© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Fortpflanzung der Flußkrebse

M. Pöckl

Abstract

Reproduction of Crayfish.

Crayfish are dioecious crustaceans. The form of the pleopods and the positions of the gonopores on the coxae of pereiopods 5 and 3 in males and females are the main external difference between males and females. The internal reproductive structures, being fairly consistent within freshwater crayfish, are described. Mating and spawning behaviour, species interactions (intra-specific mating, maternal-offspring behaviour, intra-specific agonistic behaviour, inter-specific mating, and inter-specific agonistic behaviour), and the different stages of embryonic and post-embryonic development are discussed as well as the environmental factors affecting these processes. A comparison of the fecundity of a number of different crayfish species by counting embryos is presented. The relationship between maximum number of embryos and maximum carapace length for several species from two families of crayfish clearly shows that the Cambaridae have a higher fecundity than the Astacidae and that – with the exception of the Australian marron *Cherax tenuimanus* – the American swamp crayfish *Procambarus clarkii* has the highest potential fecundity of the commercially exploited species.

Stapfia 58,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 137 (1998), 143-156

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

„Sie [eben ausgeschlüpfte Junge, Anm.] sehen zu dieser Zeit ganz hell aus, und wenn etwa ein solcher Krebs [ein Weibchen mit Jungen, Anm.] nebst anderen zu Tisch getragen wird, kommt er denjenigen, die diese jungen Krebse nicht kennen, ganz eckelhaft vor. Betrachtet man ihn aber genauer, und bedient man sich gar eines Vergrösserungsglases hiezu, so sieht man mit Vergnügen, wie die kleinen Krebse bereits mit allen ihren Gliedern und Theilen auf das vollkommenste versehen seyen, und den grösseren Krebsen in allem gleich kommen. Wenn die Mutter dieser kleinen Krebse, nachdem selbige sich zu bewegen anfangen, zuweilen bey ihrem Futter stille oder sonst ruhig sizet, so begeben sich solche von ihr etwas weg und kriechen um sie herum; merken sie aber nur im geringsten etwas feindliches, oder sonst eine ungewöhnliche Bewegung im Wasser, so scheint es, als ob sie die Mutter, sich zuruck zu begeben, durch ein Zeichen erinnerte. Indem sie alle zusammen geschwind unter den Schwanz zuruck fahren, und sich wieder auf einen Klumpen zusammensetzen, worauf sich die Mutter sammt selbigen, mit möglichster Eilfertigkeit, in Sicherheit begiebt, welche sie aber etliche Tage darauf, nach und nach verlassen" (ROESEL VON ROSENHOF 1755).

Die Gonaden

Der dreilappige Eierstock (Ovar) liegt zwischen dem Pericardialsinus und dem Enddarm. Ein dünnwandiger Eileiter entspringt von jeder Seite und mündet in den Gonoporen, die an den Coxae der 3. Schreitbeine (Pereiopoden) ausmünden (Abb. 1).

Beim Männchen setzen sich die Hoden (Testes) aus einem paarigen vorderen Lappen und einem verlängerten unpaaren hinteren Lappen zusammen. Sie liegen ungefähr in derselben Körperregion wie beim Weibchen die Eierstöcke. An beiden Seiten entspringt ein knäuelförmiger Samenleiter (vas deferens) und endet in den Gonoporen, die an den Coxae der 5. Pereiopoden ausmünden (Abb. 1).

Zur Brutzeit schwellen die Gonaden an, und die Hoden werden milchig weiß, während die Eierstöcke voll von gelblich-braunen Eiern sind (Abb. 1).

Der Ablauf der Fortpflanzung

Fortpflanzung und Eiablage der Astaciden sind detailliert von mehreren Autoren beschrieben worden (MASON 1970a; INGLE & THOMAS 1974; INGLE 1979). Die Scheren sind für die Männchen wichtige Werkzeuge beim Sexualverhalten, was durch ihr allometrisches Wachstum bei der Reifehäutung oder während der Brutsaison (zyklischer Dimorphismus) unterstrichen wird (STEIN 1976; RHODES & HOLDICH 1979). INGLE & THOMAS (1974) unterscheiden bei der Fortpflanzung 7 Phasen: (i) Kontakt; (ii) Ergreifen des Weibchens; (iii) Umdrehen (auf den Rücken werfen) des Weibchens; (iv) Besteigen des Weibchens; (v) Überkreuzen der fünften Pereiopoden und Versperren der beiden Gonopodenpaare; (vi) Absetzen der Spermatophoren; (vii) Freilassen des Weibchens. Insgesamt nehmen diese 7 Phasen eine Dauer von 12 bis 15 Minuten in Anspruch.

Zu Beginn der Paarung ergreift das Männchen frontal das Weibchen mit den Scheren. Daraufhin bewegt sich das Männchen das Weibchen festhaltend seitwärts, dreht sich auf seine Seite und umgibt den Körper des Weibchens mit seinen Schreitbeinen, hakt das vierte Paar ineinander und dreht das Weibchen mit den anderen Pereiopoden um. Die Ventralseiten beider Geschlechter liegen nun einander gegenüber; normalerweise ist das Männchen obenauf. Die Scheren seiner Partnerin preßt es auf den Boden. Dann lockert es den Griff gegenüber dem Weibchen und paart sich mit ihm. Die Pleopoden 1 und 2 des Männchens werden ineinander versperrt und der fünfte Pereiopode richtet diese Gonopoden während der Begattung auf, um die exakte Positionierung der Spermatophoren sicherzu-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

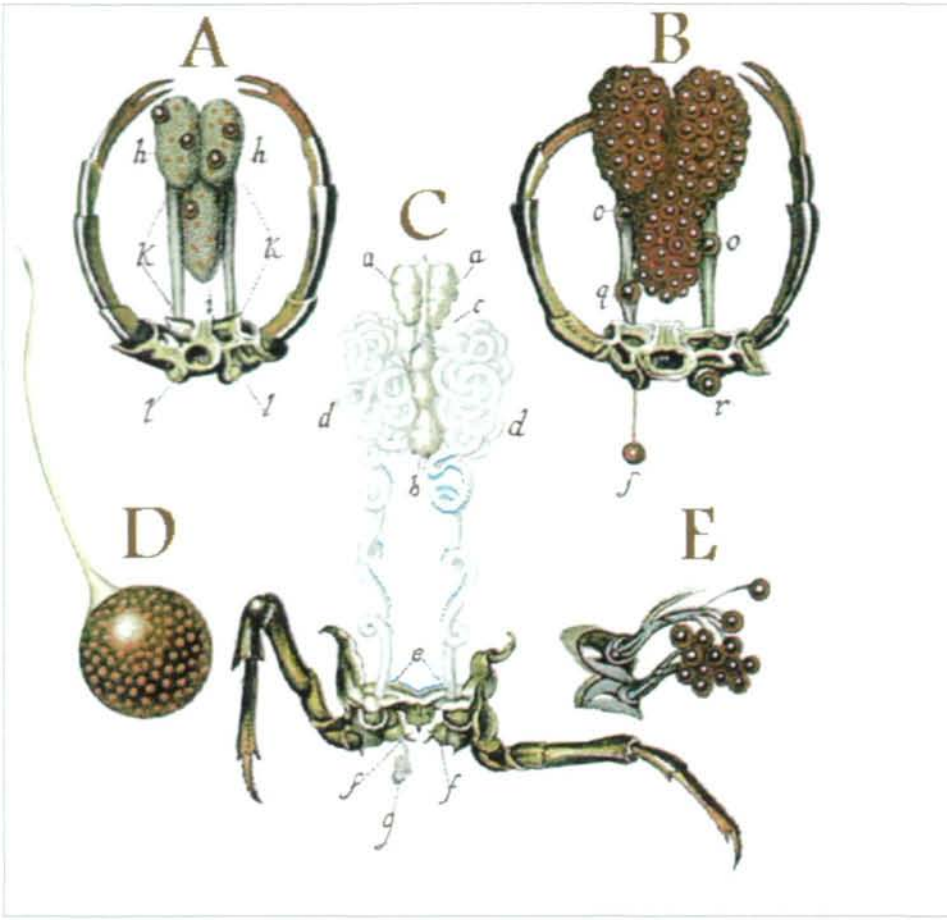

Abb. 1:
Fortpflanzungsorgane des Flußkrebses: (A, B) 4. Schreitbeinpaar mit weiblichen Gonaden (A unreif, B reif), (C) 5. Schreitbeinpaar mit männlichen Gonaden, (D) befruchtetes Ei am Funiculus, (E) Pleopoden mit angehefteten Eiern. (a, b) Hoden, (c, d) Samenleiter, (f) Mündung des Samenleiters, (g) austretende Samenmasse), (h) Eierstock, (k) Eileiter, (l) Mündung des Eileiters, (o, q, r, s) austretende Eier. (nach ROESEL VON ROSENHOF 1755).

