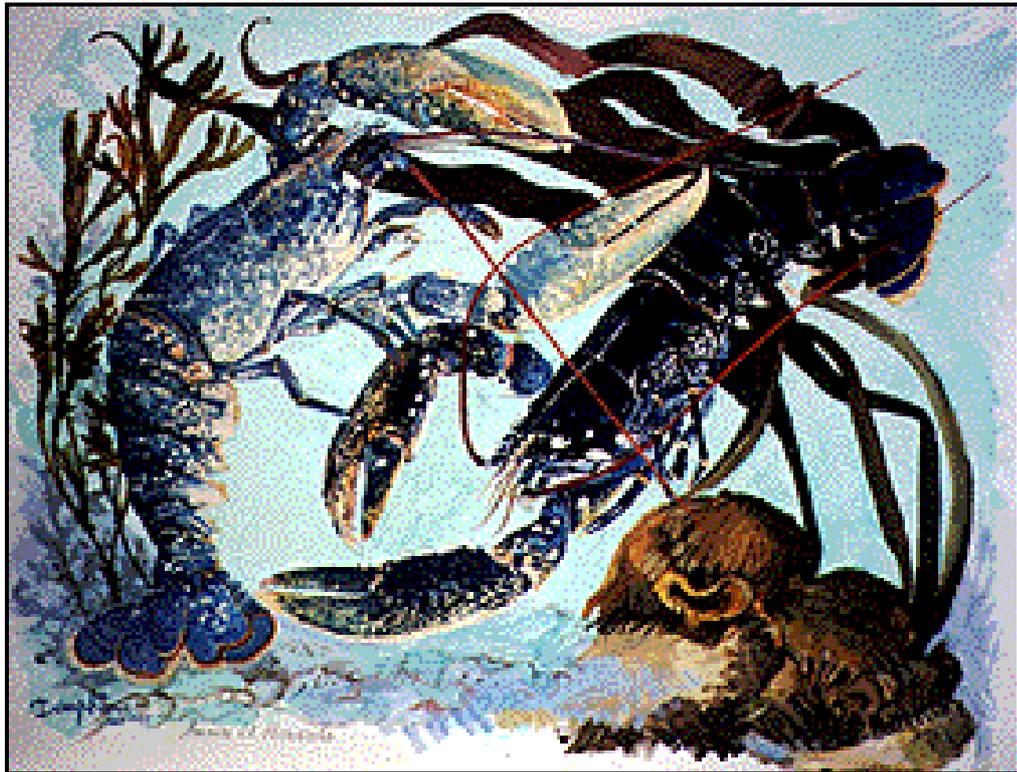


**Experimentelle Untersuchungen zum Einfluss
von Erdölkohlenwasserstoffen
auf Nahrungssuche und Aggressionsverhalten
des Europäischen Hummers *Homarus gammarus* (L.)**



Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie
der Universität Hamburg

vorgelegt von

Ismeni Walter

aus München

Hamburg 2005

Genehmigt vom
Fachbereich Biologie der
Universität Hamburg
auf Antrag von Professor Dr. F. BUCHHOLZ
Weiterer Gutachter der Dissertation:
Priv.-Doz. Dr. M. SCHMIDT
Tag der Disputation: 15. Juli 2005

Hamburg, den 01. Juli 2005



Professor Dr. Arno Frühwald
Dekan

ABKÜRZUNGEN

1-Way ANOVA	1-Weg Varianzanalyse (ANalysis Of VAriance)
1-Way RM-ANOVA	1-Weg Varianzanalyse für wiederholte Messungen
5-HT	Serotonin (5-Hydroxy-Tryptamin)
BV	Blindversuch
CL	Carapaxlänge
EKW's	Erdölkohlenwasserstoffe
GC/MS	Gaschromatographie-Massenspektroskopie-Koppelung
HPLC	High performance Liquid Chromatography
MW	Mittelwert
Stdabw	Standardabweichung
UVF	UV-Fluoreszenzspektroskopie
WSF	wasserlösliche Rohölfraction (water soluble fraction)
ZNS	Zentralnervensystem

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG	1
MORPHOLOGIE UND FUNKTION DER RELEVANTEN SENSORISCHEN UND NEURONALEN SYSTEME	7
MORPHOLOGIE UND SENSORISCHE AUSSTATTUNG DER ANTENNULEN	7
SEROTONIN- UND OCTOPAMINHALTIGE NEURONE IM ZNS VON <i>HOMARUS</i>	10
MATERIAL UND METHODEN	13
AUFZUCHT UND HÄLTERUNG DER VERSUCHSTIERE.....	13
EINSATZ UND ANALYTIK DER ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFE.....	15
Herstellung und Verabreichung der wasserlöslichen Erdölfraktion.....	15
Kontrolle der Versuchsbedingungen im laufenden Versuch.....	16
Erdölkohlenwasserstoffanalytik	17
Probennahme und Extraktion	17
Bestimmung des Gesamt-Kohlenwasserstoffgehaltes.....	19
Identifizierung und Quantifizierung von Einzelkomponenten	19
VERHALTENSEXPERIMENTE	20
Vorbereitung der Versuchstiere.....	21
Untersuchungen zur Nahrungsappetenz	22
Nahrungsappetenz während einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung	22
Nahrungsappetenz nach einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung.....	23
Untersuchungen zum Aggressionsverhalten	29
SEROTONIN UND OCTOPAMIN IM ZNS ERDÖLBELASTETER HUMMER	36
Versuchstiere und Belastungssituation.....	36
Präparation des Nervensystems und Probenaufarbeitung	36
Proteinanalytik.....	38
Aminanalytik	38

STATISTISCHE AUSWERTUNG.....	40
Nahrungsappetenzverhalten.....	40
Aggressionsverhalten	42
Serotonin- und Octopaminkonzentration im Nervensystem	43
ERGEBNISSE.....	45
ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFANALYTIK	45
Der Gesamtgehalt an Erdölkohlenwasserstoffen.....	45
Identifizierung von Einzelkomponenten in der wasserlöslichen Ölfraktion	46
Quantifizierung ausgewählter Stoffgruppen und Einzelkomponenten.....	47
Verluste von Erdölkohlenwasserstoffen im Leitungssystem.....	48
VERHALTENSUNTERSUCHUNGEN	50
Nahrungsappetenzverhalten.....	50
Die Nahrungsappetenz während einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung.....	50
Reaktion auf die angebotene Nahrung.....	51
Dauer der Latenzzeit und der aktiven Suche	52
Die Nahrungsappetenz nach einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung.....	54
Wirkung auf die Reizschwelle für chemische Nahrungsreize	54
Wirkung auf die Motivation zur aktiven Nahrungssuche.....	65
Aggressionsverhalten	72
Paare ohne Interaktionen	72
Kampf um die Dominanzstellung.....	74
Stabilität der Dominanzbeziehung	76
Kampfdauer bis zum Etablieren der Dominanzbeziehung	78
Aggressionsstufen.....	80
Dauer der Bouts	82
Angriff und Rückzug durch spätere Gewinner und Verlierer	84
SEROTONIN UND OCTOPAMIN IM ZNS ERDÖLBELASTETER HUMMER	86
Der Proteingehalt des Nervensystems	86
Die Konzentration von Serotonin und Octopamin in verschiedenen Teilen des ZNS ...	88

DISKUSSION	91
DIE EINGESETZTEN ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFE.....	91
Die Gesamtkonzentration der eingesetzten Erdölkohlenwasserstoffe.....	91
Die Konzentrationen der einzelnen Stoffgruppen	93
EINFLÜSSE VON ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFEN AUF DAS VERHALTEN	
JUVENILER HUMMER.....	95
Das Nahrungsappetenzverhalten von <i>Homarus gammarus</i>	95
Auswirkungen von Erdölkohlenwasserstoffen auf das Nahrungssuchverhalten.....	97
Veränderungen im Nahrungsappetenzverhalten	
im Verlauf einer EKW-Belastung	98
Die Wirkung einer EKW-Belastung auf chemosensorische Empfindlichkeit	
und Motivation zur Nahrungssuche.....	101
Die Reizschwelle zur Auslösung erhöhter Flickingraten	102
Chemosensorische Wahrnehmung und Motivation zur Nahrungssuche	
bei unbelasteten <i>Homarus gammarus</i>	102
Chemosensorische Wahrnehmung und Motivation zur Nahrungssuche	
bei erdölkohlenwasserstoffbelasteten <i>Homarus gammarus</i>	104
Chemosensorische Wahrnehmung und Motivation zur Nahrungssuche	
nach Ablation der Sensillen der lateralen Antennulenflagellen	108
Das Aggressionsverhalten von <i>Homarus gammarus</i>	111
Der Einfluss von Erdölkohlenwasserstoffen auf das Aggressionsverhalten	113
Die Wirksamkeit chemischer Signale im Aggressionsverhalten.....	114
Der Aggressionsstatus	116
Die Stabilität der Dominanzhierarchien und die Aggressionsbereitschaft	
bei wiederholten Begegnungen mit bekannten Gegnern.....	118
Die Auswirkung einer Asymmetrie zwischen den Gegnern	120
Veränderung der Chemorezeption und des Motivationsstatus als	
mögliche Ursachen: Vergleich mit den Ablationstieren.....	122

DER EINFLUSS VON ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFEN AUF DIE KONZENTRA- TION VON SEROTONIN UND OCTOPAMIN IM ZNS VON HUMMERN.....	128
Die Funktion von Serotonin und Octopamin im Aggressionsverhalten von Hummern	128
Die Rolle von Serotonin und Octopamin bei der motorischen Steuerung dominanter und subdominanter Verhaltenselemente	129
Die Rolle von Serotonin bei der Motivation zu aggressivem Verhalten.....	131
Serotonin und Octopamin im Nervensystem EKW-belasteter Hummer.....	132
ÖKOLOGISCHE BEDEUTUNG DER ERGEBNISSE.....	136
AUSBLICK	143
ZUSAMMENFASSUNG	147
LITERATURVERZEICHNIS	151
ANHANG	I-X

EINLEITUNG

Die Belastung durch anthropogene Schadstoffe ist trotz zahlreicher internationaler Abkommen wie der London Convention, dem MARPOL-Abkommen und der United Nations Convention on the Law of the Sea nach wie vor der „umfassendste und gefährlichste menschliche Eingriff in die marine Umwelt“ (Patin, 1999). Besonders gefährlich ist sie auch deshalb, weil sich Verschmutzungen in den Ozeanen von der Quelle aus großflächig ausbreiten und spürbare Folgen häufig erst mit einer gewissen Zeitverzögerung auftreten. Dies gilt insbesondere für mäßig konzentrierte, dafür aber chronische Belastungen, wie sie z.B. durch den Eintrag über die Flüsse auftreten, durch Rohstoffgewinnung im Meer oder durch den Schiffsverkehr entlang der internationalen Wasserstraßen. In den seltensten Fällen, meist nur bei akuten Stör- oder Unfällen, kommt es zu einer unmittelbar tödlichen Wirkung für die betroffenen Meeresorganismen. Das Gros der Effekte der Schadstoffbelastung spielt sich im subletalen Bereich ab und wirkt sowohl auf einzelne Individuen als auch auf der Populationsebene. Solche Effekte sind weniger augenfällig und oft schwieriger mit ihrer Ursache zu verknüpfen als eine letale Wirkung (vergl. UN Environment Program 1999).

Insbesondere gilt dies für die nach wie vor sehr hohe Belastung des marinen Lebensraums mit Erdölinhaltstoffen. Große öffentliche Aufmerksamkeit erregen – zu Recht – immer wieder Tankerkatastrophen, wie die der Exxon Valdez 1989 vor der Küste Alaskas oder zuletzt die Havarie der Sea Empress 2002 vor Galicien. Hier wird die tödliche Wirkung großer Ölmengen durch verölte Seevögel oder verendete Seeotter eindringlich sichtbar. Doch von den 1,3 Millionen Tonnen Erdölkohlenwasserstoffen, die jährlich in die Weltmeere gelangen, stammen durchschnittlich „nur“ 100 000 Tonnen aus Tankerunfällen. Der überwiegende Teil der anthropogenen Erdölbelastung ist chronischer Natur, vor allem aus dem Schiffsbetrieb und dem Eintrag über die Flüsse (National Research Council, 2003, p. 28).

Subletale Wirkungen von Erdölinhaltstoffen sind sowohl in Laborstudien als auch im Freiland bereits intensiv untersucht worden. Freilandstudien befassten sich hierbei meist mit den Langzeitfolgen von Ölundfällen oder chronischen Einträgen für einzelne Populationen und für die Artengemeinschaft der betroffenen Gebiete (z.B. Peterson et al., 2003, Levings et al., 1994, Struck et al., 1993, Dicks & Hartley, 1982, Sharp & Appan, 1982). In den Laborstudien wurden die akute Toxizität und Bioakkumulation untersucht und subletale Effekte auf den Stoffwechsel, die Reproduktionsraten und auch das Verhalten verschiedener mariner

Vertebraten und Invertebraten nachgewiesen (zusammengefasst z.B. in National Research Council, 1985 p. 372 f. u. 385 f.; Eisler, 1979; Anderson, 1979, 1977 und 1975, Malins, 1977). Jedoch wurden diese Versuche meist mit Ölkonzentrationen im ein- bis dreistelligen mg l^{-1} – Bereich durchgeführt, bei denen teilweise auch schon akut toxische Effekte auftreten können und die 3 bis 5 Zehnerpotenzen über den Konzentrationen bei einer chronischen Belastung liegen (National Research Council, 2003, p. 126, Neff & Anderson, 1981, p. 146). Ziel dieser Arbeit war es daher, an einem Modellorganismus Wirkungen aufzuzeigen, die geringe Konzentrationen an Erdölinhaltstoffen auf marine Lebewesen haben können – lange bevor eine sichtbare organische Schädigung auftritt. Um einer realistischen und umweltrelevanten Belastungssituation möglichst nahe zu kommen, wurden hier nur die wasserlöslichen Bestandteile des Erdöls eingesetzt, und in nur geringen Konzentrationen von wenigen $\mu\text{g l}^{-1}$.

Als ökologisch und ökonomisch bedeutender Modellorganismus diente der Europäische Hummer *Homarus gammarus*. Er war aus zwei Gründen prädestiniert: Zum einen sind Hummer in Europa und Nordamerika die kommerziell wichtigsten Crustaceen, und sind z. T. erheblichem Fischereidruck ausgesetzt. So wurden 1997 in Großbritannien, Skandinavien und im Mittelmeerraum rund 2700 Tonnen angelandet, in den USA und Kanada knapp 80 000 Tonnen. Zum anderen sind gleichzeitig viele europäische Hummerpopulationen seit den 1960er Jahren stark eingebrochen, z.B. in Norwegen von einem Jahresfang von 787 t 1960 auf nur 28 t 1988 und auf Helgoland von ca. 45 t in den 1930ern auf zur Zeit wenige hundert Tiere. Trotz einer strengen Regulierung der Fischerei, und seit 5 bis 10 Jahren auch intensiven Besatzprogrammen z.B. in Norwegen, England und auch in Helgoland (Burton, 2001, Knudsen & Tveite, 1999, Bannister & Addison, 1996, Van der Meeren & Uglem 1995, Mehrrens, pers. Mitteilung) erholen sich die Bestände nur langsam. Vor allem in der Nordsee könnte die andauernde Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen hierfür mit verantwortlich sein. Durch die ausgedehnten Erdölfördergebiete in der zentralen Nordsee und vor Norwegen, den dichten Schiffsverkehr und den Eintrag über die Vorfluter Elbe und Rhein ist hier die Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen zehnfach höher als im offenen Atlantik (BLMP 2000 und 2002).

Es gibt bereits Hinweise, dass Hummer durch Erdölkohlenwasserstoffe geschädigt werden können: Bisherige Untersuchungen haben sich vor allem auf den Amerikanischen Hummer konzentriert, sie haben u. a. bei Larven einen erhöhten Energieverbrauch, reduziertes

Wachstum und verzögerte Metamorphose (Wells & Sprague, 1976, Capuzzo et al., 1984) und bei adulten Tieren z.B. gesenkte Lipidkonzentrationen in der Hämolymphe und eine braune Verfärbung der Kiemen (Payne et al., 1983) festgestellt. Daneben wurden Änderungen in lebensnotwendigen Verhaltensweisen beobachtet, wie eine Beeinträchtigung von Nahrungssuche und Fressverhalten (Atema & Stein, 1974, Atema et al., 1982), und gesteigertes Aggressionsverhalten (Laurenson & Wishart, 1996). Allerdings wurden auch in diesen Untersuchungen relative hohe Konzentrationen im mg l^{-1} – Bereich verwendet, bei denen sich für die Tiere teilweise bereits deutlich toxische Wirkungen zeigten. Es stellt sich daher die Frage, ob auch eine geringer konzentrierte Erdölbelastung im Bereich realistisch auftretender Freilandwerte für Hummer schädlich sein kann.

Hummer sind in ihrem Verhalten vielfach auf chemische Signale angewiesen, u. a. bei der Nahrungssuche (Hirtle & Mann, 1978, Derby & Atema, 1981a), wie die meisten übrigen marinen Tiere auch. Sie haben aber auch eine ausgeprägte intraspezifische chemische Kommunikation, die z.B. bei der Partnerwahl und beim Aggressionsverhalten eine zentrale Rolle spielt (Cowan, 1991, Karavanich & Atema, 1998a, Bushmann & Atema, 2000) Beide Verhaltenskomplexe sind bei Hummern im Vergleich zu anderen Crustaceen und auch zu den meisten anderen marinen Invertebraten und Fischen sehr komplex und ritualisiert. Es ist also möglich, dass Hummer empfindlicher auf Störungen ihrer Chemorezeption reagieren als die meisten übrigen marinen Crustaceen und Fische.

Ziel dieser Arbeit war es deshalb zu untersuchen, ob geringe Mengen an Erdölkohlenwasserstoffen chemosensorisch gesteuertes Verhalten von juvenilen Hummern – insbesondere die Nahrungssuche und das Aggressionsverhalten – verändern und damit ihre Überlebenschancen beeinträchtigen können. Das Verhalten belasteter und unbelasteter Tiere wurde experimentell qualitativ und quantitativ untersucht. Darüber hinaus wurden Hummer in die Untersuchungen mit einbezogen, bei denen die seitlichen Antennulenflagellen entfernt worden waren. Dort liegen olfaktorische und nicht olfaktorische chemosensorische Rezeptoren, die die Wahrnehmung chemischer Reize über größere Distanzen übernehmen und deren Informationen die Tiere nutzen, um ihre chemische Umwelt zu analysieren und ihr Verhalten entsprechend flexibel daran anzupassen (Laverack, 1963, Shelton & Laverack, 1970, Ache & Derby, 1985, Schmidt 1996, Derby, 2000, Derby et al., 2001). Es war also auf diese Weise möglich, die Wirkung der Erdölkohlenwasserstoffe mit Verhaltenseffekten zu vergleichen, die bei einer erheblichen Einschränkung der Chemorezeption auftraten. Einen Überblick darüber, welche

sensorischen Eingänge durch die Ablation der lateralen Antennulenflagellen ausgeschaltet wurden, gibt der Abschnitt „Morphologie und Funktion der für die Experimente relevanten sensorischen und neuronalen Systeme“ (S. 7f)

Das chemotaktische Verhalten bei der Nahrungssuche ist sowohl in Bezug auf die einzelnen Verhaltenskomponenten als auch auf die beteiligten Chemorezeptoren gut untersucht (z.B. McLeese, 1973, Reeder & Ache, 1980, Derby & Atema, 1981a, Devine & Atema, 1982, Zimmer-Faust, 1989, Moore et al., 1991, Lee & Meyers, 1997, Schmidt, 1996, Dunham et al., 1997, Derby et al., 2001) - unter Erdöleinfluss auftretende Verhaltensänderungen sind also vor diesem Hintergrund interpretierbar.

Das Aggressionsverhalten ist v. a. am nahe verwandten Amerikanischen Hummer untersucht worden. Vermutlich sind im Freiland Kämpfe mit tödlichem Ausgang selten, aber aggressive Auseinandersetzungen sind für die Tiere immer mit Energieaufwand und einem Verletzungsrisiko verbunden, und bei erwachsenen männlichen Tieren ist ihr Ausgang entscheidend für den Reproduktionserfolg (Karnofski & Price 1989a, Cowan & Atema 1990). Chemische Kommunikation spielt bei den Kämpfen eine zentrale Rolle (Breithaupt et al., 1999, Breithaupt & Atema, 2000.). Es sollte deshalb untersucht werden, ob Erdölkohlenwasserstoffe auf dieser Ebene eingreifen und so ein biologisch sinnvolles Funktionieren des Aggressionsverhaltens verhindern. Die einzelnen Verhaltenselemente und stark ritualisierten „Kampfgeln“ wurden z.B. von Atema & Cobb (1980) und Huber & Kravitz (1995) eingehend analysiert, ihre Analysen bildeten die Grundlage für die Auswertung der vorliegenden Verhaltensversuche.

Eine mögliche verhaltensändernde Wirkung von Erdölkohlenwasserstoffen muss jedoch nicht (nur) auf die Ebene der Chemorezeption beschränkt sein. Solche Effekte könnten auch durch Veränderungen im Zentralnervensystem verursacht werden, da eine Reihe von Erdölinhaltstoffen eine neurotoxische Wirkung zeigen (Krebs & Burns, 1977, EPA working group, 1982; Hawkes & Stehr, 1982). Als relevante Größe für mögliche verhaltensrelevante Veränderungen auf zentralnervöser Ebene wurden die biogenen Amine Serotonin und Octopamin im Zentralnervensystem belasteter und unbelasteter Hummer untersucht. Beide Amine wirken in den Hummern nicht nur als Neurotransmitter, sondern auch als Neuromodulatoren und Neurohormone (Kravitz et al. 1985 und Kravitz 1988), und als solche kommt ihnen eine Schlüsselrolle im Aggressionsverhalten zu: Serotonin hat eine wichtige

Funktion in der neuronalen Entstehung von aggressiven, dominanten Verhaltensweisen, Octopamin bei defensiven, subdominanten Verhaltensweisen (Beltz & Kravitz, 1986, Huber et al. 1997 a und b). Dabei spielen weniger die absoluten Konzentrationen der beiden Amine eine Rolle, sondern viel mehr ihr Konzentrationsverhältnis untereinander (Kravitz 2000). Um Rückschlüsse ziehen zu können, ob eine Erdölbelastung bei den Hummern den Aggressionsstatus oder die Motivation zum Kampf auf zentralnervöser Ebene verändern kann, wurden Serotonin und Octopamin und ihr Konzentrationsverhältnis in ausgesuchten Teilen des Zentralnervensystems gemessen. Einen Überblick über diese ZNS-Abschnitte und über das System serotonin- und octopaminhaltiger Nervenzellen im Zentralnervensystem der Hummer gibt der Abschnitt „Morphologie der für die Experimente relevanten sensorischen und neuronalen Systeme“ (S. 7)

Insgesamt sollten die Ergebnisse dieser Arbeit damit eine Basis liefern auf der abgeschätzt werden kann, inwieweit vor allem juvenile Hummer durch eine niedrig konzentrierte Erdölbelastung in ihrer Reaktion auf chemische Signale und in ihrem Verhalten beeinträchtigt werden und welchen Nachteil das für sie in der Konkurrenz mit anderen Arten in ihrem Habitat bedeuten könnte.

MORPHOLOGIE UND FUNKTION DER RELEVANTEN SENSORISCHEN UND NEURONALEN SYSTEME

Ein Einfluss von Erdölinhaltstoffen auf chemosensorisch gesteuerte Verhaltensweisen beim Hummer ist prinzipiell auf zwei Ebenen denkbar – auf der chemosensorischen und auf der zentralnervösen Seite. In den vorliegenden Experimenten wurden deshalb beide Aspekte berücksichtigt. Zum einen wurden in den Verhaltensversuchen in einer Vergleichsgruppe die lateralen Antennulenflagellen ausgeschaltet und damit u. a. wesentliche chemosensorische Eingänge eliminiert. Zum anderen wurden die Serotonin- und Octopaminkonzentrationen im ZNS belasteter und unbelasteter Tiere verglichen. Hierfür wurden ZNS-Abschnitte gewählt, in denen die serotonergen bzw. octopaminergen Nervenzellen liegen, die bei der Modulation des Aggressionsverhaltens eine zentrale Rolle spielen. Im Folgenden werden diese beiden Systeme näher vorgestellt.

MORPHOLOGIE UND SENSORISCHE AUSSTATTUNG DER ANTENNULEN

Chemorezeptive Sinneshaare treten bei Dekapoden auf der gesamten Körperoberfläche auf. In besonders hoher Dichte befinden sie sich jedoch an den Körperanhängen, insbesondere den Antennulen, den Antennen, den Endgliedern der Schreitbeine und den Mundwerkzeugen. (z.B. Derby, 1982). An den Schreitbeinen und Mundwerkzeugen arbeiten die Chemorezeptoren in erster Linie auf kurze Distanz oder als Kontaktrezeptoren (Moore et al, 1991). Die Antennulen dagegen sind die wichtigsten chemorezeptiven Organe für die Wahrnehmung und das Auffinden weiter entfernter Duftquellen. An ihrem distalen Ende gliedern sich die Antennulen in einen medianen und einen lateralen Ast (Flagellum) auf (Abb. 1).



Abb. 1 Antennulen (1. Antennen) und Antennen (2. Antennen) eines *Homarus gammarus*. Die Antennulen bestehen aus je einem medianen und einem lateralen Flagellum.

Für chemosensorisch gesteuerte Verhaltensleistungen, die durch chemische Reize ausgelöst werden, ist vor allem der laterale Ast von Bedeutung. So verschlechtert sich z.B. durch Ausschalten des lateralen Flagellums bei *Homarus americanus*, *Panulirus argus* und *Procambarus clarkii* die Fähigkeit, Nahrung in größerer Entfernung wahrzunehmen und zu finden (Devine & Atema, 1982, Giri & Dunham, 1999). *H. americanus* und *Callinectes sapidus* nehmen zudem über ihre lateralen Antennulenäste auch chemische Signale zur intraspezifischen Kommunikation wahr: Signale, die für die individuelle Erkennung von Artgenossen und im Aggressionsverhalten bzw. im Paarungsverhalten eine zentrale Rolle spielen (Karavanich & Atema, 1998A und B, Gleeson, 1982).

Die lateralen Antennulenflagellen tragen drei verschiedene Gruppen von Sinneshaaren (Sensillen):

- olfaktorische Sensillen (Aesthetasken)
- nicht olfaktorische chemosensorische Sensillen (alle übrigen Chemosensoren)
- rein mechanosensorische Sensillen

Die Aesthetasken sind ausschließlich auf den lateralen Antennulenästen lokalisiert und sind als einzige Sensillen rein chemorezeptiv. Die nicht olfaktorischen chemosensorischen

Sensillen sind bimodal: Sie haben neben ihren chemosensorischen auch immer wenige (1-3) mechanosensorische Rezeptorzellen (Schmidt, 1996). Nicht olfaktorische chemosensorische Sensillen befinden sich auch auf den medianen Antennulenästen (und auf der restlichen Körperoberfläche), ebenso rein mechanosensitive Sinneshaare.

Auf den lateralen Antennulenästen machen die 1000 oder mehr Aesthetasken die Hauptmasse der Sinneshaare aus (Guenther & Atema, 1998). Sie stehen ventral in den oberen beiden Dritteln des Flagellums in dichten Reihen rechtwinklig zur seiner Längsachse, etwa so wie bei einer Zahnbürste. Seitlich und dorsal davon findet man insgesamt noch sechs weitere Sensillentypen, deren genaue Modalitäten bis auf einen mechansosensorischen Anteil noch unklar sind (Guenther & Atema 1998). Abb. 2 zeigt eine rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines lateralen Antennulenflagellums im Bereich der dichten Aesthetaskenreihen.

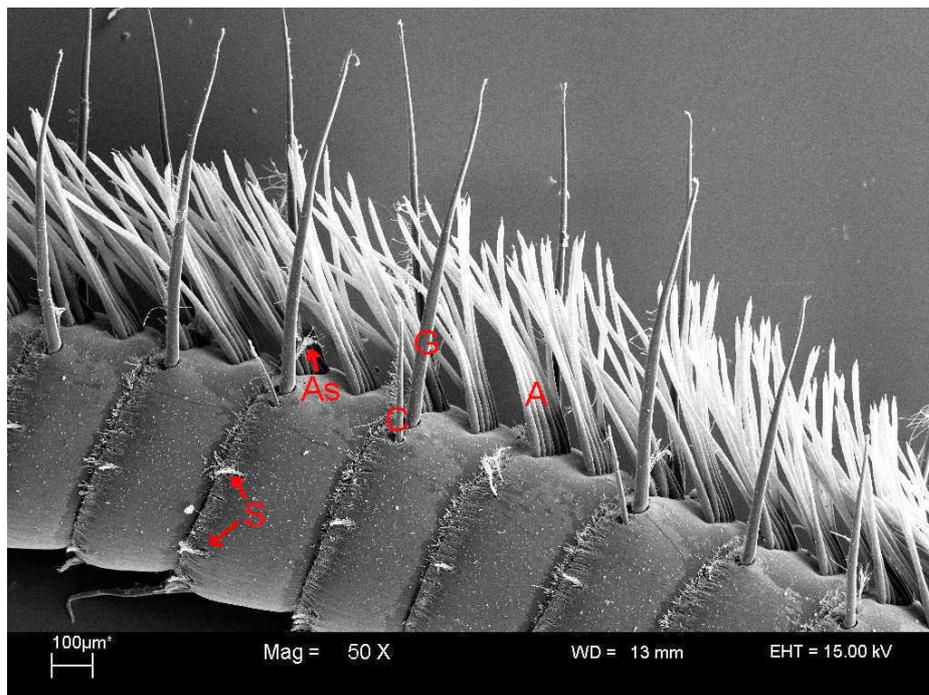


Abb. 2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines lateralen Antennulenflagellums von *Homarus gammarus* (Hans-Jürgen Ensikat, Universität Bonn) (50 000-fache Vergrößerung, ventrale Seite nach oben, distales Ende nach links); Identifizierung der Sensillentypen nach Guenther & Atema (1998): Aesthetaskenreihen (A), Wächtersensille (guard hair) (G), Begleitsensille (companion hair) (C), Asymmetrische Sensille (asymmetric hair) (As), Gezähnte Sensille (serrulate hair) (S); zwei weitere Sensillentypen (sog. Gefiederte und Gezähnte Sensillen mit Sockel (plumose hair, cupped serrulate hair) liegen auf der Dorsalseite des Flagellums bzw. auf der kameraabgewandten Seite und sind nicht abgebildet

Die sensorischen Informationen aus den Aesthetasken laufen auf anderen neuronalen Bahnen ins Zentralnervensystem (ZNS) als die der nicht olfaktorischen chemosensorischen Sensillen und werden dort in anderen Regionen und in komplexerer Weise verarbeitet (Schmidt, 1996).

Man vermutet deshalb, dass die Aesthetasken maßgeblich sind für komplexe Verhaltensleistungen wie Initiierung der Nahrungssuche, räumliche Orientierung an Duftfahnen, intraspezifische Kommunikation und assoziatives Lernen chemischer Reize (Reeder & Ache, 1980, Devine & Atema, 1982, Gleeson, 1982, Schmidt, 1996). Die nicht olfaktorischen chemosensorischen Sensillen vermitteln dagegen u. a. lokale, chemosensorische Reflexe (Schmidt 1996). Neuere Studien an *Panulirus argus* weisen jedoch darauf hin, dass die Wahrnehmung entfernter Nahrungsquellen nicht ausschließlich über die Aesthetasken geschieht, sondern dass auch die nicht olfaktorischen chemosensorischen Sensillen dabei eine wichtige Funktion übernehmen (Steullet et al. 2001). Bei selektivem Ausschalten der Aesthetasken gewährleisteten die nicht olfaktorischen chemosensorischen Sensillen sogar unveränderten Erfolg bei der Nahrungssuche (Horner et al., 2004).

In den vorliegenden Experimenten wurden bei der Ablation lediglich die lateralen Antennulenflagellen entfernt. Die medianen Flagellen blieben intakt, und mit ihnen dort befindliche, nicht olfaktorische Chemorezeptoren. Damit hatten die Hummer im Ablationsexperiment ihre Fähigkeit zur Wahrnehmung von Nahrungsreizen aus größerer Entfernung vermutlich nicht völlig verloren. Allerdings war mit der Ablation die Zahl der chemosensorischen Sensillen, die dazu in der Lage sind (Aesthetasken + zahlreiche nicht olfaktorische Chemorezeptoren), stark dezimiert. Darüber hinaus kann man davon ausgehen, dass die Tiere mit dem Verlust der Aesthetasken chemische Signale zur intraspezifischen Kommunikation nicht mehr wahrnehmen konnten (s. o.).

SEROTONIN- UND OCTOPAMINHALTIGE NEURONE IM ZENTRALNERVENSYSTEM VON *HOMARUS*

Das Zentralnervensystem von Hummern enthält etwa 100 Nervenzellen, in denen Serotonin-Antikörper binden und die damit als serotoninhaltig gelten (Beltz & Kravitz, 1983). Die Mehrzahl dieser serotonergen Zellen sind Interneurone, die bei Steuerung des Aggressionsverhaltens vermutlich keine direkte Funktion übernehmen. Eine Schlüsselrolle bei der Steuerung des Aggressionsverhaltens nimmt man jedoch für die neurosekretorischen Zellen an, die Serotonin ins ZNS (als Neuromodulator) und in das Kreislaufsystem der Tiere (als Neurohormon) freisetzen (s. Diskussion, S. 129f). Es sind dies vier große Neurone (Abb.3A), je ein Zellpaar im 5. Thorakalganglion (T5) und 1. Abdominalganglion (A1). Diese

Zellen bilden in ihren Ganglien ausgedehnte Verzweigungen im Neuropil. Sie setzen jedoch auch in den anderen Thorakalganglien und im Subösophagialganglion Serotonin frei: Über einen langen Fortsatz, der in den Thorakalganglien 1 - 4 und in den beiden unteren Segmenten des Subösophagialganglion feine Verzweigungen ausbildet und daraus Serotonin ins umliegende Nervengewebe entlässt (Kravitz, 2000). Gleichzeitig zieht aus dem Fortsatz in diesen Ganglien ein Ast in die 2. Thorakalwurzeln bis zum Pericardialorgan, einem Neurohämälorgan, aus dem Substanzen aus dem Nervensystem in die Hämolymphe abgegeben werden. Das Serotonin wird dort an verschiedenen neurosekretorischen Nervenendigungen in die Hämolymphe freigesetzt (Beltz & Kravitz, 1983, Livingston et al, 1981).

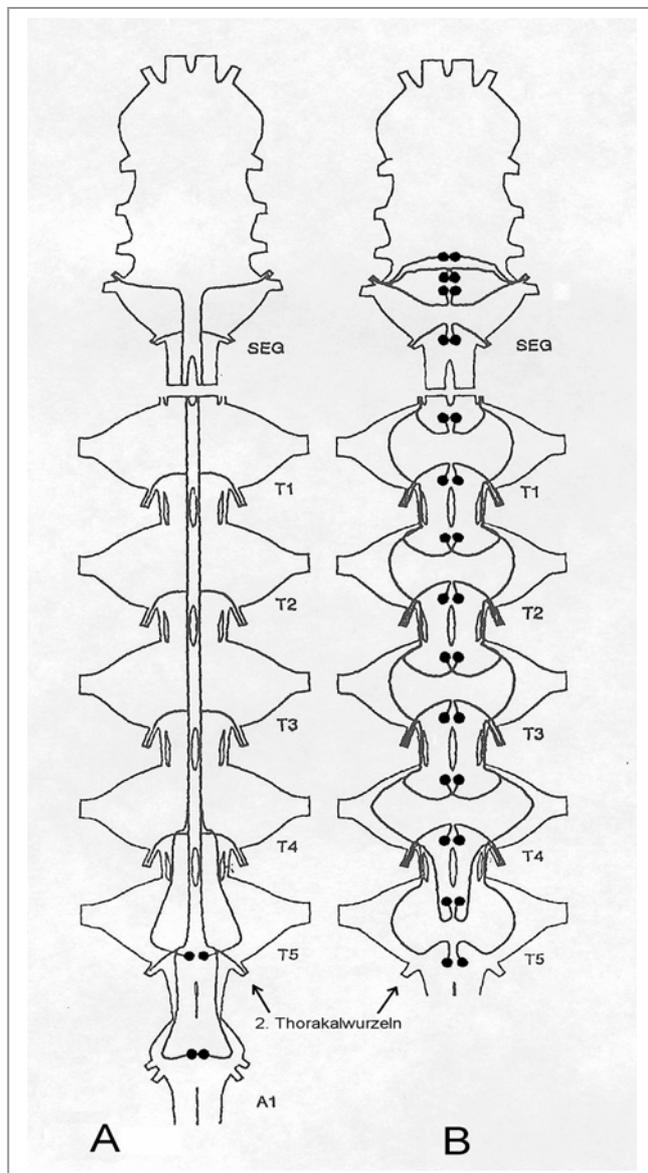


Abb. 3 Die neurosekretorischen Systeme ZNS des Hummers (nach Schneider et al, 1993) A: für Serotonin, B: für Octopamin

Octopamin ist im ZNS von Hummern in etwa 86 Zellen enthalten (Schneider et al., 1993): Von diesen Zellen sind 28 neurosekretorisch: je zwei Paar liegen in jedem Thorakalganglion (T1 – T5) und vier Paar im Subösophagialganglion (Abb3B). Auch für sie wird eine Rolle bei der Steuerung aggressiver Verhaltensweisen diskutiert (s. Diskussion S. 129f). Die neurosekretorischen Zellen in den Thorakalganglien schicken Fortsätze in ihre eigenen zweiten Thorakalwurzeln bzw. zu denen des nächst höheren Ganglion. Von dort ziehen die Fortsätze weiter bis zum Pericardialorgan (Schneider et al., 1993) und das Octopamin wird dort ebenfalls in die Hämolymphe abgegeben (Livingston et al., 1981).

Entsprechend der oben geschilderten Neuroanatomie wurden im vorliegenden Experiment der Serotonin- und Octopamingehalt in den Thorakalganglien und im ersten Abdominalganglion gemessen, da sich dort die überwiegende Mehrzahl der octopaminergen und alle serotonergen neurosekretorischen Neurone und ihre amingefüllten Verzweigungen in den Neuropilen befinden.

MATERIAL UND METHODEN

AUFZUCHT UND HÄLTERUNG DER VERSUCHSTIERE

Die in den vorliegenden Versuchen eingesetzten Hummer stammten aus der Hummerzucht der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland im Alfred Wegener Institut für Polar- und Meeresforschung. Zur Gewinnung der Versuchstiere wurden eiertragende Weibchen aus dem Sublithoral des Helgoländer Felssockels in der Zuchtanlage bis zum Schlupf der Larven bei ambienten Temperaturen in Durchflussbecken gehältert. Die frisch geschlüpften Larven wurden in sog. Planktonkreisel (nach Hughes et al., 1974) eingesetzt. Dort blieben sie bis zur Häutung zum ersten Juvenilstadium (Stadium IV) in einer Besatzdichte von ca. 30 Larven pro Liter. Ihre Entwicklung bis zum ersten Juvenilstadium dauerte bei ambienten Temperaturen zwischen drei und vier Wochen. Während dieser Zeit wurden die Larven täglich mit den Naupliuslarven des Salinenkrebsses (*Artemia salina*) und Plankton aus dem Freiland, gefischt mit Planktonnetzen von 75 µm Maschenweite, gefüttert. Die Planktonkreisel wurden alle zwei bis drei Tage von Futterresten und Detritus gereinigt.

Nach der Häutung zum ersten Juvenilstadium wurden die Hummer einzeln aufgezogen, da bereits juvenile Hummer höchst aggressiv und kannibalistisch auf Artgenossen reagieren (Harms et. al., 1995). Hierfür wurden die Junghumme in Siebkäfige (54 x 33 x 9 cm) mit jeweils 32 Einzelkompartimenten mit einer Grundfläche von 50 cm² umgesetzt und dort in fließendem Seewasser gehältert. Der Boden der Einzelkompartimente bestand aus Gaze mit einer Maschenweite von 300 µm, der Wasserstand betrug 8 cm. Jeder junge Hummer erhielt ein undurchsichtiges PVC-Rohr (Länge 27 mm, Durchmesser 16,7 mm) als Unterschlupf und wurde zunächst täglich ad libitum mit Artemiennauplien gefüttert. Nach drei Monaten bekamen die Tiere alle zwei Tage wechselweise tiefgefrorene kleine Miesmuscheln (*Mytilus edulis*) oder Nordseegarnelen (*Crangon sp.*).

Nach einem Jahr, im Juvenilstadium X bis XII, hatten die Jungtiere eine Carapaxlänge von ca. 20 mm und eine Gesamtlänge von etwa 5 cm erreicht und wurden in Siebkäfige mit größeren Einzelkompartimenten (19 cm x 9,5 cm) umgesetzt. Im Alter von zwei Jahren, mit einer Gesamtlänge von ca. 8 cm und einer Carapaxlänge ca. 32 mm erhielten die Hummer Kompartimente von 19 x 19 cm mit PVC-Rohren von 92 mm Länge und einem Durchmesser von 34 mm als Wohnröhre. Ansonsten blieben die Hälterungsbedingungen unverändert.

Dreijährige Hummer (Gesamtlänge ca. 12 cm, Carapaxlänge ca. 48 mm) wurden in 22 1-Aquarien umgesetzt, mit einer PVC-Wohnröhre von 180 mm Länge und 67 mm Durchmesser ausgestattet und weiterhin im Durchfluss gehalten. Ab einem Alter von vier Jahren, einer Gesamtlänge von ca. 25 cm und einer Carapaxlänge ca. 95 mm erhielt jeder Hummer ein Becken von 60 x 80 cm Grundfläche und saß bei einem Wasserstand von 15 cm im Durchfluss. Als Unterschlupf erhielten die Tiere eine aus vier Ziegelsteinen gebaute Wohnhöhle.

Ab dem ersten Jahr wurden die juvenilen Hummer je nach Jahreszeit und Nahrungsbedarf alle zwei Tage oder einmal wöchentlich ad libitum gefüttert. Nach Verfügbarkeit wurden Garnelen (*Crangon sp.*), Schwimmkrabben (*Liocarcinus sp.*), Miesmuscheln (*Mytilus edulis*), Schlangensterne (*Ophiura sp.*) und Fisch gegeben.

In der Züchtungshalle der Biologischen Anstalt Helgoland wurden die Hummer bei ambienten Temperaturen, ambientem Salzgehalt und im natürlich herrschenden Tag-Nacht-Rhythmus gehalten. Der Jahresgang der Temperatur und der Salinität ist in Abb. 4 bzw. 5 dargestellt. Falls die Wassertemperatur im Sommer 18 °C über- oder im Winter 4 °C unterschritt, wurde das Wasser mit einem Wärmetauscher (Deutsche Carbone AG, Frankfurt a. M. Typ PM 8/8) abgekühlt bzw. aufgewärmt. Zu den Verhaltensversuchen wurden die Tiere in temperaturkonstante Räume mit definierter Wassertemperatur und definiertem Tag-Nacht-Rhythmus überführt (s. u.).

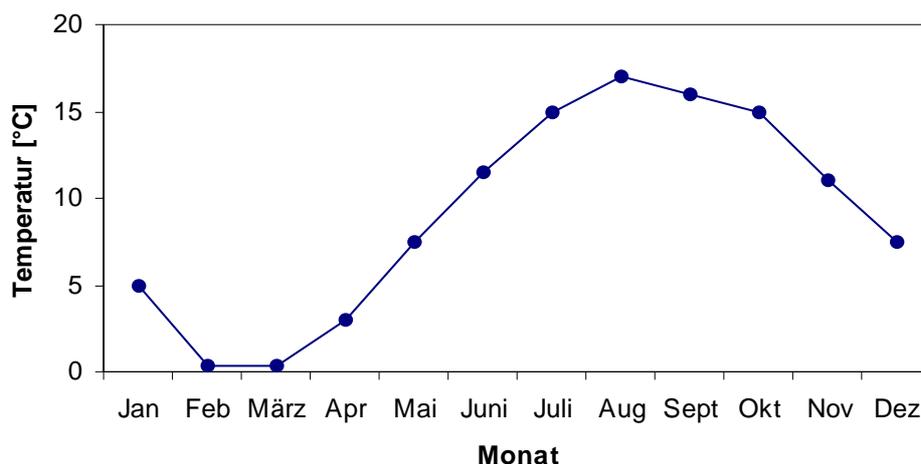


Abb. 4 Jahresgang der mittleren Temperatur 1996 an der Helgoland Reede (Daten: P. Mangelsdorf, Abteilung Biologische Ozeanographie, Biologische Anstalt Helgoland)

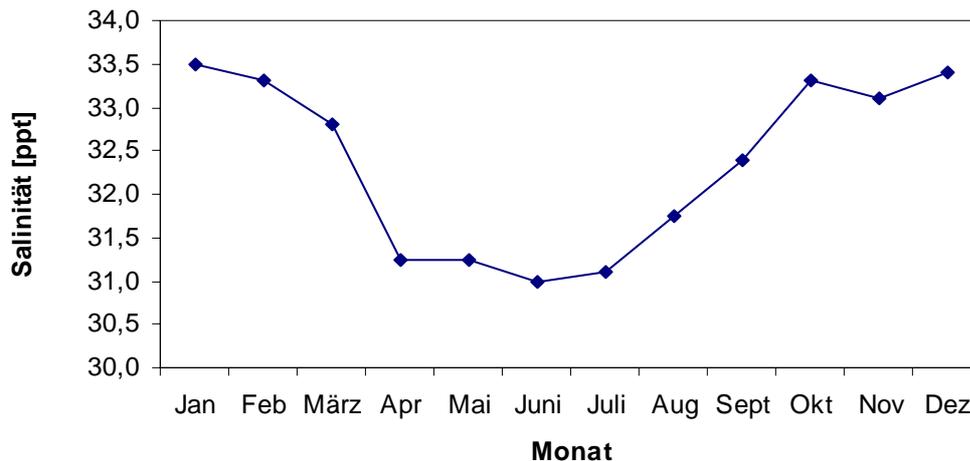


Abb. 5 Jahresgang der mittleren Salinität 1996 an der Helgoland Reede (Daten: P. Mangelsdorf, Abteilung Biologische Ozeanographie, Biologische Anstalt Helgoland)

EINSATZ UND ANALYTIK DER ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFE

Bei der Herstellung und Analyse der WSF wurden ausschließlich Glasgeräte eingesetzt, die vor der Verwendung je zweimal mit Aceton und Hexan gespült worden waren.

Herstellung und Verabreichung der wasserlöslichen Erdölfraction

Als Stammlösung für die Ölbelastungsexperimente wurde täglich eine 1%ige wasserlösliche Ölfraction (WSF) von ungetopptem Ekofisk Rohöl in filtriertem Seewasser (Nitrocellulosefilter NC 20, Schleicher & Schuell, Dassel, Porenweite 0,2 μm ; Glasfibrer-Vorfilter Sartorius, Göttingen) hergestellt. Das Protokoll zur Herstellung wurde modifiziert nach Østergaard und Jensen (1983) und Lulwa et al (1995): 25 ml Rohöl wurden auf 2,5 l Seewasser in 2,8 l-Braunglasflaschen pipettiert, in die ein gläsernes U-Rohr bis knapp über den Flaschenboden eingebracht war. Die Flaschen wurden mit Parafilm luftdicht versiegelt und der Ansatz auf einem Magnetrührer bei 80 UpM gerührt (Typ Ika-Kombimag Reo, Janke und Kunkel, Staufen) gerührt. Diese Rührgeschwindigkeit war ausreichend langsam, um die Bildung einer Emulsion zu verhindern. Nach 24 Stunden wurde die Wasserphase unter dem Ölfilm durch das U-Rohr in eine weitere Braunglasflasche überführt und sofort verwendet. Aus den 2,8 l Braunglasflaschen wurde die Stammlösung mit einer 8-Wege Peristaltikpumpe

(IPC-8 V1.34, Ismatech, Zürich) in die Versuchsbecken eingeleitet. Als Leitungsmaterial diente eine Kombination von 2mm-Glaskapillaren für die Leitungen und Tygenschläuchen (Tygon-F5500A, ID 0,889 mm, Farbcode orange-orange, Ismatech, Zürich) als Pumpenschläuche. Diese Kombination hatte in einer Reihe von Vorversuchen weit günstigere Eigenschaften in Bezug auf die Adsorption von Erdölinhaltstoffe gezeigt als Polyethylen, Silikon, Teflon und Viton. Die Förderrate der Pumpe betrug $400 \mu\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$. Der Seewasserdurchfluss war gleichzeitig auf 40 ml/min eingestellt, sodass die WSF-Stammlösung in den Versuchsbecken nochmals 1:100 verdünnt wurde. Die Adsorption von Erdölkohlenwasserstoffen in den Leitungen stieg jedoch nach drei Tagen sprunghaft an, gleichzeitig bildeten sich Ablagerungen im Inneren der Leitungen. Die Glaskapillaren und Pumpenschläuche wurden daher regelmäßig alle vier Tage ausgetauscht.

Kontrolle der Versuchsbedingungen im laufenden Versuch

Während der Versuche wurde die Erdölkohlenwasserstoffbelastung anhand der relativen Konzentrationen der Naphtalinderivate routinemäßig überwacht, da diese die mengenmäßig bedeutendsten aromatischen Komponenten der WSF darstellten. Um die Verluste an Erdölkohlenwasserstoffen im Leitungssystem zu kontrollieren wurde die UV-Fluoreszenz dieser Erdölkomponenten in der frischen Stammlösung gemessen und dann nochmals am Ende der Zuleitungen zu jedem Becken. Die Fluoreszenz wurde nach Østergaard und Jensen (1983) mit einem Fluorometer (Typ SM 25 Kontron Instruments, Zürich) bei einer Anregungswellenlänge von 230 nm und einer Emissionswellenlänge von 310 nm direkt in der wässrigen Lösung bestimmt. Die Fluoreszenz der frischen WSF wurde gleich 100% gesetzt und anhand dessen die prozentualen Verluste an Naphtalinen im Leitungssystem berechnet. Die Messungen wurden jeden dritten und vierten Tag vor und nach dem Austauschen der WSF-Leitungen vorgenommen. Der Verlust an Naphtalinen durch die Zuleitungen lag zwischen $8,8 \pm 4,3\%$ (Mittelwert \pm Standardabweichung) in den neuen und $24,3 \pm 4,0\%$ in den drei Tage alten Glasleitungen.

Eine Probe der Erdöllösung, die durch zwei Tage alten Glasleitungen geflossen war, wurde später am BSH chemisch analysiert. Hierbei wurde der Verlust an Gesamt-EKW's durch UV-Fluoreszenzspektroskopie bestimmt, der Verlust an 43 ausgewählten Einzelkomponenten durch GC/MS-Messungen (Methoden s. u.).

Erdölkohlenwasserstoffanalytik

Die Belastung der Hummer mit wasserlöslichen Erdölbestandteilen wurde in allen Versuchsreihen durch chemische Analysen charakterisiert und quantifiziert. Hierfür wurden sowohl die WSF-Stammlösung als auch Wasserproben aus den belasteten und den Kontrollbecken analysiert. Der Gesamtgehalt an Erdölkohlenwasserstoffen (EKW's) wurde mit Fluoreszenzspektroskopie (UVF) gemessen. Die Analyse der Einzelkomponenten erfolgte mit Hilfe der Gaschromatographie-Massenspektroskopie-Koppelung (GC/MS). Zunächst wurden die häufigsten Einzelkomponenten der WSF in einem GC/MS-Lauf identifiziert, in dem alle Ionenspuren detektiert wurden (sog. Fullscanmodus). Eine Reihe ausgewählter aliphatischer und aromatischer Einzelkomponenten wurde anschließend routinemäßig in allen Wasserproben quantifiziert.

Probennahme und Extraktion

Zur Probennahme aus den Becken wurde das Wasser kräftig durchmischt, in eintauchende 500 bzw. 1000 ml-Schraubflaschen (Schott) gefüllt und nach Bruns (1994) mit 10ml l^{-1} 10% HCl konserviert. Bis zur weiteren Aufarbeitung wurden die Flaschen am Schraubverschluss mit Parafilm umwickelt und bei 4°C im Dunkeln gelagert. Die Probennahme erfolgte in jeder Versuchsreihe nach folgendem Schema (Tab. 1):

Versuch	Becken	Probennahme
Nahrungsappetenz nach 5 Tagen Belastung	Belastungsbecken E1-E8	Tag 5
	Kontrollbecken K4 u. K8	Tag 5
Nahrungsappetenz nach 10 Tagen Belastung	Belastungsbecken E1-E8	Tag 5, Tag 10
	Kontrollbecken K4 u. K8	Tag 5
Nahrungsappetenz nach 15 Tagen Belastung	Belastungsbecken E1-E8	Tag 5, Tag 10, Tag 20
	Kontrollbecken K4 u. K8	Tag 5
Aggressionsverhalten/Nahrungs- appetenz während Belastung	Belastungsbecken E1-E8	Tag 5
	Kontrollbecken K4 u. K8	Tag 5
Neurohormonanalyse	Belastungsbecken E1-E8	Tag 5
	Kontrollbecken K 4 u. K8	Tag 5
WSF-Stammlösung.	Direkt nach 24 h Rühren	Einmal je Versuchsreihe

Tab.1: Probennahme von WSF-Stammlösung und Wasserproben aus den Versuchsbecken

Die weitere Probenaufarbeitung und Analyse wurde von mir in den Laboren des Bundesamtes für Seeschifffahrt und Hydrographie in Hamburg vorgenommen. Die EKW's wurden modifiziert nach Bruns (1994) mit Hexan aus dem Probenwasser extrahiert. Für die Fluoreszenzspektroskopie wurden jeweils 200 ml (WSF-Proben, Wasserproben für GC/MS) bzw. 750 ml (Wasserproben für UV-Spektroskopie) des Probenwassers in 500 ml- bzw. 1000 ml-Scheidetrichtern (Schott) mit 10 bzw. 20 ml Hexan (Merck Unisolv, I 507369) 30 min lang ausgeschüttelt. Um die bei der Extraktion entstehenden Verluste zu erfassen wurden als interne Standards folgende deuterierte Substanzen in Hexan gelöst zugesetzt (Tab. 2):

Substanz	Konzentration [ngl ⁻¹]	Substanz	Konzentration [ngl ⁻¹]
d C-12	66,8	d Phenantren	10,4
d C-16	40,6	d Fluoranthen	11,6
d C-20	40,8	d Benz-a-anthracen	10,4
d C-30	40,6	d Benz-e-pyren	10,2
d Naphtalin	10,8	d Perylen	10,2
d Acenaphten	11,0	d Benz-g,h,i-perylen	10,0
d Anthracen	10,0	d Coronen	10,2

Tab. 2. Interne Standards für die Probenextraktion

Die Extrakte wurden über Natriumsulfat (J.T. Baker, kristallin, p.a. PN 0312) getrocknet und je nach zu erwartendem dem EKW-Gehalt vor der Messung nochmals verdünnt oder eingeeengt.

Bestimmung des Gesamt-Kohlenwasserstoffgehaltes

Die Gesamtkonzentration an Ölbestandteilen in der WSF wurde durch Ultraviolett-Fluoreszenz-Spektroskopie (UVF) bestimmt, einem nach UN-Richtlinien in der marinen Umweltanalytik allgemein gebräuchlichen Erdölkohlenwasserstoff-Screening-Verfahren (Anon, 1984). Die Bestimmung erfolgte mit einem Perkin-Elmer 650-10 S Spektrometer (Perkin-Elmer & Co GmbH, Überlingen) nach Dahlmann and Lange (1981) bei einer Anregungswellenlänge von 360 nm und einer Emissionswellenlänge von 310 nm. Als Standard für die Quantifizierung wurde abgetopptes Ekofisk-Rohöl benutzt. Voraussetzung für dieses Vorgehen war, dass Fluoreszenzspektren der Rohöl-Standards, der WSF-Stammlösungen und der Wasserproben aus den Becken zwischen 300 und 360 nm einen ähnlichen Verlauf mit vergleichbaren Maxima und Minima zeigten. Daher wurden von den Rohölstandards, den WSF-Lösungen und den Wasserproben zunächst Gesamtfluoreszenzspektren mit einem Anregungs-Emissions-Abstand von 23 nm erstellt. Wie aus den Abbildungen A1, A2 u. A3 im Anhang hervorgeht, zeigten diese so genannten Synchroscans in Bezug auf ihre Maxima und Minima einen ähnlichen Verlauf. Die Gesamtkonzentration an EKW's in den Proben konnte daher auf den Ölstandard bezogen werden.

Identifizierung und Quantifizierung von Einzelkomponenten

Die chemische Analyse der Einzelkomponenten erfolgte mit GC/MS mit einem HP 5890 Series II mit Detektor MSD:5971 A und einer Säule von Macherey & Nagel SI 22 (5%Phenyl, 0,25 µm ID, 0,5 µm Filmdicke). Die Probenaufgabe (2 µl) erfolgte über ein Kaltaufgabesystem (Gerstell) mit folgenden Parametern: Anfangstemperatur 30°C, Heizen auf 70°C mit 1°C/s, 70°C für 20s, Heizen mit 12°C/s auf 310°C, 320°C für 120s; Splitloszeit 120s. Folgendes Ofenprogramm wurde benutzt: Initialtemperatur 45°C, Heizen von 45°C auf 310°C, 310°C für 20 min gehalten.

Zur Identifikation der wichtigsten Einzelkomponenten in der WSF wurden GC/MS-Läufe im Full Scan Modus (Detektion aller Ionenspuren) vorgenommen. Die 75 größten Peaks wurden anschließend anhand ihrer Retentionszeit und ihres Massenspektrums mit Hilfe einer Molekül-Datenbank identifiziert (Liste und Gesamtchromatogramm s. Anhang). In allen Proben wurden im Anschluss 43 aliphatische und aromatische Einzelkomponenten quantifiziert, die auch vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie in Analysen zur organischen Schadstoffbelastung der Nordsee routinemäßig erfasst werden (vergl. BLMP 2000, BLMP 2002). Es handelte sich um folgende Substanzen:

Aliphaten	Aliphaten	Aromaten	Aromaten
C 12	Phytan	Naphtalin	Phenantren
C 13	C 19	2-Methylnapht.	1-Methylphen.
C 14	C 20	1-Methylnapht.	Anthracen
C 15	C 21	2, 6 Dimethylnapht.	Fluoren
C 16	C 22	Acenaphylen	Pyren
C 17	C 23	Acenaphten	Benz-a-Anthracen
Pristan	C 24	Fluoren	Chrysen/Triphylen
C 18		Dibenzothiophen	

Tab. 3. Quantifizierung aliphatischer u. aromatischer Substanzen

Detektiert wurden hierfür die Ionenspuren $m/z = 66, 85, 128, 136, 142, 152, 154, 156, 164, 166, 178, 184, 188, 202, 212, 228, 240, 252, 264, 276, 278, 288, 300$ und 312.

VERHALTENSEXPERIMENTE

Alle Verhaltensexperimente fanden in temperaturregulierten, lichtisolierten Räumen des Meeresökologischen Labors der Biologischen Anstalt Helgoland statt. Die Hummer wurden dort in 25 l-Aquarien in fließendem Seewasser gehältert. Die Lufttemperatur betrug in diesen Räumen 18°C, die Wassertemperatur wurde mit Wärmetauschern (Deutsche Carbone AG, Frankfurt a. M. Typ PM 8/8) auf die gewünschte Temperatur eingestellt (s. Tabelle der einzelnen Teilversuche). Wenn nicht anders beschrieben, herrschte ein Hell-Dunkel-Rhythmus von 12:12 Stunden, die Lichtphase dauerte von 9.00 bis 21.00 Uhr.

Wenn in der Züchtungshalle nicht die gewünschte Versuchstemperatur herrschte, wurden die Tiere bei der ambienten Temperatur in die Kellerräume eingesetzt und in Schritten von 0,5 bis 1°C pro Tag an die Versuchstemperatur adaptiert. In allen Versuchen konnten sich die Hummer vor Versuchsbeginn im Versuchsraum mindestens zwei Wochen lang an die neuen Becken und veränderten Lichtbedingungen gewöhnen. Falls nicht anders angegeben, wurden die Hummer während der Eingewöhnung und der Versuche je nach Bedarf alle zwei bis vier Tage ad libitum mit Miesmuscheln, Garnelen, Schwimmkrabben oder Fisch gefüttert.

Vorbereitung der Versuchstiere

Die Verhaltensexperimente wurden jeweils unter drei Versuchsbedingungen durchgeführt. Unter der Belastung durch Erdölkohlenwasserstoffe, nach Ausschaltung der sensorischen Eingänge der lateralen Antennulenflagellen (Ablation) und unter Kontrollbedingungen in unbelastetem Seewasser und mit intakten lateralen Antennulenflagellen.

In der Adaptionphase vor und während der Experimente saßen immer je zwei Tiere in einem 25 l - Aquarium, in denen sie durch eine undurchsichtige, mit Gummidichtungen versehene PVC-Scheibe voneinander getrennt waren. Jede Beckenhälfte hatte einen separaten Wasserzu- und abfluss. Der Boden jeder Beckenhälfte war mit Kies bedeckt und mit einem Unterschlupf (undurchsichtiges PVC-Rohr, Länge 9,2 cm, Ø 3,4cm) ausgestattet. In den Becken, in denen die Hummer mit Erdölkohlenwasserstoffen belastet wurden, verfügte jede Beckenhälfte über eine separate Zuleitung für die wasserlösliche Ölfraktion.

Tiere, die ohne sensorische Eingänge von den lateralen Antennulenflagellen getestet werden sollten wurden wie folgt behandelt: Für die Untersuchung der Nahrungsappetenz während einer Öl-Exposition bzw. die Aggressionsversuche wurden die lateralen Antennulenflagellen beidseitig an der Basis abgetrennt – ein reversibler Vorgang, da die Flagellen innerhalb weniger Häutungen nachwachsen (eigene Beobachtung). Bei der Versuchsreihe zur Nahrungsappetenz nach einer Ölbelastung wurden die lateralen Antennulenäste zur Auswertung des Flickingverhaltens benötigt (s. S. 12). Deshalb wurden hier lediglich die Sinneshaare mit einem Skalpell unter einer Lupenbrille von den lateralen Antennulenflagellen vollständig entfernt. Die Hummer wurden jeweils frühestens fünf Tage nach der Ablation getestet.

Bis auf die speziellen Versuchsparameter (EKW-Belastung, Ablation) waren für die Tiere der Kontrollgruppe die Bedingungen vor und während der Versuche identisch mit denen der Belastungs- und der Ablationsgruppe.

