, 1973; Towle & Mangum, 1985) prior to and immediately after ecdysis when inactivity is required to enable the renewal of the exoskeleton. Recently we could demonstrate that elevated $[Mg^{2+}]_e$ had a protective effect during high temperature stress and anoxia in the common shrimp *Crangon crangon* probably due to its anaesthetic potency (Sartoris & Pörtner, 1997a). We could also show that heart rate and locomotory activity in decapod crabs are functions of $[Mg^{2+}]_e$ and temperature (Sartoris *et al.*, 1997; Frederich *et al.*, submitted). This holds true not only between different crustacean species but is also prominent in individual animals. Experimental modulation of $[Mg^{2+}]_e$ within the range of *in vivo* levels of reptant decapod crustaceans demonstrated that magnesium causes a drastic reduction in heart rate and spontaneous activity at low temperatures (Fig.1 B). Obviously, the level of activity and reactivity of brachyuran crabs is a function of $[Mg^{2+}]_e$ and temperature (Sartoris *et al.*, 1997; Frederich *et al.*, submitted).

The relationship between extracellular magnesium concentrations and the activity level of animals with a well developed nervous system is a universal principle since magnesium is a calcium channel blocker. High $[Mg^{2+}]_e$ prevents the release of the neurotransmitter acetylcholine from the nerve terminal (Hubbard *et al.*, 1968a, 1968b). Accordingly, the most active marine water breathers other than squids, fishes, have the lowest $[Mg^{2+}]_e$ with values often below $1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ (Table 2). But even in this taxon at least one sluggish species is known (*Acipenser gueldenstaedti*), which exhibits high extracellular $[Mg^{2+}]_e$ in the blood (up to $9 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, which is approximately one third of the level in the surrounding sea water, the Southern Caspian Sea, Natochin *et al.*, 1981).

Among benthic molluscs with their more or less sluggish mode of life no hypo-regulation of magnesium occurs. However, if the magnesium concentration in the surrounding water is increased the "semi narcotised state" can be transformed to complete anaesthesia and, as a result, the shells will open, a method frequently used in commercial mussel farming. While the beginning of relaxation is almost temperature independent the time needed to contract again after being returned to normal seawater is significantly increased (by 3 fold) at $5 \text{ }^\circ\text{C}$ compared to $15 \text{ }^\circ\text{C}$. In addition, the shell opening rates were dose dependent (Namba *et al.*, 1995).

To our knowledge there is only one major exception to the general rule of an inverse correlation between $[Mg^{2+}]_e$ and activity level. The highly active cephalopod molluscs do not regulate $[Mg^{2+}]_e$ at all. There is no information in

the literature explaining this contradiction, however, the haemolymph of cephalopods is characterised by elevated K^+ -levels. The potassium concentrations are highest in the more active species like squid and cuttlefish compared to the less active octopus (Robertson, 1949, 1965). One could hypothesise that magnesium excretion in molluscs has never developed to the extent required for an effective reduction of extracellular levels and that cephalopod molluscs have overcome this constraint by slightly increasing the extracellular potassium concentration ($[K^+]_e$). Under conditions of magnesium anaesthesia a small increase in $[K^+]_e$ facilitates transmitter release at the neuromuscular junction due to an increase in calcium conductance (Branisteanu *et al.*, 1976; Miyamoto & Volle, 1974). This hypothesis is strengthened by the early work of Robertson (1949) who noticed that elevated potassium concentrations in lamellibranch molluscs are usually found in the more active species like *Pecten* or *Ensis*. Nonetheless, magnesium chloride is an effective anaesthetic and a narcotising agent for cephalopods as well (Messenger *et al.*, 1985), solely the dose needed to induce anaesthesia is larger in cephalopods than in other molluscs, probably due to the higher $[K^+]_e$.

Magnesium as factor controlling the distribution limits of crustaceans?

There is some scattered information in the literature that magnesium influences the geographical distribution of crustaceans. In fresh water systems it is the scarcity of ambient magnesium which determines the distribution pattern of gammarid amphipods in the Bavarian forest (Foeckler & Schrimppff, 1985; Schrimppff & Foeckler, 1985). According to Gross (1964) the extent to which various crab species can lead a terrestrial mode of life, is related to magnesium regulation in a way that the most terrestrial crabs have the lowest $[Mg^{2+}]_e$. Mantel and Farmer (1983) also noted that grapsid and other species of semi-terrestrial decapods have low haemolymph magnesium concentrations. These findings could be confirmed by Spicer *et al.* (1994) for talitrid semiterrestrial amphipods which are highly active and exhibit very low $[Mg^{2+}]_e$ similar to those reported in the terrestrial crabs *Gecarcinus lateralis* (Mason, 1970) and *Holthuisana transversa* (Greenaway & McMillen, 1978). Terrestrial isopods also have very low magnesium concentrations in their haemolymph. In terrestrial environments no passive influx of magnesium occurs. This may have enabled members of the sluggish reptant crustacea to adopt a higher activity mode of lifestyle.

One point remains to be addressed and will test this hypothesis. If our conclusions concerning the role of magnesium regulation in determining the distribution limits of crustaceans is true this feature has to be universal in cold ocean areas and cannot be restricted to Antarctic waters. Temperatures as low as in the Antarctic are also common in the high Arctic although the geographical separation of low temperature areas is not as pronounced as in the Antarctic and the seasonality might be different. Nevertheless, subzero temperatures occur and reptant crustaceans are frequently caught in the high Arctic. This has been the main argument against temperature as a

limiting factor controlling the crustacean fauna of Antarctic waters. It appears very unlikely that temperatures below zero should be a pronounced problem for the reptant decapods of the southern hemisphere and not for their northern counterparts. However, the existence of brachyuran decapods in the high Arctic despite low temperatures is not as obvious as some rough conclusions might indicate. Squires (1966) ranged the Arctic decapod crustaceans off the Atlantic coast of Canada along a thermal gradient. He clearly demonstrated that the dominating groups in the high Arctic waters are the caridean shrimps, thus revealing the same pattern as in the Antarctic. Among brachyuran crustaceans in the Arctic, the most dominant species is the snow crab *Chionoecetes opilio*. Maximum densities occur at temperatures above zero. This conclusion is supported by the work of Foyle *et al.* (1989) who demonstrated that the growth equation in *Chionoecetes opilio* is positive between 1 and 7 °C, but it becomes negative below 1 °C indicating that reproductive growth may be absent. This observation is somewhat unexpected since snow crabs are commonly found between 0 and 1 °C. For an explanation of this apparent contradiction seasonal variations of growth patterns have to be taken into account and slight temperature changes in the natural environment may, therefore, regulate growth and reproduction in this species. Observations indicate that at least some females move into shallow (warmer) water for reproduction (Mallet *et al.*, 1993). Growth of an other Arctic crab, the red king crab (*Paralithodes camtschatica*) is also inhibited at subzero temperatures and occurs only above 0 °C (Kurata, 1961). In consequence, temperatures well above 0 °C appear to be required, and the fact that temperatures above +1 °C do not occur on the Weddell Sea shelf corroborates that Arctic reptant crustaceans like the snow crab would not grow or survive under the temperature conditions found in most of the Antarctic.

Larval recruitment and history may also be essential with respect to temperature limitations. The release of free-swimming larvae from the benthos into the pelagic environment is temperature dependent as well as the duration of the planctonic phase. Larvae of *Hyas araneus*, the second most widely distributed Arctic species according to Squires (1966), cease development in the megalopa stage below 2 °C (Anger, 1983). While adult arctic reptant decapoda need at least temporary exposure to above zero temperatures larval development appears to be fully dependent on temperatures above 2 °C. This is confirmed by the observation that ovigerous females of *Lithodes maja* were mainly observed in summer in the north-western Atlantic (Squires, 1990) while they are mostly found in winter in boreal waters at winter temperatures above 2 °C (Pike and Williamson, 1959). All of these observations are in line with our hypothesis, since the synergistic effects of low temperature and magnesium should affect the free swimming larvae of benthic decapods more than the less active benthic adults. Moreover, in the only study concerning ion regulation in larvae of reptant decapod crustaceans it has clearly been demonstrated that extracellular $[Mg^{2+}]$ in megalopa and first juvenile instar larvae of *Cancer magister* amounts to 32 mmol·l⁻¹, which is twice the level seen in the adult animal (Brown & Terwilliger, 1992). This may be due to less effective

mechanisms of magnesium excretion and/or the higher surface/volume ratio which favours Mg^{2+} intrusion. To our knowledge no information is available about the ontogeny of ion regulation in the natantia. Nevertheless we would predict lower $[Mg^{2+}]_e$ in the larvae of natantia than in those of the reptantia thus allowing growth and larval development in the natantia at subzero temperatures.

Summary

Figure 2 summarizes our current knowledge on the importance of Mg^{2+} regulation in decapod crustaceans. Our conclusions are in accordance with the findings of Lagerspetz & Tiiska (1996) that the effectiveness of magnesium anaesthesia increases with decreasing temperatures. The critical molecular processes affected by high $[Mg^{2+}]_e$ lead to reduced levels of activity owing to its inhibitory action on transmitter release. This allows us to complement Robertson's hypothesis that "brachyuran crabs are living in a semi-narcotised state" with the statement that magnesium sets the limits for the maximum scope for activity in crustaceans (Fig.2). This will substantially affect foraging and feeding behaviour and, in consequence, growth, moulting, hatching, motility of larvae and response to aggressors. The effects of an increased narcotising potency of $[Mg^{2+}]_e$ at low temperatures, under conditions when haemolymph levels rise, lead us to postulate that all decapod crustaceans living in subzero waters must possess low $[Mg^{2+}]_e$ and we therefore conclude that effective magnesium regulation is vital for an invasion of subzero polar environments. These relationships most likely explain, why the group of reptant decapod crustaceans was unable to permanently colonize the lowest temperature waters of both polar areas.

Literature

- Anger K (1983) Temperature and the larval development of *Hyas araneus* L. (Decapoda: Majidae): extrapolation of laboratory data to field conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 69:203-215
- Arntz WE, Gorny M (1991) Shrimp (Decapoda, Natantia) occurrence and distribution in the eastern Weddell sea, Antarctica. *Polar Biol* 11:169-177
- Boardman DL, Collier HOJ (1946) The effects of magnesium deficiency on neuromuscular transmission in the shore crab *Carcinus maenas*. *J Physiol* 104:377-383
- Branisteanu DD, Miyamoto MD, Volle RL (1976) Effects of physiologic alterations on binomial transmitter release at magnesium-depressed neuromuscular junctions. *J Physiol* 254:19-37
- Brey T, Klages M, Dahm C, Gorny M, Gutt J, Hain S, Stiller M, Arntz WE (1994) Antarctic benthic diversity. *Nature* 368:297
- Brey T, Dahm C, Gorny M, Klages M, Stiller M, Arntz WE (1996) Do antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy? *Antarctic Science* 8 (1):3-6
- Brown AC, Terwilliger NB (1992) Development changes in ionic and osmotic regulation in the dungeness crab, *Cancer magister*. *Biol Bull Mar Biol Lab Woods-Hole* 182 (2):270-277
- Burton RF (1986) Ionic regulation in fish: The influence of acclimation temperature on plasma composition and apparent set points. *Comp Biochem Physiol* 85A (1):23-28
- Campbell PJ, Jones MB (1989) Ionic regulation of the estuarine prawn *Palaemon longirostris* (Caridae: Palaemonidae). *Ophelia* 30 (2):141-154
- Clarke A (1983) Life in cold water: The physiological ecology of polar marine ectotherms. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 21:341-453
- Clarke A (1987) Temperature, latitude and reproductive effort. *Mar Ecol Progr Ser* 38:89-99
- Clarke A (1990) Temperature and Evolution: Southern Ocean Cooling and the Antarctic Marine Fauna. In: Kerry KH, Hempel G (eds) *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg, p 9-22
- Clarke A, Crame AJ (1989) The origin of the southern ocean marine fauna. In: Crame JA (ed) *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. Geological Society Special Publication, 47:253-268
- Cornell JC (1979) Salt and water balance in two marine spider crabs, *Libinia emarginata* and *Pugettia producta*. I. Urine production and magnesium regulation. *The Biological Bulletin* 157 (2):221-233
- Dehnel PA, Carefoot TH (1965) Ion regulation in two species of intertidal crabs. *Comp Biochem Physiol* 15:377-397
- Eastman JT, Grande L (1989) Evolution of the Antarctic fish fauna with emphasis on the recent notothenioids. In: Crame JA (ed) *Origins and evolution of the Antarctic biota*. Geological Society Special Publication 47:241-252

- Ellory JC, Hall AC (1987) Temperature effects on red cell membrane transport processes. In: Bowler K, Fuller BJ (eds) Temperature and animal cells. Symposia of the Society for Experimental Biology 21:53-66
- Engelhardt FR, Dehn PA (1993) Ionic regulation in the Pacific edible crab, *Cancer magister* (Dana). Can J Zool 51:735-743
- Feldmann RM, Tshudy DM (1989) Evolutionary patterns in macrurous decapod crustaceans from Cretaceous to early Cenozoic rocks of the James Ross Island region, Antarctica. In: Crame JA (ed) Origins and Evolution of the Antarctic Biota. Geological Society Special Publication 47:183-195
- Flatman PW (1991) Mechanisms of magnesium transport. Annu Rev Physiol 53:259-271
- Foeckler F, Schrimppf E (1985) Gammarids in streams of Northeastern Bavaria, F. R. G. II. Predicting the specific habitats of *Gammarus fossarum* Koch and *Gammarus roeseli* Gervais. Arch Hydrobiol 104 (2):269-286
- Foyle PT, O'Dor RK, Elner RW (1989) Energetically defining the thermal limits of the snow crab. J Exp Biol 145:371-393
- Franklin SE, Teinsongrusmee B, Lockwood APM (1978) Inhibition of magnesium secretion in the prawn *Palaemon serratus* by ethacrynic acid and by ligation of the eystalks. In: Schmidt-Nielsen K, Bolis L, Madrell SHP (eds) Comparative physiology: Water, ions and fluid mechanics. Cambridge University Press, New York, p 173-193
- Frederich M, Sartoris FJ, Pörtner HO (submitted) Haemolymph magnesium regulation in decapod crustaceans: physiological correlates and ecological consequences in polar areas
- Greenaway P, McMillen RE (1978) Salt and water balance in the terrestrial phase of the inland crab *Holthuisana (Austrothelphusa) transversa* Martens (Parathelphusoidea: Sundathelphusidae). Physiol Zool 51:217-229
- Gross WJ (1964) Trends in water and salt regulation among aquatic and amphibious crabs. Biol Bull mar biol Lab, Woods Hole 127:447-466.
- Hagerman L (1973) Ionic regulation in relation to moult cycle of *Crangon vulgaris* (Fabricius) (Crustacea, Nantantia) from brackish water. Ophelia 12:141-149,
- Hain S, Melles M (1994) Evidence for marine molluscan fauna beneath ice shelves in the Lazarev and Weddell Seas, Antarctica, from shells of *Adamussium colbecki* and *Nacella (Patinigera) cf. concinna*. Antarct Sci 6:29-36
- Hessler RR, Martin JW (1989) *Austinograea williamsi*, new genus, new species, a hydrothermal vent crab (Decapoda: Bythograeidae) from the Mariana Back-Arc Basin, Western Pacific. J Crust Biol 9 (4):645-661
- Holliday CW (1980) Magnesium transport by the urinary bladder of the crab, *Cancer magister*. J Exp Biol 85:187-201
- Hubbard JL, Jones SF, Landau EM (1968a) On the mechanism by which calcium and magnesium affect the release of transmitter by nerve impulses. J Physiol (Lond) 169 (1):75-86
- Hubbard JL, Jones SF, Landau EM (1968b) On the mechanism by which calcium and magnesium affect the spontaneous release of transmitter

- from mammalian motor nerve terminals. *J Physiol (Lond)* 194 (2):355-380
- Igelmund P (1995) Modulation of synaptic transmission at low temperatures by hibernation-related changes in ionic microenvironment in hippocampal slices of golden hamsters. *Cryobiology* 32 (4):334-343
- Igelmund P, Heinemann U (1995) Synaptic transmission and paired-pulse behaviour of CA1 pyramidal cells in hippocampal slices from a hibernator at low temperature: importance of ionic environment. *Brain Res* 689 (1):9-20
- Iseri LT, French JH (1984) Magnesium: Nature's physiologic calcium blocker. *Am Heart J* 108:188-193
- Jolyet F, Cahours M (1969) Sur l'action physiologique des sulfates de potasie, de soude et de magnésie en injection dans le sang. *Arch Physiol Norm Path* 2:113
- Katz B (1936) Neuro-muscular transmission in crabs. *The Journal of Physiology* 87 (3):199-221
- Klages M, Gutt G, Starmans A, Bruns T (1995) Stone crabs close to the Antarctic Continent: *Lithodes murrayi* Henderson, 1988 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68°51'S, 90°51'W). *Polar Biol* 15:73-75
- Kurata H (1961) Studies on the larvae and postlarvae of *Paralithodes camtschatica* IV. Growth of the postlarvae. *Hokkaido Fish Exp Stn Month Rep* 18 (1):1-9
- Lagerspetz KYH, Tiiska A (1996): In: Adaptation to stress in aquatic and terrestrial Ecosystems, European Society For Comparative Physiology And Biochemistry, 17th Annual Conference, Abstracts p 185
- Madeira VMC, Autunes-Madeira MC (1973) Interaction of Ca²⁺ and Mg²⁺ with synaptic plasma membranes. *Biochim. Biophys. Acta* 323:396-407
- Mallet P, Conan GY, Moriyasu M (1993) Periodicity of spawning and duration of incubation time for *Chionoecetes opilio* in the gulf of St. Lawrence. *ICES CM K*: p 26
- Mangum CP (1983) Oxygen transport in the blood. In: Mantel LH (ed) *The Biology of the Crustacea. Internal anatomy and physiological regulation*. Academic Press, New York, 5 p 373-429
- Mantel LH, Farmer LL (1983) Osmotic and ionic regulation. In: Mantel LH (ed) *The Biology of Crustacea. Internal anatomy and physiological Regulation*. Academic Press, New York, 5 p 3-161
- Messenger JB, Nixon M, Ryan KP (1985) Magnesium chloride as an anaesthetic for cephalopods. *Comp Biochem Physiol* 82C:203-205
- Miyamoto MD, Volle RL (1975) Enhancement by carbachol of transmitter release from motor nerve terminals. *Proc natn Acad Sci* 71:1489-1492
- Morritt D (1989) Ionic regulation in littoral and terrestrial amphipods (Crustacea: Amphipoda: Talitridae). *J Exp Mar Biol Ecol* 132:53-67
- Morritt D, Spicer JI (1993) A brief re-examination of the function and regulation of extracellular magnesium and its relationship to activity in crustacean arthropods. *Comp Biochem Physiol* 106A:19-23

- Namba K, Kobayashi M, Aida S, Uematsu K, Yoshida M, Kondo Y, Miyata Y (1995) Persistent relaxation of the adductor muscle of oyster *Crassostrea gigas* induced by magnesium ion. *Fish Sci* 69 (2):241-244
- Natochin Yu V, Lukyanenko VI, Lavrova Ye A, Metallov GE (1981) Magnesium metabolism in the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedti*. *J Ichthyol* 20:108-115
- Pantin CFA (1946) Notes on Microscopical Techniques for Zoologists. Cambridge University Press, U. K.
- Pörtner HO, Hardewig I, Sartoris FJ, van Dijk, P (1998) Energetic aspects of cold adaptation: critical temperatures in metabolic, ionic and acid-base regulation? In: Pörtner HO, Playle R (eds) *Cold Ocean Physiology*. Cambridge University Press, p 88-121
- Pike RB, Williamson DI (1958) Crustacea Decapoda: Larvae. XI. Paguridea, Coenobitidea, Dromiidea and Homolidea. *Fish Ident Zooplancton* 81:1-9
- Prosser CL (1973) Water: Osmotic balance, hormonal regulation; inorganic ions. In: Prosser CL (ed) *Comparative animal physiology*. Saunders, Philadelphia, p 1-110
- Ramirez de Isla Hernandez S, Taylor AC (1985) The effect of temperature on osmotic and ionic regulation in the prawn, *Palaemon elegans* (Rathke). *Ophelia* 24:1-15
- Raynard RS, Cossins AR (1991) Homeoviscous adaptation and thermal compensation of sodium pump of trout erythrocytes. *Am J Physiol* 260: R916-R924
- Reidesel ML, Folk GE (1956) Serum magnesium changes in hibernation. *Nature* 177:668
- Robertson JD (1939) The inorganic composition of the body fluids of three marine invertebrates. *J Exp Biol* 16 (4):387-397
- Robertson JD (1949) Ionic regulation in some marine invertebrates. *J Exp Biol* 26:182- 200
- Robertson JD (1953) Further studies on ionic regulation in marine invertebrates. *J Exp Biol* 30:277-296
- Robertson JD (1961) Studies on the chemical composition of muscle tissue- II. The abdominal flexor muscles of the lobster *Nephrops norvegicus* (L.). *J Exp Biol* 38:707- 728
- Robertson JD (1965) Studies on the chemical composition of muscle tissue- III. The mantle muscle of cephalopod mollusc. *J Exp Biol* 42:153-175
- Sartoris FJ, Pörtner HO (1997a) Increased concentrations of haemolymph Mg^{2+} protect intracellular pH and ATP levels during temperature stress and anoxia in the common shrimp *Crangon crangon*. *J Exp Biol* 200:785-792
- Sartoris FJ, Pörtner HO (1997b) Temperature dependence of ionic and acid-base regulation in boreal and arctic *Crangon crangon* and *Pandalus borealis*. *J exp mar Biol Ecol* 211:69-83
- Sartoris FJ, Frederich M, Pörtner HO (1997): Does the capability to regulate magnesium determine the composition of the Antarctic crustacean fauna? *Verh Dtsch Zool Ges* 90(1): 144

- Schrimppff E, Foeckler F (1985) Gammarids in streams of northeastern Bavaria, F. R. G. I. Prediction of their general occurrence by selected hydrochemical variables. Arch Hydrobiol 103 (4):479-495
- Spicer JI, Taylor AC, McMahon BR (1990) O₂-binding properties of haemocyanin from the sandhopper *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) (Crustacea: Amphipoda). J exp mar Biol Ecol 135:213-228
- Spicer JI, Morrill D, Taylor AC (1994) Effect of low temperature on oxygen uptake and haemolymph ions in the sandhopper *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda). J Mar Biol Ass U K 74:313-321
- Squires HJ (1966) Distribution of decapod crustacea in the northwest Atlantic. Amer Geogr Soc Serial Atlas of Marine Environ 12 (4):4-16
- Squires HJ (1990) Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. Can J Fish Aquat Sciences 221:1-532
- Sreenivasula Chetty PV, Kala Rani D, Chandra Sekhara R, Padmanasha Naidhu B (1984) Circadian variations in the levels of calcium and magnesium of a freshwater crab, *Oziotelphusa senex senex*. Geobios (Jodhpur) 11:25-27
- Stehli FG, McAlester AL, Helsley CE (1967) Taxonomic diversity of recent bivalves and some implications for geology. Bull Geol Soc Am 78:455-466
- Tentori E, Lockwood APM (1990) Haemolymph magnesium levels in some oceanic crustacea. Comp Biochem Physiol 95A (4):545-548
- Thebault MT, Raffin JP (1991) Seasonal variations in *Palaemon serratus* abdominal muscle metabolism and performance during exercise, as studied by ³¹P NMR. Mar Ecol Progr Ser 74:175-183
- Towle DW, Mangum CP (1985) Ionic regulation and transport ATPase activities during the molt cycle in the blue crab *Callinectes sapidus*. Journal of Crustacean Biology 5 (2):216- 222
- Walters NJ, Uglow RF (1981) Haemolymph magnesium and relative heart activity of some species of marine decapod crustaceans. J exp mar Biol Ecol 55:255-265
- Waterman TH (1941) A comparative study of the effects of ions on whole nerve and isolated single nerve fibre preparations of crustacean neuromuscular systems. J Cell comp Physiol 18:109-126
- Yaldwyn JC (1965) Antarctic and Subantarctic decapod Crustacea. In: Meighem J, Van Oye P (ed) Biogeography and ecology in Antarctica Monographiae Biologicae. Junk, The Hague 15:323-332
- Zanders IP, Martello M-J (1984) The influence of acclimation temperature on magnesium and sulphate regulation in two mangrove crabs. Comp Biochem Physiol 78A 3:487-492
- Zanders IP, Rojas WE (1996) Osmotic and ionic regulation in the fiddler crab *Uca rapax* acclimated to dilute and hypersaline sea water. Marine Biology 125: 315-320

Table 1

Magnesium concentration in the haemolymph of some amphipod and decapod crustaceans. Values were recalculated from the original work if necessary to obtain concentrations in $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$. Note that the lowest values for decapod reptantia are found in terrestrial or intertidal species with the exception of species of the infraorder astacidae: *Homarus* and *Nephrops*. They possess low extracellular magnesium levels but do not occur in polar regions.

Amphipoda	<i>Orchestia gammarellus</i>	7	semi-terrestrial	Morritt (1989)
	<i>Talitrus saltator</i>	5	10 °C	Spicer et al (1994)
	<i>Talitrus saltator</i>	15	2 °C	Spicer et al (1994)
	<i>Phrosima</i>	11		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Cystisoma</i>	11		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Platyscelis</i>	12		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Phronima</i>	16		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Streetsia</i>	19		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Scina</i>	23		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Oxycephalus</i>	23		Tentori & Lockwood (1990)
Decapoda				
Natantia	<i>Palaemon serratus</i>	6		Franklin et al (1978)
	<i>Pandalus borealis</i>	6		Sartoris & Pörtner (1997b)
	<i>Funchalia danae</i>	8		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>AcanthePHYra sexspinosA</i>	9		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>AcanthePHYra acanthittelsoma</i>	10		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Systellaspis debilis</i>	10		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Crangon crangon</i>	10		Sartoris & Pörtner (1997a)
	<i>Systellaspis debelis</i>	11		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Sergia (nudus ?)</i>	11		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Oplophorus spinosies</i>	12		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Sergia (diaponitus ?)</i>	12		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Parapandalus richardi</i>	12		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Plesionika rossignoli</i>	14		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Gennadus breviostris</i>	15		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>AcanthePHYra purpurea</i>	15		Tentori & Lockwood (1990)
	<i>Sergia (grandis ?)</i>	16		Tentori & Lockwood (1990)
Reptantia				
	<i>Homarus americanus</i>	7		Prosser (1973)
	<i>PachyCrapsus crassipes</i>	10	terrestrial	Gross (1964)
	<i>Nephrops norwegicus</i>	10		Robertson (1961)
	<i>Gecarcinus lateralis</i>	14	terrestrial	Gross (1964)
	<i>Carcinus maenas</i>	16	intertidal	Walters & Uglow (1981)
	<i>Palinurus elephans</i>	16		Robertson (1953)
	<i>Cancer magister</i>	16	adult	Brown & Terwilliger (1992)
		32	juvenile	Brown & Terwilliger (1992)
	<i>Pagurus bernhardus</i>	23		Walters & Uglow (1981)
	<i>Hemigrapsus oregonensis</i>	24	intertidal	Gross (1964)
	<i>Nephrops norwegicus</i>	24		Walters & Uglow (1981)
	<i>Macropipus depurator</i>	25		Robertson (1953)
	<i>Macropipus tuberculatus</i>	28		Walters & Uglow (1981)

<i>Callinectes sapidus</i>	29	intertidal	Towle & Mangum (1985)
<i>Uca crenulata</i>	31	intertidal	Gross (1964)
<i>Cancer antennarius</i>	31		Gross (1964)
<i>Cancer pagurus</i>	33		Walters & Uglow (1981)
<i>Corystes cassivelaunus</i>	35		Walters & Uglow (1981)
<i>Geryon tridens</i>	40		Walters & Uglow (1981)
<i>Maja squinado</i>	40		Walters & Uglow (1981)
<i>Polybius henslowii</i>	41		Walters & Uglow (1981)
<i>Libinia emarginata</i>	44		Cornell (1979)
<i>Pugettia producta</i>	46		Cornell (1979)
<i>Lithodes maia</i>	49		Walters & Uglow (1981)
<i>Munida benffica</i>	49		Walters & Uglow (1981)
<i>Hyas araneus</i>	50		Robertson (1953)
<i>Dromia vulgaris</i>	54		Robertson (1953)
<i>Atelecyclus rotundatus</i>	60		Walters & Uglow (1981)

Table 2

Solute composition of extracellular fluids of marine animals other than crustacea. Values are from Robertson (1939, 1949 and 1953) and were recalculated if necessary to obtain concentrations in $\text{mmol}\cdot\text{l}^{-1}$. Note that the russian sturgeon *Acipenser güldenstädti* lives in the Caspian Sea with reduced salinities compared to full strength sea water but still exhibits higher magnesium levels in the blood than other marine teleostei.

	Na ⁺	Mg ²⁺	Ca ²⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻
Seawater (1000 mosmol) ≈	460	53	10	10	540	27
Coelenterata						
<i>Aurelia aurita</i>	455	50.8	9.7	10.5	554	15.2
Echinodermata						
<i>Echinus esculentus</i>	445	50.3	10.0	9.6	524	27.1
<i>Marthasterias glacialis</i>	450	51.2	10.2	10.9	541	27.6
Polychaeta						
<i>Aphrodite aculeata</i>	456	51.7	10.1	12.3	538	27.6
<i>Arenicola claparedii</i>	459	52.5	10.1	10.1	535	25.5
Mollusca						
<i>Mya arenaria</i>	479	53.4	11.1	10.8	555	28.9
<i>Pecten maximus</i>	471	52.6	10.7	13.1	555	27.6
<i>Ensis ensis</i>	471	53.4	11.3	15.8	555	25.0
<i>Eledone cirrosa</i>	462	56.7	12.0	15.4	555	21.5
<i>Sepia officinalis</i>	460	56.9	10.8	23.8	589	4.9
<i>Loligo forbesi</i>	445	55.0	12.3	21.9	555	8.0

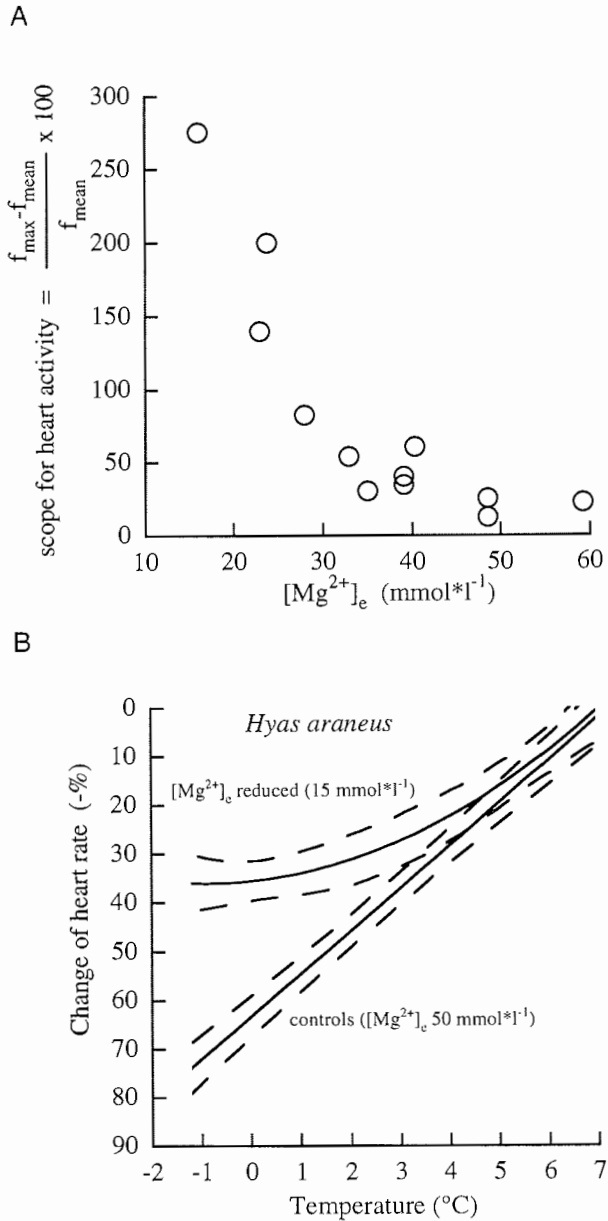


Figure 1:

A: Relationship between extracellular magnesium concentration $[Mg^{2+}]_e$ and relative heart activity for different decapod crustaceans. Values of relative heart activity were recalculated from the original work of Walters & Uglow, 1981 and are a correlate of scope for activity.

B: Percent change of heart rate of the reptant decapod *Hyas araneus* as a function of temperature and extracellular magnesium concentration. The 95% confidence interval is shown (modified after Frederich *et al.*, submitted).

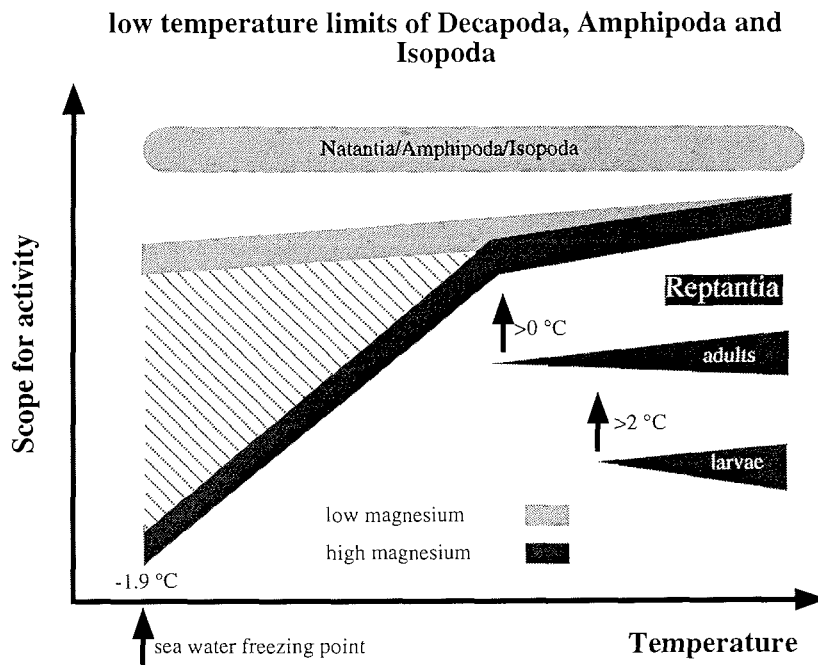


Figure 2:

The lower temperature limits of decapod, amphipod and isopod crustaceans in relation to the temperature dependence of the scope for activity. The decrease in scope for activity with decreasing temperature is more pronounced in crustaceans with high extracellular magnesium levels. Note that the lower temperature limit of reptantian larvae is shifted towards higher temperatures while the lower temperature limit for "low magnesium crustaceans" is the freezing point of sea water. In fact, in sea water no lower thermal limits will exist for this group. The dashed area indicates the ecological niche which emerges from the absence of reptant decapoda and is occupied by natantia, amphipoda and isopoda. The change in scope for activity was evaluated from literature data on heart rate (Walters & Uglow, 1981; Sartoris *et al.*, 1997; Frederich *et al.* submitted) and locomotory activity (spontaneous as well as stimulated activity, Sartoris *et al.*, 1997; Frederich *et al.* submitted).

**Haemolymph magnesium regulation in decapod crustaceans:
physiological correlates and ecological consequences in polar
areas**

Markus Frederich, Franz Josef Sartoris, Wolf E. Arntz and Hans-O. Pörtner*

Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research
Columbusstrasse, 27568 Bremerhaven, Germany

Running Head: Haemolymph Mg²⁺, effects at low temperatures

Key words: anaesthetics, *Carcinus maenas*, *Chorismus antarcticus*, Crustacea, Decapoda, *Eurypodius latreillei*, heart rate, *Hyas araneus*, Mg²⁺, *Notocrangon antarcticus*, oxygen consumption, Q₁₀, relaxation, scope for activity, thermal limits

*To whom correspondence and reprint requests should be sent:
H. O. Pörtner, Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research
Columbusstrasse, 27568 Bremerhaven, Germany.
Tel.: +49 (0)471 4831 307
Fax: +49 (0)471 4831 149
email: hpoertner@awi-bremerhaven.de

Abstract

Reptant decapod crustaceans are almost absent in the Southern Ocean south of the Antarctic Convergence. We tested the hypothesis that this may be due to the reduced ability of this group to regulate magnesium levels in the haemolymph ($[Mg^{2+}]_{HL}$). Magnesium acts as an anaesthetic in marine invertebrates and its level is higher in Reptantia (crabs like *Cancer*, *Chionoecetes*, *Maja* sp., 30-50 $mmol \cdot l^{-1}$) compared to Natantia (prawns like *Pandalus*, *Palaemon*, *Crangon* sp., 5-12 $mmol \cdot l^{-1}$).

We modulated $[Mg^{2+}]_{HL}$ in three species of reptant decapod crustaceans, *Carcinus maenas*, *Hyas araneus* and *Eurypodius latreillei*, and investigated the levels of heart rate, oxygen consumption and spontaneous as well as forced activity at different temperatures. Oxygen consumption and heart rate increased significantly with $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction over the whole investigated temperature range in *E. latreillei*. In *H. araneus* an increase in metabolic and heart rates compared to control values was found only at temperatures below 3 °C. Forced and spontaneous activity levels increased significantly in the group of $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals below 0 °C where control animals were mostly inactive. At reduced $[Mg^{2+}]_{HL}$ of 5-12 $mmol \cdot l^{-1}$, which is the $[Mg^{2+}]_{HL}$ of caridean shrimps in the Southern Ocean, Q_{10} and activation energy changed to lower values for all of these parameters and extended the temperature range, where physiological functions were maintained.

We conclude that the high $[Mg^{2+}]_{HL}$ in Reptantia causes relaxation of the animals and reduces their scope for activity especially at temperatures below 0 °C. The hypothesis is discussed that the synergistic effects of high $[Mg^{2+}]_{HL}$ and low temperature most likely prevented the Reptantia from recolonizing the permanently cold water of polar areas.

Introduction

Crustacean haemolymph is more or less isoionic to sea water except for the levels of magnesium (Robertson, 1960; Mantel and Farmer, 1983). Shrimps regulate haemolymph levels of Mg^{2+} ($[Mg^{2+}]_{HL}$) at 5-12 $mmol \cdot l^{-1}$, far below the magnesium concentration of sea water (53 $mmol \cdot l^{-1}$). In contrast, most Reptantia (Brachyura, Anomura, Palinura, Astacidea) show higher $[Mg^{2+}]_{HL}$ between 30 and 50 $mmol \cdot l^{-1}$ (Walters and Uglow, 1981; Tentori and Lockwood, 1990; this study). This difference could be the result of different magnesium excretion systems. While the ablation of the eyestalk of *Palaemon serratus* has a significant effect on magnesium regulation (Franklin *et al.*, 1978), this is not the case in *Cancer magister* (Holliday, 1980). Holliday (1980) concludes that there is a "fundamental difference in the nature of control of magnesium" between the two groups of crustaceans. Since then some studies addressed neuroendocrine effects on magnesium regulation (McNamara *et al.*, 1990, 1991), however, the mechanisms of Mg^{2+} excretion and their differences between the two groups remain unexplored.

Mg^{2+} is an effective anaesthetic in marine invertebrates (Pantin, 1946) and $[Mg^{2+}]_{HL}$ is correlated with the level of activity in different species of decapod crustaceans (Robertson, 1953; Walters and Uglow, 1981) and in the amphipod *Talitrus saltator* (Spicer *et al.*, 1994). Similarly, activity and magnesium levels appear to be correlated in the snail *Helix pomatia* (Spicer *et*

al., 1994) and even in different vertebrates despite low blood Mg^{2+} contents (Kayser, 1961). In almost all of these species low activity levels in general, or seasonal decreases in activity (e.g. during hibernation), are correlated with elevated $[Mg^{2+}]_{HL}$ (or $[Mg^{2+}]_e$) while higher activity levels are correlated with lower $[Mg^{2+}]_{HL}$ (or $[Mg^{2+}]_e$). Accordingly, Robertson (1953) characterized decapod species like *Dromia vulgaris*, *Lithodes maja*, and *Maja squinado* with $[Mg^{2+}]_{HL}$ of around $50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ as "living in a semi-narcotized state".

These characteristics of $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulation have recently been suggested to determine the geographical distribution of decapod crustaceans at low temperature (F. J. Sartoris, M. Frederich and H. O. Pörtner, in prep.). This group occurs in nearly every aquatic habitat of the world. The group Reptantia, however, is largely absent in the Southern Ocean, south of the Antarctic Convergence (Yaldwyn, 1965). In contrast, the Natantia (Caridea, Penaeidea) are present with 24 different species, 12 pelagic and 12 benthic (Arntz and Gorny, 1991; Arntz *et al.*, 1994; Gorny, 1999) and some of the latter reach densities of 1 to 5 specimen per m^2 (Gutt *et al.*, 1991).

There is evidence that the effect of different anaesthetics like halotane, enflourane and ethanol is enhanced at low temperatures (McKenzie *et al.*, 1992). The same was reported for magnesium in the water flea *Daphnia magna* (Lagerspetz and Tiiska, 1996). The combined effects of high $[Mg^{2+}]_{HL}$ and constantly low water temperature below $0 \text{ }^\circ\text{C}$ could have prevented the Reptantia from colonizing the shelf areas around the Antarctic continent. Similarly, these relationships may explain why reptant decapods are also absent in areas with extremely low water temperatures in the high Arctic.

The present study was designed to investigate the physiological functions affected by Mg^{2+} at different temperatures in various species of crab. *Eurypodius latreillei* (Guérin, 1828) and *Hyas araneus* (L., 1758) are two reptant species which live close to the low temperature limit of this group. *E. latreillei* is, together with *Peltarion spinosulum* (White, 1843), the southernmost reptant representative (Gorny, 1999; Gorny and Frederich, 1998). *H. araneus* lives between the temperate zone of the North Sea and the Arctic waters of the Barents and Kara Seas (Christiansen, 1969). *Carcinus maenas* (L., 1758) was included as an active reptant species which regulates $[Mg^{2+}]_{HL}$ far below the sea water concentration but still at higher levels than most shrimps. For an analysis of the limiting effect of magnesium we studied oxygen consumption, heart rate, spontaneous activity and the capability to react to experimental stimulation at different temperatures and magnesium levels.

Material and Methods

Animals

Adult *H. araneus* and *C. maenas* were obtained from the Biologische Anstalt Helgoland, Germany. *E. latreillei* were collected in the Magellan Strait with Agassiz trawls in November 1994 during a cruise of RV "Victor Hensen" (Arntz *et al.*, 1996) and then transferred to the Alfred-Wegener-Institute, Bremerhaven, Germany. In November 1997 further animals were collected by scuba divers in Bahía Laredo near Punta Arenas, Chile. Experiments were carried out at the Alfred-Wegener-Institute and the Instituto de la Patagonia, Universidad de Magallanes in Punta Arenas. The animals were held in large

aerated aquaria with recirculating natural sea water at 5 °C for at least two weeks prior to the start of the experiments. They were fed twice a week with pieces of *Mytilus* sp. or *Crangon crangon*. Only animals in the intermoult stage, indicated by a hard exoskeleton, were used.

During the cruise ANT XV/3 of RV "Polarstern" between January and March 1998 the Antarctic caridean shrimps, *Chorismus antarcticus* (Pfeffer, 1887) and *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer, 1887) were collected from bottom trawls in the Weddell Sea (37°38,0'S, 22°14,6'W, depth 437 m) and close to the Antarctic Peninsula (62°16,9'S, 58°42,3'W, depth 375 m) to obtain samples for an analysis of $[Mg^{2+}]_{HL}$.

Mg²⁺-incubation

Since *H. araneus* and *E. latreillei* are only very poor magnesium regulators ($[Mg^{2+}]_{HL} = 36-45 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ in *E. latreillei* and $42-50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ in *H. araneus*), it is easy to modify $[Mg^{2+}]_{HL}$ by changing the magnesium content in the artificial sea water used for the incubations (Aquarium Systems, Sarrebourg, France, ion composition in $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$: Na⁺ 487, K⁺ 10, Ca²⁺ 10, Cl⁻ 490, SO₄²⁻ 27, Mg²⁺ 6 to 12 added as MgCl₂, pH = 8.0). Despite regulation of $[Mg^{2+}]_{HL}$ at 12-15 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ *C. maenas* also reduces $[Mg^{2+}]_{HL}$ during incubation in Mg²⁺ reduced sea water.

Haemolymph samples of the animals were obtained mostly by inserting a syringe needle into the articular membrane at the coxa of the last walking leg. For repeated sampling haemolymph was taken through a small hole drilled in the carapace above the heart. The hole was covered with latex dam to prevent haemolymph loss. Samples of approximately 30 µl were taken at regular intervals. In an initial experiment 8 specimens of *H. araneus* were incubated in artificial sea water containing 6 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ Mg²⁺. $[Mg^{2+}]_{HL}$ was estimated using a photometric assay (Merckotest Magnesium, Merck, Darmstadt, Germany). After 3 d of incubation $[Mg^{2+}]_{HL}$ remained constant at 8 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$. In further experiments animals were incubated for at least 3 d before starting the experiments.

Oxygen consumption

Oxygen consumption was measured according to DeWachter *et al.* (1997) with a polarographic oxygen electrode (Eschweiler, Kiel, Germany) in a flow-through respirometer. The respirometer was filled with filtered (pore size 0.45 µm) natural (53 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ Mg²⁺) sea water for control animals, or with filtered artificial sea water (6 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ Mg²⁺) for $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced specimens. Temperature was decreased in steps of approximately 2 °C per night. All animals had more than 12 h to adapt. Oxygen consumption was recorded for more than 90 min per animal. The temperature range investigated was between 8.1 °C and 0 °C for *E. latreillei* and between 9 °C and -1.5 °C for *H. araneus*. *E. latreillei* started to die at 0 °C. PO₂ in the outflowing water of the respirometer chambers never dropped below 16 kPa. Mean values of oxygen consumption were calculated as $\text{nmol O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g fresh weight}^{-1}$.

Heart rate

Heart rate was recorded by the non-invasive photoplethysmograph technique introduced by Depledge (1984). The photosensor (isiTEC,

Bremerhaven, Germany) was fixed on the carapace of the crabs with cyanacrylate glue and dental periphery wax, and connected to a computer system (MacLab, AD Instruments, Australia). The animals were kept in darkened aquaria for 24 h at 8 °C. This acclimation period was sufficient to reach resting heart rates. Control animals were incubated in natural sea water (53 mmol·l⁻¹) while a second group of crabs were incubated in magnesium reduced sea water (12 and 6 mmol·l⁻¹, respectively). In some experiments temperature was lowered in a stepwise procedure to 7.2, 5.0, 2.0, 0.0, and -1.2 °C. Heart rate was evaluated over a period of 2 h, approximately 12 h after the new temperature was reached. In other experiments temperature was decreased continuously during 9 h from 8 °C to -1.5 °C and heart rate was monitored over the whole time. In all species absolute values and percent changes in heart rate were compared for the different temperature regimes.

Spontaneous activity

Measurements of spontaneous activity of *E. latreillei* were performed following the protocol of Foyle *et al.* (1989) using a low light intensity video camera which was mounted above 3 walking tanks and connected to a time-lapse video recorder. The incubation water had magnesium concentrations of 50, 30 and 15 mmol·l⁻¹ and the temperatures were 10.0, 2.5, 1.0 and -1.0 °C. A grid of 4 x 4 cm (the medium carapace length of the animals was about 4 cm) was painted on the bottom of the 60 x 40 cm tanks and the walking distance was determined by counting the number of grid squares passed by the crabs over a 24 h period at each combination of temperature and magnesium concentration.