Abb. 2:
Edelkrebsweibchen (*Astacus astacus*) mit abgesetzten Spermatophoren. Foto: E. EDER & M. PÖCKL.

stellen. Die Spermien werden mit einem Sekret der Samenleiter vermischt, was eine viskose, weiße Flüssigkeit ergibt, die in den proximalen halbrohrartigen (subtubulären) Abschnitt des ersten Pleopoden fließt. Der modifizierte Endopodit des zweiten Pleopoden, ein spiralartiger Anhang, wird rhythmisch wie ein Bolzen in die Halbröhre des ersten Pleopoden gerammt. Dadurch wird die Masse herausgedrückt, in kurze Stücke (Länge: 5-10 mm, Breite: 0,5-1 mm) zerschnitten und am Sternum (zwischen den Laufbeinen) des Weibchens abgesetzt. Diese weiße, sich zusammenrollende Masse bleibt dort bis zur Eiablage haften (Abb. 2, 3).

„Das Männchen fasst das Weibchen mit den Scheren, wirft es auf den Rücken und setzt die Samenmasse erstens an die äusseren Platten der Schwanzflosse, zweitens an die Thorakalsterna um die Eileitermündungen ab. Während dieser Operationen werden die Anhänge der beiden ersten Abdominalsomiten nach hinten geschlagen, und die Enden des hinteren Paares legen sich in die Rinnen des vorderen. Das Ende des vas deferens stülpt sich aus und tritt hervor, die Samenmasse ergiesst sich und fliesst langsam längs der Rinne des vorderen Anhanges an ihren Bestimmungsort, wo sie erhärtet und ein wurmartiges Aussehen annimmt. Die Fäden, aus denen sie zusammengesetzt sind, sind schlauchförmige Spermatophoren und bestehen aus einer zähen mit Samensubstanz erfüllten Hülle. Das löffelförmige Ende des zweiten Abdominalanhanges bewegt sich in der Rinne vorwärts und rückwärts, kehrt die Samenmasse aus derselben heraus und verhindert die Stauung derselben“

(CHANTRAN 1870).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

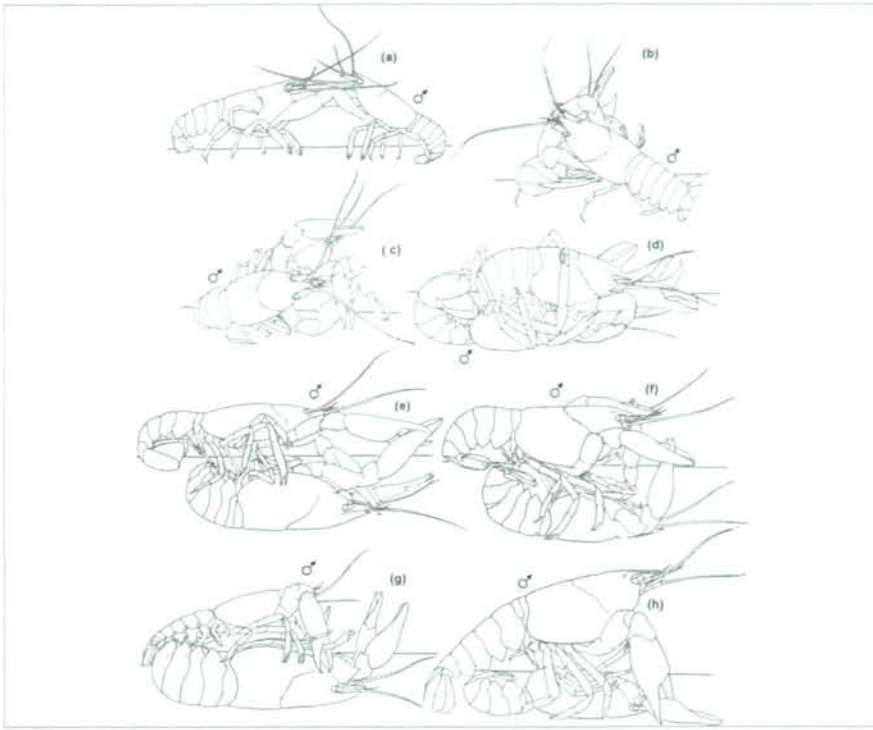

Abb. 3:
Ablauf der Fortpflanzung beim Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* (nach INGLE & THOMAS 1974).

Bei den Cambariden wirft das Männchen das Weibchen auf den Rücken und ergreift es mit den Haken des Ischiums des dritten Pereiopoden. Diese Klammerorgane passen wie ein Schlüssel zur Basis des vierten Pereiopoden des Weibchens (ANDREWS 1904). Die Endpapillen des Samenleiters treten in die lange Grube des ersten männlichen Pleopoden vor. Sperma wird abgesondert und durch den zweiten Pleopoden bis zur Spitze vorgestoßen und beim Receptaculum seminis des Weibchens, abgesetzt. Letzteres wird von umgebildeten Sternalskleriten der letzten beiden Thoraxsegmente gebildet (SHERMAN & SHERMAN 1976). Die Öffnung führt in einen tubulären, ektodermalen Spermienaufbewahrungsbehälter (Abb. 4).

Abb. 4:
Spermienaufbewahrungsbehälter (Receptaculum seminis oder Annulus ventralis) eines Kamberkrebsweibchens (*Orconectes limosus*) als Beispiel für die anatomischen Verhältnisse bei der Familie Cambaridae.
Foto: E. EDER & M. PÖCKL.

Der Ablauf der Eiablage

Bei der Eiablage sind 5 Phasen unterscheidbar (INGLE & THOMAS 1974): (i) Putzen; (ii) Kontraktion des Abdomens; (iii) auf den Rücken Legen und Austreten der Eier; (iv) Aufrichten in normale Stellung; (v) Einrollen des Schwanzes und Ruhen (Abb. 5).

Einige Stunden nach der Paarung verwendet das Weibchen die Pereiopoden 3 und 5, um die Setalfransen des Abdomens zu putzen und beginnt dann mit der Eiablage. Das Abdomen wird gegen den Cephalothorax eingeschlagen und bildet eine Brutkammer. Die Setalfransen der Uropoden erweitern die Kammer und vergrößern die Eiertragekapazität. Die Spermatophoren werden durch den Schleim der Eiweißdrüsen chemisch aufgelöst. Die Eiweißdrüsen befinden sich in den Endopoditen der Pleopoden, den ventralen Pleuren, an der Basis der Uropoden und einigen Abdominalsterniten. Sie reifen während der Fortpflanzungssaison und nehmen eine cremige Farbe an. Nachdem sich die Kammer mit Eiweiß gefüllt hat, das eine elastische Haut beim Kontakt mit Wasser bildet, legt sich das Weibchen auf den Rücken und Eier treten aus den Gonoporen aus. Die Eier gelangen in eine durchsichtige, schleimige Eiweißmasse. Die Membranen der Spermatophoren werden durch rhythmische Bewegungen der Pleopoden zusätzlich mechanisch aufgelöst. Dadurch werden die nicht-beweglichen Spermatozoen aus den Spermatophoren freigelassen. Dann dreht sich das Weibchen um. Das Aushärten des Schleimes trägt gemeinsam mit dem Eigengewicht des Eies dazu bei, daß jedes Ei am Ende eines Stieles, dem Funiculus, sitzt, der sich aus der äußeren Eimembran entwickelt hat. Während der Tragzeit putzt das Weibchen häufig die Eier, die mit Hilfe der Pleopoden ständig mit frischem Wasser versorgt werden (Abb. 5). Die Weibchen verlassen den Bau nicht und fressen selten.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

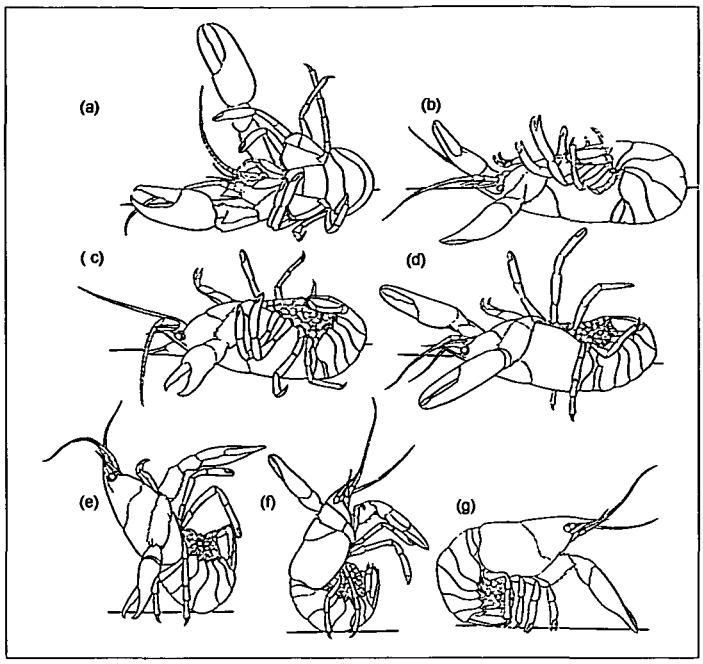

Abb. 5:
Der Ablauf der Eiablage beim Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* (nach INGLE & THOMAS 1974).