Untersuchungen zur Nahrungsappetenz

Nahrungsappetenz während einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung

Die hier beschriebenen Experimente fanden in der dreiwöchigen Vorbereitungsphase auf die Aggressionsversuche statt, während der Öl-Exposition bei der EKW-belasteten Gruppe bzw. der Wartephase bei den Kontrolltieren und den Tieren ohne laterale Antennulenflagellen (Ablationstiere). Sie sollten Hinweise liefern, ob der Aufenthalt in gering mit Erdölkohlenwasserstoffen belastetem Wasser die Nahrungsappetenz juveniler Hummer unmittelbar beeinflusste. Zu diesem Zweck wurden 21 Tage lang alle zwei Tage Fütterungsexperimente durchgeführt, bei denen insgesamt 32 Hummer unter Ölbelastung, 24 Kontrolltiere und 8 Tiere ohne laterale Antennulenflagellen getestet wurden. Als Futter wurde jeweils im Wechsel eine kleine Nordseegarnele oder eine kleine geöffnete Miesmuschel von ca. 0,25 g angeboten. Das Futter wurde in das Becken eingebracht und anschließend das Nahrungsappetenzverhalten der Tiere beobachtet. Dabei wurden zwei Phasen der Nahrungsappetenz definiert und die Dauer jeder Phase gemessen:

Phase 1: Dauer vom Einbringen des Futters bis zum Einsetzen einer aktiven Suchreaktion (Verlassen des Unterschlupfes und Umherlaufen im Becken)

Phase 2: Dauer der aktiven Suche (vom Beginn der aktiven Suchreaktion bis zum Aufgreifen des Futters)

Die Fütterungsversuche fanden stets zur selben Tageszeit zwischen 16.00 und 18.00 Uhr statt. Jedes Tier wurde hierbei maximal eine Stunde lang beobachtet. Zeigte der Hummer in dieser Zeit keine Nahrungsappetenz, wurde der Versuch mit "keine Reaktion" bewertet. Tiere, die sich bei Versuchsbeginn nicht in ihren Wohnröhren aufhielten sondern im Becken herumliefen wurden am betreffenden Versuchstag nicht berücksichtigt. Das Futter wurde langsam in der vom Hummer am weitesten entfernt gelegenen Beckenecke versenkt. Dies

führte im Allgemeinen zu keiner direkten Reaktion der Versuchstiere, so dass eine Reaktion auf einen optischen oder mechanischen Reiz mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden konnte. Zeigte ein Hummer dennoch eine unmittelbare Reaktion auf das Einbringen des Futters oder konnte bei der Annäherung an das Versuchsbecken ein Antennen-Folgeverhalten beobachtet werden, so wurde das Tier an diesem Versuchstag nicht in die Wertung mit einbezogen.

Nahrungappetenz nach einer nach einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung

In diesem Versuch wurden Einflüsse einer Ölbelastung auf das Nahrungsappetenzverhalten der Hummer untersucht, die über eine unmittelbare Kontaktwirkung hinausgingen. Die Experimente erfolgten deshalb in reinem, filtriertem Seewasser. Die Hummer wurden 18 Stunden vor Versuchsbeginn aus der Ölbelastung in die Strömungskanäle (s. S. 14) umgesetzt, um eventuell noch anhaftende Erdölkohlenwasserstoffe von den Tieren abzuspielen und ihnen ausreichend Zeit zur Eingewöhnung zu geben. Jeweils fünf Tage vor dem Versuch bekamen sie nichts mehr zu fressen. Im Experiment wurden sie anschließend mit Nahrungsreizen konfrontiert, folgende Verhaltenselemente wurden dabei untersucht:

1. Die Schlagfrequenz der lateralen Antennulenflagellen (Flickingfrequenz) als Indiz für die chemosensorische Wahrnehmung des Nahrungsreizes (Pearson & Olla, 1977, Pearson et al., 1979, Rebach et al. 1990; Price and Ache, 1977, Schmitt and Ache, 1979, Carr and Derby, 1986, Zimmer-Faust, 1991, zusammengefasst in Lee & Meyers, 1996A; Lee & Meyers, 1996B):

Als ein Flick wurde jeder ruckartige Abwärtsschlag des Flagellums gezählt. Führten die Tiere im Laufe einer größeren, langsameren Abwärtsbewegung des Flagellums mehrere kleinere ruckartige Schläge aus, so wurde jeder dieser Schläge als ein Flick bewertet. Die Flickingfrequenz wurde für jedes Flagellum getrennt ausgezählt, anschließend wurden die Werte für beide Seiten addiert.

2. Dauer der Lokomotion in der Versuchsapparatur außerhalb des Unterschlupfes nach der Stimulation (aktives Suchverhalten) als Maß für die Motivation zur Nahrungssuche

Versuchsaufbau

Die Versuche wurden in einem Strömungskanal modifiziert nach Atema (1985) (Abb. 6) durchgeführt. Temperiertes, filtriertes Seewasser wurde aus einem Vorratsbehälter (1) mit konstantem hydrostatischen Druck über eine Leitung in ein Verteilerrohr (2) geleitet und strömte von dort aus zahlreichen kleinen Düsen in das Längsbecken (2,0 m x 50 cm x 15 cm). Durch einen unmittelbar vor dem Verteilerrohr angebrachten Block aus Plastikröhrchen von 5 mm Durchmesser (3) wurde eine parallele, weitgehend laminare Strömung erzeugt. Das Wasser floss durch das Becken zu einem Y-förmigen Einsatz (4), der den Wasserstrom bündelte und zum Abfluss (5) führte. Das Versuchstier wurde im "Fuß" des Y platziert, wo eine PVC-Röhre (\varnothing 67 mm; Länge 90 mm) als Unterschlupf befestigt war (nicht abgebildet). Über eine Injektionsspritze (6) konnten Nahrungsstimuli manuell in das System injiziert werden. Die Reaktion des Versuchstieres wurden mit einem ferngesteuerten, beweglichen CCD-Kamera-System (Spezialanfertigung, Scholz, Fockbekfeld) (7) aufgezeichnet und die Videoaufnahmen zu einem späteren Zeitpunkt ausgewertet. Es wurden zwei Becken gleicher Bauart parallel betrieben.

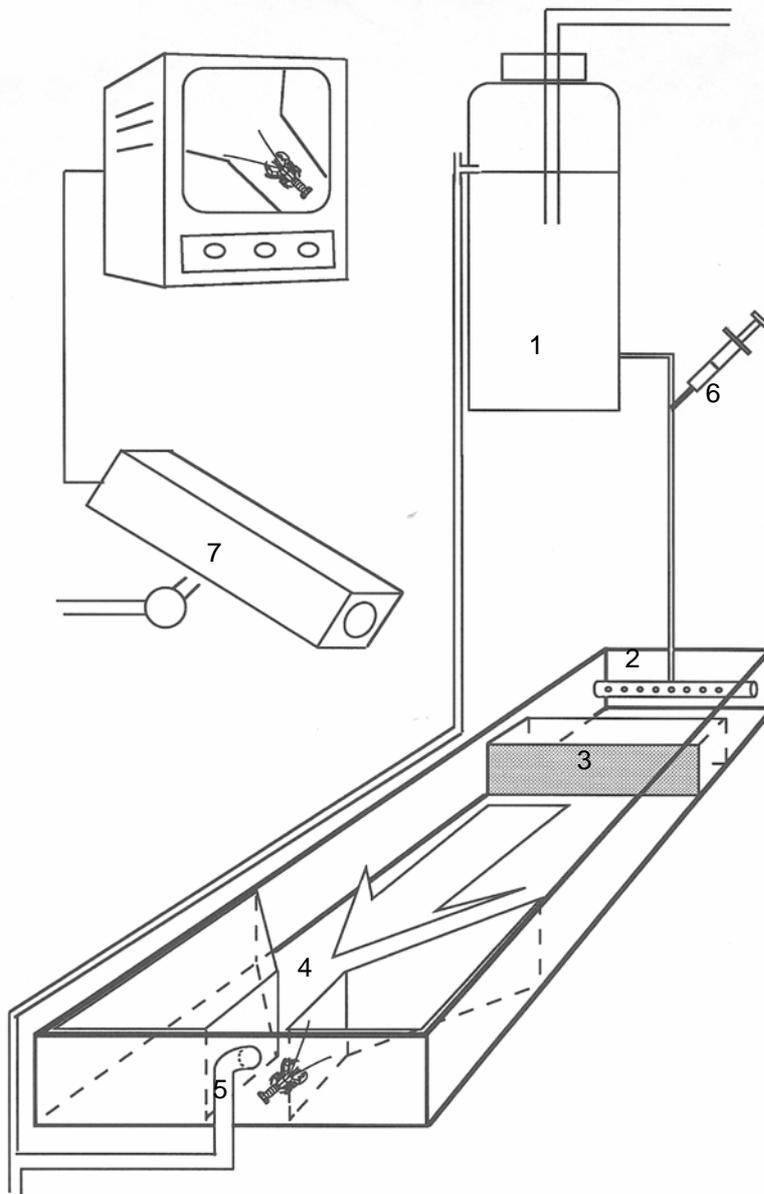


Abb. 6: Strömungskanal zur Untersuchung der Nahrungsappetenz mit Nahrungsstimuli. 1 Wasservorratsbehälter, 2 Verteilerrohr, 3 Strömungsrichter, 4 Y-Einsatz, 5 Abfluss, 6 Spritze zur Injektion des Nahrungsstimulus, 7 ferngesteuerte CCD-Video-Kamera

Die Lichtverhältnisse wurden durch Vorversuchen so gewählt, dass die Tiere im Becken möglichst wenig spontane Lokomotion zeigten, jedoch bei Motivation durch einen Nahrungsreiz den Unterschlupf ohne Beeinträchtigung verließen. Die Lichtintensität in den Längsbecken betrug außerhalb des Unterschlupfes $0,4 \pm 0,1 \mu\text{Einstein}\cdot\text{s}^{-1}$.

Strömungsverhältnisse, Konzentration des Nahrungsreizes bei Ankunft beim Versuchstier und Latenzzeit des Systems (Dauer von der Injektion des Reizes bis zu seiner Ankunft beim Tier) wurden mit dem Farbstoff Fluoreszin bestimmt. 0,5 ml 1%ige Fluoreszinlösung in Seewasser wurden durch die Injektionsspritze eingespritzt und in der folgenden 30 min die Fluoreszenz des eintreffenden Wassers am Vorderende des Unterschlupfes ca. 5 cm über dem Grund gemessen. Wasserproben wurden während der ersten drei Minuten alle 10 s, in den folgenden zwei Minuten alle 30s und dann nochmals nach 10 und nach 15 Minuten genommen. Die Fluoreszenz der Wasserproben wurde anschließend sofort in einem Fluorometer (SFM 25 Kontron Instruments, Zürich) bei einer Anregungswellenlänge von 438 nm und einer Emissionswellenlänge von 525 nm bestimmt. Die zeitliche Dynamik der Fluoreszenz in beiden Becken in den ersten drei Minuten nach Einspritzen der Lösung ist in Abb. 7 dargestellt.

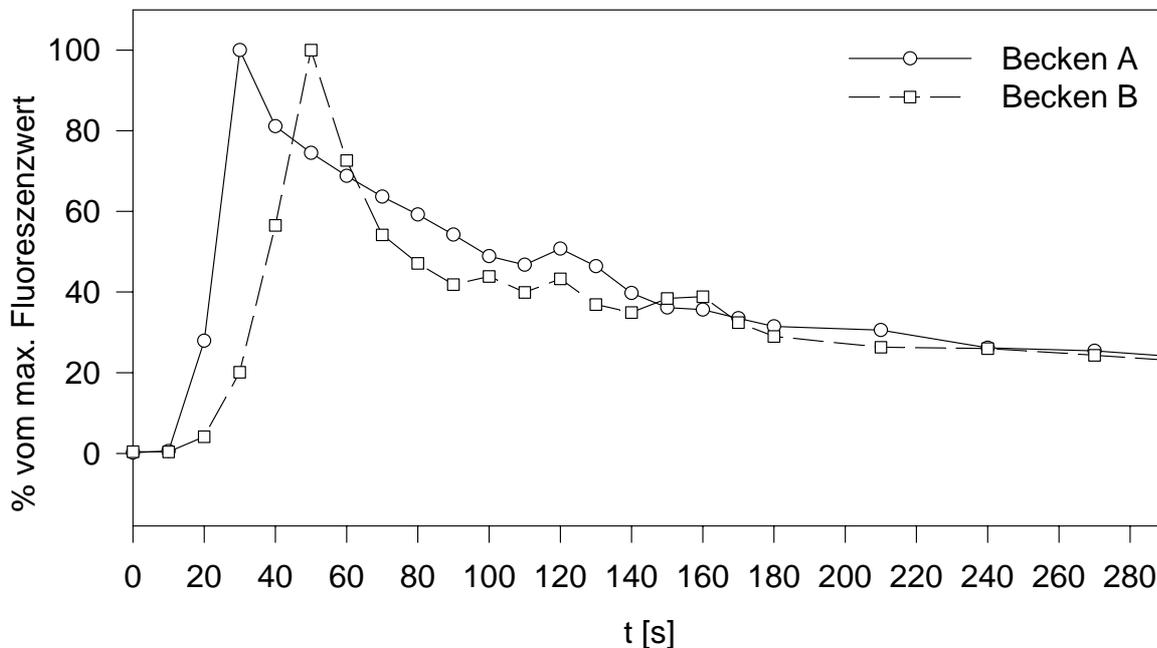


Abb. 7: Zeitliche Dynamik der Nahrungsreizkonzentration in den Längsbecken, Test mit 1%iger Fluoreszinlösung

Der Durchfluss in den beiden Becken war aus technischen Gründen leicht unterschiedlich und betrug $182 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ in Becken A bzw. $172 \text{ ml}\cdot\text{min}^{-1}$ in Becken B. Dementsprechend betrug die Latenzzeit bis zum Eintreffen der Fluoreszinlösung am Messpunkt in Becken A ca. 10 s und in Becken B ca. 20 s. Der maximale Fluoreszenzwert (also auch die maximale Stimuluskonzentration) war in Becken A nach 30, in Becken B nach 50 Sekunden erreicht. Nach 3 Minuten war der Fluoreszenzwert in beiden Becken auf 24,5 bzw. 25% des Maximums gesunken. 30 min nach Injektion wurde in beiden Becken kein Fluoreszin mehr gemessen.

Die eingespritzte Fluoreszinlösung wurde im Becken um den Faktor $1,33 \times 10^{-5}$ verdünnt, bezogen auf die maximale Fluoreszenz nach 30 s in Becken A bzw. nach 50 s in Becken B.

Versuchsdesign:

Insgesamt wurden 37 Tiere unter folgenden Versuchsbedingungen untersucht (Tab. 4):

Versuchsbedingungs	Anzahl der Versuchstiere	Datum	Temperatur
Kontrolle	4	Feb./März '96	$9,0 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$
	3	Oct ,96	$11,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$
10 Tage Exposition	6	August/Sept. `96	$12,5 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$
	2	März/April '96	$9,5 \pm 1,5^{\circ}\text{C}$
20 Tage Exposition	8	März/April '96	$9,5 \pm 1,5^{\circ}\text{C}$
Ablation der Chemosensoren	3 (nur akt. Suchereaktion)	März '96	$8,5 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$
	4	Oct/Nov. '96	$11,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$

Tab. 4 Versuchsbedingungen in der Versuchsreihe Nahrungsappetenz nach einer EKW-Belastung

Die Reaktion der Hummer auf die Nahrungsreize wurde jeweils einmal vor Beginn und nach Ende der Belastungs- bzw. Wartephase getestet. Vor und zwischen diesen Tests wurden die Hummer in den auf S. 21 beschriebenen Becken in fließendem Seewasser gehältert. Bei EKW-Belastung wurde die wasserlösliche Erdölfraktion wie auf S. 16 beschrieben zugesetzt.

Vor Injektion des Reizes wurde über drei Minuten die Ruhfrequenz des Antennulenflickings aufgenommen, anschließend ein Nahrungshomogenat eingespritzt und die Reaktion des Tieres nochmals vier Minuten lang aufgezeichnet. Bei den Ablationstieren zeigte sich bei den ersten 3 Versuchstieren, dass man nach dem Abschneiden der lateralen Antennulenflagellen das Flickverhalten am „Stummel“ des Flagellums nicht mehr gut beobachten konnte. Deshalb wurden bei übrigen Tieren unter einer Lupenbrille mit einem Skalpell die Sinneshaare von den lateralen Antennulenflagellen entfernt. Die Tiere wurden am Tag vor und fünf Tage nach dem Eingriff getestet. Die Kontrollversuche fanden ebenfalls im Abstand von 5 Tagen statt.

Für Dekapoden wurden Gewöhnungs- und Konditionierungseffekte gegenüber bekannten Nahrungsreizen festgestellt (Derby & Atema 1981b, Ristvey & Rebach 1999), in diesen Versuchen sollten jedoch die chemosensorischen Reaktionsschwellen unabhängig von solchen Effekten ermittelt werden. Als Nahrungsreiz wurde deshalb ein Homogenat aus dem

Scherenmuskel von Schwimmkrabben (*Liocarcinus sp.*) eingesetzt, da dies für die Hummer einen bis dahin unbekanntem Nahrungsreiz darstellte. 30 mg Muskelfleisch (Frischgewicht) pro ml Seewasser wurden in Seewasser mit einem Ultra-Thurrax (IKH Labortechnik, Staufen) homogenisiert. Das Homogenat wurde anschließend 10 min lang bei 2500 U zentrifugiert (Laborfuge I, Heraeus Christ) und der Überstand bis zur weiteren Verwendung bei -80°C gelagert. Der Proteingehalt des Überstands wurde mit dem Proteintest nach Lowry, modifiziert nach Paschke (1998) bestimmt und betrug im Mittel $2,075 \pm 0,604 \text{ mg} \cdot \text{ml}^{-1}$, was einem Proteingehalt von $0,21 \pm 0,06 \%$ entspricht. Es wurden Verdünnungen des Homogenates mit Seewasser aus den Längsbecken angesetzt und wie folgt eingesetzt (Tab. 5):

eingespritzte Konzentration (Frischgewicht Muskel)	Reizkonzentration bei Ankunft beim Tier	Proteingehalt bei Ankunft beim Tier
Kontrolle (Seewasser)	0 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$	0 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
3 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$	$4 \cdot 10^{-5} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (40 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-8} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (83 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)
0,3 $\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$	$4 \cdot 10^{-6} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (4 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-9} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (8,3 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-2} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (30 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-7} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,4 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-10} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (83 $\text{pg} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-3} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (3 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-8} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (40 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-11} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (8,3 $\text{pg} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-4} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,3 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-9} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (4 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-12} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,83 $\text{pg} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-5} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (30 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-10} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,4 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-13} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (83 $\text{fg} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-6} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (3 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-11} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (40 $\text{pg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-14} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (8,3 $\text{fg} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-7} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,3 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-12} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (4 $\text{pg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-15} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,83 $\text{fg} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-8} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (30 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-13} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,4 $\text{pg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-16} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (83 $\text{ag} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-9} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (3 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-14} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (40 $\text{fg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-17} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (8,3 $\text{ag} \cdot \text{l}^{-1}$)
$3 \cdot 10^{-10} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,3 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$)	$4 \cdot 10^{-15} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (4 $\text{fg} \cdot \text{l}^{-1}$)	$8,3 \cdot 10^{-18} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ (0,83 $\text{ag} \cdot \text{l}^{-1}$)

Tab. 5 Konzentrationen der eingesetzten Nahrungsstimuli

Zunächst wurde bei jedem Hummer eine Reizkonzentration von $0,4 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ gegeben, um die allgemeine Reaktionsbereitschaft des Tieres zu testen. Nach einer Spül- und Ruhephase von einer Stunde fand ein Kontrollversuch statt, bei dem anstatt des Nahrungsreizes Seewasser aus dem Längsbecken eingespritzt wurde. Im Anschluss daran wurden die restlichen Nahrungsreize in ansteigender Konzentrationsreihe getestet, zwischen den Versuchen lagen jeweils Spül- und Ruhephasen von 30 Minuten.

Auswertung:

Zur Auswertung wurde die Frequenz der Antennulenschläge (Flickingfrequenz) während der Minute vor Gabe des Reizes ("Ruheminute"), während der Latenzzeit (Zeitraum zwischen der Injektion des Reizes und seinem Eintreffen beim Tier) und während der ersten Minute nach Eintreffen des Reizes (1. Reizminute) ausgezählt. Eine statistisch signifikante Erhöhung der Flickingfrequenz nach Eintreffen des Nahrungsreizes wurde als chemosensorische Wahrnehmung gewertet. Die Flickingfrequenzen während der Latenzzeit wurden in Zehn-Sekunden-Intervallen bestimmt und zum besseren Vergleich in Frequenzen pro Minute umgerechnet. Experimente, in denen das Versuchstier bereits in der Latenzzeit die Flickingfrequenz gegenüber der Ruhefrequenz um mehr als 30% steigerte, wurden nicht in die Wertung mit einbezogen. In diesem Fall war eine optische Irritation durch den Einspritzvorgang und das anschließende Verlassen des Raumes nicht auszuschließen.

Die Dauer der aktiven Nahrungssuche wurde für jede Reizkonzentration in den ersten 3 Minuten nach Eintreffen des Stimulus beim Tier gemessen. Als aktive Futtersuche wurde die Zeit gewertet, in der die Tiere ihren Unterschlupf vollständig verlassen hatten und im Längsbecken herumliefen.

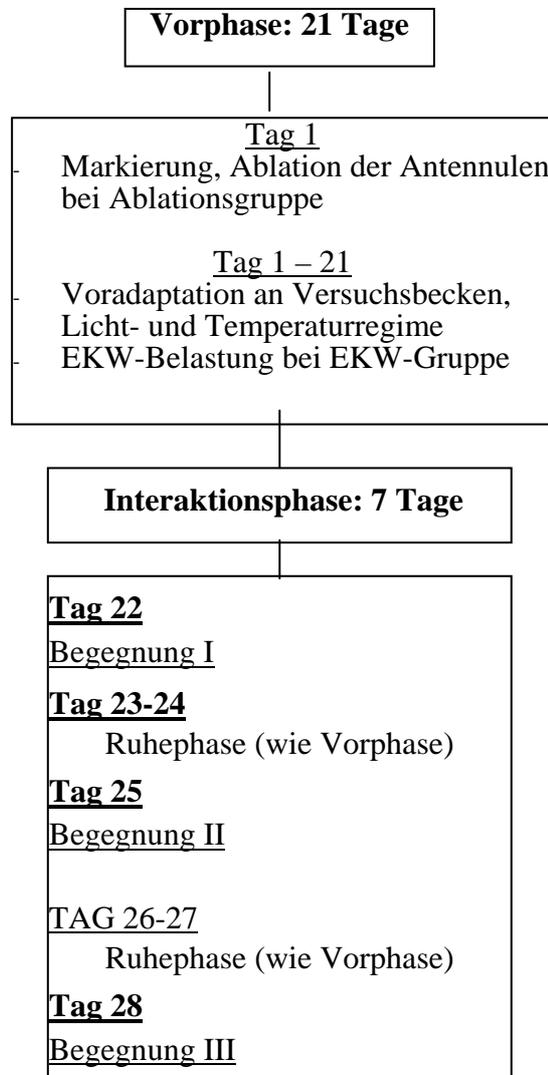
Untersuchungen zum Aggressionsverhalten

Diese Versuchsreihe sollte Hinweise liefern, ob eine Belastung mit wasserlöslichen Erdöl-kohlenwasserstoffen die Entstehung und die Stabilität sozialer Dominanzbeziehungen zwischen juvenilen Hummern beeinflusst.

Versuchsaufbau und -design

Insgesamt 110 Hummer im Alter von 12 bis 18 Monaten (Carapaxlänge (CL) $17,7 \pm 3,7$ mm, Gewicht $3,07 \pm 2,36$ g) wurden zu Paaren zusammengestellt. Bei der einen Hälfte der Paare waren beide Partner gleich groß (Unterschied in der CL $0,6 \pm 1,3$ %, Unterschied im Gewicht $7,6 \pm 7,3$ %), bei der anderen Hälfte war ein Hummer größer als der andere (Unterschied in der CL $15,7 \pm 2,4$ %, Unterschied im Gewicht $58,4 \pm 19,9$ %). Diese Bedingungen wurden gewählt, weil ein Größenunterschied die Dauer und in der Regel auch den Ausgang des

Kampfes beeinflusst. Ein Kampf zwischen ungleich großen Tieren ist meist kurz, weniger aggressiv und der größere Hummer geht gewöhnlich als dominantes Tier aus der Begegnung hervor. Je geringer der Größenunterschied zwischen den beiden Gegnern ist, desto länger und aggressiver ist die Begegnung, und desto weniger ist vorhersagbar, welches Tier die dominante Stellung einnehmen wird (Scrivener, 1971; Huber und Kravitz, 1995; Vye et. al., 1997). In den Aggressionsversuchen wurden beide Konstellationen getestet um festzustellen, ob Erdölkohlenwasserstoffe diese Tendenzen verändern können. Zur besseren Unterscheidung wurden die Partner zu Beginn der Belastungs- bzw. Wartephase mit verschiedenfarbigen Streifen Isolierband gekennzeichnet. Das folgende Fließdiagramm stellt den Zeitablauf eines Experimentes zum Aggressionsverhalten dar:



Die Versuche fanden nach folgendem Schema in insgesamt sieben Teilversuchen statt:

Bedingung	Paare	n
Kontrolle	gleich	12
	ungleich	11
Öl-Exposition	gleich	8
	ungleich	8
Ablation	gleich	10
	ungleich	10

Teilversuch	BEDINGUNG	Paare	n	Dat.	T [°C]
1	Kontrolle	gleich	2	Mai 95	15
	Kontrolle	ungleich	2		
	Öl	gleich	2		
	Öl	ungleich	2		
2	Kontrolle	gleich	3	Juni 97	14
	Kontrolle	ungleich	1		
	Ablation	gleich	2		
	Ablation	ungleich	2		
3	Kontrolle	gleich	2	Juni 97	15
	Kontrolle	ungleich	2		
	Ablation	gleich	2		
	Ablation	ungleich	2		
4	Kontrolle	gleich	1	Juli 97	15,5
	Kontrolle	ungleich	3		
	Öl	gleich	1		
	Öl	ungleich	3		
5	Kontrolle	gleich	3	Aug 97	16,5
	Kontrolle	ungleich	1		
	Öl	gleich	3		
	Öl	ungleich	1		
6	Öl	gleich	2	Nov 97	13
	Öl	ungleich	2		
	Ablation	gleich	2		
	Ablation	ungleich	2		
7	Kontrolle	gleich	2	Dez 97	10
	Kontrolle	ungleich	2		
	Ablation	gleich	2		
	Ablation	ungleich	2		

Tab. 6 Versuchsschema für die Versuche zum Aggressionsverhalten

Während des gesamten Experimentes saßen die Paare in 25 l - Aquarien, in denen die Tiere durch eine undurchsichtige PVC-Scheibe voneinander getrennt waren (s. S. 19). Während des Verhaltensexperiments wurde die Trennscheibe zwischen beiden Hummern entfernt und so die Ausbildung bzw. Bestätigung einer Dominanzbeziehung ermöglicht.

Auswertung

Für die Analyse galten folgende Kriterien:

1. Beginn der Interaktion:

Der Beginn einer Interaktion wurde definiert als eine Annäherung der Hummer aneinander auf weniger als eine Körperlänge Abstand. Mindestens ein Partner musste dem anderen zugewandt sein. Fand innerhalb von 60 Minuten kein Beginn einer Interaktion statt, wurde die Trennscheibe wieder eingesetzt.

2. Dominanz:

Eine Dominanzbeziehung wurde als eindeutig definiert, wenn der unterlegene Hummer fünf Minuten lang durchgehend versuchte, sich durch eindeutiges Ausweichverhalten (Tailflip (Schwanzschlagen), Davonlaufen, Rückwärtslaufen, s. u.) einem physischen Kontakt mit dem überlegenen Gegner zu entziehen (nach Huber und Kravitz, 1995). Unmittelbar danach wurde die Trennscheibe wieder eingesetzt, um das subdominante Tier vor Verletzungen zu schützen. Kam es innerhalb von 60 Minuten ab Beginn der Interaktion zu keiner eindeutigen Entscheidung nach den o. g. Kriterien, wurde die Trennscheibe wieder eingesetzt und die Interaktion mit "keine Dominanzbeziehung etabliert" bewertet. Verlor einer der Gegner eine Schere durch Autotomie, wurde die Trennscheibe sofort wieder eingesetzt und die Dominanzbeziehung als etabliert gewertet, da Tiere nach dem Verlust von Gliedmaßen sich grundsätzlich einem Kampf zu entziehen versuchen (Kravitz, 2000). In einem solchen Fall wurden keine weiteren Begegnungen mehr eingeleitet.

In folgenden Begegnungen kam es zu Scherenautotomieen:

Begegnung	Paare	Kontrolle	Öl	Ablation	Kontrolle	Öl	Ablation
		gl. Paare	gl. Paare	gl. Paare	ungl. Paare	ungl. Paare	ungl. Paare
I	angetreten	12	8	10	11	8	10
	Autotomie bei einem Gegner	-	1	-	2	2	1
II	angetreten	11*	7	10	9	6	9
	Autotomie bei einem Gegner	1	-	-	-	-	2
III	angetreten	10	7	10	9	6	7
	Autotomie bei einem Gegner	-	-	-	-	-	-

Tab. 7 Scherenautotomien während der Versuche zum Aggressionsverhalten

*

Die drei Begegnungen zwischen den beiden Hummern fanden im Abstand von jeweils zwei Tagen statt (Tag 22, Tag 25 und Tag 28). Sie wurden mit der auf S. 24 beschriebenen ferngesteuerten, beweglichen CCD-Kamera auf Video aufgezeichnet, so dass die Tiere während des Versuchs ungestört blieben. Für die Auswertung wurden folgende Parameter definiert und analysiert:

1. Interaktion ja/nein

2. Kampf ja/nein: beide Hummer zeigen aggressive Verhaltensweisen \geq Stufe 2 (nach Huber 1995)

3. Stabilität der Dominanzbeziehung (bei den 2. und 3. Begegnungen): Wird wiederum eine Dominanzbeziehung etabliert und bleibt der Sieger des ersten Kampfes dominant?

4. Gesamtdauer des Kampfes: vom Beginn der Interaktion bis zur eindeutigen Dominanzbeziehung

Darüber hinaus wurden die einzelnen „Bouts“ innerhalb jeder Begegnung analysiert. Ein Bout ist eine Interaktionsphase zwischen zwei Tieren, die sich im Abstand von maximal einer

* Bei einem Paar verletzte der dominante Hummer in der ersten Begegnung seinen Gegner so schwer, dass dieser kurz nach dem Kampf starb; deshalb traten in der zweiten Begegnung nur 11 Paare an.

Körperlänge abspielt (Huber und Kravitz, 1995). Hierzu wurden folgende Verhaltensweisen klassifiziert und in Aggressionsstufen eingeteilt (nach Huber und Kravitz, 1995):

Stufe 1: keine auf das andere Tier gerichteten aggressiven Verhaltensweisen (Abb. 8)

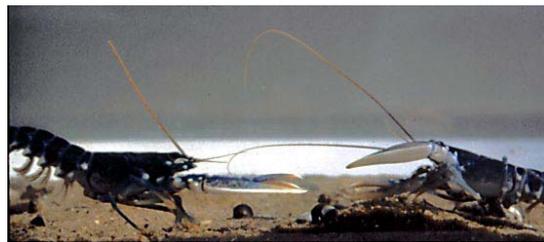


keine aggressiven Verhaltensweisen

Stufe 2: (Droh)verhalten ohne bzw. mit nur geringem physischem Kontakt ("meral spread", „antenna tap“, "dos y dos") (Abb. 9, 10)



„meral spread“



antenna tap

Stufe 3: Gebrauch der Scheren, jedoch kein Zupacken ("claw tap", "claw snap", "claw boxing", Abb. 11, 12, 13)



„claw tap“

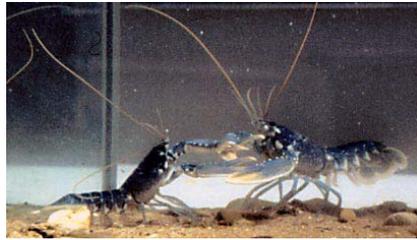


„claw snap“

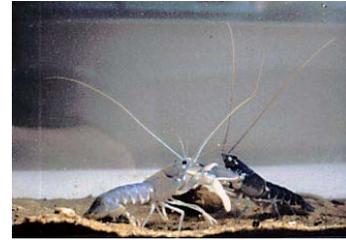


„claw boxing“

Stufe 4: Gebrauch der Scheren zum Zupacken ("claw lock", „wrestling“, "push", "pull", Umdrehen des Gegners) (Abb. 14, 15)



„claw lock“ (hintere Schere) mit „push & pull“



„wrestling“

Stufe 5: uneingeschränkter Gebrauch der Scheren, Beschädigungskampf mit dem Versuch, Gliedmaßen und Augen auszureißen ("strike/rip") (Abb. 16, 17)



„strike/rip“



„rip/tear“

Die Entscheidung über die Dominanzbeziehung wurde nach dem Kampf von den beiden Hummern durch das Zur Schau Stellen der charakteristischen Dominanz- („Sieger“-) bzw. Subdominanzpose („Verliererpose“) angezeigt (Abb. 19, 20):



Subdominanzpose (li), Dominanzpose (re)



Verlierer (re) flieht m. tailflip

Abb. 8-20: Verhaltenselemente im Aggressionsverhalten des Hummers in den Aggressionsstufen 1 -5

Für jedes Bout wurden die Dauer und die höchste auftretende Aggressionsstufe bestimmt. Anschließend wurden für die gesamte Begegnung folgende Werte errechnet:

1. mittlere Aggressionsstufe (aus allen Bouts)

2. mittlere Dauer der Bouts

SEROTONIN UND OCTOPAMIN IM ZENTRALNERVENSYSTEM ERDÖL-BELASTETER HUMMER

Versuchstiere und Belastungssituation

Für die biochemischen Untersuchungen wurden jeweils elf Hummer 21 Tage lang unter Kontrollbedingungen bzw. unter Ölbelastung gehalten, wie unter 3.1. beschrieben. Jede Gruppe bestand aus sieben weiblichen und 4 männlichen juvenilen Tieren. Die mittlere Carapaxlänge (CL) in der Kontrollgruppe betrug $33,4 \pm 2,2$ mm und das mittlere Frischgewicht $24,5 \pm 5,0$ g. Die mittlere CL betrug in der Expositionsgruppe $32,3 \pm 1,7$ mm, das mittlere Frischgewicht $22,0 \pm 3,0$ g. Die Hälterungstemperatur betrug $15,0 \pm 0,5$ °C. Die Tiere wurden alle drei Tage ad libitum mit Miesmuscheln, Nordseegarnelen, Strandkrabben, Sandaal oder Sprotten gefüttert.

Präparation des Nervensystems und Probenaufarbeitung

Die Hummer wurden aus den Becken entnommen und betäubt, indem sie 90 bis 120 Minuten in Seewasser im Dunklen auf Eis gestellt wurden. Nach einem Schnitt durch das Cerebralganglion und Entfernen aller Körperanhänge und des ventralen Exoskeletts erfolgte die Präparation in eisgekühlter Ringerlösung (nach Weiger und Ma, 1993). Das Nervensystem wurde von ventral präpariert, wobei die einzelnen Gewebeeinheiten sofort nach ihrer Abtrennung auf Filterpapier trockengetupft und in Silberkartuschen (Carlo Erba Instruments, Mailand, Italien) überführt wurden. Diese wurden einzeln in 1.5 ml Kryovials (Nalgene, Rochester, USA) verpackt und in flüssigem Stickstoff schockgefroren. Das fünfte

Thorakalganglion und erste Abdominalganglion wurden einschließlich ihrer nach cranial führenden Konvektive als zusammenhängende Gewebestücke eingefroren, ebenso wurde mit den Thorakalganglien 1 - 4 verfahren. Die zweiten Thorakalwurzeln der Ganglien wurden dabei jeweils an der Basis durchtrennt und vollständig entfernt. Zur Bestimmung des Proteingehaltes wurden auch das Cerebralganglion, das Subösophagialganglion und die Abdominalganglien 2 bis 6 eingefroren.

Nach Ende der Präparation wurden die Gewebestücke in 100µl eiskalte, 0,1 N Perchlorsäure (PCA) (suprapur, Merck Nr. 1.00517, Darmstadt) überführt und in eisgekühlten 1 ml - Glas-Homogenisatoren (Glass-Col, Terre Haute, USA) homogenisiert. Wegen der hohen Licht- und Temperaturempfindlichkeit von Serotonin wurde bei der Probenextraktion NωMethyl-Serotonin Oxalat (Met-5-HT) (Sigma, Steinheim) als interner Standard eingesetzt, um eventuelle Verluste durch die Probenaufarbeitung und spätere Lagerung der Proben berechnen zu können. Methyl-Serotonin ist ein synthetisches, in der Natur nicht vorkommendes 5-HT-Derivat. Es unterscheidet sich von 5-HT lediglich durch eine Methylgruppe und eignet sich als interner Standard durch seine dem Serotonin ähnlichen chemischen Eigenschaften (Kravitz, pers. Mitteilung). Aus der Differenz von gemessener und erwarteter Methyl-Serotonin-Konzentration wurde für jede Probe der prozentuale Verlust an internem Standard und damit ein individueller Korrekturfaktor für die Serotoninkonzentration errechnet. Jeder Probe wurden vor der Aufarbeitung 1 ng Me-5-HT zugesetzt.

Die Homogenate wurden anschließend bei 1°C und 15 110 x g 15 Minuten lang zentrifugiert (Heraeus Biofuge 13R, Heraeus Sepatech, Osterode). Die Überstände wurden nochmals bei 1°C und 15 110 x g für 15 Minuten in Zentrifugenfiltern (Nylon, 0,2 µm Porenweite; Phenomenex, Hösbach) filtriert. Die Pellets und Überstände wurden bis zur weiteren Analyse bei -80°C gelagert (Pellets maximal 2 Wochen, Überstände maximal 10 Wochen). Zur Aminanalyse wurden das fünfte Thorakal- und erste Abdominalganglion (T5 + A1) sowie die Thorakalganglien 1 bis 4 (T1- 4) verwendet. Zur Proteinanalyse wurden alle Teile des Nervensystems eingesetzt.

Zur Erstellung einer Protein-Frischgewichtsbeziehung wurden zusätzlich die Zentralnervensysteme von drei kürzlich der Zucht entnommenen, tiefgefrorenen Tieren (CL 33,77 ± 2,6 mm) präpariert. Zunächst wurde das Frischgewicht der einzelnen ZNS-Abschnitte

bestimmt, anschließend wurden sie wie oben beschrieben weiterverarbeitet und die Pellets zur Proteinbestimmung verwendet.

Proteinanalytik

Die zentrifugierten Niederschläge der Ganglien der wurden mit 1 ml 0,01 N Natronlauge aufgenommen, zehnmal für je eine Sekunde mit einem Ultraschallstab (Branson Sonifier Cell Disruptor B15), Stufe 4, behandelt und anschließend 15 Minuten lang bei 15110 x g und 20°C zentrifugiert (Heraeus Biofuge 13R). Der Überstand wurde im Proteintest in 0,01 N Natronlauge 1:10 verdünnt eingesetzt. Der Proteingehalt wurde mit dem BCA-Test (Micro-BCA Protein Assay Kit, Pierce, Rockford, USA) bestimmt. Dabei wurde das Testprotokoll für den Einsatz am Mikrotiterplattenphotometer adaptiert, ansonsten aber gemäß der Gebrauchsanweisung des Herstellers angewandt. Die Extinktion der Proben wurde mit einem Mikrotiterplattenphotometer (Dynatech MR 7000, Dynatech, Denkendorf) bei 550 nm gegen eine Referenzwellenlänge von 670 nm bestimmt. Pro Mikrotiterplatte wurde eine Eichreihe mit sechs Messpunkten (0 bis 20 $\mu\text{g Protein} \cdot \text{ml}^{-1}$) erstellt. Die Standards wurden hierbei zwei Mal, die Proben drei Mal gemessen.

Aminanalytik

Zur Messung der Serotonin- und Octopaminkonzentration im Nervensystem der Hummer wurden die Thorakalganglien 1 bis 5 (T1 bis T5) und das erste Abdominalganglion (A1) ausgewählt, da sich in diesen Abschnitten die Mehrzahl der neurosekretorischen octopaminergen und alle neurosekretorischen serotonergen Neurone befinden (s. S. 9 f.). Die Konzentration von Serotonin wurde im fünften Thorakalganglion und im ersten Abdominalganglion (T5+A1) bestimmt. Dort sind die Zellkörper der neurosekretorischen serotonergen Nervenzellen des Hummernervensystems mitsamt reichen Verzweigungen lokalisiert. Darüber hinaus wurde der Serotoningehalt auch im ersten bis vierten Thorakalganglion (T1-T4), wo diese Zellen über fein verzweigte Fortsätze Serotonin ins umliegende Nervengewebe abgeben. Octopamin wurde im Gewebeabschnitt T5+A1 gemessen. Auf diese Weise konnten je vier serotonerge (je zwei in T5 und A1) und vier octopaminerge neurosekretorische Zellen (vier in T5) direkt miteinander verglichen werden.

Die Messung des Serotonin- (5-HT) und Octopamingehaltes im Nervengewebe wurde von mir an der Harvard Medical School, Boston, USA mit Hilfe von High Performance Liquid Chromatography (HPLC) durchgeführt. Die Proben wurden auf Trockeneis bei ca. -40°C transportiert. Das eingesetzte HPLC-System bestand aus Pumpe (ESA model 580 solvent delivery module), Pulsdämpfer (ESA), 20 μl -Probenschleife, Injektor (Rheodyne), Säule (Grohm, 100 mm, ID 3 mm, C-18 reversed phase (Shandon Hypersil), 3 μm -Partikelgröße, 120 \AA Porengröße) und coulometrischem elektrochemischem Detektor (ESA Coulochem II) mit einer Wächterzelle (ESA guard cell model 5020) und einer Detektorzelle (ESA analytical cell model 5011) (ESA, Chelmsford, USA). Das Potential der Wächterzelle lag bei 750 mV, die Potenziale der Detektorzelle betragen auf Kanal 1 (ch1) 450 mV und auf Kanal 2 (ch2) 700 mV. Die Daten wurden mit einem XY-Schreiber (Servogor 220) aufgezeichnet, die Quantifizierung erfolgte anhand der Peakhöhen.

Für die HPLC-Analytik wurden ausschließlich Chemikalien vom Reinheitsgrad HPLC-grade oder höher und Wasser aus einer Deionisierungsanlage (Milli-Q-Plus, Millipore, Yonezawan) mit einer Leitfähigkeit $< 18,2 \text{ mS}$ verwendet. Alle Laufmittel wurden durch 0,2 μm Nylonfilter (Millipore) gefiltert und mit Vakuum entgast. Das Laufmittel für die Bestimmung von 5-HT bestand aus 1,8 mM Heptansulfonsäure (HSA) (Sigma), 50 mM Natriumdihydrogensulfat (Merck, Darmstadt), 6% Methanol (Merck, Darmstadt), und war mit 7 M Phosphorsäure (Merck, Darmstadt) auf pH 3,6 eingestellt. Das Laufmittel für die Quantifizierung von Octopamin bestand aus 1,8 mM HSA, 75 mM Natriumdihydrogensulfat, $100\mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ Triethylamin (Aldrich, Steinheim) sowie 10% Acetonitril (Aldrich) und war mit 7 M Phosphorsäure auf pH 3,0 eingestellt. Die Fließgeschwindigkeit betrug bei der 5-HT-Bestimmung $0,5 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$, bei der Octopaminbestimmung $0,6 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$.

Es wurden täglich Eichgeraden für 5-HT, Met-5-HT und Octopamin erstellt (1,25 , 2,5 und 5 $\text{ng} \cdot \text{ml}^{-1}$ bzw. 2,5 , 5 und 10 $\text{ng} \cdot \text{ml}^{-1}$) (= 25, 50 und 100 bzw. 50, 100 u. 200 $\text{pg} \cdot 20 \mu\text{l}^{-1}$). Als Standardsubstanzen dienten Serotonin Creatinin Sulfat (Sigma Nr. H7752), N ω Methyl-Serotonin Oxalat (Sigma) und DL-Octopamin Hydrochlorid (Sigma).

Die Proben wurden 1:4 im Laufmittel verdünnt eingesetzt, um den durch die Perchlorsäure auftretenden Störpeak möglichst gering zu halten. Jede Probe wurde einmal ohne und einmal mit Zugabe von 2,5 bzw. 5 $\text{ng} \cdot \text{ml}^{-1}$ Standard gemessen (= 50 und 100 $\text{pg} \cdot 20 \mu\text{l}^{-1}$). Die

Peaks wurden identifiziert anhand der Retentionszeiten, der Peakvergrößerung durch Standardzugabe und für 5-HT zusätzlich anhand des Peakhöhen-Verhältnisses von ch2 und ch1.

STATISTISCHE AUSWERTUNG

Die statistische Auswertung der Ergebnisse erfolgte mit Hilfe der Computerprogramme Sigmastat (Version 2.03; SPSS Inc.) und GraphPad Prism (Version 3.00, GraphPad Software). Details zu den angewendeten statistischen Tests sind bei Zar, 1996, beschrieben. Wenn nicht anders angegeben, werden die Ergebnisse in den Graphen und im Text als Mittelwerte \pm Standardabweichung dargestellt.

Nahrungsappetenzverhalten

Nahrungsappetenz während einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung

Die Dauer der Nahrungssuche in den drei Versuchsgruppen wurde für jeden Versuchstag getrennt in einer Ein-Weg Varianzanalyse (One-Way ANOVA) (Kontrolle vs EKW-Belastung vs. Ablation) verglichen, Folgetest war der Tuckey Test. Waren die Daten nicht normalverteilt, wurde eine Ein-Weg Varianzanalyse für Rangdaten nach Kruskal-Wallis durchgeführt, Folgetest war in diesem Fall der Dunn's Test. Ob sich das Nahrungsappetenzverhalten während einer Behandlung im Verlauf der 21 Versuchstage signifikant veränderte, wurde mithilfe einer Ein-Weg - Varianzanalyse für wiederholte Messungen (RM-ANOVA) für jede einzelne Behandlung getestet. Da hierbei keine signifikanten Veränderungen auftraten wurde auch kein Folgetest angewendet.

Die Auswertung des Anteils der Tiere, die innerhalb von 60 Minuten die angebotene Nahrung nicht holten, lieferte für jeden Versuchstag und jede Versuchsgruppe nur jeweils einen Wert: die Zahl an Tieren, die das Futter ignorierten gegenüber denen, die sich das Futter holten. Mit einem einzigen Wert pro Versuchsbedingung und Begegnung ist keine Varianzanalyse möglich, daher wurden die Datensätze der drei Versuchsbedingungen mit Hilfe von Kontingenztafeln analysiert. Diese ermöglichen es, statistisch signifikante Unterschiede von Verteilungsmustern zu ermitteln. Dementsprechend wurden für jeden Tag und jede

Versuchsbedingung die Versuchstiere in die Kategorien „Futter geholt ja/nein“ verteilt und diese Verteilungsmuster mit dem Chi-Quadrat-Test miteinander verglichen. Als Folgetest wurde der Fischer Exact Test verwendet.

Nahrungsappetenz nach einer Erdölbelastung

Die Daten der Experimente zur Änderung der Flickingfrequenz durch die Stimulation mit Nahrungsextrakt wurden mit einer 2-Weg Varianzanalyse für wiederholte Messungen (2-way-RM ANOVA) untersucht. Diese Varianzanalyse testete für jede Versuchsbedingung (Kontrolle, Ablation, 5, 10 und 20 Tage Erdölbelastung) gleichzeitig auf statistisch signifikante Unterschiede in den Flickingfrequenzen vor und nach Eintreffen des Nahrungsreizes und vor und nach der Behandlung. Folgetest war der Tukey-Test. Vor der 2-Weg RM-ANOVA wurden die Datensätze auf Gleichheit der Varianzen und mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung geprüft. Waren die Daten nicht normalverteilt, so wurde eine logarithmische oder eine Wurzeltransformation angewendet.

Darüber hinaus wurde untersucht, ob sich die Flickingraten der Tiere in Ruhe (vor dem Nahrungsreiz) nach der Behandlung (Ablation, Ölbelastung) statistisch signifikant verändert hatten: Zunächst wurde für jeden Teilversuch (vor Ablation, nach Ablation, vor 5 Tage Erdölbelastung, nach 5 Tage Erdölbelastung etc.) geprüft, ob sich die Ruheflickingraten vor den unterschiedlichen Nahrungskonzentrationen statistisch signifikant unterschieden. War dies nicht der Fall, wurden die Ruheflickingfrequenzen für alle Reizkonzentrationen gepoolt und die Datenpools vor und nach der Behandlung mit dem t-Test für verbundene Stichproben (paired t-Test) verglichen. Traten in einem Teilversuch bei den Ruheraten signifikante Unterschiede zwischen den Durchläufen mit den verschiedenen Nahrungsreizkonzentrationen auf, wurde nicht gepoolt, sondern für alle Datensätze eine 1-Weg RM-ANOVA mit dem Tukey Test als Folgetest gerechnet.

Außerdem wurde getestet, ob sich die Steigerung der Flickingfrequenz, mit der die Tiere auf den Nahrungsreiz reagierten, durch die Behandlung statistisch signifikant veränderte. Hierfür wurde jeweils für die Versuchsreihe vor und nach der Behandlung der Faktor, um den Hummer ihre Flickingfrequenz durch den Nahrungsreiz erhöhten, nach aufsteigenden Reizkonzentrationen linear aufgetragen. Für beide Geraden wurde eine lineare Regression berechnet und die Geraden wurden mittels einer Covarianzanalyse verglichen.

Die Dauer der aktiven Nahrungssuche vor und nach jeder Behandlung wurde mit einer 1-Weg RM ANOVA verglichen. Der Zusammenhang zwischen der Reizkonzentration und der Dauer der Suchreaktion bzw. dem Anteil an Tieren, die eine aktive Suchreaktion zeigten, wurde mit einer Pearson-product-moment-Korrelation (Glantz, 1997, S. 247 f.) untersucht. Ob sich der Anteil der Tiere, die eine aktive Suchreaktion zeigten, vor und nach der Behandlung signifikant unterschied, wurde anhand einer multiplen, logistischen Regression analysiert.

Aggressionsverhalten

Paare ohne Interaktion, Kampf um die Hierarchie und Stabilität der Hierarchie

Bei den Teilaspekten "Paare ohne Interaktion", "Kampf um die Hierarchie" und "Stabilität der Hierarchie" wurde für jede der drei Behandlungen – Kontrolle, EKW-Belastung und Ablation – in jeder Begegnung der prozentuale Anteil der Paare ermittelt, die in einer Begegnung nicht aufeinander reagierten, bzw. um die Hierarchie kämpften oder eine stabile Hierarchie etablierten. Mit diesen Werten war keine Varianzanalyse möglich, die Datensätze der drei Versuchsbedingungen wurden deshalb in Kontingenztafeln analysiert. Diese ermöglichen es, statistisch signifikante Unterschiede von Verteilungsmustern zu ermitteln. Für jede Begegnung wurden deshalb die angetretenen Paare in die Kategorien Interaktion ja/nein bzw. Kampf ja/nein oder stabile Hierarchie ja/nein verteilt und diese Verteilungsmuster mit dem Chi-Quadrat-Test miteinander verglichen. Als Folgetest wurde der Fischer Exact Test verwendet.

Kampfdauer, Aggressionsstufen, Dauer der Bouts, Aggressionsindex

Die Verhaltensparameter "Kampfdauer", "Aggressionsstufen", "Dauer der Bouts" und "Aggressionsindex" wurden anhand einer 2-Weg Varianzanalyse für wiederholte Messungen (RM-2-Weg-ANOVA) auf statistische Unterschiede hin untersucht. Gleich große und ungleich große Paare wurden hierbei als getrennte Grundgesamtheiten behandelt. Vor der 2-Weg RM-ANOVA wurden die Datensätze auf Gleichheit der Varianzen und mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung geprüft. Waren die Daten nicht normalverteilt, so wurde

eine logarithmische oder eine Wurzeltransformation angewendet. Als Folgetest diente der Student-Newman-Keuls-Test. Bestand bei einem Analyseparameter zwischen den drei Behandlungen – Kontrolle, EKW-Belastung und Ablation – und der Begegnung – I, II oder III – keine statistisch signifikante Abhängigkeit, wurde die höhere Trennschärfe einer Ein-Weg ANOVA genutzt: In diesen Fällen wurden signifikante Unterschiede zwischen den drei Behandlungen für jede Begegnung getrennt mit einer Ein-Weg ANOVA ermittelt. Signifikante Unterschiede von Begegnung zu Begegnung innerhalb einer Behandlung wurden dann mit einer Ein-Weg RM-ANOVA analysiert. Als Folgetest wurde wiederum der Student-Newman-Keuls-Test eingesetzt.

Serotonin- und Octopaminkonzentrationen im Nervensystem

Die Korrelation zwischen Frischgewicht der Nervengewebe und ihrem Proteingehalt wurde mit dem Pearstest (Pearson Product Moment Correlation; Glantz, 1997) geprüft. Mit dem gleichen Test wurde getestet, ob der Verlust der Gewebeprobe an internem Methyl-Serotonin-Standard von der Dauer der Probenaufbewahrung abhängig war. Der Serotonin- und Octopamingehalt in den verschiedenen Nervengewebe und das Konzentrationsverhältnis der beiden Amine bei den erdölbelasteten und den Kontrolltieren wurde mit dem t-Test bzw. der Mann-Whitney-Rangsummen-Test (U-Test) paarweise verglichen (Glantz, 1997). Vor dem Test wurden die Datensätze auf Gleichheit der Varianzen und mit dem Kolmogorov-Smirnov-Test auf Normalverteilung geprüft.

ERGEBNISSE

ERDÖLKOHLLENWASSERSTOFFANALYTIK

Der Gesamtgehalt an Erdölkohlenwasserstoffen in der Wasserlöslichen Ölfraktion (WSF) und in den Versuchsbecken

In der Stammlösung der wasserlöslichen Erdölbestandteile (WSF) betrug die Gesamtkonzentration an Erdölkohlenwasserstoffen (EKW's) im Mittel $1,56 \pm 0,11 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. In den acht Versuchsbecken lag die EKW-Gesamtkonzentration im $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ –Bereich. Sie war in allen Experimenten und auch im Zeitverlauf der einzelnen Versuchsreihen ähnlich (Abb. 21).

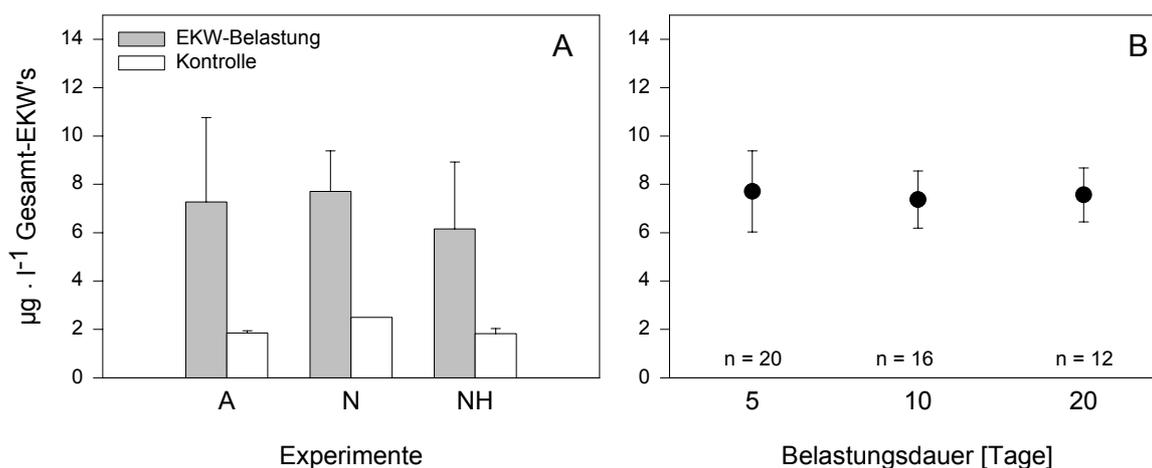


Abb. 21: **EKW-Gesamtkonzentration im Versuch**

A: EKW-Gesamtkonzentration am 5. Versuchstag in den Versuchs- und Kontrollbecken der Versuchsreihe von A = Experiment zum Aggressionsverhalten; N = Experiment zur Nahrungsappetenz; und NH = Experiment zur Neurohormonanalyse; für A, N und NH: Versuchsbecken n=8, für A und NH: Kontrollbecken n=2, für N: n=1
 B: EKW-Gesamtkonzentration in den Versuchsbecken am 5., 10. und 20. Versuchstag während der Versuchsreihe zur Nahrungsappetenz

Die Konzentration an Erdölkohlenwasserstoffen betrug im Versuch zum Aggressionsverhalten $7,27 \pm 3,49 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, im Versuch zur Nahrungsappetenz $7,71 \pm 1,68 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ und im Versuch zur Neurohormonanalyse $6,16 \pm 2,71 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. In den Kontrollbecken wurden EKW-Konzentrationen von $1,85 \pm 0,09 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Aggression), $2,92 \pm 0,59 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Nahrungsappetenz) und $1,83 \pm 0,21 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Neurohormonanalyse) gemessen.

In der Versuchsreihe zur Nahrungsappetenz wurden exemplarisch jeweils Wasserproben vom fünften, zehnten und zwanzigsten Tag der Öl-Belastung analysiert (Abb. 21 B). Die Gesamt-EKW-Konzentration wies kaum Schwankungen auf und betrug am fünften Tag $7,71 \pm 1,68 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, am zehnten $7,37 \pm 1,18 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ und am zwanzigsten $7,56 \pm 1,11 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$.

Identifizierung von Einzelkomponenten in der wasserlöslichen Ölfraktion (WSF)

Ein Versuch alle Inhaltsstoffe der WSF zu identifizieren hätte den Rahmen dieser Arbeit gesprengt, da Rohöle "tausende Einzelkomponenten" enthalten, die sich von Ölfeld zu Ölfeld unterscheiden und die teilweise noch nicht alle bekannt sind (Whittle et al, 1982; National Research Council, 1985, p. 17). Exemplarisch wurden die 75 größten Peaks in einem Fullscan GC/MS-Chromatogramm der WSF-Stammlösung (s. Material und Methoden, S. 19f) identifiziert. Am stärksten waren die Naphtaline vertreten, von ihnen konnten insgesamt 17 verschiedene Derivate identifiziert werden. Ebenfalls vielfältig, jedoch in weniger großen Mengen, waren die Phenole mit 18 und die Benzole mit 12 identifizierten Derivaten. Folgende 20 Substanzen wiesen die größten Peaks auf und waren damit die mengenmäßig bedeutendsten Komponenten der WSF (sortiert nach absteigender Peakgröße) (Tab. 8):

Peakgröße (Rang)	Substanz		Peakgröße (Rang)	Substanz
1	1-methyl-Naphtalin		11	1,1'-Biphenyl
2	2-methyl-Naphtalin		12	3-methyl-Phenantren
3	Naphtalin		13	2-ethyl-6-methyl-Phenol
4	Dibenzofuran;		14	1-ethyl-Naphtalin
5	1, 5-dimethyl-Naphtalin		15	Fluoren
6	1, 6-dimethyl-Naphtalin		16	2-methyl-1,1'-Biphenyl
7	2,4,7-trimethyl-Carbazol		17	3,4,5-trimethyl-Phenol
8	2,6-dimethyl-Naphtalin		18	2,4,6-trimethyl-Phenol,
9	3,6-dimethyl-Carbazol		19	3-ethyl-Phenol
10	2,3-dimethyl-Naphtalin		20	Fluorenon

Tab. 8. Die mengenmäßig bedeutendsten 20 Komponenten der wasserlöslichen Erdölfraction

Das Gesamtchromatogramm ist im Anhang in Abb. A4 dargestellt. Ebenso sind dort in der Tabelle A1 alle identifizierten Substanzen nach Stoffgruppen geordnet aufgeführt.

Quantifizierung ausgewählter Stoffgruppen und Einzelkomponenten

In Proben der WSF-Stammlösung und in Wasserproben aus den drei Versuchsreihen zu Aggression, Nahrungsappetenz und Neurohormonanalyse wurden insgesamt 43 Einzelkomponenten quantitativ bestimmt. Es wurden Erdölkomponenten ausgewählt, die auch vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie in Analysen zur organischen Schadstoffbelastung der Nordsee routinemäßig erfasst werden. (vergl. BLMP 2000, BLMP 2002). Aus diesen Daten wurden die Konzentrationen der analysierten Naphtaline, Rest-Aromaten (alle analysierten Aromaten außer der Naphtaline) und Aliphaten als Summenparameter berechnet. Die Konzentrationen der einzelnen 21 aliphatischen und 22 aromatischen Verbindungen sind in den Tabellen A2 und A3 im Anhang aufgeführt.

In der Stammlösung der wasserlöslichen Erdölfraction (Abb. 22 A) bildeten die Naphtaline mit $281,48 \pm 44,55 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ die stärkste Gruppe. Von den beiden anderen Stoffgruppen war deutlich weniger in der WSF-Stammlösung vorhanden: Die Konzentration der Rest-Aromaten betrug $6,88 \pm 1,89 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ und die der Aliphaten $6,65 \pm 1,09 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$.

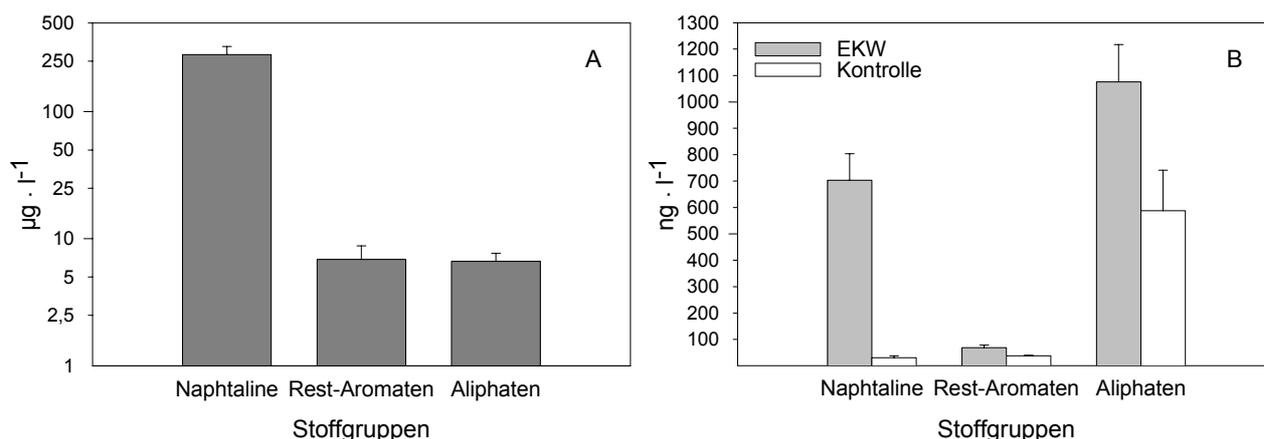


Abb. 22: **Konzentration der Naphtaline, Aliphaten und Rest-Aromaten** (= alle Aromaten außer der Naphtalinderivate) als Summenparameter aus den 43 analysierten Einzelkomponenten
 A: in der WSF-Stammlösung (n=3, je eine WSF-Stammlösung aus der Versuchsreihe zur Nahrungsappetenz, Aggression und Neurohormonanalyse)
 B: für den 5. Versuchstag, Versuchsreihe zur Neurohormonanalyse (n=8 für die Versuchsbecken, n=2 für die Kontrollbecken)

In den öbelasteten Versuchsbecken waren im Gegensatz dazu die Aliphaten mit $1075,5 \pm 141,6 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ am stärksten vertreten (Abb. 22 B). Jedoch betrug auch in den Wasserproben der Kontrollbecken die Aliphatenkonzentration bereits $588,0 \pm 153,0 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$. Die Menge an Aliphaten war also auch im unbelasteten Wasser relativ hoch, im Vergleich dazu war sie bei Ölbelastung weniger als doppelt so hoch.

