

Zur Biologie von *Paramphiascella fulvofasciata* (Copepoda, Harpacticoida)

Hans-Uwe Dahms

Universität Oldenburg, Fachbereich 7; D-2900 Oldenburg, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: On the biology of *Paramphiascella fulvofasciata* (Copepoda, Harpacticoida). The benthic harpacticoid copepod *Paramphiascella fulvofasciata* Rosenfield & Coull was collected from holdfasts of *Laminaria hyperborea* from a subtidal area of Helgoland (North Sea). All developmental stages of *P. fulvofasciata* are raptorial feeders. The feeding of the nauplii is advanced by a marginal setule-crest of the labrum which prevents food-particles from being swept away. The oral appendages of the copepodites circumscribe a frustal space ventral to the mouth which facilitates uptake of food-particles. The nauplii are not able to swim and perform stalking movements with their antennal endopodites. Good swimming ability as well as digging-in-behaviour and negative phototaxis of the copepodites indicate epi- as well as inbenthic mode of life. Several life-cycle characters are described. Precopula lasts ca. one day. The mean egg-number is 27, and mean egg-diameter is $87 \times 75 \mu\text{m}$. The number of nauplii per egg (double)-sac amounts to 25–30. Developmental time at 19°C is 6–9 days (nauplii) and 20–24 days (copepodites). The whole developmental period lasts 28 days. The maximal lifespan in the laboratory is 193 days. Sex-ratio is almost balanced. Females produce egg-sacs more than 3.5 times during their life period. Seasonal effects on reproductive activity have not been detected in laboratory cultures.

EINLEITUNG

Beobachtungen und Experimente zur Lebensweise von Harpacticoida, insbesondere ihrer Entwicklungsstadien, sind aus der Literatur nur spärlich bekannt. *Paramphiascella fulvofasciata* Rosenfield & Coull, ein Vertreter der Diosaccidae, fiel während eines längeren Aufenthaltes an der Meeresstation der Biologischen Anstalt Helgoland im Sommer 1983 durch gute Kultureignung auf. Dieser Befund ließ eine erfolgreiche Hälterung und Beobachtung der Art auch unter Laborbedingungen im Binnenland erwarten.

Der Fundort im Bereich des Helgoländer Felssockels stellt den Erstdnachweis der Art in deutschen Gewässern dar. Daher ist ein Vergleich mit den Angaben von Rosenfield & Coull (1974) über die Tiere der nordamerikanischen Atlantikküste auch von zoogeographischem Interesse.

MATERIAL UND METHODEN

Die für die Untersuchung verwendeten Tiere stammten von 4 Elterntieren ab, die im August 1983 auf Helgoland durch Auswaschen von Rhizoiden der Phaeophyceae *Laminaria hyperborea* gewonnen und in Kultur genommen wurden. Einzel- und Präkopulapaar-Hälterung erfolgte in abgedeckten Plastischälchen von 2 ml Inhalt, Kohortenhälterung

in 100 ml fassenden Abdampfschalen. Diese Hälterungsgefäße standen in einem Temperaturkonstantbehälter.

Das Hälterungswasser wurde von der Nassau-Brücke der 2. Hafeneinfahrt aus in Wilhelmshaven geschöpft. Da der Salzgehalt meistens um den Wert von 28 ‰ schwankte, wurde die Salinität im Labor mit käuflichem Meersalz auf 32 ‰, dem durchschnittlichen Salzgehaltswert des Fundortes, erhöht. Filtration des Wassers über 80 µm-Gaze erbrachte eine weitgehende Trennung von Metazoen. Diatomeen und Protozoen konnten die Gaze passieren und dienten als zusätzliche, lebende Nahrung. Wöchentlich wurde etwa die Hälfte des Kulturwassers ausgetauscht.

Als Nahrung dienten Diatomeen und Protozoen aus dem Freiwasser, Zierfischfutter, getrockneter Laminariendetritus und Liquizell ad libitum. Alle 2 Tage wurde soviel Nahrung in die Hälterungsgefäße gegeben, daß keine nennenswerte Wassertrübung erfolgte und die Nahrungspartikel bei der nächsten Fütterung weitgehend aufgenommen waren. Bei den Kohortenuntersuchungen wurden einzelne eisäckchentragende Weibchen in Abdampfschalen von 100 ml Kulturwasserinhalt gebracht, bei 19 °C inkubiert und täglich kontrolliert.

Für die Rasterelektronenmikroskopie wurden die Objekte nach Standardmethode vorbehandelt und mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskops Cambridge Stereoscan 180 untersucht.

Fortbewegung und Nahrungsaufnahme

Fortbewegung der Entwicklungsstadien

Die Nauplien von *Paramphiascella fulvofasciata* sind zu Schwimmbewegungen nicht in der Lage. Sie sind thigmotaktisch und vermögen an Substratteilchen geschickt herumzuklettern, wenngleich sie auf dem Substrat keine größeren Ortsveränderungen vornehmen.

An den Bewegungen eines umgedrehten, auf dem Rückenschild liegenden Nauplius sind alle 3 Extremitätenpaare beteiligt. Bewegungsphasen von wenigen Sekunden wechseln mit ebenso langen Ruhephasen ab. In einer Bewegungsphase ist der Endopodit der A 2 am weitesten vom Körper abgespreizt und führt regelrechte Schreitbewegungen aus, während der Exopodit der A 2 mit seinen weit über den Rückenschild hinausragenden Borsten caudofrontad schlägt. Die A 1 schlägt eng gekoppelt an den Bewegungsrhythmus der A 2 ebenfalls vor und zurück (Abb. 1).

