

Aus dem  
Institut für Meereskunde Kiel  
- Marine Zoologie -

Probleme einer vergleichenden Häutungsphysiologie  
der Crustaceen



als Habilitationsschrift  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von  
Klaus-Dieter Spindler

Kiel 1974

## Inhaltsverzeichnis

Einleitung	S. 3
I Einfluß äußerer Faktoren auf die Häutung	S. 5
1. Einfluß der Temperatur	S. 5
2. Der Einfluß des Lichtes	S. 7
a) Einfluß der Photoperiode	S. 7
b) Einfluß der Lichtintensität	S. 9
3. Rhythmische Häutungsfolgen	S. 9
4. Dormanzphänomene	S.10
5. Einfluß von Extremitätenverlust	S.11
6. Einfluß anderer Außenfaktoren	S.13
7. Einfluß von Artgenossen	S.15
8. Geschlechtsspezifische Unterschiede in den Häutungsintervallen	S.16
II Hormonelle Regulation der Häutung	S.17
1. Einteilung des Häutungszyklus	S.18
2. Ecdyson-Nachweise	S.20
3. Einfluß von exogenen Ecdysonen	S.22
4. Häutungshormontiter	S.23
5. Andere morphogenetisch wirksame Hormone	S.24
a) Juvenilhormon	S.24
b) Häutungshemmendes Hormon	S.26
c) Häutungsbeschleunigendes Hormon	S.26
III Stoffwechseländerungen im Verlaufe des Häutungszyklus	S.28
1. Proteine	S.28
2. Kohlenhydrate	S.30
3. Lipide	S.32
4. Enzymaktivitäten	S.34
5. Ionen	S.35
Diskussion	S.38
Literaturverzeichnis	S.41

## EINLEITUNG

Die Häutungsphysiologie der Crustaceen ist nahezu gleichbedeutend mit der Häutungsphysiologie der Dekapoden, vor allem dann, wenn es um die hormonelle Regulation der Häutung geht und um die Frage, wie sich verschiedene Stoffwechselfparameter im Verlaufe der Häutung ändern. Es werden zwar immer wieder vergleichende Untersuchungen empfohlen (CARLISLE und KNOWLES, 1959; WATERMAN, 1960; HIGHNAM und HILL, 1969 u.a.) und besonders auf die Wissenslücken bei den sogenannten "Entomostraken" (im folgenden wird der Einfachheit halber der Begriff "Entomostraken" für alle nicht-malakostraken Krebse gebraucht, ohne damit eine systematisch-phylogenetische Einheitlichkeit dieser Gruppe ausdrücken zu wollen) oder niederen Krebsen hingewiesen. Untersuchungen hierüber liegen allerdings nur sehr spärlich vor.

Zweck der vorliegenden Arbeit sollte es deshalb sein, eine vergleichende Übersicht über die Häutungsphysiologie der Crustaceen zu bieten und dabei besonders die "Entomostraken" zu berücksichtigen, um mögliche Ansatzpunkte zu Untersuchungen für eine vergleichende Häutungsphysiologie aufzuzeigen.

Daß "Entomostraken" häutungsphysiologisch so wenig bearbeitet wurden hat zumindest zwei Gründe : zum einen sind die "Entomostraken" im allgemeinen viel kleiner und weniger gut getrennt in Stoffwechselräume. So ist z.B. eine ausreichende Hämolymphentnahme praktisch unmöglich. Gerade Hämolymphe ist aber ein günstiges Organ für Stoffwechseluntersuchungen.

Zum zweiten sind die Häutungsintervalle bei den "Entomostraken" meist sehr kurz. So kann etwa bei *Artemia* (HENTSCHEL, 1968) oder bei *Cyclops* (SPINDLER, 1971a) weniger als ein Tag zwischen zwei aufeinanderfolgenden Häutungen liegen. Außerdem ist auch die Dauer eines Häutungsintervalles bei einzelnen Individuen der gleichen Art trotz gleicher Versuchsbedingungen und selbst bei

genetisch einheitlichem Material sehr unterschiedlich (siehe etwa COSTLOW und BOOKHOUT, 1953, 1956 für *Balanus* oder SPINDLER, 1971b für *Cyclops*). Dies alles erschwert eine Einteilung in verschiedene Häutungsstadien bei den "Entomostraken" sehr und so ist es auch nicht verwunderlich, daß erst bei zwei "Entomostraken" versucht wurde, das Häutungsintervall in einzelne Häutungsstadien einzuteilen und zwar durch ANDERSON und BROWN (1930) bei *Daphnia* und neuerdings durch DAVIS et al. (1973) bei *Balanus amphitrite*. Diese Autoren konnten den Häutungszyklus des Balaniden in 3 Nach-, 1 Zwischen- und 4 Vorhäutungsstadien einteilen auf Grund von Untersuchungen der Änderungen im Integument der Cirren. Eine genaue Kenntnis des Häutungsstadium ist aber wichtig, da die hormonelle und stoffwechselphysiologische Situation eines Tieres zu verschiedenen Zeiten im Häutungszyklus völlig unterschiedlich sein kann (siehe Kapitel 2 und 3). Wenn es bei den "Entomostraken" gelänge, die Einzelindividuen in ihrem Häutungsablauf besser zu synchronisieren, könnte man die Stadien zwischen 2 Häutungen zumindest in distinkte Zeitabschnitte zerlegen und hätte somit ebenfalls genau definierte Häutungsstadien. Bei Dekapoden kann man Einzelindividuen besser synchronisieren und zwar durch Autotomie der Extremitäten (BÜCKMANN und ADELUNG, 1964; SKINNER und GRAHAM, 1972). Dies dürfte aber bei dem geringen Regenerationsvermögen der "Entomostraken" (siehe BLISS, 1960) kaum Erfolg ersprechen und zudem technisch schwierig sein.

## I Einfluß äußerer Faktoren auf die Häutung

Inwieweit Außenfaktoren das Häutungsgeschehen bei Crustaceen beeinflussen können, wurde besonders bei der sogenannten Entomostraka erforscht. Hier erwies sich die Kleinheit des Objektes z.B. für die Zucht als günstig, da man auf kleinem Raum eine große Anzahl von Einzelindividuen züchten kann und damit ausreichend Material für statistische Aussagen hat. Außerdem sind einige der "Entomostraken" in der Zucht wesentlich einfacher als Malakostraken, so kommt man z.B. in vielen Fällen ohne Belüftung aus. Besonders vorteilhaft für experimentelles Arbeiten sind hier natürlich auch die meist sehr kurzen Entwicklungszeiten der "Entomostraken".

Dem Vorteil "Kleinheit der Objekte" steht allerdings auch der Nachteil gegenüber, daß die Mechanismen schwieriger aufzuklären sind, durch die Außenfaktoren das Häutungsgeschehen beeinflussen. Um zu dieser Fragestellung Erkenntnisse zu gewinnen, sind vergleichende Untersuchungen an den ansonsten weit besser erforschten Decapoden wünschenswert.

Im folgenden werden einige der wichtigsten Außenfaktoren behandelt.

### 1. Einfluß der Temperatur

Aus der Fülle von Arbeiten über den Einfluß der Temperatur auf das Häutungsgeschehen bei Krebsen seien zwei zusammenfassende Darstellungen angegeben, eine ältere von PASSANO (1960) über Decapoden und eine neuere Zusammenfassung von KINNE (1970), die sich auf marine Krebse beschränkt. Auch bei limnischen Formen liegen viele Informationen über den Einfluß der Temperatur auf das Häutungsgeschehen vor, besonders bei den Copepoden (siehe SPINDLER, 1971a). Bei dem Süßwassercopepoden *Acanthocyclops viridis* wurde untersucht, ob Unterschiede in der Entwicklungsdauer zwischen konstanter und variierender Temperatur bestehen (KHAN, 1965).

Das zunächst so klar erscheinende Bild : höhere Temperatur = kürzeres Häutungsintervall ist nur bei erstem Hinsehen so klar und eindeutig. So stellt sich die Frage : greift die Temperatur direkt oder lediglich indirekt in das Häutungsgeschehen ein ? Bewirkt also etwa eine herabgesetzte Temperatur eine verminderte Produktion oder Sekretion des Häutungshormons, oder wird nur die Empfindlichkeit der Stellen und Organe herabgesetzt, an denen dieses Hormon angreift oder werden generell alle Stoffwechselprozesse verlangsamt und somit auch das Wachstum, das für eine Häutung nötig sein könnte. ?

Ein spezifischer Effekt der Temperatur auf das Häutungshormon erscheint von vornherein nicht sehr wahrscheinlich. Man müßte sonst nämlich annehmen, daß eine tiefere Temperatur spezifisch die Bildung oder Ausscheidung des Häutungshormons hemmt, nicht aber die Freisetzung oder Synthese des häutungshemmenden Hormons. Eine verminderte Empfindlichkeit der Erfolgsorgane durch tiefere Temperaturen ist ein durchaus denkbarer Mechanismus. Da man allgemein annimmt, daß das häutungshemmende Hormon lediglich die Ausschüttung oder auch Synthese des Häutungshormons hemmt und nicht direkt an den Erfolgsorganen hemmend angreift, ergeben sich hier auch keine Verständnisschwierigkeiten.

Die wohl plausibelste Erklärung für die Beeinflussung des Häutungsgeschehens durch die Temperatur ist die, daß eine generelle Beeinflussung der Stoffwechselgeschwindigkeit erfolgt. Das bedeutet im Falle einer tieferen Temperatur, daß außer einem verringerten Energiestoffwechsel auch ein verringerter Baustoffwechsel und somit weniger Wachstum erfolgt. Daß aber ein ganz bestimmter Wachstumsbetrag für eine Häutung notwendig ist, wurde unter anderem durch Untersuchungen an *Carcinus maenas* klar (ADELUNG und BÜCKMANN, 1965; ADELUNG, 1971). Allerdings trifft auch dies nicht für alle bisher untersuchten Krebse zu (TEISSIER, 1960).

Tab.: 1 Einfluß der Photoperiode auf das Häutungsgeschehen bei Crustaceen

Systematische Gruppe	Art	Bemerkungen	Autoren
Branchiopoda	Daphnia schodleri	unklare Beziehungen zwischen Photoperiode und Häutung	Parker, 1966
Entomostraka	Copepoda Calanus finmarchicus	qualitat. Angaben. Licht wirkt fördernd	Marshall und Orr, 1955
	Eucyclops serrulatus	qualitat. Angaben. Kurztag hemmend	Auvray und Dussart, 1967
	Cyclops abyssorum	Langtag hemmend	Einsle, 1964
	" vicinus	" "	" "
	" "	zunehmende Tageslänge = zunehmende Entwicklungsdauer in allen Stadien und bei beiden Geschlechtern	Spindler, 1970; 1971a
Dekapoden	Gecarcinus lateralis	Licht hemmt Häutung, verlängerter Aufenthalt in Dauerdunkel ebenfalls hemmend	Bliss, 1954; Bliss und Boyer, 1964
	Carcinus maenas	in Kurztag optimale Entwicklung	Bückmann und Adelung, 1964
	Orconectes virilis	Licht fördert Häutungen	Stephens, 1955
	" "	Je nach Jahreszeit unterschiedliche Reaktion auf gleiche Photoperioden	Aiken, 1969
	" nais	höhere Häutungsraten bei Langtag	Armitage et al., 1973
	Homarus (Larven)	höhere Häutungsfrequenz bei konstanter Dunkelheit	Templeman, 1936

## 2. Der Einfluß des Lichtes

Das Licht kann bei den Arthropoden in vielfältiger Weise in das Entwicklungsgeschehen eingreifen, was besonders bei Insekten untersucht wurde (siehe z.B. BÜCKMANN, 1962; BECK, 1968; MÜLLER, 1965). Von den drei dabei zu beobachtenden Faktoren - der Photoperiode, der Lichtintensität und der spektralen Zusammensetzung - wurden lediglich die beiden ersten daraufhin untersucht, ob sie das Häutungsgeschehen bei Crustaceen beeinflussen.

### a) Einfluß der Photoperiode

Im Vergleich zum Faktor Temperatur ist die Beeinflussung des Häutungsgeschehens durch die Photoperiode bei den "Entomostraken" als auch bei den Malakostraken sehr wenig untersucht. Im folgenden wird eine tabellarische Übersicht über die bisher untersuchten Fälle photoperiodisch beeinflusster Häutungen bei Krebsen geboten (Tabelle 1).

Die Tabelle bietet ein sehr uneinheitliches Bild : in einigen Fällen hemmt Licht die Häutung, in anderen Fällen wirkt Licht fördernd. Diese Uneinheitlichkeit mag mehrere Gründe haben : zum einen geben einige Autoren nur qualitative Angaben, systematische Untersuchungen mit vielen Licht-Dunkel-Bedingungen sind selten. Bei Untersuchungen an einer Art wurden nicht in allen Fällen bei den verschiedenen Photoperioden gleiche Beleuchtungsstärken eingehalten, was das Bild verfälschen kann (siehe 1c). Ferner wurden Tierarten sehr unterschiedlicher ökologischer Ansprüche untersucht. All dies erschwert einen Vergleich oder macht ihn gar unmöglich.

Was die Mechanismen der photoperiodischen Steuerung des Häutungsgeschehens angeht, so liegen nur sehr spärliche Informationen vor.

Nur in einem Fall wurde untersucht, ob das Licht über das Komplexauge gehen muß, um steuernd in das Häutungsgeschehen einzugreifen und zwar bei der Landkrabbe *Gecarcinus*. Licht

entfaltete hier seine spezifische Wirkung nur bei intaktem optischem System (BLISS und BOYER, 1964). Während der Ort der Perzeption unterschiedlicher Tageslängen wenigstens in einem Fall bekannt ist, so ist die Frage der Zeitmessung im Zusammenhang mit häutungsgenphysiologischen Untersuchungen an Crustaceen noch gar nicht erforscht.

Wenn auch nicht völlig unbekannt, so doch noch äußerst unklar ist die Beziehung zwischen Tageslänge und hormoneller Regulation. BOHM und PARKER (1968) berichten über eine Tendenz zur erhöhten Produktion von paraldehydpositivem Material in den optischen Ganglien von *Daphnia schodleri* bei Kurztag, während nach ebenfalls histologischen Untersuchungen von BOSCH de AGUILAR (1968) nur die oesophagiale Gruppe neurosekretorischer Zellen etwas mit dem Häutungsgeschehen zu tun haben soll und zwar als Produzent eines häutungshemmenden Faktors. AIKEN (1969) postuliert einen Zusammenhang zwischen Tageslänge und Konzentration des häutungshemmenden Hormons bei *Orconectes*.

Ein weiterer denkbarer Angriffspunkt der Photoperiode, nämlich eine direkte Wirkung auf die Synthese von Lipid, Protein und Glykogen scheint nach Untersuchungen von ARMITAGE et al. (1973) zumindest für den Flußkreb *Orconectes nais* unwahrscheinlich.

Aus diesen wenigen Befunden kann bisher kein aussagekräftiges Modell entwickelt werden, mit dessen Hilfe man den Einfluß des Außenfaktors Photoperiode auf die hormonelle Regulation des Häutungsgeschehens bei Crustaceen verstehen könnte. Sowohl auf der Ebene der Außenfaktoren als auch auf der Ebene der Hormone sind eingehendere Untersuchungen nötig, z.B. zur Fragestellung der Perzeption der Tageslänge, der Zeitmessung, der Isolierung und Charakterisierung des häutungshemmenden Hormons, dessen Wechselwirkung mit dem Häutungshormon, dem Titer des häutungshemmenden Hormons, einer direkten experimentellen Prüfung der Frage, ob Licht die Synthese oder Freisetzung des häutungshemmenden Hormons in einem Fall tatsächlich hemmt, im anderen dagegen fördert u.a.m..

### b) Einfluß der Lichtintensität

Bisher liegt nur ein Hinweis auf einen Einfluß der Lichtintensität auf den Häutungsrythmus vor und zwar bei einem "Entomostraken", dem Süßwassercopepoden *Cyclops vicinus* (SPINDLER, 1971a).

Höhere Lichtintensitäten verzögern in allen Entwicklungsstadien und bei beiden Geschlechtern die Häutung, sie führen auch zu einer erhöhten Mortalität. Auf welche Weise eine höhere Lichtintensität eine Häutung verlangsamt, ist noch unbekannt.

Für die Malakostraken liegen hierüber noch keine Ergebnisse vor.

### 3. Rhythmische Häutungsfolgen

Rhythmische Häutungsfolgen bei Crustaceen sind erst in 3 Fällen sicher bekannt, bei einem "Entomostraken" und bei 2 Malakostraken. Ein tagesperiodischer Häutungsrythmus konnte bei dem Süßwassercopepoden *Cyclops vicinus* nachgewiesen werden (SPINDLER, 1971a), ein lunarer Häutungsrythmus wurde bei der Garnele *Anchistiodes* gefunden (WHEELER, 1944; WHEELER und BROWN, 1937) und ein Gezeitenrythmus der Häutungen konnte bei dem Isopoden *Ligia oceanica* nachgewiesen werden (GLAÇON, 1968).

Im Zusammenhang mit den rhythmischen Häutungsfolgen sind sowohl die ökologischen als auch die physiologischen Fragen noch völlig unerforscht. Im Falle der Gezeitenrythmik von *Ligia* wird der hohen Häutungsaktivität zur Zeit von Niedrigwasser ein Adaptivwert zugesprochen. Welche Bedeutung rhythmische Häutungsfolgen aber sonst haben könnten, ist unbekannt.

Auch die physiologischen Grundlagen solcher Häutungsrythmen sind noch unerforscht. Fragen der Zeitmessung und Ort der Perzeption von Tagelänge oder Mondphase sind nicht geklärt. Bei *Cyclops vicinus* konnte nachgewiesen werden, daß die ebenfalls tagesperiodische Eiablage auch nach Ausschalten des Naupliusauges erhalten blieb (SPINDLER, 1971a), gleiches könnte auch bei der tagesperiodischen Häutungsrythmik dieser Art gegeben sein.

Völlig unklar ist noch, ob den rhythmischen Häutungsfolgen auch rhythmische Änderungen der für die Häutung wichtigen Hormone entsprechen.

#### 4. Dormanzphänomene

Als poikilotherme Organismen sind die Crustaceen nur innerhalb bestimmter ökologischer Valenzgrenzen zu regelmäßigen Häutungen in der Lage. Werden diese Valenzgrenzen unter- oder überschritten, kann es zur Einschiebung von Ruhestadien kommen, für die sich der Ausdruck Dormanz eingebürgert hat (MÜLLER, 1965).

