Über den Einfluß der Photoperiode auf die Geschlechtsrealisation bei *Gammarus duebeni*[1]

HANS-PETER BULNHEIM

Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg 50

ABSTRACT: **On the influence of the photoperiod on sex realization in *Gammarus duebeni*.** In the euryhaline amphipod *Gammarus duebeni* LILLJ., highly different sex ratios have been found. Rearing experiments proved the existence of amphogenic and thelygenic strains. Evidence is given for polygenic sex determination in this species; however, depending on the genetic background, environmental factors may also influence sex ratio. A modifying effect of the factors involved was assumed in animals producing offspring with considerable fluctuations of the sex ratio (allelogeny). In order to analyse the influence of the environment, animals of this type were selected and tested under different conditions of light time. Rearing experiments under two light-dark cycles, LD 8:16 and 16:8, have demonstrated the increase of the number of females in the short-day photoperiod, while males dominate in the long-day photoperiod. The photosensitive phase is restricted to the sexually indifferent life span after birth; it is more or less limited to the interval between the second and fourth moult. On the basis of research on physiological and developmental aspects in Malacostraca, an interpretation of the photoperiodic influence on sex realization is presented; it is assumed that the activity of neurosecretory cells in the brain depends on the day length and the differentiation of the androgenic glands is subjected to neurohormonal control of the CNS. The androgenic glands occupy a key position in sexual differentiation by causing a hormonal stimulation of primary and secondary male characters; if they do not differentiate, the sexual development tends towards feminity.

EINLEITUNG

Die Amphipoden sind neben den Isopoden bevorzugt für Untersuchungen über Fragen der hormonalen Regulation der Geschlechtsdifferenzierung und des Modus der Geschlechtsbestimmung bei den höheren Krebsen herangezogen worden. Durch die Entdeckung der androgenen Drüse bei *Orchestia gammarella* und den Nachweis ihres allgemeinen Vorkommens bei den Malakostraken erfuhr die Erforschung der endokrinen Vorgänge, welche die Geschlechtsausprägung steuern, einen wesentlichen Impuls. CHARNIAUX-COTTON (1956, 1957, 1962) konnte experimentell belegen, daß die Ausbildung der primären und sekundären männlichen Geschlechtsmerkmale von einem in den androgenen Drüsen gebildeten Sexualhormon abhängig ist. Während die Hoden keine nachweisbare endokrine Funktion ausüben, unterliegt die Ausprägung der sekundären weiblichen Sexualcharaktere hingegen einer hormonalen Steuerung durch die Ovarien.

---

[1] Herrn Professor Dr. W. E. ANKEL zum 70. Geburtstag in Verehrung gewidmet.

Genetische Aspekte der Geschlechtsdetermination sind bei Amphipoden insbesondere an *Gammarus pulex subterraneus* (ANDERS 1957) und *Gammarus duebeni* (TRAUT 1962) bearbeitet worden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen haben zur Annahme einer polyfaktoriellen Bestimmung des Geschlechts geführt, das heißt geschlechtsdeterminierend wirkt ein polymeres System über das gesamte Genom verteilter und frei kombinierbarer Gene. Wesentliche Befunde, auf denen diese Vorstellung beruht, sind unter anderem die vielfach erheblichen Abweichungen vom 1:1-Verhältnis der Geschlechter, die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farballelen (bei *Gammarus pulex subterraneus*) und das Fehlen cytologisch faßbarer Heterochromosomen.

Die Analyse der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung bei *Gammarus duebeni* führte zu dem Ergebnis, daß einerseits Stämme mit weitgehend gemischtgeschlechtlichen Nachkommenschaften (Amphogenie) und andererseits Stämme mit ausschließlich oder nahezu rein weiblichen Nachkommenschaften (Thelygenie) auftreten (TRAUT 1962). Bei Tieren amphogener Abstammung lassen sich Zuchten mit einem relativ konstant bleibenden Zahlenverhältnis von ♀♀ zu ♂♂ (Amphogenie im engeren Sinn) unterscheiden sowie Zuchten, bei denen die Geschlechtsverteilung in aufeinanderfolgenden Würfen eines Elternpaares starken Schwankungen unterliegen kann (Allelogenie); darüber hinaus können auch Zuchten mit unisexuellen Nachkommen auftreten (Arrhenogenie, Thelygenie) beziehungsweise solche mit weitgehend eingeschlechtlicher Tendenz, doch haben weiterführende Paarungsversuche gezeigt, daß sich deren Folgegenerationen nicht monogen fortpflanzen, sondern wiederum gemischtgeschlechtlichen Nachwuchs hervorbringen.

Die ♀♀, welche thelygenen Stämmen angehören, nehmen eine Sonderstellung ein insofern, als sie über Generationen hinweg nur weibliche Nachkommen hervorbringen, unabhängig davon, mit welchen ♂♂ sie gepaart werden. Nur vereinzelt treten ♂♂ auf, die jedoch die Eigenschaft der Thelygenie nicht vererben. Inzwischen ließ sich der Nachweis erbringen, daß diese monogene Fortpflanzung durch eine parasitäre Infektion bedingt ist. In den Ovarien thelygener ♀♀ treten bestimmte Mikrosporidien auf, die über die Eier auf die Nachkommen übertragen werden. Sofern eine derartige Infektion vorliegt, entwickeln sich die Jungtiere fast ausnahmslos zu ♀♀ (BULNHEIM 1967).

Bei der Beurteilung des Modus der Geschlechtsbestimmung kam TRAUT zu der Auffassung, daß neben dem polygenen System von Geschlechtsrealisatoren auch Umwelteinflüsse das Zahlenverhältnis der Geschlechter verschieben können, wobei eine Abhängigkeit von genotypischen Bedingungen anzunehmen sei. Eine weitgehend genetisch labile Situation ist bei den allelogenen Tieren zu vermuten, die in bezug auf die Geschlechtsverteilung ihrer Nachkommenschaften auffallend starke Schwankungen aufweisen können. Allerdings konnte bisher keinem Außenfaktor eine entscheidende Bedeutung für die Geschlechtsdetermination zugesprochen werden (vgl. TRAUT 1962), so daß die Frage nach der Natur und der Wirkung derartiger Umwelteinflüsse offengeblieben ist. Es lag nahe, die Rolle des Lichts zu prüfen, zumal BECKER-CARUS (1966) bei dem Landisopoden *Armadillidium vulgare* eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses durch unterschiedliche Tageslängen herbeiführen konnte, und FRIES (1964) bei *Daphnia magna* den Einfluß der Tagesperiodik und Temperatur auf den Übergang von parthenogenetischer zu bisexueller Fortpflanzung wie auch auf das prozentuale

Verhältnis von amiktischen ♀♀ zu miktischen ♀♀ und zu ♂♂ nachgewiesen hat. Desgleichen konnten STROSS & HILL (1965) bei parthenogenetisch erzeugten Individuen von *Daphnia pulex* eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses durch unterschiedliche Lichtzeiten erzielen. Zur Frage, welche Bedeutung der Periodenlänge des Licht-Dunkel-Wechsels für die Geschlechtsrealisation bei *Gammarus duebeni* zugemessen werden muß, sind bereits erste Ergebnisse an anderer Stelle mitgeteilt worden (BULNHEIM 1966).

