

Untersuchungen über einen für die deutsche Bucht neuen parasitären Copepoden: *Lecithomyzon maenadis* Bloch & Gallien (Familie Choniostomatidae) an *Carcinus maenas* Pennant (Crustacea Decapoda)

Von Walter Fischer

(Mit 9 Abbildungen und 2 Tabellen im Text)

Inhaltsübersicht

Einleitung Seite 326 — Das ausgewachsene Weibchen S. 327 — Zur Frage des Männchens S. 335 — Entwicklungszyklus S. 336 — Das freie Naupliusstadium S. 338 — Die Copepoditstadien S. 339 — Die Reifungsstadien S. 342 — Befall der Strandkrabben zu den verschiedenen Jahreszeiten S. 345 — Schädigung des Wirtes S. 346 — Der Befall anderer Decapoden, Artspecificität und Verbreitung des Parasiten S. 346 — Zur Frage der Geschlechtsreifung von *Lecithomyzon maenadis* S. 347 — Zusammenfassung S. 351 — Literaturverzeichnis S. 352.

Einleitung

Im Juli 1954 fand ich auf den Eiballen von laichreifen weiblichen Strandkrabben (*Carcinus maenas*) aus dem Sylter Wattengebiet zahlreiche Exemplare eines parasitischen Copepoden, dessen äußerst interessante Entwicklung mich zu einer näheren Untersuchung veranlaßte. Es handelt sich um *Lecithomyzon maenadis* Bloch & Gallien, einen Vertreter der Familie Choniostomatidae, welcher 1933 von F. BLOCH und L. GALLIEN an der Zoologischen Station zu Wimereux gefunden und beschrieben wurde. Dieselben Autoren veröffentlichten im Jahre 1936 eine neue, etwas ausführlichere Arbeit, in der auch einige Tatsachen aus der Biologie dieses eigenartigen Parasiten, sowie eine eingehendere Beschreibung seiner systematischen Stellung innerhalb der Familie Choniostomatidae gebracht wurden.

Der Zweck der vorliegenden Untersuchung war es, die noch recht lückenhaften Kenntnisse über den Zyklus des Parasiten zu erweitern. Es ergaben sich dabei jedoch so viele neue, sowohl morphologische als biologische Erkenntnisse, daß eine neue, ausführliche Beschreibung des Tieres und seiner Entwicklung zweckmäßig erschien. Insbesondere die Entdeckung, daß der Parasit die längste Zeit seines Lebens als Copepoditstadium („stade cyclopoide“ von BLOCH und GALLIEN) im Kiemenraum seines Wirtes verbringt, und sein Vorkommen auf den Eiballen nur die kurze Phase seiner Geschlechtsreifung und Vermehrung

darstellt, erforderte es, das Problem der Beziehungen zwischen Wirt und Parasit von einem neuen Standpunkt aus zu betrachten. Aus diesem Grunde wurden auch die beiden Übergangsstadien vom Copepodit zum ausgewachsenen Tier („stade postcyclopoide“ von BLOCH und GALLIEN) als „Reifungsstadien“ bezeichnet.

Diese Arbeit kann nicht den Anspruch auf eine erschöpfende Untersuchung über *Lecithomyzon maenadis* erheben. Mehrere wichtige Probleme, wie der einwandfreie Nachweis eines Männchens, eine gründliche Untersuchung der Patogenität des Parasiten (insbesondere der an den Kiemen sitzenden, blut-saugenden Copepoditstadien) und der genaue Nachweis der Faktoren, die den Prozeß der Geschlechtsreife beeinflussen, sind noch nicht befriedigend gelöst.

Da *Lecithomyzon* außerordentlich leicht in größeren Mengen und zu jeder Jahreszeit, zumindest in Form der Copepoditstadien beschafft werden kann, bietet er, wie wohl kaum ein anderer parasitischer Copepode, besonders günstige Bedingungen als Untersuchungsobjekt.

Herrn Prof. Dr. A. Bückmann, Direktor der Biologischen Anstalt Helgoland, danke ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes an der Station in List auf Sylt und für die Durchsicht des Textes. Mein besonderer Dank gebührt Herrn Dr. E. Ziegelmeier, der meine Arbeit durch sein Interesse und durch Anregungen gefördert hat. Nicht zuletzt möchte ich auch den Herren Dr. Aurich, Dr. Werner und den übrigen Mitarbeitern des Instituts für ihre stetige Hilfsbereitschaft danken. Herrn Dr. H. E. Gruner, Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin, bin ich für mehrere Hinweise und die Beschaffung wichtiger Literatur zu Dank verpflichtet.

Das ausgewachsene Weibchen

Die Körperform des ausgewachsenen Weibchens (Abb. 1 u. 9, Fig. 4) ist kugelig, verjüngt sich aber allmählich nach hinten zu. Das Tier ist also vorn deutlich breiter als hinten. Seine Farbe ist bräunlich, mit einigen durch die Haut schimmernden, in dorsoventraler Richtung verlaufenden rötlichen Streifen. Die Körperoberfläche ist glatt und unbehaart. Es ist weder eine Gliederung des Körpers noch ein von diesem deutlich abgesetzter Kopf oder Abdomen vorhanden. Zwischen den Ansätzen der ersten Antennen befindet sich ein rötlich gefärbtes unpaares Auge und hinter diesem das Frontalorgan in Form eines kleinen, mit einer Sinnesborste versehenen Tuberkels (Abb. 3, Fig. 1 Fo). Die Körperanhänge sind ziemlich lang und erlauben nur eine Festklammerung und Fortbewegung auf runden Körpern. Kurz vor den Ansätzen der zweiten Maxillen befindet sich ein großer, kelchförmiger Saugrüssel. Aus der in ihm liegenden Mundöffnung ragen die spitzen Enden der stilettförmigen Mandibeln hervor. Nur zwei Thoraxbeinpaare sind ausgebildet.

Die elfgliedrigen ersten Antennen (Abb. 1 u. 2, A₁) sind gut entwickelt, etwa halb so lang wie der Körper des Tieres und verhältnismäßig schlank. Ihre Ansätze befinden sich vorn an der Basis der aufgewölbten Rücken-seite nicht weit jederseits von der Medianlinie des Körpers. Sie sind nach außen, meist auch etwas nach vorn und nach unten gerichtet. Sie können nach allen Richtungen hin bewegt werden. Die Gliederzahl der ersten Antennen scheint konstant zu sein, es konnten unter dem zahlreichen, zur Verfügung stehenden Material diesbezüglich keine Abweichungen festgestellt werden. Das erste Glied ist etwas breiter als die anderen, das neunte und das zehnte Glied sind auffallend lang. Jedes Glied (außer dem Endglied) trägt zwei nach unten gerichtete Borsten. Am fünften Glied jedoch sind diese sehr klein oder ganz fehlend. Das zehnte Glied ist wesentlich stärker beborstet, es trägt fünf einfache Borsten und

eine breite, die Antenne etwas überragende Sinnesborste. Das Endglied ist kürzer als die beiden vorletzten Glieder und trägt zwei lange und drei kürzere Borsten.

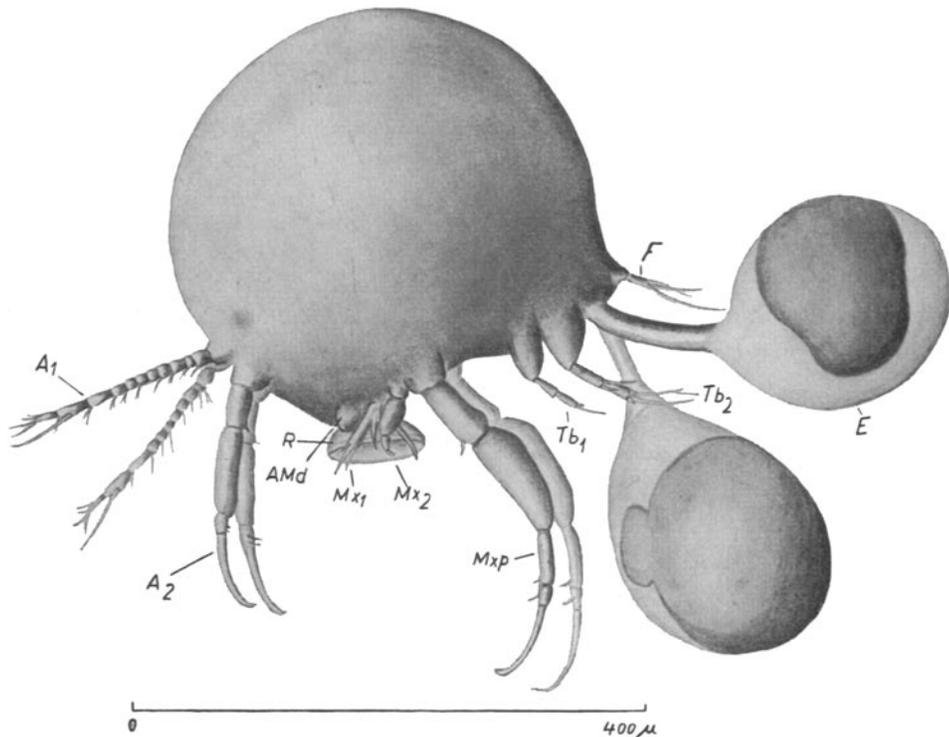


Abb. 1. Ausgewachsenes Weibchen mit zwei eben ausgestoßenen Eisäckchen, linke Seitenansicht (Thoraxbeine der rechten Seite nicht eingezeichnet). A_1 = erstes Antennenpaar, A_2 = zweites Antennenpaar, AMd = Ansatzvorsprung der linken Mandibel, E = Eisäckchen, F = linker Furkalast, Mx1 = linke erste Maxille, Mx2 = linke zweite Maxille, Mxp = Maxillipedenpaar, R = Rüssel, Tb1 = linkes Bein des ersten Thoraxbeinpaares, Tb2 = linkes Bein des zweiten Thoraxbeinpaares.

Die viergliedrigen (nach BLOCH und GALLIEN fünfgliedrigen) zweiten Antennen (Abb. 1 u. 2, A_2) sind ebenso lang wie die ersten, aber wesentlich stärker und zu Greiforganen umgebildet. Ihr Ansatz befindet sich jederseits unmittelbar hinter demjenigen der ersten Antenne. Sie sind nach unten und etwas nach außen gerichtet. Von einer Beborstung kann bei ihnen kaum die Rede sein. Das erste Glied trägt am distalen Ende des Hinterrandes einen nach oben gebogenen Dorn, das zweite und längste weist keinerlei Beborstung oder Bedornung auf; das dritte Glied ist sehr kurz und trägt an seiner Innenseite einen starken, bezahnten Dorn, der nach innen und nach hinten gerichtet ist, dicht neben ihm eine etwas längere Borste und an der Außenseite, nahe dem distalen Ende des Hinterrandes, noch einen kleinen Stachel. Die Klaue ist beinahe ebenso lang wie das zweite Glied. Sie ist nach hinten gebogen und weist auf dem letzten Viertel ihrer konkaven Fläche eine starke Bezahnung auf. Die Zähne sitzen in einer halbkreisförmigen Reihe am Rande dieser Fläche. An dem inneren Rande erstreckt sich die Bezahnung etwas weiter nach oben als an dem äußeren. Die wichtigsten Bewegungen der zweiten Antennen finden in der Längsachse des Tieres statt. Indem sie nach hinten umgelegt werden, dienen sie als Gegenspiel

zu den Maxillipeden bei der Umklammerung des Eies. Die Klaue kann über das dritte Glied nach hinten gefaltet und wieder gestreckt werden, eine sehr wichtige Bewegung, weil sie erst dadurch richtig an die Oberfläche des Eies gepreßt werden kann. Der stark bezahnte Dorn an der Innenseite des dritten Gliedes dient ebenfalls der Befestigung des Tieres, indem er hauptsächlich das Abrutschen auf der Oberfläche des Eies verhindert.

Der große, kelchförmige Saugrüssel sitzt an der Ventralseite des Körpers dicht vor den Ansätzen der zweiten Maxillen (Abb. 1 R). Er setzt sich deutlich von der an dieser Stelle leicht ausgezogenen Körperwand ab. Beiderseits des Rüssels befinden sich von vorn nach hinten der Ansatzvorsprung der Mandibeln, die erste Maxille und, dicht hinter dem Rüsselansatz, die zweite Maxille. Sein Bau ist recht kompliziert. Die Grundlage bildet ein Chitinskelett, das, stark verzweigt, sich im Körper des Tieres fortsetzt. An dem Rüsselkelch selbst lassen sich ein scheibenförmiger Boden und eine schräg nach außen gerichtete Wand unterscheiden.

