

Lemmingzyklen in Grönland – Einblicke in die Auswirkungen des Klimawandels auf ein hocharktisches Ökosystem

Benoît Sittler & Johannes Lang

Zusammenfassung

In einer laufenden Langzeitstudie werden seit 1988 die Lemming-Zyklen in Nordost-Grönland beobachtet. Das Untersuchungsgebiet im Karupelv-Tal auf der Insel Traill (72,30°N - 24°W) ist mit seinen periglazialen Landformen Bestandteil der Hocharktis und geprägt von einer spärlichen und oft lückigen Vegetationsbedeckung der nördlichen Tundra. Das sehr abwechslungsreiche Kleinrelief beeinflusst die Verteilung des Schnees und ist mitentscheidend für die Ausprägung der Vegetation. Die wärmsten Monate im Sommer (Juli–August) weisen Durchschnittstemperaturen von etwa 5–6 °C auf, während die Schneesaison im Allgemeinen von Mitte September bis Mitte Juni andauert.

Im Untersuchungsgebiet lebt eine der am einfachsten strukturierten terrestrischen Lebensgemeinschaften. Der Halsbandlemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) ist dort die Hauptbeute für vier Fressfeinde, nämlich Polarfuchs (*Vulpes lagopus*), Hermelin (*Mustela erminea*), Falkenraubmöwe (*Stercorarius longicaudus*) und Schnee-Eule (*Bubo scandiaca*).

Die indirekte Methode der Zählung von Lemming-Winternestern, die nach der Schneeschmelze leicht zu entdecken sind, erwies sich als sehr geeignet, um die jährlichen Veränderungen der Lemmingpopulation zu beurteilen. Es konnte gezeigt werden, dass die Lemminge wie in anderen Teilen ihres Verbreitungsgebiets zyklische Schwankungen aufweisen. Zwischen den Spitzenwerten vergehen dabei vier bis fünf Jahre, während die Zahl der Winternester von einem Winter zum nächsten um einen Faktor von mehr als 100 zunehmen kann.

Parallele Beobachtungen zur Reaktion der Räuber auf diese Schwankungen in der Abundanz der Beute machten die unterschiedlichen Strategien dieser Räuber deutlich. Im Gegensatz zu den Säugetieren (Hermelin und Polarfuchs), die ganzjährig mit den Lemmingen zusammenleben, sind die Vögel (Falkenraubmöwe und Schnee-Eule) nur saisonal auf Lemminge angewiesen. Die engste Bindung besteht für das Hermelin, dessen Abhängigkeit von Lemmingen während der langen arktischen Winter besonders ausgeprägt ist, wenn Füchse unter dem Schnee nur begrenzten Zugang zu Lemmingen haben.

Als Zugvögel brüten Falkenraubmöwen, die jeden Sommer zu ihren arktischen Brutplätzen zurückkehren, nur dann erfolgreich, wenn die Lemmingdichte einen Schwellenwert von einem Lemming pro Hektar überschreitet. Eine erfolgreiche Brut von Schnee-Eulen erfordert sogar Dichten von zwei Lemmingen pro Hektar.

Anhand einer Modellierung dieser Reaktionen konnte gezeigt werden, dass in diesem System die zyklische Dynamik durch eine um ein Jahr verzögerte numerische Reaktion des Hermelins angetrieben und durch stark dichteabhängige Prädationsrate der übrigen Prädatoren stabilisiert wird.

Eine neue Fragestellung stellt das in den letzten beiden Jahrzehnten festgestellte Abflauen der Zyklen dar, das sich in der Höhe und dem Abstand der Kurven ab dem Jahr 2000 zeigt, als die vierjährigen zyklischen Muster verschwanden und abgeschwächte Lemming-Peaks nur noch in den Jahren 2011–2012 und im Jahr 2020 beobachtet werden konnten. Zur Erklärung dieser Veränderung wurde ein Modell entwickelt, das die Auswirkungen von Veränderungen der Schneebedeckung, wie z. B. eine Verkürzung der Schneesaison, auf die Demografie der Lemminge und die Interaktionen mit ihren Fressfeinden berechnet. Dieses lieferte Szenarien, die eine Streckung der Zykluslänge sowie eine Abnahme der Lemming-Maxima voraussagten, was vollständig mit den Beobachtungen der letzten zwei Jahrzehnte übereinstimmt.

Als Ergänzung zu den Routinebeobachtungen über die Wechselbeziehungen der Lemminge mit ihren Fressfeinden konnten Begleituntersuchungen durch den Einsatz neuer Methoden einzigartige Einblicke in deren Raumnutzung und in ihr Verhalten außerhalb der Brutsaison liefern. Dazu gehörten das Zugverhalten der im südlichen Atlantik überwinternden Falkenraubmöwen, die nomadischen Bewegungen der Schnee-Eulen und die Raumnutzung der Polarfüchse während der Polarnacht.

Beiträge zu den gemeinsamen „Interactions“-Projekten, die seit 2011 gemeinsam mit der dänischen Forschungsstation Zackenberg und dem Ecopolaris Team am Standort Hochstetter Forland durchgeführt wurden, die an ähnlichen Projekten in Nordost-Grönland beteiligt sind, konzentrieren sich auf systematische Beobachtungen von Sanderlingen und anderen Brutvögeln. Damit soll beurteilt werden, wie diese Arten in Abhängigkeit vom Lemming-Populationsstatus von Prädation betroffen sind. Diese Zusammenarbeit wurde mittlerweile auf ein arktisweites Netzwerk von Forschungsstationen ausgeweitet, in dem ähnliche Fragen zur Rolle alternativer Beute in solchen Gemeinschaften behandelt werden.

Neben anderen Beobachtungen, die mit den dramatischen Veränderungen in diesen hocharktischen Ökosystemen zusammenhängen, wird beispielhaft auf die Verschiebung der Lebensraumnutzung durch Eisbären im Sommer hingewiesen. Als Folge einer Verkürzung der Meereissaison gehen Eisbären deutlich früher und häufiger an Land, wo sie

Eier der dort brütenden Vögel fressen. Eine Beobachtung, die auch in parallelen Studien auf Spitzbergen gemacht wurde.

Darüber hinaus wurden laufende Kooperationen mit anderen Projektpartnern für spezifische Probenahmen und Beobachtungen aufgebaut, wie z.B. für die Abschätzung der Aerosolbelastung in der Arktis und dendrochronologische Untersuchungen an arktischer Vegetation und an Treibholz. Einige vorläufige Ergebnisse zu diesen Beobachtungen sind in den zitierten Referenzen zu finden.

Stichwörter

Lemmings, Räuber-Beute-Forschung, Arktis, Grönland, Karupelv Valley Projekt

Anschrift der Verfasser:

Dr. Benoit Sittler
Naturschutz & Landschaftsökologie Universität Freiburg
Tennenbacher Straße 4
D-79106 Freiburg

Dipl. Biol. Johannes Lang
Nonnenröther Straße 14a
D-35423 Lich

Groupe de Recherche en Ecologie Arctique
16, rue de Vernot
F-21440 Francheville

Lemming cycles in Greenland – Insights into the Impacts of Climate Change on a High Arctic Ecosystem

Summary

In an ongoing long-term study, lemming cycles are monitored in North East Greenland since 1988. The study area of Karupelv Valley on Traill Island (72.30°N – 24 ° W) belongs to the high arctic and is featured by periglacial landforms supporting northern tundra habitats with a sparse vegetation cover, some larger bare patches supporting no vegetation at all. Microtopographic heterogeneity, that influence the distribution of snow cover, play an important role for the development of the vegetation. The warmest months in summer (July–August) display average temperatures of around 5 to 6 °C, while the snow seasons last generally from mid-September till mid-June.

This study site includes one of the most simply structured terrestrial communities. The collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) is the main prey shared by four major predators, i.e. the arctic fox (*Vulpes lagopus*), the stoat (*Mustela erminea*), the long-tailed skua (*Stercorarius longicaudus*) and the snowy owl (*Bubo scandiaca*).

The indirect method of censusing lemming winter nests that are easy to detect after snow melt proved quite suitable to assess year to year changes of the lemming population. It could be shown that like in other parts of their range, lemmings exhibited cyclic fluctuations with 4 to 5 years elapsing between peaks, while actually the number of winter nests may increase by a factor of more than 100 from one winter to the next.

Parallel observations on the response of the predators to these fluctuations in abundance of prey highlighted the different strategies of these predators. In contrast to the mammalian predators (stoat and arctic fox) that cohabit with the lemming yearlong, avian predators (long-tailed skua and snowy owl) depend on lemming only seasonally. The closest bond exists for the stoat whose dependence on lemmings is especially pronounced during the long arctic winters, when foxes have only limited access to lemmings in their subnivean habitats. As migratory birds long tailed skuas, that return to their arctic breeding sites every summer, breed only successfully when lemming densities exceed a threshold of one lemming per hectare, a successful breeding of snowy owls request even densities of two lemmings per hectare.

Based on a modelling of these responses, it could be shown, that in this system cyclic dynamics are driven by a one year delay in the numerical response of the stoat and that they are stabilized by strongly density dependent predation by the remaining predators.

A major issue is raised by the fading of the cycles shown in the topology of the trajectories from the year 2000 onwards, when the 4-year cyclic patterns disappeared with lower lemming peaks only observed in 2011–2012 and in 2020. A model addressing the impact of changes in snow cover such as a shortening of the snow-season on the demography of lemmings and the interactions with their predators provides scenarios including an increase of the length of the cycles that is concomitant with a decrease of the lemming maxima, being fully in line with observations made during the last two decades.

As a complement to the routine observations on the interactions with predators, some auxiliary studies using mainly new tracking tools could provide some unique insights mainly into their movements and behavior outside the breeding season. These included the migratory movements of long-tailed skuas wintering in the southern Atlantic, nomadic movements of snowy owls and range use of foxes during the polar night.

As a contribution to the joint “Interactions” projects running since 2011 and shared with the Zackenberg and Ecopolaris Teams involved in similar projects in NE Greenland, systematic observations focus on sanderling and other breeding birds in order to assess how such species are affected by predation depending on the lemming population status. This collaboration includes also contributions to some arctic-wide experiments addressing similar questions on the role of alternate prey in such communities.

Among other observations related to the dramatic changes in these high arctic ecosystem one may point to the shift observed in habitat use by Polar bears in summertime. As a result of a shortening of the sea ice season, polar bears get on land quite earlier where they predate on breeding birds, such observations having also been shared by parallel studies on Svalbard.

In addition, ongoing co-operations with other project partners were also established for specific samplings and observations such as for the assessment of the aerosol load in the Arctic and dendrochronological approaches on arctic vegetation and on driftwood. Some preliminary results on these observations are provided in the cited references.

Keywords

lemming, predator-prey-research, Arctic, Greenland, Karupelv Valley Project

Résumé

Les cycles de population de lemmings font l'objet d'un suivi à long terme depuis 1988 dans le Nord-Est du Groenland. Cette étude a pour cadre la Vallée du Karupelv sur l'île de Traill (72,30°N – 24°W) qui fait partie intégrante du domaine périglaciaire et auquel est associée une couverture végétale discontinue et rase typique des toundras du Haut Arctique. La grande variabilité du microrelief y module la distribution de la neige et conditionne le développement de la végétation. Les températures moyennes y oscillent entre 5 et 6 °C pendant le court été arctique (mois de juillet et août) alors que le couvert neigeux variable persiste généralement de la mi-septembre à la mi-juin.

Ce site abrite une des communautés de vertébrés terrestres des plus simplifiées. Comme seul rongeur, le lemming à collier (*Dicrostonyx groenlandicus*) y est la proie principale des quatre prédateurs, à savoir du renard polaire (*Vulpes lagopus*), de l'hermine (*Mustela erminea*), du labbe à longue queue ainsi que de la chouette des neiges (*Bubo scandiaca*).

Pour appréhender la dynamique de la population de lemmings, le recensement des nids d'hiver dégagés après la fonte s'est imposé comme méthode particulièrement fiable. Ces observations qui attestent de fluctuations cycliques à intervalles de 4 à 5 ans rejoignent celles connues d'autres régions de l'aire de répartition de l'espèce, les écarts entre les densités extrêmes pouvant être de l'ordre du centuple au sein d'un cycle.

Les observations des réactions des prédateurs en fonction de l'abondance de cette proie ont mis en évidence des stratégies bien distinctes. Contrairement aux mammifères (hermine et renard polaire) qui cohabitent avec les lemmings tout au long de l'année, les rapaces (chouettes des neiges et labbes à longue queue) ne sont en revanche tributaires de cette proie que de manière saisonnière. La dépendance la plus étroite concerne l'hermine qui pourchasse les lemmings dans leurs galeries sous la neige pendant la nuit polaire alors qu'en cette saison, le manteau neigeux leur assure une certaine protection contre la prédation par le renard. Pour les labbes comme oiseaux migrateurs qui retournent chaque été dans l'Arctique pour y nicher, une densité de 1 lemming/ha est requise pour s'y reproduire avec succès. Quant aux chouettes des neiges comme espèce nomade, leur nidification en un site donné est strictement limitée aux années de pic avec des densités de lemmings supérieures à 2 lemming/ha.

Une modélisation de ces réactions a montré que la dynamique de la population de lemmings est modulée par une réaction différée des hermines alors que la pression de prédation densité-dépendante des autres prédateurs contribue à la stabiliser.

Au cours des deux dernières décennies on a assisté à un dérèglement apparent de ces cycles, aussi bien de leur périodicité que de leur amplitude, avec juste deux pics relevés pour 2011–2012 et en 2020. Pour appréhender ces changements, on a procédé à une modélisation des impacts de modifications de l'enneigement sur la démographie des lemmings et les interactions avec les prédateurs. Les scénarios ainsi générés pointent vers

un allongement des cycles et une réduction des pics, confortant à cet effet les observations empiriques des 2 dernières décennies.

En complément à ces suivis standards des interactions entre les lemmings et leurs prédateurs, diverses études annexes ont livré de nouveaux éclairages sur l'écologie de ces espèces, que ce soit sur leurs comportements territoriaux pendant leur nidification dans le site ou en période hivernale par le biais du déploiement de balises. Tel est notamment le cas des suivis satellitaires des labbes en migration post nuptiale vers leurs quartiers d'hiver dans l'Atlantique Sud, de la pose de balises Argos pour appréhender les déplacements nomadiques des chouettes des neiges ou encore du tracking des renards pendant la nuit polaire.

Associé au réseau de projets « Interactions » œuvrant dans le Nord-Est du Groenland depuis 2011, le partage des mêmes protocoles d'étude avec la station danoise de Zackenberg et de l'équipe d'Ecopolaris du GREA dans le site de Hochstetter Forland permet de mieux appréhender les interactions qui régissent ces communautés animales du Haut Arctique. Les populations d'oiseaux nicheurs, notamment des sanderlings sont ainsi examinées sous l'angle des impacts de la prédation indirecte en fonction des densités de lemmings. Grâce à de nouveaux partenariats avec d'autres stations, cette approche incluant aussi des expérimentations est désormais partagée à l'échelle circompolaire.

Diverses autres observations bénéficiant de suivis à long terme livrent également des éclairages inédits sur les changements dramatiques affectant le Haut arctique. Comme exemple on peut citer les changements de comportement des ours polaires privés de banquise dès le début de l'été et qui se rabattent sur les colonies d'oiseaux nicheurs, de tels constats étant aussi partagés par des études menées au Spitzberg.

La logistique des missions annuelles est aussi mise à profit pour la collecte de données et d'échantillons dans le cadre de partenariats avec d'autres disciplines. Tel est le cas du monitoring d'aérosols en coopération avec les services météorologiques allemands. De même des suivis dendrochronologiques portant sur la végétation (saules nains etc.) et le bois flotté figurent également parmi les autres contributions scientifiques du projet.