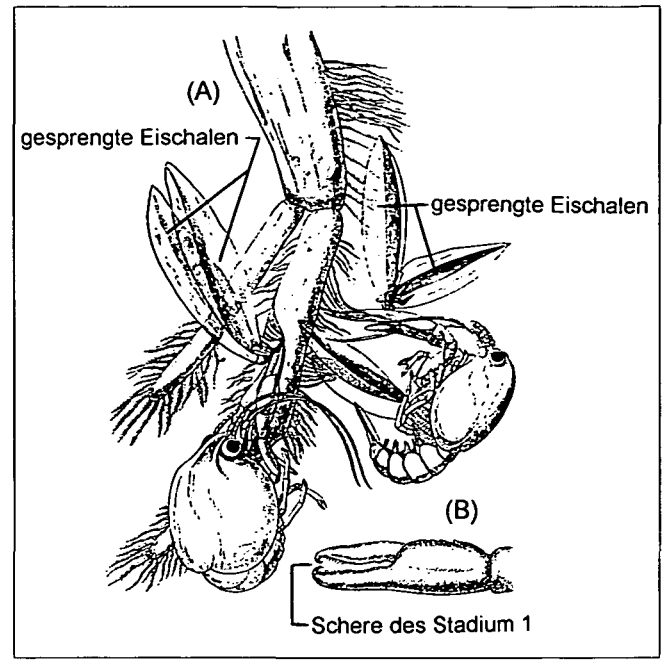

Abb. 6:
Zwei eben ausgeschlüpfte Krebschen an einem Pleopoden der Mutter (A). Schere eines eben ausgeschlüpften Krebschens (B). Nach HUXLEY (1880).

„Nach einiger Zeit, die zwischen 10 und 45 Tagen [gemeint ist nach der Begattung, Anm.] schwankt, findet die Eiablage statt. Das Weibchen legt sich auf den Rücken, krümmt das Ende des Abdomens nach vorn über die hinteren Thorakalsterna, und erzeugt so eine Kammer, in welche die Eileiter münden. Die Eier treten dann, gewöhnlich während der Nacht, alle gleichzeitig in die Kammer aus und umgeben sich mit einem zähen graulichen Schleim, der diese erfüllt. Die Spermatozoen treten aus den wurmförmigen Spermatophoren aus und mischen sich mit der Flüssigkeit, in der man sie infolge ihrer eigenthümlichen Form leicht erkennen kann. So kommen die Spermatozoen in nahe Beziehung zu den Eiern“ (CHANTRAN 1870).

„Die Eier sind, wenn sie die Mündungen der Eileiter verlassen, mit einer klebrigen Masse überzogen, welche sich leicht in einen kurzen Faden auszieht. Das Ende dieses Fadens heftet sich an eines der langen Haare, mit dem die Schwimmfüsse umsäumt sind, und da die klebrige Masse rasch erhärtet, so werden auf diese Weise die Eier mittels eines Stieles an den Gliedmaassen befestigt. Die Operation wird so lange wiederholt, bis manchmal einige hundert Eier so an den Schwimmfüssen angeklebt sind. Da sie die Bewegungen der Schwimmfüsse mitmachen, so werden sie im Wasser hin- und hergespült und dadurch gelüftet und von Unreinigkeiten frei gehalten, während der junge Krebs sich in ganz ähnlicher Weise bildet, wie das Hühnchen im Ei der Henne“ (HUXLEY 1880).

Schlupfvorgang

Beim Schlupf reißt die Eikapsel, bleibt aber weiterhin am Faden bis zur nächsten Häutung des Weibchens haften. Der Schlüpfling ist an der inneren Eimembrane durch Fäden befestigt, die mit hakenartigen Setae rund um den Rand des Telsons verbunden

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sind. Gelegentlich reißt sich der Schlüpfling los und klammert sich mit speziell angepaßten Haken an den Scheren an jede Struktur des Brutbeutels an (BOVBJERG 1952; THOMAS 1983). So ist die gesamte Unterseite des Hinterleibs voller angehefteter Jungkrebse (Abb. 7).

Abb. 7:
Signalkrebsweibchen (*Pacifastacus leniusculus*) mit angehefteten Jungkrebschen. Foto: W. KÖSTENBERGER.

„Wenn der junge Krebs zum Ausschlüpfen reif ist, so spaltet sich die Eikapsel in zwei Hälften, die wie ein Paar Uhrgläser an dem freien Ende des Eistieles hängen bleiben [Abb. 6A]. Das junge Thier, das den Aeltern zwar sehr ähnlich ist, kommt diesen doch nicht „in allem gleich", wie ROESEL VON ROSENHOF 1755 schrieb. Denn nicht nur fehlen das erste und das letzte Abdominalfusspaar, während sich das Telson sehr erheblich von dem des erwachsenen Thieres unterscheidet, sondern die Enden der grossen Scheren sind scharf zugespitzt und zu kurz gebogenen Haken umgekrümmt, welche übereinander greifen, wenn die Scheren geschlossen werden [Abb. 6B]. Wenn daher die Scheren an einem Gegenstande geschlossen werden, der so weich ist, dass diese Haken eindringen können, so ist es sehr schwer, wenn nicht gar unmöglich, sie wieder zu öffnen"

(HUXLEY 1880).

Schlüpflinge im Stadium 1 haben keine Uropoden. Der Carapax ist durch einen Dottervorrat vergrößert. Während letzerer abnimmt, rückt die erste Häutung zum Stadium 2 näher. Sie bleiben bei der Mutter bis das Exoskelett aushärtet. Pheromone der Mutter bewirken, daß die Jungen in der (oder in der Nähe der) schützenden Brutkammer bleiben. Nach der Häutung zu Stadium 3 erscheinen die Uropoden und die Jungen werden zunehmend unabhängiger (HOLDICH & REEVE 1988).

Die Intervalle zwischen diesen ersten Stadien sind von Art zu Art verschieden. Bei den Cambariden werden die Eier in einem Korb aus Schleim aufbewahrt, der nach einigen Stunden bricht und entfernt wird, nachdem die Eier an die Pleopoden angeheftet sind. Beim Schlupf sind die Cambariden nicht so weit entwickelt wie die Astaciden; erst nach der ersten Häutung sehen sie frischgeschlüpften Astaciden ähnlich (HOLDICH & REEVE 1988).

Intraspezifisches Paarungsverhalten

Bei *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* wurde beobachtet, daß es vor jeder Kopulation zu einer Kontaktaufnahme zwischen den beiden Tieren durch die Scheren kommt, wie es auch bei aggressiven Begegnungen der Fall ist. Es wurden auch Kopulationen zwischen Männchen beobachtet, was damit erklärt wurde, daß sich Männchen mit deutlich unterschiedlich großen Scheren getroffen haben (MASON 1970b). In späteren Untersuchungen wurden Aktivitäten, die einen gewissen Grad der gegenseitigen Geschlechtserkennung andeuten, beschrieben (PIPPIT 1977; AMEYAW-AKUNFI 1981). Experimente mit *Procambarus clarkii* zeigten, daß die Geschlechtserkennung bei dieser Art auf chemische Weise erfolgt (AMEYAW-AKUNFI & HAZLETT 1975).

Der kritische Faktor bei jeder Begegnung zwischen Männchen und Weibchen vor der Paarung ist die relative Passivität des Weibchens (MASON 1970b; INGLE & THOMAS 1974), wobei jedoch „gewalttätige" Männchen von *P. clarkii* von den Weibchen abgewiesen werden (AMEYAW-AKUNFI 1981). Die weitere Abfolge des Verhaltens, das der ersten Begegnung folgt, dient dazu, aggressive Neigungen der beiden potentiellen Partner zu reduzieren. Als Ergebnis dieser Beschwichtigung können die Tiere einander näher kommen, so daß die Kopulation möglich ist (BARLOW & GREEN 1970). Außerdem kann ein bis dahin sexuell indifferentes Individuum beschwichtigt oder sexuell stimuliert werden. Derartige Verhaltensweisen tragen dazu bei, die Anzahl erfolgreicher Paarungen zu maximieren.

