Differenzierung des Abdomens enthäuster Einsiedlerkrebse (Paguridae).

Von

Hans Przibram,

Privatdozent an der Wiener Universität.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt in Wien.)

Mit Tafel XXV.

Eingegangen am 23. Februar 1907.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	579
II. Material	580
III. Methodik.	582
a. Enthäusung	582
b. Haltung	584
IV. Versuche.	585
a. Ohne Rücksicht auf Beleuchtung	585
b. Im Finstern und im Lichte	588
V. Theoretische Bedeutung.	591
VI. Zusammenfassung der Versuchsergebnisse	593
VII. Literaturverzeichnis.	594
VIII. Erklärung der Abbildungen	595

I. Einleitung.

Der Sommer des Jahres 1905 konnte zur Anstellung einer Reihe von Versuchen an der Zoologischen Station in Roscoff (Finisterre, Frankreich) verwendet werden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor YVES DELÂGE für die lebenswürdige Überlassung eines Arbeitsplatzes an dieser Station und den Herren Professor HÉROUARD und Dr. HÉRUBEL für Unterstützung bei meinen Arbeiten den gebührenden Dank auszusprechen. Da mein Aufenthalt an der genannten Station nur allzu rasch verging, noch ehe die Versuche zu einem Abschlusse gebracht werden konnten, so entschloß ich mich

die noch überlebenden Versuchstiere in die Biologische Versuchsanstalt nach Wien mitzunehmen, was mit sehr geringen Verlusten auch gelang. Die zu den Versuchen verwendeten Tiere, Einsiedlerkrebse und Krabben, haben dann zum Teil noch längere Zeit ausgehalten, so daß deutliche Resultate erzielt werden konnten. Für ergänzende Versuche, die während dieser Zeit sich als notwendig herausgestellt hatten, wurden auch neue Versuchstiere von der k. k. zoologischen Station zu Triest bezogen, deren tadellose Ankunft der gewohnten Umsicht des Direktors Herrn Professor CORI zu danken ist.

Der Hauptsache nach galten alle Versuche der Frage nach der Regeneration der ungleichen Scheren. Inzwischen hat sich ein so großes experimentelles Material angesammelt, daß ich es vorgezogen habe, zwei vorläufige Mitteilungen hierüber zu publizieren, deren eine vor der morphologisch-physiologischen Gesellschaft in Wien am 21. November 1905, die andre vor der Stuttgarter Naturforscherversammlung am 19. September 1906 vorgetragen worden war. Während die Aufarbeitung der für die »Heterochelie« und Regeneration der Scheren gewonnenen quantitativen Daten noch eine längere Zeit in Anspruch nehmen wird, lege ich hier die ausführliche Darstellung einer Erscheinung vor, die gelegentlich der Regenerationsversuche an Einsiedlerkrebsen aufgefallen war und wert schien zum Ausgang einer eignen Untersuchung gemacht zu werden. Es waren nämlich Einsiedlerkrebse aus den Schneckengehäusen entfernt worden, in die sie sich zum Schutze ihres weichen Hinterleibes zu verbergen pflegen, und ohne Möglichkeit, ein neues Gehäuse zu erlangen, gehalten worden. Beabsichtigt war die bequeme Hantierung bei den Operationen an den ungleichen Scheren und dem Nachmessen bei den Häutungen, behufs Feststellung des Wachstums der Regenerate und der sonstigen Teile des Tieres. Es fiel mir nun bei Vornahme der Nachmessung ungefähr einen Monat nach Versuchsbeginn der veränderte Habitus der Einsiedler auf und es zeigte sich, daß mit dem Hinterleibe Veränderungen vor sich gegangen waren, die den Einsiedlern viel von ihrem charakteristischen Aussehen genommen hatten. Da bei allen Arten auf denselben Eingriff hin ähnliche Wirkungen sich einstellten, so werden dieselben gemeinsam behandelt werden.

II. Material.

Die meisten Arten der Familie der Einsiedlerkrebse oder Paguridae besitzen einen Hinterleib, der nach rechts eine Drehung und

unsymmetrische Entwicklung der Anhänge aufweist. Teils sind an den Abdominalsegmenten überhaupt bloß links Anhänge entwickelt, teils sind die vorhandenen links stärker ausgebildet (namentlich am vorletzten Segmente). Die verschiedene Entwicklung der Beinpaare der ersten zwei Abdominalsegmente bei den beiden Geschlechtern deutet auf einen Zusammenhang dieser Ausbildung mit der Begattungsfunktion, doch scheint keine Beobachtung hierüber vorzuliegen. Auch die Scheren und die auf die Scheren folgenden Beinpaare weisen meist Asymmetrien auf, welche jedoch nicht immer in bestimmter Weise mit der Abdominalasymmetrie in Correlation stehen.

Vielleicht noch mehr als die Asymmetrie fällt jedoch bei dem frisch seinem adoptierten Gehäuse entnommenen Einsiedler (Fig. 1, 2, 5, 8) der allgemeine Habitus des Hinterleibes auf: derselbe hebt sich von dem mehr oder weniger resistenten und pigmentierten vorderen Körperabschnitte als ein aufgetriebener, blasser Sack ab; die einzelnen Glieder sind kaum durch Furchen voneinander getrennt, oft ist eine Gliederung ohne Lupenbetrachtung überhaupt nicht wahrzunehmen. Aus dem Inneren schimmern die asymmetrisch verlagerten Eingeweide durch die dünne, prall gespannte Haut durch. Zu den Versuchen konnten vier der rechtshändigen Gattung *Eupagurus* Brandt = *Bernhardus* Dana angehörige Arten: *Eu. Bernhardus* L. (Roscoff), *Eu. Prideauxii* Leach (Roscoff und Triest), *Eu. cuanensis* Thomps. ?¹⁾ (Roscoff), *Eu. pilosimanus* ?²⁾ (Roscoff) in verschiedenen Größen und der linkshändige *Diogenes varians* Costa (Triest) mit Erfolg verwendet werden; *Eupagurus sculptimanus* Lucas und *Paguristes maculatus* Risso ließen sich nicht genügende Zeit am Leben erhalten. Unter diesen Arten sticht der Hinterleib am stärksten bei *Eu. Prideauxii*, am wenigsten bei *Diogenes varians* von dem übrigen Körper ab.