BEFUNDE

Vorbemerkungen

Durch Kurz- und Langtagsversuche sollte zunächst geklärt werden, ob ein photoperiodischer Einfluß überhaupt nachweisbar ist. Der zyklische Licht-Dunkel-Wechsel wurde entsprechend den natürlichen jahreszeitlichen Extremen im mitteleuropäischen Raum auf 8:16 Std. (Kurztag) und 16:8 Std. (Langtag) eingestellt. Da die Flohkrebse negativ phototaktisch reagieren und sich im Biotop tagsüber vorwiegend in Verstecken aufhalten, schien es bei der Durchführung der Versuche sinnvoll, relativ geringe Lichtintensitäten zu benutzen. Die Beleuchtungsstärke des weißen Neonlichtes („Warmton de Luxe") betrug 40 bis ungefähr 100 Lux. Den Versuchstieren wurden jedoch keine Versteckmöglichkeiten geboten, so daß eine gleichmäßige Lichteinwirkung gewährleistet war. Um andere exogene Faktoren auszuschalten, wurden die Krebse einheitlich ernährt (*Enteromorpha,* rohe Kartoffelstückchen, Enchyträen) und bei einer konstanten Temperatur von 15° C und einer Salinität von 10 ‰ gehalten. Die gewählten Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen entsprachen den optimalen Lebensansprüchen des euryhalinen *Gammarus duebeni* (KINNE 1953). Die Aufzucht der Brutsätze erfolgte in durchlüfteteten Aquarien mit einem Wasservolumen von etwa 10 Litern.

Auf Grund der vermuteten Labilität der Geschlechtsdetermination wurden aus Laborzuchten stammende Tiere allelogener Herkunft ausgewählt. Diese über mehrere Generationen gezogenen Linien gingen auf Individuen zurück, die im Gebiet des Elbe-Ästuars (bei Müggendorf) gefangen worden waren. Durch Vorversuche ließ sich entscheiden, in welchem ontogenetischen Stadium eine lichtempfindliche Phase zu suchen ist. Während der embryonalen Phase wie auch während der Eireifung ließ sich ein photoperiodischer Einfluß auf das zukünftige Geschlecht der Jungtiere nicht nachweisen. Vielmehr stellte sich heraus, daß postembryonal ein photosensibles Stadium durchlaufen wird.

Die Wirkung unterschiedlicher Lichtzeiten

Zur Durchführung der Lichtversuche wurden die Tiere in zwei Gruppen paarweise zur Zucht angesetzt. Die Brutsätze der einzelnen Paare wurden unmittelbar nach dem Schlüpfen geteilt, um die eine Hälfte Kurztags- und die andere Hälfte Langtagsbedingungen auszusetzen. Für beide Versuchsreihen wurden Wurfgeschwister ausgewählt, wobei alle weiblichen Elterntiere einer Linie entstammten, die männlichen

Elterntiere jedoch in den beiden Versuchsgruppen jeweils zwei verschiedenen Stämmen angehörten. Nach Erscheinen der äußeren Sexualmerkmale konnte das Zahlenverhältnis der Geschlechter ermittelt und verglichen werden.

Die Ergebnisse dieses Experiments sind in Tabelle 1 niedergelegt. Ein Vergleich der Einzelwerte und ihrer Summen läßt erkennen, daß die Geschlechtsrealisation in starkem Maße von der Phasenlänge des Licht-Dunkel-Zyklus abhängig ist, indem im Kurztag vorzugsweise ♀♀ und im Langtag vornehmlich ♂♂ entstehen. Das Ge-

Tabelle 1

Einfluß der Photoperiode auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter

Nr.	Wurfgröße	Kurztag (LD 8:16)			Langtag (LD 16:8)		
		♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	♂-Index	♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	♂-Index
860A	8 + 8	8 : 0	0	0	4 : 2	25	33,4
B	20 + 19	19 : 0	5	0	5 : 14	0	73,7
C	22 + 23	21 : 0	5	0	10 : 13	0	56,5
862A	11 + 11	11 : 0	0	0	5 : 6	0	54,5
B	22 + 22	21 : 1	0	4,6	8 : 13	5	61,9
863A	9 + 9	5 : 3	11	37,5	1 : 8	0	88,9
B	17 + 17	13 : 4	0	23,6	6 : 7	24	53,9
864A	12 + 13	12 : 0	0	0	0 : 13	0	100
B	19 + 19	19 : 0	0	0	0 : 17	11	100
865A	7 + 7	5 : 0	29	0	0 : 6	14	100
B	12 + 12	9 : 2 : 1	0	16,7	1 : 8	25	88,9
866A	13 + 12	8 : 5	0	38,5	3 : 8	8	72,7
B	17 + 19	12 : 3	12	20,0	8 : 10 : 1	0	52,6
867A	12 + 12	8 : 3	8	27,3	0 : 12	0	100
B	23 + 22	7 : 12	17	63,2	3 : 18	5	85,7
C	28 + 26	21 : 7	0	25,0	3 : 21	8	87,5
868A	11 + 11	6 : 4	9	40,0	3 : 8	0	72,7
869A	9 + 9	7 : 2	0	22,2	2 : 7	0	77,8
B	21 + 20	14 : 4	14	22,2	7 : 12	5	63,2
Σ	293 + 291	**226 : 50 : 1**	5,5	**18,1**	**69 : 203 : 1**	6,2	**74,4**
870A	21 + 21	18 : 1	10	5,3	2 : 17	10	89,5
B	27 + 26	26 : 1	0	3,7	1 : 23	8	95,8
871A	14 + 14	10 : 1	21	9,1	1 : 9	29	90,0
872A	15 + 14	9 : 4	13	30,8	1 : 13	0	92,9
B	15 + 15	8 : 7	0	46,7	1 : 14	0	93,3
873A	19 + 19	18 : 1	0	5,3	2 : 17	0	89,5
874A	14 + 15	12 : 1	7	7,7	0 : 15	0	100
B	24 + 24	16 : 6 : 1	4	26,1	0 : 20	17	100
875A	15 + 16	11 : 4	0	26,7	3 : 11	13	78,6
B	24 + 22	18 : 6	0	25,0	0 : 20	9	100
C	30 + 30	18 : 8 : 1	10	29,6	1 : 27	7	96,4
876A	13 + 12	10 : 3	0	23,1	1 : 10 : 1	0	83,4
B	49 + 49	38 : 6 : 2	7	13,0	4 : 44	2	91,7
877A	9 + 8	6 : 3	0	33,4	1 : 7	0	87,5
878A	15 + 14	15 : 0	0	0	3 : 10	7	76,9
B	18 + 17	14 : 3 : 1	0	16,7	1 : 16	0	94,1
879A	10 + 10	6 : 4	0	40,0	0 : 10	0	100
Σ	332 + 326	**253 : 59 : 5**	4,5	**18,6**	**22 : 283 : 1**	6,1	**92,5**

schlechtsverhältnis weicht in den beiden Gruppen, die einer unterschiedlichen photoperiodischen Behandlung unterworfen waren, so stark voneinander ab, daß sich eine statistische Sicherung erübrigt. Interessanterweise ergeben sich jedoch in bezug auf die Geschlechtsverteilung der Nachkommen von Paar zu Paar gewisse Differenzen. Die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses kann so weit gehen, daß sowohl im Kurztag einerseits als auch im korrespondierenden Langtag andererseits eingeschlechtliche Würfe aufwachsen, während in anderen Fällen eine weitaus geringere modifikatorische Beeinflussung vorliegt. Diese Feststellung muß als ein Hinweis dafür angesehen werden, daß eine Abhängigkeit von der genetischen Konstitution der Elterntiere besteht. So finden sich selbst innerhalb von Wurfgeschwistern stärker umweltlabile und weniger umweltlabile Genotypen.

