

LEHRSTUHL FÜR ZOOLOGIE DER TECHNISCHEN UNIVERSITÄT MÜNCHEN

**Untersuchungen an Pistolenkrebsen (*Alpheus heterochaelis* Say
1818) zur Bedeutung von Wasserströmen und chemischer Signale in
intraspezifischen Interaktionen**

Michael Obermeier

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung,
Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen
Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)
genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. Bertold Hock

Prüfer der Dissertation:

1. apl. Prof. Dr. Barbara Schmitz

2. Univ.-Prof. Dr. Hans-Joachim Leppelsack

Die Dissertation wurde am 31.07.2003 bei der Technischen Universität München eingereicht und
durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und
Umwelt am 12.09.2003 angenommen.

Erfahrung ist immer die Parodie auf die Idee

Johann Wolfgang von Goethe (1749 – 1832)

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	13
2.1 Tiere und Tierhaltung.....	13
2.2 Verhaltensversuche.....	15
2.2.1 Versuchsaufbau.....	15
2.2.2 Strömungsvisualisierung.....	16
2.2.3 Allgemeine Versuchsdurchführung.....	17
2.2.4 Auswertung.....	17
2.2.5 Untersuchte Verhaltensweisen.....	18
2.2.5.1 Definition Sieger und Verlierer.....	19
2.2.5.2 Kampfdauer.....	19
2.2.5.3 Anzahl der Kontakte und die Reaktion auf den Kontakt.....	20
2.2.5.4 Anzahl der Kontakte mit aggressiven Reaktionen ohne Knallen und starke anteriore Atemwasserströme.....	20
2.2.5.5 Anzahl und Dauer der Ströme.....	21
2.2.5.5.1 Starker anteriorer Atemwasserstrom.....	21
2.2.5.5.2 Pleopodenstrom.....	21
2.2.5.6 Anzahl der Knalle/Wasserjets.....	21
2.2.5.7 Aggressionspunkte.....	22
2.2.5.8 Ethogramme.....	22
2.2.6 Versuche zur Dominanzerkennung.....	23
2.2.7 Versuche zum Typ des Dominanzsignals.....	24
2.2.8 Statistik.....	26
2.3 Untersuchung der Rezeptoren der Antennule.....	23
2.3.1 Morphologische Charakterisierung.....	27
2.3.1.1 Vorbereitung des Untersuchungsmaterials.....	27
2.3.1.2 Untersuchte Merkmale.....	27
2.3.1.2.1 Morphometrische Daten.....	28
2.3.1.2.2 Morphologische Daten.....	28
2.3.2 Anzahl der Haare und deren Verteilung.....	28
2.4 Histologische Untersuchung der Antennule.....	29
2.4.1 Semidünnschnitte.....	29
2.4.1.1 Herstellung der Durcupan-Präparate.....	29
2.4.1.2 Herstellung der Paraplast-Präparate.....	30
2.4.1.3 Schneiden der Präparate.....	30
2.4.1.4 Toluidinblau-Färbung.....	31
2.4.1.5 Azan-Färbung.....	31
2.4.1.5.1 Herstellung der Lösungen.....	32
2.4.1.5.1.1 Kernechtrot.....	32
2.4.1.5.1.2 Anilinblau-Orange G.....	32
2.4.1.5.2 Färbung.....	32
2.4.1.6 Eindeckeln der Schnitte.....	32
2.4.2 Ganzpräparate („Whole mounts“).....	33
3 Ergebnisse	35
3.1 Verhaltensversuche.....	35
3.1.1 Qualitative Aussagen.....	35
3.1.2 Versuche zur Dominanzerkennung.....	36
3.1.2.1 Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion.....	36
3.1.2.1.1 „gegen bekannte Sieger“.....	36
3.1.2.1.2 „gegen unbekannte Sieger“.....	39
3.1.2.1.3 „gegen unerfahrene Gegner“.....	39
3.1.2.2 Anzahl und Dauer der starken anterioren Atemwasserströme.....	41

3.1.2.2.1 "gegen bekannte Sieger"	41
3.1.2.2.2 "gegen unbekannte Sieger"	43
3.1.2.2.3 "gegen unerfahrene Gegner"	45
3.1.2.3 Anzahl der Knalle/Wasserjets.....	45
3.1.2.3.1 "gegen bekannte Sieger".....	45
3.1.2.3.2 "gegen unbekannte Sieger".....	46
3.1.2.3.3 "gegen unerfahrene Gegner".....	46
3.1.2.4 Aggressionspunkte.....	48
3.1.2.4.1 "gegen bekannte Sieger".....	48
3.1.2.4.2 "gegen unbekannte Sieger".....	48
3.1.2.4.3 "gegen unerfahrene Gegner".....	50
3.1.2.5 Kampfdauer.....	50
3.1.2.5.1 "gegen bekannte Sieger".....	50
3.1.2.5.2 "gegen unbekannte Sieger".....	50
3.1.2.5.3 "gegen unerfahrene Gegner".....	51
3.1.2.6 Pleopodenstrom.....	51
3.1.2.7 Statusänderung der Tag 1-Verlierer.....	53
3.1.2.8 Ethogramme.....	53
3.1.2.8.1 "gegen bekannte Sieger".....	54
3.1.2.8.2 "gegen unbekannte Sieger".....	56
3.1.2.8.3 "gegen unerfahrene Gegner".....	58
3.1.3 Art des Signals zur Dominanzerkennung.....	60
3.1.3.1 Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion.....	60
3.1.3.2 Anzahl und Dauer der starken anterioren Atemwasserströme.....	61
3.1.3.3 Anzahl der Knalle.....	64
3.1.3.4 Aggressionspunkte.....	65
3.1.3.5 Kampfdauer.....	66
3.1.3.6 Statusänderung der Tag 1-Verlierer.....	67
3.2 Untersuchung der Antennulen-Rezeptoren.....	67
3.2.1 Aufbau der Antennule.....	67
3.2.2 Morphologische und morphometrischen Charakterisierung der Haar- und Porentypen und deren Verteilung auf der Antennule.....	68
3.2.2.1 Aesthetasken.....	69
3.2.2.2 Begleitendes Haar.....	73
3.2.2.3 Guardhaar.....	73
3.2.2.4 Einfache Haartypen.....	74
3.2.2.4.1 Kurzes einfaches Haar.....	76
3.2.2.4.2 Mittleres einfaches Haar.....	76
3.2.2.4.3 Breites langes einfaches Haar.....	78
3.2.2.4.4 Vergleich der einfachen Haartypen.....	80
3.2.2.5 Große Pore.....	82
3.2.2.6 Kleine Pore.....	83
3.3 Histologische Untersuchung der Antennule.....	83
3.3.1 Aesthetasken.....	84
3.3.2 Begleitendes Haar.....	91
3.3.3 Guardhaar.....	91
3.3.4 Einfache Haare.....	91
3.3.5 Große Pore.....	94
3.3.6 Weitere Befunde.....	94
4 Diskussion	97
4.1 Dominanzerkennung.....	97
4.1.1 Abfall der Aggression – ein Verlierer-Effekt?.....	97
4.1.2 Abfall der Aggression – ein Sieger-Effekt?.....	99
4.1.3 Mögliche Gründe für ein Fehlen der individuellen Erkennung.....	100
4.2 Verhaltensuntersuchung zur Art des Dominanzsignals.....	101

4.2.1 Andere Signaltypen.....	102
4.2.2 Das laterale Antennulofilament – die einzige chemorezeptive Extremität für das Dominanzsignal?.....	102
4.2.3 Das chemische Signal.....	103
4.3 Untersuchung der Antennulen-Rezeptoren.....	106
4.3.1 Ein neuer Haartyp – das breite lange einfache Haar.....	106
4.3.2 Unterschiede der einfachen Haartypen – Entwicklung oder unterschiedliche Typen.....	108
4.3.3 Funktion der anderen Haartypen.....	110
4.3.3.1 Aesthetasken.....	110
4.3.3.2 Begleitendes Haare.....	111
4.3.3.3 Guardhaar.....	112
4.3.3.4 Der große Porentyp.....	113
4.3.3.5 Der kleine Porentyp.....	114
4.4 Weitere Befunde der histologischen Untersuchung.....	114
4.5 Ausblick.....	115
5 Zusammenfassung.....	117
6 Anhang.....	119
6.1 Chemikalien.....	121
6.2 Tabellen.....	123
6.3 Abbildungsverzeichnis.....	127
6.4 Tabellenverzeichnis.....	129
6.5 Literaturverzeichnis.....	131
6.6 Veröffentlichungen.....	141
7 Danksagung.....	143

1 EINLEITUNG

Im Rahmen dieser Untersuchung wurde die Rolle der chemischen Kommunikation in aggressiven intraspezifischen Interaktionen des Pistolenkrebse *Alpheus heterochaelis* untersucht. Es sollte sowohl das Vorhandensein einer möglichen Dominanzhierarchie, sowie das zugrunde liegende Signal untersucht werden. Desweiteren sollten die Funktion der Antennule in diesem Zusammenhang aufgeklärt werden und deren sensorischen Haare morphologisch und funktionell beschrieben werden.

Kommunikation ist ein wichtiger Bestandteil tierischen Verhaltens. Sie dient unter anderem der Reduktion physiologischer Kosten (metabolischer Energie) und der Minimierung des Verletzungsrisikos während intra- und interspezifischer Interaktionen. Kommunikation ist definiert als ein Informationsaustausch zwischen Individuen durch vereinheitlichte Signale bzw. Verhaltensweisen, wobei meist ein Vorteil für den Sender und bzw. oder Empfänger auftritt, der aber nicht notwendig ist (Wilson, 1970; Rose, 1982). Rose widerspricht damit Itagaki und Thorp (1981), die nur von Kommunikation ausgehen, wenn zumindest für eines der beiden Tiere, Sender oder Empfänger, ein Vorteil entsteht.

Als Kommunikationsmittel kommen neben chemischen Duftstoffen auch visuelle, auditorische, hydrodynamische oder taktile Signale in Frage. Allerdings besitzen Crustaceen keine Tympanalorgane, daher kann ein Schallsignal nur als hydrodynamisches Signal wahrgenommen werden. Breithaupt (2001) geht davon aus, dass Crustaceen keinerlei Schall wahrnehmen können. Allerdings produzieren einige Crustaceenspezies Geräusche, z.B. der Knall der Alpheiden (siehe S. 8 ff) und Knarrgeräusche der Languste (Patek, 2001) (siehe auch Zusammenstellung bei Schmitz (2001)).

Die Kommunikation mittels visueller Signale bei Crustacea ist vor allem für terrestrische und semiterrestrische decapode Arten beschrieben worden, das bekannteste Beispiel sind die Winkerkrabben (*Uca spec.*). Die männlichen Winkerkrabben stehen am Rand ihrer Wohnhöhle und markieren durch auffälliges Scheren winken, das auf der ebenen Schlickfläche weithin sichtbar ist, ihr Revier. Das Winken wirkt auf Weibchen einladend und sie können sich schon aus größerer Entfernung den besten Partner aussuchen (Dingle, 1983; Backwell und Passmore, 1996; Jennions und Backwell, 1996; Pope, 2000). Auch wasserlebende Krebse zeigen eine visuelle Kommunikation, so ist auch das meral-spreading, das Hochheben und Spreizen der großen Scheren, ein visuelles Signal, welches Größe bzw. Kampfkraft zur Schau stellt und damit den Gegner einschüchtern bzw. einen Kampf verhindern soll (Rubenstein und Hazlett, 1974;

Dingle, 1983; Huber und Kravitz, 1995; Rutherford et al., 1996; Antonson und Paul, 1997). Auch bei der Partnersuche spielen visuelle Signale eine wichtige Rolle, so wählen Weibchen von *Procambarus clarkii* unter anderem anhand der visuellen Signalen von Männchen ihren späteren Partner aus (Dunham und Oh, 1996). Auch bei den in dieser Arbeit untersuchten Alpheiden soll eine visuelle Kommunikation erfolgen. Hughes (1996a,b) untersuchte, ob bei gespannter Schere der gut sichtbare weiße Dactyluszapfen (Abb. 4A) ein visuelles Signal in intraspezifischen Kämpfen darstellt. Männliche Alpheiden reagierten auf eine gespannte Schere aggressiver als auf eine geschlossene, auch bei Weibchen zeigte sich die



Abb. 1: Foto eines weiblichen Pistolenkrebsses *Alpheus heterochaelis*. Auffallend ist die große, modifizierte Knallschere, die sowohl rechtsseitig als auch linksseitig ausgebildet sein kann (hier rechte Schere). Die Weibchen dieser Art zeichnen sich durch eine längliche, mit wenig rezeptiven Haaren besetzte Zwickerschere aus (linke Schere).

gesteigerte Aggressivität auf eine geöffnete Schere, aber in einem geringeren Ausmaß. Eine

ähnliche Funktion hat ein weißer Fleck auf der Schere von *Calcinus laevimanus*; je größer dieser Fleck ist, desto größer sind die Siegeschancen des Tieres (Dingle, 1983).

Taktile Signale waren bisher nur selten Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. Ein Beispiel für die Kommunikation mittels taktiler Signale findet sich beim Flußkrebs *Orconectes virilis* (Ameyaw-Akumfi, 1979). Während des Kampfes greifen sich die Tiere gegenseitig an den Scheren und ziehen daran, um die Kraft des Gegners einzuschätzen. Das schwächere Tier beginnt nach einiger Zeit mit den Antennen auf die vordere Extremitäten des Gegners zu schlagen. Daraufhin lässt der Gegner den Unterlegenen los und dieser kann flüchten. Dasselbe Verhalten konnte Ameyaw-Akumfi (1979) auch bei *O. propinquus*, *Cambarus robustus* und *Procambarus clarkii* nachweisen. Allerdings wurde in diesem Artikel nicht vollkommen geklärt, welche Rolle die taktilen und welche die visuellen Signalanteile, die sich bewegenden Antennen, spielen.

Auch hydrodynamische Signale wurden bisher nur selten auf ihre kommunikative Wirkung hin untersucht; die meisten Untersuchungen beschäftigten sich mit chemischen Botenstoffen, die mittels hydrodynamischer Signale transportiert werden (siehe unten). Eine der wenigen Untersuchungen beschäftigte sich mit dem Einsiedlerkrebs *Calcinus tibicen*. Barron und Hazlett (1989) zeigten, dass bei Tieren mit annähernd gleicher Größe nach beiderseitigen visuellen Drohsignalen hydrodynamische Signale produziert werden. Dieses hydrodynamische Signal wird mit den Scaphognathiten erzeugt und auf den Gegner gerichtet. Der Empfänger flieht in den meisten Fällen, nachdem er das Signal wahrgenommen hat. Allerdings kann aufgrund der Versuche nicht ausgeschlossen werden, dass ein chemisches Signal mit dem Wasserstrom transportiert wird und dieses das eigentliche Kommunikationsmittel darstellt.

Chemische Kommunikation ist innerhalb der Crustaceen sehr weit verbreitet; sie dient dabei sowohl der intra- als auch der interspezifischen Kommunikation (Pheromone: intraspezifische Signale; Allomone: interspezifische Signale (Wilson, 1970)). Olfaktorische Signale treten dabei in verschiedenen Verhaltenskontexten und teilweise in Kombination mit anderen Signaltypen auf. Neben den oben beschriebenen visuellen spielen vor allem die olfaktorischen Signale bei der Partnersuche eine wichtige Rolle. Die Verwendung von Sexualduftstoffen konnte dabei bei Krabben (*Erimacrus isenbeckii*: Asai et al., 2000; *Carcinus maenas*: Bamber und Naylor, 1969; Eales, 1974 *Telmessus cheiragonus*: Kamio et al., 2000), Hummern (*Homarus americanus*: Atema und Engstrom, 1971, Dunham, 1978; Cowan und Atema, 1984; Atema, 1986), Signalkrebsen (*Pacifastacus leniusculus*: Stebbing et al., 2003) und bei Flußkrebsen (*P. clarkii*: Ameyaw-Akumfi und Hazlett, 1975, Dunham, 1978; *Orconectes virilis*: Hazlett, 1985)

nachgewiesen werden. Bisher konnte aber nur bei der Krabbe *E. isenbeckii* die Struktur des verwendeten Pheromons entschlüsselt werden (Asai et al., 2000). Meist werden Geschlechtspheromone von den Weibchen abgegeben und die Männchen sind die Empfänger (z.B. Bamber und Naylor, 1969; Dunham, 1978; Hazlett, 1985; Atema, 1986; Stebbing et al., 2003). Die Geschlechtspheromone haben neben der Geschlechtererkennung auch Einfluss auf die Aggressivität des Empfängers (z.B. Hazlett, 1985; Rahman et al., 2001; Stebbing et al., 2003). Chemische Kommunikation spielt nicht nur bei der Partnerwahl eine wichtige Rolle, sondern auch bei intraspezifischen Kämpfen und damit bei der Ausbildung bzw. Aufrechterhaltung von Dominanzhierarchien.

Da intraspezifische Kämpfe energetisch kostenintensiv sind und mit steigender Dauer, die mit einer Erhöhung der Eskalationsstufe einhergeht, ein immer größeres Verletzungsrisiko bergen (Johnson, 1977; Barnard und Burk, 1979; Juanes und Smith, 1995; Neat et al., 1998; Rovero et al., 2000), sollten beide Kontrahenten versuchen, den Kampf möglichst rasch, das heißt auf einer niedrigen Eskalationsstufe, zu beenden. Es sollte sich daher eine Form der Abschätzung der Kampfkraft und Motivation des Gegners entwickelt haben, die es den Tieren ermöglicht, die Kosten dieser Kämpfe zu minimieren. Da diese Kämpfe auch die Wahrscheinlichkeit erhöhen, von Fressfeinden entdeckt zu werden, sollte diese Abschätzung und die daraus folgende Entscheidung sehr schnell vor sich gehen. Bei Tierarten, die Dominanzhierarchien ausbilden, beruht diese Kampfentscheidung meist auf der Wahrnehmung des sozialen Status des Gegners. Dies führt zu stabilen Hierarchien, in denen Kämpfe nur noch vereinzelt auftreten (Copp, 1986). Die Abschätzung der Kampfkraft über den Dominanzstatus ermöglicht es den Tieren, Kämpfe mit vermeintlich stärkeren Tieren zu vermeiden bzw. eine Eskalation durch Flucht zu verhindern.

Eine Dominanzerkennung kann sowohl auf individueller als auch auf gruppenspezifischer Ebene stattfinden. Die gruppenspezifische Erkennung beruht dabei auf der Erkennung von vormals siegreichen Tieren, wobei es keinen Unterschied macht, ob das erkennende Tier schon einmal gegen diesen Gegner verloren hat oder nicht. Diese Form der Erkennung ist bei Crustaceen bisher nur bei *Procambarus clarkii* beschrieben worden (Copp, 1986; Zulandt-Schneider et al., 1999). Bei dieser Art dient nur die vorherige Kampferfahrung, ob der Gegner in vorherigen Kämpfen siegreich war oder verlor, zur Kampfentscheidung. Das bedeutet, dass ein einziges Signal und damit Merkmal ausreichend ist, um die Unterscheidung Sieger bzw. Verlierer zu treffen. Bei der individuellen Erkennung, das heißt ein Tier kann sich daran erinnern, ob es gegen diesen Gegner schon einmal gekämpft hat und wie dieser Kampf ausging, werden zur

eindeutigen Unterscheidung mehrere Merkmale benötigt. Bei decapoden Crustaceen ist diese Form der Erkennung sehr weit verbreitet (Stomatopoda: Caldwell, 1979, 1985, 1992; Einsiedlerkrebs: Hazlett, 1969; Hummer: Karavanich und Atema, 1988 a,b, Berkey und Atema, 1999; Garnele: Johnson, 1977). Caldwell (1982) beschrieb sogar die individuelle Erkennung über Artgrenzen hinweg, so vermied *Gonodactylus zaca* weitere Kämpfe, wenn er auf einen *G. bahiahondensis* traf, der ihn im vorherigen Kampf besiegte. Bei den meisten dieser Beispiele konnten die Autoren nachweisen, dass es ein olfaktorisches Signal ist, welches die Erkennung ermöglicht. Sowohl bei Hummern als auch bei Flußkrebsen soll der Urin an sich oder ein mit dem Urin ausgeschiedener Stoff das Pheromon sein (Breithaupt et al., 1994; Karavanich und Atema, 1998a,b; Zulandt-Schneider et al., 1999). So konnten Breithaupt et al. (1999) zeigen, dass Hummer in intraspezifischen Kämpfen keine Erkennung von Siegern bzw. Individuen mehr möglich war, solange beim Gegner die Urinexkretion blockiert war. Einen Verlust des Erkennungsvermögens konnte auch festgestellt werden, wenn man den Tieren die chemorezeptiven Aesthetasken auf den lateralen Antennulofilament entfernte, wohingegen Tiere mit abgeschnittenem medialen Filament dazu noch in der Lage waren (Tierney und Dunham, 1982).

Die Antennulen sind die 1. Antennen von Crustaceen, auf ihnen sitzen sowohl chemosensitive als auch mechanische bzw. hydrodynamische Rezeptoren. Neben den Antennulenzereptoren sind weitere chemo-, mechanosensitive und bimodale (sowohl chemo- und mechanosensitive) Rezeptoren aber auch über fast die gesamte Körperoberfläche verteilt (Laverack, 1964, 1988; Shelton und Laverack, 1970; Thomas, 1970; Vedel und Clarac, 1976; Ball und Cowan, 1977; Tyson und Sullivan, 1979; Altner und Prillinger, 1980; Ache, 1982; Bush und Laverack, 1982; Derby, 1982; Derby und Atema, 1982; Roye und Dillaman, 1982; Hatt, 1986; Spencer und Linberg, 1986; Derby, 1989; Mesce, 1993). Die Antennule besteht meist aus einem lateralen und einem medialen Filament (Abb. 6). Bei Stomatopoden jedoch teilt sich das laterale Antennulofilament in zwei weitere Filamente auf, wobei eines die Aesthetasken trägt (Mead und Weatherby, 2002). Das laterale Filament trägt im distalen Drittel ventral die Aesthetasken, diese Region wird als Bürstchen („Tuft“) bezeichnet. Die Aesthetasken stechen hervor, da sie relativ groß und daher mit bloßem Auge erkennbar sind. Sowohl die Morphologie als auch die Innervation und Funktion der Aesthetasken wurde bei verschiedenen Crustaceenarten eingehend untersucht (Barber, 1961; Ghiradella et al., 1968a,b; Spencer, 1986; Spencer und Linberg, 1986; Tierney et al., 1986; Grünert und Ache, 1988; Steullet et al., 2000; Derby et al., 2001a,b; Steullet et al., 2001). Die Aesthetasken ermöglichen, wie schon erwähnt, die Erkennung der Dominanz,

außerdem sind sie für die Geschlechtererkennung notwendig (Tierney und Dunham, 1982). Eine wichtige aber nicht ausschließliche Rolle spielen die Aesthetasken bei der Nahrungssuche (Ache, 1972; Spencer, 1986; Spencer und Linberg, 1986; Rebach et al. 1990; Horner et al., 2000; Derby et al. 2001b; Steullet et al., 2001). Neben den Aesthetasken, die bei allen bisher untersuchten decapoden Krebsarten vorkommen, gibt es auf den Antennulen noch weitere Rezeptortypen, die sich aber von Art zu Art unterscheiden können.

Bei *Panulirus argus* beschrieb Laverack (1964) drei verschiedene Rezeptortypen. Neben dem Aesthetasken etablierte er das Guardhaar, ein langer schlanker Haartyp, der zur Haarspitze hin immer dünner wird, und nur im Bürstchen beidseitig zu den Aesthetaskenreihen vorkommt. Das begleitende Haar (companion setae) kommt ebenfalls nur in der Bürstchenregion vor, es handelt sich dabei um bewegliche Haare, die sehr viel kürzer sind als die Aesthetasken. Drei neue Haartypen konnten durch Spencer und Linberg (1986) bei *Panulirus interruptus* definiert werden. Sowohl das gedrungene einfache Haar („stout simple seta“) als auch das gefiederte Haar („pappose seta“) kommen nur dorsal und distal zur Bürstchenregion vor. Der dritte Haartyp, das gedrungene oder gebogene einfache Haar („stout simple seta“ oder „curved simple seta“), tritt nur auf dem distalen Teil des medialen Filaments auf. Die erneute Untersuchung von *Panulirus argus* durch Cate und Derby (2001) erbrachte nochmals zwei neue Typen, das bedornte Haar („setuled seta“) und das asymmetrische Haar („asymmetric seta“). Das asymmetrische Haar sitzt nur in der Bürstchenregion, in direkter Nähe zu den Aesthetasken und ist ein langer zugespitzter Haartyp. Sowohl auf dem medialen als auch auf dem lateralen Filament kommt das bedornte Haar vor, dabei handelt es sich um einen kurzen Haartyp, der dicke Dornen („setules“) aufweist. Die Autoren benannten auch das von Spencer und Linberg (1986) beschriebene gefiederte Haar („pappose seta“) in Haar mit Haube („hooded seta“) um. Außerdem teilten sie den einfachen Haartyp, ebenfalls von Spencer und Linberg (1986) beschrieben, in drei neue Typen auf, das kurze, das mittlere und das lange einfache Haar. Cate und Derby (2001) untersuchten auch die Innervation des Haar mit Haube sowie der einfachen Haartypen und konnten so den bimodalen, sowohl chemo- als auch mechanosensorischen, Charakter der Haartypen nachweisen. Beim Hummer, *Homerus americanus*, konnten insgesamt sieben verschiedene Haartypen nachgewiesen werden (Guenther und Atema, 1998), neben dem etablierten Aesthetask, Guardhaar, begleitendes Haar, asymmetrischen Haar und dem gefiederte Haar, hier „supracuticular plumose seta“ genannt, beschrieben sie zwei neue Haartypen. Das gezähnelte Haar („serrulate seta“) besitzt nur auf einer Seite kutikuläre Zähne, wohingegen das vollständig gezähnelte Haar („cupped serrulate seta“) auf fast der ganzen Haaroberfläche kutikuläre Zähne

besitzt. Weniger Haartypen wurden sowohl bei Krabben als auch bei Einsiedlerkrebsen nachgewiesen. Bei der Krabbe *Carcinus maenas* wurden nur vier Haartypen beschrieben, neben dem Aesthetask und dem Guardhaar auch ein langer und ein kurzer Haartyp, die beide dem einfachen Haartyp der *Panulirus*-Arten entsprechen (Fontaine et al., 1982). Auch der Einsiedlerkrebs *Pagurus alaskensis* wies keinen neuen Haartyp auf, allerdings teilte Snow (1974) die Haare nur nach ihrer topographischen Lage und nicht nach ihrer Morphologie ein.

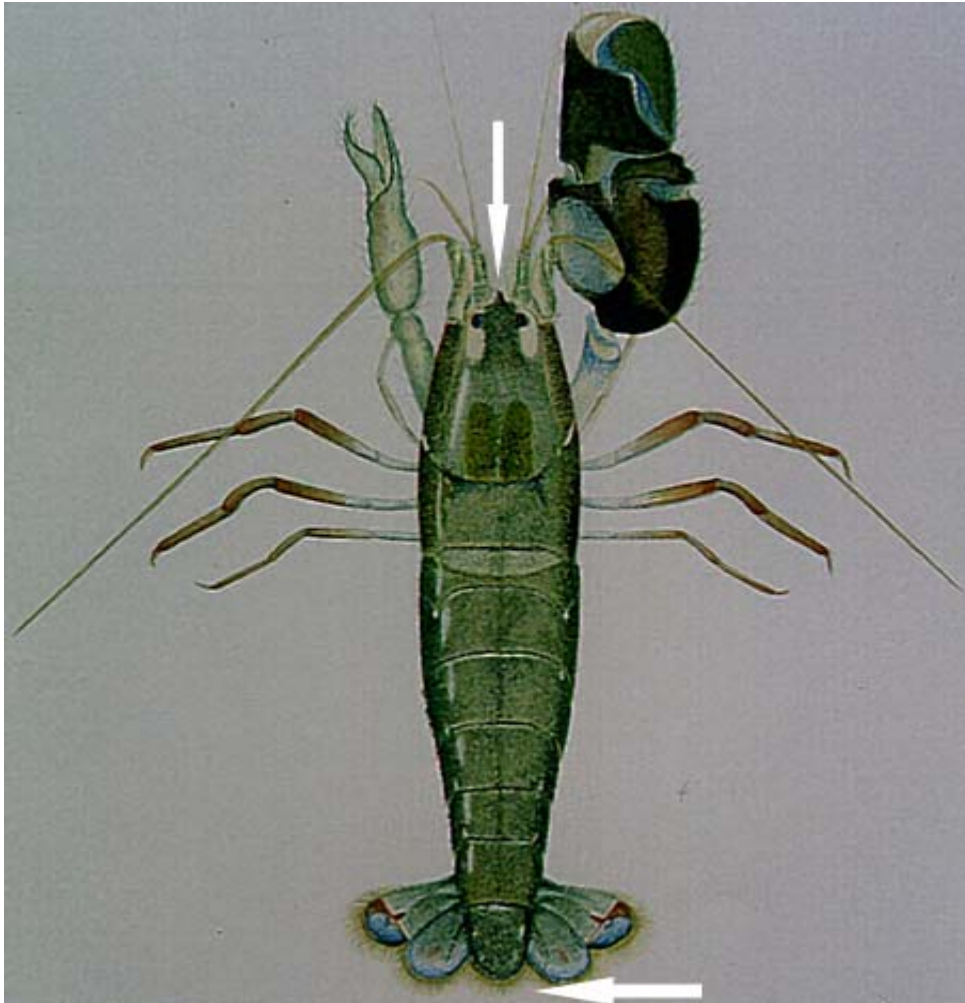


Abb. 2: Zeichnung eines männlichen Pistolenskrabbes *Alpheus heterochaelis* von dorsal. Auffallend ist die große modifizierte Knallschere, die sowohl links- als auch rechtsseitig sein kann. Die andere Schere ist eine einfache Zwickerschere und bei Männchen mit vielen rezeptiven Haaren besetzt, außerdem ist der Dactylus gebogen. Die Pfeile markieren die Bezugspunkte für die Messung der Körpergröße. Zeichnung verändert nach Brooks und Herrick (1891).

Alpheus heterochaelis gehört zur Familie der Alpheidae, welche sich durch die Modifikation einer der beiden Scheren des 1. Laufbeinpaars auszeichnen (Abb. 1+2+4). Diese Veränderung betrifft dabei sowohl die Größe der Schere im Gegensatz zur unmodifizierten Schere als auch die abgewandelte Form der Schere. Die Körperseite, auf der die Knallschere sitzt, ist zufallsbedingt

und weder geschlechts- noch größenabhängig, da der Verlust der Knallschere zu einer Transformation der Zwick- in eine Knallschere führt und die verlorene als Zwickschere regeneriert wird (Wilson, 1903; Govind und Read, 1994; Read und Govind, 1997). Bei der hier vorgestellten Art, *Alpheus heterochaelis*, kann die modifizierte Schere (= Knallschere) eine Länge von ca. 2,6 cm erreichen, dies entspricht der halben Körperlänge. Die Knallschere dient zur Erzeugung des familientypischen Knalls bzw. Wasserjets. Der deutlich hörbare Knall ist hierbei jedoch nur eine sekundäre Erscheinung, die für die Pistolenkrebse als Schallereignis wahrscheinlich nicht wahrnehmbar ist (B.A. Hazlett unpubl. Daten, in Hazlett, 1972). Der Knall wird durch das Zerplatzen einer Kavitationsblase erzeugt, welche beim schnellen Zuschlagen der gespannten Knallschere auftritt. Bisher ist nur die Knallerzeugung bei *Alpheus heterochaelis* vollkommen aufgeklärt (Versluis et al., 2000), dabei konnten frühere Hypothesen (siehe Schmitz, 2001) widerlegt werden. Die Knallerzeugung wird durch das Spannen der Knallschere eingeleitet, hierbei wird eine Sehne über einen kleinen Fortsatz des Propodus gehoben, wodurch die Schere ohne weitere Muskelkraft gespannt bleibt. Dieser Spannvorgang dauert im Mittel 500 ms (Herberholz und Schmitz, 1998), er kann jedoch jederzeit abgebrochen werden, wobei dann aber die Schere langsam geschlossen und kein Knall erzeugt wird. Das Spannen der Knallschere wird durch das Anheben der Sehne mittels eines Muskels beendet, dadurch schnappt die Schere innerhalb von 600 μ s zu. Bei diesem Zuschnappen gleitet ein Zapfen am Dactylus in eine Ausbuchtung des Propodus und verdrängt dabei das darin befindliche Wasser. Das Wasser tritt dabei über eine Rinne im Propodus an der Scherenspitze aus und erreicht dabei eine Geschwindigkeit von 25 m/s. Diese hohe Geschwindigkeit beziehungsweise der hohe Druck und die hohe Temperatur bewirkt, dass sich an der Spitze der Knallschere 375 μ s nach dem Scherenschluss eine Kavitationsblase bildet, die mit der Wasserströmung von der Schere weg driftet. Die Kavitationsblase implodiert innerhalb von 300 μ s und erzeugt dabei den hörbaren Knall und gleichzeitig einen Lichtblitz (Dauer: <10 ns) (Shrimpoluminiszenz) (Lohse et al., 2001). Dieser Wasserjet wird je nach den Lebensumständen für verschiedene Aufgaben verwendet. Bei gesteinsbohrenden Arten, z.B. *Alpheus saxidomus* (Fischer, 1981; Fischer und Meyer, 1985), wird er als Schlagbohrer benutzt, um die Wohnhöhle zu bauen und zu erweitern. Bei der Paarbildung wird über die Stärke des Knalls die Größe des möglichen Partners ermittelt (Schein, 1977; Conover und Miller, 1978). Bei Höhlenbewohnern wird mit dem Knall die Höhle sowohl gegenüber Artgenossen als auch gegenüber artfremden Tieren verteidigt (MacGinitie, 1937; Volz, 1938). Das gegenseitige Anknallen zweier Pistolenkrebse während intraspezifischer Kämpfe dient auch der unblutigen Dominanzausbildung. Beim Beutefang wird ebenfalls der

Wasserjet benutzt, die Beute wird mit der Zwickschere festgehalten und mit der Knallschere aus kürzester Entfernung mehrmals angeknallt, was zur Bewusstlosigkeit, Verletzung oder Tod der Beute führt (MacGinitie, 1937; MacGinitie und MacGinitie, 1949; Beal, 1984). Die zweite, nicht modifizierte Schere (= Zwickschere) entspricht einer üblichen decapoden Schere des umgewandelten 1. Laufbeinpaars. Neben dieser Modifikation des 1. Scherenpaars fällt auch die Umwandlung des 2. Laufbeinpaars auf. Dieses Laufbeinpaar wurde ebenfalls zu Scheren umgewandelt, wobei aber beide Scheren gleich gestaltet sind. Allerdings wurde die Beinlänge erheblich verlängert, wodurch der Radius in dem die Scheren Nahrung greifen können, erheblich erweitert wurde.

Alpheus heterochaelis bewohnt die warmen Küstengewässer von Florida bis Brasilien und bevorzugt dabei geröllreiche Gebiete, z.B. Korallenbruch. Diese Art kommt meistens in sehr großen Dichten vor, wobei die einzelnen Baue dieser Höhlenbewohner zwischen 5 und 50 cm voneinander entfernt sind (Nolan und Salmon, 1970). Diese hohe Dichte und die hohe innerartliche Aggressivität (Nolan und Salmon, 1970) sollte eine Dominanzerkennung bedingen, um die aggressiven Interaktionen und ihre Folgen zu minimieren. Die Einschätzung der Kampfkraft des Gegners könnte dabei über das Abschätzen der Größe der gespannten Scheren, der Kraft des Wasserjets bzw. die freigesetzte Energie der Kavitationsblase oder durch andere hydrodynamische oder chemische Signale erfolgen. Dabei könnten die von den Tieren erzeugten Wasserströme eine Rolle spielen, neben dem Pleopodenstrom sind dies ein lateraler, ein schwacher anteriorer und ein starker anteriorer Atemwasserstrom (Abb. 3; Herberholz und Schmitz, 2001). Der nach posterior gerichtete Pleopodenstrom wird sowohl während der Fortbewegung, als auch während des Stehens erzeugt. Er dient zum Graben der Höhle, zum Wegfächeln von lockerem Sediment, zur Bewegung und Sauerstoffversorgung der anhaftenden Eier bei Weibchen sowie zum Schwimmen und der Unterstützung des Gehens (Nolan und Salmon, 1970). Die Autoren beschrieben sogar eine aggressive Funktion des Pleopodenstroms, da Weibchen ihn zum Teil gezielt in Richtung anderer Weibchen erzeugten. Herberholz und Schmitz (2001) konnten jedoch nachweisen, dass diese Funktion nur eine geringe Bedeutung in der innerartlichen Kommunikation besitzt, wenn die Tiere sich in der Mitte ihres Häutungszyklus befinden. Der schwache anteriore Atemwasserstrom wird durch das Schlagen der Scaphognathiten, Endopoditen der 2. Maxillen, erzeugt, wodurch frisches Wasser in die Kiemen gesaugt und verbrauchtes Wasser abgeführt wird (Herberholz und Schmitz, 2001). Das verbrauchte Wasser kann durch das Schlagen der Exopoditen der 2. und 3. Maxillipede nach lateral abgelenkt werden; so entsteht der laterale Atemwasserstrom. Dieser laterale

Atemwasserstrom könnte dazu dienen, das verbrauchte Wasser aus dem Bereich der chemosensorischen Aesthetasken fernzuhalten, um die Wahrnehmung von anderen olfaktorischen Signalen nicht zu behindern (Herberholz und Schmitz, 2001). Der starke anteriore Atemwasserstrom, über dessen Erzeugungsmechanismus bisher nichts bekannt ist, wird nur kurz nach einem Kontakt oder Knall erzeugt und ist auch der einzige Wasserstrom der meistens auf die Antennulen des Gegners gerichtet ist (Herberholz und Schmitz, 2001). Dies deutet daraufhin,

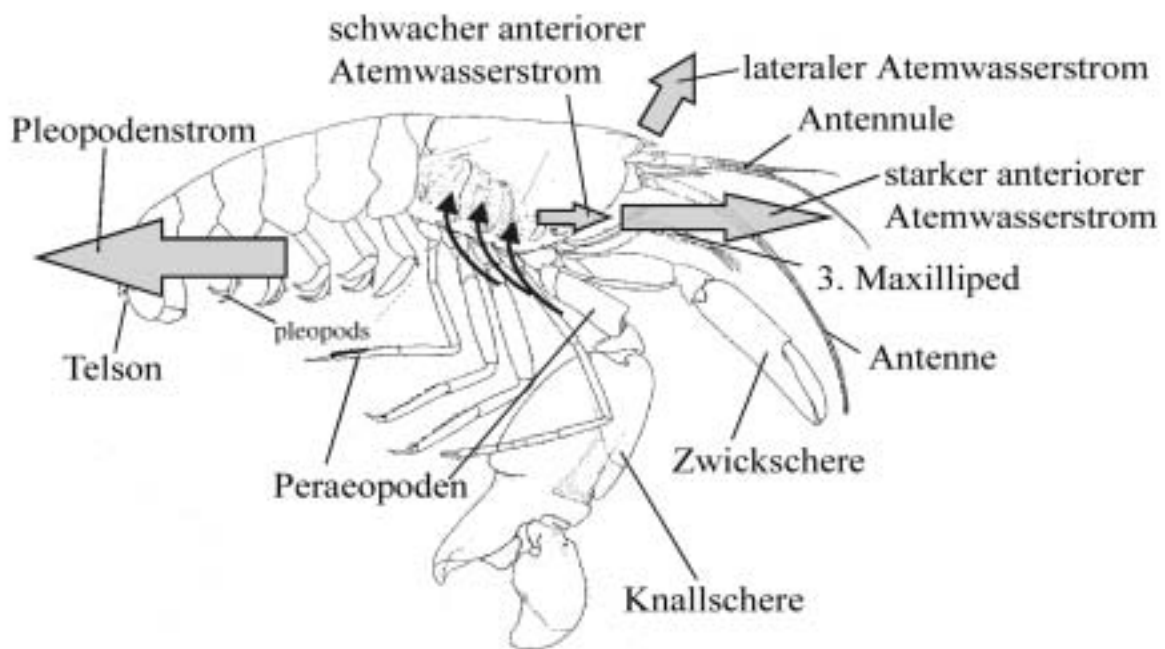


Abb. 3: Schematische Zeichnung eines Pistolenkrebss von lateral. Dargestellt sind neben den vier vom Tier produzierten Wasserströme (graue Pfeile) auch der Wasserdurchfluss durch die Kiemenkammer (schwarze Pfeile). Nur der Pleopodenstrom ist posterior gerichtet und beinhaltet nur Umgebungswasser. Sowohl der laterale, als auch die beiden anterioren Atemwasserströme stellen beschleunigtes und beim lateralen zusätzlich abgelenktes Wasser aus der Kiemenhöhle dar. Geändert nach Herberholz und Schmitz (2001)

dass er eine wichtige Rolle in der intraspezifischen Kommunikation spielen könnte, wobei es sich aber um ein hydrodynamisches, olfaktorisches oder ein kombiniertes Signal handeln könnte (Herberholz und Schmitz, 2001). Ein olfaktorischen Signal, welches mit dem starken anterioren Atemwasserstrom transportiert wird, könnte, wie vorher für den Hummer beschrieben, der Urin sein bzw. ein Stoff, der in den Urin sezerniert wird. Sowohl für ein hydrodynamisches Signal als auch für ein olfaktorisches könnten die Sinneshaare der Antennulen die Rezeptororgane sein, falls bei *Alpheus heterochaelis* eine ähnliche Rezeptorausstattung vorhanden ist wie bei Hummer oder Flußkreb (siehe S. 6 ff).

Das Ziel dieser Arbeit war es, die chemische Kommunikation während intraspezifischer Kämpfe zu analysieren. Dies beinhaltet neben der Untersuchung des Signaltyps und der entsprechenden rezeptiven Organe auch den verhaltensfunktionellen Zusammenhang der benutzten Signale. Hierzu wurde mittels quantitativer Ethologie untersucht, ob bei *Alpheus heterochaelis* eine Dominanzerkennung stattfindet und auf welcher Ebene, das heißt ob eine gruppenspezifische oder eine individuelle Erkennung erfolgt. Ausgehend von dieser Fragestellung wurde ebenfalls quantitativ ethologisch durch Ausschaltversuche untersucht, welcher Signaltyp die Dominanzerkennung ermöglicht.

Außerdem wurde die Antennule als mögliches rezeptives Organ für die Dominanzerkennung mittels Rasterelektronenmikroskopie und anhand von Semidünnschnitten untersucht, wobei neben der Darstellung der verschiedenen Haartypen auch deren Innervation aufgeklärt werden sollte.

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Tiere und Tierhaltung

Alle Versuchstiere gehörten der Art *Alpheus heterochaelis* (Decapoda: Alpheidae) an. Sie wurden von der Firma Gulf Specimen Company (Panacea, Florida, USA) im März 2000 und im März 2001 bezogen. Alle Tiere entstammten einer Population und wurden an der Golfküste nahe Panacea (Florida, USA) gefangen. Die Pistolenkrebse wurden einzeln in kleinen perforierten Plastikgefäßen (11*11*15 cm L*B*H) gehältert. Der Boden dieser Gefäße war ca. 2 cm hoch mit Muschelbruch bedeckt und eine leere Muschelschale diente als Unterschlupf. Jeder Topf war mit einer Nummer versehen, die der Tiernummer entsprach, um eine eindeutige Identifikation zu gewährleisten. Diese Plastikgefäße hingen in einem mit Meerwasser gefüllten Becken (195*90*15 cm) zu je sieben in einer Reihe und bis zu acht Reihen nebeneinander. Das Meerwasser hatte eine Dichte von 1,024 kg/L bis 1,032 kg/L, bei einer Temperatur zwischen 23° - 24°C. Das Meerwasser wurde aus destilliertem Wasser und dem Salz „Reef Salt“ (Aqua Medic, Deutschland) unter Zusatz von Mineralien, Spurenelementen und Calcium (Mineralkomplex S, Preis Aquaristik, Deutschland; Hydrokoll und biotip, beides HW Wiegandt GmbH, Deutschland) hergestellt und in einem 1500 l fassenden Tank bevorratet. Die Haltungsbecken wurde mittels jeweils zweier Eheim-Filter (Typ 2260, Eheim, Deutschland) gereinigt, wobei an einem ein Eiweißabschäumer (Eigenbau) angeschlossen war. Die Filter wurde nur bei nachlassendem Wasserdruck gereinigt (alle 1-1 1/2 Jahre); der Abschäumer wurde ebenfalls nur unregelmäßig gereinigt (alle 1-2 Monate). Zwischen den Reihen mit Plastikgefäßen befanden sich zur Sauerstoffanreicherung jeweils Ausströmersteine, die zu mehreren an einer Membranpumpe (SP802 SSR, Schwarzer GmbH & Co. KG, Deutschland) angeschlossen waren. Dreimal wöchentlich wurden je 10 l destilliertes Wasser nachgefüllt, um den Verlust durch Verdunstung auszugleichen. Alle eineinhalb bis zwei Monate wurde ein Teilwasserwechsel durchgeführt, wobei 50 l Wasser entnommen und durch 30 l destilliertes Wasser und 30 l Meerwasser ersetzt wurden. Wöchentlich erfolgte eine Zugabe von Spurenelementen und Mineralien (Mineralkomplex S, Preis Aquaristik, Deutschland) und Calcium (Formel Preis Korall, Preis Aquaristik, Deutschland). Der Hell-Dunkel-Rhythmus lag bei jeweils 12 h, wobei keine jahreszeitliche Änderungen vorgenommen wurden. Die Fütterung erfolgte dreimal pro Woche, wobei anfangs neben Krill und Mückenlarven auch Fisch und Muscheln verfüttert wurden. Die Fütterung von Fisch und Muscheln wurde jedoch Anfang 2002 eingestellt.

Alle gekauften Pistolenkrebse waren adult und die Weibchen zeigten teils schon bei der Ankunft und auch in unregelmäßigen Abständen während der Haltung reife Ovarien. Die Körperlängen betragen bei Ankunft zwischen 3,4 cm und 4,6 cm. Die Körperlängenmessung erfolgte zwei bis drei Tage nach jeder Häutung und gemessen wurde der Abstand zwischen Rostrumspitze und Telsonende (Abb. 2). Bei jeder Vermessung wurde auch die Scherenlänge von der Scherenspitze bis zur Basis, die Scherenbreite, an der augenscheinlich breitesten Stelle, und die Scherenhöhe, auf der Höhe des Propodus-Dactylus-Gelenks, gemessen (Abb. 4B). Die Tiere wurden nach dem

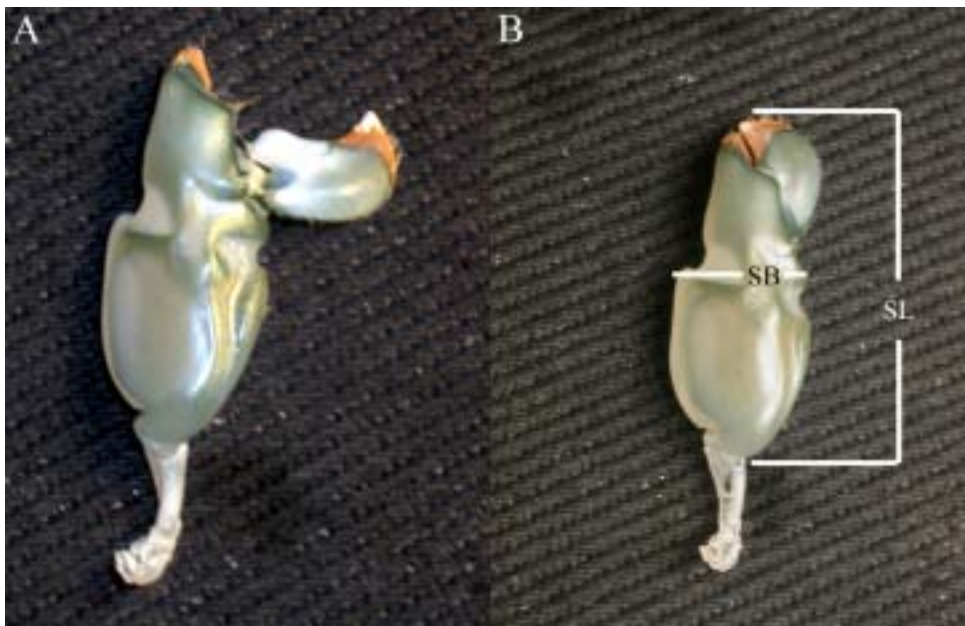


Abb. 4: Fotografie einer Knallschere. A) Die Scherenexuvie ist geöffnet dargestellt, wie sie auch während des Spanns geöffnet ist. Der weiße Dactyluszapfen, der ein visuelles Signal darstellen soll, ist deutlich sichtbar. B) Dieselbe Schere im geschlossenen Zustand mit Angabe der Meßpunkte. SL = Scherenlänge, SB = Scherenbreite.

Vermessen mit einer Nummer (Opalithplättchen für Bienenköniginnen, Hamann, Deutschland) beklebt (2-Komponentenkleber, plus endfest 300, Uhu, Deutschland). Die Nummer diente einerseits zur eindeutigen Identifizierung in den Versuchen und andererseits zur Erkennung einer Häutung. Der Häutungsrythmus betrug ungefähr 28 Tage, schwankte aber zwischen 14 und 42 Tagen. Eine Kontrolle auf Häutungen fand täglich außer an den Wochenenden statt. Häutungsreste wurde aus den Behältnissen entfernt, andernfalls wurden sie zu großen Teilen von den Tieren gefressen. Die Scherenexuvien wurden zur Kontrolle nachträglich nochmals vermessen, da versucht wurde, am lebenden Tier ein berührungsloses Vermessen durchzuführen, um die Autotomie der Schere zu verhindern. Die Tiere wurden im Haltungsbecken nicht nach Geschlechtern getrennt, da durch die Einzelhaltung in den kleinen Plastikgefäßen keine direkten Kontakte, weder chemisch, hydrodynamisch noch taktil, möglich waren.

2.2 Verhaltensversuche

Alle Verhaltensversuche fanden unter gleichen Versuchsbedingungen und im selben Versuchsaufbau statt. Die Versuche wurden tagsüber zwischen 9:00 und 17:00 durchgeführt. Die Tiere eines Versuchspaares wurden nach annähernd gleicher Scherenlänge und Körperlänge ausgewählt. Die Differenz zwischen den Tieren lag bei der Scherenlänge unter 0,2 cm, was weniger als 10% der Scherenlänge entspricht, und bei der Körperlänge unter 0,55 cm, was ca. 13% der Körperlänge entspricht. Körpergrößenunterschiede von über 30% bewirkten bei dem Stomatopoden *Gonodactylus viridis*, dass die Kämpfe ausschließlich vom größeren Tier gewonnen wurden (Caldwell und Dingle, 1979). Für *Alpheus heterochaelis* konnte Schein (1977) diese Verschiebung der Siegeschancen schon bei Größenunterschieden von 10% feststellen. Sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen konnten nur weniger als 1/3 der kleineren Tiere den Kampf gewinnen, dies änderte sich jedoch bei Kämpfen in der Nacht, hier gewannen Tiere mit bis zu 10% geringerer Körpergröße annähernd 2/3 der Kämpfe (Schein, 1977). In den hier vorgestellten Versuchsreihen trat keine Verschiebung der Siegeschancen zu den größeren Tieren hin auf, sie lag bei annähernd 50%. Alle verwendeten Tiere standen in der Mitte ihres Häutungszyklus und hatten sich mindestens eine Woche vor Versuchsbeginn gehäutet.

2.2.1 Versuchsaufbau

Als Versuchsbehälter fungierte ein mit 6 l Meerwasser gefülltes Aquarium mit den Maßen 30*24*24 cm. Die Wassertemperatur betrug während der Versuche 20°-24°C. Das Becken wurde nicht belüftet, da das Wasser nach jedem Versuch ausgetauscht wurde. Die Dichte des Meerwasser betrug zwischen 1,030 und 1,032 kg/L. Der Boden des Becken war mit schwarzen Stoff bespannt, um den Pistolenkrebsen das Laufen zu ermöglichen. Das Aquarium befand sich auf einem schwingungs-gedämpften Tisch in einem vollständig abgedunkelten Raum. An der Längsseite des Aquariums befand sich, als einzige Lichtquelle, ein Diaprojektor. Mittels eines Schlitzdia wurde eine vertikale Wasserschicht beleuchtet, die in ihrer Höhe ungefähr der Körperhöhe der Versuchstiere entsprach. Über dem Becken war mittig eine Videokamera (Professional VC 550 AF, Bauer, Deutschland) angebracht, die über einen Timer (VTG 55, FOR bzw. FX Titler WJ-AVE1/G, Panasonic, Japan) mit einem Videorekorder (AG 7355, Panasonic, Japan) verbunden war. Alle Aufzeichnungen erfolgten, wegen der nachgeschalteten Zeiteinblendung des Timer, nur über den Videorekorder auf 240 min VHS-Bändern (HG, Philips; Fine Quality, Fuji; DX, Sony).

2.2.2 Strömungsvisualisierung

Zur Darstellung der, von den Tieren erzeugten, Wasserströme wurde das Beckenwasser mit kleinen Plastikpartikeln versetzt (Abb. 5). Es kam ein Gemisch aus ABS- und Polyamid-Kunststoff zum Einsatz, das ungefähr die Dichte des verwendeten Meerwassers (Dichte: 1,030 – 1,032 kg/L) aufwies und dadurch im Wasserkörper schwebte. Der ABS-Kunststoff (Acrylnitril-Butadien-Styrol, Handelsname Novodur P3M, Bayer, Deutschland) wies dabei mit einer Dichte von 1,04 kg/L einen etwas höheren Wert auf als der Polyamid-Kunststoff (Dichte: 1,03 kg/L; Rilsan BMN 0 D, Atofina, Deutschland). Aufgrund der physikalischen Eigenschaften des Plastiks konnten die Partikel bei seitlicher Beleuchtung anhand ihrer Lichtreflektion verfolgt werden.