Die Mandibel bewegt sich lateromedial. Immer wenn der Endopodit der Md medial schlägt, bewegen sich A 1 und A 2 frontad, so daß ein gegenläufiges Bewegungsmuster entsteht. Die Schlagfrequenz der Extremitäten ist gleich. Die Extremitätenpaare schlagen bei Nauplien, die auf dem Rückenschild liegen, weitgehend synchron. Asymmetrische Bewegungen wie einseitige Verzögerungen des Bewegungsablaufes oder einseitiges, weites Ausholen einer Extremität, treten weniger häufig auf.

An den Kletterbewegungen der Nauplien sind maßgeblich die beiden Antennae beteiligt. Die terminalen Klauen der Endopodite vermögen bei der Vorwärtsbewegung geringfügig in weiche Substratpartikel einzustechen und finden dadurch während der Rückwärtsbewegung genügend Halt, um den Körper nach vorn zu bewegen. Unterstützt wird diese Vorwärtsbewegung durch die Ruderbewegungen des Exopoditen der A 2 sowie weniger effektiv durch die der A 1.

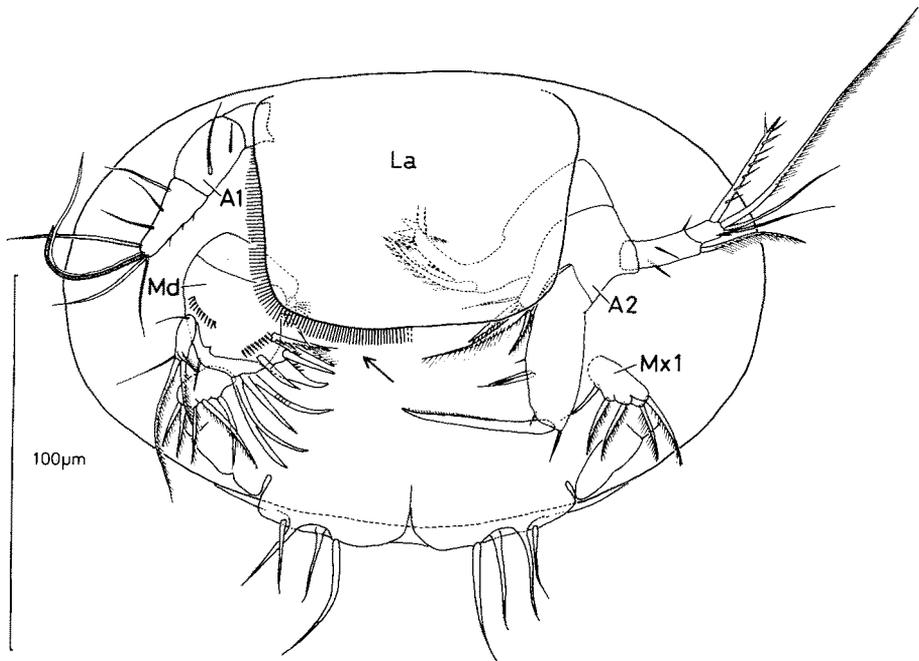


Abb. 1. Nauplius VI von *Paramphiascella fulvofasciata*. Ventralseite, jeweils eine der Extremitäten berücksichtigt; Pfeil deutet auf Borstenvorhang des Labrums hin; A 1: Antennula, A 2: Antenna, Md: Mandibel, Mx 1: Maxillula, La: Labrum

Bei den Copepoditen können je nach Art A 2, Mxp, P 1 sowie die weiteren Schwimmbeinpaare an der Fortbewegung beteiligt sein. Die Copepodite sind zu Schwimmbewegungen wie auch zu langsameren Bewegungen auf dem Substrat fähig. Bei Bewegungen auf dem Substrat beteiligen sich insbesondere die Antennae und weniger effektiv die Maxillipeden durch schnelles, caudofrontales Schlagen. Die Schwimmbeine bewirken durch schwachen metachronen Schlag auf dem Substrat eine gleichmäßig laufende Fortbewegung. Bisweilen treten Krümmungsbewegungen des Cephalothorax und der folgenden Thoraxsegmente auf, die einen geringen Vortrieb oder eine Rotation um die Körperlängsachse bewirken. Die Antennulae sind unabhängig von diesen Krümmungsbewegungen zu ventrocaudalem Schlag in der Lage, der meistens synchron ausgeführt wird, aber kaum effektiv zur Fortbewegung beitragen dürfte. Wird den Copepoditen Substrat angeboten, so wühlt ein Teil von ihnen sich darin ein.

