

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtlich Inhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

## Wird die Häutungsfolge der Amphipoden (*Gammarus zaddachi* SEXTON *zaddachi* SPOONER, *G. zaddachi salinus* SPOONER und *G. duebeni* LILLJ.) durch die lunare Periodizität beeinflusst?

Von Otto KINNE.

### I. Einleitung.

Sowohl im Tier- als auch im Pflanzenreich kennen wir periodische Lebenserscheinungen, deren Rhythmus durch „planetarische“<sup>1)</sup> Faktoren induziert wird. Je nach der Frequenz der Perioden unterscheidet man Tages-, Lunar- und Solarperioden. Die gerade in den letzten Jahren stark angewachsene Literatur über derartige biologische Rhythmen hat zwar sehr viel Tatsachenmaterial geliefert, doch gehen die Ansichten über die allgemeine Bedeutung dieser Erscheinungen, sowie besonders über das Kausalitätsproblem zum Teil erheblich auseinander. Das scheint vor allem in der physiologischen Komplexität der beobachteten Rhythmen begründet zu sein. Schon die Entscheidung, ob eine biologische Periodizität primär durch endogene Faktoren (vgl. BUNNING 1935, 1942, 1944 a, b und KLEINHOONTE 1938) gesteuert wird oder ob sie durch exogene, planetarische Rhythmen (STOPPEL 1932, 1938, 1940 a, b) induziert wird, ist häufig recht schwierig<sup>2)</sup>. Dabei erscheint das Bestreben, periodische Erscheinungen entweder auf endogene oder auf exogene Ursachen zurückzuführen, nicht sehr glücklich, da in vielen Fällen eine durch innere Faktoren bedingte Reaktionsbereitschaft des Organismus eine Voraussetzung für die Möglichkeit einer Perception und Beantwortung exogener Reize ist.

Eine weitere Komplikation wird dadurch verursacht, daß der biologische Rhythmus nicht immer phasengleich mit dem planetarischen abläuft. Durch die Reaktionsträgheit des Organismus kann nämlich eine Phasenverschiebung eintreten, die das Erkennen eines Kausalzusammenhanges zwischen Zustandsänderungen der Gestirne und biologischen Rhythmen erschwert. Ferner wird eine planetarisch induzierte Periodizität häufig durch übergeordnete, endogene Funktionsabläufe bzw. durch primär wirksame Außenfaktoren (Temperatur, Salzgehalt) verdeckt oder erst auf dem Umweg über rhythmische Veränderungen der „terrestrischen“ Umwelt (Ebbe und Flut) wirksam. Im letzteren Fall läge also nur eine sekundäre Beziehung zur lunaren Periodizität vor.

Wenn wir nun — angeregt durch die Untersuchungen von WHEELER (1937) an der Krabbe *Anchistioides*, NOUVEL H. und NOUVEL L. (1939) an *Praunus flexuosus* und NOUVEL H. (1945) an *Leander serratus* — eine Antwort auf die

<sup>1)</sup> Da der Begriff „kosmisch“ vieldeutig ist und in verschiedenster Weise Anwendung findet, führte CASPERS (1951) für biologische Fragestellungen den Begriff „planetarisch“ ein: „Die Frage nach planetarischen Einflüssen auf Lebewesen bezieht sich auf die Wirkung von Energieschwankungen im Kosmos, die ihren Ursprung in Stellung, Bewegung und Zustandsänderungen der Gestirne — Sonne, Mond und Sterne — im einzelnen und zueinander haben und sich mittel- oder unmittelbar auf die Organismen übertragen, bei diesen ein biologisches Geschehen auslösend oder beeinflussend“ (S. 432).

<sup>2)</sup> Das umso mehr, als möglicherweise die primär wirksamen planetarischen Faktoren noch gar nicht erkannt sind. Von Bedeutung sind in diesem Zusammenhang Gravitation, Ultrastrahlung und periodische Änderungen des Ionisationsgrades der Luft,

Frage finden wollen, ob die Häutungsfolge der Amphipoden durch die lunare Periodizität beeinflusst wird, so setzt das eine genaue Kenntnis der die Häutungs-frequenz beeinflussenden „terrestrischen“ Faktoren voraus. Bei *G. zaddachi zaddachi*, *G. z. salinus* (KINNE, unveröff.) und *G. duebeni* (KINNE 1953 b) hängt die Häutungsfolge primär von der Temperatur ab. Temperaturerhöhung wird mit einer Beschleunigung der Häutungs-frequenz beantwortet, wobei eine relativ feste Korrelation besteht. Neben der Temperatur spielt bei *G. duebeni* auch der Salzgehalt eine Rolle. Extreme Salzgehaltskonzentrationen (2 bzw. 30 ‰) führen zu einer Verlängerung der Exuvialintervalle. Während die Weibchen bei-der *Gammarus*-Arten auf ein mehrmaliges Ausbleiben der Kopulation eben-falls mit einer Verlangsamung der Häutungs-frequenz antworten, wird die Häu-tungsfolge der Männchen unter gleichen Bedingungen nicht verändert. Im Gegen-satz dazu bewirken Verletzungen (Amputationen) bei den *G. duebeni* Männchen eine rapide Verkürzung der Exuvialintervalle, bei den Weibchen aber eine geringe Verzögerung oder (bei leichten Verletzungen) gar keine Verän-derung. — Außer von den genannten Faktoren ist die Häutungsfolge bei *G. z. zaddachi*, *G. z. salinus* und *G. duebeni* vom Entwicklungs-zustand ab-hängig. Frisch geschlüpfte Jungtiere häuten sich in sehr kurzen Intervallen, die erst im Verlaufe der Wachstumsphase (Schlüpfen bis Eintritt der Geschlechtsreife) allmählich zunehmen, während die Exuvialintervalle innerhalb der Reproduktions-phase (Eintritt der Geschlechtsreife bis Alterstod) etwa gleich bleiben. Schließlich ist die Häutungsfolge bei *G. zaddachi* unter gleichen Umweltbedingungen rascher als bei *G. duebeni*<sup>3)</sup>.