Die phänokritische Phase

Nachdem der Beweis einer modifizierenden Wirkung des Lichts auf die Geschlechtsrealisation erbracht war, galt es, die phänokritische Phase während der Postembryonalentwicklung zeitlich zu bestimmen. Da die Differenzierung der sekundären

Tabelle 2

Lichtversuche zur Begrenzung der photosensiblen Phase. Die Würfe wurden jeweils in eine Versuchs- und eine Kontrollgruppe geteilt. Während die Versuchsgruppen in zeitlich abgestufter Folge nacheinander den beiden verschiedenen Photoperioden ausgesetzt wurden, blieben die Kontrollgruppen kontinuierlich nur einer Lichtperiode unterworfen

I		5 Tage Kurztag, dann Langtag		Langtag	
Nr.	Wurfgröße	♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %
870E	40 + 39	6 : 30	10	3 : 34	5
872F	28 + 25	11 : 17	0	7 : 14 : 1	12
874F	28 + 28	4 : 19	18	5 : 20	11
875G	25 + 25	8 : 2	60	11 : 13	4
879E	26 + 25	6 : 17	12	4 : 17	16
Σ	147 + 142	**35 : 85**	18,4	**30 : 98 : 1**	9,2
			$P > 0{,}3$		

II		10 Tage Langtag, dann Kurztag		Kurztag	
Nr.	Wurfgröße	♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %
860G	30 + 29	23 : 6	3	19 : 3	24
865F	29 + 29	26 : 2	3	25 : 3	3
865G	17 + 17	9 : 6	12	15 : 2	0
867F	28 + 27	15 : 13	0	12 : 10	19
869F	35 + 36	22 : 9	11	29 : 6 : 1	0
Σ	139 + 138	**95 : 36**	5,8	**100 : 24 : 1**	9,4
			$P > 0{,}1$		

Tabelle 2 (Fortsetzung)

III Nr.	Wurfgröße	15 Tage Kurztag, dann Langtag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	Kurztag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %
870C	35 + 36	23 : 7 : 1	11	35 : 0	3
871C	31 + 31	19 : 8	13	29 : 2	0
872D	35 + 36	24 : 8	9	31 : 5	0
874D	37 + 36	13 : 23	3	28 : 7	3
875D	38 + 37	22 : 14 : 1	3	32 : 4 : 1	0
Σ	176 + 176	**101 : 60 : 2**	8,0	**155 : 18 : 1**	1,1
			$P < 0{,}001$		

IV Nr.	Wurfgröße	20 Tage Langtag, dann Kurztag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	Langtag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %
860D	20 + 20	11 : 7	10	10 : 9	5
862C	26 + 25	15 : 8 : 2	4	4 : 20	4
863D	26 + 26	11 : 15	0	7 : 16	12
868D	32 + 32	10 : 21 : 1	0	8 : 24	0
869D	26 + 25	10 : 10	23	3 : 17	20
Σ	130 + 128	**57 : 61 : 3**	6,9	**32 : 86**	7,8
			$P < 0{,}001$		

V Nr.	Wurfgröße	25 Tage Kurztag, dann Langtag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	Kurztag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %
875E	37 + 37	27 : 8 : 2	0	24 : 6 : 4	8
877E	31 + 31	24 : 6 :	3	23 : 5	10
878D	32 + 33	22 : 8 : 1	3	27 : 5	3
878E	25 + 26	20 : 4 : 1	0	24 : 1 : 1	0
879C	31 + 33	29 : 1	3	31 : 2	0
Σ	156 + 160	**122 : 27 : 4**	2,0	**129 : 19 : 5**	4,4
			$P > 0{,}3$		

VI Nr.	Wurfgröße	30 Tage Langtag, dann Kurztag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %	Langtag ♀ : ♂ : Intersexe	Sterberate %
860E	31 + 31	7 : 22 : 1	3	10 : 21	0
862D	21 + 20	5 : 16	0	6 : 14	0
864E	26 + 26	0 : 25	4	1 : 24	4
865D	24 + 23	2 : 19	13	0 : 22	4
867D	33 + 31	7 : 25	3	3 : 26	6
Σ	135 + 131	**21 : 107 : 1**	4,4	**20 : 107**	3,1
			$P > 0{,}5$		

Geschlechtsmerkmale ungefähr nach 40 bis 45 Tagen – zumindest unter den gegebenen Kulturbedingungen – einsetzte, mußte die photosensible Phase in diesem Zeitabschnitt zu suchen sein. Um dieses ontogenetische Stadium erfassen zu können, wurden weitere Lichtversuche durchgeführt. Hierbei erfolgte wiederum eine zahlenmäßig gleiche Teilung der Würfe nach dem Schlüpfen. Die eine Hälfte der Jungtiere wurde einer konstant bleibenden Photophase – entweder Kurztag oder Langtag – unterworfen; die andere Hälfte verblieb bis zum 5., 10., 15., 20., 25. oder 30. Tag nach der Geburt zunächst in der einen der beiden Lichtperioden und wurde dann der konträren Photoperiode ausgesetzt (Tabelle 2). So wurden im Teilversuch I 5 Tage Kurztag vor eine Langtagsbehandlung gesetzt, während die Kontrollgruppe kontinuierlich Langtagsbedingungen unterworfen blieb; im Teilversuch II wurde ein umgekehrter Weg beschritten mit 10 Tagen Langtag vor einer Kurztagsbehandlung, die Parallelreihe war hingegen von Geburt an ausschließlich Kurztagsbedingungen ausgesetzt etc. In den sich daraus ergebenden sechs Reihenversuchen ließ sich somit das Geschlechtsverhältnis der zueinandergehörenden Parallelreihen vergleichen, wobei die Signifikanz der Unterschiede zwischen den Summenwerten anhand der χ^2-Methode ermittelt wurde.