Reaction to experimental stimulation

In order to investigate the capability to respond to experimental stimulation *H. araneus* were held in 25 l aquaria (max. 4 animals per aquarium). The two different temperature regimes investigated were the same as during heart rate analysis. For each combination of experimental temperatures and magnesium levels, animals were turned upside-down and the period (reaction time) was monitored during which they got back on their legs. Most of the crabs turned back via rolling over their pleon, but some rolled over their rostrum. Because the latter movements occurred much more slowly and only occasionally and were not temperature dependent, these numbers were not used in the calculations.

Statistics

Statistical significance was tested at the $p < 0.05$ and $p < 0.01$ level using analysis of covariance (ANCOVA, Abacus Concepts 1991) or analysis of variance (ANOVA, Abacus Concepts 1991). Data are given as means \pm standard deviation. Discontinuities in the temperature dependence of investigated parameters were tested by use of Arrhenius analysis and a Q-BASIC program for the identification of critical points (Yeager and Ultsch, 1989).

Results

[Mg²⁺]_{HL} of Antarctic shrimps

Notocrangon antarcticus and *Chorismus antarcticus* are strong [Mg²⁺]_{HL} regulators. The [Mg²⁺]_{HL} of *Notocrangon antarcticus* is 8.0±2.0 mmol·l⁻¹ (n = 33) and [Mg²⁺]_{HL} of *Chorismus antarcticus* is 7.9±2.5 mmol·l⁻¹ (n = 17). There were no significant differences between the populations in the Weddell Sea (bottom water temperature: -1.6 °C, salinity: 34.4 ‰) and close to the Antarctic Peninsula (bottom water temperature: +0.1 °C, salinity: 34.5 ‰).

Oxygen consumption

In both investigated species oxygen consumption was not constant over time. Phases of very low oxygen demand alternated with peaks of very high oxygen consumption. An example is shown for *H. araneus* in Fig. 1; *E. latreillei* exhibited the same pattern. However, periods of 90 min proved to be long enough for reproducible estimates of mean values which correspond to routine metabolic rates. Standard metabolic rates (SMR) were not calculated because decapods exhibit phases of apnoea and bradycardia like intermittent breathers. Metabolic rates during apnoea periods are below SMR. In consequence, calculations of SMR are not possible.

Oxygen consumption in control specimens of *E. latreillei* ([Mg²⁺]_{HL} = 45 mmol·l⁻¹) was 6.4±2.7 nmol O₂·min⁻¹·g⁻¹ (n = 5) at 8.1 °C (Fig. 2a). A decrease in temperature resulted in a falling oxygen consumption with a Q₁₀ value of 5.1 between 0 and 8.1 °C. Comparing the data over this short period of temperature acclimation (12 h) with data from animals that had been incubated for two weeks showed no difference. Obviously, incubation for at least 12 h at each temperature was sufficient and no over- or undershoot reaction to temperature change was visible.

[Mg²⁺]_{HL} reduced (8 mmol·l⁻¹) animals had a significantly higher oxygen demand at all investigated temperatures (ANCOVA, p<0.01). This increase was 2.7 fold at 8 °C, reaching 17.0±2.0 nmol O₂·min⁻¹·g⁻¹, and 3.2 fold at 0.5 °C, reaching 5.4±2.8 nmol O₂·min⁻¹·g⁻¹ (n = 5). The change in oxygen consumption with temperature followed a Q₁₀ of 4.6 between 0.5 and 8.1 °C. The two values at 0.8 °C and 0 °C could indicate a rise in oxygen consumption but the change remained non-significant owing to the large inter-individual variability.

The pattern of oxygen consumption changes in *H. araneus* was different from the one seen in *E. latreillei* (Fig. 2b). Control animals showed an oxygen demand of 37.5±8.3 nmol O₂·min⁻¹·g⁻¹ (n = 5) at 9 °C. The oxygen demand decreased to 2.9±0.5 nmol O₂·min⁻¹·g⁻¹ at -1.5 °C (for Q₁₀ values see Table 1). The oxygen consumption of animals with reduced [Mg²⁺]_{HL} revealed a significant difference (ANCOVA, p<0.05) to control animals in ln-transformed data (not shown). This transformation was necessary for an equal distribution of residuals as required for this statistical test. Animals of both [Mg²⁺]_{HL} treatments showed more variability in oxygen consumption values at higher temperatures (Fig. 1). Peaks with very high oxygen consumption alternated with periods where oxygen consumption dropped to very low values at temperatures between 3 °C and 9 °C. At temperatures ranging between 0 °C and -1.5 °C these changes in activity levels disappeared and the

animals showed a more or less constant level of oxygen demand, rarely interrupted by small peaks of spontaneous activity. Variability in oxygen consumption was small among animals from each $[Mg^{2+}]_{HL}$ group. Different metabolic rates were found depending on $[Mg^{2+}]_{HL}$ (2.9 ± 0.5 and 7.0 ± 1.2 $\text{nmol O}_2 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ at 47 and 7 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ $[Mg^{2+}]_{HL}$, respectively).

Heart rate

While heart rate fell almost linearly in control animals of all species between 7 °C and -1 °C (Fig. 3a b c), the drop in heart rate in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals differed among species. In *E. latreillei* at 36 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ $[Mg^{2+}]_{HL}$ heart rate dropped from 87.6 ± 8.8 BPM at 8 °C to 13.0 ± 7.1 BPM ($n = 16$) at -1.7 °C. $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals (8 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) showed significantly (ANCOVA, $p < 0.01$) elevated heart rates at all of these temperatures with a decrease from 98.3 ± 3.1 BPM ($n = 18$) at 8 °C to 22.7 ± 8.5 BPM at -1.7 °C. The percent change of heart rate was similar in both $[Mg^{2+}]_{HL}$ groups (Fig. 4a) but differed from the other two species.

Control animals of *H. araneus* ($[Mg^{2+}]_{HL} = 50$ $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) reached levels between 1 and 15 BPM ($n = 6$) at subzero temperatures (Fig. 3b). In $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals (15 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) a decrease could only be observed between 7 and 2 °C while heart rate remained constant and never decreased below 20 BPM at lower temperatures with a significant (ANCOVA, $p < 0.05$) difference between the two groups of $[Mg^{2+}]_{HL}$. Because heart rates of individual crabs depend on many different factors like size, age, sex and moulting stage (Maynard, 1960; Ahsanullah and Newell, 1971; McMahan and Burnett, 1990) it is sometimes difficult to get an accurate mean for one temperature. Therefore, we calculated the percent difference from heart rate at control temperature for each crab (Fig. 4b). The difference in heart rates between both groups of animals becomes more distinct in this normalized presentation.

Control animals of *C. maenas* ($[Mg^{2+}]_{HL} = 16$ $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, $n = 8$) reduce heart rate from 45.9 ± 13.6 BPM at 6.4 °C to 5.5 ± 1.9 BPM at -0.8 °C (Fig. 3c). A reduction in $[Mg^{2+}]_{HL}$ led to a significant (ANCOVA, $p < 0.05$) reduction in slope. $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals ($n = 8$) change heart rate from 30.3 ± 19.5 BPM at 6.4 °C to 15.2 ± 4.5 BPM at -0.8 °C. Again, the difference becomes more distinct in the normalized presentation (Fig. 4c).

Arrhenius analyses of oxygen consumption and heart rate

Arrhenius analyses of oxygen consumption and heart rate data for all investigated species revealed no discontinuity in the temperature dependence of these two parameters. This indicates a continuous slowing of metabolism with decreasing temperature. Arrhenius activation energy (E_A) of physiological processes in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals is between 1.1 to 5.0 fold lower than in control animals (Table 1). This indicates a reduction in thermal sensitivity for all investigated parameters at low $[Mg^{2+}]_{HL}$.

Spontaneous activity

The reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ had a pronounced effect on spontaneous activity. This was characterized by long periods of inactivity interrupted by

bursts of movements. On average, control animals of *E. latreillei* moved 10 times less at 10 °C than at 2.5 °C (Fig. 5). Between 2.5 and 1 °C a small increase in walking distance could be observed. Walking distance was much higher at low $[Mg^{2+}]_{HL}$ (15 mmol·l⁻¹) with a 10 fold increase at 10 °C and at 2.5 °C compared to control animals. At -1 °C the walking distance in this group was still comparable to control animals at +1 °C. No major difference could be seen between control animals and those with slightly reduced $[Mg^{2+}]_{HL}$ (30 mmol·l⁻¹).

Reaction to experimental stimulation

No difference in reaction time could be seen between animals cooled down in a stepwise procedure over several days and those cooled down within one day, so the data of both experiments were pooled for Fig. 6. A temperature decrement from 6.8 to 2 °C had no significant effect on reaction time in control animals of *H. araneus*. ($[Mg^{2+}]_{HL}$ = 38.8 mmol·l⁻¹, mean reaction time = 6.2±0.9 s). At lower temperatures the reaction slowed down. Time rose to 18.5 s at -2 °C. The standard deviation increased at subzero temperatures because some animals were still rather fast while others needed longer than one minute to get back in the upright position. Two significantly different linear regressions resulted with a slope of 0.5 s/°C between 6.8 and 0.3 °C and 4.6 s/°C between 0.3 and -2 °C. Both regressions intersect at 0.3 °C and 7.8 s reaction time.

$[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced (9.5 mmol·l⁻¹) crabs had a mean reaction time of 6.5±1.5 s calculated for all investigated temperatures. It was not possible to fit two different regressions or identify a critical temperature. The slope of the regression through all data points of this group of crabs was 0.2 s/°C reflecting again a drop in thermal sensitivity of $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals.

Discussion

Reptant decapods have been abundant in the Antarctic during the Cretaceous as shown by the fossil record (Feldmann and Zinsmeister, 1984a and b). Feldmann (1986) even describes the origin of two reptant decapod species during the late Cretaceous and Eocene in the southern circum-Pacific region and their dispersal therefrom to lower latitudes. The reptant decapod fauna was clearly not extinct at the Cretaceous-Tertiary-Boundary (Feldmann and Tshudy, 1989), and the youngest fossil of the Reptantia in Antarctica is *Antarctidromia inflata* which was found on King George Island and corresponds to the lower Miocene (20 Ma B.P.) (Förster *et al.*, 1985). The loss of the reptant decapod fauna in the Antarctic coincides with the cooling of the Southern Ocean during the Tertiary, where the water temperature dropped from 15 to 20 °C to the present +2 to -1.8 °C. Clarke (1990) stated that this geologically rapid temperature change is equivalent to a shift by 0.003 °C every 1000 years, and that it could not represent "an evolutionary challenge to marine faunas." Considering the lower costs of basal metabolism at cold temperatures owing to the Q_{10} -effect, living in cold waters should even be advantageous (Clarke, 1980) and "cold water *per se* cannot be the explanation" for the absence of the Reptantia in the high Antarctic (Clarke and Crame, 1989).

Brey *et al.* (1996) suggested that the stenobathic benthic fauna, among them Reptantia, became extinct during glaciation of the Antarctic shelf and that only eurybathic species such as Natantia were able to survive on the continental slope. A recolonisation of the shelf should have been easier and faster for eurybathic species. In contrast, species which only survived north of the Polar Front, had to cross the deep-sea trench in the Drake Passage and the Circum-Antarctic Current which both had developed after Gondwana broke and South America gradually separated from Antarctica in the Oligocene approximately 25-30 Ma B.P. (Clarke, 1990).

Dell (1972) assumes that a colonisation of Antarctica is still possible today via the islands of the Scotia Arc. Also, the three findings of Reptantia in the Antarctic (*Paralomis spectabilis*: Birstein and Vinogradov, 1967; *Stereomastis suhmi*, larvae only: Tiefenbacher, 1994; *Lithodes murrayi*: Klages *et al.*, 1995) show that Reptantia are able to cross successfully both the Drake Passage and the Circum-Antarctic Current and to live in the Antarctic in an ecological niche which is usually occupied by isopods and amphipods (Clarke and Crame, 1989; Brandt, 1991). However, it is obvious that Reptantia in the Antarctic were found at water temperatures above 0 °C (*P. spectabilis*: +1.1 °C, *S. suhmi*: not reported, *L. murrayi*: +1.8 °C). Total absence of Reptantia in the Antarctic is likely restricted to areas with temperatures below 0 °C. This is especially the case in the well investigated eastern Weddell Sea shelf, which is characterized by very low constant temperatures of -1.8 °C (Seabrooke *et al.*, 1971; Arntz *et al.*, 1992) and a well documented fauna of caridean decapods (reviewed by Gorny, 1999).

The distribution of reptant and natant decapods in the Arctic is not as distinctly different as in the Antarctic. Reptant decapods (e.g. *Hyas araneus*, *Chionoecetes opilio*) are found in the far North around 0 °C. Nonetheless, they are also absent in areas reaching water temperatures of -1 °C and below (Sartoris *et al.*, 1999). These areas are not as clearly geographically separated as in the Antarctic. Comparable to the Antarctic, the natant shrimps are clearly the more abundant decapods in the extremely cold regions of the Arctic (Squires, 1990). Moreover, it can be inferred that the deep-sea trench and the Circum-Antarctic Current around Antarctica emphasize the separation of these groups more than in the Arctic.

Our experiments suggest that $[Mg^{2+}]_{HL}$ may be an important parameter to explain the different thermal sensitivities of Natantia and Reptantia in the cold. Experimental reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ in Reptantia to natantian levels causes Arrhenius activation energy of all investigated parameters to be significantly lower (ANOVA, $p < 0.05$) in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced than in control animals. Arrhenius analysis revealed no discontinuity in the temperature dependence of all investigated parameters at lower $[Mg^{2+}]_{HL}$. A Mg^{2+} threshold is also not evident from this analysis. Lowered Q_{10} and E_A values, however, reflect a reduced thermal sensitivity of $[Mg^{2+}]_{HL}$ -reduced animals.

A phenomenon observed in the three reptant species studied is the change in variability of heart rate and oxygen consumption with decreasing $[Mg^{2+}]_{HL}$. While unstressed crabs show a wide range of heart rates (e.g. Depledge, 1977; Cumberlidge and Uglow, 1977; Booth *et al.*, 1982; Aagaard, 1996 and pers. observation) and large fluctuations in oxygen consumption

(Fig. 1), this variability is minimized when the animals are stressed by handling, temperature changes or hypoxia (pers. observation and DeWachter pers. com.). Animals with low $[Mg^{2+}]_{HL}$ usually exhibit a smaller variability in the two parameters but the range was still wider at higher temperatures than at temperatures around or below 0 °C. This might indicate that reduced $[Mg^{2+}]_{HL}$ causes an elevated excitability of the organism. Nevertheless, *H. araneus* survived 4 months in artificial seawater with 6 mmol·l⁻¹ Mg²⁺ indicating that the animals are able to tolerate low $[Mg^{2+}]_{HL}$ for extended periods. However, the long term consequences of $[Mg^{2+}]_{HL}$ -reduction may only become visible during long term captivity in magnesium reduced seawater including investigations of reproduction and growth.

The temperature dependence of the magnesium effect is different in the three investigated species. At all temperatures heart rate, oxygen consumption and spontaneous activity of *E. latreillei* exhibited a shift to higher values at low $[Mg^{2+}]_{HL}$, whereas in *H. araneus* an increase in oxygen consumption and heart rate and a reduction of reaction time to experimental stimulation was found especially at low and subzero temperatures. The same pattern could be seen in the heart rate of *C. maenas*. Results for this species are surprising because *C. maenas* is one of the strongest $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulators among brachyuran crabs. This may have led to a low thermal sensitivity of the investigated parameters compared to other Brachyura. Reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduces thermal sensitivity even further. Additional investigations are required to identify the mechanisms involved in these inter-specific differences.

A non-quantified observation of spontaneous activity is reported by Holliday (1980). He describes *Cancer magister* held in Mg²⁺-free sea water as "easily excited and aggressive". In our study on *H. araneus* the decrease in $[Mg^{2+}]_{HL}$ did not result in a linear increase in spontaneous activity. The difference in walking distance between control animals and those subjected to a moderate $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction (30 mmol·l⁻¹) was very small. Only reduction to 12 mmol·l⁻¹ $[Mg^{2+}]_{HL}$ led to a significant increase in spontaneous activity. Furthermore, *H. araneus* and *E. latreillei* exhibit a rather large variability of $[Mg^{2+}]_{HL}$ without any detectable influence on activity or other parameters. $[Mg^{2+}]_{HL}$ varied between 39 and 51 mmol·l⁻¹ in *H. araneus*, between 36 and 48 mmol·l⁻¹ in *E. latreillei* and between 12 and 20 mmol·l⁻¹ in *C. maenas*. The investigated Antarctic shrimps *Notocrangon antarcticus* and *Chorismus antarcticus* varied in their $[Mg^{2+}]_{HL}$ between 5.5 and 11.6 mmol·l⁻¹ as well as 5.0 and 12.3 mmol·l⁻¹, respectively. A threshold value may exist in the range between 30 and 12 mmol·l⁻¹ which enables the animals to raise spontaneous activity. Sartoris and Pörtner (1997) identified a $[Mg^{2+}]_{HL}$ -threshold of 15 mmol·l⁻¹ in *Crangon crangon*, above which intracellular pH was protected from temperature changes. However, we are far from being able to explain the origin or usefulness of such a threshold level.

Different studies have shown a correlation between salinity and oxygen consumption as well as heart rate of crabs. Taylor (1977), Jury *et al.* (1994) and McGaw and Reiber (1998) reported an increase in heart rate and oxygen uptake at low salinities for *Carcinus maenas* and *Homarus americanus*. Having in mind that magnesium levels are reduced at low salinity, it would be interesting to investigate the role of magnesium in this case.

The narcotising effect of magnesium derives mainly from its inhibitory effect on synaptic transmitter release at the nerve-muscular junction (Katz, 1936; Del Castillo and Katz, 1954). Increasing magnesium levels decrease the average number of transmitter quanta released per nerve stimulus (Wernig, 1972) by a competitive inhibition of calcium binding (Dudel *et al.*, 1982). A narcotising effect should therefore be seen first at the neuro-muscular level which is associated with activity. Furthermore, Howarth and Levi (1998) have shown an inhibition of contractile activity in rabbit myocytes at elevated intracellular $[Mg^{2+}]$. Obviously, magnesium acts as a relaxant rather than an anaesthetic.

During relaxation of the muscles the animal is still able to maintain standard metabolism but its scope for activity, defined by Bennett (1978) as the difference between minimum and maximum oxygen consumption in fish, is minimized. For Fig. 7 the difference between mean and maximum heart rates was calculated as a measure of scope for activity from data provided by Walters and Uglow (1981) and collected in this study. In crabs it is preferable to calculate scope for activity as the difference between mean resting (instead of minimum) and maximum values because of frequent periods of apnoea and brady- or acardia. A significant linear correlation results, indicating that the scope for activity increases with decreasing $[Mg^{2+}]_{HL}$. The animal at the top of this activity scale is *Carcinus maenas*, which exhibits a high capability of regulation among brachyuran crabs but still responds to a further reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ with an increased activity.

For different marine invertebrate species from temperate zones low critical temperatures (T_c) were identified at values above freezing. The T_c is characterized by the onset of anaerobic metabolism. Survival below the T_c is not possible unless an adaptional shift of this threshold temperature occurs (Zielinski and Pörtner, 1996; DeWachter and Pörtner, 1997; Sommer *et al.*, 1997; Pörtner *et al.*, 1998). Lactate which is the main end product of anaerobic metabolism in decapod crustaceans (Gäde, 1983; Spicer and McMahon, 1990) was not found to accumulate significantly in haemolymph after lowering the temperature to -1.9 °C for two hours in *H. araneus* and *E. latreillei* (unpubl. data). Accordingly, the data in this paper do not indicate such a critical temperature to exist for both species investigated. However, a critical temperature could clearly be identified in the temperate to warm water species *Maja squinado*. Moreover, our data show that temperature limitation may already set in above the anaerobic threshold when the aerobic scope for activity is reduced owing to the insufficient capacity of ventilation and circulation (M. Frederich and H. O. Pörtner, in prep.). These thermal thresholds are shifted to lower values by a reduction in $[Mg^{2+}]_{HL}$. As a corollary, low temperature and high $[Mg^{2+}]_{HL}$ may synergistically reduce scope for activity and limit the ecological tolerance range and colonization of cold waters. In the cold water crabs *H. araneus* and *E. latreillei* Mg^{2+} -anaesthesia may actually counteract the transition to anaerobiosis (Sartoris and Pörtner, 1997) since both species reduce metabolism at subzero temperatures to very low rates and are able to survive under these conditions with reduced activity. Nonetheless, aerobic scope and the level of activity seem to be

reduced owing to high $[Mg^{2+}]_{HL}$ which we suggest to be a factor as crucial as temperature.

If an enhanced scope for activity reflects the advantage of low $[Mg^{2+}]_{HL}$ at low temperatures one wonders why not all Reptantia did develop a mechanism of regulating magnesium as effectively as the shrimps did. Brachyura are the youngest group among Reptantia which appeared in the late Jurassic and radiated during the Cretaceous (Schram, 1982) and they have the poorest ability to regulate $[Mg^{2+}]_{HL}$. Considering that all other decapod groups contain stronger $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulators the ancestor of poorly regulating Brachyura should also have had low $[Mg^{2+}]_{HL}$ levels. Therefore, it must have been advantageous to reduce $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulation. Having in mind that the reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ leads to a higher scope for activity especially below 0 °C and that ion regulation requires energy, this energy would be wasted without a positive effect above 0 °C. The water temperature in most areas is above 0 °C and there was a minimum polar temperature of 0 °C (Barron, 1992) during radiation of the Brachyura in the warm Cretaceous. This may explain why Reptantia with higher capacities of $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulation did rarely evolve. In those cases where low $[Mg^{2+}]_{HL}$ prevail it needs to be investigated whether a high degree of eurythermality may require $[Mg^{2+}]_{HL}$ to be low since a drop in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduces thermal sensitivity. This is conceivable for *C. maenas*, which is exposed to large temperature fluctuations in the intertidal zone, and possibly also for other Reptantia found in temperate waters. In cold waters the capacity of reptantian $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulation may not be sufficient to downregulate $[Mg^{2+}]_{HL}$. As a consequence, the much more active natant decapods, isopods and amphipods, all with low $[Mg^{2+}]_{HL}$, succeed in competition for ecological niches in polar areas at the expense of higher costs of Mg^{2+} -regulation.

References:

- Aagaard, A. (1996). In situ variation in heart rate of the shore crab *Carcinus maenas* in relation to environmental factors and physiological condition. *Marine Biol.* **125**, 765-772.
- Ahsanullah, M. and Newell, R. C. (1971). Factors affecting the heart rate of the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **39A**, 277-287.
- Arntz, W. E. and Gorny, M. (1991). Shrimp (Decapoda, Natantia) occurrence and distribution in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol.* **11**, 169-177.
- Arntz, W. E., Brey, T., Gerdes, D., Gorny, M., Gutt, J., Hain, S. and Klages, M. (1992). Patterns of life history and population dynamics of benthic invertebrates under the high Antarctic conditions of the Weddell Sea. In Proc. 27th EMBS, *Marine Eutrophication and Population Dynamics* (ed. G. Colombo, I. Ferrari, V. U. Ceccherelli and R. Rossini), pp. 221-230. Fredensborg.
- Arntz, W. E., Brey, T. and Gallardo, V. A. (1994). Antarctic zoobenthos. *Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev.* **32**, 241-304.
- Arntz, W. E., Gorny, M., Werthmann, I., Lardies, M. and Soto, R. (1996). Crustacea Decapoda: summary report; Cruise report of the Chilean-German-Italian Magellan "Victor Hensen" campaign in 1994. *Ber. Polarforsch.* **190**: 57-60.
- Barron, E. J. (1992). Palaeoclimatology. In *Understanding the Earth*. (ed. G. Brown, C. Hawkesworth and C. Wilson), pp. 485-505. Cambridge University Press.
- Bennett, A. F. (1978). Activity metabolism of the lower vertebrates. *Ann. Rev. Physiol.* **400**, 447-469.
- Birsthein, Y. A. and Vinogradov, L. G. (1967). Occurrence of *Paralomis spectabilis* Hansen (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Antarctic. *Biol. Rep. Soviet. Antarctic Exp. 1955-58* **3**, 390-398.
- Booth, C. E., McMahon, B. R. and Pinder, A. W. (1982). Oxygen uptake and the potentiating effects of increased haemolymph lactate on oxygen transport during exercise in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *J. Comp. Physiol.* **148**, 111-121.
- Brandt, A. (1991). Colonisation of the Antarctic shelf by the Isopoda (Crustacea, Malacostraca). *Ber. Polarforsch.* **98**, 1-240.
- Brey, T., Dahm, C., Gorny, M., Klages, M., Stiller, M. and Arntz, W. E. (1996). Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy? *Ant. Sci.* **8/1**, 3-6.
- Christiansen, M. E. (1969). Marine invertebrates of Scandinavia, No 2. Decapoda Brachyura, pp 1-143. Universitetsforlaget Oslo.
- Clarke, A. (1980). A reappraisal of the concept of metabolic cold adaptation in polar marine invertebrates. *Biol. J. Linn. Soc.* **14**, 77-92.
- Clarke, A. (1990). Temperature and evolution: Southern Ocean cooling and the Antarctic marine fauna. In *Ecological Change and Conservation* (ed. K. R. Kerry and G. Hempel), pp. 9-22. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.

- Clarke, A. and Crame, A. (1989). The origin of the Southern Ocean marine fauna. In *Origins and Evolution of the Antarctic Biota* (ed. J. A. Crame), pp. 253-268. Geological Society Special Publication No. 47.
- Cumberlidge, N. and Uglow, R. F. (1977). Heart and scaphognathite activity in the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **28**, 87-107.
- Del Castillo, J. and Katz B. (1954). Quantal components of the endplate potential. *J. Physiol.* **124**, 560-573.
- Dell, R. K. (1972). Antarctic benthos. *Adv. Mar. Biol.* **10**, 1-216.
- Depledge, M. H. (1977). Cardiac activity of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.* **60A**, 65-67.
- Depledge, M. H. (1984). Photoplethysmography - A non-invasive technique for monitoring heart beat and ventilation rate in decapod crustaceans. *Comp. Biochem. Physiol.* **77A/2**, 369-371.
- DeWachter, B., Sartoris, F. J. and Pörtner, H. O. (1997). The anaerobic endproduct lactate has a behavioural and metabolic signalling function in the shore crab *Carcinus maenas*. *J. exp. Biol.* **200**, 1015-1024.
- Dudel, J., Parnas, I. and Parnas, H. (1982). Neurotransmitter release and its facilitation in crayfish III. Amplitude of facilitation and inhibition of entry of calcium into the terminal by magnesium. *Pflügers Arch.* **393**, 237-242.
- Feldmann, R. M. (1986). Palaeobiogeography of two decapod crustacean taxa in the southern hemisphere: Global conclusions with sparse data. In *Crustacean Biogeography* (ed. R. H. Gore and K. L. Heck), pp. 5-19. Rotterdam: A. A. Balkema.
- Feldmann, R. M. and Tshudy, D. M. (1989). Evolutionary patterns in macrurous decapod crustaceans from Cretaceous to early Cenozoic rocks of the James Ross Island region, Antarctica. In *Origins and Evolution of the Antarctic Biota* (ed. J. A. Crame), pp. 183- 195. Geological Society Special Publication No. 47.
- Feldmann, R. M. and Zinsmeister, W. J. (1984a). First occurrence of fossil decapod crustaceans (Callianassidae) from the McMurdo Sound Region, Antarctica. *J. Palaeont.* **58/4**, 1041-1045.
- Feldmann, R. M. and Zinsmeister, W. J. (1984b). New fossil crabs (Decapoda: Brachyura) from the La Meseta Formation (Eocene) of Antarctica: Palaeogeographic and biogeographic implications. *J. Palaeont.* **58/4**, 1046-1061.
- Förster, R., Gazdzicki, A. and Wrona, R. (1985). First record of a homolodromiid crab from a Lower Miocene glacio-marine sequence of West Antarctica. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* **6**, 340-348.
- Foyle, T. P., O'Dor, R. K. and Elner, R. W. (1989). Energetically defining the thermal limits of the snow crab. *J. exp. Biol.* **145**, 371-393.
- Franklin, S. E., Teinsongrusme, B. and Lockwood, A. P. M. (1978). Inhibition of magnesium secretion in the prawn *Palaemon serratus* by ethacrynic acid and by ligation of the eyestalks. In *Comparative Physiology, Water, Ions and Fluid Mechanics* (ed. K. Schmidt-Nielsen, L. Bolis and S. H. P. Maddrell), pp. 173-193. Cambridge University Press.
- Gäde, G. (1983). Energy metabolism of arthropods and molluscs during environmental and functional anaerobiosis. *J. exp. Zool.* **228**, 415- 429.

- Gorny, M. (1999). On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna. *Scientia Marina*, in press
- Gorny, M. and Frederich, M. (1998). Biogeography of decapod crustaceans in the higher latitudes of the Southern Ocean: the result of ecological and physiological barriers? *Proceedings and Abstracts, Fourth International Crustacean Congress*, pp. 142. Amsterdam.
- Gutt, J., Gorny, M. and Arntz, W. E. (1991). Spatial distribution of Antarctic shrimps (Crustacea: Decapoda) by underwater photography. *Antarctic Sci.*, **3**: 363-369.
- Holliday, C. W. (1980). Magnesium transport by the urinary bladder of the crab, *Cancer magister*. *J. exp. Biol.* **85**, 187-201.
- Howarth, F. C. and Levi, A. J. (1998). Internal free magnesium modulates the voltage dependence of contraction and Ca transient in rabbit ventricular myocytes. *Pflügers Archiv* **435/5**, 687-698.
- Jury, S. H., Kinnison, M. T., Howell, W. H. and Watson, W. H. (1994). The effects of reduced salinity on lobster (*Homarus americanus* Milne-Edwards) metabolism: implications for estuarine populations. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **176**, 167-185.
- Katz, B. (1936). Neuro-muscular transmission in crabs. *J. Physiol.* **87/3**, 199-221.
- Kayser, C. (1961). The physiology of natural hibernation. Pergamon Press
- Klages, M., Gutt, J., Starmanns, A. and Bruns, T. (1995). Stone crabs close to the Antarctic Continent: *Lithodes murrayi* Henderson, 1888 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68°51'S, 90°51'W). *Polar Biol.* **15**, 73-75.
- Lagerspetz, K. Y. H. and Tiiska, A. (1996). Why are some substances more toxic for *Daphnia magna* at low temperatures? Why magnesium? In *Adaptions to Stress in Aquatic and Terrestrial Ecosystems*, European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 17th Annual Conference, Abstracts, pp. 185.
- Mantel, L. H. and Farmer, L. L. (1983). Osmotic and ionic regulation. In *The Biology of Crustacea* Vol 5. (ed. L. H. Mantel), pp. 53-161. New York: Academic Press.
- Mauro, N. A. and Mangum, C. P. (1982). The role of the blood in the temperature dependence of oxidative metabolism in decapod crustaceans. I. Intraspecific responses to seasonal differences in temperature. *J. exp. Zool.* **219**, 179-188.
- Maynard, D. M. (1960). Circulation and heart function. In *The Physiology of Crustacea*, Vol I. (ed. T. H. Watermann), pp. 161-226. New York and London: Academic Press.
- McGaw, I. J. and Reiber, C. L. (1998). Circulatory modification in the blue crab *Callinectes sapidus*, during exposure and acclimation to low salinity. *Comp. Biochem. Physiol.* **121A**: 67-76.
- McKenzie, J. D., Colow, P., Clyde, J., Miles, A., Dickinson, R., Lieb, W. R. and Franks, N. P. (1992). Effects of temperature on the anaesthetic potency of halothane, enflurane and ethanol in *Daphnia magna* (Cladocera: Crustacea). *Comp. Biochem. Physiol.* **101C/1**, 15-19.

- McMahon, B. R. and Burnett, L. E. (1990). The Crustacean open circulatory system: A reexamination. *Physiol. Zool.* **63/1**, 35-71.
- McNamara, J. C., Salomao, L. C. and Ribeiro, E. A. (1990). The effect of eyestalk ablation on haemolymph osmotic and ionic concentrations during acute salinity exposure in the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Crustacea, Decapoda). *Hydrobiol.* **199/3**, 193-199.
- McNamara, J. C., Salomao, L. C. and Ribeiro, E. A. (1991). Neuroendocrine regulation of osmotic and ionic concentrations in the hemolymph of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Crustacea, Decapoda). *Gen. Comp. Endocrinol.* **84/1**, 16-26.
- Pantin, C. F. A. (1946). Notes on microscopical techniques for zoologists. Cambridge University Press.
- Pörtner, H. O., Hardewig, I., Sartoris, F. J. and van Dijk, P. L. M. (1998). Acid-base balance, ion regulation and energetics in the cold. In *Cold Ocean Physiology* (ed. H. O. Pörtner and R. Playle) pp. 88-120. Cambridge University Press.
- Robertson, J. D. (1953). Further studies on ionic regulation in marine invertebrates. *J. exp. Biol.* **30/3**, 279-296.
- Robertson, J. D. (1960). Osmotic and ionic regulation. In *The Physiology of Crustacea*, Vol I (ed. T. H. Waterman), pp: 317-339. New York, London: Academic Press.
- Sartoris, F. J. and Pörtner, H. O. (1997). Increased concentrations of haemolymph Mg^{2+} protect intracellular pH and ATP levels during temperature stress and anoxia in the common shrimp *Crangon crangon*. *J. exp. Biol.* **200/4**, 785-792.
- Schram, F. R. (1982). The fossil record and evolution of Crustacea. In *The Biology of Crustacea*, Vol. 1 (ed. L. G. Abele), pp. 93- 147. New York, London: Academic Press.
- Seabrooke, J. M., Hufford, G. J. and Elder, R. B. (1971). Formation of Antarctic bottom water in the Weddell Sea. *J. Geophys. Res.* **76**, 2164-2178.
- Sommer, A., Klein, B. and Pörtner, H. O. (1997). Temperature induced anaerobiosis in two populations of the polychaete worm *Arenicola marina* (L.). *J. Comp. Physiol. B* **167**: 25-35.
- Spicer, J. and McMahon, B. R. 1990. Haemocyanin oxygen binding and the physiological ecology of a range of talitroidean amphipods (Crustacea) I. pH, temperature, and L- lactate sensitivity. *J. Comp. Physiol. B* **160**, 195-200.
- Spicer, J. I., Morrill, D. and Taylor, A. C. (1994). Effect of low temperature on oxygen uptake and haemolymph ions in the sandhopper *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.* **74**, 313- 321.
- Squires, H. J. (1990). Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. *Can. Bull. Fish. Aqu. Sci.* **221**, 1- 532.
- Taylor, A. C. (1977). The respiration responses of *Carcinus maenas* (L.) to changes in environmental salinity. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **29**, 197- 210.
- Tentori, E. and Lockwood, A. P. M. (1990). Haemolymph magnesium levels in some oceanic crustacea. *Comp. Biochem. Physiol.* **95A/4**, 545- 548.

- Tiefenbacher, L. (1994). Decapode Crustaceen aus westantarktischen Gewässern gesammelt von der R.V. "John Biscoe", Reise 11. *SPIXIANA* **17/1**, 13-19.
- Walters, N. J. and Uglow, R. F. (1981). Haemolymph magnesium and relative heart activity of some species of marine decapod crustaceans. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **55**, 255-265.
- Wernig, A. (1972). The effects of calcium and magnesium on statistical release parameters at the crayfish neuromuscular junction. *J. Physiol.* **226**, 761-768.
- Yaldwyn, J. C. (1965). Antarctic and subantarctic decapod crustacea. In *Biogeography and Ecology in Antarctica* (ed. J. van Mieghem and P. van Oye), pp. 323-332. The Hague
- Yeager, D. P. and Ultsch, G. R. (1989). Physiological regulation and conformation: A BASIC program for the determination of critical points. *Physiol. Zool.* **62/4**, 888-907.
- Zielinski, S. and Pörtner, H. O. (1996). Energy metabolism and ATP free-energy change of the intertidal worm *Sipunculus nudus* below a critical temperature. *J. Comp. Physiol. B* **166**, 492-500.

Acknowledgements:

Financial support for this work was provided to M. Frederich by a travel grant from the DAAD (D/97/10464) for his stay in Chile. We would like to thank M. Gorny, E. Mutschke and J. Ramirez for their assistance in the lab in Punta Arenas. We would also like to thank T. Hirse for taking many blood samples from shrimps during the Antarctic cruise of RV "Polarstern" in spring 1998. Alfred Wegener Institute publication no.:

Table 1: Q_{10} values and Arrhenius activation energies ($E_A = (2.3 \cdot R \cdot T_1 \cdot T_2 \cdot \log Q_{10}) / 10 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$) and the ratio ($E_A \text{ control } [Mg^{2+}]_{HL} / E_A \text{ reduced } [Mg^{2+}]_{HL}$) for oxygen consumption and heart rate data in *Eurypodius latreillei*, *Hyas araneus* and for heart rate only in *Carcinus maenas*. Data at all temperatures were used in the calculation of mean E_A and Q_{10} (see figures).

	Q_{10} control- [Mg^{2+}] _{HL}	Q_{10} reduced- [Mg^{2+}] _{HL}	E_A control- [Mg^{2+}] _{HL}	E_A reduced- [Mg^{2+}] _{HL}	E_A ratio (control / reduced)
<i>Eurypodius latreillei</i>					
heart rate	7.1	4.5	124.1	95.2	1.3
oxygen consumption	5.1	4.6	103.8	97.4	1.1
<i>Hyas araneus</i>					
heart rate	6.0	1.7	113.3	33.6	3.4
oxygen consumption	11.4	4.5	154.7	95.6	1.6
<i>Carcinus maenas</i>					
heart rate	19.0	1.8	186.0	37.1	5.0

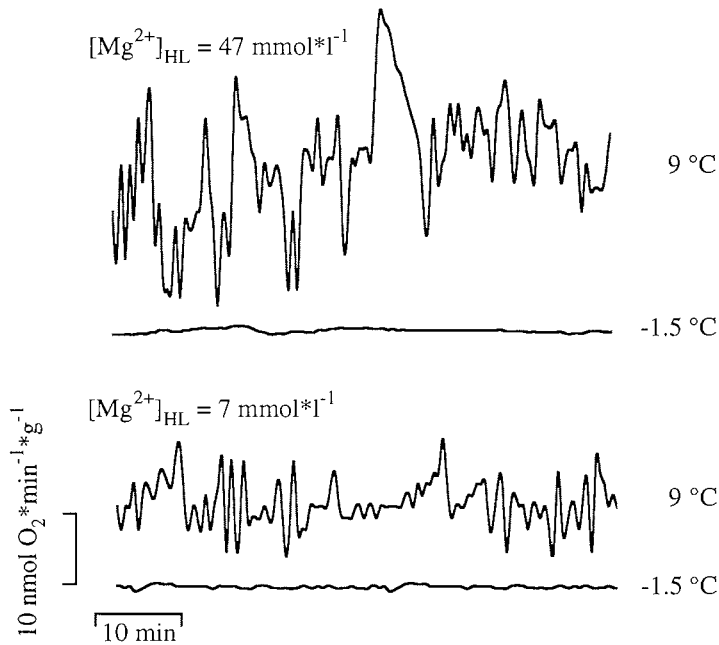


Figure 1: Typical oxygen consumption recordings for two specimens of *Hyas araneus* with different $[Mg^{2+}]_{HL}$ at 9 and -1.5 °C. The variability in oxygen consumption is much more pronounced at 9 °C than at -1.5 °C. Measurements conducted with $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals at 9 °C revealed smaller fluctuations compared to control animals at 9 °C. The same effect can be seen in *Eurypodius latreillei* but is not shown here.

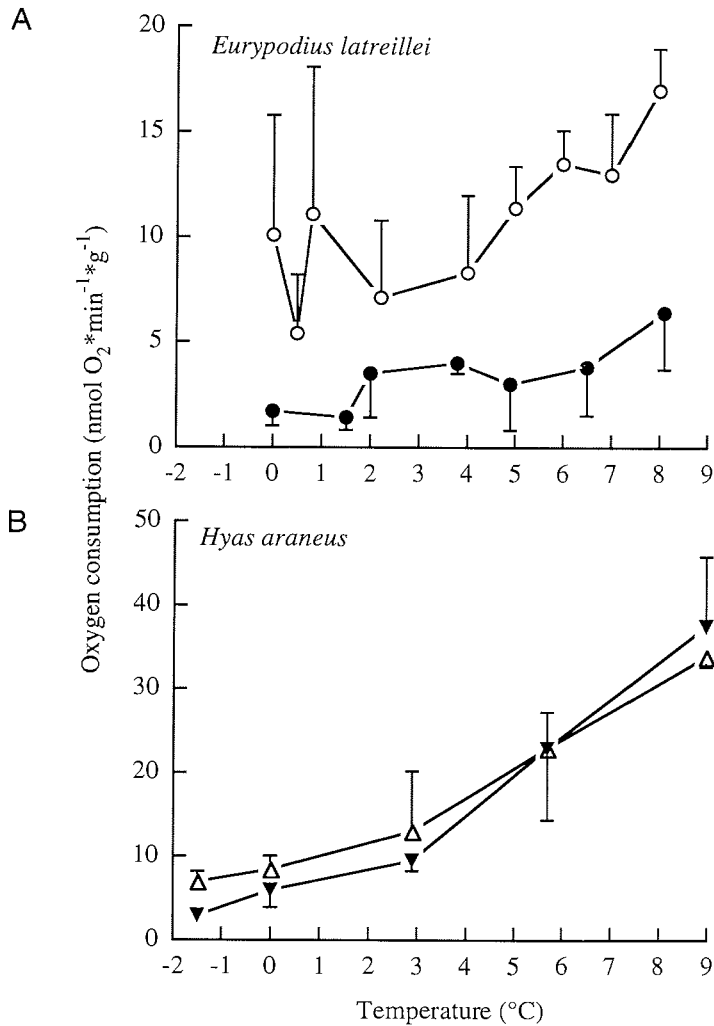


Figure 2: Oxygen consumption of *Eurypodius latreillei* (A) and *Hyas araneus* (B) at different temperatures and $[Mg^{2+}]_{HL}$.

A: While oxygen demand of control animals ($45 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, filled symbols) in *E. latreillei* decreases with temperature with a Q_{10} of 5.1 for the whole temperature range, $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals ($8 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, open symbols) show a Q_{10} of 4.6. The oxygen consumption of $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals is significantly elevated (ANCOVA, $p < 0.05$) at all investigated temperatures.

B: There is no significant rise in oxygen consumption in *H. araneus* at low $[Mg^{2+}]_{HL}$ (open symbols). However, the slope shows a significant difference (ANCOVA, $p < 0.05$, ln-transformed data, not shown) between these two groups of $[Mg^{2+}]_{HL}$.

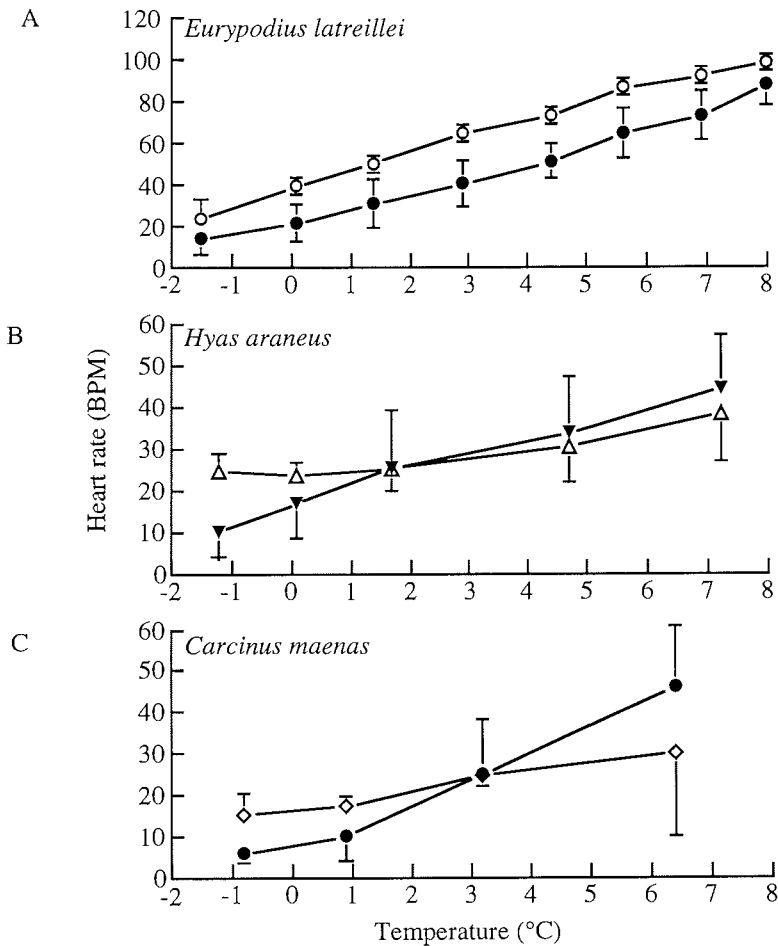


Figure 3: Heart rate of *Eurypodius latreillei* (A), *Hyas araneus* (B) and *Carcinus maenas* (C) at different temperatures and $[Mg^{2+}]_{HL}$ (controls with filled symbols, $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals with open symbols).

A: Comparable to oxygen consumption data there is a significant (ANCOVA, $p < 0.01$) parallel shift of heart rate towards higher values over the whole temperature range in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced *E. latreillei*.

B: $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced *H. araneus* exhibit elevated heart rates only at temperatures of 0 and -1.4 °C. The slope is significantly different between both groups of animals (ANCOVA, $p < 0.05$).

C: Heart rate in control animals of *C. maenas* decreases nearly linearly with decreasing temperature although $[Mg^{2+}]_{HL}$ is already low ($16 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) compared with other Brachyura. Similar to *H. araneus* further lowering of $[Mg^{2+}]_{HL}$ to $8 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ results in a reduced thermal sensitivity, significantly different from controls (ANCOVA, $p < 0.05$).

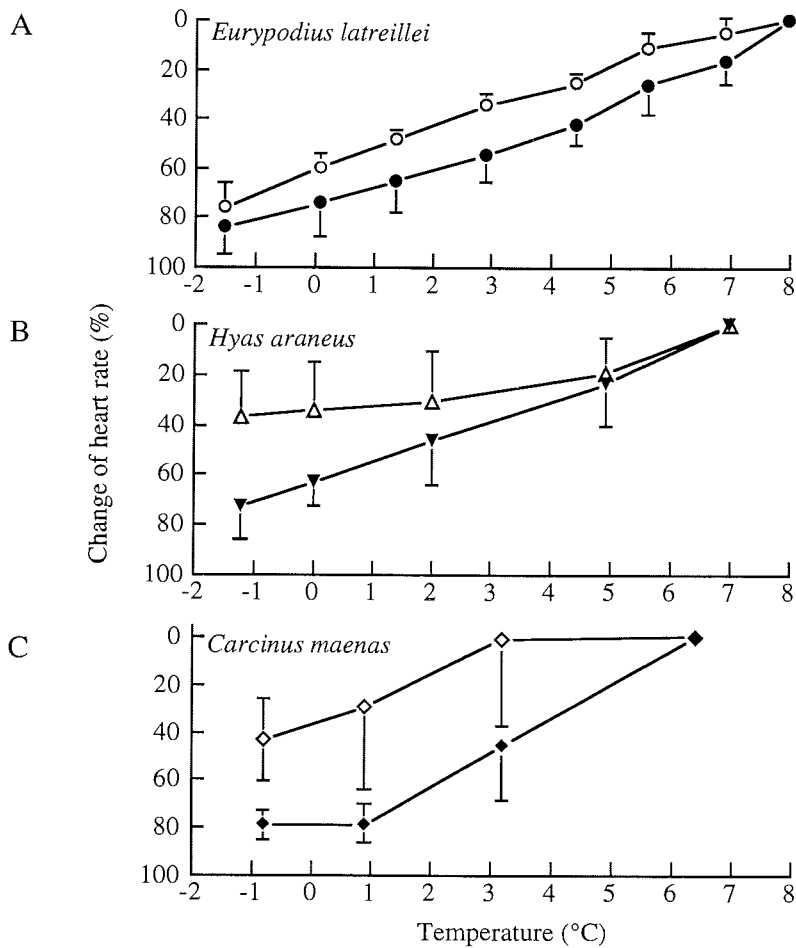


Figure 4: Percent change of heart rate in *Eurypodius latreillei* (A), *Hyas araneus* (B) and *Carcinus maenas* (C) at different temperatures and $[Mg^{2+}]_{HL}$ (controls with filled symbols, $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals with open symbols)..

