Helgoländer wiss. Meeresunters. 23, 467-484 (1972)

Wirkungen einer einmaligen Röntgenbestrahlung auf die Fortpflanzung der Weibchen von *Gammarus duebeni* (Crustacea, Amphipoda)^{*}

M. Hoppenheit

Biologische Anstalt Helgoland (Laboratorium Sülldorf); Hamburg 55, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: Effects of single X-irradiation on the reproductive performance of females in Gammarus duebeni (Crustacea, Amphipoda). Effects of single exposures of X-radiation on moulting, oviposition and production of eggs and young in Gammarus duebeni females were studied under constant conditions of temperature $(15^{\circ} C)$ and salinity (10 %). Groups of fifty females were each irradiated with doses of 2,500, 1,670, 1,110, 740, 490, 330, 220, 147, 98 and 65 R. Reduced egg-production rate could be established at doses down to 220 R; this is caused both by omitted ovipositions (down to 330 R) and by reduced brood size (down to 220 R). Differences were found between the number of eggs laid and the number of young discharged from the brood-chamber at doses down to 490 R. After irradiation with 147 R or lower, no effect on fecundity or fertility could be established. Irradiation doses of 220 R or lower have a so-called "beneficial effect", distinguishable by the irradiated specimens' higher survival rate, whereby the eventually reduced egg-production rate can be more than compensated by the higher number of live females and the resulting larger total amount of eggs produced.

EINLEITUNG

Um deutliche Effekte zu bekommen, werden bei strahlenbiologischen Untersuchungen in der Regel relativ hohe Dosen einer energiereichen Strahlung verabreicht. Für die Verhütung von Schäden ist aber gerade die Kenntnis derjenigen Dosis wichtig, unterhalb der keine erkennbaren nachteiligen Wirkungen auftreten. Bei Untersuchungen der Beeinflussung der Biosphäre durch zivilisatorische Maßnahmen ist vor allem zu berücksichtigen, daß weniger das Schicksal einzelner Individuen als vielmehr der Bestand ganzer Populationen interessiert. Es sollte daher das Augenmerk auf diejenigen Effekte gerichtet werden, die auf dem Populationsniveau wirksam werden können. Da eine Art ihre Stellung in einem Okosystem nur bei erfolgreicher Vermehrung behaupten kann, ist die Untersuchung der die Vermehrungsrate beeinflussenden Komponenten von besonderer Bedeutung.

^{*} Meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. H. PRECHT, zum 60. Geburtstag in Verehrung und Dankbarkeit gewidmet.

Die erste Arbeit über die Wirkung einer Bestrahlung auf die Fortpflanzung bei Krebsen ist von van Herwerden (1920) vorgelegt worden. Als Versuchstier benutzte sie Daphnia, die auch LEBEDEVA & SINEVID (1958) als Untersuchungsobjekt diente. Letztere haben die Wirkung von ${}^{90}\mathrm{Sr}$ - ${}^{90}\mathrm{Y}$ in Konzentrationen zwischen 3,4 imes 10⁻¹⁰ und 3,4 imes 10⁻³ Ci/l untersucht. Sie fanden, daß eine Konzentration von 3,4 imes 10⁻⁵ Ci/l zu einer Verkürzung der Lebenszeit der adulten Tiere und eine Konzentration von 3,4 imes 10⁻³ Ci/l zum Tode aller Nachkommen innerhalb einer Woche führt. Versuche von TELITCHENKO (1958) über die Wirkung von 238U, 232Th und 90+89Sr auf Daphnia magna ergaben eine Verringerung der Vermehrungsrate bei Konzentrationen von 1 mg Uran als Uranylnitrat-Hexahydrat, 0,5 mg Thorium als Thoriumnitrat-Tetrahydrat und 1×10^{-5} Ci Strontium pro Liter Wasser. Von besonderer Bedeutung sind die von MARSHALL (1962, 1963, 1966) durchgeführten Untersuchungen zur Populationsdynamik von Daphnia pulex unter dem Einfluß chronischer, subletaler Bestrahlung. Bei gleichbleibender, täglich pro Tier verabreichter Nahrungsmenge und gleichbleibendem Wasservolumen pro Tier trat im Verlaufe einer Generation in Abhängigkeit von der Dosisleistung eine Reduzierung der Geburtenrate und in der Folge eine Verschiebung der Alterszusammensetzung zugunsten der älteren Tiere und eine kontinuierliche, nicht lineare Abnahme des Populationswachstums (intrinsic rate of natural increase) auf. Selbstregulierende Populationen mit limitierter Nahrungsmenge und begrenztem Raum zeigten eine geringere Toleranz gegenüber chronischer Bestrahlung als unlimitierte Populationen. Den Einfluß einer einmaligen Bestrahlung auf die Fortpflanzung von Artemia salina hat HOLTON (1968) beschrieben. Er fand, daß sowohl die Anzahl der pro Paar produzierten Würfe - und damit die Anzahl der pro Paar erzeugten Nauplien - wie auch der Prozentsatz der die Geschlechtsreife erreichenden Jungtiere beeinflußt werden. Obgleich isoliert gepaarte Tiere, deren Vorfahren 20 Wochen zuvor eine Dosis von 1500 oder 3000 rad erhalten hatten, eine deutlich verringerte Fortpflanzungsrate zeigten, ließen die Populationen, aus denen die Tiere stammten, in der Populationsdichte keine Unterschiede zu der Kontrollpopulation erkennen. Die Versuche sind von besonderem Interesse, weil sie zeigen, daß unter idealen Laboratoriumsbedingungen selbst eine erhebliche Reduzierung der Vermehrungsrate nicht zum Erlöschen einer Population führt. Die Kontrollpopulation benötigte nur 1/80 ihres Vermehrungspotentials, um den Bestand zu erhalten.

