download www.zobodat.at

Beiträge zur Physiologie der Garneelenhäutung.

Von H. Plankemann.

Einleitung.

Das Abwerfen des Panzers der Krebse wurde schon viel beschrieben. Auch einige chemische Eigenarten der Körperflüssigkeiten, die zu diesem kritischen Augenblick auftreten, wurden ermittelt. Früher galt es als feststehend, daß Wachstum allein der ausschlaggebende Faktor in der Bestimmung des Zeitpunktes der Häutung sei. Im Laufe des Wachstums wurde der Panzer zu eng, er platzte, wurde abgeworfen, und die Tiere bauten sich dann ein neues, größeres Außenskelett. Doch schon Przibram (1907, zitiert nach Handb. norm. u. path. Phys., Bd. XIII) weist darauf hin, daß eine Häutung nicht unbedingt eine Größenzunahme der Tiere bedeutet. Bei Hunger oder sonstigen ungünstigen Bedingungen kann sogar eine Verkleinerung der Tiere erfolgen gegenüber der Größe vor der Häutung. Die Häutung ist „der Ausdruck für die Absolvierung eines bestimmten Stadiums ohne Rücksicht auf die Größe". Häutung findet nur dann statt, wenn sich jede Zelle einmal geteilt hat, d. h. bei einer „Verdoppelung der Masse". Das Volumen der neuen Zellen spielt keine Rolle. Man hat auch festgestellt, daß Verlust einer Extremität die Häutung beschleunigt, wobei die Masse der Gewebe verringert wurde. Beginnende Regeneration hemmt die Häutung (Zuelzer 1905).

Kurz nach dem Abwerfen der alten Schale ist der neue Panzer völlig frei von Kalk. Er enthält auch wenig Chitin. Beides, Chitin und Kalk, werden erst nach der Häutung im Panzer angelagert. Mit der Chitinbildung ist eine wesentliche Abnahme des Hauptreservestoffes Glykogen verbunden (Schönborn 1912, Hoet und Kerridge 1926; zitiert nach Handb. norm. u. path. Phys., Bd. XIII.).

Die vorliegende Arbeit versucht über die bekannten Einzelheiten hinaus so nahe wie möglich an das Grundproblem heranzukommen. Von den Häutungen, ihrer Zahl, ihrem Zeitpunkt und den Hautgewichten wird auf die Stoffwechselvorgänge im Innern der Tiere geschlossen. In ihnen wird, da sie mit der Erneuerung der Schale eng verbunden sind, der regulierende Faktor des Häutungsmechanismus vermutet.

Methodik.

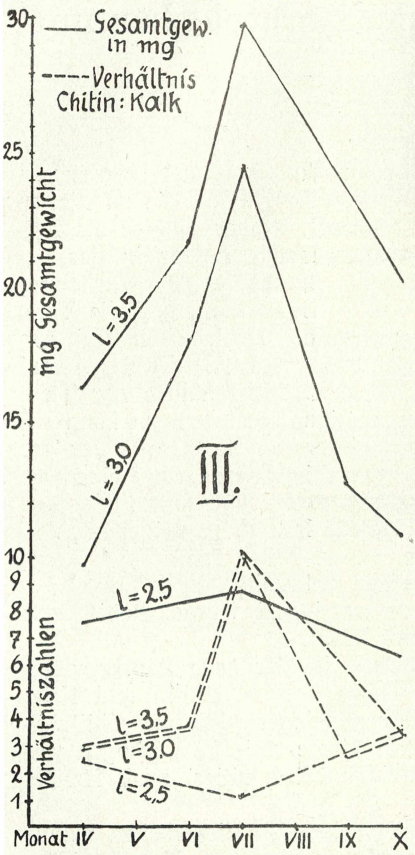
Zu nachstehenden Versuchen wurden drei Garneelenarten der Kieler Förde benutzt: Crangon crangon (Sandbewohner), Leander adspersus und L. squilla (Phytalbewohner). Alle Arten erhielt ich das ganze Jahr hindurch. Es wurde jeden Monat ein Fang gemacht.

Da sich die Tiere in den ersten Nächten nach dem Fang meist häuten, mußten die Versuche sofort am Fangtage angesetzt werden. Die Tiere wurden stets einzeln in kleine, runde Glasschälchen verteilt, und dann nach den verschiedenen Versuchsbedingungen behandelt. Diese Isolierung ist unbedingt nötig, da weitgehendster Kannibalismus unter ihnen herrscht. Das Wasser wurde regelmäßig gewechselt in Abständen von 3—5 Tagen. Vor dem Wasserwechsel fand stets die Fütterung statt. Es wurde den Tieren Muschelfleisch (Mytilus edulis) in reichem Maße zugeteilt, sodaß sie immer gut genährt waren.

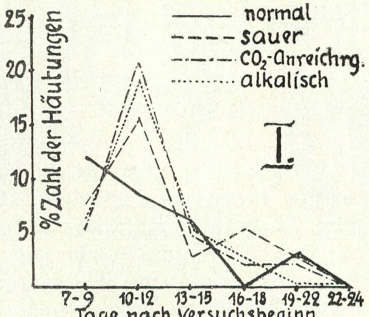
Die abgelegten Häute mußten möglichst schnell aus der Nähe der Tiere entfernt werden, da diese sie sonst als willkommenen Kalkspender auffraßen. Die

download www.zobodat.at

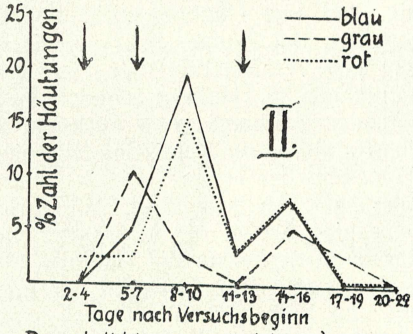
Tafel 10.



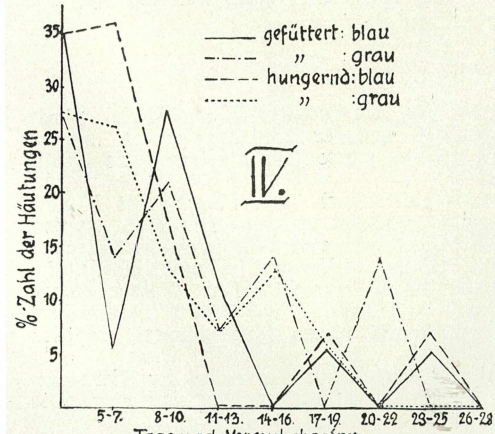
Hautgewichte im Laufe der Jahreszeiten.



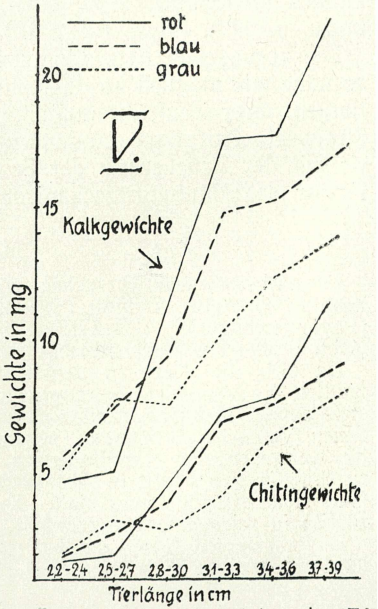
pH-Versuch vom 15.IV.34.



Dauerbelichtungsversuch Leander 2.II.34



Fütterungsversuch vom 5.IX.33



Dauerbelichtungsversuch Leander 2.II.34

download www.zobodat.at

Gewichte der Schalen wurden nach den Angaben, die Koller (1930) gab, ermittelt. Die Häute wurden gewichtskonstant getrocknet, gewogen, das Calcium mit 10 %iger HCl herausgelöst, wieder gewichtskonstant getrocknet und wieder gewogen. Die zweite Wägung gibt das Chitingewicht der Häute an. Dieser Wert von dem Wert der ersten Wägung (Gesamtgewicht) abgezogen, ergibt den Kalkgehalt. Zu den Wägungen wurde eine Bunge-Waage mit Schwingungsdämpfung benutzt, die die Gewichte bis zur 5. Stelle genau anzeigt.

Bei den Versuchen über eine äußere Beeinflussung der Häutung wurden die Tiere, um ihnen eine gemeinsame und auch möglichst natürliche Beleuchtung zu geben, auf blau-grauen Untergrund gesetzt. Die Temperatur wurde genau kontrolliert und während der Dauer eines Versuches möglichst gleich gehalten.

Grundversuch.

Als Grundversuch bezeichne ich die Beobachtung der Häutungen der Krebse ohne jegliche Veränderung des äußeren Milieus, wie sie also im Normalfalle im Laboratorium ablaufen. Es ist eine im hiesigen Institut bekannte Tatsache, daß sich die Garneelen in den ersten Nächten nach dem Fang besonders häufig häuten. Folgende Tabelle gibt hierfür die zahlenmäßige Grundlage.

Tabelle Grundversuch. %-Zahl der Häutungen.

	1—3	4—6	7—9	10—12	13—15 Tage nach Versuchsbeginn
Crangon	35	42	9	3	0
Leander	28	16	10,5	6,5	0

Sie zeigt prozentual die Zahl der Häutungen an den einzelnen Tagen nach dem Fang. Die meisten Häutungen finden vom 1. — 6. Tage statt. Danach sinkt die Zahl der abgeworfenen Panzer gleichmäßig und stetig. Der Unterschied zwischen der Crangon- und Leanderkurve liegt nur darin, daß der Crangonversuch im Hochsommer (Juli—August) angesetzt wurde, der Leanderversuch dagegen aus dem Herbst (Oktober) stammt. Die näheren Umstände dieses Unterschiedes werden im Laufe der Arbeit dargestellt. Dieser Befund läßt zwei Deutungen zu: 1. kann es sich im Laboratorium um ein ständiges Abfallen der Normalhäutungen handeln, 2. kann der Wechsel des Milieus (freies Seewasser-Aquariumwasser) eine Beschleunigung der Häutungen bedingen, sodaß ihre Anzahl in den ersten Tagen besonders hoch ist. Die Frage kann nie vollkommen geklärt werden, da es ja unmöglich ist, den Häutungsrhythmus in der freien See zu beobachten. Auf Grund eines Vergleiches der verschiedenen Versuchsergebnisse möchte ich mich aber für die zweite Folgerung entscheiden. Die Häufung der Häutungen in den ersten Tagen nach Versuchsbeginn wäre also eine auf der Veränderung des Milieus beruhende Beschleunigung. Die Wirkung dieses „Fangreizes" kehrt in allen Versuchen wieder. Nur bei einer chemischen Veränderung des Seewassers wird er, vielleicht als Schutz gegen diese, an den ersten Tagen unterdrückt: Das Maximum der Häutungen ist um einige Tage verzögert.