Mots clés

Lemming, relations prédateurs-proies, Arctique, Groenland, Karupelv-Valley-Project

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	483
1.1	Die kältegeprägten Ökosysteme	483
1.1.1	Die nördliche Tundra Grönlands: Lebensraum einer der einfachsten terrestrischen Lebensgemeinschaften	484
1.2	Die zyklischen Schwankungen der Lemmingpopulation im Fokus eines ökologischen Langzeitprojektes	487
1.3	Das Untersuchungsgebiet im Karupelv-Tal	487
2	Untersuchungsmethoden	489
2.1	Standarduntersuchungen der Lemming-Population und der Fressfeinde	489
2.1.1	Das Winternest-Monitoring	489
2.1.2	Monitoring der Fressfeinde	490
2.1.3	Monitoring der Brutvögel	490
2.2	Begleitende Sonderuntersuchungen	491
2.2.1	Begleituntersuchungen über Lemminge	492
2.2.2	Das „Interactions“-Programm	492
2.2.3	Außerplanmäßige Studien	495
3	Ergebnisse im Überblick	499
3.1	Schwankungen der Lemmingpopulation in Nord-Ost-Grönland: zyklische Muster im Abflauen	499
3.2	Interaktionen mit den Fressfeinden als Schlüssel für das Zustandekommen zyklischer Schwankungen	500
3.3	Klimabedingte Änderungen der Schneeverhältnisse als mögliche Ursache für das Abflauen der Zyklen?	502
3.4	Neue Einblicke in die Winterökologie der Fressfeinde	503
3.4.1	Das Zugverhalten der Falkenraubmöwen	504
3.4.2	Das nomadische Verhalten der Schnee-Eulen	504
3.4.3	Zur Winterökologie der Polarfüchse	505
3.5	Einblicke in das „Interactions“-Programm	506
3.6	Lebensgemeinschaften der Küstengewässer: die unübersehbaren Folgen des Rückgangs des Meereises, aufgezeigt am Beispiel der Eisbären	507
3.7	Das Treibholz als Indikator des vergangenen Wandels in der Arktis, mit neuen Einblicken in die nacheiszeitlichen Landhebungen	509
4	Abschließende Diskussion und Ausblick	510
5	Danksagung	511
6	Literatur	512

1 Einleitung

Kaum ein Ort auf der Erde ist vom Klimawandel so betroffen wie die Arktis. Dies belegen sowohl Temperaturmessungen der letzten Jahrzehnte als auch Daten zum Rückgang der Eisbedeckung an Land wie auch des Meereises (ANDERSEN et al. 2020). Diese Beschleunigung des Wandels in den hohen Breitengraden wird als „arktische Verstärkung“ beschrieben und beruht auf einer Eis-Albedo-Rückkopplung (SERREZE & BARRY 2011). In einigen Regionen, wie auf Spitzbergen, beträgt diese Erwärmung sogar schon um die 4 °C für das letzte halbe Jahrhundert (HANNSEN-BAUER et al. 2019).

Dass diese Änderungen der Umweltbedingungen auch die Lebensgemeinschaften in Mitleidenschaft ziehen, leuchtet ein und wird oft am Beispiel der Eisbären medienwirksam in Szene gesetzt. Aber anders als automatische Temperaturmessungen oder Daten, die über Fernerkundungen erhoben werden, lassen sich die Folgen solcher Änderungen auf Lebensgemeinschaften nur durch ein arbeitsintensives Monitoring erst richtig dokumentieren. Da Feldforschungen in der Arktis mit großem logistischem und finanziellem Aufwand verbunden sind, liegen solche systematischen Erhebungen über längere Zeiträume nur in Ausnahmefällen vor.

Zu diesen wenigen Langzeitdatenreihen zählt das Karupelv Valley Project, ein seit 1988 an der Universität Freiburg angesiedeltes Projekt über Lemmingzyklen (SITTLER 1995). In dieser als Langzeitprojekt konzipierten ökologischen Grundlagenforschung wird auf jährlicher Basis eine hocharktische Lebensgemeinschaft systematisch erfasst. Obwohl dieses Projekt zunächst nicht den Klimawandel im Fokus hatte, der in den 1980er Jahren erst bei einigen Klimatologen als Realität betrachtet wurde, bieten die Ergebnisse dieser Langzeitbeobachtungen nach über 30 Jahren einmalige Einblicke in Veränderungen, die sich in diesem Zeitraum vollzogen haben und weiter vollziehen.

Der vorliegende Beitrag fasst wesentliche Vorgehensweisen und Ergebnisse des Projektes zusammen. Hierzu zählen sowohl die Befunde über die Zusammenhänge, die zu den Lemmingzyklen führen, als auch die vielen neuen Einblicke in die Ökologie der beteiligten Arten. Darüber hinaus werden auch Beobachtungen zu den Folgen des Klimawandels auf eine hocharktische Lebensgemeinschaft anhand einiger Beispiele exemplarisch aufgezeigt.

1.1 Die kältegeprägten Ökosysteme

Geprägt durch ihr chronisches Defizit an Wärmestrahlung auf Grund ihrer geographischen Lage rund um den Nordpol bzw. nördlich des Polarkreises, ist die Arktis als globale Energiesenke Bestandteil der Kryosphäre, die sich vor allem durch negative Temperaturen über längere Zeiträume auszeichnet. Neben jahreszeitlich bedingten starken Unterschieden in den Lichtverhältnissen (Polartag versus Polarnacht) entstehen unglei-

che Temperaturverteilungen nicht nur durch die geographische Breite, sondern auch auf Grund der ungleichen Verteilung von Land und Meer, wobei wiederum die Meeresströmungen ihrerseits für starke Gegensätze sorgen können. Die Wintertemperaturen liegen in der Regel weit unter dem Gefrierpunkt, dagegen können mancherorts die Mitteltemperaturen im Sommer durchaus die 10 Grad überschreiten (HANSEN 2001).

Landmassen wie Grönland und Teile der östlichen kanadischen Arktis sind noch großflächig von Inlandeis als Überbleibsel der letzten Eiszeit überzogen, während in der Nacheiszeit über das Holozän hinweg weite Teile jenseits des Polarkreises bereits von solchen Eispanzern befreit wurden. Diese noch baumlosen Landschaften werden von der Tundra eingenommen. Es handelt sich dabei um von Permafrost geprägte Landstriche, die von einer kargen Pflanzendecke teilweise bedeckt sind. Nach Süden hin bildet die Waldtundra den Übergang zum borealen Nadelwald (Taiga). In der Tundra dominieren neben den Moosen und Flechten mehrjährige Gefäßpflanzen wie Zwergsträucher, Kräuter und Seggen. Nur wenige Tierarten konnten sich hier dauerhaft ansiedeln, und dies nur auf Grund besonderer morphologischer, physiologischer und ökologischer Anpassungen (siehe u.a. BORN et al. 2001).

1.1.1 Die nördliche Tundra Grönlands: Lebensraum einer der einfachsten terrestrischen Lebensgemeinschaften

Der Nordosten Grönlands wird dem Bereich der „High Arctic“ zugeordnet. Hauptmerkmale dieser Region sind Mitteltemperaturen, die im Sommer weniger als 6 °C betragen, sowie eine Vegetationsperiode von weniger als drei Monaten Dauer. Hinzu kommen geringe Niederschläge von weniger als 400 mm pro Jahr. Dies bedingt auch die stets niedrige und zum Teil sehr lückige Pflanzendecke. Mitentscheidend für die Vegetationsausbildung ist zudem die durch das Kleinrelief ungleichmäßige Verteilung vom Schnee im Winter, wodurch auch die Ausaperung bei der Schneeschmelze stark beeinflusst wird (Abb. 1).

Mit nur sechs Landsäugerarten gehört die grönländische Tundra zu den artenärmsten terrestrischen Ökosystemen. Eine Schlüsselrolle nimmt dabei der Halsbandlemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) ein, die einzige in Grönland vorkommende Lemmingart, von der Fressfeinde wie Schnee-Eule (*Bubo scandiaca*), Falkenraubmöwe (*Stercorarius longicaudus*), Hermelin (*Mustela erminea*) und Polarfuchs (*Vulpes lagopus*) stark abhängen. Zu den Pflanzenfressern, die sich neben den Lemmingen diese karge Vegetation teilen, zählt der Moschusochse (*Ovibos moschatus*), das Alpenschneehuhn (*Lagopus muta*) und der Schneehase (*Lepus arcticus*). Zu den wichtigen Gliedern der Nahrungskette zählen auch Insekten. Die wenigen Arten, die sich an diese Bedingungen angepasst haben, können in der kurzen Sommerzeit massenhaft auftreten, wie z.B. die Mücken der Familie der Chironomidae (Diptera). Die unterschiedlichen Lebensstadien der Mücken (Larven, Puppen und als fliegende Insekten) bilden die Nahrungsgrundlage u.a. für zahlreiche Watvögel, Enten und Singvögel, die in der Arktis brüten (BÖCHER, 2015).



Abb. 1: Untersuchungsgebiet mit Tundra und Kong-Oscar-Fjord während verschiedener Stadien der Schneeschmelze (Foto: KVP). **Fig. 1:** Study area with Tundra and Kong-Oscar-Fjord.

Die Küstengewässer sind im Schnitt zehn Monate pro Jahr mit Eis bedeckt und bieten ganzjährig Lebensraum für Robben, wie beispielsweise die Ringelrobbe (*Phoca hispida*), und den Eisbären (*Ursus maritimus*). Im Sommer kommen noch Seevögel wie Eismöwe (*Larus hyperboreus*) und Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea*) hinzu.

Die Überschaubarkeit dieser Lebensgemeinschaften an Land und in den Küstengewässern im Nordosten Grönlands ist in der Abb. 2 schematisch dargestellt.

Da es sich in der Regel um Gebiete handelt, die noch weitgehend unberührt und frei von jeglicher Landnutzung sind, können hier Prozesse unter natürlichen Bedingungen beobachtet werden, was anderswo kaum noch der Fall ist. Daher eignen sich solche Gebiete besonders für ökologische Grundlagenforschungen.

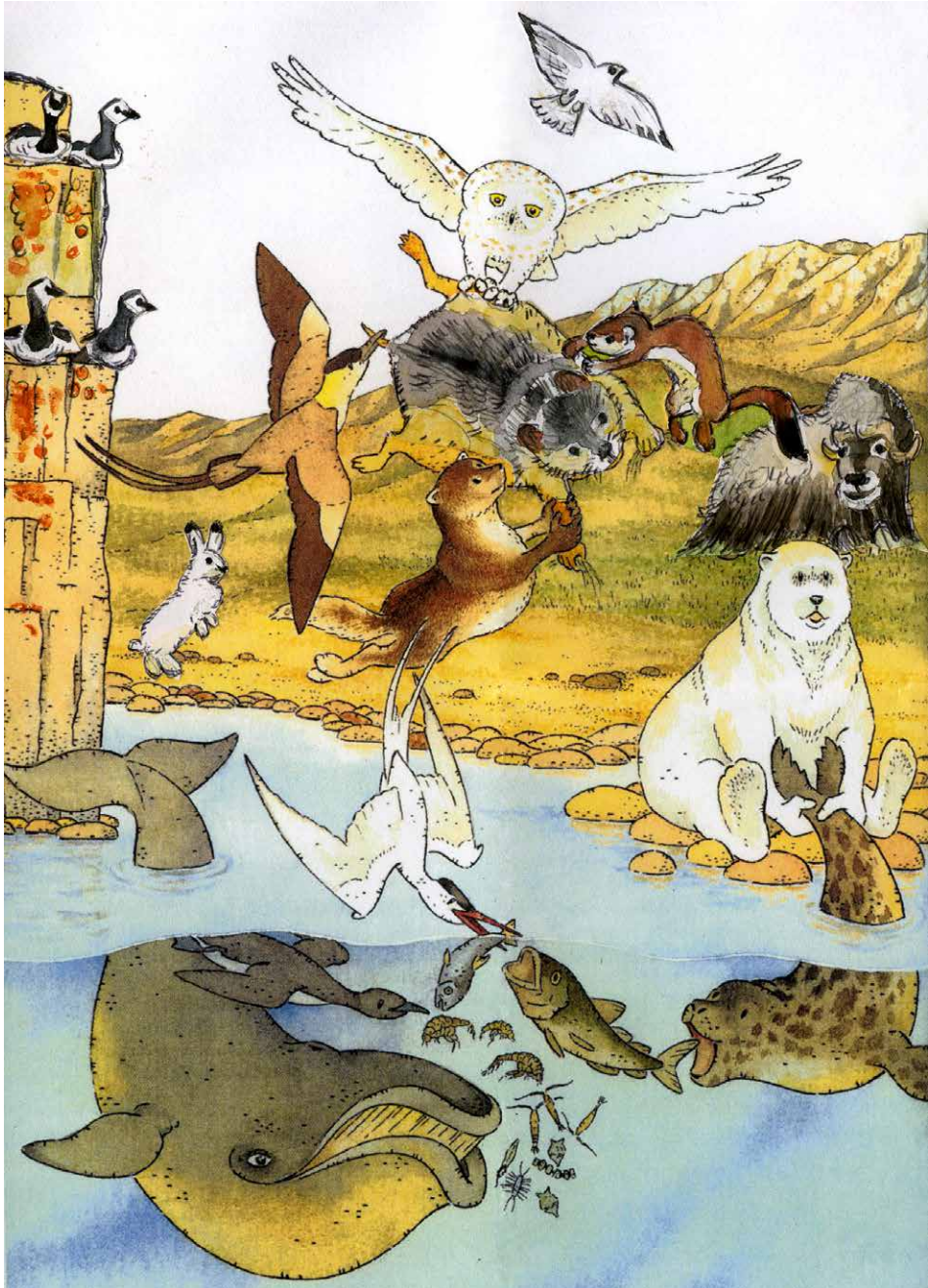


Abb. 2: Schema einer relativ einfach strukturierten Lebensgemeinschaft eines hocharktischen Ökosystem (verändert aus CAFF 2001). **Fig. 2:** Simple structured biocoenosis of a High Arctic ecosystem (changed from CAFF 2001).

1.2 Die zyklischen Schwankungen der Lemmingpopulation im Fokus eines ökologischen Langzeitprojektes

Wie auch andernorts in der Arktis, ist schon den ersten Entdeckern von Nordost-Grönland das wechselhafte Auftreten der Lemminge in diesem Teil von Grönland aufgefallen. Vor allem den Trappern ist dieser Wechsel von Hochs und Tiefs nicht entgangen, die ab den 30er Jahren des letzten Jahrhunderts in erster Linie den Polarfüchsen nachgestellt haben. Aber abgesehen von Hinweisen in faunistischen Berichten waren für Nordost-Grönland die Lemminge nie Gegenstand von gezielten Untersuchungen.

Mit den zyklischen Schwankungen dieser Nager haben sich vor allem Studien in Skandinavien, in Nordamerika und in Sibirien seit Beginn des letzten Jahrhunderts mit unterschiedlichen Ansätzen befasst (siehe ELTON 1924, STENSETH & IMS 1993), was zu einer Vielzahl von Hypothesen über deren Ursachen geführt hat. Diese beruhten allerdings bis auf ganz wenige Ausnahmen auf kurzzeitigen Studien, die kaum die Länge eines Zyklus' umfassten. In vielen Fällen mangelte es zudem an Beobachtungen der ganzen Lebensgemeinschaft, die beispielsweise die Fressfeinde der Lemminge miteinbeziehen.

Bei der hier beschriebenen Studie war der primäre Ansatz zunächst eine umfassende Dokumentation der Populationsschwankungen von Lemmingen in einem Gebiet über mindestens den Zeitraum eines ganzen Zyklus'. Dadurch sollten die Merkmale eines solchen Zyklus' auch in Bezug zur ganzen Gemeinschaft, vor allem der Fressfeinde, aufgezeigt werden (SITTLER 1995). Erst auf der Basis solcher Erkenntnisse sollten dann durch noch gezieltere Untersuchungen entsprechende Hypothesen getestet werden.

Dem Vorhaben kam die Tatsache zugute, dass es sich in Nordost-Grönland um eine sehr einfach strukturierte Lebensgemeinschaft handelt, in der Lemminge als einzige herbivore Kleinsäuger die Hauptbeute in der terrestrischen Nahrungskette darstellen. Mit der indirekten Methode der jährlichen Erfassung der Winternester können Einblicke in das Geschehen im Winter gewonnen werden.

1.3 Das Untersuchungsgebiet im Karupelv-Tal

Als Untersuchungsgebiet wurde das Karupelv-Tal (72.30° N / 24° W) auf der Insel Traill ausgewählt, welches mit etwa 20 km Länge bei einer Breite von ca. 10 km zu den wenigen großräumigeren, tiefgelegenen Landstrichen von Nordost-Grönland zählt (Abb. 3). Es ist zugleich Bestandteil des Nationalparks Nord-Ost-Grönland (SITTLER & LANG 2005).

Für die Schwerpunktuntersuchungen wurde im unteren Tal ein Untersuchungsgebiet mit einer Gesamtfläche von 1.500 ha ausgewiesen. Bestimmte Arten mit größeren Streifgebieten werden im Gesamttal auf einer Fläche von ca. 7000 ha erfasst.