Blinde Männchen des Roten Amerikanischen Sumpfkrebses (*P. clarkii*) zeigten ähnliche präkopulatorische Verhaltensmuster wie sehende Individuen, was bedeutet, daß Paarungen dieser Art in der Finsternis im Inneren

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

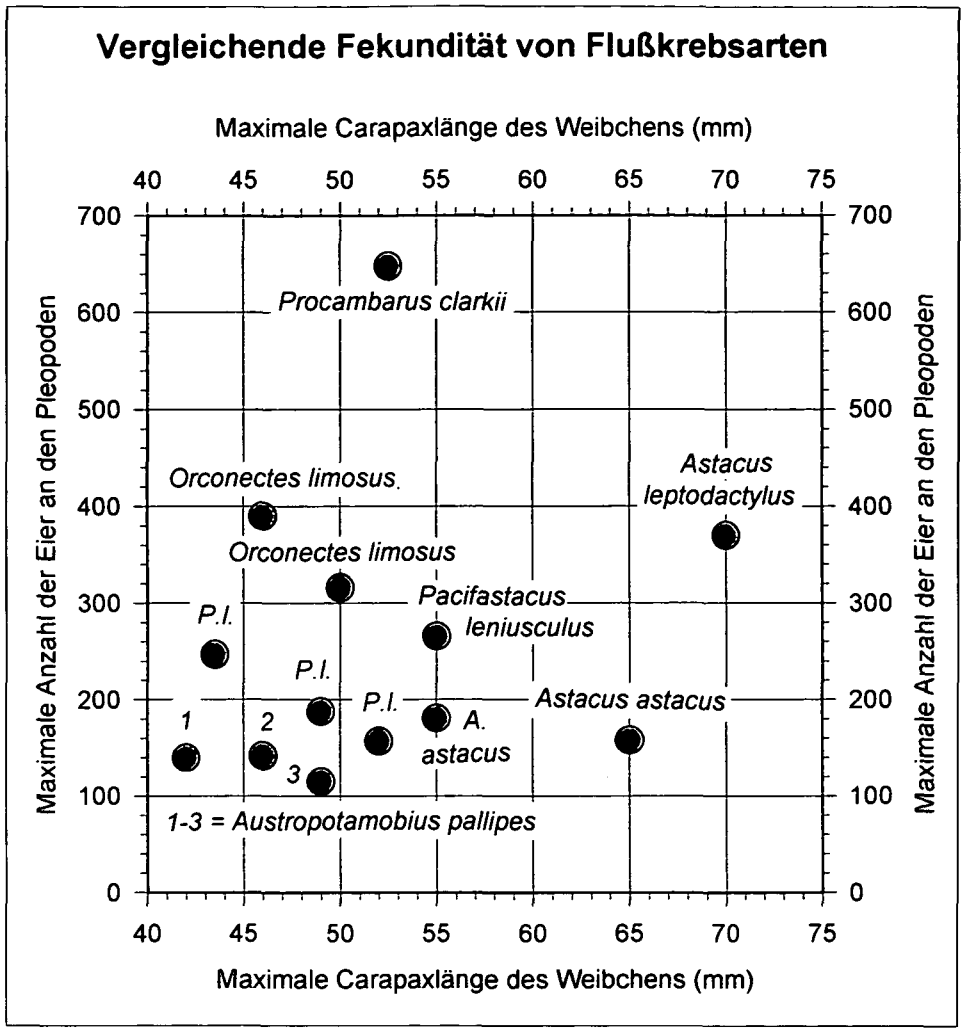

Abb. 8:
Vergleichende Fekunditätsdaten für in Österreich vorkommende Flußkrebsarten: *Austropotamobius pallipes* 1 (Thomas & Ingle 1971), *A. pallipes* 2 (Brown 1979), *A. pallipes* 3 (Rhodes & Holdich 1982), *Astacus astacus* 1 (Abrahamsson 1972), *A. astacus* 2 (Stypinskaya 1978), *Astacus leptodactylus* (Stypinskaya 1978), *Pacifastacus leniusculus* 1 (Mason 1974), *P. leniusculus* 2 (Flint 1975), *P. leniusculus* 3 (Abrahamsson 1971), *P. leniusculus* 4 (Abrahamsson 1972), *Orconectes limosus* 1 (Kossakowski 1966), *O. limosus* 2 (Stypinskaya 1978), *Procambarus clarkii* (Penn 1950). Die Bezifferung innerhalb einer Art erfolgt von links nach rechts.

des Krebsbaues bzw. -ganges möglich sind (Ameyaw-Akunfi & Hazlett 1975). Die enge Nachbarschaft von Männchen und Weibchen würde taktile Stimuli, wie die gegenseitige Berührung der Antennen, als auch chemische Auslöser erfordern, die dem Männchen helfen, das Weibchen in die richtige Position zu bringen (Ameyaw-Akunfi 1981). Andererseits haben Untersuchungen an männlichen Edelkrebsen (*Astacus astacus*) ergeben, daß sie durch die Gegenwart von Weibchen, welche bis zu 5 m von ihrem Aquarium entfernt waren, sexuell stimuliert waren (Cukerzis 1970).

Beim Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* kommt das erste Zeichen sexuellen Verhaltens erst nach einem Kontakt zwischen zwei Krebsen zustande, und die Zeit, bis das Weibchen gepackt wurde, ist vom Grad des Widerstandes, den das Weibchen leistete, abhängig. Sieben Phasen werden beim Paarungsprozeß unterschieden, und nachdem die „erste Kontaktphase" überwunden ist, findet ausnahmslos die Paarung statt (Ingle & Thomas 1974).

Interessant ist, daß bei Hummern die Paarung ausschließlich mit frisch gehäuteten Weibchen stattfindet, welche ein Pheromon absondern, um die Aggression der Männchen zu unterdrücken (Atema & Engstrom 1971). Falls eine vergleichbare Pheromon-Produktion bei Süßwasserkrebsen erfolgen sollte, steht sie nicht mit der Häutungsaktivität in Verbindung. Eine Pheromonproduktion gilt für den Dohlenkrebs als erwiesen, da passive Paare zur Paarung veranlaßt wurden, nachdem man zwei sich paarende Individuen in ihr Aquarium gebracht hatte (Ingle & Thomas 1974).

Für intraspezifische Paarungen wurde beim Dohlenkrebs ein relativ geringer Aggressionsgrad beschrieben (Ingle & Thomas 1974), während männliche Edelkrebse vom Weibchen verletzt oder am Ende der Paarung sogar getötet und aufgefressen wurden (Smolian

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

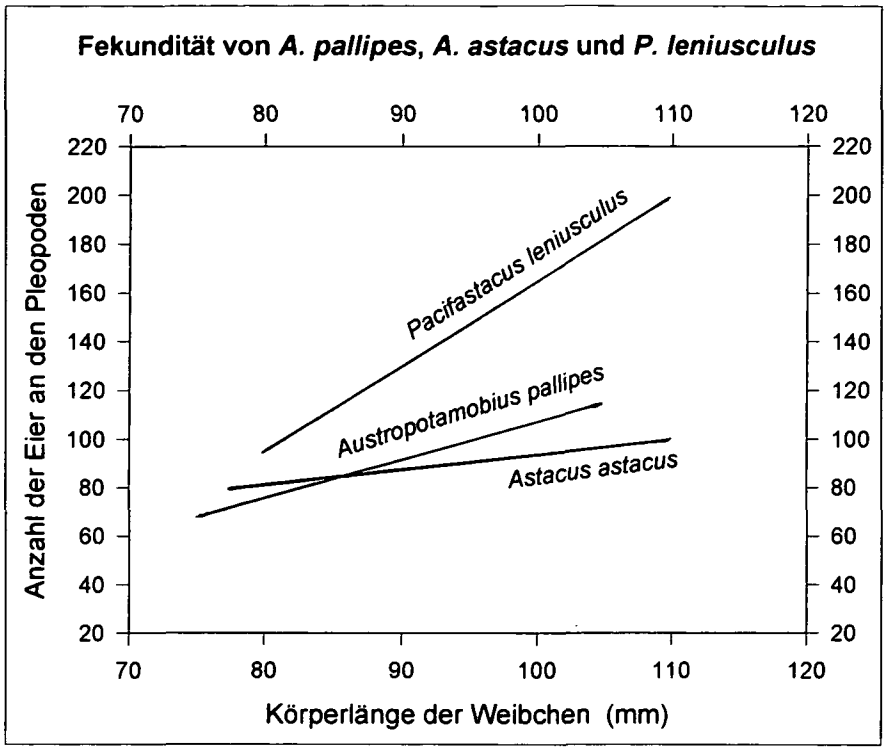

Abb. 9:
Beziehung zwischen der Anzahl der Eier (Embryonen) an den Pleopoden und der Körperlänge beim Edelkrebs *Astacus astacus* und Signalkrebs *Pacifastacus leniusculus* aus den Rogle-Teichen in Schweden (ABRAHAMSSON 1971) und beim Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* in England (BREWIS & BOWLER 1985; RHODES & HOLDICH 1982).