Die Versuche wurden, wie erwähnt, mit Crangon oder mit Leander durchgeführt. Im allgemeinen unterliegt die Seegrasgarneele Leander den gleichen Stoffwechselschwankungen wie der im Sande lebende Crangon. Doch sind die Hautgewichte von Leander höher als die von Crangon. (Siehe Tabelle Nr. V.) Auch enthält der Leanderpanzer mehr Chitin. Während das normale Verhältnis Chitin: Kalk bei Crangon um 1 : 3,00 liegt,

download www.zobodat.at

ist es bei Leander kleiner, ca. 1 : 2,70—2,80. Diese Zahlen, wie überhaupt alle Zahlen und Kurvenpunkte dieser Arbeit, sind natürlich Durchschnittszahlen, die von einer großen Anzahl von Tieren ermittelt wurden.

Einfluß eines veränderten Außenmediums auf die Häutung.

I. Abnormaler Kalkgehalt des Seewassers.

Bei der chemischen Beschaffenheit des Garneelenpanzers lag es nahe, dem Kalkgehalt des umgebenden Seewassers eine besondere Bedeutung zuzuschreiben. Es war zu vermuten, daß höhere Kalkkonzentration des Seewassers die Tiere zum Häuten anregt und die Häute selbst calciumreicher macht, Kalkarmut aber das Gegenteil bewirkt. Bethe gibt für Carcinus an, daß bei Calciummangel des Außenmediums Kalk aus dem Blute nach außen abgegeben wird. Zum Ersatz des verlorenen Blutkalkes wird bis zu einem gewissen Grade Calcium aus dem Panzer herausgelöst. (1929.) Meine Untersuchungen führten jedoch zu einem völlig anderen Ergebnis.

Es wurden je 40 Tiere in kalkarmes und kalkreiches Seewasser gebracht (am 20. X. 33).

Das calciumreiche Medium wurde hergestellt durch Zugabe von 1 g $CaCl_2$ zu einem Liter Seewasser. Normal enthält es ca. 0,8 g Kalksalze pro Liter. Durch Zugabe von 1 g wurde also der Gehalt an Calcium über das Doppelte gesteigert. ph = 8,0—8,1. Das Ca-arme Seewasser wurde nach der Vorschrift von E. J. Allen (1915) angesetzt. Statt der vorgeschriebenen 0,6 g $CaCl_2$ wurden nur 0,3 g, also genau die Hälfte, der Lösung zugefügt. Sie enthielt nun in 1 Liter aqua dest.: NaCl 14,065 g, KCl 0,385 g, $CaCl_2$ 0,300 g, $MgCl_2$ 1,275 g, $MgSO_4$ 1,750 g.

Zur Herstellung des normalen ph-Wertes (ca. 8,1) wurde mit $NaHCO_3$ ausgepuffert. Völlig calciumfreies Seewasser wirkte tödlich. Die Menge von 0,3 g Kalksalz in einem Liter Wasser war das Mindestmaß, das die Tiere während längerer Zeit ohne sichtbare Schädigung vertrugen. Das künstliche Seewasser mußte zur Anreicherung von O_2 kräftig geschüttelt werden.

Die Auswertung des Versuches ergab die erstaunliche Tatsache, daß Ca-reiches Außenmedium die Häutung hemmt. Die Hemmung drückt sich sowohl in der Zahl der Häutungen, als auch im Zeitpunkt des Häutungseintritts aus. In Ca-armen Seewasser häuteten sich insgesamt 91,4 % der Tiere, in Ca-reichem Medium nur 46,3 %. Die beiden Medien zeigen also einen gewaltigen Unterschied in ihrem Einfluß. Noch deutlicher wird dies durch die Aufstellung einer Tabelle über die Anzahl der Häutungen an den einzelnen Tagen nach Versuchsbeginn.

Tabelle. Ca-Medienversuch vom 21. X. 33. % Anzahl der Häutungen.

	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-24	25-27	28-30 Tage n.V.
Ca-armes Medium	6	3,2	5,1	9,6	4,2	4,4	2,2	0	0	0
Ca-reiches „	1,6	1,2	1,8	1,2	3,6	6	5	1,4	0,6	0

Das Maximum der Kurve für Ca-Reichtum liegt mehrere Tage hinter dem Maximum für Ca-Mangel. Die Häutungen im Ca-armen Medium verhalten sich wie unter normalen Bedingungen. Als Beweis sei hier ein Grundversuch mit Crangon herangezogen, der in demselben Monat angesetzt war. Nach zwölf Tagen beträgt die Gesamtzahl der Häutungen im Ca-armen Seewasser 23,8 %. Der Crangonversuch ergab in der gleichen

download www.zobodat.at

Zeit 21,7 %. Die Häutungen normaler Crangon verhalten sich also ähnlich, wie die Häutungen Ca-armer Leander. Die Anzahl der Häutungen im Ca-armen Medium kann als Norm bezeichnet werden gegenüber denen im Ca-reichen Seewasser. Die Hemmung, die in diesem Falle auftritt, ist eine besondere Wirkung des Calciums. Wie macht sich dieser Einfluß des Kalkes in den Hautgewichten bemerkbar? Ein Vergleich der Hautgewichte (siehe Tabelle Nr. I.) ergibt ein allgemeines Ansteigen der Kalk- und der Chitingewichte durch die vermehrte Calciumanwesenheit im Außenmedium. Man könnte auf den ersten Blick hin annehmen, daß besonders der Kalkgehalt der Haut gestiegen ist, Calcium also in das Tier eingedrungen ist, und dann von ihm an der Schale angelagert wurde. Die Berechnung der Verhältniszahl Chitingewicht : Kalkgewicht (Chitin = 1) belehrt uns eines anderen (siehe Tabelle Nr. I.). Das Verhältnis Chitingehalt : Kalkgehalt bleibt immer gleich. Da Ca-Reichtum im Außenmedium nicht einseitig die Kalkgewichte der Häute erhöht, ist aus den Versuchen folgendes zu schließen: Das Schwererwerden der Hautgewichte im Ca-reichen Seewasser ist nur auf den verspäteten Eintritt der Häutung zurückzuführen. Der Kalk des Außenmediums beeinflußt also wahrscheinlich nicht den Calciumhaushalt der Garneelen. Er wirkt nur, vielleicht über einen Regulationsmechanismus, hemmend auf den Eintritt der Häutung.

Noch einen anderen Schluß können wir aus diesem Versuche ziehen: Der Bau des Panzers ist nicht in einer gewissen Zeit nach dem Abwerfen der alten Schale abgeschlossen. Die größeren Hautgewichte bei der verzögerten Häutung zeigen an, daß Chitin und Kalk kontinierlich an der Schale angelagert werden. Es bleibt dabei, unabhängig vom umgebenden Medium, ein bestimmtes Mengenverhältnis zwischen Chitin und Kalk bestehen.

II. Häutung und ph des Seewassers.

An den vorigen Abschnitt über den Einfluß eines Außenmediums mit abnormalem Kalkgehalt auf die Häutung schließen sich Versuche mit verändertem ph des Seewassers eng an. Es gilt festzustellen, wie weit bei den untersuchten Krebsen der Kalk des Panzers in den Dienst der Pufferung der Körperflüssigkeiten gestellt wird. Für Muscheln und Cirripedier hat Collip (1921) bewiesen, daß bei Anreicherung von CO_2 im Innern der Tiere Calcium zum Zweck der CO_2-Bindung aus der Schale herausgelöst wird. Die Pufferung verläuft im Sinne folgender Gleichung: $CaCO_3 + CO_2 + H_2O = Ca(HCO_3)_2$. Dotterweich (1933) hat eine gleiche Alkalireserve in den Kalkdrüsen des Regenwurms festgestellt; er nimmt an, daß bei vielen Wirbellosen Kalkablagerungen im Dienste der Pufferung stehen. Krebs (1929) hat nachgewiesen, daß Balanus imstande ist, auch das ph des Außenmediums zu regulieren. In diesem Falle wird ebenfalls Kalk aus der Schale herausgelöst.

Diese Angaben führten zu folgendem Serienversuch. Je 15 frisch gefangene Leander (gefangen 15. IV. 34.) wurden in die verschiedenen Medien verteilt.

1. Normales Seewasser. 2. Saures Seewasser. (Sauer im Vergleich zu normalem Seewasser. ph = 7,0—7,5, angesäuert durch Zugabe von 0,5 ccm n/10 HCl zu 150 ccm Seewasser. 3. Alkalisches Seewasser. ph = 8,8—9,3, alkalisch gemacht durch Zugabe von 0,5 ccm n/10 NaOH zu

download www.zobodat.at

150 ccm Seewasser. 4. Seewasser mit starker CO_2-Anreicherung. ph = 7,0—7,5. Die CO_2-Anreicherung erhielt ich durch Einleiten ausgeatmeter Luft in das Seewasser bis zur oben beschriebenen ph-Senkung.

Die häufigen ph-Messungen wurden der Einfachheit halber mit dem Merck'schen Universalindikator gemacht. Der ph-Bereich ist in den einzelnen Versuchen mit Absicht soweit gewählt, weil sich das Seewasser sehr leicht wieder auspuffert. Da jedoch regelmäßig jeden Morgen die entsprechenden Stoffe dem Versuchswasser zugefügt wurden, waren die Tiere täglich eine bestimmte gleiche Zeit den Einflüssen der verschiedenen Medien ausgesetzt (mindestens 12 Stunden).

Es war zu erwarten, daß mineralangesäuertes und CO_2-reiches Medium gleichen Einfluß auf die Tiere haben. Denn nach Kändler (1930) verlaufen die Pufferungsreaktionen des Seewassers in beiden Fällen in derselben Richtung: Es wird Bikarbonat gebildet auf Kosten des Karbonats. Durch Zugabe von Natronlauge verläuft die Reaktion umgekehrt: Es entsteht Karbonat auf Kosten des Bikarbonats. Diese Tatsachen müssen deshalb so ausführlich behandelt werden, um zu zeigen, daß keineswegs die Pufferungsreaktionen des Außenmediums für die auffälligen Ergebnisse verantwortlich zu machen sind.