Diese Aufzählung der „terrestrischen“ Faktoren, die sicher nicht vollständig ist, zeigt mit großer Deutlichkeit die Komplexität der in Frage kommenden Beeinflussungsmöglichkeiten. Es erscheint daher nur dann berechtigt, von einem Ein-fluß des Mondes zu sprechen, wenn unter Berücksichtigung aller genannten Fak-toren eine zusätzliche deutliche Beziehung der Häutungsfolge zum lunaren Rhythmus erkennbar wird.

## II. Literaturbesprechung.

Eine eingehende Besprechung der bisher erschienenen Literatur ist in diesem Rahmen nicht möglich. Einen guten Überblick geben FOX (1923) und KORRINGA (1947). In einer neueren, umfangreichen Arbeit referiert CASPERS (1951) über einen großen Teil der bis dahin publizierten Beiträge (hier auch weitere Literatur-angaben). Der Autor diskutiert ausführlich den gesamten Problemkomplex der lunaren Periodizität und berichtet über seine interessanten Ergebnisse an *Clunio marinus* (vgl. auch CASPERS 1939, 1948, 1949).

In unserem Zusammenhang interessieren vor allem die Arbeiten von WHEELER, H. & L. NOUVEL und H. NOUVEL.

Nach WHEELER hält sich die Krabbe *Anchistioides* (Bermuda-Inseln) meist am Boden auf, kommt aber in bestimmten Perioden nachts an die Wasseroberfläche und bildet hier große Schwärme. Diese Schwarmbildung steht offensichtlich in Beziehung zu den Mondphasen. Sie erreicht ein primäres Maximum in der vierten Mondphase und ein sekundäres Maximum kurz nach Neumond. In Gefangenschaft gehaltene *Anchistioides* häuteten sich bevorzugt zwischen dem 18. und 22. Tag des Mondmonats. Über Jahreszeit, Temperatur, Größe der Versuchstiere, Ernährungsbedingungen und Anzahl der Versuchstiere macht WHEELER keine Angaben.

<sup>3)</sup> Über die Bedeutung der Sinusdrüse für den Häutungsprozeß bei den Crustaceen siehe von BUDDENBROCK 1950.

*Praunus flexuosus* (Roscoff) häutet sich nach H. & L. NOUVEL vor allem während der Springtide („grandes marées“), während bei Nipptide („morte-eau“) nur wenige Häutungen beobachtet wurden.

*Leander serratus* (272 Exemplare, 8—9 cm; Geschlecht nicht berücksichtigt, insgesamt aber mehr Weibchen) wurde im August und September 1937 in der Biologischen Station Roscoff in großen Aquarien mit fließendem Wasser (S ‰?) gehalten, reichlich mit frischem, gehackten Krebsfleisch gefüttert und täglich die Exuvien in den Aquarien gezählt. Nach H. NOUVEL zeigte die Häutungshäufigkeit der Versuchstiere eine deutliche Beziehung zur lunaren Periodizität (Taf. 32, 1). Das primäre Maximum der Häutungshäufigkeit liegt ein wenig vor dem ersten Mondviertel und ein sekundäres in der Nähe des letzten Viertels (vgl. besonders die gestrichelte Linie, welche die aus drei Tagen gebildeten Mittelwerte miteinander verbindet). In dieser doppelten Periodizität innerhalb eines Monats sieht H. NOUVEL einen Hinweis auf die primäre Bedeutung des Gezeiteinflusses, der aber einen direkten Einfluß des Mondes (etwa Lichteinfluß) nicht auszuschließen brauche.

### III. Material und Methodik.

Die untersuchten *G. z. zaddachi*, *G. z. salinus* und *G. duebeni* entstammen dem „Kleinen Kiel“, einem flachen Brackgewässer innerhalb der Stadt Kiel (vgl. KINNE, 1952a). Sämtliche Versuchstiere waren geschlechtsreif. Sie wurden unter verschiedenen Umweltbedingungen paarweise in nicht durchlüfteten Kulturgläsern gehalten, die 4—5 cm hoch mit Wasser angefüllt waren. Als Nahrung dienten vor allem Enchytraeen, Lumbriciden, Polychaeten, Gewebestückchen von *Mya*, *Cardium* und *Mytilus*, Hydrobien, sowie Fisch- und Krebsfleisch (*Crangon crangon*, *Neomysis vulgaris*). Ferner wurden Algen (bes. *Enteromorpha*), Kartoffelscheibchen, Herbstlaub und gelegentlich Weißbrot verabreicht (näheres über Kulturmethodik s. KINNE 1953 a).

