

Der Fortpflanzungszyklus von *Cyathura carinata* (Isopoda, Anthuridea) im Nord-Ostsee-Kanal

J. W. WÄGELE 

Zoologisches Institut der Universität Kiel;
Hegewischstr. 3, D-2300 Kiel, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: The reproductive cycle of *Cyathura carinata* (Isopoda, Anthuridea) from the Kiel Canal. The life cycle of *C. carinata* (Krøyer) from the Kiel Canal and the seasonal change of its population structure have been studied. *C. carinata* is a protogynic hermaphrodite which may attain an age of 3 years. The young are born in summer and only very few reach sexual maturity during the following year. Some of them become functional small males without passing through a female stage. At the end of the breeding season, some individuals of the same generation become functional females. They moult into pre-males during winter and are functional males in the following summer, when they are 2 years old. The remaining two-year-old animals are breeding females. Mature females can be recognized by the presence of antennules with four jointed flagella and 3 pairs of oostegites. In September they moult to pre-males which have antennules equipped with six jointed flagella. In June of the following (third) year they become functional males which die at the end of the breeding season. It is supposed that this cycle also applies for population from the Gdansk Gulf studied by Jazdzewski (1969) despite a different interpretation given by this author.

EINLEITUNG

Tritt bei Isopoden Hermaphroditismus auf, so beruht er im allgemeinen auf Degenerations- und Alterungsvorgängen der androgenen Drüse oder ihrer Hemmung durch übergeordnete Hormone, so daß ein Männchen sich in ein bruttragendes Weibchen verwandeln kann. Die Entdeckung, daß *Cyathura carinata* (Krøyer) ein *protogynen* Zwitter ist (Legrand & Juchault, 1963), hat zu einer Reihe von Untersuchungen der Populationen dieser Art und der nächstverwandten Art *Cyathura polita* Miller & Burbank an den europäischen und nordostamerikanischen Küsten geführt. Geschlechtsumwandlung und Brutperiodizität bestimmen die Populationsstruktur, die bisher nur in Nordfrankreich (Salvat, 1967) und in der Danziger Buch (Jazdzewski, 1969) mit einander widersprechenden Ergebnissen quantitativ erfaßt wurde.

Im Rahmen einer Studie der Biologie von *Cyathura carinata* konnten zur Klärung der in der Literatur aufgetretenen Widersprüche Untersuchungen über Populationsstruktur und Fortpflanzungszyklus im Nord-Ostsee-Kanal vorgenommen werden. Hälterungsversuche dienten der Absicherung der Freilandergebnisse.

MATERIAL UND METHODIK

Zwischen November 1975 und Juli 1978 wurden 60 Proben mit 1100 ml Schlamm dem ufernahen Boden des Flemhuder Sees (bei Kiel; Wassertiefe: 40 cm; Salzgehalt: 1–1,3 ‰) entnommen. Die Asseln wurden ausgesiebt (Maschenweite 0,5 mm) und in Formol fixiert, ihre Länge von der Antennen- bis zur Telsonspitze gemessen und in 0,5-mm-Klassen eingeteilt.

Zur Hälterung lebender Tiere dienten kleine Gefäße (10 × 10 cm), deren Boden 2 cm hoch mit reinem Sand bedeckt war. Wasser vom Fundort lief über eine Filtersaugpumpe durch ein Kühl- bzw. Heizbecken und anschließend durch die Hälterungsgefäße. Zur Fütterung dienten käufliche *Tubifex* und juvenile *Nereis diversicolor* (< 2 cm). Die Asseln dieser Ansätze wurden alle 4 Wochen ausgesiebt, vermessen und erneut eingesetzt.