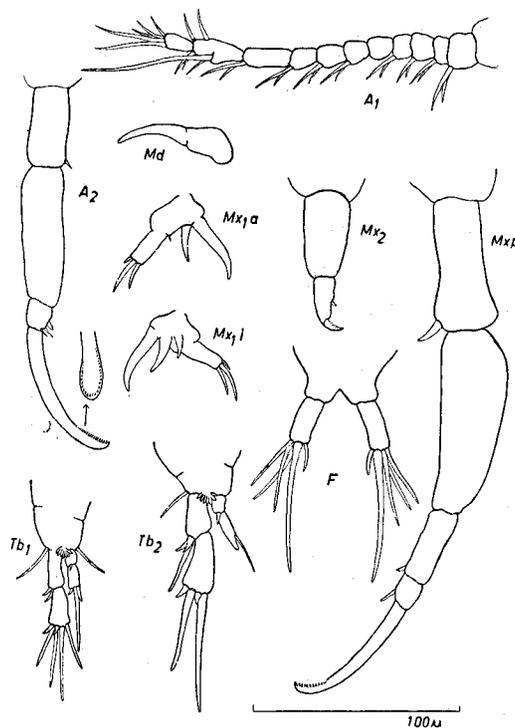


Abb. 2. Linke Körperanhänge des ausgewachsenen Weibchens. A₁ = erste Antenne, A₂ = zweite Antenne, F = Furca, Md = Mandibel, Mx_{1a} = erste Maxille, Außenseite, Mx_{1i} = erste Maxille, Innenseite, Mx₂ = zweite Maxille, Mxp = Maxilliped, Tb₁ = linkes Bein des ersten Thoraxbeinpaares, Tb₂ = linkes Bein des zweiten Thoraxbeinpaares.

Die Wand des Rüssels (Abb. 3) besteht zum größten Teil aus der sich auf ihn fortsetzenden Körperhaut. Diese bildet um den Rüsselansatz herum nach innen zu eine Falte (Abb. 3, Fig. 1 u. 2 Hf), die beiderseits durch einen an der zentralen Platte des Chitinskelettes befestigten Muskel nach oben gezogen werden kann. Etwas unterhalb der Falte spaltet sie sich in die Membran, die den Boden des Rüssels bildet (Abb. 3 Mb), und in die äußere und innere Chitinverkleidung der Wand des eigentlichen Rüsselkelches. Letztere setzt sich infolge-

dessen aus zwei Chitinmembranen zusammen, zwischen denen sich eine dicke Muskelschicht befindet. Die äußere, stärkere Membran weist an ihrer Außenfläche drei konzentrische Einschnürungen auf (Abb. 3 AM), die bei seitlicher Betrachtung als schwache Ringe erscheinen (Abb. 9, Fig. 2). Wahrscheinlich

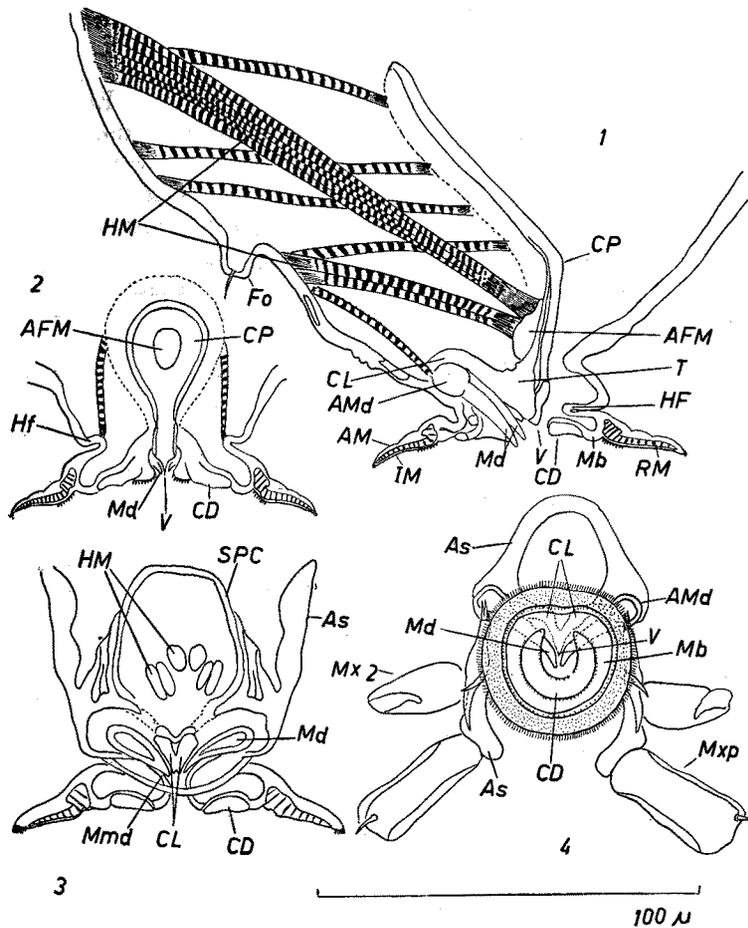


Abb. 3. 1) Sagittalschnitt durch die Rüsselgegend des ausgewachsenen Weibchens (etwas schräg nach außen von unten nach oben). 2) Transversalschnitt durch die Rüsselgegend. 3) Transversalschnitt durch die Rüsselgegend, (etwas weiter vorn): 4) Äußeres Chitinskelett und Saugrüssel, Ventralseite. AFM = Muskelansatzfläche an der zentralen Chitinplatte, AM = äußere Chitinmembran der Rüsselwand, AMd = Ansatz der Mandibeln, As = äußere Teile des Skelettes, CD = Chitindiskus, CL = Chitinleisten, CP = zentrale Chitinplatte, Fo = Frontalorgan, HF = Hautfalte, HM = Hautmuskel der Chitinplatte, IM = innere Chitinmembran der Rüsselwand, Mb = Membran des Rüsselbodens, Mmd = Chitinüberzug der Außenseite der Mandibeln von der Membran des Rüsselbodens, Mx₂ = zweite Maxille, Mxp = Maxilliped, RM = Muskelschicht der Rüsselwand, V = Vorsprung des Chitinskelettes. SPC = Schnitt durch den Rand der Chitinplatte.

stehen sie im Zusammenhang mit Ansätzen der Muskelschicht. Am distalen Rande des Rüsselkelchs geht sie in die äußerst dünne, innere Chitinschicht über (Abb. 3, IM). Der Rand selbst ist mit zahlreichen feinen Härchen oder „Fransen“ besetzt. Auf der Innenfläche der Rüsselwand befinden sich, hauptsächlich in der Nähe des Bodens, mehrere stärkere Zähnchen. Bei genauerer Betrachtung sind auch kleine Pünktchen (wahrscheinlich winzige Tuberkel) auf der gesamten

Fläche dieser Wand zu erkennen (Abb. 3, Fig. 4). Die zwischen die beiden Chitinmembranen gelagerte Muskelschicht erfüllt die Rüsselwand in ihrem vollen Umfang. Ihr proximaler Teil (nahe des Rüsselbodens) ist stark verbreitert. Sie wird aber dann wesentlich dünner und läuft schließlich am distalen Rand in eine mehr oder weniger scharfe Kante aus. Ihre quergestreiften Fasern verlaufen in der soeben angegebenen Richtung.

Der Boden des Rüssels besteht aus einer dickwandigen Chitinmembran (Abb. 3 MB), die, wie bereits erwähnt, an seiner Peripherie in die Haut der Rüsselwand übergeht, und aus einem kleineren, vorn durch eine tiefe Einkerbung unterbrochenen Chitindiskus (CD). Im Zentrum des Bodens befindet sich die Mundöffnung. Die dorsale Fläche des Diskus wird von der an dieser Stelle etwas dünneren Membran überzogen. (Diese beiden Chitinelemente sind eigentlich miteinander verschmolzen und ihre Unterscheidung konnte nur auf Grund ihrer sehr verschiedenen Farbtönungen auf histologischen Präparaten gemacht werden.) Zu beiden Seiten der Mundöffnung setzen sich Diskus und Membran tunnelartig nach oben fort und gehen in die große, unpaare Chitinplatte des zentralen Körpersklettes über (Abb. 3, Fig. 1 u. 2). Der Eingang des „Tunnels“, sowie der Außenrand des Diskus sind mit feinen Zähnchen besetzt. Das mit dem Rüsselboden verschmolzene Körperskelett bildet dicht vor dem Hinterrand der Mundöffnung einen spitz endenden Vorsprung (V), hinter dem sich vermutlich der Eingang zu dem Oesophagus befindet. Unmittelbar vor ihm liegen die spitzen-Enden der Mandibeln (Md), die beiderseits schräg von vorn kommend aus der zentralen Öffnung des Rüsselbodens hervorragen. Sie stellen die Enditen dieser beim Nauplius noch voll ausgebildeten Körperanhänge dar. Ihre Form ist stilettähnlich, ihre Oberfläche ist außer ein paar winzigen, nahe der Spitze sitzenden Zähnchen völlig glatt (Abb. 2, Md). Der Ansatz der Mandibeln befindet sich beiderseits an einem komplizierten Leistensystem des Chitinskelettes vor und außerhalb des Rüssels. Die Ansatzstelle ist nach außen hin durch einen deutlich hervorstehenden Vorsprung (Abb. 1 AMd) gekennzeichnet, der mit großer Wahrscheinlichkeit die ursprüngliche Basis des Gliedes darstellt. Die Mandibeln selbst sind bis zu dem Rand der Mundöffnung von einer Art Chitinscheide umgeben. Betrachtet man den Rüssel von der Ventralseite aus, sieht man zwischen und über den Mandibeln zwei starke Chitinleisten (Abb. 3 CL). Sie kommen seitlich von vorn und von oben und verschmelzen etwas oberhalb der Mundöffnung zu einer dreieckigen Platte, die bis in diese hineinragt und wahrscheinlich mit dem soeben beschriebenen Vorsprung vor dem Oesophaguseingang verschmolzen ist. Auf diese Weise entsteht zwischen und hinter den Mandibeln ein spitz zulaufender Keil, der den Eingang des Oesophagus von der großen Öffnung mit den Mandibeln trennt. Die Außenseite der Mandibeln wird vom Rande der Mundöffnung aus von der Membran des Rüsselbodens überzogen (Nmd).

Was die Befestigung des Rüssels anbelangt, können wir zusammenfassend sagen, daß sie erstens durch den Übergang der Körperhaut in die Rüsselwand und zweitens durch die Verschmelzung des Rüsselbodens mit dem Körperskelett zustande kommt.

Bei diesem Skelett können wir, seiner einfacheren Darstellung halber, zwei äußere, paarige, und einen zentralen, unpaaren Teil unterscheiden. Die beiden äußeren Teile befinden sich unmittelbar unter der Körperhaut (Abb. 3 u. 4 As). Ihre horizontalen Leisten erstrecken sich von den Ansätzen der Maxillipeden nach vorn bis dicht hinter diejenigen der zweiten Antennen, wo sie sich nach

innen wenden und ineinander übergehen. Sie dienen dem Ansatz der Maxillipeden (Mxp), der ersten und zweiten Maxillen (Mx₁ + Mx₂) und der Mandibeln (Md). Über dem Ansatz der ersten Maxille entspringt jederseits eine vertikale, schräg nach vorn gerichtete Chitinleiste, deren Länge etwa $\frac{1}{4}$ der Gesamthöhe des Tieres beträgt und die als Ansatzpunkt für mehrere Muskeln der Mandibeln, der zweiten Maxillen und der Maxillipeden dient (Abb. 4). Dicht hinter und etwas über dem Ansatz der Mandibeln findet die Verschmelzung der soeben beschriebenen äußeren Teile mit der zentralen Platte statt.

