

# Der Einfluß der Umweltfaktoren auf das Wachstum und den Häutungsrythmus der Strandkrabbe *Carcinides maenas*

DETLEF BÜCKMANN und DIETER ADELUNG

*I. Zoologisches Institut der Universität Göttingen*

**ABSTRACT:** The effect of environmental factors on growth and moulting rhythm in the shore crab, *Carcinides maenas*. Young crabs (carapace width 4 to 16 mm) were raised under controlled conditions in the laboratory. The time intervals between subsequent moults increase at all test temperatures with increasing body size. The length of intermoult periods varies with temperature and feeding. It is not affected by day length. Moulting takes place as soon as a certain increase in size is attained. In comparable size groups, the amount of this increase is identical in all test temperatures. Moreover, the relation of increase to initial size is constant over the whole size range investigated. The body volume doubles at each moult. Eyestalk amputations and loss of extremities have similar effects: They shorten the intermoult periods at 20° C considerably, but at 10° C they do so only slightly; furthermore, the amplitude of fluctuations is narrowed. The presence of large specimens tends to retard moulting in smaller ones; this response is independent of visual stimuli. The following assumptions are made: Low temperatures retard the moulting rhythm directly by slowing down growth. They are not acting via the moult inhibiting hormone. Loss of several extremities causes a stop of hormone delivery resulting in shortened intermoult periods. Recognition by touch of a larger specimen causes increased hormone delivery and thus retardation of the subsequent moulting process.

## EINLEITUNG

Die Postembryonalentwicklung mariner Arthropoden ist bei weitem nicht so eingehend erforscht wie diejenige der Insekten. Die Schwierigkeit in der Aufzucht von Meeresarthropoden hat man meist dadurch umgangen, daß man die Tiere in verschiedenen Stadien einsammelte und nur über eine oder wenige Häutungen untersuchte. Für die eingehende Untersuchung vieler Fragen ist es aber notwendig, die Tiere unter kontrollierten Bedingungen aufzuziehen. Zu diesen Fragen gehört diejenige nach dem Einfluß der Umweltfaktoren auf die Entwicklung.

Wir haben Untersuchungen an zwei Meeresarthropoden in Angriff genommen, der Strandkrabbe *Carcinides maenas* und einem Pantopoden, *Pycnogonum litorale*. Bei *Pycnogonum* mußte zunächst der Häutungszyklus beschrieben werden. Über die ersten Ergebnisse wurde auf der Wiener Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft berichtet (MEYER & BÜCKMANN 1963).

Die Untersuchungen an der Strandkrabbe *Carcinides maenas* hatten folgende

Aufgaben: Zuerst mußten wir geeignete Methoden finden, um die Tiere im Laboratorium unter konstanten Umweltbedingungen aufziehen und den Entwicklungsverlauf beobachten zu können. Dann haben wir diese Bedingungen modifiziert, um festzustellen, wie die einzelnen Umweltfaktoren die Entwicklung beeinflussen. Die Ergebnisse ermöglichen Schlüsse auf den Einfluß der natürlichen Lebensbedingungen auf die Entwicklung. Außerdem sind sie die Voraussetzung zur Untersuchung der interessanten Frage: Wie, auf welchem Wege, beeinflussen die Umweltfaktoren die Entwicklung? Wie greifen sie in die Entwicklungsprozesse im Körper ein?

Diese Prozesse verlaufen nicht kontinuierlich, sondern im Rhythmus der Häutungen. Wir wissen, daß sie bei den Insekten auf mindestens zwei verschiedenen Wegen von den Umweltfaktoren beeinflußt werden: Einmal bestimmen die Temperatur, die Ernährung und die Atmungsbedingungen das Tempo der Entwicklungsprozesse direkt. Außerdem aber steuern vor allem die Temperatur und die Photoperiode, aber auch die Nahrung und der Einfluß von Artgenossen die Entwicklung indirekt, auf dem Wege über Sinneswahrnehmungen, das Zentralnervensystem und die Hormone (vgl. BÜCKMANN 1962).

Bei den dekapoden Krebsen ist ebenfalls mit einer derartigen indirekten Wirkung von Umweltfaktoren über die Hormone zu rechnen. Bei ihnen reguliert das Zentralnervensystem den Häutungsrhythmus durch das häutungshemmende Hormon, ein Neurosekret, welches von einer Gruppe von Nervenendigungen neurosekretorischer Zellen im Augentiel, die als „Sinusdrüse“ bekanntgeworden ist, gespeichert und ins Blut abgegeben wird. Nach Amputation der Augentiele häuten sich viele Krebse beschleunigt (vgl. CARLISLE & KNOWLES 1959, WATERMAN 1961, BÜCKMANN 1962). Daß auch Umweltfaktoren auf dem Wege über dieses Hormon eine Hemmung der Häutungen veranlassen können, nimmt z. B. BLISS (1956) für die tropische Landkrabbe *Gecarcinus lateralis* an. Die adulten Tiere dieser Art häuten sich nicht, wenn Artgenossen anwesend sind, wenn es hell oder wenn es trocken ist. Sie häuten sich dagegen alsbald, wenn sie mehrere Beine verloren haben, die ja nur bei einer Häutung regeneriert werden können.

## METHODIK

Um bei der Strandkrabbe die möglichst frühe Jugendentwicklung zu erfassen, haben wir kleine Tiere mit 4–16 mm Carapaxbreite eingesammelt. Tiere dieser Größe haben sich seit der Metamorphose schätzungsweise 5- bis 10mal gehäutet. Im Laboratorium halten wir sie alle einzeln in unterteilten Seewasserbecken in konstanter Temperatur und konstantem 12:12-Studentag. Sie werden täglich mit Miesmuschelfleisch überreichlich gefüttert. Das nicht gefressene Futter wird wieder abgesammelt. Die Tiere bleiben bis über 10 Häutungen im Versuch. In deren Verlauf wachsen sie auf etwa 22 mm Carapaxbreite heran. Bei dieser Größe werden sie geschlechtsreif. In 3½ Jahren waren es etwa 1700 Versuchstiere. Um einheitliches Material zu haben, wurden alle Versuchstiere an derselben Stelle gesammelt, einem etwa 10×10 m großen steinigen Bereich im Wattenmeer nördlich der Insel Nordstrand.