ERGEBNISSE

Geschlechtsdimorphismus und Entwicklungsstadien

Zur Erkennung des Entwicklungszustandes dienen äußere Merkmale, die unter dem Binokular bereits bei geringer Vergrößerung sichtbar sind. Grundlage der Einteilung der Stadien ist die Zahl der Geißelglieder an der 1. Antenne. Mancastadien, juvenile und weibliche Tiere haben 4 Geißelglieder (A-Typ), Männchen haben 6 Geißelglieder (C-Typ) (Abb. 1–3). Cléret (1959) entdeckte diesen Polymorphismus, doch übersah er das 1. und 5. Geißelglied. Diese schmalen Glieder können bei Untersuchungen mit dem Lichtmikroskop für Gelenkhäute gehalten werden; am Rasterelektronenmikroskop ist aber zu sehen, daß diese "Gelenkhäute" wie alle übrigen Glieder distal einen charakteristischen Schuppenbesatz tragen; außerdem inseriert am 1. Glied eine Federborste, die auch bei anderen Anthuridea vorhanden ist. Cléret beschrieb noch einen Zwischenzustand (Geißel vom B-Typ), doch wies Jazdzewski (1969) darauf hin, daß eine eingezogene C-Typ-Geißel wie eine Antenne vom A- oder B-Typ aussehen kann, und daß so der oberflächliche Eindruck entsteht, als kämen beide Typen auch bei Männchen vor (Abb. 3).

In Anlehnung an Jazdzewski (1969), der juvenile Tiere, A-Weibchen, C-"Weibchen" und Männchen unterschied, werden die Entwicklungsstadien hier in 5 Gruppen unterteilt:

(1) Stadium A (juvenile und unreife Tiere): 1. Antenne vom A-Typ.

(2) Stadium A_{oo} (Weibchen im Brutkleid): 1. Antenne vom A-Typ, Oostegite an den Peraeomeren 3–6 ausgebildet. Von diesem Stadium wurden folgende Zustände unterschieden:

(a) A_{oo} Weibchen mit frisch angelegten Oostegiten, aber ohne Eier.

(b) A_{oo}: Weibchen mit Eiern im Marsupium.

(c) A_{oo}: Weibchen von der Brut verlassen, mit leerem Marsupium.

(3) Stadium C (Vormännchen I): 1. Antenne vom C-Typ, ohne Aesthetasken am 2. und 3. Geißelglied. Appendix masculina am Endopoditen des 2. Pleopoden als Anlage erkennbar.

(4) Stadium C♂ (Vormännchen II): 1. Antenne vom C-Typ, ebenfalls ohne Aesthetasken am 2. und 3. Geißelglied, appendix masculina gehäutet und frei beweglich.

(5) Stadium C♂ (geschlechtsreifes Männchen): 1. Antenne vom C-Typ, mit Aesthetasken am 2. und Geißelglied, appendix masculina wie beim Vormännchen II.

Zusätzlich zu den unter Punkt 5 genannten Merkmalen unterscheidet sich das geschlechtsreife Männchen vom Weibchen durch eine stärkere Behaarung der Pleuren der 1. und 2. Peraeomeren, durch das Vorhandensein eines Haarbüschels am Außenrand des Propodus des 1. Peraeopoden und durch 2 kurze Penes an der Sternalhaut des 7. Peraeomeren (vgl. Jazdzewski, 1969). Zugleich mit diesen Merkmalen erfolgt eine intensive Spermatogenese (Legrand & Juchault, 1961).

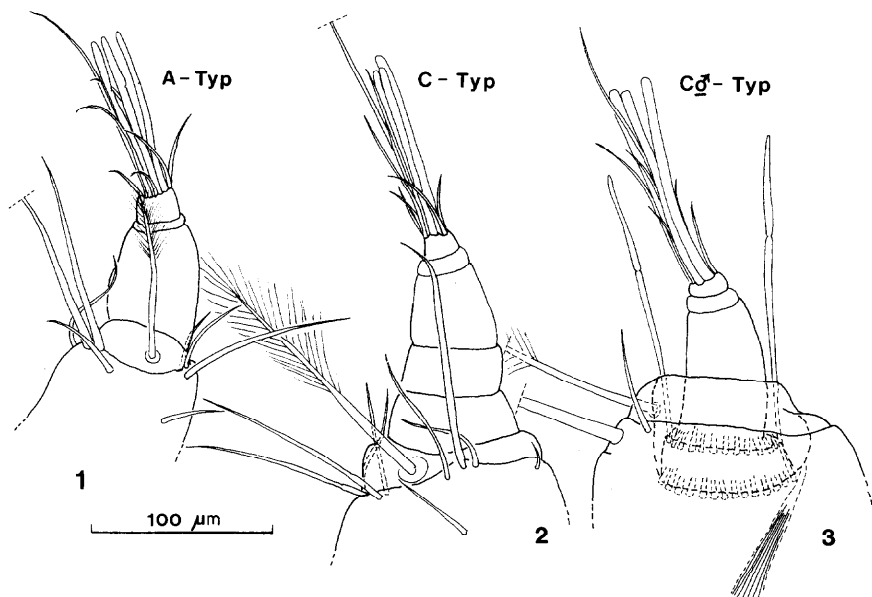


Abb. 1: Viergliedrige Geißel der 1. Antenne (A-Typ) eines unreifen Weibchens von *Cyathura carinata* (Krøyer) (9 mm)