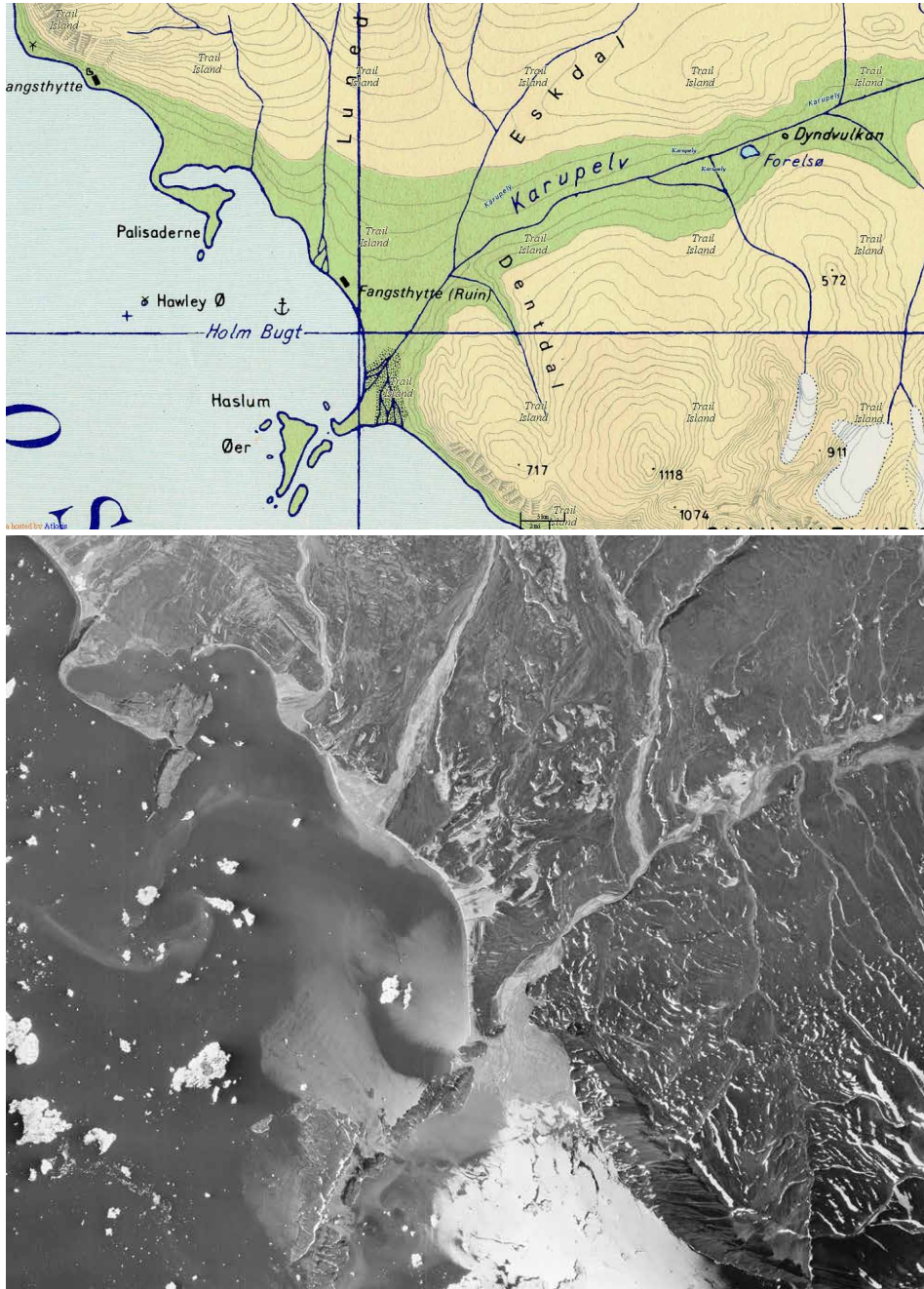


Abb. 3: Karte des Karupelv Tal (oben) und Luftbild (unten), Untersuchungsgebiet und erweitertes Untersuchungsgebiet. **Fig. 3:** Map of the Karupelv Valley (above) and Aerial photo (below).

Diese nacheiszeitlich geprägte Landschaft, die zudem noch einer starken isostatischen Hebung ausgesetzt ist, besteht aus glazialen und glazifluvialen Ablagerungen im Wechsel mit gehobenen Strandlinien und marinen Terrassen. Daraus ergeben sich eine abwechslungsreiche Mikrotopographie und ein Mosaik aus Substraten.

Durch die Lage im Einflussbereich des kalten Ostgrönlandstromes als Ausläufer der Fram-Straße ist das Gebiet die meiste Zeit von einem breiten Treibeisgürtel umgeben. Es ist mit Jahresmitteltemperaturen von etwa $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ der Hocharktis zuzuordnen (WASHBURN 1967, BÜNTGEN et al. 2018). Juli und August sind die wärmsten Monate mit Mitteltemperaturen zwischen 5 und $6\text{ }^{\circ}\text{C}$, während die übrigen Monate negative Mittelwerte aufweisen. Dies bewirkt, dass die Fjorde ab September wieder zufrieren und sich das Fjordeis erst ab Mitte Juli wieder auflöst. Die Niederschläge von weniger als 400 mm pro Jahr fallen im Wesentlichen als Schnee, dessen Höhe und auch zeitlichen Verteilung von Jahr zu Jahr aber stark schwanken kann.

Entscheidend für die Entwicklung der Vegetation sind in diesem Gebiet neben dem hocharktischen Makroklima die Bodensubstrate und das Bodenfeuchteregime (RAU 1995). Während etwa ein Drittel des Gebiets, insbesondere auf Sand- und Kiesfluren, weitgehend vegetationslos ist, werden größere homogene Bereiche von *Cassiope*- und *Dryas*-Heiden eingenommen. In feuchten Senken dominieren Moos-Seggen-Gesellschaften. Fast allorts präsent sind Zwergweiden (z.B. *Salix arctica*), die auch zu den Pionierarten zählen. Am abwechslungsreichsten sind die Übergangszonen, bei denen sich insbesondere an Terrassenrändern die Dauer der Schneebedeckung kleinräumig auswirkt.

2 Untersuchungsmethoden

2.1 Standarduntersuchungen der Lemming-Population und der Fressfeinde

2.1.1 Das Winternest-Monitoring

Als praktikable Methode zur Erfassung der Veränderungen der Lemming-Population hat sich das Monitoring der Winterester erwiesen (SITTLER 1995), das jeden Sommer flächendeckend innerhalb des engeren Untersuchungsgebietes ab der Schneeschmelze durchgeführt wird. Dank der niedrigen Vegetation sind diese Nester in der offenen Landschaft als unübersehbare Gebilde leicht auszumachen (Abb. 4). Ihre Gesamtzahl ist ein Index für die Lemmingdichte zum Ausgang des Winters, wenn die Lemmingpopulation ihren Höhepunkt erreicht hat. Die absoluten Nesterzahlen lassen sich mit Hilfe einer Kalibrierung durch Fallenfänge im Sommer nachträglich in Lemmingdichten umwandeln (GILG 2002; GILG et al. 2006). Besonders hervorzuheben ist die Tatsache, dass diese Methode zugleich Einblicke in die Wechselbeziehungen mit Hermelinen liefert, die von ihnen ausgeraubte Lemmingnester als Schlafplatz nutzen (Abb. 4) (SITTLER 1995, 1997; SITTLER & BERG 2002).



Abb. 4: Lemming Winternest und Winternest, das vom Hermelin genutzt und mit Lemmingfell ausgepolstert wurde (Foto links: KVP / Angelika Raba, rechts: KVP). **Fig. 4:** Lemming winter nest and winter nest occupied by a stout and lined with lemming fur.

2.1.2 Monitoring der Fressfeinde

Mit dem Monitoring der Fressfeinde werden vor allem deren Anwesenheit, ihr Fortpflanzungserfolg und ihr Jagddruck auf die Lemminge erfasst (GILG et al. 2006). Aufgrund ihrer unterschiedlichen Biologie, dem Verhalten bei der Jungenaufzucht und ihrer Jagdstrategie kommen dabei jedoch unterschiedliche Herangehensweisen zum Einsatz. Beim Hermelin wird, wie schon erwähnt, die Reaktion auf die Lemmingfluktuationen im Wesentlichen über die Winternester erfasst (SITTLER 1995, 1997). Bei den Polarfüchsen werden systematisch die Baue kontrolliert (BERTEAUX 2017). Bei Falkenraubmöwen und Schnee-Eulen werden die Nester und der Bruterfolge registriert (SITTLER 2003; SITTLER et al. 2015; SITTLER & LANG 2018). Neben den Erfassungsmethoden unterscheidet sich auch die Größe der untersuchten Flächen für den jeweiligen Prädator. Hermeline und Falkenraubmöwen werden innerhalb des engeren Untersuchungsgebietes von ca. 1.500 ha erfasst. Für Füchse und Schnee-Eulen, die große Reviere bzw. Streifgebiete haben, erstreckt sich die Kartierung auf das gesamte Tal (ca. 7.000 ha). Zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung der Fressfeinde werden Kot- und Gewöllproben gesammelt und nachträglich im Labor analysiert (z.B. DALERUM & ANGERBJÖRN 2000; GILG et al. 2006).

2.1.3 Monitoring der Brutvögel

Im Rahmen der Feldarbeiten werden neben den direkt von den Lemmingen abhängigen Vogelarten auch die sonstigen Mitglieder der Vogelgemeinschaft einschließlich deren Brutnachweise erfasst. Für ausgewählte Arten findet darüber hinaus auch die Erfassung des Bruterfolges statt (z.B. für verschiedene Watvögel siehe MELTOFTE et al. 2007; für die Prachteiderente (*Somateria spectabilis*) siehe SITTLER et al. 2000; für das Alpenschneehuhn (*Lagopus muta*) siehe FUGLEI et al. 2020). Aufgrund ihrer guten Tarnung lassen sich die Nester von vielen Vogelarten nicht systematisch erfassen, so z. B. die der Alpenschneehühner oder Eiderenten (*Somateria mollissima*) (Abb. 5). Hinweise auf ihr Vorkommen liefern dann Beobachtungen von Balz, Ablenkungsmanöver und Verleiten



Abb. 5: Nest und brütender Altvogel von Alpenschneehuhn (*Lagopus muta*) (Fotos: KVP / Johannes Lang am 18.07.2014) und Eiderente (*Somateria mollissima*) (Fotos: KVP / Johannes Lang am 02.07.2013 und 18.07.2013).
Fig. 5: Nest and breeding adult of rock ptarmigan (*Lagopus muta*) and common eider (*Somateria mollissima*).

(vor allem bei Limikolen) oder spätere Beobachtungen von Familien mit Jungen. Arten, die in Kolonien in Steilwänden brüten (Weißwangengänse *Branta leucopsis*, Eismöwen *Larus hyperboreus*), lassen sich durch direkte Zählungen der besetzten Nester erfassen.

2.2 Begleitende Sonderuntersuchungen

Um weitere Einblicke in die Wechselbeziehungen in dieser hocharktischen Gemeinschaft zu gewinnen, werden gezielt Begleituntersuchungen ausgewählter Arten durchgeführt. Sie verfolgen meist spezifische Fragestellungen, die sich im Laufe des Projektes zum Beispiel durch neue technische Mittel ergeben, die weitergehende Einblicke in die Wechselbeziehungen ermöglichen. Hierunter fallen der Fang und die Markierung von verschiedenen Arten, so unter anderem die Telemetrie von Schnee-Eulen, Raubmöwen, Polarfüchsen und weiteren Arten (LIESER et al. 1997; ZAKRZEWSKI et al. 1999; LIESER & ZAKRZEWSKI 2005; AEBISCHER & SITTLER 2005; SITTLER et al. 2011; GILG et al. 2013; WEISER et al. 2016; VAN BEMMELEN et al. 2017; RENEERKENS et al. 2020) oder die Untersuchung von Parasiten (ANDREASSEN et al. 2017; GILG et al. 2019).

2.2.1 Begleituntersuchungen über Lemminge

Während die Direktbeobachtungen von Lemmingen höchstens ein Indiz für den jeweiligen Populationsstand bieten können, fanden im Rahmen des Projektes über begrenzte Zeiträume und auf kleineren Probestflächen auch Fang, Markierung und Telemetrie statt. Diese Methoden geben Auskünfte über Populationstrends und die Sterberate im Sommer (GILG 2002; GILG et al. 2003, 2006; WANG et al. 2009). Die Untersuchungen wurden herangezogen, um die der Anzahl der Winterester entsprechenden Lemmingdichten zu ermitteln.

Um eine mögliche Rolle von Parasiten beim Zustandekommen von den Lemmingzyklen aufzuzeigen, wurden im Rahmen einer vergleichenden Studie an drei Standorten in Nordost-Grönland von 2010 bis 2014 Kotproben von Lemmingen gesammelt. Dabei wurde deren Befall mit gastrointestinalen Parasiten dokumentiert und zwischen den verschiedenen Populationsphasen der Lemminge verglichen (GILG et al. 2019).

2.2.2 Das „Interactions“-Programm

Ökosysteme sind auf lokaler bis globaler Ebene miteinander verbunden. Eine der aktuellen Herausforderungen für Wissenschaftler ist es, zu bestimmen, wie wichtig diese Verbindungen für die Dynamik lokaler Nahrungsnetze sind. In Nahrungsnetzen der Tundra spielen Raubtiere eine Schlüsselrolle bei der Steuerung der Dynamik trophischer Interaktionen. In Tundra-Ökosystemen können solche Verbindungen zu massiven Ressourceneinträgen von produktiven allochthonen Ökosystemen in lokale Ökosysteme führen. Ein Beispiel sind die Millionen von in der Tundra nistenden Gänsen, die jährlich einen beträchtlichen Strom an zusätzlicher Nahrung von landwirtschaftlichen Flächen der gemäßigten Zonen für arktische Raubtiere importieren (JEFFERIES et al. 2004; GIRoux et al. 2012). Eine solche Nahrungsquelle wird als „Zuschuss“ bezeichnet, weil ihre Biomasse die Produktivität von Raubtierpopulationen beeinflussen kann, ohne von der Dichte dieser Raubtiere abzuhängen („donor-controlled interaction“; POLIS et al. 1997). Zusätzlich zu Einträgen, die aus allochthonen Ökosystemen stammen, können lokale Nahrungsressourcen (z. B. Kadaver von großen Pflanzenfressern) als Zuschüsse wirken und die trophischen Interaktionen in den Nahrungsnetzen der Tundra beeinflussen. Eine erhöhte Produktivität von „bezuschussten“ Prädatoren (z.B. Polarfüchsen) hat das Potenzial, kaskadenartig in trophischen Netzen zu wirken und Auswirkungen auf in der Tundra nistende bedrohte Arten zu haben. (z.B. Watvögel; MCKINNON et al. 2013). Das erhöhte Prädationsrisiko könnte eine der Ursachen für den allgemeinen Rückgang der Watvogelpopulationen der letzten zwei Jahrzehnte darstellen (SAMMLER et al. 2008; ANDRES et al. 2012). Gleichzeitig können Lemming-Peaks bei den Watvögeln zu einer Reduktion der Prädationsrate führen, was erklären könnte, warum bestimmte Watvogelarten nicht in lemmingfreien Gebieten brüten (GILG & Yoccoz 2010). Um besser zu verstehen, wie diese Interaktionen durch globale Einflüsse wie den Klimawandel beeinflusst werden, ist es wichtig, das Prädationsrisiko auf einer großen räumlichen Skala in der Arktis zu über-

wachen. Dies stellt jedoch eine große Herausforderung dar, wenn man die logistischen Beschränkungen der Arbeit an terrestrischen Wirbeltierarten in abgelegenen Gebieten berücksichtigt. Die Verwendung traditioneller Methoden ist für die meisten terrestrischen Wirbeltierarten in der Arktis nicht geeignet, da sie in der Regel in geringer Dichte vorkommen. Einfache Methode müssen daher entwickelt und erprobt werden.

Vor diesem Hintergrund wurde im Jahr 2011 das „Interactions“-Programm ins Leben gerufen. Dabei wurden bis zum Jahr 2015 einheitliche Protokolle zur Beobachtung zwischen drei Untersuchungsgebieten in Nordost-Grönland koordiniert (Abb. 6). Im Vordergrund standen dabei die Beobachtung der Lemmingzyklen, die Prädationsraten auf Nester von Sanderlingen (*Calidris alba*) und Alpenstrandläufern (*Calidris alpina*) mithilfe von Thermloggern sowie die Anwesenheit und Häufigkeit von Beutegreifern (vor allem Polarfuchs und Falkenraubmöwen). Eingebunden war ein intensives Beringungsprogramm an den beiden betrachteten Strandläuferarten und Raubmöwen, das auch zur Klärung mancher offener Fragen über deren Brutbiologie und Zugverhalten beitrug.

Seit dem Jahr 2016 werden die Erfahrungen aus dem „Interactions“-Programm im Rahmen einer zirkumpolaren Zusammenarbeit („Interactions Working Group“) angewendet. An insgesamt zwölf Standorten von Alaska (ein Standort) über Kanada (vier Standorte), Grönland (drei Standorte), Skandinavien (ein Standort) und Russland (drei Standorte) finden den Sommer über Untersuchungen nach den gleichen abgestimmten Protokollen statt (Abb. 7). Das Ziel ist die Verbesserung des Verständnisses der Funktionsweise und des Einflusses von indirekten Wechselwirkungen auf arktische terrestrische Wirbeltiergemeinschaften. Im Mittelpunkt stehen dabei die Lemmingzyklen, die Anwesenheit und Aktivität von Beutegreifern sowie der Bruterfolg von Strandläuferarten (*Calidris spec.*). Die Daten werden für gemeinsame Auswertungen zusammengetragen. Vor allem können dadurch die Auswirkungen des Klimawandels auf arktische Tiergemeinschaften durch entsprechende Vergleiche aufgezeigt werden.