Die Ermittlung der Wassertemperaturen in den Kulturgläsern erfolgte täglich durch Max/Min-Thermometer und Direktablesungen auf  $\frac{1}{10}^{\circ}$  C genau. Alle eingestellten Salzgehalts-Stufen (2, 10 und 30 ‰) wurden während der Versuchsdauer konstant gehalten und in 2—4wöchentlichen Abständen durch Refraktometermessungen kontrolliert. Mit Ausnahme der in Taf. 32,3 wiedergegebenen Versuchsreihe an *G. duebeni* betrug der Salzgehalt in allen Fällen 10 ‰. Die Salzgehalts-Stufen wurden durch Mischen von Nordseewasser und Kieler Leitungswasser (vgl. 1953a) erhalten. In Abb. 4—7 waren die Untersuchungen in Biotopwasser von etwa 10 ‰ erfolgt.

Als Kulturraum diente ein zur ebenen Erde gelegenes Labor mit geringen täglichen Temperaturschwankungen und diffuser Beleuchtung (Tageslicht). Bei der täglich vorgenommenen Kontrolle der Kulturen wurde an Hand der Exuvien über die vollzogenen Häutungen Buch geführt und die über einen Zeitraum von drei Jahren ermittelten täglichen Häutungshäufigkeiten graphisch aufgetragen.

Die Untersuchungen waren ursprünglich mit anderer Zielsetzung durchgeführt worden. Für die vorliegende Fragestellung konnte daher nur ein Teil unserer Aufzeichnungen ausgewertet werden.

In allen Versuchsreihen (Taf. 32 u. 33 2—7) blieb die Anzahl der Tiere annähernd konstant. Abgänge wurden durch Hinzufügen neuer Versuchstiere mit gleicher biologischer Vorgeschichte (Zeitpunkt des Einfangens bzw. Kultivierungsdauer, Alter) ausgeglichen, die unter gleichartigen Umweltbedingungen im glei-

chen Raum gehalten worden waren. Die mittlere Anzahl der jeweils untersuchten Krebse ist unter Berücksichtigung der maximalen Schwankungen ( $\pm$ ) der Legende zu den Abbildungen zu entnehmen.

Auf Größenangaben wurde verzichtet, da sich geschlechtsreife Gammariden hinsichtlich ihrer Häutungsfolge weitgehend gleichartig verhalten (vgl. 1953 b).

#### IV. Untersuchungsergebnisse.

Im natürlichen Lebensraum ist der Lebensablauf von *G. z. zaddachi*, *G. z. salinus* und *G. duebeni* an die jahreszeitlichen Veränderungen der Temperatur angepaßt. Es erschien daher notwendig, das Verhalten der Häutungsfolge zunächst bei etwa natürlichen jahreszeitlichen Temperaturbedingungen zu studieren (vgl. KINNE 1952 a, Abb. 2 und 1952 b, Abb. 3).

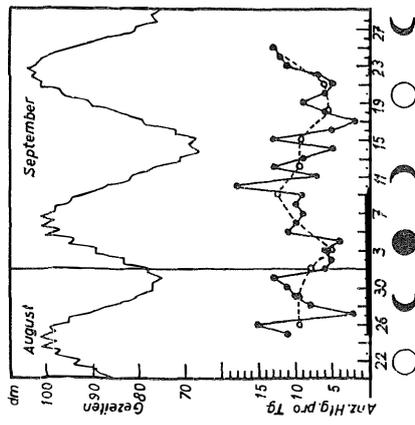
In Taf. 32, 2 ist für *G. z. zaddachi* (oben) und *G. z. salinus* (unten) die über einen Zeitraum von 5 Monaten ermittelte tägliche Häutungshäufigkeit von paarweise gehaltenen Männchen und Weibchen aufgetragen. Der Kurvenverlauf unterliegt starken unperiodischen Schwankungen und zeigt in beiden Fällen keinerlei Beziehung zu den eingezeichneten Mondphasen. — Das gleiche gilt für *G. duebeni* (Taf. 32, 3 A). Die in A dargestellte tägliche Häutungshäufigkeit wurde an Männchen und Weibchen, die in 5, 10 und 30 ‰ aufgewachsen waren, ermittelt und stellt die Summe der in 5 ‰ (B), 10 ‰ (C) und 30 ‰ (D) beobachteten Häutungen dar. Eine Abhängigkeit der Häutungsfolge von der lunaren Periodizität läßt sich auch in B, C und D nicht nachweisen.

Da nun die Häutungsfrequenz bei den Weibchen der drei untersuchten Amphipoden unter gleichen Umweltbedingungen rascher als bei den Männchen ist (*G. z. zaddachi* und *G. z. salinus*: noch unpublizierte eigene Ergebnisse, *G. duebeni*: KINNE 1953 b), erscheint es denkbar, daß eine Beziehung zwischen Häutungsfolge und Mondphasen nur dann zum Ausdruck kommen kann, wenn die tägliche Häutungshäufigkeit für beide Geschlechter getrennt betrachtet wird. Für *G. z. zaddachi* ist das in Taf. 32, 4 geschehen. Obschon eine gewisse Periodizität in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Maxima vorzuliegen scheint, kann auch hier von einem Einfluß der Zustandsveränderungen des Mondes keine Rede sein. Bei *G. z. salinus* und *G. duebeni* führte das gleiche Vorgehen ebenfalls zu einem negativen Ergebnis.