Versuche mit exploitierten Populationen, bei denen das Reproduktionspotential einer Art mehr oder minder ausgeschöpft wird, sind von MARSHALL (1967) durchgeführt worden. Er unterwarf Populationen von *Daphnia pulex* einer chronischen Bestrahlung und Exploitationsraten von 15, 40, 65 und 90 % pro Woche. Die Ausbeute an Biomasse nahm mit steigender Dosisleistung ab. Es zeigte sich aber, daß exploitierte Populationen – sofern die Exploitation ein bestimmtes Maß nicht überschreitet – höhere Dosisleistungen tolerieren als Populationen ohne jede Entnahme. MARSHALL nimmt an, daß die Ursache für die größere Strahlenresistenz in dem mit der Exploitationsrate zunehmendem Umsatz und damit in der Reduzierung der pro Generation akkumulierten Strahlendosis zu suchen ist.

GROSCH & ERDMAN (1955) und GROSCH & SULLIVAN (1955) fanden bei Artemia salina, daß Dosen über 2250 R zur Sterilität der QQ führen. Bei Experimenten mit Populationen von Artemia salina in mit ³²P versetztem Wasser fand GROSCH (1962, 1966), daß bei gleicher Anzahl adulter Tiere in den bestrahlten und unbestrahlten Kulturen Unterpopulationen der bestrahlten Kulturen anders auf eine Zugabe radioaktiven Materials reagieren als Unterpopulationen der unbestrahlten Kulturen. Nachkommen von Tieren, die in mit ³²P versetztem Wasser gelebt haben, überleben nicht notwendigerweise eine erneute Zugabe von ³²P, auch wenn die Gesamtdosis unter der Dosis liegt, die einzeln verabreicht, ein Erlöschen der Population zur Folge hat. Durch Beobachtung isolierter Paare ließ sich feststellen, daß die Nachkommen aus bestrahlten Populationen eine geringere Lebenserwartung haben und weniger Eier pro Wurf erzeugen.

Die Strahlenempfindlichkeit der Oocyten von Artemia in verschiedenen Stadien der Meiose und in Abhängigkeit von der Temperatur haben CERVINI & GIAVELLI (1965a, b) und GIAVELLI & CERVINI (1966) untersucht. Bei einem diploiden Stamm von Artemia fanden METALLI & BALLARDIN (1962, 1970–72) und BALLARDIN & METALLI (1965) eine größere Strahlenempfindlichkeit der Oocyten als bei einem tetraploiden Stamm. Untersuchungen über den Grad der Erholung zeigten keine Unterschiede zwischen den Stämmen. Zu beobachten war lediglich ein Unterschied in der Erholungszeit. BALLARDIN & METALLI (1968) untersuchten ferner die Produktion an Eiern, Nauplien und geschlechtsreifen Tieren in mehreren aufeinander folgenden Generationen, wobei jede Generation mit einer Einzeldosis von 500 oder 1000 R bestrahlt wurde. Erst in der 8. Generation traten in Abhängigkeit von der akkumulierten Dosis Unterschiede zwischen den bestrahlten und nicht bestrahlten Gruppen auf.

RICE (1965) hielt eine Population von *Tigriopus californicus* über mehrere Jahre in mit 45 μ Ci ¹³⁷Cs/l versetztem Seewasser und fand keinen Einfluß auf die Populationsdichte. HALLOPEAU (1969) untersuchte die Wirkung von ¹⁸⁷Cs (40 μ Ci/l) und eines Gemisches von Spaltprodukten (2 μ Ci/l) auf die Fortpflanzung von Artemia. Bei den gewählten Konzentrationen traten keine Unterschiede zu den Kontrollen auf.

Im Anschluß an eine vergleichende Untersuchung (HOPPENHEIT 1969) der Wirkung letaler und subletaler Dosen einer Röntgenbestrahlung auf die Überlebenszeit und das Häutungsgeschehen bei Gammariden wird in der vorliegenden Arbeit insbesondere die Frage nach dem Einfluß subletaler Dosen auf die Fortpflanzung von Gammarus duebeni verfolgt. Die Versuche wurden in den Jahren 1968, 1970 und 1971 durchgeführt.

MATERIAL UND METHODE

Gammarus duebeni LILLJEBORG wurde in den Außendeichgräben im Gebiet des Elbeästuars bei Otterndorf und in einem Brackwassersee in Kiel gefangen. Die Bestrahlungen erfolgten nach einer Eingewöhnungszeit von etwa 14 Tagen. Alle Versuche wurden bei einem Salzgehalt von 10 % und einer Temperatur von 15° C durchgeführt.