A: The slope of change in heart rate in *E. latreillei* is the same at both $[Mg^{2+}]_{HL}$ and at all investigated temperatures.

B: While *H. araneus* reduces heart rate linearly with temperature at control $[Mg^{2+}]_{HL}$, this trend is minimized below 2 °C in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals.

C: In control animals of *C. maenas* heart rate falls between 6 and 1 °C. At lower temperatures no further reduction could be observed. Heart rate remains high in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals.

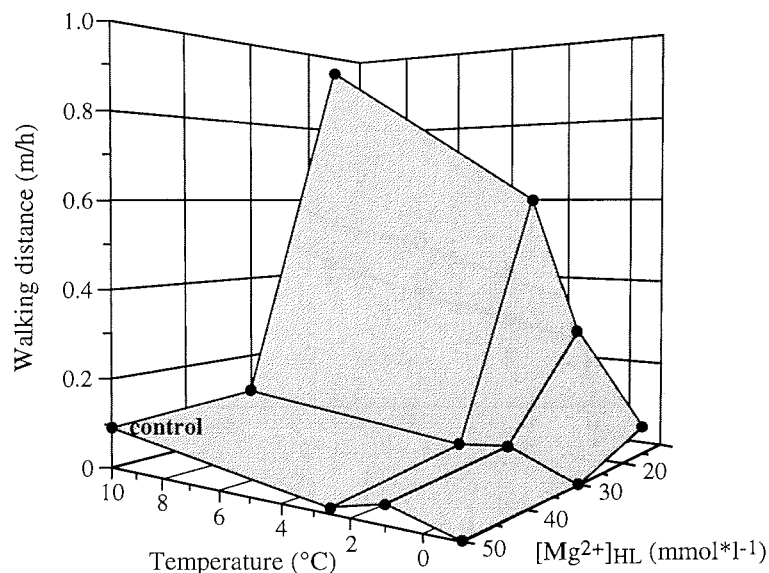


Figure 5: Distance covered by spontaneous movements in *Eurypodius latreillei* at different temperatures and [Mg²⁺]_{HL}. No major difference could be seen between control animals ([Mg²⁺]_{HL} 50 mmol·l⁻¹) and at slightly reduced [Mg²⁺]_{HL} (30 mmol·l⁻¹). Animals with [Mg²⁺]_{HL} reduced to almost shrimp like levels (15 mmol·l⁻¹) were much more active at all investigated temperatures and remained active at subzero temperatures in contrast to the other two groups.

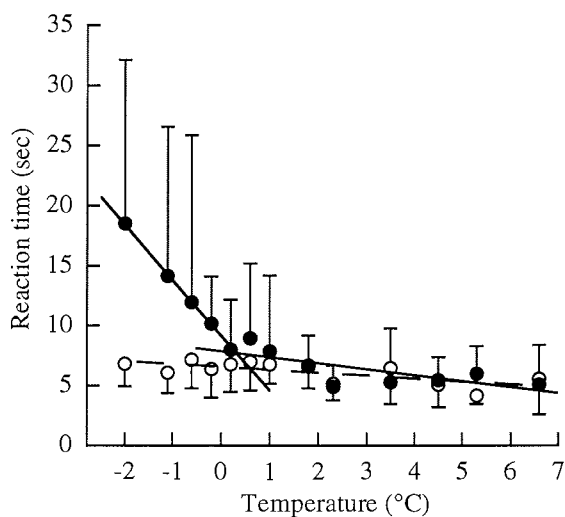


Figure 6: Reaction time after experimental stimulation in *Hyas araneus* at different temperatures and [Mg²⁺]_{HL}. Control animals (filled circles) took 6.2 s to react above 2 °C and became slower at lower temperatures. At -2 °C they needed 18.5 s to turn back on their legs. Two significantly different linear regressions (solid lines) were fitted with a Q-BASIC program for identifying critical points (Yeager and Ultsch, 1989). Both regressions intersect at 0.3 °C. [Mg²⁺]_{HL} reduced animals (open circles) exhibited a mean reaction time of 6.5 s at all investigated temperatures.

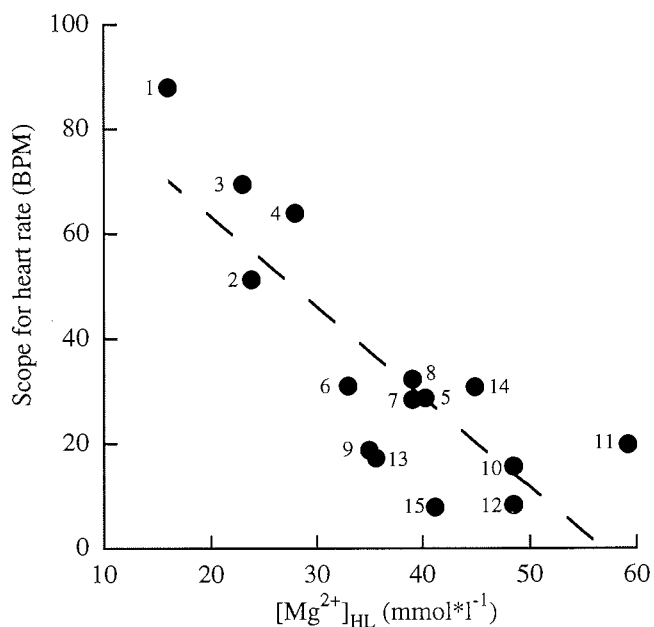


Figure 7: Scope for heart rate, calculated as the difference between resting and maximum heart rates for 15 different decapod species at 10 ± 1.5 °C as a measure of scope for activity in relation to $[Mg^{2+}]_{HL}$. The broken line indicates a significant linear correlation ($r^2 = 0.817$, $p < 0.01$).

Species: 1: *Carcinus maenas*, 2: *Nephrops norvegicus*, 3: *Pagurus bernhardus*, 4: *Macropipus tuberculatus*, 5: *Polybius henslowii*, 6: *Cancer pagurus*, 7: *Geryon tridens*, 8: *Maja squinado*, 9: *Corystes cassivelaunus*, 10: *Lithodes maja*, 11: *Atelecyclus rotundatus*, 12: *Munida bamffica*, 13: *Eurypodius latreillei*, 14: *Hyas araneus*, 15: *Peltarion spinosulum*. Species-number 1 - 12: data from Walters and Uglow (1981), 13 - 14: this study, 15: Frederich unpubl. data.

Thermal tolerance and the regulation of cardiac performance and haemolymph distribution in *Maja squinado* (Crustacea: Decapoda)

Markus Frederich¹, Bart DeWachter², Franz Josef Sartoris¹
and Hans O. Pörtner¹

¹Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Germany and ²RUCA, University of Antwerp, Belgium

Running head: Temperature and Mg²⁺ effects on cardiac performance

to whom correspondence and reprint requests should be sent:
H. O. Pörtner, Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research,
Columbusstrasse, 27568 Bremerhaven, Germany
Tel.: ++49 (0)471 4831 307
Fax: ++49 (0)471 4831 149
email: hpoertner@AWI-Bremerhaven.de

Abstract:

For an analysis of circulatory performance during progressive cooling from 12 to 0 °C arterial haemolymph flow was investigated by the pulsed Doppler technique in the spider crab *Maja squinado*. Furthermore, the hypothesis was tested that high magnesium concentrations in the haemolymph ($[Mg^{2+}]_{HL}$), typical for brachyuran crabs, limit cardiac performance at low temperatures. $[Mg^{2+}]_{HL}$ were reduced from control levels of $39.9 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ to levels of $6.1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ by incubation in magnesium reduced seawater.

At 12 °C heart rate was 73.2 ± 10.7 BPM, cardiac output $13.9 \pm 2.4 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ and stroke volume $0.2 \pm 0.04 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{beat}^{-1}$ in control animals. In $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals heart rate remained at 75.8 ± 4.5 BPM, cardiac output increased to $43.6 \pm 5.0 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ and stroke volume rose to $0.6 \pm 0.1 \text{ ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{beat}^{-1}$. Temperature reduction in control animals revealed a breakpoint at 8 °C linked to a major redirection of haemolymph flow from lateral to sternal and hepatic arteries. Cardiac output and heart rate dropped sharply until a plateau was reached, characterized by constant values. Further heart rate reduction occurred below 4.5 °C. This plateau was not detected in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals where the breakpoint decreased to 6 °C, also indicated by a sharp drop in heart rate and cardiac output and the redirection of haemolymph flow.

It is concluded that progressive cooling brings the animals from a temperature range of optimum cardiac performance into a pejus range, when aerobic scope for activity falls before critical temperatures are reached. Reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ shifts the transition from optimum to pejus range to lower temperatures. These findings support a limiting role for $[Mg^{2+}]_{HL}$ in the geographical distribution of brachyuran crabs in polar areas.

Introduction:

In various marine invertebrate species cold tolerance is limited by a low critical temperature characterized by the transition from aerobic to anaerobic metabolism (Zielinski and Pörtner 1996; Sommer et al. 1997; Pörtner et al. 1998). In the spider crab *Maja squinado* (Herbst) on-line haemolymph PO_2 measurements revealed that oxygen tension remained constant during cooling until a transition from optimum to pejus range occurred. In this pejus range PO_2 fell progressively and aerobic scope for activity was reduced (M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.). Finally, oxygen supply to tissues by ventilation and circulation was suggested to become limiting, thereby eliciting the onset of anaerobiosis at the critical temperature.

This scenario implies that not only oxygen uptake at the gills but also maintenance of haemolymph flow is critical for thermal tolerance. In this context, cardiac output is the crucial parameter of cardiac activity. In earlier studies heart rate was selected as an indicator for cardiac performance (for example Florey and Kriebel 1974; Cumberlidge and Uglow 1977; Hamilton and Houlihan 1992), however, heart rate, cardiac output and stroke volume may not be strictly correlated (Wilkens 1987; McMahan and Burnett 1990, McGaw et al. 1994 and 1995). Previously, cardiac output was determined by the Fick principle or the thermodilution technique (Burnett et al. 1981; McMahan and Wilkens 1983). Direct on-line monitoring of haemolymph flow through individual

blood vessels is possible with minimal handling stress by use of the pulsed Doppler technique. Therefore, this technique has been established for the determination of cardiac output and stroke volume in brachyuran crabs (Airriess et al. 1994).

Recent work has shown an inverse correlation between activity levels and Mg^{2+} concentration in haemolymph ($[Mg^{2+}]_{HL}$). Since Mg^{2+} acts as an anaesthetic especially at low temperatures, it has been hypothesized that this may explain the absence of reptant decapod crustaceans at water temperatures below 0 °C in polar areas (F. J. Sartoris, M. Frederich, H. O. Pörtner, in prep.). Reptant brachyuran crabs possess high magnesium levels in the haemolymph ($[Mg^{2+}]_{HL}$ 30-50 $mmol \cdot l^{-1}$) and are restricted to areas with water temperatures above 0 °C (Yaldwyn 1965; Gorny and Frederich 1998; Gorny 1999), whereas caridean shrimps with low $[Mg^{2+}]_{HL}$ (6-12 $mmol \cdot l^{-1}$) are present even at -1.9 °C in the Antarctic (Arntz et al. 1994). It was demonstrated that cold adapted brachyuran crabs like *Hyas araneus* are able to survive subzero temperatures, however, without adequate spontaneous activity or reactivity. Experimental reduction of $[Mg^{2+}]_{HL}$ to shrimp like values (8 $mmol \cdot l^{-1}$) increased activity and cold tolerance (Frederich et al. 1999). Low temperature therefore, seems to restrict distribution into colder waters by minimizing the scope for activity owing to inefficient $[Mg^{2+}]_{HL}$ regulation. This may have prevented the Brachyura from colonizing polar areas.

This hypothesis together with the assumed key role of circulatory performance in thermal tolerance led us to investigate the dependence of cardiac performance on temperature and $[Mg^{2+}]_{HL}$ in more detail. The temperate species *Maja squinado* with a geographical distribution range from the north African Atlantic coast and the Mediterranean to the German bight (Christiansen 1969; Hines et al. 1995) proved suitable to investigate this question, since the limiting effects of low temperature at various $[Mg^{2+}]_{HL}$ could be investigated at a higher temperature resolution than in a cold adapted species. First, we compared photoplethysmograph signals with Doppler analyses of cardiac output to test whether non-invasive heart rate recordings can be used to reliably determine changes in cardiac performance. Secondly, we investigated changes in cardiac performance during progressive temperature reduction to extremely low values. Thirdly, we analysed the limiting function of $[Mg^{2+}]_{HL}$ for cardiac performance. Thereby, we tested the hypothesis that Mg^{2+} regulation may be an important factor for setting the lower limits of thermal tolerance.

Material and Methods:

Animals:

Adult male and female *Maja squinado* with a mean weight of 376 ± 86 g were purchased from local fishermen in Roscoff, France and held in large tanks with recirculating natural seawater at 12 ± 0.2 °C and 33 ‰ salinity at least two weeks prior to the start of the experiments. They were fed twice a week with pieces of cod (*Gadus morhua*) and mussels (*Mytilus edulis*).

Experimental procedure:

Maja squinado is a poor Mg^{2+} regulator ($[Mg^{2+}]_{HL}$ 39.9 ± 4.6 $mmol \cdot l^{-1}$) and it is easy to modify $[Mg^{2+}]_{HL}$ by exposure to Mg^{2+} reduced artificial seawater (Aquarium Systems, Sarrebourg, France, ion composition in $mmol \cdot l^{-1}$: Na^+ 487, K^+ 10, Ca^{2+} 10, Cl^- 490, SO_4^{2-} 27, Mg^{2+} 6, pH 8.0). Haemolymph samples were obtained by inserting a cannula into the articular membrane at the coxa of the last walking leg. $[Mg^{2+}]_{HL}$ was determined photometrically (Merckotest Magnesium, Merck, Germany). After 3 days of incubation $[Mg^{2+}]_{HL}$ was constant at 6.1 ± 0.7 $mmol \cdot l^{-1}$.

Animals equipped with photoplethysmographs and Doppler probes (see below) were kept in natural or Mg^{2+} reduced seawater in a temperature controlled darkened 25 l aquarium at 12 °C for 15 h prior to temperature change. Animals were allowed to move freely with chelae covered by pieces of tubing to prevent destruction of the Doppler probes. For an analysis of the effect of progressive cooling temperature was reduced to 0 °C over a 12 h time period at 1 °C/h.

Haemolymph flow analyses:

Arterial haemolymph flow was measured with a pulsed Doppler flowmeter (545C-4, University of Iowa, USA). This minimum invasive technique was shown to yield reproducible data of haemolymph flow through arteries in decapod crustaceans verified by in situ calibration (Airriess et al. 1994; Reiber et al. 1997). To find optimal positions for Doppler probes and to quantify vessel diameters the anatomy of the arterial system was studied by Batsons No. 17 polymer (Polysciences, USA) casts.

Anterior and lateral arteries are situated directly below the carapace 2 cm cranial from the heart (see below). Doppler probes (20 MHz, Iowa Doppler Products, USA) for the anterior and one lateral artery were fixed in grooves formed on the outside of the carapace by a moulding cutter without injuring the hypodermis. Invasive preparations were necessary for flow determinations in hepatic and sternal arteries. Small holes were drilled into the carapace directly in front of the heart for one hepatic and into the first abdominal somite for the sternal artery. Holes were covered with latex dam to prevent haemolymph loss. Doppler probes were brought close to the arteries by feeding them through the holes in polyethylene tubing (i.d. 0.6 mm, o.d. 0.9 mm). For a maximum signal piezoelectric crystals of the probes were positioned at a 45° angle to the arteries and fixed with dental periphery wax. The ultrasonic signal was focused by fine tuning to the center of the haemolymph stream for all four arteries analysed.

Heart rate was evaluated from the phasic Doppler signal and was monitored by the photoplethysmograph technique as described previously (Depledge 1984; Frederich et al. 1999).

Data analysis and statistics:

The phasic output of the Doppler flowmeter, the photoplethysmograph signal and temperature were recorded simultaneously by an 8 channel MacLab system (AD Instruments, Australia) at a frequency of 40 Hz per channel. Using the diameters of the respective arteries (anterior: 1.0 ± 0.1 mm, lateral:

1.2±0.1 mm, sternal: 2.3±0.1 mm, hepatic: 1.1±0.1 mm) haemolymph flow was calculated applying the Doppler equation ($V = (F_d * C) / (2 * F_o * \cos A)$); V = velocity in mm/s; F_d = Doppler shift frequency in kHz, instrument was calibrated to 0.5 volts phasic output per kHz of Doppler shift; C = velocity of sound in blood, 1.565.000 mm/s; F_o = transmitter frequency, 20.000 kHz; A = angle between sound beam and velocity vector, 45°). Mean values of the phasic signal were calculated for each artery at temperature intervals of 0.1 °C. Cardiac output and stroke volume were calculated by summing the mean values from all arteries normalized to kg body weight. Heart rate was evaluated as the number of peaks of plethysmograph or Doppler signals per minute. Since signal amplitude of the plethysmograph depends on the intensity of heart movements plethysmograph signal amplitudes were compared with cardiac output calculated from Doppler signals.

Data were tested for the significance of differences by analysis of variance (ANOVA) or analysis of covariance (ANCOVA, Abacus concepts 1991) at the p<0.05 level. Results are given as means ± standard deviation. Standard deviations of cardiac output and stroke volume were calculated by the Gaussian law of error propagation.

Results:

Anatomy of the circulatory system:

Six arteries are leaving the heart of *Maja squinado*, one sternal and one anterior artery as well as two lateral and two hepatic arteries. The sternal artery runs from the heart downward to the ventral side of the animal where it becomes the ventral thoracic artery. About 2 cm below the heart the ventral abdominal artery branches off the sternal artery. This ventral abdominal artery supplies haemolymph to the abdomen while the ventral thoracic artery leads haemolymph through different branches into the walking legs. Further cranial the large ventral thoracic artery bifurcates in two branches circumventing the esophagus and supplying haemolymph to some mouth parts including the scaphognathite. The anterior artery runs cranial directly below the carapace without any ramifications and haemolymph of this vessel is led to the supra-esophageal ganglion. For about two cm both lateral arteries are running parallel with the anterior vessel. Then they deviate towards the musculature of the stomach and supply haemolymph also to the cephalic appendages. The hepatic arteries originate below the heart and lead haemolymph directly into the hepatopancreas. Inside this organ both arteries are connected before they dissipate into a well developed ramified artery system. To our knowledge this junction of the two hepatic arteries was not described before. The posterior artery running from the heart to the abdomen, usually developed in brachyuran crabs, is largely reduced in *Maja* (McLaughlin 1983). Haemolymph flow in this vessel was not confirmed according to polymer casts or NMR flow weighted imaging (M. Frederich, C. Bock, H.O. Pörtner, unpublished).

Plethysmograph signals and cardiac output:

The amplitude of the photoplethysmograph signal showed a pattern of correlation with cardiac output which was not uniform for all animals

investigated (figure 1). Signal amplitudes varied between animals because they depend on the position of the sensor in relation to the heart and are also influenced by carapace thickness. In some animals signal amplitude increased with cardiac output whereas it decreased in others. Simultaneous recordings of cardiac output (Doppler) and plethysmograph signals are shown in figure 2. The sequence of events indicates that large peaks recorded with the plethysmograph at low heart rates were probably correlated with diastolic filling of the heart while systolic haemolymph ejection coincided with the initial small and negative pulse (figure 2B). At faster heart rates (at higher temperatures) this differentiation between systolis and diastolis disappeared (figure 2C). Maximum cardiac output signals still ran ahead of plethysmograph maxima especially when considering that the Doppler recordings occurred downstream of the heart and were delayed compared to heart contraction.

Heart rate:

Mean heart rates under resting conditions at 12 °C are the same in control and $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals (table 1). Both groups showed a reduction in heart rate with temperature (figure 3), however, with some significant differences. Heart rate decreased significantly in control animals (ANOVA) between 12 and 7 °C with a major drop at 8 °C followed by a plateau when no further decrement occurred down to 4.5 °C (figure 3). At lower temperatures the significant (ANOVA) decrease in heart rate continued. A further significant (ANOVA) plateau period appeared between 2 and 3 °C when heart rate was maintained at 10.9 ± 1.5 BPM. The increase in heart rate seen below 1 °C was not accompanied by a rise in haemolymph flow (see below). The overproportional decrease at 8 °C and the subsequent plateau was not found in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals. Heart rate fell progressively and significantly in this group, however, with a major drop only between 6 and 4 °C. Heart rates were only slightly, but non-significantly higher in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals between 12 and 6 °C (ANCOVA.) Between 5 and 3 °C they were slightly, but non-significantly lower than in control animals.

Haemolymph flow:

Mean arterial haemolymph flow under resting conditions at 12 °C is given in table 1. The change in haemolymph flow during cooling varied between arteries and groups of animals. In control animals flow fell gradually in the anterior artery (figure 4A). In lateral arteries flow remained constant between 12 and 8 °C and was minimized after a significant decrease between 8 and 7 °C. A significant decrease in haemolymph flow through the sternal artery appeared between 11 and 7 °C, again with a major drop at 8 °C. The hepatic artery showed a continuous flow reduction also with a major drop at 8 °C. In $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced crabs flow through the anterior artery decreased significantly between 6 and 5 °C (figure 4B). Flow remained constant at both higher and lower temperatures. A progressive decrease in flow through lateral and sternal arteries between 12 and 7 °C was followed by an increased flow variability in both arteries at 5 °C. In hepatic arteries a major reduction in flow appeared below 6 °C. Haemolymph flow through sternal and hepatic arteries

remained higher in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced compared to control crabs at all temperatures (see below). A major reduction occurred at 8 °C in controls and at 6 °C in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals.

Furthermore, the distribution of haemolymph between arteries was different in the two groups. In control animals each, the sternal artery and the hepatic and lateral arteries, received about 30 % of the cardiac output at temperatures between 12 and 8 °C (figure 5A and table 1). This situation changed at 8 °C, when the fraction of cardiac output found in lateral arteries decreased and the fraction seen in sternal and hepatic vessels increased. At temperatures below 3 °C the fraction of cardiac output directed to the hepatopancreas rose even further. In $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals cardiac output was elevated (see below), leading to significantly (ANOVA) 4 to 10 fold higher flow rates in sternal and hepatic arteries at 12 °C whereas flow through lateral and anterior arteries was unchanged compared to controls (figures 4A and 4B). In consequence, both lateral arteries received approximately 10 % of the cardiac output at all temperatures except between 5 and 4 °C when an increase in the variability of flow through lateral and sternal arteries caused this value to rise to about 20 %. Between 5 and 2 °C the fraction directed to the sternal artery rose drastically and was about 40 to 50 % of cardiac output, slightly higher than the value found in control crabs. Again the major change in the pattern of flow distribution shifted from 8 to 6 °C with $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction.

Cardiac output as the sum of haemolymph flow through all six arteries leaving the heart fell with temperature as shown in figure 6A. A breakpoint was obvious in control animals at 8 °C. Cardiac output in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced crabs was fourfold higher than in controls between 10 and 12 °C and a major reduction appeared only at 6 °C. Stroke volume was significantly (ANCOVA, $p < 0.05$) elevated at all temperatures in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced crabs (figure 6B). A transient significant reduction of stroke volume occurred between 7 and 3 °C in control animals while no significant change could be detected in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced crabs.

Discussion:

Methodology:

The non-invasive technique of photoplethysmography has been used in various studies to monitor cardiac activity in crabs (Depledge 1984; Depledge and Andersen 1990; Aagaard et al. 1991; Aagaard 1996). Infrared light penetrates the carapace and is reflected by the heart. The signal fluctuates due to changes in the shape of the heart between systolis and diastolis. Fluctuations in the amplitude of the signal occur during long term recordings leading to the question whether the plethysmograph signal provides more information on cardiac performance than just heart rate, especially since cardiac output is the most important measure of cardiac activity. The plethysmograph signal is mainly caused by the diastolic filling of the heart while systolis is detectable only at low heart rates and elicits rather small deflections of the recording (figure 2B). Since changes in signal amplitude vary largely between specimens and are not consistently correlated with cardiac output, this non-invasive technique is not suitable to monitor cardiac output.

The rather rapid and progressive temperature change used in this study does not represent a situation experienced by the animals in their natural environment. Animals had no time to adapt to lower temperatures as they do during seasonal temperature fluctuations. Therefore, biochemical adaptations like those reviewed by Prosser (1991) or seasonal changes in cardiac thermal sensitivity were probably excluded. Breakpoints in cardiac performance and thermal limits which will shift depending on those adaptational processes, should also remain unaffected by the experimental protocol.

Heart rate and cardiac output:

To our knowledge these are the first data on cardiac output and stroke volume reported for *Maja squinado*. The values are similar to those found in the slightly bigger dungeness crab *Cancer magister*, which showed cardiac outputs between 8.6 and 14 ml*kg⁻¹*min⁻¹ and stroke volumes between 0.12 and 0.22 ml*kg⁻¹*beat⁻¹ at 12 °C (Airriess et al. 1994; Airriess and McMahon 1994 and 1996; McGaw and McMahon 1995; DeWachter and McMahon 1996a and b; DeWachter and Wilkens 1996). Higher values were reported for the crayfish *Procambarus clarkii* by Reiber et al. (1997) (cardiac output 7.5 ml*kg⁻¹*min⁻¹ and stroke volume 1.98 ml*kg⁻¹*beat⁻¹) and *Homarus americanus* (cardiac output 93.6 ml*kg⁻¹*min⁻¹ and stroke volume 0.7 ml*kg⁻¹*beat⁻¹, Reiber et al. 1997; Reiber and McMahon 1998).

Cardiac performance decreased progressively during cooling until a breakpoint was reached at 8 °C with an overproportional reduction in heart rate and cardiac output and a redistribution of haemolymph flow in control animals. This breakpoint coincides with the onset of a fall in haemolymph PO₂ and indicates transition from optimum to pejus range associated with progressive reduction in aerobic scope for activity (M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.). Further temperature reduction revealed a plateau between 7 and 4.5 °C with constant heart rate and haemolymph flow in sternal and hepatic arteries. This may indicate temperature compensation and led to constant haemolymph PO₂ (M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.). It remains open whether this active process enables *Maja squinado* to survive at colder temperatures for longer periods. Instead of a plateau DeWachter and McMahon (1996a) found a strong increase in heart rate variability at similar temperatures in *Cancer magister* which also indicates that the system may start to counteract the decrease in temperature. The regulatory mechanisms remain to be investigated. The redirection of haemolymph flow from lateral to sternal and hepatic arteries below 8 °C indicates an increased perfusion of the walking legs and scaphognathite musculature at the expense of haemolymph supply to the stomach and the cephalic appendages. In the cold, priority may be given to the maintenance of ventilatory and locomotory function. The increased perfusion of the hepatopancreas by the hepatic arteries should prevent early hypoxia in this homeostatic organ. It should be emphasized that this scenario of flow redistribution occurred during progressive temperature reduction. It remains open whether this pattern would be the same after long term acclimation to low temperatures.

At lower temperatures the animals still survived but cardiac activity

was reduced especially below 3 °C when heart rate reached minimum levels. Finally transition to anaerobic metabolism occurred indicating that the critical tolerance limits were reached (see introduction; M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.).

Enhancing cold tolerance by reducing $[Mg^{2+}]_{HL}$:

The period of metabolic homeostasis indicated by the plateau of constant heart rate and PO_2 in control animals disappeared upon $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction. Moreover, the breakpoint characterized by major reductions of heart rate and cardiac output and by the redirection of haemolymph flow fell from 8 °C to 6 °C. *Maja squinado* with reduced $[Mg^{2+}]_{HL}$ had heart rates at 6 °C which were the same as in control animals at 8 °C, however, cardiac output and stroke volume were maintained above control values (figure 6). The rise in cardiac performance most likely supported maintenance of haemolymph PO_2 . This pattern represents a downward shift of the transition from optimum to pejus range (the point of transition being called pejus temperatures, T_p , by M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.). These observations agree well with the correlation between low $[Mg^{2+}]_{HL}$ and high activity levels found in different invertebrates including crustaceans (Robertson 1953 and 1960; Walters and Uglow 1981; Spicer et al. 1994; F. J. Sartoris, M. Frederich, H. O. Pörtner, in prep.). Previously, this correlation was mainly based on measurements of heart rates and whole animal oxygen consumption. The present study shows an increase in cardiac output and stroke volume during $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction. In consequence, lowering $[Mg^{2+}]_{HL}$ enables brachyuran decapods to be more active at cold temperatures (Frederich et al. 1999), supported by a significant rise in cardiac performance. This allows maintenance of the full aerobic scope for activity at lower temperatures, thereby enhancing cold tolerance. In the same way $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction might also cause a drop of the low critical temperature, which is the temperature threshold when aerobic scope for activity reaches zero and the onset of an anaerobic mitochondrial metabolism indicates limited oxygen supply (reviewed by Pörtner et al. 1998 and 1999). Under control conditions the low critical temperature was only reached below 3 °C (M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.). Maintenance of an elevated cardiac output most obviously suggests that the critical temperature fell to even lower values at low $[Mg^{2+}]_{HL}$. This shift cannot be quantified by the present data, however, the drop in pejus temperatures suggests that $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction in *Maja squinado* extended the range of thermal tolerance by 2 °C to lower temperatures.

Low $[Mg^{2+}]_{HL}$ not only cause a rise in cardiac output and stroke volume but also a redistribution of flow between arteries. Elevated flows through hepatic and sternal arteries (figure 4B) especially at high temperatures should support a higher level of metabolism and locomotory capability during $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduction (Frederich et al. 1999). Under progressive hypoxia during cooling hepatic flow falls to levels close to controls, where the elevated flow to the sternal artery (figure 5) indicates that haemolymph supply to the locomotory system has the higher priority. The different distribution patterns may be a direct effect of lower $[Mg^{2+}]_{HL}$ because Mg^{2+} affects the signal transmission between nerve and muscles (Wernig 1972; Dudel et al. 1982). In decapod

crustaceans arterial valves equipped with innervated muscles prevent the backflow of haemolymph and regulate haemolymph distribution (Alexandrowicz 1932; Kuramoto et al. 1992; Wilkens 1997; Wilkens et al. 1997). The heart is suspended in the pericardial sinus by means of ligaments associated with alary muscles (Alexandrowicz 1932; Maynard 1960). Cardiac output and filling pressure are dependent on tension developed by these alary muscles (Wilkens 1987; Nakamura et al. 1994). Furthermore, pacemaker potentials in the cardiac ganglion neurons of crustaceans are Ca^{2+} dependent (Cooke 1988) and Mg^{2+} is known as "nature's physiological calcium blocker" (Iseri and French 1984). Therefore, it is very likely that changes in $[\text{Mg}^{2+}]_{\text{HL}}$ exert a direct effect on cardiac performance and the activity of vascular muscles.

Conclusions:

Maintaining cardiac performance at a sufficiently high level seems necessary for *Maja squinado* to cope with cooling. The animals stay in the optimum range of maximum cardiac performance until temperature falls below 8 °C. At this threshold temperature an overproportional drop in heart rate and cardiac output accompanied by the onset of a drop in haemolymph PO_2 (M. Frederich and H.O. Pörtner in prep.) indicates a decrease in scope for aerobic activity. This "pejus temperature" agrees well with the low annual mean temperature of 9.1 °C in the environment of the investigated population (Dauvin et al. 1991; Sournia and Birrien 1995).

Experimental reduction of $[\text{Mg}^{2+}]_{\text{HL}}$ improves circulatory performance and enables the animals to maintain higher levels of cardiac performance at colder temperatures, thereby enhancing cold tolerance. However, down regulation of $[\text{Mg}^{2+}]_{\text{HL}}$ in vivo likely requires significant metabolic energy. This strategy is rarely developed by brachyuran crabs which lead an energy saving mode of life. As a tradeoff this group is excluded from life at subzero temperatures in polar areas. This explanation is plausible when it is considered that the radiation of Brachyura occurred during the warm Cretaceous (Schram 1982) when minimum polar temperatures were at about 0 °C (Barron 1992). Nowadays, caridean shrimps are the clearly predominant decapod group at the extremely low temperatures of the Arctic (Squires 1990) and even more so in the Antarctic (Yaldwyn 1965; reviewed by F. J. Sartoris, M. Frederich, H. O. Pörtner, in prep.). All of these shrimps regulate $[\text{Mg}^{2+}]_{\text{HL}}$ at low levels between 6 and 12 $\text{mmol} \cdot \text{l}^{-1}$. This regulatory capacity enables them to be active at these low temperatures while brachyuran crabs are narcotized in the cold and their scope for activity is minimized by their much higher $[\text{Mg}^{2+}]_{\text{HL}}$ (Frederich et al. 1999).

Literature cited:

- Aagaard A. 1996. In situ variation in heart rate of the shore crab *Carcinus maenas* in relation to environmental factors and physiological condition. *Marine Biology* 125:765-772.
- Aagaard A., B.B. Andersen, and M.H. Depledge. 1991. Simultaneous monitoring of physiological and behavioural activity in marine organisms using non-invasive, computer-aided techniques. *Marine Ecology Progress Series* 73:277-282.
- Airriess C.N. and B.R. McMahon. 1994. Cardiovascular adaptations enhance tolerance of environmental hypoxia in the crab *Cancer magister*. *Journal of experimental Biology* 190:23-41.
- Airriess C.N., B.R. McMahon and G.B. Bourne. 1994. Application and in situ calibration of a pulsed-Doppler flowmeter for blood flow measurements in crustaceans. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 74:45-458.
- Airriess C.N. and B.R. McMahon. 1996. Short-term emersion affects cardiac function and regional haemolymph distribution in the crab *Cancer magister*. *Journal of experimental Biology* 199:569-578.
- Alexandrowicz J.S. 1932. The innervation of the heart of the Crustacea. I. Decapoda. *Q J Microsc Sci* 75:181-249.
- Arntz W.E., T. Brey and V.A. Gallardo. 1994. Antarctic zoobenthos. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32:241-304.
- Barron E.J. 1992. Palaeoclimatology. Pp 485-505 in G. Brown, C. Hawkesworth and C. Wilson, eds. *Understanding the earth*. Cambridge University press Cambridge
- Burnett L.E., P.L. deFur and D.D. Jorgenson. 1981. Application of the thermodilution technique for measuring cardiac output and assessing cardiac stroke volume in crabs. *Journal of experimental Zoology* 218:165-173.
- Christiansen M.E. 1969. *Marine invertebrates of Scandinavia, No 2. Decapoda Brachyura*. Pp 1-143. Universitetsforlaget Oslo.
- Cooke I.M. 1988. Studies on the crustacean cardiac ganglion. *Comparative Biochemistry and Physiology C* 91/1:205-218.
- Cossins A.R. and K. Bowler. 1987. *Temperature biology of animals*. Pp 23-60. Chapman and Hall London New York.
- Cumberlidge N. and R.F. Uglow. 1977. Heart and scaphognathite activity in the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of experimental marine Biology and Ecology* 28:87- 107.
- Dauvin J.C., M. Joncourt and J.L. Birrien. 1991. Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1988 à 1990. *Cahiers de Biologie Marine* 32:545-550.
- Depledge M.H. 1984. Photoplethysmography - A non-invasive technique for monitoring heart beat and ventilation rate in decapod crustaceans. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 77/2:369-371.
- Depledge M.H. and B.B. Andersen. 1990. A computer-aided physiological monitoring system for continuous, long-term recording of cardiac activity in selected invertebrates. *Comparative Biochemistry and*

Physiology A 96:473-477.

- DeWachter B. and B.R. McMahon. 1996a. Temperature effects on heart performance and regional hemolymph flow in the crab *Cancer magister*. Comparative Biochemistry and Physiology A 114/1:27-33.
- DeWachter B. and B.R. McMahon. 1996b. Haemolymph flow distribution, cardiac performance and ventilation during moderate walking activity in *Cancer magister* (Dana) (Decapoda, Crustacea). Journal of experimental Biology 199:627-633.
- DeWachter B. and J.L. Wilkens. 1996. Comparison of temperature effects on heart performance of the dungeness crab, *Cancer magister*, *in vitro* and *in vivo*. Biological Bulletin 190:385-395.
- Dudel J., I. Parnas and H. Parnas. 1982. Neurotransmitter release and its facilitation in crayfish III. Amplitude of facilitation and inhibition of entry of calcium into the terminal by magnesium. Pflügers Archiv 393:237-242.
- Florey E. and M.E. Kriebel. 1974. The effects of temperature, anoxia and sensory stimulation on the heart rate of unrestrained crabs. Comparative Biochemistry and Physiology A 48:285-300.
- Frederich M., F.J. Sartoris, W.E. Arntz and H.O. Pörtner. 1999. Haemolymph magnesium regulation in decapod crustaceans: physiological correlates and ecological consequences in polar areas. Journal of experimental Biology (submitted)
- Gorny M. 1999. On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna. Scientia Marina (in press)
- Gorny M. and M. Frederich. 1998. Biogeography of decapod crustaceans in the higher latitudes of the Southern Ocean: the result of ecological and physiological barriers? Proceedings and Abstracts, Fourth International Crustacean Congress:142. Amsterdam
- Hamilton N.M. and D.F. Houlihan. 1992. Respiratory and circulatory adjustments during aquatic treadmill exercise in the european shore crab *Carcinus maenas*. Journal of experimental Biology 162:37-54.
- Hines A.H., T.G. Wolcott, E. González-Gurriarán, L.J. González-Escalante and J. Freire. 1995. Movement patterns and migrations in crabs: telemetry of juvenile and adult behaviour in *Callinectes sapidus* and *Maja squinado*. Journal of the marine biological Association of the United Kingdom 75:27-42.
- Iseri L.T. and J.H. French. 1984. Magnesium: Nature's physiologic calcium blocker. American Heart Journal 108:188-193.
- Kuramoto T., E. Hirose and M. Tani. 1992. Neuromuscular transmission and hormonal modulation in the cardioarterial valve of the lobster, *Homarus americanus*. Comparative Physiology 11:62-69.
- Maynard D.M. 1960. Circulation and heart function. Pp 161-214 in T.H. Waterman, ed. The physiology of Crustacea. Academic Press New York.
- McGaw I.J., C.N. Airriess and B.R. McMahon. 1994. Patterns of haemolymph-flow variation in decapod crustaceans. Marine Biology 121:53-60.
- McGaw I.J., J.L. Wilkens, B.R. McMahon and C.N. Airriess. 1995. Crustacean cardioexcitatory peptides may inhibit the heart *in vivo*. Journal of experimental Biology 198:2547-2550.

- Mc Gaw I.J. and B.R. McMahon. 1995. The FMRFamide-related peptides F1 and F2 alter hemolymph distribution and cardiac output in the crab *Cancer magister*. *Biological Bulletin* 188:186-196.
- McLaughlin P.A. 1983. Internal anatomy. Pp 1-52 in L.H. Mantel, ed. *The biology of Crustacea*, Vol. 5. Academic Press New York.
- McMahon B.R. and J.L. Wilkens. 1983. Ventilation, perfusion and oxygen uptake. Pp 289- 372 in L.H. Mantel, ed. *The biology of Crustacea*, Vol 5. Academic Press New York.
- McMahon B.R. and L.E. Burnett. 1990. The crustacean open circulatory system: a reexamination. *Physiological Zoology* 63/1:35-71.
- Nakamura M., M. Tani and T. Kuramoto. 1994. Effects of rapid cooling on heart rate of the Japanese lobster *in vivo*. *Zoological Science* 11:375-379.
- Pörtner H.O., I. Hardewig, F.J. Sartoris, P.L.M. van Dijk. 1998. Energetic aspects of cold adaptation: critical temperatures in metabolic, ionic and acid-base regulation? Pp 88-120 in H.O. Pörtner and R. Playl, eds. *Cold Ocean Physiology*. Cambridge University Press Cambridge.
- Pörtner, H.O., P.L.M. van Dijk, I. Hardewig and A. Sommer. Levels of metabolic cold adaptation: tradeoffs in eurythermal and stenothermal ectotherms. In W. Davison and C. Howard Williams, eds. *Antarctic Ecosystems: models for wider ecological understanding*. Christchurch New Zealand Caxton Press, in press.
- Prosser C.L. 1991. Temperature. Pp 109-165 in C.L. Prosser, ed. *Environmental and metabolic animal physiology*. Wiley-Liss New York
- Reiber C.L., B.R. McMahon and W.W. Burggren. 1997. Cardiovascular functions in two macruran decapod crustaceans (*Procambarus clarkii* and *Homarus americanus*) during periods of inactivity, tail flexion and cardiorespiratory pauses. *Journal of experimental Biology* 200:1103-1113.
- Reiber C.L. and B.R. McMahon. 1998. The effects of progressive hypoxia on the crustacean cardiovascular system: a comparison of the freshwater crayfish, (*Procambarus clarkii*), and the lobster (*Homarus americanus*). *Journal of Comparative Physiology B* 168:168-176.
- Robertson J.D. 1953. Further studies on ionic regulation in marine invertebrates. *Journal of experimental Biology* 30/3:279-296.
- Robertson J.D. 1960. Osmotic and ionic regulation in marine invertebrates. Pp 317-339 in T.H. Waterman, ed. *The physiology of Crustacea*. Academic Press New York London
- Schram F.R. 1982. The fossil record and evolution of crustacea. Pp 93-147 in L.G. Abele, ed. *The biology of Crustacea*, Vol 1. Academic Press New York London
- Sommer A., B. Klein and H.O. Pörtner. 1997. Temperature induced anaerobiosis in two populations of the polychaete worm *Arenicola marina* (L.). *Journal of Comparative Physiology B* 167:25-35.
- Sournia A. and J.-L. Birrien. 1995. La série océanographique côtière de Roscoff (Manche occidentale) de 1985 à 1992. *Cahiers de Biologie Marine* 36:1-8.
- Spicer J.I., D. Morritt and A.C. Taylor. 1994. Effect of low temperature on

- oxygen uptake and haemolymph ions in the sandhopper *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom* 74:313-321.
- Squires H.J. 1990. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science* 221:1-532.
- Walters N.L. and R.F. Uglow. 1981. Haemolymph magnesium and relative heart activity of some species of marine decapod crustaceans. *Journal of experimental Biology and Ecology* 55:255-265.
- Wernig A. 1972. The effects of calcium and magnesium on statistical release parameters at the crayfish neuromuscular junction. *Journal of Physiology* 226:761-768.
- Wilkens J.L. 1987. Cardiac and circulatory control in decapod Crustacea with comparison to molluscs. *Experientia* 43:990-994.
- Wilkens J.L. 1997. Possible mechanisms of control of vascular resistance in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of experimental Biology* 200:487-493.
- Wilkens J.L., G.W. Davidson and M.J. Cavey. 1997. Vascular peripheral resistance and compliance in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of experimental Biology* 200:477-485.
- Yaldwyn J.C. 1965. Antarctic and subantarctic decapod Crustacea. Pp 323-332 in J. van Mieghem and P. van Oye, eds. *Biogeography and Ecology in Antarctica*. The Hague
- Zielinski S. and H.O. Pörtner. 1996. Energy metabolism and ATP free-energy change of the intertidal worm *Sipunculus nudus* below a critical temperature. *Journal of Comparative Physiology B* 166:492-500.

Table 1: Haemolymph flow in *Maja squinado* under resting conditions at 12 °C. For the calculation of cardiac output flow rates determined in lateral and hepatic arteries are doubled since two vessels exist. * indicates a significant difference between control and $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals (ANOVA, $p < 0.05$).

	control animals ($[Mg^{2+}]_{HL} 39.9 \pm 4.6 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$)		Mg ²⁺ -reduced animals ($[Mg^{2+}]_{HL} 6.1 \pm 0.7 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$)	
	Haemolymph flow ($\text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	% of cardiac output	Haemolymph flow ($\text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	% of cardiac output
anterior artery	0.43 ± 0.19	3.1 ± 1.3	0.25 ± 0.08	0.56 ± 0.2 *
lateral arteries (2)	2.55 ± 1.62	36.8 ± 11.7	1.89 ± 0.67	8.67 ± 3.1 *
sternal artery	4.04 ± 0.72	29.1 ± 5.2	23.47 ± 2.97 *	53.79 ± 6.8 *
hepatic arteries (2)	2.15 ± 0.24	31.0 ± 1.7	8.07 ± 2.77 *	36.98 ± 12.7
cardiac output	13.88 ± 2.43		43.64 ± 5.01 *	
heart rate (min^{-1})	73.20 ± 10.7		75.80 ± 4.5	
stroke volume ($\text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{beat}^{-1}$)	0.19 ± 0.04		0.58 ± 0.07 *	

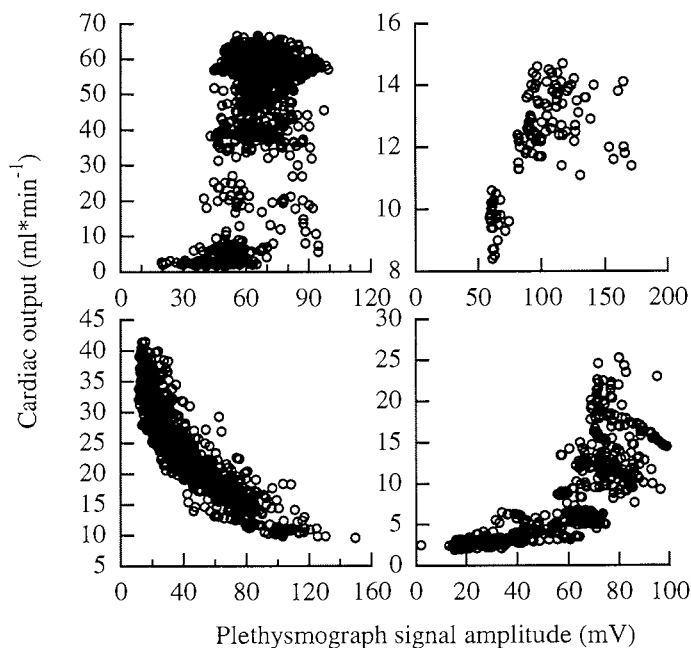


Figure 1:
 Comparison of photoplethysmograph signal amplitudes and cardiac output measured with the ultrasonic pulsed Doppler technique in four specimens of *Maja squinado*. The correlation differs completely between animals and allows no reliable assessment of cardiac performance based on signal amplitude.