Schon die Kurve Nr. I (Tafel 10), die die Zahl der Häutungen an den einzelnen Tagen angibt, deutet die Eigenartigkeit der Einflüsse der verschiedenen Medien an. Zwar ist überall der Häutungseintritt gegenüber der Norm verzögert, doch zeigt sich eine auffallende Uebereinstimmung zwischen der Wirkung von CO_2-Reichtum und ph-Steigerung. Eindeutigen Aufschluß über diese Verhältnisse erhalten wir durch die Zusammenstellung der Hautgewichte (siehe Tabelle Nr. II). Die abgeworfenen Panzer der Tiere aus alkalischen und CO_2-reichem Seewasser zeigen beide eine gleichverlaufende Erhöhung ihrer Gewichte gegenüber den Normalgewichten. Die Hautgewichte der HCl-Tiere stimmen hingegen mit den Normalgewichten überein. Die Zahlen der Gesamthautgewichte stellen dies besonders gut dar. Kalk- und Chitinanreicherung sind gleichmäßig gestiegen, sodaß das Verhältnis Chitin : Kalk keinen wesentlichen Unterschied zeigt gegenüber dem der Panzer aus normalem und saurem Medium.

Bei einer möglichen Deutung dieser Tatsachen kommen wir zu der seltenen Erscheinung, daß hier, d. h. bei der CO_2-Anreicherung und der ph-Steigerung des Seewassers, von zwei ganz verschiedenen Seiten dieselben Ergebnisse erzielt werden. Die ph-Erniedrigung schlechthin ist wirkungslos, wie es der HCl-Versuch bewiesen hat. Deshalb ist der Unterschied der Ergebnisse dieses Versuches so verschieden von denen des CO_2-Versuches, obgleich hierbei auch eine ph-Senkung auftritt. Hier können jetzt uneingeschränkt die anderen Faktoren, die die Versuchsbedingung mit sich bringt, wirken. Durch die CO_2-Anreicherung im Außenmedium wird das Diffusionsgefälle für CO_2 vermindert. Es reichert sich CO_2 in den Körperflüssigkeiten der Tiere an. Da diese Anreicherung von CO_2 aber unbedingt schädigend wirken würde, muß es verarbeitet werden. Dies geschieht bei den Garneelen aber nicht im Sinne einer Bikarbonatbildung nach Collip, Krebs, Dotterweich. In diesem Falle hätten wir, wie schon eingangs erwähnt, eine Erniedrigung der Hautgewichte zu erwarten, was ja keineswegs zutrifft. Es ist eher anzunehmen, daß das im Körper angereicherte

download www.zobodat.at

CO_2 die Tiere befähigt, mehr Ca als normal von außen aufzunehmen, und es als $CaCO_3$ an den Panzer anzulagern. Mit der verstärkten Verkalkung geht eine gesteigerte Chitinisierung Hand in Hand, sodaß das normale Verhältnis Chitingehalt : Kalkgehalt aufrechterhalten wird.

Tabelle Nr. II zeigt auch für den Versuch im alkalischen Medium eine Steigerung der Hautgewichte, die mit der des CO_2-Versuches fast gleich verläuft. Zwischen beiden Versuchen besteht aber nur eine scheinbare Parallelität. Die ph-Erhöhung des Seewassers bringt völlig andere Voraussetzungen als der CO_2-Versuch. In einer neueren Arbeit hat Damboviceau (1932) festgestellt, daß das ph des Blutplasmas während der Verkalkung des Panzers auf 8—8,2 steigt (normal 7,7—7,8). In der gleichen Arbeit beschreibt der Autor seine Beobachtungen über ein Ca-fällendes Ferment, das nur während der Verkalkung des Panzers im Blute nachzuweisen ist. Die Versuche wurden mit Astacus durchgeführt. Da die Hautgewichte der Tiere aus dem alkalischen Seewasser außergewöhnlich groß waren, ist nach den Feststellungen von Damboviceau auch hier ein Ferment anzunehmen, daß durch eine ph-Erhöhung aktiviert wird. Die Verkalkung wird in diesem Falle von dem ph des Außenmediums beeinflußt, und die Folge dieser Beeinflussung ist dann die beobachtete Steigerung der Hautgewichte.

Die Ausführungen zeigen deutlich, daß die Versuche mit der CO_2-Anreicherung und der ph-Steigerung im Seewasser trotz der gleichen Ergebnisse ganz verschiedene Ursachen haben. Die scheinbare Gleichheit wird vielleicht deshalb hervorgerufen, weil die Steigerung der Hautgewichte, die beide Versuche aufweisen, ihren maximalen Punkt erreichen vor dem Eintritt einer Häutung.

Die Rolle der Ernährung bei der Erneuerung der Schale.

I. Die Abhängigkeit der Häutung von der Nahrungsaufnahme.

Neuere Untersuchungen von Drilhon (1933) sind Ausgangspunkt geworden für die Versuche über den Einfluß der Nahrungsaufnahme und vor allen Dingen über den Einfluß der intermediären Stoffwechselvorgänge auf die Häutung der Garneelen. Drilhon hat nachgewiesen, daß das Blut von Maja squinado kurz vor der Häutung besonders reich an Glukose ist. Nach der Häutung sinkt der Blutzuckergehalt wieder auf die Norm zurück. Meine Untersuchungen haben einen bestimmenden Einfluß der Glukose auf die Häutung sehr wahrscheinlich gemacht.

Bei einem Vergleich sämtlicher Kurven, die im Laufe der Versuche aufgestellt wurden, fällt auf, daß bei längerer Versuchsdauer ein ganz regelmäßiges An- und Absteigen der Häutungsziffern an den einzelnen Tagen entsteht. Da nun bei den meisten Versuchen in regelmäßigen Abständen gefüttert und das Wasser gewechselt wurde, war es leicht, die Gleichmäßigkeit der Häutungen hierauf zurückzuführen. Als Beispiel sei auf Kurve Nr. II (Tafel 10) hingewiesen. Sie stammt aus einem Dauerbelichtungsversuch, der an anderer Stelle eingehend besprochen wird. Obgleich alle Kurven mehr oder weniger dieselbe Erscheinung zeigen, sei

download www.zobodat.at

dieser Versuch im augenblicklichen Zusammenhang besprochen, weil hier alle Außenbedingungen, Temperatur, und vor allem auch Beleuchtung streng konstant gehalten wurden, die Nahrungsaufnahme somit als einziger rhythmisierender, von außen kommender Faktor vorliegt. Die senkrechten Pfeile in der Kurve geben jeweils den Zeitpunkt der Fütterung an. Es zeigt sich eindeutig, daß nach jeder Nahrungsaufnahme die Zahl der Häutungen ansteigt.

Diese Tatsache und die oben geschilderten Ergebnisse von Drilhon berechtigen vielleicht zu folgendem Schluß. Das verfütterte Mytilusfleisch ist besonders reich an Glykogen, das natürlich bei der Verdauung gespalten wird. Es kommt im Laufe des Ab- und Anbaues zu einer Anreicherung von Glucose im Blut. Diese bewirkt eine vermehrte Ablagerung von Chitin und damit die gesteigerte Zahl der Häutungen.

Auch der Kalk des Panzers wird der Nahrung entnommen. Die Tiere haben nach der Fütterung eine größere Menge von Kalk zur Verfügung, die sie dann ebenfalls an den Panzer anlagern. Dies ist jedoch eine sekundäre Erscheinung. Der Kalkhaushalt der Schale ist eng gekoppelt an ihre Chitinisierung. Stärkere Chitinabscheidung hat unter normalen Bedingungen auch eine vermehrte Verkalkung des Panzers zur Folge.

Der nächste Abschnitt wird beweisen, daß hauptsächlich die intermediären Stoffwechselvorgänge eine bestimmende Rolle in der Erneuerung der Schale spielen.

II. Das „fördernde Prinzip" des Hungers.

Krizenecky veröffentlichte 1914 eine Arbeit, in der er seine Beobachtungen über den Einfluß des Hungerns auf die Metamorphose von Tenebriolarven darlegte. Er fand im Einklang mit seinen Vorgängern, daß hungernde Larven viel eher zur Verpuppung kommen als gleichaltrige gutgefütterte Tiere. Seit Barfurth (1887) waren viele Arbeiten über dieses Gebiet erschienen, und man sprach seitdem von einem „förderndem Prinzip" des Hungers. Barfurth selbst führt dies Phänomen auf die durch den Hunger verursachte starke Resorption von Körpergewebe zurück. Nußbaum und Oxner (1912) zeigten die Aehnlichkeit zwischen Regenerationserscheinungen und Hungererscheinungen. Erst Ruzicka (1917) erklärt die vermehrte Häutung von hungernden Tritonen als eine Steigerung des intermediären Stoffwechsels und zwar eine Eiweißstoffwechselsteigerung durch den Nahrungsentzug. Sind während des Hungerns die Reservestoffe aufgebraucht, so wird das Eiweiß in gesteigertem Maße abgebaut. Als Folge davon zeigt die Oberhaut der untersuchten Tiere eine gesteigerte und beschleunigte Verhornung (Bildung von Keratin).

Auch bei den Garneelen kann man von einem „förderndem Prinzip" des Hungerns reden. Nahrungsmangel führt zu einer Beschleunigung der Häutung. Für diesen Versuch wurden 40 frischgefangene Tiere (Leander und Crangon, gefangen 5. X. 33) angesetzt, je 20 Tiere gefüttert und ungefüttert. Das Ergebnis dieses Versuches ist eindeutig. Während sich von den gefütterten Tieren nur 57,1 % nach 10 Tagen gehäutet haben, steigt die Zahl der abgelegten Häute der ungefütterten Tiere auf 89,2 % in der gleichen Zeit. Um den beschleunigenden Einfluß des Hungers auf die Häutung

download www.zobodat.at

zu zeigen, seien noch folgende Zahlen genannt, die die Anzahl der Häutungen an den einzelnen Versuchstagen angeben:

Zahl der Häutungen	bis 5. Versuchstag:	gefüttert	28,5 %,	hungernd	56,2 %.
„ „ „	vom 5.—7. „	„	13,9 %,	„	26,3 %.
„ „ „	„ 8.—10. „	„	21,1 %,	„	13,0 %.
„ „ „	„ 11.—13. „	„	7,4 %,	„	6,9 %.