In der Praxis werden seit 2016 fünf gemeinsame Protokolle durchgeführt:

1. Überwachung des Prädationsdrucks mithilfe künstlicher Nester aus Wachteleiern
2. Überwachung des realen Prädationsdrucks auf die Nester verschiedener Strandläuferarten mithilfe von Thermloggern
3. Erfassung der Anwesenheit und Aktivität von Beutegreifern und Lemmingen über zufällige Beobachtungen
4. Bewertung der relativen Abundanz von Lemmingen (bzw. anderer Nagetiere)
5. Bewertung der relativen Abundanz von „Pflanzenfressern“ (ohne Nagetiere) anhand von Kot-Transekten

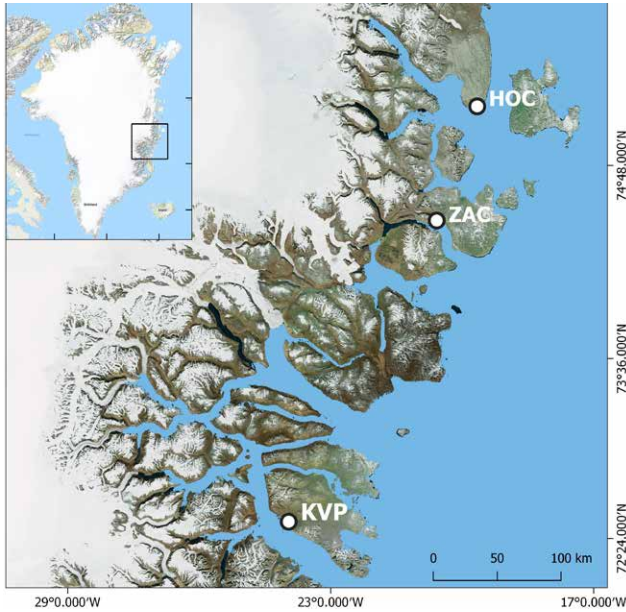
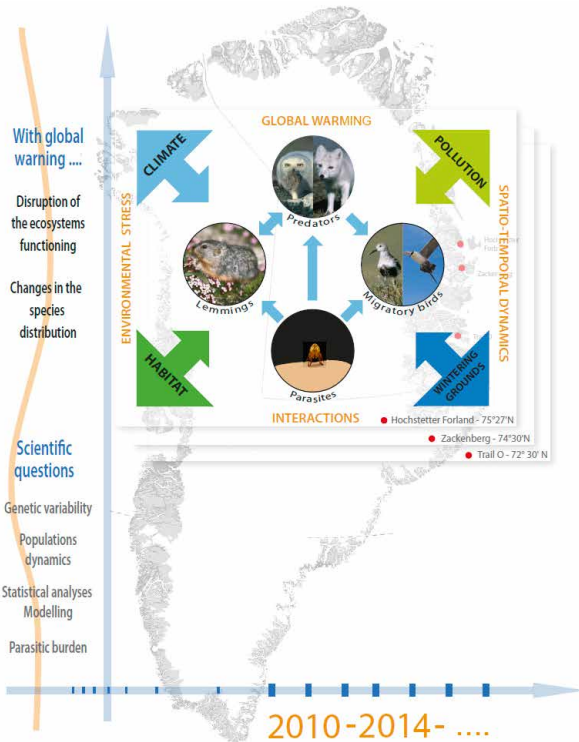


Abb. 6: Karte der Untersuchungsgebiete der drei „Interactions“ Partner in Nordost-Grönland (Kartengrundlage: Geological Survey of Denmark and Greenland) und schematische Darstellung der Forschungshintergründe.

Fig. 6: Map showing the three study areas of the “interactions” partner in Northeast Greenland (Basemap: Geological Survey of Denmark and Greenland) and schematic representation of the research background.



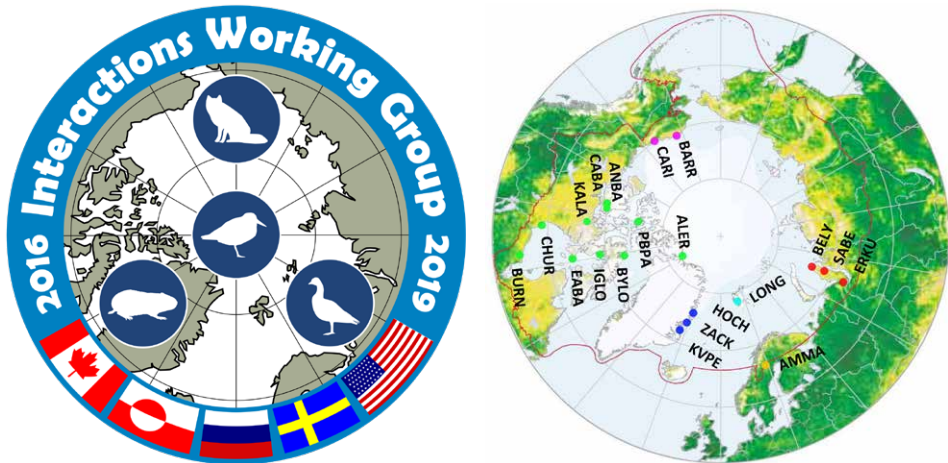


Abb. 7: IWG-Logo und Lage der 12 Untersuchungsgebiete, die von 2016–2018 Untersuchungen nach gleichen Methoden durchgeführt haben (Ammarnas in Schweden (AMMA), Point Barrow in Alaska in USA (BARR), Belyi Island (BELY), Sabetta (SABE) und Erkuta (ERKU) in Yamal-Russland, Churchill (CHUR), East Bay (EABA), Igloolik (IGLO) und Bylot (BYLO) Inseln in Kanada, Hochstetter Forland (HOCH), Zackenberg (ZACK) und Karupelv Valley (KVPE) in NO Grönland). Sechs zusätzliche Gebiete begannen einen Teil der Methoden ab 2018 anzuwenden (Burnpoint Creek (BURN), Polar Bear Pass (PBPA), Alert (ALER), Cambridge Bay (CABA), Caning River (CARI) und Longyearbyen (LONG)). **Fig. 7:** IWG-Logo and map of 12 study sites that implemented protocols in 2016–2018 (Ammarnas in Sweden (AMMA), Point Barrow in Alaska in USA (BARR), Belyi Island (BELY), Sabetta (SABE) and Erkuta (ERKU) in Yamal-Russia, Churchill (CHUR), East Bay (EABA), Igloolik (IGLO) and Bylot (BYLO) Islands in Canada, Hochstetter Forland (HOCH), Zackenberg (ZACK) and Karupelv Valley (KVPE) in NE Greenland). Six additional sites that started to implement some of the protocols in 2018 (Burnpoint Creek (BURN), Polar Bear Pass (PBPA), Alert (ALER), Cambridge Bay (CABA), Caning River (CARI) and Longyearbyen (LONG)).

2.2.3 Außerplanmäßige Studien

Die jährlichen Feldforschungen bieten manchmal auch die Gelegenheit, Beobachtungen oder Proben für weitere Projekte zu sammeln, die nicht immer einen Bezug zur Hauptfragestellung haben und die aus ganz anderen Disziplinen herangetragen werden. Dabei profitieren in der Regel Projektpartner, die solche logistischen und finanziellen Aufwendungen von arktischen Expeditionen selbst nicht tätigen können. Beispielhaft sollen aus einer Vielzahl an solchen Kooperationen die nachfolgenden Studien hervorgehoben werden.

Grobstaubmonitoring zur Dokumentation der Luftverschmutzung in der Arktis:

Bekanntlich spielen Staubpartikel eine große Rolle im Klimageschehen. Für die Arktis und speziell auf Grönland wird die Staubdeposition als ein Grund für das beschleunigte Abschmelzen der Eiskappe angesehen, da die Staubdeposition die Albedo der Schneeflächen zunehmend verringert. Dadurch nimmt die Eiskappe mehr Strahlungsenergie auf. Messungen der Staubdeposition sind in den Polgebieten selten und wurden – wenn überhaupt – nur kurzzeitig durchgeführt. Eine Ausnahme bildet eine Langzeitmessreihe, die 1991 in Kooperation mit dem Zentrum für Medizin-Meteorologische Forschung des

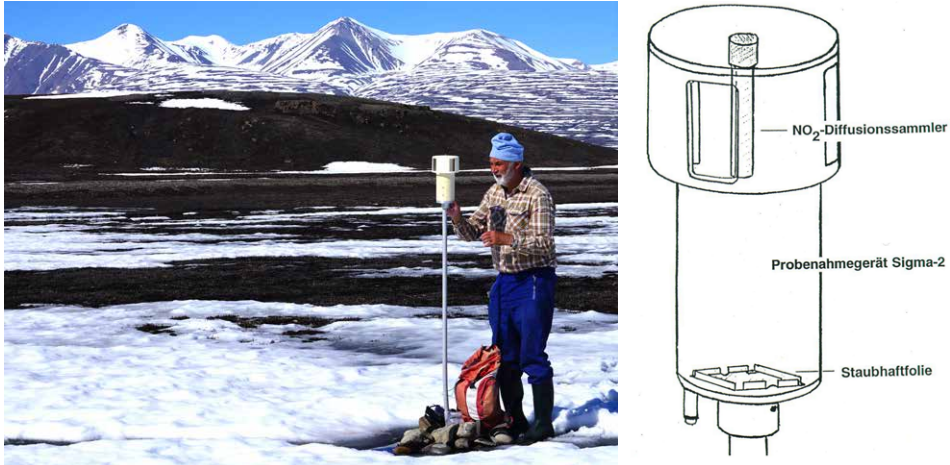


Abb. 8: Staubsammler des Typs Sigma-2 im Untersuchungsgebiet (links) und Details zum Aufbau (rechts).
Fig. 8: Pollution station type Sigma-2 deployed in the study area (left) and details (right).

Deutschen Wetterdienstes (DWD) mit einem Staubsammler des Typs Sigma-2 im Untersuchungsgebiet begonnen wurde (Abb. 8). Bei diesem Passivsammlerverfahren sedimentieren Grobstaubpartikel $> \text{ca. } 1 \mu\text{m}$ auf einer transparenten Haftfolie. Die Haftfolie befindet sich am unteren Ende eines vor Wind und Niederschlag geschützten Sedimentationszylinders, der mit einer Schutzhaube versehen ist (Abb. 8). Beide Teile besitzen vier auf gleicher Höhe befindliche, um 45° gegen einander versetzte Fenster, durch die schwebfähige Partikel in den Zylinder gelangen und in dem windberuhigten Inneren auf der Haftfolie sedimentieren können. Die Haftfolien werden wöchentlich während des Aufenthalts in den Sommermonaten gewechselt und nach Ende der Messreihe im lufthygienischen Labor des DWD in Freiburg lichtmikroskopisch ausgewertet. Die Auswertung erfolgt automatisch mit einem Bildanalysesystem und erfasst die Größenverteilung der Partikel von 2,5 bis $60 \mu\text{m}$ Durchmesser und unterscheidet einen transparenten, einen mineralischen und einen schwarzen Anteil (Ruß). Obwohl dieses Monitoring samt erster Ergebnisse bereits in Fachkreisen vorgestellt wurden (SITTLER et al. 2006), dürfte die ausstehende Auswertung der jährlich angefallenen Proben mit einem hochauflösenden Elektronen-Mikroskop eine weitere chemische Differenzierung ermöglichen und Informationen über Veränderungen der chemischen Zusammensetzung der Staubpartikel seit 1991 liefern.

Untersuchungen zum Treibholz¹:

Baumstämme aus den borealen Wäldern Eurasiens und Nordamerikas werden und wurden über die großen Flüsse in den Arktischen Ozean transportiert und stranden in großer

¹ Verfasst von Willy Tegel.

Zahl an den Küsten der nordatlantischen und arktischen Inseln. Wo genau, ist hauptsächlich abhängig von den Meeresströmungen. Die Reise dauert oft mehrere Jahre und dabei legen die Stämme viele tausend Kilometer zurück. Die Strände von Nordost-Grönland sind reich an Ablagerungen von Treibholz, welches z.T. in unterschiedlichen Höhenstufen alter Strandwälle anzutreffen ist (Abb. 9).

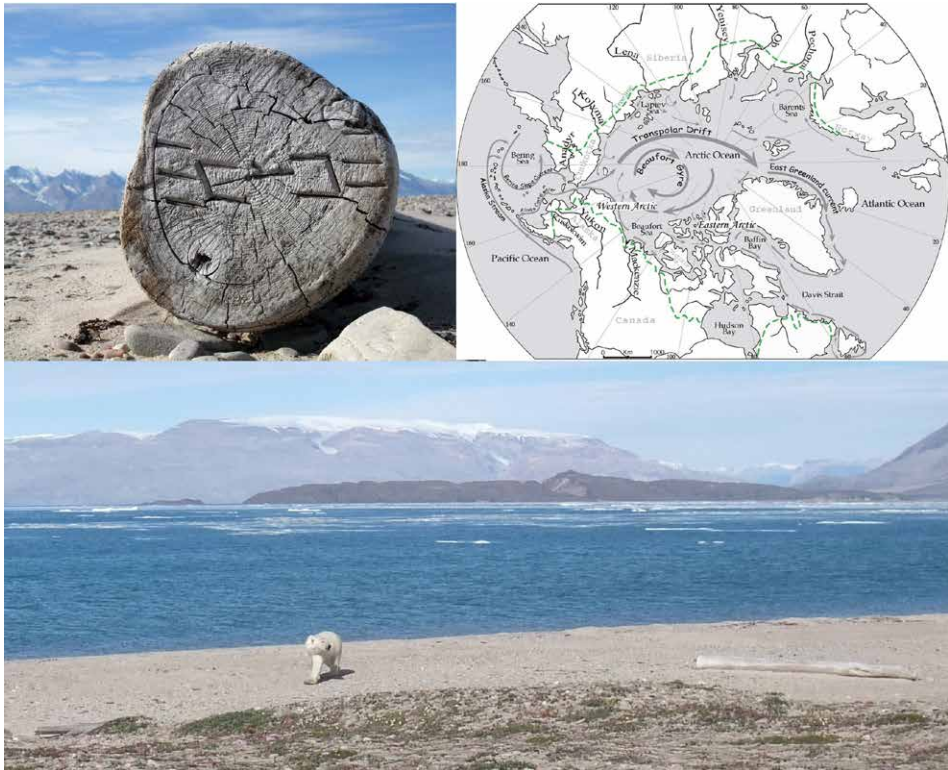


Abb. 9: Treibholz mit Eigentümer- oder Flößermarken an der Stirnflächen am Strand des Untersuchungsgebietes (Foto: KVP / Anita Lang am 27.06.2014) und Verlauf der Meeresströmungen im Polarmeer. **Fig. 9:** Driftwood at the beach of the study area.

Das arktische Treibholz bietet ein enormes Forschungspotenzial zur Beantwortung klima- und umweltgeschichtlicher Fragestellungen. Mit Hilfe dendrochronologischer Methoden können die Holzart, das Alter und die Herkunft der Stämme ermittelt werden. In den Jahren 2010 bis 2012 entstand eine Zusammenarbeit mit dem Institut für Waldwachstum und Dendroökologie (IWW) der Universität Freiburg (W. Tegel) und der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL) in Birmensdorf (U. Büntgen und F. Schweingruber), um gezielte Probesammlungen an der Küste des Kong-Oscar-Fjordes durchzuführen. Unterstützt wurde das Vorhaben finanziell durch die Eva-Mayr-Stihl-Stiftung und durch die Infrastruktur des Karupelv Valley Projektes.

Für das Projekt wurden drei Hauptfragestellungen formulieren: 1) Können die Treibhölzer jährlich genau datiert werden und lässt sich somit eine kontinuierliche, mehrtausend-jährige boreale Nadelholzchronologie aufbauen, welche als Klimaarchiv genutzt werden kann? 2) Können die datierten Treibhölzer ihren Herkunftsregionen zugeordnet werden und lassen sich somit langfristige Veränderungen im Strömungsverhalten des Nordatlantiks nachweisen? 3) Erlauben die dendrochronologischen Untersuchungen der Treibhölzer aus unterschiedlichen Höhenstufen der alten Strandwälle eine absolute Datierung der posteiszeitlichen Hebungsraten Grönlands?

Nachdem das Potenzial für ein einzigartiges Umweltarchiv mit den ersten Untersuchungen im Nordosten Grönlands deutlich wurde, entstand ein umfassenderes Projekt, das weitere arktische Küstenabschnitte auf Island und Spitzbergen und Ströme in Sibirien (Jenissei, Lena und Yana) einbezog. Rund 3000 Stämme wurden beprobt und im Rahmen einer Bachelorarbeit (J. Geyer, WSL), einer Masterarbeit (L. Hellmann, WSL) und einer Dissertation (L. Hellmann, WSL) analysiert. Die Ergebnisse wurden in sieben internationalen Fachpublikationen präsentiert.