DIE HAÜTUNGSAKTIVITÄT UNTER DEN NATÜRLICHEN  
LEBENSBEDINGUNGEN

Zum Vergleich mit unseren Laboratoriumsaufzuchten haben wir an der erwähnten Fundstelle auch den Häutungszustand der Freilandpopulation jeden Monat kontrolliert. Es wurde gezählt, wie viele der gefundenen Tiere frischgehäutet und noch weich waren, wie viele von ihnen sich innerhalb von drei Tagen nach dem Einsammeln häuteten, also kurz vor einer Häutung gestanden hatten, und wie viele abgeworfene Exuvien sich auf dem gleichen Areal fanden. Nach unseren Beobachtungen halten sich die Exuvien nur über eine Tide, und die frischgehäuteten Tiere erhärten innerhalb von 24 Stunden.

Das Ergebnis zeigt den Jahresgang der Häutungsaktivität in der Freilandpopulation (Abb. 1). Im Winter häuten sich die Krebse nicht. Die Häutungen setzen Anfang Mai schlagartig ein. Sie halten den ganzen Sommer über an und enden allmählich im Oktober. Es war anzunehmen, daß die winterliche Häutungsruhe durch Umweltfak-

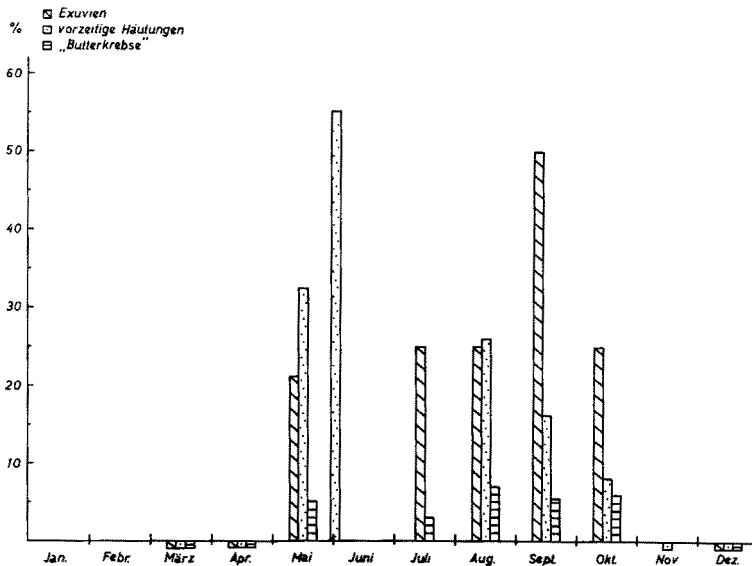


Abb. 1: Häutungsaktivität einer Freilandpopulation von *Carcinides maenas* an der Nordküste der Insel Nordstrand in der Zeit von November 1962 bis Oktober 1963. „Vorzeitige Häutungen“: Häutungen innerhalb von 3 Tagen nach dem Einsammeln. „Butterkrebse“: Frischgehäutete, noch weiche Krebse. Angaben in Prozent der insgesamt gefundenen Krebse. Säulen unter der Abszisse: Kontrolle, bei der keine Häutung festgestellt wurde

toren bedingt wird. Um welche Faktoren es sich dabei handelt, mußten die Laboratoriumsversuche zeigen. In Frage kam neben der Kälte auch der winterliche Kurztag, der sich in der Physiologie der Insektendiapause als wichtiger Faktor erwiesen hat (vgl. BÜCKMANN 1962).

### DER NORMALE ENTWICKLUNGSGANG UND DER EINFLUSS DER TEMPERATUR

Unter den oben beschriebenen Laboratoriumsbedingungen haben wir drei Gruppen von Tieren in 10°, 20° und 30° C aufgezogen. Der Häutungsrhythmus unterliegt, wie sich zeigt, folgenden Gesetzmäßigkeiten (Abb. 2):

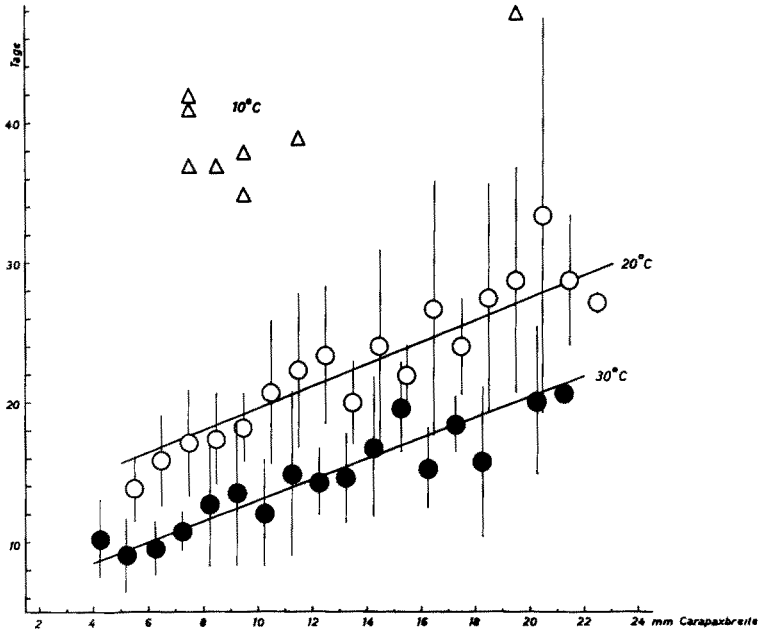


Abb. 2: Dauer der Häutungsintervalle von *Carcinides maenas* in Abhängigkeit von der Körpergröße. Dreiecke: Einzelwerte von Tieren in 10° C. Die meisten Werte in 10° C liegen oberhalb des dargestellten Zeitbereiches. Offene Kreise und ausgefüllte Kreise: Mittelwerte aller Tiere der betreffenden Größe in 20° C bzw. 30° C; es handelt sich um jeweils 10 bis 25 Tiere. Vertikale Geraden: Standardabweichung