Als Gehäuse dienen allen genannten Arten verschiedenartige (rechtsgewundene) Meeresschnecken; *Eu. pilosimanus* (?) findet sich

¹⁾ Eine Nachbestimmung dieser Art, deren Bezeichnung der Sammlung des Museums der Roscoffer Station entlehnt wurde, konnte nach den mir zur Verfügung stehenden Behelfen nicht durchgeführt werden.

²⁾ Diese Art, welche nach der Bezeichnung des Roscoffer Museums »*Pylopagurus pilosimanus*« sein sollte, gehört nicht zur Gattung *Pylopagurus* M.-Edw. u. B., ist auch nicht mit *Parapagurus pilosimanus* Smith identisch. Nach den Diagnosen der Gattungen in den Werken von DANA, MILNE-EDWARDS, BOUVIER und ihrer Ähnlichkeit mit den übrigen Arten von *Eupagurus* ist sie dieser Gattung zuzuzählen; ich habe den Artnamen *pilosimanus* beibehalten, um von dieser Art unter einer bestimmten Bezeichnung schreiben zu können.

manchmal in *Dentalium*-Röhren und weist dann nur eine sehr schwache Krümmung des Hinterleibes auf. Nimmt man einen Einsiedler aus seinem Gehäuse und hält dieses mit der Mündung nach abwärts, so fließt gewöhnlich ein übelriechender Saft aus, was darauf hindeutet, daß diese Krebse zur Entleerung ihrer Faeces das Gehäuse nicht zu verlassen pflegen, ein Moment, worauf noch zur Erklärung gewisser Verhältnisse des Hinterleibes zurückgekommen wird.

III. Methodik.

a. Enthäusung.

Es ist in den meisten Fällen nicht so einfach als man zunächst meinen möchte, die Einsiedler ihres Gehäuses zu berauben. Am leichtesten sind solche Exemplare zu »delogieren«, denen das Gehäuse schon zu klein geworden ist und die daher nur mit einem kleinen Teile des Hinterleibes darin stecken. Solche Exemplare verlassen auch spontan ihr Gehäuse, um sich auf die Suche nach einem größeren zu begeben. Wenn nicht das Tier dem ersten Zuge willig folgt, ist vor einer Enthäusung ohne weitere Vorbereitung zu warnen, da bei weiterer Kraftanstrengung der Hinterleib unter Zurücklassung des verkalkten Endstücks abzureißen pflegt und das so verstümmelte Tier nach wenigen Tagen eingeht. Auch darf man beim Auslösen nicht an einem der Scherenbeine anziehen, da dieselben durch Autotomie sehr leicht abbrechen und es dann (selbst wenn es einem auf unverletzte Tiere nicht ankommt) sehr schwer ist genügend Anhaltspunkte für die Finger zu erhalten. Man tut daher gut, die beiden Scherenfüße und womöglich auch einen Teil des Cephalothorax zu fassen und unter schwachem Zusammendrücken in einer schiefen Richtung zu ziehen, die die Fortsetzung der Schneckenwindung bildet. Vom Anziehen entgegen der Schneckenwindung ist auch abzuraten, weil die Kante der Schneckenmündung leicht in den weichen Hinterleib einschneidet, worauf die Eingeweide hervorquellen und ein weiteres Operieren unnütz wird.

Um hartnäckige Einwohner zum Verlassen des Gehäuses zu bewegen, haben sich vier verschiedene Faktoren als wirksam erwiesen, die noch mehrfacher Modifikation fähig sind.

1) **Schwerkraft.** Manche Einsiedler vertragen es nicht, wenn man das Gehäuse mit der Mündung so schräg nach aufwärts (außerhalb des Wassers) hält, daß die Krebse auf den Rücken zu liegen kommen. Sie trachten dann über den Rand der Mündung herum sich

in eine aufrechte Stellung zu bringen und hierbei können sie überrascht und vollends hervorgeholt werden. Diese Methode hat den Vorteil keinerlei Vorbereitungen zu benötigen, ist aber nicht bei jeder Gehäuseform und vor allem nicht bei sehr kleinen Exemplaren anwendbar.

2) Mechanische Mittel: Ausschneiden. Recht mühsam gestaltet sich das Aufschneiden eines Schneckengehäuses, um den Einsiedler unverletzt zu erhalten. Man kann entweder von der Mündung beginnend mit einer Zange Stück um Stück abbrechen; der Einsiedler zieht sich schließlich auf ein unglaublich kleines Stückchen des letzten Ganges zurück, verläßt jedoch dann, wenn man ihn in das Wasser zurücksetzt, den untauglichen Schalenrest. Ich dachte, daß es einfacher wäre, mit einer starken Schere die Spitze der Turmschneckengehäuse, welche oft von Einsiedlern benutzt werden, quer abzuschneiden und durch Insertion einer Nadel in das entstehende Löchelchen, welches ins Innere des Schneckenanges führt, das Tier zum Verlassen der Schale zu bewegen. Allein es zeigte sich, daß in diesem Falle das Tier auf den Reiz der Nadel hin sich doch in der Richtung der Gehäusespitze zusammenzieht, also die gewohnte Antwort auf jede Beruhigung es bloß der Nadel entgegentreibt! Es gelingt jedoch durch vorsichtiges Abbrechen der nächst der Gehäusespitze gelegenen Schneckenänge das Tier endlich zum Verlassen des Gehäuses zu bewegen. Die Methode des Ausschneidens hat gegenüber dem Nachteil der Mühsamkeit doch den Vorteil, daß sie sofort ein Resultat liefert.