Abb. 5: Fotografie des Versuchsaufbaus. Die kleinen Plastikpartikel (weiße und blaue Punkte) lassen sich bei seitlicher Beleuchtung verfolgen und können aufgrund ihrer geringen Größe leicht durch die von den Tieren produzierten Wasserströme verdriftet werden.

Da die Kunststoffe nur als Granulat erhältlich waren, mussten sie auf die gewünschte Größe von 0,50 – 0,63 mm Durchmesser zerkleinert werden. Hierzu wurde das Granulat in flüssigen Stickstoff getaucht, wodurch das Plastik spröde wurde. Dieses spröde Material wurde mit einer elektrischen Kaffeemühle (MC 2310, Siemens, Deutschland) zerkleinert. Die so zerkleinerten Rohpartikel wurden mittels Metallprüfsieben (Haver & Boecker, Deutschland) der Maschenweite mm und 0,50 mm aufgetrennt. Nur die Partikel mit einer Größe zwischen 0,50 und 0,63 mm wurden in den Versuchen eingesetzt.

Neben den bisher erwähnten Kunststoffarten, wurden weitere Materialien auf ihre Eignung zur Strömungsvisualisierung getestet. Die Dichte des Kunststoffes Styrolux, eines Polystyrols, (Styrolux 656C glasklar, BASF, Deutschland) war mit 1,02 kg/L zu gering, so dass die Partikel nur an der Wasseroberfläche schwammen. Ebenfalls ungeeignet war handelsüblicher ungemahlener Speisemohn, der eine zu hohe Dichte aufwies und sofort zu Boden sank. Auch eine Erhöhung der Meerwasserdichte auf 1,035 kg/L erbrachte keine Veränderung.

2.2.3 Allgemeine Versuchsdurchführung

Das Becken wurde vor jedem Versuch mit Meerwasser aus dem Vorratsbehälter neu befüllt und die Partikel aufgewirbelt. Eine Plastikplatte wurde mittig in das Aquarium gesteckt, um es in zwei ungefähr gleichgroße Bereiche aufzuteilen. In jede Beckenhälfte wurde je ein Versuchstier gesetzt und konnte sich innerhalb von 10 min an die neuen Verhältnisse gewöhnen. Die Eingewöhnungszeit wurde gefilmt, um Verhaltensunterschiede im Vorfeld des Versuches zu dokumentieren (siehe auch 2.2.4). Nach der Eingewöhnungszeit wurde die Plastikplatte vorsichtig entfernt und der Timer erneut gestartet. Der nun beginnende eigentliche Versuchszeitraum dauerte 20 min und wurde, auch nach der Flucht eines der Tiere und Herausbildung der Dominanz, nicht vorzeitig beendet. Nach jedem Versuch wurde das Becken entleert und mehrmals mit destilliertem Wasser gespült. Bei der Entleerung des Beckens wurden die Partikel mittels eines engmaschigen Keschers zurückgehalten und ebenfalls mit destilliertem Wasser gewaschen. Dieser Reinigungsvorgang diente zum Abwaschen von eventuell zurückgebliebenen Pheromonresten. Außerdem konnten durch den Wasserwechsel die Versuchsbedingungen, z.B. Wassertemperatur und Sauerstoffgehalt, vereinheitlicht werden.

2.2.4 Auswertung

Die Videoaufnahmen der Versuche wurde zum Teil in Einzelbildanalyse (Videorekorder: AG 7355, Panasonic, Japan; Monitor: KV-C2981D Trinitron, Sony, Japan) ausgewertet. Die Eingewöhnungszeit diente der Aktivitätskontrolle, um Versuche auszuschließen, bei denen sich mindestens ein Tier länger als 3 Minuten während der Eingewöhnungszeit nicht fortbewegte. Diese inaktiven Tiere unterschieden sich deutlich von den aktiven, die mehr als 7 Minuten im Becken herum liefen. Es gab kaum Tiere, die zwischen 3 und 7 Minuten aktiv waren, so dass diese Entfernung von Versuchen nicht willkürlich war, sondern auf einer deutlich fehlenden allgemeinen Motivation beruhte. Die passiven oder ruhenden Tiere zeigten auch während der 20 minütigen Versuchszeit kaum ein Verhalten; Ausnahme war eine kurze Flucht bei Kontakt mit

dem umher laufenden Gegner. Es kam in keinem Fall zu einem Kampf, sondern die ruhenden Tiere pressten sich sogleich wieder an die Seitenscheibe oder Bodenplatte. Diese Passivität trat in ca. 15% aller Versuche auf. Die im folgenden beschriebenen Verhaltensweisen wurden mit Hilfe der Einzelbildschaltung bzw. des langsamen Vorlaufs ausgewertet.

2.2.5 Untersuchte Verhaltensweisen

Die Verhaltensweisen sind im folgenden nicht nach ihrem Aussagewert angeordnet, sondern nach ihrem Auftreten im Ablauf einer, hier exemplarisch vorgestellten, Kampfsequenz (siehe auch Ethogramme Abb. 13-15).

Die im Becken umher laufenden Tiere berührten sich meist zufällig mit ihren Antennen und drehten sich daraufhin sofort dieser Störquelle, hier dem Gegner, zu. Beide Tiere gingen dann aufeinander zu, wobei der Antennenkontakt fast die gesamte Zeit aufrecht erhalten wurde. Das aufeinander Zugehen konnte immer wieder kurz unterbrochen werden und die Tiere produzierten in diesen Fortbewegungspausen Pleopodenströme. Die Tiere bewegten sich bis zum Scherenkontakt aufeinander zu und begannen mit einem als Drohreaktion einzustufenden Scheren spreizen; dieses Spreizen des 1. Scherenpaars ist bei Hummern und Flusskrebsen als „meral spreading“ bekannt. Bei *Alpheus heterochaelis* war es aber weniger stark ausgeprägt und die Tiere fingen nach kurzer Zeit an, nach den Scheren des Gegners zu greifen. In dieser Drohphase konnte, zum ersten Mal, der starke anteriore Atemwasserstrom auftreten. Das Greifen der gegnerischen Scheren ging mit einem Vor- und Zurückgehen einher, einerseits um dem Scherengriff des Gegners zu entkommen, andererseits um die gegnerischen Scheren greifen zu können. Auch in dieser Phase waren immer wieder kurze Pleopodenströme zwischengeschaltet. Die nächste Eskalationsstufe war die Erzeugung eines Knalls (Wasserjets). Aus dem Scheren greifen heraus wurde von einem Tier versucht, möglichst nahe an den Gegner heranzukommen und mit der Knallschere, auf den Kopf- bzw. Antennulenbergbereich zielend, einen Knall zu produzieren. Der Gegner versuchte einen Mindestabstand von ca. 1 cm einzuhalten (Herberholz und Schmitz, 1998) und seine Knallschere in die Schussbahn des Gegenübers zu halten, um die Verletzungsgefahr zu minimieren und um das hydrodynamische Signal mittels den rezeptiven Haaren der Knallschere wahrzunehmen. Kurz vor oder nach dem Knall konnte ein starker anteriorer Atemwasserstrom vom knallenden Tier abgegeben werden. Meistens antwortete der Gegner seinerseits mit einem Knall und einem starken anterioren Atemwasserstrom. In wenigen Fällen führte der erste abgegebene Knall zur Flucht des angeschossenen Tieres. Das gegenseitige Anknallen und Produzieren von Atemwasserströmen wurde solange fortgesetzt, bis ein Tier die

Flucht ergriff; zwischendurch konnten immer wieder Pleopodenströme erzeugt werden. Nach der Flucht eines Tieres war der Kampf entschieden und es fanden in der Regel, während der verbleibenden Versuchszeit, keine weiteren Kämpfe mehr statt.

Aus diesem Standardkampf-Protokoll wurden folgende Verhaltensweisen ausgewählt und protokolliert:

- Kampfdauer
- Anzahl der Kontakte und die Reaktion auf den Kontakt
- Anzahl der Kontakte mit aggressiven Reaktionen ohne Knallen oder starken anterioren Atemwasserströmen
- Anzahl und Dauer der Pleopodenströme
- Anzahl und Dauer der starken anterioren Atemwasserströme
- Anzahl der Knalle/Wasserjets

2.2.5.1 Definition Sieger und Verlierer

Die Definition Sieger und Verlierer erfolgte aufgrund des Verhaltens am Ende des Kampfes.

Verlierer

Verlierer waren diejenigen Tiere, die den Kampf durch eine Fluchtreaktion beendeten. Sie versuchten mittels Fluchtschwanzschlag, Wegschwimmen oder Weglaufen den Kampf abubrechen und sich aus der unmittelbaren Nähe des Siegers zu entfernen. Dasselbe Verhalten trat auch bei weiteren Kontakten während der restlichen Versuchszeit auf. Verlierer vermieden nach dem verlorenen Kampf meistens jede weiter aggressive Handlung.

Sieger

Sieger waren, im Gegensatz zu den Verlierern, nicht am Abbruch des Kampfes beteiligt, sondern verharrten nach der Flucht des Verlierers entweder drohend am Kampfplatz oder verfolgten den flüchtenden Verlierer. Auch im weiteren Verlauf des Versuchs zeigten sie nur selten Fluchtreaktionen nach einem Kontakt.

2.2.5.2 Kampfdauer

Die Zeitpunkte des ersten Kontakts mit aggressiver Reaktion und der Flucht eines Tieres dienten der Ermittlung der effektiven Kampfdauer während des Versuchs. Es wurde jedoch nur der erste Kampf eines Paares aufgenommen falls mehrere stattfanden. Der Beginn des Kampfes wurde definiert als der erste Kontakt, der zu einem Zuwenden und Herangehen an den Gegner führte.

Vorhergehende Kontakte, die nicht zu einem Zuwenden und Annähern führten, wurde zur Berechnung der Kampfzeit vernachlässigt, da die Annäherung die erste Handlung im Rahmen eines Kampfes darstellte. Das Ende der Kampfzeit wurde durch das Wegdrehen und Fliehen eines Tieres markiert. Dabei wurde der Zeitpunkt des Wegdrehens als Messpunkt benutzt. Beide Messwerte wurden anhand der Timeranzeige auf 1/20 s genau abgelesen. Die Kampfdauer ergab sich aus der Subtraktion des Kampfbeginns vom Kampfende. Der resultierende Wert wurde auf eine halbe Sekunde Genauigkeit gerundet.

2.2.5.3 Anzahl der Kontakte und die Reaktion auf den Kontakt

Als Kontakt wurde jede Berührung zwischen den Tieren gewertet, wenn der letzte Kontakt mindestens eine Sekunde zurücklag und die Tiere sich zwischen den Berührungen auseinander bewegt hatten. Nicht gezählt wurde ein kurzer Kontaktverlust während eines Kampfes, da die aggressiven Verhaltensweisen, z.B. Scheren spreizen, beibehalten wurden. Aufgenommen wurden auch Kontakte während eines der Tiere schwamm oder umher rannte. Die Reaktion nach einem Kontakt wurde für beide Kontrahenten eines Kampfes getrennt ausgewertet. Als Reaktion auf einen Kontakt galt das erste Verhalten, das innerhalb einer Sekunde nach dem Kontakt auftrat. Die Reaktionen wurden in drei Stufen eingeteilt, aggressive, defensive und keine Reaktionen.

Aggressive Reaktionen beinhalteten das Zuwenden zum Gegner, das Aufeinander zugehen, das Scheren spreizen, das Schlagen mit den Antennen, das Erzeugen von starken anterioren Atemwasserströmen und die Erzeugung von Knallen.

„Keine Reaktion“ beschrieb das fehlen jeglicher Reaktion oder das Beibehalten des vorherigen Verhaltens.

Als defensive Reaktionen wurden das Zurückweichen, das Wegschwimmen, das Weglaufen, der Fluchtschwanzschlag und das Wegdrehen vom Gegner gewertet.

2.2.5.4 Anzahl der Kontakte mit aggressiven Reaktionen ohne Knallen und starke anteriore Atemwasserströme

Die Variable „Anzahl der Kontakte mit aggressiven Reaktionen ohne Knallen oder starke anteriore Atemwasserströme“ diente zur Berechnung der Aggressivitätspunkte (siehe 2.2.5.7) und für die Erstellung der Ethogramme (siehe 2.2.5.8). Hierbei wurden nur Kontakte gezählt, die eine aggressive Reaktion auslösten, wobei die Definition aus 2.2.5.3 verwendet wurde. Jedoch wurden bei diesem Merkmal die Kontakte, die zu einem Knall bzw. starken anterioren

Atemwasserstrom führten, nicht mitgezählt.

2.2.5.5 Anzahl und Dauer der Ströme

Die verschiedenen von den Tieren produzierten Ströme wurden mit Hilfe der Partikelbewegung erfasst. Ein Strom musste mindestens zwei Partikel mit einer höheren Geschwindigkeit als die umgebenden Partikel bewegen, um als Strom gewertet zu werden. Die Pause zwischen zwei Strömen musste mindestens eine Sekunde betragen, damit sie als zwei Ströme gezählt wurden. Der Beginn eines Stromes wurde anhand des erstens Auftretens eines beschleunigten Teilchens definiert. Das Ende des erzeugten Stromes stellte der Zeitpunkt dar, zu dem das letzte Partikel beschleunigt den Körperradius verließ. Beide Messpunkte wurden mittels Einzelbildanalyse auf $1/20$ s genau bestimmt. Die Dauer des Stromes ergab sich aus der Differenz von Endzeitpunkt und Startzeitpunkt. Die Summe der Dauer aller produzierten Ströme eines Typs wurde auf eine Genauigkeit von 0,5 s gerundet.

2.2.5.5.1 Starker anteriorer Atemwasserstrom

Es wurden alle starken anterioren Atemwasserströme während der 20 min Versuchszeit sowohl gezählt, als auch deren Dauer gemessen. Die Angabe der Dauer erfolgt als Summe aller Einzelströme, das heißt es wird nur die Gesamtdauer der Ströme während der 20 min Versuchszeit angegeben.

2.2.5.5.2 Pleopodenstrom

Auch der Pleopodenstrom wurde über die gesamte Versuchszeit, ohne die Eingewöhnungsphase aufgenommen. Die Daten zur Dauer des Pleopodenstroms wurde jedoch nicht weiter ausgewertet, da die Spanne von 10 s bis 5 min reichte. Dabei zeigten sowohl späterer Sieger, als auch spätere Verlierer, diesen breiten Spielraum, ohne dass eine Korrelation mit dem Status oder dem Gegnertyp auftrat.

2.2.5.6 Anzahl der Knalle/Wasserjets

Für jedes Tier wurde jeder abgegebene Knall während der 20 minütigen Versuchszeit aufgenommen. Es spielte keine Rolle, ob davor ein Kontakt stattgefunden hatte oder ob der Knall auf den Boden bzw. die Seitenscheibe des Testbeckens gerichtet war. Versuchsweise wurden auch die Reaktionen auf einen Knall aufgenommen analog zum Punkt 2.2.5.3. Jedoch zeigten die Reaktionen auf einen Knall keine aussagekräftigen Werte, da alle Tiere bis zur Flucht eines Tieres aggressive auf einen Knall reagierten und nach der Dominanzausbildung kaum noch

Knalle auftraten. Daher wurde dieser Parameter im weiteren Verlauf der Versuche nicht mehr aufgenommen.

2.2.5.7 Aggressionspunkte

Die Aggressivitätspunkte dienten als Abschätzung der Aggressivität eines Tieres während des Versuchs. Hierzu wurden nach folgender Formel alle aggressiven Verhaltensweisen mit einem Koeffizienten multipliziert und danach addiert:

$$AP = n \text{ aaR} \times 1 + n \text{ aAWS} \times 3 + n \text{ Knall} \times 5$$

(AP = Aggressionspunkte, n = Anzahl, aaR = Kontakte mit aggressiver Reaktion ohne Knalle und starke anteriore Atemwasserströme, aAWS = starke anteriore Atemwasserströme).

Der Koeffizient für die einzelnen Verhaltensweisen entsprach der Eskalationsstufe eines Kampfes, bei der die Verhaltensweise auftrat. Die aggressiven Reaktionen auf einen Kontakt stellten die erste Stufe in dem unter 2.2.5 dargestellten Kampfschema dar und wurden daher mit 1 multipliziert, da hier die Gefahr verletzt zu werden am geringsten war. Die Kontakte mit nachfolgendem Knall oder starkem anteriorem Atemwasserstrom waren (wie unter 2.2.5.4 beschrieben) aus den aggressiven Reaktionen herausgenommen worden, da sie sonst doppelt in die Berechnung eingegangen wären. Die starken anterioren Atemwasserströme und die Knalle standen zwar auf derselben Eskalationsstufe, wiesen aber unterschiedliche Verletzungsrisiken auf. Nur beim Knallen mussten sich die Tiere im Einzugsbereich der gegnerischen Scheren befinden (Abstand ca. 1 cm, Herberholz und Schmitz, 1998), wohingegen der Abstand während des Atemwasserstroms größer sein konnte. Deswegen wurde die Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme mit 3 und die Anzahl der Knalle mit 5 multipliziert.

2.2.5.8 Ethogramme

Die Ethogramme stellen beginnend mit einem Kontakt die Übergangshäufigkeiten zwischen verschiedenen Verhaltensweisen dar. Sie wurden getrennt für Sieger und Tag 1-Verlierer erstellt sowie für jeden Versuchstag. Es sind 7 verschiedene Verhaltensweisen aufgetragen, mit einem Kontakt als Startpunkt und einer defensiven Reaktion (Flucht, Wegschwimmen, Fluchtschwanzschlag) bzw. keiner Reaktion als Endpunkt. Desweiteren sind drei aggressive Verhaltensweisen (aggressive Reaktion auf Kontakt ohne starke anteriore Atemwasserströme und Knalle, starke anteriore Atemwasserströme und Knalle) und der Pleopodenstrom aufgetragen. Der Pleopodenstrom unterbrach meist kurzzeitig eine andere Verhaltensweise, die danach jedoch wieder aufgenommen wurde. In die Berechnung der Verhaltensübergänge gingen

alle einem Kontakt nachfolgenden Verhaltensweisen ein bis ein Tier floh oder nicht mehr reagierte. Es wurden alle Kämpfe innerhalb einer Gruppe pro Tag zusammengefasst. In den Ethogrammen sind nur Verhaltensübergänge aufgetragen, die mindestens 0,5% der gesamten Übergänge darstellten. Die Verhaltensübergänge sind als Pfeile dargestellt, die zugleich den prozentualen Anteil an den gesamten Übergängen in Form der Strichstärke kodieren. Jedoch wurden alle Übergänge mit mehr als 25% in einheitlicher Dicke gezeichnet.

2.2.6 Versuche zur Dominanzerkennung

Diese Versuche dienten dem Nachweis einer Erkennung von dominanten Tieren (= in einem Vorkampf siegreichen) durch subdominante Tiere (= Verlierer eines ersten Kampfes). Außerdem wurde untersucht, ob die auftretende Dominanzerkennung auf gruppenspezifischer oder individueller Ebene stattfindet.

In dieser Versuchsreihe wurden nur Paarungen gleichgeschlechtlicher Tiere verwendet, deren Scherenlängendifferenzen unter 0,15 cm (9% der Scherenlänge) und deren Körperlängendifferenzen unter 0,55 cm (13% der Körperlänge) lagen. Die Scherenlänge der einzelnen Tiere reichten von 1,60 cm bis 2,65 cm und die Körperlänge von 3,40 bis 4,75 cm.

Die Versuche erstreckten sich über vier Versuchstage, wobei zwischen Tag 3 und Tag 4 eine zweitägige Pause lag. Am ersten Tag wurden in 21 Männchen-Männchen-Paarungen und 21 Weibchen-Weibchen-Paarungen nach der Definition in 2.2.5.1 Sieger und Verlierer ermittelt. Sowohl die 21 Verlierer der Weibchen-Paarungen als auch der Männchen-Paarungen, beide im folgenden Tag 1-Verlierer genannt, wurden in je drei Gruppen zu je sieben Tieren aufgeteilt. Diese Gruppen traten in weiteren Kämpfen an den nachfolgenden Tagen gegen verschiedene Gegnertypen an. Die Tag 1-Verlierer der Gruppe „gegen bekannte Sieger“ kämpften an den Tagen 2 bis 4 gegen ihren Gegner vom Tag 1. In der Gruppe „gegen unbekannte Sieger“ kämpften die Tag 1-Verlierer an jedem weiteren Tag gegen ihnen unbekannte, am Tag 1 siegreiche Tiere. Jedoch wurden die Sieger zwischen den Verlierern getauscht, so dass kein Verlierer zweimal auf denselben Sieger traf. Die Sieger in dieser Gruppe wiesen jedoch an jedem Tag dieselbe Anzahl an Siegen auf, wie die Sieger aus der Gruppe „gegen bekannte Sieger“. Dies sollte vermeiden, dass Sieger mit unterschiedlicher Anzahl an Siegen sich unterschiedlich verhielten, z.B. aggressiver einen Kampf initiierten (Sieger-Effekt, siehe Diskussion 4.1.2). Außerdem hatten die Tag 1-Verlierer in der Gruppe „gegen unbekannte Sieger“ seit mindestens einem Monat, dies entspricht einem Häutungszyklus, keinen Kontakt mit ihrem jeweiligen Gegner. Die Tag 1-Verlierer der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe traten an

den Tagen 2 – 4 gegen Tiere an, die seit mindestens einen Monat (ein Häutungszyklus) nicht gekämpft und keinerlei Kontakt mit anderen Pistolenkrebsen gleich welchen Geschlechts hatten. Unterschiede in den aggressiven Verhaltensweisen der Tag 1-Verlierer zwischen den beiden „gegen Sieger“-Gruppen und der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe würden auf eine Dominanzerkennung schließen lassen. Die Unterscheidung zwischen individueller und gruppenspezifischer Erkennung kann durch den Vergleich der Tag 1-Verlierer aus den Gruppen „gegen bekannte Sieger“ und „gegen unbekannte Sieger“ erfolgen; würden sich Unterschiede zeigen, so würde dies auf eine individuelle Erkennung hindeuten.

2.2.7 Versuche zum Typ des Dominanzsignals

In dieser Versuchsreihe sollte herausgefunden werden, ob es sich bei dem verwendeten Dominanzsignal um ein chemisches, hydrodynamisches bzw. taktiler oder visuelles Signal handelt. Hierzu wurde die Rezeption von olfaktorischen Signalen durch die Aesthetasken verhindert, so dass nur noch ein hydrodynamisches bzw. taktiler oder visuelles Signal die Dominanzerkennung ermöglichen würde.

In Vorversuchen wurden die Rezeptoren mittels destilliertem Wasser ausgeschaltet (Methode nach Karavanich und Atema, 1998). Das hypoosmotische Wasser bewirkt, dass Zellen Wasser aufnehmen und platzen, dies wären bei der Antennule hauptsächlich die Rezeptor- und deren Hilfszellen. Die Antennule wurde für 5 min in ein Eppendorfcup mit Aqua. dest. getaucht. Die Tiere hatten anschließend 1 Stunde Zeit, um sich von der Prozedur zu erholen. Alle Tiere, die so behandelt wurden, zeigten während der Versuchszeit keinerlei Aktivität, sondern lagen lediglich an die Boden- und Seitenscheibe gepresst in den Ecken. Um weniger Stress zu erzeugen, wurde versucht mittels einer Lackschicht die Rezeptoren auszuschalten. Es wurde schwarze Zahnfarbe (Nr. 1220, Kryolan, Deutschland) und schwarzer Universallack (RAL 9005, Obi, Deutschland) benutzt. Die Tiere mussten nach dem Lackieren noch 2 min an der Luft verbringen, damit der Lack antrocknen konnte. In beiden Fällen putzten die Tiere sofort ihre Antennulen und entfernten den Lacküberzug, wenn sie in die Becken zurückgesetzt wurden.

Aus diesem Grund wurde die Ablation des lateralen Antennulofilaments, auf dem die chemosensitiven Aesthetasken sitzen, vorgenommen. Hierfür wurden zwei Gruppen von Paarungen gebildet. Bei der ersten Gruppe, der Aesthetasken-losen Gruppe, handelte es sich um Tiere, bei denen die beiden lateralen Antennulofilamente abgeschnitten wurden. Für die zweite Gruppe (intakte Tiere) wurden die Daten der Gruppe „gegen bekannte Sieger“ aus der Versuchsreihe zur Dominanzerkennung verwendet (siehe 2.2.6).

Es wurden wieder Paarungen gleichgeschlechtlicher Tiere durchgeführt, bei denen die Scherenlängendifferenzen unter 0,20 cm (10% der Scherenlänge) und die Körperlängendifferenzen unter 0,50 cm (11% der Körperlänge) lagen. Die Scherenlänge der einzelnen Tiere reichten von 1,70 bis 2,65 cm und die Körperlänge von 3,40 bis 4,75 cm.

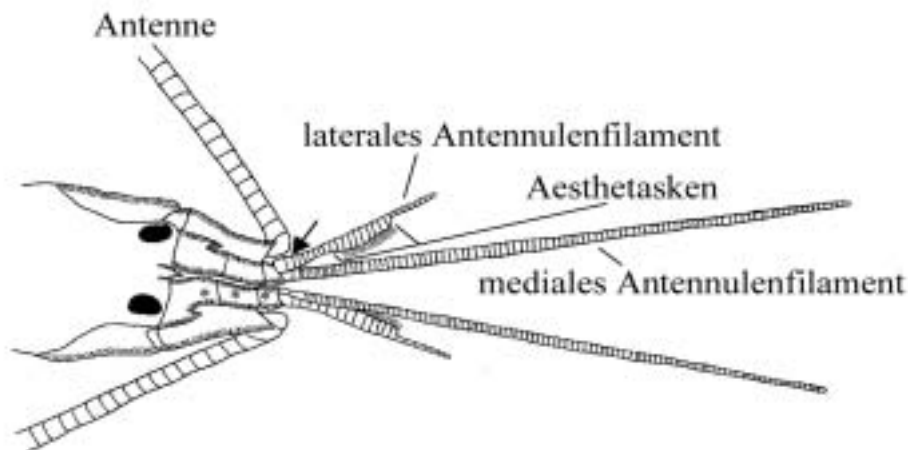


Abb. 6: Schematische Zeichnung eines Pistolenscherekopfes von dorsal. Die Antennule (1. Antenne) besteht proximal aus drei Basissegmenten und distal aus den beiden Filamenten. Das mediale Filament ist länger als das laterale, hat jedoch in natura einen geringeren Durchmesser. Auf dem lateralen Filament sitzen in der Bürstchen-Region die Aesthetasken in Form eines Bürstchens. Der schwarze Pfeil an der Basis des lateralen Filaments zeigt auf die Ablationsstelle für die Verhaltensversuche. Das Antennulenpräparat für die morphologischen Untersuchungen wurde an den Basissegmenten abgeschnitten (*).

Die Ablation der lateralen Antennulenfilamente erfolgte am 2. oder 3. Tag nach der Häutung. Das Filament wurde innerhalb der ersten drei Segmente abgetrennt (Abb. 6), rezeptive Haare sitzen ausschließlich auf Segmenten, die distal von der Schnittstelle liegen. Die Entfernung wurde mit einer Mikroschere (Weiss & Son Ltd., Großbritannien) unter einem Binokular (Vergrößerung 250-fach, Wild, Schweiz) durchgeführt. Nach der Ablation wurden die Tiere ins Haltungsbecken zurückgesetzt und verblieben dort für eine Woche, um sich von der Prozedur zu erholen und um sich an den Verlust eines kompletten Sinnesorgans zu gewöhnen. Da nicht auszuschließen war, dass der Verlust eines Antennulenfilaments Auswirkungen auf das Kampfverhalten hatte, wurden zur Kontrolle bei weiteren zehn Tieren beide medialen Antennulenfilamente in derselben Weise abgeschnitten. Diese Tiere, ohne mediale Antennulenfilamente, mussten nach einer Woche Rekonvaleszenz gegen ihnen unbekannte und unerfahrene Gegner kämpfen. Von den 10 Tieren zeigte nur ein einziges keinerlei Kampfverhalten, fünf gewannen den Kampf und vier verloren ihn. Dies zeigte, dass nach einer Rekonvaleszenzzeit von einer Woche keine negativen Auswirkungen der Operation auf das

Kampfverhalten vorhanden waren.

In der Aesthetasken-losen Gruppe mussten die operierten Tiere an zwei Versuchstagen gegen einen intakten Gegner kämpfen. Der Gegner war am ersten Tag sowohl seit mindestens einem Monat kampfunerfahren als auch dem operierten Tier unbekannt, das heißt der letzte Kontakt zwischen diesen Tieren lag mindestens einen Monat zurück. Es mussten aus nachfolgenden Gründen 42 Aesthetasken-lose Tiere in 71 Tag 1-Kämpfen eingesetzt werden, um Daten von 7 Männchen- und 7 Weibchen-Paarungen auch aus den Tag 2-Kämpfen zu erhalten. Nicht einbezogen wurden Kämpfe, bei denen das Aesthetasken-lose Tier den Tag 1-Kampf gewann, da hierbei keine Verhaltensänderung durch Dominanzerkennung am 2. Tag sichtbar gewesen wäre. Ausgeschlossen wurden auch Kämpfe, bei denen zumindest ein Tier länger als 7 min in der 10 minütigen Akklimatisierungszeit inaktiv war. Inaktiv bedeutete hierbei, dass sich das Tier nur in eine Ecke drückte oder ohne sonstige Aktivität auf dem Boden lag. In 14 der 71 Tag 1-Kämpfe war eines der beiden Tiere inaktiv. In weiteren drei Kämpfen konnte kein Sieger bzw. Verlierer ermittelt werden. Von den restlichen 54 Tag 1-Kämpfen wurden 28 Kämpfe von Aesthetasken-losen Tieren gewonnen. In zwei Kämpfen traten Verletzungen des Aesthetasken-losen Tieres auf, so dass diese aus der Versuchsreihe genommen wurden. Die übrigen 24 Aesthetasken-losen Tiere verloren den Kampf am Tag 1 und wurden daher auch am Tag 2 eingesetzt. Jedoch waren auch am zweiten Tag in 10 Kämpfen zumindest ein Tier inaktiv, so dass 14 Kämpfe, je 7 Männchen- und Weibchen-Paarungen ausgewertet werden konnten.

2.2.8 Statistik

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm SPSS (Version 10.0, SPSS Inc., USA). Es wurden nur parameterfreie Tests benutzt; für die Vergleiche innerhalb einer Gruppe wurde der Wilcoxon-Test und für die Vergleiche zwischen den Gruppen der Man-Whitney-Test benutzt. Die Signifikanzgrenzen lagen bei $p \leq 0,05$ (in Grafiken mit * gekennzeichnet), $p \leq 0,01$ (**) und $p \leq 0,001$ (***)). Die Daten der Männchen und Weibchen wurden gepoolt, da keine Unterschiede zwischen diesen vorhanden waren. Die Ergebnisse wurden meist als Box und Whisker-Plots dargestellt, die neben dem Median auch die Quartile (die Bereiche mit Werten 25 und 50% ober- und unterhalb des Medians) aufzeigen. Ausreißer und Extremwerte sind in den Graphiken weggelassen, jedoch wird der gesamte Wertebereich in den Tabellen angegeben.

2.3 Untersuchung der Rezeptoren der Antennule

Ausgehend von den Ergebnissen der Verhaltensversuche sollte die These der

Dominanzerkennung über Duftstoffe anhand der Rezeptorausstattung des lateralen und medialen Filaments unterstützt werden. Hierfür wurden mittels morphologischer Charakteristika die verschiedenen Haartypen beschrieben und deren Anzahl und Vorkommen untersucht.

2.3.1 Morphologische Charakterisierung

Die morphologische Charakterisierung der Haare wurde an Antennulensexuvien vorgenommen. Es standen vier Antennulenpaare zur Verfügung, je zwei von Männchen und von Weibchen. Es wurden vier weitere Antennulenpaare hinzugezogen, um die Stichprobe bei einem Haartyp zu vergrößern, da bei diesem Typ sehr große Schwankungen bei den vier ursprünglichen Antennulenpaaren auftraten. Die untersuchten Exuvien stammten von Tieren deren Körpergröße zum Zeitpunkt der Häutung 4,3 cm betrug.

2.3.1.1 Vorbereitung des Untersuchungsmaterials

Die Antennule wurde zwischen dem ersten und zweiten Basissegment von der übrigen Exuvie abgetrennt (Abb. 6, Pfeil) und in 70% Ethanol (p.a.) aufbewahrt. Zur Vorbereitung der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchung wurden die Antennulen über eine Ethanolreihe entwässert; die einzelnen Alkoholstufen waren 70%, 80%, 90%, 96% und 100%. In jeder Stufe wurde das Präparat, auf einem Schüttler stehend, für 10 min aufbewahrt. Nach der letzten Alkoholstufe wurde die Antennule nochmals in 100% Ethanol überführt und 15 min darin aufbewahrt. Die so entwässerte Antennule verblieb danach für weitere 10 min im reinen Aceton und wurde danach in neues Aceton umgebettet. Anschließend wurde das Präparat mittels der Kritisch-Punkt-Methode bei 8 - 14°C getrocknet (BAL-TEC CPD 030); hierbei wird das Aceton in einem mehrstufigen Prozess, 10 Durchgänge je 4 min, durch CO₂ ersetzt. Die getrocknete Antennule wurde nun mit dem ersten noch vorhandenen Basissegment auf einen Träger geklebt, um nach der Untersuchung einer Seite die Antennule vom Träger wieder lösen und umdrehen zu können. Die befestigte Antennule wurde mittels eines Bedampfers (BAL-TEC SCD 005) mit einem Gold-Argon-Gemisch für 100 s bedampft. Die Untersuchung erfolgte an einem Rasterelektronenmikroskop (REM) (JEOL JSM 5900) bei 25 kV.

2.3.1.2 Untersuchte Merkmale

Morphologische Merkmale wurden sowohl an Livebildern als auch an digitalen Photos ausgewertet, wohingegen die morphometrischen Daten nur an digitalen Photos ermittelt wurden. Zum Vermessen der Haare wurde NIH Image (Windows Version Beta 4.02, Scion, USA)

benutzt, wobei Bilder mit einer Vergrößerung bis 12000-fach verwendet wurden. Die Daten wurden getrennt für das laterale bzw. mediale Antennulofilament aufgenommen.

2.3.1.2.1 Morphometrische Daten

Die Vermessung wurde nur an intakten Haaren vorgenommen. Die Länge eines Haars wurde von der Basis bis zur Spitze gemessen; hierbei wurde die Basis als der Austrittsort des Haares aus der Kutikula definiert. Die Breite eines Haares wurde an der Basis und zum Teil auch auf halber Länge und an der breitesten Stelle vermessen. Die Anzahl der vermessenen Haare war für jeden Haartyp unterschiedlich, da auch die Anzahl und der Erhalt dieser Haartypen auf dem Filament verschieden war. Die Gesamtlänge der Antennulofilamente wurde mit Hilfe einer Rekonstruktion (Photoshop Essentials, Adobe, USA) mehrerer Serienbildern einzelner Abschnitte ermittelt, wobei die Basissegmente nicht miteinbezogen wurden.

2.3.1.2.2 Morphologische Daten

Neben unbeschädigten Haaren wurden die morphologischen Daten auch an beschädigten Haaren aufgenommen, sofern sie eindeutig einem Typ zuzuordnen waren. Zu den morphologischen Daten zählten folgende Merkmale:

- Gelenk: vorhanden oder nicht bzw. Haare fest in der Kutikula sitzend oder ein Spiel aufweisend und somit leicht beweglich
- Ausbildung der Kutikula an der Haaraustrittsstelle
- Kontur: Haare glatt oder gesägt bzw. kutikuläre Auswüchse besitzend
- Form: spitz zulaufend oder mit Verbreiterungen
- Spitze mit oder ohne Porus
- Ausrichtung des Haares nach distal oder proximal
- sonstige Besonderheiten

2.3.2 Anzahl der Haare und deren Verteilung

Die Anzahl der verschiedenen Haare sowie deren Verteilung wurde an Livebildern ausgewertet, wobei die Vergrößerung zwischen 400- und 1000-fach lag. Gezählt wurden nur eindeutig identifizierbare Haare. Die Verteilung beinhaltet sowohl die Lage auf einem Segment, als auch die Verbreitung auf dem gesamten Filament. Auch hier wurden das laterale und mediale Filament getrennt aufgenommen und es wurde zusätzlich auch zwischen linkem und rechtem lateralem bzw. medialem Filament unterschieden.

2.4 Histologische Untersuchung der Antennule

Die histologische Untersuchung der Antennule diente zur Aufklärung der Innervation und damit der Funktion der verschiedenen Haartypen. Es wurden für diese Untersuchung Semidünnschnitte und Ganzpräparate („whole mounts“) hergestellt. Beide Präparatetypen wurden an Mikroskopen (Dialux 20, Leitz, Deutschland) mit Vergrößerungen zwischen 78- und 1250-fach untersucht. Fotografien wurden mit einer Nikon Coolpix 4500 mit Fernauslöser digital aufgenommen und mit Photoshop Essentials (Adobe, USA) nachbearbeitet (Helligkeit und Kontrast).

2.4.1 Semidünnschnitte

Neben Semidünnschnitten (Dicke $>1,0 \mu\text{m}$) werden in der Histologie auch Ultradünnschnitte (Dicke $<1,0 \mu\text{m}$) verwendet. Bei den hier vorgestellten Untersuchungen wurde die Semidünnschnitttechnik benutzt, da sie mit geeigneten Färbemethoden eine Unterscheidung von olfaktorischen und hydrodynamischen Rezeptorzellen anhand der Scolopalzellen, die nur mechanosensitive Rezeptoren besitzen, ermöglichen sollte. Desweiteren unterscheiden sich die Rezeptortypen bei Crustaceen in der Anzahl der innervierenden Neurone. Mechanorezeptive Haare werden nur von maximal 3 Neuronen innerviert, wohingegen diese Zahlen bei chemorezeptiven Haaren über 10 liegt (Schmidt und Gnatzy, 1984). Haare mit bimodaler Funktion besitzen Werte, die zwischen 3 und 12 liegen (Schmidt und Gnatzy, 1984). Als Einbettmedium für Schnitte bis zur Dicke von $2,0 \mu\text{m}$ diente hartes bzw. weiches Durcupan Präparate, die in hartes Durcupan eingebettet waren, wurden am Ultramikrotom geschnitten. Weiches Durcupan sowie Paraplast wurde für Schnitte mit $10 -20 \mu\text{m}$ Dicke benutzt und am Mikrotom geschnitten.

Es wurden Teilstücke, sowohl des lateralen, als auch des medialen Antennulofilaments, als Ausgangspräparat benutzt. Die Filamente stammten von verstorbenen Tieren, die in einer 4%-igen Formollösung aufbewahrt wurden. Die Teilstücke hatten ungefähr eine Länge von 5 mm und stammten aus dem proximalen und distalen Bereich des medialen Filaments, sowie aus dem proximalen Bereich und der Bürstchen-Region des lateralen Filaments. Alle Waschschrte wurden auf einem Schüttler bzw. in einem Rotator durchgeführt, um eine gute Durchmischung zu gewährleisten.

2.4.1.1 Herstellung der Durcupan-Präparate

Sowohl für die Einbettung in hartes wie auch in weiches diente dasselbe Protokoll als Grundlage, wobei nur die Mischungsverhältnisse der Durcupanreagenzien unterschiedlich waren (siehe

Anhang Chemikalien). Die Präparate kamen zunächst für zwei Tage in 70%-iges Ethanol, um die Fixier-Lösung aus dem Gewebe zu lösen. Anschließend wurden die Präparate mittels einer Ethanolreihe, jeweils 15 min bei 70%, 80%, 90% und 96% und zweimal 30 min bei 100%, entwässert. Danach wurden sie für 10 min in Aceton gelegt, damit der Alkohol durch das Aceton aus dem Gewebe verdrängt wurde. Anschließend wurden die Filamentstücke für je 30 min in einer aufsteigenden Durcupan-Reihe inkubiert (Durcupan ACM Nr. 44610, Fluka Chemie AG, Schweiz). Die Durcupan-Reihe bestand aus einem Durcupan-Aceton-Gemisch mit ansteigendem Durcupan-Anteil, beginnend mit 1:4 Durcupan:Aceton, darauffolgend 2:3 und 3:2 und abschließend 4:1. Über Nacht wurden die Präparate in reinem Durcupan bei Raumtemperatur inkubiert, damit das Gewebe vollständig durchdrungen werden konnte. Der Boden der Gussformen wurde mit Durcupan bedeckt und ca. 30 min im Trockenschrank bei 70°C angetrocknet. Durch dieses Vorgießen des Bodens konnte ein Durchsacken der Präparate bei den nachfolgenden Schritten zumindest minimiert werden. Die Gussformen wurden bis zum Rand mit Durcupan aufgefüllt und die Präparate darin eingebettet. Das Präparat wurde mit der zu schneidenden Seite zur Schmalseite der Gussform ausgerichtet. Zudem wurde darauf geachtet, dass das Präparat parallel zum Boden und rechtwinklig zur Schnittfläche eingebettet wurde. Zum Aushärten des Durcupans kam die gefüllte Gussform für 24 h bei 70°C in den Trockenschrank. Anschließend ruhte das Präparat bei Raumtemperatur noch zwei bis drei Tage.

2.4.1.2 Herstellung der Paraplast-Präparate

Die Präparate wurden in wässrigen Bouin über Nacht fixiert und anschließend über eine aufsteigende Alkoholreihe entwässert (2 min bei 65% Isopropanol, 4 x 30 min bei 70%, 20 min bei 80%, 4 x 20 min bei 90%, 20 min bei 96% und 3 x 60 min bei 100%). Über Nacht wurden die Präparate bei 30°C in tertiärem Butanol aufbewahrt und danach in Methylbenzoat überführt. Nachdem das Präparat abgesunken ist (ca. 8 h) wird es wiederum über Nacht in Butanol bei 30°C aufbewahrt. Im Trockenschrank bei ca. 60°C wird das Präparat zuerst in einer 1:2 Paraplast-Butanol-Mischung für 2 h und danach wiederum für 2 h in einer 2:1 Paraplast-Butanol-Mischung inkubiert. Anschließend wird es über Nacht in reines Paraplast gelegt und im Trockenschrank bei 60°C aufbewahrt. Nun erfolgt die Einbettung in eine Paraplast-gefüllte Gußform.

2.4.1.3 Schneiden der Präparate

Das aus der Gussform herausgelöste Präparat musste noch getrimmt werden, um die Schnittfläche möglichst klein zu halten. Das Trimmen erfolgte an der Schmalseite des Präparats

mittels Rasierklingen (Apollo, Deutschland) bzw. Einwegskalpellens. Es muss dabei auf eine absolute plane Schnittfläche geachtet werden. Die Schnitte bis zu 2,0 µm Dicke wurden an einem Ultramikrotom (Ultracut, Reichert Jung) mit selbst gebrochenen Glasmessern (Glas: G329, W. Plannet GmbH, Deutschland; Glasbrecher: Model 7800 Knifemaker, LKB Bromma) angefertigt. Beim Schneiden ergab sich die Problematik, dass das Gewebe aus dem Durcupanblock herausbrach. Dies lag wahrscheinlich daran, dass das Gewebe nur teilweise vom Durcupan durchdrungen war. Das Schneiden der 10 – 20 µm dicken Schnitte erfolgte an einem Mikrotom (1512, Leitz, Deutschland) mit einem keilförmigen Messer. Die Schnitte wurden glatt gezogen und auf einen, mit einem Tropfen 20%-iges Aceton versehenen, gelatine-beschichteten Objektträger überführt, der mit einer Heizplatte auf 60°C erhitzt wurde. Es wurde versucht komplette Schnittserien zu erstellen, die aber aufgrund der vorher beschriebenen Problematik und dem Einrollen von Schnitten lückenhaft waren. Nach dem Verdunsten des Acetons wurden die Schnitte gefärbt.

2.4.1.4 Toluidinblau-Färbung

Das Toluidinblau gehört zur Klasse der Thiazinfarbstoffe und färbt sowohl basophile, als auch osmophile Stoffe bzw. Strukturen an (Böck, 1989). Zu den basophilen Strukturen gehören auch die nur bei Mechanorezeptoren vorkommenden Scolopalzellen. Ebenso werden Zellkerne und Nissl-Substanz blau angefärbt. Es werden dieselben Strukturen angefärbt, die im Transmissionsmikroskop elektronendicht erscheinen.

Zur Färbung wurde eine 1%-ige wässrige Toluidinblau-O-Lösung (Nr. 1B481, Chroma-Gesellschaft, Deutschland) hergestellt, die mit 1% Borax (Nr. B0127, Sigma, Deutschland) versetzt wurde. Die Färbung der Schnitte erfolgte auf einer 60°C warmen Heizplatte, indem je ein Tropfen dieser Lösung auf den Schnitt gegeben wurde und dort für 1-2 min verblieb. Das Auswaschen erfolgte mit destilliertem Wasser so lange bis das abfließende Wasser klar blieb. Die Trocknung der Schnitte erfolgte wiederum auf der Heizplatte bei 60°C. Eine alternative Methode war es, die Objektträger in ein unbeheiztes Färbebad zu legen und für 1-2 min zu färben. Das Auswaschen und Trocknen erfolgte nach obiger Methode.

2.4.1.5 Azan-Färbung

Im Gegensatz zur Toluidinblau-Färbung liefert die Azan-Färbung eine mehrfarbige Anfärbung. Die hier verwendete Azan-Färbung nach Heidenhain besteht aus zwei verschiedenen Farblösungen, Kernechtrot und Anilinblau-Orange G, sowie einem Oxidationsbad aus

Phosphorwolframsäure (5%-ige Lösung). Anilinblau ist ein Triphenylmethanfarbstoff, der basophile Strukturen anfärbt. Orange G gehört zu den Monoazofarbstoffen und färbt ebenfalls basophile Strukturen an, dasselbe gilt auch für Kernechtrot, das aber zu den Anthrachinonfarbstoffen gehört (Böck, 1989). Im Schnitt wird Kollagen und retikuläres Bindegewebe blau angefärbt, Kerne und Gliafibrillen rot und Drüsenzellen gelb, rot oder blau.

2.4.1.5.1 Herstellung der Lösungen

2.4.1.5.1.1 Kernechtrot

Für 500 ml Färbelösung wurden 25 g Aluminiumsulfat in 100 ml destilliertem Wasser aufgelöst und anschließend mit dest. Wasser aufgefüllt. Die Lösung wurde erhitzt und nach dem vollständigen Auflösen des Aluminiumsulfat mit 0,5 g Kernechtrot (Nr. 115939, Merck, Deutschland) versetzt. Nach dem Erkalten wurde die Lösung filtriert.

2.4.1.5.1.2 Anilinblau-Orange G

Zur Herstellung einer Stammlösung wurden 5 g Anilinblau (Nr. 1275, Merck, Deutschland) in 500 ml Aqua. dest. aufgelöst und 10 g Orange G (Nr. 115925, Merck, Deutschland) hinzugefügt. Nachdem sich beides vollständig aufgelöst hatte, wurden 40 ml Eisessig (Nr. 100183, Merck Deutschland) dazugegeben und die Lösung aufgeköcht. Auch diese Lösung musste nach dem Erkalten filtriert werden. Vor der Benutzung wurde diese Stammlösung noch 1:1 mit Aqua dest. verdünnt.

2.4.1.5.2 Färbung

Vor der Färbung wurden die Schnitte für 5-15 min in 15% H₂O₂ anoxidiert, um das Durcupan für die Farbstoffe durchlässig zu machen. Die Färbung erfolgte für 15 min im Kernechtrot, 5 min in der Phosphorwolframsäure und für 10 min in der Anilinblau-Orange G-Lösung. Zwischen jedem Schritt lag ein kurzer Waschvorgang in Aqua dest. Abschließend wurden die Schnitte auf der Heizplatte (60°C) getrocknet.

Der erste Objektträger wurde zweimal gefärbt, da das Gewebe die Farbe nur sehr schwach angenommen hatte. Jedoch zeigte sich auch nach dem zweiten Färbedurchgang keine stärkere Einfärbung, so dass bei den weiteren Objekten darauf verzichtet wurde.

2.4.1.6 Eindeckeln der Schnitte

Die gefärbten und getrockneten Schnitte wurden über eine aufsteigende Alkohol-Reihe entwässert, je 15 s in 96%-igen und 100%-igen Ethanol. Anschließend wurden sie zweimal für

je 5 min in Xylol getaucht, um den Alkohol restlos zu entfernen. Auf die Objektträger wurden mehrere Tropfen Depex (DPX 44581, Fluka, Deutschland) gegeben und darüber ein Deckglas gelegt. Das Depex trocknete über mehrere Tage aus, wobei das Deckglas mit Bleigewichten beschwert wurde. Die Beschwerung sollte einerseits die Schnitte plan und andererseits die Depexschicht möglichst gering halten.

2.4.2 Ganzpräparate („Whole mounts“)

Die Ganzpräparate dienen zur Übersicht der Anordnung der sensorischen Zellen und des Nervenverlaufs. Beim whole mount wird das entsprechende Organ der Länge nach gespalten, eingefärbt, entwässert und in Methylsalicylat (M6725, Sigma, Deutschland) aufbewahrt.

Als Objekte dienen formol-fixierte Antennulen von verstorbenen Tieren. Die lateralen Antennulofilamente wurden proximal von der Aesthetaskenregion abgeschnitten und die medialen distal vom 5. Segment. Die Länge der Stücke lag bei ungefähr 1 cm. Die Teilstücke wurden mit einer Rasierklinge annähernd mittig gespalten. Die Färbung erfolgte in Toluidinblau für 1 min. Über eine aufsteigende Alkoholreihe (je 5 min in 70%-igen, 80%-igen, 90%-igen, 96%-igen und 2-mal 100%-igen Ethanol) wurden die Präparate entwässert. Die Entwässerung muss vollständig erfolgen, da Wasserreste, die im Gewebe verbleiben, die Klärung durch Methylsalicylat verhindern. Die Objekte wurden in Methylsalicylat für 30 min geklärt, wobei der Brechungsindex der Kutikula denselben Wert wie Glas annahm und diese somit durchsichtig wurde. Die whole mounts wurden auf Hohlschliffobjektträgern in Methylsalicylat eingebettet.

3 ERGEBNISSE

3.1 Verhaltensversuche

3.1.1 Qualitative Aussagen

Die Tiere zeigten sowohl eine Tagesform als auch eine vom Individuum abhängige Kampfbereitschaft in innerartlichen gleichgeschlechtlichen Interaktionen. Dies zeigte sich unter anderem in der Notwendigkeit einer großen Anzahl an Versuchen für die zweite Versuchsserie (Versuche zum Typ des Dominanzsignals, siehe 2.2.7). So konnten von den 71 Tag 1-Kämpfen 14 Kämpfe nicht ausgewertet werden, weil mindestens 1 Tier inaktiv war. Aber auch von den 24 Paarungen am Tag 2 mussten 10 Kämpfe ausgeschlossen werden, weil die Tiere, die am Tag 1 noch kämpften, am Tag 2 inaktiv waren. Hierbei spielte es keine Rolle wie der Kampf am Tag 1 ausging, da sowohl Verlierer als auch Sieger diese Inaktivität zeigten. Die stark unterschiedliche Kampfbereitschaft zeigte sich auch in der Auswertung der einzelnen Versuche. Vor allem bei den Weibchen wiesen einzelne Tiere eine übermäßige Aggressivität nach Ausbildung der Dominanz auf. Das siegreiche Tier verfolgte den Verlierer bei jedem zufälligen Kontakt, wobei sich die Geschwindigkeit und die Dauer der Verfolgung mit der Kontaktanzahl steigerte. Auch zeigte das siegreiche Tier ein Verhalten, auf das später noch näher eingegangen wird: den Knall direkt nach einem Kontakt ohne vorherige Drohung (siehe 3.1.2.8.1). Auch bei den Verfolgungsjagden produzierte das siegreiche Tier Wasserjets, wobei keine vorausgehende Drohreaktion stattfand und der Knall auch nicht gezielt auf den Gegner gerichtet war. Eine weitere nicht quantitativ ausgewertete Verhaltensweise zeigte sich zum Teil bei Tieren, die auf einen inaktiven Gegner trafen. Bei einem Kontakt wurde der Gegner zuerst angedroht und bei fehlender Antwort des Gegners fand ein Antennenpeitschen statt, dabei schlug das aktive Tier mit seinen Antennen auf die Antennen oder den Carapax des Gegners. Teilweise zwickte der Angreifende dem passiven Tier auch in das Telson, dies trat aber nur auf, wenn der Gegner sich passiv verhielt und nicht auf den Angriff reagierte. Dagegen war das Antennenpeitschen auch bei Kämpfen zu beobachten, in denen beide Tiere aktiv waren, aber die Drohreaktion längere Zeit andauerten, ohne dass ein Tier die nächste Eskalationsstufe erreichte.

Ebenfalls nicht quantitativ ausgewertet wurde der Pleopodenstrom auf die Antennulen des Gegners. Die Tiere standen hierbei hintereinander und das hintere Tier berührte das vordere mit den Scheren oder Antennen am Telson, woraufhin dieser das Telson anhub und den Pleopodenstrom produzierte. Dies führte beim Empfänger zu einer Aggressionshemmung, da er

den Sender weder anknallte noch sonst irgendeine aggressive Verhaltensweise, außer gelegentlichem Zwicken in das Telson, ausführte. Dieser Pleopodenstrom auf die Antennule wurde nur von Tieren produziert, die sich unplanmäßig am selben Tag oder am nächsten Tag häuteten, allerdings konnten der Zeitraum bis zur Häutung bei den Weibchen auch 2 oder 3 Tage betragen. Diese Tiere wurden aus der sonstigen Auswertung herausgenommen. Dieser Pleopodenstrom war jedoch nicht vom Sender aktiv auf die Antennulen gerichtet, sondern der Empfänger richtete sich dementsprechend aus. Auch bei versuchsweise zusammengesetzten verschiedengeschlechtlichen Paarungen zeigten die Tiere dieses Verhalten, wobei das Weibchen der Sender und das Männchen der Empfänger war.