1. Die Dauer der Häutungsintervalle ist nicht in konstanter Temperatur konstant, wie wir es bei adulten *Pygnogonum* gefunden hatten. Sie wächst vielmehr in allen Temperaturen stetig mit der Körpergröße.

2. Die Häutungsintervalle gleichgroßer Tiere sind um so kürzer, je wärmer die Tiere gehalten werden. Die Längen der Häutungsintervalle verhalten sich in 10°, 20° und 30° C zueinander etwa wie 4,5 : 1,5 : 1. Die Schwankungsbreite in der Dauer der Häutungsintervalle ist ebenfalls um so kleiner, je wärmer die Tiere gehalten werden.

Die Häutungsintervalle in 10° C dauerten bis zu 2 Monate. Sie finden deshalb in der Abbildung 2 keinen Raum. Um die Unterschiede in der Schwankungsbreite zu veranschaulichen, ist in Abbildung 2 jeweils nach oben und unten die Standardabweichung aufgetragen, also nicht der dreifache mittlere Fehler. Was diesen betrifft, so sind die Unterschiede in der Dauer der Häutungsintervalle gleichgroßer Tiere bei

den verschiedenen Temperaturen in jedem einzelnen Größenbereich statistisch mit  $P < 0,01$  hochsignifikant.

Sehr einfache und klare Gesetzmäßigkeiten zeichnen sich ab, wenn man den Größenzuwachs bei den Häutungen an Hand der Zunahme der Carapaxbreite auswertet:

1. Zunächst stellte sich heraus, daß alle Tiere der gleichen Carapaxbreite – gleich in welcher Temperatur – bei der Häutung auch um das gleiche Stück größer werden.

2. Dieser Größenzuwachs bleibt nicht konstant, sondern er wächst proportional der Gesamtkörpergröße. Die relative Zuwachsrate, das Verhältnis Größenzuwachs zu Ausgangsgröße, behält einen konstanten Wert. Die Mittelwerte dieses Quotienten variieren in allen untersuchten Größenklassen aus allen drei Temperaturen nur zwischen 0,25 und 0,31. Der Gesamtmittelwert beträgt 0,27. Die Tiere werden also bei jeder Häutung um 27 % breiter.

3. Die Volumenzunahme entspricht der dritten Potenz des linearen Zuwachses. Für einen linearen Zuwachs von 1 auf 1,27 errechnet sich eine Volumenzunahme von 1 auf 2,04. Das Volumen der Tiere verdoppelt sich also in dem untersuchten Größenbereich ganz einfach bei jeder Häutung. Dies Ergebnis wurde durch einige vorläufige Volumenbestimmungen an den Krebspanzern bestätigt.

4. Alle abgeworfenen Exuvien aller Tiere verteilen sich gleichmäßig über den gesamten Größenbereich zwischen 4 und 25 mm Carapaxbreite. Sie bilden nicht einzelne Stufen von Größenklassen mit gehäufte Frequenz. Die Tiere entwickeln sich also nicht so einheitlich, daß alle Individuen sich immer bei Erreichen der gleichen absoluten Körpergrößen häuten. (In diesem Falle müßten sich die Exuvien in Größenklassen für die 5., 6., 7. usw. Häutung nach der Metamorphose ordnen lassen, wie es ähnlich von Insekten bekannt ist [s. z. B. PIEPHO 1940].)

In weiteren Versuchen wurden nun einzelne Faktoren gegenüber den geschilderten Standardbedingungen variiert. Alle anderen Faktoren blieben jeweils die gleichen, wie oben beschrieben. Damit die Untersuchungen nicht übermäßig langwierig werden und die Ergebnisse sich möglichst klar abzeichnen, wurde als konstante Temperatur, wo es möglich war, 30° C gewählt, die Versuchstemperatur mit der kürzesten Dauer der Häutungsintervalle und der geringsten individuellen Schwankung. Die angeführten Ergebnisse sind alle, wenn nicht ausdrücklich anders vermerkt, in allen jeweils untersuchten Größenklassen statistisch hochsignifikant.

#### DER EINFLUSS DER TAGESLÄNGE

Außer im 12:12-Studentag wurden weitere Versuchsgruppen bei 30° C im Dauerhell, im Dauerdunkel und im 8:16-Stunden-Kurztag gehalten. Die Tiere der drei erstgenannten Gruppen häuteten sich gleichschnell. Im Kurztag waren die Häutungsintervalle gegenüber denen der anderen Gruppen geringfügig aber signifikant verkürzt (Abb. 3).