Gruppen von je 50 Weibchen (in einigen Fällen auch 80) wurden mit Dosen von 2500, 1670, 1110, 740, 490, 330, 220, 147, 98 und 65 R bestrahlt. Die Bestrahlungen erfolgten mit einem Röntgentherapiegerät bei 200 kV, 20 mA und einem Filter von 0,5 mm Cu (einschließlich Innenfilter). Die Dosisleistung betrug 420 R/min bei einem Fokusabstand von 21 cm. Sie wurde mit einer Fingerhutkammer in Luft gemessen. Die Tiere waren während der Bestrahlung in einer flachen Schale von 65 mm Innendurchmesser nur knapp mit Wasser bedeckt. Nach der Bestrahlung erfolgte ihre Überführung in temperaturkonstante Räume, wo sie einzeln in 1-l-Gläsern zusammen mit je einem Männchen gehalten wurden, das im Falle vorzeitigen Absterbens durch ein anderes ersetzt wurde. Die Gläser wurden dreimal pro Woche kontrolliert. Registriert wurden die Todesfälle, die Häutungen und Ovipositionen wie die Anzahl der Eier beziehungsweise der aus dem Marsupium entlassenen Jungtiere. Die Eier wurden den Marsupien der Tiere während einer kurzfristigen Betäubung durch eine 0,1% ige Lösung von MS 222 (Sandoz) in Brackwasser mit einer Nadel entnommen. Diese Entnahme gelang nach einiger Übung ohne Beschädigung der Tiere. Um Unterschiede in den Überlebenszeiten zwischen den verschiedenen Versuchs- und Kontrollgruppen zu eliminieren, wurde die Zahl der pro Woche registrierten Häutungen, Ovipositionen, Eier oder Jungtiere durch die Zahl der jeweils am Ende einer Woche noch lebenden Weibchen dividiert. Alle so erhaltenen Werte wurden Woche für Woche addiert, um Kurven der Häutungs-, Ovipositions- und Produktionsraten an Eiern und Jungtieren zu bekommen. Es wurden nur die Jungtiere registriert, die nach der ersten im Versuchszeitraum erfolgten Oviposition auftraten, also aus bestrahlten Oocyten beziehungsweise Oogonien hervorgegangen waren.

Weitere Einzelheiten der Hälterung und Versuchsdurchführung können einer früheren Arbeit (HOPPENHEIT 1969) entnommen werden.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Bestrahlungen mit letalen Dosen

Die Überlebenskurven der mit 2500 und 1670 R bestrahlten 22 zeigt die Abbildung 1. Am 53. bzw. am 58. Tag nach der Bestrahlung sind keine Tiere mehr am Leben. Wie bereits früher berichtet (HOPPENHEIT 1969), können Dosen unter 1000 R als subletal betrachtet werden. In der Abbildung 2 ist erkennbar, daß sich nach einer Bestrahlung mit 740 R die Sterberate nicht wesentlich von der der Kontrollgruppe unterscheidet. Bei den mit 2500 und 1670 R bestrahlten Tieren bleibt die Eiproduktionsrate bald nach der Bestrahlung hinter der der Kontrolltiere zurück (Abb. 3). Bei 15° C verlassen die Jungtiere das Marsupium etwa 3 bis 4 Wochen nach der Eiablage. Während in den Kontrollversuchen die Rate der Produktion an Eiern fast gleich der an Jungtieren ist, zeigt sich zwischen den mit 2500 R bestrahlten Gruppen ein deutlicher Unterschied. Diese Dosis verzögert die Entwicklung vom Ei bis zum aus dem Marsupium entlassenen Jungtier; auch verhindert sie die Entwicklung eines Teils der in den ersten drei Wochen nach der Bestrahlung abgelegten Eier. Die Kurve der Produktion an Jungtieren steigt bei der Kontrollgruppe wesentlich steiler an als bei der bestrahlten Gruppe. Da nach dem 44. Tag nach einer Bestrahlung mit 2500 R keine Jungtiere mehr auftreten, müssen zumindest die nach dem 23. Tag abgelegten Eier so geschädigt sein, daß sie nicht oder nicht voll zur Entwicklung kommen. Bei den mit 1670 R bestrahlten Tieren gehen aus den nach dem 18. Tag abgelegten Eiern keine Jungtiere hervor.

Nach einer Bestrahlung mit 1110 R werden nach der 7. Woche nur noch wenige Eier produziert, und nach der 12. Woche treten keine Jungtiere mehr auf. Die Produktion an Jungtieren weicht stärker von der Kontrolle ab als die Produktion an Eiern (Abb. 4).



Abb. 1: Gammarus duebeni. Überlebenskurven der Weibchen nach einmaligen Röntgenbestrahlungen mit 2500 und 1670 R. Anzahl der Tiere pro Versuch: 50



Abb. 2: Gammarus duebeni. Überlebenskurven der Weibchen nach einmaligen Röntgenbestrahlungen mit 1110 und 740 R. Anzahl der Tiere pro Versuch: 50

Bestrahlungen mit subletalen Dosen

Die Produktion an Eiern und Jungtieren ist nach einer Bestrahlung mit 740 R ähnlich der nach einer Bestrahlung mit 1110 R (Abb. 5). Hier treten nach der 13. Woche keine Jungtiere mehr auf. Die Eier, die nach der 10. Woche abgelegt werden, kommen

M. Hoppenheit

also nicht oder nicht voll zur Entwicklung. Der Vergleich zeigt, daß in der 10. Woche die Eiproduktion pro lebendes Weibchen bei der bestrahlten Gruppe einen um 22 % niedrigeren Wert erreicht als bei der Kontrollgruppe. Die Produktion an Jungtieren