1926). Aggression trat auch während der Paarung bei *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* auf, wobei aber keine physischen Schäden nachgewiesen wurden (MASON 1970b).

Das Verhalten zwischen Mutter und Nachwuchs

Die Brutpflege der Weibchen, welche die Jungtiere vom Schlupfzeitpunkt ab bis zur Vollendung von zwei Häutungsstadien (STEVENSON 1985) bis zu ihrer Unabhängigkeit mit sich tragen, ist von essentieller Wichtigkeit für das Überleben der Nachkommen. Junge von *P. leniusculus trowbridgii* verbringen an ihrer Mutter 8-14 Tage im Stadium 1 und 11-14 Tage im Stadium 2, solange sie abhängig sind. Der Übergang zur Unabhängigkeit (Meidung der Mutter und Gleichaltriger) geht mit der Abnahme der Nahrungsreserven, dem Verlust des Klammerreflexes sowie mit Erkundungs- und Freßverhalten und einsetzender Aggression einher. Abhängige Junge im Stadium 2 sind durch unabhängig werdende gefährdet (MASON 1970c).

Wenn Junge im Häutungsstadium 3 von der fürsorglichen Mutter entfernt und in ein Aquarium mit der Mutter und anderen Erwachsenen gegeben werden, drängen sie sich bei der Mutter zusammen (CHIDESTER 1912). Das Zurückkommen zur und das Drängen um die Mutter wird durch chemische Stoffe, die vom Weibchen freigesetzt werden, verursacht. Beobachtungen zeigten, daß diese Stoffe artspezifisch, aber nicht brutspezifisch sind, weil die Jungen von anderen brütenden Weibchen genauso angezogen werden wie von ihrer eigenen Mutter (LITTLE 1975).

Interspezifisches Paarungsverhalten

Ein wesentlicher Faktor bei der Verdrängung einer Art durch eine andere ist das Vorkommen zwischenartlicher Paarung und Arthybridisierung. Obwohl zwischenartliche Paarungen in überlappenden Verbreitungsgebieten relativ häufig vorkommen, wurden nur wenige Fälle von echten Hybriden bei Flußkrebsen geschrieben. Aus dem Big Creek, Illinois, USA, wo *Orconectes kentuckiensis* und *O. placidus* syntop leben, wurde ein männlicher F1-Hybride beschrieben, dessen Merkmale zwischen denjenigen der beiden Elternarten liegen (BOYD & PAGE 1978). Wo Populationen des eingeführten *O. rusticus* neben solchen des in den USA einheimischen *O. limosus* vorkommen, ist ebenfalls Hybridisierung beschrieben worden (SMITH 1981).

Die Möglichkeiten für Hybridisierungen nehmen zu, wenn Arten mit ähnlichen chemoethologischen Merkmalen in neuen Habitaten ausgesetzt werden und in der Folge eine Lockerung der normalen Isolationsmechanismen auftritt. Ebenso können zwischenartliche Paarungen auftreten, wenn beispielsweise aufgrund abnehmender Populationsgrößen durch ungünstige Umweltbedingungen arteigene Geschlechtspartner schwierig zu finden sind (SMITH 1981).

Paarungen zwischen *Pacifastacus fortis* und *P. leniusculus* sind in Kalifornien beobachtet worden, wo eiertragende Weibchen der ersten Art nur in Gegenwart von Männchen der zweiten Art gefunden wurden (DANIELS 1980). Ob sich die Eier weiterentwickeln, ist nicht sicher. Eine künstlich herbeigeführte Hybridisierung zwischen dem Sumpfkrebs *Astacus leptodactylus* und dem Edelkrebs *A. astacus* ist beschrieben worden (CUKERZIS

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1968). Dies führte zu der Annahme, daß eine Hybridisierung auch unter natürlichen Bedingungen auftreten könnte. Bei kürzlich in der Schweiz durchgeführten Laborexperimenten verlief die Kreuzung von Sumpfkrebsweibchen mit Edelkrebsmännchen erfolgreich, wobei jedoch die Jungtiere nicht länger als einen Monat überlebten (FURRER in Druck). Der Signalkrebs *Pacifastacus leniusculus* soll sich unter künstlichen Bedingungen in Deutschland erfolgreich mit *Astacus astacus* fortpflanzen (KOSSMAN 1973). *Pacifastacus leniusculus* paarte sich in England auch mit dem Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* (HOGGER 1988).

Intraspezifische Auseinandersetzungen

Krebse, die Unterschlupfe und Spalten besetzen, sind in der Regel Einzelgänger, die bereit sind, ihren Wohnbereich vor arteigenen Eindringlingen zu verteidigen. Unter gewissen Umständen kann sich diese aggressive Stimmung ändern. Beispielsweise wird *Orconectes virilis* unmittelbar vor, während, und nach der Häutung passiv (BOVBJERG 1970). Laboruntersuchungen haben gezeigt, daß bei dieser Art hohe Populationsdichten und verminderte Aggression miteinander in Zusammenhang stehen (BOVBJERG & STEPHEN 1975). Wenn im Experiment wenig Versteckmöglichkeiten für viele Krebse angeboten werden, konnte eine vielfältige Besetzung des Versteckes beobachtet werden, während bei ausreichenden Versteckangebot in der Regel nur ein Tier je Versteck vorzufinden ist (BOVBJERG & STEPHEN 1975).

Die Aggressivität von *Cambarus latimanus* ist von der Temperatur abhängig. Je nachdem, ob für eine Krebsart steigende oder fallende Wassertemperaturen der Auslöser für den Fortpflanzungsprozeß sind, verhält sich das Ausmaß der Aggressivität direkt oder verkehrt proportional zur Wassertemperatur (THORP 1978).

Interspezifische Auseinandersetzungen

Auseinandersetzungen zwischen Arten gewährleisten, daß sich die an die vorhandenen Umweltbedingungen besser angepaßte Art durchsetzt. Beispielsweise hat *Orconectes rusticus*, eine in Wisconsin, USA, eingebürgerte Art, andere Krebsarten verdrängt (CAPELLI 1982). Untersuchungen im Labor haben gezeigt, daß die Konkurrenzüberlegenheit hinsichtlich der Suche, Einnahme und Verteidigung von Verstecken und die größere angeborene Aggressivität es dieser Art ermöglichte, Arten wie O. *virilis* und O. *propinquus* zu verdrängen (CAPELLI & MUNJAL 1982). Andererseits wies O. *rusticus* im Labor gegenüber den beiden Arten hinsichtlich der Substratwahl keine Konkurrenzüberlegenheit auf. Jedenfalls ist Vorsicht angebracht, Laborergebnisse auf das Freiland zu übertragen, da Kenntnisse über direkte aggressive Interaktionen und limitierende Resourcen – wie z. B. Versteckmöglichkeiten – fehlen (CAPELLI & MUNJAL 1982). Tatsächlich hat O. *spinosus* im Mountain Lake, Virginia, USA, *Cambarus bartonii* verdrängt, obwohl er unter Laborbedingungen der schwächere Konkurrent gewesen ist (RORER & CAPELLI 1978).

In Osteuropa hat sich der Sumpfkrebs *Astacus leptodactylus* westwärts ausgebreitet und in vielen Gebieten den Edelkrebs *A. astacus* verdrängt. Zur Zeit gibt es Seen in Ost-Litauen, in denen beide Arten gemeinsam

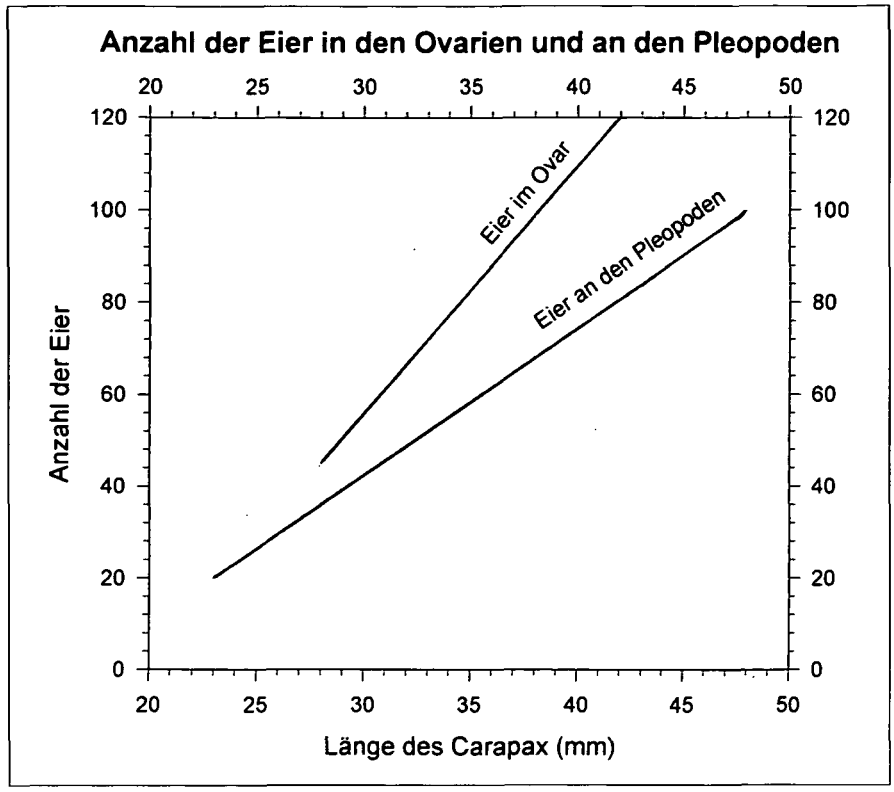

Abb. 10:
Beziehung zwischen der Anzahl der Eier in den Eierstöcken und den Embryonen an den Pleopoden mit der Carapaxlänge beim Dohlenkrebs *Austropotamobius pallipes* in England (RHODES & HOLDICH 1982).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

vorkommen, aber *A. astacus* zahlenmäßig abnimmt. Folgende Gründe können für die Konkurrenzüberlegenheit des Sumpfkrebses genannt werden:

(1) höhere Fruchtbarkeit; (2) rascheres Wachstum; (3) Nacht- und Tagaktivität (mehr Zeit für die Nahrungsaufnahme); (4) geringere Ansprüche an den Sauerstoffgehalt des Wassers; (5) bessere Anpassung an Temperaturveränderungen und weiterer Temperaturtoleranzbereich, insbesondere in der Jugendphase; (6) weiterer Toleranzbereich gegenüber dem pH-Wert des Wassers. Diese Kombination von ökologischen und physiologischen Eigenschaften befähigt *A. leptodactylus*, Gewässer mit Schlammsubstraten und geringeren Sauerstoffgehalten sowie flache Wasserkörper mit großen Temperaturunterschieden zu siedeln. Außerdem zeigten Chromosomenuntersuchungen, daß *A. leptodactylus* polyploid ist, was mit den obgenannten Konkurrenzvorteilen in Zusammenhang stehen könnte (CUKERZIS 1968).

In verschiedenen Gewässern kommen zwei oder mehr Krebsarten vor. Im allgemeinen geht man aber davon aus, daß derartige Beobachtungen Momentaufnahmen darstellen und längerfristig eine Art die andere verdrängen wird. In Kalifornien kommen *Pacifastacus leniusculus*, *P. fortis* und *Orconectes virilis* im Einzugsgebiet ein- und desselben Flusses vor, aber an den Stellen, wo sie gemeinsam nebeneinander vorkommen, dominiert numerisch die dort ursprünglich nicht heimische Art, der Signalkrebs (DANIELS 1980).

Wo – wie in machen Gegenden Schwedens – der Signalkrebs *P. leniusculus* und der Edelkrebs *Astacus astacus* gemeinsam vorkommen, besiedelt *P. leniusculus* zuerst die von ihm bevorzugten Habitate: Biotope mit hartem Untergrund aus Felsen, Steinen oder Kies, und solche mit einem Untergrund, der sich zum Graben eignet, mit versunkenen Baumstämmen, Ästen, Zweigen und Blättern und Wasservegetation als Versteck. Die ökologischen Nischen der beiden Arten überlappen sich dermaßen, daß eine Konkurrenz unvermeidlich ist. Die Fähigkeit von *P. leniusculus* zu einer – im Vergleich zu *A. astacus* – rascheren Besiedlung geeigneter Habitate bedeutet unausweichlich, daß die eingebürgerte Art die heimische verdrängen wird (FURST 1977).

Embryonalentwicklung

Größere Weibchen tendieren in der Regel zur Produktion größerer Eier, aber die individuellen Unterschiede sind erheblich und können den Ernährungsstatus der Weibchen während der Eierstockentwicklung widerspiegeln. Der Eidurchmesser nimmt mit der Entwicklung zu (KÖKSAL 1984).

Obwohl die meisten Eier (94%) an den Pleopoden befestigt werden, findet man einige am Kamm der Abdominalsegmente 2-5. Die Farbe ist ein wichtiger Indikator für den Zustand und das Stadium der Eier. Ein gesundes befruchtetes Ei ist rund, gefüllt mit einer großen Dottermasse und dunkelbraun. Bei unbefruchteten Eiern befindet sich der Dotter auf der einen Hemisphäre, während die ande-

Tab. 1:
Fünf deutlich unterscheidbare morphologische Entwicklungsstadien können während der Embryonalentwicklung des Galizischen Sumpfkrebses *Astacus leptodactylus* unterschieden werden. Die Zeit bezieht sich auf eine Wassertemperatur von 16,5-17,3°C.

Stadium	Durchmesser (mm)	Beschreibung der Entwicklung
1	2,19-2,70	Unentwickeltes Ei und Furchungsstadien. Das Ei ist rund und dunkelbraun. Kein Embryo sichtbar.
2	2,20-2,79	„Embryonalfleck-Stadium". Scheibenartiger, weißer Embryofleck (0,53x0,63 mm) ist am Ei sichtbar. Das Ei ist dunkelbraun.
3	2,24-2,76	„Nauplius-Ei-Stadium". Wenig entwickelter, milchig-weißer Embryo (0,9-1,0 mm) liegt auf dem Eidotter.
4	2,26-2,92	„Metanauplius-Ei-Stadium". Gut entwickelter Embryo, der beinahe das ganze Ei ausfüllt. Lichtbraune Augenflecken sind sichtbar. Fast die Hälfte des Eies ist hellbraun, der Rest weißlich.
5	2,42-3,10	„Zoëa-Ei-Stadium". Embryo füllt gesamtes Ei aus. Ei ist weiß bis hellbraun. Augen erscheinen als große, ovale schwarze Flecken. Unter dem Binokular ist der Herzschlag sichtbar.
Schlüpfling	8,9-9,2	weiche, schlaffe, durchsichtige Individuen. Carapax ist breit rundlich und nicht vollständig entwickelt und bedeckt den restlichen Dotter. Das Telson ist rund und mit winzigen Stiften versehen. Die Scheren besitzen starke Haken, und die Uropoden fehlen wie bei anderen Arten der Familie Astacidae.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

re durchsichtig ist und dann orange wird. Die Larvenstadien werden im Ei selbst durchlaufen. Fünf deutlich unterscheidbare morphologische Entwicklungsstadien können während der Embryonalentwicklung unterschieden werden (Tab. 1).

Postembryonalentwicklung

Die aufeinanderfolgenden Stadien vom frisch geschlüpften Jungen bis zum Erreichen der Geschlechtsreife werden durch Häutungen unterbrochen (Tab. 2). Junge im Stadium 2 bleiben einige Tage bei ihrer Mutter und sammeln sich unter ihr. Sie beginnen eine Woche nach der ersten Häutung ihre Umgebung zu erforschen, klettern auf der Mutter herum und machen kurze Ausflüge in die Umgebung. Etwa 10-14 Tage nach der ersten Häutung verlassen sie die Mutter.

Vergleichende Fekundität (zwischenartlicher Vergleich hinsichtlich der Anzahl der Eier)

Die Zeitspanne, über die ein Weibchen die Eier mit sich trägt, kann bei Arten der temperierten Klimazone 7-8 Monate betragen. Am Verhältnis der maximalen Anzahl der Embryonen und der maximalen Carapaxlänge (Abb. 8) ist ersichtlich, daß Vertreter der Cambaridae eine höhere Fekundität aufweisen als Vertreter der Astacidae, und daß *Procambarus clarkii* (mit Ausnahme von *Cherax tenuimanus*, einer australischen Krebsart der Familie Parastacidae) die höchste potentielle Fruchtbarkeit unter den kommerziell genutzten Arten aufweist. Besonders interessant erscheint in diesem Zusammenahng eine wissenschaftliche Arbeit, die die Fekundität von *Astacus leptodactylus*, *A. astacus* und *Orconectes limosus* vergleicht (STYPINSKAYA 1978; vgl. Abb. 8).

Mit zunehmender Größe des Weibchens steigt die Anzahl der Eier. Für fünf Arten nennt HAGER (1996) eine ungefähre Größenordnung des Schwankungsbereiches (Tab. 3). Derartige Daten erlauben die Feststellung der Produktivität individueller Tiere in der Natur oder im Labor, bieten jedoch kaum Informationen über die Fekundität oder das Fortpflanzungspotential tatsächlich existierender Populationen.