Das Maximum der Häutungsziffern der hungernden Tiere liegt einige Tage vor dem der gut gefütterten. Völliger Nahrungsmangel verursachte also einen früheren Eintritt der Häutungen. Die Bedeutung dieser beschleunigten Häutungen ist im Sinne der Steigerung des intermediären Stoffumsatzes nach Ruzicka zu verstehen. Die Krebse haben als Hauptreservestoff Glykogen und Fett. Erst an dritter Stelle steht das Eiweiß, das bei Tritonen nach Ruzicka hauptsächlich den Hungerstoffwechsel bestreitet. Findet dieser Autor als direkte Folge des gesteigerten Eiweißabbaues eine abnorm gesteigerte Verhornung des Exuviums, so spielt bei den Krebsen das Glykogen die gleiche Rolle in Bezug auf die Chitinablagerung im Panzer. Tabelle Nr. III zeigt uns einen Vergleich von je zwei Tieren gleicher Größe aus den Versuchsreihen der gefütterten und der hungernden Tiere. Aus ihr ersehen wir, daß der Hunger eine erhöhte Ablagerung von Chitin und Kalk bewirkt hat. Vergleichen wir aber das Verhältnis zwischen Chitingehalt und Kalkgehalt, so ergeben sich die Zahlen der Tabelle Nr. IV. Das Chitingewicht ist hier gleich 1 gesetzt, und danach der relative Kalkgehalt berechnet. Die abgeworfenen Häute der Hungertiere enthalten also viel mehr Chitin als die der gutgefütterten Tiere. Hierin haben wir den deutlichen Beweis für die gesteigerte Chitinbildung durch den Glykogenabbau. Chitin kann bekanntlich als ein Stickstoff-haltiges Kohlehydrat aufgefaßt werden (Bechhold 1929 — ein Kohlehydrat, das eine Aminogruppe enthält). Es ist nun leicht denkbar, daß die Chitinablagerungen im Panzer der Regulation des Blutzuckers dienen. Durch diese Ablagerungen wird verhindert, daß sich schädigende Mengen von Zucker im Blute anreichern. Ein ähnlicher Gedanke stammt schon von Eisig (1887). Dieser Autor sprach in einer vergleichend-anatomischen Arbeit die Vermutung aus, daß die Chitinabsonderung der Crustaceen (und der Arthropoden überhaupt) eine Art Exkretspeicherung darstelle. Nach ihm wurde das Gleiche noch von einigen anderen Autoren behauptet, doch wurde diese Vermutung immer wieder zurückgestellt. Meine Versuche machen die Theorie, wenn auch in abgewandelter Form, wieder sehr wahrscheinlich. Nur so ist der vermehrte Chitingehalt in den abgeworfenen Häuten der hungernden Garneelen zu erklären.

Die Frage, woher die — wenn auch geringe — Zunahme an Kalk im Panzer der ungefütterten Tiere kommt, kann nicht eindeutig geklärt werden. Im allgemeinen nehmen die Tiere ihren Bedarf an Kalksalzen aus der Nahrung. Wie der Versuch im calciumreichen Medium nahelegt, wird der Kalk nicht direkt aus dem umgebenden Seewasser entnommen. Es ist eher anzunehmen, daß die mit der Bildung des Panzers verbundenen Stoffwechselvorgänge den Kalk aus dem gesamten Körper mobilisieren, und ihn an der Schale anlagern. Die Häutung der Hungertiere bedeutet eine sehr große Schädigung für sie, da ihrem Körper durch die vermehrte Chitinisierung der lebenswichtige Kalk entzogen wird. Während von den

download www.zobodat.at

gefütterten Garneelen viele bis zur zweiten und dritten Häutung beobachtet werden konnten, kam von den 20 angesetzten Hungertieren nur ein Tier zur zweiten Häutung. Die meisten starben kurz nach der ersten Häutung.

Abschließend können wir zusammenfassen: Vollkommener Nahrungsentzug bewirkt eine allgemeine Steigerung des Abbaues körpereigener Stoffe; diese Steigerung wird durch vermehrte und beschleunigte Häutung sichtbar. Sie betrifft hauptsächlich den Chitinhaushalt. Es ist vielleicht möglich, daß neben der allgemeinen Stoffwechselsteigerung auch die vergrößerte Chitinablagerung im Panzer auf das Abwerfen der Schale auslösend wirkt. Sicher ist aber, daß die durch den Hunger bewirkte Mobilisierung des abbaufähigen Glykogens eine große Rolle spielt in der Bestimmung des Zeitpunktes der Häutung.

C. Jahreszeitliche Schwankungen in den Hautgewichten.

Wie wirkt der jahreszeitliche Rhythmus auf die Häutung der Garneelen? Tabelle Nr. V gibt eine Aufstellung der Gesamtgewichte und der Verhältniszahlen Chitingewicht : Kalkgewicht (Chitin = 1) in den einzelnen Monaten. Unter die Hautgewichte von Crangon sind einige Leander-Hautgewichte eingetragen zum Vergleich. Es wurden zu dieser Zusammenstellung nur Hautgewichte verwandt, die von Tieren unter normalen Außenbedingungen stammen. Bei den Medienversuchen also nur die aus normalem Seewasser, bei den Lichtversuchen nur die aus diffusem Licht. Die Tabelle beginnt mit dem Monat Mai, da im Mai 1933 die ersten Versuche gemacht wurden. Von diesem Monat erhielt ich nur die (leider etwas ungenauen) Gesamtgewichte von Crangon. Vergleichen wir sie mit den Gewichtszahlen aus dem Aprilversuch des nächsten Jahres, so zeigt sich eine annähernde Uebereinstimmung der beiden Werte. Die Maigewichte schließen sich an die Aprilgewichte an. In diese beiden Monate fällt die Reifung der Geschlechtsprodukte in den Gonaden. Im Juni wird dann der Brutsack gebildet, und die Eier werden in den Brutsack entleert. Die Folge davon ist eine starke Steigerung der Hautgewichte in diesem Monat. Wie die Verhältniszahl Chitin : Kalk angibt, steigt besonders der Kalkgehalt der Haut. Diese Steigerung der Kalkgewichte der abgelegten Panzer wird im Juli besonders groß. Die Tiere häuteten sich hier samt dem Brutsack mit den darin befindlichen Eiern. Es ist wahrscheinlich, daß von diesen letzteren hauptsächlich der hohe Kalkgehalt bestritten wird. Wie sehr die Hautgewichte von den Geschlechtsvorgängen abhängen, zeigt ein Vergleich mit den Gewichtszahlen der kleineren Tiere. Nur die Garneelen über 3,0 cm Tierlänge zeigen die abnormen Hautgewichte. Die Tiere unter dieser Größe kommen nicht zur Eiablage, sie bilden auch keinen Brutsack aus. Dagegen weisen sie als Ausdruck des hohen Stoffwechsels im Sommer einen größeren Chitingehalt auf. Im September sind die Hautgewichte wieder viel kleiner. Die Beendigung der Geschlechtsperiode zeigt der etwas gesteigerte Chitingehalt an; wir finden hier ähnliche Werte wie bei den nicht geschlechtstätigen Juli-Tieren. Die Hautgewichte des Oktober zeigen die Normalmaße sowohl in den Gesamtgewichten als auch in dem Verhältnis Chitingewicht zu Kalkgewicht. In

download www.zobodat.at

diesem Monat bahnt sich schon langsam der Winterstoffwechsel an. Von den angesetzten Tieren (ca. 120 Stück) häuteten sich nur noch 65,2 %. Elf Tage nach Versuchsbeginn findet keine Häutung mehr statt. Nur der übliche „Fangreiz" verursachte hier die Häutungen. Im November stehen die Tiere völlig unter dem Einfluß der kalten Jahreszeit. Jetzt häuten sich von 120 Tieren nur noch 6 in den ersten 18 Tagen. Dieser Einfluß macht sich bis einschließlich März geltend. In dieser ganzen Zeit kommt es unter normalen Bedingungen zu keiner Häutung. Der Stoffwechsel ist, im Normalfalle wohl hauptsächlich wegen der geringen Temperatur, soweit herabgesetzt, daß die erkennbaren Lebensäußerungen auf ein Minimum herabgesetzt sind. Die Tiere sind jetzt sehr träge, sie bewegen sich kaum. Man könnte beinahe von einem Winterschlaf sprechen, da sie in dieser Zeit auch wenig oder gar nichts fressen. Dieser Jahresrhythmus bleibt auch in den Laboratoriumsversuchen bestehen trotz der hier herrschenden höheren Temperatur.

Ebenso wie Tiere mit echtem Winterschlaf kann man auch die Garneelen aus ihrer Ruhe erwecken und durch veränderte Außenbedingungen zum Häuten veranlassen. Es gelingt dies zunächst, indem einfach das Wasser, in welchem die Tiere leben, nicht gewechselt wird, sodaß O_2-Mangel eintritt. Um den Erfolg dieser Tatsache zu verstehen, müssen zwei Einzelbeobachtungen, die in den letzten Jahren veröffentlicht wurden, miteinander in Beziehung gesetzt werden. F. C. Stott (1932) hat für Carcinus nachgewiesen, daß bei O_2-Mangel der Blutzuckergehalt stark ansteigt. Erinnern wir uns ferner an die schon erwähnten Versuche von A. Drilhon (1933), daß das Blut von Maja squinado kurz vor der Häutung besonders reich an Glucose ist. Es ist nun anzunehmen, daß die durch den O_2-Mangel bedingte Anhäufung von Glucose im Blute der Garneelen für die hier beobachteten Häutungen direkt verantwortlich zu machen ist.

Ein gleicher Versuch wurde im Februar noch einmal angesetzt mit dem gleichen Erfolg. Die so erhaltenen Hautgewichte sind natürlich nicht als vollwertig zu bezeichnen. Sie sind deshalb auf Tabelle Nr. V eingeklammert eingetragen. Die Gesamtgewichte sind groß und enthalten viel Chitin (Umbauprodukt). Der geringe Kalkgehalt ist leicht verständlich, da die Tiere ja kaum fressen, ihnen daher Ca nicht zugeführt wird.