Die Naphtalinderivate lagen mit $703 \pm 100,3 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ mengenmäßig an zweiter Stelle hinter den Aliphaten. In Bezug auf die relative Belastung der Hummer war diese Stoffgruppe jedoch die bedeutendste: Die Konzentration an Naphtalinen war bei Erdölbelastung 23 Mal höher als im unbelasteten Wasser, hier betrug ihre Konzentration nur $30,5 \pm 7,5 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$.

Die Konzentration an Restaromaten betrug in den öbelasteten Becken etwa ein Zehntel der Konzentration an Naphtalinderivaten, nämlich $68,7 \pm 10,1 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$. Damit war sie knapp doppelt so hoch wie in den Kontrollbecken mit $38,0 \pm 2,0 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$. Einige aromatische Verbindungen wie z.B. Acenaphten, Anthracen und Perylen konnten in den Kontrollbecken im Gegensatz zu den Versuchsbecken nicht nachgewiesen werden. (vergl. Anhang Tab. A3).

Verluste von Erdölkohlenwasserstoffen im Leitungssystem

Da alle Versuche in Durchflussbecken durchgeführt wurden, musste die Stammlösung der wasserlöslichen Erdölkohlenwasserstoffe über ein Leitungssystem kontinuierlich in die Becken gepumpt werden. Damit waren Verluste der Erdölinhaltsstoffe durch Adsorption in den Zuleitungen unvermeidlich. Der Gesamtverlust an Erdölkohlenwasserstoffen betrug relativ zur WSF-Stammlösung 41,0%. Aus den Verlusten der 43 Einzelkomponenten wurden zusätzlich die Verluste an Naphtalinderivaten, Restaromaten und Aliphaten als Summenparameter berechnet (Abb. 23).

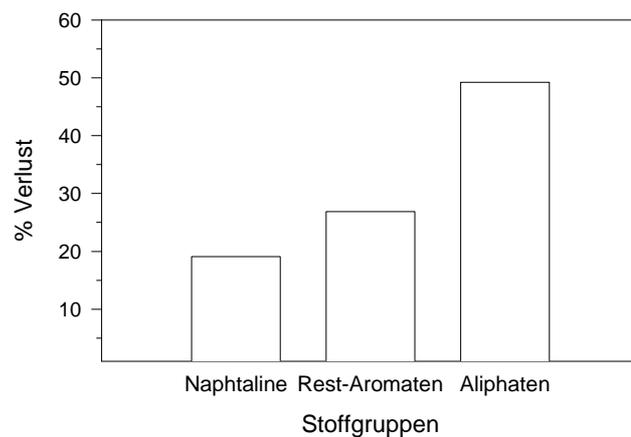


Abb. 23: Verlust einzelner Stoffklassen aus der WSF-Stammlösung durch die Glasleitungen.

Die Verluste betragen für die Naphtaline 19,1% und für die Rest-Aromaten 26,9%. Der vergleichsweise hohe Verlust an Aliphaten von 49,2% wurde zugunsten der relativ niedrigeren Verluste an Aromaten in Kauf genommen, da die Aliphaten bei Verhaltensänderungen vermutlich eine eher untergeordnete Rolle spielen (vergl. Atema 1976).

VERHALTENSUNTERSUCHUNGEN

Die Experimente an juvenilen Hummern sollten zeigen ob sich ihre Nahrungsappetenz und ihr Aggressionsverhalten durch die Einwirkung von Erdölkohlenwasserstoffen (EKW's) verändern. Beide Verhalten werden in erheblichem Maße durch chemische Reize gesteuert. Deshalb wurde darüber hinaus untersucht, ob ein Effekt auf das Verhalten auf einer Störung der chemosensorischen Wahrnehmung beruhen könnte. Zum Vergleich wurde deshalb auch das Verhalten von juvenilen Hummern mit stark eingeschränkter Chemorezeption untersucht: Ihnen waren vor Versuchsbeginn die lateralen Antennulenflagellen entfernt bzw. die Sinneshaare von diesen Flagellen abrasiert worden (s. S. 7 f). Im weiteren Verlauf werden diese Tiere als Ablationstiere bezeichnet

Nahrungsappetenzverhalten

In den Versuchen zum Nahrungsappetenzverhalten wurden zwei verschiedene Aspekte einer Erdölwirkung untersucht: Zum einen wurde das Verhalten der Hummer direkt im belasteten Wasser getestet. Hier stand die Frage im Vordergrund, welche Wirkung ein unmittelbarer Kontakt mit den Schadstoffen auf die Nahrungssuche hat und ab welcher Belastungsdauer eine solche Wirkung einsetzt. Zum anderen sollte in der zweiten Versuchsreihe geklärt werden, ob eine EKW-Belastung die Tiere auch dann noch beeinträchtigt, wenn sie sich im Anschluss an die Belastung wieder in sauberem Wasser befinden.

Die Nahrungsappetenz während einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung

Das Verhalten der Hummer wurde im ölbelasteten Wasser getestet und mit dem der Ablations- und Kontrolltieren verglichen. Das Nahrungssuchverhalten der Tiere wurde hierbei täglich direkt in ihren Hälterungsbecken getestet. Zwei Teilaspekte wurden untersucht: Erstens die Latenzzeit, also die Dauer bis die Tiere nach dem Einbringen eines Nahrungsreizes (Nordseegarnele oder Miesmuschel) ihre aktive Suche begannen. Zweitens wurde die Dauer der aktiven Suche bis zum Aufgreifen der Nahrung gemessen.

Reaktion auf die angebotene Nahrung

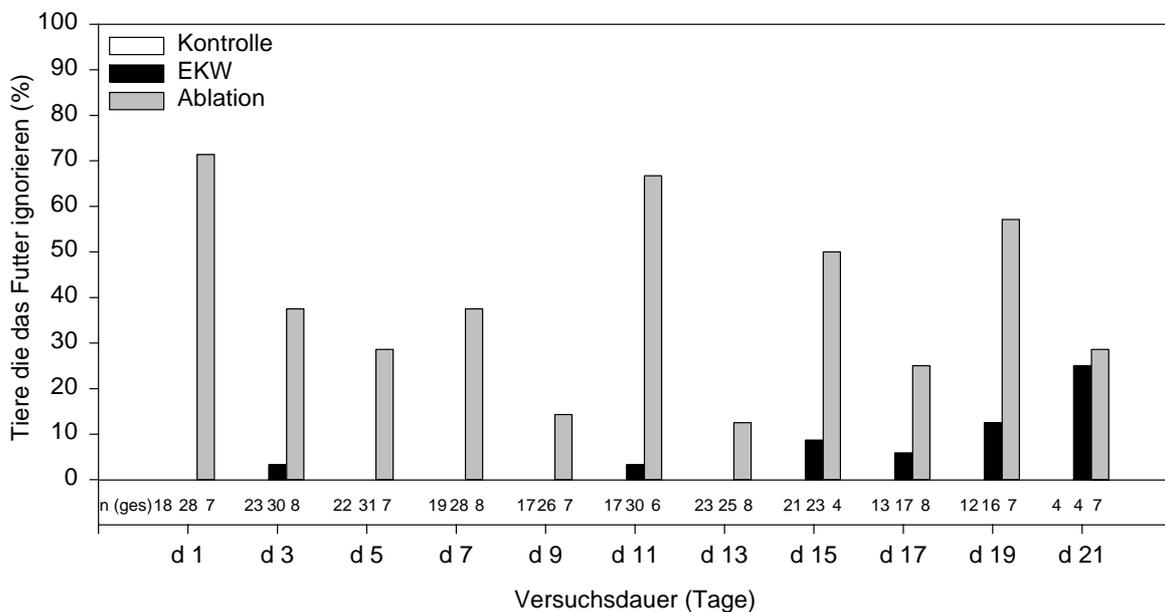


Abb. 24: Anteil der Versuchstiere (%), die innerhalb von 60 min die angebotene Nahrung ignorierten; n (ges) = Anzahl aller Tiere im Versuch

Unter Kontrollbedingungen holten sich ausnahmslos alle Hummer das angebotene Futter innerhalb der Beobachtungsperiode. Bei den Ablationstieren dagegen zeigte ein beträchtlicher Anteil der Hummer keinerlei Interesse (Abb. 24). Zwischen 13 % und 71 % der Tiere blieben trotz Nahrungsreiz in der Höhle oder liefen im Becken herum, ohne auf das angebotene Futter zu reagieren. Dabei trat im zeitlichen Verlauf des Experiments keine zu- oder abnehmende Tendenz auf. Im Gegensatz dazu holten sich in der Gruppe der EKW-belasteten Hummer bis zum 13. Versuchstag die meisten Tiere das Futter innerhalb von 60 Minuten. Ab dem 15. bis zum 21. Versuchstag stieg dann der Anteil der Tiere, die das Futter nicht holten, von 9 auf 25%.

Ein χ^2 -Test mit anschließendem Exaktem Test auf Unabhängigkeit nach Fisher (Fisher Exact Test) ergab, dass sich am ersten bis siebten und am 11., 15. und 19. Versuchstag die Ablationstiere signifikant von den EKW-belasteten Tieren und den Kontrolltieren unterschieden ($p < 0,05$). Zwischen den Kontroll- und EKW-belasteten Tieren bestanden dagegen keine statistisch signifikanten Unterschiede.

Dauer der Latenzzeit und der aktiven Suche

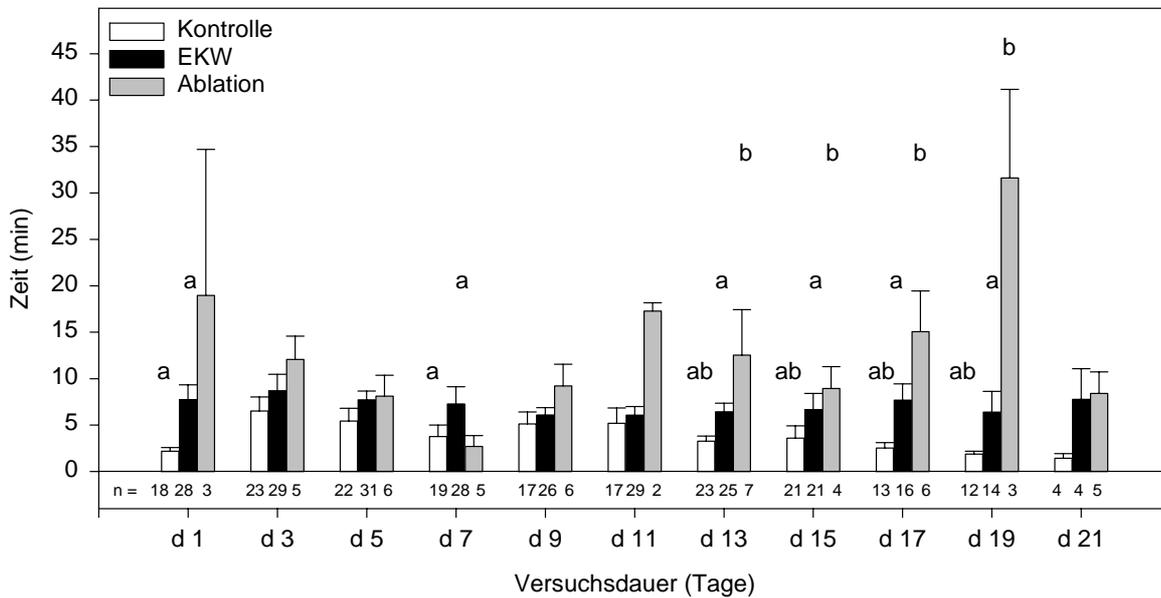


Abb. 25: **Latenzzeit** (min) vom Einbringen des Nahrungsreizes bis zum Beginn eines aktiven Suchverhaltens. Gleiche Buchstaben kennzeichnen statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Versuchsgruppen (Ein-Weg-ANOVA; $p < 0,05$)

Bei den Tieren, die das angebotene Futter innerhalb von 60 Minuten suchten und ergriffen, wurde zunächst die Latenzzeit vom Einbringen des Futters bis zum Beginn einer aktiven Suche (Verlassen des Unterschlupfes) bestimmt (Abb. 25). Die Kontrolltiere hatten hierbei im Mittel die kürzesten, die Ablationstiere die längsten Latenzzeiten.

Unter Kontrollbedingungen dauerte es zwischen $1,4 \pm 0,5$ min und $6,5 \pm 1,5$ min bis die Hummer mit aktivem Nahrungssuchverhalten begannen. An den meisten Versuchstagen vergingen zwei bis vier Minuten bis zum Beginn der aktiven Suche. Die EKW-belasteten Tiere brauchten mit $6,1 \pm 0,8$ min bis $8,7 \pm 1,8$ min etwas länger. Die Ablationstiere zeigten die längsten Latenzzeiten und die höchste Variabilität: Hier vergingen zwischen $2,7 \pm 1,2$ min und $31,6 \pm 9,5$ min, bis die Hummer die aktive Nahrungssuche begannen.

Der Effekt von Ölbelastung und Ablation wurde für jeden Versuchstag einzeln mit einer Ein-Weg Varianzanalyse (1-Weg ANOVA) geprüft. Die Tests ergaben, dass die Latenzzeit unter EKW-Belastung an den Versuchstagen 1 und 7 signifikant länger war als unter Kontrollbedingungen. Von Versuchstag 13 bis 19 war die Latenzzeit bei den ölbelasteten

Hummern und den Ablationstieren signifikant länger als bei den Kontrolltieren ($p < 0,05$). Eine einer Ein-Weg Varianzanalysen für wiederholte Messungen (1-Weg RM-ANOVA's) für jede einzelne Versuchsgruppe zeigten, dass im zeitlichen Verlauf des Experiments keinerlei statistisch signifikante Verlängerung oder Verkürzung der Latenzzeit auftraten

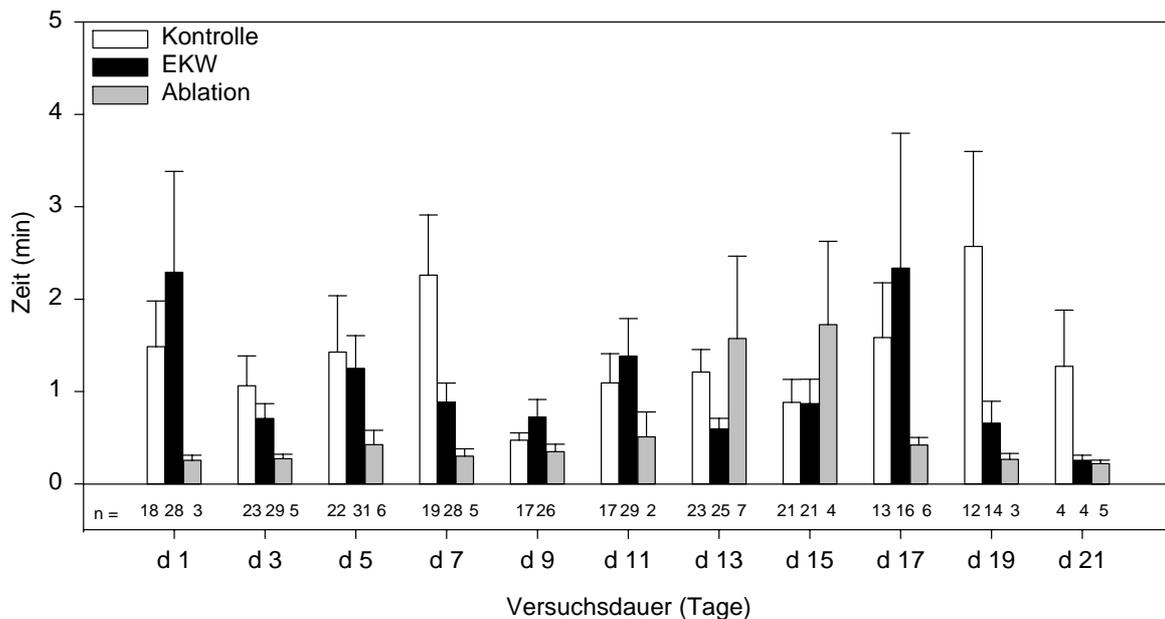


Abb.26: **Dauer der aktiven Suche** vom Verlassen der Höhle bis zum Ergreifen des Futters [min]. Keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen Kontroll- EKW- und Ablationsgruppe (Ein-Weg-ANOVA für jeden Versuchstag zwischen Kontroll- EKW- und Ablationsgruppe)

Die Dauer der aktiven Suche war bei allen Tieren deutlich kürzer als die Latenzzeit. ohne dass zwischen den drei Versuchsgruppen statistisch signifikante Unterschiede auftraten. (Abb. 26). Die Kontrolltiere brauchten ab Verlassen der Höhle zwischen $0,5 \pm 0,07$ und $2,6 \pm 1,0$ min um das Futter zu finden und zu ergreifen. Bei den EKW-belasteten Hummern dauerte dies zwischen $0,3 \pm 0,05$ und $2,3 \pm 1,5$ min. Interessanterweise fanden die Tiere ohne laterale Antennulenflagellen, das Futter am schnellsten. Sie suchten zwischen $0,2 \pm 0,06$ und $1,7 \pm 0,9$ min. Allerdings waren die Unterschiede zwischen den Versuchsgruppen in keinem Fall statistisch signifikant. Zudem ging nur eine geringe Zahl an Ablationstieren überhaupt auf Futtersuche. Der Großteil reagierte nicht auf den angebotenen Nahrungsreiz (s. Abb. 24.).

Die Nahrungsappetenz nach einer Erdölkohlenwasserstoffbelastung

Die Fragestellungen in diesem Versuch waren zum einen, welche Nachwirkung Erdölkohlenwasserstoffe auf die Fähigkeit der Tiere hatten, Nahrung chemosensorisch wahrzunehmen, und zum anderen, ob sie die Motivation der Hummer zur Nahrungssuche veränderten. Alle Tests dieser Versuchsreihe wurden im Strömungskanal (S.24 f) durchgeführt. Als Nahrungsreiz diente ein Homogenat aus dem Muskelfleisch der Schwimmkrabbe *Liocarcinus sp.*.

Die chemosensorische Empfindlichkeit der Tiere wurde anhand der Schwellenkonzentrationen ermittelt, ab der sie auf einen Nahrungsreiz reagierten. Die Flickingfrequenz der lateralen Antennulenflagellen diente hierbei als nicht-invasives Mittel um die chemosensorische Wahrnehmung festzustellen. Die Flickingraten wurden vor und nach dem Eintreffen des Nahrungsreizes beim Tier bestimmt. Eine statistisch signifikante Steigerung der Flickingrate wurde als Chemorezeption gewertet.

Die Motivation der Hummer zur Nahrungssuche wurde anhand ihrer aktiven Suchreaktion bestimmt: Nach Verabreichung des Nahrungsreizes wurde hierfür drei Minuten lang die Dauer ihrer lokomotorische Aktivität außerhalb der Höhle gemessen. Sie diente als Maß für die Bereitschaft der Tiere, einer wahrgenommenen Nahrungsduftspur auch zu folgen.

Wirkung auf die Reizschwelle für chemische Nahrungsreize

Reizschwelle und chemosensorische Empfindlichkeit unter Kontrollbedingungen

Um zunächst die chemosensorische Reizschwelle unbelasteter Hummer zu ermitteln, wurden die Kontrolltiere mit Nahrungsreizen in Konzentrationen von $4 \cdot 10^{-15} \text{ g l}^{-1}$ (4 fg l^{-1}) bis $4 \cdot 10^{-5} \text{ g l}^{-1}$ ($40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$) getestet. In Abb. 27 sind die Flickingfrequenzen eine Minute vor Verabreichung des Reizes (Ruheminute) und eine Minute nach seinem Eintreffen beim Tier (Reizminute) für die einzelnen Reizkonzentrationen dargestellt. Die obere Grafik A zeigt die Ergebnisse für den ersten Kontrollversuch, die Grafik B die Ergebnisse für den zweiten Kontrollversuch 5 Tage später.

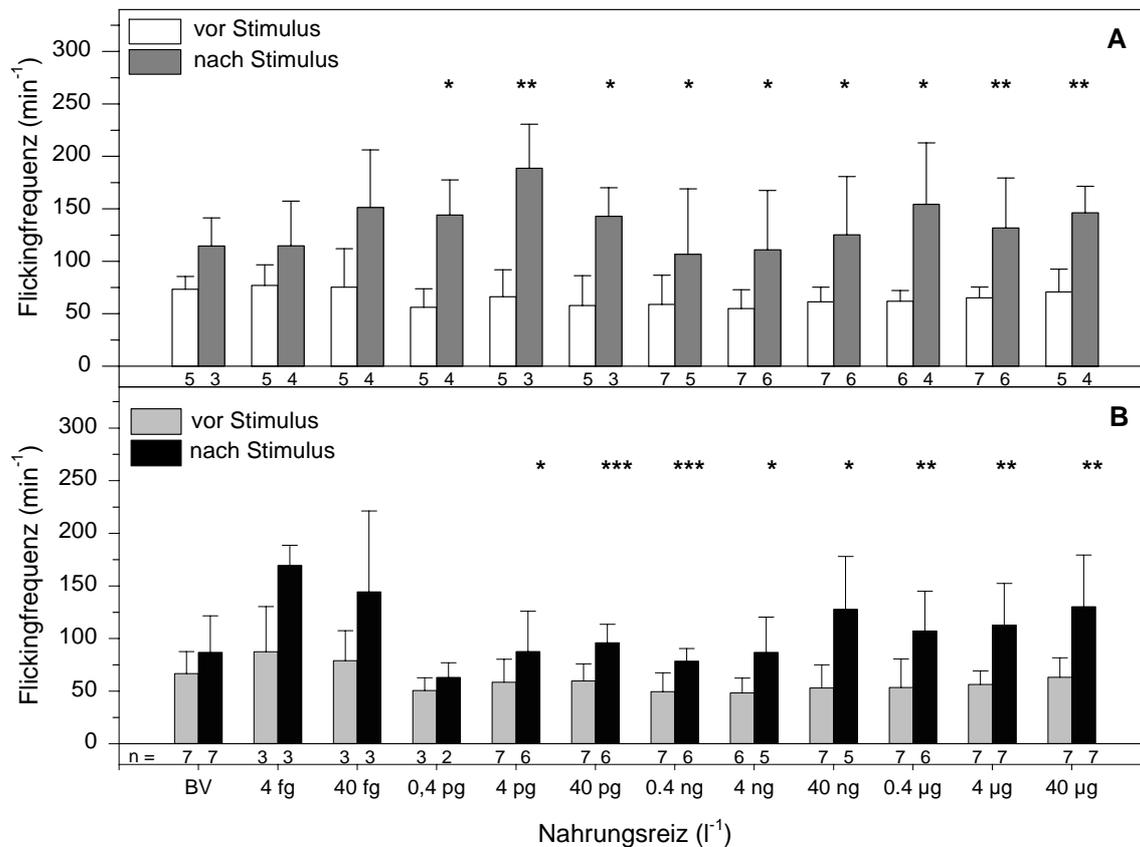


Abb.27: **A: Kontrollversuch 1, B: Kontrollversuch 2 nach 5 Tagen:** Flickingfrequenz (flicks·min⁻¹) vor und nach Applikation eines Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 fg·l⁻¹ bis 40 µg·l⁻¹. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. *,**,***: statistisch signifikanter Unterschied zwischen der Flickingfrequenz in der Ruhe- und in der Reizminute mit $p < 0,05$; 0,01; 0,001. (2-Weg RM-ANOVA, Folgetest: Student-Newman-Keuls-Test)

Die Hummer reagierten ab einer Konzentration von 0,4 pg·l⁻¹ (Kontrollversuch 1) bzw. 4 pg·l⁻¹ (Kontrollversuch 2) mit einer statistisch signifikanten Steigerung ihrer Flickingfrequenz. Die Schwelle für die chemosensorische Wahrnehmung des Nahrungsreizes wurde damit zwischen 0,4 und 4 pg·l⁻¹ angenommen. Auch unterhalb dieser Konzentrationen und in den Blindversuchen waren die Flickingraten nach der Stimulation etwas erhöht, allerdings nur gering und statistisch nicht signifikant.

In der Ruheminute betrug die Flickingfrequenz der Tiere im ersten Kontrollversuch (A) im Mittel 64 ± 21 Flicks pro Minute (fpm) und im zweiten Kontrollversuch (B) 59 ± 21 fpm. Damit unterschieden sich die Ruhefrequenzen in den beiden Kontrollversuchen nicht statistisch signifikant voneinander.

Nach dem Nahrungsreiz zeigten die Hummer Schlagfrequenzen zwischen 107 ± 63 fpm und 189 ± 42 fpm in Kontrollversuch 1 und zwischen 63 ± 14 und 170 ± 19 fpm in Kontrollversuch 2. Im zweiten Kontrollversuch waren die Flickingfrequenzen nach dem Reiz damit meist merklich niedriger als im ersten Kontrollversuch. Die Zwei-Weg Varianzanalyse für wiederholte Messungen (2-Weg RM-ANOVA) ergab jedoch keinen statistisch signifikanten Unterschied.

Entscheidend für die Stärke der Reaktion ist aber nicht die absolute Flickingfrequenz nach dem Reiz für sich alleine betrachtet, sondern bezogen auf die Ruheflickingrate davor. Dieser Steigerungsrate, also der Faktor, um den die Tiere ihre Flickingfrequenz nach Eintreffen des chemischen Reizes erhöhen, lässt erkennen, wie heftig die Reizantwort ausfällt.

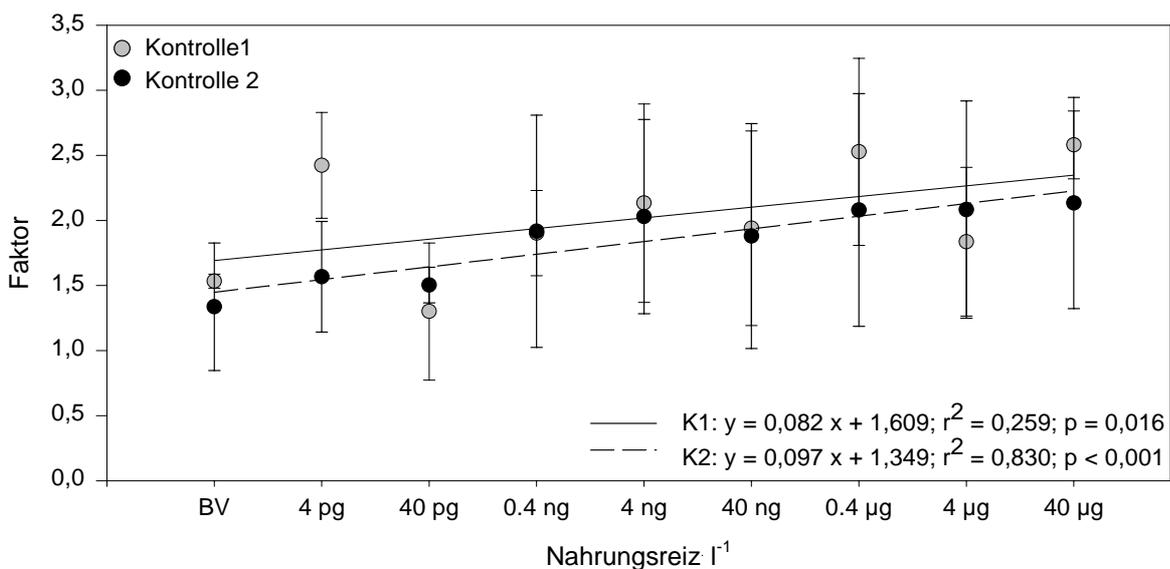


Abb. 28: **Kontrollversuch 1 und 2:** Steigerung der Flickingfrequenz nach Eintreffen des Nahrungsreizes (Muskelhomogenat der Schwimmkrabbe *Liocarcinus*); Faktor: Flickingfrequenz nach Stimulus \cdot Flickingfrequenz vor Stimulus $^{-1}$).

In beiden Kontrollversuchen war die gleiche Tendenz erkennbar: Je höher die Konzentration des Nahrungsreizes, umso stärker erhöhten die Hummer ihre Flickingfrequenz (Abb. 28). Im ersten Kontrollversuch stieg die Flickingfrequenz um den Faktor 1,3 bei einer Reizkonzentration von $40 \text{ pg} \cdot l^{-1}$ auf um den Faktor 2,6 bei $40 \text{ µg} \cdot l^{-1}$. Im zweiten Kontrollversuch lag die Steigerung zwischen 1,6-fach bei $4 \text{ pg} \cdot l^{-1}$ und 2,1-fach bei auf $40 \text{ µg} \cdot l^{-1}$. Die Steigerung der Flickingfrequenz nach dem Reiz und der Anstieg der Post-Stimulus-

Flickingfrequenz mit zunehmender Reizstärke fielen in den Kontrollversuchen also relativ gering aus. Im ersten Kontrollversuch führte allerdings die niedrigste Reizkonzentration von 4 pg l^{-1} zu einer Steigerung um das 2,4-fache. Man kann sie jedoch als Zufall betrachten, da sie sich im zweiten Kontrollversuch nicht wiederholte.

In beiden Kontrollversuchen bestand ein positiver linearer Zusammenhang zwischen der Konzentration des Nahrungsreizes und der Steigerung des Antennulenschlags. Jedoch waren die Steigungen der Regressionsgeraden mit 0,082 und 0,097 relativ gering. Eine Kovarianzanalyse ergab keine statistischen Unterschiede in der Steigung der beiden Regressionsgeraden.

In den nachfolgenden Versuchen wurde untersucht, ob Erdölkohlenwasserstoffbelastung oder Ablation die Reizschwelle der Hummer für Nahrungsreize erhöhen. Es wurden daher Reizkonzentrationen ab 4 pg l^{-1} getestet, bei denen man davon ausgehen konnte, dass bei unbelasteten Tieren die Schwelle der chemosensorischen Wahrnehmung bereits erreicht war (vergl. Abb. 27).

Chemosensorische Empfindlichkeit bei Ablation

Die Ablation der Sinneshaare von den lateralen Antennulenflagellen wirkte sich gravierend auf die Wahrnehmungsschwelle aus (Abb. 29). Wie in den Kontrollversuchen reagierten die Hummer vor Ablation der Sensillen auf den Nahrungsreiz ab einer Konzentration von 4 pg l^{-1} mit einer signifikant erhöhten Flickingfrequenz. Lediglich bei der Konzentration von $0,4 \text{ ng l}^{-1}$ war die Erhöhung der Flickingrate nicht signifikant. Nach der Ablation zeigten die gleichen Tiere erst ab einer Reizkonzentration von $0,4 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ signifikant höhere Flickingfrequenzen. Sie nahmen den Nahrungsreiz damit erst bei 100 000-fach höherer Konzentration chemosensorisch wahr als vor der Ablation.

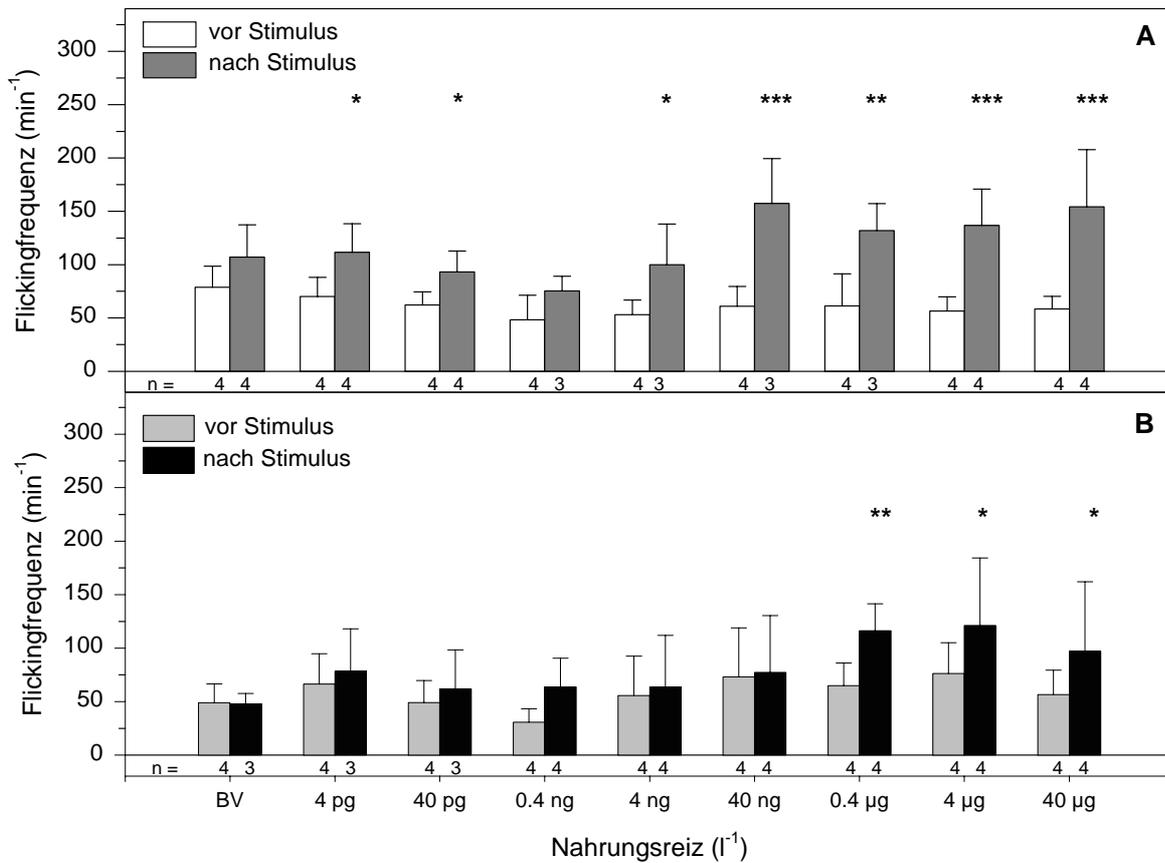


Abb. 29: A vor Entfernen der Sensillen, B 5 Tage nach Entfernen der Sensillen von den lateralen Antennulenflagellen: Flickingfrequenz (flicks·min⁻¹) vor und nach Applikation eines Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 fg l⁻¹ bis 40 µg l⁻¹. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. *, **, ***: statistisch signifikanter Unterschied zwischen der Flickingfrequenz in der Ruhe- und in der Reizminute mit p < 0,05; 0,01; 0,001. (2-Weg RM-ANOVA, Folgetest: Student-Newman-Keuls-Test)

Die Ruheflickingraten der Hummer vor Eintreffen des Nahrungsreizes wurden durch die Ablation nicht verändert: Vor der Ablation betragen sie im Mittel 61 ± 19 fpm und danach 58 ± 28 fpm.

Auf den Nahrungsreiz reagierten die Hummer vor der Ablation mit Flickingraten zwischen 75 ± 14 und 157 ± 42 fpm, also ähnlich wie im 2. Kontrollversuch. Nach Ablation der Sinneshaare von den lateralen Antennulenflagellen waren diese Flickingraten mit 62 ± 37 bis 121 ± 63 fpm etwas niedriger, jedoch waren die Unterschiede statistisch nicht signifikant.

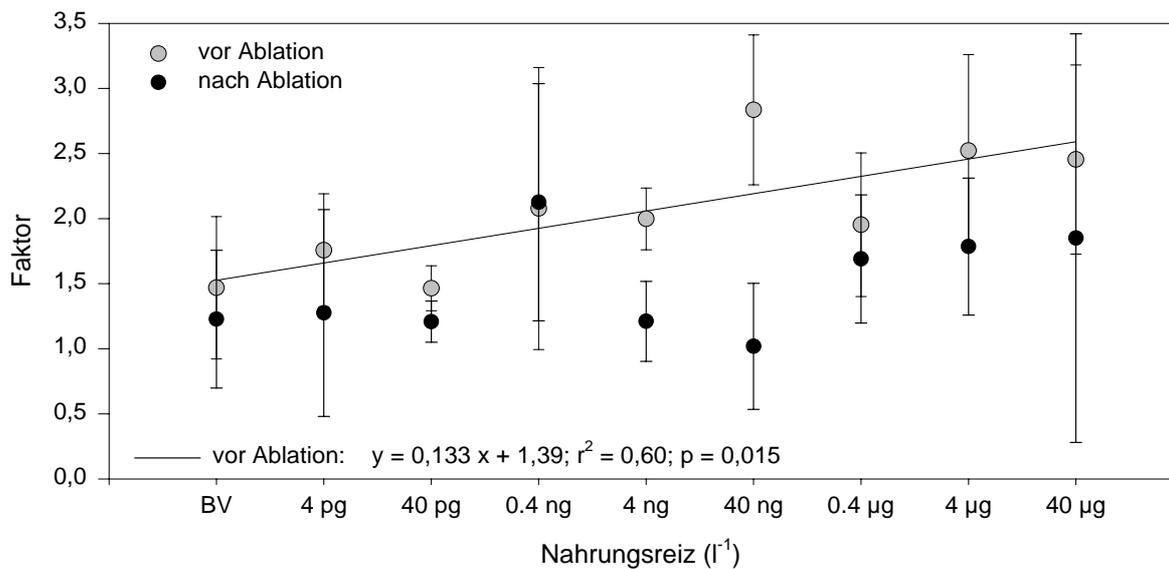


Abb. 30: **vor und nach Entfernen der Sensillen von den lateralen Antennulenflagellen:** Steigerung der Flickingfrequenz nach Eintreffen des Nahrungsreizes (Muskelhomogenat der Schwimmkrabbe *Liocarcinus*); Faktor: Flickingfrequenz nach Stimulus · Flickingfrequenz vor Stimulus⁻¹).

Wie in den Kontrollversuchen stieg vor der Ablation schon ab der niedrigsten Reizkonzentration der Faktor, um den die Tiere ihre Flickingfrequenz erhöhten, mit zunehmender Reizstärke an (Abb. 30): Bei der niedrigsten Reizkonzentration von 4 pg l⁻¹ war die Flickingfrequenz der Hummer nach Eintreffen des Reizes im Mittel um das 1,8-fache höher als in der Ruheminute. Bei 40 µg l⁻¹ betrug der Faktor 2,5. Zwischen Reizkonzentration und Steigerungsfaktor bestand ein linearer Zusammenhang mit einer positiver Steigung von 0,132 ($r^2 = 0,60$).

Im Gegensatz dazu steigerten die Hummer nach der Ablation bei Reizkonzentrationen zwischen 4 pg l⁻¹ und 40 ng l⁻¹ ihre Flickingfrequenzen fast gar nicht. Mit dem Einsetzen der chemosensorischen Wahrnehmung ab 0,4 µg l⁻¹ Nahrungsextrakt (vergl.. Abb. 13 B) stieg die Flickingfrequenz der Tiere nach Eintreffen des Nahrungsreizes um das 1,7-fache. Der weitere Anstieg des Faktors blieb deutlich geringer als vor der Ablation. Bei 40 µg l⁻¹ betrug er lediglich 1,9. Insgesamt bestand kein signifikanter linearer Zusammenhang mehr zwischen der Reizkonzentration und der Steigerung der Flickingfrequenz.

Chemosensorische Empfindlichkeit bei EKW-Belastung

Der Einfluss von Erdölkohlenwasserstoffen auf die chemosensorische Wahrnehmungsschwelle für Nahrungsreize wurde nach Belastungsphasen von 10 und 20 Tagen untersucht.

Im 10-Tage Belastungsexperiment stiegen vor der Belastungsphase die Flickingfrequenzen bei allen Reizkonzentrationen signifikant (Abb. 31). Nach 10 Tagen EKW-Belastung war lediglich ein Mal, bei $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$ der Anstieg der Flickingfrequenz nicht signifikant. Die Reaktionsschwelle der Hummer für den Nahrungsreiz war damit nach 10 Tagen Ölbelastung unverändert.

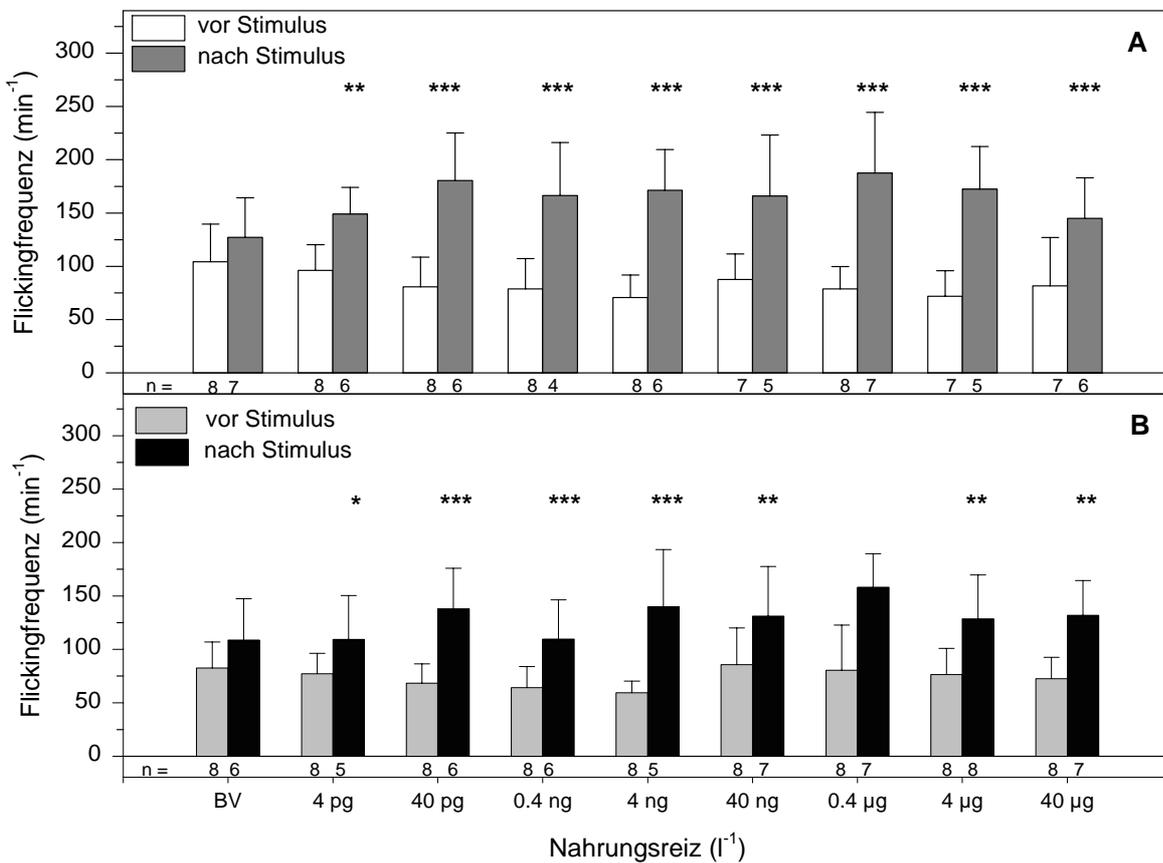


Abb. 31: **A: vor der Belastungsphase, B: nach 10 Tagen EKW-Belastung:** Flickingfrequenz ($\text{flicks}\cdot\text{min}^{-1}$) vor und nach Applikation eines Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 fg l^{-1} bis $40 \mu\text{g l}^{-1}$. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. *, **, ***: statistisch signifikanter Unterschied zwischen der Flickingfrequenz in der Ruhe- und in der Reizminute mit $p < 0,05$; $0,01$; $0,001$. (2-Weg RM-ANOVA, Folgetest: Student-Newman-Keuls-Test)

Die Ruheflickingfrequenzen der Tiere lagen vor der Belastung im Mittel bei 84 ± 29 . Nach 10 Tagen EKW-Belastung waren sie mit im Mittel 76 ± 26 etwas niedriger. In der 2-Weg RM-ANOVA, die die Flickingfrequenzen vor und nach dem Stimulus gemeinsam testet, waren diese Unterschiede statistisch nicht signifikant. Eine statistische Untersuchung der Ruheflickingraten alleine mit einer 1-Weg RM-ANOVA ergab jedoch, dass sie nach der EKW-Belastung signifikant niedriger waren als vor der Belastung ($p = 0,038$).

Als Reaktion auf die Nahrungsreize traten vor der Belastungsphase Flickingfrequenzen zwischen 149 ± 37 und 188 ± 57 auf. Nach der Belastung waren sie geringer, sie betrug zwischen 109 ± 41 und 158 ± 31 . Die Unterschiede waren jedoch statistisch nicht signifikant.

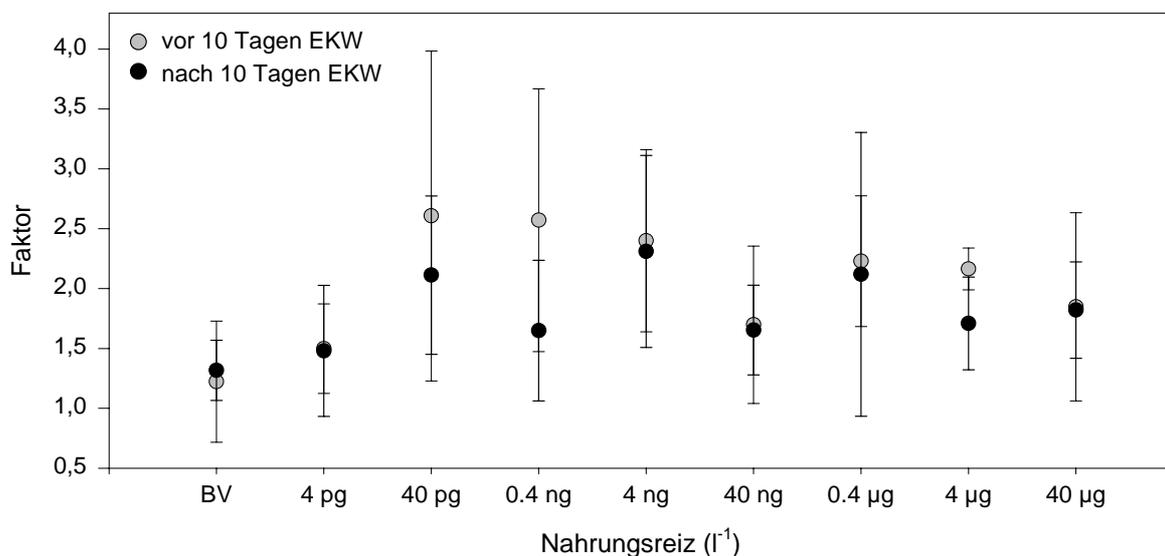


Abb. 32: **vor und nach 10 Tagen EKW-Belastung:** Steigerung der Flickingfrequenz nach Eintreffen des Nahrungsreizes (Muskelhomogenat der Schwimmkrabbe *Liocarcinus*); Faktor: Flickingfrequenz nach Stimulus · Flickingfrequenz vor Stimulus⁻¹).

Der Faktor, um den der Antennulenschlag der Tiere als Reaktion auf den Nahrungsreiz stieg, war vor und nach 10 Tagen EKW-Belastung sehr ähnlich (Abb. 32). Sowohl vor als auch nach der Belastung bestand allerdings bei dieser Versuchsgruppe kein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen dem Faktor um den Flickingfrequenz nach Eintreffen des Reizes stieg und der Reizkonzentration.

Anders als die kürzere Belastungsphase hatten 20 Tage Erdölbelastung eine deutliche Wirkung auf die chemosensorische Wahrnehmungsschwelle der Hummer (Abb. 33). Vor der EKW-Belastung reagierten die Hummer ebenso wie die Kontrollen auf den Nahrungsreiz ab einer Konzentration von 4 pg l^{-1} mit einer signifikant höheren Flickingfrequenz. Nach 20 Tagen in EKW-belastetem Wasser zeigten die gleichen Hummer diese Reaktion erst ab 40 ng l^{-1} , also bei der 10 000-fachen Konzentration. Einmalig trat bereits bei einem Reiz von 40 pg l^{-1} eine signifikant höhere Flickingfrequenz auf. Bei den beiden nächst höheren Reizkonzentrationen stieg die Flickingrate jedoch wieder nur sehr gering und nicht signifikant. Man kann daher davon ausgehen, dass eine Chemorezeption der Nahrung erst ab einer Konzentration von 40 ng l^{-1} gegeben war.

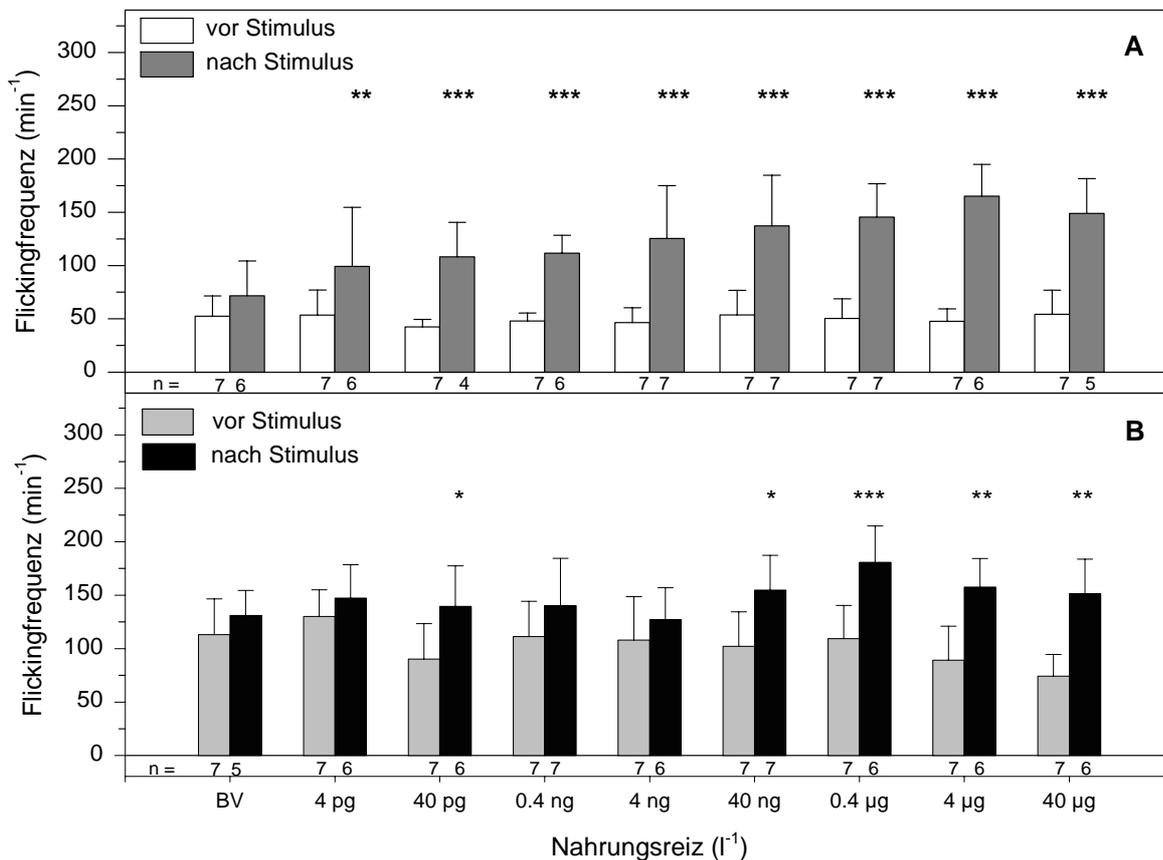


Abb. 33: **A: vor der Belastungsphase, B: nach 20 Tagen EKW-Belastung:** Flickingfrequenz (flicks·min⁻¹) vor und nach Applikation eines Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 fg l^{-1} bis 40 µg l^{-1} . BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. *, **, ***: statistisch signifikanter Unterschied zwischen der Flickingfrequenz in der Ruhe- und in der Reizminute mit $p < 0,05$; $0,01$; $0,001$. (2-Weg RM-ANOVA, Folgetest: Student-Newman-Keuls-Test)

Im unbelasteten Zustand reagierten die Hummer auf den Nahrungsreiz mit Flickingfrequenzen zwischen 99 ± 23 und 165 ± 30 . Nach 20 Tagen EKW-Belastung fielen ihre Reizantworten mit zwischen 127 ± 30 und 180 ± 34 etwas stärker aus. Die 2-Weg RM-ANOVA erbrachte jedoch keine signifikanten Unterschiede.

Auffallend waren bei dieser Versuchsreihe die Unterschiede in den Ruheflickingraten vor und nach der EKW-Belastung. Vor der Belastung betragen sie zwischen 43 ± 7 und 54 ± 23 . Nach 20 Tagen Ölbelastung waren die Werte fast doppelt so hoch, zwischen 74 ± 20 und 130 ± 24 . Der statistische Vergleich der Ruheflickingraten war hier etwas komplexer: Ein t-Test für wiederholte Messungen, der das Gesamtmittel aller Ruheflickingraten vor und nach der Belastung miteinander vergleicht, war nicht möglich. Denn nach der Belastung unterschieden sich in den einzelnen Teilversuchen die Ruheflickingraten teilweise signifikant voneinander und durften deshalb nicht gepoolt werden. Eine Ein-Weg RM-ANOVA, in der die Ruheflickingraten einzeln miteinander verglichen wurden, zeigte für die meisten Teilversuche signifikante Unterschiede (s. Tabelle 9):

Ruheflickraten	BV v. EKW	4 pg l ⁻¹ v. EKW	40 pg l ⁻¹ v. EKW	0,4 ng l ⁻¹ v. EKW	4 ng l ⁻¹ v. EKW	40 ng l ⁻¹ v. EKW	0,4 µg l ⁻¹ v. EKW	4 µg l ⁻¹ v. EKW	40 µg l ⁻¹ v. EKW
BV n. EKW	***	**	***	***	***	**	***	**	***
4 pg l ⁻¹ n. EKW	***	***	***	***	***	***	***	***	***
40 pg l ⁻¹ n. EKW	*		**	*	*		*		*
0,4 ng l ⁻¹ n. EKW	***	***	***	***	***	***	***	***	***
4 ng l ⁻¹ n. EKW	**	*	***	**	**	*	*	*	**
40 ng l ⁻¹ n. EKW	***	**	***	***	***	*	**	**	**
0,4 µg l ⁻¹ n. EKW	***	**	***	***	***	**	***	**	***
4 µg l ⁻¹ n. EKW			*		*				
40 µg l ⁻¹ n. EKW									

Tab. 9: Statistisch signifikante Unterschiede in den Ruheflickingraten vor und nach 20 Tagen EKW-Belastung (Ein-Weg RM-ANOVA); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Vor der Belastung steigerten die Hummer über die gesamte getestete Konzentrationsspanne ihre Flickingfrequenz mit zunehmender Reizstärke immer mehr (Abb. 34): Eine Reizkonzentration von 4 pg l^{-1} bewirkte eine mittlere Steigerung um den Faktor 1,9. Beim stärksten getesteten Reiz von $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ erhöhten die Tiere ihre Flickingrate um das 3,1-fache. Es bestand eine klare lineare Abhängigkeit zwischen der Reizkonzentration und der Steigerungsrate ($r^2 = 0,819$), die Steigung der Regressionsgerade betrug 0,247.

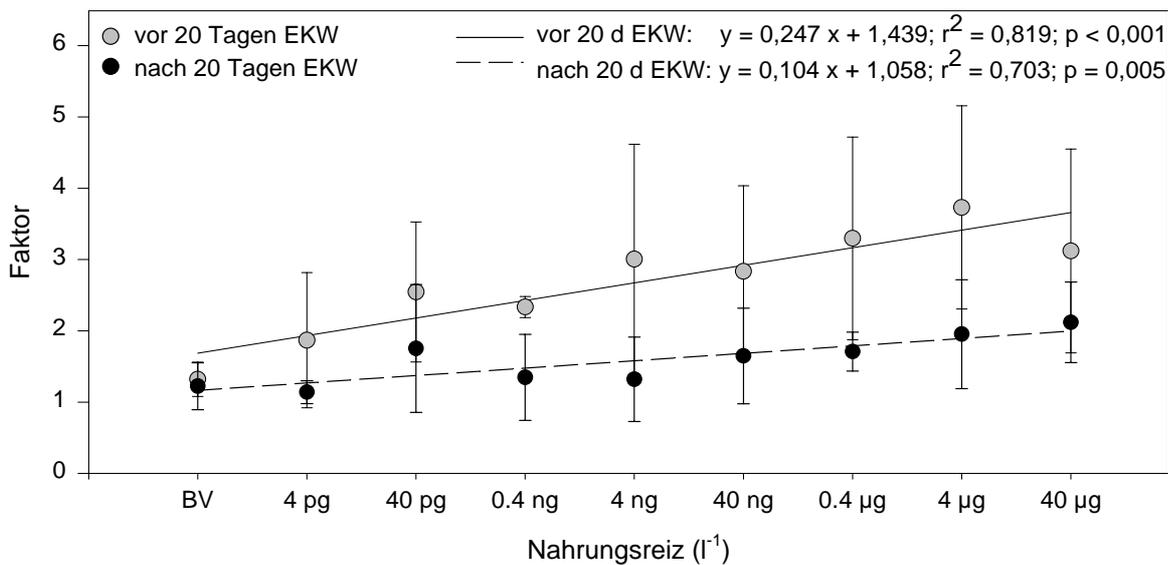


Abb. 34: **vor und nach 20 d Tagen EKW-Belastung:** Steigerung der Flickingfrequenz nach Eintreffen des Nahrungsreizes (Muskelhomogenat der Schwimmkrabbe *Liocarcinus*); Faktor: Flickingfrequenz nach Stimulus \cdot Flickingfrequenz vor Stimulus $^{-1}$).

Nach 20 Tagen Belastung durch Erdölkohlenwasserstoffe zeigten die Hummer bei Nahrungsreizen zwischen 4 pg l^{-1} und 4 ng l^{-1} keine nennenswerte Erhöhung der Flickingfrequenzen. Eine dauerhafte, leichte Steigerung trat erst ab 40 ng l^{-1} auf: Hier erhöhten die Hummer ihre Flickingrate im Mittel um das 1,7-fache, und ab da weiter bis auf das 2,1-fache bei $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$. Die Reizkonzentration und die Steigerung der Flickingfrequenzen waren positiv miteinander korreliert ($r^2 = 0,703$). Die Steigung der Regressionsgeraden war mit 0,104 erheblich geringer als vor der EKW-Belastung, jedoch zeigte die Kovarianzanalyse keinen statistisch signifikanten Unterschied.

Wirkung auf Motivation zur aktiven Nahrungssuche

In der Versuchsreihe im Strömungskanal auch ein möglicher Einfluss der Ölbelastung auf die Motivation zur Nahrungssuche untersucht. Hierfür wurde das aktive Suchverhalten der Hummer in den ersten 3 Minuten nach Eintreffen des Nahrungsreizes protokolliert. Als aktive Nahrungssuche wurde die Zeit gewertet, in der die Hummer ihren Unterschlupf ganz verließen und im Längsbecken umherliefen. Zusätzlich konnte man dabei zumeist erhöhte Flickingfrequenzen, schnelleres Schlagen der Maxillipeden und bei höheren Stimuluskonzentrationen häufig auch Suchbewegungen der Scheren und Schreitbeine beobachten.

Aktive Nahrungssuche unter Kontrollbedingungen

In den beiden Kontrollversuchen im Abstand von fünf Tagen trat ein aktives Nahrungssuchverhalten ab einer Reizkonzentration von 4 pg l^{-1} auf. (Abb. 35). Der Prozentsatz an Tieren, die aktives Suchverhalten zeigten, nahm in beiden Kontrollversuchen mit steigender Reizkonzentration zu. Dieser Zusammenhang war jedoch nur im 2. Kontrollversuch statistisch signifikant.

Bis zu einer Konzentration von $0,4 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ war der Anteil aktiver Tiere grundsätzlich gering. Im ersten Kontrollversuch reagierte bei 4 pg l^{-1} nur ein Versuchstier, was einem Prozentsatz von 20% entsprach. Bis zur maximalen Reizkonzentration stieg der Anteil aktiv suchender Tiere auf 100%. Im zweiten Kontrollversuch verhielten sich die Hummer ähnlich: Der Anteil aktiver Reaktionen stieg hier von 16,7% bei 4 pg l^{-1} auf 66,7% bei $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$. In beiden Kontrollversuchen zeigten die Hummer bei einer Reizkonzentration von $0,4 \text{ ng l}^{-1}$ keine Reaktion. Der Chi-Quadrat-Test zeigte keinen statistisch signifikanten Unterschied zwischen den beiden Versuchen.

Die Dauer der Suche betrug im ersten Kontrollversuch zwischen 21 bei $0,4 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ und $127 \pm 47 \text{ s}$ bei $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ (Abb. 36). Ein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen der Dauer der Reaktion und der Reizkonzentration war nicht gegeben. Auch im zweiten Kontrollversuch gab es keinen solchen Zusammenhang. Die mittlere Dauer der Suchreaktion der Hummer betrug hier zwischen 42 s bei 40 pg l^{-1} und 85 s bei 4 ng l^{-1} (jeweils nur ein suchendes Tier). Zwischen den beiden Kontrollversuchen gab es keinen statistisch signifikanten Unterschied.

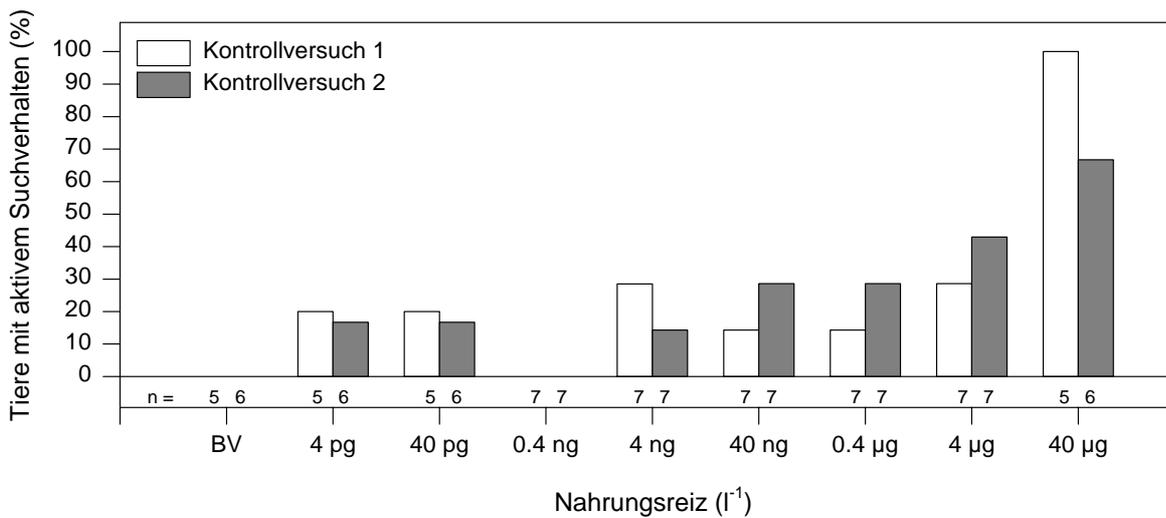


Abb. 35: **Nahrungssuche unter Kontrollbedingungen: Prozentualer Anteil der Versuchstiere**, die auf einen Nahrungsreiz (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg l⁻¹ bis 40 µg l⁻¹ mit aktivem Nahrungssuchverhalten reagierten. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Reizes an gerechnet.