3) Chemische Mittel: Verdorbenes Wasser. Eine Portion Einsiedlerkrebse in einem verhältnismäßig kleinen Wassergefäß war über Mittag stehen geblieben, ehe ich dazu gekommen war, alle Tiere nach den vorher beschriebenen Methoden zu enthäusen. Am Nachmittage fand ich alle Tiere aus ihren Gehäusen geflohen, die meisten in halb leblosem Zustande vor. In frisches Seewasser gebracht, erholte sich ein Teil rasch. Darauf wurde öfters die Methode angewandt, das Wasser soweit verderben zu lassen, bis die Einsiedler freiwillig ihre Gehäuse verließen. Diese Methode hat den Vorteil, daß die Mühe eine sehr geringe ist und vor allem, daß sie auch bei den kleinsten Exemplaren zur Anwendung kommen kann. Andererseits erfordert sie eine gewisse Zeit, und es kommt trotz Aufmerksamkeit vor, daß eine größere Anzahl Tiere zu spät in frisches Wasser gebracht werden und zugrunde gehen. Durch Verwendung von Kohlensäure oder ein Narkotikum könnte vielleicht diese Methode besser reguliert werden.

4) Temperatur: Kälte. Eine Sendung von Triest kam am 6. Dezember 1905 bei einer Temperatur von nur wenigen Graden über Null an. Es zeigte sich, daß die Einsiedler halb erstarrt waren und widerstandslos aus ihren Schneckengehäusen genommen werden konnten. Allmählich in die Wärme gebracht erholten sich die Tiere wieder, doch gingen einige nachträglich ein. Es ist also auch in der Temperaturerniedrigung ein Mittel zur Enthäusung gegeben.

In ihrem Widerstande gegen die Enthäusung verhalten sich verschiedene Arten von Einsiedlerkrebse etwas verschieden. Verhältnismäßig das geringste Widerstreben, sein Gehäuse zu verlassen, zeigt *Eupagurus Prideauxii*. Diese Art hat die Gewohnheit, sich auch im Besitze eines Hauses bis zu den Augen in Sand einzugraben. Aus ihrem Gehäuse getrieben vergräbt sie sich ebenfalls sehr geschwind in den Sand, so daß der Hinterleib ganz bedeckt erscheint.

b. Haltung.

Die Haltung der Einsiedlerkrebse ist keine schwierige. Ein beliebiges Glasgefäß im durchfließenden Seewasser oder noch weit besser ein Einsiedeglas mit reinem Seewasser, dessen Salzkonzentration durch Nachgießen guten Süßwassers der Verdunstung entsprechend gleich gehalten und das von einer anhaltenden Durchlüftung versorgt wird, dient als Wohnung. Günstig ist etwas Kies und feiner Meeresschlamm, aus dem die Einsiedler Nahrung ziehen können, die sie durch einen fortwährenden Sprudel, von den Maxillipeden erzeugt, oder durch die Scheren aufnehmen. Aber auch kleine Würmer (wenn man keine Seetiere zur Verfügung hat, tut es unser *Tubifex rivulorum*), zerschnittene Fische und kleine Fleischstückchen sind namentlich den größeren Tieren sehr willkommen. Stets ist wie bei allen Wassertieren auf die Entfernung der faulenden Nahrungsüberreste zu sehen. Für unsre Versuche kommt dann noch in Betracht, daß keine Schneckenschalen im Bereiche der Einsiedler liegen bleiben. In Roscoff hatte ich die größeren Einsiedler in kleine, durch Heber miteinander verbundene Glasgefäße gesetzt und diese in einem größeren Becken, das den Abfluß des letzten Hebers aufnahm, untergebracht. Zufällig blieben in diesem äußeren Aquarium eines Tags einige Schneckenschalen liegen. Am nächsten Morgen fand ich zu meinem Erstaunen eine Anzahl der enthäuseten Einsiedler in ihren Gläsern mit Schneckengehäusen vor. Einer war eben im Begriffe, den Rand seines Glases zu besteigen, so daß kein Zweifel an der Herkunft der Schalen bestand. Die Einsiedler hatten also nicht nur

den Weg zu den Schneckenschalen gefunden, sondern waren auch wieder in ihre Becken zurückgekehrt! Es muß dabei hervorgehoben werden, daß die Einsiedler sonst den einmal bezogenen Standort nicht verließen und das Ausbrechen, als sorgfältig alle Schneckenschalen aus der Umgegend entfernt waren, sich nicht mehr wiederholte. Die Einsiedlerkrebse sind für Beobachtungen über Gewohnheiten sehr geeignet. Im Anfange sehr scheu, bei jeder Annäherung leicht zusammenzuckend, lassen sie das vorgesetzte Fleisch unbeachtet. Später nehmen sie das vorsichtig gereichte Fleisch selbst von der Pinzette oder dem Stäbchen und endlich stürzen sie sogar mit einer gewissen Gier bei Annäherung des Fütternden herbei und hängen sich an die Fütterungsinstrumente. Anfänglich benützen die enthäusten Einsiedler alle ihnen zu gebote stehenden Mittel, wie Kiesstückchen, Glassplitter u. ä., um sich den Hinterleib damit zu bedecken, wobei sie sich der Scheren zum Greifen bedienen. Später geben sie jedoch bei genügend langer Gefangenschaft diese Gewohnheit ganz auf, ebenso *Eupagurus Prideauxii* das Eingraben in den Sand. Die kleinsten Exemplare ausgebildeter Einsiedler, welche in Roscoff in einer großen Schüssel mit Seesand gehalten wurden, legten auch zum Teil die Gewohnheit, sich hinter Steine zu verstecken, ab. Alle meine Tiere waren der Verfolgung durch Feinde entzogen; untereinander zeigten sich die kleinen friedfertig, die größeren wurden, wie erwähnt, völlig isoliert (in Wien je ein Stück in einem Einsiedelglas zu 2 Liter) gehalten. Kleine Krabben wurden von den größeren Einsiedlern angegriffen und verzehrt, ohne ihnen einen Schaden zufügen zu können.