Abb. 3: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Eier und Jungtiere fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50



Abb. 4: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Eier und Jungtiere fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlen Tiere: 50

erreicht in der entsprechenden 13. Woche einen um 42 % niedrigeren Wert. Hieraus muß geschlossen werden, daß einige der bis zur 10. Woche abgelegten Eier nicht zur Entwicklung kommen. Die Überlebenskurven der mit 490 und 330 R bestrahlten \Im zeigt Abbildung 6. Es bestehen keine oder nur geringe Unterschiede zwischen den bestrahlten Gruppen und der Kontrollgruppe. Bei dem mit den gleichen Dosen durchgeführten Versuch zur



Abb. 5: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Eier und Jungtiere fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlen Tiere: 50



Abb. 6: Gammarus duebeni. Überlebenskurven der Weibchen nach einmaligen Röntgenbestrahlungen mit 490 und 330 R. Anzahl der Tiere pro Versuch: 50

Ermittlung der Produktion an Jungtieren weist das Durchhängen der Überlebenskurve der mit 490 R bestrahlten Tiere auf eine erhöhte Sterblichkeit hin (Abb. 7). Diese gelegentlich auftretende Veränderung der Strahlenempfindlichkeit, eine Erscheinung, die auch schon früher beobachtet worden ist (HOPPENHEIT 1969) mag möglicherweise M. Hoppenheit

mit ungünstigen Bedingungen zusammenhängen, denen die Flohkrebse vor ihrem Fang im Freiland ausgesetzt waren. Wie die Abbildung 8 erkennen läßt, wird die Häutungsrate durch Bestrahlungen mit 490 oder 330 R wenig beeinflußt. Da eine Oviposition nur kurz nach einer Häutung erfolgen kann, wenn das Integument noch ausdehnungs-



Abb. 7: Gammarus duebeni. Überlebenskurven der Weibchen nach einmaligen Röntgenbestrahlungen mit 490 und 330 R. Anzahl der Tiere pro Versuch: 50



Abb. 8: Gammarus duebeni. Zahl der Häutungen pro Weibchen fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlen Tiere: 50

fähig und nicht calcifiziert ist, sind die Phasen der Oocytenreifung und des Häutungszyklus eng gekoppelt. Wie der Abbildung 9 entnommen werden kann, ist die Häutung bei den mit 490 oder 330 R bestrahlten QQ nicht immer mit einer Eiablage verbunden. Nach der 8. Woche ist die Ovipositionsrate bei den bestrahlten Gruppen eine Zeitlang niedriger als bei der Kontrollgruppe. In dem Zeitraum nach der 8. Woche tragen



Abb. 9: Gammarus duebeni. Zahl der Ovipositionen pro Weibchen fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50



Abb. 10: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Eier fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50

M. HOPPENHEIT

die Oostegite derjenigen \Im , die bei einer Häutung nicht oviponieren, keine Randborsten. Der Ausfall einiger Ovipositionen reduziert die Zahl der pro Weibchen produzierten Eier (Abb. 10). Doch erfolgt die Reduktion der Zahl der hervorgebrachten Eier nicht nur durch die vorübergehende Unterbrechung der Eiablage, sondern auch durch eine verringerte Wurfgröße.

Dosis (in R)	Kontrolle	Standard- abweichung	Zahl der Würfe	Bestrahlte Tiere	Standard- abweichung	Zahl der Würfe
2500	38,6	13,2	74	29,1	12,7	28
1670	38,6	13,2	74	32,3	17,5	38
1110	28,8	12,5	72	29,0	12,5	48
740	28,8	12,5	72	27,1	13,8	58
490	29,9	11,4	62	26,9	12,8	56
330	29,9	11,4	62	25,8	11,4	65
220	37,0	14,3	53	32,0	15,1	86
147	37.0	14,3	53	38,1	14,3	66
98	37.0	14.3	53	36,5	13,1	74
65	37,0	14,3	53	33,9	14,1	69

Tabelle 1										
Zahl	der	im	Durchschnitt	pro	Wurf	abgelegten	Eier	bei	Gammarus	dueben

Tabelle 1 zeigt die in den verschiedenen Versuchen im Durchschnitt pro Wurf abgelegte Zahl von Eiern. Die bei 2500 und 1670 R auftretenden Unterschiede sind nach dem STUDENT-t-Test mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 2,5 % gesichert. Bei 330 R beträgt die Irrtumswahrscheinlichkeit gleichfalls 2,5 % und bei 220 R 5 %. Alle übrigen Unterschiede sind nicht signifikant. Die hohen Standardabweichungen sind die Folge der Verwendung nicht ausgesuchten Tiermaterials und der mit dem Alter der Tiere sich ändernden Wurfgröße. Die Zahl der Eier pro Wurf schwankte zwischen 1 und 93. Da nach einer Bestrahlung mit 1110 oder 740 R verringerte Brutsätze erst zu einem Zeitpunkt auftreten, an dem nur noch wenige Ovipositionen möglich sind, treten bei den Mittelwerten keine Unterschiede auf. Nach den Bestrahlungen mit 490, 330 oder 220 R wurden genügend verringerte Brutsätze abgelegt. Die Reduzierung der Wurfgröße ist besonders deutlich in der Zeit von der 6. bis zur 10. Woche. In diesem Zeitabschnitt produzierten die mit 490 R bestrahlten 22 im Durchschnitt 16, die mit 330 R bestrahlten 22 und die Kontrolltiere 33 Eier pro Wurf. Die Unterschiede sind nach dem U-Test von MANN-WHITNEY mit 0,1 bzw. 0,3 % Irrtumswahrscheinlichkeit gesichert. Unterschiede zwischen den übrigen Zeitabschnitten von fünf Wochen sind nicht signifikant. Da für den Vergleich alle Werte auf die Zahl der jeweils lebenden ♀♀ bezogen sind, drücken sich in der Abbildung 10 die Unterschiede in der Wurfgröße nicht sehr deutlich aus. In absoluten Zahlen produzierten von der 6. bis zur 10. Woche die mit 490 R bestrahlten 99 208, die mit 330 R bestrahlten 349 und die Kontrolltiere 658 Eier.