Die zylindrische Gestalt kommt ihnen dabei zugute. Zahlreiche, nach hinten gerichtete Borstenreihen auf den Segmenten sowie die Bewehrung der Extremitäten sorgen durch Abspreizen und Abstemmen für eine nach vorn gerichtete Bewegung im Substrat. Bei der Schwimmbewegung bewirken der P 1 und die folgenden, durch Intercoxalplatten verbundenen Schwimmbeinpaare den eigentlichen Vortrieb durch metachrone Schlagfolge. Während des Schwimmens ist die Schlagfrequenz der vorderen Extremitäten von der der Schwimmbeinpaare abgekoppelt. Außerdem treten auch asynchrone

Bewegungen der Extremitäten auf. In der Copepoditenreihe erfolgt mit wachsender Stadienzahl eine zunehmende Ausbildung der Schwimmfähigkeit. Die metachronen Schläge der Schwimmbeine werden zunehmend stärker und ausdauernder. Adulte Tiere sind bei einseitiger Lichtexposition in der Lage, die Strecke eines Petrischalendurchmessers von 9 cm in 10–15 Sekunden ohne Ermüdung zu durchschwimmen – und das 5mal hintereinander. Obwohl die letzten Entwicklungsstadien von *P. fulvofasciata* relativ ausdauernd schwimmen können, ist selten ein schwimmendes Tier 10 cm über Grund eines 10-l-Aquariums angetroffen worden. Das energieaufwendige Schwimmverhalten wird offenbar selten und situationsgebunden gezeigt.

Nahrungsaufnahme

Bei den Nauplien werden größere Nahrungspartikel mit den Endopoditen der A 2 gedreht, gewendet und nach geeigneten Feinpartikeln untersucht, die mit den Endopoditborsten der Mandibel abgerissen und unter das Labrum befördert werden. Dabei treten vermehrt situationsgerechte und unabhängige Bewegungen der einzelnen Extremitäten auf. Das Labrum bildet mit der ventralen Körperwand einen großen Mundvorraum, der durch einen randlichen Borstenvorhang abgeschlossen ist. Die Weiterbeförderung der Nahrung zur Mundöffnung wird von den Coxa-Enditen der A 2 bewirkt.

Bei den Copepoditen werden größere Nahrungspartikel mit Hilfe der A 2 und des Mxp ergriffen und gewendet. Bei besonders großen Partikeln werden auch die A 1 und der P 1 zum Festklemmen benutzt. Die terminalen Klauen der Mxp sind fest im Partikel verankert, während die eigentlichen Mundwerkzeuge, Mx 2, Mx 1 und Md in dieser Reihenfolge, passende Feinpartikel zusammenscharren oder abraspeln und in Richtung Mundöffnung befördern. Labrum, Md, Mx 1, Mx 2 und Hypopharynx bilden einen flachen Kegelstumpf, der die Mundgliedmaßen hervortreten läßt und einen besseren Nahrungszugriff ermöglicht. Md, Mx 1 und Mx 2 geben dem Mundfeld ein langgestrecktes gewölbtes Äußeres (vgl. Abb. 2).

Innerhalb dieser Wölbung verläuft ein weitgehend borstenfreier Hohlraum, der besonders an Querschnitten deutlich wird. Bei der lichtmikroskopischen Beobachtung von lebenden Tieren wird Nahrungsbrei im Bereich der Mx 2 und der Mx 1 innerhalb dieses Hohlraumes ventrofrontad in Richtung Mandibel befördert. Die Hauptfunktion der Mandibel liegt neben der Weiterbeförderung der Nahrung offenbar im Zerquetschen bzw. Zermahlen härterer Partikel. Mit der ventrodial gelegenen Fiederborste der Mandibel wird die vorbehandelte Nahrung in die Mundöffnung befördert. Die Weiterleitung von feinen Nahrungspartikeln von der Mundfeldoberfläche bis zum Oesophagus erfolgt durch Sog. Offensichtlich bewirkt die Oesophagusperistaltik einen Unterdruck und sorgt damit für ein Einsaugen der Nahrung aus dem Mundvorraum.

Verdauung und Fäzesbildung

Im mittleren Mitteldarm findet die eigentliche Verdauung statt. Während des Verdauungsvorganges bewirken ausgeprägte peristaltische Bewegungen eine gute Vermischung des Nahrungsbreies. Im hinteren Mitteldarmabschnitt wird der Fäzesballen geformt und eine peritrophische Membran gebildet. Bei Störung eines Tieres kann ein ausgeformter Fäzesballen bis weit in den vorderen Mitteldarm zurückbewegt werden. Die Defäkation über den Enddarm dauert wenige Minuten. Dabei wird der Fäzesballen durch caudad laufende Peristaltik des Mitteldarmes in den Enddarm beför-