IV. Versuche.

a. Ohne Rücksicht auf Beleuchtung.

Die ersten in Roscoff angestellten Versuchsreihen waren ohne Rücksicht auf Beleuchtung untergebracht, da für den beabsichtigten Zweck der Regeneration dieser Faktor nicht von Wichtigkeit war. Die Intensität des Lichtes war übrigens eine sehr geringe, da das Becken mit den Versuchsgläsern und der Versuchsschüssel über Tag mit einem Holzbrette überdeckt werden mußte, um die direkt einfallenden Sonnenstrahlen abzuhalten und die für das Wohlbefinden der Kruster günstigere niedrigere Wassertemperatur von 10—14° C. zu erhalten. Für die zu beschreibenden Veränderungen selbst ist diese Temperatur nicht notwendig, da die späteren in Wien an-

gestellten Versuche auch bei 17° C. und wenigen Graden mehr analoge Resultate ergaben; nur liegt dann immer die Gefahr vor, daß die Tiere bei Überschreitung der gewöhnlichen Zimmertemperatur um wenigstens (meist bei etwa 23° C.) zugrunde gehen.

- 1) *Eupagurus Bernhardus* L., 9 Exemplare von 6—12 mm Carapaxlänge am 22. VII. 1905 in Roscoff ihres Gehäuses beraubt.

Häutung je eines Tieres am 11. VIII., 24. VIII., zwei Tiere 26. VIII. Der Hinterleib erscheint bei allen dunkel pigmentiert, die Beschilderung deutlich ausgesprochen.

Die übrigen Versuchstiere waren vor der Häutung gestorben (teilweise Schuld der für die kleineren Exemplare verwendeten Methode der Enthäusung 3, s. oben IIIa).

- 1a) *Eu. Bernhardus* L. Ein weiteres Exemplar (9,5 mm Carapaxlänge) war in Roscoff am 1. VIII. 05 enthäutet worden und wurde, da es noch nicht bei meiner Abreise Anfang September gehäutet hatte, nach Wien mitgenommen, wo es am 11. IX. die Häutung absolvierte. Es wurde am 20. X. nach dem Leben gezeichnet (Taf. XXV Fig. 3, 4). Man bemerkt, daß der Hinterleib bereits durchwegs pigmentiert erscheint; die ersten Abdominalglieder heben sich scharfkantig ab, der weitere, noch rundliche Teil des Abdomens wird gegen die Brust des Tieres eingeschlagen getragen, was an das normale Verhalten der Galathaeiden (und Krabben) erinnert. Das Tier starb am 20. XI. ohne weitere Häutung.
- 2) *Eupagurus Prideauxii* Leach. 7 Exemplare, 4—10 mm Carapaxlänge, in Roscoff am 1. VIII. enthäut. Je eine Häutung am 23. VIII., 25. VIII., 31. VIII. Der Hinterleib weist eine orangerote Färbung auf, die Gliederung ist auch deutlich geworden, aber nicht so stark wie zu gleicher Zeit bei *Eu. Bernhardus*. Drei Tiere starben vor der Häutung.

Das letzte Exemplar wurde mit nach Wien genommen, häutete am 6. IX. und wurde am 20. IX. nach dem Leben gezeichnet (Taf. XXV Fig. 6). Zu dieser Zeit besaß es eine vollkommen ausgeprägte Gliederung des Hinterleibes, der an Länge und Umfang stark reduziert erschien. Die Färbung entsprach in ihrem Grundton vollständig der der vorderen Körperabschnitte und trug zwei schwarze Längsstreifen. Die Eingeweide waren durch die lederartige Haut nicht mehr sichtbar.

Am 3. I. 1906 wurde eine starke Behaarung auf dem Abdomen bemerkt. Leider wurde bei der Konservierung des Tieres am 18. I. dieses weitest veränderte Exemplar wahrscheinlich durch

die zu wenig konzentrierte Konservierungsflüssigkeit derart aufgetrieben, daß es wieder mehr dem Ausgangszustand ähnlich wurde. Auch diese Beobachtung wird jedoch für die Deutung der Erscheinungen von Interesse sein.