Bei einer Gegenüberstellung der Wertpaare wird deutlich, daß eine unterschiedliche Lichtbehandlung bis ungefähr zum 10. Tag nach der Geburt zu keinen statistisch gesicherten Unterschieden hinsichtlich des Geschlechtsverhältnisses führt. Hochsignifikante Unterschiede liegen jedoch bei den Teilversuchen III und IV vor, während die Resultate bei den Teilversuchen V und VI nur geringfügig differieren, so daß eine Signifikanz nicht ermittelt werden konnte. Mithin beginnt die phänokritische Phase nach dem 10. Lebenstag und endet nach dem 20. Lebenstag.

Auf Grund der Abhängigkeit des Wachstums von Temperatur, Salinität und anderen Faktoren (vgl. KINNE 1953, 1959, BULNHEIM 1965) erscheint es jedoch sinnvoller, die phänokritische Phase durch die Zahlenfolge der Häutungsschritte zu umgrenzen, zumal sie sich damit einem definierten ontogenetischen Stadium zuordnen läßt. Nach der Anzahl der durchlaufenen Häutungen setzt die photosensible Phase ungefähr zum Zeitpunkt der 2. Häutung ein und endet vor oder mit der 4. Häutung. Die Häutungen wurden an Jungtieren registriert, die aus den für die Lichtversuche vorgesehenen Zuchten stammten; sie zeichneten sich durch ein sehr gleichmäßiges Wachstum aus. Der zeitliche Abstand der aufeinanderfolgenden Häutungsschritte beträgt bei jungen Individuen unter den gewählten Temperaturbedingungen (15° C) im Mittel 6 bis 7 Tage; erst nach der 5. Häutung beginnen sich die Intervalle zu verlängern. Die unterschiedliche Tagesperiodik hatte jedoch auf die Häutungsfrequenz der Jungtiere keinen nennenswerten Einfluß.

Die postembryonale Entwicklung des Genitalsystems

Um das photosensible Stadium auch morphologisch näher charakterisieren zu können, sind Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung des Genitalsystems unternommen worden. Anhand histologischer Studien an Jungtieren verschiedener Altersklassen, die unter kontrollierten Kulturbedingungen aufgezogen worden waren,

konnten einige früher erhobene Befunde (BULNHEIM 1965) ergänzt und in einem Punkt revidiert werden.

Nach der Geburt befinden sich die Jungtiere in einem geschlechtlich indifferenten Stadium. Die Keimdrüsen werden zunächst als schmale mesodermale Zellstreifen ausgebildet, die sich zunehmend vergrößern und in denen nach der 1. Häutung bereits einzelne Gonien auftreten. Zur gleichen Zeit beziehungsweise im Verlauf der nächsten beiden Zwischenhäutungsphasen bilden sich die Anlagen sowohl der Ovidukte als auch der Vasa deferentia, des Vesiculum seminalis und der androgenen Drüsen heraus. Somit äußert sich in dem gleichzeitigen Auftreten weiblicher und männlicher Organanlagen auch geschlechtsmorphologisch die bisexuelle Potenz, und es wird verständlich, daß in diesem frühen postembryonalen Stadium äußere Faktoren die Geschlechtsrealisation beeinflussen können. Erst nach Erscheinen der sekundären Geschlechtsmerkmale bilden sich bei den ♂♂ die Anlagen der Ovidukte und bei den ♀♀ die der Vasa deferentia und der androgenen Drüsen zurück; bei den ♀♀ bleiben hingegen die Vesiculum-seminalis-Anlagen zeitlebens erhalten.

Die alternative cytologische Differenzierung der Gonaden zu Ovarien oder Hoden hängt von der Entwicklung der androgenen Drüsen ab. Im allgemeinen ist die Richtung der geschlechtlichen Entwicklung durch das Auftreten von Oocyten beziehungsweise Spermatocyten zum Zeitpunkt der 4. oder 5. Häutung erkennbar. Die Annahme, die Keimdrüsen würden generell durch das primäre Entstehen von Oocyten zunächst eine weibliche Entwicklungsphase durchlaufen, hat sich indessen nicht bestätigen lassen. Vereinzelt sind jedoch bei Tieren, die sich als männliche Individuen zu differenzieren begannen, in den Gonaden unter den Spermatocyten einige kleine Oocyten gefunden worden. Es ist anzunehmen, daß sich derartige Tiere mit zwittrigen Keimdrüsen als Intersexe entwickeln, sofern nicht vor Ausbildung der äußeren Geschlechtsmerkmale die Oocyten wieder verschwinden.

Im Zusammenhang mit diesen Untersuchungen ist auch der Zeitpunkt des Auftretens der äußeren Sexualcharaktere und der geschlechtlichen Reife überprüft worden. Nach den Angaben von LE ROUX (1933) und KINNE (1953, 1959) erscheinen die Oostegiten der ♀♀ und die Penispapillen der ♂♂ nach der 7. oder 8. Häutung, während die Geschlechtsreife nach der 13. oder 14. Häutung erreicht wird. Entgegen diesen Feststellungen konnte jedoch die Ausbildung von Oostegiten beziehungsweise Penispapillen vielfach bereits nach der 6. Häutung und die sexuelle Reife nach der 10. Häutung, vereinzelt sogar nach der 9. Häutung, registriert werden. Abgesehen von der Tatsache, daß sich die gegenüber den beiden Autoren divergierenden Beobachtungen auf unterschiedliche Kulturbedingungen zurückführen lassen, können diese Angaben nicht als strenge Norm betrachtet werden, da die Anzahl der Juvenilhäutungen und der Zeitpunkt der Reifehäutung von der Wachstumsintensität abhängig sind. So haben sich verhältnismäßig raschwüchsige und – vor allem in Inzuchtlinien – relativ langsamwüchsige Zuchten erfassen lassen, bei denen, offensichtlich bedingt durch genetische Einflüsse, auch individuell eine mehr oder weniger ausgeprägte Streuung dieser Daten in Erscheinung trat.

ERÖRTERUNGEN

Im folgenden möchte ich mich einigen Problemen widmen, die sich aus der geschlechtsbeeinflussenden Wirkung der Photoperiode bei *Gammarus duebeni* ergeben. Zwei Fragen sollen im Vordergrund dieser Erörterungen stehen: (1) Wie ist die Wirkung eines Licht-Dunkel-Zyklus bestimmter Phasenlänge auf die Ausbildung des Geschlechts zu erklären? (2) Welche Schlußfolgerungen ergeben sich für die Beurteilung des Geschlechtsbestimmungsmodus bei *Gammarus duebeni*?

Auf die erste Frage kann infolge des Fehlens experimenteller Daten vorerst nur eine auf Vermutungen basierende Antwort gegeben werden, die sich auf einige entwicklungsphysiologische Befunde – gewonnen an anderen Malakostraken – stützt.

Zahlreiche Untersuchungen an Arthropoden, vor allem an Insekten, haben zu der Erkenntnis geführt, daß dem Faktor Licht eine besondere ökophysiologische Bedeutung zufällt, indem durch die Tageslänge Formbildungs-, Wachstums- und Häutungsvorgänge, die Entwicklungsrhythmik und Aktivität entscheidend beeinflußt werden können. Die physiologische Primärwirkung des Lichtes entfaltet sich wahrscheinlich über die lichtperzipierenden Sinnesorgane durch Ingangsetzen neurosekretorischer Vorgänge im Nervensystem. Bei den Crustaceen hat sich – ebenso wie bei den Insekten – das Gehirn als übergeordnetes neurohormonales Zentrum erwiesen (vgl. GERSCH 1964), das bestimmte physiologische Prozesse steuert und selbst wiederum einer Beeinflussung durch Außenfaktoren unterliegen kann.