3.1.2 Versuche zur Dominanzerkennung

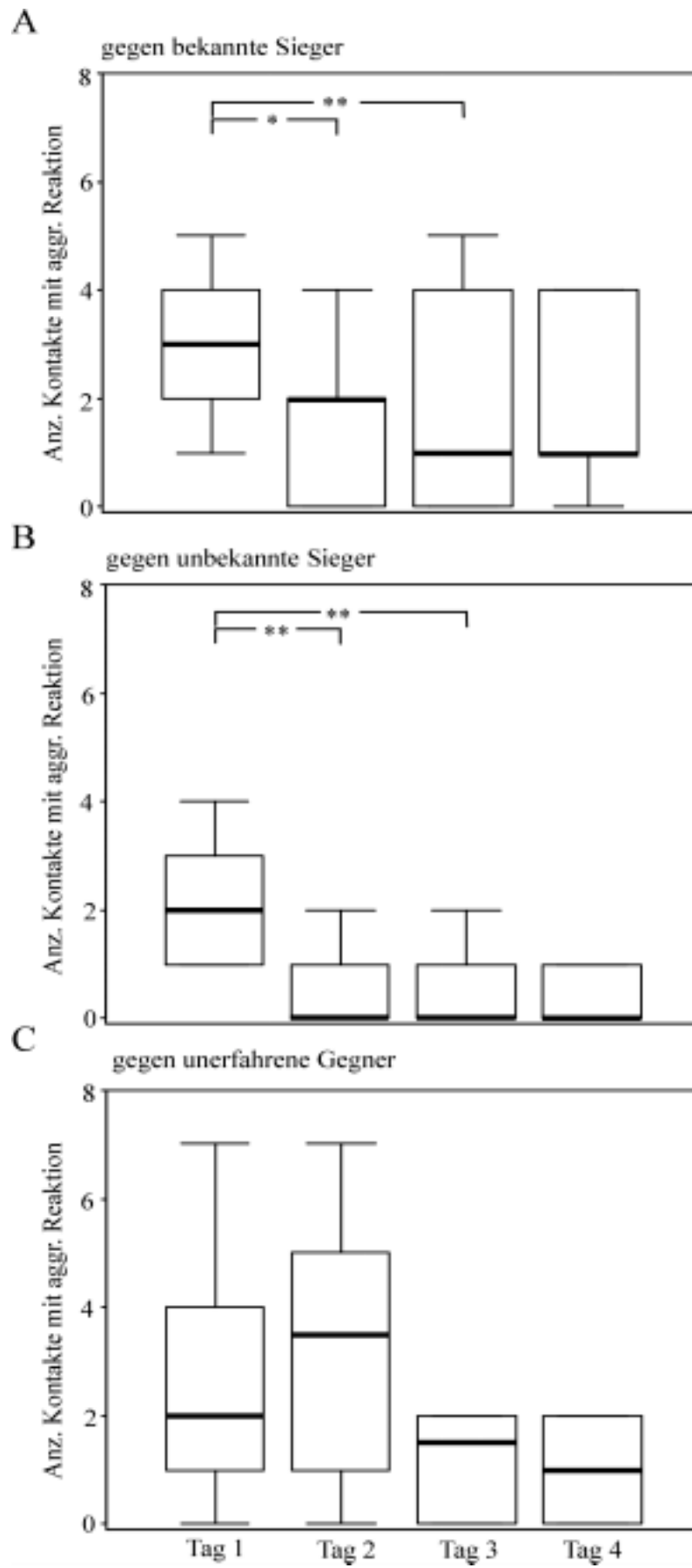
In dieser Versuchsreihe wurden die Tag 1-Verlierer in drei Gruppen eingeteilt ("gegen bekannte Sieger"-, "gegen unbekannte Sieger"- und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe), wobei in jeder Gruppe an jedem Tag 7 Männchen- und 7 Weibchen-Paarungen stattfanden. Die Datensätze der Weibchen und Männchen innerhalb einer Gruppe wurde zusammengefasst, da keine signifikanten Unterschiede zwischen den Geschlechtern auftraten.

3.1.2.1 Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion

3.1.2.1.1 „gegen bekannte Sieger“

Die Tag 1-Verlierer aus der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe zeigten im Kampf am ersten Tag zwischen 1 und 21 Kontakte mit nachfolgender aggressiver Reaktion, der Median lag bei 3 Kontakten mit aggressiver Reaktion (Tab. 1A, Abb. 7A). Jedoch zeigten nur zwei Tiere, je ein Männchen und ein Weibchen, mehr als 5 Kontakte mit aggressiver Reaktion. Die hohe Anzahl bei dem Weibchen war dadurch bedingt, dass sich der Kampf erst am Ende der 20 minütigen Versuchszeit entschied. Das Männchen mit den hohen Werten zeigte bei den meisten Kontakten ein kurzes Drohen durch Scherenspreizen, welches vom Gegner erwidert wurde, und floh daraufhin. Am Tag 2 reagierten die Tag 1-Verlierer im Median nur noch bei 2 Kontakten

Abb. 7 (nachfolgende Seite): Box und Whisker-Plots der Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C). Mediane und Quartile für je 14 Tiere, je 7 Weibchen und Männchen, für die 4 Tage werden gezeigt. Signifikante Unterschiede zwischen dem 1. und den nachfolgenden Tagen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** $\leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ codiert.



aggressiv, wobei sich der Bereich auf Werte von 0 bis 5 beschränkte. Auch die beiden Tiere mit hohen Werten an Tag 1 reagierten nur noch zweimal aggressiv auf einen Kontakt am 2. Tag. Auch am 3. Tag schwankten die Einzelwerte zwischen 0 und 5 Kontakten mit aggressiver Reaktion, allerdings war der Median auf 1 Kontakt mit aggressiver Reaktion vermindert. Ein Anstieg des Wertebereichs erfolgte erst am 4. Tag, nach zweitägiger Kampfpause, auf 0 bis 18 Kontakte mit aggressiver Reaktion. Der Median lag jedoch weiterhin bei 1 Kontakt mit aggressiver Reaktion, wie schon am Vortag. Die Einzelwerte zeigten eine große Lücke zwischen einem Tier, das 18 Kontakte mit aggressiver Reaktion aufwies, und den übrigen dreizehn Tieren, die höchstens auf 4 Kontakte mit nachfolgender Aggression kamen. Der hohe Wert des Einzeltieres kam zustande, da das Tier, ein Weibchen, seinen Kampf gegen den bisherigen Sieger gewinnen konnte und daher bei allen weiteren Kontakten als dominantes Tier den fliehenden Gegner androhte. Es handelte sich dabei um dasselbe Weibchen, dass auch am ersten Tag sehr hohe Werte zeigte.

Tab. 1A: Median (oberer Wert) und Wertebereich (untere Werte) der Verhaltensdaten der Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung.

	Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4
Kontakte mit aggressiver Reaktion	3 1 - 21	2 0 - 5	1 0 - 5	1 0 - 18
Anzahl starker anteriorer AWS	1 0 - 4	0 0 - 3	0 0 - 1	0 0 - 3
Dauer starke anteriore AWS [s]	6,5 0,0 - 50,5	0,0 0,0 - 17,0	0,0 0,0 - 3,5	0,0 0,0 - 6,5
Anzahl Wasserjets	1 0 - 2	0 0 - 2	0 0	0 0 - 5
Aggressionspunkte	16 2 - 48	2 0 - 25	1 0 - 7	2 0 - 57
Kampfdauer [s]	51,0 15,0 - 167,5	1,0 0,0 - 62,0	1,0 0,0 - 16,0	2,5 0,0 - 42,0

Die Reduktion der aggressiven Verhaltensweisen nach einem Kontakt war zwischen dem ersten und zweiten Tag ($p = 0,026$) und zwischen erstem und drittem Tag ($p = 0,010$) signifikant (Abb. 7A). Die Reduktion der Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion war dagegen zwischen Tag 1 und 4 nicht signifikant ($p = 0,245$).

3.1.2.1.2 „gegen unbekannte Sieger“

In der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe reagierten die Tag 1-Verlierer am Tag 1 im Median auf zwei Kontakte aggressiv, wobei die Werte zwischen 1 und 6 lagen (Tab. 1B, Abb. 7B). Am 2. Tag war ein Rückgang auf einen Wertebereich von 0 bis 2 und einen Median von 0 zu verzeichnen; die meisten Tag 1-Verlierer flohen sofort bei einem Kontakt, ohne sich zum Gegner hinzudrehen. Auch am 3. Tag reagierten die Tag 1-Verlierer im Median auf keinen Kontakt aggressiv, nur vier der vierzehn Tiere zeigten aggressive Reaktionen auf einen Kontakt, wobei dies bei maximal 2 Kontakten auftrat. Am 4. Tag jedoch zeigte ein Weibchen einen sehr hohen Wert von 20 aggressiven Reaktionen auf einen Kontakt, dieses Tier konnte in diesem Kampf auch seinen Status von Verlierer auf Sieger wandeln. Der Median lag allerdings auch an diesem Tag bei 0, wobei nur fünf der Tiere auf mindestens einen Kontakte aggressiv reagierten. Sowohl die Reduktion der Kontakte mit aggressiver Reaktion von Tag 1 auf Tag 2 ($p = 0,003$) als auch zwischen Tag 1 und 3 ($p = 0,002$) waren signifikant (Abb. 7B). Aufgrund des hohen Wertes des siegreichen Tieres, war der Unterschied zwischen Tag 1 und 4 nicht signifikant ($p = 0,094$).

Tab. 1B: Median (oberer Wert) und Wertebereich (untere Werte) der Verhaltensdaten der Tag 1-Verlierer der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung.

	Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4
Kontakte mit aggressiver Reaktion	2 1 – 6	0 0 – 2	0 0 – 2	0 0 – 20
Anzahl starker anteriorer AWS	1,5 0 – 6	0 0 – 4	0 0 – 1	0 0 – 5
Dauer starke anteriore AWS [s]	5,0 0,0 - 31,0	0,0 0,0 – 21,5	0,0 0,0 – 5,5	0,0 0,0 – 14,0
Anzahl Wasserjets	1 0 – 7	0 0 – 3	0 0 – 1	0 0 – 6
Aggressionspunkte	22 2 – 50	0 0 – 34	0 0 – 11	0 0 – 70
Kampfdauer [s]	51,5 21,0 – 188,0	0,0 0,0 – 199,0	0,0 0,0 – 35,5	0,0 0,0 – 47,5

3.1.2.1.3 „gegen unerfahrene Gegner“

Im Gegensatz zu den beiden vorherigen Gruppen erwiesen sich alle Unterschiede zwischen Tag

1 und den nachfolgenden Tagen in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe als nicht signifikant (Tag 2: $p = 0,628$; Tag 3: $p = 0,476$; Tag 4: $p = 0,386$) (Abb. 7C).

In der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe zeigten die Tag-1 Verlierer einen Median von 2 Kontakten mit aggressiver Reaktion am 1. Tag, wobei die Anzahl von 0 bis 7 reichte (Tab. 1C, Abb. 7C). Am 2. Tag steigerte sich die Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion auf einen Median von 3,5 und die Tag 1-Verlierer zeigten zwischen 0 und 16 dieser Kontakte. Auch in dieser Gruppe gab es Tiere die besonders hohe Werte aufwiesen, zwei Weibchen mit 16 bzw. 7 und ein Männchen mit 15 Kontakten mit aggressiver Reaktion. Diese drei Tiere und zusätzlich ein Männchen konnten ihre Kämpfe gegen den unerfahrenen Gegner am 2. Tag gewinnen. Erst am Tag 3 zeigte der Median eine Reduktion gegenüber dem Vortag, wobei aber annähernd dieselben Werte wie am Tag 1 erreicht wurden (Median: 1,5). Die Spanne reichte von 0 bis 11 Kontakten mit aggressiver Reaktion. Allerdings stachen vier der vierzehn Tag 1-Verlierer mit sehr hohen Anzahlen hervor, sie wiesen mindestens 5 Kontakte mit aggressiver Reaktion auf, wohingegen die restlichen zehn Tiere weniger als 3 solcher Kontakte zeigten.

Tab. 1C: Median (oberer Wert) und Wertebereich (untere Werte) der Verhaltensdaten der Tag 1-Verlierer der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung.

	Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4
Kontakte mit aggressiver Reaktion	2 0 – 7	3,5 0 – 16	1,5 0 – 11	1 0 – 28
Anzahl starker anteriorer AWS	1 0 – 13	1 0 – 5	0 0 – 6	0 0 – 5
Dauer starke anteriore AWS [s]	5,5 0,0 – 71,5	4,5 0,0 – 56,0	0,0 0,0 – 38,5	0,0 0,0 – 46,5
Anzahl Wasserjets	1 0 – 5	1 0 – 6	0 0 – 2	0 0 – 4
Aggressionspunkte	16 0 – 82	11 0 – 55	3 0 – 42	0,5 0 – 58
Kampfdauer [s]	29,0 16,0 – 207,5	39,0 0,0 – 171,0	18,5 0,0 – 273,0	8,0 0,0 – 113,0

Eine weitere Reduktion in der Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion zeigte sich am 4. Tag mit Werten zwischen 0 und 2 (Median: 1), allerdings reagierten zwei der Tiere entgegen dem allgemeinen Trend auf 15 bzw. 28 Kontakte aggressiv. Diese beiden Tiere (beides Männchen) und zusätzlich ein Weibchen konnten ihren Status in diesem Kampf ändern.

3.1.2.2 Anzahl und Dauer der starken anterioren Atemwasserströme

Die Aussagen zur Anzahl und Dauer der starken anterioren Atemwasserströme werden in einem Punkt zusammengefasst, da sie beide dieselben Tendenzen aufwiesen. Es werden im Text vom Parameter „Dauer“ nur die Signifikanzniveaus und Mediane angegeben, die Wertebereiche sind in Tabelle 1A-C dargestellt. Der Begriff „starker anteriorer Atemwasserstrom“ wird im folgenden auch mit Atemwasserstrom (AWS) bzw. Strom bezeichnet.

3.1.2.2.1 "gegen bekannte Sieger"

Die Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe produzierten im Median nur am 1. Tag 1 starken anterioren Atemwasserstrom, wobei die Spanne von 0 bis 4 reichte (Tab. 1A, Abb. 8A). Am folgenden Tag (Tag 2) lag der Median bei 0 erzeugten Atemwasserströmen, wobei nur drei Tiere, ein Weibchen (3 AWS) und zwei Männchen (1 bzw. 3 AWS), diesen überhaupt noch erzeugten. Der Median der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme betrug auch am 3. Tag 0, wobei allerdings ein Weibchen, als einziges Tier, einen Atemwasserstrom produzierte. Am 4. Tag zeigte sich im Median keine Veränderung gegenüber dem 3. Tag. Neben dem Weibchen, das schon am Vortag einen Strom erzeugte und welches am 4. Tag drei Ströme produzierte (es besiegte auch den bisherigen Sieger), erzeugte noch ein Männchen einen Strom, alle anderen Tag 1-Verlierer erzeugten keinen starken anterioren Atemwasserstrom mehr.

Signifikante Unterschiede im Vergleich mit Tag 1 zeigten sich bei allen darauf folgenden Tagen (Tag 2: $p = 0,023$; Tag 3: $p = 0,003$; Tag 4: $p = 0,004$) (Abb. 8A).

Die Dauer der starken anterioren Atemwasserströme war nur im Vergleich zwischen Tag 1 und 2 nicht signifikant unterschiedlich ($p = 0,092$) (Tab. 1A, Abb. 9A). Der Unterschied zwischen Tag 1 und 3 bzw. 4 war auf hohem Niveau signifikant (Tag 3: $p = 0,003$; Tag 4: $p = 0,007$). Trotz der unterschiedlichen Signifikanzen lagen, außer am 1. Tag (Median: 6,5 s), die Mediane bei 0. Die Wertebereiche sind Tabelle 1A zu entnehmen.

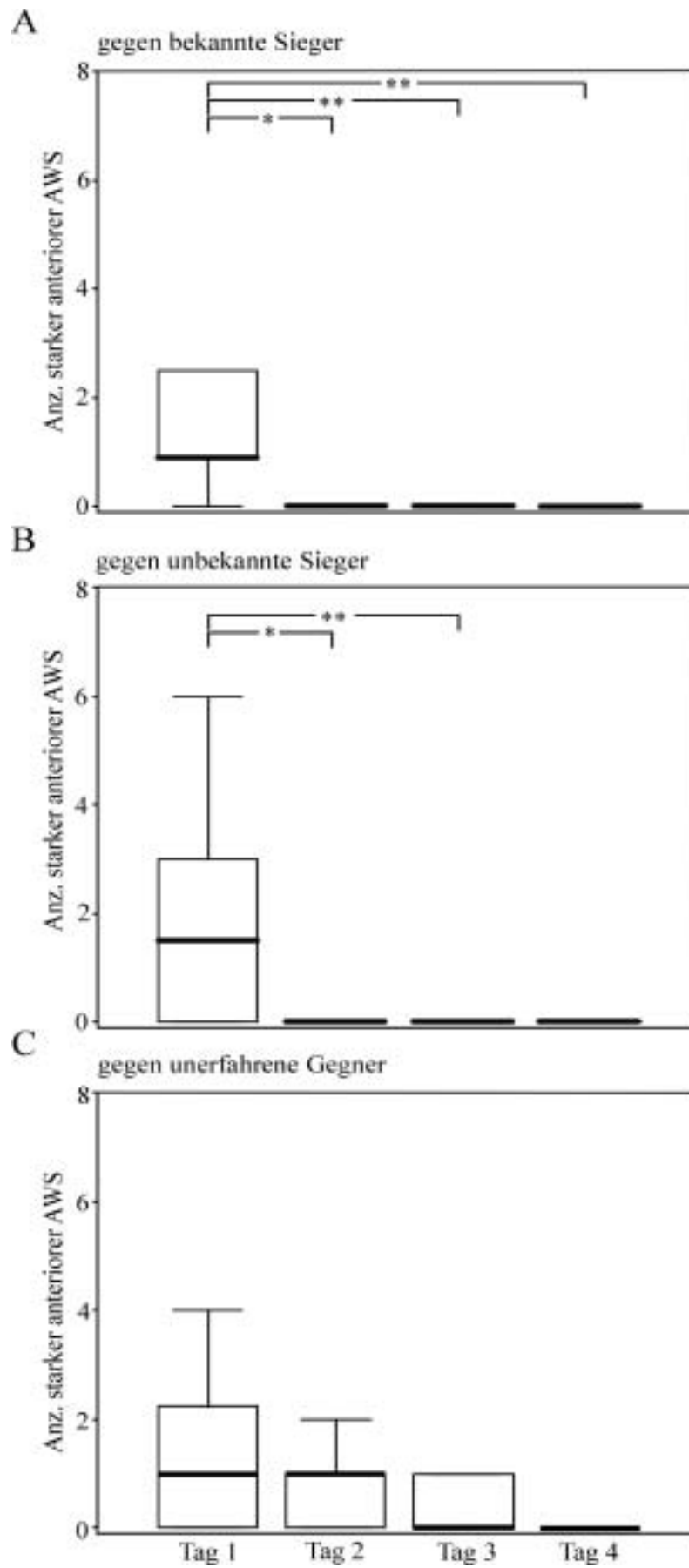


Abb. 8 (vorhergehende Seite): Box und Whisker-Plots der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme (AWS) während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C). Mediane und Quartile für je 14 Tiere, je 7 Weibchen und Männchen, für die 4 Tage werden gezeigt. Signifikante Unterschiede zwischen dem 1. und den nachfolgenden Tagen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ codiert.

3.1.2.2.2 "gegen unbekannte Sieger"

Die Tag 1-Verlierer der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe erzeugten am ersten Tag zwischen 0 und 6 starke anteriore Atemwasserströme, wobei der Median bei 1,5 lag (Tab. 1B, Abb. 8B). Auch hier stach ein Tier (ein Weibchen) heraus, das sechs Ströme produzierte, wohingegen die übrigen dreizehn Tiere Werte bis maximal 4 aufwiesen. Die Anzahl reduzierte sich am 2. Tag auf im Median 0 starke anteriore Atemwasserströme, mit Einzelwerten, die bis auf diejenigen von zwei Männchen mit 1 bzw. 4 Atemwasserströmen bei 0 lagen. Auch am 3. Tag produzierten die Tag 1-Verlierer im Median keinen Atemwasserstrom und nur ein Männchen erzeugte überhaupt einen starken anterioren Atemwasserstrom. Es handelte sich dabei um dasselbe Männchen, welches am Vortag 4 Atemwasserströme produzierte. Am 4. Tag war ein Weibchen der einzige Tag 1-Verlierer, der starke anteriore Atemwasserströme produzierte; alle anderen Tag 1-Verlierer erzeugten keinen (Median: 0; Bereich: 0 bis 5). Es war dasselbe Weibchen das auch die hohe Anzahl an aggressiven Reaktionen auf einen Kontakt zeigte und den Kampf am 4. Tag gewinnen konnte.

Sowohl die Unterschiede zwischen Tag 1 und 2 ($p = 0,024$) als auch zwischen Tag 1 und 3 ($p = 0,005$) waren signifikant (Abb. 8B). Aufgrund der hohen Anzahl an Atemwasserströmen des einen Weibchens, lag die Differenz zwischen Tag 1 und 4 ($p = 0,052$) knapp über dem Signifikanzniveau.

Im Vergleich der Dauer der Atemwasserströme an Tag 1 und 2 sowie am Tag 1 und 3 zeigten sich signifikante Differenzen (Tag 2: $p = 0,037$; Tag 3: $p = 0,005$) (Abb. 9B), wie sie auch bei der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme schon auftraten. Allerdings war zusätzlich auch der Unterschied zwischen Tag 1 und 4 in der Dauer der Atemwasserströme signifikant ($p = 0,022$). Am 1. Tag lag der Median der Dauer bei 5,0 s und an den drei folgenden Tagen bei 0,0 s (Tab. 1B).

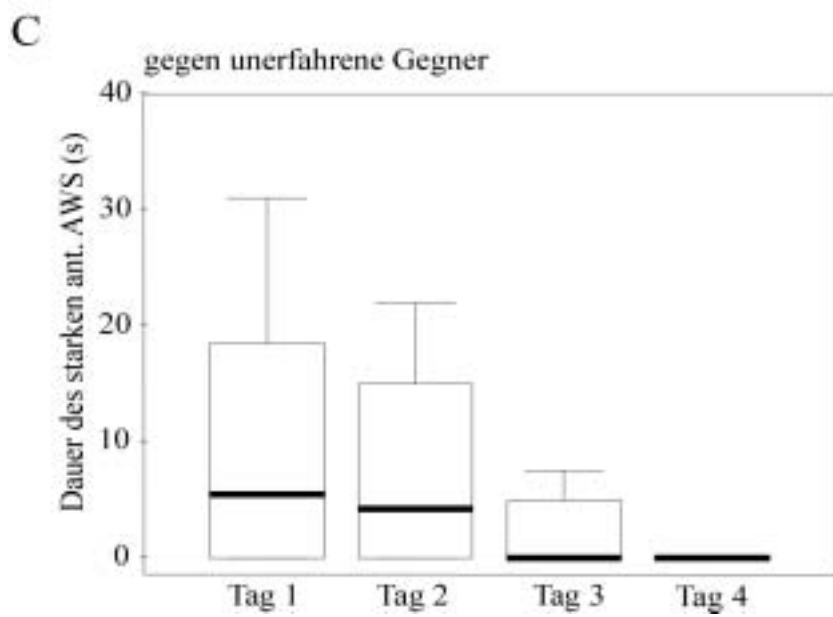
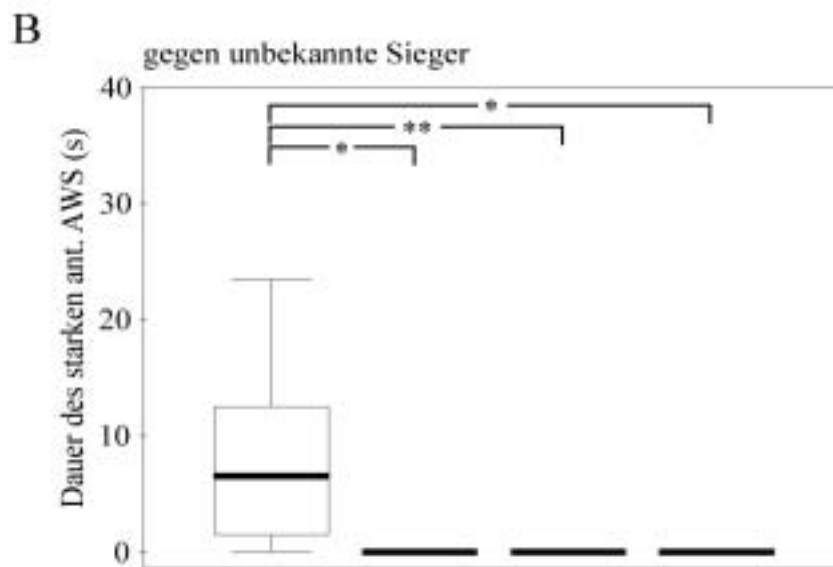
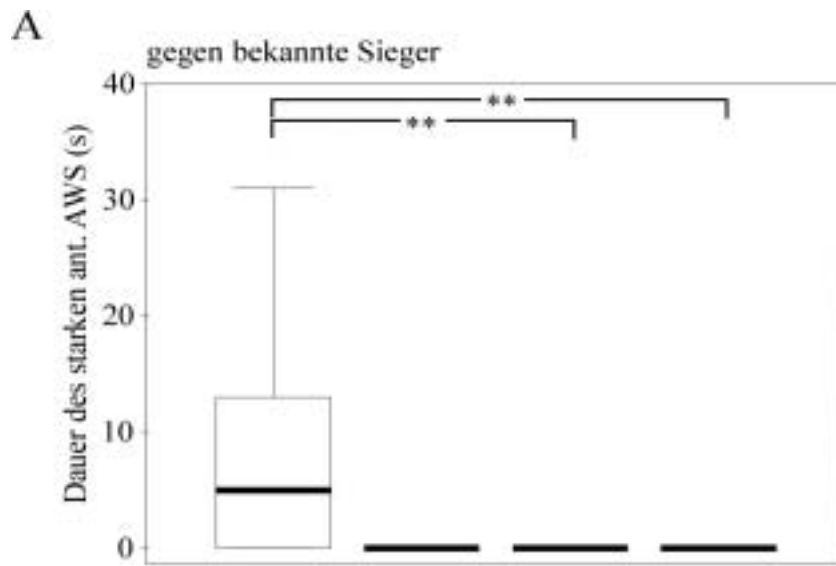


Abb. 9 (vorhergehende Seite): Box und Whisker-Plots der Dauer der starken anterioren Atemwasserströme (AWS) während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C). Mediane und Quartile für je 14 Tiere, je 7 Weibchen und Männchen, für die 4 Tage werden gezeigt. Signifikante Unterschiede zwischen dem 1. und den nachfolgenden Tagen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ codiert.

3.1.2.2.3 "gegen unerfahrene Gegner"

Sowohl in der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme (Tag 2: $p = 0,196$; Tag 3: $p = 0,263$; Tag 4: $p = 0,57$) (Abb. 8C) als auch in der Dauer dieser Ströme (Tag 2: $p = 0,410$; Tag 3: $p = 0,197$; Tag 4: $p = 0,093$) (Abb. 9C) wiesen die Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe an den Tagen 2 – 4 keine signifikanten Unterschiede zum Tag 1 auf.

Im Median produzierten die Tag 1-Verlierer in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe 1 starken anterioren Atemwasserstrom, wobei aber die Anzahl von 0 bis 13 Atemwasserströme reichte (Tab. 1C, Abb. 8C). Jedoch erreichte nur ein Männchen den hohen Wert von 13 Atemwasserströmen, alle anderen Tiere lagen unter 5. Auch am 2. Tag lag der Median bei 1 produzierten Atemwasserstrom, allerdings lag die Spanne hier mit der Ausnahme eines siegreichen Weibchens, das 5 Ströme produzierte, zwischen 0 und 2 Atemwasserströmen. Erst am 3. Tag zeigt auch der Median eine Reduzierung auf 0 Atemwasserströme mit einem Wertebereich von 0 bis 6. Allerdings wurden nur von einem Männchen, welches am Vortag siegreich war aber diesen Kampf verlor, 6 starke anteriore Atemwasserströme produziert. Denselben Medianwert, wie am 3. Tag, zeigten die Tag 1-Verlierer am 4. Tag (Median: 0) mit einem Wertebereich von 0 bis 5 starken anterioren Atemwasserströmen. Auch hier bildete wieder dasselbe Männchen die Ausnahme, da es seinen Kampf wieder gewinnen konnte und mit 5 Atemwasserströmen die anderen Tiere dieser Gruppe deutlich übertraf.

Im Median dauerten die starken anterioren Atemwasserströme am 1. Tag 5,5 s, am 2. Tag 4,5 s und erst am 3. sowie 4. Tag 0,0 s (Tab. 1C).

3.1.2.3 Anzahl der Knalle/Wasserjets

3.1.2.3.1 "gegen bekannte Sieger"

In der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe produzierten die Tag 1-Verlierer am Tag 1 im Median 1 Knall, wobei die Spanne von 0 bis 2 reichte (Tab. 1A, Abb. 10A). Am darauffolgenden Tag lag der Median der Knallanzahl bei 0 und nur drei der vierzehn Tiere, zwei Männchen und ein Weibchen, produzierten Knalle (Wertebereich: 0 – 2). Am 3. Tag wurden von keinem Tag 1-Verlierer ein Knall erzeugt. Auch am 4. Tag betrug der Median 0 Knalle, allerdings produzierte

ein Männchen 3 Knalle und ein Weibchen 5 Knalle, das Weibchen gewann seinen Kampf.

Die Unterschiede in der Knallanzahl zwischen Tag 1 und 2 ($p = 0,020$) sowie zwischen Tag 1 und 3 ($p = 0,002$) waren signifikant (Abb. 10A). Aufgrund der zwei Tag 1-Verlierer, die am 4. Tag Knalle produzierten, erwies sich die Reduktion zum Tag 1 als nicht signifikant ($p = 0,212$).

3.1.2.3.2 "gegen unbekannte Sieger"

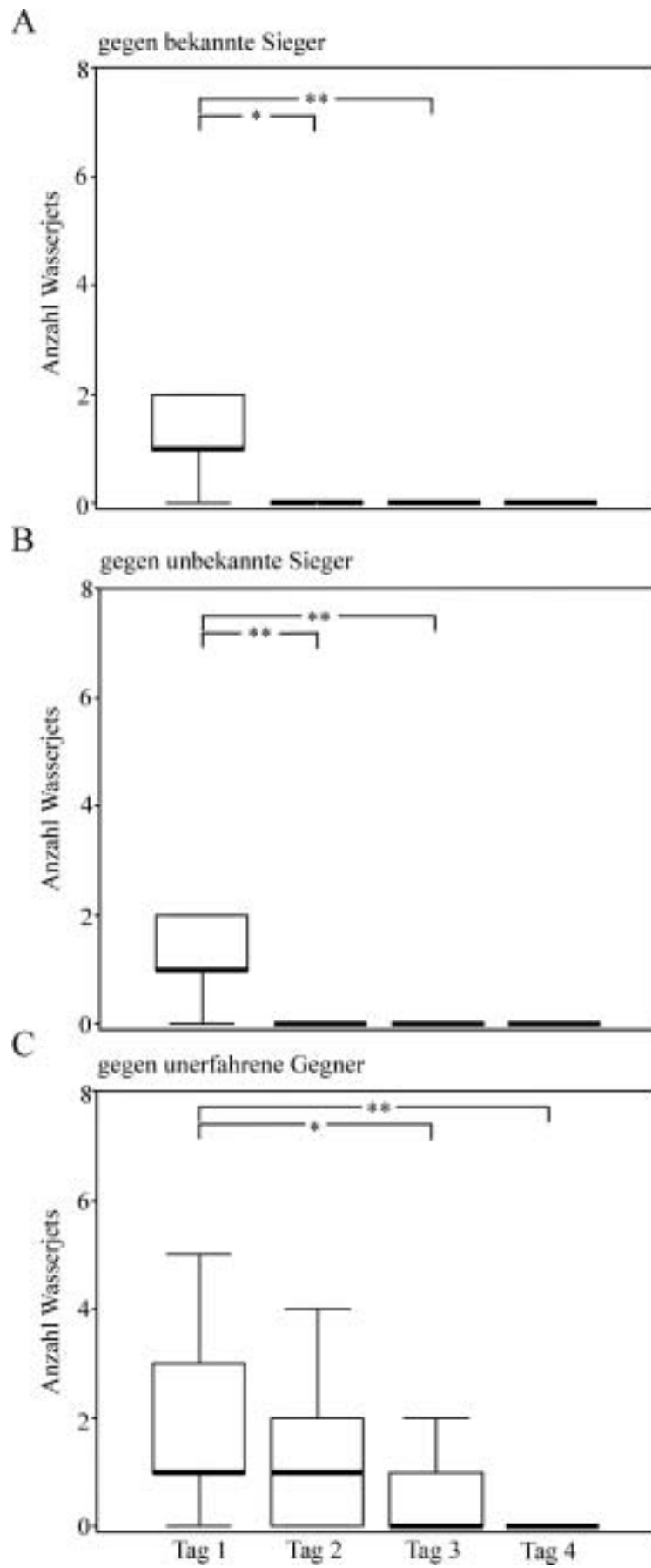
Am 1. Tag produzierten die Tag 1-Verlierer im Median 1 Knall, wobei ein Weibchen mit 7 Knallen gegenüber den anderen hervorstach, die zwischen 0 und 2 Knalle erzeugten (Tab. 1B, Abb. 10B). Sowohl am 2. als auch am 3. und 4. Tag betrug der Median der produzierten Knalle 0. Am 2. Tagen produzierten zwei Männchen je 1 bzw. 3 Knalle, wohingegen die restlichen zwölf Tiere keinen Knall abgaben. Nur ein Männchen erzeugte am 3. Tag noch einen Knall. Drei Weibchen erzeugten Knalle am 4. Tag, wobei die Werte bei 1, 3 und beim siegreichen Weibchen bei 6 Knallen lag.

Sowohl zwischen Tag 1 und 2 ($p = 0,008$) als auch zwischen Tag 1 und 3 ($p = 0,003$) traten signifikante Unterschiede in der Knallanzahl auf (Abb. 10B). Aufgrund der oben genannten drei Tiere ist der Abfall der Knallanzahl zwischen Tag 1 und 4 nicht signifikant ($p = 0,209$).

3.1.2.3.3 "gegen unerfahrene Gegner"

Einen ähnlichen Verlauf wie bei der Anzahl starker anteriorer Atemwasserströme (Abb. 8C) zeigten die Tag 1-Verlierer in der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe bei der Knallanzahl (Tab. 1C, Abb. 10C). Sie erreichten am 1. und 2. Tag denselben Median von einem Knall, jedoch unterschied sich der Wertebereich (Tag 1: 0 bis 5; Tag 2: 0 bis 6). Erst ab dem 3. Tag sank die Anzahl der Knalle auf im Median 0 (Wertebereich: 0 bis 2) und auch am 4. Tag produzierten die Tag 1-Verlierer im Median keine Knalle (Wertebereich: 0 bis 4). Am 3. Tag produzierten noch fünf Tiere mindestens einen Knall, am 4. Tag sank diese Zahl auf drei Tiere. Die Differenz in der Knallanzahl zwischen Tag 1 und 2 war nicht signifikant ($p = 0,621$) (Abb. 10C). Die Reduktion der Knallanzahl zwischen Tag 1 und 3 ($p=0,011$) bzw. 4 ($p=0,007$) war signifikant.

Abb. 10 (nachfolgende Seite): Box und Whisker-Plots der Anzahl der Wasserjets/Knalle während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C). Mediane und Quartile für je 14 Tiere, je 7 Weibchen und Männchen, für die 4 Tage werden gezeigt. Signifikante Unterschiede zwischen dem 1. und den nachfolgenden Tagen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ codiert.



3.1.2.4 Aggressionspunkte

Die Aggressionspunkte stellen eine Abschätzung der Kampfmotivation dar. Hierfür werden die einzelnen aggressiven Verhaltensweisen nach ihrem Auftreten in einer Kampfsequenz gewichtet (siehe auch 2.2.5.7) und addiert.

3.1.2.4.1 "gegen bekannte Sieger"

Die Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe wiesen einen Medianwert von 16 Aggressionspunkten auf, wobei die Spanne von 2 bis zu 48 Punkten reichte (Tab. 1A, Abb. 11A). Am 2. Tag resultierten im Median nur noch 2 Punkte aus den aggressiven Verhaltensweisen, die Spanne reichte aber von 0 bis 25 Punkte. Eine weitere Reduktion erbrachte der 3. Tag mit einem Median von 1 Aggressionspunkt und einem Wertebereich von 0 bis 7 Punkten. Mit einem Median von 2, aber einem Wertebereich von bis zu 57 Punkten zeigte sich bei Einzeltieren am 4. Tag wieder ein Anstieg der Kampfbereitschaft.

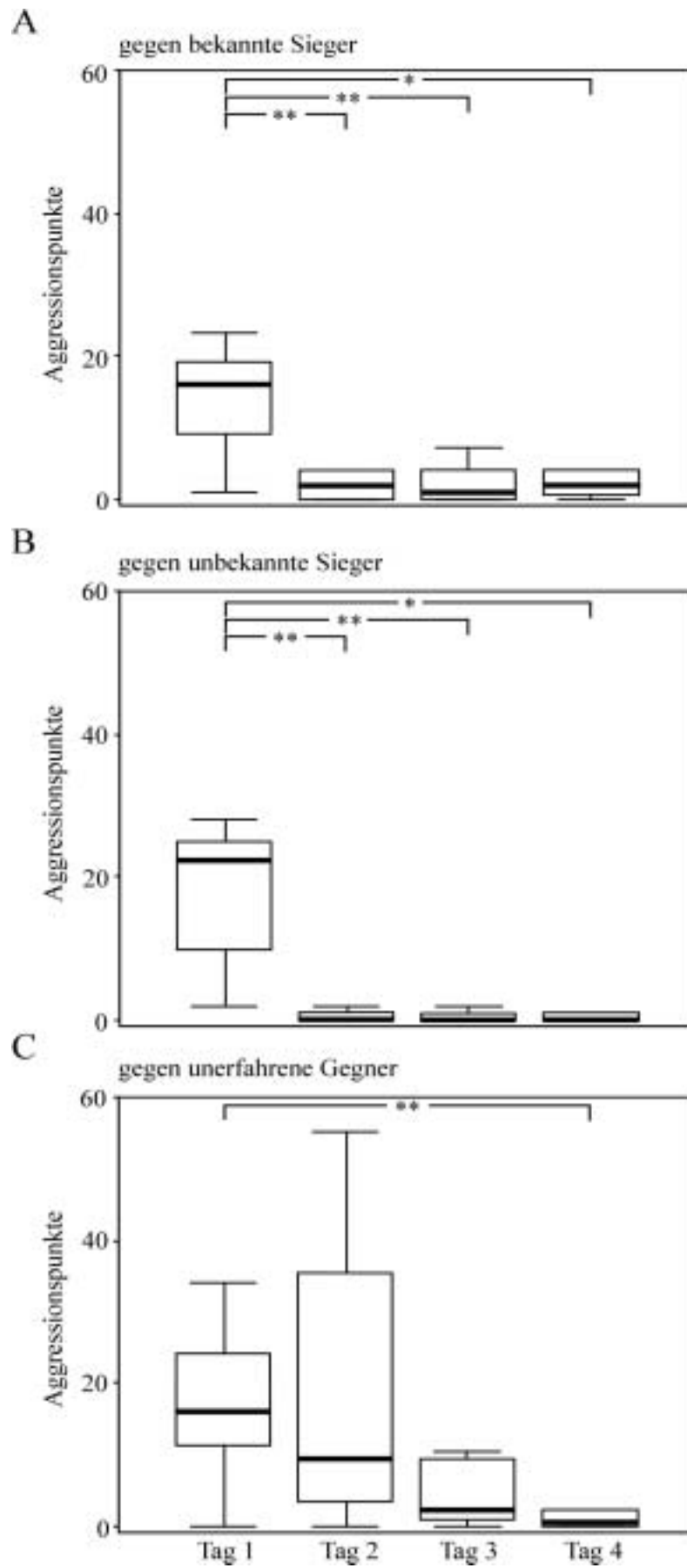
Die Reduktion der Aggressionspunkte zwischen Tag 1 und allen anderen Tagen war signifikant (Tag 2: $p = 0,007$; Tag 3: $p = 0,003$; Tag 4: $p = 0,012$) (Abb. 11A), wobei sich in der geringeren Signifikanz am 4. Tag der Anstieg des Wertebereichs widerspiegelte.

3.1.2.4.2 "gegen unbekannte Sieger"

Die Tag 1-Verlierer in der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe wiesen am 1. Tag im Median 22 Aggressionspunkte auf, dabei lag die Spanne bei 2 bis 50 Punkten (Tab. 1B, Abb. 11B). An den weiteren Tagen lag der Median bei 0 Punkten, allerdings waren die maximal erreichten Punktzahlen unterschiedlich. Am 2. Tag lag die maximale erreichte Punktezahl bei 34 und sank am 3. Tag auf 11 Punkte. Auch in dieser Gruppe stieg die maximale Punktezahl am 4. Tag wieder an (auf 70 Punkte) wie schon in der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe.

Die Reduktion der Aggressionspunkte zwischen Tag 1 und den folgenden Tagen war auf unterschiedlichem Niveau signifikant (Tag 2: $p = 0,002$; Tag 3: $p = 0,001$; Tag 4: $p = 0,032$) (Abb. 11B). Auch hier spiegelte sich der Anstieg des Wertebereichs am 4. Tag in einer verminderten Signifikanz wieder.

Abb. 11 (nachfolgende Seite): Box und Whisker-Plots der Aggressionspunkte während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C). Mediane und Quartile für je 14 Tiere, je 7 Weibchen und Männchen, für die 4 Tage werden gezeigt. Signifikante Unterschiede zwischen dem 1. und den nachfolgenden Tagen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ codiert.



3.1.2.4.3 "gegen unerfahrene Gegner"

Auch bei der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe zeigten die Tag 1-Verlierer einen Abfall der Aggressionspunkte, der allerdings stufenweise erfolgte (Tab. 1C, Abb. 11C). Am Tag 1 lag der Median bei 16 Punkten und der Bereich variierte zwischen 0 und 82 Punkten. Die Tag 1-Verlierer erreichten am 2. Tag im Median 11 Punkte, wobei der Wertebereich zwischen 0 und 55 lag. Erst am 3. Tag zeigte sich jedoch ein starker Abfall auf im Median 3 Aggressionspunkte (Bereich: 0 bis 42). Am 4. Tag erreichten die Aggressionspunkte im Median nur noch einen Wert von 0,5, jedoch stieg der Wertebereich wieder auf bis zu 58 Punkte an.

In dieser Gruppe zeigen die Tag 1-Verlierer weder beim Vergleich zwischen Tag 1 und Tag 2 ($p = 0,615$) noch zwischen Tag 1 und Tag 3 ($p = 0,096$) signifikante Unterschiede (Abb. 11C). Erst am 4. Tag war die verringerte Punktezahl, trotz wieder ansteigendem Wertebereich, signifikant unterschiedlich zu Tag 1 ($p=0,008$).

3.1.2.5 Kampfdauer

3.1.2.5.1 "gegen bekannte Sieger"

Ein starker Abfall in der Kampfdauer ist in der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe sichtbar (Tab. 1A, Abb. 12A). Am 1. Tag lag die Kampfdauer zwischen 15,0 s und 167,5 s (Median: 51,0 s), sank aber am 2. Tag auf Werte zwischen 0,0 s und 62,0 s und einen Median von 1,0 s. Allerdings kämpften nur je ein Weibchen und Männchen am 2. Tag über 60,0 s und zusätzlich je ein Weibchen und ein Männchen über 10,0 s. Die restlichen zehn Tag 1-Verlierer kämpften am 2. Tag weniger als 2,0 s. Auch am 3. Tag lag der Median der Kampfdauer bei 1,0 s und nur zwei Tiere (Weibchen) kämpften länger als 1,0 s (5,5 s und 16,0 s). Längere Kampfzeiten zeigten sich erst wieder am 4. Tag mit einem Median von 2,5 s und Werten zwischen 0,0 s und 42,0 s. Auch kämpften am 4. Tag wieder fünf Tiere länger als 10,0 s.

Trotz dieses Anstiegs der Kampfdauer zum vorhergehenden Tag, waren der Unterschied zwischen dem 1. und 4. Tag wie auch die Unterschiede der Tage 2 und 3 zum 1. Tag signifikant (Tag 2: $p = 0,019$; Tag 3: $p = 0,001$; Tag 4: $p = 0,004$) (Abb. 12A).

3.1.2.5.2 "gegen unbekannte Sieger"

In der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe zeigte sich nur am 1. Tag ein von 0,0 s unterschiedlicher Median der Kampfzeit (Median: Tag 1: 51,5 s), dabei lagen die Einzelwerte am 1. Tag zwischen 21,0 s und 188,0 s (Tab. 1B, Abb. 12B). Nur noch fünf Tiere zeigten am 2. Tag eine Kampfzeit, die über 1,0 s lag, wobei ein Männchen mit 199,0 s Kampfdauer herausstach.

Am 3. Tag kämpften nur vier Tiere länger als 1,0 s, wobei der Maximalwert bei 35,5 s lag, dabei handelte es sich um dasselbe Männchen, das schon am Vortag den Ausnahmewert zeigte. Erst am 4. Tag zeigte auch dieses Männchen eine Kampfzeit von unter 1,0 s. Nur ein Männchen aber vier Weibchen kämpften am 4. Tag länger als 1,0 s, wobei die längste Kampfdauer 47,5 s betrug. Im Vergleich zum ersten Tag erwiesen sich die Kämpfe an den darauffolgenden Tagen als signifikant kürzer (Tag 2: $p = 0,011$; Tag 3: $p = 0,001$; Tag 4: $p = 0,001$) (Abb. 12B).

3.1.2.5.3 "gegen unerfahrene Gegner"

Die Signifikanzwerte der Wilcoxon-Tests für die Kampfdauer in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe lagen alle oberhalb des Signifikanzniveaus (Tag 2: $p = 0,778$; Tag 3: $p = 0,331$; Tag 4: $p = 0,221$) (Abb. 12C).

Der Kampf am Tag 1 dauerte in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe im Median 29,0 s mit Einzelwerten von 16,0 s bis 207,5 s (Tab. 1C, Abb. 12C). Auf 39,0 s im Median verlängerte sich am 2. Tag die Kampfdauer, wobei nur drei Tiere einen Wert unter 1,0 s aufwiesen. Der Maximalwert betrug an diesem Tag 171,0 s. Am 3. Tag reduzierte sich der Median auf 18,5 s, aber auch an diesem Tag dauerten nur vier Kämpfe unter 1,0 s. Der Maximalwert wurde von dem an diesem Tag siegreichen Tag 1-Verlierer mit 273,0 s erreicht. Auch am 4. Tag setzte sich die Reduktion der Kampfdauer fort und der Median betrug nur noch 8,0 s, wobei die Einzelwerte zwischen 0,0 s und 113,0 s schwankten. Allerdings lagen sieben Kämpfe unterhalb von 1,0 s, d.h. die entsprechenden Tag 1-Verlierer kämpften nicht sondern flohen bei jedem Kontakt sofort.

3.1.2.6 Pleopodenstrom

Die Anzahl und Dauer der Pleopodenströme zeigten weder in der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe noch in der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe Signifikanzen zwischen Tag 1 und den darauffolgenden. Die Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe wiesen zwar Signifikanzen auf, allerdings war dies nur auf extrem hohe Einzelwerte zurückzuführen, z.B. Anzahl 37 mit einer Gesamtdauer 439,0 s ($>1/3$ der Kampfzeit). Es zeigten sich keine Abhängigkeiten weder vom Gegner noch vom Versuchstag, daher wurde auf eine statistische Auswertung bzw. deren Darstellung innerhalb dieser Arbeit verzichtet. Nur für die Ethogramme wurden die Daten der Pleopodenströme verwendet (siehe 3.1.2.8).

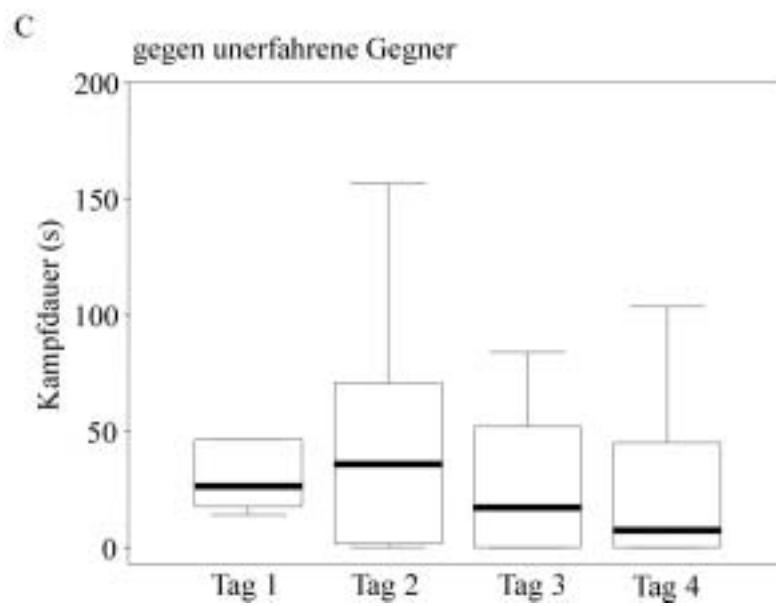
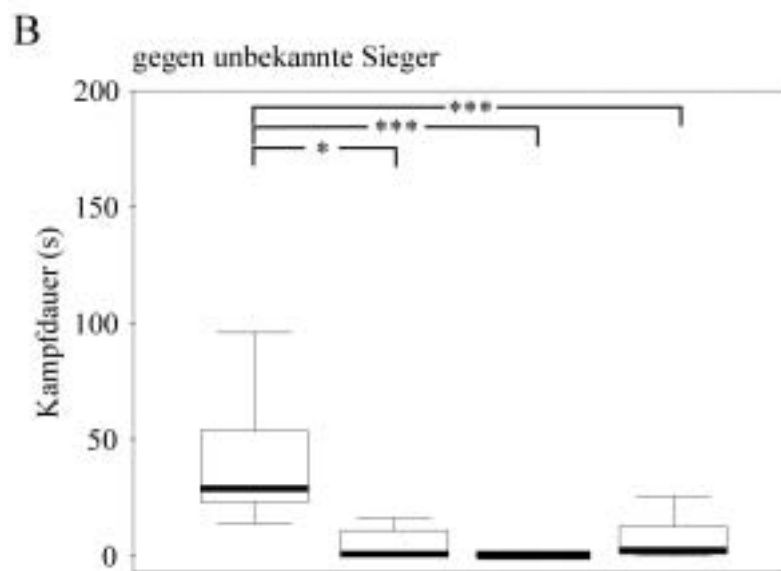
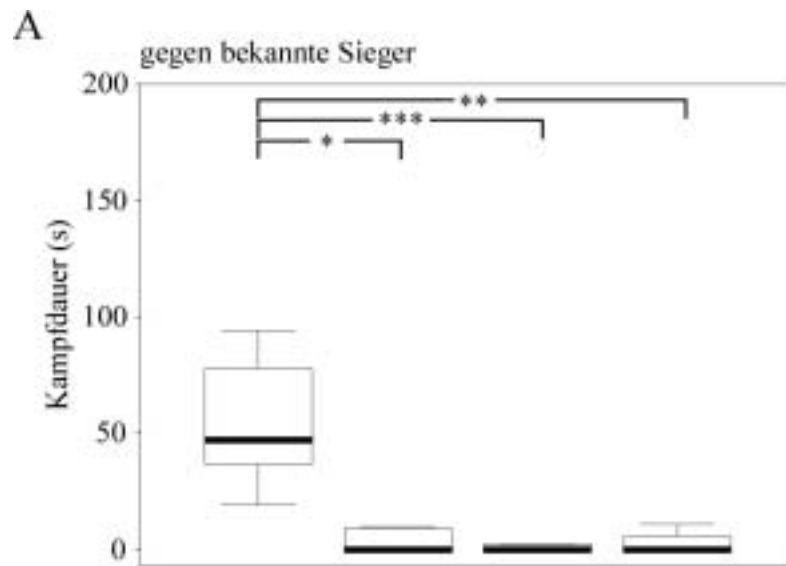


Abb. 12 (vorhergehende Seite): Box und Whisker-Plots der Kampfdauer [s] während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C). Mediane und Quartile für je 14 Tiere, je 7 Weibchen und Männchen, für die 4 Tage werden gezeigt. Signifikante Unterschiede zwischen dem 1. und den nachfolgenden Tagen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ codiert.

3.1.2.7 Statusänderung der Tag 1-Verlierer

Erst am 4. Tag konnte sowohl ein Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe als auch ein Tag 1-Verlierer der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe seinen Kampf gewinnen und seinen Status verändern. Das damit einhergehende veränderte Kampfverhalten zeigte sich in den ansteigenden Werten der aggressiven Verhaltensweisen am 4. Tag und in den Ethogrammen für den 4. Kampftag (Abb. 13+14 und siehe 3.1.2.8). In der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe konnten am 2. Tag vier Tag 1-Verlierer, zwei Männchen und zwei Weibchen, ihren Kampf gewinnen. Von diesen vier Tieren verloren drei Tiere ihren Kampf am 3. Tag und nur ein Weibchen konnte den dominanten Status aufrechterhalten. An diesem Tag konnte aber ein anderer Tag 1-Verlierer seinen Kampf gewinnen. Wiederum zwei Männchen und ein Weibchen besiegten am 4. Tag ihren Gegner und veränderten somit ihren Status. Die Herausnahme der Daten der siegreichen Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe an den Tagen nach ihrem Sieg führte in zwei Verhaltensweisen zu einer Signifikanzänderung. Der Unterschied zwischen Tag 1 und 4 in der Anzahl starker anteriorer Atemwasserströme änderte sich von nicht signifikant ($p = 0,057$) zu signifikant ($p = 0,017$) und in den Aggressionen zeigte sich ebenfalls eine neue Signifikanz ($p = 0,041$; alter Wert: $p = 0,096$) zwischen Tag 1 und 3.