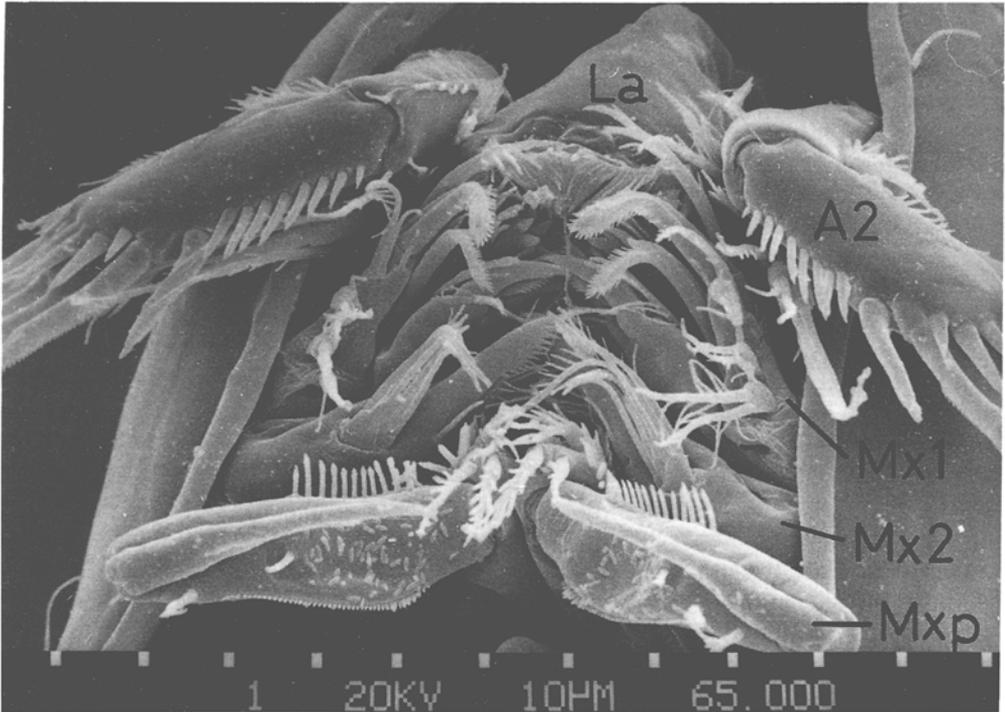


Abb. 2. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Mundfeldes eines adulten Weibchens von *Paramphiascella fulvofasciata*. La: Labrum, A 2: Antenna, Mx 1: Maxillula, Mx 2: Maxilla, Mxp: Maxilliped; Mandibel und Hypopharynx sind weitgehend verdeckt

dert. Gelegentlich wird ein zweiter Fäzesballen im hinteren Mitteldarmabschnitt geformt, während der erste sich noch im Enddarm befindet.

Die Fäzes sind von unterschiedlicher und für die einzelnen Stadien charakteristischer Form. Neben der Gesamtlänge verändert sich auch das Längen-/Breiten-Verhältnis und damit das Gesamtvolumen.

Phototaktisches Verhalten

Eine abgezählte Schar adulter Individuen beider Geschlechter wurde in quadrierte Petrischälchen pipettiert und unter einer am Fenster aufgestellten Stereolupe mit abgedecktem Spiegel beobachtet. Sofort ließ sich eine schnelle Schwimmbewegung der Tiere in den Teil der Schalen beobachten, der dem Fenster abgewandt war. Auch nach Drehung der Schalen, Verwirbelung der Tiere oder Drehung der Stereolupe stellte sich dieses negativ phototaktische Verhalten ein.

Isolierte Copepodite I–V streben wie die Adulti der weniger lichtexponierten Seite der Schale zu. Die Bewegungen sind nur verhaltener und weniger kraftvoll.

Bei den Nauplien ließ sich kein phototaktischer Effekt nachweisen. Auch nach 168 Stunden einseitiger Exposition konnte kein Lichteinfluß auf das Verhalten der Nauplien festgestellt werden.

Fortpflanzung

Präkopulabildung und -dauer

Der eigentlichen Kopula oder Spermatophorenübertragung geht eine Präkopulaphase voraus. Bei *P. fulvofasciata* packt dabei das Männchen das Weibchen mit Hilfe beider Antennulae an den Furkalborsten, indem es den vorderen schmalen Teil der A 1 (5.–8. Glied) krallenförmig um die Borsten klammert. Der lange Aesthetask sowie die ihn begleitende Borste des 4. Gliedes stehen dabei weit ab. Interessant ist die Lage zweier blattförmiger Schuppen der Antennulae des Männchens, die lediglich am 4. und 6. Glied vorhanden sind. Beim Klammergriff des Männchens liegen sie genau auf den Furkalborsten des Weibchens. Durch Lockerung des Klammergriffes kann das Männchen bis an die breitere Ansatzstelle der Furkalborsten rutschen. Es umklammert dann die kleine äußere und die innere Furkalborste des Weibchens, oder die Furkalborsten beider Furkaläste. Je nach dem, ob das Männchen alle Furkalborsten oder lediglich die Borsten eines Furkalastes des Weibchens ergreift, ändert sich der Winkel zwischen den Partnern. In der Mehrzahl der Fälle hält sich das Männchen an den Borsten einer Furka fest und bildet mit dem Weibchen einen Winkel von ca. 130°.

Zur Untersuchung der Zeitspanne, die ein Paar in Präkopula verbringt, wurden in 3 Versuchsansätzen insgesamt 60 Paare in Mikroaquarien isoliert. Nach 22 Stunden befanden sich noch 25 %–50 % der ursprünglichen Paare in Präkopula. Nach 2 Tagen waren im Durchschnitt alle Paare getrennt. 1–2 Tage nach einer beobachteten Trennung wurde meistens erneut eine Präkopula gebildet, die von ähnlicher Dauer wie die vorhergehende war.

Beobachtungen an ungestörten Kulturen mit kleiner Individuenzahl zeigten, daß die Präkopula höchstens 3 Tage, im Mittel aber 1 Tag andauert. Bei diesen Versuchen ist jedoch niemals eine Spermatophorenübertragung beobachtet worden.