Der zentrale, unpaare Teil besteht aus einer großen schildförmigen Chitinplatte (Abb. 3 CP, SPC), die erst eine kurze Strecke senkrecht von dem Rüssel nach oben verläuft, dann aber einen stumpfen Winkel nach vorn beschreibt. Sie ist nicht so lang wie die vertikalen Leisten der äußeren Teile. Ihre Konkavität ist nach vorn gerichtet. Ihr unterer Teil ist viel enger und stärker gewölbt. Er bildet den „Tunnel“ (T), der mit dem Rande der Mundöffnung verschmolzen

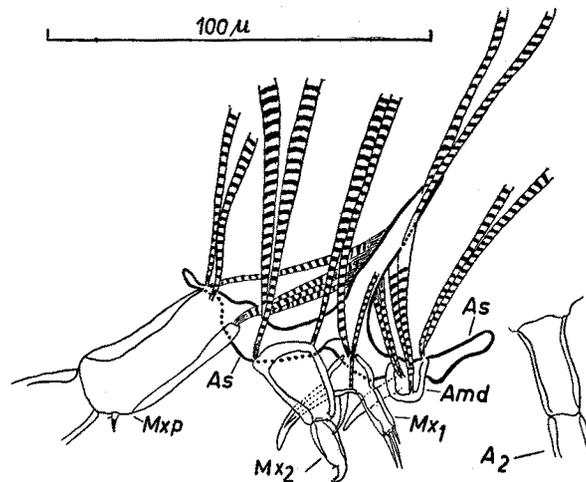


Abb. 4. Rechter äußerer Teil des Chitinskelettes mit den wichtigsten Muskelansätzen der Extremitäten: A2 = proximaler Teil der zweiten Antenne, AMd = Ansatzvorsprung der rechten Mandibel, AS = äußerer Teil des Chitinskelettes, (stärkere Umrißlinie), Mx1 = rechte erste Maxille, Mx2 = rechte zweite Maxille, Mxp = proximaler Teil des rechten Maxillipeden.

ist. Die Hinterwand des „Tunnels“ geht aber in der Medianlinie nicht in den erwähnten Rand über, sondern bildet eine Öffnung, die vermutlich dem Eingang zu dem hinter der Chitinplatte emporsteigenden Oesophagus entspricht. Die Seitenwände des „Tunnels“ verschmelzen vorn mit den zwischen und über den Mandibeln liegenden, bereits beschriebenen Chitinstrukturen und mit den äußeren Skeletteilen. Etwas oberhalb des „Tunnels“ weist die Vorderfläche der Chitinplatte in der Medianlinie eine große Ansatzfläche für 4 starke Muskeln auf (AFM). Diese verlaufen, zwei jederseits, etwas divergierend nach vorn und nach oben bis zu ihrem Insertionspunkt an der Vorderwand des Körpers (HM). Vier weitere Muskeln sind jederseits nahe dem Rande des verbreiterten oberen Teiles der Chitinplatte befestigt und verlaufen ebenfalls nach vorn und nach oben bis zur Körperwand.

Aus der soeben beschriebenen Morphologie des Saugrüssels ist zu ersehen, daß dieser sowohl als Ganzes als auch in verschiedenen seiner einzelnen Teile sehr beweglich ist. Die Lebendbeobachtung bestätigt dies. Er kann angezogen,

abgestoßen und etwas nach vorn verlagert werden. Diese Bewegungen vollziehen sich hauptsächlich an der oben beschriebenen Hautfalte des Rüsselansatzes, ohne daß dabei die Form des eigentlichen Rüsselkelches verändert wird. Die Wirkung der Hautfaltenmuskeln ist hierbei von großer Wichtigkeit. Mit dem Anziehen ist meist die Verlagerung nach vorn verbunden, wenn nämlich die starken Muskeln der zentralen Chitinplatte in Aktion treten. Wenn der Rüssel durch die umklammernde Bewegung der Extremitäten an die Oberfläche des Eies gepreßt wird und gleichzeitig die oben erwähnte Anziehungsbewegung erfolgt, ist anzunehmen, daß im Rüsselkelch ein Vakuum entsteht, das ein Festsaugen des Tieres ermöglicht. Die Muskelschicht der Rüsselwand verhindert durch ihre Kontraktion ein allzu starkes Durchbiegen der an die Fläche gepreßten Rüsselwand und bewirkt gleichzeitig eine bessere Anpassung des Rüssel- saumes an die Oberfläche des Eies (Abb. 9, Fig. 3). Der Saugrüssel kann also gleichzeitig die Funktion einer Saugscheibe übernehmen. Bei den ausgewachsenen Tieren ist es zwar nicht sehr schwer, sie von den Eiern abzutrennen, bei den Copepoditstadien dagegen ist oft ein solcher Versuch, ohne das Tier zu töten, aussichtslos. Unabhängig von den soeben angeführten Bewegungen des gesamten Saugrüssels, sind vor allem diejenigen der Mandibeln von großer Wichtigkeit. Ihre Basis ist mit mehreren Ansätzen starker Muskeln versehen, die ihre Spreizung (also Verlagerung nach vorn, nach außen und nach unten) innerhalb des Rüsselkelches bewirken.

Die ersten Maxillen (Abb. 1 u. 2, Mx_1) befinden sich zu beiden Seiten des Saugrüssels, sie sind aber nicht, wie HANSEN für die Choniostomatiden angibt, mit der Rüsselwand verschmolzen. Sie bestehen aus einer dreieckigen Basalplatte und 4 Fortsätzen, von denen die zwei größten, jeweils nach vorn und nach hinten gerichteten, wohl als Hauptäste zu betrachten sind. Der große und stumpfe Vorderast trägt an seinem distalen Ende 2 längere und eine kurze Borste. Der etwa ebenso lange Hinterast ist sichelförmig und spitz zulaufend. Beide überragen bei angezogenem Rüssel ein wenig den Saum der Rüsselwand. Ihr Ansatz an der Basalplatte ist durch eine undeutliche Grenze angedeutet. Bei einer Betrachtung der Rüsselgegend von unten her sieht man, daß der Hinterast im Verhältnis zum Vorderast stets etwas weiter außen liegt. Wie weit er als Exopodit und der Vorderast als Endopodit zu betrachten sind, möge dahingestellt bleiben. Außer den beiden Hauptästen sind noch zwei kleinere Fortsätze vorhanden, die auf der Innenseite der Basalplatte ihren Ursprung nehmen. Der vordere ist ziemlich klein, der hintere gut halb so lang wie der große Hinterast. Beide sind sichelförmig, spitz endend und etwas nach außen gebogen. Die erste Maxille kann, zusammen mit dem Rüssel, nach vorn und nach hinten umgelegt werden.

Die zwei- oder dreigliedrigen (nach BLOCH und GALLIEN dreigliedrigen) zweiten Maxillen (Abb. 1 u. 2 Mx_2) sind einästig und verhältnismäßig kurz. Ihr Ansatz befindet sich jederseits außerhalb und hinter dem Ursprung der ersten Maxille. Sie sind nach außen, nach unten und meist etwas nach vorn gerichtet und verdecken z. T. die ersten Maxillen und die Rüsselwand. Ihr fast zylindrisches Basalglied ist länger und stärker als das zweite und unbeborstet. Das zweite Glied trägt am Hinterrand einen kleinen Dorn und endet in einer kurzen bezahnten, nach hinten und nach innen gebogenen Klaue die von den französischen Autoren als getrenntes Glied betrachtet wird. Die Anordnung der Zähne ist ähnlich wie die bereits für die Klaue der zweiten Antenne beschriebene. Die zweite Maxille überragt auch nur knapp den Saum der Rüssel-

wandung. Sie kann stark nach vorn und nach oben verlagert werden, so daß das Basalglied beinahe parallel zur Längsachse des Körpers steht. Dabei kann das zweite Glied über das erste nach innen und nach hinten gefaltet werden. Offenbar ist dieses zweite Glied aus der Verschmelzung der ursprünglich getrennten Endklaue mit dem vorletzten Glied des Copepoditstadiums hervorgegangen.

Die Maxillipeden (Mxp) sind ebenfalls zu Greiforganen umgebildet, fünfgliedrig, und von allen Körperanhängen bei weitem die längsten und stärksten. Sie setzen jederseits dicht hinter den Ansätzen der zweiten Maxillen an, richten sich nach unten und etwas nach hinten und beschreiben in ihrer Längsachse einen stärkeren Bogen nach vorn. Das erste Glied ist etwa doppelt so lang wie breit und trägt distal einen starken, nach vorn gerichteten Dorn. Das zweite ist länger und stärker als die übrigen Glieder, sein Hinterrand verläuft bogenförmig gegenüber dem fast geradlinigen Vorderrand, die breiteste Stelle des Gliedes befindet sich nahe seinem proximalen Ende. Die folgenden Glieder sind wesentlich schlanker. Das dritte sowie das sehr kurze vierte Glied tragen auf der Innenseite je einen nach vorn gerichteten Stachel. Das Endglied ist in eine starke und bezahnte Klaue umgebildet. Sie entspricht in ihrer Morphologie der bereits beschriebenen Klaue der zweiten Antennen, ist aber im Gegensatz zu dieser nach vorn gebogen. Die Hauptbewegung der Maxillipeden vollzieht sich in Richtung der Längsachse des Körpers. Ihre Bewegungen nach außen sind recht beschränkt. Indem sie nach vorn umgelgt werden, pressen sie sich an die Oberfläche des Eies. Die Klaue ist wie die der zweiten Antennen beweglich und kann nach vorn gefaltet werden. Durch das Gegenspiel der zweiten Antennen und der Maxillipeden kommt eine starke Zange zustande, die das Ei fest umklammert. Auch die Dorne und Stacheln beider Gliedmaßen stehen sich etwa auf gleicher Höhe an homologen Gliedern gegenüber und verhindern weitgehend ihr Abrutschen. Eine weitere, aber sehr kurze Zange stellt das Gegenspiel der zweiten Maxillen zu dem an dem Basalglied der Maxillipeden sitzenden Dorn dar. Sie umfaßt zwar nur eine sehr kleine Fläche des Eies, ist aber durch die Schärfe der Greifhaken sehr wirksam.

Die beiden Thoraxbeinpaare ($Tb_1 + Tb_2$) setzen in einigem Abstand von den Maxillipeden auf der Ventralseite der verschmälerten hinteren Körperregion an. Die Beine des ersten Paares sind kleiner und stehen etwas weiter auseinander als die des folgenden. Beide Paare liegen unmittelbar hintereinander. Jedes Bein besteht aus einem breiten, abgerundeten Protopoditen, einem zweigliedrigen Exopoditen und einem kürzeren, ebenfalls zweigliedrigen Endopoditen. Die beiden Protopoditen eines jeden Paares sind durch eine Querleiste verbunden und weisen eine undeutliche Gliederung in Coxa und Basis auf. Etwas oberhalb der Ansätze des Exo- und des Endopoditen befindet sich ein fächerförmiges Organ, dessen Deutung noch nicht klar ist. Außer- und innerhalb der Ansätze des Exo- und des Endopoditen sitzt an den Protopoditen des ersten Beinpaars eine längere Borste. Beim zweiten Paar ist nur die äußere Borste vorhanden. Die Exopoditen des ersten Paares tragen am Außenrande des ersten Gliedes zwei Dorne, an dem Endglied sitzen zwei Dorne und vier Borsten. Die Endopoditen besitzen am ersten Glied einen Dorn und am zweiten zwei Dorne und eine Borste. Beim zweiten Beinpaar ist die Beborstung spärlicher, aber kräftiger als bei dem ersten. Am ersten Glied des Exopoditen sitzen zwei Dorne und eine Borste, das Endglied trägt zwei Dorne und zwei starke Borsten. Das zweite Glied des Endopoditen läuft spitz zu. Kurz vor

der Spitze ist noch der Ansatz einer dünnen Borste zu erkennen. Sie bricht aber fast regelmäßig bei der Präparation ab.

Die *Furca* (F) besteht aus zwei zylindrischen, etwas divergierenden Ästen, die an dem Hinterende des Körpers ansetzen. Dieses ist etwas ausgezogen und entspricht dem letzten, bei dem Copepoditstadium noch freien Abdominalsegment. Jeder Furcalast trägt fünf Borsten, von denen die innerste die kürzeste ist. Neben ihr entspringt eine lange, sehr starke und an ihrem distalen Teil gefiederte Borste. Die drei äußeren sind wieder etwas kürzer und ungefiedert.

Eine eingehende Beschreibung der inneren Organe von *Lecithomyzon* soll im Rahmen dieser Arbeit nicht unternommen werden.

Der Oesophagus steigt hinter der zentralen Chitinplatte empor und mündet in den zentralen Teil des stark aufgedunsenen Darmes. Dieser füllt den größten Teil des Körpers aus und besteht aus einem zentralen Teil und fünf größeren Divertikeln, die sich in ein vorderes und zwei seitliche Paare einteilen lassen. Eine Ausgangsöffnung des Darmes konnte nicht gefunden werden. Das Epithel der Darmwand besteht zum großen Teil aus Drüsenzellen, zwischen denen sich häufig Ölkugeln befinden.