Dies Ergebnis spricht nicht dafür, daß der winterliche Kurztag die Häutungsruhe der Freilandpopulation bedingt. Nach den Ergebnissen an Insekten muß allerdings

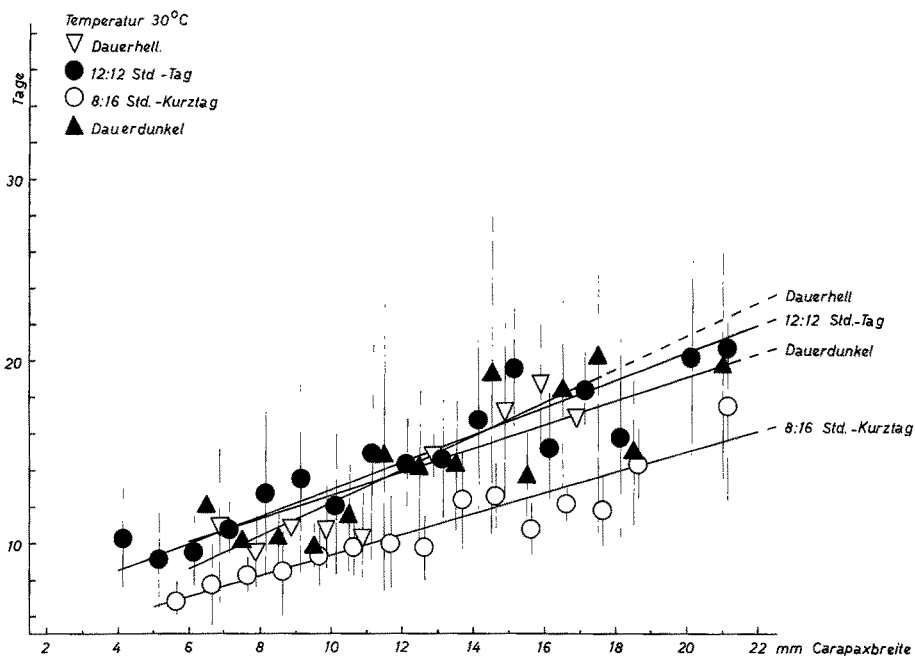


Abb. 3: Abhängigkeit der Häutungsintervalldauer von der Photoperiode. Mittelwerte mit Standardabweichung

die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß der Einfluß der Tageslänge in verschiedenen Temperaturen verschieden ist.

### DER EINFLUSS DER ERNÄHRUNG

Die bisher geschilderten Ergebnisse gelten für gleichmäßig und optimal ernährte Tiere. Diese häuten sich immer dann, wenn sie einen bestimmten Größenzuwachs erreichen. Danach erscheint jetzt besonders interessant, welchen Einfluß die Ernährung auf den Häutungsrythmus hat. Da schlechter ernährte Tiere sicherlich nicht so schnell wachsen können wie die optimal ernährten, muß bei ihnen entweder die Dauer der Häutungsintervalle länger, oder aber der Zuwachs bei den Häutungen geringer sein.

Einer Gruppe von Tieren wurde täglich etwa soviel Futter geboten, wie die überreichlich ernährten Tiere tatsächlich aufnehmen. Eine zweite Gruppe erhielt halb soviel Futter. – Die Häutungsintervalle der ersten Gruppe sind nicht signifikant von denjenigen der optimal ernährten Tiere verschieden. Die Häutungsintervalle der anderen Gruppe sind dagegen jeweils etwa um die Hälfte länger. Der Größenzuwachs pro Häutung ist aber auch bei dieser Gruppe gegenüber den beiden anderen nur ganz geringfügig vermindert (Abb. 4).

Bei geringerem Nahrungsangebot – ebenso wie bei geringerer Temperatur – bleibt

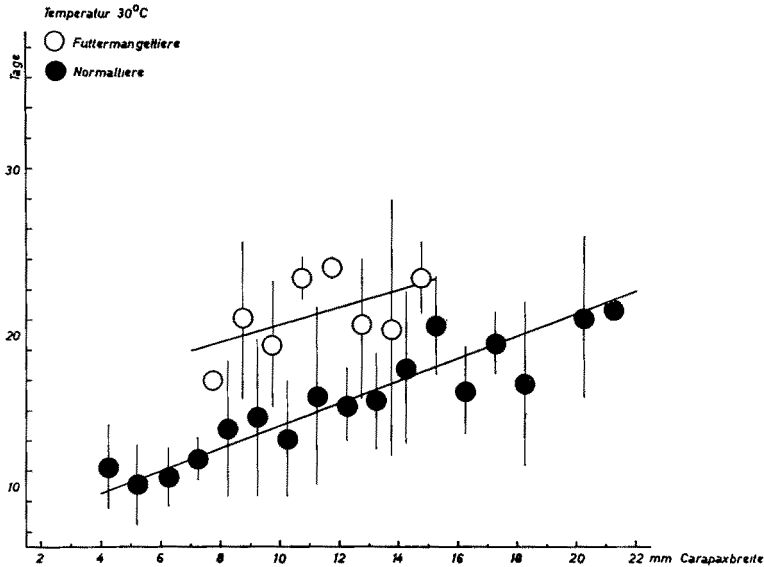


Abb. 4: Abhängigkeit der Häutungsintervalldauer von der Ernährung. Mittelwerte mit Standardabweichung

also der Größenzuwachs pro Häutung etwa konstant, während die Häutungsintervalle länger werden. Der entscheidende Faktor für den Häutungsrythmus scheint demnach das Wachstum zu sein: Unabhängig von Temperatur und Ernährung häutet sich ein Tier immer dann, wenn ein bestimmter Größenzuwachs erreicht ist. Von Temperatur und Ernährung hängt allerdings ab, wie schnell dieser Zuwachs erreicht wird.

#### DIE WIRKUNGEN DER AUGENSTIELAMPUTATION

Unsere weiteren Versuche befassen sich nun schon mit der Frage, auf welchem Wege die Umweltfaktoren den Häutungsrythmus beeinflussen. Wie sich zeigte, verzögert Kälte die Häutungen. Das kann darauf beruhen, daß sie lediglich die Wachstumsprozesse verlangsamt. Es ist aber auch denkbar, daß Kälte die Ausschüttung des häutungshemmenden Hormons veranlaßt. Im ersteren Falle dürfte der Häutungsrythmus im Kalten auch dann nicht schneller werden, wenn durch Augenstielamputation das häutungshemmende Hormon ausgeschaltet wird. Im zweiten Falle dagegen müssen sich augenstiellose Tiere im Kalten schneller häuten als normale Tiere, und dieser Unterschied zwischen beiden Gruppen muß um so kleiner sein, je wärmer es ist.