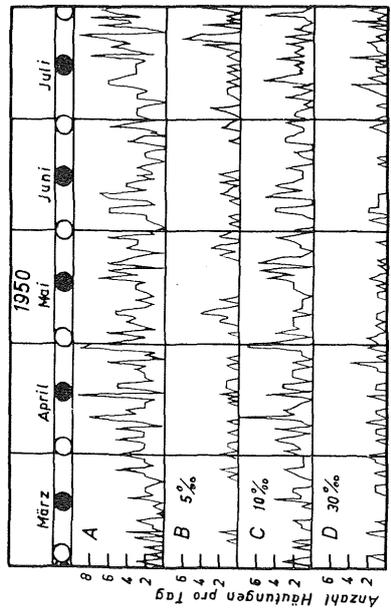
---

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 32).

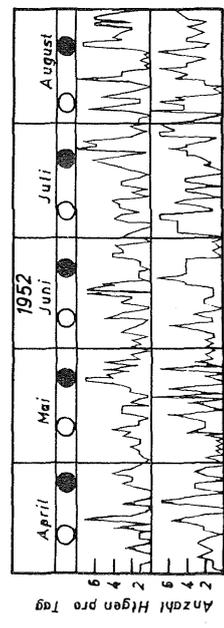
1. Anzahl der täglichen Häutungen (•) von 272 geschlechtsreifen *Leander serratus*. Die gestrichelte Linie verbindet die aus jeweils drei Tagen errechneten Mittelwerte. Im oberen Teil der Abbildung sind die Gezeiten, im unteren die Mondphasen dargestellt. ○ = Vollmond, ● = Neumond. — Nach H. NOUVEL 1945.
2. Tägliche Häutungshäufigkeit bei *G. z. zaddachi* (oben;  $41 \pm 5$  Tiere, Männchen und Weibchen) und *G. z. salinus* (unten;  $42 \pm 3$  Tiere, Männchen und Weibchen). Etwa natürliche jahreszeitliche Temperaturbedingungen, 10 ‰.
3. Häutungshäufigkeit von männlichen und weiblichen *G. duebeni* aus 5, 10 und 30 ‰. In A ist die Summe der in B, C und D beobachteten Häutungen aufgetragen. Die Anzahl der Versuchstiere betrug im Mittel: B =  $18 \pm 2$ , C =  $31 \pm 2$ , D =  $17 \pm 0$ . Annähernd natürliche jahreszeitliche Temperaturbedingungen.
4. *G. z. zaddachi*. — Anzahl der täglichen Häutungen für Männchen und Weibchen getrennt dargestellt. Anzahl Weibchen:  $27 \pm 2$ , Männchen:  $35 \pm 0$ . Etwa natürliche jahreszeitliche Temperaturbedingungen, 10 ‰.



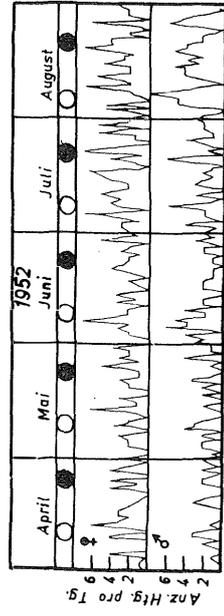
1



3



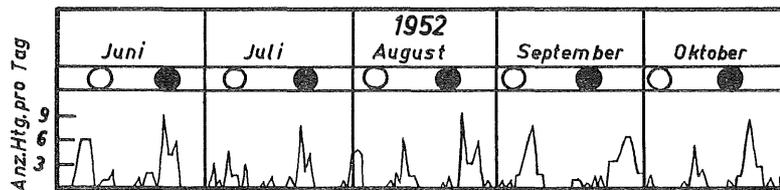
2



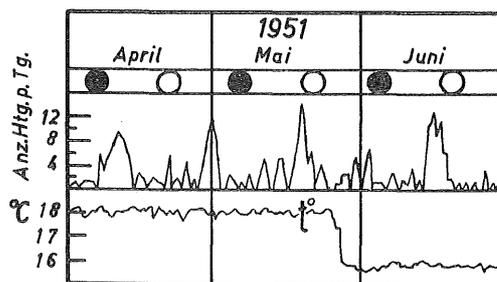
4

Tafel 32

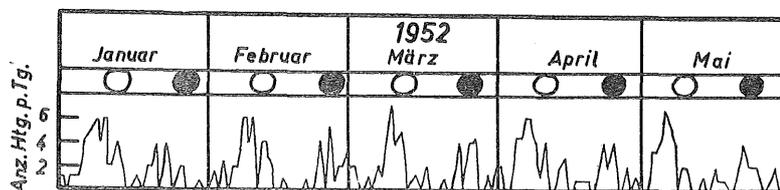
5



6



7



Tafel 33

Während in Tafel 32, 4 eine Periodik nur andeutungsweise vorhanden ist, wurden bei Versuchsanordnungen mit konstanten Temperaturbedingungen häufiger deutliche Perioden gefunden. Taf. 33, 5 gibt z. B. die Häutungshäufigkeit von *G. z. salinus* Weibchen wieder, die von Juni bis Oktober 1952 bei Temperaturen von 14—16° C gehalten worden waren. Die Häutungen erfolgten hier bevorzugt zu bestimmten Zeiten und lassen eine deutliche Periodizität ihrer Häufigkeit erkennen. Ein ausführliches Studium dieser periodisch sich wiederholenden Häutungshäufigkeit ergab, daß es sich hierbei keineswegs um planetarisch induzierte Rhythmen handelt. Die Ursache-Wirkungsbeziehungen sind vielmehr recht einfacher Art. Wir wollen im Folgenden etwas näher darauf eingehen.