Abb. 2: Sechsgliedrige Geißel (C-Typ) der 1. Antenne eines Vormännchens (10 mm) im C- oder C♂-Stadium

Abb. 3: C-Geißel der 1. Antenne (eingezogen) eines geschlechtsreifen Männchens (C♂, 12 mm)

Die weibliche Genitalpapille liegt ventrad der Basis des 5. Peraeopoden und ist unter den Oostegiten verborgen. Die Extremitäten (auch die Maxillipeden) der Weibchen unterscheiden sich nicht von denen juveniler Tiere.

Es gibt weder Männchen mit einer Geißel vom A-Typ noch Weibchen mit einer Geißel vom C-Typ, so wie sie von Cléret (1962) beschrieben worden sind. Seine A-Typ-Männchen sind vielmehr C-Typ-Männchen mit eingezogener Geißel und die C-Typ-„Weibchen“ sind Vormännchen.

Es sei darauf hingewiesen, daß es irreführend ist, sexuell indifferente Asseln als „Weibchen“ zu bezeichnen. Die Annahme, bei den Anthuridea gäbe es nur selten Männchen, ist auf das nur kurzfristige Erscheinen der sekundären Geschlechtsmerkmale zurückzuführen. Die genetischen Anlagen bzw. der physiologische Zustand eines Tieres

sind erst in der Fortpflanzungsperiode erkennbar. Bei *Cyathura carinata* sind alle Tiere mit einer 1. Antenne vom C-Typ dem männlichen Geschlecht zuzuordnen.

Ergebnisse der Freilanduntersuchung

Ein Ausschnitt der Populationsstruktur im Verlauf des Jahres 1976 ist in Abb. 4 graphisch dargestellt. Zum Jahresanfang sind 2 Größenklassen erkennbar, von durchschnittlich 6 mm Körperlänge die eine und durchschnittlich 10,5 mm die andere. Die im Vorjahr geborene 6-mm-Generation besteht aus A-Tieren und wenigen Vormännchen. Mit dem Anstieg der Wassertemperatur im Mai und Juni wachsen diese Tiere rasch auf 8 mm heran (Abb. 5). Die Vormännchen werden nun zu geschlechtsreifen "Zwergmännchen" (6–8 mm), und erst Mitte Juli treten in dieser Größenklasse die ersten bruttragenden Weibchen auf. (Der Begriff "Zwergmännchen" bezieht sich hier auf den deutlichen Größenunterschied zwischen den selteneren kleinen Männchen und den übrigen Männchen, aber auch die Weibchen im Brutkleid sind durchschnittlich größer als die "Zwergmännchen") vgl. Abb. 6, 7. Die (älteren) Tiere der zweiten Größenklasse bilden eine sehr inhomogene Gruppe (im Juni: 9,5–16 mm), und das durchschnittliche Wachstum bei ihnen ist gering (Abb. 6 und 7). Die Gruppe besteht bis Anfang Juni aus A- und C-Tieren, wobei die C-Tiere im Durchschnitt größer sind als die A-Tiere (Abb. 8). Dann werden alle C-Tiere unabhängig von der erreichten Körpergröße über das C♂-Stadium zu geschlechtsreifen C♂-Männchen, die bald absterben, so daß im August/September die Population nur noch aus A-Tieren besteht.

Etwa 14 Tage nach den ersten Männchen (C♂) erscheinen in der Population Weibchen mit Marsupium. Die Tragzeit der Weibchen läßt sich auf 3 Wochen schätzen, nach deren Verlauf in der Population A $\overline{00}$ -Tiere auftreten. An Hand der individuenreichen Proben des Jahres 1976 ist nachweisbar, daß die großen Weibchen der älteren Generation bis zu 4 Wochen vor den kleineren (jüngeren) ihre Eier ablegen. Anfang September haben alle Weibchen nach einer Häutung die Oostegite verloren, und bald darauf sind in der Population wieder C-Tiere zu finden, deren Größe zwischen 10 und 16 mm liegen kann. Das Absterben der geschlechtsreifen Männchen und das erneute Auftreten von C-Tieren ist in Abb. 9 deutlich am Verlauf des ♂:♀-Quotienten abzulesen.