Die Beweglichkeit des ausgewachsenen Weibchens auf den Eiballen seines Wirtes ist erstaunlich groß. Seine langen Extremitäten erlauben ihm eine rasche Fortbewegung auf der Oberfläche der Eier. Von den umgebenden Eiern gestützt, ist die Gefahr seines Abfallens weitgehend vermindert. Auch kann es durch diesen Umstand leicht von einem Ei auf das andere wandern, was bei zwei einzeln in die Kulturschale gelegten Eiern nicht möglich ist. Das Tier kann sich auf Grund seines durch die langen Extremitäten stark nach oben verlagerten Schwerpunktes nicht auf flachem Boden aufrechterhalten, sondern fällt stets hilflos auf die Seite.

Was die Nahrungsaufnahme anbetrifft, ist mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, wie auch aus den Untersuchungen von BLOCH und GALLIEN klar hervorgeht, daß die Eier der Strandkrabbe tatsächlich mit Hilfe des Rüssels angesaugt werden (Abb. 9, Fig. 3). Es konnten oft pumpartige Bewegungen des am Ei festgesaugten Tieres beobachtet werden, die den oben beschriebenen Bewegungen des Rüssels entsprechen, mit dem Unterschied, daß hierbei der festgesaugte Rüssel als ruhender Punkt wirkt, so daß nur der Körper des Tieres angezogen und abgestoßen wird. Außerdem läßt sich die starke Ausdehnung des Darmes mit seinem dotterähnlichen Inhalt ohne den Saugakt nicht erklären.

Zur Frage des Männchens

Als Männchen von *Lecithomyzon* wurde von BLOCH und GALLIEN (1936) eine wesentlich schlankere, dem „stade postcyclopoide“ ähnliche Form mit kürzeren und größeren Extremitäten beschrieben. Als spezielle Unterschiede zu dem ausgewachsenen Weibchen werden dort, abgesehen von den plumperen Extremitäten, noch folgende Merkmale angegeben: 1) erste Maxille nur mit einer Borste versehen, 2) zweite Maxille (erster Maxilliped) nur zweigliedrig, 3) „Kamm“ (Klaue) des Maxillipeden doppelt und 4) *Furca* nur mit vier Borsten versehen. Eine Untersuchung der Gonade dieses Tieres ist von den Autoren leider nicht durchgeführt worden. Daß es sich hierbei wirklich um ein Männchen handelte, kann jedoch noch nicht mit Sicherheit angenommen werden. Die oben für das Männchen angegebenen Merkmale treffen zum großen Teil auch für das

erste Reifungsstadium zu. Die zweiten Maxillen sind in der vorliegenden Arbeit auch beim Weibchen als wahrscheinlich nur zweigliedrig betrachtet worden, da zwischen der endständigen Klaue und dem basalen Teil des zweiten Gliedes weder Bewegungen noch eine deutliche Grenze beobachtet werden konnte. Was die Maxillipeden anbelangt, so ist bei dem ersten Reifungsstadium stets eine doppelte Klaue vorhanden. Das gleiche ist übrigens auch bei den Klauen der zweiten Antennen der Fall (Abb. 8, Fig. 1). Es handelt sich hierbei vermutlich um die neue Klaue des zweiten Reifungsstadiums, die vor der Häutung unter der Haut bereits deutlich sichtbar ist. Ganz abgesehen davon ist die Form des Körpers, sowie die Gliederzahl und Länge der Extremitäten bei den Übergangsstadien (insbesondere bei dem ersten Reifungsstadium) äußerst schwer zu bestimmen und mehr oder minder großen Schwankungen unterworfen.

Unter dem zahlreichen, mir zur Verfügung stehenden Material konnte ich keine Tiere als Männchen identifizieren. Es wurden von den verschiedenen Stadien insgesamt etwa 30 histologische Schnittpräparate angefertigt, die sich aber, mit Ausnahme von vier Copepoditstadien, deren unreife Gonaden nicht genau bestimmt werden konnten, durchweg als Weibchen erwiesen. Spermatophoren an den Weibchen oder ein Receptaculum seminis wurden ebenfalls nicht beobachtet. Die Möglichkeit, daß es sich hierbei um eine parthenogenetische Fortpflanzung handeln könnte, ist vielleicht nicht ganz von der Hand zu weisen, wie sie ja auch für einige Copepoden nachgewiesen ist. Eine Untersuchung der Chromosomenverhältnisse ist jedoch bei den dotterreichen Eiern ziemlich schwierig. Da andererseits die Männchen der parasitischen Copepoden öfters in äußerst geringer Zahl auftreten können, läßt sich über diese Frage vorläufig noch nichts entscheiden.

Entwicklungszyklus

Bei einer Untersuchung mit Hilfe der Binokularlupe der am Abdomen einer weiblichen, laichreifen Strandkrabbe sitzenden Eier, findet sich eine meist große Anzahl von *Lecithomyzon* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ist die Reifung der Eier schon weit fortgeschritten, sind mit Sicherheit auch die ausgewachsenen, fast kugelrunden Copepoden-Weibchen zu beobachten. Unter den Eiern fallen sie auf den ersten Blick nur dadurch auf, daß sie etwas größer und dunkler gefärbt sind und sich emsig bewegen. Die Eiablage geht folgendermaßen vor sich: Das Tier stößt in mehrstündigen Zeitabständen jedesmal jederseits ein bis vier runde Eisäckchen aus, die es, ein jedes durch einen langen Stiel an den Genitalöffnungen befestigt (Abb. 1 u. 9, Fig. 4), einige Stunden mit sich herumträgt. Die Eisäckchen enthalten meist nur ein Ei, es können aber auch zwei und sogar drei Eier in einem Eisäckchen vorkommen. Nach mehreren Stunden werden sie von dem Tier neben den Strandkrabbeneiern mit Hilfe einer Kittsubstanz befestigt. Meist sind auch einige Umdrehungen des Eistieles um den Faden, an dem er befestigt ist, zu bemerken (Abb. 6, Fig. 1). Nach einiger Zeit sieht man bei den Copepodeneiern die Embryonen durchschimmern. Die ersten Naupliusstadien werden im Ei durchgemacht. Das Schlüpfen des einzigen freien Naupliusstadiums beginnt vor oder zusammen mit dem Schlüpfen der Zoea des *Carcinus*. Dieser Nauplius (Abb. 6, Fig. 2 u. 3) ist sehr unbeholfen und unfähig sich fortzubewegen. Er wird zwischen den kompakten Eipaketen gehalten bis er sich (in 12—20 Stunden) häutet und in ein erstes, bereits bewegliches Copepoditstadium verwandelt. Nach 24 Stunden erfolgt die nächste Häu-

tung, aus der das zweite Copepoditstadium hervorgeht (Abb. 7 u. 9, Fig. 1). Dieses ist das beweglichste aller Stadien. Es kann sehr schnell krabbeln und schwimmen und lange Zeit (mehrere Wochen) ohne Nahrung leben. Es verläßt das Abdomen der weiblichen Strandkrabbe und wandert in die Kiemenhöhle derselben oder eines neuen Wirtes. Auf diese Weise werden die Kiemen sowohl der männlichen als auch der weiblichen Strandkrabben von dem Parasiten befallen. Das Copepoditstadium verbleibt zunächst ziemlich lange im Kiemenraum. Seine dorsoventral abgeplattete Form gestattet ihm, zwischen die Kiemenblätter zu schlüpfen und sich an ihrer Wand festzusaugen. Der Bau seines Saugrüssels

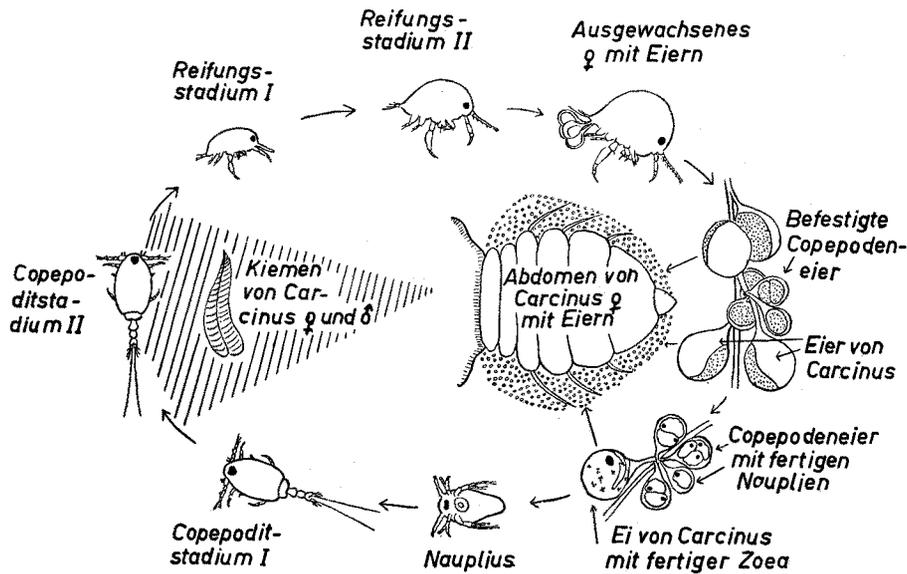


Abb. 5. Schematische Darstellung des Entwicklungszyklus von *Lecithomyzon maenadis* an Hand der bisher bekannten Stadien.

mit den stilettförmigen Mandibeln deutet zweifellos darauf hin, daß es sich hier um einen Blutsauger handelt. Der Copepodit muß als eine Art Überwinterungs- oder Latenstadium betrachtet werden. Seine Weiterentwicklung kann nur erfolgen, wenn eine weibliche Strandkrabbe wieder zum Ablaihen gelangt. Ob sich das zweite Copepoditstadium während des Aufenthaltes im Kiemenraum noch öfters häutet, ist nicht mit Sicherheit zu sagen. Jedenfalls weisen die Tiere nach mehrmonatigem Aufenthalt an den Kiemen außer einer etwas breiteren Form keine wesentlichen morphologischen Veränderungen auf. In seltenen Fällen konnten einige leere Häute zwischen den Kiemenblättern beobachtet werden, die aber auch von verstorbenen Tieren herrühren könnten. Laicht nun ein weiblicher *Carcinus* ab, so wandern kurz darauf die in den Kiemen enthaltenen Copepoditstadien auf die ausgestoßenen Eier. In diesem Moment haben natürlich auch die Parasiten eines Männchens oder eines unreifen Weibchens die Möglichkeit, auf die Eier des laichtreifen Weibchens zu gelangen. Diese werden, wie die Beobachtung zeigt, wahrscheinlich schon von den Copepoditstadien angesaugt. Letztere erfahren nun einen längeren Reifungsprozeß, der offenbar in engem Zusammenhang mit dem Heranreifen der Eier des Wirtes steht. Innerhalb von etwa 2 bis 3 Wochen verwandeln sie sich in ein neues Stadium, das ich als erstes Reifungsstadium bezeichnen möchte (Abb. 8, Fig. 1). Bei ihm ist das

gegliederte Abdomen des Copepoditstadiums verschwunden, die Extremitäten sind etwas länger geworden, und dadurch ist die Stabilität auf flachem Untergrund bereits stark beeinträchtigt. Auch der Rüssel kann sich dadurch nicht mehr an flachen Flächen festsaugen. Auf den Eiern dagegen kann sich dieses Tier sehr gut halten. Innerhalb der nächsten drei Tage erfolgt noch mindestens eine Häutung (vielleicht auch mehrere), die aber am morphologischen Bau des Tieres nichts wesentliches ändert. Bei diesem zweiten Reifungsstadium werden nur die Grenzen zwischen den Gliedern in ihrer endgültigen Anordnung deutlicher ausgeprägt. Nach der Häutung zum zweiten Reifungsstadium beginnt eine

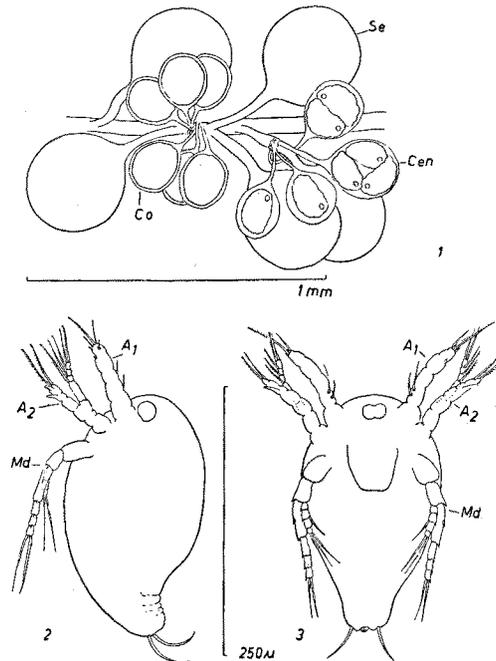


Abb. 6. 1) Befestigung der Eisäckchen von *Lecithomyzon maenadis* im Brutraum von *Carcinus menas*. Co = Copepodenei, Cen = 3 Nauplien enthaltendes Copepodenei, Se = Strandkrabbenenei. 2) Nauplius, Seitenansicht. 3) Nauplius, Ventralseite. A₁ = erste Antenne, A₂ = zweite Antenne, Md = Mandibel.

betonte Veränderung der Körperform. Die bereits etwas zylindrische Form des ersten Reifungsstadiums wird nun langsam aufgedunsen (Abb. 8, Fig. 2), bis nach wenigen Tagen die fast kugelförmige Form des ausgewachsenen Weibchens erreicht ist. Dieser Vorgang ist in erster Linie auf die Ausdehnung des Darmes zurückzuführen, deren Beginn bereits bei dem ersten Reifungsstadium an Hand von histologischen Präparaten festzustellen ist.