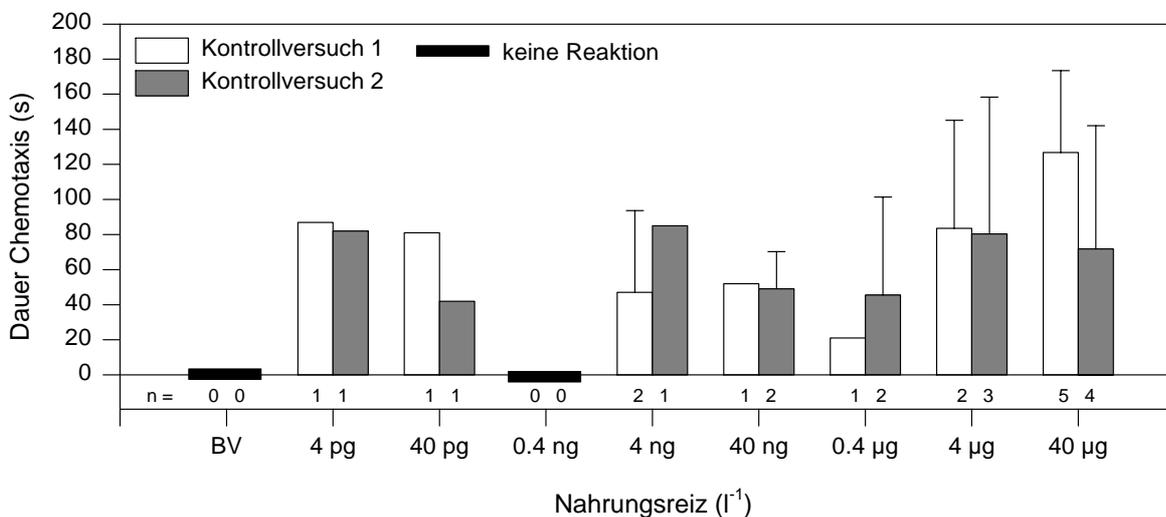


Abb. 36: **Nahrungssuche unter Kontrollbedingungen: Dauer der aktiven Nahrungssuche (s)** auf einen Nahrungsreiz (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg l⁻¹ bis 40 µg l⁻¹. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Reizes an gerechnet.

Aktive Nahrungssuche bei Ablation

Vor der Ablation waren bei den Tieren - genau wie in den Kontrollversuchen – bereits ab einer Reizkonzentration von 4 pg l^{-1} aktive Suchreaktionen zu beobachten. Nach der Ablation war dies erst ab der 1000-fach höheren Konzentration (4 ng l^{-1}) der Fall (Abb.37).

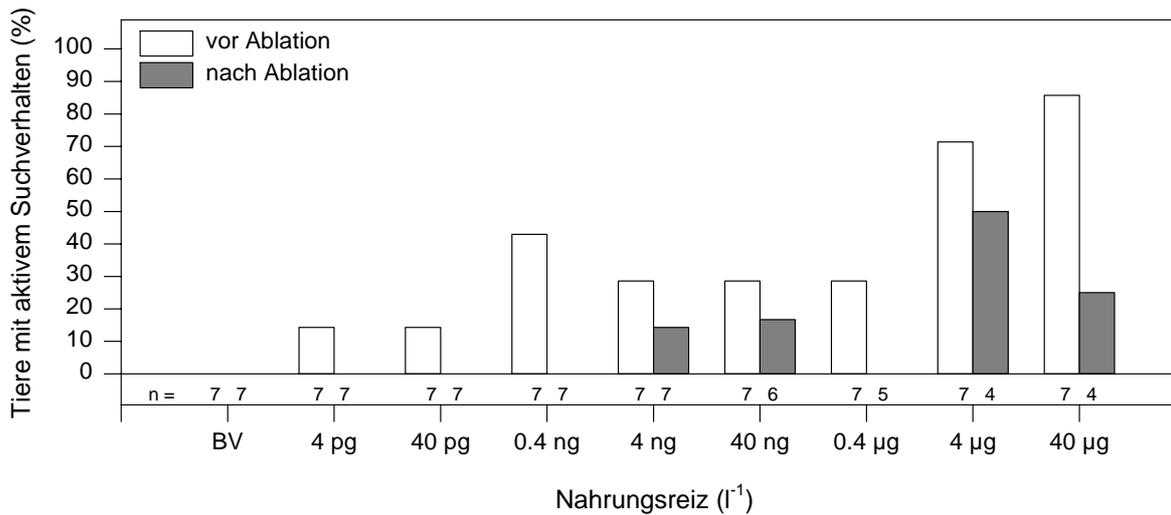


Abb. 37: **Nahrungssuche vor und nach der Ablation: Prozentualer Anteil der Versuchstiere**, die auf einen Nahrungsreiz (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg l^{-1} bis $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ mit aktivem Nahrungssuchverhalten reagierten. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Reizes an gerechnet.

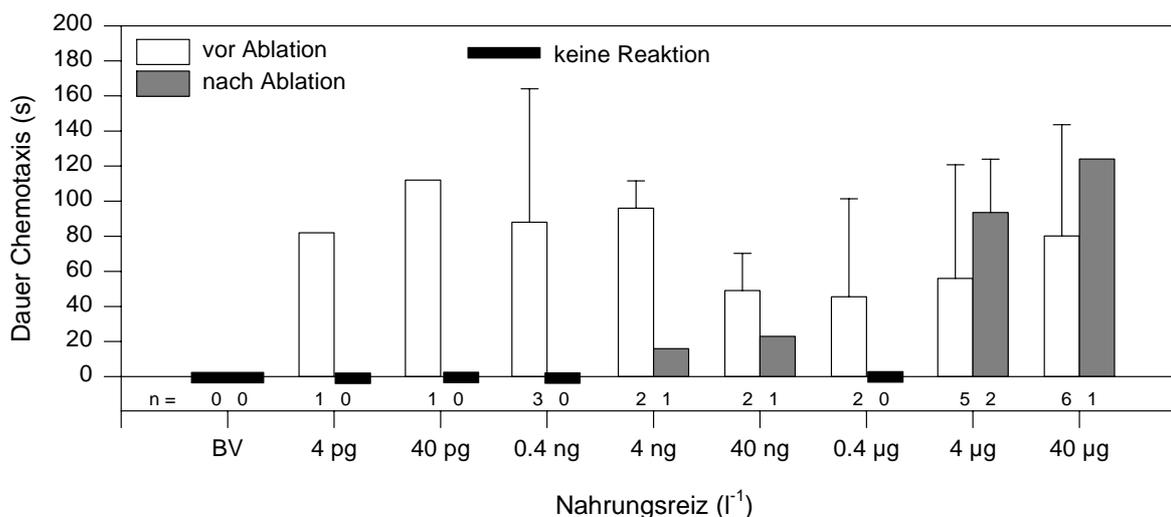


Abb. 38: **Nahrungssuche vor und nach Entfernen der Sensillen auf den lateralen Antennulflagellen: Dauer der aktiven Nahrungssuche** in Sekunden auf einen Nahrungsreiz (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg l^{-1} bis $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Reizes an gerechnet.

Vor der Ablation stieg der Prozentsatz der Hummer, die aktives Suchverhalten zeigten, mit zunehmender Nahrungsreizkonzentration statistisch signifikant an (Abb. 38). Dieser Anteil stieg von 14,3% bei 4 pg l^{-1} auf 85% bei $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$. Nach der Ablation gab es keinen signifikanten Zusammenhang mehr zwischen dem Anteil aktiv suchender Tiere und der Reizkonzentration. Dieser Anteil war zudem mit 14,3% bis 50% deutlich geringer. Der Unterschied vor und nach der Ablation der Sensillen von den lateralen Antennulenflagellen war jedoch statistisch nicht signifikant.

Vor der Ablation dauerte die Nahrungssuche bei den aktiven Tieren zwischen $46 \pm 56 \text{ s}$ bei $0,4 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ und 112 s bei 40 pg l^{-1} (nur ein suchendes Tier). Einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Reizkonzentration und der Dauer der Reaktion gab es nicht, ebenso wenig wie nach der Ablation. Hier dauerte die Suchreaktion zwischen 16 s bei 4 ng l^{-1} und 124 s bei $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ (jeweils nur ein suchendes Tier). Die Ein-Weg RM-ANOVA ermittelte keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Reaktionsdauern vor und nach der Ablation.

Aktive Nahrungssuche nach EKW-Belastung

Im Experiment mit 10-tägiger Erdölbelastung zeigten die Hummer sowohl vor als auch nach der Belastungsphase ohne offenkundigen Grund nur geringe Motivation zur aktiven Nahrungssuche. Sowohl der Prozentsatz aktiv suchender Tiere als auch die Dauer der Suchreaktionen waren nach der EKW-Belastung sogar geringfügig höher als im unbelasteten Zustand - die Unterschiede waren jedoch nicht statistisch signifikant (Abb. 39).

Die Hummer verließen im unbelasteten Zustand ihren Unterschlupf erst ab einem Reiz von $0,4 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$, um den Nahrungsreiz zu verfolgen. Der Prozentsatz suchender Tiere betrug bei dieser Konzentration 25%. Dieser Anteil stieg mit zunehmender Reizkonzentration auf 62,5% bei $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$. Nach der Belastung zeigte ein Tier bereits bei einer Konzentration von $0,4 \text{ ng l}^{-1}$ eine Suchreaktion, was einem Anteil von 12,5% entsprach. Zwischen 40 ng l^{-1} und $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ stieg der Anteil suchender Tiere von 28,6% auf 50%. Sowohl vor als auch nach der Belastung hing der Anteil der Tiere, die eine aktive Suchreaktion zeigten signifikant mit dem Anstieg der Reizkonzentration zusammen.

Im unbelasteten Zustand dauerte die Suche im Mittel zwischen $22 \pm 4 \text{ s}$ und $83 \pm 28 \text{ s}$, nach 10 Tagen Belastung zwischen 31 s und $124 \pm 82 \text{ s}$ (Abb. 40). Die Dauer der Suchreaktionen

unterschied sich damit vor und nach der EKW-Belastung nicht signifikant. Zwischen Dauer der Suche und Reizstärke bestand ebenfalls kein statistisch signifikanter Zusammenhang.

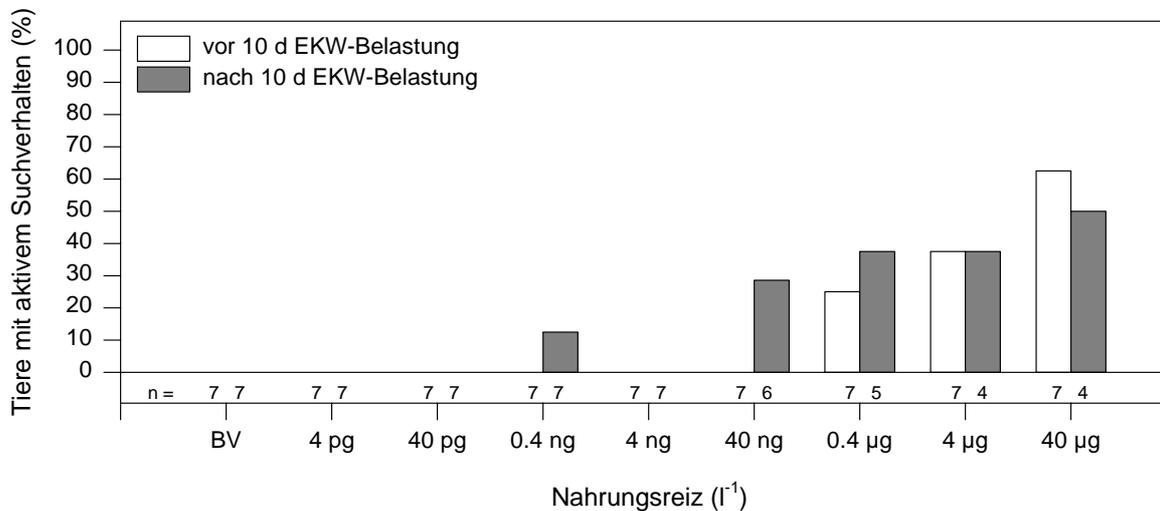


Abb. 39: **Nahrungssuche vor und nach 10 Tagen EKW-Belastung: Prozentualer Anteil der Versuchstiere**, die auf einen Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg l⁻¹ bis 40 µg l⁻¹ mit aktivem Nahrungssuchverhalten reagierten. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Stimulus an gerechnet.

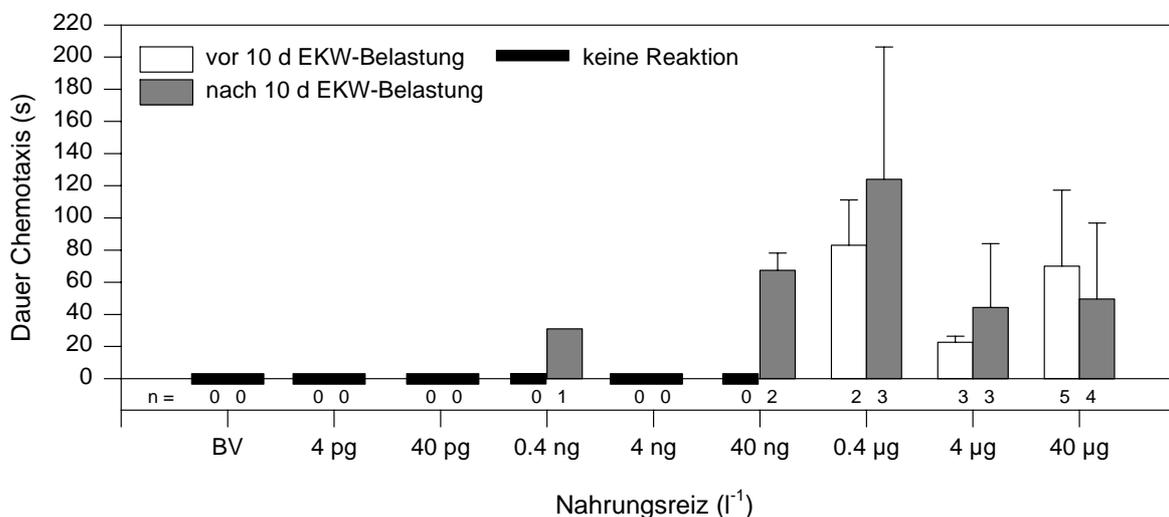


Abb. 40: **Nahrungssuche vor und nach 10 Tagen EKW-Belastung: Dauer der aktiven Nahrungssuche** in Sekunden auf einen Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg l⁻¹ bis 40 µg l⁻¹. BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Stimulus an gerechnet.

Im 20 Tage-Experiment verließen die Hummer vor der Belastung schon ab einer Reizkonzentration 4 pg l⁻¹ ihren Unterschlupf zur aktiven Suche. Nach der EKW-Belastung geschah dies erst ab der 10 000-fachen Reizkonzentration von 40 ng l⁻¹ (Abb. 41). Im unbelasteten Zustand

zeigten zwischen 14,3% und 71,4% der Tiere eine Suchreaktion. Nach der Belastungsphase reagierten bei 40 ng^l⁻¹ 28,6% der Tiere, bei den höheren Reizkonzentrationen 66,7% bis 85,7%. Der Unterschied zum unbelasteten Zustand war jedoch nicht statistisch signifikant.

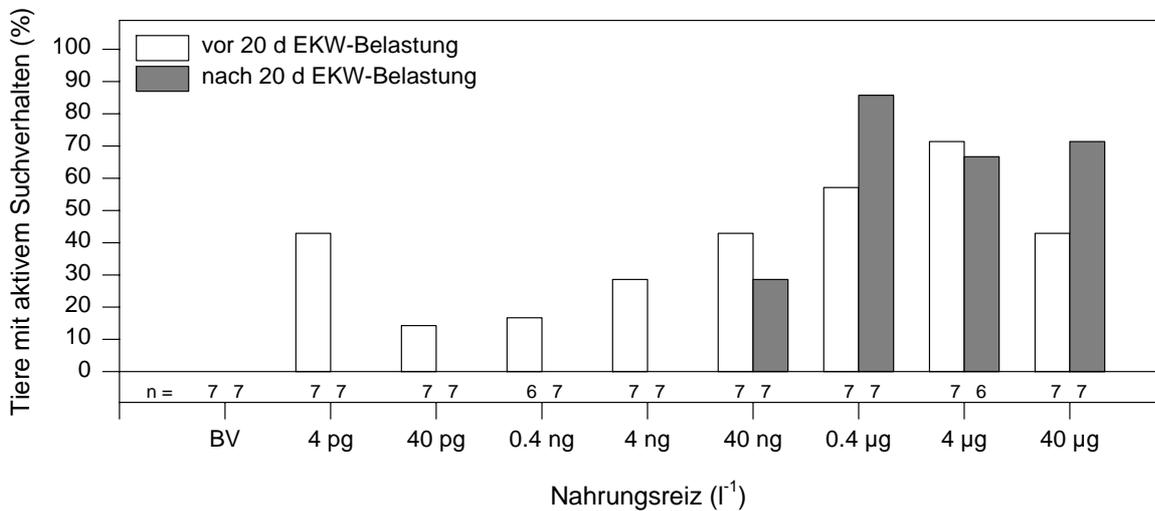


Abb. 41: **Nahrungssuche vor und nach 20 Tagen EKW-Belastung: Prozentualer Anteil der Versuchstiere, die auf einen Nahrungsreizes (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg^l⁻¹ bis 40 µg^l⁻¹ mit aktivem Nahrungssuchverhalten reagierten.** BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert. Die Beobachtungszeit betrug drei Minuten vom Eintreffen des Stimulus an gerechnet.

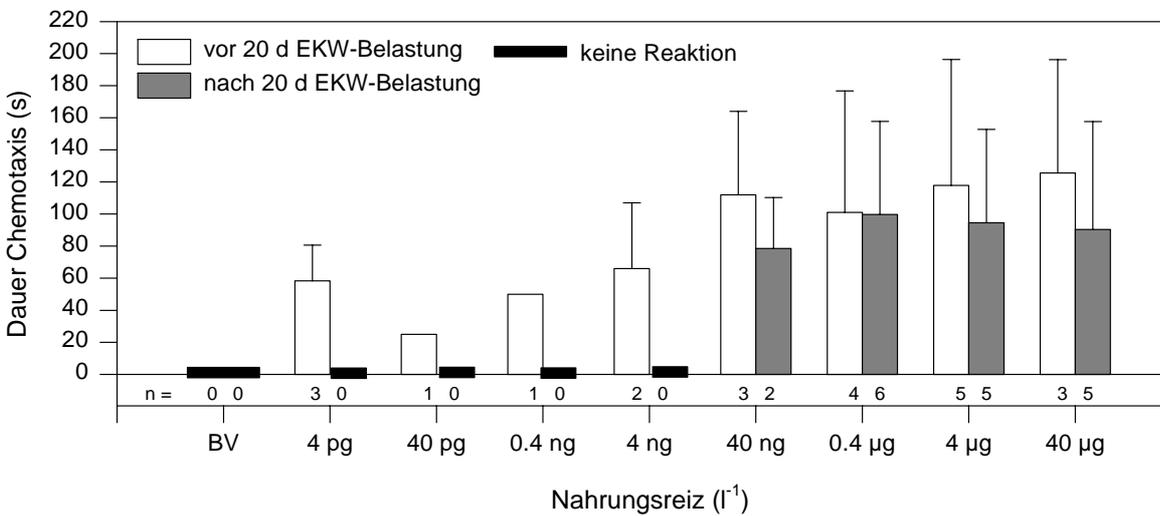


Abb. 42: **Nahrungssuche vor und nach 20 Tagen EKW-Belastung: Dauer der aktiven Nahrungssuche in Sekunden auf einen Nahrungsreiz (Muskelhomogenat von *Liocarcinus*) in einer Konzentration von 4 pg^l⁻¹ bis 40 µg^l⁻¹.** BV = Blindversuch: statt des Nahrungsreizes wurde Seewasser injiziert.

Vor der Belastungsperiode dauerte die Suchreaktion der Hummer zwischen 25 s (nur ein suchendes Tier) und 126 ± 71 s (Abb. 42). Der Zusammenhang zwischen Dauer der Suche und Konzentration des Nahrungsreizes war hierbei nicht statistisch signifikant. Nach 20 Tagen EKW-Belastung reagierten die Hummer bei Nahrungsreizen zwischen 40 ng l^{-1} und $40 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ mit Suchreaktionen von 79 ± 32 s bis 100 ± 58 s. Die Dauer der Reaktion war damit in diesem hohen Konzentrationsbereich ähnlich wie vor der Belastung. Eine Ein-Weg RM-ANOVA erbrachte keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Reaktionsdauern vor und nach 20 Tagen EKW-Belastung.

Die Versuchsreihe zeigte demnach für Belastungsperioden von bis zu 10 Tagen keinen Effekt auf die Schwellenkonzentration, ab der die Tiere einen Nahrungsreiz mit aktivem Suchverhalten beantworteten. Eine Belastungsdauer von 20 Tagen dagegen bewirkte eine Verschiebung dieser Schwellenkonzentration nach oben. Der Effekt ähnelte den Folgen einer Ablation der Aesthetasken, war aber trotz seiner Augenfälligkeit nicht statistisch signifikant.

Aggressionsverhalten

Ziel dieser Versuchsreihe war es zu ermitteln, ob Erdölkohlenwasserstoffe (EKW) im Seewasser das Aggressionsverhalten von Hummern verändern. Darüber hinaus wurde auch hier untersucht, ob solche Veränderungen darauf beruhen könnten, dass EKW's die chemosensorische Wahrnehmung der Tiere beeinträchtigen. Deshalb wurde zum Vergleich auch das Aggressionsverhalten von Hummern untersucht, deren laterale Antennulenflagellen entfernt worden waren und deren chemosensorische Wahrnehmung dadurch stark eingeschränkt war (s. S. 7f.). Im weiteren Verlauf werden diese Tiere als Ablationstiere bezeichnet.

Bei der Analyse des Aggressionsverhaltens wurden die Paare mit gleich großen und ungleich großen Gegnern in getrennten Gruppen behandelt. Innerhalb jeder dieser Gruppen wurden die Ergebnisse der drei Versuchsgruppen (Kontrolle, EKW, Ablation) und aller drei aufeinander folgenden Begegnungen anhand einer 2-Weg Varianzanalyse für wiederholte Messungen (2-Weg RM ANOVA) bzw. mit dem Chi-Quadrat-Test (Material und Methoden, S. 42f) statistisch ausgewertet.

Paare ohne Interaktion

Unter allen drei Versuchsbedingungen – Kontrolle, EKW-Belastung und Ablation – zeigte ein Teil der Hummerpaare während der gesamten 60 Minuten des Versuchs keine Interaktion miteinander (Abb. 43). Meist blieben in diesen Fällen beide Tiere in ihren Wohnröhren, oder ein Hummer blieb in seiner Röhre, während der zweite umherlief ohne von seinem Artgenossen Notiz zu nehmen. Sowohl bei den gleichen als auch bei den ungleichen Paaren war der Anteil der Hummer, die einander ignorierten, bei den Ablationstieren am höchsten.

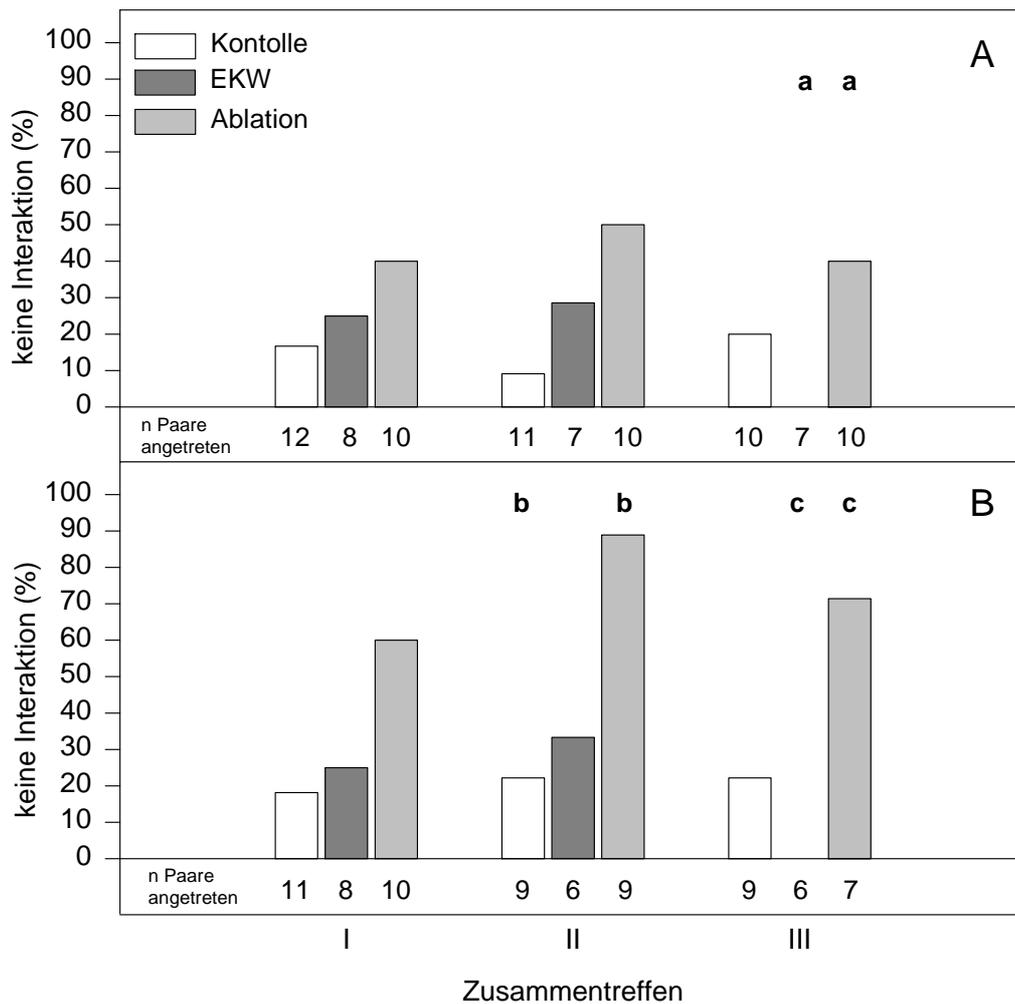


Abb. 43: **keine Interaktion zwischen den Paaren innerhalb der Beobachtungsperiode (60 min)**; (% nicht interagierende Paare). A: gleiche Paare, B: ungleiche Paare; gleiche Buchstaben über den Säulen: mit gleichen Buchstaben gekennzeichnete Datensätze unterscheiden sich statistisch signifikant ($p < 0,05$) (Chi-Quadrat-Test, Folgetest: Exakter Test auf Unabhängigkeit nach Fisher (Fisher Exact Test))

Bei den gleich großen Paaren (Abb. 43 A) reagierte bei den Ablationstieren in den drei Begegnungen ein Anteil von 40 bis 50% nicht aufeinander (4 von 10 Paaren bzw. 5 von 10 Paaren). Dieser Anteil war bei den Kontrolltieren mit 9 % (1 von 11 Paaren) bis 20% (2 von 10 Paaren) deutlich niedriger. Auch bei den EKW-belasteten Hummern kämpften mehr Tiere als in der Gruppe der Ablationstiere. In den ersten beiden Begegnungen zeigten hier nur 25 % (2 von 8 Paaren) bzw. 29 % (2 von 7 Paaren) keine Interaktion. Auffällig war, dass in dieser Gruppe in der dritten Begegnung alle Paare miteinander kämpften. Statistisch signifikante Unterschiede traten in der dritten Begegnung zwischen den Ablationstieren und den EKW-belasteten Tieren auf.

Bei den ungleichen Paaren (Abb. 43B) war eine ähnliche Tendenz zu beobachten. Sie war hier sogar noch stärker ausgeprägt: Bei den Ablationstieren reagierten zwischen 60 % (6 von 10 Paaren) und 89 % (8 von 9 Paaren) der Hummer nicht aufeinander. Bei den Kontrolltieren und den EKW-belasteten Hummern waren dies lediglich 18 % (2 von 11 Paaren) bis 22 % (2 von 9 Paaren) bzw. 25% (2 von 8 Paaren) bis 33 % (2 von 6 Paaren). Bei den ölbelasteten Tieren kämpften auch hier in der dritten Begegnung wieder alle Paare. Statistisch signifikant unterschieden sich in der zweiten Begegnung die Ablationstiere von den Kontrolltieren und in der dritten Begegnung die Ablationstiere von den EKW-belasteten Tieren.

Der Anteil der Tiere, die keine Interaktion zeigten, war somit bei den Tieren ohne laterale Antennulenflagellen deutlich höher als bei den beiden anderen Gruppen. In der EKW-belasteten und in der Kontrollgruppe war die Anzahl der Tiere, die nicht aufeinander reagierten, dagegen ähnlich.

Im Folgenden wurden bei der Analyse der verschiedenen Verhaltensparameter in jeder Versuchsgruppe nur noch die Paare berücksichtigt, zwischen denen eine Interaktion stattfand. Dies führte vor allem bei den ungleichen Paaren in der Gruppe der Ablationstiere zu einer starken Verringerung der Stichprobenzahl. In der zweiten Begegnung gab es hier lediglich ein, in der dritten Begegnung nur zwei Paare, die aufeinander reagierten. Dies wirkte sich auf die statistische Signifikanz der Ergebnisse aus und erfordert gebührende Vorsicht bei der Interpretation der Auswirkungen fehlender chemosensorischer Wahrnehmung in dieser Gruppe.

Kampf um die Dominanzstellung

Beim Etablieren oder Bestätigen einer Dominanzbeziehung kam es zwischen den Hummern nicht immer zu einem Kampf. Vor allem in der Kontrollgruppe reichte in einigen Fällen eine bloße Annäherung bzw. Drohverhalten des einen (dominanten) Tieres aus, um bei dem anderen Tier Flucht und subdominante Verhaltensweisen auszulösen, ohne dass es zum physischen Kontakt der beiden Gegner kam (Abb. 44).

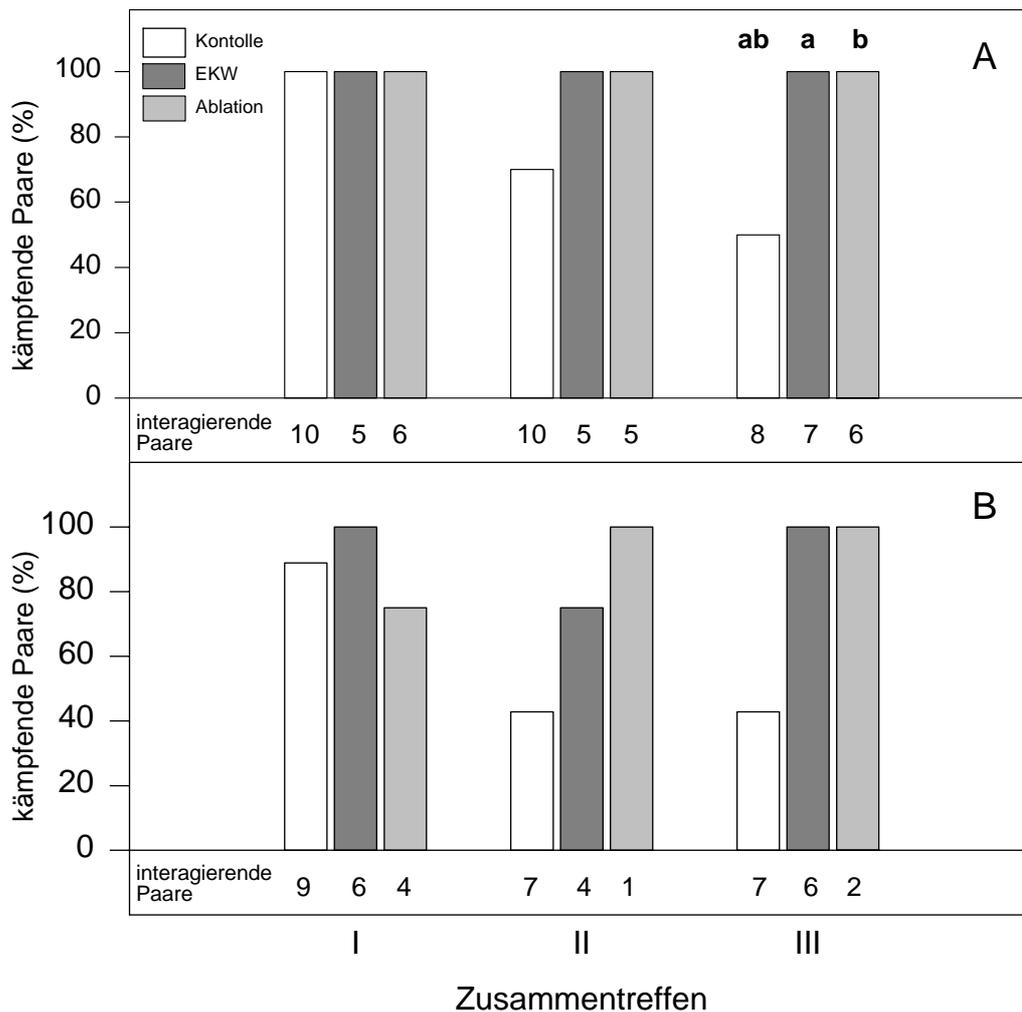


Abb. 44: Anteil der interagierenden Paare, die innerhalb der Beobachtungsperiode (60 min) um eine Dominanz-Beziehung kämpften. A: gleiche Paare, B: ungleiche Paare; gleiche Buchstaben über den Säulen: die mit gleichen Buchstaben gekennzeichneten Datensätze unterscheiden sich statistisch signifikant mit $p < 0,05$ (Chi-Quadrat-Test, Folgetest: Fisher Exact Test)

Bei den gleich großen Paaren (Abb.44 A) fand bei allen EKW-belasteten Hummern und allen Ablationstieren in allen drei Begegnungen ein Kampf statt. Bei den Kontrolltieren kämpften in der ersten Begegnung ebenfalls alle Tiere um die Dominanzstellung, in der zweiten Begegnung jedoch lediglich 70% (7 von 10 Paaren) und in der dritten nur noch 50% (4 von 8 Paaren). Für die dritte Begegnung war der Unterschied zwischen den Kontrolltieren und den beiden anderen Versuchsgruppen statistisch signifikant.

Bei den ungleichen Paaren (Abb. 44 B) fiel das Ergebnis ähnlich aus: Von den EKW-belasteten Tieren kämpften in der drei Begegnung zwischen 100% (6 von 6 Paaren) und 75%

(3 von 4 Paaren). Das Gleiche galt für die Ablationstiere, auch hier kämpften zwischen 75% (3 von 4) und 100 % (1 von 1 bzw. 2 von 2) der Paare. In der Kontrollgruppe dagegen sank der Anteil der Tiere, die um die Hierarchie kämpften von 88,9% (8 von 9 Paaren) in der ersten Begegnung auf 42,9% (3 von 7 Paaren) in der zweiten und dritten Begegnung.

Bei den Kontrolltieren wurden somit in den Begegnungen, in denen sich die beiden Gegner bereits kannten, die Dominanz-Subdominanz-Beziehungen immer häufiger bestätigt, ohne dass die Tiere miteinander kämpften. Bei den gleichen Paaren geschah dies in zwei Stufen, während bei den ungleichen Paaren die Zahl der Kämpfe bereits nach der zweiten Begegnung auf ein dauerhaft niedriges Niveau sank. Bei den EKW-belasteten Tieren und den Tieren ohne laterale Antennulenflagellen dagegen war eine solche Abnahme der Kampfhäufigkeit nicht zu beobachten.

Stabilität der Dominanzbeziehungen

Die Dominanzbeziehungen waren im Verlauf des Experimentes nicht immer stabil. In der ersten Begegnung bedeutete dies, dass die beiden Tiere kein eindeutiges Dominanz-Subdominanz-Verhältnis etablierten. In der zweiten und dritten Begegnung bedeutete dies, dass entweder keine eindeutige Dominanzbeziehung zustande kam oder dass sich die Dominanzverhältnisse umkehrten (Abb.45).

Bei den gleich großen Paaren (Abb. 45 A) waren die Dominanzbeziehungen der Kontrollpaare in allen Begegnungen stabil. Bei den EKW-belasteten Tieren und den Ablationstieren war die Stabilität der Hierarchien etwas reduziert. Bei den ölbelasteten Paaren lag sie zwischen 80% (4 von 5 Paaren) und 85,7% (6 von 7 Paaren) und bei den Ablationstieren zwischen 80% (4 von 5 Paaren) und 83,3% (5 von 6 Paaren). Die Paare, bei denen die Dominanzbeziehung nicht stabil war, waren hierbei in den aufeinander folgenden Begegnungen jeweils andere.

Bei den ungleichen Paaren (Abb. 45 B) waren die Dominanzbeziehungen sowohl bei den Kontroll- als auch bei den Ablationstieren in allen Begegnungen bei allen Paaren stabil. Bei den EKW-belasteten Hummern dagegen sank der Anteil stabiler Dominanzbeziehungen von

83,3% (5 von 6 Paaren) in der ersten Begegnung über 75% (3 von 4 Paaren) in der zweiten auf 66,7% (4 von 6 Paaren) in der dritten.

Diese Ergebnisse stellen jedoch lediglich einen Trend dar, keiner der beobachteten Unterschiede war statistisch signifikant.

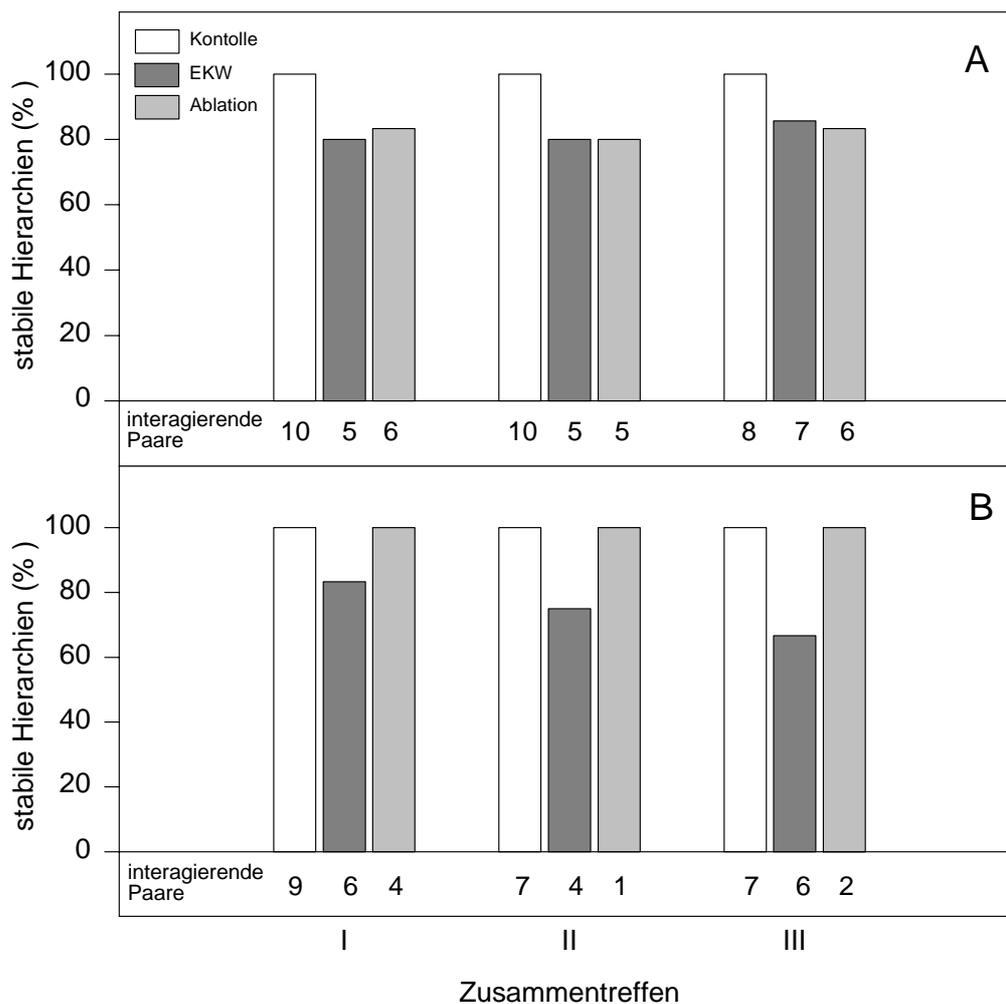


Abb. 45: Anteil der interagierenden Paare, bei denen innerhalb der Beobachtungsperiode (60 min) eine Dominanz-Beziehung etablierten (1. Begegnung) bzw. bei denen die Dominanz-Beziehung in den Folgebegegnungen unverändert bestehen blieb (2. und 3. Begegnung). A: gleiche Paare, B: ungleiche Paare;

Die Kontrolltiere etablierten bzw. bestätigten damit in allen Begegnungen stabile Dominanzbeziehungen, während die Stabilität bei den EKW-belasteten Tieren sowohl bei den gleichen als auch bei den ungleichen Paaren in allen Begegnungen etwas vermindert war. Bei den Tieren ohne laterale Antennulenflagellen war bei den gleichen Paaren der Anteil stabiler

Dominanzverhältnisses im selben Maße reduziert wie bei den EKW-belasteten Hummern. Bei den ungleichen Paaren dagegen zeigten die wenigen Tiere, die überhaupt aufeinander reagierten, ebenso wie die Kontrolltiere in allen Begegnungen ein stabiles Dominanzverhältnis.

Kampfdauer bis zum Etablieren der Dominanzbeziehung

Die Dauer der Kämpfe unterschied sich unter den verschiedenen Versuchsbedingungen teilweise beträchtlich. Allerdings gab es innerhalb der Versuchsgruppen zwischen den einzelnen Paaren teilweise sehr große individuelle Unterschiede, wie die hohen Standardabweichungen zeigen (Abb. 46).

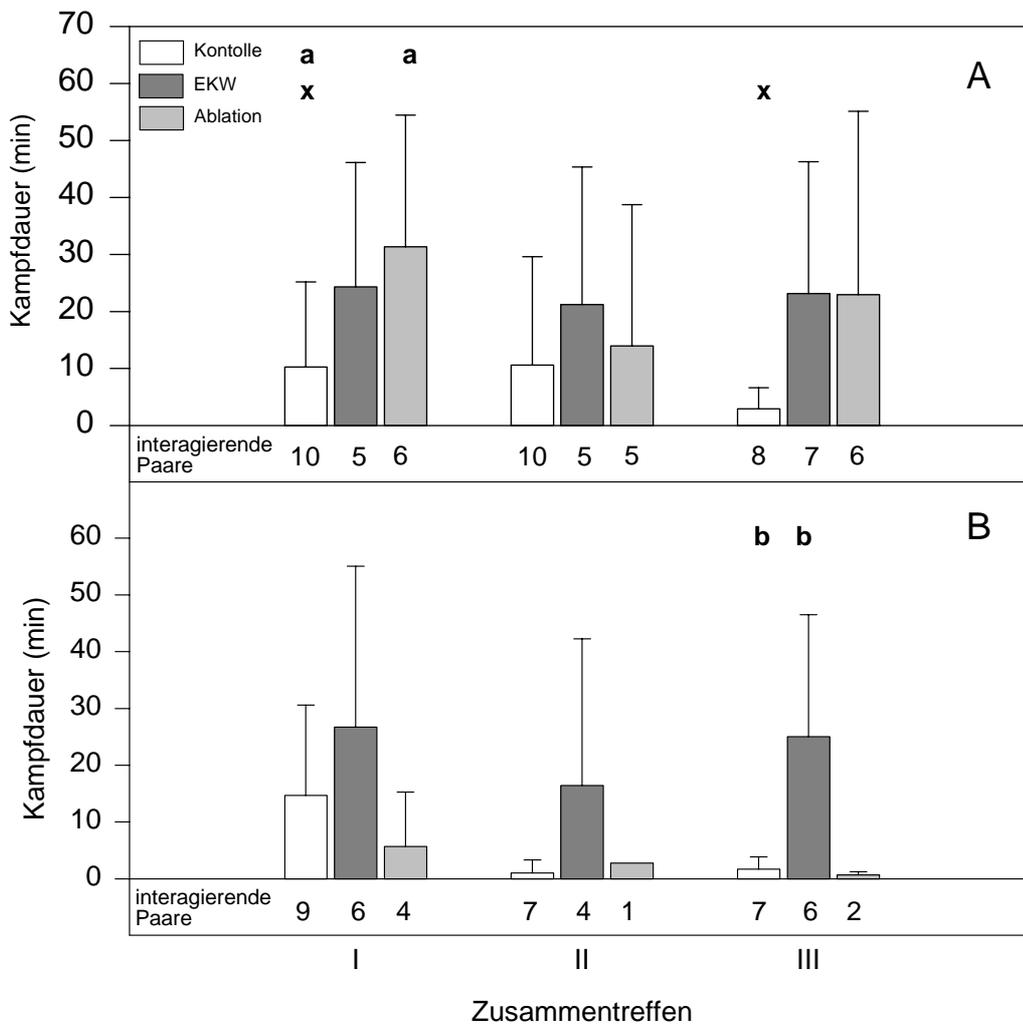


Abb. 46: **Kampfdauer (min) bis zum Etablieren einer eindeutigen Dominanzbeziehung.** A: gleiche Paare, B: ungleiche Paare. Die mit gleichen Buchstaben gekennzeichneten Datensätze unterscheiden sich statistisch signifikant mit $p < 0,05$ (Zwei-Weg-ANOVA für wiederholte Messungen, Folgetest: Tukey-Test)

Bei den gleich großen Paaren benötigten die Kontrolltiere in den ersten beiden Begegnungen mit $10,3 \pm 14,9$ min bzw. $10,6 \pm 19,0$ min etwa die gleiche Zeit, um zu einem eindeutigen Dominanzverhältnis zu kommen (Abb. 46 A). In der dritten Begegnung brauchten sie dafür deutlich kürzer, nur noch $3,0 \pm 3,7$ Minuten. Im Gegensatz dazu blieb bei den EKW-belasteten Tieren die Kampfdauer bis zur eindeutigen Dominanzbeziehung in allen drei Begegnungen unverändert hoch. Mit $24,3 \pm 21,8$ min, $21,2 \pm 24,1$ min und $23,2 \pm 23,1$ min benötigten die ölbelasteten Tiere im Vergleich zu den Kontrollen etwa die doppelte, in der dritten Begegnung sogar die 8f-ache Zeit, um ihr Dominanzverhältnis eindeutig zu etablieren. Bei den Ablationstieren war keine eindeutige Tendenz erkennbar: In der ersten Begegnung dauerten in dieser Gruppe die Kämpfe am längsten, im Mittel $31,4 \pm 23,1$ min. In der zweiten Begegnung kämpften sie im Mittel $14,0 \pm 24,8$ min, ähnlich kurz wie die Kontrollen. In der dritten Begegnung wiederum dauerte es in dieser Gruppe mit $23,0 \pm 32,2$ min etwa so lang wie bei den EKW-belasteten Tieren bis das Dominanzverhältnis eindeutig war.

Bei den ungleichen Tieren war in der ersten Begegnung bei den Kontrolltieren nach $14,7 \pm 15,9$ Minuten eine eindeutige Dominanzbeziehung etabliert (Abb. 46 B). Bereits in zweiten Begegnung sank die mittlere Kampfdauer auf $1,1 \pm 2,9$ min und blieb in der dritten mit $1,7 \pm 2,2$ min ähnlich kurz. Bei den EKW-belasteten Hummern dagegen blieb auch bei den ungleichen Paaren die mittlere Kampfdauer in allen drei Begegnungen hoch, sie betrug $26,7 \pm 28,3$ min, $16,4 \pm 25,8$ min und $25,4 \pm 21,5$ min. Die Ablationstiere verhielten sich hier ähnlich wie die Kontrolltiere: In der ersten Begegnung war ihre Dominanzbeziehung nach $5,7 \pm 9,6$ Minuten etabliert. In der zweiten Begegnung kämpfte das einzige Paar, bei dem die Tiere aufeinander reagierten, $2,8$ min. In der dritten Begegnung betrug die Kampfdauer nur $0,7 \pm 0,6$ min, ähnlich kurz wie bei den Kontrolltieren.

Damit benötigten die Tiere in der Kontrollgruppe bei den gleichen und bei den ungleichen Paaren deutlich weniger Zeit, um ein eindeutiges Dominanzverhältnis zu etablieren als die Hummer unter EKW-Belastung. Bei den gleich großen Ablationspaaren kam es zu ähnlich langen Kampfdauern wie bei den EKW-belasteten Hummern. Die Kampfdauer der wenigen kämpfenden ungleichen Paare dagegen lag im Bereich der Kontrolltiere.

In der Kontrollgruppe nahm Kampfdauer im Verlauf der aufeinander folgenden Begegnungen, in denen die Gegner sich bereits kannten, deutlich ab. Bei den gleichen Paaren geschah dies erst in der dritten Begegnung, während bei den ungleichen Paaren die Hierarchie bereits in der zweiten Begegnung in erheblich kürzeren Kämpfen bestätigt wurde. Im Gegensatz dazu war eine Tendenz zu kürzerer Kampfdauer in der zweiten und dritten Begegnung bei den EKW-belasteten überhaupt nicht und bei den Tieren ohne laterale Antennulenflagellen nur ansatzweise zu beobachten.

Die Streuung der Einzelwerte war innerhalb der einzelnen Versuchsgruppen so hoch, dass sich in der 2-Weg-RM-ANOVA nur wenige Unterschiede als statistisch signifikant erwiesen. Bei den gleichen Paaren war die mittlere Kampfdauer der Kontrolltiere in der ersten signifikant kürzer als die der Ablationstiere. Zudem nahm die Kampfdauer in der Kontrollgruppe von der ersten zur dritten Begegnung signifikant ab. Bei den ungleichen Paaren kämpften die Kontrolltiere in der dritten Begegnung signifikant kürzer als die ölbelasteten Hummer.

Aggressionsstufen

Als Maß für den Grad der Aggressivität, mit der die beiden Hummer um die Dominanzstellung kämpften, wurde für jede Begegnung die Aggressionsstufe jedes einzelnen Bouts bestimmt (Interaktionsphase der Hummer im Abstand von höchstens einer Körperlänge, s. Material & Methoden S.33) und daraus die Aggressionsstufe der Begegnung ermittelt. Auch hier war die Streuung zwischen den einzelnen Paaren innerhalb der Versuchsgruppen teilweise sehr groß

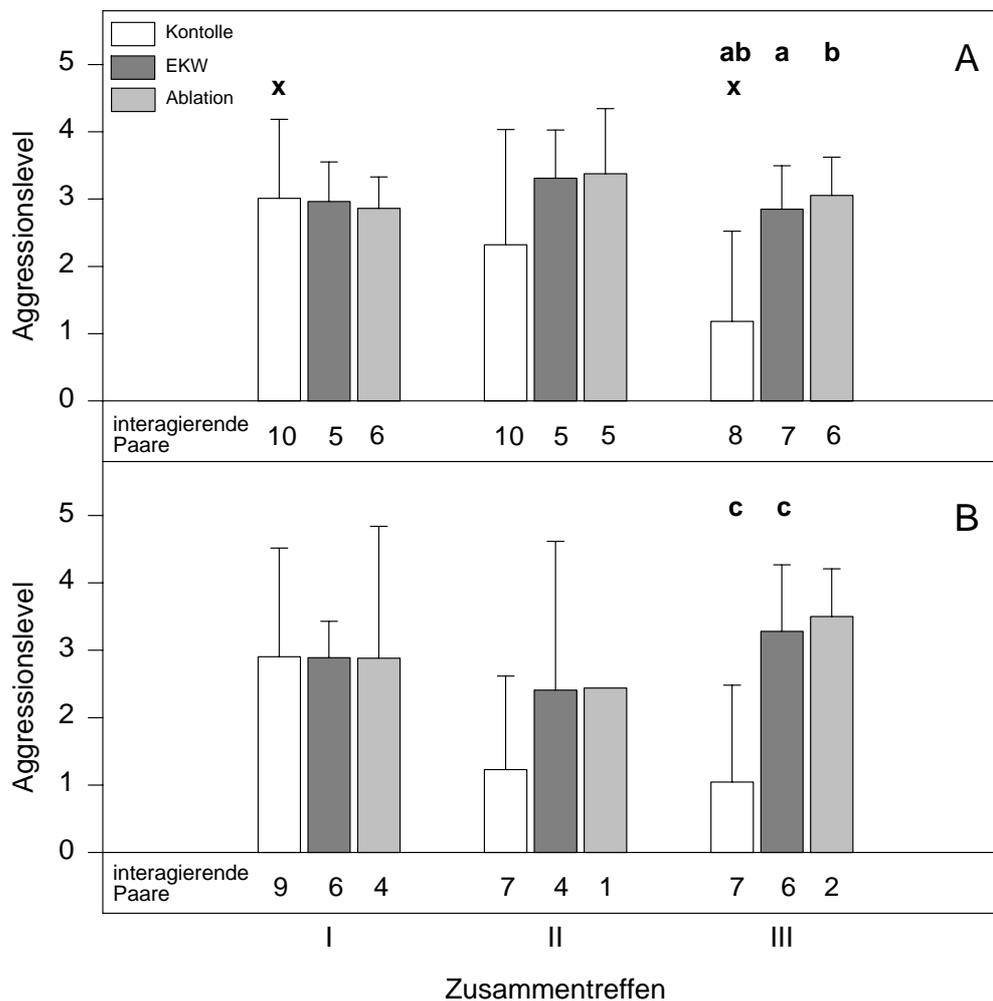


Abb. 47: **Mittlere Aggressionsstufen der Kämpfe im ersten, zweiten und dritten Zusammentreffen.**

A: gleiche Paare, B: ungleiche Paare. Die mit gleichen Buchstaben gekennzeichneten Datensätze unterscheiden sich statistisch signifikant mit $p < 0,05$ (Zwei-Weg-ANOVA für wiederholte Messungen, Folgetest: Tukey-Test)

Bei den gleich großen Paaren (Abb. 47 A) waren die mittlere Aggressionsstufen in der ersten Begegnung für alle Versuchsgruppen sehr ähnlich: $3,0 \pm 1,2$ bei den Kontrolltieren, $3,0 \pm 0,6$ bei den EKW-belasteten Hummern und $2,9 \pm 0,5$ bei den Ablationstieren. In der zweiten Begegnung sank der Wert in der Kontrollgruppe auf $2,3 \pm 1,7$ und in der dritten Begegnung weiter auf $1,2 \pm 1,3$. Bei den EKW-belasteten Hummern dagegen blieb das Aggressionsniveau mit $3,3 \pm 0,7$ und $2,9 \pm 0,6$ in der zweiten und dritten Begegnung hoch. Auch bei den Ablationstieren blieb die mittlere Aggressionsstufe in der zweiten und dritten Begegnung mit $3,4 \pm 1,0$ bzw. $3,1 \pm 0,6$ auf hohem Niveau. In der dritten Begegnung war der Unterschied zwischen der Kontrollgruppe und den beiden anderen Versuchsgruppen

statistisch signifikant. Ebenso war die mittlere Aggressionsstufe der Kontrolltiere in ihrer dritten Begegnung signifikant niedriger als bei ihrem ersten Aufeinandertreffen.

Auch bei den ungleichen Paaren war die mittlere Aggressionsstufe in der ersten Begegnung für alle drei Versuchsgruppen gleich hoch (Abb. 47 B). Sie betrug bei den Kontrolltieren $2,9 \pm 1,6$, bei den EKW-belasteten Tieren $2,9 \pm 0,6$ und bei den Ablationstieren $2,9 \pm 2,0$. In der zweiten Begegnung sank die mittlere Aggressionsstufe der Kontrolltiere auf $1,2 \pm 1,4$ und blieb in der dritten Begegnung auf $1,1 \pm 1,4$. Im Gegensatz dazu blieb die mittlere Aggressionsstufe bei den EKW-belasteten Hummern und den Ablationstieren in den beiden folgenden Begegnungen hoch, mit $2,4 \pm 2,2$ bzw. $2,4$ (nur ein kämpfendes Paar) im zweiten und $3,3 \pm 1,0$ bzw. $3,5 \pm 0,7$ im dritten Aufeinandertreffen.

In der dritten Begegnung war der Unterschied zwischen der Kontrollgruppe und der EKW-belasteten Gruppe statistisch signifikant. Die Abnahme der mittleren Aggressionsstufe im Laufe der aufeinander folgenden Begegnungen war in der Kontrollgruppe zwar deutlich, jedoch statistisch nicht signifikant und stellte lediglich einen Trend dar.

Die mittleren Aggressionsstufen lagen damit in den Begegnungen, in denen sich die Hummer zum ersten Mal aufeinander trafen, in allen drei Versuchsgruppen etwa gleich hoch. Bei den Kontrolltieren geschah jedoch in den Begegnungen, in denen sich die Kontrahenten bereits kannten, die Bestätigung der Dominanzbeziehung auf geringerem Aggressionsniveau als beim ersten Kampf. Bei den gleichen Paaren nahm die Aggressivität hierbei in zwei Stufen ab. Bei den ungleichen Paaren sank die mittlere Aggressionsstufe bereits in der zweiten Begegnung auf ein dauerhaft niedriges Niveau. Im Gegensatz dazu blieb sowohl bei den EKW-belasteten Hummern als auch bei den Tieren ohne laterale Antennulenflagellen das Aggressionsniveau in den Folgebegegnungen hoch.

Dauer der Bouts

Neben der Aggressionsstufe ist auch die Dauer der Bouts ein Maß für die Aggressivität und die Motivation zum Kampf. Die mittlere Boutdauer war in den Kontrollgruppen stets kürzer als bei den EKW-belasteten Hummern. Jedoch gab es auch in der Länge der einzelnen Bouts

innerhalb der Versuchsgruppen bei den Tieren eine große individuelle Variabilität, was sich in den großen Standardabweichungen der Mittelwerte widerspiegelt.

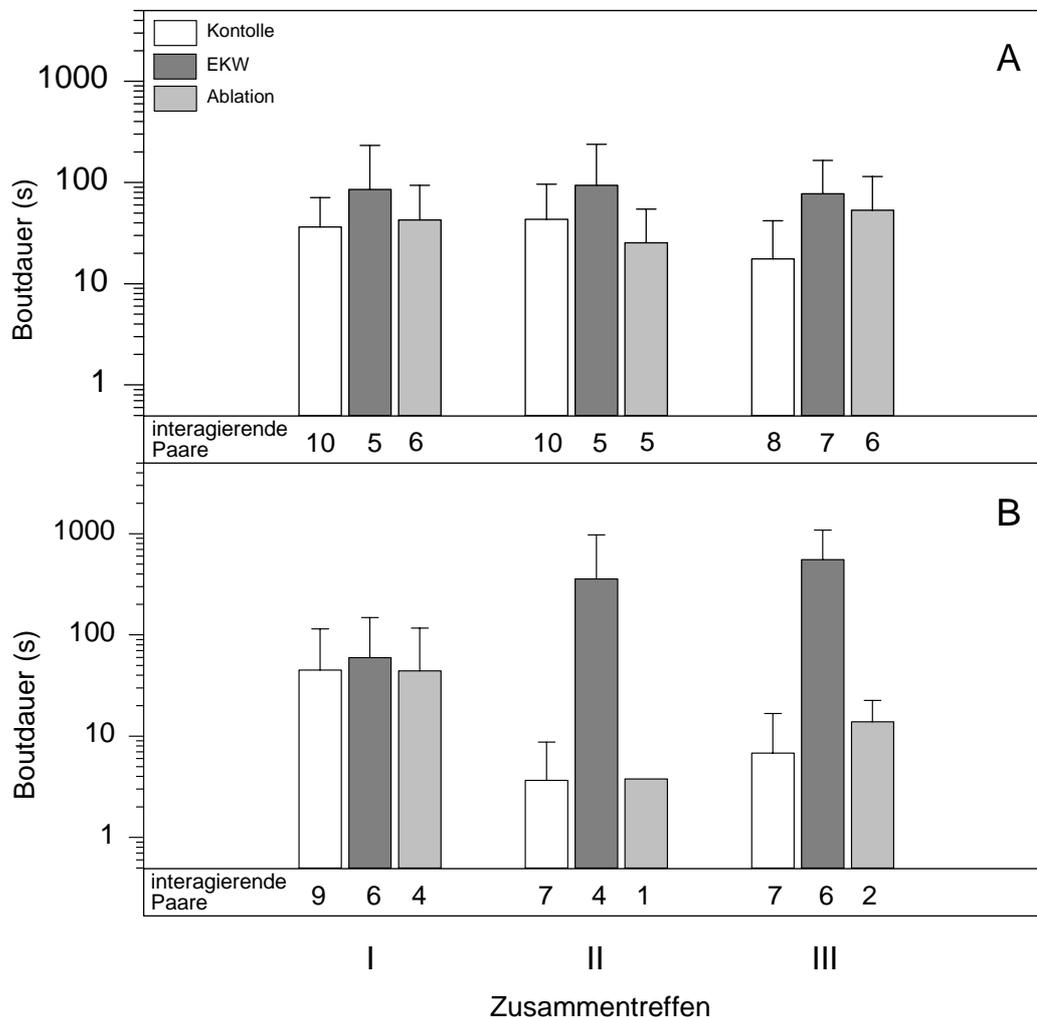


Abb. 48 **Mittlere Dauer der Bouts** (Interaktion der beiden Tiere im Abstand von maximal einer Körperlänge) während des Kampfes, Mittelwerte \pm Standardabweichung. A: gleiche Paare, B: ungleiche Paare

Bei den gleich großen Paaren (48 A) war in der Kontrollgruppe die Bouts in den ersten beiden Begegnungen mit 36 ± 35 s und 43 ± 53 s annähernd gleich lang. In der dritten Begegnung verkürzten sie sich auf 18 ± 24 s. Im Gegensatz dazu blieb die mittlere Boutdauer bei den EKW-belasteten Tieren in allen drei Begegnungen mit 85 ± 147 s, 94 ± 145 s und 77 ± 88 s hoch und war deutlich länger als bei den Kontrollen. Die Tiere ohne laterale Antennulenflagellen zeigten keine klare Tendenz: Hier sank die mittlere Boutdauer von 49 ± 53 s in der ersten auf 23 ± 26 s in der zweiten Begegnung, stieg dann aber in der dritten Begegnung wieder auf 61 ± 63 s. Obwohl die mittlere Dauer der Bouts in der EKW-Gruppe und teilweise

auch in der Ablationsgruppe um ein Mehrfaches über der Kontrollgruppe lag waren die Unterschiede aufgrund der starken Streuung der individuellen Messwerte innerhalb der Versuchsgruppen nicht statistisch signifikant und stellten lediglich einen Trend dar.

Bei den ungleichen Paaren (Abb. 48 B) sank in der Gruppe der Kontrolltiere die mittlere Boutdauer bereits nach der ersten Begegnung von 45 ± 69 s drastisch und dauerhaft auf 4 ± 5 bzw. 7 ± 10 s im zweiten und dritten Aufeinandertreffen. Die Ablationstiere verhielten sich ähnlich: Auch hier sank die mittlere Boutdauer von 44 ± 72 s in der ersten Begegnung auf 4 s in der zweiten (hier interagierte nur ein Paar) und 14 ± 9 s in der dritten Begegnung. Bei den EKW-belasteten Tieren dagegen stiegen Dauer und Variabilität der mittleren Boutdauer von 60 ± 89 s im ersten auf 358 ± 356 s und 556 ± 531 s im zweiten und dritten Aufeinandertreffen. Auch bei den ungleichen Paaren war die Variabilität innerhalb der Versuchsgruppen, vor allem bei den EKW-belasteten Tieren, so groß, dass keiner der auftretenden Unterschiede statistisch signifikant war.