Der Verlust des Sehvermögens dürfte als solcher keinen Einfluß auf den Häutungsrythmus haben, da sich ja die Tiere im Dauerdunkel gleich schnell häuten wie unter normalen Lichtbedingungen. Aus 30°C liegen, der hohen Mortalität wegen, noch wenige Ergebnisse vor. In 10°C und 20°C zeigte sich folgendes (Abb. 5):

1. Die Häutungsintervalle der augenstiellosen Tiere sind tatsächlich kürzer als diejenigen der Normaltiere, wie es der Ausschaltung des häutungshemmenden Hormons entspricht.

2. Die Schwankungsbreite in der Dauer der Häutungsintervalle ist in beiden Temperaturen bei den augenstiellosen Tieren geringer als bei den normalen. Die augenstiellosen Tiere verhalten sich also einheitlicher als die gesunden. Das zeigt uns, daß die Augenstielamputation nicht über eine allgemeine Schädigung wirkt, sondern in definierter Weise in den Häutungsrythmus eingreift. Außerdem läßt sich aus dem

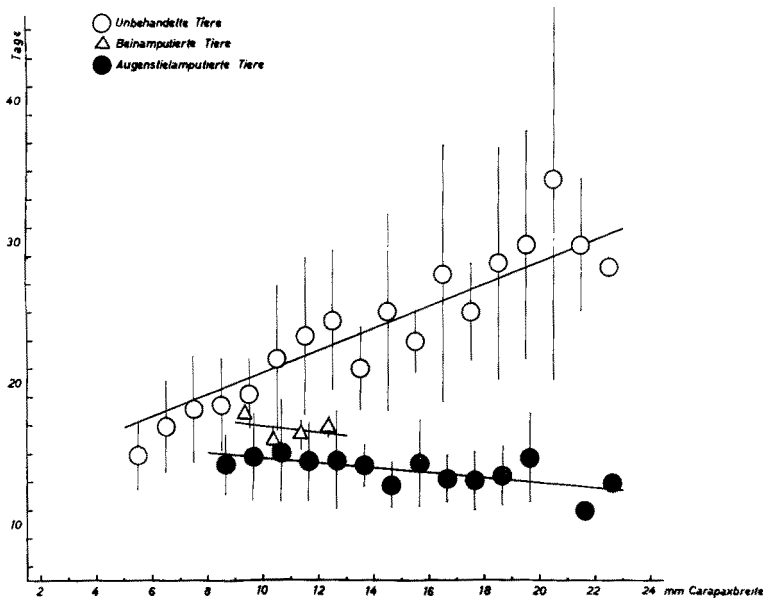


Abb. 5: Der Einfluß von Augenstiel- und Beinamputation auf den Häutungsrythmus. Darstellung wie in den vorherigen Abbildungen. Abszisse: Dauer der Häutungsintervalle

Ergebnis schließen, daß die große Schwankungsbreite in der Dauer der Häutungsintervalle bei normalen Tieren zum großen Teil auf der Wirkung des häutungshemmenden Hormons beruht.

3. Die Verkürzung der Häutungsintervalle ist im Kalten, bei 10° C, nur geringfügig. Im Warmen, bei 20° C, dagegen sind die Häutungsintervalle der augenstiellosen Tiere um etwa  $\frac{1}{3}$  kürzer als die der Normaltiere. Das bedeutet: Das häutungshemmende Hormon ist an der Langsamkeit des Häutungsrythmus bei 10° C kaum beteiligt. Die Tiere häuten sich in dieser Temperatur auch nach Ausschaltung des Hormons nicht wesentlich schneller. Offensichtlich verzögert die Kälte die Häutungen dadurch, daß sie das Wachstum verlangsamt. Das häutungshemmende Hormon ist nicht nur unschuldig an dem Unterschied der Häutungsintervalle bei 10° und bei 20° C, es trägt sogar dazu bei, diesen Unterschied zu vermindern, indem es im Warmen die Häutungen stärker verzögert als im Kalten.



## DIE WIRKUNGEN VON GLIEDMASSENVERLUST

Wir haben weiterhin untersucht, wie der Verlust von Gliedmaßen den Häutungsrythmus der Strandkrabbe beeinflusst. Um die Ergebnisse mit denen der Augenstielamputationen vergleichen zu können, wurden auch diese Versuche bei 20° C durchgeführt. Den Tieren wurden unmittelbar nach einer Häutung alle Schreitbeine mit Ausnahme der Scheren und eines hinteren Schreitbeines amputiert. Die Tiere vertragen die Operation gut und regenerieren die fehlenden Beine bei der nächsten Häutung.

Diese Häutung erfolgt früher als normal. Das Häutungsintervall ist also verkürzt, und außerdem ist auch die Schwankungsbreite der Intervalldauer vermindert, beides in etwas geringerem Maße als nach Augenstielamputation. Sonst aber gleichen sich die Ergebnisse nach Augenstielamputation und Gliedmaßenverlust. Das spricht sehr für die Annahme, daß nach Gliedmaßenverlust die Abgabe des häutungshemmenden Hormons aufhört. Der Effekt ist dann derselbe wie nach experimenteller Ausschaltung dieses Hormons durch Augenstielamputation, nur nicht ganz so radikal (Abb. 5).