Während das Phänomen Dormanz bei den Insekten weitverbreitet und gut untersucht ist, - bis hin zur Isolierung eines Diapausehormons (ISOBE et al., 1973) -, sind vergleichsweise wenige Fälle von Dormanz bei den Crustaceen bekannt und noch weniger experimentell untersucht. Die bisher bekannten Vorkommen von Dormanz beschränken sich auf 2 Gruppen, die Branchiopoden und die Copepoden. Eindeutige Fälle von Dormanz und experimentelle Untersuchungen zur Frage der Dormanz sind nur an limnischen Formen durchgeführt worden, wenngleich Freilanduntersuchungen für das Vorkommen von Dormanz auch bei marinen Copepoden sprechen (MARSHALL und ORR, 1955; ELGMORK, 1967). Literaturübersichten über Dormanz bei Copepoden : EINSLE, 1967; ELGMORK, 1967.

Experimentelle Untersuchungen, die sich mit der Frage beschäftigen, welche Faktoren in der Entwicklung der Larve die Häutung stoppen, bzw. die Blockierung wieder aufheben, sind seltener. Als dormanzeinleitende Faktoren kommen nach Laboruntersuchungen Sauerstoffentzug (WIERZBICKA und KEDZIERSKI, 1964), Temperatur (SMYLY, 1961) und Photoperiode (EINSLE, 1964; SPINDLER, 1969 und 1971b, WATSON and SMALMAN, 1971a) in Betracht. An Faktoren, die die Dormanz beenden und damit wieder zu einem normalen Häutungsrythmus überleiten, sind Temperatur (ELGMORK, 1959), Sauerstoff (WIERZBICKA, 1962) und Photoperiode (SPINDLER, 1969) experimentell nachgewiesen. Eine physiologische Charakterisierung

dormanter Copepodide wurde nur in wenigen Fällen versucht (MITTENECKER, 1970; WATSON und SMALLMAN, 1971b; SPINDLER, 1971b). Die hormonellen Grundlagen des Häutungsstops bei den Copepoden sind noch gänzlich unbekannt. CARLISLE und PITMAN (1961) vermuten, daß verminderte neurosekretorische Aktivität der lateralen neurosekretorischen Zellgruppen des Gehirns bei *Calanus finmarchicus* für die "Überwinterung" im 5. Copepodidstadium verantwortlich sind.

Dormanzerscheinungen bei Branchiopoden sind im Zusammenhang mit der Häutungsphysiologie uninteressant, da es sich hier um Embryonaldiapausen handelt. Gleiches gilt für einige Dormanzvorkommen von Harpacticiden und Diaptomiden.

Daß unterschiedliche Lichtbedingungen bei Decapoden Häutungen verzögern können, wurde schon im Kapitel Photoperiode erwähnt. Ob es sich bei den längeren Häutungsverzögerungen eindeutig um Dormanzerscheinungen handelt, ist nicht klar.

##### 5. Einfluß von Extremitätenverlust

Über die Regeneration von Extremitäten liegen für decapode Krebse zahllose Untersuchungen vor (siehe z.B. BLISS, 1960; TCHERNIGOVTZEFF, 1965). Welchen Einfluß aber eine Regeneration auf die Häutungsintervalldauer hat, ist weit weniger untersucht.

In vielen Fällen kann durch Verlust einiger Beine eine vorzeitige Häutung ausgelöst werden und zwar wurde dies nachgewiesen für : *Gecarcinus lateralis* (BLISS, 1956; SKINNER und GRAHAM, 1970), *Carcinus maenas* (ADELUNG, 1971), *Callinectes sapidus*, *Uca pugilator* und *Uca pugnax* (SKINNER und GRAHAM, 1972), *Cancer pagurus* (BENNETT, 1973) und *Procambarus clarkii* (BITNER und KOPANDA, 1973). Bei *Libinia emarginata* wurden dagegen durch Autotomie von Pereiopoden keine vorzeitigen Häutungen ausgelöst (SKINNER und GRAHAM, 1972). In allen Fällen muß eine Mindestzahl von Pereiopoden autotomiert werden, um das Häutungsintervall zu verkürzen, z.B. 5 bis 8 bei *Gecarcinus*. Entfernt man bei dieser Art aber alle 10 Pereiopoden, so wird die Häutung gehemmt (SKINNER und GRAHAM, 1972). Beim Flußkreb *Procambarus clarkii*

hingegen wird durch Entfernen aller 10 Pereiopoden die Häufigkeit der Häutungen innerhalb eines bestimmten Versuchszeitraumes noch mehr erhöht (82%), als dies bei der Entfernung aller 8 Schreitbeine der Fall ist (42%), während sich von Kontrolltieren im gleichen Untersuchungszeitraum nur 20% häuteten (BITTNER und KOPANDA, 1973).

Über die endogenen Mechanismen, die der vorzeitigen Häutungsauslösung durch Beinamputation zugrunde liegen, ist bisher nicht viel bekannt. Sicher ist nur, daß die vorzeitige Auslösung von Häutungen weder durch den Verlust an Körpergewicht verursacht wird, noch die Folge einer größeren Unbeweglichkeit ist, wie BITTNER und KOPANDA bei dem Flußkreb *Procambarus clarkii* zeigen konnten. Bei dieser Art genügt schon die Durchtrennung von Nerven, die zu den Pereiopoden führen oder eine Durchtrennung des abdominalen Bauchmarks, um eine vorzeitige Häutung auszulösen. Nach Ansicht der Autoren könnten trophische Faktoren aus den durchtrennten Nerven für die Häutungsbeschleunigung eine Rolle spielen, welcher Art aber das Zusammenspiel mit dem endokrinen System des Krebses ist, bleibt noch ungeklärt. Häutungsbeschleunigung durch Autotomie der Beine ist vorläufig nur eine Technik, die gegenüber der gleichfalls häutungsbeschleunigenden Augenstielextirpation den Vorteil hat, daß sie zu einer wesentlich geringeren Mortalitätsrate führt. Dies ist gut verständlich, denn Augenstielextirpation schaltet nicht nur das optische System aus, sondern auch andere Hormonzentren (KLEINHOLZ, 1966; FINGERMAN, 1970), während die Beinamputation das endokrine System intakt läßt.

Für die "Entomotraken" liegen noch keine vergleichbaren Untersuchungen vor, was außer den technischen Schwierigkeiten sicher auch auf deren geringes Regenerationsvermögen (BLISS, 1960) zurückzuführen ist.

## 6. Einfluß anderer Außenfaktoren

Außer den bisher genannten Außenfaktoren gibt es noch einige weitere Faktoren, die das Häutungsgeschehen bei Crustaceen beeinflussen können und die im folgenden nur kurz abgehandelt werden sollen, da sie z.T. nur für ganz bestimmte Gruppen innerhalb der Crustaceen gelten und der Mechanismus ihrer Einwirkung meist völlig unerforscht ist.

Ein sicher entscheidender Faktor für einen geregelten Häutungsablauf ist die Ernährung, wobei sowohl die Quantität als auch die Qualität der aufgenommenen Nahrung von Bedeutung ist. An keimfrei gehaltenen Kulturen einiger "Entomotraken" wurde ermittelt, welche Nährstoffe essentiell für diese Arten sind. So konnte z.B. gezeigt werden, daß Vitaminmangel die Entwicklung von *Artemia salina* stoppt. Die Tiere häuten sich dann 1 bis 2 Monate lang nicht, während unter optimalen Bedingungen der gesamte Lebenszyklus nur 15 Tage dauert (PROVASOLI et al., 1970).

Ein essentieller Nährstoff für Crustaceen ist auch das Steroid-Grundgerüst. Bei Crustaceen konnte bisher keine Steroidsynthese nachgewiesen werden (Literatur hierzu bei WILLIG, im Druck), wohl aber Umwandlungen von Steroiden ( $\alpha$ - zu  $\beta$ -Ecdyson bei *Uca* und *Crangon*, KING und SIDALL, 1969; Umwandlung von Cholesterol zu " $\alpha$ -" und " $\beta$ "-Ecdyson in *Hemigrapsus*, SPAZIANI und KATER, 1973). Da die Häutungshormone der Crustaceen Steroide sind, ist die Bedeutung der Steroide in der Nahrung für das Häutungsgeschehen offensichtlich. Welche Nährstoffmengen aufgenommen werden müssen, um erfolgreiche Häutungen zu ermöglichen und wie die quantitativen Beziehungen zwischen Nährstoffangebot und Häutungsintervalldauer aussehen, kann nicht eindeutig angegeben werden, da systematische Untersuchungen hierüber fehlen. Hungern kann Häutungen verzögern, aber auch beschleunigen (PASSANO, 1960), bei *Cyclops vicinus* können aber 1 bis 2 Häutungen nach Nahrungsentzug im gleichen zeitlichen Abstand erfolgen wie bei Kontrolltieren (SPINDLER, unveröffentlicht). In all diesen Fällen ist nicht sicher, ob außer den körpereigenen Reservestoffen auch Nährstoffe aus dem umgebenden Medium aufgenommen werden (ANDERSON und

STEPHENS, 1969). Zu beachten ist ferner noch, daß während des Häutungszyklus unterschiedliche Mengen an Nahrung aufgenommen werden, kurz vor und kurz nach der Häutung wird sogar überhaupt nichts aufgenommen. Systematische Untersuchungen über den Zusammenhang Ernährung und Häutung bei Crustaceen müssen von Freilandbeobachtungen über die Nahrungswahl der zu untersuchenden Arten ausgehen und enden bei synthetischem Futter und gnotobiotischen Kulturen, da nur dann mit Sicherheit auszusagen ist, welche essentiellen Nährstoffe die einzelnen Arten benötigen.

Der Faktor Salinität, der selbstverständlich für die Entwicklung mariner Crustaceen von Bedeutung ist, wird von KINNE (1971) ausführlich behandelt und hier nicht weiter berücksichtigt.

Außer diesen Faktoren spielen sicher auch noch der Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums (siehe auch Kapitel Dormanz), sowie die Feuchtigkeit für landbewohnende Krebse (BLISS und BOYER, 1964) eine Rolle und können den zeitlichen Ablauf des Häutungsgeschehens verändern. Auf welche Weise allerdings solche Faktoren in die Häutung eingreifen, ist unbekannt.

Die bisher behandelten Außenfaktoren wurden einzeln abgehandelt und es wurde nicht berücksichtigt, daß verschiedene, gleichzeitig einwirkende Umweltfaktoren sich in ihrer biologischen Aktivität verstärken oder abschwächen können. Am bekanntesten und am genauesten untersucht unter diesen Faktorenkombinationen ist die Temperatur-Salinitäts-Relation (KINNE, 1956). Meines Wissens erfolgten erst 2 solcher Untersuchungen über den Einfluß von Faktorenkombinationen auf den Häutungsrythmus bei Crustaceen und zwar an Gammarus (KINNE, 1960 und 1961) und an Artemia (v. HENTIG, 1971), wobei sich zeigte, daß die Temperatur-Salinitäts-Relation nicht in allen Lebensstadien gleich ist.

## 7. Einfluß von Artgenossen

Nicht nur abiotische Umweltfaktoren können das Häutungsgeschehen bei Crustaceen beeinflussen, sondern auch biotische Faktoren. Einer davon und der bislang einzig untersuchte ist die Anwesenheit von Artgenossen.

Daß die Anwesenheit von Artgenossen die Häutungen verzögern kann, ist mehrfach beobachtet worden, doch nur bei den beiden Krabben *Carcinus maenas* (ADELUNG, 1970) und *Gecarcinus lateralis* (BLISS und BOYER, 1964) wurde dieser Fragestellung ausführlicher nachgegangen.

Der biologische Sinn dieser Häutungsverzögerung ist offensichtlich, denn Krebse neigen zu Kannibalismus und ein frischgehäutetes Tier ist Angriffen seiner Artgenossen gegenüber wehrlos ausgeliefert, ausgenommen allerdings frischgehäutete geschlechtsreife Weibchen. Männchen helfen solchen Weibchen z.T. sogar aktiv bei der Befreiung aus der alten Schale (SNOW und NEILSON, 1966). Bei dieser Umsteuerung des männlichen Verhaltens ist ein weibliches Geschlechtspheromon beteiligt (bisherige Literatur über dieses Pheromon : RYAN, 1966; McLEESE, 1970; CHRISTOFFERSON, 1971; KITTREDGE et al., 1971; KITTREDGE und TAKAHASHI, 1972; ATEMA und ENGSTROM, 1971; KAMIGUCHI, 1972a und 1972b), das sehr wahrscheinlich identisch mit dem Crustecdyson ist (KITTREDGE und TAKAHASHI, 1972). Der häutungshemmende Einfluß eines Artgenossen setzt aber nicht erst ganz kurz vor der Häutung ein, vielmehr werden bei *Gecarcinus lateralis* schon Prozesse in der Vorhäutungsphase gestoppt (BLISS und BOYER, 1964). Für diese Art ist der Faktor "Einsamkeit" unter allen häutungsbeeinflussenden Umwelteinflüssen der "kritische Faktor" (BLISS und BOYER, 1964). Eine Häutungshemmung durch Anwesenheit eines Artgenossen kann allerdings nicht unbegrenzt lange aufrecht erhalten werden, wie ADELUNG (1971) bei *Carcinus maenas* zeigen konnte.

Die biologische Bedeutung der Häutungsverzögerung durch Anwesenheit von Artgenossen ist klar, die zugrunde liegenden Mechanismen sind aber noch weitgehend unbekannt. Es ist dies

ein ähnliches Problem wie bei dem Einfluß des Lichtes auf das Häutungsgeschehen : ein Sinnesreiz muß in ein hormonelles Signal umgesetzt werden. Diese Umsetzung ist derjenige Teil, der noch am wenigsten verstanden wird. Aber auch der sinnesphysiologische Aspekt dieses Problems ist nur in Umrissen bekannt. So konnte ADELUNG bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas* zeigen, daß von 2 Tieren, die zusammen sind, lediglich der kleinere sich verzögert häutet. Die Tiere werten also offensichtlich ein optisches Signal aus. Daneben müssen auch taktile Reize eine Rolle spielen, da auch bei Dunkelheit ein Teil der kleineren Tiere signifikant längere Häutungsintervalle aufweist.

#### 8. Geschlechtsspezifische Unterschiede in den Häutungsintervallen

In einigen Fällen wurden für Weibchen längere Entwicklungszeiten festgestellt als für Männchen. Dies trifft unter den "Entomostraken" besonders für die Copepoden zu (siehe SPINDLER, 1971a) und wurde auch bei Malakostraken gefunden (ARMITAGE et al., 1973).

Diese längeren Entwicklungszeiten der Weibchen könnten mit den gesteigerten Syntheseleistungen für die Ovarentwicklung und für die Eiproduktion zusammenhängen. So konnte in einigen genauer analysierten Fällen bei Copepoden nachgewiesen werden, daß die Länge der Häutungsintervalle in der Naupliusphase für beide Geschlechter gleich ist. Gegen Ende der Copepodidphase verlängerten sich jedoch die Häutungsintervalle bei den weiblichen Tieren im Vergleich zu den Männchen (AUVRAY und DUSSART, 1969; SPINDLER, 1971a). Ebenso sind bei juvenilen Tieren der Strandkrabbe *Carcinus maenas* die Häutungsintervalle beider Geschlechter gleich (ADELUNG, 1971). Eine entsprechende Untersuchung geschlechtsreifer Tiere liegt für diese Art noch nicht vor. Jedoch wiesen ARMITAGE et al. (1973) an geschlechtsreifen Flußkrebse der Art *Orconectes nais* nach, daß die Häutungsintervalldauer bei den weiblichen Tieren weit größer ist als bei den Männchen. War die Häutungshäufigkeit innerhalb eines bestimmten Untersuchungszeitraumes für Weibchen dieser Art groß, so war das Ovariengewicht gering, bei kleinen Häutungshäufigkeiten dagegen groß.

## II Hormonelle Regulation der Häutung

Die hormonellen Grundlagen der Häutung bei Crustaceen wurden schon mehrfach beschrieben (siehe z.B. : CARLISLE und KNOWLES, 1959; PASSANO, 1960; HIGHNAM und HILL, 1969; WILLIG, im Druck) und auch mit der besser erforschten Häutungsphysiologie der Insekten verglichen (BÜCKMANN, 1970). Die folgenden Ausführungen bemühen sich darum, den neuesten Wissenstand zu vermitteln und einige der Tatsachen übersichtlich zu Tabellen zusammenzufassen, sowie noch ungeklärte Probleme aufzuzeigen.

Einige der Schwierigkeiten und der noch ungeklärten Fragen seien gleich erwähnt :

- a) bei der Untersuchung der hormonellen Grundlagen der Häutung kann von einer vergleichenden Betrachtung innerhalb der Crustaceen noch nicht die Rede sein. Vielmehr wurden bisher nur einige wenige Dekapoden bearbeitet.
- b) Häutung ist nicht gleich Häutung, auch nicht bei einer Art. Es gibt jeweils eine Kette von Häutungen : Larvenhäutung, Metamorphose, Häutung juveniler Tiere, Häutung zur Geschlechtsreife, Häutung geschlechtsreifer Tiere und z.T. noch eine terminale Häutung. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß diesen unterschiedlichen Häutungen genau gleiche hormonelle Regulationen zugrunde liegen. In keinem einzigen Fall wurden bisher die verschiedenen Häutungen einer Art hormonphysiologisch bearbeitet.
- c) Die Primärwirkung (en) der Häutungshormone ist bisher - im Gegensatz zu den Insekten (siehe : KARLSON und SEKERIS, 1966; KRÖGER und LEZZI, 1966) - bei den Crustaceen unbekannt.
- d) Unglücklicherweise wurden Untersuchungen zur Isolierung und physiologischen Charakterisierung der am Häutungsgeschehen beteiligten Hormone und Injektionen exogener Ecdysone zum Zwecke vorzeitiger Häutungsauslösung, sowie Bestimmungen der Häutungshormon-Titer und Untersuchungen über den Metabolismus der Häutungshormone jeweils an verschiedenen Arten durchgeführt.

So können diese Fragen nicht in einem einzigen Fall für eine Art beantwortet werden, was übrigens auch für Änderungen der Stoffwechselfparameter im Häutungszyklus gilt.