Die mittlere Boutdauer war bei den Kontrolltieren sowohl bei den gleichen als auch bei den ungleichen Paaren in allen Begegnungen deutlich niedriger als bei den EKW-belasteten Tieren. Bei den Ablationstieren war bei den gleichen Paaren die mittlere Dauer der Bouts in der dritten Begegnung ähnlich hoch wie bei den EKW-belasteten Tieren. Bei den ungleichen Paaren war sie jedoch in allen Begegnungen ähnlich niedrig wie bei den Kontrolltieren. Wie bei den übrigen Parametern des Aggressionsverhaltens zeigte sich bei den Kontrolltieren auch hier im Verlauf der Folgebegegnungen ein Rückgang der Kampfbereitschaft. Wiederum zeigte sich dieser Rückgang bei den gleich großen Paaren in der dritten Begegnung, während er bei den ungleichen Paaren bereits in der zweiten Begegnung zu beobachten war.

Angriff und Rückzug durch spätere Gewinner und Verlierer

Ein Parameter, der bei der Feinanalyse aggressiver Auseinandersetzungen zwischen Dekapoden ebenfalls häufig untersucht wird, ist, zu welchen Anteilen welches der beiden Tiere ein Bout durch Annäherung an das andere Tier beginnt (Angriff) und welches Tier sich aus dem Bout zurückzieht (Rückzug): der spätere Gewinner oder der spätere Verlierer der Auseinandersetzung (Huber et al., 1997, Huber & Delago, 1998, Kravitz, 2000).

Der prozentuale Anteil an Angriffen und Rückzügen erlaubt Rückschlüsse darüber, von welchem der beiden Tiere die Aggression jeweils ausgeht (Tab. 10).

% Angriffe durch späteren Verlierer in der Auseinandersetzung (MW ± Stdabw)			
gleiche Paare	Begegnung I	Begegnung II	Begegnung III
Kontrolle	52 ± 13	73 ± 16	44 ± 21
EKW-Belastung	40 ± 14	39 ± 9	45 ± 10
Ablation	63 ± 15	25 ± 14	35 ± 19
ungleiche Paare	Begegnung I	Begegnung II	Begegnung III
Kontrolle	33 ± 11	41 ± 25	30 ± 6
EKW-Belastung	57 ± 7	40 ± 31	57 ± 9
Ablation	40 ± 31	33,3	17 ± 17
% Rückzüge durch späteren Verlierer in der Auseinandersetzung (MW ± Stdabw)			
gleiche Paare	Begegnung I	Begegnung II	Begegnung III
Kontrolle	94 ± 3	97 ± 3	100 ± 0
EKW-Belastung	85 ± 11	100 ± 0	97 ± 3
Ablation	92 ± 7	100 ± 0	87 ± 13
ungleiche Paare	Begegnung I	Begegnung II	Begegnung III
Kontrolle	76 ± 12	84 ± 12	100, ± 0
EKW-Belastung	91 ± 6	77 ± 7	86 ± 4
Ablation	80 ± 20	100	100, ± 0

Tabelle 10: Prozentualer Anteil der Angriffe und Rückzüge durch die späteren Verlierer

Weder bei den gleichen noch bei den ungleichen Paaren ergab eine Ein-Weg-RM-ANOVA statistisch signifikante Unterschiede zwischen der Kontrollgruppe, den EKW-belasteten Tieren und den Ablationstieren. Bei den ungleichen Paaren war jedoch vor allem in der dritten Begegnung bei den EKW-belasteten Tieren ein nicht signifikanter Trend zu beobachten (in der Tabelle kursiv): Die späteren Verlierer griffen häufiger an und zogen sich seltener aus einem Bout zurück als bei den Kontroll- oder den Ablationstieren.

SEROTONIN UND OCTOPAMIN IM ZNS ERDÖLBELASTETER HUMMER

In dieser Versuchsreihe wurde eine mögliche Wirkung der Erdölkohlenwasserstoffen auf zentralnervöser Ebene untersucht. Vor dem Hintergrund ihres Einflusses auf das Aggressionsverhalten wurde hier getestet, ob EKW's die Konzentrationen von Serotonin und Octopamin in den neurosekretorischen Zellen des Nervensystems von Hummern verändern. Die beiden Amine wirken unter anderem als Neurohormone und spielen in der Steuerung des Aggressionsverhaltens vermutlich eine Schlüsselrolle (S. Diskussion S. 129f).

Die betreffenden neurosekretorischen Systeme für Serotonin und Octopamin sind im Kapitel „Morphologie und Funktion der sensorischen und neuronalen Systeme“ (S. 7f) dargestellt.

Der Proteingehalt des Nervensystems

In der Literatur wird der Amingehalt im Nervensystem häufig auf das Frischgewicht der Organe bezogen oder lediglich pro Organ (Gesamt-ZNS oder Ganglion) angegeben (Livingston et al, 1981, Nagao & Tanimura, 1989, Beltz et al, 1990, Huber et al., 1997A, Panksepp & Huber, 2002). Auf diese Weise bleiben individuelle Größen- oder Gewichtsunterschiede der Versuchstiere außer Acht. Zur besseren Standardisierung der Ergebnisse wurden in dieser Arbeit die im Nervensystem gemessenen Aminkonzentrationen auf den Proteingehalt der jeweiligen Gewebe bezogen. Um jedoch den Vergleich mit Daten aus der Literatur zu erleichtern, wurde zusätzlich der Zusammenhang zwischen dem Proteingehalt der ZNS-Abschnitte und ihrem Frischgewicht untersucht. Dies erfolgte an den Nervensystemen von drei Tieren, die aus der Hummerzucht-Anlage stammten und nicht Teil des Expositionsversuches waren. Bei der Präparation der Gewebe der Tiere aus dem Belastungsversuch wurde das Frischgewicht nicht bestimmt, da das Gewebe wegen des schnellen Verfalls von Serotonin sofort in flüssigem Stickstoff gefroren wurden. Das Frischgewicht der Ganglienabschnitte betrug im Mittel zwischen 5 und 14 mg. (Tab. 11).

ZNS-Abschnitt	n	FG (MW \pm Stdabw) [mg]
Cerebralganglion (B) (ohne Augenstielganglien)	3	8,66 \pm 4,16
Subösophagialganglion (SEG) mit Schlundkonnektiv	3	9,42 \pm 1,13
Thorakalganglien 1 bis 4 (T1-T4)	3	14,06 \pm 3,75
Thorakalganglion 5 und Abdominalganglion 1 (T5+A1)	3	5,18 \pm 0,96
Abdominalganglien 2 bis 6 (A2-6)	3	11,79 \pm 2,71

Tab. 11: Frischgewicht der einzelnen ZNS-Abschnitte dreier juveniler Hummer (CL = 33,77 \pm 2,61 mm)

Zwischen dem Frischgewicht der einzelnen ZNS-Abschnitte und ihrem Proteingehalt bestand eine signifikante positive Abhängigkeit (Pearson Korrelation, $p < 0,001$) (Abb. 49).

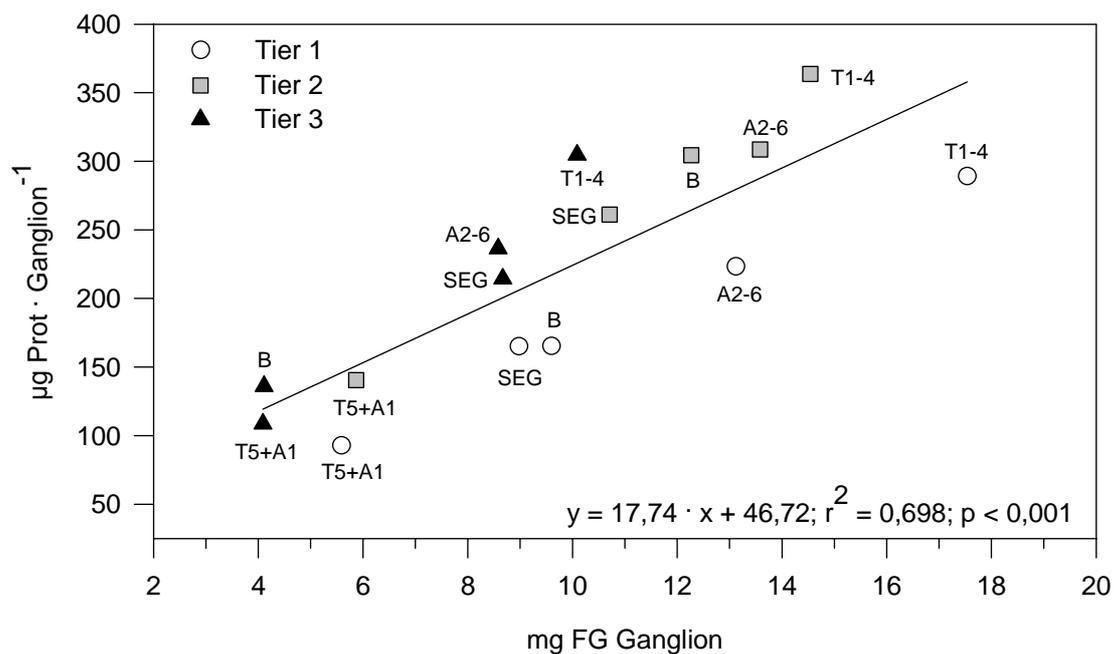


Abb. 49: **Beziehung zwischen Frischgewicht und Proteingehalt in den einzelnen ZNS-Abschnitten des Hummers** (B : Cerebralganglion, SEG: Subösophagialganglion mit Schlundkonnektiv, T1-T4: Thorakalganglien 1 bis 4, T5+A: Thorakalganglion 5 und Abdominalganglion 1, A2-6: Abdominalganglien 2 bis 6)

Die Konzentration von Serotonin (5-HT) und Octopamin in verschiedenen Teilen des Zentralnervensystems

Aufgrund der hohen Lichtempfindlichkeit und Thermolabilität von Serotonin waren in den Proben Verluste dieses Amins durch die Probenaufarbeitung und Lagerung zu erwarten. Diese Verluste wurden aus der Differenz von gemessener und erwarteter Konzentration der internen Standardsubstanz N-Methyl-Serotonin (Met-5-HT) für jede Probe berechnet und daraus jeweils ein individueller Korrekturfaktor für die Serotoninkonzentration abgeleitet. Abb. 50 zeigt den prozentualen Verlust an Methyl-Serotonin für jede einzelne Probe in Abhängigkeit von der Aufbewahrungsdauer.

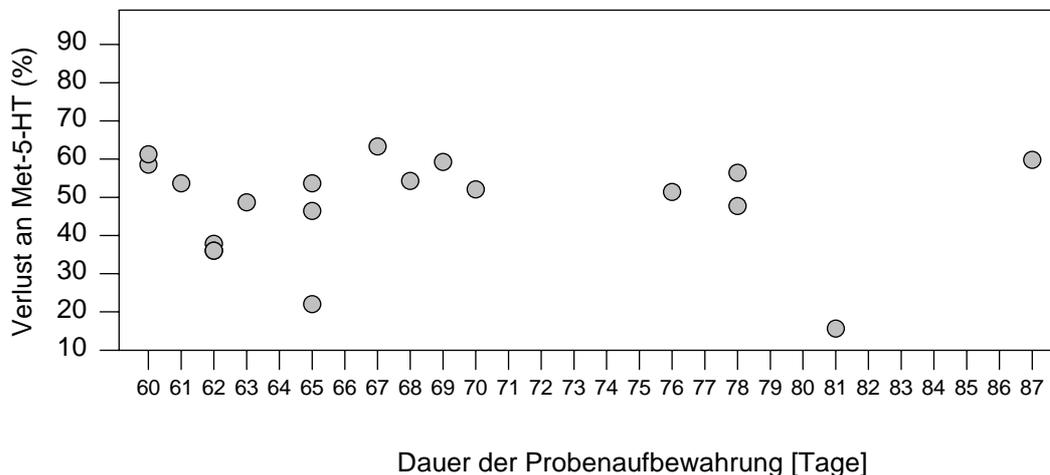


Abb. 50: **Verlust der Nervengewebsproben an internem Standard (Met-5-HT) in Abhängigkeit von der Aufbewahrungsdauer der Proben)**

Die Verluste betragen im Mittel $47,9 \pm 12,8 \%$. Sie waren bis auf wenige Ausnahmen für alle Proben ähnlich und es bestand kein Zusammenhang zwischen der Dauer der Probenlagerung und der Höhe der Verluste (Pearson Correlation, $p > 0,1$).

Die korrigierte Serotoninkonzentration in T5 und A1 betrug bei den EKW-belasteten Tieren $4,04 \pm 2,06 \text{ pg} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$ ($n = 10$). Damit unterschied sie sich nicht signifikant ($p > 0,05$) vom Serotoningehalt der Kontrolltiere in diesen beiden Ganglien, der $4,54 \pm 2,26 \text{ pg} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$ betrug ($n = 11$) (Abb. 35). In den Thorakalganglien 1 bis 4 war die Serotoninkonzentration geringer als in T5 + A1 und betrug bei den EKW-belasteten Hummern $3,1 \pm$

0,761 pg · $\mu\text{g Protein}^{-1}$ (n = 5) und bei den Kontrolltieren $2,4 \pm 0,662$ pg · $\mu\text{g Protein}^{-1}$ (n = 5). Auch hier war der Unterschied zwischen ölbelteter und Kontrollgruppe statistisch nicht signifikant ($p > 0,05$) (Abb. 35).

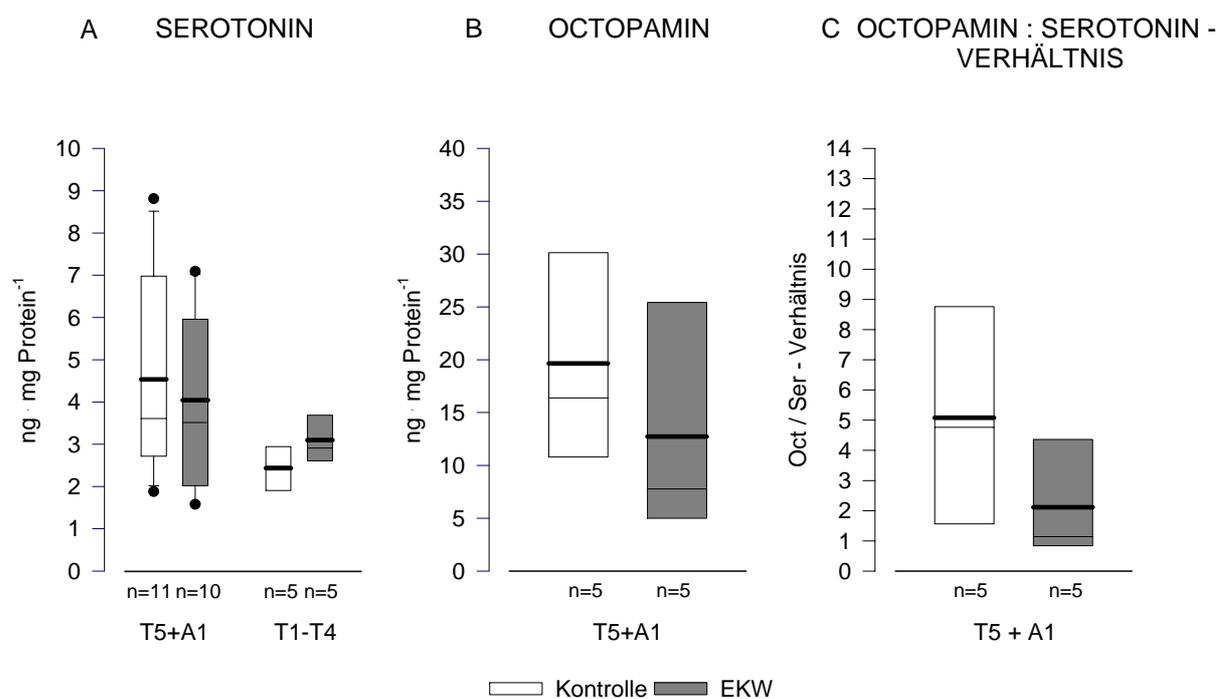


Abb. 51: **Konzentrationen von Serotonin (A) und Octopamin (B) und ihr Konzentrationsverhältnis (C) im Nervengewebe von ölbelteten und Kontrolltieren.** Boxplot: dünne Linie: Median; dicke Linie: Mittelwert; Ränder der Box: 25. bzw. 75. Perzentil; Fehlerbalken: 10. bzw. 90. Perzentil; falls keine Fehlerbalken eingezeichnete sind, fallen das 10. und 25. bzw. das 75. und 90. Perzentil zusammen.

Die Octopaminkonzentration wurde in T5 und A1 bei jeweils fünf Kontroll- und fünf EKW-belasteten Hummern bestimmt. In den belasteten Tieren betrug sie $12,73 \pm 6,05$ pg · $\mu\text{g Protein}^{-1}$, bei den Kontrolltieren $19,64 \pm 4,57$ pg · $\mu\text{g Protein}^{-1}$. Für die Tiere, bei denen sowohl die Serotonin- als auch die Octopaminkonzentration in T5 und A1 gemessen worden war, wurde jeweils das Octopamin/Serotonin-Verhältnis (OCT/SER) berechnet. In der Kontrollgruppe war das OCT/SER-Verhältnis mit $5,08 \pm 1,98$ mehr als doppelt so hoch wie bei den EKW-belasteten Tieren mit $2,11 \pm 1,09$. Die individuelle Variabilität unter den Versuchstieren war jedoch so hoch, dass keiner dieser Unterschiede statistisch signifikant war ($p > 0,05$).

Zur besseren Vergleichbarkeit mit den Werten aus der Literatur sind die gemessenen Serotonin- und Octopaminkonzentrationen für die verschiedenen Gewebeteile nochmals in Tabelle 12 als Mittelwerte \pm Standardabweichung aufgeführt, bezogen auf μg Protein, auf mg Frischgewicht der Gewebe und bezogen auf die gesamten Ganglien. Das Frischgewicht der Ganglien wurde bei der Präparation nicht bestimmt, da das Gewebe wegen des schnellen Verfalls von Serotonin sofort in flüssigem Stickstoff gefroren werden musste. Als Näherungswert wurde deshalb das Frischgewicht der einzelnen Ganglien mit Hilfe der Regressionsgeraden aus Abb. 49 anhand ihres Proteingehalts berechnet.

	$\text{pg} \cdot \mu\text{g Protein}^{-1}$	$\text{pg pro Gewebestück}$ (T1-4 bzw. T5+A1)	$\text{pg} \cdot \text{mg Frischgewicht}^{-1}$ (Näherungswert)
Serotoningehalt in T1 –T4, Kontrollen	$2,40 \pm 0,66$	$3304,25 \pm 1279,77$	$44,8 \pm 11,57$
Serotoningehalt in T1 –T4, EKW-belastet	$3,10 \pm 0,76$	$3068,02 \pm 688,01$	$57,59 \pm 13,86$
Serotoningehalt in T5 +A1, Kontrollen	$4,54 \pm 2,26$	$1009,45 \pm 504,36$	$109,08 \pm 69,55$
Serotoningehalt in T5 +A1, EKW-belastet	$4,04 \pm 2,06$	$964,84 \pm 461,49$	$91,12 \pm 50,17$
Octopamingehalt in T5 +A1, Kontrollen	$19,64 \pm 4,57$	$4626,89 \pm 1616,48$	$463,55 \pm 207,60$
Octopamingehalt in T5 +A1, EKW-belastet	$12,73 \pm 6,05$	$2516,29 \pm 1037,83$	$299,68 \pm 146,23$

Tab. 12: Serotonin- und Octopaminkonzentrationen (Mittelwerte \pm Standardabweichung) in den ZNS-Abschnitten bezogen auf μg Protein, pro Gewebestück und bezogen auf mg Frischgewicht der Gewebe

DISKUSSION

DIE EINGESETZTEN ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFE

Die Gesamtkonzentrationen der eingesetzten Erdölkohlenwasserstoffe

Die Gesamtmenge an Erdölkohlenwasserstoffen (EKW's), denen die Tiere während der Ölbelastungsversuche ausgesetzt waren, lagen im Mittel zwischen $6,2$ und $7,7 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Dies ist nur ein Bruchteil der Konzentrationen, mit denen bisher die Wirkung von Erdöl auf das Verhalten von Meerestieren untersucht wurde. So setzten Temara et al (1999) zwischen $50 \mu\text{g}$ und $1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ wasserlösliche Erdölkohlenwasserstoffe ein, um deren Einfluss auf das Nahrungssuchverhalten des Seesterns *Coscinasterias muricata* zu testen. Laurenson & Wishart (1996) simulierten die Auswirkungen der „De Braer“ – Tankerkatastrophe 1993 vor den Shetland Inseln auf Europäische Hummer mit 4 bis $10 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ Rohöl im Wasser. Beckmann et al (1995) belasteten Polychaeten mit $300 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ flüchtigen Erdölbestandteilen und beobachteten die Auswirkungen auf das Laichverhalten der Tiere. Atema et al. (1982) untersuchten die Wirkung wasserlöslicher Ölkomponenten auf das Nahrungsappetenzverhalten von Amerikanischen Hummern bei Konzentrationen zwischen $100 \mu\text{g}$ und $1,5 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ und Neff und Anderson (1981) setzten bei der Untersuchung des lokomotorischen Verhaltens der Schnecke *Busycon contrarium* EKW-Konzentrationen zwischen 1 und $19,8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ ein. Konzentrationen wie diese treten im Freiland allenfalls bei einer akuten Ölverschmutzung auf, wie unmittelbar nach Tankerunfällen oder im direkten Umkreis einer Einleitung. So betrug z.B. die Konzentration an EKW's 10 Tage nach der Havarie der Braer von den Shetland Inseln im Januar 1993 im umliegenden Wasser $4 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (Ritchie & O'Sullivan, 1994). Einige Tage nach der Havarie der Amoco Cadiz 1978 vor der Bretagne betrug die EKW-Konzentration sogar noch in 100 m Wassertiefe $152 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Vandermeulen, 1982), und beim Blowout des Ixotoc-Feldes im Golf von Mexiko wurden im umliegenden Wasserkörper allein an flüchtigen C5 – bis C12 – Kohlenwasserstoffen bis zu $400 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ gemessen (Brooks et. al, 1981).

Chronische Belastungen mit Erdölkohlenwasserstoffen sind meist niedriger konzentriert und liegen in der Regel im ein- bis zweistelligen $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ – Bereich (vergl. National Research Council 1985, p. 316 f.). Laboruntersuchungen in diesem Konzentrationsbereich sind weniger häufig und befassten sich bisher vor allem z.B. mit Auswirkungen von Erdölkomponenten auf

die Embryonal- und Larvalentwicklung kommerziell bedeutender Arten, wie z. B. Lachs und Hering (Heintz et al. 2000 und Carls et al. 1999). Die Effekte geringerer EKW-Konzentrationen auf das Verhalten mariner Tiere sind dagegen kaum untersucht. Lediglich Atema (1976) untersuchte die Wirkung von $10 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ wasserlöslicher Erdölbestandteile auf das Fluchtverhalten der Schnecke *Nassarius obsoletus*.

Die in dieser Arbeit eingesetzten Schadstoffkonzentrationen von 6,2 bis $7,7 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ lagen in einem für die innere Deutsche Bucht umweltrelevanten Bereich. Sie waren geringer als die chronische Erdölkohlenwasserstoffbelastung in der Elbmündung: Dort traten Mitte der 90iger Jahre bei Stade und Cuxhaven Gesamtkohlenstoff-Gehalte von bis zu $17,1 \mu\text{g}^{-1}$ auf, Ende der 90iger Jahre sogar bis zu $56 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Gleichzeitig lag die Belastung der Hummer im Labor über den Basiswerten in der Inneren Deutschen Bucht, jedoch noch im gleichen Größenordnungsbereich: So wurden in der Inneren Deutschen Bucht 1994 -1996 Gesamtkohlenwasserstoff-Konzentrationen zwischen $0,35$ und $3,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ gemessen, 1997-1998 etwas niedrigere Werte von $0,24$ bis $1,4 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (BLMP 2000, BLMP 2002). Das Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie, das die Messungen im Rahmen des Bundesländer-Messprogramm (BLMP) durchführt, hat direkt bei Helgoland (Position Düne Süd $54^{\circ}09,05'N$, $007^{\circ}56'E$) keine Messstation. Die am nächsten gelegenen Stationen des Messnetzes liegen etwas nordwestlich ($54^{\circ}15'N$, $007^{\circ}30'E$), nordöstlich ($54^{\circ}15'N$, $008^{\circ}06'E$) und südöstlich ($53^{\circ}59,80'N$, $008^{\circ}06'E$) der Insel. Dort wurden im Juli 1996 $0,84 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, $1,28 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ und $1,5 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ Gesamtkohlenwasserstoffe gemessen. (MUDAB Meeresumweltdatenbank des BSH). In den Laborversuchen war die Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen also etwa lediglich um das 5 bis 6,5-fache höher als im Freiland vor Ort.

Die Gesamtkohlenstoffkonzentration in den Kontrollversuchen betrug zwischen $1,8$ und $2,9 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Sie war damit etwas höher als im Seewasser der BLMP-Messstationen nahe Helgoland. Hiefür gibt es zwei mögliche Ursachen: Zum einen wird das Seewasser für Hälterungsanlagen der Meeresstation Helgoland an der Außenmauer des Schutzhafens unweit der Helgoland Reede angesaugt. Dort herrscht durch Seebäderschiffe, Segeljachten und Motorboote reger Schiffsverkehr, eine lokal erhöhte Konzentration von Erdölkohlenwasserstoffen durch den Schiffsbetrieb ist also denkbar. Zum anderen ist nicht auszuschließen, dass in den Hausleitungen der Meeresstation Kohlenwasserstoffe aus Schmiermitteln an Pumpen oder Verbindungsstücken ins Seewasser gelangten. Der Gesamtkohlenwasserstoffgehalt in

den Kontrollbecken lag jedoch noch im Konzentrationsbereich der übrigen Messwerte für die Innere Deutsche Bucht (bis zu $3,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, s.o.).

Die Konzentrationen der einzelnen Schadstoffgruppen

Die dominanten Schadstoffe in den Ölbelastungsexperimenten waren die Naphtalinderivate. Ihre Konzentration war unter Erdölbelastung 23 Mal höher als in den Kontrollversuchen. Die Konzentration aller übrigen, höhermolekularen Aromaten zusammen (Restaromaten) dagegen war gegenüber den Kontrollen nur knapp verdoppelt. Dieses Konzentrationsverhältnis spiegelt die höhere Wasserlöslichkeit der Naphtaline wider: Sie beträgt für Naphtalin 30, für 1-Methylnaphtalin 28 und für 1,3 Dimethylnaphtalin $8 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Von dem Drei-Ring-Aromaten Phenantren lösen sich dagegen nur 1 mg, von Fluoren nur 2 mg pro Liter (National Research Council, 2003, p. 94). Schon allein dadurch machen 2-Ring Aromaten bei frischen Erdölverunreinigungen den Großteil der Toxizität des Öls aus. Die 3- und 4-Ring Aromaten fallen hierbei wegen ihrer vergleichsweise geringeren Mengen im Wasser weniger ins Gewicht, obwohl sie, gemessen an den LC-50-Werten, für marine Invertebraten, giftiger sind (Anderson, 1979). Ob in den vorliegenden Belastungsversuchen im Wesentlichen die Naphtalinderivate für die Effekte auf Chemorezeption und Aggressionsverhalten bei den Hummern verantwortlich waren, kann man nicht eindeutig beantworten. Es gibt jedoch Hinweise darauf, dass Naphtalin chemosensorisch gesteuertes Verhalten bei Dekapoden beeinflusst. *Pachygrapsus crassipes* z.B. interessieren sich nach 24-stündiger Belastung mit $1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ Naphtalin nicht mehr für angebotene Nahrung (Takahashi & Kittredge, 1973). Zudem nehmen einige Krebse schon geringste Konzentrationen dieses Aromaten chemosensorisch wahr: *Callinectes sapidus* reagiert bereits auf $0,1 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ Naphtalin mit einer Erhöhung der Antennenschlagfrequenz (Pearson & Olla, 1980). Bei Amerikanischen Hummern löst die Fraktion der polaren aromatischen wasserlöslichen Kerosinbestandteile, die v. a. aus Naphtalinderivaten besteht, sowohl aktives Suchverhalten als auch Vermeidungsverhalten aus (Atema et. al., 1973, Atema 1976). Über eine Wirkung schwerere polarer Erdöl-Aromaten als chemische Signale liegen bisher keine Untersuchungen vor. Dennoch sollte man in Betracht ziehen, dass sich auch die übrigen aromatischen Komponenten im Erdöl auf das Verhalten der Hummer auswirkten oder eine kombinierte Wirkung der Naphtaline und Restaromaten die beobachteten Effekte verursacht haben könnten.

Die in den Laborexperimenten simulierte Belastungssituation mit ihren hohen Naphtalin-konzentrationen war charakteristisch für frische Erdölverunreinigungen oder kontinuierlichere Einleitungen von Erdölkohlenwasserstoffen. Da Naphtaline im Vergleich zu

höhermolekularen Aromaten flüchtiger sind (Naphtalin: SP = 218°C, Phenantren: SP 340°C), ist ihre Verweildauer im Wasser kürzer. Entsprechend waren die Konzentrationen der Naphtalinderivate in den Kontrollversuchen und auch im Freiland im Vergleich zu den Restaromaten deutlich niedriger: An den BLMP-Messstationen wurden im Juli 1996 zwischen 1,1 und 2,8 ng · l⁻¹ Naphtaline gemessen, an anderen aromatischen Verbindungen insgesamt zwischen 8,0 und 9,8 ng · l⁻¹ (berechnet aus den Rohdaten der MUDAB, Meeresumweltdatenbank des BSH).

Die Aliphaten waren in den Laborexperimenten die mengenmäßig bedeutendste Gruppe. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die im Wasser vorherrschenden Aliphaten größtenteils nicht aus dem Erdöl stammten, da auch in den Kontrollen große Mengen Aliphaten nachgewiesen wurden. Zudem war in der Stammlösung wasserlöslicher Erdölkomponenten der Anteil der Aliphaten im Vergleich zu den aromatischen Bestandteilen am geringsten und ihr Verlust in den Zuleitungen zu den Versuchsbecken am höchsten. Auch im Freiland sind die Aliphaten im Vergleich zur den Naphtalinderivaten und den übrigen Aromaten in der Regel die mengenmäßig weitaus stärkste Gruppe, da es zahlreiche biogene Quellen gibt, wie z.B. Algen (BLMP 2000, BLMP 2002). An den BLMP-Messstationen nahe Helgoland betragen die Aliphatkonzentrationen jedoch nur zwischen 7 und 30% der in den Kontrollbecken gemessenen Werte (berechnet aus den Rohdaten der MUDAB, Meeresumweltdatenbank des BSH). Möglicherweise stammten die hohen Aliphatkonzentrationen im Labor aus fettreichen Futterresten in den Becken, denn die Versuchstiere wurden mit lipidreicher Nahrung gefüttert, wie z.B. mit Nordseegarnelen, Miesmuscheln und Sprotten, bei denen zudem häufig reife Gonaden zu finden waren. Denkbar wäre auch eine Kontamination durch Schmiermittelreste in den Seewasserleitungen. Eine Auswirkung der vergleichsweise hohen Aliphatkonzentrationen von rund 1 µ · l⁻¹ unter Erdölbelastung bzw. 0,6 µ · l⁻¹ in den Kontrollen ist nicht auszuschließen, doch ist sie unwahrscheinlich: Die akute Toxizität von Aliphaten für aquatische Organismen ist gering und wird gegenüber der Gefährlichkeit aromatischer Kohlenwasserstoffe als vernachlässigbar eingestuft (Irwin, 1998, National Research Council, 2003), und auch Auswirkungen auf das Verhalten mariner Invertebraten wurden bisher nicht festgestellt (Atema et. al., 1973; Atema 1976).

EINFLÜSSE VON ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFEN AUF DAS VERHALTEN JUVENILER HUMMER

Das Nahrungsappetenzverhalten von *Homarus gammarus*

Zahlreiche Untersuchungen belegen, dass chemische Signale im Nahrungssuchverhalten vieler Krebsarten eine zentrale Rolle spielen (z.B. zusammengefasst in Zimmer-Faust, 1989; Ritschoff, 1992, Steele et al., 1999, Derby et al., 2001, Tomba et al., 2001). Auch für den Hummer ist der enge Zusammenhang zwischen Chemorezeption und Nahrungssuche seit langem gut untersucht, allerdings wurden Arbeiten zu diesem Thema fast ausschließlich am Amerikanischen Hummer *Homarus americanus* durchgeführt (z.B. McLeese, 1970, Hirtle & Mann, 1978, Derby & Atema, 1981a und b,) und nur wenige am Europäischen Hummer, *Homarus gammarus* (Mackie & Shelton, 1972, Mackie, 1973). Deshalb wird hier zunächst das in den vorliegenden Versuchen beobachtete Nahrungsappetenzverhalten juveniler Europäischer Hummer beschrieben und mit dem anderer Dekapodenarten verglichen.

Meine Beobachtungen ergaben, dass das Nahrungssuchverhalten juveniler Europäischer Hummer im Wesentlichen dem von Amerikanischen Hummern und anderen dekapoden Krebsen entspricht. Bei der Nahrungssuche waren drei aufeinanderfolgende Phasen zu beobachten, ähnlich wie bei *H. americanus* (Devine & Atema, 1982, Derby & Atema 1981a) und anderen dekapoden Crustaceen (Pearson & Olla, 1977. Pearson et al. 1979, Rebach et al. 1990, Steele et al., 1999). Diese Reaktionsphasen folgen mit ansteigender Konzentration an Nahrungsreiz hierarchisch aufeinander.

Als erste sichtbare Reaktion auf einen chemischen Nahrungsreiz zeigten juvenile *H. gammarus* eine Phase mit erhöhten Flickingraten der lateralen Antennulenflagellen. In dieser Phase erhöhten die Tiere auch die Schlagfrequenz ihrer Maxillipeden und zeigten gelegentliches Antennenpeitschen sowie Putzen der Mundwerkzeuge. Diese erste Phase wird allgemein als Phase erhöhter Aufmerksamkeit gewertet, in der die Tiere eine für sie relevante chemische Information in ihrer Umgebung wahrnehmen und verstärkt Reize „sammeln“, analog zum Schnüffeln der Landtiere (Schmitt & Ache, 1979, Gleeson et al., 1993, Mead et al., 1999, Goldmann & Koehl, 2001, Koehl et. al., 2001). Die Reizschwelle zur Auslösung erhöhter Flickingraten ist unabhängig vom Sättigungs- oder Motivationszustand der Tiere. Erhöhte Flickingraten wurden deshalb bei dekapoden Krebsen wiederholt als Indikator für die

chemosensorische Wahrnehmung eines Reizes herangezogen (Pearson & Olla, 1977, Pearson et al., 1979, Rebach et al. 1990, Price & Ache, 1977; Schmitt & Ache, 1979; Carr & Derby, 1986, Zimmer-Faust, 1991, Lee & Meyers, 1996 und 1997; Ciruna et. al., 1995). Ob die Reizkonzentration, ab der eine erhöhte Flickingfrequenz auftritt, exakt mit der Schwellenkonzentration für die Chemorezeption dieses Reizes zusammenfällt ist noch nicht untersucht. Hinweise hierzu könnten nur neurophysiologische Ableitungen aus dem Antennulennerv und den chemosensorischen Integrationszentren im Deutocerebrum erbringen. Jedoch ist eine Erhöhung der Flickingrate zumindest ein Hinweis darauf, dass ein chemischer Stimulus von dem Tier wahrgenommen wird bzw. seine Aufmerksamkeit erregt (dieser Zustand wird in der englischsprachigen Literatur meist als „alert“ bezeichnet), unabhängig von seinem Motivationszustand, den Reiz weiter zu verfolgen.

Auf die Erhöhung der Flickingrate folgte als zweite Phase aktives, gerichtetes Suchverhalten: Die Hummer liefen herum und näherten sich der Duftquelle im Wasser im Zick-Zack-Kurs. Der schnellere Antennulen- und Maxillipedenschlag und auch das Antennenpeitschen wurden dabei aufrechterhalten. In dieser zweiten Phase der Nahrungssuche nutzen die Krebse die hydrodynamische Struktur der Duftfahne, die der chemische Reiz im Wasser erzeugt, um sich der Reizquelle anzunähern (Moore et al, 1991, Basil & Atema, 1994, Weissburg & Zimmer-Faust, 1994, Atema 1995, Zimmer-Faust, 1995, Mjos et al., 1999, Grasso & Basil, 2002). Zur Orientierung benutzen sie hierbei vorwiegend (aber nicht ausschließlich) ihre lateralen Antennulenflagellen. Neben chemischen nutzen sie hierbei auch mechanische Reize der Wasserströmung zum Orten der Quelle. Es ist jedoch noch nicht völlig geklärt, wie Rheotaxis und Chemotaxis beim Auffinden einer Nahrungsquelle genau zusammenspielen (Lee & Meyers, 1997, Beglane et al., 1997, Derby et al., 2001). Die Schwellenkonzentration für die Auslösung des gerichteten Suchlaufs liegt bei Dekapoden 2 bis 4 Größenordnungen höher als für die Erhöhung der Flickingfrequenz. In der Zeit zwischen der Erhöhung der Flickingfrequenz und dem Loslaufen bauen die Tiere die Motivation zur aktiven Nahrungssuche auf (Atema et al. 1979, Devine & Atema, 1982, Lee & Meyers 1996 und 1997). Die Schwellenkonzentration für das Auslösen eines Suchlaufs hängt dabei vom nach Sättigungsgrad der Tiere ab und spiegelt damit die Motivation der Tiere zur Nahrungssuche wider (Pearson & Olla, 1977;).

Als dritte Phase des Nahrungsappetenzverhaltens gingen die Hummer in kurzer Entfernung von der angebotenen Nahrung vom Suchlauf dazu über, den Boden der Umgebung ungerichtet und heftig mit den Schreitbeinen und den Mundwerkzeugen abzutasten, bis sie

das Nahrungsobjekt berühren und aufnehmen konnten. Diese dritte Phase beginnt, sobald sich die Tiere der Nahrung auf eine bestimmte Distanz angenähert haben (bei einem ausgewachsenen *H. americanus* auf etwa 20 cm). Ab dann wechseln sie von der „Fernsuche“ zur „Nahsuche“. In dieser Phase sind nicht mehr die chemosensorischen Informationen aus den Antennulenflagellen maßgeblich, sondern Informationen aus den chemischen und mechanischen Rezeptoren der Schreitbeine (Moore et al., 1991).

Die Beeinträchtigung des Nahrungssuchverhaltens der juvenilen Hummer, die durch Erdölkohlenwasserstoffe bzw. durch die Ablation der lateralen Antennulenflagellen zu beobachten war, beschränkte sich im Wesentlichen auf die erste Phase der Nahrungssuche.

Auswirkungen von Erdölkohlenwasserstoffen auf das Nahrungsappetenzverhalten

Eine Beeinträchtigung der Nahrungssuche durch Erdöl, Dieselöl oder wasserlösliche Erdölbestandteile ist außer für den (Amerikanischen) Hummer (Atema & Stein, 1974, Atema et al., 1979, Payne et al. 1983, Laurenson & Wishart, 1996) auch für zahlreiche andere marine Organismen dokumentiert, unter anderem für Seesterne (Temara et al. 1999), Schnecken (Hyland und Miller, 1979) und Amphipoden (Busdosh, 1981).

Allerdings erfolgten diese Untersuchungen bei Belastungskonzentrationen im Bereich von einigen mg l^{-1} oder von dreistelligen $\mu\text{g l}^{-1}$ - Konzentrationen. Meist waren die Versuchstiere dabei der Verschmutzung direkt ausgesetzt (Atema & Stein, 1974, Atema et al., 1979, Payne et al. 1983, Laurenson & Wishart, 1996 und dauerhafte Effekte wurden nur selten erfasst (z.B. bei Busdosh, 1981). Der Einfluss wasserlöslicher Erdölkohlenwasserstoffe im Bereich weniger $\mu\text{g l}^{-1}$ auf das Nahrungsappetenzverhalten von Hummern und ihre Wirkung über den direkten Kontakt wurden hier erstmals untersucht. Im Folgenden werden zunächst die Effekte eines direkten Kontaktes der Schadstoffe auf die Hummer erörtert. Anschließend wird die länger anhaltende Wirkung auf das Nahrungsappetenzverhalten der Hummer diskutiert und erörtert, inwieweit die Erdölbestandteile die Fähigkeit der Tiere zur Chemorezeption oder ihre Motivation zur Nahrungssuche verändern.

Veränderungen im Nahrungsappetenzverhalten im Verlauf einer EKW-Belastung

In Konzentrationen im mg l^{-1} -Bereich können Erdölbelastungen die Nahrungsappetenz von Hummern schon innerhalb weniger Tage (Atema & Stein, 1974, Atema et al., 1979) oder Stunden (Atema et al., 1982, Laurenson und Wishart, 1996) maßgeblich beeinträchtigen oder sogar unterbinden. Als mögliche Ursachen hierfür werden ein Überlagern der Nahrungsreize durch das Erdöl diskutiert und/oder widersprüchliche oder abstoßende chemische Signale durch einzelne Komponenten im Gemisch der Erdölinhaltstoffe (Atema et al. 1973, Atema, 1976).

Die Fütterungsversuche mit juvenilen *H. gammarus* direkt in EKW-belastetem Wasser zeigten bei Konzentrationen im $\mu\text{g l}^{-1}$ -Bereich keine solche kurzfristige Wirkung. Erst ab einer Belastungsdauer von 13 Tagen war die Wartephase, bevor die Tiere nach Einbringen der Nahrung ins Becken zur aktiven Nahrungssuche starteten (Latenzzeit), kontinuierlich signifikant länger als bei den unbelasteten Tieren. Und erst ab einer Belastungsdauer von 15 Tagen kam es dazu, dass ein steigender Anteil der Tiere (bis auf 25% bei einer Belastungsdauer von 21 Tagen) die Nahrungssuche ganz einstellte. Eine direkte Kontaktwirkung durch Überlagerung der Nahrungsreize und/oder widersprüchliche oder abstoßende chemische Signale gab es bei einer EKW-Belastung im $\mu\text{g l}^{-1}$ -Bereich demnach nicht, sie hätte bereits ab dem ersten Belastungstag erkennbar sein müssen. Die Effekte traten jedoch erst nach einer längeren Einwirkung der Erdölkomponenten auf. Dies deutet auf eine pharmakologische Wirkung hin, wie sie für höhere Konzentrationen von Erdölinhaltstoffen bereits bekannt sind (Bigford, 1977, Anderson, 1979, Neff & Anderson, 1981 p. 35f.).

Ogleich die Nahrungssuche der EKW-belasteten Tieren beeinträchtigt war, schnitten sie noch deutlich besser ab als die Tiere, denen die lateralen Antennulenflagellen (Ablationstiere) fehlten: Bei diesen Ablationstieren war über die gesamte Versuchsdauer hinweg der Anteil der Tiere, die überhaupt kein Nahrungssuchverhalten zeigten, um ein Mehrfaches höher als bei den EKW-belasteten Hummern. Ebenso war auch ihre Latenzzeit im Vergleich zu den belasteten Tieren gravierend erhöht. Dies war ein deutlicher Hinweis darauf, dass die Belastung keinen völligen Verlust der chemosensorischen Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen verursachte.

Über diese Erkenntnis hinaus ließen die Fütterungsversuche im EKW-belasteten Wasser noch einen weiteren interessanten Aspekt erkennen: Auffällig war, dass der nach 13 Tagen

Belastung zunehmende Unterschied in der Latenzzeit zwischen Kontroll- und belasteten Tieren vor allem dadurch zustande kam, dass die Latenzzeit in der Kontrollgruppe von da an stetig kürzer wurde. In der Belastungsgruppe blieb die Latenzzeit dagegen über die gesamte Versuchsdauer hinweg annähernd gleich hoch. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass in diesem Versuch unbeabsichtigt Konditionierung bzw. assoziatives Lernen stattgefunden haben könnte, da Dekapoden in der Lage sind assoziativ zu lernen (Derby & Atema, 1981b, Abramson & Feinman, 1990, Feinman et al., 1990, Restvey & Rebach, 1999, Derby, 2000): Drei Wochen lang wurde den Tiere immer um die gleiche Tageszeit auf die gleiche Weise ein chemischen Nahrungsreiz (Dufffahne des eingebrachten Futters) präsentiert, der nach einer ungestörten und gefahrlosen Suche auch mit Futter belohnt wurde. Immer kürzere Latenzzeiten bei den unbelasteten Tieren kamen also möglicherweise dadurch zustande, dass sie diesen Kontext nach einer Weile gelernt hatten und die Entscheidung zum Loslaufen nach der chemosensorischen Wahrnehmung des Nahrungsreizes dann jedes Mal schneller trafen. Eine solche komplexe Verhaltensleistung könnte gezielt durch die Verarbeitung von Informationen aus olfaktorischen Rezeptoren in höheren Zentren des Gehirns der Tiere zustande kommen (vergl. Schmidt, 1996). Bei den EKW-belasteten Tieren jedoch blieben die Latenzzeiten lang. Dies hatte zwei mögliche Gründe: Entweder wurde ihre chemosensorische Wahrnehmung im Laufe der Belastung beeinträchtigt und dieser Effekt verhinderte oder kompensierte die Konditionierung. Oder die Erdölbestandteile wirkten auf zentralnervöser Ebene und beeinträchtigten dort die Weiterverarbeitung der olfaktorischen Informationen. Damit hätte sich durch die Erdölbelastung die Fähigkeit der Hummer zu komplexen und flexiblen olfaktorisch gesteuerten Verhaltensanpassungen vermindert.

Im Gegensatz zur Latenzzeit wurde die Dauer der aktiven Nahrungssuche vom Start des Suchlaufs bis zum Aufgreifen des Futters (Phase 2 und 3 des Nahrungsappetenzverhalten, s. S. 96f) durch die Erdölkohlenwasserstoffen nicht verändert, ebenso wie dies bei höheren Ölkonzentrationen für den Amerikanischen Hummer beobachtet wurde (Atema & Stein, 1974). Die Wirkung der Ölbestandteile beschränkte sich demnach auf die Phase der Nahrungsappetenz, in der die Tiere den (niederkonzentrierten, weil entfernten) Nahrungsreiz chemosensorisch erstmals erfassten und die Entscheidung zum Loslaufen trafen. Überraschend galt dies auch für den Effekt der Ablation: Die Tiere ohne laterale Antennulenflagellen, die eine aktive Nahrungssuche begannen, brauchten in der Regel sogar weniger Zeit um die angebotene Nahrung zu finden als die Kontroll- und die EKW-belasteten Tiere. Dieses Ergebnis ist unerwartet, da zumindest während des gerichteten Suchens

sensorische Informationen aus den Antennulen eine wesentliche Rolle spielen (z.B. Reeder & Ache, 1980, Grasso et al., 1998): Bei *Panulirus argus* führt der Verlust aller sensorischen Haare auf den lateralen Antennulen dazu, dass die Tiere die Fähigkeit verlieren, eine 2 m entfernte Duftquelle zu finden (Horner et al., 2000, Derby et al., 2001). Devine und Atema (1982) fanden bei *H. americanus*, dass bereits das Entfernen einer lateralen Antennule die Strecke signifikant verlängerte, die die Hummer beim Suchlauf zurücklegen mussten, bis sie eine Duftquelle aus Muschelextrakt fanden. *Orconectes rusticus*, die ebenfalls ihre Antennulen bei der chemischen Orientierung einsetzen, sind beim Verlust einer Antennule überhaupt nicht mehr in der Lage, eine Duftquelle zu finden (Kraus-Epley & Moore, 2002). Horner et al. (2004) fanden jedoch bei *Panulirus argus* in einem 2m langen Strömungskanal Hinweise darauf, dass vor allem das Vorhandensein oder Fehlen intakter mechanosensitiver Sensillen auf beiden Antennulenflagellen die Dauer des Suchlaufs bis zum Erfolg beeinflusst. Selektives Ausschalten der Aesthetasken bzw. der übrigen chemorezeptiven Sinneshaare auf den Antennulen verlängerte die Dauer der aktiven Suche dagegen nicht. Dazu kam, dass Tiere ohne Aesthetasken bei der Suche nach einem hoch konzentrierten Nahrungsreiz, was einer kurzen Distanz zur Nahrungsquelle entsprechen würde, bei der Suche schneller liefen als die Kontrolltiere. Den Ablationstieren in den hier diskutierten Versuchen fehlten die Aesthetasken und nur ein Teil ihrer nicht-olfaktorischen chemosensitiven und mechanosensitiven Sensillen (s. S. 6 f.). Eine mögliche Erklärung für ihren schnelleren Erfolg bei der Nahrungssuche in diesem Versuch könnte also sein, dass in diesen Versuchen die Distanz zum Köder mit maximal 30 cm so kurz und damit die Reizkonzentration von Anfang an so hoch war, dass die wenigen aktiven Ablationstiere bei ihrer Suche schneller umher liefen als die Tiere aus den übrigen Versuchsgruppen. Dies erhöhte ihre Chancen, sich dem Köder früher so weit zu nähern, dass die Reizkonzentration so hoch genug war für den Wechsel von der Fern- auf die Nahsuche, bei der nicht mehr die sensorischen Informationen aus den lateralen Antennulen maßgeblich sind, sondern v.a. die aus den chemosensorischen Sensillen auf den Mundwerkzeugen und den Schreitbeinen (Moore et al., 1991).

Fazit:

Ein direkter Kontakt mit wasserlöslichen Erdölkohlenwasserstoffen in einer Konzentration von wenigen $\mu\text{g l}^{-1}$ beeinträchtigte das Nahrungssuchverhalten juveniler Europäischer Hummer erst ab einer Belastungsdauer von 13 bis 15 Tagen. Eine direkte Kontaktwirkung durch Maskierung der Nahrungsreize oder durch widersprüchliche oder abstoßende

chemische Signale in der wasserlöslichen Erdölfraktion kann damit ausgeschlossen werden. Unter Einfluss der Erdölkohlenwasserstoffe war nach 13 Tagen die Latenzzeit vom Einbringen des Nahrungsreizes bis zu dem Zeitpunkt, zu dem die Tiere ihren Unterschlupf verließen und eine aktive Suchreaktion begannen, signifikant länger als bei unbelasteten Tieren. Nach 15 Tagen verringerte sich der Anteil an Tieren, die überhaupt den Unterschlupf zur Nahrungssuche verließen. Da die Tiere vor Beginn der aktiven Suche in ihrem Unterschlupf versteckt saßen, war es bei diesem Versuchsdesign nicht möglich zu differenzieren, ob die Verlängerung der Latenzzeit durch eine Beeinträchtigung der Chemorezeption der Tiere verursacht wurde oder durch eine Veränderung ihrer Motivation zur Nahrungssuche. Möglicherweise fand im Laufe des Versuchs bei den unbelasteten Tieren auch eine Konditionierung an die Versuchsbedingung statt, die eine bessere Leistung bei der Nahrungssuche zur Folge hatte und die bei den EKW-belasteten Tieren nicht zustande kam. In diesem Fall hätten die ölbelasteten Tiere möglicherweise ihre Fähigkeit zur komplexen und flexiblen olfaktorisch gesteuerten Verhaltensanpassungen eingebüßt. Da bei den Ablationstieren sowohl die Latenzzeiten als auch der Anteil an Tieren, die das Futter völlig ignorierten, durchgehend höher war, kann man jedoch davon ausgehen, dass die Erdölbelastung die Chemorezeption über die Antennulen nicht völlig blockierte.

Die Wirkung einer EKW-Belastung auf chemosensorische Empfindlichkeit und Motivation zur Nahrungssuche

Aus den oben diskutierten Versuchen ging hervor, dass die Effekte geringer Konzentrationen von Erdölkohlenwasserstoffen nicht auf einer sofortigen Kontaktwirkung beruhen sondern auf langsamer einsetzenden Wirkmechanismen. Darauf aufbauend wurden diese Verhaltenseffekte nach definierten Belastungsdauern in Experimenten im Strömungskanal untersucht. Eine Analyse der ersten beiden Phasen des Nahrungsappetenzverhaltens – Erhöhung der Flickingrate und aktiver Suchlauf (s.S.95f) - sollte ermitteln, ob die verminderte Reaktion der Hummer auf den Nahrungsreiz auf eine Beeinträchtigung ihrer chemosensorischen Wahrnehmung („alert“) zurückzuführen war oder auf eine Verminderung der Motivation zur Nahrungssuche. Bei höheren Konzentrationen an Erdöl bzw. Dieselöl gibt es Hinweise für beide Wirkungen (Beeinträchtigung der Chemorezeption: Atema et al., 1979; Verminderung der Motivation: Atema und Stein (1974), Atema (1976), Laurenson und Wishart, 1996)).

Die Reizschwelle zur Auslösung erhöhter Flickingraten

Um anhand der Flickingraten eine Aussage über die Chemorezeption der Hummer machen zu können, braucht man zunächst ein aussagekräftiges Kriterium dafür, wo die chemosensorische Reizschwelle der Tiere liegt. Eine statistisch signifikante Erhöhung der Flickingrate nach der Präsentation eines chemischen Reizes ist hierfür gut geeignet und auch bereits etabliert (z.B. von Rebach et al. 1990 für *Cancer irrotatus* oder von Ciruna et al. 1995 für *Cambarus bartonii*). Sie wurde auch für die vorliegenden Versuche als Kriterium gewählt, denn als artenunabhängiges Kriterium lässt sie einen Vergleich der chemosensorischen Empfindlichkeit verschiedener Arten zu. Andere Autoren wählten teilweise artspezifische Kriterien, die einen mit Vergleich mit anderen Arten schwierig machen: Pearson et al. benutzten für *Cancer magister* 1979 eine Erhöhung der Flickingrate um das mindestens 1,5-Fache als Kriterium und Pearson & Olla für *Callinectes sapidus* 1980 eine Flickingfrequenz höher als $120 \cdot \text{min}^{-1}$. Dies waren Schwellenwerte, die nach eingehender Beobachtung der jeweiligen Spezies festgelegt wurden und nicht auf andere Arten übertragbar sind.

Eine Steigerung der Flickingfrequenz tritt bei Dekapoden jedoch nicht nur als Reaktion auf chemische Reizung auf, sondern in gewissem Umfang auch bei Reizen anderer Modalitäten, z.B. durch Strömungsreize (Mellon, 1997) oder optische Reize (Schmitt & Ache, 1979, eigene Beobachtung). In den vorliegenden Versuchen trat auch bei den niedrigsten Reizkonzentrationen eine leichte Steigerung der Flickingfrequenz nach der Applikation des Reizes auf, sogar bei den Blindversuchen, wo lediglich Seewasser als „Reiz“ injiziert wurde. Vermutlich war eine gewisse Störung der Versuchstiere durch den Einspritzvorgang nicht zu vermeiden, und die Tiere reagierten darauf mit einer leichten Flickratensteigerung. Diese Steigerung war jedoch nicht statistisch signifikant, der Effekt störte damit nicht die Bestimmung der chemosensorischen Empfindlichkeit

Chemosensorische Wahrnehmung und Motivation zur Nahrungssuche bei unbelasteten *Homarus gammarus*

Bei den unbelasteten *H. gammarus* lag die Schwellenkonzentration für die chemosensorische Wahrnehmung des Nahrungsreizes („alert“) zwischen $0,4$ und $4 \text{ pg} \cdot \text{l}^{-1}$ ($4 \cdot 10^{-13}$ und $10^{-12} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). Für *Cancer irrotatus* ermittelten Rebach et al. (1990) mit gefriergetrocknetem

Muschelextrakt eine Schwellenkonzentration $0,1 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ ($10^{-10} \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$). Pearson & Olla (1979) ermittelten für *Cancer magister* gleichfalls eine Reizschwelle von $0,1 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$. Europäische Hummer sind damit in der Nahrungsdetektion vermutlich mindestens 100 bis 1000-fach empfindlicher als diese Vertreter der Gattung *Cancer*, zu der auch der schärfste Nahrungs- und Platzkonkurrent der Hummer im Helgoländer Felssockel, *Cancer pagurus*, gehört (Harms et al, 1995, Karin Finsterle, Iris Ulrich pers. Mitteilung). Ein Vergleich der chemosensorischen Empfindlichkeit von Hummern mit weiteren Dekapodenarten ist schwierig, da bei den übrigen Untersuchungen die Erhöhung der Flickingfrequenzen lediglich mit Mischungen verschiedener Aminosäuren und anderer niedermolekularer Nahrungskomponenten getestet wurde (z.B. Fuzessery & Childress (1975) für *Cancer antennarius* und Price & Ache (1977) für *Panulirus argus*). Diese sind jedoch als chemische Reize weniger wirkungsvoll als ein vollständiger Nahrungsextrakt (Mackie & Shelton 1972, Mackie, 1973).

Der gerichtete Suchlauf, also die zweite Phase des Nahrungssuchverhaltens, trat bei einigen wenigen unbelasteten *H. gammarus* bereits ab einer Reizkonzentration von $4 \text{ pg} \cdot \text{l}^{-1}$ auf. D.h. die Reizschwelle für die aktive Nahrungssuche fiel bei diesen Tieren mit der Reizschwelle für die chemosensorische Wahrnehmung bzw. für die Alert-Phase zusammen. Bei *Callinectes sapidus* und *Cancer magister* liegt die Konzentrationsschwelle für den aktiven Suchlauf 10^6 - bzw. 10^4 -fach höher als die Schwellenkonzentration für die Erhöhung der Flickingfrequenz (Pearson & Olla 1977, Pearson et al. 1979). Bei den meisten anderen Dekapoden liegt dieser Unterschied in der Konzentrationsschwelle zwischen 2 und 4 Größenordnungen (Lee & Meyers, 1996). Für den Amerikanischen Hummer gibt es hierzu keine numerischen Angaben. Jedoch wird für sie qualitativ beschrieben, dass der gerichtete Suchlauf bei höheren Reizkonzentrationen als die Erhöhung der Flickingrat auftritt (Devine & Atema, 1982). Vermutlich war bei denjenigen Tieren im Versuch, die bereits bei $4 \text{ pg} \cdot \text{l}^{-1}$ auf Nahrungssuche gingen, individuell die Motivation zur Futtersuche besonders hoch.

Mit steigender Reizkonzentration stieg der Anteil der aktiv suchenden Tiere nur langsam an, ihr Anteil stieg erst bei der höchsten getesteten Reizkonzentration ($40 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) auf über 50%. Die Konzentration des Nahrungsreizes hatte zudem keinen Einfluss auf die mittlere Dauer der Suchreaktion. Insgesamt betrachtet war also die Motivation der Tiere zur aktiven Nahrungssuche nicht besonders hoch. Dies deutet darauf hin, dass ein Nahrungsentzug von 5 Tagen, abgesehen von einzelnen Ausnahmen, noch keinen besonders intensiven Hungerzustand erzeugte.

Chemosensorische Wahrnehmung und Motivation zur Nahrungssuche bei EKW-belasteten *Homarus gammarus*

Beim direkten Kontakt mit den Erdölinhaltstoffen traten deutlichere Beeinflussungen der Nahrungssuche ab dem 13. Tag auf. Als Belastungsdauern wurden deshalb hier 10 und 20 Tage gewählt, also kurz vor und eine Woche nach diesem Zeitpunkt.

Die Erdölkohlenwasserstoffbelastung von 10 Tagen Dauer beeinträchtigte wie erwartet nicht die Fähigkeit der Hummer, auf eine Nahrungsquelle aufmerksam zu werden. Die Schwellenkonzentration, bei der die Tiere ihre Flickingfrequenz signifikant steigerten, blieb wie bei den unbelasteten Tieren unverändert bei $4 \text{ pg} \cdot \text{l}^{-1}$. Im Vergleich zu den Tieren im Kontrollversuch waren die Hummer hier vor der Belastung in einem aktiveren Grundzustand. Ihre Flickingfrequenzen waren sowohl vor, als auch nach Verabreichung der Nahrungsreize um etwa 25% höher als im Kontrollversuch. Dies lag vermutlich daran, dass bei der Versuchsreihe zur 10-tägigen Belastung mit EKW's höhere Temperaturen herrschten als bei den Kontrollversuchen: Die Kontrollversuche fanden im Februar/März und Oktober bei mittleren Temperaturen von 9,5 bzw. 11°C statt. Bei den Versuchen zur EKW-Belastung von 10 Tagen im August/September dagegen war aus technischen Gründen nur eine Kühlung im Mittel auf 12,5°C möglich. Nach 10 Tagen Belastung gab es dann jedoch einen Hinweis auf eine generell reduzierte Aktivität der Tiere: Ihre Flickingraten im Ruhezustand, bevor die Nahrungsreize verabreicht wurden, waren signifikant niedriger als vor der Belastung. Ihre Reaktionsfähigkeit auf die Nahrungsreize wurde dadurch nicht beeinträchtigt. Jedoch kam hier möglicherweise bereits ein betäubender Effekt zum Tragen, der bei den leichter flüchtigen Erdölkomponenten besonders ausgeprägt ist und einen wesentlichen Teil ihrer Schadwirkung ausmacht (Donkin et al., 1990). So reduzieren leichter flüchtige Erdölbestandteile aufgrund ihrer narkotischen Wirkung die Fressrate von Miesmuscheln (Donkin et al., 1991). Phenol, eine der in der wasserlöslichen Erdölfraction stark vertretenen Erdölkomponente, unterdrückt z.B. dadurch die positive Phototaxis von Seepockenlarven (Wu et al. 1997). Möglicherweise ist eine Verminderung der Ruheflickingfrequenzen bei Dekapoden ein Symptom, das als sedierender Effekt eines Schadstoffs sehr frühzeitig auftritt - noch lange bevor bei den Tieren gravierende Schädigungen auftreten bzw. erkennbar sind.

Die Motivation zur Nahrungssuche wurde dadurch eine EKW-Belastung von 10 Tagen jedoch nicht verändert. Auffallend war, dass in dieser Versuchsreihe die Tiere generell eine sehr

geringe Motivation zur aktiven Nahrungssuche hatten: Schon vor der Belastung trat eine Suchreaktion erst bei der 10^6 -fach höheren Konzentration auf wie in den Kontrollversuchen und im Versuch zur 20-tägigen Belastung. Bemerkenswert war außerdem, dass in dieser Versuchsgruppe sowohl vor als auch nach der Belastung die Reizstärke und die Steigerung der Flickingfrequenz nicht positiv miteinander korreliert waren. Dies war in den übrigen Versuchsgruppen der Fall, und auch für andere Dekapoden ist bekannt, dass die Stärke ihrer Flickingreaktion mit der Intensität des eingesetzten Reizes zunimmt (Pearson & Olla, 1977, Pearson et al., 1979, Rebach et al., 1990). Die Tiere dieser Versuchsreihe waren wie die übrigen im Zwischenhäutungsstadium und erhielten das gleiche Futter in gleicher Häufigkeit und Menge wie die restlichen Versuchstiere und die Versuchsreihe fand bei einer durchschnittlichen Temperatur von $12,5^{\circ}\text{C}$ statt. Die Tiere zeigten ansonsten keinerlei Auffälligkeiten. Der Grund für ihre Appetitlosigkeit und die untypische Dynamik ihrer Flickingreaktion ist daher unklar.

Eine EKW-Belastung von 20 Tagen hatte im Gegensatz dazu eine deutliche Auswirkung auf die Reaktion der Hummer auf den Nahrungsreiz: Vor der Belastungsphase lag die chemosensorische Reizschwelle der Tiere wie in allen anderen Versuchen bei $4 \text{ pg} \cdot \text{l}^{-1}$. Nach 20 Tagen Erdölkohlenwasserstoffbelastung war diese Schwelle dagegen erst bei $40 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$, also erst bei der 10 000-fachen Reizkonzentration erreicht. Ob die Ursache hierfür tatsächlich reduzierte Chemorezeption war, ließe sich nur mit elektrophysiologischen Methoden beantworten. Für höhere Konzentrationen von Erdölkomponenten gibt es Hinweise für eine solche Wirkung: 1 ppm Dieselöl (etwa $1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, also über hundertfach höher als im hier durchgeführten Versuch) verändern im Antennulennerv die Frequenz und den Rhythmus der Aktionspotentiale, die als Reaktion auf chemische Nahrungsstimuli ausgelöst werden (Atema et al., 1979).