Dendrochronologische Untersuchungen an arktischen Pflanzen²:

Auf der Basis der erfolgreichen Kooperation zwischen dem Karupelv Valley Projekt, dem IWW und der WSL wurde ein weiteres begleitendes Projekt initiiert und durchgeführt. Ziel war es, die Auswirkungen des Klimawandels auf arktische Ökosysteme zu untersuchen. Die Jahrringanalysen von arktischen Zwergsträuchern lieferten hier einen bedeutenden Beitrag. Nach umfangreichen Beprobungen der mehrjährigen Tundra-Vegetation wurden im Rahmen einer Bachelorarbeit (S. Braun) und zweier Masterarbeiten (C. Frauenberger, N. Bolze) die Wachstumsraten und Altersstruktur der Sträucher untersucht. Rund 1.000 Pflanzen von zehn Arten und 40 Standorten aus dem nordostgrönländischen Küstengebiet flossen in die anatomischen und morphologischen Analysen ein. Zusammenhänge zwischen Klimavariabilität, Wachstum und Verjüngungsintensität über die letzten rund 120 Jahre konnten dargestellt werden. Die durchschnittlichen/maximalen Pflanzenalter von 59/204 Jahren weisen auf stabile Zusammensetzung der Gemeinschaften mit geringer Verjüngungsrate hin. Mit zunehmender Erwärmung steigen diese und das Wachstum; dies führt zu einer schnelleren Tundraexpansion, jedoch mit geringerer Langlebigkeit und Beständigkeit der Pflanzengesellschaften (BÜNTGEN et al. 2018).

² Verfasst von Willy Tegel.

3 Ergebnisse im Überblick

3.1 Schwankungen der Lemmingpopulation in Nord-Ost-Grönland: zyklische Muster im Abflauen

Mit der regelmäßigen Erfassung der Anzahl der Lemminge seit 1988 über die Wintersemester konnten erstmals für Grönland Schwankungen der Lemmingpopulation und deren Zyklen erkannt und beschrieben werden. Im Projektverlauf zeigte sich, dass sich die regelmäßige Wiederholung in Abständen von vier bis fünf auf die ersten 15 Jahre der Langzeituntersuchung beschränkte (SITTLER et al. 2015; Abb. 10).

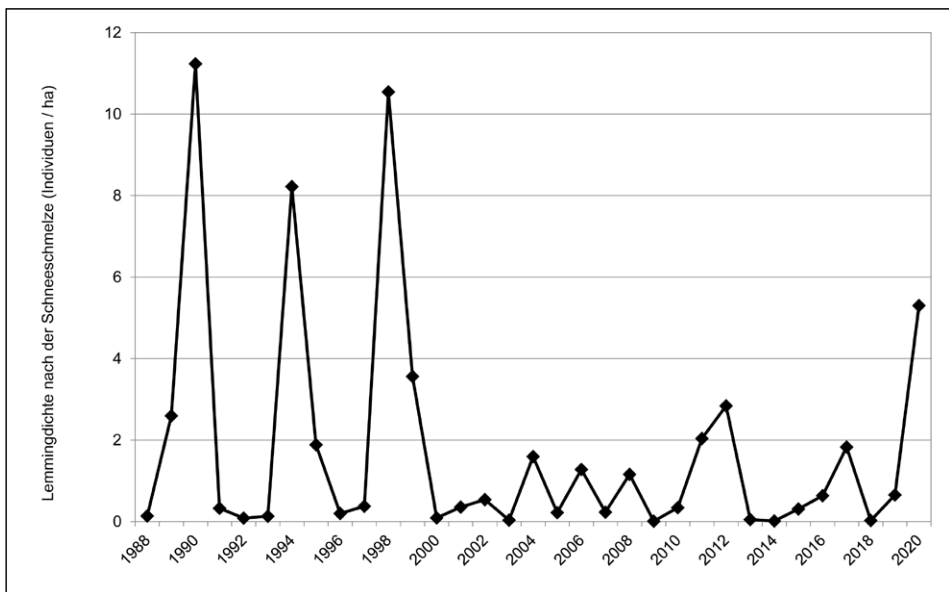


Abb. 10: Verlauf der Lemmingzyklen im Untersuchungsgebiet von 1988–2020. **Fig. 10:** Lemming cycles in the study area from 1988–2020.

Die maximalen Dichten lagen in Spitzenjahren bei ca. 12 Lemmingen pro ha (GILG et al. 2006; Abb. 10). In den dazwischen liegenden Tiefs fielen die Dichten auf unter 0,1 Lemminge pro ha (Abb. 10). Die absoluten Zahlen schwankten dabei zwischen 3687 Winternestern für das Jahr 1990 gegenüber nur 24 beim absoluten Minimum im Jahr 2009. Das bedeutet insgesamt eine Dichteänderung um mehr als das Hundertfache. Obwohl die Zyklenverläufe in den ersten 15 Jahren nicht einheitlich waren, so ist festzuhalten, dass es nach zwei- bis dreijährigen Tiefs über Winter zu einer deutlichen Erholung und somit einer Massenvermehrung der Lemming-Population kommen konnte. Diese dauerte kaum mehr als ein volles Jahr an, bevor es zum rapiden Zusammenbruch der Lemming-

Population kam. Viel unregelmäßiger sind die Fluktuationen seit etwa 20 Jahren, in denen auch die Peaks stets unter dem Niveau der Maxima aus den 1990er Jahren blieben.

Entscheidend beim Zustandekommen dieser Peaks ist allgemein die Fähigkeit der Lemminge, sich im Schutz der Schneedecke fortzupflanzen, was durch Aggregationen von Nestern angezeigt wird. Solche Nestaggregationen sind fast ausschließlich in Spitzenjahren anzutreffen. Dabei geht man davon aus, dass bei Fortpflanzungsbeginn im September oder Oktober diesem ersten Wurf noch drei bis vier weitere bis zur Schneeschmelze im Frühjahr folgen können. Voraussetzungen hierfür sind neben einer lang anhaltenden Schneedecke auch das Fernbleiben von Fressfeinden, die das Fortpflanzungsgeschäft unterbrechen würden. Zudem spielen auch die Schneebedingungen eine wichtige Rolle. Zum einen erfolgt der Bau der Winterester gleich nach den ersten Schneefällen im Herbst, und zwar dort, wo sich der meiste Schnee ansammelt. Solche Schneeverwehungen im Lee von Böschungen bieten den Lemmingen frühzeitig Schutz vor Polarfüchsen und Schnee-Eulen und wirken zugleich als Isolation gegen die dann sehr tiefen Temperaturen. Im Laufe des Winters werden von den Lemmingen noch weitere Nester in geringen Entfernungen errichtet, um den Nachwuchs aus den ersten Würfen unterzubringen.

3.2 Interaktionen mit den Fressfeinden als Schlüssel für das Zustandekommen zyklischer Schwankungen

Erst durch die gleichzeitige Betrachtung der auf die Lemminge angewiesenen Prädatoren konnten Abhängigkeiten und gegenseitige Beeinflussungen ausgemacht werden, die deren Rolle anhand entsprechender Modellierungen in ein neues Licht gerückt haben. Ein erster Zyklus samt Reaktion der Fressfeinde wurde zunächst in SITTLER (1995) beschrieben. Es handelt sich dabei um vier Prädatoren, die sich durch ganz unterschiedliche Strategien in dieser Gemeinschaft mit den Lemmingen auszeichnen. Diese Gemeinschaft teilen sich ganzjährig die Lemminge mit Polarfüchsen und Hermelinen als den zwei Haupt-Prädatoren, die den Lemmingen nachstellen. Im Gegensatz hierzu sind unter den Fressfeinden der Lemminge räuberische Vögel nur saisonal auf diese Beute angewiesen. Dies ist am eindeutigsten bei der Falkenraubmöwe, die sich als Zugvogel nur in den Sommermonaten in der Arktis aufhält und dabei im Bruterfolg sehr eng von den Lemmingen abhängt. Eine enge Abhängigkeit für die Brutzeit zeichnet auch die Schnee-Eulen aus, deren Anwesenheit im Gegensatz zu den Raubmöwen zeitlich noch eingeschränkter ist, zumal sie als Nomaden in Jahren mit geringen Lemmingdichten überhaupt nicht anzutreffen sind. Neben diesen zeitlichen Unterschieden spielen auch die jeweiligen Jagdstrategien und -effizienzen eine entsprechende Rolle in diesen Interaktionen, die wiederum auch von den Umweltbedingungen abhängen. Dabei ist vor allem die Schneebedeckung entscheidend, da diese den Lemmingen vor allem gegenüber den Vögeln Schutz bietet. Erst bei einer durchgehenden und entsprechend hohen Schneedecke sind sie auch vor Polarfüchsen sicher. Lediglich Hermeline haben dann noch Zugang zu ihren Höhlen und Nestern unter dem Schnee.

Intensive Feldforschungen inklusive Fang und Markierung von Lemmings im Rahmen der Dissertation von Olivier Gilg für den Zeitraum 1998–2002 erlaubten danach viele neue Einblicke in die Prozesse der einzelnen Phasen des Lemmingzyklus'. Unter anderem konnte belegt werden, wie sehr in Peakphasen in der Sommerzeit die Lemmingbestände durch die Fressfeinde dezimiert werden (GILG 2002).

Auf der Basis der beobachteten Reaktion der vier Fressfeinde wurde dann ein Räuber-Beute Modell entworfen (GILG et al. 2003), welches den Vier-Jahres-Zyklus der Lemmingdynamik in Übereinstimmung mit den Langzeitbeobachtungen im Projekt vorher sagt. Dabei wurde aufgezeigt, wie stark die zyklischen Schwankungen der Lemminge auf eine zeitverzögerte Reaktion der Hermeline zurückzuführen ist (WANG et al. 2009). Stabilisiert wird das Auftreten der Lemmingzyklen durch die stark dichteabhängige Räuber-Beute-Beziehung von Polarfuchs, Schnee-Eule und Raubmöwen (GILG et al. 2006).

Für dieses System ist dabei noch wichtig festzuhalten, dass alternative Beute für die Fressfeinde nur sehr bedingt zur Verfügung steht. Es kommen hierbei Schneehühner und Schneehasen in Frage, die ganzjährig in der Arktis bleiben, während im Sommer Brutvögel wie beispielsweise Gänse, Enten oder Limikolen für einen kurzen Zeitraum eine zusätzliche Nahrungsquelle darstellen. In beschränktem Maße kann auch noch Aas (tote Moschusochsen) eine Rolle bei der Ernährung der Fressfeinde des Lemmings spielen.

Da sich das Zusammenspiel all dieser gegenseitigen Beeinflussungen in den numerischen und funktionellen Reaktionen der Fressfeinde ausdrückt (GILG et al. 2006), kann folgendes zusammenfassend festgehalten werden:

- Die engste Beziehung betrifft das Hermelin, zumal es ganzjährig mangels Ersatzbeute von den Lemmings abhängt. Dabei benötigt es mindestens zwei Lemminge am Tag zur Deckung seines Bedarfes.
- Für Polarfüchse stellen Lemminge auch eine wichtige Nahrungsquelle dar, aber deren Zugang ist bei Schneebedeckung über mehrere Monate erschwert.
- Raubmöwen, die jedes Jahr unabhängig vom Lemmingangebot in der Sommerzeit ihre arktischen Reviere aufsuchen, sind auf Lemminge für die erfolgreiche Brut angewiesen.
- Schnee-Eulen sind ebenfalls zur Fortpflanzung auf Lemminge angewiesen, sind aber nur in Lemming-Peak-Situationen anzutreffen.

Für die Lemminge bedeutet dies, dass sie saisonal einem ganz unterschiedlichen Prädationsdruck ausgesetzt sind. Davon hängt auch ab, wie stark sie sich fortpflanzen können. Zu den entscheidenden Faktoren zählen die saisonalen Unterschiede, insbesondere die schützende Schneedecke, bei der nur noch das Hermelin für sie eine Gefahr darstellt. Praktisch bietet ihnen nur die Winterzeit eine Möglichkeit, durch mehrfache Würfe die Dichte zu erhöhen, was dann geschieht, wenn auf Grund eines zuvor langanhaltenden Tiefs der Lemmingpopulation kaum noch Hermeline anwesend sind. Ganz anders ist

die Situation im Sommer, wenn die Lemminge vor allem für die räuberischen Vögel eine leichte Beute sind und die Wahrscheinlichkeit groß ist, dass die meisten Lemminge der im Winter aufgebauten Population ihren Beutegreifern zum Opfer fallen (GILG 2002).

3.3 Klimabedingte Änderungen der Schneesverhältnisse als mögliche Ursache für das Abflauen der Zyklen?

Die Feststellung, dass die zunächst regelmäßigen Zyklen seit knapp zwei Jahrzehnten durch deutlich abweichende Muster abgelöst werden, hat entsprechende Fragen über mögliche Ursachen aufgeworfen. Dabei kann man davon ausgehen, dass eine Änderung der Umweltbedingungen beteiligt sein musste, die sich auf die Populationsentwicklung der Lemminge ausgewirkt hat. Denn während es zwischendurch auch wieder zu Populationshochs kam, so ist selbst der zuletzt im Jahr 2020 beobachtete hohe Peak nicht annähernd an das Niveau der drei Peaks aus den 1990er Jahren herangekommen (Abb. 10).

Angenommen wurde, dass die veränderten Schneesverhältnisse als Begleiterscheinung des Klimawandels mitverantwortlich für das Ausbleiben der Massenvermehrungen sein könnten. Hierzu wurden durch eine Modellierung verschiedene Szenarien getestet (GILG et al. 2009). Diese lieferte Einblicke, wie sich der Klimawandel auf die Demographie der betroffenen Arten auswirkt. Im Rückblick auf das letzte Jahrzehnt können die vermuteten Änderungen bestätigt werden. Die letzten Peaks sind viel niedriger ausgefallen und ihre Abstände haben sich verlängert. Wenn auch noch mit einer großen Variabilität behaftet, so treten im Schnitt die ersten Schneefälle im Herbst immer später ein, während die Schneeschmelze im Frühjahr um bis zu einem Monat früher erfolgt, wie dies für das Untersuchungsgebiet sowohl die eigenen Beobachtungen während des Sommers (Abb. 11) als auch eine Auswertung von Landsat-Satellitenbildern aufgezeigt hat (HEGEMANN unveröff.). So hat sich über den Zeitraum von etwa 1985 bis 2013 die Zeit mit Schneebedeckung um ca. 10 Tage pro Jahrzehnt verkürzt, was auch von anderen arktischen Gebieten bekannt ist (BOKHORST et al. 2016; ANDERSEN et al. 2020). Auf diese Weise verkürzt sich die für den Lemming so wichtige Zeit für die Fortpflanzung. Hinzu kommt die mit der Erwärmung einhergehende Veränderung der Schneequalität. Unter hocharktischen Bedingungen ist der Schnee in der Regel kalt, trocken und locker und daher für die heimischen Tiere leicht zu bearbeiten, sei es um Gänge darin anzulegen (Lemminge), sei es, um sich in eine Schutzhöhle einzugraben (Schneehasen und Schneehühner). Auch Mochusochsen ziehen lockeren Pulverschnee vor, den sie leicht wegscharren können, um an die darunter liegende Vegetation zu gelangen. Die allgemeine Erwärmung der Arktis, die sogar Tauwetter mitten im Winter verursachen kann, hat als Folge, dass der Schnee häufiger als Nassschnee auftritt, der dann den Tieren viel mehr zu schaffen macht, zumal auch seine Isolationswirkung darunter leidet, insbesondere wenn der Schnee im Nachhinein wieder zufriert und sich in eine steinharte Eiskruste umwandelt (JOHANSSON et al. 2011; SCHMIDT et al 2012).

Auch andere Studien von Lemmingzyklen in der Arktis machen Veränderungen der Schneeverhältnisse für ihr Abflauen verantwortlich (EHRICH et al. 2020), mit der Folge, dass es in solchen Lebensgemeinschaften zu Kettenreaktionen auch bei den Fressfeinden kommt (SCHMIDT et al. 2012). Betroffen sind vor allem Schnee-Eulen und Falkenraubmöwen (BARRAQUAND et al. 2014), die für eine erfolgreiche Brut auf hohe Lemmingdichten angewiesen sind.