Befunde an Dekapoden und Isopoden deuten darauf hin, daß durch dieses System auch die Geschlechtsfunktion kontrolliert wird, wenngleich sich ein allgemein gültiges Bild über diese Beziehungen noch nicht abgezeichnet hat. So führt die Entfernung des neuroendokrinen Systems der Augenstiele bei *Leander serratus* (PANOUSE 1946), *Cambarus affinis* und *Uca pugilator* (BROWN & JONES 1947, 1949) zu einer Beschleunigung des Ovarwachstums, der Eireifung und der Eiablage. CARLISLE (1953, 1959) hat an *Lysmata seticaudata* und *Pandalus borealis* experimentelle Beweise für die Existenz eines ovarienhemmenden Hormons im X-Organ-Sinusdrüsen-Komplex erbringen können, dessen Vorhandensein bereits von PANOUSE vermutet wurde. Im männlichen Geschlecht scheint jedoch eine direkte gonadotrope Hormonwirkung nicht vorzuliegen; vielmehr sprechen einige Ergebnisse für eine neurohormonale Kontrolle der androgenen Drüsen, wodurch erst mittelbar die Gonadentätigkeit beeinflußt wird. Bei jungen ♂♂ von *Carcinus maenas* bedingt die Amputation der Augenstiele eine Hypertrophie der androgenen Drüsen, die zu starkem Hodenwachstum und vorzeitiger Geschlechtsreife führt (DEMEUSY & VEILLET 1958, DEMEUSY 1960). Der gleiche Effekt wurde bei ♂♂ von *Porcellio dilatatus* festgestellt, bei denen neurosekretorische aktive Regionen des Protocerebrums entfernt wurden (JUCHAULT, LEGRAND & MOCQUARD 1965).

Der Einfluß exogener Faktoren, und zwar insbesondere des Lichts, auf die hormonale Regulation der Ovarfunktion ist durch Untersuchungen an *Cambarus virilis* (STEPHENS 1952) und *Cambarellus shufeldti* (LOWE 1961) nachgewiesen worden. Für eine steuernde Funktion der Umweltbedingungen sprechen auch Beobachtungen von MONTAUFIER (zitiert nach CHARNIAUX-COTTON 1964) an ♂♂ von *Talitrus saltator*, bei denen sich die androgenen Drüsen während der Wintermonate verkleinern und die Gonaden eine Umwandlung zu zwittrigen Keimdrüsen erfahren. Im Hoden treten Ei-

zellen auf, während die Bildung von Spermatozoen eingeschränkt wird. Im Frühjahr setzt die Spermatogenese wieder ein, und die Oocyten verschwinden. Die Veränderungen der Gonadenstruktur deuten auf eine zyklische Aktivität der androgenen Drüsen hin, wobei der Einfluß äußerer Faktoren auf die hormonale Tätigkeit dieses Organs als sehr wahrscheinlich anzusehen ist. Wenngleich eine Wirkung der Temperatur nicht auszuschließen ist, so vermute ich auch bei *Talitrus saltator* einen entscheidenden Einfluß der Tageslänge auf den Zustand des Hodens beziehungsweise auf die Funktion der androgenen Drüsen. Für diese Ansicht spricht in Analogie zu *Gammarus duebeni* der Umstand, daß unter Kurztagsbedingungen, also im Winter, die weibliche Komponente der alternativen geschlechtlichen Reaktionsnorm aktiviert wird.

Wenn man den Einfluß der Lichtperiode auf die Geschlechtsausprägung bei *Gammarus duebeni* zu interpretieren versucht, so erscheint es naheliegend, eine Zwischenschaltung des neuroendokrinen Systems im Gehirn anzunehmen, wobei die neurosekretorische Aktivität des Zentralnervensystems vermutlich durch eine bestimmte photoperiodische Phasenlänge beeinflußt wird. Da offensichtlich die endokrine Funktion der androgenen Drüsen einer übergeordneten Steuerung unterliegt (vgl. DEMEUSY & VEILLET 1958, DEMEUSY 1960, TRILLES 1963, JUCHAULT, LEGRAND & MOCQUARD 1965, REIDENBACH 1966), kann die Vorstellung zugrundegelegt werden, daß der Anstoß zu ihrer Differenzierung und inkretorischen Tätigkeit neurohormonal bewirkt wird.

Ungeachtet dieser Annahmen und des Fehlens einschlägiger Studien über die Neurosekretion bei Amphipoden ist jedoch der Vorgang der sexuellen Differenzierung, der außer bei *Gammarus duebeni* an *Orchestia*-Arten untersucht worden ist (GRAF 1958, CHARNIAUX-COTTON 1959), in wesentlichen Punkten geklärt worden. Die Entscheidung über die geschlechtliche Entwicklung hängt davon ab, ob sich die androgenen Drüsen, die als paarige Organanlagen postembryonal generell ausgebildet werden, differenzieren und ihre hormonale Funktion ausüben, wodurch die Ausbildung der primären und sekundären männlichen Sexualmerkmale induziert wird. Unterbleibt ihre histologische Entfaltung, so erfolgt nach Auffassung CHARNIAUX-COTTONS (1959, 1962) eine autonome Entwicklung in weibliche Richtung durch Selbstdifferenzierung der Gonaden zu Ovarien, welche ihrerseits eine hormonale Stimulation der sekundären weiblichen Geschlechtsmerkmale bewirken.

Aus den über die experimentelle Geschlechtsumwandlung bei Talitriden gewonnenen Ergebnissen zieht CHARNIAUX-COTTON (1965) die Schlußfolgerung, daß die Differenzierung der androgenen Drüsen ein gengesteuerter Vorgang sei und somit unmittelbar einer Kontrolle durch die geschlechtsbestimmenden Gene unterliege. Diese Annahme kann jedoch, sofern die hier dargelegten Vorstellungen über eine neurohormonale Wirkung auf die androgenen Drüsen zutreffen, nicht oder nur bedingt auf die Verhältnisse bei *Gammarus duebeni* übertragen werden, ganz abgesehen von der Tatsache, daß bei Talitriden der Modus der Geschlechtsdetermination noch nicht hinreichend analysiert worden und das Vorliegen einer rein genotypisch bedingten Geschlechtsbestimmung nicht erwiesen ist. Die Primärvorgänge, die den Anstoß zur geschlechtlichen Differenzierung geben, die Art ihrer Steuerung und Regulation, können damit keineswegs als soweit geklärt gelten, daß sie sich zu einer lückenlosen Wirkkette zusammenfügen ließen.