Ein Unterschied besteht allerdings doch zwischen den Ergebnissen beider Versuchsserien: Nach Augenstielamputation vergrößern sich die Tiere bei jeder Häutung übernormal. Dieser Effekt ist schon bekannt. Er beruht nicht etwa darauf, daß die augenstiellosen Tiere besser wachsen, sondern darauf, daß sie abnorm viel Wasser aufnehmen. Mit der Sinusdrüse wird nämlich auch ein wasserhaushaltsregulierendes Hormon ausgeschaltet (vgl. CARLISLE & KNOWLES 1959; WATERMAN 1961; BÜCKMANN 1962). Bei den beinamputierten Tieren bleibt dieses Hormon erhalten. Sie vergrößern sich bei den Häutungen nicht übermäßig, sondern bleiben eher etwas zu klein, wie es den Folgen einer vorzeitig ausgelösten normalen Häutung entspricht.

## DER EINFLUSS VON ARTGENOSSEN

Wenn man die Tiere nicht einzeln hält, sondern zwei oder drei gleichgroße Tiere zusammen, so hat das keinen Einfluß auf den Häutungsrythmus. Das gleiche gilt, wenn man ungleich große Tiere zusammen hält, für die größeren. Die Häutungen der kleineren sind dagegen um etwa  $\frac{1}{3}$  des normalen Häutungsintervalls verzögert. Diese Reaktionen auf die Anwesenheit von Artgenossen entsprechen übrigens der tatsächlichen Gefährdung: Gleichgroße Tiere tun einander im allgemeinen auch bei einer Häutung nichts. Noch weniger fressen die kleinen die größeren. Dagegen werden die kleineren, wenn sie sich häuten, regelmäßig von den großen aufgefressen.

Die Häutungshemmung bei Anwesenheit größerer Artgenossen beruht nicht darauf, daß sich die Tiere sehen. Die Häutungen werden in gleichem Maße verzögert, wenn sich die Tiere im Dauerdunkel befinden, nicht dagegen, wenn die Tiere einander sehen können, aber durch eine Glaswand getrennt sind. Die Artgenossen werden vermutlich auf Grund ihrer Bewegungen mittels taktiler Reize erkannt und in ihrer Größe eingeschätzt.

## DISKUSSION

Unsere Ergebnisse führen zu folgendem Bild von dem Einfluß der Umweltfaktoren auf dem Häutungsrythmus der Strandkrabbe: Die Umweltfaktoren steuern den Häutungsrythmus nicht direkt. Er wird vielmehr durch das Wachstum bestimmt. Immer wenn ein bestimmter Zuwachs erreicht ist, kommt es zu einer Häutung. Die Temperatur und die Ernährung beeinflussen den Häutungsrythmus dadurch, daß sie das Tempo des Wachstums bestimmen.

Von der Temperatur hängt es ab, wie schnell der zu einer Häutung notwendige Zuwachs günstigstenfalls, bei optimaler Ernährung, erreicht werden kann. Wann innerhalb der von der Temperatur gesetzten Grenze er tatsächlich erreicht wird, das bestimmt die Ernährung. Der Häutungsrythmus in einer natürlichen Population kann also nicht allein auf Grund der Temperatur und überhaupt der abiotischen Faktoren vorhergesagt werden. Er hängt von der Ernährung ab. Die winterliche Häutungsruhe wird anscheinend nicht – wie man es nach Ergebnissen über die Insektendiapause hätte vermuten können – durch den Kurztag bedingt. Im Experiment hat ja Kurztag die Häutungen sogar etwas beschleunigt. Dagegen reicht die Wirkung der Kälte aus, um die winterliche Häutungsruhe zu erklären. Schon in 10°C betrug ja die Dauer der Häutungsintervalle bis zu 2 Monate. Wenn es noch kälter wird, nimmt auch die Fressaktivität stark ab. Unter den winterlichen Freilandbedingungen wirken also Kälte und geringe Nahrungsaufnahme zusammen.

Den geschilderten Einflüssen der Umweltfaktoren sind aber nun die Krebse in ihrem Häutungsrythmus nicht vollständig ausgeliefert. Das häutungshemmende Hormon gestattet es jedem Tier, seinen Häutungstermin etwas seiner individuellen Lage anzupassen. Dieses Hormon bedingt dementsprechend die große individuelle Schwankungsbreite in der Dauer der Häutungsintervalle. Es vermindert die strenge Abhängigkeit des Häutungsrythmus von der Temperatur. Es ermöglicht eine Verzögerung der Häutung, wenn ein Artgenosse sie gefährlich macht, und die Häutung kann vorzeitig erfolgen, wenn der Verlust mehrerer Gliedmaßen das erfordert.

Interessant ist ein Vergleich der Verhältnisse bei der Strandkrabbe mit denjenigen bei den beiden anderen erwähnten Arten. Bei *Gecarcinus* scheint der Einfluß der Umweltfaktoren über das häutungshemmende Hormon noch größer zu sein als bei *Carcinides* (BLISS 1956). *Pycnogonum* dagegen häutet sich bei konstanter Temperatur in annähernd konstantem Rhythmus, selbst wenn keine Nahrung aufgenommen wird, und nach Beinverlust (MEYER & BÜCKMANN 1963). Diese Unterschiede können zunächst damit zusammenhängen, daß bei *Carcinides* die frühe Jugendentwicklung untersucht wurde, bei den beiden anderen Arten dagegen adulte Tiere. Außerdem handelt es sich bei *Pycnogonum* um einen Vertreter eines anderen Unterstammes der Arthropoden, über dessen Häutungsphysiologie noch nichts bekannt ist.

Immerhin entspricht der unterschiedlichen Abhängigkeit des Häutungsrythmus von den Außenfaktoren auch ein Unterschied in den Lebensbedingungen: *Gecarcinus* lebt im heißen Sand tropischer Inseln, in einem Biotop, bei dem eine unzeitige Häutung, etwa bei Wassermangel, eine akute Gefahr bedeutet. Dem entspricht es, daß die Tiere bei ungünstigen Bedingungen die Häutungen vollkommen hemmen können. *Pycnogonum* lebt im Meer unter relativ konstanten Bedingungen und scheint weder durch

Artgenossen noch durch andere Tiere besonders gefährdet zu sein. Ein starrer Häutungsrythmus bedeutet deswegen keine besondere Gefährdung. Die in der Gezeitenzone lebende Strandkrabbe steht auch in dieser Hinsicht zwischen den beiden anderen Arten.