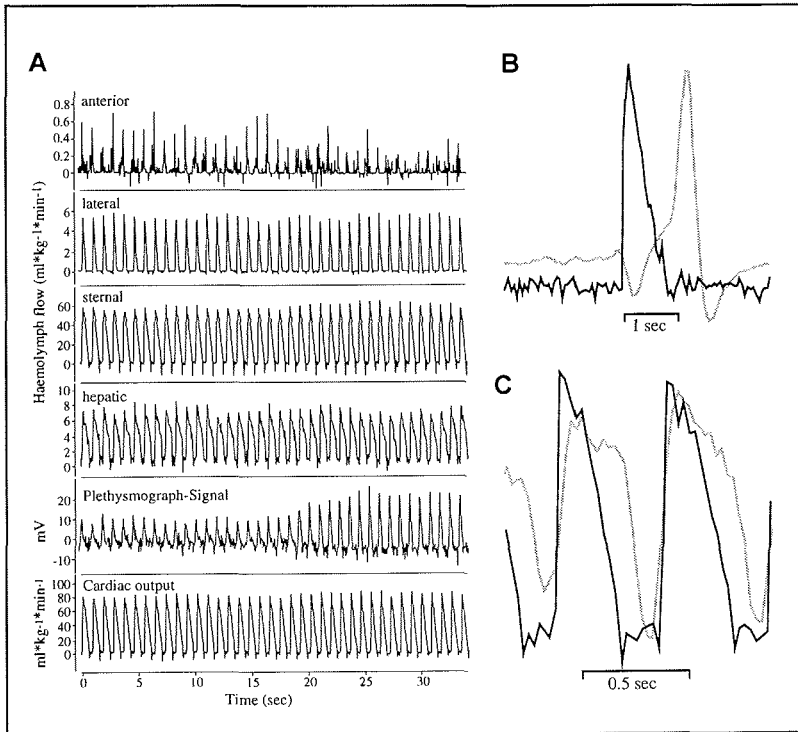


Figure 2:

A Comparison of simultaneous recordings of haemolymph flow in 4 different arteries, photoplethysmograph signals and calculated cardiac output at 12 °C. At constant cardiac output the plethysmograph signal fluctuates spontaneously.

B Cardiac output (black line) and plethysmograph signal (grey line) for one heart beat at 2 °C. At low frequencies maximum cardiac output coincided with the first negative peak of the plethysmograph recording.

C Cardiac output (black line) and plethysmograph signal (grey line) for two heart beats at 20 °C. At high frequencies the amplitude and pattern of the plethysmograph signal changed but cardiac output still runs ahead of the large positive pulse.

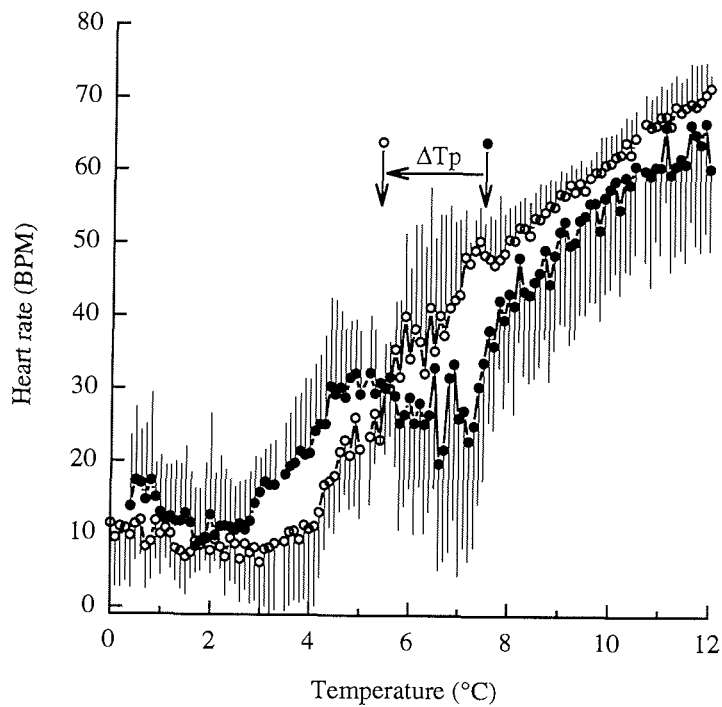


Figure 3:

Heart rates of *Maja squinado* at different $[Mg^{2+}]_{HL}$ during progressive cooling at $1\text{ }^{\circ}C/h$ (filled circles: controls at $39.9 \pm 4.6\text{ mmol} \cdot l^{-1}$; open circles: $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals at $6.1 \pm 0.7\text{ mmol} \cdot l^{-1}$). The elevation of heart rate in $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals between 6 and $12\text{ }^{\circ}C$ and vice versa between 5 and $3\text{ }^{\circ}C$ was non-significant (ANCOVA, $p > 0.05$). The sudden decrease of heart rate in controls at $8\text{ }^{\circ}C$ is followed by a plateau at constant heart rate. In $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals this plateau was not observed. An overproportional drop in heart rate occurred below $6\text{ }^{\circ}C$. An arrow indicates the shift of the breakpoint which is concluded to represent a shift in pejus temperature (T_p , see discussion).

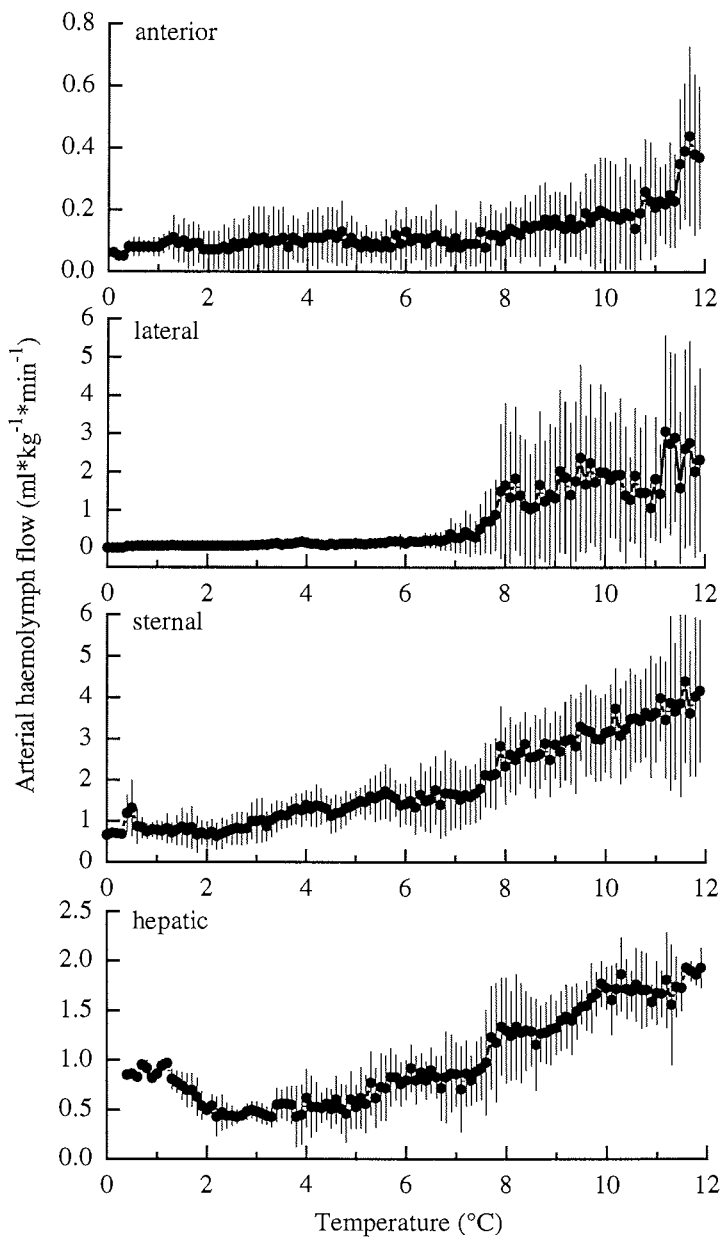


Figure 4A:
Haemolymph flow in four different arteries of *Maja squinado* during progressive cooling (control animals). A major decrease was visible at 8 °C in lateral, sternal and hepatic vessels.

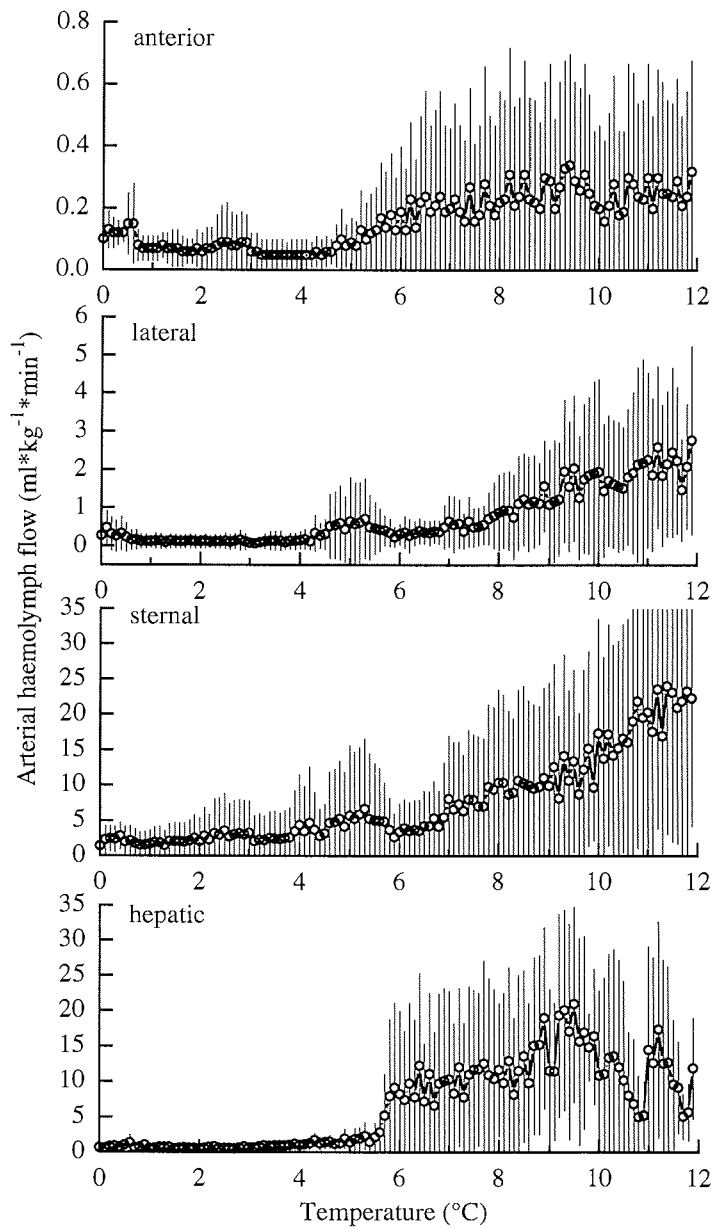


Figure 4B:
Haemolymph flow in four different arteries of *Maja squinado* during progressive cooling ($[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals). A major decrease occurred at 6 °C especially in anterior and hepatic vessels (note the different scales for sternal and hepatic arteries compared to figure 4A).

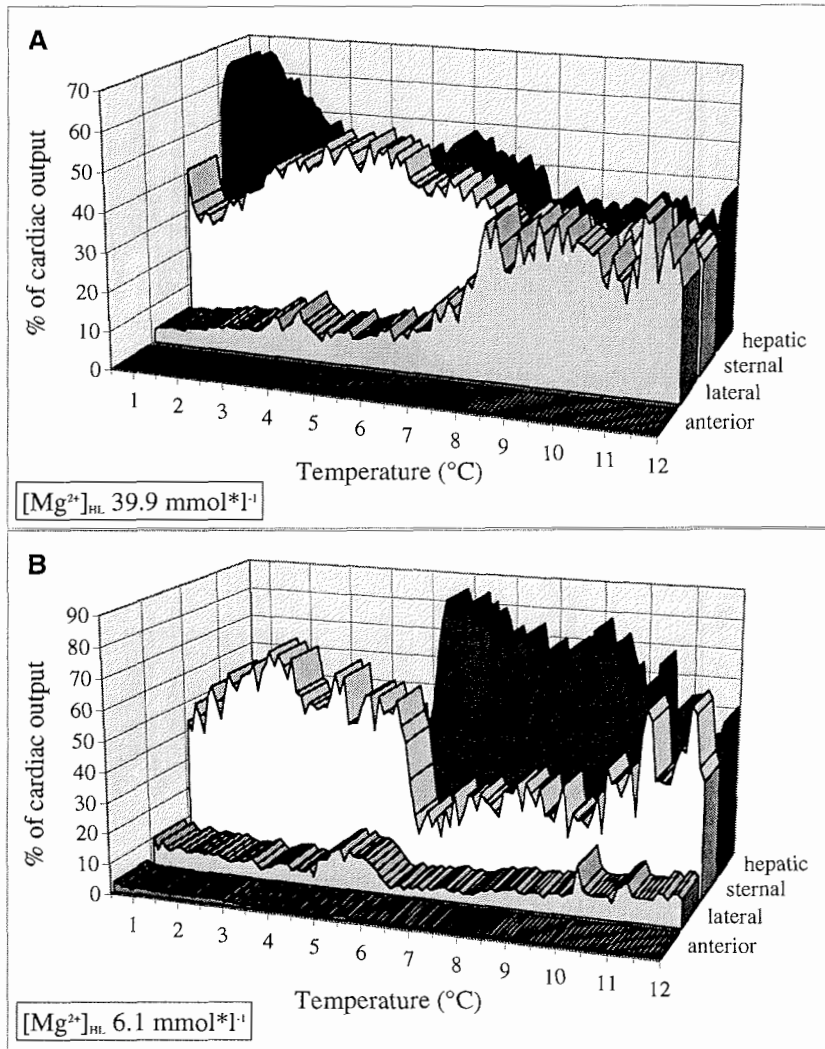


Figure 5:
 Distribution of haemolymph flow between arteries during progressive cooling.
 A control animals, $[Mg^{2+}]_{HL} 39.9 \pm 4.6 \text{ mmol} \cdot l^{-1}$
 B $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals, $6.1 \pm 0.7 \text{ mmol} \cdot l^{-1}$

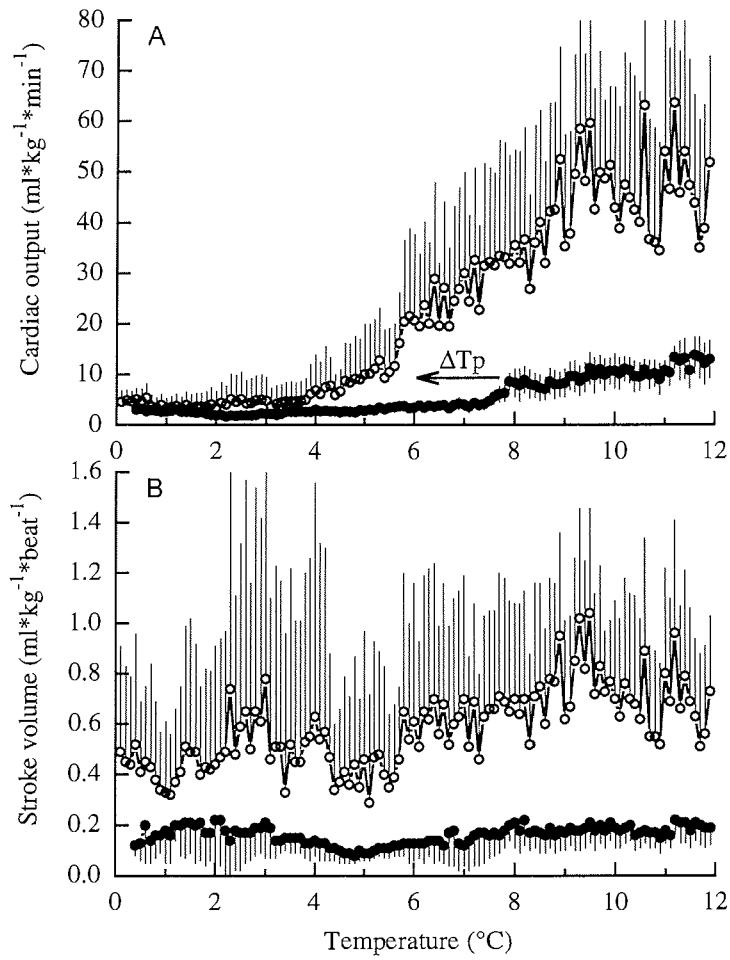


Figure 6:
 Cardiac output (A) and stroke volume (B) during progressive cooling in control (filled circles) and $[Mg^{2+}]_{HL}$ reduced animals (open circles). The shift of pejus temperature is indicated by an arrow (ΔT_p , see discussion).

**Cardiac and ventilatory performance at critical temperatures in
the spider crab, *Maja squinado* (Decapoda)**

Markus Frederich and Hans O. Pörtner

Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research, 27568 Bremerhaven,
Germany

Running head: Thermal tolerance limited by aerobic metabolism in a
crustacean

to whom correspondence and reprint requests should be sent:
H. O. Pörtner, Alfred-Wegener-Institute for Polar and Marine Research,
Columbusstrasse, 27568 Bremerhaven, Germany
Tel.: ++49 (0)471 4831 307
Fax: ++49 (0)471 4831 149
email: hpoertner@AWI-Bremerhaven.de

Abstract:

Geographical distribution limits of ectothermal animals appear to be correlated with thermal tolerance thresholds previously identified based on the onset of anaerobic metabolism. Transition to these critical temperatures was investigated in the spider crab *Maja squinado* with the goal to identify the physiological processes limiting thermal tolerance. Heart and ventilation rates as well as PO₂ in haemolymph were recorded between 0 and 40 °C. Lactate and succinate were measured in tissues and haemolymph. These parameters suggest an optimum range of haemolymph oxygenation and performance to exist between 8 and 17 °C. Thermal limitation may already set in at the transition from optimum to pejus range characterized by decreasing PO₂ owing to reduced ventilatory and cardiac performance. Aerobic scope for activity falls until critical temperatures are reached at 0.8 and 30 °C indicated by low PO₂ and significant anaerobic energy production. These findings are discussed in the light of the hypothesis that the aerobic capacity of mitochondria contributes to setting thermal tolerance by causing insufficient oxygen supply at extreme temperatures and thereby limiting the scope for muscular activity.

Introduction:

Critical temperatures (T_c) have been defined for different marine invertebrate and fish species as being characterized by the onset of anaerobic metabolism which is caused by a mismatch of oxygen demand and oxygen supply (for review see 35, 36). Extended exposure of animals to temperatures above high or below low critical temperatures finally leads to death of the animal unless thermal acclimation, i.e. a shift of T_c values occurs (41, 50). One hypothesis is that the adjustment of mitochondrial density and capacity is involved in setting thermal tolerance limits and is thereby related to geographical distribution (35, 36). In consequence, the relationship between oxygen availability to tissues and oxygen demand seems to be crucial for surviving exposure to temperature extremes.

These aspects of thermal tolerance have not yet been studied in crustaceans. Physiological studies of this group addressed temperature effects on oxygen consumption, heart and ventilatory performance or growth (10, 11, 12, 15, 23, 34). In all of these studies temperatures were chosen within the physiological range. Hence, there is only little information on parameters which become limiting on both sides of the window of thermal tolerance.

In general data are scarce on oxygen levels in blood or haemolymph of ectothermal animals at the point of temperature induced transition from aerobic to anaerobic metabolism. Data are also lacking on the progressive change of oxygen levels in body fluids with temperature (50). Therefore, the present study was designed to investigate the effect of acute temperature change on oxygen partial pressure (PO₂) in the haemolymph of crustaceans combined with an analysis of ventilation and heart rate as the processes responsible for oxygen uptake and distribution. The study was carried out with the decapod spider crab *Maja squinado* (Herbst) assuming that the identification of a low critical temperature would be possible in this warm

adapted species whereas this would be more difficult in cold adapted species. *Maja squinado* is found between the warm waters of the north African coast and the west and south coast of England and only occasionally in the German Bight (7, 22). These animals appear unable to extend their geographical distribution range into areas with colder or warmer waters.

Material and Methods:

Animals:

Adult male and female *Maja squinado* with a mean weight of 595 ± 151 g were obtained from local fishermen in Roscoff, France, and held in tanks with aerated natural recirculating seawater at 10 ± 0.5 °C and 32 ‰ salinity. They were fed twice a week with pieces of cod (*Gadus morhua*) and mussels (*Mytilus edulis*). Experiments were carried out at the Alfred-Wegener-Institute, Bremerhaven, Germany and at the Station Biologique de Roscoff, France.

Haemolymph oxygen measurements:

Animals were kept in a temperature controlled 25 l aquarium with air saturated seawater. Water PO_2 changed slightly with temperature between 157.9 ± 1.1 mmHg at 0 °C and 147.0 ± 1.2 mmHg at 40 °C depending on P_{H_2O} . Arterial PO_2 in postbranchial haemolymph was monitored on-line in the pericardial sinus by implanted fiber optic oxygen sensors (optodes). Two different instruments, MICROX I (PreSens, Neuburg a.d. Donau, Germany) and MOPS-4 (COMTE, Hannover, Germany) were used. Both companies provide sensors with an oxygen sensitive fluorophor (tris(2,2'-bipyridine)-ruthenium(II)-chloride immobilized in silicone for MOPS-4) fixed on the tip of an optic fiber. Sensor diameter is 50 µm in MICROX I and 600 µm in MOPS-4. MICROX I quantifies the phase angle shift of emitted light based on oxygen dependent dynamic quenching of luminescence (25, 26), while MOPS-4 quantifies the intensity shift of the signal caused by different levels of PO_2 . Despite the differences in tip size and in the principle of measurement, both systems showed the same results with respect to time resolution and accuracy. For most of the measurements MOPS-4 was used because the tips are less fragile and easier to handle because of their larger diameter. Temperature shift of the signal was calculated for MOPS-4 by linear calibration curves recorded with each optode between 0 and 40 °C. By calculating temperature compensated calibration values at intervals of 0.1 °C it was possible to correct oxygen recordings for temperature, which was monitored with a PT100 thermometer (isiTEC, Bremerhaven, Germany).

Surgical procedure and on-line data recording:

A small hole was drilled through the carapace directly behind the heart avoiding injury to the hypodermis. The hole was covered with latex dam to prevent haemolymph loss during the following surgery. A glass capillary was inserted through the latex dam 1 mm deep into the carapace and fixed with dental periphery wax. To identify the optimum position of the optode in the pericardial sinus a cannula was fed through the capillary into the pericardial sinus until pulsation of the haemolymph level could be seen in the capillary. The cannula was removed and a calibrated optode was inserted through the glass

capillary, brought to exactly the same position and fixed with dental periphery wax.

Heart and ventilation activity was monitored by the non-invasive technique introduced by Depledge (9). Photoplethysmographs (isiTEC, Bremerhaven, Germany) were glued on the carapace above the heart and on both sides below the scaphognathite. Data were recorded by a MacLab system (AD Instruments, Australia) at a rate of 0.1 Hz for PO₂ and at 20 Hz for heart and ventilation rates.

Animals moved freely during the experiments, only chelae were covered with two small pieces of tubing to prevent the crabs from destroying the ventilation sensors. Prepared animals had a minimum of 12 h to adapt at 12±0.2 °C before being cooled to 0 °C within 12 h or warmed to 40 °C within 14 h, respectively. Temperature changed at a rate of 1 °C/h during cooling and at 2.3 °C/h during warming.

At the end of the experiments optodes were removed and recalibrated to check for drift or damages caused by the penetrated tissue. Implanted optodes could be used for 48 h without drift by more than 2 %. During longer implantations an aggregation of proteins or other material appeared on the tip of the optode and response time was extended. All animals survived the surgical procedure.

Lactate and succinate measurements:

Samples for the analysis of anaerobic endproducts were collected during an experiment carried out with freshly caught animals in Roscoff, France. Crabs (6 for each temperature) were maintained in 80 l aquaria. After a 12 h adaptation period at 12.5 °C temperature was increased or decreased to -0.3, 7.9, 21.6 and 33.3 °C at a rate comparable to the one used during measurements of PO₂ and heart rate. After reaching the final temperatures, haemolymph samples were withdrawn via a cannula inserted through the articular membrane of the coxa of the last walking leg. Animals were dissected by cutting off the rostrum including the cerebral ganglion and opening the carapace. Tissue samples were excised from heart, hepatopancreas and musculature of meropodites of different walking legs. The dissection was finished within 60 sec. Samples were freeze clamped immediately and stored in liquid nitrogen until analysis.

For metabolite analyses samples were powdered under liquid nitrogen using mortar and pestle. Protein was precipitated with 0.6 mol·l⁻¹ perchloric acid and removed by centrifugation at 14000 rpm after homogenisation of the sample with an ultraturrax. Supernatants were neutralised with 5 mol·l⁻¹ KOH, followed by centrifugation for the removal of precipitated KClO₄. L-lactate and succinate were measured enzymatically with photometric standard tests according to Bergmeyer (3).

Statistics:

PO₂, heart and ventilation rate data were analysed for critical points by using a Q-BASIC program which determines intersections of fitted regressions at minimized sum of residual sums of squares (48). Significance of differences between fitted regressions was tested using analysis of covariance (ANCOVA,

Abacus concepts 1991) at the $p < 0.05$ level. Metabolite data were tested for significance of differences at the $p < 0.05$ level using analysis of variance (ANOVA, Abacus concepts 1991). Data are given as means \pm standard deviation.

Results:

Animals exhibited a great variability in haemolymph PO_2 , heart and ventilation rates at control temperature and during temperature reduction or increase. No differences could be found between male and female specimens. After 12 h of acclimation at 12 ± 0.2 °C mean PO_2 was 92.6 ± 27.8 mmHg ($n = 13$) (minimum and maximum values see Table 1). Mean heart rate was 52.9 ± 14.8 BPM and ventilation rate differed between left and right scaphognathites as reported before (4, 31, 32, 33). Mean ventilation rate of both scaphognathites in 13 different animals was 60.0 ± 28.3 BPM at 12 °C.

As an example Fig. 1 shows the variability in PO_2 , heart and ventilation rate for one specimen at 12 °C over a period of 13 h. This animal exhibited large fluctuations in PO_2 with a low mean of 27.2 ± 12.5 mmHg and no period of constant PO_2 throughout. PO_2 varied between 3.1 and 55.7 mmHg. Periods of apnoea corresponded to very low haemolymph oxygen levels. Bradycardia occurred together with apnoea and large drops in PO_2 while smaller fluctuations in PO_2 and ventilation rate were not correlated with bradycardia events. Short bursts of tachycardia seemed to compensate for bradycardia periods.

When temperature decreased or increased major changes occurred in cardiac and ventilatory performance and PO_2 . Initial trials confirmed that after temperature changes from 12 to 5 and 20 °C, respectively, PO_2 changed initially but remained at a constant mean level for 6 h after reaching the new temperature. This implies that no acute over- or undershoot reaction was involved.

The drop in PO_2 with rising or falling temperature was curvilinear towards both ends of the temperature window with a range of maximum PO_2 between 8 and 17 °C (PO_2 : 92.6 ± 6.4 mmHg). PO_2 decreases at low and high temperatures were not symmetric, a tailing was visible towards higher temperatures (Fig. 2). Ventilation rate increased linearly between 6 and 17 °C at an average rate of 8.2 ± 2.6 BPM/°C. Below 8 °C ventilation rate dropped sharply and rose again to 18.8 ± 10.9 BPM at 3.7 °C without a visible effect on PO_2 . During warming above 17 °C no further increase in ventilation rate occurred, but ventilation levelled off and even decreased slightly at -2.1 ± 0.2 BPM/°C. Beyond 30 °C a steep reduction (by -10.6 ± 0.3 BPM/°C) occurred after a transitional rise at 30 °C. Apnoea was reached at 39.7 °C. Heart rate also showed this triphasic behaviour between 6 and 40 °C with a slight but non-significant ($p > 0.05$, ANCOVA) reduction in slope from 3.3 ± 0.1 BPM/°C to 1.8 ± 0.2 BPM/°C at 14.4 °C. A sudden temporary increase at 30 °C was followed by a decrease (by -9.3 ± 0.3 BPM/°C) until ascardia was reached at 40.5 °C. At low temperatures a depression in heart rate below 8 °C coincided with the observed sharp decrease in ventilation rate and a slight reduction in PO_2 . Below 4 °C heart rate decreased again followed by an increase to 12.9 ± 4.9 BPM. This small increase in heart rate around 1 °C

represents a final "tachycardia" before ascardia sets in with no cardiac output being detectable as shown by M. Frederich, B. DeWachter and H. O. Pörtner (in prep.). Animals survived when temperature increased again above 0 °C within 30 min.

As heart rate proved to be more resistant to temperature change, ventilation rate and PO₂ seemed to be more crucial for surviving extreme temperatures. Therefore, critical temperatures, preference and tolerance ranges were identified especially from ventilation rate and PO₂ data. Calculated intersections of fitted regressions (Table 2) confirmed visible breakpoints at 8 °C and 17 °C. Since temperatures of 8 and 17 °C indicate the transition from optimum to pejus range (see discussion) they will be called pejus temperatures (Tp I and Tp II). The lower pejus temperature was characterized by a sudden decrease in ventilation and heart rates accompanied by a slight reduction in PO₂ at 8 °C. Apnoea set in at minimum PO₂ and was defined as the low critical temperature Tc I (0.8 °C) since it was also characterized by the transition to anaerobic metabolism. Similarly the upper breakpoint at 30 °C was characterized by anaerobic energy production and identified as the upper Tc (see discussion).

Since ventilation rate limits the amount of oxygen available to the animal haemolymph PO₂ and ventilation rate are clearly correlated. Fig. 3 shows two different patterns of correlation depending on the temperature range. Below 17 °C, which was determined as Tp II for ventilation, PO₂ increases strongly with ventilation rate. Maximum oxygenation was reached at about 40 BPM. Further acceleration of scaphognathite beat frequency did not result in elevated haemolymph PO₂. This situation changes in the temperature range above 17 °C. High levels of PO₂ are reached only at ventilation rates of 80 to 100 BPM. A lower scaphognathite beat frequency is not sufficient to maintain high oxygen levels in the haemolymph.

Lactate was found to accumulate significantly in haemolymph, musculature, hepatopancreas and heart tissue at 33.3 °C (Fig. 4). Lactate levels rose significantly in the musculature already at 21.6 °C but only to a small insignificant extent during cooling. A minor increase in the hepatopancreas and in the haemolymph at -0.3 °C also remained non-significant. Succinate accumulated significantly in all investigated tissues at 33.3 °C and in the hepatopancreas only at -0.3 °C. Like with lactate the trend of succinate levels to rise remained non-significant in the other tissues at -0.3 °C.

Discussion:

The on-line recordings of arterial oxygen partial pressure by fiber optic oxygen sensors proved to be a suitable and reliable method for the quantification of dynamic temperature effects on haemolymph oxygen levels in *Maja squinado*. This technique allows to investigate changes in PO₂ with temperature over time and avoids disturbance by repeated sampling as required by other experimental protocols (for example 14, 30, 47). It also avoids fixation of the animal as required for the use of fragile microelectrodes (2). PO₂ was investigated since it characterizes the pressure head for oxygen diffusion from the haemolymph to the tissue mitochondria. Haemolymph PO₂ is buffered

by haemocyanin bound oxygen. We refrained from studying temperature effects on oxygen binding by haemocyanin although different studies have shown that parameters like half-saturation (P_{50}) and Bohr shift change with temperature in crustaceans (for review see 5, 6, 27, 28, 29). Haemocyanin characteristics suggest that O_2 binding at the gills is insufficient at high temperature and O_2 unloading in the tissues is incomplete at low temperature (29). In our study release of oxygen from haemocyanin may explain the tailing in the PO_2 decrease between 23 and 32 °C at a haemolymph PO_2 of 24.5 ± 6.5 mmHg (Fig. 2) as the P_{50} of *Maja squinado* haemocyanin is 21 mmHg at 15 °C and is expected to rise with temperature (28). In any case, haemolymph PO_2 will be the crucial parameter characterizing oxygen availability to tissues.

Fluctuations in PO_2 and corresponding heart and ventilation rates under resting conditions are similar to those described for the crayfish *Astacus leptodactylus*(2). Mean PO_2 values of 92.6 ± 6.4 mmHg between 8 and 17 °C are in the upper range of PO_2 data compiled by McMahan and Wilkens (33) and Mangum (28) for 28 decapod species and much higher than reported for *Carcinus maenas* and *Necora puber* (30). Forgue *et al.* (14) reported a mean PO_2 of 45.8 mmHg at 15 °C for *Maja squinado*. This value is well within the range of inter-individual variability in PO_2 seen in this study.

For investigating the response to fluctuating temperature we changed temperature quite rapidly over a wide range. Such a change will not represent the natural situation in the environment, however, this protocol was chosen so that the animals had no time to adapt to new temperatures. The progressive temperature change excluded acclimation phenomena that may involve shifts in thermal thresholds.

Measurements of PO_2 as well as heart and ventilation rates allowed to determine threshold temperatures on the organismic level in the context of cellular and mitochondrial metabolism which was reflected by changes in lactate and succinate concentrations. Previously, critical temperatures were identified by the transition to an anaerobic mitochondrial metabolism (Tc I and Tc II) indicating tissue hypoxia and an elimination of aerobic scope for activity at both critical temperatures (for review see 35, 36). However, major changes in circulatory performance and haemolymph PO_2 occurred before these critical temperatures were reached (Fig. 2). Threshold temperatures became visible which indicated the transition from optimum to pejus range (Tp I and Tp II). The optimum range was characterized by maximum PO_2 values and, in consequence, indicated the range of full aerobic scope for activity of the whole animal. Within both pejus ranges PO_2 fell progressively, reflecting a reduction of oxygen availability to mitochondria. This is equivalent to an apparent reduction of mitochondrial aerobic capacity and thereby, a reduced scope for aerobic activity of the whole animal despite maintenance of standard metabolism. The high PO_2 was maintained by a progressive increase in ventilation rate with temperature as necessary to compensate for the rise in oxygen demand (Fig. 3). The high pejus temperature was characterized by more or less constant ventilation rates and onset of a decrease in PO_2 reflecting a rising oxygen demand in metabolism which was no longer compensated for by ventilation. The low pejus temperature was characterized by a sudden decrease in ventilation and heart rates followed by a decrease in

PO₂. Critical temperatures (T_c) characterized by the onset of anaerobic metabolism were reached at 0.8 °C and 30 °C (Figs. 2 and 4). Lactate accumulated as the main anaerobic endproduct in crustaceans (1, 16, 17, 44). In addition, an increase in succinate concentrations indicated mitochondrial anaerobiosis (35).

The processes causing tissue hypoxia appeared to be similar at low and at high temperatures. Between 8 and 0 °C a reduction in heart rate, ventilation rate and PO₂ occurred at similar slopes (10±1.7 %/°C). Cooling caused whole animal metabolism and all oxygen consuming and oxygen delivering processes (ventilation rate and haemolymph circulation) to slow down. Finally, insufficient performance of ventilation and circulation caused transition to anaerobiosis below the critical temperature prior to torpor and death. Accumulated amounts of anaerobic endproducts were small (Fig. 4), reflecting the low metabolic rate and, possibly, a considerable fraction of aerobic metabolism just below T_c I. Reduced oxygen availability also became visible during warming above 17 °C. Heart rate increased but did no longer followed the Q₁₀ relationship up to 30 °C. Ventilation rate and therefore oxygen supply, did no longer rise above 17 °C. Again, limited performance of ventilation and circulation contributed to the decrease in PO₂ observed between 17 and 30 °C. Above 30 °C lactate and succinate accumulated in different tissues and heart beat and ventilation started to collapse. The concentrations of lactate found at 33.3 °C after progressive warming were in the same order of magnitude as reported for different decapod species after 6 to 12 hours of exposure to hypoxia at intermediate temperatures (17, 21, 44, 49). Since anaerobic metabolism indicates transition to a time-limited situation survival is a question of both, temperature and length of the exposure period.

We feel that these findings may bear general importance: The ecological concept of the "law of tolerance" by Shelford (39, 40) describes the range of tolerance to abiotic factors like temperature, humidity or light. Our data suggest that it is possible to add physiological breakpoints to this concept. A pessimum beyond both low and high levels of each of these factors defines the limits of tolerance. In our study these limits would be indicated by T_c I and T_c II (Fig. 5). The optimum in the middle of the tolerance range is followed by a pejus towards the upper and lower limit where survival is still possible but performance is restricted. In *Maja squinado* the optimum range could be identified between 8 °C (T_p I) and 17 °C (T_p II) (Fig. 5). This range is characterized by maximum PO₂ and represents the temperature window of maximum scope for aerobic activity. It therefore indicates the range of optimum performance supporting successful survival in the natural environment. Animals are still able to survive within the physiological tolerance range between T_c I and T_c II, however, with largely reduced scopes for activity towards both ends (pejus ranges). The pejus temperatures at 8 and 17 °C agree well with the temperature range of the English channel which is the natural environment of the investigated population. Surface and bottom (60 m) temperatures fluctuate between 9.1 and 16.0 °C depending on the season (8, 43). It is likely that pejus temperatures of populations from warmer or colder areas shift with water temperature to optimize performance and scope for activity. To our knowledge this is the first time that equivalent

physiological and ecological thresholds could be identified with respect to temperature.

For extending geographical distribution ranges animals need to shift critical temperatures depending on season and latitude. Both critical temperatures shift in parallel as shown for two different populations in *Arenicola marina* (42). Our current hypothesis is that a downward shift in critical temperatures involves a rise, and an upward shift a decrease in aerobic capacity linked to a shift in mitochondrial density and capacity (35, 36). Higher mitochondrial densities were found in cold adapted populations of *Arenicola marina* (42) and in cold adapted perciform fishes (24). Proton leakage at the inner mitochondrial membrane is discussed to represent the cost of mitochondrial maintenance, leading to a higher oxygen demand with a higher number of mitochondria present and, accordingly, a downward shift of upper critical temperatures in cold adapted animals (35, 36). It is very likely that these adaptational mechanisms also set the pejus temperature and cause an unidirectional shift of pejus and critical temperature thresholds. In conclusion, our findings strongly support the hypothesis that adjustment of aerobic mitochondrial capacity is a key process in defining thermal tolerance according to the ambient temperature regime.

Data on oxygen consumption in fiddler crabs, *Uca* sp., from different latitudes (45, 46) suggest that the process of cold adaptation and an associated rise in metabolic rate takes place in decapod crustaceans as well. Cooling also causes a rise in membrane fluidity (37) and an increase in the activities of aerobic enzymes, like cytochrome c oxidase in *Carassius auratus* (19, 20) and temperate zone eelpout, *Zoarces viviparus* (18). These processes are yet to be confirmed for crustaceans.

It remains to be investigated to what extent *Maja squinado* would be able to shift its range of thermal tolerance. In general, the capacity for cold adaptation seems to be limited in brachyuran crabs since they do virtually not exist at high polar latitudes (13). This group radiated during the warm Cretaceous (38) and therefore adaptation to polar cold was a challenge that did not play a major role in their evolution.

References:

1. **Albert, J. L. and W. E. Ellington.** Patterns of energy metabolism in the stone crab, *Menippe mercenaria*, during severe hypoxia and subsequent recovery. *J. exp. Zool.* 234: 175-183, 1985.
2. **Angersbach, D. and H. Decker.** Oxygen transport in crayfish blood: effect of thermal acclimation, and short-term fluctuation related to ventilation and cardiac performance. *J. Comp. Physiol.* 123: 105-112, 1978.
3. **Bergmeyer, H. U.** *Methods of enzymatic analysis* (3rd edition). Vols. 1-12. Weinheim: VCH, 1985.
4. **Booth, C. E., B. R. McMahon and A. W. Pinder.** Oxygen uptake and the potentating effects of increased hemolymph lactate on oxygen transport during exercise in the blue crab, *Callinectes sapidus*. *J. Comp. Physiol.* 148: 111-121, 1982.
5. **Burggren, W., B. R. McMahon and D. Powers.** Respiratory functions of blood. In *Environmental and metabolic animal physiology*, edited by C. L. Prosser. New York: Wiley-Liss, 1991, p 437-508.
6. **Cameron, J. N. and C. P. Mangum.** Environmental adaptations of the respiratory system: ventilation, circulation, and oxygen transport. In *The Biology of Crustacea*, Vol. 8, edited by F. J. Vernberg and W. B. Vernberg. New York, London: Academic Press. 1982, p 43-63.
7. **Christiansen, M. E.** *Marine invertebrates of Scandinavia*, No 2. Decapoda Brachyura, Universitetsforlaget Oslo. 1969. p 1-143.
8. **Dauvin, J.-C., M. Joncourt and J.-L. Birrien.** Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1988 à 1990. *Cah. Biol. Mar.* 32: 545-550, 1991.
9. **Depledge, M. H.** Photoplethysmography - A non-invasive technique for monitoring heart beat and ventilation rate in decapod crustaceans. *Comp. Biochem. Physiol. A* 77/2: 369-371, 1984.
10. **DeWachter, B. and B. R. McMahon.** Temperature effects on heart performance and regional hemolymph flow in the crab *Cancer magister*. *Comp. Biochem. Physiol. A* 114/1: 27-33, 1996.
11. **DeWachter, B. and J. L. Wilkens.** Comparison of temperature effects on heart performance of the dungeness crab, *Cancer magister*, *in vitro* and *in vivo*. *Biol. Bull.* 190: 385-395, 1996.
12. **Florey, E. and M. E. Kriebel.** The effects of temperature, anoxia and sensory stimulation on the heart rate of unrestrained crabs. *Comp. Biochem. Physiol. A* 48: 285-300, 1974.
13. **Frederich, M., F. J. Sartoris, W. E. Arntz and H. O. Pörtner.** Haemolymph magnesium regulation in decapod crustaceans: physiological correlates and ecological consequences in polar areas. *J. exp. Biol.* (submitted), 1999.
14. **Forgue, J., J.-P. Truchot and J.-C. Massabuau.** Low arterial PO₂ in resting crustaceans is independent of blood oxygen-affinity. *J. exp. Biol.* 170: 257-264, 1992.
15. **Foyle, T. P., R. K. O'Dor and R. W. Elner.** Energetically defining the thermal limits of the snow crab. *J. exp. Biol.* 145: 371-393, 1989.
16. **Gäde, G.** Energy metabolism of arthropods and molluscs during

- environmental and functional anaerobiosis. *J. exp. Zool.* 228: 415- 429, 1983.
17. **Gäde, G. and G. Meinardus-Hager.** Anaerobic energy metabolism in Crustacea, Xiphosura and Mollusca: lactate fermentation versus multiple fermentation products. *Zool. Beitr. N. F.* 30: 187-203, 1986.
 18. **Hardewig, I., P. L. M. van Dijk, C. D. Moyes and H. O. Pörtner.** Temperature-dependent expression of cytochrome c oxidase in fish: A comparison between temperate and Antarctic eelpout. *Am. J. Physiol.* (in press).
 19. **Hazel, J. R. and C. L. Prosser.** Interpretation of inverse acclimation to temperature. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 76: 217-228, 1970.
 20. **Hazel, J. R. and C. L. Prosser.** Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. *Physiol. Rev.* 54: 620- 677, 1974.
 21. **Hill, A. D., A. C. Taylor and R. H. C. Strang.** Physiological and metabolic responses of the shore crab *Carcinus maenas* (L.) during environmental anoxia and subsequent recovery. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 150: 31-50, 1991.
 22. **Hines, A. H., T. G. Wolcott, E. González-Gurriarán, J. L. González-Escalante and J. Freire.** Movement patterns and migrations in crabs: telemetry of juvenile and adult behaviour in *Callinectes sapidus* and *Maja squinado*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 75: 27-42, 1995.
 23. **Ivleva, I. V.** The dependence of crustacean respiration rate on body mass and habitat temperature. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 65/1: 1-47, 1980.
 24. **Johnston, I. A., J. Calvo, H. Guderley and F. L. Palmer.** Latitudinal variation in the abundance and oxidative capacities of muscle mitochondria in perciform fishes. *J. exp. Biol.* 201/1: 1- 12, 1997.
 25. **Klimant, I., V. Meyer and M. Kühl.** Fiber-optic oxygen microsensors, a new tool in aquatic biology. *Limnol. Oceanogr.* 40/6: 1159-1165, 1995.
 26. **Klimant, I., M. Kühl, R. N. Glud and G. Holst.** Optical measurement of oxygen and temperature in microscale: strategies and biological applications. *Sensors and Actuators B: Chemical* 38/1-3: 29-37, 1997.
 27. **Mangum, C. P.** Respiratory function of the haemocyanins. *Amer. Zool.* 29: 19-38, 1980.
 28. **Mangum, C. P.** Oxygen transport in the blood. In *The Biology of Crustacea*, Vol. 5, edited by L. H. Mantel. New York, London: Academic Press, 1983, p 373-429.
 29. **Mauro, N. A. and C. P. Mangum.** The role of the blood in the temperature dependence of oxidative metabolism in decapod crustaceans. I. Intraspecific responses to seasonal differences in temperature. *J. Exp. Zool.* 219: 179-188, 1982.
 30. **Massabuau, J.-C. and J. Forgue.** A field versus laboratory study of blood oxygen status in normoxic crabs at different temperatures. *Can. J. Zool.* 74: 423-430, 1996.
 31. **McDonald, D. G., B. R. McMahon and C. M. Wood.** Patterns of heart and scaphognathite activity in the crab *Cancer magister*. *J. Exp. Zool.* 202: 33-44, 1977.
 32. **McMahon, B. R. and J. L. Wilkens.** Periodic respiratory and circulatory

- performance in the red rock crab *Cancer productus*. *J. Exp. Zool.* 202: 363-374, 1977.
33. **McMahon, B. R. and J. L. Wilkens.** Ventilation, perfusion and oxygen uptake. In *The Biology of Crustacea*, Vol. 5, edited by L. H. Mantel. New York, London: Academic Press, 1983, p 289-372.
 34. **Nakamura, M., M. Tani and T. Kuramoto.** Effects of rapid cooling on heart rate of the Japanese lobster *in vivo*. *Zoological Science* 11: 375-379, 1994.
 35. **Pörtner, H. O., I. Hardewig, F. J. Sartoris and P. L. M. van Dijk.** Energetic aspects of cold adaptation: critical temperatures in metabolic, ionic and acid-base regulation? In *Cold Ocean Physiology*, edited by H. O. Pörtner and R. Playle. Cambridge University Press. 1998, p 88-120.
 36. **Pörtner, H. O., P. L. M. van Dijk, I. Hardewig and A. Sommer.** Levels of metabolic cold adaptation: tradeoffs in eurythermal and stenothermal ectotherms. In: *Antarctic Ecosystems: models for wider ecological understanding*. edited by W. Davison, C. Howard Williams. Christchurch New Zealand Caxton Press, accepted.
 37. **Prosser, C. L.** Temperature. In *Environmental and metabolic animal physiology*, edited by C. L. Prosser. New York: Wiley-Liss, 1991, p 109-165.
 38. **Schramm, F. R.** The fossil record and evolution of Crustacea. In *The Biology of Crustacea*, Vol. I, edited by L. G. Abele. New York, London: Academic Press, 1982, p 93-147.
 39. **Shelford, V. E.** Animal communities in temperate America. University of Chicago Press, Chicago. 1913.
 40. **Shelford, V. E.** Some concepts of bioecology. *Ecology* 12/3: 455-467, 1931.
 41. **Sommer, A., B. Klein and H. O. Pörtner.** Temperature induced anaerobiosis in two populations of the polychaete worm *Arenicola marina* (L.). *J. Comp. Physiol. B* 167: 25-35, 1997.
 42. **Sommer, A. and H. O. Pörtner.** Exposure of *Arenicola marina* (L.) to extreme temperatures: adaptive flexibility of a boreal and a suprapolar population. *MEPS* (in press)
 43. **Sournia, A. and J.-L. Birrien.** La série océanographique côtière de Roscoff (Manche occidentale) de 1985 à 1992. *Cah. Biol. Mar.* 36: 1-8, 1995.
 44. **Spicer, J. I., A. D. Hill, A. C. Taylor and R. H. C. Strang.** Effect of aerial exposure on concentrations of selected metabolites in blood of the Norwegian lobster *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Nephropidae). *Marine Biology* 105: 129-135, 1990.
 45. **Vernberg F. J. and W. B. Vernberg.** Metabolic adaptation of animals from different latitudes. *Helgo. Wiss. Meers.* 9: 476-487, 1964.
 46. **Vernberg F. J. and J. D. jr. Costlow.** Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. IV. Oxygen consumption of larvae and young crabs reared in the laboratory. *Physiol. Zool.* 39: 36-52, 1966.
 47. **Truchot, J.-P.** Etude comparée de la fixation de l'oxygène par le sérum de cinq espèces de Crustacés Décapodes Brachyours. *C. R. Acad. Sc. Paris Série D*: 2706-2709, 1971.