- 3) *Eupagurus cuanensis* Thoms. (?), 6 Exemplare von 6,5—8 mm Carapaxlänge in Roscoff 1905 enthäust, und zwar eines am 22. VII., 3 am 23. VII., je eines am 25. VII. und 3. VIII. Zwei Tiere starben ohne Häutung, die übrigen häuteten am 15., 18., 21. VIII. und das letzte in Wien am 3. X. 1905. Schon das erst gehäutete Tier zeigte dunkle Pigmentierung des bei dieser Art lichtblauen Hinterleibes und deutliche Segmentierung.
- 4) Von *Eu. pilosimanus* (?) standen mir bloß zwei Exemplare zur Verfügung. Eines diente als Kontroll Exemplar. Das zweite (7 mm Carapaxlänge) wurde am 1. VIII. enthäust und der Versuch mit der Häutung am 28./29. VIII. abgebrochen. Zu dieser Zeit wies das Tier eine derbere Beschaffenheit des Hinterleibes, deutliche Gliederung und Zunahme der Pigmentierung auf.
- 5) *Eupagurus*, 16 kleine Exemplare (von 2,5—6 mm Carapaxlänge), wahrscheinlich *Eu. Prideauxii* angehörig, wurden in Roscoff am 1. VIII. enthäust. Alle häuteten vor dem 29. VIII., ohne daß eine starke Veränderung des Hinterleibes beobachtet worden wäre. Es muß jedoch hierzu bemerkt werden, daß die Färbung und Hautdecke auch an den andern Körperteilen bei so kleinen Exemplaren eine sehr schwache ist, und daß anderseits der Hinterleib keine so starke Verbildung aufweist, wie bei großen Exemplaren, was verständlich erscheint, da die Einsiedler eine schwimmende Larve mit symmetrischem Abdomen besitzen, denen die kleinsten Imaginalstadien noch am nächsten stehen.

Vergleichen wir die enthäusten Exemplare, welche eine Häutung nach ihrer Enthäusung absolviert haben, so können wir die folgende tabellarische Aufstellung machen:

Eupagurus.

	Während Aufenthaltes im Gehäuse	Nach Enthäusung und Häutung
I. Hinterleib:		
1) Form	rechts gedreht, asymmetrisch, rund mit ventralem Kiel	mehr brustwärts umgeschlagen (asymm.), platt, ohne deutlichen Kiel
2) Gliederung	undeutlich, mittl. Glied stark gestreckt	deutlich, Glieder alle von ähnlicher Länge

	Während Aufenthaltes im Gehäuse	Nach Enthäusung und Häutung
3) Beschaffenheit. . .	weich, häutig, aufgetrie- ben, glatt	derber, mehr lederartig, chagriniert
4) Farbe.	blaß, durchscheinend	pigmentiert, undurchsicht.
5) Zeichnung.	gänzlich mangelnd	in Längsstreifen angeord- net
II. Hinterleibs- hänge	asymmetrisch	unverändert asymmetrisch
III. Scheren (u. sonstige asymmetr. Beine).	asymmetrisch	unverändert asymm. (auch bei Regeneration außer- halb des Gehäuses)

6) *Diogenes varians* Costa aus Triest, 20 Exemplare 7—12 $\frac{1}{2}$ mm Carapaxlänge, enthäust am 30. XI. (15 Stück) und 13. XII. 1905 (5 Stück). 11 Exemplare häuteten vom 17. I.—16. II. 1906 und wiesen je nach der seit der Enthäusung verflossenen Zeit eine größere oder geringere Veränderung auf (Taf. XXV Fig. 9). Da, wie oben erwähnt, diese Art auch im Gehäuse einen pigmentierten Hinterleib aufweist, so ist der Unterschied nicht so in die Augen fallend, wie bei *Eupagurus*. Doch treten die übrigen Veränderungen: das Umschlagen des Hinterleibes brustwärts, die deutliche Abgliederung unter Verkürzung des Hinterleibes u. s. f. ebenso deutlich auf.

b. Im Finstern und im Lichte.

Fragen wir uns nach den Ursachen, welche für die Veränderungen des Hinterleibes nach der Enthäusung maßgebend sind, so könnten dieselben zweierlei Art sein. Entweder ist die typische Beschaffenheit des Einsiedlerabdomens, das ihn von seinen nächsten Verwandten unterscheidet, eine direkte Folge des umgebenden Gehäuses, oder aber das Gehäuse spielt bloß die Rolle, die Einwirkung äußerer Faktoren zu verhindern, die bei Abwesenheit desselben Gelegenheit bekämen, dieselbe Rolle zu spielen, die sie bei den übrigen Krebsen stets spielen könnten.

Da das Seewasser auch in die Gehäuse der Einsiedler eindringen kann, so kommt dieser äußere Faktor kaum in Betracht. Hingegen ist jedenfalls das Licht durch die undurchsichtigen Schneckenschalen zu dringen verhindert und da demselben sonst wenigstens bei Pigmentierungen (Höhlentiere! Vgl. WEINDL für den Grottenolm) eine Rolle zukommt, so war es nicht von vornherein ausgeschlossen, daß

wenigstens das Wiederauftreten der Pigmentierung auf Einfluß des nunmehr frei zutretenden Lichtes zu setzen sei.

Es wurde daher eine neue Versuchsreihe mit *Eupagurus Pri-deauxii* aus Triest aufgestellt, und zwar am 6. XII. 1905 enthäute Tiere von einer Carapaxlänge von 13—19½ mm verwendet. Fünf Tiere wurden in die in unsrer Anstalt eingerichtete Dunkelkammer gebracht, welche mit doppelter Türe und roter Manipulationslampe, sowie Durchlüftungsleitung versehen ist. Sieben Kontrolltiere wurden bei sonst möglichst gleichen Bedingungen (17°, Isolation in 2 l-Einsiedlegläsern mit Durchlüftung, Fütterung mit zerschnittenen Fischen oder Pferdefleisch) in einem lichten Saale aufgestellt. Auf diese Art waren sehr große Unterschiede in der Intensität des einwirkenden Lichtes gegeben: Das Abdomen der Tiere in der Dunkelkammer erhielt trotz Abwesenheit des Gehäuses bloß Spuren roten Lichtes, solange die notwendigen Manipulationen, Fütterung, Kontrolle usw. vorgenommen werden mußten, war aber sonst wohl von noch strengerer Finsternis umgeben als in den doch meist etwas durchscheinenden Schnecken-schalen in der Natur. Am 5. I. 1906 waren noch je drei Tiere des Dunkel- und Lichtversuches am Leben, die teilweise gehäutet hatten. Bei allen war der früher ganz blaß-gelbliche Hinterleib orangerot pigmentiert. Die Gliederung war bei den gehäuteten Tieren deutlich geworden. Das letzte Dunkelexemplar, welches am 28. I. gehäutet und bis zum 1. III. gelebt hat, ist im Bilde (Taf. XXV Fig. 7) wiedergegeben. Die Pigmentierung des Hinterleibes erscheint nicht mehr schwächer als die am Carapax und den Extremitäten (die Scheren erscheinen blaß, weil sie beide regeneriert sind). Der Hinterleib zeigt auch sonst wieder die Veränderung in der Richtung nach den verwandten, nicht gehäusebewohnenden Crustaceen auf.