HÄLTERUNGSVERSUCHE

In den Monaten August 1977 bis Mai 1978 wurden mehrere Hälterungsansätze mit jungen A-Tieren, adulten (> 7 mm) A-Tieren und Vormännchen in warmem (konstant 22 °C) oder der Jahreszeit entsprechend gekühltem Wasser beobachtet, um die Entwicklung der Stadien zu verfolgen. Da die Sterblichkeit sehr hoch war, können nur qualitative Aussagen gemacht werden.

Im warmen Wasser wuchsen die adulten Tiere rasch von durchschnittlich 10 mm (A-Typ) bzw. 11,6 (C-Typ) (August) auf 12–13 mm (Anfang Januar) heran, wobei bis zu 50 % der A-Tiere sich zu C-Tieren häuteten. Die juvenilen A-Tiere wuchsen von 4,5 mm (September) auf maximal 9,7 mm (Anfang Januar) bzw. 4,8 mm (Oktober) auf maximal

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 mm

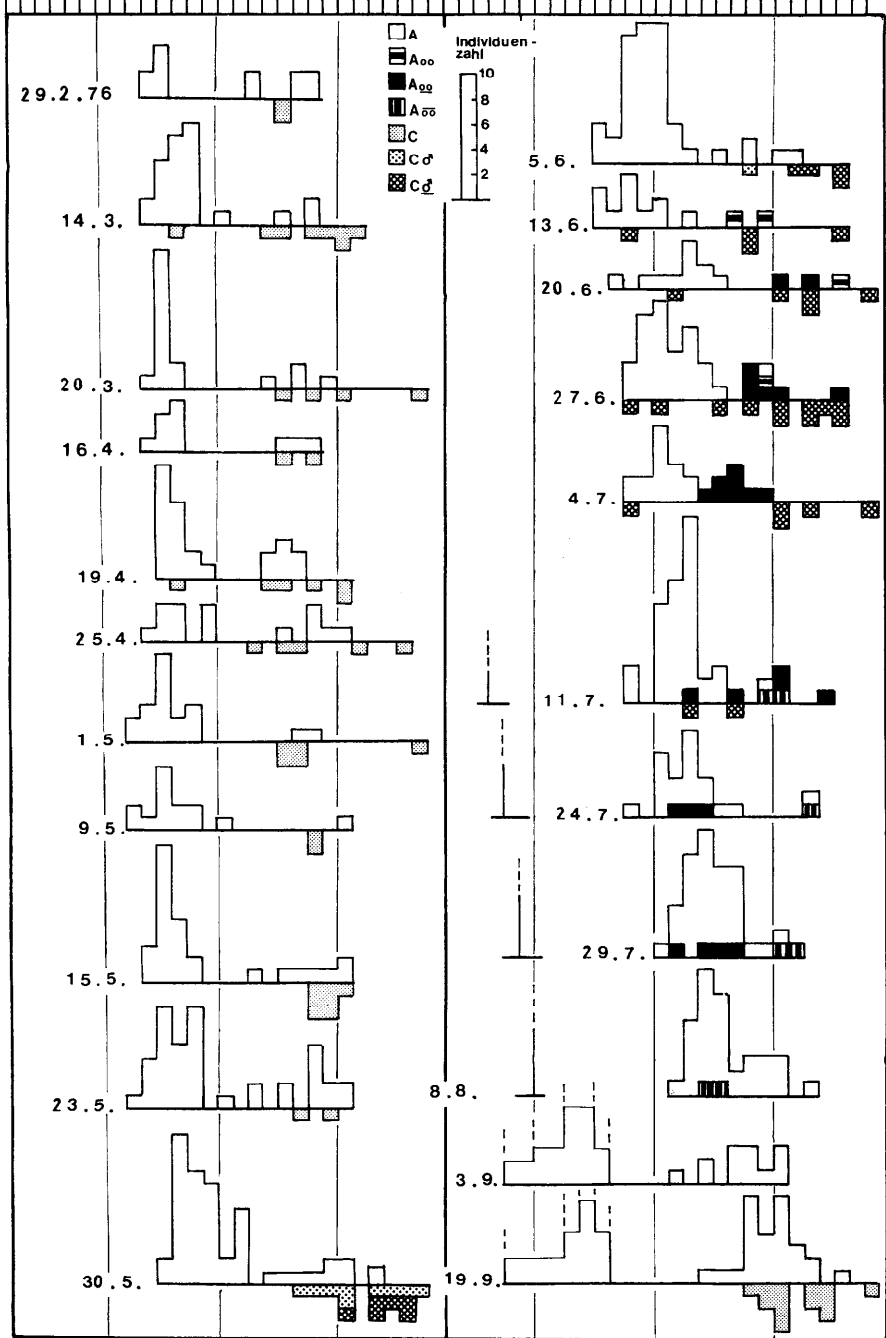


Abb. 4: Absolute Zahl und Länge der Stadien von *Cyathura carinata* in den Proben aus dem Flehmüder See. A: Jungtiere und unreife ♀, A_{oo}: ♀ nach der Parturialhäutung, A_{oo-}: bruttragende ♀, A_{oo-}: ♀ mit entleertem Marsupium, C: Vormännchen, C♂: Vormännchen mit appendix masculina und ohne Aesthetaskenbüschel an der 1. Antenne, C♂: geschlechtsreife ♂ mit Aesthetaskenbüschel