In die Tabelle gar nicht eingetragen sind die Werte der Hautgewichte aus Dauerbelichtungsversuchen. Hierdurch haben wir die zweite Möglichkeit, auch in der kalten Jahreszeit die Erneuerung des Panzers herbeizuführen. Diese Versuchsreihe ist an anderer Stelle ausführlich beschrieben. Der Leanderversuch fand im Februar statt, der entsprechende Crangonversuch im März. Es genügt hier anzudeuten, daß der Chitingehalt aller Garneelenarten auch hier besonders hoch ist.

Die Hautgewichte und die Reifung der Keimzellen.

Die im vorigen Kapitel geschilderten Abhängigkeiten zwischen dem Kalkgehalt der Häute und dem Reifezustand der Gonaden seien hier noch einmal kurz zusammengefaßt. Zur Zeit der Geschlechtsreife schnellen die Kalkgewichte der abgeworfenen Panzer plötzlich hoch, jedoch nur bei den großen Garneelen. Es wurde darauf hingewiesen, daß nur die Tiere

download www.zobodat.at

über 3,0 cm Körperlänge zur Eiablage kommen. Nie findet man Tiere mit ausgebildetem Brutsack unter dieser Größe. Zur Verdeutlichung der geschilderten Tatsachen wurden die Werte der Tabelle Nr. V in eine Kurve eingetragen (siehe Kurve Nr. III Tafel 10). Auf diese Weise kommt der gewaltige Anstieg der Kalkgewichte in den Monaten, in denen die Eireifung stattfindet, klar zu Tage. Die kleinen Tiere weisen in der gleichen Zeit keine Erhöhung der Kalkgewichte auf. Die Hautgewichte der geschlechtsreifen Garneelen sind auch anderweitig von denen der nicht geschlechtsreifen Tiere unterschieden. Werden die Hautgewichte in Beziehung gesetzt zu den Körperlängen (Kurve Nr. V Tafel 10), so zeigt sich ein steiler Anstieg der Hautgewichtskurve nach 3,0 cm Tierlänge.

Nun mußte noch der sichere Beweis erbracht werden, daß es sich wirklich um geschlechtsreife und nichtgeschlechtsreife Tiere handelt. Zu diesem Zweck wurden die Gonaden auf Schnitten untersucht. An den isolierten Gonaden macht sich schon rein äußerlich ein Größenunterschied bemerkbar. (Gonaden von Tieren von 3,5 cm Länge verhalten sich zu denen von 2,5 cm wie ca. 6 : 1.) Die entsprechenden Größenunterschiede 1,5 : 2,5 und 3,5 : 4,5 cm sind lange nicht so groß. An den Schnittpräparaten konnte ich mich überzeugen, daß nur bei den Tieren über 3,0 cm Tierlänge reife Eier bezw. reife Spermien zu finden sind. Damit wäre erwiesen. daß die Garneelen erst bei der genannten Körperlänge geschlechtsreif werden.

Wie eng der Zusammenhang zwischen Häutung und Geschlechtstätigkeit ist, zeigt folgende Beobachtung: Bei einem Aprilversuch starben 9 Tiere innerhalb 24 Stunden nach der ersten Häutung. Dabei wurde bei 4 großen Crangon eine Eiablage beobachtet ohne Ausbildung des Brutsackes. Die einzelnen Eier lagen lose am Boden des Gefäßes. Ein Gleiches wurde schon im Mai-Juni des vorigen Jahres beobachtet. Kurz vor der Abstoßung der Eier wird also gehäutet, und dieser Reiz, nicht die vollendete Ausbildung des Brutsackes, löst die Ablage der Eier aus. Bis zum Schlüpfen der Larven wird dann nur bei abnormen Außenbedingungen gehäutet. In der Geschlechtsperiode wird also die Häutung und vor allen Dingen auch der Kalkgehalt der Schalen von den Gonaden aus beeinflußt. Vielleicht kann hier ein regulierender Mechanismus nachgewiesen werden.

Im April setzt wieder die normale, regelmäßige Häutung ein. Die Gewichte sind ziemlich hoch, das Verhältnis Chitin : Kalk ist wieder normal. Die Hautgewichte von Crangon sind kleiner als normal, auch enthalten die Häute der Tiere von 3,0—3,5 cm Länge etwas weniger Kalk. Hierbei spielt wohl wieder die Ausbildung der Geschlechtsprodukte eine Rolle. Wie im März sterben auch viele der im April angesetzten Tiere. Sie werden jedoch immer weniger empfindlich. Von 72 angesetzten Crangon starben 28, ohne sich gehäutet zu haben. 9 Tiere starben innerhalb von 24 Stunden nach der ersten Häutung. Leander ist in dieser Zeit widerstandsfähiger als Crangon.

Die Häutung der Garneelen läuft nicht in einem einheitlichen Rhythmus ab. Infolgedessen ist weder der Abstand zwischen zwei Häutungen stets von gleicher Länge, noch sind die Häute jahraus jahrein von gleicher prozentualer Zusammensetzung (Chitingehalt/Kalkgehalt), oder von gleichmä-

download www.zobodat.at

ßigem Gesamtgewicht. Wir können vielmehr feststellen, daß der Zeitpunkt der Häutung und das Gewicht der abgeworfenen Häute vom Stoffwechsel der Tiere bestimmt werden, und daß der Stoffwechsel seinerseits einem feststehenden Jahresrhythmus unterliegt. Der Jahresrhythmus wiederum ist durch zwei wesentliche Faktoren bestimmt: durch die Geschlechtsperiode (Mai—Juli) und durch eine winterschlafähnliche Reduktion des Stoffwechsels (November—März).

Der Einfluß des Lichtes auf die Häutung der Garneelen.

Angeregt durch neuere Untersuchungen im hiesigen Institut über den Einfluß des Lichtes auf die Hypophysentätigkeit des Frosches (Koller und Rodewald, 1933) wurden folgende Versuche angesetzt: Es sollte ermittelt werden, ob farbiges Licht außer seiner Wirkung auf die Chromatophoren auf die Garneelen noch irgendeinen anderen Einfluß hat. Diese Fragestellung basiert auf einer zufälligen Beobachtung, die wir an Leander anschließend an einen Farbanpassungsversuch machten. Während des Versuches war es auffällig, daß sich die Tiere, die auf blauem Untergrund gehalten wurden, in viel größerer Zahl häuteten, als die Tiere auf andersfarbigem Untergrund. Von dieser Grundtatsache ausgehend, wurde nun der Einfluß von Licht verschiedener Wellenlänge auf die Garneelen untersucht, hauptsächlich der Einfluß des blauen Lichtes. Bei den meisten Versuchen wurden die Häutungen der Tiere auf blauem und helligkeitsgleichem grauem Untergrund beobachtet. Andersfarbiges Licht als Kontrollfarbe zu wählen, war nicht angebracht, da für viele Tiere nach Schlieper (1927) die einzelnen Farben einen sehr verschiedenen Helligkeitswert haben. So hat z. B. für Carcinus auch ein sehr helles Rot denselben Helligkeitswert wie dunkles Schwarzgrau. Es war also besser, im Kontrollversuch für den zu untersuchenden blauen Untergrund einen grauen zu wählen, der für die Tiere den gleichen Helligkeitswert hat.

Die Versuchsanordnung war, wenn nichts angegeben wird, folgende: Die Glasschälchen, in denen die Tiere gehalten wurden, wurden auf den bestimmten Untergrund gesetzt und mit einem Streifen des bunten Papiers umwickelt. Zur Herstellung des blauen Untergrundes wurde käufliches, blaues Glanzpapier benutzt. Als gleichheller grauer Untergrund mußte Heringpapier benutzt werden, da Glanzpapier in dieser Farbe nicht erhältlich war. Das gekaufte, blaue Glanzpapier war farbgleich mit dem von Schlieper benutzten Hering-Blau Nr. 12 (= 25 % Weiß). Hierzu konnte nach der Schlieperschen Tabelle das zugehörige Grau bestimmt werden. Schon Koller (1927) wies darauf hin, daß eine vollkommene Weißanpassung von Crangon nur in glasierten Porzellanschalen zu erhalten ist. Ebenso erhielt er vollkommene Dunkelanpassung am besten in schwarzen Fixierschalen, die ja bekanntlich ebenfalls glänzend sind. Ich kann diese Beobachtungen nur bestätigen. Die erhaltenen Ergebnisse im blauen Licht sind bei Benutzung von farbgleichem, blauem Seidenpapier geringer und weniger eindeutig. Ich konnte auch feststellen, daß rotes Glanzpapier eine viel intensivere Farbanpassung bewirkt, als das rote, stumpfe Heringpapier (= Nr. 2, = 9 % Weiß).

Zu Beginn seien hier die Ergebnisse aus einem Crangonversuch angegeben. (Angesetzt am 20. VI. 33.) Von 46 angesetzten Tieren, die gleichmäßig auf blauen und grauen Untergrund verteilt waren, hatten sich nach 5 Tagen auf blau 82 %, auf grau jedoch nur 43,4 % der Tiere gehäutet. Das blaue Licht bewirkte hier eindeutig eine Erhöhung der Zahl

download www.zobodat.at

der Häutungen. Ein anderer Grundversuch mit Crangon ergab die nachstehenden Zahlen: Es häuteten sich innerhalb der ersten 6 Tage nach Versuchsbeginn auf blau 20,9 %, auf grau 14,9 %, auf gelb 14,2 % und auf dem gelb helligkeitsgleichen grau 14,5 %. Neben den 25 Tieren auf blau und auf grau waren hier noch je 35 Tiere auf gelbem (Heringpapier Nr. 4, = 53 % Weiß) und dem entsprechenden hellgrauen Untergrund angesetzt. Diese Zahlen geben den klaren Beweis, daß nur das kurzwellige Licht die vermehrte Häutung bewirkt. Alles andere Licht hat keinen Einfluß auf die Häutung der Tiere, wie die Gleichmäßigkeit der Zahlen zeigt. Die geringe Anzahl der Häutungen bei diesem Versuch gegenüber dem erstgenannten ist auf die Jahreszeit zurückzuführen. Der Versuch wurde am 4. X. 33 angesetzt. Obige Zahlen geben auch darüber Auskunft, daß keineswegs der Helligkeitswert des Untergrundes die Häutung beeinflußt. Dies ist zu beachten, weil wir im Herbst beobachten konnten, daß das Abwerfen der Häute nicht nachts, also bei völliger Dunkelheit, sondern meist in der Dämmerung vor sich ging.