Kopulationsverhalten

Die eigentliche Paarung ähnelt sehr der von Donner (1928, zit. nach Lang, 1948) bei *Canthocamptus staphylinus* beschriebenen. Nach der Drehung des Männchens unter das Weibchen unter Beibehaltung des Antennula-Klammergriffes erfolgt jedoch ein Abknicken des männlichen, bisweilen auch des weiblichen Abdomens, wobei das Weibchen sich mit den Thoracopoden am Untergrund festhält (z. T. fällt es mit dem Männchen auch auf die Seite, so daß Männchen und Weibchen zwei rechte Winkel bilden) und Anlegen des Männchens an die Ventralseite des Weibchens. Ähnliches berichtet Lang (1948) von *Tisbe furcata*.

Die Spermatophore wird im Bereich des Begattungsporus am unteren Rand des oberen Abschnittes des Genitaldoppelsegmentes festgeklebt. Sie ist oval, birnenförmig und hat einen langen, gekrümmten Hals. Die gesamte Kopula konnte bei adulten Tieren von *P. fulvofasciata* nur 2mal beobachtet werden und dauerte wenige Minuten.

Partnerwahl

Präkopulae treten ausschließlich bei adulten Tieren auf. Neben bisexuellen Paaren können Männchenpaare oder Dreierverbände beobachtet werden; an einem Weibchen hängt ein Männchen, an dessen Furkalborsten ein zweites Männchen angeklammert ist. Präkopulaweibchen können Spermatophoren (immer jeweils eine) oder bereits Eisäck-

chen tragen. Bei 85 % der Weibchen ($n = 28$) mit angehefteter Spermatophore befand sich im Genitaltrakt des männlichen Partners keine Spermatophore. Das läßt darauf schließen, daß die Präkopulapartner sich nach einer erfolgten Spermatophorenübertragung nicht sogleich trennen. Alle adulten Weibchen – auch die mit Eisäckchen – haben im Bereich des Begattungsporus einen durchsichtigen Sekretpfropf, der von einer Sekrethülle umgeben ist.

Eianzahl und Eiabmessungen

Zur Untersuchung der Eianzahl der paarigen Eisäckchen sowie der Eigröße wurden wahllos 10 Weibchen unterschiedlichen Alters einer Kultur von ihren Eisäckchen befreit. Die höchste vorgefundene Eianzahl beträgt 17, die niedrigste 10. Im Durchschnitt setzt sich ein Eisäckchen aus 13,5 Eiern und das Eidoppelsäckchen eines Weibchens aus 27 Eiern zusammen.

Die Eier verschiedener Weibchen sowie die eines Eisäckchens unterscheiden sich erheblich in Form und Größe. Bei unterschiedlichen Weibchen ($n = 10$) beträgt die kleinste Abmessung eines Eies $77,5 \times 64,2 \mu\text{m}$, die größte beträgt $104 \times 83,2 \mu\text{m}$. Der Mittelwert (und Standardabweichung) von 20 vermessenen Eiern unterschiedlichen Reifungsgrades liegt bei $87,4 \pm 55,49 \mu\text{m} \times 79,9 \pm 45,40 \mu\text{m}$.

Nauplienanzahl

Zur Bestimmung der realen Natalität wurden wiederholt eisäckchentragende Weibchen isoliert und bis zum Schlüpfen der Nauplien beobachtet. In den meisten Fällen schlüpfen aus sämtlichen Eiern (also im Durchschnitt 27) Nauplien. Selten blieben Nauplien in den Eihüllen stecken. Fast ausnahmslos bei Umsetzungs- und Beobachtungsstress kam es zu Eisäckchenfehlabgaben. Dabei lösten sich die Eisäckchen vom Weibchen, ohne daß sich daraus Nauplien entwickelten.

Entwicklungszeiten und Sterblichkeit

Sechs eisäckchentragende Weibchen wurden für Kohortenuntersuchungen isoliert. Die schlüpfenden Nauplien – im Mittel 27 pro Weibchen – entwickelten sich bei 19°C bei geringer Mortalität in 6–9 Tagen zum Copepodit I. Die Entwicklungszeit der Copepodite, vom Copepodit I-Stadium bis zum Erreichen des Adultstadiums, beträgt 13–15 Tage. Die Entwicklungszeit vom Schlüpfen des Nauplius I bis zum Erreichen des Adultstadiums beträgt 20–24 Tage. Die Sterblichkeit ist in den ersten 10 Tagen nach der Häutung zum Copepoditen VI am größten. Zwischen den Kohorten bestehen erhebliche Unterschiede in der Gesamtsterblichkeit und der stadienspezifischen Sterblichkeit. Zwischen den Geschlechtern läßt sich kein deutlicher Unterschied der Sterblichkeit feststellen. Nach der vergleichsweise hohen Sterblichkeit zu Beginn des Fortpflanzungszyklus tritt eine Stabilisierung ein, die nahezu 50 Tage lang anhält. Danach nimmt die Anzahl der überlebenden Tiere der zusammengeführten Kohorten ständig ab. Nach 193 Tagen stirbt das letzte Individuum. Die maximale Lebenserwartung von *P. fulvofasciata* liegt im Labor damit bei 6 Monaten. Die Hälfte der Tiere ist bereits nach 3,5 bis 4 Monaten gestorben. 25–31 Tage nach dem Schlüpfen der Kohortennauplien fanden sich Nauplien der F 1-Generation. Der Generationszyklus ist damit bei 19°C Hälterungstemperatur nach ca. 28 Tagen abgeschlossen.