Die Frage nach dem Typ der Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus duebeni* ist von TRAUT (1962) dahingehend beantwortet worden, daß ein polygenes System teilweise prädeterminierend wirkender Geschlechtsrealisatoren wirksam sei, wobei auch Einflüsse des äußeren und inneren Milieus die Geschlechtsverteilung in Abhängigkeit von den genotypischen Bedingungen modifizieren können. Der Umwelt muß jedoch, nachdem die geschlechtsbeeinflussende Wirkung der Photoperiode erkannt worden ist, eine wesentliche Bedeutung zugemessen werden. Nach meinen Versuchen liegt in den Fällen, bei denen das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen allelogener Elterntiere unter Kurz- beziehungsweise Langtagsbedingungen so stark verschoben werden kann, daß ausschließlich ♀♀ oder ♂♂ entstehen können, eine vorwiegend von der Umwelt abhängige Geschlechtsrealisation vor. In anderen Fällen hat sich der Einfluß der Tageslänge als weniger wirksam erwiesen. Die von Paar zu Paar beobachteten Unterschiede in der Reaktion auf die getesteten photoperiodischen Bedingungen sind als ein Indiz für ein mehr oder weniger starkes Wirksamwerden genetischer Faktoren bei der Realisation des Geschlechts zu werten. Gemäß der Theorie der polyfaktoriellen Geschlechtsbestimmung (vgl. KOSSWIG 1965) läßt sich diese Erscheinung durch den unterschiedlichen sexuellen Stärkegrad der einzelnen Nachkommen eines Elternpaares erklären. Der Stärkegrad eines Individuums hängt von der Anzahl der Geschlechtsgene und dem Grad der Heterozygotie der beteiligten Gene ab. Dementsprechend sind – in gradueller Abstufung von „starken" zu „schwachen" ♀♀ und ♂♂ – Tiere unterschiedlichen geschlechtlichen Stärkegrades zu erwarten. Unter diesen Gesichtspunkten wären die im Kurztag entstehenden ♂♂ als „starke" ♂♂ und desgleichen die im Langtag entstehenden ♀♀ als „starke" ♀♀ zu betrachten, die sich hinsichtlich der Geschlechtsrealisation infolge ihrer genotypischen Konstitution als modifikatorisch nicht beeinflußbar erweisen – zumindest nicht unter den im Rahmen dieser Untersuchung gewählten photoperiodischen Bedingungen.

Eine Abgrenzung von genotypischer und modifikatorischer Geschlechtsbestimmung läßt sich somit bei *Gammarus duebeni* nicht vornehmen; vielmehr können sowohl genetische als auch peristatische Faktoren zusammenwirken und die Geschlechtsverteilung festlegen, wobei im Extrem die genetisch verankerte Geschlechtsbestimmung von einer modifikatorischen Determination überlagert werden kann. Als eine andere Form einer derartigen modifikatorischen Überlagerung könnte auch die durch Mikrosporidieninfektion der Eier bedingte Thelygenie aufgefaßt werden; in diesen Fällen entwickeln sich befallene Jungtiere nahezu ausnahmslos zu ♀♀ (BULNHEIM 1967).

TRAUT hatte bei den als allelogen bezeichneten Zuchten eine genetisch labile Situation und eine modifikatorisch beeinflußbare Geschlechtsbestimmung angenommen, während er das Geschlechtsverhältnis in den amphogenen Zuchten als weitgehend genetisch fixiert betrachtete. Bisherige Befunde lassen jedoch noch keine definitive Aussage zu, ob derartige umweltstabile Linien tatsächlich existieren. Lediglich bei den Nachkommen von Tieren aus infizierten Stämmen hat sich unter den genannten Versuchsbedingungen ein photoperiodischer Einfluß nicht feststellen lassen.

Im Rahmen von Untersuchungen über die Geschlechtsvererbung terrestrischer Isopoden hat LUEKEN (1962) für *Armadillidium vulgare* ebenfalls eine beträchtliche genetische Variabilität nachweisen können. Auch bei dieser Art wurde die Erscheinung der Allelogenie festgestellt. Die allelogenen Tiere werden als sogenannte Latentherm-

aphroditen aufgefaßt, bei denen das alternative Realisatorensystem weitgehend balanciert ist. LUEKEN kam zu der Schlußfolgerung, daß bei einem Gleichgewicht zwischen weiblichen und männlichen Realisatoren auch Umweltbedingungen eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bedingen können. Diese Annahme hat inzwischen BECKER-CARUS (1966) bestätigen und die Tageslänge als verantwortlichen Faktor erfassen können. Die Photoperiode ist ebenfalls während der postembryonalen Entwicklungsphase der Jungtiere von Bedeutung, und zwar ist unter Kurztagsbedingungen die Zahl der ♂♂ relativ erhöht, während im Langtag die ♀♀ dominieren. Verglichen mit der Situation bei dem Amphipoden *Gammarus duebeni* wird bei dem Isopoden *Armadillidium vulgare* das Geschlechtsverhältnis durch entsprechende Licht-Dunkel-Bedingungen in entgegengesetzter Richtung verschoben. Diese unterschiedliche Reaktion auf den gleichen Außenreiz könnte dahingehend interpretiert werden, daß in dem einen Fall eine neurosekretorische Aktivierung erfolgt, im anderen Fall die Bildung bestimmter Neurosekrete gehemmt wird, wodurch als Folgereaktion entweder die Differenzierung der androgenen Drüsen ausgelöst oder unterbunden und damit eine Entscheidung über das Geschlecht getroffen werden könnte.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Untersuchungen über die Bestimmung des Geschlechts bei dem Amphipoden *Gammarus duebeni* LILLJ. haben zur Annahme einer polyfaktoriellen Geschlechtsdetermination geführt. Neben amphogenen ist die Existenz thelygener Stämme nachgewiesen worden (TRAUT 1962). In den amphogenen Stämmen ist darüber hinaus ein mehr oder weniger starkes Wirksamwerden modifikatorischer Einflüsse auf die Geschlechtsdetermination vermutet worden. Diese Annahme bezieht sich insbesondere auf Tiere, die hinsichtlich der Geschlechtsverteilung ihrer Nachkommen beträchtliche Schwankungen in aufeinanderfolgenden Würfen aufweisen (Allelogenie) und daher auf genetisch labile Verhältnisse schließen lassen.
2. Die bislang offen gebliebene Frage nach der Natur und Wirkung derartiger Umwelteinflüsse konnte dahingehend geklärt werden, daß der Photoperiode eine entscheidende Bedeutung zukommt. Kulturversuche bei unterschiedlichen Lichtzeiten ergaben, daß in Brutsätzen von Tieren des allelogenen Typs unter Kurztagsbedingungen (LD 8:16) die Zahl der ♀♀ und unter Langtagsbedingungen (LD 16:8) die Zahl der ♂♂ beträchtlich erhöht ist. Relative Unterschiede hinsichtlich der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses, die von Paar zu Paar verzeichnet wurden, deuten auf eine Abhängigkeit von der genetischen Konstitution der Elterntiere hin. Die photosensible Phase liegt im geschlechtlich indifferenten Stadium nach der Geburt; sie ist ungefähr auf das Intervall zwischen 2. und 4. Häutung begrenzt. Die Differenzierung der Gonaden zu Ovarien oder Hoden vollzieht sich im allgemeinen zwischen 4. und 5. Häutung.
3. Unter Berücksichtigung entwicklungsphysiologischer und endokrinologischer Untersuchungen an anderen Malakostraken wird die Abhängigkeit der Geschlechtsausprägung von der Tageslänge unter der Annahme gedeutet, daß die Aktivität neurosekretorischer Zentren im Gehirn photoperiodisch beeinflußt wird und die