Es steht somit fest, daß die dem blauen Licht ausgesetzten Tiere sich mehr häuten. Diese Wirkung ist als eine Beeinflussung des Stoffwechsels anzusehen. Es ist schon lange bekannt, daß kurzwelliges Licht den Stoffwechsel beschleunigt (siehe Pincussen 1930). Pincussen machte seine Versuche am Menschen und an kleinen Säugern. Den Beweis, daß diese Behauptung auch für die Garneelen gilt, bringt die Ausdeutung des Hungerversuches vom 5. IX. 33. Dieser Versuch ist für den Normalfall (also auf grauem Untergrund) schon in einem der vorigen Kapitel geschildert worden. Gleichzeitig mit den Normaltieren wurden hier 40 Tiere auf blauem Untergrund beobachtet, je 20 gefüttert und ungefüttert. Ein Blick auf Kurve Nr. III (Tafel 10) genügt, um die Ueberlegenheit der Häutungszahlen der Blau-Tiere festzustellen. Wie groß die Stoffwechselsteigerung wirklich ist, belehrt uns Tabelle N. VI. Wieder zeigt es sich, daß die Zahl der Häutungen der Blau-Tiere größer ist als die der Grau-Tiere. Dies gilt jedoch nur bei den gefütterten Tieren. Die ungefütterten zeigen eine Mehrzahl der Häutungen auf grauem Untergrund, was besonders 10 Tage nach Versuchsbeginn klar hervortritt. Die ersten 5 Tage sind kaum zu rechnen, erst nach dieser Zeit wirkt sich der Hungerstoffwechsel aus. Hierin verrät sich die Stoffwechselsteigerung durch das kurzwellige Licht. Bei den gutgefütterten Tieren wirkt sie sich als vermehrte und beschleunigte Häutung aus. (Die Zeitintervalle zwischen den einzelnen Häutungen sind bei ihnen kürzer: blau = 14 Tage, grau = 20 Tage.) Bei den Hungertieren werden aber durch dieselbe Stoffwechselbeschleunigung die Reserven zu schnell aufgebraucht, schneller als bei den Grau-Tieren. Da nun auch der Hungerstoffwechsel eine Beschleunigung mit sich bringt, sind die Tiere im blauen Licht am stärksten geschädigt, sie sterben in kurzer Zeit. (Siehe Tabelle Nr. VI.)

In den obigen Ausführungen wurde immer von einer allgemeinen Stoffwechselsteigerung, die das kurzwellige Licht verursacht, gesprochen. Um den tatsächlichen Beweis hierfür zu bringen, wurde die Atemgröße der Tiere in rotem und blauem Licht bestimmt. Sechs tarierte Stöpselflaschen wurden mit Seewasser gefüllt, das eine bekannte O_2-Spannung hatte. In diese Flaschen wurden 5 Leander adspersus verteilt (eine Flasche blieb

download www.zobodat.at

leer als Kontrollflasche). Dann wurden sie in ein größeres Glasgefäß gestellt, das mit den entsprechenden Farbpapieren umklebt war. Zur Aufrechterhaltung einer konstanten Temperatur während des Versuches wurde dies Gefäß mit Wasser gefüllt, sodaß die Flaschen darin völlig untertauchten. Das Ergebnis dieses Versuches ist in Tabelle Nr. VII unter 1.) angegeben. Schon hier wird ein Mehrverbrauch an O_2 bei den Tieren ersichtlich, die dem blauen Licht ausgesetzt waren. Ein Versuch dauerte immer eine Stunde. Nach dieser Zeit wurden 100 ccm aus jedem Fläschchen abgefüllt, und nun die veratmeten mg O_2 nach der Methode von Winkler titriert und errechnet. Da ein Tier immer in dem gleichen, tarierten Volumen Seewasser atmete unter den verschiedenen Bedingungen, gibt Tabelle Nr. VII die unter diesen Bedingungen absoluten Werte an für jeweils ein Tier von bekanntem Körpervolumen.

Nach dem eben geschilderten Grundversuch wurde die Versuchsanordnung weiter variiert, um das Ergebnis noch unabhängiger von äußeren Einflüssen zu machen. Statt der Farbpapiere wurden nun Farblösungen von bestimmtem Helligkeitswert verwandt, in die die Atmungsfläschchen untergetaucht wurden. Die Versuche wurden in der Dunkelkammer angestellt (Lichtquelle: 2 Osramtageslichtlampen). Alle 20 Minuten wurde das Versuchsgefäß gedreht, damit überall die gleiche Beleuchtung herrschte. Die Temperatur wurde für jeden Versuch konstant gehalten. Die Farblösungen waren Methylenblau und Neutralrot. Ihr Helligkeitswert wurde mit dem Pulfrich-Photometer gemessen: Neutralrot = 338,80 Lux, Methylenblau = 80,08 Lux. Die rote Farblösung wurde mit Absicht viel heller gewählt als die blaue, da, wie schon oben erwähnt, die rote Farbe für die Tiere nur einen geringen Helligkeitswert hat. Die Helligkeitswerte der Farblösungen wurden so gewählt, daß zwischen ihnen für die Tiere nicht viel Unterschied besteht. Nach der Schlieperschen Tabelle sehen die Krebse rot 2,36 mal dunkler als blau, bezw. blau 2,36 mal heller als rot. Die benutzten Farblösungen haben also für die Tiere folgende Werte: Neutralrot = 338,80 : 2,36 = 143,55 Lux, Methylenblau = 80,08 . 2,36 = 188,99 Lux. Der physiologische Helligkeitsunterschied zwischen beiden Lösungen ist also nicht sehr groß. (Ergebnis dieses Versuches siehe Tabelle Nr. VII, 2. und 3.) In einem letzten Versuch wurde der physikalische Helligkeitswert der Farblösungen gleich gesetzt. Hier wurden reine, verdünnte Spektrallösungen verwandt (nach Hübl, zitiert bei Koller und Studnitz 1933). Rot: Monochromatisches Rotfilter (0,625 mm) = 226,57 Lux, Blau: Kupferammonersatz (0,460 mm) = 227,85 Lux. Das Ergebnis dieses Versuches ist in Tabelle Nr. VII unter 4. eingetragen. Die Werte dieser Tabelle zeigen außer zwei Ausnahmen bei allen Tieren einen mehr oder weniger gesteigerten O_2-Verbrauch im kurzwelligen Licht. Wenn aber mehr O_2 als normal verbraucht wird, so sind auch die Verbrennungen im Körper vermehrt, der Stoffwechsel ist gesteigert. Das kurzwellige Licht beschleunigt im Gegensatz zum langwelligen ganz im allgemeinen den Stoffwechsel der Garneelen.

Ein Vergleich der Hautgewichte von Tieren, die dem verschiedenen Licht ausgesetzt waren. bringt nicht viel Neues. (Siehe Tabelle Nr. VIII.) Gemäß der Stoffwechselsteigerung im kurzwelligen Licht erhalten wir bei den Blau-Tieren höhere Gesamtgewichte gegenüber den Grau-Tieren. Das

download www.zobodat.at

Verhältnis Chitingewicht zu Kalkgewicht ist aber überall das gleiche. Die in Tabelle Nr. VIII angeführten Beispiele stammen aus einem Oktoberversuch mit Crangon.

In den vorangegangenen Abschnitten dieser Arbeit wurde immer wieder darauf hingewiesen, daß der Chitinhaushalt und das damit verbundene Auftreten von Glukose im Blute wahrscheinlich bestimmend auf den Zeitpunkt der Häutung wirkt. Da nun Pincussen (1930) angibt, daß kurzwelliges Licht den Blutzuckerspiegel erhöht, können wir wohl hierin, entsprechend den Versuchen von A. Drilhon (1933), den Grund für die gesteigerte und vermehrte Häutung der Garneelen im blauen Licht finden.

Um die Frage der Lichtwirkung restlos zu klären, wurden die Tiere einer Dauerbelichtung ausgesetzt. Dabei ergaben sich ganz neue, interessante Tatsachen. Je 15 frischgefangene Leander (gefangen 2. II. 34) wurden auf blauem, rotem und grauem Untergrund verteilt. Das Graupapier war Heringpapier von einem Helligkeitswert, der nach Schlieper für Carcinus zwischen den Helligkeitswerten der benutzten Farben lag. (Hering Nr. 15 = 16 % Weiß.) Blau und Rot waren käufliches, leuchtendes Glanzpapier, ungefähr den Heringfarben entsprechend. Temperatur (19,5 ° C.) und Beleuchtung (durch zwei Osramtageslichtbirnen) wurden konstant gehalten. Auf die Kurve, die die Anzahl der Häutungen an den einzelnen Tagen angibt, wurde schon im Zusammenhang mit den Fütterungsversuchen hingewiesen. (Siehe Kurve Nr. II, Tafel 10.) Bis zum 10. Tage nach Versuchsbeginn häuteten sich auf grau 12,9 %, auf rot 20,6 % und auf blau 24,1 %. Die meisten Häutungen fanden also wieder auf blauem Untergrund statt. Die Grau-Tiere weisen die geringste Anzahl der abgeworfenen Häute auf. Bei ihnen ist es auffällig, daß ihr Maximum an Häutungen einige Tage vor dem Maximum der Blau- und Rot-Tiere liegt. Die Kurve der Rot-Tiere scheint ebenfalls eine Stoffwechselsteigerung anzuzeigen, wenn sie auch nicht so stark ist, wie bei den Blau-Tieren. Eine Erklärung ist nur möglich, wenn wir die Häutungen im grauen Licht als normal ansprechen, soweit dies bei den gegebenen Versuchsbedingungen möglich ist. Tatsächlich ist das graue, diffuse Licht, entsprechend der geringen Tiefe, in der die Tiere leben, das natürlichste gegenüber dem reinen Farblicht.