Nach einer Bestrahlung können bei den folgenden Häutungen die Ovipositionen ein- bis dreimal ausfallen. Zuvor werden aber noch ein bis drei Generationen von Eiern abgelegt. Alle Kombinationen konnten beobachtet werden. In den Ovarien sind drei und vor einer Oviposition sogar vier Generationen von Oocyten vorhanden (vgl. BULNHEIM 1965). Zwischen den Oogonien und den ältesten und größten Oocyten befinden sich zwei weitere Generationen jüngerer Oocyten mit weniger Cytoplasma. Die nächste Generation rückt nach, wenn die ältesten Oocyten reif und in das Marsupium abgelegt worden sind. Wenn die Bestrahlung kurz nach einer Oviposition erfolgt, wird in den meisten Fällen nur noch eine Generation von Eiern abgelegt, bevor ein bis drei Ovipositionen ausfallen. Le Roux (1931, 1933) hat beobachtet, daß geschlechtsreife QQ, die nach einer Häutung bestrahlt werden, nach der nächsten Häutung keine Eier



Abb. 11: Gammarus duebeni. Zahl der Häutungen pro Weibchen fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50

ablegen. Zu diesem Zeitpunkt tragen die Oostegite keine Randborsten. Wenn die Bestrahlung zu einem späteren Zeitpunkt innerhalb des Häutungsintervalls erfolgt, bleibt die Eiablage erst nach der übernächsten Häutung aus. Le Roux fand, daß die Ovarien in diesen Fällen nicht zerstört, sondern nur in ihrer Funktion arretiert sind. Zu beobachten war eine vorübergehende Unterbrechung der Vitellogenese.

Reduzierung der Wurfgröße und der Oostegite und Ausbleiben von Ovipositionen nach einer Bestrahlung wurden von HAEMMERLI-BOVERI (1926), BALESDENT-MARQUET (1955a, b, 1965) und BALESDENT-MARQUET & VEILLET (1958, 1959) auch bei Asellus aquaticus beobachtet. PATANÈ & DE LUCA (1956) benutzten Porcellio laevis als Versuchsobjekt und beobachteten nach einer Kastration durch Röntgenstrahlen eine Hemmung der Entwicklung der Oostegite. MORI (1933) fand nach einer Bestrahlung eine Hemmung der Ausbildung des Brutraumes bei Daphnia magna; OBRESHKOVE & KING (1932) beobachteten bei Simocephalus vetulus eine nach der Bestrahlung von Häutung zu Häutung zunehmende Reduktion des Brutraumes. Nach CALLAN (1940) bilden mit Röntgenstrahlen sterilisierte QQ von LEANDER keine sekundären Geschlechtsmerkmale aus. Von SQUIRE (1970) wurde eine Reduktion der Wurfgröße, der Anzahl der Würfe und der Schlupfrate bei Artemia salina beobachtet. SNIDER & KERSTEN (1935) fanden eine Verringerung der Wurfgröße und eine Erholung bei Daphnia magna nach Bestrahlungen mit kleinen Dosen.



Abb. 12: Gammarus duebeni. Zahl der Ovipositionen pro Weibchen fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50



Abb. 13: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Eier fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50

Einflüsse einer Bestrahlung mit 220 oder 147 R auf die Häutungsrate sind nicht erkennbar (Abb. 11). Die Ovipositionsrate ist bei den bestrahlten Gruppen geringfügig kleiner (Abb. 12). Der Unterschied zwischen den Häutungs- und Ovipositionsraten ist auf zahlreiche Häutungen wohl älterer Tiere zurückzuführen, die sich vor ihrem Tode zwar noch häuten, aber keine Eier mehr ablegen. Ein Einfluß der Bestrahlung auf die Eiproduktion ist nur bei 220 R feststellbar (Abb. 13). In der Zeit von der 11. Woche bis zum Ende des Versuchs erzeugte die Kontrollgruppe 41 und die bestrahlte Gruppe nur 34 Eier pro Wurf. Der Unterschied ist nach dem U-Test von MANN-WHITNEY mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %/0 gesichert. Da zwischen den Ovipositionsraten keine signifikanten Unterschiede bestehen, kann die bei 220 R geringere Eiproduktionsrate im wesentlichen nur durch geringere Wurfgrößen, nicht aber durch den Ausfall von Ovipositionen verursacht sein.