Das freie Naupliusstadium

Wie bereits im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, ist das einzige freie Naupliusstadium von sehr kurzer Dauer (bei einer Temperatur von 20° C etwa 12—18 Std.). Der eben aus dem Ei geschlüpfte Nauplius (Abb. 6) ist etwa 250 μ lang und, abgesehen von dem gelblich-braun durchschimmernden Darm, völlig farblos. Die Körperform ist mehr oder weniger zylindrisch, das Hinterende et-

was verjüngt, dorsalwärts gebogen und mit zwei langen Borsten versehen. Zwischen den Ansätzen der beiden ersten Antennen befindet sich das rötliche, unpaare Auge. Eine Gliederung des Körpers ist noch nicht zu erkennen. Die Extremitäten beschränken sich auf die beiden Antennenpaare und die langen, zweigliedrigen Mandibeln.

Das erste Antennenpaar ist undeutlich gegliedert und spärlich beborstet. Die Länge beträgt etwa $\frac{1}{3}$ derjenigen des Körpers.

Die zweiten Antennen sind zweigliedrig und ebenso lang wie die ersten. Sie bestehen aus einem undeutlich zweigliedrigen Protopoditen, einem viergliedrigen, stark beborsteten Exo- und einem dreigliedrigen Endopoditen. Letzterer trägt bereits an dem Endglied neben zwei Borsten eine kleine bezahnte Klaue. Der Exopodit der zweiten Antenne ist bei den folgenden Stadien zurückgebildet.

Bei den Mandibeln finden wir einen zweigliedrigen Protopoditen, einen vier- oder fünfgliedrigen Exo- und einen dreigliedrigen Endopoditen. Sie werden bei der Metamorphose zum Copepoditstadium fast restlos zurückgebildet. Die stilettförmigen Enditen, die bei den späteren Stadien die Mandibeln darstellen, sowie der Saugrüssel und das Chitinskelett sind beim Nauplius noch nicht deutlich ausgebildet und jedenfalls funktionsunfähig.

Bei dem vier bis fünf Stunden alten Nauplius sind unter der Haut die Segmente und Extremitäten des Copepoditstadiums zu erkennen. Der sackförmige Darm ist blindendend, das Lumen ist mit Dotter gefüllt und die Darmwand weist zahlreiche Ölkugeln auf.

Die Beweglichkeit des Nauplius ist äußerst beschränkt. Durch die Ruderschläge der beiden Antennenpaare befreit sich das Tier von der Eischale; von einer effektiven Fortbewegung kann aber nicht die Rede sein. Die Mandibeln liegen dem Körper an und führen nur selten schwache Bewegungen nach außen aus. Die Nauplien sind durch die geringe Zahl und den Bau ihrer Körperanhänge nicht imstande, sich aktiv festzuklammern. Die Gefahr ihres Abfallens wird weitgehend durch ihren Aufenthalt in den kompakten Eiballen des Wirtstieres verhindert. Aber auch aus dem Brutraum herausgefallene Nauplien können ja, wenn sie nicht Feinden zum Opfer fallen, metamorphosieren und als bewegliche Copepoditstadien einen neuen Wirt aufsuchen.

Die Copepoditstadien

Die beiden ersten, dicht hintereinander erfolgenden Metamorphosen sind sehr gut bei künstlich gehälterten Nauplien zu beobachten. Die Copepoditstadien stimmen in ihrer Morphologie weitgehend überein. Ihr Körper ist dorsoventral abgeplattet (Abb. 7 u. 9, Fig. 1). Er besteht aus einem breiteren, schildförmig elliptischen Vorderteil und einem schmalen Abdomen. Bei ersterem sind der große Cephalothorax und ein freies Thoraxsegment zu unterscheiden. Das vom Thorax deutlich abgesetzte Abdomen ist dreigliedrig und ohne die langen Endborsten der Furka, nicht ganz halb so lang wie die verbreiterte Vorderregion. An dem ersten, sehr kräftigen Abdominalglied sitzen beiderseits zwei starke, nach außen gerichtete Borsten. Das kleinere zweite Glied kann durch starke Muskeln vom ersten aus eingezogen werden und dadurch eine Verkürzung des Abdomens bewirken. Das wiederum breitere dritte Glied dient dem Ansatz der beiden Furkaläste, die je mit fünf Borsten versehen sind, von denen

die zweitinnerste durch ihre außerordentliche Länge und Stärke auffällt. Die Extremitäten sind bei den Copepoditstadien bereits in derselben Anzahl wie bei dem ausgewachsenen Tier vorhanden, sie sind aber wesentlich kürzer und mehr nach außen gerichtet, so daß die Stabilität des flachen Körpers in keiner Weise beeinträchtigt ist. Auch der Saugrüssel ist vollends ausgebildet. Beim ersten Copepoditstadium sind die Extremitäten noch nicht sehr deutlich gegliedert und die Borstentracht noch nicht ganz ausgebildet, sie weisen aber dem zweiten gegenüber sonst keine wesentlichen Unterschiede auf.

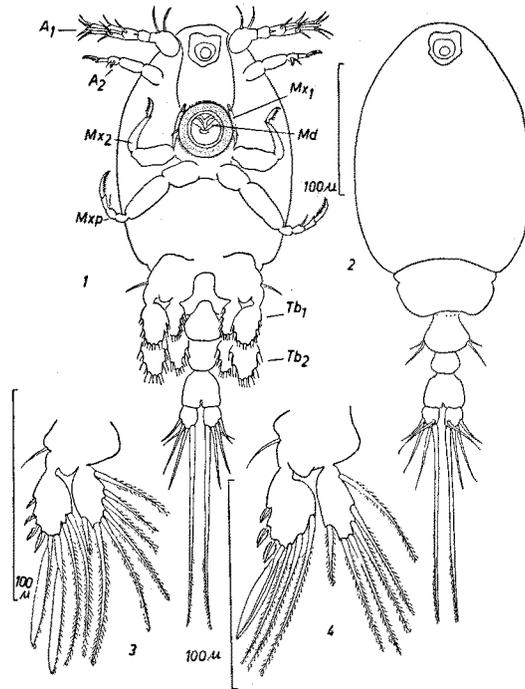


Abb. 7. 1) Copepoditstadium aus den Kiemen, Ventralseite: A_1 = erste Antenne, A_2 = zweite Antenne, Md = Mandibel, Mx_1 = erste Maxille, Mx_2 = zweite Maxille, Mxp = Maxilliped, Tb_1 = erstes, Tb_2 = zweites Thoraxbein. 2) Copepoditstadium aus den Kiemen, Körper von der Dorsalseite. 3) Linkes Bein des ersten Thoraxbeinpaares. 4) Linkes Bein des zweiten Thoraxbeinpaares.

Die ersten Antennen sind viergliedrig. Am Vorderrand des ersten Gliedes befinden sich zwei gegliederte Aesthetasken. Das zweite trägt einen kurzen Stachel. Zwei weitere Sinnesborsten befinden sich an dem ziemlich langen vorletzten Glied; die größere von beiden setzt an einem ventral gelegenen Vorsprung an und ragt mit ihrem abgerundeten Ende etwas über das letzte Glied der Antenne hinaus. An demselben Glied befinden sich außerdem drei kurze ungefederte Borsten. Das letzte Glied trägt fünf Endborsten.

Die zweiten Antennen sind zu Greiforganen ausgebildet. Sie sind etwa so lang wie die ersten, einästig und aus fünf Gliedern bestehend. Der beim Nauplius vorhandene Exopodit ist völlig verschwunden. Auf die beiden längeren folgen zwei kurze Glieder und eine Endklaue. Das dritte Glied trägt, wie das des ausgewachsenen Tieres, einen starken, nach innen und etwas nach unten gerichteten Zahn und eine feinere Borste.

Der Saugrüssel, die Mandibeln, und die ersten Maxillen sind beim Copepoditstadium bereits in ihrer endgültigen Form ausgebildet.

Die zweiten Maxillen sind einästig, viel länger als die des ausgewachsenen Weibchens und aus drei Gliedern bestehend. Das zweite Glied steht in fast rechtem Winkel nach vorn zu dem ersten, und die Zähne der Endklaue sind ventralwärts etwas nach außen und nach hinten gerichtet.

Die Maxillipeden sind sehr lang und sechsgliedrig. Auch ihr letztes Glied ist in eine kräftige, bezahnte Klaue umgewandelt. Ihre Zähne sind im Gegensatz zu den zweiten Maxillen nach vorn gerichtet. Der Bau und die Beborstung der bisher beschriebenen Extremitäten zeigt bereits eine große Ähnlichkeit mit denjenigen des ausgewachsenen Weibchens.

Die beiden Thoraxbeinpaare dagegen weisen in dieser Beziehung noch erhebliche Unterschiede auf. Das erste Paar setzt am Cephalothorax dicht vor dessen Hinterrand, das zweite am freien Thoraxsegment an. Jedes Bein besteht aus einem undeutlich zweigliedrigen, mit einer nach außen gerichteten Borste versehenen Protopoditen und einem eingliedrigen Exo- und Endopoditen (Abb. 7, Tb₁ + Tb₂). Die beiden Paare unterscheiden sich voneinander in der Beborstung ihrer Äste. Außerdem sind die Beine des zweiten Paares stärker als die des ersten. Der Exopodit des ersten Beinpaares trägt am Außenrande vier kurze, und in der Mitte zwei lange federförmige Borsten, sein Innenrand ist mit zwei ebenfalls langen Fiederborsten besetzt. Der Endopodit ist mit sieben Fiederborsten versehen, von denen die innerste wesentlich kürzer als die übrigen ist.

Beim zweiten Beinpaar befinden sich am Außenrand des Exopoditen nur drei kurze und in der Mitte eine lange federförmige Borste, und nach innen zu folgen dann drei lange Fiederborsten. Der Endopodit ist mit sechs Fiederborsten besetzt, von denen die innerste genau wie beim ersten Paar viel kürzer als die anderen ist.

Der Darm ist beim ersten Copepoditstadium wie beim Nauplius blind endend. Beim folgenden Stadium sind bereits ein vorderes und zwei paar seitliche Darmdivertikel ausgebildet. Der Enddarm geht in das Abdomen über, an dessen letztem Glied sich zwischen den Ansätzen der Furkaläste ein After befindet. Das Auge ist bei beiden Copepoditstadien sehr auffällig.

Beweglichkeit. Die soeben beschriebenen sind die beweglichsten Stadien des Parasiten. Das Abdomen des ersten Copepoditstadiums ist meist noch nicht gerade nach hinten ausgestreckt, sondern bildet einen Winkel zu dem Thorax. Auch ist es in seinen Bewegungen viel langsamer und unbeholfener als das zweite. Es schwimmt die erste Zeit ruckweise mit nach unten gebogenen Abdomen. In kleinen Glasschalen konnten unter dem Binokular beim zweiten Copepoditstadium folgende Bewegungsarten beobachtet werden: 1) Krabbeln auf dem Boden bzw. auf den Kiemenblättern mit Hilfe der zweiten Antennen, der Maxillen und der Maxillipeden. 2) Sehr schnelles, fast sprunghaftes Schwimmen, um nach einer kurzen Strecke erneut zu landen. Bei dieser Art der Fortbewegung spielen die beiden Thoraxbeinpaare die Hauptrolle. 3) In den Schalen konnte sehr häufig ein „Treiben“ an der Wasseroberfläche beobachtet werden, wobei das Tier zuweilen einige Ruderschläge mit den ersten und zweiten Antennen ausführte. Mit Hilfe des Saugrüssels kann sich das Copepoditstadium sehr gut festsaugen. Es ist oft nicht möglich, das Tier mit einer Nadel von der Wand, an der es sich festgesaugt hat, zu trennen, ohne es zu zerstören.