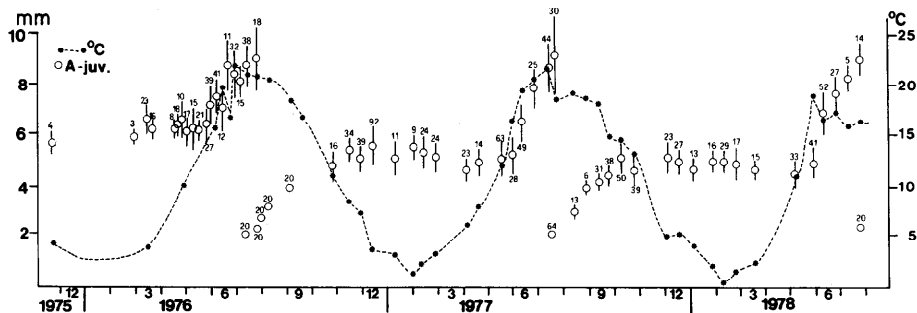


Abb. 5: Wassertemperatur im Flemhuder See und durchschnittliche Größe der jeweils jüngsten Generation von *Cyathura carinata* (senkrechte Linien = Standardabweichung, darüber oder darunter Individuenzahl)

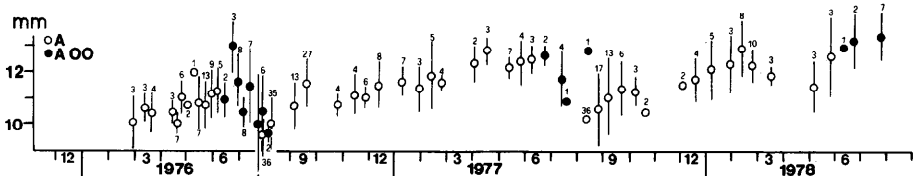


Abb. 6: Durchschnittliche Größe der adulten A-Tiere und der Weibchen mit Marsupium (AOO)

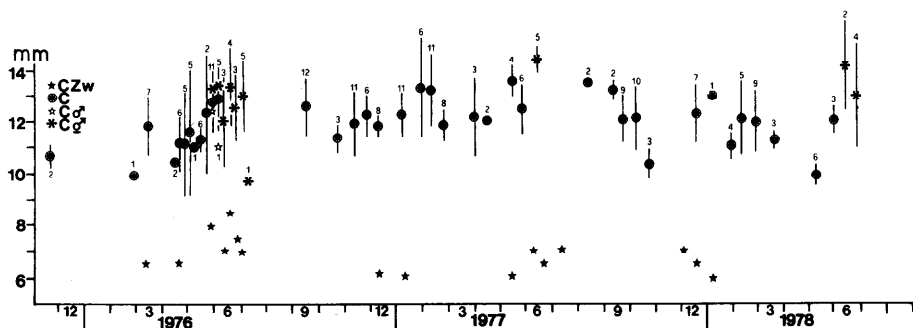


Abb. 7: Durchschnittliche Größe der C-Tiere. CZw: Zwergmännchen, C: Vormännchen I, C♂: Vormännchen II, C♂ geschlechtsreife Männchen

9,7 mm (Anfang Mai) heran. Dabei traten gegen Ende der Hälterungsperiode gelegentlich C-Tiere ("Zwergmännchen") auf. In gekühltem Wasser konnte weder bei juvenilen noch bei adulten Tieren ein Längenzuwachs nachgewiesen werden. Von den am 18. September eingesetzten adulten A-Tieren hat sich keines zum C-Stadium gehäutet.