3.1.2.8 Ethogramme

In den Ethogrammen sind sechs Verhaltensweisen aufgetragen, die auf einen Kontakt folgten. Dabei gab es neben den aggressiven Verhaltensweisen (in aufsteigender Reihenfolge: aggressive Reaktion auf Kontakt ohne starke anteriore Atemwasserströme und Knalle, starke anteriore Atemwasserströme und Knalle) auch noch drei aus dieser Eskalationsreihe herausführende Verhaltensweisen. Es handelt sich dabei um die defensive Verhaltensweisen (Flucht, Weglaufen, Wegschwimmen), keine Reaktion und den Pleopodenstrom. Nur der Pleopodenstrom führte sehr oft in die Aggressionsspirale zurück, d.h. nach dem Beenden des Pleopodenstroms wurde das vorhergehende Verhalten oder ein anderes aggressives Verhalten wieder aufgenommen.

In den Beschreibungen der Ethogramme wird für die Variable „Kontakte mit aggressiver Reaktion ohne starke anteriore Atemwasserströme und Knalle“ (aaR) der Begriff Drohreaktion verwendet.

Die Zahlenwerte der Verhaltensübergänge sind in Tabelle 2A-C (Anhang) zusammengefasst.

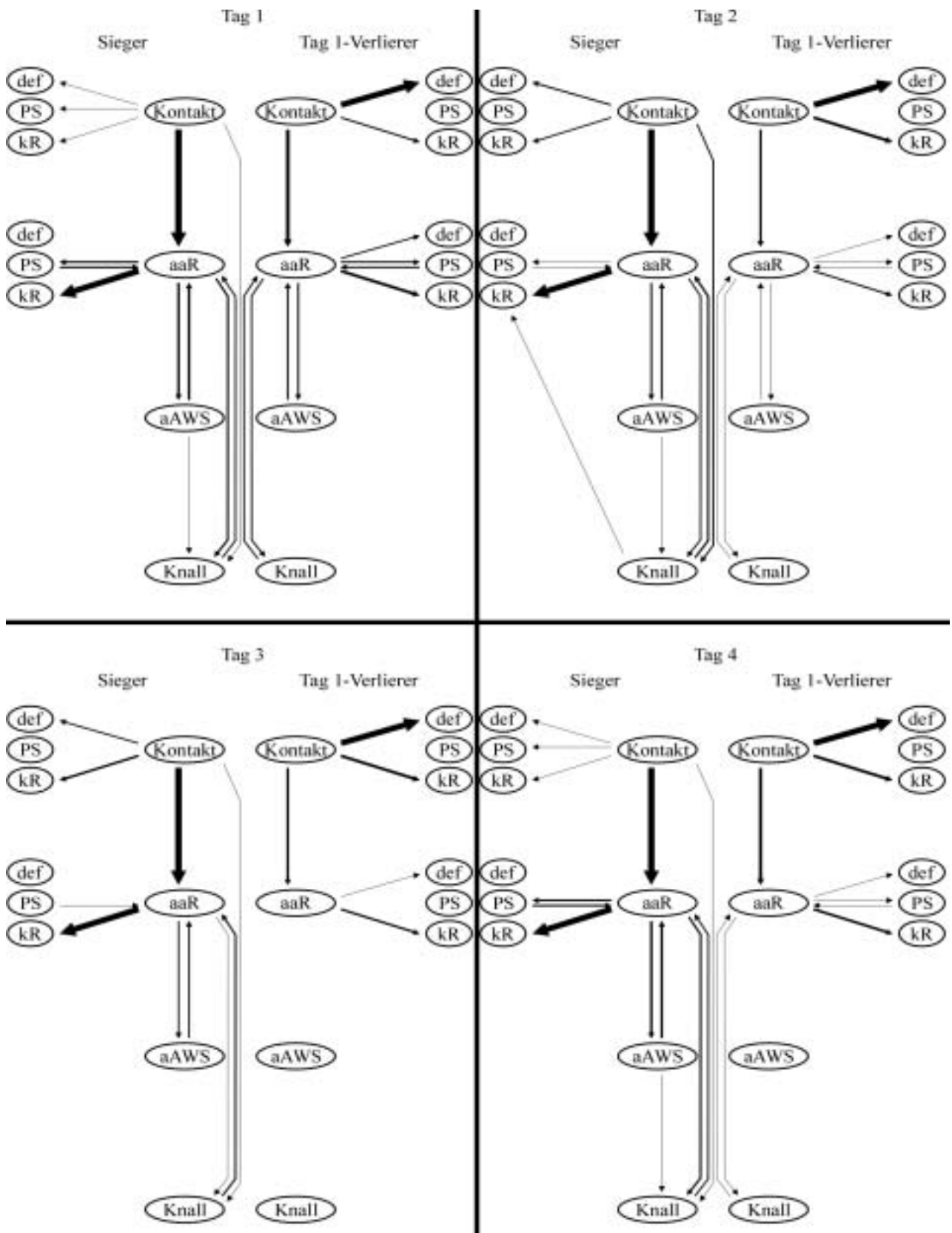
3.1.2.8.1 "gegen bekannte Sieger"

Die Abbildung 13 zeigt die Ethogramme der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe an den vier aufeinander folgenden Tagen, wobei in jedem Ethogramm links der Sieger und rechts der Tag 1-Verlierer aufgezeichnet ist (Tab. 2A).

Am 1. Tag folgten auf einen Kontakt noch relativ viele Drohreaktionen sowohl bei den Siegern, als auch bei den Tag 1-Verlierern. Auffällig bei den Tag 1-Verlierern war auch der große Anteil an Fluchtreaktionen nach einem Kontakt, diese traten aber in den meisten Fällen erst bei Kontakten nach der Ausbildung der Dominanz auf. Interessanterweise wurden in diesem frühen Stadium kaum Pleopodenströme produziert. Die Pleopodenströme waren jedoch sehr häufig zwischen einzelnen Drohreaktionen eingestreut und das bei beiden Gegnern. Der große Anteil an „keine Reaktion“ nach einer Drohreaktion seitens des Siegers beruhte auf der Flucht des Tag 1-Verlierers kurz nach einem Kontakt, nachdem die Dominanz ausgebildet war. Ausgehend von der Drohreaktion war die nächste Stufe der starke anteriore Atemwasserstrom, den beide Gegner häufiger im Anschluss an die Drohreaktion ausführten, als den Knall. Auffallend war, dass sowohl nach einem Knall, als auch nach einem starken anterioren Atemwasserstrom, größtenteils eine Drohreaktion folgt, wohingegen nach diesen beiden Verhalten nur sehr selten Pleopodenströme ausgeführt wurden.

Der 2. Tag zeigte im Vergleich mit dem 1. Tag deutliche Unterschiede in der Verhaltensabfolge. Die Sieger produzierten nach einer Drohreaktion seltener einen Pleopodenstrom und auch weniger starke anteriore Atemwasserströme bzw. Knalle, dies hing aber hauptsächlich mit der vorzeitigen Beendigung des Kampfes durch den Tag 1-Verlierer zusammen. Allerdings trat ein Merkmal auf, dass am 1. Tag nur sehr selten zu beobachten war. Es handelte sich dabei um einen Knall, der direkt auf einen Kontakt folgte, ohne zwischengeschaltete Aggressionsstufen. Die Sieger spannten bei einem Kontakt sofort ihre Knallschere, ohne dem Gegner vorher zu drohen oder einen starken anterioren Atemwasserstrom zu produzieren. Der Tag 1-Verlierer zeigte nach

Abb. 13 (nachfolgende Seite): Die Ethogramme zeigen die relativen Anzahlen an Verhaltensübergängen in der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe für die Tage 1 bis 4. Es wurden nur Verhaltensübergänge aufgenommen, die auf einen Kontakt während der 20-minütigen Kampfzeit folgten. In jedem Ethogramm ist links der Sieger und rechts der Tag 1-Verlierer dargestellt. Die Dicke der Verbindungspfeile kodiert für den prozentualen Anteil an der gesamten Anzahl der Übergänge zwischen den dargestellten Verhaltensweisen. Übergänge die unter 0,5% aller Übergänge lagen wurden nicht eingetragen. Bei Werten über 25% ist die Strichdicke konstant. (aaR = aggressive Reaktion auf einen Kontakt außer starkem anteriorem Atemwasserstrom und Wasserjet, aAWS = starker anteriorer Atemwasserstrom, def = defensive Reaktion, Knall = Wasserjet/Knall, kR = keine Reaktion und PS = Pleopodenstrom)



den meisten Kontakten ein sofortiges Fluchtverhalten, ohne irgendwelche aggressiven Verhaltensweisen zu zeigen. Alle anderen, auch nicht aggressiv wirkende Verhalten, wie der Pleopodenstrom nach einem Kontakt, sind gegenüber Tag 1 stark reduziert.

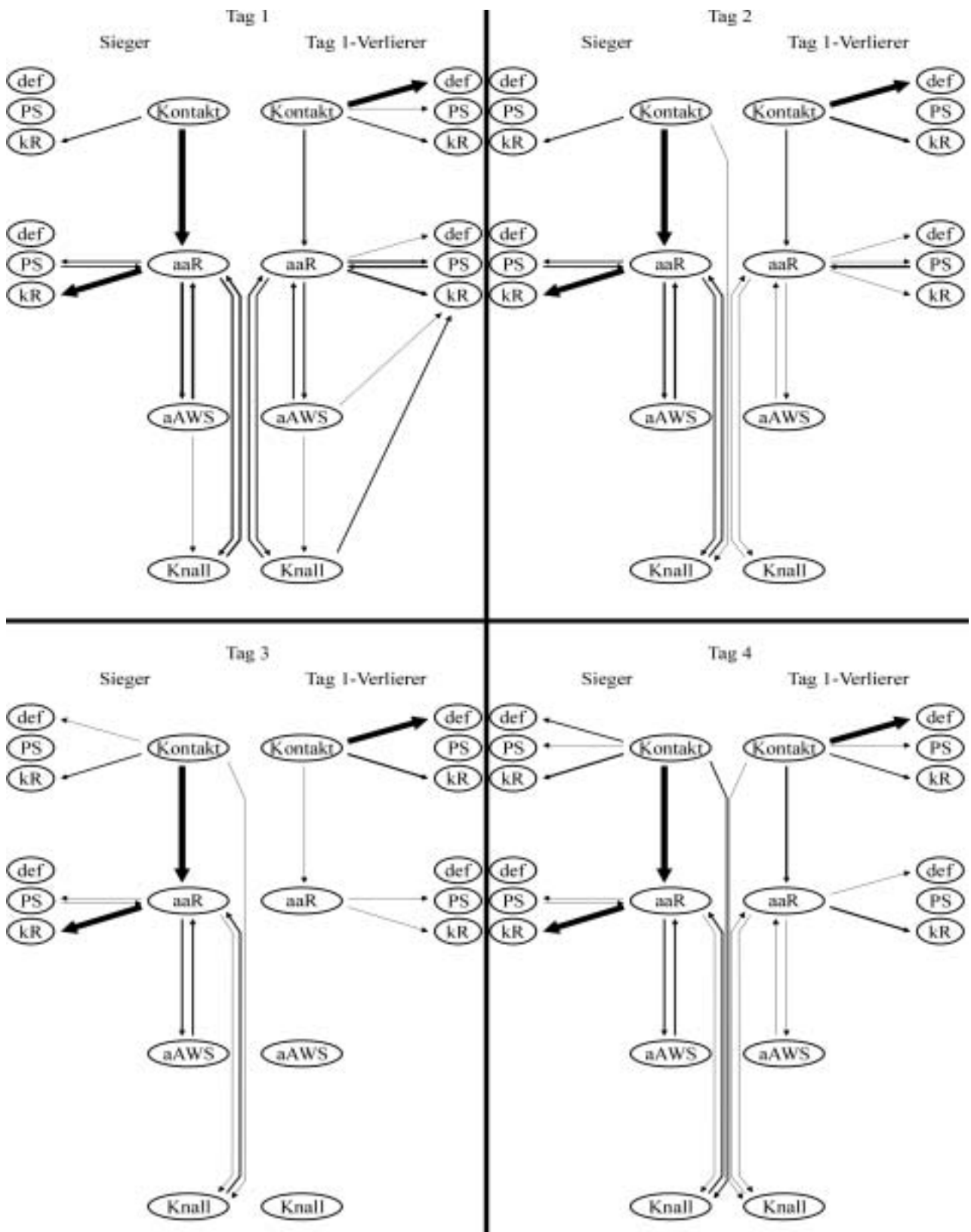
Dieser Trend des Tag 1-Verlierers setzte sich auch am 3. Tag fort, Knalle und starke anteriore Atemwasserströme wurden kaum noch produziert und die Flucht war das charakteristische Verhaltensmerkmal. Dies spiegelte sich auch im Verhalten des Siegers wieder, der viele Drohreaktionen mangels Gegners abbrach und nicht die nächste Eskalationsstufe erklomm. Aber auch hier trat der Knall ohne vorherige Drohreaktion auf, der innerhalb einer Sekunde nach dem Kontakt abgegeben wird.

Der 4. Tag zeigte eine leichte Trendänderung, da die Tag 1-Verlierer wieder öfters nach einem Kontakt eine aggressive Reaktion zeigten und darauf einen Knall produzierten. Dies führte auch beim Sieger wieder häufiger zu höheren Eskalationsstufen. Allerdings spielte bei beiden, im Gegensatz zum ersten Tag, der Pleopodenstrom in diesem Zusammenhang keine große Rolle mehr.

3.1.2.8.2 "gegen unbekannte Sieger"

Das Ethogramm für die Kämpfe der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (Tab. 2B, Abb. 14) wies an den vier Tagen einen annähernd gleichen Verlauf auf, wie in der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe. Am 1. Tag zeigten beide Tiere noch alle aufgeführten Verhaltensweisen. Der Tag 1-Verlierer unterbrach, ebenso wie der Sieger, seine Drohreaktionen noch relativ häufig durch Pleopodenströmen. Am 2. Tag war beim Tag 1-Verlierer ein starker Abfall der aggressiven Verhaltensweisen zu beobachten. Es kam nur noch selten zu Drohreaktionen nach einem Kontakt. Falls Tag 1-Verlierer drohten waren auch wieder Pleopodenströme dazwischen geschaltet. Der Sieger zeigte am 2. Tag noch alle aggressiven Verhaltensweisen, allerdings sank die relative Anzahl an Knallen ab, da der Gegner zu diesem Zeitpunkt meist schon geflohen war.

Abb. 14 (nachfolgende Seite): Die Ethogramme zeigen die relativen Anzahlen an Verhaltensübergängen in der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe für die Tage 1 bis 4. Es wurden nur Verhaltensübergänge aufgenommen, die auf einen Kontakt während der 20-minütigen Kampfzeit folgten. In jedem Ethogramm ist links der Sieger und rechts der Tag 1-Verlierer dargestellt. Die Dicke der Verbindungspfeile kodiert für den prozentualen Anteil an der gesamten Anzahl der Übergänge zwischen den dargestellten Verhaltensweisen. Übergänge die unter 0,5% aller Übergänge lagen wurden nicht eingetragen. Bei Werten über 25% ist die Strichdicke konstant. (aaR = aggressive Reaktion auf einen Kontakt außer starkem anteriorem Atemwasserstrom und Wasserjet, aAWS = starker anteriorer Atemwasserstrom, def = defensive Reaktion, Knall = Wasserjet/Knall, kR = keine Reaktion und PS = Pleopodenstrom)



Eine Verminderung der starken anterioren Atemwasserströme war ebenfalls zu beobachten. Am 3. Tag bestand das Kampfverhalten des Tag 1-Verlierer größtenteils nur noch aus sofortiger Flucht, Drohreaktionen traten nur vereinzelt auf. Sowohl starke anteriore Atemwasserströme als auch Knalle stellten nur noch weniger als 0,5% der Verhaltensweisen dar. Dementsprechend verlagerten sich auch beim Sieger die Verhaltensweisen zu niedrigeren Eskalationsstufen, d.h. meist wurde nach der Drohreaktion abgebrochen, da der Gegner geflohen war. Erst am 4. Tag ist wieder eine Trendänderung zu beobachten, die Tag 1-Verlierer zeigten wieder häufiger sowohl starke anteriore Atemwasserströme als auch Knalle. Allerdings wurden keine Pleopodenströme während der Drohreaktion produziert wie am 1. und 2. Tag. Der Großteil der Kämpfe endete jedoch immer noch vor der Drohreaktion. Beim Sieger war kein deutlicher Unterschied zum vorherigen Tag sichtbar.

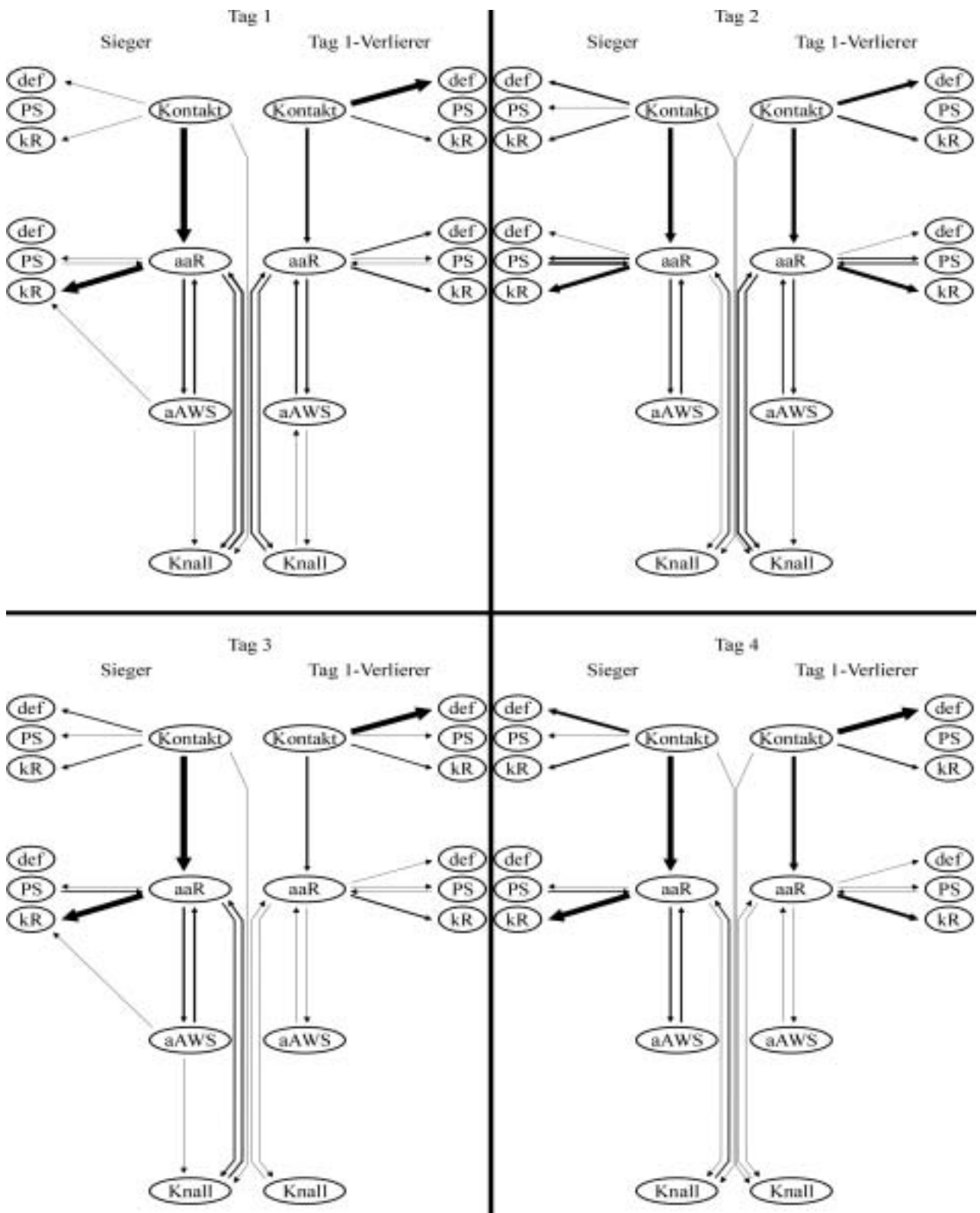
3.1.2.8.3 "gegen unerfahrene Gegner"

Am 1. Tag zeigten beide Tiere der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe dasselbe Schema wie die beiden anderen Gruppen (Abb. 15 vgl. Abb. 13+14)(siehe auch Tabellen 2A-C für die Zahlenwerte). Allerdings traten in dieser Gruppe bei den Gegnern häufiger die Knalle ohne vorheriges Drohen auf, wenn auch nur nach der Ausbildung der Dominanz.

Der 2. Tag zeigte bei den Tag 1-Verlierern keine größeren Verhaltensänderungen. Alle Verhaltensweisen die am 1. Tag auftraten fanden sich auch am 2. Tag wieder, im Gegensatz zum Verhalten der Tag 1-Verlierer der beiden Gruppen mit siegreichen Gegnern. Die unerfahrenen Gegner dieser Gruppe zeigten annähernd das gleiche Verhalten, wie die unerfahrenen Gegner am 1. Tag.

Auch die unerfahrenen Gegner am 3. Tag zeigten erwartungsgemäß die gleichen Verhaltenstendenzen, wie die vorherigen unerfahrenen Gegner. Bei den Tag 1-Verlierern ist jedoch eine Verhaltensänderung sichtbar, da Kontakte öfters zu einer Flucht führen. Allerdings werden noch alle Verhaltensweisen ausgeführt, im Gegensatz zum Verhalten der Tag 1-Verlierer, die gegen siegreiche Tiere kämpften.

Abb. 15 (nachfolgende Seite): Die Ethogramme zeigen die relativen Anzahlen an Verhaltensübergängen in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe für die Tage 1 bis 4. Es wurden nur Verhaltensübergänge aufgenommen, die auf einen Kontakt während der 20-minütigen Kampfzeit folgten. In jedem Ethogramm ist links der Sieger und rechts der Tag 1-Verlierer dargestellt. Die Dicke der Verbindungspfeile kodiert für den prozentualen Anteil an der gesamten Anzahl der Übergänge zwischen den dargestellten Verhaltensweisen. Übergänge die unter 0,5% aller Übergänge lagen wurden nicht eingetragen. Bei Werten über 25% ist die Strichdicke konstant. (aaR = aggressive Reaktion auf einen Kontakt außer starkem anteriorem Atemwasserstrom und Wasserjet, aAWS = starker anteriorer Atemwasserstrom, def = defensive Reaktion, Knall = Wasserjet/Knall, kR = keine Reaktion und PS = Pleopodenstrom)



Der 4. Tag brachte ebenfalls keine große Änderung im Verhalten sowohl der Tag 1-Verlierer als auch der Gegner in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe. Es wurden alle untersuchten Verhaltensweisen gezeigt und die Zahl der Kontakte mit nachfolgendem Drohen nahm sogar wieder zu. Man konnte zwischen den vier Versuchstagen keine allzu großen Unterschiede in den Verhaltensübergängen finden, das grundlegende Prinzip des Kampfes mit seinen Eskalationsstufen fand an allen Tagen statt, im Gegensatz zu den vorher gezeigten Ethogrammen der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (Abb. 13) und "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (Abb. 14).

3.1.3 Art des Signals zur Dominanzerkennung

In diesen Versuchen sollten die Auswirkungen der Ablation der lateralen Antennulofilamente, einschließlich der chemosensorischen Aesthetasken, beim Verlierer (Aesthetasken-lose Tiere genannt) (Abb. 6) auf die Dominanzerkennung in Kämpfen mit demselben Gegner an zwei aufeinander folgenden Tagen untersucht werden. Als Kontrollgruppe diente die "gegen bekannte Sieger"-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung (siehe 3.1.2), im folgenden „intakte Tiere“ genannt. Die Daten der intakten Tiere werden nicht mehr im Vergleich Tag 1 zu Tag 2 dargestellt sondern nur noch im Vergleich der beiden Gruppen. In Tabelle 3 werden jedoch beide Datensätze gegenübergestellt. Eine Verhaltensänderung der operierten Tag 1-Verlierer würde auf eine Dominanzerkennung anhand chemischer Signale hindeuten.

3.1.3.1 Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion

Die Aesthetasken-losen Tiere reagierten am 1. Tag auf im Median 2,5 Kontakte aggressiv, mit einer Spanne von 1 bis 8 (Tab. 3, Abb. 16, graue Balken). Am 2. Tag zeigte sich eine leichte Erhöhung des Medians der Kontakte mit aggressiver Reaktion auf 3,0. Allerdings reichte die Spanne von 1 bis zu 23 Kontakten; sechs der Aesthetasken-lose Tiere reagierten auf mehr als 3 Kontakte aggressiv. Der Anstieg der Kontakte mit aggressiver Reaktion vom 1. auf den 2. Tag war in der Aesthetasken-losen Gruppe signifikant ($p = 0,034$) (Abb. 16, graue Balken).

Der Vergleich zwischen den Aesthetasken-losen Tieren und den intakten Tag 1-Verlierern (Median: Tag 1: 3,0; Tag 2: 2,0; Abb. 16, weiße Balken und Tab. 3) zeigte am 1. Tag in den Kontakten mit aggressiver Reaktion keine signifikanten Unterschiede ($p = 0,701$) (Abb. 16). Da jedoch am 2. Tag in der intakten Gruppe ein Abfall und bei den Aesthetasken-losen Tieren ein Anstieg zu verzeichnen war, erwies sich das Verhalten beider Gruppen als signifikant unterschiedlich ($p = 0,001$).

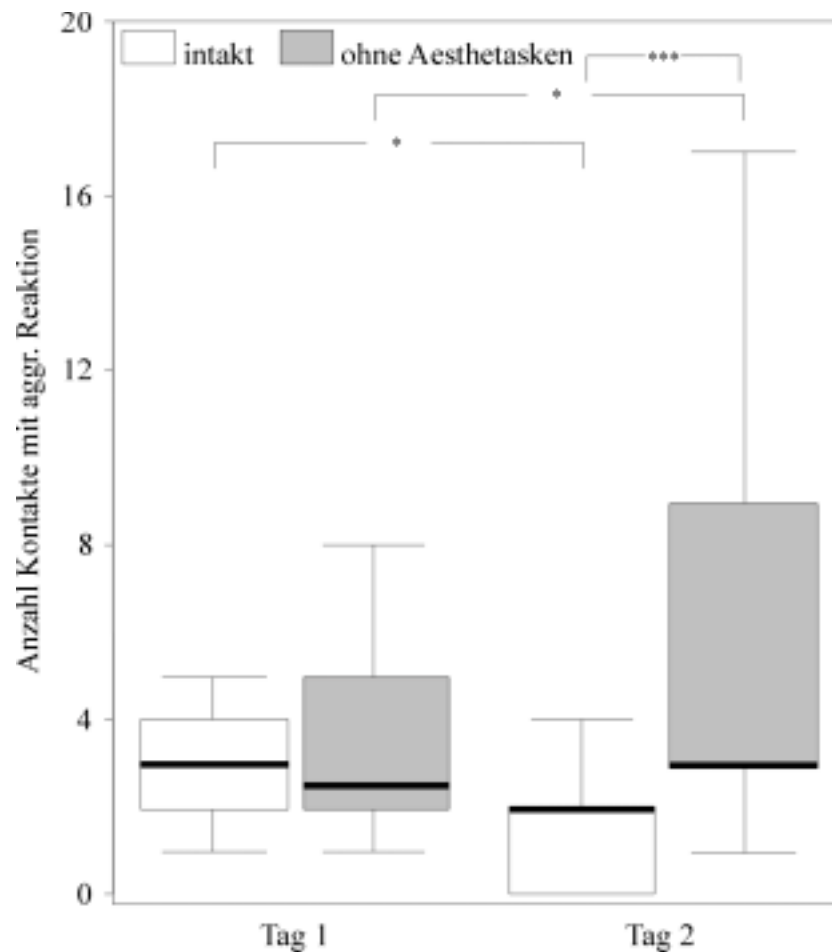


Abb. 16: Box und Whisker-Plots der Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken). Mediane und Quartile für jeweils 14 Pistolenkrebse, je 7 Männchen und Weibchen, sind für beide Versuchstage dargestellt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Gruppe und zwischen den Gruppen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ kodieren.

3.1.3.2 Anzahl und Dauer der starken anterioren Atemwasserströme

Zwischen den Tag 1-Verlierern beider Gruppen ergab sich am ersten Tag kein signifikanter Unterschied ($p=0,285$; Median der intakten Tiere: 1,0; Abb. 17, weiße Balken und Tab. 3). Auch am 2. Tag erreichte die Differenz in der Anzahl der Atemwasserströme nicht das geforderte Signifikanzniveau von $p \leq 0,05$ ($p = 0,094$; Median der intakten Tiere: 0,0).

Die Anzahl der produzierten starken anterioren Atemwasserströme reichte bei den Aesthetasken-losen Tiere von 0 bis 15 mit einem Median von 2,5 (Tab. 3, Abb. 17, graue Balken). Ein Abfall der Anzahl zeigte sich am 2. Tag auf einen Median von 1,0 mit einem Bereich von 0 bis 7 starken anterioren Atemwasserströmen; die Reduktion war jedoch nicht signifikant ($p = 0,129$) (Abb. 17, graue Balken).

Tab. 3: Mediane (oberer Wert) und Wertebereich (untere Werte) der Verhaltensdaten sowohl der Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe als auch der Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer aus den Versuchen zum Typ des Dominanzsignals.

	Tag 1-Verlierer „gegen bekannte Sieger“-Gruppe		Aesthetasken-lose Tag 1-Verlierer	
	Tag 1	Tag 2	Tag 1	Tag 2
Kontakte mit aggressiver Reaktion	3 1 - 21	2 0 - 5	2,5 1 - 8	3 1 - 23
Anzahl starker anteriorer AWS	1 - 21 0 - 4	0 0 - 3	2,5 0 - 15	1 0 - 7
Dauer starke anteriore AWS	6,5 0 - 50,5	0,0 0 - 17,0	13,0 0 - 97,0	6,0 0 - 39,0
Anzahl Wasserjets	1 0 - 2	0 0 - 2	2,5 0 - 4	1 0 - 4
Aggressionspunkte	16 2 - 48	2 0 - 25	25,5 3 - 79	19,5 3 - 47
Kampfdauer	51,0 15,0 - 167,5	1,0 0,0 - 62,0	62,0 10,5 - 188,5	36,0 1,0 - 249,0

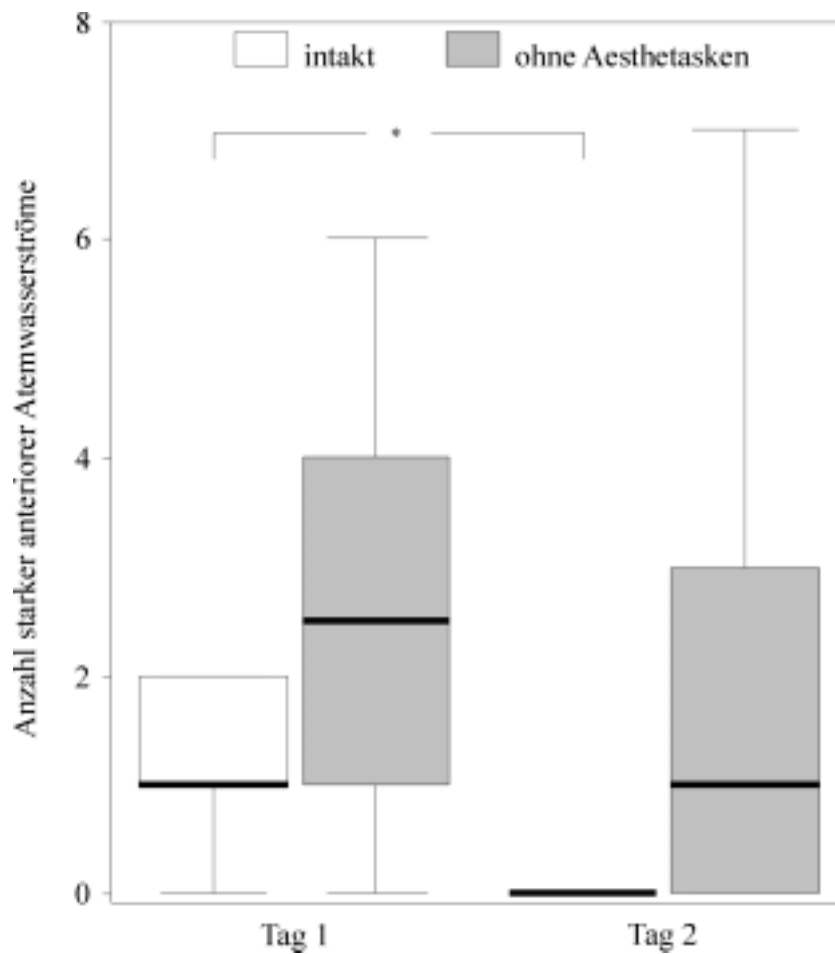


Abb. 17: (vorhergehende Seite): Box und Whisker-Plots der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken). Mediane und Quartile für jeweils 14 Pistolenkrebse, je 7 Männchen und Weibchen, sind für beide Versuchstage dargestellt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Gruppe und zwischen den Gruppen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ kodieren.

Die Aesthetasken-losen Tiere produzierten im Median am 1. Tag für 13,0 s starke anteriore Atemwasserströme (Tab. 3, Abb. 18, graue Balken). Der Maximalwert lag bei 97,0 s, der jedoch nur von einem Tier erreicht wurde. Bei den übrigen Tieren dieser Gruppe lag die Dauer unter 33,5 s. Der Median am 2. Tag war 6,0 s, wobei der Maximalwert bei 39,0 s lag. Die Differenz zwischen Tag 1 und 2 war mit $p = 0,147$ nicht signifikant (Abb. 18, graue Balken).

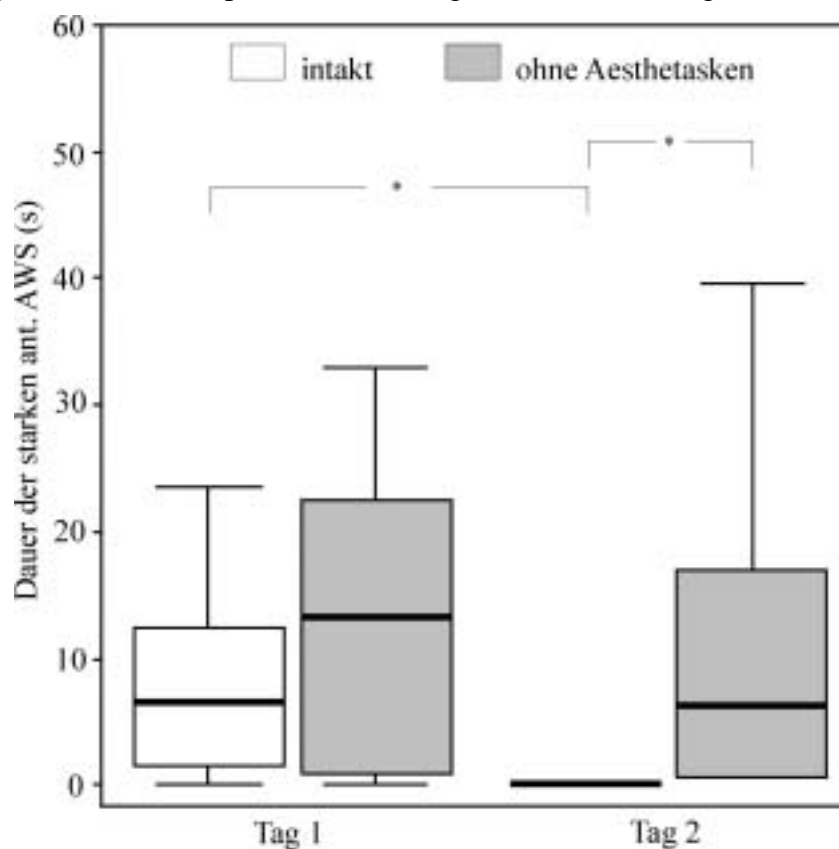


Abb. 18: Box und Whisker-Plots der Dauer der starken anterioren Atemwasserströme während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken). Mediane und Quartile für jeweils 14 Pistolenkrebse, je 7 Männchen und Weibchen, sind für beide Versuchstage dargestellt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Gruppe und zwischen den Gruppen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ kodieren.

Zwischen den Tag 1-Verlierern der beiden Gruppen war der Unterschied in der Dauer der produzierten starken anterioren Atemwasserströme am 1. Tag nicht signifikant ($p = 0,097$) (Abb. 18). Am 2. Tag jedoch war die Dauer der Atemwasserströme der Aesthetasken-losen Gruppe signifikant länger ($p = 0,039$) als in der intakten Gruppe (Median: 0,0 s)

3.1.3.3 Anzahl der Knalle

Die Anzahl der erzeugten Knalle in den Kämpfen am 1. Tag reichte bei den Aesthetasken-losen Tieren von 0 bis 4 und lag im Median bei 2,5 (Abb. 19, graue Balken). Denselben Wertebereich erreichten die Tiere auch am 2. Tag, allerdings betrug der Median nur noch 1,0. Dieser Abfall der Knallanzahl erwies sich jedoch als nicht signifikant ($p = 0,122$) (Abb.19, graue Balken). Da sowohl der Wertebereich, als auch der Median, am 1. Tag in der intakten Gruppe (Median: 1) deutlich geringer war als in der Aesthetasken-losen Gruppe, war die Differenz signifikant ($p = 0,003$; Median der intakten Tiere: 1; Abb. 19, weiße Balken und Tabelle 3). Auch am 2. Tag blieb die Signifikanz erhalten ($p = 0,001$), da nur die intakten Tiere den deutlichen Abfall in der Knallanzahl zeigten (Median der intakten Tiere: 0).

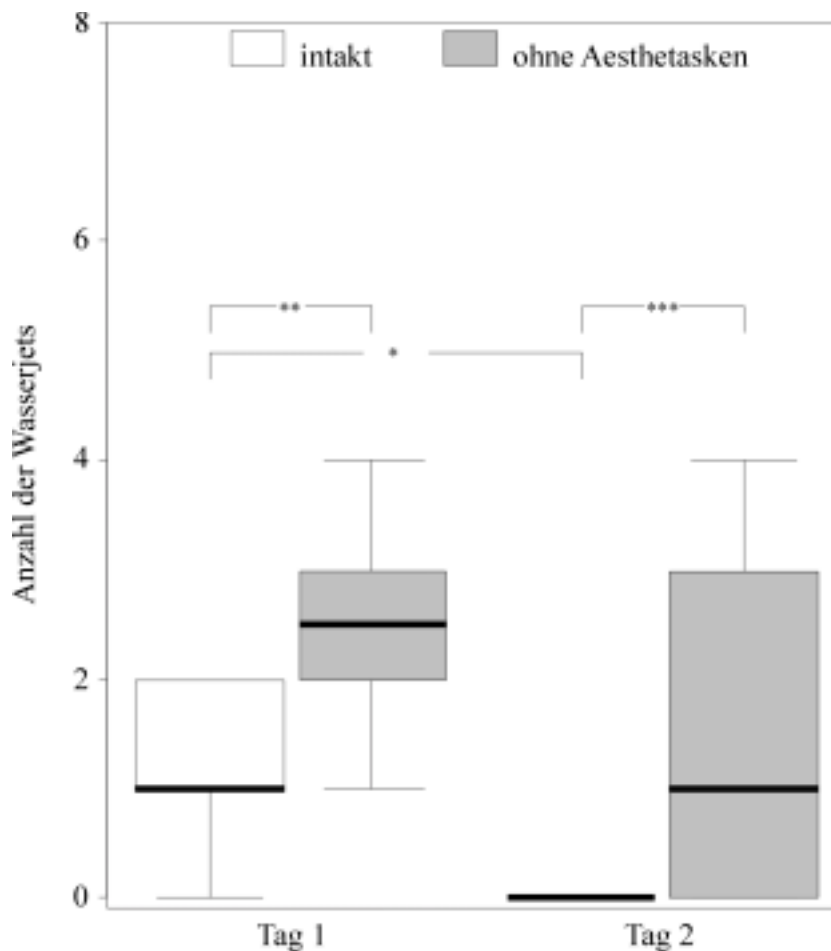


Abb. 19: Box und Whisker-Plots der Anzahl der Wasserjets/Knalle während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken). Mediane und Quartile für jeweils 14 Pistolenkrebse, je 7 Männchen und Weibchen, sind für beide Versuchstage dargestellt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Gruppe und zwischen den Gruppen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ kodieren.

3.1.3.4 Aggressionspunkte

Die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer erreichten im ersten Kampf zwischen 3 und 79 Aggressionspunkte, der Median lag bei 25,5 Punkten (Tab. 3, Abb. 20, graue Balken). Am folgenden Tag betrug die Anzahl der Aggressionspunkte zwischen 3 und 47 und der Median lag bei 19,5. Der Vergleich zwischen Tag 1 und Tag 2 war aufgrund der geringen Differenz nicht signifikant ($p = 0,509$) (Abb. 20, graue Balken).

Allerdings zeigt sich zwischen den Aesthetasken-losen und den intakten Tag 1-Verlierern schon am ersten Tag ein signifikanter Unterschied ($p = 0,020$) (Abb. 20), was größtenteils auf die Unterschiede in der Knallanzahl zurückzuführen ist (Median der Aggressionspunkte für die intakten Tiere: 16; Abb. 20, weiße Balken und Tab. 3). Auch am 2. Tag sind die Unterschiede

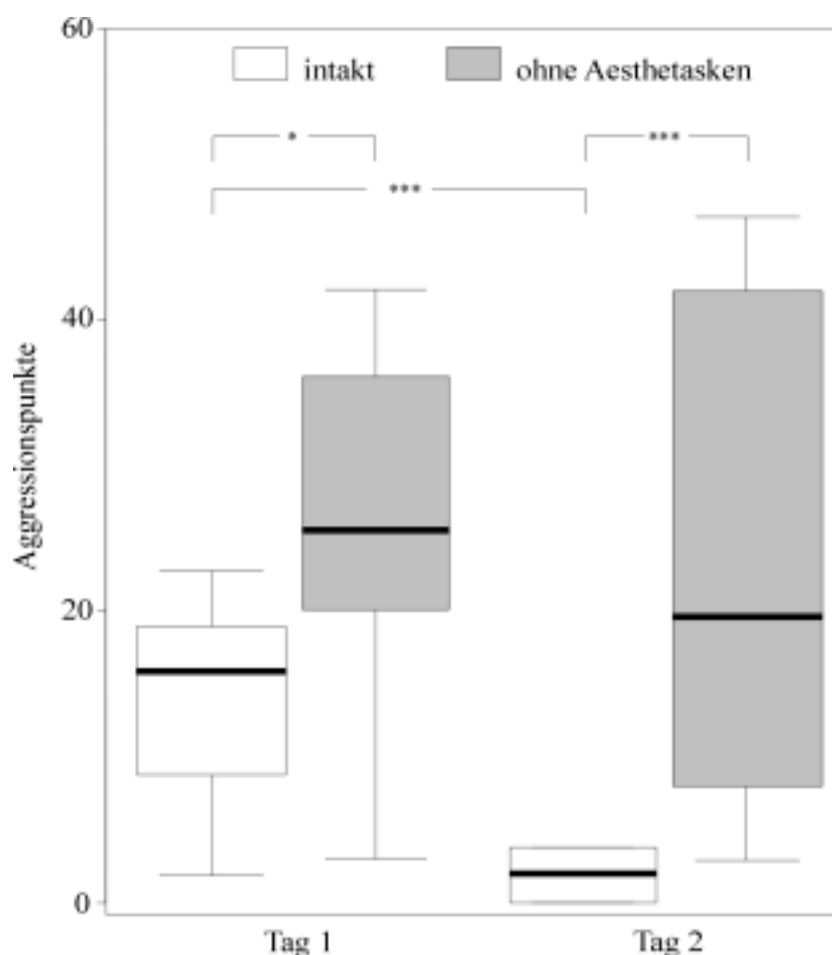


Abb. 20: Box und Whisker-Plots der Aggressionspunkte während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken). Mediane und Quartile für jeweils 14 Pistolenkrebse, je 7 Männchen und Weibchen, sind für beide Versuchstage dargestellt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Gruppe und zwischen den Gruppen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ kodieren.

zwischen Tieren mit und ohne Aesthetasken in den Aggressionspunkten signifikant ($p = 0,001$), da nur die Tag 1-Verlierer der intakten Gruppe einen deutlich Abfall aufwiesen (Median der intakten Tiere: 2)

3.1.3.5 Kampfdauer

Am 1. Tag kämpften die Aesthetasken-losen Tiere im Median 62,0 s bevor sie flohen (Tab. 3, Abb. 21, graue Balken). Die Einzelwerte lagen zwischen 10,5 s und 188,5 s, allerdings zeigten nur ein Männchen und ein Weibchen Werte über 100,0 s. Der Median betrug am 2. Tag 36,0 s, wobei die Werte zwischen 1,0 s und 249,0 s lagen. Die Reduktion der Kampfzeit vom 1. Tag zum 2. Tag war nicht signifikant ($p = 0,272$) (Abb. 21, graue Balken).

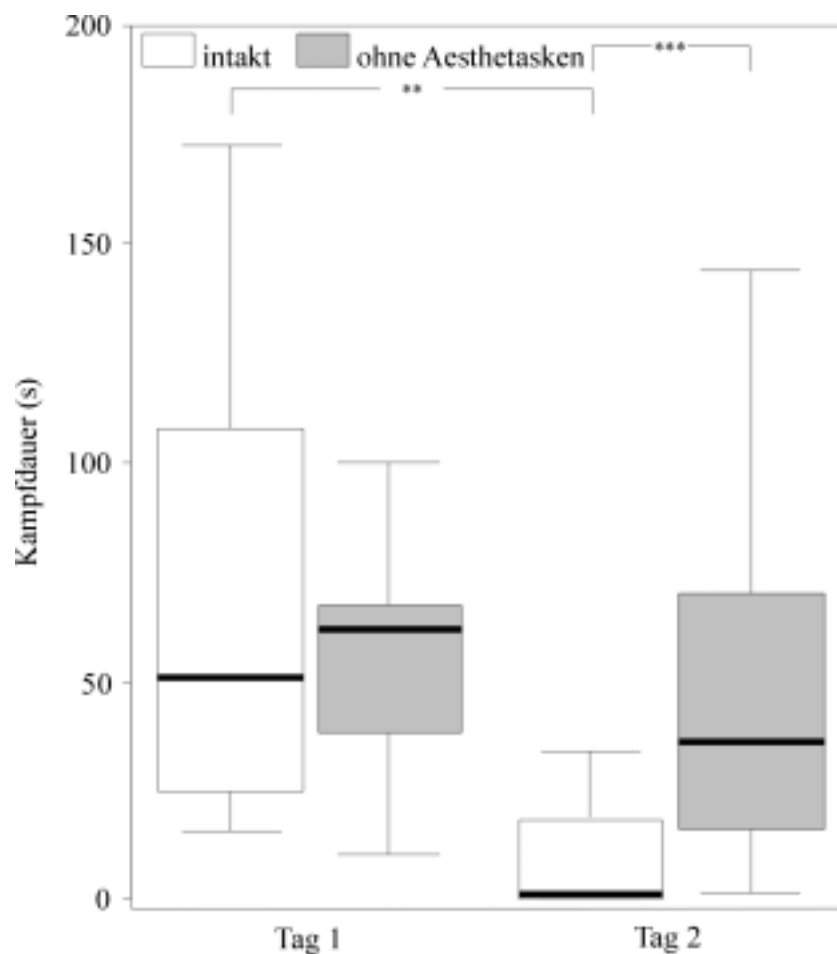


Abb. 21: Box und Whisker-Plots der Kampfdauer während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken). Mediane und Quartile für jeweils 14 Pistolenkrebse, je 7 Männchen und Weibchen, sind für beide Versuchstage dargestellt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Gruppe und zwischen den Gruppen sind durch Sternchen markiert, wobei * für $p \leq 0,05$, ** für $p \leq 0,01$ und *** für $p \leq 0,001$ kodieren.

Die Differenz zwischen den beiden Gruppen war am ersten Tag nicht signifikant ($p = 1,00$), da

auch die intakten Tiere lange Kampfzeiten aufwiesen (Median der intakten Tiere: 51,0 s; Abb. 21, weiße Balken und Tab. 3). Eine signifikant längere Kampfdauer ($p = 0,001$) der Aesthetasken-losen Gruppe zeigte sich am 2. Tag. Nur in einer Paarung der Aesthetasken-losen Gruppe lag die Kampfdauer unter 10,0 s, wohingegen in der intakten Gruppe (Median intakte Tiere: 1,0 s), nur bei drei Paarungen die Tiere länger als 10,0 s kämpften.

3.1.3.6 Statusänderung der Tag 1-Verlierer

In der intakten Gruppe konnte keiner der Tag 1-Verlierer seinen Status am 2. Tag verändern, d.h. alle Tag 1-Verlierer verloren auch ihren Kampf am Tag 2. Die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer konnten in 4 der 14 Kämpfe ihren Dominanzstatus verändern, da sie die Tag 1-Gewinner am 2. Tag besiegten.

3.2 Untersuchung der Antennulen-Rezeptoren

Diese Untersuchungen dienten dem Verständnis zum Aufbau einer Antennule und ihrer Rezeptoren. Sie vervollständigten die vorhergehenden Verhaltensuntersuchungen, da hiermit der Nachweis geführt werden sollte, dass auf dem medialen Antennulensfilament keine Rezeptoren sitzen, die eine chemische Diskriminierung des Dominanzstatus erlauben würden.

3.2.1 Aufbau der Antennule

Die Antennule ist bei *Alpheus heterochaelis* aus drei proximalen Basissegmenten und 2 distalen Filamenten aufgebaut (Abb. 22). Die Basissegmente stellen einerseits die Verbindung zum Carapax her und bilden andererseits die Ansatzstellen der Muskeln, die zur getrennten Bewegung der Filamente (z.B. Flicker mit dem lateralen Filament) notwendig sind. Auf den Basissegmenten sitzen neben zahlreichen fiederförmigen Haaren auch so genannte Guardhaare, jedoch wurde auf eine weitere Untersuchung der Basissegmente verzichtet. Am letzten Basisglied schließen sich die beiden Filamente, das mediale bzw. innere und das laterale bzw. äußere Filament, an. Die Filamente bestehen aus einzelnen Segmenten, wobei die Länge der Segmente unterschiedlich ist. Das mediale und laterale Filament unterscheiden sich sowohl in der Länge als auch in der Anzahl der Segmente. Das mediale Filament ist länger und hat einen geringeren Durchmesser als das laterale Filament. Die Länge des medialen Filaments betrug zwischen 17,7 mm und 25,3 mm, im Median 21,1 mm ($n = 8$). Das laterale Filament maß zwischen 7,1 mm und 10,3 mm mit einem Median von 8,4 mm ($n = 8$). Die Anzahl der Segmente betrug im Median beim medialen Filament 163 (Bereich: 138 – 175; $n = 8$) und beim

lateralen 52 (Bereich: 41 – 59; n = 8). Neben diesen Unterschieden zwischen dem lateralen und medialen Filament, gab es auch Unterschiede zwischen linker und rechter Körperseite. Das mediale Filament wies Unterschiede im Vergleich des linken zum rechten medialen Filaments eines Tieres auf, die maximal 4,9 mm bzw. 12 Segmente (n = 4) betragen. Die Unterschiede zwischen linken und rechten lateralen Filament lagen bei maximal 1,4 mm bzw. 7 Segmenten (n = 4). Beide Filamente besaßen auf den ersten drei (laterales Filament) bzw. fünf (mediales Filament) Segmenten keine Sinneshaare.

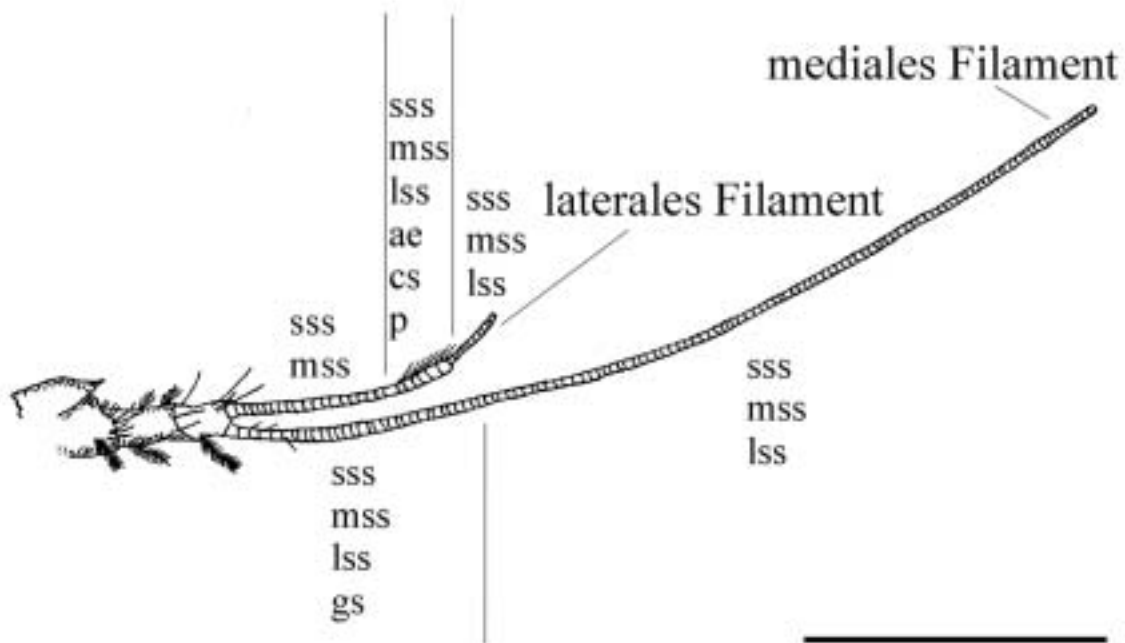


Abb. 22: Schematische Zeichnung einer linken Antennule eines Pistolenkrebse (*Alpheus heterochaelis*) mit den drei proximalen Basissegmenten und den beiden distalen Filamenten. Auf den Basissegmenten sitzen Fieder- und Guardhaare. Das kürzere, laterale Filament ist durch die Bürstchen-Region mit den Aesthetasken gekennzeichnet, das mediale Filament durch seine Länge. Die Verteilung der unterschiedlichen Haartypen wird ebenfalls gezeigt. (ae = Aesthetasken, cs = begleitende Haare, gs = Guardhaare, p = Poren, sss = kurze einfache Haare, mss = mittlere einfache Haare, lss = breite lange einfache Haare) (Maßstab = 5 mm)

3.2.2 Morphologische und morphometrischen Charakterisierung der Haar- und Porentypen und deren Verteilung auf der Antennule

Die morphologische und morphometrische Charakterisierung erbrachte sechs unterschiedliche Haartypen; zusätzlich konnten noch zwei verschiedene Porentypen nachgewiesen werden. Neben den bekannten Typen dem Aesthetask, dem begleitenden Haar, dem Guardhaar und dem kurzen

bzw. mittleren einfachen Haar, trat ein bisher unbeschriebener Typ, das breite lange einfache Haar, auf.