Entwicklung der androgenen Drüsen einer übergeordneten neurohormonalen Steuerung unterliegt. Differenzieren sich die androgenen Drüsen, die ebenso wie Vesiculum seminalis, Vasa deferentia und Ovidukte als Anlagen postembryonal bei allen Jungtieren auftreten, so stimulieren sie durch die Abgabe eines Sexualhormons die Ausbildung der männlichen Sexualcharaktere. Unterbleibt ihre histologische Entfaltung und damit die Produktion des androgenen Hormons, so vollzieht sich die Entwicklung in weibliche Richtung.

Fräulein M. Mühlenkamp danke ich für gewissenhafte Assistenz bei der Durchführung der Versuche.

ZITIERTE LITERATUR

Anders, F., 1957. Über die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farballelen bei *Gammarus pulex* ssp. *subterraneus* (Schneider). *Z. VererbLehre* **88**, 291–332.

Becker-Carus, C., 1966. Der Einfluß der Tageslänge auf die Ausbildung des Geschlechts bei *Armadillidium vulgare* (Crust. Isop.). *Zool. Anz.* (Suppl. Bd.) **29**, 234–238.

Brown, F. A., jr. & Jones, G. M., 1947. Hormonal inhibition of ovarian growth in the crayfish, *Cambarus. Anat. Rec.* **99**, 657.

— — 1949. Ovarian inhibition by a sinus-gland principle in the fiddler crab. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **96**, 228–232.

Bulnheim, H.-P., 1965. Untersuchungen über Intersexualität bei *Gammarus duebeni* (Crustacea, Amphipoda). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **12**, 349–394.

— 1966. Photoperiodische Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses bei *Gammarus duebeni* (Crustacea, Amphipoda). *Naturwissenschaften* **53**, 709.

— 1967. Mikrosporidieninfektion und Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus duebeni. Zool. Anz.* (Suppl. Bd.) **30**, 432–442.

Carlisle, D. B., 1953. Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacea Decapoda). V. The ovarian inhibition hormone and the hormonal inhibition of sex-reversal. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **24**, 355–372.

— 1959. On the sexual biology of *Pandalus borealis* (Crustacea Decapoda). III. The initiation of the female phase. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **38**, 493–506.

Charniaux-Cotton, H., 1956. Déterminisme hormonal de la différenciation sexuelle chez les Crustacés. *Annls Biol.* **32**, 372–399.

— 1957. Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* Pallas (Crustacé Amphipode). *Annls Sci. nat.* **19**, 411–560.

— 1959. Etude comparée du développement post-embryonnaire de l'appareil génital et de la glande androgène chez *Orchestia gammarella* et *Orchestia mediterranea* (Crustacés Amphipodes). Autodifférenciation ovarienne. *Bull. Soc. zool. Fr.* **84**, 105–115.

— 1962. Androgenic glands of Crustaceans. *Gen. comp. Endocr.* **1**, 241–247.

— 1964. Endocrinologie et génétique de sexe chez les Crustacés supérieurs. *Annls Endocr., Paris* **25** (Suppl.), 36–42.

— 1965. Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez les Crustacés supérieurs. *Archs Anat. microsc.* **54**, 405–416.

Démeusy, N., 1960. Différenciation des voies génitales mâles du crabe *Carcinus maenas* Linné. Rôle des pédoncules oculaires. *Cah. Biol. mar.* **1**, 259–277.

— & Veillet, A., 1958. Influence de l'ablation des pédoncules oculaires sur la glande androgène de *Carcinus maenas* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **246**, 1104–1107.

Fries, G., 1964. Über die Einwirkung der Tagesperiodik und der Temperatur auf den Generationswechsel, die Weibchengröße und die Eier von *Daphnia magna* Straus. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **53**, 475–516.

Gersch, M., 1964. Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere. Geest & Portig, Leipzig, 535 pp.

GRAF, F., 1958. Développement post-embryonnaire des gonades et des glandes androgènes d'*Orchestia cavimana* (HELLER) Crustacé Amphipode. *Bull. Séanc. Soc. Sci. Nancy* **17**, 223–261.

JUCHAULT, P., LEGRAND, J.-J. & MOCQUARD, J.-P., 1965. Mise en évidence d'une inhibition protocérébrale de la glande androgène et de la croissance des variants sexuels mâles chez l'Oniscoide *Porcellio dilatatus* BRANDT. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **261**, 1116–1118.

KINNE, O., 1953. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ. *Z. wiss. Zool.* **157**, 427–491.

— 1959. Ecological data on the amphipod *Gammarus duebeni*. A monograph. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* **6**, 177–202.

KOSSWIG, C., 1965. Polygene Geschlechtsbestimmung. *Naturw. Rdsch., Stuttg.* **18**, 392–401.

LOWE, M. E., 1961. The female reproductive cycle of the crayfish *Cambarellus shufeldti:* The influence of environmental factors. *Tulane stud. Zool.* **8**, 157–176.

LUEKEN, W., 1962. Über Geschlechtsbestimmung bei Landisopoden. *Z. wiss. Zool.* **166**, 251–351.

PANOUSE, J.-B., 1946. Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. L'adaptation chromatique et la croissance ovarienne chez la Crevette *Leander serratus. Annls Inst. océanogr., Monaco* **23**, 65–147.

REIDENBACH, J.-M., 1966. Mise en évidence d'une intervention du complexe neurosécréteur céphalique dans la physiologie sexuelle ♂ chez le Crustacé Isopode marin *Idotea balthica basteri* AUDOUIN. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris Sér. D,* **262**, 682–684.

ROUX, M.-L. LE, 1933. Recherches sur la sexualité des Gammariens. *Bull. biol. Fr. Belg. (Suppl.)* **16**, 1–138.

STEPHENS, G. J., 1952. Mechanisms regulating the reproductive cycle in the crayfish, *Cambarus.* I. The female cycle. *Physiol. Zool.* **25**, 70–84.

STROSS, G. & HILL, J. C., 1965. Diapause induction in *Daphina* requires two stimuli. *Science* **150**, 1462–1464.

TRAUT, W., 1962. Zur Geschlechtsbestimmung bei *Gammarus duebeni* LILLJ. und verwandten Arten (Crustacea, Amphipoda). *Z. wiss. Zool.* **167**, 1–72.

TRILLES, J.-P., 1963. Mise en évidence d'une action du complexe céphalique neurosécrétoire sur la glande androgène et les gonades de *Nerocila orbignyi* (SCHIOEDTE & MEINERT) (Isopode, Cymothoidae). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **257**, 1811–1812.