48. **Yeager, D. P. and G. R. Ultsch.** Physiological regulation and conformation: a BASIC program for the determination of critical points. *Physiol. Zool.* 62/4: 888-907, 1989.
49. **Zebe, E.** Anaerobic metabolism in *Upogebia pugettensis* and *Callinassa californiensis* (Crustacea, Thalassinidea). *Comp. Biochem. Physiol. B* 72/4: 613-617, 1982.
50. **Zielinski, S. and H. O. Pörtner.** Energy metabolism and ATP free-energy change of the intertidal worm, *Sipunculus nudus*, below a critical temperature. *J. Comp. Physiol. B* 166: 492-500, 1996.

Acknowledgements:

The technical support by D. Storch and I. Pinz during tissue sampling and metabolite measurements is gratefully acknowledged.
Alfred-Wegener-Institute publication no.:

Table 1. Mean, maximum and minimum data for PO₂, heart and ventilation rate (mean value for both scaphognathites) after 12 h of incubation at 12.1±0.2 °C in *Maja squinado* (n = 13). Large inter-individual differences coincided with extreme fluctuations in all investigated parameters, including severe bradycardia and apnoea.

	PO ₂ (mmHg)	heart rate (min ⁻¹)	ventilation rate (min ⁻¹)
mean±SD	92.0±27.8	52.9±14.8	60.0±28.3
maximum	134.8	138.4	99.4
minimum	33.3	5.0	0.0

Table 2. Threshold temperatures in *Maja squinado* for changes in PO₂, heart and ventilation rate, identified by intersections of best fitted regressions for each parameter. The pattern of changes in heart rate did not reveal Tp I and Tp II as significant discontinuities. (n.v. = not visible).

	Tc I (°C)	Tp I (°C)	Tp II (°C)	Tc II (°C)
PO ₂	0.65	8.9	17.8	30.9
ventilation rate	0.67	9.3	17.3	31.1
heart rate	-0.1	n.v.	n.v.	31.5

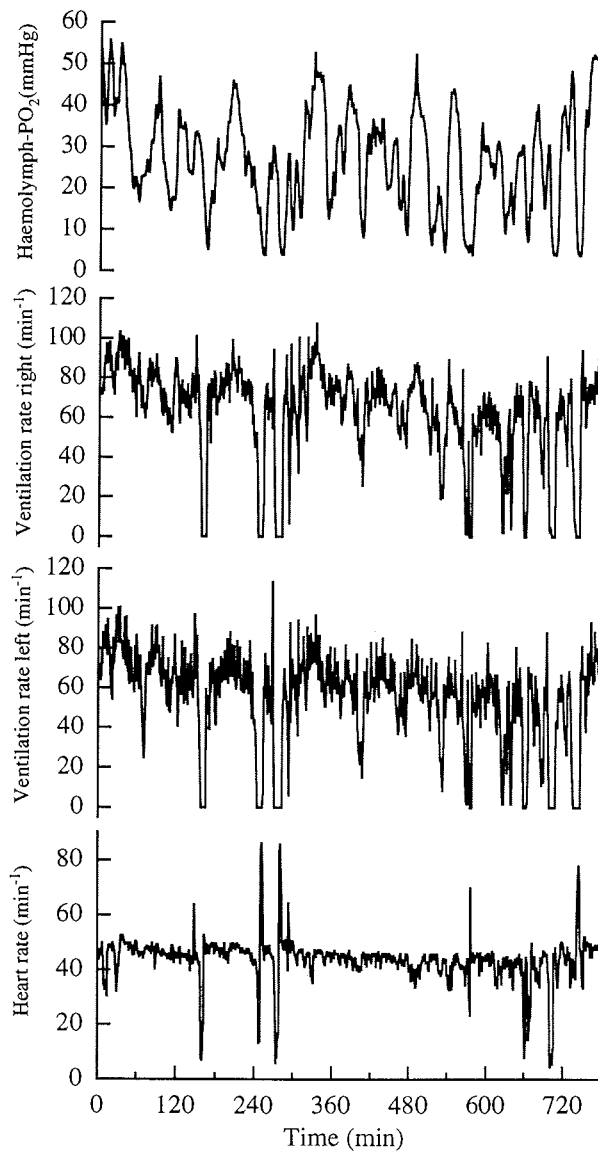


Figure 1. Recording of haemolymph PO₂, ventilation rate and heart beat rate at 12 °C for one specimen in *Maja squinado* over a period of 13 h. Fluctuations in PO₂ correspond to those in ventilation rate more than to those in heart rate. Apnoea is often related to bradycardia and sometimes followed by a short burst of tachycardia.

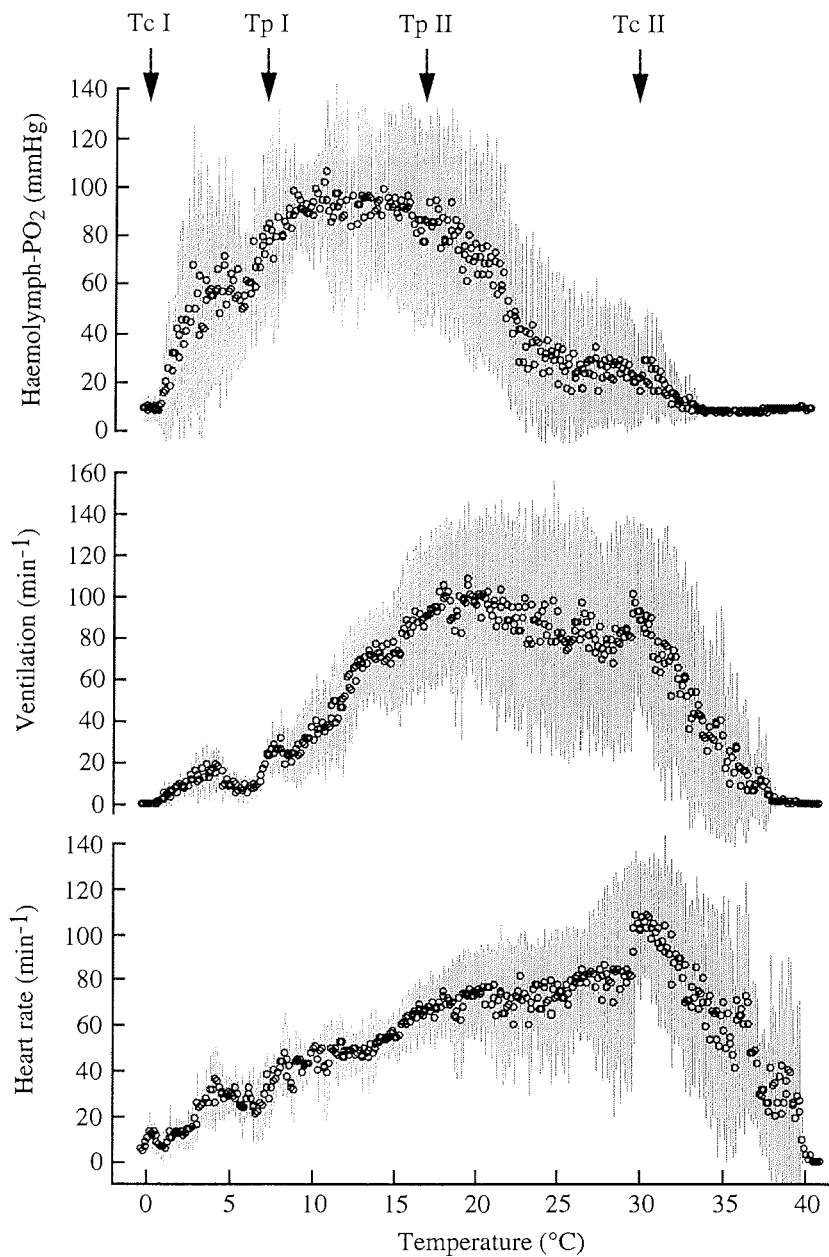


Figure 2. PO₂, ventilation and heart rate for *Maja squinado* (n = 13) between 0 and 40 °C. Threshold temperatures (Tc I, Tp I, Tp II and Tc II) are identified by breakpoints in ventilation rate and corresponding changes in PO₂ and heart rate. Tc I and Tc II correspond to critical temperatures characterized by the onset of anaerobiosis and death while Tp I and Tp II indicate threshold values at the transition from optimum to pejus range.

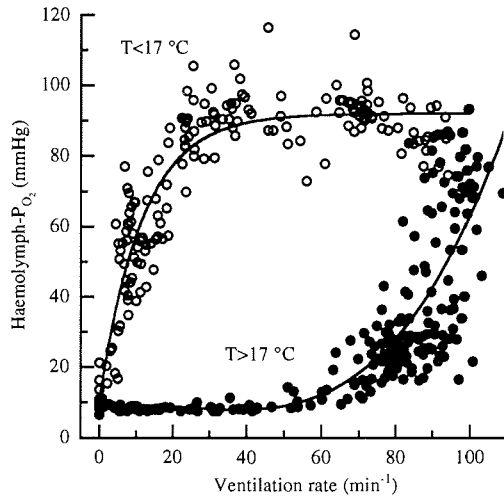


Figure 3. Correlated changes in ventilation rate and haemolymph PO₂ for the temperature range 0 - 17 °C (open circles) and 17 - 40 °C (closed circles).

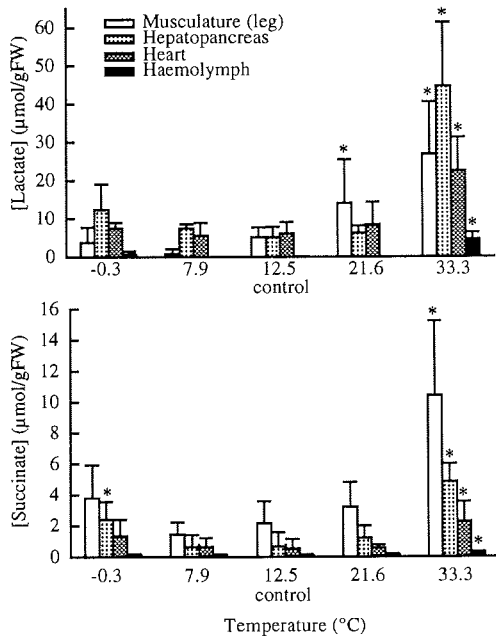


Figure 4. Concentrations of L-lactate and succinate in musculature, hepatopancreas, heart and haemolymph after exposure to 5 different temperatures. * indicates a significant difference from control values at 12.5 °C (ANOVA, $p < 0.05$).

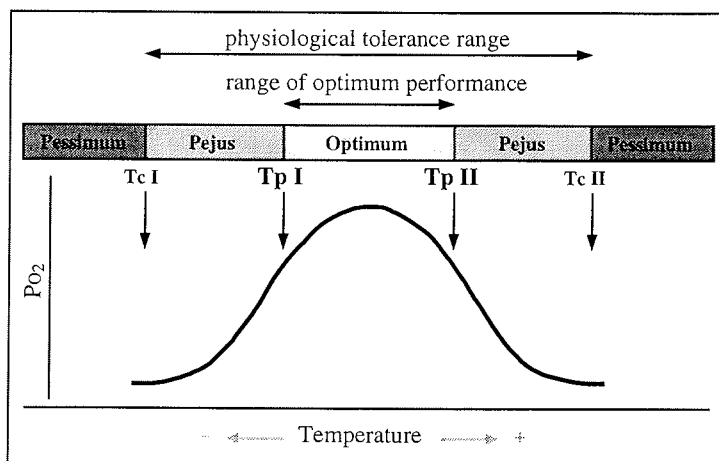


Figure 5. Model of temperature tolerance adapted from Shelfords tolerance law. The critical temperatures Tc I and Tc II are characterized by the transition to anaerobic metabolism and indicate the physiological tolerance range. The pejus temperatures Tp I and Tp II characterize the transition from optimum to pejus range and indicate the optimum performance range. Possibly, the latter is identical with the ecological tolerance range as actual water temperatures in the environment of the investigated population vary between Tp I and Tp II.

4. Diskussion

In der folgenden Diskussion werden die Ergebnisse dieser Arbeit kurz zusammengefaßt, in ihrer Gesamtheit diskutiert und durch weitere bisher unveröffentlichte Daten ergänzt. Eine ausführlichere Diskussion der Einzelergebnisse befindet sich in den Veröffentlichungen Sartoris *et al.* 1999 (Publikation I), Frederich *et al.* 1999a (Publikation II), Frederich *et al.* 1999b (Publikation III) und Frederich und Pörtner 1999 (Publikation IV).

Bei der Interpretation wird zwischen der Temperaturwirkung auf die Tiere und der Magnesiumwirkung auf den Temperatureffekt unterschieden. Schließlich wird die Bedeutung der physiologischen Befunde für eine Erklärung der Abwesenheit reptanter Decapoda in der Antarktis diskutiert.

4.1. Temperatur

Brachyure Krebse sind nicht permanent aktiv, sondern steigern ihre Aktivität kurzfristig zwischen mehr oder weniger lang ausgeprägten Ruhephasen (Foyle *et al.* 1989; Wolcott und Hines 1989a und b). Bei freilebenden *Maja squinado* zeigten González-Gurriarán *et al.* (1995) und Hines *et al.* (1995) mit Telemetriemessungen, daß diese Tiere saisonal unterschiedlich lange Strecken von nur 0.5 bis 3.2 m innerhalb einer Stunde während kurzer Aktivitätsphasen zurücklegten. Den Rest der Zeit verbrachten die Tiere gut getarnt in Algenwäldern ohne meßbare Spontanaktivität. Ähnliche Beobachtungen sind auch bei Foyle *et al.* (1989) für *Chionoecetes opilio* beschrieben. Die Möglichkeit, aus der Ruhesituation heraus aktiv zu werden, ist bei den verschiedenen Arten unterschiedlich temperaturabhängig.

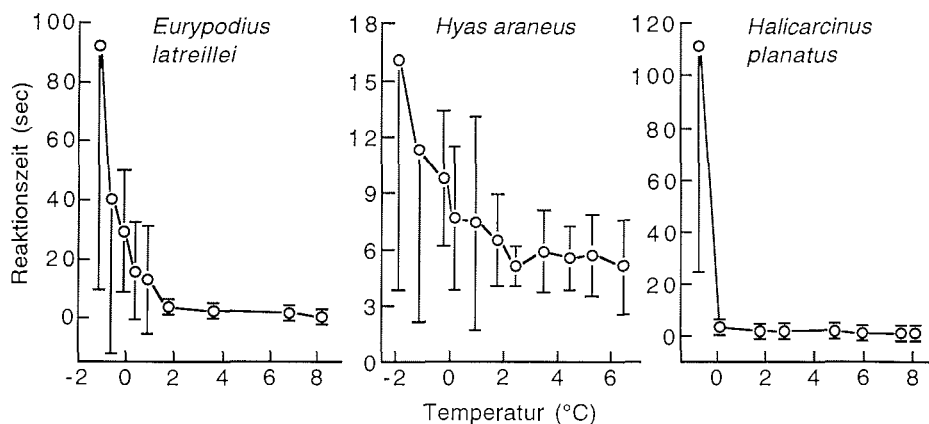


Abbildung 2: Reaktionszeiten, die Tiere der Arten *Eurypodius latreillei*, *Hyas araneus* und *Halicarcinus planatus* benötigen, um sich zurück auf die Beine zu drehen, nachdem sie auf den Carapax gelegt wurden.

Wurden Tiere der Arten *Eurypodius latreillei*, *Hyas araneus* und *Halicarcinus planatus* im Aquarium auf den Carapax gelegt, konnten sie sich zwischen 2 und 8 °C konstant schnell zurück auf ihre Beine drehen (Abbildung 2). Unterhalb von 2 °C verlangsamte sich die Reaktionszeit zuerst bei *Hyas araneus* und *Eurypodius latreillei*. *Halicarcinus planatus* benötigte erst unterhalb von 0 °C sehr viel länger als unter Kontrollbedingungen bei etwa 8 °C, um sich zurückzudrehen.

Krabben der Art *Peltarion spinosulum* drehen sich nicht spontan zurück auf ihre Beine. Ihre Spontanaktivität, die in Spitzen im Sauerstoffverbrauch deutlich sichtbar ist, zeigt jedoch ein ähnliches Bild wie die Reaktionszeiten von *Eurypodius latreillei* und *Hyas araneus*. Der prozentuale Anteil der Ruhephasen, in denen der Sauerstoffverbrauch auf einem konstant niedrigen Niveau ist, steigt mit Abnahme der Temperatur an und erreicht 98 % bei 0 °C, wobei unterhalb von 2 °C eine signifikante Zunahme der Ruhephasen erfolgt (Abbildung 3). Erkennbar sind auch die periodisch auftretenden Aktivitätsspitzen, deren Häufigkeit bei niedrigen Temperaturen abnimmt. Da bei *Peltarion spinosulum* die Aktivitätsspitzen und die Ruhephasen besonders ausgeprägt sind, kann für diese Art der Sauerstoffverbrauch während der Ruhephasen getrennt ausgewertet werden (Abbildung 4). Der Sauerstoffverbrauch dieser Ruhephasen entspricht in etwa dem Standard-Metabolismus, der als Energie- und damit Sauerstoffbedarf definiert ist, den die Tiere benötigen, den aeroben Stoffwechsel im inaktiven Zustand aufrecht zu erhalten.

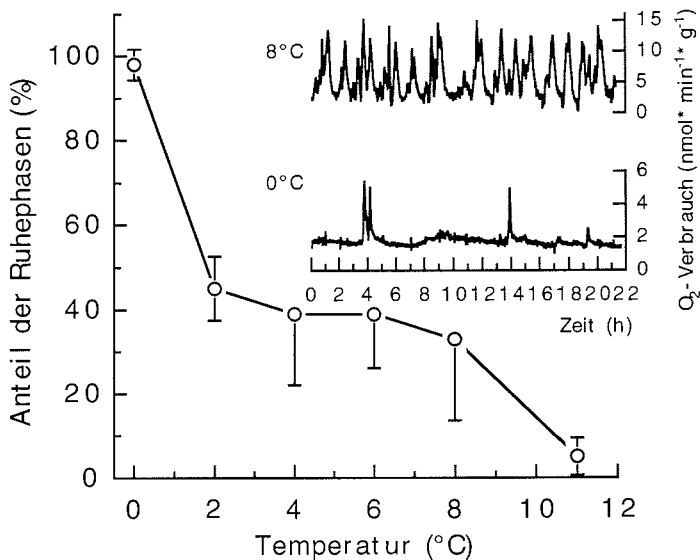


Abbildung 3: Prozentualer Anteil der Ruhephasen im Sauerstoffverbrauch bei *Peltarion spinosulum* bei verschiedenen Temperaturen. Den Anstieg in der Dauer der Ruhephasen bei niedrigen Temperaturen verdeutlichen Ausschnitte aus Messungen über jeweils 22 h bei 8 bzw. 0 °C.

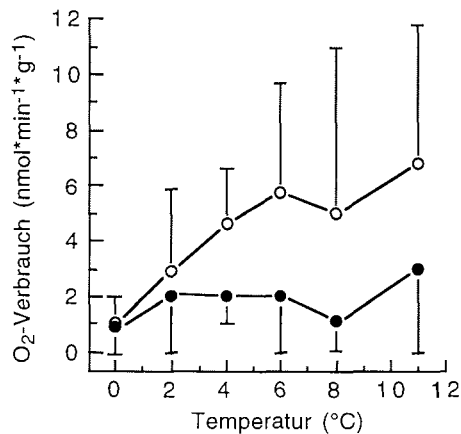


Abbildung 4: Sauerstoffverbrauch bei *Peltarion spinosulum* in Abhängigkeit von der Temperatur. Die dunklen Punkte zeigen den Standard-Metabolismus, ermittelt durch Auswertung der Ruhephasen. Die hellen Punkte zeigen den Routine-Metabolismus als Mittelwert über jeweils 24 h Meßzeit.

Während der Sauerstoffverbrauch als Mittelwert über je 24 h Meßzeit (Routine-Metabolismus) mit einem $Q_{10} (0-11^{\circ}\text{C})$ von 5.1 mit der Temperatur abnimmt, ist der Temperatureinfluß auf den Standard-Metabolismus signifikant ($p < 0.05$, ANCOVA) geringer ($Q_{10} (0-11^{\circ}\text{C})$ 2.7). Die Q_{10} Werte für die einzelnen Temperaturintervalle sind hierbei sehr uneinheitlich, fallen für den Standard-Metabolismus zwischen 2 und 6 °C sogar auf 1. In diesem Temperaturbereich verlangsamt sich somit der Stoffwechsel nicht. Ein entsprechend niedriger Q_{10} tritt im Routine-Metabolismus nicht auf. Dieser Befund entspricht Halcrow und Boyd (1967), die an Amphipoden einen stärkeren Temperatureinfluß auf den Aktivitäts-Metabolismus, bzw. die Differenz zwischen Ruhe und maximaler Aktivität (*scope for activity*, Bennett 1978) im Gegensatz zum Standard-Metabolismus, beschreiben. Der Einfluß einer Temperaturreduktion beeinflusst den Stoffwechsel der Tiere somit auf unterschiedliche Weise. Zum einen wird der Grundumsatz in der Kälte verringert, sehr viel stärker wird der Effekt niedriger Temperaturen jedoch in einer Abnahme der Spontan- und der maximalen Aktivität sichtbar. Im Vergleich der untersuchten Arten erscheint die Krabbe *Halicarcinus planatus*, die im Gezeitenbereich größeren Temperaturänderungen ausgesetzt ist, temperaturtoleranter als die Arten, die in einer Umgebung mit konstanteren Temperaturen leben. Auch wenn *Eurypodius latreillei* oder *Hyas araneus* aufgrund ihrer relativ weiten Verbreitung (siehe Einleitung) nicht als stenotherm angesehen werden können, ist *Halicarcinus planatus* im Gezeitenbereich im Vergleich dazu sicher eurythermer. Entsprechend weiter ist der Temperaturbereich (hier in Richtung niedriger Temperaturen), in dem maximale Aktivität möglich ist.

Für die anderen in dieser Arbeit untersuchten Arten ist die Differenzierung zwischen Standard- und Routine-Metabolismus nicht möglich, da die Aktivitätsspitzen weniger deutlich ausgeprägt sind und der Sauerstoffverbrauch in den

dazwischenliegenden Ruhephasen sehr unterschiedliche Werte aufweist (siehe Abbildung 1 in Publikation II). Verantwortlich hierfür sind u.a. unterschiedlich lang andauernde Phasen geringerer Atemfrequenz bis hin zur Apnoe, die häufig sogar von Brady- oder Acardien begleitet werden kann (Publikation IV). Durch den niedrigen Sauerstoffverbrauch in Ruhe können viele Krebse ihren Sauerstoffbedarf zeitweise über die venöse Sauerstoffreserve decken und dadurch die Atmung einstellen (Mangum 1983). Für auf Weichsubstraten lebende Arten wird sogar diskutiert, daß Apnoe-Phasen dazu dienen könnten, Freßfeinden weniger aufzufallen, da bei Atemstillstand weniger Sediment aufgewirbelt wird (McMahon und Wilkens 1983).

Aktivität setzt eine ausreichende Versorgung der Gewebe mit Sauerstoff voraus, da anaerober Stoffwechsel nur kurzzeitig Sauerstoffmangelsituationen kompensieren kann. Bei aerobem Stoffwechsel läuft die ATP-Gewinnung aus Glykogen durch Oxidation zu CO_2 und H_2O über die Glykolyse im Cytosol und den Citratzyklus in den Mitochondrien ab. Ist in den Mitochondrien nicht ausreichend Sauerstoff vorhanden, bilden Crustaceen als wichtigstes anaerobes Endprodukt der Glykolyse L-Laktat (Zebe 1982; Gäde 1983; Albert und Ellington 1985; Hervant *et al.* 1995). Nur in geringen Mengen wird auch Succinat gebildet (Zebe 1982). Die geringere ATP-Ausbeute und die Akkumulation von Laktat bei anaerobem Stoffwechsel beschränkt die Aktivität bei Hypoxie auf niedrigere Aktivitätsniveaus oder auf kürzere Phasen gesteigerter Aktivität. Solange die Tiere nicht in hypoxischen Gewässern leben, scheint der Sauerstoff der Umgebung die Aktivität nicht zu limitieren. Dieses geschieht vielmehr durch den tatsächlich in der Hämolymphe verfügbaren Sauerstoff, dessen Partialdruck z.B. in den oben erwähnten Apnoe-Phasen absinkt (Publikation IV).

Die Sauerstoffkapazität von Arthropoden-Hämolymphe wird durch Hämocyanin um das drei- bis vierfache gesteigert (Mangum 1980 und 1983). Die Abhängigkeit der Hämocyanin-Sauerstoff-Bindungseigenschaften von der Temperatur war Gegenstand zahlreicher Untersuchungen (Truchot 1971; Mauro und Mangum 1982; Mangum und Burnett 1986; Spicer und McMahon 1991; Forgue *et al.* 1992; Lallier und Truchot 1992; Brown und Terwilliger 1998). Diese Untersuchungen zeigten, daß bei niedrigen Temperaturen durch die gesteigerte Hämocyanin-Sauerstoff-Bindung die Sauerstoffabgabe in den Geweben nicht vollständig erfolgen kann. Bei hohen Temperaturen hingegen ist die Hämocyanin-Sauerstoff-Bindung verringert und die Sauerstoffaufnahme an den Kiemen erfolgt unvollständig (Mauro und Mangum 1982). Da Hämocyanin bei entsprechend hohem arteriellen Sauerstoffpartialdruck (PO_2) in der Hämolymphe Sauerstoff bindet und bei niedrigem PO_2 diesen wieder abgibt, kann der Blutfarbstoff als Sauerstoffpuffer angesehen werden. Die treibende Kraft der Sauerstoffdiffusion in die Zelle zu den Mitochondrien ist der O_2 -Konzentrationsgradient. Daher ist es sinnvoll, den PO_2 als entscheidenden Faktor der Sauerstoffversorgung der Gewebe zu messen. In bisherigen Studien erfolgte dies mit einem Blutgasanalysator in einzelnen Hämolympfproben. Über einen großen Temperaturbereich ergaben sich dadurch nur relativ wenige

Meßpunkte (z.B. Truchot 1971; Mangum und Burnett 1986; Forgue *et al.* 1992). Nur in der Arbeit von Angersbach und Decker (1978) wurde der Hämolymp-PO₂ vom Flußkreb *Astacus leptodactylus* kontinuierlich mit einer implantierten Mikroelektrode aufgezeichnet. Die Tiere mußten für den Versuch fixiert werden, und somit ist hier ein erhöhtes Strebniveau nicht auszuschließen. Für die PO₂-Messungen bei *Maja squinado* wurden daher Optoden verwendet, die in den Pericardialsinus implantiert, die Tiere in ihrer Bewegungsfreiheit kaum einschränken (Publikation IV).

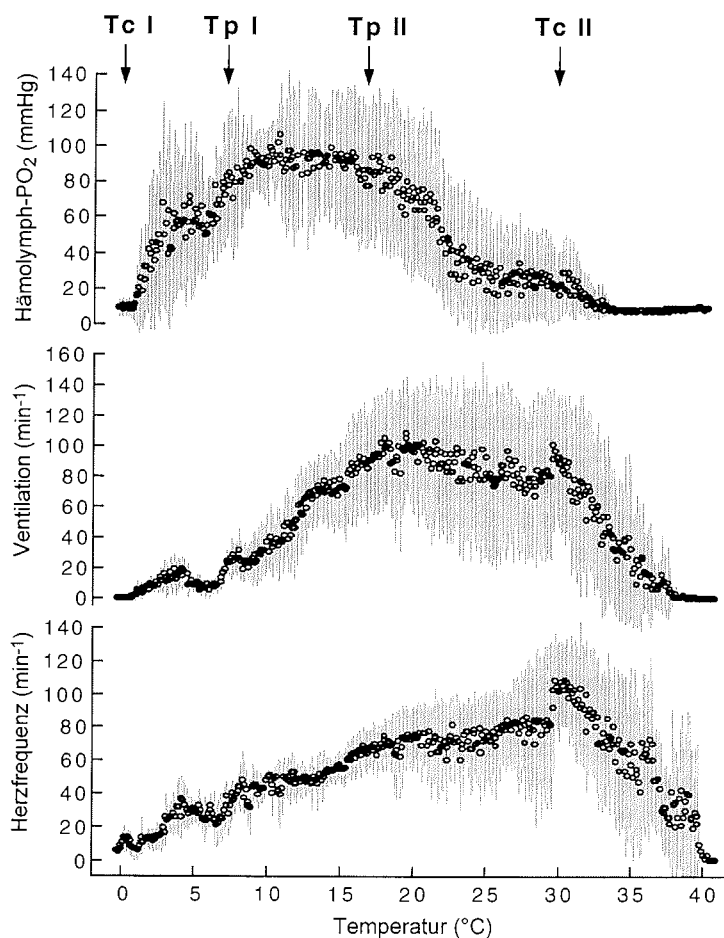


Abbildung 5: Arterieller Hämolymp PO₂, Ventilations- und Herzfrequenz bei *Maja squinado* bei progressiver Temperaturänderung ausgehend von 12 °C. Die beiden Pejus-Temperaturen Tp I und Tp II begrenzen den Bereich mit maximalem PO₂, in dem eine maximale aerobe Aktivität möglich ist. Die aerobe Kapazität wird oberhalb bzw. unterhalb der Pejus-Temperaturen minimiert. An den kritischen Temperaturen Tc I oder Tc II setzt anaerober Stoffwechsel ein, wodurch der physiologische Toleranzbereich begrenzt wird (verändert aus Publikation IV).

Der Verlauf der PO_2 -Werte bei progressiver Temperaturänderung zwischen 0 und 40 °C erinnert in seiner Form an eine Optimumkurve (Abbildung 5), wie sie häufig z.B. für Enzymaktivitäten dargestellt wird (Hochachka und Somero 1980). Der Vergleich mit den zugehörigen Laktat- und Succinat-Konzentrationen (Abbildung 9) zeigt, daß die Akkumulation anaerober Endprodukte erst bei niedrigsten PO_2 -Werten beginnt. Unter Berücksichtigung der gleichzeitig gemessenen Ventilations- und Herzfrequenz lassen sich jedoch Schwellenwerte identifizieren, bei denen der Optimumbereich mit maximalem PO_2 verlassen wird (Pejus-Temperaturen, Publikation IV). Im unteren Pejus-Bereich sinkt die Atem- und Herzfrequenz ab, und durch die unzureichende Herz-Kreislauf-Tätigkeit sinkt der PO_2 in der Hämolymphe. Im oberen Pejus-Bereich wird die Atemfrequenz nicht gesteigert und auch die Herzfrequenz nimmt nur gering weiter zu. Diese trotz steigender Temperatur nahezu konstante Herz-Kreislauf-Tätigkeit kann den zunehmenden Sauerstoffbedarf nicht ausreichend decken, und folgerichtig fällt auch hier der PO_2 . In beiden Pejus-Bereichen ist Überleben im physiologischen Sinne möglich, die Fähigkeit, aus der Ruhesituation heraus aerob aktiv zu werden, ist jedoch deutlich verringert. Der abnehmende PO_2 reduziert die aerobe Kapazität der Mitochondrien, was schließlich trotz minimierter Aktivität zu der Akkumulation anaerober Endprodukte unterhalb bzw. oberhalb der entsprechenden kritischen Temperaturen $T_c I$ und $T_c II$ führt (siehe hierzu auch Abbildung 9).

Die im unteren Temperaturbereich mit Hämolymphe- PO_2 -, Ventilations- und Herzfrequenz-Messung bei etwa 7-8 °C identifizierte Pejus-Temperatur $T_p I$ wird durch Messungen des Hämolympfflusses und des Herz-Minuten-Volumens gestützt. Zwischen 7 und 8 °C nehmen die Herzfrequenz, der Hämolympffluß durch die Arterien und damit das Herz-Minuten-Volumen signifikant ab (Abbildung 6; Einzelergebnisse siehe Publikation III). Gleichzeitig findet eine Verschiebung des Hämolympfflusses zur sternalen und den beiden hepatischen Arterien statt, während der Hämolympffluß durch die lateralen Arterien reduziert wird (Publikation III). Dies erscheint sinnvoll, da somit der Hämolympffluß über die sternale Arterie zu den Laufbeinen für eine eventuelle (im abgedunkelten Versuchsbecken nicht zu beobachtende) Fluchtreaktion und weiter cranial zur Muskulatur des den Atemwasserstrom erzeugenden Scaphognathiten gewährleistet wird. Die Durchblutung des Hepatopankreas nimmt zwar auch mit der Temperatur ab, der prozentuale Anteil am gesamten Herz-Minuten-Volumen, der zum Hepatopankreas geleitet wird, steigt jedoch und verhindert hier eine frühzeitige Hypoxie. Die dadurch reduzierte Durchblutung der Magenmuskulatur über die lateralen Arterien erscheint in dieser Situation weniger kritisch (für weitere Abbildungen der Einzelergebnisse siehe Publikation III).

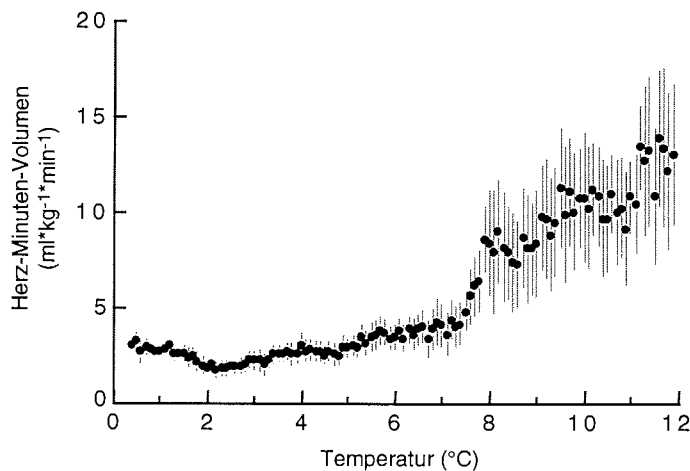


Abbildung 6: Änderung des Herz-Minuten-Volumens mit abnehmender Temperatur bei *Maja squinado*. Das aus dem Hämolympffluß durch alle das Herz verlassenden Arterien errechnete Herz-Minuten-Volumen nimmt zwischen 7 und 8 °C signifikant ab (verändert aus Publikation III).

Sowohl in der Herzfrequenz als auch im PO_2 zeigt sich ein Plateau zwischen 7.5 und 4.5 °C (Publikation III und Publikation IV). In diesem Temperaturbereich sinkt der Q_{10} auf 1. Dies bedeutet, daß die Temperaturänderung auf diese beiden Parameter keinen Einfluß mehr hat. Cossins und Bowler (1987) bezeichnen diesen Prozeß als "metabolische Homeostase", d.h. die Tiere kompensieren hier eventuell aktiv die Änderung der Temperatur. DeWachter und McMahon (1996) fanden bei *Cancer magister* zwar kein so deutlich ausgeprägtes Plateau, jedoch stieg die Variabilität der Herzfrequenz zwischen 8 und 6 °C stark an, was auch hier auf eine aktive Kompensation hindeuten könnte, die dann in den gemessenen Individuen unterschiedlich stark ausgeprägt gewesen sein müßte. In den Sauerstoffverbrauchs- und Herzfrequenz-Messungen bei *Hyas araneus*, *Carcinus maenas*, *Peltarion spinosulum* und *Eurypodius latreillei* konnte ein solches Plateau nicht gefunden werden. Es bleibt dabei offen, ob eine aktive Temperaturkompensation bei diesen Arten nicht stattgefunden hat oder ob die Plateauphase durch die gewählten Temperaturintervalle nicht deutlich sichtbar geworden ist. Zu berücksichtigen ist hierbei auch die schnelle progressive Temperaturänderung, bei der die Plateauphase ausschließlich aufgetreten ist. Ungeklärt bleibt auch, welchen Einfluß diese metabolische Homeostase bei schneller Abkühlung auf eine längerfristige Temperaturadaptation hat.

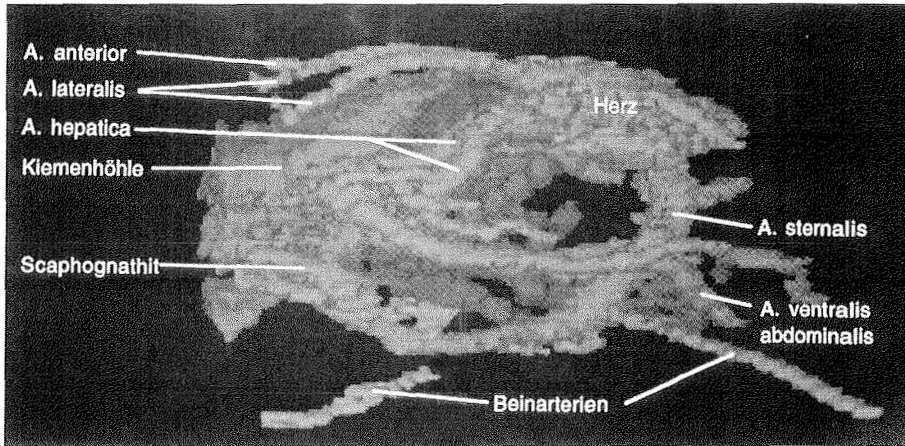


Abbildung 7: Oberflächenprojektion des Arteriensystems von *Maja squinado* aus 30 NMR Schichtaufnahmen bei 12 °C. Erkennbar ist das Herz mit den 6 hiervon weg führenden Arterien (eine anteriore, eine sternale, zwei laterale, zwei hepatische); ebenso die das Abdomen versorgende ventral abdominal Arterie und zwei Beinarterien. Zusätzlich ist der Wasserstrom durch die rechte Kiemenhöhle und um den linken Scaphognathiten zu sehen.

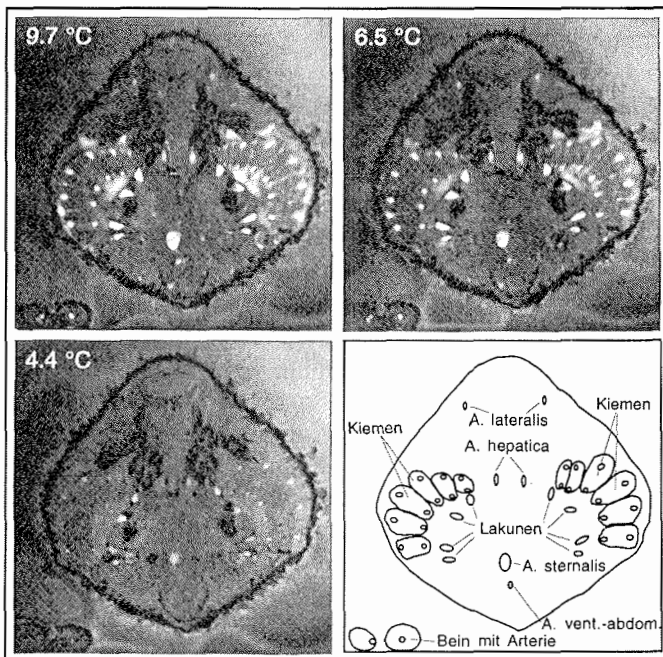


Abbildung 8: Flußgewichtete Schichtaufnahmen von *Maja squinado* bei drei verschiedenen Temperaturen. Der Rückgang des Hämolympflusses durch alle Gefäße und Lakunen wird in der Abnahme ihrer Helligkeit deutlich.

Die Messung des Hämolympflusses durch die das Herz verlassenden Arterien läßt keine Aussage darüber zu, ob Änderungen im venösen Rückfluß durch Lakunen oder aber auch durch die Kiemenarterien erfolgen. Die bildgebende NMR-Messung vom Hämolympfstrom durch die Tiere und des Wasserflusses durch die Kiemenhöhlen macht eine gleichzeitige Erfassung dieser Parameter jedoch möglich. Die Verrechnung von jeweils 30 gemessenen Schichten zu einer dreidimensionalen Rekonstruktion des Arteriensystems zeigt eine anschauliche Übersicht des Blutgefäßsystems der gemessenen Tiere (Abbildung 7).

Eine Aussage über die Änderung der transportierten Hämolympfmenge bei unterschiedlichen Temperaturen kann mit der dreidimensionalen Darstellung nicht getroffen werden. Hierfür eignen sich einzelne Schichtaufnahmen besser (Abbildung 8). Die zur Helligkeit der Abbildung der Gefäße proportionale Fließgeschwindigkeit verringert sich, wie auch mit dem Ultraschall-Doppler gemessen (Publikation III), in der sternalen, lateralen und hepatischen Arterie mit abnehmender Temperatur. Zusätzlich nimmt der Hämolympfluß durch die Kiemenarterien und die venösen Lakunen ab. Die Abnahme der Durchblutung der Kiemenarterien erfolgt gleichzeitig mit der verringerten Atemintensität. Die Messung der Parameter Ventilationsfrequenz und Herz-Minuten-Volumen (Publikation III) entspricht demnach sehr gut der Kreislauffunktion im gesamten offenen Blutgefäßsystem der Tiere.

Erreicht die Temperatur extrem niedrige oder hohe Werte, kann durch mangelhafte Ventilation, Sauerstoff-Aufnahme oder -Verteilung im Tier eine Anaerobiose auftreten, mit der Folge, daß anaerobe Endprodukte akkumulieren. Die Temperaturen, bei denen die Tiere vom aeroben zum anaeroben Metabolismus übergehen, sind als kritische Temperaturen definiert (Tabelle 2 in der Einleitung; Übersichtsartikel bei Pörtner *et al.* 1998). *Maja squinado* ist eine relativ warm angepaßte Art, so daß die untere kritische Temperatur klarer nachweisbar sein sollte als bei kaltangepaßten Arten wie *Eurypodius latreillei* oder *Hyas araneus*. Die in der Hämolymphe und drei verschiedenen Geweben gemessenen Laktatkonzentrationen stiegen im Vergleich zu den Kontrollwerten bei 12 °C während einer Temperaturabnahme von 12 auf 0 °C nicht signifikant an. Ausschließlich die Succinat-Konzentration erhöhte sich bei 0 °C im Hepatopankreas signifikant (Abbildung 9).

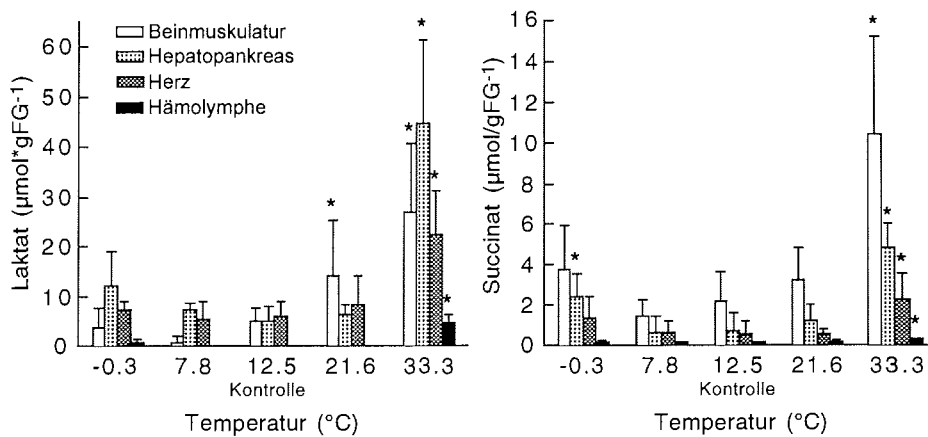


Abbildung 9: Konzentrationen von Laktat und Succinat in Beinmuskulatur, Hepatopankreas, Herz und Hämolymphe nach Temperaturinkubation bei *Maja squinado*. Signifikante Unterschiede sind mit * gekennzeichnet (verändert aus Publikation IV).

Oberhalb von 30 °C akkumulierte Laktat und Succinat in der Beinmuskulatur, im Herz, im Hepatopankreas und in der Hämolymphe. Der Unterschied zwischen der Akkumulation anaerober Endprodukte bei hohen und niedrigen Temperaturen ist durch die deutlich gesteigerte Stoffwechselrate bei hohen Temperaturen bedingt. Bei sehr niedrigen Temperaturen ist der Stoffwechsel der Tiere so weit reduziert, daß die Energiegewinnung durch anaeroben Stoffwechsel nur in sehr geringem Maß abläuft und entsprechende Änderungen in der Laktat- oder Succinat-Konzentration gering bleiben. In Übereinstimmung mit Abbildung 5 können die Temperaturbereiche, bei denen der Hämolymp-PO₂ auf minimale Werte fällt und dadurch anaerobe Endprodukte akkumulieren, als kritische Temperaturen (T_c I und T_c II) identifiziert werden. Die großen Temperaturintervalle bei der Messung der anaeroben Endprodukte machen hierbei eine genaue Identifizierung des Übergangs vom aeroben zum anaeroben Stoffwechsel unmöglich.

Zum Nachweis, daß auch die kälter angepaßten Arten *Carcinus maenas*, *Hyas araneus* und *Eurypodius latreillei* bei niedrigen Temperaturen noch Laktat bilden können, wurde die Aktivität der Laktat-Dehydrogenase (LDH) bei verschiedenen Temperaturen gemessen (Abbildung 10). Natürlich verringern sich mit sinkender Temperatur auch die Aktivitäten der anderen Enzyme der Glykolyse. Versagt eines dieser Enzyme vor der LDH, wird trotz noch vorhandener LDH-Aktivität kein Laktat gebildet. Da parallel zu den LDH-Aktivitätsmessungen schon gezeigt werden konnte, daß *Eurypodius latreillei* bei niedrigen Temperaturen Laktat akkumuliert (siehe unten), wurde auf die Messungen der weiteren Enzymaktivitäten verzichtet.

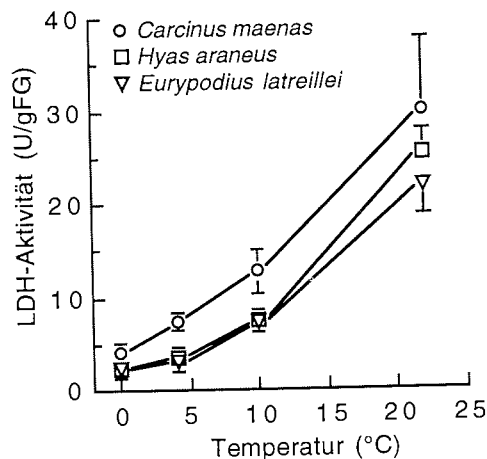


Abbildung 10: Aktivität der Laktat-Dehydrogenase bei vier verschiedenen Temperaturen für *Carcinus maenas*, *Hyas araneus* und *Eurypodius latreillei*.