Tab. 4: Anzahl der Haare pro Segment bzw. Filament. Es sind die Mediane (oberer Wert), Wertebereiche (mittlerer Wert) und die Anzahl der ausgezählten Filamente (unterer Wert angegeben). Die linke Tabellenhälfte (n/Segment) gibt die Zahlenwerte pro Segment an, hierbei wurde die Gesamtzahl der Haare eines Typs durch die Segmentanzahl des Filaments geteilt. Die rechte Tabellenhälfte (n/Filament) gibt die durchschnittlichen Werte der Haaranzahlen für das einzelne Filament wieder. Für die Aesthetasken, begleitende Haare, große Poren und die Guardhaare sind nur die Anzahlen pro Filament angegeben, da sie nur auf relativ kleinen Teilbereichen vorkommen.

Haartyp	n / segment		n / filament	
	lateral	medial	lateral	medial
Aesthetask			68 34 – 88 n = 16	
Guardhaar				5 3 – 10 n = 8
begleitendes Haar			29 10 – 39 n = 8	
breites langes einfaches Haar	0,5 0,2 – 1,2 n = 8	0,8 0,6 – 0,9 n = 8	27 3 – 48 n = 8	124 100 – 159 n = 8
mittleres einfaches Haar	2,7 1,5 – 4,2 n = 8	2,6 2,2 – 3,7 n = 8	142 73 – 208 n = 8	401 383 – 647 n = 8
kurzes einfaches Haar	0,9 0,5 – 1,0 n = 8	0,8 0,7 – 1,5 n = 8	44 29 – 52 n = 8	139 106 – 242 n = 8
große Pore			2 – 7 n = 4	

3.2.2.1 Aesthetasken

Die Aesthetasken sind ein kompakter Haartyp (Abb. 23A), der im Median eine Länge von 385,1 µm erreichte (Tab. 5). Der Durchmesser an der Basis betrug im Median 20,5 µm und verringerte sich zur Spitze hin. Die Spitze der Aesthetasken ist kugelförmig ausgebildet und weist keinen Porus auf (Abb. 23B). Auf der ganzen Länge der Aesthetasken sind ringförmige Einkerbungen sichtbar (Abb. 23B, Pfeile), die ihnen ein segmentiertes Aussehen verliehen. Die Aesthetasken

stehen in einer Vertiefung der Kutikula, welche sich allerdings auf einer hügelartigen Erhebung befindet (Abb. 23C). Die Vertiefung, in der die Aesthetasken stehen, war von einem rechteckigen Kutikulawall umgeben, der den Abschluss des kutikulären Hügels

Tab. 5: Median (oberer Wert) und Wertebereich (mittlere Werte) der Länge sowie des Basisdurchmessers für jeden Haartyp. Der unterste Wert sind die Anzahlen der ausgezählten Haare des entsprechenden Typs. Sowohl bei den großen als auch bei den kleinen Poren ist der unter Basisdurchmesser eingetragene Wert der Porendurchmesser.

Haartyp	Länge (μm)	Basisdurchmesser (μm)
Aesthetask	385,1 59,1 – 877,8 n = 37	20,5 7,3 – 29,7 n = 34
Guardhaar	449,8 158,7 – 828,3 n = 36	15,4 6,5 – 22,9 n = 35
begleitendes Haar	170,8 33,3 – 281,4 n = 189	5,0 1,5 – 18,4 n = 159
breites langes einfaches Haar	72,9 39,6 – 111,6 n = 194	2,7 1,3 – 4,0 n = 192
mittleres einfaches Haar	45,4 20,0 – 80,3 n = 108	2,1 1,0 – 3,5 n = 107
kurzes einfaches Haar	37,8 13,0 – 64,2 n = 72	1,8 0,7 – 3,1 n = 70
große Pore		9,9 4,3 – 15,7 n = 16
kleine Pore		0,4 0,2 – 0,6 n = 12

bildet. An der proximalen Seite des Hügels sind mehrere kleine Poren ausgebildet (Abb. 23C, Pfeile und siehe 3.2.2.6). Die Verankerung der Aesthetasken in der Kutikula zeigt einen großen Spielraum, der zur Beweglichkeit der Aesthetasken beitragen dürfte. Kurz oberhalb der Basis weisen die Aesthetasken eine Verdickung des Durchmessers auf (Abb. 23C, *), die ungefähr 1/10 der Aesthetaskenlänge einnimmt, weiter distal nimmt der Durchmesser wieder auf den ursprünglichen Wert ab. Die Kutikula der Aesthetasken schien relativ dünn zu sein, da sie relativ häufig Knickstellen aufwies oder umgebogen waren.

Die Aesthetasken befinden sich in einem begrenzten Bereich auf der Ventralseite des lateralen Filaments (Abb. 22+23A); dieser Bereich wird Bürstchen-Region genannt. Innerhalb dieser Region kann zwischen einem Aesthetasken-tragenden und einem Aesthetasken-freien Teil unterschieden werden, da beide Teile durch eine Einschnürung, die parallel zur Längsachse des Filaments verläuft, getrennt sind (Abb. 23A, Pfeilspitze und Abb. 29, Pfeilspitze). Jedoch ist diese Einschnürung nur auf der Ventralseite vorhanden, die Dorsalseite zeigt keine Aufteilung, mit Ausnahme der letzten zwei oder drei Aesthetasken-tragenden Segmente, die vollständig vom Aesthetasken-freien Teil getrennt sind. Jedes Segment der Bürstchenregion trägt zwei Reihen von Aesthetasken, wobei jede Reihe aus drei Aesthetasken besteht. Die Reihen befinden sich in der distalen Hälfte eines Segments. Auf den ersten (proximalen) und letzten (distalen) Bürstchensegmenten konnte die Anzahl sowohl der Reihen als auch der Aesthetasken pro Reihe geringer sein, im Minimum war nur ein Aesthetask vorhanden.

Die Anzahl der Aesthetasken pro Filament reichte von 34 bis 88 (n=16) (Tab. 4). Zwischen linken und rechten lateralen Filament traten Unterschiede in der Anzahl auf, die sich zwischen 10 und 28 Aesthetasken bewegten (n=8). Es wurden für diesen Punkt zusätzlich vier Antennulnnpaare ausgezählt, da die Unterschiede zwischen den Tieren und zwischen linken und rechten Filament sehr groß erschienen, obwohl die Tiere gleiche Körperlängen aufwiesen. Die Unterschiede wurden jedoch auch bei den zusätzlichen Tieren bestätigt und waren zudem nicht geschlechtsspezifisch.

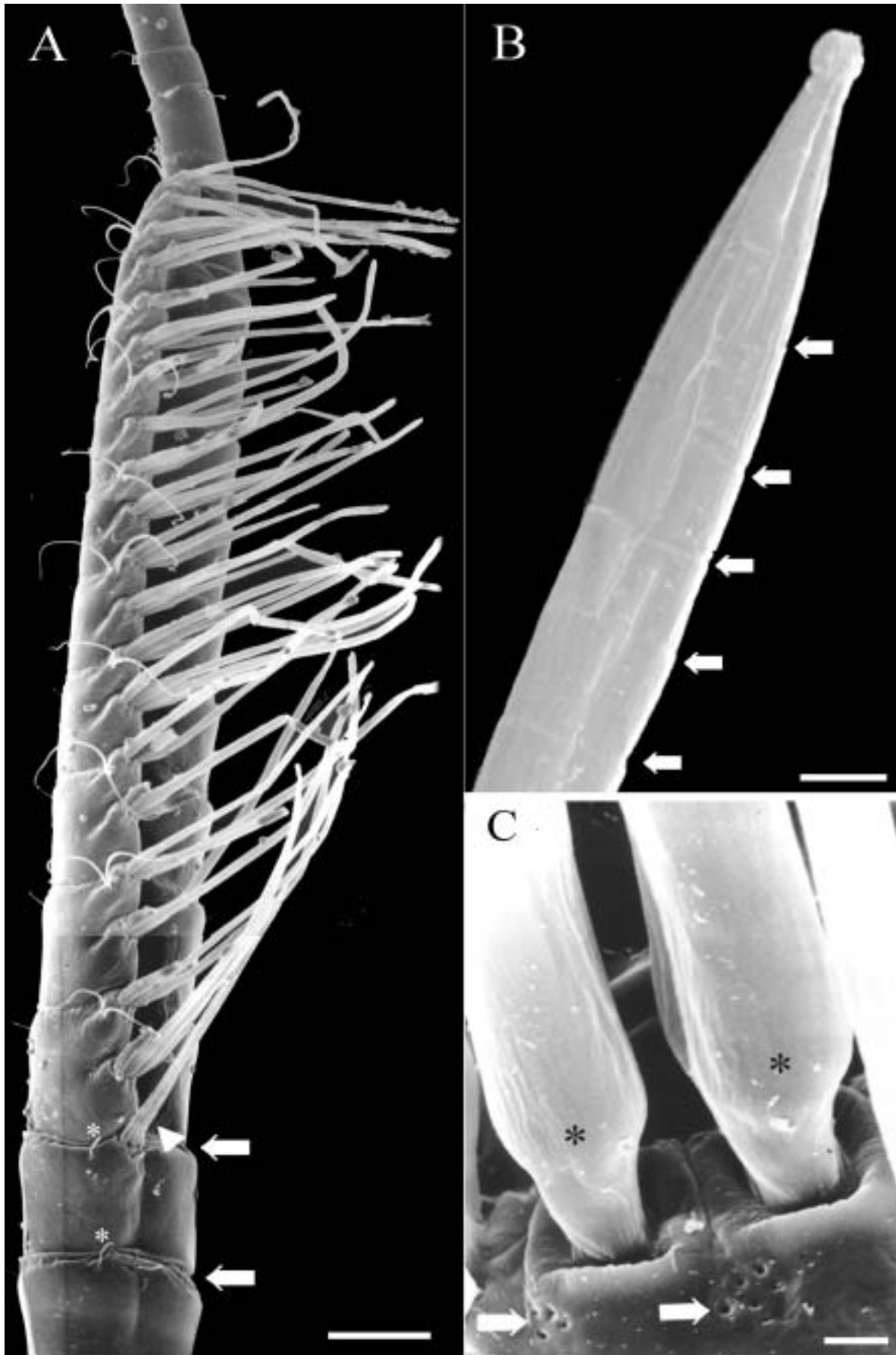


Abb. 23 (vorherige Seite): Rasterelektronische Aufnahmen der Aesthetasken. A) Die Aesthetasken (lange nach rechts gerichtete Haare) und die begleitende Haare (kürzere Haare auf der linken Seite) kommen nur in der Bürstchen-Region auf dem lateralen Antennulofilament vor. Die Pfeile zeigen exemplarisch auf Segmentgrenzen des Filaments, in deren Nähe sitzen verschiedene einfache Haartypen (*). Der Aesthetasken-tragende Anteil der Bürstchen-Region ist auf der Ventralseite von dem Aesthetasken-freien Anteil durch eine Einschnürung getrennt (Pfeilspitze). (distal - oben, proximal - unten, ventral - rechts und dorsal - links; Maßstab = 25 μm). B) Die Aesthetasken enden in einer kugelförmigen Spitze, die keinen Porus aufweist. Die Pfeile deuten auf die ringförmigen Einschnürungen, die den Aesthetasken ein segmentiertes Aussehen verleihen. (distal - oben, proximal - unten; Maßstab = 10 μm). C) Eine aufgetriebene Region (*) kurz oberhalb der Basis ist ein weiteres Kennzeichen der Aesthetasken. Die Aesthetasken sitzen erhöht auf kutikulären Auswüchsen, die auf der proximalen Seite Gruppen von kleinen Poren aufweisen (Pfeile) (Maßstab = 5 μm).

3.2.2.2 Begleitendes Haar

Die begleitenden Haare sind ein langer und schlanker Haartyp (Abb. 23A+24C), im Median betrug die Länge 170,8 μm und der Durchmesser an der Basis 5,0 μm (Tab. 5). Auch die begleitenden Haare verjüngen sich zur Spitze hin und weisen keinen Porus auf (Abb. 24C). Die begleitenden Haare treten meist paarweise auf, wobei das mediale Haar kürzer ist. Im Gegensatz zu den Aesthetasken, weisen die begleitenden Haare keine leicht bewegliche Befestigung in der Kutikula auf. Dieser Haartyp steckt in tiefen ovalen Kutikulavertiefungen, die kaum Spiel bieten. Die Vertiefungen sitzen wiederum auf kutikulären Erhöhungen (Abb. 24C), wie auch die Aesthetasken.

Die begleitenden Haare kommen ebenfalls nur auf der Ventralseite des lateralen Filaments in der Bürstchenregion vor (Abb. 22+23A). Sie sitzen lateral von den Aesthetasken auf dem Aesthetasken-tragenden Anteil des Bürstchens. Die begleitenden Haare stehen meistens als Pärchen auf einem Segment, nur selten finden sich einzeln stehende begleitende Haare oder Triplets. Sie sitzen auf Höhe der mehr distal gelegenen Aesthetaskenreihe jedes Bürstchensegments, nahe der distalen Segmentgrenze.

Die Anzahl der begleitende Haare betrug pro Filament zwischen 10 und 39 ($n=8$) (Tab. 4). Die Differenz zwischen linkem und rechtem lateralem Filament lag bei maximal 5 Haaren ($n=4$).

3.2.2.3 Guardhaar

Der im Median längste Haartyp war das Guardhaar mit einer Länge von 449,8 μm (Tab. 5). Der Durchmesser an der Basis betrug im Median 15,4 μm . Im Gegensatz zu den Aesthetasken verjüngen sich die Guardhaare auf ihrer ganzen Länge und enden in einer Spitze (Abb. 24A), welche ebenfalls keinen Porus aufweist. Die Spitze zeigt wie auch bei allen anderen Haartypen nach distal, allerdings beträgt der Winkel, in dem das Haar von der Kutikula absteht, bis zu 70°. Die Ansatzstelle der Guardhaare wird von einem Kutikulawall umgeben, der allerdings nicht eng

am Haar anliegt (Abb. 24B, „le“). Neben diesem Spiel zwischen Kutikula und Haar, ist der Kutikulawall proximal auch nicht komplett geschlossen, so dass sich hier ein Ausschnitt in der Kutikula bildet (Abb. 24B, „r“), der zusätzliche Beweglichkeit des Haares ermöglichen könnte. Den Freiraum zwischen dem Haar und der Kutikula wird von einer Membran überspannt, die Längsfalten aufweist. Die Guardhaare besitzen eine dicke Kutikula, da sie sich während des Trocknens nicht aufrollte.

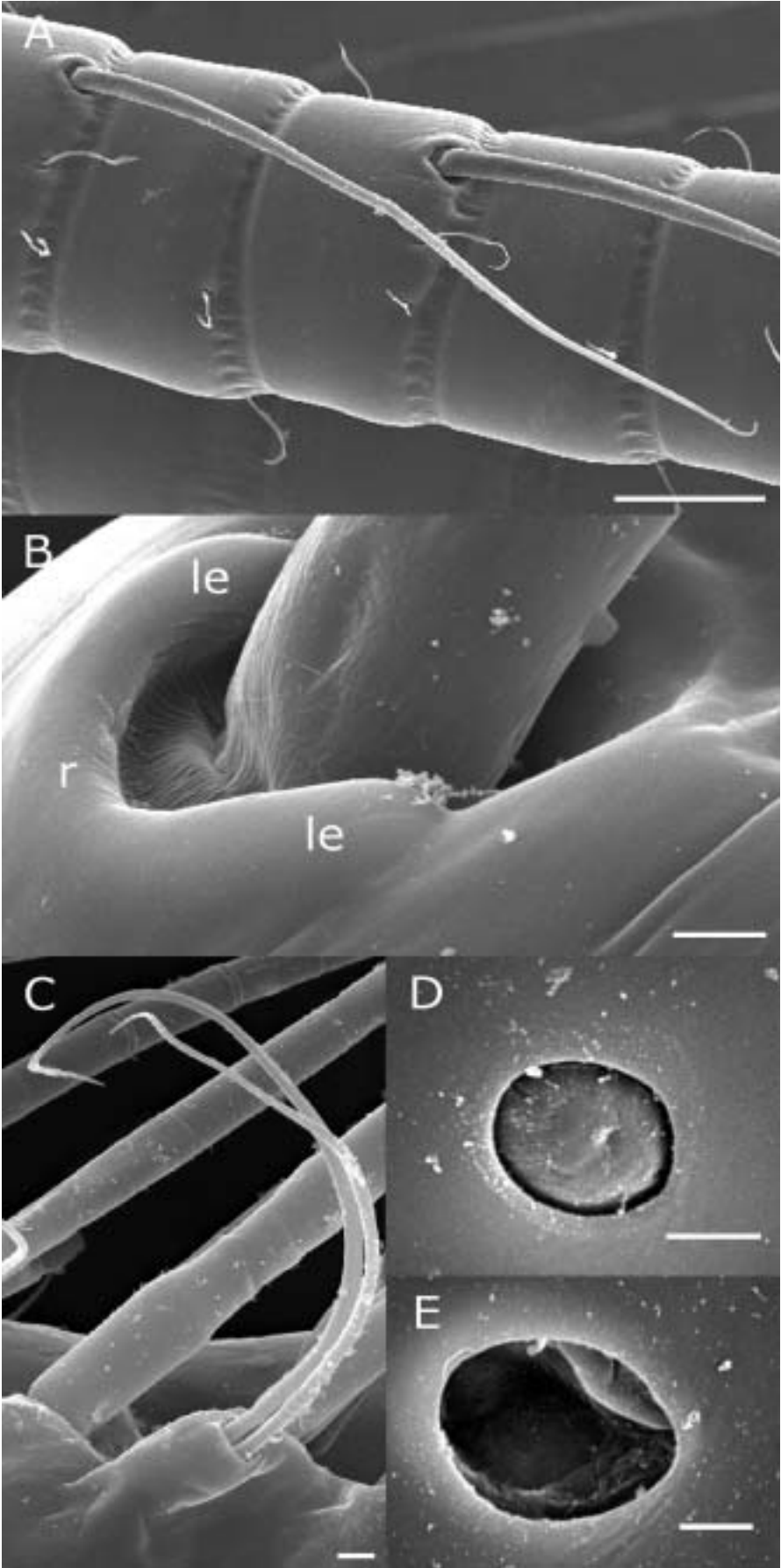
Die Guardhaare finden sich nur auf dem medialen Filament und hier auch nur im proximalen Drittel des Filaments (Abb. 22). Im Gegensatz zu den vorherigen Haartypen kommen die Guardhaare auf allen Seiten des Filaments vor. Sie sitzen direkt an den Segmentgrenzen und pro Segment ist maximal ein Guardhaar ausgebildet.

Dieser Haartyp erwies sich als der seltenste, da die Anzahl nur von 3 bis 10 Haare reichte ($n=8$) (Tab. 4). Allerdings fiel auch hier die Differenz zwischen links und rechts sehr groß aus, sie bewegte sich zwischen 2 und 6 Haaren ($n=4$).

3.2.2.4 Einfache Haartypen

Die drei einfachen Haartypen waren sowohl auf dem medialen wie auch dem lateralen Filament vorhanden (Abb. 22). Ihr Vorkommen erstreckte sich fast über die kompletten Filamente, wobei nur die ersten Segmente unbesetzt waren. Die einfachen Haare sitzen an der distalen Grenze der Segmente, dabei kommen sie einzeln oder in Gruppen vor. Die Gruppen bestehen dabei proximal hauptsächlich aus kurzen und mittleren einfachen Haaren und distal meist aus mittleren und breiten langen oder nur aus breiten langen einfachen Haaren. Sie kommen auf den Segmenten rundum vor.

Abb. 24 (nachfolgende Seite): Rasterelektronische Aufnahmen von Guardhaaren, begleitenden Haaren und großen Poren (distal - rechts und proximal - links). A) Guardhaare stehen direkt an der distalen Segmentgrenze und zeigen mit der Spitze nach distal. Neben den beiden großen Guardhaaren kommen auch verschiedene einfache Haartypen in der Nähe der Segmentgrenze vor. (Maßstab = 100 μm). B) Das Guardhaar sitzt leicht beweglich in der Kutikula, da sich proximal zum Haar eine Ausbuchtung in der Kutikula gebildet hat („r“). Durch die seitliche Erhöhung der Kutikulawälle („le“) könnte das Haar in einer distal-proximalen Richtung geführt werden. Der Freiraum zwischen Haarbasis und Kutikula ist mit einer stark gefalteten Membran überspannt (Maßstab = 10 μm). C) Ein Paar begleitende Haare stehen lateral zu den Aesthetasken (Haare im Hintergrund). Die begleitendes Haare sitzen ebenfalls auf kutikulären Erhöhungen, wie die Aesthetasken (Maßstab = 10 μm). D) Große Poren kommen ebenfalls nur in der Bürstchen-Region und wenige Segmente proximal davon vor. Meist sind die großen Poren durch einen schwammigen Pfropfen verschlossen (Maßstab = 5 μm). E) Bei großen Poren, deren Verschluss beschädigt ist, kann man einen weiterführenden Gang unterhalb der Kutikula sehen (Maßstab = 5 μm).



3.2.2.4.1 Kurzes einfaches Haar

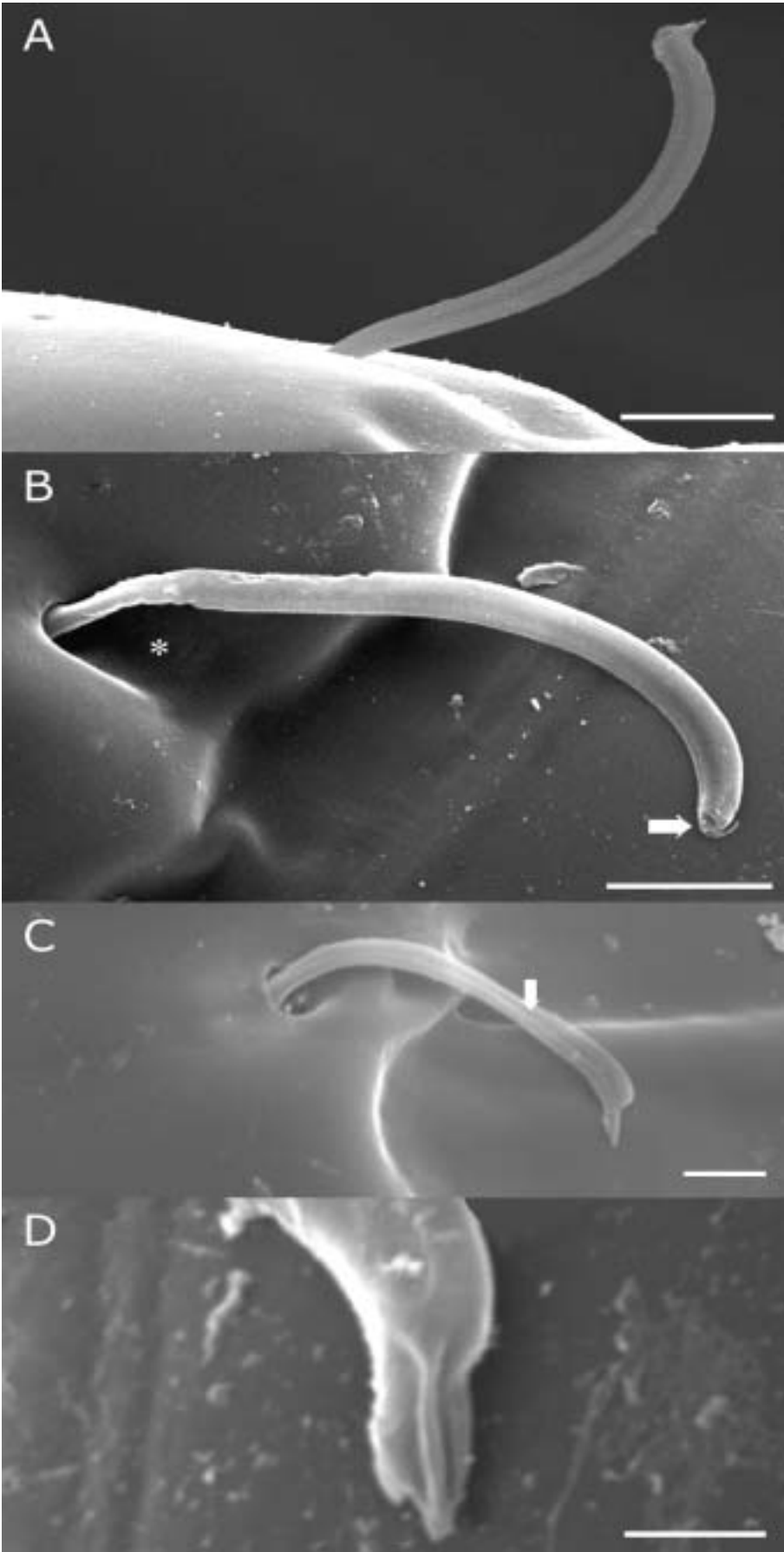
Der kurze einfache Haartyp stellt den kleinsten Haartyp dar, mit einer Länge von im Median 37,8 μm (Tab. 5). Der Basisdurchmesser betrug im Median 1,8 μm und verjüngt sich zur Spitze hin (Abb. 25A). Dieser Haartyp weist im Gegensatz zu den vorherigen Typen einen Porus an der Spitze auf (Abb. 25B, Pfeil). Der Porus erstreckt sich über die gesamte stumpfe Spitze. Bei manchen kurzen einfachen Haaren war am Porus beginnend eine dunkle langgestreckte Region in der Mittelachse des Haares zu erkennen, die sich bis zur Basis zieht. Die Verankerung des Haares erfolgt in einer relativ engen Vertiefung der Kutikula, in der das Haar steckt (Abb. 25A). Allerdings weist die Kutikula distal des Haaransatzes eine Vertiefung auf, die bis zur Segmentgrenze reicht (Abb. 25B, *). Diese Vertiefung könnte dem Haar das Anlegen an die Kutikula ermöglichen. Die Haare stehen zum Teil senkrecht von der Kutikula ab und zum Teil liegen sie nach distal ausgestreckt der Kutikula an. Bei beiden Positionen könnte es sich aber auch um Trocknungs- bzw. Bedampfungsartefakte handeln.

Von den kurzen einfachen Haaren standen maximal 5 auf einem Segment und traten über die gesamte Länge beider Filamente auf (Abb. 22). Im Median lag die Anzahl Haare pro Segment auf dem lateralen Filament bei 0,9 und bei 0,8 für das mediale Filament (Tab. 4). Die Gesamtanzahl auf dem lateralen Filament betrug zwischen 29 und 52 Haaren (Median: 44), wohingegen auf dem medialen Filament die Anzahl zwischen 106 und 242 (Median: 139) schwankte.

3.2.2.4.2 Mittleres einfaches Haar

Das mittlere einfache Haar ist mit einer Länge von im Median 45,4 μm und einem Durchmesser an der Basis von 2,1 μm etwas größer als das kleine einfache Haar (Tab. 5). Bei diesem Haartyp verjüngt sich der Durchmesser kaum, auch kann kein Porus an der Haarspitze beobachtet werden (Abb. 25C+D). Allerdings weisen diese Haare ein einzigartiges Merkmal auf; ihre Haarspitze hat seitlich betrachtet die Form eines Schwanenkopfes (Abb. 25D). Der vordere Teil der Spitze ist in dorsoventraler Richtung zusammengepresst, die dabei entstehenden Falten lassen keinen Porus

Abb. 25 (nachfolgende Seite): Rasterelektronische Aufnahmen von kurzen und mittleren einfachen Haaren (distal - rechts und proximal - links; Maßstab = 10 μm in A,B und C; Maßstab = 2 μm in D). A) Das kurze einfache Haar sitzt in einer engen kutikulären Vertiefung und verjüngt sich zur Spitze hin. B) Die Spitze der kurzen einfachen Haare weist einen Porus auf (Pfeil). Die Kutikula distal zum Haar ist eingedrückt (*) und könnte das Anlegen der Haare ermöglichen. C) Das mittlere einfache Haar sitzt ebenfalls an der distalen Segmentgrenze. Es weist eine durchgehende Falte auf, die von der Basis zur Spitze zieht (Pfeil). Die Spitze der mittleren einfachen Haare ist dorsal zusammengedrückt und ähnelt einem Schwanenkopf. D) Die zusammengedrückte Spitze der mittleren einfachen Haare weist auch Falten auf. Die Falten könnten einen möglicherweise vorhandenen Porus verdecken.

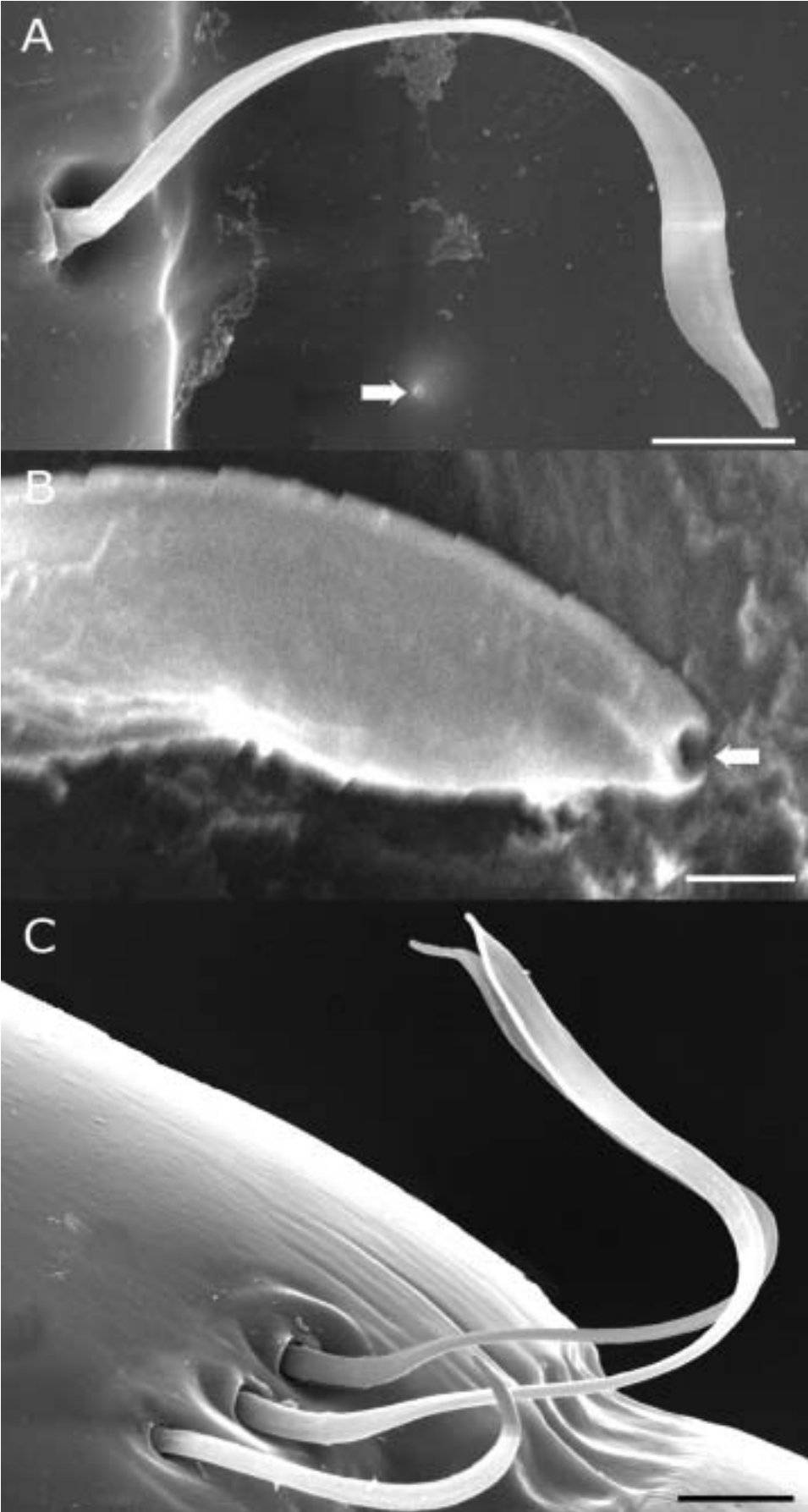


erkennen. Allerdings kann nicht ausgeschlossen werden, dass der Porus nur verdeckt war. Ein weiteres wichtiges Charakteristikum stellt der Querschnitt der Basis dar. Dieser hat die Form der Ziffer 8, wobei sich der Einschnürungsbereich als Falte durch das ganze Haar hindurch zieht (Abb. 25C, Pfeil). Die Falte unterscheidet sich gut sichtbar von der Verschattung des kurzen einfachen Haars, da sie eine Unebenheit in der kutikulären Wand des Haares darstellt. Die Verschattung verändert die Morphologie des Haares nicht, sondern liegt innerhalb des Haares. Die Form der Basis und die durchgängige Falte könnten darauf hindeuten, dass die seitlichen Bereiche des Haares nach innen geklappt sind. Auch bei diesem Haartyp ist kein großer Spielraum zwischen Kutikula und Basis des Haares zu erkennen, sondern die Haare stecken mit ihrer Basis, wie auch die kurzen einfachen Haare, in eng sitzenden Vertiefungen (Abb. 25C). Ebenso wie bei den kurzen einfachen Haaren ist auch bei den mittleren einfachen Haaren die Kutikula distal zu den Haarsockeln vertieft, so dass sich das Haar an die Kutikula anlegen könnte (Abb. 25C). Die Ausrichtung der Haare reicht auch hier von rechtwinklig abstehend bis anliegend, was aber auch an der Trocknung bzw. Bedampfung liegen könnte. Bis zu 7 mittlere einfache Haare kamen auf einem einzelnen Segment vor und traten ebenfalls auf beiden Filamenten über die gesamte Länge auf (Abb. 22). Im Median betrug die Anzahl der Haare pro Segment 2,7 auf dem lateralen Filament und 2,6 auf dem medialen Filament (Tab. 4). Das laterale Filament trug zwischen 73 und 208 mittlere einfache Haare (Median: 142) und das mediale Filament zwischen 383 und 647 (Median: 401).

3.2.2.4.3 Breites langes einfaches Haar

Die breiten langen einfachen Haare (Abb. 26) übertreffen die beiden anderen einfachen Haartypen sowohl an Länge (Median: 72,9 μm) als auch im Basisdurchmesser (Median: 2,7 μm) (Tab. 5). Bis zur Mitte des Haares verjüngt sich dieser Haartyp (Median: 2,5 μm , Bereich: 1,0-3,9), um sich in der zweiten Haarhälfte stark zu verbreitern (Median: 5,5 μm , Bereich: 3,8-6,8 μm). Die zweite Haarhälfte bildet eine blattähnliche Form aus, welche senkrecht zur Filamentlängsachse ausgerichtet ist (Abb. 26C). An der Spitze der breiten langen einfachen Haare befindet sich ein

Abb. 26 (nachfolgende Seite): Rasterelektronische Aufnahmen von breiten langen einfachen Haaren (distal - rechts und proximal - links; Maßstab = 10 μm in A und C; Maßstab = 1 μm in B). A) Das breite lange einfache Haar verjüngt sich bis zur Hälfte seiner Länge und verbreitert sich sehr stark in der 2. Hälfte. Dieser Haartyp ist ebenfalls in der Nähe der distalen Segmentgrenze lokalisiert. Die Basis sitzt locker in der Kutikula und ermöglicht so eine leichte Beweglichkeit. Kleine Poren (Pfeil), wie diejenigen an der Aesthetaskenbasis, kommen unregelmäßig verteilt auf der gesamten Kutikula beider Filamente vor. B) Die Spitze der breiten langen einfachen Haare weist, wie auch die kurzen einfachen Haare, einen Porus auf (Pfeil). C) Zwei breite lange Haare und ein kurzes einfaches Haar kommen hier als Tripletts vor. Die Verbreiterung der breiten langen einfachen Haare ist senkrecht zur Längsachse des Filaments ausgerichtet.



Porus (Abb. 26B). Auch hier zieht sich eine Verschattung, wie schon bei den kurzen einfachen Haaren, vom Porus zur Basis hin, welche aber keine Verbreiterung aufweist. Die Basis des Haares erscheint auch hier im Querschnitt annähernd in der Form der Ziffer 8, wobei aber keine so deutliche Einschnürung und keine Falte vorhanden ist. Die Verankerung des Haares in der Kutikula zeigt einen größeren Spielraum zwischen Haar und Kutikula als bei den anderen einfachen Haartypen (Abb. 26A). Teilweise sitzt die Basis auf einer gelenkartigen Struktur außerhalb der Filamentkutikula. Jedoch weist auch hier die Kutikula distal vom Haar eine Vertiefung auf, die bis an die Segmentgrenze reicht.

Mit maximal 4 Haaren pro Segment trat das breite lange einfache Haar auf. Es zeigte als einziges einfaches Haar Unterschiede in der Verteilung zwischen dem lateralen und medialen Filament auf. Auf dem medialen Filament war das breite lange einfache Haar fast über die komplette Länge des Filaments feststellbar, auf dem lateralen Filament trat dieser Haartyp jedoch nur in der Bürstchenregion und distal von dieser auf (Abb. 22).

In der Anzahl der Haare ergab sich zwischen dem lateralen Filamente mit einem Median von 27 (Bereich: 3-48) und dem medialen Filament mit einem Median von 124 (Bereich: 100-159) eine größere Differenz (Tab. 4). Diese Differenz relativiert sich jedoch, wenn man die Anzahl der Haare pro Segment nimmt, die im Median bei 0,5 für das laterale Filament und bei 0,8 für das mediale lag.

3.2.2.4.4 Vergleich der einfachen Haartypen

Da die drei einfachen Haartypen große Ähnlichkeiten aufwiesen, z.B. einen Porus, eine distal zum Haar gelegene Vertiefung der Kutikula, und daher nicht auszuschließen ist, dass es sich um einen Haartyp in verschiedenen Entwicklungsstadien handelt, wurden die morphometrischen Daten statistischen Tests unterzogen.

Der Wilcoxon-Test erbrachte sowohl für die Unterschiede in der Länge als auch im Basisdurchmesser Signifikanzen (Abb. 27A+B). Beim Vergleich der Länge und des Basisdurchmessers von kurzem und mittlerem, sowie kurzem und breiten langen einfachen Haartyp war $p < 0,001$. Einen signifikanten Unterschied erbrachte sowohl der Vergleich der Länge von mittlerem und breiten einfachen Haartyp ($p = 0,013$), als auch der Vergleich des Basisdurchmessers ($p < 0,001$). Allerdings zeigten die Box und Whisker-Plots dieser Datensätze große Überschneidungen zwischen kurzem und mittlerem bzw. mittlerem und breiten langen einfachen Haartyp (Abb. 27A+B). Diese Überschneidungen zeigten sich auch im Streudiagramm (Abb. 28). Bei einer Auftragung von Basisdurchmesser in Abhängigkeit

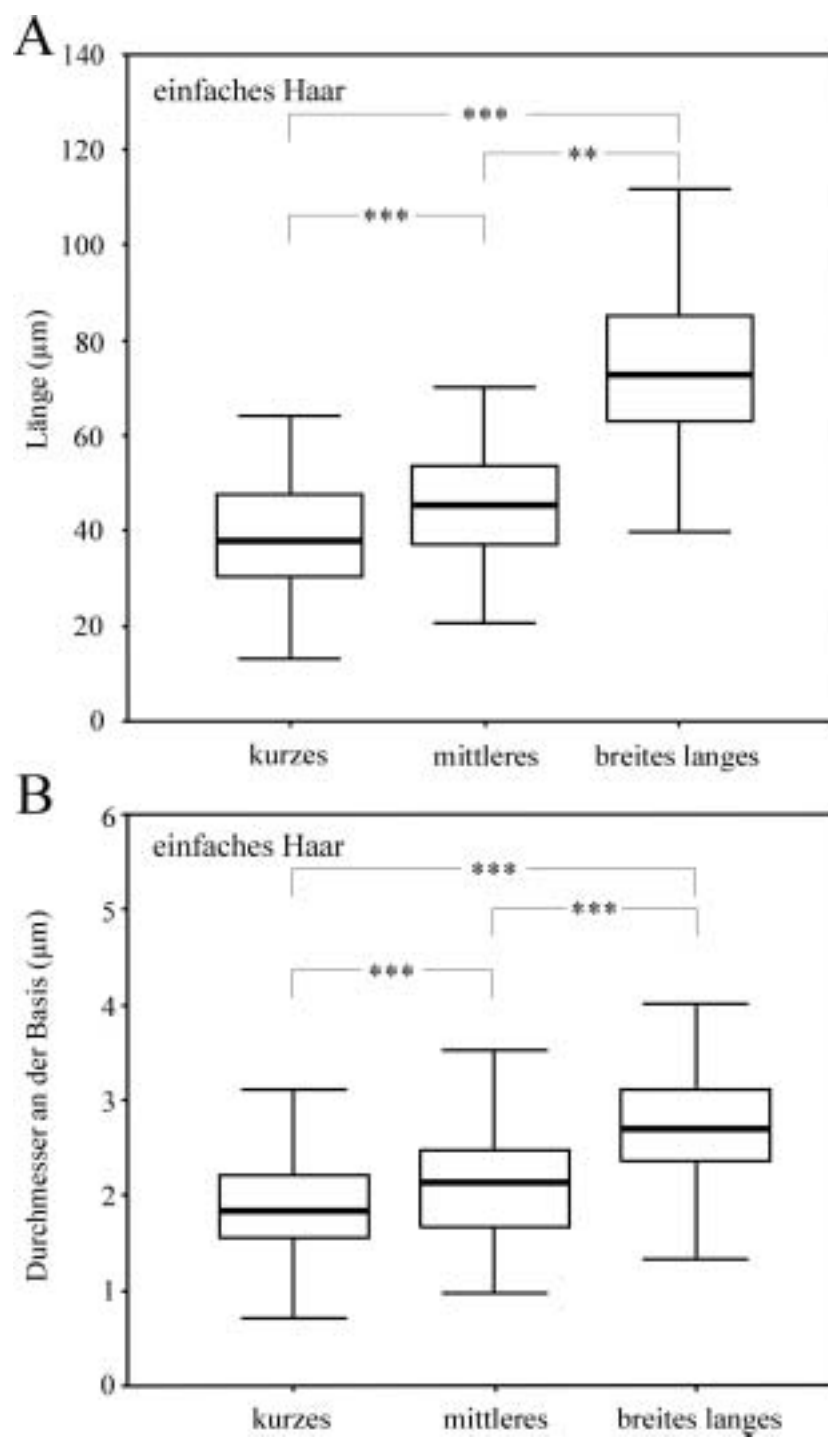


Abb. 27: Box und Whisker-Plots der morphometrischen Merkmale der einfachen Haartypen. A) Die Mediane der Länge für die kurzen, mittleren und breiten langen einfachen Haartypen liegen zwar auf verschiedenen Höhen, allerdings zeigen die Wertebereiche (Quartile) große Überlappung. Trotzdem sind die Unterschiede zwischen den Haartypen signifikant mit einem $p \leq 0,013$. B) Auch der Basisdurchmesser weist unterschiedliche Mediane aber überlappende Quartile auf; trotzdem sind auch hier die Unterschiede signifikant mit $p < 0,001$.

von der Länge zeigte sich ein Kontinuum ohne deutliche Abgrenzung der einzelnen einfachen

Haartypen. Alle drei Gruppen bildeten eine Einheit an dessen Anfang die kurzen einfachen Haare standen und dessen Ende von den breiten langen einfachen Haaren gebildet wurde.

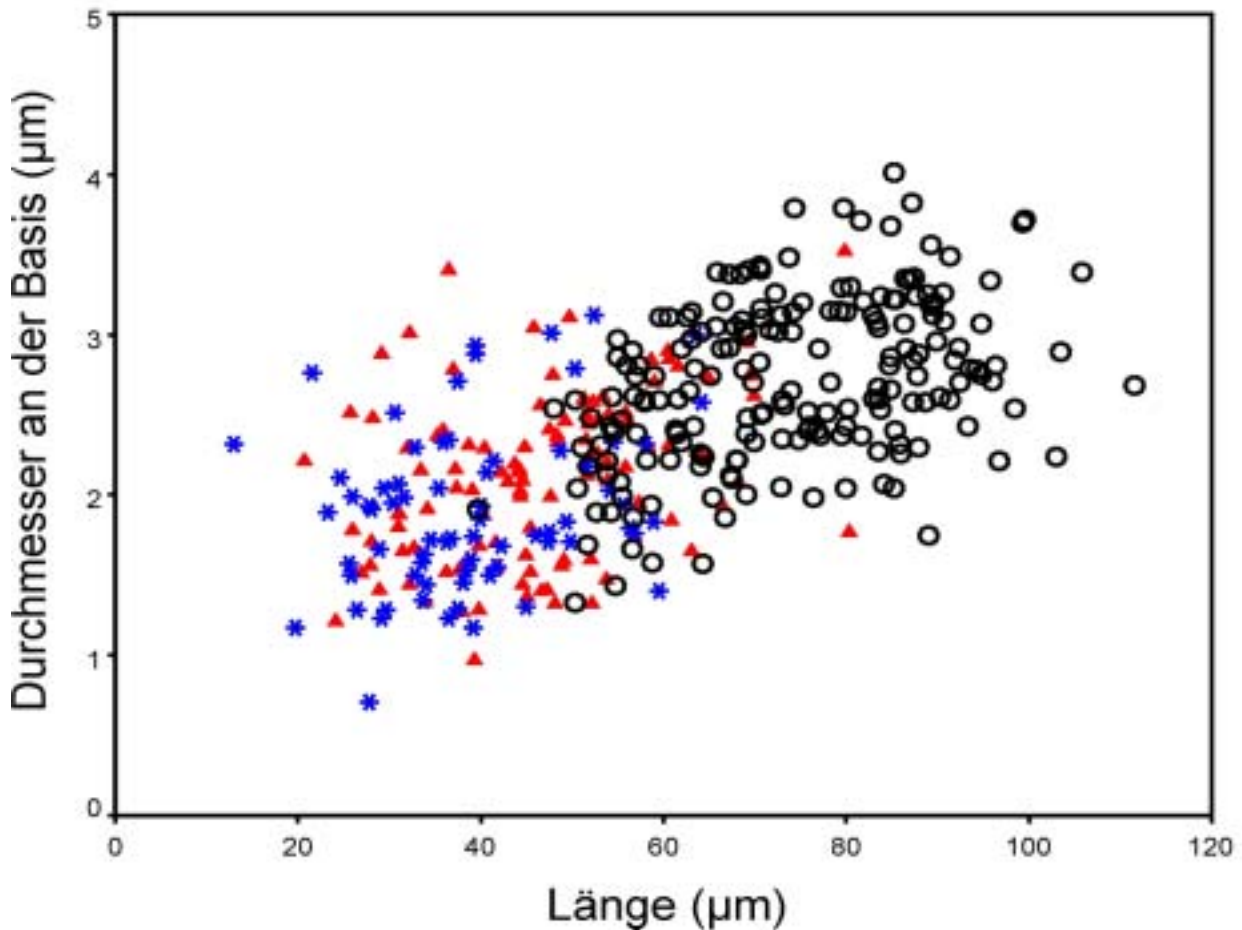


Abb. 28: Streudiagramm Länge gegen Basisdurchmesser der drei einfachen Haartypen. Die Bereiche von kurzem einfachen Haartyp (Sternchen) und mittlerem einfachen Haartyp (Dreieck) überschneiden sich sehr stark. Der Bereich des breiten langen einfachen Haartyps (Kreis) zeigt ebenfalls keine Trennung von den beiden anderen Bereichen. Der Korrelationskoeffizient für das kurze einfache Haar beträgt $r = 0,20$ ($p < 0,01$; $n=169$), für das mittlere einfache Haar $r = 0,38$ ($P < 0,001$; $n = 228$) und für das breite lange Haar $r = 0,39$ ($p < 0,001$; $n= 220$). Der Korrelationskoeffizient für die drei zusammengefassten einfachen Haartypen beträgt $r = 0,61$ ($p < 0,001$; $n = 617$).

3.2.2.5 Große Pore

Die große Pore stellt eine runde Öffnung in der Kutikula dar, die meist mit einem Pfropf verschlossen ist (Abb. 24D). Eine vollständig offene große Pore war nicht vorhanden, sondern bei offenen Poren waren immer Reste des Verschlusses vorhanden. Der Durchmesser der großen Pore betrug im Median $9,9 \mu\text{m}$ (Tab. 5). Der Pfropf scheint eine eher schwammartige Konsistenz zu besitzen. Er ist noch oben leicht konvex ausgebildet und schließt nahezu bündig mit der Kutikula ab, wobei allerdings ein schmaler Spalt zwischen Kutikula und Verschluss

erhalten bleibt. Unterhalb des Verschluss ist ein subkutikulärer Gang erkennbar (Abb. 24E), in den der Verschluss hineinreicht.

Die große Pore trat unregelmäßig in den vier zum Bürstchen proximal gelegenen Segmenten und in der Bürstchenregion auf (Abb. 22). Allerdings war pro Segment höchstens ein Porus ausgebildet. Sie saßen dabei nur in der distalen Hälfte eines Segmentes und außerhalb des Bürstchens auf der lateralen Segmenthälfte. In der Bürstchenregion kamen die großen Poren nur medial von den Aesthetasken vor und befanden sich innerhalb der Grube, die den Aesthetasken-tragenden vom Aesthetasken-freien Bereich trennt. Die Anzahl der großen Poren konnte bis zu 7 betragen (Tab. 4).

3.2.2.6 Kleine Pore

Die kleinen Poren hatten im Median nur einen Durchmesser von 0,4 μm (Tab. 5) und besaßen nie einen Verschluss (Abb. 23C + 26A). Die vermessene Öffnung der Poren an der Aesthetaskenbasis stellt jedoch nur eine Vertiefung der Kutikula dar und die eigentliche Pore befindet sich in dieser Vertiefung. Allerdings war ein Vermessen dieser eigentlichen Pore nicht möglich.

Die kleinen Poren kamen entweder als einzeln stehende Poren oder in Gruppen vor. Die einzeln stehenden Poren waren unregelmäßig über die gesamte Kutikula beider Filamente verteilt. Dagegen traten die kleinen Poren als Gruppe, von 3-13 Poren, nur bei den Aesthetasken auf (Abb. 23C). Die Gruppen befanden sich an der Basis des kutikulären Hügels, auf dem die Aesthetasken standen. Jeder Aesthetask hatte hierbei seine eigene Porengruppe.

3.3 Histologische Untersuchung der Antennule

Die histologische Untersuchung der Antennulofilamente sollte die Innervation der einzelnen Haartypen aufklären. Die Auswertung der Schnitte ist nach den Haartypen gegliedert und nicht nach Quer- bzw. Längsschnitt, wobei nach den Befunden zu den einzelnen Haartypen noch auf weitere Ergebnisse, die keinem Haartyp zuzuordnen sind, eingegangen wird. Es werden den Befunden kurze Erläuterungen vorangestellt, welche Strukturen zu erwarten sind.