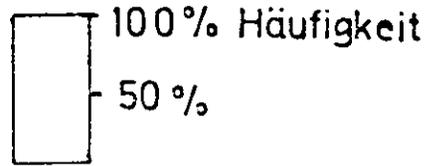
### 1. Einteilung des Häutungszyklus

Die zyklische Natur des gesamten Häutungsgeschehens bei Krebsen war schon lange bekannt, bevor man auch nur annähernd über die hormonelle Regulation der Häutung Bescheid wußte. Ein entscheidender Schritt für die Häutungsphysiologie der Crustaceen war es, deren Häutungszyklus in definierte Abschnitte zu unterteilen und dabei nicht etwa nur reine Zeitabstände zu verwenden, sondern morphologisch erkennbare Unterschiede in der Beschaffenheit des Panzers oder dem Entwicklungszustand neuer Borsten oder dgl. als Kriterien für einzelne Häutungsstadien heranzuziehen (DRACH, 1939). Zum einen war es damit möglich, den Häutungszyklus einer Art genau verfolgen und einzelne Häutungsstadien ziemlich sicher erkennen zu können, z.B. auch von Freilandtieren, deren "Vorleben" nicht bekannt war. Zum anderen war es damit auch möglich, die Häutungszyklen verschiedener Arten vergleichen zu können, sowohl hinsichtlich der hormonellen als auch der stoffwechselphysiologischen Situation in bestimmten Häutungsabschnitten.

Die Unterteilung des Häutungszyklus der Crustaceen wird auch heute noch im wesentlichen nach den Kriterien von DRACH (1939) vorgenommen mit z.T. etwas modifizierter Unterteilung (DRACH und TCHERNIGOVITZEFF, 1965; STEVENSON, 1972). ADELUNG (1969) hat für seine Untersuchungen an *Carcinus maenas* eine abweichende Einteilung des Häutungszyklus vorgenommen, die im wesentlichen die Aushärtung des Carapax, die Regeneratbildung und den Faktor Zeit berücksichtigt. Auf Grund der von ADELUNG durchgeführten Beinamputationen an den juvenilen *Carcinus maenas* sind die einzelnen Tiere in ihren Häutungszyklen sehr gut synchronisiert, die Häutungsintervalldauer

# Häutungsstadien

nach Drach



D3 (1)

D2 (9)

D1'' (16)

D1' (10)

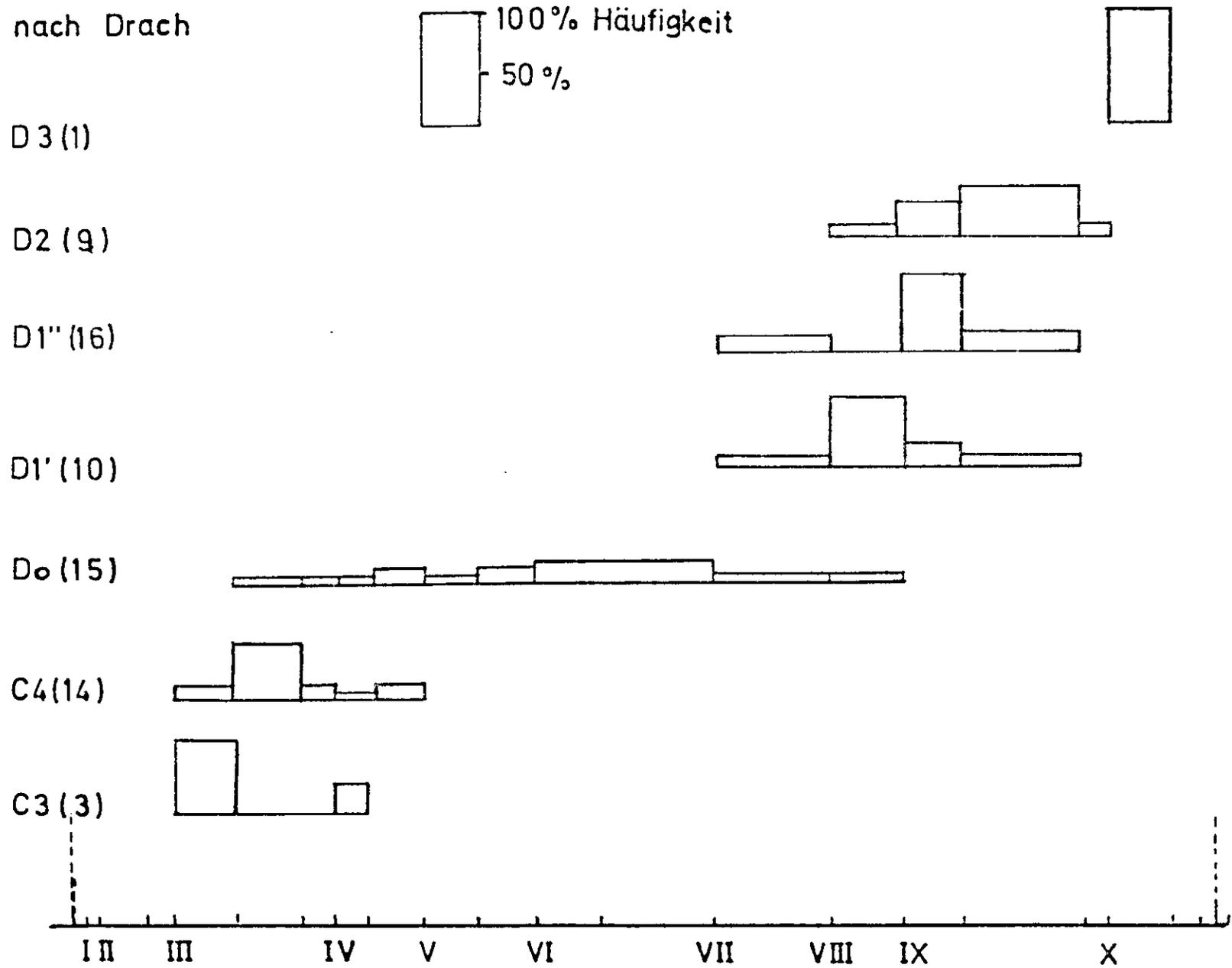
D0 (15)

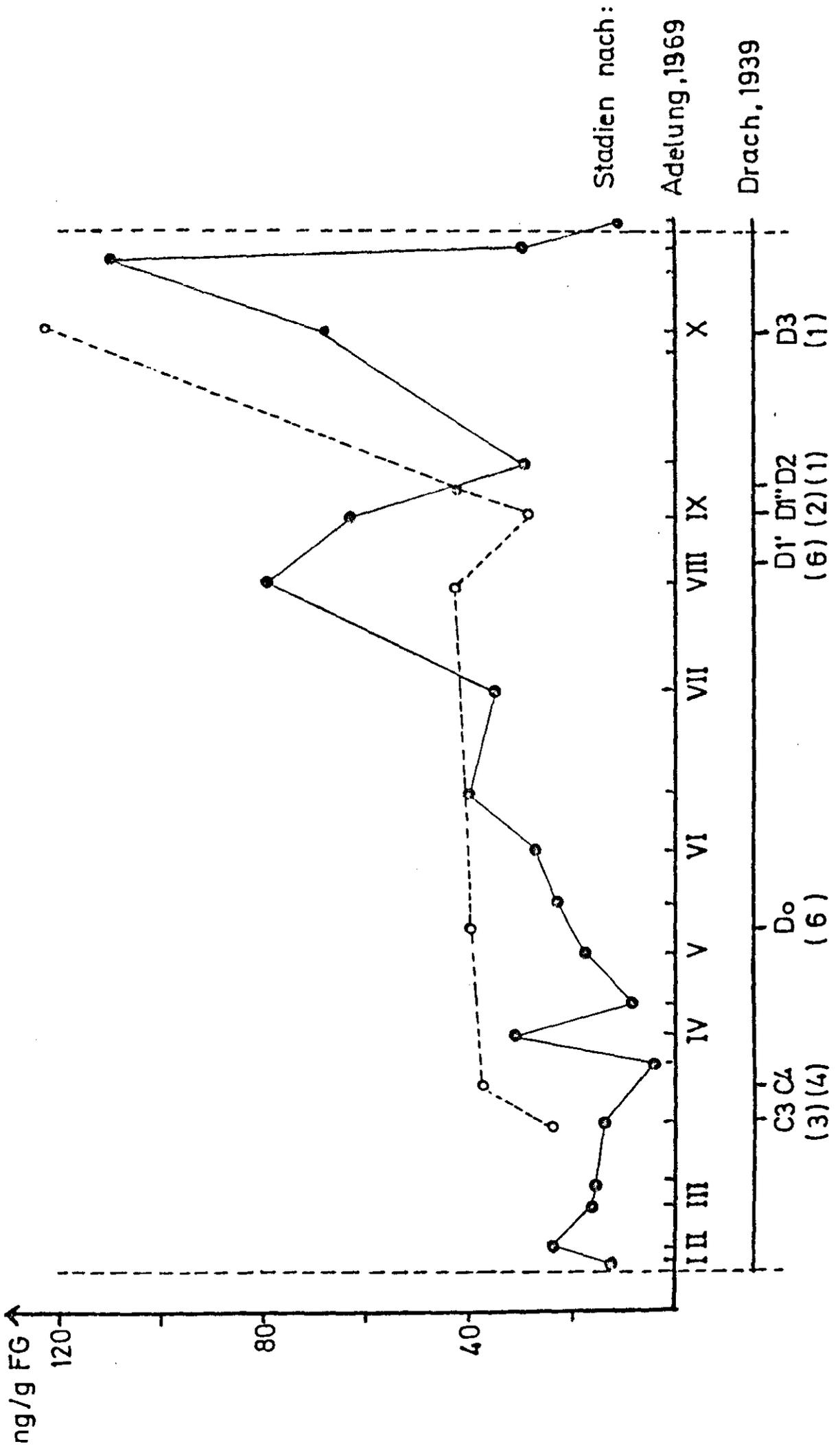
C4 (14)

C3 (3)

II III IV V VI VII VIII IX X

Häutungsstadien nach Adellung





## Legende zu Abb. 1

Vergleich der Stadienbestimmungen nach DRACH und ADELUNG.  
Die Zahlen in Klammern neben den Häutungsstadien nach DRACH geben die Anzahl der Tiere an, deren Häutungsstadium nach den beiden Einteilungsschemata bestimmt wurde.

## Legende zu Abb. 2

Vergleich der Häutungshormon-Titerkurven von *Carcinus maenas* nach den Einteilungsschemata von ADELUNG und von DRACH.

- Stadienbestimmung nach ADELUNG (1969)
  - Stadienbestimmung nach Drach (Zahlen in Klammern geben die Anzahl der Bestimmungen wieder). Die Einteilung der Häutungsintervalle nach DRACH erfolgte nach den aus Abb. 1 errechneten Mittelwerten. Das Häutungshormon wurde in beiden Fällen nach ADELUNG (1967) extrahiert und nach der Methode von ADELUNG und KARLSON (1969) bestimmt.
- y-Achse : ng "Häutungshormon"/g Frischgewicht.

bei Tieren gleicher Größe ist außerordentlich konstant (ADELUNG, 1969), was eine sehr feine Unterteilung des Zwischenhäutungsintervalles in 21 Stadien zuließ. Diese feine Unterteilung erlaubt die Erfassung schneller hormoneller und stoffwechselphysiologischer Änderungen im Häutungszyklus von *Carcinus maenas*.

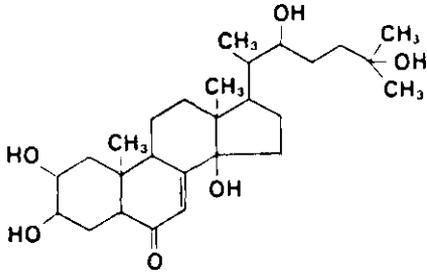
Wie weit sich die beiden Einteilungsschemata nach DRACH und ADELUNG an ein und demselben Objekt decken, wurde in einer bisher unveröffentlichten Studie verglichen (ADELUNG, TCHERNIGOVITZEFF und SPINDLER, unveröffentlicht). Die Häutungsstadien von *Carcinus maenas* (Caraxbreite : 18 bis 28 mm) wurden unabhängig voneinander sowohl nach DRACH (Tchernigovtzeff) als auch nach ADELUNG (1969) (Adelung) bestimmt und außerdem wurden einige der so bestimmten Tiere aufgearbeitet und der Häutungshormongehalt im Musca-Test quantitativ bestimmt (Spindler und Adelung). Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in den Abbildungen 1 und 2 dargestellt.

Mit Ausnahme des Stadiums  $D_0$  nach DRACH sind die anderen Stadien offensichtlich sehr eng und lassen sich gut mit der Stadieneinteilung von ADELUNG vergleichen. Stadium  $D_0$  ist das wohl am ungenauesten definierte Stadium, was sich außer bei den geschilderten Ergebnissen z.B. auch in einer sehr großen Streubreite des Häutungshormongehaltes bei *Orconectes limosus* im Stadium  $D_0$  zeigt (WILLIG und KELLER, 1973). Die wenigen durchgeführten Bestimmungen des Häutungshormongehaltes lassen zwar noch keine endgültige Aussage zu, sie zeigen aber doch schon die Tendenz auf, daß nämlich die Häutungshormon-Titerkurve bei dem gröberen Raster der Drach'schen Stadieneinteilung die Maxima im Häutungshormongehalt in den Stadien IVa und vielleicht auch in VIII nach ADELUNG nicht erkennen lassen, so daß eine eingipfelige Kurve vorge-täuscht werden könnte. Um sicher entscheiden zu können, ob bei der Stadieneinteilung nach DRACH in der Vorhäutungsphase ein oder zwei Maxima des Häutungshormongehaltes vorliegen, müßten zusätzliche Bestimmungen durchgeführt werden.

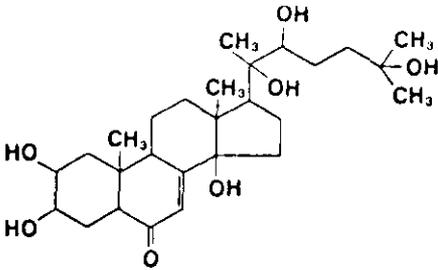
Tab.: 2 Nachweise von Häutungshormonen bei Crustaceen. + = Substanzen, die im biologischen Test Häutungshormonaktivität aufwiesen, chemisch aber nicht näher charakterisiert wurden.

Systematische Gruppe	Art	Häutungshormon	Autoren		
<b>"ENTOMOSTRACA"</b>					
COPEPODA	<i>Euchaeta norvegica</i>	+	Carlisle, 1965		
<b>"MALACOSTRACA"</b>					
EUCARIDA					
Euphausiaceen	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	+	Carlisle, 1965		
Decapoda Natantia	<i>Crangon vulgaris</i>	+	zit. in : Karlson und Skinner, 1960		
-	Reptantia : <i>Palinura</i>	<i>Jasus lalandei</i>	$\beta$ -Ecdyson	Hampshire und Horn, 1966	
-	-	" "	2-Deoxycrustecdyson	Galbraith et al., 1968	
-	-	<i>Astacura</i>	<i>Orconectes limosus</i>	+	Keller u. Adelung, 1970
		"	" "	+	Willig u. Keller, 1973
		"	" ssp.	+	Carlisle u. Connick, 1973
		"	" <i>virilis</i>	proteingebundener polarer Metabolit des $\alpha$ -Ecdyson	Gorell et al., 1972a
-	-	<i>Anomura</i>	<i>Emerita talpodia</i>	+	zit.in: Karlson und Skinner, 1960
-	-	<i>Brachyura</i>	<i>Carcinus maenas</i>	+	Karlson u. Skinner, 1960
		"	" "	+	Carlisle, 1965
		"	" "	+	Adelung, 1969
		"	<i>Libinia</i> ssp.	+	zit.in: Karlson und Skinner, 1960
		"	<i>Calinectes sapidus</i>	$\beta$ -Ecdyson, Callinecdyson A u.B	Faux et al., 1969
		"	<i>Hemigrapsus nudus</i>	" $\alpha$ " u. " $\beta$ "-Ecdyson (?)	Spaziani und Kater, 1971

Abbildung 3 : Formeln der bis jetzt aus  
Crustaceen isolierten Ecdysone

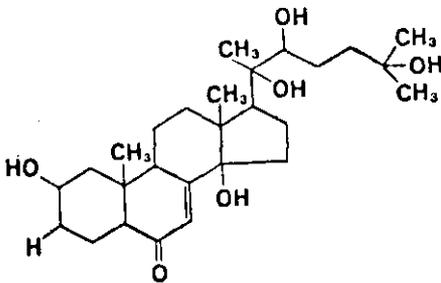


$\alpha$  - Ecdyson

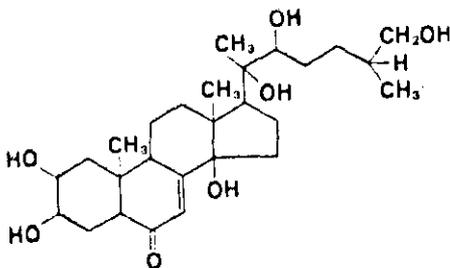


$\beta$ - Ecdyson

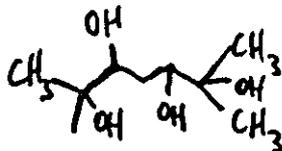
(= Ecdysterone, 20-Hydroxyecdysone)



Deoxycrustecdysone



Callinecdysone A



Callinecdysone B  
(Seitenkette)

## 2. Ecdyson-Nachweise

Die bisher erfolgten Nachweise von Häutungshormon aus Crustaceen sind in Tabelle 2 wiedergegeben.

Nicht in allen Fällen, in denen Häutungshormone aus Crustaceen isoliert wurden, erfolgte auch eine chemische Charakterisierung dieser Hormone, z.T. wurden nur Bestimmungen der Aktivität im biologischen Test (Musca- oder Calliphora-Test) durchgeführt. Die chemischen Strukturen der bisher bekannt gewordenen Häutungshormone aus Crustaceen sind in der folgenden Abbildung dargestellt (Abb. 3).

Bei verschiedenen Arten wurden mehrere Häutungshormone gefunden. Hier ist noch unklar, in welchem biochemischen Zusammenhang die einzelnen Hormone zueinander stehen, ob es sich also um Gemische von Prohormon, Hormon und Abbauprodukten handelt. Derartige Fragen können erst geklärt werden, wenn bekannt ist, welche Synthesewege beschriftet werden und welche Inaktivierungsmechanismen vorliegen. Leider sind die Angaben hierüber für Crustaceen sehr spärlich. Bisher weiß man nur, daß Krebse  $\alpha$ - in  $\beta$ -Ecdyson umwandeln können (KING und SIDALL, 1969), man weiß ferner, daß Crustaceen nicht in der Lage sind, das Steringrundgerüst selbst aufzubauen (siehe WILLIG, im Druck). Das Problem der Biosynthese von Crustaceen-Häutungshormonen wurde erst in allerjüngster Zeit angegangen. SPAZIANI und KATER (1973) fanden bei der Krabbe *Hemigrapsus nudus* je nach Häutungsstadium unterschiedliche Aufnahme- und Umsatzraten für  $^{14}\text{C}$ -markiertes Cholesterol. Als Metaboliten des Cholesterols treten sehr wahrscheinlich  $\alpha$ - und  $\beta$ -Ecdyson auf. Damit scheint die Biosynthese der Crustaceen-Häutungshormone von der gleichen Grundsubstanz auszugehen wie bei den Insekten (WILLIG et al., 1971).