Bei allen drei Arten stieg die LDH-Aktivität mit Q_{10} -Werten zwischen 1.9 und 4.4 für die gemessenen Intervalle (siehe Tabelle 3). Es trat ein Unterschied zwischen den beiden Arten des Sublitorals (*Eurypodius latreillei* und *Hyas araneus*) und der Art aus dem Gezeitenbereich (*Carcinus maenas*) auf. Während die beiden ersten die niedrigste Aktivierungsenergie im Temperaturbereich zwischen 4 und 0 °C besitzen, ist dies bei *Carcinus maenas* zwischen 22 und 10 °C der Fall. In der Kälte steigt die Aktivierungsenergie der Strandkrabbe deutlich an. Ihre durchschnittliche Lebensraumtemperatur liegt zwischen 5 und 18 °C (siehe Einleitung), dies entspricht somit den niedrigeren Aktivierungsenergien zwischen 4 und 22 °C. *Eurypodius latreillei* und *Hyas araneus* sind an kältere Temperaturen angepaßt (siehe Einleitung 1.2.), und ihre Aktivierungsenergie der LDH ist in der Kälte geringer als die von *Carcinus maenas*. Bei 0 °C war die Aktivität der LDH bei allen drei Arten stark reduziert, aber immer noch gut meßbar. Unterhalb von 0 °C konnte methodisch bedingt nicht gemessen werden, da Eisbildung in der Meßküvette die Werte verfälschte. Trotz reduzierter LDH-Aktivität bei tiefen Temperaturen sollten diese Krebse in der Lage sein, bei einer Anaerobiose in der Kälte Laktat zu produzieren. Eine maximale Aktivität der LDH, bzw. deren Wiederabnahme durch Denaturierung bei hohen Temperaturen wurde nicht untersucht.

Diskussion

Tabelle 3: Q_{10} und Arrhenius-Aktivierungsenergie (E_A) der LDH bei drei Arten brachyurer Krebse. Signifikante Unterschiede ($p < 0.05$, ANOVA) sind mit * gekennzeichnet.

Temperaturbereich (°C)	<i>Eurypodius latreillei</i>		<i>Hyas araneus</i>		<i>Carcinus maenas</i>	
	Q_{10}	E_A (kJ/mol)	Q_{10}	E_A (kJ/mol)	Q_{10}	E_A (kJ/mol)
22-10	2.5±0.3 *	62.5±8.0 *	2.7±0.1 *	69.8±3.6 *	2.1±0.4	48.8±14.8
10-4	4.3±0.8 *	94.3±12.7 *	3.7±0.9	84.1±15.3	2.4±0.4 *	57.4±12.6 *
4-0	2.0±0.5	40.8±17.5	2.9±1.0	65.0±20.3	4.6±0.9	94.5±12.5

Eine Reduktion der Temperatur von 6 auf -1.8 °C in 90 min führte bei *Eurypodius latreillei* zu einem minimalen Anstieg der Laktatkonzentration in der Hämolymphe von unterhalb der Nachweisgrenze ($0.05 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) auf $0.09 \pm 0.05 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei -1.8 °C (Abbildung 11). Erst die Wiedererwärmung auf 0 °C und die dadurch wieder einsetzende Herz-Kreislauffähigkeit führte zum weiteren Laktatanstieg auf $0.24 \pm 0.14 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$. Wurden die Tiere nicht innerhalb von 2 h wieder auf 0 °C erwärmt, starben sie. Der Laktatanstieg auf $0.24 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bedeutet für *Eurypodius latreillei* zunächst keine starke Anaerobiose, da diese Krebse innerhalb von 60 min Anoxie bei 10 °C bis zu $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ Laktat in der Hämolymphe akkumulieren können (unveröffentlichte Daten). Allerdings ist der Stoffwechsel bei Temperaturen unterhalb von 0 °C schon so weit reduziert, daß die anaerobe Energiegewinnung und damit die Akkumulation von Laktat nur sehr langsam abläuft. Durch die gleichzeitig stark verringerte Herz-Kreislauffähigkeit wird Laktat im Körper der Tiere kaum transportiert (die begrenzte Anzahl der Versuchstiere machte hier Messungen der Laktatkonzentrationen im Gewebe unmöglich). Trotzdem ist hiermit für diese Art der Übergang zum anaeroben Stoffwechsel eindeutig gezeigt. Der geringe Laktatanstieg innerhalb von 90 min bei Temperaturreduktion auf -1.9 °C und die Rückkehr auf den Kontrollwert nach vorübergehendem Anstieg bei 0 °C zeigt, daß die Kältetoleranz dieser Art größer ist und damit die untere kritische Temperatur $T_c I$ niedriger liegt als bei *Maja squinado*.

Die für *Maja squinado* durch Laktat- und Succinat-Akkumulation bestimmten kritischen Temperaturen um 0 und 30 °C stellen die physiologischen Extremwerte dar. Wie in Abbildung 5 gezeigt, konnten schon bevor diese kritischen Temperaturen erreicht waren, Schwellenwerte gefunden werden, unterhalb, bzw. oberhalb derer der PO_2 reduziert und damit die aerobe Kapazität limitiert wurde. In Anlehnung an das "Law of toleration" (Shelford 1913 und 1931) lassen sich die kritischen Temperaturen nach Pörtner *et al.* (1998) als Übergang vom Pejus- zum Pessimum-Bereich ($T_c I$ und $T_c II$) beschreiben, während die neu beschriebenen Pejus-Temperaturen

(Publikation IV) den Übergang vom Optimum- zum Pejus-Bereich (Tp I und Tp II) charakterisieren (Abbildung 12).

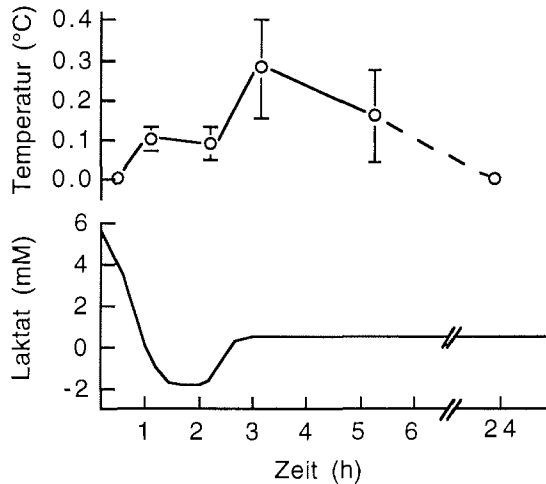


Abbildung 11: Laktatanstieg in der Hämolymphe von *Eurypodius latreillei* nach Abkühlung auf $-1.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ und anschließender Wiedererwärmung auf $0\text{ }^{\circ}\text{C}$.

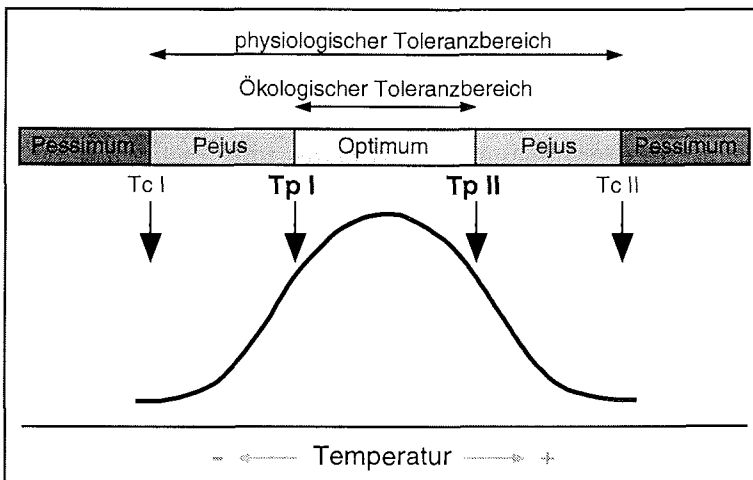


Abbildung 12: Modellhafte Darstellung der kritischen Temperaturen und Pejus-Temperaturen mit ihrer Einordnung in eine schematische Optimumkurve. Die kritischen Temperaturen $T_{c\ I}$ und $T_{c\ II}$ sind durch Akkumulation anaerober Endprodukte charakterisiert (Pörtner *et al.* 1998) und entsprechen dem Übergang vom Pejus zum Pessimium. Die neu definierten Pejus-Temperaturen $T_{p\ I}$ und $T_{p\ II}$ stehen am Übergang vom Optimum zum Pessimium. Möglicherweise begrenzen sie den ökologischen Toleranzbereich der Tiere (verändert aus Publikation IV).

Bei *Maja squinado* entsprechen die Pejus-Temperaturen von 8 und 17 °C gut den mittleren jährlichen Wassertemperaturen im Lebensraum der untersuchten Population (9.1-16.0 °C; Dauvin *et al.* 1991; Sournia und Birrien 1995). Neben dem physiologischen Toleranzbereich, in dem alle Organsysteme der Tiere überlebensfähig sind, läßt sich somit auch der ökologische Temperaturbereich, in dem durch maximale PO₂-Werte auch maximale aerobe Aktivität (*scope for activity*, Bennett 1978) möglich ist, mit physiologischen Parametern quantifizieren. In den Pejus-Bereichen, in denen die Tiere überleben, ihre aerobe Aktivität aber eingeschränkt ist, wird ein erfolgreicher Konkurrenzkampf mit aktiveren Arten erschwert.

Zur Anpassung an kältere oder wärmere Temperaturen sollte theoretisch allein die Verschiebung der Pejus-Temperatur genügen. Die Tiere würden damit den Optimum-Bereich in den Pejus-Bereich ausdehnen. Eine Verschiebung der Pejus-Temperatur bedeutet aber eine Anpassung der aeroben mitochondrialen Kapazität durch Veränderung der einzelnen Mitochondrien oder der Mitochondriendichte in den Zellen. Hierbei verschiebt sich gleichzeitig auch die kritische Temperatur, wie für *Arenicola marina* gezeigt wurde (Sommer und Pörtner 1999). Bei der Anpassung an veränderte Temperaturen muß daher eine gemeinsame Verschiebung beider Schwellenwerte angenommen werden. Ob sich aber beide Werte parallel oder unterschiedlich verschieben, bleibt ungeklärt. Insbesondere bei kaltangepaßten Arten wie *Hyas araneus*, bei denen keine Akkumulation anaerober Endprodukte in der Kälte nachgewiesen werden konnte, deren Aktivität unterhalb von 0 °C jedoch deutlich reduziert war, ist anzunehmen, daß hier vor allem die Pejus-Temperatur verschoben wird, während die untere kritische Temperatur schon nahe am Gefrierpunkt des Seewassers liegt.

4.2. Wirkung von Magnesium auf kritische und Pejus-Temperaturen

Die in der Einleitung beschriebene anästhetisierende Wirkung erhöhter [Mg²⁺]_{HL} läßt sich durch Absenkung auf Werte unter 15 mmol·l⁻¹ reduzieren (Einzelerggebnisse in Publikation II und III). Hierbei zeigten sich Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten. Die Steigerung der Aktivität, gemessen als Herzfrequenz (Abbildung 13), Sauerstoffverbrauch, Spontanaktivität oder erzwungene Aktivität (Publikation II), variiert zwischen den einzelnen Arten und war unterschiedlich temperaturabhängig. Während die [Mg²⁺]_{HL}-Reduktion bei *Eurypodius latreillei* einen Anstieg der gemessenen Parameter im gesamten untersuchten Temperaturbereich bewirkte, erfolgte dieser bei *Hyas araneus* und *Carcinus maenas* nur im Bereich unterhalb von 2 °C bzw. 3 °C. Trotz dieser Unterschiede wurde bei allen 3 Arten die Arrhenius-Aktivierungsenergie, berechnet aus den Q₁₀-Werten für die Herzfrequenz und den Sauerstoffverbrauch, jeweils um den Faktor 1.1 bis 5.0 durch [Mg²⁺]_{HL}-Reduktion gesenkt (Publikation I).

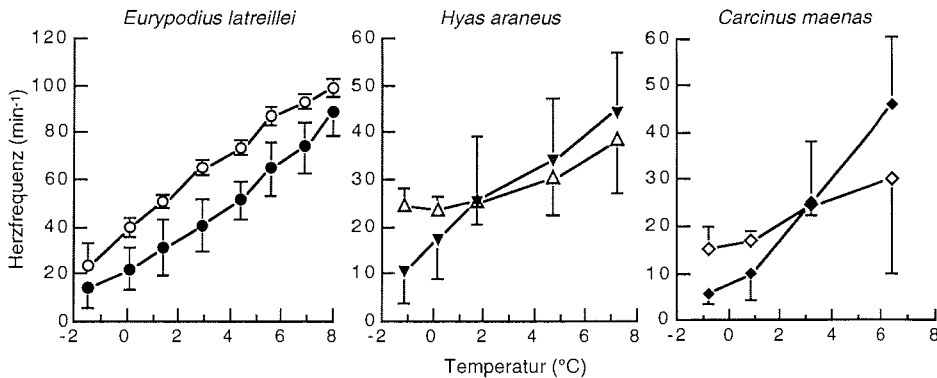


Abbildung 13: Herzfrequenz von *Eurypodius latreillei*, *Hyas araneus* und *Carcinus maenas* bei verschiedenen Temperaturen und $[Mg^{2+}]_{HL}$ (dunkle Symbole Kontrolltiere, $36 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, $50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bzw. $16 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$; helle Symbole $[Mg^{2+}]_{HL}$ -reduzierte Tiere, $8 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$, $15 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bzw. $8 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$) (verändert aus Publikation II und III).

Dieses Ergebnis ist besonders für *Carcinus maenas* überraschend. Die Strandkrabben gehören zu den effektivsten $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulierern unter den Brachyura. Sie erreichen mit etwa $16 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ eine $[Mg^{2+}]_{HL}$, die den natanten Garnelen mit $8 - 12 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ schon sehr nahe kommt. Eine zusätzliche Aktivitätssteigerung durch $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion dieser ohnehin schon sehr aktiven Krabbe zeigt, daß trotz starker $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation die maximal mögliche Aktivität noch nicht erreicht ist.

Bei *Maja squinado* hatte die $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion noch eine weitere Wirkung. Die Herzfrequenz der Kontrolltiere zeigte zwischen 7.5 und 4.5 °C ein Plateau, das durch $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion verschwand. Die $[Mg^{2+}]_{HL}$ -reduzierten Tiere besaßen ohne aktive Temperaturkompensation bei 6 °C dieselbe Herzfrequenz wie die Kontrolltiere mit aktiver Temperaturkompensation bei 8 °C (Publikation III). Weiterhin verschob sich die Temperatur, bei der ein signifikanter Rückgang im Herz-Minuten-Volumen stattfand, von 8 auf 6 °C (Abbildung 14).

Neben einer generellen Aktivierung der Tiere durch $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion verschiebt sich bei *Maja squinado* die untere Pejus-Temperatur T_p I um etwa 2 °C. Der Bereich maximaler Aktivität (wahrscheinlich der ökologische Toleranzbereich) wird damit weiter in die Kälte hin ausgedehnt. Auch wenn für $[Mg^{2+}]_{HL}$ -reduzierte Tiere keine anaeroben Endprodukte nach Temperaturinkubationen gemessen wurden, ist aufgrund der beteiligten Mechanismen (aerobe Kapazität der Mitochondrien) wahrscheinlich, daß sich die kritische Temperatur T_c I bei etwa 0 °C ebenso verschiebt und damit gleichzeitig der physiologische Toleranzbereich ausgedehnt ist.

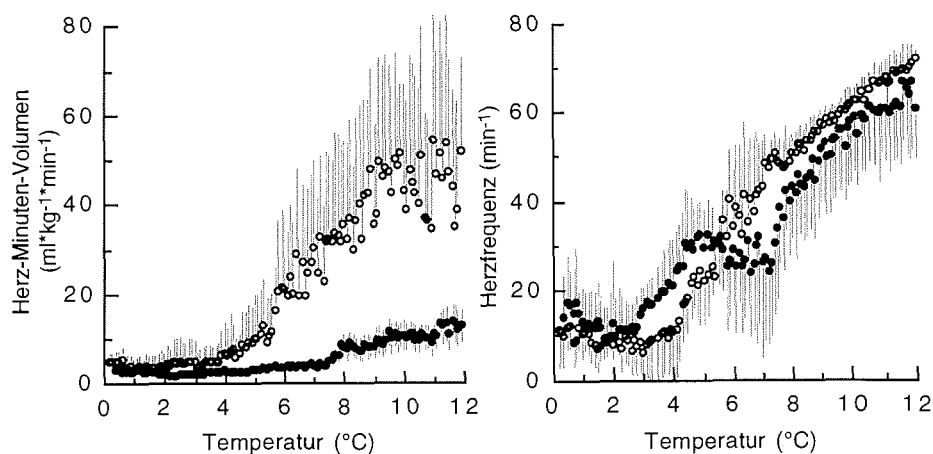


Abbildung 14: Herz-Minuten-Volumen und Herzfrequenz bei *Maja squinado* in Abhängigkeit von der Temperatur und der $[Mg^{2+}]_{HL}$. Dunkle Punkte Kontrolltiere ($[Mg^{2+}]_{HL}$ 39.9 mmol*l⁻¹), helle Punkte $[Mg^{2+}]_{HL}$ -reduzierte Tiere (6.1 mmol*l⁻¹) (verändert aus Publikation III).

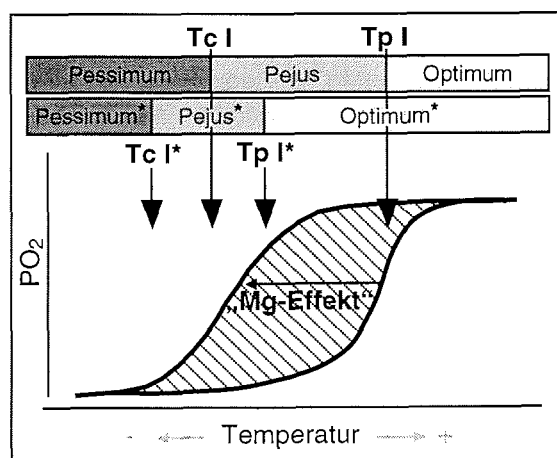


Abbildung 15: Schematisches Modell der Wirkung von $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion auf kritische Temperaturen. Die Verschiebung der Pejus- und der kritischen Temperatur dehnt sowohl den physiologischen Toleranzbereich als auch den Bereich maximaler Aktivität zu niedrigeren Werten hin aus. Der Betrag, um den sich beide Werte verschieben, muß nicht unbedingt gleich groß sein.

Eine schematische Darstellung der Magnesiumwirkung auf die kritischen Temperaturen ist in Abbildung 15 gezeigt. Die Ausdehnung des ökologischen Toleranzbereichs durch $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion konnte sehr deutlich für *Maja squinado* gezeigt werden. Bei den anderen untersuchten Arten war die Definition der Pejrus-Temperatur T_p I mit den gemessenen Parametern nicht möglich. Zum einen wurde bei diesen Arten aus methodischen Gründen (Größe der Tiere) der Hämolymp- PO_2 nicht gemessen, der bei *Maja squinado* den deutlichsten Hinweis auf den Übergang vom Optimum zum Pejrus aufzeigt. Zum anderen handelt es sich bei *Maja squinado* um eine relativ warm angepaßte Art, die bei höheren Temperaturen den Optimum-Bereich verläßt. Bei den kältetoleranteren Arten wird T_p I näher bei T_c I liegen, und die Differenzierung zwischen den beiden Werten sollte entsprechend schwieriger sein.

4.3. Larven und Eier

Die Bedeutung verschiedener Larvenformen bzw. Reproduktionsstrategien (Brutpflege, keine Brutpflege) sind schon länger Gegenstand der Diskussion bezüglich der erfolgreichen Besiedlung der Antarktis (Hessler 1974; Hessler und Wilson 1983; Clarke 1985; Brandt 1991). Die frühen Befunde hierzu wurden zusammengefaßt als "*Thorson's rule*" (basierend auf Thorson 1950), die u.a. besagt, daß die Zahl der Arten mit pelagischen Larvenstadien zu den Polen hin abnimmt. Gut belegt ist der überdurchschnittliche Anteil brutpflegender Arten in der Antarktis für die Echinodermen (Pearse *et al.* 1991; Poulin und Féral 1994 und 1996). Brutpflege in polaren Gebieten erscheint vorteilhaft, da die Larvalentwicklung durch die kalten Temperaturen erheblich verlängert ist. Ein langes pelagisches Larvenstadium birgt sehr viel mehr Gefahren, als die Freisetzung weit entwickelter Larven, die schnell zum benthischen Leben übergehen. Mittlerweile wurden zahlreiche antarktische Arten mit pelagischen Larven entdeckt, so daß die Allgemeingültigkeit dieser Regel eingeschränkt wurde (Pearse *et al.* 1986 und 1991; Clarke 1992), und Brutpflege nicht als unbedingt notwendige Voraussetzung zum Überleben in der Antarktis angesehen wird. Gestützt wird diese Aussage z.B. durch die ausgeprägte Brutpflege von Echinoiden in der Kreidezeit, in der kein polares Klima existierte und die Brutpflege daher nicht ausschließlich als Anpassung an kalte Temperaturen angesehen werden kann (Poulin und Féral 1996). Bei antarktischen Garnelen sind Abnahme der Eizahl pro Weibchen, Zunahme der Ei- und Oozytengröße und die längere Dauer des Reproduktionszyklus innerhalb einer Art und im Vergleich verschiedener Arten im latitudinalen Gradienten beschrieben worden (Clarke 1979; Clarke 1985; Hines 1986; Gorny 1989; Arntz und Gorny 1991; Arntz *et al.* 1992; Gorny *et al.* 1993; Arntz *et al.* 1994; Gorny und Frederich 1998). Trotz der Vorteile, die Brutpflege in antarktischen Gewässern bietet, kann eine zwingende Notwendigkeit für diesen Trend nicht gefunden werden (Clarke 1992). Das bedeutet, daß den Brachyura mit ihren in der Regel kleineren Eiern und Oocyten die Besiedlung des antarktischen Schelfs eventuell erschwert, aber nicht unbedingt verhindert worden sein muß.

Die benthischen antarktischen Garnelen *Chorismus antarcticus* und *Notocrangon antarcticus* haben pelagische Larvenstadien (Boysen-Ennen 1987; Piatkowski 1987), die an die niedrigen Temperaturen angepaßt sind. Hinzu kommt, daß Larven allgemein durch ihr ungünstiges Oberflächen-Volumen-Verhältnis einem stärkeren osmotischen Magnesiumeinstrom ausgesetzt sein könnten. Tatsächlich haben Brown und Terwilliger (1992) in Megalopalarven und Juvenilen von *Cancer magister* doppelt so hohe $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Werte gemessen, wie in den entsprechenden Adulten. Die Autoren begründen dies damit, daß die Antennendrüse in juvenilen Krebsen noch unvollständig entwickelt ist (Waite 1899; Conte 1984). Newton und Potts (1993) beschreiben in Larven von *Homarus vulgaris* vom ersten Larvenstadium an eine effektive $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation, die aber durch das ungünstige Oberflächen-Volumen-Verhältnis noch nicht dieselbe Wirkung wie bei Adulten erreicht. Zusätzlich fanden Charmantier und Charmantier-Daures (1995) für Larven von *Chionoecetes opilio* eine Mg^{2+} -Hyporegulation gegen Meerwasser verschiedener Salinitäten zwischen jeweils 55 und 80 ‰. Dies deutet ebenfalls auf ein frühes Einsetzen einer effektiven $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation in der Entwicklung hin.

Für die vorliegende Arbeit standen keine entsprechenden Larven zur Verfügung, jedoch konnte an Eiern der beiden Arten *Maja squinado* und *Paralomis granulosa* die Wirkung reduzierter Mg^{2+} -Konzentrationen untersucht werden (Abbildung 16).

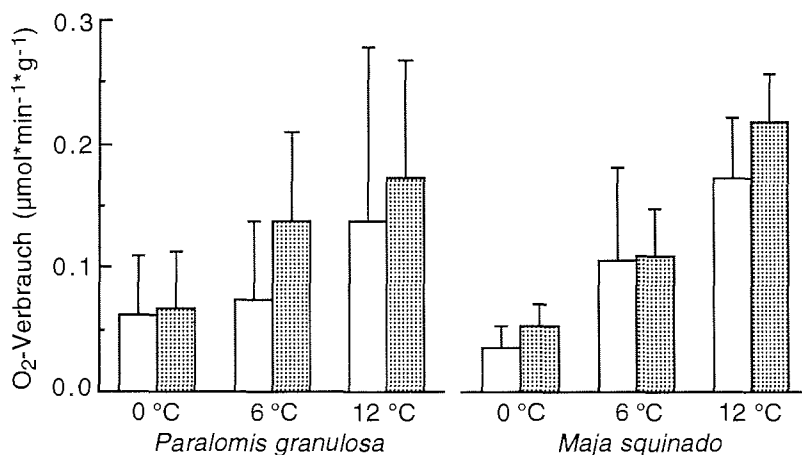


Abbildung 16: Sauerstoffverbrauch der Eier von *Paralomis granulosa* und *Maja squinado* bei verschiedenen Temperaturen (weiße Balken: Eier in Seewasser; graue Balken: Eier in Mg^{2+} -reduziertem Seewasser, $6 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$). Die Unterschiede im Sauerstoffverbrauch zwischen den beiden Mg^{2+} -Konzentrationen waren nicht signifikant (Fernández und Frederich unveröffentlichte Daten).

Bei beiden Arten stieg der Sauerstoffverbrauch der Eier mit der Temperatur sowohl in normalem Seewasser, als auch in Mg^{2+} -reduziertem Seewasser an. Die genaue Mg^{2+} -Konzentration in den Eiern konnte aufgrund ihrer geringen Größe nicht bestimmt werden, jedoch legen Messungen an homogenisierten Eiern nahe, daß die extrazelluläre Mg^{2+} -Konzentration in etwa der des Außenmediums entsprach. Der Sauerstoffverbrauch der Mg^{2+} -reduzierten Eier war immer leicht, aber nie signifikant ($p > 0.05$, ANOVA) gegenüber den Kontrollen erhöht.

Diese vorläufigen Ergebnisse implizieren, daß eine Mg^{2+} -Reduktion nicht nur auf Adulte, sondern auch schon auf frühe, noch nicht ausdifferenzierte Eier einen, wenn auch nur geringen, Einfluß haben kann. Bei den Adulten zeigte sich der Effekt der $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion vor allem in einer Steigerung der Aktivität. Da dies bei Eiern in frühen Entwicklungsstadien nicht möglich ist, ist die Steigerung des Sauerstoffverbrauchs bei den Mg^{2+} -reduzierten Eiern folgerichtig nur gering. Die hauptsächlich auf der neuromuskulären Ebene vermutete Mg^{2+} -Wirkung sollte bei Eiern durch ihr noch nicht ausdifferenziertes Nervensystem verringert sein. Howarth und Levi (1998) konnten jedoch auch an isolierten Kaninchenmyozyten eine Steigerung der Kontraktilität durch Reduktion der intrazellulären Mg^{2+} -Konzentration nachweisen. Weiterhin zeigten Goudeau und Goudeau (1996) an Garnelen-Oocyten Änderungen im Membranpotential und der intrazellulären Ca^{2+} -Konzentration in Abhängigkeit von der äußeren Mg^{2+} -Konzentration. Somit muß unabhängig von der neuromuskulären Mg^{2+} -Wirkung ein entsprechender Effekt auf die Eier angenommen werden.

Vor dem Hintergrund der gesteigerten Aktivität adulter Krebse in der Kälte durch $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion bedeutet dieser Befund für die Larven, daß auch für sie eine effektive Mg^{2+} -Regulation für das Überleben niedriger Temperaturen wichtig sein kann. Genauere Untersuchungen könnten klären, wann in der Entwicklung eine effektivere Mg^{2+} -Regulation einsetzt und welche Konsequenzen das für die Temperaturtoleranz der Larven hat.

4.4. Zusammenfassende Betrachtung

Die Abnahme der Zahl an Arten, Gattungen und Familien von den Tropen zu den Polen läßt sich für mehrere Tiergruppen (z.B. Gastropoda, Bivalvia, Decapoda, Foraminifera) zeigen (Clarke 1990) und entspricht dem früheren Bild eines kalten, unwirtlichen Lebensraumes in der Antarktis. Die vermutete langsamere Mutations- und damit auch Speziationsrate in kalten Gewässern sollte eine geringere Artendiversität in polaren Breiten erklären (Clarke und Crame 1989). Held und Wägele (1998) konnten jedoch an mitochondrialer DNA von Isopoden gleiche Mutationsraten zwischen antarktischen, borealen und tropischen Arten nachweisen. Eine generell verlangsamte Speziationsrate in kalten Gewässern ist demnach anzuzweifeln. Leben in kalten Gewässern könnte nach Clarke (1990) gegenüber tropischen Temperaturen sogar vorteilhafter sein, da der Standard-Metabolismus in der Kälte durch den Q_{10} -Effekt reduziert ist und weniger Energie benötigt. Die langsamen Wachstumsraten und erheblich verlängerten Reproduktionszeiten lassen aber

vermuten, daß dieser eventuelle Vorteil durch andere Nachteile wieder kompensiert wird. Polare Temperaturen erfordern verschiedene biochemische Anpassungen, können *per se* aber nicht die Abwesenheit einzelner systematischer Gruppen wie die der Reptantia in der Antarktis erklären (Clarke und Crame 1989).

Unabhängig von der aktuellen Temperatur machten Brey *et al.* (1996) eiszeitliche Vereisungen des antarktischen Schelfs und damit die Verdrängung der benthischen Fauna auf den Kontinentalhang für das selektive Aussterben einzelner Gruppen verantwortlich. Demnach hätten nur eurybathe Arten die Möglichkeit, in tiefere Gewässer auf den Kontinentalhang auszuweichen, wohingegen stenobathe Flachwasserarten wie die Brachyura ausgestorben wären. Die am Kontinentalhang überlebenden Arten hätten dann bei der Wiederbesiedlung des Schelfs natürlich einen großen Vorteil gegenüber den Arten, die erst den zirkum-antarktischen Strom und die Tiefsee um die Antarktis überwinden mußten. Bisher fehlt ein eindeutiger Beweis, der die vollständige und gleichzeitige Vereisung belegt (Clarke und Crame 1989). Zumindest für die Ostantarktis konnten Harris und O'Brien (1996) anhand von Sedimentablagerungen zeigen, daß hier etwa 10 % des Meeresbodens im Pleistozän und Holozän nicht durch Eis bedeckt waren und hier somit ein Rückzugsareal während der Eiszeiten bestanden haben könnte. Zusätzlich hat die Beschränkung der Brachyura auf Flachwasserbereiche auch ihre Ausnahmen. Gerade *Eurypodius latreillei*, eine der am südlichsten verbreiteten brachyuren Arten, kommt bis in 1100 m Tiefe vor und ist damit eurybath (M. Gorny, persönliche Mitteilung).

Nach Dell (1972) soll die Besiedlung der Antarktis über den Scotia-Bogen heute noch möglich sein. Vereinzelt Funde reptanter anomurer Decapoda südlich der antarktischen Konvergenz zeigen, daß Vertreter dieser Gruppe hier unter bestimmten Bedingungen überleben können. Diese Bedingung könnte eine Temperatur über 0 °C sein: *Paralomis spectabilis* (Birshtein und Vinogradov 1967) und *Lithodes murrayi* (Klages *et al.* 1995) wurden in der Antarktis bei +1.1 und +1.8 °C gefangen (die $[Mg^{2+}]_{HL}$ dieser Arten sind nicht bekannt). Somit muß die Aussage, daß Reptantia in der Antarktis fehlen, auf Gebiete mit konstanten Temperaturen unter etwa 0 °C, wie sie im Weddellmeer vorkommen (Seabroke *et al.* 1971; Voß 1988; Arntz *et al.* 1992), bzw. nur auf die Brachyura (*P. spectabilis* und *L. murrayi* sind Anomura) begrenzt werden (Arntz und Gorny 1991).

Wenn $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation zum Überleben in kalten Gewässern so wichtig ist, wie die Ergebnisse dieser Arbeit implizieren, stellt sich die Frage, warum die Reptantia ihre $[Mg^{2+}]_{HL}$ nicht effektiver regulieren. Ein Vergleich der $[Mg^{2+}]_{HL}$ verschiedener Decapoda zeigt, daß vor allem bei den Brachyura die Fähigkeit zur $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation gering ist, wohingegen Astacura, Palinura und Anomura dies zum Teil bei Temperaturen um 10 °C sehr effektiv können (Walters und Uglow 1981; Mantel und Farmer 1983; Tentori und Lockwood 1990). Die Ende der Jurazeit entstandenen Brachyura sind die jüngste Gruppe innerhalb der

Decapoda (Schram 1982) und die einzige, innerhalb derer so viele Arten erhöhte $[Mg^{2+}]_{HL}$ besitzen. Da eine vielfache Entstehung der Magnesiumregulation in der Evolution der Reptantia unwahrscheinlich ist (bei Anomura, Palinura, Astacura und bei einigen Arten der Brachyura), kann vermutet werden, daß die (unbekannte) Stammform der Brachyura die $[Mg^{2+}]_{HL}$ reguliert hat. (Ein Unterschied in der hormonellen Kontrolle der $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation wird zwischen Reptantia und Natantia diskutiert; Holliday 1980; siehe Einleitung 1.4.). Die Fähigkeit zur effektiven $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation muß innerhalb der Brachyura während der weiteren Evolution aber reduziert worden, bzw. nahezu ganz verloren gegangen sein. Die Radiation der Brachyura erfolgte in der warmen Kreidezeit (Schram 1982), während der es weltweit keine polaren Temperaturen gab (Barron 1992). Die Aktivität der untersuchten brachyuren Krebse konnte durch $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion vor allem bei niedrigen Temperaturen gesteigert werden. Wenn bei höheren Temperaturen eine $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Reduktion keinen, oder nur einen geringen aktivitätssteigernden Effekt hat, könnte es energetisch sinnvoll gewesen sein, die $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation zu minimieren. Somit erscheint es wahrscheinlich, daß die Brachyura nicht etwa die $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation in der Evolution nie entwickelt haben, sondern diese vielmehr, mangels Bedarf in wärmeren Gewässern, in unterschiedlichem Maße reduziert haben. Hiermit ist aber nicht zu erklären, warum einige brachyure Arten wie *Maja squinado* die $[Mg^{2+}]_{HL}$ sehr wenig regulieren, während andere Arten wie *Cancer pagurus* und *Cancer magister*, die in ähnlichen Lebensräumen leben, die $[Mg^{2+}]_{HL}$ immerhin auf etwa $30 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ und $12 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ (Tentori und Lockwood 1990; Mantel und Farmer 1983) senken. Die entsprechend niedrigen $[Mg^{2+}]_{HL}$ dieser Arten wurden bei Temperaturen ihres natürlichen Lebensraumes gemessen. Es bleibt also offen, ob die stark $[Mg^{2+}]_{HL}$ -regulierenden Arten dies auch bei geringeren Temperaturen so effizient könnten. Einzelbefunde lassen das bezweifeln, so steigt bei einigen Arten die $[Mg^{2+}]_{HL}$ bei niedrigeren Temperaturen an (*Palaemon longirostris*: $4.1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $20 \text{ }^\circ\text{C}$, $17.0 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $12 \text{ }^\circ\text{C}$, $25 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $4 \text{ }^\circ\text{C}$, Campbell und Jones 1989; *Pandalus borealis*: $3 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $14 \text{ }^\circ\text{C}$, $6.5 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $-1.5 \text{ }^\circ\text{C}$, *Crangon crangon*: $9.9 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $4 \text{ }^\circ\text{C}$, $16.4 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei $0 \text{ }^\circ\text{C}$, Sartoris und Pörtner 1997; *Talitrus saltator*: $2.8 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei Sommertieren, $16.1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ bei Wintertieren, Spicer *et al.* 1990b) (siehe hierzu auch Publikation I). Auch läßt sich vermuten, daß für ausgeprägtere Eurythermie niedrigere $[Mg^{2+}]_{HL}$ notwendig sein könnten, damit die jeweiligen Temperaturänderungen keinen zu großen Einfluß auf die Aktivität bekommen. Stenotherme Arten könnten demnach (bei entsprechend warmen Temperaturen) auf die effektive $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation verzichten und somit Energie einsparen. Um diese Hypothese genauer zu prüfen, fehlen zur Zeit jedoch noch die entsprechenden Daten.

Bisher wurde unter Berücksichtigung verschiedener Faktoren diskutiert, wie und warum erhöhte $[Mg^{2+}]_{HL}$ bei niedrigen Temperaturen die Verbreitung der Reptantia bzw. Brachyura in der Antarktis verhindert haben können. Da so grundlegende Mechanismen wie Muskelaktivität beteiligt sind, wäre es

unwahrscheinlich, wenn diese Zusammenhänge nur für die Tiere in der Antarktis und nicht in gleichem Maße auch für die Besiedlung der Arktis gelten würden. In der Arktis ist jedoch eine Differenzierung der Verbreitung zwischen Reptantia und Natantia nicht so offensichtlich wie in der Antarktis. Trotzdem wird aus dem Vergleich der Verbreitungsgebiete der arktischen Decapoda deutlich, daß in höheren Breiten die natanten Garnelen dominieren (Squires 1966 und 1990). Die in der Beringsee häufigen und kommerziell befischten reptanten Arten *Chionoecetes opilio*, *Chionoecetes bairdi*, *Chionoecetes tanneri*, *Paralithodes camtschatica* oder *Paralithodes platypus* haben, soweit bekannt, relativ hohe $[Mg^{2+}]_{HL}$ (*P. camtschatica* $37 \text{ mmol} \cdot l^{-1}$, *C. tanneri* und *C. opilio* $45 \text{ mmol} \cdot l^{-1}$, Mackay und Prosser 1970). Auf den ersten Blick würde dies einer $[Mg^{2+}]_{HL}$ limitierten Verbreitung in polaren Gewässern widersprechen. Eine genauere Betrachtung ihres Lebensraumes zeigt jedoch Wassertemperaturen am Meeresboden zwischen -1 und $+1$ °C (Mallet *et al.* 1993) oder sogar $+3.4$ °C als Jahresmittel von 1983 bis 1993 (Stevens *et al.* 1996), je nach untersuchter Population. Außerdem benötigen einige dieser Arten für die Larvalentwicklung Temperaturen über 0 °C (Kurata 1961; Mallet *et al.* 1993), und für adulte *Chionoecetes opilio* zeigten Foyle *et al.* (1989) ein negatives Wachstum unterhalb von 1 °C. Auch Zenkevitch (1963) betont, daß die Verbreitung von *Hyas araneus* im Barentsmeer nur durch den Warmwasserzustrom der großen hier mündenden Flüsse möglich ist.

Eine differenziertere Betrachtung der Verbreitung reptanter Decapoda und der dazugehörigen Temperaturen in der Arktis zeigt also, daß die hier verbreiteten Reptantia nahe an ihrer unteren Temperaturgrenze leben und zum Teil auch noch periodisch erhöhte Temperaturen benötigen. Diese periodischen Temperaturen über 0 °C sind auf dem antarktischen Schelf im Weddellmeer nicht vorhanden, weshalb ein Vorkommen verschiedener reptanter Arten der Arktis in der Antarktis nicht möglich sein sollte. Auch die Unterschiede der Topographie zwischen Arktis und Antarktis werden die Verbreitung reptanter Decapoda in beiden polaren Gebieten beeinflussen. Die Krebse müssen bei ihrer Verbreitung in die Arktis und in die Antarktis hohe $[Mg^{2+}]_{HL}$ und niedrige Temperaturen tolerieren. Nur in der Antarktis müßten sie aber zusätzlich noch den zirkum-antarktischen Strom und die Tiefsee um die Antarktis überwinden. Diese zusätzlichen Hindernisse dürften die Unterschiede in der Besiedlung von Arktis und Antarktis durch decapode Krebse verstärken.

4.5. Ausblick: *Halicarcinus planatus* als möglicher Pionier?

Aus der vorangegangenen Diskussion wird deutlich, daß zur erfolgreichen Besiedlung des antarktischen Schelfs mehrere Voraussetzungen hilfreich sind:

- a. Eine effektive $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation auch bei niedrigen Temperaturen auf Werte, die denen der natanten Garnelen entsprechen.
- b. Anpassung der Reproduktionsstrategie an antarktische Verhältnisse (K-Strategen, siehe Einleitung; u.a. weniger größere Eier aus großen Oozyten mit entsprechend langem Reproduktionszyklus).

c. Nach Brey *et al.* (1996) ist eine ausgeprägte Eurybathie von Vorteil, um bei Vereisung des Schelfs in tiefere Gewässer des Kontinentalhangs abwandern zu können.

Die kleine brachyure Strandkrabbe *Halicarcinus planatus* scheint diese Voraussetzungen mitzubringen. Sie ist in der Subantarktis zirkum-polar verbreitet (chilenische Küste, Magellanstraße, Falkland-Inseln, Kerguelen und Neuseeland; Retamal 1981). Als südlichster Fund wird Macdougall Bay auf den South Orkney Islands angegeben (Stebbing 1914 zitiert in Yaldwyn 1965), dieser Fund wird wegen seiner Einmaligkeit jedoch angezweifelt (Yaldwyn 1965).

Halicarcinus planatus bewohnt die steinige Gezeitenzone und kommt in der Magellanstraße (wahrscheinlich im lokalen Konkurrenzausschluß, persönliche Beobachtung und M. Gorny, unveröffentlichte Daten) mit dem brachyuren Krebs *Acanthocyclus albatrossis* vor. Ein Vergleich der $[Mg^{2+}]_{HL}$ beider Arten zeigt für *Halicarcinus planatus* mit $10.7 \pm 1.1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ die geringste bekannte $[Mg^{2+}]_{HL}$ unter den Brachyura und $21.6 \pm 2.1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ für *Acanthocyclus albatrossis* (unveröffentlichte Daten). Im Vergleich des Sauerstoffverbrauchs beider Arten ist der Temperatureinfluß bei *Acanthocyclus albatrossis* signifikant ($p < 0.05$, ANCOVA) größer (Abbildung 17). Der Sauerstoffverbrauch von *Acanthocyclus albatrossis* fällt über den gemessenen Temperaturbereich mit einem $Q_{10} (-1 - 9 \text{ } ^\circ\text{C})$ von 6.8, während *Halicarcinus planatus* einen $Q_{10} (-1 - 9 \text{ } ^\circ\text{C})$ von 1.3 aufweist. Die beiden von ihrem Lebensraum her vergleichbaren Krabben sind damit sehr unterschiedlich temperaturl tolerant. Hierbei zeigt *Halicarcinus planatus* mit seiner sehr effektiven $[Mg^{2+}]_{HL}$ -Regulation die größere Temperaturunabhängigkeit.

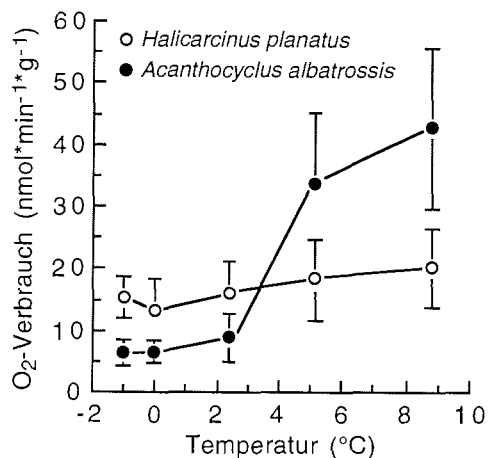


Abbildung 17: Sauerstoffverbrauch von *Halicarcinus planatus* ($10.7 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1} [Mg^{2+}]_{HL}$) und *Acanthocyclus albatrossis* ($21.6 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1} [Mg^{2+}]_{HL}$) bei unterschiedlichen Temperaturen.

Eine Zusammenstellung vorläufiger Reproduktionsdaten verdeutlicht, daß die Strategie von *Halicarcinus planatus* ähnlich ist, wie die anderer Decapoden in höheren Breiten (Abbildung 18). *Acanthocyclus albatrossis* ist hinsichtlich seiner mehr als 5000 sehr kleinen Eiern pro Weibchen vergleichbar mit anderen subantarktischen Arten wie *Peltarion spinosulum* oder *Munida subrugosa*. *Halicarcinus planatus* weist eine wesentlich geringere Eizahl pro Weibchen auf, die ähnlich der der antarktischen Garnelen ist. Die mittlere Eigröße liegt bei dieser Art zwischen den kleinen Eigrößen subantarktischer Garnelen und den großen Eigrößen antarktischer Natantia. Sie gehen jedoch aus Oozyten hervor, die der Größe nach vergleichbar mit antarktischen Garnelen sind. Der lange Reproduktionszyklus von 2 Jahren wird von *Halicarcinus planatus* nicht benötigt. Im Vergleich der dargestellten Arten konnte kein Trend zu erhöhter Eurybathie gefunden werden.

		Fruchtbarkeit (max. Eizahl/Weibchen)	Eigröße (mm)	Oozytendurchmesser (µm)	Reproduktions-Zyklus (Monate)	Eurybathie (100m Bereich)
Antarktis	<i>Chorismus antarcticus</i>	400	1.74	250	24	800
	<i>Notocrangon antarcticus</i>	900	1.55	200	24	1300
	<i>Nematocarcinus lanceopes</i>	1500	-	200	24	1700
Benthos	<i>Eualus kinzeri</i>	400	0.86	-	-	-
	<i>Halicarcinus planatus</i>	1100	0.61	200	6	170
Intertidal	<i>Acanthocyclus albatrossis</i>	>5000	0.55	-	-	100
Subantarktis	<i>Peltarion spinosulum</i>	>5000	0.51	110	6	1100
Benthos	<i>Munida subrugosa</i>	>5000	-	<100	6	1100

Abbildung 18: Reproduktions- und Tiefenverbreitungsdaten für antarktische benthische Natantia, subantarktische benthische Reptantia und die subantarktischen reptanten Krabben *Halicarcinus planatus* und *Acanthocyclus albatrossis* aus dem Gezeitenbereich (Daten von Gorny 1989, Gorny et al. 1992 und 1993, Gorny und Frederich 1998).

Mit den hier gezeigten Befunden könnte die Krabbe *Halicarcinus planatus* in der Lage sein (sofern sie es schafft, die Tiefsee zu überwinden), südlich der antarktischen Polarfront zu überleben. Vor diesem Hintergrund scheint auch der oben beschriebene einmalige Fund dieser Art auf den South Orkney Islands nicht so unwahrscheinlich, wie von Yaldwyn (1965) angegeben. Mit weiteren

Untersuchungen des Gezeitenbereichs der antarktischen Halbinsel und der vorgelagerten Inseln sollte zu klären sein, ob brachyure Krebse wirklich nicht in der Antarktis vorkommen, oder ob nicht doch wenigstens diese eine Art ihre physiologischen und ökologischen Voraussetzungen genutzt hat, den Lebensraum Antarktis erfolgreich zu besiedeln.