Die Querschnitte und Längsschnitte des lateralen Filaments wurden im Bereich der Aesthetasken und im proximalen Drittel des Filaments angefertigt. Einerseits wies die Bürstchen-Region die größten Unterschiede zum medialen Filament auf und andererseits waren (bis auf die Guardhaare) hier alle Haar- und Porentypen vertreten. Das Präparat für die Schnittserie des medialen Filaments stammte aus dem proximalen Drittel, um Anschnitte von Guardhaaren zu

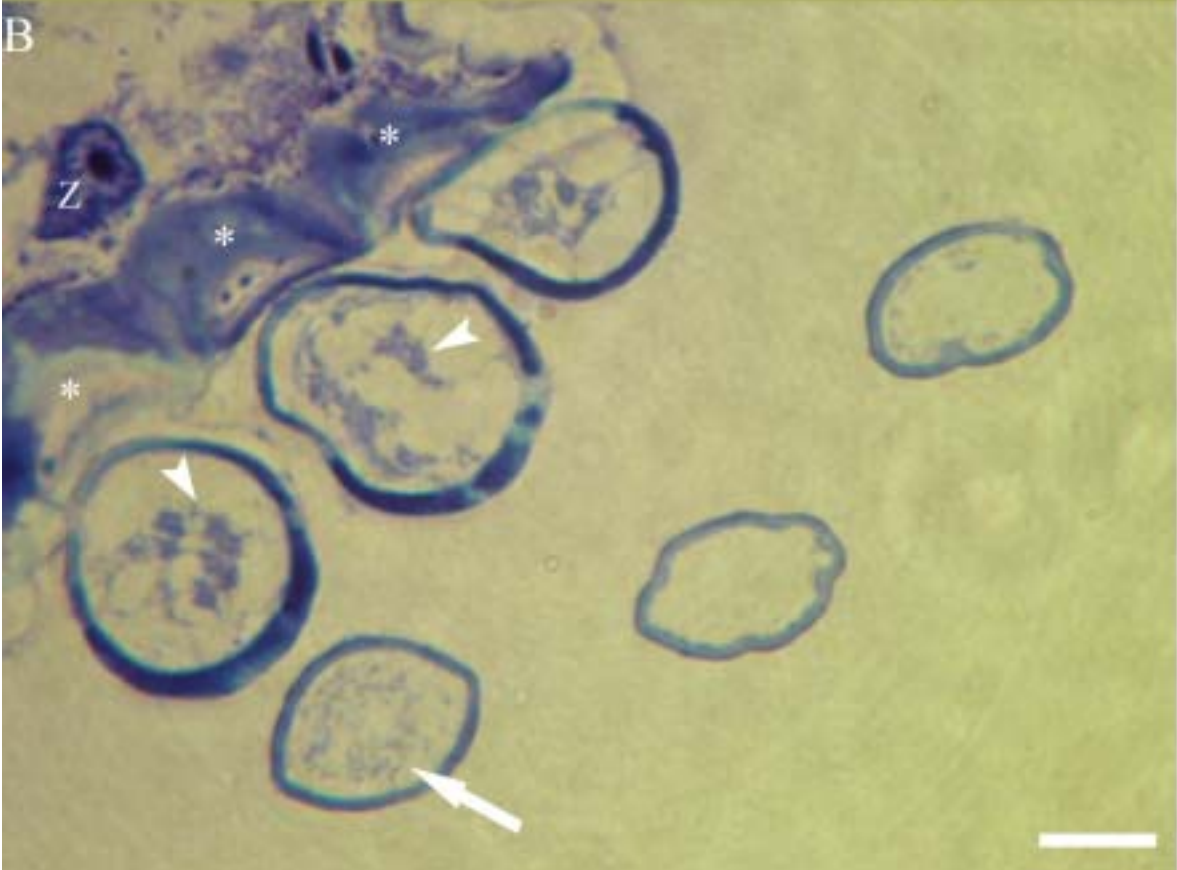
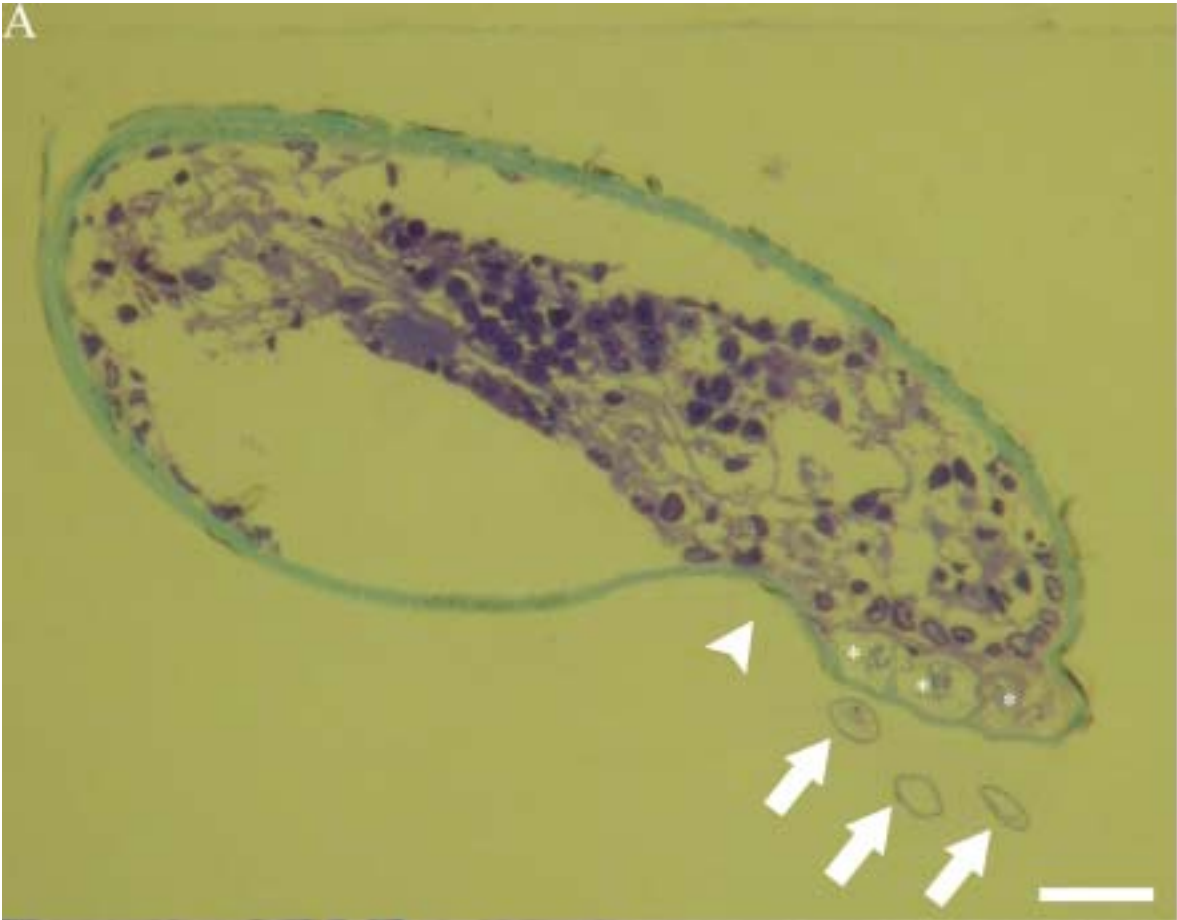
erhalten. Die Abbildungen zeigen nur Toluidin-Färbungen, da diese qualitativ bessere Photos ergaben. In vielen Schnitten hatte sich der zelluläre Inhalt der Filamente zumindest teilweise von der Kutikula gelöst. Desweiteren waren auf den Schnitten, obwohl es sich um Serienschritte von bis zu 60 Schnitten handelte, nur wenige Haare auffindbar.

3.3.1 Aesthetasken

Im Quer- oder Längsschnitt der Bürstchen-Region sollten größere Zellhaufen (Cluster) synchron zu den Aesthetasken angeordnet sein. Diese Zellhaufen bestehen aus den Neuronen, welche die Aesthetasken innervieren, daher ziehen Dendritenbündel von diesen Neuronen zu den Aesthetasken. Im Aesthetask ziehen die Dendriten bis zur basalen Auftreibung. In dieser Auftreibung spalten sich die Dendriten in viele einzelne Dendritenfäden auf. Die unverzweigten Dendriten werden innere dendritische Segmente und die stark aufgespaltenen Dendriten äußere dendritische Segmente genannt.

Ventral vom lateralen Filament lagen mehrere angeschnittene Aesthetasken, die einen mehr oder weniger runden Querschnitt aufwiesen (Abb. 29A, Pfeile, Abb. 29B). Die angeschnittenen Aesthetasken besaßen unterschiedliche Durchmesser, je nachdem ob der Aesthetask eher basisnah (proximal) oder basisfern (distal) angeschnitten wurde. Bei den proximalen Aesthetaskenquerschnitten war die Kutikula stärker ausgebildet als bei den distalen. Auch wiesen die proximalen Anschnitte einen eher gleichförmigen und runden Grundriss auf. Die weiter distal gelegenen Aesthetaskenquerschnitte zeigten eine Kutikula, die das Lumen wellenartig umgab; auch hatte der Querschnitt eher eine ovale Form. Im Längsschnitt konnte man die Auftreibung der Aesthetasken nahe ihrer Basis erkennen (Abb. 30) und den im weiteren Verlauf wieder abnehmenden Durchmesser. Neben den Aesthetasken war z.T. ein einzelnes breites langes einfaches Haar im Anschnitt zu erkennen (Abb. 31, Pfeilspitze). Im Inneren der

Abb. 29 (nachfolgende Seite): Lichtmikroskopische Aufnahmen von 2,0 µm dicken Querschnitten der Bürstchenregion eines lateralen Antennulofilaments. A) Auf Höhe der Aesthetasken ist das laterale Antennulofilament durch einen Einschnitt (Pfeilspitze) in einen Aesthetasken-freien und Aesthetasken-tragenden Teil getrennt. Ventral zum Filament liegen die angeschnittenen Aesthetasken (Pfeile) Im Filamentlumen sind drei vom restlichen Lumen abgetrennte Bereiche erkennbar (*), die die hügelartige Ansatzstellen der Aesthetasken darstellen. Dorsal - oben, ventral - unten, medial - links, lateral - rechts und proximal - im Bildhintergrund. (Maßstabsbalken = 50 µm). B) Vergrößerung der querschnittenen Aesthetasken eines weiteren Anschnitts. Im Inneren der basalen Aesthetaskenquerschnitte liegen die inneren dendritischen Segmente (Pfeilspitze). In den kleineren und ovaleren distalen Aesthetaskenquerschnitten sind die äußeren dendritischen Segmente (Pfeil), die aus den sich stark aufspaltenden inneren dendritischen Segmenten hervorgehen. Dorsal zu den Aesthetasken befinden sich die kutikulären Hügel (*) und anschließend einzelne Zellen (Z). Dorsal - links oben, ventral - rechts unten, medial - links unten und lateral - rechts oben. (Maßstab = 10 µm) (Toluidinblau-Färbung)



Aesthetaskenanschnitte waren sowohl auf den Querschnitten als auch auf den Längsschnitten dendritischen Segmente sichtbar. Im Querschnitt waren diese in den distalen Anschnitten als punktförmige Strukturen sichtbar, dabei handelte es sich um die äußeren dendritischen Segmente (Abb. 29B, Pfeil). Auf den proximaleren Anschnitten, die auf Höhe der basalen Aesthetaskenaufreibung lagen, wiesen die Dendriten einen deutlich größeren Durchmesser auf (Abb.29B, Pfeilspitze). Im Längsschnitt konnte man sehen, dass die Dendriten sich in der basalen Auftreibung stark verzweigen und der Dendritendurchmesser stark abnahm (Abb. 30, innere dendritische Segmente - Pfeil, äußere dendritische Segmente - Pfeilspitze).

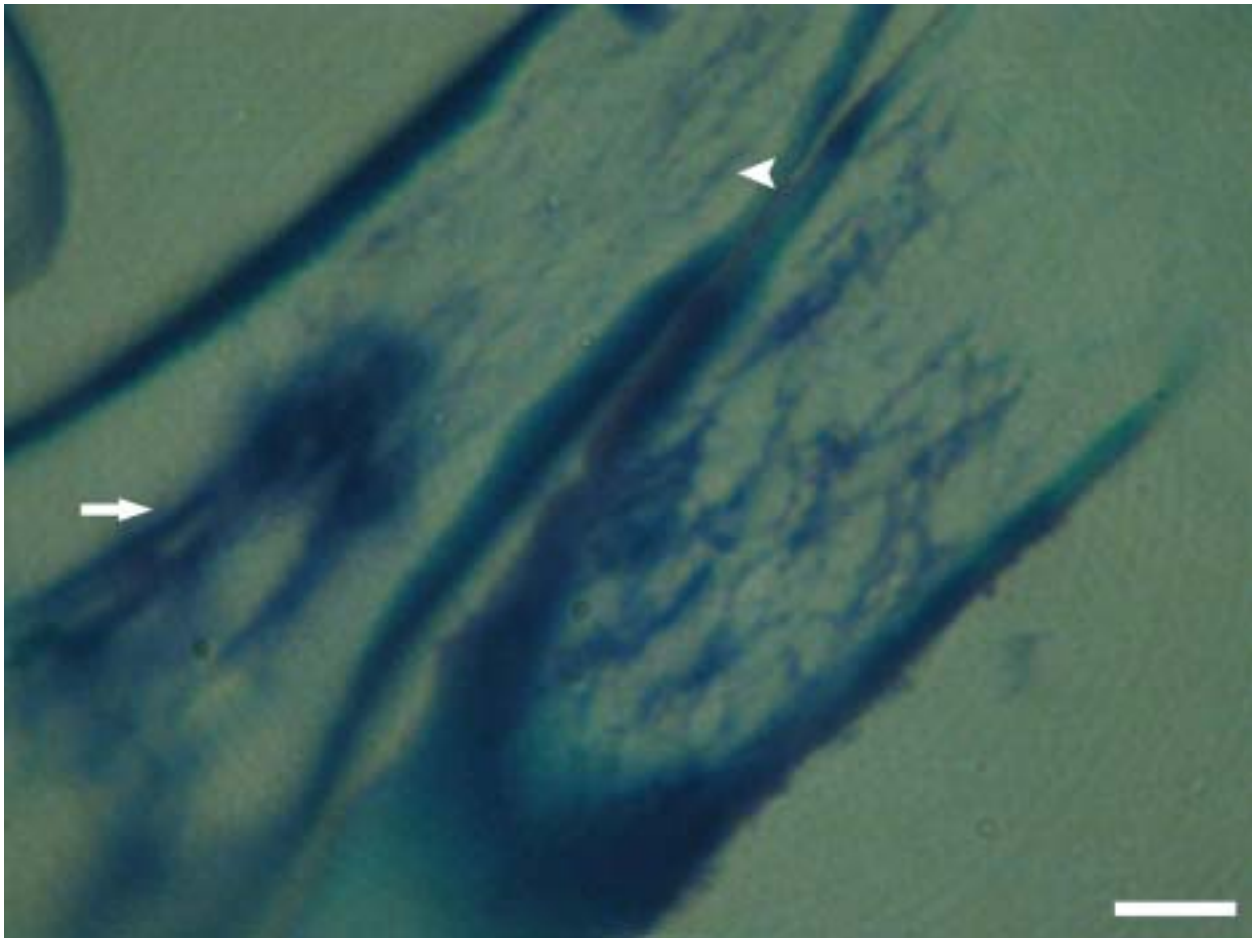


Abb. 30: Lichtmikroskopische Aufnahme zweier längsgeschnittenen Aesthetasken (Dicke 2,0 μm). Im linken Aesthetasken ist die basale Auftreibung sichtbar, in der die inneren dendritischen Segmente (Pfeil) sich aufspalten und so ein Geflecht aus dünneren aber sehr zahlreichen äußeren dendritischen Segmenten bildet (Pfeilspitze). (Toluidinblau-Färbung, Maßstab = 5 μm).

Ventral wies das laterale Filament im Querschnitt auf Höhe der Aesthetasken eine Ausbuchtung auf, die den Aesthetasken-tragenden Anteil vom Aesthetasken-freien Anteil abgrenzte (Abb. 29A, Pfeilspitze; siehe auch Abb. 23A, Pfeilspitze). Lateral dazu war eine Ausbuchtung ausgebildet, in der drei vom restlichen Lumen abgegrenzte Bereiche lagen (Abb.

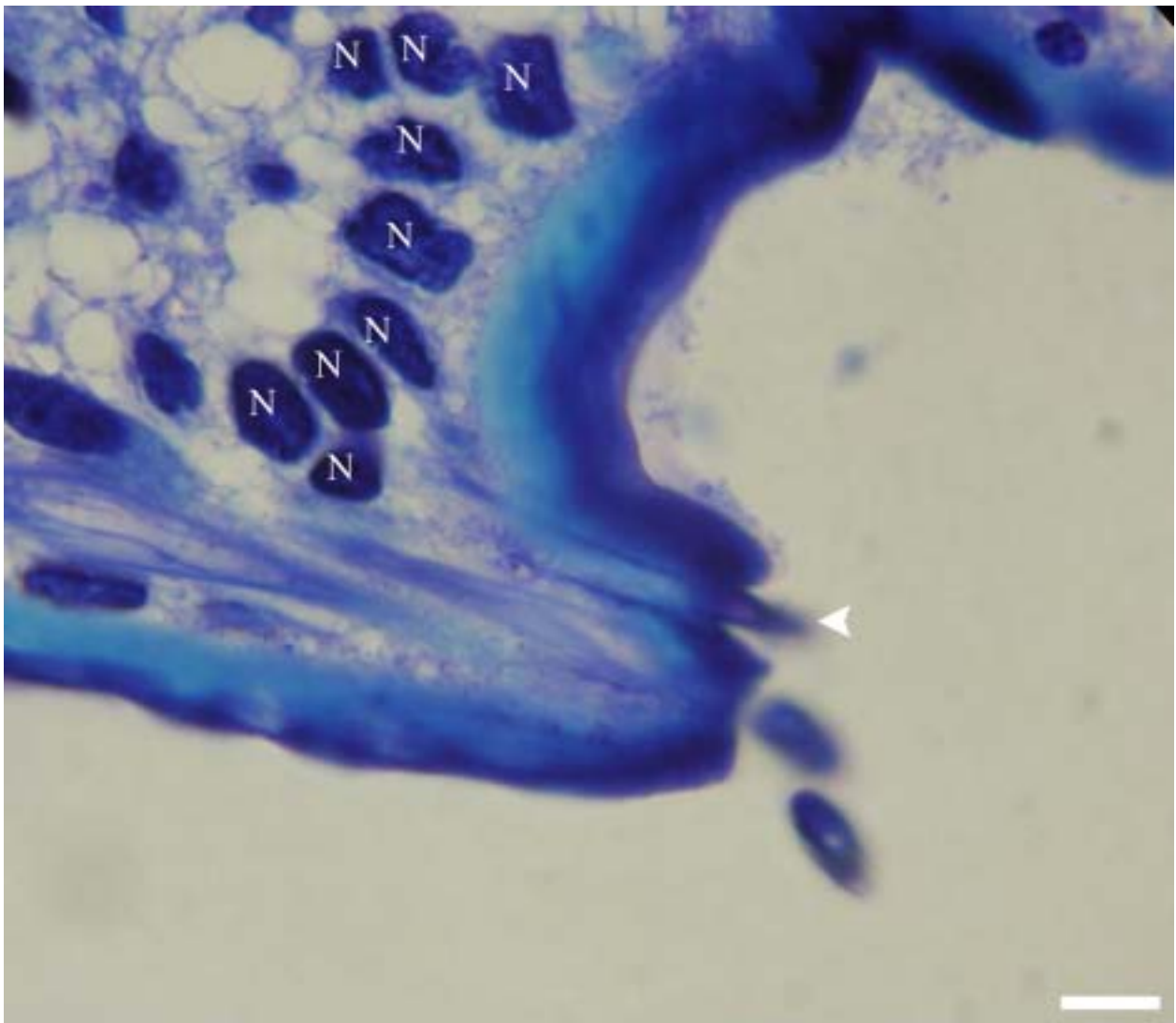


Abb. 31: Lichtmikroskopische Aufnahme eines 2,0 µm dicken Längsschnitts der Bürstchenregion eines lateralen Antennulofilaments. Unter der Ansatzstelle eines breiten langen einfachen Haars (Pfeilspitze) liegt eine Neuronengruppe (N). Die Neuronengruppe besteht aus zwei Teilgruppen, eine nahe dem Haar, aus 4 Neuronen bestehend, sowie einer zweiten etwas lateraler liegend mit 5 Neuronen. Im Inneren des Antennulofilaments sind noch weitere unidentifizierte Zellen und Bindegewebsfasern zu sehen. Dorsal - links oben, ventral - rechts unten, medial - oben und lateral - unten. (Toluidinblau-Färbung, Maßstab = 10 µm).

29A, * und 29B, *). Es handelte sich dabei um die kutikulären Hügel, auf denen die Aesthetasken stehen (siehe auch Abb. 23C). An die Ausbuchtungen dorsal angrenzend lagen einzelne Zellen (Abb. 29, Z), die aber keinem Haar zugeordnet werden konnten. Es waren auf den 1,5 µm-Querschnitten nur maximal 15 dieser Zellen in der näheren Umgebung zu sehen. Auf den Längsschnitten konnte man erkennen, dass sich die fädigen Dendriten vom Aesthetasken aus über den kutikulären Hügel (Abb. 32A, Pfeilspitze), bis in die Nähe der Dorsalseite des Filaments und an die Grenze zum proximal gelegenen Segment zogen (Abb.

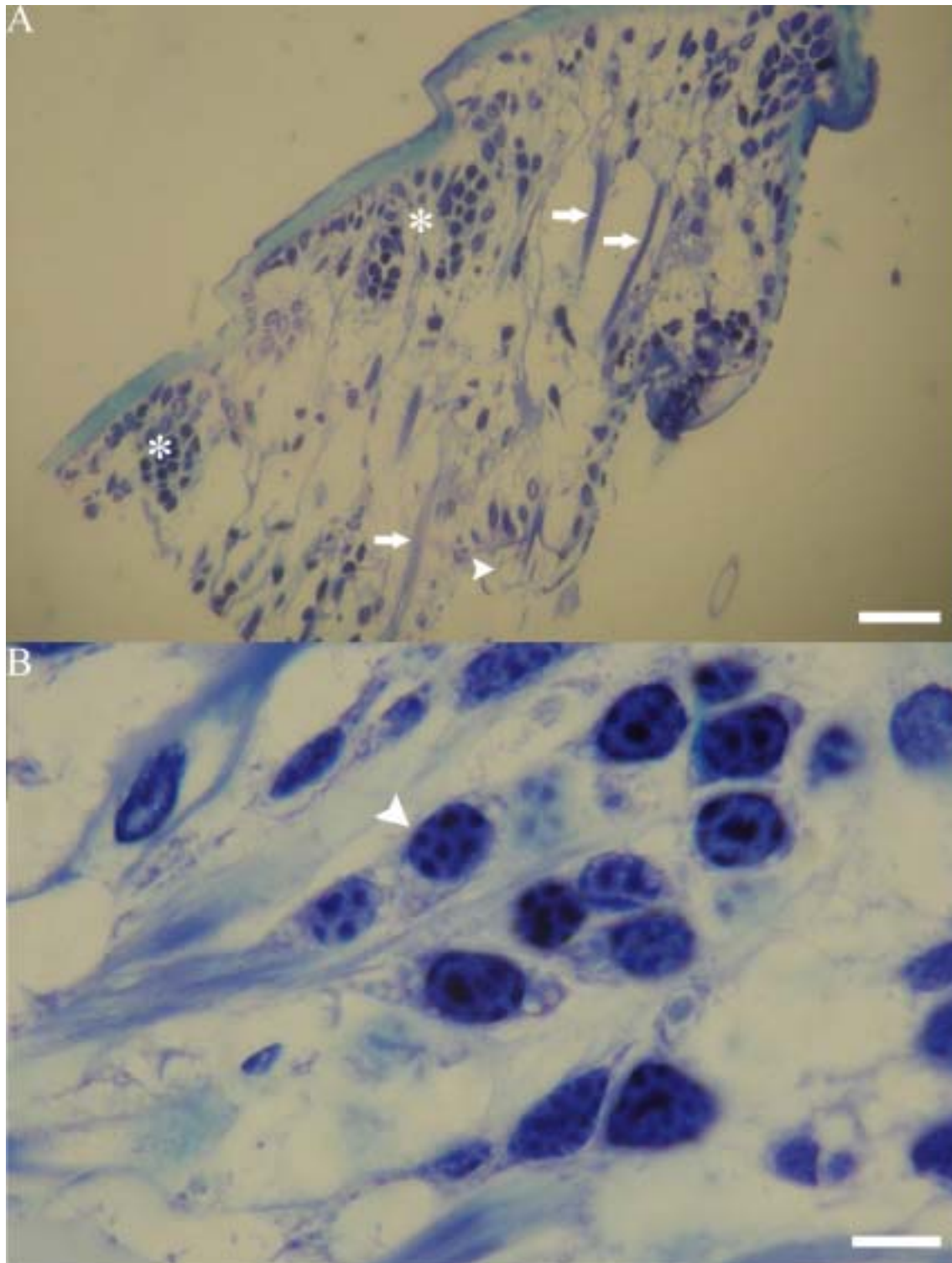


Abb. 32: Längsschnitte eines lateralen Antennulensfilaments auf Höhe der Aesthetasken (Dicke 15 μm). Von den Aesthetaskenbasen (Pfeilspitze) ziehen Dendritenbündel (Pfeile) nach dorso-proximal und enden in Neuronenclustern (*). (Maßstab = 50 μm) B) Vergrößerung einer Neuronengruppe. Innerhalb der Neuronengruppe liegen von Hüllzellen umgebende gebündelte Axone (Pfeilspitze). Dorsal – oben, ventral – unten, proximal - rechts oben und distal – links unten. (Maßstab = 10 μm). (Toluidinblaufärbung).

32A, Pfeil). Die Dendriten fächerten sich dort auf und zogen einzeln zu Neuronen, die deutlich abgrenzbare Cluster ausbildeten (Abb. 32B). Die Neuronenhaufen waren meist bandförmig angeordnet und folgten dem Verlauf der Dendriten; die Neuronen kamen jedoch nur auf der dorsalen Hälfte des Filaments vor. Zwischen den Neuronen befanden sich Formationen mit mehreren punktförmigen Strukturen in ihrem Lumen, die wahrscheinlich die von Hüllzellen zusammengefassten Axone der Neuronen darstellten (Abb. 32B, Pfeilspitze). Die Begrenzung der zusammengefassten Axone schien unterschiedlich zu sein, da sie teilweise nicht von einer durchgehenden (dunkel angefärbten) Hülle umschlossen waren, sondern diese mehrfach unterbrochen war. Die unterbrochene Begrenzung erwies sich aber als Artefakt, da bei verschiedenen Fokusebenen die einzelnen Teile der Begrenzung zu einer durchgängigen Membran verschmolzen.

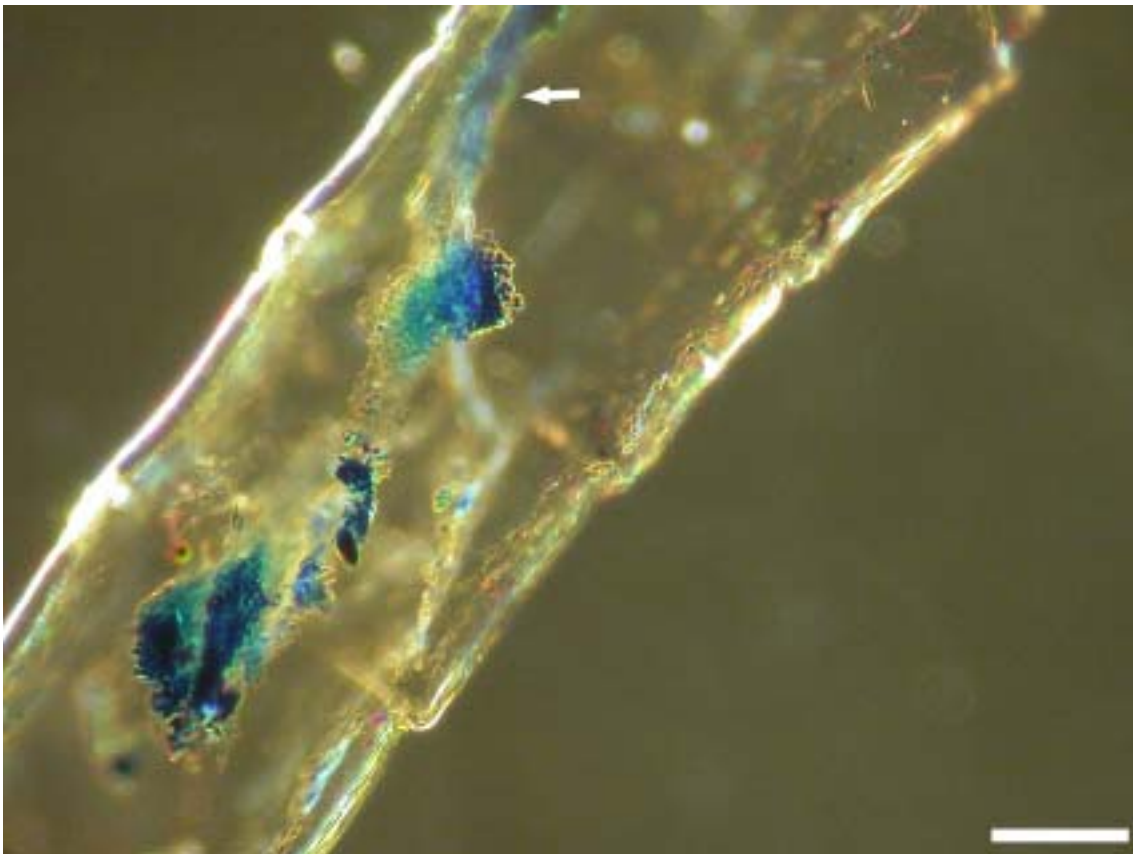


Abb. 33: Ganzpräparat der Bürstchenregion eines lateralen Filaments. Die ventro-laterale Seite der Filamentkutikula ist entfernt. Im Filamentlumen sieht man die blau angefärbten Neuronencluster bzw. die von diesen wegziehenden Axonbündel (Pfeil). Dorsal – im Bildhintergrund, ventral – aus Bildebene heraus, distal – links unten und proximal – rechts oben. (Toluidinblau-Färbung, Maßstab = 100 μm).

Den Verlauf der Axone ließ sich in dem Ganzpräparat verfolgen (Abb. 33). Ausgehend von den im Segment proximal liegenden Neuronenhaufen zogen die Axone in einem Strang nach proximal, wobei sie eng an der Kutikula entlang verliefen. Die Axonstränge der

Aesthetaskenreihen verliefen zusammen und bildeten einen dorsalen Nerven aus.

3.3.2 Begleitendes Haar

Von den begleitenden Haaren waren, obwohl Serienschritte angefertigt wurden, keine Anschnitte vorhanden.

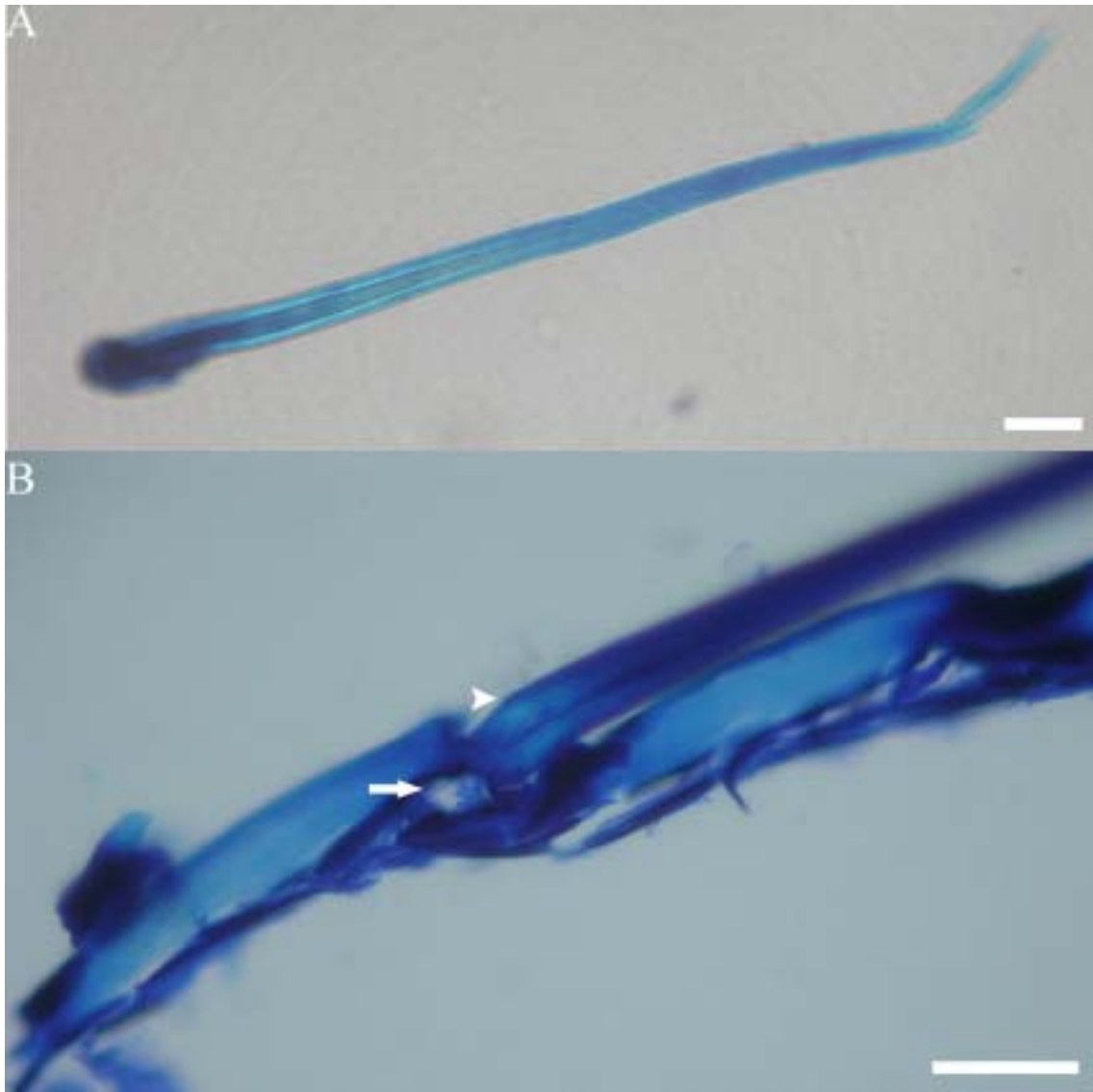


Abb. 34: Längsschnitt eines Guardhaars (Schnittdicke 20 μm). A) Das Guardhaar ist hohl und weist eine dicke Kutikula auf. B) Ansatzstelle eines Guardhaars in der Kutikula. Das Guardhaar weist einen Knick (Pfeilspitze) auf, bevor es in die Filamentkutikula eintritt. Die Filamentkutikula weist an ihrer Innenseite eine Aussparung auf (Pfeil), wodurch das Guardhaar in einen Hohlraum mündet. Distal – rechts und proximal – links. (Toluidinblau-Färbung, Maßstab = 20 μm).

3.3.3 Guardhaar

Das Guardhaar wurde als rein mechanosensorisches Haar beschrieben und deswegen sollte die Anzahl der innervierenden Neurone gering sein. Das Lumen des Haares sollte keine Dendriten enthalten. An der Basis des Haares sollte jedoch die Chorda sichtbar sein, die die mechanische Kraft vom Haar auf das Neuron überträgt.

Die angeschnittenen Guardhaare waren über ihre gesamte Länge hohl und im Lumen war keinerlei Struktur erkennbar (Abb. 34A). Auffallend war die Dicke der Kutikula, die ungefähr die Hälfte des Haardurchmessers (Median Haardurchmesser: 15,4 μm) ausmachte. Die Basis des Haares wies auf der Höhe des Eintritts in die Kutikula einen Knick auf (Abb. 34B, Pfeilspitze), so dass die Öffnung des Haarlumens in das Filamentlumen gerichtet war; dies wurde durch eine Einbuchtung in der Kutikula unterstützt (Abb. 34B, Pfeil). In der Nähe dieser Austrittsstelle befanden sich bis zu vier Neurone, wobei sich von diesen Axone nach proximal erstreckten.

3.3.4 Einfache Haare

Die einfachen Haare sollten je nach ihrem Funktionstyp anhand von morphologischen Kriterien unterscheidbar sein. Ein rein mechanosensorisches Haar würde nur von wenigen Neuronen innerviert werden, die mittels eines Scolopidiums (Scolopalorgan) mit dem Haar verbunden wären. Ein chemosensorisches Haar wäre wie ein Aesthetask aufgebaut, d.h. im Haarlumen wären Dendriten vorhanden und das Haar wäre von mehr als einem Dutzend Neuronen innerviert. Ein bimodales Haar besäße sowohl Dendriten im Haarlumen als auch ein Scolopidium; die Neuronenanzahl läge zwischen den beiden anderen Funktionstypen.

An den Ansatzstellen breiter langer einfacher Haare lagen zwischen 4 und 9 Neurone (Abb. 31, N), die zum Teil in zwei Gruppen geteilt waren. Ein Teil dieser Neurone formten ein Cluster, das ventral zur Ansatzstelle lag, während die übrigen lateral zur Ansatzstelle lagen. Im Querschnitt der einfachen breiten langen Haare waren im Haarlumen keine dendriten-ähnlichen Strukturen erkennbar. Es gab nur an basisnahen Schnitten eine angefärbte punktförmige Struktur im Inneren des Haares, das restliche Lumen war ungefärbt.

Auf den Längsschnitten waren mehrere einfache Haare angeschnitten, wobei aber nur das breite lange einfache Haar eindeutig zu identifizieren war (Abb. 35A). Vom Haar (Abb. 35A, *) ausgehend zog eine Struktur durch die Kutikula hindurch zu deren Innenseite (Abb. 35A, Pfeil). Die Kutikula war an dieser Stelle von einem Gang durchzogen. Die Struktur setzte zentral am Haar an, war von einer Hülle umgeben und zog zu einem Neuronencluster aus bis

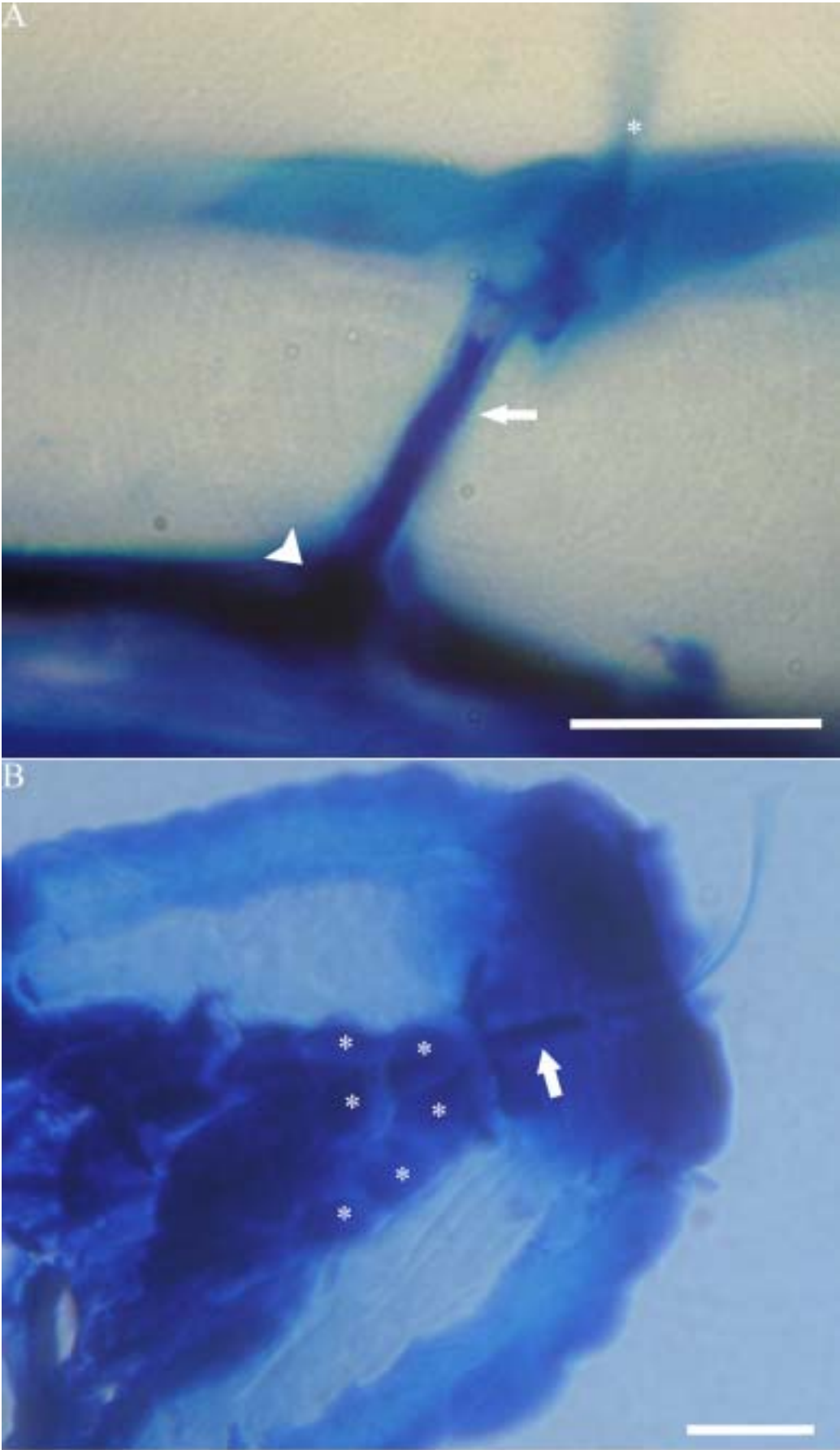


Abb. 35 (vorhergehende Seite): Längsschnitte eines breiten langen einfachen Haars (Schnittdicke 20 μm). A) Von der Ansatzstelle des Haars (*) aus führt ein Gang durch die Filamentkutikula hindurch; in diesem Gang befindet sich eine nicht filamentöse Struktur (Pfeil), die mit dem Haar in Verbindungsteht. Bei dieser Struktur könnte es sich um das Scolopalorgan handeln. Mit dieser Struktur verbunden befinden sich vier Neurone (Pfeilspitze) (aufgrund der unterschiedlichen Fokusebenen hier nicht darstellbar). Von den Neuronen ziehen die Axone als dunkles Band nach proximal. B) Auch unterhalb diesen breiten langen einfachen Haars befindet sich eine dunkelblau angefärbte, nicht filamentöse Struktur (möglicherweise das Scolopalorgan; Pfeil) über das eine Verbindung mit den traubenförmig angeordneten Neuronen (*, nicht alle markiert) hergestellt wird. Aufgrund der schlechten Auflösung konnte aber die Anzahl der innervierenden Neuronen nicht ermittelt werden. Proximal – links, distal – rechts. (Toluidinblau-Färbung, Maßstab = 10 μm).

zu 5 Neuronen (Abb. 35A, Pfeilspitze). Bei dieser Struktur könnte es sich um ein Scolopalorgan handeln, das die Kraft vom Haar auf die Neurone überträgt. In einem weiteren Anschnitt war diese Struktur ebenfalls zu sehen, die vom Haar zu den Neuronen zog. Allerdings konnte die Anzahl der Neurone, aufgrund ihrer großen Dichte und schlechten Abgrenzung untereinander, nicht ausgezählt werden (Abb. 35B). Zu und von den Neuronen weg zog unter der Kutikula, durch den gesamten Filamentanschnitt, ein gleichfarbiges Band, welches die gebündelten Axone der Neurone darstellen könnte.

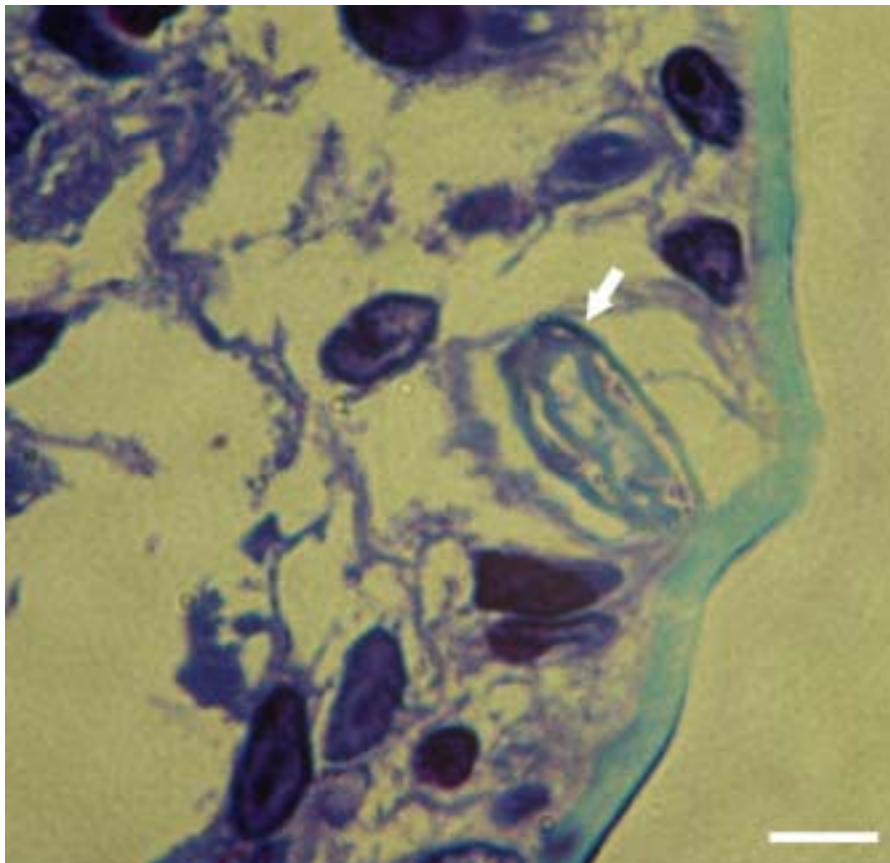


Abb. 36: Querschnitt medial zur Bürstchenregion des lateralen Antennulensfilaments (Schnittdicke 2,0 μm). Auf der Höhe der großen Poren befindet sich diese drüsenähnliche Struktur; sie grenzt direkt an die Filamentkutikula. Das Lumen dieser Struktur ist durch eine zweite Membran nochmals unterteilt. (Toluidinblau-Färbung, Maßstabsbalken = 10 μm).

3.3.5 Große Pore

Eine weitere auffällige Formation in der Aesthetaskenregion war eine längliche doppelwandige, drüsenähnliche Struktur (Abb. 36). Die äußere Wand war relativ glatt und umschloss vollständig ein Lumen, das durch eine zweite Wand weiter unterteilt wurde. Im Gegensatz zur ersten Wand, war diese jedoch nicht glatt, sondern gewellt. Diese doppelwandige Struktur lag an der Einbuchtung, die den Aesthetasken-freien vom Aesthetasken-tragenden Teil der Bürstchen-Region abgrenzte. Die Spitze zeigte dabei in Richtung des Aesthetasken-freien Teils; die Lage entsprach ungefähr der Lage der großen Poren. Zwischen der inneren und äußeren Wand sowie im inneren Lumen lagen noch weitere Strukturen, die aber lichtmikroskopisch nicht auflösbar waren.

3.3.6 Weitere Befunde

Im Querschnitt des lateralen Filaments in der Bürstchen-Region war die Kutikula verschieden stark ausgebildet, ventral war sie dünner als dorsal und lateral (Abb. 29A); die Kutikula des medialen Filaments wies keine unterschiedlichen Stärken auf. Die Kutikula bestand aus drei unterschiedlichen Schichten, wobei die innere und äußere Schicht an den Segmentgrenzen ineinander übergang und so im Inneren einen Hohlraum ausbildete.

Direkt an der Kutikula anliegend befanden sich weitere Zellen bzw. Zellkörper. Sie waren meist einzeln direkt an der Kutikula und selten in kleinen Gruppen, von bis zu 4 zellähnlichen Strukturen, angeordnet und erstreckten sich unregelmäßig verteilt über die komplette Kutikula der Filamente. Umgeben bzw. verbunden waren diese Strukturen ebenfalls durch angefärbte, fädige und zum Teil unregelmäßig begrenzte Strukturen, welche wiederum Dendriten darstellen könnten. Es handelte sich dabei wahrscheinlich um Neuronengruppen von Haaren, die außerhalb der Schnittebene lagen.

Im Vergleich mit dem sehr locker aufgebauten Querschnitt eines lateralen Filaments auf Höhe der Aesthetasken fällt der sehr viel dichtere Aufbau des proximalen Schnitts auf (Abb. 37). Der Querschnitt des proximalen lateralen Filaments war leicht oval und in mehrere Untereinheiten aufgeteilt. Direkt an die Kutikula schloss sich ein Bereich, der ebenfalls zum Teil blau angefärbt war und sich im lichtmikroskopischen Bild deutlich von der Kutikula absetzte. Daran schloss sich eine Membran an, die den größten Teil des Lumens abtrennte, welches wiederum unterteilt war. Es bildete zwei Teilräume aus, die im Verhältnis von ungefähr 2:1 standen. Diese sekundären Lumina waren locker mit bindegewebe-ähnlichen Strukturen angefüllt. In dem

kleineren Teilraum war ein runder, relativ zentral gelegener und ungefüllter Freiraum ausgebildet (Abb. 37, *), der das zuführende Gefäß darstellen könnte. Zwischen dem von einer Membran umspannten inneren Lumen und der Kutikula befand sich ein Bereich, in dem die gebündelten Axone verliefen (Abb. 37, Pfeil), die in distaleren Schnitten zentraler im Lumen lagen. Auf den proximalen Schnitten kamen die Axone auf der Dorsalseite stark

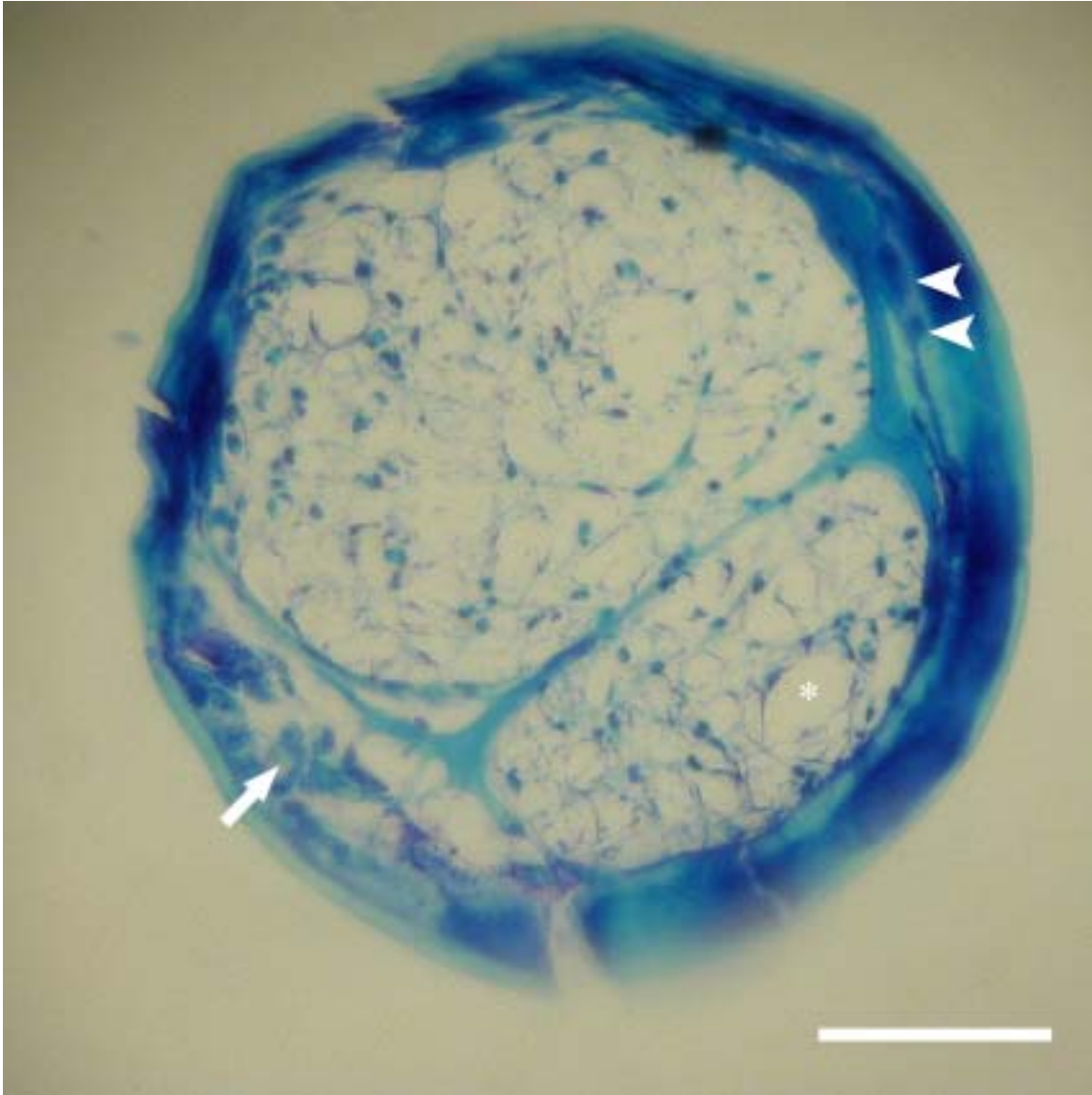


Abb. 37: Proximaler Querschnitt eines lateralen Antennulensfilaments (Schnittdicke 15 μ m). Direkt an die Kutikula angrenzend verlaufen die Axone, meist bilden sie nur eine einreihige Schicht aus (Pfeilspitze); jedoch verlaufen sie an der Dorsalseite mehrschichtig (Pfeil), da sich hier die Axone der Aesthetasken befinden. Das Filamentlumen ist zweigeteilt, im Verhältnis 2:1; allerdings ist nur im kleineren Teillum ein Hämolympfgefäß zu erkennen (*). Der Großteil des Lumens ist mit Bindegewebe ausgefüllt. Im Gegensatz zu den Schnitten auf Höhe der Bürstchen ist die Kutikula gleichmäßig dick ausgebildet. (Toluidinblau-Färbung, Maßstab = 75 μ m)

gehäuft und mehrschichtig vor, auf der Ventralseite war zwar auch noch eine Anhäufung von

Axonen zu beobachten, die aber nur einschichtig ausgebildet war (Abb. 37, Pfeilspitze). Lateral zeigte sich nur eine geringe Abnahme sowohl der Axone als auch des angefärbten Bereichs. Eine ähnliche Anordnung war auch im medialen Filamentquerschnitt zu sehen, allerdings gab es keine Anhäufung von Axonen auf einer Seite des Filaments, sondern die Axone waren gleichmäßiger verteilt. Das Lumen des medialen Filaments war nicht in kleinere Kompartimente unterteilt, aber ebenfalls mit Bindegewebe angefüllt. Auch in dem medialen Filament verlief ein Gefäß durch das Bindegewebe.

4 DISKUSSION

4.1 Dominanzerkennung

Die Verhaltensunterschiede zwischen der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe und den beiden „gegen Sieger“-Gruppen belegen deutlich, dass *Alpheus heterochaelis* zwischen unerfahrenen und siegreichen Gegnern desselben Geschlechts unterscheiden kann. Ein Tier, das einen vorherigen Kampf verloren hat, flieht bei einem Kontakt mit einem vorherigen Sieger sofort, ohne dass ein weiterer Kampf stattfindet. Er erkennt und vermeidet daher einen Kampf mit einem vermeintlich stärkeren Tier. Jedoch finden sich in den Daten keine Hinweise darauf, dass eine individuelle Erkennung stattfindet, da zwischen der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe und der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe nur marginale Unterschiede bestehen. Pistolenkrebse verwenden daher nur den Dominanzstatus, um zu entscheiden, ob sie sich einem Kampf stellen oder nicht.