Über die Inaktivierung der Häutungshormone liegen für Crustaceen im Gegensatz zu den Insekten (siehe KARLSON et al., 1973) keine Angaben vor, mit einer einzigen Ausnahme :

ADELUNG (1967) fand an *Carcinus maenas* eine relativ schnelle Inaktivierung des injizierten Ecdysterons. Ein Minimum der Ecdysteronaktivität war 4 Stunden nach Injektion festzustellen. Der Ecdysterongehalt stieg dann im Verlauf eines Tages wieder etwas an. Verbleib, Organverteilung, aktive Ausscheidung und Inaktivierung des injizierten Ecdysterons sind allerdings noch ungeklärt. Diese Fragen sind mit hochmarkiertem  $H^3$ -Ecdyson angebar, das seit neuestem verfügbar ist. Für *Orconectes virilis* wurde schon die Organverteilung markierten Ecdysons untersucht (GORELL et al., 1972). Solche Analysen scheinen nicht nur unter häutung physiologischen Aspekten von Interesse zu sein, gibt es doch Hinweise dafür, daß ausgeschiedenes Ecdysteron ein weibliches Sexualpheromon bei Krabben ist (KITTREDGE und TAKAHASHI, 1972).

Eine weitere Frage in diesem Zusammenhang ist das Problem der Trägerproteine für Ecdyson und dessen Metabolite. GORELL et al. (1972) fanden im Hepatopancreas des Flußkrebsses *Orconectes virilis* Proteine der 6,35 S- und 11,5 S-Fraktion, die einen Metaboliten des Ecdysons zu binden vermögen. Ecdyson-bindende Proteine wurden auch aus Insekten isoliert (EMMERICH, 1970 und 1972; THAMER und KARLSON, 1972). Es ist vorläufig noch nicht klar, ob das freie oder das proteingebundene Häutungshormon das aktive ist. Möglicherweise ist bei zukünftigen Extraktionen und Konzentrationsbestimmungen der Häutungshormone aus Crustaceen auch die Proteinfraction zu beachten.

Isolierungen von Häutungshormonen aus "Entomotraken" wurden meines Wissens bisher nicht durchgeführt, was im wesentlichen eine Materialfrage sein dürfte. Durch Massenzuchten - etwa von *Artemia* - oder durch den Einsatz des hochempfindlichen Radioimmunoassays für Ecdysone dürften sicher auch Häutungshormone bei den "Entomotraken" nachzuweisen sein, wobei es nach unseren heutigen Kenntnissen der Häutungsphysiologie und Stammesgeschichte der Arthropoden (KRISHNAKUMARAN und SCHNEIDERMAN, 1970) als wahrscheinlich gilt, daß es sich bei den Häutungshormonen der "Entomotraken" um die gleichen wie die der Malakotraken handelt.

Tab. 3: Übersicht über die Wirkungen exogener Ecdysone auf Crustaceen

Systematische Gruppe	Art	Hormon	Häutungsbeeinflussung	sonst. Effekte	Autoren
<b>"MALACOSTRACA"</b>					
<b>ENCARIDA</b>					
Decapoda Natantia	<i>Palamonetes kadiakensis</i>	$\beta$ -Ecdyson	+ in Stadium D unwirksam	hohe Dosen toxisch	HUBSCHMAN & ARMSTRONG, 1972
	<i>Penaus japonicus</i>	Inokosteron	+		KURATO, 1968
- Reptantia: Astacura	<i>Orconectes obscurus</i>	$\alpha$ -u. $\beta$ - Ecdyson	+ $\alpha$ -u. $\beta$ -Ecdyson gleich wirksam		WARNER & STEVENSON, 1972
- " "	" <i>sanborni</i>	$\beta$ -Ecdyson	+ in Stadien C <sub>2</sub> bis D <sub>2</sub> gleich wirksam		STEVENSON & TSCHANTZ, 1973
" "	" <i>limosus</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		KRACHT, 1972
" "	" <i>virilis</i>	$\beta$ -Ecdyson		Gastrolithenbil- dung, Zunahme freier Aminosäuren im Muskel, verstärk- ter Aminosäureein- bau in Proteine der Hypodermis (nicht in Hepatopancreas) gesteigerter O <sub>2</sub> - Verbrauch in Bfan- chiostegiten.	McWHINNIE et al., 1972
" "	" "	$\beta$ -Ecdyson		erhöhter Einbau von Uridin u. Leucin in RNA u. Protein	GORELL & GILBERT, 1969
" "	<i>Procambarus simulans</i>	$\beta$ -Ecdyson	- +bei augenstiel- losen Tieren		LOWE et al., 1968
" "	" <i>ssp.</i>	$\alpha$ -u. $\beta$ - Ecdyson, Inokosteron, Ponasteron, Cyasteron, $\beta$ -SEA-1	+	Häutungen wurden selten überlebt, keine DNA- Replikation	KRISHNAKUMORAN & SCHNEIDERMAN, 1970
" "	" <i>clarkii</i>	$\beta$ -Ecdyson	+	Gastrolithen- bildung	SMILEY, 1971
" "	<i>Cambarus sciotensis</i>	"	+		" "
" "	<i>Homarus americanus</i>	$\alpha$ -u. $\beta$ - Ecdyson	+ in Nachhäu- tungsphase un- wirksam $\beta$ -Ecdyson "toxischer"		RANGO RAO et a. 1973
: Brachyura	<i>Carcinus maenas</i>	Extrakte aus Crustaceen Insekten	+		CARLISLE, 1965
" "	" "	$\alpha$ -Ecdyson	-		ADELUNG, 1967
" "	<i>Gecarcinus lateralis</i>	$\beta$ -Ecdyson	-		SKINNER & GRAHAM, 1970
" "	<i>Uca pugilator</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		KRISHNAKUMARAN & SCHNEIDERMAN 1970
" "	" "	$\alpha$ -u. $\beta$ - Ecdyson	+ $\beta$ -Ecdyson "toxischer"	beide Regenerat- wachstumsphasen beschleunigt	RANGO RAO et a. 1972

Tab.3 : Übersicht über die Wirkungen exogener Ecdysone auf Crustaceen (Fortsetzung)

Systematische Gruppe	Art	Hormon	Häutungs- beeinflussung	sonst. Effekte	Autoren
PERACARIDA					
Isopoda	<i>Sphaeroma serratum</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		CHARMANTIER & TRILLES, 1973
	<i>Armadillidium vulgare</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		KRISHNAKUMARAN & SCHNEIDERMAN 1968
	<i>Proassellus cavaticus</i>	$\beta$ -Ecdyson	in Stadium D unwirksam $\beta$ -Ecdyson hemmt Exuviation		MAISSIAT & GRAF, 1973
	<i>Asellus aquaticus</i>	-Ecdyson	+	Einfluß auf Vitellogenese	BALESDENT, 1971
	<i>Idotea balthica</i>	$\beta$ -Ecdyson	+	$\beta$ -Ecdyson hemmt Exuviation	MAISSIAT & GRAF, 1973
	" "	$\alpha$ -Ecdyson	+	Einfluß auf Vitellogenese	REIDENBACH, 1970
	<i>Ligia oceanica</i>	$\beta$ -Ecdyson	+	$\beta$ -Ecdyson hemmt Exuviation	MAISSIAT & GRAF, 1973
	" "	$\alpha$ -Ecdyson	+	Gewebe in Stadium A u. B refraktär	MAISSIAT, 1970
	" "	$\alpha$ -Ecdyson	+		MAISSIAT & LEGRAND, 1970
	<i>Porcellio dilatatus</i>	$\alpha$ -Ecdyson	+	Gewebe in Stadium A u. B refraktär	" "
Amphipoda	<i>Orchestia gammarella</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		BLANCHET & CHARNIAUX-COTTON, 1971
	" "	$\alpha$ - u. $\beta$ -Ecdyson	+		BLANCHET, 1972
	" <i>cavimana</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		GRAF, 1972a
	" "	$\beta$ -Ecdyson	+	Kontrolle über Ca-Metabolismus in Caecur	GRAF, 1972b
	<i>Niphargus virei</i>	$\beta$ -Ecdyson	+		GRAF, 1972a

### 3. Einfluß von exogenen Ecdysonen

In einem Übersichtsreferat von FINGERMAN (1970) konnten erst 2 Arbeiten zitiert werden, in denen die Wirkungen von exogenen Ecdysonen auf das Häutungsgeschehen bei Crustaceen beschrieben war. Die Beziehungen zwischen den damals schon aus Krebsen isolierten Ecdysonen und der physiologischen Bedeutung dieser Substanzen war noch weitgehend unklar und man war auf Analogieschlüsse zu den Insekten angewiesen. In der Zwischenzeit hat sich dies völlig geändert und eine Vielzahl von Veröffentlichungen über den Einfluß exogener Ecdysone auf das Häutungsgeschehen und einige physiologische Prozesse bei Krebsen ist erschienen. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die bisherigen Veröffentlichungen zu dieser Fragestellung (Tabelle 3). Die Tabelle bietet ein uneinheitliches Bild. Nach Ecdysongaben traten z.T. gar keine Effekte auf, in einigen Fällen war die Mortalität erhöht, die Häitungsvorbereitungen konnten beschleunigt werden, der gesamte Häitungszyklus wurde verkürzt, in einigen Fällen traten allerdings auch Verzögerungen im Häitungsablauf ein. Diese unterschiedlichen Ergebnisse können sicher mehrere Ursachen haben : negative Ergebnisse nach einmaliger Injektion einer niederen Dosis sind sehr wahrscheinlich auf die schnelle Inaktivierung des injizierten Ecdysons zurückzuführen. Bei *Carcinus maenas* wird injiziertes Ecdyson in 2 Stunden inaktiviert (ADELUNG, 1967). Injiziertes Ecdyson kann bei dieser Art aber auch die endogene Ecdysonproduktion steigern, so daß es sehr schwierig ist, Aussagen über die Ecdysonkonzentration an den Erfolgsorganen zu machen. Wenn man ferner noch bedenkt, daß man mit Injektionen von Ecdyson das natürliche hormonelle Milieu, das für einen geregelten Häitungsablauf sicher wichtig ist, empfindlich stört, dann sind die unterschiedlichen und teilweise negativen Ergebnisse verständlich. Trotz allem kann es nun aber als gesichert gelten, daß Ecdysone die Häitungshormone der Crustaceen sind, wenngleich noch unklar ist, welcher der bisher isolierten Ecdysonmetabolite die aktive Form darstellt und was die Primärwirkung der Ecdysone ist.

#### 4. Häutungshormontiter

Da die Häutungshormone  $\alpha$ - und  $\beta$ -Ecdyson mehrfach steuernd in den Häutungszyklus eingreifen, ist ein gleichbleibender Hormontiter während des Häutungszyklus nicht zu erwarten. Der Fragestellung, welche Hormonmengen zu welchen Häutungszeitpunkten vorliegen, wurde allerdings nur sehr selten nachgegangen, meines Wissens erst in 4 Fällen und zwar von ADELUNG an *Carcinus maenas* (1969), von FAUX und Mitarbeitern (1969) an *Callinectes*, von KELLER und ADELUNG am Flußkreb *Orconectes limosus* (1970) und von WILLIG und KELLER (1973) bei der gleichen Art.

Leider sind die 4 Untersuchungen nicht direkt vergleichbar. FAUX und Mitarbeiter untersuchten z.B. nur 3 verschiedene Häutungsstadien, die als frühe und späte Vorhäutung, bzw. als frisch gehäutete Tiere bezeichnet wurden. Den Untersuchungen an *Carcinus maenas* (ADELUNG, 1969) und an *Orconectes limosus* (WILLIG und KELLER, 1973) liegen zwar unterschiedliche Einteilungen des Häutungszyklus zu Grunde, diese ermöglichen aber dennoch einen Vergleich (siehe Vorbemerkungen zu Kapitel 2). Einige grundlegende Dinge sind bei den beiden letztgenannten Arten gleich : in der Vorhäutung wird der höchste Häutungshormongehalt erreicht, bei *Carcinus* 110 ng, bei *Orconectes* 50 ng, jeweils bezogen auf 1 g Frischgewicht. Kurz vor der Exuviation sinkt der Hormongehalt aber drastisch ab. In einigen Punkten liegen aber Unterschiede in den Titerkurven dieser beiden Arten vor : so sind die Häutungshormongehalte bei *Carcinus* immer höher als bei *Orconectes*, was wahrscheinlich ein artspezifischer Unterschied und nicht methodisch bedingt ist, da die Ausbeute an Häutungshormon bei *Orconectes* 98% beträgt (WILLIG und KELLER, 1973). Ferner weist die Häutungshormontiterkurve nur 1 Maximum auf, diejenige von *Carcinus* dagegen hat 4 Maxima. Dies mag ebenfalls ein Artunterschied sein, könnte aber auch methodisch bedingt sein;

ADELUNG unterteilte das Häutungsintervall in 21 Stadien, WILLIG und KELLER dagegen nur in 8, so daß kleinere Maxima in den Stadien B und C bei *Orconectes* möglicherweise nicht erfaßt werden und vor allem das Stadium D<sub>0</sub> nicht weiter unterteilt wurde (siehe III, 1.). Ferner amputierte ADELUNG 7 der 8 Schreitbeine von *Carcinus*, um deren Häutungszyklen zu beschleunigen und um die einzelnen Tiere besser zu synchronisieren. Zur Bildung der Regenerate wird sehr wahrscheinlich Ecdyson benötigt (ADELUNG, 1969), so daß möglicherweise 1 der 4 peaks in der Häutungshormon-Titerkurve von *Carcinus* mit der Regeneration zu tun haben könnte. Im Gegensatz zu *Carcinus* und *Orconectes* wurden bei *Callinectes sapidus* die höchsten Häutungshormongehalte kurz nach der Häutung gefunden und zwar 300 ng Ecdysteron und Callinecdysone insgesamt pro g Frischgewicht (FAUX et al., 1969).

Weitere Aufnahmen von Häutungshormontiterkurven bei anderen Crustaceen wären wünschenswert, da man u.U. aus dem Verlauf des Häutungshormontiters Rückschlüsse auf das Eingreifen des Ecdysterons in das gesamte Häutungs- und Stoffwechselgeschehen bei Krebsen erhalten kann. Ebenso wünschenswert sind selbstverständlich Analysen der aktuellen Hormonkonzentrationen in verschiedenen Organen zu verschiedenen Zeitpunkten des Häutungszyklus. Zum Fragenkomplex Häutungshormontiter zählen natürlich auch Untersuchungen über die Biosynthese und den Metabolismus des Häutungshormons (siehe vorheriges Kapitel).

## 5. Andere morphogenetische wirksame Hormone

### a) "Juvenilhormon"

Wenn in der Einleitung die Rede war, daß Häutungsphysiologie fast ausschließlich an Dekapoden durchgeführt wurde, so muß nun einschränkend gesagt werden, daß es sich um Häutungsphysiologie der adulten Tiere handelt. Häutungsphysiologie der Larven wird durch zwei Tatsachen erschwert : zum einen

treffen alle die Schwierigkeiten, die in der Einleitung für die "Entomotraken" genannt wurden, auch auf die Larven der Malakotraken zu und außerdem ist eine vollständige Laborzucht vom Ei bis zum geschlechtsreifen Tier bei Dekapoden weit schwieriger als bei vielen "Entomotraken". So ist es auch verständlich, daß die Metamorphose der Crustaceen weit weniger erforscht wurde als die der Insekten (COSTLOW, 1968) und daß bisher noch keine eindeutigen Hinweise auf ein Juvenilhormon bei Crustaceen vorliegen. Es wurden zwar schon Substanzen aus Dekapoden isoliert, die bei Insekten Juvenilhormon-Aktivität zeigen (SCHNEIDERMAN und GILBERT, 1958; SCHNEIDERMAN et al., 1965), was aber bei der Vielzahl der Substanzen, die Juvenilhormon-Aktivität aufweisen, ohne aber chemisch identisch zu sein mit dem Juvenilhormon der Insekten (RÖLLER et al., 1967), nicht weiter verwunderlich ist. Substanzen mit Juvenilhormon-Aktivität wurden z.B. auch aus Protozoen und Hefen isoliert (SCHNEIDERMAN et al., 1965).