Diese Versuche lassen es zweifellos erscheinen, daß nicht der Ausfall des Lichtes an der Blässe des Abdomens im Gehäuse schuld ist. Für *Diogenes varians*, der auch im Gehäuse pigmentiert erscheint, war dies eigentlich von vornherein wahrscheinlich. Dabei ist es aber natürlich durchaus nicht ausgeschlossen, daß lang andauernder Lichtmangel auf die Ausbildung des Pigmentes des ganzen Tieres einen ungünstigen Einfluß auszuüben imstande ist.

Außer dem Licht kommt für starke Pigmentierung Temperatursteigerung (vgl. KAMMERER) und Sauerstoffzufuhr (vgl. FAUSSEK) in Betracht. Eine Temperaturerhöhung ist namentlich bei den im Finstern gehaltenen enthäusten Einsiedlern gewiß nicht von Bedeutung. Hingegen ist die Sauerstoffzufuhr nach Entfernung des Gehäuses als

eine bedeutend günstigere anzusehen, besonders wenn wir uns daran erinnern, daß die Abfallsprodukte vom Einsiedler im Gehäuse belassen werden und daher der Kohlensäuregehalt der das Abdomen umgebenden Flüssigkeit konstant ein hoher sein wird. (Nur jene Form, die auch am übrigen Körper die stärkste Pigmentierung aufweist, nämlich *Diogenes varians*, vermag unter diesen ungünstigen Bedingungen auch am Hinterleib Pigment zu produzieren.)

Können wir somit Pigmentierung und damit auch die in derselben auftretenden Differenzierungen, die Zeichnung, vielleicht auf Sauerstoffzufuhr zurückführen und somit den Sauerstoffmangel für die normale Blässe verantwortlich machen, so liegt kein hinreichender Grund vor, ein gleiches für die Gestaltveränderung anzunehmen. Hier bringt uns die Heranziehung der direkten Einwirkung des Gehäusedruckes bekannten Erscheinungen näher, es ist das durch Druck erzeugte Oedem der Haut, welches unter Flüssigkeitsansammlung zu einer prallen Anspannung der abgehobenen obersten Schichten führt. Für diese direkte Einwirkung sprechen alle Nebenumstände, die Dehnung der ersten Abdominalglieder, die Ausbildung des einer Druckleiste des Gehäuses entsprechenden Kiels, die Glätte und Prallheit des eingezwängten Hinterleibes.

Fassen wir die normale Beschaffenheit des Einsiedlerhinterleibes als durch Druckoedem entstanden auf, so ist uns auch erklärlich, daß bei Verwendung einer Konservierungsflüssigkeit ungeeigneten osmotischen Druckes abermals eine Abhebung und pralle Spannung der Oberhaut an einem bereits durch Enthäusung gegliederten und platten Hinterleib auftreten konnte. Die Dünnhheit der Haut würde auf die Druckatrophie zurückzuführen sein, und vielleicht ist der letzteren auch noch neben dem Sauerstoffmangel ein Einfluß auf die Chromatophoren als Pigmentbildner zuzuschreiben. Direkt durch die Schneckenschale beeinflusst ist die rechtsseitige Aufrollung des Abdomen, die nach der Enthäusung in eine brustwärts gerichtete Umschlagung verwandelt wird. Hingegen sei nochmals betont, daß eine Veränderung der Asymmetrie in bezug auf die Anhänge nicht stattfindet. Auch die ungleichen Scheren, an denen demnächst zu beschreibende Regenerationsversuche vorgenommen wurden, werden nicht durch den Aufenthalt außerhalb des Gehäuses modifiziert (es regeneriert die große Schere direkt, wie T. H. MORGAN schon 1904 fand).

V. Theoretische Bedeutung.

Das theoretische Interesse an den geschilderten Veränderungen der delogierten Einsiedlerkrebse liegt darin, daß in der normalen Beschaffenheit des Hinterleibes bei diesen Krebsen eine außerordentlich weitgehende Anpassung vorzuliegen scheint. Es ist dieses Beispiel bei einer ganzen Reihe von Autoren zur Erläuterung ihrer Ansichten über die Wirksamkeit artbildender Prinzipien verwendet worden.

Gewöhnlich werden nicht nur die Asymmetrie und der rudimentäre Zustand des Abdomens, sondern auch die ungleiche Ausbildung der Scheren und Beine als solche Anpassungen angesehen. Ich habe bereits bei früheren Gelegenheiten darauf hingewiesen, daß eine Correlation zwischen Verschiedenscherigkeit bezüglich der Scherenausbildung einer bestimmten Seite und Asymmetrie nicht stattgefunden hat, indem sowohl Einsiedlerarten mit symmetrischem Abdomen Heterochelie aufweisen, als auch schneckenbewohnende gleichscherig sein oder eine der Schnecken- und Abdominalwindung entgegengesetzt gerichtete stärkere Ausbildung einer Schere aufweisen können (vgl. PRZIBRAM, 1905, Heterochelie). Auch die ohne Rücksicht auf die An- oder Abwesenheit eines bestimmt gewundenen Gehäuses erfolgende direkte Regeneration der großen Schere wurde bereits (vgl. daselbst S. 235) als Beweis für die Unabhängigkeit der beiden Asymmetrien voneinander herangezogen.