Welcher Art die steigernde Wirkung des roten Lichtes ist, läßt die Kurve vermuten, die die Hautgewichte bezogen auf die Tierlängen darstellt. (Kurve IV, Tafel 10.) Die Panzergewichte der Grau-Tiere sind die normalen Werte für diese Jahreszeit, soweit man, wie schon erwähnt, bei diesen erzwungenen Häutungen von einer Norm sprechen kann. Die Stoffwechselbeschleunigung im kurzwelligen Licht bewirkt ein gleichmäßiges Ansteigen von Kalk- und Chitingewichten. Anders ist es bei Rot-Tieren. Das rote Licht wirkte verbunden mit der gesteigerten Temperatur und der Dauerbelichtung auf die Gonaden, in denen nun verfrüht die Geschlechtsprodukte zu reifen begannen. Die Reifung ist mit einem vermehrten Stoffwechsel verbunden, besonders einer Steigerung des Kalkhaushaltes. Daß es sich hier nicht um eine allgemeine Stoffwechselsteigerung, wie die im kurzwelligen Licht, handelt, wird dadurch klar, daß die Zahl der Häutungen im blauen Licht immer noch größer ist, als die im langwelligen. Betrachten wir die Kurve Nr. 6 genauer, so wird es

download www.zobodat.at

auffällig, daß nur die Tiere über 3,0 cm Tierlänge, also nur die geschlechtsreifen Tiere, die enorme Steigerung der Hautgewichte zeigen. Die kleinen, nicht geschlechtsreifen Tiere weisen eher eine Verminderung ihrer Hautgewichte im roten Licht auf. Außerhalb der Geschlechtsperiode steigert nur blaues Licht den Stoffwechsel und bewirkt so eine Beschleunigung der Häutungen und eine Zunahme der Hautgewichte. Ganz anders im Frühjahr während der Geschlechtsperiode: Hier ist stets in Bezug auf die Hautgewichte das rote Licht stärker in seinen Wirkungen als blaues oder farbloses von gleicher Helligkeit.

Die Wirkungsweise der Strahlung, die durch Blaulicht und im Frühjahr auch durch Rotlicht zu den geschilderten Steigerungen führt, ist grundsätzlich von verschiedener Natur. Blau wirkt auf den Gesamtstoffwechsel steigernd und bewirkt damit wohl primär eine Zunahme der Chitinablagerung, die ihrerseits eine Steigerung der Kalkeinlagerung nach sich zieht. Die Frühjahrssteigerung im Rotlicht hingegen, die im Zusammenhang mit der Geschlechtstätigkeit stehen muß, greift primär am Kalkhaushalt der Tiere an.

Diskussion.

In der vorliegenden Arbeit ist es gelungen, einige Faktoren festzustellen, die den Zeitpunkt der Häutung bedingen. Zu ihrer Ermittelung wurden zunächst zwei verschiedene Versuche angestellt: 1. wurde die Wirkung eines veränderten Außenmediums auf die Tiere untersucht, und 2. wurden die mutmaßlichen Stoffwechselvorgänge im Innern der Tiere in Beziehung zu den Häutungsvorgängen gesetzt. Alle meine Versuche führten zu dem Ergebnis, daß der Häutungstermin vorwiegend von den Stoffwechselvorgängen im Körper der Garneelen abhängig ist. Die hypothetischen Vorstellungen über die Ursachen der Häutung haben sehr gewechselt. Nachdem festgestellt war, daß unmöglich nur das Wachstum die Häutung der Krebse bedingen könne, stellte Przibram (Artikel über Häutung von Przibram im Handb. norm. und path. Physiol.) den Satz auf: Die Häutung ist „der Ausdruck für die Absolvierung eines bestimmten Stadiums ohne Rücksicht auf die Größe". Nicht ein „Zukleinwerden" der Haut zwingt die Tiere zu ihrer Erneuerung, sondern die Häutung tritt ein bei einer „Verdoppelung der Masse". Die Verdoppelung kann entweder „in der Anzahl der Zellen oder der organischen Masse ohne Rücksicht auf ihre Teilung in Zellen gelegen sein."

Meine Ergebnisse stimmen indessen auch mit dieser Hypothese nicht überein. Wie erwähnt, stehen bei Crangon und Leander die Stoffwechselvorgänge im Vordergrund. Aehnliche Resultate sind auch mit einigen Insekten erzielt worden. Vor allem sind es die blutsaugenden Insekten, die sich nur nach einer Mahlzeit häuten. (Cimex lecturalia, Kemper 1931; Rhodnius prolixus Wiggleworth 1934.) Diese Tatsachen allein ließen sich vielleicht mit der Przibramschen Hypothese der Massenverdoppelung erklären. Die von mir beobachtete Häutungsbeschleunigung im Hungerzustande läßt dagegen eine solche Deutung nicht zu. Diese Erscheinung beruht sicher auf einem beschleunigten Abbau körpereigener Substanzen. Eine gleichzeitige vermehrte Zellteilung ist äußerst unwahrscheinlich. Nach meinen Ergebnissen müssen hauptsächlich intermediäre Stoffwechselvor-

download www.zobodat.at

gänge für das Auslösen der Häutung verantwortlich gemacht werden. Auch die erhöhten Häutungszahlen im kurzwelligen Licht konnten eindeutig als Folgen einer Stoffwechselbeschleunigung nachgewiesen werden.

Es ist indessen hiermit nicht gesagt, daß irgendwelche Stoffwechselprodukte unmittelbar die Häutung auslösen. Vielmehr sprechen eine Reihe von Beobachtungen für humorale Vorgänge. Hanko (1912) stellte beschleunigte Häutungen bei Asellus aquaticus fest, die in Wasser lebten, das mit Traubenzuckerlösung oder mit käuflichem Hypophysenextrakt versetzt war. Adams, Kuder und Richard (1932) bewiesen, daß die Injektion von Schilddrüsen- und Hypophysenextrakt von Einfluß ist auf die Häutung von Triturus. v. Buddenbrock (1930) machte es wahrscheinlich, daß die sogenannten Versonschen Drüsen der Schmetterlingsraupen innersekretorische Organe sind, welche die Häutung dieser Larven beeinflussen. Am wichtigsten ist die jüngst erschienene Arbeit von Wiggleworth (1934), die den bündigen Nachweis bringt, daß bei Rhodnius prolixus die Häutungen durch ein Hormon ausgelöst werden, das wahrscheinlich den im Kopf gelegenen Corpora allata entstammt und etwa 7 Tage nach der Nahrungsaufnahme ins Blut entleert wird.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch bei den von mir untersuchten Krebsen die Dinge ähnlich liegen. Koller (1930) fand bei seinen Untersuchungen über das Weißorgan der Garneelen (Crangon crangon), daß die Weißtiere mehr Calcium an der Schale angelagert haben als die Schwarztiere. Das Hormon des Weißorgans hat also offenbar Einfluß auf den Ca-Haushalt. Da nun, wie in meiner Arbeit gezeigt wurde, der Ca-Haushalt in Beziehung zur Häutung steht, liegt es sehr nahe anzunehmen, daß hier eine hormonale Regulierung des Häutungsvorganges existiert. Der experimentelle Beweis hierfür ist mir allerdings nicht bisher gelungen, da weder die Injektion von Weißorganextrakt noch von konzentrierten Auszügen frischgehäuteter Tiere einen Einfluß auf die Häutung ergaben.

Zusammenfassung.

1. In den ersten Tagen nach dem Einsetzen der Tiere ins Aquarium häuten sich die meisten Garneelen.

2. Ca-Armut des Außenmediums beeinflußt die Häutung nicht. Ca-Reichtum des Seewassers dagegen hemmt sie.

3. Der Panzerbau wird nicht in einer bestimmten Zeit nach der Häutung beendet. Chitin und Kalk werden kontinuierlich bis zur nächsten Häutung an der Schale angelagert. Es wird dabei ein bestimmtes Mengenverhältnis zwischen Chitin und Kalk aufrechterhalten.

4. Mit HCl angesäuertes Seewasser hat keinen Einfluß auf die Häutung. Mit CO_2 angereichertes und mit NaOH alkalisiertes dagegen beschleunigt sie. Beide rufen auch eine Steigerung der Hautgewichte hervor.

5. Glykogenreiche Nahrung beschleunigt die Häutung. Hunger fördert sie ebenfalls. Es wird angenommen, daß die Chitinablagerung im Panzer eine Schutzvorrichtung der Tiere darstellt gegen eine Ueberzuckerung des Blutes.

6. Die Zahl der Häutungen und die Hautgewichte sind im Laufe des Jahres Schwankungen unterworfen. Sie werden einerseits durch die Geschlechts-

download www.zobodat.at

periode und den Reifezustand der Keimzellen bestimmt und andererseits durch eine winterschlafähnliche Ruheperiode.

7. Kurzwelliges Licht bewirkt bei den Garneelen eine Stoffwechselsteigerung, die durch vermehrte Häutung zum Ausdruck kommt.

8. Der Häutungsrhythmus wird vom Kohlehydratstoffwechsel bestimmt. Es wird vermutet, daß das Auslösen der Häutung auf humoralem Wege stattfindet. Ebenso wird vermutet, daß der Einfluß der reifen Keimzellen auf die Hautgewichte durch ein besonderes Gonadenhormon geleitet wird.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Privatdozent Dr. Koller und Herrn Professor Dr. v. Buddenbrock für die Unterstützung und Förderung meiner Arbeit danken.

Literaturverzeichnis.

1887 H. Eisig: „Die Capitelliden des Golfes von Neapel." Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 16.

1913 B. Hanko: „Ueber den Einfluß einiger Lösungen auf Häutung und Wachstum von Asella aquaticus." Arch. Entw.-mechan., Bd. 34.

1914 J. Krizenecky: „Ueber die beschleunigende Einwirkung des Hungers auf die Metamorphose." Biol. Zbl., Bd. 34.

1915 E. J. Allen: „On the culture of the plankton Diatom in artificial Seawater." Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, Vol. X.

1917 V. Ruzicka: „Beschleunigung der Häutung durch Hunger." Biol. Zbl., Bd. 42.

1921 A. Collip: „A further study to the respiratory process in Mya arenaria and other marine Mollusca." Journ. of Biol. Chem. Baltimore, Vol. 49.

1927 G. Koller: „Ueber Chromatophorensystem, Farbensinn und Farbwechsel bei Crangon vulgaris." Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 5.