Erstaunlicherweise wurde erst einmal getestet, ob Juvenilhormon oder dessen Analoge einen Einfluß auf das larvale Häutungsgeschehen und die Metamorphose bei Crustaceen haben und zwar von GOMEZ et al. (1972) an *Balanus galeatus*. Experimente mit den beiden Substanzen ZR-512 (Äthyl-3,7,11-trimethyl-dodeca-2,4-dienoat) und ZR-515 (Isopropyl-11-methoxy-3,7,11-trimethyl-dodeca-2,4-dienoat), die bei Insekten Juvenilhormon-Aktivität aufweisen und auch als Insektizide eingesetzt werden, ergaben, daß die eine Substanz (ZR-512) in Konzentrationen von 0,1 bis 500 ppb (parts per billion) in der Lage ist, bei *Balanus galeatus* vorzeitige Metamorphose auszulösen. Ein normales Anheften der metamorphosierten Larven war allerdings nicht gewährleistet, so daß daran gedacht wird, ZR-512 als - anti-fouling - Substanz einzusetzen.

b) Häutungshemmendes Hormon (moult inhibiting hormone MIH)

Daß Extirpation der Augenstiele die Häutung beschleunigen kann, wurde schon 1905 von ZELNY beschrieben; daß es sich hierbei um einen hormonellen Effekt handelt, zeigten BROWN und CUNNINGHAM (1938). Der eindeutige Nachweis und auch die Lokalisation des MIH in den neurosekretorischen Zellen des X-Organs gelang dann PASSANO (1953). Hinweise für Titeränderungen des MIH sind bisher nur indirekter Art. Durch Extirpationsstudien an Larvenstadien von Brachyuren konnte COSTLOW zeigen, daß während einer früheren Phase der Megalopaentwicklung noch kein MIH gebildet wird (COSTLOW, 1963 und 1966). Ebenfalls durch Extirpation der Augenstiele kamen ADELUNG und BÜCKMANN zu dem Schluß, daß bei *Carcinus maenas* MIH kurz nach der Metamorphose gebildet und im Verlaufe der weiteren Entwicklung mit zunehmender Größe vermehrt MIH ausgeschüttet wird (ADELUNG und BÜCKMANN, 1965). Jahreszeitlich unterschiedliche Ausschüttungen von MIH werden von AIKEN (1969) diskutiert. Die bisher einzige Studie, die sich um eine Anreicherung und chemische Charakterisierung des MIH bemühte, ist die Untersuchung von RAO (1965). Er konnte zeigen, daß es sich bei dem MIH um ein Peptidhormon handelt, wie alle bisher bekannt gewordenen Augenstiellhormone. Leider ist seither weder die chemische noch die physiologische Charakterisierung des MIH weiter fortgeschritten.

c) Häutungsbeschleunigendes Hormon (moult accelerating hormone = MAH)

Z.T. werden nach Entfernung der Augenstiele dekapoder Krebse auch Häutungen verzögert oder verhindert, so daß auf die Existenz eines häutungsbeschleunigenden Hormons geschlossen wurde (Literatur : siehe bei McWHINNIE et al., 1972). Da der Augenstiel der Dekapoden aber eine Fülle von Hormonen mit

unterschiedlichen Funktionen enthält (siehe : KLEINHOLZ, 1966; FINGERMAN, 1971), ist es denkbar, daß ein Ausfall dieser Hormone bei einigen Arten zu einem Stoffwechsellmilieu führen kann, das eine Häutung nicht mehr zuläßt oder zumindest erschwert. Ein absolut sicherer Nachweis für das MAH wurde bisher auch nie geführt. Falls die Existenz des MAH aber klar bewiesen werden könnte, wäre damit eine weitere Parallele zur hormonellen Regulation der Häutung bei den Insekten gefunden (Diskussion dieses Punktes bei BÜCKMANN, 1970).

### III Stoffwechseländerungen im Verlaufe des Häutungszyklus

Der Zweck des Kapitels III sollte es sein, einige ausgewählte Stoffwechselfaktoren und deren Änderungen im Häutungszyklus zu beschreiben und mögliche Zusammenhänge mit dem Häutungshormon aufzuzeigen. Eine Aufzählung aller sich ändernder Faktoren wurde nicht angestrebt, ebensowenig wurde versucht, einen vollständigen Überblick über die Stoffwechselphysiologie der Crustaceen zu bieten (siehe hierzu : WATERMAN, 1960; HUGGINS und MUNDAY, 1968; URICH, 1969; HOHNKE und SCHEER, 1970).

#### 1. Proteine

Bei der Besprechung des Faktors Protein im Häutungszyklus sind 3 verschiedene Gesichtspunkte zu beachten, 1) ein quantitativer, 2) ein qualitativer und 3) ein metabolischer.

Quantitative Änderungen des Gesamtproteingehaltes während des Häutungszyklus wurden schon mehrfach beschrieben (ältere Literatur bei PASSANO, 1960 und FLORKIN, 1960; an neueren Arbeiten zu dieser Fragestellung seien genannt : ANDREWS, 1967; GLYNN, 1968; DJANGMAH, 1970; ADELUNG, 1971; BURSEY und LANE, 1971; HUMPHREYS und STEVENSON, 1973). Allen diesen Untersuchungen ist gemeinsam, daß in der späten Zwischenhäutungsphase und Vorhäutungsphase die höchsten Proteinkonzentrationen gefunden wurden, sowohl in der Hämolymphe, als auch in Hepatopankreas und Epidermis. Gleichartige Veränderungen im Häutungszyklus ergeben sich auch für den Reststickstoff. So zeigen z.B. die beiden Titerkurven für Protein und Reststickstoff in der Hämolymphe von *Carcinus maenas* einen nahezu deckungsgleichen Verlauf. Beide Kurven stimmen im übrigen auch gut mit der Häutungshormon-Titerkurve überein.

McWHINNIE und MOHRHERR, 1970; GORELL und GILBERT, 1971; HUMPHREYS und STEVENSON, 1973). Ebenfalls in der Vorhäutungsphase wurden auch die höchsten Nucleinsäurekonzentrationen gefunden (SKINNER, 1966; KELLER und ADELUNG, 1970; GORELL und GILBERT, 1971; HUMPHREYS und STEVENSON, 1973). Direkte Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen Ecdyson und Proteinsynthese fanden McWHINNIE et al. (1972) und GORELL und GILBERT (1969). Nach  $\beta$ -Ecdysongaben erhöhten sich der Gehalt an freien Aminosäuren und auch die Einbauraten von Leucin in Proteine der Epidermis und des Hepatopankreas (McWHINNIE et al., 1972). GORELL und GILBERT (1969) stellten erhöhte Protein- und RNS-Synthese nach Injektion von  $\beta$ -Ecdyson fest. Der direkte Beweis für eine Genaktivierung durch Ecdyson, der Nachweis spezifischer mRNS, steht für Crustaceen allerdings noch aus.

## 2. Kohlenhydrate

Der Metabolismus der Kohlenhydrate ist das meistbearbeitete Teilgebiet der Stoffwechselphysiologie an Crustaceen (siehe HUGGINS und MUNDAY, 1968; URICH, 1969; HOHNKE und SCHEER, 1970). Mit dem Häutungszyklus verknüpfte zyklische Änderungen des Kohlenhydratbestandes wurden schon frühzeitig erfaßt (siehe z.B. RENAUD, 1949), doch sind nach wie vor viele Fragen offen. Auch können nicht alle älteren Werte übernommen werden, da z.T. unspezifische Methoden, etwa bei der Glucosebestimmung, angewandt wurden. Aber auch neuere Arbeiten an einer Art mit gleicher chemischer Methodik sind meist nicht vergleichbar, da in vielen Fällen zu grobe Einteilungen des Häutungszyklus zugrunde liegen und z.T. auch Freilandfänge verwendet wurden, deren Ernährungszustand unbekannt ist.

Daß die Beobachtung dieser Faktoren sehr wichtig ist, zeigt ein Vergleich der Glucosetiterkurven in der Hämolymphe von *Carcinus maenas* von TELFORD und ADELUNG. Die Freilandfänge weisen Glucosewerte zwischen 5,8 und 12,2 mg/100 ml auf (TELFORD, 1968), während ADELUNG (1971) Werte zwischen 18 und 50 mg/100 ml findet. TELFORD unterteilt den Häutungszyklus nur in 5 Stadien

mg/g TG

160

120

80

40

I

II

III

IV

V

VI

VII

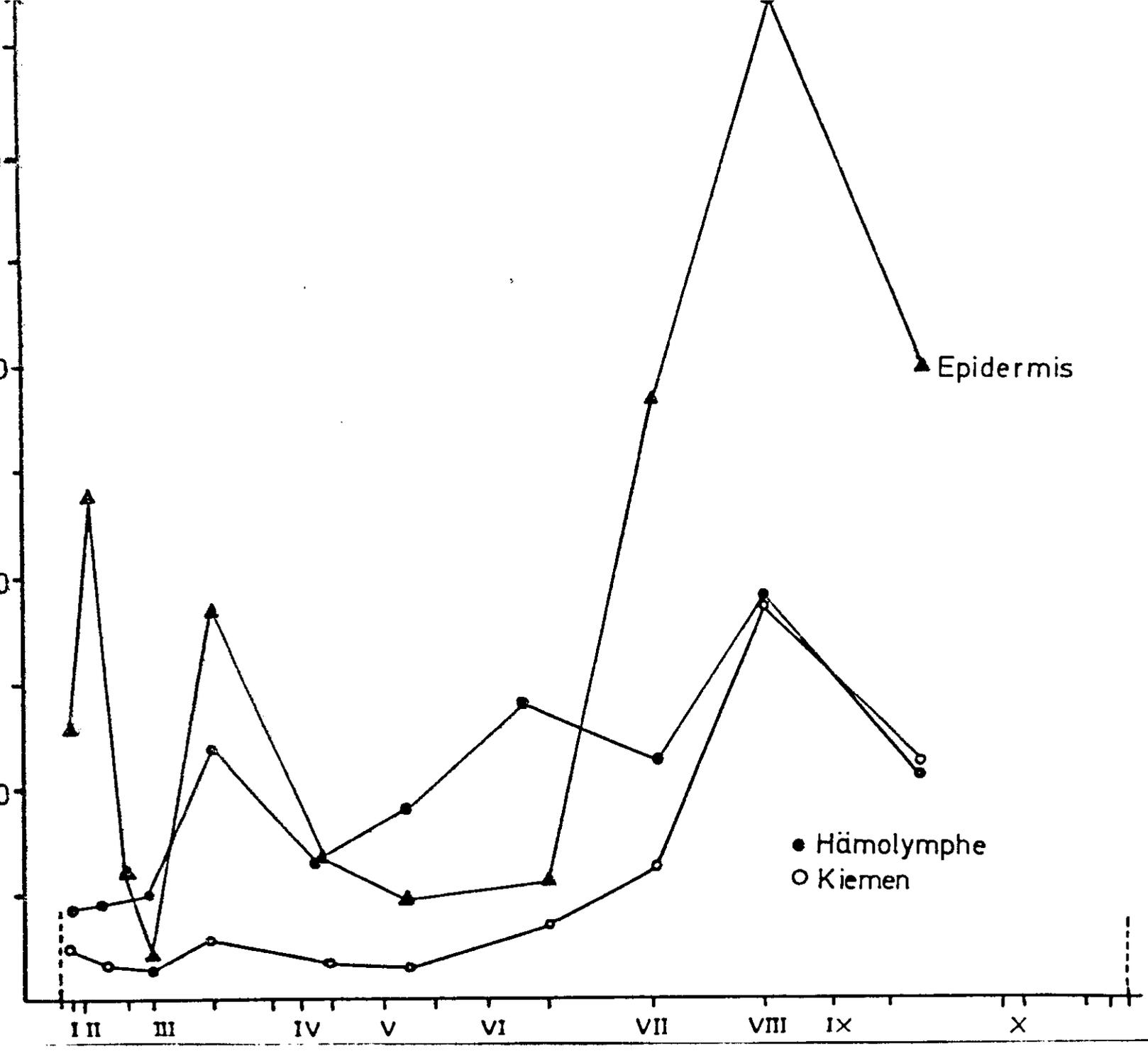
VIII

IX

X

● Hämolymphe  
○ Kiemen

Epidermis



mg/ g TG

300

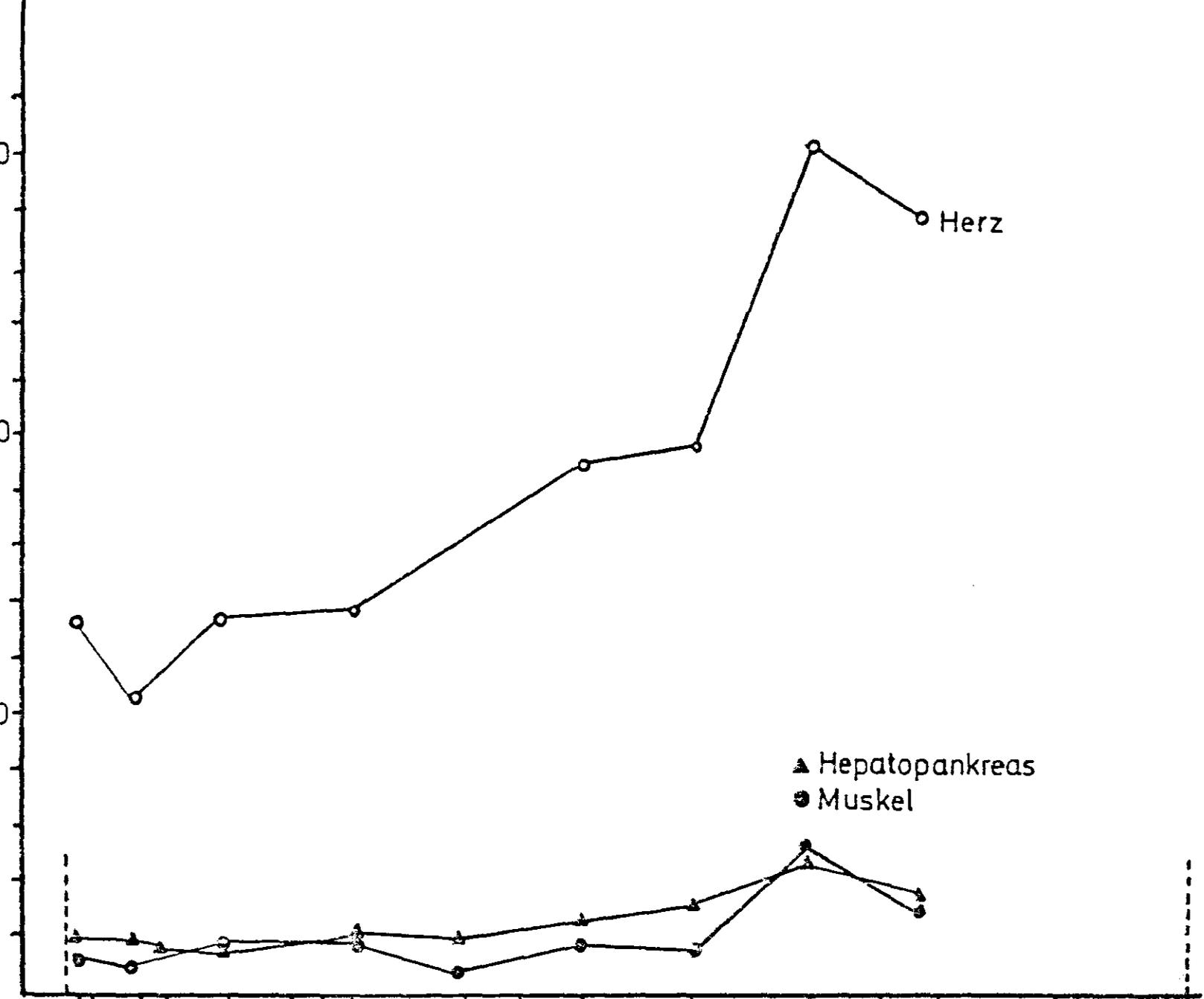
200

100

▲ Hepatopankreas  
● Muskel

Herz

II III IV V VI VII VIII IX X



Legende zu Abb. 4 und 5

Glykogengehalt von Hämolymphe (mg/100 ml), Muskel, Kiemen, Hepatopankreas, Epidermis, Herz (jeweils mg/g Trockengewicht) im Verlaufe des Häutungszyklus (Zahlenangaben im Anhang). Den Kurven liegen rund 500 Einzelbestimmungen nach der Anthron-Methode (Van HANDEL, 1965) zugrunde. Es wurden nur Tiere verwendet, die noch nicht geschlechtsreif waren. Die Tiere wurden nach der Methode von BAKER (1955) getötet, die Organe sofort tiefgefroren und lyophilisiert, Hämolymphe wurde sofort aufgearbeitet. Von jeder Probe erfolgten Doppelbestimmungen.

X-Achse : Häutungsstadien nach ADELUNG (1969).



und findet eine eingipfelige Kurve mit einem Maximum in der Vorhäutungsphase, während ADELUNG einen komplizierteren Kurvenverlauf feststellt mit dem höchsten Wert in der Nachhäutungsphase zur Zeit der Bildung der Endokutikula.

HEATH und BARNES (1970) veröffentlichten eine Glykogentiterkurve von *Carcinus maenas*. Da sie auch von Freilandtieren ausgingen, das Häutungsintervall nur grob unterteilten und lediglich den Hepatopankreas untersuchten, erschien uns eine eingehendere Untersuchung des Glykogengehaltes in Hämolymphe und verschiedenen Organen angebracht. Die bisherigen Ergebnisse hierzu sind in den Abbildungen 4 und 5 dargestellt (Zahlenangaben im Anhang). Die niedrigsten Werte weisen Kiemen, Muskel und Hepatopankreas auf (bis Stadium VI unter 2% des Trockengewichtes), während das Herz aus rund 15% Glykogen besteht, bezogen auf das Trockengewicht (bis Stadium VI). Recht hohe Glykogenwerte wurden auch in der Hämolymphe gefunden, was die Untersuchungen von JOHNSON et al. (1971) an Zwischenhäutungs-tieren von *Carcinus maenas* bestätigt. Allen Organen gemeinsam ist, daß maximale Glykogenkonzentrationen im Häutungsstadium VIII, also zur Zeit der Apolyse, gefunden werden. Da *Carcinus maenas* im Häutungsstadium IXb mit der Nahrungsaufnahme aufhört, könnte das gespeicherte Glykogen zur Aufrechterhaltung des Energiestoffwechsels dienen. Eine andere Möglichkeit ist die, daß dieses gespeicherte Glykogen zur Chitinsynthese verwendet wird. Nach Untersuchungen an Flußkrebse (LANG, 1971; HORNING und STEVENSON, 1971; SPECK et al., 1972a) erfolgt vor der Häutung kaum Einbau von Glucose in Chitin, obwohl lebhafte Chitinsynthese stattfindet. Vor der Häutung wird N-Acetyl-Glucosamin eingebaut, während nach der Häutung auch Glucose eingebaut wird. Welche der beiden Möglichkeiten für *Carcinus maenas* zutrifft, muß erst noch untersucht werden. Unklar ist auch noch die Bedeutung der peaks in den Häutungsstadien IIa (Epidermis) und IIIb (Epidermis und Hämolymphe). Weitere Untersuchungen zum Kohlenhydratstoffwechsel von *Carcinus maenas*, insbesondere dem Chitinmetabolismus, sollen diese Fragen klären.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Regulation des Kohlenhydratstoffwechsels allein durch das Häutungshormon erfolgt, denn außer den Schwankungen im Häutungszyklus gibt es Änderungen im Zusammenhang mit der Tageszeit, der Jahreszeit, dem Zustand der geschlechtlichen Entwicklung und auch kurzfristige Reaktionen auf Stress. Teilaspekte des Kohlenhydratstoffwechsels könnten aber durchaus direkt durch das Häutungshormon geregelt werden. Für Insekten liegen Befunde vor, daß Ecdyson direkt in den Chitinmetabolismus eingreifen kann und zwar durch Aktivierung synthetisierender und abbauender Systeme (KIMURA, 1973).