Tabelle	2
---------	---

Zahl der im Durchschnitt pro Brut aus dem Marsupium entlassenen Jungtiere bei bestrahlten und nicht bestrahlten Weibchen von *Gammarus duebeni*

Dosis (in R)	Kontrolle	Standard- abweichung	Zahl der Würfe	Bestrahlte Tiere	Standard- abweichung	Zahl der Würfe
2500	43,0	14,9	42	11,3	4,9	7
1670	43,0	14,9	42	29,5	9,8	13
1110	34,6	13,0	40	22,9	11,8	25
740	34,6	13,0	40	22,1	11,7	31
490	27,3	10,7	44	21,3	11,3	21
330	27,3	10,7	44	23,8	11,4	50
220	33,6	14,5	112	29,2	13,0	140
147	33,6	14,5	112	32,3	13,8	133

Bei der Produktion von Jungtieren wurden die in Tabelle 2 angegebenen Wurfgrößen gefunden. Außer bei 330 und 147 R sind alle Unterschiede zwischen bestrahlter Gruppe und Kontrollgruppe nach dem STUDENT-t-Test signifikant. Die Versuche wurden durchgeführt, um festzustellen, bis zu welcher Dosis Eier so geschädigt werden, daß sie nicht oder nicht zur vollen Entwicklung kommen. Nach einer Bestrahlung mit 490 R treten nach der 11. Woche keine Jungtiere mehr auf. Zu diesem Zeitpunkt haben die bestrahlten 99 einen um 34 % niedrigeren Wert als die Kontrolltiere erreicht (Abb. 14). In der entsprechenden 8. Woche beträgt der Unterschied in der Eiproduktion nur 4 % (Abb. 10). Nach einer Bestrahlung mit 330 R werden nach der 14. Woche keine Jungtiere mehr produziert (Abb. 14). Der Wert, der zu diesem Zeitpunkt erreicht wird, liegt 11 % unter dem Wert der Kontrollgruppe. Der Wert, der bei der Erzeugung von Eiern in der entsprechenden 11. Woche erreicht wird, liegt um 27 % unter der Kontrollgruppe. Werden die Werte der 8. Woche bei der Erzeugung von Eiern und der 11. Woche bei der Erzeugung von Jungtieren verglichen, so ergeben sich Unterschiede zur Kontrollgruppe von 5 bzw. 13 %. Da nach einer Bestrahlung mit 220 R keine Unterschiede zwischen den kumulierten Werten bei der Produktion von Eiern und Jungtieren und den Kontrollen auftreten (Abb. 13 und 15), scheint bei 330 R der Bereich erreicht zu sein, wo ein eventuell noch auftretender Effekt durch die zufällige Streuung der Resultate verdeckt wird. Es kann angenommen werden, daß bei 330 R alle oder fast alle Eier zur Entwicklung kommen. Bestrahlungen mit 147, 98 oder 65 R haben keine feststellbare Beeinflussung der Fortpflanzungsrate zur Folge.

Bestrahlungen mit 220 R oder weniger können eine sogenannte "stimulierende Wirkung" haben, die sich in einer höheren Überlebensrate der bestrahlten Tiere ausdrückt (Abb. 16 und 17). Durch die Verlängerung der Überlebenszeit kann eine eventuell herabgesetzte Produktion an Eiern und Jungtieren mehr als kompensiert

M. HOPPENHEIT



Abb. 14: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Jungtiere fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 50



Abb. 15: Gammarus duebeni. Zahl der jeweils pro Weibchen produzierten Jungtiere fortlaufend addiert. Anzahl der zu Beginn eines Versuchs bestrahlten Tiere: 80

werden. Die mit 220 R bestrahlten 80 99 der Abbildung 16 produzierten im Versuchszeitraum 4086 Jungtiere, während die Kontrollgruppe nur 3764 Jungtiere erzeugte. Bei dem Versuch zur Produktion von Eiern legten die 50 mit 220 R bestrahlten 99, deren Überlebenskurve in der Abbildung 17 zu finden ist, 2752 Eier ab. Die Kontrollgruppe produzierte nur 1962 Eier. Nach dem Chiquadrat-Test sind die Unterschiede mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0,1 % hoch signifikant.

Ein schwach stimulierender Einfluß einer geringen Strahlendosis wurde von HOLTON (1968) auch bei Artemia salina gefunden. Nach einer einmaligen Bestrahlung



Abb. 16: Gammarus duebeni. Überlebenskurven der Weibchen nach einmaligen Röntgenbestrahlungen mit 220 und 147 R. Anzahl der Tiere pro Versuch: 80