1927 C. Schlieper: „Farbensinn und optomotorische Reaktionen." Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 6.

1929 A. Bethe: „Ionendurchlässigkeit der Körperoberfläche von wirbellosen Tieren des Meeres als Ursache der Giftigkeit von Seewasser abnormer Zusammensetzung." Pflüg. Arch. ges. Physiol., Bd. 221.

1929 G. Koller: „Die innere Sekretion bei wirbellosen Tieren." Biol. Rev., Vol. IV.

1929 E. Krebs: „Untersuchungen über den respiratorischen Gaswechsel bei Balanus crenatus bei verschiedenem Salzgehalt des Außenmilieus." I. und II. Mitteilung. Pflüg. Arch. ges. Physiol., Bd. 222.

1930 W. v. Buddenbrock: „Beiträge zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berüchsichtigung der Verson'schen Drüsen." Zeitschr. f. Morph. u. Oek. d. Tiere, Bd. 18.

1930 R. Kändler: „Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserstoffionenkonzentration, freier Kohlensäure und Alkalinität im Meerwasser." Internat. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., Bd. 24.

1930 G. Koller: „Weitere Untersuchungen über Farbwechsel und Farbwechselhormone bei Crangon vulgaris." Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 12.

1931 H. Kemper: „Beiträge zur Biologie der Bettwanze. II. Ueber die Häutung." Zschr. Morph. u. Oek., Bd. 22.

1932 Adams, Kuder and Richard: „The endocrine glands and moulting in Triturus viridiscens." Journ. exper. Zool., Vol. 63.

1932 A. Damboviceau: „Métabolisme du calcium chez Astacus fluviatilis pendant la mue." C. r. Soc. Biol. Paris, 105.

download www.zobodat.at

1932 H. Dotterweich: „Die Funktion der tierischen Kalkablagerung als Pufferreserve im Dienste der Reaktionsregulation. Die Kalkdrüsen des Regenwurms.“ Pflüg. Arch. ges. Physiol., Bd. 232.

1932 F. C. Stott: „Einige vorläufige Versuche über Veränderungen des Blutzuckers bei Dekapoden.“ Biochem. Zeitschr., Bd. 248.

1933 A. Drilhon: „La glucose et la mue des Crustacée.“ C. r. de la Ac. des sciences 196.

1933 G. Koller und W. Rodewald: „Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Hypophysentätigkeit des Frosches.“ Pflüg. Arch. ges. Physiol., Bd. 232.

1933 G. Koller und G. v. Studnitz: „Ueber den Licht- und Schattenreflex von Mya arenaria.“ Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 20.

Ludwig Pincussen: „Photobiologie.“ Leipzig 1930.

Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie.

Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie.

E. Bechhold: „Die Kolloide in Biologie und Medizin.“ 1929.

1934 V. B. Wiggleworth: „Factors controlling moulting and metamorphosis in an insekt.“ Nature (London) I.

Tabelle Nr. I.

Tierlänge in cm je 5 Tiere	1,9—2,1	2,4—2,6	2,9—3,1	3,4—3,6	3,9—4,1
		Chitingewichte in mg			
Ca-arm	1,86	2,48	5,22	6,35	13,23
Ca-reich	2,51	3,36	5,49	7,96	—
		Kalkgewichte in mg			
Ca-arm	5,33	6,98	12,61	17,80	33,73
Ca-reich	6,73	8,77	14,28	20,21	—
		Gesamtgewichte in mg			
Ca-arm	7,39	9,46	17,83	24,15	46,96
Ca-reich	9,24	12,13	19,77	28,17	—
		Verhältnis Chitingewicht : Kalkgewicht			
Ca-arm	1 : 3,06	1 : 2,60	1 : 2,42	1 : 2,85	1 : 2,56
Ca-reich	1 : 2,68	1 : 2,58	1 : 2,60	1 : 2,52	—

Tabelle Nr. II.

Tierlänge in cm	1,9—2,1 (3 Tiere)	2,4—2,6 (3 Tiere)	2,9—3,1 (3 Tiere)	3,4—3,6 (3 Tiere)	3,9—4,1 (3 Tiere)
		Chitingewichte in mg			
Normal	1,48	3,14	5,03	7,99	16,55
Sauer	1,50	2,97	5,42	8,25	15,07
Alkalisch	1,67	3,48	5,95	9,43	17,97
CO_2-Anr.	1,68	3,05	5,04	8,99	17,23
		Kalkgewichte in mg			
Normal	3,67	7,84	14,12	22,89	33,56
Sauer	3,75	7,96	13,54	21,08	35,45
Alkalisch	4,91	9,24	14,50	22,12	37,55
CO_2-Anr.	4,90	9,10	14,61	23,77	38,34
		Gesamtgewichte in mg			
Normal	5,15	10,98	19,15	30,88	50,11
Sauer	5,25	10,93	18,96	29,33	50,52
Alkalisch	6,58	12,72	20,45	31,55	55,57
CO_2-Anr.	6,58	12,15	19,65	32,76	55,57

download www.zobodat.at

Tabelle Nr. III.

	Kalkgewichte in mg	Chitingewichte in mg	Gesamtgewichte in mg
		Tierlänge = 1,9 cm	
Gefüttert	3,32	0,82	4,15
Hungernd	3,66	0,97	4,63
		Tierlänge = 3,3 cm	
Gefüttert	17,22	3,99	21,21
Hungernd	19,44	6,89	26,33

Tabelle Nr. IV.

	Chitin- : Kalkgehalt	
Tierlänge in cm	Gefüttert	Hungernd
1,9 (5 Tiere)	1 : 4,12	1 : 3,60
3,3 (5 Tiere)	1 : 4,30	1 : 2,81

Tabelle Nr. V.

Tierlänge in cm		2,0		2,5		3,0		3,5		4,0		4,5	
		Gesamtgew.	Chitin : Kalk	Gesamtgew.	Chitin : Kalk	Gesamtgew.	Chitin : Kalk	Gesamtgew.	Chitin : Kalk	Gesamtgew.	Chitin : Kalk	Gesamtgew.	Chitin : Kalk
Mai	Cr.					8,00		14,00		24,00		35,00	
	L.												
Juni		2,78	1 2,92			18,13	1:3,50	21,70	1.3,34	28,42	1:2,19		
Juli				8,69	1:1,29	24,95	1:10,03	29,89	1:10,0				
August		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sept.						12,66	1:2,73			24,30	1:2,09		
		3,14	1:2,92					20,35	1:2,64				
Okt.		4,45	1:3,09	6,38	1:3,26	11,72	1:3,37	20,21	1 3,29				
				12,15	1:2,48	19,29	1 2,86	23,19	1:2,68	27,85	1:2,57		
November						Keine Häutungen							
Dezember						Keine Häutungen							
Januar						Keine Häutungen							
Februar						Keine Häutungen							
				(9,00	1:2,21			22,56	1:2,21	45,16	1:2,05)		
März						Keine Häutungen							
April				7,58	1:3,00	9,59	1:2,84	16,19	1:2,76	26,23	1 3,09	36,65	1:2,42
		5,15	1:2,46	10,98	1:2,51	19,15	1:2,82	30,88	1:2,86	50,11	1:2,04		

Tabelle Nr. VI.

Je 20 Tiere	I. Häutung nach 5—10 Tagen		II. Häutung	III. Häutung	Tote Tiere nach 10 Tagen
			Gefüttert		
Blau	44,4 %	83,3 %	83,3 %	25,0 %	16,6 %
Grau	28,5 %	57,1 %	64,3 %	33,0 %	42,8 %
			Ungefüttert		
Blau	50,0 %	76,6 %	—	—	57,1 %
Grau	56,2 %	89,2 %	5,8 %	—	37,5 %

download www.zobodat.at

Tabelle Nr. VII.

Milligramm O_2 pro Liter und pro Stunde

Tiervol. in ccm	Blau	Grau	Tiervol. in ccm	Blau	Grau
1. Temperatur = 17,4° C. (Februarversuch)			2. Temperatur = 16,9° C. (Februarversuch)		
1,1	2,784	2,176	0,8	1,680	0,554
1,2	4,000	3,040	1,0	3,216	2,832
1,5	3,808	2,880	1,3	4,992	1,504
1,9	4,768	4,288	1 5	4,016	1,216
2,0	4,464	3,840	1,7	4 768	2,422
3. Temperatur = 16,5° C. (Märzversuch)			4. Temperatur = 23,5° C. (Juliversuch)		
0,9	4,170	3,840	1,1	9,580	5,364
1,3	3,840	5,420 (?)	1,3	10,324	10,496 (?)
1,7	5,076	4,536	1,5	11,520	4,908
1,8	5,076	3,500	1,5	4,544	3,962
1,8	5,120	2,560			

Tabelle Nr. VIII.

Tierlänge cm	Gesamtgewicht in mg	Chitin : Kalk	Gesamtgewicht in mg	Chitin : Kalk
Je 5 Tiere	Blau		Grau	
2,3	4,90	1 : 3,37	4,61	1 : 3,59
2,7	7,03	1 : 3,29	6,86	1 : 3,27

Ueber Schichtbau, petrographische Eigenschaften und praktische Beurteilung des Marschuntergrundes.

Von Helmut G. F. Winkler, Kiel.

A. Einleitung.

Obwohl W. Wetzel zuerst 1924 (1) und ausführlicher 1930 (2) dargetan hat, daß das Aufbaumaterial unserer schleswig-holsteinischen alluvialen Marsch hauptsächlich aus den Stoffen herzuleiten ist, die zuvor von den diluvialen Aufschüttungsvorgängen in Gestalt von Geschiebemergel und Schmelzwasserabsätzen bereitgestellt waren, werden gelegentlich auch neuerdings noch frühere Anschauungen wiederholt, nach denen fluviatiler Zufuhr in postglazialer Zeit eine wesentliche Bedeutung zugesprochen wird (3 u. 4). So habe ich, nachdem schon Meynerts (5) ein Querprofil durch den Karolinenkoog in Norderdithmarschen mitgeteilt hat, wobei die Wetzelschen Anschauungen bestätigt worden sind, eine zweite Reihe von Entnahmestellen weiter südlich zum Gegenstand eines sedimentpetrographischen Studiums gemacht, das mir zur Stellungnahme zu obiger, sowie zu weiteren z. T. praktischen Fragen dienen soll.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein

Jahr/Year: 1935-36

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Plankemann H.

Artikel/Article: Beiträge zur Physiologie der Garneelenhäutung. 195-216