Geschlechtsverhältnis und Eisäckchenbildungsrate

Das Geschlechtsverhältnis ♂♂:♀♀ liegt bei den Kohortenansätzen bei 13:7, 11:9, 8:12, 8:17, 13:15 und 17:20. Alle Werte zusammengenommen ergeben einen Weibchenanteil von 53 %. 5 Tage nach der Bildung von Eisäckchen erfolgt das Schlüpfen der Nauplien. Das Schlüpfen aus den zu paarigen Eisäckchen verklebten Eihüllen kann innerhalb weniger Stunden erfolgen. Leere Eihüllen werden erst bei erneuter Eiablage abgeworfen, die bereits 12 Stunden nach dem Schlüpfen der letzten Nauplien erfolgen kann. *P. fulvofasciata* pflanzte sich während des 18-monatigen Beobachtungszeitraumes im Labor ohne erkennbare Saisonalität mit überlappender Generationenfolge ganzjährig fort.

Einzelhälterungsuntersuchung

Zur Untersuchung von Einzelhälterungseffekten wurden 26 Copepodite I in abgedeckten Mikroaquarien von jeweils 2 ml-Inhalt isoliert. Nach 61 Tagen zeigten die überlebenden und mittlerweile adulten Weibchen keine Eisäckchen und keinen Sekretpfropf über dem Begattungsporus. Die adulten Männchen hatten jeweils 1 Spermatoaphore im Gonodukt. Dieser Isolationsversuch belegt die Unwahrscheinlichkeit der Annahme von Parthenogenese bei *P. fulvofasciata*, zumindestens während der ersten 2 Lebensmonate. Das Auftreten von Sekretpfropfen steht offenbar in Zusammenhang mit der Anwesenheit von Männchen. Sekretpfropfen mit den umgebenden Sekrethüllen werden nur bei adulten Weibchen beobachtet, die nicht isoliert aufgewachsen sind.

DISKUSSION

Die Beobachtungen an allen Entwicklungsstadien von *Paramphiascella fulvofasciata* wie auch an anderen Harpacticoiden (vgl. Thia-Eng, 1975) zeigen deren substratgebundene Lebensweise. Hauspie & Polk (1974) wiesen hingegen nach, daß verschiedene, benthische Harpacticidenarten des Brackwassers pelagische Phasen durchmachen. Diese Phasen sind nach Tages- und Jahreszeit unterschiedlich. Auch Harpacticidennauplien konnten im Plankton festgestellt werden.

Eine seitliche Fortbewegung, wie sie von Lorenzen (1969) für die Nauplien von *Stenhelia palustris* (Diosaccidae) berichtet wird, kann für die untersuchte Art bestätigt werden und ist charakteristisch für die Nauplien der Diosaccidae.

Das von Storch (1928) bei *Cyclops strenuus* (Cyclopoida) zum Festhalten von Feinpartikeln vorgefundene Reusenfeld ist bei Harpacticidennauplien nicht vorhanden, wird u. a. bei *P. fulvofasciata* aber funktionell durch den großen, vom Labrum gebildeten Mundvorraum ersetzt.

Die Beobachtungen an adulten Exemplaren der untersuchten Art bestätigen die Auffassung zahlreicher Autoren, daß sich die meisten Harpacticidenarten nichtfiltrierend von größeren Partikeln ernähren (vgl. Ito, 1970; Hicks & Coull, 1983). Marcotte (1977) beobachtete bei *Tisbe furcata* eine Beförderung der Nahrung durch die Mx 2 in Richtung Mundöffnung, während Mx 1 und Md zunächst inaktiv sind. Wie bei *P. fulvofasciata* hat die A 2 Festhaltefunktionen, während der Mxp bei *T. furcata* im Gegensatz zu *P. fulvofasciata* weitgehend unbeteiligt sein soll. Marcotte schließt dabei aber einen möglichen Artefakt nicht aus. Bei *T. furcata* sind die Bewegungen der Mx 1 und der Md aufeinander abgestimmt: die Mx 1 positioniert den Nahrungspartikel direkt

vor die Schneidekanten der Md. Eine grundlegende Schwierigkeit bei der Untersuchung der Lebensweise von *P. fulvofasciata* bereitete die Unterscheidung zwischen Fortbewegungs- und Nahrungsaufnahmeverhalten der Extremitäten. Bei den Nauplien führen neben den Exopoditen der A 2 insbesondere die laterocaudalen Bewegungen der Endopoditen der A 2 zu stakenden Vorwärtsbewegungen. Ein Einfluß der Mandibelbewegungen auf die Fortbewegung, besonders bei wenig abgespreizten Endopoditen der A 2, kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. An der A 2 der Nauplien tritt mit Sicherheit eine automatische Überlagerung der beiden Funktionskreise auf: während Endopodit und Exopodit vornehmlich für die Fortbewegung sorgen, befördern die Enditen der Coxa im gleichen Augenblick Nahrung aus dem Mundvorraum in die Mundöffnung.