Es wurde bereits in der Einleitung auf die relativ stabile Temperatur- und Salzgehaltsabhängigkeit der Häutungsfrequenz bei den in Frage stehenden Amphipoden hingewiesen. Wenn nun beim Ansetzen der Kulturen zufällig die Häutungstermine einer größeren Anzahl von Versuchstieren übereinstimmt, so führt das zu einem Maximum der Häutungshäufigkeit, welches sich bei gleichbleibenden Umweltbedingungen (Temperatur, Salzgehalt) in bestimmten Zeitabständen wiederholt. Es liegt hier also eine periodische Erscheinung vor, die auf eine zufällige Gruppenbildung zurückzuführen ist. Durch eine solche zufällige Gruppenbildung entstanden auch die Häutungsperioden in Abb. 5. — Eine besonders deutlich ausgeprägte Periodizität kann durch bewußte oder unbewußte Auswahl von Versuchstieren eines bestimmten physiologischen Zustandes hervorgerufen werden. So liegt z. B. beim Ansetzen von paarweise gehaltenen Gammariden der Gedanke nahe, nur präkopulierende Paare zu verwenden. Das hat den Vorteil, daß man bei naher Verwandtschaft ziemlich sicher geht, wirklich artgleiche Individuen vor sich zu haben. Außerdem hatten diese Tiere Gelegenheit, aus einer größeren Anzahl ihresgleichen — etwa im natürlichen Lebensraum oder in einem großen Tierreservoir des Labors — zusammenzufinden und besitzen somit eine besondere Affinität zueinander. (Auch bei Gammariden findet eine mehr oder weniger stark ausgeprägte selektive Gattenwahl statt). Alle präkopulierenden Weibchen befinden sich in einem gleichen oder ähnlichen physiologischen Zustand. Ihre Marsupialeier sind ausgetragen und die Jungen meist geschlüpft, der nächste Eisatz ist bereits im Ovar heran- gereift und der ganze Organismus in Vorbereitung zur Häutung begriffen. Unter gleichen Umweltbedingungen werden diese Weibchen immer wieder zur gleichen Zeit präkopulieren und sich häuten. In Taf. 33, 6 ist das Verhalten der Häutungsfolge von im gleichen physiologischen Zustand befindlichen *G. duebeni* Weibchen dargestellt. Bei einer Versuchstemperatur von etwa 18° C häutet sich das Gros der Weibchen periodisch alle 19 Tage. Auch zwei kleinere sekundäre Maxima

---

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Taf. 33).

5. Tägliche Häutungshäufigkeit von *G. z. salinus* Weibchen. 42 ± 3 Versuchstiere. 14—16° C, 10 ‰.
6. Periodische Häutungshäufigkeiten bei *G. duebeni* Weibchen auf Grund einer Auswahl von Tieren gleichen physiologischen Zustandes. Anzahl Versuchstiere: 70 ± 2. Bis Ende Mai etwa 18°, danach etwa 15,8° C, 10 ‰.
7. Scheinbare Lunar-Periodizität der Häutungsfolge von *G. duebeni* Weibchen, die durch bevorzugte Verwendung von präkopulierenden Tieren und eine Versuchstemperatur von 14° C verursacht wurde. 61 ± 1 Tiere, 10 ‰.

wiederholen sich im gleichen Rhythmus. Ein Temperaturabfall auf etwa 15,8° C (Ende Mai) führt sofort zu einer Verlängerung der Periodenfrequenz des primären Maximums auf 24 Tage.

Sowohl die zufällige Gruppenbildung, als auch die durch Auswahl eines bestimmten physiologischen Zustandes hervorgerufene Periodizität der Häutungshäufigkeit kann nun eine direkte Beeinflussung der Häutungsfolge durch die lunare Periodizität vortäuschen. Es brauchen bei konstantem Salzgehalt nur Versuchstemperaturen vorzuliegen, die einen 14- oder 28tägigen Häutungsrythmus hervorrufen<sup>4)</sup>. Bei *G. z. zaddachi* und *G. z. salinus* liegt ein 14tägiger Exuvialintervall bei einer Temperatur von 19,5° und bei *G. duebeni* ein 28tägiger Rhythmus bei einer Temperatur von 14° C vor. Taf. 33, 7 zeigt eine derartige scheinbare Lunar-Periodizität der Häutungsfolge zweier Gruppen von *G. duebeni* Weibchen gleichen physiologischen Zustandes bei 14° C. Der größere Teil der Versuchstiere häutet sich hier zufällig kurz vor Vollmond (primäres Maximum) und der kleinere Teil in zwei Etappen kurz vor Neumond (sekundäre Maxima).