Ob eine Kopplung zwischen dem hyperglykämischen Hormon aus dem Augestiel dekapoder Krebse (KLEINHOLZ et al., 1967; KELLER, 1967; KLEINHOLZ et al., in Vorbereitung) und dem Häutungszyklus besteht, ist noch völlig unbekannt. Denkbar ist, daß im Häutungszyklus unterschiedliche Syntheseraten oder Sekretionsrhythmen dieses neurosekretorischen Peptidhormons vorliegen, möglich ist aber auch, daß sich im Verlaufe des Häutungszyklus die Kompetenzen der Organe, an denen das hyperglykämische Organ angreift, ändern.

### 3. Lipide

Im Vergleich zu den Kohlenhydraten und Proteinen wurden die Lipide bei den Crustaceen weit weniger erforscht, was im wesentlichen durch methodische Schwierigkeiten bedingt dürfte (O'CONNOR und GILBERT, 1968) und durch die Tatsache, daß Crustaceen keinen speziellen Fettkörper besitzen wie die Insekten. Von den vorhandenen Untersuchungen über Lipide bei Crustaceen befaßt sich ein größerer Teil mit der Lipidzusammensetzung (z.B. BLIGH und SCOTT, 1966; COLLATZ, 1969; HUGGINS und MUNDAY, 1968; ALLEN, 1972; HERRING, 1973), Schwankungen des Lipidgehaltes im Jahresverlauf (COLLATZ, 1969; HEATH und BARNES, 1970; SPECK et al., 1972; ARMITAGE et al., 1972) und dem Lipidstoffwechsel (HUGGINS und MUNDAY, 1968; GRASZYNSKI, 1968 und 1970). Nur wenige Arbeiten

beschäftigen sich mit der Frage des Lipidtiters im Verlaufe des Häutungszyklus (O'CONNOR und GILBERT, 1969; HEATH und BARNES, 1970; LAUTIER und VERNET, 1972; CARLISLE und DOWNER, 1972; ältere Literatur bei PASSANO, 1960). Änderungen im Lipidgehalt wurden entweder für den Hepatopankreas oder für die Hämolymphe erfaßt. Untersuchungen an *Carcinus maenas* haben zum Ziel, den Lipidtiters während des Häutungszyklus sowohl in der Hämolymphe als auch in verschiedenen Organen zu bestimmen. *Carcinus maenas* hat im Vergleich zu früher untersuchten Arten den Vorteil, daß bei unseren standardisierten Haltungsbedingungen vor allem auch standardisiertes Futter geboten wird, was für die Erfassung des Lipidgehaltes von Bedeutung ist. Erste Befunde deuten daraufhin, daß die Schwankungen im Lipidgehalt der Hämolymphe am ausgeprägtesten sind und in der frühen Vorhäutungsphase maximale Werte erreicht werden. Die gleiche Tendenz, wenn auch viel schwächer ausgeprägt, ist auch für Hepatopankreas und Kiemen festzustellen (SPINDLER-BARTH, in Vorbereitung). Auch in allen übrigen Untersuchungen über den Lipidtiters im Häutungszyklus wurden die höchsten Werte in der späten Zwischen- und frühen Vorhäutungsphase gefunden, unabhängig vom untersuchten Organismus oder Organ.

Ein direkter Zusammenhang zwischen dem Häutungshormon und dem Lipidgehalt ist nicht gegeben, wie ein Vergleich der Häutungshormon-Titerkurven und der Lipidtiterskurven zeigt und wie durch BOLLENBACHER et al. (1972) nachgewiesen wurde. Diese Autoren konnten die Einbauraten von Natriumacetat in Gesamtlipid weder durch Injektion von Ecdysteron, noch durch Entfernung des Y-Organs als der Häutungshormondrüse ändern. Erhöhte Einbauraten wurden aber nach Entfernung der Augenstiele gefunden, so daß anzunehmen ist, daß der Lipidgehalt durch ein Augenstielhormon geregelt wird.

#### 4. Enzymaktivitäten

Untersuchungen über Enzymaktivitäten bei Crustaceen hatten zunächst zum Inhalt, Auf- und Abbauewege von Nährstoffen ausfindig zu machen und durch Vergleich von Enzymaktivitäten verschiedener Stoffwechselwege einzelne Organe zu charakterisieren (URICH, 1969; ARVY, 1969). Es wurde zunächst fast ausschließlich mit Zwischenhäutungstieren gearbeitet und Änderungen im Häutungszyklus wurden nicht systematisch erfaßt.

Da aber viele organische Stoffe zyklische Konzentrationsänderungen im Verlaufe eines Häutungsintervalles aufweisen, stellt sich die Frage, ob auch zyklische Änderungen von Enzymaktivitäten auftreten. Angaben hierüber liegen vor für : Amylasen (BAUCHAU und MENGEOT, 1965; WORMHOUDT et al., 1972), Arginase (WORMHOUDT et al., 1972), Glucosamin-6P-Isomerase (LANG, 1971), Nucleotid-Pyrophosphatasen (PUYEAR, 1969), saure Phosphatase (JENNINGS und HALVERSEN, 1971; McWHINNIE et al., 1972), Phenoloxidase (DECLEIR und VERCAUTEREN, 1967) und Proteasen (BAUCHAU und MENGEOT, 1965; WORMHOUDT et al., 1972). Abgesehen von den unzulänglichen Befunden an Amylasen, Arginase und Proteasen liegen damit für einige Enzyme eindeutige Beweise für zyklische Änderungen ihrer Aktivität im Verlaufe des Häutungsintervalles vor. Allerdings ist es noch schwierig, einen Zusammenhang zwischen diesen Änderungen und den sonstigen hormon- und stoffwechselphysiologischen Veränderungen im Häutungszyklus herzustellen. So ist z.B. die Bedeutung der sauren Phosphatase für das Häutungs-geschehen von Krebsen nicht bekannt und bei der Phenoloxidase in der Hämolymphe der Crustaceen handelt es sich sehr wahrscheinlich um das Hämocyanin, das eine Pseudo-Phenoloxidase-Aktivität aufweist (DECLEIR und VERCAUTEREN, 1967). Die Glucosamin-6P-Isomerase zeigt im Verlauf des Häutungszyklus von *Orconectes limosus* ausgeprägte Aktivitätsänderungen mit signifikant höheren Werten kurz vor und unmittelbar nach der Häutung verglichen mit Zwischenhäutungstieren (LANG, 1971). Die

Bedeutung dieses Enzyms wurde früher in der Beteiligung an der Chitinsynthese gesehen, liegt aber nach neueren Befunden in der Glucosamindeaminierung während der Resorption des alten Panzers (SPECK et al., 1972).

Ein Zusammenhang zwischen den beobachteten Aktivitätsänderungen der Enzyme und Änderungen des Häutungshormongehaltes ist bisher noch nicht bekannt. Für Crustaceen ist auch noch nicht erwiesen, daß Ecdysone Enzymduktionen bewirken können, wie dies bei den Insekten bekannt ist (KARLSON, 1966). Versuche, durch Injektion von  $\beta$ -Ecdyson in *Orconectes virilis* die spezifische Aktivität der sauren Phosphatase zu erhöhen, verliefen jedenfalls negativ (McWHINNIE et al., 1972).

## 5. Ionen

Rund ein Viertel des Trockengewichtes der Crustaceen ist Asche (RENAUD, 1949; VONK, 1960; SPECK et al., 1972), bevorzugt  $\text{CaCO}_3$ . Aber nicht nur der Panzer enthält anorganisches Material, sondern auch verschiedene Organe. So kann der Hepatopankreas bis zu 30% seines Trockengewichtes anorganisches Material enthalten (DRACH, 1939). Allerdings sind mindestens 80% des Gesamtgehaltes an Calcium in der Kutikula gespeichert (Werte für *Carcinus maenas*, ADELUNG, 1970). Da Calcium den Hauptbestandteil des anorganischen Materials darstellt, wurden fast ausschließlich Untersuchungen über den Calciumhaushalt im Verlaufe des Häutungszyklus gemacht (ältere Literatur bei PASSANO, 1960), und auf die beiden Organe Hämolymphe und Hepatopankreas beschränkt. Quantitative Bestimmungen anderer Ionen in der Hämolymphe lagen zwar schon viele vor, aber nur für Zwischenhäutungstiere (siehe FLORKIN, 1960; ROBERTSON, 1960). Neuerdings wurden aber auch Bestimmungen für andere Ionen im Häutungsverlauf durchgeführt (siehe etwa : GLYNN, 1968; ADELUNG, 1971; ALIKHAN, 1972).

Der Zusammenhang zwischen Ionenhaushalt und Häutungszyklus erscheint nicht sehr einheitlich. Selbst für ein und dasselbe Ion wurden völlig unterschiedliche Beziehungen in der Ionenkonzentration während des Häutungszyklus gefunden, z.B. für Kupfer (siehe ALIKHAN, 1972). Kalium kann während des Häutungszyklus außerordentlich konstant sein (Befunde an *Carcinus maenas*, ADELUNG, 1970), es kann aber auch dasjenige Ion sein, das die größten Schwankungen aufweist (Befunde an *Homarus vulgaris*, GLYNN, 1968).

Im Hinblick auf die Interpretation des Einflusses des Häutungshormones auf die Ionenverschiebungen während des Häutungszyklus liegen ebenfalls unterschiedliche Befunde vor. So können Ecdysone bei Flußkrebse die Gastrolithenbildung und somit die Calciumspeicherung stimulieren. Bei *Orchestia* wird durch Crustecdyson die Speicherung von Calcium im Caecum gefördert. Extrakte von Y-Organ erhöhen bei *Carcinus* den Calciumspiegel in der Hämolymphe um das Dreifache (CARLISLE, 1957), während ADELUNG (1970) bei der gleichen Art durch Vergleich der Hormontiterkurve mit der Titerkurve des Hämolymphecalciums zur Auffassung gelangt, daß kein direkter Zusammenhang zwischen Häutungshormon und Calciummetabolismus besteht.

Diese widersprüchlichen Ergebnisse können zum großen Teil durch Artunterschiede erklärt werden. Es ist zweifelsohne der Lebensraum einer Art der entscheidende Faktor. Land- und Süßwasserkrebse müssen wegen des geringen Calciumangebotes Calciumspeicher anlegen (bei dem einzigen untersuchten "Entomostraken", dem Süßwasserostracoden *Heterocypris* erfolgt allerdings weder Reabsorption noch Speicherung von Calcium vor der Häutung, TURPEN und ANGELL, 1971), während marine Krebse Calcium in genügender Menge im Seewasser vorfinden und daher Calcium weder reabsorbieren noch speichern. Ein weiterer Unterschied zwischen diesen beiden Gruppen besteht in der hormonellen Regulation des Wasser-Ionen-Haushaltes.

Süßwasserformen besitzen ein neurosekretorisches Hormon, das den Chloridgehalt in der Hämolymphe erhöht, während das entsprechende Hormon der marinen Formen die Chloridkonzentration erniedrigt (KAMEMOTO und TULLIS, 1972).

Da die Calciumspeicherung vor der Häutung nur bei Süßwasserformen erfolgt, ist es nicht sehr wahrscheinlich, daß dies eine der Primärwirkungen der Ecdysone ist. Gemeinsam ist aber allen bisher untersuchten Krebsen, daß der Calciumgehalt in der Hämolymphe in der Vorhäutungsphase zunimmt, was eine Bedeutung für die Erhöhung des osmotischen Wertes der Hämolymphe vor der Häutung haben könnte. Da dies ein Prozess ist, der allen Crustaceen gemeinsam ist und der für die Exuvation wichtig ist, könnte man hier eventuell an ein Eingreifen des Ecdysons denken.

## Diskussion

Eine Diskussion der 3 behandelten Fragenkomplexe - Einfluß von Außenfaktoren, hormonelle Steuerung und Änderungen von Stoffwechselfparametern während des Häutungszyklus - ist unter vergleichenden Gesichtspunkten außerordentlich schwierig und zwar deshalb, da nicht einmal ein Fragenkomplex in sich ein geschlossenes Bild liefert, was besonders etwa beim Einfluß der Photoperiode auf das Häutungsgeschehen diskutiert wurde.

Noch viel schwieriger ist allerdings die Verknüpfung der 3 Fragenkomplexe zu einer einheitlichen Diskussion. Die kritischen Punkte sind dabei die Nahtstellen zwischen dem Einfluß von Außenfaktoren und dem Häutungshormon einerseits und andererseits die Nahtstelle zwischen den Änderungen von Stoffwechselfparametern und dem Häutungshormon. Um einige der aufgeworfenen Probleme einmal als Frage zu stellen : wie ist es z.B. möglich, daß ein optisches Signal (größerer Artgenosse, Tageslänge) eine Häutung beeinflussen kann oder ein Signal z.B. verminderte Nahrungszufuhr oder fehlendes Beinpaar ebenfalls die Häutung verlangsamen kann? Gänzlich unterschiedliche Sinneseindrücke führen zu ein und demselben Effekt, etwa Häutungsverzögerung. Wo sind die Orte der Perzeption für diese unterschiedlichen Sinneseindrücke, wo sind die Schaltstellen, in denen diese Sinneseindrücke in ein hormonelles Signal umgesetzt werden und schließlich, wie erfolgt diese Umsetzung ? Bedeutet sie eine verminderte Sekretion des Häutungshormons oder eine verminderte Syntheserate oder eine erhöhte Syntheserate oder erhöhte Sekretion für das häutungshemmende Hormon oder sind beide Hormone gleichzeitig davon betroffen ? So lange das häutungshemmende Hormon noch nicht genauer bekannt ist, so lange Bildungs- und Angriffsorte von Häutungshormon und häutungshemmendem Hormon nur unklar bekannt sind und so lange aktuelle Konzentrationen dieser beiden Hormonsysteme nicht erfaßt werden können, ist eine Beantwortung

der oben angeschnittenen Fragen noch nicht möglich. Gleiches trifft auch zu für die 2. Nahtstelle, nämlich die zwischen Häutungshormon und den verschiedenen Stoffwechselfparametern, die sich während des Häutungszyklus ändern. Um dies an einem Beispiel näher zu erläutern : wie erfolgt die Regulation des Kohlenhydratstoffwechsels während des Häutungszyklus ? Z.B. liegen bei *Carcinus maenas* ausgeprägte Konzentrationsänderungen des Glucosehaushaltes in der Hämolymphe während des Häutungszyklus vor (ADELUNG, 1971). Ebenfalls drastische Änderungen während des Häutungszyklus konnten festgestellt werden im Glykogengehalt der Hämolymphe und anderer Organe bei *Carcinus maenas*. Die diesen Schwankungen zugrunde liegenden Regulationsmechanismen sind allerdings noch unbekannt. Zwar ist ein hyperglykämisches Hormon aus Augenstielen dekapoder Krebse genauer bekannt und charakterisiert worden (KLEINHOLZ et al. 1967; KELLER, 1967; KLEINHOLZ et al., in Vorbereitung), doch ist die Fragestellung, wie ein Zusammenspiel und ob überhaupt ein solches Zusammenspiel mit dem Häutungshormon erfolgt, noch nicht geklärt. Was die Regulation der anderen Stoffwechselfparameter im Häutungszyklus angeht, so sieht es noch schlechter aus und zwar deshalb, weil die anderen stoffwechselaktiven Hormone noch weniger bekannt sind als das hyperglykämische Hormon und es stellt sich - um nur ein Beispiel zu nennen - bei der Regulation des Wasserhaushaltes die Frage, ob nicht einige der Effekte direkt dem Häutungshormon zuzuschreiben sind, z.B. die vermehrte Wasseraufnahme kurz nach der Häutung. Wenn die bisherige Diskussion nur ungeklärte Problemstellungen aufwarf, so soll nicht verschwiegen werden, daß es neuerdings auch hoffnungsvolle Ansätze zu experimentellen Lösungen dieser Fragestellung gibt. Vor allen Dingen 3 Aspekte scheinen dazu in der Lage zu sein, ein genaueres Bild der häutungsphysiologischen Vorgänge zu liefern und zwar zum ersten ist es möglich, Ecdyson nun im Picogrammereich mit Hilfe eines Radioimmunassay nachzuweisen (BORST und O'CONNOR, 1972; BECKERS und EMMERICH, 1973). Das eröffnet Möglichkeiten, stationäre Konzentrationen von Ecdyson zu verschiedenen

Häutungszeitpunkten und in verschiedenen Organen in ein und demselben Tier zu erfassen und etwas über die nötigen Hormonkonzentrationen für die Auslösung bestimmter physiologischer Prozesse auszusagen. Zum zweiten ist es nun möglich, hochmarkiertes radioaktives  $\alpha$ - u.  $\beta$ -Ecdyson zu bekommen. Damit sind alle Fragen über Biosynthese, Metabolismus, Ausscheidung, Organverteilung und Inaktivierung experimentell angebar. Und zum dritten wird auf stoffwechselphysiologischer und endokrinologischer Ebene intensiv an der chemischen und physiologischen Charakterisierung von Hormonen dekapoder Krebse gearbeitet, was letztendlich Aussagen über die Regulation von Stoffwechselfparametern im Häutungszyklus ermöglichen wird.

2 große Fragenkomplexe, die in dieser Diskussion noch nicht angesprochen wurden, sind noch weitestgehend in Dunkel gehüllt. Zum einen eine Häutungsphysiologie nicht-malakotraker Krebse im Sinne von hormonellen und stoffwechselphysiologischen Untersuchungen während des Häutungszyklus und zum anderen die Frage der Kompetenz der Gewebe für ein Häutungshormon oder häutungshemmendes Hormon und mögliche oder wahrscheinliche Änderungen dieser Kompetenzen im Verlaufe des Häutungszyklus. Vergleicht man mit der Wirbeltierendokrinologie, so erscheinen Untersuchungen über Rezeptorproteine für diese morphogenetischen Hormone Aussagen über die entwicklungsphysiologische Kompetenz zu ermöglichen. In diesem Zusammenhang ist es noch unklar, ob es sich bei dem von GORELL et al. (1972) isolierten Protein aus dem Hepatopankreas eines Flußkrebse um ein Rezeptor - oder ein Trägerprotein für Ecdyson handelt.