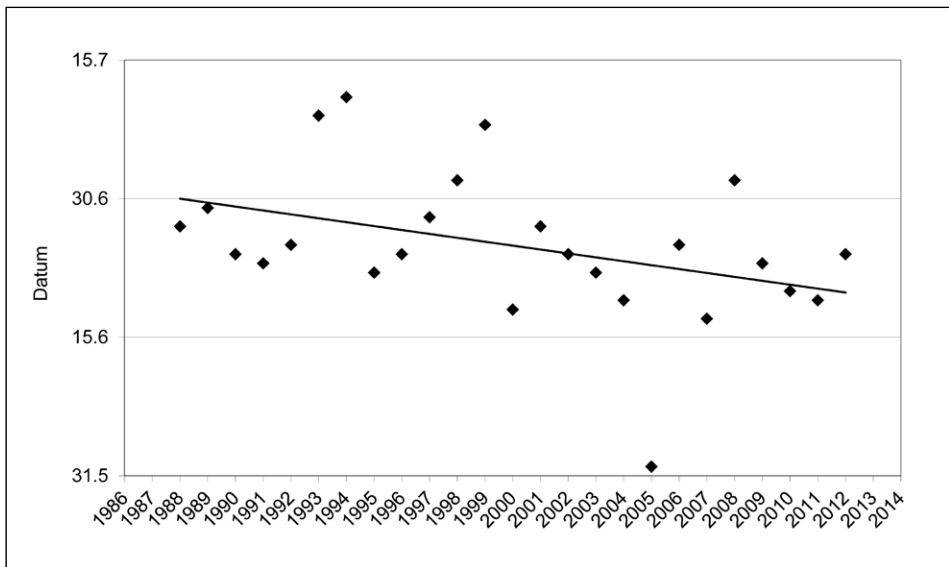


Abb. 11: Datum, zu dem die Schneeschmelze im Untersuchungsgebiet so weit vorangeschritten war, dass jeweils nur 5 % Schneebedeckung vorlag (Auswertung von Satellitenbilddaten von 1988–2012). **Fig. 11:** Date on which snowmelt in the study area had progressed so far that only 5 % snow cover was present (evaluation of satellite images from 1988–2012).

3.4 Neue Einblicke in die Winterökologie der Fressfeinde

Während der Polarnacht entziehen sich die dann ablaufenden Prozesse weitgehend der direkten Beobachtung. Dennoch liefert das Projekt vielfach Einblicke in die Winterökologie der arktischen Lebensgemeinschaft. Dies betrifft zum einen die bereits angesprochenen Wechselbeziehungen zwischen Lemmings und Hermelinen über die Erhebung der Winterester. Weitere Fressfeinde werden mithilfe neuester Techniken, wie zum Beispiel der Satellitentelemetrie, beobachtet. Damit konnte aufgezeigt werden, wie diese Arten die Zeit ohne Zugang zu Lemmings überbrücken.

3.4.1 Das Zugverhalten der Falkenraubmöwen

Die Rolle der Falkenraubmöwen im System beschränkt sich auf den arktischen Sommer, in dem die Verfügbarkeit von Lemmingsen entscheidend ist für eine erfolgreiche Fortpflanzung. Falkenraubmöwen sind Seevögel, die über neun Monate pro Jahr während des Zuges und auch in ihren Überwinterungsgebieten ausschließlich auf und vom Meer leben. Abgesehen von sporadischen Einzelbeobachtungen in solchen Gewässern oft weit weg von Küsten, war bislang kaum etwas über ihre Winterökologie bekannt. Dabei sind Falkenraubmöwen nicht nur während der Brutzeit vom Klimawandel betroffen. Angesichts der Veränderungen in den Ozeanen ist auch für die Überwinterungsgebiete mit veränderten Bedingungen zu rechnen.

Mithilfe des Einsatzes der Satellitentelemetrie konnte zunächst aufgezeigt werden, wie die Falkenraubmöwen bei ihrem Zug in südlichere Gewässer von Grönland aus den Atlantik in Richtung Westafrika überqueren (SITTLER et al. 2011). Später konnten dann mit Hilfe von Geologgern, die von wiedergefangenen Vögeln in ihren Brutgebieten in der Arktis geborgen wurden, ihre Überwinterungsgewässer im südlichen Atlantik ermittelt werden (GILG et al. 2013; VAN BEMMELEN et al. 2017). Hierbei handelt es sich um produktive Meeresbereiche entlang der Festlandssockel von Südafrika und Südamerika, an denen kalte Meeresströmungen aus der Tiefe aufsteigen und die Heimat zahlreicher Meeresvogelarten sind. Es ist davon auszugehen, dass die Falkenraubmöwen in ihren Überwinterungsgebieten über ein üppiges Nahrungsangebot verfügen, das ihnen gute Voraussetzungen für den Rückflug in die Arktis sichert. Darauf wies bereits DE KORTE (1984) anhand der guten Kondition der Vögel bei ihrer Ankunft in Grönland hin.

3.4.2 Das nomadische Verhalten der Schnee-Eulen

Gemeinsam mit den Falkenraubmöwen ist auch für Schnee-Eulen die Verfügbarkeit von Lemmingsen zur erfolgreichen Brut und Aufzucht von Jungen entscheidend. Dabei konnte in unserem Projekt aufgezeigt werden, dass Brutversuche erst ab einer Lemmingdichte von zwei Lemmingsen pro Hektar eintreten und Eulen daher nur beim Erreichen dieses Schwellenwertes im Untersuchungsgebiet anwesend sind. Dies war in 9 von 33 Jahren der Fall. Wo sich die Eulen in der übrigen Zeit aufhalten, sowohl in den lemmingarmen Sommern als auch zur Winterzeit, kann nur durch den Einsatz der Satellitentelemetrie ermittelt werden. Hierzu konnten im Rahmen des Projektes mit dem Fang der Jungeule „Uppik“ im Sommer 2004 erstmals entsprechende Einblicke gewonnen werden (AEBISCHER & SITTLER 2005), die dann später durch die Besenderung weiterer Vögel in den Jahren 2011, 2012 und 2020 ergänzt wurden. Der Einsatz dieser Technologie ist mit vielen Unwägbarkeiten verbunden. So sind Schnee-Eulen nur in größeren, oft mehrjährigen Abständen überhaupt anwesend, ihr Fang ist sehr arbeits- und zeitaufwändig und nur auf ein enges Zeitfenster beschränkt. Eine weitere Herausforderung ist die Finanzierung der teuren Technik. Trotzdem konnten im Rahmen des Projektes immerhin von mehreren Vögeln (darunter drei noch aktiv) Einblicke in deren Winterökologie gewonnen werden.

Die bisherigen Ergebnisse weisen auf eine geringe Überlebensrate der Jungeulen hin. Zudem wurde deutlich, dass die Überwinterungsstrategie sehr unterschiedlich sein kann. Ein Teil der Vögel verlässt das Gebiet im Winter und ein anderer Teil überwintert während der Polarnacht in der Umgebung des Brutgebietes.

3.4.3 Zur Winterökologie der Polarfüchse

Auf der Grundlage historischer Berichte über Beobachtungen auf dem Meereis wird seit langem angenommen, dass Polarfüchse im Winter ausgedehnte Langstreckenwanderungen auf dem Meereis unternehmen, um sich von Robbenwelpen und -kadavern zu ernähren. Auftrieb erhielten diese Annahmen durch die Rekordwanderung eines Polarfuchses, der im Frühjahr 2018 von Spitzbergen über Nordgrönland bis in die kanadische Arktis gelaufen war (FUGLEI & TARROUX 2019). Um besser zu verstehen, wie der Polarfuchs auf Veränderungen der Lemmingdichte reagiert und welche Rolle dabei der Winter spielt, wurden zwischen 2016 und 2018 die Bewegungen von neun Polarfüchsen mit Argos-Sendern an drei verschiedenen Studienstandorten im Nordosten Grönlands beobachtet. Einer dieser Standorte war das Karupelv Valley, wo im Sommer 2016 drei Polarfüchse (zwei Weibchen und ein Männchen) besendert werden konnten (GILG et al. in prep.). Die Ziele der Studie waren es zum einen, die großräumigen jährlichen Bewegungen der Polarfüchse zu dokumentieren, zum anderen herauszufinden, ob sie das ganze Jahr über standorttreu in ihren Streifgebieten bleiben, und darüber hinaus die Zeit zu beurteilen, die sie im Winter auf dem Meereis verbringen.

Von den neun Füchsen, die zwischen dem ersten und zweiten Sommer beobachtet wurden, blieben sechs im gleichen Gebiet, zwei (ein Paar) zogen gemeinsam in ein anderes Territorium und nur ein Weibchen aus dem Karupelv Valley wanderte in ein neues Gebiet (125 km südlich) aus, wo es im April 2017 ankam, nachdem es während ca. 70 Tagen mehr als 1200 km zurückgelegt hatte (hauptsächlich auf dem Meereis, aber auch über 130 km Eiskappe). Von den fünf Individuen (vier Weibchen und ein Männchen), die während des zweiten Winters noch beobachtet werden konnten, blieben vier territorial, während das gleiche Weibchen aus dem Karupelv Valley wieder auswanderte. Das letzte Signal dieses Fuchses konnte im Dezember 2017 ca. 650 km südwestlich seines ursprünglichen Baus aus dem Sommer 2016 und ca. 550 km südwestlich seines Territoriums 2017 geortet werden.

Abgesehen von diesem emigrierenden Weibchen, das in beiden Wintern ca. 20 % seiner Aufenthaltsorte auf dem Meereis hatte, nutzten die übrigen Füchse das Meereis nur sehr begrenzt. Nur 2,1 % aller Positionen wurden weiter als 2 km von der Küste entfernt gefunden und die Nutzung von Meereis war im Sommer (0,4 %) geringer als im Winter (3,4 % bzw. 1,5 %, wenn das oben erwähnte Weibchen nicht berücksichtigt wird).

Dies ist weniger als das, was auf der Insel Bylot (kanadische Arktis) von LAI et al. (2017) gefunden wurde, die auf der Grundlage von 66 Individuen schätzten, dass 23 % der

erwachsenen Polarfüchse sich zerstreuten (d.h. nomadische Bewegungen ohne Rückkehr) und nur 4,5 % im Winter weiträumige Schleifenbewegungen zeigten (d.h. Rückkehr in ihr Revier während des folgenden Sommers). In ähnlicher Weise bewegten sich in Spitzbergen nur zwei (9 %) der 22 mit Satellitensendern beobachteten Polarfüchse mehr als 250 km von ihrer ersten Position weg, alle anderen blieben im Umkreis von 90 km (FUGLEI et al. 2016).

Es scheint daher, dass zumindest in Grönland Langstreckenwanderungen auf dem Meer eis bei erwachsenen Polarfüchsen nicht so häufig sind, wie bisher angenommen.

3.5 Einblicke in das „Interactions“-Programm

Im Rahmen der ersten Zusammenarbeit des „Interactions“-Programms, bei dem in drei Untersuchungsgebieten in Nordost-Grönland gemeinsam nach dem gleichen Schema Daten zu Lemmingsen, Raubfeinden und Strandläufern gesammelt wurden, konnten grundlegende Daten zu den direkten und indirekten Räuber-Beute-Beziehungen zwischen Lemmingsen, ihren Fressfeinden und den im gleichen Gebiet brütenden Strandläufern erhoben werden. Dabei wurde zum einen deutlich, dass die Lemmingzyklen entlang der Küste nicht synchron verlaufen, sondern jeweils eigene Zyklen existieren, die zudem eine unterschiedliche Amplitude aufweisen (Abb. 12). Das Untersuchungsgebiet im Kapupelv Valley zeichnet sich dabei mit den größten Unterschieden zwischen Lemming-Tiefs und -Hochs und einer besonders deutlichen Reaktion der Prädationsrate auf die Sanderlingnester aus. In Bezug zu den Raubfeinden konnte eine besondere Situation beschrieben werden, als nach zwei schlechten Lemmingjahren die Anzahl der Polarfuchsbeobachtungen so niedrig war, dass der Bruterfolg der Sanderlinge entgegen aller Annahmen trotz niedriger Lemmingdichte hoch war. Eine solche zeitverzögerte Reaktion der Prädationsrate durch Polarfüchse war bislang noch nicht beschrieben worden.

Die intensive Beschäftigung mit den Sanderlingen führte zu neuen Einblicken in deren Brutbiologie und Zugverhalten (RENEERKENS et al. 2016, 2020). Gleichzeitig diente diese Zeit zur Entwicklung geeigneter Methoden (u.a. WEISER et al. 2016; MOREAU et al. 2018) und als Test für deren großräumigere Anwendbarkeit, was eine entscheidende Grundlage für die Zusammenarbeit in der Interactions Working Group darstellte. Diese Zusammenarbeit lief und läuft so erfolgreich, dass eine Weiterführung über den ursprünglich geplanten Zeitraum 2016–2019 sowie eine Ergänzung um weitere Untersuchungsgebiete geplant ist.

An Zwischenergebnissen kann festgehalten werden, dass die Überwachung des Prädationsdrucks mithilfe künstlicher Nester aus Wachteleiern belegt, wie gering die Prädationsrate in Nordost-Grönland im Vergleich zu vielen anderen Gebieten in der Arktis ist. Diese Daten stellen neben den Werten zur Lemmingdichte und der Raubsäugeraktivität die Basis für zukünftige Analysen dar. Die Fortführung der Überwachung des realen Prädationsdrucks auf die Nester verschiedener Strandläuferarten mithilfe von Thermo-

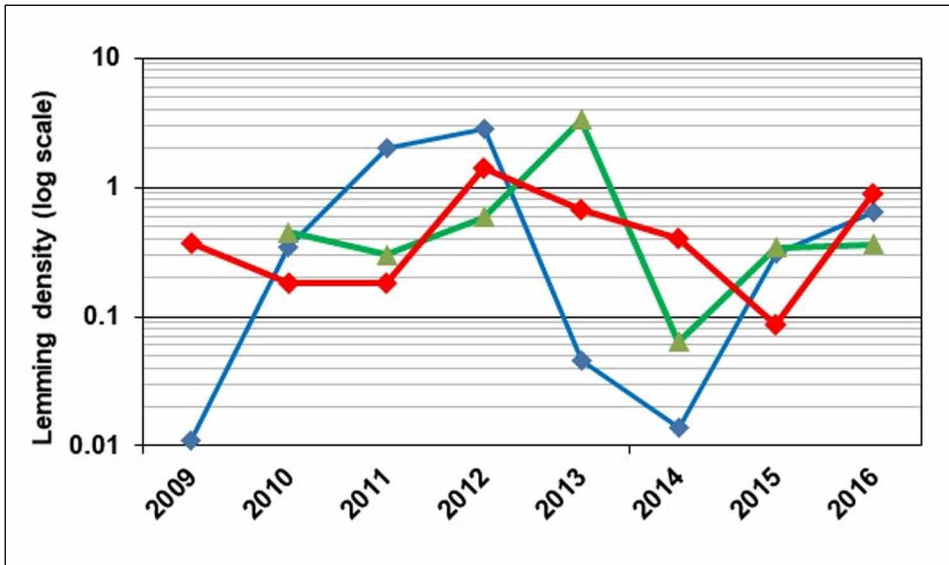


Abb. 12: Die Lemmingzyklen verlaufen in Nordost-Grönland nicht synchron, wie die parallelen Erhebungen in drei Untersuchungsgebieten zeigen (blau: Karupelv Valley, rot: Zackenberg, grün: Hochstetter). **Fig. 12:** Lemming cycles are not synchronous in northeast Greenland, as shown by parallel surveys in three study areas (blue: Karupelv Valley, red: Zackenberg, green: Hochstetter).

loggern ergab bereits wichtige neue Daten zu deren Brutverhalten (MEYER et al. 2020, 2021). Es konnte unter anderem das komplexe Zusammenspiel zwischen Brutstrategie, Brutverhalten und Umweltbedingungen beschrieben werden. Die möglichen Reaktionen von Strandläufern auf Umweltveränderungen während der Brutzeit stellen dabei eine wichtige Grundlage für das Verständnis ihrer Reaktionen auf zukünftige klimatische Veränderungen dar. Die Erfassung der relativen Abundanz von „Pflanzenfressern“ (ohne Nagetiere) anhand von Kot-Transekten hat sich bewährt und gilt inzwischen als Standardmethode für Tundrahabitat (BARRIO et al. in press).

3.6 Lebensgemeinschaften der Küstengewässer: die unübersehbaren Folgen des Rückgangs des Meereises, aufgezeigt am Beispiel der Eisbären

Vielleicht noch eindeutiger als bei den Änderungen der Schneebedeckung zeigt sich, wie sehr sich die Verhältnisse für an das Meereis gebundene Arten inzwischen verändert haben. Dies lässt sich am Beispiel der Fjordeisbedeckung aufzeigen. Wenn auch nicht im Fokus des Projektes, so stehen doch manche Arten im Wechsel zwischen dem Meeres-ökosystem und der angrenzenden Tundra. Bei den Vögeln handelt es sich um Zugvögel, die wie Küstenseeschwalben oder Eiderenten auf vorgelagerten Inseln brüten, während unter den Säugetieren im Wesentlichen die Robben und die von ihnen abhängigen Eisbären ganzjährig an dieses Ökosystem gebunden sind.