DISKUSSION

Fügt man alle gewonnenen Daten zusammen, so läßt sich folgender Entwicklungsgang rekonstruieren (Abb. 10): Die Anfang Juli geschlüpften 2 mm langen Jungtiere wachsen im

Flemlhuder See bis Ende Oktober auf ca. 5 mm heran und überwintern. Mit dem Anstieg der Wassertemperatur im darauffolgenden Frühjahr beginnt das Wachstum wieder, doch sind die meisten Tiere nach Vollendung des ersten Lebensjahres noch nicht so weit, daß sie geschlechtsreif werden. Eine geringe Anzahl wird zu "Zwergmännchen" (6–8 mm), sie machen nur 6,8 % der gesamten Männchenpopulation aus. Wenige A-Tiere gelangen zur Brut, die meisten werden erst am Ende des 2. Lebensjahres zu bruttragenden Weibchen und im folgenden Jahr, sofern sie den Winter überleben, zu Männchen. Jene Weibchen, die

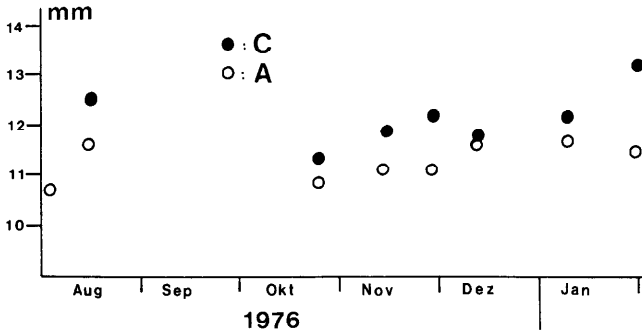


Abb. 8: Vergleich der Durchschnittsgröße adulter Tiere mit 1. Antennen vom A- bzw. C-Typ

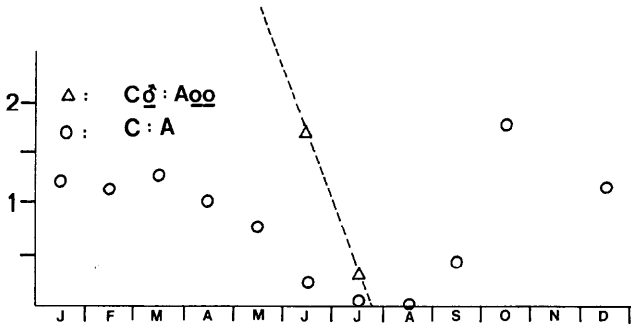


Abb. 9: Verlauf des $C_3\delta : A_{00}$ - (geschlechtsreife Tiere) und des C:A - Quotienten (unreife Tiere), Summe aus 3 Brutperioden

bereits nach Vollendung des 1. Lebensjahres das Brutkleid tragen, werden gleich anschließend zu $\delta\delta$ und sind damit 1 Jahr jünger als die aus den zweijährigen Weibchen hervorgehenden $\delta\delta$. *Cyathura carinata* kann also maximal 3 Jahre alt werden. Die gleiche Lebensdauer nimmt Burbanck (1967) für die amerikanische Brackwasserart *C. polita* an. Der Entwicklungsgang von *C. carinata* ist in Abb. 10 wiedergegeben. Die darin mit Fragezeichen versehenen Entwicklungsmöglichkeiten konnten nicht nachgewiesen werden, sie sind aber nicht auszuschließen.

Die einzelnen Phasen dieses Entwicklungsablaufes sind aus folgenden Beobachtungen abzuleiten: Daß das Wachstum durch die Temperatur im Winter gehemmt ist, geht sowohl aus den Freiland- als auch aus den Hälterungsversuchen hervor. Die am Ende des 1.