## Literaturverzeichnis

- ADELUNG, D. : Die Wirkung von Ecdyson bei *Carcinus maenas* L. und der Crustecdysontiter während eines Häutungszyklus.  
Verh. dt. Zool. Ges. 30, 264-272, 1967.
- Die Ausschüttung und Funktion von Häutungshormon während eines Zwischenhäutungs-Intervalles bei der Strandkrabbe *Carcinus maenas*.  
Z. Naturforschg. 24b, 1447-1455, 1969.
  - Die Veränderungen des Kalziumgehaltes in der Kutikula und der Hämolymphe der Strandkrabbe *Carcinus maenas* während eines Häutungsintervalls.  
Zool. Anz. Suppl. 33, 244-248, 1970.
  - Untersuchungen zur Häutungsphysiologie der dekapoden Krebse am Beispiel der Strandkrabbe *Carcinus maenas*.  
Helg. wiss. Meeresunters. 22, 66-119, 1971.
  - und D. BÜCKMANN : Der Einfluß der innersekretorischen Organe auf den Häutungsrythmus von *Carcinus maenas*.  
Zool. Anz. Suppl. 28, 131-136, 1965.
  - und P. KARLSON : Eine verbesserte, sehr empfindliche Methode zur biologischen Auswertung des Insektenhormons Ecdyson.  
J. Insect Physiol. 15, 1301-1307, 1969.
- AIKEN, D.E. : Photoperiod, endocrinology and the crustacean molt cycle.  
Science 164, 149-155, 1969.
- ALIKHAN : Haemolymph and hepatopancreas copper in *Porcellio laevis*.  
Comp. Biochem. Physiol. 42A, 823-832, 1972.
- ALLEN, W.V. : Lipid transport in the Dungeness crab *Cancer magister* Dana.  
Comp. Biochem. Physiol. 43B, 193-197, 1972.
- ANDERSON, B.G. und L.A. BROWN : Chitin secretion in *Daphnia magna*.  
Physiol. Zool., 3, 485-493, 1930.
- ANDERSON, J.W. and G.C. STEPHENS : Uptake of organic material by aquatic invertebrates. VI. Role of the epiflora in apparent uptake of glycine by marine crustaceans.  
Mar. Biol. 4, 243-249, 1969.
- ANDREWS, P. : Über den Blutchemismus des Flußkrebse *Orconectes limosus* und seine Veränderung im Laufe des Jahres.  
Z. vergl. Physiol. 57, 7-43, 1967.

- ARMITAGE, K.B., A. BUIKEMA and N. WILLEMS : The effect of photoperiod on organic constituents and molting of the crayfish *Orconectes nais*.  
Comp. Biochem. Physiol. 44A, 431-456, 1973.
- ARVY, L. : Les enzymes chez les Crustacés.  
Ann. Biol. 8, 505-580, 1969.
- ATEMA, J. and D.G. ENGSTROM : Sex pheromone in the lobster, *Homarus Americanus*.  
Nature, 232, 261-264, 1971.
- AUVRAY, C. et B. DUSSART : Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopidés. II Cas de Cyclops et influences des facteurs extérieurs.  
Bulletin de la Société zoologique de la France, 92, 11-22, 1967.
- BAKER, J.R. : Experiments on the humane killing of crabs.  
J. mar. biol. Ass. U.K. 34, 15-24, 1955.
- BALESDANT, M.L. : Action d'une ecdysone de synthèse sur la mue et sur la sexualité de Crustacé Isopode femelle *Assellus aquaticus*.  
C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sci. Paris, 273 Série D, 1972-1974, 1971.
- BAUCHAU, A.G. et J.C. MENGEOT : Protéases et amylases de l'hépatopancréas des crabes au cours du cycle de mue et d'intermue.  
Extrait des Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique, 95, 29-37, 1965.
- BECK, S.D. : Insect photoperiodism.  
New York, Academic Press, 288 pp., 1968.
- BECKERS, Ch. and H. EMMERICH : Preparation of an ecdysone-6-carboxymethyl oxime complex with bovine serum albumin.  
Naturwissenschaften, 60, 50, 1973.
- BENNET, D.B. : The effect of limb loss and regeneration on the growth of the edible crab, *Cancer pagurus*.  
J. exp. mar. Biol. Ecol. 13, 45-53, 1973.
- BITTNER, G. und R. KOPANDA : Factors influencing molting in the crayfish *Procambarus clarkii*.  
J. exp. Zool. 186, 7-16, 1973.
- BLANCHET, M.-F. : Effects sur la mue et sur la vitellogenèse de la  $\beta$ -ecdysone introduite aux étapes A et D<sub>2</sub> du cycle d'intermue chez *Orchestia gammarélla* Pallas (Crustacé, Amphipode).  
Comparaison avec les effets de la  $\beta$ - et de l' $\omega$ -ecdysone aux autres étapes de l'intermue.  
C.R. Acad. Sc. Sér. D, 3015-3018, 1972.

- BLANCHET, M.-F. und H. CHARNIAUX-COTTON : Contrôle du déclenchement et de la durée de la période D du cycle d'intermue par l'ecdystérone, chez le Crustacé Amphipode *Orchestia gammarella* (Pallas); interaction avec la vitellogenese. C.R. Acad. Sc., Ser. D, 307-310, 1971.
- BLIGH E.G. and M.A. SCOTT : Blood lipids of the lobster, *Homarus americanus*. J. Fish. Res. Bd. Can., 23, 1629-1631, 1966.
- BLISS, D.E. : Light inhibition of regeneration and growth in the crab, *Gecarcinus lateralis*. Anat. Record 120, 742-743, 1954.
- Neurosecretion and the control of growth in a decapod crustacean. Bertil Hanström, Zoological Papers in Honour of His Sixtiffifth Birthday, 56-75, 1956.
  - Autotomy and regeneration. In : T.H. Waterman : the physiology of Crustacea, vol. I, 561-589, 1960.
  - and J.R. BOYER : Environmental regulation of growth in the decapod crustacean *Gecarcinus lateralis*. Gen. comp. Endocrin. 4, 15-41, 1964.
- BOHM, M.K. and R.A. PARKER : The fine structure of *Daphnia* supraoesophageal and optic ganglia, and its possible functional significance. J. Morph. 126, 272-292, 1968.
- BOLLENBACHER, W.E., S.M. FLECHNER and J.D. O'CONNOR : Regulation of lipid synthesis during early premolt in decapod Crustaceans. Comp. Biochem. Physiol. 42B, 157-165, 1972.
- BORST, D.W. and J.D. O'CONNOR : Arthropod Molting Hormons : Radioimmune Assay. Science, 178, 418-419, 1972.
- BOSCH de AGUILAR, van den, P. : Le système neurosécréteur de l'*Argulus foliaceus*. Crustaceana 23, 123-132, 1972.
- BROWN, F.A. Jr. und O. CUNNINGHAM : Influence of the sinus gland of crustaceans on normal viability and ecdysis. Biol. Bull. 77, 104-114, 1939.
- BÜCKMANN, D. : Entwicklungsphysiologie der Arthropoden. Postembryonale Entwicklung. Fortschritte der Zoologie, 14, 164-237, 1962.
- Die hormonale Entwicklungssteuerung der Arthropoden. Zool. Anz. Suppl. 33, 215-239, 1970.

- BÜCKMANN, D. und D. ADELUNG : Der Einfluß der Umweltfaktoren auf das Wachstum und den Häutungsrythmus der Strandkrabbe *Carcinides maenas*.  
Helg. wiss. Meeresunters. 10, 91-103, 1964.
- BURSEY, C.R. and C.E. LANE : Ionic and protein concentration changes during the molt cycle of *Penaeus duorarum*.  
Comp. Biochem. Physiol. 40A, 155-162, 1971.
- CARLISLE, D.B. : On the hormonal inhibition of molting in decapod Crustacea. II. The terminal anecdyosis in crabs.  
J. Mar. Biol. Assoc. 36, 291-307, 1957.
- The effects of Crustacean and Locust Ecdysons on moulting and proecdysis in juvenile Shore Crabs, *Carcinus maenas*.  
Gen. compar. Endocrinol. 5, 366-372, 1965.
  - und S.F. KNOWLES : Endocrine control in Crustaceans. Cambridge monographs in experimental biology, 10, Cambr. University Press, 1959.
  - und W.J. PITMAN : Diapause, neurosecretion and hormones in Copepoda.  
Nature, 190, 827-828, 1961.
  - et R.G.H. DOWNER : Mise en evidence d'un cycle, associé au cycle de la mue, des lipides et des hydrocarbures dans le sang des Ecrevisses.  
C.R., Sér. D, 275, 1447-1449, 1972.
  - and R.O. CONNICK : Sur l'organe Y, la glande de la mue et l'organe mandibulaire chez les Crustacés décapodes macrures.  
C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci. 276, Sér. D. 45-47, 1973.
- CHARMANTIER, G. et J.P. TRILLES : Rétablissement des phénomènes de la mue par injection d'ecdystérone chez les mâles adultes pubères de *Sphaeroma serr.*  
C.R. Acad. Sci. 276, Sér. D, 2561-2564, 1973.
- CHRISTOFFERSON, J.P. : Certain physical and chemical properties of the female sex pheromone of the crab, *Portunus sanguinolentus*.  
Am. Zool. II, 654-655, 1971.
- CÖLLN, K. : Über die Metamorphose der Proteinspektren von Hämolymphe und Fettkörper bei *Ephestia kühniella*.  
W. Roux' Archiv, 172, 231-257, 1973.
- COLLATZ, K.-G. : Das Lipidspektrum des Flußkrebse *Orconectes limosus* und seine jahreszeitlichen Veränderungen.  
Z. vgl. Physiol. 65, 274-290, 1969.

- O'CONNOR, J.D. und L.I. GILBERT : Aspects of lipid metabolism in crustaceans.  
Amer. Zool. 8, 529-539, 1968.
- - Alternations in lipid metabolism associated with premolt activity in a land crab and fresh-water crayfish.  
Comp. Biochem. Physiol. 29, 889-904, 1969.
- COSTLOW, J.D., Jr.: The effect of eyestalk extirpation on metamorphosis of megalops of the blue crab, *Callinectes sapidus*.  
Gen. comp. Endocrinol. 3, 120-130, 1963.
- The effect of eyestalk extirpation on larval development of the crab, *Sesarma reticulatum*.  
Some contemporary Studies in Marine Science, 209-224, 1966.
  - Metamorphosis in crustaceans. In : Metamorphosis : a problem in developmental biology. Hg : Etkin and Gilbert. N.Y. 1968.
  - and C.G. BOOKHOUT : Moulting and growth in *Balanus improvisus*.  
Biol. Bull. 105, 420-433, 1953.
  - - Molting and shell growth in *Balanus amphitrite niveus*.  
Biol. Bull. 110, 107-116, 1956.
- DAVIS, C.W., U.E. FYHN und H.J. FYHN : The intermolt cycle of cirripeds : criteria for its stages and its duration in *Balanus amphitrite*.  
Biol. Bull. 145, 310-322, 1973.
- DECLAIR, W. und R. VERCAUTEREN : Etude comparative de la phénol-oxydase chez les Insectes et chez les Crustacés.  
Cahiers de biologie marine, 8, 101-111, 1967.
- DJANGMAH, J.S. : The effects of feeding and starvation on copper in the blood and hepatopancreas and on blood proteins of *Crangon vulgaris*.  
Comp. Biochem. Physiol. 32, 709-731, 1970.
- DRACH, P. : Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes.  
Ann. Inst. Oceanogr. Monaco 19, 103-391, 1939.
- et C. TCHERNIGOVTZEFF : Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés.  
Vie et Milieu, A, 18, 595-610, 1967.
- EINSLE, U. : Larvalentwicklung von Cyclopiden und Photoperiodik.  
Naturwissenschaften, 51, 345, 1964.

- EINSLE, U. : Die äußeren Bedingungen der Diapause planktisch lebender Cyclops-Arten.  
Arch. Hydrobiol. 63, 3, 387-403, 1967.
- ELGMORK, K. : Seasonal occurrence of Cyclops strenuus strenuus.  
Folia Limnol. Scand. 11, 1-196, 1959.
- Ecological aspects of diapause in copepods.  
Proceedings of the Symposium on Crustacea, Part III, 947-954, 1967.
- EMMERICH, H. : Ecdysonbindende Proteinfractionen in den Speicheldrüsen von Drosophila hydei.  
Z. vergl. Physiol. 68, 385-402, 1970.
- Ecdysone binding proteins in nuclei and chromatin from Drosophila salivary glands.  
Gen. comp. Endocrinol. 19, 543-551, 1972.
- FAUX, A.D., H.S. HORN, E.J. MIDDLETON, H.M. FALES and M.E. LOWE : Moulting hormones of a crab during ecdysis.  
Chem. Commun., 175-176, 1969.
- FINGERMAN, M. : Perspectives in crustacean endocrinology.  
Scientia (Milano), 105, 422-444, 1970.
- FLORKIN, M. : Blood chemistry.  
In : T.H. Waterman : the physiology of crustacea vol. I, 141-159, 1960.
- GALBRAITH, M.N., D.H.S. HORN, E.J. MIDDLETON und R.J. HACKNEY : Structure of deoxycrustecdysone, a second crustacean moulting hormone.  
Chem. Comm. 2, 83-85, 1968.
- GIBERT, J. : Synthèse bibliographique des recherches électrophoretiques sur les protéines des Crustacées.  
L'année Biologique, 4<sup>e</sup> Serie, T. II, Fasc. 7-8, 305-327, 1972.
- GLAÇON, R. : Influence du phénomène des marées sur la mue du Crustacé Isopode Ligia oceanica.  
C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D, 267, 221-224, 1968.
- GLYNN, J.P. : Studies on the ionic, protein and phosphate changes associated with the moult cycle of Homarus vulgaris.  
Comp. Biochem. Physiol. 26, 937-946, 1968.
- GOMEZ, E.D., D.J. FAULKNER, W.A. NEWMAN and C. IRELAND : Juvenile hormone mimics : effect on cirriped crustaceans metamorphosis.  
Science 179, 813-814, 1973.
- GORELL, T.A. and L.I. GILBERT : Stimulation of protein and RNA synthesis in the crayfish hepatopancreas by crustecdysone.  
Gen. comp. Endocrin. 13, 308-310, 1969.

- GORELL, T.A. und L.I. GILBERT : Protein and RNA synthesis in the premolt crayfish *Orconectes virilis*.  
Z. vergl. Physiol. 73, 345-356, 1971.
- - and J.B. SIDALL : Studies on hormone recognition by arthropod target tissues.  
Am.Zoologist, 12, 347-356, 1972a.
- - - Binding proteins for an ecdysone metabolite in the crustacean hepatopancreas.  
Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 69, 812-815, 1972.
- GRAF, M.F. : Etude comparative de l'action de l'ecdystérone chez le Gammaridé hypogé *Niphargus* et le Talitridé épigé *Orchestia*.  
C.R. 276, Sér. D, 2045-2049, 1972a.
- Action de l'ecdystérone sur la mue, la cuticle et le métabolisme du calcium chez *Orchestia cavimana*.  
C.R. Sér. D. 274, 1731-1734 1972b.
- GRASZYNSKI, K. : Enzyme des Fettsäureabbau in den Organen des Flußkrebse *Orconectes limosus*.  
Z. vgl. Physiol. 60, 427-439, 1968.
- Intrazelluläre Lokalisation von Enzymen des Flußkrebse. Enzyme der Fettsäureoxydation und des Ketonkörperstoffwechsels, Dehydrogenasen des energieliefernden Stoffwechsels und Proteasen der Mitteldarmdrüse.  
Z. vgl. Physiol. 66, 107-122, 1970.
- HAMPSHIRE, F. and D.H.S. HORN : Structure of crustecdysone, a crustacean moulting hormone.  
Chem. Comm. 2, 37-38, 1966.
- HANDEL, E. van : Estimation of glycogen in small amounts of tissue.  
Anal. Biochemistry, 11, 256-265, 1965.
- HEATH, J.R. and H. BARNES : Some changes in biochemical composition with season and during the moulting cycle of the common shore crab, *Carcinus maenas*.  
J. exp. mar. Biol. Ecol. 5, 199-233, 1970.
- HENTIG, R. von : Einfluß von Salzgehalt und Temperatur auf Entwicklung, Wachstum, Fortpflanzung und Energiebilanz von *Artemia salina*.  
Marine Biology, 9, 145-182, 1971.
- HENTSCHEL, E. : Die postembryonalen Entwicklungsstadien von *Artemia salina* bei verschiedenen Temperaturen.  
Zoologischer Anzeiger, 180, 372-384, 1968.

- HERRING, P.J. : Depth Distribution of the Carotinoid Pigments and Lipids of some Oceanic animals. 2. Decapod Crustaceans. J. mar. biol. Ass. U.K. 53, 539-562, 1973.
- HIGHNAM, K.C. und L. HILL : The comparative endocrinology of invertebrates. E. Arnold Publishers, London, 270 p. 1969.
- HOHNKE, L. und B.T. SCHEER : Carbohydrate metabolism in Crustaceans. Chemical Zoology, Vol. 5, Chapt. 5 (ed. by Florkin M. and Scheer B.T.), Academic Press, New York, 1970.
- HORNUNG, D.E. und J.R. STEVENSON : Changes in the rate of chitin synthesis during the crayfish molting cycle. Comp. Biochem. Physiol. 40B, 341-346, 1971.
- HUBSCHMAN, J.J. und P.W. ARMSTRONG : Influence of ecdysterone on molting in Palaemonetes. Gen. comp. Endocrinol. 18, 435-438, 1972.
- HUGGINGS, A.K. und K.A. MUNDAY : Crustacean metabolism. Adv. Comp. Physiol. Biochem. 3, 271-378, 1968.
- HUMPHREYS, C.R. und J.R. STEVENSON : Changes in epidermal DNA, protein and protein synthesis during the molt cycle of the crayfish *Orconectes sanborni*. Comp. Biochem. Physiol. 44A, 1121-1128, 1973.
- ISOBE, M., K. HASEGAWA und T. GOTO : Isolation of the diapause hormone from the silkworm, *Bombyx mori*. J. Insect. Physiol. 19, 1221-1239, 1973.
- JENNINGS, J.B. und L.G. HALVERSON : Variations in subcuticular acid phosphatase activity during the molting cycle of the euphausiid crustacean, *Thysanoessa rachii*. J. Mar. Res. 29, 133-139, 1971.
- JOHNSON, M.A., P.S. DAVIES und H. ELDER : Possible hepatic function for crustacean blood cells. Nature 230, 471-472, 1971.
- KAMEMOTO, I.F. und R.E. TULLIS : Hydromineral Regulation in Decapod Crustacea. Gen. Comp. Endoa. Suppl. 3, 299-307, 1972.
- KAMIGUCHI, Y. : Mating behavior in the freshwater prawn, *Palaemon paucidens*. A study of the sex pheromone and its effects on males. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Series 6, 18, 347-355, 1972.