Alle Versuchsergebnisse lassen sich auf den Einfluß, den die „terrestrischen“ Umweltfaktoren auf die Häutungsfrequenz ausüben, zurückführen. Eine zusätzliche Periodizität, die auf einen Einfluß von planetarischen Rhythmen schließen lassen könnte, wurde in keinem Falle festgestellt. Inwieweit tagesperiodische Erscheinungen — etwa Aktivitätsschwankungen des Stoffwechsels, der Bewegung usw. — auftreten, kann auf Grund der angewandten Versuchsmethodik nicht entschieden werden. — Die Antwort auf unsere Frage muß lauten: Die Häutungsfolge der untersuchten Amphipoden läßt keinen Einfluß der lunaren Periodizität erkennen.

## V. Diskussion.

Nach CASPERS (1951) sind die lunaren Periodizitätserscheinungen aufzufassen „als ein Teil der Gesamtfähigkeit der Organismen, planetarisch-physikalische Vorgänge wahrzunehmen und ihrem Kampf um die Artbehauptung sinnvoll einzubauen“ (S. 573). Eine derartige, vom teleologischen Standpunkt aus sinnvolle lunare Periodizität zeigen z. B. viele Euniciden, deren hintere, mit Geschlechtsprodukten beladene epitoke Körperregionen sich zu bestimmten Zeiten abschnüren und in Massen als „Palolowürmer“ an die Oberfläche wandern, um hier die Eier und Spermien zu entlassen. Der vordere, atoke Körperteil bleibt benthonisch und regeneriert neue epitoke Segmente. Bei *Eunice viridis* erscheinen die hinteren Körpersegmente stets zur Zeit des letzten Mondviertels im Oktober und November (COLLIN 1897, FRIEDLÄNDER 1899 a, b, 1904, KRÄMER 1899). Auch einige marine Chironomiden weisen in bestimmten Lebensäußerungen eine Abhängigkeit von den Mondphasen auf. Wie CASPERS durch seine Untersuchungen an *Clunio marinus* (Helgoland) zeigen konnte, findet das Schwärmen bei dieser

<sup>4)</sup> Die Annahme einer 14- bzw. 28tägigen Periode mag hier zu einer vereinfachten Erläuterung der Zusammenhänge genügen. Astronomisch unterscheidet man je nach der Wahl des Bezugspunktes:

- a) Einen tropischen Monat = 27 Tage 7 Stunden 43 Minuten 4,7 Sekunden Umlauf in bezug auf den Himmelsäquator von einem Durchgang durch den Äquator bis zum folgenden; mittlere Länge nimmt um 360° zu.
- b) Einen siderischen Monat = 27 Tage 7 Stunden 43 Minuten 11,5 Sekunden Umlauf in bezug auf die Stellung zu den Fixsternen; „Sternmonat“.
- c) Einen synodischen Monat = 29 Tage 12 Stunden 44 Minuten 2,8 Sekunden Dauer des Umlaufes von Neumond zu Neumond = Dauer des Anwachsens von mittlerer Sonnenlänge minus mittlere Mondlänge um 360°; „Phasenmonat“ (vgl. CASPERS 1951).

Art bevorzugt bei Voll- und Neumond statt. Als Ursache werden exogene Kräfte angenommen, wobei ein direkter Einfluß der bei den Syzygien (Voll- und Neumondphase) verstärkten Gravitation bzw. der elektroperiodischen Vorgänge in der Atmosphäre als möglich angesehen wird. Zahlreiche weitere Beobachtungen zur lunaren Periodizität, die vor allem aus der marinen Fauna und Flora vorliegen, sind der zusammenfassenden Arbeit von CASPERS (1951) zu entnehmen.

In fast allen bisher bekannten Fällen stehen die lunaren Periodizitätserscheinungen irgendwie im Zusammenhang mit der Fortpflanzung. Häufig handelt es sich um Arten mit äußerer Befruchtung, deren zeitlich begrenzte Sexualphase nach den Zustandsänderungen des Mondes orientiert ist. Dadurch wird für ortsgebundene Tiere eine gleichzeitige Entlassung der Geschlechtsprodukte ermöglicht und bei vagilen Organismen die Wahrscheinlichkeit des Aufeinandertreffens von Eiern und Spermien durch Schwarmbildung der geschlechtsreifen Tiere (im Falle des Palolowurmes der epitoken Segmente) erhöht. Bei *Clunio* ist die Fortpflanzungszeit in Helgoland an den Gezeitenwechsel angepaßt und auf eine kurze Zeitspanne um Niedrigwasser beschränkt. Durch das gleichzeitige Schlüpfen der Imagoes und das zahlenmäßige Überwiegen der Männchen wird die Befruchtung aller Weibchen sichergestellt.