Untersuchungen an Flußkrebspopulationen zur Brutperiode zeigen, daß einige geschlechtsreife Weibchen keine Eier tragen. Es gibt erhebliche Variationen zwischen individuellen Weibchen und einige Weibchen verlieren ihre Eier während der langen Entwicklungsperiode. Einerseits ist diese Variation auf einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Fekundität und der Körpergröße zurückzuführen (Abb. 9), wie sie beispielswei-

Stadium	Carapaxlänge (mm) Gewicht (mg)	Dauer (Tage)	Beschreibung der Stadien
1	4,4-4,6 ?	8-9	Weiche, schlaffe, durchsichtige Individuen. Carapax ist breit rundlich und nicht vollständig entwickelt und bedeckt den restlichen Dotter. Das Telson ist rund und mit winzigen Stiften versehen. Die Scheren besitzen starke Haken, und die Uropoden fehlen wie bei anderen Arten der Familie Astacidae.
2	5,12 39,27	20-25	Mit Ausnahme ihres Telsons erinnern sie an erwachsene Krebse. Carapax vollständig entwickelt. Das Telson ist breit abgerundet und mit langen befiederten Setae ver sehen, aber Uropoden sind noch immer nicht entwickelt.
3	8,29 70,83	40-45	Sehen wie kleine Erwachsene aus. Das typischste Merkmal dieses Stadiums ist das Erscheinen der Uropoden. Das Telson und die Uropoden bilden einen Schwanzfächer.
4	11,09 247,50	20-25	Kein Geschlechtsdimorphismus.
5	m.: 14,3 568,5 w.: 14,1 544,0		Geschlechtsdimorphismus ist festzustellen.

Tab. 2:
Stadien der Postembryonalentwicklung am Beispiel des Galizischen Sumpfkrebses (*Astacus leptodactylus*). Die Häutungen erfolgen zwischen den jeweiligen Stadien. Die Dauer der einzelnen Stadien bezieht sich auf die Entwicklung bei einer Wassertemperatur von 17,3-17,6°C. m. = Männchen, w. = Weibchen (nach KÖKSAL 1988).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

se für *A. astacus* und *P. leniusculus* (ABRAHAMSSON 1971) und für *A. pallipes* festgestellt wurde (RHODES & HOLDICH 1982; BREWIS & BOWLER 1985). Andererseits spiegelt diese Variation Mechanismen wider, die die Fekundität der gesamten Population über die Populationszusammensetzung und die Rekrutierung der Jungen bestimmen (MOMOT & GOWING 1977; FRANCE 1985). Bei einer nördlichen Population von *A. pallipes* könnte der größere Fortpflanzungserfolg von größeren Weibchen Teil einer Strategie sein, die sicherstellt, daß die meisten Eier von einer kleinen Anzahl von Verpaarungen stammen (BREWIS & BOWLER 1985). Gemäß dieser Hypothese sollten kleine Weibchen zunächst ihre Resourcen in das Wachstum und nicht in die Reproduktion stecken, um der Population für die Zukunft große Weibchen mit einer höheren Fekundität sicherzustellen. Diese Beziehung zwischen Fekundität, Größe der Weibchen und der geographischen Breite wurde auch für *A. astacus* in Erwägung gezogen, wo der Prozentsatz von jungen eiertragenden Weibchen in kühleren Gewässern geringer war (ABRAHAMSSON 1972, 1973).

Die Feststellung der Anzahl von Embryonen kann als Indikator für die Fekundität von Individuen herangezogen werden. Jedoch zeigt der Vergleich der Eier in den Ovarien mit denjenigen an den Pleopoden (Embryonen vgl. Abb. 10), daß die gesamte Fortpflanzungskapazität in der Natur selten erreicht wird (MOMOT 1967; LINDQVIST & LOUEKARI 1975; RHODES & HOLDICH 1982; LAHTI & LINDQVIST 1983; KÖKSAL 1988).

Die Variation der Eigröße wurde für einige Arten untersucht und ihre Bedeutung diskutiert. In Finnland tragen beispielsweise Weibchen von *A. astacus* mehr Eier als in Südschweden; dafür waren die Eier aber kleiner (LAHTI & LINDQVIST 1983). Die Verfügbarkeit von Nahrung während des letzten Spätsommers, wenn sich das Ovar entwickelt, könnte von besonderer Bedeutung sein. Gemäß einer allgemein gültigen Hypothese hat das einzelne Ei, wenn viele kleine Eier produziert werden, geringere Überlebenschancen im Vergleich zu wenigen, dafür aber größeren Eiern. Diese Hypothese scheint auch bei Flußkrebsen bestätigt zu werden: *Austropotamobius pallipes* trägt weniger Eier als *A. leptodactylus* und *P. leniusculus*,. Dafür ist jedes einzelne Ei jedoch größer und die Jungen sind beim Schlüpfen besser entwickelt.

Zusammenfassung

Flußkrebse sind zweigeschlechtige Krustentiere. Der äußere Geschlechtsunterschied zwischen Männchen und Weibchen zeigt sich am deutlichsten in der Form der Pleopoden und in der unterschiedlichen Lage der Geschlechtsöffnungen: beim Männchen an den Coxae der fünften, beim Weibchen an den Coxae der dritten Schreitbeine (Pereiopoden). Der Bau der inneren Geschlechtsorgane, der bei allen Flußkrebsen ziemlich ähnlich ist, wird beschrieben. Begattung und Eiablage, Interaktionen zwischen Individuen der gleichen oder anderer Arten (intraspezifisches Paarungsverhalten, das Verhalten zwischen Mutter und Nachwuchs, interspezifische Paarung, sowie intra- und interspezifische Auseinandersetzungen), und die verschiedenen Stadien der Embryonal- und Postembryonalentwicklung werden ausführlich diskutiert, ebenso wie die Umweltfaktoren, die diese Prozesse beeinflussen. Durch das Abzählen der Embryonen kann die Fekundität festgestellt werden. Vergleichend werden die Fekunditätsdaten für die in Österreich vorkommenden Flußkrebsarten dargestellt. Daraus ist ersichtlich, daß Vertreter der Cambaridae eine höhere Fekundität aufweisen als Vertreter der Astacidae, und daß der Rote Amerikanische Sumpfkrebs *Procambarus clarkii* – mit Aus-

Tab. 3:
Schwankungsbereich von Eizahlen bei sieben verschiedenen Flußkrebsarten. Die Anzahl der Eier nimmt mit der Größe des jeweiligen Weibchens zu. Nach HAGER (1996), KOSSAKOWSKI (1966), FRUTIGER (mündl. Mitt.).

Deutscher Name	Wissenschaftlicher Name	Anzahl der Eier (Stück)
1. Steinkrebs	*Austropotamobius torrentium*	50-100
2. Dohlenkrebs	*Austropotamobius pallipes*	50-120
3. Edelkrebs	*Astacus astacus*	70-200
4. Sumpfkrebs	*Astacus leptodactylus*	200-400
5. Signalkrebs	*Pacifastacus leniusculus*	150-300
6. Kamberkrebs	*Orconectes limosus*	200-500
7. Roter Am. Sumpfkrebs	*Procambarus clarkii*	200-900

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nahme von *Cherax tenuimanus*, einer australischen Krebsart aus der Familie der Parastacidae – die höchste potentielle Fekundität unter den kommerziell genutzten Arten aufweist.

Literatur

ABRAHAMSSON S.A. (1971): Density, growth and reproduction of the crayfish *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus*. — Oikos **22**: 373-388.

ABRAHAMSSON S.A. (1972): Fecundity and growth of populations of *Astacus astacus* with special reference to introductions in Northern Sweden. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm **52**: 23-37.

ABRAHAMSSON S.A. (1973): The crayfish *Astacus astacus* in Sweden and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus lenisculus*. — Freshwat. Crayfish **1**: 27-40.

AMEYAW-AKUNFI C. (1981): Courtship behaviour in the crayfish *Procambarus clarkii* (GIRARD) (Decapoda, Astacidae). — Crustaceana **40**: 52-64.

AMEYAW-AKUNFI C. & B.A. HAZLETT (1975): Sex recognition in the crayfish *Procambarus clarkii*. — Science **190**: 1225-1226.

ANDREWS E.A. (1904): Breeding habitats of crayfish. — Am. Nat. **38**: 165-206.

ATEMA J. & D.G. ENGSTROM (1971): Sex pheromone in the lobster *Homarus americanus*. — Nature **232**: 261-263.

BARLOW G.W. & R.F. GREEN (1970): The problems of appeasement and of sexual roles in the courtship of the blackfin mouth breeder (*Tilapia melanothera*). — Behaviour **36**: 84-115.

BOVBJERG R.V. (1952): Comparative ecology and physiology of the crayfish *Orconectes propinquus* and *Cambarus fodiens*. — Physiol. Zool. **25**: 34-56.

BOVBJERG R.V. (1970): Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). — Ecology **51**: 225-236.

BOVBJERG R.V. & S.L. STEPHEN (1975): Behavioural changes with increased density in the crayfish *Orconectes virilis*. — Freshwat. Crayfish **2**: 429-442.