Bei den Copepoditen wurde einmal von der Fortbewegungsfunktion und ferner von der Nahrungsmanipulationsfunktion der A 2 und des Mxp berichtet. Dabei kann der Fortbewegungseffekt auch zwangsläufig dadurch zustande kommen, daß die Tiere mit A 2 und Mxp nach Partikeln greifen, an denen sie sich festhalten, oder sie auf verwertbare Nahrung hin mustern können. Letztlich läßt jedoch der Bau des Mxp auf eine primäre Greif- und Klammerfunktion dieser Extremität schließen.

Widersprüchliches findet sich in der Literatur bezüglich des Entwicklungsstadiums der Harpacticoiden, bei dem die erste Kopulation bzw. Spermatophorenübertragung stattfindet. Wie von Lang (1948) auf die Harpacticoida insgesamt verallgemeinert findet bei *P. fulvofasciata* eine Begattung erst beim adulten Weibchen statt, weil das innen mit Chitin ausgekleidete Receptaculum seminis bei einer Häutung der Copepodite zu einer Entleerung desselben führen müßte. Zahlreiche Autoren beobachteten jedoch jüngere weibliche Copepoditstadien bei der Präkopula (Claus, 1863; Kern et al., 1984). Letztere Autoren fanden ausschließlich jüngere Copepoditweibchen bei *Zausodes arenicolus* in Präkopula und zwar vom Copepodit I–V. Eine Übersichtstabelle dieser Autoren zeigt in 3 von 17 Präkopulaberichten über Harpacticoida ausschließlich Beteiligung von adulten Weibchen. Bei 14 Arten werden bereits die jüngeren Copepoditweibchen von den Männchen ergriffen. Der Nachweis, daß die Befruchtung während eines Juvenilstadiums erfolgt, steht nach wie vor aus.

In keinem Fall wurde bei den Harpacticoida untersucht, ob eine wiederholte Befruchtung zu einer verlängerten Eibildungsperiode der Weibchen führt, wie Wilson & Parrish (1971) für *Acartia tonsa* (Calanoida) nachgewiesen haben. Die erneute Bildung von Eisäckchen und das Schlüpfen lebensfähiger Nauplien bei isolierten Weibchen zeigt einerseits, bei *P. fulvofasciata* wie auch bei anderen Arten, daß Spermien gespeichert werden können – nicht aber, ob das spätere Nachlassen der Eibildung auf das Weibchen selbst oder auf den Verbrauch bzw. das Nachlassen der Befruchtungsfähigkeit der Spermien zurückzuführen ist. Erst das erneute Zusammenbringen mit Männchen nach der letzten Eisäckchenbildung könnte darüber sicheren Aufschluß erbringen.

Die wenigsten Präkopulabildungen dürften bei *P. fulvofasciata* mit der Übertragung einer Spermatophore beendet werden. Dafür sprechen die selten beobachtete Kopulation, die wochenlange Fertilität der Weibchen nach einmaliger Spermatophorenübertragung, die wiederholte Präkopulabildung isolierter Paare, und vor allem, daß sich in keinem der beobachteten Fälle mehr als eine Spermatophorenhülle an dem Genitaldopsegment des Weibchens befand.

Ein Vergleich mit den demographischen Angaben von Rosenfield & Coull (1974)

Tab. 1. Vergleich demographischer Angaben von *Paramphiascella fulvofasciata*

Charakteristika	Vorliegende Untersuchung	Angaben von Rosenfield & Coull (1974)
Hälterungstemperatur	19°C	17°C
Entwicklungszeit der Nauplien	6–9 Tage	9 Tage
Entwicklungszeit der Adulti	20–24 Tage	20–23 Tage
Dauer des gesamten Entwicklungszyklus	28 Tage	29 Tage
Gesamtzahl der Eidoppelsäckchen eines Weibchens	► 3,5	◄ 21
Eianzahl eines Eisäckchens	13–14	15

zeigt eine hohe Übereinstimmung der Zahlenwerte, insbesondere wenn man den großen Schwankungsbereich dieser Daten bei den marinen Harpacticoida berücksichtigt (Hicks & Coull, 1983).

Die Entwicklungszeiten bei der vorliegenden Untersuchung sind in jedem Entwicklungsabschnitt kürzer als die bei Rosenfield & Coull (1974) angegebenen. Dieser Umstand kann auf die durchschnittlich um 2°C höhere Hälterungstemperatur bei der vorliegenden Untersuchung zurückgeführt werden.

Teilt man die Gesamtanzahl der in 5-Tageabständen vorgefundenen Eisäckchen bei *P. fulvofasciata* durch die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Kohortenweibchen (die Eisäckchenbildung der Weibchen kam bereits 2 Monate vor dem Tod der letzten Kohortentiere zum Erliegen), so ergibt sich bei einer Eisäckchenanzahl von 135 und 38 Weibchen ein durchschnittlicher Eisäckchenbildungsfaktor von 3,5. Dieser rechnerisch ermittelte Wert ist als Minimalwert zu betrachten. Die Anzahl von <21 Eidoppelsäckchen eines Weibchens, die nach Rosenfield & Coull (1974) aus einer einzigen Kopulation resultieren soll, liegt um 40 % über der – in einer Zusammenstellung nach Hicks & Coull (1983) – nächsthohen Anzahl bei *Harpacticus* sp. und erscheint hingegen zu hoch angesetzt.