Wie steht es nun bei einer bewußt teleologischen Betrachtung mit der Zweckmäßigkeit einer nach den Mondphasen orientierten Häutungsperiodizität bei *Praunus flexuosus*, *Leander serratus* und den drei untersuchten Amphipoden?<sup>5)</sup> Auch hier ist ja — zumindest bei den Weibchen — eine Beziehung zum Fortpflanzungsgeschehen gegeben, da die Ovipositionen an die Häutung des Weibchens gebunden sind. — Sowohl bei *Praunus* als auch bei *Leander* sucht das Männchen seine Partnerin aktiv auf. Die Spermaübertragung erfolgt während einer kurzen Kopulation. Das Zusammenfinden der Geschlechter ist leicht, da beide Krebse Schwarmtiere sind und ein relativ gutes Sehvermögen besitzen. Auch bei den hier behandelten Amphipoden findet ein aktives Aufsuchen der Weibchen statt. Das Zustandekommen der Kopulation wird sogar noch durch eine vorgeschaltete Präkopulation, während der das Männchen seine Partnerin tagelang mit sich umherträgt, gesichert. Diese doppelte Sicherung erscheint aus verschiedenen Gründen zweckvoll. Eine das Zusammenfinden der Geschlechter erleichternde Schwarmbildung fehlt. Sie wird nur unvollkommen durch die meist große Abundanz und die örtliche Beschränkung des Vorkommens (Gesteinstrümer, Pflanzenbewuchs, Pfähle usw.) ersetzt. Das Sehvermögen ist schlecht. Die Weibchen werden erst auf kurze Distanz — offensichtlich chemotaktisch — erkannt. Der für eine Befruchtung zur Verfügung stehende Zeitraum ist auf eine sehr kurze Zeitspanne unmittelbar nach der Häutung des Weibchens beschränkt (KINNE, 1953 a). Dazu kommt, daß ein kurz vor der Häutung stehendes Weibchen, ähnlich wie bei anderen bodenlebenden Crustaceen, bemüht ist, ein abgelegenes Versteck aufzusuchen. Hier ist das frisch gehäutete, wehrlose Tier vor Nachstellungen geschützt und kommt erst wieder zum Vorschein, wenn der Panzer erhärtet ist, also nach Ablauf der für eine Befruchtung zur Verfügung stehenden Zeit. Durch die Präkopulation wird also das rechtzeitige Zusammenfinden der Geschlechtspartner garantiert, Männchen und Weibchen suchen dann kurz vor der

<sup>5)</sup> Die Untersuchungen über die periodische Häutungshäufigkeit bei *Anchistioides* (WHEELER) können keiner eingehenderen Analyse unterworfen werden, da Angaben über die „terrestrischen“ Umweltfaktoren fehlen. Auch über die Anzahl und Größe der Versuchstiere werden keine Angaben gemacht. Auf diese Ungenauigkeit bei der Versuchsdurchführung hat bereits H. NOUVEL hingewiesen.

Häutung des letzteren zusammen ein Versteck auf, in dem die definitive Kopulation vollzogen wird. Das frisch gehäutete Weibchen wird außerdem von seinem Partner gegen etwaige Angreifer energisch verteidigt.

Wir kommen bei dieser zweckbezogenen Betrachtung zu dem Ergebnis, daß *Praunus*, *Leander* und besonders die drei untersuchten Amphipoden über genügend wirksame Mittel zur Sicherung eines gut funktionierenden Fortpflanzungsgeschehens verfügen. Eine Orientierung nach den Mondphasen wäre hier „überflüssig“ und „sinnlos“.

Auch existenzbiologische Untersuchungen im natürlichen Lebensraum machen den Einfluß des Mondes auf die Häutungsfolge bzw. das Fortpflanzungsgeschehen sehr unwahrscheinlich. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter ist bei *G. zaddachi* und *G. duebeni* stark zugunsten der Weibchen verschoben. Wenn sich nun alle, oder auch nur die Mehrzahl der Weibchen im Rhythmus der Mondphasen häuten würden, so müßte das zu einem akuten Mangel an Männchen führen. Im Biotop wurde jedoch während der Fortpflanzungszeit eine relativ große Anzahl an *G. duebeni* Männchen angetroffen, die nicht präkopulierten, gleichzeitig aber mehr als 90 % Weibchen mit sich entwickelnden (also befruchteten) Eiern, bzw. mit Jungen im Marsupium beobachtet (KINNE 1952 a). Wie wir an anderer Stelle (1953 a) ausgeführt haben, muß bei *G. duebeni* trotz der 2—3fachen Zahlenüberlegenheit der Weibchen angenommen werden, daß die Anzahl an Männchen für die jeweils kopulationsbereiten Weibchen voll ausreicht, ja, daß in dieser Beziehung sogar ein relativer Überschuß an Männchen besteht. Das ist nur möglich, wenn sich die Häutungen der Weibchen gleichmäßig über einen bestimmten Zeitabschnitt verteilen.

Eine periodische Häutungshäufigkeit ganzer Populationen müßte auch zu entsprechenden Häufigkeitswerten bestimmter Entwicklungsstadien der Marsupialeier führen. Derartige Beobachtungen wurden jedoch bei unseren Freilanduntersuchungen an *G. duebeni*, *G. z. zaddachi*, *G. z. salinus*, *Neomysis vulgaris*, *Sphaeroma kookeri* und *Jaera albitrons* bisher nur selten gemacht und ließen sich dann stets auf Veränderungen der „terrestrischen“ Umwelt (vor allem der Temperatur) zurückführen.