Auffallend war, dass die Ruheflickingfrequenzen der Hummer nach der EKW-Belastung etwa doppelt so hoch waren wie vor der Belastung. Die Flickingfrequenzen, die als Reaktion auf die Nahrungsreize auftraten, waren dagegen nur geringfügig höher als vor der Belastung, allerdings mit maximal um 180 Flicks pro Minute noch unter der maximal erreichbaren Flickingfrequenz von ca. 240 pro Minute (Berg et al., 1992). Die schwachen Reaktionen nach der Belastung kamen also nicht dadurch zustande, dass die Tiere nach Eintreffen des Nahrungsreizes weniger Flicking zeigten. Vielmehr waren die Flickingfrequenzen bei den Tieren bereits relativ hoch bevor überhaupt ein chemischer Reiz eintraf, so dass die

Steigerung auf den Reiz hin relativ gering ausfiel. Mehrere Ursachen kommen als Grund für die erhöhten Flickingraten im Ruhezustand in Frage: Die langandauernde Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen war möglicherweise ein Stressfaktor für die Hummer, der ihre Gesamtaktivität steigerte, wie dies auch bei anderen Crustaceen, Mollusken und Fischen beobachtet wurde (zusammengefasst in Eisler, 1979). Dieser chronische physiologische Stress übertraf möglicherweise auch die anfangs leicht betäubende Wirkung einer kürzeren EKW-Belastung (s. 10-tägige EKW-Belastung). Für einige andere Dekapoden sind ähnliche physiologische Stressreaktionen bekannt: Die Garnele *Palaemon adspersus* reagiert auf eine Belastung mit $50 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ wasserlöslichen Erdölkohlenwasserstoffen mit Unregelmäßigkeiten im Schlagrhythmus und einer Veränderung des Bewegungsablaufs ihrer Scaphognathiten (Baden & Hagerman, 1981). Im Laufe einer zweiwöchigen Exposition steigert sich diese Reaktion, Erholungsphasen von 4 Wochen und mehr sind erforderlich, um den Effekt wieder zu beseitigen. Bei *Crangon crangon* tritt nach einer 13-tägigen subletalen Belastung mit Cadmium eine Erhöhung der Schlagfrequenz der Scaphognathiten auf, eine Belastung mit Kupfer bewirkt zusätzlich noch eine Steigerung der Herzschlagfrequenz (Price & Uglow, 1980). *Carcinus maenas* reagiert auf wasserlösliche Erdölkohlenwasserstoffe mit großer motorischer Unruhe und einer Erhöhung der Herzschlagfrequenz. Allerdings ist dieser Effekt innerhalb weniger Stunden reversibel (Depledge 1984). Eine andere bzw. zusätzliche mögliche Ursache für die erhöhten Ruheflickingfrequenzen der erdölbelasteten Hummer könnte eine dauerhafte Belegung oder Blockierung der chemorezeptiven Sensillen auf den Antennulen durch Adhäsion von Erdölkomponenten gewesen sein. Zahlreiche dieser Komponenten sind lipophil und haben eine hohe Affinität zu Biomembranen (Baden & Hagerman, 1981, Neff et al. 1976). Eine solche Belegung der Sinneshaare stellte möglicherweise eine chemosensorische Dauerirritation der Tiere dar, die darauf mit erhöhten Flickingraten reagierten. Ob eine 20-tägige Erdölbelastung tatsächlich bei Hummern eine permanente chemosensorische Erregung erzeugt, könnte jedoch nur mit neurophysiologischen Ableitungen vom Antennulennerv geklärt werden. Eine weitere Möglichkeit wäre, dass die EKW's eine Wirkung im Zentralnervensystem der Hummer entfalteten z.B. auf die Motoneurone der Antennulen oder die Taktgeberneurone, die diese Motorneurone ansteuern. Ebenfalls denkbar wäre ein komplexere Wirkung im ZNS, durch die Tiere in eine Art „erhöhten Alarmzustand“ versetzt wurden und deshalb ihre Umwelt verstärkt nach relevanten chemischen Reizen absuchten, auch wenn dazu kein Anlass bestand.

Es bleibt also festzuhalten, dass nach 20-tägiger Erdölbelastung erst die 10 000-fache Konzentration an Nahrungsreiz bei den Hummern eine signifikante Flickingreaktion auslöste, auch wenn sich nicht mit letzter Sicherheit sagen lässt, ob die Tiere die niedrigeren Konzentrationen chemosensorisch erfassten oder nicht. Sie zeigten jedoch nicht das Verhalten, das für eine auf einen chemischen Reiz gerichtete gesteigerte Aufmerksamkeit typisch gewesen wäre. Auffällig war weiterhin, dass nach 20 Tagen EKW-Einwirkung auch die Dynamik der Reaktion auf die Nahrungsreize stark eingeschränkt war: Vor der Belastung war die Steigerung der Flickingrate abhängig von der Konzentration des angebotenen Nahrungsreizes. Die Stärke der Reaktion reichte hierbei von einer Steigerung der Flickingrate um das 1,8-fache bei $4 \text{ pg} \cdot \text{l}^{-1}$ bis zu einer Steigerung um das 3,7-fache bei $4 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Nach der Belastung war diese Dynamik viel weniger ausgeprägt: Die Spanne der Reaktion reichte nur noch von einer Steigerung um das 1,7-fache bei $40 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ (als zum ersten Mal überhaupt eine signifikante Steigerung auftrat) bis hin zum 2-fachen bei $4 \text{ } \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Unbelastete *Homarus gammarus* waren also in der Lage, sehr fein abgestuft auf unterschiedlich starke chemische Reize zu reagieren. Diese Fähigkeit büßten sie bei einer längeren Belastung mit EKW's größtenteils ein. - Auch bei anderen Dekapoden ist erhöhtes Antennulenflicking als Reaktion auf einen chemischen Reiz keine Alles-oder-nichts-Antwort, sondern eine dynamische Reaktion, in die die Stärke des auftretenden Reizes eingeht (z.B. bei *Cancer irroratus*, Rebach et al, 1990).

Die Schwelle für die aktive Nahrungssuche lag nach 20 Tagen EKW-Belastung im Vergleich zum unbelasteten Zustand bei der 10 000-fachen Konzentration an Nahrungsextrakt. Chemosensorische Wahrnehmung (alert) und Suchlauf traten also wie in allen übrigen Versuchen bei einem Teil der Tiere bei derselben Schwellenkonzentration auf. Der Anteil der Tiere, die auf die Suche gingen und die mittlere Dauer der Suchreaktion unterschieden sich dabei nicht vom unbelasteten Zustand. Dies legt den Schluss nahe, dass die Hummer auch nach der Belastung hoch motiviert zur aktiven Nahrungssuche waren. Die dramatische Erhöhung der Schwellenkonzentration für die Nahrungssuche war demnach darauf zurückzuführen, dass die Hummer bedingt durch die 20-tägige Erdölbelastung erst auf sehr hoch konzentrierte Nahrungsreize aufmerksam wurden. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von Atema und Stein (1974) und Atema (1976). In Fütterungsexperimenten in rohölverschmutztem Wasser ermittelten sie signifikant verlängerte Wartezeiten bis zum Beginn der aktiven Nahrungssuche im Vergleich zu unbelasteten Tieren. Die Dauer vom Einbringen der Nahrung bis zur ersten sichtbaren Reaktion auf den Reiz (wie erhöhte

Flickingfrequenzen etc.) blieb jedoch unverändert. Die Autoren schlossen daraus, dass die Erdölbelastung nicht die Chemorezeption beeinträchtigte, sondern die Motivation zur Futtersuche verminderte. Die Autoren setzen bei ihren Experimenten jedoch sehr viel höhere Ölkonzentrationen (10 ppm = ca. 10 mg l⁻¹) ein als in den hier beschriebenen Versuchen.

Ein Vergleich mit dem Verhalten von Tieren, denen die Sensillen der lateralen Antennulenflagellen fehlten, zeigte, dass eine 20-tägige EKW-Belastung die Nahrungssuche ähnlich gravierend einschränkte wie ein völliges Fehlen von chemosensorischen Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen. Es stellte sich jedoch auch heraus, dass EKW's und Fehlen der Sensillen das Nahrungssuchverhalten vermutlich nicht über den gleichen Mechanismus beeinträchtigten.

Chemosensorische Wahrnehmung und Motivation zur Nahrungssuche nach Verlust der Sensillen der lateralen Antennulenflagellen (Ablation)

Die Ablation bewirkte, dass die Hummer erst bei einer Nahrungsreizkonzentration von 0,4 µg · l⁻¹ ihre Flickingfrequenz signifikant erhöhten. Dies war gegenüber dem Kontrollzustand die 100 000-fache Menge an Nahrungsreiz. (nach 20 Tagen EKW-Belastung war die 10 000-fache Menge nötig.) Die Ruheflickingrate waren nach der Ablation hierbei ebenso niedrig wie davor – anders als dies nach 20 Tagen EKW-Belastung der Fall gewesen war. Dass die Hummer nach der Ablation beim Eintreffen eines Nahrungsreizes überhaupt noch ihre Flickingfrequenzen steigerten, obwohl sie keine (chemosensorischen) Sensillen mehr auf ihren lateralen Antennulenflagellen trugen, war überraschend. Denn dieses Verhalten dient dazu, den Zugang chemischer Reize zu den chemosensorischen Rezeptorzellen zu erleichtern (z.B. Snow, 1973, Schmitt und Ache, 1979, Mead et al., 1999, Goldman & Koehl, 2001). Zwei unterschiedliche Ursachen kommen dafür in Betracht. Erstens: Die Steigerung der Flickingfrequenz erfolgte als Reaktion darauf, dass die übrigen, intakten Chemorezeptoren auf den medianen Antennulenflagellen und den Schreitbeinen und den Mundwerkzeugen durch höher konzentrierte Nahrungsreize stimuliert wurden. Möglicherweise wurde hierbei die Flickingfrequenz der Tiere nach der zentralnervösen Verarbeitung der Information von den übrigen Chemorezeptoren in einer Art Feedback-Schleife aktiviert, auch wenn aus den Antennulen selbst keine chemosensorischen Impulse ankamen. Dies ist auch deshalb plausibel, weil auch andere Reize eine Steigerung der Flickingrate hervorrufen können, wie

z.B. mechanische oder hydrodynamische Reize, auch an den Antennen und am Cephalothorax (Snow, 1973, Mellon, 1997) oder optische Reize (Schmitt und Ache, 1979, eigene Beobachtungen). Zudem zeigen Einsiedlerkrebse auch wenn die Antennulen am distalen Segment abgeschnitten werden, noch Flickingbewegungen mit den verbleibenden Antennulen“stummeln“ (Snow, 1973). Die zweite mögliche Ursache für die erhöhten Flickingfrequenzen könnte ein unvollständiges Entfernen der chemosensorischen Sinneshaare bei der Ablation gewesen sein. Wenige verbliebene intakte Sinneshaare hätten dann bei höheren Reizkonzentrationen eine Flickingantwort auf den wahrgenommenen chemischen Reiz auslösen können.

Eine aktive Nahrungssuche trat nach der Ablation erst bei der 10^7 -fach höheren Konzentration an Nahrungsreiz auf vor der Ablation. Dies war eine 100-fach höhere Reizkonzentration als nötig war, um bei EKW-belasteten Tieren einen gerichteten Suchlauf auszulösen. Jeweils ein Tier zeigte nach der Ablation bereits bei Reizkonzentrationen von 4 und 40 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$ eine kurze lokomotorische Reaktion, die einem gerichteten Suchlauf ähnelte. Es ist jedoch eher anzunehmen, dass das Verhalten dieses Tieres lediglich eine spontane Bewegung darstellte, die zufällig in das Zeitfenster der Beobachtungsphase für den aktiven Suchlauf fiel. Das Tier zeigte nämlich währenddessen keinerlei Erhöhung der Flickingrate. Im Nahrungssuchverhalten von Dekapoden geht der aktiven Suchreaktion jedoch immer eine Erhöhung der Flickingrate voraus (zusammengefasst in Lee & Meyers, 1996 und 1997).

Die Schwellenkonzentration für die Auslösung des gerichteten Suchlaufs lag bei den Hummern nach der Ablation eine Größenordnung höher als die Schwellenkonzentration für die signifikante Erhöhung der Flickingfrequenz (die aber vermutlich lediglich einen Reflex darstellte, s.o.). Nur maximal die Hälfte aller Tiere zeigte überhaupt ein aktives Suchverhalten. Ein Fehlen chemosensorischer Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen verringerte somit drastisch die Motivation zur Nahrungssuche.

Fazit:

Eine ca. dreiwöchige Belastung mit wasserlöslichen Erdölkohlenwasserstoffen von ca. $7 \mu\text{g l}^{-1}$ beeinträchtigte das Nahrungssuchverhalten juveniler *H. gammarus* auch dann noch gravierend, wenn die Tiere der Verschmutzung nicht mehr ausgesetzt waren und sich bereits seit 18 Stunden wieder in sauberem Wasser befanden. Die Schwellenkonzentration, bei der ein Nahrungsreiz bei den Tieren Nahrungssuchverhalten auslöste, war nach der Belastungsphase um das 10 000-fache erhöht. Dies galt sowohl für die erste Phase des

Nahrungssappetenzverhalten, die chemosensorische Wahrnehmung bzw. „alert“, als auch für die zweite Phase, den gerichteten Suchlauf (s. S. 1). Da signifikant erhöhte Flickingraten und aktives Nahrungssuchverhalten bei der gleichen Reizkonzentration auftraten, kann man schließen, dass die Motivation der Hummer zur Nahrungssuche durch die Erdölkomponenten nicht verringert wurde. Vielmehr beeinträchtigten die EKW's die chemosensorische Wahrnehmung von Nahrungsreizen bzw. die Fähigkeit der Hummer, auf niedriger konzentrierte Nahrungsreize mit der notwendigen gesteigerten Aufmerksamkeit zu reagieren. Ob die eigentliche Chemorezeption der Nahrungsreize oder die zentralnervöse Verarbeitung der chemosensorischen Information gestört waren, können jedoch nur weiterführende neurophysiologische Experimente klären.

Ein völliger Verlust der chemosensorischen Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen war durch die Belastung allerdings nicht gegeben. Das Fehlen dieser Informationen durch Ablation verschob die Schwelle für das Auftreten erhöhter Aufmerksamkeit noch weiter und verminderte zusätzlich die Motivation zur aktiven Nahrungssuche. Zudem basierten die Effekte offenbar auf unterschiedlichen Ursachen: Erdölkohlenwasserstoffe bewirkten bereits erhöhte Ruheflickingfrequenzen auch ohne einen chemischer Reiz. Dies deutete auf einen erhöhten Erregungszustand oder auf eine chemosensorische Dauerirritation der Tiere hin, die sie möglicherweise von relevanten chemischen Signalen ablenkten. Ein Fehlen der Chemosensoren auf den lateralen Antennulen veränderte die Ruheflickingraten dagegen nicht - die fehlende Reaktion auf niedrige Nahrungskonzentrationen beruhte darauf, dass die Hummer diese nicht detektierten.

Das Nettoresultat blieb jedoch für beide Behandlungen gleich: Eine signifikante Steigerung der Flickingrate auf Nahrungsreize hin trat erst bei wesentlich höher konzentrierten Nahrungsreizen auf als bei intakten Tieren. Damit war der Startpunkt für die Kaskade der Verhaltenselemente der Nahrungssappetenz deutlich verschoben.

Das Aggressionsverhalten von *Homarus gammarus*

Aggressionsverhalten, das dazu dient eine Dominanzhierarchie zwischen Artgenossen zu etablieren, ist für eine Reihe von höheren Krebsen charakteristisch. Unter anderem tritt ein solches Verhalten bei Fangschreckenkrebsen, Garnelen und Langusten auf (Caldwell, 1979; Cobb, 1980; Evans und Sehad-Moacdieh 1988; Barki et al., 1992), bei Strandkrabben (Reid et al., 1994, Sneddon et. al., 1997A und B) und bei Flusskrebsen (Issa et. al., 1999; Goessmann et al., 2000; Huber et al. 2001). Bei Hummern sind Aggressionsverhalten und Dominanzhierarchien besonders ausgeprägt. Für den Amerikanischen Hummer ist dies eingehend untersucht (z.B. Scrivener 1971, Atema & Cobb. 1980, Huber & Kravitz, 1995, Karavanich & Atema, 1998B), für den Europäischen Hummer gibt es hierzu jedoch bisher keine Veröffentlichungen. Deshalb werden hier zunächst das Aggressionsverhalten der unbelasteten juvenilen *Homarus gammarus* charakterisiert und Gemeinsamkeiten und Unterschiede im Vergleich zum Amerikanischen Hummer diskutiert.

Das Aggressionsverhalten der juvenilen *H. gammarus* in dieser Untersuchung stimmte im Wesentlichen mit dem Verhalten von *H. americanus* überein. Sie zeigten ein starkes Bestreben, eine Dominanzhierarchie zu etablieren: In allen Begegnungen unbelasteter Tiere kam es bei mindestens 80% der Paare zu einer Ausprägung eines stabilen Dominanzverhältnisses, d.h. hatte ein Hummer einmal die dominante Stellung errungen, behielt er sie auch in den darauf folgenden Begegnungen. Im Konflikt um die dominante Stellung zeigten die Tiere zunächst Verhaltenselemente ohne physischen Kontakt: Imponiergehabe, Drohverhalten und Scheuchen einerseits sowie Ausweichverhalten andererseits. Führt diese Verhaltensweisen keine Entscheidung herbeiführen, kam es zum physischen Kontakt: Peitschen mit den Antennen, Schlagen und Stoßen mit geschlossenen Scheren und schließlich Ringen mit verschränkten Scheren. Erst wenn auch dadurch der Konflikt nicht entschieden wurde, kam es zum Beschädigungskampf. Im aggressiven Verhalten der juvenilen *Homarus gammarus* war hierbei - wie bei ihren amerikanischen Verwandten - sowohl ein hoher Grad an Ritualisierung als auch an Stereotypie zu erkennen. Huber und Kravitz (1995) haben für juvenile *Homarus americanus* sechs aggressive Verhaltenselemente definiert, bei denen die Tiere eine Reihe motorischer Bewegungsabläufe zu charakteristischen, stereotypen Verhaltensmustern kombinieren. Diese Verhaltensmuster traten auch bei den jungen Europäischen Hummern auf: meral spread (Ausbreiten der Scheren), dos-y-dos (abwechselndes Voreinanderherlaufen, ein Tier vor-, ein Tier rückwärts),

antenna tap (Antippen mit der Antenne), wrestling, claw lock (Ringeln mit ineinander verschränkten Scheren), strike/rip (uneingeschränktes Reißen mit den Scheren mit dem Ziel, dem Gegner Gliedmassen auszureißen) und retreat (Rückzug) (Fotos s. Material und Methoden, S.34f). Bei *H. americanus* repräsentieren diese Verhaltenselemente weitgehend unterschiedlich hohe Aggressionsstufen und treten je nach Grad der Eskalation der Auseinandersetzung auf. Für die juvenilen *H. gammarus* traf dies in den hier geschilderten Versuchen ebenfalls zu. In jeder Eskalationsstufe konnte entweder die Entscheidung über das Dominanzverhältnis fallen und der Kampf damit beendet sein, oder die Auseinandersetzung wurde auf der nächsthöheren Eskalationsstufe fortgesetzt. Die charakteristische Dominanz- (Gewinner-) bzw. Subdominanzpose (Verliererpose), mit denen die juvenilen *H. gammarus* schließlich eine Dominanzhierarchie anzeigten, glichen ebenfalls denen, die Huber & Kravitz (1995) für *H. americanus* festgestellt haben. Mit der oben beschriebenen stufenweisen Eskalation und starken Ritualisierung folgte das Aggressionsverhalten juveniler *H. gammarus* der Spieltheorie (Parker, 1974; Smith, 1979), ebenso wie dies nach den Überlegungen von Huber & Kravitz (1995) für den Amerikanischen Hummer der Fall ist. Sie besagt, dass bestimmte Verhaltensmuster im Aggressionsverhalten dazu dienen, die tatsächliche Stärke und Kampffähigkeit des Gegners einzuschätzen, aber gleichzeitig das Verletzungsrisiko für beide Gegner möglichst gering zu halten.

Die hier untersuchten Tiere waren isoliert aufgezogene „Kaspar-Hauser-Tiere“ ohne jede vorherige Begegnung mit Artgenossen, ebenso wie die von Huber und Kravitz (1995) untersuchten juvenilen *H. americanus*. Offenbar ist demnach bei beiden Arten das Aufstellen einer Dominanzhierarchie angeboren und ihr Verhalten bei der Auseinandersetzung um diese in gewissem Umfang genetisch fixiert. Die Verhaltenselemente und -regeln, denen das Aggressionsverhalten adulter Amerikanischer Hummern folgt, wurde eingehend analysiert und beschrieben (u.a. Scrivener 1971; Tamm & Cobb, 1978; Atema & Cobb, 1980; Snyder et al., 1993; Karavanich & Atema, 1998B). Ein Vergleich mit dem angeborenen Grundrepertoire zeigt hierbei, dass die Tiere im Laufe ihres Lebens ihren „Kampfstil“ anhand ihrer Erfahrungen verfeinern und differenzieren. Das heißt, ihr Verhalten bei Begegnungen mit Artgenossen wird komplexer und erreicht meist nicht mehr das hohe Aggressionsniveau, das bei Kämpfen juveniler Tiere zu beobachten ist (Karavanich & Atema, 1998B).

Inwieweit das intraspezifische Aggressionsverhalten juveniler Europäischer Hummer im Freiland ebenso verläuft wie im Laborversuch, müssen künftige Forschungsarbeiten zeigen: Bei Amerikanischen Hummern eskalieren aggressive Auseinandersetzungen im Freiland oder

bei ausreichend Platz zum Rückzug weniger stark und Beschädigungskämpfe sind deutlich seltener als bei Begegnungen, die sich unter experimentellen Bedingungen in vergleichsweise kleinen Becken abspielen (Karnofski et al, 1989, Karnofski & Price, 1989). Dies trifft vermutlich auch auf den Europäischen Hummer zu, doch können dies nur Freilandbeobachtungen oder Experimente in sehr großen Becken klären.

Der Einfluss von Erdölkohlenwasserstoffen auf das Aggressionsverhalten

Die zentrale Fragestellung der Experimente zum Aggressionsverhalten juveniler Europäischer Hummer lautete: Verändert eine niederkonzentrierte, freilandrelevante Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen das Aggressionsverhalten des Europäischen Hummers? Wie in den Experimenten zur Nahrungsappetenz wurden die Tiere deshalb über einen Zeitraum von 20 Tagen mit Konzentrationen von rund $7 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ belastet. Denn ab dieser Belastungsdauer war bei der Nahrungsappetenz eine dramatische Verschlechterung ihrer Fähigkeit, chemische Reize sinnvoll zu beantworten, aufgetreten. Da chemische Signalstoffe im Aggressionsverhalten von Hummern eine zentrale Rolle spielen (s.u.), beinhaltete die Arbeitshypothese zudem die Frage, ob mögliche Effekte der EKW's durch eine Störung der sensorischen Wahrnehmung oder der neuronalen Verarbeitung chemischer Signale (mit) verursacht werden könnten. Zum Vergleich wurde deshalb wiederum das Aggressionsverhalten von Hummern untersucht, bei denen die lateralen Antennulenflagellen entfernt worden waren (Ablations-tiere), und denen daher chemosensorische Informationen aus diesen Organen fehlten.

Die chronische niederkonzentrierte EKW-Belastung hatte eine deutliche Wirkung auf das Aggressionsverhalten der Hummer. In erster Linie waren zwei Effekte zu beobachten: Zum einen war der Aggressionsstatus der belasteten Tieren in einigen Aspekten von vorneherein höher als der der Kontrolltiere: z.B. war die Kampfdauer bis zum Erreichen einer Dominanzhierarchie immer verlängert (s. u.). Zum anderen ging bei den belasteten Tieren bei allen untersuchten Parametern ein zentraler und biologisch wichtiger Aspekt im Aggressionsverhalten verloren: Die Abnahme der Aggressionsbereitschaft bei Begegnungen mit bekannten Gegnern, und damit die Verringerung der Verletzungsgefahr, die bei den nicht belasteten Hummern zu beobachten war. Vermutlich setzte die Wirkung der Erdölkohlenwasserstoffe hierbei an zwei unterschiedlichen Punkten an. Zum einen gab es deutliche Hinweise dafür, dass die Erdölkomponenten die sensorische Wahrnehmung

chemischer Signale beeinträchtigten, zum anderen schienen sie jedoch auch in gewissem Umfang die Motivation der Tiere zu aggressivem Verhalten zu steigern.

Die Wirksamkeit chemischer Signale im Aggressionsverhalten

Die grundsätzliche Fähigkeit der Hummer sich gegenseitig wahrzunehmen und/oder ihre Bereitschaft, aufeinander zu reagieren war durch die EKW-Belastung nicht wesentlich beeinträchtigt. Wenigstens 71% der EKW-belasteten Tiere reagierten in den drei aufeinanderfolgenden „Begegnungsrunden“ aufeinander. Dies waren fast ebenso viele wie bei den unbelasteten Hummern, dort reagierten mindestens 80% der Tiere. Bei den Ablationstieren dagegen verhinderte das Fehlen chemischer Informationen aus den lateralen Antennulen bei einem großen Teil der Tiere, dass sie einander überhaupt bemerkten. Bei den gleich großen Paaren reagierten maximal 60% aufeinander, bei den ungleichen Paaren sogar nur zwischen 40 und 11%. Warum der Anteil der passiven Paare bei den ungleichen Paaren nochmals deutlich höher war, ist nicht eindeutig klar. Möglicherweise nahmen sich die Tiere teilweise optisch wahr, und die kleineren Tiere blieben dann bevorzugt in ihren Höhlen versteckt, weil sie außer der Größe des anderen Tieres keine zusätzlichen chemischen Informationen bekamen.

In jedem Fall waren chemische Signale hier offenbar eine wichtige Voraussetzung dafür, dass es überhaupt zu einer intraspezifischen Interaktion kam. Beim Amerikanischen Hummer sind solch dramatische Effekte bisher nicht bekannt. In Laborstudien, die die Auswirkung des Fehlens chemischer Signale auf die sozialen Interaktionen bei *H. americanus* untersuchen, kam es auch bei Ablation der Antennulen bzw. Katheterisierung der Nephroporen zum Entfernen des Urins (der mutmaßlichen Hauptquelle für chemische Signale beim Aggressionsverhalten, s.u.) ausnahmslos zu Kämpfen und anderen Interaktionen zwischen den Tieren (Snyder et al., 1993, Karavanich & Atema, 1998A). Allerdings waren in diesen Arbeiten die Versuchsbecken im Vergleich zur Körpergröße der (dort adulten) Tiere kleiner als in dieser Untersuchung und enthielten keine Unterschlupfmöglichkeit. Es ist deshalb möglich, dass sich die Hummer dort immer optisch wahrnahmen und/oder zufällig beim Herumlaufen aufeinander trafen. Die zentrale Rolle chemischer Kommunikation im Aggressionsverhalten, aber auch bei der Partnerwahl und beim Paarungsverhalten ist beim Amerikanischen Hummer dennoch gut belegt (Breithaupt & Atema, 1993; Breithaupt et al.,

1994; Atema, 1986; Cowan, 1991; Snyder et al, 1993; Bushmann & Atema, 1997 und 2000). Die Tiere geben ihre chemischen Signale mit dem Urin ins Wasser ab (Breithaupt & Atema, 1993, Karavanich & Atema, 1998A, Breithaupt et al. 1999). Sie enthalten u.a. Informationen über ihr Geschlecht (Atema & Cowan, 1986, Bushmann & Atema, 1994), und über ihren Dominanzstatus (Atema, 1986). Diese Form der chemischen Kommunikation tritt auch im Verhalten von anderen, nah verwandten Krebse auf, z. B. bei verschiedenen Flusskrebsgattungen wie *Astacus* (Breithaupt & Eger, 2002) und *Orconectes* (Zulandt Schneider et al., 2000) oder *Procambarus* (Zulandt Schneider & Moore, 2000; Giri & Dunham, 2000). Da der Urin bei mehreren nah verwandten Astacura-Arten der Träger für derartige Signale ist, ist es wahrscheinlich, dass dies auch bei *H. gammarus* der Fall ist. Dies wurde hier jedoch nicht gesondert untersucht.

Welche Stoffe im Urin der Hummer als Signalstoffe dienen, ist noch nicht geklärt. Es wird vermutet, dass es sich teilweise um Stoffwechselprodukte wie z.B. Metabolite von Hormonen und Neurohormonen handelt, die sich im Urin ansammeln. Huber et al. (1997A) haben im Urin von Hummern Serotonin-O-Sulfat nachgewiesen - einen Abbaustoff des Neurohormons Serotonin. Serotonin spielt bei der neuronalen Steuerung des Aggressionsverhaltens von Hummern eine wichtige Rolle. Die Autoren mutmaßen deshalb, dass die Konzentration von Serotonin-O-Sulfat im Urin den Aggressionsstatus eines Hummers widerspiegelt. Zum anderen besitzen geschlechtsreife *H. americanus* im Bereich ihrer Nephroporen rosettenförmige Drüsen, die möglicherweise chemische Signalstoffe produzieren und über den Urin ins Wasser abgeben. Die genaue chemische Natur ihrer Sekrete ist noch ungeklärt, die Drüsen enthalten jedoch u.a. Proteine und Mucopolysaccharide (Bushman & Atema, 1996).

Die Tiere geben ihre chemischen Informationen beim Kampf nicht unwillkürlich ab. Sie steuern ob, wann und wie viel Urin sie während eines Kampfes in Wasser abgeben, je nach dem ob sie ihren Gegner mit ihrer „chemischen Visitenkarte“ konfrontieren oder diese verbergen wollen: So lange sie in einer Begegnung aggressives Verhalten zeigen, steigern sie ihre Urinsekretion – sind sie jedoch in einem Kampf unterlegen und zeigen nur noch defensives Verhalten stellen sie auch ihre Urinsekretion ein (Breithaupt et al. 1994, Breithaupt & Atema, 2000).

Der Unterschied zwischen den EKW-belasteten Hummern und den Ablationstieren in diesem Punkt zeigte eines deutlich: Die chemischen Informationen, die die belasteten Tiere erhielten, waren noch ausreichend, um intraspezifische Interaktionen aufrecht zu erhalten. Die sensorische Wahrnehmung chemischer Signale oder ihre neuronale Verarbeitung wurde also durch die Erdölkohlenwasserstoffe nicht völlig blockiert. Jedoch gab es Hinweise auf eine Modifikation in der Wahrnehmung oder Verarbeitung der chemischen Signale. Die Tiere waren in ihrer chemosensorischen Wahrnehmung weniger empfindlich und/oder rezipierten nur einen Teil der chemischen Signale bzw. waren nicht in der Lage in der biologisch angemessenen Weise darauf zu reagieren (s.u.).

Im Folgenden bezieht sich die Diskussion bei allen Versuchsgruppen nur noch auf die Tiere, die im Beobachtungszeitraum eine sichtbare Reaktion aufeinander zeigten. Bei den Ablationstieren war die Zahl dieser Tiere vergleichsweise klein – bei den ungleichen Paaren interagierte teilweise nur ein einziges Paar miteinander. Entsprechend war der stärkste Effekt fehlender chemosensorischer Information aus den lateralen Antennulenflagellen mit Sicherheit das Ausbleiben einer Interaktion zwischen den Tieren.

Der Aggressionsstatus

Die meisten Aggressionsparameter waren bei den erdölbelasteten Hummern im Vergleich zu den unbelasteten Tieren erhöht. So dauerten die Auseinandersetzungen bis zum Etablieren der Dominanzhierarchie sowohl bei den gleich großen und als auch bei den ungleichen Paaren bei EKW-Belastung im Mittel rund 25 Minuten, bei den Kontrolltieren in der ersten Begegnung nur rund 13 (gleich große Paare) bzw. rund 15 Minuten (ungleiche Paare). Auch die mittlere Dauer der Bouts – der Interaktionen der beiden Tiere im Abstand von maximal einer Körperlänge – war bei den belasteten Tieren in der ersten Begegnung deutlich verlängert: bei den gleichen Paaren im Mittel um über das Doppelte, bei den ungleichen Paaren um etwa ein Drittel. Aufgrund der großen individuellen Variabilität innerhalb der Versuchsgruppen stellten jedoch die Unterschiede oft lediglich einen statistisch nicht signifikanten Trend dar. Dennoch deuten diese Ergebnisse in ihrer Gesamtheit darauf hin, dass der Aggressionsstatus der ölbelasteten Tiere höher war als bei den unbelasteten Hummern.

Da die Auswirkung von Erdölkohlenwasserstoffen auf das Aggressionsverhalten aquatischer Tiere bisher wenig untersucht ist, ist ein Vergleich dieser Befunde mit anderen Ergebnissen aus der Literatur nur eingeschränkt möglich. Die meisten Untersuchungen zum Einfluss von Erdöl(komponenten) auf das Verhalten befassen sich mit Anlockung bzw. Abschreckung und Vermeidungsverhalten gegenüber ölverschmutzten Arealen und mit dem Einfluss von Öl auf Nahrungssuchverhalten und Chemorezeption im Allgemeinen (z.B. Temara et al., 1999; National Research Council / Steering Committee for the Petroleum in the Marine Environment Update, 1985; Atema et al., 1982; Olla et al., 1980). Jedoch ist vereinzelt beschrieben worden, dass Hummer unter dem Einfluss von Erdölkohlenwasserstoffen ohne äußeren Anlass aggressives Verhalten zeigen können: Atema (1976) beschreibt, dass die Fraktion verzweigter zyklischer Aromaten von Kerosin bei Amerikanischen Hummern sowohl aggressive Verhaltensmuster als auch Subdominanz- und Fluchtverhalten auslösen kann. Dieser Effekt tritt innerhalb weniger Stunden bei Konzentrationen im Bereich von $10 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ auf. Zum Vergleich: die Gesamtkonzentration von Aromaten ist in der wasserlöslichen EKW-Fraktion, die hier eingesetzt wurde, lag im Bereich um $800 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ (s. S. X). Mengemäßig waren davon nur ein kleiner Teil verzweigte, zyklische Aromaten. Laurenson und Wishart (1996) berichten, dass adulte und juvenile *Homarus gammarus* unter dem Einfluss von 4 und $10 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ Rohöl bis zu 48 Stunden lang heftiges aggressives Verhalten gegenüber unbelebten Objekten, in diesem Fall Kunststoffseilen, zeigten. Diese extremen Verhaltensänderungen wurden durch Konzentrationen an EKW's hervorgerufen, die ein Vielfaches über der hier eingesetzten Konzentration lagen und die nur bei akuter Ölverseuchung durch Tankerunglücke oder Pipelinelecks zu erwarten sind. Sie zeigen, dass hohe Konzentrationen von Erdölkomponenten den Aggressionsstatus von Hummern drastisch erhöhen können. Die Veränderungen, die bei den hier getesteten sehr niedrigen EKW-Konzentrationen auftraten, waren weniger augenfällig und erst nach einer gründlichen Analyse der verschiedenen Verhaltensparameter erkennbar. Jedoch zeigten sie, dass auch sehr geringe EKW-Mengen im Wasser, wie sie in Estuargebieten durch Schadstoffeintrag aus den Flüssen (BMLP 2000, BMLP 2002) oder durch kontinuierlichen Eintrag an kleinen Pipelinelecks auftreten können, das Aggressionsverhalten von Hummern beeinflussen.

Die Stabilität der Dominanzhierarchien und die Aggressionsbereitschaft bei wiederholten Begegnungen mit bekannten Gegnern

Ein weiterer Effekt der Erdölkohlenwasserstoffe trat bei der Analyse der aufeinanderfolgenden Begegnungen zwischen den Hummerpaaren zutage: Die Aggressionsbereitschaft der ölbelasteten Hummer blieb im Verlauf dieser Begegnungen unverändert hoch anstatt abzunehmen. Darüber hinaus war die Stabilität der Dominanzhierarchien vermindert.

Bei den Kontrolltieren waren dagegen die Dominanzhierarchien der Kontrolltiere sowohl bei den gleich großen als auch bei den ungleichen Paaren immer stabil. In jedem Kampf etablierten alle Hummer innerhalb von maximal 60 Minuten eine Dominanzhierarchie. Jeweils ein Tier errang in der ersten Begegnung die dominante Stellung und blieb auch in den Folgebegegnungen dominant. Bei den unbelasteten *H. gammarus* war zudem die Aggressionsbereitschaft deutlich reduziert, wenn sie auf einen Artgenossen trafen, dem sie schon einmal begegnet waren und mit dem sie bereits ein Dominanzverhältnis etabliert hatten. Der Anteil unbelasteter Tiere, die sich überhaupt noch auf einen tatsächlichen Kampf (mit aggressiven Verhaltensweisen von einer Aggressionsstufe von 2 oder mehr) einließen, bevor sie ihr Dominanzverhältnis eindeutig mit Dominanz- und Subdominanzposen sichtbar machten, ging drastisch zurück, wenn sie ihren Gegner bereits kannten: In der ersten Begegnung kämpften bei den gleichen und den ungleichen Kontrollpaaren 100%, in der dritten Begegnung nur noch 50% bzw. 43%. Die Dauer der Auseinandersetzung verkürzte sich bei den gleichen Paaren von 12,7 auf 3, bei den ungleichen Paaren von 14,7 auf 1,1 Minuten, ihre mittlere Aggressionsstufe ging von rund 3 auf 1,2 bzw. 1,4 zurück. Auch die mittlere Dauer der Bouts nahm ab. Auch hier war jedoch die individuelle Variabilität innerhalb der Versuchsgruppen mitunter so hoch, dass dieser Rückgang lediglich einem statistisch nicht signifikanten Trend darstellte. Jedoch zeigten ausnahmslos alle Aggressionsparameter die gleiche Tendenz: Die Aggressivität der Tiere war gegenüber bekannten Artgenossen deutlich reduziert.

Ein derartiges „Umschalten“ im Aggressionsverhalten von hoher Aggressionsbereitschaft gegenüber unbekanntem Artgenossen zu geringer Aggressionsbereitschaft zwischen Tieren mit bestehendem Dominanzverhältnis ist auch vom Amerikanischen Hummer (Sastry & Ehinger, 1980, Karavanich & Atema, 1993 und 1998B, Kravitz, 2000) und von anderen Krebsen, z.B. Flusskrebse (Huber et al., 1997B, Goessmann et al., 2000; Issa et al., 1999),

und Einsiedlerkrebse (Hazlett, 1969) bekannt. Diese Deeskalation kommt in erster Linie durch eine Verhaltensänderung bei den subdominanten Tieren zustande. Sie zeigen bekannten, dominanten Tieren gegenüber weniger aggressives Verhalten, weichen ihnen verstärkt aus und versuchen physischen Kontakt mit ihnen zu vermeiden (Karavanich & Atema, 1993 und 1998B; Kravitz, 2000; Huber et al., 1997A und B; Huber & Delago, 1998). Dies war auch bei den unbelasteten subdominanten Europäischen Hummern in dieser Untersuchung erkennbar.

Für den Hummer existieren zwei Erklärungsansätze für den Mechanismus dieser Verhaltensänderung: Rutishauser et al. (1999) und Kravitz (2000) postulieren einen sich selbst verstärkenden „Verlierereffekt“, bei dem die Erfahrung vorher verlorener Kämpfe die Motivation zu aggressivem Verhalten grundsätzlich reduziert. Nach Karavanich & Atema (1998B) dagegen basiert der Rückgang der Aggressivität dagegen darauf, dass sich die beiden Kontrahenten individuell erkennen, sich an den Ausgang des vorangegangenen Kampfes zwischen einer und zwei Wochen lang „erinnern“ und ihr Verhalten selektiv diesem einen Gegner gegenüber ändern. Bei anderen Krebsen, z.B. Flusskrebse, erkennen sich die Tiere vermutlich nicht individuell, sondern lediglich den sozialen Status ihres Gegenübers (Schneider et al., 2001). In beiden Fällen spielen jedoch chemische Signalstoffe aus dem Urin eine zentrale Rolle.

Das Aufstellen von Dominanzhierarchien bzw. die Verminderung der Aggressionsbereitschaft innerhalb bestehender Dominanzverhältnisse ist ein wirksamer Kontrollmechanismus im Aggressionsverhalten. Er sorgt dafür, dass die Tiere einen Kampf vermeiden, wenn die Kräfteverhältnisse bereits geklärt wurden und sein Ausgang vorhersehbar ist. Dadurch entgehen sie unnötiger Verletzungsgefahr und unnötigem Energieverbrauch (Hemelrijk, 2000, Pagel & Dawkins, 1997, Frances, 1988), eine Strategie, die sich bei zahlreichen Tiergruppen etabliert hat (Frances 1988).

Bei den EKW-belasteten Tieren war dieser Kontrollmechanismus außer Kraft. Auch in den Begegnungen mit bekannten Artgenossen ließen sich mit einer Ausnahme immer 100% der Tiere auf einen Kampf mit einer Aggressionsstufe von 2 oder mehr ein. Ihre Aggressionsparameter gingen in den Folgebegegnungen nicht zurück, sondern blieben auf gleichbleibend hohem Niveau (z.B. die Dauer der Auseinandersetzung in allen drei Begegnungen bei rund 25 Minuten, die mittleren Aggressionsstufen in allen drei

Begegnungen um 3). Die chronische EKW-Belastung verringerte außerdem die Stabilität der Dominanzhierarchien. Bei den gleichen Paaren etablierten immer nur rund 80% der Tiere ein Dominanzverhältnis bzw. bestätigten ihre Dominanzhierarchie. Bei den ungleichen Paaren wurden die Hierarchien im Verlauf der drei Begegnungen sogar immer labiler: Im dritten Kampf kamen hier nur zwei Drittel der Kontrahenten zu einer stabilen Dominanzhierarchie. Die EKW-belasteten Hummer unterlagen dadurch im Vergleich zu ihren unbelasteten Artgenossen einem höheren Verletzungsrisiko und höherem Energieaufwand, denen kein biologischer Nutzen für die Tiere gegenüberstand. Zwei mögliche Ursachen kamen für diesen Effekt in Frage: Entweder die Rezeption chemischer Signalstoffe war in einer Art und Weise verändert, dass im Sinne von Karavanich und Atema (1998B) die individuelle Erkennung der Tiere untereinander nicht mehr möglich war, oder die Erdölkomponenten bewirkten auf zentralnervöser Ebene eine Veränderung der Kampfmotivation, sodass der „Verlierereffekt“ im Sinne von Rutishauser et al. (1999) und Kravitz (2000) nicht zum Tragen kam.

Die Auswirkungen einer Asymmetrie zwischen den Gegnern

Ein weiterer Kontrollmechanismus im aggressiven Verhalten, der bei den EKW-belasteten Hummern verloren ging, war die aggressionsmindernde Wirkung einer Asymmetrie zwischen den kämpfenden Tieren – hier ein Unterschied in Größe und Gewicht.

Bei den unbelasteten Tieren sank die Aggressionsbereitschaft bei den ungleichen Paaren schon nach der ersten Begegnung auf ein dauerhaft niedriges Niveau: Bereits in der zweiten Begegnung war der Anteil der Tiere, die sich überhaupt auf einen Kampf einließen, auf 43% gesunken, die mittlere Aggressionsstufe auf 1,1, die Dauer der Auseinandersetzung auf 1,1 min und die mittlere Boutdauer auf 4 s. Bei den gleich großen Paaren erreichten die Aggressionsparameter dagegen erst in der dritten Begegnung ein niedriges Niveau. In der zweiten Begegnung blieben die Kampfdauer mit 10 min und die mittlere Boutdauer mit 45 s so hoch wie in der ersten Begegnung. Der Anteil der kämpfenden Tiere lag mit 75% und die mittlere Aggressionsstufe mit 2,3 zwischen der ersten und der dritten Begegnung. Die gleichen Paare „brauchten“ somit zwei Begegnungen, um ihr Aggressionsniveau effektiv zu senken, die ungleichen Paare nur eine. Zudem lagen auch in der dritten Begegnung die Aggressionsparameter bei den gleichen Paaren häufig etwas höher als bei den ungleichen. Die geringere Aggressivität bei den ungleichen Paaren kam v.a. dadurch zustande, dass die

kleineren Hummer – ohne Ausnahme die später subdominanten Tiere – weniger aggressiv waren als die subdominanten Tiere bei den gleichen Paaren. Dies zeigte sich u.a. daran, dass sich bei den ungleichen Paaren die kleineren Tiere seltener – in nur etwa 30% aller Bouts – ihren größeren Gegnern näherten. Die subdominanten Hummer bei den gleich großen Paaren dagegen näherten sich den dominanten Tieren in 55 bis 60% der Bouts.

Eine Asymmetrie zwischen den Gegnern (Unterschiede in Größe, physischer Kraft, Kampftechnik, Geschlecht etc.) bewirkt auch beim Amerikanischen Hummer ein erheblich geringeres Maß an Eskalation und Aggressivität bei der Auseinandersetzung um die Dominanzhierarchie (Atema & Cobb, 1980, Huber & Kravitz, 1995) und ist ein verlässlicher Hinweis darauf, welches Tier dominant sein wird (Vye et al., 1997, Figler et al., 1998). Der Effekt der Asymmetrie ist beim Amerikanischen Hummer dabei offenbar stärker ausgeprägt als beim Europäischen Hummer. Bei einem deutlichen Größenunterschied kommt es zwischen juvenilen *H. americanus* auch bei ihrem ersten Aufeinandertreffen häufig gar nicht erst zu einem Kampf (Huber & Kravitz, 1995), die hier untersuchten ungleichen Kontrollpaare kämpften jedoch in ihrer ersten Begegnung ebenso lang und aggressiv wie die gleichen Paare. Karavanich & Atema (1993, 1998A und B) schildern, dass bei adulten Amerikanischen Hummern in gleichen Paaren die Verlierer bereits beim zweiten Aufeinandertreffen einem Kampf ausweichen und sofort subdominantes Verhalten zeigen.

Asymmetrie als Entscheidungskriterium in der Auseinandersetzung um die Dominanzhierarchie ist auch bei zahlreichen anderen Dekapoden verbreitet – z.B. bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas* (Sneddon et al., 1997B), bei Flusskrebse (Pavey & Fielder, 1996; Huber et al., 2001) oder bei Garnelen (Evans & Shehadi-Moacdieh, 1988; Barki et al., 1992) – und wird auch von der Spieltheorie grundsätzlich als Kriterium zur Beilegung intraspezifischer Konflikte postuliert (Smith, 1979). Für die kleineren, physisch schwächeren etc. Tiere ist hierbei ihre verminderte Aggressivität und die daraus folgende geringere Eskalation ein wirksamer Schutzmechanismus, v.a. wenn die Asymmetrie stark ausgeprägt ist (Binmore & Samuelson, 2001).

Bei den mit Erdölkomponenten belasteten Tieren war kein aggressionsmindernder Effekt der Asymmetrie mehr zu beobachten. In den Kämpfen der ungleichen Paare blieben die Aggressionsparameter in allen drei aufeinanderfolgenden Begegnungen unverändert hoch, der Anteil stabiler Dominanzhierarchien lag bei nur 67%. Die Auseinandersetzungen dauerten in

der dritten Begegnung im Mittel noch 25 min, die Bouts 556 s und die mittlere Aggressionsstufe betrug noch 3,2. Diese Werte übertrafen sowohl die der ungleichen als auch der gleichen Kontrollpaare um ein Vielfaches und lagen z.T. sogar noch höher als bei den gleich großen EKW-belasteten Paaren. Die Aggressionsbereitschaft der subdominanten Tiere – in fast allen Fällen waren dies die kleineren Hummer – war damit höher als bei allen Kontrollpaaren und auch bei den gleichen EKW-belasteten Paaren. Noch in der dritten Begegnung begannen die später subdominanten Hummer 57% der Bouts durch Annäherung an das dominante Tier, und aus nur 86% der Bouts zogen sie sich durch Weglaufen zurück. Bei den ungleichen Kontrollpaaren waren dies 29,5 bzw. 100%. Die kleineren Hummer zeigten damit unter Erdöleinfluss in einem asymmetrischen Konflikt kein biologisch sinnvolles Verhalten mehr sondern setzten sich bei geringen Erfolgchancen einem hohen Verletzungsrisiko und hohem Energieaufwand aus.

Veränderung der Chemorezeption und des Motivationsstatus als mögliche Ursachen für Verhaltensänderungen – Vergleich mit den Ablationstieren

Als mögliche Ursache für Wirkung der Erdölkomponenten auf das Aggressionsverhalten der juvenilen *H. gammarus* kamen ähnlich wie bei der Veränderung des Nahrungsappetenzverhaltens zwei mögliche Angriffspunkte in Frage: Zum einen eine Beeinträchtigung der sensorischen Wahrnehmung chemischer Signalstoffe bzw. ihrer neuronalen Weiterverarbeitung, zum anderen eine von der Chemorezeption unabhängige Veränderung des Motivationsstatus der Tiere. Ein Vergleich des Verhaltens EKW-belasteter Tiere mit dem von Hummern, die keine chemosensorischen Information aus den lateralen Antennulenflagellen erhielten (Ablationstiere) lieferte in dieser Untersuchung Hinweise darauf, welche Mechanismen bei der Wirkung der Erdölkohlenwasserstoffe zu Tragen kamen.

Beeinträchtigung der Chemorezeption

Das völlige Fehlen chemosensorischer Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen hatte eine drastischere Wirkung auf die Interaktion der juvenilen Hummer als die EKW-Belastung, jedoch gab es auch zahlreiche Ähnlichkeiten zwischen den beiden Behandlungen. Der Anteil der Tiere, die überhaupt nicht miteinander interagierten war bei den Ablationstieren deutlich höher als bei den mit Erdölkomponenten belasteten Hummern. Dies

unterstreicht zum einen die Bedeutung, die der Empfang chemischer Signale über die lateralen Antennulenflagellen für die soziale Interaktion zwischen juvenilen Europäischen Hummern hat. Zum anderen zeigt es, dass der Empfang dieser Signale durch Erdölkohlenwasserstoffe nicht vollständig blockiert war. Bei den Ablationstieren, die im Versuch aufeinander reagierten, traten jedoch vielfach die gleichen Effekte im Aggressionsverhalten auf wie bei den EKW-belasteten Hummern. Dies traf insbesondere für die gleich großen Paare zu.

Wie bei den EKW-belasteten Tieren blieb die Bereitschaft aller reagierenden Ablationstiere, (gleich große und ungleiche Paare), sich auf einen Kampf mit Aggressionsstufen von 2 oder mehr einzulassen, auch bei Begegnungen mit bekannten Artgenossen stets unverändert bei 100%. Ebenso blieb die mittlere Aggressionsstufe der Auseinandersetzungen in allen Begegnungen durchgehend bei 2,4 bis 3,5. Bei den gleich großen Ablationstieren war zudem die Stabilität der Dominanzhierarchien leicht reduziert, ähnlich wie bei den EKW-belasteten Tieren. In beiden Gruppen gelang es etwa 80% der Paare, ein stabiles Dominanzverhältnis zu etablieren, während dies bei den Kontrollpaaren immer zu 100% der Fall war. Auch alle übrigen Aggressionsparameter blieben bei den gleichen Ablationspaaren in allen Begegnungen auf gleichbleibend hohem Niveau. Sie lagen im selben Bereich wie die Werte der Aggressionsparameter bei den EKW-belasteten Tieren und gingen nicht wie bei den Kontrolltieren bei der Begegnung mit einem bekannten Artgenossen zurück.

Die Kontrolle aggressiver Verhaltensweisen und die Abnahme der Aggressivität zwischen bekannten Artgenossen war demnach bei den juvenilen *H. gammarus* in weiten Teilen von chemischen Signalen abhängig, die über die lateralen Antennulenflagellen aufgenommen wurden – ähnlich wie beim Amerikanischen Hummer (Karavanich & Atema, 1991 und 1998B; Breithaupt et al., 1994). Unabhängig von physischer Stärke und Kampfgeschick erhielten die Tiere durch sie möglicherweise Informationen über den Aggressions- oder den Hormonstatus, oder über Feinheiten im Häutungsstatus ihrer Gegner (vergl. Huber et al. 1997A und Bushmann & Atema, 1994). Verlierer, denen diese Informationen fehlten, waren in den Folgekämpfen eher bereit, den Gewinner noch einmal herauszufordern. In einigen Fällen gelang es ihnen dabei sogar, die Hierarchie umzukehren, was bei *H. americanus* bei einer Ablation der lateralen und medianen Antennulenflagellen nicht zu beobachten war (Karavanich & Atema, 1998A). Möglicherweise haben demnach chemische Signale bei *H. gammarus* eine größere Bedeutung für die Stabilität ihrer Dominanzverhältnisse.

Die große Ähnlichkeit der Verhaltenseffekte von Ablation und EKW-Belastung legt nahe, dass die Erdölkohlenwasserstoffe die Wahrnehmung und/oder Weiterverarbeitung dieser Signale bzw. die chemische Kommunikation der Hummer beeinträchtigten. Diese Beeinträchtigung ging nicht so weit, dass zwischen den Tieren überhaupt keine Interaktion mehr stattfand. Im Verlauf aufeinander folgender Interaktionen schienen jedoch die EKW-belasteten Hummer ebenso wie die Ablationstiere einen bekannten Kontrahenten bzw. seinen Dominanzstatus nicht zu erkennen bzw. nicht mehr angemessen darauf reagieren zu können.

Veränderung der Motivation zu aggressivem Verhalten

Neben einer Beeinträchtigung der Wahrnehmung oder Verarbeitung chemischer Signale gab es auch Anzeichen dafür, dass die Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen die Motivation der Hummer erhöhte, sich aggressiv zu verhalten. Dies wurde vor allem beim Vergleich der ungleichen Ablationspaare mit den ungleichen EKW-belasteten Hummerpaaren deutlich. Bei den ungleichen Paaren in der Ablationsgruppe war der Anteil der Tiere, die überhaupt aufeinander reagierten, relativ gering, zwischen 40 und 11%. Das Aggressionsverhalten dieser Tiere war jedoch bei der Mehrzahl der Aggressionskriterien ähnlich wie das der ungleichen Kontrollpaare: Alle interagierenden ungleichen Ablationspaare etablierten in allen Begegnungen ein stabiles Dominanzverhältnis. Die mittlere Dauer der Auseinandersetzung, und die mittlere Boutdauer sanken dabei bereits in der zweiten Begegnung auf ein dauerhaft niedriges Niveau. Obwohl sie keine chemosensorischen Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen bekamen, ging bei den ungleichen Ablationspaaren genau wie bei den ungleichen Kontrollpaaren bereits nach einer Begegnung die Aggressionsbereitschaft der Tiere zurück. Der oben beschriebene aggressionsmindernde Effekt der Asymmetrie, der Tiere, die in einer Auseinandersetzung deutlich benachteiligt sind, vor unnötigem Verletzungsrisiko und Energieverbrauch schützt, funktionierte. Vermutlich waren mechanische (physische Kraft) und optische Signale (Körpergröße, Scherengröße) in der Auseinandersetzung ausreichend, um die Aggressivität der kleineren Hummer zu vermindern, denn sie wichen den größeren, dominanten Tieren in zunehmendem Maße aus. Möglicherweise erhielten die Tiere aber auch entscheidende chemische Informationen über die Asymmetrieverhältnisse über andere Rezeptoren als die lateralen Antennulenflagellen, ähnlich wie Snyder et al. (1993) es für die geschlechtsspezifische chemische Signale bei Hummern vermuten.

Unter Erdölbelastung dagegen kam dieser Asymmetrie-Effekt nicht zum Tragen. Der Aggressionsstatus der ungleichen Hummerpaare blieb bei allen Aggressionsparametern dauerhaft erhöht und war mindestens eben so hoch wie bei den gleich großen belasteten Paaren. Die Stabilität der Dominanzhierarchien nahm im Verlauf der drei Begegnungen sogar immer mehr ab. Zudem zeigte sich die Tendenz – wenn auch nicht statistisch signifikant – dass die späteren Verlierer (in aller Regel die kleineren Tiere) die späteren Gewinner häufiger angriffen und sich aus den Bouts seltener zurückzogen als bei den Kontrolltieren und den Ablationstieren. Die kleineren Tiere waren somit trotz ungleichem Kräfteverhältnis aggressiver und „trauten“ sich eher, den Sieger noch einmal herauszufordern, in einigen Fällen sogar mit Erfolg – allerdings jedoch bei vermutlich sehr hohem Verletzungsrisiko. Warum eine Steigerung der Aggressivität ausgerechnet bei den kleineren Tieren in den ungleichen Paaren auftrat, für die es am gefährlichsten war, aggressives Verhalten zu zeigen, müssen künftige Untersuchungen zeigen. Jedoch war dies ganz offenbar nicht auf ein Fehlen chemosensorischer Informationen zurückzuführen, dies machte das Verhalten der kleineren Hummer ohne laterale Antennulenflagellen deutlich. Eine plausible Erklärung wäre eine Wirkung der Erdölkomponenten im Zentralnervensystem der Hummer, die eine Steigerung ihrer Motivation zu aggressives Verhalten bewirkte. Die Beobachtungen von unmotiviertem Aggressionsverhalten isoliert gehälterter Hummer bei einer Belastung mit Erdölkomponenten (Atema, 1976) bzw. von aggressivem Verhalten gegenüber unbelebten Objekten bei Erdölbelastung (Laurenson & Wishart, 1996) liefern ebenfalls Hinweise auf einen veränderten Aggressionsstatus der Tiere, wenn auch in diesen Untersuchungen die eingesetzten Schadstoffkonzentrationen deutlich höher waren.

Ein ähnlicher Effekt tritt bei Flusskrebse unter dem Einfluss von Serotonin auf: Bei bereits etablierten Hierarchien führen Infusionen von Serotonin in die Hämolymphe bei den subdominanten Tieren dazu, dass ihre Bereitschaft zum Rückzug aus einer Auseinandersetzung sinkt. Dies führt zu deutlich längeren Bouts und höheren Aggressionsstufen im Kampf (Huber et al., 1997A und B, Huber & Delago 1998) und wird als Hinweis darauf gewertet, dass Serotonin eine wichtige Funktion bei der Motivation zu aggressivem Verhalten übernimmt. Aus diesem Grund wurde in gesonderten Experimenten auch ein möglicher Einfluss der Erdölkohlenwasserstoffe auf den Gehalt an Serotonin (und Octopamin) in ausgesuchten Bereichen des Nervensystems juveniler Europäischer Hummer untersucht (s. u.)

Fazit:

Eine 20-tägige, niedrig konzentrierte Belastung mit wasserlöslichen Erdölkomponenten bewirkte eine Reihe von Veränderungen im Aggressionsverhalten juveniler Europäischer Hummer. Zum einen war der Aggressionsstatus der EKW-belasteten Hummer in einigen Aggressionsparametern, wie Kampfdauer oder mittlere Boutdauer im Vergleich zu den unbelasteten Tieren von Vorneherein stark erhöht. Zum Anderen schienen Kontrollmechanismen im aggressiven Verhalten nicht mehr zu funktionieren, die bei Hummern normalerweise bewirken, dass sie bei ihrem ersten Zusammentreffen eine Dominanzhierarchie etablieren und bei wiederholten Aufeinandertreffen ihre Aggressionsbereitschaft deutlich reduzieren: Nach der EKW-Belastung blieb der Anteil der Tiere, die sich in der Auseinandersetzung um die Dominanzstellung auf einen Kampf einließen auch gegenüber bekannten Artgenossen hoch, und weder die Dauer der Kämpfe, noch die mittleren Aggressionsstufen oder die Boutdauern gingen zurück. Gleichzeitig war der Anteil stabiler Dominanzhierarchien zwischen den Tieren verringert.

Ablationsexperimente ergaben Hinweise darauf, dass

1. bei juvenilen Europäischen Hummern chemische Signale eine wichtige Funktion bei der Kontrolle aggressiver Verhaltensweisen haben

und dass

2. die Änderungen im Verhalten EKW-belasteter Tiere zum Teil durch eine Beeinträchtigung entweder ihrer Chemorezeption oder der Weiterverarbeitung chemosensorischer Informationen hervorgerufen werden könnten.

In zahlreichen Kriterien des Aggressionsverhaltens verhielten sich die EKW-belasteten Tiere wie die Tiere, die keine chemosensorischen Signale aus den lateralen Antennulenflagellen bekamen. Dies betraf v.a. die Bereitschaft, sich auf einen Kampf einzulassen, die verminderte Stabilität der Dominanzhierarchien und bei den gleich großen Paaren auch verschiedene Aggressionsparameter in der Auseinandersetzung. Bei gleichen wie ungleichen Paaren bewirkte möglicherweise die fehlende oder gestörte Wahrnehmung der chemischen Signale ihrer Artgenossen, dass sie diese bei einer erneuten Begegnung nicht wiedererkannten bzw.

ihren Dominanzstatus nicht erkennen konnten. Sie verhielten sich einem eigentlich bekannten Tier gegenüber wie bei einem Gegner, dem sie zum ersten Mal begegneten. Jedoch blockierte die EKW-Belastung die Rezeption bzw. Verarbeitung chemischer Signale nicht völlig: Während nach der Ablation ein großer Anteil der Tiere überhaupt nicht mehr aufeinander reagierte und einander offenbar überhaupt nicht mehr bemerkte, hatte die EKW-Belastung keinen derartig dramatischen Effekt.

Auf der anderen Seite gab es auch Hinweise darauf, dass eine Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen möglicherweise zusätzlich die Motivation der Hummer erhöhte, aggressives Verhalten zu zeigen: Bei den ungleichen Paaren war das Verhalten der EKW-belasteten Tiere bei in einigen Aggressionsparametern deutlich aggressiver als das der Tiere, die keine chemosensorischen Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen erhielten. Bei den Ablationstieren, die miteinander interagierten, reichten physische und/oder optische und/oder chemische Reize, die nicht über die Antennulen wahrgenommen wurden aus, damit die Hummer bei den meisten Aggressionsparametern den „normalen“ Rückgang an Aggressivität zeigten, ähnliche wie die Kontrolltiere. Der Aggressionsstatus bei den ungleichen EKW-belasteten Paaren war im Gegensatz dazu bei allen Aggressionsparametern dauerhaft erhöht.

Unter Umständen waren die EKW-belasteten Hummer hier zwar in der Lage, die chemischen Signale ihrer Artgenossen wahrzunehmen, aber ihre erhöhte Aggressionsbereitschaft bewirkte, dass sie die chemische Botschaft ignorierten bzw. sie nicht mehr biologisch sinnvoll beantworten konnten.

Möglicherweise traten bei der Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen auch beide Effekte auf, eine beeinträchtigte Chemorezeption und zugleich eine erhöhte Aggressionsbereitschaft, die sich dann gegenseitig verstärkten.