Lebensjahres erreichte Größe von 8 mm (Abb. 5) liegt unter der Durchschnittsgröße der zur selben Zeit geschlechtsreifen Weibchen (11 mm). Nur die gegen Ende der Brutsaison auftretenden kleinen Weibchen können dieser jüngsten Generation zugeordnet werden. Von den ca. 500 adulten A-Tieren (> 7 mm) in den Proben der Monate Juni–August waren nur 11 % mit Marsupien anzutreffen. Es sind dies wahrscheinlich zumeist 2 Jahre alte Tiere, die 2 Winter überlebt haben, während die übrigen A-Tiere der einjährigen Generation angehören. Diese Vermutung läßt sich auch schon aus dem von Jazdzewski gesammelten Datenmaterial ableiten. (Jazdzewski, 1969, Graphik auf S. 10).

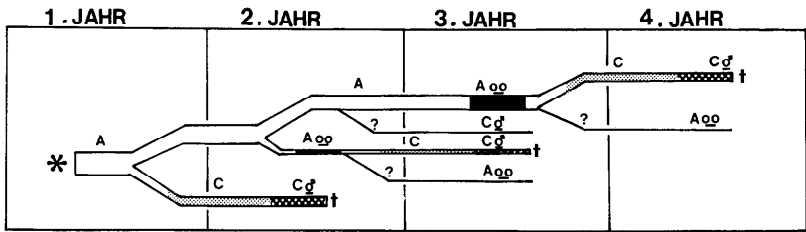


Abb. 10: Graphische Darstellung des Lebenszyklus einer Generation von *Cyathura carinata* im Flemhuder See. A: juvenile Tiere und unreife Weibchen, Aoo: bruttragende Weibchen, C: Vormännchen, C♂: geschlechtsreife Männchen

Daß *Cyathura carinata* tatsächlich ein protogyner Hermaphrodit ist, geht aus mehreren Tatsachen hervor: Der $\delta:\text{♀}$ -Quotient steigt von 0 im August auf über 1 im Oktober an (Abb. 9), und die Größe der C-Tiere läßt den Schluß zu, daß diese aus den Weibchen hervorgegangen sind, die im Sommer Marsupien trugen. Die Hälterungsversuche bestätigen dies. Im Kaltwasser-Hälterungsversuch wurden die adulten A-Tiere so spät eingesetzt, daß dieser Ansatz bereits keine potentiellen C-Tiere mehr enthielt. Im warmen Wasser konnte dagegen die Geschlechtsumwandlung beobachtet werden. Ein ähnliches Experiment gelang auch Legrand & Juchault (1963) mit Tieren aus Ästuarien der französischen Atlantik- und Mittelmeerküste. Der protogyne Hermaphroditismus äußert sich auch in Veränderungen der Gonadenstruktur, die Legrand & Juchault (1961, 1970) untersuchten. Sie stellten u. a. fest, daß möglicherweise 1–5 % der Tiere einer Generation im weiblichen Stadium verharren, ohne zum Männchen zu werden. Diese Gruppe konnte in der vorliegenden Untersuchung methodisch nicht erfaßt werden. Die Zahl der kleinen Männchen ("Zwergmännchen") ist mit 20–25 % der von Legrand & Juchault untersuchten Tiere wesentlich höher als im Nord-Ostsee-Kanal.

Die Populationsstruktur von *C. carinata* im Nord-Ostsee-Kanal ist mit der in der Danziger Bucht von Jazdzewski (1969) festgestellten Populationsstruktur identisch. Bei der Interpretation des Datenmaterials nahm Jazdzewski an, daß alle Tiere bereits nach der ersten Überwinterung ("in the second year") zur Brut gelangen, obwohl seine Graphik (Fig. 2, p. 10) dem widerspricht. Aus dieser geht vielmehr hervor, daß auch in der Danziger Bucht die meisten A-Tiere im 1. Lebensjahr die Größe der bruttragenden Weibchen nicht erreichen.

Die Sterblichkeit der Männchen wurde am schnellen Abnehmen des $\delta:\text{♀}$ -Quotienten während der Brutsaison von Cléret (1959, 1960) in Roscoff und von Salvat (1967) in La

Vigne festgestellt. Letzterer beschreibt eine Populationsstruktur, die der im Nord-Ostsee-Kanal gefundenen entspricht. Salvat bezweifelte das Auftreten von protogynen Hermaphroditen in La Vigne, da der ♂:♀-Quotient im Untersuchungszeitraum nicht zu-, sondern abnahm. Der Grund hierfür ist in der Sterblichkeit der Männchen zu sehen, welche im August nicht mehr anzutreffen sind.