Wenden wir uns abschließend noch einmal den NOUVELSchen Untersuchungsergebnissen zu. Trotz der großen Anzahl an Versuchstieren wirken die Ergebnisse (Taf. 32, 1) nicht überzeugend, da keine genauen Angaben über Temperatur und Salzgehalt gemacht werden und die Untersuchungsdauer kaum mehr als einen Monat betrug. Man hat den Eindruck, daß auch H. NOUVEL sich nur zögernd zu der Annahme eines Einflusses der Mondphasen entschließen konnte. Es wäre wünschenswert, die Untersuchungen an *L. serratus* in größerem Rahmen unter bestimmten, verschiedenen Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen zu wiederholen. Da H. NOUVEL selbst schreibt, daß kleine *L. serratus* wahrscheinlich einen anderen Kurvenverlauf aufweisen würden und die Maxima der Häutungshäufigkeit für ein und dieselbe Art verschieden gelegen sein können, handelt es sich bei den in Taf. 32, 1 dargestellten Verhältnissen wahrscheinlich um eine zufällige Übereinstimmung mit der lunaren Periodizität.

#### Literaturverzeichnis.

- BUDDENBROCK, W. v., 1950: Vergleichende Physiologie, 4, Hormone. Basel.  
BUNNING, E., 1935: Zur Kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Insekten und bei Pflanzen. Ber. Deutsche bot. Ges., 53.  
BUNNING, E., 1942: Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Z. f. Bot., 37.

- BUNNING, E., 1944a: Endonome Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagpflanzen. Biol. Zbl., 64.
- BUNNING, E., 1944b: Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. Flora N.F., 38.
- CASPERS, H., 1939: Über Lunar-Periodizität bei marinen Chironomiden. Verh. deutsch. Zool. Ges. 1939.
- CASPERS, H., 1948: Mondumlauf und Fortpflanzungsrhythmik bei Tieren. Forsch. u. Fortschr., 24.
- CASPERS, H., 1949: Periodizitätserscheinungen bei Tieren und ihre kausale Deutung. Studium Generale, 2.
- CASPERS, H., 1951: Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. Arch. Hydrobiol. Suppl.-Bd. 18.
- COLLIN, A., 1897: Bemerkungen über den eßbaren Palolowurm, *Lysidice viridis* (GRAY). Anhang zu A. KRÄMER: „Über den Bau der Korallenriffe und die Planktonverteilung an den Samoanischen Küsten“, Kiel und Leipzig, Lipsius u. Tischer.
- FOX, H. M., 1923: Lunar periodicity in reproduction. Proc. Roy. Soc., Ser. B, 95.
- FRIEDLANDER, B., 1899a: Verbesserungen und Zusätze zu meinen Notizen über den Palolo. Verh. Zool.-bot. Ver., 19.
- FRIEDLANDER, B., 1899b: Über noch wenig bekannte kosmische Einflüsse auf physiologische Vorgänge. Verh. physiol. Ges. Berlin vom 10. März 1899.
- FRIEDLANDER, B., 1904: Zur Geschichte der Palolofrage. Zool. Anz., 27.
- KINNE, O., 1952a: Zum Lebenszyklus von *Gammarus duebeni* LILLJ. nebst einigen Bemerkungen zur Biologie von *Gammarus zaddachi* SEXTON subsp. *zaddachi* SPOONER. Veröff. Inst. Meeresforschung, Bremerhaven, 1.
- KINNE, O., 1952b: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., III: Zahlenverhältnis der Geschlechter und Geschlechtsbestimmung. Kieler Meeresforschungen, 9.
- KINNE, O., 1953a: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., I. Z. w. Zool., im Druck.
- KINNE, O., 1953b: Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* LILLJ., II: Über die Häutungsfrequenz, ihre Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt, sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchstieren. Zool. Jb. (Physiologie), 64.
- KLEINHOONTE, A., 1938: Die Tagesperiodik in der Pflanzenwelt. Deutsche Med. Wschr., 64.
- KORRINGA, P., 1947: Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. Ecological Monogr., 17.
- KRÄMER, A., 1899: Palolountersuchungen im Oktober und November 1898 in Samoa. Biol. Zbl., 19.
- NOUVEL, H., 1945: Les relations entre la périodicité lunaire, les marées et la mue des Crustacés. Bull. Inst. Océanogr. No. 878.
- NOUVEL, H. und NOUVEL, L., 1939: Observations sur la biologie d'une Mysis: *Praunus flexuosus* (MÜLLER 1788). Ibidem, No 761.
- STOPPEL, R., 1932: Welcher Faktor ist für die Tagesrhythmik der Pflanzen verantwortlich zu machen? Ber. Deutscher Bot. Ges., 50.
- STOPPEL, R., 1938: Die Schlafbewegungen etiolierter Blätter von *Phaseolus multiflorus* sind tageszeitlich von der Wirkung eines unbekanntes Faktors abhängig. Ibidem, 56.
- STOPPEL, R., 1940a: Analyse der tagesrhythmischen Blattbewegungen von *Phaseolus multiflorus*. Verh. 2. Konf. intern. Ges. f. biol. Rhythmusforschung.
- STOPPEL, R., 1940b: Einfluß des Chlorophylls auf die Schlafbewegungen der Bohnenblätter und eine Analyse der Bewegungen. Planta, 30.
- WHEELER, J. F. G., 1937: Further observations on lunar periodicity. J. Linn. Soc., Zool., 40.