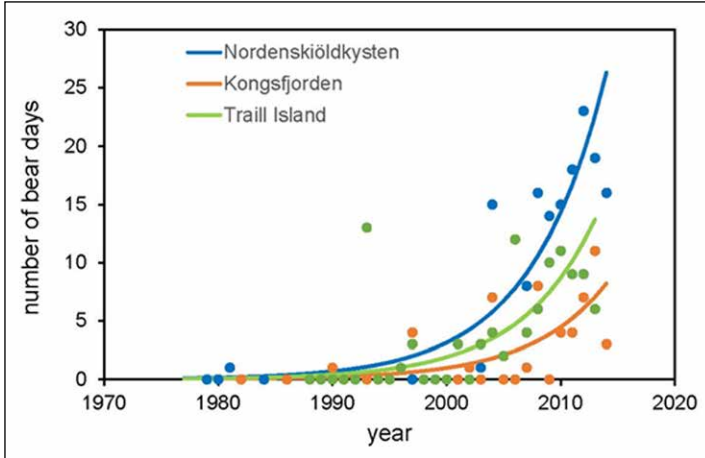


Abb. 13: Wahrscheinlichkeit von Eisbärbegegnungen an der Westküste von Spitzbergen und in Nordost-Grönland im Sommer in Abhängigkeit vom Jahr (Quelle: PROP et al. 2015) und Beispiele für Eisbärbegegnungen im Untersuchungsgebiet (Fotos: Antonine Rezer am 23.07.2018 und am 02.07.2014).

Fig. 13: Probability of polar bear encounters in summer as a function of year (source: PROP et al. 2015).



Beobachtungen, die sich über denselben Zeitraum erstrecken wie die für die Lemmingzyklen, belegen den deutlichen Rückgang der Meereisbedeckung im Kong-Oscar-Fjord (PROP et al. 2015). Obwohl diese Änderungen ebenfalls mit einer großen natürlichen Variabilität behaftet sind, so sind die Trends einer nach hinten verschobenen Neueisbildung im Herbst wie auch eine frühere Auflösung des festgebundenen Fjordeises im Frühsommer eindeutig, entsprechend den andernorts im Eismeer gemachten Beobachtungen (GASCARD et al, 2019; ANDERSEN et al. 2020; YADAV et al, 2020). Da die Küsten des Ostens der Insel Traill durch ihre Nähe zur Eisdrift in der Fram-Straße zu den Hauptwurfgebieten von Eisbären in Grönland gehören (BORN et al. 1997), entzieht der versiegender Eisstrom, ein einst mehrere Hundert Kilometer breites Packeisband als Ausläufer des Polarbeckens, den grönländischen Eisbären ihre Jagdreviere schon zu Beginn des Sommers. Als Folge sind die Bären gezwungen, die Küstengebiete immer früher aufzusuchen, in denen sie dann inzwischen monatelang auf der Suche nach Ersatznahrung ausharren müssen. Die für sie so entscheidende Robbenjagd auf dem Packeis kommt dann erst ab Ende Oktober wieder in Frage.

In einem Vergleich der eigenen Langzeitbeobachtungen aus dem Projektgebiet mit denen aus Spitzbergen an der gegenüberliegenden Seite der Fram-Straße konnten die Häufungen der Begegnungen mit Eisbären an Land statistisch belegt werden (PROP et al. 2015 und Abb. 13). Während diese Häufung von Bären an Land für den Alltag der Projektteilnehmer inzwischen auch eine Sicherheitsfrage darstellt, so sind vor allem Brutvögel die Leidtragenden dieses Wandels. Während es auf Spitzbergen in erster Linie Weißwangenganskolonien betrifft, werden in den Fjorden Nordost-Grönlands auf den kleinen Inseln die Nester der Küstenseeschwalben von den Bären des Öfteren systematisch abgesucht.

3.7 Das Treibholz als Indikator des vergangenen Wandels in der Arktis, mit neuen Einblicken in die nacheiszeitlichen Landhebungen³

Die zentralen Fragen, woher das Treibholz kommt und wie alt es ist, konnte mit dendrochronologischen Methoden beantwortet werden. Über Ähnlichkeitsvergleiche der Jahringbreitenmuster zwischen den an den Stränden des Kong-Oscar-Fjords abgelagerten Stämmen und Referenzen von Bäumen aus den Tälern der großen Ströme der borealen Zone Eurasiens und Amerikas ließen sich exakt die Herkunft und das Alter bestimmen. Die das Treibholz dominierende Waldkiefer kommt mehrheitlich aus den Uferwäldern des Angaras, dem größten Zufluss des Jenissei in Zentralsibirien. Diese Stämme konnten in die Zeit zwischen 1920 und 1975 datiert werden. Teilweise sind noch Eigentümer- oder Flößermarken an den Stirnflächen sichtbar. Einige der Kiefern gelangten aber auch über westlichere Einzugsgebiete wie der nördlichen Dwina und östlichere über die Lena in das Eismeer, wo sie später über die Eisdrift der Fram-Straße mit den Küsten Grönlands in Kontakt kamen (HELLMANN et al. 2013). Die zweitwichtigste vorgefundene Baumart ist die

³ Verfasst von Willy Tegel.

Lärche. Für sie gelangen Nachweise über Herkunft aus dem Jenissei- und Lenagebiet. Die dritthäufigste Baumart ist die Fichte. Sie hat ihren Ursprung mehrheitlich in Zentral- und Westsibirien, aber in wenigen Fällen konnten auch die nordamerikanischen Flusssysteme Mackenzie und Yukon als Holzquelle nachgewiesen werden (HELLMANN et al. 2017).

Bemerkenswert war die Datierung eines etwa fünf Meter langen Kiefernstammes auf einer ehemaligen Strandterrasse im Karupelv-Tal, der in einer Höhenlage von ca. 30 Metern über dem aktuellen Meeresspiegel eingebettet ist. Eine C_{14} -Datierung dieses Holzes ergab ein Alter von 5.630 BC bis 5.480 BC. Demgegenüber wurde ein Walknochen in einer Höhenlage von ca. 45 Meter auf ein Alter von 7.030 BC bis 6.640 BC datiert, während das Alter von Muscheln aus Schichten zwischen 30 und 40 Metern in den Zeitraum zwischen 7.460 BC bis 7.140 BC fällt. Obwohl es sich hier nur um eine kleine Pilotstudie handelt, die durch weitere Probesammlungen auszubauen wäre, kann an dieser Stelle festgehalten werden, dass diese Funde mit der zunehmenden Erwärmung im Atlantikum in Verbindung stehen, bei der die Küsten Grönland wenigstens zeitweise eisfrei gewesen sein mussten, um sowohl dem Treibholz als auch Walen Zugang zum Fjord zu bieten. Aus diesem Vergleich (Treibholz – Walknochen) lässt sich abzeichnen, dass sich der Eisverlust während dieser Warmphase in Form einer raschen Landhebung (ca. 15 Meter in 1.500 Jahren) ausgewirkt hat. Diese Kalkulation steht im Einklang mit vergleichbaren Studien (WASHBURN & STUIVER 1962). Ein Ausbau solcher Probesammlungen wäre vielversprechend, um weitere Einblicke in diese Änderungen zu gewinnen (siehe auch MIKKELSEN et al. 2001).

4 Abschließende Diskussion und Ausblick

Ausgehend von einer in der Fachwelt lange heiß diskutierten Fragestellung über die Steuerung von Populationen am Beispiel der Lemminge, konnte das hier vorgestellte Projekt dank der ausgewählten Forschungsansätze manche entscheidenden Beiträge leisten. In erster Linie war es die Auswahl eines Untersuchungsgebietes in der Hocharktis als Lebensraum einer der einfachsten terrestrischen Lebensgemeinschaften, die in vielerlei Hinsicht sonst kaum zu erschließende Einblicke ermöglichen konnte. Die indirekte Methode der systematischen Erfassung der Winterester, die nur in der kargen nördlichen Tundra praktikabel ist, erwies sich als besonders zielführend. Zum einen lieferte sie Daten über Prozesse in der Winterzeit, die für die Fortpflanzung der Lemminge so wichtig ist, zudem ermöglicht sie Einblicke in die Interaktionen mit dem Hauptfressfeind Hermelin, die über längere Monate diese ganz einfache Räuber-Beute-Beziehung bestimmt.

Die jährlichen Erhebungen waren zunächst mit einer längeren Durststrecke verbunden, bevor aus den Beobachtungen sich wiederholende zyklische Muster erkennbar wurden. Diese entsprechen auch weitgehend den Fluktuationen, die von anderen Studien bekannt waren, in denen die Anstiege zu den Hochs von noch steileren Abstürzen zu Tiefs gefolgt

waren (Übersicht in EHRICH et al. 2020). Erst nachdem drei vollständige Zyklen erfasst waren und zugleich auch die Interaktionen mit den Fressfeinden quantifiziert werden konnten, gelang mit der Modellierung der numerischen und funktionellen Reaktionen ein entscheidender Durchbruch. Dabei konnte zugleich die zeitverzögerte Reaktion der Hermeline bestätigt werden, deren Rolle sich auch bei der Fortsetzung der Erhebungen über zwei weitere Jahrzehnte noch weiter verfestigte.

Dass sich nach dem dritten Lemmingpopulationszyklus in den folgenden Jahren abweichende Kurvenverläufe einstellten, hat ganz neue Fragestellungen aufgeworfen. Dabei war davon auszugehen, dass sich Einflussfaktoren bei der Weiterentwicklung der Lemmingpopulation geändert haben müssen, um solche Abweichungen zu verursachen. Zugleich hatte diese Veränderung als Kettenreaktion einen Einbruch der Bruterfolge bei auf Lemmingpeaks angewiesenen Schnee-Eulen und Raubmöwen zur Folge. Unter den abiotischen Faktoren kam diesbezüglich vor allem die vom Klimawandel mit beeinflusste Veränderung der Schneeverhältnisse in Frage. Zum einen gilt der allgemeine Trend nach einer Verkürzung der Schneebedeckung in der Arktis als belegt, zum anderen geht mit der Erwärmung auch eine Änderung der Schneequalität einher, die den meisten Arten zu schaffen macht. Eine erste Modellierung einer Fortsetzung dieser Veränderungen mit entsprechenden Szenarien hat aufgezeigt, wie sich dies auf die Demographie der Lemminge auswirken kann (GILG et al. 2009). Dabei ist unter solchen Einflüssen mit einer Verlängerung der Zyklen bei weniger ausgeprägten Peaks zu rechnen, was inzwischen auch eingetroffen ist.

Wie die wenigen hier dargestellten Beispiele von außerplanmäßigen Untersuchungen ohne direkten Bezug zu den Lemmingen gezeigt haben, steckt in solchen Gelegenheiten noch ein großes unerschlossenes Potenzial, um Prozesse im Zusammenhang mit dem gegenwärtigen Wandel aufzuzeigen.

Während jedes weitere Jahr, in dem diese Dokumentation lückenlos fortgesetzt werden kann, dazu beiträgt, die bisher verfolgten Hypothesen noch weiter zu untermauern, ist vor allem die Einbettung des Projektes in ein zirkumpolares Netzwerk von vergleichbaren Studien mit einheitlichen Protokollen sehr vielversprechend. Bei der Vielzahl an gemeinsamen Veröffentlichungen mehren sich nun gesicherte Einblicke in die Folgen des dramatischen Wandels, dem die Arktis unterworfen ist. Damit kann dieses Projekt nun auch als Beispiel aufgeführt werden, um die Wichtigkeit solcher Langzeitstudien mit fachübergreifenden Ansätzen hervorzuheben.

5 Danksagung

Ein Projekt dieses Umfangs hätte auf Dauer wohl nie ohne die Unterstützung zahlreicher Mitstreiter, Förderer und Unterstützer am Leben gehalten werden können. Dabei war entscheidend, dass es von der ersten Stunde an dank des großen Entgegenkommens

von Prof. Klaus C. Ewald über das Institut für Landespflege eine institutionelle Anbindung an die Universität Freiburg genießen konnte, während für so ein rein ehrenamtliches Vorhaben ja von offizieller Seite keine finanziellen Mittel für die jährlichen Feldforschungen verfügbar sind. Der gleiche Dank geht auch an die Professoren Albert Reif, Werner Kohnold und Alexandra-Maria Klein, die als Institutsleiter*innen dem Projekt in den folgenden Jahren ununterbrochen ihre Unterstützung gewährt haben. In diesem Zusammenhang hat auch die Groupe de Recherche en Ecologie Arctique als in Frankreich eingetragener Verein das Projekt stets unterstützend mitbegleitet.

Aus der Vielzahl an Mitstreitern, die alle in ihrer Weise sehr zum Gelingen des Projektes beigetragen haben, möchten wir die Sonderrolle des leider verstorbenen Prof. Ilkka Hanski (Helsinki) anerkennend hervorheben, der mit seinen ganzen Erfahrungen und Ideen sowie über die Betreuung der Dissertation von Olivier Gilg dem Projekt neuen Schub und internationales Ansehen verliehen hat.

Wir fühlen uns auch zur großen Dankbarkeit verpflichtet für die Unterstützung von unseren treuen Förderern, unter denen wir vor allem Stork International, Schwarzwaldhof, Vaude, Meindl sowie die Firma Hauraton und die Stiftung „Menschen für Eisbären“ hervorheben möchten. Zudem sichern die jährlichen Beiträge von Polarpostsammlern, die inzwischen oft zu großzügigen Spendern geworden sind, einen Großteil der Grundfinanzierung der jährlichen Expeditionen.

Nicht zuletzt sei auch der Badische Landesverein für Naturkunde und Naturschutz dankend erwähnt, bei dem das Projekt als gesonderte Arbeitsgruppe angesiedelt ist.

6 Literatur

- Aebischer, A. & Sittler, B. (2005): Satelliten überwachen jeden Flügelschlag von Schneeeulen. *Kauzbrief* 17: 43–46.
- Andersen, J.K., Andreassen, L.M., Baker, E.H., Ballinger, T.J., Berner, L.T., Bernhard, G.H., Bhatt, U.S., Bjerke, J.W., Box, J. E., Britt, L., Brown, R., Burgess, D., Cappelen, J., Christiansen, H. H., Decharme, B., Derksen, C., Drozdov, D. S., Epstein, H. E., Farquharson, L. M., Farrell, S. L., Fausto, R. S., Fettweis, X., Fioletov, V. E., Forbes, B. C., Frost, G. V., Gerland, S., Goetz, S. J., Groß, J., Hanna, E., Hanssen-Bauer, I., Hendricks, S., Ialongo, I., Isaksen, K., Johnsen, B., Kaleschke, L., Kholodov, A. L., Kim, S., Kohler, J., Labe, Z., Ladd, C., Lakkala, K., Lara, M. J., Loomis, B., Luks, B., Luoju, K., Macander, M. J., Malkova, G. V., Mankoff, K. D., Manney, G. L., Marsh, J. M., Meier, W., Moon, T. A., Mote, T., Mudryk, L., Mueter, F. J., Müller, R., Nyland, K. E., O’Neel, S., Overland, J. E., Perovich, D., Phoenix, G. K., Reynolds, M. K., Reijmer, C. H., Ricker, R., Romanovsky, V. E., Schuur, E. A. G., Sharp, M., Shiklomanov, N. I., Smeets, C. J. P. P., Smith, S. L., Streletskiy, D. A., Tedesco, M., Thoman, R. L., Thor-

- son, J. T., Tian-Kunze, X., Timmermans, M., Tømmervik, H., Tschudi, M., van As, D., van de Wal, R. S. W., Walker, D. A., Walsh, J. E., Wang, M., Webster, M., Winton, Ø., Wolken, G. J., Wood, K., Wouters, B., & Zador, S. (2020): The Arctic. *Bulletin of the American Meteorological Society* 101: 239–286.
- Andreassen, P.N.S., Schmidt, N.M., Kapel, C.M.O., Christensen, M.U., Sittler, B., Gilg, O., Enemark, H.L. & Al-Sabi, M.N.S. (2017): Gastrointestinal parasites of two populations of Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) from north-east Greenland. *Polar Research* 36 (sup1): 13.
- Barraquand, F., Høye, T.T., Henden, J.-A., Yoccoz, N.G., Gilg, O., Schmidt, N.M., Sittler, B. & Ims, R.A. (2014): Demographic responses of a site-faithful and territorial predator to its fluctuating prey: long-tailed skuas and arctic lemmings. *Journal of Animal Ecology* 83: 375–387.
- van Bemmelen, R., Moe, B., Hanssen, S.A., Schmidt, N.M., Hansen, J., Lang, J., Sittler, B., Bollache, L., Tulp, I. Klaassen, R. & Gilg, O. (2017): Flexibility in otherwise consistent non-breeding movements of a long-distance migratory seabird, the long-tailed skua. *Marine Ecology Progress Series* 578: 197–211.
- Barrio, I.C., Ehrich, D., Soininen, E.M., Ravolainen, V.T., Bueno, C.G., Gilg, O., Koltz, A.M., Speed, J.D.M., Hik, D.S., Mörsdorf, M., Alatalo, J.M., Angerbjörn, A., Bêty, J., Bollache, L., Boulanger-Lapointe, N., Brown, G.S., Eischeid, I., Giroux, M.A., Hájek, T., Hansen, B.B., Hofhuis, S.P., Lamarre, J.-F., Lang, J., Latty, C., Lecomte, N., Macek, P., Mckinnon, L., Myers-Smith, I.H., Pedersen, Å.Ø., Prévay, J.S., Roth, J.D., Saalfeld, S.T., Schmidt, N.M., Smith, P., Sokolov, A., Sokolova, N., Stolz, C., Van Bemmelen, R., Varpe, Ø., Woodard, P.F. & Jónsdóttir, I.S. (in press): Developing common protocols to measure tundra herbivory across spatial scales. *Arctic Science*.
- Berteaux, D., Thierry, A.-M., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Buchel, E., Doronina, L., Ehrich, D., Eide, N.E., Erlandsson, R., Flagstad, Ø., Fuglei, E., Gilg, O., Goltsman, M., Henttonen, H., Ims, R.A., Killengreen, S.T., Kondratyev, A., Kruchenkova, E., Kruckenberg, H., Kulikova, O., Landa, A., Lang, J., Menyushina, I., Mikhnevich, J., Niemimaa, J., Norén, K., Ollila, T., Ovsyanikov, N., Pokrovskaya L., Pokrovsky, I., Rodnikova, A., Roth, J., Sabard, B., Samelius, G., Schmidt, N.M., Sittler, B., Sokolov, A.A., Sokolova, N.A., Stickney, A., Unnsteinsdóttir, E.R. & White, P.A. (2017): Harmonizing circumpolar monitoring of Arctic fox: benefits, opportunities, challenges, and recommendations. *Polar Research* 36 (sup1): 2.
- Böcher, J. (2015). The Greenland entomofauna in its arctic context. In: *Fauna Entomologica Scandinavica*. Kristensen, N.P. & Michelsen, V. (Hrsg. der Serie). The Greenland Entomofauna. An Identification Manual of Insects, Spiders and Their Allies. Böcher, J., Kristensen, N.P., Pape, T. & Vilhelmsen, L. (Hrsg. des Bandes). Leiden. Vol. 44: 10–20.
- Bokhorst, S., Oedersen, S. & Callaghan, T. (2016): Changing Arctic snow cover: a review of recent developments and assessment of future needs for observations, modelling and impacts. *AMBIO* 45: 513–527.
- Born, E.W., Wiig, Ö. & Thomassen, J. (1997). Seasonal and annual movements of radio-collared polar bears (*Ursus maritimus*) in northeast Greenland. *J. Mar. Syst.* 10: 67–77.