BOYD J.A. & L.M. PAGE (1978): The life history of the crayfish *Orconectes kentuckiensis* in Big Creek, Illinois. — Amer. Midl. Nat. **99**: 398-414.

BREWIS J.M. & K. BOWLER (1985): A study of reproductive females of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes*. — Hydrobiologia **121**: 145-149.

BROWN D.J. (1979): A study of the population biology of the British freshwater crayfish *A. pallipes* (LEREBOULLET). — Ph.D. Thesis, Univ. of Durham.

CAPELLI G.M. (1982): Displacement of northern Wisconsin crayfish by *Orconectes rusticus*. — Limnol. Oceanogr. **27**: 741-745.

CAPELLI G.M. & B.L. MUNJAL (1982): Aggressive interactions and resource competition in relation to species displacement among crayfish of the genus *Orconectes*. — J. Crust. Biol. **2**: 486-492.

CHANTRAN F. (1870): Observations sur l'histoire naturelles des écrevisses. — Comptes Rendus **71**.

CHIDESTER F.E. (1912): The biology of crayfish. — Am. Nat. **46**: 279-293.

CUKERZIS J.M. (1968): Interspecific relations between *Astacus astacus* L. and *A. leptodactylus*. — Ekol. Pol., Ser. A, **16**: 629-636.

CUKERZIS J.M. (1970): The biology of crayfish (*Astacus astacus* L.). — Acad. Sci. R.S.S., Lithuanie, Mintis-Vilnius.

DANIELS R.A. (1980): Distribution and status of crayfishes in the Pit River drainage, California. — Crustaceana **38**: 131-138.

FLINT R.W. (1975): Growth in a population of crayfish *P. leniusculus* from a subalpine lacustrine environment. — J. Fish. Res. Board Can. **32**: 2433-2440.

FRANCE R.L. (1985): Relationship of crayfish (*O. virilis*) growth to population abundance and system productivity in a small oligotrophic lake. — Can. J. Fish. Aquatic Sci. **42**: 1092-1096.

FURRER S. (1998): Evaluating hybridization potential between *A. astacus* and *A. leptodactylus* in laboratory experiments. — Freshwat. Crayfish **12**: (in Druck).

FÜRST M. (1977): Introduction of *Pacifastacus leniusculus* (DANA) into Sweden: methods, results and management. — Freshwat. Crayfish **3**: 229-248.

HAGER J. (1996): Edelkrebse: Biologie, Zucht, Bewirtschaftung. — L. Stocker Verl., Graz, Stuttgart.

HOGGER J.B. (1988): Ecology, population biology and behaviour. — In: HOLDICH D.M. & R.S. LOWERY (Eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation. Croom Helm, London, 114-144.

HOLDICH D.M. & I.D. REEVE (1988): Functional morphology and anatomy. — In: HOLDICH D.M. & R.S. LOWERY (Eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation. Croom Helm, London, 11-51.

HUXLEY T.H. (1880): Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. — F.A. Brockhaus, Leipzig.

INGLE R.W. (1979): Laboratory and scuba studies on the behaviour of the freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* (LEREBOULLET). Report of the Underwater Association (New Series). — Prog. in Underwat. Sci. **2**: 1-5.

INGLE R.W. & W. THOMAS (1974): Mating and spawning of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Asatcidae). — J. Zool. Lond. **173**: 525-538.

KÖKSAL G. (1984): The studies on embryonic and post-embryonic development of *Astacus leptodactylus salinus* (NORDMANN, 1842). — J. Water Products **1**: 38-55.

KÖKSAL G. (1988): *Astacus leptodactylus* in Europe. —

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

In: HOLDICH D.M. & R.S. LOWERY (Eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation. Croom Helm, London, 365-400.

KOSSAKOWSKI J. (1966): Crayfish. Panstowe Wydownectwo Polnicze i Lesne. Warsaw. — Available from the US Department of Commerce Translation (1971).

KOSSMAN H. (1973): Haltungs- und Vermehrungsversuche von Süßwasserkrebsen im Haus. — Freshwat. Crayfish **1**: 222-232.

LAHTI E. & O.V. LINDQVIST (1983): On the reproductive cycle of the crayfish *Astacus astacus* L. in Finland. — Freshwat. Crayfish **5**: 18-26.

LINDQVIST O.V. & K. LOUEKARI (1975): Muscle and hepatopancreas weight in *Astacus astacus* (Crustacea, Astacidae) in the trapping season in Finland. — Ann. Zool. Fenn. **12**: 237-243.

LITTLE E.E. (1975): Chemical communication in maternal behaviour of crayfish. — Nature **255**: 400-401.

MASON J.C. (1970a): Egg-laying in the western north American crayfish, *Pacifastacus trowbridgii* (STIMPSON) (Decapoda, Astacidae). — Crustaceana **19**: 37-44.

MASON J.C. (1970b): Copulatory behaviour of the crayfish, *Pacifastacus trowbridgii* (STIMPSON). — Can. J. Zool. **48**: 969-976.

MASON J.C. (1970c): Maternal-offspring behaviour of the crayfish *Pacifastacus leniusculus*. — Amer. Midl. Nat. **84**: 463-473.

MASON J.C. (1974): Aquaculture potential of the freshwater crayfish *Pacifastacus leniusculus*. — Technical Report **440**. Fishery Research Board of Canada.

MOMOT W.T. (1967): Population dynamics and productivity of the crayfish *Orconectes virilis* in a marl lake. — Am. Midl. Nat. **78**: 55-81.

MOMOT W.T. & H. GOWING (1977): Production and population dynamics of the crayfish *Orconectes virilis* in three Michigan lakes. — J. Fish. Res. Bd. Can. **34**: 2041-2055.

PENN G.H. (1950): Utilisation of crawfishes by cold-blooded vertebrates in the eastern USA. — Am. Midl. Nat. **44**: 643-658.

PIPPIT M.R. (1977): Mating behaviour of the crayfish *Orconectes nais* (FAXON). — Crustaceana **32**: 265-271.

RHODES C.P. & D.M. HOLDICH (1979): On size and sexual dimorphism in *Austropotamobius pallipes* (LEREBOULLET). — Aquaculture **17**: 345-358.

RHODES C.P. & D.M. HOLDICH (1982): Observations on the fecundity of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* in the British Isles. — Hydrobiologia **89**: 231-236.

ROESEL VON ROSENHOF A.J. (1755): Der monatlich herausgegebenen Insecten-Belustigungen dritter Theil. — Nachdruck: Die bibliophilen Taschenbücher, Harenberg Kommunikation, Dortmund, 1978.

RORER W. & G. CAPELLI (1978): Competitive interaction between two mountain lake crayfish species, with life history notes. — Va. J. Sci. **29**: 245-248.

SHERMAN I.W. & V.G. SHERMAN (1976): The invertebrates: function and form. — Collier MacMillan, London.

SMITH D.G. (1981): Evidence for hybridisation between two crayfish species, with a comment on the phenomenon in cambarid crayfish. — Amer. Midl. Nat. **105**: 405-407.

SMOLIAN K. (1926): Der Flusskrebs, seine Verwandten und die Krebsgewässer. — Handb. Binnenfisch. Mitteleur. **5**: 423-524.

STEIN R.A. (1976): Sexual dimorphism in crayfish chelae: functional significance linked to reproductive activities. — Can. J. Zool. **54**: 220-227.

STEVENSON J.R. (1985): Dynamics of the integument. — In: BLISS D.M. & L.H. MANTEL (Hrsg.): The biology of the Crustacea, Vol. 9., Integument, pigments and hormonal processes. Academic Press, New York, 2-42.

STYPINSKAYA M. (1978): Individual variabilities in absolute fertility of crayfish occurring in the water of the Majuran lake district (in Poland). — Rocz. Nauk. Roln. H 93-3, 177-203.

THOMAS W.J. (1983): Dimorphism in the British crayfish *Austropotamobius pallipes* (LEREBOULLET). — Freshwat. Crayfish **5**: 12-17.

THOMAS W.J. & R.W. INGLE (1971): The nomenclature, bionomics and distribution of the crayfish *A. pallipes* (LEREBOULLET) in the British Isles. — Essex Nat. **32**: 349-360.

THORP J.H. (1978): Agonistic behaviour in crayfish in relation to temperature and reproductive period. — Oecologia (Berlin) **36**: 273-280.

Anschrift des Verfassers:

Wiss. Rat Dr. Manfred PÖCKL
Naturschutzsachverständiger
Amt der NÖ Landesregierung
Am Schierlberg 1
A–3381 Golling a. d. Erlauf
Austria
e-mail: manfred.poeckl@noel.gv.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stapfia

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: 0058

Autor(en)/Author(s): Pöckl Manfred

Artikel/Article: Fortplanzung der Flußkrebse 143-156