- KAMIGUCHI, Y. : A histological study of the sternal gland in the female freshwater prawn *Palaemon paucidens*, a possible site of origin of the sex pheromone. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Series, 6, 18, 356-364, 1972b.
- KARLSON, P. : Ecdyson, das Häutungshormon der Insekten. Naturwissensch. 53, 445-453, 1966.
- und D.M. SKINNER : Attempted extraction of crustacean moulting hormone from isolated Y-organs. Nature 185, 543-544, 1960.
  - und C.E. SEKERIS : Ecdysone, an insect steroid hormone and its mode of action. Recent. Progr. Horm. Res. 22, 473-504, 1966.
  - H. BUGANY, H. DÖPP und G.-A. HOYER : 3-Dehydroecdyson, ein Stoffwechselprodukt des Ecdysons bei der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* Meigen. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. 353, (10) 1610-1614, 1972.
- KELLER, R. : Über eine hormonale Regulation der Glykogensynthese bei Flußkrebis *Orconectes limosus*. Zool. Anz. Suppl. 30, 272-279, 1967.
- und D. ADELUNG : Vergleichende morphologische und physiologische Untersuchungen des Integumentgewebes und des Häutungshormongehaltes beim Flußkrebis *Orconectes limosus* während eines Häutungszyklus. W. Roux' Archiv, 164, 209-221, 1970.
- KHAN, M.F. : The effect of constant and varying temperature on the development of *Acanthocyclops viridis*. Proc. of the Roy. Irish, Acad. B64, 117-130, 1965.
- KIMURA, S. : The control of chitin deposition by ecdysterone in larvae of *Bombyx mori*. J. Insect Physiol. 19, 2177-2181, 1973.
- KING, D.S. and J.B. SIDALL : Conversion of  $\alpha$ -ecdysone to  $\beta$ -ecdysone by crustaceans and insects. Nature, 221, 955-956, 1969.
- KINNE, O. : Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologisch-biologische Bedeutung. Biol. Zbl. 75, 314-327, 1956.
- *Gammarus salinus* - einige Daten über den Umwelteinfluß auf Wachstum, Häutungsfolge, Herzfrequenz und Eientwicklungsdauer. Crustaceana 2, 208-217, 1960.
  - Growth, molting frequency, heart beat, number of eggs, and incubation time in *Gammarus zaddachi* exposed to different environments. Crustaceana 2, 26-36, 1961.

- KINNE, O. : Temperature. 3. 3 Animals 3.31 Invertebrates  
in : O. Kinne : Marine Ecology, Vol. I, 407-514,  
1970.
- Salinity : animals-invertebrates. In : O. Kinne (Ed.),  
Marine Ecology, Vol I, Environmental Factors,  
Part 2. Wiley, London. pp. 821-995, 1971.
- KITTREDGE, J.S., M. TERRY und F.T. TAKAHASHI : zit. in :  
Kittredge und Takahashi, 1972.  
Fish. Bull., Calif. 69, 337, 1971.
- und F.T. TAKAHASHI : The evolution of sex pheromone  
communication in the Arthropoda.  
J. theor. Biol. 35, 467-471, 1972.
- KLEINHOLZ, L.H. : Separation and purification of Crustacean  
eyestalk hormones.  
Am. Zool. 6, 161-167, 1966.
- F. KIMBALL und M. McGARVEY : Initial characterization  
and separation of hyperglycemic hormone from the  
Crustacean eyestalk.  
Gen. comp. endocr. 8, 75-81, 1967.
- KLEINHOLZ, L.H., R. KELLER, K.-D. SPINDLER und M. SPINDLER-BARTH  
Untersuchungen zur Isolierung und Charakterisierung des  
hyperglykämischen Hormons aus den Augenstielen  
dekapoder Krebse.  
in Vorbereitung.
- KRACHT, D. : Application de conditions hivernales et estivales,  
épédonculation et action d'une ecdystérone chez  
l'écrevisse femelle adulte *Orconectes limosus* R.  
pendant période d'anecdysis : conséquences sur la  
ponte et la mue.  
C.R. hebdom. Acad. Sci. 275, Sér. D (15) 1677-1680  
1972.
- KRISHNAKUMARAN, A. und H. SCHNEIDERMAN : Chemical control of  
moulting in Arthropods.  
Nature 220, 601-603, 1968.
- - Control of moulting in mandibulate and  
chelicerate arthropods by ecdysones.  
Biol. Bull. 139, 520-538, 1970.
- KRÖGER, H. und M. LEZZI : Regulation of gene action in  
insect development.  
Ann. Rev. Entomol. 11, 1-22, 1966.
- KURATA, H. : Induction of molting in a prawn, *Penaeus  
japonicus*, by inokosterone injection.  
Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 34, 909-914, 1968.
- LANG, R. : Chitinsynthese bei dem Flußkrebse *Orconectes limosus* :  
Aktivität der Phosphoglucoseisomerase und Einbau  
von Glucose-U-<sup>14</sup>C in Chitin.  
Z. vergl. Physiol. 73, 305-316, 1971.

- LAUTIER, J. et G. VERNET : Comparaison du métabolisme lipidique de l'hépatopancréas de *Pachygrapsus marmoratus* chez les animaux témoins et opérés des pédoncules oculaires en fonction du cycle d'intermue.  
C.R. Acad. Sc. Sér. D 275, 1899-1903, 1972.
- LOWE, M.E., D. HORN und M. GALBRAITH : The role of crustecdysone in the moulting crayfish.  
*Experientia* 24, 518-519, 1968.
- MAISSIAT, J. : Anecdysis expérimentale provoquée chez l'Oniscoïde *Ligia oceanica* L. et rétablissement de la mue par injection d'ecdysone ou réimplantation de glande maxillaire.  
C.R. Soc. Biol. 164, 1607-1609, 1970.
- und J.J. LEGRAND : Contribution à l'étude expérimentale du contrôle hormonal du cycle de mue chez les Oniscoïdes *Porcellio dilatatus* et *Ligia oceanica*.  
C.R. Soc. Biol. 164, 359-362, 1970.
  - et F. GRAF : Action de l'ecdystérone sur l'apolyse et l'ecdysis de divers crustacés isopodes.  
*J. Insect Physiol.* 19, 1265-1276, 1973.
- MARSHALL, S.M. und A.P. ORR : The biology of a marine copepod.  
1955, Nachdruck, Springer-Verlag, 1972.
- MCLEESE, D.W. : Detection of dissolved substances by the American lobster and olfactory attraction between lobsters.  
*J. Fish. Res. Board Can.*, 27, 1371-1378, 1970.
- MCWHINNIE, M.A. und C.J. MOHRHERR : Influence of eyestalk factors, intermolt cycle and season upon  $^{14}\text{C}$ -leucine incorporation into protein in the crayfish (*Orconectes virilis*).  
*Comp. Biochem. Physiol.* 34, 415-437, 1970.
- R.J. KIRCHENBERG, R. URBANSKI und J.E. SCHWARZ : Crustecdysone mediated changes in crayfish.  
*Am. Zoologist*, 12, 357-372, 1972.
- MITTELHOLZER, E. : Populationsdynamik und Produktion des Zooplanktons im Greifensee und im Vierwaldstättersee.  
*Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 32, 90-149, 1970.
- MÜLLER, H.J. : Probleme der Insektendiapause.  
*Zool. Anz. Suppl.* 29, 192-222, 1966.
- PARKER, R.A. : The influence of photoperiod on reproduction and molting of *Daphnia schodleri*.  
*Physiol. Zoöl. (Chicago)*, 39, 266-279, 1966.

- PASSANO, L.M. : Neurosecretory control of molting in crabs by the X-organ sinus gland complex. *Physiol. Comp. Oecol.* 3, 155-189, 1953.
- Molting and its control. in : Waterman : the physiology of crustacea, Vol. I, 473-536, 1960.
- PROVASOLI, L., D.E. CONKLIN und A.S. D'AGOSTINO : Factors inducing fertility in aseptic Crustacea. *Helv. wiss. Meeresunters.* 20, 443-454, 1970.
- PUYEAR, R.L. : Molt cycle regulation of nucleotide pyrophosphatase in the hepatopancreas of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 28, 159-168, 1969.
- RAO, K.R. : Isolation and partial characterization of the moult-inhibiting hormone of the crustacean eyestalk. *Experientia* 21, 593-594, 1965.
- M. FINGERMAN and C. HAYS : Comparison of the abilities of  $\alpha$ -Ecdysone and 20-Hydroxyecdysone to induce precocious Proecdysis and Ecdysis in the Fiddler Crab, *Uca pugilator*. *Z. vgl. Physiol.* 76, 270-284, 1972.
- S. FINGERMAN und M. FINGERMAN : Effects of exogenous ecdysone on the molt cycles of the fourth and fifth stage american lobsters. *Comp. biochem. Physiol.* 44A, 1105-1120, 1973.
- REIDENBACH, J.-M. : Action d'une ecdysone de synthese sur la mue et le fonctionnement ovarien chez le Crustacé Isopode *Idotea balthica* (Pallas) *C.R. Acad. Sc.* 273 Sér. D, 1614-1617, 1971.
- RENAUD, L. : Le cycle des réserves organiques chez les crustacés décapodes. *Annals. Inst. Océanogr. Monaco, N.S.* 24, 259-287, 1949.
- ROBERTSON, J.D. : Osmotic and ionic regulation. in : T.H. Waterman, the physiology of crustacea, Vol. I, 317-339, 1960.
- RÖLLER, H., K.H. DAHM, C.C. SWEeley und B.M. TROST : Die Struktur des Juvenilhormons. *Angew. Chem.* 79, 190-191, 1967.
- RYAN, E.P. : Pheromone : evidence in a decapod crustacean. *Science*, 151, 340-341, 1966.
- SCHNEIDERMAN, H.A. und L. GILBERT : Substances with juvenile hormone activity in Crustacea and other invertebrates. *Biol. Bull.* 115, 530-535, 1958

- SCHNEIDERMAN, H.A., A. KRISHNAKUMARAN, V.G. KULKARNI und L. FRIEDMAN : Juvenile hormone activity of structurally unrelated compounds.  
J. Insect Physiol. 11, 1641-1649, 1965.
- SKINNER, D.M. : Amino acid incorporation into protein during the molt cycle of the land crab, *Gecarcinus lateralis*.  
J. exp. Zool. 160, 225-234, 1965.
- Macromolecular changes associated with the growth of crustacean tissue.  
Am. Zoologist 6, 235-242, 1966.
  - und D.M. GRAHAM : Molting in land crabs : stimulation by leg removal.  
Science 169, 383-385, 1970.
  - - Loss of limbs as a stimulus to ecdysis in *Brachyura*.  
Biol. Bull. 143, 222-233, 1972.
- SMILEY, J.W. : Induction of gastrolith formation in crayfish by exogenous ecdysterone.  
Ass. Southeastern Biologists, Bull. 18, 56 ff, 1971.
- SMYLY, W.J.P. : Laboratory experiments with stage V copepodids of the freshwater copepod, *Cyclops leuckarti*, from Windermere and Esthwaite Water.  
Crustaceana 4, 273-280, 1962.
- SNOW, C.D. and J.R. NEILSEN : Premating and mating behaviour of the dungeness crab (*Cancer magister*)  
J. Fish. Res. Bd. Canada, 23, 1319-1323, 1966.
- SPAZIANI, E. und S. KATER : Uptake and turnover of cholesterol-<sup>14</sup>C in Y-organs of the crab *Hemigrapsus* as a function of the molt cycle.  
Gen. comp. endocr. 20, 534-550, 1973.
- SPECK, U., K. URICH und U. HERZ-HÜBNER : Nachweis einer Regulation der Glucosaminbildung bei dem Flußkrebis *Orconectes limosus* zur Zeit der Häutung.  
Z. vgl. Physiol. 76. 341-346, 1972a.
- - und R. HAHMANN : Der Stoffbestand des Flußkrebises *Orconectes limosus*. Jahreszyklus und Organverteilung.  
J. comp. Physiol. 77, 287-305, 1972b.
- SPINDLER, K.-D. : Experimentelle Untersuchungen zur Dormanz bei *Cyclops vicinus*.  
Naturwissenschaften, 56, 93-94, 1969.

- SPINDLER, K.-D. : Die Bedeutung der Photoperiode für die Entwicklung von *Cyclops vicinus*.  
Zool. Anz. Suppl. 33, 190-195, 1970.
- Untersuchungen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Dauer der Embryonalentwicklung und den Häutungsrythmus von *Cyclops vicinus*.  
Oecologia 7, 342-355, 1971a.
  - Dormanzauslösung und Dormanzcharakteristika beim Süßwassercopepoden *Cyclops vicinus*.  
Zool. Jb. Physiol. 76, 139-151, 1971.
  - Der Einfluß von Licht auf die Eiablage des Copepoden *Cyclops vicinus*.  
Z. Naturforsch. 26b, 953-955, 1971c.
- STEPHENS, G.C. : Induction of molting in the crayfish *Cambarus* by modification of daily photoperiod.  
Biol. Bull. 108, 235-241, 1955.
- STEVENSON, J.R. : Changing activities of the crustacean epidermis during the molt cycle.  
Am. Zoologist, 12, 373-380, 1972.
- und J.A. TSCHANTZ : Acceleration by ecdysterone of premolt substages in the crayfish.  
Nature, 242, 133-134, 1973.
- TCHERNIGOVITZEFF, C. : Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des crustacés décapodes.  
Arch. Zool. exp. et générale, 106, 377-497, 1965.
- TELFORD, M. : The identification and measurement of sugars in the blood of three species of atlantic crabs.  
Biol. Bull. 135, 574-584, 1968.
- TEISSIER, G. : Relative growth. in : T.H. Waterman : the physiology of crustacea, Vol. I., 537-560, 1960.
- THAMER, G. und P. KARLSON : Nachweis der Proteinbindung von Ecdyson bei der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala*.  
Z. Naturforsch. 27b, (10), 1191-1195, 1972.
- TURPEN, J.B. und R.W. ANGELL : Aspects of molting and calcification in the ostracod *Heterocypris*.  
Biol. Bull. 140, 331-338, 1971.
- URICH, K. : Die Biochemie der dekapoden Krebse.  
Zool. Anz. Suppl. 32, 601-619, 1969.
- VONK, H. J. : Digestion and metabolism.  
in : T.H. Waterman : the physiology of crustacea, vol. I, 291-316, 1960.

- WARNER, A.C. und J.R. STEVENSON : The influence of ecdysones and eyestalk removal on the molt cycle of the crayfish *Orconectes obscurus*.  
Gen. comp. Endocrinol. 18, 454-462, 1972.
- WATERMAN, T.H. (Ed.) : The physiology of Crustacea.  
Vol. 2, 1535 pp. 1960-1961.
- WATSON, N.H.F. und B.N. SMALLMAN : The role of photoperiod and temperature in the induction and termination of an arrested development in two species of freshwater cyclopid copepods.  
Can. J. Zool. 49, 855-862, 1971a.
- -       The physiology of diapause in diacyclops navus Herrick.  
Can. J. Zool. 49, 1449-1454, 1971b.
- WHEELER, J.F.G. : Lunar periodicity in animals.  
Rev. agr. de l'Ile Maurice, 23, 151-156, 1944.
- und F.A. BROWN, Jr. : The periodic swarming of *Anchistiodes antiguensis*.  
J. Linnean Soc. London, 39, 413-428, 1936.
- WIERZBICKA, M. : On the resting stages and mode of live of some species of Cyclopidae.  
Polsk. Arch. Hydrobiol. 10, 216-229, 1962.
- und S.KEDZIERSKI : On the dormancy state of some Cyclopida under experimental and natural conditions.  
Polsk. Arch. Hydrobiol. 12, 47-80, 1964.
- WILLIG, A. : Die Rolle der Ecdysone im Häutungszyklus der Crustaceen.  
Fortschritte d. Zool. 22, im Druck.
- H.H. REES und T.W. GOODWIN : Biosynthesis of insect moulting hormones in isolated ring glands and whole larvae of *Calliphora*.  
J. Insect Physiol. 17, 2317-2326, 1971.
  - und R. KELLER : Molting hormone content, cuticle growth and gastrolith growth in the molt cycle of the crayfish *Orconectes limosus*.  
J. comp. Physiol. 86, 377-388, 1973.
- WORMHOUDT, A., Y. Le GAL und H. CECCALDI : Sur l'activité des enzymes digestives aux cours du cycle d'intermue chez *Palaemon serratus*.  
C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D, 274, 1337-1340, 1972.
- ZELENY, C. : Compensatory regulation.  
J. exp. Zool. 2, 1-102, 1905.

Zahlenangaben zu den Abbildungen 4 und 5. mg Glykogen pro Gramm Trockengewicht  $\pm$  Standardabweichung

(für Hämolymphe mg Glykogen pro 100 ml)

Häutungsstadien	Hämolymphe mg/100ml $\pm$ S	n=	Epidermis mg/g TG $\pm$ S	n=	Kiemens mg/g TG $\pm$ S	n=	Herz mg/g TG $\pm$ S	n=	Hepatopankreas mg/g TG $\pm$ S	n=	Muskel mg/g TG $\pm$ S	n=
I	18,1 $\pm$ 8,5	7	52,7 $\pm$ 24,2	7	10,0 $\pm$ 3,5	7	133,4 $\pm$ 40,2	7	19,0 $\pm$ 7,7	5	12,4 $\pm$ 5,9	7
IIa			96,2	3								
IIb	18,0 $\pm$ 8,8	4	25,8	3	6,6 $\pm$ 3,1	6	106,0 $\pm$ 56,6	5	19,6 $\pm$ 7,6	5	9,7 $\pm$ 1,2	4
IIIa	20,3 $\pm$ 11,9	5	9,9 $\pm$ 5,0	4	5,2 $\pm$ 0,4	5			17,3 $\pm$ 6,9	5		
IIIb	48,0 $\pm$ 34,3	7	73,4	3	11,4	3	134,2 $\pm$ 82,47		17,7	3	18,0 $\pm$ 15,9	6
IV	26,7 $\pm$ 10,2	7	28,5	3	7,8 $\pm$ 2,5	4	139,0	3	20,1 $\pm$ 5,4	4	18,7	2
V	37,3	3	20,4	3	6,6	3	-	-	19,9	3	6,8	2
VI	57,0 $\pm$ 32,4	6	24,2	3	15,3 $\pm$ 7,2	4	188,9 $\pm$ 28,0	4	28,6 $\pm$ 21,1	4	18,1 $\pm$ 15,2	4
VII	46,4 $\pm$ 35,0	6	114,8	3	26,5	3	195,8	3	31,5	3	15,5 $\pm$ 12,0	4
VIII	77,1	3	191,7	3	75,6	3	304,8	2	47,7	3	50,8	2
IX	42,6 $\pm$ 12,7	4	120,8	3	45,5	3	279,0	3	34,8	3	32,7	3