Abb. 17: Gammarus duebeni. Überlebenskurven der Weibchen nach einmaligen Röntgenbestrahlungen mit 220, 147, 98 und 65 R. Anzahl der Tiere pro Versuch: 50

mit 300 rad erhöht sich die Zahl der im Mittel pro Paar erzeugten erwachsenen Nachkommen. TELITCHENKO (1958) fand, daß geringe Mengen von Uranyl- oder Thoriumnitrat bei *Daphnia magna* eine Verkürzung der Zeit zwischen den Würfen, einen früheren Eintritt der Geschlechtsreife und eine höhere Produktion an Jungtieren zur Folge haben. Untersuchungen am gleichen Objekt von LEBEDEVA & SINEVID (1958) mit ⁹⁰Sr-⁹⁰Y ergaben bei einer Konzentration von $3,4 \times 10^{-10}$ Ci/l eine leichte und bei Konzentrationen zwischen $3,4 \times 10^{-7}$ und $3,4 \times 10^{-6}$ eine vorübergehende, aber deutliche Steigerung der Reproduktionsrate sowohl in der Eltern- wie auch in der ersten Filialgeneration. In der 3. und 4. Generation war die Zahl der Nachkommen geringer als im Kontrollversuch. Selbst bei einer Konzentration von $3,4 \times 10^{-3}$ Ci/l trat noch eine Erhöhung der Zahl der Nachkommen in der Parentalgeneration am 4. und 5. Tag nach Versuchsbeginn auf. WHITE et al. (1967) berichten von einer bei Artemia salina beobachteten größeren Wachstumsrate nach Bestrahlungen mit 2500 und 500 R. Nach ENGEL (1967) hat eine kontinuierliche Bestrahlung mit 3,2 rad/h bei Callinectes sapidus gleichfalls eine Erhöhung der Wachstumsrate zur Folge.

Über "stimulierende Wirkungen" ist bereits häufiger berichtet worden (vgl. TEMPLETON et al. 1971). Doch weiß man noch nicht, welche durch die Strahlung ausgelösten Vorgänge für die beobachteten Erscheinungen verantwortlich sind, und nur langfristige Untersuchungen werden klären können, ob die "stimulierenden Wirkungen" als vorteilhaft betrachtet werden können.

ZUSAMMENFASSUNG

- Der Einfluß einmaliger Röntgenbestrahlungen auf die Häutungs-, Ovipositions-, und Produktionsraten an Eiern und Jungtieren wurde an Weibchen von Gammarus duebeni LILLJEBORG bei einer konstanten Temperatur von 15° C und einem Salzgehalt von 10 % untersucht.
- 2. 220 R oder höhere Dosen haben eine verringerte Eiproduktionsrate zur Folge.
- 3. Bei 330 R oder höheren Dosen ist sowohl ein Ausfall an Ovipositionen wie auch eine reduzierte Wurfgröße zu beobachten.
- 4. Eine Bestrahlung mit 220 R hat lediglich eine reduzierte Wurfgröße zur Folge.
- 5. Unterschiede zwischen der Zahl der in das Marsupium abgelegten Eier und der Zahl der aus dem Marsupium entlassenen Jungtiere treten bei 490 R oder höheren Dosen auf.
- 6. 147 R oder niedrigere Dosen haben keinen erkennbaren Einfluß auf die Produktionsrate an Eiern und Jungtieren.
- 7. 220 R oder niedrigere Dosen können eine sogenannte "stimulierende Wirkung" haben, die sich in einer höheren Überlebensrate ausdrückt. Die eventuell reduzierte Produktionsrate an Eiern und Jungtieren kann mehr als kompensiert werden durch die höhere Zahl lebender Weibchen und die resultierende höhere Zahl an erzeugten Eiern und Jungtieren.

Danksagung. Frau H. RADE und Fräulein K. NEUBAUER danke ich für technische Assistenz und Herrn J. MARSCHALL für die Anfertigung der Abbildungen.

ZITIERTE LITERATUR

- BALESDENT-MARQUET, M. L., 1955a. Castration temporaire aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode Asellus aquaticus L. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 240, 1275–1277.
- 1955b. Irradiations localisées aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels temporaires chez le Crustacé Isopode Asellus aquaticus L. femelle. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 241, 609-611.
- 1965. Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'Asellus aquaticus LINNÉ (Crustacé, Isopode). Bull. Acad. Soc. Lorraines Sci. 5, 1–231.