5. Literatur

- Abele LG (1991) Comparison of morphological and molecular phylogeny of the Decapoda. *Memoirs of the Queensland Museum* 31: 101-108
- Ahearn GA, Duerr JM, Zhuang Z, Brown RJ, Aslamkhan A, Killebrew DA (1999) Ion transport processes of crustacean epithel cells. *Physiol Biochem Zool* 72/1: 1-18
- Airriess CN, McMahon BR, Bourne GB (1994) Application and *in situ* calibration of a pulsed-doppler flowmeter for blood flow measurements in crustaceans. *J mar biol Ass UK* 74: 45-458
- Albert JL, Ellington WR (1985) Patterns of energy metabolism in the stone crab, *Menippe mercenaria*, during severe hypoxia and subsequent recovery. *J exp Zool* 234: 175-183
- Angersbach D, Decker H (1978) Oxygen transport in crayfish blood: effect of thermal acclimation, and short-term fluctuations related to ventilation and cardiac performance. *J Comp Physiol* 123: 105-112
- Arntz WE and Gorny M (1991) Shrimp (Decapoda, Natantia) occurrence and distribution in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol* 11: 169-177
- Arntz WE, Brey T, Gerdes D, Gorny M, Gutt J, Hain S, Klages M (1992) Patterns of life history and population dynamics of benthic invertebrates under the high Antarctic conditions of the Weddell Sea. In Colombo G, Ferrari I, Ceccherelli VU, Rossini R (Hrsg) *Proc. 27th EMBS, Marine Eutrophication and Population Dynamics, Fredensborg*: 221-230
- Arntz WE, Brey T, Gallardo VA (1994) Antarctic zoobenthos. *Oceanogr Marine Biol Ann Rev* 32: 241-304
- Arntz WE, Gorny M, Wehrtmann I, Lardies M, Soto R (1996) Crustacea Decapoda: Summary Report. Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan "Victor Hensen" Campaign in 1994. *Ber Polarforsch* 190: 57-60
- Balbontin CF, Campodónico GI, Guzmán ML (1979) Descripción de huevos y larvas de especies de *Careproctus* (Pisces: Liparidae) comensales de *Paralomis granulosa* y *Lithodes antarctica* (Crustacea: Lithodidae). *Ans Inst Pat* 10: 235-243
- Barron EJ (1992) Palaeoclimatology. In Brown G, Hawkesworth C, Wilson C (Hrsg) *Understanding the Earth*. University Press Cambridge: 485-505
- Bennett AF (1978) Activity metabolism of the lower vertebrates. *Ann Rev Physiol* 40: 447-469
- Bergmeyer HU (1985) *Methods of enzymatic analysis* (3rd edition). Vols. 1-12. VCH Weinheim
- Bijvelds MJC, van der Velden JA, Kolar Z, Flik G (1998) Magnesium transport in freshwater teleosts. *J exp Biol* 201: 1981-1990

- Birshtein YA, Vinogradov LG (1967) Occurrence of *Paralomis spectabilis* Hansen (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Antarctic. Biol Rep Soviet Antarctic Exp 1955-58 3: 390-398
- Boas JEV (1880) Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. Videnskabelege Selskab Skrifter 6. Raekke, naturvidenskabeleg og matematisk Afd. 1.2: 25-210
- Borradaile LA (1907) On the classification of the Decapoda. Ann Mag Nat Hist (7) 19: 457-486
- Boysen-Ennen E (1987) Zur Verbreitung des Meso- und Makroplanktons im Oberflächenwasser der Weddellsee (Antarktis). Ber Polarforsch 35: 1-126
- Brandt A (1991) Colonization of the Antarctic shelf by the Isopoda (Crustacea, Malacostraca). Ber Polarforsch 98: 1-240
- Brey T, Dahm C, Gorny M, Klages M, Stiller M, Arntz WE (1996) Do Antarctic benthic invertebrates show an extended level of eurybathy? Ant Sci 8/1: 3-6
- Brown AC, Terwilliger NB (1992) Developmental changes in ionic and osmotic regulation in the dungeness crab, *Cancer magister*. Biol Bull 182: 270-277
- Brown AC, Terwilliger NB (1998) Ontogeny of hemocyanin function in the dungeness crab *Cancer magister*: Hemolymph modulation of hemocyanin oxygen-binding. J exp Biol 201: 819-826
- Burnett LE, DeFur PL, Jorgenson DD (1981) Application of the thermodilution technique for measuring cardiac output and assessing cardiac stroke volume in crabs. J exp Zool 218: 165-173
- Campbell PJ, Jones MB (1989) Ionic regulation of the estuarine prawn *Palaemon longirostris* (Caridae: Palaemonidae). Ophelia 30/2: 141-154
- Campodónico IG, Guzmán LM (1972) Desarrollo larval de *Eurypodius latreillei* Guerin en condiciones de laboratorio. Ans Inst Pat III/1-2: 233-247
- Campodónico IG (1981) La investigación biológica y pesquera de los recursos centolla y centollón en Chile, sus perspectivas y problemas. Medio Ambiente 5/1-2: 240-252
- Campodónico IG, Guzmán LM (1981) Larval development of *Paralomis granulosa* (Jacquinot) under laboratory conditions (Decapoda, Anomura, Lithodidae). Crustaceana 40/3: 272-285
- Cannicci S, Ritossa S, Ruwa RK, Vannini M (1996) Tree fidelity and hole fidelity in the tree crab *Sesarma leptosoma* (Decapoda, Grapsidae). J exp mar Biol Ecol 196/1-2: 299-311
- Charmantier G, Charmantier-Daures M (1995) Osmoregulation and salinity tolerance in zoeae and juveniles of the snow crab *Chionoecetes opilio*. Aquat Living Resour 8: 171-179

Literatur

- Chausson F, Lallier FH (1997) Haemocyanin structure and function of an hydrothermal vent crab, *Cyanograea praedator*. Cah Biol Mar 38/2: 117-118
- Christiansen ME (1969) Marine invertebrates of Scandinavia, No. 2, Crustacea Decapoda Brachyura. Universitetsforlaget Oslo: 1-143
- Clarke A (1979) On living in cold water: K-strategies in Antarctic benthos. Mar Biol 55: 111-119
- Clarke A (1985) The reproductive biology of the polar hippolytid shrimp *Chorismus antarcticus* at South Georgia. In Gray JS, Christiansen E (Hrsg) Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms. New York John Wiley: 237-246
- Clarke A (1990) Temperature and evolution: Southern Ocean cooling and the Antarctic marine fauna. In Kerry KR, Hempel G (Hrsg) Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 9-22
- Clarke A (1992) Reproduction in the cold: Thorson revisited. Invert Reprod Devel 22/1-3: 175-184
- Clarke A, Crame JA (1989) The origin of the Southern Ocean marine fauna. In Crame JA (Hrsg.) Origins and evolution of the Antarctic biota. Geological Society special report No. 47: 253-268
- Comoglio L, Vinuesa J (1991) Larval culture of southern king crab *Lithodes santolla* and false king crab *Paralomis granulosa* under laboratory conditions. Larvi 91, Spec Publ Eur Aquacult Soc No 15: 349-351
- Conte FP (1984) Structure and function of the crustacean larval salt gland. Int Rev Cytol 91: 45-106
- Cossins AR, Bowler K (1987) The direct effects of temperature changes. In Temperature biology of animals. University Press Cambridge: 23-60
- Dauvin JC, Joncourt M, Birrien JL (1991) Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1988 à 1990. Cah Biol Mar 32: 545-550
- Dell RK (1972) Antarctic benthos. Adv Mar Biol 10: 1-216
- Depledge MH (1984) Photoplethysmography - A non-invasive technique for monitoring heart beat and ventilation rate in decapod crustaceans. Comp Biochem Physiol A 77/2: 369-371
- DeVries AL (1970) Freezing resistance in antarctic fishes. In Holdgate M (Hrsg) Antarctic Ecology, Vol. 1. Academic Press New York: 320-328
- DeWachter B, McMahon BR (1996) Temperature effects on heart performance and regional hemolymph flow in the crab *Cancer magister*. Comp Biochem Physiol A 114/1: 27-33
- DeWachter B, Sartoris FJ, Pörtner HO (1997) The anaerobic endproduct lactate has a behavioural and metabolic signalling function in the shore crab *Carcinus maenas*. J exp Biol 200: 1015-1024

- Forgue J, Truchot JP, Massabuau JC (1992) Low arterial PO₂ in resting crustaceans is independent of blood oxygen-affinity. *J exp Biol* 170: 257-264
- Foyle TP, O'Dor RK, Elnor RW (1989) Energetically defining the thermal limits of the snow crab. *J exp Biol* 145: 371-393
- Gäde G (1983) Energy metabolism of arthropods and molluscs during environmental and functional anaerobiosis. *J exp Zool* 228: 415-429
- Gäde G, Meinardus-Hager G (1986) Anaerobic energy metabolism in Crustacea, Xiphosura and Mollusca: lactate fermentation versus multiple fermentation products. *Zool Beitr N F* 30: 187-203
- Gondko R, Michalak W, Swierczynski B (1981) Comparison of the hemolymph content of protein and cations (Ca, Mg, Na, K), clotting time and pH in three crayfish species. *Comp Biochem Physiol A* 69/4: 637-640
- González-Gurriarán E, Freire J, Parapar J, Sampedro MP, Urcera M (1995) Growth at moult and moulting seasonality of the spider crab, *Maja squinado* (Herbst) (Decapoda: Majidae) in experimental conditions: implications for juvenile life history. *J exp mar Biol Ecol* 189: 183-203
- Gorny M (1989) Entwicklung und Wachstum der Garnelen (Decapoda, Natantia) *Nematocarcinus longirostris*, Bate (Nematocarcinidae) und *Chorismus antarcticus*, Pfeffer (Hippolytidae) im Weddellmeer (Hochantarktis). Diplomarbeit, Universität Bremen: 1-104
- Gorny M, Arntz WE, Clarke A, Gore DJ (1992) Reproductive biology of caridean decapods from the Weddell Sea. *Polar Biol* 12: 111-120
- Gorny M, Brey T, Arntz WE, Bruns T (1993) Growth, development and productivity of *Chorismus antarcticus* (Pfeffer) (Crustacea: Decapoda: Natantia) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *J exp mar Biol Ecol* 174: 261-275
- Gorny M (1999) On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna. *Scientia Marina* (im Druck)
- Gorny M, Frederich M (1998) Biogeography of decapod crustaceans in the higher latitudes of the Southern Ocean: the result of ecological and physiological barriers? *Proceedings and Abstracts, Fourth International Crustacean Congress Amsterdam*: 142
- Goudeau M, Goudeau H (1996) External Mg²⁺ triggers oscillations and a subsequent sustained level of intracellular free Ca²⁺, correlated with changes in membrane conductance in the oocyte of the prawn *Palaemon serratus*. *Dev Biol* 10: 178-189
- Graszynski K, Bigalke T (1986) Osmoregulation and ion transport in the extremely euryhaline fiddler crabs *Uca pugilator* and *Uca tangeri* (Ocypodidae). *Zool Beitr NF* 30: 339-358

Literatur

- Gutt J, Gorny M, Arntz WE (1991) Spatial distribution of Antarctic shrimps (Crustacea: Decapoda) by underwater photography. *Ant Sci* 3/4: 363-369
- Halcrow K, Boyd CM (1967) The oxygen consumption and swimming activity of the amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures. *Comp Biochem Physiol* 23: 233-242
- Hardewig I, van Dijk PLM, Moyes CD, Pörtner HO (1999) Temperature-dependent expression of cytochrome c oxidase in fish: A comparison between temperate and Antarctic eelpout. *Am J Physiol* (im Druck)
- Harris PT, O'Brien PEO (1996) Geomorphology and sedimentology of the continental shelf adjacent to Mac Robertson Land, East Antarctica: A scalped shelf. *Geo-Marine Letters* 16: 287-296
- Hazel JR, Prosser CL (1974) Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. *Physiol Rev* 54: 620-677
- Held C, Wägele JW (1998) Do subzero temperatures slow down molecular evolution in Antarctic poikilotherms? A case study in Crustacea. *Proceedings and Abstracts, Fourth International Crustacean Congress Amsterdam*: 92
- Hervant F, Mathieu J, Garin D, Fréminet A (1995) Behavioral, ventilatory, and metabolic responses to severe hypoxia and subsequent recovery of the hypogean *Niphargus rhenorhodanensis* and the epigean *Gammarus fossarum* (Crustacea: Amphipoda). *Physiol Zool* 68/2: 223-244
- Hessler RR (1974) The structure of deep benthic communities from central oceanic water. In *The biology of the oceanic Pacific*. Oregon State University Press: 79-93
- Hessler RR, Wilson GDF (1983) The origin and biogeography of malacostracan crustaceans in the deep sea. In Sims RW, Price JH, Whalley PES (Hrsg) *Evolution, time and space: the emergence of the biosphere*. Systematic association 23: 227-254
- Hessler RR, Martin JW (1989) *Austinograea williamsi*, new genus, new species, a hydrothermal vent crab (Decapoda: Bythograeidae) from the Mariana Back-Arc Basin, western Pacific. *J Crust Biol* 9/4: 645-661
- Hines AH (1986) Larval patterns in the life histories of brachyuran crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Bull Mar Sci* 39/2: 444-466
- Hines AH, Wolcott TG, González-Gurriarán E, González-Escalante JL, Freire J (1995) Movement patterns and migration in crabs: telemetry of juvenile and adult behaviour in *Callinectes sapidus* and *Maja squinado*. *J mar biol Ass UK* 75: 27-42
- Hochachka PW, Somero GN (1980) *Strategien biochemischer Anpassung*. Georg Thieme Verlag Stuttgart New York: 1-403
- Holliday CW (1980) Magnesium transport by the urinary bladder of the crab, *Cancer magister*. *J exp Biol* 85: 187-201

- Holliday CW, Miller D (1984) Cellular mechanisms of organic anion transport in crustacean renal tissue. *Amer Zool* 24: 275-284
- Howarth FC, Levi AJ (1998) Internal free magnesium modulates the voltage dependence of contraction and Ca transient in rabbit ventricular myocytes. *Pflügers Archiv* 435/5: 687-698
- Jahn A, Gamenick I, Theede H (1996) Physiological adaptations of *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda) to hydrogen sulphide. *Mar Ecol Prog Ser* 142: 215-223
- Johnston IA, Calvo J, Guderley H, Palmer FL (1997) Latitudinal variation in the abundance and oxidative capacities of muscle mitochondria in perciform fishes. *J exp Biol* 201/1: 1-12
- Kästner A (1993) Wirbellose Tiere, Arthropoda. Gruner HE (Hrsg) Gustav Fischer Verlag Jena Stuttgart New York: 1-1279
- Kayser C (1961) The physiology of natural hibernation. Pergamon Press
- Kirkwood JM (1984) A guide to the Decapoda of the Southern Ocean. ANARE Research Notes 11: 1-47
- Klages M, Gutt J, Starmans A, Bruns T (1995) Stone crabs close to the Antarctic continent: *Lithodes murrayi* Henderson, 1888 (Crustacea; Decapoda; Anomura) off Peter I Island (68°51'S, 90°51'W). *Polar Biol* 15: 73-75
- Klimant I, Kühi M, Glud RN, Holst G (1997) Optical measurement of oxygen and temperature in microscale: strategies and biological applications. *Sensors and Actuators B Chemical* 38/1-3: 29-37
- Kreyszig E (1973) Statistische Methoden und ihre Anwendungen. Vandenhoeck und Ruprecht Göttingen: 331-335
- Krogh A (1914) The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. *Int Z Phys Chem Biol* 1: 491-508
- Kurata H (1961) Studies on the larvae and postlarvae of *Paralithodes camtschatica* IV. Growth of the postlarvae. *Hakkaido Fish Exp Stn Month Rep* 18/1: 1-9
- Lagerspetz KYH, Tiiska A (1996) Why are some substances more toxic for *Daphnia magna* at low temperatures? Why magnesium? In *Adaptions to Stress in Aquatic and Terrestrial Ecosystems*, European Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 17th Annual Conference, Abstracts: 185
- Lallier FH, Truchot JP (1997) Hemocyanin oxygen binding properties of a deep-sea hydrothermal vent shrimp - evidence for a novel cofactor. *J exp Zool* 277: 357-364
- LEVITUS 94, World Ocean Atlas 1994
<http://rainbow.lidgo.columbia.edu/dl/seminars/dataintro/>
- Lindquist S (1981) Synthesis of heat shock proteins in *Drosophila* and yeast. *Nature* 293: 311-314

Literatur

- Lovrich GA, Vinuesa JH (1993) Reproductive biology of the false southern king crab, *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae), in the Beagle Channel, Argentina. Fish Bull 91/4: 664-675
- Lovrich GA, Vinuesa JH (1995) Growth of immature false southern king crab, *Paralomis granulosa* (Anomura, Lithodidae), in the Beagle Channel, Argentina. Sci Mar Barc 59/1: 87-94
- Mackay WC, Prosser CL (1970) Ionic and osmotic regulation in the king crab and two other north Pacific crustaceans. Comp Biochem Physiol 34: 273-280
- Mallet P, Conan GY, Moriyasu M (1993) Periodicity of spawning and duration of incubation time for *Chionoecetes opilio* in the Gulf of St. Lawrence. ICES CM K: 26
- Mangum CP (1980) Respiratory function of the haemocyanins. Amer Zool 20: 19-38
- Mangum CP (1983) Oxygen transport in the blood. In Mantel LH (Hrsg) The biology of Crustacea, Vol 5. Academic Press New York, London: 373-429
- Mangum CP, Burnett Jr LE (1986) The CO₂ sensitivity of the hemocyanins and its relationship to Cl⁻ sensitivity. Biol Bull 171: 248-263
- Mantel LH, Farmer LL (1983) Osmotic and ionic regulation. In Mantel LH (Hrsg) The biology of Crustacea, Vol 5. Academic Press New York: 53-161
- Mauro NA, Mangum CP (1982) The role of the blood in the temperature dependence of oxidative metabolism in decapod crustaceans. II. Interspecific adaptations to latitudinal changes. J Exp Zool 219: 189-195
- Maxwell JGH (1977) The breeding biology of *Chorismus antarcticus* (Pfeffer) and *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer) (Crustacea, Decapoda) and its bearing on the problems of the impoverished Antarctic decapod fauna. In Llano G (Hrsg) Adaptations within Antarctic ecosystems. Gulf Publishing Co. Houston: 335-342
- Maxwell JGH, Ralph R (1985) Non-cold-adapted metabolism in the decapod *Chorismus antarcticus* and other sub-Antarctic marine crustaceans. In Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Hrsg) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 397-406
- McKenzie JD, Colow P, Clyde J, Miles A, Dickinson R, Lieb WR, Franks NP (1992) Effects of temperature on the anaesthetic potency of halothane, enflurane and ethanol in *Daphnia magna* (Cladocera: Crustacea). Comp Biochem Physiol 101C/1: 15-19
- McMahon BR, Wilkens JL (1983) Ventilation, perfusion and oxygen uptake. In Mantel LH (Hrsg) The biology of Crustacea, Vol 5. Academic Press New York: 289-372

- Nakamura M, Tani M, Kuramoto T (1994) Effects of rapid cooling on heart rate of the Japanese lobster *in vivo*. *Zool Science* 11: 375-379
- Newton C, Potts WTW (1993) Ionic regulation and buoyancy in some planktonic organisms. *J mar biol Assoc UK* 73/1: 15-23
- Nickerson DM, Facey DE, Grossman GD (1989) Estimating physiological thresholds with continuous two-phase regression. *Physiol Zool* 62/4: 866-887
- Pantin CFA (1946) Notes on microscopical techniques for zoologists. University Press Cambridge
- Peck LS (1989) Temperature and basal metabolism in two Antarctic marine herbivores. *J exp mar Biol Ecol* 127: 1-12
- Peck LS (1998) Feeding, metabolism and metabolic scope in Antarctic marine ectotherms. In Pörtner HO, Playle R (Hrsg) *Cold Ocean Physiology*. Cambridge University Press: 365-390
- Pearse JS, Bosch I, McClintock JB, Marinovic B, Britton R (1986) Contrasting tempos of reproduction by shallow-water animals in McMurdo Sound, Antarctica. *Ant J US* 31: 182-204
- Pearse JS, McClintock JB, Bosch I (1991) Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrates: tempos, modes and timing. *Amer Zool* 31: 65-80
- Penalillo NT, Henriquez AG (1991) An overview of the Chilean king crab fishery in 1990. *Chile Pesq* 66: 47-50
- Piatkowski U (1987) Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen am antarktischen Makroplankton. *Ber Polarforsch* 34: 1-150
- Pörtner HO, Hardewig I, Sartoris FJ, van Dijk PLM (1998) Energetic aspects of cold adaptation: critical temperatures in metabolic, ionic and acid-base regulation? In Pörtner HO, Playle R (Hrsg) *Cold Ocean Physiology*. University Press Cambridge: 88-120
- Pörtner HO, van Dijk PLM, Hardewig I, Sommer A (1999a) Levels of metabolic cold adaptation: tradeoffs in eurythermal and stenothermal ectotherms. In Davison W, Howard Williams C (Hrsg) *Antarctic ecosystems: models for wider ecological understanding*. Christchurch New Zealand Caxton Press (im Druck)
- Pörtner HO, Peck L, Zielinski S, Conway LZ (1999b) Intracellular pH and energy metabolism in the highly stenothermal Antarctic bivalve *Limopsis marionensis* as a function of ambient temperature. *Polar Biol* (im Druck)
- Pörtner HO, Zielinski S (1999) Temperature as a critical constraint in warm water and Antarctic cephalopods. *Physiol Zool* (eingereicht)
- Poulin E, Féral JP (1994) The fiction and the facts of Antarctic brood protecting: population genetics and evolution of schizasterid echinoids. In David B, Guille A, Féral JP, Roux M (Hrsg) *Echinoderms through time*. Balkema Rotterdam: 837-844

Literatur

- Poulin E, Féral JP (1996) Why are there so many species of brooding Antarctic echinoids? *Evolution* 50/2: 820-830
- Prosser CL (1991) Temperature. In Prosser CL (Hrsg) Environmental and metabolic animal physiology. Wiley-Liss New York: 109-165
- Ramirez de la Isla Hernandez S, Taylor AC (1985) The effect of temperature on osmotic and ionic regulation in the prawn, *Palaemon elegans* (Rathke). *Ophelia* 24: 1-15
- Retamal MA (1981) Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana* 44: 1-110
- Robertson JD (1953) Further studies on ionic regulation in marine invertebrates. *J exp Biol* 30/3: 279-296
- Robertson JD (1960) Osmotic and ionic regulation in marine invertebrates. In Waterman TH (Hrsg) The physiology of Crustacea. Academic Press New York London: 317-339
- Roesijadi G, Jacobsen DM, Bridge JR (1979) Disruption of magnesium regulation in the crab *Cancer productus* exposed to chlorinated seawater. *Mar Environ Res* 2/1: 71-84
- Sartoris FJ, Pörtner HO (1997) Temperature dependence of ionic and acid-base regulation in boreal and arctic *Crangon crangon* and *Pandalus borealis*. *J exp mar Biol Ecol* 211: 69-83
- Scholtz G, Richter S (1995) Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). *Zool J Linn Soc* 113: 289-328
- Schram FR (1982) The fossil record and evolution of Crustacea. In Abele LG (Hrsg) The biology of Crustacea, Vol 1. Academic Press New York London: 93-147
- Seabrooke JM, Hufford GJ, Elder RB (1971) Formation of Antarctic bottom water in the Weddell Sea. *J Geophys Res* 76: 2164-2178
- Shelford VE (1913) Animal communities in temperate America. Chicago: 1-362
- Shelford VE (1931) Some concepts of bioecology. *Ecology* 12/3: 455-467
- Siebers D, Cedomil L, Winkler A (1986) Active influx of ions across the gills of osmoregulating shore crabs *Carcinus maenas*. *Zool Beitr NF* 30: 315-338
- Sommer A, Klein B, Pörtner HO (1997) Temperature induced anaerobiosis in two populations of the polychaete worm *Arenicola marina* (L.). *J Comp Physiol B* 167: 25-35
- Sommer A, Pörtner HO (1999) Mechanisms of metabolic cold compensation in the lugworm *Arenicola marina* (L.): comparison of a White Sea and a North Sea population. *Mar Ecol Prog Ser* (im Druck)
- Sournia A, Birrien JL (1995) La série océanographique côtière de Roscoff (Manche occidentale) de 1985 à 1992. *Cah Biol Mar* 36: 1-8

- Spicer JI, Hill AD, Taylor AC, Strang RHC (1990a) Effect of aerial exposure on concentrations of selected metabolites in blood of the norwegian lobster *Nephrops norvegicus* (Crustacea: Nephropidae). *Mar Biol* 105: 129-135
- Spicer JI, Taylor AC, McMahon BR (1990b) O₂-binding properties of haemocyanin from the sandhopper *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) (Crustacea: Amphipoda). *J exp mar Biol Ecol* 135: 213-228
- Spicer JI, McMahon BR (1991) Haemocyanin oxygen binding and the physiological ecology of a range of talitroidean amphipods (Crustacea) II. Effect of freezing, inorganic ions, and urate on O₂ binding *in vitro*. *J Comp Physiol B* 161: 217-223
- Spicer JI, Morritt D, Taylor AC (1994) Effect of low temperature on oxygen uptake and haemolymph ions in the sandhopper *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda). *J mar biol Ass UK* 74: 313-321
- Squires HJ (1966) Distribution of decapod Crustacea in the Northwest Atlantic. Serial atlas of the marine environment, Folio 12, American Geographical Society: 1-16
- Squires HJ (1990) Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada. *Can Bull Fish Aqu Sci* 221: 1-532
- Stevens BG, Haaga JA, MacIntosh RA (1996) Report to industry on the 1995 Eastern Bering Sea crab survey. Alaska Fisheries Science Center Processed Report 96-01: 1-19
- Tentori E, Lockwood APM (1990) Haemolymph magnesium levels in some oceanic Crustacea. *Comp Biochem Physiol A* 95/4: 545-548
- Thorson G (1950) Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol Rev* 25: 1-45
- Truchot JP (1971) Etude comparée de la fixation de l'oxygène par le sérum de cinq espèces de crustacés décapodes brachyours. *C R Acad Sc Paris, Série D*: 2706-2709
- Vannini M, Ruwa RK (1994) Vertical migrations in the tree crab *Sesarma leptosoma* (Decapoda, Grapsidae). *Mar Biol* 118/2: 271-278
- Vinuesa JH (1989) Effects and incidence of parasitism in the centolla (*Lithodes santolla*) and centollon (*Paralomis granulosa*). *Physis* 47A/112: 45-51
- Voß J (1988) Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). *Ber Polarforsch* 45: 1-145
- Waite FC (1899) The structure and development of the antennal glands in *Homarus americanus* Milne-Edwards. *Bull Mus Comp Zool Harv* 35: 151-210
- Walters NJ, Uglow RF (1981) Haemolymph magnesium and relative heart activity of some species of marine decapod crustaceans. *J exp mar Biol Ecol* 55: 255-265

Literatur

- Wolcott TG, Hines AH (1989a) Ultrasonic telemetry transmitters for behavioral studies on free-ranging estuarine blue crabs (*Callinectes sapidus*). In Amlaner Jr. CJ (Hrsg) Biotelemetry X. University of Arkansas Press Fayetteville: 285-295
- Wolcott TG, Hines AH (1989b) Ultrasonic biotelemetry of muscle activity from free-ranging marine animals: a new method for studying foraging by blue crabs (*Callinectes sapidus*). Biol Bull Marine Biological Laboratory, Woods Hole 176: 50-56
- Yaldwyn JC (1965) Antarctic and subantarctic decapod Crustacea. In van Mieghem J, van Oye P (Hrsg) Biogeography and Ecology in Antarctica. The Hague: 323-332
- Yeager DP, Ultsch GR (1989) Physiological regulation and conformation: a BASIC program for the determination of critical points. Physiol Zool 62/4: 888-907
- Zebe E (1982) Anaerobic metabolism in *Upogebia pugettensis* and *Callinassa californiensis* (Crustacea, Thalassinidea). Comp Biochem Physiol B 72/4: 613-617
- Zenkevitch L (1963) Biology of the seas of the U.S.S.R. George Allen & Unwin LTD London: 11-257
- Zielinski S, Pörtner HO (1996) Energy metabolism and ATP free-energy change of the intertidal worm *Sipunculus nudus* below a critical temperature. J Comp Physiol B 166: 492-500

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. Dr. H.O. Pörtner und Herrn Prof. Dr. W.E. Arntz für die gute wissenschaftliche Betreuung dieser Arbeit und ihre stete Diskussionsbereitschaft.

Herrn Dr. F.J. Sartoris danke ich für die intensive Diskussion der Magnesium-Hypothese, mit der die Richtung dieser Arbeit entscheidend geprägt wurde.

Den Mitarbeitern des Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Chile, danke ich für die Unterstützung vor allem beim Überwinden chilenischer Bürokratie während meines dortigen Aufenthalts. Insbesondere Dr. M. Gorny, E. Mutschke, C. Rios, J. Ramirez und auch Dr. G. Lovrich vom CADIC, Ushuaia, Argentinien, haben zum Gelingen des Aufenthalts beigetragen.

Ein besonderer Dank gilt Herrn Dr. B. De Wachter, der mich in die Geheimnisse der Doppler-Messungen eingeweiht hat und Frau Dr. M. Fernández für die gute Zusammenarbeit bei den Sauerstoffverbrauchsmessungen der Eier.

Außerdem möchte ich der Arbeitsgruppe Ökophysiologie und vielen anderen Kollegen der Sektion Biologie I des Alfred-Wegener-Instituts für die Unterstützung und gute Arbeitsatmosphäre danken.

Vor allem aber war Ilka immer für mich da. Danke!

Folgende Hefte der Reihe „Berichte zur Polarforschung“ sind bisher erschienen:

- * **Sonderheft Nr. 1/1981** – „Die Antarktis und ihr Lebensraum“
Eine Einführung für Besucher – Herausgegeben im Auftrag von SCAR
Heft Nr. 1/1982 – „Die Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- * **Heft-Nr. 2/1982** – „Deutsche Antarktis-Expedition 1980/81 mit FS ‚Meteor‘“
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Liste der Zooplankton- und Mikronektonnetzfüge
zusammengestellt von Norbert Klages.
- Heft Nr. 3/1982** – „Digitale und analoge Krill-Echolot-Rohdatenerfassung an Bord des Forschungsschiffes ‚Meteor‘“ (im Rahmen von FIBEX 1980/81, Fahrabschnitt ANT III), von Bodo Morgenstern
- Heft Nr. 4/1982** – „Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“
Liste der Planktonfänge und Lichtstärkemessungen
zusammengestellt von Gerd Hubold und H. Eberhard Drescher
- * **Heft Nr. 5/1982** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982“
by G. Hempel and R. B. Heywood
- * **Heft Nr. 6/1982** – „Antarktis-Expedition 1981/82 (Unternehmen ‚Eiswarte‘)“
zusammengestellt von Gode Gravenhorst
- Heft Nr. 7/1982** – „Marin-Biologisches Begleitprogramm zur Standorterkundung 1979/80 mit MS ‚Polarstern‘ (Pre-Site Survey)“ – Stationslisten der Mikronekton- und Zooplanktonfänge sowie der Bodenfischerei
zusammengestellt von R. Schneppenheim
- Heft Nr. 8/1983** – „The Post-Fibex Data Interpretation Workshop“
by D. L. Cram and J.-C. Freytag with the collaboration of J. W. Schmidt, M. Mall, R. Kresse, T. Schwinghammer
- * **Heft Nr. 9/1983** – „Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/80“
by I. Hempel, G. Hubold, B. Kaczmaruk, R. Keller, R. Weigmann-Haass
- Heft Nr. 10/1983** – „Fluor im antarktischen Ökosystem“ – DFG-Symposium November 1982
zusammengestellt von Dieter Adelung
- Heft Nr. 11/1983** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982 (II)“
Data of micronekton and zooplankton hauls, by Uwe Piatkowski
- Heft Nr. 12/1983** – „Das biologische Programm der ANTARKTIS-I-Expedition 1983 mit FS ‚Polarstern‘“
Stationslisten der Plankton-, Benthos- und Grundschnepnetzfüge und Liste der Probennahme an Robben und Vögeln, von H. E. Drescher, G. Hubold, U. Piatkowski, J. Plötz und J. Voß
- * **Heft Nr. 13/1983** – „Die Antarktis-Expedition von MS ‚Polarbjörn‘ 1982/83“ (Sommerkampagne zur Atka-Bucht und zu den Kraul-Bergen), zusammengestellt von Heinz Kohnen
- * **Sonderheft Nr. 2/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition von FS ‚Polarstern‘ (Kapstadt, 20. Januar 1983 – Rio de Janeiro, 25. März 1983)“, Bericht des Fahrtleiters Prof. Dr. Gotthilf Hempel
- Sonderheft Nr. 3/1983** – „Sicherheit und Überleben bei Polarexpeditionen“
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- * **Heft Nr. 14/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition (ANTARKTIS I) von FS ‚Polarstern‘ 1982/83“
herausgegeben von Gotthilf Hempel
- Sonderheft Nr. 4/1983** – „On the Biology of Krill *Euphausia superba*“ – Proceedings of the Seminar and Report of the Krill Ecology Group, Bremerhaven 12.–16. May 1983, edited by S. B. Schnack
- Heft Nr. 15/1983** – „German Antarctic Expedition 1980/81 with FRV ‚Walther Herwig‘ and RV ‚Meteor‘“ – First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Data of micronekton and zooplankton hauls
by Uwe Piatkowski and Norbert Klages
- Sonderheft Nr. 5/1984** – „The observatories of the Georg von Neumayer Station“, by Ernst Augstein
- Heft Nr. 16/1984** – „FIBEX cruise zooplankton data“
by U. Piatkowski, I. Hempel and S. Rakusa-Suszczewski
- Heft Nr. 17/1984** – „Fahrtbericht (cruise report) der ‚Polarstern‘-Reise ARKTIS I, 1983“
von E. Augstein, G. Hempel und J. Thiede
- Heft Nr. 18/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,
Bericht von den Fahrabschnitten 1, 2 und 3, herausgegeben von D. Fütterer
- Heft Nr. 19/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,
Bericht vom Fahrabschnitt 4, Punta Arenas–Kapstadt (Ant-II/4), herausgegeben von H. Kohnen
- Heft Nr. 20/1984** – „Die Expedition ARKTIS II des FS ‚Polarstern‘ 1984, mit Beiträgen des FS ‚Valdivia‘ und des Forschungsflugzeuges ‚Falcon 20‘ zum Marginal Ice Zone Experiment 1984 (MIZEX)“
von E. Augstein, G. Hempel, J. Schwarz, J. Thiede und W. Weigel
- Heft Nr. 21/1985** – „Euphausiid larvae in plankton samples from the vicinity of the Antarctic Peninsula, February 1982“ by Sigrid Marschall and Elke Mizdalski
- Heft Nr. 22/1985** – „Maps of the geographical distribution of macrozooplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean“ by Uwe Piatkowski
- Heft Nr. 23/1985** – „Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Nahrungsaufnahme der Larven des Antarktischen Krills *Euphausia superba* Dana“ von Hans-Peter Marschall

- Heft Nr. 24/1985** – „Untersuchungen zum Periglazial auf der König-Georg-Insel Südshetlandinseln/ Antarktika. Deutsche physiogeographische Forschungen in der Antarktis. – Bericht über die Kampagne 1983/84“ von Dietrich Barsch, Wolf-Dieter Blümel, Wolfgang Flügel, Roland Mäusbacher, Gerhard Stablen, Wolfgang Zick
- * **Heft-Nr. 25/1985** – „Die Expedition ANTARKTIS III mit FS ‚Polarstern‘ 1984/1985“ herausgegeben von Gotthilf Hempel.
- * **Heft-Nr. 26/1985** – "The Southern Ocean"; A survey of oceanographic and marine meteorological research work by Hellmer et al.
- Heft Nr. 27/1986** – „Spätpleistozäne Sedimentationsprozesse am antarktischen Kontinentalhang vor Kapp Norvegia, östliche Weddell-See“ von Hannes Grobe
- Heft Nr. 28/1986** – „Die Expedition ARKTIS III mit ‚Polarstern‘ 1985“ mit Beiträgen der Fahrtteilnehmer, herausgegeben von Rainer Gersonde
- * **Heft Nr. 29/1986** – „5 Jahre Schwerpunktprogramm ‚Antarktisforschung‘ der Deutschen Forschungsgemeinschaft.“ Rückblick und Ausblick. Zusammengestellt von Gotthilf Hempel, Sprecher des Schwerpunktprogramms
- Heft Nr. 30/1986** – "The Meteorological Data of the Georg-von-Neumayer-Station for 1981 and 1982" by Marianne Gube and Friedrich Obleitner
- Heft Nr. 31/1986** – „Zur Biologie der Jugendstadien der Notothenioidei (Pisces) an der Antarktischen Halbinsel“ von A. Kellermann
- Heft Nr. 32/1986** – „Die Expedition ANTARKTIS IV mit FS ‚Polarstern‘ 1985/86“ mit Beiträgen der Fahrtteilnehmer, herausgegeben von Dieter Fütterer
- Heft Nr. 33/1987** – „Die Expedition ANTARKTIS-IV mit FS ‚Polarstern‘ 1985/86 – Bericht zu den Fahrtabschnitten ANT-IV/3–4“ von Dieter Karl Fütterer
- Heft Nr. 34/1987** – „Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischem Makroplankton“ von U. Piatkowski
- Heft Nr. 35/1987** – „Zur Verbreitung des Meso- und Makrozooplanktons in Oberflächenwasser der Weddell See (Antarktis)“ von E. Boysen-Ennen
- Heft Nr. 36/1987** – „Zur Nahrungs- und Bewegungsphysiologie von *Salpa thompsoni* und *Salpa fusiformis*“ von M. Reinke
- Heft Nr. 37/1987** – "The Eastern Weddell Sea Drifting Buoy Data Set of the Winter Weddell Sea Project (WWSP)" 1986 by Heinrich Hoerber und Marianne Gube-Lehnhardt
- Heft Nr. 38/1987** – "The Meteorological Data of the Georg von Neumayer Station for 1983 and 1984" by M. Gube-Lehnhardt
- Heft Nr. 39/1987** – „Die Winter-Expedition mit FS ‚Polarstern‘ in die Antarktis (ANT V/1–3)“ herausgegeben von Sigrid Schnack-Schiel
- Heft Nr. 40/1987** – "Weather and Synoptic Situation during Winter Weddell Sea Project 1986 (ANT V/2) July 16–September 10, 1986" by Werner Rabe
- Heft Nr. 41/1988** – „Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken im Weddellmeer (Antarktis)“ von Julian Gutt
- Heft Nr. 42/1988** – "The zooplankton community in the deep bathyal and abyssal zones of the eastern North Atlantic" by Werner Beckmann
- Heft Nr. 43/1988** – "Scientific cruise report of Arctic Expedition ARK IV/3" Wissenschaftlicher Fahrtbericht der Arktis-Expedition ARK IV/3, compiled by Jörn Thiede
- Heft Nr. 44/1988** – "Data Report for FV 'Polarstern' Cruise ARK IV/1, 1987 to the Arctic and Polar Fronts" by Hans-Jürgen Hirche
- Heft Nr. 45/1988** – „Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis)“ von Joachim Voß
- Heft Nr. 46/1988** – "Meteorological and Oceanographic Data of the Winter-Weddell-Sea Project 1986 (ANT V/3)" by Eberhard Fahrbach
- Heft Nr. 47/1988** – „Verteilung und Herkunft glazial-mariner Gerölle am Antarktischen Kontinentalrand des östlichen Weddellmeeres“ von Wolfgang Oskierski
- Heft Nr. 48/1988** – „Variationen des Erdmagnetfeldes an der GvN-Station“ von Arnold Brodscholl
- * **Heft Nr. 49/1988** – „Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton“ von Wilhelm Hagen
- Heft Nr. 50/1988** – „Die gezeitenbedingte Dynamik des Ekström-Schelfeises, Antarktis“ von Wolfgang Kobarg
- Heft Nr. 51/1988** – „Ökomorphologie nototheniider Fische aus dem Weddellmeer, Antarktis“ von Werner Ekau
- Heft Nr. 52/1988** – „Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße“ von Dieter Piepenburg
- * **Heft Nr. 53/1988** – „Untersuchungen zur Ökologie des Phytoplanktons im südöstlichen Weddellmeer (Antarktis) im Jan./Febr. 1985“ von Eva-Maria Nöthig
- Heft Nr. 54/1988** – „Die Fischfauna des östlichen und südlichen Weddellmeeres: geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten“ von Wiebke Schwarzbach
- Heft Nr. 55/1988** – "Weight and length data of zooplankton in the Weddell Sea in austral spring 1986 (Ant V/3)" by Elke Mizdalski
- Heft Nr. 56/1989** – "Scientific cruise report of Arctic expeditions ARK IV/1, 2 & 3" by G. Krause, J. Meincke und J. Thiede

- Heft Nr. 57/1989** – „Die Expedition ANTARKTIS V mit FS ‚Polarstern‘ 1986/87“
Bericht von den Fahrtabschnitten ANT V/4–5 von H. Miller und H. Oerter
- * **Heft Nr. 58/1989** – „Die Expedition ANTARKTIS VI mit FS ‚Polarstern‘ 1987/88“
von D. K. Fütterer
- Heft Nr. 59/1989** – „Die Expedition ARKTIS V/1a, 1b und 2 mit FS ‚Polarstern‘ 1988“
von M. Spindler
- Heft Nr. 60/1989** – „Ein zweidimensionales Modell zur thermohalinen Zirkulation unter dem Schelfeis“
von H. H. Hellmer
- Heft Nr. 61/1989** – „Die Vulkanite im westlichen und mittleren Neuschwabenland,
Vestfjella und Ahlmannryggen, Antarktika“ von M. Peters
- * **Heft-Nr. 62/1989** – "The Expedition ANTARKTIS VII/1 and 2 (EPOS I) of RV 'Polarstern'
in 1988/89", by I. Hempel
- Heft Nr. 63/1989** – „Die Eisalgenflora des Weddellmeeres (Antarktis): Artenzusammensetzung und Biomasse
sowie Ökophysiologie ausgewählter Arten“ von Annette Bartsch
- Heft Nr. 64/1989** – "Meteorological Data of the G.-v.-Neumayer-Station (Antarctica)" by L. Helmes
- Heft Nr. 65/1989** – „Expedition Antarktis VII/3 in 1988/89" by I. Hempel, P. H. Schalk, V. Smetacek
- Heft Nr. 66/1989** – „Geomorphologisch-glaziologische Detailkartierung
des arid-hochpolaren Borgmassivet, Neuschwabenland, Antarktika“ von Karsten Brunk
- Heft-Nr. 67/1990** – „Identification key and catalogue of larval Antarctic fishes“,
edited by Adolf Kellermann
- Heft-Nr. 68/1990** – „The Expedition Antarktis VII/4 (Epos leg 3) and VII/5 of RV 'Polarstern' in 1989",
edited by W. Arntz, W. Ernst, I. Hempel
- Heft-Nr. 69/1990** – „Abhängigkeiten elastischer und rheologischer Eigenschaften des Meereises vom
Eisgefüge“, von Harald Hellmann
- Heft-Nr. 70/1990** – „Die beschilderten benthischen Mollusken (Gastropoda und Bivalvia) des
Weddellmeeres, Antarktis“, von Stefan Hain
- Heft-Nr. 71/1990** – „Sedimentologie und Paläomagnetik an Sedimenten der Maudkuppe (Nordöstliches
Weddellmeer)“, von Dieter Cordes.
- Heft-Nr. 72/1990** – „Distribution and abundance of planktonic copepods (Crustacea) in the Weddell Sea
in summer 1980/81“, by F. Kurbjweit and S. Ali-Khan
- Heft-Nr. 73/1990** – „Zur Frühdiagenese von organischem Kohlenstoff und Opal in Sedimenten des südlichen
und östlichen Weddellmeeres“, von M. Schlüter
- Heft-Nr. 74/1990** – „Expeditionen ANTARKTIS-VIII/3 und VIII/4 mit FS ‚Polarstern‘ 1989“
von Rainer Gersonde und Gotthilf Hempel
- Heft-Nr. 75/1991** – „Quartäre Sedimentationsprozesse am Kontinentalhang des Süd-Orkey-Plateaus im
nordwestlichen Weddellmeer (Antarktis)“, von Sigrun Grünig
- Heft-Nr. 76/1990** – „Ergebnisse der faunistischen Arbeiten im Benthal von King George Island
(Südshetlandinseln, Antarktis)“, von Martin Rauscher
- Heft-Nr. 77/1990** – „Verteilung von Mikroplankton-Organismen nordwestlich der Antarktischen Halbinsel
unter dem Einfluß sich ändernder Umweltbedingungen im Herbst“, von Heinz Klöser
- Heft-Nr. 78/1991** – „Hochauflösende Magnetostratigraphie spätquartärer Sedimente arktischer
Meeresgebiete“, von Norbert R. Nowaczyk
- Heft-Nr. 79/1991** – „Ökophysiologische Untersuchungen zur Salinitäts- und Temperaturtoleranz
antarktischer Grünalgen unter besonderer Berücksichtigung des β -Dimethylsulfoniumpropionat
(DMSP) - Stoffwechsels“, von Ulf Karsten
- Heft-Nr. 80/1991** – „Die Expedition ARKTIS VII/1 mit FS ‚Polarstern‘ 1990“,
herausgegeben von Jörn Thiede und Gotthilf Hempel
- Heft-Nr. 81/1991** – „Paläoglaziologie und Paläozooanographie im Spätquartär am Kontinentalrand des
südlichen Weddellmeeres, Antarktis“, von Martin Mëllés
- Heft-Nr. 82/1991** – „Quantifizierung von Meereseigenschaften: Automatische Bildanalyse von
Dünnschnitten und Parametrisierung von Chlorophyll- und Salzgehaltsverteilungen“, von Hajo Eicken
- Heft-Nr. 83/1991** – „Das Fließen von Schelfeisen - numerische Simulationen
mit der Methode der finiten Differenzen“, von Jürgen Determann
- Heft-Nr. 84/1991** – „Die Expedition ANTARKTIS-VIII/1-2, 1989 mit der Winter Weddell Gyre Study
der Forschungsschiffe „Polarstern“ und „Akademik Fedorov“, von Ernst Augstein,
Nikolai Bagriantsev und Hans Werner Schenke
- Heft-Nr. 85/1991** – „Zur Entstehung von Unterwassereis und das Wachstum und die Energiebilanz
des Meereises in der Atka Bucht, Antarktis“, von Josef Kipfstuhl
- Heft-Nr. 86/1991** – „Die Expedition ANTARKTIS-VIII mit „FS Polarstern“ 1989/90. Bericht vom
Fahrtabschnitt ANT-VIII / 5“, von Heinz Miller und Hans Oerter
- Heft-Nr. 87/1991** – "Scientific cruise reports of Arctic expeditions ARK VI / 1-4 of RV "Polarstern"
in 1989", edited by G. Krause, J. Meincke & H. J. Schwarz
- Heft-Nr. 88/1991** – „Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (*Calanus finmarchicus*,
C. glacialis, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in der Framstraße“, von Sabine Diel

- Heft-Nr. 89/1991** – „Detaillierte seismische Untersuchungen am östlichen Kontinentalrand des Weddell-Meeres vor Kapp Norvegia, Antarktis“, von Norbert E. Kaul
- Heft-Nr. 90/1991** – „Die Expedition ANTARKTIS-VIII mit FS „Polarstern“ 1989/90. Bericht von den Fahrtabschnitten ANT-VIII/6-7“, herausgegeben von Dieter Karl Fütterer und Otto Schrems
- Heft-Nr. 91/1991** – „Blood physiology and ecological consequences in Weddell Sea fishes (Antarctica)“, by Andreas Kunzmann
- Heft-Nr. 92/1991** – „Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer“, von Nicolai Mumm
- Heft-Nr. 93/1991** – „Die Expedition ARKTIS VII mit FS „Polarstern“, 1990. Bericht vom Fahrtabschnitt ARK VII/2“, herausgegeben von Gunther Krause
- Heft-Nr. 94/1991** – „Die Entwicklung des Phytoplanktons im östlichen Weddellmeer (Antarktis) beim Übergang vom Spätwinter zum Frühjahr“, von Renate Scharek
- Heft-Nr. 95/1991** – „Radioisotopenstratigraphie, Sedimentologie und Geochemie jungquartärer Sedimente des östlichen Arktischen Ozeans“, von Horst Bohrmann
- Heft-Nr. 96/1991** – „Holozäne Sedimentationsentwicklung im Scoresby Sund, Ost-Grönland“, von Peter Marienfeld
- Heft-Nr. 97/1991** – „Strukturelle Entwicklung und Abkühlungsgeschichte der Heimefrontfjella (Westliches Dronning Maud Land/Antarktika)“, von Joachim Jacobs
- Heft-Nr. 98/1991** – „Zur Besiedlungsgeschichte des antarktischen Schelfes am Beispiel der Isopoda (Crustacea, Malacostraca)“, von Angelika Brandt
- Heft-Nr. 99/1992** – „The Antarctic ice sheet and environmental change: a three-dimensional modelling study“, by Philippe Huybrechts
- * **Heft-Nr. 100/1992** – „Die Expeditionen ANTARKTIS IX/1-4 des Forschungsschiffes „Polarstern“ 1990/91“, herausgegeben von Ulrich Bathmann, Meinhard Schulz-Baldes, Eberhard Fahrbach, Victor Smetacek und Hans-Wolfgang Hubberten
- Heft-Nr. 101/1992** – „Wechselbeziehungen zwischen Schwermetallkonzentrationen (Cd, Cu, Pb, Zn) im Meewasser und in Zooplanktonorganismen (Copepoda) der Arktis und des Atlantiks“, von Christa Pohl
- Heft-Nr. 102/1992** – „Physiologie und Ultrastruktur der antarktischen Grünalge *Prasiola crispa* ssp. *antarctica* unter osmotischem Streß und Austrocknung“, von Andreas Jacob
- Heft-Nr. 103/1992** – „Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer“, von Gerd Hubold
- Heft-Nr. 104/1992** – „Mehrkanaulige adaptive Filter für die Unterdrückung von multiplen Reflexionen in Verbindung mit der freien Oberfläche in marinen Seismogrammen“, von Andreas Rosenberger
- Heft-Nr. 105/1992** – „Radiation and Eddy Flux Experiment 1991 (REFLEX I)“, von Jörg Hartmann, Christoph Kottmeier und Christian Wamser
- Heft-Nr. 106/1992** – „Ostracoden im Epipelagial vor der Antarktischen Halbinsel - ein Beitrag zur Systematik sowie zur Verbreitung und Populationsstruktur unter Berücksichtigung der Saisonalität“, von Rüdiger Kock
- Heft-Nr. 107/1992** – „ARCTIC '91: Die Expedition ARK-VIII/3 mit FS „Polarstern“ 1991“, von Dieter K. Fütterer
- Heft-Nr. 108/1992** – „Dehnungsbeben an einer Störungszone im Ekström-Schelfeis nördlich der Georg-von-Neumayer Station, Antarktis. – Eine Untersuchung mit seismologischen und geodätischen Methoden“, von Uwe Nixdorf.
- Heft-Nr. 109/1992** – „Spätquartäre Sedimentation am Kontinentalrand des südöstlichen Weddellmeeres, Antarktis“, von Michael Weber.
- Heft-Nr. 110/1992** – „Sedimentfazies und Bodenwasserstrom am Kontinentalhang des nordwestlichen Weddellmeeres“, von Isa Brehme.
- Heft-Nr. 111/1992** – „Die Lebensbedingungen in den Solekanälchen des antarktischen Meereises“, von Jürgen Weissenberger.
- Heft-Nr. 112/1992** – „Zur Taxonomie von rezenten benthischen Foraminiferen aus dem Nansen Becken, Arktischer Ozean“, von Jutta Wollenburg.
- Heft-Nr. 113/1992** – „Die Expedition ARKTIS VIII/1 mit FS „Polarstern“ 1991“, herausgegeben von Gerhard Kattner.
- * **Heft-Nr. 114/1992** – „Die Gründungsphase deutscher Polarforschung, 1865-1875“, von Reinhard A. Krause.
- Heft-Nr. 115/1992** – „Scientific Cruise Report of the 1991 Arctic Expedition ARK VIII/2 of RV „Polarstern“ (EPOS II)“, by Eike Rachor.
- Heft-Nr. 116/1992** – „The Meteorological Data of the Georg-von-Neumayer-Station (Antarctica) for 1988, 1989, 1990 and 1991“, by Gert König-Langlo.
- Heft-Nr. 117/1992** – „Petrogenese des metamorphen Grundgebirges der zentralen Heimefrontfjella (westliches Dronning Maud Land / Antarktis)“, von Peter Schulze.
- Heft-Nr. 118/1993** – „Die mafischen Gänge der Shackleton Range / Antarktika: Petrographie, Geochemie, Isotopengeochemie und Paläomagnetik“, von Rüdiger Hotten.
- * **Heft-Nr. 119/1993** – „Gefrierschutz bei Fischen der Polarmeere“, von Andreas P.A. Wöhrmann.
- * **Heft-Nr. 120/1993** – „East Siberian Arctic Region Expedition '92: The Laptev Sea - its Significance for Arctic Sea-Ice Formation and Transpolar Sediment Flux“, by D. Dethleff, D. Nürnberg, E. Reimnitz, M. Saarso and Y. P. Sacchenko. – „Expedition to Novaja Zemlja and Franz Josef Land with RV. 'Dalnie Zelentsy'“, by D. Nürnberg and E. Groth.