An unseren Ergebnissen scheint folgendes wichtig zu sein:

1. Wir wissen jetzt und können vorhersagen, wann und wie oft sich eine Strandkrabbe von gegebener Größe unter gegebenen Bedingungen häutet. Damit haben wir eine wichtige Voraussetzung für weitere Untersuchungen über die Häutungsphysiologie gewonnen.
2. Wir können uns auf Grund der Umweltbedingungen natürlicher Populationen eine Vorstellung über ihre Entwicklung machen und Beobachtungen über die Entwicklung unter natürlichen Bedingungen verstehen und erklären.
3. Wir haben ein, wenn auch noch vorläufiges und unvollkommenes, so doch in sich klares und geschlossenes Bild darüber, wie in der Entwicklung eines Krebses die äußeren und die inneren Faktoren ineinandergreifen und zusammenwirken.

Die Untersuchungsergebnisse werden ausführlich durch D. ADELUNG an anderer Stelle veröffentlicht werden.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Junge Strandkrabben von 4–16 mm Carapaxbreite wurden bis zur Geschlechtsreife unter konstanten Umweltbedingungen aufgezogen.
2. Die Dauer ihrer Häutungsintervalle nimmt bei konstanter Temperatur mit der Körpergröße stetig zu.
3. Die Dauer der Häutungsintervalle hängt von der Temperatur und der Ernährung ab. Von der Tageslänge scheint sie weitgehend unabhängig zu sein.
4. Der relative Größenzuwachs bei jeder Häutung ist im gesamten untersuchten Größenbereich und bei den verschiedenen Temperaturen bei allen Häutungen gleich: Bei den Häutungen verdoppelt sich jeweils das Körpervolumen.
5. Augensielamputationen und Verlust von Extremitäten wirken auf den Häutungsrythmus in gleicher Weise: Die Schwankungsbreite in der Dauer der Häutungsintervalle ist vermindert. Die Häutungsintervalle sind in 20° C deutlich, in 10° C nur geringfügig verkürzt.
6. Durch die Anwesenheit größerer Artgenossen werden die Häutungen verzögert. Die optische Wahrnehmung spielt dabei keine Rolle.
7. Aus diesen Ergebnissen wird folgendes geschlossen: Der ausschlaggebende Faktor für die Auslösung von Häutungen ist ein bestimmter Größenzuwachs. Temperatur und Ernährung beeinflussen den Häutungsrythmus dadurch, daß sie das Tempo des Wachstums bestimmen. Die winterliche Häutungsruhe in Freilandpopulationen wird nicht durch den Kurztag bedingt, sondern durch die Kälte. Diese hemmt lediglich das Wachstum, sie verhindert nicht die Häutungen über das häutungshemmende Hormon. Dieses vermindert vielmehr die Temperaturabhängigkeit des Häutungsrythmus, indem es die Häutungen im Warmen stärker verzögert als im Kalten. Es gestattet die Anpassung des Häutungstermins an die individuelle Lage

der Tiere. Es hemmt in Anwesenheit größerer Artgenossen die Häutung. Beim Verlust mehrerer Gliedmaßen wird seine Sekretion eingestellt, so daß die nächste Häutung vorzeitig erfolgt. Das häutungshemmende Hormon bedingt dementsprechend die große individuelle Variation in der Dauer der Häutungsintervalle.

#### ZITIERTE LITERATUR

- BLISS, D. E., 1956. Neurosecretion and the control of growth in a decapod crustacean. *Bertil Hanström, Zoological papers in honour of his 65<sup>th</sup> birthday*, Lund 1956, 56–75.
- BLISS, D. E. & WELSH, J. H., 1952. The neurosecretory system of brachyuran Crustacea. *Biol. Bull. Woods Hole* **103**, 157–169.
- BLUME, J., BÜNNING, E. & MÜLLER, D., 1962. Periodenanalyse von Aktivitätsrhythmen bei *Carcinus maenas*. *Biol. Zbl.* **81**, 569–572.
- \* BÜCKMANN, D., 1962. Entwicklungsphysiologie der Arthropoden, postembryonale Entwicklung. *Fortschr. Zool.* **14**, 164–237.
- \* CARLISLE, D. B. & KNOWLES, F., 1959. Endocrine control in crustaceans. Cambridge Univ. pr., London, 120 pp.
- DRACH, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes. *Ann. Inst. océanogr. Monaco* **19**, 103–391.
- MEYER, K.-E. & BÜCKMANN, D., 1963. Die Häutungen des Pantopoden *Pycnogonum litorale* (STRÖM.). *Zool. Anz. Suppl.* **26**, 604–609.
- PASSANO, L. M., 1951. The X-Organ sinus gland neurosecretory system in crabs. *Anat. Rec.* **111**, 502.
- PIEPHO, H., 1940. Über die Hemmung der Verpuppung durch *Corpora allata*. Untersuchungen an der Wachsmotte *Galleria mellonella*. *Biol. Zbl.* **60**, 367–393.
- \* WATERMAN, T. H., Editor, 1961. The physiology of crustacea. Vol. 2, *Academic pr.*, New York, 681 pp.
- WILLIAMSON, H., 1903. On the larval and early young stages and rate of growth, of the shore crab *Carcinus maenas* LEACH. **21**. *Rep. Fish. Bd. Scot.* III, 136–179.
- \* Zusammenfassende Darstellung mit ausführlichem Schriftenverzeichnis.