Die Asymmetrie des Hinterleibes selbst mit der asymmetrischen Verkümmern der Anhänge tritt nach den schönen Untersuchungen von MILLET T. THOMPSON in der Metamorphose der Individuen von *Eupagurus longicarpus* und *annulipes* auf einem bestimmten Stadium ohne Rücksicht darauf ein, ob ihnen rechts-, linksgewundene, gerade Gehäuse oder gar keine zur Verfügung gestellt wurden. Diese Versuche verleihen der von mir geäußerten (vgl. PRZIBRAM, 1905, S. 236) Vermutung, es sei auch in der Phylogenie die asymmetrische Verkümmern das primäre, das Aufsuchen der Schneckenschalen das sekundäre Moment, eine neue Stütze (biogenetische Parallele). THOMPSON selbst drückt sich vorsichtig genug dahin aus (S. 147): »Ob die Asymmetrie — welche von rechtsgängigem Typus ist, ausgenommen die Gattung *Paguiopsis* — ihren Ursprung diesem Gebrauche von Schalen als Wohnung verdankt, da fast alle marinen Gasteropodenschalen rechtsgängig sind, kann nicht mit Sicherheit bestimmt werden, bis die Phylogenie und Verwandtschaft der verschiedenen Gattungen

besser verstanden sind. Aber nichtsdestoweniger ist es unzweifelhaft, daß die hier gefundenen Modifikationen zu einem großen Teile dem Aufenthalt in rechtsspiraligen Schalen in Correlation stehen.«

Während die Asymmetrie, wenigstens was die Anordnung der Eingeweide und Anhänge anlangt, weder vor Bezug des ersten Schneckengehäuses noch nach einer späteren Enthäusung im Individualleben verändert wird (wenigstens solange solche Exemplare bisher gelebt haben), verhält es sich nun nach meinen Versuchen mit der sonstigen Beschaffenheit des Hinterleibes anders. Hier tritt uns eine von äußeren Faktoren — Aufenthalt im Gehäuse: Druck und Stoffwechselerveränderung — induzierte Form entgegen. Die Abhängigkeit der mangelhaften Abgliederung und sonstigen Ausbildung (Pigmentierung, Chitinisierung) von dem Aufenthalte in den Gehäusen ist außer Zweifel gestellt. Allein ob man dies als »Anpassung« bezeichnen darf, ist doch zweifelhaft. Es fragt sich nämlich, ob aus dieser Verkümmernng des geschützten Hinterleibes, aus dem Glieder-, Chitin- und Pigmentmangel ein Vorteil erwächst. Höchstens in dem dichterem Anlegen des Leibes an die Schneckenwand und den damit ermöglichten größeren Widerstand gegen das Hervorziehen könnte ein solcher erblickt werden. Dagegen liegt in der Wiederausbildung einer kräftigeren Haut bei den enthäusten Tieren eine günstige Anpassung an die erhöhte Gefahr des Einflusses mechanischer und Strahlungsinsulten vor.

Die rasche Rückkehr der ursprünglichen Verhältnisse der Abdominalcutis von Krebstieren spricht beredt dafür, daß es sich hier im Normalfalle nur um die Hemmung einer noch vorhandenen Ausbildungsfähigkeit handelt und nicht um eine durch Selectionsprozesse verloren gegangene Eigenschaft. Wenn WEISMANN (1902) die Rückbildung durch Panmixie und Germinalselection erklären will, so steht dem die bis zu einem gewissen Grade sofort und an demselben Individuum auftretende Reaktivierung entgegen. LLOYD MORGAN (1890) ist wenig glücklicher, wenn er an Stelle der Panmixie eine Umkehr der natürlichen Zuchtwahl setzt, gibt übrigens selbst zu, daß diese zu einer vollständigen Erklärung der Erscheinung allein nicht auszureichen scheine.

Auf dem richtigen Wege befand sich in seiner Kritik LUDWIG PLATE (1903, S. 150): »Ein bei WEISMANN mehrfach wiederkehrendes Beispiel ist der weiche Hinterleib der Paguriden. Er sieht darin einen Beweis, daß auch passive Anpassungen, bei denen funktionelle Reize (Gebrauch, Übung) ausgeschlossen sind, verkümmern können.

Und doch ist es sehr gut möglich, daß die äußeren Verhältnisse hier die Reduktion des Chitinpanzers bewirkt haben. Wenn ein Krebs gleich nach der Häutung seinen weichen Hinterleib in eine Schnecken- schale hineinpreßt, so wird auf die Hypodermis der Cuticula ein andauernder Druck ausgeübt, und das Abdomen, wird ferner mehr oder weniger spiralig zusammengebogen: Der erstere Umstand wirkte hemmend auf die Hypodermiszellen, welche weniger Chitin absonderten, so daß der Körper weich und elastisch wurde mit Ausnahme des hintersten Körperendes, welches mehr Spielraum zur Verfügung hatte und deshalb erhärtete.*

Wollen wir nicht mehr sagen, als uns durch die Versuche gelehrt wurde, so können wir die Frage, ob eine erbliche Übertragung der Hinterleibsveränderungen möglich ist, noch nicht entscheiden. Bisher ist es nicht gelungen, Paguriden in der Gefangenschaft aufzuzüchten, und es konnte daher noch nicht versucht werden, ob die enthäusten Geschlechtstiere ihre Hinterleibsveränderungen auf die Nachkommen zu übertragen imstande wären und ob diese eine noch stärkere Abweichung zu erringen imstande sind, wenn ihnen ebenfalls das Gehäuse auch im späteren Leben vorenthalten wird. Nach den experimentellen Nachweisen der Vererbung erworbener Eigenschaften in andern Tierklassen erscheint es nicht aussichtslos, daß bereits die erste Generation weitgehende Veränderungen aufweisen könnte, da es sich um Stoffwechselveränderungen handeln mag. Vielleicht wird auch die Haltung einzelner Einsiedlerkrebse, länger als in den bisherigen Versuchen (eventuell jahrelang) fortgesetzt, noch an ein und demselben Individuum ein weiteres Fortschreiten der Veränderungen bringen.