4.1.1 Abfall der Aggression – ein Verlierer-Effekt?

Der Abfall der aggressiven Verhaltensweisen nach dem ersten verlorenen Kampf könnte aber auch mit dem Verlierer-Effekt zusammenhängen. Der Verlierer-Effekt beschreibt die Veränderung im aggressiven Verhalten und der Kampf motivation nachdem ein Tier einen Kampf verloren hat und in einen neuen Kampf verwickelt wird. Hsu and Wolf (2001) beschrieben diesen Verlierer-Effekt beim Zahnkärpfling *Rivulus marmoratus*. Verlierer initiierten Kämpfe seltener als Gewinner und flohen öfter, um einen weiteren Kampf zu vermeiden. Falls jedoch ein Kampf stattfand, war der Kampfausgang unabhängig von der vorherigen Kampferfahrung der Gegner, die Siegeschancen betragen für Sieger und Verlierer annähernd 50%. Einen Effekt auf den Kampfausgang aufgrund vorheriger Erfahrung zeigten Daws et al. (2002): Flußkrebse (*Procambarus clarkii*), die mehrere Kämpfe kurz zuvor gewonnen hatten, hatten eine höhere Wahrscheinlichkeit auch die nächsten Kämpfe sogar gegen ein größeres Tier zu gewinnen. Bei Verlierern dieser Art, die auch wieder mehrere Kämpfe kurz hintereinander verloren hatten, war die Wahrscheinlichkeit, sogar gegen ein kleineres Tier zu gewinnen dagegen verringert. Allerdings war das Versuchdesign nicht so angelegt, dass ein Tier durchgängig ein Verlierer bzw. Sieger war und daher muß die Aussagekraft eingeschränkt werden. Auch wurde bei *Procambarus clarkii* gezeigt, dass eine Dominanzerkennung stattfindet, welche die Kampf motivation beeinflusst (Zulandt-Schneider et al., 1999), was Daws et al. (2002)

kaum in ihre Überlegungen miteinbeziehen.

Der Verlierer-Effekt beinhaltet entweder einen allgemeinen Rückgang der Kampfmotivation oder aber einen Anstieg der Kampfmotivation, um durch die vermehrte Aggression den nächsten Kampf zu gewinnen. Beide Motivationsänderungen sollten jedoch unabhängig vom Gegner sein. Daher sollten die Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe an den Tagen 2 bis 4 sofort nach einem Kontakt fliehen und sich nicht auf einen Kampf einlassen, wie dies auch bei den beiden „gegen Sieger“-Gruppen der Fall ist, oder der Tag 1-Verlierer der „gegen Sieger“-Gruppen sollte sich wie diejenigen aus der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe verhalten und an den Tagen 2- 4 kämpfen. Keine der beiden Vorhersagen wurden von den Tag 1-Verlierer erfüllt, da

- i) die Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe mehr Kontakte mit aggressiver Reaktion zeigten als am 1. Tag (Abb. 7C), wohingegen die Tag 1-Verlierer der „gegen Sieger“-Gruppen am Tagen 2 weniger aggressive Reaktionen nach einem Kontakt zeigten (Abb. 7A+B);
- ii) die Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe annähernd gleich viele Wasserjets am Tag 2 wie am Tag 1 produzierten (Abb. 10C) und erst an Tag 3 und 4 eine langsame schrittweise Reduktion der Wasserjetanzahl zeigten, wohingegen die Tag 1-Verlierer der „gegen Sieger“-Gruppen einen starken Abfall am Tag 2 zeigten und keine Wasserjets produzierten (Abb. 10A+B);
- iii) die Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe nur eine schrittweise Reduktion der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme aufwiesen, die erst am 3. Tag begann (Abb. 8C), wohingegen die Tag 1-Verlierer der „gegen Sieger“-Gruppen einen starken Abfall am Tag 2 zeigten und im Durchschnitt keine mehr produzierten (Abb. 8A+B);
- iv) die Aggressionen am 2. Tag bei den Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe nur geringfügig reduziert waren (Abb. 11C), wohingegen die Mediane der Tag 1-Verlierer der „gegen Sieger“-Gruppen schon am 2. Tag stark reduziert waren (Abb. 11A+B).

Daher kann der Verlierer-Effekt den unterschiedlichen Abfall in den aggressiven Verhaltensweisen nicht erklären.

Allerdings könnte der Verlierer-Effekt den langsamen schrittweisen Abfall der aggressiven Verhaltensweisen der Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe über die 4 Tage erklären. Dieser schrittweise Abfall könnte dabei durch eine Anreicherung von neuromodulatorischen Aminen bedingt sein. Bei anderen decapoden Crustaceen konnte

nachgewiesen werden, dass die biogenen Amine Serotonin und Octopamin die Aggressivität beeinflussen. Sowohl bei *H. americanus* als auch bei *P. clarkii* bewirkte die Injektion von Serotonin eine Körperhaltung, die normalerweise von Siegern eingenommen wird (Livingstone et al., 1980; Kravitz et al., 1985; Kravitz, 1991). Die gegensätzliche Haltung, die normalerweise ein Verlierer zeigt, konnte durch die Injektion von Octopamin bewirkt werden. Zusätzlich wurde beschrieben, dass die Applikation von Serotonin die Aggressivität in Kämpfen erhöht (Huber et al., 1997a, b; Huber und Delago, 1998; Kravitz, 2000; Doernberg et al., 2001; Huber et al., 2001). Huber und seine Koautoren (1997b) folgerten, dass die Fluchtbereitschaft verringert wird je höher der Serotoninspiegel ist und dass die Tiere dadurch auch mehr aggressives Verhalten zeigen und vor allem länger miteinander kämpfen (siehe auch Yeh et al., 1996; Krasne et al., 1997; Yeh et al., 1997). Dies zeigte sich darin, dass sowohl bei *Astacus astacus* als auch bei *H. americanus* subdominante Tiere nach einer Serotonin-Injektion wieder gegen dominante Tiere kämpfen (Huber et al., 1997b). Octopamin und Serotonin werden beide von neurosekretorischen Zellen des ZNS in die Hämolymphe abgegeben (Kravitz, 1988; Heinrich et al., 2000). Bei der Krabbe *Eriphia spinifrons* und bei *P. clarkii* konnte gezeigt werden, dass beide Neuromodulatoren neuromuskuläre Synapsen erreichen und dabei eine präsynaptische Wirkung entfalten (Djokaj et al., 2001). Serotonin verstärkt an der neuromuskulären Synapse die Transmitterfreisetzung, wohingegen Octopamin die Transmitterfreisetzung entweder hemmt oder verstärkt. Zusätzlich wurde auch gezeigt, dass Octopamin den Einfluss von Serotonin auf die Transmitterfreisetzung verringert. Deswegen könnte der Verlust eines Kampfes die Octopaminfreisetzung erhöhen und dadurch die positive Wirkung des Serotonins auf die Aggressivität verringern. Falls diese Neuromodulatoren in derselben Weise auch bei *Alpheus heterochaelis* wirken, könnte der mehrmalige Verlust eines Kampfes an aufeinander folgenden Tagen und der damit ansteigenden Octopaminkonzentration zu dem beobachteten schrittweisen Abfall der Aggressivität bei den Tag 1-Verlierer der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe führen. Die Anreicherung der Neuromodulatoren und ihre Wirkung würde auch bei den Tag 1-Verlierern der beiden „gegen Sieger“-Gruppen auftreten, wäre hier aber durch die Erkennung des Gegners als vorherigen Sieger maskiert.

4.1.2 Abfall der Aggression – ein Sieger-Effekt?

Ein weitere Erklärungsmöglichkeit für die Unterschiede zwischen der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe und den beiden „gegen Sieger“-Gruppen wäre auch der Sieger-Effekt. Der Sieger-Effekt beschreibt das veränderte Verhalten eines Tieres nachdem es einen Kampf

gewonnen hat. Zahnkärpflinge (*R. marmoratus*), die einen vorhergehenden Kampf gewonnen hatten, initiierten weitere Kämpfe öfters und aggressiver als unerfahrenen Tiere oder vorherige Verlierer (Hsu und Wolf, 2001). Die Kämpfe eskalierten auch häufiger und schneller, wenn einer der Gegner ein vorheriger Gewinner war. Diese aggressivere Initiierung eines Kampfes könnte die Kampf motivation des Gegners relativ frühzeitig reduzieren. Bei *A. heterochaelis* zeigten sich keinerlei Hinweise, dass Sieger die Kämpfe an den nachfolgenden Tagen aggressiver begannen als unerfahrene Tiere. Die Sieger begannen einen Kampf mit einem Kontakt und dem Zuwenden zum Gegner und Drohen mit den Scheren, wie es auch für unerfahrene Tiere beschrieben ist (Nolan und Salmon, 1970; Herberholz und Schmitz, 1998; Schultz et al., 1998). Es trat aber eine aggressive Verhaltensweise auf, die nur von Siegern gezeigt wurde, es handelt sich dabei um einen Wasserjet ohne vorheriges Drohen. Dieses Verhalten war am ersten Tag erst nach der Ausbildung der Dominanz zu beobachten. An den folgenden Tagen trat es bei den „gegen Siegern“-Gruppen während der gesamten Kampfzeit auf, in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe wiederum nur nach Ausbildung der Dominanz. Allerdings war zum Zeitpunkt dieses Wasserjets ohne vorheriges Drohen der Tag 1-Verlierer schon geflohen. Daher beeinflusste dieser Wasserjet nicht die Entscheidung des Tag 1-Verlierers zu kämpfen oder zu fliehen. Dieser Wasserjet ohne vorheriges Drohen könnte jedoch auf eine Dominanzstaterkennung (Subdominanzerkennung) hinweisen, bei der der Verlierer durch den Sieger erkannt wird, dies wurde bisher bei Crustaceen noch nicht beschrieben.

4.1.3 Mögliche Gründe für ein Fehlen der individuellen Erkennung

Die Fähigkeit, Individuen wieder zu erkennen und nicht nur den Dominanzstatus zu erkennen, wurde bei einigen Crustaceen gezeigt, die gefährliche Waffen besitzen, z.B. bei Stomatopoda und Hummern (Hazlett, 1969; Johnson, 1977; Caldwell, 1979, 1982, 1985, 1992; Karavanich und Atema, 1988a, b; Berkey und Atema, 1999). Caldwell (1979) erklärt die Evolution der individuellen Erkennung mit der Möglichkeit in intraspezifischen Kämpfen vom Gegner schwerwiegend verletzt oder sogar getötet zu werden. Das Fehlen der individuellen Erkennung in intraspezifischen Kämpfen bei *A. heterochaelis* könnte sich mit der Art der Verletzung, die in Kämpfen auftreten kann, erklären lassen. Sowohl bei Stomatopoda als auch bei Hummern können intraspezifischen Kämpfen bis zum Tod eines Tieres eskalieren (Caldwell, 1979; Huber und Kravitz, 1995). Die einzige Beobachtung, dass bei Pistolenkrebsen ein intraspezifischer Kampf bis zum Tod eines der Tiere geführt wird findet sich bei Volz (1938), allerdings ist dies nur auf die fehlende Fluchtmöglichkeit des Unterlegenen zurückzuführen (wie er auch selbst

schreibt). Der Wasserjet bzw. die Schockwelle der implodierenden Kavitationsblase (Versluis et al., 2000) kann allenfalls Verletzungen oder den Tod bewirken, wenn die Distanz sehr gering ist. Jedoch halten Pistolenkrebse meistens einen Abstand von im Durchschnitt 0,9 cm ein (Herberholz und Schmitz, 1998). Verletzungen konnten jedoch bei Krabben (Schultz et al., 1998) nachgewiesen werden, bei denen der Abstand zum Schützen aber lediglich 0,3 cm betrug. In keinem der hier dargestellten Versuche trat eine Verletzung durch den Wasserjet oder die implodierende Kavitationsblase auf. Allerdings können Verletzungen während des Scherengreifens auftreten, dabei kann der übliche Abstand zwischen den Tieren unterschritten werden und die zuschlagende Knallschere schneidet eine Schere des Gegners ab. Allerdings wird die abgetrennte Knallschere oder Greifschere während den nächsten Häutungen regeneriert (Wilson, 1903; Govind und Read, 1994; Read und Govind, 1997). Dieser Mechanismus, dass die Knallschere mechanisch durch das Zusammenschlagen Verletzungen zufügt, wird auch beim Fressen von der Muschel *Mercenaria mercenaria* angewandt (Beal, 1984). Folglich ist eine Begegnung mit einem Sieger bei *A. heterochaelis* ungefährlicher als bei Stomatopoda und Hummern.

Dass eine individuelle Erkennung nicht nachweisbar ist könnte allerdings auch daran liegen, dass sie bei intraspezifischen Kämpfen von der Dominanzerkennung maskiert wird und nur in anderen Verhaltenskontexten eine gewichtigere Rolle spielt. Rahman et al. (2001) konnten zeigen, dass Pistolenkrebse, die gemeinsam ein Höhle bewohnen, nach einer Trennung weniger Aggressionen gegenüber ihrem Partner zeigten als gegenüber einem fremden Tier. Diese Aggressionshemmung aufgrund der Partnererkennung war bei männlichen Tieren stärker ausgeprägt als bei Weibchen.

4.2 Verhaltensuntersuchung zur Art des Dominanzsignals

Der vorhergehenden Verhaltensversuche zeigten, dass eine Dominanzerkennung in intraspezifischen Kämpfen von *Alpheus heterochaelis* stattfindet, ohne dass das Signal hierfür bekannt ist. Die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen im 2. Versuchsteil weisen jedoch eindeutig auf ein chemisches Dominanzsignal hin. Die intakten Tiere vermeiden nach einem verlorenen Kampf einen weiteren Kampf mit vorher siegreichen Tieren. Pistolenkrebse, denen die lateralen Antennulofilamente entfernt wurden, auf denen u.a. die chemosensitiven Aesthetasken sitzen, weisen nur geringe Unterschiede im Kampfverhalten zwischen den beiden Tagen auf. Die Aesthetasken-losen Pistolenkrebse sind am 2. Tag signifikant aggressiver als die intakten Verlierer (Abb. 16-21). Der nicht signifikante Unterschied in der Anzahl der starken

anterioren Atemwasserströme zwischen beiden Gruppen kann mit der Tatsache erklärt werden, dass dieser Atemwasserstrom hauptsächlich vom Sieger produziert wird und nur selten vom Verlierer (Herberholz und Schmitz, 2001).

4.2.1 Andere Signaltypen

Hughes (1996a,b) beschrieb die gespannte Schere und das Präsentieren des weißen Dactyluszapfens als visuelles Signal, welches die Aggressivität des Gegners steigert. Sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen hatte das Präsentieren einer gespannten Knallscherenexuvie eine aggressionsteigernde Wirkung, die durch die Zugabe von Haltungswasser, das Pheromone enthält, noch gesteigert wurden. Dieses visuelle Signal zeigte keinen Einfluß auf das Kampfverhalten der Tag 1-Verlierer. Obwohl Sieger häufig ihre Knallschere spannten und somit den hellen Dactyluszapfen präsentierten, initiierte es keine aggressive Reaktion der intakten Verlierer; diese flohen trotzdem ohne auf dieses Signal zu reagieren. Dieses Signal wird, falls es in Kämpfen eine Rolle spielt, vollkommen durch die Dominanzerkennung maskiert.

Möglich wäre auch, dass nicht ein chemisches Signal sondern ein hydrodynamisches Signal den Dominanzstatus vermittelt. Barron und Hazlett (1989) beschrieben eine ähnliche Situation bei den Einsiedlerkrebsen *Calcinus laevimanus* und *C. seurati*. Nach visuellen Signalen produziert eines der Tiere einen Wasserstrom und der Empfänger flieht daraufhin. Ein hydrodynamisches Signal, welches auf den Kopf des Gegners gerichtet ist, sollte über die Rezeptoren der Antennule aufgenommen werden. Bei den Aesthetasken-losen Tieren war das laterale Filament samt der chemosensorischen und mechanosensorischen Rezeptoren entfernt, dies würde jedoch nur eine Beeinträchtigung der Signalperzeption bedeuten, falls auf dem medialen Filament nicht dieselben Rezeptortypen sitzen. Jedoch finden sich, mit Ausnahme der Rezeptoren der Bürstchen-Region, dieselben Rezeptortypen auf medialem und lateralem Antennulofilament (siehe 3.2). Daher sollte ein hydrodynamische Signal auch bei fehlendem lateralen Filament über die Rezeptoren des medialen Filaments wahrgenommen werden können. Somit kann weder die Produktion eines starken anterioren Atemwasserstroms ohne chemische Duftstoffe, auch wenn er hauptsächlich von Siegern produziert wird (Herberholz und Schmitz, 2001), noch der Wasserjet das Dominanzsignal sein.

4.2.2 Das laterale Antennulofilament – die einzige chemorezeptive Extremität für das Dominanzsignal?

Das Kampfverhalten der Aesthetasken-losen Verlierer spiegelt das der Tag 1-Verlierer der

"gegen unerfahrene Gegner" wieder (siehe 3.1.2). In beiden Gruppen zeigen sich die Tiere trotz eines verlorenen Kampfes kampfbereit und flüchten nicht sofort bei einem Kontakt, wie die Tag 1-Verlierer der „gegen Sieger“-Gruppen. Das bedeutet, dass Pistolenkrebse die kein chemisches Signal des Gegners wahrnehmen können, sich so verhalten, als würde der Gegner kein Signal aussenden und damit ein kampf-unerfahrenes Tier sein.

Diese deutlichen Unterschiede zwischen den Aesthetasken-losen und intakten Verlierer zeigen, dass nur die Rezeptoren des lateralen Antennulensfilaments für die Wahrnehmung und damit die Erkennung des Dominanzstatus zuständig sind.

Nur bei dem Flußkrebs *P. clarkii* konnte bisher gezeigt werden, dass beide Antennulensfilamente für eine möglicherweise chemische Erkennung des Dominanzstatus bzw. der Artzugehörigkeit benötigt werden (Oh und Dunham, 1991; Giri und Dunham, 2000). Die Ablation entweder der lateralen oder der medialen Antennulensfilamente verhindert beide Erkennungsvorgänge bei *P. clarkii* (Oh und Dunham, 1991). Bei anderen Decapoden wurde gezeigt, dass allein das laterale Antennulensfilament, mit den Aesthetasken, für die Dominanzerkennung benutzt wird (Karavanich und Atema, 1998b). Allerdings konnte Hazlett (1971) zeigen, dass die Funktion eines Sinnesorgans bei Verlust durch andere Rezeptoren übernommen werden kann. Beim Einsiedlerkreb *Petrochirus diogenes* führte der Verlust der Chemorezeptoren der Antennulen dazu, dass Rezeptoren auf anderen Extremitäten deren Aufgabe übernahmen. Nach Ablation der Aesthetasken stieg die Sensitivität der Beinchemorezeptoren bei *P. diogenes* innerhalb von 16 Tagen auf Werte an, die denen der Aesthetasken entsprachen (Hazlett, 1971). Bei *Alpheus heterochaelis* waren andere Chemorezeptoren nicht in der Lage die Funktion der Aesthetasken in der Dominanzerkennung zu übernehmen. Auch nach 20 Tagen, der längsten Periode zwischen Ablation des lateralen Antennulensfilaments und dem Kampf gegen einen Sieger, war keine Veränderung festzustellen, die für eine Funktionsübernahme gesprochen hätte; das Verhalten dieses Tieres entsprach dem der übrigen Aesthetasken-losen Verlierer.

4.2.3 Das chemische Signal

Chemische Signale als Kommunikationsmittel sind unter Crustaceen weit verbreitet, jedoch ist bisher nur ein Pheromon in seiner Struktur aufgeklärt (Sexulapheromon der Krabbe *E. eisenbeckii*, Asai et al., 2000). Beim Hummer, *H. americanus*, konnten Karavanich und Atema (1998b) zeigen, dass der Urin eine wichtige Rolle in der Dominanzerkennung spielt. Verlierer, denen man selektiv die Aesthetasken zerstörte, konnte einen Sieger nicht mehr erkennen und kämpften gegen diesen, obwohl Verlierer diese Kämpfe sonst durch Flucht vermeiden. Hummer,

die einen Kampf verloren hatten, kämpften auch gegen Sieger, wenn die Nephroporen des Siegers verschlossen waren und somit keine Urinabgabe stattfinden konnte. In einer weiteren Studie konnte gezeigt werden, dass *H. americanus*, bei denen die Nephroporen katheterisiert waren, die Urinabgabe in Kämpfen steigert, wobei die höchsten Exkretionsraten während aggressiver Verhaltensweisen gemessen wurden (Breithaupt et al., 1999). Allerdings konnten sie nicht klären, ob der Urin an sich oder ein mit dem Urin ausgeschiedener Stoff das Pheromon ist. Auch bei *Astacus leptodactylus* konnte gezeigt werden, dass der Urin oder ein mit ihm transportierter Stoff während der Kämpfe als Pheromon benutzt wird (Breithaupt und Eger, 2002). Die vermehrte Urinabgabe war dabei mit einem hohen Aggressionslevel, d.h. einer hohen Eskalationsstufe, und einem offensivem Verhalten gekoppelt. *A. leptodactylus* zeigte diese erhöhte Urinabgaberate jedoch nur während des Kampfes und damit nur während der Ausbildung der Dominanz, nicht jedoch zur Beibehaltung der Dominanz, d.h. zur Vermeidung von Kämpfen (Breithaupt und Eger, 2002). Hummer benutzen jedoch den Urin oder einen damit transportierten Stoff als Pheromon sowohl zur Etablierung der Dominanzhierarchie als auch zur Beibehaltung und damit zur Kampfvermeidung (Breithaupt et al., 1994).

Beim Hummer *H. americanus* sowie beim Flußkrebs *A. leptodactylus* wird der abgegebene Urin mittels eines anterioren Atemwasserstroms in Richtung des Gegners transportiert (Atema, 1995; Breithaupt und Eger, 2002). Sowohl Huber et al. (1997a) als auch Sneddon et al. (2000) diskutieren als mögliches Pheromon für die Dominanzerkennung das Serotonin bzw. dessen Abbauprodukte. Huber et al. (1997a) konnten nachweisen, dass ein Serotonin-Metabolit, eine Sulfatverbindung (Serotonin-O-Sulfat, Kennedy, 1978), mit dem Urin ausgeschieden wird. Ausserdem würden die hohen Produktionskosten dieses Metaboliten eine Funktion als Sieger-Pheromon nahe legen. Es wird davon ausgegangen, dass ein Pheromon, welches einen hohen Dominanzstatus übermittelt, möglichst hohe metabolische Produktionskosten aufweisen muss, damit es als verlässliches Signal gelten kann (Hasson, 1997). Ein Signal, welches einfach und ohne hohen Energieaufwand gebildet werden kann, würde von jedem Tier produziert werden, um einen höheren Dominanzstatus vorzutäuschen. Dies würde die Glaubwürdigkeit und damit die Funktion des Signals schwächen (Hasson, 1997).

Anders als bei Hummern mit ihrer individuellen Wiedererkennung, die mehr als einen Metaboliten als Signal zur eindeutigen Erkennung benötigen, ist die Erkennung des Dominanzstatus auf Gruppenebene wie bei *Alpheus heterochaelis* auch mit der Wahrnehmung der Menge nur eines Metaboliten möglich. Der Transportmechanismus für das Urintransportierte Signal könnte bei den Pistolenkrebsen, ähnlich wie bei Hummern, der starke

anteriore Atemwasserstrom sein. Auch bei Pistolenkrebsen erfolgt die Urinabgabe über die Nephroporen, die auf der Ventralseite der Antennenbasis liegen. Die Öffnung der Nephroporen ist rostral und ventromedial gerichtet, so dass abgegebener Urin direkt in den Sog des starken anterioren Atemwasserstroms abgegeben werden könnte (Obermeier, unveröffentl. Daten). Da der starke anteriore Atemwasserstrom nur kurz vor oder nach einem Knall produziert wird und immer auf die Antennulen des Gegners gerichtet ist (Herberholz und Schmitz, 2001), ist es wahrscheinlich, dass auch *Alpheus heterochaelis* während aggressiver Verhaltensweisen vermehrt Urin abgibt, wie schon für den Hummer beschrieben. Für die vermehrte Urinabgabe bei *Alpheus heterochaelis* spricht auch, dass der starke anteriore Atemwasserstrom hauptsächlich von Siegern produziert wird (Herberholz und Schmitz, 2001).

Wie vorher schon beschrieben, schlagen Huber et al. (1997a) das Serotonin-O-Sulfat als Dominanzpheromon vor. McLaughlin et al. (1999) bestimmten die Menge an mit dem Urin abgegebenem Protein bei *H. americanus*. Sie verwendeten hierfür unerfahrene, verlierende und siegreiche Tiere, bei allen Gruppen war die Menge an ausgeschiedenen Proteinen annähernd gleich. Die Gruppen zeigten untereinander keine signifikanten Unterschiede, weder vor noch nach dem Kampf, die Proteinmenge war auch unabhängig vom Kampfausgang.

Pistolenkrebse, die einen Kampf verloren hatten, kämpften auch nach einer Isolation von 72 h nicht gegen einen vorherigen Sieger (siehe 3.1.2). Bei Hummern betrug die gemessene Spanne, bei der das Dominanzsignal noch aktiv war, zwischen einer und zwei Wochen (Karavanich und Atema, 1998). Das würde bedeuten, dass es einen Speicher für Serotonin bzw. dessen Abbauprodukte geben müsste. Jedoch zeigen Studien von Huber et al. (1997a), dass injiziertes Serotonin innerhalb von 300 min aus der Hämolymphe entfernt wird, während Serotonin-O-Sulfat zu diesem Zeitpunkt die höchste Konzentration erreicht. Die Exkretion des Serotonin-O-Sulfats beginnt 500 min nach der Injektion und zeigt dabei einen linearen Anstieg der Exkretionsmenge (Huber et al., 1997a, Abb. 6). Die Extrapolation dieser Abnahme des Metaboliten in der Hämolymphe würde zu einer vollständigen Exkretion nach 43 h führen. Falls die Abnahme der Metabolitenmenge in der Hämolymphe linear verläuft, muss es eine andere Substanz sein, welche zumindest bei Hummern als Dominanzsignal dient.

Bushmann und Atema (1996) beschrieben beim Hummer eine Drüse in der Nähe der Nephroporen, die um den Ureter angeordnet ist. Morphologisch ist sie ähnlich einer oberflächennahen häutungs-assoziierten Drüse („tegumental gland“), jedoch besitzt sie nur einen Ausführgang, der in die Urinblase reicht. Diese Zellen wiesen keinen dem Häutungszyklus folgenden Aktivitätszyklus auf, sondern waren bei allen untersuchten Tieren aktiv. Beim

Sekretionsprodukt handelt es sich um ein Protein. Versuche zeigten, dass Männchen auf Extrakte dieser Drüse, die von Männchen mit unterschiedlichem Dominanzstatus stammten, verschieden reagierten (Bushman und Atema, 1996). Die Autoren konnten eine deutliche Abhängigkeit der Reaktion in Abhängigkeit vom Dominanzstatus des Senders nachweisen.

Diese Befunde legen den Schluß nahe, dass es sich bei dem Dominanzsignal nicht um ein Abbauprodukt des Serotonins handeln könnte, sondern um ein Produkt, welches mit Beginn eines Kampfes produziert wird und mit Ende des Kampfes komplett ausgeschieden ist. Die Produktion dieses Pheromons würde über die schnelle Hochregulation der entsprechenden Genexpression gewährleistet sein; nach dem Gewinn des Kampfes würde die Genexpression jedoch nur langsam (über mehrere Tage) wieder auf den Ursprungszustand heruntergeregelt werden (Abbau der mRNA). Diese Voraussetzungen könnten von der Drüse am Nephroporus erfüllt werden, um dies zu bestätigen fehlen aber anschließende Untersuchungen.

4.3 Untersuchung der Antennulen-Rezeptoren

Die Verhaltensuntersuchungen liefern deutliche Hinweise, dass es sich um ein chemisches Dominanzsignal handelt. Um diese Aussage zu verifizieren, wurden die Rezeptoren der Antennule sowohl morphologisch als auch histologisch untersucht. Es zeigte sich, dass das laterale Filament neben den beiden Haartypen der Bürstchen-Region (Aesthetasken und begleitende Haare) noch drei einfache Haartypen aufweist. Das mediale Filament trägt ebenfalls diese drei einfachen Haartypen und zusätzlich proximal die Guardhaare. Außerdem sind noch zwei Porentypen aufgetreten, wobei der kleinere auf beiden Filamenten auftritt, der größere jedoch nur nahe der Bürstchen-Region und innerhalb dieser. Die Schnitte zeigten nicht für alle Haartypen eindeutig zuzuordnenden Neurone, aber im Vergleich mit der bisher bekannten Innervation der einzelnen Haartypen, kann man den Schluß ziehen, daß die Aesthetasken rein chemosensorisch, Guard- und begleitendes Haar mechanosensorisch und die einfachen Haartypen bimodal, sowohl chemo- als auch mechanosensorisch sind. Da der Unterschied zwischen lateralem und medialem Filament die Bürstchenregion mit den dazugehörigen Haartypen ist, kann man mit den Ablationsversuchen nachweisen, dass allein ein chemisches Signal zur Dominanzerkennung verwendet wird und die Aesthetasken der notwendige Rezeptor sind.

4.3.1 Ein neuer Haartyp – das breite lange einfache Haar

Auf beiden Antennulofilamenten von *Alpheus heterochaelis* tritt ein bisher unbeschriebener

Haartyp auf, das breite lange einfache Haar. Es ist dadurch gekennzeichnet, dass es sich bis zur Hälfte seiner Länge verjüngt und sich in der 2. Hälfte blattförmig verbreitert (Abb. 26). Die Verbreiterung zeigt an ihrer Spitze wiederum eine Verjüngung, die in einen Porus endet. Dieser Haartyp sitzt leicht beweglich in der Kutikula, welche distal zum Haar eine Einbuchtung aufweist. Diese Einbuchtung der Kutikula und die leichte Beweglichkeit des Haares deuten auf eine Funktion als Mechanorezeptor hin. Für diese These spricht auch die starke Verbreiterung, die quer zur Filamentachse und damit quer zum Wasserstrom ausgerichtet ist. Die Verbreiterung des Haares könnte die Wahrnehmung von hydrodynamischen Signalen erhöhen, da die Perzeptionsfläche erhöht ist.

Die einfachen Haare des Sumpfkrebsses, von Derby (1989) glatte Haare genannt, sind von mindestens zwei mechanosensorischen und einigen nicht identifizierten Neuronen innerviert. Sowohl beim Sumpfkrebs als auch beim Hummer (Derby, 1989) besitzen diese Neurone eine Richtungscharakteristik mit der größten Sensibilität für eine distal-proximale Bewegung. Cate und Derby (2001) zeigten bei *Panulirus argus*, dass neben den mechanosensorischen Neuronen auch chemosensorische Neurone die einfachen Haare innervieren.

Dieselbe Funktion, Mechanorezeptor und Chemorezeptor, könnte auch das breite lange einfache Haar von *Alpheus heterochaelis* besitzen. Die mechanosensitive Funktion könnte auf der starken Verbreiterung des Haares beruhen, wie vorher erläutert. Es ist der einzige Haartyp bei *Alpheus heterochaelis*, der diese Verbreiterung aufweist. Alle andere Haare verjüngen sich zur Spitze hin, was eine mechanosensorische Funktion erschweren würde. Eine Funktion als Chemorezeptor könnte sich aus dem Porus ableiten lassen. Der Porus an der Haarspitze könnte es Molekülen erleichtern, in das Haarlumen einzudringen und dort in Wechselwirkung mit den Dendriten der chemorezeptiven Neurone zu treten. Allerdings könnte der Porus auch nur eine Folge der Häutung der Haare darstellen. Bei der Häutung muss das neue Haar über die sensorischen Strukturen des alten Haares hinweg gestülpt werden, unter anderem über die Chorda. Die Chorda ist ein Element von mechanosensorischen Haaren, welches die Kraft, die auf das Haar ausgeübt wird, über das Scolopidium auf das angeschlossene Neuron überträgt (untersucht an *P. clarkii*: Kouyama et al, 1980; Kouyama und Shimozawa, 1982). Da die Funktion des alten Haares bis zur Häutung gewährleistet sein muss, kann die Chorda des alten Haares nicht vorzeitig resorbiert werden, sondern das neue Haar muss die Chorda des alten umschließen, was in Form eines Porus geschieht (untersucht an *P. clarkii*: Kouyama und Shimozawa, 1984). Während der Häutung stülpt sich das neue Haar nach außen und über die Chorda hinweg. Als Folge bleibt ein Porus an der Spitze des Haare, der aber nicht mit einer chemosensitiven Funktion in Verbindung steht.

Die Anschnitte von einfachen Haaren stammen von breiten langen einfachen Haare. Die Anschnitt der Haare zeigen keinerlei Dendriten, die in das Lumen des Haares ziehen, wie dies für chemosensitive Haare beschrieben ist (Ache, 1982). Bei der angefärbten zentralen Struktur könnte es sich um die Chorda handeln, die an der Haarbasis ansetzt. Desweiteren müsste sich noch das Scolopalorgan, auch Scolopidium genannt, in der Nähe der Haaransatzstelle befinden, das den Krafttransfer zwischen Chorda und den Dendriten der sensorischen Neuronen ermöglicht. Obwohl das Scolopalorgan, zumindest bei *P. clarkii*, bis zu 30 µm lang ist und 4 µm Durchmesser misst (Kouyama und Shimozawa, 1982), ist dieses Organ auf den Schnitten nicht sicher nachzuweisen, da hierzu ultrastrukturelle Aufnahmen mittels Transmissionselektronenmikroskopie vorliegen müssten. Bei der die Kutikula durchziehenden Struktur, die bei allen einfachen breiten langen Haaren auftrat, könnte es sich allerdings um das Scolopalorgan handeln, da es nicht fädig wirkt (Abb. 35), wie man es bei einzelnen Dendriten erwarten würde. Auch die ungefähre Größe der Struktur, würde für diese Deutung, dass es sich um das Scolopalorgan handelt, sprechen. Jedoch beschreibt Ache (1982) zwei chemosensorische Neurontypen. Der Typ I, der vor allem die Aesthetasken innerviert, weist starke dendritische Verzweigungen im Haarlumen auf. Der Typ II zeigt diese dendritische Aufspaltung nicht, sondern der Dendrit reicht unverzweigt in das Lumen. Jedoch ist zumindest bei der lichtmikroskopischen Auflösung (ungefähr 1 µm) keinerlei Dendrit sichtbar. Auch die geringe Anzahl direkt angrenzender Neurone, die meist bei 5 lag, lässt eher auf eine rein mechanosensorische oder bimodale Funktion schließen. Schmidt und Gnatzy (1984) beschrieben für verschiedene Crustaceen, dass die Anzahl der Neurone bei rein mechanosensorischen Haaren bei 3 lag, wohingegen chemorezeptive Haare von mindestens 10 Neurone innerviert waren. Der bimodale Typ lag mit 3-12 innervierenden Neuronen zwischen den beiden unimodalen. Aufgrund obiger Ausführungen ist es wahrscheinlich, dass das breite lange einfache Haar eine bimodale Funktion, sowohl als Chemo- als auch als Mechanosensor hat. Auch der Vergleich mit der Literatur spricht dafür, da Cate und Derby (2001) für die einfachen Haartypen von *P. argus* eine bimodale Funktionsweise nachweisen konnten.

4.3.2 Unterschiede der einfachen Haartypen – Entwicklung oder unterschiedliche Typen

Aufgrund der Morphologie und der Morphometrie konnten drei einfache Haartypen unterschieden werden. Obwohl die Wilcoxon-Tests signifikante Unterschiede zwischen diesen drei Haartypen erbrachten (Abb. 27), könnte es sich dennoch um eine künstliche Aufspaltung

handeln. Das Streudiagramm (Abb. 28) zeigt ein Kontinuum beginnend mit dem kurzen einfachen Haar und endet mit dem breiten langen Typ, wobei sich die Bereiche aller drei Typen überschneiden und keine klaren Grenzen ausgebildet sind. Daher könnte es sich bei den einfachen Haaren nicht um drei unterschiedliche Typen handeln, sondern um eine Entwicklungsreihe ein und desselben Typs, die mit einem kurzen Haar beginnt und mit einem langen Haar, welches noch besondere Eigenschaften aufweist, endet. Das Wachstum und die Formänderung von Sinneshaaren konnte Schmitz (1992) für das lange gefiederte Haar auf dem Telson von *Procambarus clarkii* nachweisen. Auch bei *Jasus edwardsii* wurde für einen sensorischen Haartyp, das „cutikular articulated peg“-Organ gezeigt, dass mit jeder Häutung ein Größenwachstum auftritt (MacMillan et al., 1998). Auch das Haar mit Haube der Decapoda soll aus einem gefiederten Haar entstehen, vermuten Cate und Derby (2002).

Neben den morphologischen Überschneidungen spricht auch die graduelle morphologische Änderung für eine Entwicklungsreihe. Das kurze einfache Haar weist eine relativ runde Basis auf, die beiden anderen Typen besitzen jedoch eine Basis in der Form der Ziffer Acht. Sowohl das kurze als auch das breite lange einfache Haar wiesen einen Porus an der Haarspitze auf (Abb. 25A+B). Auch die beim mittleren einfachen Haartyp auftretende Falte spricht für eine Entwicklungsreihe (Abb. 25C+D). Bei dieser Falte könnte es sich um die eingeklappten Seitenränder der Verbreiterung des breiten langen einfachen Haares handeln. Auch die Anordnung der Haare in Gruppen mit verschiedener Zusammensetzung spricht für unterschiedliche Entwicklungsstadien eines Haartyps. So weisen die Gruppen einfacher Haare am proximalen Ende der Antennule nur wenige breite lange einfache Haare auf, dafür aber viele kurze. Dies ändert sich, wenn man die Gruppen von proximal nach distal verfolgt. Die kurzen einfachen Haare werden durch die mittleren und diese wiederum durch die breiten langen einfachen Haare ersetzt. Am distalen Ende des Filaments befinden sich in den Gruppen kaum noch kurze, sondern meist breite lange einfache Haare. Auch Cate und Derby (2001) konnten bei *P. argus* drei verschiedene einfache Haartypen unterscheiden und beschreiben, dass sie eine Entwicklungsreihe nicht ausschließen könnten, da auch diese drei Haartypen kontinuierlich ineinander übergehen.

Für das kurze einfache und das mittlere einfache Haar war kein eindeutig identifizierbarer Anschnitt vorhanden, so dass keine Aussage über die Innervation gemacht werden kann. Auch gab es keinen Anschnitt, der zeigt, ob Dendriten in das kurze und mittlere einfache Haar ziehen und dort gegebenenfalls aufspalten. Daher läßt sich nicht eindeutig belegen, dass auch diese einfache Haartypen eine bimodale Funktion besitzt. Falls die Entwicklungshypothese zutrifft,

sollten sowohl das kurze als auch das mittlere einfache Haar eine bimodale Funktionalität aufweisen. Für diesen Befund würde auch wieder der Vergleich mit *P. argus* sprechen, bei dem die einfachen Haare eine bimodale Funktion haben (Cate und Deryn, 2001).

4.3.3 Funktion der anderen Haartypen

4.3.3.1 Aesthetasken

Untersuchungen der Ultrastruktur und der Physiologie der Aesthetasken zeigen, dass sie reine Chemorezeptoren sind (z.B. Ball und Cowan, 1977; Tierney et al., 1986; Hallberg und Hansson, 1999). Aesthetasken sind von einer hohen Anzahl von bipolaren Neuronen innerviert, bis zu einigen hundert Neuronen bei Malacostraca (Ghiradella et al., 1968; Hallberg und Hansson, 1999). Die Dendriten ziehen in die Aesthetasken und spalten sich in der Auftreibung in viele Äste auf, den sogenannten äußeren dendritischen Segmenten. Diese Aufspaltung bewirkt eine Vergrößerung der rezeptiven Fläche. Physiologische Studien an Aesthetasken zeigten, dass deren Neurone auf verschiedene Aminosäuren und Duftstoffe der eigenen Art reagieren (Laverack, 1964; Fuzessery, 1978; Gleeson, 1982; Spencer, 1986).

Die in dieser Arbeit untersuchten Schnitte wiesen Dendriten mit demselben Aufteilungsmuster auf, wie sie auch bei anderen Crustaceen in den Aesthetasken nachgewiesen wurden. Unterhalb der basalen Auftreibung des Aesthetasken, in der sich die Dendriten aufspalten, ziehen die inneren dendritischen Segmente ins Filamentlumen und zu den Neuronencluster. Auch bei *Alpheus heterochaelis* findet sich diese Aufteilung wieder ebenso wie die starke Aufspaltung der Dendriten in der basalen Haaraufreibung. Unterhalb des Aesthetasken bilden die Dendriten Faserbündel aus, die das Filament nach dorso-proximal durchziehen. Die, die Aesthetasken-innervierenden, Neurone liegen relativ weit entfernt von den zu innervierenden Haaren, was bei den Neuronen der einfachen Haartypen nicht der Fall ist. Die von den Neuronen wegziehenden Axone sind von glialen Strukturen umgeben. Unter anderem beschreiben auch Cate und Derby (2001) eine gliale Schutzhülle der Axone. Diese Schutzhülle könnte die Axone elektrisch von der Umgebung isolieren und somit eine bessere Fortleitung der Aktionspotentiale gewährleisten. Es zeigen sich in den Schnitten keinerlei Strukturen, die einer Chorda oder den Scolopidalzellen entsprechen würden. Daher kann man davon ausgehen, dass auch bei *Alpheus heterochaelis* die Aesthetasken reine Chemorezeptoren sind, die essentiell sind für die innerartliche Kommunikation. Für die Futtersuche und damit zur Wahrnehmung von Aminosäuren sind sie dagegen nicht unbedingt notwendig, da auch Tiere ohne laterale Antennulofilamente in der Lage waren, Futter rein olfaktorisch zu orten (Obermeier, unveröffentlichte Daten). Die Funktion

wird wahrscheinlich u.a. von den bimodalen einfachen Haartypen übernommen, sowie von Chemorezeptoren auf den Beinen und Scheren.

Bisher unbeschrieben ist auch, dass die Axone aller Aesthetasken dorsal verlaufen und einen großen Nerv bilden (Ganzpräparat, Abb. 33). Bei *P. argus* verlaufen sowohl die Dendriten als auch der Nerv ventral und damit in direkter Aesthetaskennähe (Cate und Derby, 2001). Bei *Alpheus heterochaelis* verläuft der Nerv an der dorsalen Filamentseite, außerhalb eines zweiteiligen mit blasigem Bindegewebe angefüllten Lumens (Abb. 37). Der Aesthetaskennerv verläuft anscheinend getrennt von den Nerven der anderen Rezeptortypen. Dies würde mit dem Befund von Derby et al. (2001a) korrelieren, dass die Aesthetasken in einem anderen Bereich des Hirns auf Interneurone verschalten als die anderen chemosensitiven Haare (einfache Haare) der Antennule.

4.3.3.2 Begleitende Haare

Die begleitendes Haare könnten rein mechanosensorisch sein, da sie keine Pore an der Spitze aufweisen. Auch ihre Lage, neben den chemosensorisch sehr effektiven und viel zahlreicheren Aesthetasken, sprechen eher für eine mechanosensorische Funktion. Beim Hummer *Homarus americanus* reagieren die begleitendes Haare sowohl auf taktile als auch auf hydrodynamische Reize (Guenther und Atema, 1998). Nach Gleeson (1982) würde für eine chemosensorische Funktion der begleitendes Haare, die er asymmetrische Haare nennt, die hohe Permeabilität für Tinte sprechen. Er merkt allerdings an, dass nur eine mechanosensorische Funktion nachgewiesen sei. Bei *Alpheus heterochaelis* besitzen die begleitenden Haare ebenfalls eine sehr dünne Kutikula, weswegen sie sich beim Trocknen stärker aufrollen als alle anderen Haartypen. Allerdings muss eine dünne Kutikula nicht mit einer chemosensorischen Funktion einhergehen, da sie auch die Flexibilität des Haares erhöht und so positiv auf die mechanosensorische Reizaufnahme wirkt. Auch Snow (1974) diskutiert nur eine mechanosensorische Funktion der begleitenden Haare beim Einsiedlerkrebs *Pagurus alaskensis*, in seinem Artikel „accessory setae“ genannt. Die begleitenden Haare sollen den Wasserdurchfluss durch den Aesthetaskenbereich während des Flickens messen (Gleeson, 1982). Die Messung des Wasserdurchflusses könnte es den Tieren ermöglichen, die Flussrichtung und somit die Quelle des Duftes zu orten. Die Erkennung des Duftes und die Messung der Strömungsrichtung müssen von zwei verschiedenen Haartypen erbracht werden, da die Aesthetasken rein chemosensorisch sind.

4.3.3.3 Guardhaar

Das Guardhaar kommt bei *Alpheus heterochaelis* nur im proximalen Bereich des medialen Antennulofilaments vor. Es gleicht den Guardhaaren bei anderen Crustaceen, z.B. *Homarus* (Guenther und Atema, 1998) und *Panulirus* (Cate und Derby, 2001), die allerdings nur in der Bürstchen-Region vorkommen und dort beidseitig zu den Aesthetasken sitzen und diese überragen. Die beim Hummer beschriebenen Guardhaare sind, wie bei *Alpheus heterochaelis*, glatt, mit der Ausnahme von *Panulirus interruptus*, bei dem sie gezähnt sind (Spencer und Linberg, 1986), und sich zur Spitze verzüngen. Auch weisen die medialen Guardhaare von *Alpheus heterochaelis* eine dicke Kutikula auf, wie auf dem Längsschnitt ersichtlich ist (Abb. 34A), dies entspricht ebenfalls den lateralen Guardhaaren der Hummer. Allerdings ist dieser Haartyp bei *Alpheus heterochaelis* leicht beweglich und die Kutikula weist an der Insertionsstelle eine Ausbuchtung und Führungsstrukturen auf (Abb. 34 B), die auf eine proximale Vorzugsrichtung schließen lassen. Bei *P. argus* sitzen die Guardhaare fest in der Kutikula und eine Auslenkung der Haare führt zu einer Stauchung des gesamten Filaments (Laverack, 1964), daher geht Laverack von einer mechanosensorischen Funktion aus. Auch die Guardhaare von *H. americanus* sollen reine Mechanosensoren sein (Guenther und Atema, 1998). Aufgrund der Lage (proximales Drittel des medialen Filaments) und der Abnahme des Durchmessers zur Spitze hin, kann für *A. heterochaelis* die Qualität des adäquaten Reizes noch weiter eingeschränkt werden. Der adäquate Reiz müsste ein taktiler sein, da ein sich zuspitzendes Haar hydrodynamische Reize aufgrund seiner geringen Oberfläche schlecht wahrnehmen könnte. Auch die Lage nahe der Basis des Filaments und damit nahe dem Kopfbereich, wodurch es zu Verwirbelungen und einer Abnahme der Strömungsgeschwindigkeit kommen würde, spricht eher für einen taktilen Reiz. Der taktile Reiz könnte z.B. das Antennenschlagen sein, welches u.a. auf den Kopfbereich des Gegners gerichtet ist oder Gegenstände, die die Antennule nahe ihrer Basis berühren.

Die Anschnitte der Guardhaare weisen in ihrem Inneren keine sich stark verzweigenden Dendriten auf, wie sie für chemosensorische Rezeptoren notwendig wären. An der Ansatzstelle des Haares müsste sich eigentlich die Chorda befinden, die aber mit einem Durchmesser von 1 - 2 μm an die Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops heranreicht. Auch das Scolopalorgan kann auf den Schnitten nicht mit Sicherheit einer Struktur zugewiesen werden. Das Guardhaar besitzt eine relativ dicke Kutikula, die ungefähr die Hälfte des Haardurchmessers einnimmt. Wie schon zuvor aufgrund der Lage der Guardhaare vermutet, lassen die dicke Kutikula und die fehlenden Dendriten im Haarlumen nur den Schluss zu, dass es sich um rein mechanosensorische Haare

handelt.

4.3.3.4 Der große Porentyp

Die großen Poren, die nur auf dem lateralen Antennulofilament vorkommen, könnten die Öffnungen von subkutikulären Drüsen sein, wie von Gnatzy (1984) für *H. americanus* beschrieben. Gnatzy (1984) beschrieb eine Pore, die bis dahin als campaniforme Sensille aufgefaßt wurde (Bush und Laverack, 1982; Derby, 1982), als Öffnung eines Ausführungsgangs einer Drüse, da sie keinerlei Innervation, jedoch einen Gang zu einer Drüse aufwies. Diese Poren besaßen jedoch einen Durchmesser von 4 – 5 µm beim Hummer, bei *A. heterochaelis* sind die äußerlich ähnlichen Poren jedoch bis zu 15,7 µm im Durchmesser. Auch beim Hummer sind diese Poren durch einen Pfropf verschlossen und unterhalb dieses Pfropfes ist ein subkutikulärer Gang sichtbar, wie auch hier für *A. heterochaelis* beschrieben (Abb. 24). Diese Poren kommen auch bei weiteren Krebsarten vor, *Nephrops norvegicus* und *Crangon crangon* (Bush und Laverack, 1982). Unterschiede ergeben sich in der Verteilung der Poren, sowohl bei *H. americanus* und *N. norvegicus* liegen die Poren in Gruppen an der Basis größerer Haare, wohingegen bei *C. crangon* jeweils eine Pore auf allen Segmenten vorkommt. Die Verteilung bei *A. heterochaelis* entspricht keinem der beiden Typen, da die Poren nur in der Bürstchen-Region und ein paar Segmente proximal dazu auftreten.

Ein weiterer Porentyp, der mit einem Pfropf verschlossen ist, ist das „funnel canal“-Organ auf den Peraeopoden von *Carcinus maenas* (Gnatzy et al., 1984). Diese Poren sind kleiner als die vorher beschriebenen, 0,5 * 0,8 µm, und liegen in einer Kutikulavertiefung. Die Dendriten von maximal 24 Neuronen liegen innerhalb einer Pore. Das „funnel canal“-Organ ist ein spezialisierter Chemorezeptor, der als Kontaktchemorezeptor Futterbrocken untersucht. Aber weder die geringe Größe noch die Lage der „funnel canal“-Organe entsprechen den bei *A. heterochaelis* vorkommenden großen Poren. Auch die Funktionsweise der „funnel canal“-Organe (Kontaktchemorezeptoren für Futter) stimmt nicht mit den Poren von *A. heterochaelis* überein, da diese in oder nahe der Bürstchen-Region vorkommen und somit keinen Kontakt zu einem Futterbrocken haben.

Die Lage der großen Pore kann im histologischen Schnitt nur abgeschätzt werden, da sie sich auf den Schnitten nicht eindeutig einer Struktur zuordnen läßt. Allerdings läßt sich die große doppelwandige Struktur, aufgrund ihrer Lage im Schnitt, trotzdem der großen Pore zuordnen. Bei dieser Struktur könnte es sich um eine exokrine Drüse handeln, wobei der eher rundliche Bau der Drüse für einen azinöse Subtyp sprechen würde. Die angefärbte Struktur innerhalb des

inneren Lumens der Drüse ist wahrscheinlich das produzierte Sekret (Abb. 36). Gnatzy (1984) konnte in den Drüsenzellen von *H. americanus* keinerlei Drüsensekret nachweisen, allerdings war die Zahl der Mitochondrien und die Menge an endoplasmatischem Reticulum wenige Tage nach der Häutung stark erhöht. Bei *Homarus americanus* ist die Funktion des Drüsensekrets ebenso unbekannt wie der Aktivitätszyklus. Die hier untersuchten Antennulen von *Alpheus heterochaelis* stammten alle von Tieren, die sich ungefähr in der Mitte ihres Häutungszyklus befunden haben, so dass ein Aktivitätszyklus im Zusammenhang mit der Häutung unwahrscheinlich ist.

4.3.3.5 Der kleine Porentyp

Die kleinen Poren, die proximal zur Aesthetaskenbasis und ungleichmäßig verteilt über die gesamte Antennulenkutikula vorkommen, sind ein bisher noch unbeschriebener Porentyp (Abb. 23C + 26A). Sowohl die Lage als auch die geringe Größe lassen keine Vergleiche mit Poren anderer Crustaceen zu. Im Gegensatz zu den vorher besprochenen Porentypen, ist dieser kleine Porentyp niemals von einem Pfropf verschlossen. Über die Funktion lässt sich keine eindeutige Aussage treffen, da keine ultrastrukturellen Daten oder histologische Befunde vorliegen. Auf den angefertigten Schnitten sind die kleinen Poren nicht nachweisbar, da die Kutikula auf den Schnitten öfters Risse aufweist und diese von kleinen Poren nicht eindeutig zu unterscheiden sind. Auf den Schnitten sind aber keine weiteren drüsenartige Zellen erkennbar, so dass man davon ausgehen kann, dass es sich bei den kleinen Poren nicht um die Ausführgänge von Drüsen handelt, wie das bei den großen Poren der Fall ist.

4.4 Weitere Befunde der histologischen Untersuchung

Einzelne direkt an der Innenseite der Antennulenkutikula liegenden Zellen zeigten weder Dendriten noch Axone. Über ihre Funktion ist derzeit nichts bekannt, auch sind ähnliche Strukturen bisher nicht in der Literatur beschrieben worden. Ein Zusammenhang mit einem der Haartypen ist unwahrscheinlich, da sie nicht geklumpt vorkommen. Außerdem sind sie auch nicht auf die distale Region eines Segmentes beschränkt, obwohl nur hier die Haare vorkommen, sondern sie finden sich entlang der gesamten Kutikula. Auch ein funktioneller Zusammenhang mit den kleinen Poren ist unwahrscheinlich, da diese Zellen die Anzahl der kleinen Poren bei weitem übersteigt und auch hier wiederum keine Korrelation von der räumlichen Lage zwischen kleinen Poren und diesen Zellen vorhanden ist.