#### Diskussion im Anschluß an den Vortrag BÜCKMANN & ADELUNG

LUTHER: Krebse, die ein oder mehrere Beine verloren haben, häuten sich verfrüht. Die Häutung tritt aber erst ein, wenn das Regenerat eine gewisse Größe und Reife erreicht hat. Was würde geschehen, wenn man die Regenerationsknospe immer wieder von neuem amputiert?

BÜCKMANN, D.: Einen solchen Versuch haben wir nicht durchgeführt. Wir mußten unsere Fragestellungen sorgfältig auswählen, denn die einzelnen Versuchsserien waren – wie Sie sicher bemerkt haben – mit sehr großem Arbeits- und Zeitaufwand verbunden. Die Untersuchungen waren in dem beschriebenen Umfang überhaupt nur möglich, weil wir mit den ganz jungen Exemplaren von *Carcinides* arbeiten, die sich noch relativ häufig häuten. Bei ihnen sind aber die Regenerationsknospen kaum erkennbar. Sie eignen sich deshalb nicht für das vorgeschlagene Experiment. Die Regenerationsknospen sind ja vor allem von BLISS an adulten Tieren von *Gecarcinus lateralis* beschrieben worden.

KINNE: Haben Sie unterschiedliche Reaktionen bei männlichen und weiblichen Tieren feststellen können? Von dem Amphipoden *Gammarus duebeni* ist bekannt, daß Beinamputationen bei Männchen eine erhebliche Verkürzung der zwischen zwei aufeinanderfolgenden Häutungen gelegenen Zeitspanne bewirken. Entsprechend operierte geschlechtsreife Weibchen dagegen be-

schleunigen die Häutungsfrequenz nicht. Bei ihnen würde eine Verkürzung der Häutungsintervalle zum vorzeitigen Abstoßen der Marsupialeier führen. Dies wiederum hätte den Tod aller oder doch zahlreicher Embryonen zur Folge.

ADELUNG: Die untersuchten Tiere sind nicht geschlechtsreif gewesen. Jugendliche *Carcinides* weisen in ihrer Häutungsperiode keinerlei geschlechtlich bedingte Unterschiede auf.

KINNE: Es erscheint möglich, daß der Häutungsrhythmus der Strandkrabbe sich mit der Akklimatisierungstemperatur verändert. Haben Sie mit akklimatisiertem Versuchsmaterial gearbeitet?

BÜCKMANN, D.: Wir haben die Tiere sich an die Temperaturen adaptieren lassen und erst nach einer Häutung mit den Auswertungen begonnen.

CRISP: In cirripedes a starved individual continues to moult, although with decreasing frequency. Perhaps in this group, ecdysis is important, not only to allow increase in size, but also to renew and clean the fine setae of the mouth parts, a function of lesser importance in larger forms. Have you attempted to keep crabs in a starved condition for a long period?

BÜCKMANN, D.: Dr. TIEWS' experiments showed that his shrimp also moulted without growing. We have not yet done long-term starvation experiments with *Carcinides*.

ADELUNG: Nach einigen vorläufigen Beobachtungen sterben bei langfristigem Nahrungsentzug die Tiere nach 1 bis 2 Monaten, ohne sich noch einmal zu häuten.

WIESER: Besteht zwischen dem Häutungsprozess von Cirripediern und dem anderer Crustaceen nicht auch ein Unterschied von der Art, daß jene – nach COSTLOW & BOOKHOUT – keine wesentliche Erhöhung des O<sub>2</sub>-Verbrauchs bei der Häutung zeigen, diese aber schon? Wurde bei *Carcinides* der Verlauf des O<sub>2</sub>-Verbrauchs während des Häutungszyklus verfolgt?

BÜCKMANN, D.: Wir haben den Sauerstoffverbrauch bei *Carcinides* noch nicht gemessen. Es ist aber offensichtlich die Häutung der Cirripedia ein Sonderfall: Bei ihnen häutet sich das äußere Integument mit den Kalkschalen nicht mit; Häutungsrhythmus, Wachstum und Schalenwachstum sind relativ unabhängig voneinander. Bei unseren Krabben wird sicher, wie bei den anderen daraufhin untersuchten Brachyuren, die Häutung mit starken stoffwechselphysiologischen Veränderungen verbunden sein.

WERNER: Zu den Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur möchte ich fragen, ob bei *Carcinides* eine Temperaturabhängigkeit der Körpergröße festgestellt werden konnte. Für viele marine Invertebraten, also für Poikilotherme, gilt bekanntlich die in den Grundlagen noch ungeklärte Temperaturgrößenregel, nach der die Tiere bei geringer Temperatur größer werden als bei hoher.

ADELUNG: Die Tiere häuten sich bei geringeren Temperaturen in größeren Zeitintervallen, aber immer nach Erreichen einer bestimmten Größenzunahme. Es besteht kein Einfluß der Temperatur auf die Größenzunahme, die zu einer Häutung erforderlich ist. Im Kalten zeigten die Tiere sogar eine etwas geringere Größenzunahme, die sich aber nicht signifikant von derjenigen wärmer gehaltener Tiere unterscheidet.

WERNER: Es handelt sich hier nicht um die Wachstumsgeschwindigkeit, die bei niedriger Temperatur geringer ist als bei hoher. Meine Frage bezieht sich vielmehr auf die Endgröße. Es wäre interessant zu prüfen, ob *Carcinides* zum Beispiel in den Versuchsreihen mit niedriger Temperatur bei Eintritt der Geschlechtsreife größer war als bei höheren Temperaturen.

ADELUNG: Wir haben die Tiere bis zur Geschlechtsreife aufgezogen. Bei etwa 22 mm werden sie geschlechtsreif, und in dieser Hinsicht ist kein Unterschied bei den einzelnen Temperaturen zu beobachten.