Diskussion im Anschluß an den Vortrag BULNHEIM

KINNE: Nach unseren neuesten Kenntnissen kann das Geschlecht bei *Gammarus duebeni* von einer Reihe von Faktoren beeinflußt werden; zweifellos haben wir es hier mit einer sehr komplexen Situation zu tun. Im Rahmen meiner früheren Untersuchungen an diesem Amphipoden, welche sich vor allem mit den Einflüssen von Temperatur und Salzgehalt auf Wachstum, Stoffwechselrate und Vermehrungspotential befaßten, kam ich 1952 *(Kieler Meeresforsch.* 9, 126) zu dem Ergebnis, daß bei einer Population aus dem „Kleinen Kiel" (Brackgewässer innerhalb der Stadt Kiel) der Wassertemperatur eine entscheidende Bedeutung zukommt. Spätere Untersuchungen von TRAUT (1960) an einer Population aus dem Bereich der Unterelbe ergaben, daß ein Einfluß der Temperatur „mit Sicherheit" auszuschließen ist und die Geschlechtsbestimmung durch genetische Faktoren gesteuert wird (*Naturwissenschaften* 47, 454); in einer zweiten, ausführlicheren Veröffentlichung räumte TRAUT (1962) dann allerdings die Möglichkeit einer gewissen Mitwirkung von Umweltfaktoren ein. Als sich nun Dr. BULNHEIM auf meine Veranlassung hin 1963 eingehend mit diesem Problem zu befassen begann, ergaben sich wiederum neue Aspekte. An Elbe-Tieren konnte Herr BULNHEIM feststellen, daß mit Mikrosporidien infizierte ♀♀ ausschließlich oder vorwiegend weibliche Nachkommen hervorbringen, die „thelygenen" ♀♀ TRAUTS also das Ergebnis einer parasitären Infektion darstellen. Wie wir eben hörten, gelang es darüber hinaus, den Nachweis zu erbringen, daß bei nichtinfizierten Individuen die Tageslänge eine wichtige Rolle spielt. Im einzelnen ist aber die Wirkungsweise des vielschichtigen Beziehungsgefüges der die Geschlechtsbestimmung bei *G. duebeni* beeinflussenden Faktoren auch heute noch nicht voll aufgeklärt. Wir dürfen hier noch interessante neue Einblicke

erwarten. Soviel scheint allerdings gewiß, daß sowohl genetische Komponenten als auch Umweltfaktoren beteiligt sind, und das Ausmaß der Umweltwirksamkeit eine Funktion der genetischen Konstitution (Stabilität) ist. – Ökologisch ist das Zahlenverhältnis der Geschlechter vor allem im Hinblick auf das Reproduktionspotential einer Population offensichtlich von Wichtigkeit. Ich möchte daher zwei Fragen an Dr. BULNHEIM richten: (1) Können Sie Deutungsversuche anbieten bezüglich der ökologischen Konsequenzen des konstatierten Lichteinflusses? (2) Wie beurteilen Sie die Wirksamkeit des jahreszeitlichen Wechsels der Tageslänge als geschlechtsrealisierenden Faktor unter Freilandbedingungen?

BULNHEIM: Die Geschlechtsverteilung einer Freilandpopulation (bei Otterndorf im Elbe-Mündungsgebiet) ist über einen Zeitraum von etwa 2 Jahren fortlaufend kontrolliert worden. Aus den beobachteten, teilweise beträchtlichen Fluktuationen des Zahlenverhältnisses der Geschlechter ließen sich bislang eindeutige Beziehungen zu bestimmten Jahreszeiten nicht erkennen. Bei einer Beurteilung dieser Frage ist unter anderem zu berücksichtigen, daß auch der prozentuale Anteil der mit Mikrosporidien infizierten ♀♀ innerhalb der Population Schwankungen unterliegt, wodurch das Geschlechtsverhältnis der Folgegenerationen mehr oder weniger stark zugunsten der ♀♀ verschoben werden kann. Zudem haben neuere, noch nicht abgeschlossene Untersuchungen zu dem Ergebnis geführt, daß bei den thelygenen Tieren ein indirekter Einfluß der Temperatur auf die Geschlechtsverteilung der Nachkommen wirksam werden kann. Sofern infizierte ♀♀ langfristig einer niedrigen Temperatur (4° C) ausgesetzt werden, die während der gesamten Zwischenhäutungsphase einwirken muß, kann die Vermehrung der Mikrosporidien in den Oocyten eingeschränkt oder verlangsamt werden. Ein Teil der abgelegten Eier kann sich dann als nicht befallen erweisen, und es entstehen gemischtgeschlechtliche Nachkommen. Eine derartige Regulation des Geschlechtsverhältnisses dürfte zweifelsohne während der Wintermonate im Biotop wirksam werden. Fernerhin läßt sich noch nicht abschätzen, in welchem Maß die Geschlechtsverteilung in Freilandpopulationen durch den jahreszeitlichen Wechsel der Tageslänge verschoben werden kann. Ein Wirksamwerden des Lichtfaktors ist jedoch anzunehmen, da *Gammarus duebeni* bevorzugt Flachwasser- und Uferregionen, zumeist nur bis 1 m Tiefe, besiedelt. Andererseits dürfte eine beträchtliche Abschwächung der Lichtintensität, der die Flohkrebse ausgesetzt sind, dadurch gegeben sein, als sich die Tiere meist unter Steinen, Algen etc. versteckt halten. In diesem Zusammenhang müßte daher auch die Frage geklärt werden, ob die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses nicht nur von der Tageslänge, sondern auch von der Beleuchtungsstärke abhängig ist. Angesichts der sehr komplex gelagerten Freilandverhältnisse kann eine überzeugende Antwort auf die Frage, welche ökologische Bedeutung der geschlechtsbeeinflussenden Wirkung der Photoperidode zukommt, zur Zeit nicht gegeben werden.

WEILL: Wie heißt das in den Weibchen parasitierende Mikrosporidium und wie vollzieht sich dessen Entwicklung?

BULNHEIM: Eine systematische Bearbeitung des Mikrosporidiums, das in den Eizellen thelygener ♀♀ gefunden wurde, steht noch aus. Nach einer Auskunft, die ich Dr. VÁVRA, Prag, verdanke, handelt es sich um eine *Octosporea*-Art. Die Entwicklung dieser Species vollzieht sich hauptsächlich im Cytoplasma der Oocyten und Follikelzellen.

WEILL: Treten auch infizierte Männchen auf?

BULNHEIM: Eine Infektion von ♂♂ ist nicht beobachtet worden. Zwar können in thelygenen Zuchten vereinzelt männliche Individuen auftreten, doch sind in den Gonaden dieser Tiere nie Mikrosporidien gefunden worden. Indes hat sich bei Intersexen, die weibliche und männliche Geschlechtsmerkmale in abgestufter Ausprägung aufweisen, häufig eine Infektion feststellen lassen. Sofern ihre Keimdrüsen aus Ovar- und Hodenregionen bestehen, dringen die Parasiten auch in das testikuläre Gewebe ein.