Die bekannten Lebenszeiten von Laborkulturen verschiedener Harpacticidenarten liegen zwischen 2 Wochen und 13–14 Monaten (Hicks & Coull, 1983). Nach diesen Autoren ist die maximale Lebenszeit von Freilandpopulationen höher. Dementsprechend dürfte das maximale, individuelle Alter von *P. fulvofasciata* im Freiland mehr als 6 Monate betragen. Der durchschnittlich höhere Weibchenanteil der Kohorten steht im Einklang mit den meisten Geschlechterverhältnisangaben des Freilandes (Hicks & Coull, 1983). Laborkulturen tendieren nach Meinung der beiden Autoren zu einem höheren Männchenanteil wegen des Überwiegens homozygoter Allele. Da die Laborkulturen von *P. fulvofasciata* ausschließlich von 4 Elterntieren abstammen und damit ein hoher genetischer Ähnlichkeitsgrad zu erwarten ist, können zu dem beobachteten Geschlechterverhältnis zunächst keine weiteren Aussagen gemacht werden.

Hicks (1979) geht davon aus, daß von den untersuchten Harpacticidenarten 19,3 % der interstitiellen und 16 % der epibenthischen Arten sich im Freiland kontinuierlich, ganzjährig fortpflanzen. Die ununterbrochene, ganzjährige Reproduktion der untersuchten Art im Labor läßt wegen der weitgehend standardisierten, gleichbleibenden Bedingungen jedoch keine Schlüsse auf etwaige saisonale Unterschiede der Fortpflan-

zungsaktivität im Freiland zu. Es gibt viele Veröffentlichungen, die sich mit demographischen Fragen der Harpacticoida auseinandersetzen (vgl. Hicks & Coull, 1983). Da die meisten Untersuchungen jedoch im Labor erfolgen, ist eine Übertragung ihrer Ergebnisse auf Freilandpopulationen zumindestens schwierig. Hicks & Coull (1983) gehen von einer Optimierung der Laborkulturen, z. B. durch Temperaturerhöhung, Nahrungsverbesserung, Fernhalten von Prädatoren und Krankheiten aus, die zu einer Erhöhung der Entwicklungsgeschwindigkeit und zu einer Verkürzung der Generationszeiten im Vergleich zu Feldpopulationen führt (vgl. auch Bergmans, 1981).

Danksagungen. Zu danken habe ich allen Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland, die meine Arbeiten auf Helgoland unterstützten, ferner Herrn Dr. H. Kunz (Bischmisheim) für hilfreiche Literaturhinweise und Herrn Prof. Dr. H. K. Schminke (Oldenburg) für zahlreiche Ratschläge und kritische Durchsicht des Manuskripts.

LITERATUR

- Claus, C., 1863. Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Leipzig, 230 pp.
- Bergmans, M., 1981. A demographic study of the life cycle of *Tisbe furcata* (Baird, 1837) (Copepoda: Harpacticoida). – J. mar. biol. Ass. U. K. 61, 691–705.
- Hauspie, R. & Polk, P., 1974. Some observations on harpacticoid populations, in relationship to the competitive exclusion principle. – Hydrobiologia 45, 423–429.
- Hicks, G. R. F., 1979. Pattern and strategy in the reproductive cycles of benthic harpacticoid copepods. In: Cyclic phenomena in marine plants and animals. Ed. by E. Naylor & R. G. Harnoll. Pergamon Press, Oxford, 139–147.
- Hicks, G. R. F. & Coull, B. C., 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. – Oceanogr. mar. biol. 21, 67–175.
- Ito, T., 1970. The biology of a harpacticoid copepod *Tigriopus japonicus* Mori. – J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. (Ser. 6: Zool.) 17, 474–500.
- Kern, J. C., Edwards, N. A. & Bell, S. S., 1984. Precocious clasping of early copepodite stages: a common occurrence in *Zausodes arenicolus* Wilson (Copepoda: Harpacticoida). – J. crust. Biol. 4, 261–265.
- Lang, K., 1948 (Reprint: 1975). Monographie der Harpacticiden I und II. Koeltz, Königstein, 1682 pp.
- Lorenzen, D., 1969. Harpacticoiden aus dem lenitischen Watt und den Salzwiesen der Nordsee. – Kieler Meeresforsch. 25, 215–223.
- Marcotte, B. M., 1977. An introduction to the architecture and kinematics of harpacticoid (Copepoda) feeding: *Tisbe furcata* (Baird, 1837). – Mikrofauna Meeresboden 61, 183–196.
- Rosenfield, D. C. & Coull, B. C., 1974. Adult morphology and larval development of *Paramphiascella fulvofasciata* n. sp. (Copepoda, Harpacticoida). – Cah. Biol. mar. 15, 295–317.
- Storch, O., 1928. Der Nahrungserwerb zweier Copepoden Nauplien (*Diaptomus gracilis*, *Cyclops strenuus*). – Zool. Jb. (Allg. Zool. Physiol. Tiere) 45, 385–436.
- Thia-Eng, C., 1975. The developmental stages of *Tisbe longisetosa* Gurney, 1927 (Copepoda, Harpacticoida). – Crustaceana 28, 158–167.
- Wilson, D. F. & Parrish, K. K., 1971. Remating in a planktonic marine calanoid copepod. – Mar. Biol. 9, 202–204.