DER EINFLUSS VON ERDÖLKOHLENWASSERSTOFFEN AUF DIE KONZENTRATIONEN VON SEROTONIN UND OCTOPAMIN IM ZNS VON HUMMERN

Aus den oben diskutierten Verhaltensexperimenten wurde ersichtlich, dass die Veränderungen im Aggressionsverhalten erdölbelasteter Hummer nicht allein durch eine Beeinträchtigung der Wahrnehmung chemischer Signalstoffe zustande kamen. Es gab vielmehr auch Hinweise darauf, dass die Erdölkomponenten möglicherweise auch einen Einfluss auf die Motivation der Tiere zu aggressivem Verhalten hatten. Solche Veränderungen im Motivationsstatus werden nach allgemeiner Auffassung maßgeblich durch Neuromodulatoren bestimmt: Diese verändern im zentralen Nervensystem (ZNS) an zahlreichen Stellen gleichzeitig die Aktivität verschiedener neuronaler Zentren, in denen die Entscheidung für oder gegen ein bestimmtes Verhalten fällt (Huber & Delago, 1998). Die biogenen Amine Serotonin und Octopamin sind wichtige Neuromodulatoren beim Hummer und haben eine zentrale Funktion bei der Steuerung aggressiver und defensiver Verhaltensweisen. Eine durch Erdölinhaltstoffe erhöhte Aggressivität könnte also über eine Konzentrationsänderung dieser beiden Amine im Zentralnervensystem verursacht worden sein.

Zum besseren Verständnis folgt vor der Diskussion der Ergebnisse der Aminmessungen hier zunächst ein kurzer Überblick über die Funktionen von Serotonin und Octopamin im Aggressionsverhalten des Hummers.

Die Funktion von Serotonin und Octopamin im Aggressionsverhalten von Hummern

Den beiden biogenen Aminen Serotonin (5-Hydroxy-Tryptamin = 5-HT) und Octopamin wird bei der Steuerung des Aggressionsverhaltens von höheren Krebsen eine wichtige Rolle zugeschrieben. Die Kenntnisse über die Funktion von Serotonin sind hierbei jedoch erheblich detaillierter als über die Funktion von Octopamin. Serotonin vermittelt und begünstigt demnach aggressive Verhaltensweisen, Octopamin scheint im Gegensatz dazu eher defensives, subdominantes Verhalten zu verstärken. Der Einfluss der beiden Amine auf die innerartliche Aggression wurde bei verschiedenen Krebsen nachgewiesen, unter anderem bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas* (McPhee & Wilkens, 1989, Sneddon et al., 2000) oder dem Furchenkrebs *Mundia quadrispina* (Antonsen & Paul, 1997). Bei der Untersuchung des Wirkmechanismus der beiden Substanzen dienten jedoch vor allem zunächst der

amerikanische Hummer (Livingston et al., 1980, Beltz & Kravitz, 1983, Kravitz, 1988; Schneider et al., 1993; Huber et al., 1997A und B; Doernberg et al., 2001) und später verschiedene Flusskrebsarten (Yeh et al., 1996; Yeh et al., 1997; Krasne et al., 1997; Huber et al., 1997B; Huber & Delago, 1998, Peeke et al., 2000; Huber et al., 2001, Tierney & Mangiamele, 2001, Panksepp & Huber, 2002, Panksepp et al., 2003) als Modellorganismen. Aufgrund der nahen Verwandtschaft zwischen Hummern und Flusskrebsen und der großen Ähnlichkeit in ihrem Aggressionsverhalten geht man davon aus, dass die Funktion und die Wirkungsweise von Serotonin und Octopamin im Aggressionsverhalten von Hummern und Flusskrebsen sehr ähnlich sind (z. B. Edwards & Kravitz, 1997; Kravitz, 2000).

Die Rolle von Serotonin und Octopamin bei der motorischen Steuerung dominanter und subdominanter Verhaltenselemente

Die Injektion von 1 – 10 mg Serotonin in die Hämolymphe erzeugt bei Hummern und Flusskrebsen mehrere Stunden lang eine Körperhaltung, die der Pose dominanter Tiere ähnelt. Injektionen von Octopamin im selben Konzentrationsbereich erzeugen eine Haltung ähnlich wie die Körperhaltung subdominanter Tiere (Livingston et al., 1980). Ein solcher antagonistischer Effekt auf die Körperhaltung wurde für Serotonin und Octopamin auch bei Furchenkrebsen (Antonsen & Paul, 1997) und für Serotonin bei Strandkrabben nachgewiesen (McPhee & Wilkens, 1989). Bei der Erzeugung dieser Posen haben Serotonin und Octopamin im Hummer eine zweifache Wirkungsweise. Zum einen fungieren sie als Neuromodulatoren: Sie werden im Nervensystem der Tiere in definierten Regionen freigesetzt und steigern oder unterdrücken dort die Aktivität anderer Neurone. Zum anderen wirken sie als Neurohormone, die von neurosekretorischen Nervenzellen in die Hämolymphe abgegeben und im Körper verteilt werden. Dort modulieren sie u.a. die Erregbarkeit verschiedener Körpermuskeln (Kravitz et al., 1985, Beltz & Kravitz, 1986).

Als Neuromodulator erhöht Serotonin im Nervensystem die Erregbarkeit von Motoneuronen, die die Beugermuskeln aktivieren und gleichzeitig die Streckermuskeln des Tieres hemmen, und die damit die Dominanzhaltung erzeugen (Ma et al., 1992; Ma & Weiger 1993; Weiger & Ma, 1993). Octopamin hat die umgekehrte Wirkung. Es erhöht die Erregbarkeit der Motoneurone, die die Streckermuskeln aktivieren und gleichzeitig die Beugermuskeln

hemmen, und die auf diese Weise die Subdominanzhaltung hervorbringen (Kravitz et al., 1985; Beltz & Kravitz, 1986).

In ihrer Funktion als Neurohormone entfalten Serotonin und Octopamin eine physiologische Wirkung im Körper der Tiere. Serotonin erhöht bei den an der Dominanzhaltung beteiligten Beugern den Ruhetonus, und beim Eintreffen von erregenden Nervenimpulsen die Kontraktion der Muskeln. Octopamin hat eine ähnliche, jedoch nicht ganz so stark ausgeprägte Wirkung auf die an der Subdominanzhaltung beteiligten Streckermuskeln (Livingston et al., 1980, Beltz & Kravitz, 1986).

Neben seiner Funktion bei der Erzeugung der Dominanzpose hat Serotonin auch einen Einfluss auf den sogenannten „tailflip“ (Schwanzschlagen): Ein sehr heftiges und schnelles Umklappen des Abdomens, das Hummer und Flusskrebse mit großer Geschwindigkeit nach rückwärts und oben gerichtet davon schießen lässt. Dieses Verhalten ist Teil des Fluchtreflexes, es tritt bei Hummern aber auch in hochaggressiven Phasen einer Auseinandersetzung („rip & tear“) auf, wenn sie Beine, Scheren oder Antennen eines Gegners festhalten und versuchen diese abzureißen. Serotonin moduliert bei Flusskrebsen das Tailflip-Verhalten je nach Dominanzstatus eines Tieres in unterschiedlicher Weise: Yeh et al (1996, 1997) konnten zeigen, dass das Amin bei dominanten *Procambarus clarkii* die Auslösung des defensiven „tailflip“ erleichtert. Bei subdominanten Tieren dagegen wird die Auslösung solcher Schwanzschläge durch Serotonin erschwert. Die Autoren argumentieren, dass die Unterdrückung des defensiven „tailflip“ bei subdominanten Tieren einen ungewollten Sprung in die Scheren ihres Angreifers verhindert, wenn sie beim Zurückweichen mit dem Schwanz in der Umgebung anstoßen. Der „tailflip“ wird bei Flusskrebsen nämlich vorwiegend durch Berührung des Schwanzes ausgelöst. Die Tiere schießen dadurch mit der Bauchseite nach oben in die entgegengesetzte Richtung, in diesem Fall also auf den Angreifer zu. Bei dominanten Tieren ist eine Herabsetzung der Schwelle für den defensiven Schwanzschlag sinnvoll um während eines Kampfes bei einem eventuellen Angriff von hinten durch ein drittes Tier angemessen zu reagieren. Inwieweit Serotonin die Schwelle zur Auslösung von aggressiven und defensiven „tailflips“ bei dominanten und subdominanten Hummern verändert ist bisher noch nicht untersucht, jedoch erscheint eine Modulation dieser Verhaltensweisen durch das Amin plausibel.

Die Rolle von Serotonin bei der Motivation zu aggressivem Verhalten

Neben ihrer Funktion bei der motorischen Steuerung aggressiver Verhaltenselemente besteht ein Zusammenhang zwischen der Konzentration von Serotonin und Octopamin und der Motivation zu aggressivem Verhalten und dem Dominanzstatus. Dieser Zusammenhang ist allerdings für Serotonin bisher besser untersucht als für Octopamin. Sneddon et al. (2000) stellten bei kämpfenden Strandkrabben fest, dass bei den Gewinnern die Serotoninkonzentration in der Hämolymphe stieg und die Octopaminkonzentration sank und bei den Verlierern umgekehrt. Darüber hinaus war die Eskalation im Kampf umso größer, je geringer die Octopaminkonzentration in der Hämolymphe der Verlierer war. Die Autoren schlossen daraus, dass Octopamin bei unterlegenen Tieren die Motivation zu defensivem Verhalten und Deeskalation steigert. Serotonin beeinflusst dagegen die Motivation in umgekehrter Weise. In Kämpfen zwischen Flusskrebse, zwischen denen bereits eine Dominanzhierarchie besteht, steigern Infusionen von Serotonin bei subdominanten Tieren deren Kampfbereitschaft erheblich. In solchen Kämpfen kommt es zu deutlich längeren Bouts mit deutlich höheren Aggressionsstufen, wenn der Serotonin-Titer der subdominanten Tieren kurzfristig auf $10^{-5} M$ ($1,76 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$) erhöht wird. Die Tiere zeigen dann eine geringere Bereitschaft „aufzugeben“, sich zurückzuziehen und subdominantes Verhalten zu zeigen – ein Verhalten, das unter natürlichen Bedingungen bei Tieren auftritt, die kürzlich einen Kampf gewonnen haben (Goessmann et al., 2000). Der Effekt verschwindet, wenn sich bei den Tieren wieder physiologische Serotoninkonzentrationen in der Hämolymphe eingestellt haben (Huber et al., 1997A und B, Huber & Delago, 1998, Huber et al., 2001). Wird während der Infusionen die Aufnahme des Serotonins aus der Hämolymphe ins Nervensystem durch den Aufnahmeblocker Fluoxentin verhindert, zeigen die Tiere keine erhöhte Kampfbereitschaft. Dies führte zur Hypothese, dass die Motivation zum Rückzug durch das Gleichgewicht von Serotonin und einem oder mehreren anderen Neuromodulatoren – möglicherweise Octopamin – in Schlüsselneuronen oder definierten Neuropilregionen im ZNS der Tiere bestimmt wird: Erhöhte Mengen an Serotonin würden demzufolge aus der Hämolymphe ins ZNS aufgenommen, würden dort Konzentrationsverhältnis zwischen Serotonin und seinen Antagonisten in besagten „Entscheidungszentren“ des ZNS verschieben, und damit das Verhalten der Tiere in Richtung „erhöhte Kampfbereitschaft“ lenken (Huber et al., 1997B; Huber & Delago, 1998). Andere Autoren (Peeke et al., 2000) vertreten hingegen die Auffassung, dass Serotonin nicht die Kampfmotivation der Tiere direkt beeinflusst, sondern

die motorische Koordination ihrer Fluchtreaktion beeinträchtigt und sie dadurch zu längeren Kämpfen veranlasst.

Fazit:

Die Amine Serotonin und Octopamin erfüllen bei der Steuerung des Aggressionsverhaltens und im Zusammenhang mit dem Dominanzstatus von Hummern wichtige Funktionen. Serotonin verlagert die Verhaltenstendenz der Tiere hierbei hin zu aggressiven Verhaltensweisen. Es steigert bei subdominanten Tieren die Bereitschaft, gegen einen dominanten Gegner zu kämpfen anstatt sich zurückzuziehen. Darüber hinaus spielt es eine wichtige Rolle bei der motorischen Steuerung aggressiver Verhaltenselemente und moduliert diese Verhalten zum Teil je nach Dominanzstatus eines Tieres in unterschiedlicher Weise. Octopamin dagegen verlagert die Verhaltenstendenz der Tiere hin zu defensivem Verhalten. Es scheint bei Tieren, die in einem Kampf unterlegen sind, die Motivation zur Deeskalation und zum Rückzug zu steigern ist an der motorischen Steuerung subdominanter Verhaltenselemente beteiligt.

Beide Amine wirken hierbei sowohl als Neuromodulatoren als auch als Neurohormone. Die Verhaltensänderungen, die durch Serotonin und Octopamin moduliert werden, werden jedoch nicht durch die beiden Stoffe alleine kontrolliert. Vielmehr kommen diese Veränderungen durch eine dynamische Abstimmung des gesamten neuronalen und physiologischen Systems zustande, in das Serotonin und Octopamin eingebettet sind (Kravitz 2000).

Serotonin und Octopamin im Nervensystem erdölkohlenwasserstoffbelasteter Hummer

Bei der Messung der Aminkonzentrationen im Nervensystem lag das Hauptaugenmerk auf Serotonin, da das Verhalten der ölbelasteten Hummer Anzeichen höherer Aggressivität zeigten. Jedoch unterschied sich die Serotoninkonzentration bei den EKW-belasteten Hummern weder in den Ganglien, in denen neurosekretorische Zellkörper liegen (T5+A1), noch in den Ganglien mit serotoninhaltigem Neuropil (T1-4) signifikant von der bei unbelasteten Tieren. Der Serotoningehalt in diesen ZNS-Abschnitten war vergleichbar mit Werten, die Livingston et al (1981) für den Hummer, sowie Panksepp & Huber (2002) für den Flusskrebis bestimmt hatten: Im vorliegenden Versuch betrug der Serotoningehalt bei den juvenilen Kontrolltieren in den ersten vier Thorakalganglien rund 3,3 ng und im fünften Thorakal- und ersten Abdominalganglion zusammen rund 1,0 ng. Livingston et al. (1981)

ermittelten für die Thorakalganglien 1 bis 3 bei adulten Hummern (FG 0,5 kg) einen mittleren Serotoningehalt von etwa 1 ng pro Ganglion (5,65 pMol). Panksepp und Huber (2002) bestimmten bei adulten Flusskrebsen *Orconectes rusticus* den Serotoningehalt der Thorakalganglien 1 bis 5 mit 6 ng und in den Abdominalganglien 1 bis 6 mit 0,6 ng.

Die hier gemessenen Serotoninwerte erbrachten keinen Hinweis darauf, dass durch die Erdölkohlenwasserstoffbelastung der Serotoningehalt in diesen Teilen des Nervensystems verändert worden wäre. Dies könnte bedeuten, dass eine gesteigerte Motivation zu aggressivem Verhalten bei den belasteten Tieren nicht auf Veränderungen in ihrem serotonergen neurosekretorischen System zurückzuführen war. Eine andere Möglichkeit wäre, dass sich Veränderungen in diesem System nicht in den Serotoninkonzentrationen der untersuchten Ganglien widerspiegelten. Dies erscheint eher plausibel, denn Untersuchungen an Flusskrebsen ergaben, dass eine vierwöchige kontinuierliche Zufuhr von Serotonin in die Hämolymphe der Tiere zu keiner messbaren Konzentrationsänderungen des Amins in ihrem Nervensystem führte. Das Aggressionsverhalten der Tiere wurde durch die chronische Serotoninzufuhr jedoch sehr wohl verändert: Kämpfe eskalierten signifikant schneller und enthielten im Verhältnis deutlich mehr Bouts mit hohen Aggressionsstufen, wenn einer der Gegner kontinuierlich eine Serotonininfusion von $0,6 \mu\text{g} \cdot \text{h}^{-1}$ erhielt (Panksepp & Huber, 2002). Es ist also möglich, dass in der Hämolymphe der EKW-belasteten Tiere mehr Serotonin zirkulierte, obwohl in ihrem Nervensystem keine Veränderungen zu beobachten waren. Denkbar wäre, dass in den neurosekretorischen Zellen mehr Serotonin produziert wurde, dieses aber sofort und kontinuierlich in die Hämolymphe abgegeben wurde. Eine andere Möglichkeit wäre, dass dieses Serotonin in die Endverzweigungen der neurosekretorischen Zellen in die zweiten Thorakalwurzeln, nahe den dort gelegenen Neurohämälorganen, transportiert und dort bis zu seiner Freisetzung gespeichert wurde. Diese Hypothese lässt sich in künftigen Experimenten überprüfen, in denen die Serotoninkonzentration in der Hämolymphe EKW- belasteter Tiere direkt nach einem Kampf und der Serotoningehalt der Thorakalwurzeln im Ruhezustand gemessen werden. Darüber hinaus wäre es ebenfalls sinnvoll, im 5. Thorakal- und im 1. Abdominalganglion die Aktivität des Enzyms Tryptophanhydroxylase zu messen, des Schlüsselenzyms bei der Synthese von Serotonin aus der Aminosäure Tryptophan, um festzustellen, ob in den neurosekretorischen Neuronen eine verstärkte Serotoninsynthese stattfindet.

Der Octopamingehalt im 5. Thorakal- und 1. Abdominalganglion war bei den EKW-belasteten Hummern niedriger als bei den Kontrolltieren. Dieser Unterschied war jedoch nicht

statistisch signifikant. Die hier gemessenen Octopaminkonzentrationen waren wiederum mit den Literaturwerten vergleichbar: Im 5. Thorakal- und 1. Abdominalganglion zusammen betrug der Octopamingehalt der Kontrolltiere 4,63 ng. Livingston et al. (1981) ermittelten für diese Ganglien einen mittleren Octopamingehalt von 2,42 ng und Evans et al. (1976) 2,73 ng. Das Konzentrationsverhältnis zwischen Octopamin und Serotonin (Oct:Ser-Verhältnis) betrug in der Kontrollgruppe im Mittel 5,1 : 1 und war damit mehr als doppelt so hoch wie bei den EKW-belasteten Tieren, wo das Verhältnis nur 2,1 : 1 war. Aufgrund der hohen individuellen Variabilität der Versuchstiere war jedoch auch dieser Unterschied nicht statistisch signifikant. Es zeigte sich jedoch ein starker Trend, dass bei den EKW-belasteten Tieren das Serotonin – Octopamin – Gleichgewicht zum Serotonin hin verschoben war. Es wird diskutiert, dass bei Hummern die Motivation zu aggressivem Verhalten eventuell maßgeblich durch das Verhältnis von Serotonin zu anderen Neuromodulatoren, möglicherweise Octopamin, in „Entscheidungszentren“ des ZNS bestimmt wird (Huber et al., 1997A, 1997B; Huber & Delago, 1998). Falls dies zutrifft, könnte die gesteigerte Aggressivität der EKW-belasteten Hummer zumindest dadurch mit verursacht worden sein, dass die Tiere im Verhältnis zum Serotonin eine geringere Octopaminkonzentration in ihrem Nervensystem hatten; eventuell nicht nur in den untersuchten Thorakalganglien, sondern möglicherweise auch im Deuterocerebrum, wo Huber et al. (1997B) und Huber & Delago (1998) die Schlüsselneurone für die Motivationsbildung vermuten. Die Steigerung der Aggressivität, die Huber und Kollegen durch ein Mehr an Serotonin beobachteten, wären dann unter dem Einfluss von Erdölkohlenwasserstoffen durch ein Weniger an Octopamin verursacht worden.

Eine durch Erdöl verursachte Veränderungen in der Serotonin/Octopamin – Balance hätte für die Hummer möglicherweise neben einem Einfluss auf ihr Verhalten auch noch andere physiologische Folgen, die die Tiere beeinträchtigen könnten. Denn in ihrer Funktion als Neurohormone beeinflussen beide Amine Stärke und Frequenz des Herzschlags, die Magenkontraktion und Octopamin steigert darüber hinaus die Blutgerinnung (Beltz & Kravitz, 1986).

Fazit:

Die Serotoninkonzentration in den untersuchten ZNS-Abschnitten wurde durch eine Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen nicht signifikant verändert. Die Verhaltensänderungen der EKW-belasteten Hummer ähnelten jedoch stark jenen, die man bei subdominanten Tieren nach einer Serotonininfusion beobachten kann. Gleichzeitig führen die

durch die Infusion erhöhten Serotonintiter in der Hämolymphe nicht zu höheren Serotoninkonzentrationen im ZNS. Es deshalb möglich, dass bei den belasteten Tieren erhöhte Serotoninkonzentrationen in der Hämolymphe zirkulierten, was hier nicht erfasst wurde. Die absoluten Octopaminkonzentrationen im ZNS waren im Vergleich zu den Kontrolltieren leicht gesenkt, das Verhältnis von Octopamin zu Serotonin war bei den belasteten Tieren im Vergleich zu den Kontrolltieren weniger als halb so groß. Die belasteten Tiere hatten damit in Relation zum Serotonin deutlich – wenngleich aufgrund der starken Streuung der Werte nicht statistisch signifikant - weniger Octopamin im Nervensystem. Vor dem Hintergrund der Hypothese, dass das Konzentrationsverhältnis von Serotonin zu anderen Neuromodulatoren die Aggressivität von Hummern maßgeblich beeinflusst, ist es daher möglich, dass die erdölbedingte Verhaltensänderung der Tiere mit einer Verschiebung im Serotonin-Octopamin – Gleichgewicht zusammenhing.

ÖKOLOGISCHE BEDEUTUNG DER ERGEBNISSE

Die Laborexperimente zeigten, dass eine dreiwöchige Belastung mit nur $7 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ wasserlöslichen Erdölbestandteilen sowohl das Nahrungssapetenzverhalten als auch das Aggressionsverhalten juveniler Europäischer Hummer gravierend beeinflussten. Beide Verhalten werden maßgeblich durch chemische Signale gesteuert. Vergleichende Experimente mit Tieren, die nach Ablation keine chemosensorische Informationen aus den lateralen Antennulenflagellen mehr bekamen, lieferten Hinweise darauf, dass die Erdölbestandteile folgendermaßen wirkten: Sie beeinträchtigten die sensorische Wahrnehmung der jeweils relevanten chemischen Signale oder störten die Weiterverarbeitung dieser Signale im Nervensystem. Darüber hinaus zeigte sich in der Versuchsreihe zum Aggressionsverhalten, dass die wasserlöslichen Erdölkohlenwasserstoffe (EKW's) auch die Motivation der Tiere zu aggressiven Verhaltensweisen steigerten. Vor allem im Kampf um die Dominanzhierarchie unterlegene, kleinere Tiere waren hiervon betroffen. Möglicherweise wirkten hier eine reduzierte chemosensorische Wahrnehmung und ein veränderter Motivationsstatus gleichzeitig und verstärkten sich unter Umständen sogar gegenseitig. Aus Konzentrationsmessungen der beiden Amine Serotonin und Octopamin in verschiedenen Teilen des ZNS öbelasteter und nicht belasteter Hummer ging hervor, dass das Konzentrationsverhältnis dieser beiden Antagonisten unter EKW-Belastung zum Serotonin hin verschoben war. Dies lieferte einen Hinweis auf einen möglichen Wirkmechanismus der EKW's bei der Steigerung der Aggressivität, da Serotonin aggressive Verhaltensweisen begünstigt und entsprechende Verhaltensmuster erzeugt.

Eine Übertragung von Ergebnissen aus dem Labor auf die Verhältnisse im Freiland ist grundsätzlich nur eingeschränkt möglich. Entsprechend ist beim Versuch, auf der Basis der hier gewonnenen Labordaten die Folgen einer niedrig konzentrierten chronischen EKW-Belastung für Hummer im Freiland abzuschätzen, Vorsicht geboten. Dennoch zeigen diese Ergebnisse mögliche Konsequenzen auf, die eine Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen für Hummer in ihrem natürlichen Lebensraum haben könnte - und zwar in Konzentrationen, die für bestimmte Nordseegebiete als Dauerbelastung realistisch sind (vergl. BMLP 2000 u. 2002):

Bei der Nahrungssuche im Freiland würde eine erhöhte Reizschwelle für Reaktion auf einen Nahrungsreiz, wie sie im Belastungsversuch auftrat, den Radius verkleinern, innerhalb dessen ein Hummer vorhandene Nahrung noch finden kann. Weiter entfernte Beute, auf die er im

unbelasteten Zustand noch aufmerksam würde, bliebe bei Erdölbelastung unbeachtet. Bei einer Erhöhung der Reizschwelle um das 10 000-fache, wie im Versuch, könnte diese Verkleinerung seines Nahrungssuch-Radius je nach Wasserströmung beträchtlich sein. Dieser Effekt wäre von der Motivation zur Nahrungssuche, also dem Hungerzustand, unabhängig. Dementsprechend könnte es bei belasteten Hummern zu einer dauerhaften Unterernährung kommen, die wiederum reduziertes Wachstum zur Folge haben könnte, geringeren Fortpflanzungserfolg, höhere Krankheitsanfälligkeit und eine geringere Konkurrenzfähigkeit gegenüber anderen Arten, mit denen sie um Platz und Nahrung konkurrieren.

Neben den indirekten Folgen einer Schwächung durch Nahrungsmangel hätte die herabgesetzte Empfindlichkeit gegenüber Nahrungsreizen für die Hummer auch einen direkten Nachteil gegenüber robusteren Nahrungskonkurrenten: Unbelastete Hummer sind in ihrer Chemorezeption von Nahrungsreizen 100 bis 1000-mal empfindlicher als verschiedene Vertreter der Gattung *Cancer* (Pearson et al., 1979, Rebach et al. 1990). Vor allem juvenile Hummer stehen mit *Cancer* in Konkurrenz um Nahrung und Unterschlupf (Richards und Cobb, 1986, Hudon und Lamarche, 1989). Im Nordseegebiet um Helgoland ist der Taschenkrebs, *Cancer pagurus* einer der wichtigsten Nahrungs- und Lebensraumkonkurrenten der Hummer, wobei juvenile Hummer den Taschenkrebsen in einer direkten Konfrontation häufig unterliegen (Finsterle, Binner, pers. Mitteilung). Eine höhere chemosensorische Empfindlichkeit verschafft den juvenilen Hummern gegenüber *Cancer* einen Vorsprung bei der Nahrungssuche, den sie schon bei einer geringen chronischen EKW-Belastung verlieren würden - vorausgesetzt, die geringere Empfindlichkeit von *Cancer* wird durch die EKW-Belastung nicht noch weiter reduziert. Das Nahrungssuchverhalten direkter Nahrungs- und Raumkonkurrenten von Hummern bei Erdölbelastung ist jedoch generell weitgehend unerforscht. Es gibt allerdings Untersuchungen, die zeigen, dass einige marine Tiere sogar durch relativ hohe EKW-Belastungen in ihrer Nahrungsappetenz nicht gestört werden: So zeigt der im Atlantik und im Golf von Mexiko lebende Wels *Arius felis*, zu dessen Nahrungsorganismen wie beim Hummer Schnecken, Muscheln, Krebse und Aas zählen, bei Konzentrationen von bis zu $0,02 \text{ ml l}^{-1}$ (etwa 20 mg l^{-1}) uneingeschränkte Nahrungsappetenz und Nahrungsaufnahme (Wang et al., 1977). Ob und in welchem Umfang die Nahrungsappetenz der direkten Nahrungskonkurrenten von *Homarus gammarus* in Nordsee und Atlantik durch niedrige EKW-Konzentrationen beeinträchtigt wird, können jedoch nur künftige Untersuchungen klären.

Auch ein durch Erdölbelastung verändertes Aggressionsverhalten brächte im Freiland für die Tiere Gefahren mit sich: Im unbelasteten Zustand würden Hummer nach dem Etablieren einer Dominanzhierarchie über einen bestimmten Zeitraum weitere Kämpfe untereinander vermutlich vermeiden (vergl. Karavanich & Atema 1993 und 1998B). Die unmittelbare Folge einer Erdölbelastung wäre, dass die Tiere sich bei der Begegnung mit bekannten Artgenossen ihres Wohnareals immer wieder auf Kämpfe einlassen würden. Damit verbunden wären ein unnötiges, hohes Verletzungsrisiko, unnötiger Energieverbrauch und auch ein Verlust an Zeit, die sie ansonsten z.B. mit Nahrungssuche verbringen könnten (vergl. Karnofski et al., 1989; Huber & Delago, 1998). Eine erhöhte Aggressionsbereitschaft hätte dann ebenso wie die reduzierte Empfindlichkeit gegenüber Nahrungsreizen eine Verschlechterung ihrer körperlichen Verfassung zur Folge. Käme es im Freiland im Konflikt mit größeren Tieren tatsächlich zu einem paradoxen, über-aggressiven Verhalten kleinerer, physisch unterlegener Tiere, wären diese besonders gefährdet. Falls sich die erhöhte Aggressionsbereitschaft kleinerer Tiere nicht nur auf intraspezifische Konflikte beschränkt und die Hummer auch auf Angreifer anderer Tierarten eher aggressiv reagieren als sich zurückzuziehen, wären sie auch einem erhöhten Predationsrisiko ausgesetzt (vergl. Huber & Delago, 1998, Ball et al., 2001). Dieses würde zusätzlich verschärft, wenn die chemosensorische Wahrnehmung juveniler Hummer durch EKW's nicht nur für Nahrungsreize und intraspezifische chemische Botschaften beeinträchtigt wäre, sondern auch für interspezifische chemische Signale: Juvenile amerikanische Hummer reagieren auf chemische Signale möglicher Fressfeinde, indem sie in ihren Verstecken bleiben (Whale & Steneck, 1992). Solche so genannten Kairomone, Komponenten aus dem spezifischen Geruch von räuberischen Arten, die für Beutetiere als Alarmstoffe wirken, sind ähnlich wie Pheromone bereits in geringsten Konzentrationen wirksam (Lass, 2001, Agosta, 1992). Eine erhöhte Reaktionsschwelle gegenüber derartigen Alarmstoffen würde für die jungen Hummer zusätzlich ein erheblich gesteigertes Predationsrisiko mit sich bringen.

Bei adulten Hummern könnte sich bereits eine geringe chronische EKW-Belastung durch beeinträchtigte Wahrnehmung chemischer Signale verbunden mit erhöhter Aggressionsbereitschaft drastisch auf den Paarungserfolg auswirken: Die Partnersuche und Partnerwahl wird maßgeblich durch chemische Signale gesteuert: Attraktive Männchen werden aufgrund ihrer Duftspur von den Weibchen vor ihrer Häutung gezielt aufgesucht (Cowan, 1991, Voss & Voigt, 1997, Bushmann & Atema, 2000). Bei an sich schon geringer Populationsdichte könnte es durch eine Erhöhung der Reaktionsschwelle auf diese Signale zu einer

Verringerung der Fortpflanzungsrate kommen: Befruchtungsfähige Weibchen würden auf weiter entfernt lebende, geeignete Paarungspartner nicht reagieren und so die Gelegenheit zur Paarung verpassen. Doch selbst wenn die Weibchen unter diesen Umständen zu ihrem Paarungspartner fänden, wäre der Paarungserfolg nicht garantiert. Denn bei der Paarung findet beim männlichen Hummer eine radikale und entscheidende Verhaltensänderung statt: Anstatt ein paarungsbereites Weibchen, das sich seiner Wohnhöhle nähert, anzugreifen, gestattet ihm das Männchen, sich die Höhle mit ihm zu teilen. Die Paarung findet kurz nach der Häutung des Weibchens statt, und das Männchen duldet und beschützt das Weibchen noch so lange in seiner Wohnhöhle, bis ihr Panzer wieder vollständig ausgehärtet ist (Stein et al., 1975, Atema, 1986, Karnofsky & Price 1989, Karnofsky et al., 1989). Bei dieser Verhaltensänderung spielen chemische Signale des paarungsbereiten Weibchens eine wichtige Rolle. Fehlen sie oder können sie vom Männchen nicht wahrgenommen werden, kann es dazu kommen, dass es dem Weibchen nicht erlaubt, seine Wohnhöhle zu betreten (Bushman & Atema, 1994) oder dass er es sogar angreift und verletzt (Cowan, 1991). Eine durch Erdölbelastung reduzierte chemosensorische Wahrnehmung des Männchens könnte demnach eine erfolgreiche Paarung verhindern. Dieselbe Konsequenz könnte eintreten, wenn beim Männchen die Motivation zu aggressivem Verhalten so verändert wäre, dass das „Umschalten“ von Aggression auf Paarung nicht stattfinden würde, obwohl es die entsprechenden chemischen Signale des Weibchens wahrnehmen kann.

In den Laborversuchen zeigte bereits eine geringe Erdölkohlenwasserstoffbelastung eine destabilisierende Wirkung auf die Dominanzbeziehungen zwischen den Tieren. Dies könnte die Interaktion von Hummern im Freiland generell beeinträchtigen, da sie in weiten Teilen durch vielfältige Dominanzbeziehungen der Tiere untereinander bestimmt wird. Diese Dominanzbeziehungen regeln den Zugang zu limitierten Ressourcen wie Wohnhöhlen und Paarungspartnern und bestimmen auch die räumliche Struktur der Habitatsnutzung durch Individuen unterschiedlicher Größe (Karnofsky & Price, 1989, Karnofsky et al., 1989). Eine hohe Stellung innerhalb der Dominanzhierarchie ist hierbei entscheidend, denn Hummerweibchen wählen zur Paarung bevorzugt dominante Männchen aus (Cowan & Atema, 1990; Atema 1986) und in aggressiven Auseinandersetzungen vertreiben sowohl adulte als auch subadulte dominante Tiere ihre unterlegenen Gegner häufig aus ihren Wohnhöhlen (Cromarty et al., 1999). Ständige Auseinandersetzungen um die Dominanzbeziehung und damit einhergehende Vertreibung aus der Wohnhöhle wäre für die Tiere von erheblichem Nachteil. Für juvenile Hummer ist der Besitz eines Unterschlupfes lebensnotwendig, da sie durch

Fressfeinde noch erheblich stärker gefährdet sind als erwachsene Tiere (Spanier et al., 1998; Barshaw & Lavalli, 1988; Ball et al., 2001). Für adulte Männchen und Weibchen ist ein Unterschlupf darüber hinaus nicht nur als Schutz vor Fressfeinden von Bedeutung: Zugang zu möglichst vielen, ausreichend großen Höhlen ist auch die Voraussetzung für eine erfolgreiche Fortpflanzung (Karnofsky & Price, 1989, Karnofsky et. al, 1989). Falls Hummer im Freiland unter Erdölbelastung so wie im Labor mit übersteigerter Aggressivität aufeinander reagieren und sich ihre Fähigkeit, untereinander Dominanzhierarchien zu etablieren und aufrecht zu erhalten, verschlechtert, könnte dies gravierende Veränderungen in der Populationsstruktur und Habitatsnutzung der Tiere mit sich bringen. Im schlimmsten Fall könnte sie zur Auflösung der lokal begrenzten, konzentrierten Hummeraggregationen führen.

Fazit:

Chronische, gering konzentrierte Belastungen mit Erdölkomponenten könnten sich sowohl für einzelne Tiere, als auch für die gesamte Population in ihrem Lebensraum negativ auswirken, noch lange bevor am Individuum eine akute Schädigung zu beobachten ist: Eine reduzierte Wahrnehmung oder zentralnervöse Weiterverarbeitung chemischer Reize hätte zum einen negative Folgen für die Nahrungssuche. Zum anderen könnte sie auch im Freiland die Fähigkeit der Hummer vermindern, intraspezifische, eventuell auch interspezifische, chemische Signale wahrzunehmen oder biologisch sinnvoll zu beantworten. Eine erhöhte Reaktionsschwelle gegenüber Nahrungsreizen könnte einen permanent mangelhaften Ernährungszustand und in Folge dessen allgemein reduzierte „Fitness“ und Konkurrenzfähigkeit der Tiere verursachen. Eine verminderte Reaktionsfähigkeit auch auf andere relevante chemische Signale könnte für Jungtiere erhöhte Anfälligkeit gegenüber Fressfeinden und bei Adulttieren eine Verminderung der Fortpflanzungsrate mit sich bringen. Darüber hinaus könnte eine Erdölkohlenwasserstoffbelastung auch die Motivation der Hummer zu aggressivem Verhalten steigern. Dies hätte sowohl für das einzelne Tier als auch für die gesamte Population negative Auswirkungen: Einzelne Individuen wären durch unnötige Kämpfe mit Artgenossen erhöhtem Verletzungsrisiko und unnötigem Energieverbrauch ausgesetzt, ihre allgemeine „Fitness“ (Ernährungszustand, Krankheitsanfälligkeit, Widerstandsfähigkeit gegen Predationsrisiko) wäre dadurch verschlechtert. Darüber hinaus könnte das Paarungsverhalten adulter Tiere gestört werden und damit die Fortpflanzungsrate innerhalb der Population sinken. Schließlich wäre sogar eine Auflösung lokaler Hummeraggregationen durch überhöhte Aggressivität und mangelnde Stabilität der Dominanzhierarchien der Tiere untereinander denkbar.

Vor allem in Bezug auf intra- und interspezifische Interaktionen der Hummer wäre es darüber hinaus möglich, dass verschlechterte chemosensorische Wahrnehmungsfähigkeit und gesteigerte Aggressivität sich gegenseitig verstärken und damit die negativen Effekte sowohl für das einzelne Tier als auch für die Population zusätzlich steigern könnten.

AUSBLICK

Die vorliegende Arbeit hat erstmals gezeigt, dass bereits geringe Konzentrationen wasserlöslicher Erdölkohlenwasserstoffe das Nahrungssuch- und Aggressionsverhalten von juvenilen *Homarus gammarus* in einer für die Tiere nachteiligen Weise verändern können. Sie liefert erste Basiswerte für die Wirkung einer chronischen Erdölbelastung in umweltrelevanten Konzentrationen auf Europäische Hummer. Damit bieten diese Ergebnisse einerseits einen Hintergrund vor dem populationsdynamische Vorgänge im Freiland neu interpretiert werden können. Dazu gehören u. a. der Rückgang der Fangzahlen in vielen Europäischen Hummerfanggründen und ein Ausbleiben der Bestandserholung trotz Fangquoten und Aufstockungsprogrammen. Andererseits eröffnen sie Perspektiven für weiterführende Forschungsansätze. Drei Schwerpunkte sollten hierbei gesetzt werden: Die Identifikation der wirksamen Stoffe im Erdölkohlenwasserstoffgemisch, weiterführende Verhaltensexperimente und Freilandbeobachtungen und schließlich die Aufklärung der Wirkmechanismen, über die Erdölkohlenwasserstoffe die beobachteten Verhaltensänderungen auslösen.

Zunächst muss geklärt werden, welche wasserlöslichen Erdölkomponenten die beobachteten Verhaltenseffekte verursachen. Aufgrund ihrer Häufigkeit in der wasserlöslichen Erdölfraction und angesichts ihrer in der Literatur bereits beschriebenen Wirkung dieser Stoffklasse liegt es nahe, dass Naphtalinderivate hier eine wichtige Rolle spielen. Möglicherweise sind auch geringer konzentrierte, hochwirksame Komponenten oder eine Kombination verschiedener, vielleicht sogar synergetisch wirkender Erdölinhaltstoffe für die Effekte verantwortlich. Darüber hinaus ist es möglich, dass jeweils unterschiedliche Stoffe bzw. Stoffgruppen die Wirkung auf die chemosensorische Wahrnehmungsfähigkeit einerseits und die Veränderung der Motivation im Aggressionsverhalten andererseits verursachen. Eine Eingrenzung bzw. Identifikation der beteiligten Stoffe würde sowohl die weitere experimentelle Arbeit fokussieren als auch Schutzmaßnahmen im Umweltbereich effektiver gestalten.

Um die Tragweite chronischer, niedrig dosierter Erdölbelastungen auf Hummerpopulationen im Freiland besser einschätzen zu können, ist es erforderlich zu untersuchen welche weiteren Verhaltenskomplexe der Tiere durch Erdölkohlenwasserstoffe negativ beeinflusst werden können. Besonders wichtig sind hierbei weiterführende Experimente zum Paarungsverhalten und zu möglichen Interferenzen der Erdölbestandteile mit (Sexual)Pheromonen. Auch sollte

bei juvenilen Hummern die Wahrnehmung von Kairomonen unter Erdölbelastung untersucht werden. Darüber hinaus wäre von Interesse, ob der Hummer aufgrund seiner höheren chemosensorischen Empfindlichkeit selektiv besonders stark betroffen ist, oder ob direkte Konkurrenten um Platz und Nahrung, für *Homarus gammarus* um Helgoland z.B. *Cancer pagurus*, durch Erdölkohlenwasserstoffe ähnlich beeinträchtigt werden. Experimente zu einer Erdölbelastung im Freiland sind naturgemäß kritisch und wären sehr aufwendig. Jedoch könnte die vergleichende Beobachtung von Hummern, ähnlich wie von Karnofsky et al (1989), in belasteten und unbelasteten Gebieten Hinweise auf Effekte auf die Tiere in ihrem natürlichen Lebensraum liefern. Als Vergleichsareale bieten sich hier z.B. die belastete Oosterschelde im Mündungsgebiet des Rheins und der Helgoländer Felssockel an.

Über weiterführende Verhaltensuntersuchungen hinaus ist es wichtig die Wirkmechanismen von Erdölkomponenten auf das Verhalten der Hummer zu verstehen. Zunächst sollte geklärt werden, worauf die Wirkung dieser Stoffe auf die chemosensorische Reaktionsfähigkeit der Tiere basiert. Expositionsexperimente mit fluoreszenzfarbstoff-markierten Erdölkomponenten und die anschließende Untersuchung der Antennulen unter dem Mikroskop könnten zeigen, ob die chemosensorischen Sensillen durch die Erdölkohlenwasserstoffe dauerhaft belegt bzw. verstopft werden. Darüber hinaus sollte untersucht werden, welche Sinnesmodalitäten bei der Wahrnehmung von Duftfahnen im Wasser insbesondere beeinträchtigt sind: olfaktorische und/oder nicht-olfaktorische chemosensorische und/oder mechanosensorische Sensillen, (z.B. zur Wahrnehmung von Strömungsreizen). Da die unterschiedlichen chemosensorischen Eingänge im Gehirn von Hummern an unterschiedlichen Stellen und in unterschiedlicher Komplexität verarbeitet werden, gibt es hier vermutlich einen unmittelbaren Zusammenhang mit dem von den Tieren gezeigten Verhalten. Vergleichende Untersuchungen an Hummern, auf deren Antennulen ähnlich wie bei Horner et al (2004) selektiv die olfaktorischen Sensillen (Aesthetasken), die nicht-olfaktorischen chemosensorischen oder die mechanosensorischen Sensillen ausgeschaltet sind, sind hierfür der geeignete Ansatz. Um Effekte der Erdölkohlenwasserstoffe auf den allgemeinen Erregungszustand und die Lernfähigkeit der Tiere zu untersuchen, sind gezielte Verhaltensexperimente einerseits, andererseits aber u. U. auch neurophysiologische Experimente auf zentralnervöser Ebene sinnvoll.

Beim Aggressionsverhalten der Hummer bewirkten die Erdölkohlenwasserstoffe zusätzlich in gewissem Umfang eine Steigerung der Aggressivität v. a. unterlegener Tiere. Die Messungen von Serotonin und Octopamin im ZNS der Tiere gaben erste Hinweise auf einen

Zusammenhang mit dieser Verhaltensveränderung. Dies sollte durch weitere Messungen untermauert werden. Ergänzend ist es wichtig, auch die Serotoninkonzentration in der Hämolymphe erdölbelasteter Tiere zu erfassen, da der Serotonintiter bei *Astacura* entscheidend für die Aggressivität beim Kampf ist.

Weiterführende Laborexperimente und ergänzende Freilandbeobachtungen könnten auf diese Weise die Wirkung einer niedrig konzentrierten chronischen Belastung durch Erdölkohlenwasserstoffe auf Hummer detailliert aufzeigen und die Wirkungsweisen der beteiligten Schadstoffe aufklären. Diese Ergebnisse würden eine solide Grundlage liefern für die Einschätzung der Folgen einer solchen subletalen Belastung für die Tiere in ihrem Lebensraum, sowohl für das einzelne Tier als auch auf Populationsebene. Sie könnten darüber hinaus auch Modellcharakter haben für weiterführende Untersuchungen an weiteren marinen Tierarten.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde die Wirkung einer niedrig konzentrierten, subletalen Belastung mit wasserlöslichen Erdölbestandteilen auf das Verhalten juveniler Hummer (*Homarus gammarus*) untersucht. Diese Belastung lag mit ca. $7 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ Gesamt-Erdölkohlenwasserstoffen in einem für die Deutsche Bucht umweltrelevanten Bereich. Im Mittelpunkt der Untersuchungen standen das Nahrungssuchverhalten und das Aggressionsverhalten. Beide Verhaltenskomplexe hängen stark von der Wahrnehmung chemischer Reize ab. Zum Vergleich wurde deshalb auch das Verhalten von Hummern untersucht, deren chemosensorische Wahrnehmung durch Ablation der lateralen Antennulenflagellen bzw. der darauf befindlichen Sinneshaare stark eingeschränkt war (Ablationstiere). Dieser Vergleich erlaubte Rückschlüsse darauf, ob die Erdölkohlenwasserstoffe die Rezeption chemischer Signale bzw. eine biologisch sinnvolle Reaktion auf diese Signale beeinträchtigte. Darüber hinaus wurde in Teilen des Zentralnervensystems erdölbelasteter Hummer die Konzentration der biogenen Amine Serotonin und Octopamin gemessen. Beide Amine sind als Neuromodulatoren und Neurohormone an der Entstehung aggressiver bzw. defensiver Verhaltensweisen beteiligt. Ihre Konzentration im ZNS lieferte Hinweise darauf, ob die Erdölbestandteile eine Wirkung auf zentralnervöser Ebene entfalten und den Motivationsstatus der Tiere verändern können.

Alle Untersuchungen fanden unter Laborbedingungen statt. In den Belastungsversuchen wurden die wasserlöslichen Bestandteile von Ekofisk-Rohöl eingesetzt. Vorherrschende Komponenten der wasserlöslichen Fraktion waren Naphtalin-, Phenol- und Benzolderivate.

Beim Nahrungssuchverhalten wurde die Wahrnehmungsschwelle für chemische Nahrungsreize und die Dauer der aktiven, lokomotorischen Nahrungssuche untersucht. Deutliche Effekte traten ab einer Belastungsdauer von zwei Wochen auf. Als Kriterium für die chemosensorische Wahrnehmung diente die Erhöhung der Antennulenschlagfrequenz (Flickingfrequenz). Diese sog. „Alert“-Reaktion ist bei Dekapoden die erste Reaktion auf einen chemischen Reiz. Sie erfolgt unabhängig von der Motivation der Tiere, den wahrgenommenen Reiz weiter zu verfolgen. Eine dreiwöchige Belastung mit wasserlöslichen Erdölbestandteilen erhöhte die chemosensorische Wahrnehmungsschwelle der Hummer für Nahrungsreize beträchtlich: Im Vergleich zu unbelasteten Tieren reagierten sie erst auf die 10 000 – fache Reizkonzentration. Dabei zeigten die ölbelasteten Tiere bereits im Ruhezustand hohe Flickingfrequenzen, also noch vor der Gabe des chemischen Reizes. Bei den Ablationstieren lag die chemosensorische Wahrnehmungsschwelle noch höher. Sie

reagierten erst auf die 100 000-fache Konzentration des Nahrungsreizes. Ihre Flickingfrequenzen vor Eintreffen des chemischen Reizes waren dabei nicht erhöht. Die dreiwöchige Erdölkohlenwasserstoffbelastung unterdrückte somit die chemosensorische Wahrnehmung nicht völlig. Sie wirkte zudem vermutlich über einen anderen Mechanismus als die vollständige Eliminierung der chemosensorischen Eingänge aus den Antennulen. Sobald ihre chemosensorische Wahrnehmungsschwelle erreicht war zeigten die ölbelasteten Tiere auch aktive, lokomotorische Nahrungssuche. Ihre Motivation zu Nahrungssuche wurde demnach durch die Erdölbelastung nicht verringert.

Das Aggressionsverhalten wurde in je drei aufeinander folgenden Begegnungsrunden zwischen zwei Tieren untersucht. Es wurden sowohl gleich große Gegner als auch ungleich große Gegner miteinander konfrontiert. Die Aggressivität der Tiere wurde anhand folgender Kriterien untersucht: Anteil der Tiere, die sich in der Begegnung auf einen physischen Kampf einließen; Dauer des Kampfes bis zur eindeutigen Dominanzbeziehung; Stabilität der Dominanzbeziehung; Aggressionsstufe der Begegnung nach Huber & Kravitz (1995) und Dauer der „Bouts“ (= Interaktionen im Abstand von maximal einer Körperlänge). Die unbelasteten Hummer etablierten stabile und dauerhafte Dominanzbeziehungen. In den Folgebegegnungen mit einem bekannten Gegner ging ihre Aggressivität stark zurück. Dies war bei allen untersuchten Aggressionsparametern der Fall. Bei den ungleich großen Paaren verringerte sich die Aggressivität bereits nach der ersten Begegnung massiv. Bei den gleich großen Paaren geschah dies nach der zweiten Begegnung. Nach einer dreiwöchigen Erdölkohlenwasserstoffbelastung blieb die Aggressivität der Hummer sowohl bei den gleich großen als auch bei den ungleich großen Paaren in allen drei Begegnungen unverändert hoch. Einige Aggressionsparameter wie die Dauer des Kampfes und die Dauer der einzelnen Bouts waren zudem von vorne herein gegenüber dem unbelasteten Zustand deutlich erhöht. Darüber hinaus war die Stabilität der Hierarchien reduziert. Anders als bei den ölbelasteten Hummern reagierte bei den „Ablationstieren“ ein Großteil der Tiere überhaupt nicht mehr aufeinander. Dies zeigte, dass die Wahrnehmung chemischer Signale durch die Erdölbelastung nicht völlig blockiert war. Bei den Hummern, die trotz Ablation aufeinander reagierten, zeigten die gleich großen Paare in allen drei Begegnungen - ebenso wie die ölbelasteten Hummer - eine gleich bleibend hohe Aggressivität. Die erhöhte Aggressivität unter Ölbelastung könnte demnach zum Teil durch eine Störung der Wahrnehmung bzw. Verarbeitung chemischer Signale verursacht worden sein könnte. Bei den ungleich großen Ablationspaaren dagegen ging die Aggressivität bereits nach der ersten Begegnung drastisch zurück – genau wie bei den unbelasteten Tieren. Die gleich bleibend hohe Aggressivität in den Auseinandersetzungen der

ungleichen ölbelasteten Paare kann also nicht durch fehlende Chemorezeption erklärt werden. Sie kam vorwiegend durch gleich bleibend aggressives Verhalten der kleineren, unterlegenen Tiere zustande. Bei diesen Tieren war offenbar unter Erdölkohlenwasserstoffeinfluss die Motivation zu aggressiven Verhaltensweisen erhöht bzw. zu defensiven Verhaltensweisen reduziert.

Bei der Generierung motorischer aggressiver bzw. defensiver Verhaltenselemente spielen die biogenen Amine Serotonin und Octopamin eine zentrale Rolle. Serotonin fördert aggressive und Octopamin defensive Verhaltensweisen. Besonders Serotonin ist darüber hinaus an der Entstehung und Aufrechterhaltung der Motivation zum Kampf beteiligt. Die Konzentration von Serotonin und Octopamin wurde mit Hilfe von HPLC in Ganglien gemessen, in denen sich neurosekretorische Neurone für diese beiden Stoffe befinden. Ihre Konzentrationen unterschieden sich bei unbelasteten und erdölbelasteten Hummern nicht signifikant voneinander. Jedoch gab es einen Trend zu einer Verschiebung im Octopamin: Serotonin – Verhältnis. Bei den belasteten Tieren war dieses Verhältnis niedriger als bei den unbelasteten Tieren. Damit hatten die belasteten Tiere in diesen Ganglien im Verhältnis weniger Octopamin, das defensive Verhaltenselemente erzeugt, und mehr Serotonin, das aggressives Verhalten fördert. Dies ist möglicherweise ein erster Hinweis auf den Mechanismus, über den die Belastung mit Erdölkohlenwasserstoffen den Motivationsstatus der Hummer veränderte.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass bereits geringe Konzentrationen wasserlöslicher Erdölkohlenwasserstoffe das Nahrungssuch- und Aggressionsverhalten von juvenilen *Homarus gammarus* in einer für die Tiere nachteiligen Weise verändern konnten. Hierfür war vermutlich vor allem eine Beeinträchtigung der Rezeption bzw. Verarbeitung chemischer Reize verantwortlich. Darüber hinaus war unter Ölbelastung die Kampfbereitschaft v. a. kleinerer, im Kampf unterlegener Tiere erhöht. Dies könnte sich für Hummer auch in ihrem natürlichen Lebensraum negativ auswirken. Mögliche Folgen wären ein geringerer Erfolg bei der Nahrungssuche, unnötiger Energieverbrauch und Verletzungsrisiko bei wiederholten Kämpfen mit bekannten Gegnern; u. U. auch fehlende oder falsche Reaktion auf intra – und interspezifische chemische Signale wie Sexualpheromone oder Kairomone. Eine geringe Erdölbelastung könnte sich damit möglicherweise auch im Freiland für einzelne Individuen und auf Populationsebene negativ auswirken noch bevor eine akut toxische Wirkung der Erdölbestandteile in Erscheinung tritt.

LITERATURVERZEICHNIS

- Abramson, C. and Feinman, R.D., 1990. Operant conditioning in crustaceans. In: Wiese, K., Krenz, W.-D., Tautz, J., Reichert, H. and Mulloney, B. (eds.): *Frontiers in Crustacean Neurobiology*. Birkhäuser, Basel. p. 207-214.
- Ache, B. W. and Derby, C.D., 1985. Functional organization of olfaction in crustaceans. *Trends in Neuroscience*, Vol. 8, No.8, p. 356-360.
- Agosta, W.C. 1992. *Chemical communication: the language of pheromones*. Scientific American Library, W.H. Freeman and Company, New York, ISBN 3-86025-196-1
- Anderson, J.W., 1975. Laboratory studies on the effects of oil on marine organisms: An overview. API Publication No. 4249. American Petroleum Institute, Washington D.C.
- Anderson, J.W., 1977. Responses to sublethal levels of petroleum hydrocarbons: Are they sensitive indicators and do they correlate with tissue contamination? In: Wolfe, D.A. (ed): *Fate and Effects of Petroleum in Marine Ecosystems and Organisms*. Pergamon Press, Oxford. p. 95-114.
- Anderson, J. W., 1979. An assessment of knowledge concerning the fate and effects of petroleum hydrocarbons in the marine environment. In: Vernberg, W. B., Calabrese, A., Thurberg, F. P. and Vernberg, F. J. (eds.): *Marine Pollution: Functional Responses*. Academic Press, New York, San Francisco, London. p. 3-22.
- Anon, A., 1984. Manual for monitoring oil and dissolved/dispersed petroleum hydrocarbons in marine waters and on beaches. International Oceanographic Commission IOC/UNEP, Paris, Manuals and Guides No. 13.
- Antonsen, B.L. and Paul, D.H., 1997. Serotonin and octopamine elicit stereotypical agonistic behaviors in the squat lobster *Mundia quadrispina* (Anomura, Galatheidae). *J. Comp. Physiol. A*, Vol. 181, p. 501-510.
- Atema, J., 1976. Sublethal effects of petroleum fractions on the behavior of the lobster, *Homarus americanus*, and the mud snail, *Nassarius obsoletus*. In: Wiley, M. (ed.): *Estuarine Processes*. Academic Press, Inc., p. 302-312.
- Atema, J., 1985. Chemoreception in the sea: Adaptations of chemoreceptors and behaviour to aquatic stimulus conditions. In: Laverack, M.S. (ed.): *Physiological adaptation of marine animals*. Society of Experimental Biology, p. 387-423.
- Atema, J., 1986. Review of sexual selection and chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 43, p. 2283-2290.
- Atema, J. and Stein, L. S., 1974. Effects of crude oil on the feeding behavior of the lobster *Homarus americanus*. *Environmental Pollution*, Vol. 6, p. 77-86.
- Atema, J. and Cobb, J.S., 1980. Social Behavior. In: Cobb, J.S. and Phillips, B.F. (eds): *The Biology and management of lobsters*. Academic Press, Inc., New York. ISBN: 0-12-177401-5

Atema, J. and Cowan, D.F., 1986. Sex-identifying urine and molt signals in lobster (*Homarus americanus*). *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 12, No. 11, p. 2065-2080.

Atema, J., Jacobson, S.M., Todd, J.H. and Boylan, D.B., 1973. The importance of chemical signals in stimulating behavior of marine organisms: effects of altered environmental chemistry on animal communication. In: Glass, G. (ed.): *Bioassay techniques in environmental chemistry*. Ann Arbor Science Publ. inc., p. 177-197.

Atema, J., Karnofsky, E.B. and Olszko-Szuts, S., 1979. Lobster behavior and chemoreception: Sublethal effects of Number 2 Fuel Oil. In: F.S. Jacoff (ed.): *Advances in Marine Environmental Research - Proceedings of a Symposium*, EPA-600/9-79-035

Atema, J., Karnofsky, E.B., Olszko-Szuts, S. and Bryant, B., 1982. Sublethal effects of Number 2 Fuel Oil on lobster behavior and chemoreception. Project Summary, United States Environmental Protection Agency, EPA-600/S3-82-013

Baden, S. and Hagerman, L., 1981. Ventilatory responses of the shrimp *Palaemon adspersus* to sublethal Concentrations of Crude Oil Extract. *Marine Biology*, Vol. 63, p. 129-133.

Bannister, R.C.A., Addison, JT, 1996. Enhancing lobster stocks: A review of recent European methods, results, and future prospects. *Bulletin of Marine Science*, Vol. 62, No. 2, p. 369-387.

Ball, B., Linnane, A., Munday, B., Browne, R. and Mercer, J.P., 2001. The effect of cover on in situ predation in early benthic phase European lobster *Homarus gammarus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, Vol. 81, No. 4, p. 639-642.

Barki, A., Karplus, I. and Goren, M., 1992. Effects of size and morphotype on dominance hierarchies and resource competitions in the fresh-water prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Animal Behavior*, Vol. 44, p. 547-555.

Barshaw, D.E. and Lavalli, K.L., 1988. Predation upon postlarval lobsters (*Homarus americanus*) by cunners (*Tautogolabrus adspersus*) and mud crabs (*Neopanope sayi*) on three different substrates: eelgrass, mud and rocks. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 48, p. 119-123.

Basil, J. and Atema, J., 1994. Lobster orientation in turbulent odor plumes: simultaneous measurement of tracking behavior and temporal odor patterns. *Biological Bulletin*, Vol. 187, p. 272-273.

Beckmann, M., Hardege, J.D. and Zeek, E., 1995. Effects of volatile fraction of crude oil on spawning behavior of nereids (Annelida, Polychaeta). *Marine Environmental Research*, Vol. 40, No. 3, p. 267-276.

Beglane, P.F., Grasso, F.W., Basil, J.A. and Atema, J., 1997. Far field chemo-orientation in the American Lobster, *Homarus americanus*: Effects of unilateral ablation and lesioning of the lateral antennule. *Biological Bulletin*, Vol. 193, p. 214-215.

Beltz, B.S. and Kravitz, E.A., 1983. Mapping of serotonin-like immunoreactivity in the lobster nervous system. *The Journal of Neuroscience*, Vol.3, No. 3, p. 585-602.

- Beltz, B.S. and Kravitz, E.A., 1986. Aminergic and peptidergic neuromodulation in crustacea. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 124, p. 115-141.
- Beltz, B.S., Pontes, M., Helluy, S.M. and Kravitz, E.A., 1990. Patterns of appearance of serotonin and proctolin immunoreactivities in the developing nervous system of the American Lobster. *Journal of Neurobiology*, Vol. 21, No. 4, p. 521-542.
- Berg, K., Voigt, R. and Atema, J., 1992. Flicking in the lobster *Homarus americanus*: Recordings from electrodes implanted in antennular segments. *Biological Bulletin*, Vol. 183, p. 377-378.
- Bigford, T.E., 1977. Effects of oil on behavioral responses to light, pressure and gravity of the rock crab *Cancer irroratus*. *Marine Biology*, Vol. 43, p. 137-148.
- Binmore, K. and Samuelson, L., 2001. Can mixed strategies be stable in asymmetric games? *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 210, No. 1, p. 1-14.
- BLMP (2000), *Meeresumwelt 1994-1996*, Heft 2, p. 40f.
- BLMP (2002), *Meeresumwelt 1997-1998*, p. 66f.
- Breithaupt, T. and Atema, J., 1993. Evidence for the use of urine signals in agonistic interactions of the American Lobster. *Biological Bulletin*, Vol. 185, p. 318.
- Breithaupt, T. and Atema, J., 2000. The Timing of chemical signaling with urine dominance fights of male lobsters (*Homarus americanus*). *Behavior, Ecology and Sociobiology*, Vol. 49, p. 67-78.
- Breithaupt, T. and Eger, P., 2002. Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 265, p. 1221-1231.
- Breithaupt, T., Karavanich C. and Atema, J., 1994. Urine as a chemical signal in lobster dominance recognition. *Chemical Senses Abstracts XVI*, p. 446.
- Breithaupt, T., Lindstrom D.P. and Atema, J., 1999. Urine release in freely moving catheterized Lobsters (*Homarus americanus*) with reference to feeding and social activities. *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 202, p. 837-844.
- Brooks, J.M., Wiesenburg, D.A., Burke Jr., R.A. and Kennicutt, M.C., 1981. Gaseous and volatile hydrocarbons input from a subsurface oil spill in the Gulf of Mexico. *Environmental Science and Technology*, Vol. 15, p. 91-95.
- Bruns, Kai, 1994. "Mikrobieller Abbau von Mineralölen im Meer, Abbauaktivität und Veränderungen in der Zusammensetzung der Restöle." Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaftlichen Fachbereiche der Justus-Liebig-Universität Gießen, Gießen/Hamburg/Helgoland.
- Burton, C.A., 2001. The role of lobster (*Homarus spp.*) hatcheries in ranching, restoration and remediation programmes. *Hydrobiologia*, Vol. 465, No. 1-3, p. 45-48.

- Busdosh, M., 1981. Long-term effects of the water soluble fraction of Prudhoe Bay crude oil on survival, movement and food search success of the arctic amphipod *Boeckosimus* (= *Osumus*) *affinis*. Marine Environmental Research, Vol. 5, No. 3, p. 167-180.
- Bushmann, P. and Atema, J., 1994. Aggression-reducing courtship signals in the lobster, *Homarus americanus*. Biological Bulletin, Vol. 187, p. 275-276.
- Bushmann, P. and Atema, J., 1996. Nephropore rosette glands of the lobster *Homarus americanus* possible sources of urine pheromones. Journal of Crustacean Biology, Vol. 16, No. 2, p. 221-231.
- Bushmann, P. and Atema, J., 1997. Shelter sharing and chemical courtship signals in the lobster *Homarus americanus*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, Vol. 54, p. 647-654.
- Bushmann, P. and Atema, J., 2000. chemically mediated mate location and evaluation in the lobster, *Homarus americanus*. Journal of Chemical Ecology, Vol. 26, No. 4, p. 883-899.
- Caldwell, R.L. and Dingle, J., 1979. The influence of size differential on agonistic encounters in the mantis shrimp *Gonodactylus viridis*. Behaviour, Vol. 69, p. 255-264.
- Capuzzo, J.M, Lancaster, B.A. and Sasaki, G.C., 1984. The effects of petroleum hydrocarbons on lipid metabolism and energetics of larval development and metamorphosis in the American Lobster (*Homarus americanus* Milne Edwards). Marine Environmental Research, Vol. 14, p. 201-228.
- Carls, M. G., Rice, S. D. and Hose, E.J., 1999. Sensitivity of fish embryos to weathered crude oil: Part I. Low-level exposure during incubation causes malformations, genetic damage, and mortality in larval Pacific herring (*Culpea pallasii*). Environmental Toxicology and Chemistry, Vol. 18, p. 481-493.
- Carr W.E.S. and Derby, C.D., 1986. Behavioral chemoattractants for the shrimp, *Palaemonetes pugio* : Identification of active components in food extracts and evidence of synergistic mixture interactions. Chemical Senses, Vol. 11, No. 1, p. 49-64.
- Ciruna, K.A., Dunham, D.W. and Harvey, H.H., 1995. Detection and response to food versus conspecific tissue in the crayfish *Cambarus bartonii* (Fabricius, 1798) (Decapoda, Cambaridae). Crustaceana, Vol. 68, No. 6, p. 782-788.
- Cobb, J.S., 1980. Behavior of the western Australian spiny lobster, *Panulirus cygenus* (George), in the field and laboratory. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, Vol. 22, p. 123-134.
- Cowan, D.F., 1991. The role of olfaction in courtship behavior of the American lobster *Homarus americanus*. Biological Bulletin, Vol. 181, p. 402-407.
- Cowan, D.F. and Atema, J., 1990. Moulting staggering and serial monogamy in American lobsters, *Homarus americanus*. Animal Behavior, Vol. 39, p. 1199-1206.
- Cromarty, S.I., Mello, J. and Kass-Simon, G., 1999. Time in residence affects escape and agonistic behavior in adult male American lobsters. Biological Bulletin, Vol. 196, p. 105-112.