Die Reifungsstadien

Die Metamorphose vom Copepodit zu dem ersten Reifungsstadium konnte leider nie beobachtet werden. Sie geht auf den Eiern der weiblichen Strandkrabbe vor sich, den in kurzen Abständen geführten Untersuchungen nach, etwa 2 Wochen nachdem das Copepoditstadium aus den Kiemen gewandert ist. Es ist natürlich aus diesem Grunde nicht ganz sicher, ob das hier als erstes Reifungsstadium beschriebene Tier nicht in Wirklichkeit schon das zweite ist. Diese Möglichkeit ist jedoch unwahrscheinlich in Anbetracht der kurzen Untersuchungsabstände und der großen Menge des untersuchten Materials.

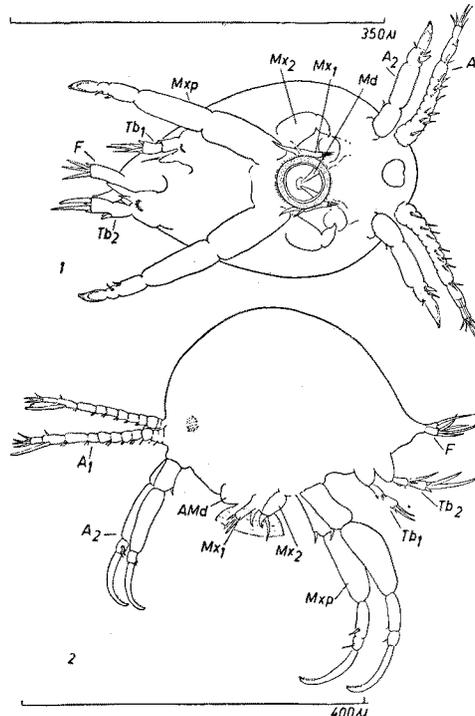


Abb. 8. 1) Erstes Reifungsstadium, Ventralseite (etwas gepreßt, linkes Thoraxbein des ersten, und rechtes Thoraxbein des zweiten Paares nicht eingezeichnet): A₁ = erste Antenne, A₂ = zweite Antenne, F = Furka, (rechter Ast), Md = Mandibel, Mx₁ = erste Maxille, Mx₂ = zweite Maxille, Mxp = Maxilliped, Tb₁ = Thoraxbein des ersten Paares, Tb₂ = Thoraxbein des zweiten Paares. 2) Schon etwas aufgedunsenes zweites Reifungsstadium, Seitenansicht.

Die Häutung zum ersten Reifungsstadium bedeutet eine große Umwälzung im Bau des Copepoditen (Abb. 8, Fig. 1). Die Körperform, beim Copepoditstadium noch dorsoventral abgeplattet, ist hier schon mehr oder weniger zylindrisch. Das gegliederte Abdomen ist verschwunden oder höchstens noch als ausgezogenes Hinterende zu erkennen. Die Extremitäten sind länger geworden und haben zum großen Teil bereits die Charaktere des ausgewachsenen Weibchens angenommen.

Die ersten Antennen sind sehr undeutlich gegliedert. Im großen und ganzen ähneln sie schon sehr den ersten Antennen des ausgewachsenen Tieres. Einige Zeit vor der nächsten Häutung ist auch schon die definitive Gliederung deutlicher zu sehen. Es konnten jedoch auch Tiere beobachtet werden, bei denen

sie den ersten Antennen des Copepoditstadiums noch ähnlicher waren, nach kurzer Zeit aber schon die in Abb. 8, Fig. 1 dargestellte Form annahmen.

Die zweiten Antennen sind ebenfalls undeutlich gegliedert, sie gehören aber zu den Extremitäten, die sich im Laufe des Reifungsprozesses verhältnismäßig wenig ändern. Sie sind etwas länger und stärker geworden und die Verschmelzung der Endklaue mit dem vorletzten Glied hat bereits stattgefunden. Scheinbar entwickelt sich aus dem vorletzten Glied die neue definitive Klaue, die langsam in die alte hineinwächst.

Die Mandibeln, der Saugrüssel und die ersten Maxillen haben keine wesentlichen Veränderungen erfahren.

Die zweiten Maxillen dagegen sind stark verkürzt und verbreitert. Die letzten beiden Glieder sind scheinbar bereits verschmolzen. Ihre neue Form entspricht also schon im wesentlichen derjenigen des ausgewachsenen Weibchens.

Die Maxillipeden haben sich wesentlich verlängert und verstärkt, und auch bei ihnen (wie bei der zweiten Antenne) ist die Entwicklung einer neuen Klaue zu bemerken.

Es ist schwer, sich bei diesem Entwicklungsstadium des Tieres auf eine bestimmte Gliederzahl der Extremitäten festzulegen.

Die Thoraxbeine haben eine sehr starke Umwandlung erlitten. Der Protopodit ist ziemlich stark reduziert, Exo- und Endopodit sind wesentlich schmaler geworden, ersterer ist bereits undeutlich zweigliedrig. Die Beborstung ähnelt zum Teil der des ausgewachsenen Tieres. Kurz vor dem distalen Rand des Protopoditen ist auch schon das beim ausgewachsenen Weibchen beschriebene fächerförmige Organ zu erkennen.

Die Furkaläste sind gleichfalls viel schmaler geworden und haben die definitive, etwas nach innen gebogene Form angenommen.

Die Extremitäten dieses Stadiums sind, mit Ausnahme der ersten Antennen, der Thoraxbeine und der Furka, viel betonter nach unten als nach außen gerichtet (das in Abb. 8, Fig. 1 dargestellte Tier wurde leicht gepreßt, um eine genauere Nachzeichnung der Extremitäten zu ermöglichen).

Über die Beweglichkeit dieses Stadiums ist bereits in einem der vorhergehenden Abschnitte berichtet worden. Es ist auf flachem Boden sehr unbeholfen, kann sich aber gut an den Eiern festklammern. Die histologische Untersuchung zeigt eine deutliche Entwicklung des Ovars.

Die nach einigen Tagen erfolgende Häutung zu dem zweiten Reifungsstadium (Abb. 8, Fig. 2) ist leicht auch bei künstlich gehälterten Tieren zu beobachten. (Es ist aber noch nicht ganz sicher, ob nicht zwischen dem ersten Reifungsstadium und dem ausgewachsenen Tier doch zwei Häutungen stattfinden.) Das aus ihr hervorgehende Stadium ist in dem Bau seiner Körperanhänge praktisch mit dem ausgewachsenen, laichreifen Weibchen identisch, so daß sich eine eingehendere Beschreibung erübrigt. Die Körperform ist jedoch unmittelbar nach der Häutung derjenigen des vorangehenden Stadiums noch sehr ähnlich. Sie wird langsam aufgedunsen, bis sie das Volumen des ausgewachsenen Tieres erreicht.

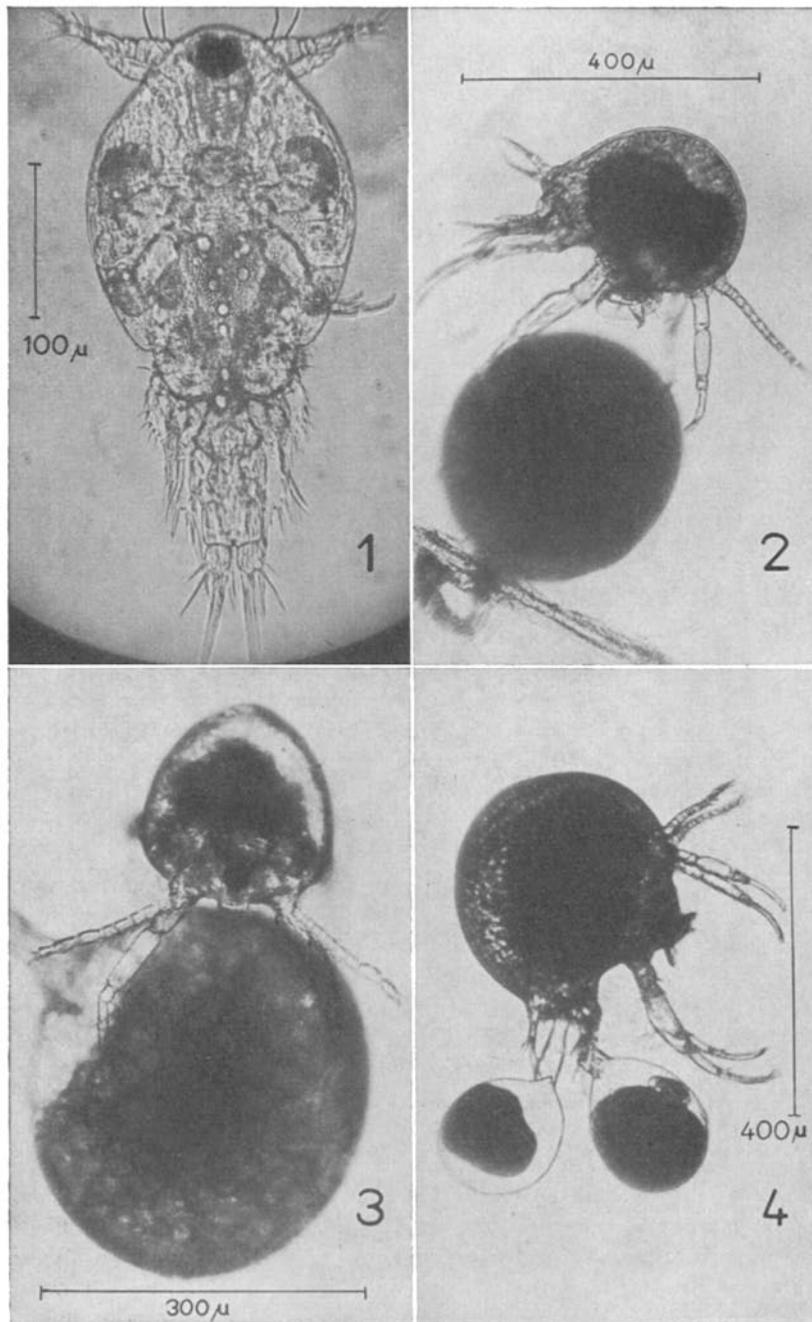


Abb. 9. 1) Copepoditstadium aus den Kiemen, 2) weit fortgeschrittenes zweites Reifungsstadium, von dem Strandkrabbenei abgetrennt, 3) saugendes zweites Reifungsstadium (von vorn), 4) ausgewachsenes Weibchen mit ausgestoßenen Eisäckchen.

Befall der Strandkrabben zu den verschiedenen Jahreszeiten

Von August 1954 bis Mai 1955 wurden insgesamt etwa 700 Strandkrabben von 26 bis 68 mm Carapaxbreite aus dem Königshafen untersucht. In allen Fällen kamen sowohl die Kiemen als auch die Unterseite der Abdomina (bzw. die Eier) zur Untersuchung. Um eine Kontrolle über die Stärke des Befalles in den verschiedenen Monaten zu haben, wurde bei 532 Tieren folgende Untersuchungsmethode angewendet: Nach dem Abtöten und Aufbrechen des Carapaxes wurden mit Hilfe einer Pinzette drei der Kiemen in eine kleine Glasschale mit Seewasser gelegt und unter dem Binokular untersucht. Meist kommen die Copepoditstadien gleich zwischen den Kiemenblättchen hervor. Je nach ihrer Anzahl wurde der Fall mit einem (1—5 Parasiten), zwei (5—20) oder drei Kreuzen (über 20) verzeichnet. Anschließend kamen die übrigen Kiemen zur Untersuchung. Die Untersuchung des vom Körper der Strandkrabbe abgetrennten Abdomens geschah gleichfalls in einer Schale unter dem Binokular und die Anzahl der Parasiten wurde in derselben Weise wie bei den drei Kiemen verzeichnet. Bei den im Frühjahr und Sommer häufig vorkommenden eiertragenden Weibchen wurden in 29 Fällen die verschiedenen auf den Eiern vorkommenden Stadien ausgezählt (s. Tabelle 2). Bei dem Rest dieser Tiere konnte die Anzahl der verschiedenen Stadien nur abgeschätzt werden. Die Zahlen der auf quantitativen Befall untersuchten Tiere in den verschiedenen Monaten sind folgende: a) nichteiertragende Strandkrabben: August: 23, Sept.: 62, Okt.: 50, Nov.: 61, Dez.: 55, Jan.: 21, Febr.: 17, April: 51, Mai: 50, b) eiertragende Weibchen: April/Mai: 142. In den Monaten März, Juni und Juli 1955 konnten leider keine Untersuchungen durchgeführt werden.