- & VEILLET, A., 1958. Castration chirurgicale, irradiations localisées aux rayons X et déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crustacé Isopode Asellus aquaticus L. femelle. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 246, 1753–1756.
- 1959. Déterminisme des caractères sexuels externes chez le Crustacé Isopode Asellus aquaticus L. Int. Congr. Zool. (London) 15, 921–924.
- BALLARDIN, E. & METALLI, P., 1965. Sulla relazione fra poliploidia e radiosensibilità in ovociti di Artemia salina LEACH. Boll. Zool. 32, 613–618.
- 1968. Stima di alcune componenti della "fitness" in Artemia salina partenogenetica diploide irradiata per piu' generazioni. Atti Ass. genet. ital. 13, 341-345.
- BULNHEIM, H.-P., 1965. Untersuchungen über Intersexualität bei Gammarus duebeni (Crustacea, Amphipoda). Helgoländer wiss. Meeresunters. 12, 349–394.
- CALLAN, H. G., 1940. The effects of castration by parasites and X-rays on the secondary sex characters of prawns (*Leander* spp.). J. exp. Biol. 17, 168–179.
- CERVINI, A. & GIAVELLI, S., 1965a. Effect of low temperature on radiosensitivity of Artemia oocytes. Prog. biochem. Pharmacol. 1, 52-58.
- 1965b. Radiosensitivity of different meiotic stages of oocytes in parthenogenetic diploid Artemia salina LEACH. Mutat. Res. 2, 452–456.
- ENGEL, D. W., 1967. Effect of single and continuous exposures of gamma radiation on the survival and growth of the blue crab, *Callinectes sapidus*. Radiat. Res. 32, 685-691.
- GIAVELLI, S. & CERVINI, A., 1966. La curva di radiosensibilità di ovociti di Artemia salina. Atti Ass. genet. ital. 11, 292–300.
- GROSCH, D. S., 1962. The survival of Artemia populations in radioactive sea water. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 123, 302-316.
- 1966. The reproductive capacity of Artemia subjected to successive contaminations with radiophosphorus. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 131, 261-271.
- & ERDMAN, H. E., 1955. X-ray effects on adult Artemia. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 108, 277-282.
- -- & SULLIVAN, R. L., 1955. X-ray induced cessation of gamete production by adult female *Artemia.* Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **109**, 359 (Abstr.).
- HAEMMERLI-BOVERI, V., 1926. Über die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. Z. vergl. Physiol. 4, 668–698.
- HALLOPEAU, C., 1969. Recherches de l'action éventuelle de pollutions radioactives (Cs-137, mélange de produits de fission) sur le développement et la reproduction d'Artemia salina. Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr. 19, 961–962.
- Herwerden, M. A. VAN, 1920. Over den invloed van radiumstralen op de eicellen van Daphnia pulex. Tijdschr. ned. dierk. Vereen. 18, VI-VIII.
- HOLTON, R. L., 1968. Effects of ⁶⁰Co gamma irradiation on the reproductive performance of the brine shrimp, Artemia. Thesis, Oregon State University, Corvallis, Oreg., 74 pp.
- HOPPENHEIT, M., 1969. Strahlenbiologische Untersuchungen an Gammariden (Crustacea, Amphipoda). Helgoländer wiss. Meeresunters. 19, 163-204.
- LEBEDEVA, G. D. & SINEVID, S. G., 1958. The effect of radioactive strontium upon survival and propagation in *Daphnia magna*. [Russ.] Dokl. Akad. Nauk SSSR **122**, 586-588.
- Le Roux, M. L., 1931. La castration expérimentale des femelles de Gammariens et sa répercussion sur l'évolution des oostégites. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 193, 885-887.
- 1933. Recherches sur la sexualité des Gammariens. Bull. biol. Fr. Belg. (Suppl.) 16, 1-138.
- MARSHALL, J. S., 1962. The effects of continuous gamma radiation on the intrinsic rate of natural increase of *Daphnia pulex*. Ecology 43, 598-607.
- 1963. The effects of continuous, sub-lethal gamma radiation on the intrinsic rate of natural increase and other population attributes of *Daphnia pulex*. In: Radioecology. Ed. by V. SCHULTZ & A. W. KLEMENT. Reinhold, New York, 363-366.
- 1966. Population dynamics of *Daphnia pulex* as modified by chronic radiation stress. Ecology 47, 561-571.
- 1967. Radiation stress in exploited Daphnia populations. Limnol. Oceanogr. 12, 154-158.
- METALLI, P. & BALLARDIN, E., 1962. First results on X-ray-induced genetic damage in Artemia salina LEACH. Atti Ass. genet. ital. 7, 219–231.

M. Hoppenheit

- - 1970-72. Radiobiology of Artemia: Radiation effects and ploidy. Curr. Top. Radiat. Res. 7, 181-240.
- MORI, Y., 1933. Kastrationsversuche bei Cladoceren. II. Die Entwicklung der sekundären Sexualcharaktere bei radiumbestrahlten Weibchen von Daphnia magna. Z. wiss. Zool. 144, 573-612.
- OBRESHKOVE, V. & KING, A. J., 1932. A change in the morphology of a cladoceran effected by X-ray treatment. Physiol. Zoöl. 5, 472–478.
- PATANÈ, L. & LUCA, V. DE, 1956. Azione dei raggi X sullo sviluppo degli oostegiti di Porcellio laevis LATREILLE (Crust. Isopoda). Boll. Soc. ital. Biol. sper. 32, 1512–1515.
- RICE, T. R., 1965. Long-term effects of cesium 137 on a copepod. Circ. Fish Wildl. Serv., Wash. 204, 10.
- SNIDER, G. & KERSTEN, H., 1935. The action of soft X-rays on cladocera (Daphnia magna). Physiol. Zoöl. 8, 530-538.
- SQUIRE, R. D., 1970. The effects of acute gamma irradiation on the brine shrimp, Artemia. II. Female reproductive performance. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 139, 375-385.
- TELITCHENKO, M. M., 1958. Chronic effects of small doses of ²³⁸U, ²³²Th, and ⁸⁹⁺⁹⁰Sr on a number of generations of *Daphnia magna* STRAUS. [Russ.] Nauch. Dokl. vyssh. Shk. 1, 114–118.
- TEMPLETON, W. L., NAKATANI, R. E. & HELD, E. E., 1971. Radiation effects. In: Radioactivity in the marine environment. National Academy of Sciences, Washington, 223–239.
- WHITE, J. C., ANGELOVIC, J. W., ENGEL, D. W. & DAVIS, E. M., 1967. Interactions of radiation, salinity, and temperature on estuarine organisms. Effects on brine shrimp. Circ. Fish Wildl. Serv., Wash. 270, 33-35.

Anschrift des Autors: Dr. M. HOPPENHEIT Biologische Anstalt Helgoland (Laboratorium Sülldorf) 2 Hamburg 55 Wüstland 2 Bundesrepublik Deutschland