- Dahlmann, G. und Lange, W., 1981. Investigation of the distribution of petroleum hydrocarbons in the German Bight by means of fluorescence spectroscopy. *Deutsche Hydrographische Zeitschrift*, Vol. 34, p. 150-161.
- Depledge, M.H., 1984. Changes in cardiac activity, oxygen uptake and perfusion indices in *Carcinus maenas* (L.) exposed to crude oil and dispersant. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Vol. 78C, No. 2, p. 461-466.
- Derby, C.D., 1982. Structure and function of cuticular sensilla of the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology*, Vol. 2, No. 1, p. 1-21.
- Derby, C.D., 2000. Learning from spiny lobsters about chemosensory coding of mixtures. *Physiology and Behavior*, Vol. 69, p. 203-209.
- Derby, C.D. and Atema, J., 1981a. The function of chemo- and mechanoreceptors in lobster (*Homarus americanus*) feeding behavior. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 98, p. 317-327.
- Derby, C.D. and Atema, J. 1981b. Selective improvement in responses to prey odors by the lobster, *Homarus americanus*, following feeding experience. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 7, No. 6, p. 1073-1080.
- Derby, C.D. and Atema, J., 1988. Chemoreceptor cells in aquatic invertebrates: Peripheral mechanisms of chemical signal processing in decapod crustaceans. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper, A.N. and Tavolga, W.N. (eds.). *Sensory biology of aquatic animals*. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, p. 365-385.
- Derby, C.D., Steullet, P., Horner, A.J. and Cate, H., 2001. The sensory basis of feeding behavior in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine and Freshwater Research*, Vol. 52, p. 1339-1350.
- Devine, D.V. and Atema, J., 1982. Function of chemoreceptor organs in spatial orientation of the lobster, *Homarus americanus*: Differences and overlap. *Biological Bulletin*, Vol. 163, p. 144-153.
- Dicks, B. and Hartley, J.P., 1982. The effects of repeated small oil spillages and chronic discharges. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Series B*, Vol. 297, p. 285-307.
- Doernberg, S.B., Cromarty, S.I., Heinrich, R., Beltz, B. and Kravitz, E.A., 2001. Agonistic behavior in naive juvenile lobsters depleted of Serotonin by 5,7-Dihydroxytryptamine. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 187, No. 2, p. 91-103.
- Donkin, P.J., Evans, S.V., Worall, C.M. and Carr, M., 1990. Quantitative structure-activity relationships for the effect of hydrophobic chemicals on rate of feeding by mussels (*Mytilus edulis*). *Aquatic Toxicology*, Vol. 14, p. 277-294.
- Donkin, P.J., Evans, S.V. and Brinsley, M.D., 1991. QSARs for sublethal responses of marine mussels (*Mytilus edulis*). *Sci. Tot. Environ*, Vol. 109/110, p. 461-476.
- Dunham, D.W., Ciruna, K.A. and Harvey, H.H., 1997. Chemosensory role of antennules in the behavioural integration of feeding by the crayfish *Cambarus bartonii*. *Journal of Crustacean Biology*, Vol. 17, No. 1, p. 27-32.

- Edwards, H.E. and Kravitz, E.A., 1997. Serotonin, social status and aggression. *Current Opinion in Neurobiology*, Vol. 7, p. 812-819.
- Eisler, R., 1979. Behavioral responses of marine poikilotherms to pollutants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., Series B*, Vol. 286, p. 507-521.
- EPA-Working Group, 1982. An exposure and risk assessment for benzo(a)pyrene and other polycyclic aromatic hydrocarbons. Vol. II naphthalene. TA: Environmental Protection Agency
- Evans, D.E., Kravitz, E.A., Talamo, B.R. and Wallace, B.G., 1976. The association of octopamine with specific neurons along lobster nerve trunks. *Journal of Physiology*, Vol. 262, p. 51-70.
- Evans, D.L. and Shehadi-Moacdieh, M., 1988. Body size and prior residency in staged encounters between female prawns, *Palaemon elegans* Rathke (Decapoda: Palaemonidae). *Animal Behavior*, Vol. 36, p. 452-455.
- Feinman, R.D., Abramson, C.I. and Forman, R.R., 1990. Classical conditioning in the crab. In: Wiese, K., Krenz, W.-D., Tautz, J., Reichert, H. and Mulloney, B. (eds.): *Frontiers in Crustacean Neurobiology*. Birkhäuser, Basel, p. 215-222.
- Figler, M.H., Peeke, H.V.S. and Chang, E.W., 1998. Shelter-related aggression between adult male conspecific intruders and resident maternal American lobsters (*Homarus americanus*) with eggs at different stages of embryogenesis. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, Vol. 31, p. 151-166.
- Frances, R.C., 1988. On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology*, Vol. 78, p. 223-237.
- Fuzessery, Z.M., and Childress, J.J., 1975. Comparative chemosensitivity to amino acids and their role in the feeding activity of bathypelagic and littoral crustaceans. *Biological Bulletin*, Vol. 149, p. 522-538.
- Giri, T. and Dunham, D.W., 1999. Use of the inner antennule ramus in localization of distant food odours by *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae): *Crustaceana*, Vol. 72, p. 123-127.
- Giri, T. and Dunham, D.W., 2000. Female crayfish (*Procambarus clarkii* (Girard, 1852)) use both antennular rami in the localization of male odor. *Crustaceana*, Vol. 73, No. 4, p. 447-458.
- Glantz, S.A., 1997. *Primer of Biostatistics*. 4th ed., McGraw-Hill Inc., Health Professions Division, New York, St. Louis, San Francisco, Auckland. ISBN 0-0-024268-2
- Gleeson, R.A., 1982. Morphological and behavioral identification of the sensory structures mediating pheromone reception in the blue crab *Callinectes sapidus*. *Biological Bulletin*, Vol. 163, p. 162-171.
- Gleeson, R.A., Carr, W.E.S. and Trapido-Rosenthal, H.G., 1993. Morphological characteristics facilitating stimulus access and removal in the olfactory organ of the spiny lobster, *Panulirus argus*: insights from the design. *Chemical Senses*, Vol. 18, p. 67-75.

- Goessmann, C., Hemelrijk, C. and Huber, R., 2000. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behavior, Ecology and Sociobiology*, Vol. 48, p. 418-428.
- Goldman, J.A. and Koehl, M.A.R., 2001. Fluid dynamic design of lobster olfactory organs: High speed kinematic analysis of antennule flicking by *Panulirus argus*. *Chemical Senses*, Vol. 26, p. 385-398.
- Grasso, F.W. and Basil J., 2002. How lobsters, crayfishes, and crabs locate sources of odor: current perspectives and future directions. *Current Opinion in Neurobiology*, Vol. 12, No. 6, p. 721-727.
- Grasso, F.W., Basil J., Atema, J., 1998. Roles of lateral antennule chemo- and mechanosensation on the chemo-orientation in the American lobster (*Homarus americanus*). The Fifth International Congress of Neuroethology (San Diego, CA; August 23-28, 1998), Abstract No. 157.
- Guenther, C.M. and Atema, J., 1998. Distributions of setae on the *Homarus americanus* lateral antennular flagellum. *Biological Bulletin*, Vol. 195, No. 2, p. 182-183.
- Harms, J., Schilling, U. and Goemann, O., 1995. Der Helgoländer Hummer. *Natur und Museum*, Vol. 125, No. 2, p. 33-40.
- Hawkes, J.W., and Stehr, C.M., 1982. Cytopathology of the brain and retina of embryonic surf smelt (*Hypomesus pretiosus*) exposed to crude oil. *Environmental Research*, Vol. 27, No. 1, p. 164-178.
- Hazlett, B.A., 1969. „Individual“ recognition and agonistic behavior in *Pagurus bernhardus*. *Nature*, Vol. 222, p. 268-269.
- Heintz, Ron A., Rice, Stanley D., Wertheimer, Alex C., Bradshaw, Robert F., Thrower, Frank P., Joyce, John, E. and Short, Jeffresy W., 2000. Delayed effects on growth and marine survival of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* after exposure to crude oil during embryonic development. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 208, p. 205-216.
- Hemelrijk, C.K., 2000. Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behavior*, Vol. 59, p. 1035-1048.
- Hirtle, R.W.M. and Mann, K.H., 1978. Distance chemoreception and vision in the selection of prey by American lobster (*Homarus americanus*). *Journal Fisheries Research Board of Canada*, Vol. 35, p. 1006-1008.
- Horner, A.J., Ngo, V., Steullet, P., Keller, T., Weissburg, M.J. and Derby, C.D., 2000. The role of different types of antennular sensilla in orientation by Caribbean spiny lobsters to a natural odor stimulus under controlled flow conditions. *Chemical Senses*, Vol. 25, p. 670 (abstract)
- Horner, A.J., Weissburg, M.J. and Derby, C.D., 2004. Dual antennular chemosensory pathways can mediate orientation by Caribbean spiny lobsters in naturalistic flow conditions. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 207, p. 3785-3796.

- Huber, R. and Kravitz, E.A., 1995. A quantitative analysis of agonistic behavior in juvenile American lobsters. *Brain, Behavior and Evolution*, Vol. 46, p. 72-83.
- Huber, R. and Delago, A., 1998. Serotonin alters decisions to withdraw in fighting crayfish, *Astacus astacus*: the motivational concept revisited. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 182, p. 573-583.
- Huber, R., Orzeszyna, M., Pokorny, N. and Kravitz, E.A., 1997A. Biogenic amines and aggression. *Experimental Approaches in Crustaceans. Brain, Behavior and Evolution*, Vol. 50 (suppl.), p. 60-68.
- Huber, R., Smith, K., Delago, A., Isaksson, K. and Kravitz, E.A., 1997B. Serotonin and aggressive motivation in crustaceans: altering the decision to retreat. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, Vol. 94, p. 5939-5942.
- Huber, R., Panksepp, J.B., Yue, Z., Delago, A. and Moore, P., 2001. Dynamic interactions of behavior and amine neurochemistry in acquisition and maintenance of social rank in crayfish. *Brain, Behavior and Evolution*, Vol. 157, p. 271-282.
- Hudon, C. and Lamarche, G., 1989. Niche segregation between American lobster *Homarus americanus* and rock crab *Cancer irroratus*. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 52, p. 155-168.
- Hughes, J.T., Shleser, R.A. and Tchobanoglous, G., 1974. A rearing tank for lobster larvae and other aquatic species. *Progressive Fish Culturist*, Vol. 36, p. 129-132.
- Hyland, J.L. and Miller, D.C., 1979. Effects of No. 2 fuel oil on chemically-evoked feeding behavior of the mud snail, *Ilyanassa obsoleta*. *Proceedings of the 1979 Oil Spill Conference (Prevention, Behavior, Control, Cleanup)*, Los Angeles, CA (USA) 19-22 March 1979, publ. by: American Petroleum Institute, Washington DC, p. 603-607.
- Irvin, 1998. *Environmental Contaminants Encyclopedia*. National Park Service, Water Resources Division, Colorado. Im Internet unter <http://www.nature.nps.gov/hazardssafety/toxic>
- Issa, F.A., Adamson, D.J. and Edwards D., 1999. Dominance hierarchy formation in juvenile crayfish *Procambarus clarkii*. *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 202, p. 3497-3506.
- Karavanich, C. and Atema, J., 1991. Role of olfaction in recognition of dominance in the American lobster (*Homarus americanus*). *Biological Bulletin*, Vol. 181, No. 2, p. 359-360.
- Karavanich, C. and Atema, J., 1993. Agonistic encounters in the American lobster, *Homarus americanus*: do they remember their opponents? *Biological Bulletin*, Vol. 185, p. 321-322.
- Karavanich, C. and Atema, J., 1998A. Olfactory recognition of urine signals in dominance fights between male lobsters, *Homarus americanus*. *Behavior*, Vol. 135, No. 6, p. 719-730.
- Karavanich, C. and Atema, J., 1998B. Individual recognition and memory in lobster dominance. *Animal Behavior*, Vol. 56, p. 1553-1560.

- Karnofsky, E.B. and Price, H.J., 1989. Dominance, territoriality and mating in the lobster, *Homarus americanus*: a mesocosm study. *Marine Behavior and Physiology*, Vol. 15, p. 101-121.
- Karnofsky, E.B., Atema, J. and Elgin, R.H., 1989. Field observations of social behavior, shelter use and foraging in the lobster, *Homarus americanus*. *Biological Bulletin*, Vol. 176, p. 239-246.
- Knudsen, H. and Tveite, S., 1999. Survival and growth of juvenile lobster *Homarus gammarus* L. raised for stock enhancement within in situ cages. *Aquaculture Research*, Vol. 30, No. 6, p. 421-425.
- Kohl, M.A.R., Koseff, J.R., Crimaldi, J.P., McCay, M.G., Cooper, T., Wiley, M.B. and Moore, P.A., 2001. Lobster Sniffing: antennule design and hydrodynamic filtering of information in an odor plume. *Science*, Vol. 294, p. 1948-1951.
- Krasne, F.G., Ashkan, S. and Raghavendra, K., 1997. Altered excitability of the crayfish lateral giant escape reflex during agonistic encounters. *Journal of Neuroscience*, Vol. 17, No. 2, p. 706-716.
- Kraus-Epley, K.E. and Moore, P.A., 2002. Bilateral and unilateral antennal lesions alter orientation abilities of the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Chemical Senses*, Vol. 27, No. 1, p. 49-55.
- Kravitz, E.A., 1988. Hormonal control of behavior: amines and the biasing of behavioral output in lobsters. *Science*, Vol. 241, p. 1775-1781.
- Kravitz, E.A., 2000. Serotonin and aggression: insights gained from a lobster model system and speculations on the role of amine neurons in a complex behaviour. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 186, p. 221-238.
- Kravitz, E.A., Beltz, B., Glusman, S., Goy, M., Harris-Warrick, R., Johnston, M., Livingston, M., Schwarz, T. and Siwicki King, K., 1985. The well-modulated lobster – the roles of Serotonin, Octopamine and Proctolin in the lobster nervous system. In: Selverston, A.I. (ed), *Model neural networks and behavior*. Plenum Publishing Corporation.
- Krebs, C.T. and Burns, K.A., 1977. Long-term effects of an oil spill on populations of the salt-marsh crab *Uca pungax*. *Science*, Vol. 197, p. 484-487.
- Lass, S., 2001. The scent of Danger – Chemical signaling and inducible defenses in a predator-prey system. Diss. ETH No. 14447, Zürich.
- Laurenson, C. and Wishart, M., 1996. Preliminary investigations into the effects of the Braer oil spill on lobsters. *North Atlantic Fisheries College, Fisheries Development Note No. 4*, p. 1-6.
- Lee P.G. and Meyers, S.P., 1996. Chemoattraction and feeding stimulation in crustaceans. *Aquaculture Nutrition*, Vol. 2, p. 157-164.

- Lee P.G. and Meyers, S.P., 1997. Chemoattraction and feeding stimulation. In: D'Abramo, L.R., Conklin, D.E. and Akiyama, D.M.: Crustacean Nutrition – Advances in World Aquaculture, Vol. 6, World Aquaculture Society, p. 292-352.
- Levings, S.C., Garrity, S.D. and Burns, K.A., 1994. The Galatea oil spill. III Chronic reoiling, long-term toxicity of hydrocarbon residues and effects on epibiota in the mangrove fringe. Estuarine, Coastal and Shelf. Science, Vol. 38, p. 365 – 395.
- Livingston, M.S., Harris-Warrick, R.M. and Kravitz, E.A., 1980. Serotonin and Octopamine produce opposite postures in lobsters. Science, Vol. 208, p. 76-79.
- Livingstone, M. S., Schaeffer S. F. and Kravitz, E.A., 1981. Biochemistry and ultrastructure of serotonergic nerve endings in the lobster : Serotonin and Octopamine are contained in different nerve endings. Journal of Neurobiology, Vol. 12, No. 1, p. 27 - 54.
- Laverack, M.S., 1963. Aspects of chemoreception in crustaceans. Comparative Biochemistry and Physiology, Vol. 8, p. 141-151.
- Lulwa N.A., Fauzi, R., Mantoura, C. and Rowland, S.J., 1995. The dissolution and photodegradation of Kuwaiti crude oil in seawater. Part 1: Quantitative dissolution and analysis of the seawater-soluble fraction. Marine Environmental Research, Vol. 40, No. 1, p. 1-17.
- Ma, P.M. and Weiger, W.A., 1993. Serotonin-containing neurons in lobsters: the actions of γ -Aminobutyric Acid, Octopamine, Serotonin and Proctolin on activity of a pair of identified neurons on the first abdominal ganglion. Journal of Neurophysiology, Vol. 69, No. 6, p. 2015-2029.
- Ma, P.M., Beltz, B.S. and Kravitz, E.A., 1992. Serotonin-containing neurons in lobsters: their Role as gain-setters in postural control mechanisms. Journal of Neurophysiology, Vol. 68, No. 1, p. 36-54.
- Mackie, A.M. and Shelton, R.G.J., 1972. A whole-animal bioassay for the determination of food attractants of the lobster *Homarus gammarus*. Marine Biology, Vol. 14, p. 217-221.
- Mackie, A.M., 1973. The chemical basis of food detection in the lobster *Homarus gammarus*. Marine Biology, Vol. 21, No. 2, p. 103-108.
- Malins, D.C., 1977. Biotransformation of petroleum hydrocarbons in marine organisms indigenous to the Arctic and Subarctic. In: Wolfe, D.A. (ed): Fate and Effects of Petroleum in Marine Ecosystems and Organisms. Pergamon Press, Oxford, p. 47-59.
- McLeese, D.W., 1970. Detection of dissolved substances by the American lobster (*Homarus americanus*) and olfactory attraction between lobsters. Journal Fisheries Research Board of Canada, Vol. 27, No. 8, p. 1371-1378.
- McLeese, D.W., 1973. Olfactory response of lobsters (*Homarus americanus*) to solutions from prey species and to seawater extracts and chemical fractions of fish muscle and effects of antennule ablation. Behavior and Physiology, Vol. 2, p. 237-249.

- McPhee, M.J. and Wilkens, J.L., 1989. Serotonin, but not Dopamine or Octopamine modifies locomotor and phototactic behavior in the crab *Carcinus maenas*. *Canadian Journal of Zoology*, Vol. 67, p. 391-393.
- Mead, K.S., Koehl, M.A.R. and O'Donnel, M.J., 1999. Stomatopod sniffing: the scaling of chemosensory sensillae and flicking behavior with body size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 241, p. 235-261.
- Mellon, D., 1997. Physiological characterization of antennular flicking reflexes in the crayfish. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 180, No. 5, p. 553-565.
- Mjos, K., Grasso, F. and Atema, J., 1999. Antennule use by the American lobster, *Homarus americanus*, during chemo-orientation in three turbulent odor plumes. *Biological Bulletin*, Vol. 197, p. 249-250.
- MUDAB, Meeresumweltdatenbank des Bundesamtes für Seeschifffahrt und Hydrographie, Dantenanfragen unter <http://www.bsh.de/de/Meeresdaten/Umweltschutz/MUDAB-Datenbank/index.jsp>
- Moore, P. A., Scholz, N. and Atema, J., 1991. Chemical orientation of lobsters, *Homarus americanus*, in turbulent odor plumes. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 17, No. 7, p. 1293-1307.
- Nagao, T. and Tanimura, T., 1989. Simultaneous determination of biogenic amines, their precursors and metabolites in a single brain of the cricket using high-performance liquid chromatography with amperometric detection. *Journal of Chromatography B*, Vol. 496, p. 39-53.
- National Research Council / Steering Committee for the Petroleum in the Marine Environment Update (eds), 2003. *Oil in the sea III - Inputs, fates, and effects*. National Academic Press, Washington D.C., ISBN 0-309-08438-5
- National Research Council / Steering Committee for the Petroleum in the Marine Environment Update (eds), 1985. *Oil in the Sea - Inputs, fates, and effects*. National Academic Press, Washington D.C., ISBN 0-309-03479-5
- Neff, J. M. and Anderson, J., W., 1981. *Response of marine animals to petroleum and specific petroleum hydrocarbons*. Applied Science Publishers Ltd., London
- Neff, J. M., Cox, B.A., Dixit, D. and Anderson, J., W., 1976. Accumulation and release of petroleum-derived aromatic hydrocarbons by four species of marine animals. *Marine Biology*, Vol. 38, p. 279-289.
- Østergaard, K. and Jensen A., 1983. "Evaluation of direct fluorescence spectroscopy for monitoring aqueous petroleum solutions." *International Journal of Environmental Analytical Chemistry*, Vol. 4, p. 55-72.
- Olla, B.L., Atema, J., Forward, R., Kittredge, J., Livingston, R.J., McLeese, D.W., Miller, D.C., Verneer, W.B., Wells, P.G. and Wilson, K., 1980. The role of behavior in marine pollution monitoring. *Rapp. P.-v. Réu. Cons. Int. Explor. Mer*, Vol. 179, p. 174-181.

- Pagel, M. and Dawkins, M.S., 1997. Peck orders and group size in laying hens: "futures contracts" for non-aggression. *Behavioral Processes*, Vol. 40, p. 13-25.
- Panksepp, J.B and Huber, R., 2002. Chronic alterations in Serotonin function: dynamic neurochemical properties in agonistic behavior of the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Journal of Neurobiology*, Vol. 50, No. 4, p. 276-290.
- Panksepp, J.B, Zhaoxia, Y., Drerup, C. and Huber, R., 2003. Amine neurochemistry and aggression in crayfish. *Microscopy Research and Technique*, Vol. 60, p. 360-368.
- Parker, G.A., 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 47, p. 223-243.
- Paschke, K., 1998. "Untersuchungen zum Energiestoffwechsel während der Embryonalentwicklung der Nordsee-Garnele *Crangon crangon* (Linnaeus 1758) (Decapoda: Carida)." Dissertation an der Universität Hamburg, p. 93.
- Patin, S., 1999. Environmental impact of the offshore oil and gas industry. EcoMonitor Publishing, East Northport, NY, ISBN 0-9671836-0-X
- Pavey, C.R. and Fielder, D.R., 1996. The influence of size differential on agonistic behavior in the fresh-water crayfish *Cherax cuspidatus* (Decapoda, Parastacidae). *Journal of Zoology*, Vol. 238, p. 445-457.
- Payne, J.F., Kiceniuk, J. and Mirsa, R., 1983. Sublethal effects of petroleum hydrocarbons on adult American lobsters (*Homarus americanus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science Research*, Vol. 40, p. 705-717.
- Pearson, W. H. and Olla, B. L., 1977. Chemoreception in the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. *Biological Bulletin*, No. 153, p. 346-354.
- Pearson, W. H. and Olla, B. L., 1980. Threshold for detection of Naphtalene and other behavioral responses by the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Estuaries*, Vol. 3, p. 224-229.
- Pearson, W.H., Sugarman, P.C., Woodruff, D.L. and Olla, B.L., 1979. Thresholds for detection and feeding behavior in the dungeness crab, *Cancer magister* (Dana). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, No. 39, p. 65-78.
- Peterson, C.H., Rice, S.D., Short, J.W., Esler, D., Bodkin, J.L., Balachey, B.E. and Irons, D.B., 2003. Long-term ecosystem response to the Exxon Valdez oil spill. *Science*, Vol. 302, p. 2082 – 2086.
- Peeke, H.V.S., Blank, G.S., Figler, M.H. and Chang, E.S., 2000. Effects of exogenous Serotonin on a motor behavior and shelter competition in juvenile lobsters (*Homarus Americanus*). *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 186, p. 575-582.
- Price, R.B. and Ache, B.W., 1977. Peripheral modification of chemosensory information in the spiny lobster. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Vol. 57A, p. 249-253.

- Price, R.K.J. and Uglow, R.F., 1980. Cardiac and ventilatory responses of *Crangon crangon* to cadmium, copper and zinc. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, Vol. 33, p. 59-67.
- Rebach, S., French, D.P., von Staden, F.C., Wilber, M.B. and Byrd, V.E., 1990. Antennular sensitivity of the rock crab *Cancer irrotatus* to food substances. *Journal of Crustacean Biology*, Vol. 10, No. 2, p. 213-217.
- Reeder, P.B. and Ache, B.W., 1980. Chemotaxis in the Florida spiny lobster, *Panulirus argus*. *Animal Behavior*, Vol. 28, p. 831-839.
- Reid, D.G., Abello, P., Warman, C.G. and Naylor, E., 1994. Size-related mating success in the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). *Journal of Zoology*, Vol. 232, No. 3, p. 397-407.
- Richards, A.R. and Cobb, S.J., 1986. Competition for shelter between lobsters (*Homarus americanus*) and Jonah Crabs (*Cancer borealis*): Effects of relative size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 43, p. 2250-2255.
- Ristvey, A. and Rebach, S., 1999. Enhancement of the response of rock crabs, *Cancer irrotatus* to prey odors following feeding experience. *Biological Bulletin*, Vol. 197, No. 3, p. 361-367.
- Ritchie, W. and O'Sullivan, M., 1994. The environmental impact of the wreck of the Braer – Report of the Ecological Steering Group on the oil spill in Shetland. The Scottish Office.
- Rittschoff, D., 1992. Chemosensation in the daily life of crabs. *American Zoologist*, No. 32, p. 363-369.
- Rutishauser, R., Wilkinson, E.J., Hower, A.E., Delago, A., Cromarty, S.I., Huber, R., Beltz, B.S. and Kravitz, E.A., 1999. Agonistic behavior in lobsters: persistence of fight-induced changes in status and modulation by serotonin. *Society of Neuroscience Abstracts*, Vol. 25, p. 67.
- Sastry, A.N. and Ehinger, R.E., 1980. Dominance hierarchies among communally held juvenile lobsters, *Homarus americanus*. *Marine Behavior and Physiology*, Vol. 7, No. 1, p. 85-93.
- Schmidt, M., 1996. Zentralnervöse Differenzierung chemosensorischer Systeme von dekapoden Krebsen: Argumente für einen spezifischen Geruchssinn. Habilitationsschrift zur Erlangung der Venia legendi für das Fach Zoologie an der Technischen Universität Berlin, Fachbereich Umwelt und Gesellschaft (FB 07)
- Schmitt, B.C. and Ache, B.W., 1979. Olfaction: responses of a decapod crustacean are enhanced by flicking. *Science*, Vol. 205, p. 204-206.
- Schneider, H., Trimmer, B., Rapus, J., Eckert, M., Valentine, D.E. and Kravitz, E.A., 1993. Mapping of octopamine-immunoreactive neurons in the central nervous system of the lobster. *The Journal of Comparative Neurobiology*, Vol. 329, p. 129-142.

Schneider, R.A.Z., Huber, R. and Moore, P.A., 2001. Individual and status recognition in the crayfish, *Orconectes rusticus*: the effects of urine release on fight dynamics. *Behavior*, Vol. 138, No. 2, p. 137-153.

Scrivener, J.C.E., 1971. Agonistic behavior of the American lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards). Fisheries Research Board of Canada, Technical Report No. 235, p. 128.

Sharp, J.M. and Appan, S.G., 1982. The cumulative ecological effects of normal offshore petroleum operations contrasted with those resulting from continental shelf oil spills. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Series B*, Vol. 297, p. 309-322.

Shelton R.G.J. and Laverack, M.S., 1970. Receptor hair structure and function in the lobster, *Homarus gammarus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 4, p. 201-210.

Smith, J.M., 1979. Game theory and the evolution of behavior. *Proceedings of the Royal Society London B Biological Science*, Vol. 205, No. 1161, p. 475-488.

Sneddon, L.U., Huntingford, F.A. and Taylor, A.C., 1997A. The influence of resource value on the agonistic behavior of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.) *Marine and Freshwater Behavior and Physiology*, Vol. 30, p. 225-237.

Sneddon, L.U., Huntingford, F.A. and Taylor, A.C., 1997B. Weapon size versus Body size as a predictor of winning fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behavior, Ecology and Sociobiology*, Vol. 41, p. 237-242.

Sneddon, L.U., Taylor, A.C., Huntingford, F.A. and Watson, D.G., 2000. Agonistic behavior and biogenic amines in shore crabs *Carcinus maenas*. *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 203, p. 537-545.

Snow, P.J., 1973. The antennular activities of the hermit crab, *Pagurus alaskensis* (Benedict). *Journal of Experimental Biology*, Vol. 58, No. 3, p. 745-765.

Snyder, M.J., Ameyaw-Akumfi, C. and Chang, E., 1993. Sex recognition and the role of urinary cues in the lobster, *Homarus americanus*. *Marine Behavior and Physiology*, Vol. 24, p. 101-116.

Spanier, E., McKenzie, T.P., Cobb, J.S. and Claney, M., 1998. Behavior of juvenile American lobsters, *Homarus americanus*, under predation risk. *Marine Biology*, Vol. 130, No. 3, p. 397-406.

Steele, C., Skinner, C., Steele C., Alberstadt, P. and Mathewson, C., 1999. Organizations of chemically activated food search behavior in *Procambarus clarkii* girard and *Orconectes rusticus* Girard crayfishes. *Biological Bulletin*, Vol. 196, No. 3 p. 295-302.

Stein, L., Jacobson, S. and Atema, J., 1975. Behavior of lobsters (*Homarus americanus*) in a semi-natural environment at ambient temperatures and under thermal Stress. Technical Report WHOI-75-48, Woods Hole, Mass, p. 49f.

- Steullet, P., Dudar, O., Flavus, T., Zhou, M. and Derby, C., 2001. Selective ablation of antennular sensilla on the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* suggests that dual antennular chemosensory pathways mediate odorant activation of searching and localization of food. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 204, p. 4259-4269.
- Struck, H., Felzmann, H. and Höpner, Th., 1993. Oil polluted Saudi Arabian beaches: One year after the catastrophe. *Erdöl und Kohle – Erdgas – Petrochemie*, Vol. 46, p. 163–166.
- Takahashi F.T. and Kittredge, J.S., 1973. Sublethal effects of the water soluble component of oil: Chemical communication in the marine environment. Louisiana State University, Sea Grant, LSU-56-73-01
- Tamm, G.R. and Cobb, J.S., 1978. Behavior and the crustacean molt cycle: Changes in aggression of *Homarus americanus*. *Science*, Vol. 200 (4337), p. 79-81.
- Temara, A., Guec, I. and Holdway, D.A., 1999. Oil-induced disruption of foraging behavior of the asteroid keystone predator, *Coscinasterias muricata* (Echinodermata). *Marine Biology*, Vol. 133, p. 501-507.
- Tierney A. J. and Mangiamele, M.A., 2001. Effects of serotonin and serotonin analogs on posture and agonistic behavior in crayfish. *Journal of Comparative Physiology A*, Vol. 187, No. 10, p. 757-767.
- Tomba, A.M., Keller, T.A. and Moore, P.A., 2001. Foraging in complex odor landscapes: chemical orientation strategies during stimulation by conflicting chemical cues. *Journal of the North American Benthological Society*, Vol. 20 No. 2, p. 211-222.
- United Nations Environment Program, 1999. Global Environment Outlook 2000, Division of Environmental Information, Assessment and Early Warning (DEIA&EW), <http://www.grida.no/geo2000/>
- Van der Meeren, G.I. and Uglem, I., 1995. Lobster stock enhancement in Norway, with emphasis on a large-scale release project at Kvitsoey. *Proceedings of the Seminar at Kvitsoey 1995: The European lobster *Homarus gammarus* (L.)*. *Fisken og Havet*, No. 13, p. 83-90.
- Vandermeulen, J.H., 1982. Some conclusions regarding long-term biological effects of some major oil spills. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Series B*, Vol. 297, p. 335-351.
- Voss, D. and Voigt, R., 1997. Can the female lobster predict the dominant male? *Biological Bulletin*, Vol. 193, p. 216-217.
- Vye, C., Cobb, J.S., Bradley, T., Gabbay, J., Genizi, A. and Karplus, I., 1997. Predicting the winning or losing of symmetrical contests in the American lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 217, p. 19-29.
- Wang, R.T. and Nichol, J.A.C., 1977. Effects of fuel oil on sea catfish: Feeding activity and cardiac responses. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, Vol. 18, No. 2, p. 170-179.

Weiger, W.A. and Ma, P.M., 1993. Serotonin-containing neurons in lobsters: characterization of inhibitory postsynaptic potentials. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 69, No. 6, p. 2003-2014.

Weissburg, M.J. and Zimmer-Faust, R.K., 1994. Odor plumes and how blue crabs use them in finding prey. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 197, p. 349-375.

Wells, P.G. and Sprague, J.B., 1976. Effects of crude oil on American lobster (*Homarus americanus*) larvae in the laboratory. *Journal of the Fishing Research Board of Canada*, Vol. 33, p. 1604-1614.

Whale, R.A. and Stenbeck, R.S., 1992. Habitat restrictions in early benthic life: Experiments on habitat selection and in situ predation with the American lobster. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Vol. 157, p. 91-114.

Whittle, K.J., Hardy, R., Mackie P.R. and McGill, A.S., 1982. "A quantitative assessment of the sources and fate of petroleum compounds in the marine environment." in Clark, R.B. (ed): *The long-term effects of oil pollution on marine populations, communities and ecosystems. Proceedings of a Royal Society discussion meeting held on 28 and 29 October, 1981.* University Press, Cambridge.

Wu, R.S.S., Lam, P.K.S. and Zhou, B.S., 1997. A phototaxis inhibition assay using barnacle larvae. *Environmental Toxicology and Water Quality*, Vol. 12, No. 3, p. 231-236.

Yeh, S.-R., Fricke, R.A. and Edwards, D. H., 1996. The effect of social experience on serotonergic modulation of the escape circuit of crayfish. *Science*, Vol. 271, p. 366-369.

Yeh, S.-R., Musolf, B.E. and Edwards, D.H., 1997. Neuronal adaptations to changes in the social dominance status of crayfish. *The Journal of Neuroscience*, Vol. 17, No. 2, p. 697-708.

Zar, J.H., 1996. *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, N.J., Prentice Hall, ISBN 0-13-084542-6

Zimmer-Faust, R.K., 1991. Chemical signal-to-noise detection by spiny lobsters. *Biological Bulletin*, Vol. 181, p. 419-426.

Zimmer-Faust, R.K., 1989. The relationship between chemoreception and foraging behavior in crustaceans. *Limnology and Oceanography*, Vol. 37, No. 7, p. 1367-1374.

Zimmer-Faust, R.K., Finelli, C.M., Pentcheff, N.D. and Wethey, D.S., 1995. Odor plumes and animal navigation in turbulent water flow: a field study. *Biological Bulletin*, Vol. 188, p. 111-116.

Zulandt Schneider and Moore, P.A., 2000. Urine as a source of conspecific disturbance signals in the crayfish *Procambarus clarkii*. *The Journal of Experimental Biology*, Vol. 203, p. 765-771.

Zulandt Schneider, R., Huber, R. and Moore, P.A., 2000. Individual and status recognition in the crayfish, *Orconectes rusticus*: the effects of urine release on fight dynamics. *Behavior*, Vol. 138, p. 137-153.

ANHANG

Bestimmung des Gesamt-Kohlenwasserstoffgehaltes - Gesamtfluoreszenzspektren mit Ultraviolett-Fluoreszenz-Spektroskopie (UVF)

Von allen Wasserproben aus den Belastungsbecken, den Stammlösungen der wasserlöslichen Erdölfraktion (WSF) und vom Ekofisk-Standard wurden wie unter Material und Methoden S. X beschrieben mittels Ultraviolett-Fluoreszenz-Spektroskopie Gesamtfluoreszenzspektren erstellt. Diese so genannten Synchronscans zeigten in Bezug auf ihre Maxima und Minima einen ähnlichen Verlauf (exemplarische Beispiele in Abb. A1, A2 u. A3). Die Gesamtkonzentration an EKW's in den Proben konnte daher auf den Ölstandard bezogen werden.

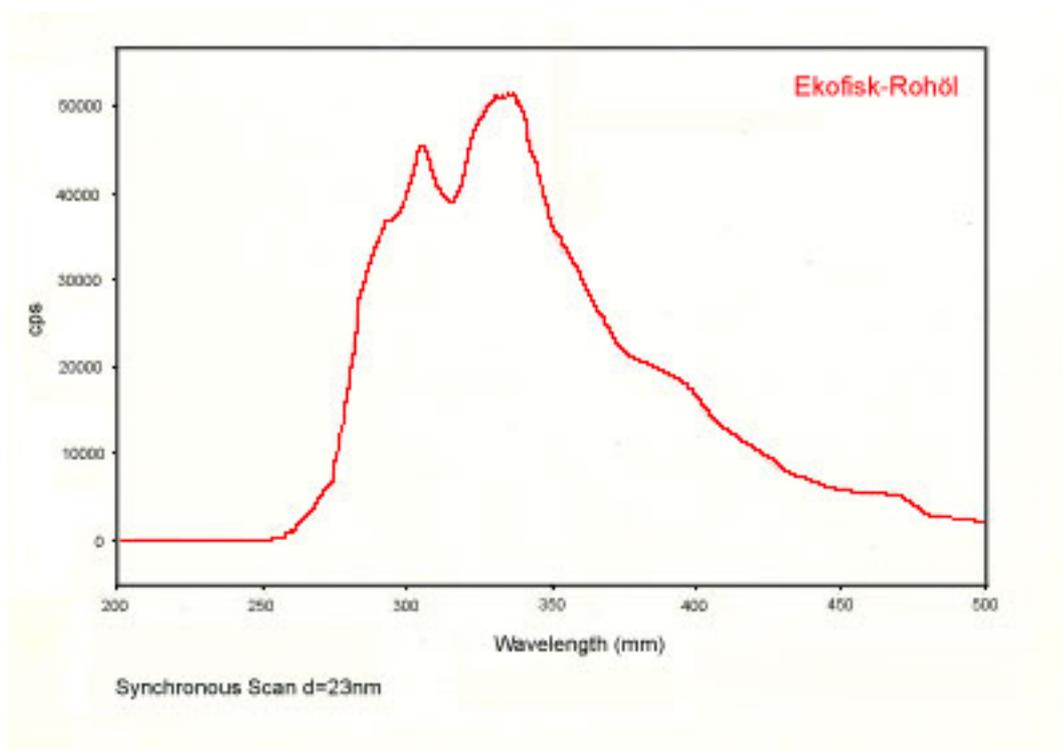


Abb. A1: Fluoreszenzspektrum einer Standard-Lösung von $1,98 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ Ekofisk-Rohöl in Hexan. Synchronscan zwischen 200 und 500 nm, mit einem Anregungs-Emissions-Abstand von 23 nm. Aufgetragen ist die Wellenlänge gegen relative Fluoreszenzeinheiten (cps)

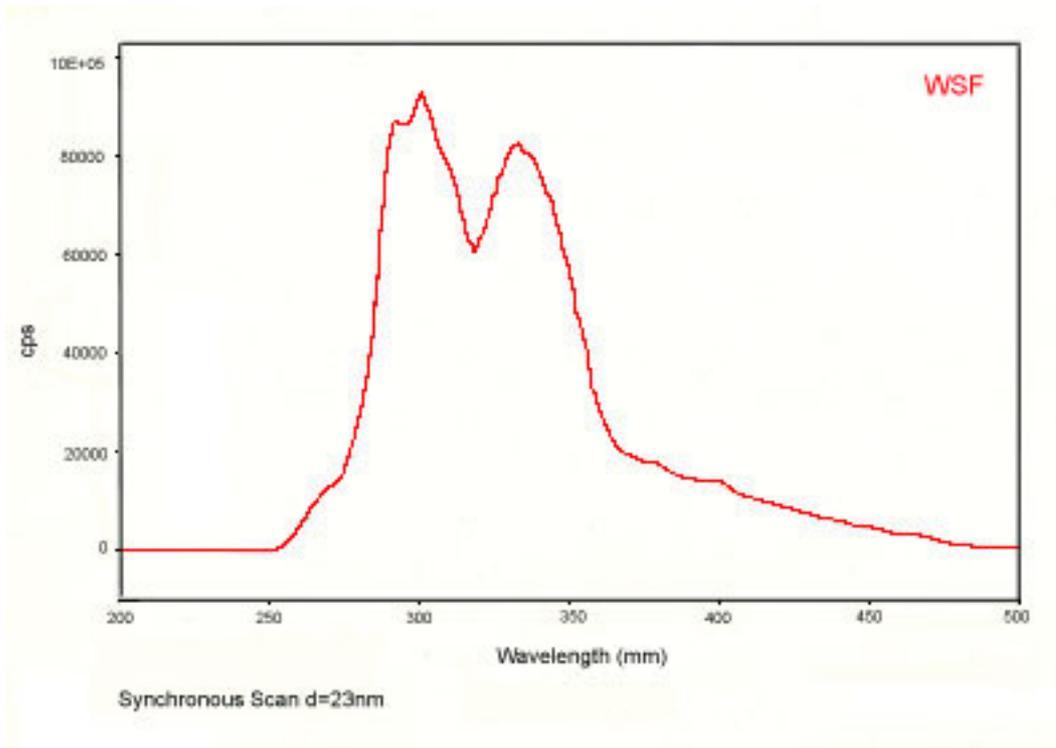


Abb. A2: Fluoreszenzspektrum einer Stammlösung der wasserlöslichen Fraktion (WSF) von Ekofisk-Rohöl in Seewasser, aus der Versuchsreihe zum Nahrungsappetenzverhalten im Februar '96. Synchroskan zwischen 200 u. 500 nm, mit einem Anregungs-Emissions-Abstand von 23 nm. Aufgetragen ist die Wellenlänge gegen relative Fluoreszenzeinheiten (cps)

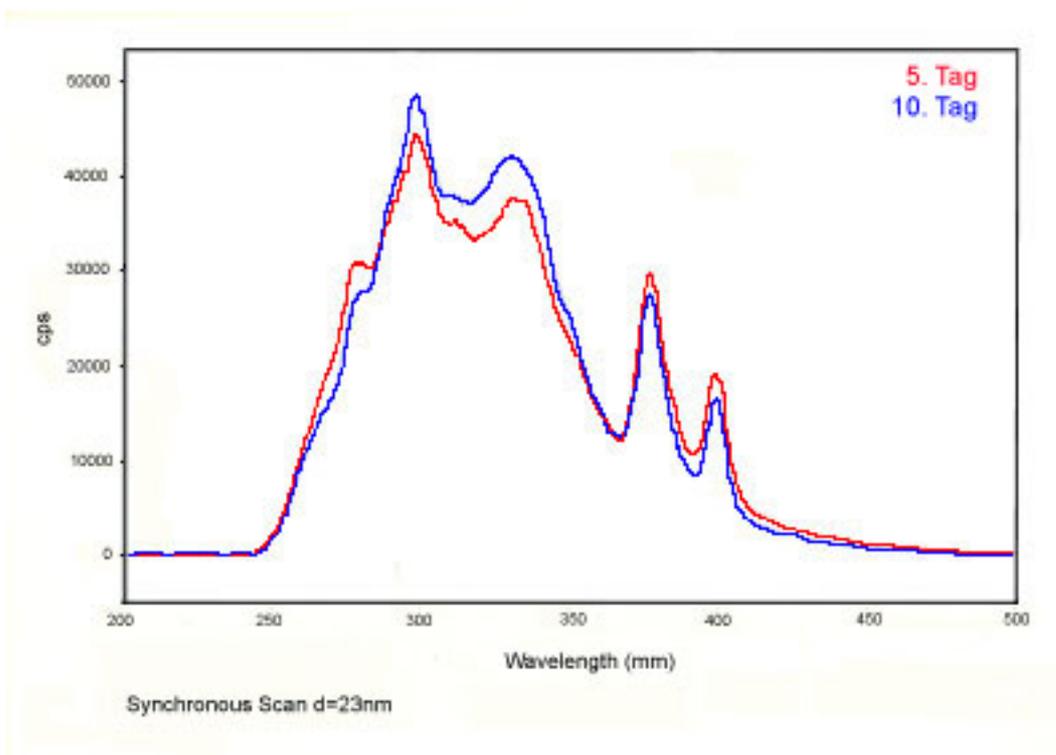


Abb. A3: Fluoreszenzspektren zweier Wasserproben (5. u. 10. Tag der Erdölbelastung) aus einem Versuchsbecken der Versuchsreihe zum Nahrungsappetenzverhalten im Feb. '96. Synchroskan zwischen 200 und 500 nm, mit einem Anregungs-Emissions-Abstand von 23 nm. Aufgetragen ist die Wellenlänge gegen relative Fluoreszenzeinheiten (cps)

Identifikation der WSF-Komponenten im GC/MS Fullscan

Die chemische Analyse der Einzelkomponenten erfolgte mit GC/MS. Zur Identifikation der wichtigsten Einzelkomponenten in der WSF wurden GC/MS-Läufe im Full Scan Modus (Detektion aller Ionenspuren) vorgenommen (Abb. A4).

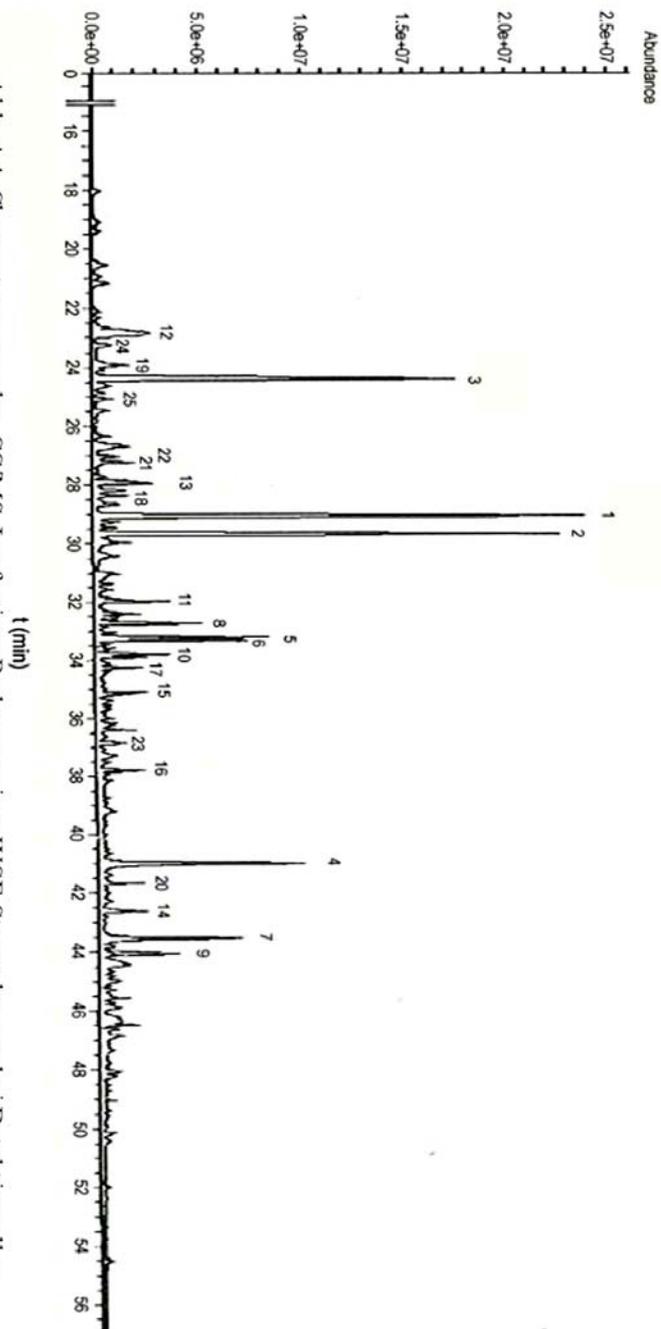
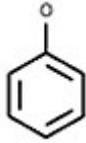
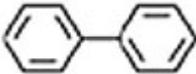
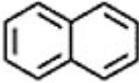
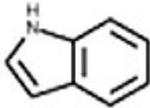
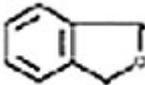
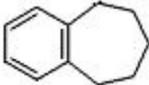


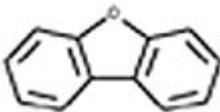
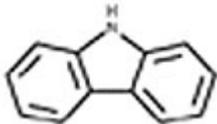
Abb. A4: Chromatogramm des GC/MS-Laufs einer Probe aus einer WSF-Stammlösung bei Detektion aller Ionenspuren. Die 25 höchsten Peaks sind der Größe nach mit den Rängen 1 - 25 versehen. Identifikation der Einzelsubstanzen s. Tabelle A1

Die 75 größten Peaks wurden anschließend anhand ihrer Retentionszeit und ihres Massenspektrums mit Hilfe einer Molekül-Datenbank identifiziert (Tabelle A1).

Substanz	Relative Konzentration in der WSF (Rang)
 Benzole	
Benzol, 1,2,3,5-tetramethyl	
Benzol, pentamethyl	
Benzol, 2-ethyl-1,3-dimethyl	
Benzol, (1-ethyl-2-propenyl)	
Benzol, 1-methyl-4-(1-methylethyl)-	
Benzol, 2-methyl-1-butenyl	25
Benzol, 1-methoxy-4-propyl-	
Benzol, 1,1´methylenbis-	
Benzol, 1-(1,1dimethyl-ethyl)-3,5-dimethyl	
Benzol-, 1-methyl-3-[(4-methylphenyl)methyl]-	
Butan-2-on, 3-methyl-4-phenyl	
Ethanon, 1-(2,5-dimehtylphenyl)-	
 Phenole	
Phenol, 4-methyl	
Phenol, 3-methyl	
Phenol, 2,5 dimethyl	
Phenol, 3,5 dimethyl	18
Phenol, 2,4,6-trimethyl	17
Phenol, 3, 4, 5- trimethyl	
Phenol, 2-ethyl	

Substanz	Relative Konzentration in der WSF (Rang)
Phenol, 3-ethyl	19
Phenol, 3, 5-diethyl	
Phenol, 2-propyl	
Phenol, 2-ethyl- 5-methyl-	21
Phenol, 2-ethyl- 6-methyl-	13
Phenol, 3-ethyl- 5-methyl-	22
Phenol, 4-(1-methylethyl)-	
Phenol, 2-(1-methylpropyl)	
Phenol, 2-methyl-5-(1-methylethyl)-	
Phenol, 2-ethyl-4, 5-dimethyl-	
Phenol, 4-bromo-2,6-dimethyl-	
Dihydroanethol	
	
Biphenyle	
1,1'-Biphenyl	11
1,1'-Biphenyl, 2-methyl	16
1,1'-Biphenyl, 4-methyl	
	
Naphtaline	
Naphtalin	3
Naphtalin, 1, 2, 3, 4-tetrahydro-	24
Naphtalin, 1-methyl-	2
Naphtalin, 2-methyl-	1
Naphtalin, 1, 2, 3, 4-tetrahydro-5-methyl	
Naphtalin, 1, 5-dimethyl-	5
Naphtalin, 1, 6-dimethyl-	6
Naphtalin, 2, 3-dimethyl-	10

Substanz	Relative Konzentration in der WSF (Rang)
Naphtalin, 2, 6-dimethyl-	8
Naphtalin, 1, 4, 6-trimethyl	
Naphtalin, 1, 6, 7-trimethyl	23
Naphtalin, 1-ethyl-	14
Naphtalin, 2-(1-methylethyl)-	
Naphtalin, 1-(2-propenyl)-	
1 (2H)-Naphtaleon, 3, 4-dihydro-	
1 (2H)-Naphtaleon, 3, 4-dihydro- 8-methyl-	
Naphtalin, 1,2-dihydro-4-phenyl-	
	
Indole	
1H-Indol, 2,3-dihydro-1-methyl-	
1H-Indol, 1,1-dimethyl-	
1H-Indol, 2,3-dihydro-4,7-dimethyl-	
1H-Indol-1-on, 2,3-dihydro-	
	
Isobenzofurane	
Isobenzofuran, 1,3-dihydro-1,1-dimethyl	
	
Benzocycloheptane	
Benzocycloheptan, 6, 7-dihydro	

Substanz	Relative Konzentration in der WSF (Rang)
	
Fluorene	
Fluoren	15
Fluoren, 1-methyl	
Fluoren, 2-methyl	
Fluorenon	20
	
Dibenzofurane	
Dibenzofuran 4	4
Dibenzofuran, 1,2-dimethyl	
Dibenzthiophen	
	
Carbazole	
Carbazol, 4-methyl	
Carbazol, 1,5-dimethyl	
Carbazol, 1,6-dimethyl	
Carbazol, 2,4-dimethyl	
Carbazol, 2,5-dimethyl	
Carbazol, 3,6-dimethyl	9
Carbazol, 2,4,7-trimethyl	7
Carbazol, 3-amino-9-ethyl	

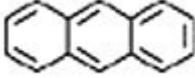
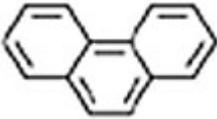
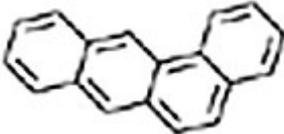
Substanz	Relative Konzentration in der WSF (Rang)
 <p>Anthracene</p> <p>Anthracen, 2-methyl</p> <p>Anthracen, 9-methyl</p> <p>Anthracenon, 9(10H)-</p>	
 <p>Phenantrene</p> <p>Phenantren</p> <p>Phenantren, 3-methyl</p> <p>Phenantren, 4-methyl</p>	12
 <p>Benz(a)anthracen</p> <p>Aliphate</p>	
C 12	
C 13	
C 14	
C 16	
C 26	
C 28	

Tabelle A1: GC/MS Analyse einer WSF-Stammlösung bei Detektion aller Ionenspuren. Die gefundenen Peaks wurden anhand ihrer Retentionszeit und ihrer Massenspektren mit einer Molekül-Datenbank verglichen und identifiziert. Die 25 häufigsten Substanzen im Chromatogramm wurden entsprechend ihrer Peakhöhe mit Rängen versehen.

Quantifizierung von 43 Einzelkomponenten

In Proben der WSF-Stammlösung und in Wasserproben aus den drei Versuchsreihen zu Aggression, Nahrungsappetenz und Neurohormonanalyse wurden insgesamt 43 Einzelkomponenten quantitativ bestimmt. Es wurden Erdölkomponenten ausgewählt, die auch vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie in Analysen zur organischen Schadstoffbelastung der Nordsee routinemäßig erfasst werden.

Substanz	µg/l WSF	Substanz	µg/l WSF
Aliphaten		Aromaten	
C 12	1.38 ± 0.54	Naphtalin	127.72 ± 5.54
C 13	0.41 ± 0.11	2-Methylnapht.	76.06 ± 11.62
C 14	0.39 ± 0.06	1-Methylnapht.	70.12 ± 12.24
C 15	0.31 ± 0.04	2,6 Dimethylnapht.	7.59 ± 0.99
C 16	0.39 ± 0.09	Acenaphylen	0.03 ± 0.02
C 17	0.26 ± 0.05	Acenaphten	0.32 ± 0.03
Pristan	0.07 ± 0.06	Fluoren	2.13 ± 0.21
C 18	0.26 ± 0.02	Dibenzothiophen	0.30 ± 0.04
Phytan	0.10 ± 0.04	Phenantren	2.22 ± 0.21
C 19	0.24 ± 0.01	1-Methylphen.	0.44 ± 0.04
C 20	0.25 ± 0.02	Anthracen	0.06 ± 0.02
C 21	0.25 ± 0.02	Fluoren	0.40 ± 0.19
C 22	0.23 ± 0.04	Pyren	0.06 ± 0.01
C 23	0.23 ± 0.01	Benz-a-Anthracen	0.03 ± 0.02
C 24	0.21 ± 0.01	Chrysen/Triphylen	0.09 ± 0.02
C 25	0.18 ± 0.04	Benz-b-fluoranthen	0.12 ± 0.06
C 26	0.38 ± 0.03	Benz-e-Pyren	0.07 ± 0.05
C 27	0.30 ± 0.02	Benz-a-Pyren	0.07 ± 0.03
C 28	0.33 ± 0.03	Perylen	0.11 ± 0.06
C 29	0.29 ± 0.07	1,2,3-Indenopyren	0.08 ± 0.07
C 30	0.20 ± 0.02	Dibenz-a,c-anthrac.	0.18 ± 0.10
		Benz-g,h,i-perylen	0.01 ± 0.01
		Coronen	0.18 ± 0.08

Tabelle A2: Quantifizierung von 43 Einzelkomponenten der WSF-Stammlösung mit GC/MS: (n=3, je eine WSF-Stammlösung aus der Versuchsreihe zur Nahrungsappetenz, Aggression und Neurohormonanalyse)

In den Versuchsreihen erfolgte die Quantifizierung der Einzelkomponenten an Wasserproben vom 5. Versuchstag. In Tab. A3 ist exemplarisch eine Probenserie aus der Versuchsreihe zur Neurohormonanalyse dargestellt

Aliph.	ng/l Belast..	ng/l Kont	Arom.	ng/l Belast.	ng/l Kont
C 12	114.33 ± 31.34	6.50 ± 0.50	Naphtalin	421.33 ± 58.01	18.00 ± 6.00
C 13	15.83 ± 2.46	6.50 ± 0.50	2-M-Napht.	164.83 ± 24.31	6.50 ± 0.50
C 14	44.83 ± 4.61	10.00 ± 2.00	1-M-Napht.	90.17 ± 15.11	2.50 ± 0.50
C 15	18.83 ± 2.51	12.00 ± 2.00	2,6-DM-Napht.	26.67 ± 3.50	3.50 ± 0.50
C 16	42.67 ± 4.24	21.00 ± 3.00	Acenaphylen	n.d.	n.d.
C 17	23.67 ± 2.32	17.50 ± 2.50	Acenaphten	1.50 ± 0.34	n.d.
Pri	12.00 ± 1.29	10.00 ± 3.00	Fluoren	9.50 ± 1.23	2.00 ± 0.00
C 18	25.67 ± 2.67	20.00 ± 5.00	DBT	2.33 ± 0.33	1.00 ± 0.00
Phy	14.33 ± 1.52	12.50 ± 4.50	Phenantren	17.17 ± 1.99	8.00 ± 1.00
C 19	29.00 ± 4.64	23.50 ± 9.50	1-Methylphen.	4.83 ± 0.91	2.50 ± 0.50
C 20	33.50 ± 5.81	27.50 ± 10.50	Anthracen	0.25 ± 0.25	n.d.
C 21	58.50 ± 15.09	46.00 ± 30.00	Fluoren	2.33 ± 0.42	2.00 ± 0.00
C 22	82.67 ± 20.10	60.50 ± 38.50	Pyren	9.17 ± 2.20	7.00 ± 1.00
C 23	89.00 ± 20.77	61.50 ± 36.50	Benz-a-Anthr.	n.d.	n.d.
C 24	141.33 ± 23.32	61.00 ± 24.00	Chry/Tri.	2.33 ± 0.42	2.00 ± 0.00
C 25	52.83 ± 8.43	35.00 ± 5.00	Benz-b-flour.	1.00 ± 0.26	0.50 ± 0.50
C 26	51.50 ± 9.12	36.50 ± 1.50	Benz-e-Pyren	1.67 ± 0.33	1.00 ± 0.00
C 27	55.33 ± 10.58	34.50 ± 2.50	Benz-a-Pyren	0.67 ± 0.21	n.d.
C 28	68.50 ± 15.12	28.50 ± 0.50	Perylen	n.d.	n.d.
C 29	65.50 ± 13.64	36.00 ± 9.00	1,2,3-I-pyr.	1.83 ± 0.31	1.50 ± 0.50
C 30	35.67 ± 9.25	21.50 ± 5.50	DB-a,c-anthr.	n.d.	n.d.
			B-g,h,i-per.	6.67 ± 1.48	5.00 ± 0.00
			Coronen	7.50 ± 1.41	5.50 ± 6.00

Tabelle A3: GC/MS-Quantifizierung von 43 Einzelkomponenten in den Wasserproben aus den Belastungsbecken (n=8) und zwei Kontrollbecken am 5. Versuchstag der Versuchsreihe zur Neurohormonanalyse im Oktober 1998

DANKSAGUNG

Prof. Dr. Friedrich Buchholz danke ich besonders herzlich dafür, dass er mich bei meiner Arbeit immer mit Rat und Tat unterstützte. Während meiner Zeit auf Helgoland verhalf er mir stets zu optimalen Arbeitsbedingungen und hatte für alle fachlichen und allgemeinen Fragen immer ein offenes Ohr. In der Endphase der Arbeit räumte er mir die Freiheit ein, die nötig war um meine Dissertation mit meinen beruflichen Verpflichtungen in Einklang zu bringen.

Dr. Manfred Schmidt danke ich für die vielen konstruktiven Vorschläge und fruchtbaren Fachgespräche und für sein Engagement im Rahmen des Koreferates

Prof. Ed Kravitz und Prof. Jelle Atema gaben mir den Impuls zu dieser Arbeit und wertvolle Ratschläge und Anregungen für die Verhaltensexperimente. Sie und die Mitglieder ihrer Arbeitsgruppen boten mir ein Forum für fruchtbare und anregende Diskussionen. Ed Kravitz ermöglichte mir darüber hinaus in seinen Laboren die Analyse der biogenen Amine. Während meiner Zeit in seinem Bostoner Labor war er mir ein echter Mentor.

Ich bedanke mich herzlich bei allen Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland und den zahlreichen Diplomanden- und DoktorandenkollegInnen für die freundliche und kollegiale Arbeitsatmosphäre und die vielfältige Unterstützung, ohne diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Dr. Gerhard Dahlmann und Dr. Norbert Theobald vom BSH in Hamburg ermöglichten mir in ihren Laboren umfangreichen Arbeiten zur Erdölkohlenwasserstoffanalytik und unterstützten mich zu jeder Zeit mit ihrer Expertise.

Elke Grün, Andrea Rave, Andrea Ludwig und Dr. Olaf Heemken vom BSH halfen mir tatkräftig und kompetent bei der Analyse meiner zahlreichen Wasserproben. Danke für ihre freundlichen und kollegialen Art und die stets gute Stimmung im Labor.

Danksagung

Meine Eltern und meine Schwester Hermioni waren die ganze Zeit über für mich da. Ihre Anteilnahme und ihr Rückhalt gaben mir immer neuen Antrieb.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Freund Reinhard für seine unermüdliche Hilfe, die vielen guten Ideen und dafür, dass er immer da war und mich in jeder erdenklichen Weise unterstützt hat.