Ergebnisse. 1. Von den insgesamt etwa 700 untersuchten Strandkrabben aus dem Sylter-Watt waren nur 8 frei von Parasiten. Diese negativen Fälle kamen in den Herbst- und Wintermonaten, in denen sich die Tiere im Boden einzugraben pflegen, vor; bei vier von ihnen wurde ungewöhnlich viel Schlack zwischen den Kiemenblättern gebunden. 2. Die Anzahl der Parasiten, die auf einer Strandkrabbe vorkommen kann, ist großen Schwankungen ausgesetzt. In vielen Fällen ist die Zahl der Copepoditstadien in den Kiemen auf über 1000 geschätzt worden, es können aber öfters auch nur vereinzelte Tiere vorkommen. Ähnliches gilt für die Anzahl der verschiedenen Stadien auf den Eiern laicher Weibchen. Unter dem Abdomen von männlichen Tieren und von nichteiertragenden Weibchen ist die Anzahl der Copepoditstadien in der Regel geringer als in den Kiemen. Öfters fehlen sie dort auch ganz. 3. In den Frühjahrs- und Sommermonaten ist der Befall am stärksten, er muß zu dieser Zeit als 100-prozentig angesehen werden, was auf die in dieser Zeit stattfindende Vermehrung der Parasiten an den eiertragenden Strandkrabbenweibchen zurückzuführen ist. Im Winter dagegen nimmt die Zahl der Copepoditstadien im Kiemenraum ab, und an dem Abdomen verschwinden sie fast ausnahmslos in den Monaten Nov., Dez., Jan. und Febr. Andere Entwicklungsstadien oder ausgewachsene Tiere sind in dieser Jahreszeit nicht zu finden. 4. Junge Strandkrabben, deren Carapaxbreite weniger als 26 mm beträgt, sind im allgemeinen noch nicht parasitiert.

Schädigung des Wirtes

Wieweit von einer Schädigung der Strandkrabben durch die Parasiten die Rede sein kann, ist noch nicht mit absoluter Sicherheit zu sagen. Es konnten weder an den Kiemenblättchen noch an den Eiern irgendwelche von den Parasiten herrührende Spuren gesehen werden, was vielleicht auf die Feinheit der Mundwerkzeuge derselben zurückzuführen wäre. Bei einem starken Befall der Kiemen ist jedenfalls anzunehmen, daß der Wirt einen nicht unwesentlichen Blutverlust erleidet. Es konnten in allen Jahreszeiten, besonders aber im Sommer, auch unter den jüngeren Strandkrabben Tote gefunden werden. Eine hämatologische Untersuchung würde diesbezüglich von großem Nutzen sein. Was die Eier anbetrifft, wurde beobachtet, daß stets ein kleiner Teil dieser sich nicht bis zum Schlüpfen der Zoea entwickelt, sondern vorher abstirbt. Die eventuelle Beziehung dieses Absterbens zu dem Parasiten muß noch eingehender untersucht werden. Ähnliche Beobachtungen wurden von BLOCH und GALLIEN gemacht.

Der Befall anderer Dekapoden, Artspezifität und Verbreitung des Parasiten

Wenn auch im allgemeinen die parasitischen Copepoden in bezug auf ihre Wirte artspezifisch sind, so schien doch eine Prüfung dieser Eigenschaft bei *Lecithomyzon maenadis* zweckmäßig, zumal bei den Untersuchungen von Material aus dem Sylter-Wattengebiet auch an den Kiemen von 3 Exemplaren von *Hyas areneus* und einem von *Cancer pagurus* eine, wenn auch sehr geringe Anzahl von Copepoditstadien des Parasiten gefunden wurde. Bei *Eupagurus bernhardus* und *Crangon vulgaris* konnte er nicht nachgewiesen werden.

Auf zwei Ausfahrten in das Gebiet der südöstlichen Nordsee im Herbst 1954 gelangten insgesamt 300 Dekapoden aus dem Beifang des Grundschleppnetzes zur Untersuchung. Fünf dazugehörige Exemplare von *Carcinus maenas* (einige Meilen von Westerland und List entfernt auf zwei Stationen gefangen) waren stark von *Lecithomyzon* befallen. 122 *Portunus holsatus*, 156 *Eupagurus bernhardus*, 15 *Cancer pagurus*, 1 *Hyas areneus* und 1 *Crangon vulgaris* (ein Teil davon von denselben Stationen stammend) erwiesen sich als nicht parasitiert. Demnach wäre anzunehmen, daß der Parasit für *Carcinus maenas* in hohem Grade artspezifisch ist. Die wenigen befallenen Exemplare von *Hyas areneus* und *Cancer pagurus*, die bei List gefunden wurden, stammen alle aus einem kleinen, von *Carcinus maenas* sehr dicht besiedelten Biotop (Muschelbank bei der Landungsbrücke Ellenbogen), und es ist gut möglich, daß die sehr beweglichen Copepoditstadien von *Lecithomyzon* vorübergehend auch an fremde Wirte geraten können. Diese Vermutung wird in gewissem Maße durch einen Versuch, 14 Exemplare von *Crangon vulgaris* mit *Lecithomyzon* zu infizieren, unterstützt. Zu diesem Zwecke wurden stark parasitierte Kiemen von *Carcinus* in kleine Glasschalen mit filtriertem Seewasser gelegt (Durchmesser der Schalen: 15 cm, Höhe: 3,5 cm). Anschließend wurden in jede Schale 5 *Crangon vulgaris* gesetzt. Die Schalen wurden nun bis auf einen Spalt zugedeckt und die Tiere unter starker Durchlüftung 8 Stunden lang in ihnen gehältert. Daraufhin kamen die Garnelen in größere Becken mit filtriertem Seewasser und Durchlüftung zur weiteren Hälterung. Die Untersuchung erfolgte nach Tötung der Tiere in bestimmten Zeitabständen.

Nr.	Zeit nach der Infektion	Mundgliedmaßen	Kiemen
1	8 Stunden	++	—
2	8 "	++	—
3	24 "	++	—
4	24 "	++	—
5	3 Tage	++	—
6	7 "	++	—
7	7 "	+	—
8	7 "	++	—
9	7 "	+	—
10	7 "	+	—
11	2 Monate	—	—
12	2 "	—	—
13	2 "	—	—
14	2 "	—	—

Wenn die Parasiten auch nicht in den Kiemenraum eingedrungen sind, so haben sie sich doch längere Zeit an den Mundgliedmaßen der Garnelen aufhalten können.

Leider konnten entsprechende Versuche mit *Hyas areneus* und *Cancer pagurus* noch nicht durchgeführt werden. Vorläufig dürfen diese Dekapoden wohl nur als zufällige, vorübergehende Wirte für *Lecithomyzon* angesehen werden.

Für *Lecithomyzon maenadis* ist bisher nur ein verhältnismäßig kleines Verbreitungsgebiet bekannt. Er ist für die französische Kanalküste (Wimereux), nach BLOCH und GALLIEN von NEEDHAM auch für die englische Küste und nun ebenfalls für das Sylter-Wattengebiet angegeben. Außerdem fand ich ihn im Oktober 1954 bei *Carcinus maenas* aus dem Hafenbecken von Helgoland. Dagegen konnten zu derselben Jahreszeit an 25 Strandkrabben aus dem nördlichen, felsigen Ufer der Insel keine Parasiten gefunden werden. Die Kiemenhöhlen dieser Tiere waren stark mit rotem Sand durchsetzt. Im Sommer 1955 waren von 37 Exemplaren aus derselben Gegend nur 15 Tiere sehr schwach befallen, was im Vergleich zu den Untersuchungen im Sylter-Wattengebiet ein sehr geringer Prozentsatz ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß das Substrat, auf dem sich jeweils die Strandkrabben aufhalten, durch eventuelle Verschmutzung der Kiemen die Stärke und Häufigkeit des Befalls von *Lecithomyzon* beeinflussen könnte.

Zur Frage der Geschlechtsreifung von *Lecithomyzon maenadis*

In den vorangehenden Beschreibungen ist des öfteren auf einen engen Zusammenhang zwischen dem Heranreifen des Parasiten und dem Sexualzyklus seines Wirtes hingewiesen worden. Das im Kiemenraum sich aufhaltende Copepoditstadium muß als latentes, geschlechtlich unentwickeltes Stadium, das seine Heranreifung zum ausgewachsenen, fortpflanzungsfähigen Tier nur auf den abgelaichten Eiern einer Strandkrabbe erreichen kann, betrachtet werden. Zur Bestätigung dieser Annahme können folgende Untersuchungen angeführt werden:

1. Von Ende Juli 1954 bis Ende Mai 1955 wurden die Kiemenhöhlen und die Unterseiten der Abdomina von etwa 500 nicht eiertragenden Strandkrabben beiderlei Geschlechts und verschiedenster Größe untersucht. Es konnten immer Copepoditstadien gefunden werden, niemals aber Reifungsstadien oder gar ausgewachsene Weibchen.

2. Bei Hälterungsversuchen von 5 männlichen und 3 weiblichen nicht eiertragenden Strandkrabben in getrennten, mit filtriertem Seewasser gefüllten und durchlüfteten Glasbecken über mehrere Wochen und Monate hindurch konnten nach ihrem Abtöten in den Kiemen und teilweise unter dem Abdomen nur Copepoditstadien gefunden werden (siehe Tabelle 1), und bei diesem Versuch können seit Beginn der Hälterung keine Copepoditstadien neu hinzugekommen sein. (Die Strandkrabben wurden von Zeit zu Zeit mit Miesmuschelfleisch gefüttert.)

Die beiden Tiere mit der längsten Hälterungszeit (157 und 178 Tage) waren zwar nicht mehr parasitiert. Doch läßt sich diesbezüglich an Hand der geringen Anzahl der Versuchstiere nichts verallgemeinern. Sicher jedenfalls ist, daß das Copepoditstadium eine Lebensdauer von mindestens 104 Tagen erreichen kann. Es ist daher anzunehmen, daß es im Meer den Herbst und Winter bis zur nächsten Hauptlaichzeit der Strandkrabbe überlebt.

Tabelle 1
Parasitenbefall der Kiemen und des Abdomens nichteiertragender Strandkrabben nach längerer Hälterung in filtriertem Seewasser

Zeitdauer Tage	Größe mm	Geschlecht	Kiemen		Abdomen	
			Copepodit- stadien	andere Ent- wicklungsstadien	Copepodit- stadien	andere Ent- wicklungsstadien
22	46	♂	+++	—	+	—
22	50	♀	++	—	+	—
28	45	♀	++	—	+	—
48	49	♀	+	—	—	—
50	54	♀	++	—	—	—
104	54	♀	+	—	—	—
157	40	♀	—	—	—	—
178	57	♂	—	—	—	—

3. Im Sommer 1955 wurden einige Untersuchungen an den in dieser Jahreszeit zahlreich vorkommenden eiertragenden Weibchen durchgeführt. 29 dieser Tiere konnten zwecks genauerer Verfolgung der Entwicklung und Zeitdauer der verschiedenen Stadien einzeln in durchlüfteten Glasbecken gehältert werden (s. Tabelle 2). Den frisch aus dem Meer kommenden Tieren wurde mit Hilfe einer Pinzette eine kleine Menge Eier abgenommen und diese unter dem Bino-kular untersucht. Je nach geringer, mäßiger oder großer Anzahl der verschiedenen Stadien in der Probe wurden diese auf der Tabelle mit einem, zwei oder drei Kreuzen verzeichnet. Eine genauere Kontrolle ließ sich bei der kleinen Probe nicht durchführen, doch war sie für die hier verfolgten Zwecke völlig ausreichend. Nach verschieden langer Hälterungszeit (je nach Reifezustand der Parasiten bei Beginn des Versuchs) wurden die Tiere abgetötet und gründlich untersucht. Die Eier wurden restlos abgetrennt und die an ihnen befindlichen Stadien ausgezählt. Wenn sie in sehr großer Anzahl vorhanden waren (siehe Tabelle 2 Nr. 2, 11 und 20) mußten sie vorher mit Formol abgetötet werden. Sie fallen dann zu Boden und können besser ausgezählt werden. Anschließend kamen die Kiemen der Strandkrabben zur Untersuchung. Bei den meisten Tieren wurden auch zwischendurch in kurzen Zeitabständen Proben entnommen, deren Ergebnisse aber in Tabelle 2 nicht verzeichnet sind.