Es ist also anzunehmen, daß der Zyklus in Nordfrankreich weitgehend wie im Nord-Ostsee-Kanal verläuft. Zweifellos beruht die Verzögerung der Geschlechtsreife im ersten Lebensjahr und das relativ lange Leben der Tiere auf der Wachstums hemmung im Winter. Von der wärmeren französischen Mittelmeerküste sind ebenfalls protogyne Hermaphroditen bekannt geworden (Legrand & Juchault, 1963), die Populationsstruktur wurde aber nicht untersucht.

Der Beginn der Brutsaison variiert mit den jährlichen Temperaturschwankungen (Jazdzewski, 1969) und ist in den wärmeren Gebieten merklich früher festzustellen. Die ersten Tiere im Brutkleid treten in der Danziger Bucht im Juni/Juli, im Nord-Ostsee-Kanal im Juni, im Roscoff Mitte Mai und in Arcachon schon im April auf.

Die physiologische Ursache des für die Isopoden einzigartigen protogynen Hermaphroditismus von *Cyathura carinata* ist durch eine verspätete Aktivierung der androgenen Drüse zu erklären. Legrand & Juchault (1963) berichten, daß bei alten Tieren die androgene Drüse rasch an Umfang zunimmt, während gleichzeitig die Oocyten degenerieren, die Ovidukte reduziert werden und dafür vasa deferentia entstehen. Welche äußeren oder inneren Faktoren dieses Phänomen steuern und welche biologische Bedeutung diese Form des Hermaphroditismus für die Art hat, ist nicht bekannt.

Danksagungen. Vorliegende Untersuchung entstand unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. W. Noodt und Herrn Dr. H. K. Schminke, denen ich für die ständige Hilfsbereitschaft besonderen Dank schuldig bin. In dankenswerter Weise hat Herr Dr. H. K. Schminke die Korrektur des Manuskriptes übernommen und mir mit nützlichen Hinweisen geholfen. Herrn Dipl.-Biol. B. Hoese verdanke ich Stereoscan-Aufnahmen von *Cyathura carinata*. Fräulein G. Söffing lieh mir freundlicherweise ihren Wagen zur Beschaffung des Probenmaterials.

ZITIERTE LITERATUR

- Burbanck, W. D., 1967. Evolutionary and ecological implications of the zoogeography, physiology and morphology of *Cyathura*. In: Estuaries. Ed. by G. H. Lauff. Am. Ass. Adv. Sci., Washington, DC., 564-573.
- Cléret, J.-J., 1959. Polytypisme antennulaire et rapport numérique des sexes chez *Cyathura carinata*. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 248, 2508-2510.
- 1960. Etude de *Cyathura carinata*. Cah. Biol. mar. 1, 433-452.
- 1962. Sur un lot de *Cyathura carinata* (Krøyer) (Isopoda, Anthuridae) provenant du Bassin d'Arcachon. Comparaison aux *C. carinata* vivant sur les côtes de la Manche. Bull. Soc. linn. Normandie, 10, 142-144.
- Jazdzewski, K., 1969. Biology of two hermaphroditic Crustacea, *Cyathura carinata* (Krøyer) (Isopoda) und *Heterotanais oerstedii* (Krøyer) (Tanaidacea) in waters of the Polish Baltic Sea. Zoologica Pol. 19, 5-25.

- Legrand, J. J. & Juchault, P., 1961. Glande androgène, cycle spermatogénétique et caractères sexuels temporaires mâles chez *Cyathura carinata* Kröyer (Crustacé Isopode Anthuridé). C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **252**, 2318–2320.
- 1963. Mise en évidence d'un hermaphroditisme protogynique fonctionnel chez l'Isopode Anthuridé *Cyathura carinata* (Kröyer) et étude du mécanisme de l'inversion sexuelle. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris **256**, 2931–2933.
- 1970. Contrôle de la sexualité chez les crustacés isopodes gonochoriques et hermaphrodites. Bull. Soc. zool. Fr. **95**, 551–563.
- Salvat, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaidacés, Isopodes et Amphipodes), éthologie, bionomie et cycle biologique. Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris **45**, 1–27.