- * **Heft-Nr. 121/1993** – „Die Expedition ANTARKTIS X/3 mit FS 'Polarstern' 1992“, herausgegeben von Michael Spindler, Gerhard Dieckmann und David Thomas.
- Heft-Nr. 122/1993** – „Die Beschreibung der Korngestalt mit Hilfe der Fourier-Analyse: Parametrisierung der morphologischen Eigenschaften von Sedimentpartikeln“, von Michael Diepenbroek.
- * **Heft-Nr. 123/1993** – „Zerstörungsfreie hochauflösende Dichteuntersuchungen mariner Sedimente“, von Sebastian Gerland.
- Heft-Nr. 124/1993** – „Umsatz und Verteilung von Lipiden in arktischen marinen Organismen unter besonderer Berücksichtigung unterer trophischer Stufen“, von Martin Graeve.
- Heft-Nr. 125/1993** – „Ökologie und Respiration ausgewählter arktischer Bodenfischarten“, von Christian F. von Dörrien.
- Heft-Nr. 126/1993** – „Quantitative Bestimmung von Paläoumweltparametern des Antarktischen Oberflächenwassers im Spätquartär anhand von Transferfunktionen mit Diatomeen“, von Ulrich Zielinski
- Heft-Nr. 127/1993** – „Sedimenttransport durch das arktische Meereis: Die rezente lithogene und biogene Materialfracht“, von Ingo Wollenburg.
- Heft-Nr. 128/1993** – „Cruise ANTARKTIS X/3 of RV 'Polarstern': CTD-Report“, von Marek Zwierz.
- Heft-Nr. 129/1993** – „Reproduktion und Lebenszyklen dominanter Copepodenarten aus dem Weddellmeer, Antarktis“, von Frank Kurbjeweit
- Heft-Nr. 130/1993** – „Untersuchungen zu Temperaturregime und Massenhaushalt des Filchner-Ronne-Schelfeises, Antarktis, unter besonderer Berücksichtigung von Anfrrier- und Abschmelzprozessen“, von Klaus Grosfeld
- Heft-Nr. 131/1993** – „Die Expedition ANTARKTIS X/5 mit FS 'Polarstern' 1992“, herausgegeben von Rainer Gersonde
- Heft-Nr. 132/1993** – „Bildung und Abgabe kurzkettiger halogenierter Kohlenwasserstoffe durch Makroalgen der Polarregionen“, von Frank Laturnus
- Heft-Nr. 133/1994** – „Radiation and Eddy Flux Experiment 1993 (REFLEX II)“, by Christoph Kottmeier, Jörg Hartmann, Christian Wamser, Axel Bochert, Christof Lüpkes, Dietmar Freese and Wolfgang Cohrs
- * **Heft-Nr. 134/1994** – „The Expedition ARKTIS-IX/1“, edited by Hajo Eicken and Jens Meincke
- Heft-Nr. 135/1994** – „Die Expeditionen ANTARKTIS X/6-8“, herausgegeben von Ulrich Bathmann, Victor Smetacek, Hein de Baar, Eberhard Fahrback und Gunter Krause
- Heft-Nr. 136/1994** – „Untersuchungen zur Ernährungsökologie von Kaiserpinguinen (*Aptenodytes forsteri*) und Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*)“, von Klemens Pütz
- * **Heft-Nr. 137/1994** – „Die känozoische Vereisungsgeschichte der Antarktis“, von Werner U. Ehrmann
- Heft-Nr. 138/1994** – „Untersuchungen stratosphärischer Aerosole vulkanischen Ursprungs und polarer stratosphärischer Wolken mit einem Mehrwellenlängen-Lidar auf Spitzbergen (79°N, 12°E)“, von Georg Beyerle
- Heft-Nr. 139/1994** – „Charakterisierung der Isopodenfauna (Crustacea, Malacostraca) des Scotia-Bogens aus biogeographischer Sicht: Ein multivariater Ansatz“, von Holger Winkler.
- Heft-Nr. 140/1994** – „Die Expedition ANTARKTIS X/4 mit FS 'Polarstern' 1992“, herausgegeben von Peter Lemke
- Heft-Nr. 141/1994** – „Satellitenaltimetrie über Eis – Anwendung des GEOSAT-Altimeters über dem Ekströmisen, Antarktis“, von Clemens Heidland
- Heft-Nr. 142/1994** – „The 1993 Northeast Water Expedition. Scientific cruise report of RV 'Polarstern' Arctic cruises ARK IX/2 and 3, USCG 'Polar Bear' cruise NEWP and the NEWLand expedition“, edited by Hans-Jürgen Hirche and Gerhard Kattner
- Heft-Nr. 143/1994** – „Detaillierte refraktionsseismische Untersuchungen im inneren Scoresby Sund Ost-Grönland“, von Notker Fechner
- Heft-Nr. 144/1994** – „Russian-German Cooperation in the Siberian Shelf Seas: Geo-System Laptev Sea“, edited by Heidemarie Kassens, Hans-Wolfgang Hubberten, Sergey M. Pryamikov und Rüdiger Stein
- * **Heft-Nr. 145/1994** – „The 1993 Northeast Water Expedition. Data Report of RV 'Polarstern' Arctic Cruises IX/2 and 3“, edited by Gerhard Kattner and Hans-Jürgen Hirche.
- Heft-Nr. 146/1994** – „Radiation Measurements at the German Antarctic Station Neumayer 1982-1992“, by Torsten Schmidt and Gert König-Langlo.
- Heft-Nr. 147/1994** – „Krustenstrukturen und Verlauf des Kontinentalrandes im Weddell Meer / Antarktis“, von Christian Hübscher.
- Heft-Nr. 148/1994** – „The expeditions NORILSK/TAYMYR 1993 and BUNGER OASIS 1993/94 of the AWI Research Unit Potsdam“, edited by Martin Melles.
- ** **Heft-Nr. 149/1994** – „Die Expedition ARCTIC' 93. Der Fahrtabschnitt ARK-IX/4 mit FS 'Polarstern' 1993“, herausgegeben von Dieter K. Fütterer.
- Heft-Nr. 150/1994** – „Der Energiebedarf der Pygoscelis-Pinguine: eine Synopse“, von Boris M. Culik.
- Heft-Nr. 151/1994** – „Russian-German Cooperation: The Transdrift I Expedition to the Laptev Sea“, edited by Heidemarie Kassens und Valeriy Y. Karpiy.
- Heft-Nr. 152/1994** – „Die Expedition ANTARKTIS-X mit FS 'Polarstern' 1992. Bericht von den Fahrtabschnitten / ANT-X / 1a und 2“, herausgegeben von Heinz Miller.
- Heft-Nr. 153/1994** – „Aminosäuren und Huminstoffe im Stickstoffkreislauf polarer Meere“, von Ulrike Hubberten.
- Heft-Nr. 154/1994** – „Regional und seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea“, by Claudio Richter.

- Heft-Nr. 155/1995** – "Benthos in polaren Gewässern", herausgegeben von Christian Wiencke und Wolf Arntz.
- Heft-Nr. 156/1995** – "An adjoint model for the determination of the mean oceanic circulation, air-sea fluxes und mixing coefficients", by Reiner Schlitzer.
- Heft-Nr. 157/1995** – "Biochemische Untersuchungen zum Lipidstoffwechsel antarktischer Copepoden", von Kirsten Fahl.
- ** **Heft-Nr. 158/1995** – "Die Deutsche Polarforschung seit der Jahrhundertwende und der Einfluß Erich von Drygalskis", von Cornelia Lüdecke.
- Heft-Nr. 159/1995** – "The distribution of $\delta^{18}O$ in the Arctic Ocean: Implications for the freshwater balance of the halocline and the sources of deep and bottom waters", by Dorothea Bauch.
- * **Heft-Nr. 160/1995** – "Rekonstruktion der spätquartären Tiefenwasserzirkulation und Produktivität im östlichen Südatlantik anhand von benthischen Foraminiferenvergesellschaftungen", von Gerhard Schmiedl.
- Heft-Nr. 161/1995** – "Der Einfluß von Salinität und Lichtintensität auf die Osmolytkonzentrationen, die Zellvolumina und die Wachstumsraten der antarktischen Eisdiatomeen *Chaetoceros* sp. und *Navicula* sp. unter besonderer Berücksichtigung der Aminosäure Prolin", von Jürgen Nothnagel.
- Heft-Nr. 162/1995** – "Meereistransportiertes lithogenes Feinmaterial in spätquartären Tiefseesedimenten des zentralen östlichen Arktischen Ozeans und der Framstraße", von Thomas Letzig.
- Heft-Nr. 163/1995** – "Die Expedition ANTARKTIS-XI/2 mit FS "Polarstern" 1993/94", herausgegeben von Rainer Gersonde.
- Heft-Nr. 164/1995** – "Regionale und altersabhängige Variation gesteinsmagnetischer Parameter in marinen Sedimenten der Arktis", von Thomas Frederichs.
- Heft-Nr. 165/1995** – "Vorkommen, Verteilung und Umsatz biogener organischer Spurenstoffe: Sterole in antarktischen Gewässern", von Georg Hanke.
- Heft-Nr. 166/1995** – "Vergleichende Untersuchungen eines optimierten dynamisch-thermodynamischen Meereismodells mit Beobachtungen im Weddellmeer", von Holger Fischer.
- Heft-Nr. 167/1995** – "Rekonstruktionen von Paläo-Umweltparametern anhand von stabilen Isotopen und Faunen-Vergesellschaftungen planktischer Foraminiferen im Südatlantik", von Hans-Stefan Niebler
- Heft-Nr. 168/1995** – "Die Expedition ANTARKTIS XII mit FS 'Polarstern' 1993/94. Bericht von den Fahrtabschnitten ANT XII/1 und 2", herausgegeben von Gerhard Kattner und Dieter Karl Fütterer.
- Heft-Nr. 169/1995** – "Medizinische Untersuchung zur Circadianrhythmik und zum Verhalten bei Überwinterern auf einer antarktischen Forschungsstation", von Hans Wortmann.
- Heft-Nr. 170/1995** – DFG-Kolloquium: Terrestrische Geowissenschaften - Geologie und Geophysik der Antarktis.
- Heft-Nr. 171/1995** – "Strukturentwicklung und Petrogenese des metamorphen Grundgebirges der nördlichen Heimelfrontfjella (westliches Dronning Maud Land/Antarktika)", von Wilfried Bauer.
- Heft-Nr. 172/1995** – "Die Struktur der Erdkruste im Bereich des Scoresby Sund, Ostgrönland: Ergebnisse refraktionsseismischer und gravimetrischer Untersuchungen", von Holger Mandler.
- Heft-Nr. 173/1995** – "Paläozoische Akkretion am paläopazifischen Kontinentalrand der Antarktis in Nordvictorialand – P-T-D-Geschichte und Deformationsmechanismen im Bowers Terrane", von Stefan Matzer.
- Heft-Nr. 174/1995** – "The Expedition ARKTIS-X/2 of RV 'Polarstern' in 1994", edited by Hans-W. Hubberten.
- Heft-Nr. 175/1995** – "Russian-German Cooperation: The Expedition TAYMYR 1994", edited by Christine Sievert and Dmitry Bolshiyarov.
- Heft-Nr. 176/1995** – "Russian-German Cooperation: Laptev Sea System", edited by Heidemarie Kassens, Dieter Piepenburg, Jörn Thiede, Leonid Timokhov, Hans-Wolfgang Hubberten and Sergey M. Priamikov.
- Heft-Nr. 177/1995** – "Organischer Kohlenstoff in spätquartären Sedimenten des Arktischen Ozeans: Terrigener Eintrag und marine Produktivität", von Carsten J. Schubert.
- Heft-Nr. 178/1995** – "Cruise ANTARKTIS XII/4 of RV 'Polarstern' in 1995: CTD-Report", by Jüri Sildam.
- Heft-Nr. 179/1995** – "Benthische Foraminiferenfaunen als Wassermassen-, Produktions- und Eisdriftanzeiger im Arktischen Ozean", von Jutta Wollenburg.
- Heft-Nr. 180/1995** – "Biogenopal und biogenes Barium als Indikatoren für spätquartäre Produktivitätsänderungen am antarktischen Kontinentalhang, atlantischer Sektor", von Wolfgang J. Bonn.
- Heft-Nr. 181/1995** – "Die Expedition ARKTIS X/1 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1994", herausgegeben von Eberhard Fahrbach.
- Heft-Nr. 182/1995** – "Laptev Sea System: Expeditions in 1994", edited by Heidemarie Kassens.
- Heft-Nr. 183/1996** – "Interpretation digitaler Parasound Echolotaufzeichnungen im östlichen Arktischen Ozean auf der Grundlage physikalischer Sedimenteigenschaften", von Uwe Bergmann.
- Heft-Nr. 184/1996** – "Distribution and dynamics of inorganic nitrogen compounds in the troposphere of continental, coastal, marine and Arctic areas", by María Dolores Andrés Hernández.
- Heft-Nr. 185/1996** – "Verbreitung und Lebensweise der Aphroditiden und Polynoiden (Polychaeta) im östlichen Weddellmeer und im Lazarevmeer (Antarktis)", von Michael Stiller.
- Heft-Nr. 186/1996** – "Reconstruction of Late Quaternary environmental conditions applying the natural radionuclides ^{230}Th , ^{10}Be , ^{231}Pa and ^{238}U : A study of deep-sea sediments from the eastern sector of the Antrctic Circumpolar Current System", by Martin Frank.
- Heft-Nr. 187/1996** – "The Meteorological Data of the Neumayer Station (Antarctica) for 1992, 1993 and 1994", by Gert König-Langlo and Andreas Herber.
- Heft-Nr. 188/1996** – "Die Expedition ANTARKTIS-XI/3 mit FS 'Polarstern' 1994", herausgegeben von Heinz Miller und Hannes Grobe.
- Heft-Nr. 189/1996** – "Die Expedition ARKTIS-VII/3 mit FS 'Polarstern' 1990", herausgegeben von Heinz Miller und Hannes Grobe.

- Heft-Nr. 190/1996** – “Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan ‘Victor Hensen’ Campaign in 1994”, edited by Wolf Arntz and Matthias Gorny.
- Heft-Nr. 191/1996** – “Leitfähigkeits- und Dichtemessung an Eisbohrkernen”, von Frank Wilhelms.
- Heft-Nr. 192/1996** – “Photosynthese-Charakteristika und Lebensstrategie antarktischer Makroalgen”, von Gabriele Weykam.
- Heft-Nr. 193/1996** – “Heterogene Reaktionen von N_2O_5 und HBr und ihr Einfluß auf den Ozonabbau in der polaren Stratosphäre”, von Sabine Seisel.
- Heft-Nr. 194/1996** – “Ökologie und Populationsdynamik antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata)”, von Corinna Dahm.
- Heft-Nr. 195/1996** – “Die planktische Foraminifere *Neoglobobulimina pachyderma* (Ehrenberg) im Weddellmeer, Antarktis”, von Doris Berberich.
- Heft-Nr. 196/1996** – “Untersuchungen zum Beitrag chemischer und dynamischer Prozesse zur Variabilität des stratosphärischen Ozons über der Arktis”, von Birgit Heese.
- Heft-Nr. 197/1996** – “The Expedition ARKTIS-XI/2 of ‘Polarstern’ in 1995”, edited by Gunther Krause.
- Heft-Nr. 198/1996** – “Geodynamik des Westantarktischen Riftsystems basierend auf Apatit-Spaltspuranalysen“, von Frank Lisker.
- Heft-Nr. 199/1996** – “The 1993 Northeast Water Expedition. Data Report on CTD Measurements of RV ‘Polarstern’ Cruises ARKTIS IX/2 and 3“, by Gereon Budéus and Wolfgang Schneider.
- Heft-Nr. 200/1996** – “Stability of the Thermohaline Circulation in analytical and numerical models“, by Gerrit Lohmann.
- Heft-Nr. 201/1996** – “Trophische Beziehungen zwischen Makroalgen und Herbivoren in der Potter Cove (King George-Insel, Antarktis)“, von Katrin Iken.
- Heft-Nr. 202/1996** – “Zur Verbreitung und Respiration ökologisch wichtiger Bodentiere in den Gewässern um Svalbard (Arktis)“, von Michael K. Schmid.
- Heft-Nr. 203/1996** – “Dynamik, Rauigkeit und Alter des Meereises in der Arktis - Numerische Untersuchungen mit einem großskaligen Modell“, von Markus Harder.
- Heft-Nr. 204/1996** – “Zur Parametrisierung der stabilen atmosphärischen Grenzschicht über einem antarktischen Schelfeis“, von Dörthe Handorf.
- Heft-Nr. 205/1996** – “Textures and fabrics in the GRIP ice core, in relation to climate history and ice deformation“, by Thorsteinn Thorsteinsson.
- Heft-Nr. 206/1996** – “Der Ozean als Teil des gekoppelten Klimasystems: Versuch der Rekonstruktion der glazialen Zirkulation mit verschiedenen komplexen Atmosphärenkomponenten“, von Kerstin Fieg.
- Heft-Nr. 207/1996** – “Lebensstrategien dominanter antarktischer Oithonidae (Cyclopoida, Copepoda) und Oncaeidae (Poecilostomatoida, Copepoda) im Bellingshausenmeer“, von Cornelia Metz.
- Heft-Nr. 208/1996** – “Atmosphäreneinfluß bei der Fernerkundung von Meereis mit passiven Mikrowellenradiometern“, von Christoph Oelke.
- Heft-Nr. 209/1996** – “Klassifikation von Radarsatellitendaten zur Meereiserkennung mit Hilfe von Line-Scanner-Messungen“, von Axel Bochert.
- Heft-Nr. 210/1996** – “Die mit ausgewählten Schwämmen (Hexactinellida und Demospongiae) aus dem Weddellmeer, Antarktis, vergesellschaftete Fauna“, von Kathrin Kunzmann.
- Heft-Nr. 211/1996** – “Russian-German Cooperation: The Expedition TAYMYR 1995 and the Expedition KOLYMA 1995“ by Dima Yu. Bolshiyarov and Hans-W. Hubberten.
- Heft-Nr. 212/1996** – “Surface-sediment composition and sedimentary processes in the central Arctic Ocean and along the Eurasian Continental Margin“, by Ruediger Stein, Gennadij I. Ivanov, Michael A. Levitan, and Kirsten Fahl.
- Heft-Nr. 213/1996** – “Gonadenentwicklung und Eiproduktion dreier *Calanus*-Arten (Copepoda): Freilandbeobachtungen Histologie und Experimente“, von Barbara Niehoff.
- Heft-Nr. 214/1996** – “Numerische Modellierung der Übergangszone zwischen Eisschild und Eisschelf“, von Christoph Mayer.
- Heft-Nr. 215/1996** – “Arbeiten der AWI-Forschungsstelle Potsdam in Antarktika, 1994/95“, herausgegeben von Ulrich Wand.
- Heft-Nr. 216/1996** – “Rekonstruktion quartärer Klimaänderungen im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres anhand von Radiolarien“, von Uta Brathauer.
- Heft-Nr. 217/1996** – “Adaptive Semi-Lagrange-Finite-Elemente-Methode zur Lösung der Flachwassergleichungen: Implementierung und Parallelisierung“, von Jörn Behrens.
- Heft-Nr. 218/1997** – “Radiation and Eddy Flux Experiment 1995 (REFLEX III)“, by Jörg Hartmann, Axel Bochert, Dietmar Freese, Christoph Kottmeier, Dagmar Nagel and Andreas Reuter.
- Heft-Nr. 219/1997** – “Die Expedition ANTARKTIS-XII mit FS ‘Polarstern’ 1995. Bericht vom Fahrtabschnitt ANT-XII/3“, herausgegeben von Wilfried Jokat und Hans Oerter.
- Heft-Nr. 220/1997** – “Ein Beitrag zum Schwerfeld im Bereich des Weddellmeeres, Antarktis. Nutzung von Altimetermessungen des GEOSAT und ERS-1“, von Tilo Schöne.
- Heft-Nr. 221/1997** – “Die Expeditionen ANTARKTIS-XIII/1-2 des Forschungsschiffes ‘Polarstern’ 1995/96“, herausgegeben von Ulrich Bathmann, Mike Lucas und Victor Smetacek.
- Heft-Nr. 222/1997** – “Tectonic Structures and Glaciomarine Sedimentation in the South-Eastern Weddell Sea from Seismic Reflection Data“, by László Oszkó.

- Heft-Nr. 223/1997** – “Bestimmung der Meereisdicke mit seismischen und elektromagnetisch-induktiven Verfahren”, von Christian Haas.
- Heft-Nr. 224/1997** – “Troposphärische Ozonvariationen in Polarregionen”, von Silke Wessel.
- Heft-Nr. 225/1997** – “Biologische und ökologische Untersuchungen zur kryopelagischen Amphipodenfauna des arktischen Meereises”, von Michael Poltermann.
- Heft-Nr. 226/1997** – “Scientific Cruise Report of the Arctic Expedition ARK-XI/1 of RV ‘Polarstern’ in 1995”, edited by Eike Rachor.
- Heft-Nr. 227/1997** – “Der Einfluß kompatibler Substanzen und Kyroprotektoren auf die Enzyme Malatdehydrogenase (MDH) und Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (G6P-DH) aus *Acrosiphonia arctica* (Chlorophyta) der Arktis”, von Katharina Kück.
- Heft-Nr. 228/1997** – “Die Verbreitung epibenthischer Mollusken im chilenischen Beagle-Kanal”, von Katrin Linse.
- Heft-Nr. 229/1997** – “Das Mesozooplankton im Laptevmeer und östlichen Nansen-Becken - Verteilung und Gemeinschaftsstrukturen im Spätsommer”, von Hinrich Hanssen.
- Heft-Nr. 230/1997** – “Modell eines adaptierbaren, rechnergestützten, wissenschaftlichen Arbeitsplatzes am Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung”, von Lutz-Peter Kurdelski.
- Heft-Nr. 231/1997** – “Zur Ökologie arktischer und antarktischer Fische: Aktivität, Sinnesleistungen und Verhalten”, von Christopher Zimmermann.
- Heft-Nr. 232/1997** – “Persistente chlororganische Verbindungen in hochantarktischen Fischen”, von Stephan Zimmermann.
- Heft-Nr. 233/1997** – “Zur Ökologie des Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP)-Gehaltes temperierter und polarer Phytoplanktongemeinschaften im Vergleich mit Laborkulturen der Coccolithophoride *Emiliana huxleyi* und der antarktischen Diatomee *Nitzschia lecontei*”, von Doris Meyerdieks.
- Heft-Nr. 234/1997** – “Die Expedition ARCTIC '96 des FS 'Polarstern' (ARK XII) mit der Arctic Climate System Study (ACSYS)”, von Ernst Augstein und den Fahrteilnehmern.
- Heft-Nr. 235/1997** – “Polonium-210 und Blei-210 im Südpolarmeer: Natürliche Tracer für biologische und hydrographische Prozesse im Oberflächenwasser des Antarktischen Zirkumpolarstroms und des Weddellmeeres“, von Jana Friedrich.
- Heft-Nr. 236/1997** – “Determination of atmospheric trace gas amounts and corresponding natural isotopic ratios by means of ground-based FTIR spectroscopy in the high Arctic“, by Arndt Meier.
- Heft-Nr. 237/1997** – “Russian-German Cooperation: The Expedition TAYMYR / SEVERNAYA ZEMLYA 1996“, edited by Martin Melles, Birgit Hagedorn and Dmitri Yu. Bolshiyarov.
- Heft-Nr. 238/1997** – “Life strategy and ecophysiology of Antarctic macroalgae“, by Iván M. Gómez.
- Heft-Nr. 239/1997** – “Die Expedition ANTARKTIS XIII/4-5 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1996“, herausgegeben von Eberhard Fährbach und Dieter Gerdes.
- Heft-Nr. 240/1997** – “Untersuchungen zur Chrom-Speziation im Meerwasser, Meereis und Schnee aus ausgewählten Gebieten der Arktis“, von Heide Giese.
- Heft-Nr. 241/1997** – “Late Quaternary glacial history and paleoceanographic reconstructions along the East Greenland continental margin: Evidence from high-resolution records of stable isotopes and ice-rafted debris“, by Seung-Il Nam.
- Heft-Nr. 242/1997** – “Thermal, hydrological and geochemical dynamics of the active layer at a continuous permafrost site, Taymyr Peninsula, Siberia“, by Julia Boike.
- Heft-Nr. 243/1997** – “Zur Paläoozeanographie hoher Breiten: Stellvertreterdaten aus Foraminiferen“, von Andreas Mackensen.
- Heft-Nr. 244/1997** – “The Geophysical Observatory at Neumayer Station, Antarctica. Geomagnetic and seismological observations in 1995 and 1996“, by Alfons Eckstaller, Thomas Schmidt, Viola Gaw, Christian Müller and Johannes Rogenhagen.
- Heft-Nr. 245/1997** – “Temperaturbedarf und Biogeographie mariner Makroalgen - Anpassung mariner Makroalgen an tiefe Temperaturen“, von Bettina Bischoff-Bäsmann.
- Heft-Nr. 246/1997** – “Ökologische Untersuchungen zur Fauna des arktischen Meereises“, von Christine Friedrich.
- Heft-Nr. 247/1997** – “Entstehung und Modifizierung von marinen gelösten organischen Substanzen“, von Berit Kirchoff.
- Heft-Nr. 248/1997** – “Laptev Sea System: Expeditions in 1995“, edited by Heidemarie Kassens.
- Heft-Nr. 249/1997** – “The Expedition ANTARKTIS XIII/3 (EASIZ I) of RV 'Polarstern' to the eastern Weddell Sea in 1996“ edited by Wolf Arntz and Julian Gutt.
- Heft-Nr. 250/1997** – “Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie und Biodiversität des Mega-Epibenthos der Arktis und Antarktis“, von Andreas Starmans.
- Heft-Nr. 251/1997** – “Zeitliche und räumliche Verteilung von Mineralvergesellschaftungen in spätquartären Sedimenten des Arktischen Ozeans und ihre Nützlichkeit als Klimaindikatoren während der Glazial/Interglazial-Wechsel“, von Christoph Vogt.
- Heft-Nr. 252/1997** – “Solitäre Ascidien in der Potter Cove (King George Island, Antarktis). Ihre ökologische Bedeutung und Populationsdynamik“, von Stephan Kühne.
- Heft-Nr. 253/1997** – “Distribution and role of microprotozoa in the Southern Ocean“, by Christine Klaas.
- Heft-Nr. 254/1997** – “Die spätquartäre Klima- und Umweltgeschichte der Bunger-Oase, Ostantarktis“, von Thomas Kulbe.

- Heft-Nr. 255/1997** – “Scientific Cruise Report of the Arctic Expedition ARK-XIII/2 of RV ‘Polarstern’ in 1997”, edited by Ruediger Stein and Kirsten Fahl.
- Heft-Nr. 256/1998** – “Das Radionuklid Tritium im Ozean: Meßverfahren und Verteilung von Tritium im Südatlantik und im Weddellmeer”, von Jürgen Sültenfuß.
- Heft-Nr. 257/1998** – “Untersuchungen der Saisonalität von atmosphärischem Dimethylsulfid in der Arktis und Antarktis”, von Christoph Kleefeld.
- Heft-Nr. 258/1998** – “Bellinghausen- und Amundsenmeer: Entwicklung eines Sedimentationsmodells”, von Frank-Oliver Nitsche.
- Heft-Nr. 259/1998** – “The Expedition ANTARKTIS-XIV/4 of RV ‘Polarstern’ in 1997”, by Dieter K. Fütterer.
- Heft-Nr. 260/1998** – “Die Diatomeen der Laptevsee (Arktischer Ozean): Taxonomie und biogeographische Verbreitung”, von Holger Cremer.
- Heft-Nr. 261/1998** – “Die Krustenstruktur und Sedimentdecke des Eurasischen Beckens, Arktischer Ozean: Resultate aus seismischen und gravimetrischen Untersuchungen”, von Estella Weigelt.
- Heft-Nr. 262/1998** – “The Expedition ARKTIS-XIII/3 of RV ‘Polarstern’ in 1997”, by Gunther Krause.
- Heft-Nr. 263/1998** – “Thermo-tektonische Entwicklung von Oates Land und der Shackleton Range (Antarktis) basierend auf Spaltspuranalysen”, von Thorsten Schäfer.
- Heft-Nr. 264/1998** – “Messungen der stratosphärischen Spurengase ClO, HCl, O₃, N₂O, H₂O und OH mittels flugzeuggetragener Submillimeterwellen-Radiometrie”, von Joachim Urban.
- Heft-Nr. 265/1998** – “Untersuchungen zu Massehaushalt und Dynamik des Ronne Ice Shelves, Antarktis”, von Astrid Lambrecht.
- Heft-Nr. 266/1998** – “Scientific Cruise Report of the Kara Sea Expedition of RV ‘Akademik Boris Petrov’ in 1997”, edited by Jens Matthiessen and Oleg Stepanets.
- Heft-Nr. 267/1998** – “Die Expedition ANTARKTIS-XIV mit FS ‘Polarstern’ 1997. Bericht vom Fahrtabschnitt ANT-XIV/3“, herausgegeben von Wilfried Jokat und Hans Oerter.
- Heft-Nr. 268/1998** – “Numerische Modellierung der Wechselwirkung zwischen Atmosphäre und Meereis in der arktischen Eisrandzone”, von Gerit Birnbaum.
- Heft-Nr. 269/1998** – “Katabatic wind and Boundary Layer Front Experiment around Greenland (KABEG '97)“, by Günther Heinemann.
- Heft-Nr. 270/1998** – “Architecture and evolution of the continental crust of East Greenland from integrated geophysical studies“, by Vera Schindwein.
- Heft-Nr. 271/1998** – “Winter Expedition to the Southwestern Kara Sea - Investigations on Formation and Transport of Turbid Sea-Ice“, by Dirk Dethleff, Peter Loewe, Dominik Weiel, Hartmut Nies, Gesa Kuhlmann, Christian Bahe and Gennady Tarasov.
- Heft-Nr. 272/1998** – “FTIR-Emissionsspektroskopische Untersuchungen der arktischen Atmosphäre“, von Edo Becker.
- Heft-Nr. 273/1998** – “Sedimentation und Tektonik im Gebiet des Agulhas Rückens und des Agulhas Plateaus (‘SETA-RAP’)“, von Gabriele Uenzelmann-Neben.
- Heft-Nr. 274/1998** – “The Expedition ANTARKTIS XIV/2“, by Gerhard Kattner.
- Heft-Nr. 275/1998** – “Die Auswirkung der ‘NorthEastWater’-Polynya auf die Sedimentation vor NO-Grönland und Untersuchungen zur Paläo-Ozeanographie seit dem Mittelweichsel“, von Hanne Notholt.
- Heft-Nr. 276/1998** – “Interpretation und Analyse von Potentialfelddaten im Weddellmeer, Antarktis: der Zerfall des Superkontinents Gondwana“, von Michael Studinger.
- Heft-Nr. 277/1998** – “Koordiniertes Programm Antarktisforschung“. Berichtskolloquium im Rahmen des Koordinierten Programms “Antarktisforschung mit vergleichenden Untersuchungen in arktischen Eisgebieten“, herausgegeben von Hubert Miller.
- Heft-Nr. 278/1998** – “Messung stratosphärischer Spurengase über Ny-Ålesund, Spitzbergen, mit Hilfe eines bodengebundenen Mikrowellen-Radiometers“, von Uwe Raffalski.
- Heft-Nr. 279/1998** – “Arctic Paleo-River Discharge (APARD). A New Research Programme of the Arctic Ocean Science Board (AOSB)“, edited by Ruediger Stein.
- Heft-Nr. 280/1998** – “Fernerkundungs- und GIS-Studien in Nordostgrönland“, von Friedrich Jung-Rothenhäusler.
- Heft-Nr. 281/1998** – “Rekonstruktion der Oberflächenwassermassen der östlichen Laptevsee im Holozän anhand aquatischen Palynomorphen“, von Martina Kunz-Pirring.
- Heft-Nr. 282/1998** – “Scavenging of ²³¹Pa and ²³⁰Th in the South Atlantic: Implications for the use of the ²³¹Pa/²³⁰Th ratio as a paleoproductivity proxy“, by Hans-Jürgen Walter.
- Heft-Nr. 283/1998** – “Sedimente im arktischen Meereis - Eintrag, Charakterisierung und Quantifizierung“, von Frank Lindemann.
- Heft-Nr. 284/1998** – “Langzeitanalyse der antarktischen Meereisbedeckung aus passiven Mikrowellendaten“, von Christian H. Thomas.
- Heft-Nr. 285/1998** – “Mechanismen und Grenzen der Temperaturanpassung beim Pierwurm *Arenicola marina* (L.)“, von Angela Sommer.
- Heft-Nr. 286/1998** – “Energieumsätze benthischer Filtrierer der Potter Cove (King George Island, Antarktis)“, von Jens Kowalke.
- Heft-Nr. 287/1998** – “Scientific Cooperation in the Russian Arctic: Research from the Barents Sea up to the Laptev Sea“, edited by Eike Rachor.

- Heft-Nr. 288/1998** – "Alfred Wegener. Kommentiertes Verzeichnis der schriftlichen Dokumente seines Lebens und Wirkens", von Ulrich Wutzke.
- Heft-Nr. 289/1998** – "Retrieval of Atmospheric Water Vapor Content in Polar Regions Using Spaceborne Microwave Radiometry", by Jungang Miao.
- Heft-Nr. 290/1998** – "Strukturelle Entwicklung und Petrogenese des nördlichen Kristallingürtels der Shackleton Range, Antarktis: Proterozoische und Ross-orogene Krustendynamik am Rand des Ostantarktischen Kratons", von Axel Brommer.
- Heft-Nr. 291/1998** – "Dynamik des arktischen Meereises - Validierung verschiedener Rheologieansätze für die Anwendung in Klimamodellen", von Martin Kreyscher.
- Heft-Nr. 292/1998** – "Anthropogene organische Spurenstoffe im Arktischen Ozean. Untersuchungen chlorierter Biphenyle und Pestizide in der Laptevsee, technische und methodische Entwicklungen zur Probenahme in der Arktis und zur Spurenstoffanalyse", von Sven Utschakowski.
- Heft-Nr. 293/1998** – "Rekonstruktion der spätquartären Klima- und Umweltgeschichte der Schirmacher Oase und des Wohlthat Massivs (Ostantarktika)", von Markus Julius Schwab.
- Heft-Nr. 294/1998** – "Besiedlungsmuster der benthischen Makrofauna auf dem ostgrönländischen Kontinentalhang", von Klaus Schnack.
- Heft-Nr. 295/1998** – "Gehäuseuntersuchungen an planktischen Foraminiferen hoher Breiten: Hinweise auf Umweltveränderungen während der letzten 140.000 Jahre", von Harald Hommers.
- Heft-Nr. 296/1998** – "Scientific Cruise Report of the Arctic Expedition ARK-XIII/1 of RV 'Polarstern' in 1997", edited by Michael Spindler, Wilhelm Hagen and Dorothea Stübing.
- Heft-Nr. 297/1998** – "Radiometrische Messungen im arktischen Ozean - Vergleich von Theorie und Experiment", von Klaus-Peter Johnsen.
- Heft-Nr. 298/1998** – "Patterns and Controls of CO₂ Fluxes in Wet Tundra Types of the Taimyr Peninsula, Siberia - the Contribution of Soils and Mosses" by Martin Sommerkorn.
- Heft-Nr. 299/1998** – "The Potter Cove coastal ecosystem, Antarctica. Synopsis of research performed within the frame of the Argentinean-German Cooperation at the Dallmann Laboratory and Jubany Station (King George Island, Antarctica 1991-1997)", by Christian Wiencke, Gustavo Ferreyra, Wolf Arntz & Carlos Rinaldi.
- Heft-Nr. 300/1999** – "The Kara Sea Expedition of RV 'Akademik Boris Petrov' 1997: First results of a Joint Russian-German Pilot Study", edited by Jens Matthiessen, Oleg V. Stepanets, Ruediger Stein, Dieter K. Fütterer, and Eric M. Galimov.
- Heft-Nr. 301/1999** – "The Expedition ANTARKTIS XV/3 (EASIZ II)", edited by Wolf E. Arntz and Julian Gutt.
- Heft-Nr. 302/1999** – "Sterole im herbstlichen Weddellmeer (Antarktis): Großräumige Verteilung, Vorkommen und Umsatz", von Anneke Mühlebach.
- Heft-Nr. 303/1999** – "Polare stratosphärische Wolken: Lidar-Beobachtungen, Charakterisierung von Entstehung und Entwicklung", von Jens Biele.
- Heft-Nr. 304/1999** – "Spätquartäre Paläoumweltbedingungen am nördlichen Kontinentalrand der Barents- und Kara-See. Eine Multi-Parameter-Analyse", von Jochen Knies.
- Heft-Nr. 305/1999** – "Arctic Radiation and Turbulence Interaction Study (ARTIST)", by Jörg Hartmann, Frank Albers, Stefania Argentini, Axel Bochert, Ubaldo Bonafé, Wolfgang Cohrs, Alessandro Conidi, Dietmar Freese, Teodoro Georgiadis, Alessandro Ippoliti, Lars Kaleschke, Christof Lüpkes, Uwe Maixner, Giangiuseppe Mastrantonio, Fabrizio Ravegnan, Andreas Reuter, Giuliano Trivellone and Angelo Viola.
- Heft-Nr. 306/1999** – "German-Russian Cooperation: Biogeographic and biostratigraphic investigations on selected sediment cores from the Eurasian continental margin and marginal seas to analyze the Late Quaternary climatic variability", edited by Robert F. Spielhagen, Max S. Barash, Gennady I. Ivanov, and Jörn Thiede.
- Heft-Nr. 307/1999** – "Struktur und Kohlenstoffbedarf des Makrobenthos am Kontinentalhang Ostgrönlands", von Dan Seiler.
- Heft-Nr. 308/1999** – "ARCTIC '98: The Expedition ARK-XIV/1a of RV 'Polarstern' in 1998", edited by Wilfried Jokat.
- Heft-Nr. 309/1999** – "Variabilität der arktischen Ozonschicht: Analyse und Interpretation bodengebundener Millimeterwellenmessungen", von Björn-Martin Sinnhuber.
- Heft-Nr. 310/1999** – "Rekonstruktion von Meereisdrift und terrigenem Sedimenteintrag im Spätquartär: Schwermineralassoziationen in Sedimenten des Laptev-See-Kontinentalrandes und des zentralen Arktischen Ozeans", von Marion Behrends.
- Heft-Nr. 311/1999** – "Parameterisierung atmosphärischer Grenzschichtprozesse in einem regionalen Klimamodell der Arktis", von Christoph Abegg.
- Heft-Nr. 312/1999** – "Solare und terrestrische Strahlungswechselwirkung zwischen arktischen Eisflächen und Wolken", von Dietmar Freese.
- Heft-Nr. 313/1999** – "Snow accumulation on Ekströmsen, Antarctica", by Elisabeth Schlosser, Hans Oerter and Wolfgang Graf.
- Heft-Nr. 314/1999** – "Die Expedition ANTARKTIS XV/4 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1998", herausgegeben von Eberhard Fahrbach.
- Heft-Nr. 315/1999** – "Expeditions in Siberia in 1998", edited by Volker Rachold.
- Heft-Nr. 316/1999** – "Die postglaziale Sedimentationsgeschichte der Laptevsee: schwermineralogische und sedimentpetrographische Untersuchungen", von Bernhard Peregovich.
- Heft-Nr. 317/1999** – "Adaptation an niedrige Temperaturen: Lipide in Eisdiatomeen", von Heidi Lehmal.

- Heft-Nr. 318/1999** – "Effiziente parallele Lösungsverfahren für elliptische partielle Differentialgleichungen in der numerischen Ozeanmodellierung", von Natalja Rakowsky.
- Heft-Nr. 319/1999** – "The Ecology of Arctic Deep-Sea Copepods (Euchaetidae and Aetideidae). Aspects of their Distribution, Trophodynamics and Effect on the Carbon Flux", by Holger Auel.
- Heft-Nr. 320/1999** – "Modellstudien zur arktischen stratosphärischen Chemie im Vergleich mit Meßdaten", von Veronika Eyring.
- Heft-Nr. 321/1999** – "Analyse der optischen Eigenschaften des arktischen Aerosols", von Dagmar Nagel.
- Heft-Nr. 322/1999** – "Messungen des arktischen stratosphärischen Ozons: Vergleich der Ozonmessungen in Ny-Ålesund, Spitzbergen, 1997 und 1998", von Jens Langer.
- Heft-Nr. 323/1999** – "Untersuchung struktureller Elemente des südöstlichen Weddellmeeres / Antarktis auf der Basis mariner Potentialfelddaten", von Uwe F. Meyer.
- Heft-Nr. 324/1999** – "Geochemische Verwitterungstrends eines basaltischen Ausgangsgesteins nach dem spätpleistozänen Gletscherrückzug auf der Taimyrhalbinsel (Zentralsibirien) - Rekonstruktion an einer sedimentären Abfolge des Lama Sees", von Stefanie K. Harwart.
- Heft-Nr. 325/1999** – "Untersuchungen zur Hydrologie des arktischen Meereises - Konsequenzen für den kleinskaligen Stofftransport", von Johannes Freitag.
- Heft-Nr. 326/1999** – "Die Expedition ANTARKTIS XIV/2 des Forschungsschiffes 'Polarstern' 1998", herausgegeben von Eberhard Fahrbach.
- Heft-Nr. 327/1999** – "Gemeinschaftsanalytische Untersuchungen der Harpacticoidenfauna der Magellanregion, sowie erste similaritätsanalytische Vergleiche mit Assoziationen aus der Antarktis", von Kai Horst George.
- Heft-Nr. 328/1999** – "Rekonstruktion der Paläo-Umweltbedingungen am Laptev-See-Kontinentalrand während der beiden letzten Glazial/Interglazial-Zyklen anhand sedimentologischer und mineralogischer Untersuchungen", von Claudia Müller.
- Heft-Nr. 329/1999** – "Räumliche und zeitliche Variationen atmosphärischer Spurengase aus bodengebundenen Messungen mit Hilfe eines Michelson interferometers", von Justus Notholt.
- Heft-Nr. 330/1999** – "The 1998 Danish-German Excursion to Disko Island, West Greenland", edited by Angelika Brandt, Helge A. Thomsen, Henning Heide-Jørgensen, Reinhard M. Kristensen and Hilke Ruhberg.
- Heft-Nr. 331/1999** – "Poseidon" Cruise No. 243 (Reykjavik - Greenland - Reykjavik, 24 August - 11 September 1998): Climate change and the Viking-age fjord environment of the Eastern Settlement, sw Greenland", by Gerd Hoffmann, Antoon Kuijpers, and Jörn Thiede.
- Heft-Nr. 332/1999** – "Modeling of marine biogeochemical cycles with an emphasis on vertical particle fluxes", by Regina Usbeck.
- Heft-Nr. 333/1999** – "Die Tanaidaceenfauna des Beagle-Kanals und ihre Beziehungen zur Fauna des antarktischen Festlandssockels", von Anja Schmidt.
- Heft-Nr. 334/1999** – "D-Aminosäuren als Tracer für biogeochemische Prozesse im Fluß-Schelf-Ozean-System der Arktis", von Hans Peter Fitznar.
- Heft-Nr. 335/1999** – "Ökophysiologische Ursachen der limitierten Verbreitung reptanter decapoder Krebse in der Antarktis", von Markus Frederich.

* vergriffen / out of print.

** nur noch beim Autor / only from the author.