Aus den in Tabelle 2 angeführten Ergebnissen lassen sich für die einzelnen in getrennten Becken gehälterten Tiere folgende Schlüsse ziehen: 1. In vielen

Fällen konnten zu Beginn der Hälterung noch keine Parasiten auf den Eiern gefunden werden, und zwar handelte es sich hierbei stets um Strandkrabben mit sehr unreifen Eiern, die erst vor kurzer Zeit abgelaicht hatten. Erst die zweite Untersuchung nach der Hälterung erwies sich dann als positiv (Nr. 6, 13, 14, 15, 16, 17, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28 und 29). Ähnliche Beobachtungen konnten übrigens häufig bei Tieren aus dem freien Meer gemacht werden. Demnach erfolgt die Wanderung der Copepoditstadien von den Kiemen auf die Eier erst längere Zeit nach dem Ablachen des Wirtes, wenn dessen Eier eine bestimmte Reife erreicht haben. 2. Die Zeitdauer des Geschlechtsreifungsvorganges der Parasiten ist relativ kurz. Die Entwicklung von den noch im Kiemenraum sitzenden Copepoditstadien II bis zu den Nauplien und wiederum Copepoditstadien I kann, jedenfalls im Sommer (wie Nr. 22, 23, 24, 25, 26 und 27 zeigen), in 19—21 Tagen vor sich gehen. 3. Sämtliche der in den Kiemen sich befindenden Copepoditstadien wandern im Laufe der Eireifung des abgelaichten *Carcinus* auf die Eier. Bei Tieren, die lange genug gehältert wurden, kommt dies besonders deutlich zum Ausdruck. Wenn alle auf den Eiern vorhandenen Copepoditstadien II metamorphosiert haben, aber noch keine neuen Copepoditstadien entstanden sind, sind die Kiemen frei von Parasiten (Nr. 9, 11, 12, 13, 14, 18, 21 und 28). Das ist auch der Fall bei Nr. 27 und bei Nr. 29, wo zwar schon neue Copepoditstadien geschlüpft, aber noch nicht in den Kiemenraum abgewandert sind, und bei Nr. 1, 3, 4, 5 und 8, die nur vier Tage lang gehältert wurden. Doch können, wie Nr. 7 zeigt, jedenfalls bei diesen kurzen Hälterungszeiten Ausnahmen vorkommen, die wohl auf eine späte Zuwanderung von Copepoditstadien kurz vor Beginn des Versuchs zurückzuführen sind. 4. Die Kiemen sind wieder positiv, nachdem die neuen Copepoditstadien I und II geschlüpft sind (Nr. 19, 20, 22, 23, 24, 25 und 26).

Bei der Mehrzahl der Versuchstiere von Tabelle 2, vor allem bei denjenigen, deren Eier zu Anfang des Versuchs noch nicht (oder kaum) parasitiert waren, ist eine ziemliche Gleichmäßigkeit in der Entwicklung der verschiedenen Stadien zu bemerken. Oft waren nach der Hälterung alle Parasiten eines Tieres in demselben oder in 2—3 hintereinander folgenden Entwicklungsstadien. Dagegen können bei den Strandkrabben mit reiferen Eiern, die direkt aus dem Meer kommen, öfters diesbezüglich einige Unregelmäßigkeiten vorkommen. Vom 5. 5. bis 12. 5. 1955 kamen 109 solche Tiere zur Untersuchung. In 62 Fällen waren auf den Eiern nur Reifungsstadien und ausgewachsene Tiere zu finden, und doch wurden an 10 dieser Tiere einzelne Copepoditstadien an den Kiemen gefunden. Die Untersuchung der Kiemen von nichteiertragenden Strandkrabben ergibt aber, und besonders in diesem Monat, einen hundertprozentigen und starken Befall. Bei der außerordentlichen Dichte des *Carcinus*-Bestandes in den Sommermonaten ist anzunehmen, daß die Copepoditstadien zu dieser Jahreszeit auch häufigere Wirtswechsel durchmachen.

Die absolute Abhängigkeit des Reifungsprozesses der Parasiten von dem Geschlechtszustand ihres Wirtes erlaubt zunächst die Vermutung, daß dieser die Abwanderung aus den Kiemen sowie das Ausreifen der Copepoditstadien auslöst und beeinflusst. Über die Natur dieses Einflusses ist noch nichts Bestimmtes zu sagen. Daß die Abwanderung allein durch das Vorhandensein der abgelaichten Eier hervorgerufen werden könnte, ist, wenn auch unwahrscheinlich, nicht ganz von der Hand zu weisen (obwohl sie erst dann erfolgt, wenn die Eier einen gewissen Reifezustand erreicht haben). Die weitere Entwicklung des Parasiten kann aber wohl nicht allein durch seine neue Umgebung erklärt werden. Mit

Tabelle 2

Nr.	Besatz der Eier vor Beginn der Härtung					Zeiddauer der Härtung/Tage	Besatz der Eier nach der Härtung Anzahl der verschiedenen Stadien						Besatz der Kiemen nach der Härtung		
	Copep. st. II	Reif. st. I	Reif. st. II	ausgew. W.	Naupl.		Copep. st. I	Copep. st. II	Reif. st. I	Reif. st. II	ausgew. W.	Naupl.	Copep. st. I	Copep. st. II	Copep. st. I *)
1	—	—	—	++	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	++	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	++	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	++	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	++	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	++	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	+	—	—	++	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	—	—	—	++	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	++	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	+	++	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	++	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	++	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13	—	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	—	—	—	—	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	—	—	++	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	—	++	—	++	—	etwa 400	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	—	—	—	—	—	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23	—	—	—	—	—	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	—	—	—	—	—	19	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	—	—	—	—	—	21	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	—	—	—	—	—	21	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	—	—	—	—	—	21	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	—	—	—	—	—	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Bemerkungen: Bei den Nummern 7, 9, 10 + 18 war bei der letzten Untersuchung ein großer Teil der Eier bereits abgefallen.

*) Copep. st. I + II = erstes und zweites Copepodidstadium
 Reif. st. I + II = erstes und zweites Reifungsstadium
 ausgew. W. = ausgewachsenes Weibchen
 Naupl. = Nauplien

größerer Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, daß es sich hierbei um einen Einfluß hormonaler Art handelt. Die Kenntnisse über Geschlechtshormone bei Crustaceen sind noch recht unvollkommen und ihr Nachweis konnte bisher meist auf indirektem Wege, insbesondere an Hand der parasitären Kastration durch Rhizocephalen, und des hemmenden Einflusses der Sinusdrüse auf die Ovarien erbracht werden. DONAHUE (1948) hat jedoch in den Eiern von *Homarus americanus* auf biologischem und fluorimetrischem Wege Oestrogene nachgewiesen. Demnach wäre anzunehmen, daß auch die Eier anderer Dekapoden diese Geschlechtshormone enthalten. Sollte das auch bei *Carnicus maenas* der Fall sein, würde sich das Ausreifen des Copepoditstadiums durch die Aufnahme von Hormonen aus den von ihm angesaugten Eiern erklären lassen. Weiterhin wäre zu vermuten, daß die Hormone, falls vorhanden, von den Ovarien des Wirtes sezerniert werden. Diese beiden Möglichkeiten wurden als Arbeitshypothese für einige Versuche zum Nachweis eines hormonalen Einflusses angenommen. Sowohl von den Eiern als auch von den Ovarien laichreifer Weibchen wurden wäßrige, alkoholische und Azeton-Extrakte hergestellt* und ihre Wirkung auf künstlich gehälterte Copepoditstadien qualitativ untersucht. Es konnten jedoch keine positiven Ergebnisse erzielt werden, und so kann wohl auf eine eingehendere Beschreibung dieser Versuche verzichtet werden.

Zusammenfassung

1. Der im Jahre 1933 von BLOCH und GALLIEN für die französische Kanalküste (Wimereux) an den Eiballen von *Carnicus maenas* beschriebene parasitische Copepode *Lecithomyzon maenadis* wurde an den Kiemen und Eiballen von Strandkrabben aus dem Sylter Wattengebiet und von Helgoland gefunden.

2. Sowohl für das ausgewachsene Weibchen als auch für die verschiedenen Entwicklungsstadien wird eine neue, ausführlichere Beschreibung gebracht.

3. Der Nachweis eines Männchens (von BLOCH und GALLIEN ist als solches ein dem ersten Reifungsstadium ähnliches Tier vermutet und beschrieben worden) kann noch nicht als sicher erbracht angesehen werden.

4. Der Entwicklungszyklus des Parasiten konnte ergänzt werden. Von besonderer Bedeutung ist die Feststellung, daß die Kiemenhöhlen des Wirtes der Hauptaufenthaltort für die noch unreifen Copepoditstadien sind, solange die Strandkrabbe keine Eier trägt.

5. Ebenfalls wird gezeigt, daß das Vorkommen der Parasiten auf den Eiballen von *Carnicus maenas* nur die relativ kurze Phase ihrer Geschlechtsreife und Vermehrung darstellt, daß kurz nach dem Ablachen der Strandkrabbe die an den Kiemen sitzenden Copepoditstadien auf die Eier wandern und dort geschlechtsreif werden. Über die Zeitdauer des Entwicklungsprozesses konnten einige Beobachtungen gemacht werden.

6. Der Befall der Strandkrabben aus dem Sylter-Wattengebiet erwies sich als nahezu hundertprozentig. Von 700 im Laufe von 10 Monaten untersuchten Tieren waren nur 8 frei von Parasiten. In besonders großer Zahl treten die Parasiten in den Frühjahrs- und Sommermonaten auf, was mit ihrer hauptsächlich zu dieser Jahreszeit stattfindenden Vermehrung zusammenhängt. In mehreren Fällen konnten über 1000 Parasiten an einer Strandkrabbe gefunden werden.

* Herrn Dr. Dr. H. Meyer-Döring, Chemisches Staatsinstitut, Hamburg, bin ich für Hinweise zur Herstellung der Extrakte zu Dank verpflichtet.

Auf Grund des hochspezialisierten Saugrüssels, der auch bei den Copepoditstadien schon vollkommen ausgebildet ist, wird angenommen, daß diese an den Kiemen des Wirtes Blut saugen. Bei laichreifen Strandkrabben werden, wie bereits von BLOCH und GALLIEN festgestellt wurde, die Eier angesaugt.

7. Bei drei Exemplaren von *Hyas areneus* und einem von *Cancer pagurus* aus dem Sylter Wattengebiet konnten ebenfalls, wenn auch nur in sehr geringer Anzahl, an den Kiemen Copepoditstadien von *Lecithomyzon maenadis* gefunden werden. Die Untersuchung von 300 Dekapoden von verschiedenen Stationen in der südöstlichen Nordsee (in der Hauptsache *Portunus holsatus* und *Eupagurus bernhardus*) ergab jedoch keine weiteren positiven Fälle. — Ein Aufenthalt der Parasiten an den Kiemen fremder Wirte scheint demnach nur gelegentlich in den von *Carcinus maenas* dicht besiedelten Gebieten vorzukommen.

8. Die auffallende Abhängigkeit des Geschlechtsreifungsvorganges und der Fortpflanzung des Parasiten von der Ablage und Reifung der Eier seines Wirtes gestatten die Annahme, daß hierbei ein der laichreifen Strandkrabbe eigener Faktor wirksam ist. Als Arbeitshypothese für einige experimentelle Untersuchungen wurde die Möglichkeit angenommen, daß in den Eiern des Wirtes weibliche, die Geschlechtsreifung des Parasiten beeinflussende Hormone (siehe DONAHUE) vorhanden sein könnten. — Ihr Nachweis konnte jedoch nicht erbracht werden.

Literaturverzeichnis

- Bloch, F., et Gallien, L., 1933: Sur un Copépe parasite de la ponte de *Carcinus maenas* Pennant. C. R. Acad. Sci. Paris **97** (491).
- Bloch, F., et Gallien, L., 1933: Sur la position systématique du genre *Lecithomyzon maenadis* Bloch et Gallien, Copépe parasite de la ponte de *Carcinus maenas* Pennant. Bull. Soc. Zool. France **58** (296).
- Donahue, J. K., 1948: Fluorimetric and biological Determination of Estrogens in the eggs of American Lobster (*Homarus americanus*). Proc. Soc. Exper. Biol. and Medicine **69**, 1 (179—81).
- Gallien, L., et Bloch, F., 1936: Recherches sur *Lecithomyzon maenadis* Bloch et Gallien, Copépe parasite de la ponte de *Carcinus maenas* Pennant. Bull. Biol. France Belg. **70** (36—53).
- Hansen, H. J., 1897: The Choniostomatidae. Andr. Fred. Host and Son, Copenhagen.