- Born, E.W., Böcher, J., Boertmann, D., Anker Pedersen, S. & Philipp, M. (2001): Adaptions to Arctic Conditions. In: Born, E.W. & Böcher, J. (Hrsg.): The Ecology of Greenland. Ilinnusiorfik, Nuuk: 84–110.
- Büntgen, U., Bolze, N., Hellmann, L., Sittler, B., Frauenberger, B., Piermattei, A., Kirdyanov, A., Schweingruber, F.H., Ludemann, T. & Krusic, P.J. (2018): Long-term recruitment dynamics of arctic dwarf shrub communities in coastal east Greenland. *Dendrochronologia* 50: 70–80.
- Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF)(2001): Arctic Flora and Fauna: Status and Conservation. Helsinki, Edita: 272 Seiten.
- Dalerum, F. & Angerbjörn, A. (2000): Arctic Fox (*Alopex lagopus*) diet in Karupelv Valley, East Greenland, during a summer with low lemming density. *Arctic* 53: 1–8.
- de Korte, J. (1984): Ecology of the Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudatus* Vieillot, 1819) at Scoresby Sund, East Greenland. Part two: arrival, site tenacity and departure. *Beaufortia* 34: 1–14.
- Ehrich, D., Schmidt, N.M., Gauthier, G., Alisauskas, R., Angerbjörn, A., Clark, K., Ecke, F., Eide, N.E., Framstad, E., Frandsen, J., Franke, A., Gilg, O., Giroux, M.-A., Henttonen, H., Hörnfeldt, B., Ims, R.A., Kataev, G.D., Kharitonov, S.P., Killengreen, S.T., Krebs, C.J., Lanctot, R.B., Lecomte, N., Menyushina, I.E., Morris, D.W., Morrisson, G., Oksanen, L., Oksanen, T., Olofsson, J., Pokrovsky, I.G., Popov, I.Y., Reid, D., Roth, J.D., Saalfeld, S.T., Samelius, G., Sittler, B., Sleptsov, S.M., Smith, P.A., Sokolov, A.A., Sokolova, N.A., Soloviev, M.Y., Solovyeva, D.V. (2020) Documenting lemming population change in the Arctic: Can we detect trends? *AMBIO* 49: 786–800.
- Elton, C.S. (1924): Periodic fluctuations in the number of animals: their causes and effects. *J. Exp. Biol.* 2: 119–163.
- Fuglei, E., Henden, J.-A., Brittas, R., Callahan, C., Hansen, J., Ims, R.A., Isaev, A.P., Lang, J., McIntyre, C., Merizon, R., Mineev, O.Y., Mineev, Y.N., Mossop, D., Nielsen, O., Nilsen, E., Pedersen, Å.Ø., Schmidt, N.M., Sittler, B., Willebrand, M.H., Willebrand, T. & Martin, K. (2020) Circumpolar status of arctic ptarmigan: Population dynamics and trends. *Ambio* 49, 749–761.
- Fuglei, E., Berteaux, D., Pedersen, Å.Ø. & Tarroux, A. (2016) Arctic fox spatial ecology related to harvest management. *Norsk Polarinstitutt Brief Report*, 35, 1–50.
- Fuglei, E. & Tarroux, A. (2019) Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice *Polar Research*, 38, 3512.
- Gascard, J.-C., Zhang, J., and Rafizadeh, M (2019): Rapid decline of Arctic sea ice volume: Causes and consequences, *The Cryosphere Discuss.*, <https://doi.org/10.5194/tc-2019-2>, 2019.
- Gilg, O. (2002): The summer decline of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in high arctic Greenland. *Oikos* 99: 499–510.
- Gilg, O., Hanski, I. & Sittler, B. (2003): Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science* 302: 866–868.
- Gilg, O., Sittler, B., Sabard, B., Hurstel, A., Sane, R., Delattre, P. & Hanski, I. (2006): Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland. *Oikos* 113: 193–216.

- Gilg, O., Sittler, B. & Hanski, I. (2009): Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology* 15: 2634–2652.
- Gilg, O., Moe, B., Hanssen, S.A., Schmidt, N.M., Sittler, B., Hansen, J., Reneerkens, J., Sabard, B., Chastel, O., Phillips, R., Oudman, T., Biersma, E., Fenstad, A.A., Lang, J. & Bollache, L. (2013): Trans-equatorial migration routes, stopover sites and wintering areas of a high-Arctic avian predator: the long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus*). *PLoS ONE* 8 (5): e64614.
- Gilg, O., Bollache, L., Afonso, E., Yannic, G., Schmidt, N.M., Hansen, L.H., Hansen, J., Sittler, B., Lang, J., Meyer, N., Sabard, B., Gilg, V., Lang, A., Lebbar, M., Haukisalmi, V., Henttonen, H., Moreau, J. (2019): Are gastrointestinal parasites associated with the cyclic population dynamics of their arctic lemming hosts? *International Journal for Parasitology. Parasites and Wildlife* 10: 6–12.
- Hansen, B.U. (2001): The Climate. In: Born, E.W. & Böcher, J. (Hrsg.): *The Ecology of Greenland*. Ilinniuisiorfik, Nuuk: 66–83.
- Hanssen-Bauer, I., Førland, E.J., Hisdal, H., Mayer, S., Sandø, A.B. & Sorteberg, A. (2019): *Climate in Svalbard 2100. A knowledge base for climate adaptation*. NCCS report no 1/2019. Norwegian Environment Agency (Hrsg.). 208 S.
- Hellmann, L., Tegel, W., Eggertsson, Ó., Schweingruber, F.H., Blanchette, R., Kirilyanov, A., Gärtner, H. & Büntgen, U. (2013): Tracing the origin of Arctic driftwood. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 118: 1–9.
- Hellmann, L., Tegel, W., Geyer, J., Kirilyanov, A., Nikolaev, A., Eggertsson, Ó., Altman, J., Morganti, S., Wacker, L., Reinig, F. & Büntgen, U. (2017): Dendro-provenancing of Arctic driftwood. *Quaternary Science Reviews* 162 (2017) DOI: 10.1016/j.quascirev.2017.02.025.
- Johansson, C., Pohjola, v.A., Jonasson, C. & Callaghan, T.V. (2011): Multi-decadal changes in snow characteristics in sub-arctic Sweden. *AMBIO* 40: 566–574.
- Lai, S., Bêty, J. & Berteaux, D. (2017) Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos* 126: 937–947.
- Lieser, M. & Zakrzewski, M. (2005): Raumnutzung und Vergesellschaftung von Alpenschneehühnern *Lagopus mutus* im grönländischen Sommer. *Vogelwarte* 43: 111–121.
- Lieser, M., Zakrzewski, M. & Sittler, B. (1997): Zur Ökologie von Alpenschneehühnern *Lagopus mutus* im Sommer auf der Insel Traill, Nordost-Grönland. *Der Ornithologische Beobachter* 94: 225–232.
- Meltofte, H., Sittler, B. & Hansen, J. (2007): Breeding performance of tundra birds in high arctic Northeast Greenland 1987–2007. *Arctic Birds* 9: 45–53.
- Meyer, N., Bollache, L., Galipaud, M., Moreau, J., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Brown, G., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R., Lang, J., Latty, C., Lecomte, N., McKinnon, L., Kennedy, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., van Bemmelen, R., Varpe, Ø. & Gilg, O. (2021): Behavioural responses of breeding arctic sandpipers to ground-surface temperature and primary productivity. *Science of The Total Environment* 755: 142485.

- Meyer, N., Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F.-X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Béty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M.-A., Hansen, J., Lanctot, R., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S., Sabard, B., Schmidt, N.M., Sittler, B., Smith, P., Sokolov, A., Sokolov, V., Sokolova, N., van Bemmelen, R. & Gilg, O. (2020): Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. *Oikos* 129: 1481–1492.
- Mikkelsen, N., Carver, S., Woodward, J. & Christiansen, H.H. (2001): Periglacial processes in the Mestersvig region, central East Greenland. *Geology of Greenland Survey Bulletin* 189: 115–121.
- Moreau, J., Perroud, L., Bollache, L., Yannic, G., Teixeira, M., Schmidt, N.M., Reneerkens, J. & Gilg, O. (2018): Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis* 160: 13–22.
- Prop, J., Aars, J., Bårdsen, B.-J., Hanssen, S.A., Bech, C., Bourgeon, S., de Fouw, J., Gabrielsen, G.W., Lang, J., Noreen, E., Oudman, T., Sittler, B., Stempniewicz, L., Tombre, I., Wolters, E. & Moe, B. (2015): Climate change and the increasing role of polar bears on bird populations. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3: 33.
- Rau, F. (1995): Geoökologische und hydrologische Untersuchungen in einem hocharktischen Tundrenökosystem auf Traill Ö, Nordost Grönland. Diplomarbeit, Albert Ludwigs Universität Freiburg, 155 S.
- Reneerkens, J., Schmidt, N.M., Gilg, O., Hansen, J., Hansen, L.H., Moreau, J. & Piersma, T. (2016): Effects of food abundance and early clutch predation on reproductive timing in a high Arctic shorebird exposed to advancements in arthropod abundance. *Ecology and Evolution* 6: 7375–7386.
- Reneerkens, J., Versluijs, T., Piersma, T., Alves, J., Boorman, M., Corse, C., Gilg, O., Hallgrímsson, G., Lang, J., Loos, B., Ntiamoa-Baidu, Y., Nuoh, A., Potts, P., ten Horn, J. & Lok, T. (2020): Low fitness at low latitudes: Wintering in the tropics increases migratory delays and mortality rates in an Arctic breeding shorebird. *Journal of Animal Ecology* 89: 691–703.
- Schmidt, N.M., Ims, R.A., Høye, T.T., Gilg, O., Hansen, L.H., Hansen, J., Lund, M., Fuglei, E., Forchhammer, M.C. & Sittler, B. (2012): Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 4417–4422.
- Serreze, M.C. & Barry, R.G. (2011): Processes and impacts of Arctic amplification: A research synthesis. *Global and Planetary Change* 77: 85–91.
- Sittler, B. (1995): Response of stoat (*Mustela erminea*) to a fluctuating lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) population in north east Greenland: preliminary results from a long term study. *Ann. Zool. Fenn.* 32: 79–92.
- Sittler, B. & Berg, T.B. (1995): Karupelv valley project 1988–1998. An ongoing long-term research on lemming cycles. *NSN Newsletter*. No 17: 11–13.
- Sittler, B. (1997): Verzögerte, dichteabhängige Bestandsveränderungen des Hermelins *Mustela erminea* im Verlauf von Lemmingzyklen in Nordost Grönland. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 71: 46–47.
- Sittler, B., Gilg, O. & Berg, T.B. (2000): Low abundance of king eider nests during low lemming years in Northeast Greenland. *Arctic* 53: 53–60.

- Sittler, B. & Berg, T. (2002): Lemming cycles in North-East Greenland. *Arctic Birds* 4: 35–37.
- Sittler, B. (2003): Die Reaktion von Schnee-Eulen auf die zyklischen Populationsschwankungen von Lemmingsen. *Kauzbrief* 15: 36–41.
- Sittler, B. & Lang, J. (2005): North-east Greenland National Park – Der größte Nationalpark der Welt. In: Konold, W., Böcker, R. & Hampicke, U. (Hrsg.): *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege* 17. Erg. Lfg. 12/05. – ecomed. Landsberg: 1–16.
- Sittler, B., Schulz, E. & Dietze, V. (2006): Long term trends in particle deposition in NE Greenland as assessed by a passive aerosol sampler. *Proceeding of the International Conference: The Greenlandic Environment – Pollution and Solutions*. Sisimiut: 12–14.
- Sittler, B., Aebischer, A. & Gilg, O. (2011): Post-breeding migration of four Long-tailed Skuas (*Stercorarius longicaudus*) from North and East Greenland to West Africa. *Journal of Ornithology* 152: 375–381.
- Sittler, B., Lang, J. & Gilg, O. (2015): Die unterschiedlichen Reaktionen von Schneeeulen und Falkenraubmöwen auf Lemmingzyklen. *Ergebnisse einer Langzeitforschung in Nordost-Grönland*. *Vogelwarte* 53: 216–220.
- Sittler, B. & Lang, J. (2018): Langstreckenzieher und Lemming-Spezialisten: Falkenraubmöwen. *Der Falke* 2/2018: 7–11.
- Stenseth, N.C. & Ims, R.A. (Eds) (1993): *The Biology of lemmings*. Academic Press, 683 S. London.
- Washburn, A.L. & Stuiver, M. (1962): Radiocarbon-dated postglacial delevelling in north-east Greenland and its implications. *Arctic* 15: 66–73.
- Washburn, A.L. (1967): Instrumental observations of mass wasting in the Mesters Vig district, Northeast Greenland. *Meddelelser om Grønland* 166 (4): 296 S.
- Wang, H., Nagy, J.D., Gilg, O. & Kuang, Y. (2009): The role of predator maturation delay and functional response in determining the periodicity of predator-prey cycles. *Mathematical Biosciences* 221: 1–10.
- Weiser, E.L., Lanctot, R.B., Brown, S.C., Alves, J.A., Battley, P.F., Bentzen, R., Bêty, J., Bishop, M.A., Boldenow, M., Bollache, L., Casler, B., Christie, M., Coleman, J.T., Conklin, J.R., English, W.B., Gates, H.R., Gilg, O., Giroux, M.A., Gosbell, K., Hassell, C., Helmericks, J., Johnson, A., Katrínardóttir, B., Koivula, K., Kwon, E., Lamarre, J.F., Lang, J., Lank, D.B., Lecomte, N., Liebezeit, J., Loverti, V., McKinnon, L., Minton, C., Mizrahi, D., Nol, E., Pakanen, V. M., Perz, J., Porter, R., Rausch, J., Reneerkens, J., Rönkä, N., Saalfeld, S., Senner, N., Sittler, B., Smith, P.A., Sowl, K., Taylor, A., Ward, D.H., Yezerinac, S., & Sandercock, B.K. (2016): Effects of geolocators on hatching success, return rates, breeding movements, and change in body mass in 16 species of Arctic-breeding shorebirds. *Movement Ecology* 4: 12.
- Yadav, J., Kumar, A. & Mohan, R. (2020): Dramatic decline of Arctic sea ice linked to global warming. *Nat Hazards* 103: 2617–2621.
- Zakrzewski, M., Lieser, M. & Sittler, B. (1999): Zur Raumnutzung eines Polarfuchspaars (*Alopex lagopus*) in zwei aufeinanderfolgenden Sommern in Nordost-Grönland. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 45: 134–138.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 2020-2021

Band/Volume: [110-111](#)

Autor(en)/Author(s): Sittler Benoit, Lang Johannes

Artikel/Article: [Lemmingzyklen in Grönland – Einblicke in die Auswirkungen des Klimawandels auf ein hocharktisches Ökosystem 475-517](#)