VI. Zusammenfassung.

1) Einsiedlerkrebse der Gattungen *Eupagurus* (vier Arten) und *Diogenes* (*varians*) lassen sich ohne Gehäuse halten.

2) Diese enthäusten (delogierten) Einsiedler weisen bei der nächsten Häutung, in weniger ausgesprochener Weise auch schon früher innerhalb eines Monates, eine weitgehende Veränderung des Hinterleibes in der Richtung gegen die verwandten nicht Gehäuse bewohnenden Anomuren auf.

3) Die Veränderungen bestehen bei beiden Gattungen in dem Auftreten einer scharfen Gliederung, einer resistenteren Hautdecke, einer Verkürzung und Abplattung des Abdomens.

4) Bei *Eupagurus* tritt auch die Pigmentierung und Zeichnung am Abdomen auf, das sich normalerweise vom Carapax durch seine Pigmentlosigkeit unterscheidet; bei *Diogenes* ist auch im Gehäuse schon eine Pigmentierung vorhanden.

5) Die Pigmentierung bei *Eupagurus* tritt auch im Finstern bei enthäuten Tieren ebenso rasch auf als im Lichte.

6) Die normale Deformierung des Abdomens bei den Einsiedlern ist auf den direkten Druck des Gehäuses zurückzuführen (Druckoedem), der Pigmentmangel außerdem auf Sauerstoffmangel (Anhäufung der Abfallstoffe in der Schale).

7) Die Asymmetrie der Abdominalanhänge, der großen Scheren und sonstige Asymmetrien anderer Körperteile werden bei den enthäuten Tieren wenigstens während einiger Monate nicht beeinflusst.

8) Die große Schere regeneriert bei den enthäuten Einsiedlern ebenso, wie wenn ein Gehäuse vorhanden wäre, auf jener Seite, auf der sie früher stand, das ist bei *Eupagurus* rechts, bei *Diogenes* links.

VII. Literaturverzeichnis.

- FAUSSEK, V., Über die Ablagerung des Pigmentes bei *Mytilus*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoolog. LXV. S. 112. 1898.
- KAMMERER, PAUL, Vortrag über »künstlichen Melanismus bei Eidechsen«. Centralbl. f. Physiologie. XX. Nr. 9. 1906.
- Künstlicher Melanismus bei Eidechsen. Ebenda. XX. Nr. 8. S. 261. 1906.
- MORGAN, C. LLOYD, Animal Life and Intelligence. London, Arnold. [p. 195.] 1890—91.
- MORGAN, T. H., Notes on Regeneration. Biological Bulletin. VI. p. 159. 1904.
- PLATE, LUDWIG, Über die Bedeutung des DARWINSchen Selectionsprinzips und Probleme der Artbildung. [S. 72, 151.] 1903.
- PRZIBRAM, HANS, Die »Heterochelie« (zugleich: Experimentelle Studien über Regeneration. III.). Archiv f. Entw.-Mech. XIX. S. 181—247. (21. Febr.) 1905.
- Hinterleibsveränderungen delogierter Einsiedlerkrebse. (Vorläufige Mitteilung.) Centralbl. f. Physiologie. XIX. Nr. 18. (2. Dezember) 1905.
- THOMPSON, MILLETT T., The Metamorphosis of the Hermit Crab. Proceedings Boston Society of Natural History. XXXI. No. 4. p. 147—209. Pl. 4—10. Boston, September 1903.
- WEINDL, THEODOR, Pigmentbildung auf Grund vorgebildeter Tyrosinasen. Archiv f. Entw.-Mech. XXIII, dieses Heft. 1907.
- WEISMANN, AUGUST, Vorträge über Descendenztheorie. II. Bd. Jena, Fischer. [S. 138.] 1902.

VIII. Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

(Alle Figuren natürliche Größe.)

Figur	Gattung	Art	Herkunft	Exemplar	Ansicht	Enthäusung	Datum der ersten Häutung	Zeichnung	Konservierung
1	<i>Eupagurus</i>	<i>Bernhardus</i> L.	Roscoff	Kontrolle	rechtes Profil	—	—	21. XI. 05	—
2	-	-	-	-	Abdomen von oben	—	—	28. I. 07	—
3	-	-	-	enthäust (in zerstreut. Licht)	rechtes Profil	1. VIII. 05	11. IX. 05	20. X. 05	20. XI. 05
4	-	-	-	-	Abdomen von oben	1. VIII. 05	11. IX. 05	28. I. 07	20. XI. 05
5	<i>Eupagurus</i>	<i>Prideauxii</i> Leach	-	Kontrolle	rechtes Profil	—	—	21. XI. 05	—
6	-	-	-	enthäust (in zerstreut. Licht)	-	1. VIII. 05	6. IX. 05	20. X. 05	18. I. 06
7	-	-	Triest	enthäust (im Dunkeln)	-	6. XII. 05	28. I. 06	1. III. 06	1. III. 06
8	<i>Diogenes</i>	<i>varians</i> Costa	-	Kontrolle	-	—	—	26. II. 06	—
9	-	-	-	enthäust (in zerstreut. Licht)	-	—	21. I. 06	25. II. 06	25. II. 06