Die histologische Untersuchung der Filamente erbrachte nicht die gewünschten eindeutigen

Aussagen zur Innervation der verschiedenen Haartypen. Einerseits erwiesen sich die Filamantabschnitte in der zähen Durcupanmasse als nicht stabil genug, so dass sie beim Umbetten in kleinere Teile zerrissen. Andererseits waren auf den Durcupan-eingebetteten Schnitten nur relativ wenige vollständige bzw. angeschnittene Haartypen außer den Aesthetasken vorhanden. Dies könnte auf die leichte Zerbrechlichkeit der Kutikula unter Durcupaneinfluss zurückzuführen sein, da die Haare hierbei leicht abreißen könnten. Eine weitere Problematik ergab sich beim Literaturvergleich, da selten Querschnitte einer Antennule bzw. der Filamente beschrieben wurden, meistens wurden nur die Daten der Ultradünnschnitte an der Haarbasis bzw. der innervierenden Dendriten veröffentlicht. Die Anfertigung dieses Schnitttyps ist bei den Antennulen von *Alpheus heterochaelis* kaum möglich, da die Antennulen, wie schon beschrieben, sehr zerbrechlich sind und während der Behandlung ihre Färbung verlieren. Die Farblosigkeit bedingt, dass die Antennule während der Einbettung nicht genau ausgerichtet werden kann, ebenso wird die Erstellung der Schnittebene beim Trimmen erschwert. Ein weiteres Problem der zu weichen Kutikula ergibt sich dadurch, dass sich die Antennulenkörperchen während der Behandlung halbkreisförmig aufrollen und nicht fixiert werden können, da sie beim Zug mit Nadel bzw. Pinzette einreißen.

Ebenfalls als problematisch erwies sich, dass die Standardmethode zur Fixation von Antennulenpräparaten nicht möglich war (z.B. Kouyama und Shimozawa, 1982). Bei dieser Methode wird das Fixationsmittel direkt über das versorgende Gefäß in die Antennule gespritzt und anschließend die Antennule in Abschnitte von ein bis zwei Segmenten unterteilt. Bei dieser Methode erweist sich die geringe Größe sowie die weiche Kutikula von *A. heterochaelis* als Hindernis. Aufgrund der schlechten Fixierung ist auch der Erhalt der Dendriten einzelner Neurone nicht vorauszusetzen, da diese Durchmesser von 0,5 - 0,7 µm aufweisen und daher, bei schlechter Stabilisierung durch das fixierte Gewebe, leicht abreißen.

4.5 Ausblick

Die bisherigen Untersuchungen der Innervation der verschiedenen Haartypen der Antennulen müsste durch weitere Untersuchungen komplettiert werden. Hierbei könnte eine Methode herangezogen werden, die nach meinem Kenntnisstand, bisher für diese Untersuchungen noch nicht verwendet wurde. Dabei handelt es sich um die Elektronenmikroskopie von Nasspräparaten, hierbei werden unbehandelte Präparate unter annäherndem Atmosphärendruck im Elektronenmikroskop untersucht. Erste Untersuchungen mit dieser Methode waren erfolgsversprechend, jedoch waren aufgrund technischer Probleme des Rückstrahldetektors keine

weiteren Untersuchungen mehr möglich. Ultrastrukturelle Aufnahmen mittels Transmissionselektronenmikroskopie (TEM) würde voraussetzen, dass man ein adäquates Fixiermittel findet. Alle bisher verwendeten Fixiermethoden (Formol, Formol-Eisessig, wässriges Bouin) erwiesen sich als nicht geeignet, da sie den Schrumpfungsprozeß nicht aufhalten konnten, was aber für TEM-Aufnahmen eine Grundvoraussetzung wäre. Neben einer morphologischen Aufklärung der Haarfunktionen käme auch die elektrophysiologische Untersuchung in Betracht. Auch dies wurde im Rahmen dieser Arbeit ausprobiert, allerdings konnten mit einer Saugelektrode an einer abgetrennten Antennule keinerlei positive Ergebnisse erzielt werden. Es würde sich anbieten mit Hakenelektroden direkt am lebenden Tier zu arbeiten. Neben diesen Fragen steht auch noch die Untersuchung des zur Dominanzerkennung verwendeten Pheromons aus. Hierfür ist eine HPLC angedacht, bei der Haltungswasser von Tieren mit verschiedenem Dominanzstatus sowie Wasser von Kämpfen chromatographisch auf Proteine und deren Konzentration untersucht werden soll.

Eine weiter interessante Fragestellung stellt sich beim Vergleich der Antennulen von *Alpheus heterochaelis* mit denen anderer Crustaceen. Auffallend ist, dass das laterale Filament in der Bürstchenregion eine deutliche Abgrenzung des Aesthetasken-tragenden vom Aesthetasken-freien Teil aufweist; weder bei Hummern (Cate und Derby, 2001) noch bei Flußkrebsen (Oh und Dunham, 1991) ist diese Situation beschrieben. Nur Stomatopoden weisen eine vollständige Trennung des Aesthetasken-tragenden vom Aesthetasken-freien lateralen Filament auf (Mead und Weatherby, 2002). Ein weiteres Charakteristikum war die niedrige Anzahl an Haartypen auf der Antennule von *Alpheus heterochaelis*, fasst man die einfachen Haartypen zusammen, so ergeben sich nur 4 Typen. Sowohl beim Hummer als auch beim Flußkrebs sind minimal 7 verschiedene Haartypen beschrieben worden (Guenther und Atema, 1998; Cate und Derby, 2001). Nur bei Krabben und Einsiedlerkrebsen ist diese Anzahl ähnlich niedrig (Snow, 1974; Fontaine et al. 1982). Anbetracht dieser beiden Punkte wäre ein größerer Vergleich zwischen verschiedenen Crustaceenarten ein Ansatz, um eine mögliche systematische Aussagekraft dieses Rezeptororgans zu untersuchen.

5 ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die chemische Kommunikation während intraspezifischer gleichgeschlechtlicher Interaktionen von *Alpheus heterochaelis* zu untersuchen. Bisherige Untersuchungen konnten zeigen, dass der von den Tieren mit der modifizierten Knallschere produzierte Wasserjet ein hydrodynamisches Signal darstellt. Kurz vor oder nach dem Wasserjet produzieren die Tiere einen starken anterioren Atemwasserstrom, der ebenfalls auf den Gegner gerichtet ist und ein hydrodynamisches Signal bzw. ein Transportmechanismus für ein Pheromon darstellen könnte.

Durch ethologische Untersuchungen konnte hier gezeigt werden, dass Verlierer Kämpfe mit am Vortag siegreichen Tieren vermeiden, wohingegen Tiere, die am Vortag einen Kampf verloren hatten, trotzdem gegen unerfahrene Gegner kämpften. *Alpheus heterochaelis* ist daher in der Lage den Dominanzstatus seines Gegenübers zu erkennen und sein Kampfverhalten dementsprechend anzupassen. Erst nach einer Pause von 2 Tagen zeigte sich ein leichter Anstieg der aggressiven Verhaltensweisen, wenn Verlierer auf Sieger trafen. Kein Unterschied fand sich jedoch zwischen den Verlierern, die auf einen Sieger trafen gegen den sie im Vorfeld verloren hatten, und den Verlierern, die auf einen ihnen unbekanntem Sieger trafen. Eine individuelle Erkennung in intraspezifischen Kämpfen konnte daher nicht nachgewiesen werden, allerdings könnte sie durch die Dominanzerkennung auf Gruppenebene maskiert sein.

Ablationsversuche, bei denen das laterale Antennulofilament mit den chemosensitiven Aesthetasken entfernt wurde, sollten zeigen, ob zwischen Verlierern die Pheromone wahrnehmen können und solchen, die diese nicht mehr wahrnehmen können (Aesthetasken-lose Verlierer), Unterschiede bestehen. Im Gegensatz zu den vorher besprochenen intakten Verlierern, die gegen Sieger kämpften, zeigten die Aesthetasken-losen Verlierer annähernd dasselbe Verhalten wie Verlierer, die gegen unerfahrene Tiere gekämpft hatten. Da den Aesthetasken-losen Verlierern die Möglichkeit den Dominanzstatus über den Geruch wahrzunehmen fehlte, muss der Unterschied darin begründet sein, dass das Dominanzsignal ein Pheromon ist. Als Verbreitungsmechanismus für das Pheromon kommt nur der starke anteriore Atemwasserstrom in Frage, allerdings ist es noch ungeklärt, ob es sich bei dem Pheromon um den Urin oder einen mit dem Urin transportierten Stoff handelt.

Neben den chemosensitiven Aesthetasken besitzen die Antennulen noch weitere Haare, deren Morphologie und Funktion ebenfalls untersucht wurden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass ausschließlich auf dem lateralen Antennulofilament ein spezialisierter

mechanosensorischer Haartyp sitzt und das Dominanzsignal daher auch ein hydrodynamisches sein könnte. Durch rasterelektronische Aufnahmen der medialen und lateralen Antennulofilamente konnte nachgewiesen werden, dass nur zwei Haartypen, die Aesthetasken und die begleitenden Haare, exklusiv auf dem lateralen Filament sitzen. Die begleitenden Haare befanden sich ausschließlich auf denselben Segmenten des Filaments, wie die Aesthetasken, zusätzlich kommen in dieser Region, die auch Bürstchenregion genannt wird, Ausführgänge von Drüsen vor, welche aber mit einem schwammartigen Propfen verschlossen waren. Die Funktion der Haare wurde mittels Schnittserien (1 – 20 µm) untersucht, dabei zeigte sich im Aesthetasken eine starke Aufspaltung der Dendriten, was ein Merkmal für chemosensitive Haare ist. Bei den begleitenden Haare handelt es sich wahrscheinlich um mechanosensorische Haare, die zur Ortung der Duftquelle anhand des Wasserdurchflusses durch die Bürstchenregion dienen. Sowohl auf dem medialen als auch dem lateralen Antennulofilament kamen drei einfache Haartypen vor, das kurze, mittlere und breite lange einfache Haar. Das breite lange einfache Haar war bisher unbeschrieben und zeichnet sich durch eine blattartige Verbreiterung aus, welche eine Funktion u.a. als hydrodynamischer Rezeptor nahe legt. Allerdings scheinen alle einfachen Haartypen bimodale, mechanosensorische und chemosensorische, Rezeptoren zu sein. Nur auf dem medialen Filament kam das Guardhaar vor. Die Guardhaare erwiesen als reine Mechanorezeptoren, da die Kutikula sehr dick war und kein Porus an der Haarspitze vorhanden war.

Aufgrund der nachgewiesenen oder postulierten Funktion der Haare konnte gezeigt werden, dass die Dominanzerkennung nur über Pheromone stattfinden kann, die von den Aesthetasken perzipiert werden.

6 ANHANG

6.1 Chemikalien

Als Grundlage für die Durcupan-Einbettung diente das Durcupan-Set der Fluka Chemie AG (Nr. 44610).

Für das weiche Durcupan werden 10,8 ml der Durcupan A/M-Lösung mit 8,9 ml Durcupan B, 0,5 ml Durcupan C und 1,9 ml Durcupan D vermischt.

Das harte Durcupan besteht aus je 20 ml Durcupan A/M und B sowie je 0,7 ml Durcupan C und D.

6.2 Tabellen

Tab. 2A: Prozentuale Verhaltensübergänge für die Sieger und Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe für alle vier Kampftage. Die Tabelle enthält die Einzelwerte für die in Abbildung 13 dargestellten Ethogramme. Die verwendeten Begriffe entsprechen denen in den Ethogrammen (aaR = aggressive Reaktion auf Kontakt ohne Wasserjet und starke anteriore Atemwasserströme, kR = keine Reaktion, Pleo = Pleopodenstrom, aAWS = starke anteriorer Atemwasserstrom, Knall = Wasserjet). In der 2. Spalte steht das Verhalten, welches auf das Verhalten in der 1. Spalte folgte.

		Tag 1-Verlierer				Sieger			
		Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4	Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4
Kontakt	aaR	12,2	5,9	7,0	10,3	26,4	30,8	33,6	30,0
	Flucht	27,2	53,7	56,0	42,7	1,8	3,5	3,0	3,6
	kR	4,3	9,8	10,2	9,8	2,5	3,4	6,7	6,2
	Pleo	0,2	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,2	0,2
	aAWS	0,5	0,3	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,4	0,3	0,0	0,0	0,7	2,7	2,0	1,7
aaR	aaR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
	Flucht	2,9	2,1	1,3	2,2	0,1	0,0	0,0	0,0
	kR	9,5	3,9	5,6	8,1	28,3	32,8	35,8	32,1
	Pleo	3,9	1,3	0,0	0,6	4,9	0,9	0,3	1,7
	aAWS	3,6	1,8	0,3	0,3	6,5	4,3	2,8	3,4
	Knall	2,5	1,0	0,0	0,8	3,4	2,5	1,8	2,1
aAWS	aaR	3,6	1,8	0,3	0,0	6,6	4,1	2,8	3,2
	Flucht	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pleo	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,4	0,0	0,0	0,3	1,0	0,3	0,0	0,4
Knall	aaR	2,7	1,0	0,0	1,1	4,8	4,7	3,8	4,3
	Flucht	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0
	Pleo	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	aAWS	0,0	0,3	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
kR	aaR	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Flucht	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pleo	5,4	3,6	7,2	5,3	2,5	2,9	3,0	2,4
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,2
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Pleo	aaR	3,9	1,0	0,0	0,6	5,3	0,9	0,5	1,7
	Flucht	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	5,6	3,6	7,2	5,3	2,6	3,0	3,0	2,4
	Pleo	10,4	8,2	4,8	12,6	0,5	2,5	1,0	4,3
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2

Tab. 2B: Prozentuale Verhaltensübergänge für die Sieger und Tag 1-Verlierer der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe für alle vier Kampfstage. Die Tabelle enthält die Einzelwerte für die in Abbildung 14 dargestellten Ethogramme. Die verwendeten Begriffe entsprechen denen in den Ethogrammen (aaR = aggressive Reaktion auf Kontakt ohne Wasserjet und starke anteriore Atemwasserströme, kR = keine Reaktion, Pleo = Pleopodenstrom, aAWS = starke anteriorer Atemwasserstrom, Knall = Wasserjet). In der 2. Spalte steht das Verhalten, welches auf das Verhalten in der 1. Spalte folgte.

		Tag 1-Verlierer				Sieger			
		Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4	Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4
Kontakt	aaR	5,3	3,1	2,3	5,9	26,3	25,3	34,3	30,6
	Flucht	27,5	50,5	67,1	47,3	0,1	0,4	1,0	3,4
	kR	3,0	6,9	5,8	3,2	4,2	3,6	2,9	6,5
	Pleo	1,1	0,0	0,0	1,1	0,3	0,4	0,4	0,6
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,0	0,0	0,0	1,1	0,2	1,5	1,7	2,6
aaR	aaR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Flucht	2,1	2,1	0,4	1,1	0,0	0,0	0,0	0,2
	kR	7,1	1,0	0,8	6,2	26,6	27,3	36,4	33,4
	Pleo	6,4	2,1	0,8	0,0	3,1	2,9	1,1	1,4
	aAWS	4,5	1,7	0,4	1,1	8,7	6,2	4,4	4,3
	Knall	3,4	1,0	0,4	1,4	5,4	2,7	1,9	1,2
aAWS	aaR	3,9	1,4	0,0	1,1	8,1	6,0	4,2	4,3
	Flucht	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,5	0,0	0,0	0,3	0,5	0,0	0,2	0,0
	Pleo	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,5	0,3	0,0	0,0	0,7	0,2	0,2	0,0
Knall	aaR	3,9	1,4	0,4	2,4	6,3	4,2	3,8	4,0
	Flucht	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
	kR	2,7	0,0	0,0	0,3	0,5	0,4	0,0	0,0
	Pleo	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0
kR	aaR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Flucht	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pleo	4,6	7,6	6,2	6,2	1,6	5,1	2,5	2,0
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,3	0,5	0,0	0,2	0,0
	Knall	2,7	0,0	0,0	0,3	0,2	0,2	0,0	0,2
Pleo	aaR	7,1	2,1	0,4	0,3	3,1	3,6	1,5	1,6
	Flucht	0,2	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	4,5	7,6	6,2	7,0	1,6	5,3	2,5	2,2
	Pleo	8,9	11,3	8,1	13,5	1,3	4,7	0,8	1,0
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,2

Tab. 2C: Prozentuale Verhaltensübergänge für die Sieger und Tag 1-Verlierer der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe für alle vier Kampftage. Die Tabelle enthält die Einzelwerte für die in Abbildung 15 dargestellten Ethogramme. Die verwendeten Begriffe entsprechen denen in den Ethogrammen (aaR = aggressive Reaktion auf Kontakt ohne Wasserjet und starke anteriore Atemwasserströme, kR = keine Reaktion, Pleo = Pleopodenstrom, aAWS = starke anteriorer Atemwasserstrom, Knall = Wasserjet). In der 2. Spalte steht das Verhalten, welches auf das Verhalten in der 1. Spalte folgte.

		Tag 1-Verlierer				Sieger			
		Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4	Tag 1	Tag 2	Tag 3	Tag 4
Kontakt	aaR	9,6	15,0	5,6	13,5	32,0	16,7	30,2	22,1
	Flucht	43,7	15,8	37,6	34,6	1,8	7,2	2,7	11,5
	kR	3,0	7,2	2,7	4,5	1,3	5,2	2,5	6,0
	Pleo	0,0	0,3	0,7	0,0	0,0	1,1	1,1	0,7
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
	Knall	0,4	0,6	0,0	0,3	1,4	1,1	1,1	1,3
aaR	aaR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Flucht	3,9	1,9	0,9	0,8	0,1	0,9	0,4	0,2
	kR	5,7	13,6	4,9	13,0	32,3	16,9	25,7	23,9
	Pleo	1,3	3,6	1,8	2,3	1,6	7,7	2,3	2,4
	aAWS	5,0	3,9	2,4	2,0	7,1	5,2	5,9	4,9
	Knall	3,5	3,9	0,9	1,1	3,9	1,8	2,7	1,8
aAWS	aaR	4,6	2,8	2,2	1,7	5,8	5,0	5,8	4,6
	Flucht	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
	kR	0,0	0,3	0,0	0,0	1,3	0,0	0,5	0,2
	Pleo	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2
	Knall	1,1	0,8	0,4	0,3	1,0	0,2	0,5	0,4
Knall	aaR	3,9	5,3	1,3	1,7	5,8	3,2	3,8	3,3
	Flucht	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,4	0,0
	Pleo	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	aAWS	0,9	0,3	0,0	0,0	0,4	0,0	0,2	0,2
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
kR	aaR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Flucht	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	kR	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pleo	4,8	5,0	9,4	5,6	0,8	6,8	4,3	4,9
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,7	0,2
	Knall	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
Pleo	aaR	1,3	3,9	1,8	2,3	1,4	8,8	3,1	3,1
	Flucht	0,0	0,0	0,5	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
	kR	4,8	5,0	9,4	5,6	0,8	6,8	4,5	4,9
	Pleo	3,0	10,5	17,6	10,7	0,1	4,5	1,6	3,1
	aAWS	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0
	Knall	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

6.3 Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Foto eines weiblichen Pistolenkrebses <i>Alpheus heterochaelis</i> .	2
Abb. 2: Zeichnung eines männlichen Pistolenkrebses <i>Alpheus heterochaelis</i> von dorsal.	7
Abb. 3: Schematische Zeichnung eines Pistolenkrebses von lateral.	10
Abb. 4: Fotografie einer Knallschere.	14
Abb. 5: Fotografie des Versuchsaufbaus.	16
Abb. 6: Schematische Zeichnung eines Pistolenkrebskopfes von dorsal.	25
Abb. 7: Box und Whisker-Plots der Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C).	37
Abb. 8: Box und Whisker-Plots der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme (AWS) während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C).	42
Abb. 9: Box und Whisker-Plots der Dauer der starken anterioren Atemwasserströme (AWS) während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C).	44
Abb. 10: Box und Whisker-Plots der Anzahl der Wasserjets/Knalle während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C).	47
Abb. 11: Box und Whisker-Plots der Aggressionspunkte während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C).	49
Abb. 12: Box und Whisker-Plots der Kampfdauer [s] während der 20-minütigen Kampfzeit der Tag 1-Verlierer der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe (A), "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe (B) und "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe (C).	52
Abb. 13: Die Ethogramme zeigen die relativen Anzahlen an Verhaltensübergängen in der "gegen bekannte Sieger"-Gruppe für die Tage 1 bis 4.	55
Abb. 14: Die Ethogramme zeigen die relativen Anzahlen an Verhaltensübergängen in der "gegen unbekannte Sieger"-Gruppe für die Tage 1 bis 4.	57
Abb. 15: Die Ethogramme zeigen die relativen Anzahlen an Verhaltensübergängen in der "gegen unerfahrene Gegner"-Gruppe für die Tage 1 bis 4.	59
Abb. 16: Box und Whisker-Plots der Anzahl der Kontakte mit aggressiver Reaktion während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken).	61
Abb. 17: Box und Whisker-Plots der Anzahl der starken anterioren Atemwasserströme während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken).	62
Abb. 18: Box und Whisker-Plots der Dauer der starken anterioren Atemwasserströme während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken).	63

Abb. 19: Box und Whisker-Plots der Anzahl der Wasserjets/Knalte während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken).	64
Abb. 20: Box und Whisker-Plots der Aggressionspunkte während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken).	65
Abb. 21: Box und Whisker-Plots der Kampfdauer während der 20-minütigen Kampfzeit sowohl für die intakten Tag 1-Verlierer (weiße Balken) als auch für die Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer (graue Balken).	66
Abb. 22: Schematische Zeichnung einer linken Antennule eines Pistolenkrebse (Alpheus heterochaelis) mit den drei proximalen Basissegmenten und den beiden distalen Filamenten.	68
Abb. 23 Rasterelektronische Aufnahmen der Aesthetasken.	72
Abb. 24 Rasterelektronische Aufnahmen von Guardhaaren, begleitendes Haaren und großen Poren.	75
Abb. 25: Rasterelektronische Aufnahmen von kurzen und mittleren einfachen Haaren.	77
Abb. 26: Rasterelektronische Aufnahmen von breiten langen einfachen Haaren	79
Abb. 27: Box und Whisker-Plots der morphometrischen Merkmale der einfachen Haartypen.	81
Abb. 28: Streudiagramm Länge gegen Basisdurchmesser der drei einfachen Haartypen.	82
Abb. 29: Lichtmikroskopische Aufnahmen von 2,0 µm dicken Querschnitten der Bürstchenregion eines lateralen Antennulofilaments.	85
Abb. 30: Lichtmikroskopische Aufnahme zweier längsgeschnittenen Aesthetasken (Dicke 2,0 µm).	86
Abb. 31: Lichtmikroskopische Aufnahme eines 2,0 µm dicken Längsschnitts der Bürstchenregion eines lateralen Antennulofilaments.	87
Abb. 32: Längsschnitte eines lateralen Antennulofilaments auf Höhe der Aesthetasken (Dicke 15 µm).	88
Abb. 33: Ganzpräparat der Bürstchenregion eines lateralen Filaments.	89
Abb. 34: Längsschnitt eines Guardhaars (Schnittdicke 20 µm).	90
Abb. 35: Längsschnitte eines breiten langen einfachen Haars (Schnittdicke 20 µm).	92
Abb. 36: Querschnitt medial zur Bürstchenregion des lateralen Antennulofilaments (Schnittdicke 2,0 µm).	93
Abb. 37: Proximaler Querschnitt eines lateralen Antennulofilaments (Schnittdicke 15µm).	95

6.4 Tabellenverzeichnis

Tab. 1A: Median und Wertebereich der Verhaltensdaten der Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung.	38
Tab. 1B: Median und Wertebereich der Verhaltensdaten der Tag 1-Verlierer der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung.	39
Tab. 1C: Median und Wertebereich der Verhaltensdaten der Tag 1-Verlierer der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe aus den Versuchen zur Dominanzerkennung.	40
Tab. 2A: Prozentuale Verhaltensübergänge für die Sieger und Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“-Gruppe für alle vier Kampftage.	123
Tab. 2B: Prozentuale Verhaltensübergänge für die Sieger und Tag 1-Verlierer der „gegen unbekannte Sieger“-Gruppe für alle vier Kampftage.	124
Tab. 2C: Prozentuale Verhaltensübergänge für die Sieger und Tag 1-Verlierer der „gegen unerfahrene Gegner“-Gruppe für alle vier Kampftage.	125
Tab. 3: Mediane und Wertebereich der Verhaltensdaten sowohl der Tag 1-Verlierer der „gegen bekannte Sieger“ als auch der Aesthetasken-losen Tag 1-Verlierer aus den Versuchen zum Typ des Dominanzsignals.	62
Tab. 4: Anzahl der Haare pro Segment bzw. Filament	69
Tab. 5: Median und Wertebereich der Länge sowie des Basisdurchmessers für jeden Haartyp.	70

6.5 Literaturverzeichnis

- Ache BW (1972) Amino acid receptors in the antennules of *Homarus americanus*.
Comp.Biochem.Physiol.A 42: 807-811
- Ache BW (1982) Chemoreception and thermoreception. In: Atwood HL, Sandeman DC (eds) The biology of crustacea, Vol. 3: Neurobiology: Structure and function. 3 edition. Academic Press, New York, pp 369-398
- Altner H, Prillinger L (1980) Ultrastructure of invertebrate chemo-, thermo-, and Hygroreceptors and its functional significance. Internat.Rev.Cytol. 67: 69-139
- Ameyaw-Akumfi C (1979) Appeasement displays in cambarid crayfish (Decapoda, Astacoidea). Crustaceana Suppl 5: 135-141
- Ameyaw-Akumfi C, Hazlett BA (1975) Sex recognition in the crayfish *Procambarus clarkii*. Science 190: 1225-1226
- Antonsen BL, Paul DH (1997) Serotonin and octopamine elicit stereotypical agonistic behaviors in the squat lobster *Munida quadrispina* (Anomura, Galatheidae). J.Comp.Physiol.A 181: 501-510
- Asai N, Fusetani N, Matsunaga S, Sasaki J (2000) Sex pheromones of the hair crab *Erimacrus isenbeckii*. Part 1: Isolation and structures of novel ceramides. Tetrahedron 56: 9895-9899
- Atema J (1986) Review of sexual selection and chemical communication in the lobster, *Homarus americanus*. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 43: 2283-2290
- Atema J (1995) Chemical signals in the marine environment: Dispersal, detection, and temporal signal analysis. P.Natl.Acad.Sci.USA 92: 62-66
- Atema J, Engstrom DG (1971) Sex pheromone in the lobster, *Homarus americanus*. Nature 232: 261-263
- Backwell PRY, Passmore NI (1996) Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. Behav.Ecol.Sociobiol. 38: 407-416
- Ball EE, Cowan AN (1977) Ultrastructure of the antennal sensilla of *Acetes* (Crustacea, Decapoda, Natantia, Sergestidae). Philos.T.Roy.Soc.B 277: 429-457
- Bamber SD, Naylor E (1969) Chemical communication and behavioural interaction between sexually mature male and female shore crabs (*Carcinus maenas*). J.Mar.Biol.Assoc.UK 76: 691-699
- Barber SB (1961) Chemoreception and thermoreception. In: Waterman TH (ed) The physiology of Crustacea, Vol. II: Sense organs, integration, and behavior. in Barbara's Ordner edition. Academic Press, New York, London, pp 109-131

- Barnard CJ, Burk T (1979) Dominance hierarchies and the evolution of "individual recognition". *Journal of Theoretical Biology* 81: 65-73
- Barron LC, Hazlett BA (1989) Directed currents: a hydrodynamic display in hermit crabs. *Mar.Behav.Physiol.* 15: 83-87
- Beal BF (1984) Predation of juveniles of the hard clam *Mercenaria mercenaria* by the snapping shrimp *Alpheus heterochaelis* and *Alpheus normanni*. *J.Shellfish Res.* 3: 1-9
- Berkey C, Atema J (1999) Individual recognition and memory in *Homarus americanus* male-female interactions. *Biol.Bull.* 197: 253-254
- Böck, P (1989) *Mikroskopische Techniken*. Urban und Schwarzenberg,
- Breithaupt T (2001) Sound perception in aquatic crustaceans. In: Wiese K (ed) *The crustacean nervous system*. Springer Verlag, Berlin, pp 548-558
- Breithaupt T, Karavanich C, Atema J (1994) Urine as a chemical signal in lobster dominance recognition. *Chem.Senses* 19: 446-447
- Breithaupt T, Lindstrom DP, Atema J (1999) Urine release in freely moving catheterised lobsters (*Homarus americanus*) with reference to feeding and social activities. *J.Exp.Biol.* 202: 837-844
- Breithaupt T, Eger P (2002) Urine makes the difference: chemical communication in fighting crayfish made visible. *J.Exp.Biol.* 205: 1221-1231
- Brooks WK, Herrick FH (1891) The embryology and metamorphosis of the macroura. *Mem.Nat. Akad.Sci.Wash.* 5: 319-576
- Bush BMH, Laverack MS (1982) Mechanoreception. In: Atwood HL, Sandeman DC (eds) *The biology of crustacea*, Vol. 3: Neurobiology: Structure and function. 3 edition. Academic Press, New York, pp 399-468
- Bushman PJ, Atema J (1996) Nephropore rosette glands of the lobster *Homarus americanus*: possible sources of urine pheromones. *J.Crust.Biol.* 16: 221-231
- Caldwell RL (1979) Cavity occupation and defensive behaviour in the stomatopod *Gonodactylus festai*: evidence for chemically mediated individual recognition. *Anim.Behav.* 27: 194-201
- Caldwell RL (1982) Interspecific chemically mediated recognition in two competing stomatopods. *Mar.Freshwater Behav.Physiol.* 8: 189-197
- Caldwell RL (1985) A test of individual recognition in the stomatopod *Gonodactylus festae*. *Anim.Behav.* 33: 101-106
- Caldwell RL (1992) Recognition, signalling and reduced aggression between former mates in a stomatopod. *Anim.Behav.* 44: 11-19

- Cate HS, Derby CD (2001) Morphology and distribution of setae on the antennules of the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* reveal new types of bimodal chemo-mechanosensilla. *Cell Tissue Res.* 304: 439-454
- Cate HS, Derby CD (2002) Hooded sensilla homologues: structural variations of a widely distributed bimodal chemomechanosensillum. *J.Comp.Neurol.* 444: 345-357
- Conover MR, Miller DE (1978) The importance of the large chela in the territorial and pairing behaviour of the snapping shrimp, *Alpheus heterochaelis*. *Mar.Behav.Physiol.* 5: 184-192
- Copp NH (1986) Dominance hierarchies in the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) and the question of learned individual recognition (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana* 51: 9-24
- Cowan D, Atema J (1984) Sex discrimination in lobsters: urine cues. *Biol.Bull.* 167: 525
- Daws AG, Grills J, Konzen K, Moore PA (2002) Previous experiences alter the outcome of aggressive interactions between males in the crayfish, *Procambarus clarkii*. *Mar.Freshwater Behav.Physiol.* 35: 139-148
- Derby CD (1982) Structure and function of cuticular sensilla of the lobster *Homarus americanus*. *J.Crust.Biol.* 2: 1-21
- Derby CD (1989) Physiology of sensory neurons in morphologically identified cuticular sensilla of crustaceans. In: Felgenhauer BE, Watling L, Thistle AB (eds) *Functional morphology of feeding and grooming in crustacea*. 6 edition. Balkema, Rotterdam, pp 27-47
- Derby CD, Atema J (1982) Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum and thresholds. *J.Exp.Biol.* 98: 303-315
- Derby CD, Steullet P, Cate HS, Harrison PJH (2001a) A compound nose: functional organization and development of aesthetasc sensilla. In: Wiese K (ed) *The crustacean nervous system*. Springer Verlag, Berlin, pp 346-358
- Derby CD, Steullet P, Horner AJ, Cate HS (2001b) The sensory basis of feeding behaviour in the Caribbean spiny lobster, *Panulirus argus*. *Mar.Freshwater Behav.Physiol.* 52: 1339-1350
- Dingle H (1983) Strategies of agonistic behavior in crustacea. In: Rebach S, Dunham DW (eds) *Studies in adaptation: The behavior of higher crustacea*. WILEY-INTERSCIENCE, New York, pp 85-111
- Djokaj S, Cooper RL, Rathmayer W (2001) Presynaptic effects of octopamine, serotonin, and cocktails of the two modulators on neuromuscular transmission in crustaceans. *J.Comp.Physiol.A* 187: 145-154
- Doernberg SB, Cromarty SI, Heinrich R, Beltz BS, Kravitz EA (2001) Agonistic behavior in naive juvenile lobsters depleted of serotonin by 5,7-dihydroxytryptamine. *J.Comp.Physiol.A* 187: 91-103
- Dunham PJ (1978) Sex-pheromones in Crustacea. *Biol.Rev.* 53: 555-583

- Dunham DW, Oh JW (1996) Sex discrimination by female *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae): use of chemical and visual stimuli. *Crustaceana* 69: 534-542
- Eales AJ (1974) Sex pheromone in the shore crab *Carcinus maenas*, and the site of its release from females. *Mar.Behav.Physiol.* 2: 345-355
- Fischer R (1981) Bioerosion of basalt of the Pacific coast of Costa Rica. *Senckenbergiana Maritima* 13: 1-41
- Fischer R, Meyer W (1985) Observations of rock boring by *Alpheus saxidomus* (Crustacea: Alpheidae). *Mar.Biol.* 89: 213-219
- Fontaine MTh, Passelecqo-Gerin E, Bauchau AG (1982) Structures chemoreceptrices des antennules du crabe *Carcinus maenas* (L.)(Decapoda Brachyura). *Crustaceana* 43: 271-283
- Fuzessery ZM (1978) Quantitative stimulation of antennular chemoreceptors of the spiny lobster, *Panulirus argus*. *Comp.Biochem.Physiol.* 60: 303-308
- Ghiradella HT, Case JF, Cronshaw J (1968a) Structure of Aesthetascs in Selected Marine and Terrestrial Decapods: Chemoreceptor Morphology and Environment. *Am.Zool.* 8: 603-621
- Ghiradella HT, Case JF, Cronshaw J (1968b) Fine structure of the aesthetasc hairs of *Coenobita compressus* Edwards. *J.Morph.* 124: 361-367
- Giri T, Dunham DW (2000) Female crayfish (*Procambarus clarkii* (Girard, 1852)) use both antennular rami in the localization of male odour. *Crustaceana* 73: 447-458
- Gleeson RA (1982) Morphological and Behavioral Identification of the Sensory Structures Mediating Pheromone Reception in the Blue Crab, *Callinectes sapidus*. *Biol.Bull.* 163: 162-171
- Gnatzy W (1984) "Campaniform" structures on lobster antennae are dermal glands. *Cell Tissue Res.* 236: 729-731
- Gnatzy W, Schmidt M, Römbke J (1984) Are the funnel-canal organs the "campaniform sensilla" of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda)? I. Topography, external structure and basic organization. *Zoomorphology* 104: 11-20
- Govind CK, Read AT (1994) Regenerate limb bud sufficient for claw reversal in adult snapping shrimps. *Biol.Bull.* 186: 241-246
- Grünert U, Ache BW (1988) Ultrastructure of the aesthetasc (olfactory) sensilla of the spiny lobster, *Panulirus argus*. *Cell Tissue Res.* 251: 95-103
- Guenther CM, Atema J (1998) Distribution of setae on the *Homarus americanus* lateral antennular flagellum. *Biol.Bull.* 195: 182-183
- Hallberg E, Hansson BS (1999) Arthropod sensilla: Morphology and phylogenetic considerations. *Microsc.Res.Tech.* 47: 428-439

- Hasson O (1997) Towards a general theory of biological signaling. *J.Theor.Biol.* 185: 139-156
- Hatt H (1986) Responses of a bimodal neuron (chemo- and vibration-sensitive) on the walking legs of the crayfish. *J.Comp.Physiol.A* 159: 611-617
- Hazlett BA (1969) "Individual" recognition and agonistic behaviour in *Pagurus bernhardus*. *Nature* 222: 268-269
- Hazlett BA (1971) Chemical and chemotactic stimulation of feeding behavior in the hermit crab *Petrochirus diogenes*. *Comp.Biochem.Physiol.A* 39: 665-670
- Hazlett BA (1972) Ritualization in marine crustacea. In: Winn HE, Olla BL (eds) *Behavior of marine animals*. Plenum Press, New York London, pp 97-125
- Hazlett BA (1985) Disturbance pheromones in the crayfish *Orconectes virilis*. *J.chem.Ecol.* 11: 1695-1711
- Heinrich R, Bräunig P., Walter I, Kravitz EA (2000) Aminergic neuron systems of lobsters: morphology and electrophysiology of octopamine-containing neurosecretory cells. *J. Comp. Physiol.A* 186:617-629.
- Herberholz J, Schmitz B (1998) Role of mechanosensory stimuli in intraspecific agonistic encounters of the snapping shrimp (*Alpheus heterochaelis*). *Biol.Bull.* 195: 156-167
- Herberholz J, Schmitz B (2001) Signaling via water currents in behavioral interactions of snapping shrimp (*Alpheus heterochaelis*). *Biol.Bull.* 201: 6-16
- Horner AJ, Ngo V, Steullet P, Keller T, Weissburg M, Derby CD (2000) The role of different types of antennular sensilla in orientation by Caribbean spiny lobsters to natural odor stimuli under controlled flow conditions. *Chem.Senses* 25: 670-671
- Hsu Y, Wolf LL (2001) The winner and loser effect: what fighting behaviours are influenced? *Anim.Behav.* 61: 777-786
- Huber R, Kravitz EA (1995) A quantitative analysis of agonistic behavior in juvenile American lobsters (*Homarus americanus* L.). *Brain Behav.Evolut.* 46: 72-83
- Huber R, Orzeszyna M, Pokorny N, Kravitz EA (1997a) Biogenic amines and aggression: experimental approaches in crustaceans. *Brain Behav.Evolut.* 50: 60-68
- Huber R, Smith K, Delago A, Isaksson K, Kravitz EA (1997b) Serotonin and aggressive motivation in crustaceans: altering the decision to retreat. *Proc.Natl.Acad.Sci.USA* 94: 5939-5942
- Huber R, Delago A (1998) Serotonin alters decision to withdraw in fighting crayfish, *Astacus astacus*: the motivational concept revisited. *J.Comp.Physiol.A* 182: 573-583
- Huber R, Panksepp JB, Yue Z, Delago A, Moore P (2001) Dynamic interactions of behavior and amine neurochemistry in acquisition and maintenance of social rank in crayfish. *Brain Behav.Evolut.* 57: 271-282

- Hughes M (1996a) Size assessment via a visual signal in snapping shrimp. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 38: 51-57
- Hughes M (1996b) The function of concurrent signals: visual and chemical communication in snapping shrimp. *Anim.Behav.* 52: 247-257
- Itagaki H, Thorp JH (1981) Laboratory experiments to determine if crayfish can communicate chemically in a flow-through system. *J.chem.Ecol.* 7,1: 115-126
- Jennions MD, Backwell PRY (1996) Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annulipes*. *Biol.J.Linn.Soc* 57: 293-306
- Johnson VRJ (1977) Individual recognition in the banded shrimp *Stenopus hispidus* (Olivier). *Anim.Behav.* 25: 418-428
- Juanes F, Smith LD (1995) The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 193: 197-223
- Kamio M, Matsunaga S, Fusetani N (2000) Studies on sex pheromones of the helmet crab, *Telmessus cheiragonus* 1. An assay based on precopulatory mate-guarding. *Zool.Sci.* 17: 731-733
- Karavanich C, Atema J (1998a) Individual recognition and memory in lobster dominance. *Anim.Behav.* 56: 1553-1560
- Karavanich C, Atema J (1998b) Olfactory recognition of urine signals in dominance fights between male lobster, *Homarus americanus*. *Behaviour* 135: 719-730
- Kennedy MB (1978) Products of biogenic amine metabolism in the lobster: sulfate conjugates. *J.Neurochemistry* 30: 315-320
- Kouyama N, Shimozawa T, Hisada M (1980) Structural bases of crustacean mechano-sensory hair function. *Nagoya J.Medic.Sci.* 42: 86-88
- Kouyama N, Shimozawa T (1982) The structure of hair mechanoreceptor in the antennule of crayfish (crustacea). *Cell Tissue Res.* 226: 565-578
- Kouyama N, Shimozawa T (1984) The ecdysis of hair mechanoreceptors in crayfish. *Cell Tissue Res.* 236: 339-343
- Krasne FB, Shamsian A, Kulkarni R (1997) Altered excitability of the crayfish lateral giant escape reflex during agonistic encounters. *J.Neurosci.* 17: 709-716
- Kravitz EA (1988) Hormonal control of behavior: amines and the biasing of behavioral output in lobsters. *Science* 241: 1775-1781
- Kravitz EA (1991) Hormonal orchestration of behavior: amines and the biasing of behavioral output in lobsters. In: Elsner N, Penzlin H (eds) *Synapse - Transmission - Modulation Proceedings of*

the 19th Göttingen Neurobiology Conference. Thieme Verlag, Stuttgart, pp 141-153

- Kravitz EA (2000) Serotonin and aggression: insights gained from lobster model system and speculations on the role of amine neurons in complex behavior. *J.Comp.Physiol.A* 186: 221-238
- Kravitz EA, Beltz B, Glusman S, Goy M, Harris-Warrick RM, Johnston M, Livingstone MS, Schwarz Th, King Siwicki K (1985) The well-modulated lobster The role of serotonin, octopamin, and proctolin in the lobster nervous system. In: Selverston AI (ed) *Model neural networks and behavior*. Plenum Press, London, pp 339-360
- Laverack MS (1964) The antennular sense organs of *Panulirus argus*. *Comp.Biochem.Physiol.* 13: 301-321
- Laverack MS (1988) The diversity of chemoreceptors. In: Atema J, Fay RR, Popper AN, Tavolga WN (eds) *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, New York, pp 287-312
- Livingstone MS, Harris-Warrick RM, Kravitz EA (1980) Serotonin and octopamine produce opposite postures in lobsters. *Science* 208: 76-78
- Lohse D, Schmitz B, Versluis M (2001) Snapping shrimp make flashing bubbles. *Nature* 413: 477-478
- Macmillan DL, Stuart T, Thomas M (1998) Development of a proprioceptive organ on the walking legs of the rock lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae) by ordered addition and loss of receptor elements. *J.Crust.Biol.* 18: 1-9
- MacGinitie GE (1937) Notes on the natural history of several marine crustacea. *Am.Midl.Nat.* 18: 1031-1036
- MacGinitie, GE, MacGinitie, N (1949) *Natural history of marine animals*. McGraw Hill, New York
- McLaughlin LC, Walters J, Atema J, Wainwright N (1999) Urinary protein concentration in connection with agonistic interactions in *Homarus americanus*. *Biol.Bull.* 197: 254-255
- Mead KS, Weatherby TM (2002) Morphology of stomatopod chemosensory sensilla facilitates fluid sampling. *Invertebrate Biology* 121: 148-157
- Mesce KA (1993) Morphological and physiological identification of chelar sensory structures in the hermit crab *Pagurus hirsutiusculus* (Decapoda). *J.Crust.Biol.* 13: 95-110
- Neat FC, Taylor AC, Huntingford FA (1998) Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. *Anim.Behav.* 55: 875-882
- Nolan AN, Salmon M (1970) The behaviour and ecology of snapping shrimp (Crustacea: *Alpheus heterochelis* and *Alpheus normanni*). *Forma et Functio* 2: 289-335
- Oh JW, Dunham DW (1991) Chemical detection of conspecifics in the crayfish *Procambarus clarkii*: role of antennules. *J.chem.Ecol.* 17: 161-166
- Patek SN (2001) Spiny lobsters stick and slip to make sound. *Nature* 411: 153

- Pope DS (2000) Testing function of fiddler crab claw waving by manipulating social context. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 47: 432-437
- Rahman N, Dunham DW, Govind CK (2001) Mate recognition and pairing in the big-clawed snapping shrimp, *Alpheus heterochelis*. *Mar.Freshwater Behav.Physiol.* 34: 213-223
- Read AT, Govind CK (1997) Regeneration and sex-biased transformation of the sexually dimorphic pincer claw in adult snapping shrimps. *J.Exp.Zool.* 279: 356-366
- Rebach S, French DP, von Staden FC, Wilber MB, Byrd VE (1990) Antennular sensitivity of the rock crab *Cancer irroratus* to food substances. *J.Crust.Biol.* 10: 213-217
- Rose RD (1982) On the nature of chemical communication by crayfish in a laboratory controlled flow-through system. *J.chem.Ecol.* 8: 1065-1071
- Rovero F, Hughes RN, Whiteley NM, Chelazzi G (2000) Estimating the energetic cost of fighting in shore crabs by noninvasive monitoring of heartbeat rate. *Anim.Behav.* 59: 705-713
- Roye DB, Dillaman RM (1982) Morphological and physiological characteristics of the antennular short hair sensilla of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Mar.Behav.Physiol.* 9: 59-71
- Rubenstein DI, Hazlett BA (1974) Examination of the agonistic behaviour of the crayfish *Orconectes virilis* by character analysis. *Behaviour* 50: 193-216
- Rutherford PL, Dunham DW, Allison V (1996) Antennule use and agonistic success in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard, 1852)(Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 69: 117-122
- Schein H (1977) The role of snapping in *Alpheus heterochaelis* Say, 1818, the big-clawed snapping shrimp. *Crustaceana* 33: 182-188
- Schmidt M, Gnatzy W (1984) Are the funnel-canal organs the "campaniform sensilla" of the shore crab, *Carcinaus maenas* (Decapoda, Crustacea)? II. Ultrastructure. *Cell Tissue Res.* 237: 81-93
- Schmitz B (1992) Postembryonic development of the crayfish *Procambarus clarkii* and its tailfan mechanosensory system. In: Singh RN (ed) *Nervous systems principle of design and function.* Wiley Eastern Limited, New Dehli, pp 69-90
- Schmitz B (2001) Sound production in crustacea with special reference to the alpheidae. In: Wiese K (ed) *The crustacean nervous system.* Springer, Berlin, pp 536-547
- Schultz S, Wuppermann K, Schmitz B (1998) Behavioural interactions of the snapping shrimp (*Alpheus heterochaelis*) with conspecifics and sympatric crabs (*Eurypanopeus depressus*). *Zool.-Anal.Complex.Sy.* 101: 85
- Shelton RGJ, Laverack MS (1970) Receptor hair structure and function in the lobster *Homarus gammarus* (L.). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 4: 201-210
- Sneddon LU, Taylor AC, Huntingford FA, Watson DG (2000) Agonistic behaviour and biogenic

- amines in shore crabs *Carcinaus maenas*. *J.Exp.Biol.* 203: 537-545
- Snow PJ (1974) Surface structures of the antennular flagella of the hermit crab *Pagurus alaskensis* (Benedict): A light and scanning electron microscopy study. *J.Morph.* 144: 195-216
- Spencer M (1986) The innervation and chemical sensitivity of single aesthetasc hairs. *J.Comp.Physiol.A* 158: 59-68
- Spencer M, Linberg KA (1986) Ultrastructure of aesthetasc innervation and external morphology of the lateral antennule setae of the spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall). *Cell Tissue Res.* 245: 69-80
- Stebbing PD, Bentley MG, Watson GJ (2003) Mating behaviour and evidence for a female released courtship pheromone in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *J.chem.Ecol.* 29: 465-475
- Steullet P, Cate HS, Michel WC, Derby CD (2000) Functional units of a compound nose: Aesthetasc sensilla house similar populations of olfactory receptor neurons on the crustacean antennule. *J.Comp.Neurol.* 418: 270-280
- Steullet P, Dudar O, Flavus T, Zhou M, Derby CD (2001) Selective ablation of antennular sensilla on the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* suggests that dual antennular chemosensory pathways mediate odorant activation of searching and localization of food. *J.Exp.Biol.* 204: 4259-4269
- Thomas WJ (1970) The setae of *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). *J.Zool.* 160: 91-142
- Tierney AJ, Dunham DW (1982) Chemical communication in the reproductive isolation of the crayfishes *Orconectes propinquus* and *Orconectes virilis*. *J.Crust.Biol.* 2: 544-548
- Tierney AJ, Thompson CS, Dunham DW (1984) Site for pheromone reception in the crayfish *Orconectes propinquus* (Decapoda, Cambaridae). *J.Crust.Biol.* 4: 554-559
- Tierney AJ, Thompson CS, Dunham DW (1986) Fine structure of aesthetasc chemoreceptors in the crayfish *Orconectes propinquus*. *Can.J.Zool.* 64: 392-399
- Tyson GE, Sullivan ML (1979) Antennular sensilla of the brine shrimp, *Artemia salina* L. *Biol.Bull.* 156: 382-392
- Vedel JP, Clarac F (1976) Hydrodynamic sensitivity by cuticular organs in the rock lobster *Palinurus vulgaris*. Morphological and physiological aspects. *Mar.Behav.Physiol.* 3: 235-251
- Versluis M, Schmitz B, von der Heydt A, Lohse D (2000) How snapping shrimp snap: through cavitating bubbles. *Science* 289: 2114-2117
- Volz P (1938) Studien über das "Knallen" der Alpheiden. Nach Untersuchungen an *Alpheus dentipes* Guérin und *Synalpheus laevimanus* (Heller). *Z.f.Morphol.u.Ökol.d.Tiere* 34: 272-316
- Wilson EB (1903) Notes on the reversal of asymmetry in the regeneration of the chelae *Alpheus heterochelis*. *Biol.Bull.* 4: 197-210

Wilson EO (1970) Chemical Communication within animal species. In: Sondheimer E, Simeone JB (eds) Chemical Ecology. Academic Press, New York, pp 133-156

Yeh S-R, Fricke RA, Edwards DH (1996) The Effect of Social Experience on Serotonergic Modulation of the Escape Circuit of Crayfish. *Science* 271: 366-369

Yeh S-R, Musolf BE, Edwards DH (1997) Neural Adaptions to Changes in the Social Dominance Status of Crayfish. *J.Neurosci.* 17: 697-708

Zulandt-Schneider RA, Schneider RWS, Moore PA (1999) Recognition of dominance status by chemoreception in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *J.chem.Ecol.* 25: 781-794

6.6 Veröffentlichungen

Aus dieser Arbeit sind folgende Veröffentlichungen hervorgegangen:

Obermeier M, Schmitz B (2003) Recognition of dominance in the big-clawed snapping shrimp
(*Alpheus heterochaelis* Say 1818) Part I: Individual or group-recognition?

Mar.Fresh.Behav.Physiol. 36(1): 1-16

Obermeier M, Schmitz B (2003) Recognition of dominance in the big-clawed snapping shrimp
(*Alpheus heterochaelis* Say 1818) Part II: Analysis of signal modality

Mar.Fresh.Behav.Physiol. 36(1): 17-29

7 DANKSAGUNG

Besonderer Dank gebührt meiner Betreuerin („Doktormama“) Frau Prof. Barbara Schmitz, die bei jedem Problem ansprechbar war und die viele Diskussionen mit mir ausstanden hat. Auch hat sie mit konstruktiver Kritik manchen Fehlschlag in eine neue Versuchsreihe umgewandelt. Ebenso oft kritisiert wie gelobt und Probleme ausdiskutiert und daher eine wertvolle Hilfe, auch bei sonstigen biologischen Problemstellungen, war mir Dr. Michael Gebhardt, dem daher mein herzliches Vergelt's Gott gilt.

Überblick über das Chaos der verschiedenen Rezepturen und der Bestelllisten hatte immer Birgit Seibel, dafür will ich mich bedanken und auch für manchen Plausch zur Gedankenerholung. Auch den übrigen Mitarbeitern am Lehrstuhl gilt mein Dank, für die Tierversorgung im Urlaub, Weißwurstessen, Motivation, Diskussion und die freundliche Aufnahme.

Den Studentinnen Susanne Wellnitz, Christiane Hohloch, Melanie Zokoll und Ariane Santoso danke ich für die in Rahmen von Praktika durchgeführten Versuche und deren anschließende langwierige Videoauswertung.

Zu guter Letzt bedanke ich mich bei meiner Leseratte, meiner Ehefrau Diana, die manche Fassung dieser Arbeit gelesen und kritisiert hat und doch nie aufgab 's Bayrische z'korrigieren.

Die Arbeit wurde mit finanzieller Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Schm 693/5-4) durchgeführt.

LEBENS LAUF

Angaben zur Person

Geburtsdatum und -ort	24.04.1969, München
Familienstand	verheiratet
Staatsangehörigkeit	deutsch

schulische und akademische Ausbildung

09/75 – 08/80	Grund- und Volksschule Althegenberg-Mittelstetten
09/80 – 06/90	Viscardi-Gymnasium Fürstenfeldbruck mit Abschluss Allgemeine Hochschulreife Note 2,9
11/92 – 08/93	Studium der Biologie an der Friedrich-Alexander- Universität Erlangen
09/93 – 07/98	Studium der Biologie an der Philipps-Universität Marburg/Lahn mit Abschluss Diplom Note 1,7

wissenschaftlicher Werdegang

07/96 – 12/98	freiwilliger wissenschaftlicher Mitarbeiter am Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt/Main
03/00 – dato Zoologie	wissenschaftlicher Angestellter am Lehrstuhl für der Technischen Universität München

Veröffentlichungen

Köhler G, Obermeier M (1998) A new species of anole of the *Norops crassulus* group from central Nicaragua (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Senckenbergia biologica* 77(2): 127 - 137

Obermeier M, Schmitz B (2003) Recognition of dominance in the big-clawed snapping shrimp
(*Alpheus heterochaelis* Say 1818) Part I: Individual or group-recognition?

Mar.Fresh.Behav.Physiol. 36(1): 1-16

Obermeier M, Schmitz B (2003) Recognition of dominance in the big-clawed snapping shrimp
(*Alpheus heterochaelis* Say 1818) Part II: Analysis of signal modality

Mar.Fresh.Behav.Physiol. 36(1): 17-29

Garching, den 5.06.2003